

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA BOTANIKY



**Populační struktura a reprodukce populací česneku  
planého (*Allium oleraceum*) a česneku viničného  
(*Allium vineale*) podél sukcesního gradientu**

Diplomová práce

Petr Šťastný

Studijní obor: Botanika

Vedoucí práce: RNDr. Martin Duchoslav, PhD.

Olomouc, 2014

Prohlašuji, že jsem zadanou diplomovou práci vypracoval samostatně s použitím citované literatury a konzultací.

V Olomouci, dne 23. dubna 2014

.....

## **Poděkování**

Velmi rád bych na tomto místě poděkoval všem, kteří mi jakýmkoli způsobem pomohli s napsáním této práce. V první řadě svému vedoucímu RNDr. Martinu Duchoslavovi, PhD. za jeho odborné i lidské rady, za hodiny času na lokalitách a v jeho kanceláři při konzultacích a za veškerý čas, který věnoval nejen přímo mně, ale i statistické práci s výsledky mé práce v terénu. Dále děkuji svým rodičům za jejich podporu mého veškerého a dlouhotrvajícího vysokoškolského studia, spolužákům za pochopení při obtížích se sběrem nebo zpracováním rostlinného materiálu a v neposlední řadě své přítelkyni za její trpělivost, podporu a ochotu trávit se mnou čas nad stovkami stran článků, statistických testů a tabulek a za její snahu mi pomoci, kdykoli jsem to potřeboval. Moje diplomová práce byla podpořena projekty IGA UP PŘF 2013/003 a 2014/001.

## Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora:	Petr Šťastný
Název práce:	Populační struktura a reprodukce populací česneku planého ( <i>Allium oleraceum</i> ) a česneku viničného ( <i>Allium vineale</i> ) podél sukcesního gradientu
Typ práce:	Diplomová
Pracoviště:	Katedra botaniky PřF UP Olomouc
Vedoucí práce:	RNDr. Martin Duchoslav, PhD.
Rok obhajoby práce:	2014

**Abstrakt:** Česnek planý *Allium oleraceum* L. a česnek viničný *Allium vineale* L. představují dva nejběžnější druhy rodu *Allium* v České republice. Vzhledem k jejich široké ekologické amplitudě se vyskytují v nejrůznějších typech stanovišť od pravidelně disturbovaných míst jako jsou okraje polí až po lesy. Oba druhy se rozmnožují sexuálně pomocí semen a vegetativně pomocí pacibulek a dceřiných cibulí. Bylo zjištěno, že limitujícím faktorem pro sexuální rozmnožování je dostatek světla, oba druhy tvoří generativní jedince převážně na otevřených stanovištích a *A. oleraceum* i v mírném zástínu. Dceřiné cibule jsou tvořeny ve všech typech populací, ale klíčovou roli pro udržení a šíření populace hrají především na stíněných stanovištích, zatímco pacibulky slouží k rozšiřování na otevřených stanovištích, kde dochází k tvorbě generativních jedinců. Vzhledem ke způsobu rozmnožování tvoří oba druhy v otevřených stanovištích rozvolněné porosty se zastoupením jedinců ze všech ontogenetických kategorií a v zastíněných husté porosty s vysokou denzitou, kde převažují juvenilní a imaturní jedinci.

**Klíčová slova:** *Allium oleraceum*, *Allium vineale*, sukcese, denzita, stavová struktura, populace, vegetativní rozmnožování pacibulky, dceřiné cibule

Počet stran: 89

Počet příloh: 8

Jazyk: český

## **Bibliographical identification**

Author's first name and surname: Petr Šťastný

Title: Population structure and mode of reproduction of populations of (*Allium oleraceum*) and (*Allium vineale*) along successional gradient

Type of thesis: Master thesis

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacky University

Supervisor: RNDr. Martin Duchoslav, PhD.

The year of presentation: 2014

Abstract: *Allium oleraceum* L. and *Allium vineale* L. are the two most common species of the genus *Allium* in the Czech Republic. They occur in a variety of habitat types from regularly disturbed places like the edges of fields to forests due to their wide ecological amplitude. Both species are able to reproduce sexually by seed or vegetatively via aerial bulbils and underground daughter bulbs. The light was found to be the limiting factor for sexual reproduction. Both species form generative individuals particularly at open sites and *A. oleraceum* also at slightly shaded places. Daughter bulbs are present in all types of populations, but they play the major role for maintaining and spreading populations occurring at shaded sites, while aerial bulbils are used to spread at open sites, where generative individuals are formed. At the open places, they form sparse populations where individuals of all stages are present. In shaded sites, they form dense populations consisting of mainly the juvenile and immature individuals.

Key words: *Allium oleraceum*, *Allium vineale*, succession, density, stage structure, population, vegetative reproduction, aerial bulbils, daughter bulbs

Number of pages: 89

Number of appendices: 8

Language: Czech

# OBSAH

1. ÚVOD.....	8
2. METODIKA.....	12
2.1 Charakteristika studovaných druhů.....	12
2.2 Výběr lokalit a jejich ekologická charakteristika.....	14
2.3 Vyhodnocení dat ze sesbíraného materiálu.....	18
2.4 Statistické vyhodnocení ekologických faktorů.....	21
2.4.1 Analýza stanovištních poměrů podél sukcesního gradientu.....	21
2.4.2 Ontogenetická struktura populací.....	22
2.4.3 Velikostní struktura.....	22
2.4.4 Charakteristika kvetoucích jedinců.....	23
2.4.5 Vliv dceřiných cibulí na strukturu populace.....	23
3. VÝSLEDKY.....	25
3.1 Stanovištní charakteristika biotopů: sukcesní gradient.....	25
3.2 Populační struktura podél sukcesního gradientu: denzita a proporce ontogenetických kategorií.....	29
3.3 Velikostní struktura podél sukcesního gradientu: celková biomasa, výška a hloubka ontogenetických kategorií.....	35
3.4 Rozmnožovací charakteristiky podél sukcesního gradientu: výška a biomasa generativních jedinců, biomasa pacibulek, počet listů, pacibulek a květů v době kvetení.....	42
3.5 Velikostní struktura populací (průměr a variabilita biomasy a výšky jedince) a jejich vztah k populační denzitě a stanovišti.....	45
3.6 Dceřiné cibule – počet, biomasa.....	52
3.7 <i>Allium vineale</i> – populační denzita a produkce dceřiných cibulí podél sukcesního gradientu.....	56

4. DISKUSE.....	59
4.1 Denzita a frekvence ontogenetických kategorií.....	59
4.2 Morfometrické znaky.....	64
4.3 Velikost populací.....	66
4.4 Sexuální a vegetativní rozmnožování.....	66
5. ZÁVĚR.....	71
LITERATURA.....	73
PŘÍLOHY.....	81

# 1. Úvod

U celé řady druhů rostlin včetně česneků se běžně setkáváme s „klonalitou“, kdy rostlina tvoří kopie svého těla – tzv. moduly. Z jedné zygoty se u nich vyvine modulární struktura, která má potenciálně neomezený růst. (Klimešová & Klimeš 1997). Moduly (ramety) jsou potenciálně vzájemně nezávislé a mohou se oddělit a samostatně růst. Mnoho rostlin má schopnost klonálního růstu pomocí stolonů, oddenků, kořenů, cibulí nebo hlíz (Abrahamson 1980). Apomixie *sensu lato* však v sobě zahrnuje mimo produkce ramet (= vegetativní rozmnožování) i tvorbu semen vzniklých nepohlavní cestou (agamospermie) či specializovaných asexuálních propagulí funkčně podobných semenům (Richards 1990).

Harper (1977) uvádí, že většina rostlin je modulárních, tj. postavených z potenciálně neomezeného počtu podobných částí. Klonální rostliny tvoří v mnoha společenstvech podstatnou část přítomných druhů (Prach & Pyšek 1994), z temperátní zóny je udáváno 66,5-80% (Klimešová & Klimeš 1997), 70% (van Groenendael & de Kroon 1990).

Klonální druhy rostlin se často liší dobou, po kterou je udržováno spojení mezi jednotlivými rametami. Jednu skupinu tvoří rozpadavé klony, kdy se dceřiné ramety oddělí od mateřské rostliny záhy po svém založení, aniž dosáhnou velikosti a ontogenetického vývoje srovnatelného s mateřskou rostlinou. Svým vývojem připomínají semenáčky. Týká se to např. *Dentaria bulbifera* nebo rozmnožovacích pacibulek v květenstvích řady druhů česneků (Klimešová & Klimeš 1997).

Zvláštní skupinou v rámci klonálních rostlin, kam patří i česneky, jsou geofyty, což jsou rostliny s životní formou, v níž se vytrvalý pupen tvoří na podzemním zásobním orgánu. U většiny geofytů zahrnuje životní cyklus dormantní období, které může trvat od několika týdnů až po většinu roku (Raunkiaer 1934). Jejich zásobní orgány mají v sobě diferencované základy orgánů (především listů), které se vytvářejí v období dormance předchozí rok a které se na začátku další vegetační sezony rychle prodlužují (Dafni et al. 1981). V případě příznivých podmínek jsou uložené zásoby schopny rostlinám dodávat dostatek živin pro rychlý růst na počátku vegetační sezony (Dafni et al. 1981, Rees 1972), aby se vyhnuli přímé konkurenci o světlo (popř. vodu aj.) s okolní vegetací (Tutin 1957) a prodlužovací růst není omezován nízkými teplotami tak, jako by tomu bylo u růstu dělivého. Protože produktivní období geofytů je většinou



velmi krátké, mohou být základy reproduktivních orgánů v závislosti na velikosti mateřské cibule založeny v období dormance v předcházející vegetační sezóně. Někdy je vytvořen dostatek asimilovaných živin pro vykvetení ve stejném roce (Dafni et al. 1981, Isawa & Cohen 1989), proto kvetou jedinci s velkými cibulemi (Rees 1972). To je také dobře známé ze zahradnické praxe, když cibule a hlízy, které nedosáhly určité velikosti, nekvetou (Rees 1959 in Dafni et al. 1981). Nicméně ani dostatečná velikost zásobního orgánu nemusí být zárukou kvetení. Pokud dojde během sezony ke zhoršení podmínek, může dojít k abortaci květenství a přeměrování asimilátů do tvorby zásobních látek na příští rok (Stephenson 1981). V průběhu evoluce se u geofytů vyseletovaly dva typy životních cyklů (Dafni et al. 1981). První skupinou jsou geofyty, u nichž probíhá asimilace a reprodukce v různých sezonách, přičemž pořadí dějů je toto: růst – ukládání zásob – dormance – reprodukce. U druhé skupiny probíhá asimilace a reprodukce ve stejné sezoně a pořadí dějů je toto: růst – ukládání zásob – reprodukce – dormance.

Rod česnek (*Allium* sp.) s podzemními zásobními orgány, které jsou tvořeny cibulemi nebo oddenky (Kamenetsky & Rabinowitch 2006, Duchoslav & Krahulec in Štěpánková 2010), v sobě zahrnuje asi 750 druhů (Stearn 1992) rozšířených převážně v holarktické oblasti od suchých subtropů po boreální zónu (Fritsch & Friesen 2002, Stearn 1992). Jsou to vytrvalé jednoděložné rostliny, rozmnožující se sexuálně vzniklými semeny (Krahulec 1977, Kamenetsy 1996, Duchoslav 2000, Åström & Hægström 2004, Cheryomushkina 2006), ale také asexuálně pomocí nadzemních pacibulek (v květenství) a/nebo podzemními dceřinými cibulemi, ale i apomiktickými semeny (Kojima & Nagato 1997). Cibule studovaných česneků tvoří nejen zásobní, ale také obnovovací struktury. Každý rok je v paždí nejvýše položeného listu vytvořena nová cibule, která nahradí starou, vyčerpanou cibuli (Karpavičienė & Karanauskaitė 2010, Oborny et al. 2011).

