

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Principy a možnosti herbochronologické analýzy využívající
morfologických znaků na vytrvalých orgánech rostlin**

Bakalářská práce

Alena Fröhlichová

Školitel: Doc. RNDr. Jitka Klimešová, CSc.

České Budějovice 2015

Fröhlichová A., 2015: Principy a možnosti herbochronologické analýzy využívající morfologických znaků na vytrvalých orgánech rostlin. [Principles and possibilities of the herb-chronology analysis that uses morphological marks on the perennial plants organs. Bc. Thesis, in Czech]. – 29 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: The aim of the present study was to summarize past research on the herb-chronology analysis that uses morphological markers on the perennial plants organs. Also, a list of species, which are suitable for future analysis, was made.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem 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 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 stanovením 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 23. 4. 2015

.....

Alena Fröhlichová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala především své školitelce Jitce Klimešové za její čas, ochotu a cenné rady. Dále bych chtěla poděkovat své rodině za jejich podporu nejen během tvorby této práce, ale i během celého studia.

Obsah

1. ÚVOD.....	1
2. CÍLE PRÁCE.....	3
3. LITERÁRNÍ PŘEHLED.....	4
3.1 Problematika klonálních a neklonálních rostlin.....	4
3.2 Letokruhová analýza.....	5
3.3 Analýza morfologických markerů.....	6
4. METODY NA STANOVENÍ VĚKU ROSTLIN.....	8
5. PŘEHLED DOSAVADNÍCH STUDIÍ.....	9
5.1 <i>Anemone nemorosa</i>	9
5.2 <i>Cassiope tetragona</i>	11
5.3 <i>Hylocomium splendens</i>	13
5.4 <i>Rumex alpinus</i>	14
6. POUŽITÉ METODY.....	16
7. VÝSLEDKY.....	17
7.1 Rostliny vhodné pro analýzu.....	17
7.2 Nejvhodnější druhy.....	19
7.3 Popis vybraných druhů.....	21
8. DISKUZE.....	24
9. ZÁVĚR.....	26
10. POUŽITÁ LITERATURA.....	27
11. PŘÍLOHA.....	30

1. Úvod

Všech živých organismů se týká proces stárnutí. U různých druhů živočichů či rostlin může sice probíhat různou rychlostí, ale u všech se s přibývajícím věkem začínají objevovat nejrůznější znaky spojené se stárnutím, ať už se jedná o snížení celkové odolnosti organismu na zátěž okolního prostředí, oslabení nebo úplné zastavení růstu, snížení schopnosti rozmnožování nebo rozklad buněčných organel. Jelikož stárnutí neunikne ani člověk, objevuje se v poslední době snaha hlouběji tento proces prozkoumat.

Při studiu vlivu procesu stárnutí na organismy je vhodné zaměřit se na rostliny, obzvláště na trvalky, jejichž dosažený věk může u některých druhů přesahovat hodnotu až několika tisíců let (Schulman, 1958). Navzdory velmi vysokému věku se mezi nimi však najdou druhy, které se zdají být vůči stárnutí odolné. Například Garcia *et al.* (2011) u rostliny *Borderea pyrenaica* nenašli žádné projevy klesajících schopností růstu a rozmnožování a přestože zkoumaná rostlina byla již téměř 260 let stará, celkový fitness této rostliny se naopak zvyšoval. I u některých dlouhověkých stromů nebyly nalezeny žádné známky stárnutí (Lanner & Connor, 2001). Některé rostliny díky své schopnosti tvořit velké množství nových klonů mohou být až potenciálně nesmrtelné (de Witte *et al.*, 2011). Všechny druhy rostlin ještě nebyly v této souvislosti prozkoumány, je však možné, že podobný projev odolnosti vůči stáří bude nalezen i u některých dalších druhů.

Aby však bylo možné tyto projevy stárnutí na rostlinách vůbec zkoumat, je nejprve nutné určit alespoň přibližný věk zkoumané rostliny. Ten se dá určit nejrůznějšími metodami jako je například radiokarbonové datování nebo genetická daktyloskopie. Jejich nevýhodami jsou však vysoká cena či náročnost provedení. Relativně starou, avšak v poslední době znovuobjevenou metodou na určení stáří rostlin je herbochronologie. Tato metoda, poprvé použita ve druhé polovině 20. stol (Humulum, 1981), je založena na analýze ročních přírůstků na zdřevnatělých částech rostliny. Řada výzkumů, které proběhly na konci minulého či začátku tohoto století (Dietz *et al.*, 2004; Johnstone & Henry, 1997 nebo Callaghan *et al.*, 1997) byla zaměřena právě na tuto metodu, neboť je levná, oproti dalším metodám poměrně nenáročná a má široké možnosti využití.

Podle definice je herbochronologie anatomická metoda umožňující stanovení věku vytrvalých dvouděložných bylin na základě letokruhových struktur (Křivánek, 2002). Její použití není ovšem omezeno pouze na analýzu letokruhů, ale může být aplikováno taktéž na

analýzu morfologických markerů na rostlině. Stejným způsobem, jako dochází k vytváření letokruhů jako pravidelných přírůstků uvnitř kořene, mohou se u některých druhů také tvořit pravidelné morfologické znaky patrné již při pohledu z vnějšku. Ačkoli se může zdát, že hlavním cílem této metody je určení stáří rostlin, její možnosti u toho zdaleka nekončí. Analýza může být použita i na určení nejrůznějších ekologických charakteristik, které se týkají jednak rostliny samotné, ale také jejího vztahu k okolním rostlinám. Dále může pomoci přiblížit, jaký má na rostlinu vliv okolní prostředí.

V poslední době je velmi aktuálním tématem otázka měnícího se klimatu a globálního oteplování. Vědci ze všech možných oborů se snaží přijít na to, jaké jsou příčiny globálního oteplování, zda je to proces přirozený nebo způsobený člověkem. Na tyto otázky herbochronologie nejspíše nedokáže poskytnout odpovědi, avšak může být velmi užitečná při zkoumání klimatu a vlivu jeho změn na růst rostlin. Porovnáním charakteristik jednotlivých ročních segmentů na rostlinách s údaji o klimatu v jednotlivých letech, kdy daný segment vznikl, je možné retrospektivně určit, jak daný druh na dané okolní podmínky reaguje. Použitím této metody odpadá nutnost provádět dlouhodobější pozorování během let, kdy segmenty vznikaly a je takto možné určit několikaleté charakteristiky během jedné analýzy. Získané údaje je poté možno extrapolovat a použít na zkoumání klimatu v nejrůznějších místech, kde klima nebylo žádným způsobem měřeno. Nebo lze tímto způsobem také určit variabilitu klimatu v určité časové škále, kdy měření klimatu nebylo prováděno. Stačí k tomu, aby se na daném území nacházela rostlina, u které již bylo jednou za pomoci herbochronologické analýzy určeno, jak na měnící se podmínky okolního prostředí reaguje.

Nejvíce se změny klimatu projevují v polárních oblastech, proto nejcitlivěji reagují arktické rostliny, obzvláště keře (Rayback *et al.*, 2011). Velmi vhodnou rostlinou na analýzu je stálezelený mech *Cassiope tetragona* z čeledi vřesovitých, na kterém již několik výzkumů proběhlo (Callaghan *et al.*, 1989; Havstrom, 1993 a 1995 aj.), většina z nich se zaměřovala právě na vzájemnou závislost mezi morfologickými charakteristikami této rostliny a klimatem v předchozích letech. Herbochronologické výzkumy na arktických druhích také poskytují užitečné informace o tom, jak bude daný druh reagovat na případné změny klimatu způsobené globálním oteplováním a za pomoci těchto výzkumů se dá předpovědět, zda se druh na klimatické změny adaptuje nebo zvyšující se teploty v arktických oblastech způsobí jeho vyhubení (Callaghan *et al.*, 1997).

Jelikož je herbochronologická analýza velmi užitečná, ve své práci přiblížím možnosti jejího použití a srovnám ji s ostatními metodami na stanovení věku rostlin. Dále se zaměřím na herbochronologii, která využívá morfologické znaky na rostlinách, představím výzkumy, které právě tyto morfologické znaky využily a popíši jejich přínosy. Tyto výzkumy proběhly na různých rostlinných druzích, přesto je stále ještě spousta dalších druhů, na kterých by se tato analýza dala provést a které ještě nebyly v této souvislosti použity. Právě na tyto druhy se zaměřím v další části mé práce. Za pomocí databáze klonálních rostlin Clo-Pla sestavím přehled rostlin, které mají patrné pravidelné přírůstky, tudíž jsou pro tento druh herbochronologie potenciálně využitelné.

2. Cíle práce

- srovnání herbochronologie s dalšími metodami na stanovení věku rostlin
- rešerše literatury o herbochronologii využívající morfologické markery
- přehled rostlin, které jsou pro tento druh herbochronologie využitelné podle CLO-PLA databáze

3. Literární přehled

3.1 Problematika klonálních a neklonálních rostlin

Možnosti použití herbochronologické analýzy závisí na tom, zda je daná rostlina klonální nebo neklonální. V temperátní oblasti je téměř 70% všech druhů potenciálně klonálních (Klimešová & Klimeš, 1997). Klonální růst, dá se také označit jako vegetativní rozmnožování, má za následek produkci nových potomků (ramet), které jsou geneticky shodné s mateřskou rostlinou a i když se od ní oddělí, mohou potenciálně pokračovat v normálním růstu (Klimešová & Klimeš, 1997). K tomuto oddělení může docházet u různých druhů klonálních rostlin za různou dobu. Například u kyčelnice cibulkonosné (*Dentaria bulbifera*) se nacházejí rozpadavé klony, které se oddělí od mateřské rostliny ihned po svém založení, u jiných druhů může spojení mezi mateřskou a dceřinou částí rostliny přetrvávat jednu sezónu, ale také až několik let (Klimešová & Klimeš, 1997). Toto spojení přináší rostlině nejrůznější výhody jako je třeba „dělba práce“ mezi částmi klonu, kdy ta část klonu, která se nachází v prostředí s nadbytkem některého zdroje, se specializuje na jeho získávání a následný přenos do všech částí rostliny (Klimešová & Klimeš, 1997).

Při herbochronologické analýze je nutné k této rozdílné délce ve vytrvání spojení mezi mateřskou a dceřinou rostlinou přihlížet, aby nedošlo k nesprávnému určení všech ramet patřících k jedné genetě a tedy k nesprávnému vyhodnocení analýzy. Další komplikací je skutečnost, že u starších rostlin může docházet k odumírání, takže určitá část kořene může dokonce chybět (Křivánek, 2005). To může mít za následek značné podhodnocení skutečného věku rostliny.

Ačkoli může u některých klonálních rostlin většina ramet umírat v mladém věku, některé další ramety mohou přežívat i tisíce let. Například u druhu *Geum reptans* bylo zjištěno, že až 80% ramet umíralo během prvních tří let života, avšak zároveň 6% ramet bylo schopno dožít se i více než 2500 let (de Witte *et al.*, 2011). Jelikož se zvyšujícím se věkem geneta produkuje stále větší počet ramet, může být tato geneta až potenciálně nesmrtelná. Důležitým důsledkem takovéto nesmrtelnosti je poté prakticky nelimitované přetrvávání takového populace klonálních rostlin v daném společenstvu.

Horizontální růst těchto rostlin se u některých druhů nemusí lišit mezi jednotlivými regiony, je u nich všeobecně pomalý a druhově specifický (de Witte & Stöcklin, 2011).

3.2 Letokruhová analýza

Jednou z možností, jak zkoumat věk rostliny a její nejrůznější ekologické charakteristiky je pomocí analýzy letokruhů. Letokruhy se nacházejí odhadem u 80% dvouděložných rostlin temperátního klimatu Evropy (Schweingruber & Dietz, 2001). U těchto rostlin dochází k tzv. druhotnému tloustnutí na základě činnosti druhotného meristemického pletiva kambia (Lhotský, 1926). Kambium se vytváří mezi xylémem a floémem a produkuje směrem ven deuterofloém (lýko) a směrem dovnitř deuteroxylém (dřevo) a to periodickou činností, která probíhá od jara do podzimu. Na jaře začíná tvorba dřeva, jehož buňky jsou tenkostěnné a velké, postupem času se zmenšují a jejich buněčná stěna se ztlušťuje, jejich produkce ubývá a zároveň s tím přibývá produkce lýka, celý proces končí na podzim. Na jaře dalšího roku začíná opět tvorba velkých tenkostěnných buněk, čímž dojde k vytvoření letokruhu, zřetelné hranice mezi letním dřevem jednoho roku a jarním dřevem roku následujícího. Tento proces probíhá podobně u stonku i u kořene, ve stonku jsou však jednotlivé letokruhy více patrné a jdou od sebe snáze rozlišit.

Jelikož proces tvorby letokruhů závisí na vnějších podmínkách, tyto podmínky se poté dají z již vytvořeného letokruhu zpětně přečíst. Ať už se jedná o množství srážek, okolní teplotu, kompetici o světlo či živiny, všechno se určitým způsobem projeví na letokruhu při jeho formování. Bylo dokázáno, že šířku letokruhu ovlivňují také faktory jako nadmořská výška (von Arx *et al.*, 2006) nebo stanoviště přikryté sněhovou pokrývkou (Dietz *et al.* 2004).

