

Biologická fakulta Jihočeské univerzity

Bakalářská práce



Klíčení a přežívání semenáčků
v lučném společenstvu

Ivana Kotorová

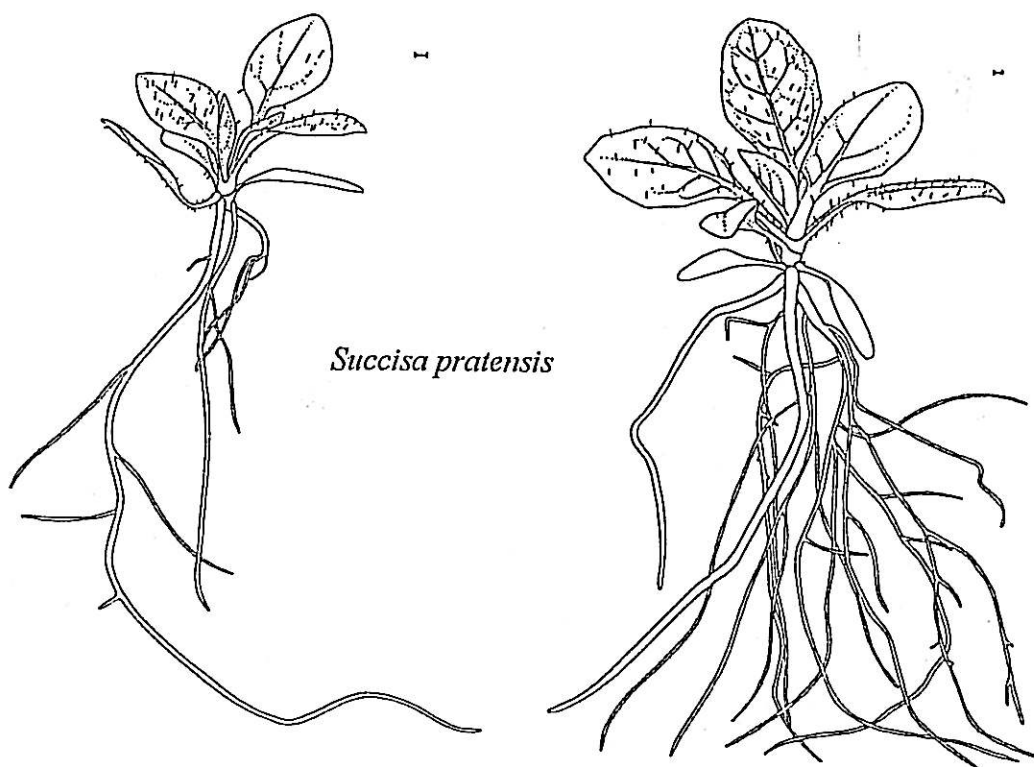
Školitel : J. Lepš

Rok vypracování : 1997

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s použitím uvedené odborné literatury.

V Českých Budějovicích dne 20. května 1997

Ivana Kolářová.....



Chtěla bych poděkovat svému školiteli J. Lepšovi za vedení práce, cenné odborné rady a pomoc při zpracování výsledků.

Abstract

Factors affecting germination and seedling establishment in an oligotrophic wet meadow

Oligotrophic species rich meadows are among the vanishing communities of Central Europe. Recently, oligotrophic meadow management has intensified, or the meadows are abandoned. Either of which results in a dramatic loss of species diversity. One of the major reasons of the loss of species diversity in abandoned meadows is probably the suppression of germination and seedling establishment. Factors influencing germination and establishment were studied in greenhouse and field experiments in south Czech Republic.

The germinability of 22 species before and after chilling was tested by germinating seeds in Petri dishes under greenhouse conditions. For some species chilling increased germinability (e.g. *Cirsium palustre*, *Betonica officinalis*, *Angelica sylvestris*, *Anthoxanthum odoratum*), where as germinability of other species decreased (e.g. *Hieracium umbellatum*, *Succisa pratensis*, *Myosotis nemorosa*, *Selinum carvifolia*), and some species were not influenced (e.g. *Ranunculus auricomus*, *Ranunculus flammula*, *Scorsonera humilis*, *Luzula campestris*).

The dynamics of seed germination in gaps was tested for 16 species in which seeds were sown in autumn and their germination followed over the next growing season. The results revealed striking differences in germination dynamics between particular species.

The effect of litter layer and moss layer was studied in a manipulative experiment. Seeds of two species (*Selinum carvifolia*, *Serratula tinctoria*) were sown in plots subjected to the following treatments: (1) gap (sod stripped, all the aboveground vegetation removed), (2) plot mown and moss layer removed by hand, (3) plot mown, (4) untouched control (four replications in randomized complete blocks). Performance of all the species was highest in gaps followed by mown and moss removed, mown, and lastly, control. However, species differ in their relative sensitivity to particular factors, particularly in their ability to germinate and establish in the control plots. All the results in these experiments support the importance of the regeneration niche.

Obsah

1. Úvod	2
1.1. Oligotrofní druhově bohaté louky, změny, ke kterým v nich dochází v důsledku různých způsobů obhospodařování, a uplatnění kompetice v těchto společenstvech	2
1.2. Obnova druhů ze semen v závislosti na podmínkách prostředí a její testování	3
1.3. Cíl práce	5
2. Metodika	5
2.1. Testování klíčivosti semen a jejich citlivosti k chillingu	5
2.2. Sledování dynamiky klíčení semen vybraných druhů setých do gapů	6
2.3. Sledování klíčení a přežívání semenáčků <i>Selinum carvifolia</i> a <i>Serratula tinctoria</i> v různě upravených plochách)	7
3. Výsledky	8
3.1. Klíčivost semen a jejich citlivost k chillingu	8
3.2. Dynamika klíčení semen vybraných druhů setých do gapů	9
3.3. Klíčení a přežívání semenáčků <i>Selinum carvifolia</i> a <i>Serratula tinctoria</i> v různě upravených plochách)	10
4. Diskuze	11
5. Závěr	15
6. Literatura	16
7. Seznam příloh	20

1. Úvod

1.1. Oligotrofní druhově bohaté louky, změny, ke kterým v nich dochází v důsledku různých způsobů obhospodařování, a uplatnění kompetice v těchto společenstvech

Druhově bohaté louky jsou antropogenní společenstva, po staletí udržovaná tradičními způsoby obhospodařování (Bakker 1989, Stampfli 1992, Smith et al. 1996), jako je kosení nebo pastva. Jejich druhová pestrost na škále několika m² je řadí mezi společenstva s největší druhovou diverzitou na světě (Kull et Zobel 1991). Mechanizmy bránící v těchto společenstvech kompetitivnímu vyloučení některých druhů patří k základním předmětům vědeckého studia (Krahulec 1995). Často se uvažuje o důležitosti regenerační niky (Grubb 1977, Hillier 1990) a pohyblivosti druhů v těchto společenstvech (van der Maarel et Sykes 1993, Kitajima et Tilman 1996).

V současné době ve střední Evropě druhově bohaté louky rychle mizí. Jsou totiž považovány za ekonomicky nevýhodné, a proto se jejich využívání často zintenzivňuje nebo jsou tyto louky opouštěny. Oba zmíněné procesy vedou ke ztrátě druhové diverzity, druhově bohatá společenstva jsou při nich postupně nahrazována porosty několika kompetičně silných druhů. Jedním z mechanismů poklesu druhové diverzity je pravděpodobně inhibice klíčení a časná mortalita semenáčků (klíčících rostlin) (např. Křenová et Lepš 1996). Druhová skladba ustavujících se druhově chudých společenstev je ovlivněna novým typem obhospodařování. Různé typy obhospodařování zvýhodňují různé druhy rostlin (Smith et al. 1996). Na gradientu produktivity je důležitým faktorem poklesu druhové diverzity potlačené klíčení (Tilman 1993, Kitajima et Tilman 1996). Je známo, že klíčení semen a semenáčky jsou citlivější ke kompetici než dospělá vegetace (Rabotnov 1987, Hillier 1990, Křenová et Lepš 1996). Cévnaté rostliny nejsou ovlivněny jen jinými cévnatými rostlinami. Významným faktorem ovlivňujícím klíčení a přežívání semenáčků je i mechové patro (Perttula 1941, Keizer et al. 1985, van Tooren 1988, 1990, During et van Tooren 1990) a vrstva stařiny (Facelli et Facelli 1993). Tvorbu vytrvávající vrstvy stařiny považuje Grime (1979) typ kompetiční strategie.

Přes mnohé pokusy o vyvozování hypotéz o kompetici ze statického pozorování společenstev (Klimeš 1995, Wilson 1995, Rejmánek et Lepš 1996) se zdá, že je vhodnější použít k testování uplatnění kompetice v přirozených společenstvech manipulativní experimenty (Goldberg 1995).

1.2. Obnova druhů ze semen v závislosti na podmínkách prostředí a její testování

I u společenstev v ekologicky stabilních podmínkách je při víceletém sledování pozorována variabilita v druhové skladbě, v pokryvnosti jednotlivých druhů a v intenzitě rozmnožování a obnovy jednotlivých druhů ze semen, způsobená rozdíly v počasí mezi různými lety (Gulmon 1992). Některé druhy klíčí hned po dozrání semen, u jiných vzniká primární dormance překonaná až nízkými zimními teplotami (např. Han 1993, Pritchard et al. 1993, Arena et Pastur 1994, Meyer et Kitchen 1994b). Jednotlivé druhy klíčí v navzájem různě posunutých „vlnách“ (Gulmon 1992, Masuda et Washitani 1992). Správné načasování klíčení má velký význam zvláště u krátce žijících rostlin v sezónním prostředí s velkými rozdíly v počasí mezi jednotlivými lety (Meyer et al. 1995b). Odpověď klíčení semen na chilling (tj. působení nízkých teplot) je v přímém vztahu k zimním teplotám na místě sběru semen. Semena z oblastí s drsnou zimou vyžadují dlouhý chilling, zatímco semena z oblastí s mírnou zimou požadují chilling krátký. Pro semena ze středních nadmořských výšek jsou požadavky na chilling střední, vzniká však mezi nimi početná frakce semen s dormancí, kterou chillingem překonat nelze, nebo semen, u nichž chilling indukuje sekundární dormanci (Kitchen et Meyer 1992, Meyer et Kitchen 1994b, Meyer et al. 1995b). Rozdíly v odpovědi semen na chilling jsou geneticky podmíněné a existují jak mezi druhy, tak mezi populacemi i uvnitř populací jednotlivých druhů (Meyer et Kitchen 1994a, Meyer et al. 1995b). Některé druhy vytvářejí vytrvávající semennou půdní banku (zásobu semen v půdě), která může být „aktivována“ vhodným zásahem třeba až po několika letech (Milberg 1994, Aparicio 1995), u jiných druhů naprostá většina semen schopných klíčení vyklíčí hned v následující sezóně (Milberg, 1994). Tyto vlastnosti mohou v interakci s počasím zvýhodňovat v různých letech různé druhy. Navíc se uplatňují rozdíly v klíčivosti, která je velmi různá i u druhů z jedné čeledi (Thanos et al. 1995). Pro klíčení semen je kromě překonání dormance často potřebná určitá kombinace faktorů prostředí, zejména teploty (např. Thanos et al. 1995) a jejího

denního kolísání v horní vrstvě půdy (Insausti et al. 1995), světla nebo tmy (např. Milberg 1994, Arena et al. 1994), případně světla určitého spektrálního složení (Insausti et al. 1995, Thanos et al. 1995), půdní vlhkosti a textury půdy (Lauenroth et al. 1994). Uplatňovat se mohou i chemické látky přítomné v půdním roztoku. Některé druhy mohou být citlivé na osmotický tlak roztoku, v němž klíčí (Wartidiningsih et al., 1994). U rostlin z požárových ekosystémů například zvyšuje klíčivost NO_3^- a u některých druhů i NH_4^+ (Thanos et Rundel 1995). Ovlivňování klíčivosti působením látek rozpuštěných v půdním roztoku umožňuje vznik kompetiční strategie založené na allelopatickém potlačení klíčení semen a snížení přežívání semenáčků (van Tooren 1990, During et van Tooren 1990, Chou et Lee 1991). U některých rostlin (např. *Orchidaceae*) je pro klíčení nezbytná indukce mykorrhizní houbou (např. Masuhara et Katsuya 1994).

Vliv teplotní stratifikace (vystavení semen působení určité teploty po určitou dobu), a zejména chillingu (teplotní stratifikace při nízkých teplotách) na průběh klíčení a na klíčivost semen je často testován v laboratorních podmínkách, často v kombinaci s dalšími faktory, jako je například světlo nebo teplota klíčení. Vliv vyšších teplot (např. 30°C bývá testován méně (např. Kitchen et Meyer 1992). Semena bývají vystavena chillingu buď v přesně definovaných laboratorních podmínkách nebo bývají uložena do půdy na stanovišti, kde byla sebrána, a odtud pak vyjímána a dále sledována v umělých laboratorních podmínkách. Teplota chillingu v laboratorních podmínkách i teplota klíčení jsou zpravidla konstantní, někteří autoři však považují za vhodnější použít teploty s denním kolísáním v určitém rozmezí, které simuluje denní cyklus teplot v přírodním prostředí (Roundy et al. 1992). Semena mohou být vystavena buď „suchému“ chillingu (tj. chillingu v suchém prostředí) nebo „mokrému“ chillingu (ve vlhké gáze (Insausti et al. 1995) nebo ve vodném roztoku (Wartidiningsih et al. 1994)). Každý z těchto způsobů chillingu může mít zcela odlišný vliv (Kondo 1993, Sukhvibul et Considine 1994). Liší se i vliv chillingu různé délky (Frisby et Seeley 1993). Klíčivost a dynamika klíčení ve vnějších podmínkách bývá testována v polních pokusech (např. Gulmon 1992, Meyer et Kitchen 1994a, 1994b).