Česnek planý (*A. oleraceum* L.) a česnek viničný (*A. vineale* L.), které jsou předmětem této studie, patří do skupiny česneků tvořící pravé cibule (Kamenetsky 1996), jsou našimi nejhojnějšími druhy česneků a ve sterilním stavu se od sebe obtížně odlišují (Krahulec 1977, Duchoslav & Krahulec in Štěpánková 2010). Sdílejí několik shodných vlastností: a) dosahují podobné velikosti, b) mají tři způsoby rozmnožování – sexuální pomocí semen a asexuální pomocí dceřiných cibulek a pacibulek (Richens 1947, Karpavičienė & Karanauskaitė 2010, Ronsheim 1994, Fialová & Duchoslav 2014), c) obsazují širokou škálu stanovišť od skal, polí, mezí, luk, akátin až po lesy

(Richens 1947, Duchoslav 2001b). Oba druhy se často vyskytují spolu, ačkoli mohou na stejné lokalitě vytvářet jiný prostorový pattern (Duchoslav 2000, 2001a).

Živé organismy od narození procházejí postupnými etapami svého vývinu (stavové kategorie, stádii životního cyklu, ontogenetické kategorie, "age-states", "stages"), které jsou typické pro vývin každého jedince (Gatsuk et al. 1980, Rabotnov 1985), přičemž každá etapa je charakterizována objevením se nových morfologických struktur a ztrátou některých předchozích struktur. Ačkoliv je délka trvání jednotlivých fází růstu podmíněna geneticky, velkou roli hraje vliv prostředí (Gatsuk et al. 1980). Přesné stáří klonálních rostlin může být stanoveno pouze nepřímou a to úsudkem, který do značné míry závisí na velikosti ročního přírůstku, jenž může být velmi proměnlivý mezi jednotlivci v závislosti na ontogenetickém vývoji, sukcesní fázi, nutričních podmínkách a faktorech prostředí (de Witte & Stöcklin 2010).

Růst a vitalita populací (populační dynamika, demografie) je určena každoročními přechody jednotlivých rostlin mezi stádii životního cyklu a může být nejlépe popsána sledováním označených jedinců po delší časové období a pravděpodobnostní přechody jedinců populace mezi třídami jsou pak modelovány pomocí maticových metod (Caswell 2001). Tento přístup je však časově velmi náročný a většinou se tato náročnost projevuje tím, že je studován pouze velmi omezený počet populací (Oostermeijer et al. 1994). Alternativní přístup k demografii zahrnuje jednorázový průzkum populace s cílem popsat statickou strukturu populace klasifikací jedinců podle věku, velikosti nebo ontogenetického stádia (Rabotnov 1969, Morgan 1997, Gatsuk et al. 1980, Endels et al. 2005). Využívá se přitom studia velkého počtu populací v rozdílných ekologických podmínkách (např. populace v různých typech biotopů, populace pod různým typem managementu aj.) s cílem analyzovat populační strukturu ve vztahu k výše uvedeným ekologickým podmínkám (Endels et al. 2004ab). Na základě populační stavové struktury (mj. určení relativního zastoupení jedinců různých ontogenetických stádií) lze pak rozlišit několik typů populací (Rabotnov 1985, Oostermeijer 1994): a) normální (stabilní) – s relativně vysokým podílem adultních a značným počtem juvenilních jedinců, b) dynamická – s vysokým podílem semenáčků a/nebo juvenilních jedinců a c) senescentní (regresivní) – kde je zmlazování velmi vzácné a dominují dospělí jedinci. Tímto přístupem byly zkoumány například druhy *Primula vulgaris* (Endels et al. 2004b, Endels 2005), *Myosotis micrantha* (Chester & Gurevitch 1995), *Trollius europaeus* (Muncaciu et al. 2010), *Allium ursinum* (Morschhauser et al. 2009) nebo *Allium monanthum* (Kawano et al. 2005) a řada prací

byla publikována ruskými autory (např. Gatsuk et al. 1980, Rabotnov 1985, Cheryomushkina 2006). Podle stavové struktury populace tedy můžeme rozpoznávat období úspěšného množení, období, kdy populace prosperuje lépe a hůře a jestli velikost populace roste nebo naopak populace zaniká (Muncaciu et al. 2010) a jak je ovlivněna podmínkami prostředí, složením okolní vegetace a případně i mírou disturbance (Oostermeijer et al. 1994, Endels et al. 2004b).

*Allium vineale* i *A. oleraceum* se rozmnožují pohlavně i vegetativně (např. Richens 1947, Duchoslav 2000, Karpavičienė 2002, Karpavičienė & Karanauskaitė 2010). Ačkoli u většiny přirozených populací rostlin převažuje sexuální rozmnožování (Ernst 1979), které je obecně výhodnější k úspěšné kolonizaci nových lokalit a tvorbě nových genotypů, díky nimž mohou lépe reagovat na měnící se podmínky prostředí (Eriksson 1992), vegetativní se ukazuje být výhodnějším pro rozšiřování populace na osídlené lokalitě (Eggert 1992). Pro všechny druhy je světlo rozhodujícím faktorem pro rozmnožování (např. Duchoslav 2000), protože ovlivňuje prostorovou distribuci generativních jedinců (Muncaciu et al. 2010). Duchoslav (2000, 2001a) uvádí, že *Allium vineale* na rozdíl od *A. oleraceum* v zastíněném prostředí nedokáže vykvést, a proto se v populacích tohoto druhu uplatňuje významněji vegetativní rozmnožování dceřinými cibulemi. Klonální druhy často vykazují sníženou míru sexuálního rozmnožování oproti vegetativnímu (Schmid 1990), které silně ovlivňuje dynamiku populací (Crawley 1990). Proto může být poměr obou typů rozmnožování rozdílný v různých typech stanovišť (Fischer & van Kleunen 2002).

Cílem mé srovnávací studie je zjistit, jak se liší vybrané populační parametry a reprodukce obou studovaných druhů v různých typech stanovišť podél sukcesního gradientu. Práce se snaží odpovědět na následující otázky:

1) Jaké ekologické podmínky panují v biotopech, které studované druhy osídlují? Odlišují se ekologické podmínky lokalit *A. vineale* od lokalit *A. oleraceum* v témže typu biotopu?

2) Jaká je populační denzita a ontogenetická a velikostní struktura populací studovaných druhů podél sukcesního gradientu?

3) Jaký význam má sexuální a asexuální rozmnožování studovaných druhů podél sukcesního gradientu?

## 2. Metodika

### 2.1 Charakteristika studovaných druhů

Objektem studia jsou dva běžné druhy našich česneků *Allium oleraceum* L. a *Allium vineale* L.

Česnek viničný (*Allium vineale* L.) je geofyt patřící do podrodu *Allium* a sekce *Allium*. Je to až 120 cm vysoká bylina s vejcovitou cibulí, jejíž průměr dosahuje až 20 mm a bývá obalena šedohnědými vnějšími šupinami. Tvoří dceřiné cibulky elipsovitého až vejcovitého tvaru, z jedné strany zploštělé až vydutě obalené tuhou žlutavou šupinou, skryté pod vnějšími šupinami mateřské cibule. Lodyha může mít až 7 listů obvykle kratších než stvol. Listy mají trubkovitou čepel, která je až 30 cm dlouhá a až 5 mm široká, je špičatá, polooblá, na líci mělce žlábkovaná, dutá, s vyniklou žilnatinou, lysá, s česnekovým aroma, na jazyku pálicí. Pochvy listů kryjí stvol přibližně od 1/3 do 2/3 jeho délky a jsou hladké. Stvol je přímý, tenký, oblý, na žebrech jemně drsný. Lichookolíky zpravidla jediný (vzácně dva k sobě nahloučené), vejcovitý až kulovitý, až 5 cm v průměru, vzácně obsahuje jen květy nebo jen pacibulky; pacibulky jsou cibulovité až kapkovité; květní stopky mohou být až 3 cm dlouhé, jsou různě dlouhé, hladké, listeny tvoří bělavě stříbrný obal na bázi lichookolíku. Toulec může dorůstat 4,5 cm, je celistvý, blanitý, před rozkvetem na bázi růžový, po rozkvetu opadává, na vrcholu se zužuje do zobánku; zobánek měří před rozkvetem kolem 1 cm. Okvětí je vejcovité; okvětní lístky až 5 cm dlouhé, růžové až červeně nachové nebo zelenavě bílé, hladké, vnější úzce vejčité, na vrcholu zašpičatělé až zaokrouhlené, vnitřní úzce podlouhlé nebo kopisťovitě obvejčité, na vrcholu zaokrouhlené nebo tupé; tyčinky vynikající z okvětí svými prašníky buď částečně, nebo úplně, nitky až 4 cm dlouhé, na bázi jemně brvitě zoubkaté. Tobolky vejcovité, až 5 mm dlouhé, semena plochá, tvoří se jen vzácně. Kvete od července do září.

Roste na mezích, v příkopech kolem silnic a polních cest, na travnatých a křovinatých stráních, na mezofilních i aluviálních loukách, na stepích a v minulosti velmi hojně jako plevel na polích i vinicích, odkud však téměř vymizel následkem

změny agrotechniky (Duchoslav & Krahulec 2012). Tvoří husté trsy připomínající pažitku a vyskytují se v křovinách velmi často tvořených trnkami či slivoněmi, v akátinách, dubohabřinách i tvrdých luzích. Nekvetoucí trsy mají velmi krátkou vegetační sezonu (od června už jsou zatažené do cibule). Je to druh rostoucí na jílovitých i písčítých, čerstvě vlhkých až suchých, živinami chudých až bohatých, kyselých až slabě zásaditých substrátech. Má širokou cenologickou amplitudu, je běžný v obtížně klasifikovatelných porostech.

Často se vyskytuje ve společenstvech svazů *Arrhenatherion*, *Hyperico-perforati-Scleranthion perennis*, *Bromion erecti*, *Convolvulo-Agropyron*, *Berberidion* v lesních společenstvech svazů *Alnion incanae*, *Carpinion* a častěji v akátinách svazu *Chelidonio-Robinion*.

V ČR roste roztroušeně víceméně po celém území v termofytiku a mezofytiku, v oreofytiku jen výjimečně. Lze jej nalézt v planárním až submontánním stupni, nejčastěji v nadmořských výškách od 200 do 500 m, vzácně až do 700 m (Duchoslav 2001b, Duchoslav & Krahulec in Štěpánková 2010, Duchoslav & Krahulec 2012).

