

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Bakalářská práce

Vliv kosení a hnojení na poloparazitické druhy
Rhinanthus minor a *Rhinanthus major*

Ondřej Mudrák

2004

školitel: Jan Lepš

Bakalářská práce

Mudrák O. (2004): Vliv kosení a hnojení na poloparazitické druhy *Rhinanthus minor* a *Rhinanthus major* [Effect of the mowing and fertilization on hemiparasitic species *Rhinanthus minor* and *Rhinanthus major*. Bc. Thesis, in Czech]. – 25 p., Faculty of Biological Sciences, Univerzity of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

I have studied the effect of mowing and fertilization on two hemiparasitic species *Rhinanthus minor* and *Rhinanthus major* (*Scrophulariaceae*) in a field factorial experiment. The results indicate that mowing is essential for survival of those two species in meadows of the productivity about 400-600 g/ m² [dry biomass]. Fertilization reduced fitness of the studied species.

Práce byla financována grantem GAČR 206/02/0953.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci sepsal sám, pouze s využitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 10. 5. 2004


Ondřej Mudrák

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Ekologické ^V lastnosti rodu <i>Rhinanthus</i>	1
1.2 Vztah poloparazita rodu <i>Rhinanthus</i> s hostitelem	2
1.3 Vztah poloparazitů rodu <i>Rhinanthus</i> s rostlinným společenstvem	3
2. Metodika	6
3. Výsledky	8
3.1 Vliv zásahů na rostlinné společenstvo	8
3.2 Vliv zásahů na <i>Rhinanthus minor</i> a <i>Rhinanthus major</i>	10
3.3 Porovnání <i>Rhinanthus minor</i> a <i>Rhinanthus major</i>	12
3.4 Interakce <i>Rhinanthus minor</i> a <i>Rhinanthus major</i> s rostlinným společenstvem.....	13
4. Diskuse	16
5. Závěr	20
6. Literatura	21
7. Příloha	25
7.1 Zkratky použité v ordinačních diagramech	25

1. Úvod

1.1 Ekologické vlastnosti rodu *Rhinanthus*

Má práce se zabývá dvěma druhy rostlin z podčeledi *Rhinanthoideae*, která patří do čeledi *Scrophulariaceae* a to *Rhinanthus minor* a *Rhinanthus major*, což jsou naši nejčastější zástupci tohoto rodu. Užívám zde čeleď *Scrophulariaceae* v klasickém vymezení (Kubát et al. 2002), i když novější výzkumy ukazují, že čeleď pravděpodobně není monofyletická. Zvolil jsem si je jako modelové druhy pro studování poloparazitizmu. *R. minor* je druh luk a pastvin lesních lemů a okrajů cest, vzácně roste jako polní plevel. Na složení půdy není náročný, preferuje ale půdy humusem bohatší. Vyžaduje v nich ovšem malé množství živin. *R. major* se vyskytuje na podobných stanovištích jako *R. minor*. Roste na hlinitých i písčítých půdách s různým obsahem živin. U obou druhů se vyskytuje poměrně velká sezónní variabilita (Skála & Štech 2000).

Na začátek bych rád upozornil na to, že celá problematika poloparazitizmu není ještě uspokojivě probádána a většina poznatků v této kapitole je založena na poměrně malém počtu studií, kde byli poloparaziti pěstováni na hostitelích jednoho nebo několika druhů a výsledky jsou pak zobecňovány na celé čeledě. Přesto se zdá, že práce různých autorů na různých druzích docházejí k podobným závěrům.

Rod *Rhinanthus* obsahuje jednoleté byliny, které v podstatě nevytváří trvalou semennou banku (Bullock et al. 2003), i když část semen může zůstat dormantních déle než jeden rok (Vallance 1952). Je tedy do značné míry závislý na každoroční produkci semen. Tento rod je, stejně jako ostatní rody podčeledi *Rhinanthoideae*, kořenový poloparazit. To znamená, že parazituje svými haustoriemi na kořenech okolních rostlin, ale zároveň neztratil schopnost fotosyntézy (Press & Graves 1995). *Rhinanthus* má poměrně velká semena, která se příliš dobře vzduchem nešíří. Většina semen se tímto způsobem nedostane příliš daleko od mateřské rostliny (řádově metry) (Bullock et al. 2003). Zoochorie zde nebyla pozorována. Proto se semena rodu *Rhinanthus* dnes šíří zřejmě hlavně pomocí zemědělské techniky při kosení a při převozu píce (van Hulst et al. 1987, Bullock et al. 2003).

Aby semena rodu *Rhinanthus* v umělých podmínkách vyklíčila, potřebují být držena ve vlhku při teplotě 2-5 °C přibližně po dobu 12-17 týdnů. Když byla před tímto zásahem skladována delší dobu v suchém prostředí, jejich schopnost vyklíčit se snižuje (Vallance 1952, Matties et al. 1995). Semena klíčí lépe když se ponechají po tomto období několik málo dní přibližně při teplotě 16 °C (Cameron ústní sdělení).

