

**Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra botaniky**



Bc. Lucie Černá

**Srovnávací populační dynamika druhů
Anthericum liliago L. a *Anthericum ramosum* L.**

**Comparative population dynamics of
Anthericum liliago L. and *Anthericum ramosum* L.**

Diplomová práce

Praha 2008

Školitelka: Doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Diplomová práce **Lucie Černé** byla obhájena na katedře botaniky PŘF UK v Praze dne 22.9.2008 a ohodnocena klasifikačním stupněm **v ý b o r n ě**.



Anthericum ramosum

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala pod vedením Doc. RNDr. Zuzany Münzbergové, Ph.D a pouze s použitím citované literatury.

Lucie Čandl

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla v první řadě poděkovat svým rodičům, kteří mě po celou dobu mého studia finančně podporovali a zajistili mi tak bezstarostný studentský život. Mamce především děkuji za psychickou podporu, neustálé povzbuzování a za ochotu kdykoliv se se mnou vydat na vyprahlé štětínské stráně (zejména v červenci) a za nemalé úlevy od domácích prací během mých hektických období. Mirkovi-tátovi děkuji za nadšení, se kterým se vždy se mnou vydával na lesní lokality (s vidinou pěkného houbaření) a za pomoc při hledání bělozářkových populací vhodných ke studiu. Bez něj bych určitě hledala dodnes. Děkuji také jezevčíkovi Brokovi za to, že mi na osamělých lokalitách dělal společníka a že krotil své lovecké geny a neutekl po stopách divoké zvěře.

Svému příteli Mírovi děkuji za občasné dovezení na lokality, za pomoc při sběru dat a zpracování fotografií a především za duševní podporu a pochopení.

Paní doktorce Albrechtové, panu Ing. Vařekovi a Mgr. Louskáčkovi děkuji za pomoc při zpracování půdních analýz, Mgr. Sadámkovi za ochotu sedět se mnou nad vegetačními daty a zasvěcovat mě do tajů programu Juice a Blance Vlasákové za půjčení vlastního fotoaparátu a cenné rady pro stanovení zástinu. Dále děkuji paní Věře Rydlové z BÚ AVČR za navržení stínící konstrukce, Davidovi z Průhonic za pomoc při odvozu desítek kil půdy ze studovaných lokalit, kamarádce Martině Miklovičové a Katce ze Slovenska za zapisování terénních dat a Aleně Černé za opravu abstraktu.

V neposlední řadě můj velký dík patří Zuzce Münzbergové za obětavé vedení mé diplomové práce, ochotu mi kdykoliv s tématem poradit a za trpělivost při častém opakovaném vysvětlování zpracování statistických analýz. Na závěr bych chtěla poděkovat studentům z geobotanické pracovny za „hromadné konzultace“ a dobré nápady a zkrátka všem, kteří jakýmkoliv způsobem přispěli ke vzniku této práce!

Děkuji také Grantové agentuře Univerzity Karlovy, která vznik této diplomové práce v rámci stejnojmenného projektu grantem GAUK 43-257193 finančně podpořila.

Obsah

1. Úvod	3
1.1. Populační dynamika	3
1.2. Typy populačních studií	3
1.3. Polyploidní druhy	4
1.4. Plasticita a lokální adaptace	6
1.5. Studované druhy	7
2. Metodika	9
2.1. Studované druhy	9
2.2. Studované lokality	10
2.2.1. Výběr a popis lokalit.....	10
2.2.2. Základní charakteristiky stanovišť.....	11
2.2.3. Zástin	12
2.2.4. Půdní vlastnosti.....	13
2.2.5. Vegetační složení.....	16
2.3. Populační dynamika	16
2.3.1. Sběr dat	16
2.3.2. Metody zpracování demografických dat.....	18
2.3.3. Populační dynamika studovaných druhů	19
2.4. Růstová dynamika a plasticita	23
2.4.1. Metoda reciprokých transplantací.....	23
2.4.2. Transplantační pokus se studovanými druhy.....	24
3. Výsledky	26
3.1. Stanovištní podmínky studovaných lokalit	26
3.1.1. Základní charakteristiky stanovišť.....	26
3.1.2. Půdní vlastnosti.....	26
3.1.3. Vegetační složení	28
3.2. Populační dynamika studovaných druhů	30
3.2.1. Analýza primárních dat.....	30
3.2.2. Populační růstová rychlost.....	31
3.2.3. Elasticita.....	33
3.2.4. Life-table response experiments	36

3.3. Lokální adaptace a plasticita	37
3.3.1. Počet listů a biomasa.....	37
3.3.2. Kvetení ve druhém roce	40
4. Diskuze	42
4.1. Populační dynamika studovaných druhů na stejném typu stanoviště.....	42
4.2. Populační dynamika <i>A. ramosum</i> na kontrastních stanovištích.....	45
4.3. Růstová dynamika a plasticita studovaných druhů.....	47
5. Závěr	51
6. Abstract	53
7. Citovaná literatura	55
8. Přílohy	

1. Úvod

V naší květeně existuje řada vzácných a ohrožených druhů rostlin a snahy o zachování jejich populací a přirozených stanovišť jsou prioritou ochrany přírody. Pouhé monitorování populací těchto druhů, které je součástí většiny ochranných projektů (jedním z nejdůležitějších je např. projekt NATURA 2000), však poskytuje pouze informace o aktuálním stavu populací a jeho časových změnách. Jaké jsou příčiny těchto změn a jak vůbec vzácné druhy na měnící se podmínky prostředí reagují, je možné zjistit pouze na základě detailního popisu populační dynamiky druhů.

1.1. Populační dynamika

Studium populační dynamiky vzácných druhů se zaměřuje především na podrobné zkoumání demografických procesů probíhajících uvnitř populací. Podle Meffe & Carroll (1994) populační demografie zahrnuje faktory přispívající k růstu či poklesu populace včetně natality a mortality. Dalšími složkami demografie mohou být také míry schopnosti šíření mezi populacemi, tedy imigrace do nových stanovišť a emigrace z „domácích“ stanovišť. Tyto demografické faktory by měly být populačními biology studovány dohromady, neboť vypovídají o způsobech, jakými populace reagují na dlouhodobé změny prostředí, ve kterém žijí.

Porozumět kolísání velikosti populací vzácných druhů a tudíž umožnit jejich zachování si vyžaduje pochopení spojitostí mezi demografickými procesy a prostředím. Pro studium populační dynamiky vzácných druhů rostlin je tedy kromě demografie nezbytná i podrobná znalost jejich stanovištních nároků. Kombinace vnějších faktorů prostředí, které determinují „vhodnost“ stanoviště, jsou pro každý druh jiné (Meffe & Carroll 1994). Mezi tyto faktory patří např. topografie terénu, vegetační pokryv, půdní typy, frekvence disturbancí a přítomnost interagujících organismů, jako jsou např. herbivoři či opylovači. Určení těchto vnějších faktorů, které mají na existenci populace největší vliv, nám může pomoci např. při hledání vhodného managementu pro danou lokalitu, na níž se vzácný druh vyskytuje.

1.2. Typy populačních studií

Práci věnujících se vzácným druhům je relativně hodně a můžeme je rozdělit do několika typů: (i) Studie sledující současný stav populací vzácných druhů na základě zjišťování aktuální velikosti populací (web 1). (ii) Studie sledující vliv disturbance či managementu, jako např. vypalování (Menges & Dolan 1998), kosení (Volis *et al.* 2005) či

pastvy (Tolvanen *et al.* 2001) na životaschopnost populace. (iii) Studie sledující vztah druhu k jiným organismům, které v jeho životním cyklu často hrají důležitou roli. Patří mezi ně např. vztah rostlina - opylovač (Kunin 1997) či vztah rostlina - herbivor (Ehrlén 1995, Kéry & Gregg 2004). (iv) Studie sledující vliv genetické struktury (Luijten *et al.* 2002, Dostálek 2005) či velikosti a míry izolovanosti populace na vitalitu populací (Lammi *et al.* 1999).

Velká část prací věnujících se vzácným druhům se při studiu často zaměřuje na konkrétní životní stádia nebo jednotlivé vlastnosti druhů či populací, např. na produkci semen, přežívání semenáčů či populační velikost (z již uvedených studií Kunin 1997, Lammi *et al.* 1999, Luijten *et al.* 2002). Pro navržení efektivní ochrany vzácných a ohrožených druhů jsou přitom důležité práce sledující kompletní demografii, neboť pouze na základě znalosti kompletní demografie druhu můžeme předpovídat chování populace do budoucna (Münzbergová 2006). Cílem takových kompletních studií je zkoumat všechna stádia životního cyklu druhu i s jejich přechody, stanovit populační růstovou rychlost a pokusit se odhadnout pravděpodobnost přežití (či extinkce) populace. Výsledky těchto studií pak umožní identifikovat kritické fáze životního cyklu druhu, které by v případě snížení početnosti populace měly být v rámci managementu ochrany přednostně podporovány (Dostálek 2005).

Detailní studium životního cyklu je však velmi pracné a není reálné ho provádět pro každý zájmový druh. Bylo by tedy žádoucí přenášet získané poznatky mezi příbuznými druhy nebo mezi různými populacemi či stanovišti jednoho druhu. K tomu je nutné získat informace o rozdílech v populační dynamice různých blízce příbuzných druhů na stejném typu stanoviště (Münzbergová 2005, 2007). Současně je cenné získat informace o dynamice jednoho druhu ve více územích (Kéry & Gregg 2004, Dostálek 2005) či typech stanovišť, což nám umožní zjistit, do jaké míry je možné znalosti o chování daného druhu získané v jednom území/typu stanoviště aplikovat na jiná území/stanoviště.

1.3. Polyploidní druhy

Jedním z typů druhů, z nichž se lze dozvědět něco o minimálních rozdílech v populační dynamice různých druhů, jsou dvojice diploidních a z nich odvozených polyploidních druhů. Jedná se sice o odlišné druhy, ale tyto druhy jsou velice blízce příbuzné. Dnes je již všeobecně známou skutečností, že se rostliny mohou vyskytovat v různých ploidiích a ani vzácné druhy nejsou výjimkou. Každý druh má svůj charakteristický diploidní počet chromozomů, který se však vlivem určitých mechanismů, jako hybridizací či poruchou v buněčném dělení, může dvakrát až mnohokrát znásobit. Polyploidie je v rostlinné říši

poměrně častým jevem. Podle odhadů se vyskytuje u 47-70% rostlinných druhů (Ramsey & Schemske 1998).

Polyploidní druhy můžeme podle způsobu vzniku rozlišit na tzv. autopolyploidy, u nichž dochází k prostému zdvojení chromozomové sady jednoho individua, a allopolyploidy, jejichž vznik následuje po hybridizaci, tedy po splynutí nestejných chromozomových sad dvou různých druhů. Ke vzniku allopolyploidních druhů dochází tehdy, rostou-li rodičovské druhy v těsné blízkosti. Allopolyploidi jsou oproti autopolyploidům mnohem častěji reprodukčně izolováni od svých rodičů a reprodukčně-izolační mechanismy způsobují, že polyploidizací mohou vznikat uvnitř rodičovských populací nové druhy (Briggs & Walters 2001).

Obecně se předpokládalo, že polyploidní druhy díky své větší genetické variabilitě a velikosti genomu mají nejen širší ekologickou amplitudu, ale například také vyšší schopnost adaptability, vyšší toleranci vůči stresu způsobeného změnami vnějšího prostředí a tím mohou být lepšími kolonizátory než jejich diploidní předci (Rosquist & Prentice 2002). Na základě některých těchto hypotéz se v minulosti (zejména pak v posledním desetiletí) polyploidními druhy zabývalo mnoho studií, ve kterých byly polyploidi často srovnávány se svými diploidními příbuznými. Kromě studií sledujících evoluci a původ polyploidů (Rosquist & Prentice 2002, Abbott & Lowe 2004) se objevilo mnoho studií zaměřených na ekologii polyploidních druhů. Například Lumaret *et al.* (1987), Lindner & Garcia (1997) a Meerts *et al.* (1998) ve svých studiích ukázali, že polyploidní populace měly ve srovnání s diploidními skutečně širší ekologickou amplitudu. Naproti tomu Petit & Thompson (1999), kteří zkoumali stovky druhů rostlin, ve své studii předvedli, že u některých druhů naopak diploidi měli oproti polyploidům větší ekologické rozpětí a že tedy zřejmě záleží na tom, o jaký druh se jedná. To, že diploidní a polyploidní populace daného druhu mohou mít nápadnou ekologickou segregaci, která umožňuje koexistenci populací lišících se ploidií blízko sebe, ale bez přímého kontaktu (např. výskyt v rozdílných nadmořských výškách), předvedli ve svých pracích Hardy *et al.* (2000) a Meirmans *et al.* (2003).

U příbuzných druhů lišících se ploidií lze předpokládat, že budou mít nejen rozdílnou ekologii, ale také dynamiku. Studie, které zkoumaly odlišné chování diploidních a polyploidních druhů a kterých je zatím velmi málo, se však při porovnávání většinou zaměřily jen na určité části životního cyklu, např. na růst a kvetení za nízkých teplot (Bretagnolle & Thompson 1996), klíčení semen a růst semenáčů (Pegtel 1999) či růstovou rychlost jedince a květní produkci v závislosti na vlhkostním gradientu (Garbutt & Bazzaz 1983). Ačkoliv se o genetické variabilitě a ekologických nárocích polyploidů ví poměrně hodně, existuje zatím

pouze jediná studie, která se věnuje srovnání kompletní populační dynamiky polyploidních druhů rostlin (Münzbergová 2007). V této studii Münzbergová prokázala, že se diploidní a hexaploidní populace odlišují v některých jednotlivých vlastnostech, avšak v celkové populační dynamice se neliší.

1.4. Plasticita a lokální adaptace

Dalším možným srovnáním, pomocí něhož se můžeme dozvědět více o variabilitě populační dynamiky a tedy o možnostech přenosu závěrů populačně-biologických studií, je srovnání dynamiky jednoho druhu v různých typech stanovišť. V přírodě se přirozeně vyskytují druhy obývající více typů stanovišť. Populační dynamika se pak v rámci jednoho druhu může lišit mezi různými typy stanovišť, což může být způsobeno buď fenotypovou plasticitou či vytvořením lokálních adaptací druhu. Plasticita a lokální adaptace jsou protichůdné mechanismy. Plasticitou odpovídá rostlina na měnící se podmínky prostředí, které je variabilní na krátkém časovém a velmi malém prostorovém měřítku. Plasticita se projevuje změnou fyziologie a/nebo morfologie (Schlichting 1986) a jedná se o mechanismus zvrátý. Lokální adaptace se u rostlinného druhu objeví tehdy, pokud se selekce dědičných znaků liší mezi různými typy prostředí a pokud je omezen genetický tok mezi prostředími (Knight & Miller 2004). Narozdíl od plasticity je adaptace vázána na genetickou diferenciaci a může vést až k formování nových ekotypů adaptovaných na dané podmínky prostředí, případně až ke vzniku nových druhů (Briggs & Walters 2001). Hlavními faktory zodpovědnými za tyto projevy rostlin jsou tedy selekční tlaky působící na jedince na daném typu stanoviště a dynamika krajiny.

Ačkoliv téma lokálních adaptací bylo studováno u řady rostlin (van Tienderen & van der Toorn 1991, Lenssen *et al.* 2004, Knight & Miller 2004, Wright *et al.* 2006), jsou stále znalosti míry těchto procesů omezené. Většina dřívějších studií se totiž zabývala adaptacemi projevujícími se na velkých geografických měřítkách, přitom z hlediska ochrany vzácných druhů je důležité zabývat se lokálními adaptacemi na malé prostorové škále. Často se také studují projevy lokálních adaptací na výrazných gradientech prostředí, jako např. na klimatických a výškových gradientech či gradientech kontaminace těžkými kovy (např. Ayazloo & Bell 1981 a Wu *et al.* 1975 in: Briggs & Walters 2001), pro ochranáře je však důležité znát, jak se lokální adaptace projevují na plynulých a mírnějších gradientech. Z takových studií se sice můžeme dozvědět něco o adaptacích rostlin na daný gradient prostředí, avšak nedozvíme se mnoho o chování druhů na daném gradientu. Užitečné by tedy bylo provést srovnávací studii populační dynamiky jednoho druhu v různých typech prostředí

a zjistit, zda odlišná dynamika druhu na různých stanovištích je dána lokálními adaptacemi populací či je pouze důsledkem plastické reakce druhu na aktuální podmínky prostředí. Znalost existence lokálních adaptací v populacích rostlin je klíčová například k pochopení možnosti reintrodukce druhů a posilování stávajících populací vzácných druhů (např. pomocí přesazování jedinců mezi lokalitami).

1.5. Studované druhy

Kladení si otázek týkajících se populační dynamiky a adaptací u druhů extrémně vzácných je těžké, neboť mohou mít velmi malé populace a tudíž se studium těchto druhů pro nedostatečný počet jedinců často nemůže uskutečnit. Ze zjevného bylo tedy žádoucí vybrat druh, který je relativně vzácný a přesto je možné s ním bez problémů experimentovat.

Pro tento typ studie byly vybrány blízké příbuzné druhy *Anthericum liliago* L. (4n) a *Anthericum ramosum* L. (2n) z čeledi *Asphodelaceae* Juss.. Ačkoliv jsou oba druhy v naší květeně považovány za vzácné, existuje na našem území ještě dostatek lokalit s jejich výskytem, místy s populacemi čítajícími stovky až tisíce jedinců. Jsou tedy vhodnými modelovými druhy pro studium populační dynamiky vzácných druhů.

A. liliago, který je allopolyploidního původu, a *A. ramosum* jsou druhy typické pro společenstva suchých trávníků. Většinou se populace těchto druhů vyskytují v naší přírodě odděleně. *A. liliago* dává přednost otevřeným, často výslunným kamenitým svahům s jižní expozicí, *A. ramosum* obývá kromě slunných strání (obvykle na vápnitých substrátech) i světlé lesní lemy a suché lesy (Hrouda 2002). Přesto existují i stanoviště, kde se oba druhy vyskytují společně. Taková stanoviště umožní srovnávat dynamiku dvou odlišných druhů při maximální možné podobnosti stanovišť a poskytnou tak představu o tom, jaké jsou minimální rozdíly v populační dynamice mezi dvěma příbuznými druhy (navíc se jedná o druhy lišící se ploidií).

Druh *A. ramosum* se současně může vyskytovat na více různých typech stanovišť a nabízí se tedy otázka, jak se dynamika v rámci tohoto druhu liší mezi typy stanovišť a do jaké míry je tedy nutné studovat druh na všech jeho potenciálních stanovištích. Dále by bylo užitečné zjistit, zda jsou tyto případné odlišnosti v dynamice *A. ramosum* na kontrastních stanovištích způsobeny vytvořením lokálních adaptací populací či se jedná pouze o plastickou reakci druhu na změnu prostředí.

Cílem předkládané diplomové práce je tedy především pochopit význam ploidie a stanovištních podmínek pro variabilitu populační dynamiky studovaných druhů a současně zjistit, do jaké míry jsou rozdíly v dynamice dané geneticky a do jaké míry plasticitou druhů.

V této diplomové práci si kladu následující otázky:

- 1) Jak se liší populační dynamika druhu *A. ramosum* a allopolyploidního druhu *A. liliago* na stejném typu stanoviště a jaké jsou tedy minimální rozdíly mezi dynamikou těchto dvou blízce příbuzných druhů?
- 2) Jak se liší dynamika *A. ramosum* na dvou kontrastních typech stanovišť (otevřená a lesní) a jaké jsou tedy míry rozdílu v populační dynamice jednoho druhu v závislosti na typu stanoviště?
- 3) Jaká je růstová dynamika a plasticita druhů *A. liliago* a *A. ramosum* z obou typů stanovišť?

K zodpovězení otázek 1 a 2 jsem populační dynamiku studovaných druhů popisovala na základě značení a následného sledování osudu označených jedinců v trvalých plochách a sebraná demografická data jsem analyzovala pomocí maticových modelů. Růstovou dynamiku a plasticitu (otázka 3) jsem sledovala v rámci transplantačního pokusu v experimentální zahradě, kde byly oba druhy pěstovány v různých typech prostředí. Protože mě zajímalo, v jakém prostředí studované druhy rostou, sbírala jsem současně základní informace o stanovištních podmínkách na lokalitách, kde jsem studované druhy sledovala.

2. Metodika

2.1. Studované druhy

Vybrané druhy pro tuto studii *Anthericum liliago* L. (bělozářka liliovitá) a *Anthericum ramosum* L. (bělozářka větvitá) jsou vytrvalé jednoděložné byliny patřící do čeledi *Asphodelaceae* Juss. (Hrouda 2002).

A. liliago je 30-80 cm vysoká rostlina s vláknitým oddenkem a přímou bezlistou lodyhou. Úzce čárkovité a téměř trávovité listy vyrůstají v přízemní růžici a jsou přibližně stejně dlouhé jako lodyha. Květenstvím je ± jednostranný hrozen bílých, široce zvonkovitě rozestálých květů s úzce eliptickými a 15-22 mm dlouhými okvětními lístky, které bývají nejméně o 5 mm delší než tyčinky. Zakřivená čnělka je kratší nebo stejně tak dlouhá jako okvětní lístky. *A. liliago* u nás kvete od května do června (Skalický 1959, Hrouda 2002). Jedná se o tetraploidní druh ($2n=60$) (Rosquist & Prentice 2002). Patří mezi ohrožené druhy naší květeny (kategorie C3) a je také chráněn zákonem (§3) (Procházka 2001). V Čechách se *A. liliago* nejčastěji vyskytuje ve společenstvech suchých trávníků, zejména na kamenitých stráních. Z dalších stanovišť roste na otevřených stepních svazích, ve světlých listnatých hájích, v křovinatých porostech, na sutích a na skalách jako chasmofyt (Skalický 1957-58, Hrouda 2002).

A. ramosum má 30-80 cm vysokou, bezlistou a někdy lehce pokřivenou lodyhu, na jejíž bázi vyrůstá přízemní růžice úzkých trávovitých listů, které jsou podstatně kratší než lodyha. Bílé květy s 10-14 mm dlouhými okvětními lístky jsou uspořádané v latnatě větveném květenství. Vnitřní okvětní lístky bývají zřetelně širší než vnější a jen o 1-2 mm delší než tyčinky. Čnělka je rovná a delší než okvětní lístky. *A. ramosum* kvete od června do srpna (Münker 1998, Hrouda 2002). Jedná se o druh diploidní ($2n=30$) (Rosquist & Prentice 2002). Tento druh na našem území zatím zákonem chráněn není, ale patří mezi vzácnější druhy vyžadující další pozornost (kategorie C4) (Procházka 2001). Na našem území patří mezi jeho typická stanoviště kromě suchých trávníků a výslunných stepních strání také světlé lesní lemy a suché lesy (často teplomilné doubravy, dubohabřiny, občas písčité bory). Z rozšíření je patrný vápnomilný charakter druhu (Skalický 1957-58, Hrouda 2002).

Tetraploid *A. liliago* je allopolyploidního původu a jedním z jeho rodičů (progenitorů) je právě diploidní *A. ramosum* (Rosquist & Prentice 2002). Oba druhy se mohou křížit mezi sebou za vzniku triploidních jedinců (Skalický 1957-58). Z volné přírody jsou triploidní

populace kříženců známé ze Skandinávie (Rosquist & Prentice 2002). Na našem území však zatím jeho existence prokázána nebyla (Skalický 1957-58).

2.2. Studované lokality

2.2.1. Výběr a popis lokalit

Pro srovnání populační dynamiky druhu *A. liliago* s druhem *A. ramosum* jsem vybrala 3 lokality, kde se populace obou druhů vyskytují společně na otevřeném stanovišti:

Báň – PP Báň se nachází přímo nad obcí Hradčany v okrese Nymburk. Populace *A. liliago* (desetitisíce jedinců) a *A. ramosum* (tisíce jedinců) se zde nachází ve střední části území na jihozápadně orientovaném otevřeném svahu. Střední část území pokrývá bylinné společenstvo suchých trávníků, které je zejména v horním úseku svahu rozvolněné a tvoří tzv. bílou stráň. Do teplomilného společenstva expandují keře jako *Prunus spinosa* či *Cornus sanguinea*.