1.3. Cíl práce

Úkolem mé práce bylo : (1) porovnat klíčivost vybraných druhů lučních rostlin a jejich citlivost k chillingu, (2) u vybraných druhů porovnat dynamiku klíčení semen setých do „gapů“ (tj. do ploch s odstraněným drnem) a (3) posoudit klíčení a přežívání semenáčků dvou vybraných druhů (*Serratula tinctoria* a *Selinum carvifolia*) v různě upravených plochách. Klíčení semen v bodě (1) bylo sledováno v umělých podmínkách ve skleníku, oba terénní pokusy (body (2), (3)) byly prováděny na lokalitě Ohrazení u Českých Budějovic na mokré oligotrofní louce, která už několik let není zemědělsky využívána.

2. Metodika

2.1. Testování klíčivosti semen a jejich citlivosti k chillingu

V letech 1994, 1995 a 1996 byla postupně na lokalitě Ohrazení sebrána semena 22 druhů lučních rostlin : *Achillea ptarmica*, *Angelica sylvestris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Betonica officinalis*, *Carex hartmanii*, *Carex pallescens*, *Cirsium palustre*, *Cynosurus cristatus*, *Galium uliginosum*, *Hieracium umbellatum*, *Luzula campestris*, *Lychnis flos-cuculi*, *Myosotis palustris*, *Ranunculus auricomus*, *Ranunculus flammula*, *Sanguisorba officinalis*, *Scorzonera humilis*, *Selinum carvifolia*, *Senecio rivularis*, *Serratula tinctoria*, *Succisa pratensis* a *Valeriana dioica* (názvy jsou uváděny podle Rothmalera (1976)). Počet testovaných semen byl různý, pro jeden druh bylo zpravidla použito minimálně 600 semen.

Semena jednotlivých druhů uložená v papírových sáčcích byla nejprve skladována tři až čtyři měsíce při pokojové teplotě (tj. přibližně 20°C). Pak byla vystavena působení tří různých teplot : (1) teploty -14°C (skladování v mrazáku), (2) teploty +4°C (skladování v lednici) a (3) pokojové teploty. Po třiceti dnech byla semena vyseta do Petriho misek s vlhým filtračním papírem. Petriho misky byly umístěny ve skleníku s průměrnou teplotou 20°C, denně kolísající o ± 2 až 5 °C. Semena byla denně kontrolována, průběžně byla odstraňována klíčící a plesnivá semena. Sledování bylo ukončeno, když aspoň týden nebylo

na všech miskách s daným druhem nalezeno ani jedno klíčící semeno, nejméně však po třiceti dnech od vysetí.

Klíčící semena jednotlivých druhů byla přenášena do půdy. Semenáčky vypěstované z těchto semen byly zakreslovány. Atlas klíčících rostlin v různých vývojových stádiích vzniká na Internetu na adrese <http://www.jcu.cz/~bf/suspa/seedling.htm> (ukázka některých kreseb viz obrázek č.1).

Vliv chillingu (třicetidenního skladování semen v mrazáku nebo v lednici) na celkovou klíčivost byl hodnocen pomocí kontingenčních tabulek. Protože se v rámci jednotlivých druhů počty semen vyklíčených v jednotlivých Petriho miskách se semeny, vystavenými před vysetím vlivu stejné teploty, téměř nelišily, bylo každé semeno hodnoceno jako nezávislé pozorování.

2.2. Sledování dynamiky klíčení semen vybraných druhů setých do „gapů“

V průběhu roku 1995 byla na lokalitě Ohrazení sebrána semena 12 druhů běžných lučních rostlin : *Achillea ptarmica*, *Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Carex hartmanii*, *Carex pallescens*, *Cirsium palustre*, *Hieracium umbellatum*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lysimachia vulgaris*, *Sanguisorba officinalis*, *Selinum carvifolia* a *Succisa pratensis*. Na podzim byl na téže lokalitě odstraněn drn z plochy 1,5 x 3 m a ve střední části této plochy vytyčen obdélník rozdělený na 4 x 9 čtverců o straně 30 cm. 25.11.1995 byly střední plochy čtverců o velikosti 25 x 25 cm rovnoměrně osety semeny jednotlivých druhů a sledovány v přibližně týdenních intervalech do 28.6.1996. Vyklíčené semenáčky všech druhů byly při každém počítání vyplety ze dvou čtverců osetých daným druhem. U šesti druhů (*Achillea ptarmica*, *Betonica officinalis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Sanguisorba officinalis*, *Selinum carvifolia* a *Succisa pratensis*), které byly vysety na čtyři čtverce, byly semenáčky ve dvou zbývajících čtvercích ponechávány (viz tabulka č.1).

2.3. Sledování klíčení a přežívání semenáčků *Serratula tinctoria* a *Selinum carvifolia* v různě upravených plochách)

Pro dva vybrané druhy (*Serratula tinctoria* a *Selinum carvifolia*) byl testován vliv odstranění drnu, odstraňování stařiny, kosení a počátečního vypletí mechu na klíčení a přežívání semenáčků.

V roce 1994 byla na lokalitě Ohrazení sebrána v září semena *Serratula tinctoria* a v říjnu semena *Selinum carvifolia*. Na jaře 1995 bylo připraveno pro *Serratula tinctoria* pět úplných znáhodněných bloků obsahujících čtverce 50 x 50 cm se třemi typy zásahů : (1) odstraněný drn („gap“), (2) pokoseno a ručně odstraněná stařina, (3) neovlivněná kontrola. Současně bylo pro *Selinum carvifolia* připraveno pět úplných znáhodněných bloků obsahujících čtverce 50 x 50 cm s následujícími čtyřmi typy zásahů : (1) odstraněný drn („gap“), (2) pokoseno, ručně odstraněná stařina a vypletý mech, (3) pokoseno a ručně odstraněná stařina a (4) neovlivněná kontrola. 24.3.1995 bylo do střední plochy o velikosti 25 x 25 cm v každém čtverci ve čtyřech blocích o třech čtvercích vyseto 700 - 750 semen *Serratula tinctoria* a do střední plochy o velikosti 25 x 25 cm v každém čtverci ve čtyřech blocích o čtyřech čtvercích 1500 - 1600 semen *Selinum carvifolia*. Jeden blok byl v obou případech ponechán bez osetí pro odhad pozadí. V jednotlivých čtvercích byly v průběhu roku 1995 i 1996 třikrát spočítány semenáčky *Serratula tinctoria* a *Selinum carvifolia*. V srpnu byly v obou letech pokoseny čtverce se zásahy (1) a (2) se *Serratula tinctoria* a čtverce se zásahy (1), (2) a (3) se *Selinum carvifolia*. Na přelomu března a dubna 1996 byla ze čtverců se zásahy (1) a (2) se *Serratula tinctoria* a (1), (2) a (3) se *Selinum carvifolia* ručně odstraněna stařina.

Obě části pokusu byly statisticky hodnoceny modelem opakovaných pozorování ANOVy v programu Systat po odmocninové transformaci dat.

3. Výsledky

3.1. Klíčivost semen a jejich citlivost k chillingu

U testovaných druhů byla v umělých podmínkách zjištěna velice rozdílná klíčivost, odpověď na chilling i dynamika klíčení (viz tabulky č. 2, 3 a obrázky č. 2, 3).

Klíčivost *Carex hartmanii*, *Carex pallescens* a *Valeriana dioica* byla nulová, u *Senecio rivularis* vyklíčilo pouze 1% kontrolních semen, ze semen vystavených chillingu nevyklíčilo u tohoto druhu žádné. Naproti tomu vysoká celková klíčivost u všech tří skupin semen (kontrolních a vystavených chillingu při +4°C a při -14°C) je charakteristická pro *Luzula campestris* a *Lychnis flos-cuculi* (u obou jmenovaných druhů nad 90%) a dále pro *Myosotis palustris*, *Galium uliginosum* a *Selinum carvifolia* (u těchto druhů přibližně v rozsahu 50-75%) (viz tabulka č. 2 a obrázek č.2).

Byla zjištěna kladná i záporná odpověď druhů na chilling, některé druhy nebyly provedeným chillingem ovlivněny. Jednotlivé druhy lze seřadit do plynulé řady od statisticky průkazného pozitivního vlivu chillingu na klíčivost po statisticky průkazný negativní vliv. Nejvýrazněji chilling zvýšil klíčivost u semen *Cirsium palustre*, *Betonica officinalis*, *Angelica sylvestris* a *Anthoxanthum odoratum*, nejvýraznější negativní vliv měl na klíčivost *Hieracium umbellatum*, *Succisa pratensis*, *Myosotis palustris* a *Selinum carvifolia*. Za neovlivněná chillingem lze označit semena *Ranunculus flammula*, *Ranunculus auricomus*, *Scorzonera humilis* a *Luzula campestris* (viz tabulky č. 2, 3 a obrázek č. 3).

U druhů citlivých k chillingu semen existují tři typy odpovědi na různé teploty chillingu : (1) Vliv teploty na celkovou klíčivost je přibližně lineární. To znamená, že rozdíl klíčivosti semen uskladněných při pokojové teplotě a semen vystavených třicet dní teplotě +4°C je přibližně stejný s rozdílem klíčivosti semen vystavených třicet dní teplotě +4°C a semen vystavených třicet dní teplotě -14°C. Celkový vliv chillingu přitom může být pozitivní (*Angelica sylvestris*) i negativní (*Selinum carvifolia*). (2) Klíčivost semen vystavených třicet dní chillingu při +4°C se velmi podobá klíčivosti semen vystavených třicetidennímu chillingu při -14°C, zatímco klíčivost kontrolních semen je odlišná. Celkový vliv chillingu může být opět pozitivní (*Cirsium palustre*) nebo negativní (*Hieracium umbellatum*). (3) Klíčivost semen uskladněných třicet dní při +4°C je velmi podobná klíčivosti kontrolních semen, liší se však od klíčivosti semen vystavených třicetidennímu

chillingu při -14°C . Vliv třicetidenního chillingu při -14°C může být ve srovnání s kontrolou a třicetidenním chillingem při $+4^{\circ}\text{C}$ kladný (*Achillea ptarmica*) i záporný (*Myosotis palustris*) (viz obrázek č. 3).

Semena různých druhů začínají klíčit po různě dlouhé době od vysetí. Nejdříve (2. den) a nejrychleji klíčí *Lychnis flos-cuculi*, nejpozdější začátek a nejdelší interval klíčení má *Galium uliginosum*. Rozdíly v době začátku a konce klíčení u sledovaných druhů mezi kontrolními semeny a semeny vystavenými třicetidennímu chillingu při $+4^{\circ}\text{C}$ a při -14°C neexistují nebo jsou minimální (zpravidla jeden nebo několik málo dní). Poněkud odlišné chování lze najít u *Hieracium umbellatum*, kde semena vystavená chillingu při $+4^{\circ}\text{C}$ i při -14°C shodně klíčí jen do třináctého dne od vysetí, zatímco kontrolní semena klíčí ještě dva týdny poté. Opačné rozdíly existují u *Sanguisorba officinalis*, kde se klíčení kontrolních semen zastavilo přibližně o deset dní dříve než u semen vystavených chillingu při -14°C (viz obrázek č. 3).

3.2. Dynamika klíčení semen vybraných druhů setých do „gapů“

Nejvyšší celková klíčivost semen vysetých do „gapů“ byla zjištěna u *Lychnis flos-cuculi* (81,1%), nejnižší u *Carex hartmanii* (4,0%) a u *Carex pallescens* (4,6%) (viz tabulka č. 4).

Přestože byla semena vyseta na podzim, všech dvanáct druhů začalo klíčit až v rozmezí dvou týdnů na přelomu dubna a května. Za nejdříve klíčící lze označit *Achillea ptarmica* a *Lychnis flos cuculi*, za nejpozdnější *Carex hartmanii*, *Carex pallescens*, *Selinum carvifolia* a *Lysimachia vulgaris*. Některé druhy mají výrazné maximum klíčivosti (*Angelica sylvestris*, *Betonica officinalis*, *Lychnis flos-cuculi*, *Lysimachia vulgaris* a *Selinum carvifolia*), jiné klíčí v širším časovém rozmezí relativně rovnoměrně (*Cirsium palustre* a *Hieracium umbellatum*). Některé druhy přestávají klíčit ve druhé polovině května (*Carex hartmanii*, *Carex pallescens* a *Sanguisorba officinalis*), u jiných naopak dochází ke klíčení v určité nízké míře ještě na konci června (*Angelica sylvestris*, *Lysimachia vulgaris* a *Selinum carvifolia*) (viz obrázek č. 4).