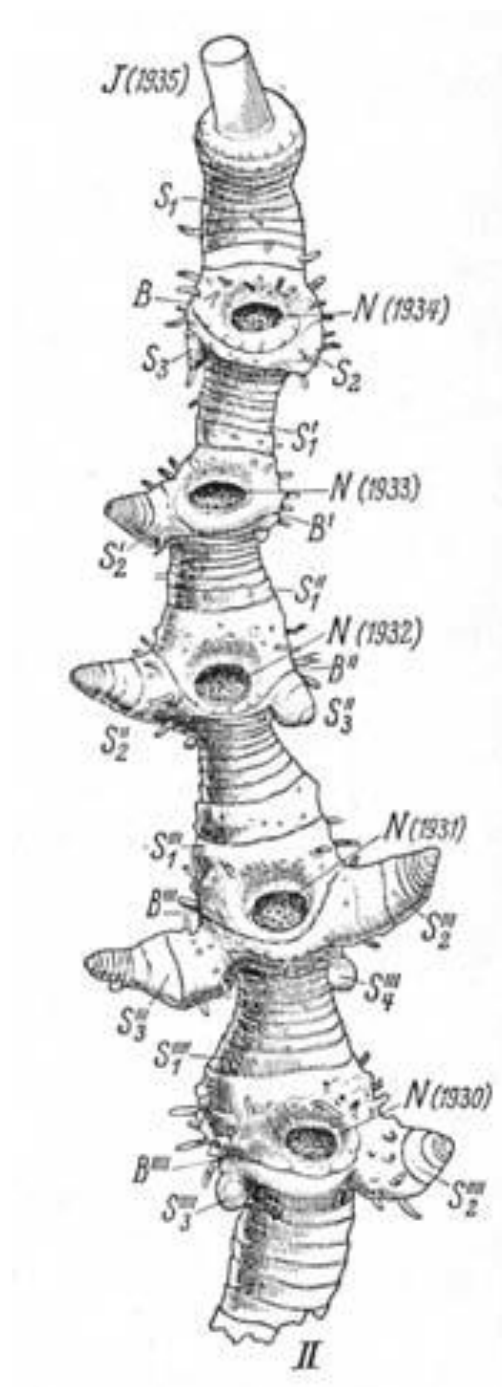
První tyto analýzy byly prováděny na dřevinách, již v roce 1937 došlo na Arizonské univerzitě v Tusconu k založení *the Laboratory of tree-ring research*, prvního pracoviště, které se zabývalo touto problematikou (Křivánek, 2005). Pomocí dendrochronologie, jak se metoda využívající studium letokruhů u dřevin nazývá, bylo stanoveno stáří borovice osinaté poddruh *longaeva* (*Pinus longaeva*), rostoucí v Nevadě, USA na 4 800 let, čímž se tento strom stal nejstarším žijícím stromem na Zemi (Callaghan *et al.*, 1997). O něco později se tato metoda začala aplikovat také na byliny. Jedna z prvních herbochronologických analýz byla provedena v Norsku a Grónsku na druhu *Oxyria digyna*, kde Humulum (1981) pomocí počtu letokruhů stanovil věk jedinců. Některé další z těchto analýz jsou z počátku 21. stol. a zaměřují se na studium vlivu výkyvu klimatu na alpské druhy (Dietz *et al.*, 2004) nebo na vliv nadmořské výšky na rostliny (von Arx *et al.*, 2006).

3.3 Analýza morfologických markerů

Herbochronologická analýza však není omezená jen na zkoumání letokruhů. Dá se použít i na druhy, které letokruhy netvoří, nebo na ty, kde jsou letokruhy hůře čitelné. Další možností herbochronologie je totiž zkoumání morfologických markerů na rostlinách.

Těmito markery mohou být například jizvy po pupenech či výhoncích. Výhonek vyrůstá z koncového pupenu, po jedné růstové sezóně odumírá a zanechává za sebou zřetelnou jizvu na oddenku (Tybjerg & Vestergaard, 1992). Každá tato jizva tedy znamená jeden rok života rostliny a při spočítání celkových jizev, kdy se vychází sestupně od posledního vytvořeného výhonku, který vznikl v roce, kdy došlo k uříznutí oddenku, se dá zpětně datovat, v kterých letech jizvy vznikaly (Obr. 1). Pokud je nalezen celý, neporušený oddenek rostliny, je takto možné určit její stáří. Předtím, než výhonek odumře, dochází k přesunu živin do oddenku k dočasnému uskladnění, čímž se vytvoří sympodiální sekce mezi jednotlivými jizvami (Troll, 1937).

Podobně jako analýza letokruhů může i analýza morfologických markerů sloužit nejenom ke stanovení věku, ale také k určení dalších ekologických charakteristik, které v daných letech nastaly. Jako vnější podmínky ovlivňují tvorbu letokruhů, promítnou se taktéž do markerů na oddenku. Faktory jako srážky nebo teplota se pak odráží např. na délce jednotlivých sympodiálních sekcí.



Obr. 1: Oddenek rostliny *Polygonatum multiflorum* (Troll, 1937). Označení: J-určivý oddenek v roce 1935, N-jizvy po výhoncích z předchozích let (přírůstek jednoho výhonku ročně), S₁-sympodiální sekce oddenku, B-jizvy po pupenech v úžlabí listu, S₂-S₄ – boční výběžky oddenku.

4. Metody na stanovení věku rostlin

Použití metod na stanovení věku rostlin a určení různých jejich růstových charakteristik závisí na růstové strategii daného zkoumaného druhu. U klonálních rostlin, kde spojení mezi jednotlivými rametami přetrvává po dlouhou dobu, je možné použít některé z přímých metod. Takovou metodou může být například již zmíněná analýza letokruhů na zdřevnatělých částech rostliny, tato metoda je relativně rychlá a umožňuje snadné porovnávání vývojových stádií v rámci ekosystému (de Witte & Stöcklin, 2010). Další možností je radiokarbonové datování, které je ovšem poměrně drahé a používá se především na organické pozůstatky na archeologických nalezištích (de Witte & Stöcklin, 2010). Mezi přímé metody patří také analýza morfologických markerů, kterou se budu dále zabývat. Méně používanou přímou metodou je také analýza chromozomů (Harberd, 1967).

Zatímco u druhů, kde se jednotlivé ramety brzy po svém vytvoření oddělí od mateřské rostliny, rostou samostatně a genety jsou tudíž fragmentované, se výše zmíněné metody nedají na stanovení celkového věku rostliny použít. V tomto případě velikost jednotlivých ramet neodpovídá stáří celé rostliny a tyto dva údaje nejsou proto nijak korelovány. U těchto druhů se tedy používají metody nepřímé, které jsou založené na molekulárních technologiích a u kterých se bere v potaz průměr genety a počet ročních přírůstků oddenku (de Witte *et al.*, 2011). Další z nepřímých metod je genetická daktyloskopie, která umožňuje rychle a za poměrně nízkou cenu stanovit celé genety (de Witte & Stöcklin, 2010), její nevýhodou je však možnost výskytu somatických mutací, které může stanovení negativně ovlivnit. Tyto nepřímé metody snadněji umožňují zkoumání věkové struktury celé populace. Zároveň také umožňují studium dlouhodobé populační demografie na základě krátkodobého pozorování (Watkinson & Powell, 1993). Metoda genetické daktyloskopie je navíc užitečná i při studiu plodin, neboť umožňuje identifikovat vztahy mezi kultivarem a jeho mateřskou rostlinou (de Witte & Stöcklin, 2010).

Při studiu klonálních rostlin je také důležité, zda je pro konkrétní analýzu zapotřebí zkoumat věk celé genety nebo postačí znát věk ramet či pouze části ramety. U některých studií, které se zaměřují na krátkodobé ekologické vlivy, například v rámci jednoho roku nebo dvou let, postačí pouze část ramety bez nutnosti zkoumat celou genetou rostliny. Stáří ramet se dá jednodušeji určit za pomoci některých z přímých metod, zmíněných výše. Tyto naměřené hodnoty věku jsou však relativně nízké a pohybují se max. do 50 let (např. Callaghan *et al.*, 1997). Délka života celé genety se určuje obtížněji, avšak při tomto měření

se dají zjistit i hodnoty kolem 2500 let (de Witte *et al.*, 2011), je však zapotřebí použít projekční maticové modely a počítačové simulace. Předpovídání dlouhověkosti nebo struktury populace podle věku genet použitím simulací založených na projekčních maticových modelech je slibný způsob, jak lépe porozumět dynamice dlouho žijících klonálních rostlin a to obzvláště pro rostliny s rozpadajícím se spojením ramet. Tento přístup umožňuje analýzu věkové struktury celé populace a tím umožňuje zkoumat populační dynamiku (de Witte *et al.*, 2011).

5. Přehled dosavadních studií

Herbochronologických studií, zaměřujících se na analýzu morfologických markerů, neproběhlo do dnešní doby mnoho. I přesto je však možné z již provedených studií vyčíst nejrůznější výsledky a odhalit v nich potenciálně zajímavé otázky pro budoucí zkoumání. Největší potenciál pro použití v retrospektivních analýzách má arktický keř *Cassiope tetragona*, který již byl v této souvislosti několikrát zkoumán (Callaghan *et al.*, 1989; Havstrom *et al.*, 1993 a 1995, aj.). Ještě by však bylo například užitečné zjistit, které jeho růstové parametry odpovídají nejlépe na které faktory okolního prostředí nebo jak tento druh ještě efektivněji využít pro interpretaci výkyvů prostředí v minulosti.

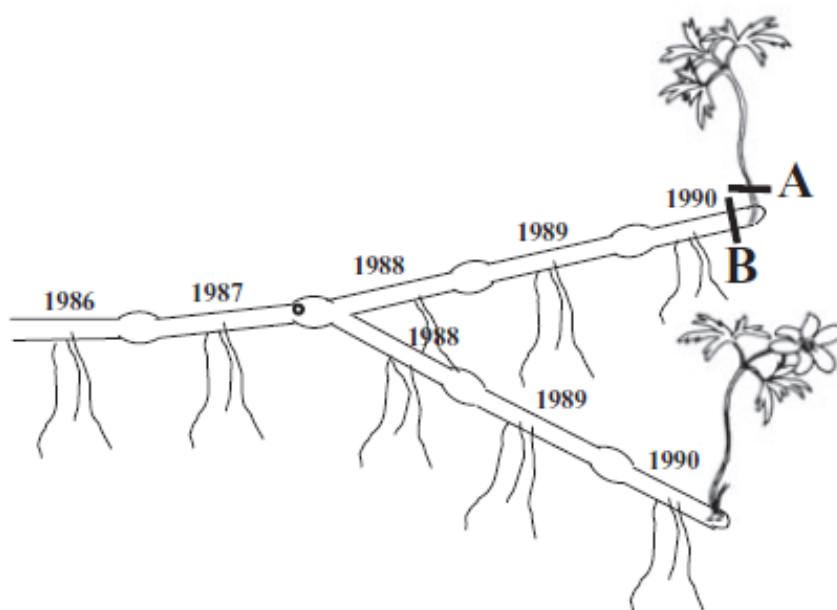
V této kapitole sestavím přehled již provedených výzkumů z této oblasti a přiblížím, na které otázky se tyto analýzy zaměřovaly. Jednotlivé výzkumy jsou seřazeny abecedně podle latinského názvu rostliny, na které analýza probíhala.

5.1 *Anemone nemorosa* (sasanka hajní)

Herbochronologická studie sasanky hajní (*Anemone nemorosa*) proběhla v Dánsku za účelem zjistit, jak rostlina hospodaří se zdroji a jak teplota a srážky na jaře ovlivňují růst oddenků (Philipp & Petersen, 2007). Sasanka hajní je geofyt a v dánských bučinách je její vegetační období ovlivněno délkou zimy, která v některých letech může trvat až do dubna a vegetační období tak zkracuje na pouhých pár týdnů (Philipp & Petersen, 2007). Sasance pak zbývá poměrně krátká doba na to, aby vytvořila listy, květy a uschovala si zdroje do zásoby na další rok.

Philipp a Petersen (2007) sbírali vzorky oddenků během celého roku, každý oddenek obsahoval segment z roku, kdy byl odebrán a navíc ještě segmenty z předchozích čtyř let (Obr. 2). Následně byla změřena průměrná délka segmentů, segmenty byly vysušeny a zváženy. Údaje o jejich délce pak byly porovnávány s množstvím srážek a teplotou v jednotlivých letech.

Podle očekávání měla délka segmentů záviset na teplotě, srážkách a délce růstové sezony na jaře, žádnou vzájemnou závislost mezi těmito faktory se však nepodařilo najít, ačkoli v roce, kdy bylo extrémně suché jaro, byla délka aktuálních přírůstků oddenku kratší a negativně ovlivněna byla i délka přírůstků v roce následujícím (Philipp & Petersen, 2007). Pro zjištění vzájemné závislosti by však zřejmě bylo zapotřebí, aby stejně suché jaro nastalo minimálně ve třech letech po sobě následujících. Na délku nejnovějších segmentů taktéž negativně působí odebrání nejstarších segmentů, jsou-li odstraněny listy, délka segmentů se nezmění (Philipp & Petersen, 2007). To dokazuje, že starší segmenty oddenku slouží jako zásobárna živin pro růst segmentů nových. Z údajů o hmotnosti jednotlivých segmentů bylo dále zjištěno, že brzy na jaře jsou všechny živiny uložené v oddenku použity na vývoj nadzemních částí rostliny, později během roku naopak v oddenku dochází k ukládání fotosyntetických produktů do zásoby (Philipp & Petersen, 2007).



