

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta Přírodovědecká

Katedra Botaniky



Bakalářská práce

Ekologie časného ekotypu *Melampyrum nemorosum*
v kontextu interakcí poloparazitických rostlin s biotickými
složkami ekosystémů

Vojtěch Adamec

Školitel: RNDr. Jakub Těšitel, Přírodovědecká fakulta JU

České Budějovice 2010

Adamec V. (2010): Ekologie časného ekotypu *Melampyrum nemorosum* v kontextu interakcí poloparazitických rostlin s biotickými složkami ekosystémů. (Ecology of early ecotype of *Melampyrum nemorosum* in context of interactions of hemiparasitic plants with biotic parts of ecosystems. Bc. Thesis, in Czech) – 25 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

My work is about various ecological interactions between hemiparasitic plants and ecosystems in which they grow. A field experiment has been made on the White Carpathian meadow Čertoryje to answer some questions why a rare hemiparasitic plant *Melampyrum nemorosum* var. *praecox* has retreated from the landscape of the Czech Republic.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou 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 bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne.....

Podpis.....

Poděkování:

Tato práce by nikdy nemohla spatřit světlo světa bez pomoci a přispění několika dobrých lidí. Tímto odstavcem bych chtěl poděkovat Šuspovi za pomoc při vyhodnocování pokusu, Milanovi za konzultace a cenné rady, dále Hobitovi, Karlovi a Tamaře za pomoc při snímkování ploch, ale taky Ivaně Jongepierové a CHKO Bílé Karpaty za to, že mi umožnili pracovat v rezervaci. Nejvíc děkuji svému školiteli Jakobovi za to, že mě celou práci prováděl a se vším trpělivě pomáhal. Všem jmenovaným musím poděkovat za vřelý přístup.



Melampyrum nemorosum, Čertoryje 2010

Obsah:

1. Úvod	1
1.1 Poloparazité jako klíčové druhy	2
1.2 Šíření rostlinných parazitů	5
1.3 Poloparazitní rostliny a management	7
1.4 <i>Melampyrum nemorosum</i> var. <i>praecox</i>	8
2. Cíle práce.....	9
3. Metodika.....	9
3.1 Mapování.....	9
3.2 Pokus v NPR Čertoryje - sběr dat	9
3.3 Statistické analýzy	11
3.3.1 Pokus NPR Čertoryje - vyhodnocení	11
3.3.2 Diskriminační analýza snímků z České národní fytoocenologické databáze (ČNFD)	12
4. Výsledky.....	12
4.1 Mapování NPR Čertoryje	12
4.2 Pokus v NPR Čertoryje – výsledky	14
4.3 Diskriminační analýza snímků z ČNFD.....	17
5. Diskuze.....	17
6. Závěr.....	20
7. Použitá literatura	21

1. Úvod

Rostlinný parazitismus je rozšířen v drtivé většině světových suchozemských biotů. Vyskytuje se od severské tundry až po tropický prales. Vyvinul se ve všech životních formách rostlin od bylin, keřů, lián až po stromy. Více než třetina ze všech parazitických rostlin je poloparazitická, má zelené listy a je tudíž částečně samostatná (Press 1989). Pro Evropu a k ní přilehlé oblasti Asie a Afriky je zásadní parazitická čeleď *Orobanchaceae*, poněvadž se zde nachází její důležité vývojové centrum. Právě na tuto čeleď je zaměřena i tato práce. Parazitismus se však také vyvinul v dalších 22 čeledích (Nickrent 1988).

Poloparazitické rostliny vytvářejí spojení s hostitelskou rostlinou skrz specializované orgány zvané haustoria. Tato spojení jsou uskutečňována buď v podzemí u kořenových poloparazitů (např. *Melampyrum*, *Rhinanthus*), nebo v nadzemí u stonkových poloparazitů (např. *Viscum*, *Loranthus*). Haustorium hledá, narušuje a prorůstá tkáň hostitele, dokud nedojde k napojení cévních svazků poloparazita a hostitele, skrz které poloparazit využívá zdroje hostitele, především vodu, minerály, ale i organický uhlík (Těšitel a kol. 2010) a sekundární metabolity (např. alkaloidy; Marko & Stermitz 1997). Přesto si poloparazité udržují schopnost fotosyntetizovat, tato schopnost však v řadě případů nebývá vysoká, soudě podle množství enzymu RUBISCO obsaženého v listech (Press a kol. 1986), ale i podle vlastního měření fotosyntézy (Seel & Press 1994). I přes to, že poloparazité většinou získávají určité množství uhlíku od hostitele, jsou pro ně přístup ke světlu a provozování vlastní fotosyntézy životně důležité, jelikož z uloupeného uhlíku nejsou schopni pokrýt všechny své potřeby. Jednotlivé parazitické druhy se mezi sebou liší v míře závislosti na hostiteli (Matthies 1995). Některé druhy jsou schopny dokončit životní cyklus bez přítomnosti hostitele, potom jsou označovány za fakultativní poloparazity. V každém případě, pokud má taková rostlina přístup k vhodnému hostiteli, dosáhne mnohem většího vzrůstu a následně reprodukčního úspěchu nežli bez hostitele. Navíc v přírodě dosud byly pozorovány poloparazitní rostliny schopné dokončit životní cyklus bez hostitele velice vzácně. Rostliny absolutně neschopné dokončit životní cyklus bez hostitele jsou nazývány obligátními poloparazity.

Některé rostliny jsou však napadány pouze neúspěšně, parazit je na oko připojen k hostitelskému kořeni, avšak není schopen prolomit vnitřní obranu hostitele. Napadené rostliny se mohou bránit více způsoby. Byly pozorovány případy, kdy buňky rhizodermis

hostitele přilehlé k pronikajícímu haustoriu rostliny *Rhinanthus minor* lignifikovaly a haustorium bylo takto zapouzdřeno. Další možnou obranou hostitele je cílená fragmentace buněk rhizodermis, která má zabránit dalšímu postupu haustoria (Cameron 2006, Rümer a kol. 2007).

1.1 Poloparazité jako klíčové druhy

Parazitismus ze své podstaty napadeným rostlinám škodí zpomalením jejich růstu a snížením jejich schopnosti konkurovat okolním neparazitovaným druhům, z čehož ovšem vyplývá jeho význam pro celkovou změnu kompetiční rovnováhy ve společenstvu. Cameron a kol. (2009) matematicky modelovali pohyblivý systém parazita *Rhinanthus minor*, travin a dvouděložných rostlin. Pro názornější popis situace přirovnali parazita, trávy a dvouděložné rostliny ke hře kámen, nůžky, papír, kde dvouděložné rostliny potlačovaly poloparazitické, ty potlačovaly výskyt travin a traviny vytlačovaly dvouděložné rostliny. Každá z těchto tří složek systému byla v nevýhodě proti jedné, ale také ve výhodě proti druhé složce. Tato studie se dá dnes považovat za jeden z pilířů podírající teorii o fungování rostlinných společenstev s výskytem poloparazitů.

Zavlečení parazita do společenstva může vyústit k několika možným koncům. Pokud poloparazit napadne a oslabí dominanty společenstva, vzácnější rostliné druhy z toho mohou mít prospěch, protože kompetiční tlak na ně vyvíjený je taktéž oslaben (Niemelä a kol. 2007). Tímto způsobem může dojít ke zvýšení diverzity společenstva, ale taky může expandovat subdominanta, což může naopak způsobit pokles diverzity (Lepš & Mudrák 2010). Parazit tedy také může diverzitu ve společenstvu snížit a to v případě, když jsou jeho preferovanými hostiteli vzácnější rostliny (Gibson & Watkinson 1992).

Vliv poloparazita v přírodě může sahat ještě dále než na svého hostitele a nemusí se omezovat jen na rostliny. Jelikož hostitel interaguje také s dalšími členy společenstva, může poloparazit ovlivňovat tyto členy nepřímo přes své hostitele a naopak. Bylo napsáno několik prací týkající se rostlinného parazitismu a mykorhizního stavu hostitele. Například *Rhinanthus minor* parazitující mykorhizního hostitele *Lolium perenne* snižoval míru infekce arbuskulární houbou v kořenech hostitele, dále snižoval biomasu hostitele, avšak sám vykazoval větší nárůst biomasy a větší reprodukční úspěch, než když parazitoval na nemykorhizním *L. perenne*. Klíčivost parazita se sice mezi mykorhizními a nemykorhizními hostiteli nelišila, ale jakmile se *R. minor* úspěšně napojil na mykorhizní *L. perenne*, vytvářel

dvakrát více sekundárních haustorií a byl tak čím dál tím větším lapačem zdrojů hostitele (Davies & Graves 1998).

Také v systému *Melampyrum pratense*, *Pinus sylvestris* a ektomykorhizní houba *M. pratense* profitovalo z přítomnosti mykorhiz a to zvýšením produkce biomasy a počtu květů. Parazitovaná *P. sylvestris* měla méně biomasy než nenapadená, avšak mykorhiza jí také prospívala. V tomto systému však parazit neovlivňoval infikovanost kořenů *P. sylvestris* ektomykorhizní houbou (Salonen a kol. 2000).

Rhinanthus major také profitoval zvýšením produkce biomasy a počtu květů napadením mykorhizního *Trifolium pratense* v porovnání s nemykorhizním *P. pratense*, ale nebyl schopen svého hostitele ani jeho mykorhizního symbionta potlačit. V jiném podobném systému složeném z poloparazita *Odontites vernus*, hostitele *Poa annua* a arbuskulární mykorhizy se situace poněkud změnila, protože mykorhizní stav hostitele neměl žádný vliv ani na parazita, ale ani na hostitele, zato *O. vernus* zvyšovalo svoji biomasu na úkor *P. annua* (Salonen a kol. 2001).