& Janssen 1978). Poloparazité v sobě obvykle mají vyšší celkovou koncentraci dusíku a fosforu než hostitel.

Rod *Rhinanthus* působí svému hostiteli ztrátu biomasy a snižuje jeho fitness. Například Matties (1995) pozoroval u hostitele, kterým bylo *Medicago sativa*, úbytek nadzemní biomasy o 54% oproti kontrole, podzemní biomasu zredukoval o 66%. Tím byla produkce biomasy hostitele spolu s poloparazitem nižší než produkce neparazitovaného hostitele. V této studii ale, podobně jako ve většině ostatních studií (např. Gibson & Watkinson 1991, Matties & Egli 1999, Salonen & Puustinen 1996, Davies & Graves 2000), sledovali vliv jedinců *Rhinanthus* na hostitele, který byl ovlivňován poloparazitem již od fáze semenáčku, což zřejmě není v přírodě častý jev. Na již vzrostlé rostliny takto silný vliv nemá, i když jejich biomasu stále znatelně redukuje. Celková produkce biomasy parazita a hostitele je ale pak srovnatelná s produkcí biomasy neparazitovaného hostitele samotného (Seel & Press 1996). Hostitel je parazitací ovlivněn také v následujícím roce, kdy jedinci, kteří byli parazitováni, mají stále ještě menší fitness (Puustinen & Salonen 1999)

Druhy z čeledi *Fabaceae*, nejen že jsou více preferovány jako hostitelé, ale jsou také na parazitaci více citlivé než druhy z čeledi *Poaceae* (mají relativně větší ztrátu biomasy) (Gibson & Watkinson 1991, Matties & Egli 1999). *Rhinanthus* také není na svém hostiteli závislý po celou dobu vývoje stejně. Na poškození hostitele je citlivý nejvíce v poměrně krátké době, kdy se mu začínají vyvíjet květy (studováno na *R. major*, jako hostitel byl *Agrostis capillaris*, Salonen & Puustinen 1996).

Pokud *Rhinanthus* roste se svým hostitelem při vyšší hladině živin (hlavně dusík a fosfor) působí svému hostiteli menší ztráty, než při nižší hladině živin. Hostitel tedy zřejmě dokáže na vyšší hladině živin lépe kompenzovat ztráty vzniklé parazitací (Matties & Egli 1999). Na vyšší hladině také přestává *Rhinanthus* preferovat fixátory dusíku (Gibson & Watkinson 1991).

1.3 Vztah poloparazitů rodu *Rhinanthus* s rostlinným společenstvem

Vliv poloparazitů na rostlinné společenstvo je nejlépe probádán právě u rodu *Rhinanthus*. Tento rod potlačuje zejména zástupce čeledi *Poaceae* a tím, protože tato čeleď tvoří významnou část lučních společenstev, i jejich celkovou produktivitu. Výrazně potlačuje i čeleď *Fabaceae* (Joshi et al. 2000, Davies et al. 1997, Mizianty 1975). Podobný jev byl sledován i u jiného kořenového poloparazita rodu *Triphysaria* (*Scrophulariaceae*)

van Hulst et al. 1987). Bohužel se dá jen těžko rozlišit, jestli je to tím, že má tento poloparazit větší prospěch ze svých hostitelů, nebo jestli je to dáno selekcí silnějších jedinců. *Rhinanthus* má pravděpodobně jedno optimum produktivity rostlinného společenstva a to spíše při nižší hladině této produkce. Křivka závislosti fitness zástupců rodu *Rhinanthus*, vyjádřená biomasou či počtem květů, na úživnosti prostředí bývá pozitivně šikmá (Fresco 1980). Na málo produktivních loukách v Severní Americe a v Severní Evropě je *R. minor* dokonce druhem invazním (van Hulst et al. 1987).

Abych prozkoumal více problematiku poloparazitizmu založil jsem manipulativní experiment, kde jsem vysel do lučního porostu druhy *Rhinanthus minor* a *Rhinanthus major* a sledoval jsem jejich odpověď na zásahy kosení a hnojení, které byly uspořádány faktoriálně. Snažil jsem se odpovědět na tyto otázky:

1. Jak prospívají jedinci *R. minor* a *R. major* v jednotlivých kombinacích zásahů?
2. Jak se liší *R. minor* a *R. major* v odpovědi na zásahy?
3. Jak ovlivňují *R. minor* a *R. major* rostlinné společenstvo?
4. Jak ovlivňuje rostlinné společenstvo *R. minor* a *R. major*?

Očekával jsem, že jedinci obou druhů budou nejlépe prospívat ve čtvercích nehnojených a kosených a že *R. major* bude lépe snášet vyšší hladinu živin. *R. major* byl totiž robustnější pozdní typ, zatímco *R. minor* byl méně robustní ranný typ. Předpokládal jsem také, že oba druhy budou prospívat lépe ve čtvercích s větším zastoupením preferovaných hostitelů a že tyto čtverce budou zároveň těmito poloparazity více ovlivněny.