Obr. 2: Schematická kresba oddenku *Anemone nemorosa* zachycující jednotlivé roční segmenty. Černý kroužek znamená, že oddenek v roce 1988 vytvořil stonek s květy. Čáry A a B ukazují, kde došlo k uříznutí oddenku a listů v rámci tohoto výzkumu (Philipp & Petersen, 2007).

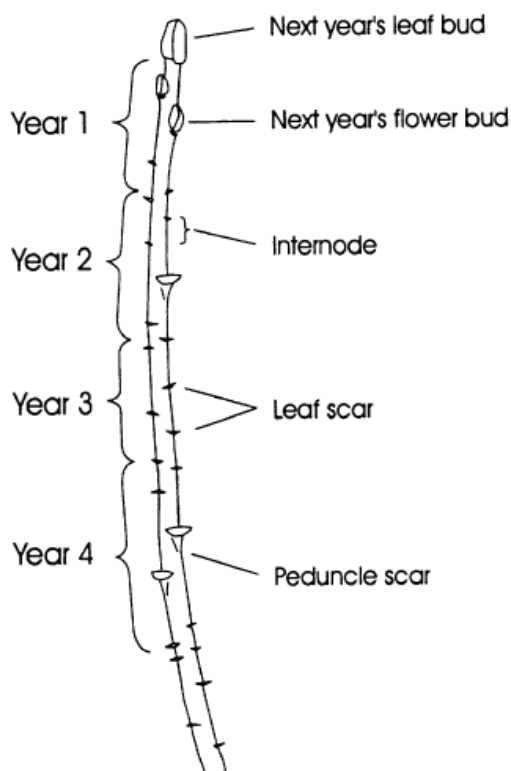
5.2 *Cassiope tetragona*

Největší pozornost v oblasti herbochronologických výzkumů, zaměřených na morfologické markery, byla věnována arktické rostlině *Cassiope tetragona* (Callaghan *et al.*, 1989; Havstrom *et al.*, 1993; Havstrom *et al.*, 1995. aj.). Předpokládá se, že klimatické změny se nejvíce projeví právě v polárních oblastech (van Huis & Ketner, 1987), vzhledem k nedostatku stromů na těchto místech a skutečnosti, že zde dochází k tvorbě extrémně úzkých letokruhů u rostlin a během některých let se letokruh nevytvoří vůbec, je však téměř nemožné tyto změny zkoumat analýzou letokruhů (Warren, 1964). Je však důležité znát, jak projevy mají změny klimatu na růst rostlin, aby bylo například možné předpovědět, jak globální oteplování ovlivní floru v určitých oblastech, řešením je tedy zaměřit se na růstové markery na rostlinách.

Cassiope tetragona je arktický zakrslý keř s bílými zvonkovitými květy, má šupinovité listy, které po čtyři roky zůstávají zelené, tudíž fotosynteticky aktivní a po této době změni barvu, ale zůstanou na stonku nejméně dalších dvacet let (Callaghan *et al.*, 1989). Je tedy možné podle nich analyzovat relativně dlouhé časové období. Díky obsahu flavonoidů a fenolů v listech nedochází k jejich okusu (Havstrom, 1993), což je další faktor přispívající k jejich dlouhověkosti. Listy, které se vytvoří na začátku a na konci růstové sezóny (na jaře a na podzim), jsou kratší a menší než listy vytvořené uprostřed sezóny (v létě), tím vzniká na rostlině jakýsi růstový vzorek ve tvaru vlny, který umožňuje datování jednotlivých ročních přírůstků (Callaghan *et al.*, 1989).

Právě na tyto vlny se ve své studii zaměřil Callaghan *et al.* (1989), který provedl jednu z prvních herbochronologických analýz na tomto druhu. Dokázal, že tento druh je vhodným pro použití na retrospektivní analýzy se zaměřením na vliv klimatu a jeho změn na růst rostlin, neboť růstové parametry, které zkoumal (např. délka a počet listů) reagovaly na změny v klimatických podmínkách (teplota, srážky). Nejsilnější korelaci objevil mezi počtem listů a květů, produkovaných každý rok, a průměrnou teplotou v měsíci červnu (Callaghan, 1989). Ke stejnému závěru došel i Havstrom *et al.* (1995). V tomto výzkumu (Havstrom *et al.*, 1995) také zkoumal subfosilní exempláře, staré více než 400 let, které zůstaly zachovány pod ledovcem, vytvořeným během tzv. „Malé doby ledové“. Byl schopen zpětně odhadnout teplotu až do období před začátkem této studené doby. Také zjistil, že zastavení růstu těchto exemplářů bylo, spíše než snižující se teplotou, způsobeno trvalým zakrytím rostlin sněhem.

V roce 1993 Havstrom *et al.* určil, že hlavními faktory, které limitují růst poblíž jižní hranice rozšíření tohoto druhu jsou kompetice o živiny a světlo, zatímco v severních oblastech a ve vyšších nadmořských výškách, je tímto faktorem teplota. Podle nich se tedy směrem k severní hranici rozšíření bude zvyšovat přímý vliv případného globálního oteplování na růst *Cassiope tetragona*, zatímco u jižní hranice bude spíše vliv nepřímý, způsobený zvyšující se dostupností zdrojů při vyšších teplotách.



Obr. 3: Schématický diagram stonku rostliny *Cassiope tetragona* (Johnstone *et al.*, 1997), zachycující poslední 4 roky života rostliny. Na obrázku jsou patrné jizvy po květech (peduncle scar), jizvy po listech (leaf scar), internodia (internode) a pupen, ze kterého se v dalším roce vyvine květ (next year's flower bud) a list (next year's leaf bud).

Další možností, jak využít rostlinu *Cassiope tetragona* pro analýzu, je vycházet z jizev, které jsou na stonku po listech. Tyto jizvy jsou patrné na Obr. 2. Analýza jizev byla provedena u kanadského pobřeží (Johnstone & Henry, 1997), kdy byly u populace této rostliny zjištěny stejné výsledky, jako zaznamenal Callaghan (1989). Údaje o růstových charakteristikách této rostliny, jako je počet a velikost listů, byly taktéž pozitivně korelovány s klimatickými podmínkami. To dokazuje, že i analýza jizev po listech u této rostliny se dá použít například pro předpověď vlivu klimatických změn na arktické rostliny. Jelikož jizvy

po listech zůstávají na stonku po celou dobu jeho růstu, a to i po opadu listů, podařilo se touto analýzou charakterizovat zpětně až 35 let, což je více než u předchozích výzkumů (Callaghan, 1989; Havstrom, 1995), kde se podařilo určit pouze 10-15 let.

5.3 *Hylocomium splendens* (rokytník skvělý)

Na tomto druhu mechu proběhla jedna studie (Callaghan *et al.*, 1997), ve které bylo zkoumáno, které aspekty růstu jsou citlivé na měnící se klima a jak budou ovlivněny globálním oteplováním, jehož vliv by měl být největší právě v chladných oblastech (Mitchell *et al.*, 1990). Callaghan *et al.* (1997) studovali 7 populací, z každé odebrali přes 100 oddenků, z nichž pro analýzu vybrali ty, které měly nejvíce zachovaných ročních přírůstků. U vybraných rostlin určili stáří pomocí počtu segmentů a segmenty vysušili a zvážili. Údaje o stáří oddenku a hmotnosti jednotlivých přírůstků byly použity na vytvoření růstové křivky, tato křivka byla poté porovnávána s naměřenými klimatickými údaji z jednotlivých let. Vybrány byly parametry klimatu, u kterých se očekávalo, že mají vliv na růst mechu, např. průměrná roční teplota, měsíční průměrná teplota v letních měsících, délka růstové sezony nebo množství srážek.

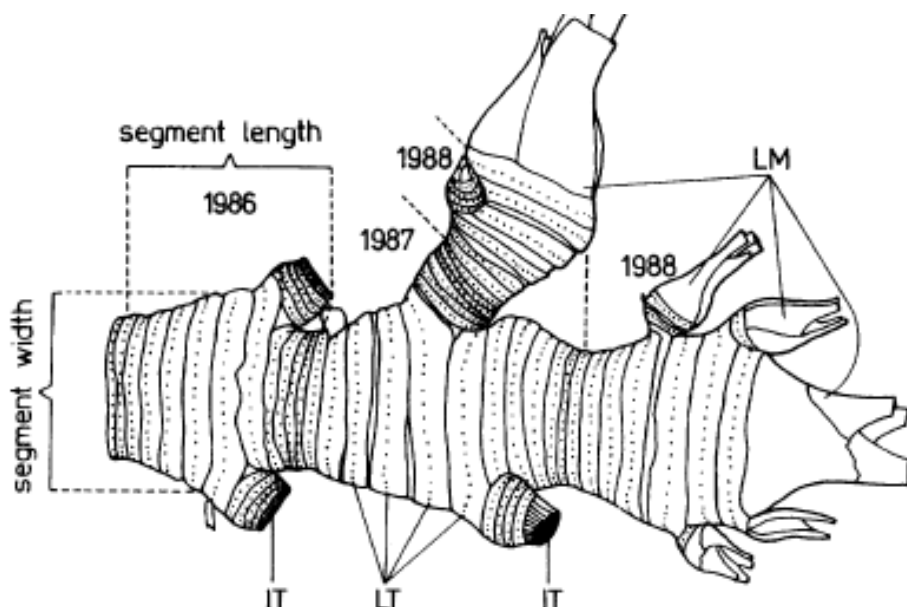
Retrospektivně bylo zkoumáno téměř 17 let růstu rostliny, byla nalezena silně pozitivní korelace mezi průměrnou roční teplotou a hmotností biomasy a také mezi průměrnou roční teplotou a rychlostí růstu. Podle výsledků studie Callaghana *et al.* (1997) je tento druh mechu tudíž velmi přizpůsobivý na meziroční změny v teplotách a toleruje velký rozsah klimatických podmínek. Měnící se klima by tudíž na jeho růst nemělo mít žádný negativní efekt a bude-li i nadále docházet k oteplování, může na to naopak reagovat pozitivně, neboť teplotní optimum pro fotosyntézu je u tohoto arktického druhu podobně rostlinám z mírného pásma a nastává tudíž při vyšších teplotách (Callaghan *et al.*, 1997).

Zároveň citovaní autoři (Callaghan *et al.*, 1997) dokázali, že existuje vzájemná závislost mezi růstovými charakteristikami *Hylocomium splendens* a meziročními klimatickými změnami, tento mech je tudíž vhodným indikátorem klimatických podmínek a může i nadále být zkoumán v souvislosti s měnícím se klimatem.

5.4 *Rumex alpinus* (šťovík alpský)

Šťovík alpský je jediným druhem, u kterého se na herbochronologické analýze morfologických markerů podíleli Češi, ať už analýza probíhala v České republice (Klimeš, 1992) či na Slovensku (Šťastná, 2011). Na oddenku tohoto druhu zůstávají často zachovány segmenty i po více než 10 let (Klimeš, 1992), je tedy velmi vhodným modelovým organismem pro studium dlouhodobých změn v populaci, neboť tyto změny zůstávají zachovány ve formě morfologických markerů (Obr. 4). Jednotlivé segmenty jsou poměrně velké, jejich délka je cca 4 cm, šířka 2-3 cm (Klimeš, 1992), takže každoroční přírůstky jsou snadno viditelné.

Šťovík alpský roste ve vyšších nadmořských výškách, které ovlivňují délku jeho vegetační sezóny, tato délka pozitivně ovlivňuje počet vytvořených listů (Šťastná, 2011). Další růstové charakteristiky tohoto druhu souvisí s jeho polohou podél výškového gradientu. Čím vyšší je nadmořská výška jeho stanoviště, tím kratší roční přírůstky tento druh tvoří a zároveň s tím produkuje méně listů a květů, ale více větví a pupenů (Šťastná, 2011). Naopak v nižších nadmořských výškách byly jednotlivé roční přírůstky delší, druh produkoval více listů a květů, ale méně pupenu a méně se větvil (Šťastná, 2011). To může být vysvětleno například větší zapojeností porostu a tedy i větší vnitrodruhovou kompeticí v nižší nadmořské výšce.



Obr. 4: Oddenek rostliny *Rumex alpinus*, pohled ze shora. Označení: LM – apikální meristém, LT- stopa po listu, IT – stopa po kvetení. Čísla odkazují na roky, ve kterých se segmenty vytvořily. (Klimeš, 1992).