Doba začátku klíčení v pletých a v nepletých čtvrcích se neliší. V nepletých čtvrcích začíná počet semenáčků klesat po dosažení maxima v době, kdy se zpomaluje klíčení v pletých čtvrcích (viz obrázek č. 5). Zjištěný počet semenáčků byl u čtyř ze šesti

sledovaných druhů (*Achillea ptarmica*, *Betonica officinalis*, *Lychnis flos-cuculi* a *Selinum carvifolia*) nižší v nepletých čtvercích ve srovnání s počtem semenáčků nalezených do té doby v čtvercích pletých. Tento stav se udržoval po celou dobu pokusu. 28.6. byl v nepletých čtvercích nalezen počet semenáčků odpovídající 40% - 60% z počtu semenáčků vyklíčených do tohoto dne v pletých čtvercích. Počet semenáčků *Sanguisorba officinalis* se zpočátku v nepletých čtvercích nelišil od počtu semenáčků v čtvercích pletých. Po dosažení určité hustoty se však přibývání semenáčků náhle zastavilo a jejich počet začal mírně klesat. 28.6. dosahoval 75% z celkového počtu semenáčků vyklíčených do té doby v pletých čtvercích. U *Succisa pratensis* byl po většinu pokusu v nepletých čtvercích nalezen vyšší počet semenáčků než do té doby vyklíčilo ve čtvercích pletých. Po dosažení maximu začal počet semenáčků v nepletých čtvercích dosti výrazně klesat. 28.6. však ještě stále představoval více než 90% z počtu semenáčků vyklíčených do té doby v pletých čtvercích (viz tabulka č.4 a obrázek č. 5).

3.3. Klíčení a přežívání semenáčků *Serratula tinctoria* a *Selinum carvifolia* v různě upravených plochách)

Při všech počítáních semenáčků *Serratula tinctoria* byl v osetých blocích nalezen výrazně nejvyšší počet semenáčků ve čtvercích (1) se strženým drnem, nízký počet semenáčků v (2) kosených čtvercích a, s výjimkou jednoho semenáčku v jednom čtverci 10.8.1996, nulový počet semenáčků v (3) kontrolních čtvercích. V pátém neosetém bloku nebyl nalezen žádný semenáček. Na zjištěný počet semenáčků měl signifikantní vliv typ zásahu ($F = 14,081$; $df = 2, 6$; $P = 5,4 \times 10^{-3}$) a čas ($F = 7,747$; $df = 5, 30$; $P = 8,9 \times 10^{-5}$). Počet semenáčků v jednotlivých čtvercích s určitým zásahem se téměř signifikantně měnil v interakci s časem (interakce „zásah x čas“ : $F = 2,145$; $df = 10, 30$; $P = 0,052$) (viz obrázek č. 6).

Při počítání semenáčků *Selinum carvifolia* v roce 1995 byl počet semenáčků výrazně vyšší ve čtvercích (1) se strženým drnem a (2) s vypletým mechem než ve čtvercích (3) pouze kosených s na jaře odstraňovanou stařinou a ve (4) čtvercích kontrolních. V roce 1996 došlo ve srovnání s rokem 1995 k výraznému relativnímu úbytku počtu semenáčků ve všech čtvercích a k postupnému vyrovnávání rozdílů mezi různými typy zásahů. Počet semenáčků *Selinum carvifolia* ve čtvercích v neosetém bloku byl ve srovnání s počty zjištěnými v osetých

čtvercích zanedbatelný. Na zjištěný počet semenáčků měl vysoce signifikantní vliv zásah ($F = 85,033$; $df = 3, 9$; $P = 10^{-6}$) a čas ($F = 91,13$; $df = 5, 45$; $P < 10^{-6}$). Výrazně signifikantní vliv na změny počtu semenáčků měla rovněž interakce zásahu s časem (interakce „zásah x čas“ : $F = 28,749$; $df = 15, 45$; $P < 10^{-6}$) (viz obrázek č. 7).

4. Diskuze

Výsledky ukázaly, že se klíčivost semen a jejich citlivost k chillingu u 22 sledovaných druhů výrazně liší. Tři druhy neklíčily na Petriho miskách vůbec, klíčivost dalšího druhu byla téměř nulová. To však nemuselo být způsobeno pouze (1) přirozeně nízkou produkcí „živých“ semen. (2) Zjištěný stav mohl být vyvolán hlubokou dormancí, kterou třicetidenní chilling nepřekonal. (3) Dalším možným vysvětlením je klíčivost podmíněná nějakým faktorem, který do pokusu nebyl zahrnut (např. indukce klíčení mykorrhizní houbou). (4) Nulová klíčivost může být rovněž důsledkem podmínek, za nichž byla klíčivost testována. Semena byla klíčena na denním světle s fotoperiodou prodlouženou na 12 hodin dosvícováním žárovkou. Protože některé druhy na světle neklíčí nebo je jejich klíčivost výrazně nižší než ve tmě (Arena et Pastur 1994), může být nulová klíčivost semen jen důsledkem negativního vlivu světla. Negativní vliv mohlo mít i (5) skladování semen v suchém stavu, (6) „suchý“ chilling a (7) prudká změna teploty z teploty chillingu na teplotu klíčení.

Téměř stoprocentní klíčivost *Luzula campestris* a *Lychnis flos-cuculi* svědčí o tom, že jejich semena nebyla dormantní a že chillingem nebyla indukována sekundární dormance. *Lychnis flos-cuculi* začal na Petriho miskách i v terénu klíčit jako jeden z prvních a rychlost jeho klíčení byla v obou případech vysoká. Lze proto předpokládat, že tento druh produkuje nedormantní semena, nevytvářející vytrvalou semennou půdní banku, ale klíčící hned po dosažení teploty optimální pro klíčení. Provedené pokusy však nemohly vyloučit případný negativní vliv zastínění nebo vlnové délky světla dopadajícího na povrch půdy v porostu na klíčení *Luzula campestris* a *Lychnis flos-cuculi*.

Chilling nemusí být vždy nezbytnou podmínkou pro klíčení, jeho vliv na klíčivost však přesto může být kladný (Ferasol et al. 1995). (1) Pozorovaná kladná i záporná odpověď druhů na chilling je nejspíše vysvětlitelná pomocí dormance semen. Druhy s klíčivostí zvýšenou chillingem produkují semena s primární dormancí, která je překonatelná působením

nízkých teplot, čímž předurčuje semena k vyklíčení po zimě. Druhy s klíčivostí chillingem sníženou by podle této hypotézy byly adaptovány ke klíčení na konci vegetační sezóny (po dozrání semen). Jejich klíčení by zastavila sekundární dormance indukovaná poklesem teplot v průběhu podzimu. (2) Dalším možným důvodem je, že chilling zvyšuje „vnímavost“ semen k nějakému vnějšímu faktoru prostředí. Působení nízkých teplot může učinit semena „vnímavější“ ke světlu (Arena et Pastur 1994), případně k jeho spektrálnímu složení nebo fotoperiodě. Všechny závěry z testování klíčivosti a citlivosti semen k chillingu v umělých podmínkách však mohou být jen odhadem skutečných nároků semen, protože v přírodních podmínkách jsou semena uložena ve vlhkém prostředí a jsou vystavena daleko většímu dennímu kolísání teplot, než tomu bylo při pokusu. Rovněž průběh teplot v době od dozrání semen do nástupu podmínek vhodných pro jejich klíčení je v přírodě na rozdíl od provedeného experimentu plynulý.

Na lokalitě Ohrazení zaujímá velkou část zimy období se sněhovou pokrývkou, která přibližuje teplotu na povrchu půdy 1°C (Meyer et al. 1995a). Holomrazy, a zvláště dlouhodobé vystavení semen teplotě -14°C jsou na této lokalitě vzácné. Přesto byla na Petriho miskách zjištěna u některých druhů největší klíčivost právě po vystavení semen této teplotě. To by mohlo znamenat, že (1) třicetidenní chilling při -14°C odstraňuje u těchto druhů dormanci účinněji než třicetidenní chilling při +4°C. (2) Dalším možným vysvětlením může být různá semeny požadovaná doba trvání chillingu při různých působících teplotách, která je pro nižší teploty kratší (Frisby et Seeley 1993). To by vysvětlovalo i pozorovaný typ odpovědi na chilling, kdy měla semena vystavená teplotě -14°C klíčivost výrazně odlišnou od klíčivosti kontrolních semen a semen vystavených teplotě +4°C.

Rovněž pozorovaná na chillingu nezávislá klíčivost může být způsobena jen nedostatečnou délkou chillingu, protože účinnost chilligu s jeho délkou roste (Frisby et Seeley 1993). Do tohoto typu odezvy však mohou být zahrnuty i případy, kdy chilling účinně zvýšil „vnímavost“ semen k nějakému dalšímu faktoru působícímu v průběhu pokusu (např. ke světlu), jehož intenzita nebo kvalita klíčení nepodporovaly.

Bez ohledu na odezvu semen na chilling, zjištěnou v umělých podmínkách pro jedenáct z druhů vyšetých do „gapů“, byla klíčivost v terénu vyšší než v Petriho miskách u osmi z těchto druhů, *Cirsium palustre* a *Selinum carvifolia* vykazovaly v terénu klíčivost v rozmezí hodnot zjištěných v Petriho miskách a *Lychnis flos-cuculi* klíčil v terénu méně než

v Petriho miskách. To potvrzuje, že je vyvozování charakteristik klíčení semen v terénu z laboratorních pokusů problematické (Roundy et al. 1992).

To, že všechny druhy vyseté do „gapů“ začaly klíčit až na jaře nemusí být nutně důsledkem jejich preference pro klíčení v tomto období. Semena byla vyseta dost pozdě na podzim, a proto je možné, že se vhodné podmínky pro jejich klíčení vyskytly až na jaře.

Zastavení klíčení některých druhů na začátku léta může být způsobeno indukcí sekundární dormance např. vysokými teplotami nebo dlouhou fotoperiodou. Tato sekundární dormance může být odstraněna další zimou (Aparicio 1995, Milberg 1994). U druhů, jejichž klíčení pokračuje, nejspíš k indukci sekundární dormance nedochází u všech semen, případně k ní nedochází vůbec. Nízké počty později nacházených semenáčků mohou být důsledkem faktorů působících na povrchu půdy nezakryté vegetací, jako jsou např. nízká půdní vlhkost, vysoké denní teploty a denní kolísání teplot ve velkém rozsahu.

V nepletých čtvercích byl nalezený počet semenáčků u čtyř ze šesti druhů po celou dobu sledování nižší než počet semenáčků vyklíčených do té doby v pletých čtvercích, na konci pokusu, 28.6. byl tento počet nižší u všech druhů. To ukazuje na výrazné uplatnění vnitrodruhové kompetice vedoucí k tzv. samozředování. Samozředování lze definovat jako výsledek vnitrodruhové kompetice, která určuje hierarchické využívání zdrojů sousedními rostlinami (Puntieri 1993). Mortalita závislá na hustotě způsobuje, že v hustých populacích nepřežijí rostliny, které by v řídké populaci přežily (Puntieri 1993). Někteří autoři považují samozředování za přímý důsledek kompetice o světlo (Weiner et Thomas 1986, Weiner et Whigham 1988, Thompson et al. 1990, Weiner 1990). Význam kompetice o živiny není v tomto případě jednoznačný (Puntieri 1993). U *Sanguisorba officinalis* je zprvu klíčení v pletých a v nepletých čtvercích stejné, ale po dosažení určité hustoty semenáčků v nepletých čtvercích se zastaví, což potvrzuje uplatňování vnitrodruhové kompetice až od určité hustoty populace. U *Succisa pratensis* je klíčivost vyšší na nepletých plochách, což by mohlo naznačovat vyšší klíčivost semen tohoto druhu při zastínění. Po dosažení maxima však počet semenáčků v nepletých čtvercích začíná významně klesat vlivem samozředování. Tyto výsledky naznačují, že údaje o klíčení semen v „gapech“ se mohou lišit podle způsobu sběru dat. Rovněž z těchto výsledků vyplývá, že z klíčení semen v „gapech“ ve čtvercích s průběžně pletými semenáčky nelze jednoznačně usuzovat na klíčení semen v porostu.

Vysévání *Selinum carvifolia* i *Serratula tinctoria* ukázalo, že větší šance na obnovu těchto druhů ze semen je v narušených plochách (ve čtvercích se strženým drnem, v kosených

čtvercích s pletým mechem a v kosených čtvercích). U *Serratula tinctoria* je požadavek narušení porostu pro klíčení absolutní. Část semen obou druhů má tendenci stávat se součástí půdní semenné banky a klíčit až ve druhé vegetační sezóně. Zvláště patrné je to u *Serratula tinctoria* a u pouze kosených ploch se *Selinum carvifolia*. Tento jev však může být zčásti také důsledkem jarního vysetí semen, protože suché skladování semen při pokojové teplotě během zimy mohlo indukovat sekundární dormanci. U *Selinum carvifolia* lze uvažovat o výrazné indukci klíčení faktory charakteristickými pro plochy s odstraněnou vegetací (např. světlem nebo většími denními výkyvy teploty v povrchové vrstvě půdy). Většina semen setých do „gapů“ totiž vyklíčila v první sezóně, zatímco klíčení v druhé sezóně bylo v „gapech“ minimální. Naproti tomu u kosených ploch byl příspěvek semen vyklíčených na začátku druhé vegetační sezóny k celkovému počtu semenáčků ve čtvercích velmi výrazný.

Při prvním počítání semenáčků *Selinum carvifolia* byl jejich počet výrazně vyšší v plochách s odstraněným drnem a s vypletým mechem ve srovnání s plochami pouze kosenými a neovlivněnými (kontrolními), což potvrzuje negativní vliv mechového patra na klíčení a přežívání semenáčků. Nejnižší nebo nulový počet semenáčků na neovlivněných plochách opuštěné louky svědčí o uplatnění kompetice prostřednictvím produkce vytrvávající vrstvy stařiny. To vede k postupnému vytlačení konkurenčně slabších druhů tím, že vrstva stařiny m.j. zabrání jejich obnově ze semen buď zcela (u *Serratula tinctoria*) nebo z velké části (u *Selinum carvifolia*). Sekundární sukcese na narušených plochách vede u *Selinum carvifolia* k vyrovnávání rozdílů mezi plochami s jednotlivými typy zásahů.