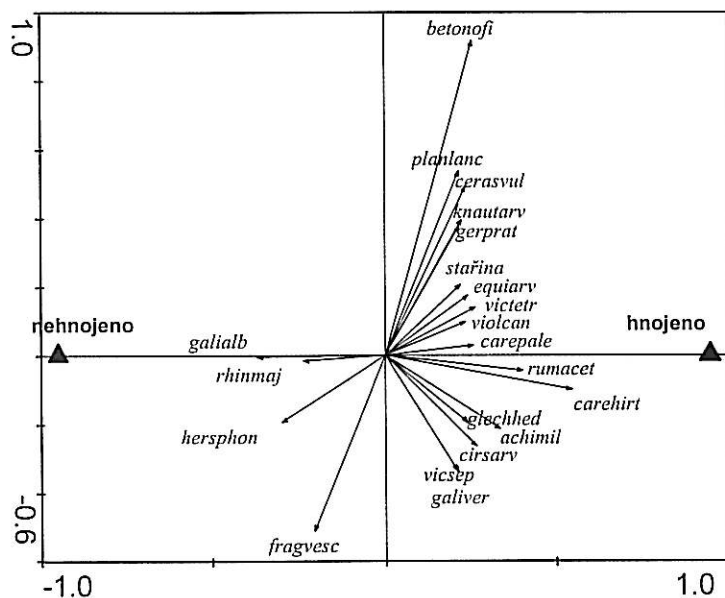
biomasu a na stařinu. Hnojil jsem průmyslovým NPK hnojivem v množství 40g/ m². Toto hnojivo obsahovalo 11% dusíku, 13% fosforu a 7% draslíku. 31. 8. jsem vysel do plošek k tomu určených 50 semen *R. minor* a *R. major*.

V roce 2003 jsem opět odhadl pokryvnost druhů cévnatých rostlin a mechového patra (od 29. 6. do 6. 7.). V době od 15. 7. do 18. 7. byly opět plošky k tomu určené pokoseny a biomasa cévnatých rostlin z každého koseného čtverce byla rozebrána do druhů. Druhy patřící do čeledi *Poaceae* rozlišovány nebyly. U každého jedince rodu *Rhinanthus* jsem změřil výšku, spočetl květy a zvážil je.

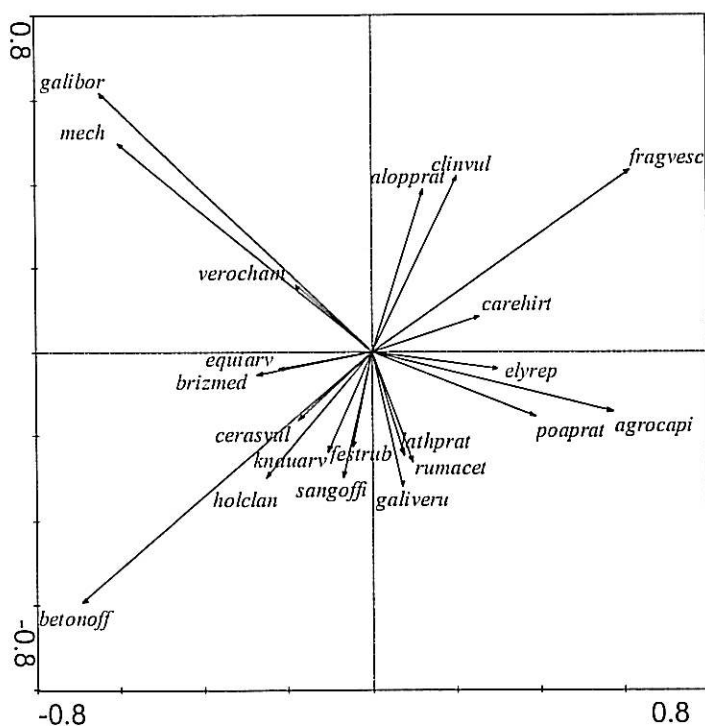
Roztříděná biomasa byla vždy sušena při 105°C do konstantní hmotnosti a poté vážena.

K odhadu průměrného počtu semen v tobolce jsem u *R. major* v každé tobolce, která byla v době sběru dat téměř dozralá, spočítal semena. V těchto tobolkách byla semena dostatečně velká na to aby se dala spolehlivě spočítat, ale ještě nemohla z tobolky vypadnout. Pro *R. minor* data o počtu semen v tobolce nemám, protože doba kdy jsou semena *R. minor* dostatečně velká aby se dala spolehlivě spočítat, ale ještě nevypadávají z tobolky, není příliš dlouhá a nebylo možné provádět časté kontroly z časových důvodů.