Ve studii (Šťastná, 2011) bylo retrospektivně pomocí morfologických markerů studováno 12 let růstu šťovíku alpského v Nízkých Tatrách, se zaměřením na vliv vytrvání sněhové pokrývky, teploty a srážek v současném a předchozím roce na produkci listů a délku a šířku jednotlivých segmentů. Rostliny, které byly pod sněhovou závějí (kde vytrvává sníh delší dobu než mimo závěj), produkovaly kratší přírůstky a méně listů než rostliny mimo závěj. Tyto dva růstové parametry byly u rostlin pod závějí pozitivně korelovány s teplotou a srážkami v současném roce (Šťastná, 2011). Naopak u rostlin mimo závěj byly tyto dva parametry pozitivně korelovány s teplotou a srážkami na podzim předchozího roku. Při experimentálním navýšení sněhové pokrývky došlo u zkoumaných rostlin k produkci menšího počtu listů, délka a šířka jednotlivých segmentů se však nezměnila (Šťastná, 2011). Rozhodujícím faktorem pro šťovík alpský (obecně i pro další alpské druhy) jsou podmínky, které mají vliv na délku růstové sezóny, tedy hlavně podmínky, které nastanou na jaře a na podzim. Je-li v tomto období příznivá teplota a optimální množství srážek, druh lépe roste.

6. Použité metody

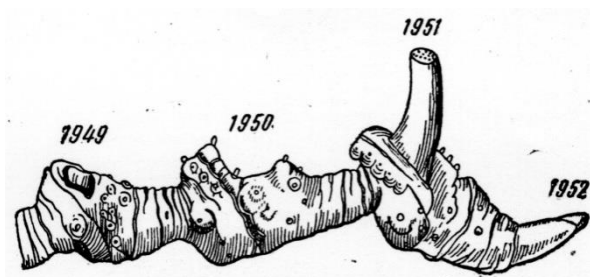
Základním předpokladem pro herbochronologickou analýzu morfologických znaků na rostlině je modulární růst. Kdyby rostliny byly, podobně jako člověk, unitární, byla by jejich životní forma jednoznačně určená a geneticky fixovaná (Begon *et al.*, 1997). U většiny rostlin ale dochází k růstu modulárnímu, kdy rostlina roste hromaděním základních stavebních jednotek – modulů, které jsou různé pro jednotlivé části rostliny (Begon *et al.*, 1997). Takovýto růst je potencionálně neomezený a je závislý na interakci rostliny s prostředím, ve kterém se vyskytuje. Tato interakce umožňuje za pomoci rostlin zkoumat různé vlivy okolního prostředí, neboť jednotlivé moduly narůstají pravidelně a u některých druhů rostlin je poté možné tento nárůst zpětně přesně datovat a zkoumat, jak se vlivy okolního prostředí podílely na formování jednotlivých přírůstků.

Ve své práci jsem se zaměřila právě na tyto pravidelné přírůstky, zkoumala jsem, u kterých druhů se nacházejí a které druhy by tedy bylo možné podrobit další analýze. U některých druhů byl kořen natolik slabý, že se z něho nedaly vyčíst téměř žádné charakteristiky (např. *Draba hoppeana*, Obr. 4a). Další druhy měly sice kořen tlustší, tedy potencionálně vhodný k analýze letokruhů, ale nebyly na něm pozorovány žádné vnější pravidelné znaky. U řady druhů se mi podařilo nalézt natolik pravidelný růst, že byly dobře patrné jednotlivé roční přírůstky. Tímto druhem je např. druh *Polygonatum odoratum* (Obr.4b).

Při analýze jednotlivých druhů jsem vycházela z databáze Clo-Pla. Clo-Pla je databáze klonálního růstu rostlin střední Evropy, založená za účelem zmapování diverzity klonálních rostlin (Klimešová & Klimeš, 1997). U druhů, které mají v této databázi obrazový materiál ke kořenovému systému, jsem zkoumala jejich morfologické znaky a hledala pravidelné přírůstky, vhodné k herbochronologické analýze. U těchto vybraných druhů s pravidelnými přírůstky jsem poté podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát *et al.*, 2002) sjednotila názvy a doplnila jejich čeledi. Dále jsem z databáze Clo-Pla vyhledala údaje o typu klonálního růstového orgánu, který daný druh tvoří a také údaj o maximálním věku, po kterém tento orgán přetrvává.



Obr. 4a: *Draba hoppeana*.



Obr. 4b: *Polygonatum odoratum*.

(Obrázky 4a a 4b převzaty z databáze Clo-Pla).

7. Výsledky

7.1 Rostliny vhodné pro analýzu

Databáze Clo-Pla zahrnuje celkem 2760 druhů cévnatých rostlin, z toho je 66,5% klonálních, to odpovídá přibližně 1800 druhům (Klimešová & Klimeš, 1997). Morfologické znaky jsem zkoumala pouze u druhů, u kterých jsem získala z této databáze obrazový materiál ke kořenovému systému nebo k části oddenku. Celkový počet těchto druhů byl 1217.

Z celkového počtu 1217 zkoumaných druhů jsem pravidelné přírůstky pozorovala u 571 druhů z celkem 67 různých čeledí, tyto druhy jsou tedy potenciálně vhodné pro analýzu morfologických markerů. Seznam všech těchto vhodných druhů uvádím v příloze (Tab. II). Všechny vhodné druhy v této tabulce jsou zařazeny do čeledi a je u nich uvedeno, jaký typ klonálního růstového orgánu tvoří. Dále uvádím také údaj o maximálním počtu let, po kterých tento orgán přetrvává.

V následující tabulce (Tab. I) je uveden přehled všech čeledí, do kterých tyto vybrané druhy patří a jaký je počet druhů v jednotlivých čeledích.

Tab. I: Přehled čeledí s počty druhů, které jsou vhodné k analýze morfologických markerů.

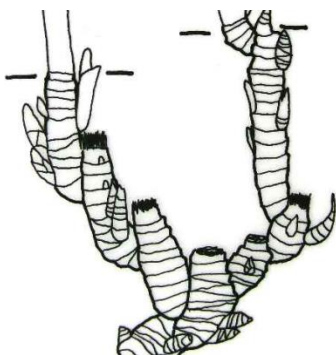
KAPRAĎOROSTY (PTERIDOPHYTA)			
ČELEĎ	POČET DRUHŮ	ČELEĎ	POČET DRUHŮ
Blechnaceae	1	Marsileaceae	1
Lycopodiaceae	1	Ophioglossaceae	2
JEDNODĚLOŽNÉ (LILIOPSIDA)			
ČELEĎ	POČET DRUHŮ	ČELEĎ	POČET DRUHŮ
Amaryllidaceae	1	Juncaceae	8
Araceae	2	Liliaceae	14
Asparagaceae	1	Melanthiaceae	2
Butomaceae	1	Orchidaceae	12
Cyperaceae	25	Poaceae	40
Iridaceae	10	Scheuchzeriaceae	1

DVOUDĚLOŽNÉ (MAGNOLIOPSIDA)					
ČELEĎ	POČET DRUHŮ	ČELEĎ	POČET DRUHŮ	ČELEĎ	POČET DRUHŮ
Adoxaceae	1	Fumariaceae	1	Polygonaceae	15
Apiaceae	23	Gentianaceae	6	Polypodiaceae	1
Aristolochiaceae	2	Geraniaceae	5	Primulaceae	12
Asclepiadaceae	1	Globulariaceae	1	Pyrolaceae	3
Asteraceae	100	Hypericaceae	2	Ranunculaceae	37
Boraginaceae	10	Chenopodiaceae	2	Rosaceae	14
Brassicaceae	25	Lamiaceae	25	Rubiaceae	7
Campanulaceae	13	Linaceae	1	Rutaceae	1
Cannabinaceae	1	Lythraceae	3	Salicaceae	3
Caryophyllaceae	17	Malvaceae	1	Santalaceae	1
Cistaceae	1	Onagraceae	6	Saxifragaceae	11
Convolvulaceae	1	Orobanchaceae	1	Scrophulariaceae	20
Cucurbitaceae	1	Oxalidaceae	4	Solanaceae	3
Dipsacaceae	4	Papaveraceae	3	Urticaceae	2
Ericaceae	2	Plumbaginaceae	2	Vacciniaceae	2
Euphorbiaceae	10	Polemoniaceae	1	Valerianaceae	7
Fabaceae	23	Polygalaceae	1	Violaceae	10

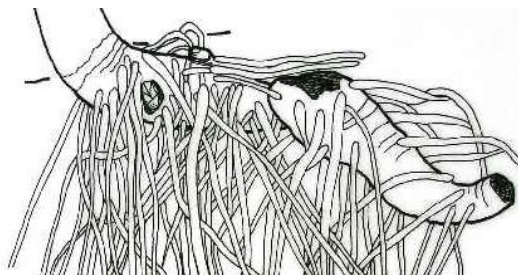
7.2 Nejvhodnější druhy

Ze všech 571 vhodných druhů z mého seznamu (Tab. II) jsem vybrala 12 druhů, u kterých byly nejlépe rozeznatelné jednotlivé přírůstky a jsou tedy nejvhodnější pro analýzu. U 6 z nich je klonálním růstovým orgánem epigeogenní oddenek (Obr. 5a – 5f) a u 6 je oddenek hypogeogenní (Obr. 6a – 6f). U všech těchto druhů orgán klonálního růstu přetrvává po více než dva roky. Následující obrázky (5a – 5f a 6a – 6f) jsou převzaty z databáze Clo-Pla (Klimešová J. & Klimeš L.).

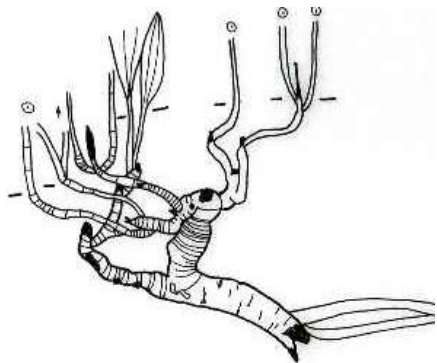
Druhy s epigeogenním oddenkem:



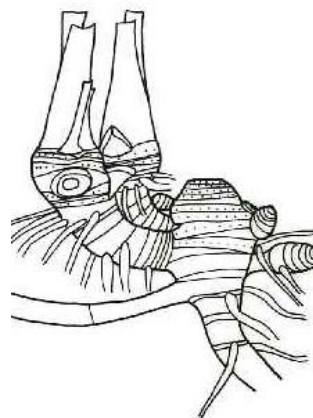
Obr. 5a: *Actaea spicata*.



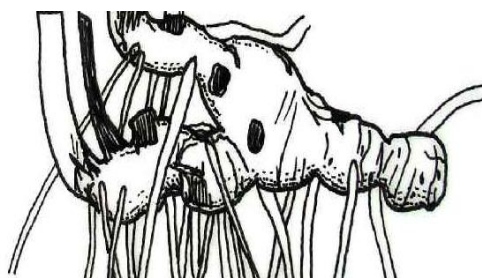
Obr. 5b: *Adenostyles alliariae*.



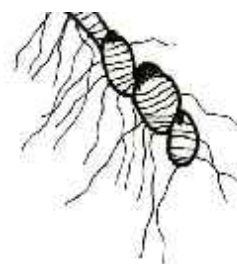
Obr. 5c: *Bupleurum falcatum*



Obr. 5d: *Petasites hybridus*.

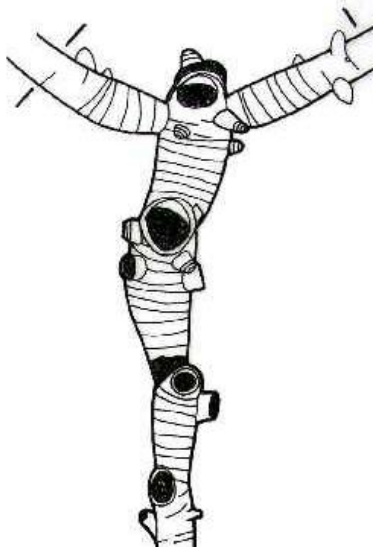


Obr. 5e: *Rumex acetosa*.

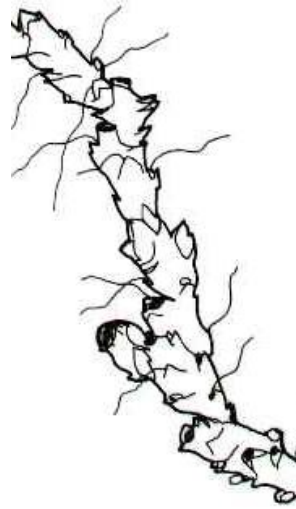


Obr. 5f: *Saxifraga rotundifolia*.

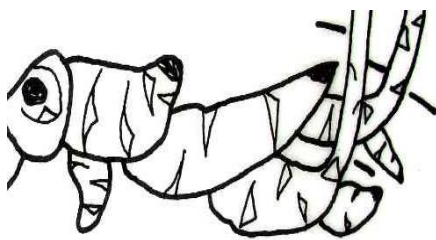
Druhy s hypogeogenním oddenkem:



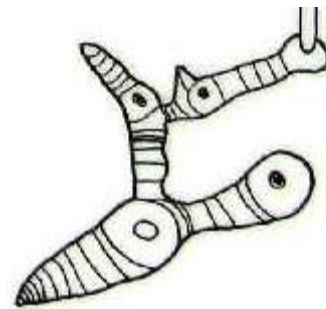
Obr. 6a: *Cicerbita alpina*.



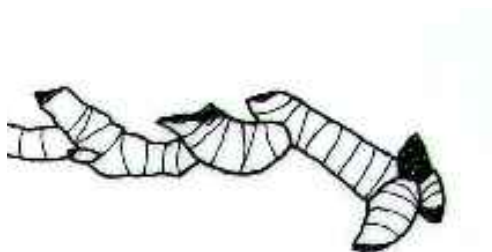
Obr. 6b: *Dentaria enneaphyllos*.