Výsledky tohoto pokusu, založeného na vysévání semen do různě upravených ploch, mohly být ovlivněny některými nežádoucími vlivy vyvolanými přípravou čtverců s různými zásahy. Při odstraňování drnu a v menší míře i při pletí mechu mohlo dojít k potrhání kořenů přítomných rostlin a tyto kořeny se po rozložení mohly stát zdrojem živin. Wilson a Tilman (1993) však ukázali, že je tento vliv zanedbatelný. Okrajový efekt byl minimalizován setím semen a počítáním semenáčků pouze na plochách 25 x 25 cm uprostřed čtverců s jednotlivými zásahy o velikosti 50 x 50 cm.

5. Závěr

Při testování vlivu „suchého“ chillingu na klíčivost semen 22 druhů lučních rostlin, prováděném v umělých podmínkách, byla zjištěna velice rozdílná odezva jednotlivých druhů na vystavení semen chillingu i na chilling při dvou různých teplotách (+4°C a -14°C). Chilling u některých druhů klíčivost zvýšil, zatímco klíčivost jiných druhů snížil. Některé druhy nebyly provedeným chillinem ovlivněny. U druhů ovlivněných chillinem mohly mít testované teploty na změnu klíčivosti (1) přibližně lineární vliv, (2) podobný vliv obě teploty chillingu, různý od pokojové teploty i (3) podobný vliv pokojová teplota a teplota +4°C, různý od teploty -14°C. Tyto tři typy odezvy mohly být u různých druhů spojeny buď se zvýšením klíčivosti chillinem nebo s jejím snížením v důsledku chillingu.

Klíčivost semen 12 druhů vysetých na podzim do ploch s odstraněným drnem se vzájemně lišila velikostí i průběhem. Všechny druhy začaly klíčit až na začátku následující vegetační sezóny v rozmezí přibližně dvou týdnů. Některé druhy klíčily relativně rovnoměrně v delším časovém rozmezí, jiné měly výrazné maximum klíčivosti. Klíčení některých druhů se zastavilo ve druhé polovině května, zatímco jiné druhy klíčily ještě na konci června. Klíčivost naprosté většiny druhů byla v „gapech“ vyšší než klíčivost zjištěná u těchto druhů v laboratorních podmínkách a neměla vztah ani k odezvě těchto druhů na provedený chilling. Počty semenáčků zjištěné určitý den na nepletých plochách s odstraněným drnem byly s výjimkou *Succisa pratensis* nižší než počty semenáčků vyklíčené do tohoto dne na stejně upravených plochách, ale s průběžně odstraňovanými semenáčky.

Nejvíce semenáčků *Serratula tinctoria* bylo z ploch osetých semeny tohoto druhu nalezeno v „gapech“, výrazně méně jich bylo nalezeno v kosených plochách a v neovlivněných kontrolních plochách nebyly nalezeny žádné semenáčky. U *Selinum carvifolia* byl rovněž největší počet semenáčků nalezen v „gapech“, následovaly kosené plochy s vypletým mechem, kosené plochy a nakonec neovlivněné kontrolní plochy. V sezóně, kdy byla semena vyseta, si byly vysokým počtem semenáčků *Selinum carvifolia* podobné plochy se strženým drnem a plochy kosené s vypletým mechem, zatímco srovnatelně nízký počet semenáčků byl nalezen v plochách pouze kosených a v neovlivněných plochách. Postupně však docházelo ke snižování rozdílů mezi plochami s různými zásahy a na konci druhé vegetační sezóny obsahovaly kosené plochy s na počátku vypletým mechem a plochy pouze kosené stejný počet semenáčků.

6. Literatura

- Aparicio, A. (1995) : Seed-germination of *Erica andevalensis* Cabezudo and Rivera (*Ericaceae*), an endangered edaphic endemic in Southwestern Spain. *Seed Science and Technology* 23 : 705-713.
- Arena, M. E., Pastur, G.M. (1994) : Seed propagation in *Berberis buxifolia* Lam. *Phyton-International Journal of Experimental Botany* 56 : 59-63.
- Arena, M.E., Pastur, G.M., Vater, G. (1994) : The role of stratification and light on seed-germination in *Pernettya mucronata*. *New Zealand Journal of Botany* 32 : 337-339.
- Bakker, J.P. (1989) : Nature management by grazing and cutting. Kluwer, Dordrecht.
- During, H.J., van Tooren, B.F. (1990) : Bryophyte interactions with other plants. *Botanical Journal of Linnean Society* 104 : 79-98.
- Facelli, J.M., Facelli, E. (1993) : Interactions after death : plant litter controls priority effect in a successional plant community. *Oecologia* 95 : 277-282.
- Ferasol, J., Doust, L.L., Doust, J.L., Biernacki, M. (1995) : Seed-germination in *Vallisneria americana* - effects of cold stratification, scarification, seed coat morphology and PCB concentration. *Ecoscience* 2 : 368-376.
- Frisby, J.W., Seeley, S.D. (1993) : Chilling of endodormant peach propagules - 1. seed-germination and emergence. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 118 : 248-252.
- Goldberg D. (1995) : Generating and testing predictions about community structure: which theory is relevant and can it be tested with observational data? *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30 : 511-519.
- Grime, J.P. (1979) : Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Grubb, P.J. (1977) : The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52 : 107-145.
- Gulmon, S.L. (1992) : Patterns of seed-germination in californian serpentine grassland species. *Oecologia* 89 : 27-31.
- Han, S.S. (1993) : Chilling, ethephon, and photoperiod affect cormel production of *Brodiaea*. *Hortscience* 28 : 1095-1097.

- 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*. Bluntingsham Books, Bluntingsham, Huntingdon, pp. 57-66.
- Chou, C.H., Lee, Y.F. (1991) : Allelopathic dominance of *Miscanthus transmorrisonensis* in an alpine grassland community in Taiwan. *Journal of Chemical Ecology* 17 : 2267-2281.
- Insausti, P., Soriano, A., Sanchez, R.A. (1995) : Effects of flood-influenced factors on seed-germination of *Ambrosia tenuifolia*. *Oecologia* 103 : 127-132
- Keizer, P.J., van Tooren, B.F., During, H.J. (1985) : Effects of bryophytes on seedling emergence and establishment of short lived forbs in chalk grassland. *Journal of Ecology* 73: 493-504.
- Kitajima, K., Tilman, D. (1996) : Seed banks and seedling establishment on an experimental productivity gradient. *Oikos* 76 : 381-391.
- Kitchen, S.G., Meyer, S.E. (1992) : Temperature-mediated changes in seed dormancy and light requirement for *Penstemon palmeri* (*Scrophulariaceae*). *Great Basin Naturalist* 52 : 53-58.
- Klimeš, L. (1995) : Small-scale distribution of species richness in a grassland (Bílé Karpaty Mts, Czech Republic). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 499-510.
- Kondo, T. (1993) : Promotion of hard-seed germination in *Lotus corniculatus* var. *japonicus* for use in amenity grasslands. *Seed Science and Technology* 21 : 611-619.
- Krahulec, F. (1995.) : Species coexistence in temperate grasslands. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 113-117.
- Křenová, Z., Lepš, J. (1996) : Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 7: 107-112.
- Kull, K., Zobel, M. (1991) : High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science* 2: 711-714.
- Lauenroth, W.K, SALA, O.E, Coffin, D.P., Kirchner, T.B. (1994) : The importance of soil-water in the recruitment of *Bouteloua gracilis* in the shortgrass steppe. *Ecological applications* 4 : 741-749.
- Masuda, M., Washitani, I. (1992) : Differentiation of spring emerging and autumn emerging ecotypes in *Galium spurium* L var. *Echinospermon*. *Oecologia* 89 : 42-46.
- Masuhara, G., Katsuya, K. (1994) : In-situ and in-vitro specificity between *Rhizoctonia* spp. and *Spiranthes sinensis* (Persoon) Ames var. *amoena* (M. Bieberstein) Hara (*Orchidaceae*). *New Phytologist* 127 : 711-718.

- Meyer, S.E., Beckstead, J., Allen, P.S., Pullman, H. (1995a) : Germination ecophysiology of *Leymus cinereus* (Poaceae). International Journal of Plant Sciences 156 : 206-215.
- Meyer, S.E., Kitchen, S.G. (1994a) : Habitat-correlated variation in seed-germination response to chilling in *Penstemon section glabri* (Scrophulariaceae). American Midland Naturalist 132 : 349-365.
- Meyer, S.E., Kitchen, S.G. (1994b) : Life-history variation in blue flax (*Linum perenne*, Linaceae) - seed-germination phenology. American Journal of Botany 81 : 528-535.
- Meyer, S.E., Kitchen, S.G., Carlson, S.L. (1995b) : Seed-germination timing patterns in intermountain *Penstemon* (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 82 : 377-389.
- Milberg, P. (1994) : Germination ecology of the polycarpic grassland perennials *Primula veris* and *Trollius europaeus*. Ecography 17 : 3-8.
- Perttula, U. (1941) : Untersuchungen über die generative und vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen in den Wald-, Hainwiesen- und Hainfelsen- Vegetation. Annales Academiae Scientiarum Fennicae Series A 58: 1-388.
- Pritchard, H.W., Wood, J.A., Manger, K.R. (1993) : Influence of temperature on seed-germination and the nutritional-requirements for embryo growth in *Arum maculatum* L. New Phytologist 123 : 801-809.
- Puntieri, J.G. (1993) : The self-thinning rule : bibliography revision. Preslia 65 : 243-267.
- Rabotnov, T.A. (1987) : Eksperimentalnaya fitocenologiya. Publ. House of Moscow University, Moscow.
- Rejmánek M., Lepš, J. (1996) : Interspecific associations can reveal competition: *Cirsium vulgare* and *Arctostaphylos patula* in a clearcut succession. Oikos 76: 161-168.
- Rothmaler, W. (1976) : Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Kritischer Band. Volk und Wissen, Berlin.
- Roundy, B.A., Young, J.A., Sumrall, L.B., Livingston, M. (1992) : Laboratory germination responses of 3 lovegrasses to temperature in relation to seedbed temperatures. Journal of Range Management 45 : 306-311.
- Smith, R.S., Buckingham, H, Bullard, M.J., Shiel, R.S., Younger, A (1996) : The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England - 1. Effects of grazing, cutting date and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward. Grass and Forage Science 51 : 278-291.
- Sukhvibul, N., Considine, J.A. 1994 : Regulation of germination of seed of *Anigozanthos manglesii*. Australian Journal of Botany 42 : 191-203.

- Stampfli, A. (1992) : Effects of mowing and removing litter on reproductive shoot modules of some plant-species in abandoned meadows of Monte-San-Giorgio. *Botanica Helvetica* 102 : 85-92
- Thanos, C.A., Kadis, C.C., Skarou, F. (1995) : Ecophysiology of germination in the aromatic plants thyme, savory and oregano (*Labiatae*). *Seed Science Research* 5 : 161-170.
- Thanos, C.A., Rundel, P.W. (1995) : Fire-followers in Chaparral - nitrogenous compounds trigger seed-germination. *Journal of Ecology* 83 : 207-216.
- Thompson, J.D., Gray, A.J., McNeilly, T. (1990) : The effect of density on the population dynamics of *Spartina anglica*. *Acta Oecologica* 11 : 669-682.
- Tilman, D. (1993) : Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74 : 2179-2191.
- van der Maarel, E., Sykes, M.T. (1993) : Small scale plant species turnover in a limestone grassland : the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* 4 : 179-188.
- van Tooren, B.F. (1988) : The fate of seeds after dispersal in chalk grassland : the role of the bryophyte layer. *Oikos* 53 : 41-48.
- van Tooren, B.F. (1990) : Effect of bryophyte layer on the emergence of seedlings of chalk grassland species. *Acta Oecologica* 11 : 155-163.
- Wartidiningsih, N., Geneve, R.L., Kester, S.T. (1994) : Osmotic priming or chilling stratification improves seed-germination of purple coneflower. *Hortscience* 29 : 1445-1448.
- Weiner, J. (1990) : Asymmetric competition in plant populations. *Trends Ecology and Evolution* 5 : 360-364.
- Weiner, J., Thomas, S.C. (1986) : Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* 47 : 211-222.
- Weiner, J., Whigham, D.F. (1988) : Size variability and self-thinning in wild-rice (*Zizania aquatica*). *American Journal of Botany* 75 : 445-448.
- Wilson, J.B. (1995) : Testing for community structure: a Bayesian approach. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 30: 461-469.
- Wilson, S.D., Tilman, D. (1993): Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* 74: 599-611.