K analýze jednorozměrných dat jsem použil v programu Statistica 5.5 (StatSoft Inc. 1999) různé obdoby analýzy variance, t-test, jednoduchou lineární regresi a korelaci. Z mnohorozměrných metod jsem použil v programu Canoco for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002) analýzu hlavních komponent (dále jen PCA) redundanční analýzu (dále jen RDA) - její statistická významnost je vždy testována Monte-Carlo permutačním testem o 499 permutacích. Permutační schémata odpovídala uspořádání pokusu. To lze považovat za „split-plot design“, kde hnojení a kosení jsou „main-plot“ faktory, výsev je „within-plot“ faktor. Při tesech „main-plot faktorů“ jsou všechny podplochy permutovány společně, při tesech „within-plot“ faktorů jsou permutace uvnitř hlavních ploch. Opakovaná pozorování jsou také hodnocena jako „split-plot“ design (Lepš & Šmilauer 2003). V ordinačních diagramech jsou vynášeny pouze druhy, které nejlépe korespondovaly s ordinačními osami.



Obr. 3: RDA hodnotící vliv hnojení na biomase druhů ze všech kosených plošek. Hnojení vysvětlilo 4,6% variability ($F=1,352$; $p=0,528$). Vyneseny jsou pouze druhy nejlépe korespondující s první ordinační osou.



Obr. 4: PCA pokryvností druhů v roce 2002 tj. stav před provedením zásahů (zahrnuty jsou všechny plošky).

Vliv hnojení na nadzemní biomasu jednotlivých druhů testovaný pomocí RDA (data jen z kosených ploch r. 2003) byl neprůkazný ($F=1,352$; $p=0,528$). Hnojení vysvětlilo 4,6% variability. Nicméně jisté trendy druhů zde byly (obr. 3). Tento test je slabší než test pro opakovaná pozorování, protože není schopen kontrolovat přirozenou variabilitu mezi ploškami.

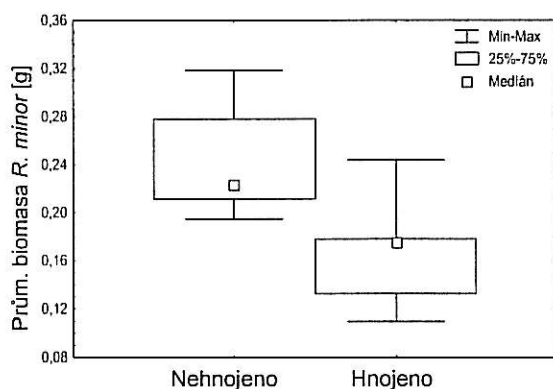
PCA pokryvností druhů v roce 2002 (tedy stav před provedením zásahů) ukazuje (obr. 4), že většina trav byla negativně korelována s dominantními dvouděložnými druhy *Galium boreale* a *Betonica officinalis*.

Produkce celkové živé nadzemní biomasy se v hnojených ploškách v roce 2003 v porovnání s rokem 2002 zvedla (data jen z kosených ploch). Analýza variance pro opakovaná pozorování ukázala průkazný vliv interakce času a hnojení ($df_{ef} = 1$; $df_{er} = 28$; $F=5,995$; $p=0,021$; obr. 5).

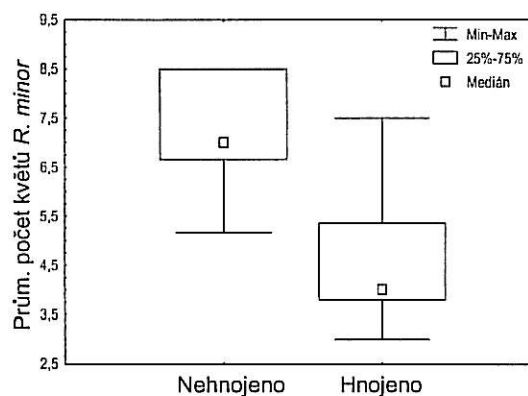
tabulka 1: Procento jedinců *R. minor* a *R. major* z počtu vyšetřých semen. V každé kombinaci zásahů bylo vyseto 250 semen.

	koseno, hnojeno	koseno, nehnojeno	nekoseno, hnojeno	nekoseno, nehnojeno	celkem koseno	celkem nekoseno	celkem hnojeno	celkem nehnojeno
<i>R. minor</i>	10%	6,4%	0,4%	1,2%	8%	0,8%	5,2%	3,6%
<i>R. major</i>	1,6%	4,4%	0%	0%	3%	0%	2,2%	0,8%

poznámka: Vysoké procento uchycených jedinců *R. minor* v zásahu koseno a hnojeno je způsobeno hlavně jednou ploškou s extrémně vysokým počtem jedinců (12). Bez této plošky v tomto zásahu vyrostlo v kvetoucího jedince jen 6,5% vyšetřých semen. Obdobně bez této plošky celkově v zásahu hnojeno vyrostlo jen 3,11% jedinců.



Obr. 8: Porovnání průměrné biomasy jednoho jedince *R. minor* v hnojených a nehnojených ploškách (t-test, $t = -2,39$; $df = 8$; $p = 0,044$).