Také Stein a kol. (2009) se zabývali interakcemi mykorhizních hub a parazita *Rhinanthus minor*, ale cílem pozorování byl výsledný vliv na produktivitu a druhovou bohatost rostlinného společenstva. V jejich pokusu poloparazit také rostl lépe z mykorhizního hostitele a tím se zesiloval jeho negativní vliv na hostitele.

Drtivá většina poloparazitů není sama schopna symbiotického soužití s mykorhizními houbami, ale z výše uvedených prací je patrné, že poloparazité dokáží mykorhizních asociací svých hostitelů dobře využít i bez této schopnosti. Některé čínské druhy rodu *Pedicularis* však představují výjimku z tohoto pravidla a na jejich kořincích byla nalezena jak haustoria, tak arbuskulární mykorhizy (Li 2008). Strategie těchto rostlin, ve které se setkávají výhody mykotrofie, parazitismu a autotrofního způsobu života jistě není v rostlinné říši běžná.

Poloparazitické rostliny mohou také konkurovat herbivorům v případě, že sdílejí stejné hostitelské rostliny a to i tehdy, když herbivor i parazit využívají zdrojů z jiných částí rostlin. V populaci mšice *Neophilaenus lineatus* žijící na *Rhinanthus minor* parazitovaných hostitelích byla zaznamenána výrazně zvýšená mortalita, způsobená jednoduše tím, že *R. minor* je silnější kompetitor než mšice *N. lineatus*. Napadení hostitele mšicemi však na parazita nemělo viditelný vliv (Bass a kol. 2010). Parazité ale ne vždy vycházejí z podobných kompetic o zdroje hostitele jako vítězové, Puustinen a kol (2001) ukázali, jak moc se může hlíst *Heterodera trifolii* parazitující *Trifolium pratense* negativně podepsat na růstu

Rhinanthus serotinus parazitující na stejné rostlině. *R. serotinus* sdílející stejného hostitele jako *H. trifolii* vyrostl totiž ve finále stejně, jako kdyby rostl sám, bez hostitele.

Puustinen & Mutikainen (2001) zkoumali, jak parazitismus ovlivňoval vztah rostliny *Trifolium repens* a herbivorního hlemýždě *Arianta arbustorum*. Některé populace *T. repens* dokáží vytvářet glykosidy, které jsou pro herbivory jedovaté. Jsou to především populace z nižších nadmořských výšek, kde se dá předpokládat větší pravděpodobnost herbivorie. Hlemýžď pasoucí se na *T. repens* bez obsahu glykosidů sežral více rostlinné biomasy než na *T. repens* obsahující glykosidy a také lépe rostl, což upřednostňovalo rostliny schopné produkovat glykosidy. Parazitace *T. repens* rostlinou *R. major* však snižovala výhodu rostlin s obsahem glykosidů a také negativně ovlivnila růst hlemýždě. Parazit by tedy mohl nepřímo přes hlemýždě měnit zastoupení rostlin se schopností vytvářet glykosidy v populacích a umožňovat tak růstu obou forem *T. repens* pohromadě.

Lehtonen a kol. (2005) studovali, jak dopadne soužití poloparazitické rostliny *Rhinanthus minor*, jejího hostitele *Lolium perenne* s houbovým endofytem a zároveň mutualistou *Neotyphodium uncinatum* a společným herbivorem obou rostlin, mšicí *Aulacorthum solani*. Za normálních okolností chrání endofyt *N. uncinatum* rostlinu *L. perenne* před nepřízní prostředí, například produkuje mykotoxiny odrazující většinu herbivorů před konzumací jeho mateřské rostliny. Jak již bylo napsáno výše, rostlinní parazité dokáží vysávat ze svého hostitele také sekundární metabolity, v tomto případě mykotoxiny produkované endofytickou houbou. Pokud *R. minor* napadne *L. perenne* kolonizované endofytní houbou, získává tedy chemickou ochranu před herbivorní mšicí, navíc jak bylo zjištěno, endofyt *N. uncinatum* se přestává chovat jako mutualista a začíná svoji mateřskou rostlinu také parazitovat. Takže nakonec přítomnost endofytické houby přináší prospěch v růstu i v reprodukci poloparazitovi *R. minor*, zatímco škodí růstu *L. perenne*.

Studium vícestranných interakcí zajisté posouvá naše chápání role, kterou parazité v přírodě hrají, blíže k reálnému stavu v přírodě. Měli bychom vzít v úvahu, že skutečná bohatost a kauzalita vztahů mezi rostlinnými parazity a ostatními organismy bude nejspíš složitější, než se dříve myslelo. Avšak jako má toto studium své výhody, má také svá omezení. Čím více se zabýváme nitěnějšími detaily a jdeme do hloubky, tím více nám uniká obecnější stránka problému. Tyto studie vícestranných interakcí nám tedy pravděpodobně nebudou moc prospěšné při posuzování nějakého zcela nového vícestranného problému se zcela jinými interagujícími druhy, protože změnou či přidáním dalšího druhu se variabilita možných

dopadů také změni. Spíše nám říkají, jak až daleko do ekosystému může zasahovat vliv parazitických rostlin.

1.2 Šíření rostlinných parazitů

Šíření bezesporu představuje ekologicky důležitou součást životního cyklu všech rostlin. Pro parazitické rostliny navíc platí, že se jejich propagule musí dostat na správné mikrostanoviště s vhodnými hostiteli, kteří podmiňují jejich další růst. Mezi parazitickými rostlinami se vyvinuly různé znaky, které určují, jakou cestou se bude jejich šíření ubírat. Jednou možnou strategií v šíření kořenových parazitických rostlin je produkce obrovského množství malých semen, která se dokáží šířit větrem i na velmi dlouhé vzdálenosti, příkladem může být parazitická *Orobancha*, či (sub)tropická poloparazitická *Striga*, které vytvářejí až několik desítek tisíc mikroskopických semen. Tato malá semena však za svou mobilitu platí nedostatkem zásob pro samostatný růst semenáčku, musí tedy nalézt a ihned po prolomení dormance napadnout příhodného hostitele, jinak zůstávají dormantní. Proto bývají tato semena často vybavena mechanismem k prolomení dormance, který se spustí teprve, až když se v půdě vyskytuje dostatečná koncentrace exudátů z kořenů vhodných hostitelů, skrz něž parazit „vycítí“ vhodnou příležitost k uchycení (Boone a kol. 1995). Mezi parazitickými rostlinami se vyskytuje i druhý extrém v šířitelnosti semen, a to rostliny s relativně malým počtem velkých a těžkých semen, která se na větší vzdálenosti šíří jen velmi obtížně, zato jsou vybavena větším množstvím zásobních látek. Po opuštění dormance právě přítomnost zásobních látek dává haustoriím mladého semenáčku čas potřebný k nalezení kořene příhodného hostitele. Obecně lze říci, že s rostoucí specializací parazita na hostitelský druh roste i počet semen produkovaných jednou rostlinou (Molau 1995). Parazitická čeleď *Orobanchaceae* hostí obě předešlé strategie šíření. Primitivnější rostliny této čeledi (*Melampyrum*, *Rhinanthus*) spoléhají na těžká semena se zásobními látkami, kdežto u odvozenějších druhů (*Parentucelia*, *Bartsia*) z této čeledi je zřetelná tendence k produkci malých a snadněji šířitelných semen (Těšitel a kol. 2010).

Prostředí, ve kterém rostliny žijí, má vliv také na jejich schopnost šíření. Luční experiment s *Rhinanthus minor* (Bullock a kol. 2001, 2003) ukázal, do jaké míry způsob obhospodařování luk ovlivňuje míru a způsob šíření a uchycování semenáčů rostliny. Tento poloparazit má těžká, zploštělá semena po obvodu lemovaná křídélkem, což je adaptace k anemochorii tj. šíření větrem. Na kosených lukách se semena *R. minor* šířila dobře v porovnání s pastvinami. Před senosecí, stejně jako na neobhospodařovaných plochách se

semena šířila hlavně ve směru převažujících větrů, při samotné senoseči šířila se směrem kosení. Autoři předpokládají, že zemědělské stroje mohou působit také jako vektor šíření semen na delší vzdálenosti. Kosení mělo pozitivní vliv na šíření *R. minor*, ale pouze v případě kdy bylo načasováno se zráním semen. Pastva se v tomto případě příliš neosvědčila, hlavně proto, že zvířata *R. minor* spíše zadupávala do země. Navíc semena nevykazují přizpůsobení pro epizoochorii, a ani endozoochorii nemůžeme brát příliš v úvahu, poněvadž rostlina je v době zralosti semen zcela seschlá a rozhodně není lákavou ani výživnou potravou pro dobytek. Na pastvinách se semena šířila náhodně všemi směry. Ve většině jmenovaných prostředí se nejmenší semena dostávala nejdál od mateřské rostliny. Rozdíly v uchycování semenáčků se mezi jednotlivými způsoby obhospodařování nijak neprojevíly. Mezi zkoumanými prostředími byly průkazné rozdíly ve tvaru disperzních křivek, vzdálenosti a směru disperse. V šíření semen jedné rostliny se tedy může uplatňovat více mechanismů v závislosti na typu prostředí, ve kterém roste.

