

Terezie Stachová



Bakalářská diplomová práce

**Biologická fakulta Jihočeské univerzity**



Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

květen 2005

Stachová, T. (2005): Produkce semen bylinných druhů na lokalitě Ohrazení [Seed production in herbaceous plants on locality Ohrazení: Bc. Thesis, in Czech.] – 31 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace : The aim of this work was to determine seed weight and number of seeds produced per plant per year for common species on experimental locality Ohrazeni, to calculate seed production and to compare these functional traits with species response to mowing and fertilization tested in a longterm experiment at the same locality.

Poděkování: Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli za zadání zajímavého tématu bakalářské práce a za všestrannou pomoc jak v terénu, tak při procesu psaní. Dále chci poděkovat mamince, že mě umožňuje studovat a podporuje mě ve všem, co dělám, stejně tak jako moji bratři Honzík a Vašík, Honzíkovi chci navíc poděkovat za upravení fotek do přílohy. Také děkuji Michalovi Němcovi, za nafocení semínek a všem svým přátelům za podporu.

Práce byla financována z grantu EU FW5 VISTA

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 12. 5. 2005

*Terezie Stachová*  
.....

Terezie Stachová

<b>1. Úvod</b> .....	3
1.1. Literární přehled.....	3
<b>1.1.1. Semena, generativní a vegetativní rozmnožování u rostlin</b> .....	3
<b>1.1.2. Váha semena</b> .....	4
1.1.2.1. Evoluce váhy semen.....	4
1.1.2.2. Trade-off mezi počtem semen a jejich velikostí (váhou).....	5
1.1.2.3. Koreláty váhy semena.....	7
1.2. Projekt VISTA, cíle práce.....	8
<b>1.2.1. Projekt VISTA, funkční znaky rostlin</b> .....	8
<b>1.2.2. Cíle práce</b> .....	9
<b>2. Metodika</b> .....	10
2.1. Popis lokality.....	10
2.2. Sběr rostlin a získávání semen.....	10
2.3. Statistické zpracování a výpočty produkce.....	11
<b>2.3.1. Výpočet produkce</b> .....	11
<b>2.3.2. Statistické zpracování – popisné statistiky a korelace</b> .....	12
<b>3. Výsledky</b> .....	14
3.1. Váha semena a počet semen.....	14
3.2. Produkční charakteristiky – P <sub>poc</sub> a P%.....	15
3.3. Korelace získaných charakteristik.....	15
3.4. Tabulky a grafy.....	16
<b>4. Diskuse</b> .....	25
4.1. Váha semena, počet semen, produkční charakteristiky P <sub>poc</sub> a P%.....	25
4.2. Korelace.....	27
<b>5. Závěr</b> .....	28
<b>6. Literatura</b> .....	29

**Příloha 1** Fotografie semen

**Příloha 2** Souhrnné tabulky popisných statistik získaných charakteristik

## 1. Úvod

### 1.1. Literární přehled

#### 1.1.1. Semena, generativní a vegetativní rozmnožování u rostlin

Přítomnost semen, mnohobuněčných, pohlavně vzniklých útvarů, charakterizuje v botanické systematice obrovskou skupinu semenných rostlin (Spermatophyta), která tvoří většinu recentní flory a zahrnuje přibližně 270 tisíc druhů. Více než 95 procent z tohoto obrovského počtu představují zástupci větve krytosemenných rostlin (Magnoliophyta = Angiospermae).

Semena jako prostředky pohlavního rozmnožování tedy představují klíčovou inovaci, která stojí za evolučním úspěchem skupiny, která reprezentuje pro většinu lidí rostlinstvo jako celek. Semena obsahují embryo a zásobní vyživovací pletivo endosperm. Jejich primární funkcí je tedy ochrana, výživa a případné dopravení zárodku na místo, kde bude moci vyklíčit. U krytosemenných rostlin funkci ochrannou a disperzní přebírá plod.

Kromě rozmnožování semeny se mohou rostliny rozmnožovat také vegetativně, tedy asexuálně, například pomocí oddenků, šlahounů, hlíz, pacibulek (viviparie, pseudoviviparie, např. *Poa bulbosa*). Podíl vegetativního a generativního rozmnožování v životě rostliny je závislý na faktorech, které můžeme rozdělit v zásadě na genetické (dané evoluční historií druhu) a enviromentální (dané současnými podmínkami prostředí). Existuje kontinuum od rostlin rozmnožujících se výhradně nepohlavně až po rostliny množící se pouze semeny. Většina druhů však používá v určitém poměru oba způsoby. Každý z obou typů má své výhody za určitých podmínek.

Jak již bylo zmíněno, rozmnožování semeny je rozmnožováním v pravém smyslu slova, tedy množení = zvyšování počtu jedinců (oproti tomu někteří autoři např. Grime 1978 navrhuje používat pro vegetativní rozmnožování termín „vegetativní propagace“ či „expanze“, aby zde byl patrný rozdíl). Další výhodou semen je kromě jejich velkého počtu také jejich kolonizační schopnost – mohou být vybavena různými adaptacemi k efektivní disperzi vodou, větrem nebo živočichy. Toto můžeme považovat za únik nepříznivým podmínkám v prostoru, semena ale umožňují i únik v čase, a to schopností vytvořit semennou banku. V neposlední řadě je důležitý fakt, že každé semeno je geneticky unikátní coby výsledek splynutí rodičovských gamet vzniklých meiozou (samozřejmě pokud se



nejedná o semena vzniklá apomikticky). Ve variabilní populaci se zvyšuje pravděpodobnost, že alespoň nějací jedinci přežijí nástrahy selekce v daném prostředí.

Oproti tomu vegetativním rozmnožováním vznikají jedinci geneticky shodní s mateřskou rostlinou, jedná se o klony. Tuto, z dlouhodobého hlediska nevýhodnou vlastnost potomstva kompenzuje jeho nižší mortalita a vyšší růstová rychlost oproti semenáčkům (je to způsobeno přímým spojením potomka s mateřskou rostlinou, která ho zásobuje dostatečným množstvím zdrojů, dokud je to třeba), také lepší uplatnění v kompetici s okolními vzrostlými rostlinami (Fenner 1985). Vegetativní rozmnožování je časté u vytrvalých rostlin a křovin, které mohou díky extenzivnímu přirůstání tvořit neprostupné houštiny např. *Prunus spinosa*, *Hippophae rhamnoides*, *Symphoricarpos rivularis* (Grime 1978). Převládá také v extrémních ekosystémech jako třeba v polárních, alpinských (*Salix herbacea*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium myrtillus*). Dalším příkladem náročnosti pohlavního procesu v extrémních podmínkách a přechodu k nepohlavnímu rozmnožování (i když zde ne vegetativnímu) je latitudální gradient polyploidie a s ní související apomixie (Storch & Gaston 2004).

### **1.1.2. Váha semena**

#### **1.1.2.1. Evoluce váhy semena**

Při pohledu do historie zjistíme, že od té doby, kdy se objevily krytosemenné rostliny, tedy asi někdy ve svrchní juře, se rozšířily z tropů a kolonizovaly celou řadu rozličných biotopů, vyvinuly si různé růstové formy, disperzní strategie a staly se nejpočetnější a nejdiverzifikovanější skupinou rostlin na planetě (Crane & Lidgard 1989), došlo k několika změnám ve hmotnosti jejich semen. Je zřejmé, že evoluce krytosemenných byla spjata s redukcí hmotnosti semena.

Rozmnožovací systém krytosemenných, který se v porovnání s nahosemennými vyznačuje redukováným gametofytem, nízkými náklady na zachycení pylu a také možností energeticky méně náročné aborce v časném stadiu umožnil krytosemenným produkovat menší semena, než bylo únosné pro nahosemenné. Tento rozdíl ve velikostech semen je patrný jak ve fosilním záznamu - nejmenší semeno nahosemenné rostliny z křídý je o dva řády větší než nejmenší u krytosemenných stejného stáří (Tiffney 2004), tak u recentních

zástupců (druh s malými semeny v rámci nahosemenných jako např. *Chamaecyparis pisifera* má semena o váze 0,63 mg zatímco nejlehčí semena rostlin např. z čeledi Orchidaceae váží přibližně 0,0001 mg - tedy rozdíl čtyři řády (Seed Information Database, verze 6.0, 2004). Největší divergence ve váze semena uvnitř krytosemenných se nachází uvnitř jednoděložných, mezi čeledmi Orchidaceae a Arecaceae (tato divergence je přibližně 11,5 řádů, viz níže). Tento posun ve váze byl u palem umožněn změnou růstové formy z bylinné na stromovou (Moles et al. 2004), zatímco u orchidejí vývinem mykotrofních semenáčků, které jsou při klíčení zcela závislé na houbě a tudíž nemusí nést téměř žádné zásobní látky, jako je tomu u ostatních druhů, pro které je nutností mít dostatek rezerv pro vyvíjející se semenáček až do doby, kdy bude schopen fotosyntézy (Raven 1999).

Názory na příčiny evoluce váhy semen se různí - např. Eriksson, Friis a Lofgren (2000) postulují, že změny ve hmotnosti semen proběhly v důsledku změn struktury vegetace, tedy se změnou růstových forem. Naproti tomu teorie Tiffneyho (2004) předpokládá, že to byly změny ve fauně schopné rozšiřovat semena (hlavně radiace savců na přelomu křída-terciér), které umožnily radiaci krytosemenných směrem k větším hmotnostem semena. Důkazy z nedávné doby (Moles et al. 2004) hovoří ve prospěch té první, faktor růstové formy se ukázal být důležitější než předpokládané ostatní dva - způsob disperze a kolonizace vyšších zeměpisných šířek.

### 1.1.2.2. Trade-off mezi počtem semen a jejich velikostí (váhou)

Mezi základní pojmy ekologie patří pojem trade-off. Jedním z příkladů může být trade-off mezi počtem semen a jejich hmotností. Rostlina má dvě alternativní možnosti, jak rozdělit energii, kterou má dostupnou pro alokaci do semen. Buď vyprodukuje velké množství malých semen, nebo menší počet velkých. Malá semena jsou výhodnější k disperzi (Haig 1996) - díky své početnosti mohou kolonizovat více mikrostanovišť, mohou také s větší pravděpodobností tvořit perzistentní banku semen v půdě (v tomto smyslu jsou za malá semena považována semena o váze menší než 3 mg (Bekker et al. 1998)). Velká semena poskytují semenáčkům lepší „výbavu“ do začátku, vyrostou z nich větší semenáčky, které mají také vyšší pravděpodobnost přežití. Semenáčky z velkých semen také lépe přežívají řadu stresových situací jako například velké zastínění,

defoliaci, sucho, nedostatek živin a přítomnost opadu či kompetující vzrostlé vegetace (Westoby et al. 1996). Nevýhodou velkých semen je jejich větší náchylnost k predaci (Reader 1993, Hulme 1994) a také ztráta možnosti disperze v čase díky tvorbě semenné banky, velká semena tvoří přechodnou (*transient*) semennou banku, tedy přetrvávající pouze období kratší než jeden rok.

Jednou z obecných evolučních hypotéz vysvětlujících trade-off mezi počtem a velikostí potomků je Fretwell - Lucasova hypotéza z roku 1974. Jejich model byl formulován jako optimalizační problém v němž rostoucí rodičovská investice  $P$  (v našem případě je tedy váha semena mírou rodičovské investice) zvyšuje pravděpodobnost potomků na přežití  $S$ . Rostlina by tedy měla investovat konstantní množství energie do každého semena, a to takové, které maximalizuje poměr  $S/P$ . Z tohoto plyne predikce uniformní velikosti semen pro dané prostředí. Tato predikce však není v souladu s pozorovanou skutečností, neboť velikost semen je značně variabilní jak mezidruhově, tak i vnitrodruhově.