7. Seznam příloh

7.1. Seznam obrázků

- Obrázek č. 1 : Semenáčky (ilustrační výběr kreseb) P - 1
- Obrázek č. 2 : Celková klíčivost kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) P - 2
- Obrázek č. 3 : Průběh klíčení kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) P - 3
- Obrázek č. 4 : Dynamika klíčení semen vybraných druhů setých do „gapů“ v pletých čtvercích P - 8
- Obrázek č. 5 : Porovnání celkového počtu semenáčků v „gapech“ v pletých a v nepletých čtvercích P - 9
- Obrázek č. 6 : Klíčení a přežívání semenáčků *Serratula tinctoria* v různě upravených plochách P - 10
- Obrázek č. 7 : Klíčení a přežívání semenáčků *Selinum carvifolia* v různě upravených plochách P - 11

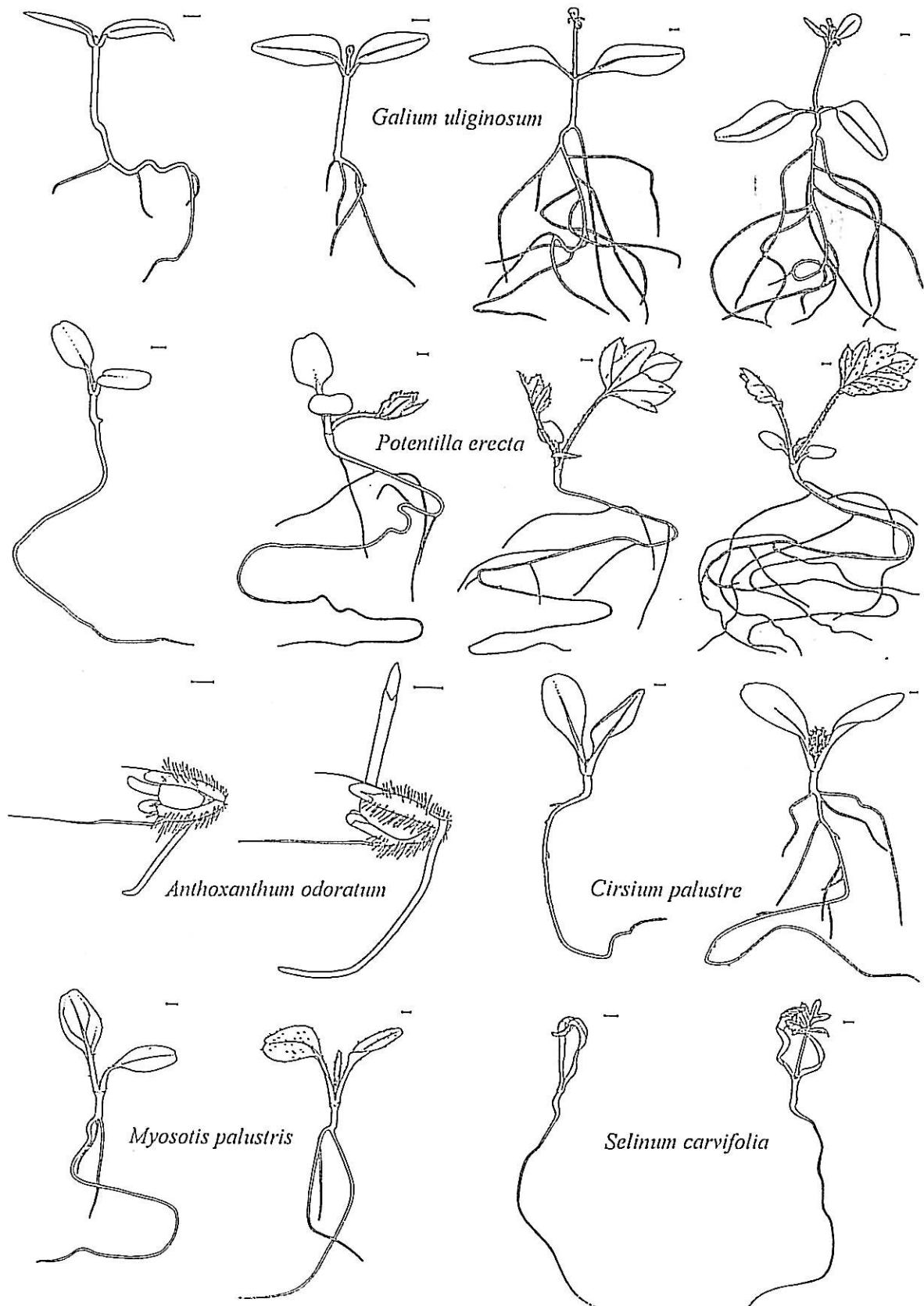
7.2. Seznam tabulek

- Tabulka č.1 : Vysévání semen do „gapu“ pro sledování dynamiky klíčení P - 12
- Tabulka č. 2 : Celková klíčivost kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) P - 13
- Tabulka č. 3 : Řada druhů od statisticky průkazně nejvyšší klíčivosti semen po chillingu po statisticky průkazně nejvyšší klíčivost kontrolních semen P - 14
- Tabulka č. 4 : Klíčivost a přežívání semenáčků v „gapech“ P - 14

7. Přílohy

7.1. Obrázky

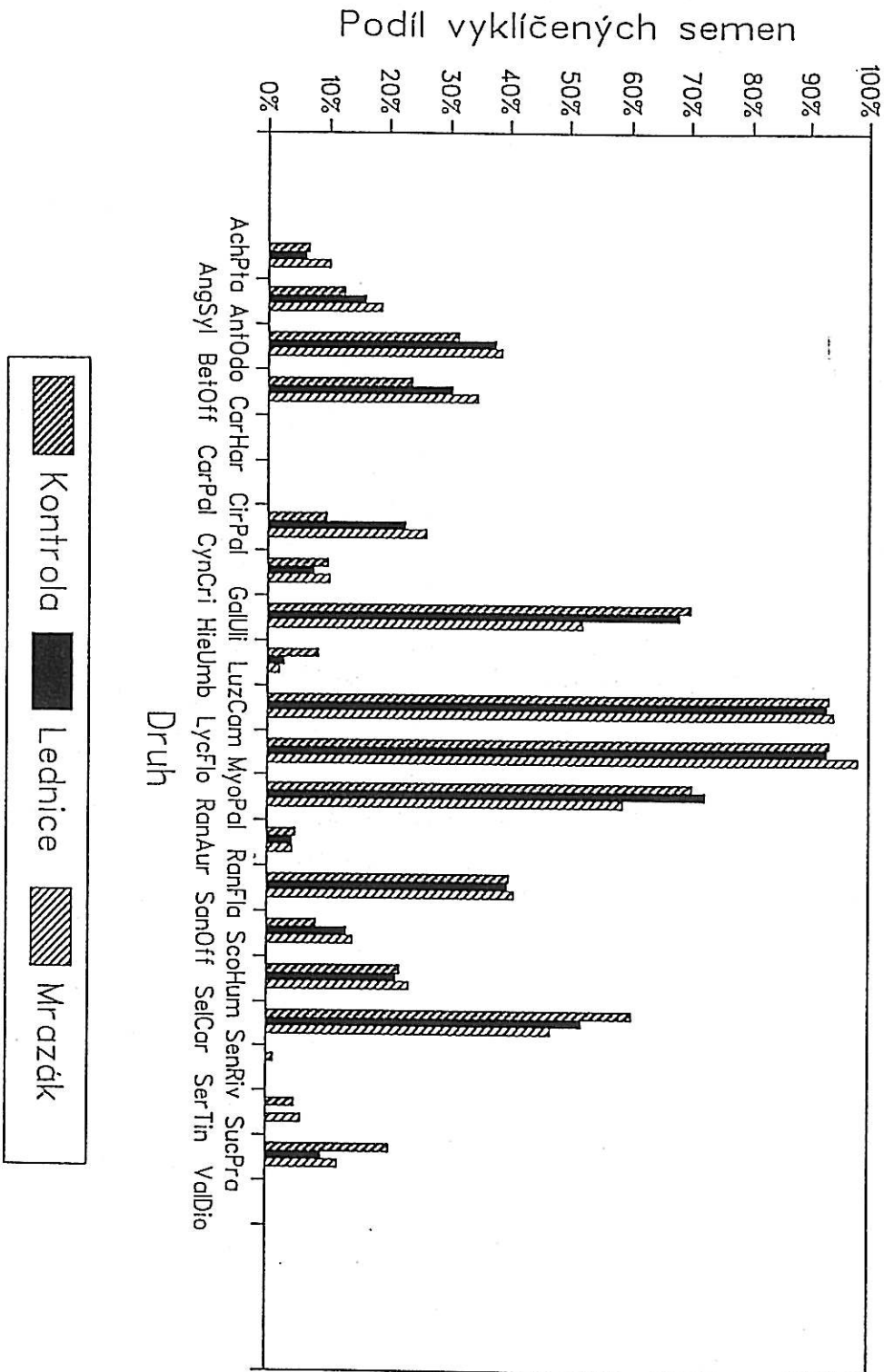
Obrázek č. 1 : Semenáčky (ilustrační výběr kreseb)
(Délka úsečky je 1 mm)



Obrázek č. 2 : Celková klíčivost kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“)

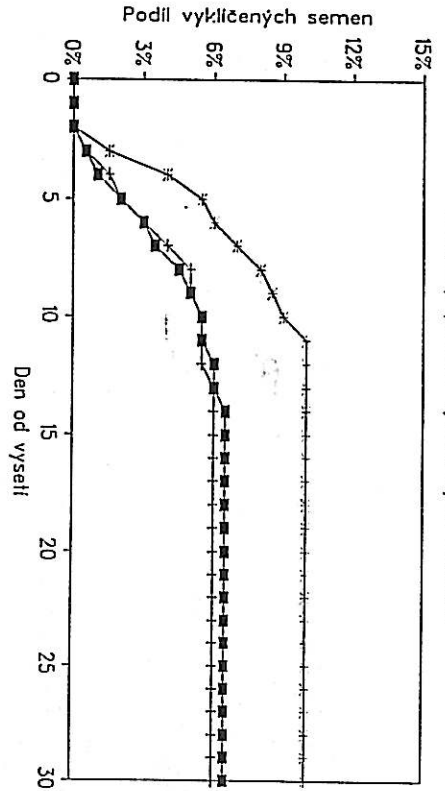
Laboratorní zkouška klíčivosti

Celková klíčivost semen

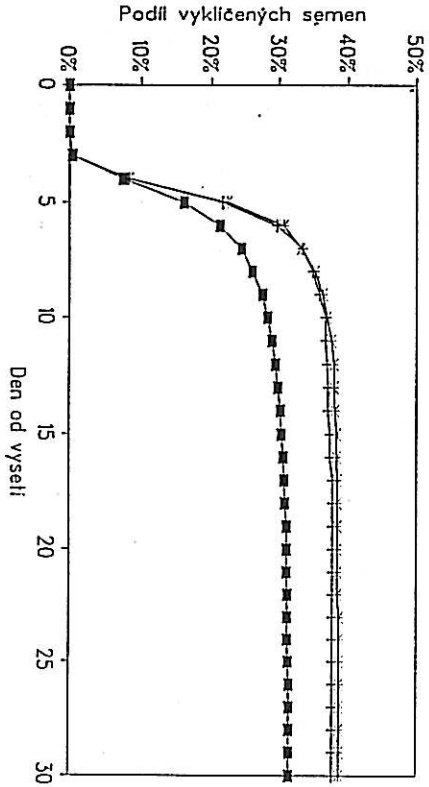


Obrázek č. 3 : Průběh klíčení kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) - 1. část

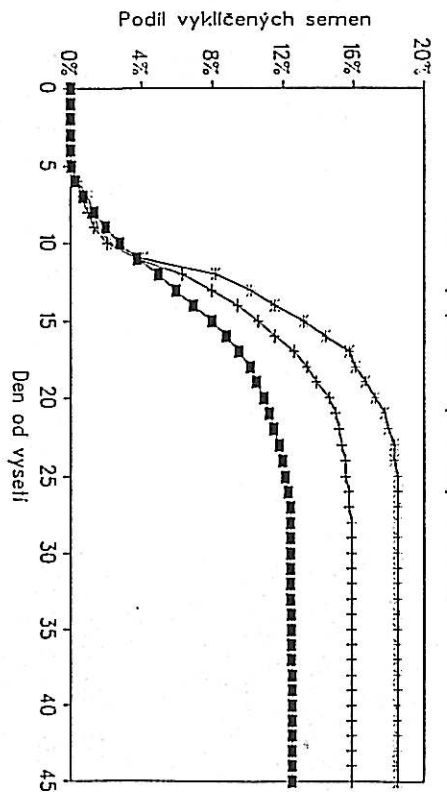
Achillea ptarmica
Celkový počet vyklíčených semen



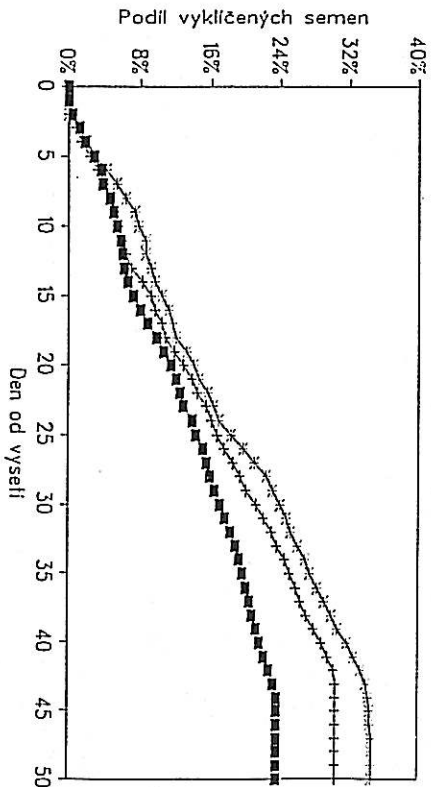
Arthoxanthum odoratum
Celkový počet vyklíčených semen



