

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Biologická fakulta



Magisterská práce

Experimentální ověření potenciálních schopností  
epizoochorního, hydrochorního a anemochorního  
šíření vybraných rostlinných druhů

Bc. Karolína Bendová

Školitel: prof. RNDr. Karel Prach, CSc.

České Budějovice

2002

## Magisterská práce

BENDO VÁ, K., 2002: Experimentální ověření potenciálních schopností epizoochorního, hydrochorního a anemochorního šíření vybraných rostlinných druhů. [Experimental test of potential abilities of selected plant species to epizoochory, hydrochory, and anemochory. MSc. Thesis, in Czech].- Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### Anotace:

The plant species use for their dispersal different ways. Here I was interested in dispersal abilities to epizoochory, hydrochory and anemochory. The study has the main aim to find a relation between habitats, where the plants occur, and dispersal mechanisms, and mutual relations between the dispersal mechanisms.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

3.5.2002

*Kateřina J.*

*Děkuji svému školiteli za ochotu, pomoc, trpělivost a čas, který mi věnoval, paní Šeré za zapůjčení semen, Petru Šmilauerovi, Heleně a Aleně za statistické konzultace, tatínkovi za pomoc při pokusech, svým přátelům z Roklinky a ze školy za to, že jsou, a rodině za vytvoření bezpečného zázemí.*

1.	Úvod .....	1
1.1	Reprodukční strategie rostlin .....	1
1.1.1	Překážkový běh .....	1
1.1.2	Rizika a jejich řešení .....	1
1.1.3	Semena nebo vegetativní rozmnožování .....	1
1.1.4	Princip rozdělení zdrojů .....	2
1.1.5	Velikost a počet semen .....	3
1.2	Šíření semen .....	4
1.2.1	Prostředky šíření .....	4
1.2.2	Šíření větrem .....	5
1.2.3	Vnější transport prostřednictvím ptáků, zvířat a člověka .....	5
1.2.4	Voda a hydrochorie .....	6
1.2.4.1	Typy hydrochorie .....	7
1.3	Cíle práce .....	8
2.	Metodika .....	9
2.1	Definice diaspory .....	9
2.2	Epizoochorie .....	9
2.2.1	Materiál .....	9
2.2.2	Experiment .....	9
2.3	Hydrochorie .....	10
2.3.1	Materiál .....	10
2.3.2	Experiment .....	10
2.4	Anemochorie .....	10
2.4.1	Materiál .....	10
2.4.2	Experiment .....	10
2.5	Hmotnost semen .....	11
2.5.1	Materiál .....	11
2.5.2	Provedení .....	11
2.6	Statistické zpracování .....	11
3.	Výsledky .....	13
3.1	Epizoochorie .....	13
3.1.1	Epizoochorie na polyamidu .....	13
3.1.2	Epizoochorie na bavlně .....	14
3.1.3	Epizoochorie na kožešině .....	15
3.2	Hydrochorie .....	16
3.3	Anemochorie .....	17
3.4	Celkový disperzní potenciál .....	18
3.5	Korelace jednotlivých způsobů šíření v rámci biotopů .....	19
3.5.1	Druhy travnatých ekosystémů .....	19
3.5.2	Druhy lesů, lesních lemů a křovin .....	19
3.5.3	Druhy mokřadů a vlhkých luk .....	19

3.5.4	Druhy ruderálních a segetálních společenstev.....	19
3.5.5	Druhy xerothermních stanovišť .....	19
3.6	Zjištění vzájemných korelací mezi všemi třemi způsoby šíření pro celý soubor druhů.....	20
3.7	Korelace mezi hmotností semen a způsoby šíření .....	22
3.8	Srovnání jednotlivých způsobů šíření v rámci čeledí .....	23
3.8.1	Epizoochorie.....	23
3.8.2	Hydrochorie.....	24
3.8.3	Anemochorie .....	25
3.8.4	Celkový disperzní potenciál v rámci čeledí.....	26
3.9	Vztah mezi druhy jednotlivých biotopů a způsobem šíření ...	27
3.10	Celkový disperzní potenciál .....	28
4.	Diskuse .....	29
4.1	Epizoochorie.....	29
4.2	Hydrochorie .....	31
4.3	Anemochorie .....	33
4.4	Vzájemná korelace mezi jednotlivými způsoby šíření .....	35
4.5	Vztah mezi hmotností semen a schopností šíření .....	36
5.	Závěr.....	37
6.	Literatura .....	38
7.	Přílohy:.....	41

# 1. Úvod

## 1.1 Reprodukční strategie rostlin

### 1.1.1 *Překážkový běh*

Život rostliny je jako běh přes překážky. V každém stadiu svého životního cyklu, ať už jde o oplodnění, dozrávání, šíření a dormanci semen, klíčení a vývoj semenáčků, atd., se musí jedinec dokázat vypořádat s určitými překážkami. Těmi jsou stres vyvolaný nepříznivými životními podmínkami, konkurence, predace a nemoci. Každá z těchto fází je doprovázena úbytkem jedinců z populace a zbývající část populace pokračuje dál přes další překážky. Překážky jsou jakýsi filtr propouštějící jen ty, kteří se dokázali nejlépe přizpůsobit novým podmínkám (Fenner, 1985).

### 1.1.2 *Rizika a jejich řešení*

Podstata a rozsah rizik pro jednotlivé druhy se liší. Určité druhy mají větší tendenci k poruchám opylení, jiné k predaci dozrávajících semen, jiné podléhají konkurenci při vývoji semenáčků. Pro velkou rozmanitost problémů lze očekávat, že si každý druh vytvoří svoji vlastní reprodukční strategii, která zahrnuje soubor vlastností, zvyšujících šanci potomstva při překonávání překážek v životním cyklu. Reprodukční strategie se týká rozdělení jednotlivých dílů zdrojů do rozmnožování, vytvoření rovnováhy mezi sexuálním a vegetativním rozmnožováním, dozrávání ve správný čas a produkce pro daný druh optimálního počtu semen optimální velikosti (Fenner, 1985).

### 1.1.3 *Semena nebo vegetativní rozmnožování*

Kvetoucí rostliny se mohou rozmnožovat dvěma způsoby, sexuálně pomocí semen nebo asexuálně prostřednictvím vegetativních orgánů. Jedna rostlina se může rozmnožovat výhradně semeny (jednoletky) nebo pouze vegetativně (většina vodních rostlin), případně může využívat oba způsoby (většina bylinných trvalek).

O tom, který způsob reprodukce rostlina zvolí, mohou rozhodovat okolnosti. Semena mohou být produkována ve velkém množství. Jejich malé rozměry usnadňují šíření na nová

území a navíc obvykle přežívají nepříznivé podmínky (mráz, sucho), které vegetativně vzniklé potomstvo není schopno snášet. Semena se dokázala obdivuhodným způsobem vypořádat s trojicí úkolů - množení, šíření a přizpůsobení se stresovým podmínkám. Nesmíme opomenout ani fakt, že ve většině případů je každé semeno geneticky jedinečné. Dědičně získaná diversita pohlavně vzniklého potomstva poskytuje populaci s genetickou flexibilitou, která zajišťuje, že alespoň někteří jedinci budou schopni projít přirozeným výběrem. Je pouze malé množství druhů (např. *Taraxacum officinale*), které produkují geneticky podobná semena nepohlavním procesem, tzv. apomixí. Takové druhy mohou být vysoce adaptované pouze na specifické podmínky prostředí. V krátkodobém měřítku mohou alespoň částečně vyrovnat svoji genetickou nepřizpůsobivost vysokým stupněm fenotypové plasticity.

#### 1.1.4 Princip rozdělení zdrojů

Během životního cyklu má každý organismus omezené množství dostupných zdrojů ve formě energie a živin. Pojem "princip alokace", jak ho definoval Cody (1966), říká, že přirozený výběr u každého organismu optimalizuje rozdělení jeho zdrojů tak, aby dosáhl co největší zdatnosti.

Podíl z celkového množství zdrojů, který rostlina musí investovat do rozmnožování, aby zajistila dlouhodobé přežití své genetické informace, závisí do značné míry na prediktabilitě prostředí. V nestabilním, otevřeném biotopu (např. vytvořeném sesuvy půdy či povodní) je schopnost produkovat početné potomstvo důležitější než schopnost kompetice se sousedními rostlinami. Naopak pro rostlinu stabilního stanoviště, jakým je např. les nebo louka, je energeticky náročnější vegetativní růst umožňující úspěšnou kompetici. Za těchto podmínek je přidělení většího podílu zdrojů vegetativnímu šíření tou nejlepší strategií pro maximalizaci reprodukce v dlouhodobém měřítku.

Množství zdrojů investovaných do rozmnožování závisí na sukcesním stadiu rostliny. Druhy charakteristické pro časná stadia mají většinou tendenci k menšímu vzrůstu než druhy pozdějších stadií a větší část své biomasy věnují do vývoje semen a pomocných rozmnožovacích struktur.

Strategie každého individua je geneticky naprogramována a rozhoduje, jak velkým podílem se bude účastnit reprodukce v daném prostředí. Některé druhy mají tento díl pevně daný a je nezávislý na růstových podmínkách rostliny (Fenner, 1985).

### 1.1.5 Velikost a počet semen

Další důležitou součástí reprodukční strategie rostlin je množství investované energie do produkce velkého počtu malých nebo malého počtu velkých semen.

Průměrná váha semene je charakteristická pro každý druh. Mezi krytosemennými rostlinami jejich rozměry přesahují škálu deseti řádů, od prachových semínek orchidejí, která váží kolem  $10^{-6}$ g až po ohromná semena palem, jež mohou dosahovat hmotnosti několika kg (Harper et al., 1970).

Velikost semen každého druhu představuje určitý kompromis mezi požadavky na šíření a nároky na úspěšný růst semenáčků. Pro rostliny přechodně otevřených stanovišť je rozšíření semen na velké vzdálenosti velmi důležité, zatímco nedostatečná kompetice okolo rostoucích jedinců snižuje význam velkých zásob semen. Takové druhy vytváří spíše velký počet malých semen. Druhy rostoucí ve stabilních biotopech se zapojenou vegetací naopak věnují více pozornosti tomu, aby jejich semenáčky uspěly v prostředí s vysokou konkurencí a otázka jejich šíření na nová místa je až druhou v pořadí. Průměrná hmotnost semen všech druhů rostlinného společenstva vzrůstá s komplexností vegetace. Populace jednoho druhu mohou vykazovat rozdíly v průměrné hmotnosti semen od populace jiné, vystavené různým stupňům disturbance.

Velikost semen může být do určité míry ovlivněna typem prostředí, v němž daný druh roste. Baker (1972) uvádí v květeně Kalifornie, že velká semena jsou spojena se suššími biotopy. Velikost semen vystavených suchu je způsobena selekcí ve prospěch semenáčků, které mohou rychle vytvořit kořenový systém čerpáním svých vlastních zásobních živin. Průměrná hmotnost semen jednoletek je nižší než hmotnost semen trvalek. Tento jev se netýká pouze květeny Kalifornie a Británie (Hart, 1977), ale je zanedbatelný ve srovnání s významností vztahu velikosti semen a typem stanoviště, v němž druh žije. (Silvertown, 1982). Velká semena jsou rovněž spojena s rostlinami rostoucími na vzdálených ostrovech (Fenner, 1985).

Velmi malá semena jsou charakteristická pro parazitické nebo saprofytické druhy. Výživa semenáčků z takovýchto semen je zajišťována z vnějšku, semena nepotřebují žádné rezervy zásobních látek. Proto jsou jejich rozměry redukovány na nejmenší možné, čímž získají výhodu pro úspěšné šíření a také mohou být produkována ve velkém počtu. Obě tyto charakteristiky mohou být velmi důležité pro zajištění toho, že se alespoň některá semena setkají se svými hostiteli. Nicméně na druhou stranu ale úplně malá semena mají krátkou životnost.

Spíše malá semena jsou též v průměru charakteristická pro druhy, jež přetrvávají v půdě v podobě semenné banky (Thompson and Grime, 1979). Redukce rozměrů souvisí i se schopností vyhnout se predátorovi (Janzen, 1969), velké množství malých semen má větší šanci odolat predaci než malé množství semen velkých.

Vzhledem k vlivu hmotnosti semene na šíření a růst může udržení diversity ve velikosti semene uvnitř populací i jedinců zvyšovat pravděpodobnost, že alespoň některá semena se úspěšně rozšíří a budou schopna dalšího vývoje na rozmanitých typech stanovišť. To vede až k heterokarpii (Fenner, 1985), i když u většiny druhů je váha semene velmi stálá.

## 1.2 Šíření semen

Úspěšná regenerace rostlin závisí na tom, zda se jejich semena dostanou na místo, kde mohou klíčit a semenáčky se dále vyvíjet. Stanoviště s takovými podmínkami se označují jako "safe sites" (Harper, 1977). Různé způsoby šíření vyskytující se u rostlin zvyšují naději, že jedinec dosáhne příznivých podmínek, které umožní jeho úspěšnou existenci.

### 1.2.1 Prostředky šíření

Uvnitř každého společenstva se obvykle vyskytuje celá řada způsobů rozšiřování, ale poměr druhů je užívajících se liší od jednoho typu vegetace k druhému. V ranných sukcesních stádiích převažují druhy anemochorní, jejichž semena jako první osídlují nově uvolněná místa. S postupným vývojem vegetace se zvyšuje její komplexnost, přitahující pozornost např. ptáků, kteří se velkou měrou podílí na šíření semen (Fenner, 1985).

V lesích temperátní zóny převládají buď anemochorní druhy nebo druhy, k jejichž šíření napomáhají savci a ptáci ve formě svých zásob na zimu (Fenner, 1985). Důležitá je také role myrmekochorního šíření.



### 1.2.2 Šíření větrem

U semen anemochorních druhů každý typ struktury, snižující rychlost k zemi padajícího semene, zvyšuje jeho naději na šíření transportem pomocí vzdušného proudění. Konečná rychlost jakéhokoliv padajícího tělesa závisí do jisté míry na odporu vzduchu daném povrchovou strukturou. Ten bude relativně vysoký v případě malých semen (která mají vysoký poměr povrch/objem) a zvyšuje se přítomností přívěsků, jako jsou křídla, chloupky nebo pérovité útvary. Velmi malá semena (< 0,05 mg), např. u *Juncus inflexus*, *Calluna vulgaris* a většiny orchidejí, jsou předurčena k anemochornímu šíření, aniž by měla jakékoli výrazné morfologické přizpůsobení (Fenner, 1985).

Snad nejznámější větrem šířená semena patří zástupcům čeledi *Asteraceae*. Jednosemenné plody jsou často opatřeny chmýrovitým útvarem majícím původ v kalichu, který se chová jako padák. Měření konečné rychlosti semen vybraných druhů ukazuje, že účinnost šíření souvisí s poměrem velikosti chmýru ku velikosti semene, ačkoli tento vztah je značně modifikován jemnými detaily ve struktuře „padáčku“. Navíc, klíčový význam pro to, jak daleko doletí, má výška, z níž jsou semena uvolňována. Délka dráhy je ovlivněna vzdušnými turbulencemi. I přítomnost okolní vegetace znesnadňuje šíření jednak snížením rychlosti větru a jednak tím, že brání v pohybu letících semen. Mnoho lučních druhů překonává bariéru sousedních jedinců tak, že semena dozrávají na prodloužené plodní stopce, s jejíž pomocí se dostanou nad úroveň okolní vegetace (Fenner, 1985).

### 1.2.3 Vnější transport prostřednictvím ptáků, zvířat a člověka

Celá řada druhů má semena nebo plody přizpůsobené epizoochorii. Šíří se přichycením na povrch zvířete nebo ptáka obvykle pomocí výrůstků, háčků nebo lepkavé látky. V některých případech mohou být semena přenášena blátem, které ulpívá na spodní části chodidel, popř. kopyt (druhotně i např. na kolech aut). Velký počet druhů nemá žádný zvláštní způsob šíření a využívá právě této cesty nejčastěji.

Vztah mezi rostlinnými druhy, jejichž semena se šíří půdou, a druhem zvířete, které je přenáší, je značně neurčitý. Naproti tomu rostliny s háčkovitými či lepkavými semeny jsou více přizpůsobeny transportu určitým zvířetem. O tom, které zvíře je bude šířit, rozhodují jemné rozdíly v detailní struktuře semen (Agnew and Flux, 1970).

Pro vyhodnocení účinnosti zvířecího transportu nestačí jen spočítat semena uchycená v určitém okamžiku, ale je důležité zjistit i následující hodnoty: rychlost, s jakou se semena uchycují, rychlost, s níž se uvolňují a průměrnou vzdálenost, jež urazí přenašeč mezi přichycením a uvolněním semene (Fenner, 1985).

### 1.2.4 Voda a hydrochorie

Voda má omezený význam pro šíření suchozemských rostlin, ale pro rostliny mokřadů a břehů vodních nádrží a toků je důležitá. Juncaceae a Cyperaceae se šíří především hydrochorně, nicméně využívají i zvířata a vítr.

Celá řada rostlin vodních biotopů nevykazuje žádnou speciální adaptaci diaspor k hydrochornímu šíření (např. *Callitriche*, *Butomus*, *Hippuris*, *Myriophyllum*). Ty spíše spoléhají na drobnost semen, která usnadňuje jejich transport vodním prostředím (van der Pijl, 1982).