Semena mnoha lesních rostlin mírného pásu jsou adaptována na šíření mravenci. Mezi tyto rostliny patří také poloparazitický rod *Melampyrum*. Jeho semena jsou příliš těžká na to, aby se mohla šířit větrem. Každé semeno má však tzv. elaiosom, což je nutričně velmi bohaté tělíčko, které je vyhledávaným zdrojem potravy pro mravence. Rostlina tak platí částí svých zdrojů za roznos svých semen do okolí. Do jaké míry je tento způsob účinný zkoumali a matematicky modelovali Heinken & Winkler (2007). Došli k závěrům, že rostlina *Melampyrum pratense* se šíří rychlostí přibližně 1 metr za rok, s maximy cca 4,5 metru, což odpovídá i starší studii týkající se myrmekochorie poloparazitické rostliny *M. lineare* (Gibson 1993a). Podle Gibsona by bez vlivu mravenců semena zůstávala ve vzdálenosti pouze v řádu centimetrů kolem mateřské rostliny. Zajímavým zjištěním také bylo, že semena *M. lineare* zasazená mravenci nejenže lépe klíčila než semena vysetá náhodně, ale i dospělé rostliny, které z těchto semen vzešly, lépe rostly a produkovaly více semen. Na místa vybraná mravenci mělo také dopadat více světla než v blízkém okolí a mravenci pro odhození semen preferovali mechy a lišejníky před dalšími typy povrchu, což mělo také stát za lepším klíčením a růstem *M. lineare*.

Myrmekochorie může být také dobrou strategií, jak se vyhnout predaci semen hlodavci (Gibson 1993b). Větší část semen tří duhů rodu *Melampyrum* ve studii opadávala z mateřské rostliny ráno a dopoledne, přes den tedy byla odnášena mravenci, ta menší část opadaná navečer byla na noc vydána napospas hlodavcům. Semena odnešená mravenci a pohřbená v mraveništi tak unikala nebezpečí predací tlaku hlodavců, proto mohla dále klíčit.

1.3 Poloparazitní rostliny a management

Kosení nebo pastva se všeobecně považují za dobrý způsob ochrany mnoha ohrožených druhů poloparazitických rostlin, protože ty často nejsou schopny přežít v příliš husté vegetaci. Ve skutečnosti mnoho takových druhů z evropské přírody ustupuje důsledkem upouštění od tradičních způsobů managementu lučních společenstev. Mezi takto ohrožené druhy patří i časně kvetoucí *Euphrasia stricta* var. *suecica* a *Rhinanthus serotinus* subsp. *vernalis* rostoucích na ostrově Gotland v Baltském moři. Studie týkající se těchto dvou ohrožených rostlin (Svensson & Karlsson 2005) ukázala na některé důležité prvky v managementu jejich ochrany. Zjistili, že čas, kdy došlo k úspěšnému napojení parazita na hostitele, měl zásadní význam pro *fitness* obou zkoumaných rostlin. První napojená kohorta měla na konci sezony vždy nejvyšší *fitness*, poslední napojená kohorta ji měla nejnižší. Dříve se na gotlandských lukách časně zjara shrabovala stařina, od čehož se postupem času upustilo. Studie ukázala, že odstranění stařiny na jaře umožňuje časnější napojení k hostiteli a má tak pozitivní vliv na přežívání populace těchto poloparazitických rostlin. Délka vegetační sezóny má pro druhy rodu *Euphrasia* zásadní význam. V letech s chladnějšími léty rostliny produkovaly v pevně stanovenou dobu seče luk o téměř čtvrtinu méně dospělých semen, fixní doba seče tedy značně snížila reprodukční potenciál populace do dalšího roku. Výskyt rostliny *Euphrasia stricta* var. *suecica* v rámci experimentu byl navíc pozitivně korelován s druhovou diverzitou na stanovišti. Tento fakt k otázce, kdy je vhodné začít se senosečí, aby co nejvíce jedinců *E. stricta* var. *suecica* stačilo vyprodukovat co nejvíce semen, přispívá další otázkou. Ve kterou dobu se kosením dosáhne co největší druhové diverzity? Dalším zjištěním bylo, že druhá senoseč v roce může simulovat příznivý vliv pastvy pro výskyt *E. stricta* var. *suecica*.

V jihozápadní Anglii se vyskytuje jiný endemický druh, a to *Euphrasia vigursii*, jenž se dnes vyskytuje masivněji pouze na jediné lokalitě. Na tomto chráněném vřesovišti se však v poslední době změnil plán managementu, který se týká omezení zimní pastvy, což prospívá keřku *Ulex galii*. *Euphrasia vigursii* roste v malých shlucích hlavně při okraji porostů těchto keřků, ať už z důvodu parazitace nebo usnadnění přísunu semen, či uchycení semenáčků (Ramsay 2002). Avšak na místech, kde v poslední době došlo k nárůstu pokryvnosti, ale i výšky *U. galii*, plošky s *E. vigursii* vymizely. Omezená zimní pastva tedy v širším měřítku pomáhá k zachování biotopu, ale v menším měřítku bohužel mohla zapříčinit výrazný úbytek endemické *Euphrasia vigursii*.

Hellström a kol. (2004) se zabýval tolerancí rostliny *Euphrasia stricta* na různou intenzitu pastvy. Tato jednoletka je totiž velmi slabým kompetitorem a její přítomnost ve

společenstvu je přímo závislá na míře disturbancí, které toto společenstvo postihují. *E. stricta* je tak celkem typický r-stratég, což ovšem nebývá v zapojeném travním společenstvu příliš výhodná životní strategie. Výsledky studie ukázaly, že za příhodných podmínek a pokud je spasena i okolní vegetace, může mírně ukousnutá *E. stricta* ještě posílit svoji reprodukci, je totiž schopna kompenzovat svoje reprodukční ztráty a dokonce navýšit množství plodů dodatečným růstem postranních větví. Pokud jsou však poškození příliš veliká, nebo v sezóně panují nepříznivé podmínky, rostlina tuto schopnost ztrácí. Takové přizpůsobení se nejspíše vyvinulo v prostředích s častou a předvídatelnou herbivorií.

Pozn. Ve své práci jsem nomenklaturu druhových názvů rostlin nijak nesjednocoval a vycházel jsem z druhových názvů použitých v citované originální literatuře.

1.4 *Melampyrum nemorosum* var. *praecox*

Melampyrum nemorosum var. *praecox* je fenologicky časnější ekotyp poloparazitické rostliny *M. nemorosum*. Tento ekotyp kvete v květu až červnu, avšak poškozené rostliny mohou kvést později. Od pozdního ekotypu kvetoucího od června do srpna se morfologicky liší nejvíce menším počtem lodyžních článků, kterých bývá 2 – 4, avšak s pokročilejší sezónou jich může být i více (až 5). Lodyžní články bývají delší nebo stejně dlouhé jako příslušné lodyžní listy. Větve bývají krátké, nekvetou, vzácně nalezneme kvetoucí pouze 1 – 2 horní páry (Štech 1998).

Rozdílům v morfologii a fenologii odpovídají odlišné stanovištní nároky obou ekotypů. Pozdní ekotyp *M. nemorosum* var. *nemorosum* dává přednost listnatým lesům a jejich lemům, výslunným zarostlým stráním a křovinám. Na lukách se vyskytuje vzácně, spíše sem zasahuje z okolních křovin nebo lesů. Časný ekotyp *M. nemorosum* var. *praecox* se vyskytuje téměř výhradně na kosených mezofilních, bazických, druhově bohatých lukách převážně svazu *Bromion* (Štech 2000), ale v poslední době zaznamenal rapidní ústup ve svém areálu na území České republiky. Dnes je tuto rostlinu možné nalézt pouze v Bílých Karpatech, kde se jí alespoň na některých lokalitách stále daří.

2. Cíle práce

Centrální otázkou mé práce jsou především ekologické zákonitosti, které mohly stát za ústupem rostliny *M. nemorosum* var. *praecox*, ale také její schopnost ovlivňovat rostlinné společenstvo, ve kterém se vyskytuje. K nalezení některých odpovědí na tyto otázky slouží několikaletý luční experiment v NPR Čertoryje, kde se tato rostlina vyskytuje v relativně hojném množství. Dále jsem se s pomocí dat z České národní fytoocenologické databáze snažil určit ty druhy rostlin, které by mohly poukazovat na příhodnost stanovišť pro *M. nemorosum* var. *praecox* v Bílých Karpatech.

3. Metodika

3.1 Mapování

Na přelomu června a července roku 2010 jsem podrobně zmapoval výskyt *M. nemorosum* v rámci celé rozlohy NPR Čertoryje. Plochy, kde se *M. nemorosum* vyskytovalo, byly klasifikovány do dvou skupin podle pokryvnosti: plochy s méně než 20% pokryvnosti *M. nemorosum* a plochy s pokryvností více jak 20%. Ze zaznamenaných pozorování jsem poté vytvořil mapu výskytu cílové rostliny v programu Quantum GIS 1.0.2 Kore (Athán a kol. 2009). Podkladovou rastrovou mapu jsem získal z internetového portálu mapy.cz. Jako zeměpisný souřadný systém jsem zvolil UTM 33N. V tomto programu jsem také spočetl velikost území s pokryvem *M. nemorosum* a průměrnou vzdálenost mezi nejbližšími centroidy ploch s výskytem cílové rostliny.