Angelica sylvestris
Celkový počet vyklíčených semen

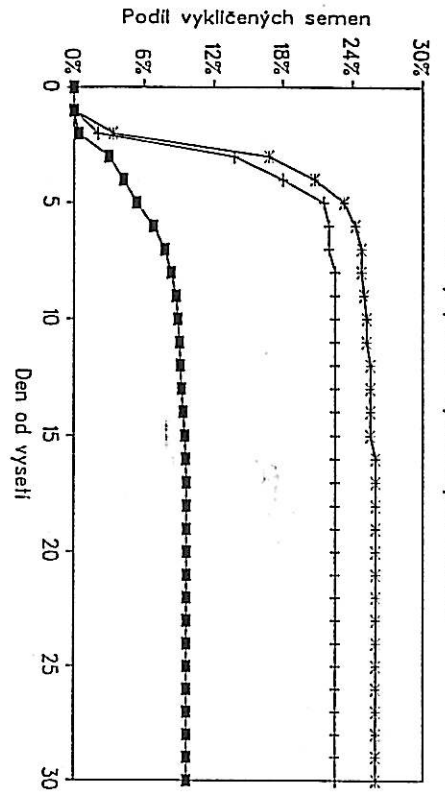


Betonica officinalis
Celkový počet vyklíčených semen

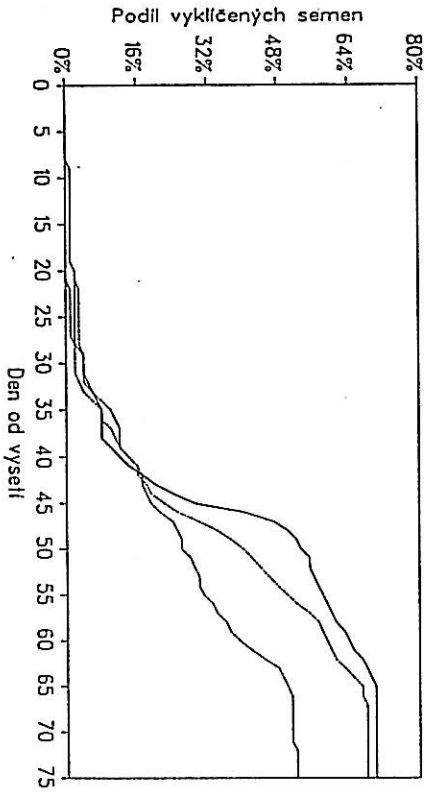


Obrázek č. 3 : Průběh klíčení kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) - 2. část

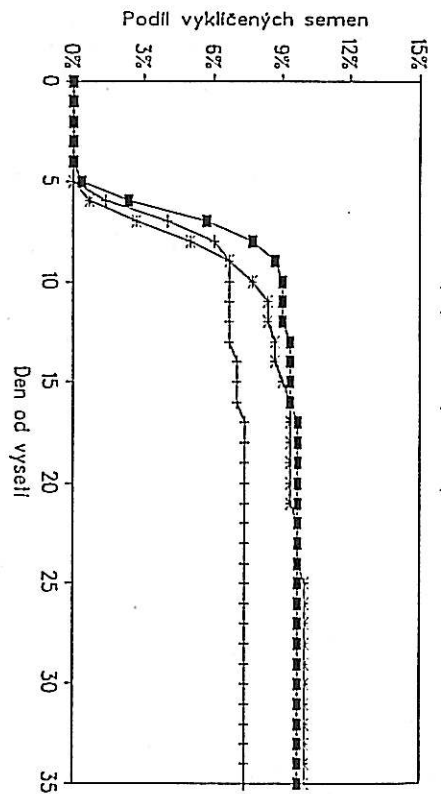
Cirsium palustre
Celkový počet vyklíčených semen



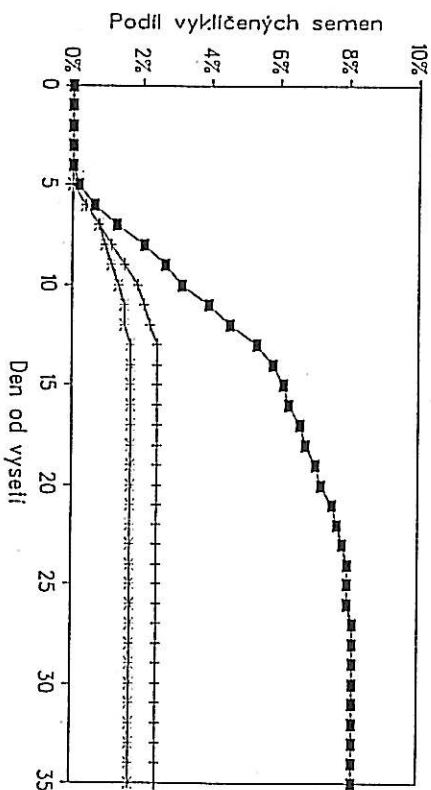
Galium uliginosum
Celkový počet vyklíčených semen



Cynosurus cristatus
Celkový počet vyklíčených semen

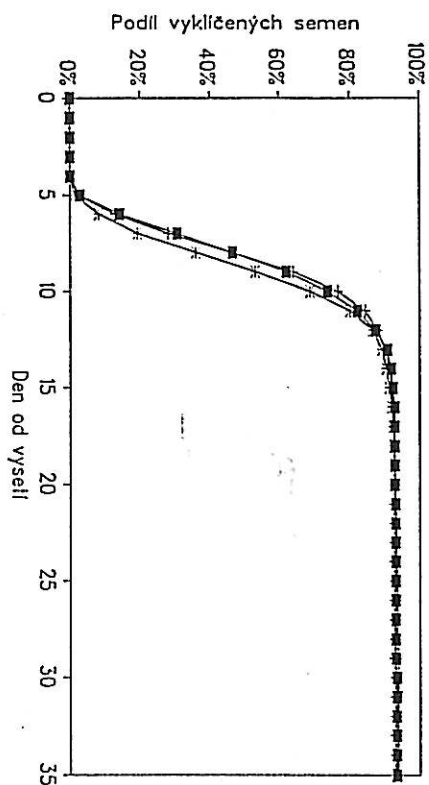


Hieracium umbellatum
Celkový počet vyklíčených semen

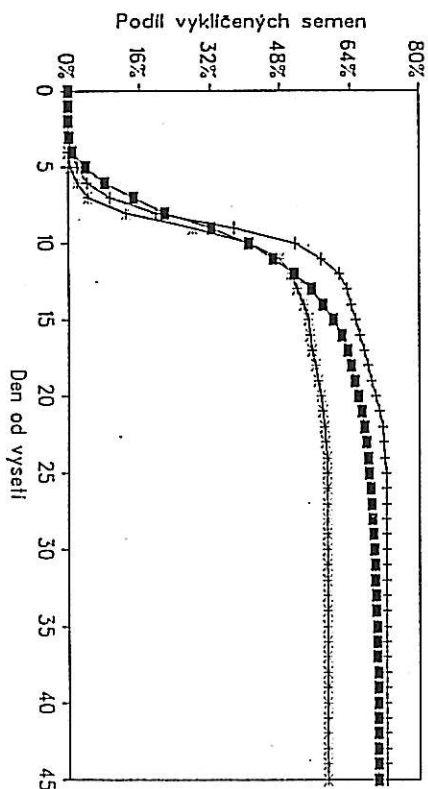


Obrázek č. 3 : Průběh klíčení kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) - 3. část

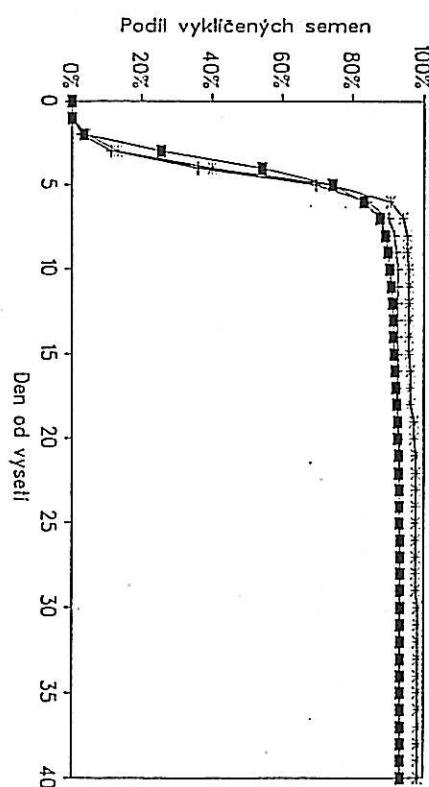
Luzula carnepstris
Celkový počet vyklíčených semen



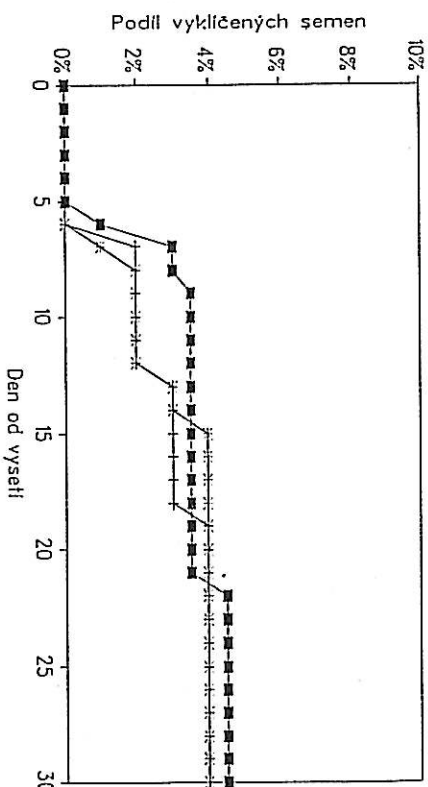
Myosotis palustris
Celkový počet vyklíčených semen



Lychnis flos-cuculi
Celkový počet vyklíčených semen

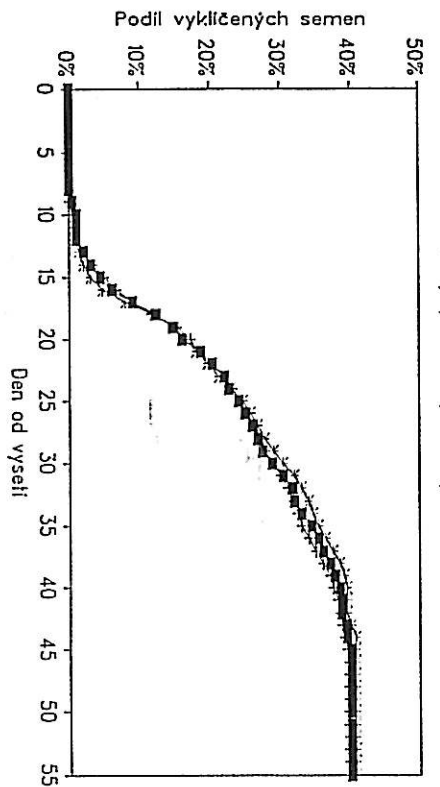


Ranunculus auricomus
Celkový počet vyklíčených semen

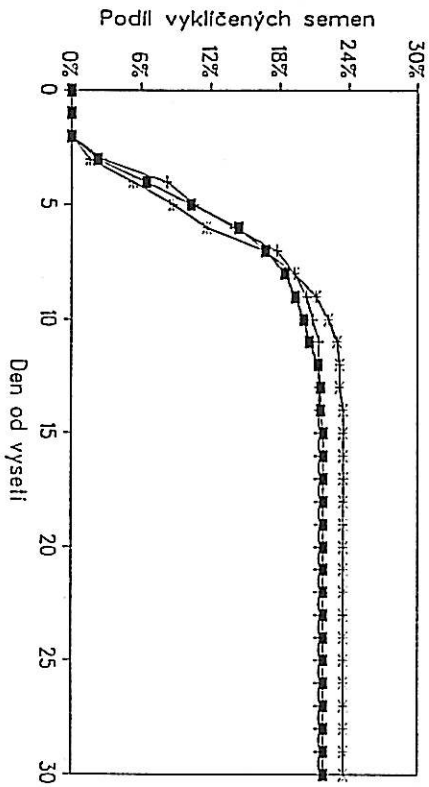


Obrázek č. 3 : Průběh klíčení kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) - 4. část

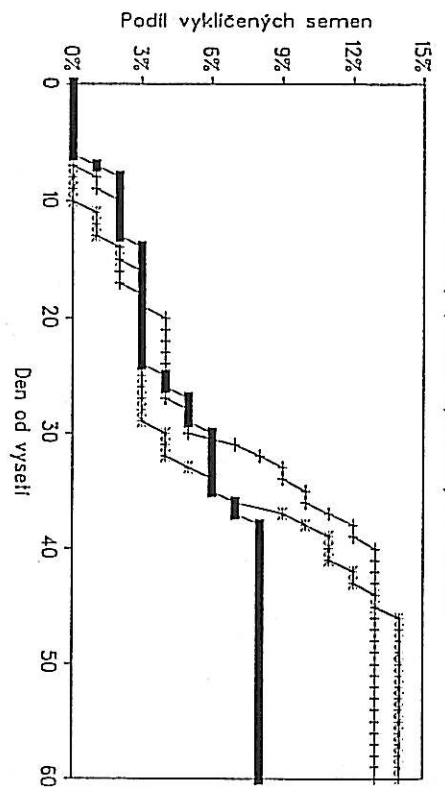
Ranunculus flammula
Celkový počet vyklíčených semen



