

→ J. Chaloupecká

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Magisterská diplomová práce

Porovnání biologie druhů komplexu *Myosotis palustris*



Autor: Eva Chaloupecká
Školitel: Prof. RNDr. Jan Lepš, CSc.

V Českých Budějovicích, 2003

Magisterská diplomová práce

Chaloupecká, E., 2003: Porovnání biologie druhů komplexu *Myosotis palustris*. [Comparative biology of *Myosotis palustris* group. Mgr. Thesis, in Czech.] – 65 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Biology of three species – *M. caespitosa*, *M. palustris* subsp. *laxiflora* and *M. nemorosa* – was studied in a field and in a growth chamber. Ecological requirements and phytosociological affinities of target species were compared in the field by means of phytosociological relevés. Response of target species to the time of planting (autumn or spring), moisture conditions and competition intensity from surrounding vegetation (gaps of two different size classes, normal vegetation and in tussocks of competitive graminoid) were investigated in an oligotrophic wet meadow in a field experiment. The effect of two grass competitors in different competitive levels on the growth of target species was studied in a pot experiment. Target species germinability and germination after three different chilling treatments applied in the course of seed storage were compared in a germination experiment.

Tato práce byla podporována granty FRVŠ 1284/2002 a GAČR 206/02/0953.

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



V Českých Budějovicích, 9. 1. 2003

Poděkování

Za velikou podporu a pomoc se statistikou, literaturou, i při tvoření písemné formy mé práce především děkuji svému školiteli Šuspovi. Za rady, kritiku a pomoc se statistikou, počítačovou a jazykovou úpravou dále děkuji i Simoně Polákové, Petru Kouteckému a Blance Cikánové. Za pomoc a společnost v terénu děkuji především Hance Urbanové, Vojtovi Lantovi, Simoně Polákové, Petru Kouteckému, mamince a Standovi. Za pomoc s rostlinami v klimaboxu děkuji Simoně Polákové a Petru Kouteckému. Děkuji za poskytnuté údaje z Národní fytoecnologické databáze Marušce Rafajové a za data z meteorologických stanice České Budějovice a Ledenice paní Starostové. Mému počítači děkuji, že vydržel. Na závěr velice děkuji za trpělivost a podporu své rodině, především mamince a tetě Mani.

OBSAH

1 ÚVOD	1
2 <i>Myosotis</i> série <i>Myosotis</i>	5
3 METODIKA	10
3.1 Fytocenologické snímkování.....	10
3.2 Terénní experiment na Ohrazení.....	10
3.2.1 Popis lokality.....	10
3.2.2 Uspořádání terénního experimentu.....	11
3.3 Květináčový kompetiční experiment	11
3.4 Vliv chillingu na klíčení.....	12
3.5 Statistické vyhodnocení dat.....	13
4 VÝSLEDKY	15
4.1 Fytocenologické snímkování.....	15
4.2 Terénní experiment	23
4.3 Květináčový kompetiční experiment	33
4.4 Vliv chillingu na klíčení.....	42
5 DISKUSE	47
5.1 Fytocenologické snímkování.....	47
5.2 Terénní experiment	50
5.3 Květináčový kompetiční experiment	54
5.4 Vliv chillingu na klíčení.....	56
6 ZÁVĚRY	59
7 LITERATURA	61

1 ÚVOD

Jaké jsou principy druhové koexistence? Odpovědi na tuto otázku by nás mohly přiblížit k pochopení, jak je možné, že se v rostlinných společenstvech vyskytuje vysoká druhová bohatost, a také by nám mohly pomoci toto druhové bohatství zachovat. Proto je to jeden z hlavních problémů, kterým se ekologie zabývá, a k jeho vysvětlení vzniklo mnoho různých teorií. Jedním ze způsobů, jak odpovědět na otázku, jak fungují v lučném společenstvu mezidruhové interakce, a co umožňuje koexistenci tak velkého množství druhů, jsou různé experimenty (Palmer 1994).

Výzkum zabývající se druhovou koexistencí v rostlinných společenstvech bývá zaměřen na vlivy různých faktorů či podmínek stanoviště, a to buď na složení celého společenstva či na zastoupení konkrétních druhů. Nakolik se však odlišují jednotlivé druhy rostlin ve svých požadavcích na podmínky prostředí? Vždyť všechny rostliny využívají stejné zdroje – vodu, CO₂, sluneční záření a podobné půdní živiny. Na problematiku koexistence druhů v rostlinných společenstvech tedy může dát odpovědět i zkoumání mezidruhové kompetice v těchto společenstvech. Toto téma je proto cílem mnoha ekologických studií (Goldberg & Barton 1992). Jedním z nejkoumanějších typů rostlinných společenstev jsou temperátní trávníky, kde počet druhů v některých z nich dosahuje i přes sto druhů na ploše jen několika m², a přes 60 druhů na 1 m². Jsou to poměrně rozmanité a dynamické systémy, jejichž udržení (včetně vysoké druhové bohatosti) je přímo závislé na lidských zásazích. Zkoumány jsou zde vlivy různých typů managementů, úrovní živin, zastoupení životních forem druhů, ale i vlivy přírodních faktorů, včetně jejich variability sezónní, mezi roky, i mezi jednotlivými lokalitami (Krahulec 1995).

Jsem přesvědčena, že nejen vzácným druhům je třeba věnovat pozornost, ale i těm obecnějším, které z přírody mizí společně se zmenšující se početností některých dříve běžných biotopů, které dnes člověk přímo ničí a nebo neudržuje, protože i tyto jsou součástí velké mozaiky rostlinných společenstev.

Obzvláště u blízkce příbuzných druhů je zajímavé, nakolik jsou jejich ekologické požadavky (niky) různé a nakolik se překrývají, (a jestli by tyto blízké druhy byly či nebyly schopny koexistence), proto je studium ekologie blízkce příbuzných druhů jedním z důležitých směrů výzkumu, který se zabývá diferenciací nik (Krahulec et al. 1999).

U příbuzných druhů je srovnávaná jejich taxonomie, fytoecologické vazby, ekologická diferenciacie podle různých faktorů prostředí, jako je vlhkost, pH půdy, živiny,... (např. všemi těmito aspekty se zabývá práce Wallossek (1999) u skupiny *Festuca varia*; mnoha faktory se zabývala i práce Harper & Chancellor (1959) o srovnávací biologii skupiny blízkce příbuzných druhů rodu *Rumex*, které navíc rostou pohromadě na stejných stanovištích). Mnohé práce se zaměřují na zkoumání regenerační niky blízkce příbuzných druhů (např. Petrů & Lepš (2000), kteří srovnávali populační dynamiku druhů *Pedicularis sylvatica* a *P. palustris*; Stöcklin (1999) zkoumal tradeoff v alokaci mezi klonální a sexuální reprodukcí u několika příbuzných druhů rodu *Epilobium*).

Z těchto srovnání pak můžeme vyvozovat, na jakém základě a typu diferenciacie v evoluci vznikaly jednotlivé druhy.

Ve své práci jsem se zaměřila na ekologické porovnání tří blízkce příbuzných druhů rodu *Myosotis* ze skupiny bahenních pomněnek (*Myosotis* série *Myosotis*, synonymem je *Myosotis* ser. *Palustres* M. POPOV). O porovnání některých jejich ekologických vlastností, které mají

souvislost s jejich konkurenceschopností, regenerační nikou a požadavky na charakter stanoviště, jsem se pokusila pomocí fytoecnologického snímkování v terénu, jednoho terénního vysazovacího experimentu, pomocí květináčového pokusu a pokusu s klíčením v řízených, a uměle stanovených podmínkách.

Při hledání lokalit a sbírání semen sledovaných druhů jsem pořizovala fytoecnologické snímky a zaznamenávala jsem i některé ekologické charakteristiky prostředí (hlavně vlhkostní podmínky, zastínění, orientaci). Chtěla jsem zjistit, zda lze pomocí fytoecnologických vazeb či ekologických charakteristik prostředí rozlišit jasnou niku pro sledované druhy pomněnek *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*.

Dále jsem si všímala i charakteru růstu rostlin z hlediska klonality, neboť tvorba výběžků, kořenování či vytrvalost rostlin jsou mimo jiné uváděny jako rozpoznávací znaky při určování rostlin do těchto druhů. Zajímalo mě, jestli se pomocí těchto klonálních charakteristik dají druhy jasně oddělit, nebo se tyto charakteristiky mezi druhy překrývají, a pokud některý z druhů vykazuje různé typy klonálního růstu, jestli by se tento typ dal vysvětlit v souvislosti s nějakou z charakteristik prostředí či v rámci fytoecnologických vazeb na určité rostlinné společenstvo.

Druh *M. nemorosa* je oblastech Jihočeska a Vysočiny, kde jsem fytoecnologické snímky pořizovala, poměrně hojný, naproti tomu druhy *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. caespitosa* jsou zde mnohem vzácnější. Pro vyhledávání lokalit jsem částečně použila i údaje z Národní fytoecnologické databáze, protože si však v této databázi nemohu být jistá přesným taxonomickým určováním v rámci skupiny *Myosotis palustris* agg., používám ve své práci pouze vlastní fytoecnologické snímky. Zčásti díky srpnovým záplavám na Jihočesku, a částečně protože fytoecnologické snímování není nejdůležitějším projektem mé diplomové práce, není těchto fytoecnologických snímků mnoho.

Při dalších experimentech jsem částečně vycházela ze zkušeností získaných při fytoecnologickém snímkování a sledování v terénu.

Manipulativní experimenty v terénu jsou jednou z nejdůležitějších metod v rostlinné ekologii, pomocí nichž se můžeme více dozvědět o mezidruhových interakcích. Hlavní manipulace, které se dají provádět, jsou následující: vysazení pokusného druhu do původního porostu, odstranění některého druhu ze společenstva, nebo odstranění okolní vegetace a sledování odezvy cílového druhu na toto odstranění kompetice (Aarsen & Epp 1990). Takzvané reciproké výsadby (transplant-replant experimenty) nám umožňují porovnat růst zkoumaných druhů jednak na domácím, jednak na nepůvodním stanovišti. Částečně tak můžeme pokusně ověřit podobnost druhů a možný překryv nik těchto druhů (např. transplant-replant experiment s blízce příbuznými druhy *Anthoxanthum odoratum* a *A. alpinum* (Flegerová & Krahulec 1999)).

Na pokusné lokalitě Ohrazení přirozeně roste jeden z mých sledovaných druhů – *Myosotis nemorosa*, proto jsem si tuto lokalitu vybrala pro svůj terénní experiment. Ve faktoriálním designu jsem do této louky vysadila rostlinky tří pokusných druhů: *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. Zaměřila jsem se na sledování několika hypotéz:

Zajímalo mě, nakolik ovlivní přežívání a růst rostlin doba vysazení, proto jsem polovinu rostlin vysadila na lokalitu již na podzim 2001 a polovinu až na jaře 2002. O druhu *M. nemorosa* je známo, že má během roku dvě výrazná maxima při klíčení semenáčů, a to právě jaro a podzim (vlatní terénní pozorování a Kotorová, ústní sdělení), proto mě především zajímalo, jsou-li schopné takto mladé rostliny, které se na podzim teprve uchyťí, přežít zimu, a pokud se jim podaří přežít, mají-li nějakou výhodu před jarními semenáčky.

Při terénním experimentu jsem se mimo jiné zaměřila i na sledování vlivu vlhkosti stanoviště na sledované druhy, neboť tato charakteristika byla velice významná při fytoecologickém snímkování. Přímou na louce jsem si tedy vybrala dva typy stanoviště. První se nacházelo ve vrchní části louky, kde byl zapojený luční porost na poměrně suché půdě. Druhé stanoviště v dolní části louky mělo naopak spíše podmáčený charakter s rozvolněnějším porostem, zvláště na podzim a na jaře. Zajímalo mě, jaké budou mít tyto různé vlhkostní podmínky stanoviště vliv na přežívání a růst jednotlivých druhů.

Ve své bakalářské práci jsem se zabývala v terénním experimentu na stejné lokalitě sledováním růstu *Myosotis nemorosa* v reakci na různý druh a intenzitu konkurence od okolního porostu. Zjistila jsem, že sledovaným rostlinám se nejlépe dařilo, když byla z jejich blízkosti konkurence odstraněna – a čím více, tím lépe. Chtěla jsem tedy porovnat reakci na různou intenzitu konkurence i mezi druhy *M. caespitosa* a *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. V terénním experimentu jsem si jako konkurenční druh vybrala jednu z dominant zastoupených na Ohrazení, druh *Molinia caerulea* z čeledi Poaceae, který tvoří kompaktní trsy, do nichž jsem sledované rostliny vysadila. Jako průměrná konkurence – kontrola – byl použit okolní porost a pro zásahy bez konkurence jsem vyplela místa v lučním porostu o velikostech 10 cm a 20 cm v průměru. Protože jsem nenašla žádný vhodný ekvivalent, který by v češtině stručně vyjadřoval, co je to gap (gap = díra v křoví, mezera v porostu), používám ve své práci pro tyto zásahy označení malý gap a velký gap z anglického originálu.

Původně jsem zamýšlela zopakovat celý experiment ještě na dvou lokalitách – s přirozeným výskytem druhů *M. caespitosa* a *M. palustris* ssp. *laxiflora*, ale pro nedostatek předpěstovaných rostlinek jsem dala přednost jen jedné lokalitě, ale s dostatečným počtem opakování. Jednou ze stěžejních otázek celého experimentu tedy bylo, zdali se zde druh *M. nemorosa*, který je na této lokalitě původní, projeví i jako nejschopnější, a bude lépe přežívat a růst oproti ostatním dvěma druhům.

V terénu mohou být dosažené výsledky ovlivněny mnoha neočekávanými či přírodními faktory (např. teplotami, srážkami, herbivory), které bohužel často nemůžeme nijak ovlivnit. Proto jsou neméně důležitými experimenty ve skleníkových podmínkách, kde můžeme tyto podmínky alespoň relativně přesně popsat, regulovat a v případě potřeby zopakovat, ačkoliv výsledky ze skleníkového experimentu nemohou nikdy odpovídat reálným podmínkám (Diamond 1986).

Pro porovnání konkurenceschopnosti mých tří sledovaných druhů jsem provedla kompetiční experiment v klimaboxu. Opět jsem použila faktoriální uspořádání pokusu. Jako konkurenční traviny jsem vybrala *Anthoxanthum odoratum* a *Holcus lanatus*, které dobře klíčí a rostou ve skleníkových podmínkách, a i v přírodě se mohou vyskytovat na společném stanovišti se sledovanými druhy bahenních pomněnek. Při samotném pokusu jsem kompetiční traviny vysadila do květináčů ve čtyřech hustotních kombinacích: kontrola (čili bez traviny), pět semenáčů traviny na polovině a dále na celé ploše květináče a deset semenáčů traviny na celé ploše květináče reprezentovalo největší konkurenci.

Zaměřila jsem se především na to, abych mohla porovnat, jestli se budou pokusné druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* lišit svým růstem za ideálních podmínek v klimaboxu od přirozých podmínek v terénu.

Dále mě zajímalo jak budou jednotlivé druhy za stejných podmínek reagovat svým růstem na různou intenzitu kompetice a zdali bude tato reakce druhů srovnatelná se zjištěnými výsledky z terénního experimentu na Ohrazení.

A konečně jsem chtěla porovnat i kompetiční tlak trav *Anthoxanthum odoratum* a *Holcus lanatus*, které mají podobnou růstovou formu. Podle jedné z důležitých rostlinně ekologických hypotéz je totiž možno brát stejné růstové formy rostlin jako ekvivalentní kompetitory (Goldberg & Werner 1983).

Pro koexistenci druhů v rostlinných společenstvech, obzvláště těch podobných, je velice důležitá i diferenciace regeneračních nik, ta se projevuje především různou fenologií či klíčením u těchto druhů (Grubb 1977).

Při dalším experimentu jsem se tedy zaměřila na porovnání klíčivosti sledovaných druhů za stejných laboratorních podmínek. Původně jsem chtěla nasbírat dostatečné množství semen od více populací jednotlivých druhů, abych pokryla i vnitrodruhovou variabilitu v klíčivosti. Sběr semen mi však částečně znemožnily srpnové záplavy, kvůli kterým bylo mnoho lokalit dlouhodobě zaplaveno, proto jsou ke klíčení použita semena pouze ze tří lokalit *M. nemorosa*, ze dvou lokalit *M. caespitosa* a ze dvou lokalit *M. palustris* ssp. *laxiflora*.

Chtěla jsem zjistit a porovnat i to, jaký vliv má na klíčení semen takzvaný chilling, kdy jsou semena před samotným klíčením po určitou dobu vystavena působení nízkých teplot (pro výraz chilling se dříve používalo v zahradnické praxi synonymum stratifikace, ale já jej nepovažuji za příliš přesný, navíc v současnosti se již nepoužívá, v dalším textu mé práce tedy budu používat výraz chilling). Chilling může u některých semen přerušit či naopak navodit semennou dormanci, nebo může způsobit zničení semen, což může ovlivnit jak dosaženou klíčivost, tak průběh klíčení (Probert 1992). Třetinu semen od každé populace jsem po určitou dobu na vlhkém filtračním papíru vystavila chillingu při teplotě 4 °C, třetinu chillingu při střídavé teplotě - 29 °C a 9,5 °C a poslední třetinu jsem za sucha uchovávala při pokojové teplotě 23 °C.

Při vlastním klíčení v klimaboxu mě následně nejvíce zajímalo, zda-li se bude průběh klíčení i konečná dosažená klíčivost lišit mezi druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*, jaký vliv budou mít na klíčení obě úrovně chillingu, a především jestli bude mít chilling u všech tří druhů na klíčení stejný vliv.

Cílem mé práce bylo tedy nalézt rozdíly ve fytoecologickém chování tří příbuzných druhů pomněnek, najít rozdíly v jejich ekologickém chování a v jejich reakci na podmínky prostředí, a pokusit se nalézt souvislosti mezi fytoecologickým preferencemi druhů a jejich ekologickými vlastnostmi.

2 *Myosotis* série *Myosotis*

Na světě existuje okolo 80 (100) druhů rodu *Myosotis*. Jedná se o byliny z čeledi *Boraginaceae*, z nichž se převážná většina vyskytuje v temperátní oblasti v Eurasii, ale i na jižní polokouli (bohaté zastoupení má tento rod hlavně v oblasti Nového Zélandu), několik zástupců rodu dále můžeme nalézt v horách tropické jižní Afriky, na Nové Guineji a v Austrálii. (Štěpánková 2000). Fylogeneticky pochází celý rod zřejmě ze severní polokoule (Winkworth et al. 2002).

Můj výzkum je zaměřený na ekologii skupiny „bahenních pomněnek“. Podle nejnovějšího taxonomického členění zpracovaného Jitkou Štěpánkovou pro Českou Republiku (Štěpánková 2000, Štěpánková 2002) se jedná se o komplex skupiny *Myosotis* ser. *Myosotis* (Syn.: *Myosotis* ser. *Palustres* M. POPOV, *M. palustris* agg.). Tato skupina se od ostatních druhů rodu *Myosotis* liší charakterem kališní trubky, která je roztroušeně chlupatá, pouze s rovnými přitisklými chlupy (nikoliv háčkovitými!) a kališní cípy dosahují nanejvýš poloviny délky celého kalicha.

Myosotis ser. *Myosotis* zahrnuje u nás následující čtyři druhy, první se dvěma poddruhy:

Myosotis palustris (L.) L. subsp. *palustris*

Myosotis palustris subsp. *laxiflora* (REICHENBACH) SCHÜBLER et MARTENS

Myosotis brevisetacea (SCHUSTER) HOLUB

Myosotis nemorosa BESSER

Myosotis caespitosa C. F. SCHULTZ – pomněnka trsnatá

Ve svých pokusech jsem se zabývala pouze těmito třemi taxony:

Myosotis palustris subsp. *laxiflora* (REICHENBACH) SCHÜBLER et MARTENS

Myosotis nemorosa BESSER

Myosotis caespitosa C. F. SCHULTZ – pomněnka trsnatá

Přesné určování v rámci skupiny *Myosotis* ser. *Myosotis* je leckdy obtížné. Je to způsobeno především následujícími skutečnostmi:

- Zástupci jsou si morfologicky velice podobní a jednotlivé taxony se proto nesnadno rozlišují. Určovací znaky jsou většinou obtížně zjistitelné, je jich málo, jsou variabilní.
- Hlavní určovací znaky se nalézají na kvetoucích rostlinách, na pohlavních orgánech či na spodních listech, které již bývají v druhé půlce sezóny odumřelé. Proto jsou sterilní rostliny většinou určovány pouze jako *Myosotis palustris* agg. či *M. nemorosa* sensu lato (což také může zahrnovat snad všechny druhy této série), a ne přesněji.
- Situaci navíc komplikuje i vysoká fenotypická vnitrodruhová variabilita a plasticita jak mezi, tak i v rámci populací.
- Také celé taxonomické členění rodu *Myosotis* v různých flórách je rozdílné a během času u něj došlo i k mnoha výrazným změnám z hlediska chápání jednotlivých taxonů (např. konkrétně *M. brevisetacea*, *M. pal.* ssp. *laxiflora* – viz podrobnosti v odstavcích věnovaných jednotlivým druhům) (Adler et. al. 1994; Dostál 1950; Dostál 1989; Grau & Merxmüller 1972; Hegi 1979; Holub 1966; Králik & Šípošová 1993; Rothmaler 1976; Schuster 1967; Štěpánková 2000).

Diakritické znaky, morfologické a taxonomické charakteristiky, které se používají při určování druhů ze skupiny *Myosotis* ser. *Myosotis*, jsou shrnuté v následující tabulce (vycházím především z pojetí Štěpánkové 2000):

Druh	<i>M. palustris</i> <i>ssp. palustris</i>	<i>M. palustris</i> <i>ssp. laxiflora</i>	<i>M.</i> <i>brevisetacea</i>	<i>M. nemorosa</i>	<i>M. caespitosa</i>
Vytrvalost	vytrvalé	vytrvalé	vytrvalé	vytrvalé	jednoleté až dvouleté
Životní forma	hemikryptofyty	hemikryptofyty	hemikryptofyty	hemikryptofyty	terofyty
Lodyhy	hranaté, hustě odstále chlupaté, většinou přímé, někdy kořenující při bázi	hranaté, lysé nebo přitiskle chlupaté, vystoupavé až poléhavé, kořenující	hranaté, vystoupavé, v dolní 1/5 často kořenující oblé	hranaté, přímé, nekořenující	oblé
Výška	0,3 – 1,2 m	0,3 – 1,2 m	0,3 – 1 m	0,2 – 0,7 m	0,2 – 0,9 m
Výběžky	většinou ano krátké nadzemní kořenující	většinou ano dlouhé nadzemní kořenující	většinou ano nadzemní kořenující	bez nadzemních výběžků	bez výběžků
Ochlupení listů	na obou stranách hustě chlupaté, v dolní ½ lodyhy chlupy na spodní straně směřují k vrcholu listu	na obou stranách lysé či přitiskle řídké chlupaté, v dolní ½ lodyhy chlupy na spodní straně směřují k vrcholu listu	na bázi lodyhy chlupy na spodní straně směřují k bázi listu, na zbytku lodyhy směřují k vrcholu listu, dolní listy > 5 cm dlouhé	v dolní ½ lodyhy chlupy na spodní straně směřují k bázi listu, v horní ½ lodyhy směřují k vrcholu listu, všechny listy < 5 cm dlouhé	
Listeny	bez listenů	bez listenů	bez listenů	bez listenů	alespoň někdy v dolní části vijanů
Kališní cípy	nanejvýš zdělí 1/3 K	nanejvýš zdělí 1/3 K	nanejvýš zdělí 1/3 K	nanejvýš zdělí 1/3 K	zdělí 1/2 K
Koruna	7,5 – 10 mm	7,5 – 10 mm	7,5 – 10 mm	4 – 8 mm	3,5 – 4,5 mm
Kvetení	V – IX	V – IX	V – IX	V – VIII	V – VII
Tvrdky	úzce vejčité až vejčité	úzce vejčité až vejčité	úzce vejčité až vejčité	úzce vejčité až vejčité	široce vejcovité
Pylová zrna	9 – 11 μm	9 – 11 μm	9 – 10 μm	6 – 7 μm	10 – 13 μm
Ploidie	hexaploidní 2n = 66	hexaploidní 2n = 66	hexaploidní 2n = 66	diploidní 2n = 22	oktoploidní 2n = 88

***Myosotis palustris* (L.) L. subsp. *palustris* – pomněnka bahenní pravá**

V minulosti byly pod označením *M. palustris* jeden čas shrnuty i všechny tři druhy *M. palustris* ser. *Palustres* z výjimkou *M. caespitosa* (Dostál 1950).

Nejběžnějšími staršími synonymy pro tento druh jsou: *M. palustris* (L.) L., *M. scorpioides* (L.) HILL., *M. scorpioides* var. *palustris* L., *M. radicans* OPIZ.

M. palustris subsp. *palustris* je hexaploidní taxon, $2n = 66$ (64). S jeho vyšší ploidii může souviset i schopnost klonálního šíření, neboť tvoří nadzemní výběžky a její lodyha může kořenovat.

M. palustris subsp. *palustris* roste na vlhkých loukách, bahnitých březích vod, v lužních lesích a mokřadních olšinách. Tento poddruh můžeme nalézt od nížin do pahorkatin, vzácně i v podhůří, většinou roztroušeně. Častěji se vyskytuje v termofytiku a mezofytiku z., sz. a v. Čech, na Moravě na Vidnavsku a Opavsku. (Dostál 1989, Štěpánková 2000, Štěpánková 2002). Jeho celkový areál má mírně subatlantský charakter.

Existují fyziologické studie na druhu *Myosotis palustris*, které se zabývaly zkoumáním vlivu délky zaplavování na obsah zásobních látek a intenzitu fermentace v kořenech tohoto mokřadního druhu ve srovnání se suchomilnějším druhem *Myosotis arvensis* (např. Albrecht & Biemelt 1998, Albrecht et al. 1997, Biemelt et al. 1996) a nebo zkoumající vliv podzemní vody na semennou banku (Bekker et al. 1998). Protože jde v tomto případě o práci fyziologickou a ne taxonomickou, nejsem si jista, nakolik byly rostliny *Myosotis* přesně určeny).

***Myosotis palustris* subsp. *laxiflora* (REICHENBACH) SCHÜBLER et MARTENS – pomněnka bahenní volnokvětá**

V mnohých květenách je či byl tento poddruh brán jako samostatný druh *M. laxiflora* REICHENBACH, což může mít své opodstatnění (např. Dostál 1989, Schuster 1967). Starším synonymem je např.: *M. scorpioides* var. *laxiflora* (REICHENBACH) STROH.

M. palustris subsp. *laxiflora* je hexaploidní. $2n = 66$ (64), také tvoří dlouhé nadzemní výběžky a její lodyha může kořenovat. Má tedy stejně silné, ne-li intenzivnější klonální schopnosti, než poddruh *M. palustris* subsp. *palustris*.

M. palustris subsp. *laxiflora* roste na vlhkých loukách, bahnitých březích vod, i v lužních lesích a mokřadních olšinách. Tento poddruh můžeme nalézt od nížin do podhůří, je poměrně hojný. Těžiště rozšíření tohoto poddruhu je v termofytiku a mezofytiku, vzácně jej můžeme nalézt i v oreofytiku (Dostál 1989, Štěpánková 2002). Celkový areál tohoto poddruhu je mírně subatlantský.

***Myosotis brevisetacea* (SCHUSTER) HOLUB – pomněnka štětinkatá**

V minulosti bylo několikrát přehodnoceno a měněno taxonomické pojetí tohoto taxonu z úrovně samostatného druhu *Myosotis brevisetacea* na úroveň poddruhu od *M. nemorosa* subsp. *brevisetacea* SCHUSTER, a naopak (Dostál 1989; Holub 1983; Králik & Šípošová 1993).

V novějším pojetí je tento taxon považován za samostatný druh, který je narozdíl od *M. nemorosa* hexaploidní. $2n = 66$ (64, 22) (Przywara 1983, Štěpánková 1993).

Předpokládá se možný hybridogenní původ vzniku *M. brevisetacea*. Rodičovskými taxony jsou asi *M. nemorosa* a *M. palustris* subsp. *laxiflora*, čemuž nasvědčuje i kombinace morfologických znaků těchto taxonů.

U druhu *Myosotis brevisetacea* není dodnes známo přesné rozšíření, protože nebývá (ať už díky taxonomickým změnám v minulosti, či podobě s *M. nemorosa*) rozlišován. O časté záměně s *M. nemorosa* svědčí i chybně určené herbářové položky (Štěpánková 2000)).

M. brevisetacea roste na lesních prameništích, na bahnitých březích potoků a ve stinných lesích od pahorkatin do podhůří, jeho rozšíření je však nedokonale známé. Výskyt je zřejmě soustředěn do termofytika a mezofytika, a to od kolinního do suprakolinního stupně, ale existuje velice málo údajů o rozšíření tohoto druhu (Dostál 1989, Štěpánková 2002). Celkový areál je nejspíš subatlantsko-euroasijský.

***Myosotis nemorosa* BESSER – pomněnka hajní**

Druh *Myosotis nemorosa* není v některých starších literárních pramenech rozlišován a je řazen pouze do skupiny *Myosotis palustris* agg. (Dostál 1950).

Významější synonyma pro *Myosotis nemorosa* jsou: *M. strigulosa* REICHENBACH, *M. palustris* L. var. *scabra* SIMONK., *M. scabra* SIMONK., *M. laxiflora* var. *scabra* (SIMONK.) SCHUSTER *M. laxiflora* var. *gracilis* SCHUSTER (Schuster 1964).

V rámci druhu *Myosotis nemorosa* byly v některých taxonomických pojetích rozlišovány dva poddruhy – *M. nemorosa* subsp. *nemorosa* a *M. nemorosa* subsp. *brevisetacea* (Dostál 1989; Králík & Šípošová 1993, viz text u *M. brevisetacea*).

Rostliny *M. nemorosa* jsou u nás výhradně diploidní ($2n = 22$). V Polsku a Holandsku se vzácně vyskytují i tetraploidní rostliny ($2n = 44$), které však nejsou od diploidních morfologicky odlišné (Holub et al. 1971; Przywara 1983; Štěpánková 1993).

Co se týče generativního rozmnožování, klíčivost u *Myosotis nemorosa* je poměrně dobrá jak v přírodních tak i ve skleníkových podmínkách (až 75%; Kotorová & Lepš 1999), což se mi u tohoto druhu potvrdilo již při předpěstování sazeniček pro pokusy do mé bakalářské práce – (Chaloupecká 2000).

Udaje o klonalitě druhu *M. nemorosa* se také dost liší, záleží na prameni, z kterého čerpáme informace. Často je *Myosotis nemorosa* označována za druh bez klonálního šíření (Klimeš & Klimešová 1999a,b). Lodyha však může tvořit krátké výběžky pod zemí, ojedinele mohou kořenovat na bázi (Dostál 1989; Králík & Šípošová 1993).

Ve své bakalářské práci jsem se zabývala klonálním chováním a investicemi do vegetativního a generativního rozmnožování u dvou druhů vlhkých luk – jedním z nich byl druh *Lychnis flos-cuculi*, druhým druh *M. nemorosa*. Pomocí víceletého terénního experimentu na lokalitě Ohrazení jsem zjistila, že druh *M. nemorosa* je schopný přetrvat na vhodném místě a vegetativně se šířit pomocí krátkých podzemních výběžků i déle než dvě sezóny (Chaloupecká 2000).

Druh *Myosotis nemorosa* roste na mokřích loukách, lesních prameništích, na bahnitých březích potoků vlhkých lesů. Vyskytuje se od pahorkatin přes podhůří do subalpinského stupně, nejčastější je v horském stupni nad 800 m.n.m., ale místy je poměrně hojný i v nižších polohách – pahorkatinách okolo 200 – 400 m n. m., v nížinách je však vzácný. Těžiště rozšíření tohoto druhu je v mezofytiku a oreofytiku, výskyt v termofytiku je pouze ojedinelý (Dostál 1989, Štěpánková 2002). Celkový areál tohoto druhu je mírně subatlantsko-eurasijský.

Nenalezla jsem žádné publikace o ekologickém výzkumu přímo na druhu *Myosotis nemorosa*.

Myosotis caespitosa C. F. SCHULTZ – pomněnka trsnatá

M. caespitosa bývala, a v některých taxonomických pojetích a flórách dosud je, řazena do samostatné série *Caespitosae* (např. Adler et.al. 1994), já se však přidržím nejnovějšího taxonomického zpracování rodu *Myosotis* v šestém dílu Květeny ČR (Štěpánková 2000), kde je tento druh řazen do ser. *Palustres*.

Staršími synonymy pro tento druh je např. *M. laxa* subsp. *caespitosa* (C.F.SCHULTZ) NORDH či *M. scorpioides* subsp. *caespitosa* (C.F.SCHULTZ) F. HERMANN.

Myosotis caespitosa je oktoploidní: $2n = 88$.

Tento druh je převážně jednoletý a netvoří klonální výběžky. Klíčivost u *M. caespitosa* je vysoká (Grime et al. 1981).

Myosotis caespitosa roste na vlhkých loukách, obnažených dnech letněných rybníků, na bahnatých březích vod a v prosvětlených lužních lesích. Vyskytuje se od nížin do podhůří, vzácně i v horském stupni, hojněji v rybníčních oblastech. Těžiště rozšíření tohoto druhu je v termofytikum a mezofytikum, v oreofytiku je jeho výskyt pouze ojedinělý, vázaný na vhodné biotopy, můžeme ji nalézt od nížin do podhorského stupně (Dostál 1989, Štěpánková 2002). Celkový areál tohoto poddruhu je boreálně-subatlantsko-eurasijský.

Práci, které se zabývají studiem některého z druhů z komplexu *Myosotis palustris* agg. není mnoho, mnohem větší pozornost je věnovaná plevelnému druhu *Myosotis arvensis* (např. Wilson & Lawson 1992). Existuje pouze několik moderních taxonomických studií komplexu *Myosotis ser. Palustres* (Przywara 1983, Štěpánková 1993), několik fyziologických studií na druhu *M. palustris* (např. Albrecht & Biemelt 1998, Albrecht et. al. 1997, Biemelt et. al. 1996; neboť jde v tomto případě o práci fyziologickou, nejsem si jista, nakolik byly rostliny *Myosotis* přesně určeny), vzácně lze nalézt práce, které zmiňují některý z druhů *Myosotis palustris* agg. v souvislosti se semennou bankou (Jensen 1998) či semenáčky (Špačková et. al. 1998). Neexistují žádné ekologické studie a vzájemné porovnání druhů mezi sebou v rámci komplexu *Myosotis palustris* agg.

3 METODIKA

3.1 Fytocenologické snímkování

Během sezón 2001 a 2002 jsem v oblasti Jihočeského kraje a Vysočiny udělala 48 fytocenologických snímků, kde byl přítomný některý ze tří sledovaných druhů pomněnek (*M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*). Snímkové lokality jsem v terénu vyhledávala náhodně, částečně jsem použila i údaje o lokalitách z brněnské národní fytocenologické databáze. U pokryvností jednotlivých druhů rostlin jsem použila Braun-Blanketovu škálu. U každého snímku jsem kromě pokryvností (jednotlivých druhů, celkové, E₀, E₁, E₂, E₃) a lokalizace zjišťovala tyto přírodní charakteristiky stanoviště:

- Expozice (-1 – pro S, SV a SZ; 0 – pro V, Z a rovinu; 1 – pro J, JV a JZ)
- Sklon (ve stupních)
- Nadmořská výška
- Pokryvnost vodní hladiny
- Vlhkost (1 – suchý substrát; 2 – vlhká louka; 3 – náplav na břehu, okolo louží; 4 – hodně podmáčený substrát či částečně ve vodě; 5 – litorál či rostoucí z vody)
- Zástin (1 – žádný, 2 – zástin z ¼, 3 – zástin z ½, 4 – zástin ze ¾, 5 – téměř absolutní zástin)

U rostlin sledovaných druhů *Myosotis* na příslušné lokalitě jsem si dále všimla následujících vegetativních charakteristik:

- Klonalita (vytváří klony či jednotlivé lodyhy)
- Vytváření výběžků lodyhy (nadzemní, podzemní či žádné)
- Kořenování lodyhy v úžlabí listů (ano či ne)

) jak se liší?

3.2 Terénní experiment na Ohrazení

3.2.1 Popis lokality

Lokalita s pokusnými plochami terénního experimentu se nachází přibližně 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic a asi 1,5 km severovýchodně od obce Ohrazení. Jedná se o mokrou oligotrofní druhově bohatou louku v poloze 510 m.n.m. s průměrnými ročními teplotami okolo 7-8°C a průměrnými ročními srážkami 600-650 mm. Půda vznikla na rulovém podkladu a je živinami chudá – dusíku je 6-8 g/kg váhy suché půdy, fosforu 400-500 mg/kg váhy suché půdy, podíl C/N je 16-20 (Kotorová & Lepš 1999). Luční společenstvo lze klasifikovat jako as. *Molinietum caeruleae* sv. *Molinion* s některými druhy indikujícími přechod ke sv. *Violion caninae* (Moravec et al. 1995). Dominantními druhy jsou zde trávy *Molinia caerulea* a *Nardus stricta*. V porostu se dále vyskytují luční druhy jako *Betonica officinalis*, *Angelica sylvestris*, *Lychnis flos-cuculi*, *Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Succisa pratensis*, *Scorzonera humilis*. Mezi vzácné druhy se na této lokalitě řadí *Gentiana pneumonanthe*, *Pedicularis sylvatica* či ohrožená *Dactylorhiza majalis*. V současné době je louka pravidelně dvakrát ročně kosena.

chytit!

3.2.2 Uspořádání terénního experimentu

Na podzim roku 2001 (15. 11.) jsem založila první polovinu terénního experimentu. Vytyčila jsem 6 bloků (čtverců 1,5 x 1,5 m) v sušší části louky a 6 bloků ve vlhké okrajové části louky, v obou případech s ohledem na stejnorodost terénu a homogenost porostu. Do každého bloku jsem vysadila čtyři předpěstované sazeničky od každého ze tří druhů pomněnek (*M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*) každý druh do následujících čtyř typů zásahu:

- VG – velký gap – z plochy 20×20 cm² jsem odstranila veškerý porost a zároveň jsem zarovnal výšku uvolněného místa do stejné úrovně s okolním terénem, aby zde nedocházelo k zadržování vody a tvorbě kaluží.
- MG – malý gap – ve čtverci jsem vyplela přirozené volnější místo o rozměrech 10×10 cm².
- M – trs *Molinia caerulea*.
- K – kontrola čili průměrný porost v bloku.

Na jaře roku 2002 (3. 4.) jsem opět vytyčila po šesti blocích – čtvercích v sušší i vlhké části louky a zopakovala jsem vysazení předpěstovaných sazeniček sledovaných druhů ve stejném uspořádání zásahů jako na podzim.

Vznikly tak dvě pokusné plochy po 12 čtvercích (mezi sebou se lišící především úrovní vlhkosti), uvnitř každé plochy pak byla polovina čtverců osázená už na podzim a polovina až na jaře.

U všech rostlin jsem při vysazování (na podzim i na jaře) změřila výšku a zjišťovala počet listů. Během sezóny 2002 jsem provedla celkem devět měření vysazených rostlin ve dnech 3. 4., 17. 4., 1. 5., 17. 5., 2. 6., 13. 6., 26. 6., 15. 7. a 24. 8. Zaznamenávala jsem přežívání rostlin tří sledovaných druhů a u přežívajících jsem zjišťovala tyto údaje:

- Celkový počet listů rostliny.
- Celkový průměr listové plochy rostliny či rostlin v zásahu (mm), což je velikost nejširšího průměru obrysu, uděláme-li z horního – „leteckého“ pohledu průmět rostlin(y) do plochy květináče. V dalším textu budu již tuto charakteristiku nazývat jen krátce – průměr rostliny.
- Výšku nadzemní části rostliny (mm).
- Počet květů (i po oschnutí korunních lístků)
- Celkový počet rostlin (výhonů). ?

↓
horizontální průměr

3.3 Květináčový kompetiční experiment

Tento a ještě následující pokus jsem dělala v tzv. „klimaboxu“. Tímto termínem označuji jednoduché růstové zařízení s kontrolovatelnou teplotou, a nastavitelnou délkou dne (užity žárovky Polylux XL F36W/830, GE Lightning intenzita světelného záření byla 95 μmol(photon).m⁻² s⁻¹ PhAR. 29!

Dne 16. 4. 2002 jsem založila květináčový pokus v klimaboxu, který měl za cíl porovnat konkurenční schopnosti tří sledovaných druhů pomněnek (*M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*). Jako kompetiční druhy jsem použila dvě traviny – *Anthoxanthum odoratum* a *Holcus lanatus*. Malé semenáčky trav jsem vysela do květináčů 8 x 8 x 10 cm ve čtyřech hustotních kombinacích v následujícím designu:

- C10 – do celé plochy květináče jsem vysadila deset semenáčků *Anthoxanthum* či *Holcus*.
- C5 – do celé plochy květináče jsem vysadila pět semenáčků *Anthoxanthum* či *Holcus*.

- P5 – do poloviny plochy květináče jsem vysadila pět semenáčků *Anthoxanthum* či *Holcus*.
- K – kontrola – bez semenáčků *Anthoxanthum* či *Holcus*.

Dne 25. 4. 2002, když už bylo jasné, že se semenáčky travin ujaly, jsem do připravených zásahů do každého květináče dosadila semenáček jednoho ze tří druhů pomněnek (*M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*) ve fázi dvou děložních lístků, přičemž pro každý druh pomněnky v kombinaci s druhem zásahu jsem použila šest opakování. 30. 4., když už bylo jasné, že se semenáčky pomněnek ujaly, jsem rostlinky poprvé změřila a toto měření jsem brala jako první výchozí měření. Sledované rostliny jsem pravidelně měřila v intervalech po sedmi dnech (k měření jsem používala digitální posuvné měřítko a milimetrové měřítko). Celkově trval experiment 6 týdnů.