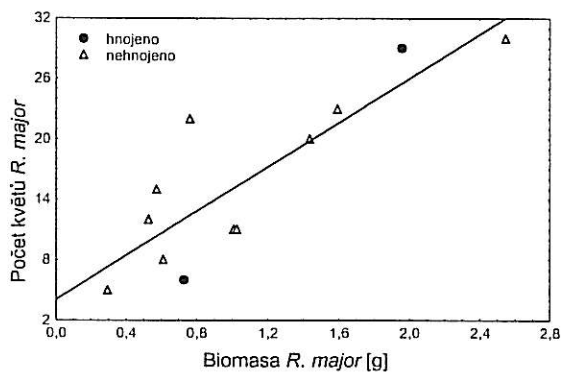


Obr. 9: Porovnání průměrného počtu květů jednoho jedince *R. minor* v hnojených a nehnojených ploškách. Tento rozdíl je statisticky průkazný (t-test, $t = -2,416$; $df = 8$; $p = 0,042$).

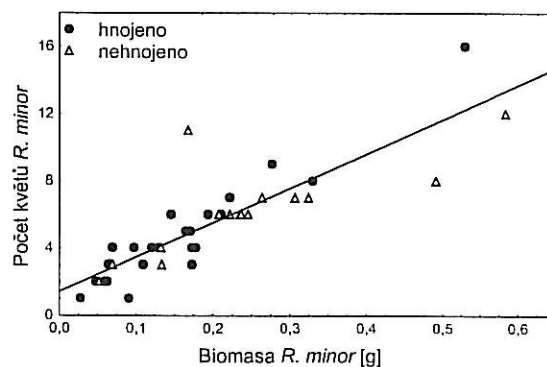
plošce (1 jedinec). Nestejné počty pozorování ve skupinách ovšem dávají výrazně slabší test (týkalo by se převážně dvoucestné analýzy variance) (Lepš 1996). *R. major* navíc rostl pouze v kosených plochách (viz výše). Je zde zřejmé, že kosení je pro růst a přežívání jedinců *Rhinanthus* zcela zásadní, v nekosených plochách prakticky chybí. Moje data tedy umožňují smysluplně porovnat pouze velikosti individuí v hnojených a nehnojených kosených plochách, nekosené plochy byly z dalších analýz vypuštěny.

Klíčivost, popřípadě přežívání semenáčků (na základě sebraných dat nelze rozlišit) u obou těchto druhů ve všech zásazích byla poměrně nízká (**tabulka 1**). Zvláště u *R. major* kde vyrostlo jen patnáct jedinců. Navíc značná část *R. major* v hnojených ploškách byla poškozena před sběrem dat (2 ze 4 rostlin), proto nemá smysl dál testovat jaký vliv na jejich velikost mají zásahy. U *R. minor* vyrostlo jedinců podstatně víc (celkem 44).

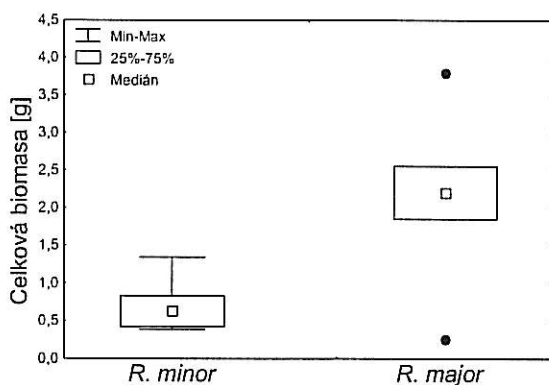
U *R. minor* byla průměrná biomasa jednoho jedince v hnojených ploškách menší (t-test, $t = -2,39$; $df = 8$; $p = 0,044$; **obr. 8**). Stejný trend měl i průměrný počet květů jednoho jedince ($t = -2,416$; $df = 8$; $p = 0,042$; **obr. 9**). Všechny rostliny byly ovšem kvetoucí. Ve výšce nebyl



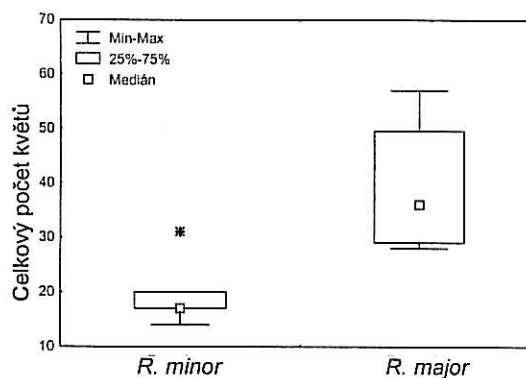
Obr. 13: Korelace mezi biomasou a počtem květů u jedinců *R. major* ($r=0,854$; $p=0,00041$).



Obr. 14: Korelace mezi biomasou a počtem květů u jedinců *R. minor* ($r=0,862$; $p<10^{-6}$).



Obr. 15: Porovnání celkové biomasy *R. minor* a *R. major*. Tento rozdíl je statisticky průkazný (t-test, $t=-2,354$; $df=8$; $p=0,046$). Symbol ● značí odlehlou hodnotu.



Obr. 16: Porovnání celkového počtu květů *R. minor* a *R. major*. Tento rozdíl je statisticky průkazný (t-test, $t=-2,88$; $df=8$; $p=0,0236$). Symbol * značí extrémně odlehlou hodnotu.

