

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
ZEMĚDĚLSKÁ FAKULTA

Studijní program: B4106 Zemědělská specializace
Studijní obor: Biologie a ochrana zájmových organismů
Katedra: Katedra biologických disciplín
Vedoucí katedry: doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vliv biotických a abiotických faktorů na populační dynamiku
kriticky ohroženého druhu *Spiranthes spiralis*

Vedoucí diplomové práce: Ing. Zuzana Balounová, Ph.D.
Konzultanti diplomové práce: RNDr. Jana Jersáková, Ph.D.
RNDr. Jiří Brabec

Autor: Bc. Zdeněk Ipser

České Budějovice, 2012

Prohlášení:

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě (v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Zemědělskou fakultou JU) elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 25. dubna 2012

.....
Zdeněk Ipser

Poděkování:

Na tomto místě bych rád poděkoval RNDr. Jiřímu Brabcovi, Mgr. Jaroslavě Nesvadbové, Lence Pleskové, Ing. Václavu Somolovi, CSc. a dalším lidem, kteří se na monitoringu kriticky ohroženého druhu *S. spiralis* každoročně podílejí, za poskytnutí dat z mnohaletého pozorování. Na základě těchto záznamů a dalších mnou sebraných údajů vznikla tato diplomová práce.

Ing. Zuzaně Balounové, Ph.D. děkuji za odborné vedení diplomové práce a za poskytnutí studijních materiálů. RNDr. Jiřímu Brabcovi patří poděkování za poskytnutí studijních materiálů a řady informací z vlastního pozorování, o které se rád podělil. Rovněž mu děkuji za hodnotné připomínky a přínosné poznatky týkající se této práce. RNDr. Janě Jersákové, Ph.D. děkuji za pomoc při statistickém vyhodnocování dat a za řadu přínosných připomínek a poznámek týkající se této práce.

ABSTRAKT

U populace kriticky ohroženého druhu *Spiranthes spiralis* na lokalitě NPP Pastviště u Fínů v Albrechticích u Sušice, nalezené v roce 1980, byl od roku 1985 pravidelně sledován počet kvetoucích exemplářů. Od podzimu 1998 byly přímo označovány a biometricky měřeny všechny nalezené exempláře. Během doby sledování (14, resp. 26 let) byly zaznamenány velké fluktuace v počtu kvetoucích exemplářů v jednotlivých letech i v meziročním přežívání jednotlivých růžic. Hlavním cílem práce bylo zjistit vliv průběhu počasí v jednotlivých letech (teplota, úhrny srážek, počet dnů se sněhovou pokrývkou) na dynamiku populace a fitness rostlin (velikost listové plochy, pravděpodobnost kvetení, pravděpodobnost úhynu). Celoroční nižší teploty s vlhkým koncem podzimu v průběhu předchozího roku ($t-1$) a vlhkým jarem roku následujícího (t) působily příznivě na velikost listové plochy v době maximálního rozvoje listových růžic (v květnu roku t). Pozitivní vliv na pravděpodobnost kvetení měly nižší teploty v květnu a červnu předchozího roku ($t-1$) a v srpnu těsně před květem (rok t). Pravděpodobnost úhynu (v roce t) zvyšovaly nízké úhrny srážek v březnu předcházejícího roku ($t-1$) a nízké teploty v říjnu předchozího roku ($t-1$). Průměrný počet semen v tobolce byl 1528 ± 885 (směrodatná odchylka). Počty květů pozitivně korelovaly s počty vyvinutých tobolek, ale neměly vliv na podíl vyvinutých tobolek. Ze $44 \% \pm 24,6 \%$ (směrodatná odchylka) květů se vyvinuly tobolky. Dosud zaznamenaná průměrná doba přežívání jednotlivých kohort rostlin byla 4,7 roku. Počet růžic na pozicích výskytu byl variabilní, pohyboval se od jedné do sedmi růžic (pozice s jednou růžicí tvořily 73,2 % případů). Roční životní cyklus podzemních orgánů je popsán v závěru práce.

Klíčová slova: NPP Pastviště u Fínů, *Spiranthes spiralis*, populační dynamika, vliv počasí v průběhu sezóny na fitness, produkce semen, klíčení, životní cyklus hlíz a listových růžic

ABSTRACT

A population of a critically endangered species *Spiranthes spiralis* was discovered in 1980 in the National Natural Monument Pastviště u Fínů near village Albrechtice, close to Sušice city. Since 1985 the number of flowering individuals in this population has been annually monitored. Since autumn 1998 all the specimen found there have been marked and biometrically measured. During these periods (12 or 26 years, respectively), large year-on-year fluctuations in the number of flowering plants and in the survival of the individual rosettes have been recorded. The main aim of my work was to assess the effect of weather conditions (temperature, precipitation, the number of days of snow) on the population dynamics and on the fitness of plants (leaf area, probability of flowering and probability of death). The year-round lower temperature and the wet end of autumn during the previous year ($t-1$) together with the wet spring of the following year (t) had a positive effect on the leaf area during the period of maximal rosette growth (end May in the year t). The probability of flowering was positively affected by the lower temperatures in May and June in the previous year ($t-1$) and in August just before flowering (year t). The probability of death (in the year t) was increased when the March precipitation (in t) and October temperatures (in $t-1$) were low. The average number of seeds in the capsule was 1528 ± 885 (s.d.). The number of flowers was positively correlated with the number of mature capsules. However, it did not affect the ratio of mature capsules. Capsules developed on average from $44\% \pm 24.6\%$ (s.d.) of the flowers. The average life time of individual plant cohorts was 4.7 years. The number of rosettes per each position was variable from 1 to 7 rosettes (73.2% positions had only 1 rosette). The annual life cycle of the underground organs is described at the end of the thesis.

Key words: NNM Pastviště u Fínů, *Spiranthes spiralis*, population dynamics, the effect of the weather on plant fitness, seed production, germination, life cycle of tubers and rosettes of leaves

OBSAH:

1. ÚVOD	9
2. CÍLE PRÁCE	10
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED	11
3.1 Vliv klimatických podmínek	11
3.1.1 Klimatické podmínky a pravděpodobnost kvetení	12
3.1.2 Klimatické podmínky a velikost listové plochy	13
3.1.3 Klimatické podmínky a velikost populace	15
3.1.4 Klimatické podmínky a květní charakteristiky	15
3.1.5 Klimatické podmínky a mykorhiza	16
3.2 Charakteristika zkoumaného druhu <i>Spiranthes spiralis</i> (L.) Chevall.	18
3.2.1 Zařazení	18
3.2.2 Morfologie	18
3.2.3 Rozšíření	19
3.2.4 Stanoviště	21
3.2.5 Ekologické nároky	22
3.2.5.1 Klimatičtí činitelé	22
3.2.5.2 Biologičtí činitelé	23
3.2.6 Fenologický cyklus	23
3.2.7 Rozmnožování	25
3.2.8 Květní charakteristiky	30
3.2.9 Klíčivost a životaschopnost semen	32
3.2.10 Mykorhiza	33
3.2.11 Dormance	34
4. METODIKA	35
4.1 NPP Pastviště u Fínů	35
4.1.1 Charakteristika studované lokality	35
4.1.2 Populace <i>Spiranthes spiralis</i>	35
4.1.3 Současná ochranná opatření	36
4.2 Sběr a zpracování dat	36
4.2.1 Zaměřování růžic	36
4.2.2 Pravidelný monitoring – naměřená biometrická data	37
4.2.3 Individuální doplňující sběr dat	37
4.2.3.1 Počet tobolek	37
4.2.3.2 Počet a kvalita semen v tobolkách	38
4.2.3.3 Klíčivost semen	39

4.2.3.4 Růst a vývoj podzemních kořenových hlíz	41
4.2.4 Klimatická data.....	41
4.2.5 Velikost listové plochy	42
4.3 Vyhodnocení dat	42
4.3.1 Grafické vyhodnocení.....	42
4.3.2 Statistické vyhodnocení	43
5. VÝSLEDKY	46
5.1 Vliv klimatických podmínek na populační dynamiku <i>Spiranthes spiralis</i>	46
5.1.1 Populační dynamika v NPP Pastviště u Fínů	46
5.1.2 Vliv klimatických faktorů na velikost listové plochy	47
5.1.3 Vliv klimatických faktorů na pravděpodobnost kvetení	48
5.1.4 Vliv klimatických faktorů na mortalitu.....	48
5.2 Doplnění údajů o biologii <i>Spiranthes spiralis</i> v NPP Pastviště u Fínů	50
5.2.1 Počet semen v tobolkách.....	50
5.2.2 Počet tobolek.....	51
5.2.3 Klíčivost semen	51
5.2.4 Délka života kohort	53
5.2.5 Počet růžic na pozici výskytu	54
5.2.6 Vývoj podzemních orgánů	55
6. DISKUZE	61
6.1 Vliv klimatických podmínek na populační dynamiku <i>Spiranthes spiralis</i>	61
6.2 Doplnění údajů o biologii <i>Spiranthes spiralis</i>	67
6.2.1 Počet semen v tobolkách.....	67
6.2.2 Počet tobolek	68
6.2.3 Klíčivost semen	69
6.2.4 Délka života kohort.....	70
6.2.5 Počet růžic na pozici výskytu	71
6.2.6 Vývoj podzemních orgánů	71
7. ZÁVĚRY	74
8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	75
9. PŘÍLOHY.....	83

1. ÚVOD

Jedním z hlavních cílů ekologie je porozumět bohatství, rozmanitosti a rozmístění organismů a vysvětlit vzájemné vztahy mezi organismy a jejich prostředím (Agrawal *et al.* 2007). Abychom mohli pochopit závislosti v početnosti a rozšíření rostlin, je potřeba vyhodnotit kombinaci abiotických a biotických faktorů a jejich vliv na biologii druhů. Abiotičtí činitelé, jako jsou např. zimní teploty a srážky, silně ovlivňují přežívání rostlin, kvetení (Pfeifer *et al.* 2006), ale i průběh období klidu (tzv. dormance, Shefferson *et al.* 2001). Životaschopnost rostlin mohou také ovlivňovat biotičtí činitelé, např. býložravci a patogeny či konkurence okolní vegetace (Whigham 2004). Rozšíření rostlin závisí i na půdních podmínkách, typu a struktuře půdy a obsahu živin, což je zase ovlivňováno abiotickými i biotickými činiteli (např. mikroorganismy či vodním režimem). Pro rostliny závislé na mykorrhize je důležitým činitelem přítomnost mykorrhizních hub na lokalitě (Van der Heijden *et al.* 1998).

V této práci jsem se pokusil objasnit vliv klimatických faktorů na populační dynamiku kriticky ohroženého druhu *Spiranthes spiralis* (švihlík krutiklas) na lokalitě Pastviště u Fínů v Albrechticích u Sušice. Na dlouhodobém monitoringu území NPP Pastviště u Fínů, ke kterému jsem se přidal v roce 2008, se podílí řada lidí pod vedením J. Nesvadbové (Západočeské muzeum v Plzni) a J. Brabce (Muzeum Cheb). Z tohoto monitoringu vzešla také již řada prací (například: Nesvadbová *et al.* 1987; Nesvadbová *et al.* 2003; Brabec *et al.* 2004; Ipser 2010; Brabec *et al.* 2011).

Základním předpokladem účinné ochrany vzácných druhů organismů je mít o nich co nejucelenější znalosti. Proto jsem se také věnoval doplnění údajů o biologii *S. spiralis*, které nebyly doposud známy a spolehlivě vyhodnoceny (klíčivost semen, vývoj podzemních orgánů). Dále jsem zjišťoval biologické charakteristiky (počet semen v tobolkách, počet tobolek, délka života kohort, počet růžic na pozici výskytu), které je zajímavé porovnat s dlouhodobě monitorovanými populacemi v atlanské části areálu ve Velké Británii a Nizozemí.

2. CÍLE PRÁCE:

- popsat vliv klimatických podmínek (úhrny srážek, průměrné teploty, počty dnů se sněhovou pokrývkou) na fitness rostlin *Spiranthes spiralis* (velikost listové plochy, pravděpodobnost kvetení a uhynutí)
- doplnit údaje o biologii *Spiranthes spiralis*
 - stanovit procento plodných květů
 - zjistit celkový počet a kvalitu semen v tobolkách
 - zhodnotit klíčivost semen na lokalitě
 - určit délku života rostlin (jako délku života sledovaných kohort)
 - zjistit počet růžic na pozicích výskytu
 - popsat vývoj podzemních orgánů během roku

3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1 Vliv klimatických podmínek

Indikátorů vlivu klimatu (počasí) na populační dynamiku je celá řada, obvykle se používají teploty a srážky (*Wells 1967; Wells et al. 1998; Oien et Moen 2002; Janečková et al. 2006; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007; McCormick et al. 2009*), někdy jsou využívány i další ukazatele, jako počet mrazivých dnů během vegetační sezóny, vlhkost vzduchu, výška sněhové pokrývky (*Blinová 2008*), počet dnů, kdy ležel sníh (*Wells 1967*) nebo počet dnů s teplotou půdy a vzduchu nižší než 0°C (*Pfeifer et al. 2006*).

Nejčastěji se počítá průměr teplot a součet úhrnů srážek v intervalech od jednoho měsíce po rozmezí několika měsíců (*Wells 1967; Willems 1989; Wells et al. 1998; Oien et Moen 2002; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007; Blinová 2008; McCormick et al. 2009*). *Janečková et al. (2006)* se zabývali nalezením vhodné délky intervalů a podrobněji porovnávali průměry teplot a celkové úhrny srážek u tříměsíčních, měsíčních, patnáctidenních a osmidenních intervalů. Přesnost se, u zkracujících se intervalů, zvyšovala jen minimálně a nebyla nalezena žádná statistická průkaznost. V měsíčních a delších intervalech však mohou být skryta např. krátká období extrémního sucha v létě (*Willems 1989; Tali 2002*) nebo extrémní mrazy v zimě (*Blinová 2002; Pfeifer et al. 2006*), které mohou ovlivnit fitness rostlin a celé populace. Teplota je také pravděpodobně rozhodujícím faktorem severní hranice rozšíření mnoha druhů terestrických orchidejí (*Blinova et al. 2003*).

Tyto faktory jsou srovnávány s různými charakteristikami určujícími fitness rostlin, nejčastěji s pravděpodobností kvetení (*Wells 1967; Inghe et Tamm 1988; Willems 1989; Wells et al. 1998; Moen et Oien 2002; Oien et Moen 2002; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007; McCormick et al. 2009*), velikostí populace (*Willems 2002; Blinová 2008*), velikostí listové plochy (*Janečková et al. 2006; Pfeifer et al. 2006*) nebo výškou kvetoucích jedinců (*Oien et Moen 2002*). Někdy se používají ještě další charakteristiky, jako je výška květonosného stonku (*Wells 1967; Oien et Moen 2002; Janečková et al. 2006*), počet květů (*Wells 1967; Oien et Moen 2002; McCormick et al. 2009*) nebo pravděpodobnost tvorby plodu (*McCormick et al. 2009*).

Janečková et al. (2006) shrnuje, že výsledky nejsou jednoznačné, v některých pracích byl očekávaný předpoklad, že klimatické podmínky ovlivňují všechny zkoumané ukazatele rostlin potvrzen, jindy byla nalezena korelace jen u některých ukazatelů a někdy nebyla nalezena žádná závislost.

Oien et Moen (2002) nenalezli žádné korelace mezi klimatickými podmínkami (teplota, úhrny srážek) a projevy rostlin *Gymnadenia conopsea*. Tento výsledek autoři vysvětlují vysokou odolností zkoumaného druhu ke změnám klimatických podmínek a současně jeho vysokou mortalitou po kvetení. U druhu *Orchis morio* nenalezli *Wells et al.* (1998) vliv teploty ani úhrnů srážek na životaschopnost populace, podobně ani *Falb et Leopold* (1993) nenalezli vliv úhrnů srážek na fitness druhu *Cypripedium candidum*.

3.1.1 Klimatické podmínky a pravděpodobnost kvetení

Řada autorů zkoumala vliv klimatických faktorů na pravděpodobnost kvetení terestrických orchidejí. Výsledky se však u jednotlivých druhů (resp. studovaných populací) lišily. U populace druhu *Spiranthes spiralis* (Velká Británie) byla *Wellsem* (1981) nalezena pozitivní korelace mezi podílem kvetoucích jedinců v populaci (%) a úhrnem srážek na jaře a na začátku léta (duben–červen) a současně i s teplotou půdy v zimě (leden–duben). Mírná zima spolu s vlhkým jarem a začátek léta působí na kvetení příznivě. Po velmi suchém roce 1976 kvetlo pouze 1,3 % rostlin (přitom průměr za celé období sledování 1964–1979 byl 32,8 %). Nepříznivé účinky sucha na pravděpodobnost kvetení byly pozorovány i dalšími autory (*Wells* 1967; *Willems* 1989). U dřívějšího pozorování ve Velké Británii (*Wells* 1967) ani v Nizozemí (*Willems* 1989) přitom mezi klimatickými podmínkami (úhrny srážek, teplota) a pravděpodobností kvetení či přežití nebyly nalezeny žádné průkazné korelace.

Wells et al. (1998) studoval rovněž druh *Herminium monorchis* (Velká Británie) a našel pozitivní korelaci mezi počtem kvetoucích jedinců a celkovými úhrny srážek v předcházejícím roce ($t-1$) a současně negativní korelaci s průměrnými teplotami roku ($t-1$). Sucho v aktuálním roce (t) mělo u tohoto druhu nepříznivý vliv na pravděpodobnost kvetení (*Wells* 1981; *Wells et al.* 1998). Negativní korelaci s letním suchem v předcházejícím roce ($t-1$) zjistili u druhů *Dactylorhiza sambucina* a *Listera ovata* (Norsko) *Inghe et Tamm* (1988). Podobně i u horského druhu *Nigritella nigra* (Norsko) byla na suchých stanovištích negativní korelace s úhrny

srážek na podzim roku ($t-1$) a v zimě, na vlhkých stanovištích pozitivní korelace s teplotami na podzim roku ($t-1$) a v květnu následujícího roku (t) (Moen et Oien 2002). U druhu *Dactylorhiza lapponica* (Norsko) stejní autoři popisují pozitivní korelaci pravděpodobnosti kvetení s teplotou v létě a na počátku podzimu v předcházejícím roce ($t-1$). Možným vysvětlením je zvýšení autotrofní aktivity v létě a zvětšení mykotrofní aktivity na podzim (Oien et Moen 2002).

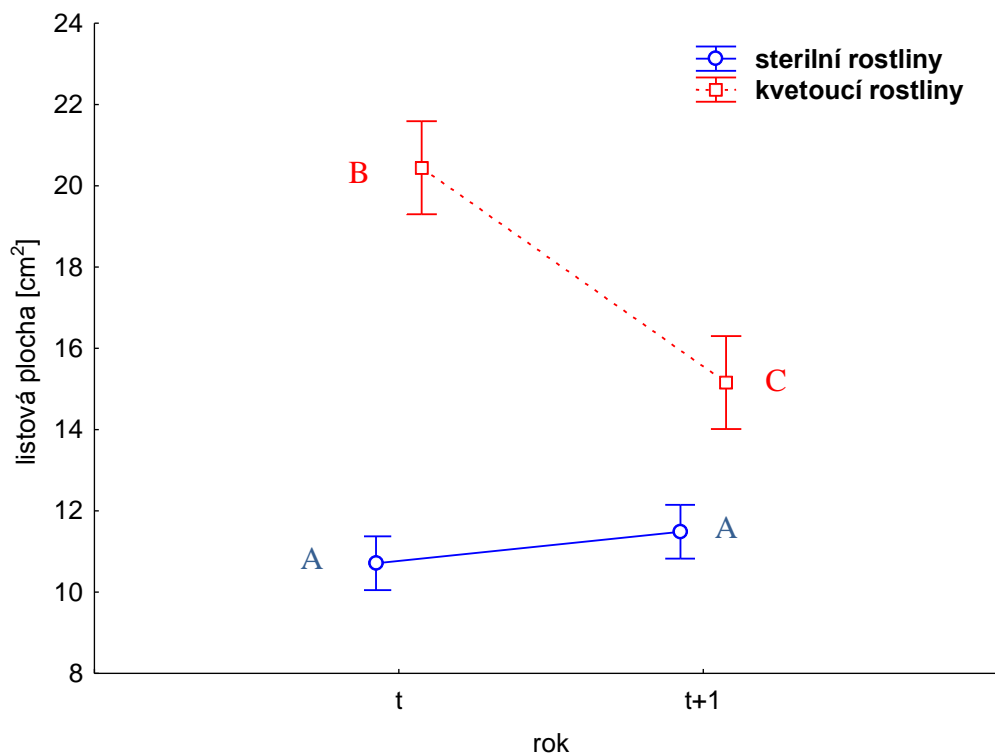
V Německu se těmito otázkami zabývali Pfeifer et al. (2006) u druhu *Himantoglossum hircinum*. Zjistili pozitivní korelace kvetení s úhrny srážek v předcházejícím roce ($t-1$) i v aktuálním roce (t). Podzimní a zimní mrazy naopak korelovaly s pravděpodobností kvetení negativně – ovlivňovaly kvetení přímo (zničením květních pupenů) i nepřímo (poškozením listů a kořenů). Pozitivní korelaci s úhrny srážek a negativní korelaci s průměrnou teplotou během června a července v předcházejícím roce ($t-1$) popsali u druhu *Platanthera hookeri* (Quebec, Kanada) Reddoch et Reddoch (2007). Podobně i u druhu *Corallorhiza odontorhiza* (Maryland, USA) zjistili McCormick et al. (2009) pozitivní korelaci se srážkami ve vegetačním období a negativní korelaci s průměrnými teplotami v zimě. Dostatek srážek v předchozí vegetační sezóně ($t-1$) přitom zvyšoval u této populace šance na přežití, růst a opakované kvetení.

3.1.2 Klimatické podmínky a velikost listové plochy

Velikost listové plochy charakterizuje velmi dobře aktuální stav (fitness) určité populace rostlin. U mnoha druhů terestrických orchidejí bylo prokázáno, že velikost listové plochy souvisí s pravděpodobností kvetení. Rostliny musí dosáhnout určité mezní (minimální) velikosti listové plochy předtím, než mohou začít kvést (Wells et Cox 1989; Kindlmann et Balounová 1999; Willems et Dorland 2000; Janečková et al. 2006; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007; Ipser 2010). Velikost listové plochy (či velikost rostliny) výrazně koreluje s množstvím uložených zásobních látek v podzemní hlíze a to je pravděpodobně ovlivněno klimatickými podmínkami (Oien et Moen 2002; Janečková et al. 2006; Pfeifer et al. 2006). Z toho mnozí autoři (Kindlmann et Balounová 1999; Pfeifer et al. 2006) vyvozují, že velikost listové plochy v roce $t-1$ (a nepřímo i velikost listové plochy v roce t) ovlivňuje u hlíznatých druhů kvetení v roce t . Vliv velikosti listové plochy (obr. 1) a nutnosti dosažení

určité mezní velikosti před kvetením byla pozorována i u populace *S. spiralis* v NPP Pastvišti u Fínů (Ipser 2010).

Obr. 1: Vliv kvetení na velikost listové plochy v roce t a $t-1$ (2000-2008) (Ipser 2010). Jedná se o průměry s konfidenčními intervaly (ANOVA – statisticky průkazná interakce rok * stav: $F_{(1, 1486)} = 40,4$, $p < 0,0001$), stejná písmena značí statisticky neprůkazné rozdíly mezi roky na hladině významnosti $p < 0,05$.



Vliv klimatických podmínek na velikost listové plochy byl podrobně testován u druhu *Dactylorhiza majalis*. Janečková *et al.* (2006) zjistili, že velikost listové plochy v roce t velmi dobře korelovala s průměrnými teplotami i se součty úhrnů srážek od března do října předcházejícího roku ($t-1$) a od března do června aktuálního roku (t). Tento vliv byl průkazný pro všechny intervaly, které byly vyhodnocovány (3 měsíce, 1 měsíc, 15 dnů i 8 dnů). Velikost listové plochy také často korelovala s množstvím srážek, ve vyhodnocovaném období (1999–2003) negativně v měsících duben–červen, pozitivně v první polovině března i druhý týden v březnu.

U *Herminium monorchis* pozorovali Wells *et al.* (1998), že sucho a vysoké teploty v létě snižovaly velikost listové plochy a byly příčinou předčasného seschnutí a odumření listů a rostliny následně nestihly uložit dostatek zásobních látek (sacharidů) potřebných na kvetení v roce následujícím ($t+1$). Vysoká teplota v srpnu

nepříznivě působila i na velikost listové plochy a autotrofní fungování druhu *Dactylorhiza lapponica* (Oien et Moen 2002).

Himantoglossum hircinum je druh velmi citlivý na mráz. Zimní nízké teploty vzduchu (nižší než 0 °C) mohou poškodit listy a nízké teploty půdy mohou poškodit kořeny, což omezí možnosti využívání naakumulovaných zdrojů energie a omezí tím následný růst listů (Pfeifer et al. 2006).

3.1.3 Klimatické podmínky a velikost populace

Blinová (2008) sledovala v letech 1992–2004 vliv klimatických podmínek na velikost populace u 10 druhů (21 populací) terestrických orchidejí v Rusku (Murmanská oblast). U většiny populací zjistila pozitivní korelaci početnosti populace s průměrnou teplotou ve vegetačním období předcházejícího roku ($t-1$) i aktuálního roku (t) a současně negativní korelaci s počtem mrazivých dnů ve vegetačním období předcházejícího roku ($t-1$). Statisticky průkazné byly pozitivní vztahy mezi velikostí populace a teplotou u druhů *Cypripedium calceolus*, *Platanthera bifolia* a *Coeloglossum viride*. Důležité byly především teploty na začátku a na konci vegetační sezóny, zvýšení teploty během vegetační sezóny vedlo ke zvýšení počtu květonosných stonků. Záporná korelace mezi velikostí populace a teplotou byla zjištěna u druhů *Listera ovata*, *Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea* a *Epipogium aphyllum*, tento překvapivý výsledek je v práci vysvětlován krátkou dobou pozorování a tím velkou vahou náhodnosti.

Vliv vlhkosti vzduchu na velikost populace není jednoznačný: korelace jsou u některých populací pozitivní a u jiných negativní. Vliv na výsledek měla často celková dosažitelnost vody na lokalitě (Blinová 2008).

Početnost populace (i množství květonosných stonků) často negativně korelovala s výškou sněhové pokrývky (říjen–květen), která zvyšuje pravděpodobnost úhynu rostlin na jaře. U dvou populací (*Coeloglossum viride* a *Dactylorhiza maculata*) byla naopak zjištěna průkazná pozitivní korelace (Blinová 2008).