Vinařice – PP Vinařická hora leží severozápadně od Kladna u obce Vinařice. Studované druhy se společně vyskytují ve střední části jihozápadního svahu na rozsáhlé stráni s rozvinutými společenstvy suchých trávníků. Na území Vinařické hory byly nalezeny celkem tři populace druhu *A. liliago*, největší (stovky jedinců) na části této jižně orientované stráně. Druh *A. ramosum* (tisíce jedinců) je zde hojný po téměř celé jižní stráni. I zde jsou teplomilná společenstva postupně zarůstána keří (např. *Rosa canina*, *Prunus spinosa*).

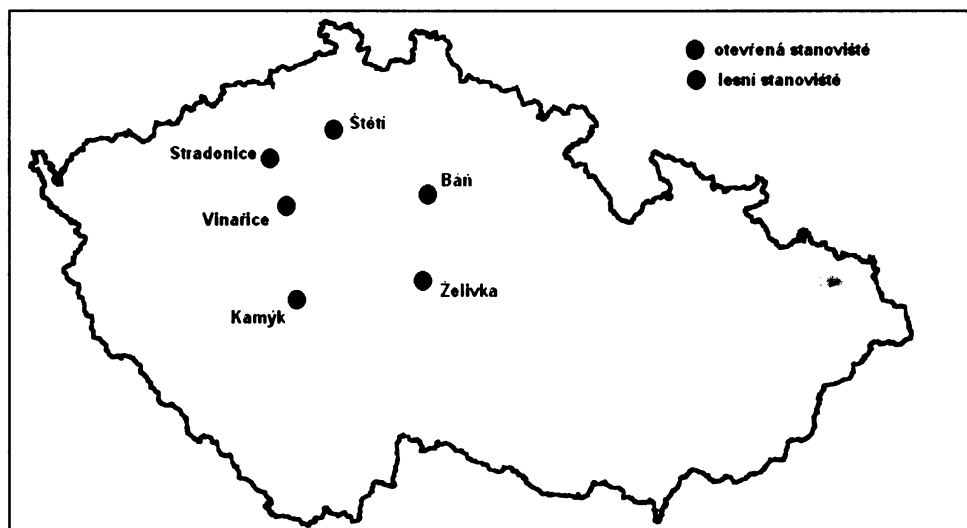
Štětí je další společnou lokalitou. Jedná se o dosti rozvolněný, jihozápadně orientovaný svah v obci Štětí přímo nad železniční tratí Lysá nad Labem – Ústí nad Labem. Na této bílé stráni s teplomilnými společenstvy se oba studované druhy vyskytují v hojném počtu, populace *A. liliago* čítá stovky a populace *A. ramosum* tisíce jedinců.

Pro studium a srovnání populační dynamiky druhu *A. ramosum* na dvou kontrastních typech stanovišť jsem vybrala 3 lesní lokality s jeho výskytem. Dynamiku druhu v těchto lesních stanovištích jsem srovnávala s dynamikou tohoto druhu na třech výše zmíněných otevřených stanovištích se společným výskytem. Vybrané lesní lokality jsou následující:

Stradonice – tato lokalita leží východně od Loun. Jedná se o lesní, jihozápadně orientovaný svah táhnoucí se přímo nad obcí Stradonice, který je pokryt borovým lesem (*Pinus nigra*). *A. ramosum* (tisíce jedinců) se zde roztroušeně vyskytuje po celé vrchní polovině svahu. Níže zde roste i *A. liliago*, ale jen v počtu desítek jedinců.

Kamýk je lokalita nacházející se ve středním Povltaví západně od Sedlčan nedaleko Kamýku nad Vltavou. Jedná se o skalnatý výchoz nad řekou Vltavou porostlý borovým lesem (*Pinus sylvestris*). Populace *A. ramosum* se zde nachází v počtu tisíce jedinců.

Želivka je poslední vybranou lokalitou, která leží v hadcovém území na západním břehu vodní nádrže Švihov (na řece Želivce) za obcí Sedlice. Je to jihovýchodně orientovaný svah pokrytý borovým lesem (*Pinus sylvestris*). *A. ramosum* (tisíce jedinců) zde roste v místech s hlubší půdou.



Obrázek 1: Rozmístění studovaných lokalit.

2.2.2. Základní charakteristiky stanovišť

Na všech studovaných lokalitách jsem určila zeměpisné souřadnice pomocí GPS přístroje a změřila orientaci svahu pomocí buzoly. Sklon terénu jsem odhadla v každém pořízeném fytoocenologickém snímku (viz dále) a hodnoty jsem pro každou lokalitu zprůměrovala.

Tabulka 1: Základní charakteristiky studovaných lokalit – typ stanoviště, zeměpisná poloha, orientace svahu, sklon a zástin (zobrazen aritmetický průměr \pm směrodatná odchylka). AL – *A. liliago*, AR – *A. ramosum*.

název lokality	typ stanoviště a výskyt druhu	zeměpisná poloha	orientace svahu	sklon	zástin
Báň	otevřené AL+AR	N 50°09'35,06" E 15°16'12,58"	216° (JZ)	30°	neměřen
Vinařice	otevřené AL+AR	N 50°10'49,53 " E 14°05'2,7"	222° (JZ)	25°	neměřen
Štětí	otevřené AL+AR	N 50°28'6,16" E 14°23'2,04"	236° (JZ)	30°	neměřen
Stradonice	lesní AR	N 50°22'21,84" E 13°57'56,39"	238° (JZ)	20°	65,2% \pm 1,69
Kamýk	lesní AR	N 49°39'42,98" E 14°15'16,21"	236° (JZ)	20°	59,5% \pm 2,76
Želivka	lesní AR	N 49°41'17,84" E 15°05'55,61"	126° (JV)	20°	65,2% \pm 1,40

2.2.3. Zástin

Na lesních stanovištích jsem v březnu 2007 stanovila zástin pomocí analýzy hemisférové fotografie (Vlasáková 2003). Fotografie jsem pořídila objektivem Sigma 8 mm F4 EX Fish-eye (tzv. rybí oko), což je extrémně širokouhlý objektiv schopný zachytit 180° zorného pole. Pro každou lokalitu jsem nafotila 10 snímků v transektu napříč populací *A. ramosum*. Fotografování probíhalo zásadně v době bez slunečního záření. Fotoaparát jsem pomocí vodováhy nastavila do vodorovné polohy a natočila tak, aby byly všechny snímky shodně orientovány k severu. Použila jsem negativní barevný film Fujicolor ISO 100.

Fotografie jsem analyzovala v programu Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer *et al.* 1999, dále jen GLA). Při fotografování „rybím okem“ dochází k projekci vrchní polokoule do kruhu a tím se obraz deformuje. GLA je schopen z takto deformované projekce zpětně rekonstruovat polokouli a počítat parametry prostředí (Vlasáková 2003). Pro výpočet zástinu je nutné znát různé klimatologické hodnoty, které ovšem nebyly dostupné, proto jsem použila hodnoty přednastavené v programu, jež odpovídají obvyklým hodnotám v mírném pásmu. Jednotlivé dosazované veličiny jsou detailně popsány v manuálu ke GLA. V Tabulce 2 jsou pro příklad uvedeny hodnoty dosazené pro výpočet zástinu na jedné z lokalit.

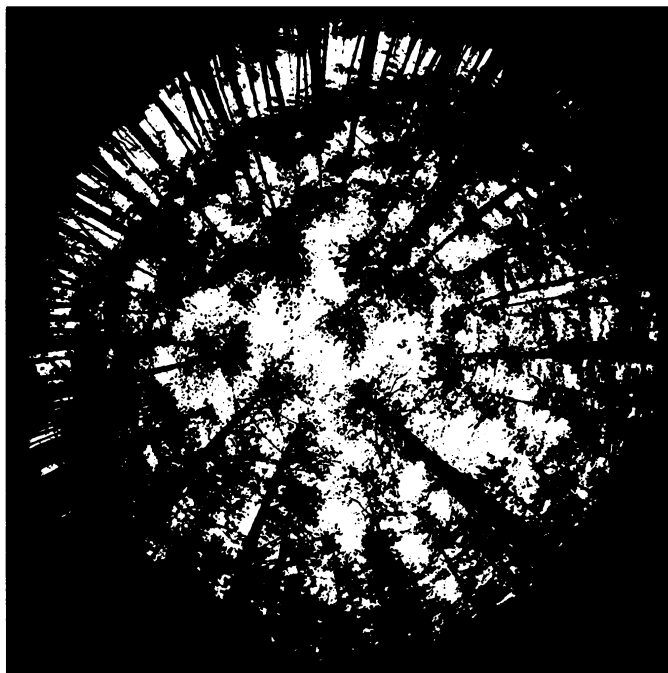
Tabulka 2: Hodnoty dosazené pro výpočet zástinu na lokalitě Stradonice. * označuje hodnoty přednastavené programem (pro lokalitu nebyly dostupné), které odpovídají průměrným hodnotám pro mírný pás.

veličina	dosazované hodnoty
projekce	polární
zeměpisná šířka	N 50°22'22"
zeměpisná délka	E 13°57'56"
nadmořská výška	240 m n.m.
sklon	20°
aspekt	238°
začátek období růstu	1.4.
konec období růstu	31.10.
solární konstanta	1367 W/m ²
jednotky ve výstupu	MJ/m ² ×den
cloudiness index	0,5*
frakce přímých paprsků	0,5*
trans. koef. atmosféry	0,6*

Stručná charakteristika některých veličin (Vlasáková 2003):

- projekce je způsob promítání trojrozměrné polokoule čoučkou do 2D kruhu na filmu
- nadmořská výška odpovídá kótě procházející lokalitou
- začátek a konec období růstu je doba, pro kterou program stanovuje hodnoty
- solární konstanta je množství energie dopadající na povrch atmosféry
- cloudiness index a frakce přímých paprsků specifikují různým způsobem redukci záření při pokrytí oblohy mraky
- transmisní koeficient atmosféry popisuje propustnost atmosféry

Pořízené fotografie jsem v GLA nejprve převedla na černobílé fotografie (Obrázek 2). Z takto upravených fotografií program spočítal procento bílých (nezastíněných) ploch na fotografii a tuto hodnotu označil jako „canopy openness“ (otevřenost zápoje). Odečtením této hodnoty od 100% jsem získala procento zastínění. Pro každou lokalitu jsem po zprůměrování 10 hodnot (10 fotografií na lokalitu) získala jednu hodnotu zástinu.



Obrázek 2: Fotografie zástinu z lokality Stradonice upravená v programu GLA a připravená k analýze. Pozn. GLA analyzuje pouze kruhovou oblast snímku.

2.2.4. Půdní vlastnosti

Půdní analýzy

Jako součást popisu stanovištních podmínek jsem provedla některé analýzy půd ze studovaných lokalit, a to stanovení maximální vodní kapacity a aktivní půdní reakce. Ze základních živin byly v dubnu 2007 Analytickou laboratoří Botanického ústavu AVČR v Průhonicích stanoveny obsah dostupného fosforu a obsah celkového uhlíku a dusíku.

Odběr a příprava vzorků

Pro chemické analýzy (půdní reakce a obsah P, C a N) jsem v říjnu 2006 na studovaných lokalitách pro každou populaci studovaného druhu odebrala 5 vzorků půdy. Vzorky jsem odebírala v transektu napříč populací přibližně z hloubky 10-15 cm (měřeno od povrchu půdy po odstranění vegetačního krytu a nadložního humusu). Odebrané vzorky jsem

vysušila na vzduchu při laboratorní teplotě. Z takto vysušených vzorků jsem pro stanovení půdní reakce a dostupného P připravila 2 mm jemnozem. Připravila jsem také 0.1 mm jemnozem pro elementární analýzu C a N.

V těsné blízkosti každého vzorku odebraného pro chemické analýzy jsem odebrala také jeden vzorek pro stanovení maximální vodní kapacity (tedy opět 5 vzorků na studovanou populaci).

Stanovení maximální vodní kapacity

Stanovení maximální vodní kapacity jako míry dostupnosti vody jsem provedla podle Kubíkové (1970). Vzorky půdy jsem po odstranění vegetačního krytu a nadložního humusu odebírala do tzv. Kopeckého válečků (kovových a zavíčkovatelných) o objemu 100 cm³ a s co nejmenšími otřesy přepravila do laboratoře. Při zachování stejné vertikální orientace jako v půdním těle jsem oboustranně otevřené válečky se vzorky nasýtila ze spodní strany vodou pomocí vlhkého filtračního papíru. Po nasycení (když byl povrch vzorků lesklý) jsem vzorky ve válečkách přenesla spodní stranou na čtyřikrát přeložený suchý filtrační papír, kde jsem je ponechala po dobu jedné hodiny, abych odstranila nenaadherovanou vodu. Po hodině jsem papír vyměnila a vzorky jsem na něm ponechala ještě další hodinu.

Po odsávání jsem válečky se vzorky zvažila, vysušila v sušárně při 110 °C do konstantní hmotnosti a opět zvažila. Maximální vodní kapacitu jsem pak spočítala podle vztahu:

$$MVK_V = (m_N - m_S) / V, \text{ resp. } MVK_M = (m_N - m_S) / m_S$$

MVK_V – maximální vodní kapacita vztažená na objem vzorku

MVK_M – maximální vodní kapacita vztažená na hmotnost suchého vzorku

m_N – hmotnost vzorku nasyceného vodou

m_S – hmotnost vysušeného vzorku

V – objem vzorku, tj. 100 cm³

Stanovení aktivní půdní reakce

U všech vzorků půdy jsem změřila aktivní půdní reakci pH (H₂O) podle Kubíkové (1970). Do 100 ml PE lahvíček jsem navážila 10 g 2 mm jemnozeme a přidala 50 ml deionizované vody. Obsah PE lahvíček jsem třepala po dobu 20 min na třepačce (250 výkyvů/min) a po ustálení jsem získanou suspenzi měřila kombinovanou pH elektrodou

s teplotní korekcí (WTWSenTix 41). Hodnotu pH jsem považovala za stabilní, pokud se po zaokrouhlení na setiny alespoň 30 s neměnila.

Stanovení rostlinám dostupného fosforu

Půdní vzorek (2 mm jemnozem) byl extrahován 1 M roztokem kyselého uhličitanu sodného při pH 8.5 s přidavkem aktivního uhlí pro eliminaci zabarvení způsobeného uvolněním humínových kyselin. Stanovení bylo provedeno fotometrickou metodou podle Olsena založenou na reakci fosforečnanů s molybdenanem amonným při použití reakční směsi s kyselinou sírovou, kyselinou askorbovou a vinanem antimonylo-draselným (Olsen *et al.* 1954). Absorbance vzniklého modrého zabarvení byla měřena UV-vis spektrometrem Unicam UV-400 při 630 nm. Výsledky byly přepočítány na 100 g půdy vysušené při 105°C.

Elementární analýza C a N

Vysušená 0.1 mm jemnozem (navážka 10-30 mg do cínových lodiček) byla automatickým dávkovačem aplikována do spalovací trubice analyzátoru CHN Carlo Erba NC 2500. Zde byl vzorek spálen v proudu čistého kyslíku při teplotě 1020°C, v přítomnosti oxidu chromitého jako katalyzátoru. Vzniklé oxidy uhlíku a dusíku byly po průchodu spalovací trubicí vedeny redukčními trubicemi (Cu, 650°C) do separačních kolon, kde se oddělila voda a oxid uhličitý. Jako nosný plyn bylo použito helium. Obsah separovaných plynů byl stanoven vodivostním detektorem, pro vyhodnocení signálu byl použit software Eager 200 fy CE Instruments. Výsledky byly přepočítány na 100 g půdy vysušené při 105°C.

Zpracování dat

Data získaná z půdních analýz jsem statisticky zpracovala metodou ANOVA s pevnými efekty v programu S-plus 4.6 (MathSoft 1999). Na datech z otevřených stanovišť jsem testovala, zda se chemické složení liší mezi lokalitami a mezi populacemi obou studovaných druhů. Přesněji jsem testovala, jak závisí chemismus na přítomnosti daného druhu (tj. efekt druhu), lokalitě (efekt lokality) a na jejich vzájemné interakci. U dat týkajících se populací *A. ramosum* jsem zjišťovala rozdílnosti v chemickém složení mezi oběma typy stanovišť (otevřené, lesní) a mezi jednotlivými lokalitami v rámci typu stanoviště. Rozdíly v chemismu mezi jednotlivými lokalitami a populacemi jsem graficky znázornila v programu CANOCO for Windows 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002) pomocí PCA analýzy všech 45 půdních vzorků (9 populací × 5 vzorků) s tzv. standardizací přes druhy – kde ovšem místo druhů vystupují jednotlivé chemické vlastnosti.

2.2.5. Vegetační složení

Sběr vlastních fytoocenologických snímků

Na každé studované lokalitě jsem pro každou populaci studovaného druhu provedla vždy 3 reprezentativní fytoocenologické snímky o velikosti 2×2 m a k odhadnutí pokryvnosti druhů přítomných ve snímku jsem použila Braun-Blanquetovu stupnici (7-člennou). Snímky jsem zaznamenávala v září během let 2005-2007. Pro každý snímek jsem odhadla sklon terénu. Stejnou velikost snímků (2×2 m) u otevřených i lesních stanovišť jsem zvolila z důvodu lepšího srovnání vegetačního složení mezi studovanými lokalitami. Z celkem 27 fytoocenologických snímků (přehled snímků viz Příloha 7) jsem pak v programu CANOCO for Windows 4.5 provedla PCA analýzu vegetačního složení, abych zjistila vegetační rozdíly mezi jednotlivými lokalitami a populacemi.

2.3. Populační dynamika

2.3.1. Sběr dat

Značení jedinců a měření růstových parametrů

Na studovaných lokalitách jsem kompletní životní cyklus obou druhů popisovala na základě značení a sledování osudu označených jedinců v trvalých plochách.

Sledování populační dynamiky jsem zahájila v roce 2006, kdy jsem v každé studované populaci v době květu obou druhů označila minimálně 150 jedinců za pomoci plechových štítků umístěných na jednotlivé jedince. Jedince jsem označila v pěti trvalých plochách rovnoměrně rozmístěných v populaci. Plochy jsem dělala tak velké, abych v každé ploše označila minimálně 30 jedinců a aby byli v každé ploše označeni všichni jedinci. Takový způsob značení jsem provedla za účelem zjištění míry klonálního růstu obou druhů.

Na každém označeném jedinci jsem změřila jeho růstové parametry, a to celkový počet listů, délku nejdelšího listu a délku lodyhy (pokud rostlina kvetla). Následující vegetační sezónu 2007 jsem označené jedince v trvalých plochách znovu vyhledala a přeměřila jejich růstové parametry. Zároveň jsem v plochách označila a změřila nově vzešlé jedince (semenáče i ramety).

Klíčivost studovaných druhů

K popisu celého životního cyklu druhu je kromě parametrů dospělých rostlin nutné znát i parametry klíčení semen a přežívání semenáčů. Proto jsem na studovaných lokalitách provedla následující výsevní pokus.

V listopadu 2006 jsem semena obou druhů pocházející ze studovaných lokalit vysela zpět na domácí lokality. Od každého druhu jsem vysela 10×50 semen na předem vytyčené výsevné plochy (10 ploch o velikosti 25×25 cm), z nichž každá měla vedle sebe stejně velkou plochu kontrolní (neosetou). Během jara 2007 jsem pak na osetých i kontrolních plochách spočítala vzešlé semenáče. Odečtením počtu semenáčů vzešlých na obou typech ploch od sebe jsem získala informaci o klíčivosti semen studovaných druhů.

V roce 2007 jsem alespoň 30 semenáčů (pokud to bylo možné) vzešlých na výsevných plochách označila štítkem podobně jako v trvalých plochách. Na jaře 2008 jsem pak tyto rostlinky ve výsevných plochách znovu vyhledala, změřila jejich růstové parametry a zjistila tak, kolik jich do sezóny 2008 přežilo. Klíčivost semen v r. 2007 pro jednotlivé populace znázorňuje Tabulka 3. Pro populace *A. ramosum* ze Štětí, Kamýku a Želivky byla v r. 2007 klíčivost nulová.

Na výsevných plochách jsem na jaře 2008 též zjišťovala dokličování semen vysetých v r. 2006.

Přežívání v semenné bance

Pro zjištění přežívání semen v semenné bance (neboli schopnosti semen klíčit ještě po určitém čase – např. po roce) jsem v listopadu 2006 provedla pokus s monofilovými sáčky. Od každého druhu jsem 3×50 semen umístěných v monofilových sáčcích zakopala na studovaných lokalitách asi 5 cm pod povrch půdy. Monofilové sáčky jsem v půdě ponechala po dobu 1 roku.

Ve stejnou dobu, jako jsem zakopala monofilové sáčky na lokalitách, jsem umístila 3×50 semen pocházejících ze studovaných populací na Petriho misky s perlitem a umístila je nejprve do ledničky (z důvodu fyziologické dormance obou druhů) a po 2 měsících do klimaboxu, kde jsem je ponechala klíčit po dobu 1 roku. Tento pokus s Petriho miskami sloužil jako kontrola pro pokus s monofilovými sáčky.

Během doby ponechání semen v monofilových sáčcích jsem sledovala klíčivost semen na Petriho miskách. Ta však byla i přes vyzkoušení různých metod na podporu klíčení (poškrábání povrchu semen, polití 0.05% roztokem kyseliny giberelové) velmi nízká, ačkoliv semena vypadala „zdravě“ a na miskách nehnla.

V listopadu 2007 (po 1 roce) jsem vyjmula jak semena z monofilových sáčků z půdy, tak i semena z Petriho misek. Neshnilá semena jsem pak rozpůlila žiletkou a půlky semen obarvila v 0.1% roztoku tetrazolia, abych zjistila, zda jsou embrya semen živá (respirující embrya se v tetrazoliu barví do fialova). Nakonec jsem pro každou populaci spočítala, jaké %

z živých semen na Petriho miskách tvoří živá semena z monofilových sáčků. Toto číslo pak představuje % přežitých semen po 1 roce v semenné bance. Přežívání v semenné bance pro každou populaci ukazuje Tabulka 3.

Produkce semen

Pro detailní popis populační dynamiky studovaných druhů je také nezbytná informace o produkci semen na rostlinu. Produkci obou studovaných druhů jsem pro každou populaci spočítala tak, že jsem v době zralosti tobolek obou druhů z každé populace odebrala semena od 20 náhodně vybraných rostlin a spočítala průměrný počet zdravých semen na 1 rostlinu (Tabulka 3).

Tabulka 3: Přehled klíčivosti v r. 2007 (v %), přežívání semen v semenné bance (procento živých semen po 1 roce) a průměrná produkce semen (ks) na 1 rostlinu pro každou studovanou populaci. AL – *A. liliago*, AR – *A. ramosum*.

č. pop.	stanoviště	populace	klíčivost 07 (%)	přežívání (%)	produkce (ks)
1	otevřené	AL-Báň	12.2	63.4	19.6
2	otevřené	AL-Vinařice	22	45.8	2.3
3	otevřené	AL-Štětí	20.8	64.5	7.2
4	otevřené	AR-Báň	8.2	2.2	7.3
5	otevřené	AR-Vinařice	20.4	8	6.4
6	otevřené	AR-Štětí	0	65.2	16
7	lesní	AR-Stradonice	5.8	39	1.7
8	lesní	AR-Kamýk	0	61.4	10.3
9	lesní	AR-Želivka	0	55.2	1.8

2.3.2. Metody zpracování demografických dat

Přechodové matice

Sebraná demografická data o jedincích a údaje o produkci a klíčivosti semen studovaných druhů jsem použila k sestrojení tzv. populačních projekčních matic (též nazývaných přechodových) (Caswell 1989). Přechodové matice se využívají při modelování velikostně nebo věkově strukturovaných populací a výhoda této metody spočívá v tom, že umožňují údaje o jednotlivých fázích životního cyklu druhu (které se často studují odděleně) propojit. Tím umožní detailně popsat populační dynamiku daného druhu a předpovědět chování populace do budoucnosti (Herben & Münzbergová 2002).

