

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor : Botanika



**Bc. Tomáš Vlasta**

Srovnání tří metod použitých při vyhodnocení schopnosti šíření semen  
a jejího významu pro kolonizaci opuštěných polí u druhů z čeledi  
*Asteraceae*

Comparison of three trials used for assessment of ability to disperse by wind and its  
importance for colonization of abandoned fields in *Asteraceae* species

Diplomová práce

Školitelka: Ing. Jana Knappová, Ph.D

Praha, 2017

### **Prohlášení o autorství:**

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou diplomovou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité zdroje v seznamu citované literatury. Tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 2.5.2017

Podpis:

## **Poděkování**

Na tomto místě bych rád poděkoval především Janě Knappové za odborné vedení práce, za všechny rady a nápady a v neposlední řadě také za trpělivé čtení různých verzí této práce. Dále bych rád poděkoval konzultantce mé práce, Zuzce Münzbergové, především za pomoc při statistickém zpracování dat. Dále děkuji své rodině za podporu v době studia a také všem na oddělení geobotaniky za přátelskou atmosféru v průběhu studia.

# ABSTRAKT

Ke studiu šíření semen se používá několik experimentálních metod, nicméně velmi málo studií přímo porovnává výsledky získané jednotlivými metodami. V první části této diplomové práce srovnávám tři metody používané ke studiu šíření semen (pasti na semena, vypouštění individuálních semen, sledování semen obarvených fluorescenčními barvami) na vybraných druzích z čeledi *Asteraceae*. Práce navazuje na výzkumy probíhající v oblasti Úštěcka, kde se nachází velké množství suchých trávníků. Druhá část práce se snaží s pomocí dat o šíření semen získaných v této práci (a s pomocí dat z předešlých studií) posoudit vliv šíření na frekvenci výskytů druhů suchých trávníků na opuštěných polích a to jak na lokální i regionální úrovni.

Na základě mých výsledků lze říct, že šířící křivky a střední hodnoty získané jednotlivými metodami se liší. Tento rozdíl může být z velké části dán tím, že pasti na semena zachycují dlouhodobé šíření semen ovlivněné velkou variabilitou v rychlostech větru, zatímco vypouštěcí experimenty zachycují jednorázové šíření semen při omezeném rozpětí rychlostí větru. Barvicí metoda se ukázala jako nepříliš vhodná pro malá semena, pro velká semena ji lze doporučit. Na základě dat získaných metodou vypouštění individuálních semen byl posouzen vliv šířících schopností druhů na frekvenci výskytů druhů na opuštěných polích. Zatímco na lokální úrovni šíření nemělo signifikantní vliv, na regionální úrovni byl signifikantní pozitivní vliv anemochorie a negativní vliv endozochorie. Vliv šíření semen na kolonizaci opuštěných polí se tedy může lišit na lokální a na regionální úrovni.

*Klíčová slova:* Anemochorie, Opuštěná pole, Pasti na semena, Barvení semen, Vypouštění individuálních semen, Fragmentace

# ABSTRACT

Several methods are used for studying seed dispersal (seed traps, tracking individual seeds, tracking seeds coloured by fluorescent colours, etc.) However, only a few studies compared results obtained by several methods. In first part of this master thesis, I compared the three above mentioned methods used for studying seed dispersal using species from *Asteraceae* family. From previous research within the study area (Ústěcko), it is known that dry grassland species are able to colonize abandoned fields. Using seed dispersal data obtained within this theses, I tried to assess the role of seed dispersal on distribution of dry grassland species on abandoned fields both on local and regional scale.

The results showed that dispersal curves obtained by the three methods differ significantly. This results may be due to different wind conditions during the experiments. Seed trap data show results from long-term seed dispersal influenced by highly variable wind conditions. In contrary, seed release experiments showed results based on single dispersal event under limited wind conditions. Tracking seeds coloured by fluorescent colours was shown to be not convenient for small seeds, but I can recommend this method for larger seeds. Influence of seed dispersal ability on abundance of dry grassland species on abandoned fields were evaluated. It has no significant effect on local scale whereas on regional scale, anemochory and endozoochory were significantly influenced species occurrence on abandoned fields. I therefore conclude that relative role of seed dispersal by wind differed between local and regional scale.

*Key words:* Anemochory, Abandoned fields, Seed traps, Coloured seeds, Releasing individual seeds, Fragmentation

# OBSAH

## 1 ÚVOD..... 8

1.1	Základní fakta o šíření semen.....	8
1.2	Studiu šíření semen.....	8
1.3	Jaké faktory ovlivňují šíření semen větrem?.....	11
1.4	Význam šíření semen ve fragmentované krajině.....	12
1.5	Význam jednotlivých způsobů šíření pro kolonizaci nově vzniklých stanovišť.....	14
1.6	Zasazení práce do širšího kontextu a popis modelového území.....	14
1.7	Cíle práce.....	15
1.8	Výběr studovaných druhů.....	16

## 2 Metodika..... 17

2.1	Metodická část diplomové práce.....	17
2.1.1	Popis experimentálních ploch.....	17
2.1.2	Metoda užívající pasti na semena.....	17
2.1.2.1	Použité pasti a experimentální design.....	17
2.1.2.2	Sběr semenících rostlin a odhad množství semen.....	19
2.1.2.3	Detailní popis experimentů v jednotlivých letech.....	20
2.1.2.4	Analýza dat:.....	21
2.1.3	Vypouštění individuálních semen.....	21
2.1.3.1	Analýza dat.....	22
2.1.4	Vypouštění semen obarvených fluorescenčními barvami.....	23
2.1.4.1	Barvení semen a umístění rostlin.....	23
2.1.4.2	Hledání semen.....	24
2.1.4.3	Analýza dat.....	25
2.1.5	Srovnání metod.....	25
2.2	Realizované šíření.....	25
2.2.1	Rozšíření rostlin na lokální úrovni.....	25
2.2.1.1	Popis lokalit.....	25
2.2.1.2	Popis sběru dat.....	26
2.2.1.3	Analýza dat.....	27
2.2.2	Rozšíření rostlin na regionální úrovni.....	27

## 3 Výsledky..... 28

3.1	Pasti na semena.....	28
3.2	Vypouštění individuálních semen.....	31
3.3	Barvení semen.....	41
3.4	Srovnání metod.....	43
3.5	Realizované šíření - lokální úroveň.....	47
3.5.1	Lokalita 1 - opuštěné pole u Malešova (rok 2015).....	47
3.5.2	Lokalita 2 - opuštěné pole u obce Břehoryje - rok 2016.....	48
3.5.3	Vliv rostlinných vlastností na výskyt druhů na lokální úrovni.....	50
3.6	Realizované šíření - regionální úroveň.....	50
<b>4</b>	<b>Diskuze.....</b>	<b>52</b>
4.1	Pasti na semena.....	52
4.2	Vypouštění individuálních semen.....	54
4.3	Barvicí metoda.....	56
4.4	Srovnání metod.....	58
4.5	Realizované šíření - Lokální úroveň.....	61
4.6	Krajinná úroveň.....	62
<b>5</b>	<b>Závěr.....</b>	<b>64</b>
<b>6</b>	<b>Seznam použité literatury.....</b>	<b>65</b>
<b>7</b>	<b>Přílohy:.....</b>	<b>71</b>

# 1 ÚVOD

## 1.1 Základní fakta o šíření semen

Pro rostliny jakožto sesilní organismy představuje šíření semen jediný způsob, jak se dostat na nová místa a pohybovat se v krajině. Jen malá část rostlin dokáže své šíření uskutečnit vlastními schopnostmi (autochorie). Většina musí využívat abiotické či biotické vektory. Část rostlin využívá k šíření semen abiotické síly - vítr (anemochorie) nebo vodu (hydrochorie). Jiné druhy využívají živočichy (zoochorie) nebo jsou šířeny člověkem a lidskou činností (antropochorie). To, že je druh šířen převážně jedním vektorem ovšem neznamená, že nemůže být příležitostně šířen i jinými vektory. Řada druhů může být šířena více vektory nezávisle na sobě (Nathan et al. 2008). Platí to i u druhů z čeledi *Asteraceae*, které jsou používány v této práci a kterým chmýr umožňuje efektivní šíření větrem, ale také vodou i prostřednictvím živočichů.

Závislost množství rozšířených semen na vzdálenosti od mateřské rostliny je charakterizována prudkým exponenciálním poklesem, který je patrný u všech způsobů šíření. Většina semen se rozšíří do těsného okolí semenící rostliny, pouze malá proporce semen se šíří i do větších vzdáleností (Bullock & Clarke 2000; Nathan et al. 2000; Clarke et al. 2005; Dauer et al. 2007). Šíření na krátké vzdálenosti přispívá k populační dynamice druhu na lokalitě. Šíření na dlouhé vzdálenosti má význam v řadě ekologických procesů, jedná se o klíčový faktor při kolonizaci nových stanovišť (Kirmer et al. 2008) a jeho význam nabývá na důležitosti v současné fragmentované krajině (Harrison et al. 2000; Schleicher et al. 2011). Šíření na delší vzdálenosti („long distance dispersal“, dále jen LDD) je považováno za velmi náhodný proces, jednotlivé události dálkových disperzí jsou často přisuzovány náhodným či netradičním vektorům (Nathan, 2006). I druhy rostlin bez jakýchkoliv adaptací k šíření tak mohou být šířeny na dlouhé vzdálenosti. Přestože je LDD obtížně detekovatelné, celá řada studií používajících genetické markery ukazuje, že je poměrně časté (He et al. 2009; Cremer et al. 2012; Pairen et al. 2006).

## 1.2 Studiu šíření semen

Ke studiu šíření semen se používá řada metod - pasti na semena, vypouštění individuálních semen, sledování značených semen (barvou, izotopem dusíku) nebo studium za použití genetických markerů. Je známo, že pro jeden druh lze různými metodami získat různé šířící křivky, každá metoda tedy může dospět k trochu jiným výsledkům (Skarpaas,



Shea, et al. 2011). Studií, které studovaly disperzi druhu více metodami a přímo porovnávaly data získaná různými metodami je však překvapivě velmi málo (Skarpaas et al. 2004; Stephenson et al. 2007; Skarpaas, Shea, et al. 2011b).

Pasti na semena jsou patrně nejčastější metodou, která se používá ke studiu šíření semen (Bullock & Clarke 2000; Clarke et al. 2005; Dauer et al. 2007; Quinn et al. 2011; Saura-Mas & Lloret 2005). Užívají se buď samostatně, nebo v kombinaci s jinými metodami (lapání barvených semen, lapání semen za účelem genetických analýz). Používá se několik typů pastí - hrncovité pasti, látkové pasti, tácy naplněné vodou či gelem, trychtýře, lepidivé pasti, rohože nebo květináče se sterilizovanou zeminou ke studiu realizovaného šíření (Kollmann & Goetze 1998). Pokud je pouze jeden zdroj semen, pak se pasti umísťují do kruhu nebo do kruhové výseče kolem zdrojových rostlin (Bullock & Clarke 2000; Dauer et al. 2007; Stephenson et al. 2007). Pokud je zdroj semen označen například barvami nebo izotopem dusíku, pak bývají používány i složitější experimentální designy rozmístění pastí (Cremer et al. 2012; Jones et al. 2005). Výhodou pastí je, že zaznamenávají dlouhodobější šíření semen založené navíc na velkém množství vypouštěných semen. Nevýhodou je, že jsou pasti umístěné jen v určitých vzdálenostech a máme tak informace jen o těchto určitých vzdálenostech. Je známo, že jednotlivé typy pastí se liší v účinnosti lapání jednotlivých semen, například lepidivé pasti se dobře hodí ke studiu šíření anemochorních rostlin, květináče se používají ke studiu realizovaného šíření, ale zjistíme tím pouze malou část šířených rostlin (Kollmann & Goetze 1998). Jako nejefektivnější lapače semen jsou v literatuře uváděny trychtýřovité pasti (Chabrerie & Alard 2005; Kollmann & Goetze 1998).

Druhou používanou metodou ke studiu šíření je vypouštění individuálních semen (Jongejans & Telenius 2001; Skarpaas et al. 2004; Skarpaas, Silverman, et al. 2011; Smith et al. 2015; Morse et al. 1985; Cappuccino et al. 2002). Tato metoda spočívá ve vypouštění samostatných semen a jejich následném dohledání nejčastěji pouhým okem. Touto metodou lze studovat disperzi velkých semen opatřených chmýrem (nebo křídly), která lze snadno sledovat, aniž by se ztratila. Nevýhodou této metody je, že se semena často vypouští i v takových rychlostech větru, za kterých by se v přirozených podmínkách nikdy nešířila, protože je většinou nutná jistá rychlost větru k odtržení semene od květního lůžka (Greene & Quesada 2011). Vypouštěcí experiment obvykle trvá krátkou dobu, a proto je výsledek zkreslen v závislosti na tom, jaké povětrnostní podmínky v průběhu experimentu nastanou (Skarpaas, Shea, et al. 2011). Naopak velkou výhodou této metody je, že lze sledovat disperzi do všech vzdáleností, což je výhoda oproti metodě používající pasti, kde sledujeme šíření jen

do daných vzdáleností. Zejména disperze do velkých vzdáleností je dost vzácná a pravděpodobnost, že zachytíme tuto vzácnou disperzní událost pomocí pastí na semena je nízká. Metodou vypouštění individuálních semen lze tak potencionálně zachytit i semena létající do velkých vzdáleností, což dokládají i některé studie (Skarpaas et al. 2004; Morse et al. 1985).

Třetí metodou ke studiu šíření semen je značení semen (barvami, izotopem dusíku) a jejich následné dohledávání. Metoda používající k označení semen fluorescenční barvy je poměrně stará a používá se zejména pro studium zoochorie (Reiter et al. 2006; Chlumský et al. 2013) a sekundární disperze (Pufal & Klein 2013), někdy i u anemochorních druhů (Mcevoy & Cox 1987). Semena jsou nabarvena fluorescenční barvou přímo na rostlině nebo izolovaně a po rozšíření jsou dohledána za tmy pomocí UV světla. Nevýhodou této metody je zvýšení terminal velocity, což je důležitý faktor ovlivňující disperzi u anemochorních druhů. V nedávné době byla vyvinuta technika airbrush, která spočívá v nanesení tenké vrstvy barvy pomocí speciální pistole, kde se barva mísí se vzduchem (Lemke et al. 2009). To umožňuje minimalizovat zvýšení terminal velocity oproti jiným barvicím metodám. Tato metoda byla úspěšně testována na několika druzích s velkými semeny a byla zaznamenána vysoká úspěšnost dohledání (Lemke et al. 2009).

Pro všechny metody lze na základě experimentálně získaných dat sestavit šířící křivku daného druhu. Tato křivka pak bývá srovnávána s křivkami predikovanými teoretickými modely. Existují 2 typy modelů. Empirické (fenomenologické) modely se snaží proložit získanými daty křivku, která vysvětlí nejvíce variability v naměřených datech (Bullock et al. 2017). Tuto křivku lze dále využít k odhadu rozšířených semen i ve vzdálenostech, kde nebyly počty semen empiricky zjištěny. Nejjednodušší modely jsou *negative exponential model* a *inverse power model* (např.: Bullock & Clarke 2000; Skarpaas et al. 2004). Tyto modely patří k nejčastěji a nejdéle používaným modelům, jejich výhodou je značná jednoduchost. Problémem je ale jejich nedostatečná přesnost. Proto byly vyvinuty složitější modely, jmenovitě například *2Dt model*, *lognormální model*, *Weibull model*, *Log-sech model* nebo různé smíšené modely, které v sobě zahrnují dva různé modely (Bullock et al. 2017). Ani tyto modely však nejsou zcela přesné (Bullock et al. 2017). Druhou skupinou modelů jsou mechanistické modely, které se snaží predikovat šířící křivky na základě vlastností rostlin, jako je výška a terminal velocity, a na základě rychlosti větru. Pro každé semeno je předpovězena vzdálenost doletu a sestavena teoretická křivka, která může být srovnána s naměřenou křivkou. Obecně platí, že modely se liší v predikci šíření semen, velkým

problémem je zejména špatná kvantifikace LDD, modely obvykle podhodnocují (anebo i nadhodnocují) množství semen ve vzdálenějších distancích (Bullock & Clarke 2000; Dauer et al. 2007).

Přes význam znalosti šíření druhů pro pochopení jejich schopnosti přežít ve fragmentované krajině byly v předchozích studiích empirické šířící křivky vytvořené pouze pro několik desítek druhů. Často studovanými skupinami z hlediska anemochorie jsou v mírném pásu například čeledi *Asteraceae* (Dauer et al. 2007; Skarpaas et al. 2004; Skarpaas, Silverman, et al. 2011; Mcevoy & Cox 1987), *Ericaceae* (Bullock & Clarke 2000; Stephenson et al. 2007), *Apocynaceae* (Morse et al. 1985; Cappuccino et al. 2002) nebo *Poaceae* (Saura-Mas & Lloret 2005; Quinn et al. 2011).

### 1.3 Jaké faktory ovlivňují šíření semen větrem?

Ještě než dojde k samotnému šíření semen, musí být semeno odtrženo od květního lůžka a až poté dochází k samotnému šíření. U většiny druhů jsou semena pevně přichycena k rostlině či květnímu lůžku a k jejich odtržení je nutná jistá hraniční rychlost větru (Landenberger et al. 2007; Greene & Quesada 2011). Rychlost větru potřebná k odtržení je druhově specifická, relativně nízkou ji mají druhy adaptované k anemochorii (Jongejans & Telenius 2001).

Následuje samotné šíření semen, které je ovlivněno několika faktory (Tackenberg, Poschlod & Bonn 2003). Prvně ho ovlivňují vlastnosti samotných rostlin. Výška rostliny má vliv na vzdálenost, do které se semeno rozšíří, semena padající z větších výšek se šíří dále. Anemochorie je dále ovlivněna vlastnostmi samotných semen, v literatuře se hovoří především o hmotnosti semene a o tzv. terminal velocity, která udává rychlost pádu semene v klidném vzduchu. Tato vlastnost ovlivňuje vzdálenost, do které se semeno rozšíří (Jongejans & Telenius 2001; Skarpaas, Silverman, et al. 2011). Semena s nízkou terminal velocity padají pomalu a mají šanci rozšířit se do větších vzdáleností. V průběhu evoluce se u semen vyvinuly různé morfologické útvary na semenech a plodech (chmýr, vlásky, křídla), které snižují terminal velocity, a tím pozitivně ovlivňují vzdálenosti, do kterých se semena rozšíří. Tyto útvary mohou být důležité zejména u velkých semen, která by jinak měla terminal velocity velmi vysokou. Hmotnost semen je další uvažovanou vlastností mající vliv na šíření. Je známo, že malá semena se mohou šířit dále (Cappuccino et al. 2002; Skarpaas, Silverman, et al. 2011). Rostliny produkující malá semena jich také obvykle produkují hodně (Jakobsson & Eriksson 2000), což může zvyšovat pravděpodobnost, že se alespoň některá rozšíří do

větších vzdáleností. Relativní význam různých rostlinných vlastností pro šíření je stále předmětem výzkumů, nicméně rozsáhlá metaanalýza z roku 2011 ukazuje na větší význam vypouštěcí výšky oproti hmotnosti semene (Thomson et al. 2011).

Anemochorii dále ovlivňují podmínky prostředí, zejména vegetace a počasí. Anemochorie je znesnadněna přítomností zapojené vegetace, která brání šíření semen tím, jak semena narážejí na přítomné rostliny a zachytávají se o ně (Mcevoy & Cox 1987; Coulson et al. 2001). I samotná semeníčí rostlina může fungovat jako past na semena, pokud se semena zachytí přímo v semeníčí rostlině (Bullock & Moy 2004).

Dále je anemochorie ovlivněna počasím, konkrétně rychlostí a směrem větrného proudění a vzdušnou vlhkostí. Bez větrných turbulencí by se semena šířila velmi špatně (Jongejans et al. 2007). Některé druhy zjevně potřebují ke svému šíření silné horizontální větry (Bullock & Clarke 2000; Saura-Mas & Lloret 2005). Kromě horizontálních větrů hrají velkou roli i výstupné konvekční proudy vznikající v důsledku oteplování zemského povrchu v letních dnech (Tackenberg, Poschod, et al. 2003; Skarpaas et al. 2004). Tyto proudy vynášejí semena do velkých výšek, díky čemuž se mohou rozšířit do značných vzdáleností. Řada studií ukazuje, že šíření semen je díky vlivu počasí silně nerovnoměrné v čase i prostoru. Například u některých druhů rostlin především z čeledi *Asteraceae* má lůžko květenství schopnost uzavírat úbor hygroskopickými pohyby. V případě vysoké vzdušné vlhkosti nebo srážek tak zůstávají semena uzavřená v úboru a nemohou se šířit (Marchetto et al. 2012). Podobné chování bylo pozorováno také u čeledi *Apiaceae* (Lacey 1980) nebo u tropických zástupců čeledi *Malvaceae* (Greene et al. 2008). Díky tomuto jevu se semena mohou šířit například jen v určitou denní dobu (v létě například odpoledne, kdy je vzdušná vlhkost nejnižší) nebo pouze v určitém směru větrného proudění (Greene et al. 2008).

## 1.4 Význam šíření semen ve fragmentované krajině

Současná středoevropská krajina se vyznačuje velkou mírou antropogenně zapříčiněné fragmentace. Přírodní nebo přírodě blízké biotopy se v krajině vyskytují v podobě různých velkých fragmentů, které si lze představit jako ostrovy příznivého prostředí v moři nepříznivého prostředí. S dynamikou druhů ve fragmentované krajině pracuje klasická metapopulační teorie, která předpokládá, že dynamika druhů v krajině je dána rovnováhou mezi lokálními extinkcemi a kolonizacemi nových stanovišť (Hanski 1998). Dynamika druhů v krajině je tedy dána schopností druhů šířit se na nová místa a schopností přežívat na

místech, kde druh již roste. Některé studie potvrzují, že šíření rostlin má zásadní význam pro přežívání rostlin ve fragmentované krajině (Jäkäläniemi et al. 2006; Harrison et al. 2000).

Rostliny mohou na fragmentaci reagovat různě podle svých vlastností spojených s šířením a přežíváním (Kolb & Diekmann 2005). Některé studie ukázaly zásadní význam vlastností spojených s šířením pro přežívání druhu ve fragmentované krajině (Schleicher et al. 2011). Šířící schopnosti druhů se často popisují na základě různých vlastností rostlin - zejména terminal velocity, hmotnosti semene, výšky rostliny ad. Druhou důležitou vlastností související se schopností šíření je počet semen. Druhy produkující málo semen jsou špatní kolonizátoři a mohou být vůči fragmentaci citlivější než druhy s velkým počtem semen (Dupré & Ehrlén 2002; Knappová & Münzbergová 2015; Knappová 2012). Na krajinné úrovni takto funguje počet a velikost rostlinných populací. Druhy mající v krajině velký počet velkých populací budou lepší kolonizátoři než druhy vyskytující se jen v malých populacích (Knappová 2012). Kromě šíření v prostoru je třeba ještě brát v úvahu přítomnost vytrvalé semenné banky, tedy šíření v čase (Piessens et al. 2005).

Jiné studie hovoří spíše ve prospěch vlastností určujících přežívání druhů, na místech, kde již rostou (Maurer et al. 2003; Dupré & Ehrlén 2002; Soons & Ozinga 2005). Existuje několik vysvětlení, proč je někdy význam šíření nižší než význam vlastností spojených s přežíváním. Pokud jsou vzdálenosti mezi jednotlivými fragmenty příliš velké, pak na významu nabývají vlastnosti spojené s přežíváním. Disperze mezi fragmenty je často důsledkem LDD, která není spojena s vlastnostmi rostlin podmiňujícími šíření na krátké vzdálenosti (Maurer et al. 2003). Role disperze bude také patrně větší v mladších plochách, naopak na starších plochách přibývají na významu vlastnosti spojené s přežíváním (Schleicher et al. 2011). Význam šíření může být také závislý na struktuře okolní krajiny, důležité je zejména, jak propustná je pro druhy krajinná matrix (Dupré & Ehrlén 2002; Baum et al. 2004), zda jsou přítomné koridory (Damschen et al. 2006) či stepping stones. Pokud je krajina pro šíření dobře propustná, pak přibývají na významu vlastnosti spojené s přežíváním. Generalistické druhy mohou být vůči fragmentaci méně citlivé, protože jsou schopné dočasně přežít i v krajinné matrix (Dupré & Ehrlén 2002).

Souhrnně lze říci, že (ne)přítomnost a četnost rostlinných druhů ve fragmentované krajině je dána spolupůsobením tří faktorů - abiotickými podmínkami prostředí (a tedy nároky druhů), šířícími schopnostmi druhů a množstvím a velikostí rostlinných populací (a tedy počtem přítomných semen.)

## 1.5 Význam jednotlivých způsobů šíření pro kolonizaci nově vzniklých stanovišť

Další otázkou je, jaký je relativní význam jednotlivých způsobů šíření pro kolonizaci nově vzniklých ploch v krajině. Zejména živočichové mohou šířit semena na velmi dlouhé vzdálenosti (Fischer et al. 1996; Heinken & Raudnitschka 2002). V srsti velkých kopytníků byla nalezena semena druhů z bezlesých stanovišť, je tedy zřejmé že zvířata mohou sloužit jako vektor šíření semen mezi jednotlivými fragmenty nelesního prostředí (Heinken & Raudnitschka 2002). Význam jednotlivých způsobů šíření je dán také sukcesním stádiem, ve kterém se plocha nachází. Šíření semen větrem (anemochorie) má význam především v raných stádiích sukcese (Řehounková & Prach 2010; Dölle et al. 2008). Anemochorní rostliny bývají prvními kolonizátory opuštěných ploch a dominují spolu s druhy, které vzešly ze semenné banky. Až poté roste význam exozoochorie a endozoochorie (Knapp et al. 2016; Dölle et al. 2008), tak jak jsou zvířata lákána zapojující se vegetací.

