

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce

Ekologie poloparazitického druhu

***Odontites vernus* a možnosti experimentálního
studia poloparazitů – pilotní studie**

Vypracovala: Pavla Tomšová

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Jan Lepš, Csc.

České Budějovice, 2010

Tomšová P., 2010: Ekologie poloparazitického druhu *Odontites vernus* a možnosti experimentálního studia poloparazitů – pilotní studie [Ecology of hemiparasitic plant *Odontites vernus* and possibilities of experimental study of hemiparasitic plants – a pilot study]

pp., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

Hemiparasitic plants possess many interesting physiological and ecological traits and are of great ecological importance in many natural ecosystems. The aim of this study was (1) to review pot experiments investigating host – hemiparasite interaction in pot experiments, (2) find suitable conditions for germination of *Odontites vernus* seeds, and (3) using database data and own phytosociological relevés determine types of plant communities where hemiparasite *Odontites vernus* grows. Many pot experiments were carried out to investigate host – hemiparasite interactions. They demonstrated that hemiparasitic plants gain water and mineral nutrients from their host; although they are capable of photosynthesis, many are also able to get organic carbon from their hosts. Most of the experiments demonstrated some selectivity for an individual host. The amount of water and solutes taken by hemiparasite from its host differed among hosts and hemiparasite species. Experiments reveal competition for light between hemiparasite and its hosts. My own experiments show that three to nine weeks chilling is a suitable treatment to overcome seed dormancy in *Odontites vernus*. Detrended Correspondence Analysis revealed three plant community types where *Odontites vernus* growth – trampled grasslands, weed communities and nutrient poor grasslands.

Prohlašuji, že jsem svoji bakalářskou práci vypracovala 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 bakalářské práce a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 3. 5. 2010

Pavla Tomšová

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala mému školiteli za odborné vedení a pomoc, bez které by tato práce nemohla vzniknout. Dále Jakubu Těšitelovi za poskytnutí semen pro experiment, Gabrielle Tuleu za poskytnutí souřadnic lokalit s výskytem *Odontites vernus*. Za pomoc při vyhodnocování statistických údajů bych také ráda poděkovala Petrovi Kouteckému, Lucii Málkové a Miroslavu Urbanovi. V neposlední řadě patří dík paní Daně Michalcové za poskytnutí snímků z fytoecnologické databáze. Všem děkuji za trpělivost a podporu.

OBSAH

| | | |
|------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 1 | ÚVOD | 3 |
| 1.1 | Poloparazitické rostliny | 3 |
| 1.1.1 | Obecná charakteristika..... | 3 |
| 1.1.2 | Klíčení semen..... | 3 |
| 1.1.3 | Vztah k hostiteli..... | 4 |
| 1.1.4 | Zařazení do systému..... | 5 |
| 1.1.5 | Ekologický a hospodářský význam..... | 6 |
| 1.2 | Odontites vernus | 6 |
| 1.2.1 | Popis druhu..... | 6 |
| 1.2.2 | Odontites vernus ssp. vernus..... | 6 |
| 1.2.3 | Odontites vernus ssp. serotinus..... | 7 |
| 2 | CÍLE PRÁCE | 8 |
| 3 | KVĚTINÁČOVÉ POKUSY ZABÝVAJÍCÍ SE VZTAHEM POLOPARAZITA A JEHO HOSTITELE | 9 |
| 3.1 | Kompetice o světlo | 11 |
| 3.1.1 | Cíle prací..... | 11 |
| 3.1.2 | Metodika pokusů..... | 11 |
| 3.1.3 | Výsledky..... | 12 |
| 3.2 | Změna dostupnosti oxidu uhličitého | 12 |
| 3.2.1 | Cíle prací..... | 12 |
| 3.2.2 | Metodika..... | 13 |
| 3.2.3 | Výsledky..... | 14 |
| 3.3 | Existuje selektivita pro určitého hostitele? | 14 |
| 3.3.1 | Cíle prací..... | 14 |
| 3.3.2 | Metodika..... | 15 |

| | | |
|------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 3.3.3 | Výsledky | 16 |
| 3.4 | Tok vody a v ní rozpuštěných látek mezi poloparazitem a hostitelskou rostlinou..... | 16 |
| 3.4.1 | Cíle prací | 16 |
| 3.4.2 | Metodika | 17 |
| 3.4.3 | Výsledky | 17 |
| 3.5 | Příjem organického uhlíku z hostitele | 18 |
| 3.5.1 | Cíle prací | 18 |
| 3.5.2 | Metodika | 18 |
| 3.5.3 | Výsledky | 19 |
| 3.6 | Vliv mykorrhizní symbiózy na vztah poloparazit – hostitel | 19 |
| 3.6.1 | Cíle prací | 19 |
| 3.6.2 | Metodika | 19 |
| 3.6.3 | Výsledky | 20 |
| 4 | METODIKA VLASTNÍCH SLEDOVÁNÍ..... | 21 |
| 4.1 | Klíčící pokus | 21 |
| 4.2 | Fytcenologické snímkování | 22 |
| 5 | VÝSLEDKY | 23 |
| 5.1 | Vyhodnocení klíčících pokusů..... | 23 |
| 5.2 | Vyhodnocení fytcenologických snímků..... | 25 |
| 6 | ZHODNOCENÍ NEÚSPĚŠNÉHO KVĚTINÁČOVÉHO POKUSU A NÁVRH POKUSU NOVÉHO..... | 28 |
| 7 | DISKUZE | 31 |
| 8 | LITERATURA | 35 |

1 Úvod

1.1 Poloparazitické rostliny

1.1.1 Obecná charakteristika

Parazitické cévnaté rostliny můžeme rozdělit na dvě velké skupiny – poloparazity (hemiparazity) a úplné parazity (holoparazity). Poloparazitické rostliny jsou narození od holoparazitických rostlin, které jsou heterotrofní a zcela závislé na přísunu uhlíku z hostitelské rostliny, autotrofní. Jsou zelené (obsahují chlorofyl) a uhlík tedy získávají především díky své fotosyntetické aktivitě (Press 1989), i když někteří poloparazité získávají nezanedbatelnou část uhlíku z hostitele (Těšitel et al. 2010, Govier et al. 1967). Poloparazitické rostliny pomocí haustorií, speciálně modifikovaných kořenů, pronikají do xylému hostitelských rostlin a připravují tak své hostitele o vodu a v ní rozpuštěné živiny. Ne všechny poloparazitické rostliny čerpají živiny pouze z kořenové soustavy hostitele, některé, jako například jmelí (*Viscum album*), se svými haustoriemi napojují na xylém stonkových částí rostlin či kmene stromů (Press 1989, Shen et al. 2006). Ve své práci se však budu zabývat pouze poloparazity kořenovými, především pak poddruhem *Odontites vernus* subsp. *serotinus*. V úvodní části se soustředím na čtyři zajímavé charakteristiky kořenových poloparazitů: (1) Za jakých podmínek klíčí semena poloparazitů a čím je ovlivněn růst haustoria; (2) jaký je vztah poloparazita k jeho hostiteli a jak přítomnost poloparazita ovlivňuje společenstvo, kterého je součástí; (3) jaké je zařazení poloparazitických rostlin do systému; (4) ekologický a ekonomický význam.

1.1.2 Klíčení semen

Strategie klíčení semen poloparazitických rostlin můžeme klasifikovat do tří základních skupin (Press et al. 1990), kořenových poloparazitů se týkají první dvě skupiny. Většinu poloparazitů, včetně *Odontites vernus*, můžeme zařadit do první skupiny. Semena těchto poloparazitů mají dostatečnou zásobu živin, která umožňuje kořínku rozsáhlý růst dokud nenarazí na vhodnou hostitelskou rostlinu. Semena jsou relativně velká. Do této skupiny patří mnoho našich poloparazitů (např. i rody *Melampyrum* a *Rhinanthus*). Druhá strategie je pro parazitické rostliny unikátní, patří do ní mnoho holoparazitů. Klíčení semen druhů náležejících k této skupině je zcela závislé na přítomnosti specifických látek vyskytujících

se v rhizosféře hostitelských rostlin (všechny druhy čeledi Orobanchaceae v bývalém pojetí, někteří poloparazité jako například *Striga* sp. a další). Velké množství klíčících pokusů bylo prováděno právě na rodu *Striga*, který se v našich podmínkách nevyskytuje, ale jedná se o druh ekologicky a hlavně hospodářsky velmi významný (Logan & Stewart 1991, Siame et al. 1993, Vogler et al. 1996). Semena těchto druhů jsou velmi malá a rostliny je produkují v obrovském množství. Identifikace látek stimulujičích klíčení parazitů je obtížná a to ze dvou důvodů. Prvním je, že jsou některé z těchto látek aktivní při velmi nízkých koncentracích, větší koncentrace by mohly mít za následek i inhibici klíčení. Druhým důvodem je nestabilita látek a jejich vysoká citlivost na změnu koncentrace vodíkových kationtů v prostředí (Press et al. 1990). Poslední, třetí, strategie se týká rostlin parazitujících na kmenech stromů. Takto žijící rostliny produkují plody, jenž jsou rozšiřovány ptáky, kteří se těmito plody živí. Tato strategie se u nás týká především čeledi Loranthaceae. Semena mnoha druhů poloparazitických rostlin musejí být vystavena po určitou dobu nízkým teplotám, aby byla překonána jejich dormace a aby mohla úspěšně vyklíčit (Baskin et al. 1991).

1.1.3 Vztah k hostiteli

Po nalezení vhodného hostitele dochází k vytvoření haustoriálního spojení mezi poloparazitem a hostitelskou rostlinou. Po naklíčení semene je pro vznik tohoto spojení nutný chemický signál iniciující vytvoření haustoriálního aparátu (Shen et al. 2006). Tento signál se liší od signálu, který podporuje klíčení semen (Press et al. 1990). Po přijetí signálu a iniciaci růstu je vývoj haustoria velmi rychlý. Vystavení semenáčku specifickým molekulám vyvolávajícím růst haustoria po třicet minut je dostačující pro mnoho kořenových poloparazitů a zřetelná haustoria můžeme pozorovat již do 24 hodin od iniciace (Press et al. 1990). Press et al. (1990) dále uvádí, že by se prorůstání haustoria do kořenového systému hostitelské rostliny mohlo v jistých aspektech podobat prorůstání pylové láčky skrze čnělku pestíku, k němuž dochází při opylení krytosemenných rostlin. Haustorium splňuje tři funkce: je zodpovědné za uchycení k hostiteli, proniknutí do xylému hostitele a k příjmu vody a v ní rozpuštěných živin (Press et al. 1990).

Parazité se po napojení na xylém hostitele musí vyrovnat s jeho transpiračním proudem, aby si tak zajistili přísun vody a živin. Tyto proudy budou přímo úměrné koncentračnímu gradientu mezi poloparazitem a hostitelem a nepřímo úměrné odolnosti hostitele vůči parazitovi (Press et al. 1990). Přísun vody z hostitelské do parazitické rostliny by mohl být

umožněn vyšším osmotickým tlakem v listovém pletivu poloparazita (Shen et al. 2006). V tomto pletivu byly také zjištěny vyšší koncentrace anorganických iontů, zejména draslíku a hořčíku. Vysoká koncentrace látek jako je například manitol (alkoholový derivát jednoduchého cukru manitolu) by mohly hrát roli v udržování osmotického gradientu mezi parazitem a hostitelem (Press et al. 1990) .

