

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Použití poloparazitů r. *Rhinanthus* v projektech obnovy
květnatých luk**

Bakalářská práce

Eliška Nekvapilová

Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, C.Sc.

Konzultant: RNDr. Jakub Těšitel, Ph.D.

České Budějovice 2012

Nekvapilová E. (2012): Použití poloparazitů r. *Rhinanthus* v projektech obnovy květnatých luk. [Use of the hemiparasitic *Rhinanthus* for the restoration of flowering meadows. Bc. Thesis, in Czech] - 49 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Some hemiparasitic species often act as „Ecosystem Engineers“ in communities where they occur. I examined the influence of the hemiparasitic genus *Rhinanthus* on the recently established meadows in the White Carpathians and the influence of soil characteristics on the performance of *Rhinanthus*.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 13. prosince 2012.

Podpis



Poděkování:

Ráda bych poděkovala Ivaně Jongepierové, díky níž bylo umožněno pokus v CHKO Bílé Karpaty provádět. Velké poděkování patří Ondřeji Mudrákovi za každoroční pomoc se snímkováním ploch, Karlu Fajmonovi za odpovědi na mé všetečné otázky, Janu Budkovi za pomoc s mapami v GISu, Tamaře Těšitelové, Hobitovi a Vojtovi Adamcovi za pomoc se zakládáním ploch, svému školiteli Šuspovi a tatškovi za korektury. Poděkování patří i mojí mamince za osvobození z domácích prací a mým nejbližším, že to se mnou během psaní práce vydrželi a podporovali mě. Největší podíl na tom, že tato práce spatřila světlo světa a největší poděkování patří mému konzultantovi Jakubu Těšitelovi, za velkou pomoc se statistikou, plánováním pokusů, trpělivost a každoroční objíždění ploch.

Obsah:

1. Úvod	1
1.1 Charakteristika rodu <i>Rhinanthus</i>	1
1.2 Fyziologie rodu <i>Rhinanthus</i>	2
1.3 Vliv rodu <i>Rhinanthus</i> na hostitele a společenstvo	4
1.4 Využití rodu <i>Rhinanthus</i> k obnově květnatých luk.....	6
1.4.1 Terénní studie.....	7
1.4.2 Změny společenstev vlivem rodu <i>Rhinanthus</i>	8
1.4.3 Optimální výsev	11
1.4.4 Cílové plochy a management	12
1.5 Cíle práce	16
2. Metodika.....	17
2.1 Terénní pokus.....	17
2.1.1 Design pokusu	17
2.2 Sběr dat	20
2.2.1 Charakteristiky jednotlivých luk	20
2.2.2 Vegetace a <i>Rhinanthus</i>	21
2.3 Statistické metody.....	22
2.3.1 Vysévací pokusy	22
2.3.2 Vegetace.....	23
3. Výsledky.....	24
3.1 Vysévací pokusy	26
3.2 Popis vegetace.....	30
4. Diskuse	33
5. Závěr.....	37
6. Literatura	39
7. Přílohy	45

1. Úvod

Parazitické rostliny jsou velmi bohatou skupinou organismů a to nejen co se taxonomie týká, ale i v zastoupení životních forem (Press et al. 1999, Press & Phoenix 2005). Vyskytují se nejen v přirozených ekosystémech celé planety, od Arktidy po tropické deštné lesy, ale i ekosystémech ovlivněných zemědělstvím, zde však v nižších hustotách (Press 1998). Tyto rostliny tvoří zhruba 1% kvetoucích rostlin (Press et al. 1999), téměř polovina zástupců náleží k čeledi *Orobanchaceae*, téměř 2000 druhů v 78 rodech (Phoenix & Press 2005). V Evropě nejběžnějším rodem z této čeledi je rod *Rhinanthus* (Ter Borg 2005). Právě na jeho roli v přirozených a umělých ekosystémech je práce zaměřena.

1.1 Charakteristika rodu *Rhinanthus*

Zástupci rodu se řadí k jednoletým bylinám (Ter Borg 2005). Semena jsou poměrně velká opatřená křídlem adaptovaná na šíření větrem (Bullock et al. 2003). Semenná banka chybí nebo má velmi krátké trvání, většina semen vyklíčí hned následující rok (Ter Borg 2005).

Pro klíčení semen je nezbytná fáze dormance probíhající přes zimu (od 0 do 5°C), kdy vyšší teploty snižují procento na jaře klíčících rostlin a indukují sekundární dormanci u neklíčících semen (Ter Borg 2005). Délka a charakter dormance se u jednotlivých skupin liší. Pro *R. minor* a *R. angustifolius* je typické poměrně dlouhé období chladu, nad 12 týdnů, zde může být klíčení urychleno působením vyšších teplot v posledních týdnech dormantního stadia (Ter Borg 2005). Zato u *R. alectrolophus* je dormance ukončována do 12 týdnů a vyšší teploty nemají na rychlost klíčení žádný vliv, přičemž semena v obou případech klíčí bez jakékoli stimulace od potencionálního hostitele (Ter Borg 2005). Pro *R. minor* je začátek klíčení uváděn začátkem února až března v závislosti na podmínkách prostředí (Westbury 2004). Pro srovnání Ter Borg (2005) uvádí obecně pro celý rod možný začátek klíčení reprezentovaný rozvojem kořenového systému a haustorií již na přelomu listopadu a prosince, kdy se semenáčky začínají objevovat na povrchu od února do dubna. V tomto případě by ale mladý kořenový systém v zimním období nenašel hostitele, na kterého by mohl napojit svá haustoria a vyživovat se (viz fyziologie). Klíčení semen je možné jak na povrchu půdy, tak v zemi od 5 do 10 cm a nemá specifické nároky na světlo (Ter Borg 2005).

Doba kvetení a zralosti je závislá na ekotypu každého druhu. V našich podmínkách je to časný ekotyp kvetoucí od května do začátku července, v závislosti na teplotních podmínkách a pozdní ekotyp kvetoucí od konce července do září (Westbury 2004).

V terénním pokusu použitý druh *R. minor* se na našem území vyskytuje převážně ve formě časného ekotypu s výjimkou některých horských oblastí. Naopak *R. major* je obvykle pozdním ekotypem s výjimkou právě oblasti Bílých Karpat, kde se vyskytuje v časně formě (Kubát et al. 2002).

Rhinanthus se vyskytuje od mírně suchých po vlhčí oblasti se slabým či žádným přísunem hnojiva, a to především ve vegetaci travinného typu, jako jsou louky, okraje cest a silnic a porosty při pobřeží na písčinych dunách (Ameloot et al. 2005). Ačkoli výskyt parazitických rostlin není omezen pouze na přirozené ekosystémy (Press 1998), změna zemědělského přístupu k obhospodařování luk či jejich využívání jako polí, vedla k relativnímu snížení početnosti rodu, převážně vzácnějších druhů (Ameloot et al. 2005). Centrem výskytu je Evropa (Ter Borg 2005), odkud se *Rhinanthus* rozšířil i do Severní Ameriky a Asie (Ameloot et al. 2005).

Rod *Rhinanthus* čítá asi 25 druhů (Ameloot et al. 2005). Pro účely práce byly vybrány dva nejběžnější druhy pro zkoumanou oblast, a to *R. minor* a *R. major*. Taxonomické chápání těchto druhů není vždy jednotné. Zatím co druh *R. minor* je chápán v zahraniční literatuře stejně, druhy s poddruhy řazené k *R. major* nebývají vždy jednotné. Ameloot et al. (2005) chápe *R. major* jako syn. pro *R. angustifolius* subsp. *angustifolius*. Zároveň ale Ameloot uvádí, že Stryckers (1951) ve svém výzkumu chápe *R. major* ve smyslu *R. angustifolius* subsp. *angustifolius* nebo *R. alectrolophus* subsp. *alectrolophus*, k čemuž patrně došlo záměnou druhů. V práci je chápán *R. major* podle Kubát et al. (2002) tedy jako *R. angustifolius* (syn. *R. serotinus*). Výsledky terénních studií obnovy jiných autorů jsou však brány pro všechny tři zmíněné druhy, protože termín *R. major* není v zahraniční literatuře používán.

1.2 Fyziologie rodu *Rhinanthus*

Rhinanthus patří mezi tzv. fakultativní parazity, tedy rostliny obsahující chloroplasty s chlorofylem a mohou se vyživovat autotrofně, ale zároveň napadají hostitelské kořeny pomocí specializovaných struktur, haustorií, jejichž drobnými otvory, osculy (Irving & Cameron 2009), získávají látky obsažené v xylému hostitele (Press et al. 1999). Díky získávání organického uhlíku (převážně ve formě aminokyselin), živin a vody z kořenů hostitelských rostlin můžeme rod *Rhinanthus* označit jako kořenového poloparazita (Press & Phoenix 2005). Poloparazit má tedy schopnost dokončit životní cyklus (vyklíčit a reprodukovat se) zcela samostatně (Phoenix & Press 2005). Ryze autotrofní způsob života

však způsobuje menší schopnost růstu a sníženou reprodukci rostliny (Irving & Cameron 2009). Proto se tento způsob života poloparazitických rostlin v přírodě téměř nevyskytuje, neboť by byly vykompetovány okolními silnějšími autotrofními druhy rostlin (Phoenix & Press 2005). Parazitismus tak poskytuje mechanismus k překonání nedostatku schopnosti konkurovat o zdroje v půdě (Smith 2000). Množství odebíraných hostitelských látek však závisí na podmínkách prostředí a společenstvech, v nichž se poloparazit vyskytuje (Press et al. 1999).

Rostlina prochází během svého vývoje dvěma fázemi, při nichž se mění způsob výživy. V první fázi dochází ke klíčení, které není indukováno hostitelem (Irving & Cameron 2009), ale především teplotou (Ter Borg 2005). Semenáčky jsou zpočátku plně autotrofní a začínají vytvářet kořeny bez kořenových vlásků (i proto mají omezené schopnosti získávat živiny z půdy) a iniciovat tvorbu haustorií (Irving & Cameron 2009). Druhá fáze začíná napojením haustorií na xylém hostitele, které může i více než zdvojnásobit koncentrace aminokyselin a minerálních živin v xylému poloparazita a tím i v jeho nadzemních částech (Press et al. 1999, Phoenix & Press 2005). Tímto způsobem zároveň zvyšuje *Rhinanthus* dostupnost dusíku v půdě díky opadu živinami bohatých listů (Jiang et al. 2010). Biomasu dospělého *R. minor* může tvořit až 50% uhlíku získaného od hostitele tímto způsobem (Těšitel et al. 2010). Úspěšnost zisku uhlíku od hostitele závisí především na počtu funkčních haustorií, velikosti hostitelské kořenové sítě a síle obranných mechanismů, které má hostitel vůči parazitaci vyvinuty (Irving & Cameron 2009). K zisku látek od hostitele dochází díky zápornějšímu vodnímu potenciálu poloparazita a vyšší rychlosti transpirace, které je dosaženo permanentním otevřením průduchů (Press & Phoenix 2005). Průduchy rostlin vyživujících se pouze autotrofně mají snižovat vodní ztráty a maximalizovat zisk uhlíku, v období vodního stresu či v noci, kdy nedochází k fotosyntéze, bývají tedy zavřené. Naopak průduchy poloparazitických rostlin jsou otevřené permanentně, nezávisle na vodním stresu, aby mohl být maximalizován zisk hostitelského uhlíku díky ztrátám vody. Zároveň vysoká transpirační rychlost během dne i noci ochlazuje listy a jejich nejbližší okolí (Phoenix & Press 2005). Výjimku tvoří na hostitele nenapojení poloparaziti, jejichž průduchy jsou přes noc zavřené a strategie je stejná jako u jiných autotrofních rostlin (Jiang et al. 2010).

Poloparazit neinteraguje se svým hostitelem pouze pod zemí. Právě schopnost fotosyntézy a tedy potřeba slunečního záření činí z poloparazita kompetitora o světlo s okolními druhy, a tedy i s jeho hostiteli (Pennings & Callaway 2002). Produktivita parazita

tedy nezávisí pouze na kvalitě hostitele, ale i na síle kompetice okolních rostlin. Nejcitlivějším stádiem vývoje ke kompetici o světlo je raná část vývoje, kdy ještě nedošlo k úplnému napojení haustorií, fotosyntéza je velmi neefektivní a není ještě plně vyvinuta (Těšitel et al. 2011). Dojde-li k zastínění semenáčků v průběhu dalšího vývoje, zvýší se podíl hostitelského uhlíku v biomase poloparazita, což umožňuje uniknout z kompetice s okolní vegetací. Přesto Těšitel et al. (2011) uvádí, že schopnost fotosyntetizovat je pro tento poloparazitický rod naprosto nezbytná a úplné zastínění má pro rostlinu fatální následky. Nutnost fotosyntetizovat tak výskyt poloparazitických rostlin omezuje do středně produktivních, kde kompetici vynahrazuje heterotrofní zisk uhlíků, až poměrně chudých habitatů (Matthies 1995).

1.3 Vliv rodu *Rhinanthus* na hostitele a společenstvo

Přímý vliv poloparazita na hostitele způsobuje snížení hostitelské biomasy a tedy i růstu, změnu metabolismu a reprodukce (Irving & Cameron 2009). Nepřímým projevem této interakce je snížení hostitelské schopnosti kompetovat s nehostitelskými rostlinami ve svém okolí, ať je to důsledkem malého vzrůstu z nedostatku minerálních živin, sníženou rychlostí fotosyntézy a tím nedostatkem uhlíku pro stavbu těla, či velké náchylnosti hostitelů k vodnímu stresu způsobené vysokými transpiračními rychlostmi poloparazitů (Phoenix & Press 2005, Irving & Cameron 2009). Zároveň ale i samotný hostitel ovlivňuje fyziologické procesy v poloparazitické rostlině, protože vlastní fotosyntéza a tím stupeň autotrofie poloparazita je silně korelována s identitou hostitelské rostliny (Jiang et al. 2010).

Interakce mezi hostitelem a parazitem přitom nemusí zůstat pouze na této základní úrovni. Často zde vniká potenciál pro různé nepřímé interakce na vyšších úrovních. Jednou z takovýchto interakcí je například možnost získávání sekundárních metabolitů od hostitelské rostliny a tím možnost zvýšení obranyschopnosti vůči herbivorii, či různým patogenům (Pennings & Callaway 2002). Zároveň může docházet ke snižování obranyschopnosti hostitele, jako tomu bylo v případě kyanogenního *Trifolium repens*, na nějž byl napojený *R. serotinus*, který snižoval odolnost vůči herbivorii, měkkýši *Ariantha arbustorum* (Puustinen & Mutikainen 2001). Další možnou interakcí je vliv mykorhizního hostitele na biomasu poloparazita. Ukázalo se, že růst *R. minor* na mykorhizním *Lolium perenne* poloparazitu prospívalo, ale infekce poloparazitem způsobila snížení procenta kolonizovaných hostitelských kořenů houbou, především kvůli větší

schopnosti získávat hostitelský uhlík spíše poloparazitem než houbou (Davies & Graves 1998).

