

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Biologická fakulta



Magisterská diplomová práce

Poloparazitické interakce druhu *Rhinanthus minor*

Vliv živin a denzity populace

Ondřej Mudrák

2006

Školitel: Jan Lepš

Mudrak O. (2006): Poloparaziticke interakce druhu *Rhinanthus minor*. Vliv ivin a denzity vyskytu. [Hemiparasitic interactions of species *Rhinanthus minor*. Effect of nutrients and density dependence.] – 44 p. + 10 p. Suppl., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, eske Budejovice, Czech Republic.

Anotace:

I carried out two experiments to investigate hemiparasitic interactions of plant species *Rhinanthus minor* (*Orobanchaceae*). In the first I examined the effect of hemiparasitic plant *R. minor* on mesotrophic meadow community (alliance *Arrhenatherion*) in a manipulative experiment, with removal of *R. minor* and fertilization applied in factorial design. In the second I investigated intraspecific interactions of *R. minor* by manipulation of its density.

Removal of *R. minor* significantly influenced species composition of the host community and its effect was similar to the effect of fertilization. Absence of parasite increased biomass of grasses and led to the decrease of non legume dicots, but the biomass of legumes tended to be also lower in absence of *R. minor*. This indicates that for the rest of the community, the competition with grasses was probably more important than the effect of parasite. Diversity, evenness and species number were not significantly affected neither by fertilization nor by parasite removal. Total productivity of the community was significantly increased by fertilization, but not by parasite removal. I observed strong negative density dependence of *R. minor* individuals both on his mortality and on number of flowers per individual. However, this trend was not consistent in fertilized and unfertilized squares.

It seems that *R. minor* presence can affect the plant community dynamics. It can be used as a useful tool for reduction of grass biomass and by that for increasing the performance of other species (including legumes). Its influence on plant community composition is opposite to that of fertilization.

Prace byla financovana grantem Mattoni Awards for Studies of Biodiversity and Conservation Biology 2005 a grantem MSMT 6007665801.

Prohlauji, e jsem tuto magisterskou diplomovou praci vypracoval samostatne, pouze s pouitim citovane literatury.

V eskych Budejovicich dne 24. 4. 2006

Ondrej Mudrak

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Marcele Paloudové a Janě Janákové (roz. Kailové) ze správy CHKO Blanský les za pomoc při výběru pokusné plochy. Děkuji taktéž panu Františkovi Kovářovi za to, že mi umožnil na svém pozemku pokusy provést. Zejména však děkuji za podporu, kterou mi poskytla má rodina, bez níž bych tuto práci nemohl dokončit.

Obsah

1. Úvod.....	4
2. Metody	10
2.1. Pokusné místo	10
2.2. Pokus 1	10
2.2.1. Uspořádání pokusu.....	10
2.2.2. Sběr dat.....	10
2.2.3. Analýza dat.....	11
2.3. Pokus 2	13
2.3.1. Uspořádání pokusu.....	13
2.3.2. Sběr dat.....	13
2.3.3. Analýza dat.....	14
3. Výsledky.....	15
3.1. Pokus 1	15
3.1.1. Vliv <i>R. minor</i> na rostlinné společenstvo	15
3.1.2. Vliv na <i>R. minor</i> a vnitrodruhové interakce	22
3.2. Pokus 2.....	28
4. Diskuse	32
5. Závěr	38
6. Literatura	39
7. Příloha	45
7.1. Zkratky druhů použité v ordinačních diagramech.....	45
7.2. Syntaxony s výskytem <i>R. minor</i>	46
7.3. Druhy vyskytující se s <i>R. minor</i>	50
7.4. Obrazová příloha.....	53

1. Úvod

Rhinanthus minor je kořenový poloparazit. To znamená, že ačkoli parazituje haustorii na kořenech okolních rostlin, je stále schopen fotosyntézy (Musselman & Press 1995). V minulosti byl řazen do čeledi *Scrophulariaceae*, v současnosti patří do čeledi *Orobanchaceae* (Wolfe et al. 2005). Je to jednoletý luční druh. Může se vyskytovat v poměrně široké škále syntaxonů. V podmínkách České republiky se však nejčastěji vyskytuje ve svazu *Arrhenatherion* (příloha str. 46), kde je považován za diagnostický druh (Chytrý & Tichý 2003).

Je to druh s poměrně velkým areálem rozšíření. V Evropě se vyskytuje od Skandinávie až po Jižní Evropu, na východě jeho areál pravděpodobně začíná v severozápadním Rusku a pokračuje na západ až do Irska. Populace považované za původní se nacházejí i v Severní Americe, kam však byly zavlečeny i populace nepůvodní. Vyskytuje se i na Islandu, v Grónsku a u Černého moře. Je možné ho nalézt i na Novém Zélandě, kde je prokazatelně nepůvodní (Westbury 2004). Otázkou ale zůstává zda to, co je v různých místech areálu považováno za *R. minor* náleží do jednoho, nebo skupiny blízce příbuzných druhů. *R. minor*, stejně jako i jiné jemu blízce příbuzné druhy, je značně proměnlivý (Skála & Štech 2000, Zopfi 1993a, 1993b, 1995). Variabilita druhu se projevuje i v rámci České republiky. V celém rodu *Rhinanthus* se vyskytují časně a pozdně kvetoucí typy. Sezónnost je pravděpodobně dána geneticky, jednotlivé typy však nelze jednoznačně morfologicky odlišit. Mezi nejčasnějšími a nejpozdějšími populacemi je možné nalézt řadu přechodů. Doba kvetení je korelována s celou řadou znaků. Jedná se zejména o počet lodyžních článků, počet interkalárních článků, počet postranních větví, počet postranních větví nesoucích vedlejší květenství, šířku listů, tvar a velikost listenů a velikost květů (kalichů a korun). Problém není taxonomicky dořešen (Skála & Štech 2000).

Celosvětově bylo v rodu *Rhinanthus* rozeznáno 45 druhů (Wolfe et al. 2005). Jen zlomek z nich byl hlouběji studován. Drtivá většina studií byla provedena pouze na druzích *R. minor*, *R. angustifolius*, *R. alectorolophus* a *R. major* (často pod jménem *R. serotinus* viz Skála & Štech 2000), studie jsou také omezeny jen na některé biotopy a oblasti výskytu. Platnost poznání poloparazitismu rodu *Rhinanthus* je proto více či méně omezena pouze na určité hojnější taxony v rámci Střední, Západní a Severní Evropy. Například o mediteránních druzích a jejich vlivu na vegetaci se neví téměř nic. Existuje také jen velmi málo studií porovnávajících více druhů rodu *Rhinanthus*, popřípadě více populací téhož druhu ve stejných

podmínkách. Chybí tedy informace o tom, jaké rozdíly zde mohou být. Ahonen et al. (2006) přitom ukázali, že dokonce v rámci jednoho druhu se různé populace mohou v odpovědi na různé hostitele lišit. Nicméně v porovnání více studií se nezdá, že by se směr odpovědi na hostitele mezi druhy rodu *Rhinanthus* významně lišil. Rozdílná je spíše intenzita odpovědi. (Amelot et al. 2005; Bullock & Pywell 2005, Davies et al. 1997, Phoenix & Press 2005, Cameron et al. 2005, Gibson & Watkinson 1991, Joshi et al. 2000, Mizianty 1975, atd.). Přesto je potřeba být si vědom toho, že závěry jak mé tak ostatních prací mohou mít omezenou platnost. Další výzkum v této oblasti by byl žádoucí. Vyhnout se srovnání *R. minor* s ostatními druhy rodu ale není možné. I když je *R. minor* asi nejprozkoumanějším druhem z rodu, stále je zde poměrně malé množství studií biologie poloparazitizmu provedených přímo na tomto druhu. Rovněž není možné se vyhnout určitému zobecnění při hodnocení vlivu poloparazita na ostatní druhy společenstva, protože druhové složení zkoumaných společenstev se mezi jednotlivými studii značně liší. Pozorované trendy v preferenci hostitelů proto bývají zobecňovány na celé čeledě. Výsledky studií z různých částí Evropy a Severní Ameriky se sice v obecných trendech na úrovni čeledi příliš neliší (viz Amelot et al. 2005), výjimky na druhové úrovni jsou ale časté (Matthies 2004).

Preferovanými hostiteli *R. minor* jsou, alespoň v obecné rovině, druhy čeledi *Fabaceae* (Gibson & Watkinson 1989, 1991). Tato čeleď je ostatně považována za hlavní skupinu hostitelů poloparazitických *Orobanchaceae*. Je pro ně vhodná nejspíše kvůli fixaci dusíku (Phoenix & Press 2005). Rovněž trávy (čeleď *Poaceae*) jsou považovány za vhodné hostitele. Obvykle tvoří značnou část produkce stanoviště *R. minor* a ten se na ně evolučně přizpůsobil. *R. minor* však může parazitovat i na široké škále jiných hostitelů (Gibson & Watkinson 1989). Obvykle jsou však pro něj (a ostatní druhy rodu *Rhinanthus*) méně vhodné než trávy či čeleď *Fabaceae*. *Rhinanthus* na nich méně prospívá a méně jim redukuje biomasu (Seel & Press 1993, Cameron et al. 2005, Phoenix & Press 2005, Westbury 2004). *R. minor* potřebuje svého hostitele především k získávání anorganických živin, jako jakousi náhražku kořenů. Přenos uhlíkatých látek je ale běžný (Phoenix & Press 2005, Westbury 2004). Hostitel však k dokončení životního cyklu *R. minor* není nutný, ovšem za cenu snížené fitness (Seel et al. 1993, Matthies 1995).

Cameron et al. (2005) a Cameron & Seel (2003) pozorovali dva mechanismy obrany proti parazitaci *R. minor*. Buňky kořene *Ranunculus acris* po kontaktu s haustoriem odumírají a znemožňují tak parazitovi přístup ke xylému. *R. minor* má pouze přístup k apoplastu hostitele, čímž je výrazně snížen tok živin (Cameron et al. 2005). *Leucanthemum vulgare*

naproti tomu znemožňuje efektivní parazitaci uzavřením haustoria do ligninové kapsy. U trav a u čeledi *Fabaceae* podobný obranný mechanismus dosud pozorován nebyl (Cameron et al. 2005). Je proto zřejmé, že ne všechny druhy mohou být pro parazitaci stejně vhodné.

Hostitel má na *R. minor* dva základní vlivy. Pod zemí z něj poloparazit získává živiny, nad zemí s ním kompetuje o světlo (Matthies 1995). Není to tedy jednoznačně pozitivní či negativní vztah. Různé hustoty hostitele mohou mít pro poloparazita jak pozitivní, tak negativní důsledky. Van Hulst et al. (1987) a de Hullu (1985) pozorovali při větším zapojení porostu větší mortalitu semenáčků. Současně zde však byli přeživší jedinci produktivnější.

Poloparazit ovšem může produkci hostitele snížit (Amelot et al. 2005). Parazitace tak dává výhodu nejen v kompetici o živiny v půdě, zvyhodňuje poloparazita i v kompetici o světlo. Dá se předpokládat, že větší počet jedinců poloparazita bude více redukovat produkci svého hostitele (viz Puustinen & Salonen 1999). Poloparaziti (alespoň *R. minor*) jsou stále do značné míry závislí na své fotosynéze, proto je ovlivňují podobné zákonitosti jako neparazitické rostliny. Větší hustota populace druhu na jednom místě ale mívá pro jeho jedince negativní důsledky. Negativní závislost na hustotě populace (negativní density dependence) je běžným jevem u velkého množství rostlinných populací (Vandermeer & Goldberg 2003). Rostliny obvykle využívají dva základní zdroje, světlo a živiny rozpuštěné v půdní vodě. To platí i pro jedince *R. minor*. Nejen mezidruhová, ale i vnitrodruhová kompetice o světlo pro ně může být důležitým omezujícím faktorem. Živiny z půdy získává poloparazit prostřednictvím hostitele, jenž jimi ale disponuje jen v omezené míře. Navíc čím více je parazitován, tím méně je jich schopný získat a proto i dále poskytnout.

Se zvětšující se hustotou populace vzrůstá také pravděpodobnost, že jedinec poloparazita bude sám parazitován jiným jedincem vlastního druhu, což na něj může mít negativní vliv. Prati et al. (1997) sice ukázal, že se jedinci *R. major* (*R. serotinus*) mohou vnitrodruhovou parazitací podporovat (podobně jako se podporují i klonální rostliny), nelze však očekávat, že by rostlině parazitace (byť vnitrodruhová) prospěla. Její pozitivní efekt se může projevit až na úrovni populace. Matthies (2003) vysel na pole semena *R. alectorolophus* spolu se semeny hostitelů. Poloparazit ale vyklíčil dříve než jeho hostitelé. Musel proto přežít období, kdy byl na holé zemi bez vegetačního krytu a neměl podporu hostitele. Autor zaznamenal lepší přežívání hustěji rostoucích semenáčků, což vysvětloval výhodou z vnitrodruhové parazitace.

Jak je patrné, různé denzity populace poloparazita proto mohou mít na jeho jedince jak pozitivní, tak negativní vliv. Výhoda či nevýhoda plynoucí z určité denzity však může záviset i na produktivitě hostitelů. Například velká hustota populace poloparazita může být výhodná při velké produkci hostitelů ale nevýhodná při nízké. Problém density-dependence u poloparazitů byl dosud přehlížen.

Interakce na úrovni společenstva jsou ještě složitější. *R. minor* (ale i jiné druhy rodu) mohou na své hostitele a tím i na rostlinné společenstvo působit řadou přímých i nepřímých efektů. Ovlivnění kompetice mezi druhy bylo popsáno v mnoha případech terénních a nádobových experimentů. Potlačení preferovaných hostitelů podpořilo obvykle nepreferované (Amelot et al. 2005, Mizianty 1975, Davies et al. 1997, Pywell et al. 2004, Seel & Press 1993, Phoenix & Press 2005, Cameron et al. 2005). Parazitace je obvykle spojena se snížením celkové produkce zkoumaného společenstva. Poloparazit obvykle nedokáže nahradit vlastní produkcí biomasy ztrátu způsobenou společenstvem. Tento efekt se vysvětluje zejména nízkou využitelností živin. *R. minor* stejně jako řada dalších poloparazitických *Orobanchaceae* má ve svých tkáních relativně velkou koncentraci živin (jako např. fosfor, dusík a draslík), při daném množství živin tedy vyprodukují méně biomasy než jiné druhy např. trávy (Seel & Press 1994, Phoenix & Press 2005, Westbury 2004).

Díky vysoké koncentraci živin (zejména ve svých listech) mohou poloparaziti v neproduktivních ekosystémech urychlit koloběh živin. Quested et al. (2002, 2003a, 2003b) pozorovali u blízkého poloparazitického druhu *Bartsia alpina* ve Švédsku, že její opad urychluje dekompozici opadu společenstva. Usuzuje se, že na živinami bohatém opadu poloparazita se namnoží dekompozitoři, kteří jej rozloží rychleji a intenzivněji. Zkoumané společenstvo zde ale bylo tvořeno především jehličnany a polokeři *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Betula nana*. Jak navíc poukazuje Press (1998), živiny, které poloparazit nashromáždil do svých tkání, pocházejí často z vytrvalých (nezřídka kompetičně zdatných) hostitelů, kde by byly vázány dlouhou dobu. Poloparazit je pak každoročně uvolňuje ve svém opadu. Od běžných střeoevropských podmínek se tedy tato situace značně liší. Nicméně na některých stanovištích by i ve střední Evropě mohli být tyto vlivy důležité.

Poměrně brzké odumírání (často již v červnu) u časných typů *R. minor* (viz Skála & Štech 2000), jenž jsou v prostředí České republiky nejhojnější, zanechává v lučním porostu mezery. Ty jsou pravděpodobně obohaceny o živiny z rychle rozloženého opadu poloparazita a jejich

okolí je oslabeno předchozí parazitací. Je možné, že *R. minor* může tímto způsobem usnadnit uchytávání semenáčků různých druhů rostlin

Rod *Rhinanthus* pravděpodobně ovlivňuje ve společenstvu i složitější vztahy více trofických úrovní. Lehtonen et al. (2005) například pozorovali umělý systém, kde spolu interagovaly endofytická mykorrhizní houba (*Neotyphodium uncinatum*), hostitel (*Festuca pratensis*), parazit *R. major* (*R. serotinus*) a herbivor (mšice *Aulacorthum solani*). Mykotoxiny se zde dostaly z houby přes hostitelskou rostlinu až do *R. major*. Přítomnost houby snížila tlak, který herbivor na poloparazita vyvíjel a hostitel *Festuca pratensis* byl více potlačen parazitací. K tomu přispělo i to, že se houba začala chovat více jako parazit, než jako symbiont. Snížení herbivorního tlaku na *R. major* přenosem organických sloučenin (tentokrát ale rostlinného původu) pozorovali i Puustinen & Mutikainen (2001). *R. major* byl méně vhodnou potravou pro hlemýžď *Arianta arbustorum* pokud rostl na druhu *Trifolium repens* tvořící kyanogenní glukosidy než na *Trifolium repens* bez této schopnosti. Parazitací se však zároveň zvýšil herbivorní tlak na kyanogenního hostitele. Davies & Graves (1998) zase pozorovali, že procento délky kořene infikovaných mykorrhizní houbou se u druhu *Lolium perenne* významně snížilo v přítomnosti *R. minor*. Poloparazit produkoval v přítomnosti houby více biomasy, zatímco množství biomasy hostitele houbou ovlivněno nebylo. *R. minor* do symbiózy s houbou nevstupoval (celý rod *Rhinanthus* je považován za nemykorrhizní – Harley & Harley 1987). *Rhinanthus* tedy může nepřímo ovlivnit jak herbivory, tak mykorrhizní houby a má řadu nepřímých vlivů, jenž nejsou na první pohled patrné.