Poloparazitický způsob výživy má za následek dvojí vztah k hostiteli. Pod zemí mezi poloparazitem a jeho hostitelem dochází ke klasickému parazitizmu, nad zemí však dochází ke kompetici o světlo, které je pro oba účastníky interakce velmi důležité (Matthies 1995, Těšitel et al. 2010). Poloparazit může svého hostitele připravovat o cenné živiny jen do určité míry, aby ho nezapomněl (Matthies 1995). Poloparazitické rostliny jsou však evolučně značně úspěšné, protože je můžeme nalézt po celém světě a to v nejrůznějších biotopech. Poloparaziti jsou silní „podzemní kompetitoři“, ale zdají se být velmi slabí v kompetici o světlo. Zvýšená dostupnost živin pravděpodobně snižuje důležitost podzemní kompetice a redukuje tak škodlivý efekt poloparazita na hostitele. V takovýchto podmínkách se kompetice o světlo stává dominantním faktorem ve vztahu parazit-hostitel, proto nacházíme poloparazity většinou na půdách s nižším obsahem živin (Matthies 1995, Davies & Graves 2000).

1.1.4 Zařazení do systému

V České republice se většina kořenových poloparazitických rostlin řadí do čeledi Orobanchaceae, jsou to různé druhy rodů *Rhinanthus*, *Odontites*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Melampyrum*, *Bartsia* a *Orthantha*. Další kořenový poloparazit vyskytující se v našich podmínkách je rod *Thesium*, který řadíme do čeledi Santalaceae. Čeleď Orobanchaceae zahrnující jak poloparazitické druhy tak i druhy holoparazitické je jednou z nejvíce diverzifikovaných a druhově bohatých skupin parazitických druhů krytosemenných rostlin. Poloparazitičtí zástupci této čeledi bývali dříve, podle tradiční fylogeneze krytosemenných rostlin, řazeni do čeledi Scrophulariaceae (Těšitel 2008). S příchodem molekulárních metod však byla zjištěna monofylie jedné její skupiny (Rhinanthae) bývalé čeledi Scrophulariaceae zahrnující především poloparazitické druhy a holoparazitické čeledi Orobanchaceae. Po tomto objevu byly tyto dvě skupiny spojeny do nově vymezené čeledi Orobanchaceae (Těšitel 2008).

1.1.5 Ekologický a hospodářský význam

Parazitické rostliny jsou ve světě hojné, více než 3000 druhů ze 17 čeledí (Press et al. 1990). Jsou především významnými pleveľy obilných a luštěninových polí způsobujícími výrazné ztráty úrody (Press et al. 1989, Shen et al. 2006), což je také jeden z důvodů, proč vědci zkoumají závislost těchto rostlin na jejich hostitelích. Poloparazitičtí zástupci čeledi Orobanchaceae, kam patří i *Odontites vernus*, jsou obecně důležitou funkční součástí různých evropských ekosystémů, v některých mají dokonce zásadní roli ve fungování daného ekosystému (Niemelä et al. 2008). Tuto roli získali především díky své schopnosti získávat a kumulovat živiny z okolního prostředí i rostlin. Tím tak mohou pozměňovat podmínky daného prostředí, např. dostupnost živin (Press & Phoenix 2005). Také vztahy mezi ostatními rostlinami mohou být přítomností poloparazita pozměněny snížením produkce biomasy a kompetitivní odolnosti hostitelů, kteří většinou představují dominantu daného společenstva (Davies et al. 1997, Press & Phoenix 2005). Jak už bylo výše zmíněno, poloparazitické rostliny můžeme nalézt především na místech s nižším obsahem živin, jako jsou například alpinské pásmo, tundra či polopouště atd.. U nás je můžeme nalézt na velkém množství různých stanovišť.

1.2 *Odontites vernus*

1.2.1 Popis druhu

Ve své práci se budu zabývat kořenovými poloparazity a to zejména druhem *Odontites vernus*. Květena (Kubát 2000) uvádí, že *Odontites vernus* (zdravínek jarní) je jednoletá poloparazitická bylina. Rostlina má přímou lodyhu s odstávajícími větvemi, které nesou nafialovělé květy uspořádané do hroznovitého květenství. Listy zdravínku jsou kopinaté. Plodem jsou elipsoidní tobolky obsahující světle šedá semena 1,4-2 mm dlouhá. Druh lze víceméně nalézt po celé České republice, avšak z některých poměrně rozsáhlých území neexistují použitelné prakticky žádné herbářové doklady, ačkoli tam podle literatury druh bezpochyby roste, jako např. v Moravském krasu, Šluknovském výběžku a Krkonoších.

1.2.2 *Odontites vernus ssp. vernus*

V našich podmínkách je možné rozlišit dva poddruhy, které se liší nejen morfologickými vlastnostmi a ekologickými nároky, ale také fenologicky a předpokládalo se, že i rozdílnou

ploidií (ssp. *vernus* $2n = 40$ a ssp. *serotinus* $2n = 20$), tento předpoklad ale zřejmě není správný (Tulleu, ústní sdělení). Druh *Odontites vernus* ssp. *vernus* má krátké přímé větve, které od lodyhy odstávají max. pod úhlem 45 stupňů. Tento poddruh kvete především v červnu a červenci, výjimečně do září a můžeme ho nalézt především na polích a úhorech, na čerstvě vlhkých jílovitých i hlinitých zásaditých až kyselých půdách. Nejčastěji se vyskytuje ve společenstvech svazů *Aphanion* a *Caucalidion lappulae*. Tento druh je podle Kubáta (2000) nepravidelně roztroušen na většině území.

1.2.3 *Odontites vernus* ssp. *serotinus*

Druh *Odontites vernus* ssp. *serotinus*, na který se ve své práci zaměřím především, má oproti ssp. *vernus* větve dlouhé, obloukem vzpřímené, od lodyhy odstávající pod úhlem větším než 50 stupňů. Doba květu se pohybuje od července až do října a můžeme ho nalézt na pastvinách a jiných krátkostébelných sekaných a sešlapávaných trávnicích, travnatých lesních lemech, okrajích cest a podobných mírně ruderalizovaných výslunných stanovištích s rozvolněným prostorem, především na jílovitých, živinami a bázemi bohatých půdách. Tento poddruh se vyskytuje ve svazech *Cynosurion* a *Agropyro-Rumicion crispi*. V ČR se roztroušeně až dosti hojně vyskytuje v termofytiku a mezofytiku především sz., stf. a jv. Čech. O poddruhu *serotinus* chybějí či téměř chybějí doklady především ze s. a z. Čech (Kubát 2000).

2 Cíle práce

Jak je z výše popsané charakterisky poloparazitů vidět, jde o velice zajímavé rostliny jak z hlediska fyziologického, tak i z ekologického. Z hlediska fyziologického se výzkumy týkají především způsobu příjmu vody a v ní rozpuštěných živin, zda si poloparazit, ačkoliv je schopen fotosyntézy, bere od hostitele uhlík a do jaké míry ho o něj připravuje, zda přítomnost mykorrhizních hub v nějakém ohledu ovlivní příjem živin poloparazitem či zda zvýšení okolní koncentrace oxidu uhličitého potřebného k fotosyntéze zmírní účinek poloparazita na hostitele. Z hlediska ekologického se zkoumají především otázky týkající se nadzemní kompetice o světlo, zda existuje ze strany poloparazita nějaká selektivita pro určitého hostitele, či jak přítomnost parazita ovlivňuje složení rostlinného společenstva na určitém území. Tato práce měla být pilotní studií pro další výzkum zdravínku, a proto jsem se zaměřila na několik oblastí, které mají další výzkum usnadnit.

Hlavní cíle této práce jsou:

- 1) obecně popsat metody studia fyziologie a ekologie poloparazitických rostlin z čeledi Orobanchaceae pomocí květináčových pokusů, nastínit metodiku pokusů a jejich výsledky
- 2) ze zjištěných faktů se pokusit odhadnout, jestli a případně jak úspěšně by se podobné pokusy daly aplikovat na mnou zkoumaný druh *Odontites vernus* ssp. *serotinus*
- 3) pomocí vlastního klíčícího pokusu odhadnout, jak připravit semena, aby bylo možné získat dostatek naklíčených semen pro další květináčové pokusy
- 4) charakterizovat typy společenstev, kde se *Odontites vernus* nachází a porovnat vlastní fytoocenologické snímky se snímky z fytoocenologické databáze

V létě 2009 jsem provedla květináčový pokus, který se nezdařil (rostliny poloparazita uhynuly, pravděpodobně všechny před nebo tesně po přichycení k hostitelům. Na základě tohoto pokusu jsem ještě zvolila pátý cíl

- 5) popsat a zhodnotit design neúspěšného pokusu, vysvětlit, jaké byly jeho cíle, a na základě toho připravit zhodnotit možnosti jeho provedení v budoucnu

3 Květináčové pokusy zabývající se vztahem poloparazita a jeho hostitele

Nejčastější jevy zkoumané na poloparazitických rostlinách jsou, kompetice o světlo mezi poloparazitem a jeho hostitelem, vliv zvýšené koncentrace atmosférického oxidu uhličitého, vliv přítomnosti mykorrhizních hub na interakci mezi poloparazitem a hostitelem. Další otázky, které si vědci kladou jsou, zda u poloparazitů existuje selektivita pro určitého hostitele a do jaké míry poloparazit svého hostitele připravuje o vodu a živiny v ní rozpuštěné. K prozkoumání všech výše zmíněných problematik slouží nejčastěji květináčové pokusy a také sledování v terénu. Zatímco terénní pokusy poskytují realističtější obraz skutečnosti, květináčové pokusy poskytují lépe kontrolovatelné prostředí než místa přirozeného výskytu těchto rostlin. V této práci se zabývám právě jimi. Přehled jevů sledovaných pomocí květináčových pokusů a autorů prací je uveden v Tabulce 1.

Některé postupy byly prakticky ve všech pokusech stejné nebo podobné. Semena poloparazita byla vždy naklíčena na vlhkém filtračním papíru v Petriho miskách. V některých případech byl povrch semen sterilizován vhodnou chemickou látkou (Jiang et al., 2003, Jiang et al., 2004). Ve všech případech bylo na počátku každého experimentu nutné překonat dormanci semen poloparazita, a to jejich umístěním do prostředí o nižších teplotách (2°C). Po naklíčení byla semena přemístěna do květináčů s hostiteli. Semena hostitelů byla ošetřována různě, podle druhu. Jako nejčastější substrát pro květináčové pokusy se používala směs rašeliny a písku (Matthies 1995, Salonen et al. 2001). V experimentech zabývajících se tokem živin z hostitele do poloparazita byla vždy použita hnojiva. V pokusech zabývajících se jinou problematikou byly také některé základní substráty hmojeny. Nejčastěji používaným hnojivem byl roztok na dusíkaté bázi Long Ashton (Hwangbo et al. 2003, Keith et al. 2004). V některých experimentech byl tento roztok ještě obohacen přísadkou fosofru (Davies & Graves 1998, Davies & Graves 2000). V dalším textu se budu věnovat jednotlivým jevům, které jsou květináčovými pokusy sledovány.