U některých rostlin (např. nahosemenných) je hydrochorní způsob šíření méně významný. Dokonce i u čeledí příbuzných čeledi Hydrocharitaceae, která se během evoluce vrátila k životu ve vodě, je hydrochorie jedním z druhotných rysů. Rod *Alisma* má jednosemenné plody plovoucí v nepukavém perikarpu, který obaluje redukovaný obal, testa. Tato redukce počtu semen se vykytuje u mnoha vodních rostlin. Pukavost semen jako dědičná vlastnost často chybí. Vodní druhy využívají původních způsobů opylování, ale co se týče rozšiřovacích mechanismů, jsou schopny ho změnit, přizpůsobit se aktuálním podmínkám. Všeobecně je však počet rostlin šířících se vodou větší než počet těch, které využívají vodu jako opylovače (van der Pijl, 1982).

Stručně popsat strukturní přizpůsobení k hydrochorii je obtížné vzhledem k tomu, že jakákoliv morfologická změna, usnadňující šíření vodou, může být zároveň výhodnou adaptací k dalšímu způsobu šíření. Často je založeno na anemochorním šíření. Hydrochorního šíření se účastní jednak diaspory ponořené, vznášející se ve vodě a jednak diaspory plovoucí na vodní hladině. Mnohé vodní druhy ohýbají lodyhy nesoucí plody směrem dolů do vody (např. Hydrocharitaceae), kdežto např. u stulíku, r. *Nuphar*, semena dozrávají nad vodou.

#### 1.2.4.1 Typy hydrochorie

Rozeznáváme dva základní typy hydrochorie podle toho, jaké vodní prostředí se jí účastní, a to transport pomocí vody z dešťových srážek a transport využívající tekoucí vodu (tzv. nautohydrochorie). V prvním případě se dešťové srážky podílí na přenosu jako proud vody nebo jako faktor spouštějící balistický mechanismus šíření. Do druhé skupiny lze zařadit jak transport ponořených diaspor, tak i přenos diaspor plovoucích na hladině díky nesmáčitelnosti semen nebo přítomností plovacího zařízení (van der Pijl, 1982).

Prvním, spíše vedlejší rysem umožňujícím plavání je malá velikost semen. Jsou nesmáčitelná a vytrvávají na hladině využívající povrchového napětí vody. Příčinou jejich nesmáčitelnosti může být chemické složení testy a přítomnost malých, nachytaným vzduchem naplněných jamek. Sem patří např. plody *Ranunculus repens*, *Myosotis scorpioides*, *Cirsium palustre*. Povrchové napětí umožňuje šíření diaspor po hladině (*Nymphaea* spp.) (van der Pijl, 1982).

Nejčastější příčinou plavání je nízká specifická hmotnost, kterou způsobují vzdušné prostory, nízká hmotnost albumenu či děloh, nebo korkové pletivo. Ve sladké vodě to je dostatečné vybavení, další adaptace by byla zbytečná.

Ostřice a trávy mají plevy a pluchy, které jim usnadňují šíření pomocí větru a vody. Způsob šíření odpovídá biotopu, ačkoli mnoho druhů říčních břehů není vázáno jen na transport vodou (van der Pijl, 1982).

V předešlém textu jsem se věnovala rostlinám, jejichž výskyt je spojen s nádržemi a vodami s klidným prouděním. Naopak šíření tekoucími vodami řek umožňuje pouze transport směrem dolů, otázkou tedy zůstává, jak probíhá transport vzhůru. Šíření po souši zprostředkovávají s největší pravděpodobností ptáci (van der Pijl, 1982).

### 1.3 Cíle práce

- a) Otestovat potenciální schopnost epizoochorního šíření semen.
- b) Otestovat potenciální schopnost hydrochorního šíření semen.
- c) Otestovat potenciální schopnost anemochorního šíření semen.
- d) Zjistit, zda a jakým způsobem jsou výše uvedené schopnosti korelovány vzájemně a s hmotností semen.
- e) Zjistit, které druhy mají nejvyšší potenciál k šíření.
- f) Zjistit, zda rostliny ze specifických biotopů preferují nějaký způsob šíření

## 2. Metodika

### 2.1 Definice diaspory

Pojem diaspora (generativní) zahrnuje různé typy plodů, plodenství, souplodí i jednotlivá semena. Je to rozmnožovací částice uvolňující se z rostliny (Rosypal, 1992).

### 2.2 Epizoochorie

#### 2.2.1 *Materiál*

Pro experiment jsem shromáždila soubor 209 druhů z 33 čeledí. Většinu semen jsem nasbírala v terénu, část jsem si zapůjčila od B. Šeré. Vybírala jsem běžné druhy, které byly k dispozici, ale reprezentující zástupce stanovišť s různými ekologickými podmínkami.

Epizoochorní experiment byl proveden následujícím způsobem: na dřevěnou desku o rozměrech 50×50 cm jsem napnula látku pomocí napínáčků jako do rámu tak, aby byla dokonale rovná. Použila jsem tři typy tkanin s odlišným povrchem a zároveň jsem vybírala takové druhy látek, o nichž předpokládám, že jsou nejčastějšími, ať už ve formě oblečení lidí pohybujících se v přírodě nebo jako povrch zvířat. Jsou to tyto tři: 100%-ní polyamid (používá se na svrchní oblečení), 100%-ní bavlna (džínovina, běžná na kalhoty, ale lze se domnívat, že dosti podobně se bude chovat i bavlna užívaná na výrobu triček a jiného oblečení), poslední je kožešina z králíka (dá se předpokládat, že podobné výsledky by vykazalo použití jiných typů kožešin).

#### 2.2.2 *Experiment*

Desku jsem podložila bílým hedvábným papírem. Na napnutou vodorovně položenou tkaninu jsem za použití malého tlaku přiložila pomocí pinzety vždy 10 diaspor od jednoho druhu. Tento způsob jsem zvolila proto, že v přírodě se semena šíří uchycením při přímém kontaktu s danou rostlinou, např. tím, že se o ni zvíře otře. Poté jsem desku zvedla do svislé polohy a pak spočítala semena uchycená na tkanině. Tento postup jsem opakovala pětkrát pro každý druh. Vždy jsem použila jiná semena, aby nedošlo k ovlivnění pokusu tím, že

opakovně použitá semena by mohla mít narušenou povrchovou strukturu. Pouze některé druhy s dokonale hladkými semeny, u nichž toto nehrozilo, jsem použila opakovaně.

## 2.3 Hydrochorie

### 2.3.1 *Materiál*

Na provedení hydrochorního pokusu jsem použila vždy 30 semen od každého druhu.

### 2.3.2 *Experiment*

Pro jeho umístění jsem zvolila sklepní místnost s průměrnou teplotou cca 10°C a s nízkými výkyvy teploty během roku. Protože prostorové podmínky byly omezené, prováděla jsem pokus na turnusy v délce 30 dní. Do plastových vaniček jsem nalila studenou vodu, přidala roztok hypermanganu ( $\text{KMnO}_4$ ) a nasypala deset semen. Hypermangan jsem přidala, abych zabránila plesnivění semen. Promíchala jsem je, aby se oddělila od sebe a od stěn. Míchání jsem opakovala obden. Pro každý druh jsem provedla 3 opakování. Vzhledem k tomu, že část semen jsem měla zapůjčenou a byla starší než ta, co jsem si čerstvě nasbírala, nechala jsem nově nasbíraná nějaký čas uskladněná při pokojové teplotě a teprve pak jsem je použila pro experiment. Navíc jsem porovnávala i plovatelnost čerstvých a starších semen souboru patnácti druhů stejným způsobem, výše uvedeným.

## 2.4 Anemochorie

### 2.4.1 *Materiál*

Na otestování schopnosti potenciálního anemochorního šíření jsem použila deset semen každého druhu.

### 2.4.2 *Experiment*

Experiment jsem prováděla na chodbě domu s vysokými stropy, s dostatečným přímým osvětlením, s nulovým průvanem a dokonalým klidem. Letová dráha byla 450 cm. V nižším patře jsem rozložila na zem bílý papír. Z horního patra můj spolupracovník spouštěl jednotlivá semena a já jsem stopkami měřila čas, za jaký semena dopadla na bílý

papír. Provedla jsem deset opakování, pokaždé jsem použila jiné semeno. Pro změření času jsem použila stopky zn. Hanhart s přesností na jedno desetinné místo.

## 2.5 Hmotnost semen

### 2.5.1 *Materiál*

Použila jsem deset semen od každého druhu.

### 2.5.2 *Provedení*

Vážení jsem prováděla na analytických váhách zn. Mettler AE 163 s přesností na pět desetinných míst. Vážila jsem vždy deset semen najednou, protože některá semena byla natolik drobná, že vážení po jednom nebylo proveditelné, a potom jsem spočítala průměrnou hmotnost připadající na jedno semeno.

## 2.6 Statistické zpracování

Pro statistické zpracování získaných dat jsem použila balík Statistica (StatSoft), verze 5.0, pro ověření normality dat jsem aplikovala Kolmogorov-Smirnovův test, pokud data neodpovídala distribuci normálního rozdělení, upravila jsem je odmocninnou transformací, pokud ani to neukázalo zlepšení v normalitě rozdělení, použila jsem neparametrickou ANOVu, Kruskal- Wallis test. Pokud data vykazala distribuci normálního rozdělení, užila jsem pro analýzu ANOVA/MANOVA a Tukeyho HSD test pro mnohonásobná porovnání. Grafické výstupy jsou vytvořeny programy Microsoft Excel a Statistica (StatSoft).

U souboru dat jsem provedla dva typy třídění:

- 1) Soubor dat jsem rozdělila na pět skupin, podle druhu prostředí v němž daný druh roste, na následující: grasslands- travní ekosystémy; lesy, lesní lemy a křoviny; mokřady a vlhké louky; společenstva ruderalů a segetálů; druhy xerothermních stanovišť. Druhy se širokou amplitudou životních podmínek, které lze najít na více typech stanoviště, jsem přiřadila tam, kde se vyskytují nejvíce.
- 2) Rozdělení druhů do taxonomických skupin (čeledí).

V textu, grafech a tabulkách se vyskytují následující zkratky: F- hodnota testového kritéria pro analýzu variance, H- hodnota testového kritéria pro neparametrický test, p- dosažená hladina významnosti,  $\alpha$ - hladina významnosti pro neparametrické testy, zde používám  $\alpha = 0,05$ , r,R- korelační koeficient, Std. Dev. S.D.- směrodatná odchylka, Std. Err.- střední chyba průměru, Mean- průměrná hodnota.

Pro porovnání epizoochorního experimentu jsem získané hodnoty uchycených semen převedla na procenta, tj. nevyšší dosažený počet uchycených semen je 100%.

Pro vzájemné porovnání jednotlivých způsobů šíření jsem spočítala průměrnou schopnost epizoochorie ze všech tří variant. Převedla jsem datové údaje na procenta (tj. pro epizoochorii je 100% maximální počet uchycených semen, pro anemochorii nejvyšší hodnota dosaženého času a pro hydrochorii je 100% celá délka turnusu)

Pro zjištění maximálního možného potenciálu k šíření jsem zrelativizované údaje sečetla.

Porovnání korelací mezi jednotlivými způsoby šíření jsem provedla v Correlation matrices, program Basic Statistics.

Pro zjištění závislosti schopností šíření a hmotnosti semen jsem použila Correlation matrices, program Basic Statistics..

Pro další zpracování dat jsem použila metody mnohorozměrných statistických metod, program Canoco for Windows (ter Braak and Šmilauer, 1998), na grafický výstup byl použit program CanoDraw for Windows 4.0 (Šmilauer, 2002).



### 3. Výsledky

#### 3.1 Epizoochorie

##### 3.1.1 Epizoochorie na polyamidu

Použitý test, Kruskal Wallis ANOVA nevyšel průkazně, úspěšnost semen druhů mezi jednotlivými biotopy se neliší. Nejúspěšnější byla semena druhů ze společenstev mokřadů a vlhkých luk.

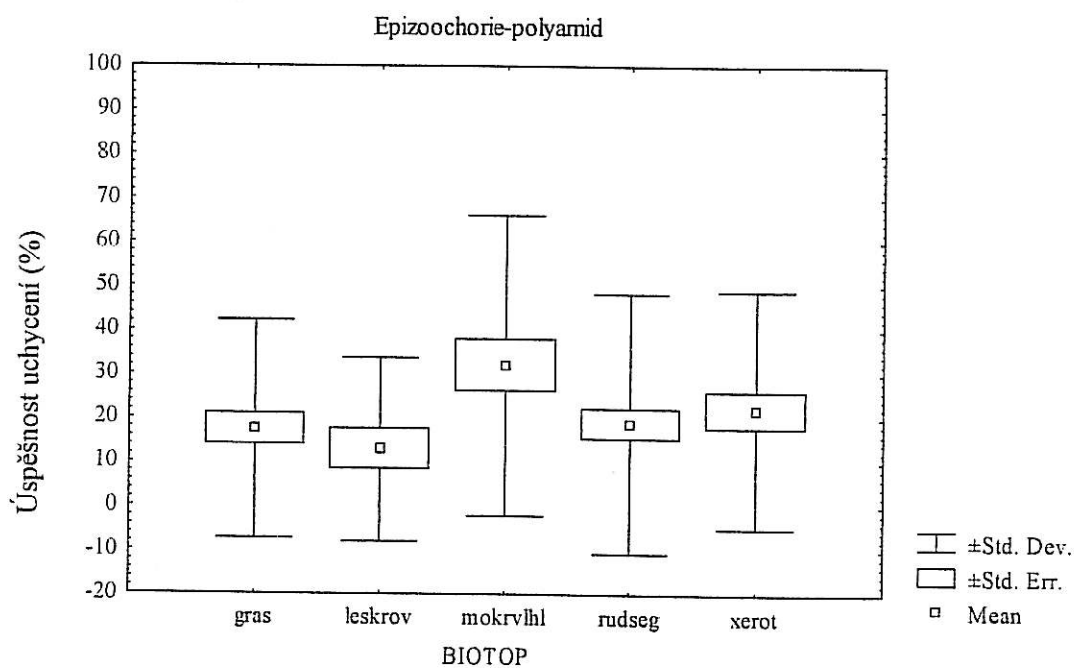


Fig.1. Porovnání úspěšnosti epizoochorního šíření semen na 100% polyamidu mezi druhy jednotlivých biotopů (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha=0,05$ ) (gras- travnaté ekosystémy, leskrov- lesy, lesní lemy a křoviny, mokrvlhl- mokřady a vlhké louky, rudseg- ruderály a segetály, xerot- xerotermní druhy).

### 3.1.2 Epizoochorie na bavlně

Ani v tomto případě se neukázal žádný průkazný rozdíl mezi jednotlivými typy stanovišť, nicméně je vidět, že nejlépe se uchycovala semena mokřadních a xerothermních druhů.

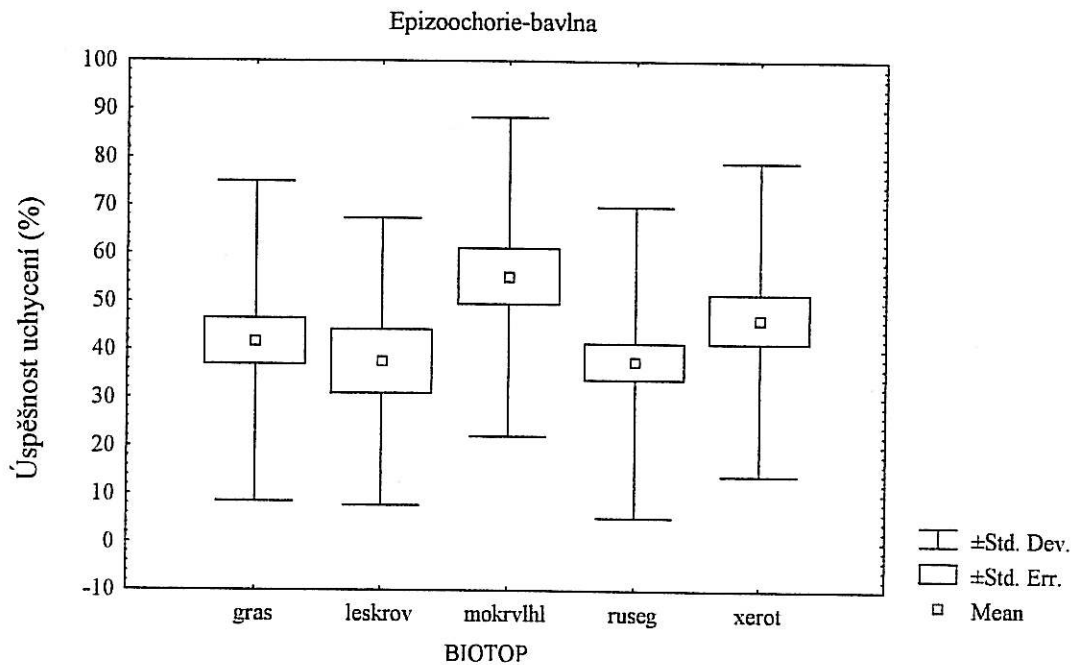


Fig. 2. Porovnání úspěšnosti epizoochorního šíření semen na 100% bavlně mezi druhy jednotlivých biotopů (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha=0,05$ ) (vysvětlivky ke zkratkám u kategorie Biotop viz Fig.1.).

### 3.1.3 Epizoochorie na kožešině

V této variantě experimentu vyšel test průkazně ( $H=4,17$ ,  $p<0,05$ ), odlišují se ruderalní a segetální druhy od druhů mokřadních a od druhů xerothermních. Ve srovnání s předchozími dvěma experimenty byla úspěšnost uchycení celkově nejvyšší.