Pokus probíhal za nastavení přibližně konstantní teploty 20 °C a při světelném režimu 14 h světlo a 10 h tma. Umístění květináčů jsem během pokusu pravidelně náhodně přemísťovala.

Zjišťovala jsem tyto údaje:

- Celkový počet listů rostliny.
- Celkový průměr listové plochy rostliny či rostlin v zásahu (mm).
- Výšku nadzemní části rostliny (mm).
- Počet květů (i po oschnutí korunních lístků, zjišťováno pouze při ukončení pokusu).
- Délku nejdelšího listu (mm) (pouze u dvou měření – konec třetího a šestého týdne).
- Šířku nejdelšího listu (mm) (pouze u dvou měření – konec třetího a šestého týdne).
- Celkový počet růžic či větvení z úžlabních listových pupenů (pouze u dvou měření – konec třetího a šestého týdne).

Kompetiční traviny *Anthoxanthum* a *Holcus* jsem při každém měření zastříhovala na max. výšku 10 cm, aby nepřesahovaly do okolních květináčů. Při posledním měření po šesti týdnech jsem sledované rostliny sklídila a vysušila v sušárně na vzorky (28 hodin při 83°C). Hmotnosti nadzemní i podzemní suché biomasy jednotlivých rostlin jsem zvažila s přesností na 0,01 g.

3.4 Vliv chillingu na klíčení

Během sezóny 2002 jsem na několika lokalitách nasbírala dostatečná množství zralých semen. Při samotném pokusu jsem použila semena ze tří populací *M. nemorosa* (lokality viz snímky č. 20, 37 a 45, viz příloha 1), ze dvou populací *M. palustris* ssp. *laxiflora* (snímky 28 a 46, viz příloha 1) a ze dvou populací *M. caespitosa* (snímky 15 a 41, viz příloha 1, přičemž u první populace jsem použila semena sebraná v roce 2001).

Semena od všech populací jsem před vlastním klíčením skladovala třemi různými způsoby. Třetinu semen jsem skladovala za sucha při poměrně konstantní pokojové teplotě (cca 23 °C) až do počátku vlastního klíčícího experimentu. Semena u ostatních dvou zásahů jsem vložila na navlhčený filtrační papír do Petriho misek již během takzvaného vlhkého chillingu, což znamená, že semena byla ve vlhkém stavu po určitou dobu vystavena nízkým teplotám. Třetina semen byla vystavena teplotě 4 °C po dobu 20 dnů před vlastním klíčením – zásah lehčí chilling. Třetina semen byla před vlastním klíčením po 36 dní vystavena nižší teplotě – 29 °C střídající se s teplotou 9,5 °C v intervalech 8 a 4 dny – zásah těžší chilling.

Samotné klíčení probíhalo při 20 °C při světelném režimu 14 h světlo a 10 h tma. Pro každou kombinaci druh–populace–způsob skladování jsem použila pět opakování po dvaceti semenech (v Petriho miskách). Počet vyklíčených semen jsem zjišťovala denně po dobu 50 dnů. Vyklíčená semena jsem z Petriho misek odstraňovala, aby nedocházelo k potlačení dalšího klíčení v případě, že by semenáčky do okolí po svém vyklíčení vylučovali nějaké inhibiční látky.

3.5 Statistické vyhodnocení dat

Data z terénního snímkování jsem vyhodnotila v programu Canoco for Windows 4.5, grafy jsem kreslila v programu CanoDraw 4 (Lepš & Šmilauer 2000). Používala jsem následně mnohorozměrné analýzy. Nepřímé analýzy PCA (*principal component analysis* čili analýzu hlavních komponent, což je lineární metoda) a DCA (*detrended correspondence analysis* čili trendu zbavená korespondenční analýza, což je metoda na principu váženého průměrování) umožňují soubor snímků seřadit podél ordinačních os na základě největší druhové podobnosti. Přímé mnohorozměrné metody RDA (*redundancy analysis* čili redundanční analýza, což je lineární metoda) a CCA (*canonical correspondence analysis* čili kanonická korespondenční analýza, což je metoda na principu váženého průměrování) umožňují v omezené (kanonické) ordinaci seřadit soubor snímků na základě největší podobnosti druhového složení podél kanonických os tak, aby zároveň tyto osy co nejlépe korelovaly s danými proměnnými prostředí. Proměnné prostředí mohou být jak kvalitativní tak kategoriální. Pomocí permutačního testu (*Monte Carlo test*) můžeme dále neparametricky testovat statistickou významnost daného modelu či prvních dvou os. Pomocí *Forward selection* dále můžeme sestavovat optimální model a testovat statistickou průkaznost jednotlivých proměnných do modelu zařazovaných.

Data z terénního a květináčového experimentu a z klíčení semen v klimaboxu jsem vyhodnotila v programu STATISTICA 6.0 (Anonymus 1999).

Pro vyhodnocení konečných rozdílů ve velikostech sledovaných charakteristik byl ve většině případech použit statistický test mnohocestná ANOVA, který porovnává variabilitu v hodnotách sledovaných charakteristik jednotlivých skupin. Pro porovnání změn v čase jsem použila model ANOVA pro opakované měření (*Repeated measurements*). Pokud je v *Repeated measurements* průkazný hlavní efekt (druh zásahu), znamená to, že se rostliny liší ve svých průměrech přes celou sezónu. Průkazná interakce s časem znamená, že se zásahy liší svou dynamikou. Jsou možné i interakce mezi jednotlivými faktory. Pro mnohonásobné porovnání (*Post hoc comparison*) v rámci jednotlivých zkoumaných faktorů (druh, zásah, travina) jsem použila Tukeyho test pro párové porovnání (Lepš 1996, Anonymus 1999).

Pro porovnání konečného stavu podílů kvetoucích a nekvetoucích, přeživších a nepřeživších rostlin či vyklíčených a nevyklíčených semen, jsem použila generalizované lineární modely (logit model pro binomické rozdělení, GLZ).

Pro zhodnocení rozdílů mezi přežíváním rostlin v terénním experimentu a mezi průběhem klíčení semen v klimaboxu jsem použila analýzu přežívání (*Survival analysis*), která srovnává poměry přeživajících ku uhynulým v jednotlivých sledovaných skupinách a porovnává především i proporcionální průběh přežívání (či vymírání) (Anonymus 1999).

Porovnáním výsledků ve všech pokusech jsem zjistila, že rozdíly mezi jednotlivými bloky (čtverci, Petriho miskami) byly malé a statisticky vysoce neprůkazné ($p > 0,20$), proto jsem neužila blok jako faktor v dalších analýzách, aby nebyla zbytečně snižována síla testu, při klíčení v klimaboxu jsem pak brala každé semeno jako jednotlivé pozorování.

Hodnoty testové statistiky jsem brala za průkazné, pokud bylo $p < 0,05$. Ve výsledných tabulkách jsou průkazné výsledky vyznačené pomocí symbolů *, počet * svědčí o velikosti hladiny významnosti p pro provedený test, což vypovídá o výšce průkaznosti výsledku: *, pokud byla hodnota $0,05 > p > 0,01$; ** $0,01 > p > 0,001$; *** $p < 0,001$; – pokud $p > 0,05$ a test tedy nevyšel průkazně (Anonymus 1984-1995).

Kde jsou v grafech vynášeny kolmé úsečky u jednotlivých hodnot (takzvané „error bars“), jedná se o 95% konfidenční interval pro danou hodnotu. Grafy „box and whiskers“ vynášejí

graficky rozsah 25% – 75% kvartilů, medián, a minima a maxima v hodnotách dat. Pokud jsem v obrázku s vysvětlující vícefaktorovou kategoriální proměnnou použila spojnice mezi hodnotami v grafu, nemyslím tím interpolaci těchto kategorií, ale jen způsob zobrazení pro lepší názornost grafů.

4 VÝSLEDKY

4.1 Fytocenologické snímkování

Seznam lokalit pořízených fytoocenologických snímků je součástí přílohy 1, zkratky druhů a vysvětlujících proměnných prostředí použitých ve výsledných ordinačních diagramech jsou součástí přílohy 2. Primární data s kompletními fytoocenologickými snímky a s hodnotami proměnných prostředí jsou součástí přílohy 6 (disketa se souborem v Excelu), v budoucnu budou dostupné v Národní fytoocenologické databázi.

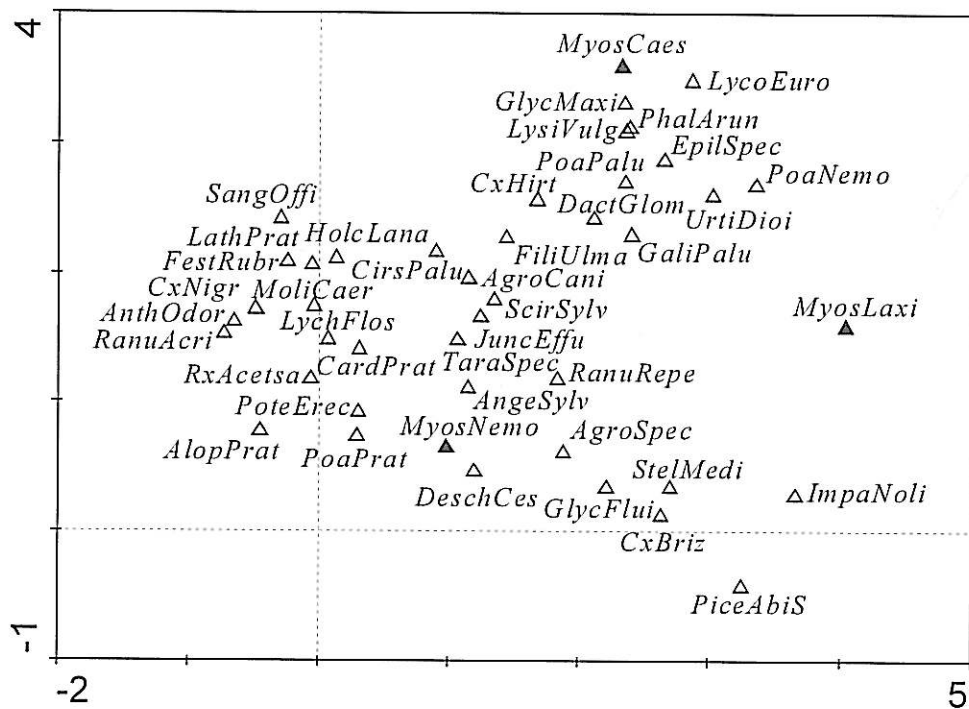
Celkový počet pořízených snímků je 48, druhů vyskytujících se v těchto snímcích je 345, samostatně jsou brána jednotlivá růstová stadia, např.: *Fraxinus excelsior* juvenilní, keř a strom. Některé rostliny (hlavně mladší) byly určeny pouze do rodu, např.: *Cirsium* species. Celkový vysoký počet druhů je způsobený hlavně tím, že sledované tři druhy *Myosotis* rostou hodně na místech, kde se stýkají a prolínají různé typy společenstev – takzvaných ekotonech. Jsou to okraje toků, rybníků, luk, cest a příkopů, často navíc s různou intenzitou zalesnění. Nejvíce snímků – 27 – bylo s druhem *M. nemorosa*, 12 snímků s *M. pal. ssp. laxiflora*, 8 snímků s *M. caespitosa* a 1 snímek společně se dvěma druhy: *M. caespitosa* a *M. nemorosa*.

Pro všechny následující mnohorozměrné analýzy jsem ve statistickém programu Canoco v metodách založených na modelu unimodální odpovědi jsem použila *Downweighting of rare species*, což znamená, že takzvaným vzácným druhům byl při analýzách snížen význam úměrně k jejich nízké frekvenci, ve srovnání s druhy s vyšší frekvencí. Druhová data jsem logaritmičtě transformovala $Y' = \log(A*Y+B)$; $A=B=1$. Dále bylo pro druhová data použito Hillovo škálování. Pokud jsem jako vysvětlované proměnné používala proměnné prostředí, tak jsem použila metody založené na modelu lineární odpovědi a provedla jsem centrování a standardizaci.

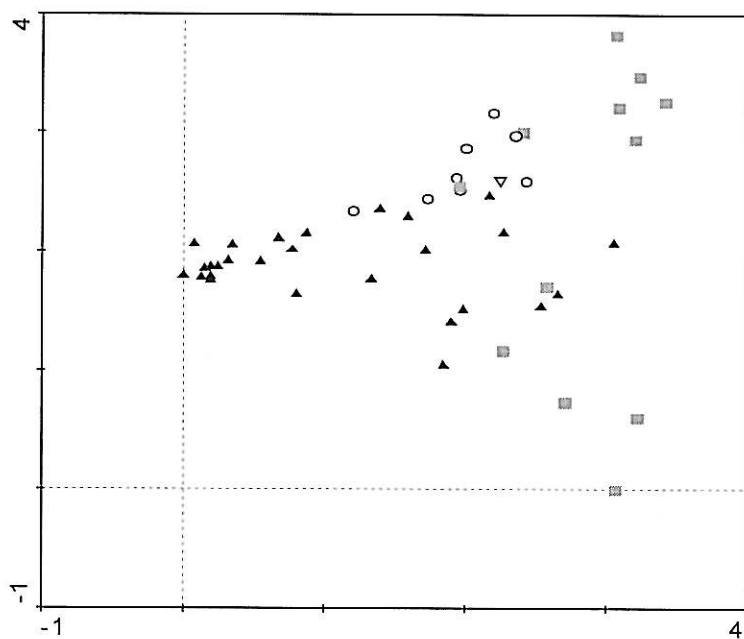
Z analýzy DCA fytoocenologických snímků jsem zjistila, že délka nejdelšího z gradientů ordinačních os je 3,422. Při následujících analýzách a tvorbě ordinačních diagramů jsem proto použila ordinační metody založené na modelu unimodální odpovědi, DCA a CCA (tab. 1). Vzájemné vztahy mezi druhy v pořízených fytoocenologických snímcích jsou patrné z obr. 1. Zobrazeno je zde pro větší přehlednost pouze 44 druhů, které nejvíce odpovídají danému modelu. I pomocí nepřímé analýzy (DCA1) se cílové druhy *Myosotis* od sebe dobře oddělily na základě fytoocenologických vazeb k jiným rostlinným druhům. *M. caespitosa* se vyskytuje hlavně společně s vlhkomilnými druhy, jako jsou např. *Glyceria maxima*, *Lycopus europaeus*, *Phalaris arundinacea* a *Lysimachia vulgaris*. Druh *M. nemorosa* se naopak nejčastěji vyskytuje s lučnými a travinnými druhy *Deschampsia caespitosa*, *Angelica sylvestris*, *Potentilla erecta* a druhy *Agrostis*. Naproti tomu výrazně společně s *M. pal ssp. laxiflora* se žádné druhy nevyskytují.

Tabulka 1: Přehled provedených metod mnohorozměrné analýzy a jejich výsledků. Jako vysvětlované proměnné byly použité fytoocenologické snímky a jejich druhové složení, jako vysvětlující proměnné byly použity proměnné prostředí: nadmořská výška, orientace, sklon, vlhkost, pokryvnost vodní hladiny, zástin.

Typ a číslo analýzy	Forward selection	% variability vysvětlené 1. osou	% variability vysvětlené 2. osou	% variability vysvětlené 3. osou	Celkové % variability vysvětlené modelem	Monte Carlo permutační test pro 1. kanonickou osu		Monte Carlo permutační test pro všechny osy	
						F	p	F	p
DCA1	-	9,4	5,7	3,8	29,1	-	-	-	-
DCA2	-	9,1	5,9	3,8	32,2	-	-	-	-
CCA1	ne	6,9	4,1	2,9	20,0	3,06	0,002	1,71	0,002
CCA2	ano	6,9	4,1	2,9	16,4	3,21	0,002	2,10	0,002



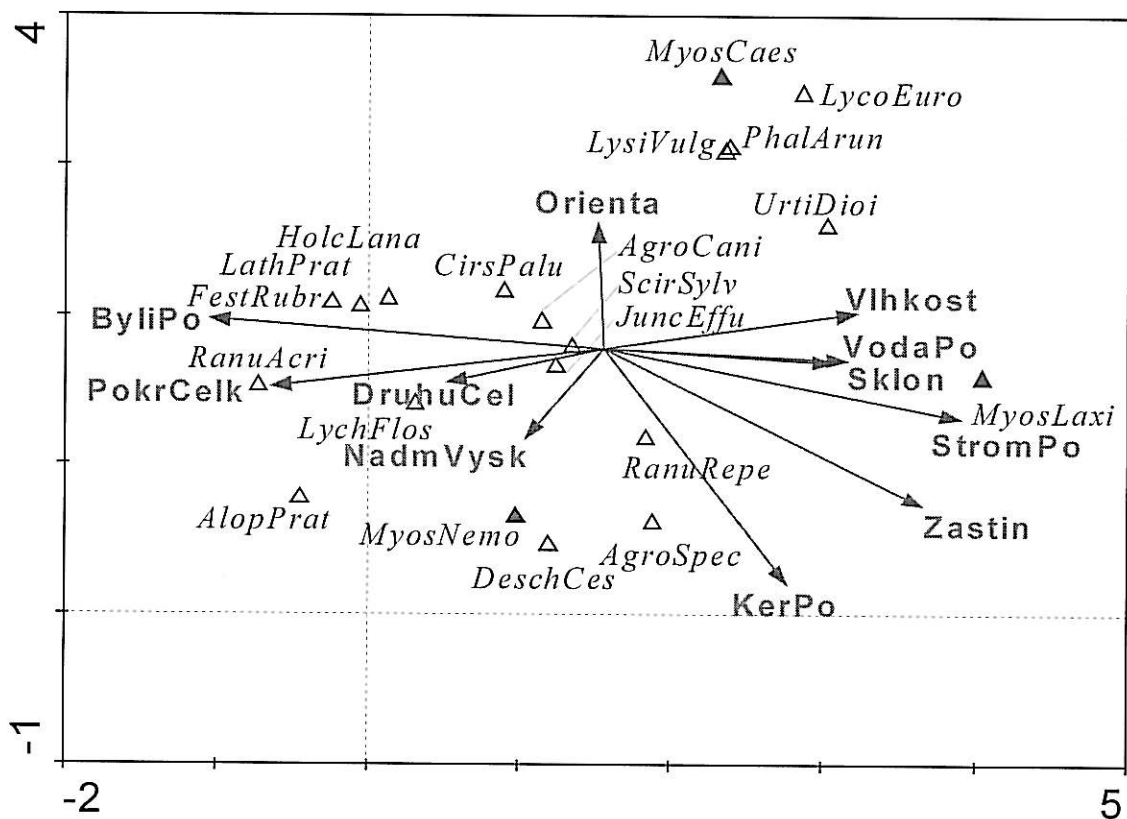
Obr. 1: DCA1 ordinační diagram pro 1. a 2. ordinační osu zobrazující vztahy mezi rostlinnými druhy ve fytoocenologických snímcích. Druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* jsou zvýrazněny plnými centroidy.



Obr. 2: DCA2 ordinační diagram pro 1. a 2. ordinační osu zobrazující vztahy mezi fytoocenologickými snímky. Fytoocenologické snímky jsou rozlišené symboly, obsahují-li následující druhy *Myosotis*: prázdné kolečko – *M. caespitosa*, šedý čtvereček – *M. palustris* ssp. *laxiflora*, černý trojúhelník – *M. nemorosa*, prázdný trojúhelník na špičce – *M. caespitosa* i *M. nemorosa*.

Pro další analýzu (DCA2) jsem všechny tři druhy *Myosotis* odstranila z druhových dat. Přesto se jednotlivé snímky na základě druhové podobnosti poměrně dobře rozlišily a seskupily podle toho, jaký z druhů *Myosotis* původně obsahovaly (obr. 2).

Dále jsem do grafu z analýzy DCA1 zobrazujícího vzájemné vztahy mezi jednotlivými druhy pasivně promítla zjišťované charakteristiky prostředí a některé další charakteristiky zaznamenávané u fytoecologického snímkování, jako pokryvnosti a počty druhů (obr. 3). Do blízkosti druhu *M. pal. ssp. laxiflora* směřuje nejvíce dodatečně promítnutých proměnných prostředí. To znamená, že tento druh pozitivně koreluje s rostoucí vlhkostí, pokryvností vodní hladiny, rostoucím sklonem, pokryvností stromového patra a zástinám. Negativně naopak koreluje s vyšším počtem druhů, s vyšší bylinnou a celkovou pokryvností. Druh *M. nemorosa* koreluje pozitivně s rostoucí nadmořskou výškou. Druh *M. caespitosa* je částečně negativně korelován s nadmořskou výškou.



Obr. 3: DCA1 ordinační diagram pro 1. a 2. ordinační osu zobrazující vztahy mezi rostlinnými druhy ve fytoecologických snímcích. Proměnné prostředí jsou do obrázku jen dodatečně promítnuty. Druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* jsou zvýrazněny plnými centroidy. Proměnné prostředí a jejich zkratky viz metodika a příloha 2.

Následně jsem provedla přímou ordinační analýzu CCA1, kde jsem jako vysvětlující proměnné prostředí použila těchto šest přírodních charakteristik prostředí: nadmořskou výšku, orientaci vzhledem ke světovým stranám, sklon, vlhkost stanoviště, pokryvnost vodní hladiny

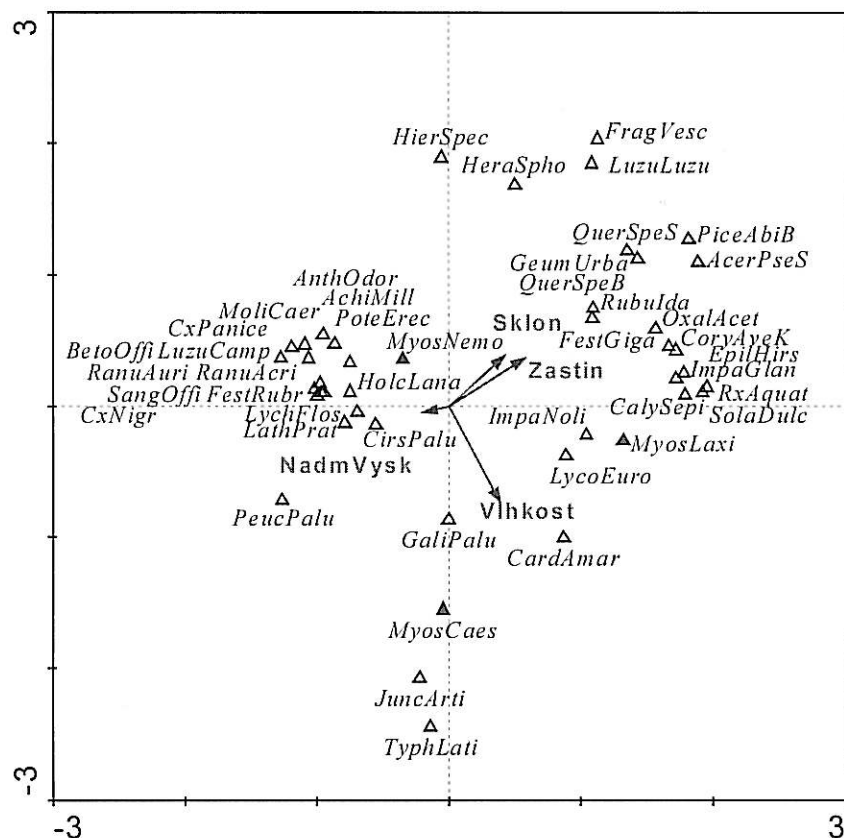
ve snímku, zástin. Dále jsem testovala význam jednotlivých proměnných pro vysvětlení variability v druhovém složení (průkaznost jednotlivých proměnných v analýze CCA) pomocí takzvaného postupného výběru (*forward selection*, tab. 2).

Tabulka 2: Přehled charakteristik prostředí a jejich zkratk používaných při přímé ordinační analýze CCA1 jako vysvětlující proměnné. Jsou uvedeny hodnoty testové statistiky dosažené při „*forward selection*“. Průkazné jsou charakteristiky s dosaženou hladinou významnosti testu $p < 0,05$.

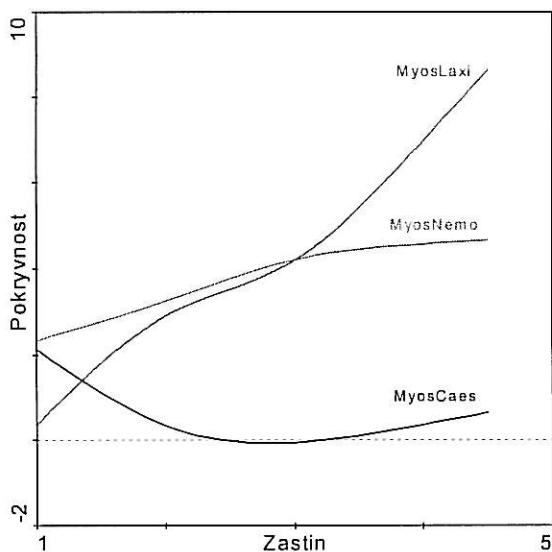
Proměnná prostředí	Název či zkratka proměnné prostředí	F	p
Zástin	Zastin	2,57	0,002
Vlhkost	Vlhkost	2,29	0,002
Sklon	Sklon	1,68	0,002
Nadmořská výšky	NadmVysk	1,63	0,004
Orientace	Orienta	0,99	0,510
Pokryvnost vodní hladiny	VodaPo	0,89	0,758

Provedla jsem další přímou ordinační analýzu CCA2, tentokrát jen se čtyřmi vybranými průkaznými charakteristikami prostředí, které jsem použila jako vysvětlující proměnné prostředí (tab. 1). Na základě této přímé analýzy jsem sestrojila ordinačního diagram pro 1. a 2. ordinační osu (obr. 4), z kterého lze vyčíst, že na nejvlhčích stanovištích, která jsou nejméně stíněná a plochá, má své optimum *M. caespitosa*, která zde roste společně s dalšími vlhkomilnými druhy jako *Typha latifolia*, *Juncus articulatus*, *Galium palustre* a *Cardamine amara*. Tento popis odpovídá rybničním okrajům, kde se také *M. caespitosa* nejvíce vyskytuje. Také pro *M. pal. ssp. laxiflora* je optimální značně vysoká vlhkost, spojená s vyšším zástinem a sklonem stanoviště. Vyskytuje se společně s druhy *Impatiens noli-tangere*, *Lycopus europaeus*, *Calystegia sepium*, *Solanum dulcamara*, *Rumex aquatilis* a *Impatiens glandulifera*. Toto druhové složení i kombinace stanovištních charakteristik jsou typické pro zalesněné říční břehy Vltavy a některých potoků. *M. nemorosa* má své optimum na méně vlhkých stanovištích ve srovnání s oběma ostatními druhy *Myosotis*, navíc se vyskytuje i ve vyšších nadmořských výškách (ačkoliv gradient této charakteristiky je méně výrazný). *M. nemorosa* nejčastěji roste pohromadě s dalšími druhy vlhkých luk (sv. *Molinion* a *Violion caninae*), jako jsou *Potentilla erecta*, *Holcus lanatus*, *Lychnis flos-cuculi*, *Cirsium palustre*, *Festuca rubra*, *Ranunculus acris*, *R. auricomus*, *Sanguisorba officinalis*, *Molinia caerulea*, *Carex panicea*, *Betonica officinalis*, ...

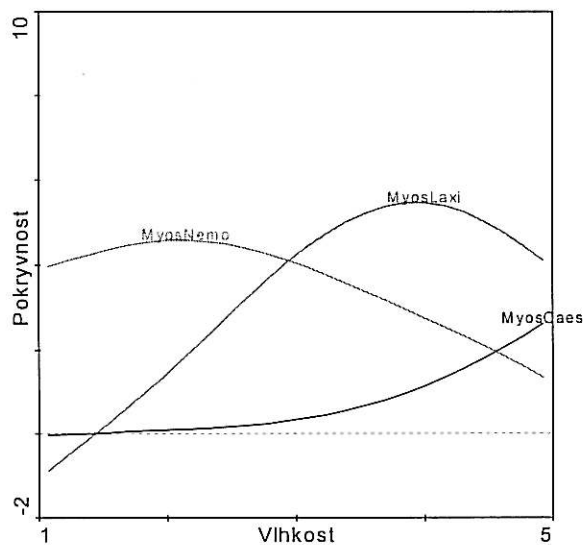
Průběh detailnější odezvy všech tří sledovaných druhů pouze se stoupajícím gradientem zastínění a dále vlhkosti (což, jak vyplynulo z této přímé analýzy, jsou nejvýznamnější charakteristiky prostředí ovlivňující výskyt těchto druhů) přesněji vyjadřují obrázky 5 a 6 (odezvové křivky druhů, „*attributes plots – species response curves*“). Druh *M. caespitosa* jednoznačně preferuje nejvyšší vlhkost prostředí (což v našem případě znamená, že roste i přímo z vodou mělce ale zcela zaplaveného bahnitého substrátu), a jeho optimální stanoviště je navíc bez zástinu. Pro druh *M. nemorosa* je nejvíce optimálním stanovištěm vlhká louka, směrem k suššímu i vlhčímu prostředí mírně klesá, ale i tady je zastoupení tohoto druhu poměrně vysoké. Výskyt *M. nemorosa* dále mírně vzrůstá se stoupajícím zastíněním stanoviště. *M. pal. ssp. laxiflora* se vůbec nevyskytuje na nejsušších substrátech, má vyšší vlhkostní optimum (což odpovídá značně podmáčenému stanovišti či částečnému zaplavení stanoviště). Výskyt *M. pal. ssp. laxiflora* navíc úměrně stoupá se vzrůstajícím zastíněním stanoviště.



Obr. 4: CCA ordinační diagram pro 1. a 2. ordinační osu zobrazující vztahy mezi rostlinnými druhy a hodnotami proměnných prostředí ve fytoocenologických snímcích. Vybrány jsou jen průkazné proměnné prostředí (*forward selection*, $p < 0,05$). Druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* jsou zvýrazněny plnými centroidy. Proměnné prostředí, druhy a jejich zkratky viz tab. 2 a příloha 2.



Obr. 5: Odezvové křivky druhů vyjadřující vztahy tří druhů *Myosotis* k intenzitě zástiny na stanovišti. Pokryvnost druhů je udána v procentech.



Obr. 6: Odezvové křivka druhů vyjadřující vztahy tří druhů *Myosotis* k intenzitě vlhkosti stanoviště. Pokryvnost druhů je udána v procentech.

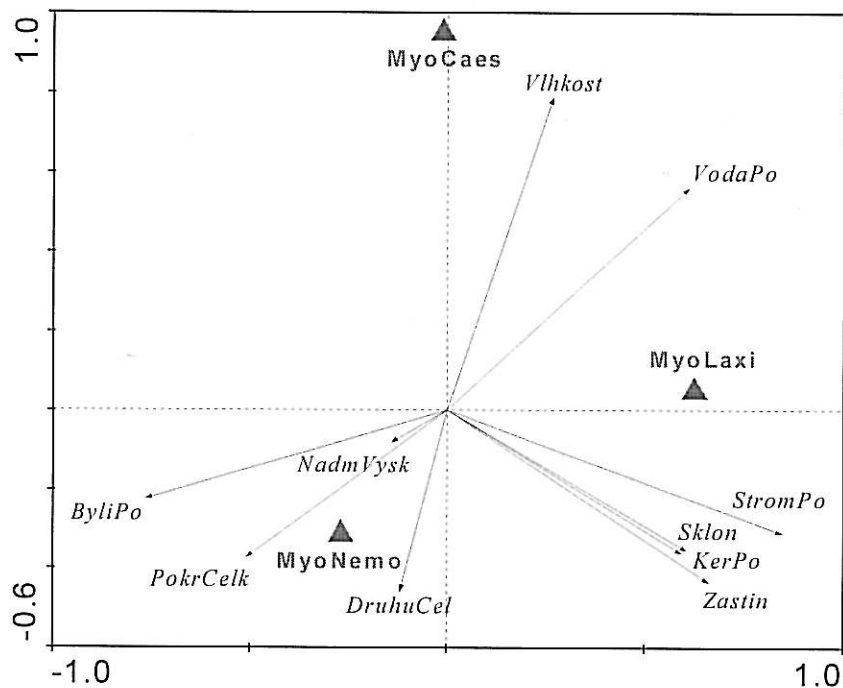
Abych zjistila, existují-li těsnější vztahy mezi některými charakteristikami prostředí zjišťovanými při fytoocenologickém snímkování a výskytem některého ze druhů *M. caespitosa*, *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa*, použila jsem tentokrát jako vysvětlované proměnné charakteristiky prostředí spolu s pokryvnostmi jednotlivých pater a počty druhů ve snímcích, jako vysvětlující nominální proměnné jsem použila přítomnosti jednotlivých druhů *Myosotis*. Vzhledem k charakteru vysvětlovaných dat (různé škály) jsem použila metody PCA a RDA (tab. 3).

Tabulka 3: Přehled provedených metod mnohorozměrných lineárních ordinačních analýz a jejich výsledků. Jako vysvětlované proměnné byly použité přírodních charakteristiky prostředí a pokryvnosti jednotlivých pater ve fytoocenologických snímcích, jako vysvětlující proměnné byly použity přítomnosti druhů *M. caespitosa*, *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa* ve snímcích.

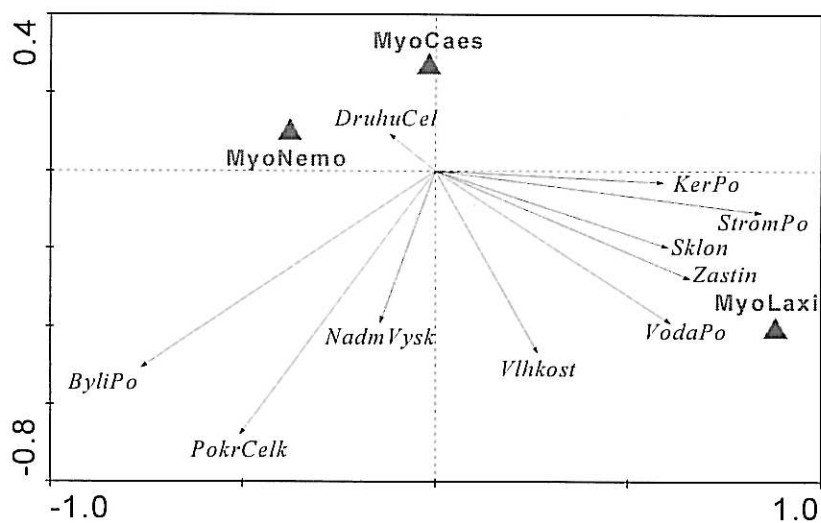
Typ a číslo analýzy	% variability vysvětlené 1. osou	% variability vysvětlené 2. osou	% variability vysvětlené 3. osou	Celkové % variability vysvětlené kanonickými osami	Monte Carlo permutační test pro 1. kanonickou osu		Monte Carlo permutační test pro všechny kanonické osy	
					F	p	F	p
PCA	32,0	18,9	13,8	19,8	-	-	-	-
RDA	12,8	7,1	24,8	19,8	6,59	0,002	5,57	0,002

Z lineárního ordinačního diagramu PCA pro 1. a 2. ordinační osu (obr. 7), vytvořeného pomocí příslušné PCA analýzy, vyplývá, že spolu vysoce korelují proměnné stromová a keřová pokryvnost, zástin a sklon. Kombinace prvních tří souvisí s lesními biotopy, a protože mnoho snímků bylo děláno v ekotonových společenstvech jako jsou právě svažující se zalesněné okraje řek, potoků, silnic či zalesněné hráze, pozitivně s nimi koreluje i proměnná sklon. Že spolu korelují celková vlhkost stanoviště a pokryvnost otevřené vodní hladiny ve snímku, je jen logické. Další skupinou pozitivně spolu korelujících proměnných jsou celkový počet druhů ve snímku, pokryvnost všech pater, bylinná pokryvnost, a nadmořská výška. Negativní jsou korelace mezi vodními poměry stanoviště a celkovým počtem druhů, pokryvnostmi bylinného a všech pater a nadmořskou výškou. Značnou část variability mezi proměnnými vysvětluje i 3. ordinační osa. V ordinačním diagramu PCA pro 1. a 3. ordinační osu (obr. 8) se blízko k sobě dostaly skupina proměnných spíše lesních biotopů a dvojice proměnných související s vyšším výskytem zastoupením vody, což je zřejmě způsobeno tím, že značný počet snímků byl pořizován na zalesněných a stíněných březích vod.

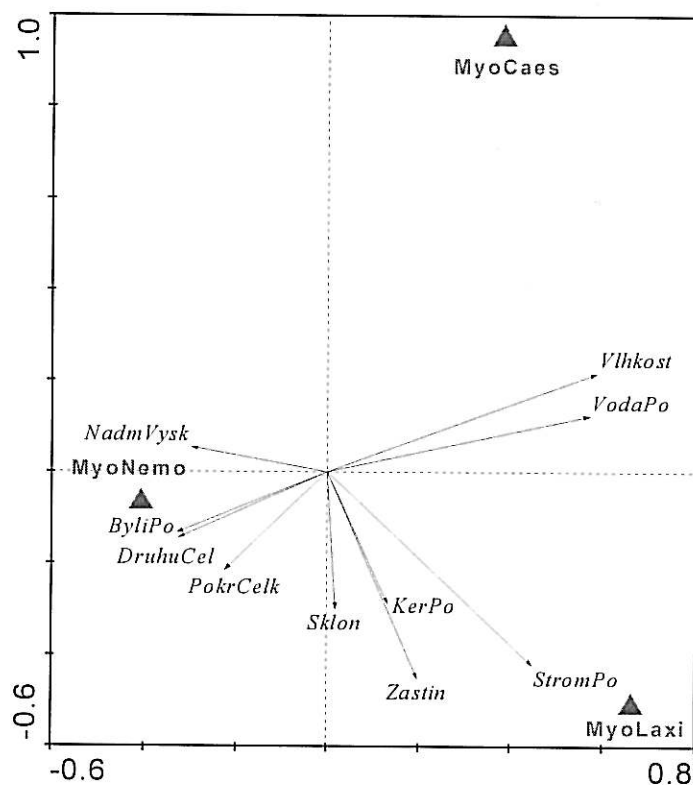
Z ordinačního diagramu RDA pro 1. a 2. ordinační osu (obr. 9), vytvořeného pomocí příslušné RDA analýzy, vyplývá, že výskyt druhu *M. nemorosa* pozitivně koreluje s vyšší nadmořskou výškou, vyšším celkovým počtem druhů a větší bylinnou i celkovou pokryvností. Tento druh naopak negativně koreluje s celkovou vlhkostí stanoviště. Narozdíl od *M. nemorosa* druhy *M. caespitosa* a *M. pal.ssp. laxiflora* s oběma vlhkostními charakteristikami stanoviště korelují velmi pozitivně, *M. pal.ssp. laxiflora* má však navíc velice pozitivní korelaci výskytu s charakteristikami lesních ekotonových společenstev – stromovou a keřovou pokryvností, zástínem a sklonem terénu, zatímco s touto skupinou charakteristik naopak výskyt druhu *M. caespitosa* koreluje spíše negativně. Oba druhy – *M. caespitosa* a *M. pal.ssp. laxiflora* – narozdíl od *M. nemorosa* negativně korelují s vyšší nadmořskou výškou a vyšším počtem druhů ve snímku.



Obr. 7: PCA ordinační diagram pro 1. a 2. ordinační osu zobrazující vzájemné vztahy mezi hodnotami přírodních charakteristik a pokryvností ve fytoecenologických snímcích. Centroidy označující výskyt sledovaných druhů *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* jsou pouze dodatečně promítnuty. Vysvětlované proměnné prostředí a jejich zkratky viz metodika a příloha 2.



Obr. 8: PCA ordinační diagram pro 1. a 3. ordinační osu zobrazující vzájemné vztahy mezi hodnotami přírodních charakteristik a pokryvností ve fytoecenologických snímcích. Centroidy označující výskyt sledovaných druhů *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* jsou pouze dodatečně promítnuty. Vysvětlované proměnné prostředí a jejich zkratky viz metodika a příloha 2.



Obr. 9: RDA ordinační diagram pro 1. a 2. ordinační osu zobrazující vztahy mezi hodnotami přírodních charakteristik a pokryvností ve fytoecologických snímcích, a výskytem sledovaných druhů *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. Vysvětlované proměnné prostředí a jejich zkratky viz. metodika a příloha 2.

Co se týče sledování klonálních charakteristik jednotlivých druhů *Myosotis*, tak lodyhy rostlin *M. caespitosa* na všech stanovištích byly neklonální, bez výběžků a nekořenovaly. Rostliny *M. pal.* ssp. *laxiflora* na téměř všech stanovištích vytvářely klony s nadzemními výběžky a všechny lodyhy kořenovaly. Rostliny *M. nemorosa* nikdy nekořenovaly a na jednom stanovišti pohromadě rostly často typy se samostatnými lodyhami i klony tvořící krátké podzemní výběžky s dalšími lodyhami (viz příloha 3: lodyhy *M. nemorosa* propojené klonálním podzemním výběžkem).

Z prozatímních zpracovaných výsledků z mých fytoecologických snímků vyplývá, že druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* se částečně liší svými fytoecologickými vazbami, ačkoliv se výskyt druhů může na některých stanovištích vzácně i překrývat. Ze sledovaných přírodních podmínek stanoviště měly pro sledované druhy průkazný význam následující přírodní charakteristiky: zastínění stanoviště a sklon (pozitivně korelují hlavně s výskytem *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* rostoucimi i na zalesněných lokalitách, naopak negativně korelují s *M. caespitosa* vyskytující se hlavně v otevřených okrajích rybníků), vlhkost (s ní pozitivně koreloval výskyt vlhkomilnějších druhů *M. caespitosa* a *M. palustris* ssp. *laxiflora*), a nadmořská výška (pozitivně korelující s výskytem *M. nemorosa*). Veškeré výsledky a závěry plynoucí z této části si pro nízký počet snímků prozatím netroufám zobecnit, ale moje terénní zkušenost ukazuje, že význam některých přírodních charakteristik bude platný i v dalších územích. (Pouze na studovaném území zřejmě platí vztah druh *M. pal.* ssp. *laxiflora* s nadmořskou výškou).