## 1.6 Zasazení práce do širšího kontextu a popis modelového území

Jedním z příkladů fragmentované krajiny je tradičně zemědělská krajina v oblasti sousedící s Litoměřickým Středohořím, mezi Štětím a Litoměřicemi. Jedná se o klimaticky teplé území, floristicky řazené do českého termofytika. Přestože přirozenou vegetací zde jsou teplomilné doubravy svazu *Quercion petrae* a dubohabřiny svazu *Carpinion betuli* (Chytrý et al. 2010), dnes zauímají plošně jen malou část krajiny. Většinu této krajiny dnes tvoří zemědělská půda, kromě toho se zde však nachází i množství fragmentů polopřirozených suchých trávníků svazu *Bromion erecti* a *Cirsio-Brachypodium pinnati*. V území se nachází také množství opuštěných polí. Dynamika této krajiny se zdá být velmi rychlá. Řada ploch, na kterých dnes rostou suché trávníky, byla ještě v roce 1950 nebo 1980 užívána jako zemědělská půda. Většina druhů dokázala úspěšně kolonizovat opuštěná pole a růst na nich (Chýlová & Münzbergová 2008). Mnohé druhy suchých trávníků jsou schopny úspěšně růst i na polích opuštěných relativně nedávno (za posledních 15 let) (Knappová et al. 2012). Opuštěná pole mohou tedy druhům suchých trávníků sloužit jako náhradní stanoviště. Pouze malá část druhů suchých trávníků roste pouze na plochách, které byly v celé historii suchými trávníky a lze je tedy klasifikovat jako trávníkové specialisty (Chýlová & Münzbergová 2008; Hemrová & Münzbergová 2014). Druhy se nicméně liší mírou, s jakou na opuštěných polích rostou. Některé druhy jsou na opuštěných polích velmi časté, jiné se zde vyskytují zřídka nebo úplně chybí (Knappová et al. 2012). Otázkou je zda a do jaké míry je frekvence výskytu

druhů na opuštěných polích dána jejich schopností se šířit v krajině a do jaké míry jsou za ně zodpovědné jiné faktory (například abiotické podmínky, velikost populací.) Data sbíraná v mé diplomové práci by měla posloužit k otestování významu šíření pro výskyt druhů z čeledi *Asteraceae* na opuštěných polích.

## 1.7 Cíle práce

Práci lze rozdělit do dvou hlavních částí. První (**metodická**) část práce si klade 4 otázky:

- 1) Do jakých vzdáleností se cílové druhy šíří a jak vypadají empirické šířící křivky (závislost rozšířeného počtu semen na vzdálenosti od mateřské rostliny)? Tato otázka bude zkoumána třemi experimentálními metodami (pasti na semena, vypouštění individuálních semen, barvicí metoda).
- 2) Jaké jsou výhody a nevýhody jednotlivých metod?
- 3) Jak se liší střední vzdálenosti a šířící křivky získané jednotlivými metodami?
- 4) Jaký je vliv jednotlivých faktorů (rychlost větru, přítomnost vegetace, druhové vlastnosti) na vzdálenosti, do které se rozšíří semena? (řešeno u metody vypouštění individuálních semen).

**Druhá část práce** se zabývá realizovaným šířením, tedy již přímo **výskytem rostlin v krajině**. Zde jsem pracoval na lokální úrovni (opuštěná pole přímo sousedící se suchým trávníkem) a regionální úrovni (frekvence výskytů druhů na opuštěných polích a suchých trávnících).

V této části si kladu tyto otázky:

- 5) Klesá frekvence výskytů druhů s rostoucí vzdáleností od suchého trávníku, jak by se předpokládalo, pokud by druhy byly limitované svými šířícími schopnostmi? (lokální úroveň)
- 6) Lze odlišné frekvence výskytu druhů na opuštěných polích vysvětlit jejich šířícími schopnostmi? (regionální úroveň) Předpokladem je, že druhy vyskytující se na opuštěných polích s vyšší frekvencí budou ty, které se dokážou snadno šířit, naopak druhy s omezenými šířícími schopnostmi budou na opuštěných polích vzácné nebo budou úplně chybět. Pokud se ukáže, že šířící schopnosti nemají vliv, pak bude rozdílná frekvence výskytů druhů dána primárně jinými faktory.
- 7) Který ze způsobů šíření (anemochorie, endozochorie, exozochorie) největší význam na lokální a který na regionální úrovni? Liší se význam šíření a jednotlivých způsobů šíření na lokální a regionální úrovni?

## 1.8 Výběr studovaných druhů

Ze seznamu druhů rostoucích na suchých trávnících a opuštěných polích (Knappová et al 2012) byla vybrána nejhojněji zastoupená čeleď *Asteraceae* (hvězdnicovité) s 18 zástupci na studovaných lokalitách (Tabulka 1). Jedná se o relativně homogenní skupinu a výsledky tak nebudou ovlivněny hrubými rozdíly mezi druhy, jak by tomu bylo v případě, kdyby byly zvoleny druhy z různých čeledí a byl by tak velký vliv fylogeneze. Plodem je u čeledi *Asteraceae* jednosemenná nažka, která bývá často opatřena chmýrem, což z této čeledi dělá vhodný objekt ke studiu anemochorie. Zároveň jsou ale v tomto výběru přítomny i druhy bez výrazných morfologických adaptací k anemochorii (rody *Centaurea*, *Tanacetum*, *Leucanthemum*). U všech druhů jsou k dispozici jejich frekvence na suchých trávnících a opuštěných polích (Knappová et al. 2012), dále údaje o terminal velocity, hmotnosti semen, údaje o endozoochorii (klíčení po simulaci endozoochorie) a exozoochorii (procento semen nalepených na ovčí kůži a procento stále přilepených po 1 a 10 oklepáních.) Tato data byla získána v rámci předchozích studií prováděných ve studovaném území (Tremlova & Munzbergova 2007; Průchová 2010).

Druh/Použitá metoda	Pasti	Vypouštění	Barvení
<i>Artemisia campestris</i>	✓		
<i>Aster amellus</i>	✓	✓	✓
<i>Aster linosyris</i>	✓	✓	✓
<i>Carlina vulgaris</i>	✓	✓	✓
<i>Centaurea jacea</i>	✓		✓
<i>Centaurea scabiosa</i>	✓	✓	✓
<i>Centaurea stoebe</i>			✓
<i>Cirsium acaule</i>			✓
<i>Cirsium eriophorum</i>		✓	✓
<i>Cirsium pannonicum</i>		✓	✓
<i>Hieracium pilosella</i>		✓	✓
<i>Inula hirta</i>	✓	✓	✓
<i>Inula salicina</i>	✓	✓	✓
<i>Leontodon hispidus</i>	✓	✓	✓
<i>Leucanthemum vulgare</i>			✓
<i>Scorzonera hispanica</i>		✓	✓
<i>Solidago virgaurea</i>	✓	✓	✓
<i>Tanacetum corymbosum</i>	✓		✓

**Tabulka 1** - seznam druhů a metod použitých v rámci diplomové práce k zaznamenání vzdálenosti šíření u jednotlivých druhů. Šedý symbol znamená, že metoda byla u daného druhu vyzkoušena, ale z různých důvodů se nepodařilo dokončit (viz dále metodiku).



## 2 Metodika

### 2.1 Metodická část diplomové práce

K sestavení šířících křivek vybraných druhů a ke zjištění vzdáleností, do kterých se jednotlivé druhy šíří, byly použity následující metody (Tabulka 1):

- 1) Metoda užívající pasti na semena
- 2) Metoda vypouštění individuálních semen
- 3) Metoda sledování semen obarvených fluorescenčními barvami

#### 2.1.1 Popis experimentálních ploch

Všechny tři metody probíhaly na pokosených loukách v blízkosti obce Bakov nad Jizerou, okres Mladá Boleslav (50.4956458N, 14.9367486E; 50.4850561N, 14.9332686E). Pouze v roce 2014 byl experiment s pastmi na semena umístěn na opuštěném poli v blízkosti obce Hoštka, okres Litoměřice (50.4951144N, 14.3239419E). V dalším roce byl experiment s pastmi na semena přesunut na plochu v okolí obce Bakova nad Jizerou. Výhodou této plochy byl rovný reliéf, velikost plochy a také úplná absence studovaných druhů v širokém okolí. Metoda vypouštění individuálních semen byla prováděna i na nepokosené ploše (ostatní metody nikoliv). Nepokosenou plochu představovalo několik let opuštěné pole - průměrná výška vegetace  $30\text{cm} \pm 12,46\text{cm}$ . Výška vegetace byla zaznamenána kartonovou deskou, která se nechala 25x spadnout na vegetaci, výsledná výška pak je průměrem těchto měření. Dominantní druhy na nepokosené ploše byly *Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigejos*, *Epilobium sp*, *Hypericum perforatum*, *Dactylis glomerata*, *Solidago gigantea* ad.)

#### 2.1.2 Metoda užívající pasti na semena

##### 2.1.2.1 Použité pasti a experimentální design

Jako pasti byly používány rohože FinnTurf zelené barvy o rozměrech 45x22 cm - viz Obr. 1. Pasti byly umístěny v různých vzdálenostech na posekanou louku v kruhové výseči o úhlu 90°. Do středu kruhové výseče byly umístěny semeníci rostliny daných druhů. Nejbližší



**Obrázek 1** - použité pasti na semena - plastové rohože a trychtýře. Foto z experimentu z roku 2014.



**Obrázek 2** - letecký snímek zobrazující rozložení pastí na opuštěném poli v roce 2014, zdroj:www.mapy.cz

pasti se nacházely v 1 metru, kde byly umístěny 2 pasti, další pasti byly umístěny na obloucích ve vzdálenostech 2 m, 4 m, 8 m, 16 m a 32 m - obr. 2. Počet pastí se přitom lineárně zvyšoval s rostoucí vzdáleností tak, aby byla zachována stejná hustota pastí ve všech vzdálenostech. Celkem bylo ve výseči 126 pastí, v sezóně 2016/2017 pak 190 pastí. Pasti byly k zemi ukotveny čtyřmi hřebíky, tak aby nemohly být vyhrabány zvířaty či jinak zničeny. Mezi pastmi na každém oblouku byla rovněž udržována stejná vzdálenost.

Semeníci rostliny byly na místě ponechány zhruba 6 měsíců, tak aby se stihlo rozšířit co největší množství semen (v poslední sezóně pouze 1 měsíc).

U druhů s velkými semeny opatřenými chmýrem byla semena z pasti vybírána průběžně přímo na lokalitě. Po skončení experimentu byly pasti odebrány, jednotlivě zabaleny do plastových pytlů a následně byly ještě důkladně prohledány. Kvůli druhu *Artemisia campestris*, jehož semena nebyla v rohožích vidět, byly navíc rohože vyklepány a spočítán počet nalezených semen.

K posouzení účinností pastí bylo do dvou pokusných pastí vloženo celkem 40 semen od 9 různých druhů (od těch, u kterých byla v tu chvíli dostupná semena). Pasti byly umístěny na pokosenou louku na 7 dní. Poté byla semena vybrána a spočítáno % semen, které v pastech zůstalo. Toto číslo dává představu o tom, kolik semen opustí past poté, co do ní jednou spadnou a říká nám něco o tom, s jakou účinností pasti lapají semena jednotlivých druhů.

V sezóně 2014/2015 byly kromě rohoží použity také plastové trychtýře upevněné drátem na dřevěné tyčce ve výšce cca 15-50 cm nad zemí. V trychtýřích byla umístěna tkanina, která byla po skončení experimentu vybrána a spočítáno množství chyčených semen. Rozmístění trychtýřů kopirovalo design použitý pro rohože, trychtýře ale nebyly umístěny ve vzdálenosti 32 metrů. Z důvodu malého množství lapených semen nebyly trychtýře další dvě sezóny použity a byly použity pouze rohože (viz výsledky).

### **2.1.2.2 Sběr semenících rostlin a odhad množství semen**

Semeníci rostliny byly sbírány z dostatečně velkých přirozených populací ve studovaném území. Počet úborů na rostlinách umístěných ve středu kruhu se lišil mezi jednotlivými druhy především v závislosti na velikosti daného druhu. Před provedením experimentu bylo navíc odebráno 15-25 úborů od každého druhu a spočítáno průměrné množství semen v jednom úboru. Toto číslo bylo vynásobeno počtem úborů přítomných v pokusu, což umožnilo odhadnout přibližný počet semen opouštějících mateřskou rostlinu.

Vzhledem k rozdílné produkci semen jednotlivých druhů se počet vypouštěných semen mezidruhově lišil (viz Tabulku 5). U druhu *Centaurea scabiosa* byla semena nasbírána v létě, spočítána a následně vložena zpět do úborů, které byly dány na lokalitu. Semena tohoto druhu nejsou přitisknutá ke květnímu lůžku, převoz rostlin na cílovou lokalitu by jinak nebyl možný (semena by cestou vypadala). Po skončení experimentu bylo spočítáno množství úborů, na kterých zůstala semena. Byly spočítány zvlášť úbory, z nichž se rozšířila všechna semena, úbory, ze kterých se rozšířila část semen a úbory, na kterých zůstala všechna semena. Úbory, které zmizely zcela (včetně lůžka), byly považovány za rozšířené.

### **2.1.2.3 Detailní popis experimentů v jednotlivých letech**

V sezóně 2014/2015 byla výseč umístěna na opuštěném poli poblíž obce Hoštka, okres Litoměřice (50.4951144N, 14.3239419E). Pokus probíhal od 16. 10. 2014 do 27. 4. 2015. Výseč zde byla umístěna jižním směrem a byla umístěna na mírném svahu. Jediným druhem, jehož šíření se zde studovalo, byla *Aster amellus*. Jako pasti zde byly použity plastové rohože a plastové trychtýře (viz dále). Semena byla průběžně vybírána přímo z pastí v zhruba měsíčních rozestupech celkem 4x, závěrečné vybírání nebylo uskutečněno, protože lokalita byla zničena mulčováním a část pastí byla zničena. Nicméně v době posledního vybírání (27. 4. 2015) se již velká část semen rozšířila.

V sezóně 2015/2016 byla výseč umístěna na posekané louce v blízkosti obce Bakov nad Jizerou, okres Mladá Boleslav (50.4956458N, 14.9367486E) - viz výše. Pokus probíhal od poloviny září 2015 do března 2016. Bylo zde studováno šíření 5 druhů - *Inula salicina*, *Inula hirta*, *Artemisia campestris*, *Centaurea jacea* a *Carlina vulgaris*. *Artemisia campestris* byl do pokusu přidán v polovině listopadu, protože v době zakládání experimentu (v září) ještě kvetl. Ostatní druhy byly přítomny od začátku experimentu. V této sezóně byly jako pasti použity pouze rohože. Semena byla poprvé vybrána na začátku prosince 2015. Závěrečné vybírání pak proběhlo v březnu 2016, kdy byly pasti sebrány z lokality a důkladně vybrány. Kromě velké kruhové výseče byla umístěna i menší kruhová výseč do vzdálenosti 8 metrů v opačném směru oproti velké výseči, tak aby se ukázalo, jak je šíření závislé na směru větru. Bohužel část pastí z této menší kruhové výseče během experimentů zmizela, kompletní zůstala pouze řada pastí z jednoho metru. Velká kruhová výseč zůstala neporušená, až na jednu chybějící past v 32 metrech.

V sezóně 2016/2017 probíhal experiment na stejné lokalitě jako předchozí rok. Tentokrát byly umístěny 2 kruhové výseče, každá o úhlu 90°. První výseč byla umístěna v

severozápadním směru a pasti zde byly umístěny do 16 metrů. Druhá výseč byla umístěna v jihovýchodním směru a pasti zde byly umístěny do vzdálenosti 32 metrů. Pokus probíhal od konce září 2016 do konce října 2016. V této sezóně bylo umístěno 5 druhů - *Centaurea scabiosa*, *Leontodon hispidus*, *Tanacetum corymbosum*, *Aster linosyris* a *Solidago virgaurea*. Experiment nebyl bohužel zcela dokončen kvůli zmaření pastí z pokusné louky. Odečteny byly pouze pasti z prvních osmi metrů a to na konci října 2016, data z 16 m a 32 m nemohla být odečtena. Nemohlo být uskutečněno ani závěrečné vybírání pastí.

#### 2.1.2.4 Analýza dat:

Nejprve byla sečtena všechna semena nalezená v pastech v každé vzdálenosti. To posloužilo ke grafickému znázornění širších křivek (tj. závislosti počtu rozšířených semen na vzdálenosti od semeníci rostliny) studovaných druhů. V programu R (R development team 2017) byly pomocí funkce nls na získaná data fitovány následující tři empirické modely:

1) Negative exponential model:  $S = a * e^{-b*D}$

2) Inverse power model:  $S = a * D^{-b}$

3) Log-sech model:  $S = \frac{1/(\pi^2 b D^2)}{(D/a)^{\frac{1}{b}} + (\frac{D}{a})^{-1/b}}$

kde S je počet semen, D je vzdálenost, a,b jsou konstanty. Negative exponential a inverse power model jsou dva nejjednodušší a nejpoužívanější modely (např. Bullock & Clarke 2000; Skarpaas et al. 2004). Log-sech byl vybrán dle review Bullocka et al. (2017), kde se ukázal jako nejlepší model k predikci šíření semen. Kromě těchto tří modelů byly dále použity další tři modely - Mixed model, 2Dt model, Exponential power model - neúspěšně (viz výsledky a diskuzi).

#### 2.1.3 Vypouštění individuálních semen

Touto metodou byla sledována disperze individuálně vypouštěných semen každého ze studovaných 12 druhů, z toho u 9 druhů na pokosené i nepokosené ploše. Pokusy probíhaly na pokosené louce a nepokoseném opuštěném poli v katastru obce Bakov nad Jizerou, okres Mladá Boleslav (50.4850561N, 14.9332686E) - viz výše. Pokusy na pokosené ploše proběhly u každého druhu dvakrát (jednou v roce 2015, podruhé v roce 2016), výjimku tvoří pouze druhy *Scorzonera hispanica* a *Cirsium pannonicum*, které byly vypouštěny pouze v roce 2016. Pokusy na nepokosené ploše proběhly z časových důvodů pouze jednou (některé druhy v roce 2015, další v roce 2016). Tři druhy nebyly na nepokosené ploše vypouštěny z důvodu nedostatečného množství semen. Celkem bylo za dvě sezóny vypuštěno 2440 semen. Semena pro vypouštění byla sbírána z dostatečně velkých populací v přírodě, pouze u druhu *Aster*

*linosyris* byly nasbírány v botanické zahradě. Pokusy probíhaly od konce srpna do října roku 2015 a od července do listopadu roku 2016.

Semeno bylo drženo za chmýr a následně vypuštěno a sledováno pouhým okem. Poté byla změřena vzdálenost, do které se rozšířilo. Semena byla vypouštěna ze stejné výšky, která byla vypočítána jako průměr z výšek 25 v přírodě změřených rostlin. V okamžiku vypouštění byla změřena okamžitá rychlost větru kapesním anemometrem Kaindl Windmaster II přivázaném na tyči ve výšce 150 cm. Anemometr také zaznamenal průměrnou a maximální rychlost větru v průběhu konání celého vypouštěcího experimentu. Celkem bylo vypuštěno 80 semen od každého druhu, jedinou výjimkou tvořila *Centaurea scabiosa*, kdy bylo na nepokosené ploše vypouštěno pouze 50 semen z důvodu nedostatečného množství nasbíraných semen. Pokud při vypouštění došlo ke ztrátě semene, bylo vypouštěno semeno nové a byl zaznamenán počet ztracených semen. Většina druhů byla vypouštěna v teplých srpnových dnech v pozdním odpolední (vždy mezi 14 a 18 hodinou). Druhy kvetoucí na podzim (*Aster amellus*, *Aster linosyris* a *Solidago virgaurea*) byly vypouštěny až v říjnu a listopadu v různých denních dobách. Počasí během podzimních experimentů bylo variabilní, semena ale nebyla nikdy vypouštěna za deště.

### **2.1.3.1 Analýza dat**

Naměřené vzdálenosti z vypouštěcích experimentů byly použity k sestavení šířících křivek studovaných druhů v programu MS Excel (2007). Na data byly v programu R fitovány empirické modely (popsáno u metody užívající pasti na semena). Pro účely fitování šířících křivek a sestavení grafů byla data rozdělena do kategorií dle rozšířené vzdálenosti (v metrových intervalech). Modely byly fitovány pouze u druhů, které se šířily do větších vzdáleností.

U každého druhu byla vypočítána vzdálenost, do které se rozšíří 50% semen (medián), 5% semen a 1% semen (horní 95% percentil, horní 99% percentil.) Vliv vypouštěcí výšky a terminal velocity na vypočtené mediány, percentily a maxima rozšířených vzdáleností byl otestován zobecněným lineárním modelem s gamma rozložením. Analýza byla provedena zvlášť pro rok 2015 a pro rok 2016. Nejprve vstupovaly do analýzy jako prediktory výška i terminal velocity, dále byl otestován vliv výšky zvlášť bez terminal velocity a vliv terminal velocity bez výšky.

Dále byla analyzována data zahrnující všechna jednotlivá vypouštění z pokosené plochy pro oba roky (celkem 1750 vypuštěných semen) U těchto dat byl pomocí analýzy

rozptylu otestován vliv rychlosti větru a druhu na vzdálenosti, do které se jednotlivá semena rozšířila. Vzhledem k tomu, že se v datovém souboru vyskytovaly i nulové hodnoty, byla ke všem vzdálenostem přičtena hodnota 1. K normalizaci šikmého rozdělení dat byl použit přirozený logaritmus. S těmito daty byl dále proveden Kruskal-Wallisův test ke zjištění, zda se vzdálenosti na pokosené ploše v jednotlivých letech (2015, 2016) pro každý druh lišily. Z důvodu provedení většího množství testů byla p- hodnota upravena Bonferroniho korekcí.

Další analýza byla provedena s datovým souborem zahrnujícím data z pokosené i nepokosené plochy pro 9 druhů, které byly vypouštěny na obou plochách (celkem 2050 vypuštěných semen). Vliv rychlosti větru, druhu a také navíc vegetace byl otestován analýzou rozptylu. K datům byla rovněž přičtena hodnota 1 a následně byla zlogaritmována. U těchto devíti druhů z tohoto datového souboru byly rovněž porovnány vzdálenosti mezi pokosenou a nepokosenou plochou pomocí Kruskal-Wallisova testu. Ke všem statistickým testům byl používán program R (R development team 2017), ke konstrukci širších křivek a grafů program MS Excel (2007).

#### **2.1.4 Vypouštění semen obarvených fluorescenčními barvami**

V této metodě byla na pokusnou louku umístěna semena obarvená fluorescenčními barvami a následně byla v noci dohledána pomocí UV lampy.

##### **2.1.4.1 Barvení semen a umístění rostlin**

Semena byla nejprve obarvena technikou airbrush, kdy je s pomocí airbrush pistole (Revell basic set, 39199) nanášena tenká vrstva fluorescenční barvy (značka Createx). Tato technika umožňuje minimalizovat zvýšení terminal velocity semena díky poměrně tenké vrstvě



**Obrázek 3** - ukázka nabarvených úborů *Leontodon hispidus* svítících pod zářením UV lampy

obarvení (Lemke et al. 2009). Celkem bylo barveno 17 druhů, výsledky se podařilo získat u 14 z nich. Semena byla barvena přímo na semeníci rostlině, která byla následně umístěna na pokusnou plochu na pokosené louce. Byla změřena výška, ve které se úbory nacházely a také jejich počet, aby bylo možné odhadnout množství přítomných semen. U druhů *Scorzonera hispanica*, *Cirsium eriophorum* a *Carlina vulgaris*

nebylo barvení přímo na rostlině možné, proto byla semena odebrána z úborů, nabarvena a umístěna na vypouštěcí plošinu v průměrné vypouštěcí výšce. Vypouštěcí výška byla stejná jako u vypouštění individuálních semen. Na plošinu byl umístěn přesný počet semen. Z plošiny byly nakonec vypouštěny i *Aster amellus* a *Inula hirta*. Tyto druhy jsem sice barvil přímo na rostlině, nicméně ani po 6 týdnech na louce se semena nerozšířila a zůstala pevně přichycena ke květnímu lůžku, a proto jsem musel semena rovněž vypouštět z plošiny. U *Solidago virgaurea* byla semena vypouštěna z rostliny i z plošiny, tak aby bylo možné porovnat, jak se jednotlivé přístupy liší. U druhů *Centaurea jacea*, *C. scabiosa* a *C. stoebe* byla semena nabarvena a následně vložena zpět do úborů, které byly umístěny na pokusnou plochu. Také zde byl známý přesný počet obarvených semen. U *Cirsium acaule* byla semena prostě položena na zem, protože i v přirozených podmínkách se semena šíří ze země. Byly obarveny i druhy *Hieracium pilosella* a *Inula salicina*, nicméně u těchto druhů došlo po obarvení ke slepení semen do jednoho celku a nebylo tedy možné je do experimentu použít. Semena byla barvena i u druhu *Cirsium pannonicum*, i zde byla slepena a při pokusu o oddělení nažek od sebe došlo k opadání semen od chmýru, semena byla tedy znehodnocena a další semena se vzhledem k pokročilosti vegetační sezóny bohužel nepodařilo sehnat.

Pokusy byly prováděny postupně od září do listopadu 2016, v každém experimentu byly umístěny 2-3 druhy rostlin, přičemž semena každého druhu byla v rámci jedné várky barvena jinou barvou, tak aby bylo možné odlišit, ze kterého druhu semeno pochází. Pokusy probíhaly na posekaných loukách u obce Bakov nad Jizerou (na 4 různých místech, podle toho, jak byly louky sekány, tak aby obarvené rostliny byly vždy na čerstvě pokosené louce a výška vegetace byla všude přibližně stejná). Rostliny byly na louce ponechány většinou 1 týden. Pokud se do týdne semena nerozšířila, pak byla ponechána déle, dokud alespoň část semen neopustila semenící rostlinu.

#### **2.1.4.2 Hledání semen**

Semena byla vyhledávána v noci UV lampou Trotec 15F. Místa, kam semena dopadla, byla označena špejlí. Nejprve byla hledána semena v prvních dvou metrech, kde bylo velké nakupení semen a poté v kruzích kolem semenící rostliny a to ve vzdálenostech 1; 1,5; 2; 2,5; 3; 3,5; 4; 4,5; 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 24, 28 a 32 m. Druhý den byly změřeny vzdálenosti, do kterých se semena rozšířila. Kromě toho byla zaznamenána i světová strana (SV,SZ,JV,JZ), kam se semeno rozšířilo.



### **2.1.4.3 Analýza dat**

Získané vzdálenosti byly použity k sestavení šířících křivek v programu MS Excel. Rovněž byl vypočítán medián, 95% a 99% percentil a maximum. Dohledatelnost semen (tj. % nalezených semen) byla testována lineární regresí proti logaritmu hmotnosti semen.