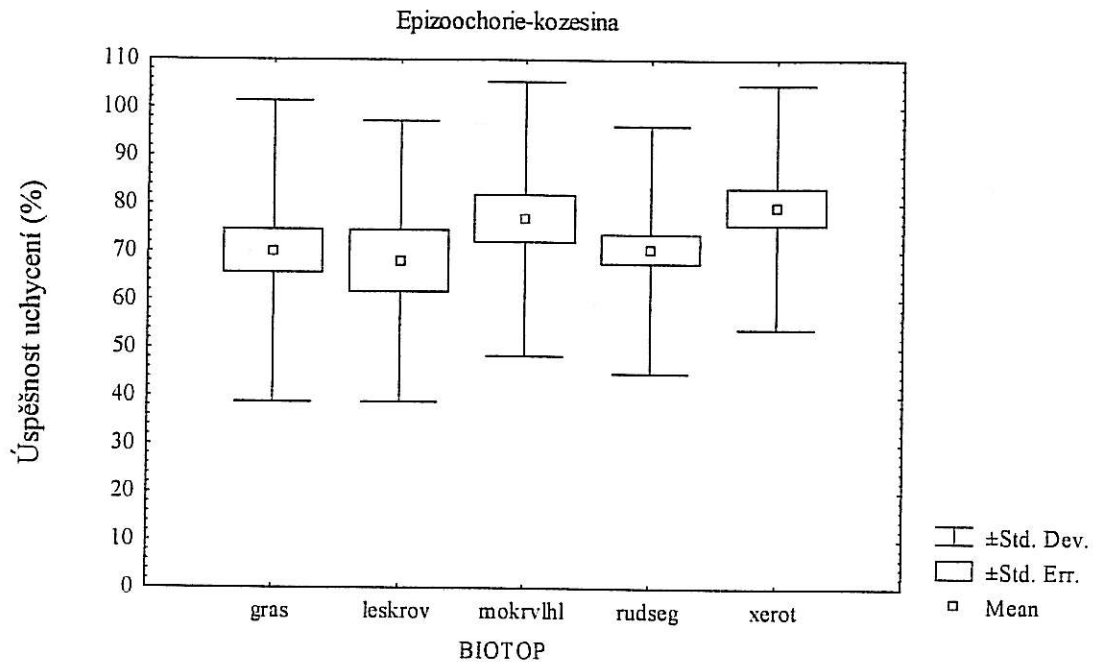


Fig.3. Porovnání úspěšnosti epizoochorního šíření semen na kožešině mezi druhy jednotlivých biotopů (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha=0,05$ ) (vysvětlivky ke zkratkám u kategorie Biotop viz Fig.1.).

### 3.2 Hydrochorie

Při vyhodnocení hydrochorního pokusu jsem zaznamenávala poločas klesnutí, tj. dobu, během níž klesla alespoň polovina semen v každé vaničce. Test vyšel silně průkazný ( $H=26,57$ ,  $p<0,001$ ). Nejvíce se odlišují mokřadní druhy od ostatních skupin rostlinných druhů.

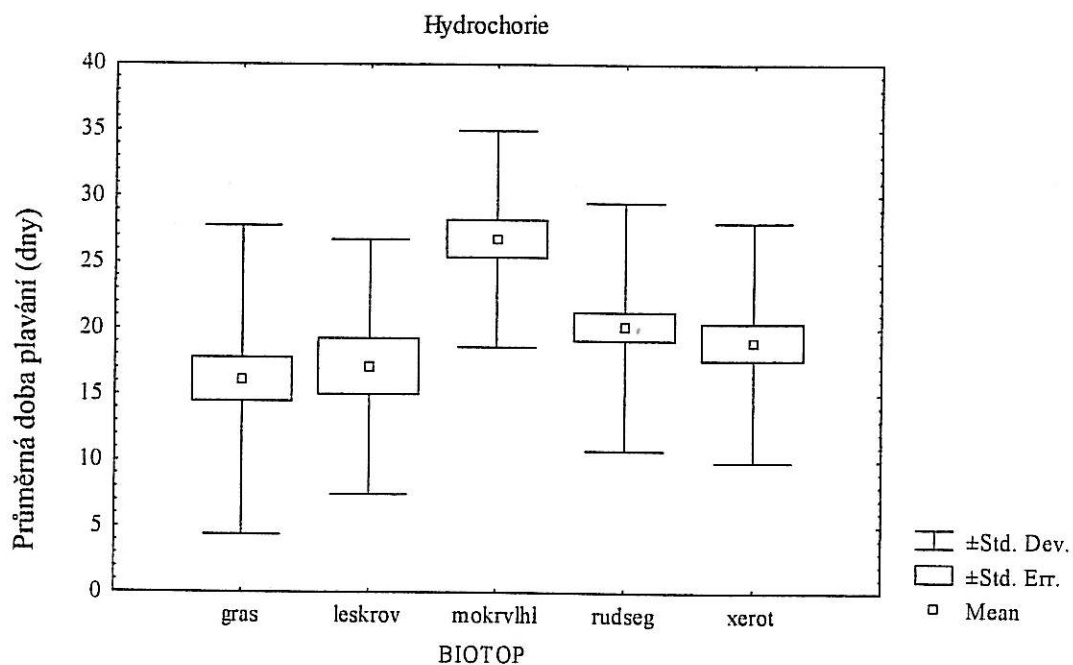


Fig. 4. Srovnání relativní úspěšnosti hydrochorního šíření mezi jednotlivými biotopy (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha=0,05$ ) (vysvětlivky ke zkratkám u kategorie Biotop viz Fig.1.).

### 3.3 Anemochorie

Pro vyhodnocení anemochorního experimentu jsem použila průměrný čas, po který se semena pohybovala. Pro statistické zpracování jsem použila stejnou metodu jako při zpracování předchozích experimentů. Test vyšel neprůkazně, mezi jednotlivými skupinami nejsou statisticky významné rozdíly. Nejúspěšnější zde byla semena ruderálních a segetálních druhů následují mokřadní druhy a druhy travnatých ekosystémů.

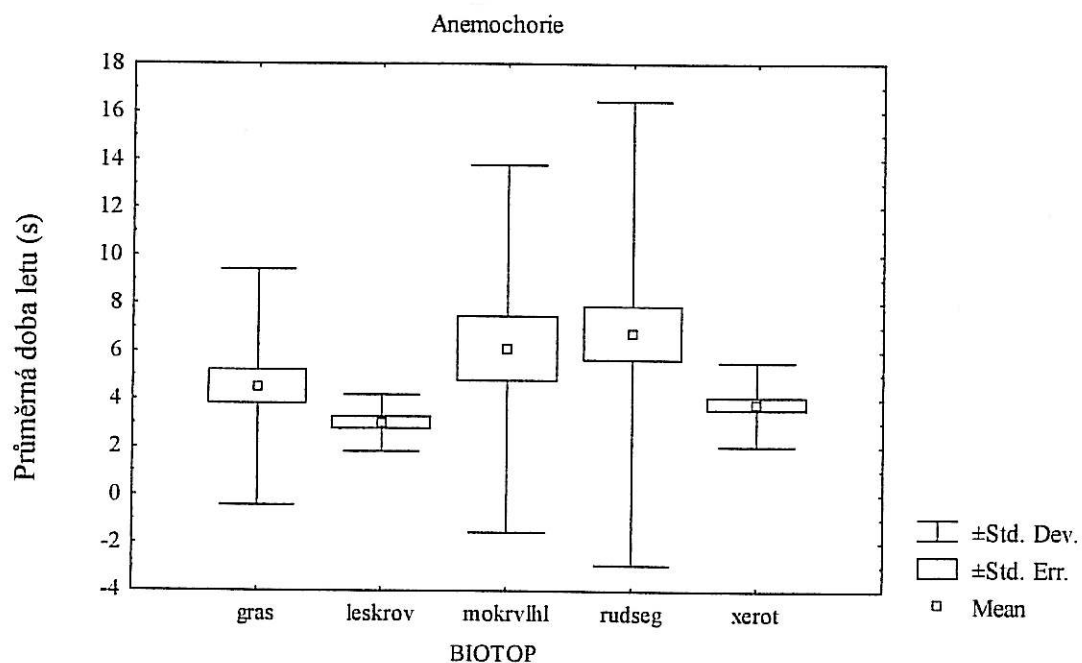


Fig. 5. Srovnání relativní úspěšnosti anemochorního šíření, interpretovaná průměrnou dobou letu, mezi jednotlivými biotopy (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha=0,05$ ) (vysvětlivky ke zkratkám u kategorie Biotop viz Fig.1.).

### 3.4 Celkový disperzní potenciál

Porovnáním všech pěti biotopů se jako ty s nejvyšším možným disperzním potenciálem ukázaly druhy mokřadů a vlhkých luk, které se významně ( $F=4,82$ ,  $p<0,001$ ) odlišují od všech ostatních skupin rostlinných druhů.

Tab. 1. Vzájemné vztahy mezi jednotlivými biotopy při porovnání celkového disperzního potenciálu (Tukeyho HSD test,  $\alpha=0.05$ ) a S.D.

Travnaté ekosystémy	104,96±60,08 <sup>c</sup>
Lesy, lesní lemy a křoviny	102,67±46,33 <sup>c</sup>
Mokřady a vlhké louky	151,77±48,84 <sup>abde</sup>
Ruderály a segetály	118,44±48,04 <sup>c</sup>
Xerothermní druhy	117,06±45,12 <sup>c</sup>

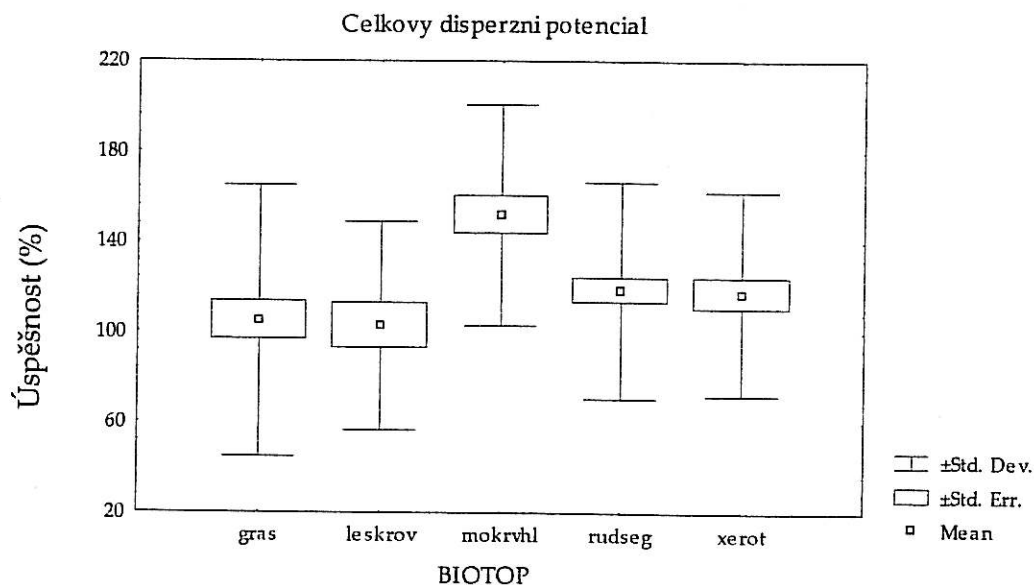


Fig. 6. Srovnání celkového disperzního potenciálu mezi jednotlivými biotopy (Tukeyho HSD test) (vysvětlivky ke zkratkám u kategorie Biotop viz Fig.1).

## 3.5 Korelace jednotlivých způsobů šíření v rámci biotopů

### 3.5.1 *Druhy travnatých ekosystémů*

Hydrochorie je pozitivně korelována s anemochorií ( $R=0,30$ ,  $p<0,05$ ), i s epizoochorií ( $R=0,43$ ,  $p<0,05$ ), anemochorie je pozitivně korelována s epizoochorií ( $R=0,33$ ,  $p<0,05$ ).

### 3.5.2 *Druhy lesů, lesních lemů a křovin*

Pro druhy této skupiny je korelována pouze hydrochorie s epizoochorií ( $R=0,47$ ,  $p<0,05$ ).

### 3.5.3 *Druhy mokřadů a vlhkých luk*

Korelace mezi jednotlivými způsoby šíření se neprokázala.

### 3.5.4 *Druhy ruderálních a segetálních společenstev*

Epizoochorie a anemochorie jsou pozitivně korelovány ( $R=0,25$ ,  $p<0,05$ ).

### 3.5.5 *Druhy xerothermních stanovišť*

Nalezen korelační vztah epizoochorie s anemochorií ( $R=0,49$ ,  $p<0,05$ ) a hydrochorie s anemochorií ( $R=0,35$ ,  $p<0,05$ ).

### 3.6 Zjištění vzájemných korelací mezi všemi třemi způsoby šíření pro celý soubor druhů

V tomto případě jsem opět použila korelační matice (Correlation matrices, program Basic Statistics),  $\alpha=0,05$ .

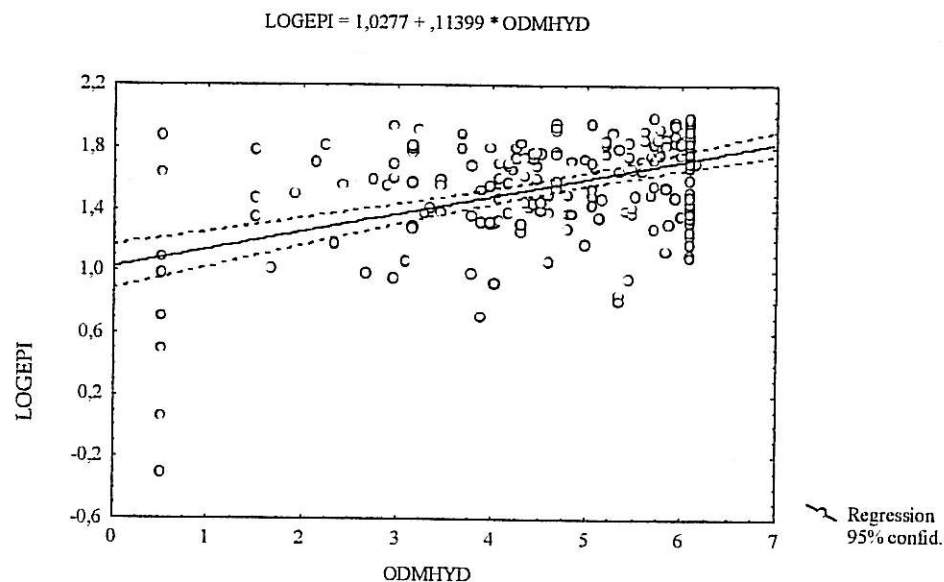


Fig. 7. Korelace mezi hydrochorií a epizoochorií (data na ose x byla transformována odmocninnou transformací, na ose y je použita logaritmická transformace), korelační koeficient  $R=0,48$ ,  $p<0,05$ .

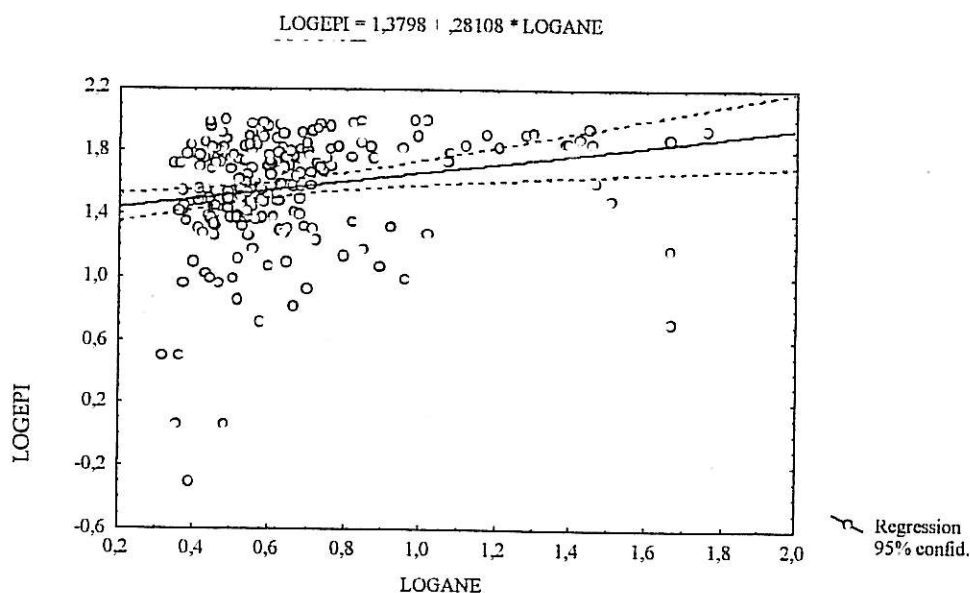


Fig. 8. Korelace mezi anemochorií a epizoochorií (data na ose x transformována logaritmicky, na ose y odmocninně), korelační koeficient  $R= 0,22$ ,  $p<0,05$ .