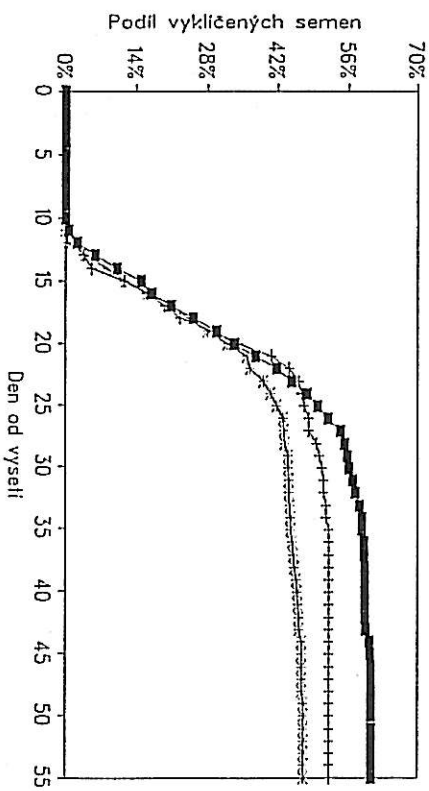
Scorzonera humilis
Celkový počet vyklíčených semen



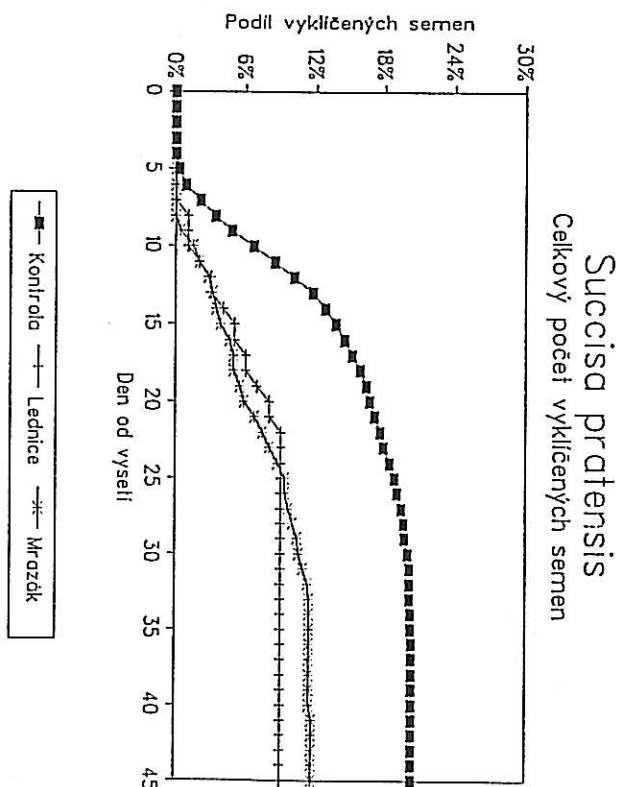
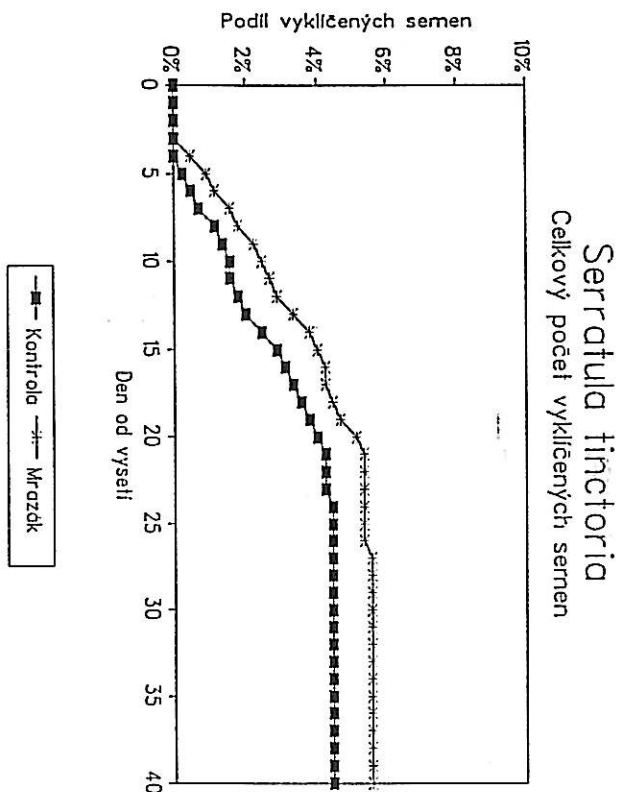
Sanguisorba officinalis
Celkový počet vyklíčených semen



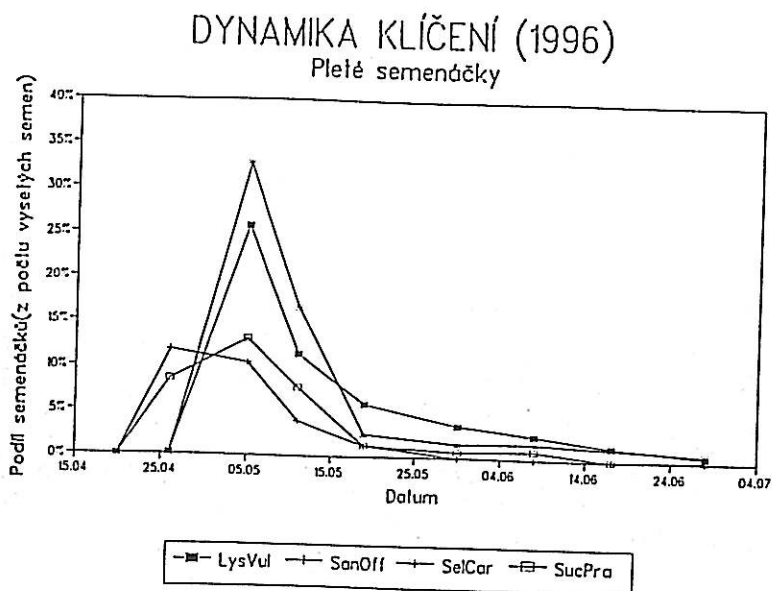
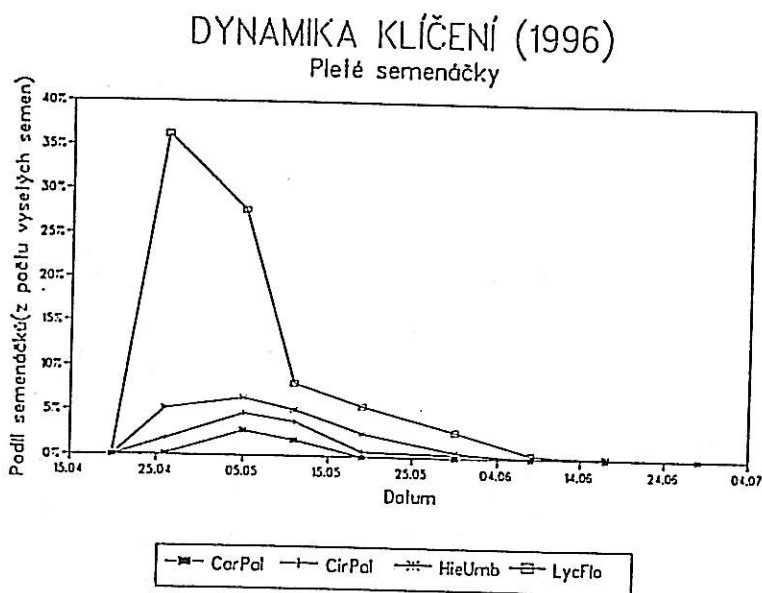
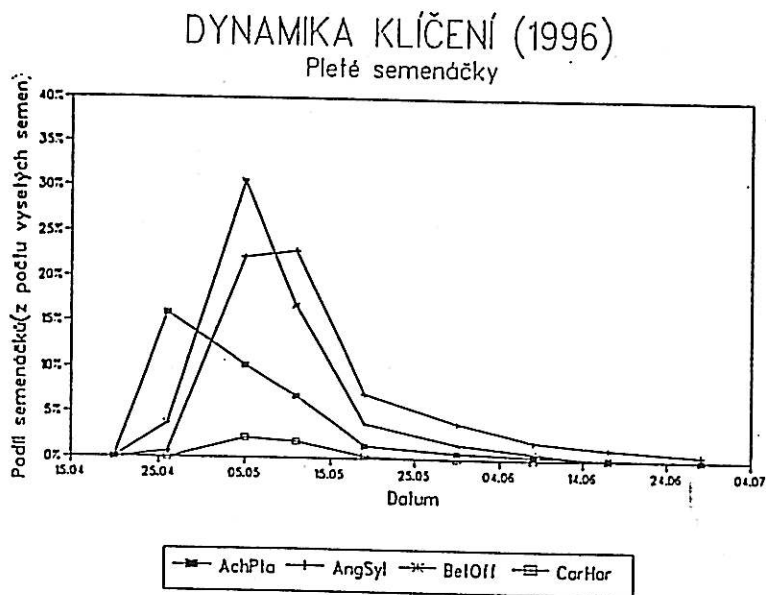
Selinum carvifolia
Celkový počet vyklíčených semen



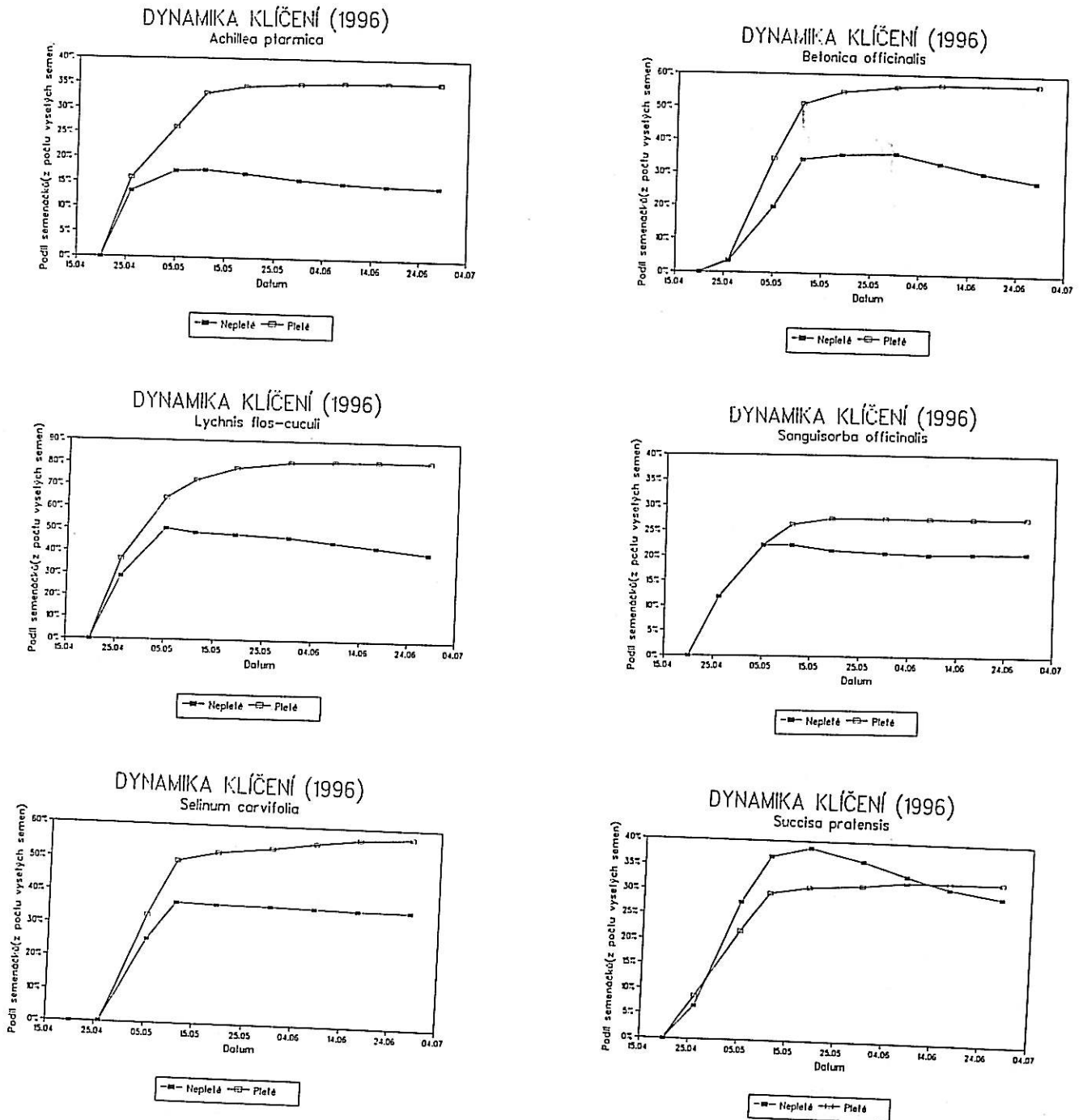
Obrázek č. 3 : Průběh klíčení kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“) - 5. část



Obrázek č. 4 : Dynamika klíčení semen vybraných druhů setých do „gapů“ v pletých čtvercích