4.2 Terénní experiment

Velikosti růstových charakteristik (počet listů, výška) se na počátku experimentu při vysazení významně nelišily jak mezi druhy, tak mezi jednotlivými zásahy a bloky. V průběhu trvání experimentu uhynula větší část rostlin.

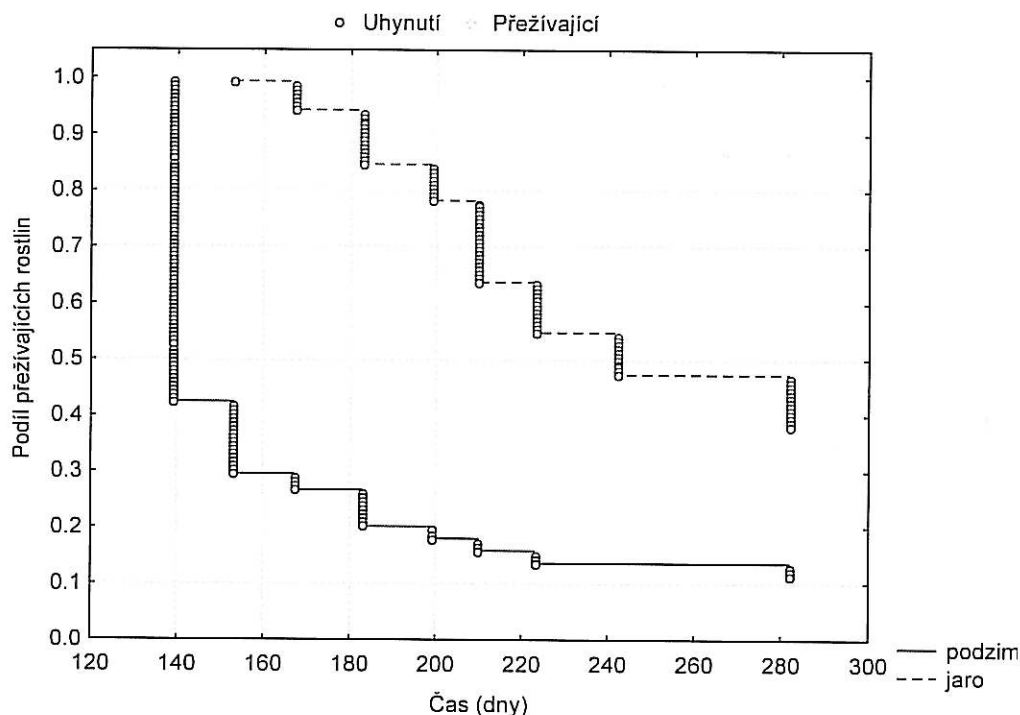
Celkové porovnání konečného stavu přeživších a nepřeživších rostlin v rámci jednotlivých druhů *Myosotis*, v závislosti na době vysazení, vlhkostních poměrů stanoviště a druhu konkurenčního zásahu jsem provedla pomocí generalizovaných lineárních modelů – GLZ. Z výsledků shrnutých v tabulce 4 vyplývá, že největší vliv na konečný poměr přeživších a nepřeživších rostlin měly vlhkostní poměry stanoviště a doba vysazení rostlin a zároveň byla průkazná i interakce mezi těmito dvěma faktory. Na konečný podíl přeživších rostlin měly vliv i zásahy s různou intenzitou kompetice, ačkoliv byl tento vliv ve srovnání s předchozími dvěma faktory nižší. Překvapivě nebyl zaznamenán rozdíl mezi celkovým podílem přeživších rostlin druhů *M. ceaspitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. Přežití druhů se však lišilo v různých úrovních kompetičních zásahů v závislosti na tom, jestli byly rostliny vysazeny na jaře či na podzim.

Tabulka 4: Dosažené hodnoty testových statistik a hladin významnosti pro vzájemné porovnání vlivů jednotlivých testovaných faktorů a jejich interakcí na přežívání rostlin *M. ceaspitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. GLZ, hodnoty testových statistik a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). (VYSAZENO značí dobu vysazení, tj. podzim/jaro, VLHKOST značí rozdíl mezi sušší a vlhčí plochou).

	Df	Log-Likelihood	Chi-square	p
VYSAZENO	1	-145.39	28.04	***
VLHKOST	1	-120.95	48.88	***
DRUH	2	-118.70	4.51	-
ZASAH	3	-113.93	9.54	*
VYSAZENO*VLHKOST	1	-109.78	8.30	**
VYSAZENO*DRUH	2	-109.08	1.39	-
VLHKOST*DRUH	2	-107.71	2.74	-
VYSAZENO*ZASAH	3	-106.43	2.57	-
VLHKOST*ZASAH	3	-103.15	6.56	-
DRUH*ZASAH	6	-101.49	3.32	-
VYSAZENO*VLHKOST*DRUH	2	-100.97	1.04	-
VYSAZENO*VLHKOST*ZASAH	2	-99.28	3.37	-
VYSAZENO*DRUH*ZASAH	3	-94.33	9.90	*
VLHKOST*DRUH*ZASAH	3	-91.36	5.96	-
VYSAZENO*VLHKOST*DRUH*ZASAH	1	-91.36	0.00	-

Rozdíl v průběhu přežívání mezi rostlinami vysazenými na podzim a na jaře je vysoce průkazný: $Z = 4,46$; $p < 0,001$. Velké ztráty u sledovaných rostlin vysazených na podzim 2001 (přežilo pouze 11,5% rostlin) byly zaznamenány především po uplynutí zimy. Vzájemné proporcionální vymírání a konečný podíl přeživších rostlin během sezóny 2002 je patrný z obrázku 10, přičemž pro rostliny vysazené na jaře je nutno ve skutečnosti brát 140-cátý den (na ose x) jako 1. den vysazení.

ma
překročil



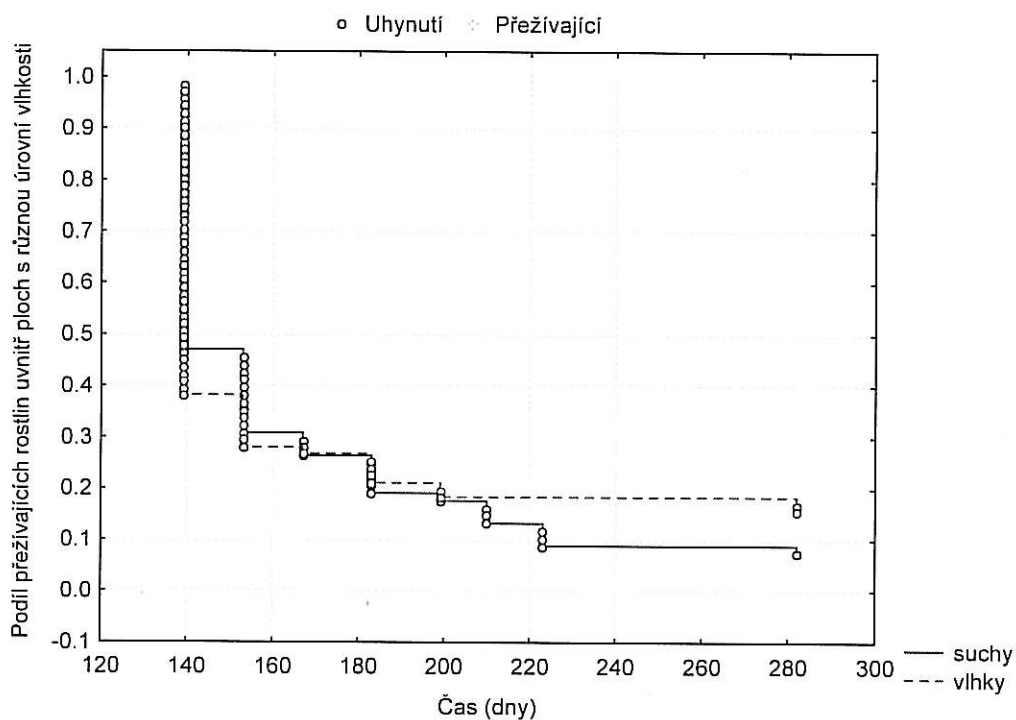
Obr. 10: Přežívání všech rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* v sezóně 2002 do 24. 8. v závislosti na době vysazení.

Také rozdíl v celkovém přežívání mezi rostlinami vysazenými do suché a vlhké části louky byl velice průkazný ($Z = -5,27$; $p < 0,001$), přičemž ve vlhké ploše přežilo nakonec dohromady 41,3 % a v suché ploše pouze 9,4 % sledovaných rostlin.

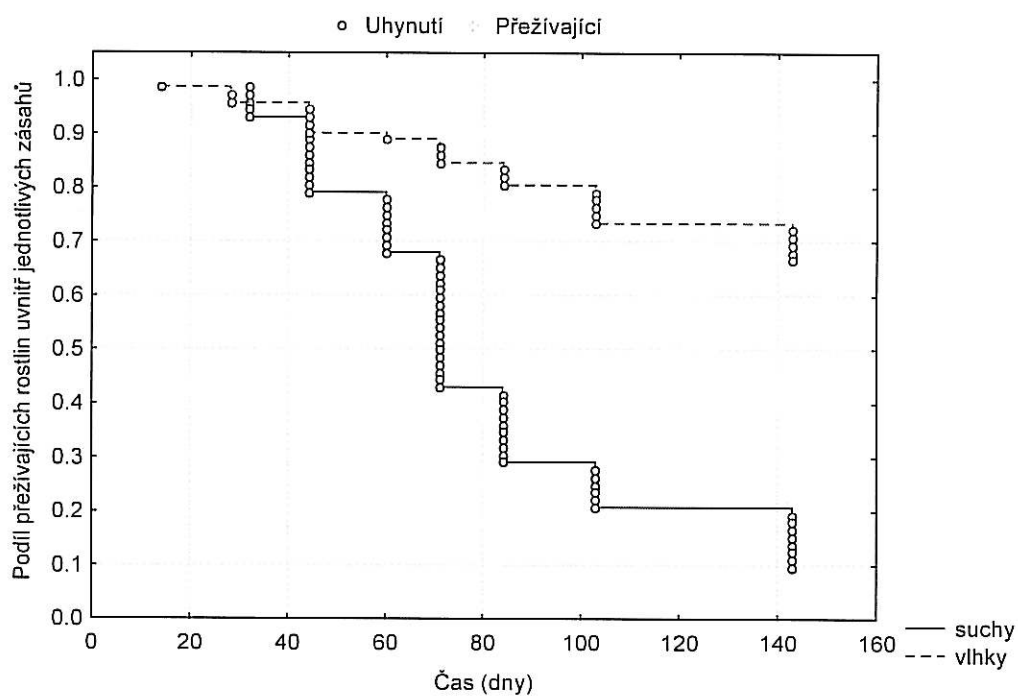
Na dynamiku přežívání rostlin měla rozdílný vliv i různá kombinace doby vysazení a vlhkosti pokusné plochy – takzvaná interakce těchto vlivů. Nejúspěšněji přežívaly rostliny, které byly vysazeny do vlhké plochy na jaře, kde přežilo celých 66,7 % rostlin, na rozdíl od rostlin v sušší části vysazených ve stejné době, kde přežilo pouhých 9,7 % rostlin a na rozdíl od rostlin vysazených do vlhké plochy již na podzim, kde přežilo jen 15,5 % rostlin. Nejméně rostlin (7,3 %) přežilo v suché ploše při vysazení na podzim (Obr. 11 a 12).

Z dosud zjištěných výsledků vyplývá, že velmi podstatný rozdíl v počtu přeživších i přežívání sledovaných rostlin je způsobený nízkým počtem rostlin, které byla vysazené již na podzim 2001 a podařilo se jim přežít zimu. Logičtější tedy bude provádět další analýzy testující mezi sebou jednotlivé druhy *Myosotis*, vlhkost stanoviště či kompetiční zásahy, navíc i zvlášť v rámci skupin rostlin vysazených před a po zimě. Také grafy z analýz přežívání jsou více ilustrativní zvlášť pro rostliny vysazené na podzim a na jaře.

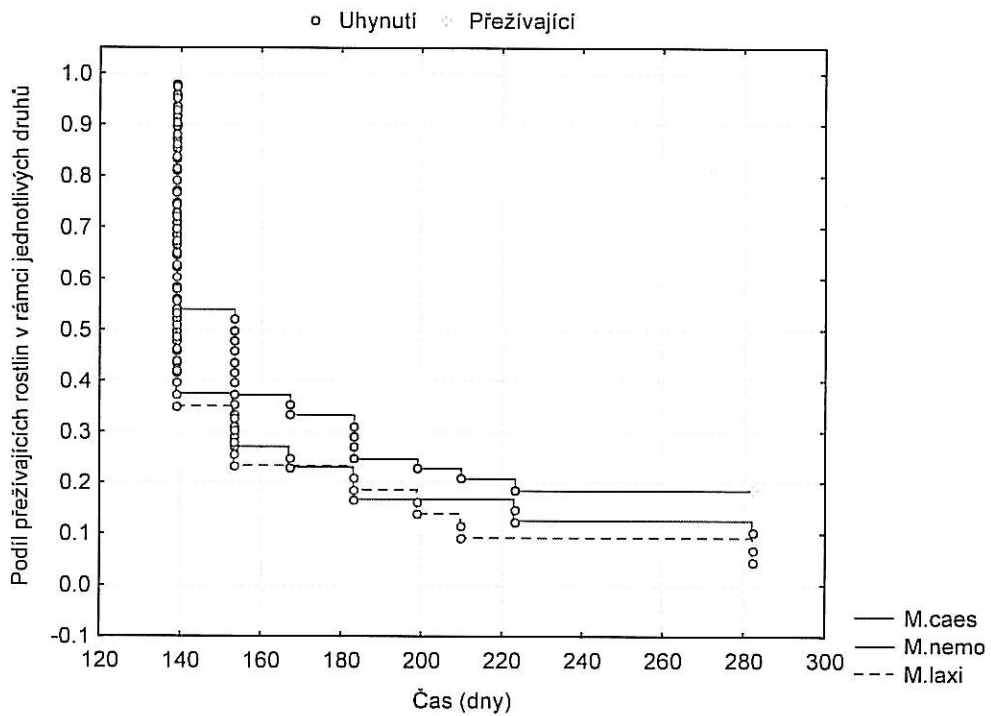
Nebyl zaznamenán rozdíl v celkovém přežívání druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* ($\chi^2 = 2,22$; $p = 0,33$), přežívání mezi druhy se dokonce nelišilo ani pouze mezi rostlinami vysazenými na jaře ($\chi^2 = 2,07$; $p = 0,13$), ani pouze mezi rostlinami vysazenými na podzim ($\chi^2 = 4,16$; $p = 0,33$) (obr. 13 a 14). Ačkoliv zde nejsou průkazné rozdíly, je překvapivé, že stejně úspěšně jako „domácí“ druh *Myosotis nemorosa* byly v louce schopné přežít i druhy *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora*.



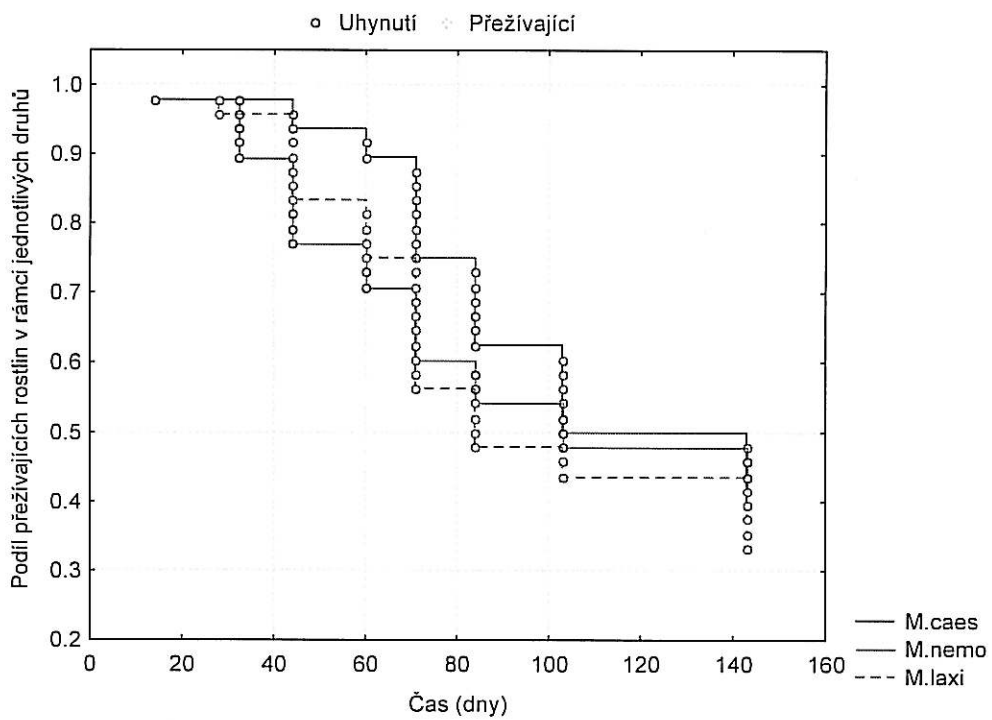
Obr. 11: Přežívání všech rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na podzim 15. 11. 2001 uvnitř suchých a vlhkých ploch v průběhu sezóny 2002 (do 24. 8.).



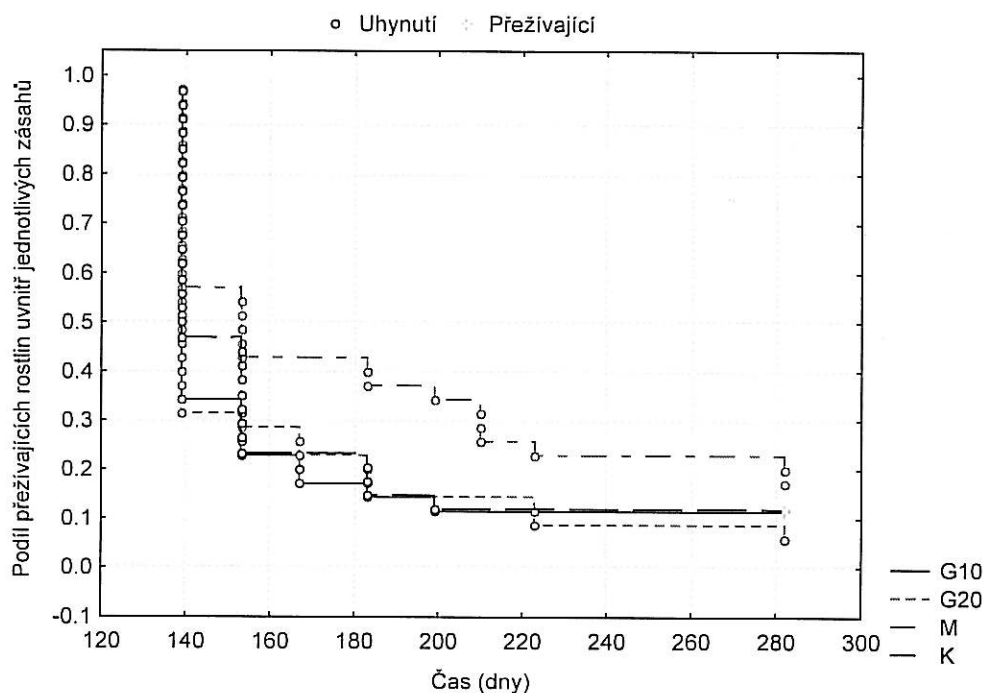
Obr. 12: Přežívání všech rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na jaře 3. 4. 2002 uvnitř suchých a vlhkých ploch v průběhu sezóny 2002 (do 24. 8.).



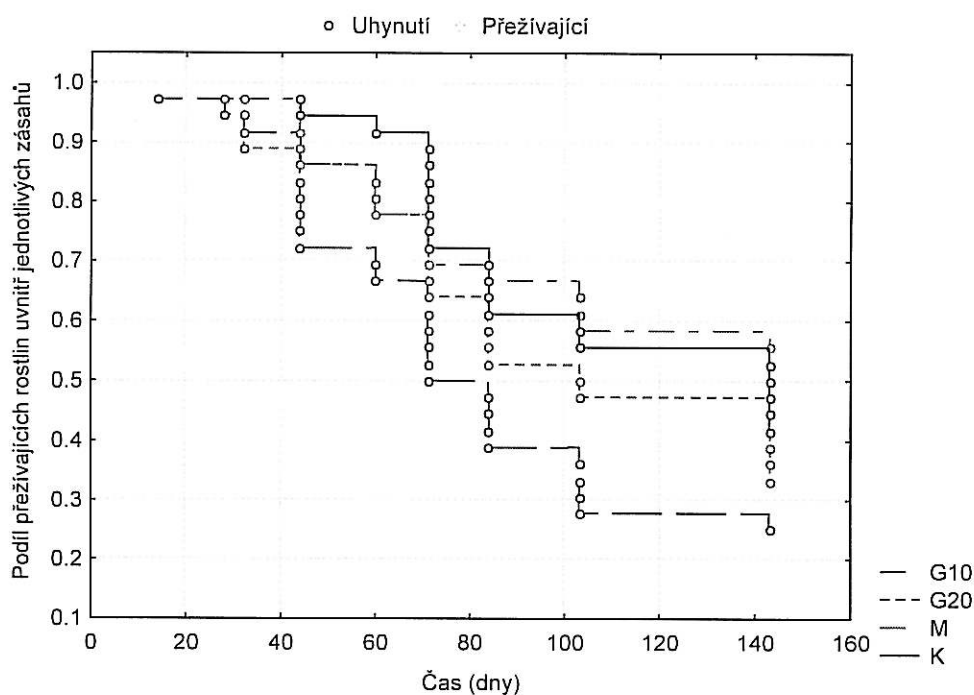
Obr. 13: Přežívání rostlin druhů *M. caespitosa*, *M.pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na podzim 15. 11. 2001 v průběhu sezóny 2002 (do 24. 8.).



Obr. 14: Přežívání rostlin druhů *M. caespitosa*, *M.pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na jaře 3. 4. 2002 v průběhu sezóny 2002 (do 24. 8.).



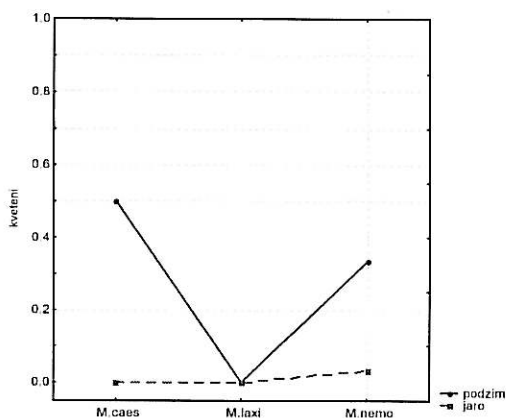
Obr. 15: Přežívání všech rostlin druhů *M. caespitosa*, *M.pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na podzim 15. 11. 2001 uvnitř zásahů s různou intenzitou konkurence v průběhu sezóny 2002 (do 24. 8.). Použité zkratky: M – trs *Molinia caerulea*, K – kontrola, G10 – malý gap, G20 – velký gap.



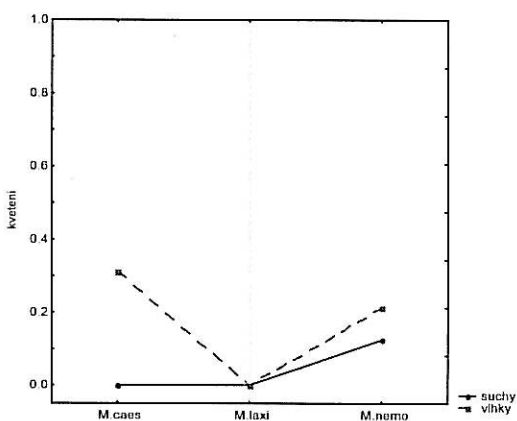
Obr. 16: Přežívání všech rostlin druhů *M. caespitosa*, *M.pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na jaře 3. 4. 2002 uvnitř zásahů s různou intenzitou konkurence v průběhu sezóny 2002 (do 24. 8.). Použité zkratky: M – trs *Molinia caerulea*, K – kontrola, G10 – malý gap, G20 – velký gap.

Průběh přežívání sledovaných druhů se celkově lišil v zásazích s různou úrovní kompetice ($\chi^2 = 11,9$; $p < 0,01$) a to tak, že rostliny celkově nejlépe přežily v trsech *Molinia caerulea*. Stejný rozdíl mezi zásahy byl i mezi přežíváním rostlin vysazených na jaře ($\chi^2 = 8,15$; $p < 0,05$). Při zvláštním porovnání v rámci souboru rostlin vysazených na podzim však tento rozdíl nebyl průkazný ($\chi^2 = 6,39$; $p = 0,09$) – vliv mohl mít celkový nízký počet přeživších rostlin po zimě (obr. 15 a 16).

Poměry kvetoucích a nekvetoucích rostlin během sezóny 2002 byly porovnány opět pomocí generalizovaných lineárních modelů – GLZ. Průkazně se od sebe lišily rostliny vysazené na podzim (které kvetly více) od rostlin vysazených až na jaře (loglikelihood = -26,71; $\chi^2 = 17,99$; $p < 0,001$, obr.17). Neprůkazný rozdíl v kvetení mezi druhy, konkurenčními zásahy a vlhkým a suchým stanovištěm může být způsoben i tím, že v některých testovaných úrovních sledovaných faktorů přežil jen nepatrný počet rostlin a zároveň počet kvetoucích rostlin oproti nekvetoucím byl velice nízký (tab. 5). Obr. 17 a 18 však ukazují, že určité rozdíly mezi druhy v kvetení a současně i v jejich závislosti vykvést na době vysazení a vlhkostních podmínkách stanoviště přece jenom existují. Nejpatrnější je především absence kvetení u druhu *M. pal. ssp. laxiflora*. Naproti tomu u terofytního druhu *M. caespitosa* nejlépe kvetou rostliny vysazené již na podzim do vlhkých ploch. Rostliny *M. nemorosa* (původního druhu na této lokalitě) také kvetly nejlépe pokud byly vysazené na podzim do vlhké plochy.



Obr.17: Podíly kvetoucích rostlin sledovaných druhů v závislosti na době vysazení rostlin.



Obr.18: Podíly kvetoucích rostlin sledovaných druhů v závislosti na vlhkostních podmínkách stanoviště.

Tabulka 5: Počty kvetoucích a nekvetoucích rostlin jednotlivých druhů *Myosotis* v jednotlivých hladinách faktorů (vysazeno, vlhkost, kompetiční zásah) a ve všech kombinacích těchto faktorů s každým z druhů.

Faktor či kombinace faktorů	Hladina faktoru	Druh <i>Myosotis</i>	kvete	nekvete
Celkové počty			8	79
DRUH		M.caes	3	27
DRUH		M.laxi	0	25
DRUH		M.nemo	5	27
VYSAZENO	podzim		7	12
VYSAZENO	jaro		1	67
VLHKOST	suchy		1	20
VLHKOST	vlhky		7	59
ZASAH	10		3	11
ZASAH	20		0	20
ZASAH	M		3	26
ZASAH	C		2	22
VYSAZENO*DRUH	podzim	M.caes	3	3
VYSAZENO*DRUH	podzim	M.laxi	0	4
VYSAZENO*DRUH	podzim	M.nemo	4	5
VYSAZENO*DRUH	jaro	M.caes	0	24
VYSAZENO*DRUH	jaro	M.laxi	0	21
VYSAZENO*DRUH	jaro	M.nemo	1	22
VLHKOST*DRUH	suchy	M.caes	0	6
VLHKOST*DRUH	suchy	M.laxi	0	8
VLHKOST*DRUH	suchy	M.nemo	1	6
VLHKOST*DRUH	vlhky	M.caes	3	21
VLHKOST*DRUH	vlhky	M.laxi	0	17
VLHKOST*DRUH	vlhky	M.nemo	4	21
DRUH*ZASAH	10	M.caes	1	4
DRUH*ZASAH	20	M.caes	0	6
DRUH*ZASAH	M	M.caes	1	8
DRUH*ZASAH	C	M.caes	1	9
DRUH*ZASAH	10	M.laxi	0	4
DRUH*ZASAH	20	M.laxi	0	7
DRUH*ZASAH	M	M.laxi	0	9
DRUH*ZASAH	C	M.laxi	0	5
DRUH*ZASAH	10	M.nemo	2	3
DRUH*ZASAH	20	M.nemo	0	7
DRUH*ZASAH	M	M.nemo	2	9
DRUH*ZASAH	C	M.nemo	1	8

Růstové charakteristiky pokusných rostlin (počty listů, růžic, velikosti průměrů rostlin a jejich výšky) jsem porovnávala testem mnohočetná ANOVA. Byly porovnány rostliny, které přežily do posledního měření 24. 8. 2002 a dále ještě rostliny, které přežily do 15. 7. 2002 – tento den je možno brát jako vrchol vegetační sezóny sledovaných druhů. Při porovnání k poslednímu dni měření již bylo odumírání rostlin značně ovlivněno a zvýšeno vlivem ukončení vegetačního a květního optima, kdy alespoň rostliny *Myosotis nemorosa* v loukách následně pro danou sezónu usychají, ačkoliv podzemní části rostlin zůstanou zachované do další sezóny, kdy opět obrazí z úžlabních pupenů (Chaloupecká 2000). V tomto dni ale byla měřena navíc i výška zbývajících rostlin. Výsledky testů jsou shrnuté v tabulkách 6 a 7. Vypovídají především o tom, že na růstové charakteristiky neměla vliv různá intenzita konkurence okolního porostu. Mezi druhy *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* však byl zaznamenán rozdíl v průměrech rostlin, výškách a počtu listů 15.7. Nejvyšších hodnot dosahovaly ve všech rostliny na lokalitě původního druhu *M. nemorosa*, poměrně vysoké a s vyšším počtem listů byly i rostliny *M. caespitosa*, obecně nejmenší byly rostliny *M. pal.* ssp. *laxiflora* (obr. 19 a 20 viz ke dni 15. 7.; výšky dne 24. 8. viz obr. 22).

Tabulka 6: Testování rozdílů mezi velikostmi sledovaných charakteristik rostlin ke dni 15. 7. 2002. ANOVA, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). U průkazného rozdílu mezi druhy jsou další (ne)podobnosti v rámci testování jednotlivých faktorů vyjádřeny pomocí písmen a, b, c na základě mnohonásobného porovnání – Tukey test (průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

	DRUH					VYSAZENO		VLHKOST		ZASAH	
	F	p	CAE	LAXI	NEMO	F	p	F	p	F	p
Listů	5.64	**	a	b	a	4.58	*	5.44	*	0.99	-
Průměr rostliny (mm)	5.10	**	a	a	b	4.19	*	2.24	-	1.27	-
Růžic či větvení	2.70	-				0.44	-	0.01	-	0.08	-

Tabulka 7: Testování rozdílů mezi velikostmi sledovaných charakteristik rostlin ke dni 24.8. 2002. ANOVA, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). U průkazného rozdílu mezi druhy jsou další (ne)podobnosti v rámci testování jednotlivých faktorů vyjádřeny pomocí písmen a, b, c na základě mnohonásobného porovnání – Tukey test (průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

	DRUH					VYSAZENO		VLHKOST		ZASAH	
	F	p	CAE	LAXI	NEMO	F	p	F	p	F	p
Listů	1.15	-				1.47	-	0.45	-	1.17	-
Průměr rostliny (mm)	4.22	*	a	a	b	0.23	-	0.21	-	0.21	-
Výška (mm)	3.29	*	a	a	b	5.39	*	0.60	-	0.82	-
Růžic či větvení	1.22	-				0.09	-	1.50	-	2.5	-

Porovnání, jak se mění počty listů a velikosti průměrů rostlin (což byly dvě nejvýraznější charakteristiky intenzity růstu, a současně i nejčastěji počítané a měřené) v průběhu sezóny u druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* v závislosti na době vysazení, vlhkosti stanoviště a typu konkurenčního zásahu, bylo provedeno testem mnohočetná ANOVA, Repeated measurements. Jako další testovaný faktor tedy přibyla proměnná čas.

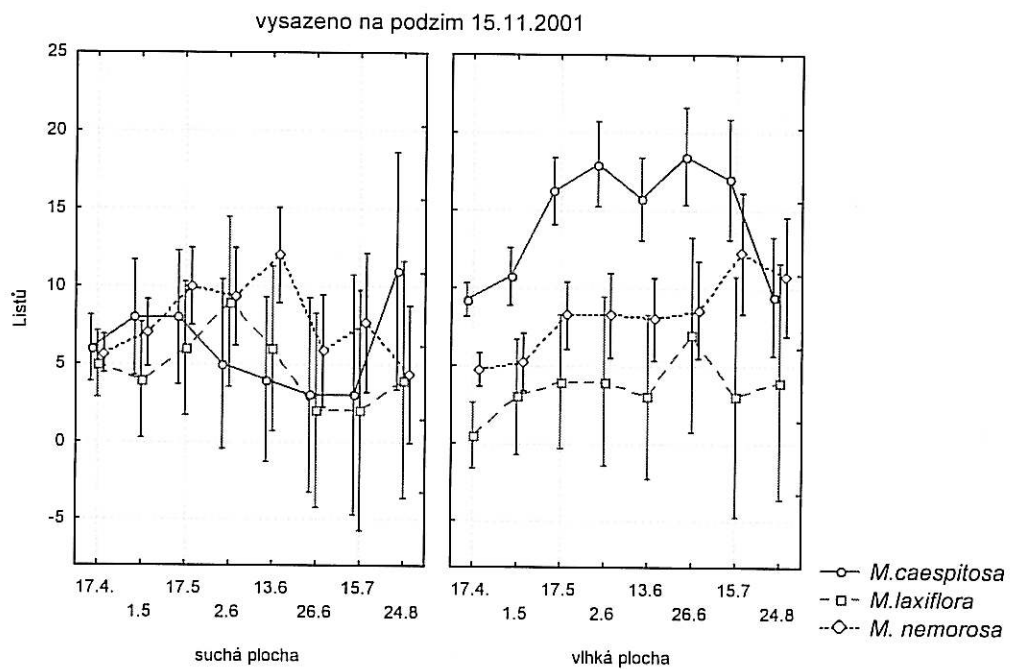
Růstové charakteristiky se nelišily mezi kompetičními zásahy, když jsem testovala faktor ZASAH zvlášť. Neboť u rostlin vysazených na podzim přežilo celkově velmi málo rostlin, bylo sice smysluplné porovnávat rostliny mezi jednotlivými druhy, v závislosti na době vysazení a z hlediska vlhkosti plochy, ale počty rostlin v jednotlivých kompetičních zásazích a hlavně kombinacích těchto zásahů s ostatními testovanými faktory byly příliš nízké, proto jsem faktor ZASAH v tomto případě vynechala při testování vzájemných interakcí.

Z výsledků v tabulce 8 je patrné, že sledované druhy se lišily počtem listů během sezóny 2000 (nejvíce listů měly rostliny *M. caespitosa*, pak *M. nemorosa*, nejméně *M. pal. ssp. laxiflora*), mezi rostlinami byl i celkový rozdíl ovlivněný dobou vysazení (více listů měly rostliny vysazené na podzim) a vlhkostí stanoviště (více listů měly rostliny ve vlhkých plochách). Počty listů se lišily svojí dynamikou během sezóny v závislosti na době vysazení a vlhkostí stanoviště a zároveň i v interakci těchto dvou faktorů v čase (obr 19 a 20). Rostliny *M. caespitosa* tvořily nejvíce listů pokud byly vysazeny na podzim a do vlhka, na rozdíl od ostatních kombinací těchto faktorů. Rostliny *M. nemorosa* si vedly ve všech kombinacích podmínek vysazení a vlhkosti poměrně srovnatelně a zdatně, rostliny *M. pal. ssp. laxiflora* rostly (a tvořily listy) naopak ve všech kombinacích podmínek nejhůře.

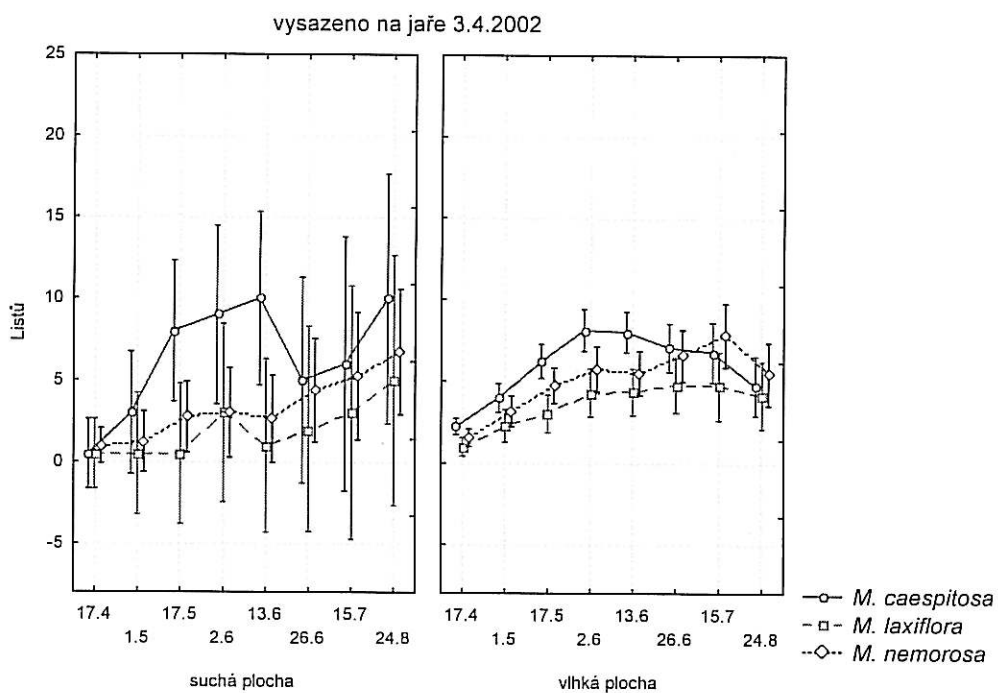
Sledované druhy se mezi sebou v sezóně lišily i v průměrech rostlin, neboť rostliny druhu *M. nemorosa* byly v této charakteristice celkově větší, než ostatní dva druhy ($F_{2; 62} = 7,85$; $p < 0,001$). Změny ve velikostech průměrů rostlin sledovaných druhů *M. caespitosa*, *M. pal. subsp. laxiflora* a *M. nemorosa* během vrcholné sezóny 2002 pak měly jinou dynamiku mezi plochami s různou úrovní vlhkosti, neboť v suchých plochách došlo na přelomu června a července k zmenšování průměrů rostlin (důsledek usychání či větší predace?), na rozdíl od vlhkých ploch (interakce čas x vlhkost $F_{3; 177} = 3,58$; $p < 0,05$; obr. 21).

Tabulka 8: Porovnání vlivů jednotlivých testovaných faktorů, jejich interakcí a jejich interakcí s časem pro počty listů *M. caespitosa*, *M. pal. subsp. laxiflora* a *M. nemorosa*. ANOVA, Repeated measurements, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

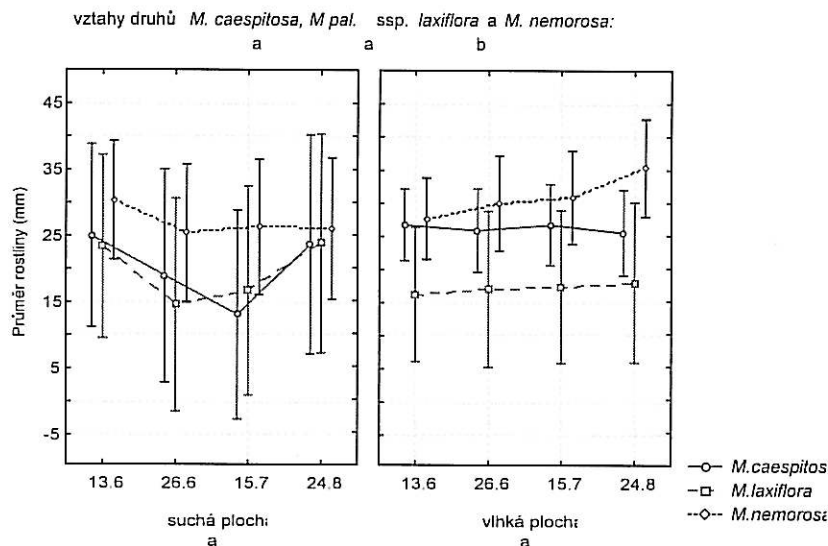
	Listů				
	SS	Df	Ms	F	p
VYSAZENO	15.71	1	15.71	15.04	***
VLHKOST	4.53	1	4.53	4.34	*
DRUH	19.41	2	9.71	9.30	***
VYSAZENO*VLHKOST	0.07	1	0.07	0.06	-
VYSAZENO*DRUH	0.93	2	0.47	0.45	-
VLHKOST*DRUH	1.77	2	0.88	0.85	-
VYSAZENO*VLHKOST*DRUH	9.07	2	4.53	4.34	*
Error	58.48	56	1.04		
CAS	14.87	7	2.12	13.62	***
CAS*VYSAZENO	4.69	7	0.67	4.30	***
CAS*VLHKOST	4.90	7	0.70	4.49	***
CAS*DRUH	2.76	14	0.20	1.26	-
CAS*VYSAZENO*VLHKOST	3.51	7	0.50	3.22	**
CAS*VYSAZENO*DRUH	3.14	14	0.22	1.44	-
CAS*VLHKOST*DRUH	3.99	14	0.29	1.83	*
CAS*VYSAZENO*VLHKOST*DRUH	4.24	14	0.30	1.94	*
Error	61.12	392	0.16		



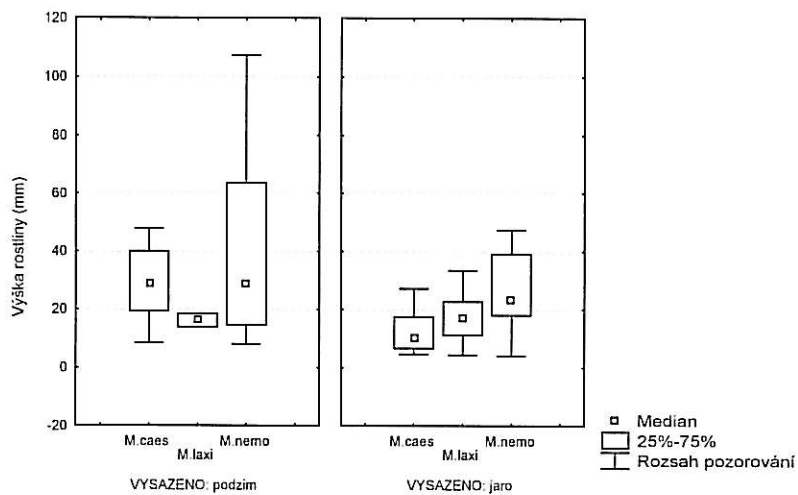
Obr. 19: Počty listů rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na podzim 15. 11. 2001 uvnitř ploch s různou úrovní vlhkosti v průběhu sezóny 2002.