Již výše bylo zmíněno, že přísun látek z xylému hostitele do parazita je závislý na druhové příslušnosti hostitele, tudíž existují hostitelé, kteří jsou pro heterotrofní získávání uhlíku mnohem lepší než jiní. *Rhinanthus* nepatří k hostitelsky selektivním poloparazitům, což znamená, že vytváří protohaustoria na všech rostlinách a to i v případě, že napojení na takového hostitele by pro něj mohlo být letální (Jiang et al. 2010). Schopnost rodu *Rhinanthus* napadat širokou škálu hostitelů, kolem 50 druhů z 18 čeledí, z něj činí potravního generalistu, polovina z těchto druhů je tvořena zástupci z čeledi *Fabaceae* a *Poaceae*. Zaznamenaný počet hostitelských druhů pro *R. minor* a *R. alectrolophus* je 26 a 17 druhů, přičemž bylo ukázáno, že jedna rostlina může parazitovat najednou až na 7 hostitelských družích (Gibson & Watkinson 1989). Analýza kořenových systémů rodu *Rhinanthus* a jejich připojení k hostitelům však ukázala, že *Rhinanthus* patří k poměrně vysoce selektivním poloparazitům, přitom se ale selektivita liší nejen mezi populacemi, ale i mezi částmi jedné populace (především otázka skladby druhů v blízkém okolí parazita, dostupnosti vhodných hostitelů a odolnosti různých ekotypů na lokalitách) (Gibson & Watkinson 1989). Fakt, že *Rhinanthus* je napojený více na některé hostitele, je především artefaktem vyšší početnosti, či rozsáhlosti kořenového systému těchto druhů v lokalitách. Obranná schopnost jednotlivých hostitelů a kvalita i množství látek v xylému činí z rodu *Rhinanthus* selektivního poloparazita, nikoliv množstvím haustorií na jednotlivých hostitelích, ale intenzitou jejich využití (Gibson & Watkinson 1989). Preferovanými hostiteli jsou především čeleď *Fabaceae* díky vysokému obsahu dusíku a *Poaceae* díky rozsáhlým a hustým kořenovým systémům umožňujícím snadné napojení (Phoenix & Press 2005). Naopak dvouděložné byliny kromě čeledi *Fabaceae* jsou obvykle méně vhodné díky rozvoji obranných mechanismů, jako jsou signifikované bariéry v kořeni znemožňující napojení na xylém např. u rodu *Plantago* (Jiang et al. 2010). Přesto široké spektrum potenciálních hostitelů přináší poloparazitické rostlině výhody, především vyrovnanost minerálních zdrojů, sekundární metabolity a případně k zisku toxinů vedoucích k zahubení parazita nedochází v tak vysoké míře (Phoenix & Press 2005).

Selektivita parazita a jeho působení na hostitele (snižováním hostitelské biomasy) mají zásadní vliv na skladbu rostlinných společenstev, v nichž se poloparazit vyskytuje. Oba tyto vlivy vedou ke snížení schopnosti hostitelů konkurovat okolním nehostitelským druhům a tím dochází ke změně kompetičních rovnováh (Gibson & Watkinson 1991, Pennings &

Callaway 2002). Takovéto působení poloparazitických rostlin ve společenstvech může mít různé výsledky. Ve většině případů dochází k potlačení dominantních druhů parazitací, což uvolní z kompetice druhy, které byly dříve potlačeny a tím může vzrůst druhová diverzita a dojít ke změně početností funkčních skupin (typicky pokles počtu trav a bobovitých a vzrůst počtu ostatních dvouděložných) (Pennings & Callaway 2002). Celkově dochází ke snižování produktivity celého společenstva a to až o 70% (Davies et al. 1997). Snižování produktivity je způsobeno neefektivním využíváním živin poloparazitem, snížení biomasy hostitele není kompenzováno stejným nárůstem biomasy poloparazita (Press & Phoenix 2005). Výsledek působení poloparazita ve společenstvu však není jednoznačný. Jednak záleží na škále dostupných hostitelů, z nichž ti vhodní mohou být dostupní pouze v omezeném množství, potom dopad poloparazita na společenstvo bude zanedbatelný, či povede dokonce i k odstranění hostitelských druhů kompeticí (Press & Phoenix 2005). A rovněž může dojít sice k potlačení dominantních druhů, ale právě uvolnění neparazitovaných druhů z kompetičního tlaku může způsobit nárůst nové dominanty, což povede k druhovému poklesu. Typicky toto riziko vzniká u dvouděložných s účinnými obrannými mechanismy proti parazitaci, např. rod *Plantago* (Jiang et al. 2010).

Díky potlačení dominant a umožnění růstu subdominantních druhů včetně uchycování nových do gapů vznikajících každoročně po úhynu poloparazitů lze rod *Rhinanthus* používat k obnově druhově bohatých luk. Problematická je však neznalost odpovědi celého společenstva na vysetí příslušného druhu, která mnohdy nemusí skončit úspěšným zvýšením diverzity. V ideálním případě by měly poloparazitické rostliny potlačovat výskyt trav a bobovitých, umožnit tak zvýšení početnosti dvouděložných, které naopak díky své rezistenci negativně působí na početnost poloparazita, čímž by se měl celý systém sám regulovat (Cameron et al. 2009). Fakt, že mají poloparazitické rostliny takový dopad na celé společenstvo, ačkoli jsou jeho minoritní součástí, nezávisle na tom, zda je vliv pozitivní či negativní, svědčí o tom, že poloparazité fungují v lučních společenstvech jako tzv. klíčové druhy či ekosystémoví inženýři (Phoenix & Press 2005).

1.4 Využití rodu *Rhinanthus* k obnově květnatých luk

Evropa patří zejména díky své dlouhé historii k zemím, kde převážně dominuje člověkem využívaná půda a místa nenavštívená člověkem prakticky neexistují (Pullin et al. 2009). Intenzivní zemědělství neznamenal pouze snížení zalesnění v rámci Evropy, ale především výrazný pokles druhově bohatých květnatých luk vhodných právě k rozorání a využití jako

zemědělská půda (Pullin et al. 2009; Cremene et al. 2005). Naštěstí se v posledních letech stává obnova právě těchto zemědělstvím poškozených míst jednou z priorit ochrany přírody (Pullin et al. 2009), přičemž v některých zemích je dokonce záležitostí dlouhodobější (Ovenden et al. 1998). Takováto stanoviště hostí totiž nejen veliké druhové bohatství cévnatých rostlin, ale i nepřeberné množství bezobratlých včetně endemických druhů a v neposlední řadě slouží i jako zdroj diaspor pro okolní krajinu (Cremene et al. 2005). Možností, jak zvýšit druhovou bohatost luk a přiblížit je k původnímu stavu s co nejvyšším zastoupením cílových druhů, je mnoho, dále se proto zaměřím pouze na využití vysévání poloparazitického rodu *Rhinanthus*.

1.4.1 Terénní studie

Ačkoli snahy o obnovu květnaných luk jsou v posledních letech velké, zatím je poměrně málo známo o možné roli rodu *Rhinanthus* v těchto projektech. Zpočátku probíhaly spíše experimenty na bázi květináčových pokusů, a proto není velkoplošná obnova zatím tolik frekventovanou záležitostí. Největší roli zde hrají především studie prováděné v Anglii. Anglie patřila k prvním evropským zemím, kde se začala obnovou ekosystémů zničených intenzivním zemědělstvím a průmyslem zabývat vláda. Od roku 1987 jsou zde snahy o zapojení drobných zemědělců a vlastníků půdy do obnovy dříve rozoraných luk a dodržování vhodného managementu (Ovenden et al. 1998). Proto také 12 z 19 dále srovnávaných studií bylo provedeno právě v Anglii (viz tab. 1).

Již výše bylo zmíněno, že vliv parazita na společenstvo nelze zcela jistě předem odhadnout, proto je potřeba dalších studií i v jiných zemích a společenstvech. Studie z Anglie se totiž omezují především na, v tamních podmínkách zcela běžné, pastviny a obnovované louky převážně s *Lolium perenne* na bývalé orné půdě (Westbury & Dunnett 2008, Pywell et al. 2004, Bullock et al. 2003, Hellström et al. 2011). Dnes probíhají výzkumy již v rámci celé Evropy, především v Belgii a Nizozemí. Ne všechny výzkumy jsou však v práci brány v úvahu, zejména díky obtížné dostupnosti a stáří, např. Rabotnov 1959 a nepublikovaná data různých autorů, která uvádí Ameloot et al. (2005).

Problémem není pouze specializace studií na anglické luční ekosystémy, ale i jejich jednostranné zaměření především na výzkum vlivu na biomasu společenstva a druhové složení. Naprosto minoritní část tvoří i tzv. removal experimenty, kdy dochází k odstraňování poloparazita z již založených populací. Právě tyto experimenty by mohly být velice cenné, zejména proto, že je zde již překlenuta fáze zakládání populace poloparazita,

kteřá mŕže trvat i nŕkolik let (Pywell et al. 2004) a pŕedevŕm zohlednŕje dlouhodobŕ hledisko. Zde pŕavŕ vzniká dalŕí problŕm, vŕtŕina provedenŕch studiŕ je velmi krátkodobŕho charakteru, od 1 do 3 let, a proto tedy není moŕnŕ predikovat dlouhodobŕ vliv na spoleŕenstvo a smŕr jeho zmŕny v delŕším ŕasovŕm mŕřítku, coŕ je pŕavŕ pro obnovu luŕních ekosystŕmŕ klŕčovŕ. Aŕkoli se v ŕláncích tŕkajících se fyziologie poloparazitických rostlin (Press & Phoenix 2005, Phoenix & Press 2005) zmiŕuje moŕnŕ vliv celŕho rodu *Rhinanthus* na spoleŕenstva, terŕnní studie využívají obvykle pouze druh *R. minor* a to vŕce nŕŕ v 80%, pŕiŕemŕ na zbŕvajících bŕŕnŕ se vyskytujících *R. alectrolophus* a *R. angustifolius* pŕipadá 10 a 20 % studiŕ (viz tab. 1). Proto o vlivu a moŕnosti vyuŕití jinŕch druhŕ nŕŕ je *R. minor* nelze říci tŕmŕŕ nic.

1.4.2 Zmŕny spoleŕenstev vlivem rodu *Rhinanthus*

Vyŕší produktivita luk, kteřá je následkem dřívŕjšího využívání jako pole, má obvykle za následek nárŕst poŕtu kompetičnŕ silných trav ŕi jednoletŕch plevelŕ, jejichŕ kompetiční tlak omezuje uchycení dvoudŕloŕných kvetoucŕch trvalek typických pro druhovŕ bohatŕ louky. Pŕavŕ sniŕžení produktivity za ŕŕelem uchycení cílovŕch druhŕ a tím zvyŕšení druhovŕ bohatosti je nejŕastŕjším cílem obnovy luk vysŕváním rodu *Rhinanthus* (viz tab. 1). Jak již bylo ale zmŕněno, vŕsledek takovŕhoto pokusu mŕže mít řadu rŕznŕch scŕnářŕ, dokonce i tŕch, kteřé mají negativní dopad na celŕ spoleŕenstvo.

Ve vŕtŕinŕ pŕípadŕ mŕlo vysetí rodu *Rhinanthus* (pouŕíván pŕedevŕm *R. minor*) v novŕ obnovenŕch loukách pozitivní vliv na strukturu a produktivitu spoleŕenstva. Ke sniŕžení biomasy hostitelského spoleŕenstva docházelo pŕedevŕm ve vyŕších osevních hustotách rodu *Rhinanthus* (cca 1000 semen/m² – z nich 338 dospŕlŕch) (Westbury & Dunnett 2007). Podobné vŕsledky uvádí i řada dalŕích autorŕ v pŕípadŕ novŕ obnovovanŕch luk i druhovŕ bohatŕch luk se stabilním managementem, pŕiŕemŕ sniŕžení biomasy hostitelského spoleŕenstva se pohybuje od 8 do 70% ve srovnání s neparazitovanou kontrolou pro *R. minor* (Davies et al. 1997, Mudrāk & Lepŕ 2010, Westbury & Dunnett 2007) a 60 % pro *R. alectrolophus* (Joshi et al. 2000). Zvláŕtním pŕípadem je pouŕití *R. minor* a *R. angustifolius* pro sniŕžení produktivity okrajŕ silnic, s *R. minor* zde doŕlo i ke sniŕžení celkové nadzemní biomasy (Ameloot et al. 2006a). Vyuŕití poloparazitických druhŕ pŕi obnovŕ takovŕchto netypických lokalit by vŕak mŕlo bŕt pŕedmŕtem dalŕího zkoumání, tato studie je jediná svŕho druhu.

Celková biomasa včetně poloparazita zůstávala často neměnná, zato docházelo ke změnám hodnot biomasy v různých funkčních skupinách, především výrazné snížení biomasy trav, a to až 90 % (Westbury & Dunnett 2007) často ve prospěch dvouděložných (Westbury & Dunnett 2007, Westbury & Dunnett 2000). Joshi et al. (2000) se zabýval právě vlivem výsevu poloparazitů na společenstva tvořená různým počtem funkčních skupin. Ukázalo se, že negativní vliv poloparazita na hostitelskou biomasu se snižoval s rostoucím počtem funkčních skupin. Pokud byly přítomny jen trávy, jejich biomasa byla snížena o 74 %, pokud ale byly přítomny všechny tři funkční skupiny (trávy, bobovité a ostatní dvouděložné), došlo jen k 38 % redukci biomasy. Důvodem je vyšší odolnost ploch s větším zastoupením funkčních skupin a menším zastoupením potenciálně vhodných hostitelů, zároveň byly tyto plochy odolné i vůči změně celkové biomasy (včetně té poloparazitické).

Velkým úskalím všech těchto studií je ale jejich velmi krátké trvání. Omezují se pouze na krátkodobý vliv poloparazitů na společenstvo, který ale z hlediska dlouhodobého managementu vůbec nemusí hrát podstatnou roli. Amellot et al. (2006a) ve své studii, zabývající se monitoringem populační dynamiky *R. angustifolius* s přirozeným výskytem na dříve hnojených loukách, nezaznamenal vliv poloparazita na produktivitu oblastí. Celý monitoring trval 31 let, a proto zaznamenal dlouhodobou dynamiku celé populace. I zde ale platilo, že pokryvnost trav relativně klesala na místech s poloparazitem. Je proto možné, že vliv poloparazita na snížení produktivity společenstva je velmi krátkodobý a produktivita se poté navrácí do určité hodnoty, kdy je stabilizována, v důsledku ohrožení populace např. jarním suchem, neboť druh nemá trvalou semennou banku. Snížení produktivity především v případě jednoletých studií by potom bylo pouze důsledkem uchycení poloparazita v 1. roce, ale vlivem fluktuace jeho populace by mohlo opět dojít k nárůstu produkce biomasy. Takovým příkladem může být studie Westbury & Dunnett (2007), kdy v prvním roce byla biomasa společenstva snížena o 50% oproti kontrole, ve druhém roce to bylo už ale jen 18% vztaženo ke kontrolní ploše. Také studie, v nichž nebyl prokázán téměř žádný vliv přítomnosti poloparazita na produktivitu (Hellström et al. 2011) nebo dokonce i nárůst biomasy během let a to nejen v kontrolních plochách, ale i v těch, kde byl poloparazit vyset v poměrně vysokých hustotách (1000/m²) (Westbury et al. 2006). Další možností je, že vliv poloparazita na produktivitu společenstva se projeví pouze na počátku jeho působení, tedy že dochází k nejvýraznějšímu snížení produktivity během prvních několika let po vysetí parazita, poté dojde ke stabilizaci celého společenstva, celková produktivita zůstane neměnná, nižší a ke změnám dochází již pouze mezi různými funkčními skupinami.