### **2.1.5 Srovnání metod**

Srovnání metod bylo provedeno u druhů, které byly studovány alespoň dvěma metodami (výjimkou byl druh *Centaurea jacea*, kde bylo v pastech nalezeno jen 1 semeno a srovnávání tak nebylo provedeno). K posouzení rozdílu mezi šířícími křivkami byla použita survival analysis - funkce survdiff, za rho byla dosazena hodnota 0, čímž přisuzujeme větší význam konci šířící křivky. Tato analýza se standardně používá v medicíně a zoologii, nicméně byla již aplikována i na data s šířením semen (Herrmann et al. 2016). Analýza byla provedena v programu R (R development team 2017), s použitím balíčků survival, splines a KMSurv. Namísto času, který se standardně používá v survival analysis byla dosazena vzdálenost.

Dále byl použit Kruskal-Wallisův test k posouzení zda se liší střední hodnoty vzdáleností mezi jednotlivými metodami. Nejprve byl proveden pro všechny metody dohromady a poté po dvojicích (s cílem zjistit, které dvojice se liší a které ne). Vzhledem k problému opakovaných testů byla použita Bonfferoniho korekce, nepracoval jsem tedy s p hodnotou 0,05, ale s p-hodnotou 0,016 v případě, že byly porovnávány tři dvojice, s p-hodnotou 0,008 v případě, že byly porovnáváno 6 dvojic (pasti, barvicí metoda, 2 opakování vypouštěcí metody) a s p hodnotou 0,005 u *Solidago virgaurea*, kde navíc přibylo 2 varianty barvicí metody.

## **2.2 Realizované šíření**

### **2.2.1 Rozšíření rostlin na lokální úrovni**

Další použitou metodou bylo mapování výskytu rostlin na opuštěném poli v přímém kontaktu se suchým trávníkem. K tomuto účelu byly zaznamenány vegetační snímky na dvou opuštěných polích.

#### **2.2.1.1 Popis lokalit**

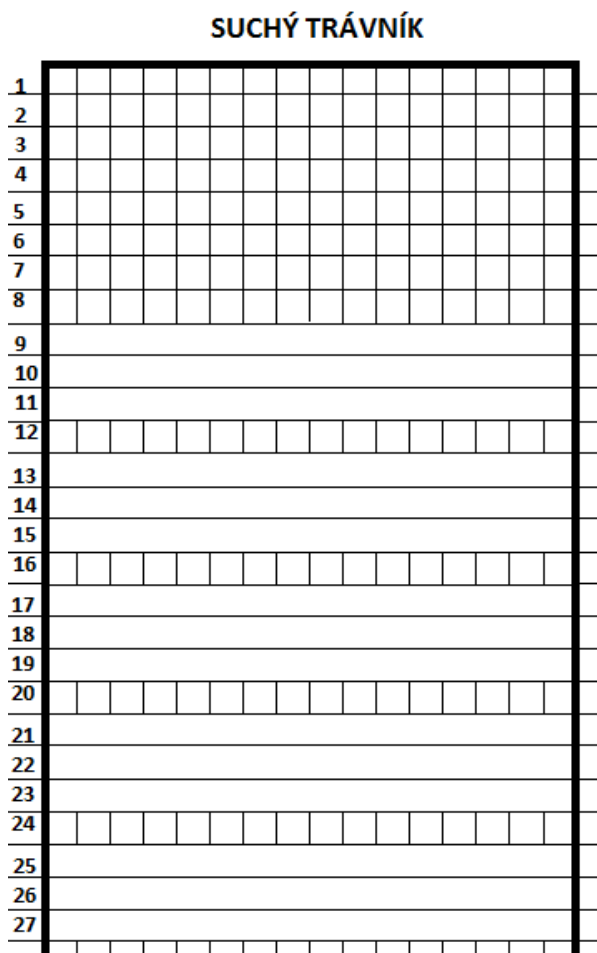
V roce 2015 byly zaznamenány snímky z opuštěného pole v sousedství suchého trávníku mezi obcemi Svařenice a Malešov (50.5011106N, 14.3167003E) - dále „lokalita 1“. Pole bylo opuštěno odhadem před 15 lety. V roce 2012 bylo ale podmnáno a poté několikrát pokoseno, je tedy možné že značná část rostlin tento zásah nepřežila. Opuštěné pole navazuje

na suchý trávník na jeho severovýchodním okraji a nachází se na mírném svahu. Vegetační snímky zde byly zaznamenány na přelomu září a října 2015 (v průběhu 3 dnů). Snímky byly zaznamenány až do vzdálenosti 56 metrů. Druhový soupis rostlin na přilehlém suchém trávníku nebyl proveden, protože byl trávník čerstvě spasen.

V roce 2016 byly snímky zaznamenány na opuštěném poli v sousedství suchého trávníku u obce Břehoryje (50.5361972N, 14.3143911E) - dále "lokalita 2". Pole navazuje na suchý trávník na jeho jižním okraji. Pole bylo opuštěno odhadem před 15 lety z důvodu svažitosti terénu a od té doby se používá pouze k občasnému sečení travní hmoty (písemné sdělení Agro Hoštka). V době zaznamenání snímků ale plocha posekaná nebyla. Snímky zde byly zaznamenány na přelomu září a října 2016 v průběhu dvou dní. Snímky byly zaznamenány do vzdálenosti 40 metrů. Byl zaznamenán soupis druhů na sousedícím suchém trávníku.

### 2.2.1.2 Popis sběru dat

Vegetační snímky byly zaznamenány na šestnáctimetrovém transektu v místě, kde suchý trávník nejlépe navazuje na opuštěné pole (jeho podoba je znázorněna na Obr. 4) Následně byla v každé vzdálenosti (v metrových intervalech) zaznamenána přítomnost jednotlivých druhů suchých trávníků. Jako druhy suchých trávníků byly brány druhy ze seznamu z práce (Knappová et al. 2012) v tomto případě druhy ze všech čeledí, nikoliv pouze z čeledi *Asteraceae* jak tomu bylo u předchozích experimentů. V prvních osmi metrech, a poté ve vzdálenostech 12, 16, 20, 24, 28, 32, 40, 48 a 56 metrů (v roce 2016 pouze do 40 metrů) byl transekt rozdělen na 16 jednotlivých snímků, přičemž v každém z nich byla opět zaznamenána přítomnost sledovaných druhů.



**Obrázek 4** - podoba části vybraného transektu a umístění vegetačních snímků

Tato metoda tak určuje nejenom přítomnost druhu v transektu, ale i to, jak je druh v daném pásu hojný (v kolika jednotlivých snímcích se nachází).

### **2.2.1.3 Analýza dat**

V jednotlivých vzdálenostech byly sečteny snímky, na kterých se daný druh vyskytoval. Součet snímků byl pak vynesena do grafu na ose y proti vzdálenosti na ose x a byla tak zkonstruována jednoduchá šířící křivka pro každý druh. Druhy, které se vyskytovaly na méně než 20 plochách nebyly použity. Součty byly prováděny pouze v podrobně zaznamenaných vzdálenostech. Výsledky byly zpracovávány v programu MS Excel.

Dále byly vypočteny mediány, percentily a maxima vzdáleností, do kterých se druh rozšířil (tj. mediánová, percentilová a maximální vzdálenost snímků, ve kterých se druh vyskytoval.) Dále byl použit zobecněný lineární model s gamma rozdělením. Do modelu vstupovala převrácená hodnota mediánů (resp. percentilů a maxim) a jako prediktory byly použity data o anemochorii (terminal velocity), dále data o endozochorii (klíčení po simulaci průchodu semen trávícím procesem) a exozochorii (% semen po 1 oklepání) získaná v předchozích studiích (Tremlova & Munzbergova 2007; Průchová 2010). Závislost počtu druhů na vzdálenosti byla na obou lokalitách otestována lineární regresí.

### **2.2.2 Rozšíření rostlin na regionální úrovni**

Na závěr byla provedena analýza, jak souvisí frekvence výskytů na opuštěných polích s šířícími schopnostmi druhů. Frekvence výskytů na opuštěných polích měla Poissonovské rozložení, proto byl použit zobecněný lineární model pro Poissonovské rozložení. Byla použita data o 10 druzích získaných metodou vypouštění individuálních semen. Jako prediktory byly použity frekvence výskytů druhů na suchých trávnících (Knappová et al. 2012), data o anemochorii (data z vypouštěcích experimentů získaná v této práci-mediány, percentily a maxima), dále data o endozochorii (klíčení po simulaci průchodu semen trávícím procesem) a exozochorii (% semen po 1 oklepání) získaná v předchozích studiích (Tremlova & Munzbergova 2007; Průchová 2010)

## 3 Výsledky

### 3.1 Pasti na semena

V době ukončení experimentů (tedy cca po půl roce) bylo rozšířeno odhadem 66% semen *Aster amellus*, 91% semen *Inula salicina*, 90% semen *Inula hirta* a 77% semen *Carlina vulgaris* a 68% *Centaurea jacea* (tabulka 5). Počet chycených semen se lišil mezi jednotlivými druhy, nejvíce semen bylo zachyceno u *Aster amellus* (202 semen), u ostatních druhů byl počet chycených semen nižší. Nejméně semen bylo nalezeno u *Centaurea jacea*, kde bylo nalezeno pouhé 1 semeno. Tabulka 2 ukazuje počet semen nalezených v jednotlivých vzdálenostech ve dvou prvních sezónách. Tři z šesti druhů byly nalezeny i ve vzdálenosti 16 m. Naopak *Inula hirta* a *Centaurea jacea* se šířily jen do blízkého okolí mateřské rostliny. U druhu *Artemisia campestris* byly nalezeny 2 prázdné úbory (v 1 a ve 2 metrech) a jeden úbor obsahující 3 semena. Samostatná semena nebyla nalezena. Empirické modely byly použity pouze u tří druhů, které se šířily do větších vzdáleností (*Aster amellus*, *Inula salicina* a *Carlina vulgaris*-obr.5) Podařilo se nafitovat tři modely (Negative exponential, Inverse power a Log-sech model) u všech tří druhů. V tabulce 4 jsou uvedena procenta vysvětlené variability ( $R^2$ ) a vypočtené parametry šířících křivek. Inverse power model a Log-sech model predikovaly velmi podobné hodnoty- obr.5. 2Dt model a Exponential power model se nafitovat nepodařilo.

V roce 2016 se experiment nepodařilo dokončit, nicméně k dispozici mám alespoň částečné výsledky z prvních osmi metrů (Tabulka 3). Data jsou založena na větším počtu pastí, protože byly použity dvě kruhové výseče. Druh *Leontodon hispidus* byl v té době již zcela rozšířen, výsledky z prvních osmi metrů jsou tedy pro tento druh kompletní. Ostatní druhy byly rozšířené jen částečně (hrubým odhadem z poloviny). U *Solidago virgaurea* naznačuje velký počet lapených semen, že by se druh mohl šířit i do větších vzdáleností. Kvůli zmaření pastí nebylo provedeno závěrečné vyklepání pastí a nebylo tak možné provést vybírání u druhu *Tanacetum corymbosum*, jehož semena nebyla v pastech vidět pouhým okem.

Vzdálenost pasti	<i>Aster amellus</i>	<i>Inula salicina</i>	<i>Inula hirta</i>	<i>Carlina vulgaris</i>	<i>Centaurea jacea</i>	<i>Artemisia campestris</i>
1 m	129	110	14	17	1	0
2 m	57	12	2	6	0	0
4 m	13	1	0	3	0	0
8 m	1	1	0	0	0	3
16 m	2	5	0	1	0	0
32 m	0	0	0	0	0	0
<b>Celkem</b>	202	129	16	27	1	3

**Tabulka 2** - počet chyčených semen v jednotlivých vzdálenostech u studovaných druhů (sezóny 2014/15 a 2015/16)

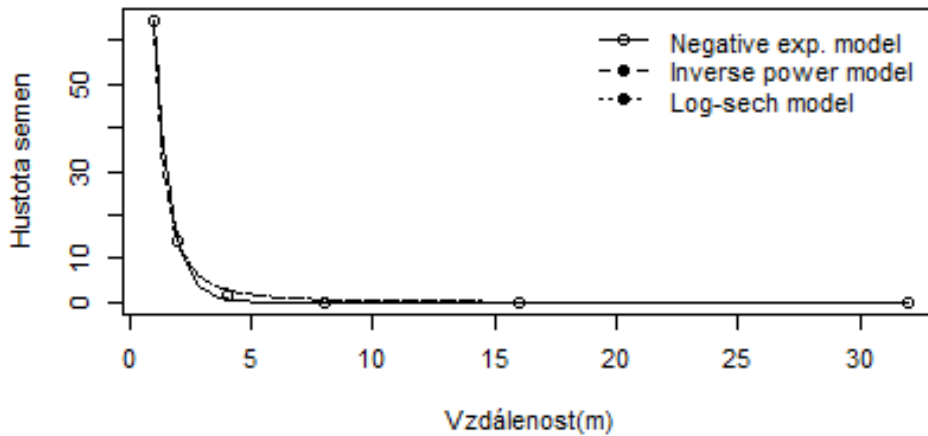
Vzdálenost pasti	<i>Aster linosyris</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>	<i>Leontodon hispidus</i>	<i>Solidago virgaurea</i>	<i>Tanacetum corymbosum</i>
1 m	12	3	34	60	X
2 m	5	0	4	25	X
4 m	0	0	0	5	X
8 m	0	0	0	0	X
<b>Celkem</b>	17	3	38	90	X

**Tabulka 3** - počet chyčených semen v jednotlivých vzdálenostech (sezóna 2016 - experiment nedokončen)

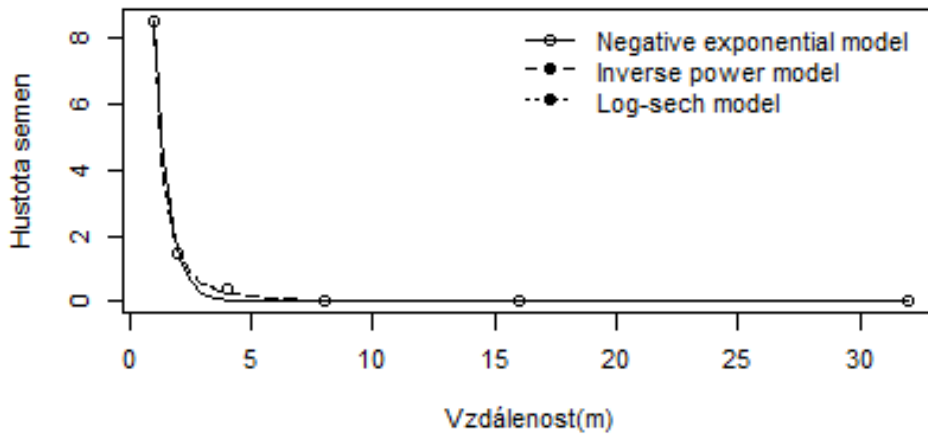
Parametr	<i>Aster amellus</i>			<i>Carlina vulgaris</i>			<i>Inula salicina</i>		
	NEM	IPM	LOG	NEM	IPM	LOG	NEM	IPM	LOG
<b>a</b>	289	64,58	2,13E+15	47,13	8,5	2,50E+05	1007,98	55	16,79
<b>b</b>	1,5	2,24	4,12	1,71	2,47	2,12	2,91	4,2	0,45
<b>R<sup>2</sup></b>	0,999	0,999	0,999	0,998	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999

**Tabulka 4** - Vypočtené parametry jednotlivých modelů (a,b) a procento variability, kterou modely vysvětlily (R<sup>2</sup>), NEM= negative exponential, IPM= inverse power model, LOG= log-sech model

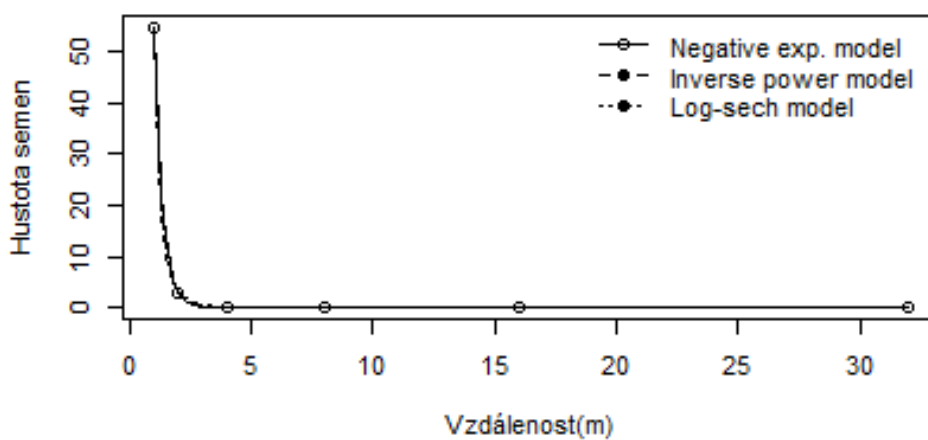
### Aster amellus



### Carlina vulgaris



### Inula salicina



**Obrázek 5** - Závislost hustoty počtu rozšířených semen (tj. počet semen/past) na vzdálenosti. Body značí skutečná data, křivky zobrazují naitované modely

	Astame	Inusal	Inuhir	Carvul	Cenjac	Leohis	Censca	Solvir	Astlin	Tancor	Artcam
<b>Celkový odhadnutý počet semen na začátku experimentu</b>	40500	59700	21300	8300	2600	13280	1200	26700	12400	23600	X
<b>Odhadnuté % semen, která se rozšířila do konce experimentu</b>	66%	91%	90%	77%	68%	100%	X	X	X	X	X

**Tabulka 5** - celkový odhadnutý počet šířených semen a odhadnuté % semen, která opustila mateřskou rostlinu do konce experimentu

<b>Druh</b>	<b>účinnost pastí (% zachycených semen)</b>
<i>Aster amellus</i>	77,5
<i>Carlina vulgaris</i>	47,5
<i>Centaurea jacea</i>	65
<i>Centaurea scabiosa</i>	70
<i>Cirsium eriophorum</i>	2,5
<i>Inula hirta</i>	77,5
<i>Inula salicina</i>	55
<i>Leontodon hispidus</i>	85,2
<i>Solidago virgaurea</i>	87,5

**Tabulka 6** - % zachycených semen v pastech (dle experimentu posuzujícího účinnost pastí)

Tabulka 6 ukazuje výsledky experimentu, kdy bylo do pastí vloženo 40 semen od vybraných druhů a sledováno, kolik jich v pastech zůstane. Tyto výsledky ukazují, že semena se do pastí zachytávala různě efektivně. Například u *Cirsium eriophorum* se semena nezachytávala prakticky vůbec. Dopadlo-li semeno do pasti, vítr jej po okamžiku znovu odnese (vlastní pozorování). Toto pozorování bylo v souladu i s experimentem, ze 40 semen se v pasti udrželo pouze 1 (navíc bez chmýru), účinnost pastí je u tohoto druhu tak pouhých 2,5%. U ostatních druhů byla účinnost, s jakou byla do pastí lapena mnohem vyšší, nejlépe pasti sloužily k lapení semen *Solidago virgaurea* (87,5%) a *Leontodon hispidus* (85,2%). Hůře na tom byly druhy *Carlina vulgaris* (47,5%) a *Inula salicina* (55%).

### 3.2 Vypouštění individuálních semen

Rychlost větru v průběhu experimentů se pohybovala v rozmezí 0 m/s - 6,2 m/s, průměrná rychlost byla  $1,37 \pm 0,89$  m/s. Počet semen, která byla při vypouštění ztracena se

pohyboval od 0 do 10 z 80 celkově vypouštěných semen (průměr 2,51). Střední hodnoty vzdálenosti rozšíření semen se v jednotlivých letech lišily (Kruskal-Wallisův test,  $\chi^2=15,7$ ,  $p<0,001$ ), proto jsou v tabulce 7 uvedena čísla zvlášť pro každý rok, stejně tak šířící křivky na obr. 7 a 8 zobrazují zvlášť rok 2015 a 2016. Výjimkou byly druhy *Cirsium eriophorum* a *Inula hirta* a po Bonfferoniho korekci také *Centaurea scabiosa*. U těchto druhů se vzdálenosti v roce 2015 a 2016 signifikantně nelišily.

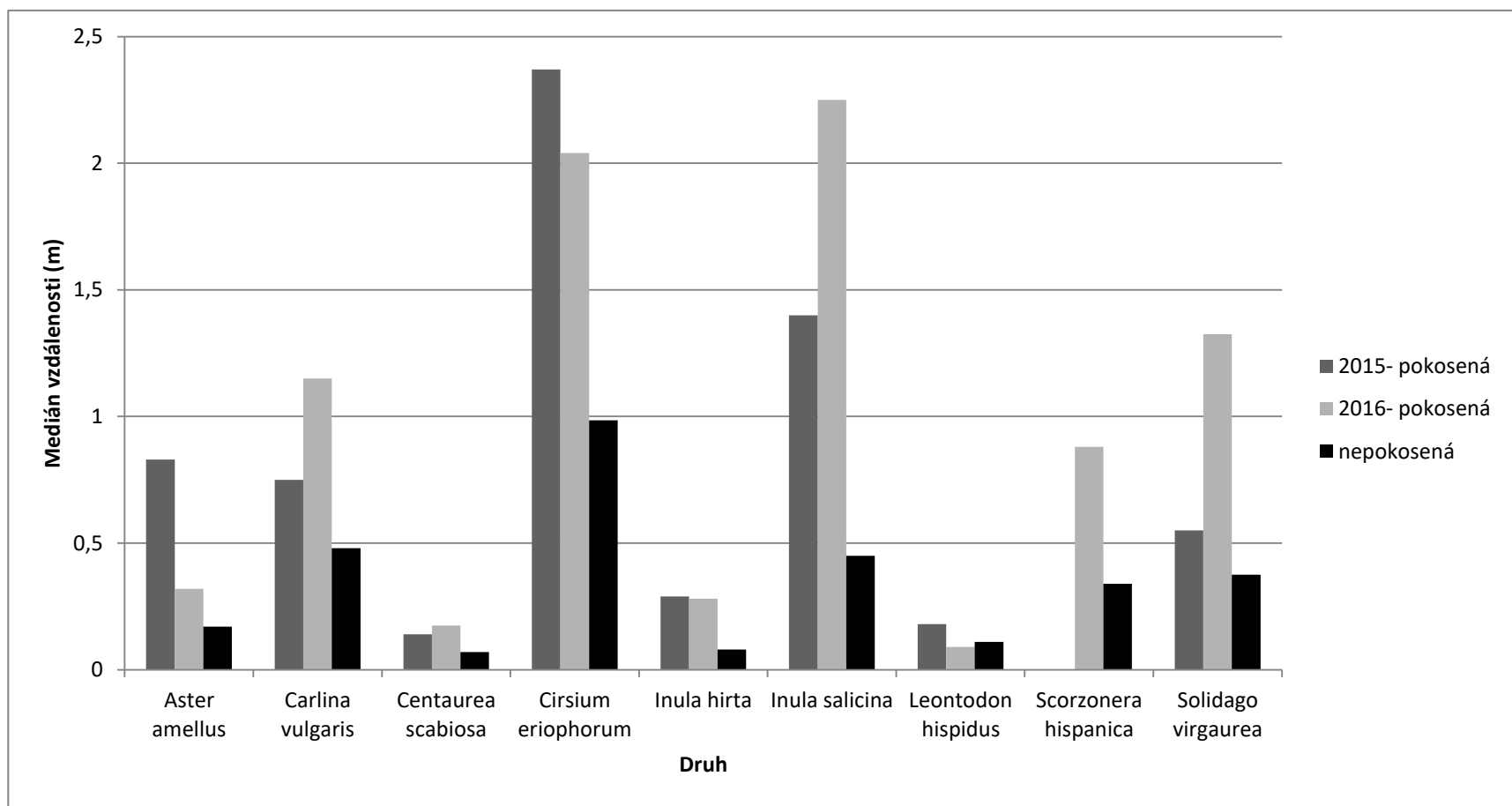
Většina semen se rozšířila pouze do několika metrů od mateřské rostliny, některé druhy dokonce nepřesáhly ani vzdálenost jednoho metru (viz Tabulku 7 a Obr. 6, 7 a 8). Pouze u tří druhů bylo zaznamenáno šíření do vzdálenosti větší než 20 metrů (*Inula salicina* - 20,18 m, *Cirsium eriophorum* - 27,5 m a *Cirsium pannonicum* - přes 50 m). V případě *Cirsium pannonicum* ulétlo jedno semeno pryč z pokusné louky (bylo vyneseno vysoko do vzduchu), urazilo vzdálenost minimálně 50 metrů pryč z pokusné plochy a dále nemohlo být sledováno. Tabulka 7 ukazuje mediány, percentily a maxima pro jednotlivé druhy a roky pro vypouštění na pokosené ploše.