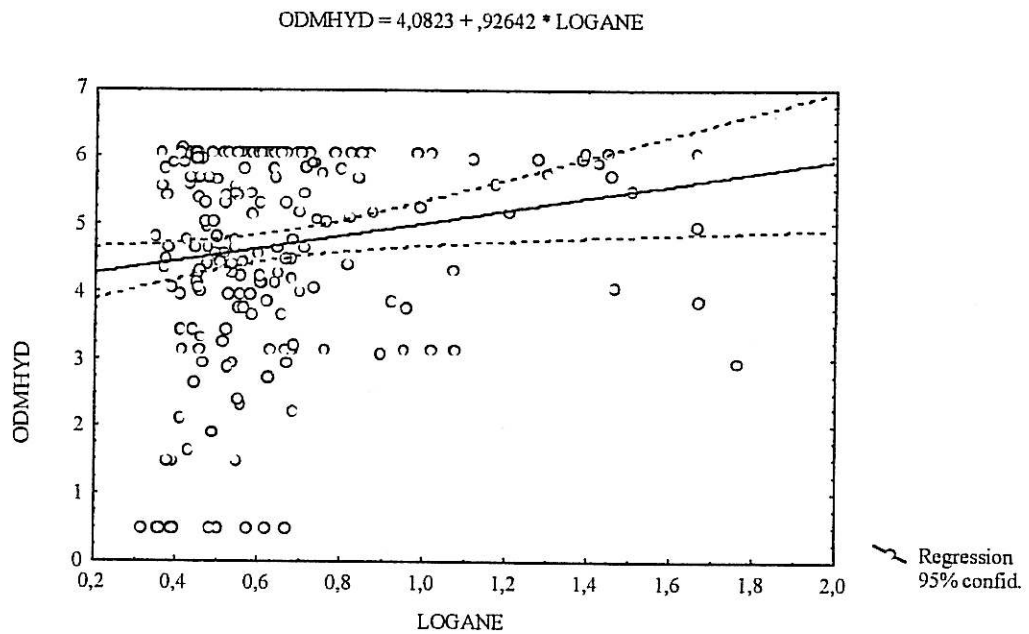


Fig. 9. Korelace mezi anemochorií a hydrochorií (data na ose x transformována logaritmicky, na ose y odmocninně), korelační koeficient  $R=0,17$ ,  $p<0,05$ .

Z analýzy vyplývá, že všechny tři způsoby šíření jsou navzájem pozitivně korelovány, nejsilnější vztah je mezi epizoochorií a hydrochorií, nejslaběji je korelována hydrochorie s anemochorií.

### 3.7 Korelace mezi hmotnostmi semen a způsoby šíření

Z analýzy jsem získala následující výsledky: mezi anemochorií a hmotností semen se neprokázal žádný vztah, epizoochorie je ve vztahu s hmotností a také mezi hydrochorií a hmotností existuje určitá závislost viz. Fig.10, 11.

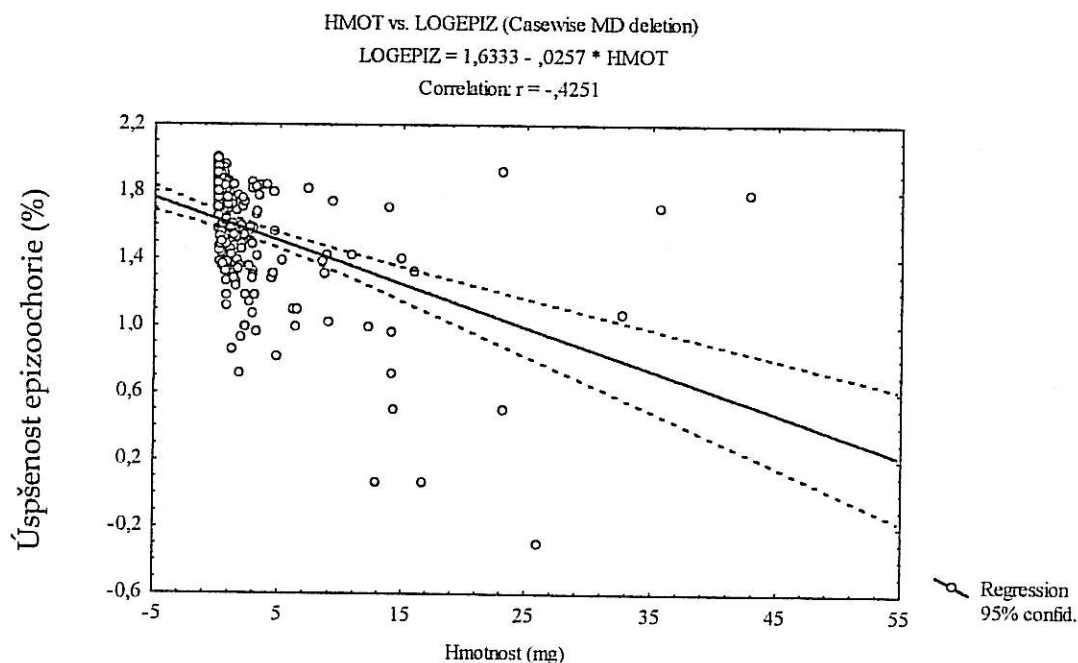


Fig.10. Závislost úspěšnosti epizoochorie na hmotnosti semen (na ose y použita logaritmická transformace),  $R=0,43$ ,  $p<0,05$ .

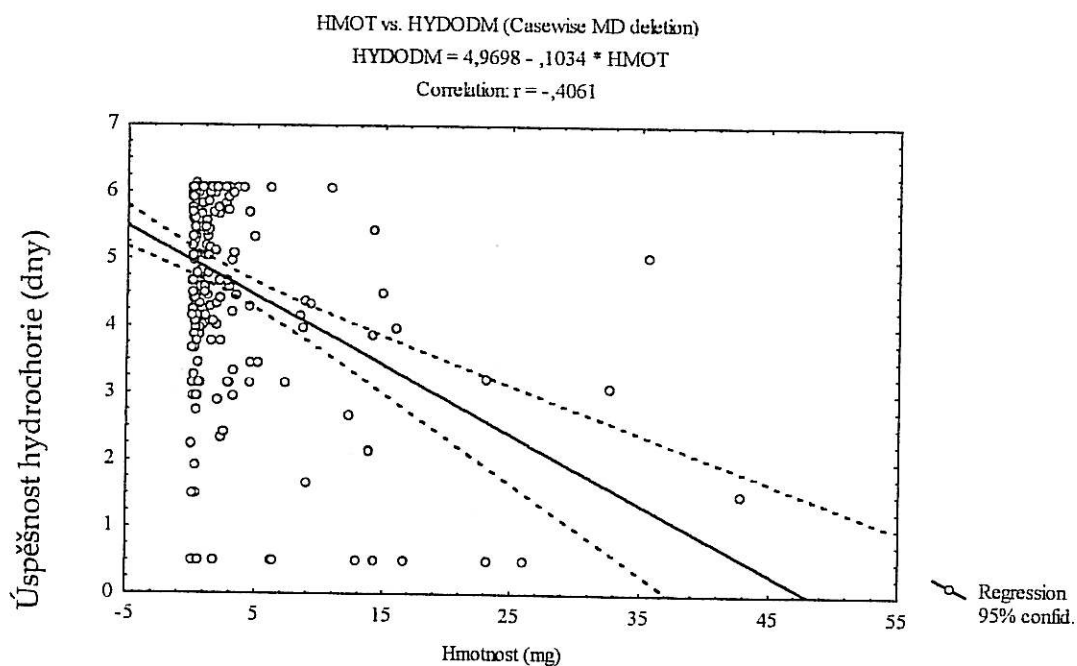


Fig. 11. Závislost úspěšnosti hydrochorie na hmotnosti semen ( na ose y použita odmocninná transformace),  $R=0,41$ ,  $p<0,05$ .

### 3.8 Srovnání jednotlivých způsobů šíření v rámci čeledí

Pro toto vyhodnocení jsem do analýz zahrnula pouze čeledi s minimálním počtem deseti zástupců. Jsou to následující: Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae, Fabaceae, Daucaceae, Lamiaceae a Caryophyllaceae.

#### 3.8.1 Epizoochorie

Z hodnot získaných experimenty na třech typech materiálu jsem vypočítala průměrnou úspěšnost epizoochorie, data měla normální rozdělení, proto jsem použila ANOVu a Tukeyho HSD test pro mnohonásobná porovnání. Test vyšel průkazně ( $F=8,63$ ,  $p<0,05$ ), jednotlivé čeledi se od sebe odlišují, nejvyšších hodnot dosáhla čeleď Asteraceae, Brassicaceae a Poaceae.

Tab. 2. Vzájemné vztahy mezi jednotlivými čeleděmi při porovnání schopnosti potenciálního epizoochorního šíření (Tukeyho HSD test,  $\alpha=0,05$ ) a S.D.

Asteraceae	59,95±22,93 <sup>def</sup>
Brassicaceae	61,09±34,95 <sup>def</sup>
Poaceae	51,21±21,63 <sup>def</sup>
Fabaceae	25,48±25,74 <sup>abc</sup>
Daucaceae	26,92±16,72 <sup>abc</sup>
Lamiaceae	26,06±14,27 <sup>abc</sup>
Caryophyllaceae	40,18±22,71

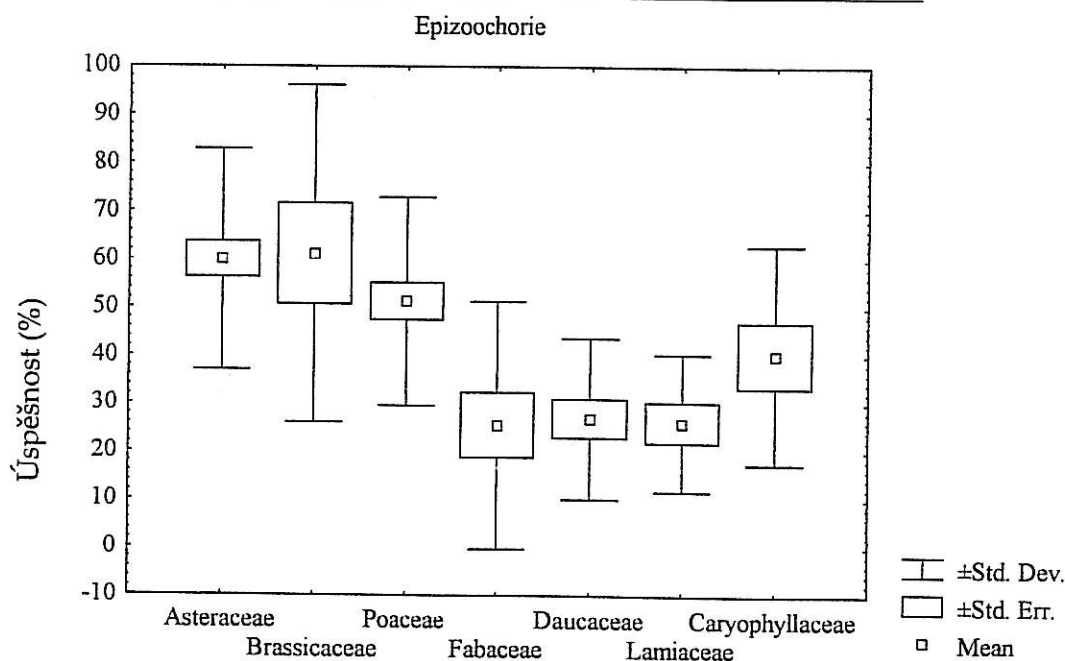


Fig. 12. Vzájemné porovnání potenciální schopnosti epizoochorie mezi vybranými čeleděmi (ANOVA, Tukeyho HSD test,  $\alpha=0,05$ ).

### 3.8.2 Hydrochorie

Protože data neměla normální rozdělení a ani odmocninná transformace to nezlepšila, použila jsem v tomto případě neparametrický test, Kruskal Wallis ANOVu. Test vyšel průkazně ( $H=17,51$ ,  $p<0,05$ ). Nejdelší průměrný čas, po který semena vydržela na hladině, je u čeledi Asteraceae, potom je čeleď Lamiaceae a Daucaceae.

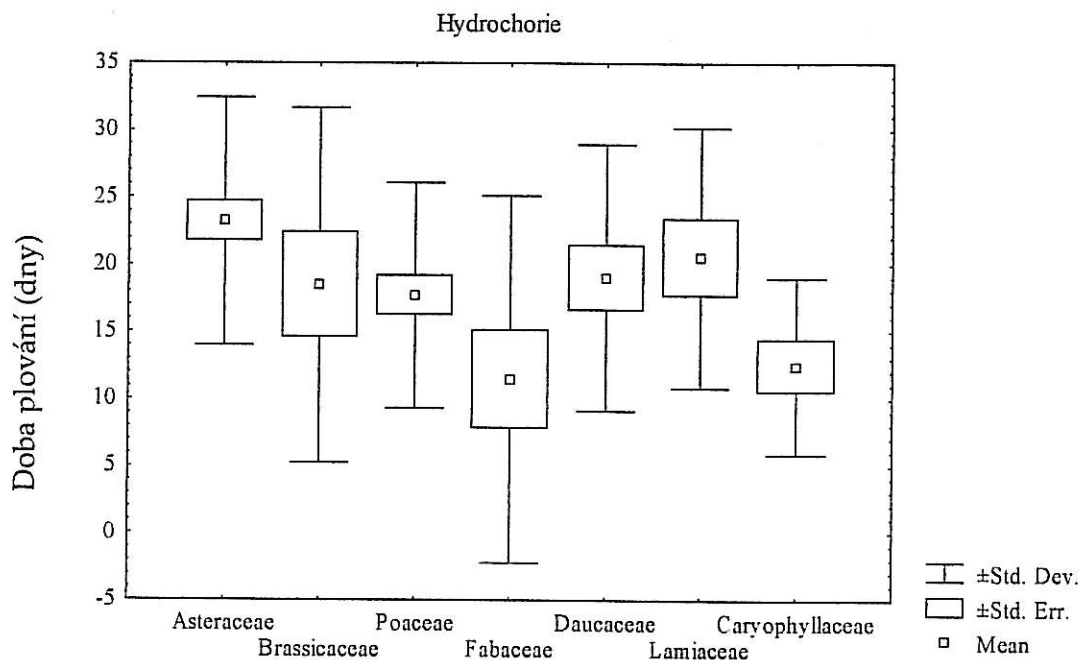


Fig. 13. Vzájemné porovnání potenciální schopnosti hydrochorního šíření mezi vybranými čeleděmi (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha=0,05$ ).

### 3.8.3 Anemochorie

Ani v případě dat získaných z anemochorního pokusu, nebyla splněna normalita rozložení hodnot a transformace také nepomohla, opět jsem použila Kruskal Wallis ANOVu. Test vyšel průkazně ( $H= 26,27$ ,  $p < 0,05$ ). Potenciálně neúspěšnějšími druhy v anemochorii jsou zástupci čeledí Asteraceae a Poaceae. Naopak, nejméně úspěšná byla čeleď Fabaceae.

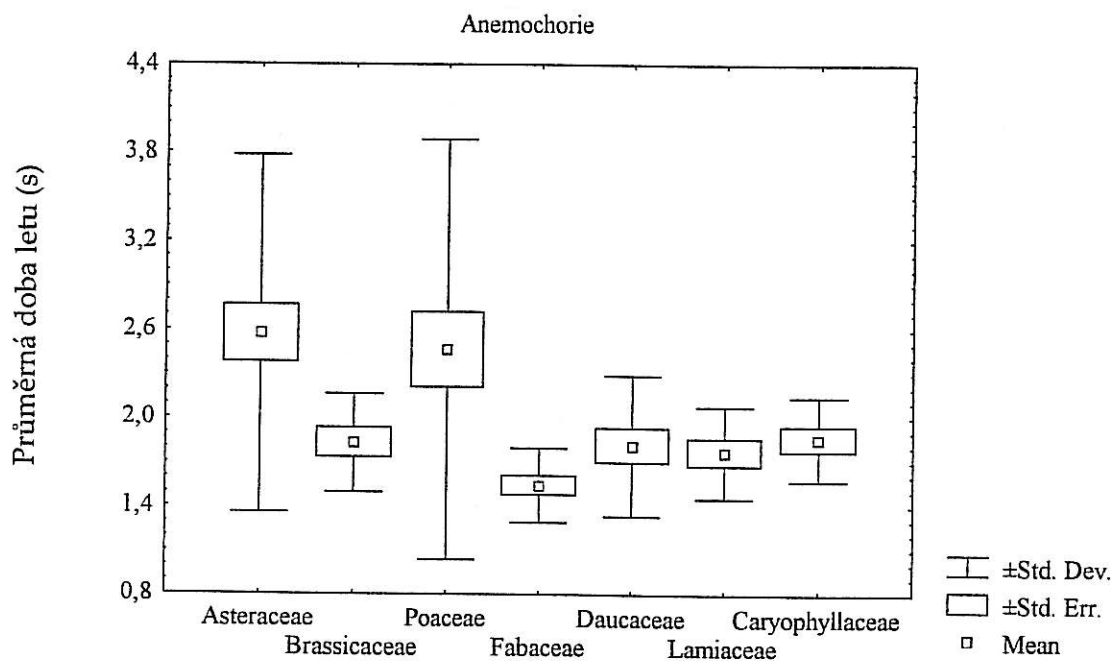


Fig. 14. Vzájemné porovnání potenciální schopnosti anemochorního šíření vyjádřené dobou letu mezi vybranými čeleděmi (Kruskal-Wallis ANOVA,  $\alpha = 0,05$ ).

### 3.8.4 Celkový disperzní potenciál v rámci čeledí

Data měla normální rozdělení, proto jsem použila ANOVu a Tukeyho HSD test pro mnohonásobná porovnání, test vyšel průkazně ( $F=6,40$ ,  $p<0,001$ ). Mezi čeleděmi jsou průkazné rozdíly, jejichž přehled uvádím v tabulce (Tab.3).

Tab. 3. Vzájemné vztahy mezi jednotlivými čeleděmi při porovnání celkového disperzního potenciálu (Tukeyho HSD test,  $\alpha=0,05$ ) a S.D.

