

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní obor: Biologie



Kompetice semen a semenáčů a její vliv na časování klíčení.
Competition of seeds and seedlings and its influence on the timing
of germination.

Pavel Kos

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Weiser

Praha 2015

Poděkování:

Tímto bych rád poděkoval vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Martinu Weiserovi za pomoc a důležité rady v průběhu tvorby této práce.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 14.5.2015

Pavel Kos

Abstrakt:

Práce se věnuje shrnutí dosavadních poznatků o kompetici semen a semenáčů. Především se zabývá spojitostí kompetice spolu s různým časováním klíčení a odlišnou velikostí semen. Hlavní otázkou práce je tedy kdy a proč rostliny mění časování klíčení. Jelikož zde působí velice mnoho faktorů, mezi které patří především přítomnost dalších rostlin a různé abiotické podmínky na stanovišti, vzniká zde podstatná variabilita. Nelze tedy stanovit jednoznačnou odpověď.

Klíčová slova: klíčení, kompetice, velikost semen, časování klíčení, semeno, semenáč

Abstract:

Competition of seeds and seedlings is being reviewed in this bachelor thesis, namely relationship between competition with different timing of germination and different seed mass. The question is when and why timing of germination is changed. There is a lot of factors creating very big variation in results. Main factor is presence of other plants in same site. Also a lot of abiotic factors take very important part. Because of this variability we can not pronounce clear answer.

Key words: germination, competition, seed mass, timing of germination, seed, seedling

Obsah

1. Kompetice rostlin	4
1.1. Typy kompetice v raných fázích ontogeneze	6
1.1.1. Vnitrodruhová kompetice	6
1.1.2. Mezidruhová kompetice	6
1.1.3. Vliv hustoty okolních rostlin na kompetici	7
2. Klíčení semen a různé časování klíčení.....	8
2.1. Ekologické podněty oznamující vhodnost podmínek k vyklíčení	10
2.2. Časné klíčení	11
2.3. Odložené klíčení.....	12
2.4. Načasování klíčení na různou dobu v průběhu sezony.....	13
2.5. Dormance a klíčení.....	13
2.6. Závislost časování klíčení na hustotě okolních jedinců.....	15
2.7. Vliv přítomnosti mateřské rostliny na klíčení	16
2.8. Rozdílný vliv vnitro a mezidruhové kompetice na klíčení.....	17
2.9. Rozdílný vliv semene a semenáčku.....	17
3. Velikost semen	18
3.1. Vliv velikosti semen na klíčení	19
3.2. Vliv velikosti semen na schopnost obstát v kompetici.....	20
4. Závěr.....	22
5. Seznam použité literatury	23

1. Kompetice rostlin

Existují dva zásadní způsoby, jak prostředí ovlivňuje přežívání rostlin. Prvním z nich je omezené množství zdrojů. Tento způsob funguje jako určitý limitující faktor pro růst a vývoj a rostliny nutí o zdroje kompetovat. Druhou možností jsou náhlé disturbance a nečekaná variabilita prostředí. Tato možnost může nastat i přes vhodné podmínky, ve kterých rostlina prosperuje. Na obě možnosti se snaží rostliny co nejvíce přizpůsobit, adaptovat a vyrovnat se s nimi pomocí kompetice o zdroje, vytvářením semenných bank, různou strategií rozmnožování a dalšími mechanismy (Storch et Mihulka, 2000).

S kompeticí se setkává snad každá rostlina a tak se musí stát buď velmi silným kompetitorem, nebo může kompetici uniknout. Pro únik od kompetice rostlina využívá tři strategie. První strategií je útek v čase pomocí dormance a časného vyklíčení. Druhou možností je, že uteče v prostoru rozšířením do nových lokalit. Nebo se přeorientuje na jiné zdroje, o něž není vedena tak silná kompetice (Townsend et al., 2010).

Jelikož rostlina žije přisedlým způsobem života, má po vyklíčení trvale dané místo svého budoucího růstu. Tímto má do značné míry určeny i dostupné zdroje. Avšak prostředí není homogenní a tak může rostlina částečně ovlivnit dostupnost zdrojů. Například pomocí prorůstání kořenů do vzdálenějších míst. Rostlina tak využívá své růstové plasticity (Bradshaw, 1972). Podstatným faktorem je však to, že rostlina neroste ve většině případů osaměle. Zdroje tedy sdílí s dalšími rostlinami, což vytváří další variabilitu (Kubát et al., 2003).

O zdroje kterých je nedostatek je pak rostlina nucena kompetovat. Kompetice je tedy vztah mezi rostlinami. Je to jakási soutěž o zdroje. Předmětů kompetice může být mnoho, mezi hlavní však patří světlo, voda, živiny obsažené v půdě, prostor pro růst a mnoho dalších (Kubát et al., 2003).

Rostlina se snaží nejvíce kompetovat o zdroj, jenž je pro ni v tu chvíli nejvíce limitující. Je zde však variabilita mezi jednotlivými rostlinami. Každý jedinec má své limitní hodnoty na jiné úrovni a limitující zdroje se mění i v čase. Například v závislosti na průběhu kompetice.

Míra kompetice je také ovlivněna produktivitou dané lokality. Efekt kompetice na koncovou biomasu rostliny klesá, spolu s celkovou biomasou na daném stanovišti. Pokud se tedy jedná o produktivní prostředí má kompetice menší vliv (Goldberg et al., 1999).

Kompetice rostlin je tak velice variabilní, mění se jak podmínky v prostředí, tak i chování rostliny během jejího vývoje (Tilman, 1994; Coomes et al., 2002). Především však vznikají značné rozdíly v kompetici v závislosti na sousedním druhu. Jednou pozorovaný jev mezi danými druhy se tak může v jiném areálu lišit. Tyto odlišnosti vznikají vlivem abiotických podmínek, které do značné míry ovlivňují, jakého budou mít rostliny souseda (Foster et al., 2011). Prostorové odlišnosti například v různé dostupnosti živin, napomáhají udržovat dynamiku druhů a diverzitu mnoha společenstev (Tilman, 1994). Míra kompetice je ovlivněna také velikostí sousedních rostlin. Různá velikost rostlin při konstantní hustotě vytváří značné rozdíly v míře kompetice (Fowler, 1984).

Rostlina však nekompetuje o zdroje se všemi členy společenstva, nýbrž jen se svými nejbližšími sousedy (Tilman, 1994). Míra kompetice se tedy odvíjí od hustoty sousedních rostlin. Pro rostlinné interakce je tedy zásadní prostorové rozložení rostlin (Fowler, 1984). Pomocí hustoty je ovlivněno množství semen, které vyklíčí a především množství rostlin, které budou schopné vůbec přežít (Lortie et Turkington, 2002). Dochází tak k jakési regulaci navzájem mezi rostlinami v rámci společenstva.

Na příkladu stejně staré populace rostlin jednoho druhu demonstruje Coomes et al. (2002) vývoj vztahů v čase. Ukazuje, jak v prvním roce růstu převažují negativní vztahy mezi rostlinami a v rámci početné populace dochází k mnoha úmrtím. Druhým rokem, kdy je již populace dostatečně redukována, se vztahy mění na neutrální nebo dokonce i pozitivní. Pro rostliny je tou dobou již důležitější reprodukce a díky menší hustotě sousedů se již nemusí tolik věnovat kompetici (Coomes et al., 2002).

Tento postupný vývoj vztahů je způsoben několika faktory. Zpočátku při klíčení je pro rostlinu podstatná hustota okolních semen a semenáčků, které jsou schopné ovlivnit počet vyklíčených semen a také dobu po které vyklíčí (Lortie et Turkington, 2002; Tielborger et Prasse, 2009). Po vyklíčení se pozornost rostliny obrací na již dříve vyklíčené rostliny. Schopnost rostliny získat po vyklíčení dostatek zdrojů je dána počtem již vyklíčených sousedních rostlin, které zdroje již čerpají (Ross et Harper, 1972). Kompetiční prostředí rostliny má tedy zásadní vliv na schopnost semen klíčit a následný růst semenáčků (Ross et Harper, 1972; Weiner, 1985).

Mohlo by se zdát, že rostliny na sebe navzájem působí především negativně ve snaze získat co nejvíce zdrojů a předstihnout své soupeře. Avšak mezi rostlinami nalezneme i pozitivní výsledky plynoucí ze soužití s více rostlinami. Jedná se například o zastínění, hromadění živin, ochranu před herbivory a další. Callaway et al. (2002) tyto pozitivní vztahy demonstruje na příkladu alpínských rostlin, u kterých ukazuje zvyšující se hodnoty biomasy, reprodukce a růstu spolu se vzrůstající hustotou rostlin. Konkrétně u toho příkladu platí, že se vzrůstající nadmořskou výškou roste i stres působící na rostliny a spolu s ním klesá negativita vztahů (Callaway et al., 2002). Hlavním určujícím faktorem je však teplota. V rámci alpínských společenstev, kompetice převažuje v místech s vyšší teplotou. Naopak pozitivní vztahy mezi rostlinami nalezneme v chladnějších podmínkách (Callaway et al., 2002).