Maticový populační model lze popsat vztahem

$$\mathbf{A} \mathbf{x} (t) = \mathbf{x} (t+1),$$

který popisuje dynamiku populace sestávající z i ($= j$) životních fází. \mathbf{A} představuje přechodovou matici s i řádky a j sloupci obsahující maticový prvek a_{ij} , který definuje

pravděpodobnost přechodu z populační fáze dané sloupcem j do fáze dané řádkem i během časového intervalu (z t do $t+1$). Sloupcový vektor $x(t)$ udává počet jedinců v každé životní fázi v čase t (Ehrlén 1994).

K sestrojení přechodové matice je nejprve nutné sledované jedince vhodně rozdělit do několika skupin tak, aby si jedinci uvnitř každé skupiny byli v něčem podobní, např. svou šancí vyrůst či zplodit potomka. Nejčastěji se jedinci klasifikují podle velikosti nebo podle životních fází. Pomocí dat sebraných v terénu pak mohou být kvantifikovány přechodové pravděpodobnosti, s nimiž jedinci každé skupiny za určitý časový interval vyrostou, zplodí potomka nebo odumřou. Sestrojenou přechodovou matici je pak možné určitými postupy analyzovat a (i) zjistit, zda je stávající struktura populace stabilní či nikoli, (ii) stanovit populační růstovou rychlost (λ), (iii) zjistit, které demografické procesy jsou pro růst populace důležité a jak jsou důležité, (iv) udělat predikci vývoje populace po delší časový interval (Herben & Münzbergová 2002).

Analýza elasticity a LTRE

Mezi nejčastější analýzy přechodových matic (a které jsem k popisu populační dynamiky studovaných druhů použila – viz dále), patří analýza elasticity a LTRE analýza. Pomocí analýzy elasticity (neboli prospektivní analýzy, Caswell 2000) lze zjistit význam jednotlivých prvků (demografických parametrů) matice pro populační růst. Jde o to zjistit, jaký vliv bude mít potenciální změna toho či onoho parametru matice na očekávanou rychlost populačního růstu. To umožní nalézt takový prvek matice, který nejkritičtěji ovlivňuje chování populace (tzn. jehož malá změna, ve srovnání s ostatními prvky, povede k největší změně chování populace) (de Kroon *et al.* 2000, Herben & Münzbergová 2002).

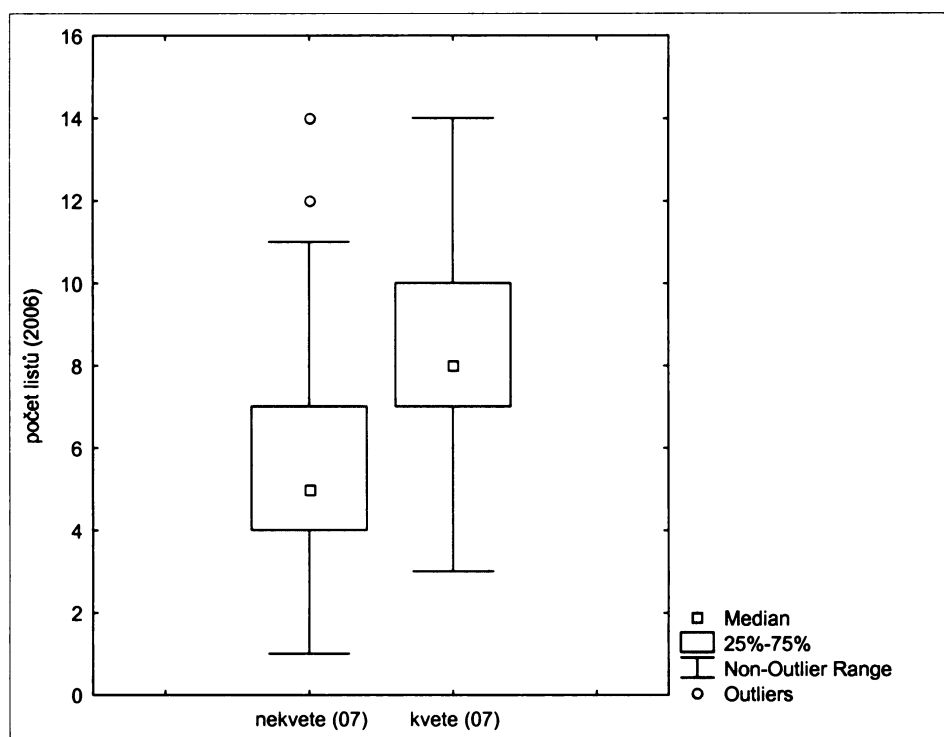
Analýza LTRE (life-table response experiments), nazývaná také retrospektivní analýza (Caswell 2000), umožňuje zkoumat, jak vliv určitého faktoru (např. typu stanoviště) na jednotlivé demografické parametry studovaného druhu přispívá k celkovému vlivu na populační růstovou rychlost (λ) (Grant 1998, Brys *et al.* 2004), resp. které faktorem ovlivněné parametry přispívají k pozorované změně λ nejvíce. Narozdíl od analýzy elasticity zkoumá LTRE skutečné změny parametrů a jejich vliv na skutečnou variabilitu matice.

2.3.3. Populační dynamika studovaných druhů

Klasifikace jedinců

Sledované jedince jsem klasifikovala do následujících životních fází: semenáč, malá vegetativní rostlina (méně jak 7 listů), velká vegetativní rostlina (7 a více listů) a kvetoucí

rostlina. Kritérium pro rozdělení malých a velkých vegetativních rostlin jsem získala tak, že jsem v programu S-plus 4.6 (MathSoft 1999) provedla metodou ANOVA analýzu závislosti počtu listů nekvetoucích jedinců v r. 2006 (ze všech populací dohromady) na jejich kvetení či nekvetení v r. 2007 (Graf 1). Na základě této analýzy tak bylo možné dobře oddělit malé a velké vegetativní rostliny podle počtu vytvořených listů (jak bylo již zmíněno výše).



Graf 1: Závislost počtu listů nekvetoucích jedinců v r. 2006 na jejich nekvetení/kvetení v r. 2007. Grafy zobrazují medián, horní a dolní kvartil, minimum a maximum. Jako hraniční hodnotu pro klasifikování mezi malými a velkými vegetativními rostlinami jsem zvolila hodnotu dolního kvartilu box-plotu znázorňujícího počet listů kvetoucích rostlin (tedy druhého).

Analýza primárních dat

Než jsem začala zjišťovat vliv druhu a prostředí na celý životní cyklus studovaných druhů, provedla jsem nejprve několik jednoduchých analýz primárních dat, abych zjistila, jaký efekt má druh a prostředí na některé jednotlivé fáze a přechody životního cyklu, a to na klíčivost semenáčů, pravděpodobnost kvetení rostlin v dalším roce či přežití rostlin do dalšího roku. Testovala a porovnávala jsem vždy 2 populační typy, a to *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť a dále *A. ramosum* z otevřených a lesních stanovišť.

K otestování vlivu druhu a prostředí na klíčivost semenáčů jsem použila metodu ANOVA. Testovala jsem také efekt jednotlivých lokalit v rámci každého druhu a prostředí. Analýzy jsem prováděla opět v programu S-plus 4.6.

Vliv druhu a prostředí na pravděpodobnost kvetení a přežívání jsem testovala pomocí logistické regrese. Opět jsem testovala vliv jednotlivých lokalit v rámci druhu a prostředí. Vzhledem k tomu, že jsem testovala data o jedincích různých velikostních kategorií, zjišťovala jsem také vliv předchozí fáze životního cyklu. Nakonec jsem testovala i vzájemné interakce, a to interakci druhu či prostředí s předchozí fází životního cyklu a dále interakci lokalit v rámci druhu či prostředí s předchozí fází životního cyklu.

Vzhledem k tomu, že jsem v těchto testech k porovnání vždy 2 typů populací použila dvakrát stejná data o populacích *A. ramosum* z otevřených stanovišť, nebyly tyto testy plně nezávislé (stejně tomu tak bylo i u dalších analýz uvedených dále). Snižila jsem proto hladinu signifikance alfa z obvyklých 5% na 2.5%.

Sestrojení přechodových matic

Kromě výše zmíněných 4 životních fází jsem z důvodu velkého procenta přežívání semen obou druhů v semenné bance musela zahrnout semena jako další samostatnou fázi životního cyklu. Pak již bylo možné sestrojít pro každou populaci přechodovou matici o 5 životních fázích.

Kromě přechodových pravděpodobností mezi jednotlivými fázemi životního cyklu jsem k sestrojení matic též použila údaje o klíčivosti semen, přežívání semen v semenné bance, produkci semen na rostlinu a dokličování. Do matic jsem také zahrнула klonální růst* (viz Poznámka), proto jsou některé přechody vyšší než 1.

U všech sestrojených matic jsem použila v přechodu semenáč-malá vegetativní rostlina údaje o přežívání semenáčů z přechodového roku 2007-2008 (místo 2006-2007 jako u ostatních přechodů). Je to z toho důvodu, že jsem při značení rostlin v r. 2006 v pokročilé vegetační sezóně nemohla dobře rozeznat semenáč od malé vegetativní rostliny a tudíž jsem v r. 2007 nemohla informaci o přežívání semenáčů zjistit. Pro lesní lokalitu Kamýk jsem navíc tento přechod musela nahradit průměrem z přežívání semenáčů dvou ostatních lesních

* **Poznámka:** Klonální růst jsem do matic zahrнула následujícím způsobem – Protože jsem neznala pravděpodobnost vytvoření nové ramety malou vegetativní, velkou vegetativní a kvetoucí rostlinou, předpokládala jsem, že malá vegetativní rameta může být potomek malé vegetativní, velké vegetativní i kvetoucí rostliny, velká vegetativní rameta může být potomek velké vegetativní i kvetoucí rostliny a kvetoucí rameta může být potomek pouze kvetoucí ramety. Počet nových ramet každého typu jsem pak vydělila počtem potenciálních rodičů a získala tak pravděpodobnost vytvoření nové klonální ramety rostlinou každé velikostní kategorie. Tato čísla (viz Příloha 3) jsem pak přičetla k přechodovým pravděpodobnostem vytvořené matice.

populací Stradonice a Želivka, neboť jsem pro Kamýk z důvodu nulové klíčivosti a nepřítomnosti semenáčů v trvalých plochách v r. 2007 tuto informaci o přežívání neměla.

Přehled sestrojených matic používaných v analýzách a matice, ve kterých je uvedena pouze přičítaná klonalita, jsou pro každou studovanou populaci uvedeny v Přílohách 2 a 3.

Analýzy sestrojených matic

Všechny analýzy přechodových matic jsem prováděla v programu MATLAB 5.3 (Gockenbach 1999). Spočítala jsem:

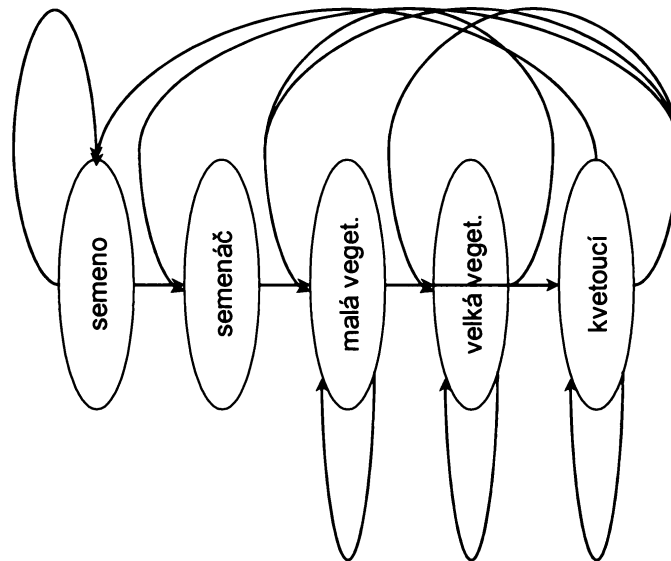
- 1) populační růstovou rychlost (λ) a elasticity jednotlivých přechodů pro každou studovanou populaci
- 2) populační růstovou rychlost a elasticity přechodů pro 3 typy studovaných populací: *A. liliago* z otevřených stanovišť, *A. ramosum* z otevřených stanovišť a *A. ramosum* z lesních stanovišť
- 3) 95% konfidenční intervaly populačních růstových rychlostí a elasticit jak pro všech 9 populací, tak pro 3 výše zmíněné populační typy
- 4) LTRE analýzu pro 3 typy populací

Stanovení populační růstové rychlosti a elasticit pro 3 populační typy jsem provedla pomocí stochastických simulací (de Kroon et al. 2000), které umožňují zkombinovat více matic (v mém případě 3) najednou. K výpočtu byl použit skript „stoch2“ (web 2) a pro každou matici bylo spočítáno 10 000 replikací.

Protože jsou pravděpodobnosti jednotlivých přechodů mezi fázemi životního cyklu počítány pouze na základě omezeného počtu jedinců, je odhadnutá λ zatížená chybou. Z tohoto důvodu jsem pro λ a elasticity spočítala 95% konfidenční intervaly pomocí bootstrapů (Alvarez-Buylla et Slatkin 1994). Pro výpočet konfidenčních intervalů jsem použila skript „boot6“ (web 2).

V rámci LTRE analýzy jsem zjišťovala, jakým způsobem vliv daného druhu (*A. liliago/A. ramosum*) či prostředí (otevřené/lesní) na jednotlivé parametry matice přispívá k pozorovaným rozdílům v populačních růstových rychlostech mezi sledovanými populačními typy. Pro tento účel jsem mezi sebou porovnávala vždy sadu matic pro 2 typy populací, a to pro *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť a dále pro *A. ramosum* otevřených a lesních stanovišť. Stejně jako u analýz primárních dat jsem hladinu signifikance alfa snížila z obvyklých 5% na 2.5%.

Kromě výše zmíněných analýz prováděných v programu MATLAB 5.3 jsem pomocí programu Pop Tools 2.6 (web 2) nakreslila grafy životních cyklů pro 3 sledované typy populací (Graf 2 a Graf 8 A, B, C).



Graf 2: Příklad grafu životního cyklu druhu *A. liliago* nebo *A. ramosum* (všechny studované populace mají stejnou strukturu životního cyklu).

2.4. Růstová dynamika a plasticita

2.4.1. Metoda reciprokých transplantací

Ke sledování růstové dynamiky a plasticity studovaných druhů jsem použila metodu reciprokých transplantací (Briggs & Walters 2001), která spočívá v přesazování a pěstování jedinců každé lokální populace studovaného druhu na lokalitách všech ostatních populací včetně své „domácí“. Míra přežívání a růstové parametry změřené během pokusu na transplantovaných jedincích každé lokální populace se pak porovnávají mezi „domácími“ a „imigrantskými“ populacemi uvnitř každé testované lokality/stanoviště.

Pokud jsou koreláty fitness lokální populace na její „domácí“ lokalitě vyšší než u populací pocházejících z jiných lokalit, pak se u ní jedná o lokální adaptaci (Kawecki & Ebert 2004). Pokud se ale zjistí, že jsou jedinci jednotlivých lokálních populací daného druhu transplantovaní na cizí (nepůvodní) lokalitu/stanoviště schopni se změněným podmínkám přizpůsobit, nebo dokonce v nových podmínkách zvýšit koreláty fitness (např. dosáhnout většího vzrůstu či dříve vykvést), lze o tomto druhu tvrdit, že je plastický.

Transplantace a sledování jedinců přímo v terénu je poměrně náročné, proto se tyto přesazovací pokusy často provádí v experimentálních podmínkách (Montalvo & Ellstrand

2000, Weinig 2000, Kawecki & Ebert 2004), kde se simulují hlavní rozdíly mezi stanovištními podmínkami lokalit (typ půdy, vlhkost, zástin apod.).

2.4.2. Transplantační pokus se studovanými druhy

Výsev semen

Na podzim r. 2006 (po dozrání semen obou druhů) jsem z každé studované populace (celkem 9) odebrala semena od 10 náhodně vybraných rostlin. Sebraná semena jsem v listopadu téhož roku vysela v experimentální zahradě BÚ AVČR v Průhonicích na půdu z každé studované lokality (kterých je celkem 6). Semena jsem vysela po 3-9 kusech do 1 litrových plastových květináčů naplněných půdou, kterou jsem nejprve prosela, abych odstranila velké kameny a kořeny. V tomto pokusu bylo tedy celkem 540 květináčů: 9 populací × 6 lokalit × 10 opakování (semena od 10 rostlin z každé populace).

Na jaře r. 2007 po vyklíčení semenáčů jsem v každém květináči ponechala růst jen jednu rostlinu a tyto rostliny jsem dále sledovala. Celkem jsem v pokusu sledovala 519 rostlin, neboť ve 21 květináčích (z celkem 540) ze zasetých semen nevyrostla za celou dobu ani jedna rostlina.

Simulace stanovištních podmínek

Pro vytvoření většího kontrastu mezi stanovištními podmínkami studovaných lokalit jsem na jaře r. 2007 květináče s půdou z otevřených stanovišť umístila do prostoru v experimentální zahradě, kde dochází jen k občasnému zavlažování rostlin. Naopak květináče s půdou z lesních stanovišť jsem ponechala v prostoru, ve kterém dochází k pravidelnému zavlažování. Navíc jsem tuto polovinu květináčů zastínila speciální textilií (viz dále). Vytvořila jsem tak dvě odlišná prostředí – zastíněné a vlhčí (simulace lesního stanoviště) vs. exponované a sušší (otevřená stanoviště).

Speciální stínící textilii jsem vybrala podle stanoveného zástinu na lesních stanovištích (stanovené hodnoty zástinu viz Tabulka 1). Při výběru vhodné textilie jsem musela nejprve uvažovat, zda stromy na lesních stanovištích (*P. nigra* a *P. sylvestris*) nemění poměr krátko- a dlouhovlnného záření (Rd/Fr). Na základě dat o vlivu *P. sylvestris* na poměr Rd/Fr (Hadincová & Skálová, unpubl. data) jsem však tuto možnost vyloučila, neboť z dat jasně vyplývá, že *P. sylvestris* tento poměr neovlivňuje. Data k *Pinus nigra* jsem sice k dispozici neměla, ale předpokládala jsem, že se bude chovat podobně jako *P. sylvestris*. Na stínění jsem tedy použila tmavě zelenou rašlovinu se 70% zastíněním, která poměr Rd/Fr také nemění.

Rašlovinu jsem připevnila na kovovou konstrukci (90×130×380 cm) a touto konstrukcí jsem květináče zakryla.

Sledování vzešlých jedinců

V červenci r. 2007 (v době květu obou druhů) jsem u všech rostlin v květináčích změřila jejich růstové parametry, a to počet listů a délku nejdelšího listu. V červenci r. 2008 jsem měření rostlin zopakovala a navíc jsem si zaznamenala informaci, zda rostlina kvetla. Všechny rostliny jsem tedy během transplantačního pokusu změřila dvakrát. Z celkem 519 sledovaných rostlin nepřežilo do druhé sezóny 2008 7 rostlin.

Analýzy sebraných dat

Růstovou dynamiku a plasticitu jsem porovnávala vždy mezi dvěma typy populací, a to opět mezi *A. liliago* a *A. ramosum* otevřenými a *A. ramosum* otevřenými a lesními. Hladinu alfa jsem opět snížila na 2.5%.

Nejprve jsem porovnávala, jak se od sebe populační typy liší v počtu vytvořených listů a v celkové biomase (počet listů × délka nejdelšího listu) v závislosti na typu prostředí, ve kterém jsou pěstovány, tedy v otevřeném (ve 3 půdách z otevřených stanovišť) a lesním prostředí (3 půdy z lesních stanovišť). Tuto závislost jsem testovala zvlášť pro čas 1 (červenec 07) a čas 2 (červenec 08). Analýzy jsem provedla v programu S-plus 4.6 pomocí zobecněných lineárních modelů s gama rozdělením a zjišťovala jsem, jak se od sebe liší typ populace, prostředí, jednotlivé populace v rámci typu populace a dále jsem zjišťovala interakci typu populace a prostředí a interakci prostředí a jednotlivých populací v rámci typu populace.

Dále jsem pro dva populační typy *A. ramosum* otevřené a lesní zjišťovala, jak se od sebe tyto typy liší v počtu rostlin, které v čase 2 vykvetly, v závislosti na typu prostředí (testovala jsem pouze *A. ramosum*, neboť ze tří pěstovaných populací *A. liliago* vykvetla pouze jediná rostlina). Tuto závislost jsem testovala pomocí logistické regrese a opět jsem zjišťovala, zda se od sebe liší typ populace, prostředí, jednotlivé populace v rámci typu a zda jsou průkazné příslušné interakce.

3. Výsledky

3.1. Stanovištní podmínky studovaných lokalit

3.1.1. Základní charakteristiky stanovišť

Výsledky měření sklonu, orientace svahu, zeměpisné polohy a zástinu na studovaných lokalitách shrnuje Tabulka 1 v kapitole 2.2.2.. Studované druhy se na lokalitách vyskytují na svazích s jihozápadní expozicí, výjimkou je pouze lokalita Želivka, kde se *A. ramosum* vyskytuje na jihovýchodním svahu. Všechny lesní lokality mají shodný sklon svahu, který je mírnější oproti otevřeným stanovištím, kde se sklon pohybuje od 25° do 30°. Co se týče zástinu, lesní lokality se od sebe příliš neliší. Zastínění populací *A. ramosum* se pohybuje zhruba mezi 60-65%. Nejmenší hodnotu zástinu 59.5% jsem stanovila na lokalitě Kamýk.

3.1.2. Půdní vlastnosti

V rámci půdních analýz jsem analyzovala celkem 45 vzorků (5 vzorků pro každou studovanou populaci). Rozdíly v chemismu mezi jednotlivými lokalitami a populacemi znázorňuje Graf 3. V Příloze 1 jsou uvedeny výsledky jednotlivých měření a analýz chemických vlastností pro všech 45 vzorků.

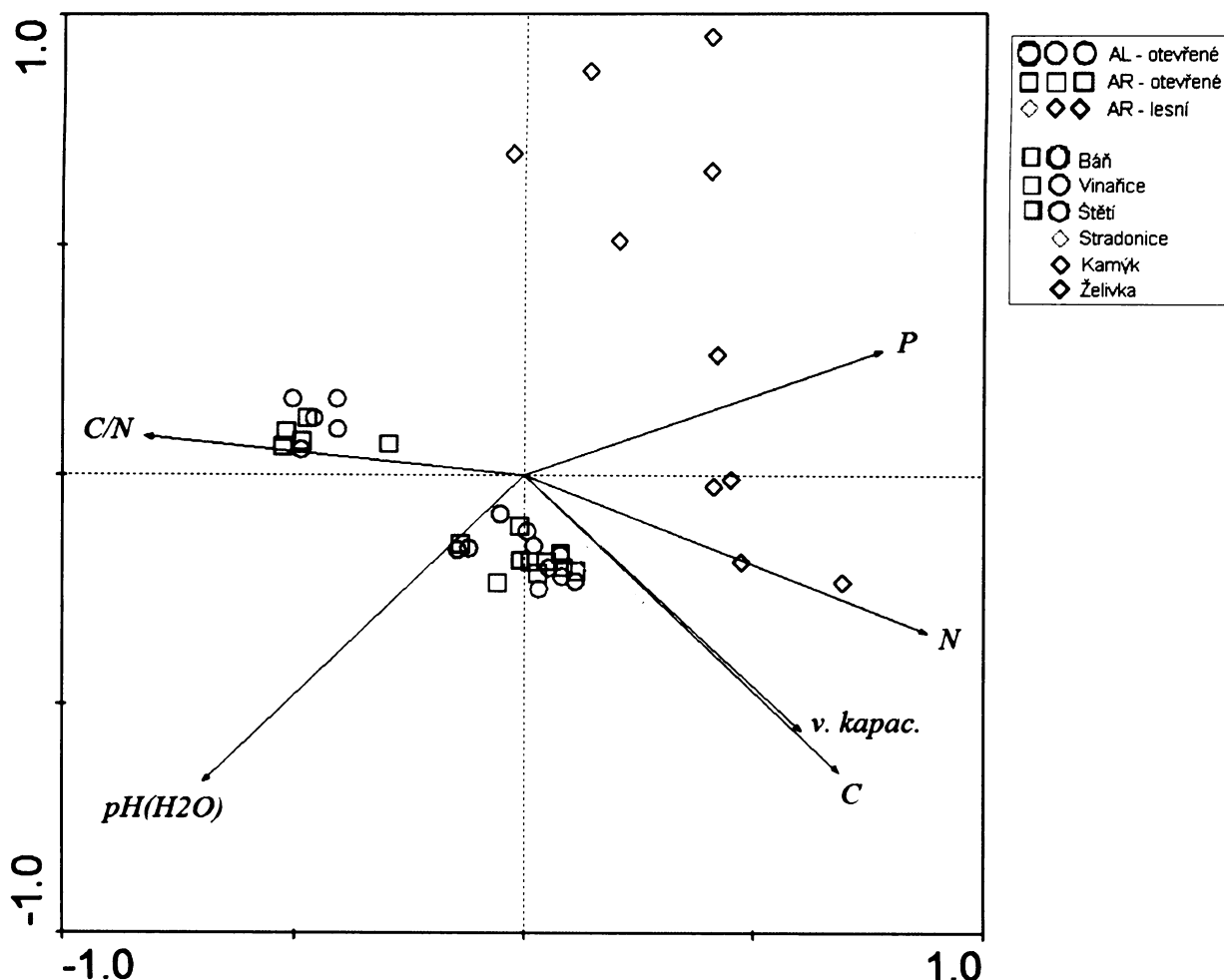
Půdní reakce

Hodnoty aktivního pH (H₂O) půd ze studovaných lokalit se pohybovaly mezi hodnotami 5.33-8.64. Nejnižší hodnoty pH (H₂O) jsem naměřila u lesních lokalit Kamýk a Želivka, kde bylo pH slabě kyselé až kyselé. Půdy z ostatních lokalit byly alkalické. Na otevřených stanovištích se hodnota pH (H₂O) průkazně lišila mezi jednotlivými lokalitami ($p < 0.001$), avšak mezi studovanými druhy rozdíl průkazný nebyl. Byla průkazná také interakce mezi druhem a lokalitou ($p = 0.036$). V populacích *A. ramosum* se hodnota pH (H₂O) lišila jak mezi otevřenými a lesními stanovišti, tak mezi lokalitami uvnitř každého typu stanoviště ($p < 0.001$).