Obr. 20: Počty listů rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vysazených na jaře 3. 4. 2002 uvnitř ploch s různou úrovní vlhkosti v průběhu sezóny 2002.



Obr. 21: Velikosti průměrů rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal. subsp. laxiflora* a *M. nemorosa* uvnitř ploch s různou úrovní vlhkosti v průběhu sezóny 2002.



Obr. 22: Výšky rostlin v závislosti na době vysazení ke dni 24. 8. 2002. Na základě mnohonásobného porovnání jsou rostliny *M. nemorosa* průkazně vyšší než rostliny druhů *M. caespitosa* a *M. pal. subsp. laxiflora* (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

Ačkoliv tedy z rostlin vysazených na podzim přežil zřejmě menší podíl (pouze 11,5 %) oproti rostlinám vysazeným na jaře (38,2 %), ty rostliny, co zimu přežily, byly celkově větší, tvořily více listů a více kvetly. Nejvyšších hodnot v růstových charakteristikách celkově pak dosahoval na lokalitě původní druh *M. nemorosa* poměrně těsně následovaný druhem *M. caespitosa*, zatímco rostliny druhu *M. pal. ssp. laxiflora* byly prokazatelně nejmenší a vůbec nekvetly. Celkově více listů i vyšší kvetení vykazovaly všechny rostliny ve vlhkých plochách na rozdíl od suchých ploch. Zásahy s různou intenzitou kompetice neměly vliv na velikosti růstových charakteristik, ale lišilo se kvetení v těchto zásazích mezi podzimními a jarními rostlinami, které téměř nekvetly.

4.3 Květináčový competiční experiment

Růstové charakteristiky pokusných rostlin (počet listů, průměr rostliny) se na počátku experimentu při prvním měření významně nelišily jak mezi druhy, tak mezi jednotlivými zásahy a bloky. V průběhu pokusu uhynula pouze jedna rostlina (*M. nemorosa* v zásahu Kontrola).

Zjištěné hodnoty sledovaných růstových charakteristik jsem pomocí analýzy variance porovnávala samostatně k 21. 5. a 11. 6. (tady v polovině a na konci trvání experimentu). Hodnoty růstových charakteristik byly dále porovnány v rámci jednotlivých druhů, kompetitorů a zásahů pomocí Tukeyho testu pro mnohonásobné párové porovnání. Vzájemná podobnost v rámci porovnávaných skupin je v tabulkách 9 a 10 a v grafech číslo 23 až 31 vyjádřena pomocí písmenkového kódování (a, b, c), přičemž stejné písmeno vyjadřuje, že na základě statistického testu na hladině významnosti $p = 0,05$ nebyla zamítnuta shoda příslušné dvojice. V tabulkách i grafech jsou použity následující zkratky: CAE – *M. caespitosa*, LAXI – *M. pal.* subsp. *laxiflora*, NEMO – *M. nemorosa*; pro zásahy s rostoucí hustotou konkurenčních trav jsou použity zkratky K, P5, C5 a C10 (viz metodika).

Pro ilustraci charakteru růstu v klimaboxu a vzhledu rostlin všech tří druhů *Myosotis* na konci experimentu viz přílohu 4).

Výsledky testu ANOVA jsou shrnuté v tabulkách 9 a 10. Je z nich patrné, že tři sledované druhy rostlin se mezi sebou ve většině růstových charakteristikách lišily již na konci třetího týdne trvání experimentu, a to tak, že rostliny *M. nemorosa* měly nejméně listů i růžic, dosahovaly nejmenších velikostí listů a průměrů rostlin, a společně s *M. caespitosa* byly nejnižší, rostliny *M. laxiflora* naopak byly obecně největší.

Tabulka 9: Testování rozdílů mezi velikostmi sledovaných charakteristik ke dni 21.5. (konec třetího týdne). ANOVA, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). U průkazného rozdílu jsou další (ne)podobnosti v rámci testování jednotlivých faktorů vyjádřeny pomocí písmen a, b, c na základě mnohonásobného porovnání – Tukey test (průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

21.5.	DRUH			TRAVA		ZASAH							
	F	p	CAE	LAXI	NEMO	F	p	F	p	K	P5	C5	C10
Listů	58.32	***	a	b	c	1.08	-	1.35	-				
Průměr rostliny (mm)	29.60	***	a	b	c	0.79	-	4.51	**	a	ab	a	b
Výška (mm)	33.72	***	a	b	a	0.11	-	0.82	-				
Růžic či větvení	46.64	***	a	b	c	0.58	-	1.57	-				
Nejdelší list (mm)	12.73	***	a	b	b	0.01	-	2.36	-				
Nejširší list (mm)	33.43	***	a	b	c	0.02	-	2.40	-				

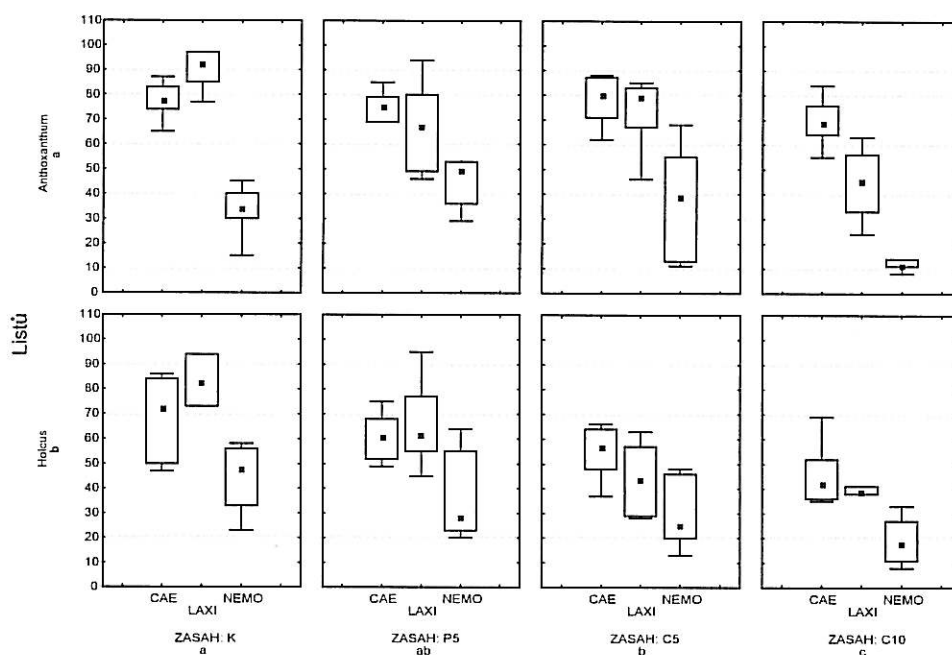
Na konci experimentu rozdíly mezi druhy přetrvaly, ačkoliv vzájemné vztahy těchto rozdílů mezi druhy se nepatrně pozměnily a např. průměry rostlin se na konci experimentu mezi druhy vyrovnaly. Naproti tomu rozdíly v růstu, které byly způsobeny vlivem dvou různých konkurenčních travin a vlivem čtyř různých konkurenčních hustot těchto kompetitorů, se začaly projevovat u většiny růstových charakteristik až v druhé polovině experimentu. Pro všechny měřené rostliny nabyly sledované charakteristiky prokazatelně vyšších hodnot v konkurenční travině *Anthoxanthum odoratum* ve srovnání s *Holcus lanatus*. Výjimkou jsou váhy vysušené kořenové biomasy, kde nebyly zjištěné rozdíly, které by byly způsobeny vlivem různých

kompetitorů, či jejich různých hustot. Co se týče zásahů s různou hustotou konkurenční traviny, nejvýhodnější pro růst byl zásah bez traviny – K čili kontrola. Negativní efekt vzrůstal s hustotou kompetitora – zásah C10 s deseti semenáčky traviny v květináči byl pro rostliny nejméně příznivý. Při srovnání zásahů P5 a C5, kdy bylo pět semenáčků trávy pouze na polovině či na celé ploše květináče, nebyl mezi těmito zásahy průkazný rozdíl, ačkoliv v zásahu P5 narozdíl od C5 se pokusné rostliny více podobaly kontrole v počtu listů a šířce listů.

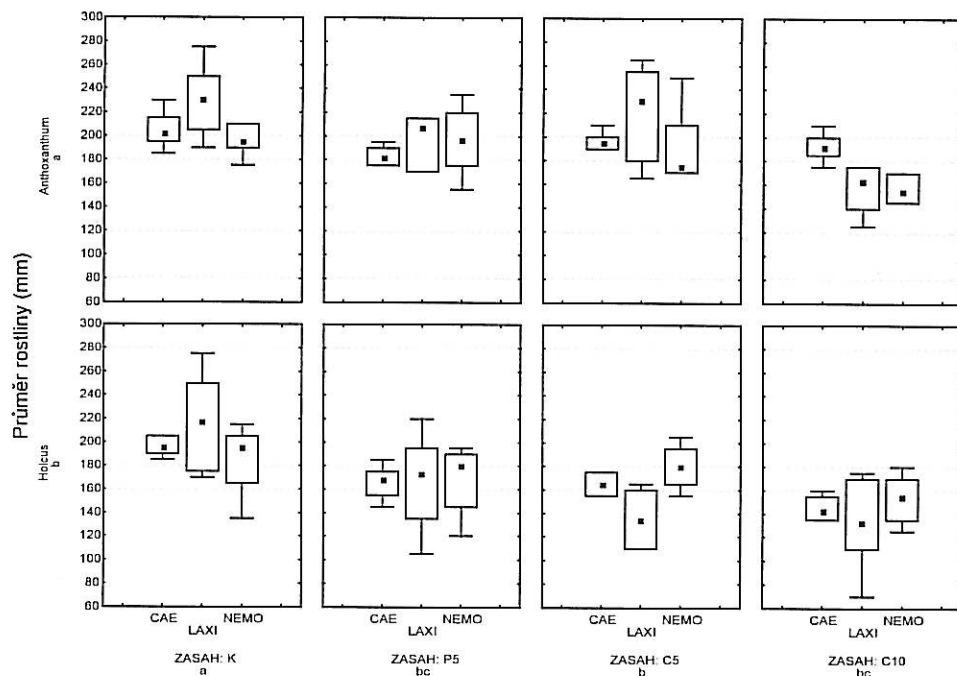
Tabulka 10: Testování rozdílů mezi velikostmi sledovaných charakteristik ke dni 11. 6..

ANOVA, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). U průkazného rozdílu jsou další (ne)podobnosti v rámci testování jednotlivých faktorů vyjádřeny pomocí písmen a, b, c na základě mnohonásobného porovnání – Tukey test (průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

11.6.	DRUH			TRAVA			ZASAH			
	F	p	CAE LAXI NEMO	F	p	F	p	K P5 C5 C10		
Listů	52.77	***	a a b	15.80	***	13.62	***	a ab b c		
Průměr rostliny (mm)	0.02	-		21.43	***	12.95	***	a bc b bc		
Výška (mm)	37.78	***	a b b	4.98	*	3.59	*	a ab ab b		
Růžic či větvení	9.05	***	a a b	7.40	**	10.86	***	a a a b		
Nejdelší list (mm)	36.91	***	a b a	4.29	*	4.96	**	a ab ab b		
Nejširší list (mm)	28.94	***	a b a	9.17	**	6.42	***	a ab b b		
Biomasa celková (g)	15.57	***	a a b	15.11	***	12.50	***	a b b c		
Biomasa nadzemní (g)	18.01	***	a a b	19.61	***	16.66	***	a b b c		
Biomasa kořenová (g)	5.13	**	ab a b	2.04	-	2.04	-			

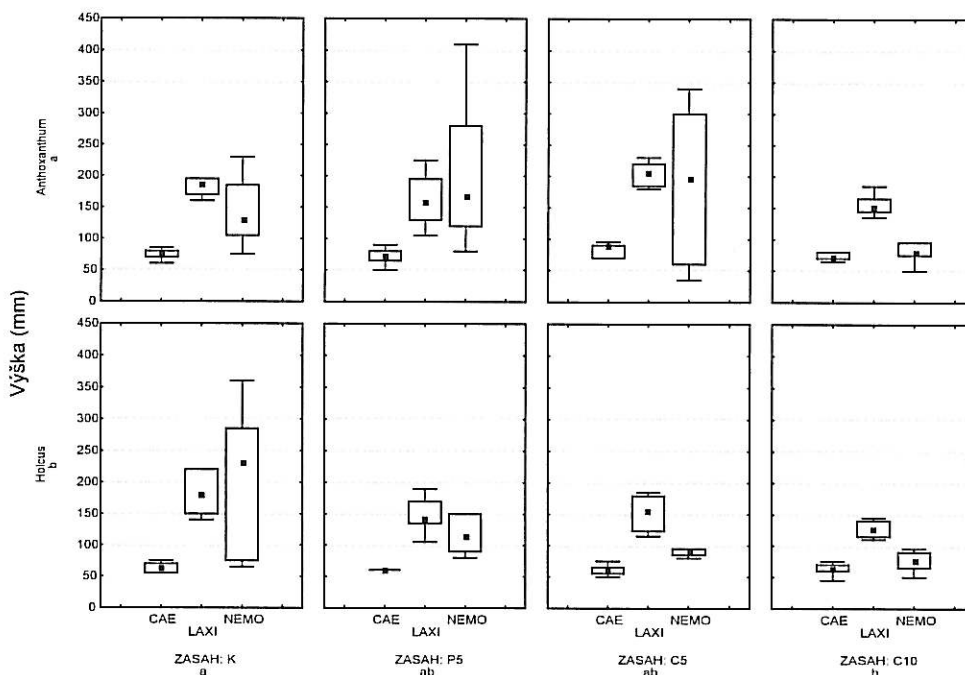


Obr. 23: Počty listů tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. nemorosa* mají průkazně méně listů, než rostliny *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

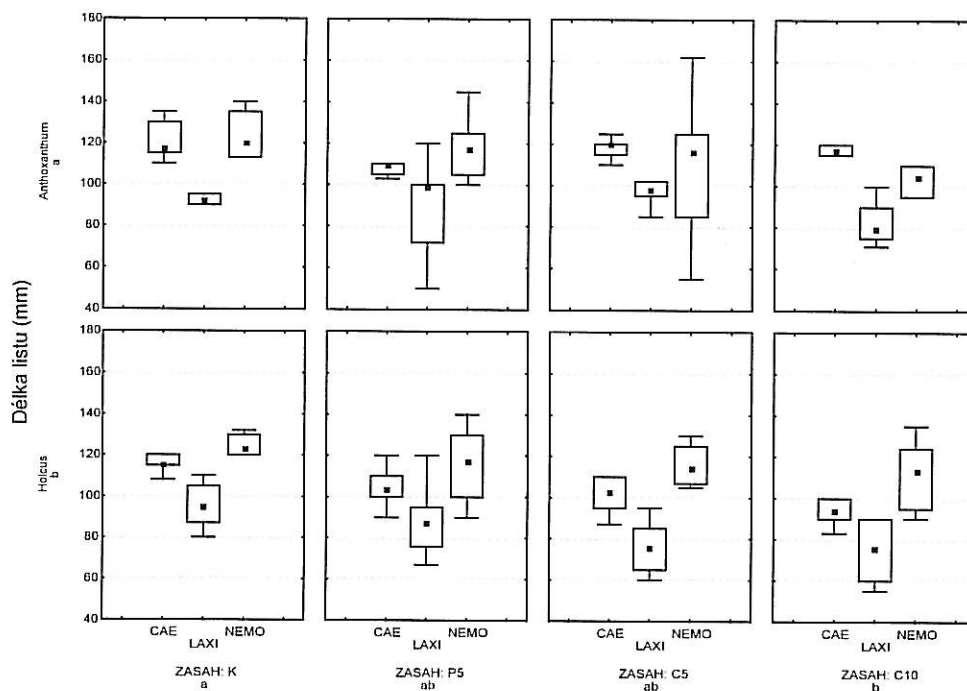


Obr. 24: Průměry rostlin tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. caespitosa*, *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa* mají průkazně stejné průměry rostlin. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

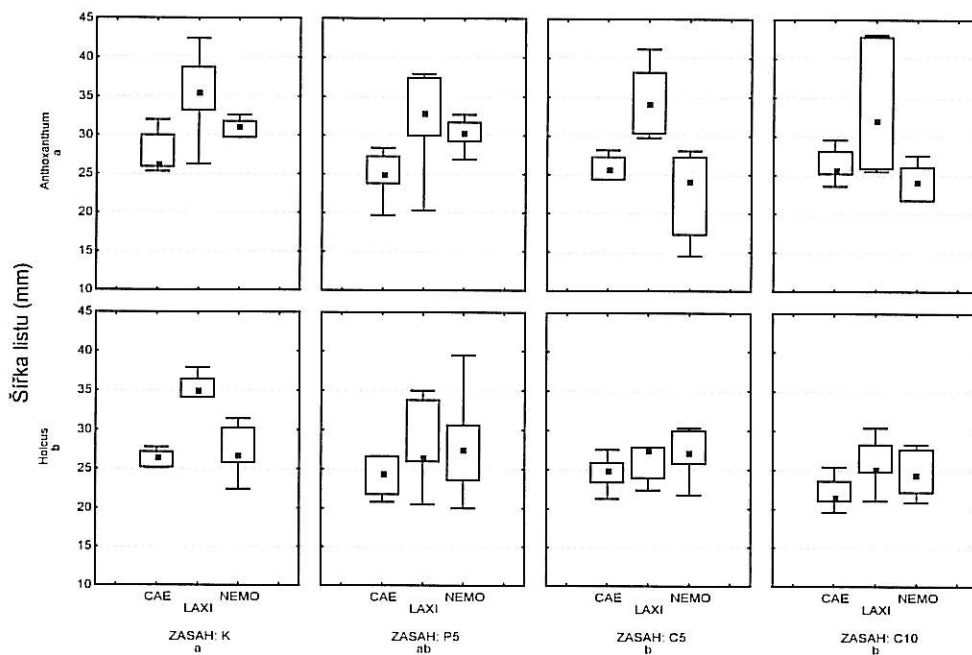
melis 40



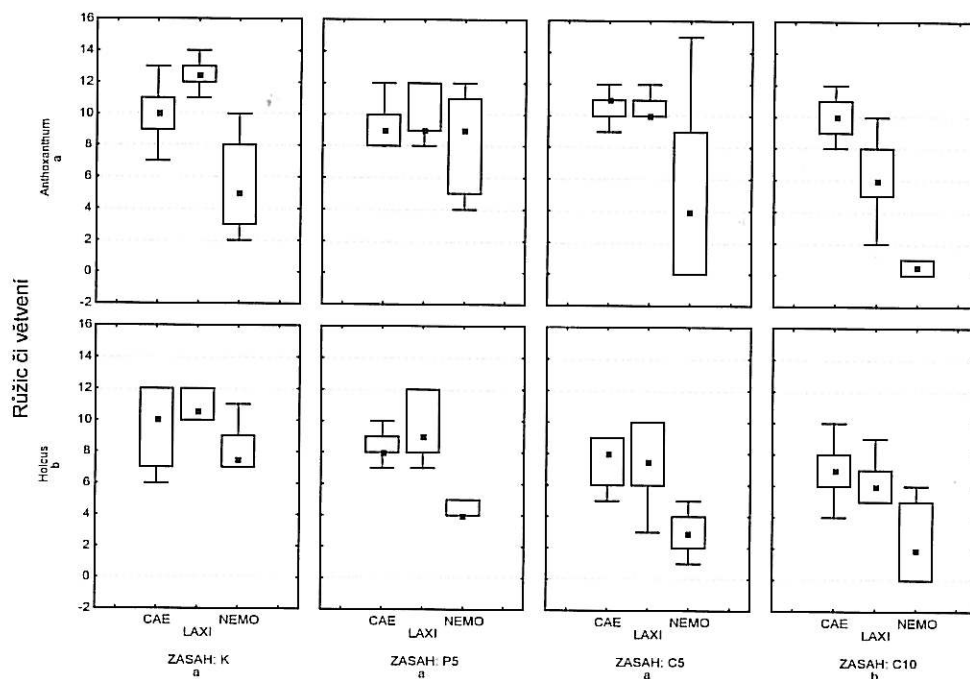
Obr. 25: Výšky rostlin tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa* jsou průkazně vyšší, než rostliny *M. caespitosa*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).



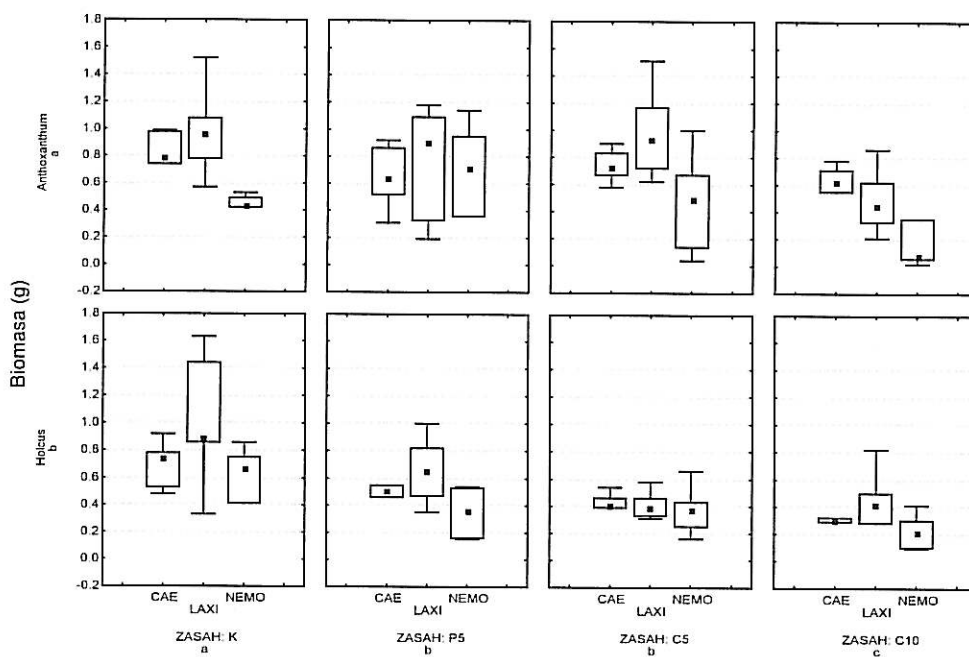
Obr. 26: Délky nejdelších listů tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. pal.* ssp. *laxiflora* mají průkazně kratší nejdelší listy, než rostliny *M. caespitosa* a *M. nemorosa*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).



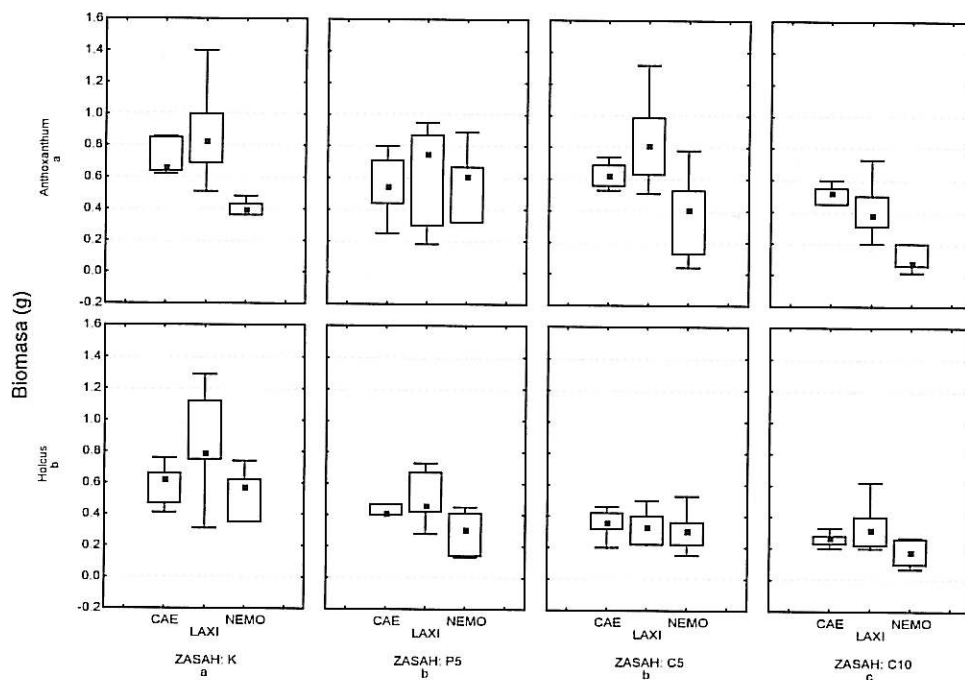
Obr. 27: Šířky nejdelších listů tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. pal.* ssp. *laxiflora* mají průkazně širší nejdelší listy, než rostliny *M. caespitosa* a *M. nemorosa*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).



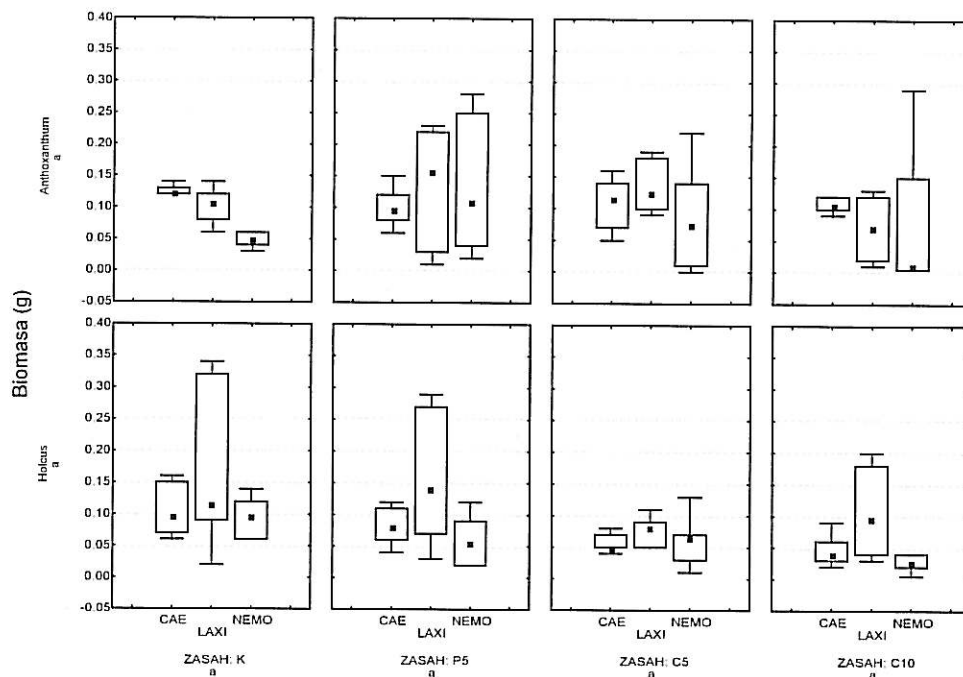
Obr. 28: Počty růžic či větvení tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. nemorosa* tvoří průkazně méně růžic či větvení, než rostliny *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).



Obr. 29: Váha vysušené celkové biomasy tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. nemorosa* tvoří průkazně méně biomasy, než rostliny *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

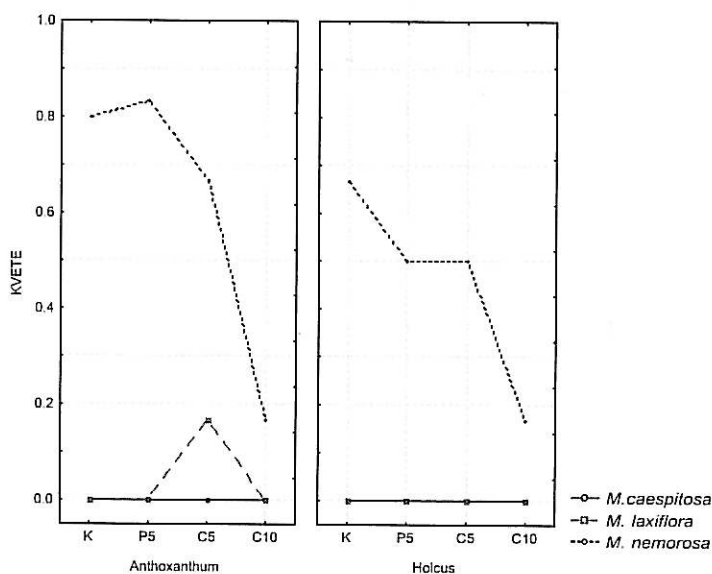


Obr. 30: Váha vysušené nadzemní biomasy tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. nemorosa* tvoří průkazně méně nadzemní biomasy, než rostliny *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).



Obr. 31: Váha vysušené kořenové biomasy tří druhů *Myosotis* ve dvou druzích konkurenčních trav a ve čtyřech úrovních hustoty těchto konkurenčních trav na konci experimentu 11. 6. 2002. Rostliny *M. nemorosa* tvoří průkazně méně kořenové biomasy, než rostliny *M. caespitosa*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

Poměry kvetoucích a nekvetoucích rostlin na konci trvání pokusu v klimaboxu byly porovnány pomocí generalizovaných lineárních modelů – GLZ. Průkazně se v kvetení mezi sebou lišily sledované druhy rostlin (loglikelihd = -36,53; $\chi^2 = 61,73$; $p < 0,001$), kde kvetl téměř výhradně jen druh *M. nemorosa*, vzácně kvetly rostliny *M. pal. ssp. laxiflora* (ačkoliv rostliny tohoto druhu se již na květ chystaly i ve větším počtu), na druhou stranu rostliny druhu *M. caespitosa* nekvetly vůbec. Různý vliv na kvetení měly i kompetiční zásahy (loglikelihd = -31,39; $\chi^2 = 10,27$; $p < 0,01$) a to tak, že nejvíce kvetly rostliny v zásazích bez konkurence (Kontrola) či s nižší konkurencí (P5 a C5) a nejméně v zásazích s nejvyšší hustotou kompetitorů (obr. 32). Druh kompetiční tráviny neměl na kvetení průkazně odlišný vliv.



Obr. 32: Podíly kvetoucích rostlin sledovaných druhů v zásazích s různou intenzitou kompetice. Zkratky kompetičních zásahů jsou vysvětleny v metodice.

Statistickou analýzou ANOVA – Repeated measurements jsem porovnávala jednotlivé růstové charakteristiky se zvláštním zřetelem na změny, které se staly v průběhu trvání experimentu (tab. 11 a 12). Celkově se od sebe lišily sledované druhy tvarem listů, rostliny *M. pal. ssp. laxiflora* byly celkově největší a tvořily i hodně listů a větvení. Rostliny *M. caespitosa* tvořily nejvíce listů, růžic a měly i největší průměry, ale naopak byly velice nízké ve všech typech kompetičních zásahů i obou druhích travin. Rostliny *M. nemorosa* měly nejmenší průměry, tvořily nejméně růžic i větvení, ale byly naopak dost vysoké. Všechny rostliny tvořily celkově více listů, růžic, a měly i větší průměry v kompetiční travině *Anthoxanthum odoratum* narozdíl od *Holcus lanatus*. Negativní vliv kompetičních zásahů na počty listů, růžic, a velikosti průměrů a listů celkově vzrůstal s přibývajícím hustotou kompetitora. Nejvýhodnější pro růst byl zásah bez traviny – K čili kontrola. Zásahů P5 a C5 (pět semenáčků trávy pouze na polovině či na celé ploše květináče) byly intenzitou kompetice velice podobné. A konečně zásah C10 s deseti semenáčky traviny v květináči byl pro rostliny nejméně příznivý.

S časem rostly hodnoty všech růstových charakteristik a současně narůstaly a měnily se i rozdíly velikostí těchto charakteristik rostlin jak mezi druhy *M. caespitosa*, *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa*, tak mezi kompetičními travinami *Anthoxanthum odoratum* a *Holcus lanatus*. Mezi kompetičními zásahy se proporční rozdíly měnily pouze pro počty listů, velikosti průměrů a výšek rostlin. Průkazné interakce faktorů CAS*TRAVA*DRUH pro velikosti průměrů, šířky listů a počty růžic vypovídají o tom, že sledované druhy mají rozdílnou dynamiku těchto charakteristik v čase a v závislosti na druhu kompetiční traviny. Významnější jsou průkazné interakce CAS*DRUH*ZASAH pro počty listů a výšky rostlin (obr. 33 a 34). Rostliny druhu *M. nemorosa* měly nejméně listů, ale na druhou stranu byly u tohoto druhu menší rozdíly

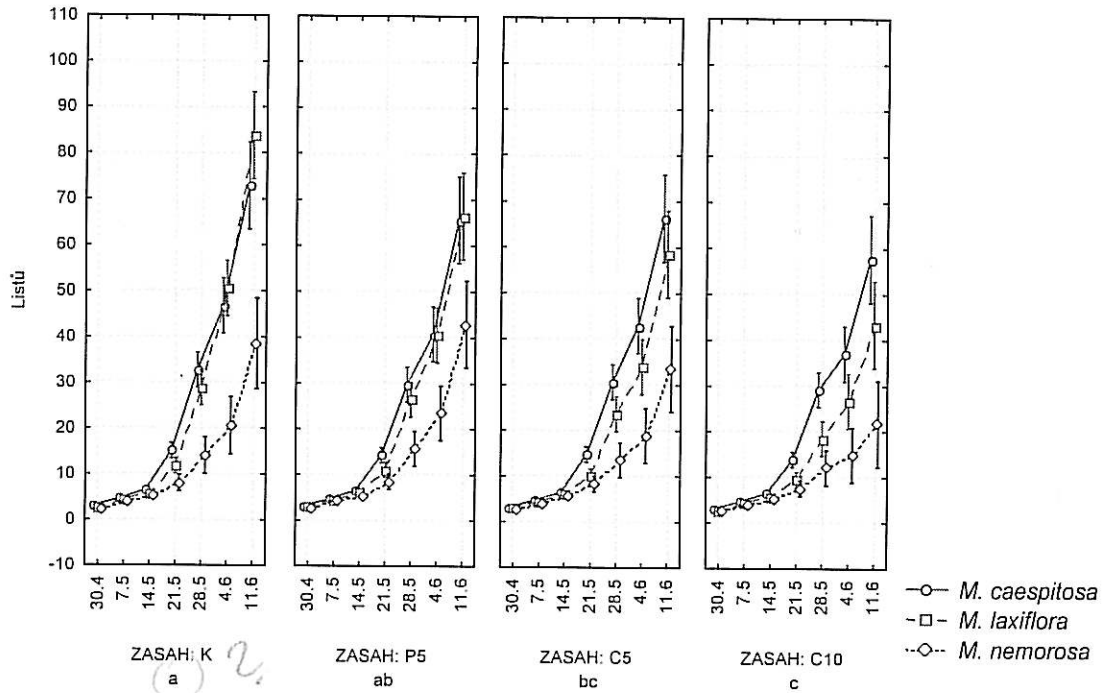
mezi zásahy, než u *M.pal.* subsp. *laxiflora*, kde měly rostliny listů hodně. Rostliny *M. caespitosa* tvořily hodně listů, a to ve všech zásazích. Výšky rostlin *M. pal.* subsp. *laxiflora* byly největší a srovnatelné ve všech zásazích. Rostliny *M. nemorosa* byly celkově taky hodně vysoké, ale zároveň nápadně nízké v zásahu C10. Rostliny *M. caespitosa* byly hodně malé a ve všech zásazích stejné.

Tabulka 11: Porovnání vlivů jednotlivých testovaných faktorů, jejich interakcí a jejich interakcí s časem pro počty listů, průměry a výšky rostlin *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. ANOVA, Repeated measurements, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

	Listů				Průměry rostlin			Výška			
	Df	df Error	F	p	F	p	Df	df Error	F	p	
TRAVA	1	119	11.01	**	6.12	*	1	119	3.00	-	
DRUH	2	119	66.40	***	11.45	***	2	119	52.14	***	
ZASAH	3	119	9.90	***	9.82	***	3	119	1.78	-	
TRAVA*DRUH	2	119	1.30	-	1.77	-	2	119	0.00	-	
TRAVA*ZASAH	3	119	1.79	-	1.43	-	3	119	1.75	-	
DRUH*ZASAH	6	119	1.79	-	1.04	-	6	119	1.74	-	
TRAVA*DRUH*ZASAH	6	119	1.35	-	1.98	-	6	119	1.30	-	
CAS	6	714	1194.25	***	2241.89	***	5	595	471.72	***	
CAS*TRAVA	6	714	14.24	***	11.67	***	5	595	5.11	***	
CAS*DRUH	12	714	51.32	***	9.02	***	10	595	36.79	***	
CAS*ZASAH	18	714	12.45	***	8.86	***	15	595	4.02	***	
CAS*TRAVA*DRUH	12	714	1.68	-	2.63	**	10	595	0.38	-	
CAS*TRAVA*ZASAH	18	714	1.37	-	0.94	-	15	595	1.58	-	
CAS*DRUH*ZASAH	36	714	2.04	***	1.01	-	30	595	1.57	*	
CAS*TRAVA*DRUH*ZASAH	36	714	1.31	-	1.44	*	30	595	0.93	-	

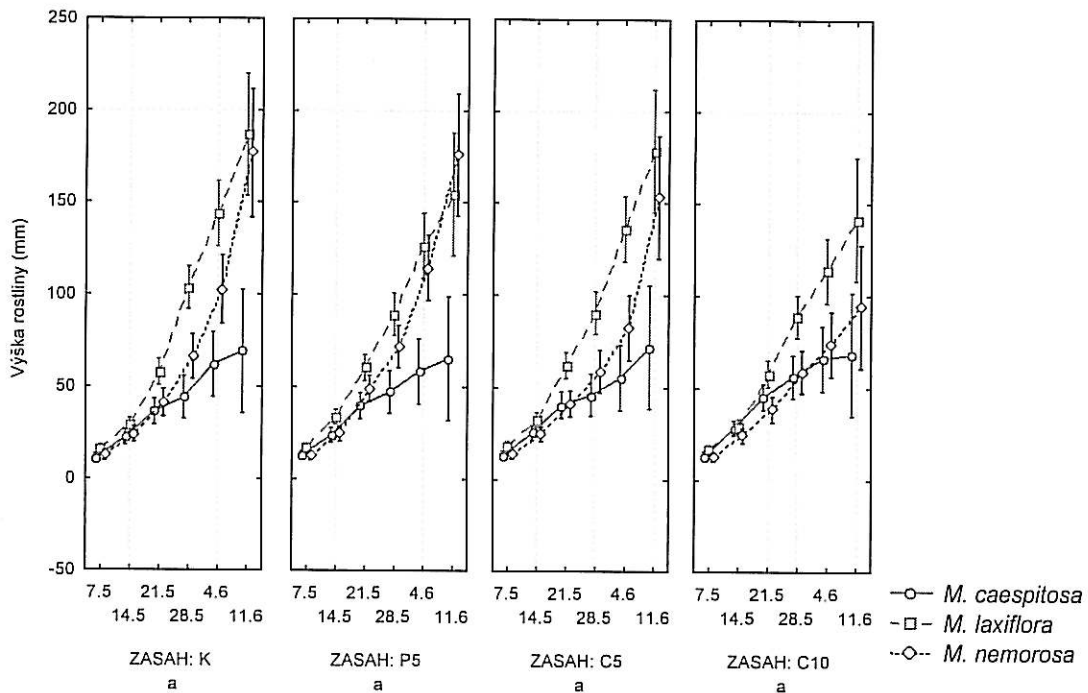
Tabulka 12: Porovnání vlivů jednotlivých testovaných faktorů, jejich interakcí a jejich interakcí s časem pro počty růžic či větvení, délky a šířky nejdelších listů rostlin *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. ANOVA, Repeated measurements, hodnoty testové statistiky F a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

	Růžic či větvení				Nejdelší list		Nejširší list	
	Df	df Error	F	p	F	p	F	p
TRAVA	1	119	4.90	*	1.67	-	3.81	-
DRUH	2	119	37.18	***	22.52	***	33.02	***
ZASAH	3	119	8.08	***	4.41	**	5.53	**
TRAVA*DRUH	2	119	1.83	-	3.29	*	1.69	-
TRAVA*ZASAH	3	119	1.24	-	0.75	-	0.24	-
DRUH*ZASAH	6	119	0.82	-	0.46	-	1.35	-
TRAVA*DRUH*ZASAH	6	119	0.62	-	1.58	-	2.80	*
CAS	1	119	5342.29	***	1151.13	***	703.68	***
CAS*TRAVA	1	119	1.95	-	5.19	*	9.47	**
CAS*DRUH	2	119	18.75	***	40.66	***	24.48	***
CAS*ZASAH	3	119	2.57	-	1.77	-	2.21	-
CAS*TRAVA*DRUH	2	119	3.74	*	2.64	-	5.96	**
CAS*TRAVA*ZASAH	3	119	0.05	-	0.61	-	1.54	-
CAS*DRUH*ZASAH	6	119	1.65	-	0.31	-	0.90	-
CAS*TRAVA*DRUH*ZASAH	6	119	1.00	-	1.09	-	1.13	-



Obr. 33: Počty listů rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* uvnitř zásahů s různou intenzitou kompetice v průběhu šesti týdnů trvání pokusu v klimaboxu. Rostliny *M. caespitosa* mají průkazně více listů, než rostliny *M. pal.* subsp. *laxiflora*, průkazně nejméně listů mají rostliny *M. nemorosa*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (mnohonásobné porovnání – Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

průkazně rozdílů?