Následující části budou zaměřeny především na vztahy mezi semeny a semenáčky. Na to jak se navzájem ovlivňují a to ať už pozitivně nebo negativně. Podstatnou částí je také klíčení semen a s ním spojené mechanismy a potřebné ekologické podmínky, které klíčení ovlivňují.

1.1. Typy kompetice v raných fázích ontogeneze

Jelikož je kompetice o vztahu alespoň dvou rostlin, je nejdůležitějším kritériem to s kým rostlina kompetuje. Může se jednat o rostlinu příbuznou a tedy vnitrodruhovou kompetici, nebo nepřibuznou a s ní probíhající mezidruhovou kompetici. Dalším velice podstatným faktorem je počet rostlin, jenž se kompetice účastní.

1.1.1. Vnitrodruhová kompetice

I přes příslušnost ke stejnému druhu nebo dokonce při setkání sourozenců se každá rostlina snaží pro sebe získat potřebné množství zdrojů. Pokud jich není dostatek, dochází ke vnitrodruhové kompetici. Rostliny tak navzájem kompetují o zdroje stejně jako při mezidruhové kompetici. Avšak příbuzné rostliny se navzájem neovlivňují tak negativně jako s druhy nepřibuznými.

Dyer et al. (2000) prokázal u druhu *Nasella pulchra*, že množství vyklíčených semen není nijak závislé na hustotě již vyrostlých příbuzných rostlin. Na rozdíl od mezidruhové kompetice tak není prokázán vliv rozdílné hustoty na klíčení (Dyer et al., 2000).

Rostliny zde ale přesto kompetují. Nevyužívají však přímou kompetici, ale pouze se navzájem ovlivňují skrze zdroje. Platí tak zde, že kdo dříve spotřebuje zdroj, ten vyhraje. Rostoucí hustota rostlin tak má vliv pouze na velikost zdrojů a ne přímo na klíčení a růst (Ross et Harper, 1972). Platí zde výhoda pro dříve vyklíčené rostliny, které mají časovou výhodu v čerpání zdrojů. Mají tak větší biomasu a vyšší hodnotu reprodukce.

1.1.2. Mezidruhová kompetice

V přírodě se však častěji stává, že se potkají dvě semena nebo dva semenáčky, které příbuzné nejsou. Vytvářejí mezi sebou intenzivní vztahy, které se velice odlišují podle právě interagujících druhů. Rostliny se pak mezi sebou různě stimulují či inhibují a vytvářejí tak jakousi síť nebo také kompetiční hierarchii (Fowler, 1984; Tielborger et Prasse, 2009).

Tielborger et Prasse (2009) uvádějí příklad kompetiční hierarchie na čtyřech druzích polopouštních rostlin. Na pomyslném kompetičním vrcholu je druh *Artemisia monosperma* pod ní *Cornulaca monacantha* a *Moltingiopsis ciliata* a úplně nejslabším kompetitorem je v tomto případě *Stipagrostis scoparia*.

O dominantní hierarchii se zmiňují také Ross et Harper (1972), kteří dále dodávají, že zásadně ovlivňuje klíčení a následný vývoj každého jedince. Je zajímavé, že tuto dominantní nadřazenost svého souseda pozná rostlina již ve fázi semene a podle toho upravuje svoji dobu vyklíčení (Ross et Harper, 1972).

1.1.3. Vliv hustoty okolních rostlin na kompetici

Hustota má částečný vliv již v rané fázi, ještě před tím než dojde k vyklíčení. Při vysoké hustotě se totiž může semeno rozhodnout nevyklíčit a raději vyčkávat na vhodnější podmínky. Se zvýšenou hustotou byla také pozorována snížená klíčivost u jednoletých rostlin (Lortie et Turkington, 2002; Tielborger et Valleriani, 2005).

Pokud se semeno rozhodne vyklíčit, postupně začne vnímat spíše vztahy s konkrétními druhy v rámci společenstva (Lortie et Turkington, 2002). Hustota tedy hraje roli především u semen a jejich klíčení. Až na výjimky má ve většině případů vysoká hustota okolních rostlin negativní vliv (Ross et Harper, 1972).

Rice (1990) provedl experiment pomocí rodu *Erodium*. Zjistil, že se vzrůstající hustotou vzrůstá míra kompetice a zároveň klesá schopnost reprodukce rostlin. Dále také spolu s rostoucí hustotou vzrůstá úmrtnost jedinců a tedy i pravděpodobnost, že semena nedosáhnou dospělosti (Rice, 1990).

Problémem mnoha studií je, že výzkum vlivu hustoty provádí pouze na malém množství druhů. Počet rostlin, které se však pomocí různé hustoty navzájem ovlivňují, je většinou vyšší, může se jednat o celé společenstvo čítající mnoho druhů (Lortie et Turkington, 2002).

2. Klíčení semen a různé časování klíčení

Klíčení je pro rostlinu zásadní část života. Je pro ni tedy klíčové jakou zvolí strategii. Může se rozhodovat kdy a zda vůbec má vyklíčit. Semena se rozhodují podle okolních podmínek jako je teplota, světlo, přítomnost jiných semen a rostlin a mnoho dalších. Pokud podmínky vyhodnotí jako nevhodné, celkově se počet vyklíčených semen snižuje (Cohen, 1966). Naopak pokud jsou podmínky vhodné a semeno má dostatek zdrojů a prostoru, které potřebuje k dalšímu vývoji a růstu vyklíčí každý jedinec v populaci (Ross et Harper, 1972).

Schopnost semene vyklíčit není trvalá vlastnost a semeno o ni může časem přijít. Podle druhu rostliny se doba, po kterou je semeno schopné klíčit, pohybuje od několika dnů až po zhruba 250 let při vhodných podmínkách. Postupem času klíčivost klesá jako například u *Linum usitatissimum*, u kterého po roce klíčí okolo 85 % semen, po dvou letech přibližně 74 %, po sedmi letech již jen 33 % a po jedenácti letech pouhá 3 % semen mají stále schopnost klíčit (Němec, 1942). Ztráta klíčivosti je spojena s několika faktory. Například enzymy obsažené v semeni postupem času ztrácejí svou účinnost. Dále semeno přestože nevypadá příliš aktivně, stále dýchá a ztrácí tak živiny. Navíc trpí nedostatkem kyslíku a hromadí se v něm škodlivé látky (Němec, 1942).

Klíčení semen je úzce spojeno s šířením a velikostí semen. Semena, která jsou menší, a tudíž se mohou lépe šířit v prostoru, obvykle klíčí velice brzy. Naopak větší semena, která se nešíří na velké vzdálenosti, častěji využívají pozdější dobu klíčení (Venable et Lawlor, 1980).

Pokud chce rostlina dlouhodobě přežít, je nutné, aby všechna její semena neklíčila v tutéž sezonu. Pokud část semen nevyklíčí a zachová se v půdě, umožní to rostlině přežít nepříznivé sezony a poté opět vyklíčit. Naopak pro vysokou schopnost reprodukce je pro rostlinu podstatné, aby vyklíčila co největší část semen (Cohen, 1966).

Nejdůležitějším faktorem je období, kdy rostlina vyklíčí. Jelikož čas kdy rostlina klíčí, určuje její budoucnost. Rozhoduje o tom, jak moc bude rostlina úspěšná nebo naopak neúspěšná. Semena vnímají velmi mnoho faktorů, které způsobují velice odlišné časování klíčení napříč všemi rostlinami (Weiner, 1988). Rozdílná doba klíčení se nevyskytuje pouze mezi odlišnými druhy, ale i v rámci jednoho druhu nebo dokonce jedné rostliny.

Faktory způsobující odlišnou dobu klíčení jsou jak abiotické, tak také biotické. Autoři zmiňují například různou periodicitu světla (King, 1975), teplotu (Thompson et al., 1977), přítomnost kouře (Dixon et al., 1995), míru herbivorie (Verdú et Traveset, 2005), množství přítomných zdrojů (Claus et Venable, 2000), genetické faktory (Rees, 1994), hustotu okolních semen (Ellner, 1986) a další environmentální faktory (Harper et al., 1965). Podstatné jsou také podmínky v půdě jako míra půdní vlhkosti, teplota nebo i hloubka, ve které se semeno nachází (Gattilman, 1994). Podle těchto všech faktorů a mnoha dalších je semeno schopné upravit a následně stanovit dobu kdy dojde k vyklíčení (Murray, 1998).