Vlivů *R. minor* na rostlinné společenstvo se v současnosti začíná využívat při obnově druhově bohatých luk (Pywell et al. 2004). Zajímavá je z tohoto hlediska především schopnost *R. minor* snížit produkci rostlinného společenstva, i když je množství dostupných živin v půdě nezměněno. Při velké produktivitě, způsobené nadměrným množstvím živin, často z různých důvodů dominuje několik málo kompetičně zdatných druhů a ostatní druhy jsou jimi potlačeny (Grime 2001). V lučních ekosystémech jsou silnými kopetitory často trávy. Metody odstranění živin z půdy jsou často poměrně nákladné a drastické (např. odstranění svrchní vrstvy půdy), popřípadě jen s malým či krátkodobým účinkem (Walker 2004). Introdukce poloparazita do porostu obnovované louky je podstatně levnější záležitostí, *R. minor* se navíc vyskytuje v řadě syntaxonů přirozeně (Bullock & Pywell 2005, příloha str. 46). I kdyby se jeho výskyt stal z nějakého důvodu problematickým, je nad ním v celku snadná kontrola. Jeho schopnosti samovolně se šířit jsou omezené (Bullock et al. 2003, Coulson et al. 2001). Je pravděpodobné, že jako vektor pro přenos jeho semen dnes slouží zejména zemědělská

mechanizace (viz Strykstra et al. 1996). Šíření je proto možné vcelku snadno kontrolovat. Kosením ve správnou dobu před dozráním semen je možné populaci *R. minor* zredukovat či úplně zlikvidovat v poměrně krátké době, protože netvoří trvalou semennou banku. I když jeho semena určitou schopnost dormance mají, není dlouhá (přibližně 3 roky) a jen mizivé procento semen nevyklíčí v následujícím roce (Magda et al. 2004).

Přestože se *R. minor* začíná používat k tomu, aby v podstatě obnovil situaci při nižší hladině živin, nikdo zatím v terénní studii netestoval jeho vliv na společenstvo při různém množství živin. Ten se ale může lišit. Matthies (1995) v nádobovém pokusu pozoroval, že na vyšší hladině živin je vliv *R. major* (*R. serotinus*) na hostitele (*Medicago sativa*) menší. Obdobné výsledky pozorovali v nádobových pokusech i Davies & Graves (2000), Gibson & Watkinson (1991) u *R. minor* a Matthies & Egli (1999) u *R. alectorolophus*. Kořenový poloparazitismus, jak se zdá, je výhodný pouze v místech, kde je nedostatek živin v půdě a rostliny zde musí budovat rozsáhlý kořenový systém. To poloparazit nemusí a je proto zvýhodněn. Na vyšší hladině živin (která je korelovaná s vyšší produkcí nadzemní biomasy) je kořenová biomasa menší. Poloparazit tedy nemá takovou výhodu. Jeho hostitelé jej navíc mohou snáze potlačit v kompetici o světlo (Matthies 1995).

Aby se dal objektivně zkoumat vliv poloparazita na rostlinné společenstvo, je potřeba uměle vytvořit stav, kde se na poměrně malé ploše střídá přítomnost poloparazita s nepřítomností. Jsou dvě možnosti jak toho docílit. První, vysetí semen do porostu, má tu výhodu, že porost je jen poměrně málo mechanicky narušen (viz Bullock & Pywell 2005). Poloparazit se tak ale dostává do prostředí, jenž nemusí obsahovat všechny komponenty původního stanoviště a jeho vliv tak může být zkreslen. Naproti tomu odstraňování poloparazita sice způsobí určité mechanické narušení, ale zato zahrnuje i všechny skryté interakce. Proto jsem se rozhodl zkoumat poloparazitismus touto druhou možností. Založil jsem dva terénní pokusy. V prvním pokusu jsem z části lučního porostu odstranil *R. minor* a manipuloval jsem s hladinou živin. V druhém pokusu jsem manipuloval s denzitou jedinců *R. minor*.

Snažil jsem se především zodpovědět na otázky:

Jak působí druh *R. minor* na celkovou produkci a na složení hostitelského společenstva?

Jak se tento vliv mění s úživností prostředí?

Jakým způsobem je sám poloparazit ovlivněn prostředím, a denzitou vlastní populace, a jak tyto dva vlivy vzájemně interagují?

2. Metody

2.1. Pokusné místo

Experimenty jsem provedl na jižně exponovaném svahu údolí (sklon je cca 4°) s místním názvem Hejdlov (N48°52'6,42", E14°14'54,10"), přibližně 2 km severovýchodně od obce Chvalšiny, na území CHKO Blanský les (Jižní Čechy). Zde se nachází mezofilní louka zařaditelná do svazu *Arrhenatherion* s hojným výskytem *Rhinanthus minor*. Dominantními druhy jsou zde *Festuca rubra*, *Trisetum flavescens*, *Alopecurus pratensis*, *Plantago lanceolata* a *Trifolium pratense*. Průměrná produkce sušiny je přibližně 420g/m². Kosena je jednou ročně po 15. červenci, hnojiva se zde neaplikují. Dříve byla ale obhospodařována mnohem intenzivněji. Změna nastala pravděpodobně několik let po vyhlášení CHKO Blanský les (v roce 1989).

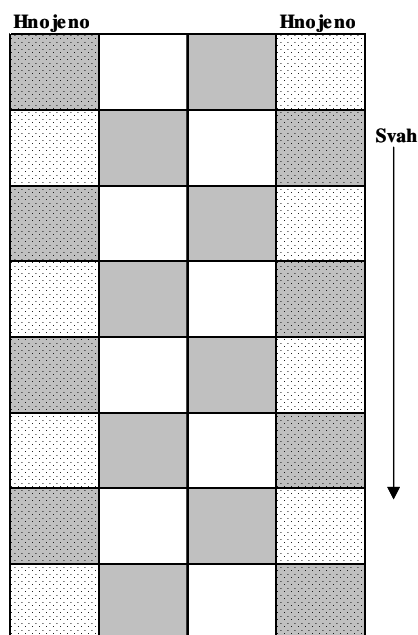
2.2. Pokus 1

2.2.1. Uspořádání pokusu

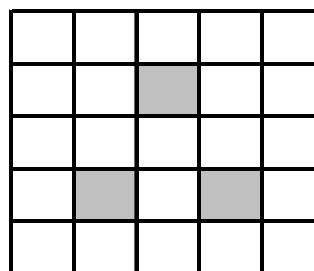
V Pokusu 1 jsem testoval vliv druhu *Rhinanthus minor* na rostlinné společenstvo a změnu tohoto vlivu při vyšší hladině živin. Pokus jsem založil 20. – 22. 4. 2005. Ve faktoriálním uspořádání jsem čtverce o velikosti 2m x 2m pohnojil a odstranil zde semenáčky *R. minor*. Vždy všechny čtyři kombinace zásahů tj. *R. minor* odstraněn – nehnojeno, *R. minor* přítomen – nehnojeno, *R. minor* odstraněn – hnojeno a *R. minor* přítomen – hnojeno byly uspořádány do bloku, který byl opakován v 8 v řadách. Pokus jsem tedy uspořádal jako úplné znáhodněné bloky (Lepš 1996). Protože jsem se ale obával, že by splach živin z výše položených čtverců mohl ovlivnit níže položené, uspořádal jsem hnojené plochy do dvou pásů pod sebe po svahu (obr. 1). K hnojení jsem použil průmyslové NPK hnojivo značky Cererit, které obsahuje 8% dusíku, fosfor jako P₂O₅ 24%, draslík jako K₂O 11%, hořčík jako MgO₂ 2% a sírany 15%. Při založení pokusu bylo aplikováno v množství 30g/m². Předpokládám, že porost byl narušen odstraňováním semenáčků *R. minor* přibližně stejně, jako jejich počítáním (viz níže).

2.2.2. Sběr dat

Při založení pokusu jsem ve vnitřním čtverci 1m x 1m každého čtverce 2m x 2m spočítal semenáčky *R. minor*. (Pouze v plochách kde nebyl odstraněn.) Pro tento účel byl vnitřní



Obr. 1 Uspořádání pokusu 1. V šedých čtvercích jsem *R. minor* odstranil. Tečkované čtverce jsem hnojlil. Velikost čtverce je 2m x 2m.



Obr. 2 Vnitřní čtverec 1m x 1m. Ze šedých plošek (20 cm x 20cm) jsem odebíral biomasu.

čtverec (dále jen čtverec) rozdělen do sítě čtverečků o velikosti 20cm x 20cm (dále jen ploška, obr 2). Semenáčky byly počítány v každé z těchto 25 plošek zvlášť.

22. – 26. 6. 2005 jsem odhadl ve vnitřních čtvercích pokryvnost jednotlivých druhů rostlin a celkovou pokryvnost mechového patra. Opět jsem spočítal v ploškách 20cm x 20cm u vnitřních čtverců jedince *R. minor*. V každé z plošek jsem spočítal i celkový počet květů *R. minor*.

V každém čtverci jsem ve třech ploškách (obr. 2) odebral nadzemní biomasu cévnatých rostlin. Tu jsem posléze roztřídil do druhů, usušil při teplotě 85°C po dobu 24 hodin a zvažil. U každého jedince *R. minor* z těchto tří plošek jsem spočítal jak fertlní tak sterilní primární větve, lodyžní články, květy (hlavního květenství a na vedlejších na větvích) a interkalární články (tj. články mezi nejvyšší větví a nejnižším květem). Změřil jsem jeho výšku, délku a zvažil jeho biomasu. Zatímco počet lodyžních článků by měl být dán geneticky (viz Zopfi 1993a, 1993b) u ostatních znaků jsem předpokládal, že mohou být ovlivněny prostředím.

2.2.3. Analýza dat

Jednorozměrná data z jednotlivých plošek byla hodnocena analýzou variance, kde hnojení a přítomnost *R. minor* byly použity jako kategoriální vysvětlující proměnné. Protože

početnosti *R. minor* měly tendenci být v níže položené části pokusné plochy nižší, použil jsem i další kategoriální proměnnou – příslušnost plošek do bloku. Tu jsem považoval za faktor s náhodným efektem. Variabilita vysvětlená zásahy byla proto testována proti interakci daného zásahu s blokem.

K dalšímu hodnocení jednorozměrných dat jsem použil párový i nepárový t-test, dvoucestnou analýzu variance a lineární regresi. Kde bylo třeba kombinovat kvantitativní a kategoriální prediktory, použil jsem obecné lineární modely. Všechna jednorozměrná data jsem hodnotil v programu Statistica 6.1 (SatSoft 2002).

Ke studování vlivů na přežívání jedinců poloparazita jsem si definoval proměnnou relativní přežívání. Jedná se o podíl počtu adultních jedinců ku počtu semenáčků. Tato proměnná pak byla testována jako závislá proměnná.

Prostorové rozmístění jedinců *R. minor* jsem hodnotil pomocí Lloydova indexu. Ten jsem spočítal pro jednotlivé čtverce z počtů jedinců v jednotlivých ploškách. Vzorec je:

$$L = \frac{\frac{s^2}{\bar{x}} - 1}{\bar{x}} + 1$$

kde s^2 je variance a \bar{x} je průměr počtu *R. minor* v ploškách pro daný čtverec. Hodnota menší než 1 značí pravidelné rozmístění, hodnota blízká 1 náhodné rozmístění a hodnota větší než 1 shlukovité rozmístění (Lepš 1996). Diverzitu společenstva jsem hodnotil za pomoci Shannon-Wienerova indexu. Vyrovnanost zastoupení druhů (evenness) jsem spočítal jako poměr pozorované diverzity ku maximální diverzitě dosažitelné při daném počtu druhů (Lepš 2005).

V závislosti na typu distribuce dat jsem použil transformace, abych zlepšil normalitu dat a homogenitu variancí. Data výrazně pozitivně šikmá jsem transformoval dekadickým logaritmem. Na data, která se pohybovala mezi hodnotami 0 a 1 (např. relativní přežívání *R. minor*, podíl trav na produkci plošky atd.), jsem použil arcsinovou transformaci (Lepš 1996).

K hodnocení mnohorozměrných dat jsem použil redundanční analýzu (dále jen RDA) s kategoriálními vysvětlujícími (environmentálními) proměnnými hnojení a přítomnost *R. minor*. Jako kovariátu jsem použil příslušnost čtverců do bloku. Vysvětlovanými

proměnnými bylo buď druhové složení společenstva, nebo biomasa funkčních skupin. Za funkční skupiny jsem považoval trávy (*Poaceae*), čeleď *Fabaceae* a všechny ostatní druhy. Amelot et al. (2005) sice při meta-analýze studií zabývajících se vlivem rodu *Rhinanthus* na produktivitu rostlinného společenstva vyčlenily 4 skupiny – trávy, ostatní jednoděložné, čeleď *Fabaceae* a ostatní dvouděložné. Protože v mnou sledovaném společenstvu bylo velmi nízké zastoupení jiných jednoděložných než z čeledi *Poaceae*, rozhodl jsem se funkční skupinu „ostatní jednoděložné“ nevyčleňovat. Stejně v obdobném případě postupovali i Davies et al. (1997). Toto členění odpovídá současnému poznání v preferenci hostitelů na obecné úrovni (Westbury 2004).

Abych otestoval vliv samostatných proměnných, použil jsem metodu rozkladu variance (Lepš & Šmilauer 2003) To znamená, že jediná vysvětlující proměnná byla ta testovaná. Druhou proměnnou jsem použil jako další kovariátu. Statistickou významnost jsem testoval Monte Carlo permutačním testem o 499 permutacích. Pokud jsem testoval data získaná z plošek (např. biomasy druhů) byly všechny tři sledované plošky každého čtverce permutovány společně. U dat získaných z celých čtverců (pokryvnosti druhů) permutace omezeny nebyly. Při analýze dat o biomasách druhů jsem použil jak analýzu nestandardizovaných dat, tak data standardizovaná po snímcích na jednotkovou délku vektoru („by sample norm“). Při analýzách s daty standardizovanými po snímcích hodnotíme změny v relativním zastoupení druhů. V ordinačních modelech jsem vynášel pouze druhy, které nejlépe korelovaly s ordinačními osami. Analýzy jsem prováděl v programu Canoco 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002).

2.3. Pokus 2

2.3.1. Uspořádání pokusu

22. 4. 2005 jsem na pokusném místě vyhledal celkem 24 shluků semenáčků *R. minor*. V nich jsem si vyznačil plošky o velikosti 20cm x 20cm. Ty svou velikostí shluky dobře postihly. Polovinu plošek jsem protrhal na 1/3 původního počtu, čímž byla zachována stejná variabilita jako v neprotrhaných ploškách.

2.3.2. Sběr dat

Při založení pokusu jsem spočítal semenáčky *R. minor* ve všech ploškách. 13. 6. 2005 jsem spočítal adultní jedince a odebral nadzemní biomasu každé plošky. Tu jsem pak rozebral

do druhů, sušil při teplotě 85°C po dobu 24h a zvážil. U každého jedince *R. minor* jsem spočítal počet květů a zvážil jsem jeho biomasu.

2.3.3. Analýza dat

Každou plošku jsem považoval za nezávislé pozorování. Jednorozměrná data jsem hodnotil t-testem a exponenciální regresí (počítanou pomocí linearizace logaritmickou transformací závisle proměnné). Obecný vzorec této závislosti je $y = a \cdot e^{b \cdot x}$. Užil jsem ji, protože monotónně klesá a nemůže dosáhnout záporných hodnot. Analýzy jsem provedl v programu Statistica 6.1 (StatSoft 2002).

Mnohorozměrná data jsem hodnotil v programu Canoco 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002) redundanční analýzou (RDA). Hodnotil jsem vliv druhového složení na *R. minor*. K tomu jsem použil reverzní analýzu (Lepš & Šmilauer 2003) tj. druhové složení jsem vysvětloval proměnnou charakterizující nějakou vlastnost *R. minor*. Statistickou významnost jsem testoval Monte Carlo permutačním testem o 499 permutacích.

Nomenklatura byla převzata z Kubát et al. 2002.