Tab. 1: Přehled sledovaných jevů na poloparazitických rostlinách včetně autorů těchto prací. (Pozn. druhy jsou uváděny pod jmény užitými v původních pracích a v závorce uvádím jména podle Kubáta et al. 2002, která používám v dalším textu)

| SLEDOVANÝ JEV | POLOPARAZIT | PRÁCE |
|-------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| Kompetice o světlo | <i>Melampyrum sylvaticum</i> | Hättenschwiler & Körner 1997 |
| | <i>Rhisanthus serotinus</i> (<i>Rhinanthus major</i>) <i>Odontites rubra</i> (<i>Odontites vernus</i>) | Matthies 1995 |
| | <i>Rhisanthus minor</i> | Keith et al. 2004 |
| | | |
| Zvýšení koncentrace CO ₂ | <i>Rhisanthus minor</i> | Hwangbo et al. 2003 |
| | <i>Rhinanthus alectorolophus</i> | Matthies & Egli 1999 |
| | <i>Melampyrum sylvaticum</i> <i>Melampyrum pratense</i> | Hättenschwiler & Zumbunn 2006 |
| | <i>Striga hermonthica</i> <i>Striga asiatica</i> | Watling & Press 1997 |
| | | |
| Selektivita | <i>Rhisanthus minor</i> | Keith et al. 2004 |
| | <i>Rhinanthus minor</i> | Gibson & Watkinson 1991 |
| | <i>Orthocarpus pupurescens</i> | Press 1989 |
| | <i>Rhisanthus serotinus</i> (<i>Rhinanthus major</i>) <i>Odontites rubra</i> (<i>Odontites vernus</i>) | Matthies 1995 |
| | <i>Odontites litoralis</i> (<i>Odontites vernus</i>) | Niemelä et al. 2008 |
| | | |
| Tok vody a živin | <i>Rhisanthus minor</i> | Seel & Jeschke 1999 |
| | <i>Rhisanthus minor</i> | Davies & Graves 2000 |
| | <i>Rhisanthus minor</i> | Jiang et al. 2003 |
| | <i>Melampyrum arvense</i> | Lechowski 1996 |
| | <i>Bartsia alpina</i> | Quested et al. 2003 |
| | <i>Rhinanthus minor</i> | Jiang et al. 2004 |
| | <i>Rhinanthus alectorolophus</i> | Matthies & Egli 1999 |
| | <i>Orthocarpus pupurescens</i> <i>Striga</i> sp. | Press 1989 |

| | | |
|---------------------------|------------------------------------------------------------|--------------------------------|
| Příjem organického uhlíku | <i>Rhinanthus minor</i> | Těšitel et al. 2010 |
| | <i>Euphrasia rostkoviana</i> | |
| | <i>Olax phyllanthi</i> | Tenakoon & Pate 1995 |
| | <i>Striga hermonthica</i> | Pageau et al. 1998 |
| Mykorrhizní interakce | <i>Rhinanthus minor</i> | Davies & Graves 1998 |
| | <i>Rhinanthus minor</i> | Stein et al. 2009 |
| | <i>Odontites vulgaris</i> (<i>Odontites vernus</i>) | Salonen et al. 2001 |
| | <i>Rhinanthus serotinus</i> (<i>Rhinanthus major</i>) | |
| | <i>Pedicularis</i> sp. | Ai-Rong Li & Kai-Yun Guan 2008 |
| | | |

3.1 Kompetice o světlo

3.1.1 Cíle prací

Jedním z často zkoumaných ekologických aspektů vztahu poloparazit – hostitel je kompetice o světlo mezi účastníky interakce. Nejvíce diskutovanými otázkami této problematiky jsou, zda v nějakém případě převažují negativní efekty nadzemní kompetice nad těmi pozitivními či zda poloparazit redukuje růst svého hostitele více než běžný autotrofní kompetitor (Matthies 1995). Dále například, je – li stupeň poškození hostitele v korelaci se stupněm závislosti poloparazita na hostiteli (Keith et al. 2004). Dostupnost světla je velmi důležitým faktorem pro utváření bylinného patra v lesních společenstvech. Poloparazité jsou součástí i těchto ekosystémů, kde jsou rostliny vystaveny většímu zastínění (Hättenschwiler & Körner 1997). Problematika nedostatku světla by mohla být vyřešena dodáním atmosférického oxidu uhličitého do systému (viz. také kapitola 3.2). Dodáním CO₂ by se tak mohla zlepšit rovnováha uhlíku, protože by u rostlin nedocházelo k tak velkým ztrátám uhlíku způsobeným fotorespirací (Hättenschwiler & Körner 1997).

3.1.2 Metodika pokusů

Nejčastěji zkoumaní poloparazité byly *Rhinanthus serotinus*, *Odontites vernus*. Jako hostitelé byly zvoleny rostliny z čeledi Fabaceae (nejčastěji *Medicago sativa*) či Poaceae (*Festuca* sp.). Hostitelé i poloparazité byli vysazeni do květináčů samostatně jako kontrola. Dále byly rostliny vsazeny do květináčů společně, do poloviny těchto květináčů byla mezi

poloparazita a jeho hostitele umístěna přepážka, aby se v nich tak zabránilo kompetici o světlo (Matthies 1995). V některých experimentech nebyla přepážka použita. Poloparazitické a hostitelské rostliny byly buď pouze vsazeny různě daleko od sebe (Keith et al. 2004) nebo bylo zastínění docíleno vsazením *Picea abies* do květináčů s poloparazity (Hättenschwiler & Körner 1997). Rostliny byly sklizeny po různě dlouhé době. Poslední sběr proběhl po vytvoření plodů poloparazita. Rostliny byly poté rozděleny na nadzemní a kořenovou část. Obě části byly vysušeny a sušiny zváženy.

3.1.3 Výsledky

Některé poloparazitické rostliny (*Rhinanthus serotinus* a *Odontites vernus*) rostoucí samostatně bez hostitele byly schopny růstu a reprodukce, ale byly malého vzrůstu (Matthies 1995). Ve studovaných systémech poloparazitů velmi profitovali ze spojení s hostitelskou rostlinou (Matthies 1995). Výhody poloparazitické výživy tedy jasně převažují nad negativním vlivem kompetice, alespoň ve studovaném systému. Dále bylo zjištěno, že čím déle byl poloparazit ponechán ve spojení s hostitelem, tím nižší procento celkové biomasy poloparazita bylo přiděleno kořenům. Biomasa poloparazitů byla výrazně vyšší v případech, kdy jejich nadzemní část od hostitelů dělila fólie zabraňující kompetici o světlo (Matthies 1995). Zastínění hostitelem způsobilo cca. 30 % redukci biomasy poloparazita. Naproti tomu oddělení fólií nemělo významný vliv na růst hostitele, což poukazuje na to, že hostitelské rostliny bývají v kompetici o světlo silnějšími kompetitory než poloparazitů (Matthies 1995). To dokazují i experimenty, při nichž nebylo použito fólie (Keith et al. 2004). Stačilo pouze vsadit poloparazita do různých vzdáleností od hostitelské rostliny. Pod zemí došlo ve všech případech k haustoriálnímu spojení s hostitelem, nicméně parazitů rostoucí blíže k hostiteli vykazovali menší růst než ti rostoucí ve větší vzdálenosti. Simulace lesního společenstva ukázala, že růst poloparazita rostoucího pod velkým zastíněním stromového patra může být stimulován přídatkem atmosférického oxidu uhličitého do systému (Hättenschwiler & Körner 1997).

3.2 Změna dostupnosti oxidu uhličitého

3.2.1 Cíle prací

Další často zkoumaný aspekt interakce poloparazit – hostitel je odpověď kořenových poloparazitů na zvýšenou dostupnost atmosférického oxidu uhličitého. Zvýšení koncentrace atmosférického oxidu uhličitého může přímo ovlivnit fyziologii rostlin. Často

sledované následky zvýšené koncentrace CO₂ jsou vyšší rychlost fotosyntézy a zvýšená schopnost využití vody (Matthies & Egli 1999). O poloparazitických rostlinách je známo, že rychlost jejich transpirace je výrazně vyšší než u hostitelských rostlin (Press et al. 1990, Shen et al. 2006). Zlepšená schopnost využití vody obou účastníků interakce v důsledku zvýšené dostupnosti CO₂ by tak mohla redukovat negativní vliv parazitizmu na hostitelskou rostlinu. Nicméně kdyby byl růst poloparazita zvýšeným CO₂ stimulován příliš silně, mohly by se tak i zvýšit nároky poloparazita na hostitele a převážit tak účinky lepšího využití vody (Matthies & Egli 1999). Jelikož mohou poloparazitické rostliny snížit produktivitu vegetace na určitém území a ovlivňovat kompetici mezi různými hostitelskými druhy, mohly by tak změny fyziologie poloparazita způsobené zvýšenou dostupností CO₂ ovlivnit strukturu a druhové složení společenstev, ve kterých se vyskytují (Hätenschwiler & Zumbunn 2006).

Hlavním cílem prací na toto téma je zodpovězení otázek, zda zvýšená koncentrace CO₂ nějakým způsobem zlepšuje účinnost fotosyntézy a způsobuje nárůst biomasy poloparazita, či zda redukuje negativní efekt poloparazita na hostitele díky pozitivním efektům CO₂ na růst parazita, či zda se změnou koncentrace CO₂ nějak pozměňuje celková produktivita asociace poloparazit – hostitel. Dalšími otázkami jsou, zda jsou vlivy na fyziologii poloparazita při zvýšené koncentraci oxidu uhličitého závislé na míře dostupných živin v půdě či na druhu hostitele.

3.2.2 Metodika

Zkoumané poloparazitické rostliny (většinou druhy rodu *Rhinanthus*) byly nejprve naklíčeny na vlhkém filtračním papíře a po určité době přesazeny do květináčů s hostiteli. Jako hostitelské rostliny byly nejčastěji opět voleny rostliny z čeledi Fabaceae (nejčastěji *Medicago sativa*) či z čeledi Poaceae (*Poa pratensis*, *Lolium perenne*). Takto připravené květináče byly umístěny do speciálních komor s otevřenou vrchní částí (Matthies & Egli 1999, Hwangbo et al. 2003). V polovině komor se udržovala běžná koncentrace oxidu uhličitého jako kontrola, v další polovině byla koncentrace zvýšená. Transpirace rostlin byla měřena v průběhu pokusu. Pokusy, které se mimo samotné transpirace zabývaly i jinými doplňujícími faktory jako jsou míra dostupných živin či druh hostitele, byly zpracovány jiným způsobem (byla měřena výška rostlin, po vysušení byla zvážena biomasa a byl spočítán počet květů a tobolek).

3.2.3 Výsledky

Z dosavadních výzkumů (Hwangbo et al. 2003, Matthies & Egli 1999) bylo zjištěno, že kořenoví poloparazité i jejich hostitelé reagují na zvýšenou dostupnost atmosférického CO₂. Při zvýšené dostupnosti CO₂ zkoumaní poloparazité i jejich hostitelé zvýšili svou fotosyntetickou aktivitu a u poloparazitů došlo i k nárůstu jejich biomasy. Transpirace a celková koncentrace dusíku v pletivu poloparazitů zůstala při tomto zásahu nezměněná. Odpověď poloparazitů byla ve všech případech silnější než u jejich hostitelů. Nicméně zlepšená dostupnost atmosférického CO₂ nikterak nezmírnila negativní vliv parazita na hostitele, což poukazuje na ne zcela úplnou autotrofii poloparazitů, protože jak výše popsané výzkumy dokazují, připravuje poloparazit svého hostitele o uhlík i při dostatku vzdušného CO₂. Poloparazit tak může zvýšením CO₂ profitovat buď přímo vlastní fixací uhlíku nebo nepřímo zvýšením příjmu uhlíku z hostitele (Matthies & Egli 1999). Odpověď poloparazitů na zvýšenou dostupnost oxidu uhličitého se liší v závislosti na míře živin v půdě a je u každého poloparazitického druhu jiná (Matthies & Egli 1999). Zatímco na vysoké úrovni živin v půdě zvýšená koncentrace CO₂ biomasu *Rhinanthus* sp. silně zvýšila, na biomasu *Melampyrum sylvaticum* žádný signifikantní efekt neměla. Biomasa tropického poloparazita *Striga* sp. byla při zvýšené dostupnosti CO₂ dokonce snížena, i když biomasa hostitele narostla (Watling & Press 1997).