Rozsah vah semen mezi druhy je téměř 11,5 řádu, na jedné straně čeled' Orchidaceae, jejíž někteří zástupci mají semena vážící 0,0001 mg (*Habenaria repens* - tyto druhy orchidejí jsou anglicky nazývány díky své nepatrné váze „dust seeded orchids“), zatímco na druhé straně spektra čeled' Arecaceae se semeny vážícími 20,5 kg (taktéž názorné anglické pojmenování „double coconut“ - *Lodocea maldivica*). I v menším než celosvětovém měřítku je rozptyl značný, i v lokální flóře nezřídka přesahuje 7 řádů (Lord et al. 1995). Na úrovni jednoho druhu dosahuje variační koeficient běžně více než 20 procent (Kiviniemi 2001).

Roku 1995 přišel Stephan Geritz se svým modelem vysvětlujícím koexistenci takto širokého spektra vah semen mezi druhy, který dokazuje, že produkovat uniformně velká semena není evolučně stabilní. Aplikoval zde teorii her, která přichází na řadu vždy, když modelujeme nějaký na hustotě závislý (denzitně dependentní) proces. Jinými slovy, je třeba ji použít, když úspěch jedince nezávisí pouze na jeho kvalitách, ale taktéž na kvalitách soupeřů - kompetitorů, v našem případě ostatních semenáčků, ať už téhož druhu či jiných druhů. V tomto modelu prochází semena počátečním stadiem frekvenčně nezávislé selekce následovaným obdobím kompetice mezi semeny, která dosáhla míst příhodných pro vyklíčení („safe sites“), kde vyhrává vždy to největší semeno. Přeživší po první fázi jsou náhodně rozmístěni po příhodných místech, v některém je jedno semeno, v některém dvě atd. Zda se semeno uchytí

na daném místě závisí tedy nikoliv pouze na jeho velikosti, ale také na velikosti jeho konkurentů. Evolučně stabilní strategií tohoto modelu nemůže být jednotná velikost semene, neboť ta by mohla být snadno vykonkurována jinou strategií (buď malosemennou, která má vyšší kolonizační schopnost a snadno obsadí dosud volná místa, nebo velkosemennou, která převládne v kompetici uvnitř místa). Přežití zajišťuje variabilní velikost semen.

Tato teorie se dá aplikovat na úrovni druhu na potomky jedné rostliny, ale i na úrovni mezidruhové, kdy si velikosti semen v rámci evolučně stabilní strategie „rozdělí“ mezi sebe jednotlivé druhy ve společenstvu (Haig 1996). Jako každý model, má i tento výchozí předpoklady. Prvním je, že druhy s malými semeny jich na danou plochu produkuje větší počet než druhy velkosemenné a druhým, že velkosemenné druhy vyhrávají v „bezpečných místech“ díky své lepší kompetiční schopnosti.

Důkazů pro první podmínku je dostatek (Greene & Johnson 1994, Jakobsson & Eriksson 2000, Henery & Westoby 2001), avšak snahy ověřit ten druhý vyznívají rozporuplně. Byla sice potvrzena pozitivní korelace mezi vahou semena a kompetiční schopností druhu (Eriksson 1997, Leishman 2001), ale Moles a Westoby ve své studii (Moles & Westoby 2004) uvádějí, že hustota semenáčků v reálných společenstvech je natolik nízká, že v podstatě o kompetici nelze uvažovat. Ve svém přehledu uvádějí, že za majoritní podíl mortality u semenáčků jsou zodpovědné faktory abiotické jako sucho a z biotických hlavně herbivorie nebo napadení houbovou infekcí. Kompetice ať už se vzrostlou vegetací či mezi semenáčky se pohybovala okolo jednoho procenta (případy mortality díky kompetici se vzrostlou vegetací mohou být podhodnocené, protože na rozdíl od mortality suchem či okusem jsou hůře identifikovatelné). Leishman (2001) rovněž uvádí, že kompetice mezi semenáčky není hlavním faktorem ovlivňujícím složení společenstva. Otázka na důvody koexistence tak širokého spektra vah semen tedy stále není uspokojivě zodpovězena.

### **1.1.2.3. Koreláty váhy semena**

Hmotnost semena ovlivňuje mnoho aspektů ekologie rostlin. Je korelována s ostatními charakteristikami rostlin, jako například velikost rostliny (ať už vyjádřená jako hmotnost, výška, obvod stonku nebo objem či plocha listů), způsob disperze, délka života rostliny (Moles & Westoby 2004) a schopnost tvořit



perzistentní banku semen (Bekker et al.1998). Moles a Westoby také ukazují, že délka života rostliny je důležitý faktor, který zůstal opomenut při studiu trade-off mezi vahou a počtem semen. Pokud totiž vezmeme v úvahu nikoliv roční produkci semen, ale celoživotní, žádný vztah mezi vahou a počtem semen nedostaneme. Tato skutečnost nesouhlasí s predikcí teorie r-K selekce, podle které můžeme rostliny s velkými semeny považovat za K - strategy a malosemenné za r- strategy. K- strategyové mají tendenci k většímu vzrůstu, pozdějšímu začátku reprodukční periody a jejímu delšímu trvání a delšímu věku obecně, produkují méně lépe vybavených potomků. r- strategyové jsou krátkověké rostliny produkující hodně potomků s malou pravděpodobností přežití. Toto je však pohled krátkodobý, z hlediska celého života rostliny tedy druhy produkují obdobné množství semen. Teorie r-K selekce zůstává v platnosti při srovnávání druhů se stejnou délkou života (Šerá 2003, Šerá & Šerý 2003).

## **1.2. Projekt VISTA, cíle práce**

### **1.2.1. Projekt VISTA, funkční znaky rostlin**

Tato práce je vypracována v rámci projektu VISTA podporovaného Evropskou Unií. Ten si klade za cíl získat soubor dat potřebných k predikci dynamiky a vývoje ekosystému v souvislosti se změnou typu obhospodařování, která v minulém století nastala po celém kontinentu a následně navrhnout vhodný typ managementu pro hospodářsky méně produktivní místa a tím napomoci ochraně polopřírodní evropské krajiny. Jsou měřeny funkční znaky rostlin (Plant Functional Traits), např. produkce semen, schopnost šíření, fenologie druhů, množství nadzemní biomasy, klonalita, atd., a to standardizovaným způsobem ve všech zúčastněných zemích, aby bylo možná relevantní analýza.

V české části projektu probíhají práce na pokusné lokalitě Ohrazení. Zde probíhá od roku 1994 dlouhodobý pokus, simulující opuštění nebo naopak intenzifikaci obhospodařování. Z tohoto dlouhodobého pokusu jsou k dispozici data o reakci druhů na změnu obhospodařování a také další vlastnosti těchto druhů. Cílem této práce bylo v rámci tohoto projektu získat data o produkci a velikosti semen co nejvíce druhů rostoucích na lokalitě. Data budou sloužit k dalším analýzám v rámci projektu, v této práci využívám dat pro predikci odpovědi druhů na kosení a hnojení v hlavním pokusu projektu.

### 1.2.2. Cíle práce

Cílem práce je

- získat data o reprodukční kapacitě (charakterizovanou počtem a vahou semen) vybraných druhů na lokalitě Ohrazení
- srovnat zjištěná data o produkci s ostatními dostupnými charakteristikami druhů
- ověřit některé predikované koreláty a hypotézy (např. preferenci velkosemenných druhů v zastíněných stanovištích), s hlavním důrazem na souvislosti váhy a produkce semen a odpovědi druhů na hnojení a kosení

## 2. Metodika

### 2.1. Popis lokality

Sběr dat probíhal v létě roku 2003 a 2004 na lokalitě Ohrazení. Jedná se o vlhkou, oligotrofní, druhově bohatou louku, ležící 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic, přesná poloha 48° 57' s.š., 14° 16' v.d., nadmořská výška je 510 m. Průměrná roční teplota dosahuje 7,8 °C, průměrné roční srážky činí 620 mm (Meteorologická stanice České Budějovice). Nejteplejším a nejvlhčím měsícem je červenec se 102 mm srážek a průměrnými denními teplotními minimy a maximy o hodnotách 11,6 °C a 24,1 °C. Průměrná denní minima a maxima v lednu, který je nejchladnějším měsícem, jsou -6,2 °C a 0,6 °C. Hladiny živin jsou nízké s celkovým obsahem dusíku 6-8 g/kg suché půdy, fosforu 400-500 mg/kg suché půdy a poměrem C/N16-20. Syntaxonomicky vegetace náleží do svazu Molinion (asociace Molinietum caeruleae), s přechody ke svazu Violion caninae. Větší část lokality je každoročně v červnu kosená, část je ponechána nekosená. Na téže lokalitě také probíhá dlouhodobý pokus zkoumající odpovědi druhů na zásahy kosení, hnojení a odstranění dominanty, druhu *Molinia caerulea*, podrobnosti Lepš (1999).

### 2.2. Sběr rostlin a získávání semen

Rostliny byly sbírány na lokalitě Ohrazení, každý druh v době zralosti semen. Pokud to početnost daného druhu na lokalitě umožnila, bylo od každého druhu nasbíráno deset individuí (rostlina utržena hned nad zemí, u klonálních druhů - traviny bylo utrhnuto vždy jedno plodné stéblo z trsu a jednotlivé trsy byly vybírány daleko od sebe, aby se snížila pravděpodobnost sběru dvou stébel z jedné genety), většina druhů v kosené části louky, některé jak v kosené, tak v nekosené (10 +10ks). Ačkoli by bylo ideální sbírat rostliny v pokusných plochách, není to možné, protože pokusné čtverce mají rozměry 2 x 2 m a odebrání deseti individuí od přibližně 15 druhů v každé sezóně by výrazně narušilo průběh experimentu, de fakto by přibyl disturbační zásah nerovnoměrné intenzity, protože druhy nejsou v pokusných plochách zastoupeny stejně. U druhu *Lysimachia vulgaris* byly rostliny sbírány pouze v nekosené části louky, protože v kosené části sice rostou, ale neplodí. Abych získala data o produkci pro více druhů, byly každou sezónu nasbírány jiné druhy, meziroční opakování byla

provedena jen u tří druhů. V laboratoři byly rostliny usušeny při pokojové teplotě v papírových sáčkích. Zaznamenána byla výška rostliny, případně počet květů. Od každé rostliny byla oddělena semena a zvážena (analytické laboratorní váhy KERN ABJ, přesnost  $10^{-5}$ g), zvážena byla rovněž rostlina (předvážky KERN EG přesnost  $10^{-3}$ , analytické váhy KERN ABJ, přesnost  $10^{-5}$ g - podle rozsahu váhy rostliny). Pokud byla semena opatřena chmýrem, byla některá ponechána s ním a některá očištěna, aby bylo možné zjistit váhu semen s chmýrem i bez něho.

U rostlin s menším počtem semen byla semena spočtena přímo, při větším počtu byl počet určen jako podíl celkové váhy semen a průměrné váhy jednoho semena (určený z váhy deseti kusů). V Tabulce 1 je přehled druhů s daty sběru a údaji o části louky, počtu individuí a případném opakování nomenklatura je podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát 2002).

el al ?

## 2.3. Statistické zpracování a výpočty produkce

### 2.3.1. Výpočet produkce

Ze získaných dat byly vypočítány dvě charakteristiky produkce, první,  $P_{\%}$ , zohledňující celkovou váhu semen v poměru k váze celkové nadzemní biomasy rostliny (Fenner 1985); vyjadřuje alokaci energie druhu do generativní reprodukce (vzorec 1) a druhá,  $P_{\text{poc}}$ , definovaná jako počet semen vztažený k váze rostliny; vyjadřuje disperzní schopnost druhu a také je tento údaj dále použitelný při dalším syntetickém zpracování dat z projektu; např. umožní hrubý odhad celkové produkce semen na plochu na základě údajů o biomase, které jsou v jednotlivých pokusných plochách k dispozici (vzorec 2). U druhů plodících kontinuálně během celé sezóny byl spočten průměrný počet semen na plod a vynásoben počtem květů na rostlině v době sběru (*Potentilla erecta*, *Myosotis nemorosa*). Takto spočtené údaje o počtu a celkové váze semen a z nich odvozené produkce sice také nemohou odpovídat přesné skutečné produkci, ale jedná se o nejlepší možnou aproximaci z naměřených dat. Za semeno je považována celá generativní disperzní jednotka (diaspora), tedy semeno s rozšiřovacím aparátem (chmýr u druhů *Senecio rivularis*, *Cirsium palustre*, *Scorzonera humilis*, *Valeriana dioica*), případně elaiosomem (*Luzula multiflora*). Výjimku jsem udělala u druhů rodu *Carex*, u kterého semena vypadávají s mošničkami, pro výpočty jsem použila hodnoty vah semen bez mošniček, aby bylo možné porovnání s ostatními autory, kteří povětšinou vážili také takto.