Na vypouštěcí data byly rovněž fitovány empirické modely (obr. 9 a 10, tabulka 9.) Podařilo se nafitovat pouze dva nejjednodušší (Negative exponential model a Inverse power model). Ty navíc vysvětlily mnohem méně variability než tomu bylo v případě dat z pastí na semena (tab.9)

druh	term. vel. (m/s)	Výška (cm)	Medián (m)		Maximum (m)		95%percentil (m)		99%percentil (m)	
			2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
<i>Aster amellus</i>	0,8	42	0,83	0,32	2,23	1,72	1,4	0,91	1,86	1,11
<i>Aster linosyris</i>	2,12	37	0,215	0,49	1,47	2	0,75	1,27	1,45	1,58
<i>Carlina vulgaris</i>	0,99	43	0,75	1,15	7,54	4,93	3,03	3,52	6,87	4,147
<i>Centaurea scabiosa</i>	2,804	50	0,14	0,175	0,53	1,24	0,38	0,51	0,51	1,15
<i>Cirsium eriophorum</i>	0,42	60	2,37	2,04	<b>27,5</b>	14,25	5,94	7,33	<b>16,32</b>	11,06
<i>Cirsium pannonicum</i>	0,56	110	X	1,09	X	<b>&gt;50</b>	X	10	X	<b>24,75</b>
<i>Hieracium pilosella</i>	0,69	18	0,06	0,24	0,48	1,71	0,19	0,815	0,36	1,289
<i>Inula hirta</i>	0,5	29	0,29	0,28	1,05	9,04	0,66	0,73	0,82	3,38
<i>Inula salicina</i>	0,26	50	1,4	2,25	<b>20,18</b>	12,49	4,08	9,275	14,66	12,17
<i>Leontodon hispidus</i>	1,14	20	0,18	0,09	0,87	0,7	0,47	0,23	0,76	0,69
<i>Scorzonera hispanica</i>	1,2	50	X	0,88	X	<b>15,65</b>	X	3,48	X	9,77
<i>Solidago virgaurea</i>	2,39	66	0,55	1,325	2,67	8,27	1,73	2,56	2,46	5,315

**Tabulka 7** - mediány, maxima a percentily vzdálenosti dle jednotlivých let a druhů, tučně jsou zvýrazněné vzdálenosti nad 15 metrů, šedě podbarvené jsou vždy ty vyšší vzdálenosti zaznamenané v rámci dvou let





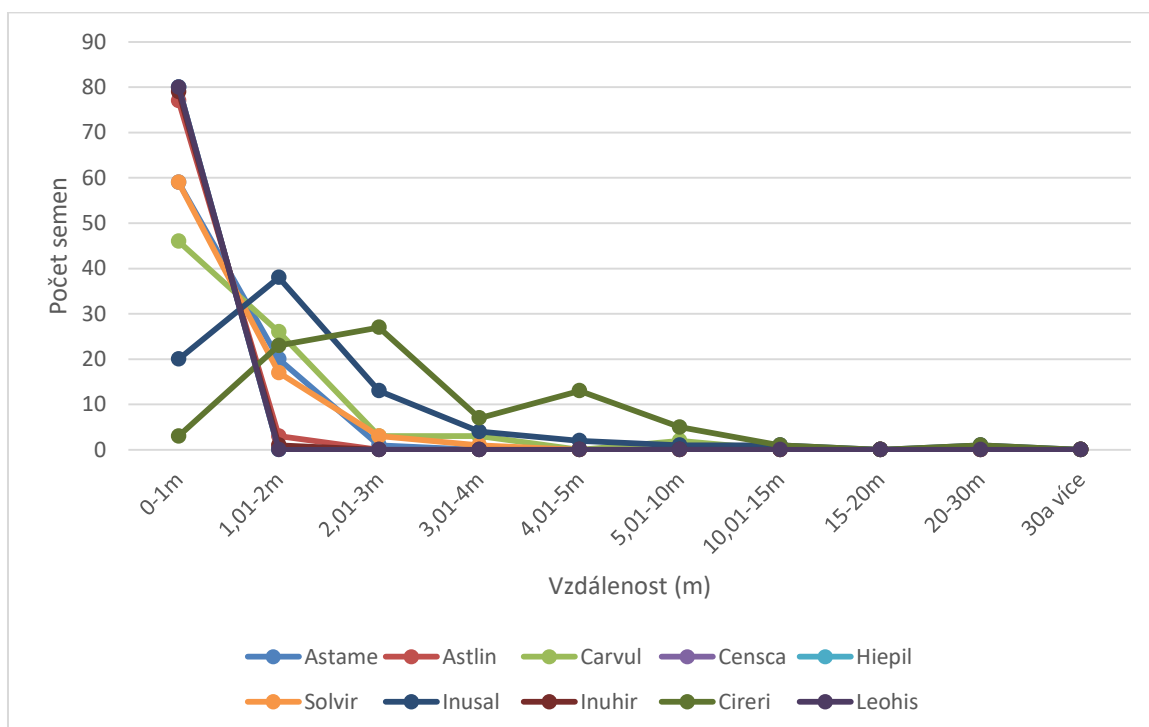
**Obrázek 6-** Medián vzdálenosti šíření individuálně vypouštěných semen v závislosti na druhu, roku a ploše. Sloupce jsou rozděleny do trojic podle druhů. Šedé sloupce ukazují výsledky z pokosené plochy (tmavě šedá z roku 2015, světle šedá z roku 2016), černý sloupec ukazuje výsledek z nepokosené plochy (některé druhy 2015, další 2016). (Pozn. U druhu *Scorzonera hispanica* jsou pouze dva sloupce, první pro pokosenou plochu z roku 2016, druhý pro nepokosenou plochu.)

2015	Df	MEDIÁN			95%PERCENTIL			99%PERCENTIL			MAXIMUM		
		Deviance	F	p-hodnota	Deviance	F	p-hodnota	Deviance	F	p-hodnota	Deviance	F	p-hodnota
Výška	1	<b>4,408</b>	<b>10,562</b>	<b>0,017 *</b>	4,202	3,722	0,100	5,166	2,440	0,169	<b>6,665</b>	<b>6,761</b>	<b>0,041 *</b>
Terminal velocity	1	1,537	3,682	0,103	0,074	0,066	0,806	0,134	0,063	0,810	5,505	5,584	0,056 .
Výška:Term. velocity	1	0,867	2,077	0,200	0,050	0,044	0,840	0,131	0,062	0,812	0,766	0,777	0,412
2016	Df	MEDIÁN			95%PERCENTIL			99%PERCENTIL			MAXIMUM		
		Deviance	F	p-hodnota	Deviance	F	p-hodnota	Deviance	F	p-hodnota	Deviance	F	p-hodnota
Výška	1	2,813	5,215	0,052 .	2,824	4,437	0,068 .	2,367	2,485	0,154	2,014	1,428	0,266
Terminal velocity	1	0,389	0,721	0,420	<b>3,437</b>	<b>5,400</b>	<b>0,049*</b>	2,977	3,125	0,115	3,747	2,657	0,142
Výška:Term. velocity	1	1,744	3,234	0,110	1,288	2,024	0,193	1,801	1,891	0,206	2,180	1,546	0,249

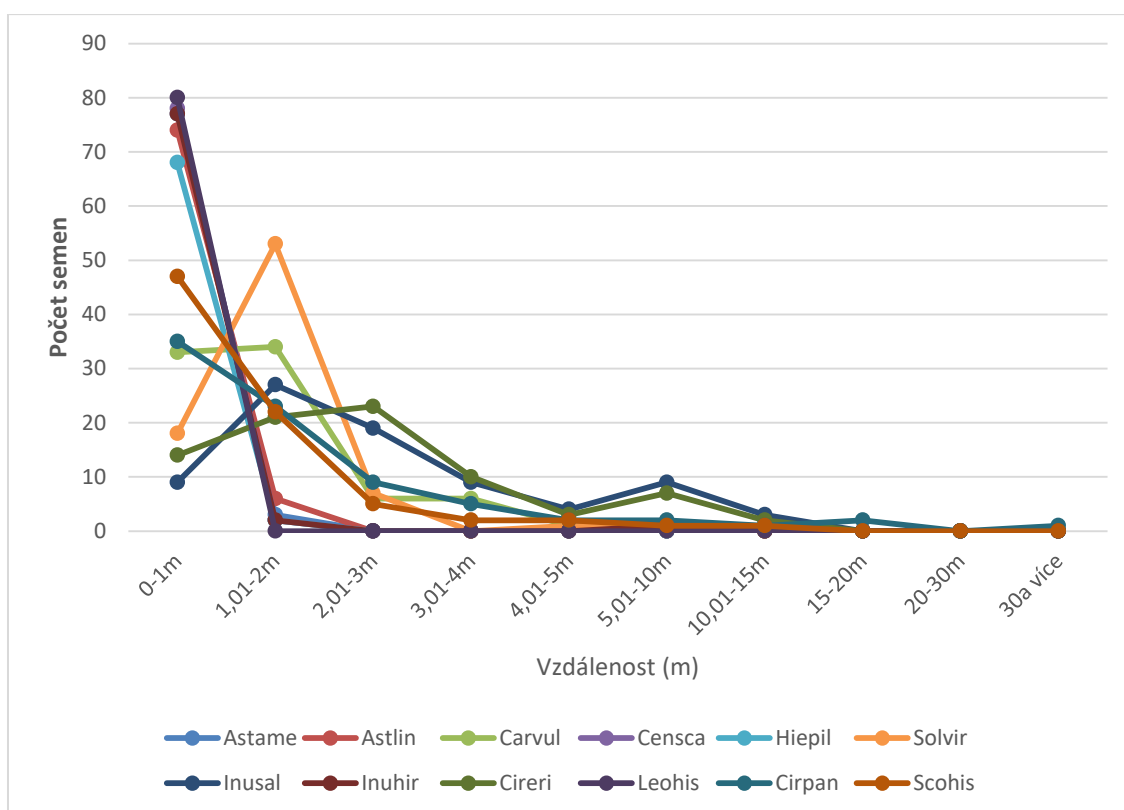
**Tabulka 8** - výsledky testu gamma regrese závislosti mediánu, 95%percentilu, 99%percentilu a maxima na výšce, terminal velocity a jejich interakci pro oba roky konání experimentů. Výsledky jsou zaokrouhleny na tři desetinná místa. Tučně jsou zobrazeny signifikantní závislosti

2015	Carvul		Cireri		Inusal		Solvir					
	NEM	IPM	NEM	IPM	NEM	IPM	NEM	IPM				
<b>a</b>	110,55	47,77	21,2	15,47	43,7	28,47	216,39	59,41				
<b>b</b>	0,85	1,63	0,21	0,71	0,4	1,04	1,3	2,17				
<b>R<sup>2</sup></b>	0,97	0,93	0,52	0,29	0,74	0,58	0,99	0,99				
2016	Carvul		Cireri		Cirpan		Inusal		Sohis		Solvir	
	NEM	IPM	NEM	IPM	NEM	IPM	NEM	IPM	NEM	IPM	NEM	IPM
<b>a</b>	65,25	37,68	27,79	21,24	67,24	37,23	24,92	18,8	117,46	48,18	48,97	29,8
<b>b</b>	0,56	1,28	0,27	0,88	0,62	1,36	0,25	0,81	0,9	1,7	0,43	1,04
<b>R<sup>2</sup></b>	0,89	0,79	0,78	0,58	0,98	0,93	0,69	0,48	0,99	0,97	0,53	0,39

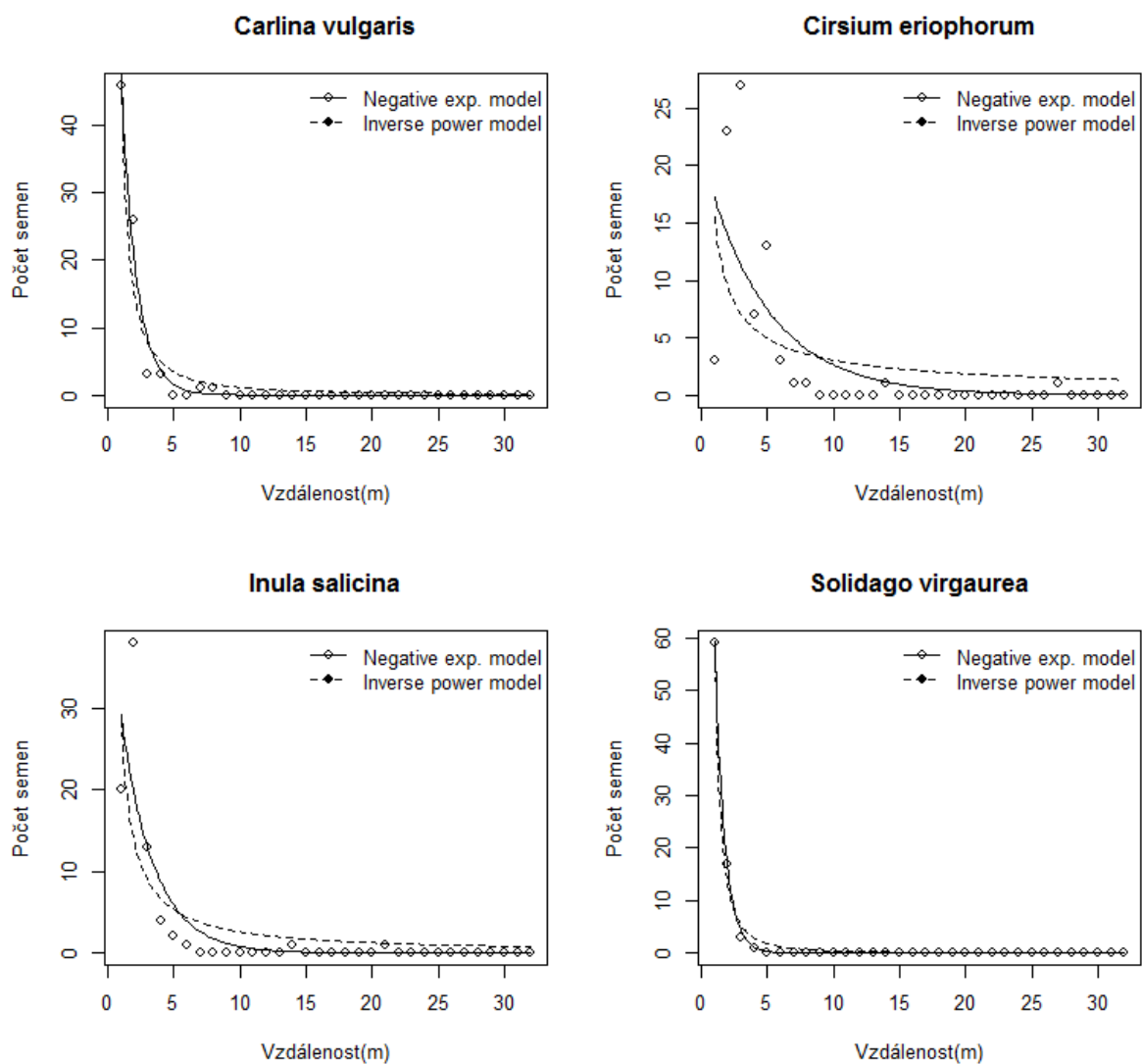
**Tabulka 9** - Vypočtené parametry jednotlivých modelů (a,b) a procento variability, kterou vysvětlili ( $R^2$ ), NEM= negative exponential, IPM= inverse power model



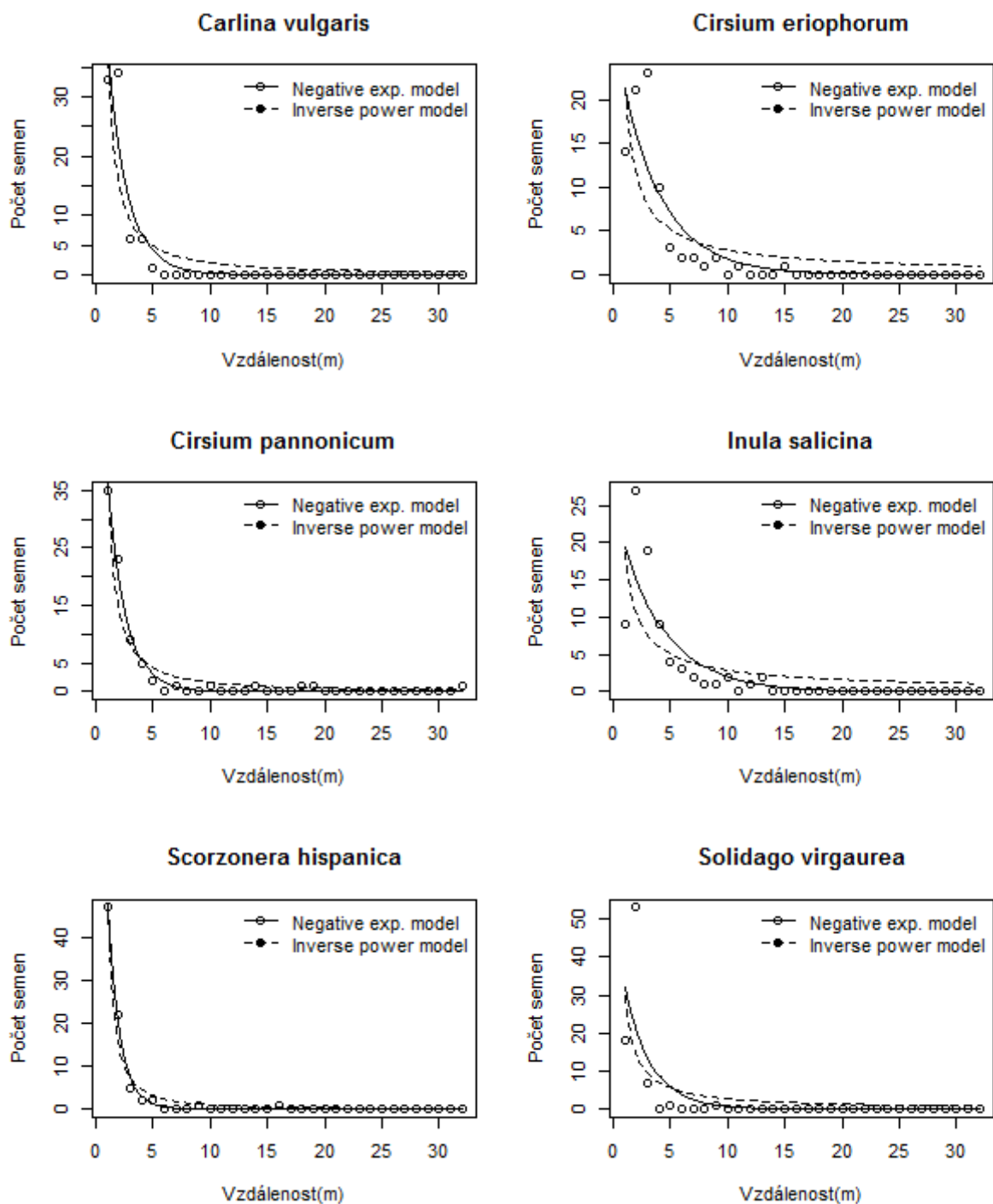
**Obrázek 7** – šířící křivky metodou vypouštění individuálních semen, data z roku 2015, pozn. intervaly na ose x nejsou stejné



**Obrázek 8** – šířící křivky získané metodou vypouštění individuálních semen, data z roku 2016, pozn. intervaly na ose x nejsou stejné



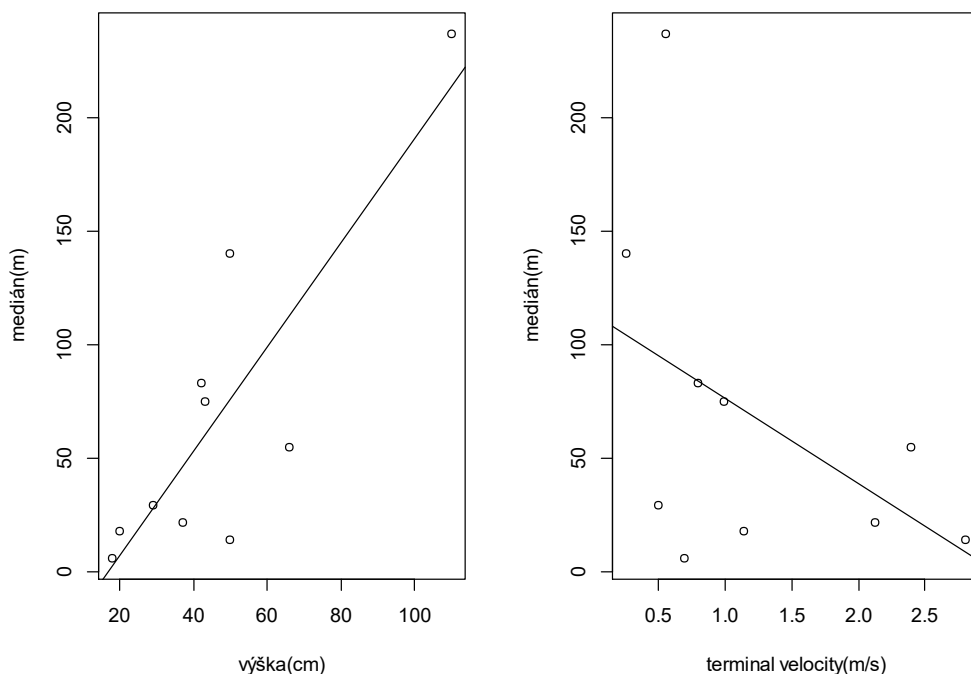
**Obrázek 9** - Grafické zobrazení nafitovaných empirických modelů na základě vypouštěcích dat z roku 2015, body značí reálné hodnoty, křivky značí nafitované modely



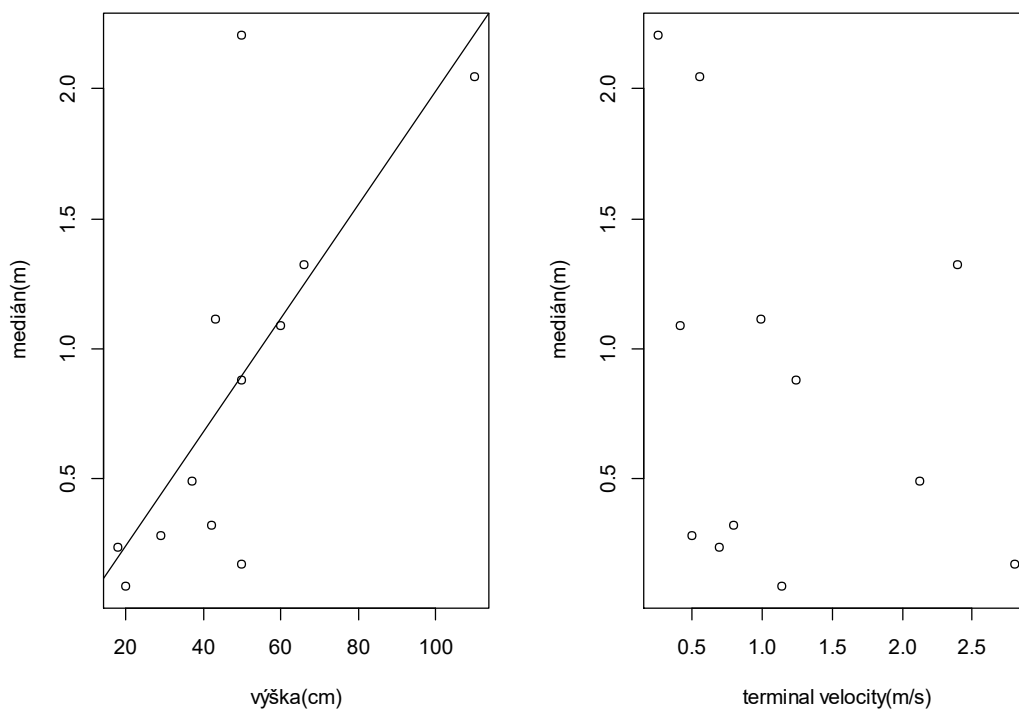
**Obrázek 10** - Grafické zobrazení nafitovaných empirických modelů na základě vypouštěcích dat z roku 2015, body značí reálné hodnoty, křivky značí nafitované modely

Medián vzdálenosti byl v obou letech průkazně korelovan s výškou ( $r=0,84$  v roce 2015,  $r=0,73$  v roce 2015.) Naproti tomu medián a terminal velocity nebyly průkazně korelované ani v jednom roce ( $r=-0,46$  v roce 2015,  $r=-0,32$  v roce 2016.) Terminal velocity a výška nebyly korelované ( $r=-0,02$ ).

Mediány a maxima byly signifikantně ovlivněny výškou v roce 2015 (gamma regrese,  $p<0,05$ , viz tabulku 8), v roce 2016 byl efekt výšky okrajově signifikantní pokud byl vzat medián a 95% percentil (gamma regrese,  $p<0,1$ , viz tabulku 8). Terminal velocity bylo signifikantní pouze v roce 2016 v analýze s 95%percentilem (gamma regrese,  $p=0,049$ ). Prohození prediktorů mělo vliv na signifikanci výsledků pouze v roce 2015, kde byl u mediánů a maxim po pohození prediktorů signifikantní kromě výšky také terminal velocity. Pokud byla v gamma regresi použita samotná výška bez terminal velocity, byla výška signifikantní v obou letech (gamma regrese,  $p=0,039$  v roce 2015,  $p=0,006$  v roce 2016, obr.11 a 12). Pokud byla jako prediktor použita pouze terminal velocity, pak byla terminal velocity pouze okrajově signifikantní v roce 2015 (gamma regrese,  $p=0,07$ , obr.11), v roce 2016 nebyla signifikantní (gamma regrese,  $p=0,25$ , obr.12).



**Obrázek 11** - Závislost vypouštěcí výšky na mediánu vzdálenosti  $r=0,84$  (vlevo, signifikantní,  $p=0,039$ ) a závislost terminal velocity na mediánu rozšířené vzdálenosti -  $r=-0,46$  (vpravo, okrajově signifikantní,  $p=0,07$ ) - data z roku 2015



**Obrázek 12** - Závislost vypouštěcí výšky na mediánu vzdálenosti -  $r=0,74$  (vlevo, signifikantní,  $p=0,006$ ) a závislost terminal velocity na mediánu rozšířené vzdálenosti  $r=-0,32$  (vpravo, nebyl statisticky signifikantní,  $p=0,42$ ) - data z roku 2016

V datovém souboru zahrnujícím všechna vypouštění z obou sezón včetně dat z nepokosené plochy (ANOVA,  $p<0,001$ ; viz tabulku 10) bylo nejvíce variability v rozšířené vzdálenosti vysvětleno druhem (55,79%), dále přítomností vegetace (9,29%) a rychlostí větru (5,92%). Statisticky signifikantní byla rovněž interakce mezi vegetací a druhem (1,79% vysvětlené variability), interakce mezi vegetací a rychlostí větru (0,88% vysvětlené variability) a interakce mezi druhem a rychlostí větru (0,55% vysvětlené variability). Pokud byla testována data zahrnující pouze měření na pokosené ploše (ANOVA,  $p<0,001$ , viz tabulku 11) vysvětlil nejvíce variability v naměřené vzdálenosti druh (51,9%), následován rychlostí větru (17,7%) a interakcí mezi druhem a rychlostí větru (0,89%).