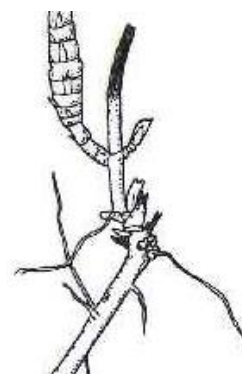
Obr. 6c: *Euphorbia dulcis*.



Obr. 6d: *Polygonatum odoratum*.



Obr. 6e: *Prenanthes purpurea*.



Obr. 6f: *Scabiosa ochroleuca*.

7.3 Popis vybraných druhů

U vybraných druhů (Obr. 5a – 5f a 6a – 6f) dále uvádím bližší charakteristiku a popis jejich nalezišť. U sestavování tohoto popisu jsem vycházela z Klíče ke květeně České republiky (Kubát *et al.*, 2002) a atlasu Naše květiny (Deyl, 2001), druhy jsou seřazeny abecedně podle latinského názvu.

***Actaea spicata* (samorostlík klasnatý), Obr. 5a.**

-čeleď Ranunculaceae (pryskyřníkovité)

Vyšší bylina s třikrát tříčetnými listy. Květy v dlouze stopkatých hroznech, plody jsou černé lesklé bobule. Roste roztroušeně ve stinných listnatých lesích a křovinách téměř v celé Evropě.

***Adenostyles alliariae* (havez česnáčková), Obr. 5b.**

-čeleď Asteraceae (hvězdnicovité)

Statná bylina s tlustými, jemně pýřitými lodyhami. Tvoří červenofialové květy během měsíců červenec až srpen. Roste podél potoků, ve vlhkých lesích a v nivách. Její naleziště na území České republiky jsou např. Krkonoše, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník nebo Moravskoslezské Beskydy.

***Bupleurum falcatum* (prorostlík srpovitý), Obr. 5c.**

-čeleď Apiaceae (miříkovité)

Středně vysoká bylina se silným křovitým kořenem. Přízemní listy jsou dlouze řapíkaté a jsou vyvinuté i v době květu, lodyžní listy srpovitě prohnuté. Častý druh na výslunných stráních, křovinatých stepích, světlých lesích, především v teplých oblastech. Vázán výhradně na bazický podklad.

***Cicerbita alpina* (mléčivec horský), Obr. 6a.**

-čeleď Asteraceae (hvězdnicovité)

Statná ozdobná bylina s dutou lodyhou. Její listy jsou zesponu modrozelené. Roste roztroušeně ve vlhkých horských lesích a křovinách, vysokohorských nivách a kolem potoků.

***Dentaria enneaphyllos* (kyčelnice devítolistá), Obr. 6b.**

-čeleď *Brassicaceae* (brukvovité)

Středně vysoká bylina, oddenek hustě šupinatý. Roztroušeně roste především ve stinných lesích, nejčastěji na vápnatých půdách.

***Euphorbia dulcis* (pryšec sladký), Obr. 6c.**

-čeleď *Euphorbiaceae* (pryšcovité)

Druh s oblou chlupatou lodyhou, ztlustlým oddenkem. Roztroušeně roste ve stinných listnatých a smíšených lesích a křovinách, úplně však chybí na jižní Moravě.

***Petasites hybridus* (devětsil lékařský), Obr. 5d.**

-čeleď *Asteraceae* (hvězdnicovité)

Statná bylina s obrovskými listy a ztlustlými oddenky. Kvete brzy z jara před vytvořením listů. Roste hojně v podhůří až horách na březích potoků a řek.

***Polygonatum odoratum* (kokořík vonný), Obr. 6d.**

-čeleď *Convallariaceae* (konvalinkovité)

Druh s hranatou lodyhou a jednotlivými květy v paždí listů. V teplých oblastech roste roztroušeně až dosti hojně. Nachází se ve světlých lesích a křovinách, lesních lemech, kamenitých a křovinatých stráních a písčinych borech.

***Prenanthes purpurea* (věsenka nachová), Obr. 6e.**

-čeleď *Asteraceae* (hvězdnicovité)

Vyšší bylina s přímou, v horní části slabě větvenou lodyhou. Roztroušeně roste ve stinných listnatých i jehličnatých lesích, především bučinách a horských smrčinách a u horských potoků. V teplejších nižších polohách většinou chybí.

***Rumex acetosa* (šťovík kyselý), Obr. 5e.**

-čeleď *Polygonaceae* (rdesnovité)

Středně vysoká bylina s řídkým květenstvím. Hojná na vlhkých loukách, pastvinách a v příkopech.

***Saxifraga rotundifolia* (lomikámen okrouhlostý), Obr. 5f.**

-čeleď *Saxifragaceae* (lomikamenovité)

Druh s nežláznatou olistěnou lodyhou. Zřídka pěstován a vzácně zplanělý. Původní druh v Karpatech, Alpách a horách jižní Evropy.

***Scabiosa ochroleuca* (hlaváč žlutavý), Obr. 6f.**

-čeleď *Dipsacaceae* (štětkovité)

Středně vysoká bylina. Hojná v teplejších oblastech, na výslunných stráních, ve skalách a na suchých loukách.

8. Diskuze

Ačkoli není herbochronologická analýza velmi vhodná pro studium celých genet a jejím použitím se dá zpětně dosáhnout maximálně do věku 50 let (de Witte *et al.*, 2011), je i přesto velmi přínosná a umožňuje získání nejrůznějších důležitých údajů. Ve srovnání s analýzou letokruhů se pomocí analýzy markerů na oddenku může sledovat více aspektů. Kromě určení délky, šířky a hmotnosti jednotlivých segmentů se z oddenku dá určit také počet vytvořených listů nebo údaje o tom, zda daný druh v daném roce kvetl. Všechny tyto parametry se poté dají použít ke zjištění, jak rostlina reaguje na vlivy okolního prostředí.

Herbochronologická analýza je ovšem značně destruktivní metoda, tudíž se nedá použít u vzácných druhů. Zkoumaná rostlina musí také být na lokalitě zastoupena v hojném počtu, neboť pro získání robustních dat je zapotřebí odběr dostatečného počtu vzorků.

Nejčastěji byla herbochronologická analýza morfologických markerů použita pro zkoumání vlivu klimatu na růst různých druhů rostlin. U většiny z nich byla zjištěna pozitivní korelace mezi některým růstovým parametrem a klimatickými údaji (např. Callaghan *et al.*, 1989). To dokazuje, že tyto druhy jsou pro takovéto analýzy vhodné a mohou se použít i do budoucna.

Většina z minulých výzkumů proběhla v zahraničí, především v arktických oblastech. Na území České a Slovenské republiky byla do současnosti provedena herbochronologická studie se zaměřením na analýzu morfologických markerů pouze na jednom druhu. Tímto druhem je šťovík alpský (*Rumex alpinus*), který je svými charakteristikami velmi vhodný pro tuto analýzu (Klimeš, 1992), avšak jak jsem zjistila ve svém výzkumu z databáze Clo-Pla, ve střední Evropě se nachází mnohem více rostlin, na kterých jsou patrné jednotlivé roční přírůstky a které by se tudíž daly pro tuto analýzu také potenciálně použít.

Celkový počet těchto druhů je 571 (Tab. II). To představuje 47% ze všech mnou zkoumaných druhů a 32% ze všech klonálních druhů rostlin z této databáze, včetně druhů, které nemají dostupné obrazový materiál ke kořenovému systému. Téměř polovina všech rostlin střední Evropy, které jsem zkoumala, je tedy pro herbochronologickou analýzu morfologických markerů potenciálně vhodná.

Z celkového počtu 571 vhodných druhů je 5 druhů ze skupiny kaprad'orosty (Pteridophyta), 117 druhů jednoděložných rostlin (Liliopsida) a 449 druhů ze skupiny rostlin dvouděložných (Magnoliopsida). Téměř 79% ze všech vhodných druhů tedy tvoří rostliny

dvouděložné. Mezi dvouděložnými rostlinami byla nejvíce zastoupena čeleď Asteraceae (100 druhů), dále pak čeleď Ranunculaceae (37 druhů) a čeledi Brassicaceae a Lamiace (obě 25 druhů). U rostlin jednoděložných byl největší počet vhodných druhů u čeledi Poaceae (40 druhů). Mezi kapradňorosty byly jednotlivé čeledi zastoupeny pouze jedním vhodným druhem, s výjimkou čeledi Ophioglossaceae, u které byly vhodné druhy dva.

Jak je patrné z celkového seznamu druhů (Tab. II), mezi druhy, vhodnými pro herbochronologickou analýzu morfologických markerů převažují druhy s epigeogenním oddenkem (celkem 310 druhů). U většiny z nich tento oddenek přežívá po více než dva roky. Druhým nejrozšířenějším je hypogeogenní oddenek, který se nachází u 237 druhů. U 85 druhů se nacházely oba tyto oddenky zároveň, přičemž buď byl epigeogenní oddenek nezbytný a hypogeogenní oddenek aditivní nebo byly oba oddenky nezbytné. Také v tomto případě tyto oddenky přežívaly delší dobu než dva roky.

Toto dlouhé vytrvávání oddenku je výhodné u analýz, které se zaměřují na vliv klimatu na růst rostlin, neboť tyto klimatické změny je lepší zkoumat na delší časové škále. Tak se lépe projeví, zda daný růstový parametr rostliny reaguje skutečně na změny v klimatu nebo zda za jeho reakci odpovídá ještě nějaký jiný faktor, například kompetice s další rostlinou. Oddenky, které přetrvávají pouze krátkou dobu, se dají použít na krátkodobé měření vlivů okolního prostředí v rámci jednoho až dvou let. Dále je u těchto oddenků také možné na stejném místě po několika letech odběr opakovat a tím získat dlouhodobější charakteristiky i u těchto druhů.

Odlišná doba ve vytrvání oddenků však může být využita i v dalších analýzách. Například při špatných okolních podmínkách může rostlina čerpat zásoby ze svého dlouho vytrvávajícího oddenku a nemusí tudíž na tyto špatné podmínky reagovat negativně. Až při zkoumání dvou druhů z jedné lokality, které se liší právě délkou vytrvání oddenku, by bylo možné říci, na kolik množství uschovaných zdrojů ovlivňuje tato délka a jak je tato skutečnost pro rostlinu důležitá.

9. Závěr

Herbochronologická analýza je velmi zajímavá metoda a ačkoli je primárně určena pro stanovení stáří rostlin, její možnosti u toho zdaleka nekončí. Jejím prostřednictvím se dají zjistit nebo předpovědět nejrůznější rostlinné charakteristiky. Již byla několikrát úspěšně použita a přinesla mnoho nových poznatků. Některé tyto poznatky souvisí také s globálním oteplováním, což je velmi diskutované téma v současné době, také proto je vhodné se této metodě dále věnovat, neboť může pomoci zodpovědět další otázky.

Ačkoli globální oteplování a s ním spojené klimatické změny se nejvíce projevují v arktických oblastech a většina herbochronologických analýz proběhla právě v těchto místech, má herbochronologická analýza své uplatnění i ve střední Evropě. Pro další analýzy v těchto místech je potenciálně vhodných 571 druhů z 67 čeledí. Nejvíce z těchto druhů je ze skupiny dvouděložných rostlin.

10. Použitá literatura

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1997): Ekologie - jedinci, populace a společenstva, 1.vyd., překlad B. Grygová. – 949 p.: 123-127.

Callaghan T.V., Carlsson B.A., Sonesson M., Temesváry A. (1997): Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens*. *Functional Ecology* 11: 157-165.

Callaghan T.V., Carlsson B.A., Tyler N.J.C. (1989): Historical records of climate-related growth in *Cassiope Tetragona* from the Arctic. *The Journal of Ecology* 77: 823-837.

Deyl, M. (2001): Naše květiny. Vyd. 3, Ilustrace Hisek K., Praha, Academia. – 690 p.

de Witte L.C., Scherrer D. & Stöcklin J. (2011): Genet longevity and population age structure of the clonal pioneer species *Geum reptans* based on demographic field data and projection matrix modeling. *Preslia* 83: 371-386.

de Witte L.C., Stöcklin J. (2010): Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of Botany* 106: 859-870.

de Witte L.C. & Stöcklin J. (2011): Horizontal growth in arctic-alpine clonal plants is not affected by climatic variability among regions. *Plant Ecology & Diversity* 4: 329-340.

Dietz H., von Arx G., Dietz S. (2004): Growth increment patterns in the roots of two alpine forbs growing in the center and at the periphery of a snowbank. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 36: 591-597.

Harberd D.J. (1967): Observations on natural clones in *Holcus mollis*. *New Phytologist* 66: 401-408.

Havstrom M., Callaghan T.V., Jonasson S. (1993): Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high- and subarctic sites. *Oikos* 66: 389-402.

Havstrom M., Callaghan T.V., Jonasson S., Svoboda J. (1995): Little Ice Age temperature estimated by growth and flowering differences between subfossil and extant shoots of *Cassiope tetragona*, an Arctic heather. *Functional Ecology* 9: 650-654.

Humulum C. (1981): Age distribution and fertility of population of the arctic-alpine species *Oxyria digyna*. *Holarctic Ecol.* 4: 238-244.