Dostupný fosfor

Půdy ze studovaných lokalit měly velmi nízký obsah rostlinám dostupného fosforu, který se pohyboval v rozmezí 3.95-10.18 mg P/kg, drtivá většina vzorků měla hodnoty pod hranici senzitivity (<10 mg P/kg). Na otevřených stanovištích se množství fosforu průkazně lišilo jen mezi jednotlivými lokalitami ($p = 0.003$). V rámci populací *A. ramosum* byl obsah

fosforu v půdách z lesních stanovišť průkazně vyšší než v půdách z otevřených stanovišť ($p < 0.001$), mezi lokalitami v rámci stanovišť se však obsah fosforu průkazně nelišil.



Graf 3: PCA analýza půdních vlastností studovaných lokalit (chemie a vzorky dohromady). 1. osa vysvětlila 54.3%, 2. osa 27.3% celkové variability. Pozn. k legendě: tvarově odlišené 3 typy populací, barevně odlišených 6 studovaných lokalit.

Obsah C a N a poměr C/N

Procentuální obsah C se v půdách ze studovaných lokalit pohyboval v rozmezí 1.66-11.80%. Všechny 3 lesní lokality a 2 otevřené lokality Báň a Vinařice spadají do kategorie humózních půd, lokalita Štětí do kategorie mírně humózních půd (Kubíková 1970). Procentuální obsah N byl mezi 0.04-0.74%, jedná se tedy o půdy spíše s nízkým podílem organických látek. Poměr C/N se pohyboval mezi 11.88-114.02.

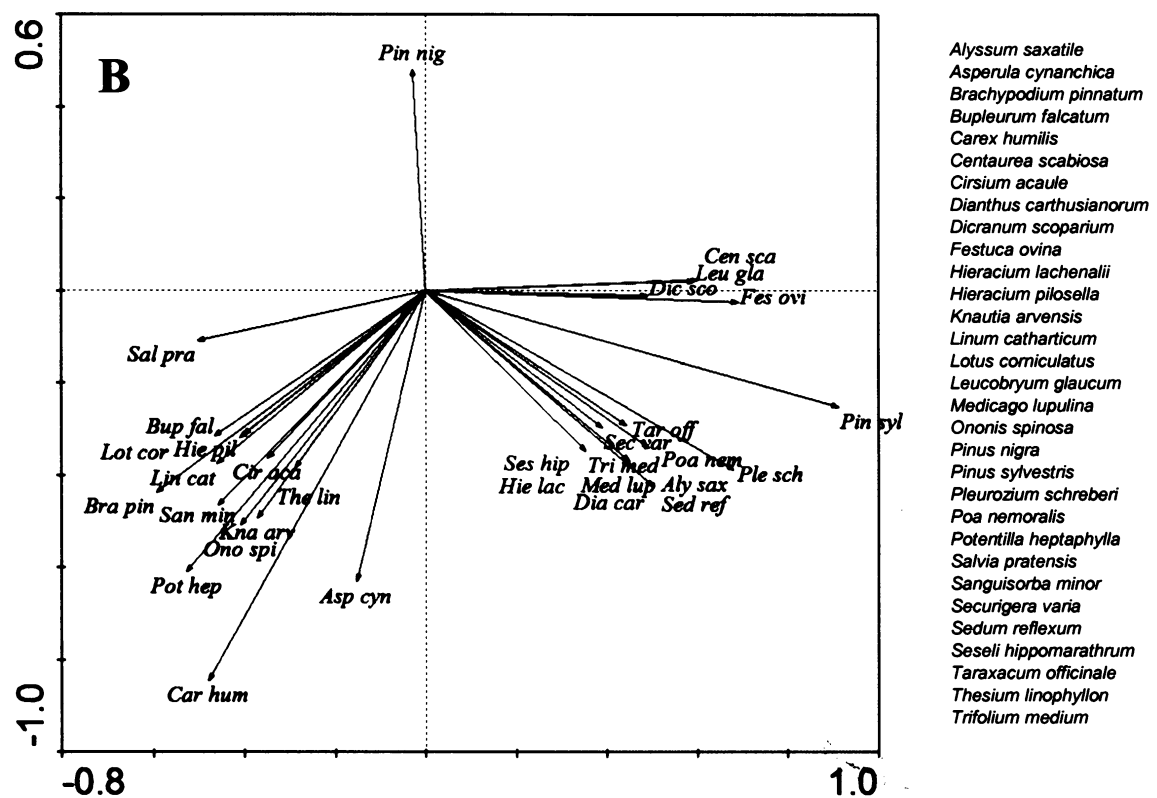
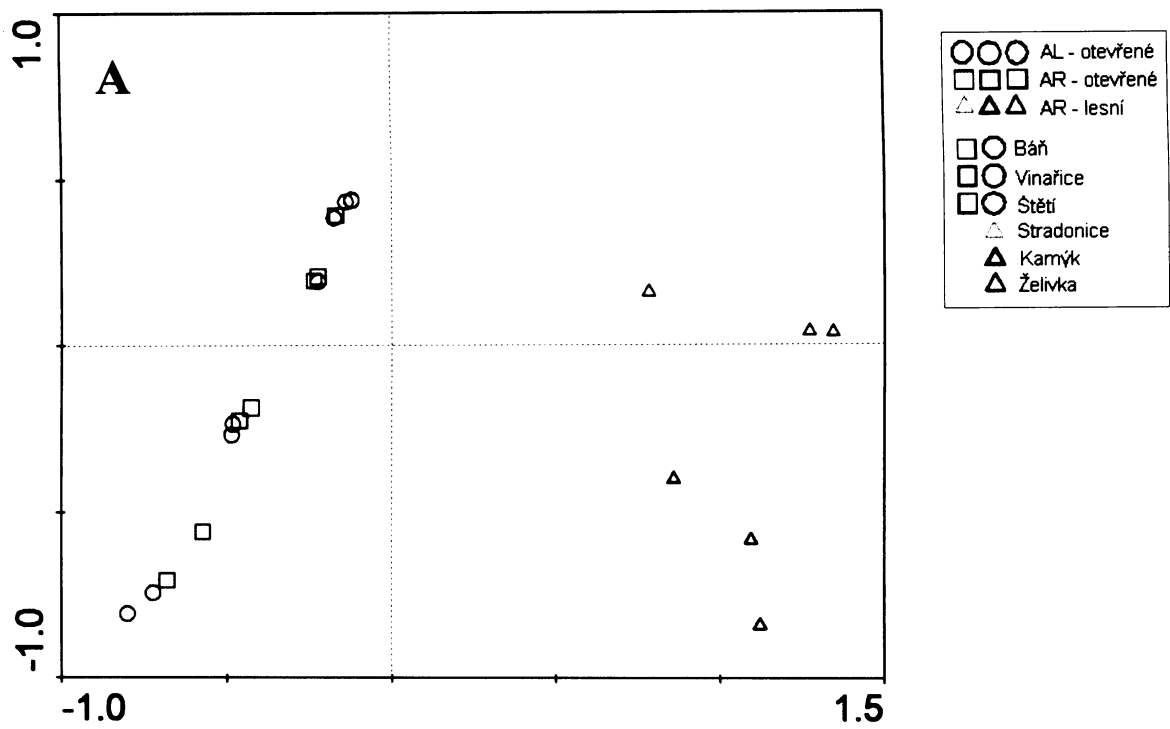
Obsah C, N a poměr C/N se na otevřených stanovištích průkazně lišil jen mezi jednotlivými lokalitami (u všech $p < 0.001$), mezi studovanými populacemi na společných (otevřených) lokalitách se však chemické složení půdy nelišilo. V populacích *A. ramosum* byly rozdíly v obsahu uhlíku, dusíku a poměru C/N průkazné jak mezi otevřenými a lesními stanovišti (u všech $p < 0.001$), tak mezi lokalitami uvnitř každého typu stanoviště (u všech $p < 0.001$). Půdy z lesních stanovišť obsahovaly oproti půdám z otevřených stanovišť více dusíku (nejvíce lokalita Želivka). Největší poměr C/N oproti všem ostatním lokalitám a tudíž nejméně kvalitní humus měla půda z lokality Štětí.

Maximální vodní kapacita

Hodnoty maximální vodní kapacity půd se pohybovaly v rozmezí 19.03-52.84% (podle vodní kapacity vypočtené v objemových procentech, Kubíková 1970). Půdy ze studovaných lokalit tak spadají do kategorie půd středně až silně vododržných, výjimkou je lokalita Želivka, jejíž půda spadá do kategorie silně až velmi silně vododržných půd. Na otevřených stanovištích se maximální vodní kapacita průkazně lišila opět jen mezi jednotlivými lokalitami ($p < 0.001$). Co se týče populací *A. ramosum*, vodní kapacita se tentokrát mezi otevřenými a lesními stanovišti nelišila. Rozdíly jsou však mezi lokalitami v rámci typu stanoviště ($p < 0.001$).

3.1.3. Vegetační složení

Výsledky PCA analýzy 27 fytoecologických snímků ukazují Grafy 4A, 4B. Z Grafu 4A je patrné, že se vegetačně mezi sebou liší snímky z otevřených a lesních stanovišť ($p < 0.001$). Na otevřených stanovištích se vyskytují druhy *Brachypodium pinnatum*, *Ononis spinosa* či *Cirsium acaule*, tedy druhy typické pro společenstva suchých trávníků. Na lesních stanovištích jsou přítomné např. druhy *Pinus sylvestris*, *Festuca ovina* a některé mechy (Graf 4B). Lokalita Stradonice se od zbylých dvou lesních lokalit liší přítomností druhu *Pinus nigra* a vegetačním složením se podobá spíše lokalitě Štětí (obě leží v Českém středohoří). Rozdíl ve vegetačním složení mezi populacemi obou druhů na společných (otevřených) lokalitách prokázán nebyl.



Graf 4 A, B: PCA analýza vegetačního složení studovaných lokalit – snímky (A) a druhy (B). 1. osa vysvětlila 38.7%, 2. osa 22.5% celkové variability. A – pozn. k legendě: tvarově odlišené 3 typy populací, barevně odlišených 6 studovaných lokalit. B – Zobrazeno 31 druhů nejvíce přispívajících k variability.

3.2. Populační dynamika studovaných druhů

Veškeré výsledky týkající se populační dynamiky pocházejí z analýz celkem 9 přechodových matic (9 studovaných populací, přechod 2006-2007) a analýz primárních (demografických) dat o studovaných druzích. Přechodové matice pro každou studovanou populaci používané v analýzách jsou uvedeny v Příloze 2.

3.2.1. Analýza primárních dat

Pravděpodobnost kvetení a přežití

Na základě analýz „hrubých“ demografických dat sebraných v terénu si lze udělat prvotní představu o chování studovaných druhů. Tyto primární analýzy dokreslují další analýzy uvedené dále. Výsledky analýz primárních dat jsou uvedeny v Tabulce 4.

Není překvapením, že na pravděpodobnost kvetení a přežívání má průkazný vliv předchozí fáze životního cyklu. Dále je průkazný efekt druhu na pravděpodobnost kvetení a to tak, že rostliny z populací druhu *A. liliago* měly oproti *A. ramosum* větší pravděpodobnost vykvést v dalším roce. Efekt prostředí (otevřené/lesní) byl průkazný u pravděpodobnosti kvetení i přežívání, kde rostliny z populací *A. ramosum* z otevřeného stanoviště lépe kvetly i přežívaly v dalším roce oproti populacím z lesa.

Dále byly průkazné některé z interakcí, např. až na jednu výjimku byla vysoce průkazná interakce druhu či prostředí s předchozí fází životního cyklu.

Tabulka 4: Efekt předchozí fáze životního cyklu, druhu (ploidie)/prostředí, lokality uvnitř druhu/prostředí a jejich interakce na pravděpodobnost kvetení a přežívání jedinců. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně, hodnoty signifikantní na hladině alfa<0.05 jsou kurzívou.

	pravděpodobnost kvetení				pravděpodobnost přežití			
	d.f.	d.f. error	R ²	<i>P</i>	d.f.	d.f. error	R ²	<i>P</i>
druh (ploidie)								
předchozí fáze ŽC	2	1027	0.259	<0.001	3	1143	0.058	<0.001
druh	1	4	0.006	0.003	1	4	-	0.06
lokality uvnitř druhu	4	1020	-	0.08	4	1135	0.028	0.002
druh * předchozí fáze ŽC	2	1024	0.013	<0.001	3	1139	0.014	<i>0.04</i>
lokality uvnitř druhu *	8	1012	0.013	0.02	12	1123	-	0.05
předchozí fáze ŽC								
prostředí								
předchozí fáze ŽC	2	952	0.187	<0.001	3	1012	0.021	<0.001
prostředí	1	4	0.037	<0.001	1	4	0.036	<0.001
lokality uvnitř prostředí	4	945	-	0.91	4	1004	-	0.15
prostředí * předchozí fáze ŽC	2	949	0.020	<0.001	3	1008	0.006	<0.001
lokality uvnitř prostředí *	8	937	-	0.39	12	992	-	0.13
předchozí fáze ŽC								

Klíčivost

Efekt druhu (ploidie) a prostředí na klíčivost semenáčů je vysoce průkazný (Tabulka 5), stejně tak efekt jednotlivých lokalit v rámci druhu/prostředí. Semenáče z populací druhu *A. liliago* měly oproti populacím *A. ramosum* lepší klíčivost, což je vidět již z Tabulky 3 v kapitole 2.3.1.. Stejně tak lépe klíčily semenáče populací *A. ramosum* z otevřeného stanoviště než u populací z lesa.

Tabulka 5: Efekt druhu (ploidie)/prostředí a lokality uvnitř druhu/prostředí na klíčivost semenáčů. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně.

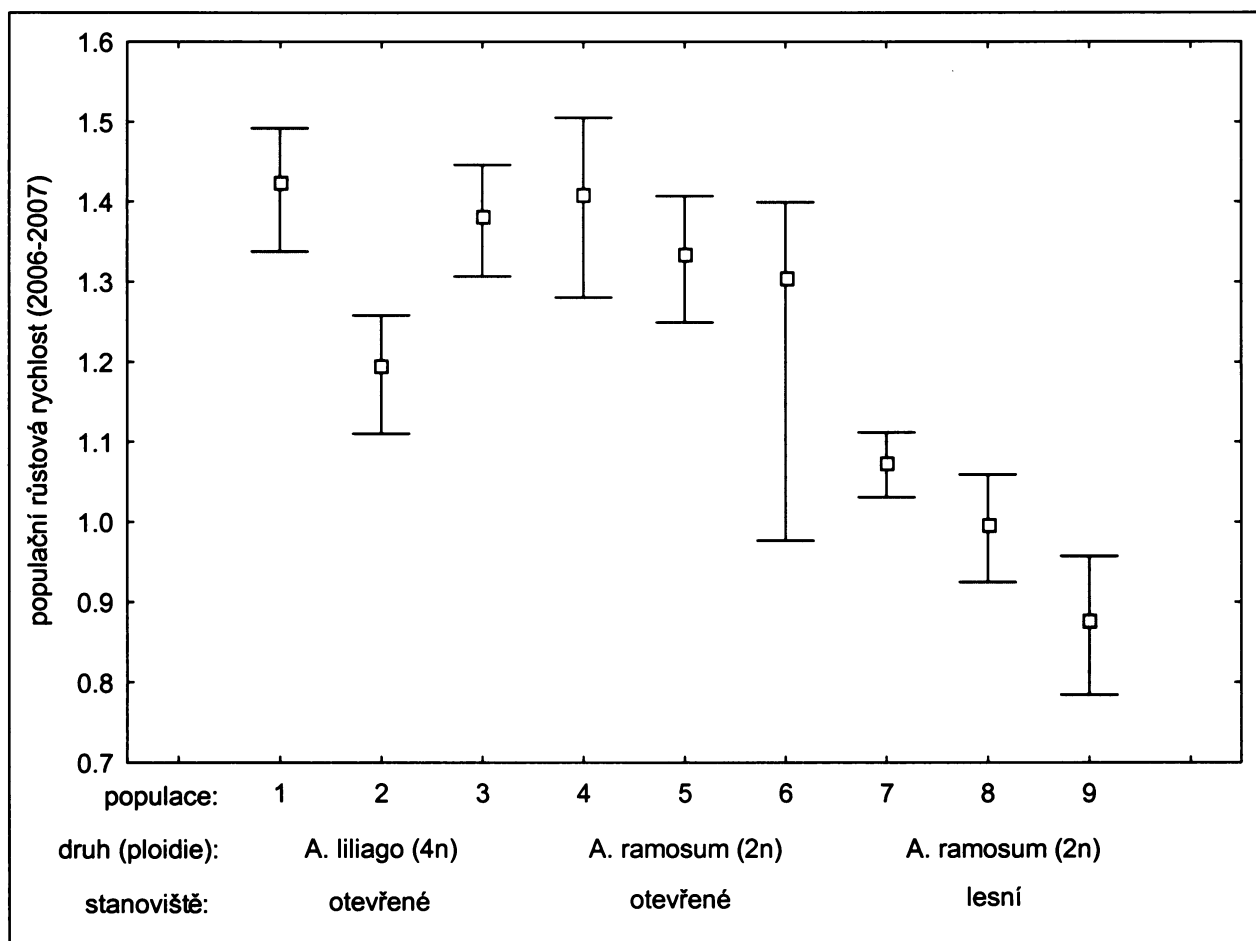
	klíčivost			
	d.f.	d.f. error	R ²	P
druh (ploidie)				
druh	1	4	0.085	<0.001
lokality uvnitř druhu	4	54	0.321	<0.001
prostředí				
prostředí	1	4	0.221	<0.001
lokality uvnitř prostředí	4	54	0.003	<0.001

3.2.2. Populační růstová rychlost

Vypočtené populační růstové rychlosti (λ) pro každou studovanou populaci jsou uvedeny v Tabulce 6. Výsledná λ se pohybuje v rozmezí 0.88-1.42. Populace *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť mají $\lambda > 1$, tzn. jejich populace rostou. Co se týče lesních populací *A. ramosum*, populace Stradonice a Kamýk mají hodnotu λ kolem 1, tzn. jejich populace jsou stabilní; populace Želivka má však $\lambda < 1$ a tato populace je tedy ve fázi vymírání. Grafické znázornění λ pro jednotlivé populace a jejich 95% konfidenčních intervalů ukazuje Graf 5.

Tabulka 6: Hodnoty populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95% konfidenčních intervalů pro každou studovanou populaci vypočtené z přechodových matic 2006-2007. CI-L – spodní hodnota konfidenčního intervalu, CI-U – vrchní hodnota konfidenčního intervalu.

populace	2006-2007		
	95% CI-L	λ	95% CI-U
AL Báň	1.34	1.42	1.49
AL Vinařice	1.11	1.20	1.28
AL Štětí	1.31	1.38	1.45
AR Báň	1.28	1.41	1.50
AR Vinařice	1.25	1.34	1.41
AR Štětí	0.98	1.30	1.40
AR Stradonice	1.03	1.07	1.11
AR Kamýk	0.92	1.00	1.06
AR Želivka	0.78	0.88	0.96

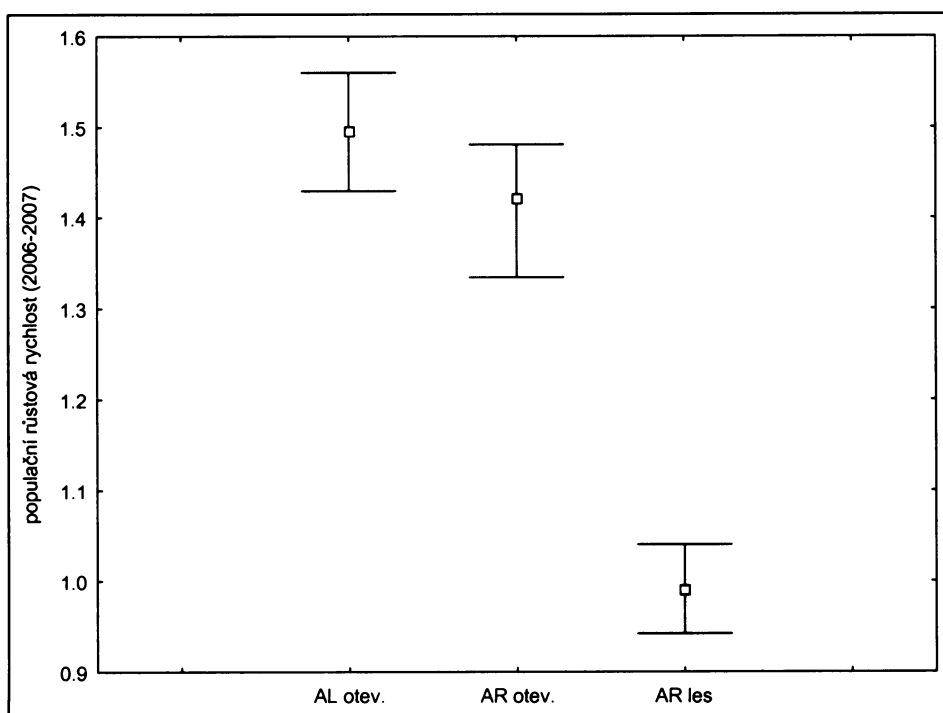


Graf 5: Populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95% konfidenční intervaly pro jednotlivé studované populace. 1 – AL Bář, 2 – AL Vinařice, 3 – AL Štětí, 4 – AR Bář, 5 – AR Vinařice, 6 – AR Štětí, 7 – AR Stradonice, 8 – AR Kamýk, 9 – AR Želivka.

Populační růstové rychlosti vypočítané pro 3 typy studovaných populací pomocí stochastických modelů se pohybují v rozmezí 0.99-1.50 (Tabulka 7, Graf 6). Populační typy *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť signifikantně rostou, zatímco typ *A. ramosum* lesní je víceméně stabilní.