3.2 Pokus v NPR Čertoryje - sběr dat

K nalezení odpovědí na otázky, zdali je *M. nemorosum* var. *praecox* limitováno šířením semen nebo nedostatkem stanovišť vhodných k jeho uchycení a zdali vůbec a popřípadě jak ovlivňuje společenstvo, byl v časném létě roku 2008 založen pokus v NPR Čertoryje. Jedná se o komplex druhově velmi bohatých luk, na kterých se tato rostlina hojně vyskytuje. Nejdříve proběhlo předběžné mapování výskytu *M. nemorosum* na jehož základě bylo vytyčeno 5 trvalých pokusných ploch (dále označeny A, B, C, D, E), každá o výměře 6x6 m. Umístění hlavních ploch bylo zvoleno tak, aby žádná z nich nezasahovala do porostu přirozeně rostoucího *M. nemorosum* a aby se tak co nejvíce zamezilo nežádoucí kontaminaci ploch jeho

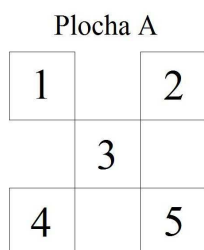
semeny. Každá z těchto hlavních ploch dále obsahovala 5 podploh (dále označeny 1-5) velikosti 2x2 m, z nichž každé byl náhodně přidělen jeden z následujících druhů výsevu semen *M. nemorosum* tak, že každá hlavní plocha obsahovala všechny možné druhy výsevu: vyseto pouze 1. rok pokusu, pouze 2. rok, 1. i 2. rok, každý rok a jedna plocha sloužící jako kontrola zůstala bez výsevu (obr. 1, tab. 1). Každý výsev obsahoval zhruba 300 semen nasbíraných na této lokalitě ve vegetační sezóně téhož roku. Jednotlivé dávky semen pro každou výsevnou plochu jsem v roce 2008 určil podle průměrné váhy semen ze třech prvních dávek, které jsem přesně napočítal po jednotlivých semenech a posléze zvažil na analytických vahách. V roce 2009, jsem jednotlivé dávky semen nerozděloval podle váhy, protože jsem k ní neměl přístup, ale počty semen do každé výsevné dávky jsem určil podle průměru objemů z prvních pěti dávek napočítaných po jednotlivých semenech.

Nevyužitý prostor mezi podplocami v rámci každé hlavní plochy sloužil k pohybu při práci na plochách a také jako další kontrolní plocha, která však nebyla zahrnuta do pokusu. Měla význam jen pro další ověření, zda u plochy nedochází ke kontaminaci ploch semeny volně rostoucích *M. nemorosum*.

Každý rok pokusu v době květu *M. nemorosum* proběhlo fytoocenologické snímkování všech podploh. Kdy byla která plocha snímkována je patrné z tab. 2. Výsledné pokryvnosti druhů byly převedeny do programu Turboveg for Windows 2.84 (Hennekens a Schaminée 2001).

Tab. 1 – design výsevů na pokusných plochách. Písmena A-E jsou značeny hlavní plochy; čísla 1-5 jsou značeny podplocy; 2008, 2009, 2008+2009, každý rok, kontrola jsou druhy výsevů.

	2008	2009	2008+2009	každý rok	kontrola
A	4	3	2	1	5
B	5	1	4	3	2
C	1	3	2	4	5
D	3	2	1	5	4
E	5	1	4	3	2



Obr. 1 – grafické znázornění uspořádání pokusných ploch

Tab. 2 - dny ve kterých proběhlo fytoocenologické snímkování na pokusných plochách.

	2008	2009	2010
A	26/5	26/5	28/5
B	28/5	27/5	3/6
C	30/5	28/5	4/6
D	30/5	28/5	3/6
E	26/5	26/5	29/5

3.3 Statistické analýzy

3.3.1 Pokus NPR Čertoryje - vyhodnocení

K otestování vlivu typu výsevu na pokryvnost rostliny *M. nemorosum* jsem spočítal lineární model se smíšenými efekty v programu R 2.12.0 (Ripley 1994) s pomocí dodatečného programového balíku nlme (Lindstrom a Bates 1990). Pro tento test jsem sloučil typy výsevu 2008+2009 a každý rok dohromady, pokryvnost *M. nemorosum* jsem logaritmičtě transformoval a příslušnost k plochám jsem použil jako náhodný faktor s náhodným efektem, v němž byla hierarchicky vložena příslušnost k podplochám jako další faktor s náhodným efektem.

Z nasbíraného datového souboru pořízených fytoecologických snímků jsem v programu JUICE 7.0 (Tichý 2002) vyloučil juvenilní keře a stromy. V detrendované korespondenční analýze (DCA, Lepš a Šmilauer 2003) s volbou odstranění trendu po segmentech, logaritmičtě transformací a přiřazením menší váhy vzácným druhům vyšel nejdelší gradient 1,545 a proto jsem pro další postup zvolil lineární mnohorozměrné statistické metody.

Ke zjištění celkové struktury a trendů ve variabilitě druhového složení na experimentálních plochách byla využita analýza hlavních komponent (PCA, Lepš a Šmilauer 2003). Pokryvnosti jednotlivých druhů jsem před touto analýzou logaritmičtě transformoval a bylo provedeno centrování přes druhy. Z analýzy jsem vyloučil druh *M. nemorosum*, aby nedocházelo k důkazu kruhem.

Ke zjištění vlivu složení vegetace na uchycení *M. nemorosum* jsem spočítal reverzní přímou gradientovou analýzu (RDA, Lepš a Šmilauer 2003) s pokryvností jako vysvětlující proměnnou, 5 hlavními plochami jako kovariátami a s druhovým složením vegetace jako odpovědí. Z vysvětlovaných proměnných jsem vyloučil aktuální pokryvnost *M. nemorosum* ale naopak jsem doplnil pokryvnost *M. nemorosum* v předchozí vegetační sezóně. Vysvětlované proměnné byly logaritmičtě transformovány a analýza byla centrována přes druhy, Monte-Carlo permutační test byl nastaven na 999 permutací v redukováném modelu, typ permutací byl zvolen jako neomezený v rámci kovariát.

K nalezení odpovědi na otázku, zda dokáže *M. nemorosum* měnit strukturu společenstva, ve kterém roste, jsem spočetl dvě redundanční analýzy (RDA). První pro rozdíly v zastoupení druhů rostlin a druhou pro rozdíly v zastoupení třech funkčních skupin (trávy a travám podobné jednoděložné dohromady, čeled' *Fabaceae*, ostatní dvouděložné rostliny a

jednoděložné nepodobné travám dohromady) mezi roky 2008 - 2009, 2009 - 2010, 2008 a 2010. Před samotnou analýzou jsem odstranil vzácné druhy s méně než 5 výskyty. Jako druhová data jsem použil rozdíly v logaritmech pokryvností druhů mezi jednotlivými roky a jako vysvětlující proměnnou jsem zvolil pokryvnost *M. nemorosum*, příslušnost k hlavním plochám jsem zadal jako kovariátu. Monte Carlo permutační test byl proveden s 999 permutacemi v redukovaném modelu s neomezenými permutacemi v rámci kovariát. Všechny mnohorozměrné analýzy jsem počítal v programu Canoco for Windows 4.52 (Lepš a Šmilauer 2003).

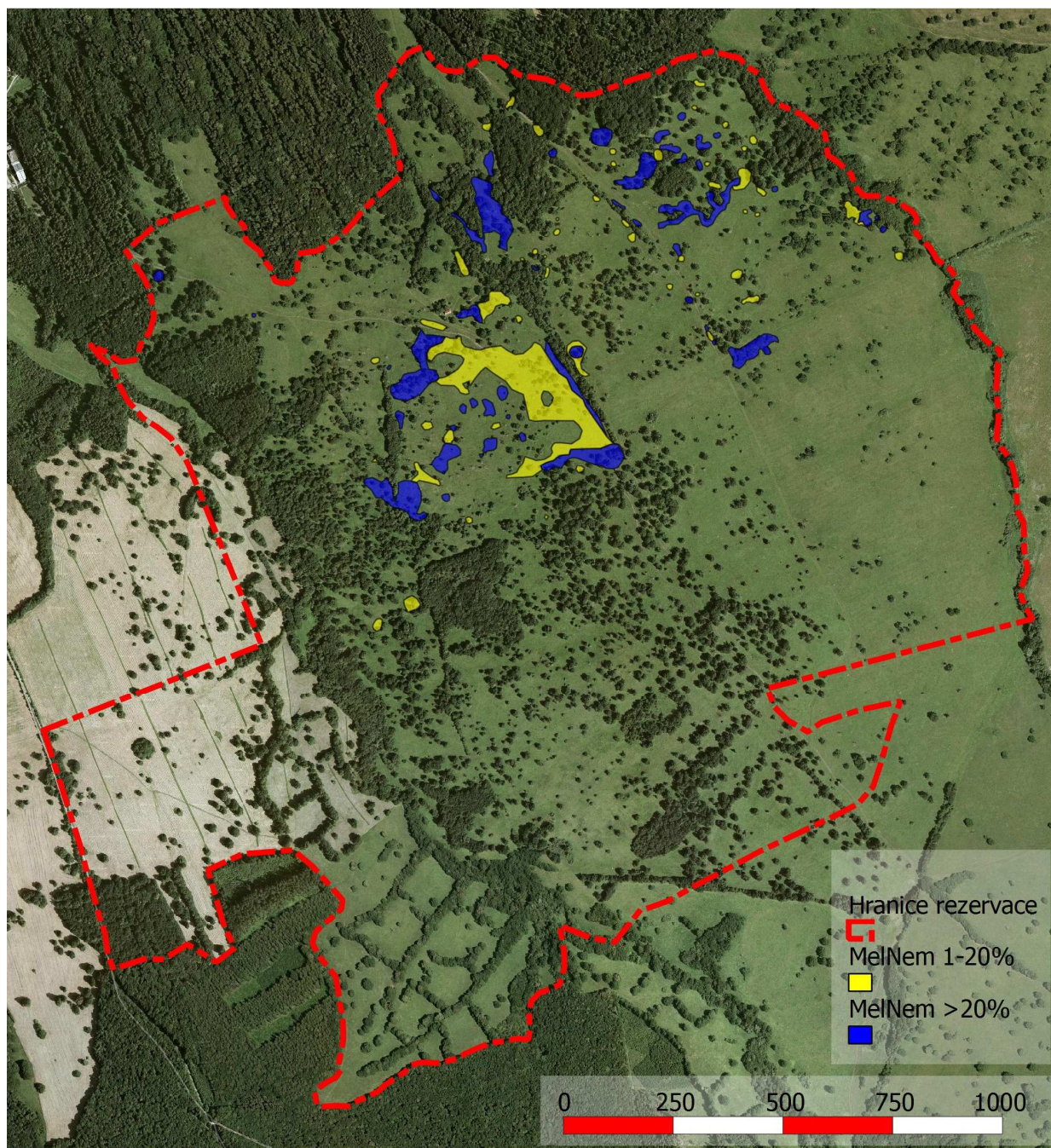
3.3.2 Diskriminační analýza snímků z České národní fytoocenologické databáze (ČNFD)