Johnstone J.F. & Henry G.H.R. (1997): Retrospective analysis of growth and reproduction in *Cassiope tetragona* and relations to climate in the Canadian high Arctic. *Arctic and Alpine Research* 29: 459-469.

Klimeš L. (1992): The Clone Architecture of *Rumex Alpinus*. *Oikos* 63: 402-409.

Klimešová J. & Klimeš L. Clo-Pla3 – database of clonal growth of plants from Central Europe. (<http://clopla.butbn.cas.cz/>).

Klimešová J. & Klimeš L. (1997): Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie. *Biologické listy* 62: 241-263.

Křivánek M. (2002): Herbochronologie: stará nebo nová metoda? *Živa* 50: 281-283.

Křivánek M. (2005): Principy a možnosti herbochronologické analýzy. *Zprávy České Botanické Společnosti, Praha*, 40: 25-43.

Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – 928 p., Academia, Praha.

Lanner R.M. & Connor, K.F. (2001) Does bristlecone pine senesce? *Experimental Gerontology* 36: 675–685.

Mitchell J. F. B., Manabe S., Meleshko V., Tokioka T. (1990): Equilibrium climate change and its implications for the future. *Climate change. The IPCC Scientific Assessment*, 131-172. Cambridge University Press.

Philipp M. & Petersen P.M. (2007): Long-term study of dry matter allocation and rhizome growth in *Anemone nemorosa*. *Plant Species Biology* 22: 23-31.

Rayback A.S., Lini A., Henry G.H.R. (2011): Spatial variability of the dominant climate signal in *Cassiope tetragona* from sites in Arctic Canada. *Arctic* 64: 98-114.

Schweingruber F. H. & Dietz H. (2001): Annual rings in the xylem of dwarf shrubs and perennial dicotyledonous herbs. *Dendrochronologia* 19: 115-129.

Šťastná P. (2011): Ecology of *Rumex alpinus*. PhD. Thesis. University of South Bohemia, Faculty of Science, České Budějovice, Czech Republic. 98p.

Troll W. (1937): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Erster Band: Vegetationsorgane. Erster Teil. Berlin, Bornträger.

Tybjerg H. & Vestergaard P. (1992): Growth dynamics in the rhizomatous herb *Polygonatum Verticillatum*. *Oikos* 65: 395-408.

van Groenendael J.M. & de Kroon H. (1990): Clonal growth in plants: regulation and function. 177p. SPB Academic Publishing The Hague.

van Huis J., Ketner P. (1987): Climate sensitivity of natural ecosystems in Europe. Department of Vegetation Science, Plant Ecology. Agricultural University, Netherlands.

von Arx G., Edwards P.J., Dietz H. (2006): Evidence for life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs. *Ecology* 87: 665-674.

Warren Wilson, J. (1964): Annual growth of *Salix arctica* in the High-Arctic. *Annals of Botany*, 28: 71-76.

Watkinson A.R. & Powell J.C. (1993): Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations: a computer simulation of *Ranunculus repens*. *J.Ecol.* 81: 707-717.

11. PŘÍLOHA

Tab.II: Seznam všech druhů, potenciálně vhodných k herbochronologické analýze. U každého druhu je uvedena čeleď, typ klonálního růstového orgánu (GCO) a údaj o počtu let, po kterých tento orgán přetrvává. Typy klonálního růstového orgánu jsou: 1-epigeogenní oddenek, 2-hypogeogenní oddenek, 3-oddělující se kořeny, 4-stolon, 5-podzemní hlízy, 6-kořen s adventivními pupeny, 7-bazální hlízy, 8-turiony, 9- pseudoviviparie, 10-podzemní hlízy, 11-cibule, 12- cibule a hlízy na povrchu půdy. Otazník u některých druhů znamená, že u těchto druhů Clo-Pla databáze potřebné informace neobsahovala.

KAPRAĎOROSTY (PTERIDOPHYTA)			
NÁZEV ROSTLINY	ČELEĎ	TYP GCO	PŘETRVÁVÁ LET
Blechnum spicant	Blechnaceae	1	>2
Botrychium matricariifolium	Ophioglossaceae	1	>2
Huperzia selago	Lycopodiaceae	4	>2
		12	1
Marsilea quadrifolia	Marsileaceae	2	2
Ophioglossum vulgatum	Ophioglossaceae	1	>2
		2	>2
JEDNODĚLOŽNÉ (LILIOPSIDA)			
NÁZEV ROSTLINY	ČELEĎ	TYP GCO	PŘETRVÁVÁ LET
Acorus calamus	Araceae	1	>2
Agrostis stolonifera	Poaceae	1	2
		4	2
Agrostis tenuis	Poaceae	1	>2
Allium montanum	Liliaceae	11	>2
Allium nutans	Liliaceae	11	>2
Allium schoenoprasum	Liliaceae	11	>2
Allium strictum	Liliaceae	11	>2
Allium suaveolens	Liliaceae	11	>2
Allium victorialis	Liliaceae	11	>2
Alopecurus aequalis	Poaceae	1	2
		4	>2

Alopecurus pratensis	Poaceae	1	>2
		2	>2
Anthericum ramosum	Liliaceae	1	>2
Arrhenatherum elatius var. tuberosum	Poaceae	1	>2
		2	>2
		5	>2
Asparagus officinalis	Asparagaceae	2	>2
Beckmannia eruciformis	Poaceae	1	>2
Bolboschoenus maritimus	Cyperaceae	2	>2
		5	>2
Brachypodium pinnatum	Poaceae	1	>2
		2	>2
Brachypodium sylvaticum	Poaceae	1	>2
Briza media	Poaceae	1	>2
		2	>2
Bromus inermis	Poaceae	1	>2
		2	>2
Butomus umbellatus	Butomaceae	1	>2
Calamagrostis epigejos	Poaceae	1	>2
		2	>2
Calamagrostis villosa	Poaceae	1	>2
		2	>2
Calla palustris	Araceae	1	2
Carex arenaria	Cyperaceae	2	>2
Carex bohémica	Cyperaceae	2	>2
Carex digitata	Cyperaceae	1	>2
Carex echinata	Cyperaceae	1	>2
Carex flacca	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex flava	Cyperaceae	1	>2
Carex halleriana	Cyperaceae	1	>2

Carex hirta	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex leporina	Cyperaceae	1	>2
Carex michelii	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex nigra	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex ornithopoda	Cyperaceae	1	>2
Carex pallescens	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex panicea	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex parviflora	Cyperaceae	1	>2
Carex paupercula	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex pilosa	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex praecox	Cyperaceae	2	>2
Carex remota	Cyperaceae	2	>2
Carex supina	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Carex sylvatica	Cyperaceae	1	>2
Carex vesicaria	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Cephalanthera alba	Orchidaceae	2	>2
Cephalanthera rubra	Orchidaceae	2	>2
Convallaria majalis	Liliaceae	1	>2
		2	>2
Corallorhiza trifida	Orchidaceae	2	>2
Corynephorus canescens	Poaceae	1	>2

Cynodon dactylon	Poaceae	1	>2
		2	>2
		4	>2
Cypripedium calceolus	Orchidaceae	2	>2
Dactylis glomerata	Poaceae	1	>2
Eleocharis palustris	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Elytrigia intermedia	Poaceae	1	>2
		2	>2
Elytrigia repens	Poaceae	1	>2
		2	>2
Epipactis atrorubens	Orchidaceae	2	>2
Epipactis helleborine	Orchidaceae	1	>2
		2	>2
Epipactis microphyla	Orchidaceae	2	>2
Epipactis palustris	Orchidaceae	2	>2
Epipogium aphyllum	Orchidaceae	2	>2
Festuca altissima	Poaceae	1	>2
Festuca gigantea	Poaceae	1	>2
Festuca ovina	Poaceae	1	>2
Festuca pratensis	Poaceae	1	>2
Galanthus nivalis	Amaryllidaceae	11	2
Glyceria maxima	Poaceae	1	>2
		2	>2
Goodyera repens	Orchidaceae	2	>2
Hierochloë odorata	Poaceae	1	>2
		2	>2
Holcus lanatus	Poaceae	1	>2
Iris aphylla	Iridaceae	1	>2
Iris germanica	Iridaceae	1	>2
Iris graminea	Iridaceae	1	>2

<i>Iris pallida</i>	Iridaceae	1	>2
<i>Iris pseudacorus</i>	Iridaceae	1	>2
<i>Iris pumila</i>	Iridaceae	1	>2
<i>Iris sibirica</i>	Iridaceae	1	>2
<i>Iris spuria</i>	Iridaceae	1	>2
<i>Iris variegata</i>	Iridaceae	1	>2
<i>Juncus filiformis</i>	Juncaceae	2	>2
<i>Juncus inflexus</i>	Juncaceae	2	>2
<i>Juncus Jacquini</i>	Juncaceae	2	>2
<i>Juncus lampocarpus</i>	Juncaceae	2	>2
<i>Listera cordata</i>	Orchidaceae	2	>2
<i>Listera ovata</i>	Orchidaceae	2	>2
<i>Luzula campestris</i>	Juncaceae	1	>2
		2	>2
<i>Luzula nivea</i>	Juncaceae	1	>2
		2	>2
<i>Luzula pilosa</i>	Juncaceae	1	>2
		2	>2
<i>Luzula sylvatica</i>	Juncaceae	1	>2
<i>Maianthemum bifolium</i>	Liliaceae	2	>2
<i>Melica nutans</i>	Poaceae	1	>2
		2	>2
<i>Milium effusum</i>	Poaceae	1	>2
		2	>2
<i>Molinia arundinacea</i>	Poaceae	2	>2
<i>Molinia caerulea</i>	Poaceae	2	>2
<i>Narthecium ossifragum</i>	Melanthiaceae	1	>2
		2	>2
<i>Paris quadrifolia</i>	Liliaceae	2	>2
<i>Phalaris arundinacea</i>	Poaceae	1	>2
		2	>2

Phleum phleoides	Poaceae	1	>2
Phleum pratense	Poaceae	1	>2
Phleum rhaeticum	Poaceae	1	>2
		2	>2
Poa laxa	Poaceae	1	>2
Poa longifolia	Poaceae	1	>2
Polygonatum multiflorum	Liliaceae	2	>2
Polygonatum odoratum	Liliaceae	2	>2
Polygonatum verticillatum	Liliaceae	2	>2
Puccinellia distans	Poaceae	1	>2
Scirpus sylvaticus	Cyperaceae	1	>2
		2	>2
Sesleria ovata	Poaceae	1	>2
Sesleria sphaerocephala	Poaceae	1	>2
Sesleria varia	Poaceae	1	>2
Scheuchzeria palustris	Scheuchzeriaceae	1	>2
		2	>2
Sisyrinchium angustifolium	Iridaceae	1	>2
Tofieldia calyculata	Melanthiaceae	1	>2
Trisetum argenteum	Poaceae	1	>2
		2	>2
Veratrum album	Liliaceae	1	>2
DVOUDĚLOŽNÉ(MAGNOLIOPSIDA)			
NÁZEV ROSTLINY	ČELEĎ	TYP GCO	PŘETRVÁVÁ LET
Aconitum excelsum	Ranunculaceae	1	>2
Aconitum vulparia	Ranunculaceae	1	>2
		3	>2
Actaea spicata	Ranunculaceae	1	>2
		2	>2
Adenostyles alliariae	Asteraceae	1	>2

<i>Adoxa moschatellina</i>	Adoxaceae	5	>2
<i>Aegopodium podagraria</i>	Apiaceae	1	>2
		2	>2
<i>Agrimonia eupatoria</i>	Rosaceae	1	>2
		2	>2
<i>Achillea clavenae</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Achillea crithmifolia</i>	Asteraceae	2	>2
		6	2
<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
<i>Achillea moschata</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
<i>Achillea nobilis</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
		6	2
<i>Achillea oxyloba</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Achillea pannonica</i>	Asteraceae	2	>2
<i>Ajuga reptans</i>	Lamiaceae	1	>2
		4	>2
<i>Alchemilla monticola</i>	Rosaceae	1	>2
<i>Alchemilla xanthochlora</i>	Rosaceae	1	>2
<i>Anemone baldensis</i>	Ranunculaceae	1	>2
		2	>2
<i>Anemone canadensis</i>	Ranunculaceae	?	?
<i>Anemone dichotoma</i>	Ranunculaceae	6	>2
<i>Anemone narcissiflora</i>	Ranunculaceae	1	>2
<i>Anemone nemorosa</i>	Ranunculaceae	2	>2
<i>Anemone sylvestris</i>	Ranunculaceae	1	>2
<i>Anemone trifolia</i>	Ranunculaceae	2	>2
<i>Angelica sylvestris</i>	Apiaceae	1	>2
		3	>2