Tabulka 7: Hodnoty populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95% konfidenčních intervalů pro 3 typy studovaných populací vypočtené z přechodových matic 2006-2007. CI-L – spodní hodnota konfidenčního intervalu, CI-U – vrchní hodnota konfidenčního intervalu.

typ popul.	2006-2007		
	95% CI-L	λ	95% CI-U
AL otevřené	1.43	1.50	1.56
AR otevřené	1.33	1.42	1.48
AR lesní	0.94	0.99	1.04



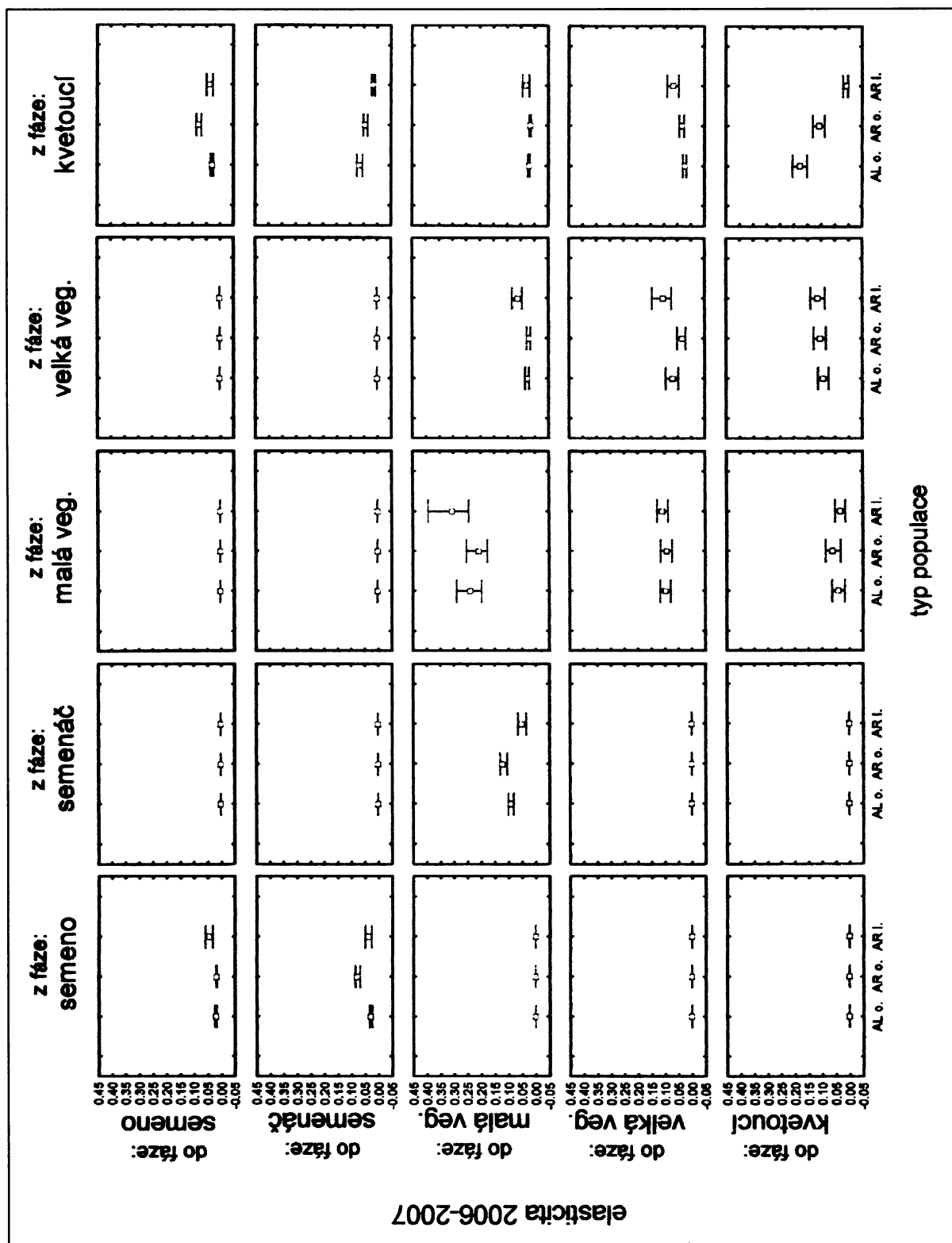
Graf 6: Populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95% konfidenční intervaly pro 3 typy studovaných populací – *A. liliago* otevřené, *A. ramosum* otevřené, *A. ramosum* lesní.

3.2.3. Elasticita

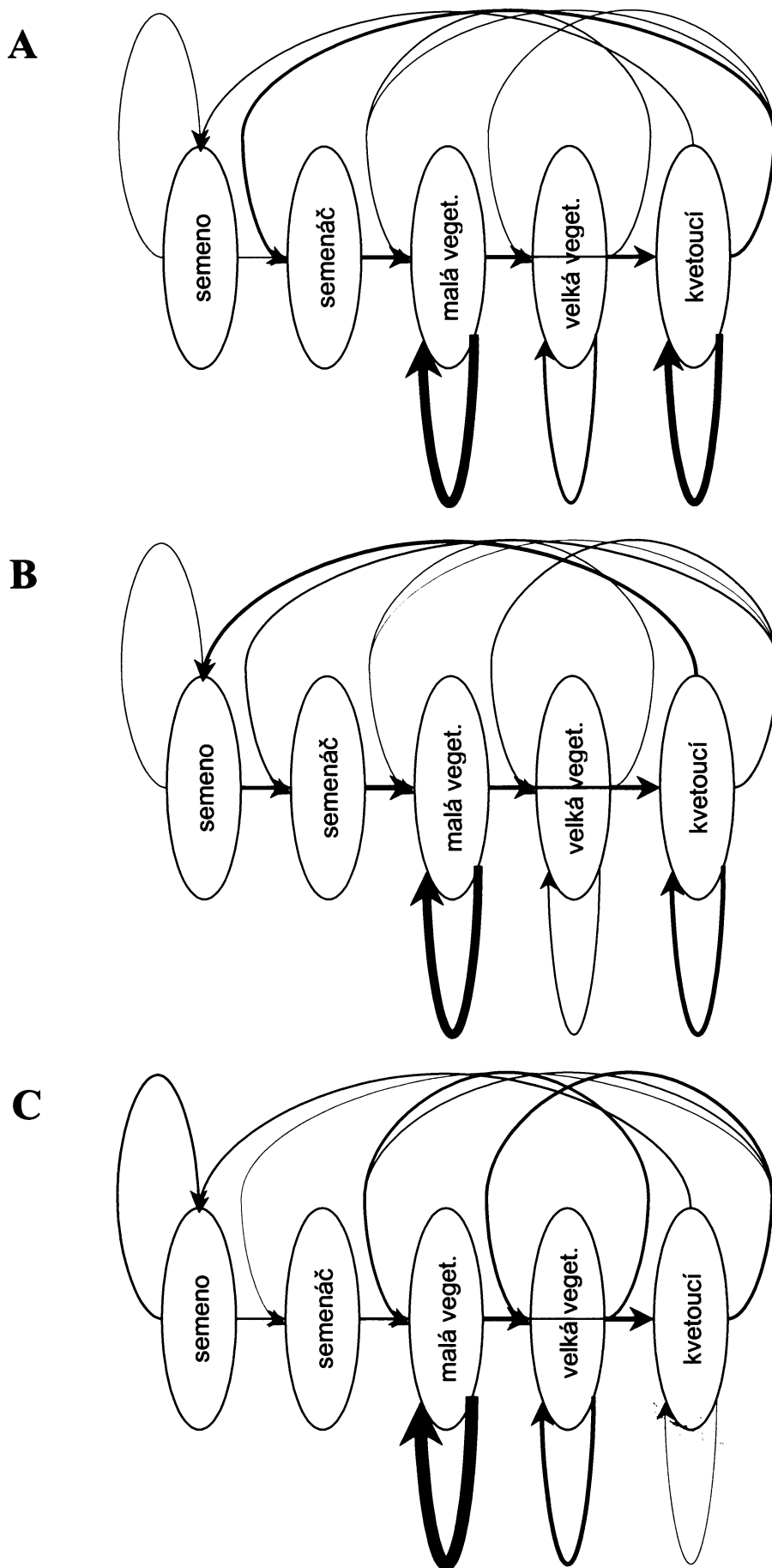
Kromě populační růstové rychlosti byla pro každý typ studované populace zjišťována i elasticita jednotlivých prvků matice, resp. důležitost jednotlivých přechodů pro populační růst. Elasticity prvků pro každý typ populace (opět vypočtené pomocí stochastických modelů) ukazuje souhrnný Graf 7 a dále Grafy 8 A, B, C, kde jsou elasticity znázorněny v grafu životního cyklu každého typu populace pomocí tloušťky šipek. Matice elasticit pro 3 typy populací jsou v Příloze 4.

Z grafů elasticit je patné, že pro všechny populační typy je nejvíce důležité, aby malé vegetativní rostliny zůstaly za rok zase malými vegetativními. Přežití malých vegetativních rostlin je vůbec nejdůležitějším přechodem pro lesní populace *A. ramosum*, hned za ním následuje růst malých vegetativních rostlin a růst a přežívání velkých vegetativních rostlin.

Pro oba typy populací z otevřených stanovišť (*A. liliago* a *A. ramosum*) je kromě růstu semenáčů, malých a velkých vegetativních rostlin důležitá také fáze kvetení (narozdíl od lesního typu *A. ramosum*), tzn. aby kvetoucí rostliny zůstaly další rok opět kvetoucími. Pro typ *A. liliago* je také důležité, kolik semenáčů dokáže vyprodukovat kvetoucí rostlina. Pro *A. ramosum* je pak významná produkce semen.



Graf 7: Elasticity a jejich 95% konfidenční intervaly pro 3 typy studovaných populací (*A. liliago* otevřené, *A. ramosum* otevřené, *A. ramosum* lesní) spočtené pomocí stochastických modelů z přechodových matic 2006-2007.



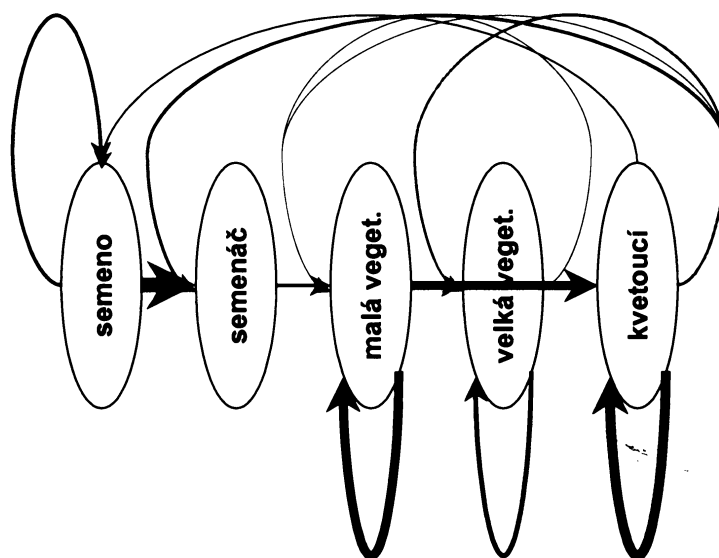
Graf 8 A, B, C: Graf životního cyklu pro populační typ *A. liliago* otevřené (A), *A. ramosum* otevřené (B) a *A. ramosum* lesní (C) se zvýrazněnými elasticitami (kritickými přechody). Čím kritičtější fáze ŽC, tím tlustší šípka.

3.2.4. Life-table response experiments

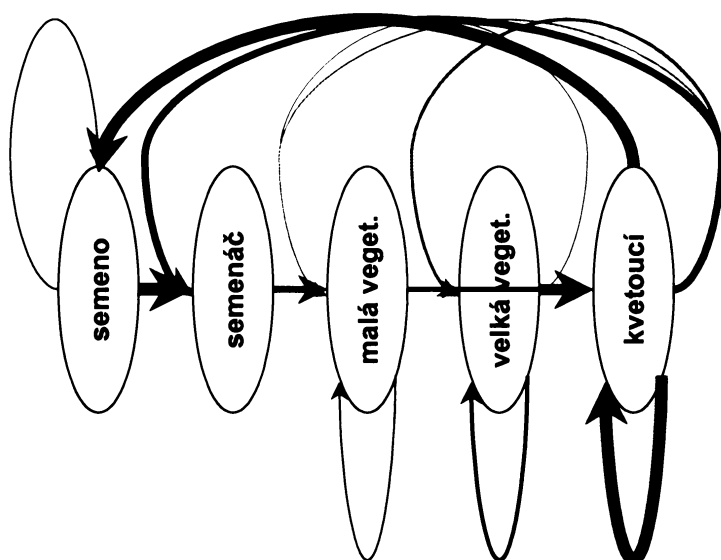
Výsledky první analýzy LTRE, ve které jsem porovnávala rozdíly v populační růstové rychlosti mezi typy populací *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť, ukazují, že parametrem, který pozitivně nejvíce přispívá ke skutečným rozdílům v populační růstové rychlosti, je klíčení semenáčů ze semenné banky, které je významnější pro růstovou rychlost druhu *A. ramosum* než druhu *A. liliago* (Graf 9). Důležitý je i pozitivní příspěvek fáze kvetení a přežívání velkých vegetativních rostlin *A. liliago*. V menší míře pak u *A. liliago* signifikantně přispívají ještě parametry přežívání semen v semenné bance a produkce semenáčů kvetoucí rostlinou.

Druhá analýza LTRE, kde jsem porovnávala rozdíly v populačním růstu mezi typy populací *A. ramosum* otevřenými a *A. ramosum* lesními ukazuje, že k pozorovaným změnám λ pozitivně nejvíce přispívají parametry kvetení a reprodukce u typu *A. ramosum* z otevřených stanovišť (Graf 10). Dále signifikantně přispívají u stejného typu i růst semenáčů a růst velkých vegetativních rostlin. Signifikantně, ale velmi málo přispívají u lesního typu *A. ramosum* přechody z kvetoucí rostliny na malou a velkou vegetativní, tedy fáze přežívání.

Pouze u druhé analýzy LTRE (*A. ramosum* otevřené vs. lesní) byl signifikantní celkový příspěvek typu prostředí ($p < 0.001$) s tím, že otevřené prostředí má průkazně vyšší růstovou rychlost. U první analýzy LTRE (*A. liliago* vs. *A. ramosum*) nebyl celkový příspěvek druhu (různé ploidie) k pozorovaným rozdílům λ průkazný. Podrobné výsledky analýz LTRE viz Přílohy 5 a 6.



Graf 9: LTRE: příspěvky jednotlivých parametrů k efektu druhu (ploidie) na variabilitu populační růstové rychlosti. Červené a modré šipky ukazují parametry signifikantně pozitivně přispívající k růstové rychlosti (čím širší šipka, tím větší příspěvek). Pozitivní příspěvek druhu *A. liliago* – modrá, *A. ramosum* – červená.



Graf 10: LTRE: příspěvky jednotlivých parametrů k efektu prostředí na variabilitu populační růstové rychlosti. Červené a modré šipky ukazují parametry signifikantně pozitivně přispívající k růstové rychlosti (čím širší šipka, tím větší příspěvek). Pozitivní příspěvek otevřeného prostředí – modrá, lesního prostředí – červená.

3.3. Lokální adaptace a plasticita

3.3.1. Počet listů a biomasa

Závislost počtu vytvořených listů a biomasy na prostředí, ve kterém byly všechny tři typy populací pěstovány, je zobrazena pro oba časy v Grafech 11 a 12.

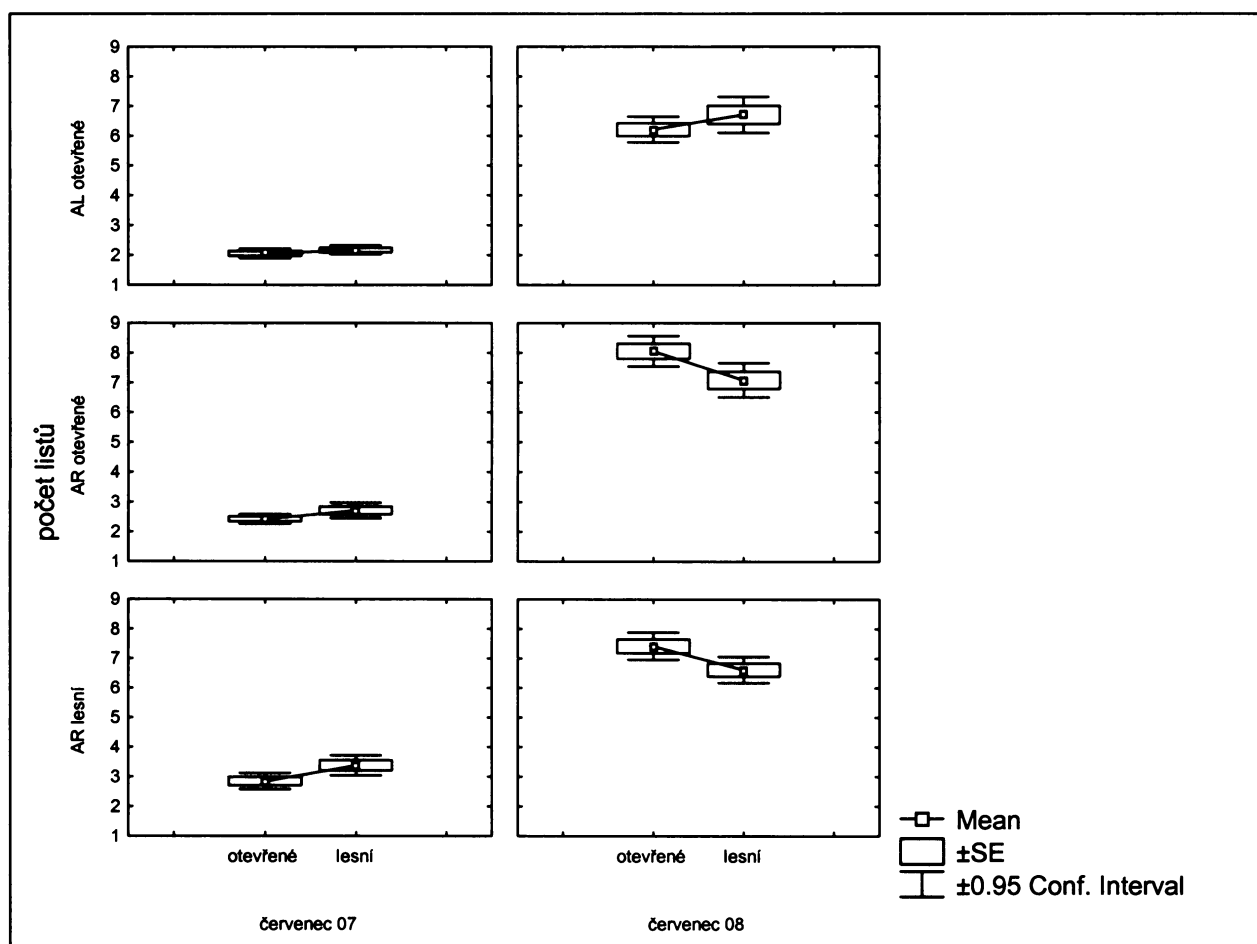
Co se týče srovnání závislosti počtu listů na prostředí u *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť, tyto dva populační typy se v počtu vytvořených listů průkazně neliší, a to v obou časech. Stejně tak byl v obou časech neprůkazný rozdíl v počtu listů mezi oběma prostředími, mezi populacemi v rámci populačního typu a ani žádná ze zjišťovaných interakcí nebyla průkazná. Stejně tak byly v počtu listů neprůkazné všechny zjišťované závislosti u srovnání dvou populačních typů *A. ramosum* z otevřených a lesních stanovišť.

Závislost vytvořené biomasy (počet vytvořených listů \times délka nejdelšího listu) na prostředí však ukazuje jiné výsledky. Srovnávané populační typy *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť se ve vytvořené biomase v obou časech nelišily, byl však prokázán rozdíl mezi dvěma typy prostředí, kdy rostliny obou populačních typů měly v lesním prostředí prokazatelně vyšší biomasu. V čase 2 byl pak také rozdíl mezi jednotlivými populacemi v rámci populačního typu (Tabulka 8).

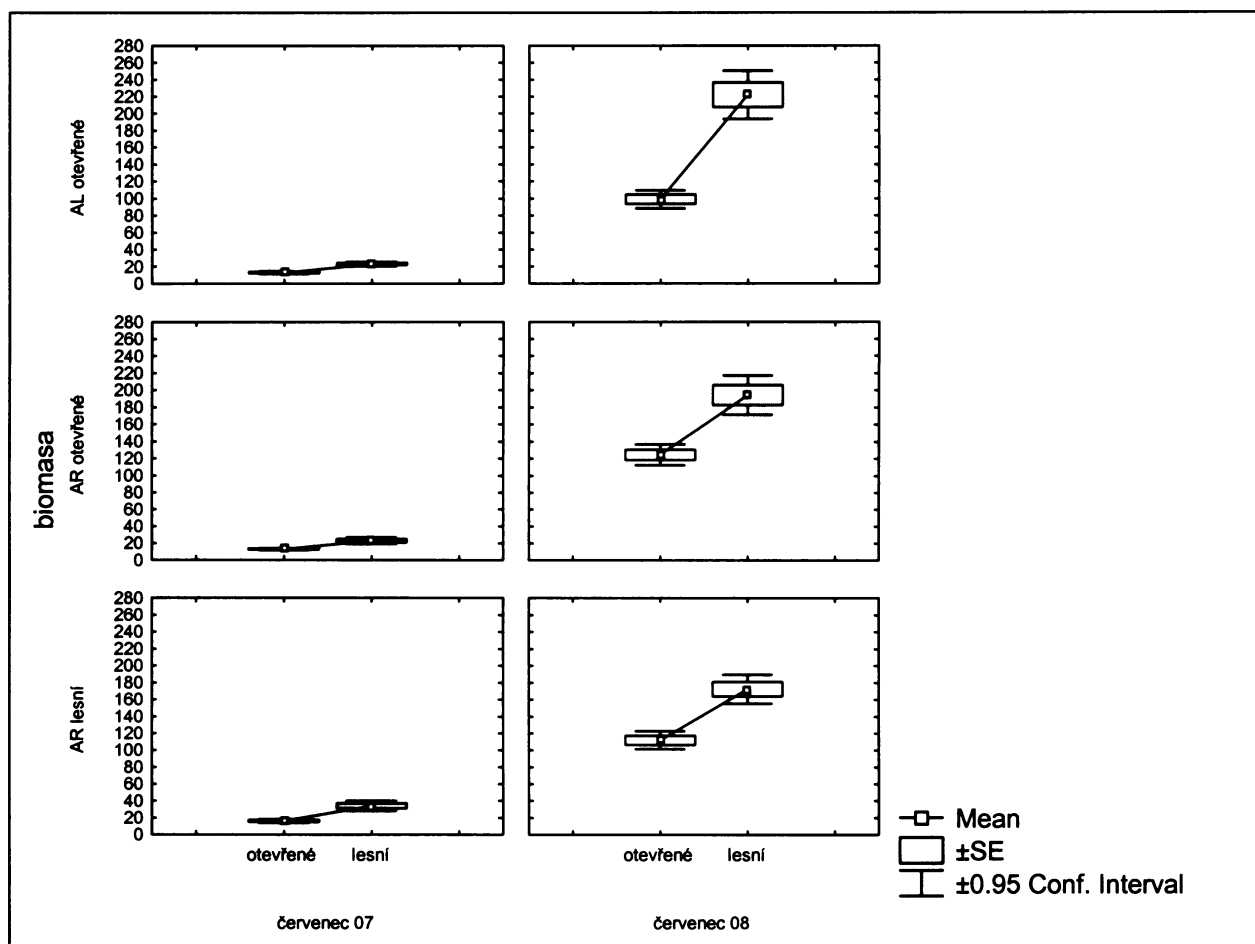
Vytvořená biomasa srovnávaných populačních typů *A. ramosum* z otevřeného a lesního stanoviště se v závislosti na typu prostředí průkazně lišila v prvním čase mezi oběma typy populací a také mezi prostředími (Tabulka 9). Ve druhém čase se však oba typy populací

ve vytvořené biomase nelišily. Byl prokázán rozdíl jen mezi prostředími (rostliny v lesním prostředí vytvořily větší biomasu) a mezi jednotlivými populacemi v rámci typu populace.