Česnek planý (*Allium oleraceum* L.) je geofyt patřící do podrodu *Allium* a sekce *Conodoprasum*. Je to bylina až 100 cm vysoká s téměř kulovitou cibulí, která může mít až 1,5 cm v průměru a je obalená blanitými vnějšími šupinami. Nepravidelně tvoří dceřiné cibulky, v počtu 1-2, bývají elipsoidní a až 1 cm dlouhé, skryté v blanité bělavé šupině buď pod listovými pochvami, nebo vně cibule na dlouhých stopkách, dosahujících mezi listovými pochvami až nad cibuli. Lodyha může nést až 5 listů s čárkovitou až nitkovitou čepelí, která může být i 30 cm dlouhá a 5 mm široká, na vrcholu tupě zaoblená až špičatá, polooblá až smáčklá, na líci žlábkovitá, na rubu s výrazně vystupujícími, drsnými žebry s chrupavčitými zoubky. V dolní části je čepel dutá, s česnekovým aroma, ale bez palčivé chuti. Pochvy kryjí stvol z 1/2 - 2/3 jeho výšky. Stvol je přímý, oblý, i s listy zelený až sivě ožiněný. Lichookolík je polokulovitý až kulovitý, řídký, s 0-50 květy, vždy s vřetenovitými pacibulkami. Květní stopky jsou dlouhé až 6 cm, různě dlouhé, zploštělé či křídlaté, vnější jsou za květu ohnuté dolů; toulec bývá až 2 cm dlouhý, delší než lichookolík, dvoucípý, bylinný, vytrvávající; cípy kopinaté, nestejně dlouhé, za květu směřují dolů. Okvětí je zvonkovité, okvětní lístky až 7,5 mm dlouhé a 3,5 mm široké, na vrcholu hrotité, bělavé s různobarevným nádechem (zeleným, růžovým, červeným až hnědým), vždy se zřetelně tmavší střední žilkou,

vnější úzce vejčité, vnitřní eliptické; tyčinky bývají kratší než okvěti, nitky mohou být 5,5 mm dlouhé, na bázi krátce rourkovitě srostlé, prašníky žluté nebo červené, semeník obvejčitý na vrcholu zaobleně uťatý. Tobolky se tvoří jen zřídka. Kvete od července do září.

Tento druh obsazuje velmi široké spektrum stanovišť, nejčastěji pak listnaté lesy, křovinaté a skalní stráně, xerothermní trávníky, skály, sutě, v minulosti byl hojný na polích a vinicích, také na mezích, mezofilních loukách, v příkopech u cest. Roste na mělkých i hlubokých, písčitohlinitých až jílovitých, střídavě vlhkých až suchých, minerálně středně bohatých půdách se slabě kyselou až zásaditou reakcí. Má také velmi širokou cenologickou amplitudu hlavně v obtížně zařaditelných porostech. Častěji jej můžeme najít ve společenstvech svazů *Arrhenatherion*, *Bromion erecti*, *Geranion sanguinei*, *Trifolion medii*, *Alyso alyssoidis-Sedion albi*, *Berberidion*, v lesích pak nejvíce ve svazích *Carpinion*, *Alnion incanae* (posvaz *Ulmenion*) a *Chelidonio-Robinion*. Na stanovištích s nedostatkem světla zůstává často ve vegetativním stavu a tvoří rozvolněnější porosty (na rozdíl od trsů *Allium vineale*).

V České republice roste roztroušeně v celém termofytku a mezofytku, vzácně v oreofytku, hlavně Karpatském. Souvislý výskyt je doložen od planárního do submontánního stupně, nejčastěji v nadmořských výškách 300-500 m, vzácně i nad 700 m (Duchoslav 2001b, Duchoslav & Krahulec in Štěpánková 2010).

## 2.2 Výběr lokalit a jejich ekologická charakteristika

V práci jsem se zaměřil na studium populací obou druhů česneků podél sukcesního gradientu. Na základě znalosti spektra stanovišť jednotlivých druhů (Duchoslav 2001b, Duchoslav 2009), bylo mým cílem pokrýt celou sukcesní řadu od iniciálních společenstev skal, plevelové vegetace okrajů polí přes louky a meze až po keřové a lesní porosty. Na základě předběžného posouzení variability stanovišť studovaných druhů v terénu jsem rozdělil studované populace do těchto typů – „iniciální“ zahrnující v sobě lokality s častými disturbancemi jako jsou osypy a okraje polí, „trávník“ zahrnující stabilní meze se zapojenou vegetací a různé typy trávníků (suché až mezofilní louky resp. pastviny), „křoviny“, převážně s porosty trnek, dále „akátina“, reprezentující částečně až zcela zapojené porosty akátu a „les“, lesní porosty listnatých stromů mimo akátu. V každém z těchto stanovišť jsem hledal vhodné

populace na území ČR tak, abych pro každé získal více lokalit. Přehled lokalit, stanovišť a počtu sesbíraných jedinců pro jednotlivé druhy (tab. 2.1).

Tab. 2.1: Přehled studovaných druhů *Allium oleraceum* (OL) a *Allium vineale* (VI), počet sesbíraných jedinců a zařazení jednotlivých lokalit do stanovišť

č. lok.	Druh	stanoviště	GPS N	GPS E	N jedinců
1	OL	Trávník	48°56'45,1"	17°08'03,5"	1
2	OL	Trávník	48°56'46,2"	17°08'04,1"	8
3	OL	Křoviny	48°56'47,9"	17°08'03,9"	52
4	OL	Akátina	49°36'17,9"	17°19'59,7"	39
5	OL	Akátina	49°36'17,1"	17°19'59,8"	106
6	VI	Les	49°37'14,2"	17°15'51,7"	163
7	VI	Les	49°37'12,1"	17°15'45,2"	163
8	OL	Trávník	48°56'45,5"	17°08'02,2"	40
9	OL	Křoviny	49°00'11,9"	17°01'17,6"	55
10	OL	Iniciální	49°00'11,4"	17°01'22,6"	105
11	OL	Křoviny	49°00'11,2"	17°01'23,4"	52
12	OL	Trávník	49°00'11,0"	17°01'23,8"	68
13	OL	Akátina	49°00'01,5"	17°02'12,5"	61
14	VI	Akátina	49°36'16,8"	17°19'59,9"	201
15	VI	Akátina	49°36'16,6"	17°20'00,1"	79
16	OL	Les	49°35'54,1"	17°21'30,7"	121
17	VI	Les	49°33'36,7"	17°05'25,3"	157
18	VI	Les	49°33'37,7"	17°05'28,3"	141
19	OL	Akátina	49°33'38,5"	17°05'43,0"	35
20	OL	Akátina	49°33'38,8"	17°05'42,3"	32
21	VI	Trávník	48°58'45,7"	17°02'54,7"	3
22	VI	Trávník	48°58'45,8"	17°02'53,3"	6
23	OL	Trávník	48°57'27,1"	17°04'39,9"	34
24	VI	Akátina	48°57'31,1"	17°04'32,5"	228
25	OL	Akátina	48°57'32,9"	17°04'26,6"	30
26	OL	Akátina	48°57'30,3"	17°04'23,8"	37
27	VI	Akátina	48°57'29,2"	17°04'22,3"	229
28	VI	Křoviny	49°37'47,7"	17°24'30,5"	259
29	OL	Trávník	49°37'46,3"	17°24'28,7"	11
30	VI	Křoviny	49°37'49,8"	17°24'25,1"	64
31	VI	Křoviny	49°37'48,9"	17°24'33,0"	288
32	OL	Les	49°37'49,4"	17°24'32,4"	9
33	VI	Akátina	48°57'32,8"	17°04'51,4"	160
34	VI	Akátina	48°57'33,8"	17°04'50,6"	79
35	VI	Les	48°57'33,8"	17°04'50,7"	100
36	OL	Akátina	49°30'34,5"	17°06'36,6"	148
37	OL	Iniciální	49°32'13,1"	17°05'16,8"	63
38	VI	Les	49°32'07,6"	17°03'47,1"	221
39	VI	Akátina	49°32'09,4"	17°03'44,0"	287

Pokračování Tab. 2.1 z předchozí strany

č. lok.	Druh	stanoviště	GPS N	GPS E	N jedinců
40	OL	Akátina	49°32'08.3"	17°03'47.5"	26
41	OL	Iniciální	49°39'59.2"	16°54'39.8"	58
42	OL	Iniciální	49°39'59.3"	16°54'39.5"	18
43	OL	Iniciální	49°38'18.9"	16°53'01.0"	32
44	OL	Trávník	49°38'18.5"	16°53'00.6"	27
45	OL	Les	49°38'18.9"	16°52'59.9"	28
46	OL	Les	49°38'23.2"	16°53'00.2"	52
47	VI	Les	49°38'23.3"	16°53'00.6"	214
48	OL	Iniciální	49°54'32.3"	16°03'23.1"	55
49	OL	Iniciální	49°54'35.4"	16°03'22.4"	47
50	VI	iniciální	49°54'34.2"	16°03'22.3"	51
51	VI	iniciální	49°54'35.3"	16°03'22.2"	27
52	VI	iniciální	49°54'35.8"	16°03'22.3"	72
53	VI	trávník	49°54'22.8"	16°3'23.7"	52
54	VI	trávník	49°54'22.7"	16°3'23.8"	171
55	VI	trávník	49°54'23.3"	16°3'23.7"	311
56	VI	trávník	49°58'16.3"	16°20'14.4"	59
57	VI	trávník	49°58'16.4"	16°20'14.3"	77

Vzhledem ke specifické fenologii nekvetoucích a kvetoucích jedinců obou druhů, a tedy rozdílné délce doby přítomnosti nadzemní biomasy (Duchoslav 2009) jsem studované lokality navštívil 2x za vegetační sezónu. Poprvé jsem navštívil každou populaci zhruba ve druhé dekádě května, což odpovídá krátkému intervalu mezi plným rozvojem listů a senescencí většiny jedinců včetně semenáčků a pučících pacibulek. Zvláště juvenilní rostliny velmi brzy zasychají, při pozdější návštěvě už by nemuselo dojít k jejich nalezení (Duchoslav 2000, 2009). Po vizuálním zjištění rozsahu populace a její lokální heterogenity jsem v závislosti na velikosti a rozloze populace rozmístil na lokalitě jeden až tři čtverce o ploše 0,5x0,5 m tak, aby došlo k pokrytí variability denzity populace. Čtverce jsem zafixoval v rozích kolíky tak, aby bylo možné dohledání pozice čtverce při další návštěvě.

V každém čtverci jsem spočítal počet jedinců patřících do stanovených ontogenetických kategorií (viz kapitola 1.3). Pro každý čtverec jsem odhadl a zapsal pokryvnost stromového, keřového a bylinného patra (v %), dále procentuální podíl volného povrchu (př. plochy s obnaženou skálou) a pokryvnost opadu (viz tab. 2.2).



V těsné blízkosti (ale vně) čtverce jsem podle velikosti populace a variability denzity vybral jeden až tři menší čtverečky (dále jen „plošky“) o rozměrech 0,15m x 0,15m s výskytem studovaného druhu. Celou plošku včetně půdy tak, jsem vyryl ze země a v kompaktní podobě a přenesl do laboratoře tak, abych odebral neporušené podzemní orgány česneků a provedl jsem rozbor vzorku (viz kap. 2.3).

Podruhé jsem studované lokality navštívil v době kvetení, což odpovídá zhruba přelomu července a srpna (Duchoslav 2009). V každém čtverci jsem zaznamenal počet kvetoucích jedinců a poté jsem odebral všechny kvetoucí rostliny tak, že jsem je ustříhl u povrchu půdy. Pokud se ve čtverci nevyskytoval žádný kvetoucí jedinec nebo jich bylo málo, odebral jsem několik kvetoucích rostlin z nejbližšího okolí čtverce.

Na každé lokalitě jsem zapsal vegetační snímek (Moravec 1994) na ploše 2x2m nebo 1x4m a to vždy tak, aby střed snímku tvořil vyznačený čtverec. Pro snímek jsem zaznamenal sklon a orientaci svahu, nadmořskou výšku, souřadnice GPS a pokryvnost jednotlivých pater. Pokryvnost druhů cévnatých rostlin byla hodnocena podle sedmičlenné Braun-Blanquetovy stupnice (Moravec 1994).