Asteraceae	152,56±55,76 <sup>defg</sup>
Brassicaceae	128,22±63,56
Poaceae	126,02±50,31 <sup>d</sup>
Fabaceae	67,79±67,1 <sup>ac</sup>
Daucaceae	95,98±41,45 <sup>a</sup>
Lamiaceae	99,31±38,06 <sup>a</sup>
Caryophyllaceae	88,14±34,85 <sup>a</sup>

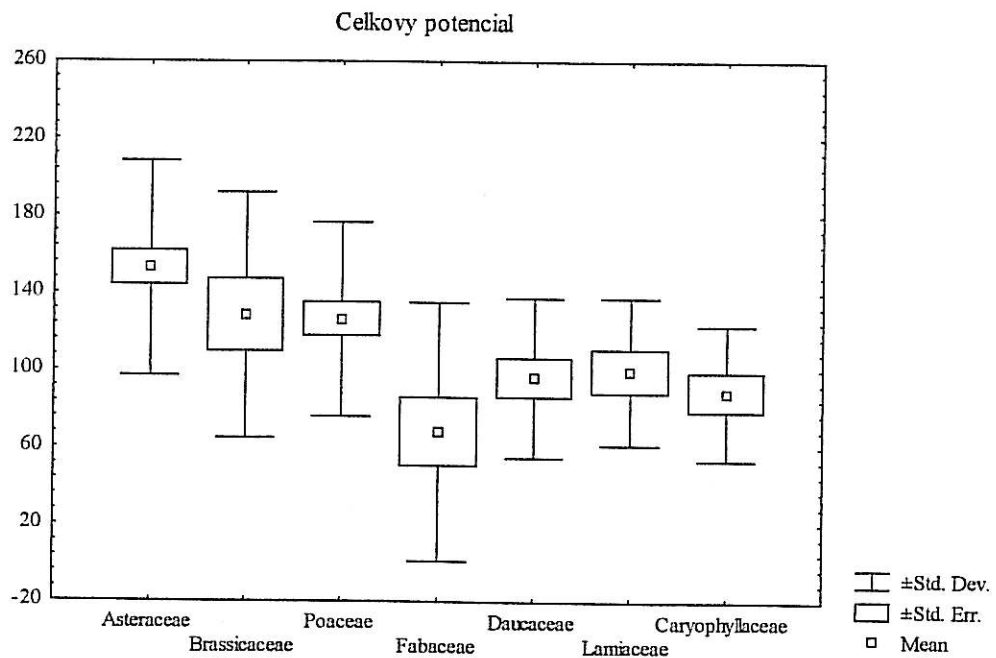


Fig. 15. Vzájemné porovnání celkového disperzního potenciálu (součet zrelativizovaných údajů) mezi vybranými čeleděmi (ANOVA, Tukeyho HSD test,  $\alpha=0,05$ ).

### 3.9 Vztah mezi druhy jednotlivých biotopů a způsobem šíření

Pro zpracování dat mnohorozměrnou statistickou analýzou jsem nejprve použila metodu DCA (Detrended Correspondence Analysis) pro zjištění délky gradientu. Její maximální hodnota dosáhla 1,71, proto jsem použila metodu PCA (Principal Components Analysis), předpokládající lineární odpověď druhů. V analýze jsem provedla centerizaci a standardizaci přes druhy a data jsem logaritmičtě transformovala. První ordinační osa vysvětluje 52,5 % a druhá 22,9% variability dat.

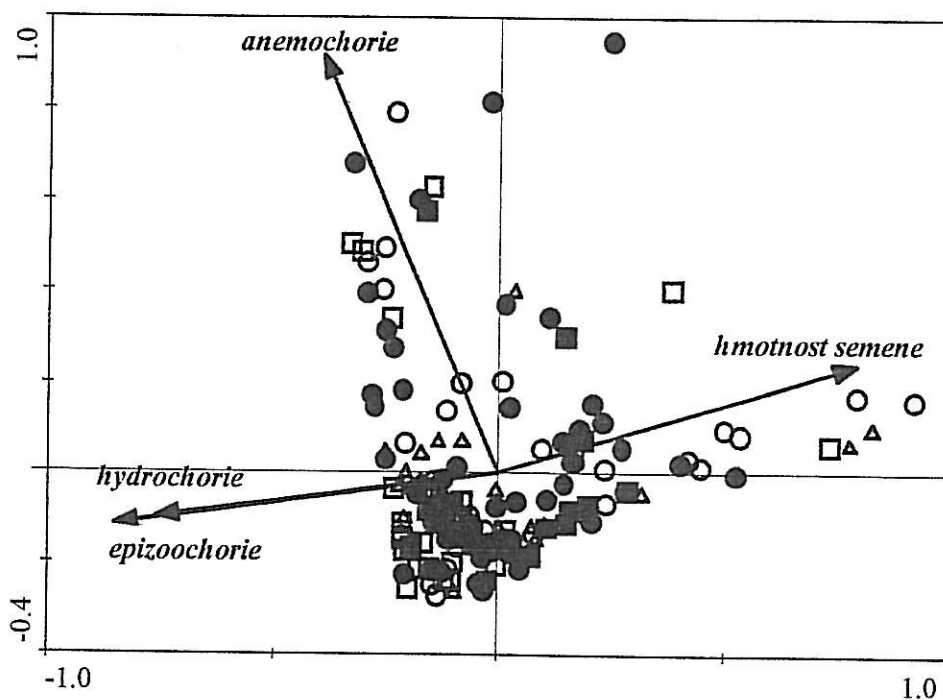


Fig. 16. Rozložení druhů v ordinačním prostoru. Nepřímá gradientová analýza PCA. Jednotlivé symboly znázorňují druhy příslušející do jednotlivých biotopů (○- druhy travních ekosystémů, ● - druhy ruderální a segetální, □ - druhy mokřadů a vlhkých luk, ■ - druhy lesů, lesních lemů a křovin, △ - xerothermní druhy).

Z pozice rozložení druhů není patrný žádný jasný trend, který by ukazoval na korelaci určitého biotopu s určitým typem šíření. Co je z diagramu patrné je silná pozitivní korelace epizoochorie s hydrochorií a naopak negativní korelace těchto dvou způsobů šíření s hmotností semene, anemochorie je nezávislá na hmotnosti semene.

### 3.10 Celkový disperzní potenciál

Nejvyššího disperzního potenciálu dosáhly následující druhy: *Tussilago farfara*, *Epilobium adenocaulon*, *Coryza canadensis*, *Typha angustifolia*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Taraxacum* sp. Další úspěšné druhy jsou patrné z grafu (Fig. 16).

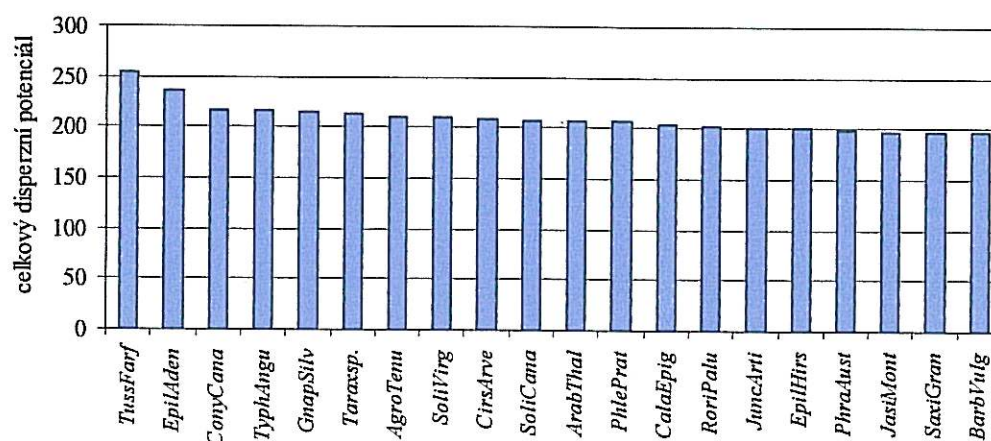


Fig.17. Graf zobrazující druhy seřazené podle klesajícího celkového disperzního potenciálu. Druhy jsou označeny osmipísmennými zkratkami (*AgroTenu-Agrostis tenuis*, *SoliVirg-Solidago virgaurea*, *CirsArve-Cirsium arvense*, *SoliCana-Solidago canadensis*, *ArabThal-Arabidopsis thaliana*, *PhlePrat-Phleum pratense*, *CalaEpig-Calamagrostis epigeios*, *RoriPalu-Rorippa palustris*, *JuncArti-Juncus articulatus*, *EpilHirs-Epilobium hirsutum*, *PhraAust-Phragmites australis*, *JasiMont-Jasione montana*, *SaxiGran-Saxifraga granulata*, *BarbVulg-Barbarea vulgaris*).

V druhém obrázku je dobře vidět jakou měrou se podílí jednotlivé způsoby šíření na celkovém disperzním potenciálu u dvaceti nejúspěšnějších druhů.

Podíl jednotlivých typů šíření na celkovém disperzním potenciálu

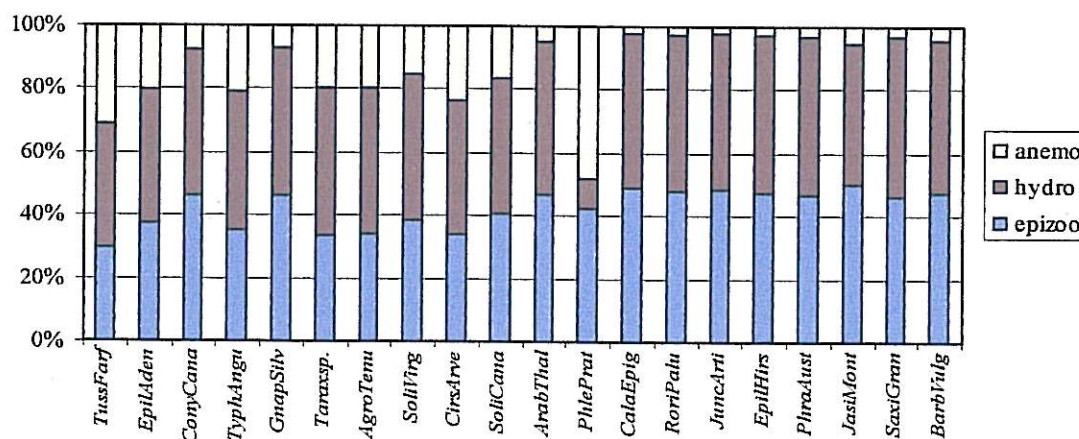


Fig. 18. Graf zobrazující zastoupení jednotlivých způsobů šíření v celkovém disperzním potenciálu, zkratky druhů viz Fig.16, (anemo- anemochorie, hydro- hydrochorie, epizo- epizochorie).



## 4. Diskuse

Šíření potomstva je evolučně velmi významnou vlastností, protože se velkou měrou podílí na zvyšování *fitness* rodičů (Willson, 1992). Lze proto očekávat, že u diaspor existují adaptace, které usnadňují jejich šíření (van der Pijl, 1982). Morfologická zařízení, jež napomáhají rozšiřování, jsou často zcela jasně patrná a ekologicky interpretovatelná (van der Pijl, 1982), ačkoli některá z nich (např. plovatelnost semen, šířících se vodou) jsou méně zřejmá. Některé druhy rostlin vytváří více typů semen (heterokarpie) a tím zvyšují svoje šance, protože mohou jejich prostřednictvím využít více způsobů šíření. Takovým případem v naší květeně je např. *Atriplex sagittata*, patřící do čeledi Chenopodiaceae, do níž náleží i celá řada halofytů a dalších druhů adaptovaných na specifické podmínky stanoviště, jaké představují suchá a člověkem ovlivněná a vytvořená místa. Za takových stresových podmínek kolísání disperzní vzdálenost a míry dormance spojené s heterokarpií může zvyšovat pravděpodobnost vyklíčení a nebo přežití semenáčků (Venable and Lawlor, 1980, Ungar, 1987). Jinou skupinou, vytvářející více typů semen, je čeleď Asteraceae. Semena umístěná na vnějším okraji se morfologicky liší od těch, která dozrávají uprostřed úboru. Proč tomu tak je? Předpokládá se, že semena v okrajové části, která nemají pomocné rozšiřovací struktury a setrvávají po dlouhou dobu, se rozšiřují až později společně s celým úborem. Semena ze středové části úboru jsou naopak přizpůsobena ranějšímu a rychlejšímu šíření na větší vzdálenost vlastnictvím chmýru, křídel nebo háčků (van der Pijl, 1982).

Disperzní potenciál různých způsobů šíření velmi kolísá. Vítr, voda a obratlovci mohou potenciálně roznášet semena daleko od rodičovských rostlin a naopak mravenci a balistické mechanismy působí na kratší vzdálenosti. Možnosti šíření ovlivňují nejen podmínky prostředí, ale existuje i určitá závislost mezi velikostí, růstovou formou druhu a způsobem šíření, který může ovlivňovat vývoj a vznik vlastností usnadňujících šíření. Způsob šíření má významný vliv na schopnost rostlinného druhu osídlit nová stanoviště, zvláště ta vzdálenější od místa původu (Willson, 1992).

### 4.1 Epizoochorie

Mechanismus epizoochorního šíření je velmi starý. Nejstarším, historicky přímo doloženým příkladem je fosilní nález klásku trávy rodu *Pharus* (Gramineae, Bambusoideae,

Phareae) přichycený v srsti savců v jantarové pryskyřici nalezený v dolu La Toca mezi Santiago a Puerto Plata na severu Dominikánské republiky (Poinar et Columbus, 1992). Morfologická přizpůsobení k uchycení k povrchu zvířat u trav byla zaznamenána již v pozdním eocénu (Poinar et Columbus, 1992). Epizoochorie se vyvinula jako způsob šíření vysvětlující výskyt mnoha rostlinných druhů na izolovaných ostrovech. Přibližně 10% krytosemenných čeledí obsahuje zástupce s přilnavými diasporami. Nejběžnějším způsobem přichycení je pomocí háčkovitých nebo ostnatých výrůstků (van der Pijl, 1982). Výhodou epizoochorního šíření oproti anemochornímu je, že diaspory se obvykle dostanou do větší vzdálenosti a mají přímého rozšiřovače (nejsou náhodně rozšířeny na příznivá stanoviště). Přilnavé diaspory mohou být prostřednictvím zvířat přenášeny po neomezeně dlouhou dobu, nicméně obvykle jsou odstraněny, když je zvíře objeví nebo když mu způsobí podráždění (Poinar et Columbus, 1992).

Bylo děláno jen velmi málo prací, které by se věnovaly této problematice, proto je obtížné srovnání mých výsledků s jinými. Nicméně jsou práce, které se tématu věnují, a sice práce Kiviniemi<sup>ed. dr.</sup> (1998), která provedla následující experiment. Diaspory umístila na končetiny a záda myšice (*Apodemus flavicollis*), kterou pak nechala volně se pohybovat v ohrazeném prostoru. Pozorování byla kontinuálně prováděna tak dlouho, dokud se semena uvolňovala. Vzdálenost, kterou zvíře urazilo během svého pohybu, byla změřena a z ní byla spočítána potenciální disperzní vzdálenost. Závěr experimentu se shoduje i s mými výsledky, malá semena jsou celkově úspěšnější při transportu než velká, nicméně velké diaspory se strukturami na povrchu mohou mít určitou výhodu. Významnou úlohu při úspěšném transportu semen má způsob života a chování zvířat. Srovnáním s podobným experimentem, při němž byl jako přenašeč použit daněk skvrnitý (*Dama dama*) a domestikovaný skot (*Bos taurus*) lze říci, že myšice jsou překvapivě účinnými rozšiřovači semen (Kiviniemi, 1996). O něco staršího data je práce, kterou publikovali Bullock a Primack (1977). Experimentálně testovali epizoochorní chování čtyř druhů vegetace lesů Kostariky. S vertikálně drženou deskou pokrytou bavlněnou látkou prošli porostem vegetace a v metrových intervalech zaznamenávali počet a pozici uchycených a uvolněných semen. Výsledky ukázaly, že dynamická rovnováha mezi udrživšími se a uvolňujícími se semeny se ustaví velmi záhy. Každý druh má svoji vlastní charakteristickou rychlost udržení se (je definována jako podíl původně uchycených diaspor, které se udrží po každém metru

pohybu), průměrnou disperzní vzdálenost (vzdálenost, na které se polovina počátečního počtu semen uvolnila) a specifickou výšku uchycení (Bullock and Primack, 1977).

Velká zvířata se podílí na rozšiřování semen na velkém měřítku (<1 km) ve srovnání s drobnými savci, kteří ovlivňují šíření rostlin pouze lokálně (<100 m). Adhezivní rozšiřování lze považovat za jednu z nejdůležitějších součástí dynamiky rostlinných populací, která značně zvyšuje pravděpodobnost toho, že se semena, příležitostně uchycená v srsti, dostanou na vhodné stanoviště v krajině (Kiviniemi, 1998).

Z mých experimentů vyšly druhy mokřadů a mokřých luk a druhy xerothermních stanovišť jako druhy, které by se potenciálně šířily nejlépe právě prostřednictvím epizoochorie. Na kožešině, která je nejbližší skutečným podmínkám, se uchytl celkově nejvyšší počet semen ve srovnání s ostatními materiály. To je logický závěr, přihlédneme-li k povrchové struktuře zbývajících dvou použitých materiálů.

Srovnáme-li průměrnou schopnost epizoochorie mezi jednotlivými taxonomickými skupinami (čeledě), nejúspěšnější byla čeleď Asteraceae a Brassicaceae. Vysokou úspěšnost skupiny Asteraceae lze vysvětlit přítomností pomocných povrchových struktur, které primárně přispívají k účinnějšímu šíření anemochoricky, nicméně na druhou stranu též umožňují přichycení k povrchu nosiče (vektoru), a tak zvyšují efektivnost epizoochorního způsobu šíření. Úspěch čeledi Brassicaceae lze vysvětlit tím, že její zástupci mají drobná semínka, která sice postrádají jakékoliv morfologické přizpůsobení, nicméně jsou lehká, a tak snadno ulpí i na povrchu přenašeče.