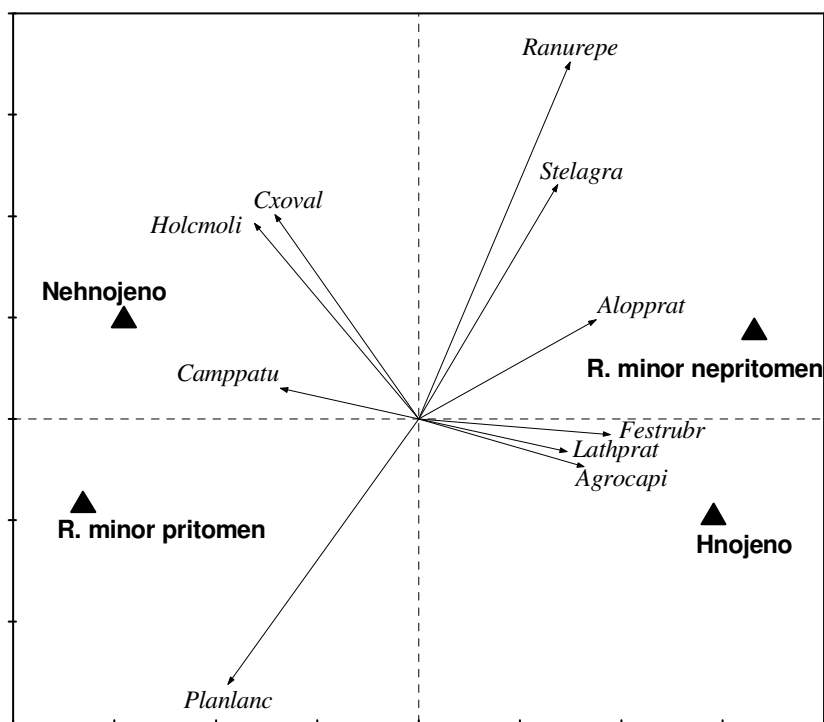
3. Výsledky

3.1. Pokus 1

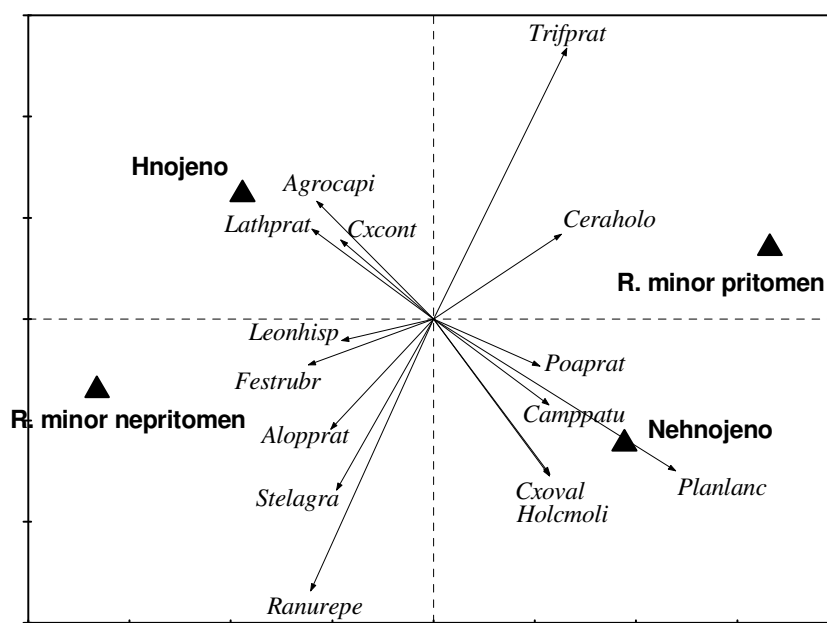
3.1.1. Vliv *R. minor* na rostlinné společenstvo

Hnojení i přítomnost druhu *R. minor* měly na složení hostitelského společenstva průkazný vliv. Přítomnost *R. minor* a hnojení společně vysvětlily 5,3% variability dat. Výsledky RDA, kde jsem množství biomasy druhů vysvětloval oběma těmito kategoriálními proměnnými ukázala průkazný výsledek ($F= 2,661$; $p= 0,024$; obr. 3). Model s přítomností *R. minor* jako jedinou vysvětlující proměnnou, a s hnojením jako kovariátou vysvětlil 2,9% variability společenstva ($F= 2,949$; $p= 0,0480$). Samostatné hnojení s přítomností poloparazita jako kovariátou vysvětlilo 2,4% variability společenstva, opět statisticky průkazně ($F= 2,373$; $p= 0,044$). V přítomnosti *R. minor* měli vyšší produkci biomasy *Plantago lanceolata*, *Campanula patula*, *Holcus mollis* a *Carex ovalis*. V nepřítomnosti poloparazita byla zaznamenána vyšší produkce u *Agrostis capillaris*, *Lathyrus pratensis*, *Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis* a *Stellaria graminea*. Ve většině zásahů byl nejproduktivnějším druhem *Plantago lanceolata*. Pouze v hnojených čtvercích s odstraněným *R. minor* dominovala *Festuca rubra*.

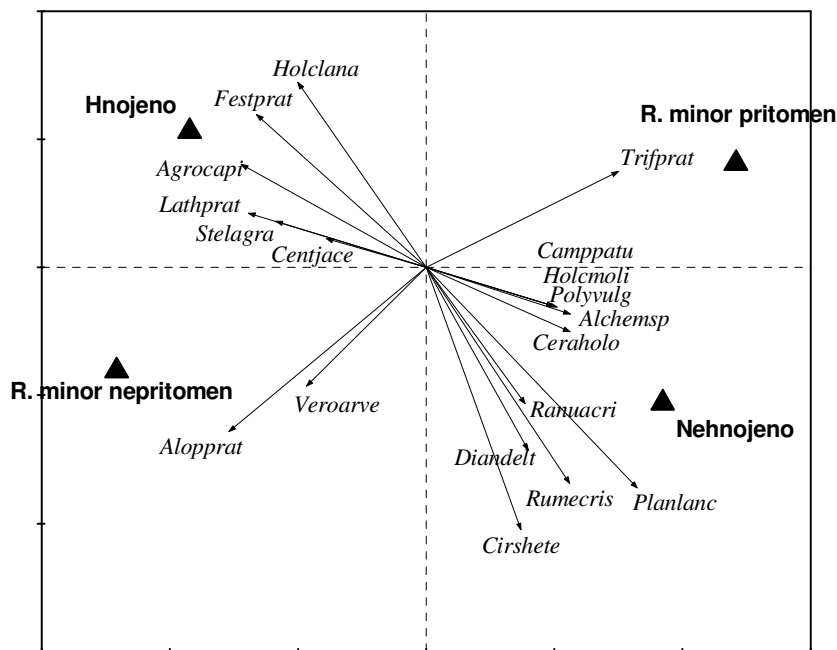
Na relativní zastoupení (RDA se standardizací po snímcích) druhů měla průkazný vliv pouze přítomnost *R. minor*. Model s hnojením a s přítomností *R. minor* jako charakteristikami prostředí vysvětlil 4,1% variability standardizovaných biomas druhů ($F= 3,745$; $p= 0,036$; obr. 4 – výsledky RDA). Samostatná přítomnost poloparazita s hnojením jako kovariátou vysvětlila 2,9% variability dat ($F= 2,975$; $p= 0,032$). Vliv hnojení s přítomností poloparazita jako kovariátou vysvětlil sice 1,3% variability dat, nicméně nebyl průkazný ($F= 1,313$; $p= 0,308$). V přítomnosti *R. minor* byly ve společenstvu proporcionálně více zastoupeny druhy *Trifolium pratense*, *Cerastium holosteoides*, *Poa pratensis*, *Campanula patula*, *Plantago lanceolata*, *Carex ovalis* a *Holcus mollis*. Ve čtvercích, kde byl *R. minor* odstraněn byly proporcionálně více zastoupeny *Agrostis capillaris*, *Carex contigua*, *Lathyrus pratensis*, *Leontodon hispidus*, *Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis*, *Stellaria graminea* a *Ranunculus repens*. Druhy které nejvíce zvýšily biomasu jsou samozřejmě totožné s druhy, které zvýšily relativní zastoupení. Standardizace ale může částečně zvýraznit odpověď některých druhů.



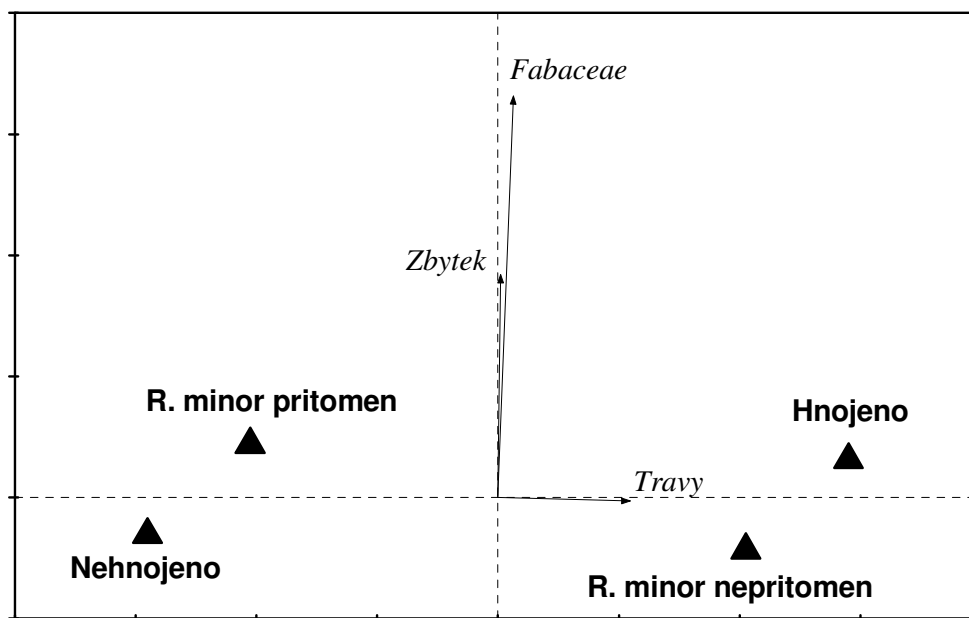
Obr. 3 Vliv *R. minor* a hnojení jako environmentálních proměnných na biomasu jednotlivých druhů. (RDA – $F= 2,661$; $p= 0,024$). Environmentální proměnné vysvětlily 5,3% variability dat. Škálování bylo zaměřeno na vzdálenosti vzorků. Zkratky jmen druhů – viz příloha str. 45.



Obr. 4 Vliv přítomnosti *R. minor* a hnojení jako environmentálních proměnných na proporcionální zastoupení druhů v jednotlivých ploškách. (RDA – $F= 3,745$; $p= 0,036$). Environmentální proměnné vysvětlily 4,1% variability dat. Data jsem standardizoval po snímcích (by sample norm). Škálování bylo zaměřeno na vzdálenosti vzorků. Zkratky jmen druhů – viz příloha str. 45.



Obr. 5 Vliv poloparazita a hnojení na standardizované pokryvnosti druhů. Přítomnost *R. minor* a hnojení jako kategoriální proměnné vysvětlily 11% variability dat (RDA – $F= 2,138$; $p= 0,02$). Škálování bylo zaměřeno na vzdálenosti vzorků. Data jsem standardizoval po snímcích (by sample norm). Zkratky jmen druhů – viz příloha str. 45.



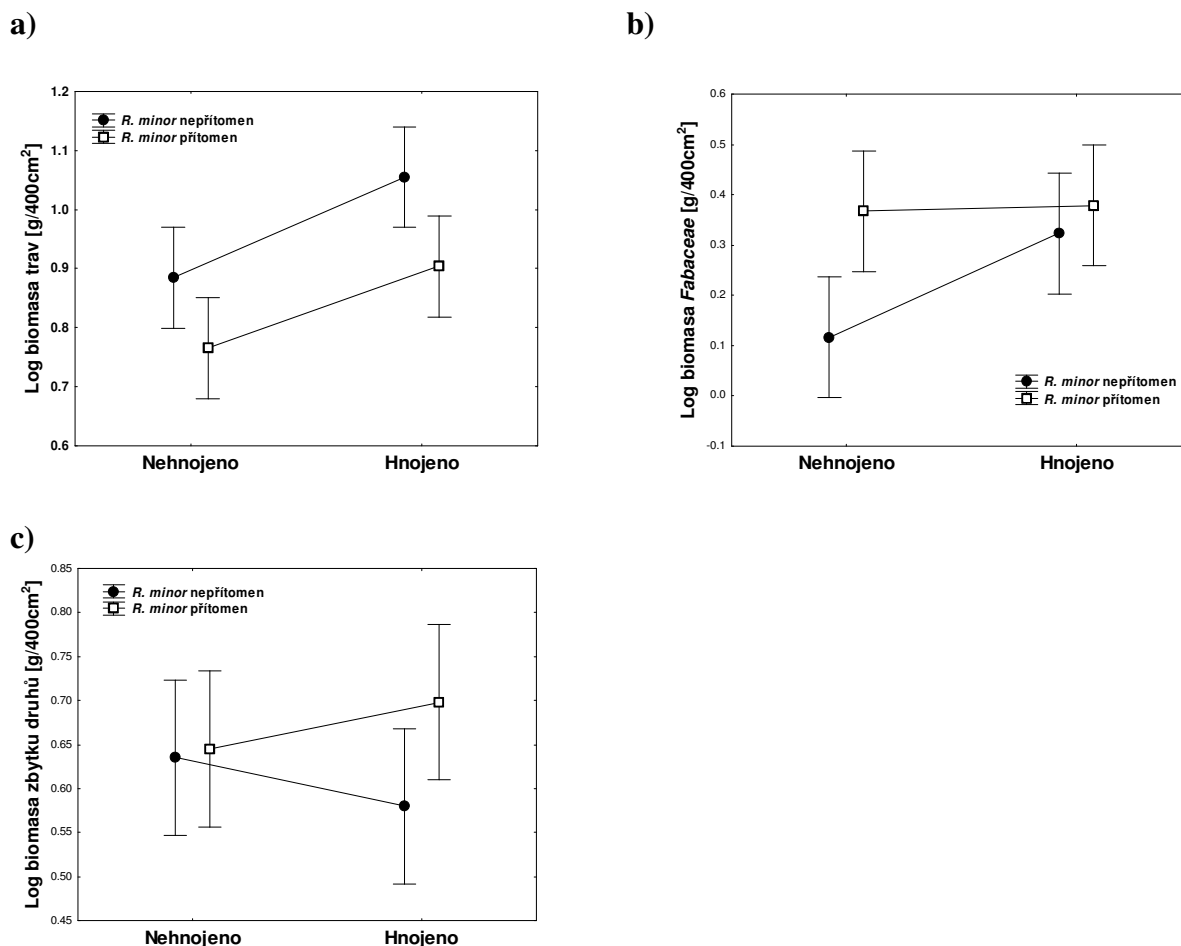
Obr. 6 Vliv *R. minor* a hnojení jako environmentálních proměnných na biomasu trav, čeledi *Fabaceae* a zbytku druhů. (RDA – $F= 6,956$; $p= 0,002$). Škálování bylo zaměřeno na vzdálenosti vzorků. Model vysvětlil 12,9% variability dat.

Absolutní hodnoty pokryvností druhů, tak jak jsem je odhadl v terénu, nebyly zásahy průkazně ovlivněny ($F= 1,538$; $p= 0,134$). Statisticky významný vliv jsem zjistil pouze u pokryvností standardizovaných. Ty byly průkazně ovlivněny jen přítomností *R. minor*. Oba zásahy společně vysvětlily 11% variability dat ($F= 2,138$; $p= 0,02$; obr. 5 – výsledky RDA).

Samostatná přítomnost *R. minor* s hnojením jako kovariátou vysvětlila 6,5% variability dat ($F= 2,519$; $p= 0,03$). Samostatné hnojení s přítomností *R. minor* jako kovariátou sice vysvětlilo 4,5% variability dat, průkaznost ale nebyla potvrzena ($F= 1,757$; $p= 0,078$). V přítomnosti poloparazita byly podpořeny druhy *Trifolium pratense*, *Campanula patula*, *Holcus mollis*, *Polygala vulgaris*, *Alchemilla* sp. a *Cerastium holosteoides*. V jeho absenci se lépe dařilo druhům *Veronica arvensis*, *Alopecurus pratensis*, *Agrostis capillaris*, *Lathyrus pratensis*, *Stellaria graminea* a *Centaurea jacea*.

Produkce biomasy jednotlivých funkčních skupin byla ovlivněna hnojením i přítomností *R. minor*. Obě proměnné společně vysvětlily 12,9% variability dat ($F= 6,956$; $p= 0,002$; obr. 6). Přítomnost *R. minor* s hnojením jako kovariátou vysvětlila 4,4% ($F= 4,739$; $p= 0,014$). Hnojení s přítomností *R. minor* jako kovariátou vysvětlilo 8,5% variability dat ($F= 9,174$; $p= 0,002$). Příslušnost čtverců do bloku jsem použil ve všech třech analýzách jako kovariátu. Dle ordinačního diagramu (obr.6) byla nepřítomností *R. minor* podpořena produkce trav. Přítomností poloparazita byla podpořena produkce jak čeledi *Fabaceae* tak i zbytku druhů. Hnojení podpořilo zejména trávy a jistý pozitivní vliv mělo i na ostatní skupiny. Produkce jednotlivých skupin však byla do značné míry tvořena jejich dominantami. *Festuca rubra* tvořila 30,6% produkce trav, *Trifolium pratense* 80,6% produkce čeledi *Fabaceae* a *Plantago lanceolata* 63% produkce zbytku druhů (průměry ze všech čtverců).