Vliv poloparazita na produktivitu společenstva je až na několik výjimek poměrně zjevný. O jeho vlivu na počet druhů již není možné činit tak jednoznačný závěr. Jednou z mnoha komplikací je i časté nevylišování čeledi *Fabaceae* z ostatních dvouděložných či chybějící vymezení pojmu dvouděložné rostliny, které by objasnilo, zda studie bere v úvahu všechny tři funkční skupiny nebo se omezuje pouze na trávy a dvouděložné např. Davies et al. (1997). V zásadě jsou prováděny dva typy studií. Ty, v nichž se zkoumá vliv poloparazita na již vzniklé společenstvo a ty, kde se zároveň s poloparazitem dosévá směs cílových druhů.

V prvním případě nedocházelo ke zvyšování počtu druhů na lokalitách, ale pouze ke změně zastoupení funkčních skupin ve prospěch dvouděložných (Davies et al. 1997, Hellström et al. 2011). Vyskytl se také opačný efekt, a to snížení druhové diverzity. Obvykle bylo toto snížení způsobeno nástupem nové dominanty, která nebyla náchylná k parazitaci. Takovýto případ uvádí Mudrák & Lepš (2010) pro *Plantago lanceolata*, které začalo přebírat dominantní roli následkem potlačení trav. Podobná situace nastala i v případě, kdy preferovaní hostitelé nebyli dominantami ve společenstvu, v takovém případě opět docházelo ke snížení diverzity (Gibson & Watkinson 1992).

Ve druhém případě, kdy docházelo k dosévání směsí bylin a travin, byla opravdu početnost druhů v přítomnosti rodu *Rhinanthus* zvyšována, ovšem jen o deseté druhy, Pywell et al. (2004) uvádí až 7 z 10 dosévaných druhů na plochu. Naopak Westbury & Dunnett (2007) nezaznamenali ve studii vliv poloparazita na dosévané druhy, jen změnu v proporcích jejich zastoupení. V přítomnosti *R. minor* klesala pokryvnost *Agrostis capillaris* a naopak byla zvýšena pokryvnost bylin jako *Centaurea nigra*, *Leucanthemum vulgare* a *Ranunculus acris*. Podobné výsledky zaznamenává i Westbury & Dunnett (2008), kdy je přítomnost *R. minor* negativně korelována s pokryvností dominanty *Lolium perenne* a naopak pozitivně s *Achillea millefolium*, *Ranunculus acris* a *Centaurea nigra* (podobně rovněž Pywell et al. 2004).

Problematickými se zdají preference hostitelů. Zatímco je *Plantago lanceolata* uváděn jako nevhodný hostitel, jenž se dokáže stát dominantou v přítomnosti poloparazita (Mudrák & Lepš 2010). Gibson & Watkinson (1989) jej uvádí v seznamu preferovaných hostitelů, což podporuje i terénní studií (Gibson & Watkinson 1992). Podobným problémem je i *Festuca rubra*, u níž by byl očekávaný ústup v přítomnosti poloparazita vzhledem

k tomu, že patří k travám, tu ale Gibson & Watkinson (1989) uvádí jakožto nevhodného hostitele, rovněž podpořeno terénní studií (Gibson & Watkinson 1992).

Vysetí rodu *Rhinanthus* tedy často neovlivňuje počet druhů, ale má vliv na indexy diverzity, tedy mění poměrné zastoupení druhů. Příčin může být několik, jednak jsou studie krátkodobé, což znamená, že pokud nejsou nové druhy přítomny v semenné bance, nestihly se na plochy rozšířit nebo je jejich šíření složité a vhodnější je dosev požadovaných druhů do ploch (Coulson et al. 2001 pro *Leucantheum vulgare*). Rovněž může dojít ke stimulaci druhů přítomných v semenné bance. Díky převážně zemědělské historii velké části zkoumaných ploch, tak dojde ke zvýšení počtu plevelů, ty dokážou kolonizovat území i bez přítomnosti v semenné bance využívajíc volných gapů po dozrání poloparazitů (Wagner et al. 2011).

1.4.3 Optimální výsev

Další otázkou je jakou optimální hustotu výsevu použít, aby byl vliv rodu *Rhinanthus* co největší a zároveň nedocházelo k jeho zbytečné mortalitě. Nízké hustoty osevu vedou k pomalejšímu zakládání populací poloparazitů a zároveň jsou náchylnější k neočekávanému suchu na jaře. Zároveň ale i při nižších hustotách zhruba 100 semen/m² vysetých do velkých ploch 100 m² může dojít po několika letech k založení populací (Pywell et al. 2004). Rovněž se počty parazitů v různě hustě osetých plochách do několika let vyrovnají (Pywell et al. 2004).

Mechanismem snižování počtu parazitů na plochu je vnitrodruhová kompetice v rámci populace poloparazita. Vysoké hustoty poloparazita mohou potlačit své hostitele natolik, že začnou trpět nedostatkem živin, zároveň dochází k častějšímu napojení na ostatní poloparazity (Mudrák & Lepš 2010). Počty semenáčků snižuje nejen kompetice o světlo s okolní vegetací, ale ve vysokých hustotách osevu i jejich vzájemná kompetice (Ameloot et al. 2006a). Naopak nižší hodnoty umožňují poloparazitům využívat méně parazitismem narušené hostitele, čímž dochází ke zvyšování reprodukční úspěšnosti poloparazitů a tím jejich vyššímu počtu v dalších letech. Navíc v nižších hustotách klesá náchylnost k herbivorii, neboť není tak snadné poloparazita najít (Westbury et al. 2006).

Davies et al. (1997) uvádí vliv stoupající hustoty poloparazita na pokles produktivity pouze do 80 rostlin/m². S vyšším počtem dospělých rostlin k dalšímu poklesu produktivity nedocházelo. Z výše uvedeného vyplývá, že poměrně vysoká hustota osevu je žádoucí

s ohledem na mortalitu semenáčků až 80- 90% (Ameloot et al. 2006a, Westbury & Dunnett 2007), ale zbytečně vysoké hustoty už nemají žádný vliv. Optimální osevní hodnota se pohybuje mezi 500 a 1000 semen/m². Westbury & Dunnett (2007) uvádí ve 2. roce experimentu 66 dospělých jedinců *R. minor* odpovídajících hustotě osevu 600 semen/m² a 142 jedinců při hustotě 1000 semen/m². Zároveň ale v případě menších hustot zjistil vyšší počet semen na rostlinu, čímž produkce semen/m² byla v prvním případě 1366 a při vyšší osevní hodnotě 1472. Podobně v případě studie Ameloot et al. (2006a), kdy byla hustota osevu 1100/m² a vzhledem k vysoké mortalitě semenáčků bylo jen 54 dospělých rostlin/m². Počet semen na plochu se pohyboval od 1596-3491. Joshi et al. (2000) uvádí 130 dospělých rostlin/m² z výsevu 800 semen/m².

Hustota výsevu záleží především na účelu prováděné studie. Pokud je zapotřebí rychlého založení populací a je zkoumán pouze krátkodobý efekt, je vhodné použít vysoké hodnoty osevu. V případě projektů obnovy je však vhodnější a plně dostačující výsev mezi 500-800 semen/m². Ačkoli většina pokusů o výsevu kolem 1000 semen/m² byla úspěšná, byly počty dospělých rostlin, vzhledem k tomuto výsevu, velmi nízké s obrovskou mortalitou semenáčků, jež mohla být způsobena právě vysokou osevní hustotou. Zároveň byla v mnoha případech produkce semen v nižších hustotách více než dostačující. Založení stabilních populací je podpořeno rovněž výsevem do větších ploch (Westburty et al. 2006) a mortalita semenáčků se snižuje při výsevu do nově osetých luk (mortalita 66%) než starých (mortalita až 99%). V nově osetých loukách jsou mladí hostitelé náchylnější k parazitismu (Westbury et al. 2006). Naopak ve velmi malých hustotách výsevu se vyskytuje opačný efekt, a to sice vyšší produktivita semen jednotlivci neschopná dorovnat většího výskytu rostlin na hustěji osetých plochách, rozdíl v hustotě může být totiž až 100 krát větší, kdežto v počtu semen jen 3 krát (Hejzman et al. 2011). Vyšší hustoty menších rostlin zhruba kolem 100 dospělých/m² by mohly být vhodnou strategií pro založení stabilních populací.

1.4.4 Cílové plochy a management

Do jakých ploch je tedy vhodné *Rhinanthus* vysévat a jaký dále používat management? První otázkou je, zda vysoká produktivita některých luk omezuje uchycování a stabilizaci populací rodu *Rhinanthus*. Hejzman et al. (2011) uvádí, že plochy s celkovou roční produkcí biomasy nad 500 g/m² měly velmi nízkou pokryvnost *R. minor* (pod 3 %). V protikladu k tomuto výsledku je hned několik studií, Westbury et al. (2006): produktivita 473-847 g/m² a kolem 300 jedinců/m² v prvním roce, Ameloot et al. (2006a): produktivita až kolem

660 g/m² a průměrně 54 dospělých jedinců na m² s produkcí až 3491 semen. Produktivita luk ve většině prováděných studiích se pohybovala mezi 500 až 600 g/m². Naopak výsledky 31-leté monitorovací studie podporují výsledek studie Hejzman et al. (2011), uvádí totiž, že poloparaziti byli přítomni na plochách o produktivitě nižší než 600 g/m² (Ameloot et al. 2006b).

Kromě produktivity společenstva má zřejmě vliv na *Rhinanthus* počet funkčních skupin ve společenstvu. Ukázalo se totiž, že pravděpodobnost přežití do kvetoucího stadia klesá s narůstajícím počtem funkčních skupin ve společenstvu – 70 % s 1 skupinou, 50 % se všemi skupinami. Naopak biomasa parazita se zvyšovala s počtem funkčních skupin, nejspíš díky vyváženějšímu přísunu živin od hostitelů (Joshi et al. 2000).

Uchycení poloparazita i doséváním druhů zjevně usnadňuje narušení či přímo odstranění povrchu půdy, tvorba gapů k výsevu semen či odstraňování drnů, čímž se sníží kompetiční tlak okolní vegetace na semenáčky a krátkodobě i produktivita (Westbury et al. 2006, Pywell et al. 2007).

Vhodným managementem pro šíření poloparazita se ukázala červnová senoseč, kdy před senosečí byla zralá semena šířena větrem a následně největší část byla rozšířena během senoseče díky použití strojů až do vzdálenosti 19 m. Naopak velmi nevhodná byla pouze pastva, kdy bylo šíření znemožněno zašlapáním semen do země a vzdálenost od mateřské rostliny byla kratší než 1m (Bullock et al. 2003, Coulson et al. 2001). Přitom typ managementu měl vliv spíše na šíření semen než na růst poloparazitů (Coulson et al. 2001).

Pokud by byla, jako vhodný management obnovovaných luk, využívána pouze časná seč, mohlo by docházet ke krátkodobému zvyšování produktivity a zakládání nežádoucích druhů. Na konci vegetačního období poloparazita jsou totiž po úhynu rostliny vytvářeny volné gapy, v nichž se sice mohou uchycovat cílové druhy, ale zároveň mohou být využity jednoletými plevely, semeny v semenné bance či invazními rostlinami (Joshi et al. 2000). Je proto vhodné přidat i pozdní seč v srpnu či září, případně doplňková pastva, ovšem až po ukončení reprodukčního období poloparazita. Volba managementu by měla záviset ale i na způsobech rozšiřování cílových druhů.

Tab. 1_a: Souhrn experimentů obnovy využívajících rod *Rhinanthus*, observační studie zkoumají vliv bez zásahu do přirozených populací poloparazita, removal experimenty mění početnost populací zásahem do jejich přirozeného výskytu a vysévací pokusy využívají introdukce poloparazita vysetím jeho semen v podzimním období, délka značí délku experimentu v letech a účel je shrnutí cílů dané studie.

typ	Lokalita	charakteristiky pokusu					reference
		Země	Druh	výsev (semena/m ²)	délka	Účel	
observační	druhově bohaté louky	Anglie	<i>R. minor</i>	-	1	vliv na společenstvo	Daviest et al. 1997
observační a removal	druhově bohaté louky	Anglie	<i>R. minor</i>	-	1	vliv na společenstvo	Daviest et al. 1997
observační	druhově bohaté louky	Itálie	<i>R. alectrolophus</i>	-	1	vliv na společenstvo	Daviest et al. 1997
observační	obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	-	-	šíření semen <i>Rhin.</i>	Bullock et al. 2003
observační	obnovené louky	Nizozemí	<i>R. angustifolius</i>	-	31	populační dynamika <i>Rhin.</i>	Ameloot et al. 2006b
observační	oligotrofní louky	Německo	<i>R. minor</i>	-	65	vliv hnojení na <i>Rhin.</i>	Hejcman et al. 2011
removal	druhově bohaté louky	Anglie	<i>R. minor</i>	-	1	vliv na společenstvo	Gibson & Watkinson 1992
removal	oligotrofní louky	ČR	<i>R. minor</i>	-	2	vliv na společenstvo	Mudrák & Lepš 2010

Tab. 1_b: Souhrn experimentů obnovy využívajících rod *Rhinanthus*.

typ	Lokalita	charakteristky pokusu					reference
		Země	druh	výsev (semena/m ²)	délka	Účel	
vysévací	druhově bohaté louky	Polsko	<i>R. angustifolius</i>	1000	3	vliv na společenstvo	Mizianty 1975
vysévací	nově obnovené louky	Švýcarsko	<i>R. alectrolophus</i>	800	1	vliv na funkční skupiny	Joshi et al. 2000
vysévací	nově obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	600 a 1000	1	vliv na společenstvo	Westbury & Dunnett 2000
vysévací	Pastviny	Anglie	<i>R. minor</i>	-	3	šíření semen <i>Rhin.</i>	Coulson et al. 2001
vysévací	obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	4, 21 a 106	4	kolonizace luk	Pywell et al. 2004
vysévací	okraje silnic	Belgie	<i>R. minor</i> , <i>R. angustifolius</i>	1100	2	vliv na produkci biomasy	Ameloot et al. 2006a
vysévací	přirozené a nově obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	1000	2	vliv typu louky na <i>Rhin.</i>	Westbury et al. 2006
vysévací	mezotrofní louky	Anglie	<i>R. minor</i>	100	4	přístupnost mikrostanovišť	Pywell et al. 2007
vysévací	nově obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	600 a 1000	3	vliv na produktivitu	Westbury & Dunnett 2007
vysévací	-	Belgie	<i>R. minor</i> , <i>R. angustifolius</i>	1100	2	vliv <i>Rhin.</i> na cyklus živin	Ameloot et al. 2008
vysévací	obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	1000	2	vliv na dvouděložné	Westbury & Dunnett 2008
vysévací	nově obnovené louky	Anglie	<i>R. minor</i>	30-900	1	vliv na společenstvo	Wagner et al. 2011
vysévací	mezotrofní louky	Anglie	<i>R. minor</i>	1056	1	vliv <i>Rhin.</i> v produktivních loukách	Hellström et al. 2011

Absence výzkumu vlivu charakteristik luk na uchycování rodu *Rhinanthus* a jednostranné zaměření studií na druh *R. minor* byly jedním z podkladů pro mou práci. V případě, že se některé studie zabývaly různými půdními charakteristikami společenstva, ověřovaly obvykle vliv těchto charakteristik na stávající vegetaci a nikoli *Rhinanthus* nebo je nebraly v úvahu vůbec (Hellström et al. 2011, Westbury et al. 2006).