Z Grafů 11 a 12 je patrné, že se od sebe graficky liší směr závislosti počtu listů a biomasy na prostředí u populačních typů *A. ramosum* z otevřeného a lesního stanoviště, kde u listů je závislost negativní a u biomasy naopak pozitivní. Do výpočtu biomasy totiž vstupuje délka nejdelšího listu, která je oproti počtu vytvořených listů jako růstový parametr mnohem výraznější a na první pohled mnohem lépe odlišuje rostliny rostoucí v otevřeném a lesním prostředí. Proto je biomasa oproti počtu listů vhodnějším růstovým parametrem pro porovnání rozdílů mezi pěstovanými rostlinami.



Graf 11: Počet vytvořených listů pěstovaných rostlin v závislosti na prostředí (otevřené/lesní), ve kterém byly všechny tři typy populací (*A. liliago* otevřené, *A. ramosum* otevřené, *A. ramosum* lesní) pěstovány, ve dvou časových úsecích (červenec 2007/červenec 2008).



Graf 12: Vytvořená biomasa pěstovaných rostlin v závislosti na prostředí (otevřené/lesní), ve kterém byly všechny tři typy populací (*A. liliago* otevřené, *A. ramosum* otevřené, *A. ramosum* lesní) pěstovány, ve dvou časových úsecích (červenec 2007/červenec 2008).

Tabulka 8: Efekt typu populace, prostředí, populací v rámci populačního typu a jejich interakcí na počet vytvořených listů a vytvořenou biomasu při srovnávání populačních typů *A. liliago* otevřené a *A. ramosum* otevřené. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně.

	AL otevřené vs. AR otevřené							
	počet listů				biomasa			
	d.f.	d.f. error	R ²	P	d.f.	d.f. error	R ²	P
čas 1								
typ populace	1	340	-	0.07	1	340	-	0.80
prostředí	1	339	-	0.42	1	339	0.245	<0.001
populace uvnitř typu populace	4	335	-	0.84	4	335	-	0.08
typ populace * prostředí	1	334	-	0.84	1	334	-	0.93
populace uvnitř typu populace * prostředí	4	330	-	0.99	4	330	-	0.86
čas 2								
typ populace	1	340	-	0.15	1	340	-	0.85
prostředí	1	339	-	0.75	1	339	0.237	<0.001
populace uvnitř typu populace	4	335	-	0.23	4	335	0.141	0.001
typ populace * prostředí	1	334	-	0.34	1	334	-	0.08
populace uvnitř typu populace * prostředí	4	330	-	0.98	4	330	-	0.76

Tabulka 9: Efekt typu populace, prostředí, populací v rámci populačního typu a jejich interakcí na počet vytvořených listů a vytvořenou biomasu při srovnávání populačních typů *A. ramosum* otevřené a *A. ramosum* lesní. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně, hodnoty signifikantní na hladině alfa<0.05 jsou kurzívou.

	AR otevřené vs. AR lesní							
	počet listů				biomasa			
	d.f.	d.f. error	R ²	P	d.f.	d.f. error	R ²	P
čas 1								
typ populace	1	340	-	0.07	1	340	0.058	0.002
prostředí	1	339	-	0.18	1	339	0.218	<0.001
populace uvnitř typu populace	4	335	-	0.43	4	335	-	0.03
typ populace * prostředí	1	334	-	0.86	1	334	-	0.97
populace uvnitř typu populace * prostředí	4	330	-	0.98	4	330	-	0.88
čas 2								
typ populace	1	340	-	0.48	1	340	-	0.30
prostředí	1	339	-	0.26	1	339	0.147	<0.001
populace uvnitř typu populace	4	335	-	0.46	4	335	0.115	0.013
typ populace * prostředí	1	334	-	0.96	1	334	-	0.78
populace uvnitř typu populace * prostředí	4	330	-	0.98	4	330	-	0.86

Na základě výsledků týkajících se závislosti biomasy lze o obou studovaných druzích tvrdit, že jsou to druhy plastické, neboť byl prokázán efekt prostředí (tzn. že druhy na prostředí reagují). Oba studované druhy jsou navíc plastické stejně, neboť ve vytvořené biomase nebyl prokázán rozdíl mezi dvěma porovnávanými typy populací a ani interakce populačního typu a prostředí nebyla průkazná (výjimkou je pouze rozdíl *A. ramosum* otevřeného a lesního typu v čase 1, avšak doba růstu sledovaných rostlin od vyklíčení po čas 2 je delší, a tak je čas 2 pro sledování dlouhodobého chování populací relevantnější).

3.3.2. Kvetení ve druhém roce

Rozdíly v kvetení rostlin v závislosti na typu prostředí ve druhém čase byly statisticky zjišťovány jen u typu populací *A. ramosum* z otevřeného a lesního stanoviště, neboť u populačního typu *A. liliago* vykvetla v čase 2 pouze jediná rostlina (a to v prostředí lesním), a tak jsou rozdíly v kvetení mezi těmito populačními typy zřejmé.

Mezi dvěma populačními typy *A. ramosum* nebyl prokázán rozdíl v závislosti počtu kvetoucích rostlin na typu prostředí. Signifikantní byl však rozdíl mezi otevřeným a lesním prostředím, kde rostliny z obou populačních typů mnohem lépe kvetly v prostředí otevřeném než lesním (Tabulky 10 a 11). Také jednotlivé populace v rámci každého populačního typu se od sebe kvetením v závislosti na typu prostředí průkazně lišily. Tabulka 11 tyto rozdíly uvádí v % kvetoucích rostlin z celkového počtu pěstovaných rostlin dané populace.

Tabulka 10: Efekt typu populace, prostředí, populací v rámci populačního typu a jejich interakcí na kvetení v čase 2 (červenec 2008) při srovnávání populačních typů *A. ramosum* otevřené a *A. ramosum* lesní. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně.

	AR otevřené vs. AR lesní			
	d.f.	d.f. error	R ²	P
typ populace	1	340	-	0.31
prostředí	1	339	0.029	<0.001
populace uvnitř typu populace	4	335	0.057	<0.001
typ populace * prostředí	1	334	-	0.29
populace uvnitř typu populace * prostředí	4	330	-	0.85

Tabulka 11: Procento kvetoucích rostlin pocházejících z každé studované populace (1-9) z celkového počtu pěstovaných rostlin dané populace v závislosti na otevřeném a lesním prostředí.

typ popul.	č. popul.	kvetení (%)	
		otevřené	lesní
AL otevřené	1	0	0
	2	0	1.8
	3	0	0
AR otevřené	4	12.3	3.5
	5	25.9	10.3
	6	17.5	12.3
AR lesní	7	7.3	5.5
	8	22.4	17.2
	9	26.3	17.5

4. Diskuze

Cílem diplomové práce bylo srovnat populační dynamiku druhů *Anthericum liliago* (4n) a *Anthericum ramosum* (2n) na stejném (otevřeném) typu stanoviště a dynamiku druhu *Anthericum ramosum* ze dvou kontrastních typů stanovišť (otevřené a lesní) a zjistit tak, jakou roli ve variabilitě populační dynamiky hraje různá ploidie druhů a jak významné jsou pro populační dynamiku stanovištní podmínky. Současně bylo úkolem zjistit, do jaké míry jsou studované druhy plastické či adaptované na prostředí, ve kterém žijí.

Výsledky této práce ukazují, že studované druhy *A. liliago* a *A. ramosum* ze stejného typu stanoviště jsou si ve své průměrné populační dynamice podobnější než populace druhu *A. ramosum* z kontrastních typů stanovišť, kde byla dynamika mezi otevřeným a lesním prostředím velmi odlišná. Populační růstová rychlost (λ) obou druhů z otevřených stanovišť byla poměrně vysoká a jejich populace jsou tedy ve fázi růstu. Lesní populace *A. ramosum* měly hodnotu λ o dost nižší (kolem hodnoty 1), takže jsou jeho lesní populace víceméně stabilní. Dále u obou druhů nebyla prokázána lokální adaptace na jejich domácí stanoviště. Oba druhy reagovaly na změněné podmínky prostředí stejným způsobem a jsou tudíž stejně plastické.

4.1. Populační dynamika studovaných druhů na stejném typu stanoviště

Existuje zatím pouze jediná studie, která se zabývá podobným srovnáním kompletní populační dynamiky polyploidních druhů a se kterou je možné výsledky diplomové práce týkající se sledování celkové dynamiky druhů porovnat. Münzbergová (2007) srovnávala rozdíly v dynamice 2n a 6n populací *Aster amellus* na stanovištích s nízkou produktivitou a dále porovnávala dynamiku 6n populací rostoucích na nízko- i vysokoproduktivních stanovištích. Mezi 2n a 6n populacemi také nenašla signifikantní rozdíly v λ , nenašla však ani rozdíly mezi 6n populacemi ze dvou různých typů stanovišť. Neprokázala tak vliv typu ploidie ani prostředí na populační dynamiku populací *Aster amellus*, což se neshoduje s touto diplomovou prací, kde bylo ukázáno, že typ prostředí může hrát v populační dynamice druhu významnou roli. Mnohem větší variabilitu v populační dynamice však Münzbergová našla mezi jednotlivými sledovanými roky (přechodovými intervaly), což potvrzuje ve studiu populační dynamiky jednu důležitou věc – že dynamika druhu se může mezi jednotlivými roky značně lišit a je tedy žádoucí pro kvalitní popis populační dynamiky sledovat druh po více vegetačních sezón.

Na druhou stranu se tato diplomová práce od studie Münzbergové (2007) odlišuje v několika zásadních věcech, kvůli kterým není tak úplně jednoduché výsledky obou studií porovnat. Např. v případě studie Münzbergové různé typy stanovišť obývají populace s vyšší ploidii (6n), zatímco u rodu *Anthericum* je tomu naopak (2n *A. ramosum* roste na otevřených i lesních stanovištích mnohem častěji než 4n *A. liliago*, jehož populace potkáme v lese jen velmi zřídka). Navíc se u *A. amellus* jedná o různé ploidie v rámci jednoho druhu, což se úplně neshoduje s touto diplomovou prací, kde různé ploidie existují v rámci rodu *Anthericum* a jedná se tak vlastně o různé druhy (ale velmi blízce příbuzné).

A. liliago a *A. ramosum* z otevřených stanovišť se tedy v průměrné populační dynamice (v populační růstové rychlosti λ vypočtené stochastickými modely) příliš neliší, což znamená, že typ ploidie nehraje ve variabilitě celkové populační dynamiky těchto druhů významnou roli. Ale to, že se populace studovaných druhů v průměrné λ neliší, ještě neznamená, že se nemohou lišit v jednotlivých vlastnostech či fázích životního cyklu. Například jednoduchá analýza primárních dat ukázala, že rostliny druhu *A. liliago* měly větší pravděpodobnost vykvést v následujícím roce. Také klíčivost byla ve srovnání s druhem *A. ramosum* větší. Výsledky Münzbergové (2007) ukazují, že ačkoliv se 2n a 6n populace *A. amellus* v λ nelišily, pravděpodobnost extinkce 6n populací (tedy vyšší ploidie) byla větší než u 2n populací.

Také analýza elasticity ukázala, že se studované druhy v některých kritických fázích životního cyklu (tedy v parametrech, jejichž relativní malá změna nejvíce přispěje k populačnímu růstu) liší. U obou druhů je kritickou životní fází přežívání malých vegetativních rostlin a fáze kvetení, liší se však v reprodukčních parametrech. Pro *A. liliago* je další kritickou fází produkce semenáčů kvetoucí rostlinou v následující sezóně, zatímco pro *A. ramosum* je důležitá produkce semen, které dokáží přežít v semenné bance.

Analýza LTRE, která zkoumá skutečné změny parametrů a jejich vliv na skutečnou variabilitu matice, také ukázala v populační dynamice obou druhů rozdíly. Výsledky LTRE se však s analýzou elasticity úplně neshodují, což je způsobeno tím, že analýza elasticity (prospektivní analýza) počítá s relativními změnami parametrů, zatímco LTRE (retrospektivní analýza) uvažuje skutečný vliv parametrů na variabilitu λ , které jsou ovlivněny skutečnými faktory, kterým jsou studované populace již vystaveny (Caswell 2000).

Podle LTRE je parametrem nejvíce přispívajícím ke skutečným rozdílům v populační růstové rychlosti klíčení semenáčů ze semenné banky, které je významnější pro růstovou rychlost druhu *A. ramosum* než druhu *A. liliago*. Dále k rozdílům přispívá také přežívání a opětovné kvetení kvetoucích rostlin *A. liliago*, hned za ním u stejného druhu i přežívání

velkých vegetativních rostlin. Ovšem celkový příspěvek druhu (typu ploidie) k pozorovaným rozdílům λ nebyl průkazný. Což znamená, že i když se druhy v některých fázích životního cyklu chovají trochu jinak, v celkové průměrné dynamice se pak neliší a nedá se tedy říci, který z těchto studovaných druhů má na otevřeném stanovišti lepší životní strategii.

Tato diplomová práce se nepřipojuje k těm studiím populační dynamiky polyploidních druhů, které ukázaly, že vyšší ploidie mají vyšší hodnoty některých vlastností, širší ekologickou amplitudu a celkově lepší strategie. Např. Lindner & Garcia (1997) ve své studii ukázali, že tetraploidní populace *Dactylis glomerata* se oproti diploidním populacím dokázaly přizpůsobit většímu rozpětí pH půdy a měly tak širší geografické rozšíření. Když u stejného druhu sledovali Lumaret *et al.* (1987) reprodukční strategie v jejich přirozeném prostředí, zjistili, že tetraploidi dokázali vykvést a plodit před obdobím sucha (což bylo výhodou oproti diploidům), zatímco diploidi kvetli později a během suchého období. Tetraploidní rostliny *Dactylis glomerata* se navíc vyskytují jak na otevřeném tak i v lesním stanovišti, zatímco diploidi jen na otevřeném. Širší ekologické rozpětí tetraploidního *Polygonum aviculare* ukázali Meerts *et al.* (1998).

Na druhou stranu Bretagnolle & Thompson (1996) u *Dactylis glomerata* sledovali kvetení a růst za nízkých teplot a tetraploidi sice kvetli dříve, avšak diploidi produkovali více listů. Garbutt & Bazzaz 1983 zase studovali produkci listů, biomasy a kvetení u *Phlox drummondii* v závislosti na gradientu půdní vlhkosti a zjistili, že tetraploidi sice produkovali více listů, ale měli menší růstovou rychlost a vytvářeli oproti diploidům méně květů. Petit & Thompson (1999) na základě srovnávání mnoha polyploidních druhů ukázali, polyploidi mohou mít oproti diploidům vyvinuté lepší strategie, ale že tomu u mnoha druhů může být i naopak a že tedy záleží, o jaký druh se jedná.

Výše zmíněné práce patří mezi studie, které srovnávají polyploidní druhy jen na základě vybraných vlastností či životních fází druhů. Tato diplomová práce však ukazuje, že je důležité sledovat kompletní životní cyklus. V jednotlivých vlastnostech se totiž jeden druh může zdát horší než ten druhý, ale tuto zdánlivou nevýhodu může vyrovnat v jiných vlastnostech či fázích životního cyklu, a tak je ve výsledku populační růstová rychlost obou druhů podobná.

Tetraploidní *A. liliago* a diploidní *A. ramosum* se tedy v průměrné dynamice na otevřeném stanovišti příliš neliší, a tak nelze říci, který druh je na tom s populační dynamikou lépe. Co se však týče rozšíření obou druhů v našich podmínkách, diploidní populace *A. ramosum* dokáží přežít na otevřeném i lesním stanovišti (lesní stanoviště diskutuji dále)

a mají tedy širší ekologické rozpětí oproti tetraploidnímu druhu *A. liliago*, které v našich podmínkách obývá mnohem užší spektrum stanovišť.

4.2. Populační dynamika *A. ramosum* na kontrastních stanovištích

Co se týče srovnání populační dynamiky *A. ramosum* z kontrastních stanovišť, zde byly rozdíly v populační dynamice nápadné. Populace z otevřených a lesních stanovišť se lišily jak v jednotlivých vlastnostech/fázích životního cyklu, tak v populační růstové rychlosti, vypočtené stochastickými modely. λ u populací z otevřených stanovišť měla hodnotu 1.42 (populace jsou tedy ve fázi růstu), zatímco u lesních populací se λ pohybovala kolem hodnoty 1 (populace jsou víceméně stabilní). U lesní populace Želivka byla hodnota λ dokonce 0.88 a populace je tedy ve fázi vymírání.

Již analýza primárních dat ukazuje, že se tyto 2 populační typy liší i v tak důležitých fázích životního cyklu, jako je přežívání rostlin či klíčení semenáčů. Podle těchto analýz rostliny z otevřeného prostředí prokazatelně lépe kvetly a přežily do dalšího roku a také na svých domácích stanovištích lépe klíčily. Variabilita v klíčení mezi těmito dvěma populačními typy byla vysvětlená z 22% typem prostředí, neboť 2 lesní populace (Kamýk a Želivka) měly na svých domácích lokalitách v r. 2007 nulovou klíčivost.

Analýza elasticity pak ukázala, že nejkritičtějšími fázemi životního cyklu lesních populací jsou fáze přežívání, přičemž nejvíce přežívání malých vegetativních rostlin, které je sice důležité i u populací z otevřených stanovišť, ale ne v takové míře jako u lesních. Další kritickou fází u lesních populací je také přežívání velkých vegetativních rostlin a přechod z kvetoucích do velkých vegetativních rostlin, což je v podstatě také přežívání. Podle mého názoru zde velkou roli hraje klonalita, která byla u všech tří populačních typů (*A. liliago*, *A. ramosum* z otevřeného a lesního prostředí) v rámci studia populační dynamiky také zjišťována a nakonec přičtena do matic k přechodovým pravděpodobnostem. Protože nově vytvořené ramety (klony) spadaly většinou do fáze malé vegetativní rostliny, je pak tento přechod přežívání malých vegetativních rostlin touto přičtenou klonalitou nejvíce ovlivněn. Je také logické, že v analýze elasticity vyjde tento přechod jako nejvíce kritický pro populační dynamiku lesních populací, neboť z důvodu zjištěného nízkého kvetení, přežívání a klíčení semenáčů je právě klonální (vegetativní) růst pro lesní populace pak jedinou možností růstu či přetrvání populace.

Co se týče parametrů skutečně přispívajících k pozorovaným rozdílům v populačních růstových rychlostech mezi populacemi *A. ramosum* z otevřených a lesních stanovišť, analýza LTRE ukázala, že k pozorované variabilitě λ pozitivně přispívají nejvíce parametry kvetení a

reprodukce u typu *A. ramosum* z otevřených stanovišť. A to jsou právě přechody, které by měly být u lesních populací skutečně podporovány, kdybychom chtěli podpořit růst těchto populací. Narozdíl od nesignifikantního příspěvku typu ploidie u první LTRE analýzy, porovnávající *A. liliago* s *A. ramosum*, byl zde celkový příspěvek prostředí k pozorovaným rozdílům λ vysoce průkazný a to tak, že otevřené stanoviště mělo prokazatelně vyšší růstovou rychlost.

Jak jsem již zmínila na začátku diskuze, tento výsledek je v rozporu s tím, co zjistila ve své studii Münzbergová (2007), kde v chování 6n populací *Aster amellus* mezi stanovišti lišícími se produktivitou nenašla rozdíl. Rozdíly v kompletní populační dynamice 1 druhu ve více územích (nikoliv stanovištích) studoval Dostálek (2005) u druhu *Dracocephalum austriacum*, který porovnával jeho chování ve dvou geograficky vzdálených územích – v Českém a Slovenském krasu. Ten naopak zjistil rozdíly v chování populací *Dracocephalum austriacum* mezi těmito dvěma územími, a to v obou studovaných přechodových intervalech. V prvním přechodovém intervalu měly populace z Českého krasu nižší stochastickou populační růstovou rychlost především kvůli nízkému počtu nově vzešlých semenáčů, ve druhém přechodovém intervalu pak nižší populační rychlost měly naopak populace ze Slovenského krasu, kde důvodem byla vysoká mortalita semenáčů.

Z výsledků mé diplomové práce vyplývá, že stanovištní podmínky mohou být pro populační růstovou rychlost jednoho druhu velmi důležité a že má smysl studovat dynamiku jednoho druhu ve více územích/typech stanovišť. Dostálek (2005) ukázal, že je navíc důležité sledovat dynamiku přes více přechodových intervalů, neboť variabilita populační růstové rychlosti může být dána nejen různými územími (prostředími), ale také jednotlivými roky.

Otázkou však zůstává, proč lesní populace *A. ramosum* oproti populacím na otevřeném stanovišti málo kvetou a mají nízkou klíčivost. Důvodem, který se nabízí, by mohlo být možná zastínění na lesních stanovištích (faktor, který je ze zjišťovaných stanovištních podmínek na otevřených a lesních lokalitách nejvýraznější). Jenže kdyby se populacím *A. ramosum* na lesních stanovištích obecně dařilo hůř (jak bylo zjištěno v této studii), těžko by se tento druh ve světlých lesích (např. v teplomilných doubravách a borech) přirozeně vyskytoval. Na dvou studovaných lokalitách (Kamýk a Stradonice) se však jedná o uměle zalesněné svahy (borové monokultury), takže je možné, že zde dříve populace rostly na otevřeném svahu, který byl později zalesněn, a tak se zde populace druhu *A. ramosum* postupem času musely světelným podmínkám, na něž nebyly zvyklé, přizpůsobit a delší dobu tu již přežívají. To ostatně ukazují i zjištěné hodnoty jejich populačních růstových rychlostí, které se u obou populací pohybují těsně kolem hodnoty 1. Na lokalitě Želivka je však svah

porostlý přirozeným hadcovým borem svazu *Erico-Pinion*, ve kterém se *A. ramosum* přirozeně vyskytuje, takže by zde jeho populace měla prosperovat. Avšak právě na této lokalitě měla populace *A. ramosum* ze všech tří sledovaných lesních populací nejmenší růstovou rychlost (a navíc pod hodnotou 1). Je však třeba vzít v úvahu, že výsledky studované populační dynamiky pocházejí jen z jednoho přechodového intervalu (2006-2007), a tak důvodem např. nízké klíčivosti mohl být zkrátka nevhodný rok pro klíčení (jarní sucha, špatná kvalita semen). V roce 2008 již byla klíčivost u lesních populací srovnatelná s klíčivostí na otevřených stanovištích. Data ze sezóny 2008 však již nejsou součástí diplomové práce.

Na základě výsledků této diplomové práce srovnávající populační dynamiku druhů *A. liliago* a *A. ramosum* lze říci, že dva různé (ale příbuzné) druhy na stejném typu stanoviště mají podobnější populační dynamiku než populace jednoho druhu na dvou různých typech stanovišť a že tedy stanovištní podmínky mohou populační dynamiku druhu značně ovlivnit. Jedná se však o data sebraná ve dvou vegetačních sezónách, tedy jsou to výsledky jednoho přechodového intervalu (2006-2007). Je tedy možné, že by výsledky z dalšího přechodového intervalu mohly dopadnout jinak.

Nakonec bych ke studiu populační dynamiky obou druhů ráda ještě dodala, že oba druhy mají velmi silnou schopnost klonálního růstu, což jim umožňuje přetrvat a úspěšně se vegetativně množit i v disturbovaných stanovištích, jakými jsou například tzv. „bílé stráně“, kde se populace obou druhů často vyskytují. Studnička (1972) uvádí, že druh *A. liliago* je jedním z mála druhů, který se dokáže na obnaženém strženém svahu „bílých strání“ udržet právě díky vytvářené „síti“ vláknitých oddenků, kterými jsou k sobě jednotlivé ramety připojeny.

4.3. Růstová dynamika a plasticita studovaných druhů

Poslední částí diplomové práce bylo porovnat růstovou dynamiku a plasticitu obou studovaných druhů a přijít na to, zda jsou případné rozdíly v dynamice mezi různými typy stanovišť způsobené adaptací rostlin na domácí stanoviště či právě fenotypovou plasticitou. Výsledky dvouletého transplantačního pokusu ukázaly, že se vždy dva porovnávané populační typy (*A. liliago* vs. *A. ramosum* otevřené a *A. ramosum* otevřené vs. lesní) v počtu vytvořených listů v závislosti na prostředí, ve kterém byly pěstovány, nelišily. Nelišil se ani počet listů rostlin pěstovaných v otevřeném či lesním prostředí.