Při druhé návštěvě na přelomu července a srpna jsem pomocí luxmetru (PU 150, Metra Blansko) měřil relativní ozáření jednotlivého čtverce. Postupoval jsem následovně: v každém čtverci na pěti různých místech ve výšce 5 cm od půdního povrchu jsem změřil hustotu dopadajícího záření a poté jsem totéž provedl na pěti různých místech na otevřené nestíněné ploše mimo čtverec. Hodnoty vně a mimo čtverec jsem zprůměroval a vypočítal poté relativní ozáření jako podíl hustoty záření dopadající na čtverec k hustotě záření na volném otevřeném povrchu. Měření jsem prováděl za uniformního počasí.

Tab. 2.2 Přehled měřených ekologických faktorů na lokalitách a morfologických znaků na rostlinách, jejich jednotky a období, ve kterém byly zjišťovány (J – jaro, L – léto, DC – dceřiné cibule)

	měřené parametry	jednotka	doba měření
a) ekologické	pokryvnost E1	%	J, L
	pokryvnost E2	%	J, L
	pokryvnost E3	%	J, L
	opad	%	J, L
	volný povrch	%	J, L
	relativní ozářenost	%	L
	sklon	°	L
	b) ontogenetické	výška rostliny	cm
hloubka rostliny		cm	J
počet listů		ks	J, L
počet nových DC		ks	J
počet starých DC		ks	J
hmotnost biomasy jedinců		g	J
hmotnost biomasy DC		g	J
hmotnost biomasy 1 DC		g	J
počet květů		ks	L
počet pacibulek		ks	L
hmotnost biomasy pacibulek		g	L
hmotnost biomasy 1 pacibulky		g	L
c) statistické		GINI koeficient biomasy	
	GINI koeficient výšky		J
	variační koeficient biomasy		L
	variační koeficient výšky		J
	průměrná biomasa	g	L
	průměrná výška	cm	J

### 2.3 Vyhodnocení dat ze sesbíraného materiálu

Na základě předchozího výzkumu (Duchoslav 2000) jsem použil následující klasifikaci jedinců obou druhů do následujících ontogenetických kategorií (Gatsuk et al. 1980, Rabotnov 1985, Duchoslav 2000):

- **JUV1** - (juvenilní 1) mladé semenáčky nebo pučící pacibulky (asexuálně vzniklé rozmnožovací částice přítomné v květenství, šíří se vzduchem), které mělce koření, tedy se nacházejí buď na povrchu půdy, nebo těsně pod povrchem. U semen lze často vidět zbytek osemení a primární kořínek, nebo je zřetelná pacibulka. Mají jeden až dva slabé a tenké listy.

- **JUV2** - (juvenilní 2) pučící dceřiné cibulky (asexuálně vzniklé rozmnožovací částice vznikající na cibulích a zůstávají trvale pod zemí), které jsou zřetelně připojené k mateřské rostlině (*Allium oleraceum*) nebo pučící rostliny z mušlovitých dceřiných cibulek poblíž mateřské rostliny (*Allium vineale*). Tyto cibulky mohou mít žlutou tuhou popraskanou šupinu nebo již jen její zbytky (*A. vineale*). Rostlinky se nacházejí v těsné blízkosti rodičovského jedince a mají většinou také jeden či dva slabé listy (*A. oleraceum* může mít listů i více). Tato kategorie je rozlišitelná pro *A. vineale* pouze po prohlédnutí podzemních orgánů.
- **IM** - (imaturní) jsou to mladé, nedospělé rostliny, mají 1-2 listy, ale větší než u juvenilních stadií, listy jsou tenké, kruhovitého průřezu, rostliny jsou mělce zakořeněné, mají kontraktilní kořínky, které jsou ztloustlé. Obecně mají menší vzrůst. Již mají zřetelně vytvořenou cibuli, která má kolem sebe zbytky starých obalných šupin z minulých let.
- **V** - (virginální) dospělé sterilní, tedy nekvetoucí rostliny s 2 či 3 listy, mají už větší vzrůst a jsou vyššího stáří (cca 3 a více let). Listy jsou zřetelně ploché a u báze okem viditelně duté (*A. oleraceum*) nebo zřetelně (okem viditelně) duté (*A. vineale*) Na bázi mají často dceřiné cibule a cibule se silně vyvinutým podpučím a se zbytky starých šupin z minulých let.
- **G1** - (generativní 1) dospělé kvetoucí rostliny mající 3 listy, velké cibule, v květnu se jim prodlužuje stvol nesoucí toulec, který může být schovaný mezi pochvami listů. Tvoří často dceřiné cibule.
- **G2** - (generativní 2) obdobné rostliny jako G1, jen mají minimálně 4 listy a mohutnější habitus a vyšší vzrůst. Toulec bývá většinou velký a vyčnívá nad pochvy listů už během května.

Výše uvedená klasifikace byla použita pro zhodnocení ontogenetické struktury populací (Rabotnov 1985) jak na úrovni čtverců, tak na úrovni plošek. U čtverců byla použita přímo v terénu, u plošek v laboratoři po rozebrání vzorků. U vzorků z plošek jsem po rozplavení půdy každou rostlinu očistil, ostříhal jí kořeny (nebylo možné získat celý kořenový systém z půdy) a zařadil do příslušné ontogenetické kategorie. Pro každý čtverec a plošku byly zjištěny následující údaje: Proporční zastoupení jednotlivých

ontogenetických kategorií a hustota (= denzita) (počet jedinců / čtverec, plošku) jednotlivých ontogenetických kategorií.

U každého jedince na plošce byly dále zjišťovány následující charakteristiky:

1. Výška rostliny (cm) – měřil jsem ji od středu cibule po špičku toulce nebo nejvyššího listu
2. Hloubka cibule (cm) - od vrcholu cibule po půdní povrch. Před odběrem vzorků v terénu jsem si fixem označil na rostlinách místo, kde se nachází půdní povrch. Lze jej také poznat podle toho, že část stvolu pod zemí je světlejší (nezelená) než nad zemí.
3. Počet listů – počítal jsem i ty zaschlé, ale jasně a zřetelně připojené k rostlině
4. Počet dceřiných cibulí (DC)
  - u *Allium oleraceum*, pokud bývají, pak je většinou jen 1, výjimečně 2 a jsou klasifikovány jako JUV2. Jsou připojené stopkou k mateřské rostlině. Jedná se vždy o nově vytvořené cibule v roce odběru. Více jak 1 rok starší cibule nelze identifikovat, protože dojde k odtržení dceřiné cibule od mateřské rostliny.
  - u *Allium vineale* jsem rozlišil dva typy:
    - a) staré (= dormantní) - žluté či žlutavé nepučící cibule ve starých, odumřelých vnějších obalech mateřské cibule, ale již k ní nejsou připojené (tj. staré 1 a více let)
    - b) nové - mušlovité nepučící cibulky, mladé, menší, jsou bílé či bělavé a připojené na bázi krátkou stopkou k mateřské cibuli (tj. nově vytvořené v roce odběru) (Stritzke & Peters 1970).
5. Celková biomasa rostliny (g) (hmotnost rostliny bez případných DC) - každou změřenou rostlinu jsem uložil do označeného papírového sáčku a sušil po dobu 48 hodin při teplotě 85°C v sušárně. Po usušení jsem každého jedince zvážil.
6. Biomasa DC (g) – zvlášť jsem vážil nově vytvořené a zvlášť dormantní DC.

V letních sběrech jsem odebíral kvetoucí rostliny z čtverců, případně z jejich nejbližšího okolí. U nich jsem pak zjišťoval tyto charakteristiky:

1. Umístění rostliny – podle toho, jestli se nacházela uvnitř čtverce nebo mimo něj

2. Výška rostliny (cm) – měřil jsem od půdního povrchu po špičku nejdelšího listu či vrchol toulce (u *A. vineale* to může být vrchol pacibulek)
3. Počet květů
4. Počet pacibulek  
Odběr pacibulek jsem prováděl v době jejich zralosti. V té době rostliny dokvétaly, a proto jsem neodebíral semena.
5. Nadzemní biomasa - celou rostlinu spolu s pacibulkami, květy a dceřinými cibulkami jsem opět dal do papírového sáčku a sušil při 85°C na 48 hodin v sušárně. Potom jsem je zvažil.

Vzhledem k časně době sbírání pacibulek (z důvodu jejich vypadávání v době dozrávání semen), se neodebírala semena kvůli jejich nezralosti.

## **2.4 Statistické vyhodnocení ekologických faktorů**

### **2.4.1 Analýza stanovištních poměrů podél sukcesního gradientu**

Provedl jsem mnohorozměrnou analýzu fytoocenologických snímků z jednotlivých analyzovaných čtverců. Procentuální pokryvnosti ve snímcích byly před analýzou upraveny logaritmickou transformací a byla snížena váha vzácných druhů. Délka gradientu první ordinační osy byla v předběžné DCA větší než 6 SD, proto byla pro konečnou analýzu použita unimodální technika (DCA) v programu CANOCO 4.5 (Ter Braak & Šmilauer 2002). V programu JUICE (Tichý 2002) byl proveden výpočet průměrných Ellenbergových indikačních hodnot faktorů vlhkost, světlo, živiny, teplota, půdní reakce pro jednotlivé snímky bez vážení pokryvnostmi druhů. Tyto bioindikační faktory byly korelovány s výsledky DCA a zobrazeny v ordinačním diagramu.

Dále byly provedeny analýzy jednotlivých ekologických faktorů dvoufaktoriální ANOVA s druhem a stanovištěm jako faktory s pevným efektem (viz kapitola 2.2). V případě signifikantního výsledku F-testu byly provedeny testy mnohonásobného porovnávání (Tukey test na  $\alpha=0,05$ ). Dále byla provedena na ekologických datech (tab. 2.2a) permutační multivariační ANOVA (tzv. PERMANOVA (Anderson 2004) implementovaná v balíku VEGAN, funkci Adonis (Oksanen et al. 2013). Technika analyzuje celý soubor proměnných dohromady. Před analýzou byla data, v případě že

jednotlivé proměnné byly zaznamenávány na různých škálách, standardizována a ke každé hodnotě byla přičtena konstanta, aby byly získány kladné hodnoty. V modelu byl testován vliv dvou nezávislých proměnných (druh, stanoviště) a jejich vzájemná interakce. Statistický test je založen na 999 permutacích.

## **2.4.2 Ontogenetická struktura populací**

Populační denzita na úrovni čtverců byla zjištěna sečtením jedinců všech ontogenetických kategorií (Cheryomushkina 2006). Rozdíly v populační denzitě byly mezi druhy a stanovišti testovány dvoufaktoriální ANOVA s druhem a stanovištěm jako faktory s pevným efektem. Absolutní (denzita) a relativní zastoupení jednotlivých ontogenetických kategorií ve čtvercích byla analyzována MANOVA z balíku NCSS 2007 a permutační multivariační ANOVA tzv. PERMANOVA (Anderson 2004) implantované v balíku VEGAN, funkci Adonis (Oksanen et al. 2013) se stejným nastavením viz kap. 2.4.1.

## **2.4.3 Velikostní struktura**

Pro posouzení velikostní struktury a jejích vztahů k hustotě populace jsem pro každou plošku počítal: průměrnou výšku a průměrnou biomasu na jedince, variační koeficient a Giniho koeficient výšky a biomasy na plošku. Variační koeficient a Giniho koeficient (Weiner & Solbrig 1984) jsou měrami variability, resp. diverzifikace. Giniho koeficient se pohybuje v rozmezí 0-1, přičemž hodnota 0 znamená absolutní rovnost velikosti/výšek jedinců, a s rostoucí hodnotou Giniho koeficientu stoupá velikostní nerovnost mezi jedinci ve vzorku (Weiner & Solbrig 1984).