PRŮBĚH  
S

CITACE?



$$\text{Vzorec 1 } P_{\%} = SW_{\text{tot}} / ((SW_{\text{tot}} + PW) / 100)$$

$$\text{Vzorec 2 } P_{\text{poc}} = NS / PW$$

SW<sub>tot</sub> .....celková váha semen dané rostliny

PW.....váha rostliny      NS.....počet semen dané rostliny

### 2.3.2. Statistické zpracování – popisné statistiky a korelace

Data byla zpracovávána balíkem statistických programů Statistica 6.0. (Statistica for Windows 1995) Byly spočteny základní popisné statistiky – průměr, minimum, maximum, směrodatná odchylka pro naměřené a spočtené proměnné váha semena (SW), počet semen na rostlinu (NS), produkce P<sub>%</sub> a produkce P<sub>poc</sub>. Pro dané proměnné byly vytvořeny krabicové grafy (*box and whisker plot*). Rozdíly mezi charakteristikami rostlin nasbíraných v kosené či nekosené části louky případně meziroční srovnání byla počítána jednocestnou ANOVOU (analýza variance), pro druh *Potentilla erecta*, kde bylo možné porovnání jak odlišných hospodářských zásahů, tak obou sezón byla použita dvoucestná ANOVA.

Před výpočtem korelací byly logaritmicky transformovány (dekadický logaritmus) následující proměnné : váha semena, počet semen, produkce P<sub>poc</sub> a výška rostliny (pozitivně šikmé bez transformace), aby se zlepšily jejich statistické vlastnosti. U druhů, pro které byly k dispozici údaje pro více sezón či odlišné části lokality byly vždy pro korelaci použity průměrné hodnoty dané charakteristiky. Pro korelace byly také použity hodnoty charakterizující preference druhů kosení nebo hnojení, jak pro semenáčky (údaje o počtech semenáčků ve čtvercích pro rok 2003, data pro 13druhů), tak pro dospělé rostliny (údaje o biomasách druhů ve čtvercích pro rok 2004, data pro 35 druhů) extrahované z mnohorozměrné analýzy dat (metoda RDA, standardizováno, jako míra preference použita skóre druhů na první ordinační ose omezené danou charakteristikou prostředí) pocházejících z dlouhodobého experimentu na lokalitě.

**Tabulka 1** - Seznam druhů s daty sběru a jejich zkratky používané v grafech, n = počet individuí, K = kosená část louky, N = nekosená část louky, čísla spojená + značí dvojici koseno/nekoseno, čísla spojená / značí meziroční opakování

Druh	zkratka	n	Datum sběru	Koseno/nekoseno	Opakování
<i>Agrostis canina</i>	agr	10	10.07.04	K	-----
<i>Ajuga reptans</i>	aju	13	10.07.04	K	-----
<i>Angelica sylvestris</i>	ang	10	08.09.03	K	-----
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	ant	14	04.06.03	K	-----
<i>Betonica officinalis</i>	bet	10	08.09.03	K	-----
<i>Briza media</i>	bri	10	14.06.04	K	-----
<i>Carex hartmanii</i>	har	10	27.06.03	K	-----
<i>Carex pallescens</i>	pal	10	14.06.04	K	-----
<i>Carex panicea</i>	pan	12	14.06.04	K	-----
<i>Carex pilulifera</i>	pil	3	14.06.04	K	-----
<i>Carex pulicaris</i>	pul	6	14.06.04	K	-----
<i>Cirsium palustre</i>	cir	5	10.07.04	K	-----
<i>Deschampsia cespitosa</i>	des	8	14.06.04	K	-----
<i>Epilobium palustre</i>	epi	10	08.09.03	K	-----
<i>Festuca pratensis</i>	fes	8	10.07.04	K	-----
<i>Galium boreale</i>	gal	10	18.09.04	K	-----
<i>Holcus lanatus</i>	hol	11	27.06.03	K	-----
<i>Lathyrus pratensis</i>	lat	7	16.08.04	K	-----
<i>Luzula multiflora</i>	luz 1/luz 2	11/14	18.06.03/ 10.07.04	K	ANO
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	lych/lychn	11+1 0	18.06.03	K+N	-----
<i>Lysimachia vulgaris</i>	lysn	10	18.09.04	N	-----
<i>Molinia caerulea</i>	mol/moln	10+1 0	18.09.04	K+N	-----
<i>Myosotis nemorosa</i>	myo	11	18.06.03	K	-----
<i>Nardus stricta</i>	nar	8	10.07.04	K	-----
<i>Plantago lanceolata</i>	pla	7	14.06.04	K	-----
<i>Potentilla erecta</i>	pot/potn pot 1/pot 2	12+9 /10+ 11	18.06.03/ 16.08.04	K+N	ANO
<i>Prunella vulgaris</i>	pru	16	16.08.04	K	-----
<i>Ranunculus acris</i>	acr	17	18.06.03	K	-----
<i>Ranunculus auriconus</i>	aur	9	04.06.03	K	-----
<i>Ranunculus nemorensis</i>	nem	3	18.06.03	K	-----
<i>Rumex acetosa</i>	rum	4	14.06.04	K	-----
<i>Scorzonera humilis</i>	sco 1/sco 2	5/6	04.06.03/ 14.06.04	K	ANO
<i>Selinum carvifolia</i>	sel	10	18.09.04	K	-----
<i>Senecio rivularis</i>	sen	10	04.06.03	K	-----
<i>Danthonia decumbens</i>	dan	7	10.07.04	K	-----
<i>Succisa pratensis</i>	suc	10	08.09.03	K	-----
<i>Valeriana dioica</i>	val	11	04.06.03	K	-----

### 3. Výsledky

#### 3.1. Váha semena a počet semen

U 37 druhů ze 17 čeledí rostoucích na téže lokalitě byly zjištěny průměrné váhy semena a počet semen produkovaných rostlinou za jednu sezónu. V Tabulce 2 je přehled hodnot vah semen a porovnání s údaji databáze v Kew (Seed Information Database) a daty B. Šeré (Šerá 2003, Šerá & Šerý 2003). Nejtěžší semena má druh *Lathyrus pratensis* (Fabaceae) - 6.56 mg, *Cirsium palustre* (Asteraceae) - 3.8 mg, následují rody *Carex* a *Ranunculus*, jednoděložnou rostlinou s největší vahou semena je *Festuca pratensis*. Naopak nejlehčí semena mají druhy *Deschampsia caespitosa* - 0.07 mg, *Agrostis canina* - 0.083 mg, *Nardus stricta* - 0.266 mg (Poaceae), *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae) - 0.076 mg a *Epilobium palustre* - 0.097 mg (Onagraceae). Rozsah vah na jedné lokalitě je 2 řády. Při porovnání je vidět, že některé hodnoty vah se značně liší, například druh *Molinia caerulea*, jež je na lokalitě dominantou, se liší od údajů B. Šeré o jeden řád. Také hodnoty SID jsou často velmi variabilní, např. u druhu *Luzula multiflora*, kde je průměrná váha průměrem hodnot od tří autorů, jedna hodnota (4,18 mg) zcela převáží ostatní dvě (0,41 a 0,68 mg), které jsou shodné s mými daty. Shrnující Tabulka 3 v Příloze 2 uvádí přehled všech popisných statistik proměnné váha semena, Obrázek 1 krabicové grafy této charakteristiky. Co se týká rozdílů ve váze semena u druhů sbíraných jak v kosené, tak v nekosené části louky, nebo po oba roky, tak průkazný rozdíl vykazuje jen druh *Lychnis flos-cuculi* (faktor kosení,  $F = 54,46$ ;  $p = 10^{-6}$ ; Obrázek 2) a *Potentilla erecta*, u které z obou testovaných faktorů kosení a sezóna vyšel průkazně faktor kosení ( $F = 11,87$ ;  $p = 0,0014$ ) a interakční faktor ( $F = 10,46$ ;  $p = 0,0002$ ), Obrázek 3.

Počet semen na rostlinu má největší druh *Deschampsia caespitosa* - 642,5 ks, *Senecio rivularis* - 534 ks a *Lychnis flos-cuculi* - průměrná hodnota pro rostliny z kosené i nekosené části louky je 310,5 ks. Na druhém konci škály se nachází druhy rodu *Carex* (nejméně druh *Carex pulicaris* - 7 ks), *Ranunculus auricomus*, *Nardus stricta* a rekordmanem je druh *Lathyrus pratensis* s hodnotou 2,5 ks, který na lokalitě většinou velmi úspěšně nedozrává. Rozsah v počtu semen je opět 2 řády. Krabicové grafy pro tuto charakteristiku jsou na Obrázcích 4 - 5, popisné statistiky v Tabulce 4, Příloha 2. Průkazné jsou meziroční rozdíly v počtu semen na rostlinu u druhu *Luzula multiflora* ( $F = 10,88$ ;  $p = 0,0031$ ;

Obr. 6) a rozdíly mezi částí louky u *Lychnis flos-cuculi* ( $F = 6,79$ ;  $p = 0,017$ ; Obr. 7).

### 3.2. Produkční charakteristiky – $P_{\text{poc}}$ a $P_{\%}$

Produkce  $P_{\text{poc}}$  počítaná jako počet semen na gram sušiny je nejvyšší u druhů *Lychnis flos-cuculi* (průměrná hodnota 1042 semena na gram), *Prunella vulgaris* - 649 ks/g a *Holcus lanatus* - 648 ks/g. Nejmenší produkci mají druhy *Lathyrus pratensis* - 9ks/g, *Cirsium palustre* - 11 ks/g, *Lysimachia vulgaris* - 31ks/g a *Briza media* - 57ks/g. Rozsah hodnot je v rozmezí tří řádů. Souhrn popisných statistik v Tabulce 5, Příloha 2, krabicové grafy na Obrázcích 8 - 9. Meziročně se liší hodnoty produkce u rodu *Luzula* ( $p < 0,001$ ;  $F = 21,7$ ).

Produkce  $P_{\%}$  počítaná jako procento celkové nadzemní biomasy tvořené semeny je nejvyšší u druhů *Carex hartmanii* - 34%, *Selinum carvifolia* - 26%, *Galium boreale* - 25% a *Ajuga reptans* - 25%. Nejméně investuje do semen druh *Briza media* - 0,06%, další druhy s nízkou produkcí jsou *Lysimachia vulgaris* - 0,96%, *Epilobium palustre* - 2,06% a *Agrostis canina* - 2,39%. Souhrn v Tabulce 5, Příloha 2, krabicové grafy Obr. 10. Meziročně se liší druh *Luzula multiflora* ( $p < 0,001$ ;  $F = 41,8$ ), v rámci koseného a nekoseného *Lychnis flos-cuculi* ( $F = 13,59$ ;  $p=0,0016$ ; Obr. 11). U druhu *Potentilla erecta* je průkazný rozdíl mezi koseným a nekoseným ( $F = 20,83$ ;  $p= 0,001$ ) a taktéž interakce faktorů lokalita a sezóna ( $F = 8,34$ ;  $p= 0,0064$ ; Obr. 12).