3.3 Existuje selektivita pro určitého hostitele?

3.3.1 Cíle prací

Rozpětí možných hostitelů například pro jeden z nejčastěji zkoumaných poloparazitických druhů *Rhinanthus minor* sahá k minimálně padesáti druhům z osmnácti různých čeledí a zahrnuje druhy různých životních forem a různé životní historie (Gibson & Watkinson 1991). I když může poloparazit napadat velké množství druhů ve společenstvech, ve kterých se vyskytuje, počet haustoriálních spojení utvořených k jednotlivým hostitelům v porovnání s relativním množstvím kořenů v půdě naznačuje, že poloparazit může vykazovat určitou selektivitu ve výběru svého hostitele (Gibson & Watkinson 1991, Shen et al. 2006). Nicméně existuje rozdíl mezi selektivitou v rámci různých populací a selektivitou mezi rostlinami z různých částí jedné populace. Tento fakt poukazuje na to, že selektivita může záviset na více faktorech než jen na samotném druhu hostitele. Těmito faktory mohou být stav hostitele, jeho relativní zastoupení v daném společenstvu, či genetická struktura celé populace hostitele.

Každá rostlina tvoří v zemi specifický kořenový systém. Haustoria poloparazita tak mohou dosáhnout k různým částem kořenového systému jeho hostitele, jak k částem periferním tak i k dobře vyvinutým částem kořene. Napadat periferní kořenový systém je pro poloparazita jednodušší, ale je zde menší podíl cév, ze kterých poloparazit čerpá vodu a živiny. Naproti tomu je podíl xylému ve vyvinutějších částech kořene vyšší, ale poloparazit musí věnovat více energie na proniknutí do tohoto systému (Keith et al. 2004).

Nejfrekventovanějšími hostiteli poloparazitů jsou rostliny z čeledí Poaceae a Fabaceae. Trávy jsou vždy hojnou složkou společenstev, ve kterých můžeme poloparazity nalézt. Jejich dobrá fitness a snadná dostupnost z nich tak dělají vždy vhodné hostitele. Naproti tomu bobovité rostliny nejsou sice tak hojné, ale jejich schopnost fixovat vzdušný dusík z nich dělá také dobré hostitele (Gibson & Watkinson 1991). Vhodnými hostiteli mohou být ale i rostliny jiných čeledí. Květináčové pokusy ukázaly, že například poloparazit *Orthocarpus pupurescens* (z Jižní Ameriky) ve spojení s *Trifolium pratense* nevykazuje téměř žádné změny růstu, ale ve spojení se *Spergula arvensis* se jeho růst více než ztrojnásobí.

Z těchto důvodů jsou nejčastěji kladenými otázkami jaký vliv bude mít poloparazit na dva různé hostitele z různých čeledí, jaký tento vliv bude, když bude poloparazit růst s každým hostitelem zvlášť nebo s oběma zároveň. Dále jaký vliv bude mít poloparazit na kompetitivní interakci mezi dvěma druhy stejné čeledi. Jestli bude hostitel rostoucí blíže poloparazitovi více poškozen než ten rostoucí dále a jestli bude poloparazit vykazovat nárůst biomasy a zvýší – li se počet reproduktivních orgánů, když bude hostitel růst v blízkosti hostitele než ten rostoucí dále. Bude mít poloparazit menší vliv na hostitele s hodně rozptýleným než na hostitele s bočně ne moc rozptýleným kořenovým systémem?

3.3.2 Metodika

Nejčastěji zkoumaným poloparazitem pro tuto problematiku byl *Rhinanthus minor* a jako hostitelské rostliny byly většinou použity *Festuca rubra*, *Festuca ovina*, *Lolium perenne*, *Trifolium repens* (Keith et al. 2004, Gibson & Watkinson 1991). Pro zjištění, zda má například tvar kořenové soustavy hostitele vliv na rozložení kořenové soustavy poloparazita, bylo použito speciálních tenkých květináčů s průhlednou přední stěnou. Tato stěna však byla po průběh pokusu zakryta vrstvou polyethylenu, aby se tak zabránilo zezelenání kořenů (Keith et al. 2004).

3.3.3 Výsledky

Růst s hostitelskými rostlinami prokazatelně stimuluje růst poloparazitů (Gibson & Watkinson 1991), ovšem různé druhy poloparazitů rostoucí na jednom a tom samém hostiteli profitují ze spojení různě, což poukazuje na jistou selektivitu poloparazitů pro určitého hostitele (Matthies 1995). Jak bylo již výše zmíněno, jsou nejčastěji jako hostitelé používány rostliny z čeledí Fabaceae a Poaceae. Některé studie naznačují, že právě bobovité rostliny by mohly být ze všech nejvhodnější, jelikož se ukázalo, že pro poloparazity by mohla dostupnost dusíku představovat důležitý faktor při určení kvality hostitele (Gibson & Watkinson 1991). Také experiment, kde bylo zkoumáno, jak vzdálenost poloparazita od hostitelské rostliny ovlivňuje jejich vzájemný vztah, poukazuje na možnou selektivitu. Modelová rostlina *Rhinanthus minor* rostoucí v bezprostřední blízkosti prvního z hostitelů ho poškozovala mnohem více, než toho, co rostl ve vzdálenosti větší. U druhého z hostitelů však nebyl významný rozdíl v míře poškození hostitele ať rostl v malé či větší vzdálenosti od poloparazita (Keith et al. 2004). Přítomnost poloparazita ovlivňuje i kompetitivní interakce mezi jednotlivými hostiteli (Gibson & Watkinson 1991, Niemelä et al. 2008). Jak bylo na příkladu ukázáno, byly kompetitivní vlastnosti *Trifolium repens* a *Lolium perenne* vyrovnané, ale díky selektivě poloparazita pro *Trifolium* se *Lolium* stalo silnějším kompetitorem (Gibson & Watkinson 1991). Přítomnost poloparazita ve společenstvech, tak může ovlivňovat jejich složení, díky schopnosti pozměnit kompetiční ekvilibrium mezi hostiteli.

3.4 Tok vody a v ní rozpuštěných látek mezi poloparazitem a hostitelskou rostlinou

3.4.1 Cíle prací

Extrakce xylémové mízy z hostitelského kořenového systému je některým poloparazitům (*Rhinanthus minor*) umožněna díky jejich výrazně vyšší transpiraci oproti hostitelské rostlině a také tím, že průduchy poloparazitických rostlin jsou navzdory vysoké koncentraci kyseliny abscisové (ABA) permanentně otevřené (Jiang et al. 2003). U jiných druhů poloparazitů (*Melampyrum arvense*) však bylo prokázáno běžné chování průduchů (Jiang et al. 2003). Je tento jev způsoben druhem hostitele či druhem poloparazita? Možné vysvětlení by mohlo mít podrobnější prozkoumání role stresového hormonu kyseliny abscisové, která reguluje jak otevírání průduchů tak i hydraulickou vodivost kořenového

systemu rostlin. Kromě vody a v ní rozpuštěných živin získávají poloparazitě díky transpiračnímu proudu i část hormonů produkovaných hostitelskou rostlinou (Lechowski 1996). Všeobecně platí, že otevírání průduchů může být regulováno jak kyselinou abscisovou pocházející z mezofylu listů tak i tou přicházející transpiračním proudem až z kořenů hostitelské rostliny. Proto cílem experimentů na toto téma bylo zjistit jak se mění obsah ABA v epidermální vrstvě listů, v mezofylu listů a v xylému poloparazita před a po vytvoření spojení s hostitelem (Lechowski 1996). Jiné studie se zabývají změnami v toku, ukládání a metabolismu ABA v rostlinách rostoucích samostatně a poté v poloparazitické asociaci (Jiang et al., 2004).

Kromě vody a hormonů dochází i k transportu živin z hostitelské do parazitické rostliny. Poloparazitické rostliny se většinou nacházejí na místech s nižším obsahem živin (Matthies 1995) a bylo vyzkoušeno, že četnost a vliv poloparazitických druhů na hostitele může být zredukován přidáním hnojiv (Davies & Graves 2000). Hlavní složkou těchto hnojiv je dusík. Mnoho studií prokázalo, že negativní vliv holoparazitů (*Orobanche*) je po přidání dusíkatých hnojiv zmírněn (Davies & Graves 2000). Chovají se poloparazitické rostliny stejně? Prvek, který v anorganických hnojivech nejčastěji doprovází dusík je fosfor, ten je také v hojné míře používán i v hnojivech organických. Poloparazitě se tak často s tímto prvkem mohou díky častému hnojení polí setkat (Davies & Graves 2000). Jaký vliv bude tedy na vztah poloparazit – hostitel mít zvýšení obsahu fosforu v půdě?

3.4.2 Metodika

Jako hostitelské rostliny byly opět použity rostliny čeledi Fabaceae (*Trifolium aplestre*) a čeledi Poaceae (nejčastěji *Hordeum vulgare*, dále například *Lolium perenne*). Celkový příjem vody rostlinou, ztráty vody způsobené transpirací, množství vody uložené v rostlině potřebné pro budoucí růst a tok vody v rostlině byly různými způsoby změřeny pro samostatně rostoucí hostitelskou i poloparazitickou rostlinu a poté pro tytéž rostliny rostoucí společně.

3.4.3 Výsledky

Spojení s poloparazitickou rostlinou zvyšuje produkci ABA v kořenech hostitele a tím i její transport do listového pletiva poloparazita (Lechowski 1996). V současnosti neexistuje jasné vysvětlení funkce extrémně vysoké koncentrace ABA v některých poloparazitech připojených k hostiteli. V listech a kořenech samostatně rostoucích poloparazitů by ABA

mohla kontrolovat uzavírání průduchů a udržovat vysokou hydraulickou vodivost kořenů. V prýtu parazitujících rostlin, kdy jsou stomata permanentně otevřená i během noci, je funkce ABA při kontrole uzavírání průduchů nepravděpodobná (Jiang et al. 2004). Přidání fosforu či dusíku do systému mělo v mnoha experimentech (Davies & Graves 2000) pozitivní vliv na hostitelskou rostlinu a negativní efekt parazitismu byl přidavkem těchto látek zmírněn. Biomasa poloparazita byla přidavkem fosforu do systému značně snížena. Odpověď poloparazitů na vyšší koncentraci fosforu v půdě však závisí i na druhu hostitelské rostliny, například *Rhinanthus angustifolius* v asociaci s *Deschampsia flexuosa* po přidavku fosforu dokonce profitoval (Davies & Graves 2000). Co se týče cirkulace živin v ekosystému nemusí mít poloparazité vždy jen negativní vliv na hostitelské rostliny. Výzkumy prokázaly, že listové pletivo poloparazitických rostlin je bohaté na živiny a po uhynutí produkují poloparazitické rostliny v porovnání s ostatními vysoce kvalitní humus. Tento kvalitní humus tak může zpětně zlepšit růst hostitelských a okolních rostlin na půdách s nižším obsahem živin (Quested et al. 2003)

3.5 Příjem organického uhlíku z hostitele

3.5.1 Cíle prací

Poloparazitické rostliny získávají většinu vody a v ní rozpuštěné minerální látky z hostitele, zatímco organický uhlík získávají hlavně díky své fotosyntetické aktivitě (Press 1998). Nicméně někteří poloparazité získávají alespoň část organického uhlíku heterotrofní cestou z hostitele (Těšitel et al. 2010). Práce se tak zaměřují na určení množství organického uhlíku, který poloparazitické rostliny získávají z hostitele.

3.5.2 Metodika

K určení množství uhlíku získaného z hostitele měří vědci množství stabilního izotopu uhlíku $\delta^{13}\text{C}$ v pletivech poloparazitické rostliny (Těšitel et al. 2010, Tenakoon & Pate 1995, Pageau 1998, Press 1987). Jako hostitelské rostliny jsou používány vždy zástupci C3 a C4 rostlin, jelikož se tyto rostliny liší v mechanismu fixace uhlíku, a tím i v $\delta^{13}\text{C}$ ve vlastních pletivech. Naši poloparazité sami mají C3 fotosyntézu. Z rozdílu $\delta^{13}\text{C}$ hemiparazitů pěstovaných na C3 a C4 hostitelích lze tedy odhadnout množství organického uhlíku získaného z hostitele.