1.5 Cíle práce

Cílem práce bylo doplnění informací v projektech obnovy květnatých luk pomocí výsevu poloparazitických druhů. K tomuto účelu byly založeny pokusné plochy na lokalitách v CHKO Bílé Karpaty, kde by měl být následně uplatňován vhodný management pro obnovení uměle zatravňovaných luk. Hlavním tématem bylo zjistit, jaké faktory ovlivňují generativní a vegetativní fáze růstu *R. major* a *R. minor* a zda jsou vysévané druhy schopny založit stabilní populace. Vzhledem k využití poloparazitických rostlin byl rovněž zjišťován vliv na hostitelské společenstvo. Cílem pokusů a analýz bylo navržení vhodného managementu pro tuto lokalitu.

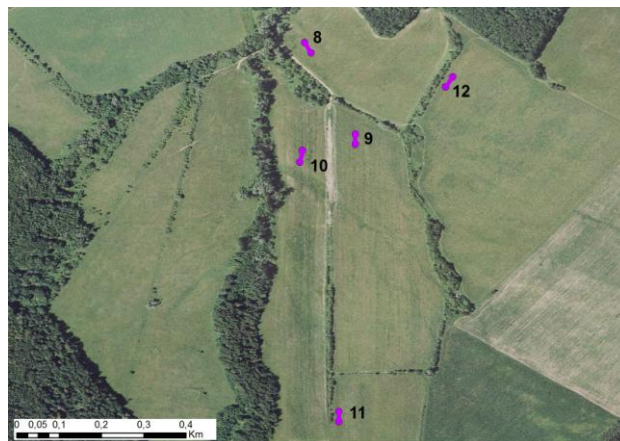
2. Metodika

2.1 Terénní pokus

Pro zjištění možností uchycení druhů rodu *Rhinanthus* a jejich vlivu na vývoj společenstev obnovených luk v Bílých Karpatech byl založen pokus na lokalitách u Hrubé Vrbky a Vojšicích. Obě lokality jsou komplexem uměle zatravnovaných luk rozdílného stáří, složení vegetace i půdních charakteristik. Kosení luk probíhalo do roku 2011 koncem června, od roku 2011 jsou louky sečeny dříve, a to koncem května či začátkem června. Louky byly do roku 2000 využívány jako pole sloužící k pěstování kukuřice pro plnění hospodářských norem. Následně byla většina ploch uměle zatravněna prostřednictvím CHKO Bílé Karpaty z lokálních travních směsí s příměsí bylin (podrobnější informace viz příloha 1). Jediná plocha u Vojšic (viz obr. 1 - plocha 2) je výsledkem zemědělského zatravnování komerční travní směsí neznámého původu a složení. Tato plocha je rovněž nejstarší zatravněnou plochou (v analýzách uváděno deset let - vztaheno k datu prvního snímkování 2010, avšak pravděpodobně bude ještě o něco starší). Podrobnější data o této ploše však nejsou k dispozici. Mapy jednotlivých lokalit jsou vytvořeny v programu Quantum Gis 1.0.2 (Athán et al. 2009).



Obr. 1: Rozložení transektů na Vojšických loukách.

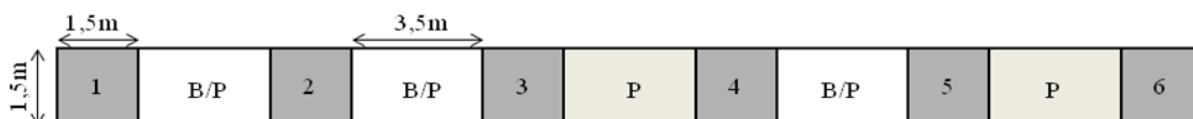


Obr. 2: Rozložení transektů na loukách u Hrubé Vrbky.

2.1.1 Design pokusu

Na lokalitě u Hrubé Vrbky bylo vytyčeno celkem pět pokusných transektů na pěti loukách, na Vojšických loukách celkem sedm (obr. 1 a 2). Každý transekt se skládal ze šesti podploch, přičemž transekty byly vybrány tak, aby vegetace na nich byla co

nejhomogennější v rámci příslušné louky. Podplochy měly velikost 1,5 x 1,5 m, vzdálenost mezi nimi byla 3,5 m, aby nedošlo ke kontaminaci vysévaným druhem a rozmístěny byly v pásu (obr. 3). Každé podploše byl náhodně přidělen výsev a to tak, že dvě podplochy byly označeny jako kontrolní, dvě určeny pro výsev rodu *Rhinanthus minor*, jedna pro *Rhinanthus major* a jedna pro *Melampyrum nemorosum*. Jelikož *Melampyrum nemorosum* na žádné z podploh všech transektů nevyklíčilo a nevyrostly tedy žádné semenáčky ani dospělé rostliny, byly podplochy náležící tomuto výsevu brány dále jako třetí kontrolní podplocha. *Rhinanthus minor* byl vyséván do dvou podploh zejména díky jeho častějšímu užívání při obnově květnatých luk (viz úvod), předpokládanému úspěšnějšímu uchycování a možnosti založení navazujícího pokusu s doséváním lokální směsi a jejímu snazšímu uchycení díky působení těchto poloparazitů na již rostoucí hostitele, převážně pravděpodobně trávy a bobovité.

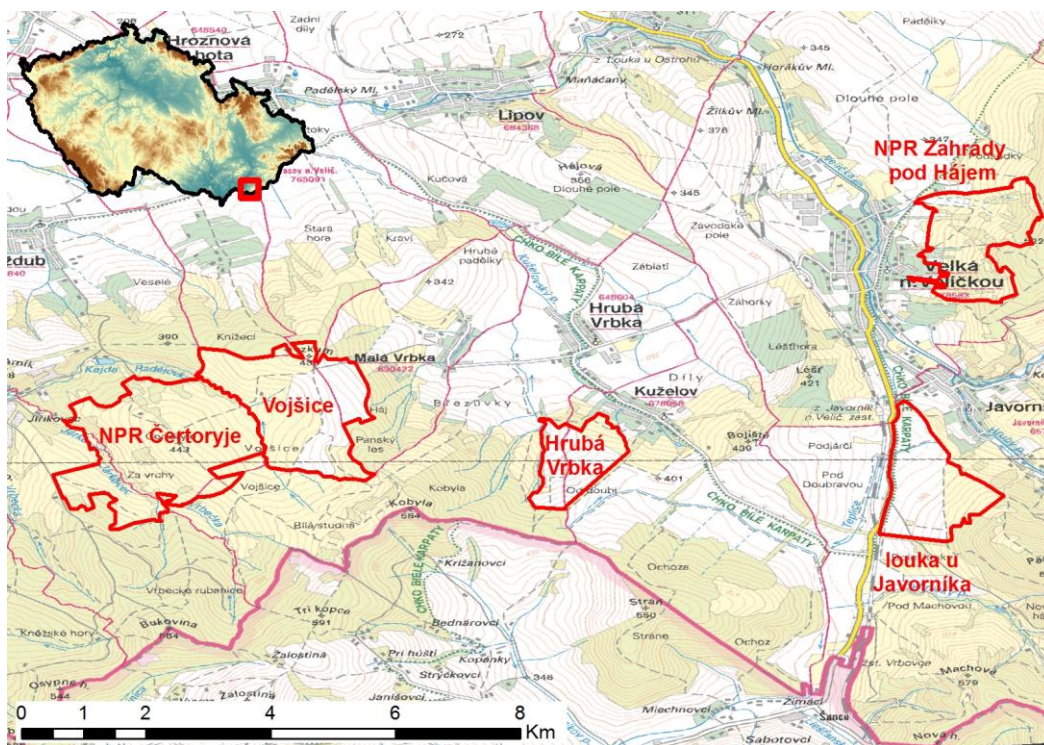


Obr. 3: Uspořádání pokusných podploh v rámci transektu, čísla 1-6 jsou označeny jednotlivé podplochy, do nichž jsou náhodně rozmístěny výsevy; písmeno B značí odběr biomasy v daném meziploše a písmeno P odběr půdního vzorku v meziploši.

Semena všech tří druhů byla získána z lokálních populací. Sběr semen *R. major* probíhal od 8. do 13. června 2010 v okolí NPR Čertoryje, kde se *R. major* přirozeně vyskytuje. Semena *R. minor* byla sbírána od 15. do 20. června 2010 v okolí NPR Zahrady pod Hájem a na loukách u Javorníka (obr. 4). Populace obou druhů rostoucí na těchto lokalitách představují časný ekotyp. Semena *M. nemorosum* byla sbírána v okolí NPR Čertoryje od 6. do 8. června 2010. Do každé podplochy bylo na podzim 2010 vyseto zhruba 500 semen (tab. 2). Vysévací dávka byla určena z průměrného objemu 5 dávek o přesném počtu 500 semen.

Na základě zjištěného úspěšného uchycování *R. major* v roce 2011, kdy byly transekty snímkovány (viz dále), byl založen doplňující pokus za účelem zjištění vlivu pohrabání vysetých semen na jejich uchycení. Do dvou kontrolních podploh na Vojšických loukách bylo na podzim 2011 vyseto po 500 semenech *R. major* opět z místních populací, naměřených tak jako v předešlém pokusu (tab. 2). Jedna kontrolní podplocha byla oseta běžným způsobem (semena rovnoměrně rozsypána po čtverci), na druhé byla semena

pohrabána, aby se dostala přes vegetaci a vrstvu stařiny do kontaktu s půdou. Výsev byl proveden na vybraných pěti transektech, kde se *R. major* uchycoval nejlépe (obr. 5).



Obr. 4: Mapa s vyznačenými oblastmi sběru vysévaných semen a oběma komplexy pokusných luk.



Obr. 5: Transekty na Vojšických loukách vybrané pro opětovný výsev *R. major* v roce 2011.

Tab. 2: Výsevy poloparazitů v letech 2010 a 2011. Čísly 1-12 jsou značeny plochy; čísla 1-6 podplochy v rámci plochy; výsevy jsou označeny zkratkami min – vyset *R. minor*, maj – *R. major*, mp – *M. nemorosum*, maj/hr – vyset *R. major* a pohrabán, maj/nehr – vyset *R. major* bez pohrabání, x – nevseto.

		1	2	3	4	5	6
1	2010	X	min	maj	mp	x	min
	2011	X	x	maj	maj/nehr	maj/hr	x
2	2010	X	x	min	min	mp	maj
	2011	X	maj/hr	x	x	maj/nehr	maj
3	2010	Maj	x	mp	x	min	min
	2011	X	x	x	x	x	x
4	2010	Min	mp	maj	min	x	x
	2011	X	maj/nehr	maj	x	maj/hr	x
5	2010	Maj	min	mp	min	x	x
	2011	X	x	x	x	x	x
6	2010	Mp	min	x	maj	x	min
	2011	maj/nehr	x	maj/hr	maj	x	x
7	2010	Maj	mp	x	x	min	min
	2011	Maj	maj/nehr	maj/hr	x	x	x
8	2010	Mp	min	maj	x	x	min
	2011	X	x	x	x	x	x
9	2010	Min	maj	min	mp	x	x
	2011	X	x	x	x	x	x
10	2010	X	x	maj	min	mp	min
	2011	X	x	x	x	x	x
11	2010	X	mp	min	maj	x	min
	2011	X	x	x	x	x	x
12	2010	X	x	min	mp	min	maj
	2011	X	x	x	x	x	x

2.2 Sběr dat

2.2.1 Charakteristiky jednotlivých luk

Za účelem zjištění rozdílů mezi jednotlivými loukami a tím i mezi různými podmínkami pro růst *Rhinanthus* byla začátkem června 2010 odebrána biomasa a půdní vzorek. Odběr biomasy probíhal v každé ploše a to tak, že došlo k sestřizení vegetace z plochy o velikosti 0,5 x 0,5 m mezi 1. a 2., 2. a 3., 4. a 5. podplochou. Tyto odběry byly následně zprůměrovány, čímž byla stanovena průměrná produktivita dané louky, na níž se plocha nacházela jako hmotnost biomasy v suchém stavu v gramech vztažené na plochu 0,25 m².

Odběr půdy probíhal v každém meziploši příslušném k dané ploše a byl vytvořen směsný vzorek. Bylo odebráno svrchních 10 cm, z nichž byl odstraněn 1 cm organického horizontu tvořeného starým listím. U půdních vzorků bylo zjišťováno pH, obsah fosforu,

dusíku a organických látek. Měření pH probíhalo jak v destilované vodě, tak v KCl (Thunjai et al. 2001). Extrakce fosforu (aniontů PO_4^-) byla provedena extraktantem Mehlich-3 (Mehlich 1984) a uváděna je v mg/kg (na 1 kg půdy). Dále byla stanovena ztráta žiháním (ZŽ), tedy procento organických látek obsažených v půdě a obsah dusíku (TN) v g/kg. Dusík byl stanoven jako totální dusík, tedy veškerý dusík obsažený v půdě, tedy i ve sloučeninách, které nejsou rostlinám dostupné. S možností půdy poskytovat rostlinám dusík však koreluje množství extrahovaných organických látek, tedy ztráta živin žiháním (Lemaitre et al. 1995). Jako indikátor dostupnosti dusíku byl použit poměr C:N, kde čím nižší je poměr, tím vyšší je dostupnost dusíku (Loiseau et al. 2005). Mineralizace dusíku, tedy proces při němž je organický dusík transformován na amonné ionty sloužící jako zdroj dusíku rostlinám, je tedy negativně korelovaná s poměrem C:N (Parfitt et al. 2005). Poměr C:N byl odhadnut podle vzorce: $\frac{C}{N} = \frac{Z\check{Z}}{1,724} \cdot \frac{10}{TN}$ (Howard & Howard 1989), kde TN je obsah veškerého dusíku v půdě v g/kg, ZŽ je ztráta žiháním v % – procento organických látek v půdě, koeficient 1,724 vychází z výše uvedeného článku a C:N vyjadřuje poměr uhlíku a dusíku v půdě, tedy vypovídá o biologické aktivitě půdy a tím o dostupnosti dusíku pro rostliny.

2.2.2 Vegetace a *Rhinanthus*

Na přelomu května a června proběhlo na všech plochách v letech 2010 a 2011 fytocenologické snímkování, kde byly zaznamenány jak pokryvnosti jednotlivých druhů, tak mechového a bylinného patra i pokryvnost stařiny na plochách. Pokryvnosti byly určovány jako procento plochy, které dané druhy zaujímají. Názvy rostlin byly sjednoceny podle klíče Kubát et al. 2002. *Festuca rubra* a *F. rupicola* je snímkována a v analýzách vegetace brána jako jeden směsný druh, protože nebylo možné přesně stanovit pokryvnost těchto dvou druhů se značně podobným habitem (který se utváří za podmínek, které panují právě na zkoumaných plochách). Snímkování v roce 2012 proběhlo jen na několika málo plochách, neboť některé plochy byly již posekány, proto jeho výsledky nebyly do analýz zahrnuty.