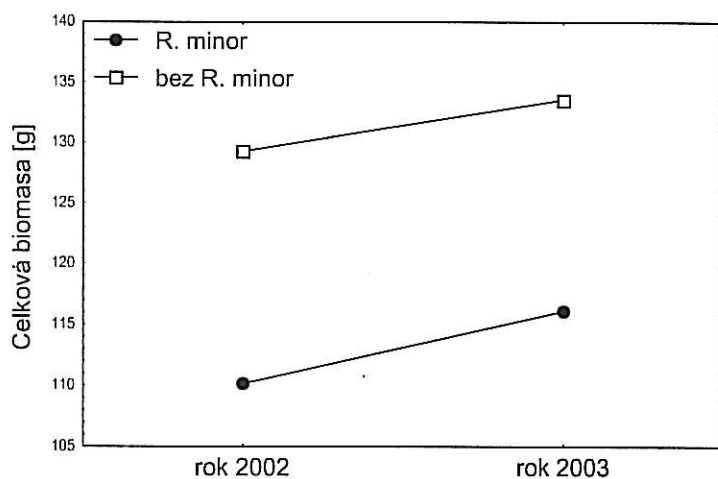
$t=-2,88$; $df=8$; $p=0,0236$; **obr. 16**) než *R. minor*. V hnojených ploškách tyto dva druhy nebylo možné porovnávat, kvůli výše zmiňovanému nízkému počtu a poškození *R. major*.

Pokud ale porovnáme celkové počty odkvetlých květů v ploškách, ze kterých semena mohla před pokosením vypadnout (*R. minor* byl odkvetlý všechen), tak zjistíme, že se tyto počty příliš nelišily (t-test, $t=0,697$; $df=8$; $p=0,51$). Podobný trend byl i v průměrném počtu těchto odkvetlých květů na jednoho jedince (t-test, $t=-0,309$; $df=8$; $p=0,765$). *R. minor* a *R. major* tedy byly přibližně stejně úspěšné alespoň co se produkce květů týče.

Průměrný počet semen na tobolku u *R. major* (zjišťován z 26 tobolek) je 6,96 ($sd=2,14$). Celkově vyprodukoval 81 květů, které stačily odkvést a vysemenit se. Z toho se dá odhadnout, že pravděpodobný počet semen v těchto květech byl 563 ($sd=38,7$). Toto množství vyprodukovali jedinci, kteří vzešli z 250 semen. Dá se tedy očekávat, že jeho populace v kosených a nehnojených ploškách v příštích rocích poroste.

R. minor jako vysvětlující proměnnou. Jako kovariáty jsem použil proměnné hnojení a kosení. Početnost jedinců *R. minor* v jednotlivých ploškách vysvětlila 8,3% celkové variability, efekt byl však statisticky neprůkazný ($F= 1,447$; $p= 0,2$). **Obr. 18** ale poukazuje na to, že se více rostlin uchytilo v ploškách s větší pokryvností některých trav. Vadily mu dvouděložné *Galium boreale* a *Betonica officinalis*. Stejný test pro *R. major* vysvětlil jen 3,7% variability a byl opět silně neprůkazný ($F= 0,609$; $p= 0,788$).

Celková produkce nebyla přítomností *R. minor* a *R. major* ovlivněna (hierarchická analýza variance pro opakované měření, $df_{er}= 1$; $df_{cr}= 8$; $F= 0,022$; $p= 0,886$; **obr. 19**). Čtverce byly vnořeny do zásahu hnojeno a byly použity jako faktor s náhodným efektem. Jsou zde hodnoceny rozdíly v produkci celkové biomasy v letech 2002 a 2003 mezi ploškami s *R. minor* a mezi kontrolou (*R. major* jsem nehodnotil kvůli jeho nízké frekvenci výskytu). Ani druhové složení společenstva *R. minor* průkazně neovlivnil. V RDA biomasy výsev (nominální vysvětlující proměnná vyjadřující kam byl *R. minor* vyset) vysvětlil statisticky neprůkazně ($F=0,838$; $p= 0,458$) jen 4,7% variability.



Obr. 19: Porovnání produkce biomasy v letech 2002 a 2003 mezi ploškami, kde byl vyset *R. minor* a kde nebyl vyset. *R. minor* tuto produkci neovlivnil. (hierarchická analýza variance pro opakované měření, $df_{er}= 1$; $df_{cr}= 8$; $F= 0,022$; $p= 0,886$).

Je to způsobeno nejspíš tím, že haustoriím poloparazitů se do kořenů některých druhů proniká hůře než do kořenů jiných druhů (Cameron & Seel nepublikováno).