Obr. 34: Výšky rostlin druhů *M. caespitosa*, *M. pal.* subsp. *laxiflora* a *M. nemorosa* uvnitř zásahů s různou intenzitou kompetice v průběhu šesti týdnů trvání pokusu v klimaboxu. Rostliny *M. pal.* subsp. *laxiflora* jsou průkazně vyšší, než rostliny *M. nemorosa*, průkazně nejnižší jsou rostliny *M. caespitosa*. Další (ne)podobnosti uvnitř jednotlivých faktorů jsou vyjádřeny pomocí písmen a, b, c (mnohonásobné porovnání – Tukey test, průkaznost je brána pro $p < 0.05$).

4.4 Vliv chillingu na klíčení

Pro následné hodnocení dat jsem považovala každé jednotlivé semeno za nezávislé pozorování. Zajímalo mě především, jestli se konečné počty vyklíčených semen a průběhy klíčení budou lišit mezi druhy *Myosotis*. Moje data mají hierarchické uspořádání (více lokalit od každého druhu), počet mých lokalit v rámci každého druhu je však příliš nízký (2, 2 a 3 lokality) na to, abych proti sobě druhy mohla rozumně testovat. Při statistickém porovnávání jsem se proto zaměřila hlavně na vzájemné porovnání mezi lokalitami a vlastní celkové porovnání mezi druhy je spíše ilustrativní. (Průkazný rozdíl mezi druhy je způsobený tím, že pro testování беру každé semeno za jednotlivé pozorování, a proto je i počet testovaných pozorování – semen – pro každý druh vysoký). Dále mě zajímalo, jaký bude vliv různého chillingu na celkovou klíčivost semen a jestli bude tento vliv u všech lokalit (popřípadě tří druhů *Myosotis*) stejný.

Dosažené konečné počty vyklíčených a nevyklíčených semen po padesáti dnech klíčení jsem porovnávala pomocí generalizovaných lineárních modelů GLZ a to nejprve celkově pro semena všech tří druhů, a pak jsem porovnávala vlivy lokality a chillingu postupně pouze v rámci jednotlivých druhů. Výsledky GLZ jsou shrnuté v tabulce 13.

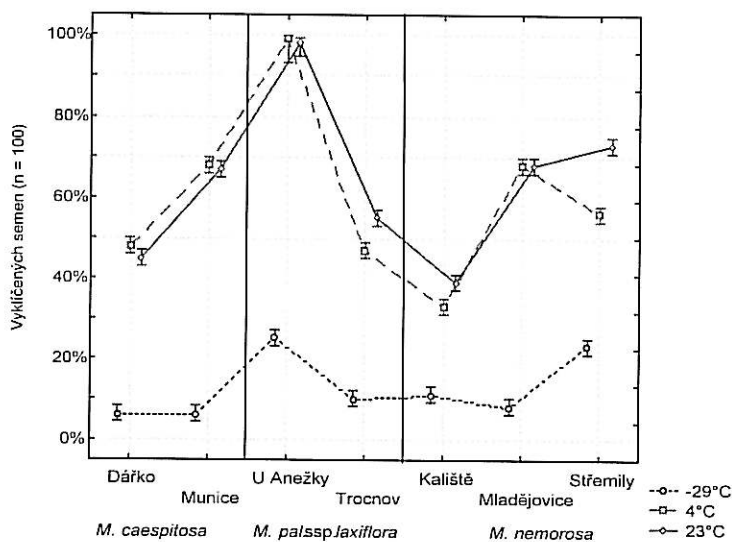
Dosažené klíčivosti semen se celkově lišily mezi lokalitami i vlivem různé intenzity chillingu. Celkové dosažené klíčivosti semen se však lišily i uvnitř všech tří jednotlivých druhů *Myosotis*, také jak mezi lokalitami, tak i vlivem různé intenzity chillingu. U druhu *M. caespitosa* mělo působení různého chillingu na celkovou dosaženou klíčivost semen stejný vliv u populací z lokalit Dárko i Munice. V rámci druhů *M. pal. subsp. laxiflora* a *M. nemorosa* se semena vlivem působení různého chillingu průkazně lišila v dosažené klíčivosti mezi populacemi.

Tabulka 13: Dosažené hodnoty testových statistik a hladin významností pro vzájemné porovnání vlivů jednotlivých testovaných faktorů a jejich interakcí na dosaženou klíčivost semen všech tří druhů a v rámci jednotlivých druhů. GLZ, hodnoty testových statistik a dosažené hladiny významností p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

(CHILLING značí teploty skladování semen před klíčením (23°C, 4°C a -29°C), LOKALITA značí jednotlivé populace).

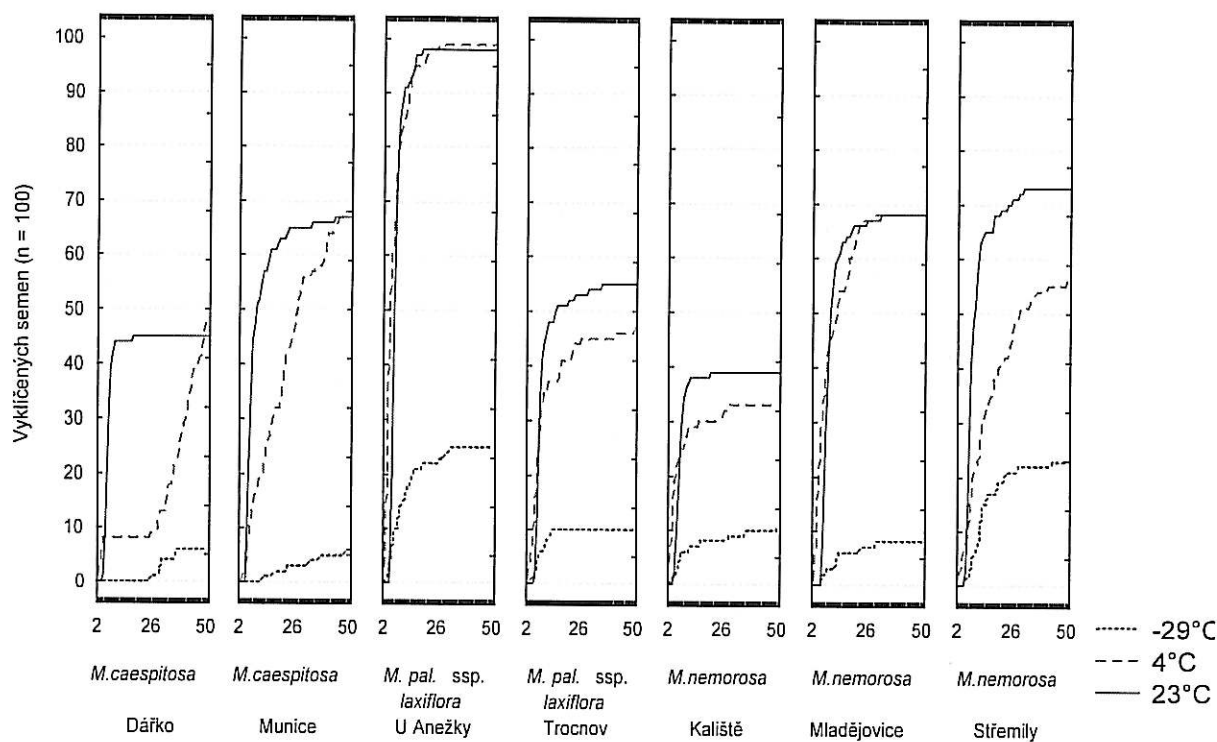
	Testovaný faktor či interakce faktorů	Df	Log- Likelihood	Chi- square	p
Všechny druhy					
	LOKALITA	6	-1360.34	172.59	***
	CHILLING	2	-1082.00	556.68	***
	LOKALITA*CHILLING	12	-1050.68	62.64	***
Jednotlivé druhy:					
<i>M. caespitosa</i>	LOKALITA	1	-397.66	12.30	***
	CHILLING	2	-310.50	174.31	***
	LOKALITA*CHILLING	2	-309.55	1.91	-
<i>M. pal. ssp. laxiflora</i>	LOKALITA	1	-370.13	83.80	***
	CHILLING	2	-253.27	233.72	***
	LOKALITA*CHILLING	2	-242.09	22.35	***
<i>M. nemorosa</i>	LOKALITA	2	-592.55	40.06	***
	CHILLING	2	-507.10	170.90	***
	LOKALITA*CHILLING	4	-499.04	16.13	**

Celkově měl chilling při $-29\text{ }^{\circ}\text{C}$ na dosaženou klíčivost všech semen průkazně nejvíce negativní vliv (vyklíčilo pouze 11% semen) na rozdíl od chillingu při $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, kde byla průměrná celková dosažená klíčivost velice vysoká (okolo 70 %) a srovnatelná se semeny bez chillingu.



Obr. 35: Celkové dosažené poměry vyklíčených semen k poslednímu dni klíčení v rámci jednotlivých lokalit a v závislosti na intenzitě chillingu. GLZ.

Reakce jednotlivých populací ze sedmi lokalit v klíčivosti semen na různou intenzitu chillingu byla různá (obr.35). Dosažené klíčivosti semen, která byla podrobena chillingu při $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ve vztahu k semenům bez chillingu se lišily mezi populacemi, a to tak, že u některých populací byly tyto klíčivosti stejné či velice podobné (např. Mladějovice, Munice, U Anežky), jinde byla klíčivost bez chillingu vyšší (např. Trocnov, Střemily). Také velikosti rozdílů v absolutních počtech vyklíčených semen podrobeným různým úrovním chillingu byly u jednotlivých populací různé.



Obr. 36: Průběh klíčení semen jednotlivých populací v závislosti na intenzitě chillingu v průběhu 50-ti dnů trvání experimentu. Graf vytvořený pomocí Repeated measurements.

Celkový průběh klíčení semen jednotlivých populací v průběhu padesáti dnů trvání experimentu přehledně ukazuje obr. 36. U každé populace je zvlášť vyneseny průběh klíčení semen vystavených před samotným experimentem třem různým intenzitám chillingu.

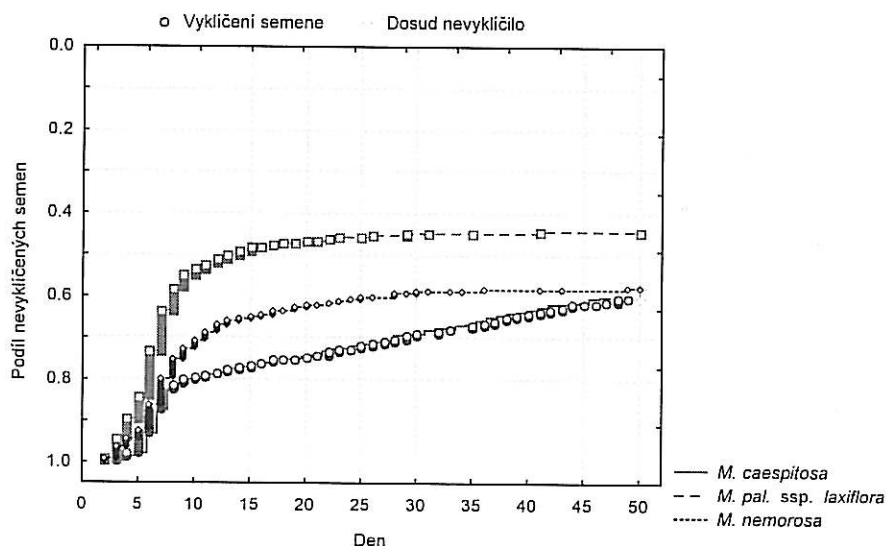
Průběh samotného klíčení semen jsem testovala pomocí analýzy přežívání (*Survival analysis*), nejprve celkově pro všechna semena, poté jsou testovány jednotlivé lokality a 3 úrovně chillingu pouze v rámci jednotlivých druhů. Výsledky testování jsou shrnuté v tabulce 14.

Z těchto analýz i z obrázku 36. je patrné, že rozdíly v celkové klíčivosti jsou mezi populacemi-lokalitami podstatně větší, než mezi druhy (tady je průkaznost daná spíše tím, že každé semeno je bráno jako jednotlivé pozorování). Tato skutečnost spolu s hierarchičností dat způsobuje, že abych mohla prokázat rozdíly mezi druhy, potřebovala bych od každého velké množství lokalit. Přesto výsledky z mých dat navrhuji určité trendy v klíčivosti a v klíčení které se liší mezi druhy, mezi třemi úrovněmi chillingu i v reakcích druhů *M. caespitosa*, *M. pal. subsp. laxiflora* a *M. nemorosa* na různý chilling. Otázkou tedy zůstává, nakolik lze mé výsledky považovat za obecné.

Tabulka 14: Dosažené hodnoty testových statistik a hladin významnosti pro vzájemné porovnání vlivů jednotlivých testovaných faktorů na průběh klíčení semen. Nejprve jsou testována semena všech tří druhů dohromady, poté pouze v rámci jednotlivých druhů. Každý faktor je postupně brán a testován jako jediná vysvětlující proměnná. Survival analysis, hodnoty testových statistik a dosažené hladiny významnosti p (- pro $p > 0.05$ čili neprůkazný rozdíl; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). (Testované faktory: DRUH značí *M. caespitosa*, *M. pal. subsp. laxiflora* a *M. nemorosa*, CHILLING teploty skladování semen před klíčením (23°C, 4°C a -29°C), LOKALITA značí jednotlivé populace).

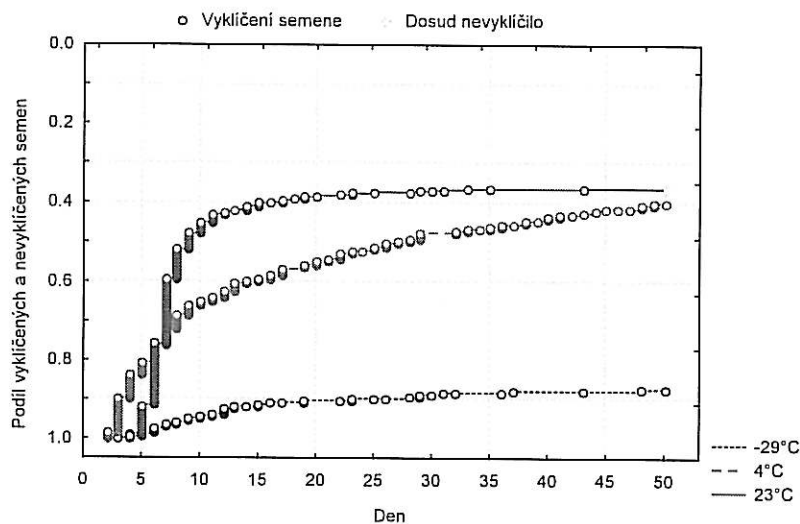
	Testovaný faktor	Df	Chi-square	Z test	p
Všechny druhy					
	DRUH	2	70.31	-	***
	LOKALITA	6	206.58	-	***
	CHILLING	2	448.95	-	***
Jednotlivé druhy					
<i>M. caespitosa</i>	LOKALITA	1	-	3.69	***
<i>M. caespitosa</i>	CHILLING	2	148.73	-	***
<i>M. pal. ssp. laxiflora</i>	LOKALITA	1	-	-9.81	***
<i>M. pal. ssp. laxiflora</i>	CHILLING	2	165.02	-	***
<i>M. nemorosa</i>	LOKALITA	2	20.22	-	***
<i>M. nemorosa</i>	CHILLING	2	154.62	-	***

Průběh celkového klíčení semen se tedy lišil hlavně mezi jednotlivými lokalitami a to i v rámci jednotlivých druhů (obr. 36). Obrázek 37 naznačuje, že zřejmě opravdu existuje rozdíl v průběhu klíčení semen i mezi druhy. Semena druhu *M. pal. ssp. laxiflora* vyklíčila celkově nejrychleji, ve druhé polovině trvání experimentu již klíčila jen vzácně. Dosažená celková klíčivost byla nejvyšší. Semena druhu *M. nemorosa* se průběhem klíčení podobala druhu *M. pal. ssp. laxiflora*, ale celková dosažená klíčivost byla nižší. Semena druhu *M. caespitosa* také klíčila nejvíce během prvních pár dnů, ale oproti předchozím druhům klíčila poměrně intenzivně i nadále v průběhu celého experimentu. V posledním dni experimentu tento druh dosáhl celkové klíčivosti srovnatelné s *M. nemorosa* a trend v klíčení napovídá, že kdyby experiment nebyl ukončen, druh *M. caespitosa* by nejspíše nadále v klíčení pokračoval.



Obr. 37: Souhrnný průběh klíčení a podíl nevyklíčených semen u všech tří druhů *Myosotis* v průběhu 50ti dnů trvání pokusu. Survival analysis. Na ose y 1 značí počáteční stav, kdy dosud nic nevyklíčilo, 0 značí situaci, kdy by nezbylo žádné nevyklíčené semeno.

Celkový průběh klíčení všech semen byl rozdílný i mezi semeny podrobenými různým úrovním chillingu (obr 38). Semena skladovaná při 23 °C bez chillingu začala klíčit celkově nejdéle (čtvrtý den), ale pak vyklíčila poměrně rychle a v nejvyšším množství. V druhé půli experimentu již klíčila jen velmi vzácně. Zcela jiný byl průběh klíčení u semen podrobených chillingu při 4 °C, která začala klíčit již druhý den. Nejvíce tato semena klíčila během prvních pár dnů, ale jako jedinná klíčila poměrně intenzivně i nadále v průběhu celého experimentu. V posledním dni experimentu se celková klíčivost vyrovnala klíčivosti u semen bez chillingu a nejspíše by ji nakonec i předčila, kdyby experiment trval ještě déle. Klíčivost semen podrobených chillingu při -29 °C byla celkově velice nízká a klíčení semen převažovalo v první půli trvání experimentu.



Obr. 38: Průběh klíčení a podíl nevyklíčených semen (souhrnně jsou brána semena všech tří druhů *Myosotis*) v závislosti na intenzitě chillingu v průběhu 50-ti dnů trvání pokusu. Survival analysis. Na ose y 1 značí počáteční stav, kdy dosud nic nevyklíčilo, 0 značí situaci, kdy by nezbylo žádné nevyklíčené semeno.

Z výsledků klíčícího experimentu vyplývá, že největší variabilita v dosažené klíčivosti semen i v průběhu samotného klíčení je mezi jednotlivými populacemi-lokalitami a to i v rámci jednotlivých druhů. Data však naznačují, že rozdíly budou i mezi druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa*. Odezva na různé úrovně chillingu (vyjádřená průběhem klíčení semen v čase) je ale v rámci jednotlivých populací (i druhů) stejná či velice podobná. Vliv chillingu při $-29\text{ }^{\circ}\text{C}$ na klíčivost byl u všech populací (druhů) negativní. Po padesáti dnech trvání experimentu vyklíčilo u všech populací nejvíce semen skladovaných bez chillingu při $23\text{ }^{\circ}\text{C}$. Chilling při $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ měl vliv hlavně na průběh klíčení – část semen vyklíčila dříve a část déle, než semena bez chillingu, dosažená celková klíčivost se po padesáti dnech trvání experimentu blížila semenům bez chillingu, ale na rozdíl od nich semena podrobená chillingu při $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ stále poměrně intenzivně klíčila i ke konci.

později

5 DISKUSE

5.1 Fytocenologické snímkování

Druhy celé skupiny *Myosotis palustris* nejen že vypadají velice podobně, ale rostou i na podobných stanovištích (vlhké louky, prameniště, bahnitě půdy,...). Není však běžné, že by se na jedné lokalitě vyskytovaly dva nebo dokonce tři tyto druhy současně vedle sebe. Existuje jen několik doložených fytocenologických snímků obsahujících oba druhy. I moje vlastní pozorování v terénu mi potvrzuje, že jde spíše o vzácný jev.

Podle mých fytocenologických snímků se druhy *M. caespitosa*, *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa* daly rozlišit podle různých fytocenologických vazeb. *M. caespitosa* rostla pohromadě téměř výhradně s druhy rybníčních společenstev, jako jsou např. *Glyceria maxima*, *Typha latifolia*, *Phalaris arundinacea*, *Juncus articulatus* či *Lycopus europaeus*. *M. pal. ssp. laxiflora* rostla nejvíce s druhy říčních lemů: *Calystegia sepium*, *Solanum dulcamara* a opět *Lycopus europaeus*, s prameništními a lesními druhy jako *Cardamine amara* a *Impatiens noli-tangere*, ale i s některými invazními a ruderními druhy, např. *Impatiens glandulifera*. Druh *M. nemorosa* rostl především s druhy vlhkých luk: např. *Lychnis flos-cuculi*, *Ranunculus auricomus*, *Betonica officinalis*, *Carex panicea*, *Molinia caerulea* a *Holcus lanatus*, s druhy podmáčených míst: *Ranunculus repens*, *Juncus effusus*, *Glyceria fluitans*, ale i s ruderními jako *Taraxacum sp.*

Z mých analýz vyplynulo, že jedny z nejdůležitějších ekologických charakteristik stanoviště, podle jejichž hladin lze tři sledované druhy *Myosotis* odlišit, je právě celková vlhkost, a dále zástin, sklon a nadmořská výška. Pouze na studovaném území zřejmě platí vztah druhu *M. pal. ssp. laxiflora* s nadmořskou výškou, protože v rámci celé ČR roste *M. pal. ssp. laxiflora* i ve vyšších nadmořských výškách (Bílé Karpaty).

Požadavky na přírodní charakteristiky stanoviště u všech sledovaných druhů indikují sice podobné, ale přece jen ne úplně stejné ekologické požadavky. Tato skutečnost vypovídá o různých realizovaných ekologických nikách druhů. V podstatě všechny tři sledované druhy jsou vázané na vlhká stanoviště, ale požadovaná intenzita vlhkosti je různá. Druhy se pravděpodobně nejvíce liší v toleranci k suchu. Nasvědčuje tomu i výskyt druhu *M. nemorosa*, který má ve svých požadavcích na vlhkost největší ekologický rozsah a i toleranci k nedostatku vody (roste od vysýchavých luk, cest a příkopů až po podmáčená rašeliniště a kaluže) a je také nejhojnější v rámci celé taxonomické skupiny *M. palustris*. Naopak druhy *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora* mají podle mých pozorování požadavky na vlhkost vyšší (viz obr. 6 ve výsledcích).

V České národní fytocenologické databázi jsou v souboru Mezidruhové vazby v bylinné vegetaci České republiky (Chytrý et al. 2000) mé tři sledované druhy shrnuté spolu s ostatními ve společné skupině *Myosotis palustris* agg. Z celkového počtu snímků v databázi obsahujících některý druh ze skupiny *Myosotis palustris* agg. ($n = 2338$), se s některým z druhů skupiny *Myosotis palustris* agg. nejčastěji vyskytují následující druhy: *Lychnis flos-cuculi* (53), *Cardamine pratensis* agg (52.5), *Ranunculus auricomus* (52.3), *Galium uliginosum* (50.7), *Juncus effusus* (49.4), *Carex nigra* (48.8), *Caltha palustris* (48.3), *Cirsium palustre* (45.2), *Angelica sylvestris* (44.4), *Crepis paludosa* (43.1), *Poa trivialis* (42.2), *Carex panicea* (41.7),

Scirpus sylvaticus (41.4), *Ranunculus acris* (41.3), *Deschampsia cespitosa* (40.8). (V závorce za každým druhem je udáváný koeficient *u*; koeficient *u* je přímo úměrný tendenci tohoto druhu vyskytovat se ve fytoecologických snímcích, v nichž je přítomen některý z druhů *Myosotis palustris* agg.; *u* nabývá hodnoty od 0 do 100). Podle uvedených fytoecologických vazeb mohou předpokládat, že se ve většině snímků jednalo o druh *M. nemorosa*. Celkově se jedná o druhy podmáčených stanovišť a nebo vlhkých luk a dokládá to jasnou vazbu druhů ze skupiny *M. palustris* na vlhká stanoviště.

Druhou výraznou charakteristikou, která vyplynula z mých výsledků jako důležitá pro výskyt jednotlivých druhů *Myosotis* ve snímku, byl zástin. U druhu *M. caespitosa*, který se podle mých snímků prokazatelně vyskytuje téměř výhradně na stanovištích bez zástinu, může být nika vymezena právě touto charakteristikou a proto je výskyt *M. caespitosa* soustředěn na dobře osluněná a nezalesněná stanoviště s vysokou vlhkostí (což jsou právě břehy rybníků), na rozdíl od ostatních dvou druhů. Vypadá to, že druh *M. pal* ssp. *laxiflora* naopak preferuje stanoviště zastíněná. Druh *M. nemorosa* se zdá být tolerantní k zástinu na celé vymezené škále a tato vysoká tolerance opět naznačuje nejširší realizovanou niku u tohoto druhu ve srovnání s ostatními dvěma druhy (viz obr. 5 ve výsledcích).

Dalším faktorem, který mohl ovlivnit, že se sledované druhy v přírodě nevyskytují společně, může být vzácnější a současně fragmentovitá povaha vhodných stanovišť v krajině. Přírodní stanoviště s dostatečnou vlhkostí, jako jsou rybníky, prameniště, podmáčené louky a vodní toky, tak typická pro všechny druhy skupiny *M. palustris* agg., mají totiž v krajině spíše ostrůvkovitý charakter. Výskyt jednotlivých druhů ze skupiny *M. palustris* na těchto stanovištích pak může být dán také pouze dílem náhody, který druh se na stanoviště dostane jako první. A je jednoduše méně pravděpodobné, že se na stejné místo dostane více, než jeden z druhů skupiny *M. palustris*. Vzhledem k relativně jasné diferenciaci ekologických požadavků je však toto vysvětlení méně pravděpodobné.

Nižší pravděpodobnost, že se dva či více druhy ze skupiny setkají, může mít za následek i celkově vzácnější výskyt jednotlivých druhů ze skupiny *M. palustris* na určitých územích ČR: *M. caespitosa* je běžná jen v rybníčních oblastech, *M. palustris* subsp. *palustris* v Českém Středohoří a na Opavsku a není v oreofytiku, *M. palustris* subsp. *laxiflora* se jen vzácně vyskytuje v oreofytiku a *M. nemorosa* je zase vzácná v termofytiku (Štěpánková 2000).

Existují i další omezení pro výskyt druhů *Myosotis*. Všechny tři sledované druhy patří spíše ke konkurenčně slabším, proto nerostou na příliš úživných stanovištích či v zapojených porostech, kde by byly kompetičně vyloučeny. Uchycují se a dobře přežívají na narušených místech a dočasných stanovištích, u terofytního druhu *M. caespitosa* je na těchto stanovištích založeno přežití. Všechny tři sledované druhy, ale hlavně *M. pal* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* rostou často na okrajích či přechodech více různých společenstev, v druhově bohatých ekotonech. Poměrně často jsou to okraje společenstev, které jsou méně stabilní, kde je patrně větší narušení půdy a v důsledku toho i méně zapojený porost daného společenstva.

Tři sledované druhy vykazují v terénu různé klonální chování, což přímo souvisí i s jejich životními strategiemi.

V databázi klonálních rostlin uvádějí Klimeš a Klimešová (Klimeš & Klimešová 1999a, 1999b) druhy *M. caespitosa* a *M. nemorosa* jako neklonální, jednoleté či dvouleté. Má pozorování z terénu naopak ukazují, že klonální chování je u druhu *M. nemorosa* běžné, většinou

ve stabilnějších typech společenstev – pravidelně kosených loukách. Rostliny *M. nemorosa* vytváří klonální trsy s méně nápadnými krátkými vegetativními podzemními výhony (příloha 3). Ačkoliv se rostlina pomocí těchto výběžků šíří do okolí pouze na nepatrnou vzdálenost a počet výběžků většinou nevzrůstá během sezóny, rok od roku se tak díky nim osvědčené genotypy rostlin rozrůstají a vegetativně vytrvávají na osvědčeném stanovišti. Zatímco výhon po odkvětu v dané sezóně odumře, život genety díky výběžkům trvá dál. Generativní rozmnožování *M. nemorosa* (reprezentované počtem květů) je s vegetativním šířením (počet výhonů) pozitivně korelováno, protože víceméně každý vytvořený výhon v dané sezóně kvete úměrně své velikosti. Tuto skutečnost jsem ověřila i v terénním experimentu ve své bakalářské práci, kde klonální trsy rostlin *M. nemorosa* přetrvaly déle, než dvě sezóny (Chaloupecká 2000; Chaloupecká & Lepš 2002).

M. caespitosa nevykazuje žádné klonální chování, a to potvrzuje i mé pozorování v terénu: lodyhy jsou u tohoto druhu jednotlivé, a ačkoliv se hodně větví, nekořenují a netvoří žádné vegetativní výběžky. *M. caespitosa* patří svou životní strategií mezi terofyty, proto je pro tento druh stěžejní především investice do tvorby semen.

M. pal. ssp. laxiflora je v databázi klonálních rostlin (Klimeš & Klimešová 1999a, 1999b) udávána jako klonální. Je zde přiřazena ke klonálnímu typu *Asperula odorata* = *Galium odoratu*, který vytváří krátce žijící podzemní horizontální výběžky, které se formují pod zemí a po čase vytváří nadzemní vzpřímené výběžky, které mívají jen několik kořenů a nodů a dlouhá internodia, větvení je obvykle sympodiální, rozpad klonů začíná od nejstarších podzemních částí, vegetativní šíření může být velmi rychlé. Dle mého pozorování v terénu je *M. pal. ssp. laxiflora* opravdu vysoce klonální, tvoří však četné nadzemní výběžky, které se formují i nad zemí, a lodyhy tohoto druhu vždy kořenují. Při rozlámání lodyhy jsou její jednotlivé části schopné velmi snadno se uchytit a zakořenit na novém stanovišti. Tento druh rozhodně sází na strategii vegetativního šíření, a to pravděpodobně i na větší vzdálenosti. K tomu využívá tekoucí vodu, neboť druh *M. pal. ssp. laxiflora* hojně roste právě podél břehů řek a potoků. V terénu jsem viděla i několik téměř sterilních, ale přesto úspěšně přetrvávajících populací (vlastní pozorování). Výhodnost této klonální strategie druhu *M. pal. ssp. laxiflora* se potvrdila i po letošních katastrofických srpnových záplavách, kdy jsem navštívila několik lokalit podél potoků. Ačkoliv zde byly rostliny *M. pal. ssp. laxiflora* dost polámané a zanesené naplaveným materiálem, polámané lodyhy zde úspěšně regenerovaly a tvořily nové vegetativní výběžky, i mnoho odlomených částí snadno znovu zakořenilo (vlastní pozorování).

Naopak na několika lokalitách *M. caespitosa* (převážně v okrajích rybníků) nezbyla po povodních po rostlinách ani stopa. Délka zaplavení zde však byla mnohem delší (zvýšení vodní hladiny trvalo přes měsíc) na rozdíl od břehů toků (a to hlavně těch menších), kde se vodní příval přehnal spíše jednorázově.

Klonalita u rostlin je vlastnost, která má významný vliv na konkurenceschopnost jednotlivých druhů, ovlivňuje jejich vzájemné interakce a následně se významně podílí i na utváření rostlinných společenstev a jejich vnitřní dynamice, proto je klonalita v rostlinné ekologii věnovaná velká pozornost, o čemž svědčí i mnoho studií (Herben 1997; Herben et al. 1994; Klimeš et al. 1997, Klimeš & Klimešová 1997; van Groenendael & de Kroon 1996; van Groenendael et al. 1996). Klonalita rostlin zvyšuje schopnost druhů úspěšně se uplatnit v rostlinném společenstvu a reagovat na heterogenitu prostředí. Na příznivém stanovišti rostlina může více investovat do klonálního šíření a déle se udržet na „ověřeném“ zdroji (Oborny & Bartha 1995). Příkladem je i studie na *Trientalis europaea*, který tvořil více větších hlíz právě

na stanovišti s vyšším obsahem živin (Piqueras et al. 1999). Plastická odpověď (typem růstu) na heterogenitu prostředí je tedy u klonálních rostlin významná, ale liší se mezi druhy. Navíc je zřejmě slabší, než se původně zdálo. Svědčí o tom skutečnost, že aktivní vyhledávání míst s příznivými podmínkami pomocí klonality je o dost omezenější ve srovnání se schopností rychlým růstem opustit místo s lokálně nepříznivými podmínkami (de Kroon et al. 1994). Plastická odpověď na heterogenitu prostředí nebyla dosud u rodu *Myosotis* studována, a je to zřejmě jedna z perspektivních oblastí srovnávacího výzkumu sledované skupiny.

Klonalita současně staví rostliny před další tradeoff při rozhodování o alokaci zdrojů mezi přežitím, růstem a reprodukcí, neboť reprodukovat a šířit se klonální rostliny mohou nejen generativně pomocí semen, ale tentokrát i klonálně pomocí ramet (Bazzaz & Ackerly 1992). Zkoumání způsobů a intenzity investic do generativního rozmnožování u klonálních rostlin je tedy dalším podstatným okruhem výzkumu klonality (např. Caswell 1985; Eriksson 1992, 1997; Winkler & Fisher 1999), a že je generativní rozmnožování u klonálních rostlin téměř vždy v nějaké intenzitě zastoupené a za určitých podmínek výhodné, o tom svědčí mnohé z těchto studií.

Všechny tři sledované druhy *Myosotis* hodně investují do semen a jsou hojně zastoupeny v semenné bance (např. Jensen 1998), a to jak u terofytu *M. caespitosa*, tak u *M. nemorosa*, a dokonce i u vysoce klonálního druhu *M. pal. ssp. laxiflora*. O semenech a klíčení se však zmíním více v závěrečné části diskuse věnované experimentu s klíčením semen.

5.2 Terénní experiment

Celkové přežívání rostlin nebylo průkazně různé mezi jednotlivými pokusnými druhy *Myosotis*. V této sezóně (2002) však byl počet přežívajících rostlin i jejich růst obecně nízký ve srovnání s mým bakalářským terénním experimentem (Chaloupecká 2000; Chaloupecká & Lepš 2002). Vliv měla bezesporu sezónní variabilita, neboť tento rok bylo dost suché jaro. Navíc se na pokusné lokalitě tento rok extrémně rozmnožil invazní druh slimáka *Arion lusitanicus* (Grimm & Paill 2001), který zlikvidoval dost pokusných rostlin (možná nejvíce právě v gapech, kde nebyly chráněné okolní vegetací). Závislost vlivu gapu na klimatických podmínkách v jednotlivých sezónách a na velikosti žracího tlaku herbivora zůstává otevřenou otázkou, vyžadující další výzkum.

Celkově přežil velmi nízký počet rostlin vysazených již na podzim, a to u všech tří druhů *Myosotis*. Rostliny *M. caespitosa* a *M. nemorosa*, které přežily zimu, však získaly podstatný náskok ve vegetační sezóně, neboť mnohem více rostly a i kvetly, zatímco u rostlin vysazených až na jaře bylo kvetení ve stejné sezóně výjimečné. U druhu *M. nemorosa* je prokázáno, že má dvě výrazná období semenáčků – na jaře a na podzim (vlatní terénní pozorování a Kotorová, ústní sdělení). Zatímco jarní semenáčky sází na větší jistotu přežití, podzimní semenáčky mají sice pravděpodobnost přežití na počátku nižší, ale mají pak větší šanci, že o sezónu urychlí svoji reprodukci. Překvapivé je, že se na pokusné lokalitě dobře uplatnily i rostliny *M. caespitosa*, ačkoliv louka nepatří mezi typická stanoviště tohoto druhu. Jakožto terofytní druh závislý na náhodných a dočasných stanovištích bude mít zřejmě *M. caespitosa* dost velký potenciál k přežití extrémních podmínek. Je ovšem také možné, že *M. caespitosa* je v lučním stanovišti limitována jakožto jediný terofytní druh ze skupiny *Myosotis palustris* právě možnostmi uchycení ze semen. Raná fáze vlastního uchycení semen a vzcházení semenáčků však nebyla při terénním pokusu předmětem mého výzkumu – do lučního stanoviště byly vysazeny již poměrně

velké rostlinky. Rostlinám druhu *M. pal. ssp. laxiflora* se na pokusné lokalitě dařilo nejhůře, byly nejmenší a vůbec nekvetly, což ukazuje na nevhodnost lučního stanoviště pro tento druh. I fytoocenologické snímky a pozorování z terénu ukazují na potřebu vysoké vlhkosti a dostatečného zástínu u druhu *M. pal. ssp. laxiflora* a obojí na pokusné lokalitě chybí.

V mém terénním experimentu všechny rostliny celkově přežívaly i rostly lépe ve vlhkých plochách, ve srovnání se suchými plochami, což opět potvrzuje důležitost dostatečné vlhkosti pro všechny sledované druhy *Myosotis*.

Všechny rostliny využívají stejné zdroje – světlo, vodu, živiny, CO₂ a hlavně prostor, proto všichni jedinci v rostlinném společenstvu jsou potenciaálními kompetitory, ať již jde o jedince téhož, či různých druhů (Goldberg & Werner 1983). Konkurenceschopnost je pro druhy důležitá, ovlivňuje jejich uplatnění v rostlinném společenstvu a z toho vyplývající alokaci v investicích a životní strategii.

Vliv kompetice od okolní vegetace má obecně negativní vliv, o tom svědčí mnoho prací dokazujících pozitivní vliv odstranění okolní kompetice na růst sledovaných druhů. Například druh *Trifolium repens* byl pěstován ve třech druzích kompetičních travin a samostatně, a uvnitř všech tří kompetičních travin byly rostliny *Trifolium repens* nepoměrně menší, než když rostly bez kompetice (Mehrhoff & Turkington 1996). Zásadní velikostní rozdíl právě mezi zásahy s kompeticí a bez kompetice byl zaznamenán i při sledování růstu semenáčků *Quercus petraea* (Collet et al. 1995) či *Schizachyrium scoparium* a *Setaria viridis* a to při různých hladinách živin i různé iniciální velikosti těchto semenáčků (Wilson 1994). Wilson & Tilman (1991) dále prokázali, že růst tří trav *Schizachyrium scoparium*, *Poa pratensis* a *Agropyron repens* je jednoznačně lepší bez kompetice ve srovnání pouze s podzemní kořenovou kompeticí, i s plnou kompeticí, a to opět bez ohledu na úroveň živin stanoviště.

Gapy (čili volná místa v porostu vznikající díky disturbancím) jsou tvořené hlavně činností různých zvířat (nory savců, žížaly, mraveniště), lidí (i kosení), či jinými přírodními faktory (např. vodou, polomy od větru). Gapy mohou mít velikost od několika cm (v zapojeném lučním porostu mají roli pro uchycování semenáčků) po několik metrů (polomy v lese). Gapy reprezentují typ stanoviště s omezenou kompeticí – rostliny tu mají více světla, prostoru i živin – a proto by měly mít na růst rostlin pozitivní vliv.

Vlivem různých velikostí gapů na růst rostlin druhu *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae) se zabýval Morgan (1997). Z jeho výsledků vyplývá, že čím větší je gap (nejlépe nad 30 cm v průměru), tím větší je podíl světla na úrovni půdy, i velikost neobsazeného prostoru, a tím úspěšnější je rostlina v růstu a následně i v produkci semen. Gapy mají s rostoucí velikostí i rostoucí pozitivní vliv na kolonizaci, přežívání, růst či plodnost, o čemž svědčí práce McConnaughay a Bazzaz (1987) na šesti různých druzích.

Gapy jsou také významné pro regenerační niku, neboť se zde mohou uchytit semenáčky, které by v zapojeném porostu či vlivem rostlinného opadu neměly šanci přežít (Foster & Gross 1997; Grubb 1977, Hillier 1990; Křenová & Lepš 1996). Mezi luční druhy, jejichž semena vyčkávají v semenné bance a právě v gapech jsou schopné se úspěšně uchytit, patří například *Agrostis*, *Holcus*, *Poa* (Grubb 1977). Gapy jsou výhodnější pro uchycení semenáčků či přežívání druhů ve srovnání s neporušenou vegetací, o tom dále svědčí například i práce Goldberg (1987). Je ale pravděpodobné, že některé druhy se lépe uchycují a přežívají v porostu, než v gapech, a to především semenáčky, neboť okolní porost je chrání před nepříznivými vlivy.