## 4.2 Hydrochorie

Druhy, využívající v přírodě k šíření vodu, mají specifická morfologická přizpůsobení. Jsou to především rozmanité struktury, které zvyšují povrch semene a tak snižují jeho hustotu. Semena s nízkou hustotou snadno plavou a dokáží se na hladině udržet po dlouhou dobu. Samozřejmě jejich transport ovlivňují podmínky vodního prostředí, v němž se pohybují. Turbulentní proudění smáčí semena, která nasáknou vodou, a tím změni svoji velikost a hmotnost (nabobtnají) (Williamson and Costa, 2000) a pak rychleji klesnou ke dnu.

*Atriplex sagittata* produkuje tři typy semen, které se odlišují tvarem a klíčivostí, malá černá bez krovek, středně velká černá s malými krovkami a velká hnědá obalená velkými krovkami (Mandák and Pyšek, 2001). Myslím si, že právě poslední uvedený typ semen má

určitou výhodu oproti zbylým dvěma v tom, že díky velkým krovkám se udrží na vodí hladině déle než semena bez krovek a tak se může rozšířit na větší vzdálenost. Ve svém pokusu jsem používala semena *Atriplex nitens*, ale pouze jen ta s krovkami, takže nemohu porovnat, zda se jejich plovatelnost nějakým způsobem liší. Jiným druhem, pro jehož šíření vodou má heterokarpie určitý význam, je *Spergularia marina* (Caryophyllaceae), na němž provedl Telenius a Torstensson (1989) experiment. Tento druh vytváří dva typy semen, větší s křídlatým lemem a menší bez něj. Když při experimentu s řízenou vodní hladinou stoupla hladina pomalu pod semena na vlhkém substrátu, desetkrát více semen bez lemu zůstalo uchyceno k podkladu ve srovnání s křídlatými. Tento jev nebyl výsledkem rozdílné plovatelnosti, ale byl způsoben tím, že malá a neokřídlená semena snáze uváznou v nerovnostech a nepravidelnostech povrchu substrátu a jen málo z nich se dostane k vodní hladině. Plovatelnost jako taková se mezi typy semen nelišila (Telenius and Torstensson, 1989).

Šíření vodou je důležitý faktor, který ovlivňuje strukturu pobřežní vegetace řek a vodních nádrží, přičemž není důležitá jen rychlost toku či proudění, ale také záleží na typu substrátu, v němž se mohou semena zachytit a úspěšně vyklíčit (Nilsson, 1987). Nezanedbatelná není ani přítomnost záplav, které způsobují akumulaci organického materiálu, obsahujícího velké množství druhotně přinesených semen, na březích toku (Nilsson and Grelsson, 1990). Plovatelnost semen ovlivňuje i skutečnost, zda setrvávají přes zimu na půdním povrchu nebo zda jsou ponořena v půdě (Nilsson et al, 1991). Je důležité mít na paměti, že doba, po kterou semena plavou na hladině není totožná s dobou, po níž je semeno přenášeno vodou. Ukazuje se, že mnoho semen se zachytí ve vodních vírech nebo setrvává na klidné hladině. Proto druhy, které nejsou schopny se udržet na hladině jsou primárně odkázány na jiný způsob rozšiřování (Nilsson et al, 1991). Hydrochorie a následné uchycení semen na březích toku mohou být důležité nejen pro šíření jednotlivých druhů, ale jsou významné i na úrovni rostlinného společenstva (Nilsson et al, 1991).

V experimentu se po nejdelší dobu na hladině udržela semena zástupců čeledi Asteraceae, Lamiaceae a Daucaceae, z porovnání biotopů nejúspěšnější byla semena druhů mokřadů a vlhkých luk. Asteraceae mají, jak již bylo výše uvedeno, charakteristické morfologické přizpůsobení, které ve vodním prostředí zvyšuje povrch semene a drží ho při hladině, někteří zástupci Daucaceae zvyšují povrch svých semen tvorbou různých výrůstků

a křídel (*Daucus carota*, *Angelica sylvestris*, aj.), což umožňuje úspěšné setrvání na vodní hladině. Proč byla úspěšná semena čeledi Lamiaceae nedokáží posoudit.

Nejvyšší dosažená doba, které v experimentu dosáhly druhy mokřadů a vlhkých luk, ukazuje na to, že tyto rostliny jsou svým způsobem, alespoň částečně přizpůsobeny prostředí, v němž žijí.

### 4.3 Anemochorie

Pro anemochorní šíření existuje v rostlinné říši celá řada morfologických přizpůsobení, která zvyšují pravděpodobnost toho, že semeno se úspěšně rozšíří na další stanoviště. Anemochorní způsob šíření je běžný v mnoha rostlinných čeledích, jejichž zástupci vytváří buď semena s křídélkovitými nebo chmýrovitými strukturami. Ty první uvedené umožňují klouzavý pohyb nebo rotaci semene kolem své osy, druhé fungují na principu padáku (Andersen, 1993). Ať tak či onak obojí snižuje rychlost letu, což je výhodou pro jejich šíření. Vznik semen s křídly může souviset s vývojem velikosti semene tak, že křídla snižují vliv rostoucí velikosti na možnou vzdálenost rozšíření semene větrem (Telenius and Torstensson, 1989). Z dřívějších empirických studií je známa skutečnost, že konečná rychlost při dopadu lineárně stoupá s druhou mocninou plochy chmýru (Matlack, 1987). Také různé zobánkaté nebo háčkovité výrůstky na semenech významně snižují jejich rychlost při dopadu, a proto mají takováto semena vyšší rozšiřovací potenciál než semena hladká, bez povrchových struktur (Andersen, 1993).

Šíření větrem je častější u druhů, které jsou relativně vysoké s ohledem na stanoviště, na němž rostou (např. stromy v lesích, vysoké byliny v polích). Ačkoli semena nižší vegetace jsou také často šířena větrem, její relativně malý vzrůst často činí anemochorii méně výhodnou ve srovnání s jinými způsoby šíření (Willson, 1992).

V literatuře, která se věnuje šíření semen, se velmi často vyskytuje termín „seed shadow“. Je to prostorové rozmístění rozšiřovaných semen okolo místa původu, ať už jím je pouze jedna mateřská rostlina nebo celá skupina rostlin (Janzen, 1971). Lze ho popsat dvěma faktory: vztahem počtu semen nebo hustoty a vzdálenosti od zdroje (místa původu) a orientací vzhledem k místu původu. Má charakter leptokurické křivky (vysoký peak a dlouhá část asymptoticky se blížíci nule). Směrem ven od peaku počet semen exponenciálně klesá (Okubo and Levin, 1989). „Seed shadow“ je ovlivňován jednak podmínkami prostředí

(síla a směr větru, sociální chování zvířat působících jako rozšiřovač, směr a vydatnost dešťových srážek a relativní vlhkost) a jednak vlastnostmi rostliny danými částečně prostředím a částečně geneticky (velikost plodů, velikost semen, aj.) (Willson, 1992).

Je velmi obtížné odhadnout „seed shadow“ experimentálně, protože hodnoty funkce, které odpovídají vyšším hodnotám nezávisle proměnné, lze charakterizovat jako hodnoty s velmi nízkou pravděpodobností. Tento problém lze překonat použitím dobrých vysvětlujících modelů popisujících anemochorní proces (Jongejans and Schippers, 1999). Byly popsány dva typy modelů napodobující mechanismus „seed shadow“ (Andersen, 1991): model „proudu semen“, který analyticky popisuje hustotu semen v prostoru určeném souřadným systémem a model založený na pohybu jednoho individua, jenž simuluje let jednoho semene v čase a vytváří „seed shadow“ křivku kombinováním mnoha nasimulovaných dispersních vzdáleností. Nejdůležitější specifickou druhovou charakteristikou užívanou v anemochorních modelech je konečná rychlost. Ta je dána morfologií semen a jejich hmotností. Lze ji získat dvěma způsoby: „dropping“ nebo „floating“ metodou (Jongejans and Schippers, 1999).

První způsob spočívá v tom, že se semena pouští z určité výšky v prostředí nehybného vzduchu (Schulz, 1991). Druhá metoda je založena na užití vertikálního větrného tunelu, v němž se semena pohybují díky stanovenému vzdušnému proudění směrem vzhůru (Jongejans and Schippers, 1999). Výhodou druhé metody je fakt, že konečnou rychlost lze získat přímo, a to, že přístroj může být relativně malý. Nevýhodou je obtížné získání hladkého vzdušného proudu s malými turbulencemi. Konečná rychlost se považuje za nejdůležitější druhově specifický modelový parametr pro stanovení prostorového rozmístění semen způsobené větrem (Jongejans and Schippers, 1999).

Jongejans a Schippers ve své práci použili obě metody pro porovnání, ale já se zaměřím jen na metodu pouštění semen. Pro ni používali trubici o čtvercovém průřezu, umístěnou v prostoru schodiště, o výšce 15.83 m. Čas potřebný pro pád jednotlivého semena zaznamenávali elektronicky fotosenzorem umístěným na ploše, kde semena přistávala. Já jsem takové technické zařízení neměla, proto asi nebyla moje měření natolik přesná. Neměřila jsem tedy rychlost při dopadu ale průměrnou rychlost.

Andersen (1993) používal ve své práci pro měření rychlosti tubu z plexiskla a čas zaznamenával pomocí digitálních stopek. Se semeny manipuloval pomocí pinzety, stejně jako já, aby nepoškodil chmýr nebo jiné povrchové struktury.

Jako neúspěšnější v anemochorním šíření se ukázala v mé studii semena zástupců čeledi Asteraceae a Poaceae, při porovnání druhů v rámci stanovišť byly nejlepší ruderalní a segetální druhy, druhy mokřadů a vlhkých luk a zástupci travních ekosystémů.

Čeď Asteraceae je známá svými semeny, která mají výrazné pomocné struktury, usnadňující šíření pomocí větrných proudů, ale úspěšnost čeledi Poaceae nedokáži blíže objasnit.

Ruderalní a segetální druhy, díky své R- životní strategii, produkují velké množství semen na úkor jejich velikosti a kvality, a proto tato semena mohou být tak úspěšná. Relativně velkou schopnost potenciálního anemochorního šíření u druhů mokřadů a vlhkých luk lze vysvětlit tím, že vytváří semena, která se budou snadno šířit vodou a tudíž budou lehká a snadno se uchytí. Druhy travních ekosystémů, přizpůsobené asi nejlépe k anemochorii tvorbou drobných, snadno šířitelných semen, která se zároveň mohou i relativně úspěšně šířit prostřednictvím zvířat nebo člověka, mohou mít v tomto určitou výhodu.

#### 4.4 Vzájemná korelace mezi jednotlivými způsoby šíření

Způsoby šíření se velmi často silně odlišují uvnitř taxonomických jednotek a jednotlivé typy vznikají mnohokrát nezávisle na sobě. Zdá se, že některé morfologické přeměny jsou jednodušší než jiné, např. chmýr pro anemochorní šíření se může přeměnit na háček pro šíření epizoochorní (*Anemone, sensu lato*) nebo naopak. Ztráta křídla u semen r. *Pinus* přispívající k přechodu z anemochorního šíření na šíření prostřednictvím ptáků je rovněž doprovázena změnami ve struktuře šišky a velikosti semene (Willson, 1992).

Ze statistického zpracování jsem získala zajímavý výsledek, že všechny tři způsoby jsou mezi sebou do větší či menší míry pozitivně korelovány. Neprojevuje se zde žádný princip trade-off, princip rozdělení zdrojů, alespoň co se týká celého souboru druhů. Je možné, dokonce i velmi pravděpodobné, že kdybychom porovnávali pouze malý soubor druhů, např. vybrané z jedné taxonomické skupiny, došli bychom k jiným závěrům.

## 4.5 Vztah mezi hmotností semen a schopností šíření

Ačkoli existuje veliká variabilita ve velikosti semen mezi rostlinnými druhy, průměrná hmotnost v rámci jednoho druhu má tendenci být konstantní. Počet a velikost semen může být ovlivněn hustotou rostlinné populace v níž druh roste. Vysoká hustota porostu způsobuje spíše redukci počtu semen než že by měla vliv na jejich hmotnost. Tvar a hmotnost semen je významně ovlivněn typem prostředí, v němž daný druh žije (Silvertown, 1982).

Vzrůst a růstová forma rostliny mohou být korelovány s hmotností semen, která tak může ovlivňovat způsob šíření jak nepřímo (prostřednictvím růstové formy) tak i přímo (Willson, 1992).

Mezi úspěšností anemochorie a hmotností semen nebyla nalezena žádná regresní závislost. To mě trochu překvapilo, nicméně je nejspíš pravda, že velká semena, která jsou těžká, mají i větší povrch, který při letu zvyšuje tření se vzduchem a to pohyb semene částečně brzdí. Úspěšnost epizoochorního šíření je slabě negativně korelována s hmotností, tzn. malá semena se uchycují úspěšněji než velká, která jsou těžší a neudrží se pokud nemají specifické povrchové uspořádání. Mezi hydrochorním šířením a hmotností je trochu silnější negativní závislost, drobná a lehká semena plavou lépe než semena těžká.



## 5. Závěr

- a) Epizoochorně se nejlépe šířila semena druhů z čeledi Asteraceae a Brassicaceae, z biotopů to byly druhy mokřadů a vlhkých luk.
- b) Hydrochorně se nejlépe šířila semena druhů z čeledi Asteraceae, Lamiaceae a Daucaceae a opět druhy mokřadů a vlhkých luk.
- c) Anemochorii jsou nejlépe přizpůsobená semena druhů z čeledi Asteraceae a Poaceae a druhy ruderálních a segetálních společenstev.
- d) Všechny tři způsoby šíření jsou mezi sebou pozitivně korelovány. Epizoochorie a hydrochorie jsou negativně korelovány s hmotností semen.
- e) Nejvyšší potenciál k šíření mají druhy *Tussilago farfara*, *Epilobium adenocaulon*, *Conyza canadensis*, *Typha angustifolia*, *Gnaphalium sylvaticum*, a *Taraxacum* sp.
- f) Nepodařilo se mi prokázat preferenci druhů z určitého biotopu vůči některému z výše uvedených způsobů šíření.

## 6. Literatura

- Agnew, A.D.Q. and Flux, J.E.C. 1970. Plant dispersal by hares (*Lepus capensis* L.) in Kenya. *Ecology* 51: 735-37.
- Andersen, M.C. 1991. Mechanistic models for the seed shadows of wind-dispersed plants. *American Natur.* 137: 476-497.
- Andersen, M.C. 1993. Diaspore morphology and seed dispersal in several wind-dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany* 80(5): 487-492.
- Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997-1010.
- Bullock, S.H. and Primack, R.B. 1977. Comparative experimental study of seed dispersal on animals. *Ecology* 58: 682-686.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-84.
- Dostál, J. 1989. *Nová květena ČSSR (1.a 2.díl)*. Akademie. Praha.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*, pp 1-47. Biology Department. University of Southampton. Chapman and Hall. London.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. and Hunt, R. 1988. *Comparative Plant Ecology*. London Unwin Hyman.
- Harper, J.L., Lovell, P.H., Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-56.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters vs. seed size, number, toxicity, and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 2 : 465-492.
- Jongejans, E. and Schippers, P. 1999. Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos* 87: 362-372.
- Kiviniemi, K. 1996. A study of adhesive seed dispersal of three species under natural condition. *Acta Botanica Neerlandica* 45: (1) 73-83.

- Kiviniemi, K. and Telenius, A. 1998. Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography* 21: (2) 108-116.
- Lepš, J. 1996. *Biostatistika*. Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Mandák, B. and Pyšek P. 2001. Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology* 89: 159-165.
- Matlack, G.R. 1987. Diaspore size, shape, and fall behavior in winddispersed plant species. *American Journal of Botany* 74: 1150-1160.
- Nilsson, C. 1987. Distribution of stream- edge vegetation along a gradient of current velocity. *Journal of Ecology* 75: 513-522.
- Nilsson, C. and Grelsson, G. 1990. The effect of litter displacement on river bank vegetation. *Canad. Journal of Botany* 68: 735-741.
- Nilsson, C., Gardfjell, M. and Grelsson, G. 1991. Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. *Canad. Journal of Botany* 69: 2631-2633.
- Okubo, A. and Levin, S.A. 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology* 70: 329-338.
- Poinar, G.O., Jr and Columbus, J.T. 1992. Adhesive grass spikelet with mammalian hair in Dominican amber: First fossil evidence of epizoochory. *Experientia* 48: 906-8.
- Rosypal, S. 1992. *Fylogeneze, systém a biologie organismů*. p.203 Státní pedagogické nakladatelství. Praha.
- Rothmaler, W. 1995. *Exkursionsflora von Deutschland*. Atlasband. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. pp 92-95. Longman. London and New York.
- Schulz, B., Döring, J. and Gottsberger, G. 1991. Apparatus for measuring the fall velocity of anemochorous diaspores with results from two communities. *Oecologia* 86: 454-456.
- Telenius, A. and Torstensson, P. 1989. The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia* 80: 206-210.
- Ter Braak, C:J.F and Šmilauer, P. 1998. *Canoco for Windows*. Centre of Biometry, Wageningen.
- Thompson, K. and Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- Ungar, I.A. 1987. Population ecology of halophyte seeds. *Botanical Review* 53: 301-334.

van der Pijl, L. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Venable, D.L. and Lawlor, L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.

Williamson, G.B. and Costa, F. 2000. Dispersal of Amazonian trees: Hydrochory in *Pentaclethra maculosa*. *Biotropica* 32 : 548-552.

Willson, M.F. 1992. The Ecology of Seed Dispersal. In: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, edit. by M. Fenner. C.A.B International, Wallingford, Oxon, UK.