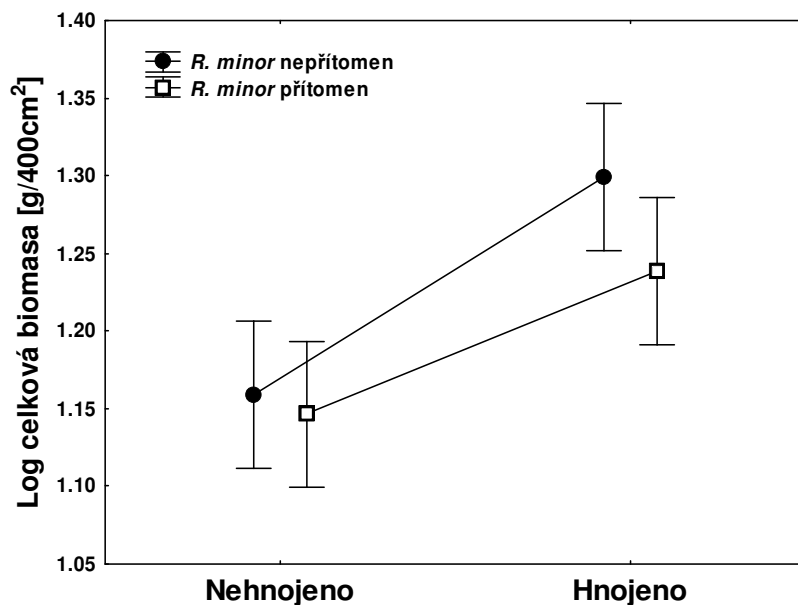
Významnost trendů v produkci biomasy jednotlivých skupin jsem testoval i analýzou variance. Přítomnost *R. minor*, hnojení a příslušnost čtverce do bloku jsem užil jako vysvětlující proměnné. Blok jsem považoval za faktor s náhodným efektem. Použil jsem logaritmickou transformaci. Biomasa trav byla průkazně vyšší v ploškách, kde byl *R. minor* odstraněn, než v ploškách, kde byl přítomen ($F= 6,026$; $p= 0,044$). Hnojení produktivitu trav průkazně zvýšilo ($F= 10,378$; $p= 0,014$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* nebyla průkazná ($F= 0,091$; $p= 0,772$; obr. 7a.). Biomasa čeledi *Fabaceae* měla tendenci být vyšší v přítomnosti *R. minor*. Tato závislost ale nebyla statisticky průkazná ($F= 4,915$; $p= 0,062$). Vliv hnojení byl silně neprůkazný ($F= 1,238$; $p= 0,303$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* taktéž nebyla průkazná ($F= 0,433$; $p= 0,532$; obr. 7b). Zbytek druhů vyprodukoval



Obr. 7 Vliv přítomnosti *R. minor* a hnojení na biomasu funkčních skupin. Data jsem transformoval dekadickým logaritmem. **a) Trávy** produkovaly průkazně víc biomasy v ploškách s odstraněným *R. minor* ($F=6,026$; $p=0,044$) a v hnojených ploškách ($F=10,378$; $p=0,014$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* nebyla průkazná ($F=0,091$; $p=0,772$). **b) Čeleď Fabaceae** měla tendenci produkovat více biomasy v přítomnosti *R. minor*. Tato závislost ale nebyla statisticky průkazná ($F=4,915$; $p=0,062$). Vliv hnojení byl silně neprůkazný ($F=1,238$; $p=0,303$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* taktéž nebyla průkazná ($F=0,433$; $p=0,532$). **c) Zbytek druhů** produkoval průkazně více biomasy v přítomnosti *R. minor* ($F=5,619$; $p=0,049$). Vliv hnojení byl silně neprůkazný ($F=0,002$; $p=0,966$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* taktéž nebyla průkazná ($F=0,995$; $p=0,352$).

průkazně více biomasy v přítomnosti poloparazita ($F=5,619$; $p=0,049$). Vliv hnojení byl silně neprůkazný ($F=0,002$; $p=0,966$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* taktéž nebyla průkazná ($F=0,995$; $p=0,352$; obr 7c).

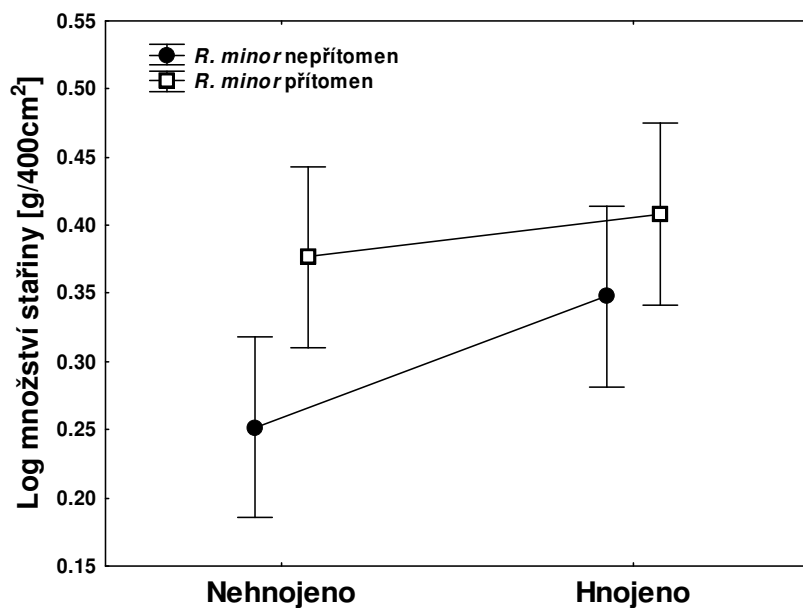
Diverzita zkoumaného společenstva nebyla ani jedním ze zásahů ovlivněna. Analýza variance diverzitních indexů z jednotlivých plošek, opět s vysvětlujícími proměnnými přítomnost *R. minor*, hnojení a blokem (jako faktor s náhodným efektem), nenašla průkazný výsledek. Zásahy neovlivnily ani počet druhů (vliv hnojení – $F=0,302$; $p=0,599$; vliv přítomnosti *R. minor* – $F=0,425$; $p=0,535$; interakce – $F=0,047$; $p=0,835$), ani Shannon-Wienerův index (vliv hnojení – $F=2,370$; $p=0,168$; vliv přítomnosti *R. minor* – $F=0,480$; $p=0,511$; interakce – $F=1,866$; $p=0,214$) ani vyrovnanost (evenness; vliv hnojení – $F=2,755$; $p=0,141$; vliv



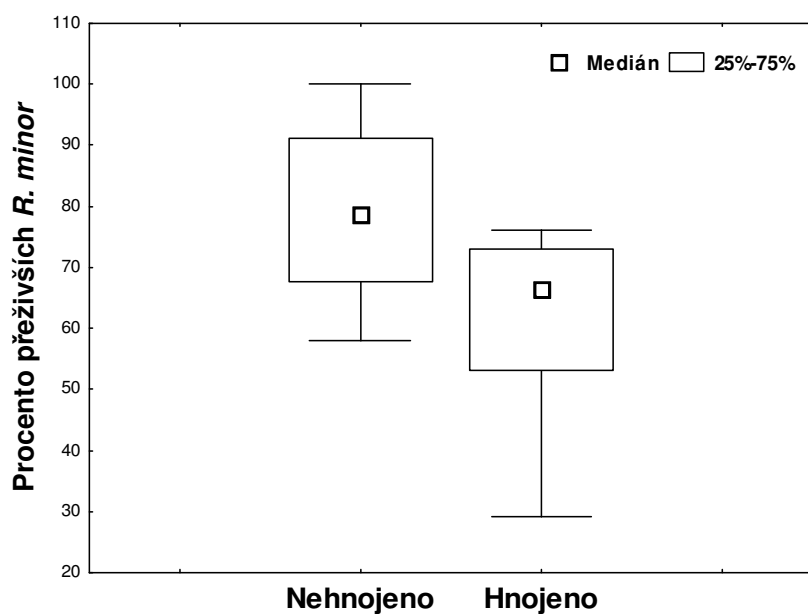
Obr. 8 Vliv *R. minor* a hnojení na celkovou biomasu společenstva. (ANOVA, blok užit jako faktor s náhodným efektem: *R. minor* $F= 3,038$; $p= 0,125$; Hnojení $F= 24,922$; $p= 0,0016$; Interakce $F= 0,777$; $p= 0,407$).

přítomnosti *R. minor* – $F= 0,332$; $p= 0,582$; interakce – $F= 4,177$; $p= 0,080$). Dvoucestná analýza variance diverzitních indexů spočtených na odhadech pokryvností ukázala prakticky stejné výsledky. Opět hnojení a přítomnost *R. minor* neměla vliv ani na počet druhů (vliv hnojení – $F= 3,351$; $p= 0,078$; vliv přítomnosti *R. minor* – $F= 1,757$; $p= 0,196$; interakce – $F= 0,323$; $p= 0,575$), ani na Shannon-Wienerův index (vliv hnojení – $F= 0,238$; $p= 0,629$; vliv přítomnosti *R. minor* – $F= 0,010$; $p= 0,923$; interakce – $F= 0,225$; $p= 0,639$) ani na evenness (vliv hnojení – $F= 1,501$; $p= 0,231$; vliv přítomnosti *R. minor* – $F= 0,159$; $p= 0,693$; interakce – $F= 0,091$; $p= 0,766$).

Analýza variance celkové biomasy společenstva (užita logaritmická transformace) ukázala průkazně vyšší produkci biomasy v hnojených čtvercích ($F= 24,922$; $p= 0,0016$). Přítomnost *R. minor* statisticky významně celkovou biomasu neovlivnila ($F= 3,038$; $p= 0,125$). Interakce hnojení a přítomnosti *R. minor* průkazná nebyla ($F= 0,777$; $p= 0,407$; obr. 8). Blok jsem opět užil jako faktor s náhodným efektem. Obdobným modelem analýzy variance jsem vysvětloval i množství sařiny v ploškách. To bylo průkazně vyšší jak v ploškách s *R. minor* ($F= 8,739$; $p= 0,021$) tak i v ploškách hnojených ($F= 6,58$; $p= 0,037$). Interakce obou faktorů průkazná nebyla ($F= 0,327$; $p= 0,585$; obr. 9).



Obr. 9 Vliv *R. minor* a hnojení na množství sařiny v ploškách. (ANOVA, blok jako faktor s náhodným efektem: přítomnost *R. minor* $F= 8,739$; $p= 0,021$; hnojení $F= 6,58$; $p= 0,037$; interakce $F= 0,327$; $p= 0,585$).



Obr. 10 Vliv hnojení na relativní přežívání *R. minor*, výsledky t-testu. V hnojených čtvercích byl větší relativní úbytek *R. minor* ($t= 2,343$; $p= 0,034$). Analýzu jsem provedl na arcsinově transformovaných datech, do grafu jsou ale vyneseny netransformované hodnoty v procentech.

3.1.2. Vliv na *R. minor* a vnitrodruhové interakce

R. minor byl v nehnojených čtvercích až desátá nejproduktivnější rostlina. Tvořil pouze 2,87% celkové produkce. V hnojených plochách byl jedenáctá nejproduktivnější rostlina. Jeho příspěvek k celkové produkci zde byl 3% a dosáhl 15,2% produkce dominanty (opět *Plantago lanceolata*).

Protože 43% jedinců podrobněji sledovaných v ploškách bylo poškozeno (tj. ze 118 jedinců bylo neporušených 67), nejsou zde porovnávány zásahy a je zde uvedena pouze celková sumarizace měřených charakteristik jedinců *R. minor* ze všech plošek. Použity jsou jen hodnoty z neporušených jedinců. Poškození bylo pravděpodobně způsobeno herbivorií. Smyslem je pouze hrubá charakterizace typu *R. minor* na lokalitě. Populace měla v průměru 9,2 článků; s.d.= 1,1. Jedinci byly vysokí v průměru 21,8cm; s.d.= 5,5. Průměrná délka větví u větvených jedinců byla 8,1 cm; s.d.= 6,34. Průměrný počet interkalárních článků u větvených jedinců byl 1,75; s.d.= 0,96. Průměrný počet větví na větveného jedince byl 2,4; s.d.= 1,0. Počet větvených jedinců byl 10 (14,9%). Jenom 5 jedinců (7,5%) ale mělo kvetoucí větve. Počet květů na větev byl u větvených kvetoucích jedinců v průměru 0,87; s.d.= 0,46. Protože biomasa a počet květů nemusí být u jedinců *R. minor* poškozením ovlivněny (Huhta et al. 2000), jsou dále hodnoceny.

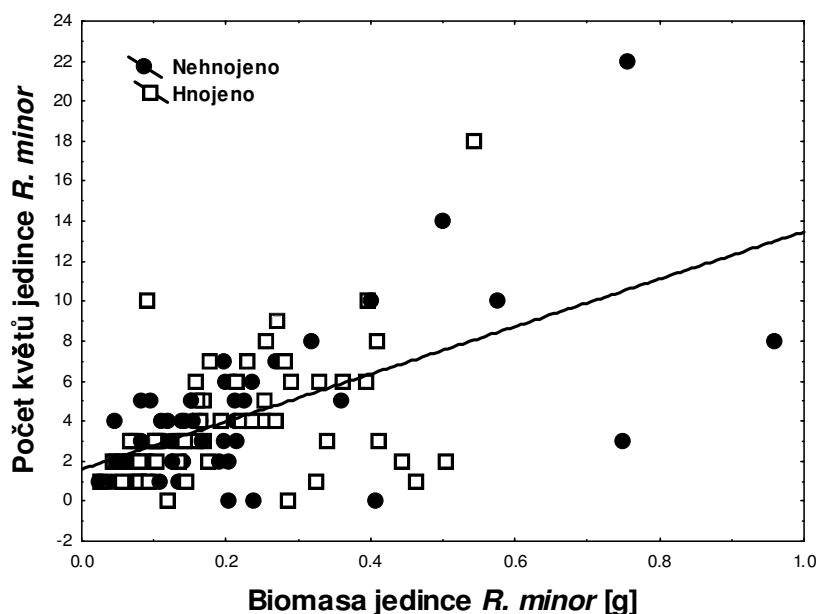
V hnojených a nehnojených čtvercích *R. minor* nevyprodukoval odlišný celkový počet květů (t-test – $t = 0,2273$; $p = 0,823$; tabulka 1) a nebyl rozdílný ani počet květů na jedince (t-test – $t = 0,5431$; $p = 0,596$; tabulka 1) Příklad živin taktéž průkazně neovlivnil celkový počet jedinců poloparazita (t-test – $t = 0,335$; $p = 0,423$; tabulka 1). V nehnojených čtvercích ale *R. minor* průkazně lépe relativně přežíval (t-test – $t = 2,343$; $p = 0,034$; tabulka 1; obr. 10 –

Tabulka 1 Vliv hnojení na různé charakteristiky *R. minor* – výsledky t-testů. Jedná se vždy o hodnoty získané z celého čtverce, pouze data o celkové biomase jsou součtem tří plošek každého čtverce.

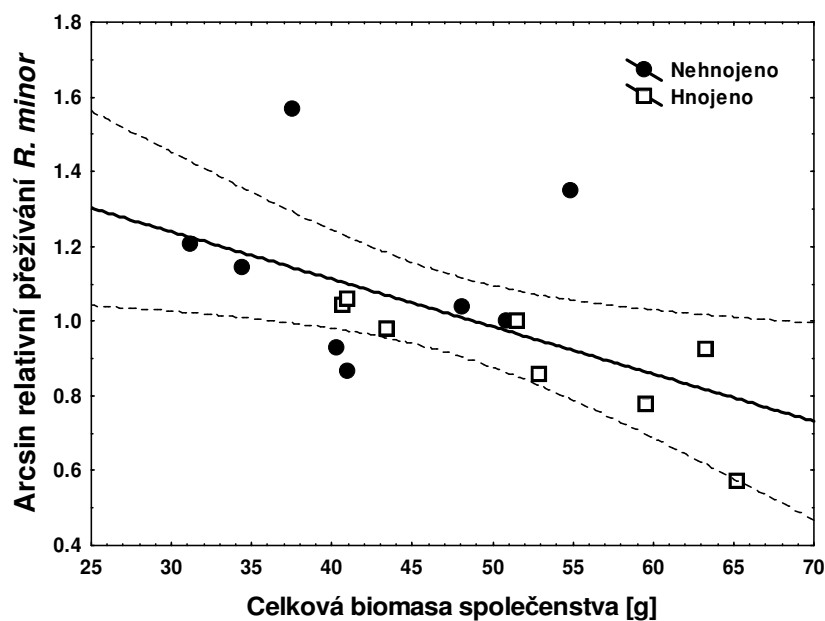
	Průměr hnojeno	s.d. hnojeno	Průměr nehnojeno	s.d. nehnojeno	t	p
Arcsin relativní přežívání	0,903	0,233	1,139	0,164	2,343	0,034
Počet adultních jedinců	63,25	40,1	69,1	29,2	0,335	0,423
Počet květů na jedince	3,699	0,746	3,965	1,166	0,543	0,596
Celkový počet květů	234,3	149,3	247,0	53,8	0,227	0,823
Biomasa jedince [g]	0,256	0,128	0,200	0,105	0,951	0,358
Celková biomasa [g/1200cm ²]	1,616	1,174	1,247	0,952	0,691	0,501

arcsinově transformováno). Biomasa *R. minor*, ať už celková (t-test – $t = -0,6909$; $p = 0,501$; tabulka 1), nebo přepočtená na jedince (t-test – $t = -0,9508$; $p = 0,358$; tabulka 1) se mezi hnojenými a nehnojenými čtverci nelišila. Počet květů *R. minor* byl korelován s jeho biomasou (regrese – $R = 0,763$; $F = 852,13$; $P < 10^{-6}$; obr. 11).

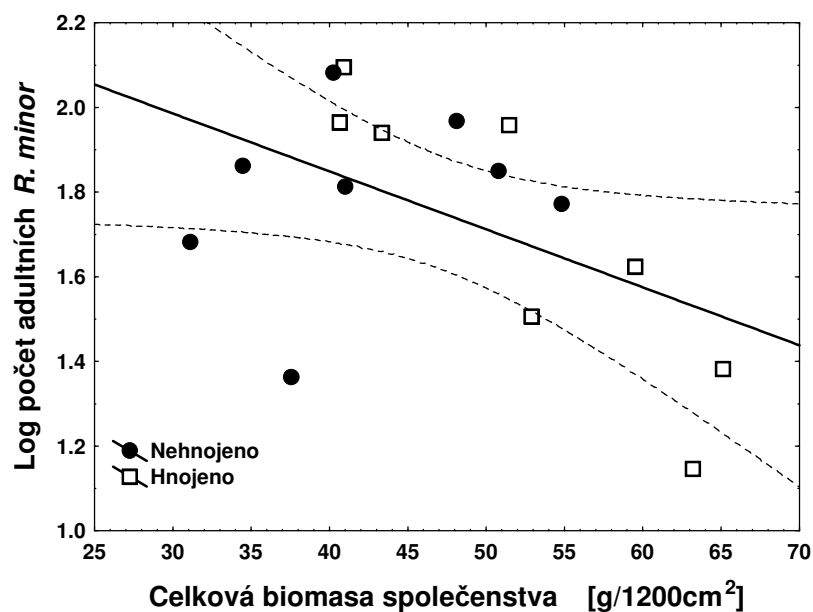
Relativní přežívání jedinců *R. minor* bylo negativně korelované s množstvím biomasy společenstva na konci pokusu (regrese – $R = 0,561$; $F = 6,437$; $p = 0,024$; obr 12). Když jsem použil obecný lineární model, kde jsem k množství celkové biomasy společenstva přidal jako další vysvětlující proměnnou hnojení, nebyl parciální efekt žádného z faktorů statisticky průkazný (vliv hnojení – $F = 0,442$; $p = 0,519$; vliv biomasy – $F = 1,918$; $p = 0,191$; interakce – $F = 0,917$; $p = 0,357$). Vzhledem k tomu, že odděleně obě proměnné vliv mají (marginální efekty průkazné jsou), lze tento výsledek interpretovat tak, že vliv hnojení a biomasa společenstva jsou korelované veličiny (biomasa je vyšší v hnojených plochách), a proto nelze jejich vliv na relativní přežívání odlišit. Pravděpodobně je pro přežívání semenáčků důležitější množství biomasy okolní vegetace než množství živin v půdě. S množstvím biomasy společenstva pak byl negativně korelován i logaritmicke transformovaný celkový počet jedinců ve čtverci (regrese – $R = 0,50$; $F = 4,669$; $p = 0,048$; obr. 13) Biomasa společenstva neměla ale vliv ani na počet květů na jedince (regrese – $R = 0,153$; $F = 0,335$; $p = 0,57$) ani na biomasu průměrného jedince (regrese – $R = 0,442$; $F = 3,399$; $p = 0,087$). Není tedy překvapivé, že celkový počet květů ve čtverci byl s biomasou negativně korelován (regrese – $R = 0,578$; $F = 7,026$; $p = 0,019$; obr. 14 – logaritmicke transformováno).