	D.f.	SumSq	R <sup>2</sup>	P hodnota	
Vegetace	1	260,9	0,0929	<0,001	***
Druh	8	1816,71	0,556	<0,001	***
Rychlost větru	1	186,04	0,059	<0,001	***
Vegetace:druh	8	56,26	0,0179	<0,001	***
Vegetace:rychlost větru	1	26,8	0,0088	<0,001	***
Druh:rychlost větru	8	18,36	0,0055	<0,001	***
Veg:druh:rychlost větru	8	5,30	0,0016	0,10	
Residuály	2013	888,78	0,258		

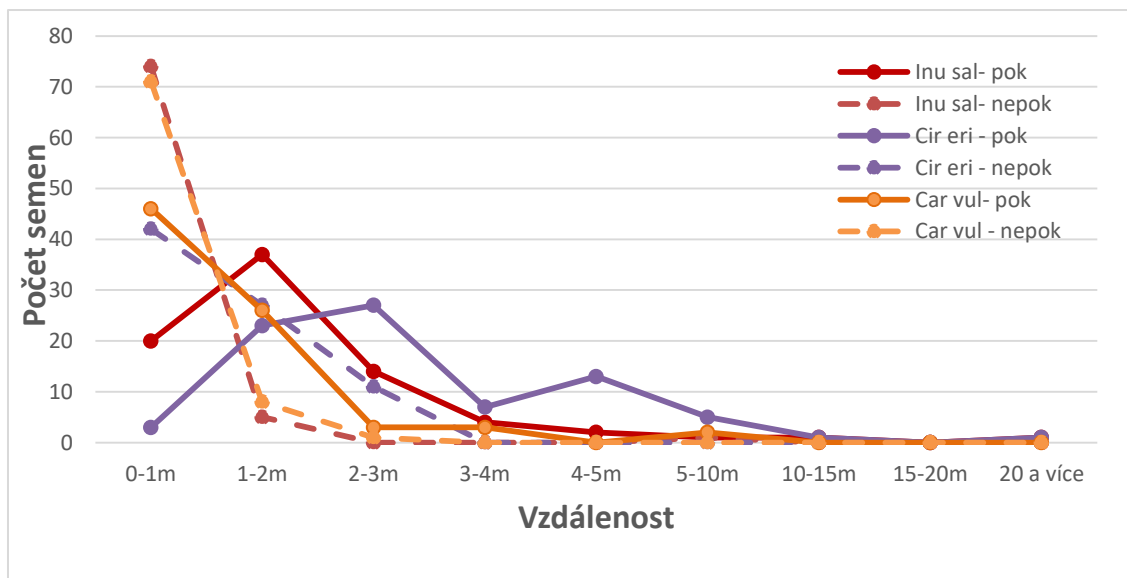
**Tabulka 10** - Výsledek analýzy variance pro data zahrnující pokosenou i nepokosenou plochu, D.f.= počet stupňů volnosti, SumSq= suma čtverců, R<sup>2</sup>= podíl vysvětlené variability

	D.f.	SumSq	R <sup>2</sup>	P hodnota	
Rychlost větru	1	498,44	0,178	<0,001	***
Druh	11	1457,33	0,519	<0,001	***
Rychlost větru:druh	11	25,00	0,0089	<0,001	***
Residuály	1725	826,38	0,294		

**Tabulka 11** - Výsledek analýzy variance pro data pouze z pokosené plochy z obou let, D.f.=počet stupňů volnosti, SumSq= suma čtverců, R<sup>2</sup>= podíl vysvětlené variability

Vzdálenosti, do kterých se semena rozšířila se u všech druhů signifikantně lišily mezi pokosenou a nepokosenou plochou (Kruskal-Wallisův test,  $\chi^2 = 189,77$ ,  $p < 0,001$ ). Na pokosené ploše se semena šířila do větších vzdáleností (viz obr.13). U druhů, které se na pokosené ploše šířily do větších vzdáleností, byl zaznamenán strmější pokles počtu semen s rostoucí vzdáleností. (viz obr.13) a menší podíl semen, která se šířila do vzdálenějších distancí.





**Obrázek 13** – porovnání šířících křivek z nepokosené (přerušovaná čára) a pokosené plochy (plná čára) u tří zkoumaných druhů, které se šířily do větších vzdáleností. Data z obou ploch jsou z roku 2015, intervaly na ose x nejsou stejné

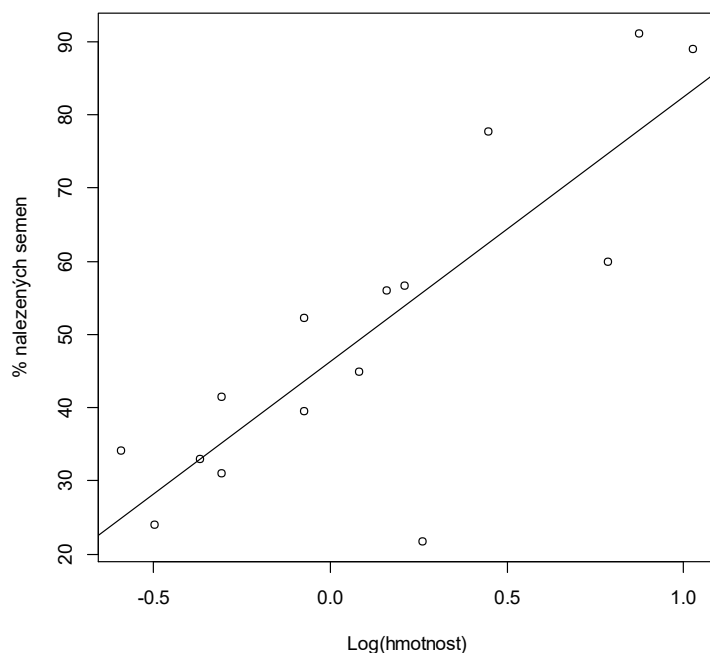
### 3.3 Barvení semen

Procento dohledaných semen signifikantně rostlo s logaritmem hmotnosti semene (lineární regrese,  $p < 0,001$ ,  $R^2 = 0,68$ , viz obr.14). U malých semen bylo procento dohledaných semen velmi nízké (u *Inula hirta* byla nalezena dokonce pouze necelá 1/4 semen). Naopak u velkých semen byla dohledatelnost semen poměrně vysoká (*Cirsium eriophorum* - 89%, *Cirsium acaule* - 77,7%, *Scorzonera hispanica* - 91,1%). Většina druhů se šířila do dvou metrů od mateřské rostliny. Do delších vzdáleností se šířily pouze *Cirsium eriophorum* (maximum 13,7m) a *Cirsium acaule* (maximum 6,15m). Několikrát se stalo, že bylo zaznamenáno šíření většího množství semen najednou (semena létala ve shlucích). U *Leontodon hispidus* takto odlétl obsah celého úboru (desítky semen) a rozšířil se na jedno místo. Podobně u *Tanacetum corymbosum*. Vypočtené mediány a percentily a naměřená maxima jsou zobrazena v tabulce 12, šířící křivky pak na obrázku 15.

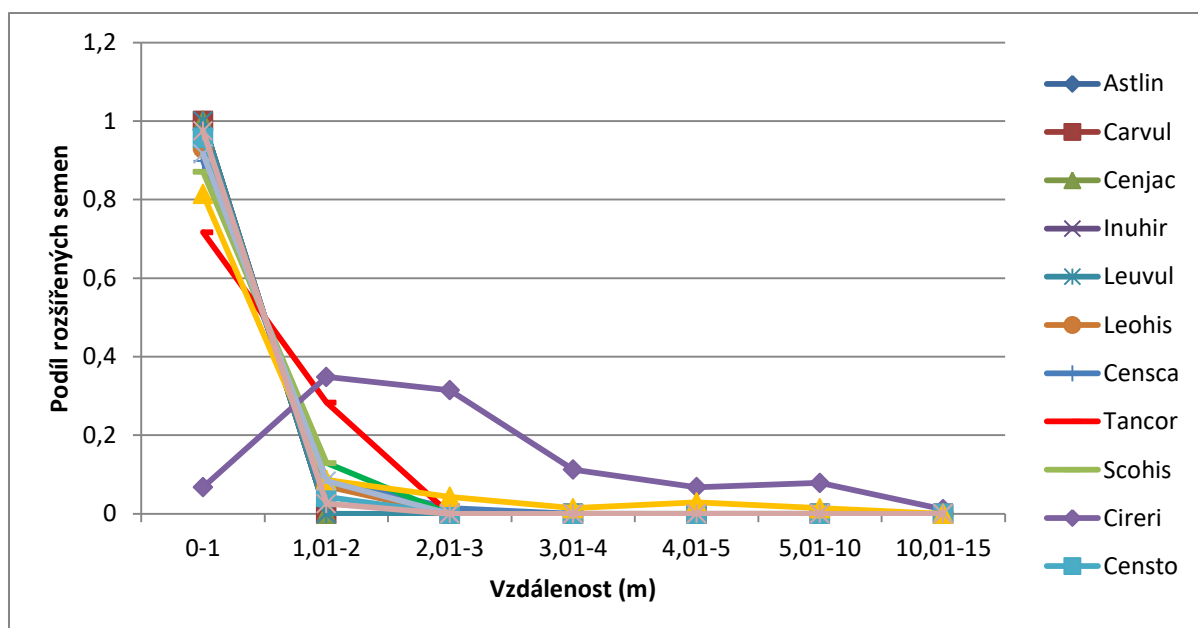
U *Solidago virgaurea* se střední hodnota signifikantně lišila v závislosti na tom, zda se semena šířila z plošiny (medián= 0,64m) nebo přímo z rostliny (medián= 0,3m) (Kruskal-Wallisův test,  $Chisq = 18,24$ ,  $p < 0,001$ ) - semena se tedy šířila dále, když byla vypouštěna z plošiny (viz obr.17)

druh	Medián (m)	95%percentil (m)	99%percentil (m)	Maximum (m)	%nalezených semen
<i>Aster amellus</i> (P)	0,31	0,72	1,18	1,37	39,5
<i>Aster linosyris</i> (R)	0,16	0,5	0,78	0,78	45
<i>Carlina vulgaris</i> (P)	0,57	0,64	0,76	0,78	56
<i>Centaurea jacea</i> (R)	0,12	0,33	0,37	0,4	21,8
<i>Centaurea stoebe</i> (R)	0,23	0,65	1,09	1,09	56,6
<i>Centaurea scabiosa</i> (R)	0,3	1,19	1,84	2,11	60
<i>Cirsium eriophorum</i> (P)	2,25	6,16	7,5	13,7	89
<i>Cirsium acaule</i> (Z)	0,78	2,92	5,33	6,15	77,7
<i>Inula hirta</i> (R)	0,48	0,83	0,93	0,95	24
<i>Leontodon hispidus</i> (R)	0,12	1,01	1,23	1,33	52,2
<i>Leucanthemum vulgare</i> (R)	0,16	0,16	0,25	0,32	33
<i>Scorzonera hispanica</i> (P)	0,65	1,08	1,28	1,53	91,1
<i>Solidago virgaurea</i> (R)	0,3	1,12	1,12	1,12	31
<i>Solidago virgaurea</i> (P)	0,64	0,91	1,65	2,15	41,5
<i>Tanacetum corymbosum</i> (R)	0,19	1,79	1,79	1,79	34,2

**Tabulka 12** - mediány , percentily a maxima vzdáleností získaných metodou vypouštění semen obarvených fluorescenčními barvami, v závorce je uvedeno, zda se obarvená semena šířila přímo z rostliny (R) nebo z plošiny (P) nebo ze země (Z)



**Obrázek 14** - Procento nalezených semen v závislosti na logaritmu hmotnosti (lineární regrese,  $p < 0,001$ )



**Obrázek 15** - Šířící křivky získané metodou hledání semen obarvených fluorescenčními barvami

### 3.4 Srovnání metod

Srovnání metod bylo provedeno pro druhy, u nichž byly provedeny alespoň 2 metody. Tabulka 13 zobrazuje vypočtené mediány a naměřená maxima třemi různými metodami. Nejvyšší medián byl u 5 druhů naměřen pastmi na semena, u dalších 5 druhů pak vypouštěcí metodou (2 z těchto druhů ale nebyly pastmi studovány.) V případě pastí bylo nejvyšší maximum třikrát (tj. u tří druhů), jednou u barvicí metody, šestkrát u vypouštěcí metody a jednou bylo maximum shodné pro pasti a vypouštěcí metodu.

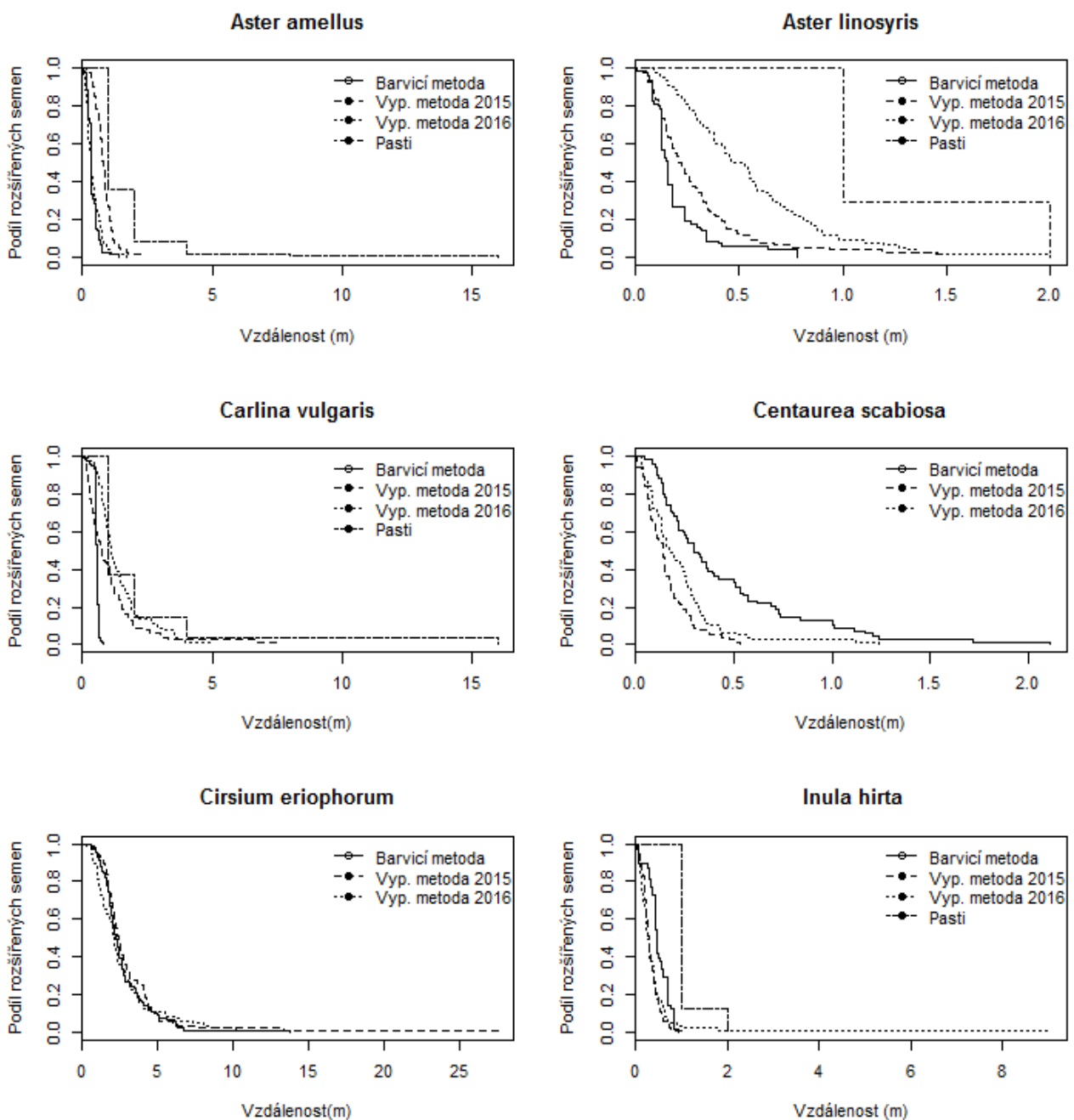
Druh	medián (m)			maximum (m)		
	pasti	vypouštění	barvení	pasti	vypouštění	barvení
<i>Aster amellus</i>	1	0,83	0,31	16	2,23	1,37
<i>Aster linosyris</i>	1	0,49	0,16	2	2	0,78
<i>Carlina vulgaris</i>	1	1,15	0,57	16	7,54	0,78
<i>Centaurea scabiosa</i>	1	0,14	0,3	1	1,24	2,11
<i>Cirsium eriophorum</i>	X	2,37	2,25	X	27,5	13,7
<i>Inula hirta</i>	1	0,29	0,48	2	9,04	0,95
<i>Inula salicina</i>	1	2,25	X	16	20,18	X
<i>Leontodon hispidus</i>	1	0,18	0,12	2	0,87	1,33
<i>Scorzonera hispanica</i>	X	0,88	0,65	X	15,65	1,53
<i>Solidago virgaurea</i>	1	1,33	0,64	4	8,27	2,15

**Tabulka 13**- srovnání mediánů a maxim získaných třemi různými metodami. Nejvyšší hodnota získaná u každého druhu je šedě podbarvena.

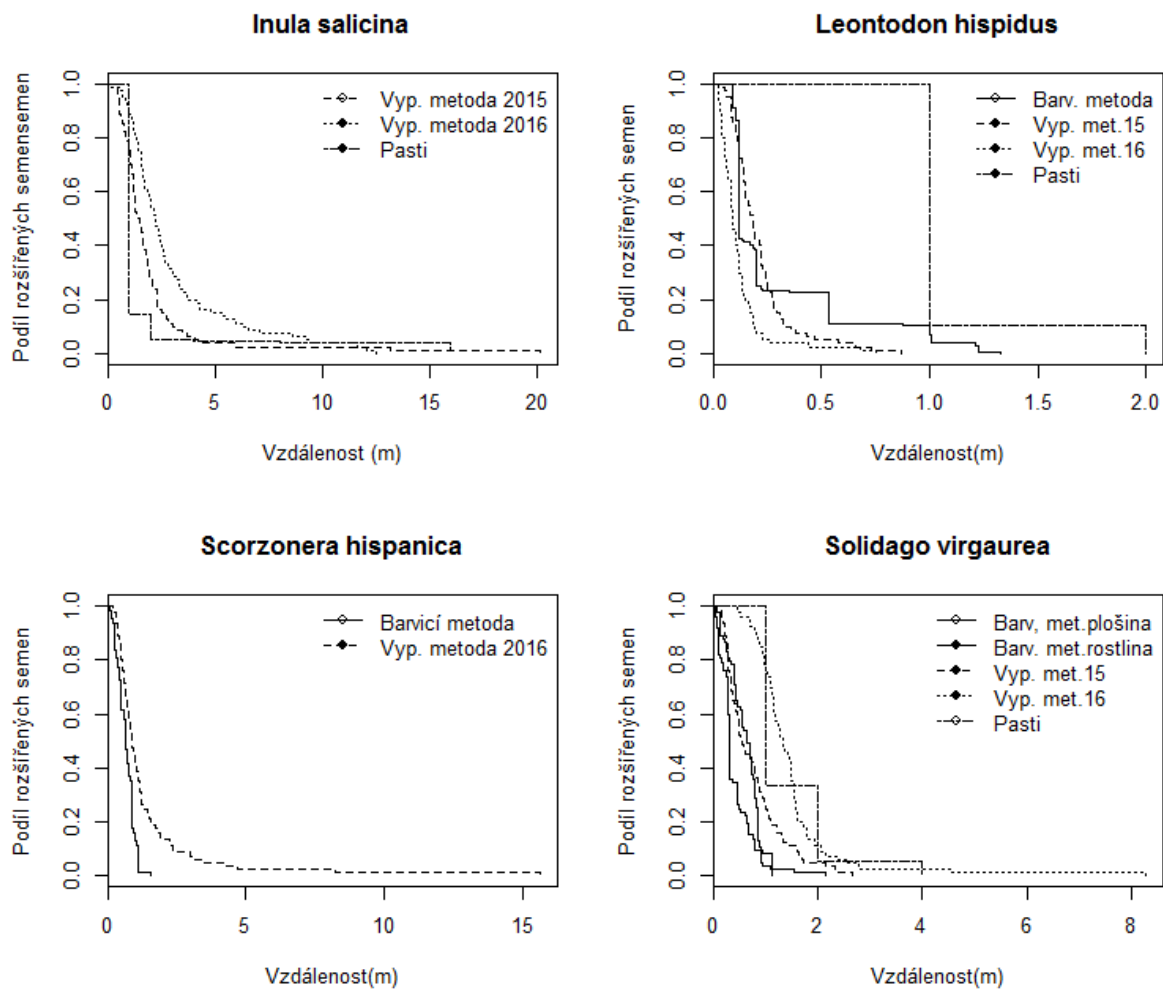
Srovnávané metody	<b>Astame</b>			<b>Astlin</b>			<b>Carvul</b>		
	d.f.	Chisq	p	d.f.	Chisq	p	d.f.	Chisq	p
Všechny použité metody	3	501	<0,001	3	125	<0,001	3	143	<0,001
PASTI x VYP2015	1	165	<0,001	1	43,8	<0,001	1	9,1	0,003
PASTI x VYP2016	1	387	<0,001	1	31,1	<0,001	1	3,9	0,048
VYP2015 x VYP2016	1	53,4	<0,001	1	25,7	<0,001	1	5,7	0,017
PASTI x BARV	1	389	<0,001	1	58,2	<0,001	1	89	<0,001
VYP2015 x BARV	1	73,9	<0,001	1	8,5	0,004	1	32,5	<0,001
VYP2016 x BARV	1	0,7	0,413	1	73,3	<0,001	1	137	<0,001
Srovnávané metody	<b>Censca</b>			<b>Cireri</b>			<b>Inuhir</b>		
	d.f.	Chisq	p	d.f.	Chisq	p	d.f.	Chisq	p
Všechny použité metody	2	48,7	<0,001	2	1,4	0,5	3	63,2	<0,001
PASTI x VYP2015	X	X	X	X	X	X	1	47,3	<0,001
PASTI x VYP2016	X	X	X	X	X	X	1	34	<0,001
VYP2015 x VYP2016	1	7	0,008	1	1,4	0,235	1	0,3	0,561
PASTI x BARV	X	X	X	X	X	X	1	46,1	<0,001
VYP2015 x BARV	1	47,7	<0,001	1	0,7	0,407	1	20,3	<0,001
VYP2016 x BARV	1	19,6	<0,001	1	0	0,878	1	10,9	0,001
Srovnávané metody	<b>Inusal</b>			<b>Leohis</b>			<b>Scohis</b>		
	d.f.	Chisq	p	d.f.	Chisq	p	d.f.	Chisq	p
Všechny použité metody	2	26,8	<0,001	3	171	<0,001	1	22	<0,001
PASTI x VYP2015	1	3	0,085	1	105	<0,001	X	X	X
PASTI x VYP2016	1	19,1	<0,001	1	105	<0,001	X	X	X
VYP2015 x VYP2016	1	11,9	0,001	1	28,7	<0,001	X	X	X
PASTI x BARV	X	X	X	1	64,6	<0,001	X	X	X
VYP2015 x BARV	X	X	X	1	2,7	0,1	X	X	X
VYP2016 x BARV	X	X	X	1	59	<0,001	1	22	<0,001
Srovnávané metody	<b>Solvir</b>								
	d.f.	Chisq	p						
Všechny použité metody	4	256	<0,001						
PASTI x VYP2015	1	65	<0,001						
PASTI x VYP2016	1	1,7	0,189						
VYP2015 x VYP2016	1	33,2	<0,001						
PASTI x BARV (R)	1	150	<0,001						
VYP2015 x BARV (R)	1	19,6	<0,001						
VYP2016 x BARV (R)	1	136	<0,001						
BARV (P) x BARV (R)	1	8,9	0,003						
PASTI x BARV (P)	1	177	<0,001						
VYP2015 x BARV (P)	1	5,4	0,02						
VYP2016 x BARV (P)	1	105	<0,001						

**Tabulka 14** - souhrnné výsledky survival analysis (funkce survdiff), jednotlivé řádky ukazují, zda byl signifikantní rozdíl mezi jednotlivými metodami (tučně zvýrazněné hodnoty byly signifikantní), d.f.= počet stupňů volnosti, PASTI=metoda využívající pasti na semena, VYP2015- vypouštěcí metoda z roku 2015, VYP2016- vypouštěcí metoda z roku 2016, BARV= barvicí metoda, X = nebylo testováno (data nebyla pro danou metodu k dispozici). U *Solidago virgaurea* je u barvicí metody navíc uvedeno, zda byla vypouštěna z rostliny (R) nebo z plošiny (P)

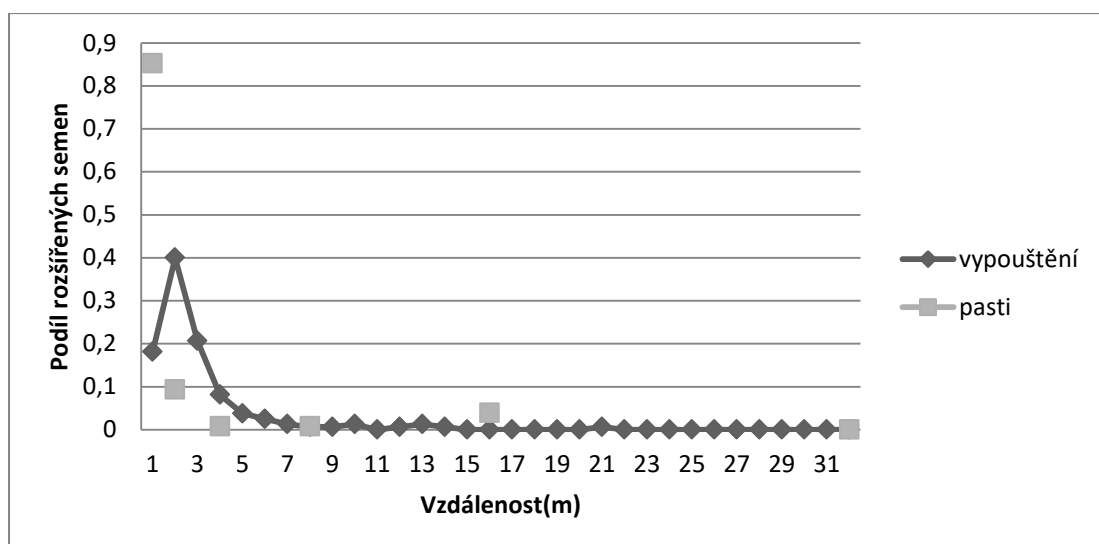
Survival analysis (funkce survdiff) ukázala, že se šířící křivky získané různými metodami signifikantně liší (viz tabulku 14, obr.16 a 17, další informace v příloze). Šířící křivky se nelišily u druhu *Cirsium eriophorum*. Ze zajímavých výsledků lze uvést rozdílné tvary šířících křivek získaných u druhu *Inula salicina* (obr.18). Zatímco u šířící křivky získané metodou používající pasti na semena byl zaznamenán velmi strmý pokles v počtu rozšířených semen s rostoucí vzdáleností a to od samého začátku, u vypouštěcí metody měla šířící křivka „peak“ a až poté se projevil pokles, který byl navíc více pozvolný než u druhé metody.