3.5.3 Výsledky

Bylo prokázáno, že poloparazitické rostliny, ačkoli jsou schopny fotosyntetické aktivity, připravují hostitele i o organický uhlík a to po celou dobu růstu až do ukončení životního cyklu (Pageau 1998). Ukázalo se, že pletiva některých poloparazitických rostlin obsahují až 50 % uhlíku získaného z hostitelské rostliny (Těšitel et al. 2010). Množství uhlíku získaného z hostitelských rostlin se mezi jednotlivými druhy poloparazitů liší. Například *Rhinanthus minor* je velmi úspěšný poloparazit v extrakci organických látek z hostitele, v jeho pletivech se proto našlo až 50 % uhlíku získaného z hostitele, zatímco v *Euphrasia rostkoviana* bylo zaznamenáno pouhých 30 % takto získaného uhlíku, díky jeho konzervativnější strategii (Těšitel et al. 2010).

3.6 Vliv mykorrhizní symbiózy na vztah poloparazit – hostitel

3.6.1 Cíle prací

Mykorrhizní houby jsou hlavní složkou půdy většiny ekosystémů a předpokládá se, že většina suchozemských rostlin žije v symbióze s některým druhem těchto hub (Li & Guan 2008). Symbióza mezi rostlinami a mykorrhizními houbami je pro rostlinná společenstva velmi užitečná, protože tyto houby pomáhají rostlinám zlepšit příjem a transport vody a živin z půdy a redukují patogenní infekce napadající tyto rostliny (Salonen et al. 2001). Díky těmto pozitivním vlivům na růst rostlin by tak mykorrhizní houby mohly hrát důležitou roli v působení na interakci mezi symbiotickými rostlinami a jinými organismy. Vzhledem k tomu, že většina potenciálních hostitelů jsou rostliny žijící v mykorrhizní symbióze, vede napojení na hostitele většinou k vytvoření trojstranného systému, kde voda a živiny kolují z jednoho partnera do dalšího (Salonen et al. 2001). Proto se předpokládá, že mykorrhizní symbióza by mohla ovlivnit vztah mezi poloparazitem a jeho hostitelem. Za předpokladu, že mykorrhiza podporuje růst a fotosyntetickou aktivitu hostitele, by mohl být podpořen i růst poloparazita připojeného na tohoto hostitele (Salonen et al. 2001, Stein et al. 2009, Davies & Graves 1998). Další zkoumanou otázkou je, zda i poloparazité rostou v symbióze s mykorrhizními houbami a jak toto soužití poloparazita ovlivňuje (Li & Guan 2008).

3.6.2 Metodika

Semenáčky poloparazitů byly vsazeny jednak do květináčů s nemykorrhizní hostitelskou rostlinou (opět z čeledí Poaceae a Fabaceae), tak i do květináčů s hostitelskou rostlinou

rostoucí v symbióze s mykorrhizní houbou (ve většině případů *Glomus* sp.). Jako kontroly sloužily květináče, kde byla vsazena hostitelská rostlina s mykorrhizní houbou, do dalších květináčů byly vsazeny pouze hostitelé. Měřené veličiny byly počet květů hostitele a poloparazita, váha nadzemní biomasy hostitele, váha nadzemní i podzemní části poloparazita.

3.6.3 Výsledky

Pokusy s *Rhinanthus* sp. ukazují, že jak růst tak i reprodukce poloparazita byly zlepšeny po ustanovení haustoriálního spojení s mykorrhizním hostitelem (Davies & Graves 1998). Spojením s takto ošetřeným hostitelem získal poloparazit přístup ke kořenovému systému mnohem většímu a efektivnějšímu ve shromažďování zdrojů v půdě. Kromě toho měli poloparazité rostoucí s mykorrhizním hostitelem větší nadzemní biomasu a tím i zvýšenou fotosyntetickou kapacitu (Salonen et al. 2001). Jelikož jsou mykorrhizní houby běžně přítomny v půdě, ovlivňují tak jistým způsobem složení společenstev. Experimentálně bylo zjištěno, že se diverzita uvnitř modelového společenstva zvýšila, když byla do systému přidána mykorrhizní houba, jelikož její přítomnost měla pozitivní vliv na růst poloparazita a tím se zredukoval jeho negativní efekt na biomasu hostitele. Samotná přítomnost poloparazita zde diverzitu neovlivnila (Stein et al. 2009). Některé studie podávají důkaz, že i samotní poloparazité rostou v symbióze s mykorrhizními houbami, např. některé druhy rodu *Pedicularis* (Li & Guan 2008). Tato výhodná symbióza však nezabraňuje poloparazitům i nadále vytvářet haustoriální konekce s jinými rostlinami. Bude to nejspíše proto, že klíčení některých druhů poloparazitů je nezávislé na signálech z hostitelské rostliny, což může semena vystavit vyšší mortalitě, když není včas dostupný správný hostitel. Pomocí semenům vyklíčit a poskytnout jim živiny tak může právě symbióza s houbou (Li & Guan 2008).

4 Metodika vlastních sledování

4.1 Klíčící pokus

V tomto experimentu jsem použila semena *Odontites vernus* ssp. *serotinus* ze tří lokalit. Z lokality Mohuřice (48°49'16,664" N, 14°36'4,684" E) jsem použila semena dvou generací, semena sebraná v listopadu 2007 a v listopadu 2008. Z lokality při Branišovské ulici v Českých Budějovicích (48°58'44,299" N, 14°26'5,893" E) jsem použila semena nasbíraná v listopadu 2008. Z lokality Letovy jsem použila semena z roku 2007 sebraná Jakubem Těšitelem.

Lokalita Mohuřice se nachází v jižních Čechách u obce Mohuřice ležící cca. 5 km od Trhových Svinů. V listopadu 2007 byla populace na lokalitě velmi silná. Lokalita se nekosila a měla charakter zanedbaného pole. V listopadu 2008 však byla již tatáž lokalita pokosena. Semena *Odontites vernus* tak byla sebrána ze zbytků populace nacházejících se na okraji kosené plochy.

Lokalita Branišovská se nachází při Branišovské ulici v Českých Budějovicích na okraji města. Lokalita má charakter neudržované louky, na mnoha místech sešlapávané. Populace na této lokalitě byla velmi silná, některá individua dosahovala výšky kolem 40 cm. V posledních letech hojně zarůstá *Calamagrostis epigejos*.

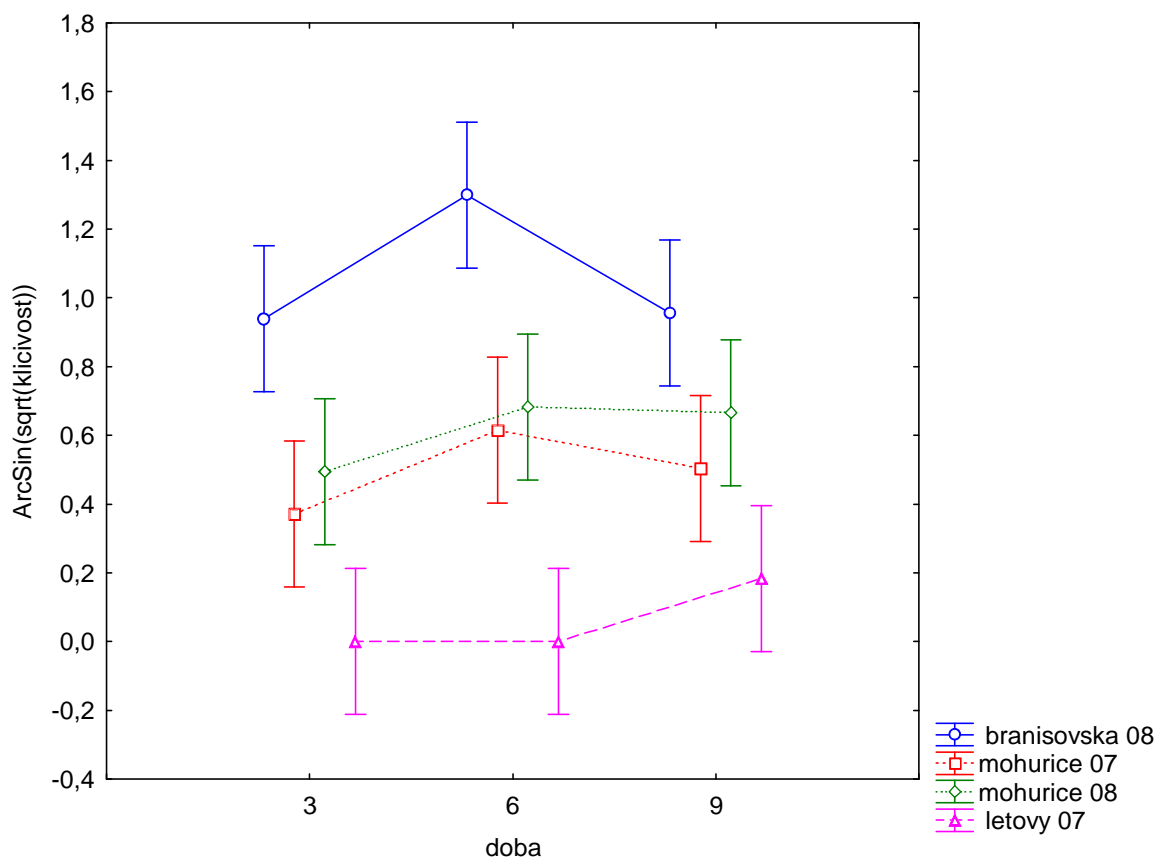
Všechna semena byla před započítáním pokusu uchovávána při pokojové teplotě. V prosinci 2008 jsem semena umístila do Petriho misek na navlhčený filtrační papír, vždy 30 semen jedné populace do jedné misky. Jednu misku z každé populace jsem nechala při pokojové teplotě a sledovala, zda jsou semena schopna vyklíčit i bez přemrznutí. Všechny ostatní misky jsem umístila do lednice (teplota přibližně 4 °C). První misky, od každé populace čtyři, jsem po třech týdnech z lednice vyndala a nadále ponechala při pokojové teplotě, další 4 misky od každé populace jsem vyndala po šesti týdnech od začátku pokusu a poslední misky po devíti týdnech. Sledovala jsem, jaký mají různé doby přemrznutí vliv na klíčení semen. Data jsem vyhodnotila dvoucestnou analýzou variance.

4.2 Fytcenologické snímkování

Na osmi lokalitách v České republice jsem zhotovila celkem 25 fytcenologických snímků, každý o velikosti 5x5 metrů. Vlastní snímky jsem porovnávala se snímky z české fytcenologické databáze (Chytrý et al. 2009). Pro vyhodnocení dat jsem použila metodu DCA (Ddetrended Correspondent Analysis). Do ordinačního diagramu jsem zanesla všechny snímky, včetně převzatých z fytcenologické databáze, spolu s nejhojněji se vyskytujícími druhy. Do dalšího, doplňkového, ordinačního diagramu jsem zanesla také charakteristiky prostředí pro všechny zobrazené snímky pasivně promítnuté do ordinačního diagramu DCA, oba obrázky jsou tedy ze stejné analýzy. Jako charakteristiky prostředí jsem použila vážené průměry Ellenbergových hodnot (Ellenberg 1992) spočtené pomocí programu JUICE (Tichý 2002). Ve snímcích z databáze nebylo možné odlišit jednotlivé poddruhy, takže analyzovaná data pravděpodobně obsahují poddruhy oba. V mých snímcích se vyskytoval pouze poddruh *serotinus*.