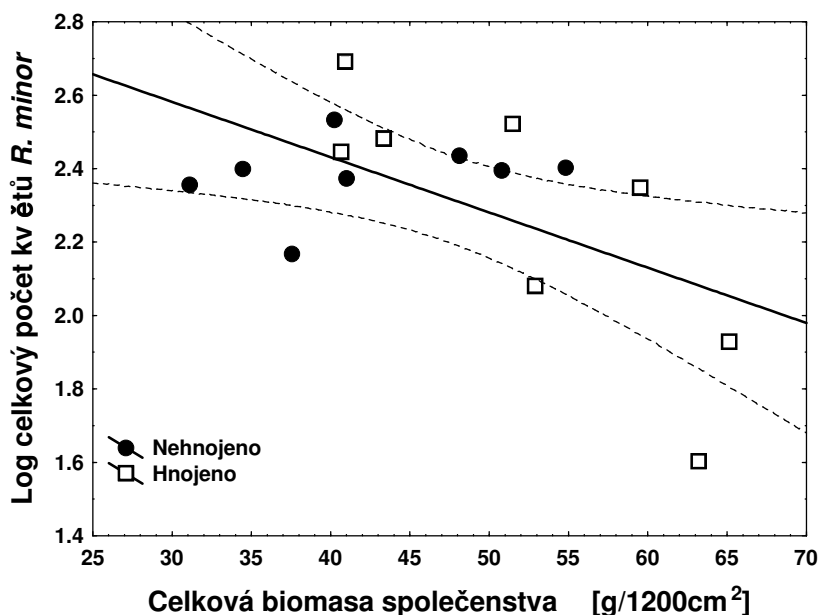
Obr. 11 Korelace počtu květů jedince *R. minor* a jeho biomasy (regrese – $R = 0,566$; $F = 51,95$; $P < 10^{-6}$)



Obr. 12 Korelace celkové biomasy a procenta přeživších semenáčků *R. minor*. V produktivnějších čtvrcích bylo přežívání semenáčků menší (regrese – $R=0,561$; $F=6,437$; $p=0,024$). Jako odhad biomasy čtverce sloužil součet biomasy všech tří plošek. Na relativní přežívání poloparazita jsem použil arcsinovou transformaci.



Obr. 13 Počet adultních jedinců ve čtvrci byl negativně korelován s odhadem biomasy ve čtvrci (regrese – $R=0,50$; $F=4,669$; $p=0,048$). Počet jedinců byl logaritmičsky transformován.



Obr. 14 Celkový počet květů ve čtverci je negativně korelován s odhadem biomasy čtverce (regrese – $R= 0,578$; $F= 7,026$; $p= 0,019$). Celkový počet květů byl logaritmičticky transformován.

Relativní přežívání *R. minor* bylo negativně korelováno s densitou jeho populace, avšak pouze v nehnojených čtvercích. Relativní přežívání jsem vysvětloval hnojením a počtem *R. minor* ve čtverci za použití obecného lineárního modelu. Vliv hnojení byl po odstranění variability způsobené densitou semenáčků vysoce průkazný ($F= 19,699$; $p= 0,0008$). Samotný vliv denzity ale nebyl ani po odfiltrování vlivu hnojení průkazný ($F= 1,536$; $p= 0,239$). Průkazná byla až interakce těchto dvou proměnných ($F= 11,802$; $p= 0,0049$; obr. 15). Korelace přežívání poloparazita s densitou semenáčků na jaře byla průkazná pouze v nehnojených čtvercích (regrese – $R= 0,830$; $F= 13,326$; $p= 0,011$). Přežívání *R. minor* bylo menší ve čtvercích s vyšším počtem semenáčků. V hnojených čtvercích průkazný trend nebyl (regrese – $R= 0,501$; $F= 2,013$; $p= 0,206$).

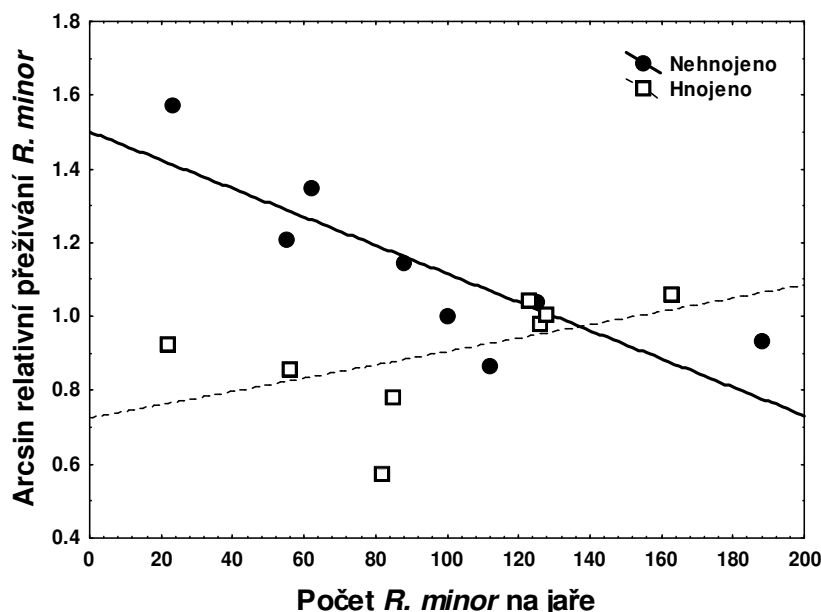
Průměrný počet květů na jedince *R. minor* byl taktéž negativně korelován s densitou jeho výskytu a opět pouze v nehnojených čtvercích. Průměrný počet květů na jedince byl v obecném lineárním modelu vysvětlován hnojením a počtem jedinců ve čtverci. V hnojených čtvercích byl počet květů na jedince *R. minor* po odstranění variability způsobené densitou signifikantně nižší ($F= 7,906$; $p= 0,0157$; obr. 16a). Densita semenáčků měla taktéž průkazný vliv ($F= 4,746$; $p= 0,050$). Nicméně vliv denzity nebyl na obou hladinách živin stejný. Interakce hnojení a denzity byla průkazná ($F= 7,884$; $p= 0,0158$; obr 16b). Větší denzita průkazně snižovala počet květů jedince *R. minor* pouze v nehnojených čtvercích (regrese –

Tabulka 2 Prostorové rozmístění *R. minor* ve čtvercích. Porovnání Lloydova indexu proti hodnotě 1 – výsledky nepárového t-testu. Na jaře i v létě byl Lloydův index větší jedné, což značí shlukovité rozmístění jak semenáčků tak adultních jedinců. Index byl taktéž v obou obdobích přibližně stejný. Jak ukázal párový t-test, kde spolu byly porovnávány pro daný čtverec hodnoty Lloydova indexu z obou období.

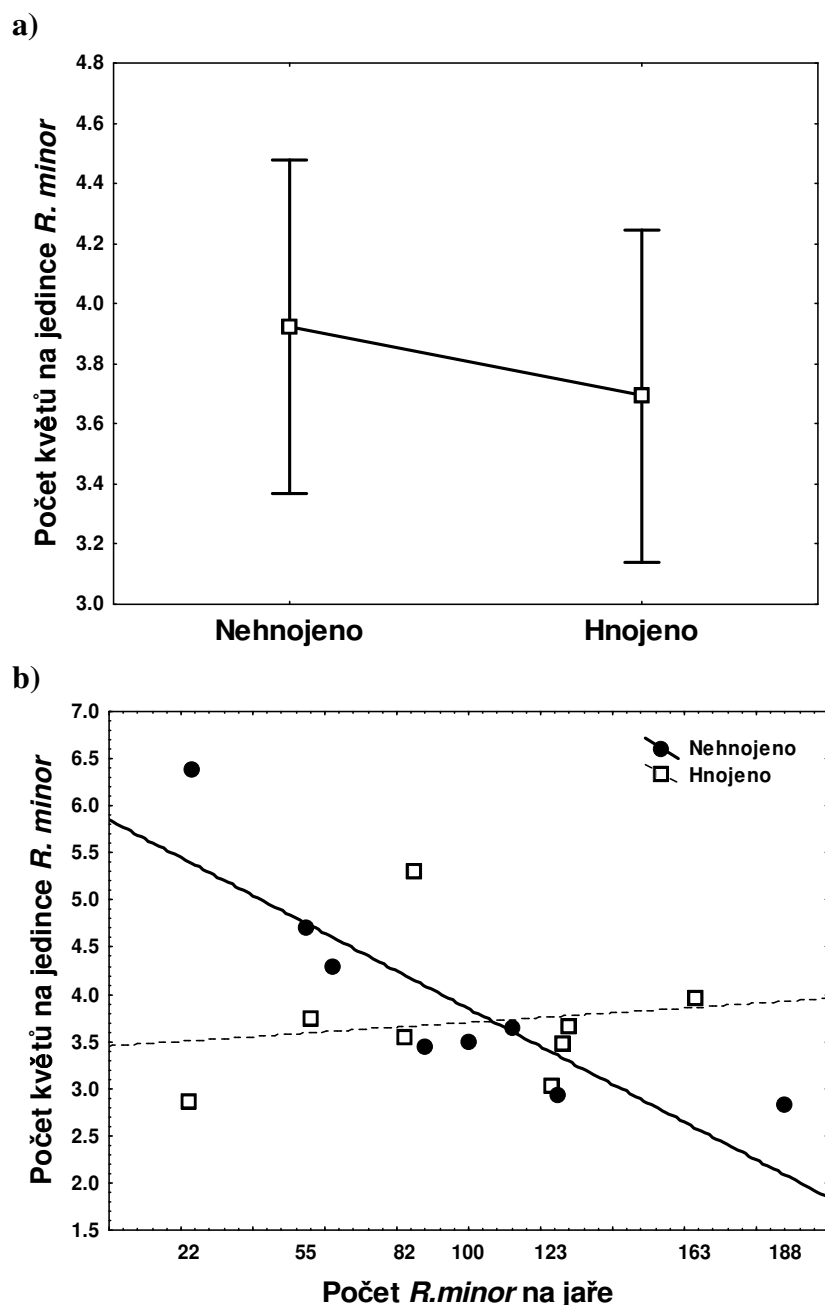
	průměr	s.d.	t	p
Lloydův index na jaře	1,280	0,260	4,325	0,00015
Lloydův index v létě	1,281	0,370	3,027	0,0050
Porovnání jaro x léto	-	-	0,00488	0,996

$R= 0,863$; $F= 17,966$; $p= 0,0054$), zatímco v hnojených čtvercích nebyl vliv denzity průkazný (regrese – $R= 0,154$; $F= 0,146$; $p= 0,715$). Obdobný test na průměrné biomase jedince *R. minor* ale neukázal žádný statisticky významný výsledek (vliv hnojení – $F= 1,092$; $p= 0,317$; vliv denzity – $F= 0,498$; $p= 0,494$; interakce – $F= 0,917$; $p= 0,357$).

Jak semenáčky tak i adultní *R. minor* se vyskytovaly shlukovitě. Hodnoty Lloydova indexu byly porovnávány t-testem s hodnotou 1 a jak u semenáčků (t-test – $t= 4,3245$; $p= 0,00015$; tabulka 2) tak i u adultních jedinců (t-test – $t= 3,0271$; $p= 0,0050$; tabulka 2) byly průkazně vyšší. Párový t-test ukázal, že v obou dvou obdobích byl Lloydův index prakticky stejný (t-test – $N= 16$; $t= 0,00488$; $p= 0,996$; tabulka 2).



Obr. 15 Vliv hnojení a denzity semenáčků (počet ve čtverci) na jejich relativní přežívání. Výsledky obecného lineárního modelu. Vliv hnojení byl po odstranění variability způsobené denzitou semenáčků vysoce průkazný ($F= 19,699$; $p= 0,0008$). Samotný vliv denzity ale nebyl ani po odfiltrování vlivu hnojení průkazný ($F= 1,536$; $p= 0,239$). Průkazná byla až interakce těchto dvou proměnných ($F= 11,802$; $p= 0,0049$). Mezi relativním přežíváním *R. minor* a denzitou semenáčků na jaře byla totiž statisticky významná závislost pouze v nehnojených čtvercích (regrese – $R= 0,830$; $F= 13,326$; $p= 0,011$ – plná čára). Přežívání *R. minor* bylo menší ve čtvercích s vyšším počtem semenáčků. V hnojených čtvercích trend nebyl (regrese – $R= 0,501$; $F= 2,013$; $p= 0,206$ – přerušovaná čára). Na data o relativním přežívání jsem použil arcsinovou transformaci. Na jaře znamená 21. 4. 2005.



Obr. 16 Vliv hnojení a denzity semenáčků na průměrný počet květů jedinců *R. minor*. Výsledky obecného lineárního modelu. **a) V hnojených čtvercích** byl počet květů na jedince *R. minor* po odstranění variability způsobené denzitou signifikantně nižší ($F= 7,906$; $p= 0,0157$). **b) Denzita semenáčků** měla taktéž průkazný vliv ($F= 4,746$; $p=0,050$). Nicméně vliv denzity nebyl na obou hladinách živin stejný. Interakce hnojení a denzity byla průkazná ($F= 7,884$; $p= 0,0158$). Větší denzita průkazně snižovala počet květů jedince *R. minor* pouze v nehnojených čtvercích (regrese – $R= 0,863$; $F= 17,966$; $p= 0,0054$ – plná čára). Zatímco v hnojených čtvercích nebyl vliv denzity průkazný (regrese – $R= 0,154$; $F= 0,146$; $p= 0,715$ – přerušovaná čára). Na jaře znamená 21. 4. 2005.

3.2. Pokus 2

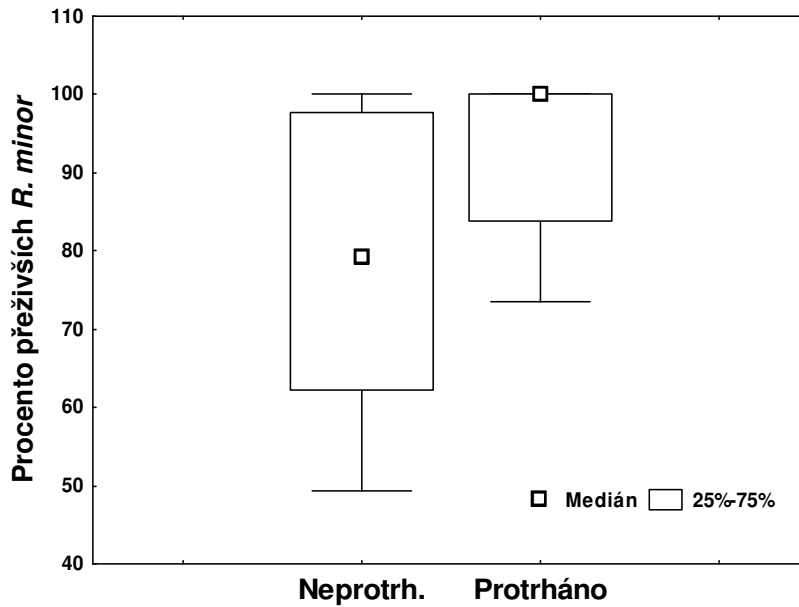
V ploškách s uměle sníženou denzitou bylo relativní přežívání signifikantně vyšší než v bezzásahové kontrole (t-test – $t=2,346$; $p=0,028$; tabulka 3; obr. 17). Jak jsem předpokládal, v kontrole byl vyšší celkový počet květů poloparazita (t-test – $t=2,733$; $p=0,012$; tabulka 3) i celková biomasa *R. minor* (t-test – $t=2,854$; $p=0,009$; tabulka 3). Počet květů průměrného jedince (t-test – $t=1,140$; $p=0,267$; tabulka 3) a biomasa průměrného jedince se průkazně nelišila (t-test – $t=1,142$; $p=0,266$; tabulka 3).

Relativní přežívání poloparazita bylo negativně korelováno s denzitou jeho výskytu na jaře (exponenciální regrese $R=0,78$; $F=33,34$; $p=0,000008$; obr. 18). S počtem semenáčků v plošce byl negativně korelován i počet květů na jedince (exponenciální regrese – $R=0,67$; $F=18,03$; $p=0,0003$; obr. 19) a biomasa průměrného jedince (exponenciální regrese – $R=0,73$; $F=25,33$; $p=0,00005$; obr. 20). Ve všech těchto analýzách jsem použil exponenciální závislost. Nerozlišoval jsem jestli byla ploška protrhána či nikoliv. Počet květů *R. minor* byl korelován s jeho biomasou (nelineární regrese – $R=0,763$; $F=852,13$; $P<10^{-6}$; obr. 21).