## 7. Přílohy:

1. Tabulka primárních dat
2. Fotografie semen vybraných druhů

Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dny)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Adonis vernalis</i>	Xerot	0	12	14	24,33	78,49	1,85	3,26	90,42	14,12
<i>Agrimonia officinalis</i>	Gras	0	86	96	1,00	3,23	1,96	3,45	67,34	42,8
<i>Agrimonia procera</i>	Gras	0	76	76	2,67	8,60	2,06	3,63	62,90	13,82
<i>Agropyron caninum</i>	LesKrov	6	50	52	8,67	27,96	2,06	3,63	67,59	4,57
<i>Agrostis tenuis</i>	Gras	52	62	100	30,00	96,77	23,62	41,60	209,71	0,03
<i>Achillea millefolium</i>	Gras	20	50	88	31,00	100,00	4,77	8,40	161,07	0,09
<i>Alcea rosea</i>	RudSeg	0	40	34	16,00	51,61	4,24	7,47	83,75	14,9
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	MokrVihl	40	40	90	31,00	100,00	2,16	3,80	160,47	0,27
<i>Alliaria petiolata</i>	LesKrov	0	2	26	10,67	34,41	8,54	15,04	58,78	2,25
<i>Allium oleraceum</i>	Xerot	0	6	78	14,67	47,31	2,34	4,12	79,43	1,9
<i>Alopecurus pratensis</i>	Gras	12	56	100	26,67	86,02	2,62	4,61	146,64	0,71
<i>Aurethum graveolens</i>	RudSeg	0	14	52	31,00	100,00	2,82	4,97	126,97	2,54
<i>Angelica sylvestris</i>	MokrVihl	10	16	24	31,00	100,00	4,73	8,33	125,00	1,49
<i>Anthriscus cerefolium</i>	LesKrov	10	58	98	24,33	78,49	2,78	4,90	138,72	1,33
<i>Anthriscus sylvestris</i>	LesKrov	0	38	34	8,67	27,96	2,23	3,93	55,88	5,18
<i>Arabis thaliana</i>	RudSeg	96	94	98	31,00	100,00	6,10	10,74	206,74	0,02
<i>Arabis hirsuta</i>	Xerot	90	86	96	20,67	66,67	5,22	9,19	166,53	0,09
<i>Arctium lappa</i>	RudSeg	2	70	6	15,00	48,39	1,83	3,22	77,61	8,77
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Xerot	14	34	86	23,33	75,27	3,48	6,13	126,06	0,06
<i>Arhenatherum elatius</i>	Gras	10	46	56	7,00	22,58	4,07	7,17	67,08	2,91
<i>Artemisia absinthium</i>	Xerot	78	86	100	29,33	94,62	4,81	8,47	191,09	0,1
<i>Artemisia arvensis</i>	Xerot	2	16	82	11,33	36,56	3,63	6,39	76,29	0,19
<i>Artemisia vulgaris</i>	RudSeg	16	24	94	25,67	82,80	2,95	5,20	132,66	0,12
<i>Aster amellus</i>	Xerot	14	94	96	31,00	100,00	5,52	9,72	177,72	0,57
<i>Aster sp.</i>	RudSeg	38	72	98	30,00	96,77	12,56	22,12	188,23	0,27
<i>Atriplex nitens</i>	RudSeg	0	18	42	14,33	46,24	3,90	6,87	73,11	4,45
<i>Ballota nigra</i>	RudSeg	0	4	66	18,67	60,22	2,62	4,61	88,16	0,63
<i>Barbarea vulgaris</i>	MokrVihl	90	90	100	29,33	94,62	4,89	8,61	196,57	0,03
<i>Bellis perennis</i>	Gras	22	18	72	7,00	22,58	4,28	7,54	67,45	0,09
<i>Betonica officinalis</i>	Gras	0	22	48	18,33	59,14	2,96	5,21	87,69	0,77

Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dny)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Bidens cernua</i>	MokrVihl	2	94	88	31,00	100,00	3,68	6,48	167,81	0,93
<i>Bidens frondosa</i>	MokrVihl	18	94	94	31,00	100,00	3,17	5,58	174,25	3,99
<i>Bidens radiata</i>	MokrVihl	18	82	90	31,00	100,00	4,48	7,89	171,22	0,7
<i>Bidens tripartita</i>	MokrVihl	0	80	72	31,00	100,00	3,40	5,99	156,65	2,04
<i>Brachypodium pinnatum</i>	LesKrov	2	28	28	7,00	22,58	3,72	6,55	48,47	2,85
<i>Brachypodium silvaticum</i>	LesKrov	12	80	98	12,00	38,71	3,05	5,37	107,41	0,62
<i>Bromus mollis</i>	Xerot	6	56	100	15,33	49,46	2,90	5,11	108,57	2,18
<i>Bromus tectorum</i>	Xerot	18	84	94	7,00	22,58	2,34	4,12	92,04	2,81
<i>Bypleurum falcatum</i>	LesKrov	0	18	56	24,00	77,42	2,32	4,09	106,17	1,18
<i>Calanagrostis epigeios</i>	RudSeg	100	100	100	31,00	100,00	2,53	4,46	204,46	0,02
<i>Calamintha clinopodium</i>	LesKrov	16	22	82	12,67	40,86	28,56	50,30	131,16	0,36
<i>Caltha palustris</i>	MokrVihl	6	14	74	16,67	53,76	2,59	4,56	89,66	0,99
<i>Campanula trachelium</i>	LesKrov	48	64	84	3,00	9,68	4,30	7,57	82,58	0,05
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	RudSeg	72	60	94	0,00	0,00	3,63	6,39	81,73	0,11
<i>Cardamine pratensis</i>	Gras	96	78	98	17,33	55,91	2,26	3,98	150,56	0,6
<i>Cardaninopsis arenosa</i>	Xerot	64	50	98	22,00	70,97	4,46	7,85	149,49	0,02
<i>Cardaria draba</i>	RudSeg	4	8	56	30,00	96,77	2,26	3,98	123,42	1,4
<i>Carduus acanthoides</i>	MokrVihl	0	2	38	28,33	91,40	5,73	10,09	114,82	2,57
<i>Centaura jacea</i>	Gras	0	12	82	26,67	86,02	2,23	3,93	121,28	2,06
<i>Cichorium intybus</i>	RudSeg	4	12	76	20,67	66,67	2,42	4,26	101,60	1,07
<i>Cirsium arvense</i>	RudSeg	70	66	78	27,33	88,17	27,89	49,12	208,62	2,78
<i>Clematis vitalba</i>	LesKrov	32	94	78	31,00	100,00	6,83	12,03	180,03	3,46
<i>Colchicum autumnale</i>	Gras	0	20	40	12,00	38,71	2,05	3,61	62,32	8,62
<i>Convolvulus arvensis</i>	RudSeg	0	0	14	11,33	36,56	45,76	80,59	121,82	14,1
<i>Conyza canadensis</i>	RudSeg	100	100	100	31,00	100,00	9,82	17,29	217,29	0,02
<i>Crepis capillaris</i>	Gras	16	90	100	29,33	94,62	1,94	3,42	166,71	0,21
<i>Gynoglossum officinale</i>	Xerot	54	100	96	7,33	23,66	4,31	7,59	114,58	23,1
<i>Dactylis glomerata</i>	Gras	16	84	68	31,00	100,00	3,70	6,52	162,52	0,74
<i>Daucus carota</i>	Gras	6	76	90	22,00	70,97	6,94	12,22	140,52	1,1
<i>Deschampsia caespitosa</i>	MokrVihl	74	72	90	31,00	100,00	3,00	5,28	183,95	0,31

Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dný)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Dianthus carthusianorum</i>	Xerot	0	4	64	10,67	34,41	3,13	5,51	62,59	0,43
<i>Dianthus deltoides</i>	Gras	26	32	90	6,00	19,35	4,14	7,29	75,98	0,16
<i>Digitalis grandiflora</i>	LesKrov	80	68	98	31,00	100,00	3,06	5,39	187,39	0,07
<i>Digitalis sanguinea</i>	RudSeg	8	40	96	13,33	43,01	2,28	4,02	95,03	0,48
<i>Dipsacus silvestris</i>	RudSeg	8	24	76	3,67	11,83	3,02	5,32	53,15	2,51
<i>Echinochloa crus-gali</i>	RudSeg	6	72	78	18,67	60,22	1,71	3,01	115,23	0,8
<i>Echinops sphaerocephalus</i>	RudSeg	0	20	42	12,00	38,71	2,84	5,00	64,38	15,97
<i>Elytrigia repens</i>	RudSeg	2	12	30	20,00	64,52	45,38	79,92	159,11	3,04
<i>Epilobium adenocaulon</i>	MokrVihl	74	94	98	31,00	100,00	27,44	48,33	236,99	0,04
<i>Epilobium hisutum</i>	MokrVihl	86	98	100	31,00	100,00	3,06	5,39	200,06	0,05
<i>Erodium cicutarium</i>	RudSeg	6	90	90	7,00	22,58	11,33	19,95	104,53	4,5
<i>Eupatorium cannabinum</i>	LesKrov	34	64	100	28,33	91,40	3,78	6,66	164,06	0,31
<i>Fallopia convolvulus</i>	RudSeg	0	24	36	28,67	92,47	4,62	8,14	120,61	1,28
<i>Festuca arrundinacea</i>	Gras	10	36	98	15,67	50,54	2,63	4,63	103,17	0,35
<i>Festuca gigantea</i>	LesKrov	0	50	86	13,67	44,09	4,25	7,49	96,90	3,12
<i>Festuca pratensis</i>	Gras	8	56	80	10,67	34,41	3,04	5,35	87,76	1,53
<i>Festuca rubra</i>	Gras	0	30	86	8,67	27,96	2,79	4,91	71,54	0,49
<i>Festuca sulcata</i>	Xerot	4	30	78	13,33	43,01	3,49	6,15	86,49	1,03
<i>Filipendula ulmaria</i>	MokrVihl	32	36	82	31,67	102,15	2,07	3,65	155,80	0,3
<i>Galeopsis tetrahit</i>	RudSeg	0	0	18	23,33	75,27	4,08	7,19	88,45	4,83
<i>Galinsoğa ciliata</i>	RudSeg	0	100	96	7,00	22,58	5,23	9,21	97,12	7,25
<i>Galinsoğa parviflora</i>	RudSeg	30	76	98	14,33	46,24	2,90	5,11	119,34	0,25
<i>Galium aparine</i>	RudSeg	28	60	100	23,33	75,27	2,42	4,26	142,20	0,29
<i>Galium boreale</i>	MokrVihl	0	86	90	7,00	22,58	2,08	3,66	84,91	0,55
<i>Galium glaucum</i>	Xerot	0	8	48	18,33	59,14	2,13	3,75	81,56	1,29
<i>Galium verum</i>	Gras	0	10	56	1,00	3,23	1,87	3,29	28,52	0,4
<i>Geranium pratense</i>	Gras	0	0	28	0,00	0,00	2,67	4,70	14,04	6,29
<i>Geum urbanum</i>	RudSeg	18	36	88	21,00	67,74	4,97	8,75	123,83	3,2
<i>Glyceria aquatica</i>	MokrVihl	10	26	56	25,00	80,65	31,45	55,39	166,70	1,04
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	RudSeg	100	100	100	31,00	100,00	9,05	15,94	215,94	0,03

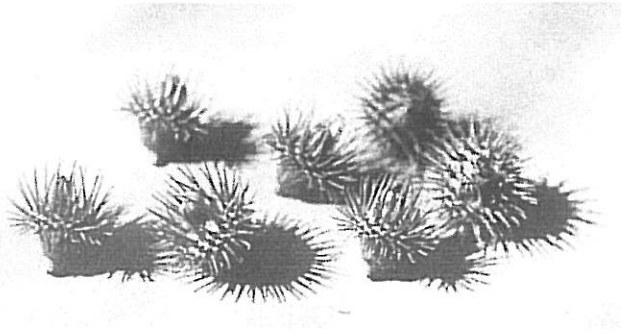


Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dny)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Hieracium umbellatum</i>	Gras	52	66	98	31,00	100,00	6,43	11,32	183,32	0,23
<i>Hordeum jubatum</i>	RudSeg	4	82	70	25,67	82,80	1,79	3,15	137,95	1,11
<i>Hordeum murinum</i>	RudSeg	0	9	62	13,33	43,01	3,54	6,23	72,91	8,43
<i>Hypericum perforatum</i>	Gras	22	30	92	31,00	100,00	3,83	6,75	154,75	0,11
<i>Chaenorthium minus</i>	RudSeg	12	46	100	27,00	87,10	2,33	4,10	143,87	0,07
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	Gras	0	18	12	1,33	4,30	2,18	3,84	18,14	8,92
<i>Chaerophyllum temulum</i>	Leskrov	0	6	20	6,00	19,35	2,40	4,23	32,25	3,2
<i>Chelidonium majus</i>	RudSeg	22	2	94	6,00	19,35	2,91	5,13	63,81	0,43
<i>Chenopodium album</i>	RudSeg	0	42	78	15,67	50,54	3,11	5,48	96,01	1,2
<i>Chenopodium botrys</i>	RudSeg	0	12	70	15,33	49,46	2,45	4,31	81,11	0,15
<i>Chenopodium hybridum</i>	RudSeg	2	2	84	21,67	69,89	3,31	5,83	105,06	1,37
<i>Chenopodium opulifolium</i>	RudSeg	0	42	82	14,67	47,31	2,78	4,90	93,54	0,62
<i>Chrysanthemum polyspermum</i>	RudSeg	6	6	82	18,33	59,14	4,26	7,50	97,98	0,38
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	Xerot	34	46	94	15,33	49,46	6,01	10,58	118,05	0,24
<i>Jasione montana</i>	Xerot	100	96	100	27,00	87,10	6,39	11,25	197,02	0,02
<i>Juncus articulatus</i>	MokrVihl	96	96	100	31,00	100,00	2,25	3,96	201,30	0,02
<i>Lamium album</i>	RudSeg	2	14	56	31,00	100,00	2,75	4,84	128,84	1,55
<i>Lapsana communis</i>	RudSeg	2	16	66	16,00	51,61	1,84	3,24	82,85	0,99
<i>Lathyrus pratense</i>	Gras	0	0	2	0,00	0,00	2,52	4,44	5,10	12,85
<i>Lavandula officinalis</i>	Xerot	0	2	42	31,00	100,00	6,51	11,47	126,13	0,72
<i>Leontodon autumnale</i>	Gras	10	92	98	7,00	22,58	8,39	14,78	104,02	0,7
<i>Leontodon hispidus</i>	Gras	24	94	100	28,33	91,40	3,13	5,51	169,58	0,85
<i>Lepidium ruderale</i>	RudSeg	38	14	78	0,00	0,00	4,14	7,29	50,62	0,64
<i>Lilium maritagon</i>	Leskrov	12	22	22	27,00	87,10	3,82	6,73	112,49	4,38
<i>Linaria genistifolia</i>	Xerot	40	36	98	16,00	51,61	4,09	7,20	116,82	0,09
<i>Linaria germanica</i>	Xerot	38	48	94	17,33	55,91	1,88	3,31	119,23	0,09
<i>Lithospermum arvense</i>	RudSeg	0	0	34	16,67	53,76	3,43	6,04	71,14	2,85
<i>Lolium perenne</i>	Gras	2	20	40	12,33	39,78	2,34	4,12	64,57	0,91
<i>Lotus corniculatus</i>	Gras	0	2	12	0,00	0,00	3,24	5,71	10,37	1,79
<i>Lycopus europaeus</i>	MokrVihl	38	46	94	31,00	100,00	3,44	6,06	165,39	1,67