### 3.3 Korelace získaných charakteristik

Na základě získaných dat byl ověřen základní trade-off (negativní korelace) mezi počtem semen na rostlinu a vahou semena ( $r = -0,5$ ;  $p = 10^{-3}$  Obr. 13). Váha semena rovněž koreluje s oběma produkčními charakteristikami, jak s  $P_{\text{poc}}$  (negativně,  $r = -0,52$ ;  $p = 10^{-3}$ ; Obr. 14), tak s  $P_{\%}$  (pozitivně,  $r = 0,43$ ;  $p = 0,002$ ; Obr. 15). Obě produkční charakteristiky spolu korelují taktéž pozitivně ( $r = 0,47$ ;  $p = 0,003$ ; Obr. 16).  $P_{\%}$  negativně koreluje s výškou rostliny ( $r = -0,48$ ;  $p = 0,023$ ; Obr. 17). Výška rovněž pozitivně koreluje s počtem semen ( $r = 0,37$ ;  $p = 0,016$ ; Obr. 18) a s preferencí druhů k hnojení ( $r = 0,37$ ;  $p = 0,028$ ; Obr. 19). Z dat o preferenci semenáčků hnojení a kosení byla průkazná negativní korelace váhy semena a preference kosení

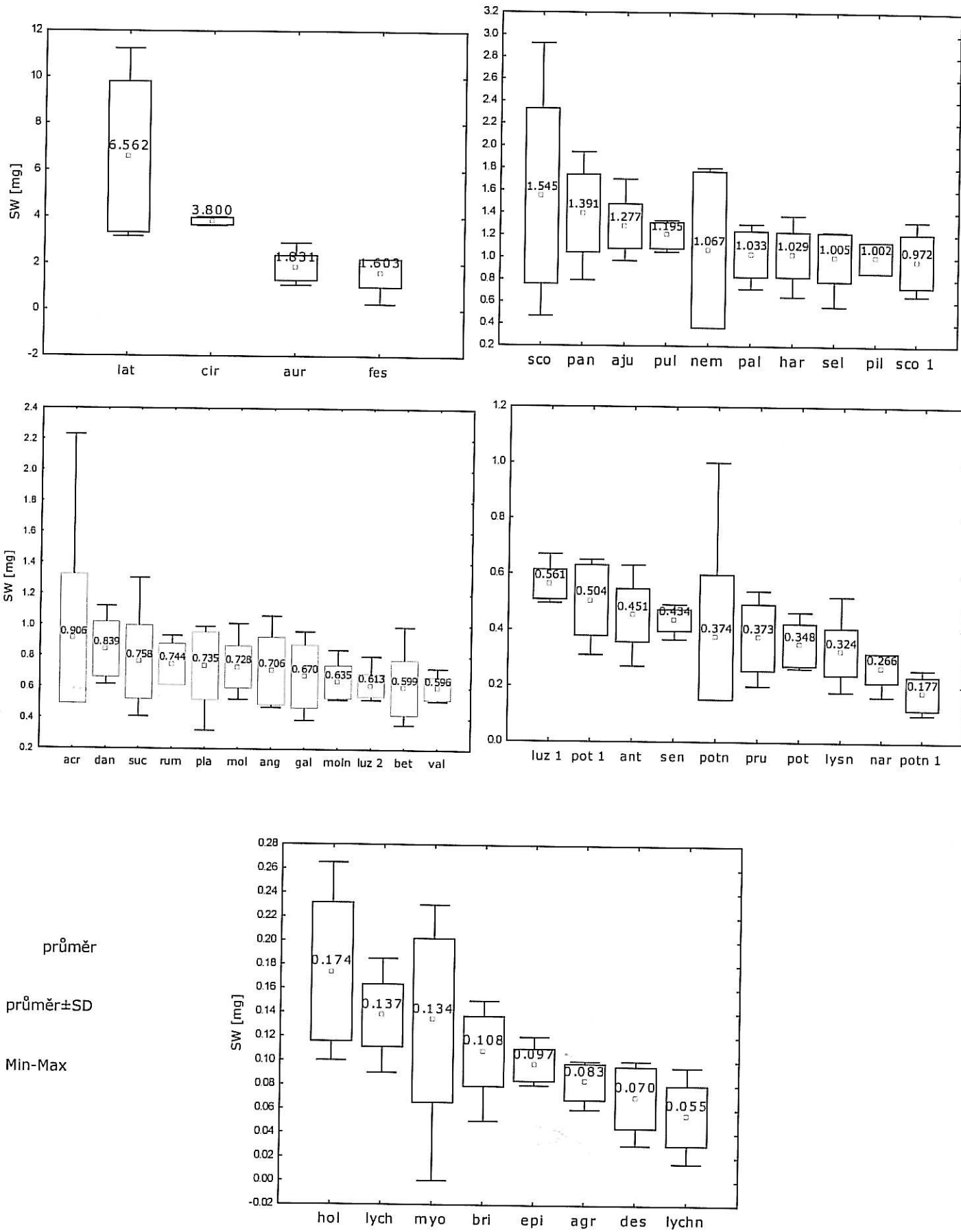


( $r = -0,59$ ;  $p = 0,035$ ; Obr. 20) a téměř průkazná korelace produkce počet semen na gram sušiny a preference hnojení ( $r = -0,5$ ;  $p = 0,08$ ; Obr. 21).

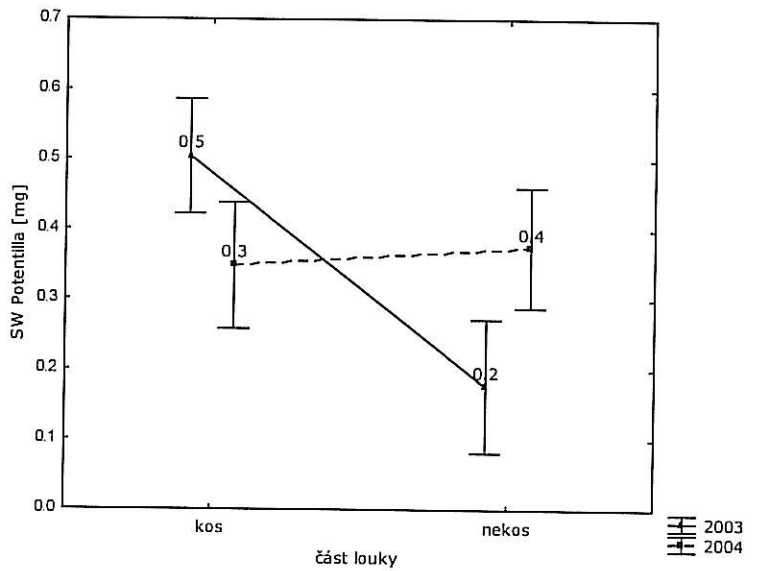
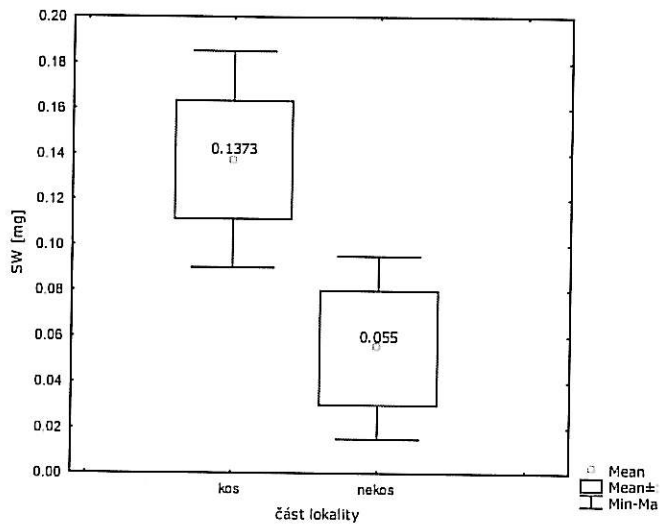
### 3.4. Tabulky a grafy

**Tabulka 2** : Přehled hodnot vah semen a porovnání s údaji databáze v Kew (Seed Information Database) a daty B. Šeré (2004). V prvním sloupci uvedena data získaná v této práci, N = počet údajů, ze kterých byla spočtena průměrná hodnota v SID, rozsah vah se rovněž vztahuje hodnotám, ze kterých byl spočten průměr v SID, druhy napsané tučně vykazují shodu alespoň s jedním ze zdrojů, druhy podtržené linkou spadají svou váhou do rozmezí hodnot v SID.

Druh	váha semena [mg]	průměr váha semena [mg] (Kew)	N	rozsah vah [mg]	Šerá, B.
<i>Lathyrus pratensis</i>	<b>6.562</b>	10.8	2	10.15-11.5	11.650
<i>Cirsium palustre</i>	<b>3.800</b>	2	1	2	*****
<i>Ranunculus auricomus</i>	<b>1.831</b>	*****	*	*****	*****
<i>Festuca pratensis</i>	<b>1.603</b>	2.2	7	1.53-2.993	1.467
<i>Carex panicea</i>	<b>1.391</b>	2.35	2	1.88-2.82	0.985
<i>Scorzonera humilis</i>	<b>1.258</b>	4.07	6	2.64 - 5.18	2.140
<i>Ajuga reptans</i>	<b>1.277</b>	1.47	1	1.47	0.730
<i>Carex pulicaris</i>	<b>1.195</b>	1.6	3	1.31 - 2.02	*****
<i>Ranunculus nemorosus</i>	<b>1.067</b>	*****	*	*****	*****
<i>Carex pallescens</i>	<b>1.033</b>	*****	*	*****	1.230
<i>Carex hartmanii</i>	<b>1.030</b>	*****	*	*****	*****
<i>Selinum carvifolia</i>	<b>1.005</b>	1.36	4	0.929-1.99	1.915
<i>Carex pilulifera</i>	<b>1.003</b>	1.2	3	1.15-1.2	*****
<i>Ranunculus acris</i>	<b>0.906</b>	1.5	5	0.9 -1.9	0.518
<i>Danthonia decumbens</i>	<b>0.839</b>	0.87	1	0.87	*****
<i>Succisa pratensis</i>	<b>0.758</b>	1.3	7	0.71 - 1.78	*****
<i>Rumex acetosa</i>	<b>0.744</b>	0.7	10	0.32 - 1.505	*****
<i>Plantago lanceolata</i>	<b>0.735</b>	1.5	19	0.8 - 2.01	1.715
<i>Angelica sylvestris</i>	<b>0.706</b>	1.18	2	1.15-1.215	2.500
<i>Molinia caerulea</i>	<b>0.682</b>	0.67	3	0.53-0.77	0.039
<i>Galium boreale</i>	<b>0.670</b>	0.6	1	0.6	*****
<i>Betonica officinalis</i>	<b>0.599</b>	1.17	2	0.979 - 1.37	1.159
<i>Valeriana dioica</i>	<b>0.596</b>	0.63	1	0.63	0.400
<i>Luzula multiflora</i>	<b>0.587</b>	1.75	3	0.41 - 4.18	0.580
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<b>0.451</b>	0.56	9	0.45-0.691	0.286
<i>Senecio rivularis</i>	<b>0.434</b>	*****	*	*****	0.523
<i>Prunella vulgaris</i>	<b>0.373</b>	1.1	14	0.088-1.8	*****
<i>Potentilla erecta</i>	<b>0.351</b>	0.4	7	0.2-0.58	0.245
<i>Lysimachia vulgaris</i>	<b>0.324</b>	*****	*	*****	*****
<i>Nardus stricta</i>	<b>0.266</b>	0.4	2	0.38-0.4	0.510
<i>Holcus lanatus</i>	<b>0.174</b>	0.4	12	0.108-0.56	0.430
<i>Myosotis nemorosa</i>	<b>0.134</b>	*****	*	*****	*****
<i>Briza media</i>	<b>0.108</b>	0.4	5	0.23-0.7	0.523
<i>Epilobium palustre</i>	<b>0.097</b>	0.05	2	0.04-0.05	*****
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	<b>0.096</b>	0.21	1	0.21	0.08
<i>Agrostis canina</i>	<b>0.083</b>	0.06	2	0.06	0.047
<i>Deschampsia cespitosa</i>	<b>0.070</b>	0.25	8	0.2-0.31	0.350