Z České národní fytoocenologické databáze (Chytrý, Rafajová a kol. 1992) jsem vybral 18 fytoocenologických snímků z Bílých Karpat, které obsahovaly *M. nemorosum* a u nichž bylo zároveň vysoce pravděpodobné, že jde o časný ekotyp cílové rostliny. Tato data měla poukázat na ekologické vazby mezi časným *M. nemorosum* a dalšími rostlinnými druhy. K těmto 18 vybraným fytoocenologickým snímkům jsem vyhledal 50 nejpodobnějších bělokarpatských snímků vykytujících se v ČNFD. Pak byla spočítána diskriminační analýza (reverzní CCA) s přítomností *M. nemorosum* jako závislou proměnnou a druhovými daty jako vysvětlující proměnnou, limitní hodnota průkaznosti pro zahrnutí proměnných do modelu byla zvolena $p = 0,01$.

4. Výsledky

4.1 Mapování NPR Čertoryje

U ploch s pokryvností *M. nemorosum* menší než 20% byla zjištěna rozloha 5,73 ha, u ploch s pokryvností této rostliny nad 20% činí tato plocha 6,08 ha. Celkově se tak *M. nemorosum* v roce 2010 vyskytovalo na 11,81 ha, což je 3,6% plochy rezervace. Průměrná vzdálenost mezi centroidy ploch s výskytem *M. nemorosum* činila 51,7 m. Prostorové rozmístění populace této rostliny v NPR Čertoryje je zobrazeno v obr. 2.

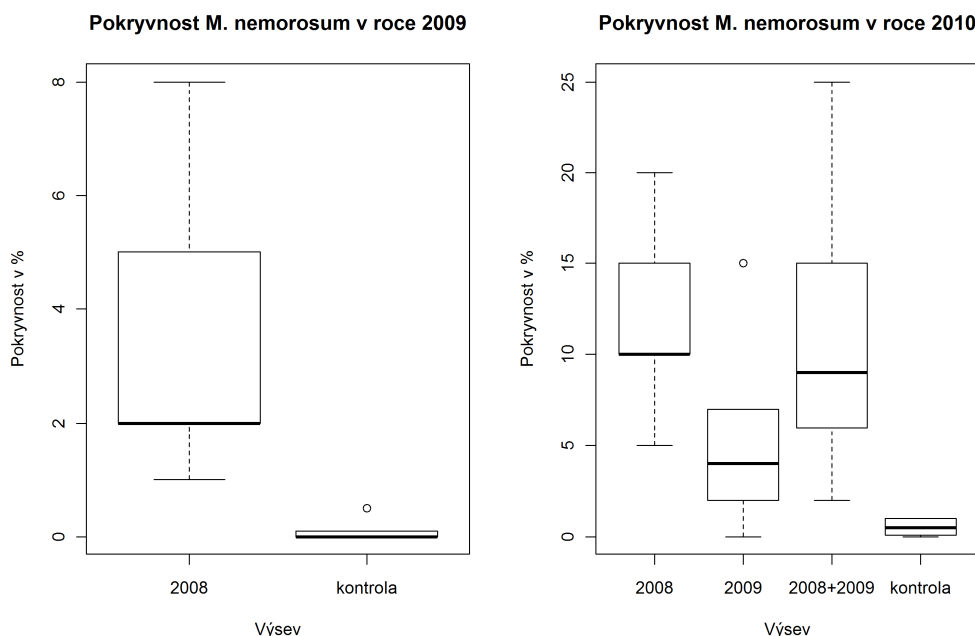


Obr. 2. – Výsledná mapa výskytu časné formy *M. nemorosum* v NPR Čertoryje v roce 2010 (mapa v plném rozlišení je přiložena k elektronické verzi práce).

4.2 Pokus v NPR Čertoryje – výsledky

M. nemorosum se na vysetých plochách ve všech případech uchytilo, pokryvnosti rostliny v jednotlivých letech jsou zobrazeny v obr. 3. Analýza variance ukázala vysoce průkaznou pozitivní interakce výsevů v jednotlivých letech s časem. Oproti tomu, kombinovaný výsev v obou letech již další zvýšení pokryvnosti *M. nemorosum* nepřinesl (tab. 3). Celková variabilita a její časové trendy jsou patrné z obr. 4., obr 5. znázorňuje příslušnost k hlavním plochám. Variabilita v druhovém složení mezi jednotlivými hlavními plochami byla větší než variabilita v druhovém složení mezi sezónami v rámci jedné plochy.

Výsledky analýzy RDA ukázaly (obr. 6.), že složení rostlinného společenstva má průkazný vliv na míru uchycování časného ekotypu *M. nemorosum* ve vegetaci. *M. nemorosum* vykazovalo vyšší pokryvnost ve vegetaci s *Lathyrus tuberosus*, *Iris graminea*, *Silene nutans*, *Brachypodium pinnatum*, *Viola hirta*, *Arabis hirsuta*, *Festuca rubra*, *Cerastium holosteoides*, *Plantago lanceolata*, *Lathyrus pratensis* a *Achillea millefolium*. Zároveň rostlo lépe tam, kde se již vyskytovalo předtím. Naopak menších pokryvností dosahovalo ve vegetaci s *Ajuga genevensis*, *Asperula tinctoria*, *Trifolium rubens*, *Linum catharticum*, *Trifolium dubium*, *Arrhenaterum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Cirsium pannonicum*, *Molinia caerulea*, *Vicia angustifolia*, *Briza media*, *Gymnadenia conopsea*, *Medicago falcata* a *Carex tomentosa*.



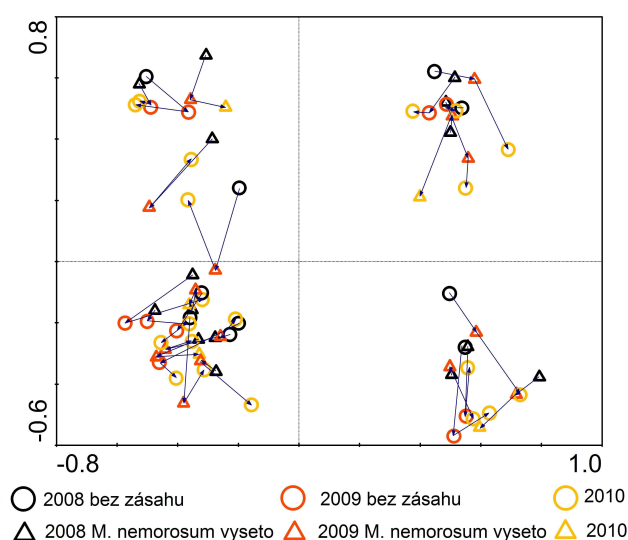
Obr. 3 – Pokryvnosti *M. nemorosum* v jednotlivých letech pokusu v závislosti na příslušnosti k typu výsevu (tučnou čarou vyznačen medián, plnými obdélníky 25% a 75% kvantil, čárkovaně rozsah a prázdným kolečkem jsou značeny odlehlé hodnoty).

RDA zaměřená na otázku, zda a jak *Melampyrum nemorosum* mění rostlinné společenstvo, neukázala signifikantní rozdíly mezi dvěma po sobě jdoucími sezónami 2008-2009 ani 2009-2010 ($F = 1,002$; $p = 0,454$ a $F = 0,974$; $p = 0,550$), a ani v delším časovém měřítku mezi roky 2008 a 2010 nebyl vliv *M. nemorosum* na druhové složení vegetace průkazný ($F = 1,110$; $p = 0,314$).