Na jaře, 27. dubna 2011, byly spočítány semenáčky vyšetých poloparazitů na všech plochách, stejně tak následující rok 24. dubna 2012 byly určeny počty semenáčků dosévaného *R. major*. V létě 2011 a 2012 potom v rámci snímkování byly určeny pokryvnosti vyšetých poloparazitů, počty rostlin a květů v jednotlivých podplohách. Poté byly stanoveny počty semen vyšetého rodu *Rhinanthus* připadající na jednu podplochu vynásobením počtu rostlin v podploše a průměrného počtu semen v tobolce. Počet semen v tobolce byl určen jako průměr z cca 20 tobolek, v nichž byla semena počítána, a stanoven

na 8. Pro srovnání Westbury 2004 uvádí průměrně 10 semen na tobolku u *R. minor*. Díky dvěma podplochám s vysetým *R. minor* byl pro další statistické vyhodnocování pokusů spočítán průměrný počet květů, dospělých rostlin, semenáčků a pokryvnost tak, aby každá plocha měla právě jednu tuto charakteristiku.

2.3 Statistické metody

2.3.1 Vysévací pokusy

Základní korelační vztahy mezi sledovanými proměnnými byly popsány analýzou hlavních komponent (PCA; Lepš & Šmilauer 2003), v níž figurovaly plochy s jejich charakteristikami a příslušnými údaji o vysetých poloparazitech.

Vliv podmínek na uchycování, růst a počet květů obou druhů rodu *Rhinanthus* byl testován mnohonásobnou regresí. Nejprve byly nezávisle otestovány všechny prediktory (resp. jejich marginální efekty) a poté byl sestaven kompletní model pomocí metody postupného výběru (*forward selection*). Jako kritérium pro zařazení predátoru do modelu byla použita statistická významnost jeho parciálního efektu na hladině významnosti $p < 0,05$. Data použitá v analýzách nebyla nijak transformována, vzhledem k tomu, že analýza regresních reziduálů ukazovala poměrně dobré splnění předpokladů regrese (normální rozdělení, homoskedasticita).

Dále byla testována možnost založení potenciálně udržitelné populace obou vysévaných druhů na daných lokalitách. Tyto populace byly definovány na základě odhadu počtu semen vyprodukovaných v příslušném čtverci. Pokud tato hodnota dosahovala vyššího počtu než množství vysetých semen, tj. 500, byla populace považována za potenciálně udržitelnou. Počet semen byl odhadnut jako násobek počtu květů a semen připadajících na jednu tobolku, tj. 8 (viz výše). K testování založení udržitelné populace byl využit zobecněný lineární model s binomiální distribucí.

Vliv hrabání na semenáčky a počet dospělých rostlin *R. major* byl testován párovým t-testem, kde pár tvořily podplocha se zásahem, tj. pohrabaná, a podplocha nepohrabaná příslušející k téže ploše. Jako počet semenáčků byl brán vyšší počet ze zjištěného počtu semenáčků a dospělých rostlin, což zohledňuje přehlédnutí části semenáčků na jaře. Počet dospělých rostlin byl v analýze logaritmicky transformován za účelem zlepšení normality reziduálů.

Veškeré statistické analýzy byly provedeny v programu R 2.12 (R Development Core Team, 2010).

2.3.2 Vegetace

Složení vegetace na plochách bylo popsáno detrendovanou korespondenční analýzou DCA (Lepš & Šmilauer 2003). Do popisu vegetace ploch byly proměnné pasivně promítnuty.

Pro zjištění vlivu výsevu rodu *Rhinanthus* na složení vegetace byla provedena kanonická korespondenční analýza (CCA). Do analýzy vstupovaly fytoocenologické snímky z let 2010 a 2011, testován byl vliv interakce rok snímkování \times výsev poloparazitů, hlavní efekty těchto proměnných v analýze vystupovaly jako kovariáty, stejně jako proměnné popisující příslušnost snímků k transektům. Monte-Carlo permutační test signifikance kanonických os byl založen na 999 permutacích a reflektoval design pokusu pomocí specifikace *split-plot* uspořádání. Pokryvnosti jednotlivých druhů nebyly v analýze transformovány.

Mnohorozměrné analýzy byly počítány v programu Canoco for Windows 4.52 (Lepš & Šmilauer 2003) a DCA popis vegetace vykreslen programem Canodraw (Ter Braak & Šmilauer 2002).

3. Výsledky

Oba druhy rodu *Rhinanthus* se uchytily na všech plochách, avšak počty a vzrůst semenáčků byl značně variabilní mezi jednotlivými plochami (obr. 6 a 7, viz tab. 3), což se odráží na počtu a stavu dospělých rostlin na příslušných plochách. Může to být zapříčiněno až 5 cm silnou vrstvou stařiny na některých plochách a tedy ztíženými podmínkami pro klíčení semínek a výživu mladé rostliny. Vliv na počet semenáčků *Rhinanthus* však v analýzách nemohl být zjišťován vzhledem k dobrým podmínkám na jaře roku 2011, kdy v době počítání semenáčků byly na plochách již poměrně velké rostliny, takže stav semenáčků (ve smyslu mladých rostlin s děložními listy a maximálně dvěma páry lodyžních listů) nebyl zachycen. Navíc byl na jaře stav poloparazitů, udávaný jako počet semenáčků, ve většině případů nižší než počet dospělých rostlin zjišťovaný v létě téhož roku, což znamená, že byly na jaře rostliny přehlédnuty. Proto nelze testovat podmínky, které mají vliv na uchycení rodu *Rhinanthus* a jsou klíčové pro nejranější fázi růstu rostliny, ale teprve až ty, které ovlivnily růst a reprodukční schopnosti dospělých rostlin. Tyto fáze poloparazitů jsou pro jednotlivé roky shrnuty v tabulce primárních dat charakterizujících jednotlivé plochy (tab. 3).



Obr. 6: Semenáček *R. minor* v 5 cm vrstvy stařiny na ploše se 75 % pokryvností stařiny, 27. duben 2011.



Obr. 7: Semenáček *R. major* na ploše s 50 % pokryvností stařiny, 27. duben 2011.

Tab. 3: Charakteristiky ploch – pokryvnosti; analýzy půdy; údaje o r. *Rhinanthus* (pro *R. min* a pokryvnost udány průměrné hodnoty pro plochu).

plocha	<i>R. minor</i>					<i>R. major</i>				
	pokryvnost	semenáčky	dospělé r.	květy	odhad počtu semen	pokryvnost	Semenáčky	dospělé r.	květy	odhad počtu semen
1	0,6	8,5	6,5	39	312	0,5	5	9	46	368
2	4	45,5	32	201	1608	6	105	79	108	864
3	3	22	29,5	105	840	7	54	55	370	2960
4	0,55	12,5	12	71,5	572	0,2	3	7	18	144
5	0,155	0,5	4,5	7	56	0,02	2	1	0	0
6	0,01	1	0,5	3,5	28	1,5	10	17	69	552
7	2,5	26,5	31,5	64,5	516	3	16	26	64	512
8	0,1	6,5	8	26,5	212	0,1	4	4	6	48
9	0,55	12,5	7,5	17	136	0,8	2	8	40	320
10	0,5	7,5	14	58	464	2	20	23	225	1800
11	1,25	15	18,5	75	600	2	14	17	71	568
12	0,05	3	1	6,5	52	0,8	6	8	48	384

plocha	charakteristiky ploch								pokryvnost (%)		
	stáří v 2010	biomasa (g sušiny/1 m ²)	pH H ₂ O	pH KCl	ZŽ (%)	dostupný P (mg/kg)	TN (g/kg)	odhad C:N	E1	E0	stařina
1	9	192,0	7,99	7,05	10,58	57,08	2,838	21,626	37,5	0	25
2	10	313,2	5,24	3,99	9,33	44,65	2,650	20,427	62,5	1,5	55
3	2	252,0	6,25	5,12	8,31	36,33	3,084	15,626	42,5	0,65	57,5
4	7	263,2	6,98	5,96	9,02	62,70	2,483	21,078	30	5,5	57,5
5	9	351,2	6,61	5,48	9,02	63,60	3,161	16,558	67,5	1,5	90
6	10	219,6	7,02	5,80	8,10	29,06	3,674	12,782	40	25	72,5
7	2	125,2	6,80	5,88	9,07	68,11	1,661	31,669	32,5	0	37,5
8	2	254,8	8,32	7,48	12,53	31,97	2,217	32,765	37,5	0	47,5
9	4	456,4	8,17	7,51	5,86	57,73	2,613	13,012	60	3	75
10	2	294,8	8,21	7,50	13,55	66,76	3,490	22,524	30	0	50
11	6	243,2	7,05	5,86	10,19	30,42	2,649	22,322	57,5	27,5	50
12	4	226,4	8,23	7,46	11,94	36,08	2,550	27,162	30	2	20

3.1 Vysévací pokusy

Pro oba druhy rodu *Rhinanthus* byla nejprve provedena mnohonásobná regrese s postupným výběrem prediktorů, aby mohly být vybrány ty charakteristiky luk, které mají vliv na vegetativní a generativní schopnosti vyšetěho *Rhinanthus*. V regresi se ukázalo, že největší procento variability pro pokryvnost obou vysévaných druhů vysvětluje pH a to 48,8 % pro *R. major* a 60,2 % pro *R. minor* (do analýz zahrnuto pouze pH měřené v destilované vodě, kvůli velmi těsné korelaci s pH založeném na KCl), (viz tab. 4 a 5). A dále že pH mělo v této základní analýze jako jediný průkazný vliv na pokryvnost druhů a to tak, že s rostoucím pH klesala pokryvnost obou druhů (viz obr. 8 a 9).

Tab. 4: Margnální efekty vlivu predátorů na pokryvnost *R. major*.

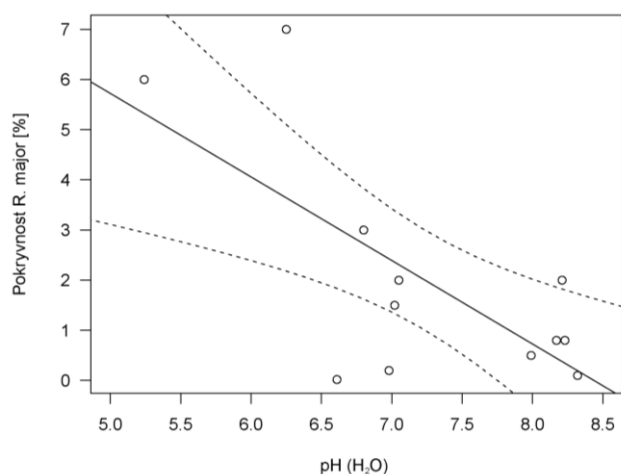
	Df	r ²	F	P
stáří v 2010	1	0,014	0,141	0,716
biomasa	1	0,010	0,101	0,757
pHH ₂ O	1	0,488	9,534	0,011 *
ZZ	1	0,038	0,395	0,544
PMehl3	1	0,042	0,442	0,521
TN	1	0,002	0,023	0,882
C:N	1	0,026	0,268	0,616
E0	1	0,008	0,077	0,787
stařina	1	0,000	0,004	0,949

Tab. 5: Marginální efekty vlivu prediktorů na pokryvnost *R. minor*.

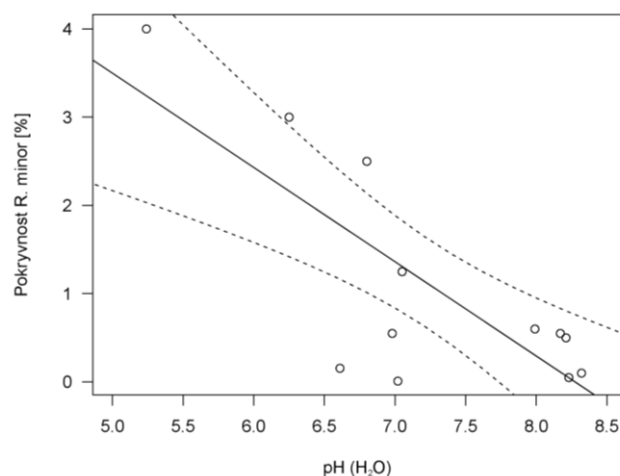
	Df	r ²	F	P
stáří v 2010	1	0,001	0,006	0,938
biomasa	1	0,015	0,156	0,701
pHH ₂ O	1	0,602	15,130	0,003 **
ZZ	1	0,060	0,638	0,443
PMehl3	1	0,000	0,000	0,987
TN	1	0,070	0,749	0,407
C:N	1	0,000	0,002	0,967
E0	1	0,033	0,343	0,571
stařina	1	0,006	0,060	0,812

Po odfiltrování variability vysvětlené pH při postupném výběru se ukázal průkazný parciální efekt, a to stáří ploch, u obou vysévaných druhů. Pro *R. major* vysvětlil prediktor stáří plochy v roce 2010 dalších 21,4 % celkové variability ($F_{1,9} = 6,4571$, $P < 0,05$). Pro *R. minor* vysvětlil prediktor stáří plochy v roce 2010 15,7 % celkové variability

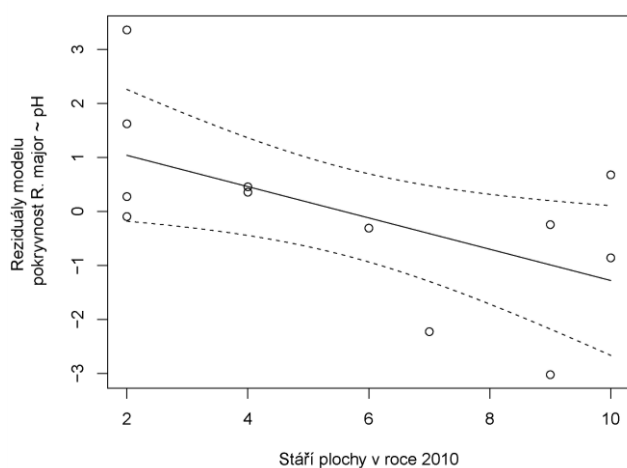
($F_{1,9} = 5,8859$, $P < 0,05$). Pokryvnost obou druhů se snižovala se stoupajícím stářím plochy (viz obr. 10 a 11). Celkově pH a stáří ploch vysvětlily 70,2 % variability pro pokryvnost *R. major* mezi jednotlivými plochami a 75,9 % pro *R. minor*.



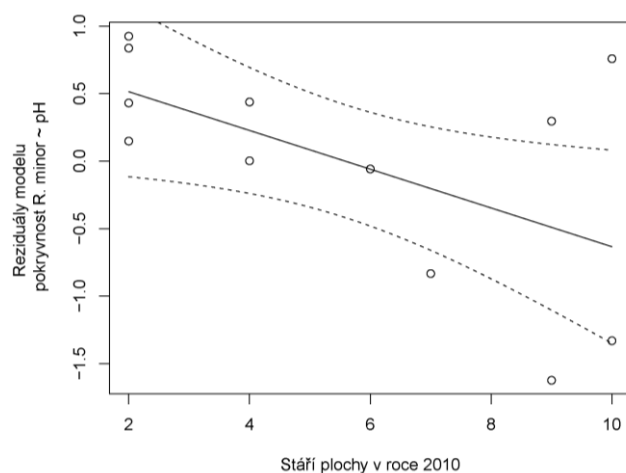
Obr. 8: Závislost pokryvnosti *R. major* na pH půdy, s rostoucím pH se pokryvnost druhu snižuje ($F_{2,9} = 14,7369$, $P < 0,005$).



Obr. 9: Závislost pokryvnosti *R. minor* na pH půdy, s rostoucím pH se pokryvnost druhu snižuje ($F_{2,9} = 22,5226$, $P < 0,005$).