Nevýhodou gapů je jejich celková větší náchylnost k vysychání, neboť teplota tu více kolísá mezi dnem a nocí ve srovnání s okolním porostem (Hillier 1990), v gapech jsou i jiné poměry světelného záření, dostupnost živin a vodní poměry, nic netlumí ani extrémní vlivy větru či přívalový déšť. Na extrémní podmínky jsou semenáčky náchylnější ve srovnání s dospělými rostlinami (Kotorová & Lepš 1999, Morgan 1997). Vhodnost gapů pro klíčení a uchycování semenáčků se tady může lišit podle vlastností semen a požadavků semenáčků i mezi jednotlivými druhy. Dále záleží i na vhodném načasování vzniku gapu a klíčení semene ve vztahu k panujícím teplotním podmínkám (např. jarní příchod pozdních mrazíků, náhlé sucho,...) a sezonalitě či životní strategii kolonizujícího druhu (vytrvalé druhy se mohou na místo disturbance rozšířit pomocí semenáčků i vegetativně oproti jednoletým druhům) (Hillier 1990, Coffin & Lauenroth 1989). Roční i sezónní variabilita, kolísavost a náhodnost vnějších klimatických podmínek přímo a podstatně ovlivňují, jestli bude gap pro sledované druhy výhodným či naopak nevýhodným stanovištěm k uchycení, růstu, přežívání, či rozmnožování.

Frekvence a intenzita narušování v rostlinném společenstvu, popřípadě frekvence vzniku a velikosti takto vznikajících gapů jsou očividně důležité pro zastoupení jednotlivých druhů i celkové složení rostlinného společenstva (Reader & Buck 1991).

Kompetice závisí i na produktivitě stanoviště. Zatímco na produktivních místech tvoří rostliny hodně nadzemní biomasy a stěžejní se tu stává nadzemní kompetice o světlo, na neproduktivních místech se kompetice soustřeďuje spíše pod zem (Gerry & Wilson 1995; Wilson & Tilman 1993). Na produktivních stanovištích tedy mají především rychle a do výšky rostoucí trávy výhodu oproti ostatním druhům, díky čemuž tato životní forma vítězí v asymetrické kompetici o světlo (Connolly & Wayne 1996). Vlivem hnojení proto dochází často k poklesu druhové bohatosti společenstev (např. Lepš 1999), neboť rostliny reagují na hnojení obecně větším nárůstem nadzemní biomasy, ale většina druhů se pak v této asymetrické nadzemní kompetici neuplatní. Výsledek můžeme vidět i na opuštěných pastvinách či pasekách zcela zarůstajících některou z trav, např. *Deschampsia caespitosa*.

Na produktivních místech či při dodání živin není rostlina limitována zdroji, a proto může investovat jak do vegetativního růstu, tak do reprodukce, o čemž svědčí například práce Šrůtka (1995) na druhu *Urtica dioica* či Biere (1995) na *Lychmis flos-cuculi*: investice do vegetativní a generativní reprodukce u tohoto druhu byly na úživných místech korelovány pozitivně, ale na neúživných negativně. Obecně na méně úživných místech má rostlina omezené zdroje a musí tedy rozložit své investice mezi přežití, růst a reprodukci, což je takzvaný „tradeoff“ (čili směna) v alokaci zdrojů (Begon et al. 1997; Grime 2001; Tilman 1990). U *M. nemorosa* to vypadá spíše na následující strategii: když je příznivé stanoviště, tak i dobře kvete, a na méně příznivém stanovišti kvete i úměrně méně. Tento druh roste spíše na oligotrofních stanovištích. Pokusná plocha Ohrazení je živinami relativně chudá (dusíku je 6-8 g/kg váhy suché půdy, fosforu 500 mg/kg váhy suché půdy, podíl C/N je 16-20 (Kotorová & Lepš 1999)

V mém terénním experimentu se různé kompetiční zásahy lišily svým vlivem na pokusné rostliny všech druhů *Myosotis*, pokud byly tyto rostliny vysazené až na jaře. Tento vliv ale nebyl zaznamenán u rostlin vysazených již na podzim. Nejspíš to opět bylo způsobeno skutečností, že zimu přežil celkově nízký počet rostlin. Pro celkové přežívání rostlin bylo pro pokusné rostliny nejvýhodnější stanoviště v trsech *Molinia caerulea*, kde byly zřejmě více chráněny před negativním vlivem sucha i před slimáky. Naopak méně vhodná pro přežití byla místa v gapech,

a to především v malých gapech o průměru 10cm, kde byly rostliny více vystaveny těmto vnějším vlivům.

Podmínky na jaře měly zřejmě vliv na průběh celé sezóny. Terénní experiment pro mou bakalářskou práci probíhal během sezón 98 a 99 (viz Chaloupecká 2000; článek Chaloupecká & Lepš 2002 z výsledků této práce je součástí přílohy 5), terénní experiment pro magisterskou práci v sezóně 2002. Měla jsem tedy možnost srovnat výsledky z těchto sezón. Z meteorologických údajů shrnutých v tabulce 15 (Meteorologický ústav České Budějovice) je patrný rozdíl v průměrných teplotách a srážkách mezi sezónami 98 a 99 oproti jaru 2002.

Tabulka 15: Údaje o průměrných měsíčních teplotách (meteorologická stanice České Budějovice) a srážkách (meteorologická stanice Ledenice) během sezón 1998, 1999 a 2002.

	1998		1999		2002	
	T (°C)	srážky (mm)	T (°C)	srážky (mm)	T (°C)	srážky (mm)
duben	9.8	48.7	9.3	36.4	8.7	15.8
květen	14.3	44.8	14.6	63.3	16.5	25.6
červen	17.8	113.9	16.3	50.3	19.1	177.7
červenec	18.3	119.4	19.5	72	19.4	105.5
srpen	18.5	47.9	17.9	47.3	18.8	474.1
září	12.9	52.8	16.3	43.9	12.5	92.3

Přírodní klimatické podmínky na jaře ve vegetačních sezónách 98 i 99 byly podobné. Z výsledků mé bakalářské práce vyplynulo, že rostlinám *Myosotis nemorosa* se v průběhu těchto sezón nejlépe dařilo v zásazích bez konkurence, a to především ve velkém gapu o průměru 20 cm. Již v první sezóně tvořily v tomto zásahu nejvíce listů, v sezóně druhé pak vytvářely především nejvíce vegetativních výhonů (i deset na mateřskou rostlinu), nejvíce listů a květů. Malý gap (G10) se pro sledované rostliny ukázal být znatelně méně příznivý a rostliny se zde průkazně nelišily od rostlin v trsech konkurenčních trav, ačkoliv se jim v malém gapu ve srovnání s konkurenčními zásahy vedlo přece jen o něco lépe. V travních kompetičních zásazích se naopak rostlinám *Myosotis nemorosa* dařilo hůře, neboť byly omezovány kompeticí.

V uplynulé sezóně 2002 však byly oproti sezónám 98 i 99 jarní měsíce poměrně suché (viz průměrné měsíční srážky v dubnu a květnu) a v květnu již bylo i mnohem větší teplo. Velká část pokusných rostlin (i ze souboru vysazených na jaře) odumřela a i velikosti růstových charakteristik přeživších rostlin byly celkově ve srovnání s rostlinami vysazenými a měřenými během sezóny 1998 podstatně nižší, neboť i přeživší rostliny během jara částečně zaschly, a to zřejmě právě vlivem jarního sucha. Negativní vliv sucha na růst rostlin (a to především v sušší pokusné ploše) byl patrný ještě v červnu, který už byl na srážky bohatý, neboť rostliny regenerovaly a tvořily nové listy velmi pozvolna. Pokusné rostliny byly zřejmě během jara 2002 v obou gapech (o průměrech 10 i 20 cm) více vystaveny suchu ve srovnání s rostlinami v okolním porostu (K) a v trsech *Molinia caerulea* (M), kde byly uschnutím ohroženy méně. Proto bylo stanoviště s vyšší kompeticí, ale lépe chráněné proti vyschnutí, v sezóně 2002 vhodnější, než gapy. Naopak v sezónách 1998 a 1999 bylo pro cílové rostliny výhodnější zcela opačné stanoviště, a to gap, kde byla nejnižší kompetice. Srovnání výsledků z obou sezón tedy svědčí o podstatném vlivu mezisezónní variability, která má za následek, že stanoviště výhodné

za určitých podmínek jeden rok, může být naopak nevýhodné rok další, kdy se klimatické podmínky změni.

Je doloženo v mnoha pracech, že při stejných experimentálních zásazích byly výsledky pozorování různé na různých lokalitách navzdory pouze nepatrným iniciálním rozdílům v druhovém složení společenstev (např. Reader et al. 1994). Dokládá to, že vliv variability mezi lokalitami a vliv mezisezónní variability v klimatických podmínkách je velice podstatný, a vždy výrazně, a jedinečně ovlivňuje výsledky terénních experimentů.

Na pokusné lokalitě Ohrazení, kde byl prováděn terénní experiment, se přirozeně vyskytuje jeden z cílových druhů – *Myosotis nemorosa*. Početnost populace (dospělých rostlin i semenáčků) tu kolísá rok od roku v závislosti na množství srážek, ve vlhčích letech může tvořit *M. nemorosa* i jednu z dominant mezi bylinami. U tohoto druhu jsou zřetelné výrazné výkyvy v produkci semen a počtu semenáčků mezi roky (vlastní pozorování).

Z dalších experimentů probíhajících na pokusné lokalitě Ohrazení zmiňují následující práce, které se zabývají mimo jiné i chováním *M. nemorosa* na této lokalitě. Iva Špačková (Špačková 1998; Špačková et al. 1998) se zabývala uchycováním a přežíváním semenáčků na této lokalitě. V jejích experimentálních plochách se snížil počet semenáčků *Myosotis nemorosa*, když byl z rostlinného společenstva odstraněn dominantní druh *Nardus stricta*. Podstatnou část trsu *Nardus stricta* tvoří odumřelá biomasa listů a uprostřed je zelené jádro, které je vhodné k uchycování některých semenáčků – tuto skutečnost na stejné lokalitě potvrdil i David Zelený (Zelený 1999). Lepší uchycení a přežívání semenáčků *M. nemorosa* v rozvolněných trsech *Nardus stricta* bylo zřejmě způsobeno tím, že zde byla semena lépe chráněna před negativními vlivy prostředí (především před vyschnutím, neboť právě dostatečná vlhkost je pro tento druh jednou z nejdůležitějších podmínek úspěšného přežívání). Jaromír Kysilka na sledované lokalitě zkoušel různé typy a aplikace hnojení. Druh *M. nemorosa* byl nejhojnější v kontrolním společenstvu a na hnojení (především dusíkatými hnojivy) reagoval velmi záporně (Kysilka 2000). To dokazuje slabší kompetiční schopnost *M. nemorosa* v živinami bohatém prostředí, kde je tedy tento druh zřejmě kompetičně vyloučen ostatními druhy. Také toto může být důvod, proč roste *M. nemorosa* spíše ve společenstvech méně úživných.

5.3 Květináčový kompetiční experiment

Fyzický potenciál v růstu rostlin je v terénu většinou omezený některými přírodními podmínkami či kompeticí, nebo je limitovaný zdroji. Rostlina se tedy musí „rozhodnout“ o rozložení (alokaci) zdrojů do tří hlavních cílů: přežití, růstu a reprodukce, což je takzvaný „tradeoff“ (Tilman 1990). Květináčový experiment nám umožňuje sledovat růst cílových rostlin za podmínek experimentálně řízených. Následně můžeme porovnat chování a růst rostlin za těchto známých a ovlivnitelných podmínek, a v terénu (Diamond 1986).

Růst rostlin všech tří druhů *Myosotis* v klimaboxu byl jiný než v terénu. Velikosti a proporce růstových charakteristik (například listů) byly u všech druhů jiné, a to většinou větší ve srovnání s přirozeným prostředím. Zvláště odlišný byl charakter růstu u rostlin *M. caespitosa*.

Při vzájemném srovnání pokusných druhů byly celkově největší rostliny *Myosotis pal. ssp. laxiflora* (a to ve většině růstových charakteristikách), které vytvářely velké množství nadzemních výběžků a větvení a chystaly se i kvést, takže se dá říci, že tento vysoce klonální

druh za příznivých podmínek investuje jak do klonálního růstu a šíření, tak do generativního rozmnožování, a tato skutečnost odpovídá i pozorování v terénu.

Většina růstových charakteristik u rostlin *M. nemorosa* dosahovala nejnižších počtů a velikostí, rostliny netvořily výběžky ani růžice, ani se moc nevětvily, ale byly poměrně vysoké (hlavně ve srovnání s *M. caespitosa*). I v terénu tvoří rostliny *M. nemorosa* výběžky spíše až druhou sezónu poté, co osídlí nové stanoviště. Pro tento klonální způsob šíření musí nejspíš rostliny nashromáždit nejprve zásobní látky, nebo musí být indukován jinými mechanismy. Po šesti týdnech však stihly rostliny *M. nemorosa* vykvést, ve srovnání s ostatními dvěma druhy, a nejvíce kvetly právě v kontrolním zásahu! Potvrzuje to odlišnou fenologii tohoto druhu (i v přírodě kvete *M. nemorosa* nejdříve).

Rostliny *M. caespitosa* se za těchto příznivých podmínek vůbec nechystaly kvést, ani nerostly do výšky, a překvapivě tvořily místo toho velké množství růžic z úžlabních pupenů, což v přírodě normálně nedělají! Rostliny *M. caespitosa* také nejméně výrazně reagovaly na kompetici trav. Ve všech hustotních úrovních kompetice vytvořily tyto rostliny srovnatelné množství biomasy, což zřejmě bylo z velké části způsobeno i charakterem růstu rostlin *M. caespitosa* v klimaboxu, neboť vytvářely velice kompaktní trsovitě shluky s mnoha postranními růžicemi z úžlabních pupenů, jejichž listy se rozložily do stran těsně při povrchu květináče a úspěšně tak bránily v růstu kompetičními travám. Když připodobním poměry v květináči k reálnému stanovišti, tak v něčem byly srovnatelné s kompetičními poměry na obnaženém dně. V obou případech totiž rostliny *M. caespitosa* konkurují se sousedními rostlinami, které také teprve vyrůstají ze semen, a jsou tedy srovnatelné velikosti. V této situaci může být charakter popsaného způsobu růstu *M. caespitosa* (růst spíše do šířky a tvorba velkého množství do stran rozložených listů) výhodnou kompetiční strategií. Naproti tomu druhy *M. nemorosa* a *M. pal. ssp. laxiflora* ve svých přirozených stanovištích klíčí spíše v zapojenějším či zastíněném porostu, např. s kompaktními trsy trav. Proto je pro ně výhodné při kompetici s ostatními dospělými rostlinami růst již od počátku co nejvíce do výšky a kvést.

O obecně negativním vlivu kompetice ve srovnání s nekompetitivním prostředím jsem se zmiňovala již v diskusi u terénního experimentu. V kompetičním květináčovém experimentu za příznivých podmínek a při neomezení zdroji se kontrola ukázala být pro růst všech rostlin jako nejvýhodnější.

Rostliny sledovaných druhů se mezi sebou na konci experimentu nelišily v množství kořenné biomasy, což mohlo být způsobeno jednak hrubší a nepřesnou separací kořenů z půdy při závěrečném získávání kořenné biomasy, jednak přece jenom omezeným prostorem květináče, kde došlo k snadnému zaplnění jeho kapacity. Rozdíly v růstu se tak projevíly hlavně v nadzemní biomase.

Intenzita vertikální kompetice okolních druhů rostlin na cílový druh je odvozena především od jejich vzdáleností a velikostí (výšky, povrchu plochy, množství biomasy), a protože právě tyto charakteristiky jsou velice podobné u stejných růstových forem, bývá kompetiční vliv druhů majících stejnou životní formu, označován ze ekvivalentní (Goldberg & Werner 1983). Obzvláště trávy rostou hodně do výšky a jejich trsy a odnože jsou (díky klonalitě) relativně kompaktní, proto se tato životní forma úspěšně uplatňuje v asymetrické kompetici o světlo (Conolly et al. 1996). O podloženosti této hypotézy svědčí například práce Mehrhoffa & Turkingtona (1996), kteří dokázali, že kompetiční vliv tří konkurenčních trav *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus* a *Lolium perenne* na růst druhu *Trifolium repens* byl stejně negativní ve srovnání s růstem *Trifolium repens* bez konkurence. Naopak, že se může vliv jiných druhů

kompetitorů lišit, přestože mají stejnou růstovou formu, ukázali ve své práci např. Collet et al. (1995), kteří sledovali růst semenáčků *Quercus petraea* v trsech dvou trav a zjistili, že semenáčky byly mnohem větší v trsech *Agrostis stolonifera* ve srovnání s trsy *Deschampsia caespitosa*. I v mé bakalářské práci se ukázalo, že ačkoliv měly všechny travní zásahy negativní vliv na cílové rostliny *Lychnis flos-cuculi* a *Myosotis nemorosa*, nelze je označit za ekvivalentní – nejvíce negativně se projeví ve svém konkurenčním vlivu kompaktní trsy *Juncus effusus* a *Molinia caerulea* ve srovnání s trsy *Nardus stricta* (Chaloupecká 2000; Chaloupecká & Lepš 2002). Rozdíly v intenzitě vlivu jsou způsobené především různým množstvím biomasy vyprodukované těmito kompetitory (Peltzer et al. 1998).

Druhy *Anthoxanthum odoratum* i *Holcus lanatus* tvoří oba stejnou růstovou formu, ale v absolutních hodnotách hustoty trsů, šířky stébel a celkové vyprodukované biomasy je mezi nimi přece jen rozdíl, který se projevil i v jejich kompetičním tlaku na cílové rostliny *Myosotis*. Podle Grime et al. (1987) se tyto dva druhy liší následujícími vlastnostmi: *Holcus lanatus* má obvykle až 4x větší listovou plochu, snáší i vlhčí půdy, roste na rozmanitém typu stanovišť a je to C-S-R stratég (kompetitivní, stresolerantní i ruderální), oproti tomu *Anthoxanthum odoratum* vytváří obvykle menší listovou plochu, neroste na některých stanovištích s vyšší vlhkostí, je to sice také C-S-R stratég, ale inklinuje i k S-R (stresolerantní ruderál) strategii, což ukazuje na nižší konkurenceschopnost v poměrně příznivých podmínkách a na stanovištích bez narušení (Grime 2001). V každém případě, v mém kompetičním experimentu v klimaboxu se *Holcus lanatus* celkově projevil jako silnější kompetitor ve srovnání s *Anthoxanthum odoratum*.

5.4 Vliv chillingu na klíčení

Regenerační nika může být další vlastností, na jejímž základě se blízké příbuzné druhy rozlišit (Grubb 1977). Druhy *M. caespitosa*, *M. pal. ssp. laxiflora* a *M. nemorosa* se liší ve fenologii. *M. nemorosa* je v kvetení nejčasnější, o čemž svědčí i terénní pozorování. *M. caespitosa* kvete nejkratší dobu. Fenologie klíčení je ovlivněna výskytem vhodného stanoviště a počasím v dané sezóně, především teplotou a srážkami. Oba tyto proměnlivé faktory mají zásadní vliv na celkovou klíčivost, načasování i průběh klíčení. Regenerace ze semen v rostlinných společenstvech vlastně závisí především na tom, aby se semena vyskytovala na správném místě ve správný čas, kdy je vhodná kombinace těchto faktorů.

Jedním z laboratorně nejvíce testovaných faktorů ovlivňujících klíčení, klíčivost či semennou dormanci, je teplota. Vystavení semen nízkým teplotám – takzvanému chillingu – je oblíbená metoda, neboť nízká teplota simuluje působení zimy nebo jarních mrazíků v přírodě, a může přerušit nebo naopak navodit semennou dormanci, a následně pak ovlivnit klíčivost semen. Chilling, a reakce jednotlivých druhů na něj, nám tedy může něco napovědět o regeneračních strategiích jednotlivých druhů (např. Probert 1992).

Existence semenné banky je pro většinu druhů rostlin nesmírně důležitá (Roberts 1981), neboť pomocí semen mohou na stanovišti přetrvat, i když v přítomné vegetaci zrovna nejsou zastoupené (např. *Myosotis palustris* v práci Jensen 1998). U většiny druhů existují roky, kdy je produkce semen větší, což má za následek větší výskyt semenáčků v tomtéž či následujícím roce (podle strategie klíčení např. winter annual = ozimé jednoletky), a zásobením semenné banky, která zajišťuje rozšíření druhu v čase (Grubb 1977). Semena ze semenných bank k vyklíčení a uchycení potřebují vhodná stanoviště, která vznikají nejčastěji díky narušení stávajícího

porostu - disturbancím, semena některých druhů jsou na takto vytvořených gapech přímo závislá, a „čekají“ v semenné bance, např. *Agrostis*, *Holcus*, *Poa* (Grubb 1977; Thompson 1992). Důležitost gapů pro regenerační niku jsem již více diskutovala v kapitole diskuse – terénní experiment.

Semena z okruhu *M. palustris* jsou většinou hojně zastoupena i v semenné bance, pokud se vyskytují či v minulosti vyskytovaly rostliny některého z druhů na lokalitě, a to i u obou silně klonálních poddruhů druhu *M. palustris*. Pro zachování životaschopnosti semen celé skupiny *M. palustris* v semenné bance bude pravděpodobně zásadní dostatečná vlhkost stanoviště, což potvrzuje i práce Bekker et al. (1998), kde zůstala životaschopná semena *Myosotis palustris* pouze když byla uchovávána v půdě s 5 cm hladinou podzemní vody narozdíl od suché půdy s vodou v 30 cm hloubce. Vyklíčila však téměř výhradně jen semena ze svrchních vlhkých 5 cm půdy, což zároveň svědčí o tom, že hypoxické prostředí při přílišném zatopení vodou má negativní efekt na přežívání semen tohoto druhu.

Na klíčivost a klíčení má vliv řada faktorů, např. teplota prostředí (její absolutní hodnota, fluktuace, změny během dne a noci), vlhkost (její množství i střídavost s případným vysýcháním), porušení semenných obalů, poměr živin či světelného záření a konečně i vlastní celková životnost semen a sezónní, mezipopulační či individuální variabilita mezi semeny.

Způsob skladování semen před vlastním klíčením také ovlivňuje klíčivost a průběh klíčení semen. Ovlivnit obojí může teplota skladování (např. podrobení chillingu). Závisí i na dalších podmínkách, za kterých byla semena vystavena různé teplotě: jak dlouho, jestli za vlhka či sucha, jestli byly tyto podmínky stabilní, či se v průběhu času měnily (např. fluktuace teplot během dne/noci) (Probert 1992).

Působení teplot na semena obecně napovídá rostlinám o vnějších klimatických a sezónních změnách a pomáhá jim načasovat klíčení na vhodné období. U mnohých druhů tedy může vystavení semen nízkým teplotám způsobit přerušování semenné dormance a indukovat klíčení semen. Tento zásah simuluje působení zimního období v přírodě a následné oteplení navozuje jaro – vhodné období klíčení pro mnoho druhů, nízká teplota může indukovat dormanci i u druhů „winter-annuals“ (ozimé jednoletky), které jsou adaptované na podzimní klíčení, u dalších druhů může indukovat sekundární dormanci. Optimální udávaná teplota chillingu, která ruší semennou dormanci, je +5 °C. I vysoká teplota může jak indukovat, tak přerušit dormanci (Murdoch & Ellis 1992; Probert 1992).

Stěžejní se při mém experimentu ukázala být vysoká mezipopulační variabilita v klíčivosti semen, a to i uvnitř jednotlivých druhů.

Působení různých úrovní chillingu mělo v mém experimentu podobný vliv u všech populací. Chilling při teplotě -29 °C (která je opravdu velmi nízká a v našich zeměpisných šířkách v přírodních podmínkách nepravděpodobná) měl na klíčivost všech semen velmi negativní vliv, ale i přes tuto extrémně nízkou teplotu si některá semena klíčivost uchovala ve všech populacích. Chilling při teplotě 4 °C v mém experimentu u semen ze všech populací urychlil celkový začátek klíčení (i když jen o 2 dny) a u části semen naopak vyklíčení pozdržel. Celkově tak chilling při 4 °C rozložil a prodloužil dobu klíčení semen v každé populaci do delšího časového úseku, což může být v přírodě výhodné při proměnlivých přírodních podmínkách (hlavně teplotě) pro uchycení semenáčků.

Druh *M. caespitosa* je terofyt, proto je jeho existence závislá především na generativním rozmnožování a šíření a semena jsou pro přetrvání druhu nesmírně důležitá. *M. caespitosa* navíc roste na dočasných a proměnlivých stanovištích typu obnažené dno či okraj rybníka. Velká variabilita v klíčení semen (vyjádřená stálým klíčením sledovaného souboru semen v delším časovém úseku) je tedy výhodná i za trvajících příznivých podmínek, neboť tyto podmínky stanoviště se mohou kdykoliv změnit. Variabilita ve vlastnostech semen je tedy pro tento druh výhodná, ba přímo nutná k přežití. Z průběhu klíčení semen *M. caespitosa* podrobených před samotným klíčením vlhkému chillingu při teplotě 4 °C z lokality Dářko je jasně patrné, že několik semen vyklíčilo hned během 3. a 4. dne, ale další semena pak ve větší míře začala klíčit a dále průběžně klíčila až po 25. dni trvání experimentu. *M. caespitosa* z této lokality má tedy přinejmenším dva typy semen, z nichž nepatrný počet sází na okamžitou „kolonizační“ strategii, větší část semen naopak „vyčkává“, ale pokrývá svým klíčením dlouhý časový úsek.

Druhy *M. nemorosa* a *M. palustris* subsp. *laxiflora* jsou typické pro stabilnější společenstva, a oba tyto druhy jsou víceleté a v různé míře klonální, proto jejich existence není závislá výhradně na regeneraci ze semen. Za těchto podmínek může být výhodné, když za příznivých podmínek vyklíčí všechna semena najednou..

Grime et al. (1981) se zabývali klíčením druhů lokální flóry, mimo jiné i *M. caespitosa*. Doložili u tohoto druhu velmi vysokou a rychlou klíčivost semen, neboť v jejich podmínkách vyklíčilo 95 % z čerstvých semen ihned po sběru a 100 % semen po chillingu při 5 °C, přičemž polovina semen vždy vyklíčila již v průběhu prvních 6-7 dní. Při teplotě skladování 20 °C byla klíčivost opět 100 %, a první polovina semen vyklíčila již v prvních čtyřech dnech. Výsledky o vlivu chillingu při 5 °C na průběh klíčení tak souhlasí s mým experimentem, neboť v obou případech tento chilling způsobil, že semena klíčila více pozvolna, a tím se i o něco posunul mediánový den klíčení.

Kotorová a Lepš (1999) se zabývali porovnáním klíčení semen z pokusné lokality Ohrazení. Mimo jiné mezi tyto druhy patřila i *M. nemorosa*. Semena před vlastním klíčením podrobili dvěma různým úrovním suchého chillingu po dobu tří měsíců před vlastním klíčením, a to při teplotách 4 °C a -14 °C, kontrolní část semen byla skladována při pokojové teplotě 20 °C. Zjistili, že celková dosažená klíčivost semen byla u chillingu při 4 °C srovnatelná se semeny bez chillingu, zatímco chilling -14 °C klíčivost prokazatelně snížil.

Ačkoliv jsem použila v mém experimentu vlhký chilling a semena jsem skladovala před klíčením po jinou dobu při teplotách 2 3°C, 4 °C a -29 °C, mé výsledky jsou obdobné, neboť i při mém experimentu dosáhla semena po největším chillingu (-29 °C) celkově nejnižší klíčivosti a klíčivost u semen po chillingu 4 °C a bez chillingu byla podobná či alespoň bližší, a to jak u semen z lokalit druhu *M. nemorosa*, tak i u semen z lokalit druhů *M. caespitosa* a *M. pal. ssp. laxiflora*.

Chilling v práci Kotorové a Lepše (1999) také ovlivnil průběh klíčení, neboť semena *M. nemorosa* bez chillingu klíčila celkově delší dobu a navíc začala klíčit asi o dva dni dříve, než semena podrobená oběma úrovním chillingu.

Z mých výsledků oproti tomu vyplývá, že o několik dnů dříve začala klíčit semena podrobená chillingu 4 °C a semena bez chillingu přestala klíčit nejdříve (a to u všech tří populací *M. nemorosa*). Rozdíly ve výsledcích průběhu klíčení mezi mou prací a Kotorové a Lepše (1999) mohou být dané odlišným vlivem suchého a vlhkého chillingu nebo různými podmínkami při vlastním klíčením.

6 ZÁVĚRY

Na základě mých fytoecnologických snímků se druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* částečně liší svými fytoecnologickými vazbami (ačkoliv se výskyt druhů může na některých stanovištích vzácně i překrývat).

Pro rozlišení druhů měly hlavní význam tyto přírodní charakteristiky: zastínění stanoviště a sklon (pozitivně koreluje s výskytem *M. palustris* ssp. *laxiflora*, méně i s *M. nemorosa*, negativně koreluje s *M. caespitosa*), vlhkost (pozitivně s ní koreluje výskyt vlhkomilnějších druhů *M. caespitosa* a *M. palustris* ssp. *laxiflora*) a nadmořská výška (pozitivně koreluje s výskytem *M. nemorosa*). Výsledky a závěry plynoucí z této části si pro nízký počet snímků prozatím netroufám zobecnit, ale moje terénní zkušenost ukazuje, že význam těchto přírodních charakteristik bude platný i v dalších územích.

Sledované druhy *Myosotis* vykazují v terénu různé klonální chování: druh *M. caespitosa* je neklonální, bez výběžků a nekořenuje, rostliny *M. pal.* ssp. *laxiflora* na téměř všech stanovištích vytvářely klony s nadzemními výběžky a vždy kořenovaly, rostliny *M. nemorosa* nikdy nekořenovaly a na jednom stanovišti pohromadě rostly často typy se samostatnými lodyhami i klony tvořící krátké podzemní výběžky s dalšími lodyhami.

Z výsledků terénního experimentu vyplývá, že mezi sledovanými druhy *M. caespitosa*, *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* nebyl průkazný rozdíl v celkovém přežívání. Druh *M. nemorosa* (na lokalitě původní) ale dosahoval v růstových charakteristikách nejvyšších hodnot, poměrně těsně byl následovaný druhem *M. caespitosa*. Rostliny druhu *M. pal.* ssp. *laxiflora* byly prokazatelně nejmenší a vůbec nekvetly.

Rostliny všech druhů přežívaly lépe, když byly vysazené na jaře a do vlhké plochy. Z rostlin vysazených na podzim přežil zimu jen malý podíl, ale tyto rostliny byly celkově větší, tvořily více listů a více kvetly oproti rostlinám vysazeným na jaře (celkově ale tuto sezónu vykvetlo pouze 8 rostlin z 87). Celkově více listů měly rostliny ve vlhkých plochách na rozdíl od suchých ploch.

Vliv zásahů s různou intenzitou kompetice se lišil jen u rostlin vysazených na jaře – tyto rostliny lépe přežívaly v trsech *Molinia caerulea* a dále v kontrolním porostu. Gapy byly pro přežívání méně vhodné. Rostliny se v zásazích s různou intenzitou kompetice nelišily velikostí svých růstových charakteristik.

Z výsledků květináčového experimentu je patrné, že tři sledované druhy se mezi sebou lišily ve většině růstových charakteristikách: rostliny *M. nemorosa* měly nejméně listů i růžic, dosahovaly nejmenších velikostí listů a průměrů rostlin, a společně s *M. caespitosa* byly nejnižší, rostliny *M. laxiflora* naopak byly obecně největší.

Po šesti týdnech trvání experimentu kvetly téměř výhradně jen rostliny *M. nemorosa*, vzácně kvetly rostliny *M. pal.* ssp. *laxiflora* (ačkoliv rostliny tento druhu se chystal kvést i ve větším počtu). Rostliny *M. caespitosa* nekvetly vůbec a spíše tvořily abnormální množství vegetativních růžic z úžlabních pupenů.

Druh *Holcus lanatus* byl pro všechny měřené rostliny tvrdším kompetitorem ve srovnání s *Anthoxanthum odoratum*. Druh kompetiční traviny neměl průkazně odlišný vliv na kvetení.

Ze zásahů s různou hustotou konkurenční traviny byla pro růst všech rostlin nejvýhodnější kontrola (čili K, zásah bez traviny), rostliny zde i nejvíce kvetly. Negativní efekt vzrůstal s hustotou kompetitora, zásahy s pěti semenáčky trávy (ať už pouze na polovině či celém

povrchu květináče) měly do jisté míry podobný efekt, s deseti semenáčky traviny v květináči byl pro růst rostlin i kvetení nejméně příznivý.

Z výsledků klíčícího experimentu vyplývá, že největší variabilita v dosažené klíčivosti semen i v průběhu samotného klíčení byla mezi jednotlivými populacemi-lokalitami a to i v rámci jednotlivých druhů. Data však naznačují, že rozdíly budou i mezi druhy: zatímco semena *M. palustris* ssp. *laxiflora* a *M. nemorosa* vyklíčila téměř zcela během prvních třiceti dnů, semena *M. caespitosa* stejnoměrně klíčila v průběhu celých padesáti dnů.

Odezva na různé úrovně chillingu v celkové klíčivosti a v průběhu klíčení byla ale v rámci jednotlivých populací (i druhů) stejná či velice podobná. Chilling při $-29\text{ }^{\circ}\text{C}$ měl na klíčivost u všech populací (druhů) negativní vliv. Semen skladovaných bez chillingu při $23\text{ }^{\circ}\text{C}$ po padesáti dnech trvání experimentu vyklíčilo u všech populací nejvíce. Chilling při $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ měl vliv hlavně na průběh klíčení – část semen vyklíčila dříve a část déle, než semena bez chillingu, a ani po padesáti dnech u některých populací dosud nepřestala klíčit. Dosažená celková klíčivost semen podrobených chillingu při $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ se blížila semenům bez chillingu.

7 LITERATURA

- ∞Aarssen, L. W. & Epp, G. A. 1990. Neighbour manipulations in natural vegetation: a review. *Journal of Vegetation Science* 1: 13-30.
- √Adler, W., Oswald, K. & Fischer, R. 1994. *Exkursionsflora von Österreich*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart und Wien, pp. 705 – 708.
- ∞Anonymus 1999. *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. StatSoft, Inc., Tulsa.
- ∞Albrecht, G & Biemelt, S. 1998. A comparative study on carbohydrate reserves and ethanolic fermentation in the roots of two wetland and non-wetland species after commencement of hypoxia. *Physiologia Plantarum* 104: 81-86.
- √Albrecht, G., Biemelt, S. & Baumgartner, S. 1997. Accumulation of fructans following oxygen deficiency stress in related plant species with different flooding tolerances. *New Phytologist* 136: 137 – 144.
- Bazzaz, F. A. & Ackerly, D. D. 1992. Reproductive allocation and reproductive effort in plants.- In: Fenner, M. [ed.]: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International, Wallingford, pp. 1-26.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1997. *Ekologie - jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Bekker, R. M., Oomes, M. J. M. & Bakker, J. P. 1998. The impact of groundwater level on soil seed bank survival. *Seed Science Research* 8: 399-404.
- √Biemelt, S., Albrecht, G. & Wiedenroth, E-M. 1996. The effect of post-hypoxia on roots in *Senecio* and *Myosotis* species related to the glutathione system. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 31: 65 – 72.
- Biere, A. 1995. Genotypic and plastic variation in plant size: effect on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *Journal of Ecology* 83: 629-642.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction.- In: Jackson, J. B. C., Buss, L. W. & Cook, R. E. [eds.]: *Population biology and evolution of clonal organisms*, Yale University Press, New Haven, pp. 187-224.
- Chaloupecká, E. 2000. Vliv nejbližšího sousedství na růst *Lychnis flos-cuculi* a *Myosotis nemorosa* v lučném společenstvu. Bakalářská práce JU v Českých Budějovicích [deponováno v knihovně AVČR a BFJU, České Budějovice].
- Chaloupecká, E. & Lepš, J. 2002. Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. Nabídnuto.
- Chytrý M. et al. 2000. *Mezidruhové vazby v bylinné vegetaci České Republiky*.- http://www.sci.muni.cz/botany/assoc_c.htm. Ke dni 1.1.2003.
- Coffin, D. P. & Lauenroth, W. K. 1989. Small scale disturbances and successional dynamics in a shortgrass plant community: interactions of disturbance characteristics. *Phytologia* 67: 258-286.
- Collet, C. & Guehl, J. & Frochot, H. & Ferhi, A. 1995. Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings. *Canadian Journal of Botany* 74: 1562-1571.
- Connolly, J. & Wayne, P. 1996. Asymmetric competition between plant species. *Oecologia* 108: 311-320.

- de Kroon, H., Stuefer, J. F., Dong, M. & During, H.J. 1994. On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29: 123-134.
- ✓ Diamond, J. 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments.- In: Diamond, J. & Case, T. J. [eds.]: *Community ecology*. Harper & Row, New York, pp. 3-22.
- ✓ Dostál, J. 1950. *Květena ČSR a ilustrovaný klíč k určení všech cévnatých rostlin*. Přírodovědecké nakladatelství, Praha.
- * Dostál, J. 1989. *Nová květena ČSSR*. Academia, Praha.
- Eriksson, O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* 63: 439-448.
- Eriksson, O. 1997. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. In: de Kroon, H. & van Groenendael, J. [eds.]: *The ecology and evolution of clonal plants*. Backbuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 439-448.
- ◊ Fleglerová, M. & Krahulec, F. 1999. *Anthoxanthum odoratum* and *A. alpinum*: life history parameters at two different altitudes. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 34: 19-31.
- Foster, B. L. & Gross, K. L. 1997. Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology* 78: 2091-2104.
- Gerry, A. K. & Wilson, S. D. 1995. The influence of initial size on the competitive responses of six plant species. *Ecology* 76: 272-279.
- Goldberg, D. E. 1987. Seedling colonization of experimental gaps in two old-field communities. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114: 139-148.
- ✓ Goldberg, D. E. & Barton, A. M. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: a review of field experiments with plants. *The American Naturalist* 139: 771-801.
- ◊ Goldberg, D. E. & Werner, P. A. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany* 70: 1098-1104.
- * Grau, J. & Merxmüller, H. 1972. *Myosotis*.- In: Tutin, T. G. et al. [eds.]: *Flora Europaea* 3. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 111-117.
- ✕ Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. 1987. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- ✓ Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S. R., Mowforth, M. A. G., Neal, A. M. & Shaw, S. 1981. A Comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- Grime, J. P. 2001. *Plant strategies, Vegetation processes, and ecosystem properties*. Chichester, John Wiley & Sons, New York.
- Grimm, B. & Paill, W. 2001. Spatial distribution and home-range of the pest slug *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata). *Acta Oecologica* 22: 219-227.
- ✓ Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species - richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- ✓ Harper, J. L. & Chancellor, A. P. (1959). The comparative biology of closely related species living in the same area. IV. *Rumex*: interference between individuals in populations of one and two species. *Journal of Ecology* 47: 679-695.
- ✓ Hegi, G. 1979. *Illustrierte Flora von Mittel-europa Band III, Teil 2*. Berlin, Hamburg.

- Herben, T. 1997. *Horizontální interakce, regenerační nika a dynamika společenstev klonálních rostlin*. Ms. [habilitační práce, Botanický ústav AVČR, Průhonice].
- Herben, T. & Hara, T. & Marshall, C. & Soukupová, L. 1994. Plant clonality: biology and diversity. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29: 113-122.
- Hillier, S. H. 1990. Gaps, seed banks and plant species diversity in calcareous grassland.- In: Hillier, S. H. , Walton, D. W. H. & Wells, D. A. [eds.]: *Calcareous Grasslands - Ecology and Management*. Bluntisham Books, Bluntisham, Huntingdon, pp. 57-66.
- ✓ Holub, J. 1966. Bemerkungen zur Nomenklatur der in der Tschechoslowakei vorkommenden Vertreter des Komplexes *Myosotis palustris*. *Preslia* 38: 130-136.
- Holub, J. & Měsíček, J. & Javůrková, V. 1971. Annotated chromosome counts of Czechoslovak plants (16-30) (materials for "Flóra ČSSR" - 2). *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 6: 179-214.
- Holub, J. 1983. Resclassifications and new names for some European phanerogams. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 18: 203-206.
- ✓ Jensen, K. 1998. Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation. *Flora* 193: 345 – 359.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. 1999a. CLO-PLA2 - a database of clonal plants in central Europe. *Plant Ecology* 141: 9-19.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. 1999b. *Database of clonal plants*.- <http://www.butbn.cas.cz/klimes>. Ke dni 1.1.2003.
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R. & van Groenendael, J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function.- In: de Kroon, H. & van Groenendael, J. [eds.]: *The ecology and evolution of clonal plants*. Backbuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 1-29.
- Klimešová, J. & Klimeš, L. 1997. Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie. *Biologické listy* 62: 241-263.
- ✓ Kotorová, I. & Lepš, J. 1999. Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 175-186.
- ✓ Krahulec, F. 1995. Species coexistence in temperate grasslands. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 30: 113-116.
- ✓ Krahulec, F. & Marhold, K. & Schmid, B. 1999. Ecology of closely related plant species: an introduction. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 34: 1-5.
- ✓ Králik, E. & Šípošová, H. 1993. *Myosotis* L. – nezábudka. -In: Bertová, L. & Goliašová, K. [eds.]: *Flóra Slovenska V/1*. VEDA, Bratislava.
- Křenová, Z. & Lepš, J. 1996. Regeneration of *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 7: 107-112.
- Kysilka, J. 2000. *Vliv přídavku živin na strukturu lučního společenstva*.- Ms. [magisterská práce, BF JU v Českých Budějovicích, depon. in: Knihovna BFJU+AVČR v Č. Budějovicích].
- ✓ Lepš, J. 1996. *Biostatistika*. Skriptum, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- 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. & Šmilauer, P. 2000. *Mnohorozměrná analýza ekologických dat*. Skriptum, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- McConnaughay K. D. M. & Bazzaz, F. A. 1987. The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68: 411-416.