3.1.4 Klimatické podmínky a květní charakteristiky

Podle studie Janečkové et al. (2006) s klimatickými podmínkami dobře korelovala výška květonosného stonku u *Dactylorhiza majalis*. Průkazné korelace

tito autoři zjistili především u úhrnů srážek, které korelovaly s výškou květonosného stonku pozitivně, ovšem s výjimkou období duben–červen roku ($t-1$), srpen ($t-1$), první polovina srpna roku ($t-1$) a červen roku (t). Tyto záporné korelace je možné vysvětlit tím, že srážky ovlivňují pozitivně růst všech rostlin, čímž se zvýší mezidruhová konkurence, což znevýhodní konkurenčně slabší druhy, včetně orchideje druhu *Dactylorhiza majalis*. Pozitivní korelace mezi výškou květonosného stonku a množstvím srážek v létě (srpen, září) předcházejícího roku ($t-1$) a během jara a léta (od března do července) aktuálního roku (t) byly nalezeny také u druhu *Ophrys apifera* (Wells et Cox 1991).

U druhu *Spiranthes spiralis* našel již dříve Wells (1967) pozitivní korelaci mezi průměrnou výškou květonosného stonku a množstvím letních srážek (červenec–září) aktuálního roku (t). Korelace mezi počtem květů a letními srážkami však nebyla statisticky průkazná. Ani vztah mezi klimatickými podmínkami (teplota, úhrny srážek) a výškou kvetoucích jedinců nebo počtem květů u *Dactylorhiza lapponica* nebyl podle Oien et Moen (2002) průkazný. Podobně ani u druhu *Corallorhiza odontorhiza* nenalezli McCormick et al. (2009) žádné korelace mezi počtem květů a klimatickými faktory (teplota, úhrny srážek). Avšak korelace mezi klimatem a počtem květů, ze kterých se staly plody, byla u tohoto druhu nalezena. Počet nasazených plodů byl negativně vázán na vysoké zimní úhrny srážek v předcházejícím roce ($t-1$) a na vysokou teplotu ve vegetační sezoně roku (t) (McCormick et al. 2009). Teplota vzduchu měla podle Light et MacConailla (1998) vliv na opylení, respektive plodnost i u druhu *Cypripedium parviflorum* var. *pubescens*, neboť teplota u tohoto druhu ovlivňuje délku kvetení.

3.1.5 Klimatické podmínky a mykorhiza

Závislosti mezi klimatickými faktory a přežíváním rostlin lze u některých druhů rostlin najít i v době, kdy již nemají žádné nadzemní orgány, avšak podzemní orgány mohou být stále ještě (především energeticky) dotovány houbovým symbiontem. Tak prokázali například Oien et Moen (2002) pozitivní vliv teploty v srpnu a září na počet kvetoucích rostlin v populaci u druhu *Dactylorhiza lapponica* přesto, že většina nadzemních částí tohoto druhu v polovině srpna odumírá a přestává být fotosynteticky aktivní. Vysvětlením by mohla být právě mykorrhiza. Podobně popsali i Janečková et al. (2006) pozitivní korelaci mezi životaschopností populace

Dactylorhiza majalis a teplotou a množstvím srážek v období, kdy rostlina neměla žádné nadzemní orgány. Během výzkumu druhu *Goodyera pubescens* bylo zjištěno, že sucho způsobuje zvýšenou mortalitu a snížený přístup k mykorrhizním houbám (McCormick *et al.* 2004). Negativní vztah mezi suchem a interakcí s mykorrhizní houbou je důležitý pro heteromykotrofní orchideje, jako je *Corallorhiza odontorhiza*, které jsou zcela závislé na mykorrhizním spojení s houbou, respektive jejím prostřednictvím se stromem či keřem (McCormick *et al.* 2009). Během období sucha dojde k přerušení houbového spojení, houbové hyfy odumřou (Querejeta *et al.* 2007). Je pravděpodobné, že když se houbou zprostředkovaný transport sacharidů a vody přeruší, mortalita těchto druhů orchidejí se zvýší. U druhu *Corallorhiza odontorhiza* mělo sucho v předcházející vegetační sezóně negativní vliv na přežití i na opakované kvetení (McCormick *et al.* 2009).

Spojení mezi jednotlivými rostlinami a mykorrhizní houbou je pro stav celé populace u terestrických orchidejí důležité, jak zmiňují např. McCormick *et al.* (2009). Rovněž McKendrick *et al.* (2000) prokázali u druhu *Corallorhiza trifida*, že je velmi důležité udržovat funkční zapojení mezi orchidejí a její hostitelskou rostlinou skrze houbového zprostředkovatele. Zjistili také, že klíčení semen orchidejí je výrazně nižší v suchých letech než v letech vlhkých. V důsledku sucha ubývá ektomykorrhizních kořenových špiček (Swaty *et al.* 1998, Izzo *et al.* 2005) a extramatrikálních hyf (Osono *et al.* 2003; Staddon *et al.* 2003). To je v souladu s názorem McCormicka *et al.* (2009), že srážky ve vegetační době ovlivňují růst orchidejí jednak přímo (prostřednictvím rozrůstání mykorrhizních hub), jednak i nepřímo (přes dostupnost živin z ECM hostitelských stromů).

3.2 Charakteristika zkoumaného druhu *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall.

3.2.1 Zařazení (Dressler 1993)

Čeleď: *Orchidaceae*

Podčeleď: *Orchidoideae*

Tribus: *Cranichideae*

Subtribus: *Spiranthinae*

Rod: *Spiranthes* Rich.

Druh: *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (švihlík krutiklas)

3.2.2 Morfologie

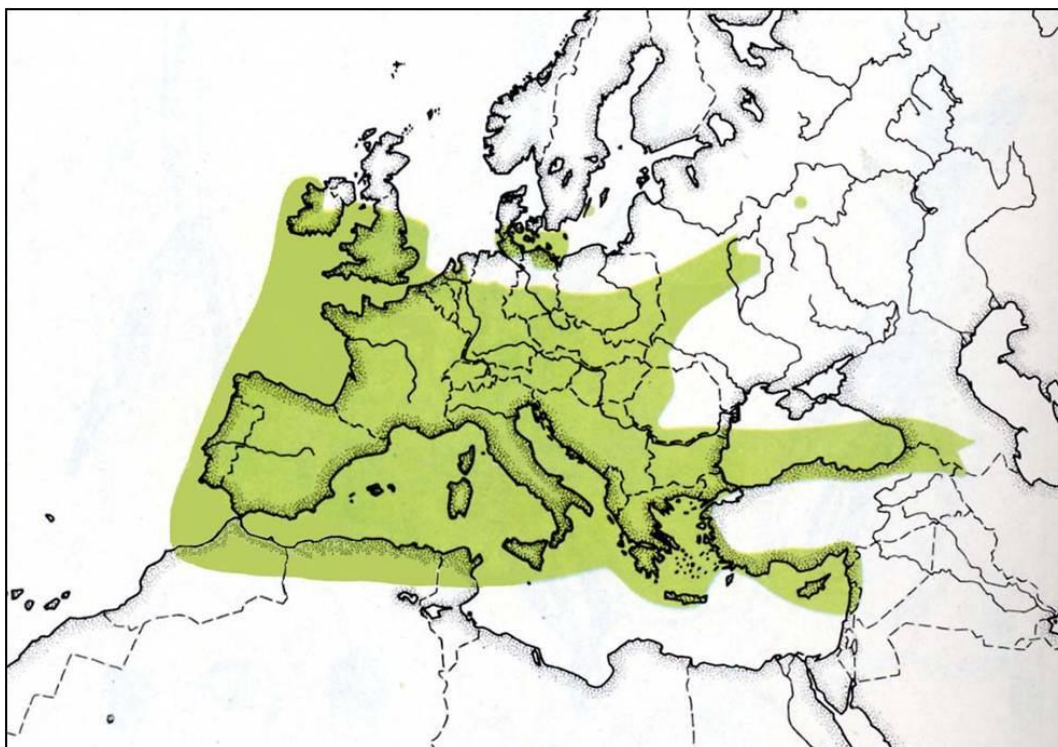
S. spiralis je polykarpická, vytrvalá, vzpřímená, bledě sivozelená, bezkořená bylina s hlízami (Jacquemyn et Hutchings 2010; Procházka 2010). Hlízy jsou (1–)2–4(–6) světle hnědé, řepovité, tupě špičaté, s krátkým vlášením, 1–3(–5) cm dlouhé a (0,3–)0,7–1,5(–2) cm široké (Procházka 1980; Jacquemyn et Hutchings 2010). Lodyha je (4,5–)7–20(–35) cm dlouhá, vzpřímená, někdy zprohýbaná, tenká, modrozelená, v horní části žláznatě pýřitá (Procházka 1980; 2010; Brabec et al. 2004; 2011; Jacquemyn et Hutchings 2010). Přizemní listová růžice je složena ze 3–7(–10) listů. Listy přizemní růžice jsou krátce řapíkaté, s vejčitou čepelí, s podélnou žilnatinou, modravě sivozelené, 1,8–4,0(–5,5) cm dlouhé a (0,6–)1,0–1,8 cm široké (Procházka 1980; 2010; Jacquemyn et Hutchings 2010). Listové růžice zaznamenané v letech 2000 až 2010 na Pastvišti u Fínů byly v době svého největšího rozvoje (tj. v květnu) tvořené průměrně 6–7 (min. 3, max. 19) listy o délce až 6,3 cm a šířce až 2,4 cm (Brabec et al. 2004; 2011). Údaje o menších rozměrech listů na jiných lokalitách, ve srovnání s populací na Pastvišti u Fínů, jsou způsobeny jejich popisem v době květu tj. v době první fáze růstu (Brabec et al. 2011). Loňská přizemní růžice listů na bázi květonosné lodyhy je v době květu zaschlá, nová listová růžice vyrůstá v těsné blízkosti kvetoucí rostliny (Procházka 1980; 2010). Lodyžní listy jsou drobné, v počtu 3–5(–7), téměř zcela lodyhu objímající jemně chlupaté, nejvýše postavený list 1–2 cm dlouhý, nedosahují k bázi květenství (Jacquemyn et Hutchings 2010; Procházka 2010). Klas výrazně jednostranný, avšak podélně šroubovitě stočený, 3–12(–20) cm dlouhý, nese (1–)10–25(–30) drobných bílých květů (Brabec 2004; 2011; Jacquemyn et Hutchings 2010; Procházka 2010). Květy (s resupinací) jsou bílé, někdy nazelenalé, vonné, s nektarem (Procházka 1980; 2010). Vnější

okvětní lístky jsou 3–7 mm dlouhé a 1,5–2,0 mm široké, špičkami ven zahnuté, vně chlupaté. Vnější střední okvětní lístek, vnitřní okvětní lístky a téměř vodorovný pysk jsou k sobě zvonkovitě skloněné a vytvářející rourku (Procházka 1980; 2010; Jacquemyn et Hutchings 2010). Pysk bez ostruhy, obvejčitý, 5–6 mm dlouhý a 3,5–4,0 mm široký, na okraji zvlněný, žlutozelený, na okraji bělavý (Procházka 1980; 2010; Jacquemyn et Hutchings 2010). Sloupek je válcovitý, dopředu směřující, 1–2 mm dlouhý. Brylky jsou kyjovité, žlutavě bílé, rozpadavé. Semeník je mírně šikmo vzhůru směřující až téměř souběžný s vřetenem květenství, uzavřený v listenu, velmi krátce stopkatý, elipsoidní, 3–4 mm dlouhý, zkroucený, žláznatě pýřitý (Procházka 1980; 2010). Tobolky téměř vzhůru směřující, protáhle vejcovité, chlupaté zelené, 4,0–7,0(–9) mm dlouhé a 2,0–4(–5) mm široké, s velkým množstvím semen o rozměrech 0,5–0,6 × 0,1(–0,15) mm (Procházka et Velíšek 1983; Procházka 2010, Jacquemyn et Hutchings 2010). Počet chromozomů $2n = 30$ (Procházka 1980; Castroviejo et al. 2005).

3.2.3 Rozšíření

Na celém světě existuje okolo 40 druhů rodu *Spiranthes*, centrum rozšíření je v Severní a Střední Americe. Kromě centra rozšíření se areál rozprostírá ve střední a jižní Evropě, severní Africe, mírném a tropickém pásu Asie, zasahuje až na jih Austrálie a na Nový Zéland. V Evropě jsou 4 druhy: *Spiranthes aestivalis*, *Spiranthes romanzoffiana*, *Spiranthes spiralis* a *Spiranthes sinensis* (Pridgeon et al. 2003).

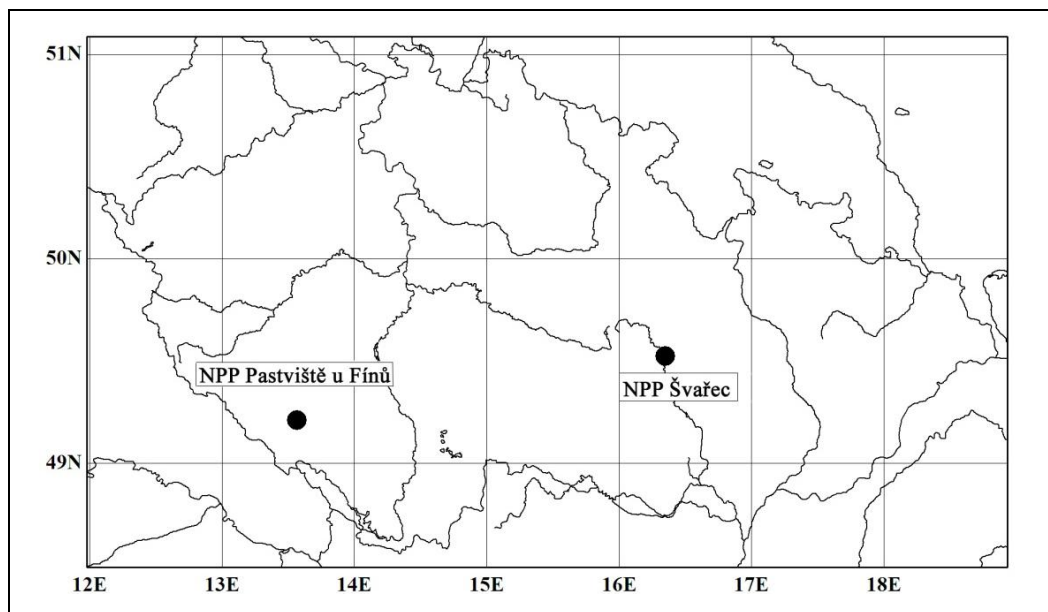
S. spiralis je považován za oceánský a atlantsko-mediteránní druh (obr. 2). Jeho areál se táhne od západního Středozeří (včetně severní Afriky) přes celou Evropu až do Malé Asie (Turecko, Libanon) a na Kavkaz. Severní hranice výskytu prochází Irskem, Velkou Británií (hranice výskytu končí tam, kde jsou průměrné lednové teploty pod 4–5 °C), Belgií, Nizozemskem, Dánskem, švédským ostrovem Öland, pobaltskými republikami a evropskou částí Ruska. Šíření rostliny na sever a do vysokých nadmořských výšek, je omežováno pozdním kvetením, kdy může předčasný výskyt sněhu zabránit semenění. S výjimkou několika středomořských států, Velké Británie a Irska jde o velmi vzácný a ohrožený druh. (Brabec et al. 2004; Jacquemyn et Hutchings 2010).



Obr. 2: Rozšíření *S. spiralis* ve světě (Brabec et al. 2004).

S. spiralis se vyznačuje malou morfologickou variabilitu v celém areálu. Mírně odlišné jsou některé populace v Turecku, kde mají rostliny vyšší květonosnou lodyhu (až 40 cm) s až 30 květy (Hartog 1999), někdy mohou mít květenství až třikrát otočené kolem své osy (Kreutz 1998).

V České republice lze tento druh v současnosti nalézt na posledních dvou lokalitách (obr. 3) u Albrechtic v Pošumaví a u Švařce na Českomoravské vrchovině (Průša 2005). Kdysi byl u nás častější, těžiště rozšíření bylo v mezofytiku, jen vzácně rostl v termofytiku a oreofytiku, od kolinního do montánního stupně (min. Kunětice u Pardubic – cca 250 m, max. Radhošťské Beskydy, Lysá hora – cca 1100 m). Rostl jak v Čechách (např.: Prachaticko, Třeboňsko, Vimperk, Cheb, České středohoří, Český kras, Mníšek, Benešov, Český Brod, Polabí, Jizerské hory, Podkrkonoší, Chrudimsko atd.), tak na Moravě (např.: Opavsko, Beskydy, Bílé Karpaty atd.) (Procházka 1980, 2010; Procházka et Velíšek 1983). Z historických záznamů bylo v ČR zjištěno přes 100 lokalit, v Čechách se vyskytoval na cca 60 lokalitách (Procházka 2010), na Moravě bylo zaznamenáno celkem 58 lokalit se 107 záznamy (Jatiová et Šmiták 1996).



Obr. 3: Současné rozšíření *S. spiralis* v ČR.

3.2.4 Stanoviště

Hlavním důvodem mizení tohoto druhu je změna způsobu obhospodařování mnoha lokalit a likvidace vhodných stanovišť. Přitom kromě malé konkurence okolní vegetací, nevyžaduje tento druh žádné specifické podmínky. *S. spiralis* dovede osídlit celou řadu travinných porostů (vlhké rašelinné a slatinné louky, xerothermní a semixerototermní trávníky, pastviny, vřesoviště a písčiny) od mořského pobřeží do hor (Brabec *et al.* 2004, 2011; Jacquemyn *et Hutchings* 2010).

V ČR se aktuálně vyskytuje ve dvou typech vegetace: Mezofilní ovsíkové louky (T1.1, podle Chytrý *et al.* 2010) – svaz *Arrhenatherion* (asociace *Trifolio-Festucetum rubrae*); podhorské a horské smilkové trávníky (T2.3 podle Chytrý *et al.* 2010) – svaz *Vilion caninae* (asociace *Hyperico-Polygaletum*) (více viz Nesvadbová *et al.* 1987). Předpokládá se, že zaniklé moravské populace v Beskydech a Bílých Karpatech rostly zejména ve společenstvech poháňkových pastvin (Jersáková *et Kindlmann* 2004). Ve Velké Británii se vyskytuje nejčastěji v těchto typech vegetace (podle Britské národní klasifikace vegetace): *Festuca ovina-Avenula pratensis* (CG2); *Festuca ovina-Agrostis capillaris-Thymus polytrichus* (CG10); *Cynosurus cristatus-Centaurea nigra* (MG5). V Nizozemí roste *S. spiralis* ve společenstvu: *Botrychio-Polygaletum* (písečné duny); *Brachypodio-Sieglingietum* (Jacquemyn *et Hutchings*, 2010).

S. spiralis roste od mělkých křídových přes vápenaté, písčité po štěrkové půdy, výjimečně i na jílovitých substrátech. Upřednostňuje mírně kyselé až středně zásadité substráty (pH 5-8,2), chudé na dusík a fosfor. Preferuje spíše suchá místa, neroste v zasolených oblastech (*Jacquemyn et Hutchings, 2010*).

Vliv managementu na populační dynamiku *S. spiralis* je dlouhodobě sledován v nizozemské rezervaci „Berghofweide“ v Jižním Limburgu, v NPP Pastviště u Fínů, a na několika slovenských lokalitách. Z dosavadních zjištění vyplývá, že druh má své těžiště na ovčích pastvinách, a tudíž pastva ovcí je pro uchování jeho populací naprosto zásadní (*Jersáková et Kindlmann 2004*). Některé populace na Slovensku jsou obhospodařovány pastvou skotu, ta sice není pro *S. spiralis* optimální (poškozuje rostliny), ale je možné aplikovat kombinovanou pastvu ovcí a skotu (*Kubandová et al. 2002*).

3.2.5 Ekologické nároky

3.2.5.1 Klimatičtí činitelé

Konkrétní případy vlivu klimatických činitelů na fitness *S. spiralis* jsou uvedeny v podkapitolách 3.1.1 a 3.1.4.

Druh přečkává zimu s růžicí zelených listů nad zemí, listy dobře snáší mráz bez zjevného poškození (*Wells 1967*). Extrémní zima (Velká Británie) v roce 1963 (průměrná teplota v lednu a únoru byla pod 0 °C – jednalo se o nejchladnější zimu od roku 1740), neovlivnila *S. spiralis* nijak negativně, naopak 97 % rostlin pozorovaných na podzim vykvetlo. Rostliny před mrazy chránila vysoká sněhová pokrývka (*Wells 1967*).

Rostlina je více ovlivněna vlhkostí než teplotou, přestože je svou fenologií na letní období sucha velmi dobře přizpůsobena. V sušších oblastech je rozšíření omezeno na ty oblasti, kde převládají podzimní srážky (*Ziegenspeck 1936; Tyteca 2000*). Extrémně suchý rok (Velká Británie) v roce 1976, ovlivnil populaci velmi nepříznivě, vykvetlo pouze 1,3 % rostlin (*Wells 1981*).

Rostlina je považována za světlomilný druh, na Ellenbergově stupnici světla dosahuje hodnoty 8. Jenom zřídka se rostlina vyskytuje tam, kde intenzita světla klesne pod 40 % plného slunečního záření (*Hill et al. 2004*). V přírodní rezervaci „Berghofsweide“ (Nizozemí) byl proveden výzkum zaměřený na zjištění vlivu

umělého zastínění. Sledována byla produkce semen a fitness rostlin. Stínění se v době tvorby a zrání semen projevilo navýšením počtu semen v tobolce u silně zastíněných jedinců (99 % zástin) i mírně zastíněných jedinců (75 % zástin). Hmotnosti semen se mezi sebou příliš nelišily. Stínění dále ovlivňovalo tvar a postavení listů v růžici: stíněné listy byly prodloužené, tenčí a svíraly vzájemně ostřejší úhel (přibližně 60 ° od země). Přežilo pouze 8 % silně zastíněných rostlin (2 z celkového počtu 25 rostlin), jejich listové růžice byly malé a žádná nekvetla. Z mírně zastíněných rostlin přežilo 76 % rostlin, z toho 21 % vykvetlo, v porovnání s kontrolní (nestíněnou) skupinou, kde přežilo 52 % rostlin, z toho 30 % vykvetlo. *S. spiralis* netoleruje silné zastínění, ale může přežít mírný zástin (Willems *et al.* 2001). Nicméně vliv zastínění testovaný u populace v NPP Pastviště u Fínů (2000–2009) nebyl potvrzen, vliv zastínění byl zanedbatelný nebo „překrytý“ jinými faktory (Ipser 2010).

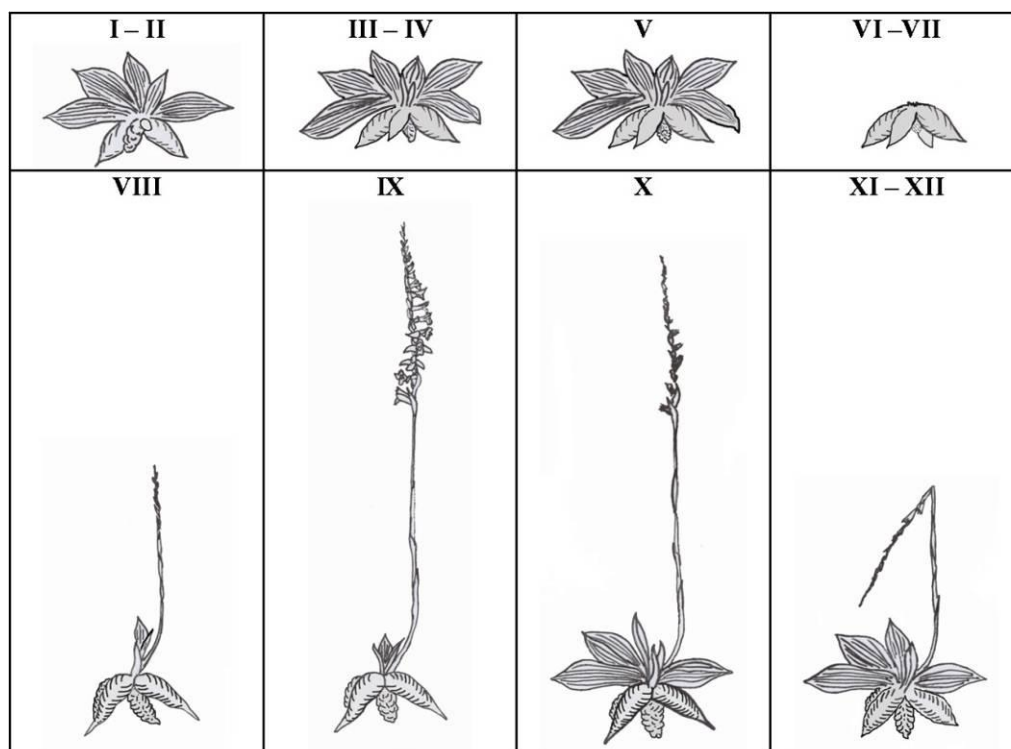
3.2.5.2 Biologičtí činitelé

S. spiralis je dobře přizpůsobený k růstu na pastvinách. Poškození pošlapem i pastvou, pasoucích se zvířat, je na listové růžicích minimální, protože je přitisklá k zemi. Poškození květenství, pošlapem i pastvou, je mnohem častější, v letech 1962–1965 bylo ve Velké Británii poškozeno 1–30 % květenství (Wells 1967). Výrazné poškození květenství bylo v roce 2010, pozorováno i v NPP Pastviště u Fínů, kdy se na lokalitu nedopatřením dostalo stádo ovcí (*vlastní pozorování*). Rovněž nebylo zaznamenáno, že by zde pastva ovcí nějakým výraznějším způsobem poškozovala listové růžice (Nesvadbová *et al.* 2003). Rostlina může být napadena rzi *Uredo oncidii* infikující listy a stonky rostlin (Ellis *et Ellis* 1997).

3.2.6 Fenologický cyklus

Fenologický cyklus *S. spiralis* odpovídá sezónním změnám klimatických podmínek v mediteránní oblasti (obr. 4). *S. spiralis* má přezimující růžici zelených listů, což je mezi střeoevropskými orchidejemi vzácný jev (Procházka *et Velíšek* 1983). Z našich druhů orchidejí takto přezimují *Anacamptis pyramidalis*, *Goodyera repens*, *Ophrys holosericea*, *Ophrys insectifera*, *Orchis tridentata*, *Orchis ustulata* (Jersáková *et Kindlmann* 2004), *Himantoglossum adriaticum*, *Ophrys apifera*, *Orchis morio* (Wells 1981; Jersáková *et Kindlmann* 2004), *Orchis militaris* (Wells

1981). Není známé, zda jsou tyto rostliny schopny provádět efektivní fotosyntézu během nízkých zimních teplot (Wells 1981).



Obr. 4: Fenologický (roční) cyklus *S. spiralis* (Brabec et al. 2004).