5 Výsledky

5.1 Vyhodnocení klíčících pokusů

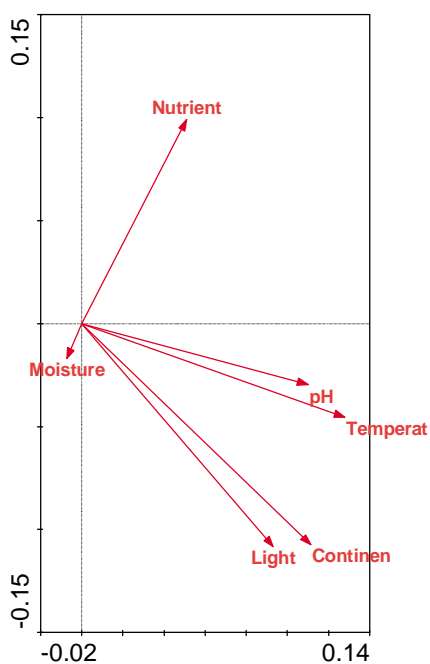
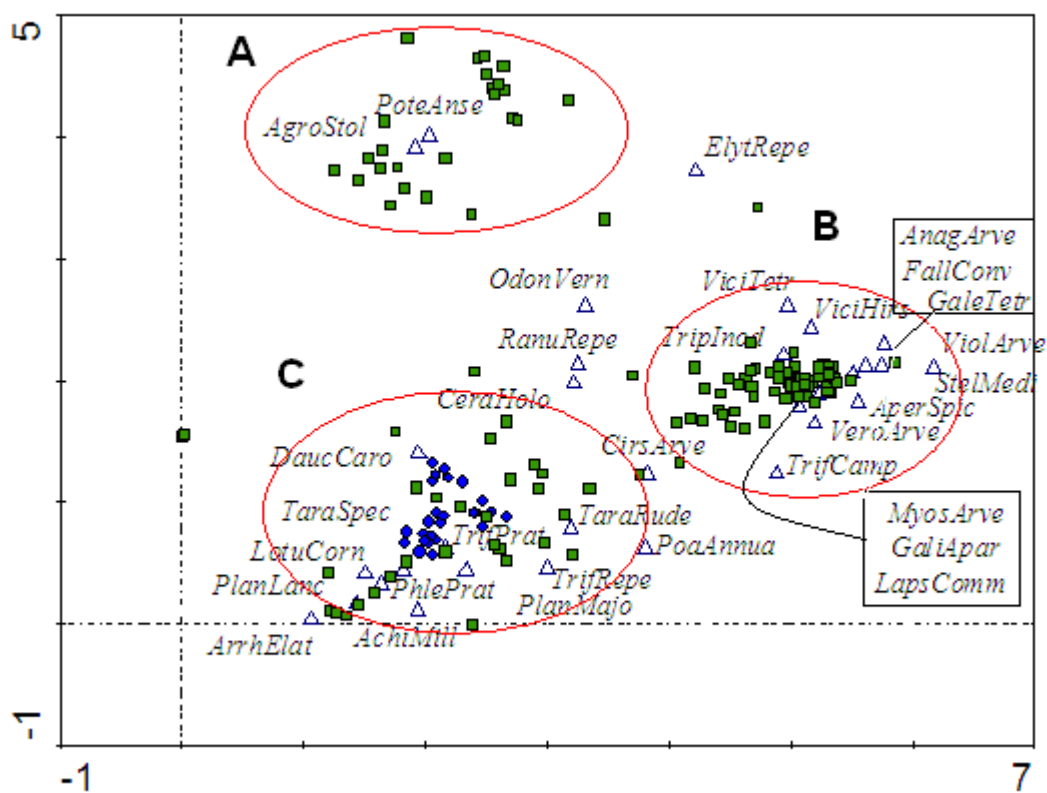


Obr. 1: Závislost klíčivosti semen různých populací *Odontites vernus* na době (v týdnech), po kterou byly misky umístěny v chladu. Data byla podrobena angulární transformaci. Chybové úsečky značí 95% konfidenční interval. Dvoucestná analýza variance ukázala statisticky významné rozdíly pouze mezi lokalitami ($F_{6,12} = 1,31308$, $p < 0,01$), efekt času ani interakce průkazné nebyly.

Semena, která nebyla vůbec vystavená nízkým teplotám, nevyklíčila. Tato křivka tudíž nebyla do grafu (Obr. 1) zanesena. Mezi jednotlivými populacemi jsou v klíčení rozdíly (Obr. 1). Semena z Branišovské populace měla největší klíčivost, která dosahovala po šesti týdnech až 73 %. Porovnání semen téže populace sebraných v různých letech (pomocí Tukeyho testu) ukázalo, že mezi těmito semeny v klíčivosti rozdíl není. Jako optimální

doba pro překonání dormace semen většiny populací se ukázalo šest týdnů, ale rozdíly nebyly statisticky průkazné. Poté jsem ještě provedla orientační (nereplikované) pokusy s kratšími dobami pobytu semen v chladu; ty ukázaly, že semenům silných populací někdy stačí na překonání dormace vystavení nízkým teplotám pouze po jeden týden, vyklíčilo více jak 50 %.

5.2 Vyhodnocení fytoocenologických snímků

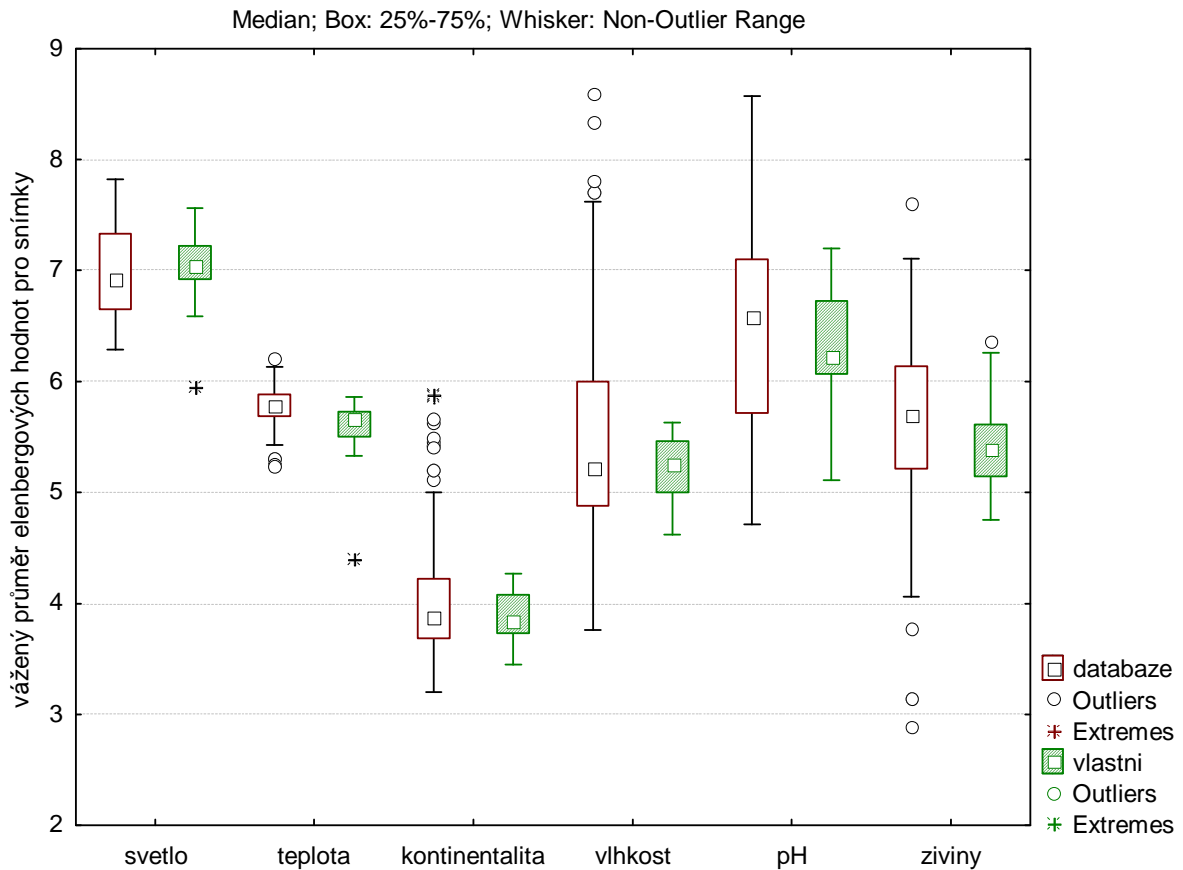


Obr. 2: Výsledky DCA vlastních snímků (kolečko) a snímků z národní fytoocenologické databáze (čtverec). Vyneseny jsou také nejčastěji se vyskytující druhy (trojúhelník) v těchto snímcích, tj. druhy s největší vahou (nahore). Pasivně promítnuté charakteristiky prostředí (průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty) do téhož diagramu (dole). Skupiny snímků A, B a C jsou subjektivně vymezené shluky.

Z fytoocenologických snímků z databáze je patrné, že se *Odontites vernus* nejčastěji vyskytuje ve třech typech společenstev (Obr. 2). Snímky ve skupině C, kde se vyskytují i moje vlastní snímky, patří nejspíše ke společenstvům sešlapávaných luk. Nejhojnějšími druhy těchto společenstev jsou *Daucus carota*, *Taraxacum* sp., *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Arrhenatherum elatius*, *Achillea millefolium*, *Phleum pratense*, *Trifolium pratensis*, *Cirsium arvense*, *Poa annua*, *Trifolium repens*, *Plantago major*.

Snímky spadající do skupiny B jsou společenstvy polních plevelů. Nejhojnější druhy takovýchto společenstev jsou *Vicia tetrasperma*, *Tripleurospermum inodorum*, *Cirsium arvense*, *Trifolium campestre*, *Myosotis arvensis*, *Galim aparine*, *Lapsana communis*, *Veronica arvensis*, *Apera spica – venti*, *Stellaria media*, *Viola arvensis*, *Vicia hirsuta*, *Anagalis arvensis*, *Fallopia convolvulus*, *Galeopsis tetrahit*. Tato společenstva můžeme nalézt v teplejších oblastech na půdách o vyšším pH.

Snímky skupiny A jsou spíše sušší, živinami bohatší louky. Nejhojněji zastoupenou travou těchto společenstev je *Agrostis stolonifera*. Další nejčastěji zde se vyskytující rostlinou je *Potentilla anserina*. V menší míře jsou zastoupeny *Vicia craca*, *Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Aster tripolium*, *Atriplex prostrata* a *Lotus tenuis*.



Obr. 3: Porovnání vážených průměrů pro Ellenbergovy indikátorové hodnoty vlastních snímků se snímky fytoecologické databáze. Krabicové diagramy (Box and Whisker plots) znázorňují mezikvartilové rozpětí a rozsah přilehlých hodnot, odlehlé hodnoty a extrémy jsou znázorněny pomocí bodů a hvězdiček.

Jak je z výše uvedeného grafu patrné (Obr. 3), rozpětí hodnot prostředí je pro vlastní snímky užší než pro snímky získané z fytoecologické databáze. Je tomu tak proto, že počet mnou pořízených snímků je výrazně menší než počet snímků uložených ve fytoecologické databázi, a všechny moje snímky spadají do jedné skupiny společenstev odpovídající skupině C podle ordinačního diagramu DCA (Obr. 2). Mezi průměrnými hodnotami charakteristik prostředí všech snímků (jak mých tak i převzatých z fytoecologické databáze) není výrazný rozdíl. Jen co se týče živin, jsou průměrné hodnoty pro moje vlastní snímky nižší. To je v souladu s Obr. 2, kde můžeme vidět, že moje snímky spadají právě do skupiny C, která, jak již bylo výše uvedeno, je chudší právě na živiny.