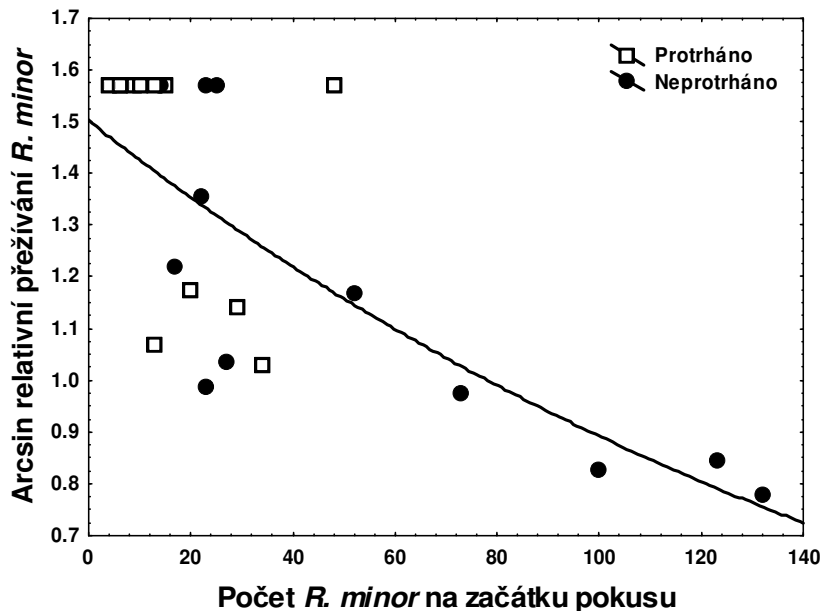
Vliv druhového složení na *R. minor* nebyl signifikantní. Reverzní RDA, kde bylo druhové složení vysvětlováno relativním přežíváním, počtem květů na jedince a biomasou průměrného jedince neukázala žádný průkazný výsledek ať jsem použil absolutní či standardizované hodnoty biomasy druhů.

Tabulka 3 Vliv snížení denzity semenáčků *R. minor* na jejich relativní přežívání, celkový počet květů v plošce, počet květů na jedince, celkovou biomasu v plošce a biomasu průměrného jedince. Protrhané a neprotrhané plošky jsem porovnával t-testem. Přežívání je charakterizováno jako arcsin ($\sqrt{\text{podíl přeživších}}$).

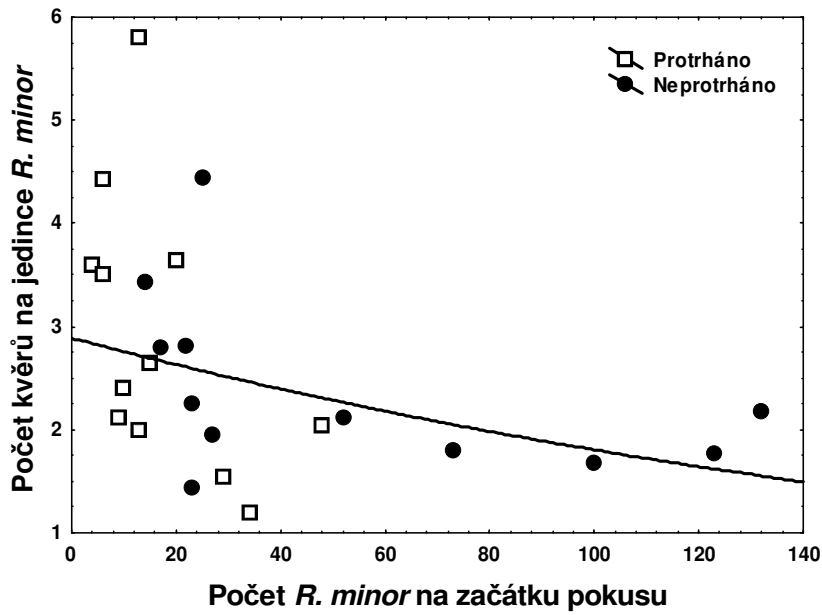
	Průměr protrháno	s.d. protrháno	Průměr neprotrháno	s.d. neprotrháno	t	p
Relativní přežívání	1,415	0,232	1,159	0,299	2,346	0,028
Celkový počet květů	40,8	24,3	76,0	37,4	2,733	0,012
Počet květů na jedince	2,900	1,327	2,390	0,858	1,140	0,267
Celková biomasa	1,756	0,847	2,832	0,994	2,854	0,009
Biomasa průměrného jedince	0,132	0,068	0,104	0,053	1,142	0,266



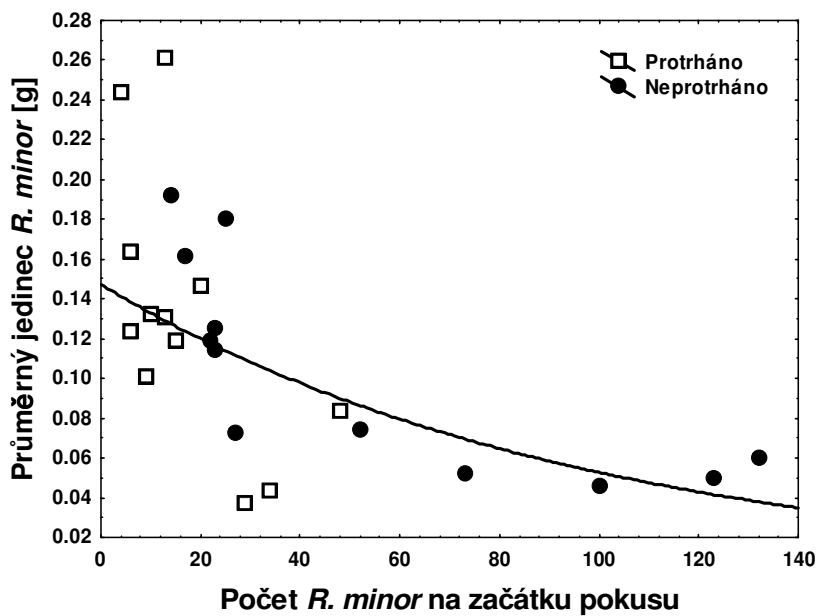
Obr. 17 V protrhaných plochách bylo relativní přežívání jedinců *R. minor* lepší než v neprotrhaných. Výsledky t-testu $t= 2,346$; $p= 0,028$. Analýzu jsem provedl na arcsinově transformovaných datech, do grafu jsou ale vyneseny netransformované hodnoty v procentech.



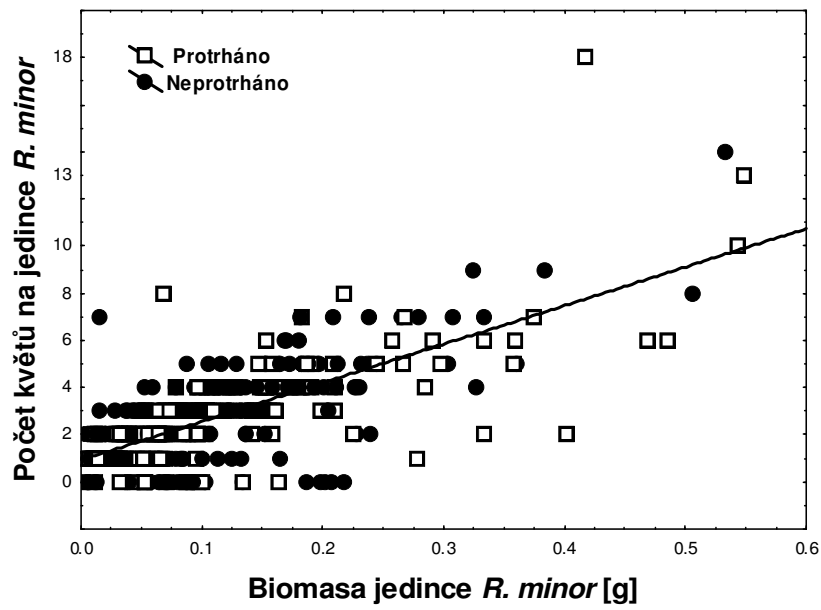
Obr. 18 Relativní přežívání bylo silně závislé na denzitě výskytu *R. minor*. Výsledky exponenciální regrese ($R= 0,78$; $F= 33,34$; $p= 0,000008$). Rovnice závislosti je $y= 1,5.e^{-0,0052.x}$. Koreloval jsem relativní přežívání *R. minor* a počet semenáčků v plošce. Na data jsem použil arcsinovou transformaci.



Obr. 19 Exponenciální závislost průměrného počtu květů jedno jedince *R. minor* na jeho denzitě, tj. početnosti v plošce na začátku pokusu (regrese – $R = 0,67$; $F = 18,03$; $p = 0,0003$). Rovnice závislosti je $y = 2,89 \cdot e^{-0,0047 \cdot x}$.



Obr. 20 Exponenciální regrese průměrné biomasy jedno jedince *R. minor* (průměr všech individuů v plošce) s denzitou jeho výskytu, tj. početností v plošce na začátku pokusu ($R = 0,73$; $F = 25,33$; $p = 0,00005$). Rovnice závislosti je $y = 0,147 \cdot e^{-0,0103 \cdot x}$.



Obr. 21 Korelace počtu květů jedince *R. minor* a jeho biomasy (regrese – $R=0,763$; $F=852,13$; $P<10^{-6}$)

4. Diskuse

I přesto, že *R. minor* k celkové produkci zkoumaného společenstva nepřispívá svou biomasou více než třemi procenty, jeho odstranění mělo na společenstvo výrazný vliv. V poměrně krátkém čase se zvýšila produkce kompetičně zdatných trav (které tvořily 56% produkce zkoumané plochy). A to i přes to, že zde mohl působit vliv předchozí parazitace. Seel & Press (1996) v nádobovém pokusu ukázali, že *Poa alpina* parazitovaná *R. minor* v předešlém roce má stále menší produkci než *Poa alpina*, která nebyla parazitována vůbec. Druhy, které by měly odpovědět na odstranění *R. minor* nejvíce tedy stále ještě mohly být oslabeny předchozí parazitací. V tomto porostu tedy *R. minor* splňoval kriteria umožňující jej označit klíčovým druhem (Menge & Freidenburg 2001).

Odpověď jednotlivých druhů trav byla v mé studii více či méně shodná – buď negativní nebo neutrální. V přítomnosti *R. minor* měl jistou tendenci prospívat lépe pouze *Holcus mollis* a to i přes to, že jako tráva by měl být preferovaným hostitelem. To mohlo být způsobeno tím, že ve společenstvu byl vzácným druhem. Saona (2002) pozorovala, že hostitelé s delšími kořeny mají větší pravděpodobnost být parazitováni. Při větším zastoupení druhu v podzemní biomase se tedy pravděpodobnost parazitace zvyšuje. *Holcus mollis* díky své vzácnosti měl větší šanci parazitaci uniknout. Těžil pak zřejmě ze snížené produkce ostatních trav, což dokládá i to, že se mu zřejmě nejlépe dařilo v nehnojených čtvercích. Na základě obr. 4 a obr. 5 však tyto vztahy nemůžu jednoznačně potvrdit. Výsledek je proto třeba brát spíše jako hypotézu.

Celková produkce nebyla přítomností *R. minor* ovlivněna, měla ale tendenci být v přítomnosti poloparazita spíše nižší. Mizianty (1975), Pywell et al. (2004) a Davies et al. (1997) sice pozorovali nižší celkovou produkci v přítomnosti či při vyšší denzitě poloparazita rodu *Rhinanthus* (*R. angustifolius*, *R. minor* a *R. alectorolophus*), ale tento jev byl přičítán zejména nižší produkci trav. Produkce nepreferovaných hostitelů, zejména dusík nefixujících dvouděložných, nebyla buď v absolutní hodnotě parazitací ovlivněna, nebo byla vyšší, ale ne natolik, aby byla zásadně ovlivněna celková produkce. V mém případě funkční skupina, považovaná za nepreferované hostitele („zbytek druhů“ – z 99% tvořena dusík nefixujícími dvouděložnými), vyprodukovala v přítomnosti poloparazita více biomasy. V jeho nepřítomnosti byla potlačena travami. Tento jev pak stačil na to, aby vliv poloparazita na celkovou biomasu nebyl ve variabilitě společenstva patrný. Pod vlivem parazitace je ale

možný i ústup dusík nefixujících dvouděložných (ter Borg & Bastiaans 1973). Ostatně je to velmi široká skupina zahrnující značné množství druhů a není divu, že odpověď na parazitaci není na různých místech Evropy vždy stejná. V obecném trendu však v přítomnosti poloparazita rodu *Rhinanthus* spíše prospívá (Amelot et al. 2005).

Nutno dodat, že většina (63%) produkce skupiny považované za nepreferované hostitele byla v mém případě tvořena jediným druhem *Plantago lanceolata*. Tento druh je proti parazitaci *R. minor* značně odolný. Bylo pozorováno, že *R. minor* parazitující *Plantago lanceolata* není odlišný od *R. minor* bez hostitele. Přitom spojení haustorii bylo prokázáno. Buňky *Plantago lanceolata* totiž podobně jako buňky *Ranunculus acris* v okolí haustoria odumírají a znemožňují tak efektivní parazitaci (Westbury 2004, Cameron et al. 2005). Vzhledem k tomu, že se *R. minor* s *Plantago lanceolata* hojně vyskytují společně (Westbury 2004, Gibson & Watkinson 1989 a viz příloha str. 50), jedná se zřejmě o evoluční přizpůsobení na parazitaci, která daný druh v přítomnosti *R. minor* zvýhodňuje. Řada dusík nefixujících dvouděložných druhů ale z přítomnosti *R. minor* neprofitovala (viz obr. 3, obr. 4 a obr. 5). Odpověď druhů uvnitř funkční skupiny proto nebyla jednotná. Obecný trend byl pravděpodobně určen zejména dominantou funkční skupiny, tedy *Plantago lanceolata*.

Zajímavé je i to, že nejen nepreferovaní hostitelé těžili z přítomnosti *R. minor*. Podobný trend byl patrný i u čeledi *Fabaceae*, ačkoli statisticky jen marginálně průkazně. Parazitace byla pravděpodobně méně zásadní než kompetice trav. Důležitá je ale skutečnost, že většinu produkce (80%) tvořil druh *Trifolium pratense*. Z obrázků 4 a 5 je patrné, že *Trifolium pratense* byl v přítomnosti *R. minor* ve společenstvu více zastoupen. Jak pozoroval Rabotnov (1959), dosetí *R. angustifolius* na aluviální louku potlačilo většinu druhů čeledi *Fabaceae*, ale druh *Trifolium pratense* byl podpořen. Není tedy pravděpodobně na parazitaci natolik citlivý jako jiné druhy této čeledi. Nádobové experimenty sice ukazují více či méně shodně větší nevýhodu z parazitace u *Fabaceae* než u trav a zejména než u ostatních dvouděložných (viz např. Gibson & Watkinson 1991, Cameron et al. 2005, Seel & Press 1993). Velmi málo studií však pracovalo se širším spektrem druhů a chybí tedy širší porovnání preferencí poloparazita v rámci jednotlivých čeledí. Různé druhy jedné čeledi se mohou v odpovědi na parazitaci značně lišit (Matthies 2004). V mnohých terénních studiích, podobně jako v mé, byla vyšší produkce *Fabaceae* v přítomnosti rodu *Rhinanthus* taktéž pozorována, ale jen výjimečně staticky průkazná (Cameron et al. 2005). Vliv poloparazita na čeleď *Fabaceae* tedy není v reálném společenstvu jednoznačně negativní a může být za určitých okolností

i pozitivní. Záleží na konkrétních druzích obsažených ve společenstvu. Častěji je však negativní (Amelot et al. 2005).

Mnohorozměrná analýza (obr. 6) ukazuje na vyšší hladině živin jistý trend k vyšší produkci všech tří funkčních skupin. Jednorozměrné analýzy ale ukázaly, že vliv hnojení je průkazný pouze u trav. Zvyšování produkce trav přidávkem živin je v zemědělské praxi dobře známý jev a je to hlavní důvod proč se louky hnojí (viz např. Háková et al. 2004). Vliv *R. minor* na rostlinné společenstvo je tedy do značné míry protichůdný přidávku živin, což poměrně dobře dokumentuje i obr. 6. Přítomnost poloparazita měla na proporcionální zastoupení druhů větší vliv než hnojení. Z toho lze usuzovat, že vliv poloparazita je více druhově selektivní. I když v základních rysech jsou oba zásahy protichůdné, nelze očekávat, že poloparazit působí stejně jako by působilo teoretické snížení živin. Tohoto efektu *R. minor* se dá využít při obnově druhově bohatých lučních porostů. Vliv *R. minor* může být vhodným protikladem hnojení, zejména díky jeho vlivu na trávy. A právě konkurenčně silné trávy jsou velmi důležitým faktorem způsobujícím pokles diverzity v eutrofizovaných loukách (Walker et al. 2004).

Přestože bylo druhové složení společenstva ovlivněno, jeho diverzita ovlivněna nebyla. Díky poměrně krátkému trvání pokusu a rozměrům zkoumané plochy, nelze očekávat, že by se změnil počet druhů. Jistá šance na změnu vyrovnanosti jejich zastoupení zde však byla. Zdá se, že zásahy pouze způsobily směnu dominantních druhů. Poměrně rychlou změnu diverzity po odstranění či dosetí poloparazita rodu *Rhinanthus* ale zaznamenal např. Gibson & Watkinson (1992). Ve třech místech na písčinych dunách Velké Británie Shannon-Wienerův index vzrostl, v jednom poklesl. Rozdíl byl pravděpodobně způsoben druhovým složením vegetace.