Mnohem lepším růstovým parametrem k porovnání rozdílů mezi pěstovanými rostlinami se však ukázala být biomasa, vypočtená jako počet vytvořených listů vynásobený

délkou nejdelšího listu. Právě délka listů na první pohled od sebe odlišuje rostliny pěstované v otevřeném a lesním prostředí (tento znak lze pozorovat i u rostlin rostoucích v přirozeném prostředí, kde jsou lesní rostliny celkově mohutnější oproti rostlinám rostoucím na otevřeném stanovišti). Ve vytvořené biomase se srovnávané populační typy *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť v obou časech nelišily. Průkazný byl však rozdíl v biomase pěstovaných rostlin mezi prostředími, kde u obou druhů rostliny pěstované v lesním prostředí vytvořily větší biomasu.

Nedá se tedy říci, že by se „domácím“ rostlinám na jejich „domácím“ stanovišti dařilo lépe, než rostlinám „cizím“ pocházejícím z jiného stanoviště – což by právě ukazovalo na lokální adaptace (Kawecki & Ebert 2004). To ve své práci ukázala např. Raabová (2008), která mezi sebou porovnávala 2n a 6n populace *Aster amellus* a zjistila, že přežívání a délka listů byly u domácích populací pěstovaných v domácím prostředí větší než u populací cizích, a že tyto rostliny tedy byly adaptované na domácí lokality. Tento pokus prováděla v přirozeném prostředí. Také Wright *et al.* (2006) prováděli transplantační pokusy v terénu s druhem *Collinsia sparsiflora* a sledovali adaptace jeho populací na hadcové a nehadcové půdy. Došli k závěru, že hadcovým populacím se v hadcových půdách dařilo lépe než populacím z nehadcových stanovišť (odlišovaly se fenologií), a tudíž byly tyto populace na své domácí půdy adaptované (jednalo se o vyhraněné půdní ekotypy). Stejně také Knight & Miller (2004) na základě reciprokových transplantací v terénu našli lokálně adaptované populace druhu *Hydrocotyle bonariensis* žijící v různě vysokých dunách – rostliny ze stanovišť s vyššími dunami rostly ve vysokých dunách mnohem lépe než populace pocházející ze stanovišť s výskytem nízkých dun.

Naopak Gonzalez & Gianoli (2004), kteří zkoumali reakce 3 ekotypů *Convolvulus arvensis*, *C. chilensis* a *C. demissus* (rostoucích více méně na otevřených stanovištích) na zastínění, zjistili, že rostliny všech 3 ekotypů reagovaly na zastínění změnou jejich morfologie (různá délka stonku, plocha listu, počet pupenů atp.). Nedalo se však říci, který z ekotypů byl na tom s přežíváním či růstem hůře nebo lépe, a tudíž se nedalo mluvit o adaptaci, nýbrž o projevech morfologické plasticity. Jednotlivé ekotypy však byly různě plastické, neboť se ve změně morfologie mezi sebou odlišovaly.

V případě této studie se oběma typům *A. liliago* a *A. ramosum* z otevřených stanovišť dařilo lépe v lesním prostředí, kterému byly schopny se přizpůsobit stejně, a tak lze o studovaných druzích tvrdit, že jsou stejně plastické. To je však v rozporu s tím, co lze u těchto druhů vidět v přírodě: když je tedy druh *A. liliago* stejně plastický jako *A. ramosum*, měl by se umět přizpůsobit lesním stanovištím stejně dobře jako *A. ramosum*. *A. liliago* však v naší

přírodě v lesním prostředí potkáme zřídka (většinou pak ve svazu *Erico-Pinion*). Na základě výsledků transplantačního pokusu ani výsledků studované populační dynamiky však nelze říci, proč tomu tak je.

V čem se však oba studované populační typy prokazatelně lišily, bylo kvetení pěstovaných rostlin ve druhém čase (červenec 2008), kde u druhu *A. ramosum* pěstované rostliny kvetly velice ochotně, zatímco z rostlin *A. liliago* vykvetla pouze jediná rostlina. *A. liliago* tak zřejmě za pouhé dva roky experimentu nestačilo – co se týče kvetení – na experimentální podmínky zareagovat.

Co se týče srovnání plasticity u populačních typů *A. ramosum* z otevřených a lesních stanovišť, ani zde se ve vytvořené biomase populační typy průkazně nelišily. Opět byl však průkazný rozdíl ve vytvořené biomase mezi otevřeným a lesním prostředím. Rozdíly v populační dynamice druhu *A. ramosum* mezi populacemi studovanými na lesních a otevřených lokalitách tak lze vysvětlit plasticitou, kdy populace tohoto druhu dokáží přežít a přizpůsobit se lesním podmínkám (což lze pozorovat na studovaných lokalitách, kde jsou nepůvodní lesy).

Také rostliny populačního typu *A. ramosum* z lesních stanovišť během transplantačního pokusu ochotně kvetly. Mezi dvěma populačními typy *A. ramosum* však rozdíl v kvetení ve druhém čase nebyl průkazný. Prokazatelný rozdíl byl však mezi prostředími – rostliny obou těchto populačních typů mnohem více kvetly v prostředí otevřeném než lesním. Což se docela dobře shoduje s tím, co lze u populací *A. ramosum* vidět v naší přírodě – z vlastního pozorování tohoto druhu v přirozeném prostředí mohu říci, že oproti populacím na otevřených stanovištích lesní populace tak hojně nekvětou a nebylo snadné najít pro studium populační dynamiky *A. ramosum* v lese vhodné populace ke studiu, které by hojně kvetly a vytvářely tak dostatečný počet semen (potřebný např. pro výsevné pokusy). Navíc se tento výsledek shoduje i s výsledky analýz populační dynamiky (analýza elasticity a LTRE), kde rostliny z otevřeného stanoviště měly větší pravděpodobnost kvetení než rostliny z lesního prostředí.

Co je však u tohoto transplantačního pokusu ještě zajímavé je to, že některé pěstované rostliny studovaných druhů (týká se to ale spíše rostlin *A. ramosum*) dokázaly využít vhodných experimentálních podmínek a urychlit svůj životní cyklus tím způsobem, že vykvetly již druhý rok, tedy ze semenáčů přešly v následujícím roce hned do fáze kvetoucích rostlin. Dokonce 14 rostlin *A. ramosum* pocházejících z lesních stanovišť vykvetlo hned první rok (na podzim 2007), tedy ve fázi semenáčů! Což je v rozporu s tím, co v rámci studia reprodukční biologie obou druhů pozorovala Rosquist (2001), která v práci uvádí, že oběma

druhům pěstovaným v zahradě (z vysetých semen) trvalo minimálně dva roky, než byly schopné vykvést (v případě druhu *A. liliago*, které během dvouletého pokusu nekvetlo, však toto platí). V přirozeném prostředí jsem však tento jev pozorovala jen velmi zřídka, a tak se nejspíš jedná o rychlou reakci na vhodné experimentální podmínky (např. v experimentální zahradě docházelo k pravidelnému zavlažování, což se úplně neshoduje s podmínkami, které rostliny zažívají v přirozeném prostředí – zejména pak v otevřeném, kde jsou populace druhů často vystaveny po delší dobu velkému suchu).

5. Závěr

Průměrná populační růstová rychlost λ (vypočtená stochastickými modely) pro populace druhu *A. liliago* byla 1.50 a pro populace druhu *A. ramosum* z otevřených stanovišť 1.42, což znamená, že jsou jejich populace ve fázi růstu. Pro lesní populace druhu *A. ramosum* byla průměrná λ 0.99 a jejich populace jsou víceméně stabilní. V průměrné populační dynamice jsou si tedy populace studovaných druhů na stejném (otevřeném) typu stanoviště podobnější, než populace druhu *A. ramosum* z různých typů stanovišť.

Výsledky primárních analýz však ukázaly, že rostliny populací *A. liliago* lépe klíčily a měly větší pravděpodobnost kvetení. Také analýza elasticity a LTRE ukázaly, že se druhy z otevřených stanovišť v některých fázích životního cyklu liší. Podle analýzy elasticity jednotlivých přechodů je nejkritičtější fází u obou druhů přežívání malých vegetativních rostlin, které je podpořeno schopností obou druhů se klonálně množit. Oproti lesním stanovištím je pro druhy z otevřených stanovišť důležité také to, aby kvetoucí rostliny zůstaly následující rok opět kvetoucími. Oba druhy se však liší v reprodukčních parametrech, kde pro *A. liliago* je důležité, kolik semenáčů dokáže vyprodukovat kvetoucí rostlina, zatímco pro *A. ramosum* je významná produkce semen. Výsledky LTRE se od výsledků elasticity odlišovaly. Parametrem, který pozitivně přispívá ke skutečné variabilitě populační dynamiky druhů z otevřeného stanoviště, je podle LTRE klíčení semenáčů ze semenné banky, které je významnější pro růstovou rychlost druhu *A. ramosum* než druhu *A. liliago*. Důležitý je i pozitivní příspěvek fáze kvetení a přežívání velkých vegetativních rostlin *A. liliago*. Celkový příspěvek druhu (různé ploidie) k pozorovaným rozdílům λ však nebyl průkazný, což znamená, že typ ploidie nehraje v populační dynamice studovaných druhů velkou roli. Neukázalo se také, že by měl druh s vyšší ploidí (4n *A. liliago*) vyvinutou lepší životní strategii.

Populační dynamika populací *A. ramosum* z otevřených a lesních stanovišť byla odlišná. Populace z otevřeného prostředí lépe klíčily, přežívaly i kvetly. Nejkritičtější fází pro lesní populace bylo podle analýzy elasticity opět přežívání malých vegetativních rostlin, také podpořené přičtenou klonalitou, která je pro málo kvetoucí lesní populace šancí, jak přetrvat v lesním prostředí a udržet stabilní populace. Analýza LTRE ukázala, že k pozorovaným změnám λ pozitivně nejvíce přispívají parametry kvetení a reprodukce u typu *A. ramosum* z otevřených stanovišť. Celkový příspěvek prostředí byl v tomto případě průkazný (otevřené prostředí mělo průkazně vyšší růstovou rychlost), což znamená, že typ prostředí a stanovištní podmínky mají pro populační dynamiku druhu *A. ramosum* velký význam.

Během dvouletého transplantačního pokusu se studovanými druhy se ukázalo, že se porovnávané populační typy nelišily v počtu vytvořených listů ani biomase v závislosti na typu prostředí, ve kterém byly pěstovány. Rostliny obou druhů byly schopné se změněným podmínkám přizpůsobit stejným způsobem, což znamená, že studované druhy jsou stejně plastické. Vytvořená biomasa rostlin se však lišila mezi oběma prostředími a to tak, že pěstované rostliny vytvářely v lesním prostředí větší biomasu, což se shoduje s tím, co lze pozorovat v přirozeném prostředí.

Mezi studovanými druhy byl však rozdíl v kvetení pěstovaných rostlin, kde rostliny druhu *A. liliago* až na jedinou výjimku během celého pokusu nekvetly, zatímco rostliny druhu *A. ramosum* kvetly ve druhém čase poměrně dobře. V kvetení se populace druhu *A. ramosum* z otevřeného a lesního stanoviště nelišily, rozdíl byl opět jen mezi dvěma prostředími, kdy pěstované rostliny ochotněji kvetly v prostředí otevřeném.

Rozdílnou populační dynamiku populací druhu *A. ramosum* z otevřeného a lesního prostředí tak lze vysvětlit plasticitou, díky které je druh *A. ramosum* schopný se přizpůsobit změněným podmínkám prostředí a např. přežít v podrostu nepůvodního lesa. Výsledky transplantačního pokusu však bohužel nevysvětlují, proč je druh *A. liliago* v našich lesích oproti *A. ramosum* méně častý, přestože je stejně plastický.

Na závěr je třeba dodat, že výsledky sledování populační dynamiky a plasticity obou druhů pocházejí z analýz dat sebraných v pouhých dvou vegetačních sezónách. Z důvodu možné meziroční variability, která byla v mnoha studiích populační dynamiky prokázána, by jistě by bylo zajímavé mít data i z dalších let. Pro základní představu o chování druhů dvou vzácných druhů naší květeny by však měla být tato studie postačující.

6. Abstract

Comparative population dynamics of *Anthericum liliago* (L) and *Anthericum ramosum* (L)

The aim of the study was to estimate the importance of habitat type and ploidy level for population dynamics of plants. In the study I was comparing dynamics and plasticity of two rare closely related species *Anthericum liliago* L. (4n) and *Anthericum ramosum* L. (2n). Specifically, I was comparing dynamics of both species on the same habitat type (open habitat, where the studied species co-occur) and dynamics of *Anthericum ramosum* on two contrasting habitats (forest and open habitat). I attempted to estimate to what extent are the differences in population dynamics between the populations due to genetic differences or plasticity.

Population dynamics of both species was studied using analysis of population transition matrices from years 2006-2007. The mean population growth rates (λ) were much higher for the populations of both species from the open habitat (*A. liliago* $\lambda=1.50$, *A. ramosum* $\lambda=1.42$) than for populations of *A. ramosum* from the forest habitat ($\lambda=0.99$). Populations from the open habitat are thus growing whereas forest populations are stable. These results indicate that the population dynamics for the two different species from the same habitat type is more similar than the dynamics of one species *A. ramosum* from the contrasting habitats.

The analysis of elasticities showed that the critical phase of the life cycle of all studied population types is the survival of small vegetative plants (this transition is important especially for forest populations). Also the production of seedlings by one flowering plant is important for *A. liliago*, whereas for *A. ramosum*-open it was seed production. But the LTRE analysis showed that transition which positively contributes most to real changes in population growth rate for open-habitat populations is seedling germination from seed bank, which is important for *A. ramosum*. For *A. liliago* it is the survival of flowering plants. When comparing open and forest populations of *A. ramosum*, the flowering and the reproduction of *A. ramosum*-open significantly positively contributes to real changes in λ . Only overall contribution of the habitat type was significant (open habitat has higher λ) indicating the importance of habitat conditions for the population dynamics of *A. ramosum*.

Growing dynamics and plasticity of the species from both habitat types were studied for 2 seasons (2007, 2008) in experimental garden by the reciprocal-transplant method. All

the three studied population types showed the same reaction on conditions of the 2 different habitat types: in the second season the biomass of grown plants was significantly much bigger in the forest conditions than in the open. These results indicate that *A. liliago* and *A. ramosum* are plastic and this plasticity is comparable between both species. In the second season only plants of *A. ramosum* were flowering and they flowered more in the open-habitat conditions.

Key words: *Anthericum*, population dynamics, phenotypic plasticity, polyploidy

7. Citovaná literatura

- Abbott R. J. & Lowe A. J. (2004): Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *Senecio eboracensis* in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 467-474.
- Alvarez-Buylla E. R. et Slatkin M. (1994): Finding confidence limits on population-growth rates – 3 real examples revised. *Ecology* 75: 255–260.
- Bretagnolle F. & Thompson J. D. (1996): An experimental study of ecological differences in winter growth between sympatric diploid and autotetraploid *Dactylis glomerata*. *Journal of Ecology* 84: 343-351.
- Briggs D. & Walters S. M. (2001): Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého, Olomouc.
- Brys R., Jacquemyn H., Endels P., de Blust G. & Hermy M. (2004): The effects of grassland management on plant performance and demography in the perennial herb *Primula veris*. *Journal of Applied Ecology* 41: 1080-1091.
- Caswell H. (2000): Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- De Kroon H., van Groenendael J. & Ehrlén J. (2000): Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607–618.
- Dostálek T. (2005): Identification of critical life history stages in the life cycle of endangered species *Dracocephalum austriacum* L.. Ms. [Diploma thesis, depon. in: Department of Botany, Charles University, Prague].
- Ehrlén J. (1994): Herbivory, pollen limitation and population dynamics in *Lathyrus vernus*. [Doctoral thesis, Department of Botany, University of Stockholm].
- Ehrlén J. (1995): Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83: 297-308.
- Frazer G. W., Canham C. D. & Lertzman K. P. (1999): Gap Light Analyzer (GLA): Users manual and program documentation. Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Garbutt K. & Bazzaz F. A. (1983): Leaf demography, flower production and biomass of diploid and tetraploid populations of *Phlox drummondii* Hook. on soil moisture gradient. *New Phytologist* 93: 129-141.

- Grant A. (1998): Population consequences of chronic toxicity: incorporating density dependence into the analysis of table response experiments. *Ecological Modelling* 105: 325-335.
- Hardy O. J., Vanderhoeven S., de Loose M. & Meerts P. (2000): Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. *New Phytologist* 146: 281-290.
- Herben T. & Münzbergová Z. (2002): Zpracování geobotanických dat v příkladech. Část II. Data o populační biologii. Praha.
- Hrouda L. (2002): *Asphodelaceae* Juss.. In: Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Kubát K. & Štěpánek J. (eds): Klíč ke květeně ČR. Academia, Praha.
- Kawecki T. J. & Ebert D. (2004): Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225-1241.
- Kéry M. & Gregg K. B. (2004): Demographic analysis of dormancy and survival in the terrestrial orchid *Cypripedium reginae*. *Journal of Ecology* 92: 686-695.
- Knight T. M. & Miller T. E. (2004): Local adaptation within a population of *Hydrocotyle bonariensis*. *Evolutionary Ecology Research* 6: 103-114.
- Kubíková J. (1970): Geobotanické praktikum. SPN, Praha.
- Kunin W. E. (1997): Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234.
- Lammi A., Siikamaki P. & Mustajarvi K. (1999): Genetic diversity, population size and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology* 13: 1069-1078.
- Lenssen J. P. M., van Kleunen M., Fischer M. & de Kroon H. (2004): Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology* 92: 696-706.
- Lindner R. & Garcia A. (1997): Geographic distribution and genetic resources of *Dactylis* in Galicia (northwest Spain). *Genetic Resources and Crop Evolution* 44: 499-507.
- Luijten S. H., Kéry M., Oostermeijer J. G. B. & den Nijs H. C. M. (2002): Demographic consequences of inbreeding and outbreeding in *Arnica montana*: a field experiment. *Journal of Ecology* 90: 593-603.
- Lumaret R., Guillerm J.-L., Delay J., Ait Lhaj Loutfi A., Izco J. & Jay M. (1987): Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). *Oecologia* 73: 436-446.

- MathSoft, Inc. (1999): S-Plus 2000 Professional Release 2. Data Analysis Products Division. MathSoft. Seattle.
- Meerts P., Baya T. & Lefévre C. (1998): Allozyme variation in the annual weed species complex *Polygonum aviculare* (*Polygonaceae*) in relation to ploidy level and colonizing ability. *Plant Systematics and Evolution* 211: 239-256.
- Meffe G. K. & Carroll C. R. (1994): Principles of conservation biology. Sinauer Associates, Inc..
- Meirmans P. G., Vlot E. C., den Nijs J. C. M. & Menken S. B. J. (2003): Spatial ecological and genetic structure of a mixed population of sexual diploid and apomictic triploid dandelions. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 343-352.
- Menges E. S. & Dolan R. W. (1998): Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology* 86: 63-78.
- Montalvo A. M. & Ellstrand N. C. (2000): Transplantation of the subshrub *Lotus scoparius*: testing the home-site advantage hypothesis. *Conservation Biology* 14: 1034-1045.
- Münker B. (1998): Plané rostliny střední Evropy. Ikar, Praha.
- Münzbergová Z. (2005): Determinants of species rarity: population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92: 1987-1994.
- Münzbergová Z. (2006): Effect of population size on the prospect of species survival. *Folia Geobotanica* 41:137-150.
- Münzbergová Z. (2007): Population Dynamics of Diploid and Hexaploid Populations of a Perennial Herb. *Annals of Botany*: 1-12. Oxford University Press.
- Münzbergová Z. (2007): Population Dynamics of Diploid and Hexaploid Populations of a Perennial Herb. *Annals of Botany*: 1-12. Oxford University Press.
- Novotná P. (2007): Srovnání populační dynamiky *Gladiolus palustris* a *Gladiolus imbricatus* na území ČR. Ms. [Diplomová práce, depon. in: Department of Botany, Charles University, Prague].
- Oli M. K., Slade N. A. & Dobson F. S. (2001): Effect of density reduction on uinta ground squirrels: analysis of life table response experiments. *Ecology* 82: 1921-1929.
- Pegtel D. M. (1999): Effect of ploidy level on fruit morphology, seed germination and juvenile growth in scurvy grass (*Cochlearia officinalis* L. s.l., *Brassicaceae*). *Plant Species Biology* 14: 201-215.
- Petit C. & Thompson J. D. (1999): Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. *Evolutionary Ecology* 13: 45-66.

- Procházka F. (2001): Černý a červený seznam cévnatých rostlin ČR (stav v roce 2000). Příroda, Praha.
- Ramsey J. & Schemske D. W. (1998): Pathways, mechanisms and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 467-501.
- Rosquist G. (2001): Reproductive biology in diploid *Anthericum ramosum* and tetraploid *Anthericum liliago* (*Anthericaceae*). *Oikos* 92: 143-152.
- Rosquist G. & Prentice H. C. (2002): Genetic variation in Scandinavian *Anthericum liliago* (*Anthericaceae*): allopolyploidy, hybridization and immigration history. *Plant Systematics and Evolution* 236: 55-72.
- Schlichting C. D. (1986): The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Skalický V. (1957-58): Taxonomické a fytogeografické poznámky k československým druhům rodu *Anthericum* L.. Ms. [Rukopisná práce, depon. in: Knihovna Katedry botaniky PřF Univerzity Karlovy, Praha].
- Skalický V. (1959): Einige taxonomische und phytogeographische Bemerkungen zu den tschechoslovakischen Arten der Gattung *Anthericum* L.. *Acta Universitatis Carolinae – Biologica* 2: 117-157.
- Studnička M. (1972): Bílé stráně Českého středohoří. Studie ekologická a fytoocenologická. Ms. [Diplomová práce, depon. in: Knihovna Katedry botaniky PřF Univerzity Karlovy, Praha].
- Ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. (2002): CANOCO Reference Manual and CANODRAW for Windows User's Guide. Software for Canonical Community Ordination, Version 4.5. Microcomputer Power. Ithaca. New York.
- Tolvanen A., Schroderus J. & Henry G. H. R. (2001): Demography of three dominant sedges under contrasting grazing regimes in the High Arctic. *Journal of Vegetation Science* 12: 659-670.
- Van Tienderen P. H. & van der Toorn J. (1991): Genetic differentiation between populations of *Plantago lanceolata*. I. Local adaptation in three contrasting habitats. *Journal of Ecology* 79: 27-42.
- Vlasáková B. (2003): Ekologie *Polytrichum commune* a *Polytrichum juniperinum* na mravenišťích druhu *Lasius flavus*. Ms. [Diplomová práce, depon. in: Knihovna Katedry botaniky PřF Univerzity Karlovy, Praha].

Volis S., Bohrer G., Oostermeijer J. G. B. & van Tienderen P. (2005): Regional consequences of local population demography and genetics in relation to habitat management in *Gentiana pneumonanthe*. *Conservation Biology* 19: 357-367.

web 1: <http://www.natura2000.cz>

web 2: <http://www.natur.cuni.cz/~zuzmun/>

Weinig C. (2000): Limits to adaptive plasticity: temperature and photoperiod influence shade-avoidance responses. *American Journal of Botany* 87: 1660-1668.

Wright J. W., Stanton M. L. & Scherson R. (2006): Local adaptation to serpentine and non-serpentine soils in *Collinsia sparsiflora*. *Evolutionary Ecology Research* 8: 1-21.