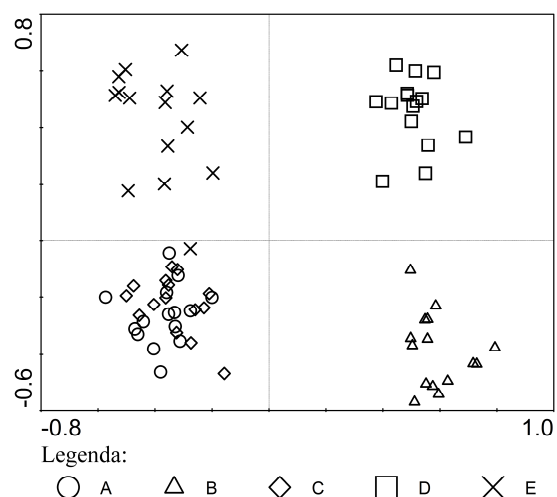
Změny pokryvností funkčních skupin také nebyly průkazné pro dvojice za sebou jdoucích let ($F = 1,101$; $p = 0,318$ pro roky 2008-2009, $F = 0,612$; $p = 0,553$), avšak v dvouletém časovém horizontu *M. nemorosum* na vegetaci již statisticky průkazný vliv na pokryvnost funkčních skupin mělo. S rostoucí pokryvností *M. nemorosum* nejvíce ustupovali graminoidi, jak je patrné z obr. 7., tento vztah je blíže vyneseno na obr. 8.

Tab. 3 – výsledky testu závislosti pokryvnosti *Melampyrum nemorosum* na typu výsevu.

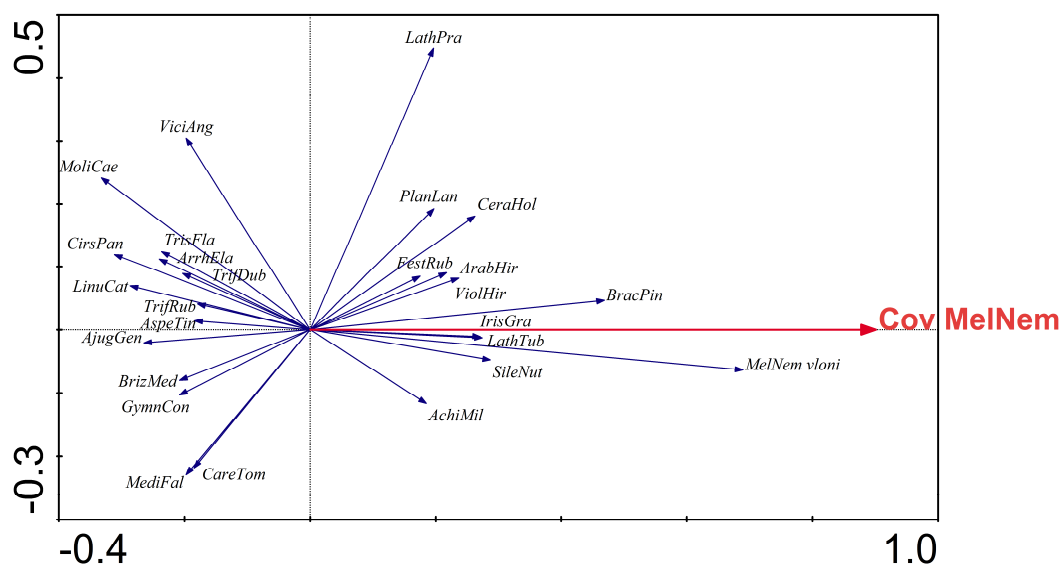
	d. f.	Reziduální d. f.	F	p	Efekt
(Intercept)	1	46	123.21	<.0001	
vyseto8	1	17	67.56	<.0001	-
vyseto9	1	17	0.63	0.44	-
year	1	46	193.81	<.0001	+
vyseto8*vyseto9	1	17	5.04	0.04	+
vyseto8*year	1	46	28.52	<.0001	+
vyseto9*year	1	46	1.9	0.17	+
vyseto8*vyseto9*year	1	46	6.32	0.02	-



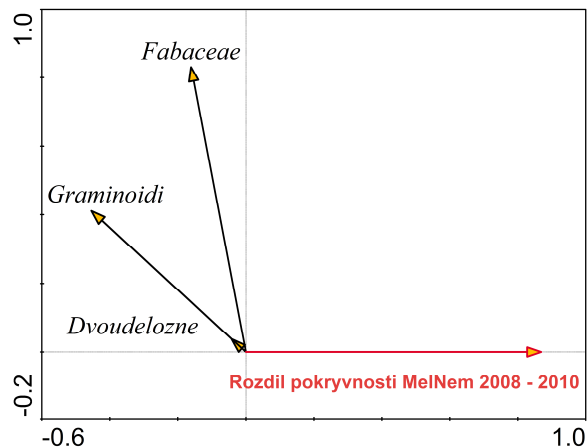
Obr. 4 – PCA: posun v druhovém složení pokusných ploch v období 2008-2009. První dvě vynesené osy vysvětlují 26,4% celkové variability.



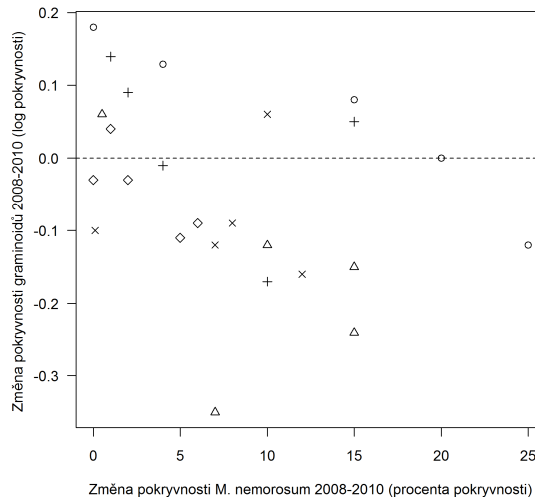
Obr. 5 - PCA: příslušnost podploch k hlavním plochám A – E.



Obr. 6 – RDA: schopnost uchycování *M. nemorosum* ve vegetaci. Vysvětlující, avšak v tomto případě zároveň vysvětlovaná proměnná *Cov MelNem* značí pokryvnost nově uchycených rostlin *M. nemorosum*. První dvě znázorněné osy vysvětlují 15,7% variability ($F = 1,966$; $p < 0,001$).



Obr. 7 – RDA: změna v zastoupení funkčních skupin mezi roky 2008 a 2010 způsobená vlivem *M. nemorosum*. První dvě znázorněné osy vysvětlují 71,9% z celkové variability ($F=3,106$; $p=0,036$).



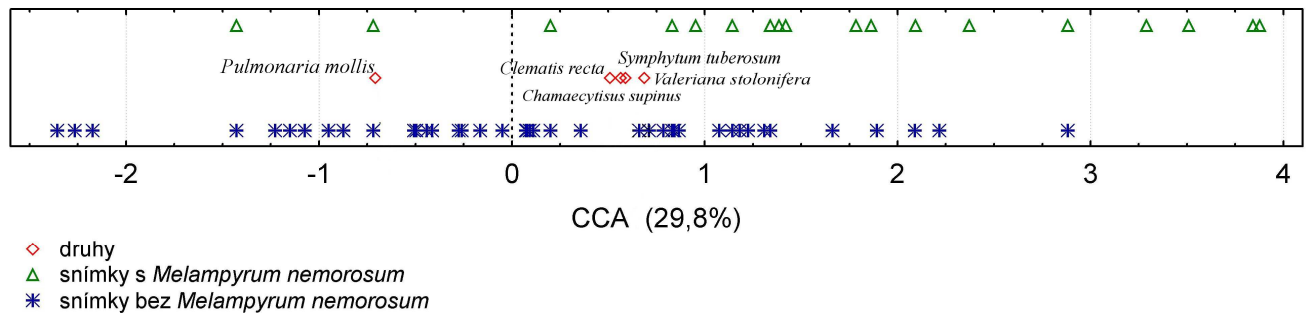
Legenda:

Plocha A ○ Plocha B △ Plocha C + Plocha D × Plocha E ◇

Obr. 8 – Změna v pokryvnosti graminoidů v závislosti na pokryvnosti *Melampyrum nemorosum*.

4.3 Diskriminační analýza snímků z ČNFD

Diskriminační analýza (reverzní CCA) provedená na 68 fytoocenologických snímcích z Bílých Karpat nedokázala jasně oddělit snímky s výskytem a absencí *M. nemorosum* var. *praecox*. Odhalila nicméně 4 druhy pozitivně asociované s výskytem časného ekotypu *M. nemorosum* (*Clematis recta*, *Chamaecytisus supinus*, *Symphytum tuberosum*, *Valeriana stolonifera*) a jeden druh s negativní vazbou na tuto rostlinu (*Pulmonaria mollis*; obr. 9).



Obr. 9 – CCA diskriminační analýza: asociované druhy rostlin s výskytem *M. nemorosum*. První osa CCA vysvětluje 29,8% variability.