**Obrázek 16** - Grafické srovnání šířících křivek získaných třemi různými metodami



**Obrázek 17** - Grafické srovnání šířících křivek získaných třemi různými metodami

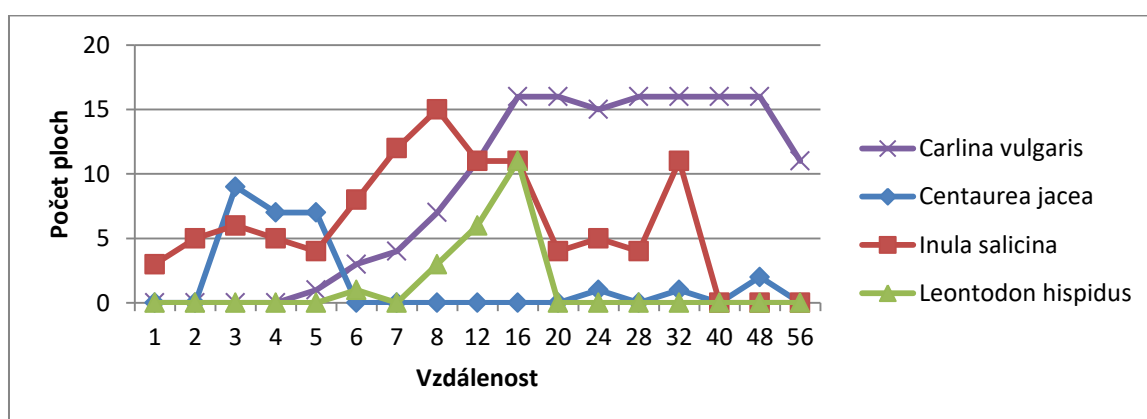


**Obrázek 18** - srovnání šířících křivek u *Inula salicina* za použití dvou metod

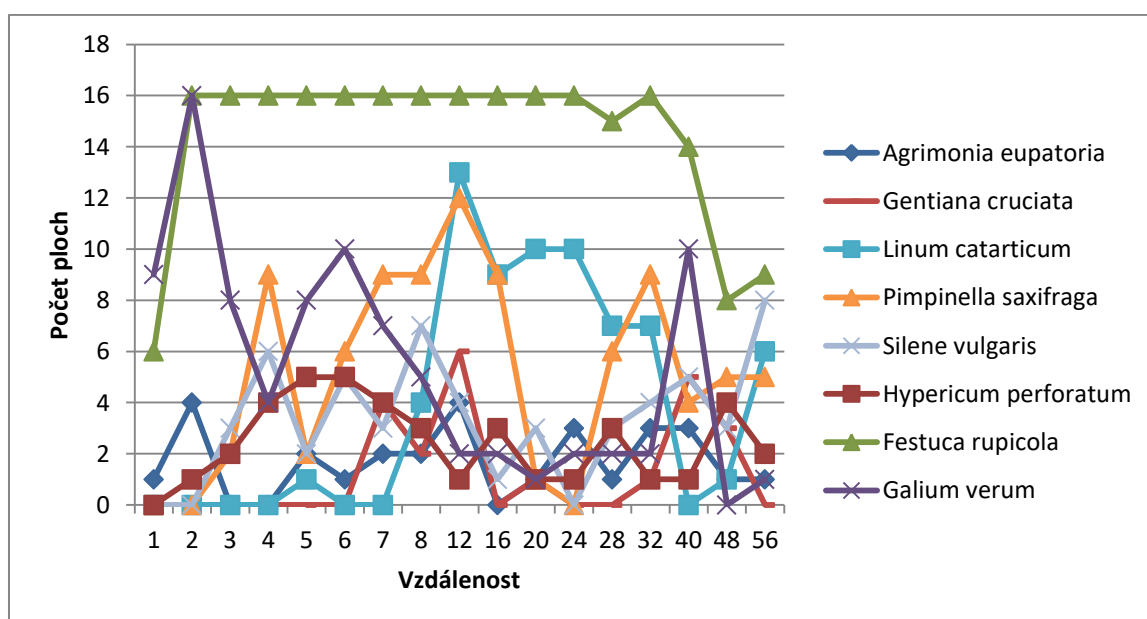
## 3.5 Realizované šíření - lokální úroveň

### 3.5.1 Lokalita 1 - opuštěné pole u Malešova (rok 2015)

Obrázky 19 a 20 ukazují počet ploch, ve kterých se jednotlivé druhy vyskytovaly v jednotlivých vzdálenostech. Druhy se mezi sebou značně liší. Výskyt některých druhů s rostoucí vzdáleností klesá (*Centaurea jacea*, *Galium verum*), některé druhy byly hojné na celé ploše (*Festuca rupicola*, *Carlina vulgaris*), u většiny druhů však nebyl patrný žádný jasný trend. Počet druhů rostlin na ploše nebyl ovlivněn vzdáleností (lineární regrese,  $F_{1,15}=0,05$ ;  $p=0,822$ , obr.24).



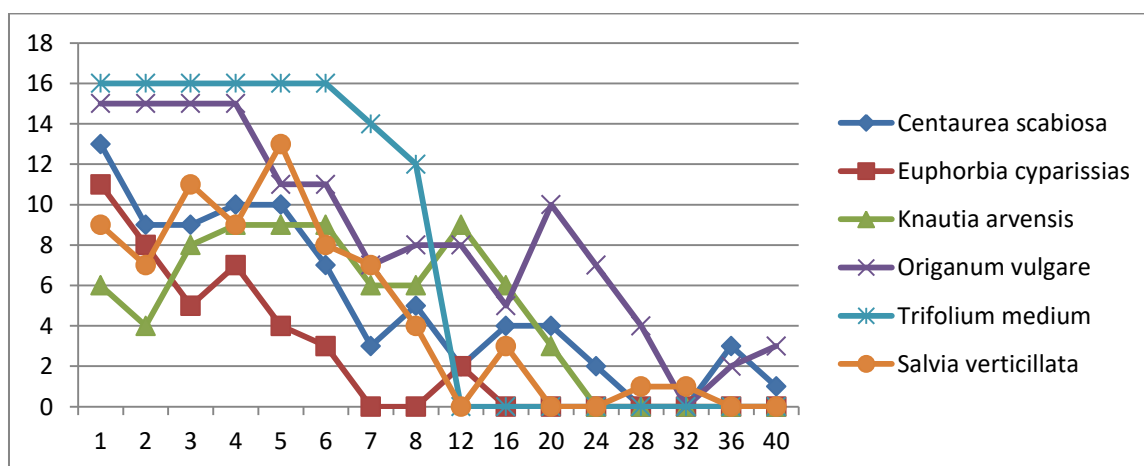
**Obrázek 19-** frekvence výskytu druhu s rostoucí vzdáleností (pouze zástupci čeledi Asteraceae) - lokalita 1



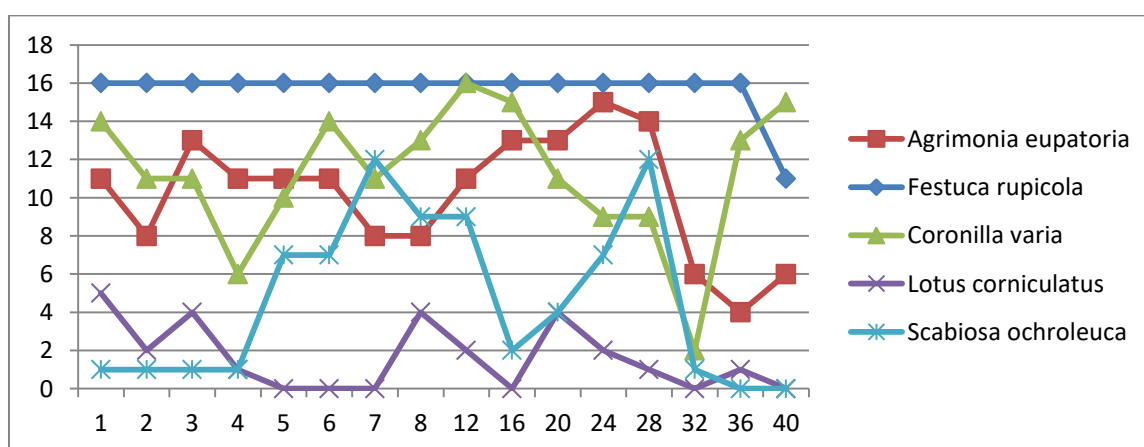
**Obrázek 20-** frekvence výskytu druhu s rostoucí vzdáleností (ostatní druhy) - lokalita 1

### 3.5.2 Lokalita 2 - opuštěné pole u obce Břehoryje - rok 2016

Na této lokalitě bylo zaznamenáno několik druhů, které výrazně ubývaly s rostoucí vzdáleností. Úbytek byl zřejmý zejména u druhu *Trifolium medium*, který byl jedním z dominantních druhů v prvních 8 metrech a poté zcela vymizel. Druhy, které rovněž vykazovaly postupný pokles s rostoucí vzdáleností, byly také *Centaurea scabiosa*, *Euphorbia cyparissias*, *Euphorbia cyparissias*, *Knautia arvensis*, *Origanum vulgare* a *Salvia verticillata* (obr.21). Některé druhy byly podobně hojné na celé ploše (*Agrimonia eupatoria*, *Festuca rupicola*, *Coronilla varia*) - obr. 22. *Plantago lanceolata* byl jediným druhem, který ukazoval plynulý vzestup - obr. 23. Počet druhů na této lokalitě klesal se vzdáleností (lineární regrese,  $F_{1,14}=7,56$ ,  $p=0,016$ , obr.24.) Tento trend se projevil zejména ve vyšších vzdálenostech, kde se objevilo menší množství druh suchých trávníků (přítomny pouze ty nejčastější jako *Festuca rupicola*, *Coronilla varia* a *Agrimonia eupatoria*).

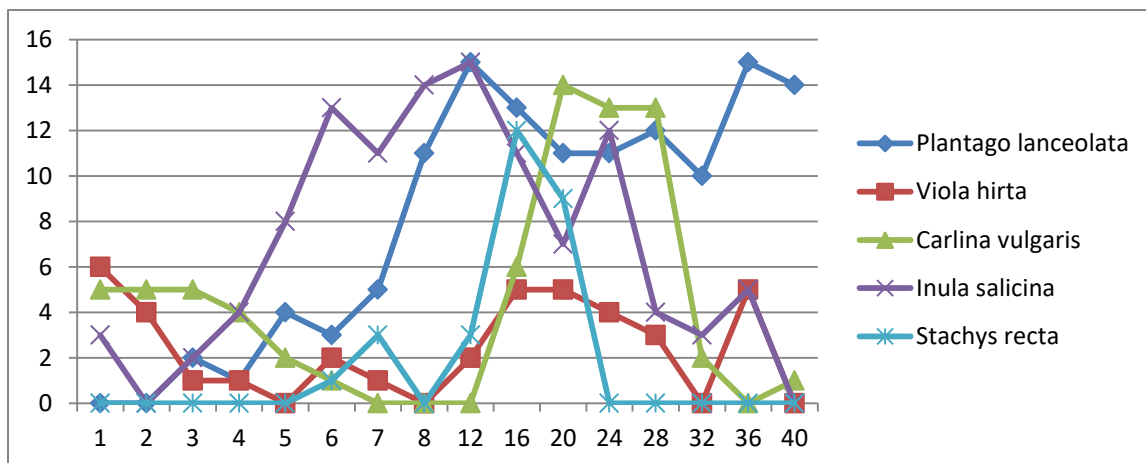


**Obrázek 21** - frekvence výskytu druhu s rostoucí vzdáleností - druhy, které vykazovaly pokles s rostoucí vzdáleností - lokalita 2 (Břehoryje)

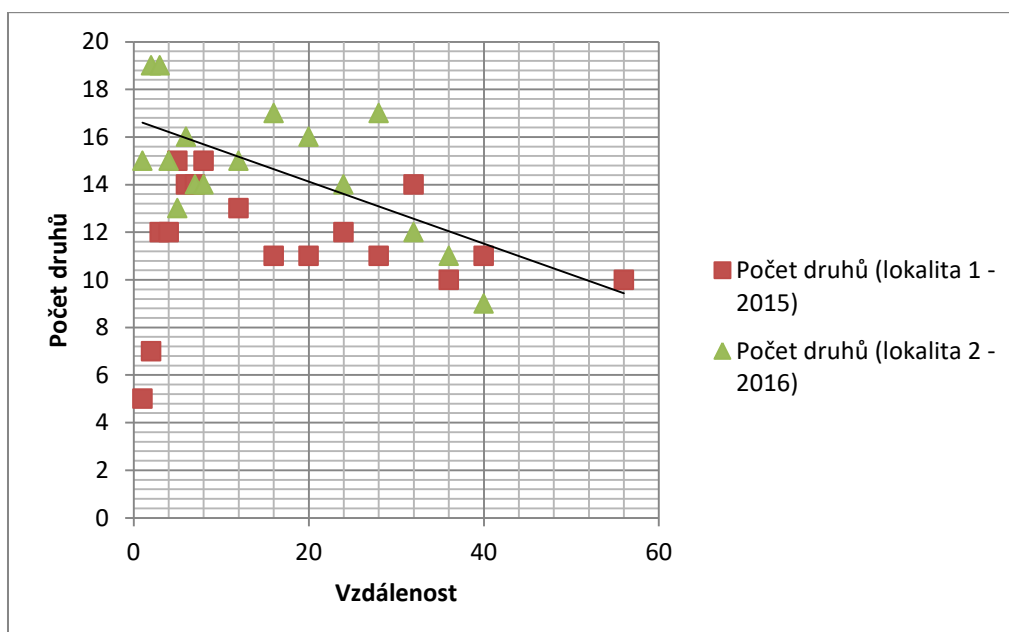


**Obrázek 22** - frekvence výskytu druhu s rostoucí vzdáleností, lokalita 2 - Břehoryje





**Obrázek 23** - frekvence výskytu druhu s rostoucí vzdáleností - lokalita 2 (Břehoryje)



**Obrázek 24** - Závislost počtu druhů na vzdálenosti od suchého trávníku. Na 1.lokalitě (červené body) nebyl vztah signifikantní, na druhé lokalitě ( zelené body) byl signifikantní ( $p=0,016$ )

### 3.5.3 Vliv rostlinných vlastností na výskyt druhů na lokální úrovni

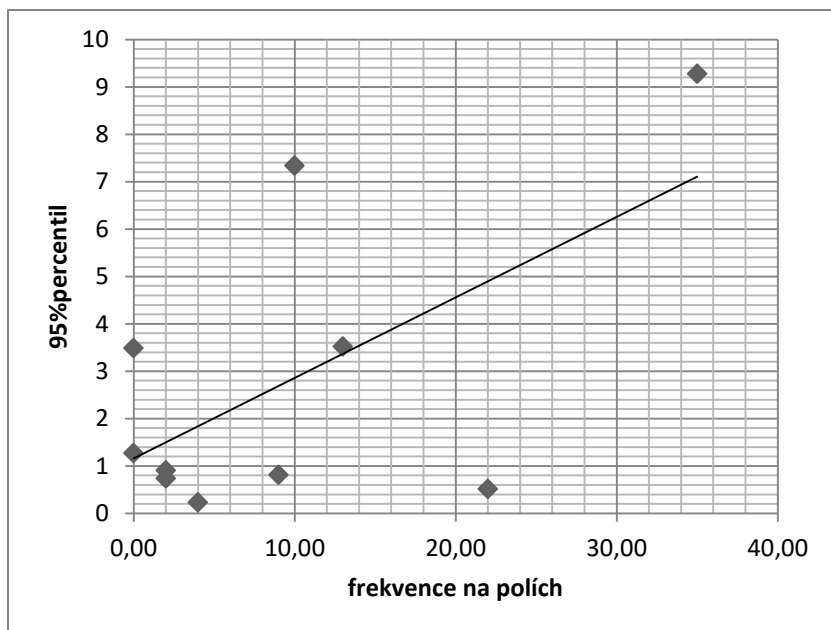
Na lokální úrovni nebyly vypočtené mediány (resp. percentily a maxima) ovlivněny šířícími schopnostmi druhů (gamma regrese, tabulka 15). Pouze na lokalitě 1 byla okrajově signifikantní exozoochorie v případě 99%percentilu (gamma regrese,  $p=0,096$ ). To naznačuje, že exozoochorie by mohla mít na lokální úrovni vliv na šíření druhů. Závislost mediánu na schopnosti exozoochorie měla rostoucí tendenci (statisticky nesignifikantní) - tj. druhy dobře se šířící exozoochorně měly vyšší mediány, nicméně percentily a maxima naopak vykazovaly rostoucí tendenci, tedy druhy dobře se šířící exozoochorně mají nižší percentily a maxima v rozšíření (opět nesignifikantní nebo okrajově signifikantní).

Lokalita 1	1/medián		1/95%percentil		1/99%percentil		maximum	
	Deviance	p-hodnota	Deviance	p-hodnota	Deviance	p-hodnota	Deviance	p-hodnota
termvel	0,45	0,2	0,4	0,12	0,43	<b>0,1</b>	0,46	0,1
exo	0,39	0,24	0,15	0,35	0,29	0,17	0,27	0,22
endo	0,14	0,49	0,25	0,23	0,25	0,2	0,18	0,31
Lokalita 2	1/medián		1/95%percentil		1/99%percentil		maximum	
	Deviance	p-hodnota	Deviance	p-hodnota	Deviance	p-hodnota	Deviance	p-hodnota
termvel	0,01	0,83	0	0,95	0,02	0,85	0,02	0,85
exo	0,24	0,4	0,04	0,78	0,09	0,7	0,08	0,71
endo	0,04	0,72	0,1	0,64	0,01	0,89	0	0,93

**Tabulka 15** - souhrnné výsledky gamma regrese vlivu rostlinných vlastností spojených s šířením na vypočtených mediánech (resp. percentilech a maxim), d.f.=10 (pro lokalitu 1), d.f.=14 (pro lokalitu 2)

### 3.6 Realizované šíření - regionální úroveň

Frekvence výskytů druhů na opuštěných polích byla signifikantně ovlivněna frekvencí na trávníku, 95%percentilem vzdálenosti a endozoochorií (Poisson regrese, viz tabulku 16 a obrázek 25). Nejvíce variability vysvětlila frekvence na suchých trávnících. Druhy šířící se dále větrem byly více časté na opuštěných polích. U endozoochorie byl vztah přesně opačný, tj. druhy šířící se dobře endozoochorně byly na opuštěných polích méně časté. Exozoochorie jako jediná nebyla signifikantní. Výsledky dopadly podobně, i když byly místo 95%percentilu vzaty mediány, 99%percentily i maxima.



**Obrázek 25** - Závislost frekvence výskytu druhů na opuštěných polích na 95% percentilu vzdáleností získaných vypouštěcími pokusy

	Deviance	P-hodnota	Trend	
<b>Fr.na trávníku</b>	<b>68,22</b>	<0,001	+	***
<b>95%perc</b>	<b>9,57</b>	0,002	+	**
<b>Endo</b>	<b>8,68</b>	0,003	-	**
<b>Exo</b>	<b>2,62</b>	0,106		

**Tabulka 16** - Výsledky Poisson regrese srovnávající výskyt druhů na opuštěných polích s výskytem druhů na suchých trávnících a s šířícími schopnostmi druhů, d.f.=9

## 4 Diskuze

### 4.1 Pasti na semena

Pasti na semena jsou patrně nejčastěji používanou metodou k přímému měření šíření semen (např. Dauer et al. 2007; Diacon-bolli et al. 2013; Saura-Mas & Lloret 2005; Clarke et al. 2005). V mých pokusech bylo do pastí lapeno jen malé procento semen a osud většiny semen tak neznáme. Počet chycených semen se mezidruhově lišil. U některých druhů (*Centaurea jacea*, *Inula hirta*, *Centaurea scabiosa*) se chytlo jen malé množství semen. To může být dáno malým množstvím přítomných semen na semenících rostlinách u některých druhů (zejména *Centaurea jacea* a *Centaurea scabiosa*). Překvapivý byl relativně malý počet lapených semen u *Inula salicina*, což byl druh, u něhož bylo na začátku experimentu přítomno nejvíce semen. Naproti tomu nejvíce lapených semen bylo zaznamenáno u *Aster amellus*, jichž bylo na začátku přítomno o třetinu méně. To mohlo být způsobeno tím, že *Inula salicina* se do pastí zachytávala hůře než jiné druhy (tabulka 6). Rozdílné množství chycených semen může být také důsledkem sezónní variability, jak bylo popsáno v literatuře (Diacon-bolli et al. 2013). U druhu *Artemisia campestris* byly v pastech nalezeny pouze úbory. Druh byl na lokalitu přidán až v polovině listopadu, je tedy možné, že už v té době byla část semen rozšířená. Rohože byly vyklepány, ale žádná semena nalezena nebyla. Semena tohoto druhu jsou ale malá a nevýrazná a nevylučuji proto, že nebyla dohledána z tohoto důvodu.

Ve studiích používajících pasti na semena bývá obvykle počet přítomných semen na semenících rostlinách ještě vyšší a obvykle se pohybuje v řádu statisíců (Skarpaas, Shea, et al. 2011; Saura-Mas & Lloret 2005) nebo i milionů (Dauer et al. 2007; Quinn et al. 2011), což může být slabinou této práce. V této práci byla nicméně studována disperze několika druhů zároveň a množství semenících rostlin tak bylo omezené tím, aby se do středu kruhové výseče vešlo více druhů. Pokud by bylo od každého druhu umístěno více semenících rostlin, už by se nejednalo o bodový zdroj, neboť by zaujímaly příliš velkou plochu a naměřené vzdálenosti by tak nebyly přesné. V řadě studií bývá také použito více řad pastí, což by jistě zpřesnilo získané šířící křivky. Díky nutnosti znásobování počtu pastí s rostoucí vzdáleností je ale velmi náročné zakládat řady pastí ve velkých vzdálenostech. Přesto jsou práce, které pracovaly s pastmi vzdálenými stovky metrů (Quinn et al. 2011; Dauer et al. 2007). Na druhou stranu tyto studie studovaly disperzi pouze jednoho rostlinného druhu a pouze jednou metodou.

Jednou z nevýhod metody je, že zachycuje jen určité výseky v šíření semen, množství zachycených semen tak známe jenom v určitých konkrétních vzdálenostech a o disperzi do jiných vzdáleností nemáme informaci. Dle toho také vypadají vypočtené mediány (u všech

druhů 1 metr). Dále je třeba připomenout, že data z pastí jsou pro některé druhy pouze do osmi metrů v důsledku zmizení rohoží z pokusné plochy. Je tedy možné, že některé druhy (jmenovitě například *Solidago virgaurea* či *Aster linosyris*) by se šířily i do větších vzdáleností (16 a 32 metrů).

Poměrně překvapivé bylo zjištění, jak dlouho trvá disperze v přirozených podmínkách. První rok trvalo 6 měsíců, než většina semen *Aster amellus* opustila květní lůžko mateřské rostliny a to je nutno dodat, že zhruba třetina semen zůstala v úborech ještě déle. Podobné to bylo i u jiných druhů. Úbory rostlin z čeledi Asteraceae se při vysoké vzdušné vlhkosti uzavírají hygroskopickými pohyby (Marchetto et al. 2012). To může vysvětlovat, proč se semena šířila tak dlouho. Za vlhka nebo deštivého počasí byly totiž úbory uzavřeny a semena se nemohla šířit (vlastní pozorování). Velmi nápadný je tento jev například u druhu *Carlina vulgaris* nebo u *Inula hirta*, ale setkal jsem se s tímto jevem v nějaké míře u všech druhů, které byly touto metodou zkoumány. Důsledkem tohoto jevu je, že šíření semen může být nerovnoměrné v čase i směru. Úbory byly otevřené jen za sucha, v zimě například v období, kdy k nám zasahovala tlaková výše projevující se suchým slunečným počasím a východním větrným prouděním. Je tedy možné že semena se mohla šířit více do jednoho směru než do směrů ostatních. Podobný fenomén byl ostatně popsán i v literatuře (Greene et al. 2008).

Dále je pravděpodobné, že semena některých druhů létala ve shlucích - například 5 semen v 16 metrech u *Inula salicina* je pravděpodobně důsledkem dvou šířících událostí, bylo nalezeno 1 samostatné semínko a jeden shluk, který obsahoval 4 semena *Inula salicina* a 1 semeno *Carlina vulgaris*.

Na získaná data bylo použito několik empirických modelů, podařilo se úspěšně použít Negative exponential model, Inverse power model a Log-sech model. První dva modely patří mezi nejjednodušší a nejdéle používané modely, bohužel ne vždy dokážou přesně predikovat konec šířící křivky (Bullock & Clarke 2000). V nedávno vydané práci Bullocka et al. (2017) bylo použito velké množství modelů na velké množství dat z různých studií získaných z pastí na semena. Jako nejlepší model se ukázal log-sech model (Bullock et al. 2017). Tento model se původně používá k predikci disperze velkých obratlovců (Nathan et al. 2012), nicméně obstál překvapivě dobře i při aplikaci na šíření semen. Druhým nejlepším modelem byl Exponential power model (Bullock et al. 2017). Tento model se mi bohužel nepodařilo v programu R zprovoznit. Dále byl vyzkoušen také 2Dt model, další velmi často používaný empirický model (např. Dauer et al. 2007). Ani ten se mi ale nepodařilo naitovat na má data. Empirické modely jsem fitoval s použitím funkce nls v programu R. Modely bývají ale často

fitovány v jiných programech (Bullock et al. 2017) anebo za použití jiných balíčků v R (Quinn et al. 2011; Dauer et al. 2007), takže je možné že použitím jiného programu by se podařilo nafitovat i jiné modely.

V literatuře se věnuje pozornost rozdílům mezi jednotlivými typy pastí na semena. Několikrát se objevil názor, že trychtýřovité pasti jsou nejefektivnější lapače semen, zachycující semena největšího množství druhů (Chabrerie & Alard 2005; Kollmann & Goetze 1998). V této práci se naopak trychtýře ukázaly jako velmi špatné lapače semen. Zatímco v případě rohoží bylo lapeno 202 semen *Aster amellus*, v trychtýřích pouze 6. Proto nebyly trychtýře následující rok vůbec použity a používány byly pouze rohože. Příčinou toho, že se semena do trychtýřů nechytala, může být fakt, že trychtýře nebyly umístěny přímo u země tak jako ve výše zmíněných studiích, ale ve větší výšce nad zemí. Na druhou stranu rohože mají také své nevýhody, velkou nevýhodou je časově náročného vybírání semen (pokud jsou semena přítomna hojně, trvá pečlivé vybírání rohoží i desítky minut). V případě trychtýřů je naopak vybírání velmi jednoduché. Také riziko nedohledání či vyklepání semen je v případě rohoží větší a to zejména u velmi malých semen.. Rohože také nejsou schopné lapit velká semena a semena s velmi nízkou terminal velocity. Jakmile tato semena dopadnou na rohožku velmi často odlétnou zase pryč. Tento jev byl nejnápadnější u *Cirsium eriophorum*, ale v menší míře se objevoval i u jiných druhů (*Inula salicina*, *Carlina vulgaris*). I tak bych případné použití rohoží ke studiu šíření semen doporučil a to zejména u druhů se středně velkými semeny, který se do pastí dokážou zachytit a zároveň jsou v pastech dobře viditelné pouhým okem.