Pozorovaný vliv *R. minor* na stařinu je neočekávaný výsledek. Větší množství stařiny v přítomnosti *R. minor* mohlo být dáno tím, že *R. minor* přijímá haustoriem z hostitele spolu s živinami nezanedbatelné množství vody. Fresco (1980) pozoroval, že hostitelé vadnou dřív než *R. angustifolius*. V situacích, kdy většina lučních druhů uzavírá průduchy, aby se bránila vyschnutí, *R. minor* průduchy nezavírá a těží z toho, že má větší transpiraci než hostitelé a snadněji odsává z hostitele vodu a v ní rozpuštěné živiny (Phoenix & Press 2005, Westbury 2004). Redukce biomasy hostitelů tak může být zvýrazněna nedostatkem vody. Tento efekt nádobové pokusy, kde je voda nebývá limitující, mohly jen stěží zachytit. Větší množství stařiny však lze vysvětlit i větším celkovým oslabením hostitelů v přítomnosti poloparazita. Více stařiny v hnojených ploškách se dá vysvětlit tím, že pocházela z většího množství

biomasy. Stařina může bránit uchytávání semenáčků (Špačková et al. 1998), což může mít na obnovu druhově bohatých luk negativní dopad. Tyto louky však bývají pravidelně koseny a stařina je z porostu odstraňována. Negativní vliv by proto neměl být zásadní.

Hnojení negativně ovlivnilo přežívání semenáčků *R. minor*. Působilo zřejmě na mortalitu semenáčků hlavně přes zvýšenou produkci vegetace. V produktivnějších čtvrcích pak byl nižší i celkový počet adultních jedinců *R. minor*. V zapojenější vegetaci na vyšší hladině živin pozorovali větší mortalitu semenáčků i van Hulst et al (1987) a de Hullu (1985). Celkový počet květů se sice mezi hnojenými a nehnojenými čtvrci nelišil, ale s rostoucí produktivitou klesal. To bylo způsobeno jednak menším počtem květů na jedince v hnojených čtvrcích, ale zejména nižším počtem jedinců při vyšší produktivitě. I když hnojení zvýšilo produkci, přímý test neukázal rozdíl mezi hnojenými a nehnojenými čtvrci zřejmě kvůli značné variabilitě jak u odhadu biomasy společenstva (jenž na jedince *R. minor* hlavně působila) tak u celkového počtu květů ve čtvrci. V mé studii tedy nebylo na vyšší hladině živin (a tím i v hustším porostu) více květů na jedince jak to pozorovali van Hulst et al (1987) a de Hullu (1985). Negativní vliv na mortalitu semenáčků proto nemohl být kompenzován produktivnějšími jedinci a lze proto očekávat v důsledku hnojení pokles hustoty populace.

Amelot et al. (2005) v meta-analýze dosavadních studií vlivu parazitace rodem *Rhinanthus* na společenstvo našli pozitivní závislost mezi produktivitou společenstva a množstvím biomasy, které *Rhinanthus* dokáže zredukovat. Na základě nádobových experimentů je ale při větší produkci možné očekávat menší redukci biomasy kvůli menšímu vlivu poloparazita na své hostitele (Matthies 1995, Davies & Graves 2000, Gibson & Watkinson 1991, Matthies & Egli 1999). Na základě mých výsledků bych na to usuzoval kvůli horšímu přežívání semenáčků. Rozpor s Amelot et al. (2005) je pravděpodobně dán tím, že studie použité v meta-analýze porovnávají místa, kde se poloparazit potencionálně může vyskytovat s přibližně stejnou mortalitou semenáčků a se stejným fitness i v místech, kde byl odstraněn popřípadě nebyl vyset. Můžeme spekulovat, že kdyby se zkoumal větší gradient produktivity v jedné studii, pravděpodobně by se mezi produkcí společenstva a množstvím biomasy zredukované parazitací našla unimodální závislost.

Mé výsledky ale nepotvrzují teorii, že by poloparazit ovlivňoval společenstvo na různých hladinách živin různě. Žádná interakce obou zásahů nebyla průkazná. Tuto skutečnost ale nelze brát jako důkaz toho, že vliv parazitace není úživností prostředí ovlivněn. Na studované ploše může ještě přetrvávat stále velké množství živin z minulého zemědělského

obhospodařování a další přídavek živin proto už není z tohoto hlediska významný. Odpověď společenstva taktéž mohla být zpomalena i předchozí parazitací (viz Seel & Press 1996).

Přežívání semenáčků *R. minor*, stejně jako počet květů na adultního jedince, bylo negativně korelováno s denzitou populace. Negativní závislost jsem zaznamenal jak v poměrně malých ploškách, kde silně dominoval (pokus 2), tak i ve větším měřítku (pokus 1). Jedinci *R. minor* si mezi sebou konkurovaly. Mezi hladinami živin však byl rozdíl. Na vyšší hladině živin, kde byla vegetace zapojenější, se mohla projevit výhoda z většího potlačení hostitelů při větší denzitě *R. minor*. Při větší koncentraci jedinců *R. minor* na jednom místě je produkce společenstva nižší (Pywell et al. 2004, Davies et al. 1997). Více jedinců *R. minor* si proto snáze vytvoří prostor v kompetici o světlo. Další možnost je, že poloparaziti nebyli limitováni světlem ale živinami. Dá se předpokládat, že poloparaziti přijímali v hnojených čtvercích z hostitelů více živin, což při jejich nedostatku umožní koexistenci více jedinců parazitující stejné hostitele. Rozlišit tyto dva efekty nemohu. Je dokonce možné, že výsledná situace byla dána kombinací obou. Pozitivní interakci mezi jedinci *R. minor* jsem nezaznamenal. To mohlo být ale dáno tím, že jsem sledoval místa příliš s velkou denzitou jeho jedinců.

I když bylo poškozeno poměrně velké procento jedinců *R. minor* (nejspíše herbivorí), neznamená to nutně, že by byl významně snížen počet jejich květů či produkce biomasy. Huhta et al. (2000) pozorovali v lučních porostech Finska, že jedinci *R. minor* jimž bylo odstraněno horních 10% délky lodyhy na začátku července, nebyli na konci vegetačního období odlišní od nepoškozených jedinců jak v počtu květů tak v produkci biomasy. Ztrátu vrcholu nahrazovali větvemi. Poškození bylo patrné až po odstranění 50% délky rostliny. Herbivorie je navíc přirozený vliv patřící k dynamice společenstva. Nedomnívám se proto, že by mé výsledky byly nějak významně zkresleny.

Tvar nelineární závislosti denzity populace *R. minor* a biomasy jeho jedinců v pokusu 2 ukazuje, že do určité hustoty jedinců (přibližně 40 jedinců na 400cm²) příspěvek k celkové produkci druhu každého přeživšího jedince prudce klesá. Od vyšších hustot je pokles podstatně pozvolnější. Jedinci *R. minor* se zde pravděpodobně blížily minimální možné velikosti, při které jsou ještě životaschopní. Pokud se zvyšujícím počtem jedinců v plošce klesá velikost jedinců a jejich životaschopnost je limitována velikostí, je zřejmé, že existuje určitý maximální práh celkové produkce poloparazita v plošce. V některých mnou zkoumaných ploškách se k ní celková biomasa *R. minor* pravděpodobně blížila. Maximální celková produkce sušiny *R. minor* v plošce byla 4,5g (což odpovídá 112,5 g/m²). Pokus 2

taktéž ukazuje, že počet květů může vyjádřit odpověď *R. minor* obdobně jako jeho biomasa. V pokusu 1 jsou rozdíly ve výsledcích mezi biomasou a počtem květů dány tím, že květy byly počítány v celém čtverci, kdežto biomasa byla odebírána pouze ze tří plošek čtverce.

Semenáčky *R. minor* rostou shlukovitě a mohou lokálně dosahovat, jak již bylo zmiňováno, značné denzity výskytu. Rekordní počet v plošce 20cm x 20cm byl 132 jedinců. Na konci pokusu zde po samozředění zůstalo 65 jedinců. Shlukovitě rostly i adultní jedinci. Samozředění nebylo natolik významné, aby se rozmístnění posunulo k pravidelnému. Důvody proč jedinci *R. minor* rostou shlukovitě mohou být různé. Jejich semena se šíří jen na poměrně malé vzdálenosti. Nejvíce jich spadne v blízkosti mateřské rostliny (Bullock et al. 2003, Coulson et al 2001). Semenáčky mohou taktéž sledovat rozmístnění, které měli jedinci poloparazita v předchozím roce. Vegetace v místech, kde se před rokem vyskytoval shluk jedinců poloparazita, může být oslabena (viz Seel & Press 1996) a je zde proto méně zapojená. Na produktivnějších stanovištích (jako je to mnou studované) tedy může historie prostorového rozmístnění parazitace ovlivnit přežívání semenáčků. Na málo produktivních místech však předchozí parazitace může být nevýhodou. Shlukovitý výskyt *R. angustifolius*, ale v podstatně větším měřítku (řádově m²) pozorovali i de Hullu et al. (1985). Ti sledovali v Nizozemí sukcesi travních porostů po zavedení extenzivního hospodářství. Přibližně od šestého roku sukcese se pokryvnost *R. angustifolius* v mnoha případech značně zvýšila (z méně než 1% na 20% – 28%) a druh vytvořil několik m² velké shluky. Obdobné shluky je možné na loukách s výskytem *R. minor* často pozorovat. V jednom takovém shluku je umístěn pokus 1. Přibližně od dvanáctého roku po zavedení extenzivního managementu zaznamenali pokles pokryvnosti *R. angustifolius*. Byla zde již ale větší pokryvnost a vyšší počet dvouděložných druhů. Má pokusná plocha je taktéž poznamenána minulým intenzivním obhospodařováním a je možné, že zde probíhá obdobný vývoj.

5. Závěr

Mé výsledky ve shodě s ostatními studiemi ukazují, že nejzásadnější vliv, který *Rhinanthus minor* na složení a produktivitu společenstvo má, je potlačení konkurenčně zdatných trav. Vliv na ostatní druhy je pak ve většině případů spíše nepřímý. Rozdíl ve vlivu poloparazita mezi hladinami živin nebyl pozorován. Schopnost potlačit trávy je do značné míry protichůdná efektu velkého množství živin v půdě, který je naopak podporuje. Trávy tak působí značný pokles druhové bohatosti a brání při její obnově. *R. minor* (a pravděpodobně i jiné druhy rodu) se dá proto využít při překonávání abiotických a s nimi souvisejících biotických překážek v obnově druhové bohatosti luk. Nelze jej však přeceňovat a je třeba brát v potaz, že jako jednoletka obnovující každoročně svou populaci ze semen, v obzvláště zapojených porostech neobstojí. Vyšší hladina živin v půdě zvyšuje mortalitu jedinců. Mortalita jedinců *R. minor* roste ale i s denzitou jeho populace. Přídavek živin sice tuto závislost mění, důvod změny však není zcela jasný. Počet květů na jedince *R. minor* byl ovlivněn především denzitou populace. Tato závislost byla negativní, rovněž se na vyšší hladině živin měnila z nejasných příčin. Jak nejučinněji využít *R. minor* v praxi je v současnosti předmětem dalšího výzkumu.

6. Literatura

- Ahonen R., Puustinen S. & Mutikainen P. (2006): Host use of a hemiparasitic plant: no trade-offs in performance on different hosts. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 513-521.
- Amelot E., Verheyen K. & Hermy M. (2005): Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobotanica* 40: 289-310.
- 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.
- Bullock J.M. & Pywell R.F. (2005): *Rhinanthus*: a tool for restoring diverse grassland? *Folia Geobotanica* 40: 273-288.
- Cameron D.D., Hwangbo J., Keith A.M., Geniez J., Kraushaar D., Rowntree J. & Seel W.E. (2005): Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts: from the cell to ecosystem. *Folia Geobotanica* 40: 217-229.
- Cameron D.D. & Seel W.E. (2003): Variable resistance to the grassland hemi-parasite *Rhinanthus minor*, and consequences for community composition. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 134: 158–159. (non vidi citováno dle Westbury D.B. (2004): *Rhinanthus minor* L. *Journal of Ecology* 92: 906-927).
- Coulson S.J., Bullock J.M., Stevenson M.J. & Pywell R.F. (2001): Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204-216.
- 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. (1998): Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* during co-infection of a host. *New Phytologist* 139: 555-563.
- 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.

- de Hullu E. (1985): The influence of sward density on the population dynamics of *Rhinanthus angustifolius* in grassland succession. *Acta Botanica Neerlandica* 34: 23-32.
- de Hullu E., Bouwer T. & ter Borg S.J. (1985): Analysis of the demography of *Rhinanthus angustifolius* populations. *Acta Botanica Neerlandica* 34: 5-22.
- 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.
- Grime J.P. (2001): Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Háková A., Klaudivová A., Sádlo J. [eds.] (2004): Zásady péče o nelesní biotopy v rámci soustavy Natura 2000. Ministerstvo životního prostředí, Praha.
- Harley J.L. & Harley E.L. (1987): A check-list of mycorrhiza in British flora. *New Phytologist* 105: 1-102.
- Huhta A., Tuomi J. & Rautio P. (2000): Cost of apical dominance in two monocarpic herbs, *Erysimum strictum* and *Rhinanthus minor*. *Canadian Journal of Botany* 78: 591-599.
- Chytrý M. & Tichý L. (2003): Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision. *Folia Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis. Biologia* 108: 1-231.
- Chytrý M. [ed.] (2006): Vegetace České republiky 1. Travinná a keříčková vegetace. Academia, Praha.
- Joshi J., Matties D. & Schmid B. (2000): Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88: 634-644.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.

- Lehtonen P., Helander M., Wink M., Sporer F. & Saikkonen K. (2005): Transfer of endophyte-origin defensive alkaloids from grass to a hemiparasitic plant. *Ecology Letters* 8:1256-1263.
- Lepš J. (1996): Biostatistika. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- Lepš J. & Šmilauer P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO, Cambridge University Press, Cambridge.
- Lepš J. (2005): Diversity and ecosystem function. In: van der Maarel, *Vegetation Ecology*, Blackwell Publishing, Oxford.
- Magda D., Duru M. & Theau J. (2004): Defining management rules for grasslands using weed demographic characteristics. *Weed Science* 52: 339-345.
- Matthies D. (1995): Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology* 83: 245-251.
- Matthies D. (2003): Positive and negative interactions among individuals of root hemiparasite. *Plant Biology* 5: 79-84.
- Matthies D. (2004): The ecology of hemiparasite-host interactions. Abstracts – 1st International Symposium on the Biology of hemiparasitic *Scrophulariaceae*. Wageningen, the Netherlands, 15-16 April.
- Matthies D. & Egli P. (1999): Response of root hemiparasite to elevated CO₂ depends on host type and soil nutrients. *Oecologia* 120: 156-161.
- Menge B.A. & Freidenburg T.L. (2001): Keystone species. In: Levin S.A. [ed.], *Encyclopedia of Biodiversity*. vol.3, Academic Press, San Diego.
- Mizianty M. (1975): Wpływ *Rhinanthus serotinus* (Schönheit) Oborny na produkcje i skład florystyczny lakowego zespołu roślinnego [Influence of *Rhinanthus serotinus* (Schönheit) Oborny on the productivity and floristic composition of the meadow plant association]. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 21: 491- 505.
- Moravec J. [ed.] (1995): Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. Severočeskou Přírodou, Litoměřice.
- Musselman L.J. & Press M.C. (1995): Introduction. In: Press M.C. & Graves [eds.], *Parasitic plants*, Chapman & Hall, London.

- Phoenix G.K. & Press M.C. (2005): Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic *Orobanchaceae* (ex-*Scrophulariaceae*). *Journal of Ecology* 93: 67-78.
- Prati D., Matthies D. & Schmid B. (1997): Reciprocal parasitism in *Rhinanthus serotinus*: a model system of physiological interaction in clonal plants. *Oikos* 78: 221-229.
- Press M.C. (1998): Dracula or Robin Hood? A functional role for root hemiparasites in nutrient poor ecosystems. *Oikos* 82: 609-611.
- Puustinen S. & Salonen V. (1999): Effects of intensity and duration of infection by a hemiparasitic plant, *Rhinanthus serotinus*, on growth and reproduction of a perennial grass, *Agrostis capillaris*. *Ecography* 22: 160-168.
- Puustinen S. & Mutikainen P. (2001): Host-parasite-herbivore interactions: implications of host cyanogenesis. *Ecology* 82: 2059-2071.
- Pywell R.F., Bullock J.M., Walker K.J., Coulson S.J. Gregory S.J. & Stewenson M.J. (2004): Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *Journal of Applied Ecology* 41: 880-887.
- Quasted H.M., Press M.C., Callaghan T.V. & Cornelissen J.H.C. (2002): The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia* 130: 88-95.
- Quasted H.M., Press M.C. & Callaghan T.V. (2003a): Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia* 135: 606-614.
- Quasted H.M., Cornelissen J.H.C., Press M.C., Callaghan T.V., Aerts R., Trosien F., Riemann P., Gwynn-Jones D., Kondratchuk A., Jonasson S.E. (2003b): Decomposition of sub-arctic plants with differing nitrogen economies: A functional role for hemiparasites. *Ecology* 84: 3209-3221.
- Rabotnov T.A. (1959): Vliyanie pogremka (*Rhinanthus major* EHRH.) na urozhai i sostav travostoya poimennogo luga (The effect of *Rhinanthus major* EHRH. upon the yield and composition of the floodland meadows). *Byull. Moskov. Obshch. Isp. Prir. B. Otd. Biol.* 64: 105-107 (non vidi citováno dle Amelot E., Verheyen K. & Hermy M. (2005): Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobotanica* 40: 289-310).