Dospělá rostlina *S. spiralis* má v lednu vytvořené, na základě doby vzniku, tři skupiny kořenových hlíz: 1–3 (většinou 2) světle hnědé, hladké dospělé hlízy (vytvořily se v předcházejícím roce), scvrklé zbytky starých hlíz (produkovaly loňské květenství) a zárodky nových hlíz oválného až hruškovitého tvaru (ze kterých vznikne hlíza a které vyprodukují květenství v následujícím roce). Kořenové hlízy jsou navzájem spojeny bází růžice (Wells 1967; Wells 1981; Brabec et al. 2004). Nad zemí se v lednu nachází zelená listová růžice složená ze 4–6(–8) listů, která žije do přelomu května a června (Wells 1981). Během tohoto období fotosyntetické asimilace listů se z lednových zárodků kořenových hlíz vytváří dospělé kořenové hlízy (Brabec et al. 2004; Jacquemyn et Hutchings 2010). Nové hlízy mohou být vytvářeny už od konce léta roku předcházejícího (Procházka et Velíšek 1983). Listová růžice dosahuje své maximální velikosti v květnu a poté postupně odumírá. Během června a července jsou listy odumřelé a rostlina je bez nadzemních orgánů (Wells 1981; Jacquemyn et Hutchings 2010). Zatímco u většiny evropských druhů orchidejí vyrůstá květenství vždy ze středu listové růžice. U *S. spiralis* je tomu jinak, květenství (lodyha) vyrůstá mimo listovou růžici. Je to způsobené tím, že listy

letošního květenství (vyrůstající ze starých hlíz) jsou již zcela odumřelé a růžice zelených listů vyrůstá z nových hlíz, z nichž vyrostе květonosná lodyha teprve v příštím roce, opět po odumření listů (Wells 1981; Procházka et Velíšek 1983). Květenství a růžice listů se nad zemí objevuje koncem léta (srpen–září), květenství může vyrůst o několik dní nebo dokonce týdnů dříve než růžice (Wells 1981; Willems et Lahtinen 1997). Tobolky dozrávají a semení v období října a listopadu, listové růžice jsou během tohoto období poměrně rozrostlé (Wells 1981; Procházka et Velíšek 1983).

Počátek pučení listů je u *S. spiralis* iniciován poklesem teploty. Zkracování fotoperiody pravděpodobně nestimuluje vývoj květenství ani kořenových hlíz (Stephan 1988). Nedostatek vody v půdě může pučení listů zbrzdit, nicméně ani ideální vlhkost nemůže iniciovat pučení, pokud nedochází k poklesu teploty (Mrkvička 1992). Například u druhu *Ophrys apifera* je podnět ke kvetení fotoperiodický a následující vývoj je závislý na zásobách živin a teplotě (Wells et Cox 1989).

Kořenové hlízy slouží jako zásobní orgán pro asimilované látky z listů, jsou každoročně nahrazovány a zajišťují růst rostliny v následující sezóně (Wells 1981; Rasmussen 1995). Přestože zůstávají staré a nové hlízy u *S. spiralis* v kontaktu, bývá většinou stará hlíza úplně vyčerpána a přispívá minimálně nebo vůbec k růstu v následujícím roce. Někdy je vyčerpána pouze část rezerv, potom mohou hlízy přetrvávat několik let (Wells 1981).

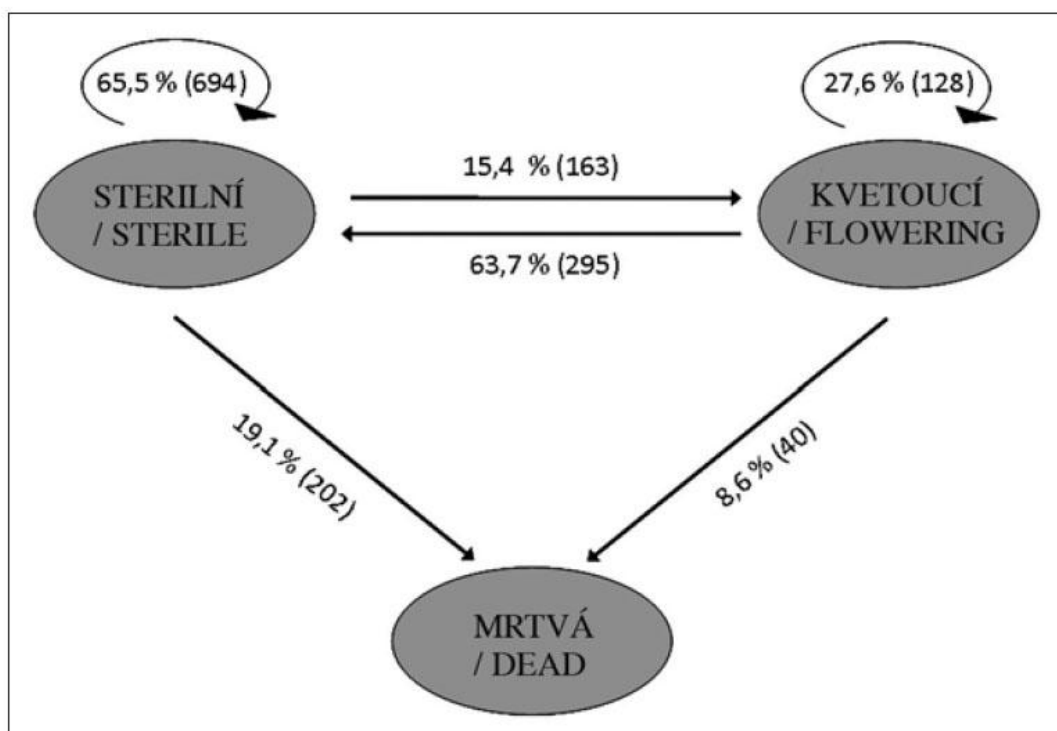
3.2.7 Rozmnožování

Dlouhodobé přežívání každé populace je závislé na rozmnožování, většina terestrických orchidejí se může rozmnožovat pohlavním (generativním) i nepohlavním (vegetativním) způsobem (Klimeš et al. 1997). O poměrném významu pohlavního a nepohlavního rozmnožování ve vztahu k demografii a životaschopnosti orchidejí, toho není příliš známo. Některé práce ukazují, že pohlavní rozmnožování převládá (Brzosko et al. 2002; Machon et al. 2003), přestože je velmi nepředvídatelné (limitace opylovači, symbiotické houby při klíčení), proto se pohlavním způsobem rozmnožují rostliny s dobrým fitness (Snow et Whigham 1989; Primack et Hall 1990). Samotný růst květenství a následná tvorba semen je energeticky náročná, čímž se snižuje fitness (Calvo 1993). Proto může být

vegetativní rozmnožování účinným způsobem jak přežít nepříznivé podmínky (je méně energeticky náročné) (*Jacquemyn et al.* 2005; 2006). Rostliny s nevhodnými genotypy budou potlačeny a přežijí jen rostliny s dobrým genotypem (*Klein et Steinger* 2002). Pohlavní rozmnožování je doprovázeno míšením genů a vzniká tak dostatek nových genotypů, které se přizpůsobují měnícím se podmínkám (*Wise et al.* 2002). Rozptyl semen větrem navíc dovolí druhu šířit se do větších vzdáleností, a tak uniknout nepříznivým stanovištím (*Loehle* 1987; *Gardner et Mangel* 1999).

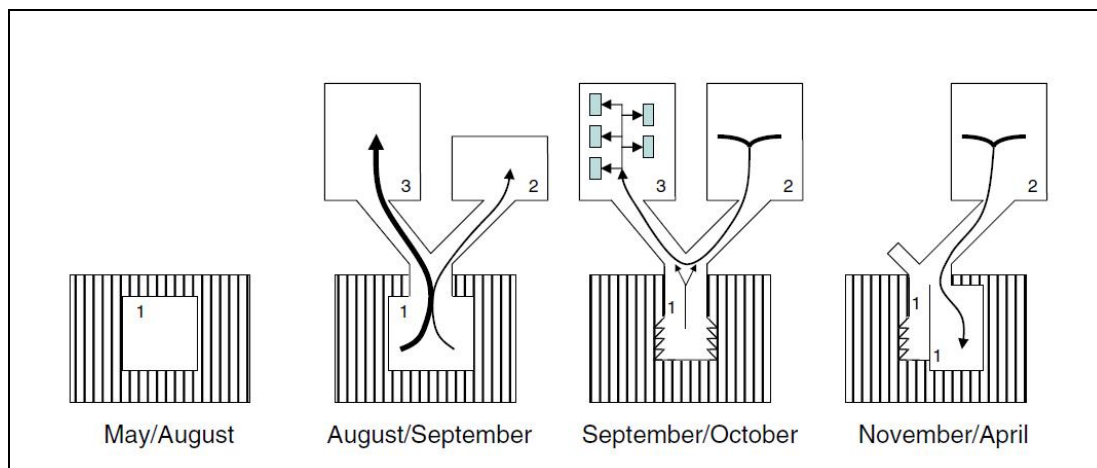
S. spiralis se může rozmnožovat pohlavně i nepohlavně, mezi oběma způsoby jsou však meziročně velké rozdíly (*Wells* 1967; *Jacquemyn et al.* 2007a). Faktory ovlivňující kvetení jsou u *S. spiralis* komplexní, těžce se rozlišují a vysvětlují. Obecně se dá říci, že pravděpodobnost kvetení závisí na vnitřních a vnějších faktorech (*Jacquemyn et Hutchings* 2010).

Pro většinu druhů orchidejí a stejně tak pro *S. spiralis*, je nutné dosažení určité minimální velikosti listové plochy, než začnou rostliny kvést (*Ziegenspeck* 1936; *Willems* 1982; *Wells et Cox* 1989; *Willems* 1989; *Ipser* 2010). *S. spiralis* kvetoucí v roce t s největší pravděpodobností nepokvete v roce $t+1$ (*Willems et Dorland* 2000; *Ipser* 2010). *Willems et Dorland* (2000) v letech 1982–1998 pozorovali, že více než 80 % kvetoucích rostlin v roce t nekvete v roce následujícím $t+1$. Sterilní (vegetativní) stav trval u 72 % rostlin 1 rok, u 13 % rostlin 2 roky a u 8 % rostlin 3 roky. U rostlin kvetoucích dva a více let po sobě byl sterilní stav delší, rostliny kvetly nejdříve po 2 letech (24 %), či 3 letech (38 %). *Brabec et al.* (2011) v letech 1998–2010 (NPP Pastviště u Fínů) pozorovali, že rok následující po kvetení bylo sterilních pouze 63,7 % rostlin, 8,6 % nebylo nalezeno (vesměs uhynulo) a více než 25 % opět kvetlo (obr. 5). Během 13 let sledování kvetlo třikrát po sobě deset rostlin, čtyřikrát čtyři rostliny, pětkrát dvě rostliny a šestkrát jedna rostlina. Opakované kvetení je mnohem častější oproti pozorování v Nizozemí.



Obr. 5: Pravděpodobnost přechodů (počet případů) mezi jednotlivými fenofázemi z roku t na rok $t+1$, za období 1998—2010 (Brabec et al. 2011)

Snížená pravděpodobnost kvetení rok po kvetení může být způsobena tím, že nově vytvořené růžice podporují generativní rozmnožování bez omezení (vývoj květenství, vývoj tobolek a tvorbu semen) viz obrázek 6. Čímž je tvorba nové hlízy během kvetení zpožděna v porovnání se sterilními rostlinami o 2 měsíce (září, říjen), v tomto období je stále ještě poměrně dlouhá doba slunečního svitu, jež umožňuje asimilovat a ukládat zásobní látky do podzemních kořenových hlíz (Willems et Lahtinen 1997). Wells (1981) uvádí, že zdroje pro růst květenství a listové růžice, pocházející z předchozí vegetační sezóny jsou sdílené. Většině kvetoucích rostlin (80 %), stačí jeden rok na to, aby měly opět dostatek zásobních látek pro kvetení, to může souviset s roční výměnou podzemních kořenových hlíz, které zabraňuje hromadění zásobních látek (sacharidů) v průběhu několika let (Willems et Lahtinen 1997).



Obr. 6: Rozdělování zásobních látek u *S. spiralis* (přejato z *Willems et Lahtinen* 1997). Směr šipek znázorňuje přesun asimilátů (zásobních látek), tloušťka rozhoduje o poměrném zastoupení přesunovaných asimilátů. Od konce května do poloviny srpna jsou rostliny bez nadzemních orgánů. Květenství a růžice listů se nad zemí objevují na přelomu srpna a září, květenství vyrůstá dříve než listová růžice. V době kdy zrají tobolky, je listová růžice již vyvinutá a přesouvá asimilované látky do květenství na podporu vývoje semen. Teprve po vysemenění začne rostlina přesouvat asimiláty do podzemních kořenových hlíz. 1 – podzemní kořenová hlíza; 2 – listová růžice; 3 – květonosná lodyha.

Zelené části květonosné lodyhy jsou schopné slabé fotosyntézy (*Primack et al.* 1994). Druh *Spiranthes cernua* je schopen asimilací probíhající v květenství vytvořit 8 % zásobních sacharidů. Kvetení v roce t neukázalo u tohoto druhu průkazné snížení listové plochy ani snížení pravděpodobnosti kvetení v následujícím roce $t+1$ (*Antlfinger et Wendel* 1997).

Energetická náročnost kvetení však nemůže vysvětlit vysokou synchronizaci nekvetení, která se vyskytuje v určitých letech. Další velmi významný faktor, který pravděpodobně ovlivňuje kvetení, jsou klimatické podmínky – viz podkapitola 3.1.1 (*Wells* 1981; *Willems* 1989; *Jacquemyn et al.* 2007a).

V důsledku těchto faktorů se počty kvetoucích rostlin rok od roku výrazně liší. *Wells* (1981) u populace sledované ve Velké Británii (1966–1980) uvádí, že se množství kvetoucích rostlin pohybovalo v rozmezí 1,3–73,6 % (průměr 32,9 %). U populace sledované v Nizozemí (1981–2004) se množství kvetoucích rostlin pohybovalo mezi 0–100 % (průměr 37,6 %), přičemž za 100 % je považován první

rok pozorování (*Jacquemyn et al.* 2007a). U populace sledované v NPP Pastviště u Fínů (1998–2010) se množství kvetoucích rostlin pohybovalo v rozmezí 8,2–88,9 % (průměr 32,16 %). Minimální počet kvetoucích rostlin byl 15 v roce 2004, maximální počet byl 140 v roce 2005 (*Brabec et al.* 2011). Průměrný podíl kvetoucích jedinců je u všech třech populací podobný, přestože u populace v Nizozemí byla větší variabilita (*Wells* 1981; *Jacquemyn et al.* 2007a; *Brabec et al.* 2011).

Zvyšující se věk *S. spiralis* nemá vliv na výkonnost, plodnost a úmrtnost rostlin, po dobu nejméně 10–15 let po jejich prvním zpozorování. Vzrůstající věk rostlin neměl vliv na pravděpodobnost kvetení, výšku květenství ani na počet květů na lodyze. To může být způsobeno dlouhověkostí druhu, projevy stárnutí se mohou projevit později (*Willems et Dorland* 2000). Každoroční obnovování kořenových hlíz tzn. „*perpetual somatic yought*“ může rovněž vysvětlovat nepřítomnost jakéhokoliv vlivu stárnutí (*Harper* 1977). Projevy stárnutí v podobě průkazného zkracování výšky květonosného stonku byly pozorovány například u druhu *Ophrys sphegodes*, ve věku 8–10 let přičemž se v průměru dožívá 4 let (*Hutchings* 1987).

S. spiralis je ve srovnání s mnoha dalšími druhy orchidejí dlouhověký (*Kull* 2002). Ve Velké Británii (Knocking Hoe National Nature Reserve) v letech 1963–1971 byla u jednotlivých rostlin pozorována délka života od 4,6 do 9,2 let (průměr 6,9 let) (*Wells* 1981). Průměrná délka života u jiných druhů orchidejí je kratší: *Coeloglossum viride* 1,5 roku, *Ophrys sphegodes* 1,9 roku, *Orchis militaris* 4,8 roku, *Orchis anthropophora* 5,8 roku a *Ophrys apifera* 6,6 let (*Kull* 2002). Životnost jednotlivých genet (kohort) (od objevení první růžice do zániku poslední růžice) je odhadována na 23 až 67 let (průměr 53 let). Neexistují známky o tom, že by nepříznivé roky pro růst *S. spiralis* zvyšovaly pravděpodobnost jeho uhynutí (*Wells* 1981).

Vegetativní rozmnožování je umožněno růstem bočního pupenu z podzemní části stonku, nová rostlina si vytváří vlastní hlízu a následně se oddělí od mateřské rostliny. Vegetativní rozmnožování je limitováno (*Wells* 1967). *Wells* (1967) předpokládal, že u sebe rostoucí rostliny jsou vegetativního původu, za 2 roky napočítal 42 vegetativně vzniklých jedinců, generativně vzniklých jedinců napočítal za stejné období 226. *Machon et al.* (2003) však prokázali, že rostliny rostoucí těsně u sebe nemusí být vegetativního původu, jak se domníval *Wells* (1967). Při zkoumání

61 rostlinných dvojic, které rostly blíže než 5 cm zjistili, že 31 dvojic mělo stejný genotyp a 30 dvojic mělo různý genotyp (Machon *et al.* 2003).

V Nizozemské populaci se vyskytovaly skupiny rostlin (pozice) s 1–6 růžicemi, ale většinou měly pouze 1 nebo 2 růžice (průměrně 1,4 růžice na pozici) (Jacquemyn *et Hutchings* 2010). Stejný průměrný počet růžic na pozici výskytu 1,4 je udáván i z populace v NPP Pastviště u Fínů (Brabec 2009 *in verb*). Wells (1981) uvádí, že pozice (v jeho pojetí geneta) může mít 1–5 růžic v jednom roce, jednu či více podzemních hlíz a jednu či více květonosných lodyh. Pro *S. spiralis* je typická tvorba shlukovitých struktur (Wells 1967; Machon *et al.* 2003). Machon *et al.* (2003) uvádí průměrnou hustotu rostlin v populaci 0,6 na m², ale lokálně dosahovala 100 rostlin na m².

3.2.8 Květní charakteristiky

Květy rozkvétají synchronně odspoda nahoru, současně kvetou 3–4 květy, obsahující nektar (Willems *et Lahtinen* 1997; Dykyjová 2003). Pozorovaných opylovačů je málo, jsou opylovány především čmeláky: *Bombus pascuorum*, *Bombus lapidarius* (Willems *et Lahtinen* 1997), *Apis mellifera* (Fronacon 2003). Kromě těchto 3 druhů bylo pozorováno navštěvování květů můrou *Autographa gamma*, ale nebylo zjištěno, že by přenášela brylky (Godfery 1933).

Kromě opylení je v literatuře popisována i možnost autogamie (samosprašnost) (Procházka *et Velíšek* 1983). Nicméně experiment, který provedl Willems *et Lahtinen* (1997) ukázal, že žádná z 15 testovaných rostlin pokrytá sítkou se neopylila a nevytvořila plod. Což ukazuje, že *S. spiralis* pravděpodobně není samosprašný a opylování hmyzem je nezbytné pro tvorbu semen, bez ohledu na to zda pyl pochází ze stejné nebo jiné rostliny (Willems *et Lahtinen* 1997). Umělé opylování květů provedené brylkami ze stejného květenství, přineslo produkci semen, proto můžeme tento druh považovat za geitonogamický. Tímto způsobem bylo oplodněno 50–100 % květů v květenství (v průměru 75 % květů). Přírozené opylování hmyzem oplodnilo 0–78 % květů v květenství (v průměru 35 % květů). To znamená, že je opylení limitováno opylovači (Willems *et Lahtinen* 1997), nepříznivé klimatické podmínky (nízká teplota a vysoké úhrny srážek) ovlivňují nepříznivě aktivitu opylovačů (Willems 1994). Počet květů pozitivně koreluje s počtem

semeníků, ale nemá vliv na podíl květů, ze kterých vznikly semeníky (*Willems et Lahtinen 1997*).

Množství opylovačů *S. spiralis* je závislé na hustotě kvetoucích stonků, na místech s větším hustotou květenství bylo pozorována více opylovačů oproti izolovaným květenstvím (*Rathcke 1983*). Shluky květenství přitáhnou více opylovačů, ale mohou si navzájem konkurovat a může být oplodněno málo květů (*Klinkhamer et De Jong 1990*). *Willems et Lahtinen (1997)* zjistili, že bylo oplodněno průkazně více květů ve shlucích oproti izolovaným květenstvím, izolovaná květenství mají menší šanci na úspěšné opylování hmyzem. Pravděpodobnost opylení byla také snížena, pokud se v okolí květenství vyskytovaly další kvetoucí rostliny, druhy si konkurují o opylovače (*Willems et Lahtinen 1997*). Tato konkurence je běžná i u dalších orchidejí (*Nilsson 1992*).

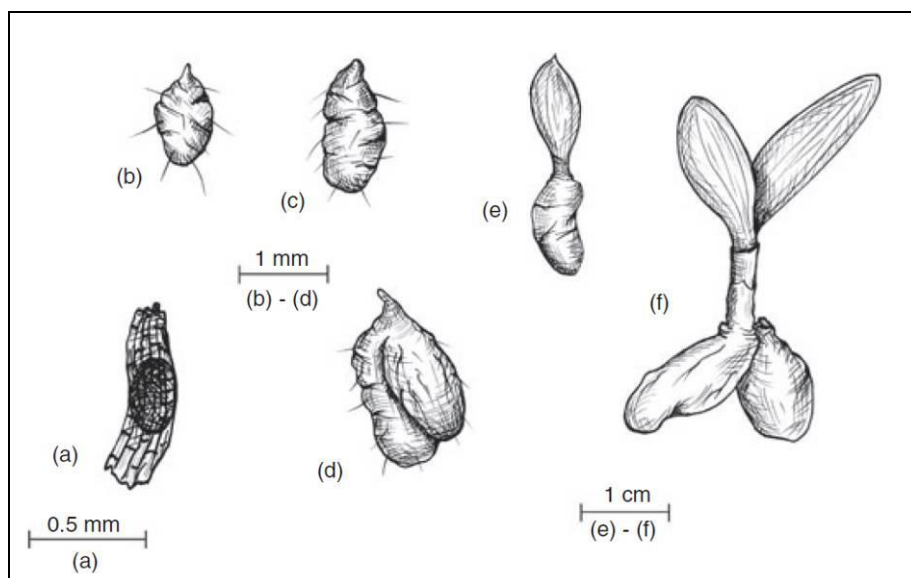
Pokud je generativní rozmnožování limitované zásobními látkami, může se nedostatek zásobních látek projevit dvěma způsoby, sníženým počtem tobolek nebo sníženým počtem semen v tobolkách, popřípadě obojím (*Calvo 1990; Nilsson 1992*). U *S. spiralis* byl nalezen průkazný pozitivní vztah mezi počtem tobolek a počtem semen na tobolku, což naznačuje, že produkce semen není omezena dostupností zásobních látek. To lze vysvětlovat fenologií a rozdělováním zásobních látek (uvedeno výše) (*Willems et Lahtinen 1997*). Počet semen na tobolku je velmi variabilní, od méně než 10 do 2000 semen (*Willems et Lahtinen 1997*). U populace v Nizozemí (Berghofsweide) byly průměrné počty semen 877 v roce 1996 (*Willems et al. 2001*) a 850 v roce 1994 (*Willems et Melser 1998*) na tobolku. Počet a hmotnost semen je největší u nejnižše umístěných tobolek v rámci květonosné lodyhy a postupně směrem vzhůru klesá (*Willems et al. 2001*).

Semena *S. spiralis* patří k nejmenším u evropských orchidejí, jejich délka se pohybuje od 0,32 do 0,6 mm a šířka jen od 0,1 do 0,15 mm (*Ziegenspeck 1936; Procházka et Velíšek, 1983*). Semena jsou šířena větrem, přesto většina semen dopadne do přímého sousedství mateřské rostliny, 95 % semen dopadlo do vzdálenosti 135 cm a 50 % semen do vzdálenosti 5 cm od mateřské rostliny. Tento výsledek také zpochybňuje automatické použití pojmu „geneta“ pro každou skupinu růžic (*Machon et al. 2003*). Dálkový přesun semen byl pozorován na mnoha ostrovech v jižní Británii. *S. spiralis* byl pozorován i na důlních výsypkách, či železničních náspech, kam se rozšířil z větší vzdálenosti (*Evans 2007*).

3.2.9 Klíčivost a životaschopnost semen

Klíčivost terestrických orchidejí je nejvyšší v blízkosti dospělých rostlin, protože je v jejich okolí hustě rozrostlé mycelium mykorhizní houby: *Corallorhiza trifida* (McKendrick et al. 2000), *Goodyera pubescens* (Diez 2007) a *Orchis purpurea* (Jacquemyn et al. 2007b).

Jednotlivé fáze klíčení (semeno, protokorm, juvenilní rostlina) jsou znázorněny na obrázku 7. V době klíčení je semeno (a následně vzniklý protokorm) silně kolonizováno mykorhizní houbou a tvoří mycorrhizomy, které se vyvíjí velmi pomalu pod zemí po dobu 8 let. Během tohoto období je mladá rostlinka bez listů a bez možnosti fotosyntézy, její výživa je závislá na mykorhizní houbě. Mycorrhizomy mizí v době, kdy se vytvoří první kořenová hlíza (po 8 letech od vyklíčení), poté mohou vyrůst první listy. Kořenové hlízy jsou silně kolonizovány mykorhizní houbou a rostlina je i nadále závislá na živinách z houby po několik let. První pravé listy jsou vytvářeny v 11. roce po vyklíčení. Na konci tohoto roku rostlina zakládá listovou růžici o 2–5 listech a jednu nebo více kořenových hlíz. Ke kvetení obvykle dochází ve 13. až 14. roce od vyklíčení (Ziegenspeck 1936). Wells (1981) uvádí dobu od vyklíčení do vytvoření první růžice mezi 10–14 lety.



Obr. 7: Fáze klíčení semen u *S. spiralis* (přejato z Ziegenspeck 1936). (a) – semeno; (b-d) – vývojové fáze protokormu; (e) – rostlina při prvním výskytu nad zemí; (f) – následný vývoj rostliny s dvěma hlízami.

Rostliny v asymbiotických kulturách produkují listy do 6 měsíců od výsevu a po převodu do půdního substrátu mohou rostliny vykvést do 5 let (*Wells et Kretz* 1986). Semena klíčí i ve tmě (*Van Waes* 1984) a za laboratorního osvětlení se šestnáctihodinovou fotoperiodou (*Wells et Kretz* 1987) nebo se čtrnáctihodinovou fotoperiodou (*Van Waes* 1984). S prodlužující se délkou fotoperiody se průkazně snižuje klíčivost semen (*Wells et Kretz* 1987). Po vystavení semen silnému světlu před umístěním do tmy byla klíčivost nižší oproti semenům, jenž byla rovnou umístěna do tmy (*Van Waes* 1984). Stratifikace semen po dobu 8 týdnů při 1–10 °C snížila klíčivost (*Lücke* 1981), zatímco sterilizace povrchu semen klíčivost průkazně zvýšila (*Lücke* 1984).