Různé časování klíčení slouží semenu jako nástroj, kterým může reagovat na podmínky panující v okolním prostředí. Semeno si díky tomu může zvolit tu nejvhodnější dobu k vyklíčení (Murray, 1998). Tato schopnost analyzovat a reagovat na okolní podmínky je zásadní k úspěšnému přežití a vývoji rostliny (Westoby, 1981; Venable, 1989).

Časování klíčení se mezi rostlinami velice liší, jedná se o rozdíly v řádech dnů až měsíců. Podle toho jak semeno vyhodnotí okolní podmínky, rozhodne co je pro něj v ten moment nejvýhodnější. Klíčení může urychlit nebo naopak oddálit (Dyer et al., 2000). Navíc semeno nemusí nutně vyklíčit v rámci jedné sezony, ale může klíčení odložit až do sezony nadcházející.

V rámci časování klíčení lze pozorovat dvě základní strategie. Semena mohou urychlit klíčení, vyklíčit velice brzy a rychle začít bojovat o své místo a zdroje. Druhou možností je klíčení dočasně odložit na vhodnější dobu v rámci sezony nebo i následujících let. Ne vždy však platí, že rostlina využívá pouze jednu strategii. Například heterokarpické rostliny, především rody *Asteraceae* a *Chenopodiaceae*, mohou produkovat zároveň dva morfologicky odlišné typy semen. Část semen je přímo určena k rychlému vyklíčení a obsazování nových lokalit. Druhá část zůstává ve stádiu dormance a po delší dobu vyčkává v nevyklíčeném stavu. Rostlina kombinací obou typů strategií zvyšuje svoji šanci na přežití (Vitalis et al., 2013).

Podstatným faktorem pro časování klíčení je přítomnost a vliv okolních rostlin. Každý druh má navíc na klíčení sousedních semen rozdílný vliv (Violle et al., 2009). Semena jsou schopná zhodnotit kvalitu a kompetiční schopnosti sousedních rostlin a podle toho přizpůsobit čas svého vyklíčení (Inouye, 1980; Smith et al., 2000).

Odlišné klíčení často nalezneme například u invazivních a původních rostlin. Invazivní druhy velice často klíčí dříve než druhy původní a je to jeden z možných důvodů případné dominance invazivních rostlin (Marushia et al., 2010; Cleland et al., 2015). Výhoda dříve klíčících semen totiž spočívá v náskoku čerpání zdrojů a díky tomu mají výhodu oproti později klíčícím semenům. V některých případech, může dojít až k vyčerpání zdrojů a později klíčící původní rostliny jsou tím následně velice znevýhodněny (Marushia et al., 2010). Avšak brzké vyklíčení přináší i rizika jako například zmrznutí či naopak vyschnutí semene. Nevýhoda pozdějšího klíčení roste spolu s vyšší mírou kompetice (Cleland et al., 2015).

Reakce na invazivní rostliny se však značně liší v závislosti na druzích. Dostál et al. (2012) popisují mechanismus mezi původní *Impatiens noli-tangere* a invazivní *Impatiens parviflora*. Biomasa *Impatiens noli-tangere* z lokalit nezasažených invazivním druhem je stejná jako z lokalit již invadovaných. Avšak v invadovaných lokalitách rostlina získává zkušenost s invazivním druhem a stává se oproti němu více rezistentní. Posouvá klíčení přibližně o půl týdne vpřed, aby klíčila dříve než invazivní rostlina. Semenáčky dorůstají do větší výšky. Především jsou však schopné lépe využívat zdroje. Pokud tedy rostlinu z invadovaných lokalit necháme růst samotnou, dosahuje větší biomasy než rostlina pocházející z neinvadovaných lokalit (Dostál et al., 2012).

Cleland et al. (2015) provedl experiment s původními a invazivními jednoletými travami, které vyséval samostatně nebo oba typy pohromadě. Pokud semena klíčila odděleně, ukázalo se, že invazivní druhy mají větší biomasu, pokud klíčí dříve. Naopak původní druhy rostou lépe, pokud vyklíčí později. Lze tedy odvodit, že pro invazivní druhy přináší dřívější vyklíčení větší výhody než pro druhy původní.

Rozdíl v různém časování klíčení nalezneme také mezi rostlinami jednoletými a trvalkami. Jednoleté rostliny jsou schopné větší variability v časování klíčení a jednotlivé druhy se mezi sebou velmi liší. Naopak trvalky ve většině případů využívají časné klíčení (Verdú et Traveset, 2005).

Jak je tedy vidět různé časování klíčení má zásadní vliv na růst a vývoj rostliny. Verdú et Traveset (2005) pak dodávají, že dřívější vyklíčení má pozitivní vliv na fitness rostliny, ale neovlivňuje množství vyklíčených semenáčků.

2.1. Ekologické podněty oznamující vhodnost podmínek k vyklíčení

Aby semeno co nejlépe načasovalo dobu svého vyklíčení, vnímá mnoho faktorů, které ho mohou různě ovlivnit. Mezi takové faktory patří například teplota. Semeno vnímá určitou minimální teplotu, která tvoří hranici, pod kterou semeno nevyklíčí. To stejné platí i s maximální teplotou. Každá rostlina má tyto hranice jinak nastavené a liší se především podle místa výskytu rostliny (Němec, 1942).

Dalším důležitým faktorem jsou světelné podmínky, které se liší mezi druhy a především mají odlišné nároky velká a malá semena. Malá semena většinou k vyklíčení vyžadují přítomnost světla, kdežto větší semena v takové míře světlo nevyžadují (Leishman et Westoby, 1994). Větší semena tedy mají mnohem větší toleranci ohledně potřebné intenzity světla k vyklíčení. Vše je způsobeno velikostí zásob, malá semena totiž potřebují ihned po vyklíčení začít asimilovat a podmínka světla je pro ně teda jakási pojistka, že budou mít dostatek energie. Naopak velká semena mají větší množství zásob, ze kterých jsou schopny přežít delší dobu, například než se skrz vrstvu půdy dostanou na povrch (Leishman et Westoby, 1994).

Kubát et al. (2003) se zmiňuje také o vlivu různého světelného spektra. Tento faktor ovlivňuje klíčení druhů rostoucích v lesním podrostu. Hlídkají si tak, aby nevyklíčili v době, kdy jsou okolní stromy plně obrostlé, a tedy nejvíce stíní.

Většina semen také vyžaduje před vyklíčením projít obdobím se sníženou teplotou. Je to pro ně signál, který je ujistí, že již proběhla zima a začíná nová sezona. Semena se takto brání, aby nevyklíčila koncem sezony v době, kdy dozrají (Kincl et al., 2003).

Opačným případem je klíčení například u pyrofytů. Semena těchto druhů totiž klíčí až po absolvování vysokých teplot způsobených požáry. Požár pro ně následně uvolní prostora a půda může po požáru obsahovat také více živin (Kubát et al., 2003).

Během let kdy panují příznivé podmínky pro růst a produkci potomstva, rostliny produkují větší množství semen. Ta však mají menší míru klíčivosti než semena vyprodukovaná během méně příznivé sezony. Možným vysvětlením této strategie je, že produkce dormantních semen stojí rostlinu více energie. Tudíž je schopna takováto semena produkovat pouze v průběhu sezony, kdy panují příznivé podmínky (Tielborger et Valleriani, 2005). Dalo by se tedy říci, že rostlina je schopná se za příznivých podmínek zásobit dormantními semeny, která ji pomohou v budoucnu přečkat nepříznivé podmínky, kdežto semena z nepříznivých sezon klíčí co nejdříve, jelikož rostlina nemá dostatek energie, aby investovala do semen dormantních. Výhoda menší klíčivosti spočívá také v tom, že po příznivé sezoně se v půdě nachází velké množství semen a tudíž hrozí vysoká míra kompetice, které se dormantní semena vyhnou (Tielborger et Valleriani, 2005). Rozhodnutí kdy má semeno vyklíčit přichází však ještě před tím, než semeno získá informace o abiotických podmínkách ve svém okolí, jelikož mateřská rostlina rozhoduje, zda a kdy semeno vstoupí do dormance (Pavlová, 2005). Ovšem nejedná se pouze o určení dormance, ale mateřská rostlina je schopná ovlivnit také období v průběhu sezony, ve kterém semeno vyklíčí (Tielborger et Valleriani, 2005).