5. Diskuze

Z mapování rostliny *M. nemorosum* na lokalitě NPR Čertoryje vyplynulo, že tato zde rostlina dává přednost spíše zdejším dubovým remízům, křoviskám a jejich okrajům, kde se vyskytuje ve větších pokryvnostech. Na vyložené otevřených prostranstvích je možné ji nalézt vzácněji a netvoří zde již tak velké porosty. Vazba na dubové porosty může být způsobena cizopasným způsobem života *M. nemorosum* v kombinaci s předpokládanou vysokou kvalitou dubů jakožto hostitelských rostlin. Tento předpoklad podporuje fakt, že na dřevinách preferenčně parazitují i další blízké druhy z okruhu *M. nemorosum* a *Melampyrum sylvaticum* (Štech 2000). Alternativně by však duby mohly pouze poskytovat vhodné mikroklimatické prostředí k uchycování semenáčků či růstu těchto poloparazitů (např. vyšší hodnoty vlhkosti vzduchu). Nelze ani vyloučit, že za tímto prostorovým uspořádáním stojí mravenci jakožto šířitelé semen, kteří si v okolí dubů budují své kolonie. Velmi podobnou vazbu poloparazita na dřevinu zjistili také Ramsay a Fotherby (2007), kteří pozorovali *Euphrasia vigursii* rostoucí při okrajích porostů keře *Ulex gallii*, což si vysvětlovali buď jako důsledek parazitace nebo pozitivního vlivu tohoto druhu na uchycování semen nebo semenáčků či růst poloparazita. V jejich studii se od určité pokryvnosti *U. gallii* přestala tato pozitivní vazba projevovat a

obdobně i v NPR Čertoryje se *M. nemorosum* neobjevuje v příliš hustých stromových uskupeních. Absence těchto lučních poloparazitů v takto zapojených porostech dřevin je však zřetelně způsobena nedostatkem světla v jejich podrostu. *M. nemorosum* vykazuje také určitou míru pozitivní asociace k dalším rostlinám v Bílých Karpatech. Tyto druhy by mohly poukazovat na příhodnost stanovišť pro potenciální růst *M. nemorosum*, nemusí však jít nutně o hostitelské druhy. Gibson a Watkinson (1989) se zabývali preferencí hostitelů a také pozorovali asociace rostlin s výskytem *Rhinanthus minor*, našli pozitivní asociaci pouze se dvěma druhy, z nichž jeden byl *Plantago lanceolata*, který jak už dnes víme, vůbec vhodným hostitelem není (Cameron a kol. 2006). Při dalším zkoumání zjistili, že *R. minor* na lokalitě parazituje dalších 18 druhů rostlin. Z jejich studie dále vyplynulo, že i některé druhy, s kterými byl *R. minor* asociován negativně, mohou také sloužit jako hostitelé. Proto autoři pro determinaci vhodných hostitelů vůbec nedoporučují nepřímé sledování nadzemních částí vegetace, jedinou možnou cestou jak určit hostitele, je preparace haustorií napojených na hostitelské kořenové systémy.

Z mých výsledků je patrné, že *M. nemorosum* je spíše limitováno šířením semen nežli nedostatkem vhodných stanovišť. Tuto hypotézu podporuje i výsledek diskriminační analýzy snímků s *M. nemorosum* a snímků s podobnou vegetací bez tohoto druhu, která nebyla dost dobře schopná obě skupiny snímků oddělit. Podle Turnbull a kol. (2000) a Rey a kol. (2006) se za důkaz limitace šíření semeny dá považovat vysévací pokus na místech, kde se rostlina dříve nevyskytovala. Pokud rostliny vzejdou, pravděpodobně nejsou limitovány nedostatkem stanovišť a můžeme předpokládat, že se na tyto stanoviště pouze nedostávají jejich diaspory. Způsobem, jak potvrdit neschopnost tvorby dostatku semen pro šíření je dosévání semen na místa, kde se rostlina již vyskytuje. Jestli se po takovém dojetí zvýší výskyt, pravděpodobně rostlina neumí vytvořit dostatek semen pro kolonizaci stanovišť. V mém experimentu v NPR Čertoryje se *M. nemorosum* rok po vysetí na plochy, kde se ještě nevyskytovalo, uchytilo vždy a ve všech vysetých plochách v obou letech pokusu. To, že rostlina kolonizovala všechna stanoviště, kam byla vyseta, se podle výše popsaných kritérií dá považovat za důkaz limitace šíření *M. nemorosum* ať už nedostatkem semen či jejich špatnou disperzí. Stanoviště s výskytem některých druhů rostlin však byla vhodnější pro uchycování rostliny a *M. nemorosum* na nich vytvářelo větší pokryvnosti. V rámci experimentu byly, co se týče druhového složení, velice podobné pouze 2 plochy, ale jinak pokus pokrýval značnou část heterogenity prostředí na lokalitě.

Opakované dosévání semen *M. nemorosum* na stejné pokusné podplochy již samo o sobě nezvyšovalo pokryvnosti v dalším roce, z čehož se dá soudit, že *M. nemorosum* vytváří relativní dostatek semen pro šíření. Tato „přebytečná“ semena se však nejspíš nedostávají dosti daleko od mateřské rostliny a padají za oběť vnitrodruhové kompetici s ostatními semenáčky *M. nemorosum*. Z výsledků dále vyplynulo, že pokud tato rostlina kolonizovala nové místo, dokázala zde svoji populaci v další sezóně sama sebou zahustit. Pozorovanou dynamiku vyšetých populací *M. nemorosum* však lze vysvětlit i kombinací existence trvalé semenné banky a průběhem počasí v roce 2010, který se zdál být velmi příznivý pro růst poloparazitů. Semena vyšetá v roce 2008 by tak mohla vzejít až v sezóně 2010, což by taktéž vyústilo v pozorovaný vzestup pokryvností mezi lety 2009 a 2010. Další plánované pozorování experimentálních ploch by mělo pomoci vyřešit tento problém ve prospěch jedné či druhé hypotézy.

Šíření *M. nemorosum* na delší vzdálenosti zůstává nevyřešeným problémem, je však téměř jisté, že k tomuto jevu nedochází příliš často. Avšak k takovým nepravděpodobným událostem musí někdy docházet. Mnou naměřená průměrná vzdálenost mezi nejbližšími centroidy ploch s výskytem této rostliny byla téměř 52 metrů. Je vysoce nepravděpodobné, že by takovou vzdálenost semena překonávala sama od sebe. Semena *M. nemorosum* totiž kromě přizpůsobení k myrmekochorii nevykazují jiné známky adaptace na jiné možnosti šíření. Je dobře možné, že k takto dlouhým přesunům pomáhá kromě myrmekochorie i pravidelné obhospodařování luk spojené s přemísťováním sena či s pohybem zemědělské techniky. Skutečně bylo zdokumentováno šíření příbuzné rostliny *Rhinanthus minor* na vzdálenost až kolem 50 metrů na zemědělské technice (Bullock a kol. 2001, 2003).

Vliv parazitismu *M. nemorosum* na konkrétní rostlinné druhy v okolní vegetaci se mi bohužel prokázat nepodařilo, což je mimo jiné dáno značnými rozdíly ve vegetaci experimentálních ploch, nicméně to ještě nemusí znamenat, že by na ně vliv nemělo. Ze třech definovaných funkčních skupin totiž po dvou letech působení *M. nemorosum* na vegetaci začaly ustupovat graminoidi, tedy trávy a ostřice, což jsou podle literatury obecně dobří hostitelé poloparazitů (Davies a kol. 1996). Navíc rostlinní parazité mohou společenstvo ovlivňovat i mnoha nepřímými cestami. Jde o rostliny, které čerpáním látek z ostatních rostlin snižují jejich dostupnost v prostředí. Jejich pletiva však díky tomu bývají bohatá na živiny a minerály a ty se po odumření a rozkladu těchto pletiv vracejí zpět do ekosystému a koloběh živin se tak urychluje (Quested a kol. 2003). Poloparazitické rostliny jsou však převážně jednoletky rostoucí často mezi samými vytrvalými rostlinami (Strykstra a kol. 2002), jejichž

reakce na změnu živinových poměrů může být pomalá, takže se změna v druhovém složení může projevit až za několik let. Pro zachycení druhové změny způsobené zrychleným cyklováním živin a minerálů vlivem parazita tedy mohlo být mé pozorování příliš krátké, aby se vliv *M. nemorosum* na společenstvo nějak výrazněji projevil.

6. Závěr

Při snaze odpovědět na otázku proč *Melampyrum nemorosum* var. *praecox* postupně mizí z české krajiny jsem dospěl k závěru, že tato rostlina nedokáže efektivně šířit svá semena, což koresponduje s výsledky práce Bekker a Kwak (2005), kteří studovali, které znaky činí rostliny náchylné k vymření. *M. nemorosum* var. *praecox* vykazuje všechny tyto znaky: je to jednoletka, která se neumí šířit klonálně, nemá trvalou semenou banku, tvoří poměrně málo semen, která se jen velice těžko šíří. Příbuzné druhy *Melampyrum sylvaticum*, *M. pratense* a zejména pak pozdní typ samotného *M. nemorosum* však vykazují tytéž znaky, jsou relativně hojně rozšířené a nedá se říci, že by v poslední době nějak ustupovaly. Klíčovou roli zde evidentně hraje prostředí, ve kterém se tyto rostliny vyskytují. Zatímco výše vedené hojně druhy se vyskytují v prostředích, které nejsou buď vůbec anebo jsou výrazně méně závislé na obhospodařování člověkem (lesy, křoviny, lesní lemy, aj.), časný ekotyp *M. nemorosum* roste na loukách, které vyžadují pravidelnou seč. V současné době, kdy se na většině našeho území upustilo od tradičních metod obhospodařování travinných ekosystémů, ztrácí *M. nemorosum* var. *praecox* své přirozené prostředí a v dnešní fragmentované krajině nedokáže vytvořit funkční metapopulaci.

V současné době, kdy se v Bílých Karpatech probíhá obnova druhově bohatých luk (Jongepierová 2008), by mohlo pro tuto rostlinu opět svítat na lepší zítřky. Návrat k historické podobě krajiny by mohl znamenat, že *M. nemorosum* var. *praecox* přestane z krajiny ustupovat, ale začne se šířit alespoň, tedy v rámci Bílých Karpat. Zda se tak stane však ukáže jedině čas.