Antennaria dioica	Asteraceae	1	>2
		2	>2
		4	>2
Anthriscus sylvestris	Apiaceae	1	>2
Anthyllis vulneraria	Fabaceae	3	>2
Arabis alpina	Brassicaceae	1	>2
		3	>2
		4	>2
Arabis caucasica	Brassicaceae	1	>2
		4	>2
Arabis coerulea	Brassicaceae	1	>2
Arabis hirsuta	Brassicaceae	1	>2
Arabis pumila	Brassicaceae	4	>2
Arabis stellulata	Brassicaceae	3	>2
Arabis turita	Brassicaceae	6	>2
Arctostaphylos uva-ursi	Ericaceae	4	>2
Arenaria graminifolia	Caryophyllaceae	?	?
Aristolochia clematitis	Aristolochiaceae	2	>2
		6	>2
Armeria alpina	Plumbaginaceae	3	>2
Armeria maritima	Plumbaginaceae	1	>2
		3	>2
Armoracia rusticana	Brassicaceae	1	>2
		3	>2
Arnica montana	Asteraceae	1	>2
Artemisia austriaca	Asteraceae	1	>2
		6	>2
Artemisia genipi	Asteraceae	1	>2
Artemisia maritima	Asteraceae	6	>2
Artemisia vulgaris	Asteraceae	2	>2
		3	>2

<i>Aruncus sylvestris</i>	Rosaceae	2	>2
<i>Asarum europaeum</i>	Aristolochiaceae	1	>2
<i>Asperula tinctoria</i>	Rubiaceae	2	>2
<i>Aster alpinus</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Aster bellidiastrum</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Aster linosyris</i>	Asteraceae	2	2
<i>Aster novi-belgii</i>	Asteraceae	2	>2
<i>Astragalus alpinus</i>	Fabaceae	3	>2
<i>Astragalus cicer</i>	Fabaceae	2	>2
		3	>2
<i>Astragalus frigidus</i>	Fabaceae	3	>2
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	Fabaceae	3	>2
<i>Astrantia major</i>	Apiaceae	1	>2
<i>Atriplex portulacoides</i>	Chenopodiaceae	2	>2
<i>Atropa bella-donna</i>	Solanaceae	2	>2
		6	>2
<i>Barbarea vulgaris</i>	Brassicaceae	1	>2
<i>Bartsia alpina</i>	Scrophulariaceae	2	>2
<i>Bellis perennis</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Bergenia crassifolia</i>	Saxifragaceae	?	?
<i>Betonica officinalis</i>	Lamiaceae	1	>2
<i>Biscutella laevigata</i>	Brassicaceae	1	>2
<i>Bistorta major</i>	Polygonaceae	?	?
<i>Bistorta vivipara</i>	Polygonaceae	?	?
<i>Bryonia alba</i>	Cucurbitaceae	3	>2
<i>Buglossoides purpureocaeruleum</i>	Boraginaceae	1	>2
		2	>2
		7	2
<i>Bunias orientalis</i>	Brassicaceae	3	>2
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2

Bupleurum falcatum	Apiaceae	1	>2
		3	>2
Bupleurum multinerve	Apiaceae	3	>2
Campanula barbata	Campanulaceae	1	>2
Campanula carnica	Campanulaceae	1	>2
		2	>2
Campanula cochlearifolia	Campanulaceae	1	>2
		3	>2
Campanula glomerata	Campanulaceae	1	>2
		2	>2
Campanula persicifolia	Campanulaceae	1	>2
Campanula rapunculoides	Campanulaceae	2	>2
Campanula rotundifolia	Campanulaceae	1	>2
		2	>2
Campanula scheuchzeri	Campanulaceae	4	>2
Campanula trachelium	Campanulaceae	1	>2
		3	>2
Campanula uniflora	Campanulaceae	3	>2
Cardamine amara	Brassicaceae	4	2
Cardamine pratensis	Brassicaceae	1	>2
Cardaria draba	Brassicaceae	2	>2
		6	>2
Carduus defloratus	Asteraceae	1	>2
Carduus personata	Asteraceae	1	>2
Carlina acaulis	Asteraceae	3	>2
Carlina vulgaris	Asteraceae	3	>2
Cassiope hypnoides	Ericaceae	1	>2
		3	>2
Centaurea jacea	Asteraceae	1	2
		2	>2
Centaurea triumfettii	Asteraceae	1	>2

Cerastium alpinum	Caryophyllaceae	1	>2
		4	2
Cerastium tomentosum	Caryophyllaceae	1	>2
		4	>2
Cerintho minor	Boraginaceae	3	>2
Cicerbita alpina	Asteraceae	2	>2
Cichorium intybus	Asteraceae	3	>2
Cimicifuga cordifolia	Ranunculaceae	2	>2
Cirsium acaule	Asteraceae	1	>2
Cirsium arvense	Asteraceae	2	>2
		6	>2
Cirsium canun	Asteraceae	1	2
Cirsium erisithales	Asteraceae	1	>2
Cirsium helenioides	Asteraceae	1	>2
		2	>2
Cirsium oleraceum	Asteraceae	1	>2
Cirsium pannonicum	Asteraceae	1	>2
Cirsium rivulare	Asteraceae	1	>2
Cirsium spinosissimum	Asteraceae	1	>2
		3	>2
Clematis alpina	Ranunculaceae	1	>2
Clematis integrifolia	Ranunculaceae	1	>2
Clematis recta	Ranunculaceae	1	>2
		2	>2
Clematis stans	Ranunculaceae	2	>2
Clinopodium vulgare	Lamiaceae	2	>2
Convolvulus arvensis	Convolvulaceae	2	>2
		6	>2
Corydalis lutea	Papaveraceae	3	>2
Crambe maritima	Brassicaceae	3	>2
Crepis mollis	Asteraceae	1	>2

<i>Delphinium elatum</i>	Ranunculaceae	3	>2
<i>Dentaria bulbifera</i>	Brassicaceae	2	>2
<i>Dentaria digitata</i>	Brassicaceae	2	?
<i>Dentaria enneaphyllos</i>	Brassicaceae	2	>2
<i>Dentaria glandulosa</i>	Brassicaceae	2	>2
<i>Dianthus cartusianorum</i>	Caryophyllaceae	3	>2
<i>Dianthus deltoides</i>	Caryophyllaceae	1	>2
		2	>2
<i>Dianthus gratianopolitanus</i>	Caryophyllaceae	3	>2
<i>Dianthus superbus</i>	Caryophyllaceae	2	>2
<i>Dianthus sylvestris</i>	Caryophyllaceae	3	>2
<i>Dicentra spectabilis</i>	Fumariaceae	2	>2
<i>Dictamnus albus</i>	Rutaceae	2	>2
<i>Digitalis grandiflora</i>	Scrophulariaceae	1	>2
<i>Doronicum austriacum</i>	Asteraceae	2	>2
<i>Doronicum grandiflorum</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Draba aizoides</i>	Brassicaceae	3	>2
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	Lamiaceae	1	>2
<i>Epilobium alpestre</i>	Onagraceae	2	1
		8	1
<i>Epilobium alsinifolium</i>	Onagraceae	1	>2
		2	1
<i>Epilobium anagallidifolium</i>	Onagraceae	1	1
		4	2
<i>Epilobium hirsutum</i>	Onagraceae	2	1
<i>Epilobium montanum</i>	Onagraceae	2	2
		4	1
		8	1
<i>Epilobium roseum</i>	Onagraceae	2	1
		8	1
<i>Erigeron uniflorus</i>	Asteraceae	1	>2

<i>Eryngium planum</i>	Apiaceae	3	>2
<i>Erysimum odoratum</i>	Brassicaceae	3	2
<i>Eupatorium cannabinum</i>	Asteraceae	2	>2
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	Euphorbiaceae	3	>2
		6	>2
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Euphorbiaceae	2	>2
		6	>2
<i>Euphorbia dulcis</i>	Euphorbiaceae	2	>2
<i>Euphorbia esula</i>	Euphorbiaceae	2	>2
		6	>2
<i>Euphorbia lucida</i>	Euphorbiaceae	2	>2
		6	>2
<i>Euphorbia myrsenites</i>	Euphorbiaceae	3	>2
		6	>2
<i>Euphorbia palustris</i>	Euphorbiaceae	2	>2
<i>Euphorbia villosa</i>	Euphorbiaceae	3	>2
<i>Euphorbia virgata</i>	Euphorbiaceae	2	>2
		6	>2
<i>Filipendula ulmaria</i>	Rosaceae	1	>2
		2	>2
<i>Filipendula vulgaris</i>	Rosaceae	1	>2
<i>Galega officinalis</i>	Fabaceae	3	>2
<i>Galeobdolon luteum</i>	Lamiaceae	1	>2
		4	2
<i>Galium album</i>	Rubiaceae	2	>2
<i>Galium boreale</i>	Rubiaceae	2	>2
<i>Galium glaucum</i>	Rubiaceae	3	>2
<i>Galium lucidum</i>	Rubiaceae	2	>2
<i>Galium odoratum</i>	Rubiaceae	2	>2
<i>Galium schultesii</i>	Rubiaceae	2	>2
		5	>2
<i>Genista tinctoria</i>	Fabaceae	2	>2

Gentiana clusii	Gentianaceae	1	>2
		2	>2
Gentiana cruciata	Gentianaceae	3	>2
Gentiana frigida	Gentianaceae	1	>2
Gentiana punctata	Gentianaceae	1	>2
Gentianella ciliata	Gentianaceae	2	2
		6	>2
Geranium phaeum	Geraniaceae	1	>2
Geranium pratense	Geraniaceae	1	>2
Geranium pyrenaicum	Geraniaceae	3	>2
Geranium sanguineum	Geraniaceae	2	>2
Geranium sylvaticum	Geraniaceae	1	>2
Geum reptans	Rosaceae	1	>2
Geum rivale	Rosaceae	1	>2
Geum urbanum	Rosaceae	1	>2
Glechoma hederacea	Lamiaceae	4	2
Globuraria punctata	Globurariaceae	1	>2
Glycyrrhiza echinata	Fabaceae	3	>2
Gnaphalium norvegicum	Asteraceae	1	>2
Gnaphalium supinum	Asteraceae	1	>2
Gnaphalium sylvaticum	Asteraceae	1	>2
Gratiola officinalis	Scrophulariaceae	2	>2
Gypsophila altissima	Caryophyllaceae	3	>2
Hacquetia epipactis	Apiaceae	1	>2
Helianthemum nummularium	Cistaceae	3	>2
Helianthus tuberosus	Asteraceae	2	>2
		5	1
Hepatica nobilis	Ranunculaceae	1	>2
Heracleum sphondylium	Apiaceae	1	>2
		3	>2

Hieracium lachenalii	Asteraceae	1	>2
		2	>2
Hieracium murorum	Asteraceae	1	>2
Hieracium pilosella	Asteraceae	1	>2
		4	2
Hieracium umbellatum	Asteraceae	1	>2
		2	>2
Humulus lupulus	Cannabaceae	2	>2
Hypericum hirsutum	Hypericaceae	2	>2
		4	>2
Hypericum perforatum	Hypericaceae	2	>2
		6	>2
Hypochaeris radicata	Asteraceae	1	>2
Chaerophyllum aromaticum	Apiaceae	1	>2
Chaerophyllum hirsutum	Apiaceae	1	>2
Chelidonium majus	Papaveraceae	1	>2
Chenopodium bonus-henricus	Chenopodiaceae	3	>2
Chondrilla juncea	Asteraceae	6	2
Chrysanthemum maximum	Asteraceae	?	?
Chrysanthemum rotundifolium	Asteraceae	?	?
Chrysanthemum vulgare	Asteraceae	?	?
Chrysosplenium alternifolium	Saxifragaceae	2	2
Imperatoria ostruthium	Apiaceae	1	>2
Inula ensifolia	Asteraceae	2	>2
Inula helenium	Asteraceae	1	>2
Inula hirta	Asteraceae	2	>2
Inula salicina	Asteraceae	2	>2
Knautia arvensis	Dipsacaceae	3	>2
Knautia kitaibelii	Dipsacaceae	3	>2
Lamium album	Lamiaceae	2	>2
Laserpitium latifolium	Apiaceae	3	>2

<i>Laserpitium peucedanoides</i>	Apiaceae	3	>2
<i>Lathraea squamaria</i>	Orobanchaceae	2	>2
<i>Lathyrus latifolius</i>	Fabaceae	2	>2
<i>Lathyrus niger</i>	Fabaceae	2	>2
<i>Lathyrus sylvestris</i>	Fabaceae	2	>2
		3	>2
<i>Lathyrus vernus</i>	Fabaceae	2	>2
<i>Leontodon helveticus</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Leontodon hispidus</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Leontodon incanus</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Leontodon montanus</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Leontopodium alpinum</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Leonurus cardiaca</i>	Lamiaceae	1	>2
		2	>2
<i>Lepidium campestre</i>	Brassicaceae	3	2
<i>Lepidium latifolium</i>	Brassicaceae	2	>2
		6	>2
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Ligusticum mutellina</i>	Apiaceae	3	>2
<i>Linum perenne</i>	Linaceae	3	>2
<i>Lunaria rediviva</i>	Brassicaceae	2	>2
		3	>2
<i>Lupinus polyphyllus</i>	Fabaceae	1	>2
<i>Lycopus europaeus</i>	Lamiaceae	2	1
		5	1
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	Caryophyllaceae	1	2
<i>Lychnis chalcedonica</i>	Caryophyllaceae	1	>2
<i>Lychnis viscaria</i>	Caryophyllaceae	1	>2
<i>Lysimachia nummularia</i>	Primulaceae	1	>2
		4	>2
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Primulaceae	2	>2