## 4.2 Vypouštění individuálních semen

Vypouštěcí experimenty ukázaly, že některé z druhů se jsou schopny šířit na velké vzdálenosti, u několika druhů byly zaznamenány šířící události desítek metrů. Vezmeme-li v úvahu, že bylo vypouštěno pouze 80 semen, znamená to, že počet semen šířících se na velké vzdálenosti může být dost značný. Tato metoda se tak jeví jako velmi vhodná k zachytávání LDD, velké vzdálenosti šíření byly zaznamenány i v literatuře (Morse et al. 1985; Skarpaas et al. 2004). Druhy, které se šířily do velkých vzdáleností, mají nízkou terminal velocity a několikrát se stalo, že byla semena unesena výstupným prouděním a odnesena do velkých vzdáleností. To ukazuje na důležitost výstupných konvekčních proudů v teplých letních dnech (Tackenberg et al. 2003). Data z těchto experimentů ukazují, že šíření do delších vzdáleností je dost náhodný proces. Je také pravděpodobné, že i druhy s velmi omezenými šířícími

schopnostmi se mohou čas od času rozšířit velmi daleko, což naznačují vysoká maxima u druhů s jinak nízkým mediánem. Například *Inula hirta* měla medián 0,28m a 0,29m (2015, 2016 resp.), ale maximum bylo v 9 metrech. Dále je dobré koukat se nejenom na střední vzdálenosti, ale také na percentily a maxima. *Aster amellus* a *Carlina vulgaris* měly v roce 2015 podobné mediány, ale maxima se výrazně lišila (2,23 m u *Aster amellus* a 7,54 m u *Carlina vulgaris*.)

Nevýhodou těchto experimentů je fakt, že jsou semena vypouštěna během jakýchkoliv rychlostí větru. Semena vypouštěná zejména během nízkých rychlostí větru by se tak v přirozených podmínkách vůbec nešířila, protože v přirozených podmínkách je zapotřebí jistá hraniční rychlost větru k odtržení od květního lůžka (Landenberger et al. 2007; Greene & Quesada 2011). Je tedy možné, že data z této metody jsou podhodnocená a vzdálenosti získané měřením za přirozených podmínek by byly vyšší. Na druhou stranu barvicí metoda, zaznamenala vyšší vzdálenosti, pokud se semena šířila z plošiny, kdy nebyla zahrnuta fáze odtržení od květního lůžka. Naopak pokud se šířila z rostliny (tj. byla zahrnuta fáze odtržení), šířila se do kratších vzdáleností (podrobněji v další kapitole). Z výhod této metody je třeba jmenovat fakt, že známe osud každého vypuštěného semene (množství ztracených semen bylo zanedbatelné).

Na data z vypouštění individuálních semen byly rovněž použity empirické modely. Podařilo se nafitovat pouze Negative exponential model a Inverse power model. Dále byly vyzkoušeny 2Dt model, Mixed model, Log sech model a Exponential power model, ty ovšem nebyly úspěšně nafitovány. Modely také vysvětlily výrazně méně variability, než pokud byly použity na data z pastí na semena.

Vzdálenost, do které se semeno rozšíří je ovlivněna zejména výškou rostliny a v menší míře také terminal velocity, která byla signifikantní pouze jednou. Nicméně po prohození pořadí prediktorů byla ve dvou případech signifikantní také terminal velocity. To ukazuje na překryv ve vysvětlené variabilitě. Nicméně i tak se domnívám, že efekt výšky je vyšší než efekt terminal velocity (velmi silné korelace, v lineární regresi byla výška signifikantní několikrát). V rozsáhlé analýze z roku 2011 se výška také ukázala jako nejdůležitější faktor ovlivňující šíření semen větrem, zde ovšem nebyla porovnávána s terminal velocity, ale s hmotností semene (Thomson et al. 2011). Jedním z důvodů, proč efekt terminal velocity nebyl signifikantní, může být fakt, že jsem pracoval s průměrnou terminal velocity na druhové úrovni. Kdybych měřil terminal velocity zvlášť u každého sledovaného semene, pak je možné že by terminal velocity byla signifikantní. Podobně tomu bylo i ve studiích, kde takový přístup aplikovali (Skarpaas, Silverman, et al. 2011).

Jako nejdůležitější faktor ovlivňující vzdálenost rozšíření se ukázaly vlastnosti jednotlivých druhů. Rychlost větru a přítomnost zapojené vegetace vysvětlily méně variability. Naopak v jiné studii vysvětlila nejvíce variability rychlost větru, až poté následována vlastnostmi rostlin a výškou vegetace (Skarpaas, Silverman, et al. 2011).

Semena na nepokosené ploše se šířila do kratších vzdáleností než na pokosené ploše. To potvrzuje roli zapojené vegetace, která výrazně znesnadňuje šíření (Coulson et al. 2001). Šířící křivky získané na nepokosené ploše se vyznačují mnohem strmějším poklesem než ty získané na pokosené ploše. Vegetace tedy účinně brání zejména šíření na delší vzdálenosti. Velmi podobné výsledky a tvary křivek byly naměřeny i u jiných zástupců čeledi Asteraceae, Skarpaas a Silverman (2011) došli k podobným výsledkům u *Carduus nutans* a *Carduus acanthoides* (Skarpaas, Silverman, et al. 2011) a McEvoy a Cox (1987) u *Senecio jacobea* (McEvoy & Cox 1987). Vegetace jednak modifikuje rychlost větru a dále přímo brání šíření semen, tím jak semena narážejí v letu na stébla trav i bylin a zachycují se na ně (McEvoy & Cox 1987). Na druhou stranu v mých pokusech bylo zaznamenáno i několik případů, kdy bylo semeno uneseno výstupným proudem a rozšířilo se relativně daleko, což ukazuje, že konvekční proudy mohou vynášet semena i ze zapojené vegetace.

### 4.3 Barvicí metoda

Barevní fluorescenčními barvami je poměrně často používaná metoda a používá se zejména ke studiu zoochorie a sekundární disperze (Chlumský et al. 2013; Pufal & Klein 2013). Studium anemochorie touto metodou bylo dlouho ovlivněno faktem, že přítomnost barvy značně zvyšuje terminal velocity semene. Nedávno se začala barva na semena aplikovat technikou airbrush, kdy jsou semena nabarvena pomocí airbrushové pistole, která zajišťuje poměrně tenkou vrstvu obarvení (Lemke et al. 2009). Přestože se i tak zvyšuje terminal velocity, není toto zvýšení tak značné jako u jiných barvicích technik. Metoda byla úspěšně ozkoušena i v terénních podmínkách a autoři zaznamenali vysoké procento nalezených semen.

V mých pokusech se % dohledaných semen značně lišilo mezi druhy. Vysoká úspěšnost dohledání semen byla u druhů s velkými semeny (*Cirsium eriophorum*, *Cirsium acaule*, *Scorzonera hispanica*), kde bylo nalezeno až 91% semen. Naopak u malých semen bylo % dohledaných semen značně nižší. Přestože pokusy probíhaly na pokosené ploše, semena mohla zapadnout do půdy nebo se mohla skrýt pod široké listy rašících dvouděložných bylin. Většina semen byla nalezena ve vzdálenostech do dvou metrů od



semenící rostliny či od plošiny, kde byla semena umístěna. Výjimkou byly *Cirsium eriophorum* a *Cirsium acaule*.

Při samotném provádění experimentu jsem narazil na několik problémů. U některých druhů se vyskytly problémy již při barvení. U druhů s jemným chmýrem (*Inula salicina*, *Hieracium pilosella*) se semena lepila dohromady v jeden chuchvalec a byla nepoužitelná pro další použití. U *Cirsium pannonicum* po obarvení semena neočekávaně opadala od chmýrů a semena se tak stala nepoužitelná pro studium šíření, protože by se studovalo šíření samotného chmýru bez semen. Z terénního pozorování rovněž plyne, že různé fluorescenční barvy jsou různě vidět, pro další využití doporučuji žlutou, zelenou či oranžovou barvu, které jsou vidět dobře. Naopak nedoporučuji používat fialovou a růžovou barvu, kterou nejsou pod UV světlem vidět tak dobře (růžová se ještě dá použít alespoň u velkých semen). Myslím, že tato metoda se osvědčila pro sledování disperze velkých semen. V mých pokusech se příliš neosvědčila pro sledování disperze u malých semen. Samotný fakt, že bylo dohledané malé procento semen by ještě nevadil, nicméně domnívám se, že pravděpodobnost přehlédnutí semene je vyšší ve větších vzdálenostech než v těch bližších, vzhledem k obrovské ploše ve velkých vzdálenostech a faktu, že v blízkých vzdálenostech stráví člověk mnohem více času (například tím, jak označuje místa dopadu semen atd.). V blízkosti semenící rostliny je semen opravdu hodně a díky tomuto nakupení se zvyšuje jejich viditelnost. Naopak jednotlivá semena ve vzdálených distancích lze snadno přehlédnout. Druhou možností, proč byla semena nalezena jen v těsném okolí semenící rostliny, je jejich malý počet. Bylo by vhodné jich obarvit více nebo případně zkombinovat barvicí metodu s metodou používající pastí na semena (Mcevoy & Cox 1987). Další snadno představitelnou chybou je špatný výběr UV lampy. Snažil jsem se sehnat stejný typ, jaký byl použit v jiných studiích, nicméně neúspěšně. Nelze vyloučit ani zvýšení terminal velocity vlivem obarvení, v důsledku čehož mohla semena zůstat v okolí semenící rostliny. Přestože je metoda ke zvýšení terminal velocity šetrnější než jiné barvicí techniky, ke zvýšení terminal velocity přesto dochází (Lemke et al. 2009).

Metoda byla používána s velkou úspěšností u velkých semen, nicméně Lemke et al. (2009) zaznamenali vysokou úspěšnost i v dohledání malých semen *Brassica napus*. Chlumský et al. (2013) sledovali úspěšně disperzi *Melampyrum pratense*, tato studie byla nicméně prováděna ve smrkovém lese, kde není přítomna hustá vegetace a semena se nemají kde schovat a metoda zde tedy může být snadno aplikovatelná.

Sledovat šíření semen touto metodou má určitě smysl i kvůli sekundární disperzi. Ta může být značná u rodu *Cirsium*, kdy jsou semena neustále poponášena větrem dále a dále.

Také mravenci mohou šířit již spadlá semena. Několikrát jsem pozoroval sekundární disperzi *Centaurea scabiosa* přítomnými mravenci poté co semena dopadla na zem při vypouštění individuálních semen (vlastní pozorování.) Je známo, že mravenci mohou několikanásobně zvyšovat vzdálenost, do které se semena šíří (Retana et al. 2004; Chlumský et al. 2013). Mravenci tak mohou potencionálně zvyšovat i disperzi druhů suchých trávníků.

Tam, kde to bylo možné, byla semena barvena přímo na mateřské rostlině. Pokud to nebylo možné (semena by při nanášení barvy odlétla, slepila se atd.) byla semena nabarvena a vypouštěna z plošiny. V takovém případě se tedy jedná o metodu velmi podobnou klasickému vypouštění semen s jejími výhodami i nevýhodami (opět se ignoruje fáze odtržení semene od květního lůžka). Výhodou je, že je takto alespoň zachycena sekundární disperze. Pokus se *Solidago virgaurea* ukázal, že semena z plošiny se šířila signifikantně dále než z rostliny. To je poněkud překvapivé, očekával bych, že semena z rostliny se budou šířit během vyšších rychlostech větru a dolétnou tak dále. Je možné, že energie větru je využita k samotnému odtržení od květního lůžka a semeno už pak nedolétne tak daleko.

## 4.4 Srovnání metod

Je jen velmi málo studií, kde byly porovnávány výsledky získané několika metodami (Skarpaas, Shea, et al. 2011; Skarpaas et al. 2004; Stephenson et al. 2007). Skarpaas et al. (2011) měřili šíření *Carduus nutans* a *Carduus acanthoides* za použití dvou metod: pastí na semena a vypouštění individuálních semen. Šířící křivka získaná vypouštěcí metodou měla viditelně jiný tvar - malé množství semen v těsném okolí semeníci rostliny (tj. do 1 metru), poté vzestup počtu rozšířených semen následovaný pozvolným poklesem. Pokud byly použity pasti, "peak" se neobjevil a pokles byl více strmý (Skarpaas, Shea, et al. 2011a). Podobný jev byl zaznamenán i v mých datech, konkrétně u druhu *Inula salicina*, v případě pastí množství semen velmi strmě klesalo s rostoucí vzdáleností, v případě použití vypouštěcí metody měla šířící křivka málo semen v těsném okolí semeníci rostliny, poté "peak" následovaný méně strmým poklesem - obr.18. Absence peaku mohla být způsoben faktem, že první past byla umístěna až v jednom metru (jak v mých experimentech, tak ve výše zmíněné studii). U metody používající pasti na semena tedy nebyl zaznamenán počátek šířící křivky, je možné že pokud by byly pasti umístěny i v kratších vzdálenostech, šířící křivka by pak "peak" měla. "Peak" byl zaznamenán i u druhu *Cirsium eriophorum*, zde ovšem nebyla pro srovnání provedena metoda užívající pasti na semena. Samotná přítomnost peaku bude patrně dána

faktem, že se jedná o poměrně vysoké rostliny (v kombinaci s nízkou terminal velocity), díky čemuž se semena přirozeně šíří dále a v těsném okolí semenící rostlin jich je velmi málo.

Skarpaas et al. (2011) dále vyvozují, že šířící křivka získaná vypouštěcí metodou je nutně zkreslená faktem, že vypouštěcí experiment probíhá krátkou dobu a je tak zaznamenána pouze malá část rychlostí větrů. Oproti tomu v případě experimentu s pastmi na semena jsou pasti obvykle umístěny mnohem delší dobu, obvykle týdny až měsíce. Variabilita ve větrných podmínkách je tak mnohem vyšší. Bylo by tedy vhodné opakovat vypouštěcí experimenty několikrát v různých větrných podmínkách, tak aby výsledek zobrazoval šíření v delším časovém období, tak jako je to u metody s pastmi na semena (Skarpaas, Shea, et al. 2011b). Moje data, kdy byly vypouštěcí experimenty opakovány v průběhu dvou let opravdu ukazují, že mezi výsledky může být značná variabilita. Například u *Aster amellus* či u *Solidago virgaurea* se mediány vypouštěcích pokusů lišily mezi lety 2015 a 2016 téměř dvojnásobně! Bylo by jistě velmi přínosné experimenty opakovat ještě vícekrát. Přestože jsem ve svých pokusech s pastmi na semena neměřil rychlost větru, je vysoce pravděpodobné, že větrné podmínky v průběhu půl roku trvání experimentu s pastmi na semena byly mnohem variabilnější, než v průběhu vypouštěcích pokusů.

K podobným závěrům došli i Stephenson et al (2007), kteří porovnávali výsledky získané dlouhodobým šířením semen do pastí oproti jednorázovému vypuštění omezeného počtu semen (také chytaných do pastí). Dlouhodobý experiment vedl k šíření do mnohem větších vzdáleností. To bylo patrně dáno větším množstvím přítomných semen v kombinaci s větším množstvím silných větrných událostí v průběhu delší doby trvání experimentu (Stephenson et al. 2007).

Další otázkou je, jak nejsnáze s vynaložením co nejmenšího úsilí zaznamenat šíření na dlouhé vzdálenosti (long distance dispersal, LDD). U *Crepis praemorsa* bylo šíření do větších vzdáleností zaznamenáno díky vypouštěcí metodě: zatímco ve vypouštěcím pokusu doletěla semena více než do 30 metrů, v pastech byla maximálně v 4,3 metrech (Skarpaas et al. 2004). Velké vzdálenosti byly zaznamenány i v jiných vypouštěcích pokusech (Morse et al. 1985). K dobrým výsledkům v zaznamenávání LDD ovšem často dospěly i pasti na semena (Bullock & Clarke 2000; Dauer et al. 2007; Quinn et al. 2011) a zejména genetické markery (He et al. 2009; Cremer et al. 2012; Jones et al. 2005). Tyto metody jsou ale daleko pracnější a časově náročnější. V mých pokusech byla maximální vzdálenost získaná vypouštěcími experimenty nejvyšší u druhů *Inula salicina*, *Solidago virgaurea* a *Inula hirta*. U jiných druhů byla naopak nejvyšší maxima získaná metodou používající pasti na semena - *Carlina vulgaris*, *Aster*

*amellus*, *Leontodon hispidus*. U *Aster linosyris* byla maximální vzdálenost stejná u obou metod. Pouze u *Centaurea scabiosa* bylo nejvyšší maximum získáno barvicí metodou a tato metoda se tak jeví jako velmi nevhodná ke studiu LDD. Mediánová vzdálenost byla v případě pastí na semena vždy 1, kam vždy dopadlo nejvyšší procento semen. Pokud srovnáme mediány získané jednotlivými metodami, zjistíme, že u 6 druhů byl medián vyšší v případě pastí. Tento fakt je ale zkreslen tím, že nebyla umístěna past v ještě bližších vzdálenostech, než je 1 metr. Část šířící křivky zahrnující disperzi do 1 metru tak nebyla metodou používající pasti na semena zachycena. Medián u těchto druhů pravděpodobně nedosáhne hodnoty jedna, ale je nižší, jak ukazují vypouštěcí experimenty. Bylo by vhodné umístit past i do vzdálenosti 0,5m, aby mělo srovnání vyšší váhu. U *Inula salicina*, *Carlina vulgaris* a *Solidago virgaurea* byl naopak medián nejvyšší u vypouštěcích experimentů.

Na základě mých výsledků je tak velmi těžké říct, která metoda se hodí k získávání představy o šíření do středních a dlouhých vzdáleností, relativně velké vzdálenosti byly zaznamenány jak u pastí na semena, tak u vypouštěcí metody.

Barvicí metoda se v této diplomové práci ukázala jako nevhodná pro studium disperze malých semen. Jediný druh, u kterého tato metoda odhalila největší maximální vzdálenost (ve srovnání se zbylými metodami) byla *Centaurea scabiosa*. Nicméně u velkých semen (*Cirsium eriophorum*, *C. acaule*, *Scorzonera hispanica*) se tato metoda osvědčila a mohu ji doporučit pro studium jejich disperze.

Lze říct, že metody se mohou vzájemně doplňovat. Zatímco pasti na semena nejsou vhodné pro druhy s velkými semeny (alespoň pro rohože použité v této práci), zbylé dvě metody jsou pro ně naopak velmi vhodné. Šíření malých semen nelze studovat vypouštěcí ani barvicí metodou, ale lze ho studovat s pomocí pastí na semena, byť zde hrozí riziko, že budou z pastí při manipulaci vyklepána a ztracena anebo přehlédnuta.

K otestování, zda se liší šířící křivky jsem použil survival analysis, funkci survdiff. Tato analýza byla několikrát aplikována na problematiku šíření semen. Možným problémem těchto analýz je, že se v mých datech nevyskytovala semena s neznámým místem dopadu, která by opustila sledovanou plochu. Tato analýza je totiž primárně určena pro takovéto případy (kdy jsou data tzv. cenzorovaná) a použití této analýzy není tak zcela přesné. Tato analýza byla použita na cenzorovaná data šíření semen (Jansen et al. 2012; Herrmann et al. 2016). V mé práci analýza téměř vždy dospěla ke stejným výsledkům jako Kruskal-Wallisův

test (viz v příloze). Navíc otestování rozdílů mezi středními hodnotami je silně nedostačující, je nutné posoudit rozdíly mezi celými šířícími křivkami. Zkoušel jsem použít ještě Kolmogorov-Smirnovův test, který dospěl téměř vždy k závěru, že se všechny šířící křivky liší. a to i v případě křivek, které byly velmi podobné.

## 4.5 Realizované šíření - Lokální úroveň

Výsledky získané v transektech se lišily dle studované lokality. Na první lokalitě (Malešov) nebyl zaznamenán žádný vzor ve výskytu druhů na opuštěném poli s rostoucí vzdáleností od suchého trávníku. Ani počet druhů se s rostoucí vzdáleností neměnil. Na druhé lokalitě (Břehoryje) několik druhů vykazovalo pokles v počtu snímků, kde se vyskytovaly s rostoucí vzdáleností. Tyto druhy by tedy mohly být limitované šířením. Nutno říct, že druhy, které u Břehoryj ubývaly se většinou na Malešově nevyskytovaly. Také počet druhů u Břehoryj ubýval s rostoucí vzdáleností od suchého trávníku. Je otázka jestli byl důsledkem špatného šíření nebo spíše důsledek jiných podmínek prostředí (opuštěné pole na lokalitě 2 končí silnicí a je tedy možný, že druhové složení ve velkých vzdálenostech od suchého trávníku tím mohlo být ovlivněno.) Vypočtené mediány a percentily nebyly vysvětleny žádným způsobem šíření. Některé druhy se sice nedokázaly efektivně šířit na delší vzdálenosti, nicméně tento fakt nebyl vysvětlen jejich špatnými šířícími schopnostmi.

K podobným výsledkům dospěli Öster et al. (2009), kteří rovněž prováděli transekty na opuštěném poli sousedícím s trávníkem. Kolonizace nebyla vysvětlena šířícími schopnostmi druhů, všechny druhy se totiž v lokálním měřítku dokážou rozšířit a na významu tak nabývají vlastnosti spojené s přežíváním (Öster et al. 2009). Naopak Diacon-bolli et al.(2013) ukázali, že většina druhů suchých trávníků se nedokáže efektivně šířit na přilehlé opuštěné pole (Diacon-bolli et al. 2013). Autoři nicméně studovali disperze pouze dva roky a navíc používali jako pasti trychtýře, které se alespoň v mé práci vůbec neodsvědčily. Šířící schopnosti druhů suchých trávníků jsou obvykle považovány za relativně dobré, druhy suchých trávníků tak nejsou fragmentací ovlivněny tak negativně jako například lesní druhy (Lindborg et al. 2012). Knappová (2015) ve stejném systému ukázala, že druhy suchých trávníků jsou na opuštěných polích limitované svými špatnými konkurenčními schopnostmi (potřebují vhodná mikrostanoviště k uchycení) a dále nízkou produkcí semen (Knappová & Münzbergová 2015). Mé výsledky naznačují, že vliv šíření na lokální úrovni není velký, byť na druhé lokalitě jistý vliv omezených šířících schopností pozorován byl. Je tedy možné, že relativní význam šíření se odvíjí od konkrétní lokality.

## 4.6 Krajinná úroveň

Z mých výsledků plyne, že druhy suchých trávníků se liší svými šířícími schopnostmi. Některé se dokážou šířit i do relativně velkých vzdáleností - desítky metrů (*Aster amellus*, *Cirsium eriophorum*, *Cirsium pannonicum*, *Inula salicina*, *Carlina vulgaris*, *Scorzonera hispanica*). Tyto druhy tak mají potenciál pohybovat se ve fragmentované krajině. Je pravděpodobné, že vzácně se mohou tyto druhy šířit ještě dál než bylo zaznamenáno v mých experimentech. U jiných druhů byla zaznamenaná disperze omezena do těsného okolí semenících rostlin (*Leontodon hispidus*, *Centaurea sp.*, *Hieracium pilosella*). K šířícím schopnostem je ale nutné přičíst i další faktory ovlivňující pravděpodobnost úspěšného uchycení, jmenovitě například různé klíčení semen různých druhů, dále nízká produkce semen některých druhů a také vysoká míra predace semen (Münzbergová 2005, vlastní pozorování). V neposlední řadě může semeno spadnout na místo, které pro něj není vhodné. V důsledku těchto faktorů je skutečné realizované šíření výrazně nižší a bude tak zapotřebí opravdu velké množství semen k tomu, aby se rostlina v krajině skutečně rozšířila.

Zobecněný lineární model ukázal, že největší vliv na frekvenci druhů z čeledi Asteraceae na opuštěných polích má jejich frekvence na suchých trávnících. Tento vztah je silný nejen u čeledi *Asteraceae*, ale i u všech ostatních druhů suchých trávníků (Knappová et al. 2017). Signifikantní byla také anemochorie a endozoochorie. Zatímco anemochorie měla pozitivní vliv, endozoochorie měla negativní vliv (tj. druhy dobře se šířící endozoochorně byly na opuštěných polích méně časté). Naopak exozoochorie signifikantní nebyla. To je poněkud překvapivé, jelikož se předpokládá, že velká zvířata se díky exozoochorii mohou podílet na přenosu semen mezi nelesními stanovišti (Heinken & Raudnitschka 2002; Picard & Baltzinger 2012) a jejich význam je v některých systémech dokonce považován za klíčový (Bläb et al. 2010). Na druhou stranu opuštěná pole jsou specifická tím, že se jedná o raná sukcesní stádia, přičemž je známé, že zoochorie má vliv až v pozdějších stádiích sukcese, zatímco anemochorie je hlavním způsobem šíření v raných stádiích sukcese (Dölle et al. 2008; Řehouňková & Prach 2010). Vzhledem k tomu, že pole byla opuštěna relativně nedávno, je možné, že ještě nedospěla do stavu, kdy by zoochorie měla signifikantní vliv a stále je převažující vliv anemochorie. Dokud není vegetace zapojená, neláká příliš ani velká zvířata (Knapp et al. 2016), což by mohlo vysvětlovat negativní efekt endozoochorie a nesignifikantní efekt exozoochorie. Tremlová (2007) studovala ve stejném systému vliv

různých rostlinných vlastností na rozšíření druhů suchých trávníků. Jednou z vlastností, která ovlivňovala frekvenci druhů na suchých trávnících byla také anemochorie. Tento vztah byl nicméně ovlivněn fylogenetickou korekcí. Knappová (2017) naopak ukázala, že pro frekvenci druhů na opuštěných polích jsou důležitější vlastnosti spojené s přežíváním (Knappová et al. 2017) a druhy jsou limitovány svými slabými konkurenčními schopnostmi, které jim brání uchytit se na opuštěných polích, kde už dominuje zapojená vegetace (Knappová & Münzbergová 2015). Moje data mají oproti jiným studiím (Knappová & Münzbergová 2015; Tremlova & Munzbergova 2007; Öster et al. 2009) výhodu, že zahrnují zástupce z pouze jedné čeledi a výsledky tedy nejsou ovlivněny hrubými rozdíly mezi jednotlivými čeleděmi. Na druhou stranu výsledky nám dávají informace pouze u čeledi *Asteraceae*. Většina druhů z této čeledi je anemochorních, takže tato práce dává představu, jak na fragmentaci reagují anemochorní druhy relativně homogenní čeledi *Asteraceae*. Další výhodou je, že jako měřítko anemochorie byly použity experimentálně zjištěné vzdálenosti, namísto obvykle používaných měřítek, jako terminal velocity, hmotnost semene, výška rostliny nebo teoreticky vypočtené vzdálenosti. Nevýhodou mé analýzy je, že do ní nebyly zahrnuty vlastnosti spojené s přežíváním, ale pouze vlastnosti spojené s šířením a frekvence na suchém trávníku.