Jednotlivé spočítané proměnné jsem podrobil analýze kovariance (tzv. ANCOVA), kde se testoval vliv stanoviště na jednotlivé parametry s odfiltrovaným vlivem denzity (tj. odečetla se závislost daného parametru na denzitě a počítalo se jen s reziduály). Pro všechny proměnné byla provedena korelace a spočítány Spearmanovy korelační koeficienty.

Dále jsem u každého jedince v ploškách změřil výšku, hloubku a biomasu. Tyto parametry byly podrobeny dvoucestné ANOVA s druhem a kategorií jako pevným efektem. Dále jsem u obou druhů provedl hierarchickou ANOVA se stanovištěm jako pevným efektem a čtvercem jako "nested" faktorem uvnitř stanoviště.

#### **2.4.4 Charakteristiky kvetoucích jedinců**

Po odebrání kvetoucích jedinců jsem u nich změřil jejich výšku, spočítal listy, pacibulky a květy a měřil biomasu rostlin, všech pacibulek a analyzoval průměrnou biomasu 1 pacibulky. Rozdíly mezi stanovišti a druhy byly testovány dvoucestnou ANOVA s druhem a stanovištěm jako pevnými efekty. Testy byly prováděny pro iniciální stanoviště, trávníky a akátiny, protože v křovinách a lesích *Allium vineale* neprodukoval kvetoucí jedince. Každý druh byl pak zvlášť podroben hierarchické ANOVA se stanovištěm jako pevným efektem. *A. oleraceum* byl testován ve všech typech stanovišť a *A. vineale* jen v iniciálních stanovištích, trávnících a akátinách.

#### **2.4.5 Vliv dceřiných cibulí na strukturu populací**

U každého jedince jsem zjistil počet nových a starých (= dormantních) dceřiných cibulí (viz kap. 2.3) a jejich biomasu. *Allium oleraceum* produkuje pouze nové DC, *A. vineale* produkuje nové i staré (= dormantní) DC. Výsledky jsem podrobil dvoucestné ANOVA s druhem a kategorií jako pevným efektem. Analýza byla prováděna jak se všemi jedinci bez ohledu na přítomnost DC, tak pouze s jedinci, kteří produkovali alespoň jednu DC. Dormantní DC produkují pouze jedinci *A. vineale*, proto analýza těchto DC nebyla u *A. oleraceum* provedena.

Pro analýzy biomasy DC jsem sloučil všechna stanoviště, protože *A. oleraceum* produkovalo malé množství DC v poměru k *A. vineale*. Použil jsem dvoucestnou ANOVA s druhem a kategorií jako pevným efektem. Analýzu jsem prováděl jak se všemi jedinci bez ohledu na přítomnost DC, tak pouze s jedinci, kteří produkovali alespoň jednu DC. Podobně jsem analyzoval průměrnou biomasu jedné DC.

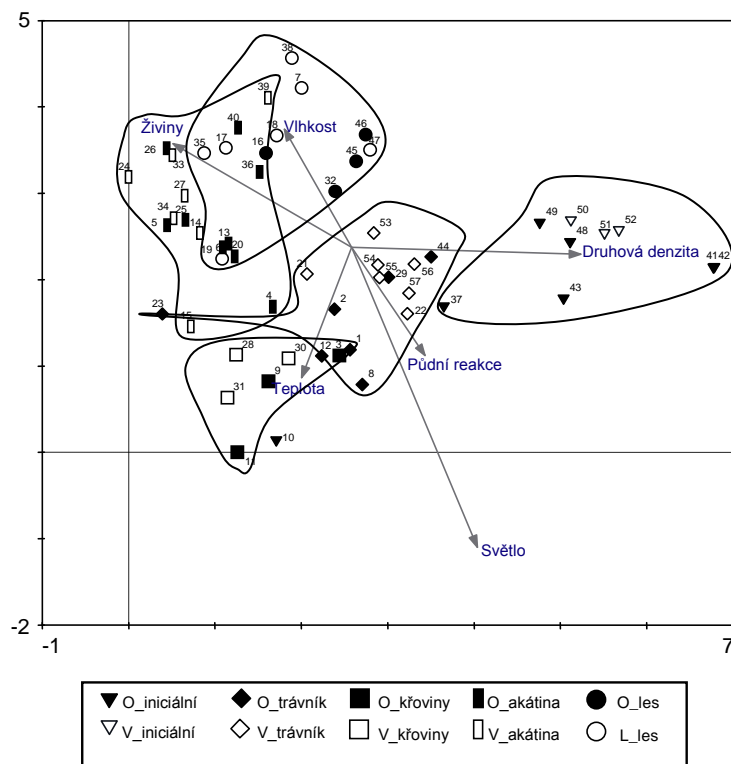
Vzhledem k počtu produkovaných DC jsem další analýzy prováděl pouze s *A. vineale*. K těmto analýzám jsem počítal s jedinci všech ontogenetických kategorií i jen s těmi, kteří tvoří DC (kategorie IM – G2). Pro vliv stanoviště na počet všech jedinců, počet jedinců (IM-G2), počet nových a starých DC na jedince (IM – G2) jsem použil hierarchickou ANOVA se stanovištěm jako pevným efektem a čtvercem jako "nested" faktorem uvnitř stanoviště. Stejnou analýzu se stejným nastavením jsem použil i pro vliv stanoviště na poměrný počet nových a starých DC, starých DC a všech cibulí v půdě, starých DC a všech cibulí v půdě (s odečteným počtem nových DC).



## 3. Výsledky

### 3.1 Stanovištní charakteristika biotopů: sukcesní gradient

Fytocenologické snímky pořízené na lokalitách jednotlivých ploch byly analyzovány DCA (obr. 3.1). První osu ordinačního diagramu (x) lze interpretovat jako sukcesní gradient od iniciálních stádií (vpravo) přes zapojené trávníky (uprostřed) po křoviny a lesy (vlevo). Z grafu jsou patrné rozdílné ekologické nároky jednotlivých stanovišť. Iniciální biotopy jsou nejvíce odlišné od ostatních. Mají nejvyšší druhovou bohatost, jsou spíše sušší a vykazují vyšší nároky na dostupnost světla a nižší na dostupnost živin. Trávníky mají střední nároky na veškeré faktory. Vegetace křovin je oproti lesním porostům sušší a relativně méně zásobená živinami a vykazuje vyšší nároky na světlo. Druhové složení akátin a lesů (především dubohabrových) je částečně podobné, je charakterizováno zvýšenou vlhkostí a větším zastíněním. Nejvyšší dostupnost živin vykazují akátiny. Jednotlivé klasifikované typy biotopů jsou relativně homogenní a vykazují vzájemně spíše malé překryvy. V rámci jednotlivých typů není viditelný rozdíl mezi čtverci s výskytem *A. oleraceum* a *A. vineale*.



Obr. 3.1: Ordinační diagram (DCA) fytoecologických snímků, pořízených na studovaných lokalitách. Různými symboly jsou rozlišeny studované druhy (O = *Allium oleraceum*; V = *Allium vineale*) a biotopy (iniciální, trávník, křoviny, akátina, les; viz kap. 1.2). Snímky z daného typu stanoviště jsou ohraničené. Bioindikační faktory byly korelovány s ordinačními osami po analýze.

Tab. 3.1. Výsledky dvoufaktoriální ANOVA testující vliv stanoviště a druhu na ekologické faktory (viz tab. 2.2)

	STANOVIŠTĚ		DRUH		STANOVIŠTĚ × DRUH	
	F	P	F	P	F	P
E3-J (%)	41,9	< 0,001	1,1	0,307	3,3	<b>0,019</b>
E3-L (%)	31,5	< 0,001	2,0	0,165	2,3	0,071
E2-J (%)	24,9	< 0,001	0,1	0,776	3,3	<b>0,018</b>
E2-L (%)	43,3	< 0,001	0,5	0,465	8,0	< 0,001
E1-J (%)	11,0	< 0,001	0,2	0,634	1,9	0,123
E1-L (%)	11,4	< 0,001	0,2	0,702	0,7	0,617
opad-J (%)	6,9	< 0,001	2,5	0,122	2,1	0,090
opad-L (%)	4,3	<b>0,005</b>	1,9	0,175	2,7	<b>0,045</b>
volný povrch (%)	1,2	0,316	1,4	0,240	1,2	0,319
relativní ozáření (%)	10,0	< 0,001	2,0	0,169	0,8	0,516

Byl zjištěn signifikantní vliv stanoviště na všechny studované ekologické faktory mimo podílu volného povrchu. Naopak vliv druhu nebyl signifikantní pro žádný ze studovaných faktorů. Byla však zjištěna signifikantní interakce stanoviště × druh pro čtyři z jedenácti sledovaných faktorů, především pak pro pokryvnosti stromového a keřového patra (tab. 3.1).

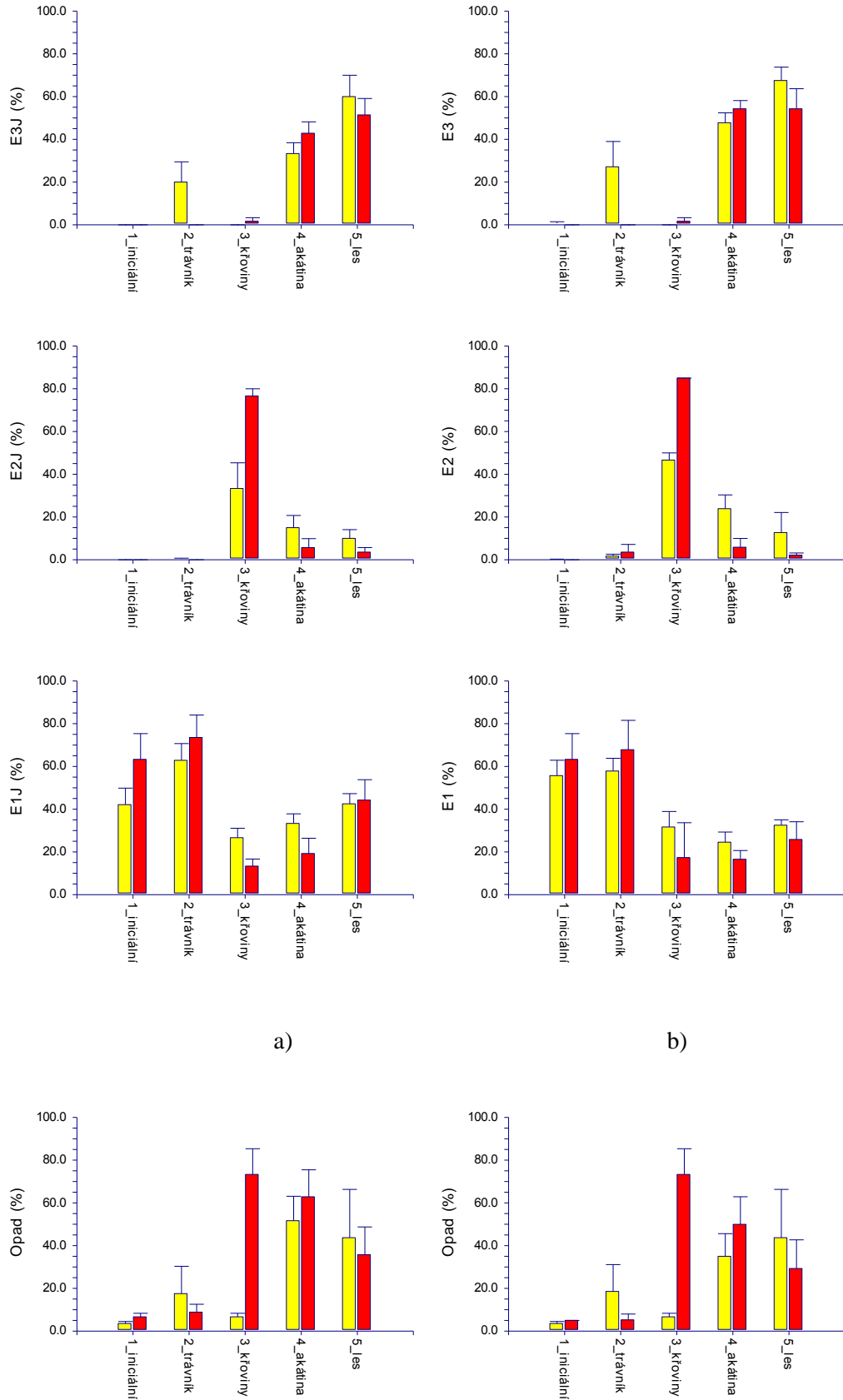
Pokryvnost stromového patra při jarním odběru byla signifikantně vyšší u lesu a akátiny oproti zbývajícím stanovištím. Signifikantní interakce mezi faktory byla způsobena vyšším zastíněním trávníků na lokalitách *Allium oleraceum* v porovnání s *Allium vineale*. Jednalo se o lokality na okraji stromového porostu. Při letním odběru byla očekávaně zjištěna významně vyšší pokryvnost stromového patra u lesních stanovišť (les, akátina) oproti zbývajícím typům (obr. 3.2)