<i>Lythrum hyssopifolia</i>	Lythraceae	?	?
<i>Lythrum salicaria</i>	Lythraceae	1	>2
		2	>2
<i>Lythrum virgatum</i>	Lythraceae	1	>2
		2	>2
<i>Malva moschata</i>	Malvaceae	3	>2
<i>Melissa officinalis</i>	Lamiaceae	1	>2
<i>Melittis melissophyllum</i>	Lamiaceae	1	>2
		2	>2
<i>Mentha arvensis</i>	Lamiaceae	2	>2
<i>Mentha longifolia</i>	Lamiaceae	2	>2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Gentianaceae	1	>2
<i>Mercurialis perennis</i>	Euphorbiaceae	2	>2
<i>Mycelis muralis</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
<i>Myosotis alpestris</i>	Boraginaceae	1	>2
<i>Myosotis palustris</i>	Boraginaceae	2	2
		4	2
<i>Omphalodes verna</i>	Boraginaceae	1	>2
<i>Origanum vulgare</i>	Lamiaceae	2	>2
<i>Oxalis acetosella</i>	Oxalidaceae	1	>2
		2	>2
<i>Oxalis dillenii</i>	Oxalidaceae	2	1
<i>Oxalis fontana</i>	Oxalidaceae	2	1
<i>Oxalis stricta</i>	Oxalidaceae	?	?
<i>Papaver alpinum</i>	Papaveraceae	3	>2
<i>Parietaria officinalis</i>	Urticaceae	2	>2
<i>Parnassia palustris</i>	Saxifragaceae	1	>2
<i>Pedicularis elongata</i>	Scrophulariaceae	1	>2
<i>Pedicularis kernerii</i>	Scrophulariaceae	1	>2
<i>Pedicularis oederi</i>	Scrophulariaceae	1	>2

<i>Pedicularis rostratocapitata</i>	Scrophulariaceae	1	>2
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i>	Scrophulariaceae	1	>2
<i>Pedicularis verticillata</i>	Scrophulariaceae	3	>2
<i>Petasites albus</i>	Asteraceae	1	>2
		2	2
<i>Petasites frigidus</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
<i>Petasites hybridus</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
<i>Petasites paradoxus</i>	Asteraceae	1	>2
<i>Peucedanum alsaticum</i>	Apiaceae	3	>2
<i>Peucedanum cervaria</i>	Apiaceae	3	>2
<i>Phlomis tuberosa</i>	Lamiaceae	2	>2
<i>Phyteuma globulariifolium</i>	Campanulaceae	3	>2
<i>Phyteuma orbiculare</i>	Campanulaceae	3	>2
<i>Phyteuma spicatum</i>	Campanulaceae	3	>2
<i>Picris hieracioides</i>	Asteraceae	1	2
		2	>2
		6	>2
<i>Pimpinella major</i>	Apiaceae	3	>2
<i>Polemonium caeruleum</i>	Polemoniaceae	1	>2
<i>Polygala amara</i> ssp. <i>Brachyptera</i>	Polygalaceae	3	>2
<i>Polygonum bistorta</i>	Polygonaceae	1	>2
<i>Polygonum viviparum</i>	Polygonaceae	1	>2
		9	1
<i>Polypodium vulgare</i>	Polypodiaceae	1	>2
		2	>2
<i>Potentilla arenaria</i>	Rosaceae	1	>2
		4	>2
<i>Potentilla palustris</i>	Rosaceae	1	>2
<i>Prenanthes purpurea</i>	Asteraceae	2	>2

<i>Primula auricula</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Primula elatior</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Primula farinosa</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Primula glutinosa</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Primula hirsuta</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Primula minima</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Primula veris</i>	Primulaceae	1	>2
<i>Prunella grandiflora</i>	Lamiaceae	2	>2
<i>Prunella vulgaris</i>	Lamiaceae	4	2
<i>Pulmonaria mollis</i>	Boraginaceae	1	>2
<i>Pulmonaria obscura</i>	Boraginaceae	1	>2
<i>Pulmonaria officinalis</i>	Boraginaceae	1	>2
<i>Pulsatilla alpina</i>	Ranunculaceae	3	>2
<i>Pulsatilla pratensis</i>	Ranunculaceae	1	>2
		3	>2
<i>Pulsatilla vernalis</i>	Ranunculaceae	1	>2
		3	>2
<i>Pulsatilla vulgaris</i>	Ranunculaceae	1	>2
		3	>2
<i>Pyrola aphylla</i>	Pyrolaceae	?	?
<i>Pyrola minor</i>	Pyrolaceae	2	>2
<i>Pyrola rotundifolia</i>	Pyrolaceae	2	>2
<i>Ranunculus acris</i>	Ranunculaceae	1	>2
<i>Ranunculus arvensis</i>	Ranunculaceae	?	?
<i>Ranunculus bulbosus</i>	Ranunculaceae	1	2
		5	2
<i>Ranunculus cassubicus</i>	Ranunculaceae	1	2
<i>Ranunculus ficaria</i>	Ranunculaceae	1	>2
		10	1
<i>Ranunculus flammula</i>	Ranunculaceae	1	2
		4	1
<i>Ranunculus glacialis</i>	Ranunculaceae	1	>2

Ranunculus hybridus	Ranunculaceae	1	>2
Ranunculus montanus	Ranunculaceae	1	>2
Ranunculus pygmaeus	Ranunculaceae	1	>2
Ranunculus repens	Ranunculaceae	1	2
		4	2
Reynoutria japonica	Polygonaceae	1	>2
		2	>2
Rheum officinale	Polygonaceae	2	>2
Rubus chamaemorus	Rosaceae	2	>2
Rudbeckia fulgida	Asteraceae	?	?
Rudbeckia laciniata	Asteraceae	1	>2
		2	2
Rumex acetosa	Polygonaceae	1	>2
		3	>2
Rumex alpestris	Polygonaceae	1	>2
Rumex alpinus	Polygonaceae	1	>2
Rumex aquaticus	Polygonaceae	1	>2
Rumex sanguineus	Polygonaceae	1	>2
Rumex scutatus	Polygonaceae	2	>2
Rumex thyrsoiflorus	Polygonaceae	2	>2
		3	>2
Rumex triangulivalis	Polygonaceae	2	>2
Rumex tuberosus	Polygonaceae	?	?
Salix polaris	Salicaceae	2	>2
		3	>2
Salix reticulata	Salicaceae	1	>2
		4	>2
Salix retusa	Salicaceae	1	>2
		4	>2
Salvia glutinosa	Lamiaceae	3	>2
Sanguisorba minor	Rosaceae	3	>2

<i>Sanguisorba officinalis</i>	Rosaceae	1	>2
<i>Sanicula europaea</i>	Apiaceae	1	>2
<i>Saponaria officinalis</i>	Caryophyllaceae	2	>2
<i>Saxifraga biflora</i>	Saxifragaceae	4	>2
<i>Saxifraga bryoides</i>	Saxifragaceae	4	>2
		1	>2
<i>Saxifraga nivalis</i>	Saxifragaceae	1	>2
<i>Saxifraga punctata</i>	Saxifragaceae	?	?
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	Saxifragaceae	1	>2
<i>Saxifraga sedoides</i>	Saxifragaceae	1	>2
<i>Saxifraga stellaris</i>	Saxifragaceae	1	>2
		4	>2
<i>Saxifraga tenuis</i>	Saxifragaceae	1	>2
<i>Scabiosa lucida</i>	Dipsacaceae	2	>2
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	Dipsacaceae	3	>2
<i>Scopolia carniolica</i>	Solanaceae	2	>2
		3	>2
<i>Scopolia caucasica</i>	Solanaceae	?	?
<i>Scorzonera austriaca</i>	Asteraceae	3	>2
<i>Scrophularia nodosa</i>	Scrophulariaceae	2	>2
<i>Scrophularia scopolii</i>	Scrophulariaceae	2	>2
<i>Scrophularia umbrosa</i>	Scrophulariaceae	2	>2
<i>Scutellaria alpina</i>	Lamiaceae	1	>2
<i>Scutellaria altissima</i>	Lamiaceae	2	>2
<i>Selinum athamantha</i>	Apiaceae	1	>2
<i>Selinum carvifolia</i>	Apiaceae	1	>2
<i>Senecio abrotanifolius</i>	Asteraceae	1	>2
		2	>2
		4	>2
<i>Senecio aquaticus</i>	Asteraceae	1	2
<i>Senecio cacaliaster</i>	Asteraceae	2	2

Senecio cordatus	Asteraceae	1	>2
Senecio doronicum	Asteraceae	1	>2
Senecio erucifolius	Asteraceae	2	2
Senecio fuchsii	Asteraceae	2	2
Senecio incanus	Asteraceae	1	>2
Senecio jacobaea	Asteraceae	1	>2
Senecio nemorensis	Asteraceae	2	2
Senecio ovatus	Asteraceae	2	2
Senecio subalpinus	Asteraceae	1	>2
		2	2
Senecio umbrosus	Asteraceae	1	2
Senecio vulgaris	Asteraceae	?	?
Silaum silaus	Apiaceae	3	>2
Silene alpestris	Caryophyllaceae	3	>2
Silene nutans	Caryophyllaceae	1	>2
Silene pratensis	Caryophyllaceae	3	>2
Silene vulgaris	Caryophyllaceae	3	>2
Silphium perfoliatum	Asteraceae	2	>2
Soldanella hungarica	Primulaceae	1	>2
Soldanella minima	Primulaceae	1	>2
		2	1
		4	>2
Soldanella pusilla	Primulaceae	1	>2
		2	1
Solidago canadensis	Asteraceae	2	>2
Solidago virga-aurea	Asteraceae	1	>2
Sonchus arvensis	Asteraceae	2	2
		6	2
Sonchus palustris	Asteraceae	2	2
Stachys alpina	Lamiaceae	1	>2
Stachys byzantina	Lamiaceae	?	?

Stachys palustris	Lamiaceae	5	1
Stachys recta	Lamiaceae	3	>2
Stachys sylvatica	Lamiaceae	2	2
Symphytum officinale	Boraginaceae	3	>2
Symphytum tuberosum	Boraginaceae	2	>2
Tanacetum alpinum	Asteraceae	1	>2
Tanacetum corymbosum	Asteraceae	1	>2
		2	2
Tanacetum vulgare	Asteraceae	2	>2
Telekia speciosa	Asteraceae	1	>2
Thalictrum alpinum	Ranunculaceae	1	>2
Thalictrum aquilegifolium	Ranunculaceae	5	1
		2	2
Thalictrum lucidum	Ranunculaceae	2	2
Thalictrum minus	Ranunculaceae	2	>2
Thesium linophyllum	Santalaceae	2	>2
Tragopogon orientalis	Asteraceae	3	>2
Trifolium alpestre	Fabaceae	2	>2
		3	>2
Trifolium badius	Fabaceae	3	>2
Trifolium campestre	Fabaceae	3	>2
Trifolium medium	Fabaceae	2	>2
Trifolium montanum	Fabaceae	3	>2
Trifolium ochroleucon	Fabaceae	1	>2
Trifolium pannonicum	Fabaceae	1	>2
Trifolium rubens	Fabaceae	1	>2
		2	>2
Trinia glauca	Apiaceae	3	>2
Trollius europaeus	Ranunculaceae	1	>2
Tussilago farfara	Asteraceae	2	>2
Urtica dioica	Urticaceae	2	>2

<i>Vaccinium myrtillus</i>	Vacciniaceae	2	>2
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Vacciniaceae	1	>2
		2	>2
<i>Valeriana celtica</i>	Valerianaceae	1	>2
<i>Valeriana excelsa</i>	Valerianaceae	?	?
<i>Valeriana montana</i>	Valerianaceae	1	>2
		2	>2
<i>Valeriana officinalis</i>	Valerianaceae	2	2
<i>Valeriana procurens</i>	Valerianaceae	?	?
<i>Valeriana saxatilis</i>	Valerianaceae	1	>2
<i>Valeriana supina</i>	Valerianaceae	1	>2
		2	>2
<i>Veronica bellidioides</i>	Scrophulariaceae	1	>2
		4	>2
<i>Veronica fruticans</i>	Scrophulariaceae	1	>2
		2	>2
<i>Veronica fruticulosa</i>	Scrophulariaceae	1	>2
<i>Veronica montana</i>	Scrophulariaceae	2	2
		4	2
<i>Veronica officinalis</i>	Scrophulariaceae	1	>2
		4	>2
<i>Veronica serpyllifolia</i>	Scrophulariaceae	4	1
<i>Veronica teucrium</i>	Scrophulariaceae	2	>2
<i>Veronica urticifolia</i>	Scrophulariaceae	2	>2
<i>Vicia pisiformis</i>	Fabaceae	2	>2
<i>Vicia tenuifolia</i>	Fabaceae	2	>2
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	Asclepiadaceae	2	>2
<i>Viola alba</i>	Violaceae	1	>2
		2	>2
<i>Viola biflora</i>	Violaceae	1	2
		2	>2

Viola canina	Violaceae	1	>2
Viola elatior	Violaceae	1	>2
Viola hirta	Violaceae	1	>2
Viola lutea	Violaceae	2	>2
Viola mirabilis	Violaceae	1	>2
Viola palustris	Violaceae	1	>2
		2	>2
Viola reichenbachiana	Violaceae	1	>2
Viola riviniana	Violaceae	1	>2