- Saona N.M. (2002): Host selection of the hemiparasitic plant, *Rhinanthus minor*. MSc Thesis, The University of Calgary, Alberta, Canada. (non vidi citováno dle Westbury D.B. (2004): *Rhinanthus minor* L. Journal of Ecology 92: 906-927).
- 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. (1994): Influence of the host on three sub-Arctic annual facultative root hemiparasites. II. Gas exchange characteristics and resource use-efficiency. New Phytologist 127: 37-44.
- 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.
- Špačková I., Kotorová I. & Lepš J. (1998): Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. Folia Geobotanica 33: 17-30.
- StatSoft CR s.r.o. (2002): Statistica: Systémová příručka. Praha.
- Strykstra R.J., Bekker R.M. & Verweij G.L. (1996): Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing machinery. Acta Botanica Neerlandica 45: 557-562.
- ter Bork S.J. & Bastiaans J.C. (1973). Host-parasite relations in *Rhinanthus serotinus*. I. The effect of growth conditions and host; a preliminary report. In: Edwards W.G.H., Kasasian L., Parker C., Saghir A.R. & van der Zweep W. [eds.], *Proceedings, Symposium on parasitic weeds, Malta*. European Weed Research Council, Wageningen. (non vidi citováno dle Amelot E., Verheyen K. & Hermy M. (2005): Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. Folia Geobotanica 40: 289-310).

- 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.
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.
- Vandermeer, J.H. & Goldberg, D.E. (2003): *Population ecology. First principles*. Princeton University Press, Princeton.
- van Hulst R., Shipley B. & Trériault A. (1987): Why is *Rhinanthus minor* (*Scrophulariaceae*) such a good invader? *Canadian Journal of Botany* 11: 2373-2379.
- Walker K.J., Stevens P.A., Stevens D.P., Mountford J.O., Manchester S.J. & Pywell R.F. (2004): The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological Conservation* 119: 1-18.
- Westbury D.B. (2004): *Rhinanthus minor* L. *Journal of Ecology* 92: 906-927.
- Wolfe A., Randle C.P., Liu L. & Steiner K.E. (2005): Phylogeny and biogeography of Orobanchaceae. *Folia Geobotanica* 40: 115-134.
- Zopfi H.J. (1993)a: Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (SCOPOLI) POLLICH (*Scrophulariaceae*) in relation to grassland management. I. Morphological delimitations and habitats of seasonal ecotypes. *Flora* 188: 15-39.
- Zopfi H.J. (1993)b: Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (SCOPOLI) POLLICH (*Scrophulariaceae*) in relation to grassland management. II. The genotypic basis of seasonal ecotypes. *Flora* 188: 153-173.
- Zopfi H.J. (1995): Life history variation and infraspecific heterochrony in *Rhinanthus glacialis* (*Scrophulariaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 198: 209-233.

7. Příloha

7.1. Zkratky jmen druhů použité v ordinačních diagramech

Agrocapi	<i>Agrostis capillaris</i>
Alchemsp	<i>Alchemilla</i> sp.
Aloprat	<i>Alopecurus pratensis</i>
Camppatu	<i>Campanula patula</i>
Centjace	<i>Centaurea jacea</i>
Ceraholo	<i>Cerastium holosteoides</i>
Cirshete	<i>Cirsium heterophyllum</i>
Cxoval	<i>Carex ovalis</i>
Cxcont	<i>Carex contigua</i>
Diandelt	<i>Dianthus deltoides</i>
Festprat	<i>Festuca pratensis</i>
Festrubr	<i>Festuca rubra</i>
Holclana	<i>Holcus lanatus</i>
Holcmoli	<i>Holcus mollis</i>
Lathprat	<i>Lathyrus pratensis</i>
Leonhisp	<i>Leontodon hispidus</i>
Planlanc	<i>Plantago lanceolata</i>
Poaprat	<i>Poa pratensis</i>
Polyvulg	<i>Polygala vulgaris</i>
Ranuacri	<i>Ranunculus acris</i>
Ranurepe	<i>Ranunculus repens</i>
Rumecris	<i>Rumex crispus</i>
Stelagra	<i>Stellaria graminea</i>
Trifprat	<i>Trifolium pratense</i>
Veroarve	<i>Veronica arvensis</i>

Nomenklatura byla převzata z Kubát et al. 2002.

7.2. Syntaxony s výskytem *R. minor*

Abych zjistil v kterých syntaxonech se může *R. minor* nacházet, použil jsem expertní systém programu JUICE 6.3 (Tichý 2002). Analyzoval jsem snímky české fytoecologické databáze s výskytem *R. minor* (stav ke 21. 11. 2005, snímky pouze z území ČR). Expertní systém zařadil do asociace 44,7% z 1329 snímků. Sumarizuji zde proto pouze výsledky z 594 určených snímků. Výsledek je ale reprezentativní pouze za předpokladu, že snímky databáze zachycují syntaxony rovnoměrně a snímek z každého syntaxonu měl stejnou pravděpodobnost být určen. Rovněž je třeba brát v úvahu, že mohlo dojít k mylné determinaci druhu. Syntaxony zastoupeny malým počtem snímků zde proto mohou být zařazeny omylem. Syntaxony obsahující *R. minor* jsou následující:

Svaz	Asociace	počet snímků	% snímků
* <i>Calamagrostion villosae</i>	<i>Sphagno compacti-Molinietum coeruleae</i>	2	0,34
* <i>Caricion gracilis</i>	<i>Caricetum distichae</i>	2	0,34
	<i>Caricetum vulpinae</i>	1	0,17
	Svaz celkem	3	0,50
* <i>Caricion davalliana</i>	<i>Valeriano dioicae-Caricetum davalliana</i>	15	2,52
	<i>Seslerietum uliginosae</i>	4	0,67
	<i>Valeriano simplicifoliae-Caricetum flavae</i>	1	0,17
	Svaz celkem	20	3,37
<i>Juncion gerardii</i>	<i>Scorzonero parviflorae-Juncetum gerardii</i>	12	2,02
	<i>Loto tenuis-Potentilletum anserinae</i>	3	0,50
	Svaz celkem	15	2,52

Svaz	Asociace	počet snímků	% snímků
<i>Arrhenatherion elatioris</i>	<i>Pastinaco sativae- Arrhenatheretum elatioris</i>	60	10,10
	<i>Ranunculo bulbosi- Arrhenatheretum elatioris</i>	37	6,23
	<i>Poo-Trisetetum flavescens</i>	90	15,15
	<i>Potentillo albae-Festucetum rubrae</i>	11	1,85
	Svaz celkem	198	33,33
<i>Polygono bistortae- Trisetion flavescens</i>	<i>Geranio sylvatici-Trisetetum flavescens</i>	32	5,39
	<i>Meo athamantici-Festucetum rubrae</i>	14	2,36
	Svaz celkem	46	7,74
<i>Cynosurion cristati</i>	<i>Lolio perennis-Cynosuretum cristati</i>	3	0,50
	<i>Anthoxantho odorati- Agrostietum capillaris</i>	13	2,19
	Svaz celkem	16	2,69
<i>Molinion caeruleae</i>	<i>Molinietum caeruleae</i>	23	3,87
	<i>Junco effusi-Molinietum caeruleae</i>	24	4,04
	Svaz celkem	47	7,91
<i>Deschampsion cespitosae</i>	<i>Poo trivialis-Alopecuretum pratensis</i>	2	0,34
	<i>Holcetum lanati</i>	17	2,86
	<i>Lathyro palustris-Gratioletum officinalis</i>	4	0,67
	<i>Cnidio dubii-Deschampsietum cespitosae</i>	1	0,17
	<i>Festuco rupicolae-Caricetum humilis</i>	3	0,50
	Svaz celkem	27	3,37

Svaz	Asociace	počet snímků	% snímků	
<i>Calthion palustris</i>	<i>Angelico sylvestris-Cirsietum oleracei</i>	6	1,01	
	<i>Cirsietum rivularis</i>	11	1,85	
	<i>Angelico sylvestris-Cirsietum palustris</i>	35	5,89	
	<i>Polygono bistortae-Cirsietum heterophylli</i>	6	1,01	
	<i>Chaerophyllo hirsuti-Calthetum palustris</i>	1	0,17	
	<i>Scirpo sylvatici-Cirsietum cani</i>	2	0,34	
	<i>Scirpetum sylvatici</i>	5	0,84	
	<i>Caricetum cespitosae</i>	3	0,50	
	<i>Scirpo sylvatici-Caricetum brizoidis</i>	3	0,50	
	<i>Junco inflexi-Menthetum longifoliae</i>	3	0,50	
	<i>Chaerophyllo hirsuti-Filipenduletum ulmariae</i>	1	0,17	
	Svaz celkem	76	12,79	
	<i>Nardo strictae-Agrostion tenuis</i>	<i>Sileno vulgaris-Nardetum strictae</i>	5	0,84
	<i>Violion caninae</i>	<i>Festuco capillatae-Nardetum strictae</i>	16	2,69
<i>Campanulo rotundifoliae-Dianthetum deltoidis</i>		17	2,86	
Svaz celkem		33	5,56	
<i>Genisto pilosae-Vaccinion</i>	<i>Vaccinio-Callunetum vulgaris</i>	3	0,50	
	<i>Calamagrostio arundinaceae-Vaccinietum myrtilli</i>	1	0,17	
	Svaz celkem	4	0,67	
<i>Hyperico perforati-Scleranthion perennis</i>	<i>Polytricho piliferi-Scleranthetum perennis</i>	1	0,17	
	<i>Jasiono montanae-Festucetum ovinae</i>	4	0,67	
	Svaz celkem	5	0,84	
<i>Festucion valesiaca</i>	<i>Koelerio macranthae-Stipetum joannis</i>	2	0,34	

Svaz	Asociace	počet snímků	% snímků
<i>Cirsio-Brachypodion pinnati</i>	<i>Scabioso ochroleucae- Brachypodietum pinnati</i>	16	2,69
	<i>Polygalo majoris- Brachypodietum pinnati</i>	10	1,68
	Svaz celkem	26	4,38
<i>Bromion erecti</i>	<i>Carlino acaulis-Brometum erecti</i>	11	1,85
	<i>Brachypodio pinnati- Molinietum</i>	35	5,89
	Svaz celkem	46	7,74
<i>Koelerio-Phleion phleoidis</i>	<i>Potentillo heptaphyllae- Festucetum rupicolae</i>	8	1,35
	<i>Viscario vulgaris-Avenetum pratensis</i>	3	0,50
	Svaz celkem	11	1,85
<i>Geranio sanguinei- Dictamnnetum albae</i>	<i>Geranio sanguinei- Dictamnnetum albae</i>	2	0,34
	<i>Geranio sanguinei- Peucedanetum cervariae</i>	1	0,17
	Svaz celkem	3	0,50
<i>Trifolion medii</i>	<i>Trifolio medii-Agrimonetum eupatoriae</i>	4	0,67
	<i>Trifolio medii-Melampyretum nemorosi</i>	2	0,34
	Svaz celkem	6	1,01
* <i>Caucalidion lappulae</i>	<i>Caucalido daucoidis- Conringietum orientalis</i>	2	0,34
* <i>Aphanion</i>	<i>Spergulo-Scleranthetum annui</i>	1	0,17

Neoznačené syntaxony odpovídají pojetí Chytrý (2006). Syntaxony označené * odpovídají Moravec (1995).

7.3. Druhy vyskytující se s *R. minor*

Druhy vyskytující se společně s *R. minor* alespoň ve 10% snímků české fytoecologické databáze (stav ke 21. 11. 2005, snímky pouze z území ČR) jsou následující:

1. <i>Plantago lanceolata</i>	74.0%
2. <i>Anthoxanthum odoratum</i>	71.0%
3. <i>Rumex acetosa</i>	64.7%
4. <i>Ranunculus acris</i>	63.6%
5. <i>Trifolium pratense</i>	56.9%
6. <i>Briza media</i>	56.0%
7. <i>Veronica chamaedrys</i>	54.9%
8. <i>Achillea millefolium</i>	54.7%
9. <i>Festuca rubra</i>	54.0%
10. <i>Cerastium holosteoides ssp. triviale</i>	49.2%
11. <i>Dactylis glomerata</i>	48.5%
12. <i>Holcus lanatus</i>	45.7%
13. <i>Trifolium repens</i>	45.7%
14. <i>Agrostis capillaries</i>	45.3%
15. <i>Lotus corniculatus</i>	44.8%
16. <i>Trisetum flavescens</i>	44.2%
17. <i>Leontodon hispidus</i>	44.2%
18. <i>Campanula patula</i>	42.4%
19. <i>Lychnis flos-cuculi</i>	41.4%
20. <i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	40.8%
21. <i>Lathyrus pratensis</i>	40.0%
22. <i>Luzula campestris</i>	39.8%
23. <i>Arrhenatherum elatius</i>	38.3%
24. <i>Sanguisorba officinalis</i>	38.0%
25. <i>Alopecurus pratensis</i>	35.4%
26. <i>Vicia cracca</i>	34.3%
27. <i>Leucanthemum vulgare</i>	34.1%
28. <i>Potentilla erecta</i>	33.6%
29. <i>Prunella vulgaris</i>	32.7%
30. <i>Knautia arvensis</i>	32.4%
31. <i>Poa pratensis</i>	32.3%
32. <i>Avenula pubescens</i>	30.2%
33. <i>Stellaria graminea</i>	30.1%
34. <i>Cardamine pratensis</i>	28.4%
35. <i>Centaurea jacea</i>	28.3%
36. <i>Galium verum</i>	27.4%
37. <i>Festuca pratensis ssp. pratensis</i>	27.1%
38. <i>Ranunculus auricomus s.lat.</i>	25.2%
39. <i>Hypericum maculatum</i>	25.2%
40. <i>Cynosurus cristatus</i>	24.9%
41. <i>Rhytidadelphus squarrosus</i>	24.8%
42. <i>Carex panacea</i>	24.3%
43. <i>Poa trivialis</i>	23.4%

44. <i>Pimpinella saxifrage</i>	23.2%
45. <i>Plantago media ssp. media</i>	23.2%
46. <i>Alchemilla vulgaris s.lat.</i>	22.1%
47. <i>Campanula rotundifolia</i>	21.0%
58. <i>Nardus stricta</i>	20.8%
49. <i>Climacium dendroides</i>	20.6%
50. <i>Thymus pulegioides</i>	20.5%
51. <i>Carex nigra</i>	20.2%
52. <i>Plagiomnium affine</i>	19.8%
53. <i>Carex pallescens</i>	19.8%
54. <i>Leucanthemum vulgare agg.</i>	18.8%
55. <i>Ranunculus repens</i>	18.5%
56. <i>Trifolium dubium</i>	18.4%
57. <i>Linum catharticum</i>	18.1%
58. <i>Festuca rupicola</i>	17.6%
59. <i>Ajuga reptans</i>	17.6%
60. <i>Cirsium palustre</i>	17.6%
61. <i>Myosotis nemorosa</i>	17.6%
62. <i>Hypericum perforatum</i>	17.5%
63. <i>Poa angustifolia</i>	16.9%
64. <i>Bistorta major</i>	16.6%
65. <i>Galium mollugo</i>	16.6%
66. <i>Galium uliginosum</i>	16.5%
67. <i>Heracleum sphondylium</i>	16.4%
68. <i>Festuca pratensis</i>	16.1%
69. <i>Angelica sylvestris</i>	16.1%
70. <i>Hieracium pilosella</i>	15.8%
71. <i>Polygala multicaulis+vulgaris</i>	15.4%
72. <i>Carlina acaulis</i>	15.0%
73. <i>Phleum pretense</i>	14.4%
74. <i>Succisa pratensis</i>	14.3%
75. <i>Colchicum autumnale</i>	14.2%
76. <i>Daucus carota</i>	13.8%
77. <i>Trifolium montanum</i>	13.8%
78. <i>Brachypodium pinnatum</i>	13.5%
79. <i>Alchemilla monticola</i>	13.4%
80. <i>Betonica officinalis</i>	13.2%
81. <i>Filipendula vulgaris</i>	13.0%
82. <i>Salvia pratensis</i>	12.7%
83. <i>Bromus erectus</i>	12.7%
84. <i>Leucanthemum ircutianum</i>	12.5%
85. <i>Leontodon autumnalis</i>	12.3%
86. <i>Euphorbia cyparissias</i>	12.2%
87. <i>Lysimachia nummularia</i>	12.0%
88. <i>Carex ovalis</i>	11.9%
89. <i>Filipendula ulmaria</i>	11.7%
90. <i>Viola canina</i>	11.5%
91. <i>Sanguisorba minor</i>	11.3%
92. <i>Ranunculus polyanthemos</i>	11.2%
93. <i>Securigera varia</i>	11.2%

94. <i>Crepis mollis</i> ssp. <i>hieracioides</i>	10.8%
95. <i>Galium pumilum</i>	10.8%
96. <i>Brachytecium rutabulum</i>	10.8%
97. <i>Euphrasia rostkoviana</i> ssp. <i>rostkoviana</i>	10.8%
98. <i>Fragaria viridis</i>	10.7%
99. <i>Achillea millefolium</i> agg.	10.6%
100. <i>Pimpinella major</i>	10.4%
101. <i>Festuca ovina</i> ssp. <i>ovina</i>	10.3%
102. <i>Cerastium arvense</i>	10.3%
103. <i>Equisetum arvense</i>	10.2%
104. <i>Valeriana dioica</i>	10.1%
105. <i>Viola hirta</i>	10.1%
106. <i>Juncus effusus</i>	10.0%
107. <i>Alchemilla</i> sp.	10.0%

K analýze jsem použil program JUICE 6.3 (Tichý 2002). Pojetí taxonů bylo převzato z databáze. Vzhledem k tomu, že snímky byly zapisovány různými lidmi v různé době, nelze k jednotlivým taxonům jednoznačně přiřadit jména z Kubát et al. (2002). Smyslem tohoto seznamu je usnadnit případné plánování experimentů s *R. minor*.

7.4. Obrazová příloha



Obr. 22 Pohled na studovanou lokalitu.



Obr. 23 Pohled do studovaného společenstva.



Obr. 24 Odebírání biomasy.



Obr. 25 Mládě herbivora *Capreolus capreolus* nedaleko pokusné plochy.