Keřové patro při jarním i letním odběru vykazovalo nejvyšší pokryvnost v křovinách, nižší v akátinách a lesích a zanedbatelnou v trávnících a iniciální vegetaci. Křoviny resp. akátiny s výskytem *Allium vineale* vykazovaly signifikantně vyšší pokryvnost než křoviny resp. akátiny s *Allium oleraceum* (obr. 3.2).

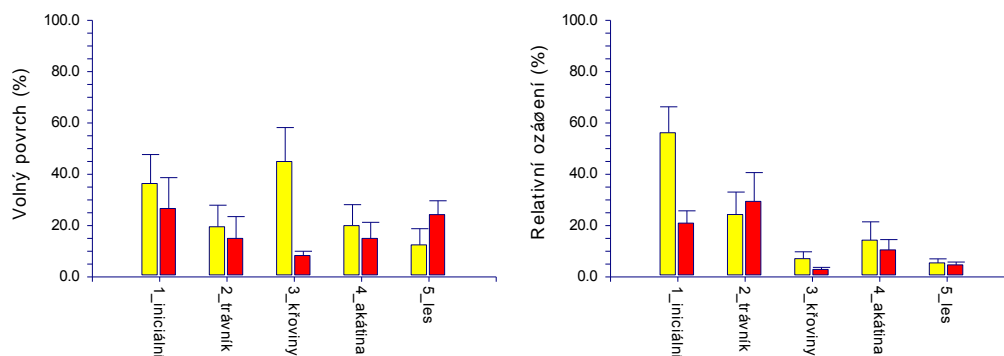
Bylinné patro při jarním i letním odběru vykazovalo signifikantně vyšší pokryvnost na trávnících a v iniciálních porostech oproti křovinám a akátinám. Pokryvnost v lesích se nelišila od obou skupin stanovišť (obr. 3.2).

Pokryvnost opadu v jarním i letním odběru byla signifikantně vyšší v akátině než v porostech trávníků a iniciální vegetace. Pokryvnost v lesích a křovinách dosahovaly prostředních hodnot a nelišily se od obou dvou skupin (obr. 3.2).

Relativní ozářenost při letním odběru byla signifikantně nejvyšší u trávníků a iniciální vegetace a nejnižší u křovin a lesů. V akátinách byla signifikantně nižší než v iniciálních porostech, ale neodlišovala se od ostatních vegetačních typů (obr. 3.3).



Obr. 3.2. Pokryvnosti jednotlivých pater a opadů na pěti studovaných stanovištích druhů *Allium oleraceum* (žluté sloupečky) a *Allium vineale* (červené sloupečky); (průměr plus standardní chyba), jarní opad (a), letní opad (b)



Obr. 3.3 Pokryvnosti volného povrchu a relativní ozáření (%) (viz kap. 2.2) na pěti studovaných stanovištích druhů *Allium oleraceum* (žluté sloupčky) a *Allium vineale* (červené sloupčky); (průměr + standardní chyba).

PERMANOVA ukázala (tab. 3.2) pouze jeden signifikantní vliv (stanoviště) a pouze těsně nesignifikantní vliv interakce stanoviště x druh. Multivariační test se tedy shoduje s testy jednotlivých faktorů prostředí.

Tab. 3.2 Výstup permutační multivariační ANOVA vlivu stanoviště a druhu na soubor faktorů prostředí na lokalitách (viz Tab 2.2).

	Df	SS	MS	F	R <sup>2</sup>	P
stanoviště	4	0.037124	0.0092809	13.725	0.49434	<b>0.001</b>
druh	1	0.001418	0.0014178	2.0966	0.01889	0.089
stanoviště x druh	4	0.004775	0.0011936	1.7652	0.0636	0.053
residuály	47	0.031781	0.0006762		0.4232	
celkem	56	0.075097			1.0000	

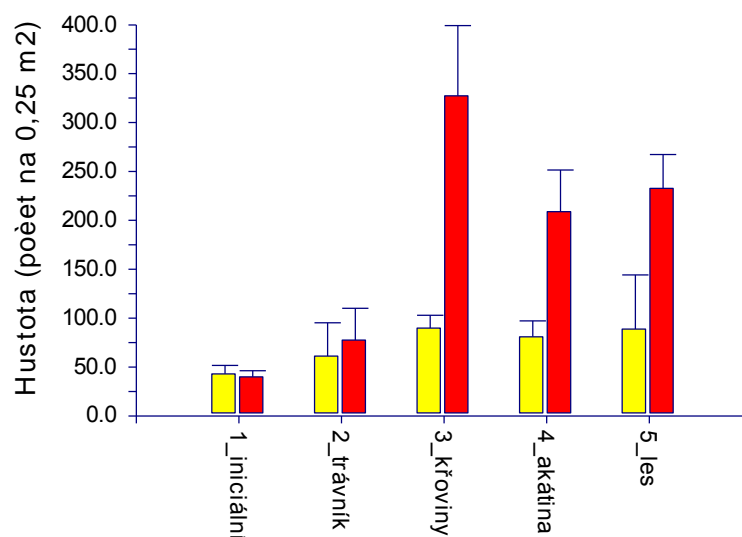
### 3.2 Populační struktura podél sukcesního gradientu: denzita a proporce ontogenetických kategorií

Populační denzita byla signifikantně vyšší u obou druhů na zastíněných stanovištích (křoviny, akátina, les) než na nestíněných stanovištích (trávník, iniciální porosty). *Allium vineale* vykazovalo vyšší populační denzitu než *Allium oleraceum* především na zastíněných stanovištích, což odráží i téměř signifikantní interakce stanoviště x druh. Nejvyšší zjištěná denzita (340 jedinců na 0,25 m<sup>2</sup>) u *A. vineale* byla cca 10x vyšší než

v iniciálních porostech. U *Allium oleraceum* byly rozdíly v denzitě mezi stanovišti pouze maximálně dvojnásobné (obr. 3.4, tab. 3.3).

Tab. 3.3 Výsledky dvoufaktoriální ANOVA testující vliv stanoviště a druhu na celkovou denzitu a denzitu jednotlivých ontogenetických kategorií ve čtvercích (0,25 m<sup>2</sup>)

	STANOVIŠTĚ		DRUH		STANOVIŠTĚ x DRUH	
	F	P	F	P	F	P
celková denzita	6.6	< <b>0.001</b>	15.7	< <b>0.001</b>	2.3	0.068
abs JUV1	1.3	0.298	3.4	0.071	0.3	0.889
abs JUV2	8.4	< <b>0.001</b>	51.7	< <b>0.001</b>	4.8	<b>0.003</b>
abs IM	8.6	< <b>0.001</b>	27.8	< <b>0.001</b>	2.9	<b>0.034</b>
abs V	2.1	0.091	0.0	0.978	0.0	1.000
abs G1	3.0	<b>0.027</b>	81.2	< <b>0.001</b>	5.8	<b>0.001</b>
abs G2	2.3	0.074	6.0	<b>0.018</b>	2.8	<b>0.034</b>



Obr. 3.4 Denzita (= hustota) druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček) ve všech typech studovaných stanovišť; (průměr + standardní chyba).

Tab. 3.4 Výstup permutační multivariační ANOVA vlivu stanoviště a druhu na denzitu jednotlivých ontogenetických kategorií ve čtvercích (0,25 m<sup>2</sup>).

	Df	SS	MS	F	R <sup>2</sup>	P
stanoviště	4	2.839	0.710	4.535	0.213	<b>0.001</b>
druh	1	2.224	2.224	14.208	0.167	<b>0.001</b>
stanoviště x druh	4	0.904	0.226	1.444	0.068	0.129
residuály	47	7.356	0.157		0.552	
celkem	56	13.322			1.000	

Denzita ontogenetických kategorií se významně liší mezi druhy a mezi stanovišti (tab. 3.4). Na signifikantním vlivu stanoviště se podílejí především ontogenetické kategorie JUV2, IM a G1, jejichž denzity se signifikantně liší mezi stanovišti. Na významném vlivu druhu se podílejí všechny ontogenetické kategorie mimo JUV1 a V. Interakce stanoviště x druh byla signifikantní u všech ontogenetických kategorií mimo JUV1 a V (tab. 3.3).