V mém případě byla průměrná velikost jedinců *R. minor* vyšší hladinou živin ovlivněna negativně. To je v souladu s květináčovými experimenty, které byly s tímto poloparazitickým rodem prováděny (Gibson & Watkinson 1991, Matties & Egli 1999). Naproti tomu van Hulst et al. (1987) pozorovali v méně produktivních travinných společenstvech Kanady pozitivní ovlivnění jedinců *R. minor* přidavkem živin. Tato závislost jedinců rodu *Rhinanthus* na produktivitě společenstva je tedy zřejmě unimodální a pozitivně šikmá, jak ji odhadl Fresco (1980). V mém případě se ovšem lišili mezi vyšší a nižší hladinou živin právě jen průměrní jedinci z jednotlivých plošek, zatímco se průkazně nelišila ani celková produkce biomasy *R. minor* v těchto ploškách, ani jeho celkový počet květů. Mezi zásahy se však nelišily v těchto ploškách ani počty jedinců. To je zřejmě důsledkem toho, že v jednom případě byl slabý test a rozdíl zde je. Když se liší průměrná biomasa jednoho jedince mezi zásahy, měl by zde být rozdíl buď v produkci celkové biomasy nebo v počtech jedinců, což vyplývá z definice průměru.

Když se mezi zásahy liší průměrná produkce biomasy jednoho jedince v jednotlivých ploškách, bylo by v pořádku, že se pak bude lišit i produkce biomasy všech jedinců dohromady. Naproti tomu, pokud se mezi hladinami živin liší počty jedinců (ve všech hnojených ploškách bylo jedinců *R. minor* celkově více), podpořilo by to teorii, že optimálně zvýšená hladina živin pomáhá při určitých podmínkách těmto poloparazitům přežít fázi semenáčku a že ztráta jedinců kvůli kompetici o světlo, která zde byla pozorována, je tedy vyvážena jejich vyšším počtem. Nicméně tabulka 1 poukazuje na to, že počty jedinců sice byly v průměru vyšší v hnojených plochách, ale toto navýšení bylo způsobeno hlavně vyšším počtem jedinců v jediném čtverci. Navíc Smith et al. (1996) pozorovali v hnojených plochách menší počet jedinců *R. minor*. Nejspíš zde tedy byla chyba druhého druhu v testu, který hodnotil celkovou produkci biomasy a hladina živin celkový počet *R. minor* neovlivnila. Přežívání semenáček na vyšší hladině živin zde tedy pravděpodobně podpořeno nebylo.

Kosení se ukázalo být pro rod *Rhinanthus* v této oblasti produktivity zcela zásadní. Jedinci tohoto rodu nebyli v podstatě v nekosených ploškách schopni vyrůst, přičemž

Oproti očekávání se *R. major* ukázal být méně zdatným na vyšší hladině živin, než *R. minor*, i když tento pozdní typ *R. major* bývá vyšší a celkově je více robustní než ranný typ *R. minor*. Jedno z možných vysvětlení je, že jako pozdní typ nejen kvete později, ale také později klíčí. Na vyšší hladině živin pak roste okolní vegetace rychleji a je zde tedy zastíněn dřív a více než na nižší hladině živin. Pokud *R. major* opravdu klíčil později, mohlo to hrát z podobného důvodu důležitou roli i v tom, že se uchytilo mnohem méně jedinců. Později byl porost více zapojený a semenáčky se již nedokázaly prosadit. Pozdní typ *R. major*, jak ukazují má data, nemůže na pravidelně kosených loukách, které se v našich podmínkách kosí přibližně v červnu, plně odkvést a využít tak celého svého potenciálu v produkci semen. Ranným typům *R. minor*, které většinou stíhají odkvést a odplodit (viz Skála & Štech 2000) tato doba kosení zřejmě vyhovuje. *R. major* i přesto dokáže, jak se zdá, *R. minor* v produkci semen zdatně konkurovat a zdá se, že na pokusné ploše vytvořil životaschopnou populaci. Tato předpověď je ale založena na počtech semen v tobolkách, které byly zralé v jednom poměrně krátkém období. Není tedy zaručeno, že v květech, které odkvetly před pokosením, je stejný průměrný počet semen (viz van Hulst 1987). Otázkou také zůstává, kolik semen před pokosením z těchto zralých tobolek vypadlo. U *R. minor* vzhledem k jeho přibližně stejnému počtu odkvetlých květů očekávám podobný trend.

Na rostlinném společenstvu se v mém případě výraznější vliv tohoto poloparazitického rodu neprojevil. Bylo zde nejspíš příliš málo jedinců na to, aby v této oblasti produktivity ovlivnily celé rostlinné společenstvo v plošce 0,5 m x 0,5 m.