2.2. Časné klíčení

Pro správný růst a vývoj rostlina potřebuje dostatek prostoru a zdrojů. Často se stává, že se musí o tyto prostředky dělit s dalšími rostlinami na stanovišti. Aby této situaci rostlina přežila, může využít strategii časného vyklíčení a získat tak potřebné zdroje a prostor i přes vysoké množství dalších rostlin (Ross et Harper, 1972).

Již i nepatrný náskok má na pozdější vývoj vliv. Tento efekt se navíc zesiluje v suchých oblastech, kde vytváří velice značnou výhodu. Například v oblasti Mediteránu, kde panují suchá léta, je pro rostlinu velice výhodné vyklíčit dříve. Rostlina tak stihne dostatečně vyrůst, než začne suché léto (Rice, 1990; Verdú et Traveset, 2005; Tielborger et Prasse, 2009).

Časnější vyklíčení poskytuje rostlině mnoho výhod. Rostliny, které tuto strategii využívají, často vyhrávají i kompetiční boj o zdroje. K tomu dochází, jelikož dříve klíčící rostlina jako první obsadí zdroje minerálních látek a vody a většinou také stihne přerůst ostatní rostliny a získat tak zásadní převahu v kompetici o světlo. Přičemž kompetice o světelný zdroj je považována za velice důležitou a často rozhodující (Miller et al., 1994).

Nejedná se však pouze o počáteční stav, ale výše popsané výhody mají dlouhodobý charakter a vliv na celý budoucí růst a vývoj rostliny. Především u jednoletých rostlin pak platí, že i nepatrný náskok v klíčení má veliký vliv na konečnou hodnotu biomasy a reprodukci rostliny (Ross et Harper, 1972; Rice, 1990; Dyer et al., 2000; Turkington et al., 2005). Například Ross et Harper (1972) uvádí, že jeden den náskoku při vyklíčení u trávy *Dactylis glomerata* zvýší její průměrnou konečnou biomasu až na 222%. Z čehož vyplývá, že dříve vyklíčené rostliny jsou houževnatější a mají celkově vyšší

fitness než rostliny později vyklíčené (Ross et Harper, 1972; Fowler, 1984; Turkington et al., 2005; Verdú et Traveset, 2005).

Někteří autoři však za důležitější faktor způsobující rozdílnou koncovou biomasu nepovažují prohranou kompetici o zdroje, ale nedostatek času potřebného k růstu. Například Fowler (1984) tvrdí, že rozdíl vzniklý mezi dříve a později klíčovými semeny je způsoben především kvůli nedostatku času potřebného na růst a správný vývoj rostliny, než kvůli prohrané kompetici o zdroje. Tento názor potvrzuje také Verdú et Traveset (2005), který výhodu dříve vyklíčených rostlin připisuje získání delšího časového období potřebného k růstu rostliny.

Zda je pro rostliny podstatnější pouhý dostatek času potřebný k růstu, nebo vyhraná kompetice o zdroje se však bude podstatně lišit v závislosti na podmínkách. Například úspěšnost rostliny klíčící v pozdním stádiu sukcese se bude odvíjet spíše od kompetičních poměrů ve společenstvu.

Časné vyklíčení však nemusí být vždy jen výhodou. Může se stát, že rostlina vyklíčí například příliš brzy v průběhu zimní oblevy a při následném ochlazení není schopná přežít. Nebo při vyklíčení v průběhu brzkého jara jsou pro rostlinu rizikem časté jarní záplavy. Avšak pokud se těmto nepříjemnostem rostlina vyhne nebo je dokáže přežít, získá značnou výhodu oproti později klíčovému semenům (Streng et al., 1989). Dříve klíčoví semena tak podstupují určitý hazard a více než později klíčoví semena riskují svou smrt vlivem nepříznivých sezonních podmínek (Rice, 1990; Verdú et Traveset, 2005).

Dřívější klíčení má také odlišný vliv na různě veliká semena, kdy větší semena z dřívějšího klíčení profitují mnohem více než semena malá (Verdú et Traveset, 2005). Dříve také klíčí semena, pokud se naruší jejich obal. Například semena stulíku požíraná ouklejí po částečném natrávení klíčí dříve než semena, která trávicím ústrojím neprošla (Němec, 1942).

Podle Geber et Griffen (2003) je časnější klíčení následkem selekčního tlaku způsobeného vysoce kompetitivním prostředím. K většině výše uvedených faktů přidává Verdú et Traveset (2005) upozornění, že drtivá většina výzkumů pochází z mírného pásma a dá se tedy předpokládat, že například v tropickém pásmu bude většina mechanismů fungovat odlišně.

2.3. Odložené klíčení

Riziko kompetičního boje je pro rostlinu dostatečný strašák na to, aby se pokusila co nejvíce omezit ztráty jím způsobené. Tyto ztráty eliminuje především odložením klíčení. Klíčení může odložit v rámci jedné sezony, tak aby se vyhnula většině klíčících rostlin. Nebo odloží klíčení až do následujících sezon, ale spolu s rostoucí délkou setrvání semen v půdě rostou také další rizika.

U semen dlouho přečkávajících v půdě se zvyšuje riziko mortality a nemají tak jisté, zda se vůbec dočkají další možnosti vyklíčit. Celkově se odložením klíčení snižuje fitness, jelikož se také

spolu s klíčením oddaluje i reprodukce a to i v případě že rostlina přežije dormanci a poté normálně vyklíčí (Turkington et al., 2005).

Odložení klíčení se vyskytuje více u jednoletých rostlin, které mají větší schopnost posunout klíčení v čase než rostliny víceleté (Kluth et Bruelheide, 2005). Je to způsobeno i tím, že jednoleté rostliny jsou v dlouhodobém hledisku více ohroženy nestálostí prostředí (Clauss et Venable, 2000).

2.4. Načasování klíčení na různou dobu v průběhu sezony

Clauss et Venable (2000) uvádí, že jednou z možností, která způsobuje různé období klíčení, jsou podmínky, které působily na mateřskou rostlinu. Semena pocházející ze sezon, které byly sušší než průměr, mají rozšířenou dobu klíčení a to jak o časnější klíčení tak i pozdější vyklíčení v průběhu jedné sezony. Klíčí tedy v průběhu delšího časového období. Naopak semena pocházející z vhodné sezony klíčí v kratším časovém úseku. Semena pocházející z nevhodných podmínek tak mají větší výběr v čase, kdy vyklíčí a je pravděpodobnější, že alespoň část semen bude mít vhodné podmínky (Clauss et Venable, 2000). Obecně je však různé načasování klíčení v průběhu sezony nebezpečné, jelikož nastává vyšší mortalita semen. Ne všechny semena se totiž treťí do vhodného období.

2.5. Dormance a klíčení

Rostliny během svého vývoje střídají tři fyziologická období. Jedná se o vegetační, reprodukční a dormantní (Kubát et al., 2003). Dormantní období dále lze rozdělit na vynucenou dormanci způsobenou nepříznivými podmínkami. Jedná se například o sucho, zimu nebo naopak přílišné teplo. Druhou možností je dormance způsobená vnitřními pochody v semeni. Takováto dormance pak může nastat, i pokud převládají vhodné podmínky. Je způsobena nedostatkem fytohormonů (Kincl et al., 2003).

Z pohledu fytohormonů dormanci způsobuje hromadění kyseliny abscisové v semeni. Kyselina abscisová totiž inhibuje růst a klíčení (Kincl et al., 2003). Co však vyvolá dormanci a hromadění kyseliny abscisové to nelze vždy přesně určit. Může se jednat například o odpověď semene na kvalitu sousedních rostlin. Nebo může být přímo sousedními rostlinami iniciována. Rostliny totiž mohou vytvářet chemické látky, které inhibují okolní rostliny (Dyer, 2000).

Množství vyklíčených semen je tedy závislé na signálech přijímaných z okolí. Semeno tyto signály vyhodnocuje buď jako příznivé nebo nepříznivé pro budoucí vývoj rostliny (Cohen, 1967). Jednotlivé signály mají pro semeno rozdílnou důležitost. Například v sušších biotopech první srážky v sezoně působí na semeno velice pozitivně a mohou zásadně změnit strategii klíčení (Cohen, 1967; Pake et Venable, 1996). Modely dormance semen tak předpokládají, že ekologické podmínky

v okolním prostředí mohou ovlivnit rozhodování semene. A to zda buď vyklíčí, nebo klíčení odloží na později a využijí dormanci (Vitalis et al., 2013). Například Tielborger et Valleriani (2005) říkají, že jednoleté rostliny v nepředvídatelném prostředí udržují většinu svých semen ve stavu dormance a nenechají je ihned vyklíčit. Pokud je však okolní prostředí konstantní a nehrozí žádné výrazné změny či vysoká míra kompetice, nepřináší schopnost dormance rostlině žádné výrazné výhody (Rees, 1994).