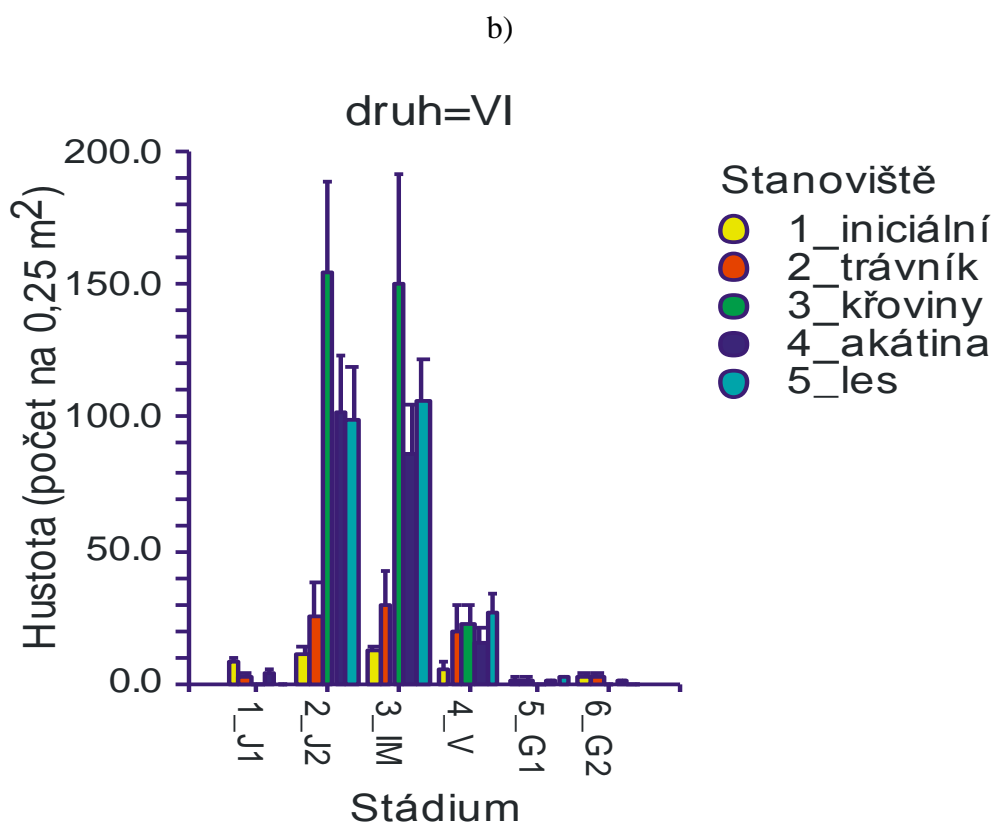
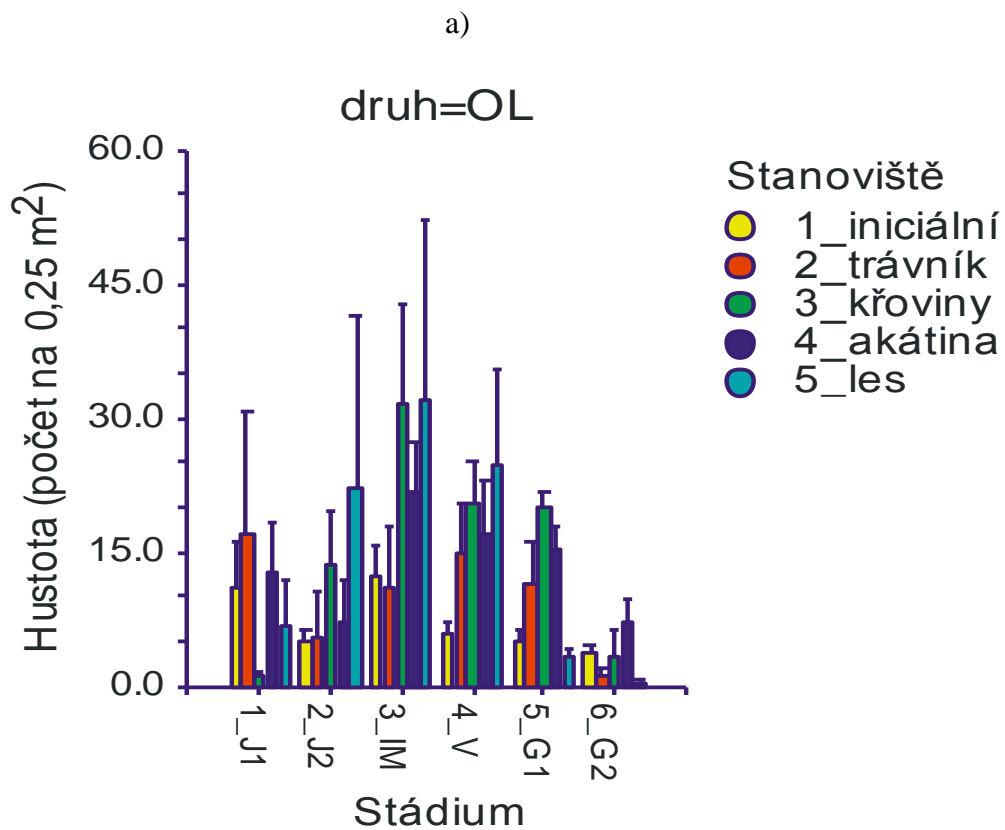
Denzita kategorie JUV1 (J1) se neliší mezi druhy ani mezi stanovišti. Nesignifikantní výsledek testu je důsledkem výrazné variability v denzitě, především u *A. oleraceum*. Kategorie nebyla zaznamenána v křovinách a lesích u *A. vineale*, zatímco byla zaznamenána ve všech biotopech u *A. oleraceum*. Oba druhy vykazovaly vyšší denzity JUV1 na otevřených stanovištích (iniciální porosty, trávníky) a v akátinách v porovnání s ostatními stanovišti (obr. 3.5)

Denzita JUV2 (J2) je signifikantně vyšší u *A. vineale* než u *A. oleraceum* a vyšší na stíněných stanovištích v porovnání s otevřenými stanovišti. Vyšší denzita na stíněných stanovištích je však primárně způsobena výrazně vyšší denzitou *A. vineale* v porovnání s *A. oleraceum*. Denzita JUV2 u *A. vineale* je tři až pětkrát vyšší na stíněných stanovištích v porovnání s nestíněnými stanovišti *A. vineale* a všemi typy stanovišť *A. oleraceum* (obr. 3.5).

Denzita IM vykazuje podobné chování jako denzita JUV2 (obr. 3.5) Denzita kategorie V se neliší mezi druhy a stanovišti (obr. 3.5).

Denzita G1 je signifikantně vyšší u *A. oleraceum* než u *A. vineale*. Denzita G1 jednotlivých druhů vykazuje odlišné hodnoty na jednotlivých stanovištích. Zatímco u *A. vineale* je obecně denzita G1 nízká a nejvyšších hodnot dosahuje v iniciálních porostech a v lesích a nejnižších v křovinách, u *A. oleraceum* je tomu přesně naopak. Nejvyšší denzita byla zjištěna v křovinách a akátinách a nejnižší v lesích (obr. 3.5).

Denzita G2 je signifikantně vyšší u *A. oleraceum* než u *A. vineale*. *Allium vineale* na stíněných stanovištích není zastoupeno kategorií G2 buď vůbec, nebo ve velmi nízké denzitě v akátinách. Naopak *A. oleraceum* vykazuje nejvyšší hustotu v akátinách, střední v iniciálních porostech a nízkou v ostatních biotopech (obr. 3.5).



Obr. 3.5 Densita (= hustota) jednotlivých ontogenetických kategorií studovaných druhů *Allium oleraceum* (a) a *Allium vineale* (b) na jednotlivých stanovištích; (průměr + standardní chyba).



Proporce ontogenetických kategorií se významně liší mezi druhy a mezi stanovišti (tab. 3.5). Na signifikantním vlivu stanoviště se podílejí především ontogenetické kategorie JUV1, JUV2, IM a G2, jejichž proporce se signifikantně liší mezi stanovišti. Na významném vlivu druhu se podílejí všechny ontogenetické kategorie mimo JUV1 a G2. Interakce stanoviště x druh nebyla signifikantní u všech ontogenetických kategorií mimo JUV1 a V (tab. 3.6).

Tab. 3.5 Výstup permutační multivariační ANOVA vlivu stanoviště a druhu na proporce jednotlivých ontogenetických kategorií ve čtvercích (0,25 m<sup>2</sup>).

	Df	SS	MS	F	R <sup>2</sup>	P
stanoviště	4	1.558	0.38951	4.1701	0.1878	<b>0.001</b>
druh	1	2.0427	2.0427	21.8694	0.2462	<b>0.001</b>
stanoviště x druh	4	0.306	0.0765	0.8191	0.0369	0.597
residuály	47	4.39	0.0934		0.5291	
celkem	56	8.2968			1.000	

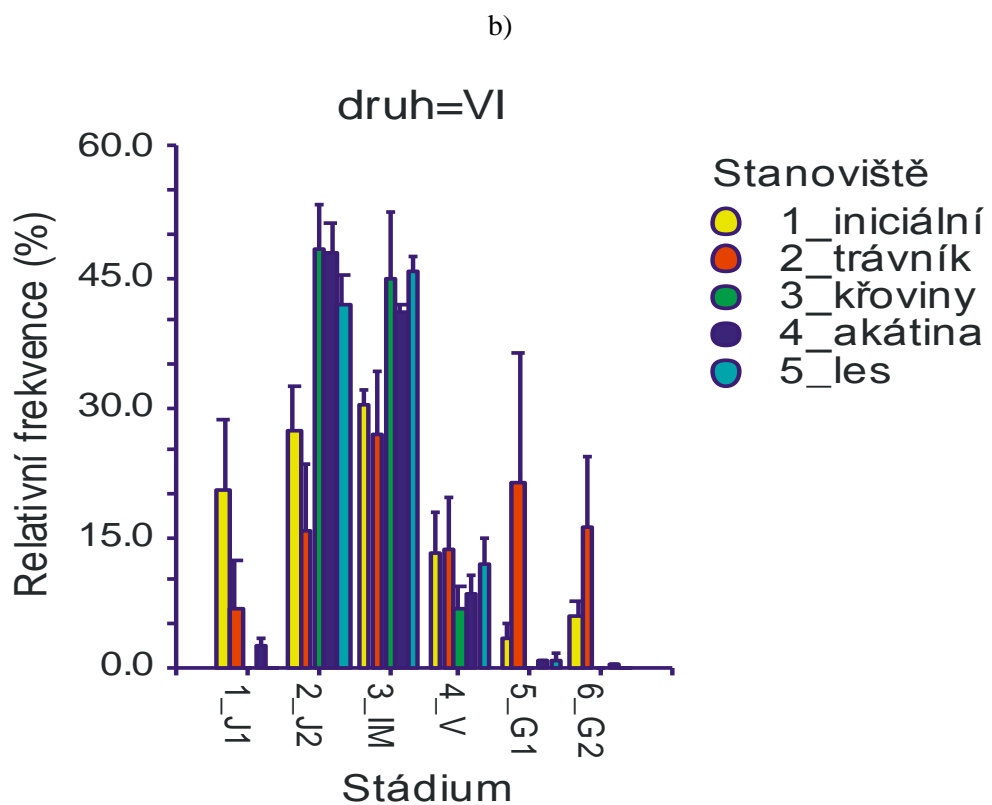
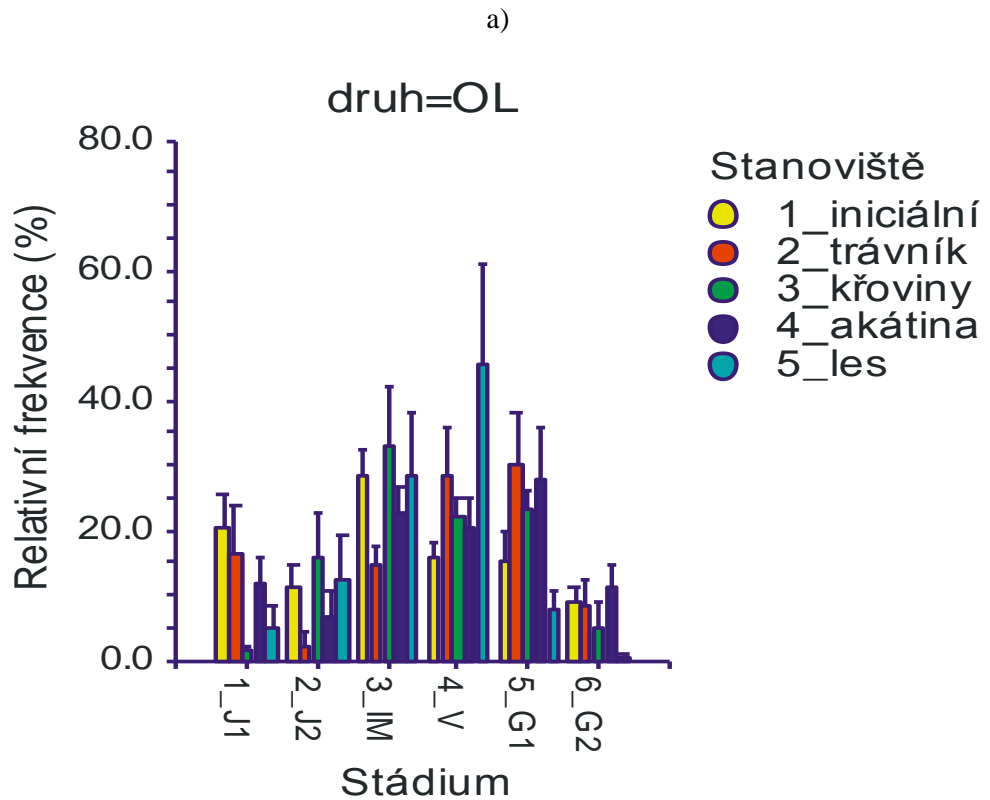
Relativní frekvence JUV1 je signifikantně vyšší v iniciálních porostech v porovnání s ostatními biotopy u obou druhů. *A. oleraceum* vykazovalo slabou tendenci k vyššímu zastoupení JUV1 na zastíněných stanovištích v porovnání s *A. vineale* (obr. 3.6)

Relativní frekvence JUV2 a IM jsou výrazně vyšší u *A. vineale* než u *A. oleraceum*. Proporce JUV2 a IM jsou signifikantně nižší v trávnicích v porovnání s ostatními stanovišti (obr. 3.6).