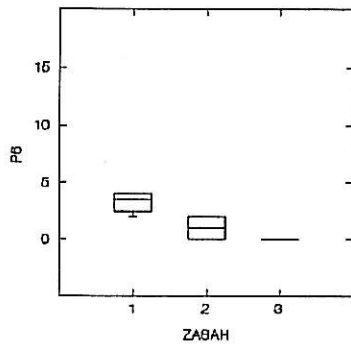
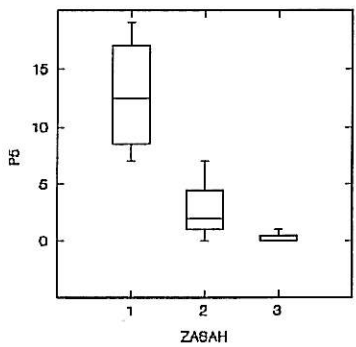
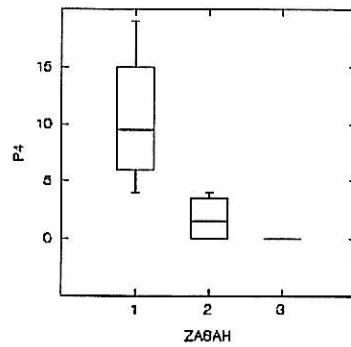
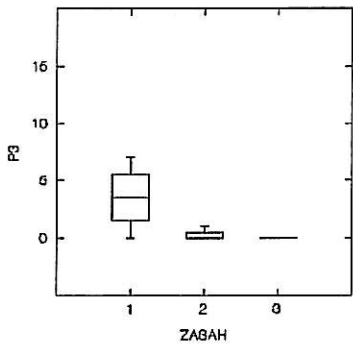
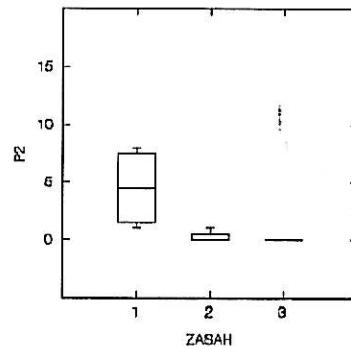
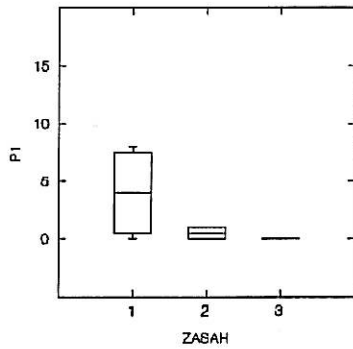


Obrázek č. 5 : Porovnání celkového počtu semenáčků v „gapech“ v pletých a v nepletých čtvercích



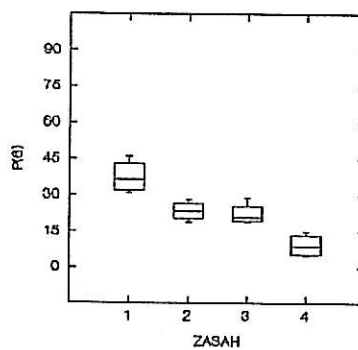
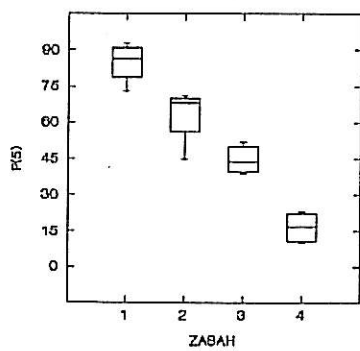
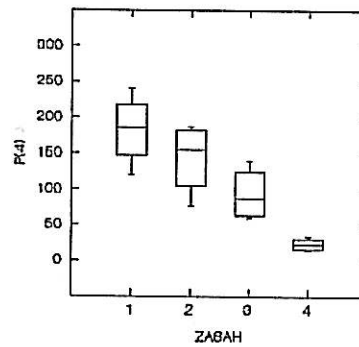
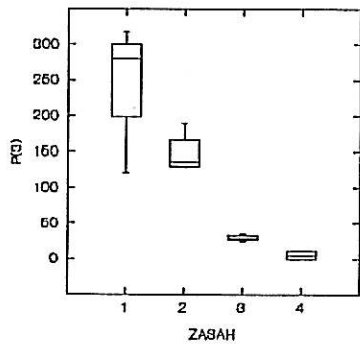
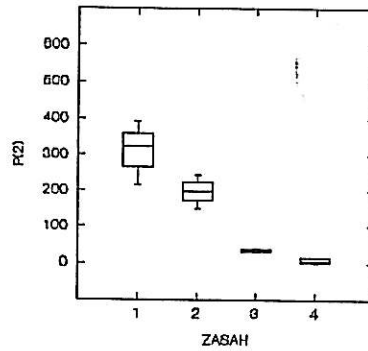
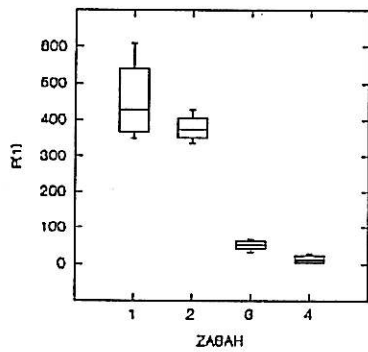
Obrázek č.6 : Kličení a přežívání semenáčků *Serratula tinctoria* v různě upravených plochách

Zásah	Počty semenáčků
1) „Gap“	P (1) - 22.6.1995
2) Koseno a odstraňovaná stařina	P (2) - 14.8.1995
3) Kontrola (bez zásahu)	P (3) - 26.9.1995
	P (4) - 8.5.1996
	P (5) - 10.8.1996
	P (6) - 27.9.1996



Obrázek č.7 : Klíčení a přežívání semenáčků *Selinum carvifolia* v různě upravených plochách

Zásah	Počty semenáčků
1) „Gap“	P (1) - 22.6.1995
2) Koseno, odstraňovaná stařina a vypleťý mech	P (2) - 14.8.1995
3) Koseno a odstraňovaná stařina	P (3) - 7.10.1995
4) Kontrola (bez zásahu)	P (4) - 30.5.1996
	P (5) - 11.8.1996
	P (6) - 28.9.1996



7.2. Tabulky

Tabulka č.1 : Vysévání semen do „gapu“ pro sledování dynamiky klíčení
(Tučným písmem jsou odlišeny druhy vyseté do čtyř čtverců)

Druh		Počet osévaných čtverců	Počet semen na čtverec
Název	Zkratka		
<i>Achillea ptarmica</i>	AchPta	4	1 000
<i>Angelica sylvestris</i>	AngSyl	2	1 000
<i>Betonica officinalis</i>	BetOff	4	1 000
<i>Carex hartmanii</i>	CarHar	2	1 000
<i>Carex pallescens</i>	CarPal	2	1 000
<i>Cirsium palustre</i>	CirPal	2	1 000
<i>Hieracium umbellatum</i>	HieUmb	2	1 000
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	LycFlo	4	2 000
<i>Lysimachia vulgaris</i>	LysVul	2	2 000
<i>Sanguisorba officinalis</i>	SanOff	4	1 000
<i>Selinum carvifolia</i>	SelCar	4	1 000
<i>Succisa pratensis</i>	SucPra	4	1 000

Tabulka č. 2 : Celková klíčivost kontrolních semen (nevystavených chillingu) a semen vystavených chillingu při +4°C („lednice“) a při -14°C („mrazák“)

Druh		KONTROLA Klíčivost [%]			LEDNICE Klíčivost [%]			MRAZÁK Klíčivost [%]		
		Zjištěná	95%-ní konfidenční interval		Zjištěná	95%-ní konfidenční interval		Zjištěná	95%-ní konfidenční interval	
			Dolní mez	Horní mez		Dolní mez	Horní mez		Dolní mez	Horní mez
Název	Zkratka									
<i>Achillea ptarmica</i>	AchPta	6.50	3.51	10.86	6.00	3.14	10.25	10.00	6.22	15.02
<i>Angelica sylvestris</i>	AngSyl	12.49	11.12	13.87	15.93	12.74	19.11	18.52	15.15	21.89
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	AntOdo	31.36	28.10	34.62	37.65	33.34	41.95	38.63	34.30	42.96
<i>Betonica officinalis</i>	BetOff	23.67	19.77	27.43	30.44	26.26	34.54	34.67	30.33	38.87
<i>Carex hartmanii</i>	CarHar	0.00	0.00	1.83	0.00	0.00	1.83	0.00	0.00	1.83
<i>Carex pallescens</i>	CarPal	0.00	0.00	1.83	0.00	0.00	1.83	0.00	0.00	1.83
<i>Cirsium palustre</i>	CirPal	9.59	8.26	10.92	22.56	18.28	26.72	26.00	21.57	30.43
<i>Cynosurus cristatus</i>	CynCri	9.67	6.66	13.32	7.33	4.71	10.70	10.00	6.95	13.69
<i>Galium uliginosum</i>	GalUli	70.00	60.47	79.53	68.00	58.31	77.69	52.00	41.66	62.34
<i>Hieracium umbellatum</i>	HieUmb	8.13	5.93	10.32	2.41	1.29	4.05	1.67	0.77	3.12
<i>Luzula campestris</i>	LuzCam	93.28	91.16	95.05	92.81	90.64	94.64	93.91	91.85	95.60
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	LycFlo	93.25	90.47	95.46	93.00	88.53	96.12	98.00	94.96	99.45
<i>Myosotis palustris</i>	MyoPal	70.16	67.62	72.69	72.27	67.97	76.57	58.64	53.92	63.36
<i>Ranunculus auricomus</i>	RanAur	4.48	2.07	8.33	3.96	1.09	9.83	3.96	1.09	9.83
<i>Ranunculus flammula</i>	RanFla	40.00	34.28	45.72	39.67	33.95	45.38	40.67	34.93	46.40
<i>Sanguisorba officinalis</i>	SanOff	8.00	3.52	15.16	13.00	7.11	21.20	14.00	7.87	22.37
<i>Scorzonera humilis</i>	ScoHum	21.67	17.60	25.73	21.32	17.06	25.57	23.42	18.32	28.52
<i>Selinum carvifolia</i>	SelCar	60.20	55.81	64.59	52.00	44.81	59.19	46.80	42.32	51.28
<i>Senecio rivularis</i>	SenRiv	1.00	0.12	3.57	0.00	0.00	1.83	0.00	0.00	1.83
<i>Serratula tinctoria</i>	SerTin	4.44	2.76	6.70				5.56	3.66	7.99
<i>Succisa pratensis</i>	SucPra	20.30	18.11	22.48	9.00	4.20	16.40	11.64	9.19	14.40
<i>Valeriana dioica</i>	ValDio	0.00	0.00	7.55	0.00	0.00	7.71	0.00	0.00	7.71

Tabulka č. 3 : Řada druhů od statisticky průkazně nejvyšší klíčivosti semen po chillingu (+)
po statisticky průkazně nejvyšší klíčivost kontrolních semen (-)

Druh		Dosažená hladina významnosti
Název	Zkratka	
<i>Cirsium palustre</i>	CirPal	$< 10^{-8}$
<i>Betonica officinalis</i>	BetOff	$6,09 * 10^{-4}$
<i>Angelica sylvestris</i>	AngSyl	$5,11 * 10^{-4}$
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	AntOdo	$9,99 * 10^{-3}$
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	LycFlo	0,0366
<i>Achillea ptarmica</i>	AchPta	0,2542
<i>Sanguisorba officinalis</i>	SanOff	0,3669
<i>Serratula tinctoria</i>	SerTin	0,4444
<i>Cynosurus cristatus</i>	CynCri	0,4615
<i>Luzula campestris</i>	LuzCam	0,7337
<i>Scorzonera humilis</i>	ScoHum	0,7535
<i>Ranunculus flammula</i>	RanFla	0,9681
<i>Ranunculus auricomus</i>	RanAuri	- 0,9672
<i>Senecio rivularis</i>	SenRiv	- 0,1344
<i>Galium uliginosum</i>	GalUli	- 0,0151
<i>Selinum carvifolia</i>	SelCar	$- 1,13 * 10^{-4}$
<i>Myosotis palustris</i>	MyoPal	$- 5,53 * 10^{-6}$
<i>Succisa pratensis</i>	SucPra	$- 2,82 * 10^{-6}$
<i>Hieracium umbellatum</i>	HieUmb	$- 1,17 * 10^{-8}$

Nulová klíčivost bez ohledu na chilling :

Carex hartmanii
Carex pallescens
Valeriana dioica

Tabulka č. 4 : Klíčivost a přežívání semenáčků v „gapech“
(Tučným písmem jsou odlišeny druhy vyšetřené do čtyř čtverců)

Druh		Podíl semenáčků (z počtu vyšetřých semen) [%]	
Název	Zkratka	Pleté plochy (suma všech semenáčků nalezených do 28.6.)	Nepleté plochy (semenáčky nalezené 28.6.)
<i>Achillea ptarmica</i>	AchPta	35,5	14,4
<i>Angelica sylvestris</i>	AngSyl	60,1	
<i>Betonica officinalis</i>	BetOff	56,9	27,8
<i>Carex hartmanii</i>	CarHar	4,0	
<i>Carex pallescens</i>	CarPal	4,6	
<i>Cirsium palustre</i>	CirPal	11,2	
<i>Hieracium umbellatum</i>	HieUmb	19,9	
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	LycFlo	81,1	39,8
<i>Lysimachia vulgaris</i>	LysVul	51,8	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	SanOff	27,5	20,7
<i>Selinum carvifolia</i>	SelCar	57,4	35,4
<i>Succisa pratensis</i>	SucPra	32,3	29,5