Dormance je mechanismus, který rostlině slouží k přežití nevhodných a nepředvídatelných podmínek (Venable et Lawlor, 1980; Clauss et Vanable, 2000). Rostlinám umožňuje vytvářet semenné banky a být tak částečně nezávislé na čase (Cohen, 1966, 1967; Vanable et Lawlor, 1980; Vanable et Brown, 1988; Rees, 1994). Nemusí se tedy jednat jen o únik od například vysoce kompetitivního prostředí. Dormance a semenná banka pomáhá rostlinám přežít nepříznivé sezony, ve kterých by nebyla možná reprodukce a tvorba nových semen (Tielborger et Valleriani, 2005). S rostoucím výskytem nevhodných sezon klesá klíčivost semen a roste využívání dormance a semenné banky rostlinou (Clauss et Vanable, 2000).

Dormance je také jedním ze způsobů jak se vyhnout kompetici. S klesající mírou kompetice tak zároveň klesá potřeba dormance. Rostlina místo dormance naopak využívá spíše časně klíčení (Vitalis et al., 2013). Klesající míra kompetice může být způsobena také úbytkem druhů na stanovišti. Platí tedy i vztah, kdy klesá potřeba dormance spolu se vzrůstající úmrtností. Avšak první reakcí na zvýšenou úmrtnost je naopak zvýšení dormance, díky které rostliny chtějí nevhodné období přečkat. Až následně po vymření klesá i míra dormance (Vitalis et al., 2013).

Míra dormance se liší v závislosti na mnoha faktorech. Jedním z nich je i velikost semen. Obecně platí, že menší semena jsou schopná vyšší míry dormance než semena větší (Venable et Brown, 1988; Thompson, 1993; Dyer et al., 2000). Tento jev nejspíše souvisí s vyšší pravděpodobností predace a parazitismu u větších semen. Není pro ně tedy tak výhodné přetrvávat ve stádiu dormance delší než nezbytně nutnou dobu (Leishman et Westoby, 1998). Nevýhodu dormance pro větší semena zmiňují i další autoři jako například Dyer et al. (2000) a Thompson (1987). Venable et Lawlor (1980) zmiňují, že toto tvrzení neplatí vždy. Pokud jsou podmínky opravdu nepříznivé je pro rostlinu výhodnější podstoupit riziko predace nebo parazitismu a klíčení odložit.

Více autorů se také zmiňuje o vlivu různověkosti rostlin na míru dormance. Rees (1994) tvrdí, že se vzrůstající dlouhověkostí rostlin klesá schopnost dormance u jejich semen. Statisticky, rostliny žijící kratší dobu žijí v méně stabilních podmínkách. Jelikož výhodnost dormance stoupá s počtem nevhodných sezon (Rees, 1994), je tak u jednoletých rostlin vyvíjen vyšší tlak na využívání dormance než u rostlin víceletých (Stebbins, 1950). Rees (1994) předpokládá, že víceleté rostliny mají možnost plodit nové potomstvo po více sezon, což je zásadní výhoda, díky které mohou překonat nepříznivé podmínky. Jednoleté rostlinu tu možnost nemají a tak využívají více dormanci a semennou banku, aby klíčení rozložili do více sezon. Avšak Thompson (1987) toto tvrzení napadá a zastává názor z předchozího odstavce. Vyšší míru dormance u jednoletých rostlin spojuje s menšími semeny, které tyto rostliny obecně tvoří a je tak pro ně dormance výhodnější. Také Grime (1979) vyvrací spojitost

míry dormance a různověkosti rostlin. Tvrdí, že není vztah mezi dospělcem a dormancí semen. Není podle něho tedy možné, aby míru dormance ovlivnilo, zda je dospělec jednoletý nebo víceletý.

Dormance je také závislá na množství energie, kterou do ní musejí rostliny investovat. Se vzrůstajícími náklady na její realizaci dormance klesá a rostlina poté více spoléhá na rozšiřování do nových lokalit (Vitalis et al., 2013). Pokud jsou však náklady na rozšiřování vyšší, zůstává rostlina u mechanismu dormance. Lze tedy sledovat jakýsi trade-off při úniku před kompeticí a to mezi dormancí a obsazováním nových lokalit.

Nakonec po prodělaném stádiu dormance se musí semeno opět probudit. Podmínky potřebné k prolomení stádia dormance se značně shodují s obecnými podmínkami klíčení. Jedná se například o teplotu, světlo, kyslík, vodu, dusík a mnoho dalších. Každá rostlina navíc potřebuje odlišnou míru působení těchto faktorů, aby opět začala klíčit (Finch-Savage et Leubner-Metzger, 2006). Pravděpodobnost probuzení semene z dormance a jeho vyklíčení je také závislá na hustotě okolních semen a rostlin (Kluth et Bruelheide, 2005).

2.6. Závislost časování klíčení na hustotě okolních jedinců

Hustota okolních semen a semenáčků může značně ovlivnit dobu klíčení semen. Je rozdílné zda na semeno působí vysoká hustota dalších semen nebo vysoká hustota semenáčků (Turkington et al., 2005). Z těchto dvou možností více ovlivňují dobu klíčení semenáčky, jelikož jsou více aktivní. Toto tvrzení podporují Turkington et al. (2005). Tvrdí, že dříve vyklíčená semena nejsou ovlivněna hustotou sousedů tak jako semena vyklíčená později. Spolu se vzrůstající dobou do vyklíčení tedy roste efekt hustoty sousedů (Turkington et al., 2005). Tento efekt, je způsoben vyšším zastoupením semenáčků v okolí později klíčících semen.

Avšak také hustota semen má vliv na dobu klíčení. Tielborger et Prasse (2009) tvrdí, že se vzrůstající hustotou okolních semen klesá podíl vyklíčených semen. Především pak píší, že negativní vliv hustoty na klíčení způsobují i semena, která vůbec nevyklíčí. Což znamená, že semena do určité míry mohou komunikovat (Tielborger et Prasse, 2009).

Hustota okolních semen a semenáčků není stálá a tak musí semeno být schopné reagovat na aktuální situaci. Semeno je tak schopné načasovat klíčení na různou dobu, která závisí na množství okolních rostlin a semen (Murray, 1998). K posunu klíčení se semeno uchyluje, jelikož veliké množství okolních jedinců představuje zvýšené riziko kompetice.

Linhart (1976) popisuje příklad, kdy semena reagují na vysokou hustotu urychlením vyklíčení. Pozoroval klíčivost u různých druhů plevelů. Klíčivost rostla spolu se zvyšující se hustotou jedinců na stanovišti. V reakci na tento výsledek popsal dvě možnosti, jak vyšší hustota semen stimuluje k vyššímu klíčení. Jedním faktorem jsou výhody více semen a semenáčků, které pohromadě zadržují více vlhkosti v půdě a mohou udržovat také vyšší teplotu. Druhým faktorem jsou pak chemické látky,

kteří semena vylučují. Tyto látky pak následně stimulují ostatní semena ke klíčení (Linhart, 1976). Avšak pozitivní důsledky vysoké hustoty na klíčení je mnohem méně znám než negativní vlivy.

Vliv hustoty se liší také v závislosti na složení společenstva. Pokud se navzájem ovlivňuje pouze jeden druh, nebyl prokázán zásadní vliv hustoty na klíčení semen. Při soužití více druhů, které se navzájem ovlivňují, je již vliv vysoké hustoty značný. Avšak někteří autoři pokládají za podstatnější vliv konkrétních druhů než vliv celkové hustoty (Dyer et al., 2000; Lonnberg et Eriksson, 2013).

Reakce na vysokou hustotu u jednoletých a víceletých rostlin je popisována stejně. Cohen (1967) pozoroval u jednoletých rostlin zkracující se dobu do vyklíčení v závislosti na vzrůstající hustotě okolních semen a semenáčků. U víceletých rostlin popisují Dyer et al. (2000) stejný efekt na travách, které spolu se vzrůstající hustotou urychlují klíčení a vývoj. Linhart (1976) stejnou reakci pozoruje také u rostlin z vysoce specializovaných společenstev. Avšak Turkington et al. (2005) sledovali dvouděložné rostliny, které spolu se vzrůstající hustotou prodlužovaly dobu do vyklíčení.