3.2.10 Mykorhiza

Distribuce a hojnost mykorhizních hub je pro terestrické orchideje velmi důležitá, jelikož jsou symbioticky vázány s mykorhizními houbami, které se v některých životních fázích (klíčení) starají o přísun živin (*Rasmussen* 1995). Protokorm je vývojový stupeň, nacházející se mezi klíčením a semenáčkem, během tohoto období je výživa mykoheterotrofní (*Leake* 1994; *Whigham et al.* 2008), rostlina získává z hub většinu nebo všechny živiny (sacharidy). Mnoho orchidejí získává část sacharidů ze symbiotické houby i v dospělosti (*Girlanda et al.* 2006, *Zimmer et al.* 2007).

Mykorhiza se symbiotickými houbami je u *S. spiralis* nezbytná pro klíčení semen, po vyklíčení je protokolorm (vyjma horní části) silně kolonizován mykorhizní houbou (*Rasmussen* 1995).

Dospělé rostliny si udržují mykorhizu (tolypofágní), ale kolonizace kořenových hlíz (nemají kořeny) se zdá být u *S. spiralis* periodická s mykotrofní sezónou, která probíhá během podzimu a zimy (*Fuchs et Ziegenspeck* 1925). Většina pelotonů (shluků hyf) se rozloží v době kvetení, nicméně vnější kortex (primární kůra) může obsahovat živé hyfy. Nové kořenové hlízy jsou kolonizovány v době, kdy dosáhnou své maximální velikosti (*Beau* 1913). *S. spiralis* tvoří podle *Harley et Harley* (1987) mykorhizu s houbou rodu *Rhizoctonia*. *Sazak et Ozdener* (2006) určili v Turecku (Severní Anatolie) mykorhizní houbu jako *Rhizoctonia solani*.

3.2.11 Dormance

Jako dormanci označujeme období, během kterého rostlina ve vegetačním období nevytvoří nad zemí žádné vegetativní ani generativní orgány a v nějaké následující sezóně vyroste (Shefferson 2009). U *S. spiralis* dormance trvá většinou 1 rok, výjimečně 2 roky (Wells 1967). Druh *S. spiralis* je schopen vykvést ihned po dormanci, což naznačuje, že metabolická aktivita a růst pokračuje i v době, kdy rostlina netvoří nadzemní orgány (Wells 1967; Rasmussen 1995).

Velké množství dormantních rostlin bylo pozorováno v letech 1962–1965 u populace ve Velké Británii. Ze 449 kvetoucích rostlin v roce 1963 bylo v následujícím roce 123 rostlin dormantních, z těchto dormantních rostlin v roce 1965 vykvetlo 22 rostlin a 51 rostlin bylo sterilních. Během dormance má nezastupitelné místo mykorhizní výživa, která může být natolik intenzivní, že může rostlině umožnit vykvést ihned po dormanci (Wells 1967). U populace v Nizozemí a v NPP Pastviště u Fínů byla dormance pozorována jen ve velmi malém množství případů (Jacquemyn *et al.* 2007a; Brabec *et al.* 2011). Od roku 1998 do roku 2010 bylo v NPP Pastviště u Fínů zaznamenáno 8 případů dormance. Roky, v nichž se vyskytly případy dormance, byly buď nadprůměrně suché (2003 a 2007), nebo šlo o rok 2004, který bezprostředně navazoval a nesl v sobě důsledky extrémně suchého roku 2003 (Brabec *et al.* 2011).

4. METODIKA

4.1 NPP Pastviště u Fínů

4.1.1 Charakteristika studované lokality

Národní přírodní památka (dále NPP) Pastviště u Fínů se nachází 4,5 km jihovýchodně od Sušice, 1 km severovýchodně od obce Albrechtice pod samotou „U Fínů“, v nadmořské výšce 586–662 m n. m. (Nesvadbová *et al.* 1987). Populaci vzácné orchideje *Spiranthes spiralis* zde našel v roce 1980 ornitolog L. Kučera. Botanický průzkum ukázal, že jde o mimořádně cennou lokalitu s bohatým výskytem ohrožených typů vegetace a vzácných druhů rostlin, které se zde udržely především díky tradičnímu obhospodařování (Nesvadbová *et al.* 1987; Brabec *et al.* 2004).

Vlastní rozloha území zaujímá 4,2 ha a ochranné pásmo zaujímá přibližně další 3 ha (viz obr. 35 v příloze). Jde o komplex několika typů travinných společenstev, kamenných snosů, mezí a remízků (viz obr. 36 v příloze). V minulosti obhospodařovali území tradičním způsobem (drobná polička, jedno až dvousečné louky, pastviny) obyvatelé usedlosti (Brabec *et al.* 2004).

V roce 1985 byla lokalita vyhlášena Okresním národním výborem v Klatovech jako chráněný přírodní výtvar. Od tohoto roku koordinuje obhospodařování státní ochrana přírody. Národní přírodní památkou je od roku 1992, podle zákona č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny (Brabec *et al.* 2004).

Podle historických materiálů (*Parcelen – Protokoll der Gemeinde Albrechtsried* 1895 in Nesvadbová *et al.* 1987) byla lokalita využívána převážně jako louka, méně často jako orná půda a pastvina. Zajímavé je, že právě parcela s výskytem *S. spiralis* je zde uváděna jako orná půda. Dle ústního sdělení starousedlíků byla jako orná půda využívána ještě po roce 1945 (Nesvadbová *et al.* 1987).

4.1.2 Populace *Spiranthes spiralis*

Populace *S. spiralis* se nachází v severní části území na ploše cca 1 ha, na svazích se sklonem 3–20°, orientovaných k jihovýchodu (Nesvadbová *et al.* 1987; Nesvadbová *et Pivoňková* 1996). Druh roste v mozaice krátkostébelných porostů ze svazů *Violion caninae* (as. *Polygalo-Nardetum* a as. *Thymo-Festucetum ovinae*),

Arrhenatherion (as. *Trifolio-Festucetum rubrae* subas. *nardetosum*) a v místech s vystupujícím skalním podložím ve společenstvech svazu *Hyperico perforati-Scleranthion perennis* (as. *Jasiono montanae-Festucetum ovinae*) (Nesvadbová et al. 1987; Brabec et al. 2004).

Rhizosféra, odebraná v blízkosti několika rostlin *S. spiralis*, měla pH 5,9. Půda je středně hnědá, v nejhořejším horizontu písčitohlinitá, od 2 cm hlouběji hlinitopísčítá (písek měl zrna o průměru 0,2–3 mm, ojediněle byl přítomen skelet až do 2 cm v průměru), suchá rozpadavá. Geologickým substrátem je rula (Nesvadbová et al. 1987).

4.1.3 Současná ochranná opatření

Část sušší pastviny s výskytem *S. spiralis* nese označení 1a (viz obr. 36 v příloze), celá tato plocha je oplocena. Platí pro ni specifický plán zásahů a péče, platný od roku 2005 do roku 2014. Podle tohoto plánu je zde aplikována tzv. řízená pastva. Pastvu je nutné provozovat od 1. 6. do 15. 8., tedy v období kdy *S. spiralis* nemá nadzemní vegetativní orgány. Dále je možné pastvu provozovat od 15. 10. do 30. 4. Z výše uvedeného je patrné, že pastvu je nutné vyloučit od 15. 4. do 1. 6. a od 15. 8. do 15. 10., z důvodu výskytu nadzemních orgánů již zmíněného *S. spiralis* a *Orchis morio*. Kosení luk není v současném plánu zásahů a péče zahrnuto (Sladký et Lišková 2004). V případě nárůstu většího množství biomasy je lokalita posečena, nebo převláčena (naposledy bylo převláčení provedeno na podzim roku 2009, seč pak v létě 2011).

4.2 Sběr a zpracování dat

4.2.1 Zaměřování růžic

Veškerý monitoring a výzkum u zvláště chráněného druhu švihlíku krutiklasu (*Spiranthes spiralis*) v NPP Pastviště u Fínů byl prováděn na základě výjimky z ustanovení § 49 odst. 1 zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny – 1683/BL/2009.

Od roku 1998 byly na lokalitě pravidelně vyhledávány a zaznamenávány všechny označené a nově nalézané exempláře *S. spiralis*, respektive skupiny rostlin,

nacházejících se v těsné blízkosti (považované za genety). Místa výskytu skupin rostlin byla dále označována vždy jako pozice výskytu *S. spiralis*. K označení jednotlivých rostlin (popř. pozic výskytu) bylo využito dvou způsobů: 1) přímé označení očíslovaným hřebíkem v přesně definované vzdálenosti a směru od jedince; 2) zaměření jednotlivých rostlin (popř. pozic výskytu) k pevně fixovaným liniím či plochám (s přesností na 0,5 cm). Druhý způsob byl použit v místech nejhustšího výskytu. Vyhledávání pozic výskytu je prováděno dvakrát ročně a to v květnu, kdy končí vegetační sezóna zelených nadzemních růžic, a na přelomu srpna a září tj. v době květu a nárůstu nových, následně přezimujících, růžic.

4.2.2 Pravidelný monitoring – naměřená biometrická data

Na každé pozice výskytu *S. spiralis* byly zaznamenány a zdokumentovány následující údaje:

duben/květen

- prezence/absence nadzemních částí rostliny na pozici výskytu
- počet listových růžic na pozici výskytu
- délka a šířka všech listů každé listové růžice
- asimilační plocha každé listové růžice (fotodokumentace s měřítkem)

srpen/září

- prezence/absence květonosných lodyh a počet kvetoucích jedinců
- výška květonosné lodyhy
- počet květů na lodyze
- počet nově vyrůstajících růžic

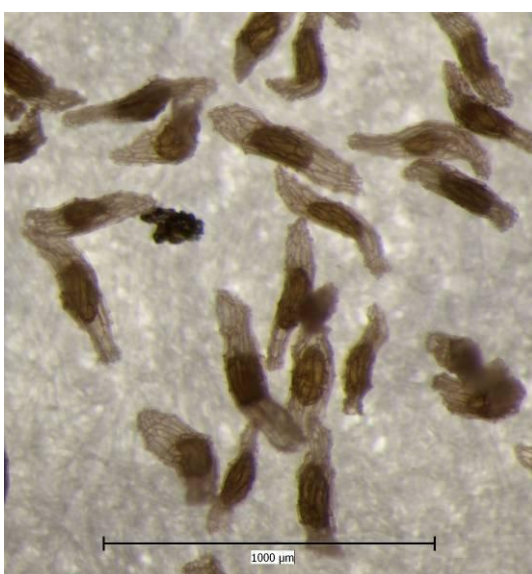
4.2.3 Individuální doplňující sběr dat

4.2.3.1 Počet tobolek

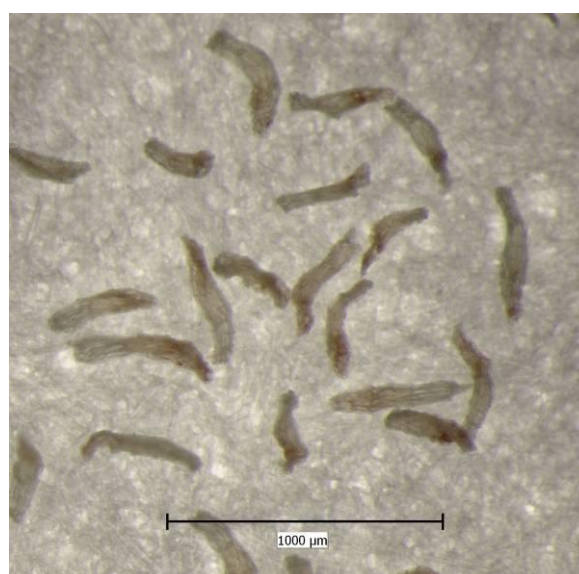
V letech 2009–2011 bylo na podzim (září, říjen) zaznamenáván u všech kvetoucích rostlin počet vytvořených plodů - tobolek. Za tobolky byly považovány plné (vizuálně) a pevné (pohmatem) tobolky. Kromě počtu byla zaznamenána i pozice tobolek v rámci květenství.

4.2.3.2 Počet a kvalita semen v tobolkách

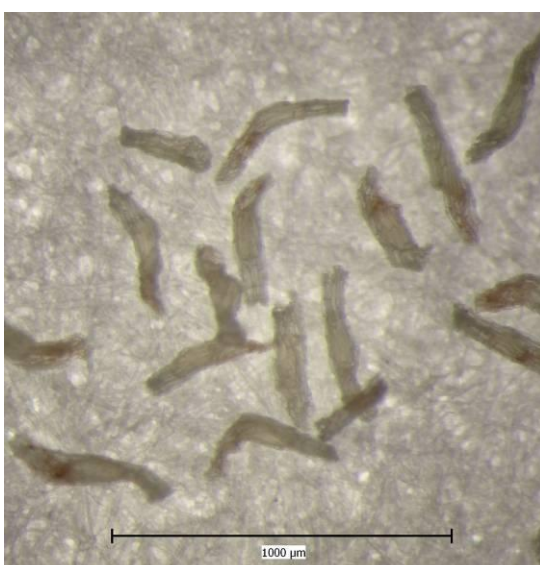
Tobolky byly odebrány během podzimních měsíců v letech 2009–2011. Rostliny za účelem tohoto odběru byly vybírány náhodně. Každoročně bylo odebráno 30 tobolek: 10 dolních (dolní třetina květenství), 10 středních (střední třetina květenství) a 10 horních (horní třetina květenství). Zralé tobolky byly odstřiženy do plastových zkumavek a vysušeny při pokojové teplotě. Počet a kvalita semen byla hodnocena pod stereoskopickým mikroskopem. Byly rozlišovány tři kategorie semen: vyvinutá (semena s vyvinutým embryem) – obr. 8, abortovaná (nedokonale vyvinuté embrya) – obr. 9 a prázdná (bez embrya) – obr. 10.



Obr. 8: Semena s vyvinutým embryem



Obr. 9: Abortovaná semena



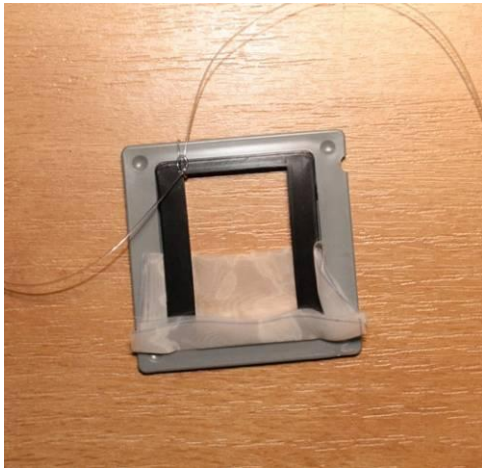
Obr. 10: Prázdňá semena

4.2.3.3 Klíčivost semen

Na tento experiment byla použita semena z tobolek, která byla na podzim roku 2009 odebrána za účelem zjištění množství a kvality semen v tobolkách (viz 4.2.3.2). Tento odběr byl doplněn o dalších deset tobolek pocházejících z lokality, aby byl dostatek semen pro experiment. Používaly se pouze tobolky s vysokou kvalitou semen, směs semen na testování klíčivosti měla 89 % vyvinutých semen. Semena byla vložena do síťoviny uhelon (velikost ok 42 μm Silk & Progress Ltd, Brněnec) a upevněna v plastovém diarámečku dle metodiky *Rasmussen et Whigham* (1993) (obr. 11). V průměru bylo do každé síťky vloženo 421 ± 38 semen (odvozeno spočítáním všech semen v 10 diarámečcích).

Diarámečky byly v listopadu 2009 umístěny na šest míst na lokalitě (obr. 12):

- Pozice 1 a 2 – velmi hojný a stabilní výskyt *S. spiralis* (v letech 2001 až 2009 zde na ploše cca 2 arů bylo každoročně zaznamenáno cca 40 až 55 % ze všech monitorovaných živých rostlin).
- Pozice 3 – poměrně hojný výskyt *S. spiralis* (v roce 2009 zde rostlo cca 15 % ze všech živých rostlin na ploše cca 2 ary), s velkým nárůstem nově zaznamenaných živých jedinců (v letech 2008 až 2009 zde bylo objeveno přes 30 živých rostlin). Tento trend v daném místě pokračoval, v letech 2010 až 2011 zde bylo nalezeno dalších 45 nových živých rostlin, a tak v roce 2011 toto místo (cca 3 ary) hostilo již 23 % populace živých rostlin na lokalitě.
- Pozice 4 – vzácný výskyt *S. spiralis* (v roce 2009 zde rostlo na ploše cca 3 ary cca 4 % rostlin), s hojným a stabilním zastoupením v minulosti (v letech 1999 až 2005 zde rostlo více než 15 % živých rostlin z celé populace, dříve - v letech 1990 až 2000 - zde leželo centrum kvetoucí části populace, kvetlo zde každoročně více než 70 % nalezených kvetoucích rostlin). Trend úbytku pokračoval v tomto místě i v letech 2010 až 2011. V roce 2011 zde rostlo na ploše cca 3 ary pouze 10 živých rostlin, tj. cca 2,5 % populace.
- Pozice 5 a 6 – relativně hojný výskyt *S. spiralis* (v roce 2009 zde rostlo na ploše cca 4 ary přibližně 15 % živých rostlin), s prudkým úbytkem v posledních letech (v letech 2000 až 2006 zde rostlo cca 25 až 30 % živých rostlin populace, v letech 2008 a 2009 zde uhynulo více než 25 rostlin). Trend úbytku pokračoval na tomto místě i v letech 2010 až 2011. V roce 2011 zde rostlo na ploše cca 4 ary 35 živých rostlin, tj. cca 9 % populace.



Obr. 11: Diarámeček se sítkou



Obr. 12: Pozice s diarámečky (www.mapy.cz)

Na každou pozici výskytu bylo pomocí závlačky a vlasce umístěno 12 diarámečků, které byly do půdy „zasazený“ horizontálně (sítka se semínky se nacházela v hloubce okolo 3 cm), ve vzdálenosti okolo 10 cm od vybrané rostliny *S. spiralis*.

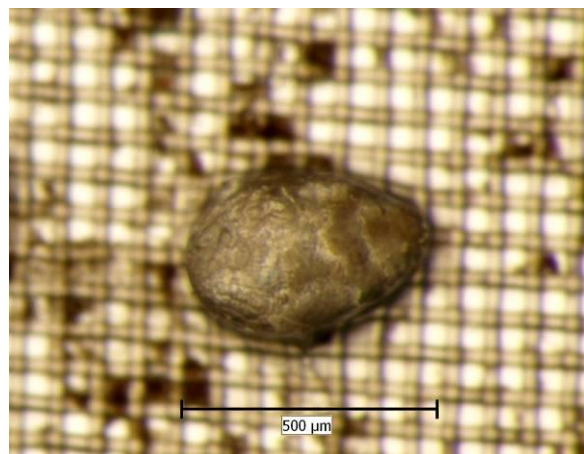
Diarámečky byly na jednotlivých pozicích odebírány každých šest měsíců:

- květen 2010 – odebrán jeden rámeček z každé pozice
- listopad 2010 – odebrány dva rámečky z každé pozice
- květen 2011 – odebrány dva rámečky z každé pozice
- listopad 2011 – odebrány dva rámečky z každé pozice

Pod stereoskopickým mikroskopem byl hodnocen stav všech semen, byly rozlišovány čtyři kategorie (obr. 13): klíčící semena, neklíčící semena (tj. semena beze změny), mrtvá semena a protokormy (obr. 14).



Obr. 13: Stav semen (mrtvá, klíčící, neklíčící)



Obr. 14: Protokorm

4.2.3.4 Růst a vývoj podzemních kořenových hlíz

Za účelem doplnění nejasností ve fenologii byl zkoumán roční cyklus podzemních orgánů. Rostliny byly vyrývány náhodně (v některých případech byly rostliny vyrývány opakovaně v následující etapě) v pěti etapách: 1. 5. 2010, 28. 8. 2010, 1. 5. 2011, 29. 7. 2011 a 30. 12. 2011. Vyrýté rostliny byly vyfotografovány (s měřítkem), zakresleny, popsány a zasazeny zpět do půdy.

4.2.4 Klimatická data

Klimatická data (měsíční úhrny srážek, průměrné měsíční teploty a počty dní se sněhovou pokrývkou v letech 2000 až 2010) byla zakoupena od Českého hydrometeorologického ústavu. Data pocházela z meteorologické stanice v Kašperských Horách (nadmořská výška 780 m n. m.), která je od NPP Pastviště u Finů vzdálena vzdušnou čarou 7,5 km.

4.2.5 Velikost listové plochy

Velikost listové plochy byla spočítána z jarních rozměrů jednotlivých listů (viz 4.2.2 Pravidelný monitoring – naměřená biometrická data). Odhad listové plochy byl vypočítán vynásobením maximální délky a šířky každého listu. Výsledná hodnota byla vynásobena konstantou 2/3 (konstanta 2/3 byla zjištěna z průměru deseti náhodně vybraných listů), poté byly plochy listů dané růžice sečteny.

Na základě literatury je známo, že velikost listové plochy v roce t je z velké části vysvětlována variabilitou listové plochy v roce $t-1$ (Janečková *et al.* 2006). Provedená analýzy tuto skutečnost potvrzovaly, listová plocha v roce $t-1$ vysvětlovala 45 % variability listové plochy v roce t . Za účelem odfiltrování tohoto faktoru byl u srovnávání klimatických dat používán rozdíl ve velikosti listové plochy v roce t a $t-1$.

4.3 Vyhodnocení dat

4.3.1 Grafické vyhodnocení

Grafické vyhodnocení bylo provedeno v programu STATISTICA (data analysis software system), StatSoft, Inc. (2007) nebo Microsoft Office Excel 2003:

- 5.1.1 Populační dynamika v NPP Pastviště u Fínů (obr. 9)
 - K zobrazení populační dynamiky *S. spiralis* v NPP Pastviště u Fínů byla použita kompletní data z dlouhodobého monitoringu. Kvetoucí rostliny byly zaznamenávány od roku 1986 a sterilní rostliny od roku 1998. Počty sterilních i kvetoucích rostlin byly znázorněny do roku 2011, údaje se týkají 560 pozic výskytu s více než 660 rostlinami. Úhrny srážek byly zobrazeny pouze v letech 2000–2010.
- 5.2.3 Klíčivost semen (obr. 10)
 - Pro znázornění stavu semen (mrtvá, živá, klíčící, protokorm) v závislosti na délce expozice v půdě byla použita data z let 2010–2011. Průměr byl spočítán z jednotlivých diarámečků.
- 5.2.3 Klíčivost semen (obr. 11)
 - Pro znázornění stavu semen (mrtvá, živé, klíčící, protokorm) po 12 měsících od vysetí v závislosti na pozici byla použita data z let 2010–2011. Průměr byl spočítán z jednotlivých diarámečků.
- 5.2.4 Délka života kohort (obr. 12)

- Odhad průměrné délky života jednotlivých rostlin (tj. počet let, kdy byla zaznamenána nadzemní část rostliny) byl vypočten pro jednotlivé kohorty rostlin z let 1998 až 2010 (tj. pro rostliny poprvé zaznamenané v těchto jednotlivých letech). Do odhadu byly zahrnuty pouze rostliny (celkem 438), u nichž existoval reálný předpoklad, že pocházejí z jedné genety, tj. byly hodnoceny pouze pozice výskytu s jednou listovou růžicí a pozice výskytu, na nichž došlo ke zřejmému vegetativnímu rozdělení rostliny během monitoringu, a zároveň vegetativně vzniklá růžice během dalšího monitoringu nezanikla. V případě, že jedna růžice zanikla, není jasné, jak počítat věk zbývající rostliny. Stejná kritéria výběru sledovaných rostlin byla použita při odhadu průměrné doby přežívání na lokalitě. Průměr byl stanoven z 252 rostlin sledovaných déle než pět let.
- 5.2.5 Počet růžic na pozici výskytu (obr. 13)
 - Pro zjištění četnosti různého počtu růžic na pozici výskytu (vyjádřenému v procentech) byla použita kompletní data o všech pozicích výskytu v letech 1998–2011

4.3.2 Statistické vyhodnocení

Statistické vyhodnocení bylo provedeno v programu STATISTICA verze (StatSoft, Inc., 2007). Seznam provedených testů pro jednotlivé výsledky:

- 5.1.2 Vliv klimatických faktorů na rozdíl velikostí listové plochy v roce t a $t-1$
 - *Data*: pozice výskytu s jednou růžicí (2000–2010).
 - *Test*: jednoduchá lineární regrese.
 - *Nezávisle proměnná*: klimatické faktory (průměrná teplota, úhrny srážek) ve všech měsících od června $t-1$ do května roku t a celkový počet dnů se sněhovou pokrývkou během zimy (přelom roku $t-1$ a t).
 - *Závisle proměnná*: Rozdíl ve velikosti listové plochy v roce t a $t-1$ (data neměla normální rozdělení – logaritmická transformace).
- 5.1.3 Vliv klimatických faktorů na pravděpodobnost kvetení

- *Data*: pozice výskytu s jednou růžicí a další pozice, kde bylo možné jednoznačně stanovit přechod mezi jednotlivými životními fázemi *S. spiralis* (2000–2010).
 - *Test*: jednoduchá lineární regrese.
 - *Nezávisle proměnná*: klimatické faktory (průměrná teplota, úhrny srážek) ve všech měsících od ledna $t-1$ do srpna roku t a celkový počet dnů se sněhovou pokrývkou během zimy (přelom roku $t-1$ a t).
 - *Závisle proměnná*: pravděpodobnost přechodu rostlin z libovolného stavu (sterilní, kvetoucí) v roce $t-1$ do kvetoucího stavu v roce t (data neměla normální rozdělení – ArcSinová transformace).
- 5.1.4 Vliv klimatických faktorů na mortalitu
 - *Data*: pozice výskytu s jednou růžicí a další pozice, kde bylo možné jednoznačně stanovit životní fázi *S. spiralis* (2000–2010).
 - *Test*: jednoduchá lineární regrese.
 - *Nezávisle proměnná*: klimatické faktory (průměrná teplota, úhrny srážek) ve všech měsících od ledna $t-1$ do srpna roku t a celkový počet dnů se sněhovou pokrývkou během zimy (přelom roku $t-1$ a t).
 - *Závisle proměnná*: pravděpodobnost přechodu rostlin z libovolného stavu (sterilní, kvetoucí) v roce $t-1$ do stavu uhynutí v roce t (data neměla normální rozdělení – ArcSinová transformace).
- 5.2.1 Počet semen v tobolkách
 - *Data*: tobolky z let 2009–2011.
 - *Test*: Jednocestná analýza variance s mnohonásobným porovnáváním (Unequal N HSD)
 - *Závisle proměnná*: počet semen v tobolce; počet vyvinutých semen v tobolce.
 - *Kategoriální prediktor*: pozice tobolky (dolní, střední, horní třetina květenství); rok sledování.
- 5.2.2 Počet tobolek
 - *Data*: květy a tobolky z let 2009–2011.
 - *Test*: jednoduchá lineární regrese.
 - *Závisle proměnná*: počet tobolek; podíl tobolek vzniklých z celkového počtu květů.
 - *Nezávisle proměnná*: celkový počet květů.