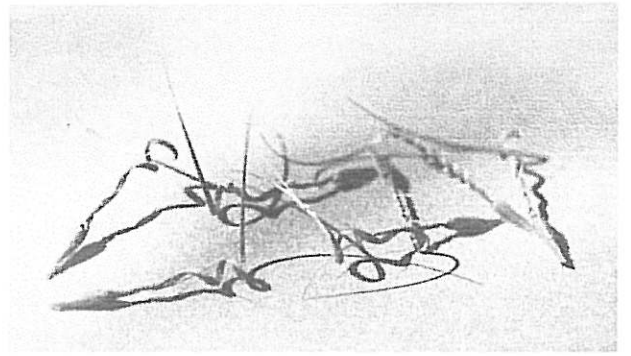
Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dny)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	Gras	38	54	98	14,00	45,16	3,06	5,39	113,88	0,11
<i>Lysimachia vulgaris</i>	MokrVihl	2	18	56	31,00	100,00	4,09	7,20	132,54	0,42
<i>Lythrum salicaria</i>	MokrVihl	78	48	98	31,00	100,00	2,55	4,49	179,16	0,05
<i>Malva moschata</i>	RudSeg	6	52	56	17,33	55,91	4,58	8,07	101,98	2,66
<i>Matricaria chamomilla</i>	RudSeg	80	68	100	17,33	55,91	2,46	4,33	142,91	0,03
<i>Medicago lupulina</i>	RudSeg	2	38	66	5,67	18,28	2,82	4,97	58,58	2,01
<i>Medicago minima</i>	Xerot	10	96	94	30,00	96,77	2,29	4,03	167,47	3,14
<i>Melandrium album</i>	Gras	0	0	62	11,33	36,56	2,29	4,03	61,26	0,63
<i>Melica transylvanica</i>	Xerot	24	42	90	31,00	100,00	3,50	6,16	158,16	0,86
<i>Melilotus albus</i>	RudSeg	2	38	50	29,33	94,62	2,10	3,70	128,32	2,81
<i>Nolina coerulea</i>	MokrVihl	0	22	48	24,67	79,57	3,28	5,78	108,68	0,75
<i>Myosotis arvense</i>	RudSeg	14	12	70	31,00	100,00	2,82	4,97	136,97	0,58
<i>Myosotis sparsiflora</i>	Leskov	4	2	98	28,33	91,40	1,83	3,22	129,29	0,77
<i>Myrrhis odorata</i>	MokrVihl	0	26	8	6,67	21,51	7,29	12,84	45,68	32,6
<i>Odontites rubra</i>	RudSeg	32	30	44	12,00	38,71	3,26	5,74	79,78	0,32
<i>Oenothera biennis</i>	RudSeg	0	10	70	20,67	66,67	2,58	4,54	97,88	0,29
<i>Onobrychis viciaefolia</i>	RudSeg	0	36	42	31,00	100,00	1,78	3,13	129,13	10,75
<i>Onopordon acanthium</i>	RudSeg	0	0	28	4,67	15,05	2,26	3,98	28,37	12,18
<i>Petroselinum sativum</i>	RudSeg	0	8	48	7,00	22,58	9,93	17,49	58,74	2,8
<i>Phleum pratense</i>	Gras	66	98	98	6,00	19,35	10,00	17,61	124,30	0,45
<i>Phragmites australis</i>	MokrVihl	82	100	96	31,00	100,00	3,72	6,55	199,22	0,1
<i>Phyteuma nigrum</i>	Gras	70	46	100	26,00	83,87	2,17	3,82	159,69	0,1
<i>Pimpinella major</i>	Gras	0	24	82	27,00	87,10	2,19	3,86	126,29	1,72
<i>Pimpinella saxifraga</i>	Gras	0	14	6	23,33	75,27	2,77	4,88	86,81	1,2
<i>Plantago media</i>	Gras	6	16	94	5,00	16,13	3,69	6,50	61,29	0,38
<i>Poa annua</i>	RudSeg	0	52	98	12,67	40,86	4,88	8,59	99,45	0,26
<i>Poa palustris</i>	MokrVihl	40	64	98	22,00	70,97	15,49	27,28	165,58	0,09
<i>Poa pratensis</i>	Gras	60	78	96	10,00	32,26	18	31,70	141,96	0,25
<i>Polygonum persicaria</i>	RudSeg	0	22	80	17,33	55,91	2,96	5,21	95,13	2,12
<i>Potentilla erecta</i>	MokrVihl	18	26	96	31,00	100,00	3,70	6,52	153,18	0,58

Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dny)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Potentilla norvegica</i>	RudSeg	6	14	62	31,00	100,00	3,06	5,39	132,72	0,13
<i>Potentilla supina</i>	MokrVihl	50	50	100	27,00	87,10	2,48	4,37	158,13	0,04
<i>Primula veris</i>	Xerot	0	10	80	31,00	100,00	3,70	6,52	136,52	0,69
<i>Prunella vulgaris</i>	Gras	12	8	72	31,00	100,00	3,24	5,71	136,37	0,47
<i>Puccinellia distans</i>	RudSeg	10	34	94	24,67	79,57	4,58	8,07	133,64	0,26
<i>Pulsatilla grandis</i>	Xerot	6	84	88	15,67	50,54	2,68	4,72	114,59	3,37
<i>Ranunculus acris</i>	Gras	0	4	20	12,33	39,78	4,47	7,87	55,66	1,9
<i>Ranunculus sceleratus</i>	MokrVihl	26	46	88	20,00	64,52	2,44	4,30	122,15	0,16
<i>Reseda lutea</i>	RudSeg	2	4	48	31,00	100,00	2,99	5,27	123,27	0,67
<i>Reseda luteola</i>	RudSeg	2	8	80	31,00	100,00	3,64	6,41	136,41	0,22
<i>Rhinanthus minor</i>	Gras	0	26	36	31,00	100,00	4,38	7,71	128,38	2,84
<i>Rorippa palustris</i>	MokrVihl	98	90	100	31,00	100,00	3,29	5,79	201,79	0,07
<i>Rumex acetosa</i>	MokrVihl	0	14	24	31,00	100,00	2,77	4,88	117,55	0,74
<i>Rumex crispus</i>	RudSeg	0	10	26	31,00	100,00	3,89	6,85	118,85	6,08
<i>Rumex maritimus</i>	MokrVihl	4	58	84	31,00	100,00	3,06	5,39	154,06	0,77
<i>Rumex obtusifolius</i>	RudSeg	0	24	66	31,00	100,00	2,05	3,61	133,61	1,93
<i>Salvia pratensis</i>	Gras	0	2	42	3,33	10,75	3,08	5,42	30,84	2,27
<i>Sanguisorba officinalis</i>	Gras	0	20	62	31,00	100,00	2,31	4,07	131,40	1,34
<i>Saponaria officinalis</i>	RudSeg	2	0	64	21,33	68,82	6,07	10,69	101,51	1,82
<i>Saxifraga granulata</i>	Gras	84	88	100	31,00	100,00	3,42	6,02	196,69	0,02
<i>Scabiosa columbaria</i>	Xerot	16	100	90	24,33	78,49	3,00	5,28	152,44	1,32
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	Xerot	0	84	86	27,67	89,25	5,11	9,00	154,91	2,03
<i>Sedum telephium</i>	Xerot	68	76	98	31,00	100,00	3,79	6,67	187,34	0,03
<i>Selinum carvifolia</i>	Gras	0	14	58	16,67	53,76	2,74	4,83	82,59	0,7
<i>Senecio vulgaris</i>	RudSeg	44	100	100	26,00	83,87	14,28	25,15	190,35	0,25
<i>Seseli hippomarathum</i>	Xerot	2	38	62	20,67	66,67	2,57	4,53	105,19	1,27
<i>Seseli osseum</i>	Xerot	0	26	52	24,67	79,57	2,96	5,21	110,78	1,07
<i>Silene inflata</i>	LesKrov	0	4	50	14,33	46,24	2,32	4,09	68,32	1,46
<i>Solidago canadensis</i>	RudSeg	72	80	100	27,67	89,25	19,31	34,01	207,26	0,05
<i>Solidago virgaurea</i>	Gras	42	100	100	30,00	96,77	18,32	32,26	209,71	0,52

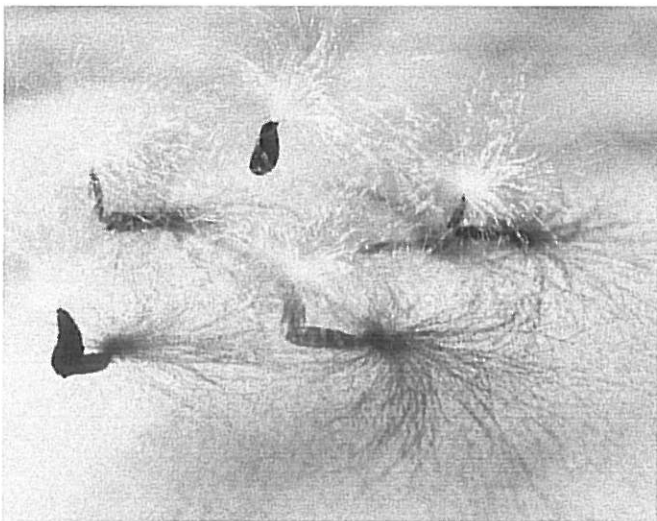
Druh	Biotop	epiz PAD (%)	epiz bav (%)	epiz koz (%)	hydro (dry)	hydro (%)	anemo (s)	anemo (%)	celkový potenciál	hmotnost (mg)
<i>Sonchus oleraceus</i>	RudSeg	40	100	98	22,67	73,12	9,25	16,29	168,74	0,27
<i>Spergularia rubra</i>	RudSeg	96	62	100	17,33	55,91	4,61	8,12	150,03	0,03
<i>Stachys sylvatica</i>	LesKrov	0	2	86	12,67	40,86	1,93	3,40	73,59	1,4
<i>Stellaria graminea</i>	Gras	8	12	68	1,00	3,23	3,01	5,30	37,86	0,11
<i>Stellaria media</i>	RudSeg	6	12	52	7,67	24,73	2,74	4,83	52,89	0,21
<i>Stipa joannis</i>	Xerot	0	56	96	20,67	66,67	5,27	9,28	126,61	35,59
<i>Succisa pratensis</i>	MokrVlhl	4	38	74	31,00	100,00	3,74	6,59	145,25	1,91
<i>Symphytum tuberosum</i>	LesKrov	0	8	68	8,00	25,81	2,36	4,16	55,30	3,2
<i>Tanacetum vulgare</i>	RudSeg	26	32	100	31,00	100,00	3,45	6,08	158,74	0,18
<i>Taraxacum sp.</i>	Gras	30	94	90	31,00	100,00	24,06	42,37	213,71	0,64
<i>Tencrium chamaedrys</i>	Xerot	0	0	64	12,67	40,86	2,31	4,07	66,26	1,65
<i>Thlaspi arvense</i>	RudSeg	0	10	60	31,00	100,00	2,27	4,00	127,33	0,72
<i>Thlaspi perfoliata</i>	Xerot	4	18	72	2,00	6,45	2,57	4,53	42,31	0,36
<i>Tortilis japonica</i>	LesKrov	2	70	96	30,00	96,77	2,37	4,17	156,95	1,77
<i>Tritolium arvense</i>	Xerot	12	76	84	31,00	100,00	3,85	6,78	164,11	0,82
<i>Tussilago farfara</i>	RudSeg	42	84	100	31,00	100,00	45,22	79,64	254,97	0,25
<i>Typha angustifolia</i>	MokrVlhl	28	100	100	29,33	94,62	25,9	45,61	216,24	0,01
<i>Urtica dioica</i>	RudSeg	34	58	86	31,00	100,00	4,51	7,94	167,28	0,19
<i>Verbascum austriacum</i>	Xerot	28	34	100	14,00	45,16	3,47	6,11	105,27	0,09
<i>Verbascum nigrum</i>	Xerot	28	46	98	17,33	55,91	3,89	6,85	120,10	0,1
<i>Verbascum thapsiforme</i>	Xerot	30	40	82	31,00	100,00	3,96	6,97	157,64	0,08
<i>Verbascum thapsus</i>	Xerot	30	32	88	13,33	43,01	3,82	6,73	99,74	0,03
<i>Vicia cracca</i>	MokrVlhl	0	0	8	0,00	0,00	1,79	3,15	5,82	14,29
<i>Vicia hirsuta</i>	RudSeg	0	2	34	0,00	0,00	1,98	3,49	15,49	6,42
<i>Vicia panonica</i>	Xerot	0	0	8	0,00	0,00	1,57	2,77	5,43	23,21
<i>Vicia sepium</i>	Gras	0	0	0	0,00	0,00	1,94	3,42	3,42	26
<i>Vicia tenuifolia</i>	Xerot	0	0	2	0,00	0,00	1,76	3,10	3,77	16,66
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	Xerot	20	52	92	14,67	47,31	11,19	19,71	121,69	9,21
<i>Viscaria viscosa</i>	Xerot	44	54	90	10,00	32,26	3,99	7,03	101,95	0,05



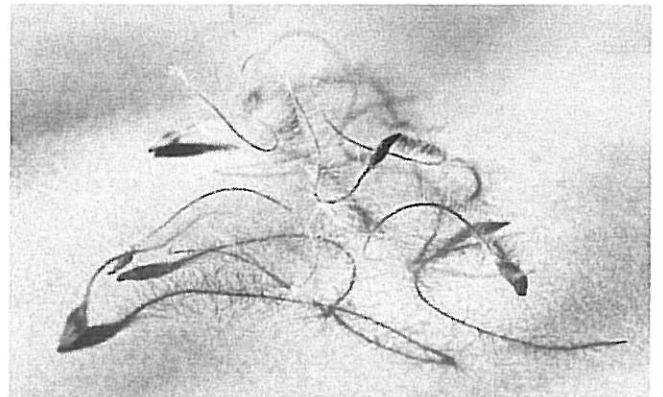
*Agrimonia officinalis*



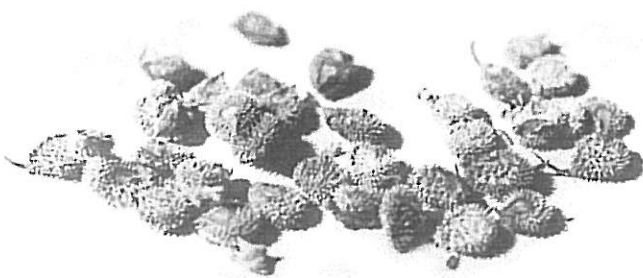
*Erodium cicutarium*



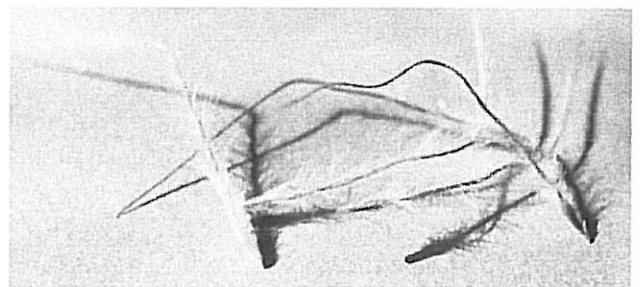
*Vincetoxicum hirsutaria*



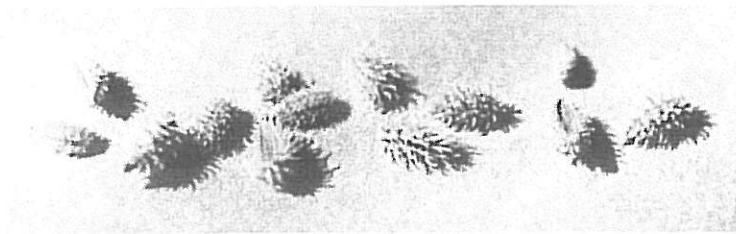
*Clematis vitalba*



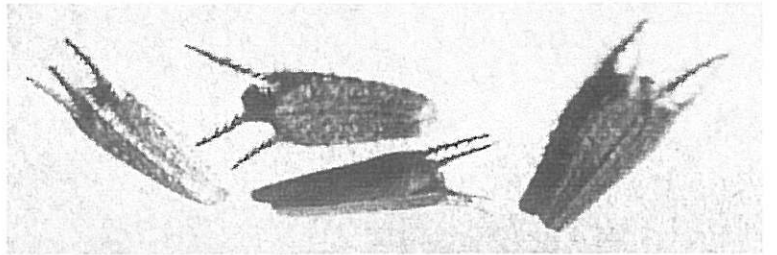
*Cynoglossum officinalis*



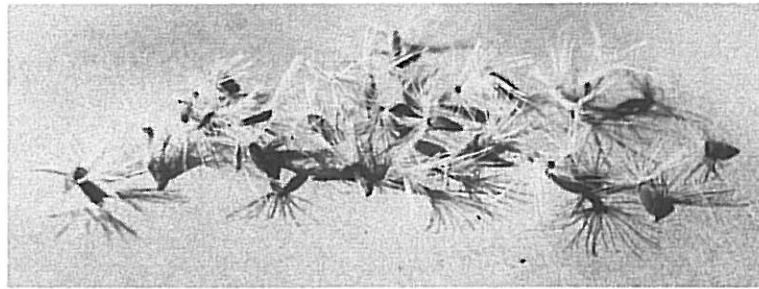
*Pulsatilla grandis*



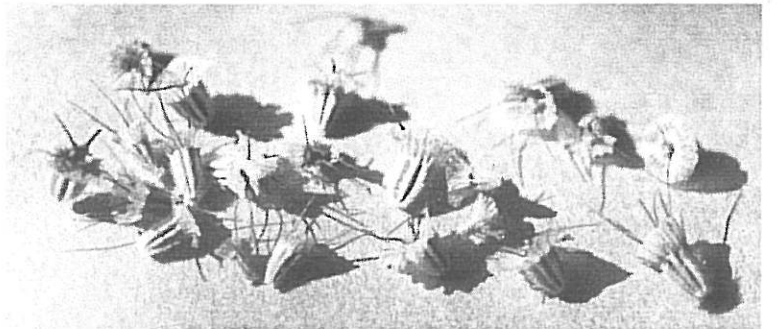
*Torilis japonica*



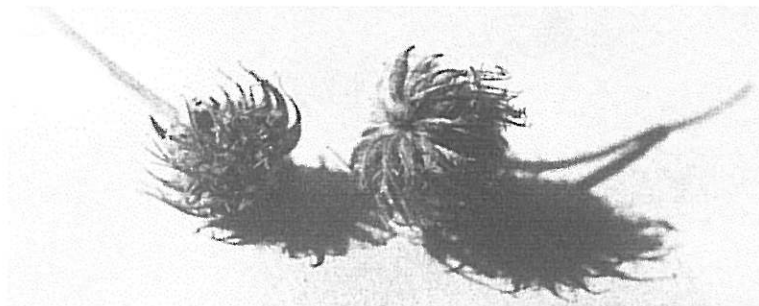
*Bidens frondosa*



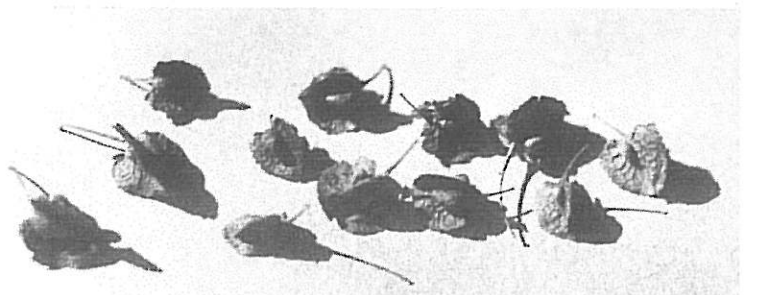
*Aster amellus*



*Scabiosa ochroleuca*



*Geum urbanum*



*Rumex crispus*