2.7. Vliv přítomnosti mateřské rostliny na klíčení

V okolí mateřské rostliny se nachází mnoho semen a dochází zde tak k vysoké míře vnitrodruhové kompetice mezi sourozenci (Ellner, 1986; Dyer, 2004). Pokud by tak nedocházelo k žádné regulaci mezi mateřskou rostlinou a jejími potomky, rostlina by se sama skrze vlastní potomky značně znevýhodňovala. Nevyklíčení vlastních semen je pro rostlinu tedy výhodnější než ztráty způsobené následnou vnitrodruhovou kompeticí mezi ní a jejími potomky. Toto však platí pouze pro trvalky. U jednoletých rostlin kompetice mezi mateřskou rostlinou a jejími potomky nehrozí.

Podle čeho se však mateřská rostlina rozhoduje? Existuje několik mechanismů, kterými se počet vyklíčených potomků reguluje. Ze strany mateřské rostliny dochází ke kontrole klíčení semen fyzickou nebo chemickou bariérou. Semena tak jsou udržována v dormanci, nebo je dokonce vyvolána sekundární dormance (Dyer, 2004). Mateřská rostlina je také schopná ovlivnit množství vyklíčených semen podle množství již rostoucích potomků (Ellner, 1986; Silvertown, 1988; Vanable, 1989). Navíc mateřská rostlina umí předávat informace o svém okolí do svých semen. Určuje tak zda semena vyklíčí a také jak velká část jich vyklíčí (Gutterman, 1993; Tielborger et Valleriani, 2005).

Zajímavý experiment provedl Dyer (2004), který pozoroval rostlinu *Aegilops*. Tato rostlina produkuje zároveň dvě různé velikosti semen. Větší semena nevstupovala do dormance, nebyla inhibována mateřskou rostlinou ani nebyla ovlivněna menšími sourozeneckými semeny. Naopak menší semena byla prokazatelně ovlivněna jak mateřskou rostlinou tak také přítomností větších sourozeneckých semen a vstupovala do fáze dormance. Toto zjištění dokládá, jak mateřská rostlina inhibuje klíčení menších semen, aby část potomstva přečkala, pokud by nastala nevhodná sezona. U větších semen se inhibice neprokázala, díky čemuž jsou tato semena schopná reagovat na aktuální

podmínky v prostředí. Rostlina tak využívá zároveň dvě různé strategie a pro každou volí nejvhodnější velikost semen (Dyer, 2004).

2.8. Rozdílný vliv vnitro a mezidruhové kompetice na klíčení

Pro většinu druhů představují různé mezidruhové interakce s dalšími druhy důležitější faktor ovlivňující časování klíčení než hustota rostlin na stanovišti (Dyer et al., 2000; Tielborger et Prasse, 2009).

Dyer et al. (2000) tuto variabilitu sledují na rostlině *Nasella pulchra*. Je zde vidět rozdílný vliv mezidruhové a vnitrodruhové kompetice na klíčení. Pokud je rostlina vystavena mezidruhové kompetici zkracuje dobu do vyklíčení. Avšak Dyer et al. (2000) spolu porovnávají pouze druhy, které se přirozeně nepotkají.

Naopak Tielborger et Prasse (2009) porovnávají druhy, které se mohou přirozeně potkat. Rozdíl je však v tom, že nenalézají žádný rozdíl v klíčení u mezidruhové a vnitrodruhové kompetice. Jejich experiment je proveden s pouhými čtyřmi druhy pouštních trav, což nepůsobí příliš přesvědčivě.

Při sledování rozdílného klíčení u vnitrodruhové a mezidruhové kompetice, tedy můžeme sledovat podstatnou variabilitu mezi druhy. Vliv konkrétního druhu je tak mnohem více zásadní než to, zda se jedná o mezidruhovou nebo vnitrodruhovou kompetici.

2.9. Rozdílný vliv semene a semenáčku

Semeno a semenáček mají logicky odlišný vliv na okolní jedince. Jelikož je semenáček mnohem více aktivní v mnoha směrech, je jasné že také více ovlivňuje své okolí. Prokazatelně větší vliv semenáčků na klíčení semen popisuje Tielborger et Prasse (2009). Stejní autoři dále zmiňují, že přítomnost semenáčků více zkracuje dobu do vyklíčení u ostatních semen. Naopak přítomnost semen pak podle nich nemá na dobu do vyklíčení zásadní vliv.

Avšak přítomnost semen má vliv na podíl vyklíčených semen. Semena tak na rozdíl od semenáčků neovlivňují dobu klíčení, ale mohou ovlivnit, kolik semen vyklíčí. Tento fakt také poukazuje na schopnost semen komunikovat do určité míry mezi sebou (Tielborger et Prasse, 2009).

3. Velikost semen

Velikost semen se mezi druhy podstatně liší. Tento rozdíl vyplývá z životní strategie, kterou daná rostlina zvolila. Obecně platí, že rostliny s většími semeny jsou lépe uzpůsobeny na přežívání, kdežto rostliny s menšími semeny se zaměřují na vysokou reprodukci a kolonizaci nových lokalit (Westoby et al., 2002).

Variabilita ve velikosti semen je způsobena především různým množstvím živin obsažených uvnitř semene. Velikost zásob se odvíjí od množství živin potřebných pro vývoj semenáčku do doby, než se stane plně autotrofní. Dále se mezi druhy liší uložení živin a jejich složení. Zásobní látky se ukládají do jedné nebo do kombinace tří struktur. Jedná se o endosperm, perisperm a dělohy. Složeny jsou ze tří hlavních skupin látek, kterými jsou polysacharidy, proteiny a tuky. Nejčastější zásobní látkou vůbec je pak škrob (Votrubová, 2010).

Velikostní a váhové rozdíly mezi semeny jsou obrovské. Mezi největší řadíme semena rodu *Lodoicea*. Konkrétně druh *Lodoicea seychellarum* dosahuje hmotnosti jediného semene až 18 kg. Takovéto semeno má dostatek zásobních látek, aby bylo schopné vyživovat semenáček po dobu 3 - 4 let. Naopak nejmenší semena nalezneme u čeledi *Orchideaceae*. Například druh *Neottia nidus-avis* vytváří semena vážící pouze 0,000002 g (Alexejev, 1990).

Hlavním faktorem, který ovlivňuje velikost semen je životní strategie rostliny. Lze rozlišit dva hlavní směry, kterými se rostliny ubírají. Jedná se o r-stratégy a K-stratégy. Rees (1995) tvrdí, že tyto dvě strategie jsou výsledkem snahy rostlin kolonizovat nová prostředí a kompetovat o zdroje. Zásadními předpoklady k určení vhodné strategie jsou velikost rostliny a to jak dlouho žije (Moles et al., 2004).

Veliké množství semen, která jsou malá, tvoří r-stratégové. Tyto semena nejsou příliš dobře vybavena na přežití, avšak tuto nevýhodu vyrovnávají svojí početností. Díky vysokému počtu semen je pro ně tedy pravděpodobné, že alespoň část nalezne vhodnou lokalitu. Obecně platí, že rostliny využívající tuto strategii se dožívají menšího věku a jedná se tedy především o rostliny jednoleté.

Rostliny s menšími semeny často investují mnohem méně do tvorby jednotlivých semen. Semena jsou tedy citlivější na stres a častěji nepřežijí nevhodné podmínky jako například sucho (Watkinson et Harper, 1978; Leishman et Westoby, 1994b). Avšak díky nižším nákladům na jejich tvorbu jich rostlina produkuje mnohem větší množství. A také díky své nízké hmotnosti se lépe šíří a jsou to lepší kolonizátoři nových lokalit.

Naopak rostliny s většími semeny produkují sice méně semen, avšak tuto nevýhodu kompenzují svojí dlouhověkostí a tedy schopností reprodukce po více sezon. Tento typ rostlin spadá do skupiny takzvaných K-stratégu. Tyto rostliny investují do semen mnoho energie. Méně semen pak rostlina tvoří, jelikož se vzrůstající velikostí semene rostou náklady na jeho tvorbu (Lord et Westoby, 2012). Rostlina se tedy snaží co nejvíce maximalizovat fitness u větších semen, aby se jí tato investice vyplatila. Investice rostlina vkládá především do zásobních látek semene. Díky tomu je větší semeno

zdatnějším kompetitorem a má větší toleranci na stres (Coomes et al., 2002). Tyto rostliny spoléhají tedy spíše na dobrou vybavenost semen a jejich schopnost obstát v kompetici a vytvořit si své místo ve společenstvu. Řadíme mezi ně především víceleté rostliny.

Volba vhodné velikosti semen je pro rostlinu podstatná. Především pak pro druhy rostoucí v suchých podmínkách. Je zde nedostatek zdrojů, které rostliny potřebují na tvorbu semen a je tedy zásadní jakou strategii rostliny zvolí (Rees, 1995). Baker (1972) a Schimpf (1977) pak tvrdí, že v suchých oblastech se rostliny snaží tvořit spíše větší semena, která následně při klíčení poskytují značnou výhodu.