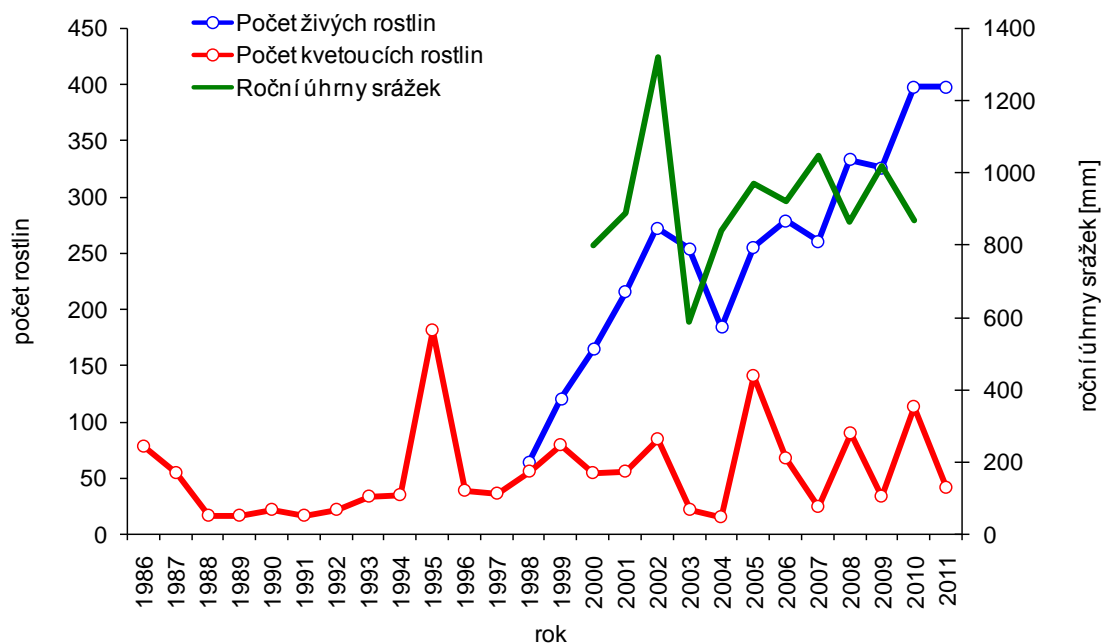
- *Test*: Jednocestná analýza variance s mnohonásobným porovnáváním (Unequal N HSD).
 - *Závisle proměnná*: počet květů; počet tobolek.
 - *Kategoriální prediktor*: rok sledování.
- 5.2.3 Klíčivost semen
 - *Data*: diarámečky se semeny z roku 2010 (odběr po 12 měsících od výsevu, resp. „zasazení“ diarámečku).
 - *Test*: Faktoriální analýza variance s mnohonásobným porovnáváním (Unequal N HSD).
 - *Závisle proměnná*: procentuální zastoupení semen (mrtvá, neklíčící, klíčící, prázdná).
 - *Kategoriální prediktor*: pozice diarámeček na lokalitě (viz 4.2.3.3 Klíčivost semen) a stav semen (mrtvá, neklíčící, klíčící, prázdná).

5. VÝSLEDKY

5.1 Vliv klimatických podmínek na populační dynamiku *Spiranthes spiralis*

5.1.1 Populační dynamika v NPP Pastviště u Fínů

Populace *S. spiralis* je v NPP Pastviště u Fínů dlouhodobě sledována, kvetoucí jedinci jsou zaznamenáváni od roku 1986 a postupně nalézané sterilní rostliny od roku 1998. Počty rostlin vykazují meziročně značné výkyvy obr. 15. Nejvyšší počet rostlin (398) byl pozorován v letech 2010 a 2011, naopak nejvýraznější propad (184) byl v roce 2004 (nízké počty zaznamenaných sterilních rostlin na začátku sledování byly způsobeny postupným nalézáním rostlin). Počet kvetoucích rostlin vykazoval ve třech letech výrazně nadprůměrné hodnoty: 181 ks (1995), 140 ks (2005) a 113 ks (2010) kvetoucích rostlin. Naopak výrazně podprůměrný počet kvetoucích rostlin (méně než 25) byl pozorován v letech 1988, 1992, 2003 a 2004. Pokles v počtu kvetoucích rostlin (v letech 2000–2011) vždy koreloval s poklesem všech nalezených sterilních rostlin.



Obr. 15: Fluktuace počtu jedinců *S. spiralis* a ročních úhrnů srážek v letech 1986 až 2011. Sterilní rostliny jsou zaznamenávány od roku 1998.

5.1.2 Vliv klimatických faktorů na velikost listové plochy

Vliv klimatických faktorů (průměrná teplota, úhrny srážek) ve všech měsících od června $t-1$ do května roku t a celkový počet dnů se sněhovou pokrývkou byl porovnáván s rozdílem ve velikosti listové plochy mezi po sobě jdoucími roky t a $(t-1)$. Statisticky průkazné výsledky (jednoduchá lineární regrese) jsou znázorněny v tabulce 1. Průměrná teplota v měsících červen, červenec, září, listopad a prosinec roku $t-1$, a rovněž březen a květen roku t průkazně negativně korelovala s velikostí listové plochy. Pozitivní korelace nebyla pozorována. Úhrny srážek měly negativní korelace v měsících srpen a říjen roku $t-1$ a leden t , naopak pozitivní korelace byly zjištěny v měsících listopad a prosinec roku $t-1$, a následující únor, březen a duben roku t . Počet dnů se sněhovou pokrývkou neměl na velikost listové plochy průkazný vliv.

Tabulka 1: Vliv klimatických faktorů na rozdíl ve velikosti listové plochy mezi roky t a $t-1$ v letech 2000 až 2010. Svislá šipka směřující nahoru \uparrow značí pozitivní korelaci (s rostoucí teplotou, resp. srážkami vzrůstá meziroční rozdíl listové plochy), šipka směřující dolů \downarrow značí negativní korelaci. Číslo vyjadřuje variabilitu (%), která daný faktor vysvětluje. Průkaznost je znázorněna hvězdičkami: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Klimatický faktor	Testované období	Vysvětlená variabilita (%)
průměrná teplota (°C)	červen t-1	\downarrow 4,81***
průměrná teplota (°C)	červenec t-1	\downarrow 0,99**
průměrná teplota (°C)	září t-1	\downarrow 0,53*
průměrná teplota (°C)	listopad t-1	\downarrow 8,16***
průměrná teplota (°C)	prosinec t-1	\downarrow 8,23***
průměrná teplota (°C)	březen t	\downarrow 8,63***
průměrná teplota (°C)	květen t	\downarrow 2,13***
úhrny srážek (mm)	srpen t-1	\downarrow 7,02***
úhrny srážek (mm)	říjen t-1	\downarrow 5,09***
úhrny srážek (mm)	listopad t-1	\uparrow 3,61***
úhrny srážek (mm)	prosinec t-1	\uparrow 0,79**
úhrny srážek (mm)	leden t	\downarrow 4,31***
úhrny srážek (mm)	únor t	\uparrow 16,12***
úhrny srážek (mm)	březen t	\uparrow 2,26***
úhrny srážek (mm)	duben t	\uparrow 3,96***

5.1.3 Vliv klimatických faktorů na pravděpodobnost kvetení

Vliv klimatických faktorů (průměrná teplota, úhrny srážek) všech měsíců od ledna roku $t-1$ do srpna roku t a celkový počet dnů se sněhovou pokrývkou byl porovnáván s pravděpodobností kvetení v pozdním létě roku t . Statisticky průkazné výsledky (jednoduchá lineární regrese) jsou znázorněny v tabulce 2. Průkazné korelace byly nalezeny pouze u průměrné teploty. Pravděpodobnost kvetení negativně korelovala s průměrnou teplotou v květnu a červnu $t-1$ a srpnu t . Ostatní testované faktory, včetně počtu dnů se sněhovou pokrývkou, neměly statisticky průkazný vliv na pravděpodobnost kvetení.

Tabulka 2: Vliv klimatických faktorů na pravděpodobnost kvetení v letech 2000 až 2010. Svislá šipka směřující nahoru \uparrow značí pozitivní korelaci, šipka směřující dolů \downarrow značí negativní korelaci. Číslo vyjadřuje variabilitu (%), která daný faktor vysvětluje. Průkaznost je znázorněna hvězdičkami: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Klimatický faktor	Testované období	Vysvětlená variabilita (%)
průměrná teplota (°C)	květen $t-1$	\downarrow 48,93*
průměrná teplota (°C)	červen $t-1$	\downarrow 43,11*
průměrná teplota (°C)	srpen t	\downarrow 51,46*

5.1.4 Vliv klimatických faktorů na mortalitu

Vliv klimatických faktorů (průměrná teplota, úhrny srážek) všech měsíců od ledna $t-1$ do srpna roku t a celkový počet dnů se sněhovou pokrývkou byl porovnáván s pravděpodobností úhynu v roce t . Statisticky průkazné výsledky (jednoduchá lineární regrese) jsou znázorněny v tabulce 3. Průkazné negativní korelace byly nalezeny u průměrné teploty v říjnu $t-1$ a úhrnů srážek v březnu $t-1$, tj. pravděpodobnost úhynu v roce t se zvyšuje, pokud byly nízké teploty v říjnu $t-1$ a nízké úhrny srážek v březnu $t-1$. Ostatní testované faktory, včetně počtu dnů se sněhovou pokrývkou, neměly statisticky průkazný vliv na pravděpodobnost úhynu.

Tabulka 3: Vliv klimatických faktorů na pravděpodobnost úhynu v letech 2000 až 2010. Svislá šipka směřující nahoru ↑ značí pozitivní korelaci, šipka směřující dolů ↓ značí negativní korelaci. Číslo vyjadřuje variabilitu (%), která daný faktor vysvětluje. Průkaznost je znázorněna hvězdičkami: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Klimatický faktor	Testované období	Vysvětlená variabilita (%)
průměrná teplota (°C)	říjen t-1	↓ 45,55*
úhrny srážek (mm)	březen t-1	↓ 43,30*

5.2 Doplnění údajů o biologii *Spiranthes spiralis* v NPP Pastviště u Fínů

5.2.1 Počet semen v tobolkách

Počet semen v jednotlivých tobolkách byl variabilní jak v rámci květenství (dolní, střední a horní třetina květenství – viz tabulka 4), tak mezi jednotlivými roky (2009, 2010, 2011 – viz tabulka 5).

Tabulka 4: Průměrný počet semen a jejich kvalita v závislosti na umístění tobolky (dolní, střední a horní třetina květenství) v letech 2009–2011 (Post hoc test rozdílů v průměrném počtu semen – stejná písmena značí statisticky neprůkazné rozdíly mezi pozicemi na hladině významnosti $p < 0,05$. SD – směrodatná odchylka.).

Pozice	Počet vzorků (N)	Průměrný počet semen \pm SD	Maximum semen	Minimum semen	Kvalita semen (%)		
					Vyvinutá \pm SD	Abortovaná \pm SD	Prázdná \pm SD
dolní	30	1814,3 \pm 1063,9 ^a	4931	414	60,7 \pm 34,1	10,9 \pm 16,4	28,4 \pm 27
střední	30	1615,5 \pm 701,9 ^a	3108	601	67,7 \pm 30,7	12,8 \pm 22,8	19,4 \pm 17,2
horní	19	938,4 \pm 450 ^b	1982	339	65 \pm 34,7	14,6 \pm 27	20,4 \pm 22,2
celkem	79	1528 \pm 885	4931	339	64,4 \pm 33,2	12,5 \pm 21,9	23,1 \pm 22,9

Průměrný počet semen v tobolce (vypočtený ze všech analyzovaných tobolek z let 2009–2011) byl 1528 \pm 885 (minimum 339, maximum 4931 semen).

Počty semen horních tobolek se průkazně lišily od počtů semen ve středních a dolních tobolkách (ANOVA: $F_{(2, 76)} = 6,7$, $p < 0,002$; Unequal N HSD test). Nejvíce semen se nacházelo v dolních (průměr 1814,3), poté středních (1615,5) a nejméně v horních (938,4) tobolkách.

Pozice tobolky (dolní, střední, horní) však neměla průkazný vliv na podíl (%) semen s vyvinutým embryem (dále uváděna jako vyvinutá semena).

Tabulka 5: Průměrný počet semen v tobolce a jejich kvalita v jednotlivých letech 2009–2011 (Post hoc test rozdílů v průměrném počtu semen a kvalitě vyvinutých semen – stejná písmena značí statisticky neprůkazné rozdíly mezi roky na hladině významnosti $p < 0,05$. SD – směrodatná odchylka.).

Rok	Počet vzorků (N)	Průměrný počet semen \pm SD	Maximum semen	Minimum semen	Kvalita semen (%)		
					Vyvinutá \pm SD	Abortovaná \pm SD	Prázdná \pm SD
2009	27	1920,9 \pm 1160,5 ^a	4931	371	74,1 \pm 28,7 ^a	1,1 \pm 2	24,8 \pm 28,8
2010	25	1386,1 \pm 585,9 ^{ab}	2731	339	37,8 \pm 33 ^b	31,7 \pm 28	30,5 \pm 20,9
2011	27	1266,8 \pm 621,3 ^b	3249	520	79,5 \pm 20,2 ^a	6,1 \pm 12,5	14,4 \pm 13

Průměrný počet semen v tobolce se v jednotlivých letech lišil (ANOVA: $F_{(2, 76)} = 4,47$, $p < 0,015$; Unequal N HSD test; tabulka 5), průkazný rozdíl byl mezi roky 2009 a 2011.

Počet vyvinutých semen se meziročně lišil (ANOVA: $F_{(2, 76)} = 16,61$, $p < 0,000001$; Unequal N HSD test). Počet vyvinutých semen v roce 2010 se průkazně odlišoval od počtu vyvinutých semen v letech 2009 a 2011.

5.2.2 Počet tobolek

V letech 2009–2011 měla květenství v průměru 13 květů, ze kterých vzniklo 44 % tobolek (průměr 5,6 tobolek na květenství – viz tabulka 6). Počet květů v květenství pozitivně koreloval s počtem vyvinutých tobolek (jednoduchá lineární regrese: $F_{(1,59)} = 15,16$, $R^2 = 0,2$, $B = 0,42$, $p < 0,00025$), ale neměl průkazný vliv na podíl vyvinutých tobolek (%).

Počet květů v květenství se mezi roky statisticky nelišil, průkazné rozdíly byly zjištěny mezi roky a počty vyvinutých tobolek (ANOVA: $F_{(2, 58)} = 5,08$, $p < 0,009$; Unequal N HSD test), rok 2010 se průkazně lišil od roku 2009 i 2011.

Tabulka 6: Počet květů v květenství a podíl vzniklých tobolek (%) v letech 2009–2011 (Post hoc test rozdílů v průměrném počtu vzniklých semeníků – stejná písmena značí statisticky neprůkazné rozdíly mezi roky na hladině významnosti $p < 0,05$. SD – směrodatná odchylka).

Rok	Počet rostlin (N)	Průměrný počet květů \pm SD	Průměrný počet tobolek \pm SD	Podíl vzniklých tobolek (%) \pm SD
2009	28	13,4 \pm 4,4	5,0 \pm 3,5 ^a	38,8 \pm 25,7
2010	15	13,1 \pm 1,4	7,9 \pm 2,9 ^b	60,3 \pm 21,1
2011	18	12,2 \pm 3,8	4,7 \pm 2,7 ^a	38,5 \pm 18,6
celkem	61	13,0 \pm 3,7	5,6 \pm 3,4	44,0 \pm 24,6

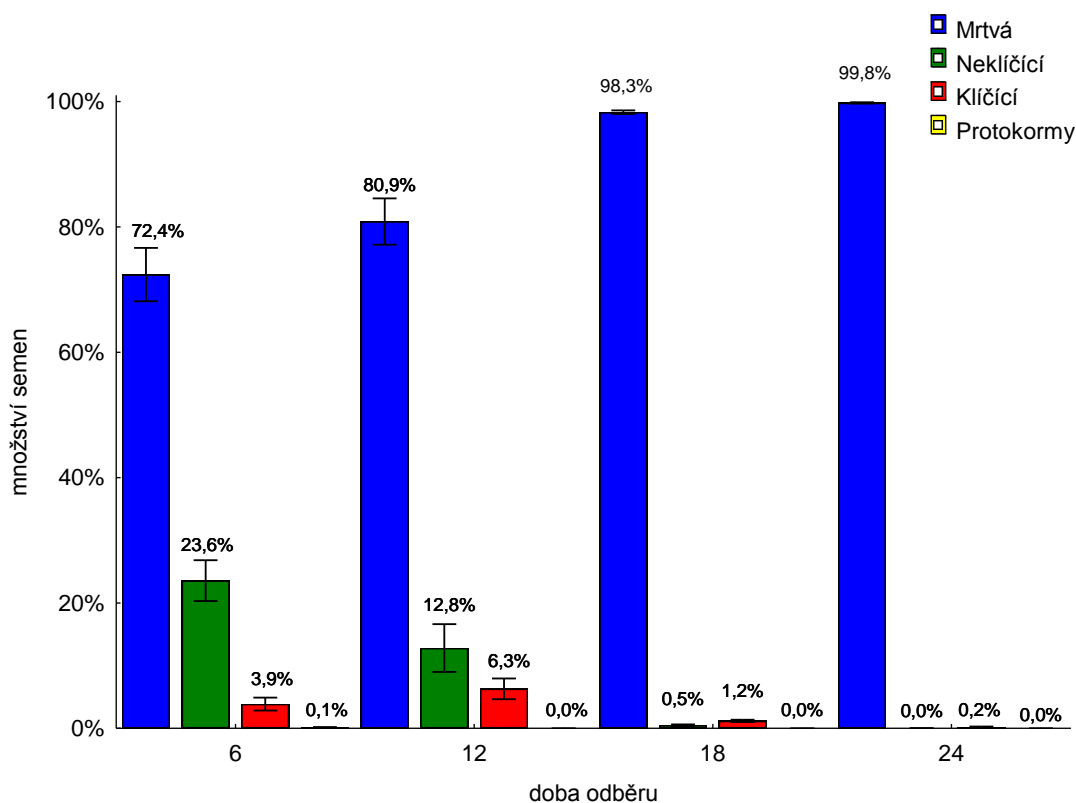
5.2.3 Klíčivost semen

Z celkového množství vyšetých semen bylo po dvou letech (čtyřech odběrech) v půdě více než 88 % semen mrtvých a pouze 3 % klíčila. Celkem byly nalezeny pouze tři protokormy (tabulka 7).

Tabulka 7: Celkový stav semen (mrtvá, neklíčící, klíčící, protokormy)

Stav semen	Množství semen	Množství semen (%)
Mrtvá	12555	88,57
Neklíčící	1191	8,40
Klíčící	427	3,01
Protokormy	3	0,02

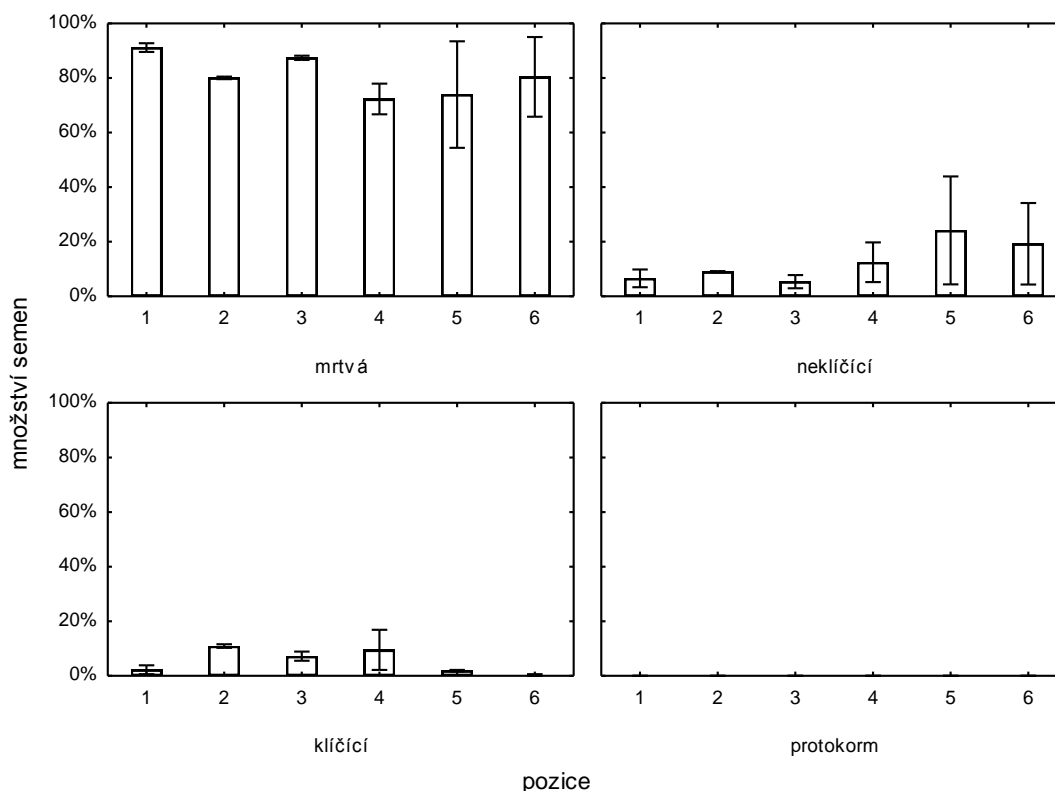
Množství mrtvých semen vzrůstalo v čase, ve čtvrtém odběru po 24 měsících od vysazení bylo 99,8 % semen mrtvých. Nejvíce klíčících semen (6,3 %) bylo nalezeno po 12 měsících od výsevu, po 24 měsících klíčilo pouze 0,2 % semen (obr. 10). Všechny tři protokormy (obr. 16) byly nalezeny po 6 měsících od výsevu a nacházely se na pozici 3 – poměrně hojný výskyt *S. spiralis* s velkým nárůstem nově zaznamenaných živých jedinců.



Obr. 16: Stav semen (mrtvá, neklíčící, klíčící, protokormy) v závislosti na délce jejich předchozí expozice v půdě (průměr ± 95 % střední chyba průměru).

Statisticky testovány byly pozice (na lokalitě) a stav semen po dvanácti měsících od výsevu (obr. 17). Mezi pozicemi nebyly zjištěny žádné rozdíly ani nebyla nalezena žádná souvislost mezi stavem semen a pozicí (ANOVA: $F_{(15, 24)} =$

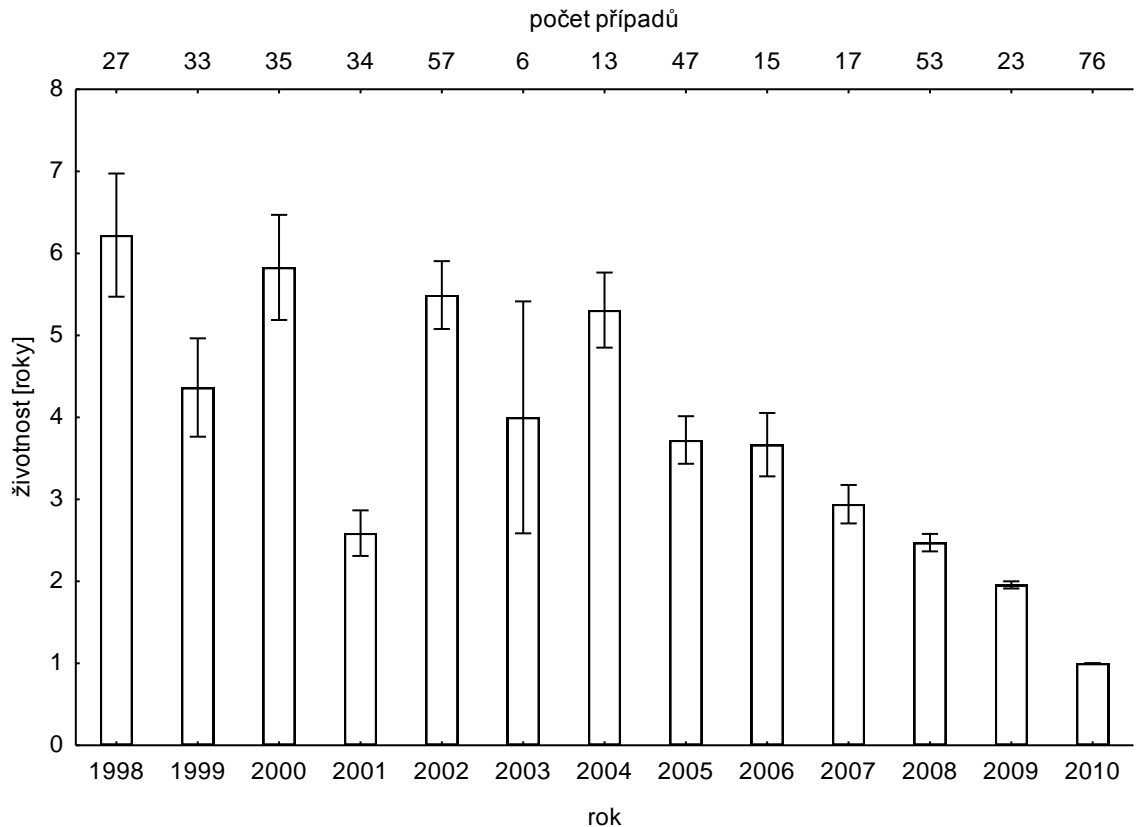
1,03, $p = 0,46$). Pozice 1 a 2 (obě velmi hojný a stabilní výskyt *S. spiralis*), měly výsledky protichůdné, na pozici 2 byl vysoký a na pozici 1 nízký počet klíčích semen. Semena dobře klíčila na pozici 4 (vzácný výskyt *S. spiralis* s hojným a stabilním zastoupením v minulosti). Naopak minimální klíčivost byla na pozicích 5 a 6 (obě relativně hojný výskyt *S. spiralis* s prudkým úbytkem v posledních letech).



Obr. 17: Stav semen (mrtvá, neklíčící, klíčící, protokorm) po 12 měsících od výsevu v závislosti na pozici na lokalitě: 1 a 2 – velmi hojný a stabilní výskyt *S. spiralis*; 3 – poměrně hojný výskyt *S. spiralis* s velkým nárůstem nově zaznamenaných živých jedinců; 4 – vzácný výskyt *S. spiralis* s hojným a stabilním zastoupením v minulosti; 5 a 6 – relativně hojný výskyt *S. spiralis* s prudkým úbytkem v posledních letech (průměr \pm 95 % střední chyba průměru).