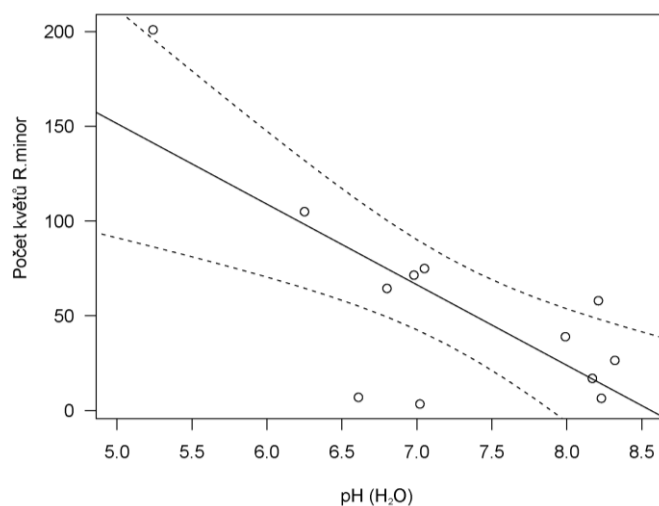


Obr. 10: Reziduály modelu vliv pH na pokryvnost *R. major* vyneseny v závislosti na stáří ploch v roce 2010, s rostoucím stářím ploch se pokryvnost druhu snižuje ($F_{1,9} = 6,4571$, $P < 0,05$).



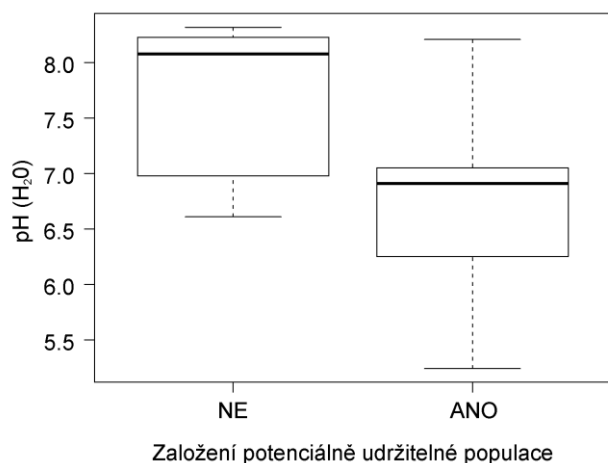
Obr. 11: Reziduály modelu vliv pH na pokryvnost *R. minor* vyneseny v závislosti na stáří ploch v roce 2010, s rostoucím stářím ploch se pokryvnost druhu snižuje ($F_{1,9} = 5,8859$, $P < 0,05$).

Stejná analýza byla provedena pro počet květů, avšak vliv pH či jiných faktorů na počet květů *R. major* byl neprůkazný. U *R. minor* byl prokázán vliv pH na počet květů ($F_{1,10} = 11,6674$, $P < 0,05$) a to tak, že s rostoucím pH počet květů klesal, což souvisí i se snižující se pokryvností druhu (viz obr. 12).

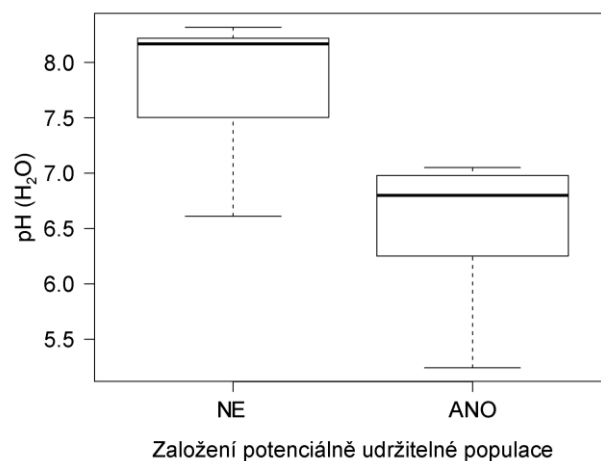


Obr. 12: Závislost počtu květů *R. minor* na pH půdy, s rostoucím pH se počet květů snižuje ($F_{1,10} = 11,6674$, $P < 0,05$).

Dále byla stanovována možnost založení potenciálně udržitelné populace u obou druhů. Vzhledem k tomu, že do pokusných podplach bylo vyseto 500 semen, jako úspěšné byly definovány ty podplochy, v nichž produkce semen rodu *Rhinanthus* v následujícím roce dosáhla alespoň vysévaného množství. Zobecněný lineární model s binomickou odpovědí identifikoval jediný průkazný, resp. marginálně neprůkazný prediktor, a to pH(H₂O), *R. major*: deviance = 3,64, $r^2 = 0,219$, df = 1, p = 0,056; *R. minor*: deviance = 7,85, $r^2 = 0,481$, df = 1, p = 0,005 (viz obr. 13 a 14).



Obr. 13: Možnost založení potenciálně udržitelné populace *R. major* v závislosti na pH ploch. Medián vyznačen tučnou čarou, horní a dolní kvartil značí prázdné obdélníky a čárkovaně označen rozsah.



Obr. 14: Možnost založení potenciálně udržitelné populace *R. minor* v závislosti na pH ploch. Medián vyznačen tučnou čarou, horní a dolní kvartil značí prázdné obdélníky a čárkovaně označen rozsah.

Dodatečným pokusem bylo zjišťování vlivu pohrabání semínek *R. major* při setí na počet semenáčků a dospělých rostlin. Zaznamenány byly jak počty semenáčků, tak i pokryvnost a počty dospělých rostlin a květů (viz tab. 6). Jelikož byl při testování brán jako počet semenáčků nikoliv na jaře zjištěný počet, ale větší z hodnot „semenáčky“, „dospělé rostliny“ kvůli možnosti přehlédnutí semenáčků při jarním počítání, objevil se v jedné ploše opačný trend než v ostatních, tedy v ploše 1 byl vyšší počet „semenáčků“ v nehrabané podploše tj. 4 než v pohrabané tj. 2. Zřejmě díky této jediné odchylce vyšel párový t-test neprůkazně, neboť je citlivý na opačný trend i v jediné z dvojic ($t_4 = -2,5557$, $p = 0,06293$). Dále byl zjišťován vliv na počet dospělých rostlin, jejich počet byl logaritmován kvůli potřebné normalitě rozdělení. Zde nebyl prokázán rozdíl především díky vysoké mortalitě *R. major* způsobené suchým přelomem jara a léta 2012 a zvýšeného okusu jak semenáčků, tak dospělých rostlin zvěří, zde byl trend opačný v ploše 1 i 2.

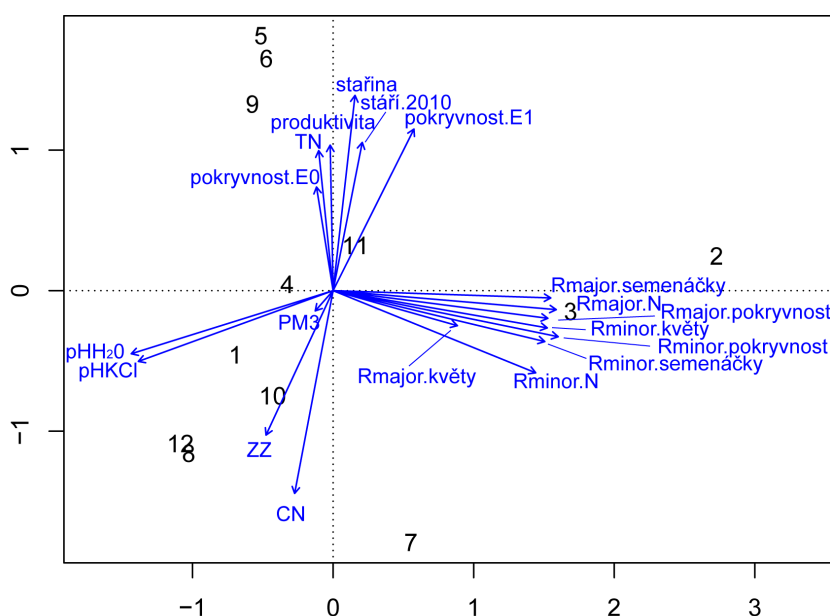
Tab. 6: Charakteristiky ploch – údaje stavu *R. major*, ve druhém sloupečku je označen typ zásahu + hrabáno, - nehrabáno.

Plocha	hrabáno	semenáčky	pokryvnost	dospělé r.	květy
1	-	0	0,001	4	3
	+	2	0,001	2	0
2	-	12	0,001	3	0
	+	17	0	0	0
4	-	1	0	0	0
	+	3	0,1	6	29
6	-	10	0,3	7	4
	+	18	0,4	17	13
7	-	6	0,3	16	6
	+	21	0,2	26	2

3.2 Popis vegetace

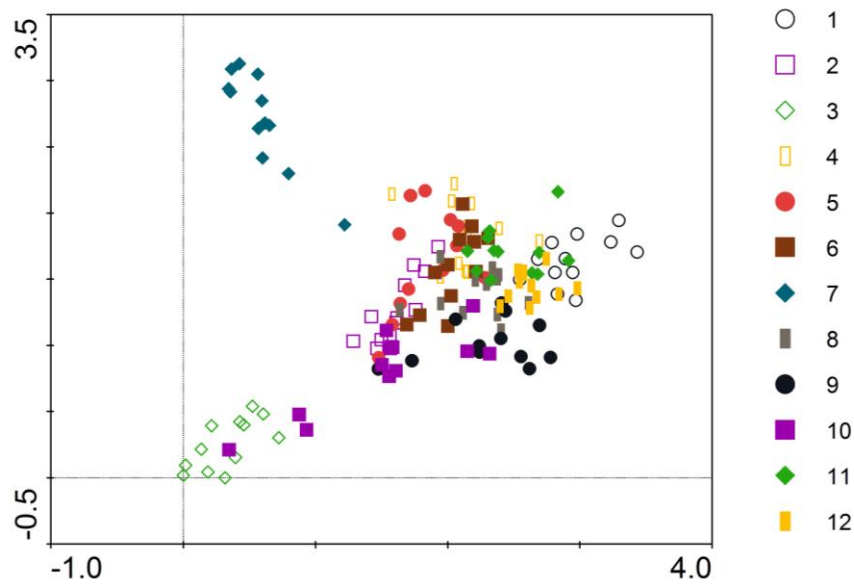
Podobnost ploch určená na základě charakteristik jednotlivých luk a vyšetřím *Rhinanthus* byla znázorněna pomocí PCA (viz obr. 15).

Z ordinačního diagramu je patrné, že ačkoli se *Rhinanthus* nejlépe uchycoval na loukách s nižším pH, nemuselo být pH vždy rozhodujícím faktorem. Například plocha číslo 10 s téměř nejvyšší hodnotou pH měla zároveň druhou nejvyšší hodnotu výnosnosti semen *R. major*. Nejlépe se *R. major* dařilo na ploše číslo 3. Zároveň z DCA analýzy podobnosti jednotlivých luk (viz níže) je vidět, že obě plochy jsou si vegetačně podobné (obr. 15), především tedy plocha 3 se úplně liší od ostatních. *R. minor* byl nejuspěšnější právě na plochách s nejnižšími hodnotami pH tj. plocha 2 a 3.

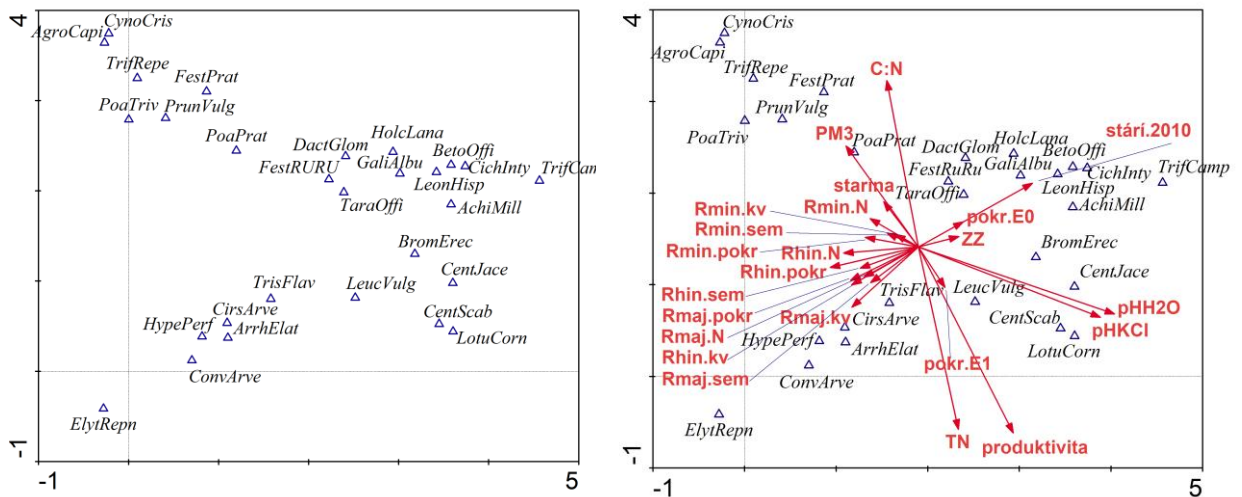


Obr. 15 – PCA: Podobnost ploch na základě charakteristik jednotlivých lokalit a obou druhů *Rhinanthus*, 1. ordinační osa popisuje 42 % vysvětlené variability, 2. osa 22 %.

Pro popis druhového složení jednotlivých ploch a jejich podobnosti v rámci druhů byla užita detrendovaná korespondenční analýza DCA, proměnné (faktory prostředí) byly do této analýzy pasivně promítnuty (viz obr. 16 a 17). Zkratky použitých druhů v ordinačních diagramech jsou uvedeny v příloze.



Obr. 16 – DCA: Podobnost ploch na základě druhového složení vegetace, plochy jsou označeny čísly v legendě, v rámci každé plochy je zahrnuto 12 snímků zastupujících všechny podplochy při snímkování v roce 2010 a 2011, znázorněna je 1. a 2. ordinační osa.



Obr. 17 – DCA: Druhy zastoupené na jednotlivých plochách seskupené podle podobnosti mezi jednotlivými plochami (viz obr. 14), ve druhém ordinačním diagramu jsou pasivně promítnuty charakteristiky jednotlivých luk a *Rhinanthus*, zkratkou *FestRuRu* je označen směsný druh *Festuca rubra* a *rupicola*, znázorněna je 1. a 2. ordinační osa.

Vegetačně se v DCA analýze, kromě již zmíněné plochy 3 s plochou 10, oddělila plocha 7 s převahou *Agrostis capillaris* a *Cynosurus cristatus*. Ta patřila k druhově bohatším loukám s výhodou nízkého pH pro růst rodu *Rhinanthus*. Dále se odděluje dvojice květnatých luk s vysokým pH (plochy 1 a 12). Specifická svou vegetací je rovněž i plocha 9, na níž převážnou většinu tvoří *Lotus corniculatus*, *Centaurea scabiosa* a *Centaurea jacea*. Právě plochy 1, 12 a 9 mají vysoká pH a vegetaci, v níž se *Rhinanthus* špatně uchycuje, ať

už kvůli vysokému pH nebo vegetaci tvořené převážně chrpou a štírovníkem s nedostatkem trav jako na ploše 9. Zástupce *Fabaceae* by sice mohl umožnit *Rhinanthus* získání uhlíku, avšak štírovník byl na ploše roztroušen shlukovitě, takže napojení nebylo tak snadné jako na plochách s vysokou pokryvností trav. Nebo kvůli poměrně velké druhové rozrůzněnosti a řídkšímu porostu jako na plochách 1 a 12 tvořenou druhy *Betonica officinalis*, *Cichorium intybus*, *Leontodon hispidus* a *Trifolium campestre*. U plochy 1 může být výhodou i vysoké stáří a tedy větší posun k původním květnatým loukám díky vhodnému managementu, osevní směsi a blízkému zdroji diaspor (viz úvod).