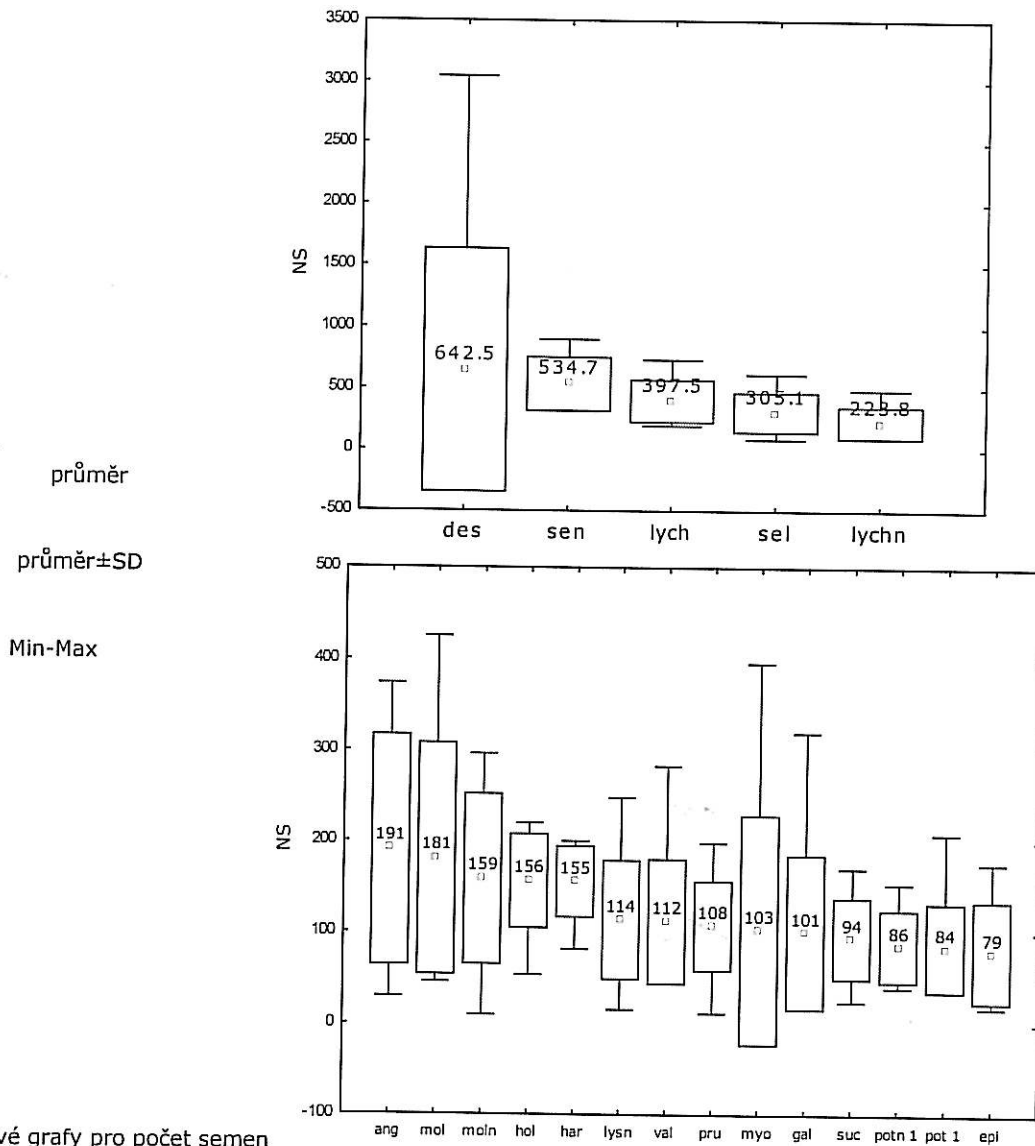


Obr. 1 Krabicové grafy pro váhu semena

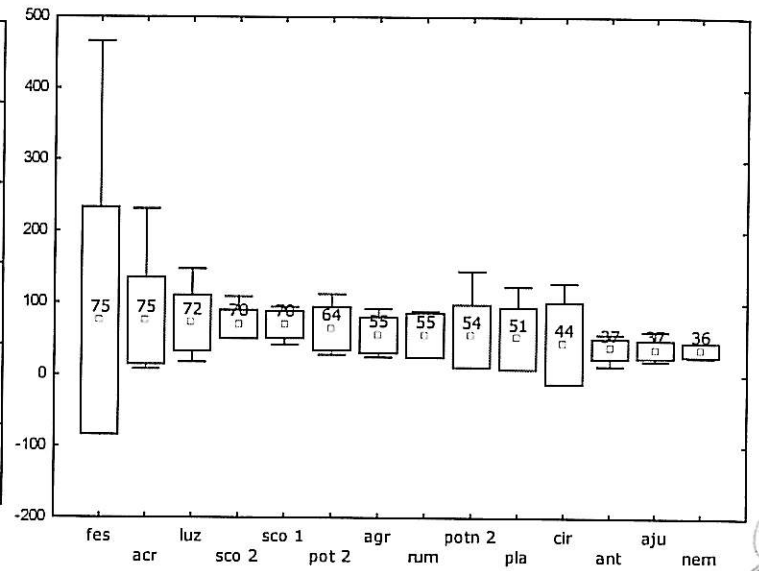
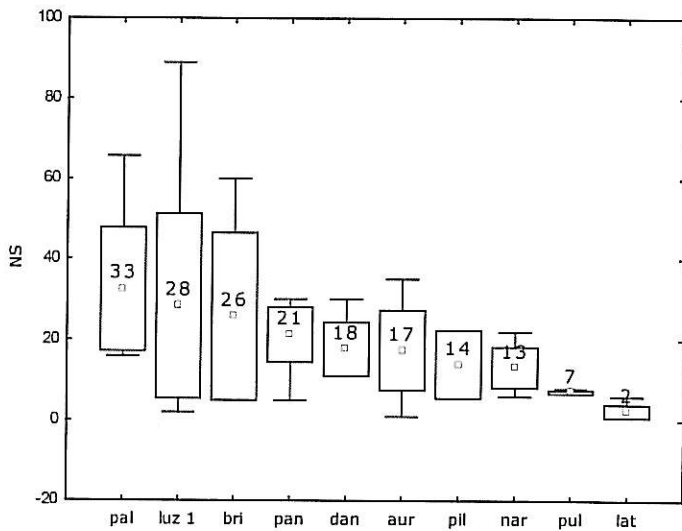


Obr. 2 Rozdíly ve váze semena mezi koseným a nekoseným *Lychnis flos-cuculi*

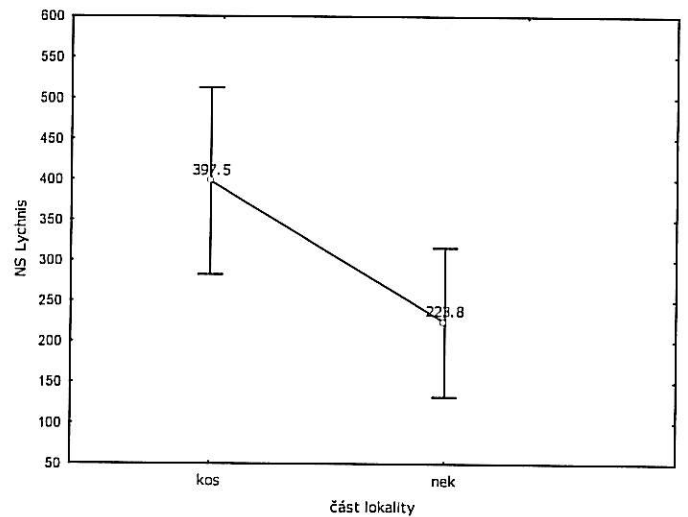
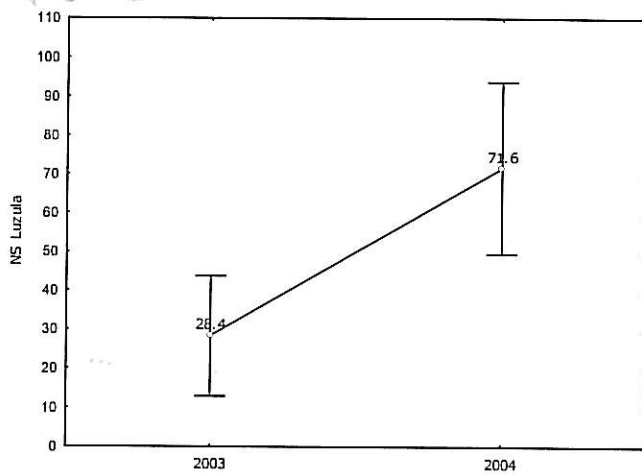
Obr. 3 Graf průměrů a 95% konfidenčních intervalů pro průměr znázorňující Rozdíly ve váze semena mezi sezónami a částmi lokality (koseno, nekoseno) *Potentilla erecta*



Obr. 4 Krabicové grafy pro počet semen

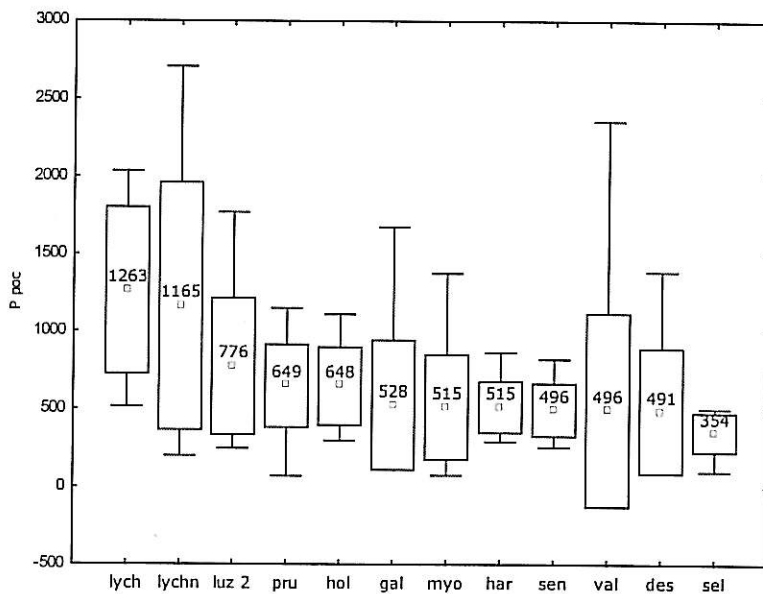


Obr. 5 Krabicové grafy pro počet semen



Obr. 6 Graf průměrů a 95% konfidenčních intervalů pro průměr znázorňující rozdíly v počtech semen na rostlinu mezi sezónami, druh *Luzula multiflora*,