5.2.4 Délka života kohort

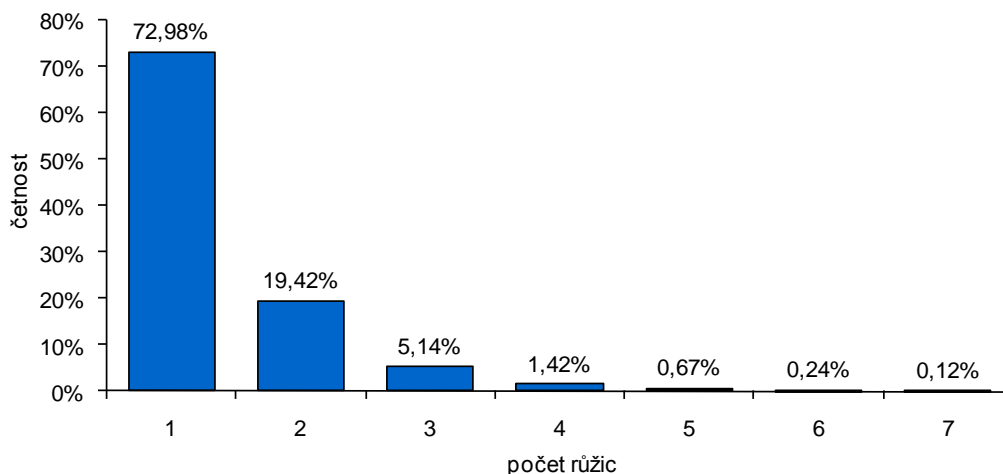
Průměrná doba přežívání jednotlivých rostlin byla 4,7 roku (průměr z 252 rostlin sledovaných déle než pět let). Průměrnou dobu přežívání kohort z jednotlivých roků znázorňuje obr. 18. Více než deset let přežívalo 20 jednotlivých rostlin (z celkem 95 takto dlouho sledovaných). Rostlin přežívajících celou dobu sledování, tj. 13 let, bylo zaznamenáno celkem devět.



Obr. 18: Průměrná délka přežívání kohort z let 1998–2010 (průměr \pm 95 % střední chyba průměru).

5.2.5 Počet růžic na pozici výskytu

Počet růžic (v letech 1998–2011) na pozicích výskytu byl variabilní, pohyboval se od jedné do sedmi růžic (obr. 19). Nejčastěji (73,2 %) byla na pozici výskytu pouze jedna růžice (1841 případů). Dvě růžice byly zaznamenány v téměř 20 % (488) případů a tři růžice v 5 % (127) případů. Maximální počet sedmi růžic na pozici výskytu byl pozorován pouze třikrát (a to tři roky po sobě na téže pozici výskytu).



Obr. 19: Četnost skupin o různém počtu (1-7) růžic na pozicích výskytu, pozorovaných v letech 1998–2011 (%).

5.2.6 Vývoj podzemních orgánů

Jedinci *S. spiralis* mají na začátku ledna plně vyvinuté hlízy¹ (1–3), které se společně vytvořily v předcházejícím roce (obr. 20). Staré hlízy (které mohly produkovat loňské květenství) jsou v lednu většinou již rozložené (znatelná byla napojení těchto starých hlíz, avšak pouze ve dvou z jedenácti případů byly zbytky rozkládajících se hlíz ještě nalezeny, viz obr. 21). Zárodečný růst nových hlíz (ze kterých vznikne nová hlíza a které mohou produkovat květenství v následujícím roce) byl na začátku ledna pozorován ve třech z jedenácti případů (obr. 22). K počátku vývoje nových hlíz tedy dochází v průběhu zimy (odhadem od prosince do února). V jednom z případů byla na počátku ledna pozorována rostlina s jednou kořenovou hlízou a dvěma listovými růžicemi, tento stav může signalizovat vegetativní dělení rostliny (obr. 23). Na počátku ledna se nad zemí nacházejí zelené listové růžice, které zatím nejsou příliš rozrostlé (obr. 24), což bylo zaznamenáno ve všech sledovaných případech.

Na začátku května mají rostliny dvě kohorty hlíz (obr. 25). Jde jednak o plně vyvinuté hlízy (1–3), které se vyvinuly v předcházejícím roce (tj. hlízy, které byly plně vyvinuté už na počátku ledna a jejichž stav se na počátku ledna a na počátku

¹ Možná se však jedná jen o jedinou, ale členitou hlízu. Otázka terminologie je dosud otevřená, v dalším textu budou tyto části nazývány hlízami, resp. kohortami hlíz, s vědomím nejednoznačnosti, tedy i možné nepřesnosti. Více k morfoloickému pojetí viz diskuse v kap. 6.2.6 Vývoj podzemních orgánů.

května vizuálně příliš neliší). Druhou kohortu tvoří nově vytvořené hlízy, jejichž zárodky byly v některých případech pozorovány již na počátku ledna – viz obr. 22). Tato kohorta hlíz (1–3) je stále ještě bělostná, v některých případech však již dosahuje stejné velikosti jako starší hlízy z loňského roku. Rostliny vyryté na místech s hustým zápojem porostu měly nové hlízy velmi malé (obr. 26), přestože se nacházely na konci období fotosyntetické asimilace. Pouze v jednom z 58 případů se na začátku května podařilo nalézt zbytky staré rozkládající se kořenové hlízy (viz obr. 27, jde o kohortu hlíz, ze které rostlina kvetla v uplynulém roce). Listové růžice jsou na počátku května většinou plně vyvinuté bez známek sesychání (obr. 28). Seschlé růžice na počátku května byly hromadně zaznamenány v roce 2003, v jiných letech je zasychání růžic na počátku května teprve v počátcích.

V červenci jsou hlízy z předcházejícího roku většinou scvrklé (obr. 29), ve třech z šestnácti případů již nebyly při vyrytí vůbec zaznamenány (obr. 30), přestože všechny tři rostliny v dané době tvořily květonosnou lodyhu. Kohorta hlíz, která má počátkem května bělostnou barvu má v červenci již hnědou barvu, hlízy jsou hladké a plně vyvinuté (obr. 29). Listové růžice v počáteční fázi svého růstu byly v červenci přítomné ve všech sledovaných (tj. šestnácti) případech. U všech sledovaných rostlin byly v červenci patrné i seschlé zbytky listů, pocházející z předešlých (přezimujících) listových růžic (obr. 31). Taktéž květenství (v počáteční fázi svého růstu) bylo u všech vyrytých a v následujícím podzimu kvetoucích rostlin (celkem čtyři případy) zaznamenáno již v červenci.

Na počátku září mají rostliny již pouze jednu kohortu hlíz (obr. 32), pocházející z letošního roku (tj. hlízy, jejichž zárodky byly v některých případech pozorovány již počátkem ledna). Pozůstatky hlíz, které byly v lednu a květnu plně vyvinuté (tj. ty, které byly v červenci scvrklé), nebyly v září u žádného z 18 případů již nalezeny, přestože byly zbytky této skupiny hlíz pozorovány u některých jiných rostlin ještě v lednu (dva případy) i v květnu (jeden případ). Květonosná lodyha vyrůstá mimo listovou růžici (obr. 33). Listové růžice dosahují na počátku září velmi rozdílné velikosti a postupně se během podzimních měsíců rozrůstají (ukázka průměrné listové růžice na konci října je na obr. 34). Tobolky dozrávají a semení v průběhu října a listopadu.



Obr. 20: Rostliny s dvěma hlízami, které se vytvořily v předcházejícím roce. Stav 1. 1. 2012, přiložený čtvereček má rozměr 1 × 1 cm.



Obr. 21: Rostlina se třemi hlízami, které se vytvořily v předcházejícím roce. Vedle leží zbytky rozkládající se staré hlízy (červená šipka), které odpadly při čištění. Místo napojení této staré hlízy ukazuje zelená šipka. Stav 1. 1. 2012, přiložený čtvereček má rozměr 1 × 1 cm.



Obr. 22: Rostlina s jednou hlízou vytvořenou v předcházejícím roce. Červená šipka ukazuje místo, kde dochází k růstu nové hlízy. Stav 1. 1. 2012.



Obr. 23: Rostlina s jednou hlízou vytvořenou v předcházejícím roce a dvěma listovými růžicemi. Jde o možný případ zachyceného vegetativního dělení. Stav 1. 1. 2012, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 24: Ukázka velikosti listových růžic na počátku ledna, stav 1. 1. 2012. Jde o místo se dvěma listovými růžicemi. Může jít již o dvě samostatné rostliny nebo o jednu rostlinu se dvěma růžicemi. Zde jde o druhý případ, jedná se o stejnou rostlinu jako na obr. 23. Přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



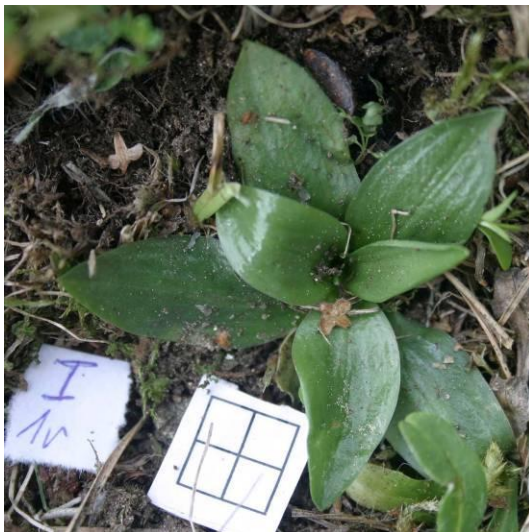
Obr. 25: Vyrytá skupina pěti růžic (MD-A, B, C, D, E) byla ve skutečnosti čtyřmi různými rostlinami: AB – rostlina se dvěma růžicemi a jednou starou a třemi novými hlízkami, C – rostlina s jednou růžicí, jednou starou a dvěma novými hlízkami, D a E – rostliny vždy s jednou listovou růžicí, jednou starou a jednou novou hlízkou. Stav 1. 5. 2010, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



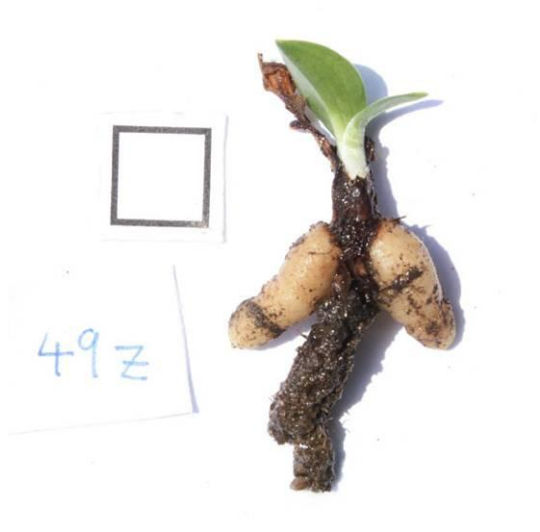
Obr. 26: Rostlina vyrytá na místě s hustým zápojem porostu, má dvě staré hlízy a jednu novou, velmi malou hlízu (červená šipka), přestože se rostlina nachází na konci období fotosyntetické asimilace. Stav 1. 5. 2012, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 27: Rostlina se dvěma starými hlízami vyvinutými v minulém roce, dvěma novými hlízami a jednou rozkládající se hlízou (červená šipka) ze které rostlina kvetla v uplynulém roce. Stav 1. 5. 2011, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 28: Ukázka velikosti listových růžic na počátku května. Stav 8. 5. 2009, přiložený čtvereček rozdělený na čtyři části má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 29: Rostlina se dvěma novými již hnědými hlízami a jednou starou rozkládající se hlízou. Stav 29. 7. 2011, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 30: Nakvétající rostlina se dvěma novými již hnědými hlízkami, bez nalezených zbytků po staré rozkládající se hlíze. Stav 29. 7. 2011, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 31: Ukázka velikosti listových růžic na konci července. Stav 29. 7. 2011, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.



Obr. 32: Rostlina se dvěma v lednu založenými hlízkami. Stav 28. 8. 2010.



Obr. 33: Kvetoucí rostlina s květonosnou lodyhou vyrůstající mimo listovou růžici, která má jednu v lednu založenou hlízu. Stav 28. 8. 2010.



Obr. 34: Ukázka velikosti listové růžice na konci října. Stav 31. 10. 2009, přiložený čtvereček má rozměry 1 × 1 cm.

6. DISKUZE

6.1 Vliv klimatických podmínek na populační dynamiku *Spiranthes spiralis*

Kvetoucí rostliny populace *S. spiralis* v NPP Pastvišti u Fínů byly sledovány 26 let. Během tohoto období byly zaznamenány výrazné meziroční rozdíly v počtu kvetoucích rostlin (od 15 do 181 ks). Meziroční rozdíly počtu sterilních rostlin nebyly tak výrazné (184–398 ks). Tyto rostliny byly postupně vyhledávány posledních 14 let, přičemž první tři roky nebyly do hodnocení započítány, protože počty rostlin byly zatíženy chybou postupného nalézání nepatrných nových růžic. Meziroční fluktuace kvetoucích i sterilních jedinců byly pozorovány u mnoha terestrických orchidejí (Inghe et Tamm 1988; Wells et al. 1998; Moen et Oien 2002; Oien et Moen 2002; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007; McCormick et al. 2009). Fluktuace u druhu *S. spiralis* byly zaznamenány i u dalších dvou dlouhodobě sledovaných populací, jednak ve Velké Británii (Wells 1981), jednak v Nizozemí (Jacquemyn et al. 2007a). Fluktuace u *S. spiralis* byly nejčastěji vysvětlovány energetickou náročností kvetení, klimatickými podmínkami nebo kombinací obojího (Wells 1981, Jacquemyn et al. 2007a). Energetická náročnost kvetení byla u populace *S. spiralis* v NPP Pastviště u Fínů také prokázána (Ipser 2010).

Vysvětlit změny v populační dynamice *S. spiralis* pomocí variability klimatických podmínek se pokoušelo již několik autorů. Žádné korelace mezi klimatickými podmínkami (úhrny srážek, teplota) a pravděpodobností kvetení či přežíváním nebyly zjištěny u populace ve Velké Británii (Wells 1967) ani v Nizozemí (Willems 1989). Wells (1981) našel u později sledované britské populace pozitivní korelaci mezi podílem kvetoucích jedinců v populaci a množstvím srážek na jaře a na začátku léta (duben–červen) současně s teplotou půdy v zimě (leden–duben).

V první části této práce byla klimatická data porovnáвана s velikostí listové plochy, respektive s rozdílem ve velikosti listové plochy mezi roky t a $(t-1)$. Velikost listové plochy v roce t byla z velké části (45 %) vysvětlována variabilitou listové plochy v roce $t-1$. K odfiltrování tohoto vlivu byl použit právě rozdíl ve velikosti listové plochy mezi roky t a $(t-1)$. Velikost listové plochy charakterizuje velmi dobře fitness určité populace rostlin. U mnoha druhů terestrických orchidejí musejí rostliny dosáhnout určité mezní velikosti listové plochy, než začnou kvést (Wells et Cox 1989; Janečková et al. 2006; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007), a tento

jev byl prokázán i u druhu *S. spiralis* (Kindlmann et Balounová 1999; Willems et Dorland 2000; Ipser 2010). Velikost listové plochy koreluje velmi dobře s množstvím uložených zásobních látek v podzemních hlízách, což je pravděpodobně ovlivněno klimatickými podmínkami (Oien et Moen 2002; Janečková et al. 2006; Pfeifer et al. 2006). Na základě těchto výsledků bylo vyvozeno, že velikost listové plochy v roce $t-1$ (a nepřímo i velikost listové plochy v roce t) ovlivňuje u hlíznatých druhů kvetení v roce t (Kindlmann et Balounová 1999; Pfeifer et al. 2006).

V předkládané práci byly nejprve velikosti listových ploch korelovány se stejnými časovými intervaly, se kterými Wells (1981) koreloval pravděpodobnost kvetení, tzn. s úhrny srážek v období duben–červen a s průměrnou teplotou v období leden–duben. U sledované populace byla používána průměrná teplota vzduchu, zatímco Wells (1981) používal průměrnou teplotu půdy. Tato několikaměsíční období však neprokázala žádné průkazné korelace, proto byly testovány jednotlivé měsíce samostatně (od června $t-1$ do května roku t). Janečková et al. (2006) při testování různě dlouhých intervalů (tříměsíční, měsíční, patnáctidenní a osmidenní) nenalezli žádné statisticky průkazné rozdíly, přesnost se u zkracujících se intervalů zvyšovala jen minimálně.

Veškeré průkazné korelace mezi průměrnou teplotou a velikostí listové plochy byly negativní (tab. 1), tj. vysoké teploty v průběhu roku způsobují vysychání, které u populace *S. spiralis* v NPP Pastviště u Fínů snižovalo velikost listové plochy. Negativní korelace mezi dosaženou velikostí listové plochy a průměrnou teplotou v červnu a červenci roku $t-1$ (kdy jsou živé pouze podzemní části rostlin) by mohly souviset s narušením mykorhizní interakce se symbiotickou houbou. Sucho způsobuje odumírání houbových hyf a tím pádem dochází k přerušení houbového spojení mezi rostlinou a mykorhizní houbou (Querejeta et al. 2007). U dospělých rostlin *Goodyera pubescens* způsobovalo sucho zvýšenou mortalitu a snížený přístup k mykorhizním houbám (McCormick et al. 2004). Obdobný negativní vztah mezi suchem a mykorhizním spojením byl pozorován u druhu *Corallorhiza odontorhiza*. Srážky ve vegetační době ovlivňovaly růst *C. odontorhiza* přímo (prostřednictvím rozrůstání mykorhizních hub) i nepřímo (přes dostupnost živin z ektomykorhizních hostitelských stromů) (McCormick et al. 2009). U sledované populace působilo nepříznivě na velikost listové plochy i teplé počasí v září, listopadu a prosinci v roce $t-1$ působilo nepříznivě na velikost listové plochy (v listopadu i prosinci bylo tak vysvětleno více než 8 % variability). Negativní vliv vysokých teplot (sucha) v září

mohlo limitovat listové růžice v počáteční fázi jejich růstu. Kladný vliv chladných teplot na přelomu podzimu a zimy by mohl souviset se sněhovými srážkami - sníh velmi dobře chrání rostliny svými izolačními vlastnostmi před prudkými mrazy. Zároveň sněhové srážky v tomto období často ještě odtávají a přinášejí vláhu. Na druhou stranu byla nalezena negativní korelace mezi průměrnou teplotou v říjnu roku $t-1$ a pravděpodobností úhynu. Čili nízké teploty v říjnu ($t-1$) zvyšovaly pravděpodobnost uhynutí rostlin (vysvětlovaly 45 % variability) zatímco nízké teploty v listopadu a prosinci ($t-1$) působily příznivě na růst listové plochy. Podobně byly pozorovány nepříznivé účinky teplého počasí na velikost listové plochy i na jaře roku t (březen, květen), kdy průměrné teploty negativně korelovaly s velikostí listové plochy. Tyto výsledky naznačují, že na růst listové plochy u populace *S. spiralis* v NPP Pastviště u Fínů působí příznivě chladné teploty na přelomu podzimu a zimy (listopad, prosinec) roku $t-1$ a na začátku jara (březen) roku t . Toto zjištění je v rozporu s výsledky, které uvádí Wells (1981), totiž že mírná zima působila příznivě na pravděpodobnost kvetení. Přestože v případě sledované populace byla průměrná teplota korelována s velikostí listové plochy, která ovlivňuje pravděpodobnost kvetení nepřímo, rostliny musí dosáhnout určité mezní velikosti listové plochy, než mohou vykvést (Kindlmann et Balounová 1999; Pfeifer et al. 2006). Listové růžice u druhu *S. spiralis* u britské populace přeživaly zimní mrazy bez větších zjevných poškození (Wells 1967), což bylo překvapivé vzhledem k tomu, že se jedná o druh s těžištěm výskytu v mediteránu. U jiného mediteránního druhu *Himantoglossum hircinum* způsobovaly zimní mrazy poškození listů, kořenů i květních pupenů, které se projevilo omezenou asimilací, omezeným využíváním zásobních zdrojů energie a sníženou pravděpodobností kvetení (Pfeifer et al. 2006). Extrémní zima v roce 1963 (na poměry Velké Británie - průměrná teplota v lednu a únoru byla pod 0 °C), nejen že neměla na rostliny *S. spiralis* negativní vliv, ale na podzim roku následujícího vykvetlo dokonce 97 % pozorovaných rostlin. Rostliny byly před mrazem pravděpodobně chráněny vysokou vrstvou sněhu (Wells 1967). Ani v NPP Pastviště u Fínů se nepodařilo najít žádné korelace mezi počtem dnů se sněhovou pokrývkou a velikostí listové plochy. Vysoký počet kvetoucích jedinců ve Velké Británii v roce 1964 by však mohlo souviset s dostatkem jarní vláhy, pocházející z tajícího sněhu. Interpretaci možného rozdílného vlivu průběhu zimního počasí v rámci areálu *S. spiralis* zatím též znesnadňuje, že není známo, zda jsou rostliny schopny efektivně fotosyntézovat během nízkých zimních teplot (Wells 1981).

U sledované populace působily vyšší úhrny srážek v srpnu a říjnu roku $t-1$ nepříznivě na velikost listové plochy, přičemž srpnové korelace vysvětlovaly 7 % variability. Lze spekulovat o tom, že vyšší úhrny srážek v tomto období podporují růst okolní biomasy, která omezuje konkurenčně slabší rostliny, včetně *S. spiralis*. Podobně u druhu *Dactylorhiza majalis* byla pozorována záporná korelace mezi úhrny srážek (od dubna do června) a výškou květonosné lodyhy, kdy vyšší úhrny srážek ovlivňovaly pozitivně růst okolních rostlin, čímž se zvýšila mezidruhovú konkurence, znevýhodňující konkurenčně slabší druhy (Janečková *et al.* 2006). Druhou možností interpretace těchto výsledků u sledované populace *S. spiralis* byl vliv extrémních výkyvů v úhrnech srážek v těchto měsících v různých letech. V srpnu 2002 spadlo více než 436 mm srážek, naproti tomu v roce 2003 činily úhrny srpnových srážek pouze 28 mm (desetiletý průměr byl 136 mm). Obdobné, ale ne tak výrazné výkyvy srážek byly pozorovány i v meziročním srovnání měsíce října. Ve studované populaci působily vysoké úhrny srážek v listopadu a prosinci roku $t-1$ příznivě na budoucí velikost listové plochy. To by mohlo souviset s výše zmíněnou izolační vlastností sněhu, chránící rostliny před extrémními mrazy. V lednu roku t byla však pozorována naopak negativní korelace mezi úhrny srážek a velikostí listové plochy. Pro tento výsledek nebylo možné stanovit jednoznačné vysvětlení. V první řadě mohl hrát roli typ srážek, protože se v některých letech jednalo převážně o sněhové srážky (2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2006, 2009, 2010), v jiných letech ovšem převažovaly srážky dešťové (2005, 2007, 2008). Zároveň byly celkové úhrny lednových srážek mezi roky velmi variabilní (od 25 mm v roce 2009 po 105 mm v roce 2003). Rovněž sněhová pokrývka na lokalitě, přetrvávající z předcházejících měsíců, byla v různých letech v lednu variabilní, proto nelze tuto korelaci objasnit. Úhrny srážek v únoru, březnu a dubnu roku t korelovaly s velikostí listové plochy pozitivně, tj. suché předjarní a jarní období působilo na růst listové růžice nepříznivě. Vezmeme-li v úvahu, že velikost listové plochy velmi úzce kladně koreluje s pravděpodobností kvetení (Ipser 2010), pak se tento výsledek shoduje s výsledky z Velké Británie, kde vlhké jaro působí příznivě na pravděpodobnost kvetení *S. spiralis* (Wells 1981). Podobně nepříznivý vliv sucha (v létě) na velikost listové plochy a předčasné seschnutí listů byl pozorován i u druhu *Herminium monorchis*, kdy v důsledku sucha nestihly rostliny uložit dostatek zásobních látek pro růst v následující sezóně (Wells *et al.* 1998). Obdobný negativní vliv srpnového

sucha na velikost listové plochy byl pozorován i u druhu *Dactylorhiza lapponica* (Oien et Moen 2002).

Ze studií Ziegenspecka (1936) a Wellse (1981) vyplývá, že celkově byl *S. spiralis* více limitován vlhkostí než teplotou, přestože by měl být svou fenologií na letní sucho velmi dobře přizpůsoben. Extrémně suchý rok ve Velké Británii v roce 1976 ovlivnil populaci *S. spiralis* velmi nepříznivě, vykvetlo pouze 1,3 % rostlin (Wells 1981). V sušších oblastech Evropy je rozšíření druhu *S. spiralis* omezeno na ty enklávy, kde převládají podzimní srážky (Ziegenspeck 1936; Tyteca 2000).

Většina prací, zabývajících se populační dynamikou terestrických orchidejí, korelovala klimatická data s pravděpodobností kvetení (Wells 1967; Inghelbrecht et Tamm 1988; Willems 1989; Wells et al. 1998; Moen et Oien 2002; Oien et Moen 2002; Pfeifer et al. 2006; Reddoch et Reddoch 2007; McCormick et al. 2009). V předkládané práci byla pravděpodobnost kvetení korelována nejprve se stejnými časovými intervaly jaké použil Wells (1981), tzn. s úhrny srážek v období duben–červen a s průměrnou teplotou v období leden–duben. Nicméně, stejně jako při předchozím testování velikosti listové plochy, nebyla ani tato korelace průkazná, proto byly testovány jednotlivé měsíce samostatně (od ledna $t-1$ do srpna roku t).

Průkazné korelace byly nalezeny pouze u průměrné měsíční teploty. Pravděpodobnost kvetení negativně korelovala s průměrnou teplotou v květnu a červnu roku $t-1$ a v srpnu roku t , přičemž faktorem teploty bylo ve všech třech měsících vysvětleno více než 43 % variability (tab. 2). Tyto výsledky se však neshodovaly s výsledky, pozorovanými u populace ve Velké Británii, kde podíl kvetoucích jedinců pozitivně koreloval s úhrnem srážek na jaře a na začátku léta (duben–červen) a současně i s teplotou půdy v zimě (leden–duben). V průběhu května začínaly listy *S. spiralis* v této britské populaci usychat a během června již neměly rostliny žádné živé nadzemní orgány (Wells 1981; Jacquemyn et Hutchings 2010). Stejný roční cyklus byl pozorován i u populace v NPP Pastvišti u Finů (Brabec et al. 2004). Je tedy pravděpodobné, že vysoké teploty (sucho) v květnu $t-1$, mohly urychlit odumírání listů v období, kdy by jinak byla fotosyntetická aktivita vysoká (v té době se tvoří hlízy rostlin, které mohou kvést v následujícím roce). Urychlené odumírání listů na konci vegetačního období vlivem sucha bylo pozorováno i u druhu *Dactylorhiza lapponica* (Oien et Moen 2002). Negativní korelace pravděpodobnosti kvetení a průměrné teploty v červnu $t-1$ (popřípadě na konci května) by mohly být vysvětleny tím, že vlivem sucha dochází k poškození

mykorhizního spojení se symbiotickou houbou. V Norsku byl u druhu *D. lapponica* pozorován pozitivní vliv teploty v srpnu a září na počet kvetoucích rostlin v následujícím roce (nadzemní části odumírají v polovině srpna) a vysvětlení této korelace je připisováno právě mykorhiznímu soužití (Oien et Moen 2002). Podobně u druhu *Dactylorhiza majalis* korelovala životaschopnost populace pozitivně s teplotou a úhrny srážek v období, kdy rostliny neměly žádné nadzemní orgány (Janečková et al. 2006).