6. Literatura

- Bullock J.M., Moy I.L., Coulson S.J. & Clarke R.T. (2003): Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. *Ecography* 26: 692-74.
- Davies D.M., Graves J.D., Elias C.O. & Williams P.J. (1997): The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: implication for the restoration of species-rich grasslands. *Biological Conservation* 82: 87-93.
- Davies D.M. & Graves J.D. (2000): The impact of phosphorus on interactions of the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its host *Lolium perenne*. *Oecologia* 124: 100-106.
- Ernst W. H. O., Nelissen H. J. M. & de Hullu E. (1987): Size hierarchy and mineral status of *Rhinanthus angustifolius* populations under different grassland management regimes. *Vegetatio* 70: 93-103.
- Fresco L.F.M. (1980): Ecological response curves of *Rhinanthus serotinus*: a synecological study. *Acta Botanica Neerlandica* 29: 533-539.
- Gibson C.C. & Watkinson A.R. (1989): The host range and selectivity of parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78: 401-406.
- Gibson C.C. & Watkinson A.R. (1991): Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86: 81-87.
- Gibson C.C. & Watkinson A.R. (1992): The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia* 89: 62-68.
- Govier R.N., Nelson M.D. & Pate J.S. (1967): Hemiparasitic nutrition in angiosperms I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell.) Dum. (*Scrophulariaceae*). *New Phytologist* 66: 285-297.
- Joshi J., Matties D. & Schmid B. (2000): Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88: 634-644.
- Klaren C.H. & Janssen (1978): Physiological changes in the hemiparasite *Rhinanthus serotinus* before and after attachment. *Physiologia Plantarum* 42: 151-155.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky, Academia, Praha.
- Lepš J. (1996): Biostatistika, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

- Salonen V. & Puustinen S. (1996): Success of a root hemiparasitic plant is influenced by soil quality and by defoliation of its host. *Ecology* 77: 1290-1293.
- Seel W.E. & Press M.C. (1993): Influence of the host on three sub-Arctic annual facultative root hemiparasites I. Growth, mineral accumulation and above-ground dry-matter partitioning. *New Phytologist* 125: 131-138.
- Seel W.E. & Press M.C. (1996): Effects of repeated parasitism by *Rhinanthus minor* on growth and photosynthesis of a perennial grass, *Poa alpina*. *New Phytologist* 134: 495-502.
- Seel W.E., Parsons A.N. & Press M.C. (1993): Do inorganic solutes limit growth of the facultative hemiparasite *Rhinanthus minor* L. in the absence of host? *New Phytologist* 124: 283-289.
- Skála Z. & Štech M. (2000): *Rhinanthus* L. – kokrhel. In: Slavík B. [ed.], *Květena České republiky*. 6., – Ed. Academia, Praha.
- Smith R.S., Corkhill P., Shiel R.S. & Millward D. (1996): The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. 2. Effects of grazing, cutting date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward. *Grass and Forage Science* 51: 292-305.
- Smith R.S., Shiel R.S., Bardgett R.D., Millward D., Corkhill P., Rolph G., Hobbs P.J. & Peacock (2003): Soil microbial community, fertility, vegetation and diversity as targets in the restoration management of a meadow grassland. *Journal of Applied Ecology* 40: 51-64.
- StatSoft Inc. (1999): *Statistica for Windows* (Computer program manual). Tulsa, OK.
- Šmilauer P. & Šmilauerová M. (2000): Effects of AM symbiosis exclusion on grassland community composition. *Folia Geobotanica* 35: 13-25.
- ter Braak C.J.F. & Šmilauer P. (2002): *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination* (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Vallance K.B. (1952): The germination of the seeds of *Rhinanthus crista-gali*. *Annals of Botany* 63: 409-411.

7. Příloha

7.1 Zkratky použité v ordinačních diagramech

agrocapi	<i>Agrostis capillaris</i>
achimill	<i>Achillea millefolium</i> agg.
alchvul	<i>Alchemilla vulgaris</i>
alopprat	<i>Alopecurus pratensis</i>
arrhelat	<i>Arrhenatherum elatius</i>
avenpube	<i>Avenula pubescens</i>
betonoff	<i>Betonica officinalis</i>
camprap	<i>Campanula rapunculoides</i>
carehirt	<i>Carex hirta</i>
carepale	<i>Carex pallescens</i>
cerasvul	<i>Cerastium vulgatum</i>
cirsarv	<i>Cirsium arvense</i>
clinvul	<i>Clinopodium vulgare</i>
elyrep	<i>Elytrigia repens</i>
equiarv	<i>Equisetum arvense</i>
festrub	<i>Festuca rubra</i>
fragvesc	<i>Fragaria vesca</i>
galiveru	<i>Galium verum</i>
galialb	<i>Galium album</i>
galibor	<i>Galium boreale</i>
geranpra	<i>Geranium pratense</i>
glechhed	<i>Glechoma hederacea</i>
hersphon	<i>Heracleum sphondylium</i>
holclan	<i>Holcus lanatus</i>
hyperper	<i>Hypericum perforatum</i>
knauarv	<i>Knautia arvensis</i>
lathprat	<i>Lathyrus pratensis</i>
mech	pokryvnost mechového patra
pimpsax	<i>Pimpinella saxifraga</i>
plantlanc	<i>Plantago lanceolata</i>
poaprat	<i>Poa pratensis</i>
potenere	<i>Potentilla erecta</i>
rhinmaj	<i>Rhinanthus major</i>
rhinmin	<i>Rhinanthus minor</i>
rumacet	<i>Rumex acetosa</i>
sangoffi	<i>Sanguisorba officinalis</i>
trifmed	<i>Trifolium medium</i>
verocham	<i>Veronica chamaedrys</i>
viciasep	<i>Vicia sepium</i>
viciatet	<i>Vicia tetrasperma</i>
violcan	<i>Viola canina</i>