Kanonická korespondenční analýza (CCA) neprokázala vliv vysévaných poloparazitů na složení vegetace ($F = 0,516$, $P = 0,505$), což je zapříčiněno snímkováním pouze v letech 2010 a 2011, kdy druh neměl šanci se ještě pořádně uchytit a společenstvo ovlivnit.

4. Diskuse

Semenáčky obou druhů *R. major* i *R. minor* se uchytily na všech plochách. Jejich počet byl však značně variabilní, podobně Hellström et al. (2011) zaznamenává velkou variabilitu mezi 0-25%. Vzhledem k vysévanému množství semen byly pozorované počty semenáčků opravdu nízké, díky poměrně dobrým podmínkám v době klíčení, byly ale patrně zachyceny místo raných stadií semenáčků již větší rostliny. Jednak by tento fakt vysvětlil velmi nízké pozorované počty semenáčků oproti studiím jiných autorů (Ameloot et al. 2006a, Westbury & Dunnett 2007) a zároveň by byl příčinou zdánlivě nízké mortality semenáčků. Provedená pozorování totiž svědčila o velmi velkém neúspěchu klíčení semen a naopak o velmi vysoké pravděpodobnosti přežití semenáčků až do dospělosti, jiné studie však dokládají opak (Westbury et al. 2006). V případě, že tyto změny nebyly způsobeny pozdním zachycením stavu semenáčků, je možné, že tak slabé uchycování obou rodů bylo způsobeno obrovským množstvím stařiny v některých plochách. Davies et al. (1997) uvádí, že v okamžiku, kdy se klíčící poloparazit objeví na povrchu, je dokonce i více než dva týdny stále autotrofním, během této fáze dochází k připojování haustorií k hostitelům. Semenáčky proto mohly uhynout již ve velmi raném stadiu pod vrstvou stařiny vlivem kompetice o světlo. Na druhou stranu může být takové množství stařiny důkazem pro minimálně částečně heterotrofní výživu přeživších semenáčků.

Vliv charakteristik prostředí na stav semenáčků vzhledem k pozdnímu pozorování nemohl být ověřen. Za to v případě pokryvnosti dospělých rostlin byl prokázán jak negativní vliv rostoucího pH půdy, tak negativní vliv stáří ploch pro oba druhy. Zdá se, že plochy s hodnotami pH pod 7 jsou asociovány s vyššími počty dospělých jedinců. Výskyt nejvyšších pokryvností poloparazita s nejnižšími hodnotami pH je v rozporu se studií Hellström et al. (2011). Uvádí zde přesně opačný efekt, kdy na plochách z pH nižším než 7 bylo poloparazitů nejméně a to i pouze v řádu jednotek. Zároveň zde ale dochází k dalšímu rozporu, dále totiž uvádí, že pH by mělo stoupat směrem k druhově bohatým přirozeným loukám, v diverzifikované louce by ale poloparazit nemohl být tolik úspěšný jako právě v nově zakládaných (Westbury et al. 2006). V souladu s mými výsledky jsou studie z Anglie, kde byl *Rhinanthus* běžně úspěšně vyséván do ploch o pH od 5,5 do 6,5 (Pywell et al. 2004, Westbury & Dunnett 2008). Otázkou zůstává, čím je způsobena tak velká variabilita hodnot pH na zkoumaných lokalitách. Může záležet na stupni eroze ornice, odvápnění půdy či vlhkosti. Nejvíce variabilní hodnoty pH byly naměřeny na Vojšických loukách, rozdíly ale patrně nebudou způsobeny odlišným podložím, protože louky jsou

v těsném sousedství. K odhalení příčiny velké variability hodnot pH by byla zapotřebí detailnější analýza.

Negativní vliv stáří na pokryvnost poloparazita je patrně důsledkem pokročilejšího sukcesního stadia starších ploch a tedy jejich jiného druhového složení s větším zastoupením různých funkčních skupin. S narůstajícím stářím luk také vzrůstá počet bylin (Hellström et al. 2011), a tedy v druhově bohatších loukách se poloparazit uchycuje a prospívá hůře. Podobné výsledky Westbury et al. (2006), ve své studii zaznamenává vyšší hustoty poloparazitů v nově vysetých loukách.

Vliv pH na počet květů, který byl očekáván podobný jako u pokryvností, neboť pokryvnost a květy by spolu měly být korelovány, hrál roli pouze u *R. minor*. S nejvyšší pravděpodobností nebyl vliv u *R. major* prokázán díky zvýšenému okusu srnčí zvěří, která z rostlin odstranila především kvetoucí vrcholové části. Vliv herbivorie se dotkl obou vysévaných druhů, ať již v pozdějším reprodukčním stadiu nebo ve vegetativním stadiu během jara.

I přesto, že dospělých jedinců bylo poměrně málo vzhledem k vysévanému množství semen, byla produkce semen na 1 m² srovnatelná s osevními hustotami 1000 semen/m², které uvádí Westbury & Dunnett (2007). Pro srovnání počet dospělých jedinců v této studii pro *R. minor* pro takto vysoké osevní hustoty je 142, kdežto mnou zjištěný maximální počet dospělých jedinců tohoto druhu byl 32, přesto si byly produkce semen velmi podobné. Podobně pro *R. minor* v případě Ameloot et al. (2006a), kdy dokonce při osevní hustotě 1100 semen/m² nebylo dosaženo ani dvojnásobného počtu dospělých jedinců, oproti mým pokusným plochám. Zároveň Ameloot et al. (2006a) uvádí poměrně nízkou produkci semen v případě *R. angustifolius*, který by v takovém případě nebyl schopen založit stabilní populace. Z analýz pro mnou zkoumané louky vyplývá schopnost obou druhů, jak *R. minor*, tak *R. major*, založit na lokalitách stabilní populace, pokud je pH na lokalitách zhruba do hodnoty 7, přitom výnosy semen převyšují dvoj až trojnásobně (v extrémním případě až šestinásobně) vysévané hodnoty. I z takto poměrně nízké hustoty osevu a velmi nízkého počtu semenáčků a dospělých rostlin je *Rhinanthus* schopen vyprodukovat vysoká množství semen zajišťujících založení nové populace v následujícím roce.

O vhodném způsobu výsevu, který by usnadnil přístup semen k půdě a klíčení, nejsou publikovány téměř žádné experimenty. Z tohoto důvodu bylo vyzkoušeno pohrabání vysetých semen, které usnadnilo propadnutí semene skrz vegetaci a vrstvu stařiny až

do kontaktu s půdou. Ačkoli nebyl prokázán vliv této metody ani na semenáčky ani na počet dospělých *R. major*, je z uvedených výsledků patrné, že trend je pozitivní. Vliv nebyl prokázán patrně díky jarní herbivorii, kdy byl počet semenáčků a následně dospělých rostlin snížen. Mezi počtem semenáčků a dospělých rostlin je zde opět velmi nízká mortalita, jež může být opět způsobena pozdním počítáním semenáčků nebo by mohla vyjadřovat vysokou pravděpodobnost přežití rostliny až do dospělosti, pokud zvládne vyrůst do stádia semenáčku, potom by právě rané stádium semenáčku bylo pro rostlinu klíčové. Možnými alternativami výsevu může být částečné narušení půdy či odstranění jejího povrchu, kdy *Rhinanthus* získá plošky s nižší produktivitou a kompeticí okolních rostlin (Hellström et al. 2011), setí do gapů (Westbury et al. 2006) nebo zaválcování semen do země (Pywell et al. 2004).

Z popisů vegetace lze vyzorovat několik trendů, jejichž platnost by bylo vhodné ověřit dalším výzkumem. Jediná zemědělcí osetá plocha byla poměrně velmi specifická, ačkoli na ní rostli prakticky pouze zástupci *Arrhenatherum elatius* a *Festuca rubra*, *Rhinanthus* zde byl velmi úspěšný. Tento fakt by mohl být vysvětlen počtem funkčních skupin, kde prakticky zde byla pouze jediná a to trávy. Výzkum Joshi et al. (2000) ukázal, že čím nižší je počet funkčních skupin na dané ploše, tím pravděpodobnější je přežití poloparazita až do kvetoucího stádia. Úspěšná parazitace na této ploše rovněž vyvrací tvrzení Gibson & Watkinson (1989 a 1992), že *Festuca rubra* není vhodným hostitelem. Snížení biomasy *F. rubra* v parazitovaných plochách potvrzuje i Mudrák & Lepš (2010). Je ale možné, že Gibson & Watkinson (1989 a 1992) usoudil na nevhodnost *F. rubra*, jakožto hostitele, ze zvýšené produkce stařiny, která může omezovat klíčení a růst semenáčků. Na několika mých pokusných plochách, kde byla *F. rubra* zcela dominantní a tím bylo v ploše i 10 cm vrstva stařiny, *Rhinanthus* nerostl téměř vůbec.

Již bylo zmíněno, že poloparazité prospívali hůře na plochách o vysokém pH. Z vegetačního hlediska byla většina ploch s pH kolem 8 poměrně druhově bohatá se zastoupením všech tří funkčních skupin, což by mohlo mít za následek nízký počet poměrně velkých jedinců (Joshi et al. 2000). Rovněž se poloparazitům dařilo mnohem hůře v plochách s velmi vysokou pokryvností stařiny. Právě pokryvnost stařiny negativně ovlivňuje růst malých bylin (Hellström et al. 2003).

Posledním pozorovaným trendem bylo úspěšné uchycování *R. major* ve vegetaci s vyšším zastoupením *Elytrigia repens*. Zda je *E. repens* opravdu vhodným hostitelem

a přítomnost na plochách by mohla predikovat úspěšné uchycení poloparazita, musí být ověřeno analýzou kořenů a počtu haustorií, abychom nedošli k mylným závěrům podobně jako Gibson & Watkinson (1989).

Vliv poloparazita na okolní vegetaci nebyl prokázán. Příčin mohlo být několik. Jednak velmi krátká doba experimentu způsobená pokosením pokusných ploch ve druhém roce. *Rhinanthus* rovněž nemusel stihnout založit takovou populaci (nevyskytoval se v dostatečné hustotě), která by na společenstvo měla vliv, což bývá v prvních letech pokusů celkem běžné (Pywell et al. 2004, Davies et al. 1997). Prakticky totiž došlo ke změně úspěšnosti obou druhů, zatímco v prvním roce se zdál být úspěšný *R. major*, ve druhém roce zejména díky suchému jaru a změně managementu, kdy seč začínala již na přelomu května a června, což je pro *Rhinanthus* velmi nevhodné, protože nemá ještě dostatek zralých semen a zároveň už nestihne zregenerovat (Blažek 2011), se jeho počty v plochách, do nichž nebyl znovu vyset, snížily. Naopak *R. minor*, který se zdál být slabší v prvním roce, se ve druhém roce pokusu, aniž by byl doséván, již hojně šířil do nejbližšího okolí pokusných ploch. Díky těmto fluktuacím nebyl pravděpodobně vliv na vegetaci pozorovatelný.

5. Závěr

Výsledky práce objasnily, že jednou z klíčových rolí pro úspěšné uchycení a ukončení životního cyklu poloparazita, může být hodnota pH a stáří v rámci mnou zkoumaných lokalit. Tyto faktory by se mohly pojit s druhovou bohatostí a početností funkčních skupin na obnovených loukách. Důležitým poznatkem ale je, že *Rhinanthus* se neomezuje pouze na louky o středním či lehce bazickém pH jako většina druhů, ale jeho populace mohou být velmi úspěšně zakládány i na lokalitách o velmi nízkých hodnotách pH. Dalším výzkumem by bylo vhodné ověřit další faktory a jiné lokality, aby tak úspěšnost výsevu byla lépe predikovatelná, což by mohlo být výhodou zejména pro obnovu květnatých luk v praxi.

Na základě výsledků a prací dalších autorů je možné doporučit vhodný management pro udržování populací poloparazita tak, aby mohl společenstvo ovlivňovat. Právě způsob, jakým společenstvo ovlivňuje a za jakých podmínek, by měl být předmětem dalšího výzkumu, vzhledem k tomu že ve velmi krátkém čase experimentu nebyl žádný vliv pozorován. Pokud by druhovou diverzitu snižoval, není vhodné jej používat. Vhodné by bylo i následné testování funkčnosti jednotlivých složek navrženého managementu, zejména vliv na ostatní druhy ve společenstvu, které by díky němu nemuseli např. stihnout odpolodit.

Praktická doporučení:

1. Vhodný výsev do větších ploch, kde má poloparazit možnost uchycení, v pro něj vhodných, mikrostanovištích, odkud se může dále šířit.
2. Výsevek 500 semen/m² je plně postačující, ale je třeba myslet na to, že skutečně stabilní populace s vlivem na společenstvo budou založeny až za několik let a zároveň mohou být ohroženy zvýšeným suchem na jaře a intenzivní herbivorií. Vhodný by proto mohl být dosev semen v případě takové situace.
3. Při výsevu je vhodná disturbance pro počáteční odstranění kompetice okolní vegetace – odstranění stařiny, tvorba gapů či pohrabání, aby se semena dostala do kontaktu s půdou.
4. Časnou seč je potřeba provádět s ohledem na dozrávání semen tak, aby rostlina buď stihla zregenerovat, nebo měla již dostatek semen, proto jsou vhodné termíny v první polovině května nebo naopak ve druhé polovině června, seč na přelomu května

a června je nevhodná (Blažek 2011). Seč v době zralosti semen naopak šíření semen na dlouhé vzdálenosti napomáhá.

5. Produkci stařiny je možné poměrně efektivně snížit pastvou od srpna do října, kdy stařina může z luk zcela vymizet (Hellström et al. 2003) a přitom nedochází k zašlapávání a omezení šíření semen poloparazita, jako tomu bývá u pastvy v dřívějším období.
6. Pro zvýšení druhové bohatosti luk je vhodný dosev lokálních směsí druhů. Přirozené šíření druhů z okolních lokalit může být velmi pomalé nebo nemusí být ve vzdálenosti, z níž je možné se ještě šířit, vhodný zdroj diaspor.

6. Literatura

- Ameloot E., Hermy M. & Verheyen K. (2006a): *Rhinanthus*: An effective tool in reducing biomass of road verges? An experiment along two motorways. – *Belgian Journal of Botany* 139: 173-187.
- Ameloot 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.
- Ameloot E., Verheyen K., Bakker J. P., De Vries Y. & Hermy M. (2006b): Long-term dynamics of the hemiparasite *Rhinanthus angustifolius* and its relationship with vegetation structure. – *Journal of Vegetation Science* 17: 637-646.
- Ameloot E., Verlinden G., Boeckx P., Verheyen K. & Hermy M. (2008): Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* on nitrogen availability in grasslands. – *Plant and Soil* 311: 255-268.
- Athan T. E., Blazek R., Contreras G., Dassau O., Dobias M., Fischer J. E., Holl S., Hugentobler M., Homann M., Luthman L., Macaulay G., Macho W., Mitchell T., Morely B. & Sherman G. E. (2009): Quantum GIS, User, Instalation and coding guide, Version 1.0.0 Kore
- Blažek P. (2011): Faktory ovlivňující populační dynamiku poloparazitické rostliny kokrhele menšího (*Rhinanthus minor*). – Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- 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: 692-704.
- Cameron D. D., White A. & Antonovics J. (2009): Parasite-grass-forb interactions and rock-paper-scissor dynamics: predicting the effects of the parasitic plant *Rhinanthus minor* on host plant communities. – *Journal of Ecology* 97: 1311-1319.
- 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.