6 Zhodnocení neúspěšného květináčového pokusu a návrh pokusu nového

Cílem pokusu bylo zjistit, zda existuje selektivita pro určitého hostitele (tj. zda se druhu *Odontites vernus* daří více ve spojení s *Medicago sativa* či s *Plantago lanceolata*), jak ovlivňuje hustota hostitele růst poloparazita a do jaké míry připravuje *Odontites* svého hostitele o živiny (porovnáním sušin z kontrolních květináčů s těmi, co byly vystaveny poloparazitickému spojení). A v neposlední řadě jak přítomnost poloparazita ovlivňuje kompetiční rovnováhu mezi hostiteli navzájem.

Pro zjištění, zda přítomnost poloparazitických rostlin ve společenstvu ovlivňuje kompetiční rovnováhu mezi hostiteli navzájem, již byla provedena řada experimentů (Niemelä et al. 2007, Matthies 1995, Gibson & Watkinson 1991).

Pro květináčový pokus s *Odontites vernus* jsem jako hostitelské rostliny zvolila *Medicago sativa* z čeledi Fabaceae a *Plantago lanceolata* z čeledi Plantaginaceae. Druh *Medicago* proto, že bobovité rostliny jsou podle již provedených pokusů výbornými hostiteli pro poloparazitické rostliny, a druh *Plantago* proto, že se hojně vyskytuje ve společenstvech, kde můžeme *Odontites vernus* nalézt. Mimoto je známo, že pro *Rhinanthus* je *Plantago* špatným hostitelem (Lepš, ústní sdělení), takže bylo zajímavé porovnat ovlivnění kompetice dobrého a špatného hostitele v přítomnosti a nepřítomnosti poloparazita. Semena všech použitých druhů jsem nechala naklíčit v Petriho misce na navlhčeném filtračním papíře. Misku se semeny *Odontites vernus* jsem nejprve na týden umístila do chladu (lednice, teplota 4°C), abych dosáhla překonání dormace semen. Když byly rostliny naklíčeny, vsadila jsem je do květináčů, ve kterých již byla připravena půda (½ čistá zemina, ½ písek).

Uspořádání a počet semenáčků rostlin v jednotlivých květináčích bylo následující:

1. 5x *Medicago sativa*
2. 5x *Plantago lanceolata*
3. 5x *Medicago sativa* + 5x *Plantago lanceolata*
4. 10x *Medicago sativa*
5. 10x *Plantago lanceolata*
6. 10x *Medicago sativa* + 10x *Plantago lanceolata*

Pro každé uspořádání bylo 6 opakování. Do každého květináče bylo vsazeno 7 semenáčků *Odontites vernus*. Jako kontrola byly dále vysazeny do květináčů ve stejném uspořádání pouze hostitelské rostliny bez poloparazita, taktéž v šesti opakováních. Všechny květináče byly v náhodném uspořádání umístěny na zahradu před dům ve Velkých Hamrech II. Kolem zkoumaných květináčů byly dále umístěny další květináče s náhodným množstvím individuí druhů *Medicago* a *Plantago*, aby tak bylo zabráněno větší dostupnosti světla pro zkoumané rostliny umístěné v krajních květináčích.

Pokus byl nedokončen kvůli zahynutí semenáčků *Odontites vernus*. Stalo se tak buď v důsledku pozdního založení pokusu či v důsledku nepřízně počasí. Náhlá změna počasí na počátku června 2009 a silné krupobití mohlo křehké semenáčky *Odontites vernus* poškodit. Masivnější semenáčky druhů *Medicago sativa* a *Plantago lanceolata* nebyly nijak poškozeny a daly ve většině případů vzniknout dospělým rostlinám. Po vytvoření plodů by byl spočítán počet tobolek vytvořených zkoumaný poloparazitem, poté by byly všechny rostliny včetně těch hostitelských sklizeny, jejich nadzemní části vysušeny a sušiny zváženy.

Následná analýza dat měla umožnit zodpovězení následujících otázek:

1. Liší se vhodnost hostitelů pro studovaného poloparazita? (Porovnání úspěšnosti poloparazita na dvou druzích hostitele; úspěšnost poloparazita bude hodnocena pomocí počtu přeživších individuí a jejich velikosti.)
2. Má hustota hostitele vliv na velikost poloparazita? (Porovnání úspěšnosti poloparazita na témže hostiteli při různých hustotách.)
3. Může poloparazit profitovat více, když bude parazitovat na obou hostitelích zároveň? (Porovnání úspěšnosti poloparazita rostoucího na směsi druhů a na monokulturách.)
4. Jak působí poloparazit na růst jednotlivých hostitelských druhů? (Porovnání hostitelských rostlin rostoucích s poloparazitem a bez něj.)
5. Jak poloparazit modifikuje kompetici mezi jednotlivými hostitelskými druhy? (Porovnání relativního zastoupení druhů ve směsi s poloparazitem a bez něj.)

Domnívám se, že design pokusu byl správný, příště bych vysadila semenáčky do květináčů mnohem dříve (vhodný by byl začátek května). Také bych do květináčů vsadila větší množství idividuí poloparazita, jelikož se zdá, že mají vysokou úmrtnost. Po úspěšném uchycení semenáčků v substrátu bych přebývajících idividua odstranila.

7 Diskuze

Ve své práci jsem se zaměřila na květináčové experimenty týkající se poloparazitických rostlin. Všechny experimenty došly víceméně k podobným závěrům a ukazují nám tak obecné vlastnosti poloparazitických rostlin. Nutno však dodat, že pokusy se provádějí na velmi limitovaném počtu druhů z celkových více než 3000 druhů (Press et al. 1990). I z hlediska výzkumu poloparazitů v našich podmínkách je nejčastěji zkoumaným objektem rod *Rhinanthus*.

Začátkem každého pokusu, kde jsou předmětem zkoumání poloparazité, je nutné překonat dormaci semen. Bez vystavení semen nízkým teplotám poloparazité neklíčí, což dokazuje i vlastní klíčící pokus, kde jsem zkoumala vlastnosti kořenového poloparazita *Odontites vernus*. Doba překonání dormace se ve všech experimentech pohybuje mezi 2 – 3 měsíci při teplotách 2 – 5°C. Zkušenosti s druhem *Rhinanthus minor* tuto dobu potvrzují (Lepš, ústní sdělení). Jak ukazuje vlastní experiment, semena *Odontites vernus* jsou schopná naklíčit i po pouhých třech týdnech umístění v chladu. Je zřejmé, že požadavky na překonání dormance se u různých druhů výrazně liší.

Nejčastěji volenými hostitelskými rostlinami jsou rostliny z čeledí Fabaceae a Poaceae (Press et al. 1989). Fabaceae (*Trifolium* sp., *Medicago sativa*, a další) díky své schopnosti fixovat vzdušný dusík a Poaceae (*Hordeum vulgare*, *Lolium perenne*, *Poa* sp., *Festuca* sp. a další), jelikož jsou majoritní složkou lučních společenstev a tudíž dobře dostupné. V provedených experimentech poloparazitické rostliny rostoucí samostatně bez hostitele byly schopny růstu a reprodukce, ale byly malého vzrůstu, ve spojení s hostitelem však biomasa poloparazita velmi narostla (Matthies 1995).

Poloparazitické rostliny byly schopny dokončit svůj životní cyklus na kterémkoli z pokusech použitých hostitelských druhů. Je však nutno poznamenat, že i rozsah hostitelů použitý v experimentech je velmi malý. Je také možné, že nebyly používány rostliny, o kterých experimentátor věděl, že nejsou vhodnými hostiteli (výběr experimentálních rostlin v pracích nebývá příliš zdůvodňován). Nicméně bylo zjištěno, že u poloparazitů existuje selektivita pro určitého hostitele. Bylo prokázáno, že různé druhy poloparazitů rostoucí na jednom a tom samém hostiteli profitují ze spojení různě (Matthies 1995). Také jediný poloparazit rostoucí na různých druzích hostitelů, profituje ze spojení pokaždé jinak (Gibson & Watkinson 1991). Tím, že poloparazité vykazují určitou selektivitu pro hostitele, tak mohou modifikovat kompetici mezi svými hostiteli navzájem (Niemelä et al.

2007, Matthies 1996, Gibson & Watkinson 1990). Tato vlastnost poloparazitických rostlin tak může mít významný vliv na složení a utváření společenstev, ve kterých se poloparazité vyskytují. Na tento vliv může být nahlíženo jako negativní i jako pozitivní. Za negativní (především ekonomicky) vliv poloparazitické rostliny je považována jejich přítomnost v kulturách plodin. Tento negativní vliv byl prokázán zejména u tropického rodu *Striga*, který je významným plevelem obilných a luštěninových polí (Press et al. 1989, Shen et al. 2006). Proto se mnoho experimentů zabývá odpovědí poloparazitů na zvýšení živin v půdě. Nejčastěji zkoumanými prvky jsou dusík a fosfor, protože jsou hlavními složkami všech hnojiv. Experimenty dokazují, že přidáním živin do systému se negativní efekt poloparazita na hostitele redukuje (Davies & Graves 2000). Hnojení polí by tak mohlo zmírnit negativní vliv poloparazitů na úrodu. Existují však i případy, kdy byl přidáním fosforu růst poloparazita *Rhinanthus angustifolius* zlepšen (Davies & Graves 2000). Záleží tak nejen na množství živin, ale i na druhu poloparazita. V evropských přirozených a polopřirozených ekosystémech jsou poloparazité důležitou součástí pro fungování společenstev, například díky schopnosti získávat a kumulovat živiny z půdy i okolních rostlin. Tím tak pozměňují dostupnost živin v daném prostředí (Press & Phoenix 2005) a zvyšují diverzitu společenstev. Poloparazité mohou mít i pozitivní vliv na cirkulaci živin v ekosystému. Výzkumy prokázaly, že listové pletivo poloparazitických rostlin je bohaté na živiny a tudíž po uhynutí produkují poloparazitické rostliny v porovnání s ostatními vysoce kvalitní humus. Tento kvalitní humus tak může zpětně zlepšit růst hostitelských a okolních rostlin na půdách s nižším obsahem živin (Quested et al. 2003).

Součástí ekosystémů, kde můžeme poloparazity nalézt, však nejsou jen hostitelské a další rostliny, ale i mykorrhizní houby. Poloparazité tak mohou vytvořit haustoriální spojení s hostiteli, kteří žijí v symbióze s mykorrhizní houbou. Tato symbióza pomáhá hostiteli v příjmu vody a v ní rozpuštěných živin a zlepšuje tak i jeho růst (Salonen et al. 2001). Je tomu tak proto, že kořenový systém hostitele žijícího v symbióze s houbou je mnohem efektivnější v čerpání a následném využití vody a živin z půdy (Salonen et al. 2001). Experimenty prokázaly, že z napadení mykorrhizního hostitele tak poloparazité profitují více než ze spojení s hostitelem nemykorrhizním (Davies & Graves 1998). Dále bylo zjištěno, že se diverzita uvnitř modelového společenstva zvýšila, když byla do systému přidána mykorrhizní houba, jelikož její přítomnost měla pozitivní vliv na růst poloparazita. Tímto se zredukoval jeho negativní efekt na biomasu hostitele (Stein et al. 2009). Další experimenty potvrzují, že i někteří poloparazité (některé druhy *Pedicularis* sp.) vytvářejí

mykorrhizní spojení s houbou. I přes to, že poloparazitům tato symbióza umožňuje lepší využití zdrojů z půdy, tyto rostliny stále parazitují na jiných druzích (Li & Guan 2008). Bude to nejspíše proto, že iniciace klíčení některých poloparazitů není podmíněna chemickým signálem z hostitelské rostliny. Aby semena poloparazitů přežila, i když není právě dostupný vhodný hostitel, vytvářejí tak mykorrhizní spojení, které si pak uchovávají do konce životního cyklu i v případě nalezení hostitele (Li & Guan 2008).