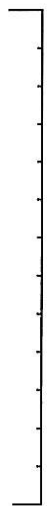
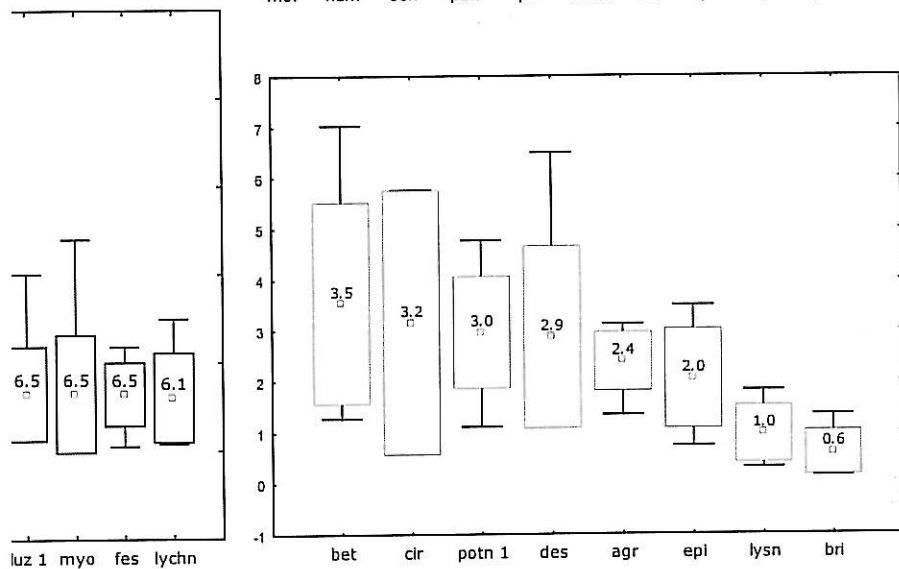
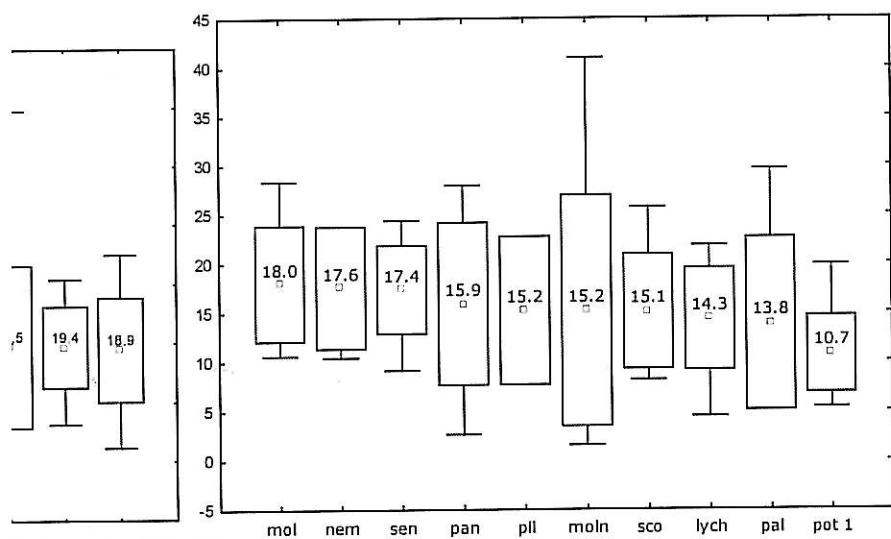
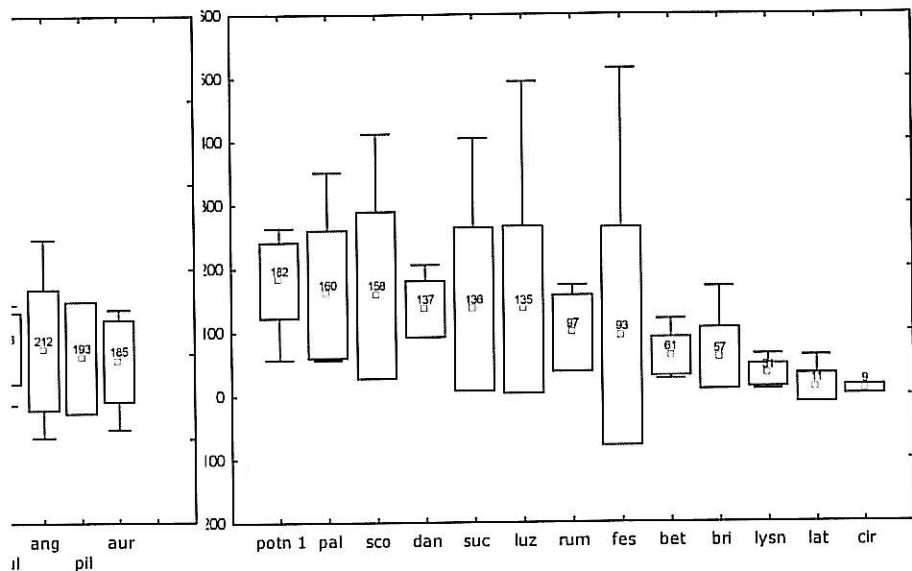
Obr. 7 Graf průměrů a 95% konfidenčních intervalů pro průměr znázorňující rozdíly v počtech semen na rostlinu mezi kosenou a nekosenou částí lokality, druh *Lychnis flos-cuculi*



průměr  
průměr±SD  
Min-Max

Obr. 8 Krabicové grafy pro produkci  $P_{poc}$

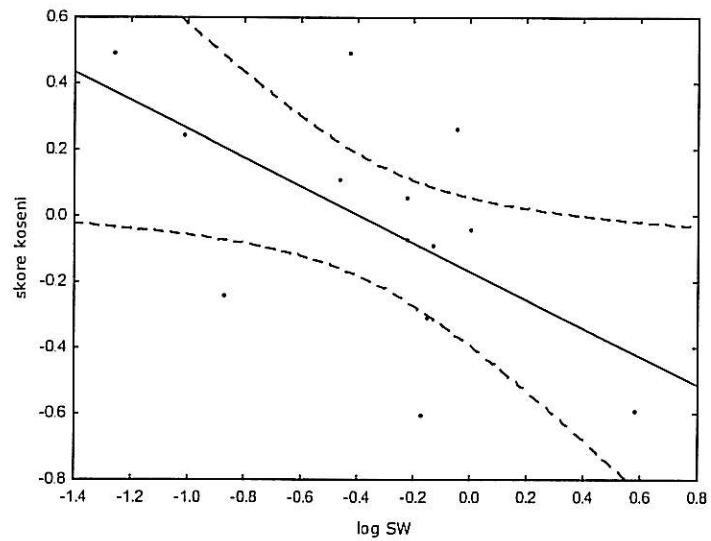




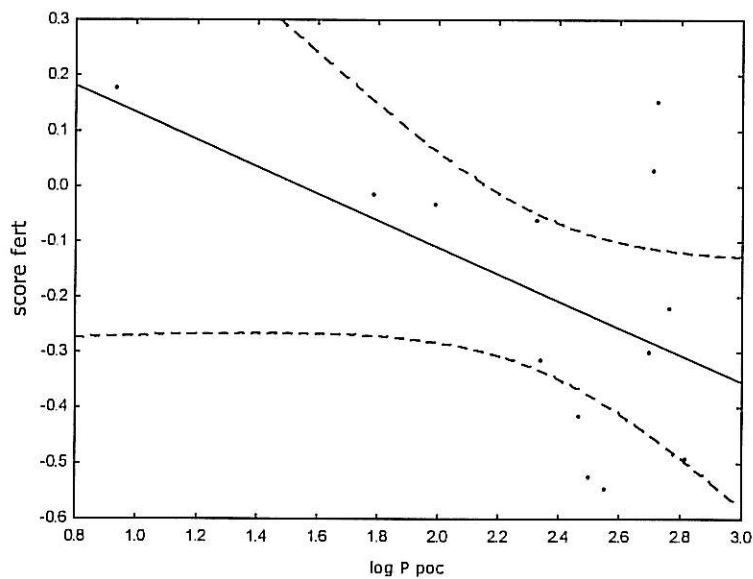
← K  
→ N



1.0



Obr. 20 Korelace mezi váhou semena (SW) a preferencí semenáčků ke kosení, regresní rovnice  
 $\text{score kosení} = 0,16935 + 0,43151 * \log \text{SW}$ ,  $r = 0,58754$



Obr.21 Korelace mezi produkcí  $P_{\text{poc}}$  a preferencí semenáčků rostlin hnojení, regresní rovnice  
 $\log P_{\text{poc}} = 2,1497 + 1,0324 * \text{score hnojení}$ ,  $r = 0,50152$

## 4. Diskuse

### 4.1. Váha semena, počet semen, produkční charakteristiky

$P_{\text{poc}}$  a  $P_{\%}$

Při porovnání se získaná data téměř v polovině případů liší od údajů databáze SID v Kew nebo B. Šeré. Je to dáno jednak faktorem lokality (u B. Šeré je váha semena průměrná hodnota ze tří odlišných lokalit v České republice nebo na Slovensku, databáze Kew používá údaje z celého světa), jednak v případě SID nejednotným pojetím semena, kdy někteří autoři vážili „semeno v jeho nejjednodušší formě“, zatímco někteří disperzní jednotku. Takto vznikají nesrovnalosti jak při počítání průměru pro jeden druh, tak při srovnávání druhů mezi sebou. Rozdíly ve váze semena se mohou v rámci jednoho druhu pohybovat až v rozmezí dvou řádů (Lack & Evans 2002), jako například rozmezí v SID u druhu *Prunella vulgaris*, nebo rozdíl ve vahách u druhu *Molinia caerulea* mezi daty zjištěnými v této práci a daty B. Šeré. Některá data o váze semena jednoho druhu naměřené v této práci vykazují značnou variabilitu, nemohu úplně vyloučit možnost zahrnutí nedostatečně zralých semen (*Potentilla erecta*, *Scorzonera humilis*, *Myosotis nemorosa*), pravděpodobně je to ale objektivní fakt, který vysvětluje např. Geritzův model evoluce velikosti semena, podle kterého je takto variabilní váha semena v rámci jednoho druhu evolučně stabilní strategií. Např. u všech tří druhů rodu *Ranunculus*, které dozrávají ve stejné době, je nadhodnocení variability způsobené zahrnutím nezralých semen velmi nepravděpodobné. Je zde vidět, že ačkoliv všechny předpoklady Geritzova modelu pravděpodobně nejsou v přírodě splněny, tato predikce je v souladu se skutečností. Vnitrodruhovou variabilitu ve váze semena rovněž zmiňují např. Kiviniemi 2001, Lack & Evans 2002.

Co se týká počtu semen, tak na první pohled je patrný očekávaný trade-off, nejvíce semen mají druhy s lehkými semeny. Samozřejmě existují výjimky, blíže v podkapitole o korelacích získaných charakteristik. Srovnání mezi kosenou a nekosenou částí lokality ukazuje průkazné rozdíly ve váze semena, počtu semen a produkci  $P_{\%}$  u druhu *Lychnis flos-cuculi*. Ve všech případech platí, že daná charakteristika má vyšší hodnotu v kosené části louky. To lze vysvětlit tím, že rostlina má ve vysoce kompetičním prostředí nekosené části sníženou fitness a proto investuje celkově méně do generativního rozmnožování. Na téže lokalitě byla provedena studie druhů *Lychnis flos-cuculi* a *Myosotis nemorosa*

týkající se trade-off mezi vegetativní expanzí a generativním rozmnožováním (Chaloupecká & Lepš 2004) . Oba druhy investují více do vegetativní expanze v plochách se sníženou kompeticí, což vyvrací intuitivní vysvětlení pozorovaného jevu, a to, že druh s tak malými semeny jako *Lychnis flos-cuculi*, která by v zastíněném porostu měla malou šanci na úspěšné uchycení, více investuje do vegetativních struktur na úkor generativních. Podobný trend je zřejmý i u druhu *Potentilla erecta*, zde je rovněž navíc patrný i vliv meziroční variability. Průkazně odlišné byly v rámci lokality charakteristiky váha semena a  $P_{\%}$ , opět v kosené části vyšší hodnoty. Zároveň svou roli hraje i sezóna. Rok 2003 byl velmi teplý a suchý (průměrná roční teplota 9,4°C, srážkový úhrn 488,8 mm) , v roce 2004 zase došlo k opožděnému nástupu vegetační sezóny přibližně o 14 dnů, srážkové úhrny byly o trochu vyšší než průměrné (průměrná roční teplota 8,9°C, srážkový úhrn 655,5 mm, údaje o obou sezónách z meteorologické stanice České Budějovice). V suché sezóně se rozdíl mezi kosenou a nekosenou částí zvýrazňují. U druhu *Luzula multiflora*, kde bylo možné pouze meziroční srovnání se prokazatelně lišily všechny charakteristiky, kromě té základní, a to váhy semena. Na tu suchá sezóna vliv neměla (toto by bylo v souladu s tvrzením, že váha semena je jednou z nejkonzervativnějších charakteristik rostlin, předchozí příklady však ukazují, že je to opravdu platné pouze relativně při porovnání s ostatními charakteristikami a ne v absolutním měřítku – průměrná váha semena u druhu *Potentilla erecta* byla v kosené části 2,5 krát vyšší než v nekosené, podobně i *Lychnis flos-cuculi* vykazoval ve váze semena rozdíl mezi koseným a nekoseným stejné velikosti). Charakteristiky měly nižší hodnoty v suchém roce, opět je zde vidět snížená investice do semen ve stresových podmínkách. Toto vše ilustruje jak je váha semena ovlivněna faktory jak biotickými (hladina kompetice), tak abiotickými (počasí). Vnitrodruhová variabilita je však stále zanedbatelná v porovnání s mezidruhovou a nesnižuje tedy relevanci váhy semena jako důležitého funkčního znaku pro ekologii rostlin.