Chyba Moravice et al (1995)
m. 8. str. 10

- Mehrhoff, L. A. & Turkington, R. 1996. Growth and survival of white clover (*Trifolium repens*) transplanted into patches of different grass species. *Canadian Journal of Botany* 74: 1243-1247.
- Morgan, J. W. 1997. The effect of gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology* 34: 566-576.
- Murdoch, A. J. & Ellis, R. H. 1992. Longevity, viability and dormancy.- In: Fenner, M. [ed.]: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International, Wallingford, pp. 193-229.
- Oborny, B. & Bartha, S. 1995. Clonality in plant communities – an overview. *Abstracta Botanica* 19: 115-127.
- Palmer, M. W. 1994. Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29: 511-530.
- Peltzer, D. A., Wilson, S. D. & Gerry, A. K. 1998. Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *The American Naturalist* 151: 465-476.
- Petrů, M. & Lepš, J. 2000. Regeneration dynamics in populations of two hemiparasitic *Pedicularis* species in wet grasslands. In: White, P. S., Mucina, L. & Lepš, J. *Proc. 41th Symposium of IAVS*. Opulus Press, Uppsala.
- Piqueras, J. & Klimeš, L. & Redbo-Torstensson, P. 1999. Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology* 141: 117-127.
- ✓ Probert, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology.- In: Fenner, M. [ed.]: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International, Wallingford, pp. 285-324.
- ✓ Przywara, L. 1983. Further karyological studies on the series *Palustres* M. Pop. of the genus *Myosotis* L. from Poland. *Acta Biologica Cracoviensia series Botanica* 25: 85 – 101.
- Reader, R. J. & Buck, J. 1991. Community response to experimental soil disturbance in a midsuccessional, abandoned pasture. *Vegetatio* 92: 151-159.
- Reader, R. J., Wilson, S. D., Belcher, J. W., Wisheu, I., Keddy, P. A., Tilman, D., Morris, E. C., Grace, J. B., McGraw, J. B., Olff, H., Turkington, R. et al. 1994. Plant competition in relation to neighbor biomass: an international study with *Poa pratensis*. *Ecology* 75: 1753-1760.
- Roberts, H. A. 1981. Seed banks in soils.- In: Coaker, T. H. [ed.]: *Advances in applied biology*. Academia Press, London, pp. 1-55.
- ✓ Rothmaler, W. 1976. *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Kritischer Band*. Volk und Wissen, Berlin, pp. 442 – 444.
- ✓ Schuster, R. 1967. Taxonomische Untersuchungen über die Serie *Palustres* M. Pop. der Gattung *Myosotis* L. *Feddes Repertorium* 74: pp. 39-98.
- ✓ Stöcklin, J. 1999. Differences in life history traits of related *Epilobium* species: clonality, seed size and seed number. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 34: 7-18.
- Špačková, I. 1998. *Community and individual level consequences of competition in an oligotrophic wet meadow*.- Ms. [magisterská práce, BF JU v Českých Budějovicích, depon. in: Knihovna BFJU+AVČR v Č. Budějovicích].
- ✓ Špačková, I., Kotorová, I. & Lepš, J. 1998. Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. *Folia Geobotanica* 33: 17-30.

- Šrůtek, M. 1995. Growth responses of *Urtica dioica* to nutrient supply. *Canadian Journal of Botany* 73: 843-851.
- Štěpánková, J. 1993. Ploidy variation in the group of *Myosotis palustris* and *M. laxa* in the Czech Republic and Slovakia. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 28: 113 – 128.
- Štěpánková, J. 2000. *Myosotis* L. – pomněnka. – In: Slavík, B. [ed.]: *Květena ČR 6*. Academia, Praha, 216 – 234.
- Štěpánková, J. 2002. *Myosotis* L. – pomněnka. – In: Kubát, K. [ed.]: *Klíč ke květeně České Republiky*. Academia, Praha, pp. 526 – 530.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of seed banks.- In: Fenner, M. [ed.]: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Cab International, Wallingford, pp. 231-257.
- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- van Groenendael, J. M. & de Kroon, H. [eds.] 1996. *Clonal growth in plants: regulation and function*. Academic Publishing, The Hague.
- van Groenendael, J. M. & Klimeš, L. & Klimešová, J. & Hendricks, R. J. J. 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B* 351: 1331-1339.
- Wallosek, C. 1999. The acidophilous taxa of the *Festuca varia* group in the Alps: new studies on taxonomy and phytosociology. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 34: 47-75.
- Wilson, S D. 1994. Initial size and the competitive responses of two grasses at two levels of soil nitrogen : a field experiment. *Canadian Journal of Botany* 72: 1349-1354.
- Wilson, S. & Tilman, D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72: 1050-1065.
- Wilson, S D. & Tilman, D. 1993. Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.
- Winkler, E. & Fisher, M. 1999. Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecology* 141: 191-199.
- Winkworth, R. C., Grau, J., Robertson, A.W. & Lockhart, P.J. 2002. The origins and evolution of the genus *Myosotis* L. (*Boraginaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 180-193.
- Zelený, D. 1999. *Vliv bioticky generované heterogenity na klíčení semenáčků v lučném porostu.*- Ms. [bakalářská práce, BF JU v Českých Budějovicích, depon. in: Knihovna BFJU+AVČR v Č. Budějovicích].

Wilson & Lawton (1992) cit. str. 9

Seznam příloh:

- Příloha 1:** Lokality pořízených fytocenologických snímků. Použité zkratky: C – *Myosotis caespitosa*, L – *M. palustris* subsp. *laxiflora*, N – *M. nemorosa*, pokud byla na lokalitě sbírána semena, je uvedeno symbolické označení této lokality používané v kapitole Vliv chillingu na klíčení.
- Příloha 2:** Seznam zkratek druhů a proměnných prostředí vyskytujících se v ordinačních diagramech v kapitole Fytocenologické snímkování.
- Příloha 3:** Klonální růst u *M. nemorosa*: jednotlivé lodyhy jsou propojené vegetativním podzemním výběžkem. Rostliny byly sbírány na lokalitě fytocenologického snímku číslo 22 (viz příloha 1).
- Příloha 4:** Vzhled rostlin druhů *Myosotis caespitosa* (1), *M. palustris* subsp. *laxiflora* (2) a *M. nemorosa* (3) po šesti týdnech růstu v klimaboxu (viz kapitola Květináčový kompetiční experiment).
- Příloha 5:** Chaloupecká, E. & Lepš, J. 2002. Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. Článek v nabídce.
- Příloha 6:** Disketa obsahující primární data s fytocenologickými snímky a s hodnotami proměnných prostředí v těchto snímcích (soubor *Myosotis.xls* ve formátu MS Excel 97-2000). Data byla použita při ordinačních analýzách v kapitole Fytocenologické snímkování.

Příloha 1: Lokality pořízených fytoocenologických snímků. Použité zkratky: C – *Myosotis caespitosa*, L – *M. palustris* subsp. *laxiflora*, N – *M. nemorosa*, pokud byla na lokalitě sbírána semena, je uvedeno symbolické označení této lokality používané v kapitole Vliv chillingu na klíčení.

Číslo snímku	Lokalita	Datum	Druh <i>Myosotis</i>	Označení lokality
1	Munice (CB u Hluboké nad Vltavou), okraj návesního rybníčku, litorál.	26.7.2001	C	Munice
2	Ohrazení (CB), 1km SV od obce, vlhká louka <i>Molinion</i> až <i>Violion caninae</i> .	9.6.2000	N	-
3	České Vrbné (CB): mokrá louka podél vodního příkopu, pod hrází rybníků Domin a Nový Vrbenský, 0,7 km Z od obce.	10.5.2001	N	-
4	České Vrbné (CB): vlhká louka, pod hrází rybníků Domin a Nový Vrbenský, 1 km Z od obce	10.5.2001	N	-
5	Ohrazení (CB): zarostlá lesní cesta 1,3 km SSV od obce.	11.5.2001	N	-
6	Ohrazení (CB): lesní cesta za mostem přes potok, s kalužemi, 1,4 km SSV od obce.	11.5.2001	N	-
7	Čejkovice (CB): vlhká až mezická louka v okraji, Z od Mlýnského rybníka, 1 km JZ od obce.	16.5.2001	N	-
8	Čejkovice (CB): vlhká až mezická louka v okraji, J od rybníka Horní Machovec, 1,5 km JJZ od obce.	16.5.2001	N	-
9	Křenovice (CB): vlhká až mezická louka v okraji, louky Z od rybníka Vyšatov, 1,5 km SV od obce.	20.5.2001	N	-
10	Čejkov (PE): mezická až vlhká louka 1 km JZZ od obce.	26.5.2001	N	-
11	Čejkov (PE): vlhká louka v okraji, u potoka, V losích, 1 km V od obce.	27.5.2001	N	-
12	Sázava (PE): vlhá až mezická louka, <i>Violion caninae</i> , u vodního zdroje, 1 km V od obce.	27.5.2001	N	-
13	Loučovice (CK): mokrá louka až bažinka, cca 4 km JZ od obce.	12.6.2001	N	-
14	České Vrbné (CB): mokrá louka na V pod hrází rybníka Černiš, 1,5 km JZZ od obce.	18.6.2001	N	-
15	Vidov (CB): lem potoka, 0,4 km JV od obce.	18.7.2001	L	-
16	Nová Ves (CB): lesní cesta s kaluží za chatovou osadou, 2 km V od obce.	27.7.2001	N	-
17	Radostice (CB): lem potoka (přítok Stropnice), 0,6 km JZ od zastávky Trocnov, 1,2 km J od obce.	27.7.2001	L	-
18	Podlesí u Kašperských Hor (KT): podmáčený lem potoka, <i>Calthion</i> (přítok Losenice), 0,75 km JZ od obce.	15.8.2001	N	-
19	Zliv (CB), vlhká louka u terénní stanice Vomáčka, 1,5 km SZZ od obce.	19.5.2002	N	-
20	Kaliště (CB), rezervace Kaliště, vlhká louka v okraji až příkop, 1,5 km JV od obce.	2.6.2002	N	Kaliště
21	Sedliště u Vyskytné (PH), V okraj rybníka Lampus, částečně podmáčený, 0,5 km JJZ od obce.	5.6.2002	N	-
22	Rohozná (JI), PP Čeřínek, vlhčí okraj podél cesty v lese, blízko potoka, 1,75 km SV od obce po modré značce.	5.6.2002	N	-
23	Lhenice (PT), SPR Koubovský rybník, V břeh až litorál, cca 2 km JV od obce.	18.6.2002	C	-
24	Březovník (PT), mokrá louka u rybníka pod el. vedením, <i>Molinion</i> až <i>Calthion</i> , 2 km S od obce.	18.6.2002	N	-
25	Střemily (CK), 1. rybník u Z břehu, podmáčený okraj až litorál, cca 0,5 km JV od obce.	18.6.2002	C	-
26	Střemily (CK), předposlední malý rybník od silnice, vyhrnutý okraj, cca 0,5 km JV od obce	18.6.2002	C N	-

Číslo snímku	Lokalita	Datum	Druh <i>Myosotis</i>	Označení lokality
27	Chvalšiny (CK), S břeh Podvořského Velkého rybníku, podmáčený okraj až litorál 1,75 km JJV od obce.	18.6.2002	C	-
28	Český Krumlov (CK), 100 m po proudu od mostu a od kostela U Anežky, L břeh Vltavy.	19.7.2002	L	U Anežky
29	Český Krumlov (CK), L břeh Vltavy u čističky, cca 1 km SV od obce.	19.7.2002	L	-
30	Ostrovský Újezd (CB), mezi rybníky, pod hrází u výpustě prvního, cca 0,75 km od obce.	21.7.2002	N	-
31	Český Krumlov (CK), náplav u L břehu Vltavy cca 1 km JV za městem, před železným mostem.	22.7.2002	L	-
32	Chabičovice (CK), P břeh Vltavy cca 1 km SSZ od obce.	22.7.2002	L	-
33	Rájov (CK), L břeh Vltavy 1 km před mostem, vlhká písčina, cca 0,5 km JJV od obce.	22.7.2002	L	-
34	Cehnice (ST), mezi rybníky Třetina a X, suchý náplav pod hrází menšího, cca 2,5 km SSV od obce.	23.7.2002	L	-
35	Čejetice (ST), podmáčená louka mezi rybníky Čišť a Starý, <i>Magnocaricetum - Calthion</i> , cca 2 km J od obce.	23.7.2002	L	-
36	Čejetice (ST), pod jižní hrází Nového rybníka, cca 1 km J od obce.	23.7.2002	N	-
37	Mladějovice (ST), příkop u cesty se strouhou, u odbočky na rybník Osek, cca 1 km JV od obce.	25.7.2002	N	Mladějovice
38	Ražice (PI), u Rybníka Řežabinec, okraj rákosí a <i>Molinion</i> louky cca 2 km S od obce, (u Pikárny).	25.7.2002	C	-
39	Budičovice (PI), Tvrzský rybník, okraj rybníka pod bažantnicí cca 2 km JZ od obce.	25.7.2002	C	-
40	Skály (PI), zaplavený okraj rybníka - litorál, L břeh u hráze, 40 cm hloubka, cca 1,5 km V od obce.	19.8.2002	C	-
41	Škrdlovice (ZR), Nový rybník pod hrází Velké Dářko, V břeh, <i>Phragmito - Caricetum</i> , cca 2 km Z od obce.	24.8.2002	C	Dářko
42	Třebotovice (CB), sušší příkop u silnice cca 1 km SZ od obce.	26.8.2002	N	-
43	Vídov (CB), lesní cesta s prameništěm podél L břehu potoka cca 1 km JVV od obce.	26.8.2002	L	-
44	Vídov (CB), prameniště u potoka, cca 1 km JVV od obce.	26.8.2002	L	-
45	Střemily (CK), mokrá loučka mezi rybníky na "hrázi" cca 0,5 km JV od obce.	29.8.2002	N	Střemily
46	Trocnov (CB), louka až mokřina u potoka na P břehu, cca 1,5 km JV od obce.	30.8.2002	L	Trocnov
47	Sázava (PE), Křemešník, luční prameniště na úpatí sjezdovky nedaleko autobusové zastávky, 1,2 km SSZ od obce.	4.9.2002	N	-
48	Hojkov (JI), Hojkovské rašeliniště 1 km J od obce.	5.9.2002	N	-

Příloha 2: Seznam zkratků druhů a proměnných prostředí vyskytujících se v ordinačních diagramech v kapitole Fytcenologické snímkování:

Zkratka	Druh
<i>AcerPseS</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i> strom
<i>AgroCani</i>	<i>Agrostis canina</i>
<i>AgroSpec</i>	<i>Agrostis</i> species
<i>AchiMill</i>	<i>Achillea millefolium</i>
<i>AlopPrat</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>
<i>AngeSylv</i>	<i>Angelica sylvestris</i>
<i>AnthOdor</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>
<i>BetoOffi</i>	<i>Betonica officinalis</i>
<i>CalySepi</i>	<i>Calystegia sepium</i>
<i>CardAmar</i>	<i>Cardamine amara</i>
<i>CardPrat</i>	<i>Cardamine pratensis</i>
<i>CxBriz</i>	<i>Carex brizoides</i>
<i>CxHirt</i>	<i>Carex hirta</i>
<i>CxNigr</i>	<i>Carex nigra</i>
<i>CxPanice</i>	<i>Carex panicea</i>
<i>CirsPalu</i>	<i>Cirsium palustre</i>
<i>CoryAveK</i>	<i>Corylus avellana</i> keř
<i>DactGlom</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>DeschCes</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>
<i>EpilHirs</i>	<i>Epilobium hirsutum</i>
<i>EpilSpec</i>	<i>Epilobium</i> species
<i>FestGiga</i>	<i>Festuca gigantea</i>
<i>FestRubr</i>	<i>Festuca rubra</i>
<i>FiliUlma</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
<i>FragVesc</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>GaliPalu</i>	<i>Galium palustre</i>
<i>GeumUrba</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>GlycFluit</i>	<i>Glyceria fluitans</i>
<i>GlycMaxi</i>	<i>Glyceria maxima</i>
<i>HeraSpho</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>
<i>HierSpec</i>	<i>Hieracium</i> species
<i>HolcLana</i>	<i>Holcus lanatus</i>
<i>ImpaGlan</i>	<i>Impatiens glandulifera</i>
<i>ImpaNoli</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>
<i>JuncArti</i>	<i>Juncus articulatus</i>

Zkratka	Druh
<i>JuncEffu</i>	<i>Juncus effusus</i>
<i>LathPrat</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
<i>LuzuCamp</i>	<i>Luzula campestris</i>
<i>LuzuLuzu</i>	<i>Luzula luzuloides</i>
<i>LycEuro</i>	<i>Lycopus europaeus</i>
<i>LychFlos</i>	<i>Lychnis flos-cuculi</i>
<i>LysiVulg</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i>
<i>MoliCaer</i>	<i>Molinia caerulea</i>
<i>MyosCaes</i>	<i>Myosotis caespitosa</i>
<i>MyosLaxi</i>	<i>Myosotis pal. ssp. laxiflora</i>
<i>MyosNemo</i>	<i>MyosNemo</i>
<i>OxalAcet</i>	<i>Oxalis acetosella</i>
<i>PeucPalu</i>	<i>Peucedanum palustre</i>
<i>PhalArun</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>
<i>PiceAbiB</i>	<i>Picea abies</i> juvenilní
<i>PiceAbiS</i>	<i>Picea abies</i> strom
<i>PoaNemo</i>	<i>Poa nemoralis</i>
<i>PoaPalu</i>	<i>Poa palustris</i>
<i>PoaPrat</i>	<i>Poa pratensis</i> agg.
<i>PoteErec</i>	<i>Potentilla erecta</i>
<i>QuerSpeB</i>	<i>Quercus robur</i> juvenilní
<i>QuerSpeS</i>	<i>Quercus robur</i> strom
<i>RanuAcri</i>	<i>Ranunculus acris</i>
<i>RanuAuri</i>	<i>Ranunculus auricomus</i>
<i>RanuRepe</i>	<i>Ranunculus repens</i>
<i>Rubulda</i>	<i>Rubus idaeus</i>
<i>RxAcetsa</i>	<i>Rumex acetosa</i>
<i>RxAquat</i>	<i>Rumex aquaticus</i>
<i>SangOffi</i>	<i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>ScirSylv</i>	<i>Scirpus sylvaticus</i>
<i>SolaDulc</i>	<i>Solanum dulcamara</i>
<i>StelMedi</i>	<i>Stellaria media</i>
<i>TaraSpec</i>	<i>Taraxacum</i> species
<i>TyphLati</i>	<i>Typha latifolia</i>
<i>UrtiDioi</i>	<i>Urtica dioica</i>

Zkratka	Proměnná prostředí
<i>ByliPo</i>	Pokryvnost bylinná
<i>DruhuCel</i>	Počet druhů
<i>KerPo</i>	Pokryvnost keřová
<i>NadmVysk</i>	Nadmořská výška
<i>Orienta</i>	Orientace
<i>PokrCelk</i>	Pokryvnost všech pater

Zkratka	Proměnná prostředí
<i>Sklon</i>	Sklon
<i>StromPo</i>	Pokryvnost stromová
<i>Vlhkost</i>	Vlhkost stanoviště
<i>VodaPo</i>	Pokryvnost vodní hladiny
<i>Zastin</i>	Zástin

Příloha 3: Klonální růst u *M. nemorosa*: jednotlivé lodyhy jsou propojené vegetativním podzemním výběžkem. Rostliny byly sbírány na lokalitě fytoecologického snímku číslo 22 (viz příloha 1).



Příloha 4: Vzhled rostlin druhů *Myosotis caespitosa* (1), *M. palustris* subsp. *laxiflora* (2) a *M. nemorosa* (3) po šesti týdnech růstu v klimaboxu (viz. kapitola Květináčový kompetiční experiment).



Příloha 5: Chaloupecká, E. & Lepš, J. 2002. Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. Článek v nabídce.

Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*

Chaloupecká, Eva¹ & Lepš, Jan^{1,2}

¹Department of Botany, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic; and ²Institute of Entomology, Czech Academy of Science, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic; Fax +420385300366; E-mail ¹egi@bf.jcu.cz; ²suspa@entu.cas.cz

Abstract.

Effects of graminoid competition and gap size on clonal growth and reproduction of two meadow species, *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*, were studied in an oligotrophic wet meadow and in a pot experiment. In the field experiment, plant height, lateral spread, number of leaves and flowers, and clonal growth characteristics (number of secondary rosettes or shoots produced) were repeatedly measured over three seasons.

In the field experiment, young plants of investigated species were transplanted into tussocks of three graminoids: *Molinia caerulea*, *Juncus effusus* and *Nardus stricta*; and into gaps of two sizes: 10 cm and 20 cm in diameter. The effect of all competitive tussock graminoids on the growth of both target species was negative, but not equivalent, and differed between *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*. The species responded to graminoid competition also by changing their geometry and phenology. Positive effect of gaps on both species' growth increased with gap size. Investments into generative and vegetative reproduction were negatively correlated in *Lychnis flos-cuculi* and positively correlated in *Myosotis nemorosa*.

In the greenhouse experiment seedlings of *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa* were transplanted into pots with different amounts and spatial patterns of the competitive grass *Holcus lanatus*. Total density but not spatial arrangement of *Holcus lanatus* seedlings had the main competitive effect on the growth of *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa*.

Keywords: Clonal growth, Field experiment, Gap, *Lychnis flos-cuculi*, *Myosotis nemorosa*, Plant competition.

Nomenclature: Rothmaler (1976)

Introduction

Temperate zone meadows are one of the most species rich plant communities in the world (on the scale of meters) with as many as 50 species per square meter. In Central Europe, they developed in sites where the original forest was cleared and are sustained by the prevention of succession towards forest by traditional management regimes, i.e., grazing and cutting (Bakker 1989). Species richness declines when a suitable management regime is abandoned. Understanding species interactions in these multi-species communities and conditions that enable species coexistence is important for the conservation of those communities, particularly in the face of present land use changes. This understanding must be based on an intimate knowledge of the biology of individual species. Species loss in these communities is mainly because competitively inferior species are outcompeted by their neighbors. This makes the study of competition particularly important. Because all plants use essentially the same resources — light, water, nutrients and carbon dioxide — all individuals in a community are potential competitors (Goldberg & Werner 1983). Competitive interactions may be inter- or intraspecific; competition of seedlings with parent plants being one of the most frequent cases.

The intensity of competition of neighbors on a target individual is derived from their distance and size (height, leaf area, biomass) and larger plants have an advantage in asymmetric competition (Connolly & Wayne 1996). The equivalence of growth form hypothesis (Goldberg & Werner 1983) suggests that the growth forms of similar sized species are relevant units of competition. Meadow grasses (and other graminoids) often grow in compact patches with short stolons, and are tall. This competitively strong growth form enable meadow grasses to win in asymmetric competition (Connolly et al. 1996). However, even similar species often differ in their density and biomass (Goldberg & Werner 1983; Peltzer et al. 1998), and consequently, in their competitive effect. Clonality is considered to give a competitive advantage to these meadow grass species. Clonal plants can persist in a suitable place, spread vegetatively, and change some morphological parameters in response to neighbor conditions (de Kroon et al. 1994; Oborny & Bartha 1995). The tradeoff between investment of clonal plants into either vegetative spread or generative reproduction is usually modified by the environment, with vegetative spread being favored in less competitive environment (Caswell 1985, Eriksson 1997).

Gaps in the meadow vegetation have reduced levels of competition and are ideal microhabitats for growth of individual plants (Mehrhoff & Turkington 1996; Wilson & Tilman 1991; Morgan 1997) as well as seedling recruitment (Křenová & Lepš 1996, Špačková et al. 1998). This is because of open space, light availability, and probably also reduced root competition. In contrast, gaps are more drought prone, which what might be an important disadvantage for drought-sensitive plants and seedlings (Kotorová & Lepš 1999).

The aim of this paper is to evaluate the effects of competition from dominant graminoids (*Molinia caerulea*, *Juncus effusus* and *Nardus stricta*), and the effects of gap size, on the growth of *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa* in an oligotrophic wet meadow. In addition, clonal spreading of the target species and the effect of various treatments on the ratio of vegetative to generative reproduction are of interest.

The second aim of this paper is to evaluate the effect of density and spatial pattern of the competitor *Holcus lanatus* on *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa* in a pot experiment under greenhouse conditions. *Holcus lanatus* is a non-tussock grass species common at the locality. It was used because of fast growth, making it suitable for short-term pot experiments.

Study species

Lychnis flos-cuculi L. (*Caryophyllaceae*) - ragged robin.

2n = 24. *Lychnis flos-cuculi* (further on *Lychnis*) is an Eurasian species; in Central Europe, it occurs from lowlands to mountains up to 1300 m a.s.l., mostly in wet meadows, ditches, and light alder woods. Deep nutrient rich soils are preferred (Hegi 1979; Grime et al. 1987). It is able to successfully colonize disturbed vegetation-free mesotrophic sites (Hopkins et al. 1998). The number of *Lychnis* populations is decreasing in Central Europe, because meadows are drained and converted into arable land or fallow (Hauser & Loeschcke 1996; Šourková 1990), however, the decrease is not as pronounced as in many other grassland species and *Lychnis* is not considered endangered.

Lychnis is a 20-60 cm high hemicryptophyte. It forms a vegetative rosette of leaves from the center of which grows a floral stem with 3-4 pairs of opposite leaves and a branched inflorescence on the top. Flowering occurs in May and June followed by capsules with many small seeds, which are capable of immediate germination. Rosette leaves subsequently die (Šourková 1990). *Lychnis* is known as a biennial or short-lived perennial (Hegi 1979) and also a long-lived perennial (Grime et al. 1987; Biere 1996). The plant can create secondary rosettes from axillary buds, which either remain sedentary under a leaf or on short below-ground shoots of stem origin (Hegi 1979; Grime et al. 1987; Šourková 1990). Secondary rosettes usually remain attached to the mother rosette longer than one growing season and form a clone up to 250 mm in diameter. Klimeš and Klimešová classify *Lychnis* as “*Rumex obtusifolius* clone type”, i.e., with underground shoots of stem origin shorter than 10 cm, and with low spreading speed (only a few cm per year) (Klimeš & Klimešová 1999a, 1999b; Klimeš et al. 1997). *Lychnis* plants have a short primary root (5-8 cm) and weak lateral roots. Thus, they are strongly influenced by nutrient levels and water conditions (Hegi 1979). Some *Lychnis* plants (26-74%) contain arbuscular mycorrhizae (Grime et al.

1987). Seeds have very high germination rates, both in the field (93%) and laboratory (98%) (Kotorová & Lepš 1999). This makes *Lychnis* a suitable experimental plant.

***Myosotis nemorosa* BESSER** (*Boraginaceae*) - forget-me-not.

Myosotis nemorosa is a species from the taxonomically complex group *Myosotis palustris* agg. Often the species within the group are not distinguished, and some published data on *Myosotis palustris* may also include *M. nemorosa*. There are only few modern taxonomic treatments of this complex that include caryological investigations (Przywara 1983, Štěpánková 1993) and the taxonomic concept was changed several times. *M. nemorosa* is a diploid species with $2n=22$. The other (sub)species of the group (*M. palustris* subsp. *palustris*, *M. palustris* subsp. *laxiflora*, *M. brevisetacea*) are hexaploids, and also differ in their ecology and distribution from *M. nemorosa*. There are no ecological studies of *M. nemorosa*. An ecophysiological study of *M. palustris* is available, however, it is not clear whether the *M. palustris* group or *M. palustris sensu stricto* was investigated (Biemelt et al. 1996, Schlüter et al. 1996).

Myosotis nemorosa (further on *Myosotis*) is considered to be annual to long-lived perennial species, in Central Europe it occurs from 250 m a.s.l. to mountains up to 1400 m a.s.l. in the Central Europe. Typical habitats are wet meadows, spring areas and wet woods. The inflorescence of many bractless 6 mm long flowers occurs from May to August. With time the inflorescence elongates up to 25 cm. Plants of *Myosotis* form short below-ground shoots of stem origin (Štěpánková 2000). Seeds have relatively good germinability (65% in the field and 80% under greenhouse conditions) and are able to sprout immediately (Kotorová & Lepš 1999).

Study site

The study site is a wet, oligotrophic, species-rich meadow 10 km south-east of České Budějovice, Czech Republic, 48°57' N, 14°36' E, at 510 m a.s.l. Mean annual temperature at the České Budějovice Meteorological Station (400 m a.s.l.) is 7,8 °C, mean annual precipitation is 620 mm. Soil nutrient levels are low (total nitrogen 6 - 8 g/kg dry soil weight, total phosphorus 400 - 500 mg/kg dry soil weight, C/A ratio 16 - 20) (Kotorová & Lepš 1999). Phytosociologically, the vegetation belongs to the Molinietum caeruleae (Molinion) with some elements of the Violion caninae. Graminoids *Molinia caerulea* and *Nardus stricta*, *Holcus lanatus* and *Juncus effusus* and sedges (*Carex*, 10 spp.) are dominants. The community is species rich (up to 40 species per m²), with many meadow species – for example *Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Galium boreale*, *Lychnis flos-cuculi*, *Myosotis nemorosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Succisa pratensis*, *Scorzonera humilis*. In recent years the meadow has been mown annually.

Other experiments investigating species coexistence and effect of competition are running concurrently at this locality (Špačková et al. 1998, Lepš 1999, Kotorová & Lepš 1999, Zelený 1999, Titus & Lepš 2000, Petřů & Lepš 2000).

Methods

Field experiment design

The field experiment was established in June 1998, in a randomized block design. Laboratory grown seedlings (seeds were collected at the field site) of both target species were transplanted into 14 (*Myosotis*) and 7 (*Lychnis*) 1 m² blocks. Each block contained five treatments into which seedlings were transplanted as follows: *Molinia caerulea* tussock (**M**), *Nardus stricta* tussock (**N**), *Juncus effusus* tussock (**J**), Small gap – a small natural opening in the vegetation about 10 cm in diameter (**SG**), Big gap – a 20 cm × 20 cm gap with the above- and below-ground vegetation removed (**BG**). The plot was mown with a sickle only at the beginning of the experiment. The litter was removed at the time of plot establishment and again in spring 1999. Vegetative and reproductive characteristics of each *Lychnis* and *Myosotis* were measured four times over the 1998 growing season, seven times over the 1999 growing season and some characteristics were recorded in June 2000. The following characteristics were recorded: height of the above-ground stem (mm), length of the longest leaf (mm), width of the clone originating from a transplant (i.e., projection) (mm), number of leaves, number of secondary rosettes (for *Lychnis*), number of leaves of all secondary rosettes (for *Lychnis*), number of shoots (for *Myosotis*), number of flowers, and number of flower stems per plant (for *Lychnis*).

Pot experiment design

A pot experiment was established on January 29, 2000. Laboratory grown seedlings of the target species were transplanted into the center of 8×8cm pots. Four treatment were applied differing in *Holcus lanatus* density and spatial patterns.: **C** – control without *Holcus lanatus*, **H5** – five *Holcus lanatus* seedlings on half of the soil surface in the pot, **H10** - ten *Holcus* seedlings on half of the soil surface in the pot, **W** - ten *Holcus lanatus* seedlings on the entire soil surface in the pot. Plants were grown for two months in a light regime of 14 hours light and 10 hours dark with temperature fluctuating between 26°C (day) and 20°C (night). *Holcus*, which grew much faster, was cut four times during the experiment. Pot positions were randomized and vegetative characteristics on each plant were measured and counted eleven times during the experiment. Measured characteristics were as follows: height of the above-ground

stem (mm), length of the longest leaf (mm), width of the longest leaf (mm), width of plant genet projection in diameter per treatment (mm), number of leaves, number of secondary rosettes (for *Lychnis*), number of leaves of secondary rosettes (for *Lychnis*). At the end of the experiment, target plant dry weight was determined.

Data analysis

Differences between treatments were evaluated by repeated-measures ANOVA (Anon. 1998). Based on their distribution characteristics, data were either $\log(x + 1)$ or $\sqrt{(x + 0.5)}$ transformed to improve normality and homoscedascity. Tukey HSD test was used for post-hoc comparisons. In the repeated-measures ANOVA, the main (i.e., treatment) effect corresponds to average differences between treatments over the entire period; treatment interactions with time signify differences in the dynamics of the analyzed variable.

In the Tukey HSD test, Type I error rate is controlled for the whole experiment. Because we had five different treatments, we carried out 10 pairwise comparisons, which decreased the power of the test considerably. In fact, the difference between plant growth in a gap and in any of the competitive treatments is somewhat trivial and was expected a priori. What was of real interest was the equivalence of competitors hypothesis (Goldberg & Werner 1983) and the importance of “gap” size (e. g. Morgan 1997), forming in fact two separate experiments. Consequently, besides the global ANOVA for all the treatments we also carried out two separate analyses, for the differences among the competitive treatments (M, J and N) and for the effect of gap size. Dependence of flowering on plant size at the end of the previous growing season was analyzed by logistic regression.

Results

Field experiment

Lychnis flos-cuculi (Table 1)

During the first season rosettes differed only in height (both main effects and interaction with time significant, $P < 0.01$ for both). The tallest rosettes were found in *Juncus*; the plant responded to the competitive effect of this species by vertical position of its leaves. Rosettes in *Nardus*, unlike in the other treatments, maintained the vertical orientation of their leaves’ (and consequently, their height) until October, in the other competitive grasses only till August. In Big gap, the leaves were in a horizontal position over the entire season, and plants were the lowest of all the treatments.

During the second season *Lychnis* formed the largest clones with the highest number of secondary rosettes in the Big gap (Figs 1, 2). Plants in Small gap and then in tussocks (especially in *Juncus*) had smaller clone diameters and fewer secondary rosettes than in Big gap. There were major differences between treatments in the dynamics of secondary rosette growth especially in the second half of the growing season, where secondary rosette number rapidly decreased in Big gap in contrast to the other treatments, where it increased (Fig. 1). Treatments also differed, although not significantly, in the number of flowering plants – in *Juncus* tussocks every target plant flowered, but in Big gap, only 60% of plants flowered (Fig. 4). However, only in Big gap there were plants of *Lychnis* able to produce more than one flowering stem per plant (it was an average of 2.5 flowering stems per plant in the Big gap treatment). The width of the clone projection dynamics differed with a decrease in *Juncus*, and an increase in the second half of the season in *Molinia* and *Nardus*. The size of sterile rosettes in all treatments at the end of the first growing season was a good predictor of the probability of flowering in the next year (Fig. 3). The mean flower number and mean secondary rosette number over the five treatments were negatively correlated, although not statistically significant ($r = - 0,68$; $F = 2,58$; $p = 0,206$ on July 1999). Percent plants flowering and mean secondary rosette numbers were significantly negatively correlated across treatments (Fig. 4).

In the beginning of the 2000 season differences among treatments disappeared. The flowering of *Lychnis* plants was very poor during the 2000 season; only 20 percent of all plants were able to produce flowering stem(s), and most of these were subsequently grazed by slugs. The extremely poor performance in this year was probably caused by extreme drought in May 2000.

The mortality of *Lychnis* clones was very low during all experiment (only 3 plant died during the experiment). Repeated measures analyses were conducted with plants that survived until the end of the season.

Myosotis nemorosa (Table 2)

During the first (1998) season, treatments differed in the number of leaves only, with highest numbers of leaves in Big gap, and smallest in *Juncus*. Plants in Big gap also differed in their dynamics from the other treatments - keeping a high number of leaves until October, whereas in the other treatments the number of leaves decreased earlier.

During the second season *Myosotis* produced secondary shoots (Fig. 5, 6), and nearly all the secondary shoot flowered. The highest number of shoots, and consequently the highest number of leaves and flowers and the widest clone were found in Big gap. Big gap was followed by Small gap with the difference significant only when the gaps were compared separately from the other treatments. Shoot number, as did the other characteristics, decreased in tussocks in order *Nardus*, *Molinia*, *Juncus*. Shoot number remained

almost constant in all the treatments during the season 1999. There were differences in flowering dynamics across treatments – in *Juncus* the peak of flowering was at the end of July, whereas in Big gap and other treatments flowering finished at the end of June. All the plants produced flowering stems. Investments into generative (represented by flower / number) and vegetative (number of shoots) reproduction of *Myosotis* across treatments were positively correlated (Fig. 7).

The differences among treatment persisted (although decreasingly obvious) until the third season, with the biggest plants (in all characteristics) in Big gap, similarly as the positive correlation between number of shoots and number of flowers.

The mortality of *Myosotis* clones was very low during all experiment. The repeated measures analyses within the first and second seasons were conducted with plants that survived until the end of the season. Repeated measures ANOVA of shoot number was conducted with shoot numbers from only one measure per season, because the number of the shoots remained almost constant in all treatments during season 1999 (Fig. 5).

Pot experiment

After two months, the biggest plants of *Lychnis* and *Myosotis* species were in the Control.

The biomass of *Lychnis* was lower in all competitive treatments – W, H5, H10 – in comparison with C. In the H5 treatment, the difference against control was smaller, but not significantly different from the other competitive treatments (Fig. 8). The differences were highly significant for all the measured characteristics. *Lychnis* produced the most secondary rosettes in C, and least in W and H10, but on average, many more (average 7.24 per plant) in just two months than in a much longer time under field conditions. Although the differences in the number of rosettes were significant, they were less pronounced for rosettes than for the total biomass ($F=23.61$ for biomass, whereas only 4.95 for the number of rosettes).

The lowest biomass of *Myosotis* plants was found in the W and the H10 treatments (both with ten seedlings of *Holcus lanatus*), biomass in the H5 treatment was intermediate (Fig. 8); the differences in other characteristics were similar and also significant. Plants of *Myosotis* did not produce shoots under greenhouse conditions during the two months experiment.

Discussion

Myosotis nemorosa is able to form shoots of stem origin and *Lychnis flos-cuculi* multiplies with daughter rosettes from auxillary buds. This clonal growth facilitates species persistence. This study

reveals that both species are capable of clonal persistence on suitable sites over the three seasons of the experiment (and very probably much more), although *Myosotis nemorosa* is sometimes considered to be a species with no or only low clonal potential and limited life span (e. g. Klimeš & Klimešová 2000).

The experimental results show that the growth of both investigated species, *Lychnis* and *Myosotis*, was strongly affected by neighbor competition. As expected, both species grew better in gaps without competition, however, we recognized some differences between *Lychnis* and *Myosotis*. In *Myosotis*, each of the shoots flowered, regardless of the treatment, and all performance characteristics were highest in big gap. In *Lychnis*, under high competitive stress in *Juncus* tussocks, all the rosettes created flowering stems, but no secondary rosettes, whereas in big gaps, the plant invested in secondary rosettes, but the percentage of flowering plants was lower. Also, it appeared that the gap environment is not only a competition free space, but is also more prone to environmental extremes – the drought in the third season affected *Lychnis* in gaps more. Our non-quantitative observations also suggest that seedlings and young plants in gaps are more prone to slug grazing.

The effect of all competitive tussock graminoids on the growth of both target species was negative, but not completely equivalent (Tables 1 and 2). Competitive graminoids *Molinia caerulea*, *Juncus effusus* and *Nardus stricta* are of similar growth forms and therefore their competitive abilities could be expected to be similar (Goldberg & Werner 1983; Peltzer et al. 1998). They all are polycarpic perennial hemicryptophytes growing in similar sites in tussock patches (Grime 1987). Results show that *Juncus* has a stronger competitive effect in comparison with *Molinia* and *Nardus*, concordantly on both focal species. Differences in competitive effects could be explained by differences in their detailed morphology. *Juncus* tussocks are very compact without spaces, with daughter offshoots clamped to mother ramets. They grow very fast in spring and in June have about fifty percent more aboveground green biomass than *Molinia*, which exhibits maximal growth late in the season. *Nardus* tussocks are also very compact, but they are the lowest and with thinner leaves. The bulk of its tussocks is formed by dead leaf biomass and only the green center is formed by living biomass. The middle of a tussock is a suitable microhabitat for seedling recruitment, according to a study of Zelený (1999) conducted at the same locality. In contrast, *Molinia* forms relatively open tussocks with larger spaces between tillers. It creates the highest amount of biomass in the end of summer (when it is flowering) and in autumn and its litter persists until the following spring because decomposition is very slow and suppresses the other species. We investigated only microhabitats in tussock centers. It may be the case that *Juncus* exhibits the highest competitive effects in the center, whereas the other two species have the highest competition at the circumference of the tussocks, through

the litter that accumulates there. Our results suggest that species dynamics are modified by not only the growth form of the competitors, but also by the competitors phenology.

The gaps in meadow vegetation represent space with reduced competition, suitable for plant growth. Mehrhoff & Turkington (1996) planted *Trifolium repens* among three neighboring grass species and into cleared spaces and concluded that the major contrast was between competitive and noncompetitive situation, with effects of the three competitors being similar. Morgan (1997) demonstrated positive effects of gaps, increasing with gap size, on the growth, seed production and seedling recruitment of *Rutidopsis leptorrhynchoides* (Asteraceae). Gaps are important for the seedling regeneration of many species (Křenová & Lepš 1996, Špačková et al. 1998), because there is open space and a significantly greater amount of light at ground level available (Morgan 1997). In contrast, gaps are more prone to drought (Kotorová & Lepš 1999). It seems that there is some “ideal” gap size, below which competition is too strong, and above which negative effects (drought proneness) start to prevail (Morgan 1997). However, the ideal size would differ among species according to their ecological requirements and most likely differs according to the process studied. In our study, the clonal growth of both focal species was greater in big gaps. This effect was particularly pronounced in *Myosotis*.

The character of competition also depends on site productivity. Under nutrient rich conditions, above-ground competition prevails, because above-ground biomass increases more with increasing nutrients than below-ground (Šrůtek 1995), whereas underground competition is more important in oligotrophic sites (Gerry & Wilson 1995; Wilson & Tilman 1991). Gap size does not affect only light competition. We may reasonably expect that (as in this experiment), root competition is stronger in small natural gaps than in large ones. This was probably part of the effect of gap size in our oligotrophic environment.

Plants responded to competition not only by decreasing growth but also by some morphological features that appear to be adaptive. The primary rosettes of *Lychmis* were tallest in *Juncus*; where the plant responded to the competitive effect of this (and also the other two) species by vertical position of its leaves. The timing of the change of leaves orientation differed according to the competitor – in *Nardus*, it stayed vertical until the end of October. In big gaps, the leaves were in a horizontal position across the whole season, and the plants were the lowest of all the treatments.