U sledované populace *S. spiralis* může být negativní vliv vysoké teploty v srpnu roku t vysvětlen přímým negativním působením teploty na růst květonosné lodyhy, jelikož právě v průběhu srpna začíná květenství vyrůstat (v roce 2011 byla květenství pozorována již na konci července). Nepříznivé účinky sucha na pravděpodobnost kvetení *S. spiralis* byly pozorovány mnoha autory, přestože se v některých případech nejednalo o statisticky průkazné výsledky (Wells 1967; Wells 1981; Willems 1989). Ačkoli vzhledem k odlišnému ročnímu cyklu *S. spiralis* je porovnávání s jinými druhy teratrických orchidejí obtížné, lze uvést řadu příkladů toho, že jejich kvetení bylo ovlivňováno suchem. Sucho v aktuálním roce t (tj. v roce, kdy rostliny kvetly) mělo u druhu *Herminium monorchis* na pravděpodobnost kvetení nepříznivý vliv (Wells 1981; Wells et al. 1998). Negativní korelace mezi letním suchem v předcházejícím roce ($t-1$) a kvetením byly pozorovány i u druhů *Dactylorhiza sambucina* a *Listera ovata* (Inghe et Tamm 1988). Závislost kvetení na úhrnech srážek nebo na průměrných teplotách se však může lišit i mezi různými populacemi v rámci druhu. U horského druhu *Nigritella nigra* byla na suchých stanovištích zjištěna negativní korelace kvetení a úhrnů srážek na podzim roku $t-1$ a v zimě, zatímco na vlhkých stanovištích naopak pozitivní korelace úhrnů srážek a teplot na podzim roku $t-1$ a v květnu následujícího roku t (Moen et Oien 2002). U druhu *Himantoglossum hircinum* byla zjištěna pozitivní korelace mezi kvetením a zimní úhrny srážek v předcházejícím roce ($t-1$) i v aktuálním roce (t) (Pfeifer et al. 2006).

Nakonec byla testována korelace klimatických dat a pravděpodobnosti uhynutí rostlin v roce t (tj. v roce t , ani v následujících letech nebyla rostlina zaznamenána). Průměrná teplota v říjnu $t-1$ vykazovala průkaznou negativní korelaci s pravděpodobností uhynutí, tj. nízké teploty v říjnu předcházejícího roku zvyšovaly pravděpodobnost úhynu rostlin v roce t . Dále byla nalezena průkazná negativní korelace mezi pravděpodobností úhynu rostlin a úhrny srážek v březnu $t-1$, tj. sucho

v březnu předcházejícího roku zvyšuje pravděpodobnost uhynutí rostlin v roce t (tab. 3).

Počet dnů se sněhovou pokrývkou během zimy (na přelomu roku $t-1$ a roku t) neměl žádný průkazný vliv na populaci *S. spiralis* v NPP Pastviště u Finů – nebyl prokázán u žádné z testovaných charakteristik: velikost listové plochy, pravděpodobnost kvetení či uhynutí. Podobně neprůkazné výsledky byly zjištěny i u populace *S. spiralis* ve Velké Británii, počet dnů se sněhovou pokrývkou nevysvětloval meziroční fluktuace u sterilních ani u kvetoucích rostlin (Wells 1967). V jiných pracích však početnost populací terestrických orchidejí korelovala s výškou sněhové pokrývky v zimě druhově specificky, negativně i pozitivně. Tak v Murmanské oblasti (Rusko) byly negativní korelace nalezeny u druhů *Cypripedium calceolus*, *Platanthera bifolia*, *Gymnadenia conopsea* a *Dactylorhiza maculata*, velké množství sněhu způsobovalo na jaře uhnívání rostlin. Naopak pozitivní korelace mezi výškou sněhové pokrývky a početností byla zjištěna u druhů *Coeloglossum viride* a *Dactylorhiza maculata* (Blinová 2008).

Wells (1981) shrnul vliv klimatických podmínek na populaci *S. spiralis* ve Velké Británii tak, že mírná zima spolu s vlhkým jarem a začátkem léta působily na kvetení příznivě. Výsledky z NPP Pastviště u Finů lze shrnout tak, že celoroční nižší teploty s vlhkým koncem podzimu v průběhu předchozího roku ($t-1$) a vlhkým jarem roku následujícího (t) působily příznivě na velikost listové plochy v době maximálního rozvoje listových růžic (v květnu roku t). Pozitivní vliv na pravděpodobnost kvetení měly nižší teploty v květnu a červnu předchozího roku ($t-1$) a v srpnu těsně před květem (rok t). Pravděpodobnost úhynu (v roce t) zvyšovaly nízké úhrny srážek v březnu předchozího roku ($t-1$) a nízké teploty v říjnu předchozího roku ($t-1$).

6.2 Doplnění údajů o biologii *Spiranthes spiralis*

6.2.1 Počet semen v tobolkách

U sledované populace *S. spiralis* v NPP Pastviště u Finů (2009–2011) byl počet semen v tobolkách velmi variabilní od 339 do 4931 semen. Vysoká variabilita této charakteristiky byla rovněž pozorována u populace v Berghofweide (Nizozemí) Willems *et* Lahtinen (1997), kde se počet semen v tobolkách (počítaný pod stereoskopickým mikroskopem) pohyboval od méně než 10 po 2000 semen.

Minimální i maximální počet semen v tobolce byl u sledované české populace výrazně vyšší (maximální počet byl více než dvojnásobný) oproti výsledkům, které uvádí *Willems et Lahtinen* (1997). U sledované populace v NPP Pastviště u Fínů byl průměrný počet semen v tobolce 1528 ± 885 (směrodatná odchylka). Naproti tomu průměrný počet semen v tobolce u populace v Berghofsweide (Nizozemí) byl přibližně poloviční, 850 semen v roce 1994 (*Willems et Melsers* 1998) a 877 semen v roce 1996 (*Willems et al.* 2001). Průměrný počet semen v tobolce se u sledované české populace v jednotlivých letech lišil, průkazný rozdíl byl mezi roky 2009 (1921 semen) a 2011 (1267 semen), naproti tomu v Nizozemí byly rozdíly mezi roky 1994 a 1996 minimální. Největší počet semen v rámci květonosné lodyhy byl zjištěn u nejnižše umístěných tobolek a postupně směrem vzhůru počet semen klesal, což je v souladu s výsledky *Willems et al.* (2001). V téže studii (*Willems et al.* 2001) zaznamenali autoři při umělém zastínění listových růžic *S. spiralis* v době tvorby a zrání semen naopak navýšení počtu semen v tobolce, které ale nemělo vliv na celkovou hmotnost semen v tobolce (početná semena byla menší). Nedávná studie, zabývající se vlivem zastínění (testovaná na principu rozdílných úhlů, které svíraly různě zastíněné listy s povrchem), však vliv zastínění na *S. spiralis* v NPP Pastviště u Fínů neprokázala (*Ipser* 2010). Nezdá se tedy pravděpodobné, že by zvýšené počty semen v tobolkách (tobolky byly vybírány náhodně v celé populaci) u sledované populace byly ovlivněny zastíněním rostlin.

6.2.2 Počet tobolek

Willems et Lahtinen (1997) prokázali závislost studovaného druhu na opylovačích. K oplození květů *S. spiralis* byl nutný přenos pylu opylovačem, bez ohledu na to, zda pyl pocházel ze stejné (geitonogamický druh) nebo jiné rostliny. V předkládané práci nebyl sledován počet opylených květů, ale počet květů, ze kterých se vyvinuly tobolky. Tato charakteristika je v následujícím textu srovnávána s počtem opylených květů, přestože mohou být počty vyvinutých tobolek mírně podhodnoceny, jelikož opylení květu neznamena automatické vytvoření tobolky. V NPP Pastviště u Fínů (2009–2011) se tobolky vyvinuly z 0–100 % květů na jedné lodyze, v průměru se vyvinuly tobolky ze 44 % květů. U populace v Nizozemí bylo přirozeným způsobem opyleno 0–78 % květů v květenství (v průměru 35 % květů) (*Willems et Lahtinen* 1997). Počet květů u české populace pozitivně koreloval

s počtem vyvinutých tobolek, ale neměl vliv na podíl vyvinutých tobolek (%). Tyto výsledky jsou ve shodě s výsledky u populace v Nizozemí pozorované v roce 1994 (Willems et Lahtinen 1997). Podíl vyvinutých tobolek (60 %) se v roce 2010 průkazně lišil od téhož ukazatele v letech 2009 (39 %) a 2011 (39 %). Podle Willemse (1994) působí negativně na aktivitu opylovačů nepříznivé klimatické podmínky v podobě nízkých teplot a vysokých úhrnů srážek. U sledované populace však meziroční rozdíly v podílech vyvinutých tobolek není možné vysvětlit limitací opylovačů klimatickými podmínkami, protože během srpna a září roku 2010 byly ve srovnání s rokem 2009 nižší průměrné teploty a vyšší úhrn srážek (pro rok 2011 nebyla klimatická data dosud k dispozici).

6.2.3 Klíčivost semen

Klíčivost semen různých druhů terestrických orchidejí je obecně nejvyšší v blízkosti dospělých rostlin (v důsledku hustě rozrostlého mycelia mykorhizní houby), např. u *Corallorhiza trifida* (McKendrick et al. 2000), *Goodyera pubescens* (Diez 2007) a *Orchis purpurea* (Jacquemyn et al. 2007b). Z toho důvodu byly v NPP Pastviště u Fínů všechny diarámečky se semeny vždy „zasazeny“ ve vzdálenosti 10 cm od živé rostliny. Výsledky ukázaly, že počet živých semen (tj. neklíčící a klíčící) v NPP Pastviště u Fínů s dobou expozice semen v půdě rychle klesal (odběr provedený po 24 měsících od vysazení vykazoval pouze 0,2 % živých semen, ale všechna byla klíčící). Ve srovnání s jinými druhy terestrických orchidejí je semenná banka u sledované populace *S. spiralis* relativně krátkodobá. U druhu *Corallorhiza odontorhiza* byla živá semena přítomna ještě po 4–5 letech, u druhů *Aplectrum hyemale*, *Liparis liliifolia* a *Tipularia discolor* dokonce i po sedmi letech od výsevu (Whigham et al. 2006). Naopak krátkou životnost měla semena u druhu *Dactylorhiza lapponica*, kdy po třech letech tvořila živá semena pouze 0,2 % vysetých semen (Oien et al. 2008). Nejvíce klíčících semen (6,3 %) bylo u české populace nalezeno po 12 měsících od výsevu, proto byl právě u tohoto odběru testován vztah mezi stavem semen (mrtvá, neklíčící, klíčící, protokormy) a pozicí na lokalitě. Žádná souvislost mezi těmito veličinami však nebyla prokázána, přestože na obr. 17 lze určité rozdíly ve stavu semen na různých pozicích pozorovat. Všechny tři protokormy byly nalezeny po 6 měsících od výsevu a nacházely se na pozici 3 (poměrně hojný výskyt *S. spiralis* s velkým nárůstem nově zaznamenaných živých

roślin). Ke vzniku protokormu je nutná infekce semene mykorhizní houbou (*Rasmussen* 1995). Vytvoření protokormů pouze na jedné pozici by mohlo souviset s nerovnoměrným rozložením mykorhizních hub na stanovišti (*Diez* 2007), které může způsobovat „mozaikovitě“ klíčení (*McKendrick et al.* 2002). U sledované populace byly na pozicích 1 a 2 (velmi hojný a stabilní výskyt *S. spiralis*) výsledky v klíčivosti rozdílné – na pozici 2 byla klíčivost poměrně vysoká, ale na pozici 1 klíčil jen nízký počet semen. Semena překvapivě dobře klíčila na pozici 4 (vzácný výskyt *S. spiralis* s hojným a stabilním zastoupením v minulosti). Naopak minimální klíčivost byla zaznamenána na pozicích 5 a 6 (relativně hojný výskyt *S. spiralis* s prudkým úbytkem v posledních letech). Rozdíly v klíčivosti a tvorbě protokormů na různých pozicích mohly být ovlivněny abiotickými (teplota, vlhkost, pH, obsah organických látek a biotických prvků) i biotickými (mykorhiza, patogeny) podmínkami, jak shrnují *Rasmussen* (1995); *Diez* (2007). *Diez* (2007) upřesňuje, že klíčení a následný růst protokormů je podporován vyšší půdní vlhkostí, vyšším obsahem organických látek a nižším pH.

6.2.4 Délka života kohort

Druh *S. spiralis* je ve srovnání s mnoha dalšími druhy terestrických orchidejí dlouhověký (*Kull* 2002). Průměrná délka života jednotlivých kohort tohoto druhu (měřená jako počet let od prvního záznamu nadzemní části rostliny) se na Pastvišti u Fínů pohybovala v rozmezí 2,6 až 6,2 roku (průměr 4,7 roku) u kohort sledovaných v roce 2010 déle než tři roky, tj. u rostlin nalezených v letech 1998–2007. Tyto výsledky se víceméně shodují s výsledky z Nizozemí, kde délka života jednotlivých kohort byla mezi 1,3 až 9 lety (*Jacquemyn et al.* 2007a), i s výsledky z Velké Británie, kde se délka života u jednotlivých kohort pohybovala v rozmezí 4,6 až 9,2 let (průměr 6,9 let) (*Wells* 1981). Je samozřejmé, že maximální průměrná délka života kohorty se prodlužuje u déle sledovaných kohort, u kterých existují stále živé exempláře (což je i případ české populace). Minimální průměrné délky života kohorty naopak dosahují skupiny rostlin sledované po kratší dobu. V případě NPP Pastviště u Fínů nebyly kohorty mladší tři let (tj. rostliny nalezené v letech 2008 až 2010) vyhodnocovány.

5.2.5 Počet růžic na pozici výskytu

V NPP Pastviště u Fínů (v letech 1998–2011) byl počet růžic na jednotlivých pozicích výskytu variabilní, pohyboval se od jedné do sedmi růžic. Na většině pozic rostla jedna (73 %) nebo dvě (20 %) růžice (průměrně 1,4 růžice na pozici). Tyto výsledky se prakticky shodují s výsledky z Nizozemí, kde se počty růžic na pozicích výskytu pohybovaly v rozmezí od jedné do šesti, ale na většině pozic byla (stejně jako u sledované populace) pouze jedna nebo dvě růžice (průměrně 1,4 růžice na pozici) (*Jacquemyn et Hutchings* 2010). Velmi podobné výsledky přinesl i výzkum populace ve Velké Británii, kde se počet růžic na pozicích výskytu pohyboval od jedné do pěti (*Wells* 1981).

5.2.6 Vývoj podzemních orgánů

V morfologické terminologii podzemních orgánů *S. spiralis* panují dosud nejasnosti. Většina autorů považuje válcovité útvary za jednotlivé kořenové hlízy (*Procházka* 1980; *Wells* 1981; *Jacquemyn et Hutchings* 2010). Nelze však jednoznačně vyloučit, že se jedná pouze o jednotlivé laloky jedné hlízy. Publikován byl též názor, že je nutné tyto útvary považovat za kořeny nikoli za kořenové hlízy (*Králik* 1995). V této práci se držím – ve shodě s dosud nejpodrobnějším publikovaným popisem (*Wells* 1981) – zažitého pojetí jednotlivých kořenových hlíz.

Dospělé rostliny u sledované populace v NPP Pastviště u Fínů měly v lednu plně vyvinuté hlízy (1–3), které se vytvořily v předcházejícím roce. Staré hlízy (které mohly produkovat loňské květenství) byly v té době již většinou rozložené (byla znatelná pouze napojení těchto starých hlíz), pouze ve dvou z jedenácti případů však byly zbytky rozkládajících se hlíz ještě nalezeny. Zárodečný růst nových hlíz (ze kterých vznikne nová hlíza a které mohou produkovat květenství v následujícím roce) byl na začátku ledna pozorován ve třech z jedenácti případů. Tyto závěry jsou víceméně ve shodě s výsledky ve Velké Británii (*Wells* 1967; 1981), s tím rozdílem, že staré hlízy (které mohly produkovat loňské květenství) byly u české populace ve vyšším stupni rozkladu (v britské populaci byly většinou jen scvrklé). Další výrazný rozdíl se týká zárodečného růstu nových hlíz (ze kterých vyroste hlíza, schopná vyprodukovat květenství v následujícím roce). Zárodky nových hlíz byly v české populaci (oproti britské i slovenské) velmi malé (*Wells* 1981; *Králik* 1995). *Wells* (1981) v lednu pozoroval u většiny rostlin zárodky nových hlíz oválného až

hruškovitého tvaru, které dle nákresu byly podstatně větší, *Králík* (1995) pozoroval zárodky o velikosti 17×6 mm. Tento rozdíl může být způsoben rozdílnými klimatickými podmínkami, které jsou na podzim a v zimě ve Velké Británii odlišné (vyšší teploty, kratší doba sněhové pokrývky) a příznivější pro růst a fotosyntetickou asimilaci rostlin (tzn. rostliny v české populaci byly „opozděné“). Kořenové hlízy byly vždy v NPP Pastviště u Fínů navzájem spojené bází růžice, což je ve shodě s předchozími pozorováními (*Wells* 1967; 1981; *Králík* 1995; *Brabec et al.* 2004). V jednom případě byla u rostliny, vyryté počátkem ledna, pozorována rostlina s jednou kořenovou hlízou a dvěma listovými růžicemi, tento stav mohl signalizovat vegetativní dělení rostliny. Tuto domněnku potvrzuje *Wells* (1967) popis vegetativního rozmnožování z Velké Británie, který uvádí, že při vegetativním dělení vyrostle z podzemní části stonku nejprve boční pupen, ze kterého vznikne růžice, která si v následujícím období vytvoří vlastní hlízu, a teprve poté dojde k oddělení od mateřské rostliny. Zda se námi pozorovaná rostlina opravdu rozdělila, nebylo možné ověřit, protože zmíněná rostlina byla zaznamenána v lednu 2012.

Na začátku května měly rostliny u české populace *S. spiralis* dvě skupiny hlíz. Jednu kohortu tvořily plně vyvinuté hlízy (1–3), z předcházejícího roku (tj. hlízy, které byly plně vyvinuté už na počátku ledna a jejichž stav se na počátku ledna a na počátku května vizuálně příliš nelišil). Druhou kohortu tvořily nově vyrostlé hlízy, jejichž zárodky byly v některých případech pozorovány již na počátku ledna. Tato kohorta hlíz (1–3) byla stále ještě bělostná, v některých případech však již dosahovala stejné velikosti jako již nepřítomné starší hlízy z loňského roku. Pouze v jednom z 58 případů byl pozorován zbytek staré kořenové hlízy. Zde se opět výsledky z různých populací rozcházejí, ve Velké Británii byly staré hlízy v červenci zaznamenávány zcela běžně a často byly u rostlin přítomné až do září (*Wells* 1981).

Rostliny, vyryté v NPP Pastviště u Fínů na místech s hustým zápojem travinného porostu, měly nové hlízy velmi malé, přestože se nacházely na konci období fotosyntetické asimilace. Tato skutečnost byla pozorovaná u všech rostlin, vyrytých v této části lokality. Možným vysvětlením je konkurence okolních rostlin respektive zastínění, které rostlinám *S. spiralis* neumožnilo dostatečnou asimilaci a následné ukládání zásobních látek do hlízy. Shodně lze interpretovat též případy, kdy byly na podzim roku 2010 ve stejné části lokality vyryty dvě rostliny s „uhnívající“ listovou růžicí bez jakýchkoliv zbytků hlíz. Zmíněná část lokality zaznamenala

v posledních letech výrazný úbytek jedinců *S. spiralis*, který je připisován právě vysoké konkurenci okolní vegetace (Brabec 2012 in verb).

Rostliny v NPP Pastviště u Fínů měly hlízy, pocházející z předcházejícího roku (tj. hlízy, které byly v lednu i květnu plně vyvinuté), v červenci většinou již scvrklé, ve třech ze šestnácti případů nebyly tyto hlízy dokonce vůbec zaznamenány (přítom ve všech třech případech rostliny tvořily květonosnou lodyhu). Toto pozorování je v rozporu s popisem z populace z Velké Británie (Wells 1981), kde byly v téže době hlízy, pocházející z předcházejícího roku, pouze mírně zmenšeny.

Květnové bělostné hlízy byly v červenci na Pastvišti u Fínů již hnědé, hladké a plně vyvinuté, stejně jako u britské populace monitorované Wellsem (1981). Listové růžice (v počáteční fázi růstu) byly u české populace v červenci přítomné ve všech případech. U všech sledovaných rostlin této populace byly současně patrné seschlé zbytky listů, pocházejících z předešlých listových růžic, což se rovněž shoduje s pozorováním Wellse (1981).

Květenství a růžice listů se u sledované populace v NPP Pastviště u Fínů nad zemí objevuje koncem léta (srpen–září), květenství může vyrůst o několik dní nebo dokonce týdnů dříve než růžice, což je souladu s dalšími monitorovanými populacemi (Wells 1981; Willems et Lahtinen 1997).

V září již měly rostliny v NPP Pastviště u Fínů pouze jednu skupinu hlíz, pocházející z letošního roku (tj. hlízy, jejichž zárodky byly v některých případech pozorovány již v lednu). Plně vyvinuté hlízy, pozorované v lednu a květnu (tj. ty, které byly v červenci scvrklé), nebyly v září již u žádného z 18 případů nalezeny. Zbytky tohoto typu hlíz však byly výjimečně pozorovány ještě v lednu (2 případy) a dokonce i v květnu (1 případ). Tato, u české populace ojedinělá, pozorování, by více souhlasila s pozorováním Wellse (1981), který nacházel seschlé zbytky těchto hlíz ještě v září následujícího roku.

Květonosná lodyha *S. spiralis* vyrůstala mimo listovou růžici, jak je popisováno v literatuře (Wells 1981; Procházka et Velíšek 1983). Zatímco u většiny evropských druhů orchidejí vyrůstá květenství vždy ze středu listové růžice, u druhu *S. spiralis* květenství (lodyha) vyrůstá bočně, mimo listovou růžici. Je to způsobené tím, že listy letošního květenství (vyrůstající ze starých hlíz) jsou v době květu již zcela odumřelé a růžice zelených listů vyrůstá z nových hlíz, z nichž vyroste květonosná lodyha teprve v příštím roce (opět po odumření listů) (Wells 1981; Procházka et Velíšek 1983).

7. ZÁVĚRY:

- Celoroční nižší teploty s vlhkým koncem podzimu v průběhu předchozího roku ($t-1$) a s vlhkým jarem roku následujícího (t) působily příznivě na velikost listové plochy v době maximálního rozvoje listových růžic (v květnu roku t). Pozitivní vliv na pravděpodobnost kvetení měly nižší teploty v květnu a červnu předchozího roku ($t-1$) a v srpnu těsně před květem (rok t). Pravděpodobnost úhynu (v roce t) zvyšovaly nízké úhrny srážek v březnu předchozího roku ($t-1$) a nízké teploty v říjnu předchozího roku ($t-1$).
- Průměrný počet semen v tobolce byl 1528 ± 885 (směrodatná odchylka). Největší množství semen bylo u nejnižše umístěných tobolek v rámci květonosné lodyhy a postupně směrem vzhůru klesalo. Průměrný počet semen s vyvinutým embryem byl $64,4 \% \pm 33,2 \%$ (směrodatná odchylka).
- Počty květů pozitivně korelovaly s počty vyvinutých tobolek, ale neměly vliv na podíl vyvinutých tobolek. Tobolky se vyvinuly ze $44 \% \pm 24,6 \%$ (směrodatná odchylka) květů.
- Počet živých semen (tj. neklíčící a klíčící) s dobou expozice semen v půdě rychle klesal, po 24 měsících od výsevu tvořila živá semena pouze 0,2 %. Tato zjištění poukazují na krátkodobou semennou banku *Spiranthes spiralis*. Nejvíce klíčících semen (6,3 %) bylo nalezeno po 12 měsících od výsevu.
- Dosud zaznamenaná průměrná doba přežívání jednotlivých kohort rostlin byla 4,7 roku. Více než deset let přežívalo 20 jednotlivých rostlin (z celkem 95 takto dlouho sledovaných).
- Počet růžic na pozicích výskytu byl variabilní, pohyboval se od jedné do sedmi růžic (pozice s jednou růžicí tvořily 73,2 % případů).
- Růst nových hlíz je iniciován v zimě, hlízy jsou zcela vyvinuté v období července, kdy postupně přejímají hlavní funkci, kterou mají do počátku května následujícího roku. Od května do července se hlízy postupně zmenšují (scvrkávají), v průběhu srpna a září (tj. v době květu) jsou již zcela odumřelé.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Agrawal, A. A., Ackerly, D. D., Adler, F., Arnold, E., Cáceres, C., Doak, D. F., Post, E., Hudson, P. J., Maron, J., Mooney, K. A., Power, M., Schemske, D., Stachowicz, J., Strauss, S., Turner, M. G., Werner, E. (2007). Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 145–152.
- Antlfinger, A. E., Wendel, L. F. (1997). Reproductive effort and floral photosynthesis in *Spiranthes cernua* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 84: 769–780.
- Beau, C. (1913). Sur les rapports entre la tuberisation et l'infestation des racines par des champignons endophytes au cours de développement du *Spiranthes autumnalis*. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences Paris*, 157: 512–515.
- Blinova, I. (2002). A Northernmost Population of *Cypripedium calceolus* L.: demography, flowering, pollination. *Selbyana*, 23 (1): 111–120.
- Blinova, I., Willems, J. H., van Reenen, J. (2003). Intraspecific Variation in Orchid Populations in Two Different Climatic Areas in Europe, Murmansk Region and the Netherlands: Phenology, *Journal Europäischer Orchideen – Inhaltsverzeichnis*, 35 (1): 79–99.
- Blinova, I. V. (2008) Populations of Orchids at the Northern Limit of Their Distribution (Murmansk Oblast): Effect of Climate. *Russian Journal of Ecology*, 39: 26–33.
- Brabec, J., Křenová, Z., Nesvadbová, J. (2004). Švihlík krutiklas – pozoruhodný druh květeny ČR. *Živa*, 5: 209–211.
- Brabec, J., Ipser, Z., Jersáková, J., Malinová, T., Balounová, Z., Plesková, L., Somol, V., Brabec, J., Krinke, L., Štefánek, M., Nesvadbová, J. (2011). Populační dynamika, energetická náročnost kvetení a přežívání švihlíku krutiklasu (*Spiranthes spiralis*) na tradičně obhospodařované lokalitě „NPP Pastviště u Fínů“. *Praha, Příroda*, 31: 185–200.
- Brzosko, E., Wróblewska, A., Ratkiewicz, M. (2002). Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). *Molecular Ecology*, 11: 2499–2509.
- Calvo, R. N. (1993). Evolutionary demography of orchids: intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology*, 74: 1033–1042.
- Castroviejo, S., Aedo, C., Laínz, M., Morales, R., Munoz Garmendia, F., Nieto Feliner, G., Paiva, J., (eds.) (2005). *Flora Iberica*, Vol. 21: Smilacaceae-Orchidaceae. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, Spain.
- Diez, J. M. (2007). Hierarchical patterns of symbiotic orchid germination linked to adult proximity and environmental gradients. *Journal of Ecology*, 95: 159–170.
- Dressler, R. L. (1993). *Phylogeny and classification of the orchid family*, Timber Press, Portland, Oregon, s. 314.
- Dykyjová, D. (2003). *Ekologie střeoevropských orchidejí*. Kopp, České Budějovice, s. 120.