O produkčních charakteristikách se budu podrobněji zmiňovat v následující podkapitole, zde jen pár poznámek. Druh *Cirsium palustre*, jehož semena patří mezi nejtěžší (průměrná váha 3,8 mg), má jedny z nejnižších produkčních charakteristik vůbec. Jedná se totiž o velmi robustní rostlinu (s výškou nezřídka převyšující 1 m), která má i velký počet květenství, zralých a životaschopných semen je v jednom květenství velmi málo, protože většina semen je parazitována. Vztažená k váze rostliny je tedy produkce semen malá.

U druhu *Lathyrus pratensis* a je zase nápadný velmi malý počet semen, ze kterého pak plyne i nízká  $P_{poc}$ . Tento druh na lokalitě příliš neprosperuje a dozrává velmi málo lusků, obvykle jen jeden se dvěma zralými semeny. Oba druhy ale vyhovují principu trade-off jejich semena jsou velmi těžká, mají jich však velice málo.

#### 4.2. Korelace

Z dat se podařilo potvrdit negativní korelaci mezi počtem semen a jejich váhou, který je již učebnicovým příkladem principu trade-off (Begon, Harper, Townsend 1997; Lack & Evans 2002). Váha semena také koreluje negativně s produkcí  $P_{poc}$ , tento vztah znovu odráží trade-off mezi počtem a váhou semen, který převáží i po přihlédnutí k váze rostliny. Naopak pozitivně koreluje  $P_{\%}$ , velkosemenné druhy tedy obecně investují do reprodukce více než malosemenné. Korelace váhy semena s  $P_{poc}$  je těsnější (27 % vysvětlené variability), než korelace s  $P_{\%}$  (16,7 % vysvětlené variability). Jelikož jde o stochastickou závislost, vychází průkazně i pozitivní korelace mezi oběma produkčními charakteristikami. Ačkoli tedy platí obecně trade-off, existují druhy, které celkově investují do semen málo (mají málo semen, jejichž váha tvoří nízké procento jejich nadzemní biomasy), nebo hodně (hodně semen tvořících značnou část nadzemní biomasy). Příkladem prvního případu jsou druhy *Cirsium palustre* a *Lathyrus pratensis*, o příčinách tohoto výsledku je pojednáno výše. Druhy které obecně investují hodně do semen jsou například *Carex hartmanii*, *Selinum carvifolia*, *Prunella vulgaris*, *Luzula multiflora* a *Ranunculus acris*. Průměrná výška druhu, jako míra velikosti rostliny, koreluje negativně s  $P_{\%}$ , velké rostliny mohou velké množství energie alokovat do tvorby a udržování vegetativních struktur a generativní tvoří menší procento. Průměrná výška koreluje pozitivně s počtem semen produkovaných rostlinou za sezónu, korelace je ale velmi slabá, vysvětluje jen 13 % variability. Nepodařilo se prokázat v literatuře uváděnou pozitivní korelaci mezi jakoukoli mírou velikosti rostliny a váhou semena (Moles et al. 2004), v mém případě korelaci mezi váhou semena a některou z charakteristik váha rostliny nebo výška rostliny. Je možné, že trend popisovaný v literatuře je patrný pouze tehdy, srovnáváme-li větší počet druhů s větším rozmezím vah jak rostlin, tak semen. Můžeme předpokládat, že tato korelace bude spíše významná, pokud porovnáme rostliny z různých stanovišť



(jako výše uváděná práce). Pokud se týká korelací počítaných s preferencemi hnojení a kosení u dospělých rostlin, tak průkazně vyšla pouze pozitivní korelace výšky rostliny a preference hnojení, což je logické, neboť ve hnojeném porostu je nejdůležitějším faktorem kompetice o světlo a vysoké rostliny jsou na tomto poli jasně úspěšnější. Z dostupných dat o preferencích semenáčků vyšla průkazně negativní korelace mezi váhou semena a preferencí kosení, protože velká váha semena je výhodou v zastíněném prostředí s vyšší hladinou kompetice (Armstrong & Westoby 1993, Turnbull et al. 1999). Produkce  $P_{poc}$  negativně koreluje s preferencí hnojení, toto ukazuje, že v hnojeném porostu není investice do diaspor prioritou, důležitější jsou vegetativní struktury.

Korelace jsem počítala s druhy jako nezávislými pozorováními. Pro první srovnání jsem se rozhodla nepoužít fylogeneticky nezávislé kontrasty (problémy s těmito kontrasty uvádí Westoby 1995, jak je to kontroverzní téma ukazuje následná diskuse v časopise *Journal of Ecology*). Nicméně použití tohoto přístupu, a porovnání výsledků (a zjištění konzervativizmu jak znaků, tak chování druhů) považuji za zajímavou možnost rozšíření problému. Bude však třeba nalézt fylogenetické stromy, je překvapivé, jak málo jsou tyto údaje k dispozici pro běžnou střeoevropskou floru, jakmile se zajímáme o situaci uvnitř čeledí a rodů.

CITACE?

## 5. Závěr

Na základě vlastních sběrů jsem získala data o průměrné váze semena a počtu semen produkovaných rostlinou za sezónu pro 37 běžných druhů rostoucích na lokalitě Ohrazení. Z těchto a dalších naměřených údajů byly spočteny dvě produkční charakteristiky. Ověřen byl trade-off mezi počtem a vahou semen a také korelace mezi produkčními charakteristikami a váhou semena. Pro dostupná data o preferencích dospělých rostlin kosení a hnojení byla prokázána pouze korelace s průměrnou výškou rostliny (měřená v terénu) a preferencí hnojení. Z preferencí semenáčků je zřejmé, že uchycování druhů s malými semeny je potlačeno v nekosených plochách.

## 6. Literatura

✓ **Armstrong, D. P. & Westoby, M.** (1993): Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test of phylogenetically independent contrasts. - *Ecology* 74: 1092-1100.

✓ **Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R.** (1997): *Ekologie: jedinci, populace, společenstva.* - Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.

✓ **Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U. et al.** (1998): Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity - *Functional Ecology* 12: 834-842.

✓ **Chaloupecká, E. & Lepš, J.** (2004): Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. - *Flora* 199: 157-167.

○ **Coomes, D.A. & Grubb, P.J.** (2003): Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. - *Trends in Ecology and Evolution* 18: 283-291.

✓ **Crane, P.R. & Lidgard, S.** (1989): Angiosperm diversification and paleolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. - *Science* 246 (4930): 675-678.

✓ **Eriksson, O.** (1997): Colonization dynamics and relative abundance of three plant species (*Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella* and *Hypochoeris maculata*) in dry semi-natural grasslands. - *Ecography* 20: 559 - 568.

✓ **Eriksson, O., Friis, E.M. & Lofgren, P.** (2000): Seed size, fruit size, and dispersal systems in Angiosperms from the early Cretaceous to the late Tertiary. - *American Naturalist* 156: 47-58.

✓ **Fenner, M.** (1985): *Seed Ecology.* - Chapman and Hall, London.

○ **Flynn, S., Turner, R.M. & Dickie, J.B.** (2004): Seed Information Database (release 6.0, October 2004) <http://www.rbgekew.org.uk/data/sid>

✓ **Geritz, S.A.H.** (1995): Evolutionarily stable seed polymorphism and small-scale spatial variation in seedling density. - *American Naturalist* 146: 685-707. NAPIL

○ **Geritz, S.A.H., van der Meijden, E. & Metz, J.A.J.** (1999): Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitiveability. *Theoretical Population Biology* 55: 324-343.

✓ **Greene, D. F. & Johnson, E. A.** (1994): Estimating the mean annual seed production of trees. - *Ecology* 75: 642 - 647.

✓ **Grime, J.P.** (1978): *Plant Strategies and Vegetation Processes.* Chichester, J. Willey and Sons.

- ✓ **Haig, D.** (1996): The pea and the coconut: Seed size in safe sites. – Trends in Ecology & Evolution 11: 1-2.
- ✓ **Henery, M. L. & Westoby, M.** (2001): Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. – Oikos 92: 479-490.
- **Hulme, P. E.** (1994): Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. – Journal of Ecology 82: 645-652.
- ✓ **Jakobsson, A. & Eriksson, O.** (2000): A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. – Oikos 88: 494-502.
- ✓ **Kiviniemi, K.** (2001): Evolution of recruitment features in plants: a comparative study of species in the Rosaceae. – Oikos 94: 250-262.
- ✓ **Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun. et al.** [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- ✓ **Lack, A.J. & Evans, D.E.** (2002): Plant Biology. BIOS Scientific Publishers Limited
- ✓ **Leishman, M. R.** (2001): Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. – Oikos 93: 294-302.
- ✓ **Lepš, J.** (1999): Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. – Journal of Vegetation Science 10: 219 – 230.
- **Lepš, J.** (1996): Biostatistika. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- ✓ **Moles, A.T. & Westoby, M.** (2004): Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. – Journal of Ecology 92: 372-383.
- PRE **Moles, AT, Ackerly, D.D. Webb, C.O. et al.** (2005): A brief history of seed size. – Science 307 (5709): 576-580.
- ✓ **Raven, J.A.** (1999): The minimum size of seeds and spores in relation to the ontogeny of homoiohydric plants. – Functional Ecology 13: 5-14.
- **Reader, R. J.** (1993): Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. – Journal of Ecology 81: 169-175.
- **Smith, C.C. & Fretwell, S.D.** (1974): The optimal balance between size and number of offspring. – American Naturalist 108: 499-506.
- 2 **StatSoft, Inc.** (1999): Statistica for Windows (Computer program manual). Tulsa, OK. DINAŁ? ⑤
- ✓ **Štorch, D., & Gaston, K. J.** (2004): Untangling ecological complexity on different scale of space and time. – Basic and Applied Ecology 5: 389-400.

- ✓ **Šerá, B.**(2003): Reprodukce semeny u bylinných druhů rostlin. [Doktorandská diplomová práce, Biologická fakulta, Jihočeská Univerzita.]
- ✓ **Šerá, B. & Šerý, M.**(2004) Relation between number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. - *Folia Geobotanica* 39: 27-40.
- ✓ **Tiffney, B.H.** (2004): Vertebrate dispersal of seed plants through time. - *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 1-29.
- ✓ **Turnbull, L.A., Rees, M. & Crawley, M.J.** (1999): Seed mass and the competition - colonization trade-off: a sowing experiment. - *Journal of Ecology* 87: 899-912.
- ✓ **Westoby, M., Leishman, M.R. & Lord, J.M.** (1995): On misinterpreting the phylogenetic correction. - *Journal of Ecology* 83: 531-534.

# **Příloha 1**

## **Fotografie semen**

Fotografie Michal Němec  
Následné úpravy Jan Stach





*Carex pallescens*



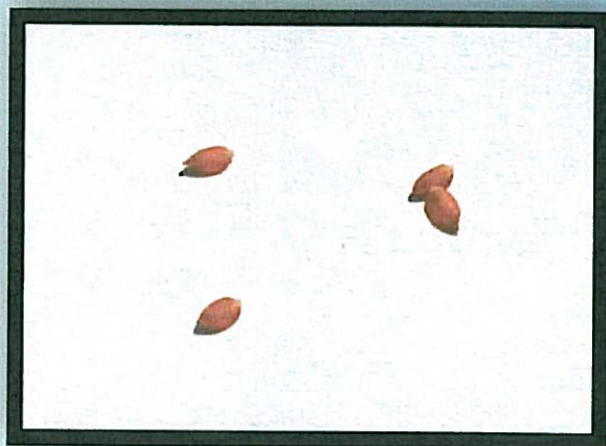
*Carex panicea*



*Carex pilulifera*



*Carex pulicaris*



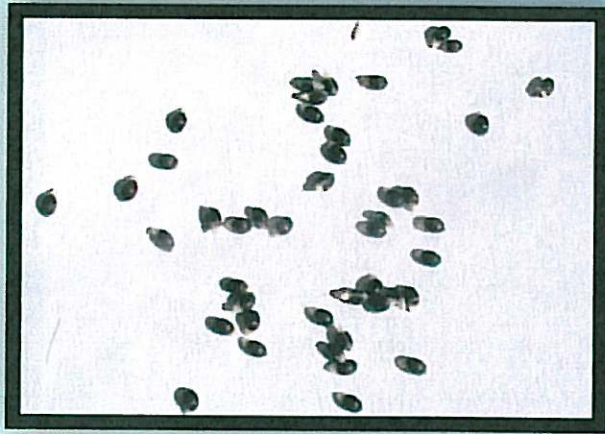
*Danthonia decumbens*



*Lathyrus pratensis*

UVV  
MERITKO !