8. Přílohy

Příloha 1: Přehled výsledků půdních analýz pro každý odebraný vzorek (5 vzorků na populaci). Maximální vodní kapacita (v.kap.) je uvedena v objemových %. AL – *A. liliago*, AR – *A. ramosum*.

populace	pH (H ₂ O)	P (mg/kg)	N (%)	C (%)	C/N	v.kap.(%)
AL-Báň (otevřené)	8.20	5.00	0.21	6.02	28.82	40.16
	8.15	4.48	0.21	5.74	27.50	40.23
	8.08	5.91	0.24	5.07	21.46	41.30
	8.02	6.50	0.25	6.21	24.43	44.89
	7.95	6.56	0.35	6.96	19.83	46.62
AL-Vinařice (otevřené)	8.11	6.88	0.24	6.49	26.92	40.92
	8.04	7.34	0.28	7.18	25.94	43.19
	8.03	6.47	0.30	7.02	23.58	43.60
	8.06	6.84	0.31	7.46	24.38	43.71
	8.09	6.07	0.28	7.58	26.90	44.10
AL-Štětí (otevřené)	8.48	5.98	0.06	3.80	66.02	27.84
	8.51	3.95	0.06	3.45	60.49	27.97
	7.69	5.00	0.04	4.74	114.02	29.14
	8.46	5.21	0.04	2.69	63.58	29.55
	7.82	4.84	0.05	3.40	66.35	30.11
AR-Báň (otevřené)	8.16	6.19	0.34	5.89	17.15	35.37
	8.16	4.52	0.22	5.27	23.82	40.79
	8.06	6.93	0.35	6.49	18.61	41.56
	8.07	5.64	0.30	6.10	20.64	42.57
	7.98	6.08	0.31	6.01	19.68	46.49
AR-Vinařice (otevřené)	8.03	5.93	0.31	7.34	23.99	41.35
	8.14	6.49	0.26	6.80	26.43	43.02
	8.14	5.10	0.24	6.62	27.86	44.59
	7.99	7.41	0.29	7.40	25.34	46.19
	8.02	7.08	0.29	6.85	23.94	46.32
AR-Štětí (otevřené)	8.60	4.80	0.06	3.04	48.46	22.01
	8.60	4.69	0.06	3.22	58.27	25.63
	8.57	4.97	0.04	3.14	72.39	26.28
	8.64	5.34	0.04	3.62	86.95	28.42
	8.46	6.79	0.09	3.72	40.72	28.63
AR-Stradonice (lesní)	7.73	6.66	0.51	9.31	18.23	26.77
	7.88	5.73	0.40	6.59	16.35	27.50
	7.82	6.50	0.48	7.89	16.61	35.09
	7.79	7.32	0.57	9.21	16.27	35.79
	7.94	7.50	0.51	8.86	17.53	35.85
AR-Kamýk (lesní)	7.02	8.70	0.13	1.66	12.42	19.03
	5.33	10.18	0.26	3.90	15.16	27.81
	5.54	6.26	0.15	2.50	16.71	29.87
	6.03	6.15	0.32	5.38	16.57	30.67
	5.47	8.30	0.31	5.35	17.36	37.73
AR-Zelivka (lesní)	6.67	9.88	0.46	5.99	12.92	40.83
	6.79	9.78	0.74	11.80	15.89	48.84
	6.58	6.98	0.53	7.18	13.46	52.27
	6.81	6.67	0.69	8.23	11.88	52.71
	6.63	7.95	0.50	7.54	15.16	52.84

Příloha 2: Sestrojené matice používané v analýzách pro každou studovanou populaci. 1 – semeno, 2 – semenáč, 3 – malá vegetativní, 4 – velká vegetativní, 5 – kvetoucí rostlina. n = počet jedinců v dané fázi v čase 1 (v roce 2006). AL – *A. liliago*, AR – *A. ramosum*. Nahrazený přechod 2-3 u lesní populace AR-Kamýk.

AL-Báň (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.63	0.00	0.00	0.00	17.22
	2	0.05	0.00	0.00	0.00	2.39
	3	0.00	0.67	1.08	0.36	0.34
	4	0.00	0.00	0.18	0.55	0.24
	5	0.00	0.00	0.00	0.38	0.73
	n		24	39	113	60

AL-Vinařice (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.46	0.00	0.00	0.00	1.83
	2	0.08	0.00	0.00	0.00	0.52
	3	0.00	0.97	0.67	0.30	0.20
	4	0.00	0.00	0.27	0.62	0.20
	5	0.00	0.00	0.10	0.17	0.74
	n		30	52	18	85

AL-Štětí (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.64	0.00	0.00	0.00	5.73
	2	0.05	0.00	0.00	0.00	1.50
	3	0.00	0.87	0.90	0.30	0.25
	4	0.00	0.00	0.18	0.31	0.09
	5	0.00	0.00	0.04	0.59	0.89
	n		30	85	39	35

AR-Báň (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.02	0.00	0.00	0.00	6.66
	2	0.69	0.00	0.00	0.00	0.60
	3	0.00	0.83	0.87	0.43	0.27
	4	0.00	0.00	0.15	0.28	0.33
	5	0.00	0.00	0.07	0.47	0.55
	n		6	61	34	103

AR-Vinařice (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.08	0.00	0.00	0.00	5.10
	2	0.31	0.00	0.00	0.00	1.31
	3	0.00	0.83	0.82	0.39	0.30
	4	0.00	0.00	0.24	0.42	0.31
	5	0.00	0.00	0.03	0.37	0.58
	n		24	97	19	36

AR-Štětí (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.65	0.00	0.00	0.00	13.68
	2	0.04	0.00	0.00	0.00	2.28
	3	0.00	1.00	0.70	0.28	0.26
	4	0.00	0.00	0.12	0.14	0.28
	5	0.00	0.00	0.08	0.62	0.49
	n		3	66	21	67

AR-Stradonice (lesní)		1	2	3	4	5
	1	0.39	0.00	0.00	0.00	1.60
	2	0.07	0.00	0.00	0.00	0.10
	3	0.00	0.62	0.82	0.32	0.31
	4	0.00	0.00	0.17	0.53	0.73
	5	0.00	0.00	0.04	0.24	0.09
	n		26	81	58	11

AR-Kamýk (lesní)		1	2	3	4	5
	1	0.61	0.00	0.00	0.00	9.70
	2	0.08	0.00	0.00	0.00	0.60
	3	0.00	0.56	0.50	0.22	0.07
	4	0.00	0.00	0.21	0.38	0.63
	5	0.00	0.00	0.03	0.33	0.05
	n		0	66	63	22

AR-Želivka (lesní)		1	2	3	4	5
	1	0.55	0.00	0.00	0.00	1.65
	2	0.07	0.00	0.00	0.00	0.10
	3	0.00	0.50	0.67	0.33	0.57
	4	0.00	0.00	0.13	0.19	0.29
	5	0.00	0.00	0.04	0.32	0.00
	n		2	91	41	18

Příloha 3: Matice obsahující pouze klonalitu, která byla přičtena k příslušným parametrům (přechodovým pravděpodobnostem). 1 – semeno, 2 – semenáč, 3 – malá vegetativní, 4 – velká vegetativní, 5 – kvetoucí rostlina. AL – *A. liliago*, AR – *A. ramosum*.

AL-Báň (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.31	0.31	0.31
	4	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

AL-Vinařice (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.13	0.13	0.13
	4	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

AL-Štětí (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.25	0.25	0.25
	4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

AR-Báň (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.17	0.17	0.17
	4	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02

AR-Vinařice (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.18	0.18	0.18
	4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

AR-Štětí (otevřené)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.14	0.14	0.14
	4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01

AR-Stradonice (lesní)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.13	0.13	0.13
	4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
AR-Kamýk (lesní)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.03	0.03	0.03
	4	0.00	0.00	0.00	0.04	0.04
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	
AR-Želivka (lesní)		1	2	3	4	5
	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	3	0.00	0.00	0.18	0.18	0.18
	4	0.00	0.00	0.00	0.02	0.02
5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	

Příloha 4: Matice elasticit 2006-2007 pro 3 typy studovaných populací (*A. liliago* otevřené, *A. ramosum* otevřené, *A. ramosum* lesní). 1 – semeno, 2 – semenáč, 3 – malá vegetativní, 4 – velká vegetativní, 5 – kvetoucí rostlina.

AL-otevřené		1	2	3	4	5
	1	0.02	0.00	0.00	0.00	0.03
	2	0.03	0.00	0.00	0.00	0.06
	3	0.00	0.09	0.24	0.03	0.02
	4	0.00	0.00	0.10	0.07	0.02
5	0.00	0.00	0.04	0.09	0.18	
AR-otevřené		1	2	3	4	5
	1	0.02	0.00	0.00	0.00	0.08
	2	0.08	0.00	0.00	0.00	0.04
	3	0.00	0.12	0.21	0.02	0.01
	4	0.00	0.00	0.09	0.03	0.03
5	0.00	0.00	0.06	0.10	0.11	
AR-lesní		1	2	3	4	5
	1	0.04	0.00	0.00	0.00	0.04
	2	0.04	0.00	0.00	0.00	0.01
	3	0.00	0.05	0.30	0.06	0.03
	4	0.00	0.00	0.11	0.10	0.06
5	0.00	0.00	0.03	0.11	0.01	

Příloha 5: Výsledky analýz LTRE: celkový příspěvek druhu (typu ploidie) a prostředí na pozorovanou variabilitu populační růstové rychlosti. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně. Kladné číslo znázorňuje pozitivní příspěvek.

celkový příspěvek					
	druh			prostředí	
		<i>P</i>			<i>P</i>
A. liliago (4n)	0.0067	0.728	A. ramosum (otev.)	0.1588	<0.001
A. ramosum (2n)	-0.0067	0.728	A. ramosum (les)	-0.1588	<0.001

Příloha 6: Výsledky analýz LTRE: příspěvky jednotlivých parametrů k efektu druhu (typu ploidie) či stanoviště na variabilitu populační růstové rychlosti. Přechody, jejichž příspěvek byl nulový, nejsou uvedeny. Signifikantní hodnoty (<0.025) jsou zvýrazněny tučně, hodnoty signifikantní na hladině alfa<0.05 jsou kurzívou. Kladné číslo znázorňuje pozitivní příspěvek.

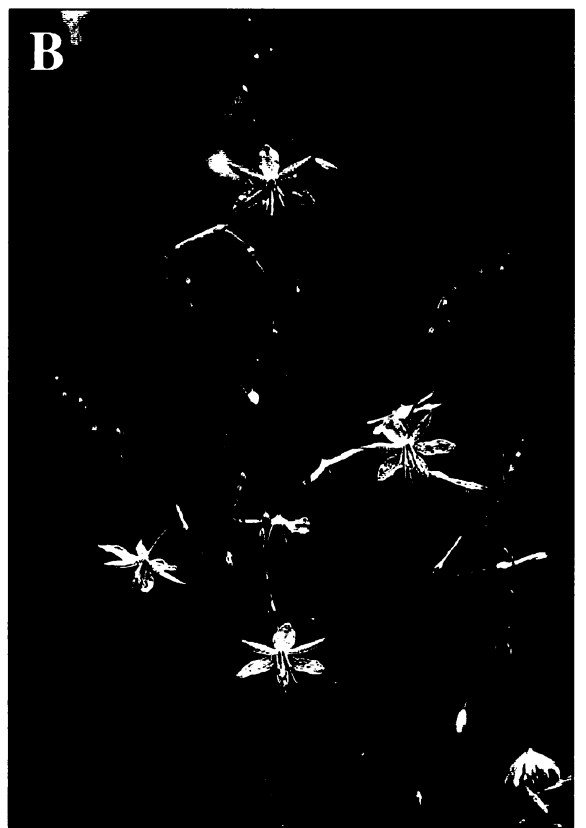
přechod čas1-čas2	druh (typ ploidie)			
	A. liliago (4n)		A. ramosum (2n)	
	příspěvek	<i>P</i>	příspěvek	<i>P</i>
1-1	0.0085	<0.001	-0.0085	<0.001
1-2	-0.0425	<0.001	0.0425	<0.001
2-3	-0.0087	0.079	0.0087	0.079
3-3	0.0247	0.080	-0.0247	0.080
3-4	0.0101	0.379	-0.0101	0.379
3-5	<i>-0.0236</i>	<i>0.043</i>	<i>0.0236</i>	<i>0.043</i>
4-3	-0.0008	0.975	0.0008	0.975
4-4	0.0121	0.010	-0.0121	0.010
4-5	-0.0063	0.471	0.0063	0.471
5-1	<i>0.0042</i>	<i>0.039</i>	<i>-0.0042</i>	<i>0.039</i>
5-2	0.0081	0.007	-0.0081	0.007
5-3	0.0007	0.995	-0.0007	0.995
5-4	-0.0068	0.010	0.0068	0.010
5-5	0.0269	<0.001	-0.0269	<0.001
přechod čas1-čas2	stanoviště			
	A. ramosum otev.		A. ramosum les	
	příspěvek	<i>P</i>	příspěvek	<i>P</i>
1-1	-0.0043	1.000	0.0043	1.000
1-2	0.0354	1.000	-0.0354	1.000
2-3	0.0187	0.015	-0.0187	0.015
3-3	0.0049	0.466	-0.0049	0.466
3-4	-0.0041	0.684	0.0041	0.684
3-5	0.0117	0.278	-0.0117	0.278
4-3	0.0013	0.536	-0.0013	0.536
4-4	<i>-0.0101</i>	<i>0.034</i>	<i>0.0101</i>	<i>0.034</i>
4-5	0.0303	0.002	-0.0303	0.002
5-1	0.0340	<0.001	-0.0340	<0.001
5-2	0.0197	<0.001	-0.0197	<0.001
5-3	-0.0042	<0.001	0.0042	<0.001
5-4	-0.0088	0.003	0.0088	0.003
5-5	0.0342	<0.001	-0.0342	<0.001

<i>Thymus praecox</i>	+	2	.	.	+	+	+	+	+		
<i>Thymus pulegioides</i>	1		
<i>Trifolium alpestre</i>		
<i>Trifolium medium</i>		
<i>Trifolium sp.</i>		
<i>Viola hirta</i>	r	.	+	+	.	r	r	1		
E0																						
<i>Dicranum scoparium</i>	+	1	.	.	.	3	1	
<i>Fissidens sp.</i>	+	1	
<i>Leucobryum glaucum</i>	+	
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	.	1	1	3	4	5	4	2	2
<i>Rhizomnium punctatum</i>	3	+	

Legenda

Otevřené: BL – *A. liliago* Báň, BR – *A. ramosum* Báň, VL – *A. liliago* Vinařice, VR – *A. ramosum* Vinařice, ŠL – *A. liliago* Štětí, ŠR – *A. ramosum* Štětí
 Lesní: SR – *A. ramosum* Stradonice, KR – *A. ramosum* Kamýk, ŽR – *A. ramosum* Želivka

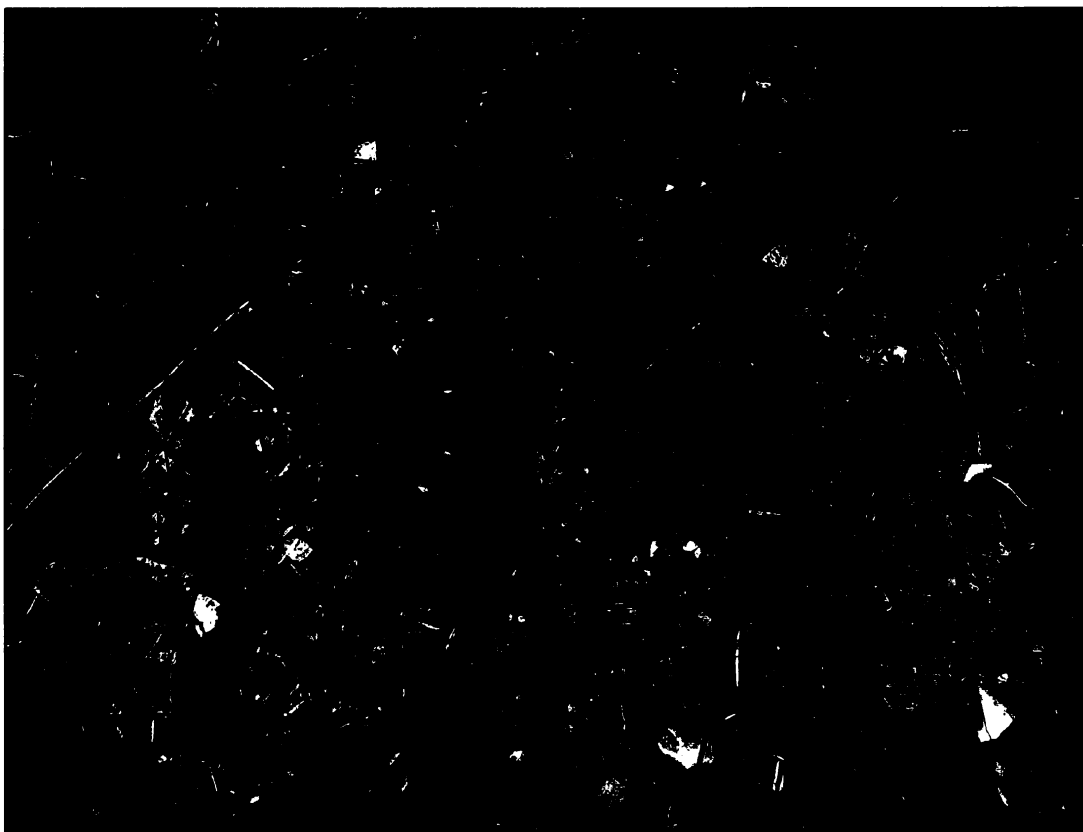
1



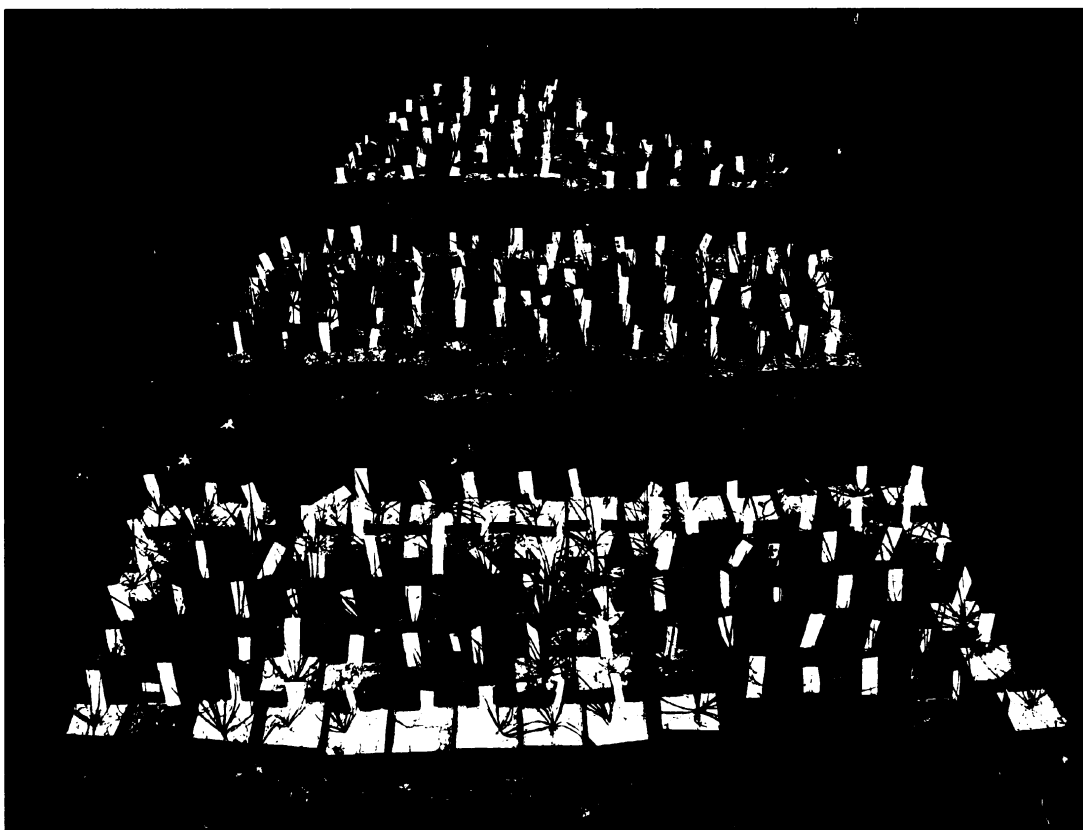
Studované druhy: *Anthericum liliago* (A) a *Anthericum ramosum* (B, foto A. Trnkoczy 2004).



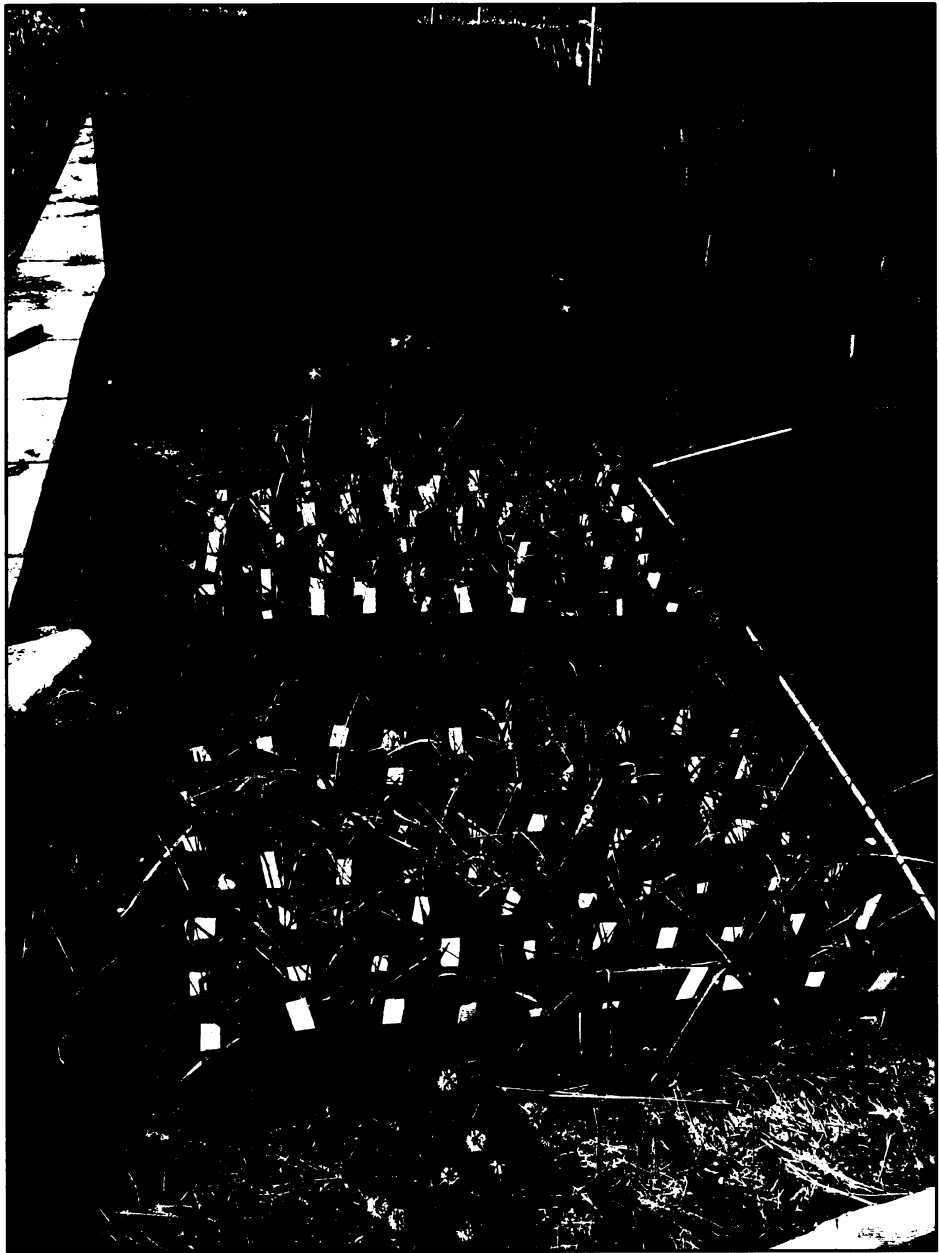
Studovaná lokalita Bář s kvetoucím druhem *A. liliago* (foto M. Menci 2006).



A. liliago na obnažené „bílé stráni“.



Transplantační pokus – simulace otevřeného prostředí (červenec 2008).



Transplantační pokus – simulace lesního prostředí (červenec 2008).
Rostliny mají v „lesním“ prostředí větší biomasu.