Vliv šíření semen na kolonizaci opuštěných polí se dle mých výsledků liší na lokální a krajinné úrovni. Zatímco na krajinné úrovni měly šířící vlastnosti druhů signifikantní vliv na frekvenci druhů na opuštěných polích, na lokální úrovni neměly žádný vliv. To že je důležitost šíření závislá na měřítku se ví i ze stejného studovaného systému. Münzbergová (2004) prováděla vysévací experimenty k otestování dispersal limitation na různých škálách u osmi druhů rostoucích na suchých trávnících. Dispersal limitation nabývalo na významu zejména ve větším měřítku (mezi jednotlivými lokalitami), zatímco na lokální úrovni byly důležitější jiné faktory spojené s přežíváním (Münzbergová 2004). V literatuře ale existují i opačná zjištění. Lauterbach et al. (2013) dospěli přesně k opačnému pozorování, vliv šíření byl patrný na lokální úrovni zatímco na vyšších úrovních byl vyšší vliv vlastností spojených s přežíváním. Autoři ale pracovali na opravdu velkých měřítkách (celé Německo, celé Braniborsko), zatímco lokální úroveň byla myšlena relativně velká měřítko (Lauterbach et al. 2013).

## 5 Závěr

V první části práce byla získána data o šíření semen na základě tří experimentální metod (pasti na semena, vypouštěcí metoda, barvicí metoda). Střední hodnoty i šířící křivky získané různými metodami se signifikantně lišily. Metoda používající pasti na semena nám dává informaci o dlouhodobém šíření semen (experimenty probíhají dlouhou dobu, během které nastane velká variabilita ve větrných podmínkách). Vypouštěcí metoda naopak zachycuje jednorázové šíření semen (a výsledky jsou ovlivněny z velké části tím, jaké rychlosti větru panovaly v průběhu vypouštěcího experimentu). Vysoké hodnoty šíření (nad 15 metrů) byly zachyceny oběma metodami a nelze tak jednoznačně říct, která z těchto metod je vhodnější pro sledování šíření na dlouhé vzdálenosti. Barvicí metoda se příliš neosvědčila u malých semen, procento dohledaných semen velmi nízké. Vypouštěcí a barvicí metodu lze použít zejména u velkých semen, která jsou snadno dohledatelná, naopak zde použité pasti na semena nejsou vhodné pro druhy s velkými semeny, která se do pastí nezachytávají. Výhodou vypouštěcích pokusů je také fakt, že známe osud každého sledovaného semene (oproti pastem na semena, kde o osudu většiny semen nevíme nic.)

Na základě získaných dat lze říct, že se jednotlivé druhy čeledi *Asteraceae* liší ve svých šířících schopnostech od druhů schopných disperze do desítek metrů až po druhy jejichž semena zůstávají v těsném okolí mateřské rostliny. Vliv šíření semen na kolonizaci opuštěných polí se lišil na lokální a regionální úrovni. Na lokální úrovni nebyl výskyt druhů suchých trávníků na opuštěném poli přímo sousedící se suchým trávníkem vysvětlen šířícími schopnostmi jednotlivých druhů. Přesto se objevilo několik druhů, které zaznamenaly viditelný trend v poklesu frekvence výskytů s rostoucí vzdáleností o dopuštěného pole. Naopak na regionální úrovni byl signifikantní vliv anemochorie (pozitivní efekt) a endozoochorie (negativní efekt), více anemochorní druhy tedy měly vyšší frekvenci na opuštěných polích. Lze tedy říct, že šíření semen větrem má ve fragmentované krajině Úštěcka vliv, ale pouze pokud se pohybujeme v krajinném měřítku. Na lokální úrovni nejsou druhy pravděpodobně omezené svými šířícími schopnostmi a nedělá jim problém kolonizovat sousedící opuštěné pole. Oproti předchozím pracím ze stejného území má moje práce dvě výhody. Zaměřuje se pouze na druhy z čeledi *Asteraceae* a výsledky tak nejsou ovlivněny hrubými rozdíly mezi nepříbuznými čeleděmi. Druhá výhoda je, že jako měřítko anemochorie byly použity experimentálně naměřené vzdálenosti.



## 6 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Baum, K. et al., 2004. The Matrix Enhances the Effectiveness of Corridors. *Ecology*, 85(10), pp.2671–2676.
- Bläß, C. et al., 2010. The relative importance of different seed dispersal modes in dry Mongolian rangelands. *Journal of Arid Environments*, 74(8), pp.991–997.
- Bullock & Clarke, R.T., 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, 124, pp.506–521.
- Bullock, J.M. et al., 2017. A synthesis of empirical plant dispersal kernels. *Journal of Ecology*, pp.6–19.
- Bullock & Moy, I.L., 2004. Plants as seed traps: Inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica*, 25, pp.35–41.
- Cappuccino, N., Mackay, R. & Eisner, C., 2002. Spread of the Invasive Alien Vine *Vincetoxicum rossicum*: Tradeoffs Between Seed Dispersability and Seed Quality. *The American Midland Naturalist*, 148(2), p.263.
- Clarke et al., 2005. Comparative Seed Shadows of Bird-, Monkey-, and Wind-Dispersed Trees. *Ecology*, 86(10), pp.2684–2694.
- Coulson, S.J. et al., 2001. Colonization of grassland dispersal versus by sown species : Colonization in responses to management microsite limitation. *Journal of Applied Ecology*, 38(1), pp.204–216.
- Cremer, E. et al., 2012. Local seed dispersal in European silver fir (*Abies alba* Mill.): Lessons learned from a seed trap experiment. *Trees*, 26(3), pp.987–996.
- Damschen, E.I. et al., 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science (New York, N.Y.)*, 313(September), pp.1284–1286.
- Dauer, J.T., Mortensen, D. a. & Vangessel, M.J., 2007. Temporal and spatial dynamics of long-distance *Conyza canadensis* seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 44, pp.105–114.
- Diacon-bolli, J.C. et al., 2013. Quantification of plant dispersal ability within and beyond a calcareous grassland. *Journal of Vegetation Science*, 24, pp.1010–1019.
- Dölle, M. et al., 2008. Changes in life history trait composition during undisturbed old-field succession. *Flora*, 203(6), pp.508–522.
- Dupré, C. & Ehrlén, J., 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, 90(5), pp.796–805.
- Fischer, S., Poschlod, P. & Beinlich, B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 33, pp.1206–

1222.

- Greene, D.F. & Quesada, M., 2011. The differential effect of updrafts, downdrafts and horizontal winds on the seed abscission of *Tragopogon dubius*. *Functional Ecology*, 25, pp.468–472.
- Greene, Quesada & Calogeropoulos, 2008. Dispersal of Seeds by the Tropical Sea Breeze. *Ecology*, 89(1), pp.118–125.
- Hanski, 1998. Metapopulation Dynamics. *Nature*, 396(November), pp.23–44.
- Harrison, S., Maron, J. & Huxel, G., 2000. Regional turnover and fluctuation in populations of five plants convined to serpentine seeps. *Conservation Biology*, 14(3), pp.769–779.
- He, T. et al., 2009. Long-distance dispersal of seeds in the fire-tolerant shrub *Banksia attenuata*. *Ecography*, 32(4), pp.571–580.
- Heinken, T. & Raudnitschka, D., 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 121, pp.1–19.
- Hemrová, L. & Münzbergová, Z., 2014. The effects of plant traits on species ' responses to present and historical patch confi gurations and patch age. *Oikos*, (June 2014), pp.437–445.
- Herrmann et al., 2016. Connectivity from a different perspective : comparing seed dispersal kernels in connected vs . unfragmented landscapes. *Ecology*, 97(5), pp.1274–1282.
- Chabrierie, O. & Alard, D., 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland : toward a standardised protocol. *Plant ecology*, pp.101–112.
- Chlumský, J. et al., 2013. Roles of species-preferential seed dispersal by ants and endozoochory in *Melampyrum* (Orobanchaceae). *Journal of Plant Ecology*, 6(3), pp.232–239.
- Chýlová, T. & Münzbergová, Z., 2008. Past land use co-determines the present distribution of dry grassland plant species. *Preslia*, 80(2), pp.183–198.
- Chytrý, M. et al., 2010. *Vegetace České republiky I Travinná a keříčková vegetace* M. Chytrý ed., nakladatelství Academia, ISBN: 978-80-200-1462-7.
- Jäkäläniemi, A., Tuomi, J. & Siikamäki, P., 2006. Conservation of species in dynamic landscapes: Divergent fates of *Silene tatarica* populations in riparian habitats. *Conservation Biology*, 20(3), pp.844–852.
- Jakobsson & Eriksson, 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88, pp.494–502.
- Jansen, P.A. et al., 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(31), pp.12610–5.

- Jones, F. a et al., 2005. A genetic evaluation of seed dispersal in the neotropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). *The American naturalist*, 166(5), pp.543–555.
- Jongejans, E. et al., 2007. Seed release by invasive thistles: the impact of plant and environmental factors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1624), pp.2457–64.
- Jongejans, E. & Telenius, A., 2001. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant Ecology*, 152, pp.67–78.
- Kirmer, A. et al., 2008. Assessing ecological responses to environmental change using statistical models. *Journal of Applied Ecology*, 45, pp.1321–1329.
- Knapp, S. et al., 2016. Dispersal traits as indicators of vegetation dynamics in long-term old-field succession. *Ecological Indicators*, 65, pp.44–54.
- Knappová, J., 2012. Co určuje rozšíření trávnickových druhů na bývalých polích: struktura krajiny, podmínky prostředí, druhové vlastnosti nebo náhoda? *Disertační práce*.
- Knappová, J. et al., 2017. Establishment limitation may be more important than species dispersal: Insights from dry grasslands and old-fields. *Journal of Vegetation Science*, 28, pp.34–42.
- Knappová, J., Hemrová, L. & Münzbergová, Z., 2012. Colonization of central European abandoned fields by dry grassland species depends on the species richness of the source habitats: A new approach for measuring habitat isolation. *Landscape Ecology*, 27, pp.97–108.
- Knappová, J. & Münzbergová, Z., 2015. Low seed pressure and competition from resident vegetation restricts dry grassland specialists to edges of abandoned fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 200, pp.200–207.
- Kolb, a & Diekmann, M., 2005. Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation. *Conservation Biology*, 19(3), pp.929–938.
- Kollmann, J. & Goetze, D., 1998. Notes on seed traps in terrestrial plant communities. *Flora*, 193(1), pp.31–40.
- Lacey, E.P., 1980. The Influence of Hygroscopic Movement on Seed Dispersal in *Daucus carota* ( Apiaceae ). , 47(1), pp.110–114.
- Landenberger, R.E., Kota, N.L. & McGraw, J.B., 2007. Seed dispersal of the non-native invasive tree *Ailanthus altissima* into contrasting environments. *Plant Ecology*, 192(1), pp.55–70.
- Lauterbach, D. et al., 2013. Factors driving plant rarity in dry grasslands on different spatial scales: A functional trait approach. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), pp.2337–2352.
- Lemke, A., Von Der Lippe, M. & Kowarik, I., 2009. New opportunities for an old method:

- Using fluorescent colours to measure seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), pp.1122–1128.
- Lindborg, R. et al., 2012. Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography*, 35(4), pp.356–363.
- Marchetto et al., 2012. Water loss from flower heads predicts seed release in two invasive thistles. *Plant ecology*.
- Maurer, K., Durka, W. & Stöcklin, J., 2003. Basic and Applied Ecology Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland. , 316, pp.307–316.
- Mcevoy, P.B. & Cox, C.S., 1987. Wind Dispersal Distances in Dimorphic Achenes of Ragwort , *Senecio Jacobaea*. , 68(6), pp.2006–2015.
- Morse, D.H. et al., 1985. Propagule Size, Dispersal Ability, and Seedling Performance in *Asclepias syriaca*. *Oecologia*, 67(3), pp.372–379.
- Münzbergová, Z., 2005. Determinants of Species Rarity : Population Growth Rates of Species Sharing. *Americal journal of botany*, 92(12), pp.1987–1994.
- Münzbergová, Z., 2004. Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology*, 92(5), pp.854–867.
- Nathan et al., 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(11), pp.638–647.
- Nathan et al., 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology*, 81(8), pp.2156–2169.
- Nathan, R. et al., 2012. *Dispersal kernels: review* Clobert et al., eds., Oxford university press.
- Nathan, R., 2006. Long-Distance Dispersal of Plants. , 25, pp.786–789.
- Öster, M. et al., 2009. Plant colonization of ex-arable fields from adjacent species-rich grasslands: The importance of dispersal vs. recruitment ability. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 130(3-4), pp.93–99.
- Pairon, M., Jonard, M. & Jacquemart, A., 2006. Modeling seed dispersal of black cherry , an invasive forest tree : how microsatellites may help ? , 1394, pp.1385–1394.
- Picard, M. & Baltzinger, C., 2012. Hitch-hiking in the wild : should seeds rely on ungulates ? , 145(1), pp.24–30.
- Piessens, K., Honnay, O. & Hermy, M., 2005. The role of fragment area and isolation in the conservation of heathland species. *Biological Conservation*, 122(1), pp.61–69.
- Průchová, D., 2010. Faktory určující rozšíření druhů suchých travníků. *Diplomová práce*.
- Pufal, G. & Klein, A.-M., 2013. Post-dispersal seed predation of three grassland species in a plant diversity experiment. *Journal of Plant Ecology*, 6(6), pp.468–479.

- Quinn, Matlaga, Stewart, Davis, et al., 2011. Empirical Evidence of Long-Distance Dispersal in *Miscanthus sinensis* and *Miscanthus × giganteus*. *Invasive Plant Science and Management*, 4(1), pp.142–150.
- R development team, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available at: <https://www.r-project.org>.
- Reiter, J. et al., 2006. Tracking Bat-Dispersed Seeds Using Fluorescent Pigment 1. *Biotropica*, 38, pp.64–68.
- Retana, J., Picó, F.X. & Rodrigo, A., 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, 105, pp.377–385.
- Řehouňková, K. & Prach, K., 2010. Life-history traits and habitat preferences of colonizing plant species in long-term spontaneous succession in abandoned gravel-sand pits. *Basic and Applied Ecology*, 11(1), pp.45–53.
- Saura-Mas, S. & Lloret, F., 2005. Wind effects on dispersal patterns of the invasive alien *Cortaderia selleana* in Mediterranean wetlands. *Acta Oecologica*, 27(2), pp.129–133.
- Schleicher, A., Biedermann, R. & Kleyer, M., 2011. Dispersal traits determine plant response to habitat connectivity in an urban landscape. *Landscape Ecology*, 26(4), pp.529–540.
- Skarpaas, O., Silverman, E.J., et al., 2011. Are the best dispersers the best colonizers? Seed mass, dispersal and establishment in *Carduus* thistles. *Evolutionary Ecology*, 25(1), pp.155–169.
- Skarpaas, O. et al., 2004. How far can a hawk 's beard fly ? Measuring and modelling the dispersal of *Crepis praemorsa*. *Journal of Ecology*, 92, pp.747–757.
- Skarpaas, O., Shea, K. & Jongejans, E., 2011a. Watch your time step : trapping and tracking dispersal in autocorrelated environments. , pp.407–415.
- Skarpaas, O., Shea, K. & Jongejans, E., 2011b. Watch your time step: Trapping and tracking dispersal in autocorrelated environments. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(4), pp.407–415.
- Smith, J.R. et al., 2015. Predicting dispersal of auto-gyrating fruit in tropical trees: A case study from the Dipterocarpaceae. *Ecology and Evolution*, 5(9), pp.1794–1801.
- Soons, M.B. & Ozinga, W. a., 2005. How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? *Diversity and Distributions*, 11, pp.165–172.
- Stephenson, C.M. et al., 2007. Testing mechanistic models of seed dispersal for the invasive *Rhododendron ponticum* (L.). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9(1), pp.15–28.
- Tackenberg, Poschlod & Bonn, S., 2003. Assessment of Wind Dispersal Potential in Plant Species. *Ecological Monographs*, 73(2), pp.191–205.

- Tackenberg, Poschlod & Kahmen, S., 2003. Dandelion Seed Dispersal : The Horizontal Wind Speed Does Not Matter for Long-Distance Dispersal ± it is Updraft ! *Plant Biology*, 5, pp.2001–2004.
- Thomson, F.J. et al., 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99(6), pp.1299–1307.
- Tremlova, K. & Munzbergova, Z., 2007. Importance of Species Traits for Species Distribution. *Ecology*, 88(4), pp.965–977.

## 7 Přílohy:

### PODROBNÝ KOMENTÁŘ SROVNÁNÍ METOD U JEDNOTLIVÝCH DRUHŮ

#### ***Aster amellus***

U druhu byly provedeny všechny tři metody. Šířící křivky se signifikantně lišily mezi sebou (survdiff,  $\text{Chisq}=201$ ,  $p<0,001$ ). Nelišila se pouze křivka získaná vypouštěcím experimentem v roce 2016 od té získané barvicí metodou (survdiff,  $\text{Chisq}=0,7$ ;  $p=0,4$ ). Lišily se také střední hodnoty (Kruskal-Wallisův test,  $p<0,001$ ), pouze střední hodnota barvicí metody se nelišila od střední hodnoty vypouštěcí metody z roku 2016 (Kruskal-Wallisův test,  $p=0,99$ ). Experiment s pastmi na semena dospěl k vyšším naměřeným vzdálenostem než zbylé dva experimenty. Zatímco v pastech byla semena zaznamenána i v 16 metrech, při vypouštění individuálních semen se semena šířila pouze krátce přes dva metry. Vzdálenosti získané barvicí metodou byly ještě nižší.

#### ***Aster linosyris***

U tohoto druhu byly rovněž otestovány všechny tři metody. Šířící křivky získané třemi metodami se signifikantně lišily (survdiff,  $\text{Chisq}=125$ ,  $p<0,001$ ). Lišily se také střední hodnoty (Kruskal-Wallisův test,  $p<0,001$ ). Ani jedna metoda nezaznamenala šíření dále než do dvou metrů (dva metry bylo maximum shodně pro pasti na semena i pro vypouštěcí metodu v roce 2016). Je ovšem potřeba dodat, že experiment s pastmi na semena nebyl dokončen a je dost možné, že by byla pastmi zachycena i semena ve větších vzdálenostech.

#### ***Carlina vulgaris***

U tohoto druhu byly otestovány všechny tři metody. Šířící křivky získané všemi metodami se signifikantně lišily ( $p<0,001$ ). Lišily se také střední hodnoty (Kruskal-Wallisův test,  $p<0,001$ ), střední hodnoty se ale nelišily mezi pastmi na semena a vypouštěním z roku 2016 (Kruskal-Wallisův test,  $p=0,16$ ) a mezi barvením a vypouštěním z roku 2015 (Kruskal-Wallisův test,  $p=0,01$  - nesignifikantní po Bonfferoniho korekci). Největší vzdálenost byla naměřena u metody používající pasti na semena (16m), relativně daleko se semena šířila také při použití vypouštěcí metody (7,54m). Naopak u barvicí metody byla semena nalezena pouze do vzdálenosti jednoho metru.

## **Centaurea scabiosa**

Šířící křivky se signifikantně lišily (survdiff,  $\text{Chisq}=48,7$ ;  $p<0,001$ ). Lišily se také střední hodnoty (Kruskal-Wallisův test,  $\text{Chisq}=41,72$ ,  $p<0,001$ ). Barvicí pokusy vedly k větším vzdálenostem než vypouštěcí experimenty, šířící křivka získaná barvicí metodou nemá tak strmý pokles, navíc byly naměřeno vyšší maximum než v případě vypouštěcí metody. U druhu byly použity také pasti na semena, nicméně byla lapena pouze 3 semena v 1 metru a tudíž tato metoda nebyla do analýzy zahrnuta.

## **Cirsium eriophorum**

U tohoto druhu byla provedena dvě opakování vypouštěcí metody a barvicí metoda. Šířící křivky získané těmito metodami se **nelišily** (survdiff,  $\text{Chisq}=1,4$ ;  $p=0,5$ ), lze tedy říct, že metody dospěly ke stejným výsledkům. Nelišily se ani střední hodnoty (Kruskal-Wallisův test,  $p=0,08$ ). Nicméně u tohoto druhu byla obarvená semena vypouštěna z plošiny, což je metoda velmi podobná individuálnímu vypouštění. Pasti na semena nebyly u tohoto druhu použity, protože velká semena tohoto druhu se do rohoží nechytala a pokud na ně dopadla, ihned odlétla pryč a nedokázala se do nich zachytit.

## **Inula hirta**

Šířící křivky získané jednotlivými metodami se signifikantně lišily (Survdiff,  $\text{Chisq}=63,2$ ,  $p<0,001$ ). Nelišily se pouze křivky získané vypouštěcí metodou v roce 2015 a 2016 (Survdiff,  $\text{Chisq}=0,3$ ,  $p=0,56$ ). Ke stejným závěrům došel Kruskal-Wallisův test ( $\text{Chisq}=62,31$ ,  $p<0,001$ ), nelišily se pouze střední hodnoty získané vypouštěcí metodou v roce 2015 a 2016 (Kruskal-Wallisův test,  $\text{Chisq}=0,18$ ;  $p=0,67$ ). Maximum bylo zaznamenáno vypouštěcí metodou v 9 metrech, v pastech byla semena nalezena pouze ve dvou metrech.

## **Inula salicina**

Šířící křivky získané metodou individuálního vypouštění semen se signifikantně lišily od té získané metodou pastí na semena (survdiff,  $\text{Chisq}=26,2$ ;  $p<0,001$ ), nelišily se pouze u metody používající pasti na semena od vypouštěcí metody v roce 2015 (Survdiff,  $p=0,08$ ). Střední hodnoty se lišily mezi všemi metodami (Kruskal-Wallisův,  $p<0,001$ ). Křivka získaná metodou pastí na semena vykazuje mnohem prudší pokles než křivky získané z vypouštěcích experimentů. Křivky získané vypouštěcí metodou mají vrchol četností rozšířených semen ve



vzdálenosti od 1 do 2 metrů (křivka má „peak“ - viz obr. 18), zatímco v případě výsledků z pastí na semena byla většina semen nalezena v jednom metru. Stejně tak bylo vypouštěcí metodou zaznamenáno i vyšší maximum (20,18 m) než metodou používající pasti na semena (16m). Barvicí metoda nebyla u tohoto druhu úspěšně provedena, protože semena se při barvení slepila dohromady v jeden chuchvalec a experiment tak nebylo možné dokončit.

### **Leontodon hispidus**

Šířící křivky se signifikantně lišily mezi sebou (survdiff, Chisq=171,  $p < 0,001$ ). Lišily se také střední hodnoty získané jednotlivými metodami (Kruskal-Wallisův test, 0,001). Výjimkou bylo vypouštění v roce 2015, které se nelišilo od barvicího experimentu - ani střední hodnotou (Kruskal Wallisův test,  $p = 0,32$ ) ani celou šířící křivkou (survdiff, Chisq=2,7,  $p = 0,1$ ). Přestože výsledky z pastí jsou k dispozici pouze pro prvních osm metrů, i tak ukazují, že se tento druh šíří do větších vzdáleností než ukázaly vypouštěcí pokusy, zatímco ve vypouštěcích experimentech se druh nedošířil ani do 1 metru, v pokusu s pastmi byl druh hojný v jednom metru a několik semen bylo zaznamenáno i ve dvou metrech. Také barvicí metoda došla k větším naměřeným vzdálenostem než metoda vypouštění individuálních semen, semena zde rovněž překročila hranici jednoho metru. Druh se tedy šíří i na relativně delší vzdálenosti, vypouštěcí metoda to ovšem nedokázala zaznamenat.

### **Scorzonera hispanica**

U tohoto druhu byly porovnávány výsledky z vypouštěcí a barvicí metody. Šířící křivky (survdiff, Chisq=22;  $p < 0,001$ ) i střední hodnoty (Kruskal-Wallisův test,  $p < 0,001$ ) se signifikantně lišily mezi dvěma metodami. Barvicí metoda vedla k výrazně kratším vzdálenostem, zatímco vypouštěním byly zaznamenány i podstatně vyšší vzdálenosti, až do téměř 15 metrů. To je pravděpodobně způsobeno, že v době vypouštěcího pokusu foukal poměrně silný vítr.

### **Solidago virgaurea**

U tohoto druhu byly vyzkoušeny všechny tři metody a barvicí metoda navíc ve dvou variantách (z plošiny a z rostliny.) Šířící křivky se signifikantně lišily (survdiff, Chisq=256,  $p < 0,001$ ), nelišila se křivka získaná vypouštěním v roce 2016 od křivky získané z pastí (survdiff, Chisq=1,7,  $p = 0,19$ ) a dále křivka získaná barvením z plošiny od vypouštění v roce

2015 (survdiff,  $\text{Chisq}=5,4$ ;  $p=0,02$  - nesignifikantní po Bonfferoniho korekci). Kruskal-wallisův test dospěl k identickým výsledkům.

Dva způsoby vypouštění obarvených semen se signifikantně lišily, obarvená semena z plošiny (medián=0,64) se šířila dále než semena šířená z rostliny (medián=0,3).

### Fotografie některých pokusných ploch:



Fotografie nepokosené (vlevo) a pokosené plochy, kde probíhaly vypouštěcí experimenty.



Opuštěné pole u Malešova, kde byly zaznamenávány transekty