Dalším z důležitých faktorů ovlivňujících velikost semen je způsob rozšiřování. Nepatrná váha totiž semenům usnadňuje šíření na větší vzdálenosti a tedy do více lokalit. Tyto malá semena k tomu nejčastěji využívají vítr. Pokud semena volí jiný způsob šíření, například pomocí živočichů nebo vody, je jejich váha vyšší. Většinou tak platí vztah, kdy s rostoucí hmotností semen klesá vzdálenost rozšíření od mateřské rostliny.

Zajímavý příklad vztahující se na rostliny s vysokým počtem malých semen uvádí Němec (1942). Popisuje druh *Orchis maculata*, který tvoří až 186 000 semen na jedné rostlině. Pokud by tak všechna semena vyklíčila, dospěla a opět vytvořila stejné množství semen, stačily by rostlině pouhé tři generace, aby osídlila plochu o velikosti veškeré zemské souše.

Odlišnou velikost semen lze také pozorovat při různém stádiu sukcese. Je pozorován pozitivní vliv větší velikosti semen na jejich hojnost spolu s vyšší kompeticí. Větší semena můžeme nalézt především v pozdním stádiu sukcese. Větší semena jsou totiž lepší kompetitoři a tak tyto rostliny postupně vytlačí druhy s menšími semeny (Murray et al., 2005). Naopak negativní vliv větší velikosti semen na jejich hojnost je pozorován v prostředí s malou mírou kompetice. Při raném stádiu sukcese tedy nalézáme především druhy s menšími semeny. Tyto druhy jsou lepší kolonizátoři a rychleji využijí volné místo vzniklé po disturbanci (Murray et al., 2005).

Dalším zajímavým faktorem působícím na velikost semen je rozdílná zeměpisná šířka. Rostliny v oblasti rovníku totiž produkují průměrně o dva až tři řády větší semena než rostliny v oblasti mírného pásu (Moles et al., 2004).

3.1. Vliv velikosti semen na klíčení

Různá velikost semen má logicky vliv na klíčení a to ať už se jedná o dobu potřebnou do vyklíčení, délku samotného klíčení nebo podíl klíčících semen. Tyto rozdíly mezi malými a velkými semeny se prohlubují spolu s rostoucí nepřízní okolních podmínek. Tento efekt potvrdili Leishman et Westoby (1994b), kteří porovnávali různou velikost semen a jejich klíčení. Při experimentálních podmínkách k zásadním rozdílům nedocházelo, jelikož rostliny nebyly vystaveny nevhodným podmínkám. Naopak semena v přirozených podmínkách, které nebyly tak vhodné, již rozdíl vykazovala. Zvyšující se

velikost semen tedy pozitivně souvisí s rostoucí schopností klíčit i za nepříznivých podmínek (Leishman et Westoby, 1994b).

Dalším zajímavým zjištěním je, že při klíčení je velikost okolních semen až druhotný faktor. Pro semena je totiž určující přítomnost konkrétních druhů (Dyer et al., 2000). Navíc nebyla nalezena souvislost mezi průměrnou hmotností semen a celkovou hmotností semen v daném místě na čase potřebném k vyklíčení (Ross et Harper, 1972).

3.2. Vliv velikosti semen na schopnost obstát v kompetici

Velikost semene je velice důležitý faktor, který hraje svou roli v úspěšnosti klíčení a případné kompetici. Na první pohled by se mohlo zdát, že větší semena mají v kompetičním boji výhodu a to především díky větším zásobám živin. Avšak toto tvrzení platí pouze částečně.

Výhoda větších semen roste spolu s nevhodnými podmínkami a s nimi vzrůstající kompeticí (Leishman et Westoby, 1994a). Pokud se tedy semena vyskytují ve vhodném a příznivém prostředí, kde nehrozí nedostatek zdrojů a tudíž ani kompetiční boj, svojí výhodu větší semena ztrácí (Moles et Westoby, 2004). Dokonce mohou být v nevýhodě, jelikož menší semena jsou schopna rychleji klíčit a získat tak zásadní náskok v čerpání zdrojů oproti větším semenům.

Větší semena také v kompetičním boji musí dohánět početní výhodu menších semen. Větších semen se totiž obvykle na stanovišti vyskytuje mnohem menší počet. Při velikých početních rozdílech může vyrovnání rozdílu trvat až několik let. Moles et Westoby (2004) porovnávali různě veliká semena a jejich početní zastoupení. Zjišťovali, po jaké době průměrně rostliny z větších semen dorovnají počet rostlin ze semen menších a početnějších. Při srovnání semen vážících 3,5 g a 0,35 g potřebovala větší semena průměrně 4,2 let. Toto postupné početní vyrovnání je způsobeno vyšší klíčivostí větších semen a jejich větší houževnatostí.

Vyšší klíčivost větších semen dokládají Lonnberg et Eriksson (2013). V případě chudých půd, kde je nedostatek živin, uvádějí klíčivost větších semen až 74 %. Kdežto u semen menších pouze 22 %. Toto srovnání však neplatí za suchých podmínek, kdy větší semena výhodu ztrácejí.

Rostliny jsou také schopné měnit velikost semen v závislosti na intenzitě kompetice. A to dokonce v rámci jednoho druhu. Rostlina rostoucí na lokalitě bez výraznější kompetice produkuje mnohem větší spektrum různých velikostí semen. Díky tomu je schopná pokrýt všechny možné podmínky, které mohou nastat. Pokud je však rostlina vystavena vysokému vlivu kompetice průměrná velikost semen začne narůstat. Rostlina se tak snaží vytvořit semena, která lépe obstojí v kompetičním prostředí (Violle et al., 2009). Větší semena totiž produkují větší a silnější semenáčky, které jsou schopné lépe přežít v kompetičním prostředí (Gross, 1984).

Rozdílná velikost semen hraje důležitou roli také v místech, kde probíhá kompetice o světlo. Za takovýchto podmínek získávají větší semena značnou výhodu (Leishman et Westoby, 1994a). Opět zde totiž platí, že větší semena produkují větší semenáčky. Ty jsou tudíž vyšší a tak lépe uniknou ze

zastínění. Například z listím zastíněného povrchu půdy. Další podstatnou výhodou větších semen je také větší množství zásobních látek, díky čemuž jsou schopné déle tolerovat zastíněné stanoviště (Leishman et Westoby, 1994a).

4. Závěr

Na různou klíčivost semen a semenáčků má vliv velké množství faktorů. Navíc tyto faktory se dále ovlivňují mezi sebou. Na první pohled tak mohou velice bohaté vztahy mezi rostlinami působit trochu chaoticky. Avšak lze zde vysledovat některé zákonitosti.

Míra jakou kompetice ovlivní danou rostlinu je způsobena mnoha faktory. Patří mezi ně například hustota rostlin na daném stanovišti, velikost těchto rostlin a především to jak silnými jsou kompetitory. Může se také zdát, že růst v kompetičním prostředí přináší rostlinám především negativní důsledky. Avšak nalezneme zde i pozitiva, jako je zastínění, ochrana před herbivory a také hromadění živin a půdní vlhkosti.

Vztahy mezi rostlinami jsou velice spleťté a vytvářejí jakousi síť, kde některé rostliny působí dominantněji než ostatní a navzájem se mezi sebou stimulují či inhibují k růstu. Vysoké variability v těchto vztazích je dosahováno především odlišným vlivem každého druhu rostliny. Vliv abiotických faktorů je již poměrně dobře popsán, avšak do značné míry nejsou popsány vlivy právě oněch různých druhů rostlin. Není známa ona síť neboli kompetiční hierarchie mezi rostlinami. Pokud už se některý autor snaží o její podkrytí, mnohdy využívá velice malé množství druhů. Toto pochybení pak velice často limituje další aplikovatelnost výsledků.