7. Použitá literatura

- Bass K. A., John E. A., Ewald N. C., Hartley S. E. (2010): Insect herbivore mortality is increased by competition with a hemiparasitic plant. – *Functional Ecology* no. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01743.x
- Bekker R. M., Kwak M. M. (2005): Life history traits as predictors of plant rarity, with particular reference to hemiparasitic *Orobanchaceae*. – *Folia Geobotanica* 40: 231-242
- Boone L. S., Fate G., Chang M., Lynn D. G. (1995): Seed germination. –In: Press M. C., Graves J. D. (eds.): *Parasitic Plants*. - Chapman & Hall, London
- Bullock J. M., Coulson S. J., Stevenson M. J., Pywell R. F. (2001): Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. – *Journal of Applied Ecology* 38: 204-216
- Bullock J. M., Moy I. L., Coulson S. J. Clarke R. T. (2003): Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. – *Ecography* 26: 692-704
- Cameron D. D., Coats A. M., Seel W. E. (2006): Differential resistance among host and non-host species underlies the variable success of the hemi-parasitic plant *Rhinanthus minor*. – *Annals of Botany* 98: 1289-1299
- Cameron D. D., White A., Antonovics J. (2009): Parasite-Grass-Forb interactions and rock-paper-scissor dynamics: predicting the effect of parasitic plant *Rhinanthus minor* on host plant communities. – *Journal of Ecology* 97: 1311-1319
- Davies D. M., Graves J. D., Elias C. O., Williams P. J. (1997): The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: implication for the restoration of the species rich grasslands. – *Biological conservation* 82:87-93
- Davies D. M., Graves J. D. (1998): Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* during co-infection of host. – *New Phytologist* 139: 555-563
- Gibson C.C., Watkinson A.R. (1989): The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. – *Oecologia* 78: 401-406

- Gibson C.C., Watkinson A.R. (1991): Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. – *Oecologia* 86: 81-87
- Gibson C.C., Watkinson A. R. (1992): The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. – *Oecologia* 89:62-68
- Gibson W. (1993a): Selectivity advantages to hemiparasitic-annuals, genus *Melampyrum*, of seed-dispersal mutualism involving ants: I. Favorable nest sites. – *Oikos* 67: 334-344
- Gibson W. (1993b): Selectivity advantages to hemiparasitic-annuals, genus *Melampyrum*, of seed-dispersal mutualism involving ants: II. Seed predator avoidance. – *Oikos* 67: 345-350
- Heinken T., Winkler E. (2007): Spread of an ant-dispersed annual herb: an individual-based simulation study on population development of *Melampyrum pratense* L. – *Ecological Modelling* 203: 424-438
- Hellström K., Rautio P., Huhta A. Tuomi J. (2004): Tolerance of an annual hemiparasite, *Euphrasia stricta* agg., to simulated grazing in relation to the host environment. – *Flora* 199: 247-255
- Hennekens S. (2009): Turboveg for Windows 2.84. URL: <http://www.synbiosys.alterra.nl/turboveg/>
- Hennekens S. & Schaminée J. H. J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data. – *Journal of Vegetation Science* 12: 589-591
- Chytrý M., Rafajová M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation - plot data. – *Preslia* 75: 1 - 15.
- Jongepierová I. (ed.) (2008): Louky Bílých Karpat (Grasslands of the White Carpathian Mountains). – ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou.
- Lehtonen P., Helander M., Wink M., Sporer M., Saikonen K. (2005): Transfer of endophyte-origin defensive alkaloids from a grass to hemiparasitic plant. – *Ecology Letters* 8: 1256-1263
- Lepš J., Šmilauer P. (2003): *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. – Cambridge University Press.

- Li A., Guan K. (2008): Arbuscular mykorrhizal fungi may serve as another nutrient strategy for some hemiparasitic species of *Pedicularis* (*Orobanchaceae*). – *Mykorrhiza* 18: 429-436
- Lindstrom M. J., Bates D. M. (1990): Nonlinear mixed effects models for repeated measures data. - *Biometrics* 46: 673-687
- Marko M. D., Stermitz S. R. (1997): Transfer of alkaloids from *Delphinium* to *Castilleja* via root parasitism. Norditerpenoid alkaloid analysis by electrospray mass spectrometry. – *Biochemical Systematics and Ecology* 25: 279-285
- Marvier M. (1998): A mixed diet improves performance and herbivore resistance of a parasitic plant. – *Ecology* 79: 1272-1280
- 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
- Molau U. (1995): Reproductive ecology and biology. – In: Press M. C., Graves J. D. (eds.): *Parasitic Plants* - Chapman & Hall, London
- Mudrák O., Lepš J. (2010): Interactions of the hemiparasitic species *Rhinanthus minor* with its host plant community at the two nutrient levels. – *Folia Geobotanica* 45: 407-424
- Nickrent D. L., Duff R. J., Colwell A. E. a kol. (1998): Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. – *Molecular Systematics of Plants II DNA Sequencing*. Kluwer Academic Publishers, Boston, pp: 211-241.
- Niemelä M., Markkola A., Mutikkainen P. (2007): Modification of competition between two grassland species by a hemiparasitic plant and simulated grazing. – *Basic and Applied Ecology* 9: 117-125
- Pate J. S., Pate S.R., Kuo J., Davidson N. J. (1990): Growth, resource allocation and haustorial biology of the root hemiparasite *Olox phyllanthi*. – *Annals of Botany* 65: 437-449
- Press M. C. (1986): The parasite habit: trends in metabolic reductionism. – In: Ter Borg S. J. (ed.): *Biology and control of Orobanche*:96-107 LH/VPO Wageningen 1986
- Puustinen S., Jaervinen O., Tiilikkala K. (2001): Asymmetric competition between a hemiparasitic plant and a cyst nematode on a shared host plant. – *Ecoscience* 8:51-57

- Puustinen S., Mutikainen P. (2001): Host-parasite-herbivore interactions: implications of host cyanogenesis. – *Ecology* 82:2059-2071
- Quested H. M., Press M. C., Callaghan T. V. (2003): Litter of the hemiparasite *Bartsia alpina* enhances plant growth: evidence for functional role in nutrient cycling. – *Oecologia* 135: 206-614
- Ramsay P. M., Fotherby R. M. (2007): Implications of the spatial pattern of Vigur's Eyebright (*Euphrasia vigursii*) for the heathland management. – *Basic and Applied Ecology* 8: 242-251
- Rey P. J., Ramírez M. J., Sánchez-Lafuente A. M. (2006): Seed vs. Microsite limited recruitment in myrmecochorous herb. – *Plant Ecology* 184:213-222
- Ripley B.D. (1994): *Introductory Guide to S-Plus*. University of Oxford
- Rümer S., Cameron D. D., Wacker R., Hartung W., Jiang F. (2007): An anatomical study of haustoria of *Rhinanthus minor* attached to roots of different hosts. – *Flora* 202: 194-200
- Salonen V., Setälä H., Pustinen S. (2000): The interplay between *Pinus sylvestris*, its root hemiparasite, *Melampyrum pratense*, and ectomykorrhizal fungi: Influences on plant growth and reproduction. – *Ecoscience* 7: 195-200
- Salonen V., Vestberg M., Vauhkonen M. (2001): Effect of host mykorrhizal status on host plant-parasitic plant interactions. – *Mykorrhiza* 11: 95-100
- Seel W. E., Press M. C. (1994): Influence of host on three sub-arctic annual facultative root hemiparasites II. Gas exchange characteristics and resource use-efficiency. – *New Phytologist* 127: 37-44
- Stein C., Rissman C., Hempel S., Renker C., Buscot F., Prati D., Auge H. (2009): Interactive effects of mykorrhizae and a root hemiparasite on plant community productivity and diversity. – *Community Ecology* 159: 191-205
- Strykstra R. J., Bekker R. M., Andel J. V. (2002): Dispersal and life span spectra in plant communities: a key to safe site dynamics, species coexistence and conservation. – *Ecography* 25: 145-160
- Svensson B. M., Carlsson B. A. (2005): How can we protect rare hemiparasitic plants? Early-flowering taxa of *Euphrasia* and *Rhinanthus* on the baltic island of Gotland. – *Folia Geobotanica* 40: 261-272

- Štech M. (1998): Variabilita vybraných znaků druhů sekce *Laxiflora* (Wettstein) SOÓ 1927 a revize rodu *Melampyrum* L. v České republice. – disert. Práce, 222 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice
- Štech M. (2000): *Melampyrum* L. – černýš. – In: Slavík B. (ed.): Květena České republiky 6: 414-417, Academia, Praha
- Tara Athan T., Radim Blazek R., Contreras G., Dassau O., Dobias M., Fischer J. E., Holl S., Hugentobler M., Homann M., Luthman L., Macaulay G., Macho W., Mitchell T., Morely B., Sherman G. E. (2009): Quantum GIS, User, Instalation and coding guide, Version 1.0.0 Kore
- Těšitel J., Plavcová L., Cameron D. D. (2010): Heterotrophic carbon gain by the root hemiparasites, *Rhinanthus minor* and *Euphrasia rostkoviana* (Orobanchaceae). – *Planta* 231: 1137-1144
- Těšitel J., Říha P., Svobodová Š., Malinová T., Štech M. (2010): Phylogeny life history evolution and biogeography of the Rhinanthoid *Orobanchaceae*. – *Folia Geobotanica* 45: 347-367
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453
- Turnbull A. L., Crawley M. J., Rees J. (200): Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. – *Oikos* 88: 225-238