- Ellis, M. B., Ellis, J. P. (1997). *Microfungi on Land Plants*, 2nd edn. Richmond Publishing Co., Slough, UK s. 868.
- Evans, T. G. (2007). *Flora of Monmouthshire:Watsonian Vice-county 35*. Chepstow Society, Chepstow, UK. s. 582.
- Falb, D. L., Leopold, D. J. (1993). Population dynamics of *Cypripedium candidum* muhl. ex willd., small white ladyslipper, in a Western New York fen. *Natural Areas Journal*, 13: 76–86.
- Francon, L. (2003). Observations effectu e sur une colonie de *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. dans le d epartement du Rhone. *L'Orchidophile*, 157: 161–166.
- Fuchs, A., Ziegenspeck, H. (1925). Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen in Hinblick auf ihre Aufgaben. *Botanisches Archiv*, 11: 290–379.
- Gardner, S. N., Mangel, M. (1999). Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in a clonal plant. *Ecology*, 80: 1202–1220.
- Girlanda, M., Selosse, M. A., Cafasso, D., Brilli, F., Delfine, S., Fabbian, R., Ghignone, S., Pinelli, P., Segreto, R., Loreto, F., Cozzolino, S., Perotto, S. (2006). Inefficient photosynthesis in the Mediterranean orchid *Limodorum abortivum* is mirrored by specific association to ectomycorrhizal Russulaceae. *Molecular Ecology*, 15: 491–504.
- Godfery, M. J. (1933). *Monograph and Iconograph of Native British Orchidaceae*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, s. 259.
- Harley, J. L., Harley, E. L. (1987). A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytologist*, 107: 742–749.
- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, s. 892.
- Hartog, F. (1999). *Verschillen en overeenkomsten in verschijningsvorm en standplaats van Spiranthes spiralis in Europa en Nederland*. PhD Thesis, Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.
- Hill, M. O., Preston, C. D., Roy, D. B. (2004). *Plantatt. Attributes of British and Irish Plants: Status, Size, Life History, Geography and Habits*. Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon, UK, s. 73.
- Hutchings, M. J. (1987). The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. II. Temporal patterns in behaviour. *Journal of Ecology*, 75: 729–742.
- Chytr y, M., Ku era, T., Ko ı, M., Grulich, V., Lustyk, P. (2010). *Katalog biotop  Czechoslovak Republic*. Ed. 2. Agentura ochrany p ırody a krajiny  R, Praha.
- Inghe, O., Tamm, C. O. (1988). Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. *Oikos*, 51: 203–219.
- Ipser, Z. (2010). *Využit  obrazov  anal zy p ı monitoringu kriticky ohro en ho druhu Spiranthes spiralis*. [bakal rsk  pr ce].  esk  Bud jovice, s. 83, Jiho esk  univerzita, Zem d lsk  fakulta, katedra biologick ch discipl n.
- Izzo, A., Agbowo, J., Bruns, T. (2005). Detection of plot-level changes of ectomycorrhizal communities across years in an old-growth, mixed-conifer forest. *New Phytologist*, 166: 619– 630.

- Jacquemyn, H., Brys, R., Hermy, M., Willems, J. H. (2005). Does nectar reward affect rarity and extinction probabilities of orchid species? An assessment using historical records from Belgium and the Netherlands. *Biological Conservation*, 121: 257–263.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Honnay, O., Hermy, M., Roldan-Ruiz, I. (2006). Sexual reproduction, clonal diversity and genetic differentiation in patchily distributed populations of the temperate forest herb *Paris quadrifolia* (Trilliaceae). *Oecologia*, 147: 434–444.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Hermy, M., Willems, J. H. (2007a). Long-term dynamics and population viability in one of the last populations of the endangered *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biological Conservation*, 134: 14–21.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Vandepitte, K., Honnay, O., Roldán, I., Wigand, T. (2007b). A spatially explicit analysis of seedling recruitment in the terrestrial orchid *Orchis purpurea*. *New Phytologist*, 176: 448–459.
- Jacquemyn, H., Hutchings, M. J. (2010). Biological Flora of the British Isles: *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. *Journal of Ecology*, 98: 1253–1267
- Janečková, P., Wotavová, K., Schödelbauerová, I., Jersáková, J., Kindlmann, P. (2006). Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biological Conservation*, 129: 40–49.
- Jatiová, M., Šmiták, J. (1996). Rozšíření a ochrana orchidejí na Moravě a ve Slezsku. AOPK ČR, Brno, s. 552.
- Jersáková, J., Kindlmann, P. (2004). Zásady péče o orchidejová stanoviště. Kopp, České Budějovice, s. 120.
- Kindlmann, P., Balounová, Z. (1999). Energy partitioning in terrestrial orchids – a model for assessing their performance. *Ecological Modelling*, 119: 167–176.
- Klein, D., Steinger, T. (2002). Contrasting effects of grazing and hay cutting on the spatial and genetic population structure of *Veratrum album*, an unpalatable, long-lived, clonal plant species. *Journal of Ecology*, 90: 360–370.
- 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*. Backhuys Publishers, Leiden, s. 1–29.
- Klinkhamer, P. G. L., De Jong, T. J. (1990). Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos*, 57: 399–405.
- Králik, T. (1995). Vegetačný vývojový cyklus pokruta jesenného *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. *Bulletin of the Slovak Botanical Society*, 19: 21–26.
- Kreutz, C. A. J. (1998). *Die Orchideen der Türkei*. Selbst Verlag, Raalte & Landgraaf, The Netherlands, s. 766.
- Kubandová, M., Vlčko, J., Dítě, D., Jasík, M., Kolník, M. (2002). Výsledky monitoringu, ohrozenie a možnosti záchrany populácií druhu *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. na severovýchodnom Slovensku. *Banská Bystrica, Ochrana prírody*, 21: 15–29.

- Kull, T. (2002). Population dynamics of north temperate orchids. *Orchid Biology: Review and Perspectives*, Vol. VIII Kull, T., Arditti J. (eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, s. 139–165.
- Leake, J. (1994). The biology of mycoheterotrophic (saprotrophic) plants. *New Phytologist*, 127: 171–216.
- Light, M. H. S. MacConaill, M. (1998). Factors Affecting Germinable Seed Yield in *Cypripedium calceolus* var. *pubescens* (Willd.) Correll and *Epipactis helleborine* (L.) Crantz (Orchidaceae), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126: 3–26.
- Lücke, E. (1981). Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen. I. Die Orchidee, 32: 182–188.
- Lücke, E. (1984). Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen. V. Die Orchidee, 35: 153–158.
- Loehle, C. (1987). Partitioning of reproductive effort in clonal plants: a benefit-cost model. *Oikos*, 49: 199–208.
- Machon, N., Bardin, P., Mazer, S. J., Moret, J., Godelle, B., Austerlitz, F. (2003). Relationship between genetic structure and seed and pollen dispersal in the endangered orchid *Spiranthes spiralis*. *New Phytologist*, 157: 677–687.
- McCormick, M. K., Whigham, D. F., O'Neill, J. (2004) Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids. *New Phytologist*, 163: 425–438.
- McCormick, M. K., Whigham, D. F., O'Neill, J. P., Becker, J. J., Werner, S., Rasmussen, H. N., Bruns, T. D., Taylor, D. L. (2009). Abundance and distribution of *Corallorhiza odontorhiza* reflect variations in climate and ectomycorrhizae. *Ecological Monographs*, 79(4): 619–635.
- Moen, A., Øien, D. I. (2002). Ecology and survival of *Nigritella nigra*, a threatened orchid species in Scandinavia. *Nordic Journal of Botany*, 22: 435–461.
- McKendrick, S. L., Leake, J. R., Taylor, D. L., Read, D. J. (2000). Symbiotic germination and development of mycoheterotrophic plants in nature: ontogeny of *Corallorhiza trifida* and characterization of its mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 145: 523–537.
- McKendrick, S. L., Leake, J. R., Taylor, D. L., Read, D. J. (2002). Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. *New Phytologist* 154: 233–247.
- Mrkvicka, A. (1992). Liste der Chromosomenzahlen europäischer Orchideen. *Mitteilungsblatt Arbeitskreis Heimische Orchideen Baden-Württemberg*, 24: 669–678.
- Nesvadbová, J., Čečil, F., Gryc, J., Hostička, M., Kraft, J., Nedorostová, B., Sofron, J., Vaněček, J., Vondráček, M., Žán, M. (1987). Chráněný přírodní výtvar Pastviště U Finů. – Ms., map. 17, photo. 23, s. 81 [Inventarizační průzkum; depon. in: AOPK ČR, středisko Plzeň]
- Nesvadbová, J., Pivoňková, L. (1996). Monitoring populace *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. na trvalých plochách v národní přírodní památce Pastviště u Finů. – *Praha, Příroda*, 6: 95–104.

Nesvadbová, J., Brabec, J., Matějková, I., Křenová, Z. (2003) [2006]. Populační biologie *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. na tradičně obhospodařované lokalitě „NPP Pastviště u Fínů“. In.: Pivničková, M. (ed.), (2003) [2006]: Sborník dílčích zpráv z grantového projektu VaV 610/10/00 „Vliv hospodářských zásahů na změnu v biologické rozmanitosti ve zvláště chráněných územích“, Příroda, supplementum, 189–195, 386.

Nilsson, L. A. (1992). Orchid pollination biology. *TREE*, 7: 255–259.

Øien, D. I., Moen, A. (2002). Flowering and survival of *Dactylorhiza lapponica* and *Gymnadenia conopsea* in the Sølendet Nature Reserve, Central Norway. In: Kindlmann, P., Willems, J. H., Whigham, D. F. (eds.), Trends and Fluctuations and Underlying Mechanisms in Terrestrial Orchid Populations. Backhuys Publishers, Leiden, s. 3–22.

Øien, D. I., O'Neill, J. P., Whigham, D. F., McCormick, M. K. (2008). Germination ecology of the boreal-alpine terrestrial orchid *Dactylorhiza lapponica* (Orchidaceae). *Annales Botanici Fennici* 45: 161–172.

Osono, T., Ono Y., Takeda, H. (2003). Fungal ingrowth on forest floor and decomposing needle litter of *Chamaecyparis obtusa* in relation to resource availability and moisture condition. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 1423–1431.

Pfeifer, M., Heinrich W., Jeschke, G. (2006). Climate, size and flowering history determine flowering pattern of an orchid. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 511–526.

Pridgeon, A. M., Cribb, P. J., Chase, M. W., Rasmussen, F. N., (eds.) (2003). Genera Orchidacearum, Vol. 3: Orchidoideae (Part Two) Vanilloideae. Oxford University Press, Oxford, UK, s. 671.

Primack, R., Hall, P. (1990). Costs of reproduction in the pink lady's slipper orchid: a four-year experimental study. *American Naturalist*, 136: 638–656.

Primack, R. B., Miao S. L., Becker, K. R.. (1994). Costs of reproduction in the pink lady's slipper orchid (*Cypripedium acaule*): defoliation, increased fruit production and fire. *American Journal of Botany*, 81: 1083–1090.

Procházka, F. (1980). Naše orchideje. Krajské muzeum východních Čech, Pardubice, s. 296.

Procházka, F., Velíšek, V. (1983). Orchideje naší přírody. Academia, Praha, s. 284.

Procházka, F. (2010). *Spiranthes* L. C. M. Richard – švihlík. In: Štěpánková, J., (ed.), Květena ČR 8. Academia, Praha, s. 480–483.

Průša, D. (2005). Orchideje České republiky. Computer press, Brno, s. 192.

Querejeta, J. I., Egerton-Warburton, L. M., Allen, M. F. (2007). Hydraulic lift may buffer rhizosphere hyphae against the negative effects of severe soil drying in a California Oak savanna. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 409–417.

Rasmussen, H. N., Whigham, D. F. (1993): Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. *American Journal of Botany* 80 (12): 1374–1378.

Rasmussen, H. N. (1995). Terrestrial Orchids from Seed to Mycotrophic Plant. Cambridge University Press, Cambridge, UK, s. 444.

- Rathcke, B. (1983). Competition and facilitation among plants for pollination. In: Real, L. (ed.), *Pollination ecology*. Academic Press, New York, s. 287–302.
- Reddoch, J. M., Reddoch, A. H. (2007). Population dynamics and flowering synchrony of *Goodyera pubescens* (Orchidaceae) in southwestern Quebec, Canada. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 134: 379–388.
- Sazak, A., Ozdener, Y. (2006). Symbiotic and Asymbiotic of Endangered *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. and *Dactylorhiza osmanica* (Kl.) Soó var. *osmanica* (Endemic). *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 9 (12): 2222–2228.
- Shefferson, R. P., Sandercock, B. K., Proper, J., Beissinger, S. R. (2001). Estimating dormancy and survival of a rare herbaceous perennial using mark–recapture models. *Ecology* 82: 145–156.
- Shefferson, R. P. (2009). The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants. *Journal of Ecology*, 97: 1000–1009.
- Sladký, J., Lišková, D. [2004?]. Plán péče pro Národní přírodní památku Pastviště u Finů a její ochranné pásmo na období 2005–2014. Ms. s. 17 [Depon. in: Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, středisko Plzeň.]
- Snow, A. A., Whigham, D. F. (1989). Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology*, 70: 1286–1293.
- Staddon, P. L., Thompson, K., Jakobsen, I., Grime, J. P., Askew, A. P., Fitter, A. H. (2003). Mycorrhizal fungal abundance is affected by long-term climatic manipulations in the field. *Global Change Biology*, 9: 186–194.
- Stephan, G. (1988). Ergebnisse der asymbiotischen Samenvermehrung von *Spiranthes spiralis* (L.C. Rich) und einige darüber hinausgehende Betrachtungen. *Die Orchidee*, 39: 19–25.
- Swaty, R. L., Gehring, C. A., Van Ert, M., Theimer, T. C., Keim, P., Whitham, T. G. (1998). Temporal variation in temperature and rainfall differentially affects ectomycorrhizal colonization at two contrasting sites. *New Phytologist*, 139: 733–739.
- Tali, K. (2002). Dynamics of *Orchis ustulata* populations in Estonia. In: Kindlmann, P., Willems, J. H., Whigham, D. F. (eds.), *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, s. 33–42.
- Tyteca, D. (2000). The orchid flora of Portugal: addendum n.3. Remarks on *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. and three new taxa to the Portuguese flora. *Journal Europäischer Orchideen*, 32: 291–347.
- Van der Heijden, M. G. A., Klironomos, J. N., Ursic, M., Moutoglis, P., Steitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., Sanders, I. R. (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396: 69–72
- Van Waes, J. M. (1984). In vitro studie van de kiemings fysiologie van Westeuropese orchideeën. PhD Thesis, State University, Ghent, Belgium.
- Wells, T. C. E. (1967). Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. at Knocking Hoe National Nature Reserve, Bedfordshire, 1962–1965. *Journal of Ecology*, 55: 83–99.

- Wells, T. C. E. (1981). Population ecology of terrestrial orchids. The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. In: Syngé H. (ed.), Wiley & Sons, Chichester, UK, s. 281–295.
- Wells, T. C. E., Kretz, R. (1986). *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. – from seed to flowering plant in 5 years. *Watsonia*, 16: 235.
- Wells, T. C. E., Kretz, R. (1987). Asymbiotische anzucht von *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. von Samen bis zur Blüte in fünf Jahren. *Die Orchidee*, 38: 245–247.
- Wells, T. C. E., Cox, R. (1989). Predicting the probability of the bee orchid (*Ophrys apifera*) flowering or remaining vegetative from the size and number of leaves. In: Pritchard, H. W. (ed.), *Modern Methods in Orchid Conservation, The Role of Physiology, Ecology and Management*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 129–141.
- Wells, T. C. E., Rothery, P., Cox, R., Bamford, S. (1998). Flowering dynamics of *Orchis morio* L. and *Herminium monorchid* (L.) R. Br. at two sites in eastern England. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126: 39–48.
- Whigham, D. F. (2004). Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics*, 35: 583–621.
- Whigham, D. F., O'Neill, J. P., Rasmussen, H. N., Caldwell, B. A., McCormick, M. K. (2006). Seed longevity in terrestrial orchids – potential for persistent in situ seed banks. *Biological Conservation*, 129: 24–30.
- Whigham, D. F., McCormick, M. K., O'Neill, J. P. (2008). Specialized strategies II: orchids, bromeliads, carnivorous plants and parasites.. In: Leck, M. A., Parker, T., Simpson, R. L. (eds.), *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, s. 79–100.
- Willems, J. H. (1982). Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in the Netherlands, 1972 to 1981. *New Phytologist*, 91: 757–765.
- Willems, J. H. (1989). Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in South-Limburg, The Netherlands. *Memoires de la Socié Royale de Botanique de Belgique*, 11: 115–121.
- Willems, J. H. (1994). Bottlenecks in the establishment and survival of small populations of orchids in Western Europe. *Eurorchis*, 92: 72–82.
- Willems, J. H., Lahtinen, M. L. (1997). Impact of pollination and resource limitation on seed production in a border population of *Spiranthes spiralis*. *Acta Botanica Neerlandica*, 46: 365–375.
- Willems, J. H., Melser, C. (1998). Population dynamics and life-history of *Coeloglossum viride* (L.) Hartm. an endangered orchid species in The Netherlands. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126: 83–93.
- Willems, J. H., Dorland, E. (2000). Flowering frequency and plant performance and their relation to age in the perennial orchid *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. *Plant Biology*, 2: 344–349.
- Willems, J. H., Balounová, Z., Kindlmann, P. (2001). The effect of experimental shading on seed production and plant survival of *Spiranthes spiralis*. *Lindleyana*, 16: 31–37.

Willems, J. H. (2002). A founder population of *Orchis simia* in The Netherlands: a 30-year struggle for survival. In: Kindlmann, P., Willems, J. H., Whigham, D. F. (eds.), Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, s. 23–32.

Wise, C. A., Ranker, T. A., Linhart, Y. B. (2002). Modeling problems in conservation genetics with *Brassica rapa*: genetic variation and fitness in plants under mild, stable conditions. *Conservation Biology*, 16: 1542–1554.

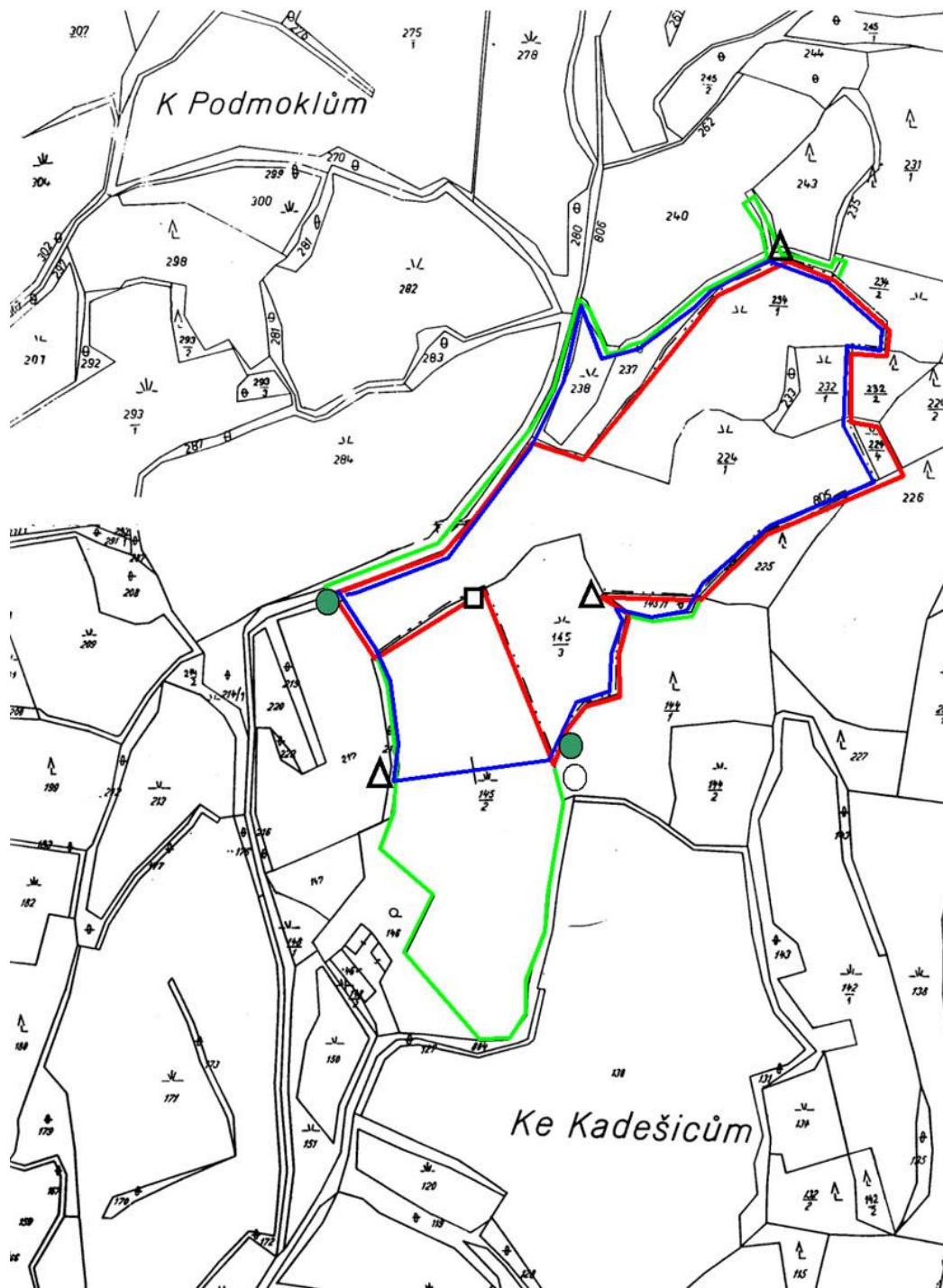
Ziegenspeck, H. (1936). Orchidaceae. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band 1, Abteilung 4. Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany.

Zimmer, K., Hynson, N. A., Gebauer, G., Allen, E. B., Allen, M. F., Read, D. J. (2007). Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from pyroloids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids. *New Phytologist*, 175: 166–175.

9. PŘÍLOHY

Obr. 35: Mapa zásahů a opatření v NPP Pastviště u Fínů

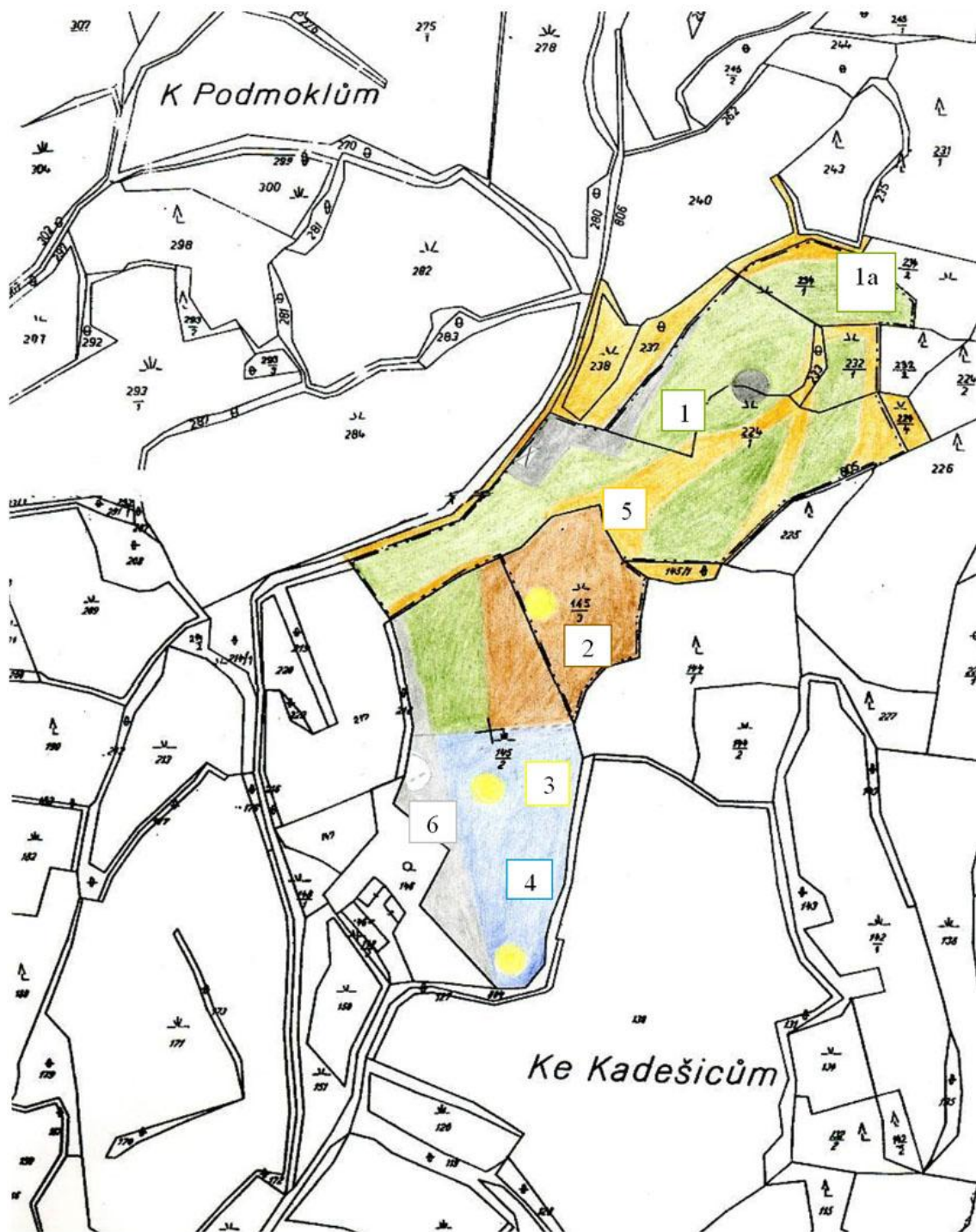
Obr. 36: Mapa pracovních a dílčích ploch NPP Pastviště u Fínů



Legenda:

- hranice NPP
- hranice OP
- současné oplocení
- průchod (vrátka)
- △ přelez
- informační tabule
- úřední tabule

Obr. 35: Mapa zásahů a opatření v NPP Pastviště u Fínů (Plán péče NPP Pastviště u Fínů, AOPK ČR středisko Plzeň)



- Legenda:
- 1-pastviny, 1a-švihlikoviště
 - 2-rašelinné a slatinné loučky
 - 3-luční prameniště
 - 4-vlhké kosené louky
 - 5-sukcesní porosty dřevin
 - 6-nitrofilní porosty

Obr. 36: Mapa pracovních a dílčích ploch NPP Pastviště u Fínů (Plán péče NPP Pastviště u Fínů, AOPK ČR středisko Plzeň)