- Cremene C., Groza G., Rakosy L., Schileyko A. A., Baur A., Erhardt A. & Baur B. (2005): Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots. – *Conservation Biology* 19: 1606-1618.
- 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., Elias C. O. & Williams P. J. (1997): The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. – *Biological Conservation* 82: 87-93.
- Gibson C. C. & Watkinson A. R. (1989): The host range and selectivity of a 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.
- Hejman M., Schellberg J. & Pavlů V. (2011): Competitive ability of *Rhinanthus minor* L. in relation to productivity in the Rengen Grassland Experiment. – *Plant, Soil and Environment* 57: 45-51.
- Hellström K., Bullock J. M. & Pywell R. F. (2011): Testing the generality of hemiparasitic plant effect on mesotrophic grasslands: A multi-site experiment. – *Basic and Applied Ecology* 12: 235-243.
- Hellström K., Huhta A., Rautio P., Tuomi J., Oksanen J. & Laine K. (2003): Use of sheep grazing in the restoration of semi-natural meadows in northern Finland. – *Applied Vegetation Science* 6: 45-52.
- Howard P. J. A. & Howard D. M. (1989): Use of organic carbon and loss-on-ignition to estimate soil organic matter in different soil types and horizons. – *Biology and Fertility of Soils* 9: 306-310.
- Irving L. J. & Cameron D. D. (2009): You are what you eat: Interactions between root parasitic plants and their hosts. – *Advances in Botanical Research* 50: 87-138.

- Jiang F., Jeschke W. D., Hartung W. & Cameron D. D. (2010): Interactions between *Rhinanthus minor* and its hosts: A review of water, mineral nutrient and hormone flows and exchanges in the hemiparasitic association. – *Folia Geobotanica* 45: 369-385.
- Joshi J., Matthies D. & Schmid B. (2000): Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. – *Journal of Ecology* 88: 634-644.
- Kubát K. et al. (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- Lemaitre A., Chaussod R., Tavant Y. & Bruckert S. (1995): Characterization of microbial components and metabolites isolated from a humic calcic soil. - *European Journal of Soil Biology* 31: 127–133.
- Lepš J. & Šmilauer P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Loiseau P., Louault F., Le Roux X. & Bardy M. (2005): Does extensification of rich grasslands alter the C and N cycles, directly or via species composition? – *Basic and Applied Ecology* 6: 275-287.
- 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.
- Mehlich A. (1984): Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant. – *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 15: 1409-1416.
- Mizianty M. (1975): Wpływ *Rhinanthus serotinus* (Schönheit) Oborny na produkcję i skład florystyczny łąkowego 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.
- Mudrák O. & Lepš J. (2010): Interactions of the hemiparasitic species *Rhinanthus minor* with its host plant community at two nutrient levels. – *Folia Geobotanica* 45: 407-424.
- Ovenden G. N., Swash A. R. H. & Smallshire D. (1998): Agri-environment schemes and their contribution to the conservation of biodiversity in England. – *Journal of Applied Ecology* 35: 955-960.

- Parfitt R. L., Yeates G. W., Ross D. J., Mackay A. D., & Budding P. J. (2005): Relationships between soil biota, nitrogen and phosphorus availability, and pasture growth under organic and conventional management. – *Applied Soil Ecology* 28: 1-13.
- Pennings S. C. & Callaway R. M. (2002): Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. – *Oecologia* 131: 479-489.
- Phoenix G. K. & Press M. C. (2005): Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic *Orobanchaceae* (ex-*Srophulariaceae*). – *Journal of Ecology* 93: 67-78.
- Press M. C. & Phoenix G. K. (2005): Impacts of parasitic plants on natural communities. – *New Phytologist* 166: 737-751.
- Press M. C. (1998): Dracula or Robin Hood? A functional role for root hemiparasites in nutrient poor ecosystems. – *Oikos* 82: 609-611.
- Press M. C., Scholes J. D. & Watling J. R. (1999): Parasitic plants: physiological and ecological interactions with their hosts. In: Press M. C., Scholes J. D. & Barker M. G. eds. – *Physiological Plant Ecology*, Oxford, UK: Blackwell Science: 175-197.
- Pullin A. S., Báldi A., Can O. E., Dieterich M., Kati V., Livoreil B., Lovei G., Mihók B., Nevin O., Selva N. & Sousa Pinto I. (2009): Conservation focus in Europe: major conservation policy issues that need to be informed by conservation science. – *Conservation Biology* 23: 818-824.
- Puustinen S. & Mutikainen P. (2001): Host-parasite-herbivore interactions: Implications of host cyanogenesis. – *Ecology* 82: 2059-2071.
- Pywell R. F., Bullock J. M., Tallowin J. B., Walker K. J., Warman E. A. & Masters G. (2007): Enhancing diversity of species-poor grasslands: an experimental assessment of multiple constraints. – *Journal of Applied Ecology* 44: 81-94.
- Pywell R. F., Bullock J. M., Walker K. J., Coulson S. J., Gregory S. J. & Stevenson M. J. (2004): Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. – *Journal of Applied Ecology* 41: 880-887.

- R Development Core Team. (2010): R: a language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vídeň. (www dokument: URL <http://www.R-project.org/>)
- Smith D. (2000): The population dynamics and community ecology of root hemiparasitic plants. – *The American Naturalist* 155: 13-23.
- Ter Borg S. J. (2005): Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. – *Folia Geobotanica* 40: 243-260.
- 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.
- Těšitel J., Lepš J., Vráblová M. & Cameron D. D. (2011): The role of heterotrophic carbon acquisition by the hemiparasitic plant *Rhinanthus alectrolophus* in seedling establishment in natural communities: a physiological perspective. – *New Phytologist* 192: 188-199.
- Těšitel J., Plavcová L. & Cameron D. D. (2010): Heterotrophic carbon gain by the root hemiparasites, *Rhinanthus minor* and *Euphrasia rostkoviana* (Orobanchaceae). – *Planta* 231: 1137-1144.
- Thunjai T., Boyd C. E. & Dube K. (2001): Pond soil pH measurement. – *Journal of the world aquaculture society* 32: 141-152.
- Wagner M., Peyton J., Heard M. S., Bullock J. M. & Pywell R. F. (2011): Effect of Yellow-rattle (*Rhinanthus minor*) establishment on the vegetation of species-poor grassland. – *Aspects of Applied Biology* 108: 59-66.
- Westbury D. B. & Dunnett N. P. (2000): The effect of the presence of *Rhinanthus minor* on the composition and productivity of created swards on ex-arable land. – *Aspects of Applied Biology* 58: 271-278.
- Westbury D. B. & Dunnett N. P. (2007): The impact of *Rhinanthus minor* in newly established meadows on a productive site. – *Applied Vegetation Science* 10: 121-129.
- Westbury D. B. & Dunnett N. P. (2008): The promotion of grassland forb abundance: A chemical or biological solution? – *Basic and Applied Ecology* 9: 653-662.

Westbury D. B. (2004): *Rhinanthus minor* L. – Journal of Ecology 92: 906-927.

Westbury D. B., Davies A., Woodcock B. A. & Dunnett N. P. (2006): Seeds of change: The value of using *Rhinanthus minor* in grassland restoration. – Journal of Vegetation Science 17: 435-446.

7. Přílohy

Příloha 1: Složení lokálních vysévaných zatravňovacích směsí na jednotlivých lokalitách.

Příloha 2: Vysvětlivky zkratků druhů.

Příloha 1: Složení lokálních vysévaných zatravňovacích směsí na jednotlivých lokalitách. Čísla u jednotlivých druhů udávají procentuální složení vysévané směsi, + znamená, že druh se vyskytl jako malá příměs v semenném materiálu jiného druhu.

Hrubá Vrbka			
Plocha	11	9, 12	8, 10
Výsevek (kg/ha)	20	20	20
Trávy			
<i>Agrostis capillaris</i>		10	7,5
<i>Arrhenatherum elatius</i>	5	10	7,5
<i>Bromus erectus</i>	25	30	19,3
<i>Cynurus cristatus</i>			5
<i>Festuca rubra</i> cv. <i>Táborská</i>	30	10	10
<i>Festuca rupicola</i>			10
<i>Holcus lanatus</i>	5		
<i>Poa pratensis</i>	15	10	10
<i>Trisetum flavescens</i>	10	10	5
Byliny			
<i>Agrimonia eupatoria</i>	0,7	1,2	0,5
<i>Anthyllis vulneraria</i>	+	0,4	0,09
<i>Aquilegia vulgaris</i>	0,1	0,1	0,6
<i>Astragalus cicer</i>		1	0,12
<i>Betonica officinalis</i>	1	1,5	0,8
<i>Campanula glomerata</i>	0,2	0,1	0,03
<i>Centaurea scabiosa</i>	1	1,8	1,2
<i>Dianthus carthusianorum</i>	0,3	0,2	0,09
<i>Dorycnium herbaceum</i>		0,7	0,46
<i>Filipendula vulgaris</i>		0,1	0,64
<i>Galium verum</i> + <i>album</i>	+	1	0,57
<i>Genista tinctoria</i>		0,1	
<i>Hypericum perforatum</i>	0,4	1	0,67
<i>Jacea pratensis</i>	1	1,7	1,13
<i>Knautia kitaibelii</i>	0,3	0,1	
<i>Lathyrus latifolius</i>	1	1	0,8
<i>Leontodon hispidus</i>		0,1	0,164
<i>Leucanthemum vulgare</i>	0,3	0,1	0,36
<i>Lotus corniculatus</i>		1,6	
<i>Medicago falcata</i>		0,1	0,3
<i>Onobrychis viciifolia</i>	1		
<i>Plantago lanceolata</i>	0,3		
<i>Plantago media</i>			0,2
<i>Primula veris</i>			0,036
<i>Prunella laciniata</i>		0,1	
<i>Prunella vulgaris</i>	0,4	0,2	0,4
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	0,3	0,1	0,5
<i>Salvia pratensis</i>	0,3	1,5	0,67

<i>Salvia verticillata</i>	0,3	1,1	0,6
<i>Senecio jacobaea</i>	0,1		
<i>Trifolium pratense</i>	0,5	1,1	
<i>Trifolium rubens</i>	0,5	2	1,77
Celkem trav	6	6	8
Celkem bylin	22	27	24

Vojšice					
Plocha	3,7	4	6	5	1
výsevek (kg/ha)		17	20	17	17
Trávy					
<i>Anthoxanthum odoratum</i>			5		
<i>Arrhenatherum elatius</i>		3	5		
<i>Briza media</i>			5		
<i>Bromus erectus</i>	20,12	40	30	20	20
<i>Cynurus cristatus</i>		3			
<i>Festuca pratensis</i>			5		
<i>Festuca rubra</i> + <i>Festuca rupicola</i>		6		20	20
<i>Festuca rubra</i> cv. Táborská		7			
<i>Festuca rupicola</i>			25		
<i>Holcus lanatus</i>		4		1,5	1,5
<i>Holcus lanatus</i> + <i>Koeleria pyramidata</i>			5		
<i>Koeleria pyramidata</i>				0,4	0,4
<i>Poa pratensis</i>		4	5	7,4	7,4
<i>Trisetum flavescens</i>		3	5	1,5	1,5
Byliny					
<i>Agrimonia eupatoria</i>	0,12	1		0,2	0,2
<i>Anthyllis vulneraria</i>		0,5		0,1	0,1
<i>Astragalus cicer</i>	0,29			+	
<i>Betonica officinalis</i>	0,2	1	1	1	1
<i>Campanula glomerata</i>		0,4		0,4	0,4
<i>Campanula persicifolia</i>					
<i>Centaurea scabiosa</i>	0,81	1	1	1,5	1,5
<i>Cirsium pannonicum</i>		0,01		+	
<i>Dianthus carthusianorum</i>		0,5	0,2	0,4	0,4
<i>Filipendula vulgaris</i>	0,58				
<i>Galium verum</i> + <i>album</i>	0,81				
<i>Genista tinctoria</i>		+			
<i>Helianthemum grandiflorum</i> subsp. <i>obscurum</i>		0,3		0,2	0,2
<i>Hypericum perforatum</i>	0,81	1	1	1	1
<i>Jacea pratensis</i>	0,81	1	1	1	1
<i>Knautia kitaibelii</i>	0,12	0,1			
<i>Lathyrus latifolius</i>	1,1	0,55		+	
<i>Leontodon hispidus</i>		+		0,1	0,1
<i>Leucanthemum vulgare</i>		0,1	1,5	1,5	1,5

<i>Lotus corniculatus</i>	0,29	0,4	1	0,4	0,4
<i>Medicago falcata</i>	0,29				
<i>Onobrychis viciifolia</i>	0,58	1	0,3	1	1
<i>Plantago lanceolata</i>		0,5	0,5	0,5	0,5
<i>Plantago media</i>	0,58				
<i>Primula veris</i>		+			
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	0,58			+	
<i>Salvia pratensis</i>	0,7	0,01		+	
<i>Salvia verticillata</i>	0,58	0,3		0,2	0,2
<i>Senecio jacobaea</i>				+	
<i>Tragopogon orientalis</i>				0,1	0,1
<i>Trifolium alpestre</i>			0,3		
<i>Trifolium montanum</i>			0,3		
<i>Trifolium pratense</i>		0,55			
<i>Trifolium rubens</i>	1,4		1,1	0,5	0,5
Celkem trav	1	8	9	6	6
Celkem bylin	18	22	12	23	17

Příloha 2: Vysvětlivky zkratk druhů.

Zkratka	Název
<i>AgroCapi</i>	<i>Agrostis capillaris</i>
<i>AchiMill</i>	<i>Achilea millefolium</i>
<i>ArrhElat</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>
<i>BetoOffi</i>	<i>Betonica officinalis</i>
<i>BromErec</i>	<i>Bromus erectus</i>
<i>CentJace</i>	<i>Centaurea jacea</i>
<i>CentScab</i>	<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>CichInty</i>	<i>Cichorium intybus</i>
<i>CirsArve</i>	<i>Cirsium arvense</i>
<i>ConvArve</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>
<i>CynoCris</i>	<i>Cynosurus cristatus</i>
<i>DactGlom</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>ElytRepn</i>	<i>Elytrigia repens</i>
<i>FestPrat</i>	<i>Festuca pratensis</i>
<i>FestRuRu</i>	<i>Festca rubra + rupicola</i>
<i>GaliAlbu</i>	<i>Galium album</i>
<i>HolcLana</i>	<i>Holcus lanatus</i>
<i>HypePerf</i>	<i>Hypericum perforatum</i>
<i>LeonHisp</i>	<i>Leontodon hispidus</i>
<i>LeucVulg</i>	<i>Leucanthemum vulgare</i>
<i>LotuCorn</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>PoaPrat</i>	<i>Poa pratensis</i>
<i>PoaTriv</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>PrunVulg</i>	<i>Prunela vulgaris</i>
<i>TaraOffi</i>	<i>Taraxacum officinalis</i>
<i>TrifCamp</i>	<i>Trifolium campestre</i>
<i>TrifRepe</i>	<i>Trifolium repens</i>
<i>TrisFlav</i>	<i>Trisetum flavescens</i>