The size of sterile rosettes in all treatments at the end of the first growing season was a good predictor of the probability of flowering and successful growth in the next year. The same results were achieved Biere (1995) and Hauser & Loeschcke (1996) in their studies. The flowering of *Lychmis* was very poor in

the third season because of extreme drought in May 2000 and grazing by slugs. Hauser & Loeschcke (1996) in their study of interaction of drought stress and inbreeding in *Lychmis* also suggest a negative effect of drought on flowering. It seems that there might be a pronounced interaction between the effects of microhabitat and climatic events: microhabitats favorable under normal climatic condition might be very unfavorable in periods of extreme drought. If proved this would support species coexistence.

With constant limited resources to invest a tradeoff between vegetative spread and generative reproduction would be expected (Caswell 1985, Begon et al. 1990). In this case, the competition free space is ideal for fast vegetative spread (clonal plants are at an advantage), whereas the optimal strategy in a highly competitive environment is production of numerous seeds (which could “migrate” either in space or in time). This seems to be the case of *Lychmis*. A similar trade-off was observed by Biere (1995) in *Lychmis* populations in less productive sites only, whereas in more productive sites, correlations between vegetative and generative reproduction were generally insignificant or positive.

However, competitiveness of the environment also affects plant assimilation ability. Plants in the competition free environment could be expected to have more energy to invest either into vegetative spread or into flowering. This seems to be the case of *Myosotis*. The difference is undoubtedly connected with the morphology of clonal growth. Whereas *Lychmis* forms secondary rosettes that never formed flowering stems in the same season (thus, forming secondary rosettes uses energy that could not be used in the same season for generative reproduction), *Myosotis* forms shoots of stem origin that usually bear flowers in the same year. Consequently, any investment into clonal growth is in fact also used for generative reproduction. The numbers of *Myosotis* shoots per clone (represent vegetative reproduction) and flowers per clone (represent generative reproduction) were positively correlated among treatments.

In the pot experiment, both species grew most successfully in the control treatment in comparison with pots with *Holcus lanatus* in all three design treatment. This makes the major contrast between competitive and noncompetitive situation again (Mehrhoff & Turkington 1996). *Lychmis* plants in controls produced the highest number of leaves, amount of biomass and number of secondary rosettes (maximum 17 rosettes per plant in two months in comparison with a maximum of 5 rosettes per plant in two years in the field experiment). However, as the differences between the treatments (as measured by the explained sum of squares in ANOVA) were less pronounced for the rosettes than for the biomass, we do not have direct support for the hypothesis that *Lychmis* responds to the competition by restricting its clonal growth. However, as the conditions in the pot experiments were more favorable than in the field (as reflected by much higher growth rate), the fast formation of secondary rosettes in the pot experiment supports the

conclusion that under favorable condition *Lychmis* invests more in clonal growth. *Myosotis* plants produced the highest number of leaves and biomass in controls and didn't produce any shoots in any of the treatments in the short time of the experiment. However, the plants flowered at the end of the two months period. Both treatments with ten plants of *Holcus lanatus* had the same negative effect on focal species regardless of the spatial arrangement of the competitor, whereas the treatment with only five *Holcus lanatus* plants had a less negative effect. This experiment has shown that the speed of development under favorable conditions in the greenhouse was much higher than in the field. Clearly, the physiological potential of plants is strictly limited under the field conditions by both the environment and competition. The comparison of the pot and field experiments also shows how much is the realism of pot experiment limited in comparison with the field experiments (Diamond 1986).

Acknowledgements

The study was supported by the grants of Granting Agency of the Czech republic (206/99/0889, 206/02/0953) and Ministry of Education (782/2001, 1284/2002). We thank Jon Titus for valuable comments and for correcting our English.

References

- Anon. 1998 *STATISTICA for Windows*. [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, OK.
- Bakker, J. P. 1989. Nature management by grazing and cutting. Kluwer, Dordrecht.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1995. *Ecology : Individuals, populations and communities*. Blackwell, London
- Biemelt, A., Albrecht, G. & Wiedenroth, E-M. 1996. The effect of post-hypoxia on roots in *Senecio* and *Myosotis* species related to the glutathione system. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 65-72.
- Biere, A. 1995. Genotypic and plastic variation in plant size: effect on fecundity and allocation patterns in *Lychmis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *J. Ecol.* 83: 629-642.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. In: Jackson, J.B.C., Buss, L.W., & Cook, R.E. (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*, pp. 187-224, Yale University Press, New Haven.
- Connolly, J. & Wayne, P. 1996. Asymmetric competition between plant species. *Oecologia* 108: 311-320.
- de Kroon, H., Stuefer, J. F., Dong, M. & During, H.J. 1994. On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 123-134.

conclusion that under favorable condition *Lychnis* invests more in clonal growth. *Myosotis* plants produced the highest number of leaves and biomass in controls and didn't produce any shoots in any of the treatments in the short time of the experiment. However, the plants flowered at the end of the two months period. Both treatments with ten plants of *Holcus lanatus* had the same negative effect on focal species regardless of the spatial arrangement of the competitor, whereas the treatment with only five *Holcus lanatus* plants had a less negative effect. This experiment has shown that the speed of development under favorable conditions in the greenhouse was much higher than in the field. Clearly, the physiological potential of plants is strictly limited under the field conditions by both the environment and competition. The comparison of the pot and field experiments also shows how much is the realism of pot experiment limited in comparison with the field experiments (Diamond 1986).

Acknowledgements

The study was supported by the grants of Granting Agency of the Czech republic (206/99/0889, 206/02/0953) and Ministry of Education (782/2001, 1284/2002). We thank Jon Titus for valuable comments and for correcting our English.

References

- Anon. 1998 *STATISTICA for Windows*. [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa, OK.
- Bakker, J. P. 1989. Nature management by grazing and cutting. Kluwer, Dordrecht.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. 1995. *Ecology : Individuals, populations and communities*. Blackwell, London
- Biemelt, A., Albrecht, G. & Wiedenroth, E-M. 1996. The effect of post-hypoxia on roots in *Senecio* and *Myosotis* species related to the glutathione system. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 65-72.
- Biere, A. 1995. Genotypic and plastic variation in plant size: effect on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *J. Ecol.* 83: 629-642.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction. In: Jackson, J.B.C., Buss, L.W., & Cook, R.E. (eds.) *Population biology and evolution of clonal organisms*, pp. 187-224, Yale University Press, New Haven.
- Connolly, J. & Wayne, P. 1996. Asymmetric competition between plant species. *Oecologia* 108: 311-320.
- de Kroon, H., Stuefer, J. F., Dong, M. & During, H.J. 1994. On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological significance. *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 123-134.

- Diamond J. 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. In: Diamond, J. & Case, T.J. (eds.) *Community Ecology*, pp. 3-22, Harper & Row, New York.
- Eriksson, O. 1997. Clonal life histories and evolution of seed recruitment. In: de Kroon, H. & van Groenendael, J. (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*, pp. 211-226. Backhuys Publ. Leiden.
- Gerry, A. K. & Wilson, S. D. 1995. The influence of initial size on the competitive responses of six plant species. *Ecology* 76: 272-279.
- Goldberg, D. E. & Werner, P. A. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. *Amer. J. Bot.* 70: 1098-1104.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R. 1987. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- Hauser, T. P. & Loeschke, V. 1996. Drought stress and inbreeding depression in *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae). *Evolution* 50: 1119-1126.
- Hegi, G. 1979. *Illustrierte Flora von Mittel-europa Band III, Teil 2*. Berlin, Hamburg.
- Hopkins, A., Pywell, R. F., Peel, S., Johnson, R. H. & Bowling, P. J. 1998. Enhancement of botanical diversity of permanent grassland and impact on hay production in environmentally sensitive areas in the UK. *Grass Forage Sci.* 54: 163-173.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. 1999a. CLO-PLA2 - a database of clonal plants in central Europe. *Plant Ecology* 141: 9-19.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. 1999b. *Database of clonal plants*.- <http://www.butbn.cas.cz/klimes>. (on March 2002)
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R. & van Groenendael, J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function.- In: de Kroon, H. & van Groenendael, J. (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*, pp. 1-29, Backbuys Publishers, Leiden.
- Kotorová, I. & Lepš, J. 1999. Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *J. Veget. Sci.* 10: 175-186.
- Křenová, Z. & Lepš, J. 1996. Regeneration of *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *J. Veget. Sci.* 7: 107-112.
- Lepš, J. 1999. Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *J. Veget. Sci.* 10: 219-230.
- Mehrhoff, L. A. & Turkington, R. 1996. Growth and survival of white clover (*Trifolium repens*) transplanted into patches of different grass species. *Canad. J. Bot.* 74: 1243-1247.
- Morgan, J. W. 1997. The effect of gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae). *J. Appl. Ecol.* 34: 566-576.

- Oborny, B. & Bartha, S. 1995. Clonality in plant communities – an overview. *Abstracta Botanica* 19: 115-127.
- Peltzer, D. A., Wilson, S. D. & Gerry, A. K. 1998. Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland. *Amer. Nat.* 151: 465-476.
- Petrů, M. & Lepš, J. 2000. Regeneration dynamics in populations of two hemiparasitic species in wet grasslands. In: White, P.S., Mucina, L., Lepš, J. & van der Maarel, E. (eds.). *Vegetation science in retrospect and perspective*. Proceedings 41. IAVS Symposium Uppsala 1998, pp. 329-333, Opulus Press, Uppsala.
- Przywara, L. 1983. Further caryological studies on the series *Palustres* M. Pop. of the genus *Myosotis* L. from Poland. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 25: 85-101.
- Rothmaler, W. 1976. *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Kritischer Band*. Volk und Wissen, Berlin.
- Schlüter, U., Albrecht, G. & Wiedenroth, E-M. 1996. Content of water soluble carbohydrates under oxygen deprivation in plants with different flooding tolerance. *Folia Geobot. Phytotax.* 31: 57-64.
- Šourková, M. 1990. 14. *Lychnis* L. – kohoutek. In: Hejný, S. & Slavík, B. (eds.) *Květena ČR 2. [Flora of the Czech Republic, vol. 2, in Czech]*. pp. 155-158, Academia, Praha.
- Špačková, I., Kotorová, I. & Lepš, J. 1998. Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. *Folia Geobot.* 33: 17-30.
- Šrůtek, M. 1995. Growth responses of *Urtica dioica* to nutrient supply. *Canad. J. Bot.* 73: 843-851.
- Štěpánková, J. 1993. Ploidy variation in the group of *Myosotis palustris* and *M. laxa* in the Czech Republic and Slovakia. *Folia Geobot. Phytotax.* 28: 113-128.
- Štěpánková, J. 2000. 16. *Myosotis* L. – pomněnka. In: Slavík, B. (ed.) *Květena ČR 6. [Flora of the Czech Republic, vol. 6, in Czech]*, pp. 216-234 Academia, Praha.
- Titus, H. & Lepš, J. 2000. The response of arbuscular mycorrhizae to fertilization, mowing, and removal of dominant species in a diverse oligotrophic wet meadow. *Amer. J. Bot.* 87: 392-401.
- Wilson, S. & Tilman, D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72: 1050-1065.
- Zelený, D. 1999. [Effect of biotically generated heterogeneity on seedling recruitment in a meadow community.] *Vliv bioticky generované heterogenity na kličení semenáčků v lučním porostu*.- Thesis, University of South Bohemia, České Budějovice.

Table 1. Significance of effects in repeated measures ANOVA for *Lychnis flos-cuculi* characteristics. Treatment corresponds to the main effect, dynamics to the interaction between treatment and time (see text for abbreviations). Analyses are presented first when all the treatments were considered to be a single experiment, and then when considered as two separate experiments, one for testing the equivalence of competitors and the other testing the effect of gap size. Where the results for the main effect were significant, they are followed by significant pairs (at $\alpha=0.05$) in multiple comparisons (Tukey test). For example, (BG > J, M) means that the Big Gap plants were significantly greater than plants in both *Juncus* and *Molinia* treatments for the particular characteristic. In 2000, only one measurement is available, and ANOVA single measurement was conducted.

		1998	1999	2000
All treatments				
Secondary rosettes	main	-	* (BG > J)	n.s.
	interaction	-	**	-
Leaves of secondary rosettes	main	-	* (BG > J)	n.s.
	interaction	-	*	-
Number of leaves	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Number of flowers	main	-	n.s.	-
	interaction	-	n.s.	-
Number of flower stems	main	-	*(BG > other)	-
	interaction	-	-	-
Clone projection (mm)	main	-	n.s.	n.s.
	interaction	-	*	-
Plant height (mm)	main	*** (J > BG, SG, M)	n.s.	-
	interaction	**	n.s.	-
Longest leaf (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	*	-
JxMxN				
Secondary rosettes	main	-	n.s.	n.s.
	interaction	-	n.s.	-
Leaves of secondary rosettes	main	-	n.s.	n.s.
	interaction	-	n.s.	-
Number of leaves	main	n.s.	*(N>J)	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Number of flowers	main	-	n.s.	-
	interaction	-	n.s.	-
Number of flower stems	main	-	n.s.	-
	interaction	-	-	-
Clone projection (mm)	main	-	n.s.	*(N>J)
	interaction	-	*	-
Plant height (mm)	main	*(J > M)	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Longest leaf (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
BGxSG				
Secondary rosettes	main	-	n.s.	n.s.
	interaction	-	***	-
Leaves of secondary rosettes	main	-	n.s.	n.s.
	interaction	-	***	-
Number of leaves	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Number of flowers	main	-	n.s.	-
	interaction	-	n.s.	-
Number of flower stems	main	-	*(BG>SG)	-
	interaction	-	-	-
Clone projection (mm)	main	-	n.s.	n.s.
	interaction	-	n.s.	-

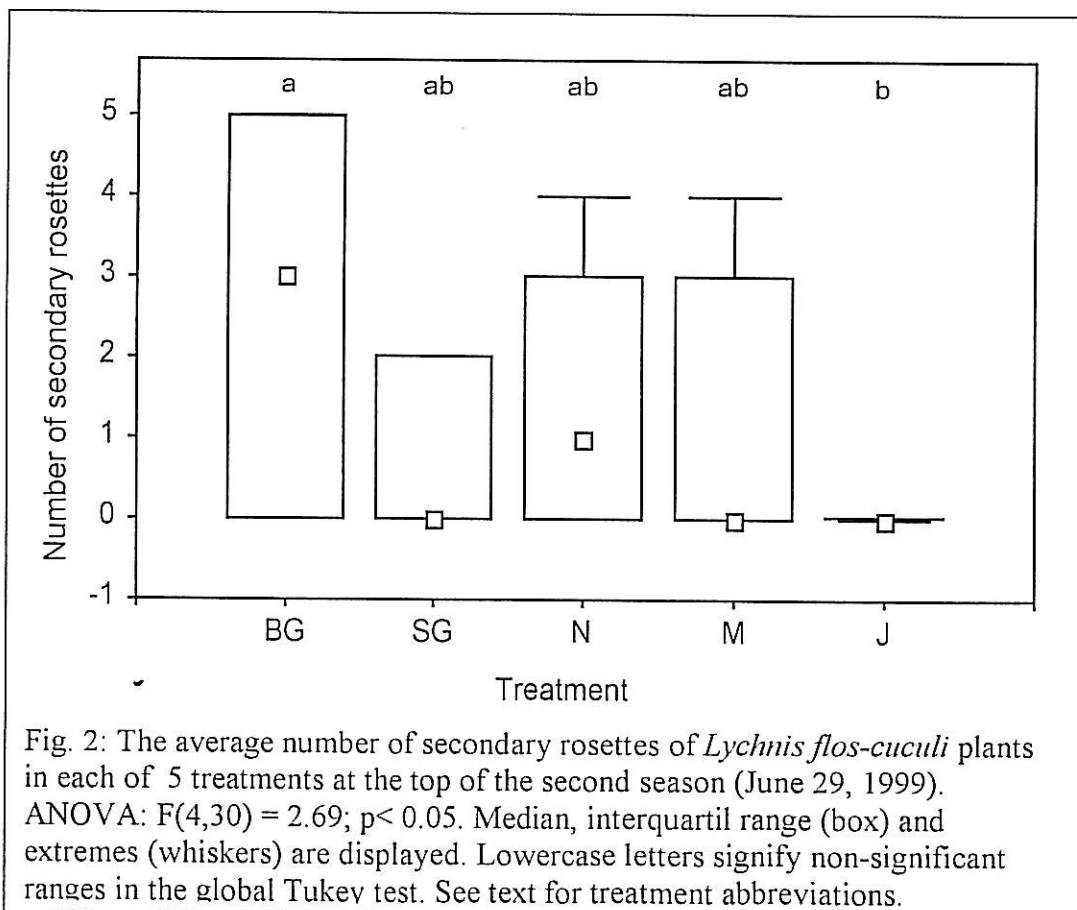
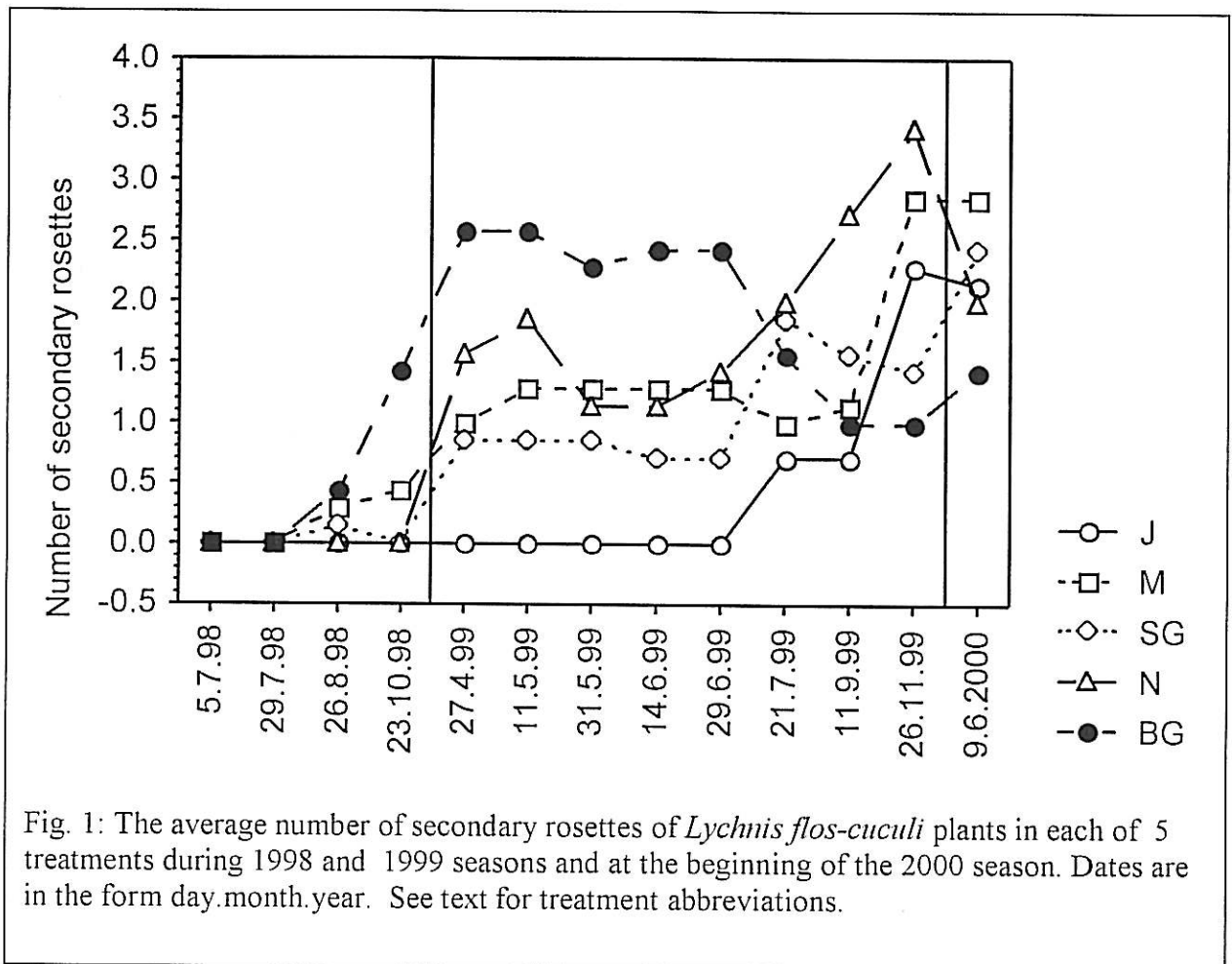
Plant height (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Longest leaf (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-

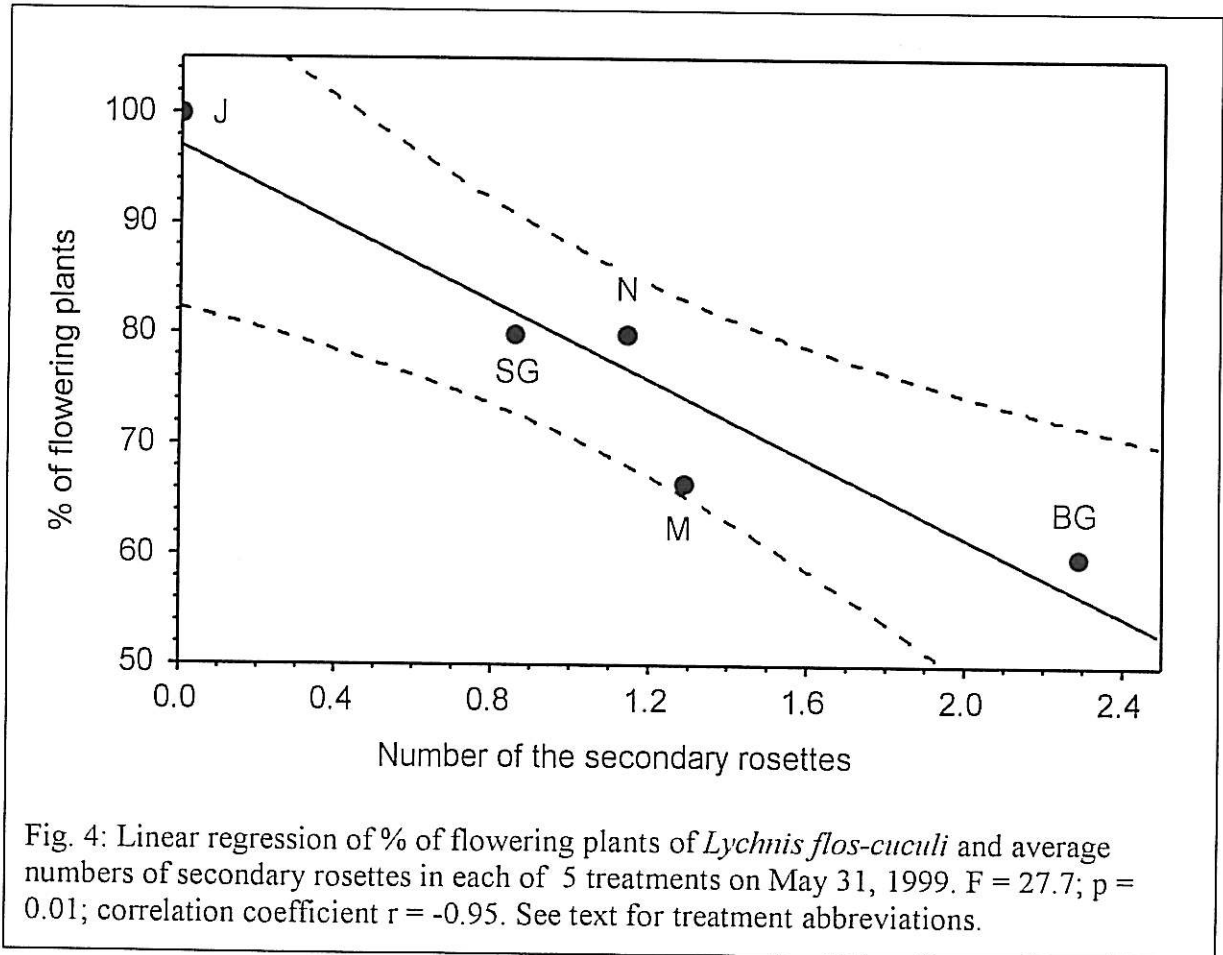
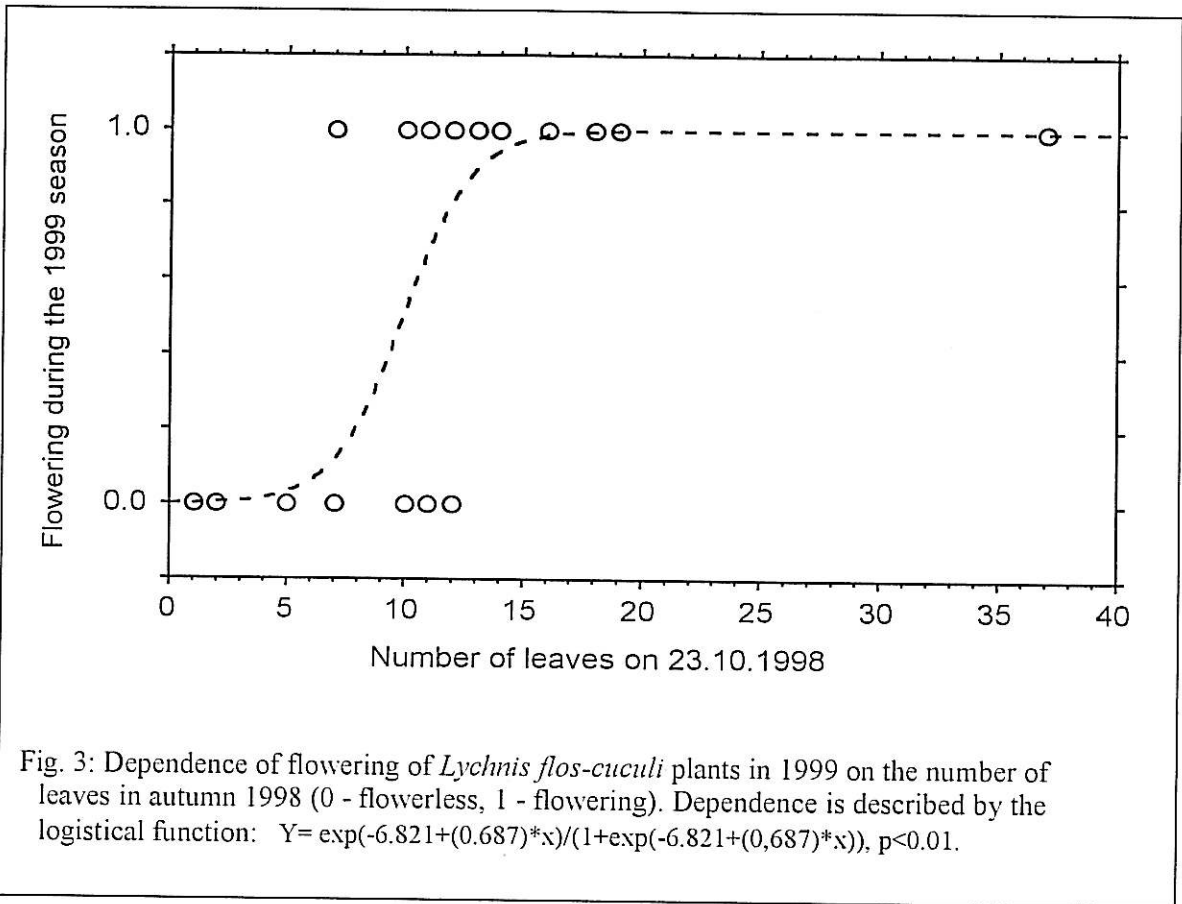
* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, n.s.: non significant, - = not enough data for statistical analysis.

Table 2. Significance of effects in repeated measures ANOVA for *Myosotis nemorosa* characteristics. Treatment corresponds to the main effect, dynamics to the interaction between treatment and time (see text for abbreviations). Analyses are presented first when all the treatments were considered to be a single experiment, and then when considered as two separate experiments, one for testing the equivalence of competitors and the other testing the effect of gap size. Where the results for the main effect were significant, they are followed by significant pairs (at alpha=0.05) in multiple comparisons (Tukey test). For example, (BG > J, M) means that the Big Gap plants were significantly greater than plants in both *Juncus* and *Molinia* for the particular characteristic. In 2000, only one measurement is available, and ANOVA single measurement was conducted

		1998	1999	2000
All treatments				
Number of shoots	main	n.s.	***(BG>J,M,N)	**(BG>J)
	interaction	n.s.	n.s.	-
Number of leaves	main	**(BG,M>J)	**(BG>J,M)	-
	interaction	**	n.s.	-
Number of flowers	main	n.s.	*(BG>J)	*(BG>J)
	interaction	n.s.	**	-
Clone projection (mm)	main	n.s.	*(BG>J)	*(BG>J)
	interaction	n.s.	n.s.	-
Plant height (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Longest leaf (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
JxMxN				
Number of shoots	main	n.s.	n.s.	n.s.
	interaction	n.s.	n.s.	-
Number of leaves	main	*(M>J)	n.s.	-
	interaction	n.s.	*	-
Number of flowers	main	n.s.	*(M>J)	n.s.
	interaction	n.s.	**	-
Clone projection (mm)	main	n.s.	n.s.	n.s.
	interaction	n.s.	n.s.	-
Plant height (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Longest leaf (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
BGxSG				
Number of shoots	main	n.s.	**(BG>SG)	n.s.
	interaction	n.s.	n.s.	-
Number of leaves	main	n.s.	*(BG>SG)	-
	interaction	**	n.s.	-
Number of flowers	main	n.s.	n.s.	n.s.
	interaction	n.s.	n.s.	-
Clone projection (mm)	main	n.s.	n.s.	n.s.
	interaction	n.s.	n.s.	-
Plant height (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-
Longest leaf (mm)	main	n.s.	n.s.	-
	interaction	n.s.	n.s.	-

* = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$, a.s.: non significant, - = not enough data for statistical analysis.





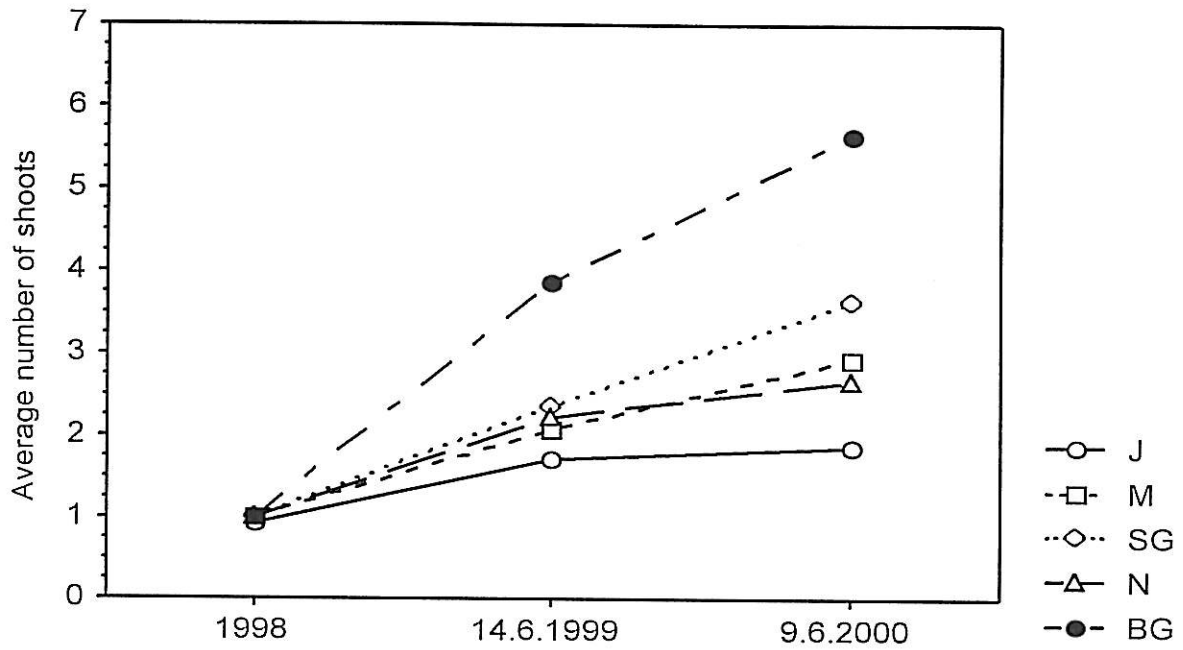


Fig. 5: The average number of shoots of *Myosotis nemorosa* in each of 5 treatments in the three growing seasons. The number of shoots stayed almost constant during each of the season. Dates are in the form day.month.year. (Repeated measurements, ANOVA, treatment and time: $p < 0.001$, interaction: $p < 0.01$). See text for treatment abbreviations.

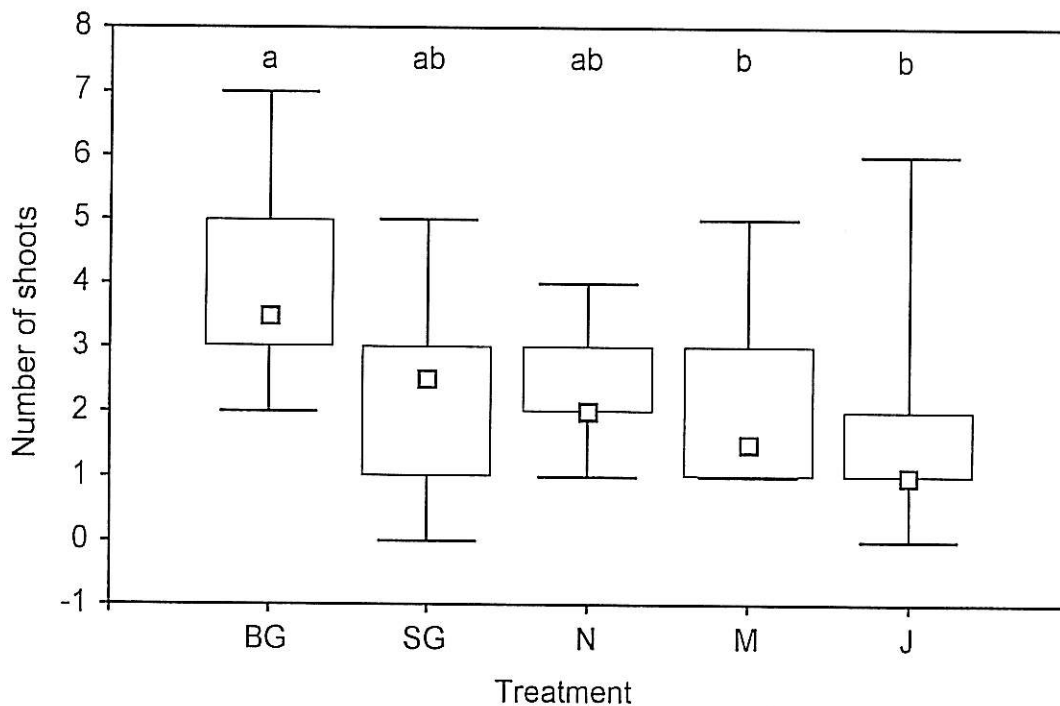


Fig. 6: The average number of shoots of *Myosotis nemorosa* in each of 5 treatments on June 14, 1999. ANOVA: $F(4,60) = 5.14$; $p < 0.01$. In some cases, there were 0 shoots, however, the clone wasn't dead and shoots were formed later in the season. Median, interquartil range (box) and extremes (whiskers) are displayed. Lowercase letters signify non-significant ranges in the global Tukey test. See text for treatment abbreviations.

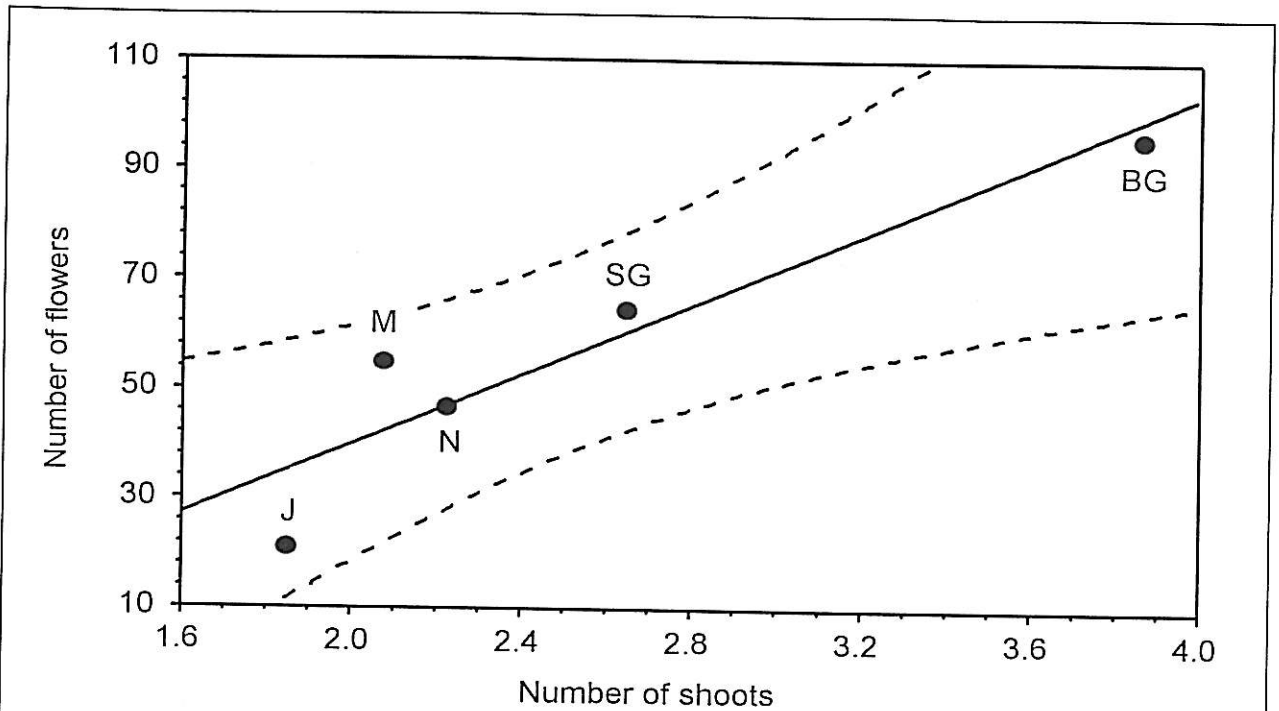


Fig. 7: Linear regression of average number of flowers and average number of vegetative shoots of *Myosotis nemorosa* in each of 5 treatments on May 31, 1999. $F = 20.01$; $p = 0.02$; correlation coefficient $r = +0.93$. See text for treatment abbreviations.

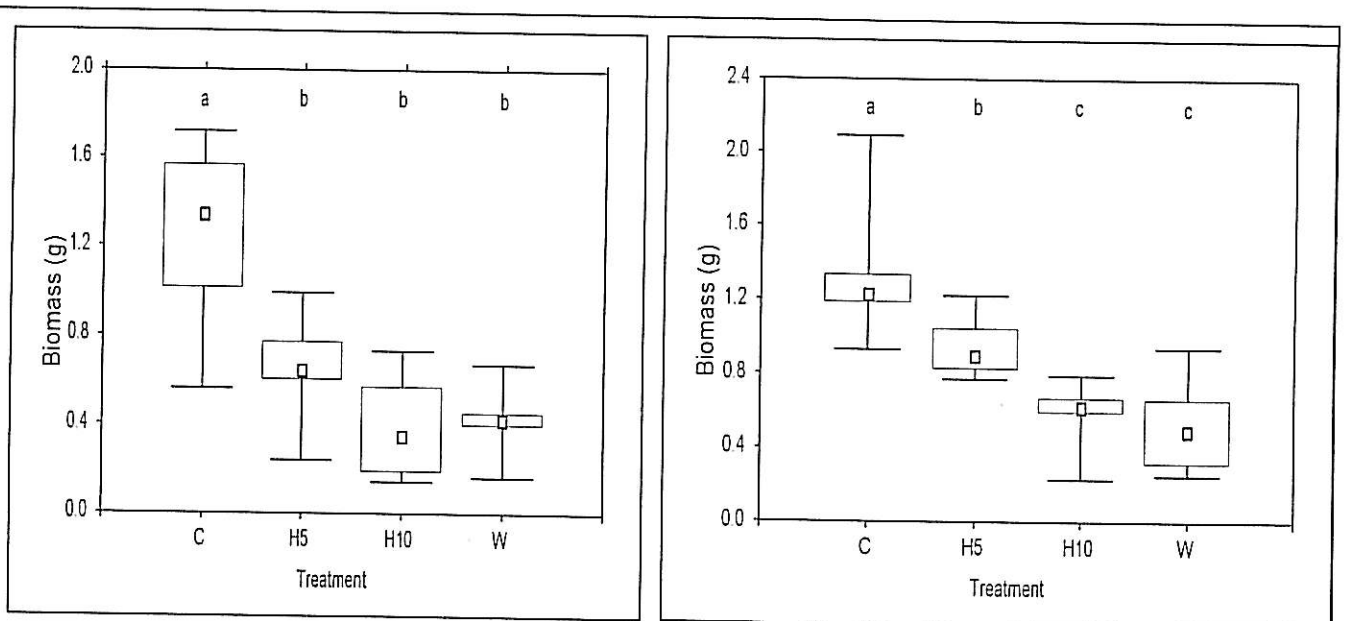


Fig. 8: The weight of dry biomass of *Lychnis flos-cuculi* (ANOVA: $F(3,34) = 23.61$; $p < 0.001$) and the weight of dry biomass of *Myosotis nemorosa* (ANOVA: $F(3,34) = 22.13$; $p < 0.001$) in each of 4 treatments in the end of pot experiment. Median, interquartile range (box) and extremes (whiskers) are displayed. Lowercase letters signify non-significant ranges in the Tukey test. See text for treatment abbreviations.