5. Seznam použité literatury

- Alexejev B.: Zajímavosti ze světa rostlin. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 1990.
- Baker H.: Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53: 997-1010, 1972.
- Bergelson J., Perry R.: Interspecific competition between seeds: relative planting date and density affects seedling emergence. *Ecology*, 70: 1639-1644, 1989.
- Bradshaw A. D.: Some of evolutionary consequences of being a plant. *Evolutionary Biology*, 6: 25-47, 1972.
- Callaway M., Brooker R., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C., Michalet R., Paolini R., Pugnaire F., Newingham B., Aschehoug E., Armas C., Kikodze D., Cook B.: Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844-848, 2002.
- Clauss M., Venable L.: Seed Germination in Desert Annuals: An Empirical Test of Adaptive Bet Hedging. *The American Naturalist*, 155: 168-186, 2000.
- Cleland E., Esch E., McKinney J.: Priority effects vary with species identity and origin in an experiment varying the timing of seed arrival. *Oikos*, 124: 33-40, 2015.
- Cohen D.: Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 12: 119-129, 1966.
- Cohen D.: Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology*, 16: 1-14, 1967.
- Coomes D., Rees M., Grubb P., Turnbull L.: Are differences in seed mass among species important in structuring plant communities? Evidence from analyses of spatial and temporal variation in dune-annual populations. *Oikos*, 96: 421-432, 2002.
- Dixon K., Roche S., Pate J.: The promotive effect of smoke derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants. *Oecologia*, 101: 185-192, 1995.
- Dostál P., Weiser M., Koubek T.: Native jewelweed, but not other native species, displays post-invasion trait divergence. *Oikos*, 121: 1849-1859, 2012.
- Dyer A., Fenech A., Rice K.: Accelerated seedling emergence in interspecific competitive neighbourhoods. *Ecology Letters*, 3: 523-529, 2000.
- Dyer A.: Maternal and sibling factors induce dormancy in dimorphic seed pairs of *Aegilops triuncialis*. *Plant Ecology*, 172: 211-218, 2004.
- Ellner S.: Germination dimorphisms and parent-offspring conflict in seed germination. *Journal of theoretical Biology*, 123: 173-185, 1986.
- Finch-Savage E., Leubner-Metzger G.: Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501-523, 2006.

- Foster B., Questad E., Collins C., Murphy Ch., Dickson T., Smith V.: Seed availability constrains plant species sorting along a soil fertility gradient. *Journal of Ecology*, 99: 473-481, 2011.
- Fowler N.: The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interactions in *Linum*. *Journal of Ecology*, 72: 307-318, 1984.
- Gattilman G.: Soil gases and the germination of *Aizoon hispanicum*. *Journal of arid environments*, 28: 39-44, 1994.
- Geber M., Griffen L.: Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences*, 164: S21-S42, 2003.
- Goldberg D., Rajaniemi T., Gurevitch J., Stewart-Oaten A.: Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology*, 80: 1118-1131, 1999.
- Gross K.: Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology*, 72: 369-387, 1984.
- Harper J. L., Williams J. T., Sagar G. R.: The behaviour of seeds in soil. *Journal of Ecology*, 53: 273-286, 1965.
- Kincl L., Kincl M., Jakrlová J.: *Biologie rostlin*. Fortuna, Praha, 2003.
- King T.: Inhibition of Seed Germination Under Leaf Canopies in *Arenaria Serpyllifolia*, *Veronica Arvensis* and *Cerastium Holosteoides*. *New Phytologist*, 75: 87-90, 1975.
- Kluth CH., Bruelheide H.: Effects of range position, inter-annual variation and density on demographic transition rates of *Hornungia petraea* populations. *Oecologia*, 145: 382-393, 2005.
- Kubát K., Kalina T., Kováč J., Kubátová D., Prach K., Urban Z.: *Botanika*. Scientia, Praha, 2003.
- Leishman M., Westoby M.: The role of large seed size in shaded conditions : experimental evidence. *Functional Ecology*, 8: 205-214, 1994a.
- Leishman M., Westoby M.: The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions- experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 82: 249-258, 1994b.
- Leishman M., Westoby M.: Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology*, 12: 480-485, 1998.
- Linhart Y.: Density-dependent seed germination strategies in colonizing versus non-colonizing plant species. *Journal of Ecology*, 64: 375-380, 1976.
- Lonnberg K., Eriksson O.: Rules of the seed size game: contests between large-seeded and small-seeded species. *Oikos*, 122: 1080-1084, 2013.
- Lord J., Westoby M.: Accessory costs of seed production. *Oecologia*, 150: 310-317, 2012.
- Lortie C., Turkington R.: The effect of initial seed density on the structure of a desert annual plant community. *Journal of Ecology*, 90: 435-445, 2002.
- Marushia R., Cadotte M., Holt J.: Phenology as a basis for management of exotic annual plants in desert invasions. *Journal of Applied Ecology*, 47: 1290-1299, 2010.

- Miller T.: Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *The American Naturalist*, 143: 1007-1025, 1994.
- Moles A., Warton D., Stevens R., Westoby M.: Does a latitudinal gradient in seedling survival favour larger seeds in the tropics? *Ecology Letters*, 7: 911-914, 2004.
- Moles A., Westoby M.: Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92: 372-383, 2004.
- Murray B.: Density-dependent germination and the role of seed leachate. *Australian Journal of Ecology*, 23: 411-418, 1998.
- Murray B., Kelaher B., Hose G., Figueira W.: A meta-analysis of the interspecific relationship between seed size and plant abundance within local communities. *Oikos*, 110: 191-194, 2005.
- Němec B.: *Život rostlin*. SFINX, Praha, 1942.
- Pake C., Venable L.: Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology*, 77: 1427-1435, 1996.
- Pavlová L.: *Fyziologie rostlin*. Karolinum, Praha, 2005.
- Rees M.: Delayed Germination of Seeds: A Look at the Effects of Adult Longevity, the Timing of Reproduction, and Population Age/Stage Structure. *The American Naturalist*, 144: 43-64, 1994.
- Rees M.: Community structure in sand dune annuals: is seed weight a key quantity? *Journal of Ecology*, 83: 857-863, 1995.
- Rice K.: Reproductive hierarchies in *Erodium*: Effects of variation in plant density and rainfall distribution. *Ecology*, 71: 1316-1322, 1990.
- Ross M., Harper J.: Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology*, 60: 77-88, 1972.
- Schimpf D.: Seed weight of *Amaranthus retroflexus* in relation to monture and lenght of growing season. *Ecology*, 58: 450-453, 1977.
- Smith S., Riley E., Tiss J., Fendenheim D.: Geographical variation in predictive seedling emergence in a perennial desert grass. *Journal of Ecology*, 88: 139-149, 2000.
- Storch D., Mihulka S.: *Úvod do současné biologie*. Portál, Praha, 2000.
- Streng D., Glitzenstein J., Harcombe P.: Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs*, 59: 177-204, 1989.
- Thompson K.: Seeds and seed banks. *New Phytologist*, 106: 23-34, 1987.
- Thompson K., Band S. R., Hodgson J. G.: Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 7: 236-241, 1993.
- Thompson K., Grime J., Mason G.: Seed-germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature*, 267: 147-149, 1977.
- Tielborger K., Prasse R.: Do seeds sense each other? Testing for density-dependent germination in desert perennial plants. *Oikos*, 118: 792-800, 2009.

- Tielborger K., Valleriani A.: Can seeds predict their future? Germination strategies of density-regulated desert annuals. *Oikos*, 111: 235-244, 2005.
- Tilman D.: Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, 75: 2-16, 1994.
- Townsend C., Begon M., Harper J.: *Základy ekologie*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 2010.
- Turkington R., Goldberg D., Olsvig-Whittaker L., Dyer A.: Effects of density on timing of emergence and its consequences for survival and growth in two communities of annual plants. *Journal of Arid Environments*, 61: 377-396, 2005.
- Venable L.: Modeling evolutionary ecology of seed banks. In *The ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, 1989. Kapitola 5, s. 67-87.
- Venable L., Brown J.: The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 131: 360-384, 1988.
- Venable L., Lawlor L.: Delayed germination and dispersal in desert annuals: Escape in space and time. *Oecologia*, 46: 272-282, 1980.
- Verdú M., Traveset A.: Early emergence enhances plant fitness: A phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology*, 86: 1385-1394, 2005.
- Violle C., Castro H., Richarte J., Navas M-L.: Intraspecific seed trait variations and competition: passive or adaptive response? *Functional Ecology*, 23: 612-620, 2009.
- Vitalis R., Rousset F., Kobayashi Y., Olivieri I., Gandon S.: The joint evolution of dispersal and dormancy in a metapopulation with local extinctions and kin competition. *Evolution*, 67: 1676-1691, 2013.
- Votrubová O.: *Anatomie rostlin*, Karolinum, Praha, 2010.
- Watkinson A., Harper J.: The demography of sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. *Journal of Ecology*, 66: 15-33, 1978.
- Weiner J.: Size Hierarchies in Experimental Populations of Annual Plants. *Ecology*, 66: 743-752, 1985.
- Weiner J.: The influence of competition on plant reproduction. In *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, New York, 1988. Kapitola 11, s. 228-245.
- Westoby M., Falster D., Moles A., Vesk P., Wright I.: Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 125-159, 2002.