*Luzula multiflora*



*Molinia caerulea*



*Potentilla erecta*



*Prunella vulgaris*



*Rumex acetosa*



*Scorzonera humilis*

## **Příloha 2**

### **Souhrnné tabulky popisných statistik získaných charakteristik**

váha semena	n	Průměr	Minimum	Maximum	Std.Dev.
lat	7	6.561905	3.150000	11.23333	3.241723
cir	4	3.800000	3.620000	4.00000	0.155778
aur	9	1.831111	1.080000	2.90000	0.541074
fes	8	1.602931	0.260000	2.08421	0.604650
sco	7	1.544609	0.470000	2.92226	0.785282
pan	14	1.391015	0.792308	1.94167	0.347115
aju	13	1.276538	0.970000	1.70000	0.199973
pul	6	1.194841	1.050000	1.32857	0.116101
nem	3	1.066667	0.400000	1.80000	0.702377
pal	10	1.033375	0.720000	1.30000	0.204666
har	10	1.029500	0.650000	1.37500	0.200727
sel	11	1.005455	0.560000	1.23000	0.218649
pil	2	1.002500	0.905000	1.10000	0.137886
sco 1	5	0.972000	0.660000	1.32000	0.236791
acr	17	0.906471	0.610000	2.23000	0.415894
dan	7	0.839472	0.614286	1.12000	0.178128
suc	10	0.758000	0.410000	1.30000	0.238225
rum	4	0.743853	0.616000	0.92941	0.132782
pla	7	0.735004	0.320000	0.98947	0.218107
mol	10	0.728000	0.520000	1.01000	0.135630
ang	10	0.706000	0.470000	1.06000	0.217164
gal	10	0.670000	0.390000	0.96000	0.202375
moln	10	0.635000	0.520000	0.84000	0.105541
luz 2	14	0.612857	0.520000	0.80000	0.074051
bet	10	0.599000	0.360000	0.99000	0.176664
val	11	0.596364	0.515000	0.72500	0.072149
luz 1	11	0.560909	0.495000	0.67000	0.052479
pot 1	12	0.504167	0.310000	0.65000	0.125948
ant	14	0.450714	0.270000	0.63000	0.094825
sen	10	0.433500	0.365000	0.49000	0.038590
potn	11	0.374136	0.220000	1.00000	0.223152
pru	16	0.373438	0.200000	0.54000	0.118950
pot	10	0.347653	0.263333	0.46429	0.075953
lysn	10	0.324000	0.180000	0.52000	0.083160
nar	8	0.266463	0.163636	0.31818	0.051975
potn 1	9	0.176667	0.100000	0.26000	0.059372
hol	11	0.173636	0.100000	0.26500	0.057840
lych	11	0.137273	0.090000	0.18500	0.026016
myo	11	0.133636	0.000000	0.23000	0.068304
bri	10	0.108111	0.050000	0.15000	0.028993
epi	10	0.097000	0.080000	0.12000	0.013375
agr	10	0.083000	0.060000	0.10000	0.014944
des	8	0.070000	0.030000	0.10000	0.025635
lychn	10	0.055000	0.015000	0.09500	0.024944



počet semen	n	Průměr	Minimum	Maximum	Std.Dev.
des	8	642.4722	136.6667	3042.000	989.2139
sen	10	534.7000	313.0000	897.000	217.2725
lych	11	397.5455	196.0000	733.000	171.3099
sel	11	305.0764	86.2376	615.130	160.6506
lychn	10	223.8000	93.0000	487.000	128.5222
ang	10	191.0000	30.0000	374.000	126.1296
mol	10	180.9805	46.4356	425.385	126.7275
moln	10	159.0164	10.0000	296.282	93.2495
hol	11	156.3636	54.0000	220.000	51.3912
har	10	155.4000	82.0000	200.000	38.6816
lysn	10	114.1236	16.0000	248.276	64.5349
val	11	112.4545	49.0000	283.000	67.7442
pru	16	107.5315	12.0000	198.214	48.5036
myo	11	103.0909	21.0000	396.000	125.5153
gal	10	100.6139	30.8140	319.804	84.0756
suc	10	93.7000	25.0000	170.000	43.9395
bet	10	91.8000	20.0000	169.000	50.4354
potn 1	9	85.5000	40.5000	153.000	38.8410
pot 1	12	84.0000	40.0000	208.000	48.0000
epi	10	79.1000	18.0000	175.000	55.2398
fes	8	74.7692	3.0000	466.154	158.3531
acr	17	74.5882	8.0000	231.000	60.0032
luz 2	14	71.6425	18.0000	146.727	38.3657
sco	6	70.0198	53.0000	108.690	19.5409
sco 1	5	69.6000	42.0000	94.000	18.5688
pot 2	10	64.4000	28.0000	112.000	29.8411
agr	10	55.3012	25.0000	91.667	24.4015
rum	4	55.0064	25.0000	88.286	30.3515
potn 2	11	54.4091	13.5000	144.000	43.3710
pla	7	50.8924	15.0000	122.644	42.7449
cir	4	44.4286	5.0000	127.714	56.4664
ant	14	37.2857	13.0000	57.000	13.8920
aju	13	36.7066	20.0000	60.800	12.4207
nem	3	36.0000	25.0000	43.000	9.6437
pal	10	32.5306	16.0000	65.583	15.2519
luz 1	11	28.3636	2.0000	89.000	22.8791
bri	10	25.7481	5.0000	60.000	20.7450
pan	14	21.2608	5.0000	30.000	6.7702
dan	7	17.7143	11.0000	30.000	6.5756
aur	9	17.4444	1.0000	35.000	9.8629
pil	2	14.0000	8.0000	20.000	8.4853
nar	8	13.2500	6.0000	22.000	5.0639
pul	6	7.1667	7.0000	8.000	0.4082
lat	7	2.4286	1.0000	6.000	1.6183



P <sub>poc</sub>	Valid N	Mean	Minimum	Maximum	Std.Dev.
lych	11	1262.965	515.7895	2036.111	537.5991
lychn	10	1164.786	201.4706	2705.556	795.2781
luz 2	14	775.618	250.0000	1770.115	439.1867
pru	16	648.849	71.8563	1148.936	264.6371
hol	11	648.224	300.0000	1111.111	248.8267
gal	10	528.177	234.7762	1674.366	414.4215
myo	11	515.235	78.0000	1377.273	334.9438
har	10	514.976	294.1176	863.636	163.2511
sen	10	496.050	258.7097	820.000	168.0320
val	11	495.916	194.0000	2358.333	620.7632
des	8	490.568	127.1918	1389.041	400.3893
sel	11	354.452	102.0564	503.972	125.0352
nar	8	349.362	157.8947	440.000	98.7299
ant	14	330.375	126.9231	866.667	196.8571
mol	10	318.907	154.7121	608.562	145.3759
acr	17	312.634	76.6667	683.333	178.5855
agr	10	309.025	135.4582	436.714	104.8949
moln	10	302.092	26.5957	889.736	257.0835
pot 2	10	291.961	31.1111	641.221	154.9161
aju	13	255.476	128.5764	376.830	81.5453
pot 1	12	242.535	147.8261	400.000	72.0519
potn 2	11	230.379	95.7447	426.316	98.9730
epi	10	216.960	66.6667	370.000	106.3093
pul	6	215.943	81.6327	318.182	83.2307
ang	10	211.833	4.6012	471.795	142.2678
pil	2	192.857	100.0000	285.714	131.3198
aur	9	185.125	23.3645	305.944	96.1506
potn 1	9	182.013	56.2500	263.793	59.4975
pal	10	159.577	56.1191	350.713	100.1148
sco 2	6	158.497	73.6111	411.706	130.6594
pan	12	155.422	17.7215	305.556	88.9135
pla	7	153.593	19.1489	362.851	136.8609
nem	3	152.323	113.6364	200.000	43.8780
sco 1	5	137.892	70.9340	186.319	43.3137
dan	7	136.501	91.6667	205.607	44.0628
suc	10	135.988	31.9820	404.762	128.2173
luz	11	134.891	25.0000	494.444	131.0416
rum	4	97.446	39.3082	173.109	59.5922
fes	8	92.832	4.1436	515.087	171.3219
bet	10	60.745	26.3158	119.355	30.0907
bri	10	57.334	14.4092	170.455	48.0235
lysnek	10	30.843	8.8349	63.857	17.7695
lat	7	10.887	1.0730	61.224	22.2226
cir	4	8.599	2.1322	15.295	6.9981

P%	Valid N	Mean	Minimum	Maximum	Std.Dev.
har	10	33.61409	23.20000	39.33649	6.04212
luz	14	30.01182	15.68915	51.50502	11.03731
sel	11	25.43604	9.34449	36.89289	8.95999
aju	13	24.17826	11.08891	34.21780	7.07565
gal	10	23.82405	9.93789	46.06043	10.82465
aur	9	23.38057	6.34573	34.44126	10.50171
pul	6	20.33572	7.89474	29.71246	7.75769
val	11	19.51941	10.41112	59.63605	13.72968
acr	17	19.43035	6.36704	30.91537	6.87105
pru	16	18.91682	2.28204	35.06494	8.81395
mol	10	18.01058	10.64474	28.34444	5.87703
nem	3	17.59033	10.45991	21.84447	6.21343
sen	10	17.39000	9.17614	24.39478	4.48449
pan	12	15.90521	2.65487	27.97119	8.24755
pil	2	15.22737	9.90991	20.54484	7.52003
moln	10	15.19389	1.54491	40.96791	11.71905
sco	6	15.09619	8.13953	25.69659	5.82945
lych1	11	14.32426	4.45059	21.80451	5.17332
pal	10	13.84879	5.93862	29.61987	8.76170
ang	10	12.23796	0.22495	24.03584	7.85813
ant	14	11.96664	6.27253	28.31541	5.63492
sco1	5	11.67875	6.64123	16.35230	4.16253
pot1	12	10.74713	5.37770	19.87179	3.88947
dan	7	10.03599	6.97674	15.37054	3.03425
hol	11	9.45059	4.30622	12.19512	2.48274
pla	7	9.01649	1.36411	23.99370	8.24640
pot	10	8.96854	0.81552	16.94524	4.06981
suc	10	8.84038	1.88969	22.41525	7.54557
nard	8	8.45513	3.79747	11.84573	2.73975
potn	11	7.27211	2.06293	12.82051	2.95873
lat	7	7.02900	0.75636	40.74970	14.90324
rum	4	6.59843	2.36414	10.80797	3.57064
luz1	11	6.54904	1.47783	20.14197	5.30753
myo	11	6.52995	0.00000	24.05675	6.64913
fes	8	6.45157	0.52212	11.81056	3.57687
lychn1	10	6.07627	0.80233	14.97402	5.06279
bet	10	3.54155	1.27306	7.02789	1.98031
cirs	4	3.16478	0.80372	5.76532	2.59113
potn1	9	2.96678	1.11248	4.77486	1.09886
des	8	2.87288	1.13177	6.49417	1.78680
agros	10	2.38512	1.33648	3.11710	0.57475
epi	10	2.04885	0.73269	3.49418	0.97400
lysn	10	0.96177	0.30827	1.81818	0.56036
bri	10	0.59092	0.14388	1.34529	0.43546