Jak již bylo výše zmíněno, napojují se poloparazité haustorii na kořenový systém hostitele a čerpají z něj vodu a živiny. Kromě toho se touto cestou dostanou do poloparazitické rostliny i hormony z hostitele (Jiang et al. 2004). Nejčastěji zkoumaným hormonem je v případě poloparazitů kyselina abscisová. Spojením s hostitelskou rostlinou se její koncentrace v pletivech zvyšuje (Lechowski 1996). Avšak bylo prokázáno, že u některých poloparazitů je funkce ABA při kontrole uzavírání průduchů nepravděpodobná, jelikož navzdory její vysoké koncentraci zůstávají průduchy otevřené i během noci (Jiang et al. 2004). Další důležitou látkou, kterou poloparazité z hostitele čerpají, i přesto že jsou sami schopni fotosyntézy (Press 1989), je organický uhlík. Množství uhlíku získaného od hostitele se mezi jednotlivými druhy liší, podle toho jak jsou poloparazité úspěšnější v extrakci živin z hostitele. Například *Rhinanthus minor* je schopen získat až 50 % celkového množství uhlíku z hostitelské rostliny (Těšitel et al 2010).

Mezi poloparazity a hostitelskými rostlinami dochází i k obyčejné kompetici o světlo. Dále záleží na přísunu oxidu uhličitého potřebného k fotosyntéze, na množství živin v půdě a také na kombinaci všech těchto faktorů. Například odpověď poloparazitů na zvýšenou dostupnost CO₂ se liší v závislosti na míře živin v půdě a druhu zkoumaného poloparazita. Zatímco zvýšená koncentrace CO₂ na vysoké úrovni živin biomasu *Rhinanthus* sp. zvýšila, na biomasu *Melampyrum sylvaticum* tyto faktory vliv neměly (Matthies & Egli 1999). Zlepšená dostupnost atmosférického CO₂ také ovlivňuje růst poloparazitů rostoucích pod silným zastíněním, např. stromového patra. Při dostatku CO₂ je růst poloparazita stimulován i pod takto velkým zastíněním (Hättenschwiler & Körner 1997). Je tomu tak proto, že zvýšená dostupnost CO₂ obecně zvyšuje nárůst biomasy jak poloparazitů tak i jejich hostitelů tím, že rostliny zvyšují svou fotosyntetickou aktivitu. Nicméně větší dostupnost CO₂ nikterak nezmírňuje negativní vliv poloparazita na hostitele. Fakt, že poloparazité připravují hostitele o uhlík i při dostatku vzdušného CO₂, dokazuje na neúplnou autotrofii poloparazitických rostlin (Hwangbo et al. 2003). Někteří poloparazité

jako například tropický rod *Striga* reagují na zvýšení dostupnosti CO₂ dokonce snížením biomasy, i když biomasa hostitelů po tomto zásahu narůstá (Watling & Press 1997).

Vlastní pozorování se shodují s již provedenými experimenty. Semena poloparazitických rostlin potřebují být k překonání dormance vystavena nízkým teplotám (Baskin et al. 1991). Jako nejvhodnější doba překonání dormance ukázalo 6 – 9 týdnů, což je v souladu se všemi experimenty, kde se tato doba pohybuje mezi 2 – 3 měsíci (Matthies 1995, Salonen et al. 2001).

Vyhodnocení fytoecologických snímků ukazuje, že se zkoumaný druh *Odontites vernus* vyskytuje nejčastěji ve třech typech společenstev. Jsou to sešlapávané louky, společenstva polních plevelů a šušší živinami bohatší louky. Moje vlastní snímky spadají do skupiny sešlapávaných luk. Tyto louky jsou chudší na živiny, což je v souladu s předpokadem, že se poloparazitickým rostlinám daří na stanovištích s nižším obsahem živin (Matthies 1995). Zde se nejhojnějšími druhy ukázali zástupci čeledi Poaceae, mohli by tak být v těchto společenstvech nejvhodnějšími hostiteli díky svému velkému zastoupení. Tento předpoklad uvedl již Gibson & Watkinson (1991). Jako hostitelské rostliny jsou při experimentech voleny i rostliny čeledi Fabaceae (Matthies 1995, Matthies & Egli 1999), které jsou hojně zastoupeny ve společenstvech polních plevelů. To, že poloparazité mohou růst na různých typech stanovišť, dokazuje fakt, že se poloparazité mohou vyskytovat i ve společenstvech bohatých na živiny.

To, že různé druhy poloparazitů reagují na jednu změnu prostředí jinak a že jsou schopny růst na velkém množství různých společenstev, ukazuje, že je v této skupině rostlin velká variabilita v odpovědi na změnu prostředí. Nelze tudíž podat obecný závěr o chování všech poloparazitických rostlin, jelikož se to malé množství doposud zkoumaných druhů v odpovědi na jeden faktor prostředí výrazně liší.

8 Literatura

- Baskin JM, Baskin CC, Parr PD, Cunningham M (1991) Seed germination ecology of the rare hemiparasite *Tomanthera auriculata* (Scrophulariaceae). *Castanea* 56: 51 – 58
- Davies DM, Graves JD (1998) Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* during co-infection of a host. *New Phytologist* 139: 555 - 563
- Davies DM, Graves JD (2000) The impact of phosphorus on interactions of the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its host *Lolium perenne*. *Oecologia* 124: 100 – 106
- Davies DM, Graves JD, Elias CO Williams PJ (1997) The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: implications of the restoration of species-rich grasslands. *Conservation Biology* 82: 87 - 93
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulissen D (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd ed. Scr. Geobotanica 18: 1-258
- Gibson CC, Watkinson AR (1991) Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86: 81 – 87
- Govier RN, Nelson MD, Pate JS (1967) Hemiparasitic nutrition in angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell.) dum (Scrophulariaceae). *New Phytologist* 66: 285 - 297
- Hättenschwiler S, Körner C (1997) Growth of autotrophic root-hemiparasitic understory plants under elevated CO₂ and increased N deposition. *Acta Oecologica* 18: 327 – 333
- Hättenschwiler S, Zumbunn T (2006) Hemiparasite abundance in an alpine treeline ecotone increases in response to atmospheric CO₂ enrichment. *Oecologia* 147: 47 - 52
- Hwangbo JK, Seel WE, Woodin SJ (2003) Short-term exposure to elevated atmospheric CO₂ benefits the growth of a facultative annual root hemiparasite, *Rhinanthus minor* (L.), more than that of its host, *Poa pratensis* (L.). *Journal of Experimental Botany* 54: 1951 – 1955.
- Jiang F, Jeschke WD, Hartung W (2003) Water flows in the parasitic association *Rhinanthus minor*/*Hordeum vulgare*. *Journal of Experimental Botany* 54: 1985 – 1993

- Jiang F, Jeschke WD, Hartung W (2004) Abscisic acid (ABA) flows from *Hordeum vulgare* to the hemiparasite *Rhinanthus minor* and the influence of infection on host and parasite abscisic acid relations. *Journal of Experimental Botany* 55: 2323 – 2329
- Keith AM, Cameron DD, Seel WE (2004) Spatial interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its host are species-specific. *Functional Ecology* 18: 435 – 442
- Kubát K (2000) *Odontites vernus*. In Slavík B (ed) *Květena české republiky (Flora of the Czech Republic)* 6. Academia, Praha, pp 450 – 452
- Kubát K, Hrouda L, Chrtek J, Kaplan Z, Kirschner J, Štěpánek J (eds) (2002) *Klíč ke květeně České republiky (Key to the flora of the Czech republic)* Academia, Praha, - 928 p
- Li A-R, Guan K-Y (2008) Abruscular mycorrhizal fungi may serve as another nutrient strategy for some hemiparasitic species of *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Mycorrhiza* 18: 429 - 436
- Lechowski Z (1996) Abscisic acid content in the root hemiparasite *Melampyrum arvense* L. before attachment to the host plant. *Biologia Plantarum* 38: 489 – 494
- Logan DC, Stewart GR (1991) Role of Ethylene in the Germination of the Hemiparasite *Striga hermonthica*. *Plant Physiology* 97:1435-1438
- Matthies D (1995) Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology* 83: 245 – 251
- Matthies D, Egli P (1999) Response of a root hemiparasite to elevated CO₂ depends on host type and soil nutrients. *Oecologia* 120: 156 – 161
- Niemelä M, Markkola A, Mutikainen P (2007) Modification of competition between two grass species by a hemiparasitic plant and simulated grazing. *Basic and Applied Ecology* 9: 117 – 125
- Pageau K, Simier P, Naulet N, Robins R, Fer A (1998) Carbon dependency of the hemiparasite *Striga hermonthica* on *Sorghum bicolor* determined by carbon isotopic and gas exchange analyses. *Australian Journal of Plant Physiology* 25: 695 - 700

- Press MC (1989) Autotrophy and heterotrophy in root hemiparasites. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 258 – 263
- Press MC (1998) Dracula or Robin Hood? A functional role of root hemiparasites in nutrient poor ecosystems. *Oikos* 82: 609-611
- Press MC, Graves JD, Stewart GR (1990) Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher plant hosts. *Plant, Cell and Environment* 13: 91 – 104
- Press MC, Phoenix GK (2005) Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* 166: 737 - 751
- Press MC, Shah M, Tuohy JM, Stewart GR (1987) Carbon Isotope Ratios Demonstrate Carbon Flux from C₄ Host to C₃ Parasite. *Plant Physiology* 85:1143-1145
- Quasted HM, Press MC, Callaghan TV (2003) Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for a functional role in nutrient cycling. *Oecologia* 135: 606 – 614
- Salonen V, Vestberg M, Vauhkonen M (2001) The effect of host mycorrhizal status on host plant – parasitic plant interactions. *Mycorrhiza* 11: 95 - 100
- Shen H, Ye L, Hong H, Huang Z, Wang Z, Deng X, Yang Q, Xu Z (2006) Progress in parasitic plant biology: host selection and nutrient transfer. *Plant biology* 8: 175 – 185
- Siame BA, Weerasuriya Y, Wood K, Ejeta G, Butler LG (1993) Isolation of strigol, a germination stimulant for *Striga asiatica*, from host plants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 41: 1486 - 1491
- Stein C, Rißmann C, Hempel S, Renker C, Buscot F, Prati D, Auge H (2009) Interactive effects of mycorrhizae and a root hemiparasite on plant community productivity and diversity. *Oecologia* 159: 191 – 205
- Tennakoon KU, Pate JS (1996) Heterotrophic gain of carbon from hosts by the xylem-tapping root hemiparasite *Oxalis phyllanthi* (Oxalaceae). *Oecologia* 105: 369 - 376
- Těšitel J (2008) Appealing issues in research of ecological and evolutionary strategies hemiparasitic Orobanchaceae with focus on the *Melampyrum-Rhinanthus-Euphrasia* clade. Ms. [Doktorandská rešerše, poskytnuto autorem. Depon in: Studijní oddělení PřF JU, České Budějovice]

- Těšitel J, Plavcová L, Cameron DD (2010) Heterotrophic carbon gain by the root hemiparasites, *Rhinanthus minor* and *Euphrasia rostkoviana* (Orobanchaceae). *Planta* 231: 1137 – 1144
- Tichý L (2002) JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453
- Vogler RK, Ejeta G, Butler LG (1996) Inheritance of Low Production of *Striga* Germination Stimulant in *Sorghum*. *Crop science* 36: 1185 - 1191
- Watling JR, Press MC (1997) How is the relationship between the C-4 cereal *Sorghum bicolor* and the C-3 root hemiparasite *Striga hermonthica* and *Striga asiatica* affected by elevated CO₂? *Plant Cell and Environment* 20: 1292 - 1300