Proporce kategorie V je signifikantně vyšší u *A. oleraceum* než u *A. vineale*, nebyly však zjištěny rozdíly v proporcích mezi stanovišti (obr. 3.6).

Proporce kategorie G1 je signifikantně vyšší u *A. oleraceum* než u *A. vineale*. Byla zjištěna tendence k výraznějšímu zastoupení kategorie G1 obou druhů na trávnicích a naopak nejnižší relativní frekvenci v lesích (obr. 3.6).

Relativní frekvence G2 se neliší mezi druhy ale mezi stanovišti. Nestíněná stanoviště vykazují vyšší zastoupení kategorie G2 v porovnání s lesy a křovinami u obou druhů. Výrazně odlišné chování vykazuje proporce G2 mezi druhy v akátinách, kde zcela chybí u *A. vineale*, ale je relativně významná u *A. oleraceum* (obr. 3.6).



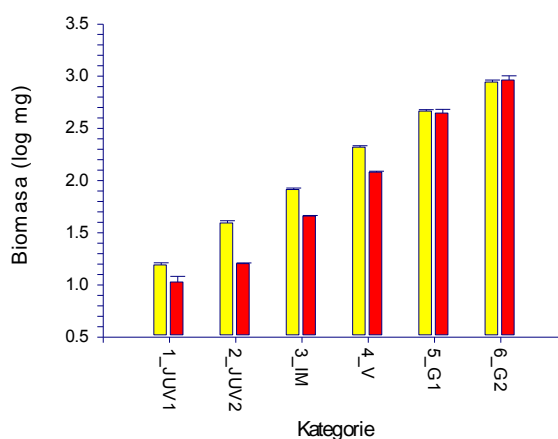
Obr. 3.6 Proporce (%) jednotlivých ontogenetických kategorií studovaných druhů *Allium oleraceum* (a) a *Allium vineale* (b) na jednotlivých stanovištích; (průměr + standardní chyba).

Tab. 3.6 Výsledky dvoufaktoriální ANOVA testující vliv stanoviště a druhu na proporce jednotlivých ontogenetických kategorií ve čtvercích (0,25 m<sup>2</sup>)

	STANOVIŠTĚ		DRUH		STANOVIŠTĚ x DRUH	
	F	P	F	P	F	P
rel J1	4.8	<b>0.003</b>	3.5	0.070	0.4	0.820
rel J2	6.7	< <b>0.001</b>	43.8	< <b>0.001</b>	2.0	0.106
rel IM	2.9	<b>0.032</b>	7.8	<b>0.008</b>	0.6	0.689
rel V	1.5	0.232	16.5	< <b>0.001</b>	1.0	0.417
rel G1	2.4	0.065	27.4	< <b>0.001</b>	1.1	0.391
rel G2	3.0	<b>0.030</b>	2.2	0.146	1.6	0.199

### 3.3 Velikostní struktura podél sukcesního gradientu: celková biomasa, výška a hloubka ontogenetických kategorií

Celková biomasa se významně liší mezi druhy, mezi ontogenetickými kategoriemi i v interakci druh x kategorie (tab. 3.7). U obou druhů biomasa jedince narůstá s následující ontogenetickou kategorií. Nejnižších hodnot dosahovala kategorie JUV1 a nejvyšších kategorie G2 u obou druhů. U vegetativních kategorií nabývá vyšších hodnot *Allium oleraceum*, u generativních stádií se u obou druhů biomasy vyrovnávají (obr. 3.7).



Obr. 3.7 Biomasa (log mg) ontogenetických kategorií obou druhů (*Allium oleraceum* – žlutý sloupeček; *Allium vineale* – červený sloupeček); (průměr + standardní chyba)

Tab. 3.7 Výsledky dvoucestné ANOVA testující vliv druhu a kategorie na biomasu jedinců v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

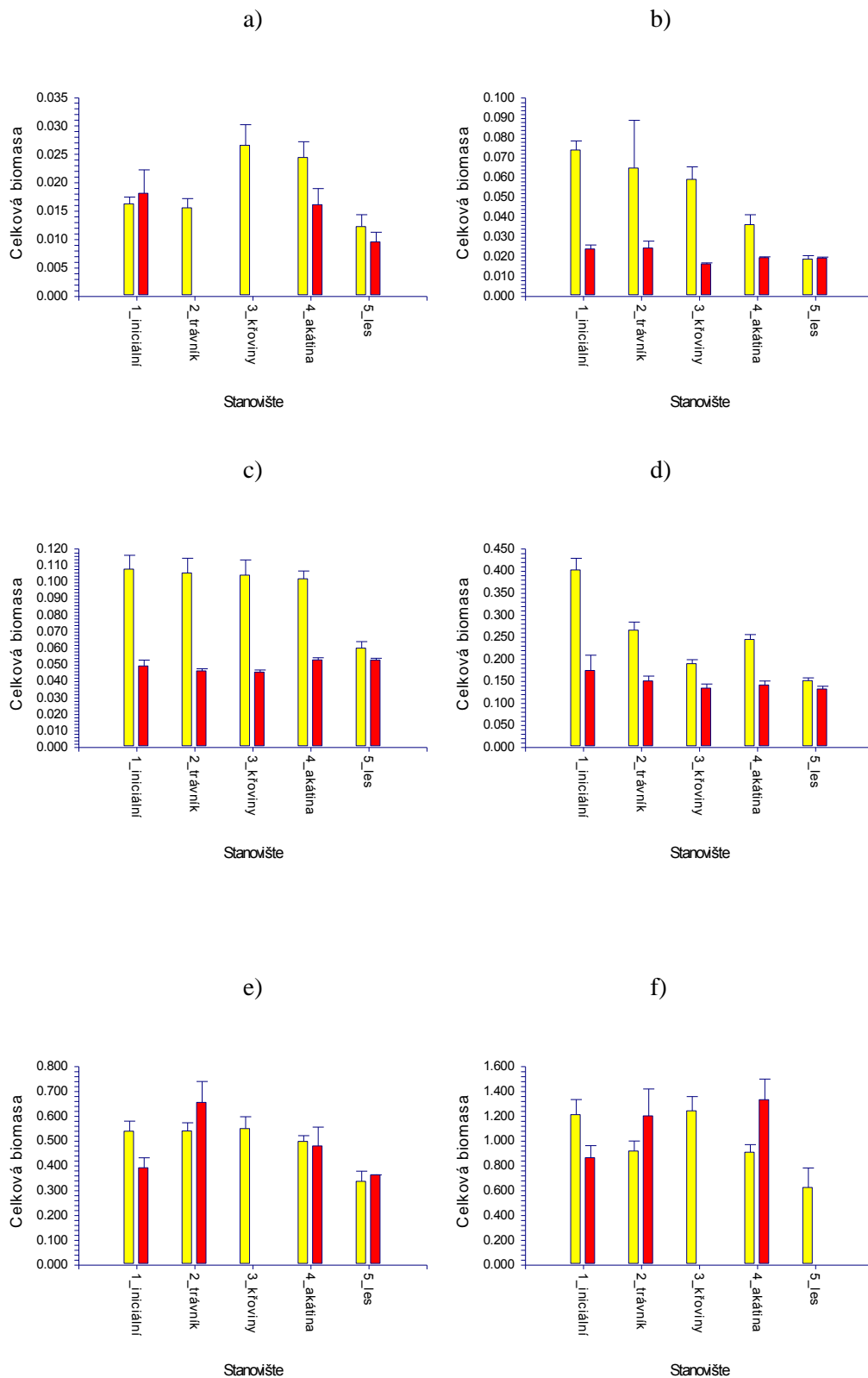
	Df	SS	MS	F	P
Druh	1	9.187	9.188	153.05	<b>&lt;0.001</b>
Kategorie	5	550.009	110.002	1832.34	<b>&lt;0.001</b>
druh x kategorie	5	7.74	1.548	25.78	<b>&lt;0.001</b>

Dále byly srovnány biomasy jedinců jednotlivých ontogenetických kategorií mezi stanovišti, zvláště pro jednotlivé druhy. Signifikantní vliv stanoviště je patrný pro kategorie JUV2, IM a V u *Allium oleraceum*. Vliv stanoviště na ontogenetické kategorie u druhu *Allium vineale* nebyl prokázán. Nejvyšších hodnot biomasy dosahovaly rostliny obou druhů převážně na otevřených stanovištích (tab. 3.8, obr. 3.8).

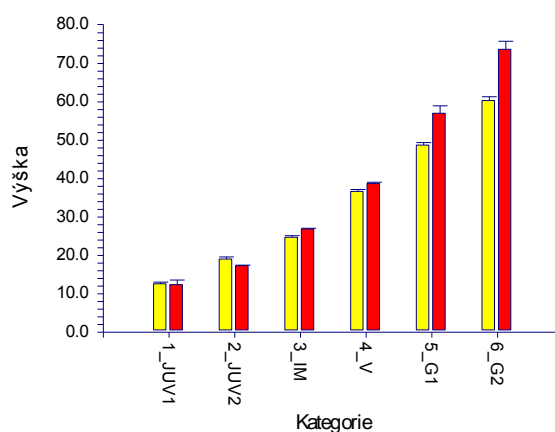
Tab. 3.8 Výsledky hierarchické ANOVA testující vliv stanoviště na biomasu jednotlivých ontogenetických kategorií druhů *Allium oleraceum* a *Allium vineale* v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

	<i>Allium oleraceum</i> STANOVIŠTĚ		<i>Allium vineale</i> STANOVIŠTĚ	
	F	P	F	P
JUV1	1.27	0.300	1.42	0.312
JUV2	7.00	<b>0.001</b>	1.40	0.395
IM	2.78	<b>0.037</b>	1.50	0.390
V	17.23	<b>&lt; 0.001</b>	0.40	0.808
G1	0.82	0.517	1.62	0.222
G2	1.43	0.240	1.00	0.403

Výška se signifikantně liší mezi druhy, mezi stanovišti i v interakci druh x stanoviště (tab. 3.9). U obou druhů je viditelný nárůst pro každou vyšší kategorii. Nejnížší byly rostliny v kategorii JUV1 a nejvyšší v kategorii G2. V generativních kategoriích dosahovali jedinci *Allium vineale* vyšší výšky než kvetoucí jedinci *Allium oleraceum* (obr. 3.9).



Obr. 3.8 Celková biomasa jedinců (v gramech) na jednotlivých typech stanoviště druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček) v jednotlivých ontogenetických kategoriích JUV1 (a), JUV2 (b), IM (c), V (d), G1 (e), G2 (f); (průměr + standardní chyba)



Obr. 3.9 Výška (cm) ontogenetických kategorií studovaných druhů (*Allium oleraceum* – žlutý sloupeček; *Allium vineale* – červený sloupeček); (průměr + standardní chyba)

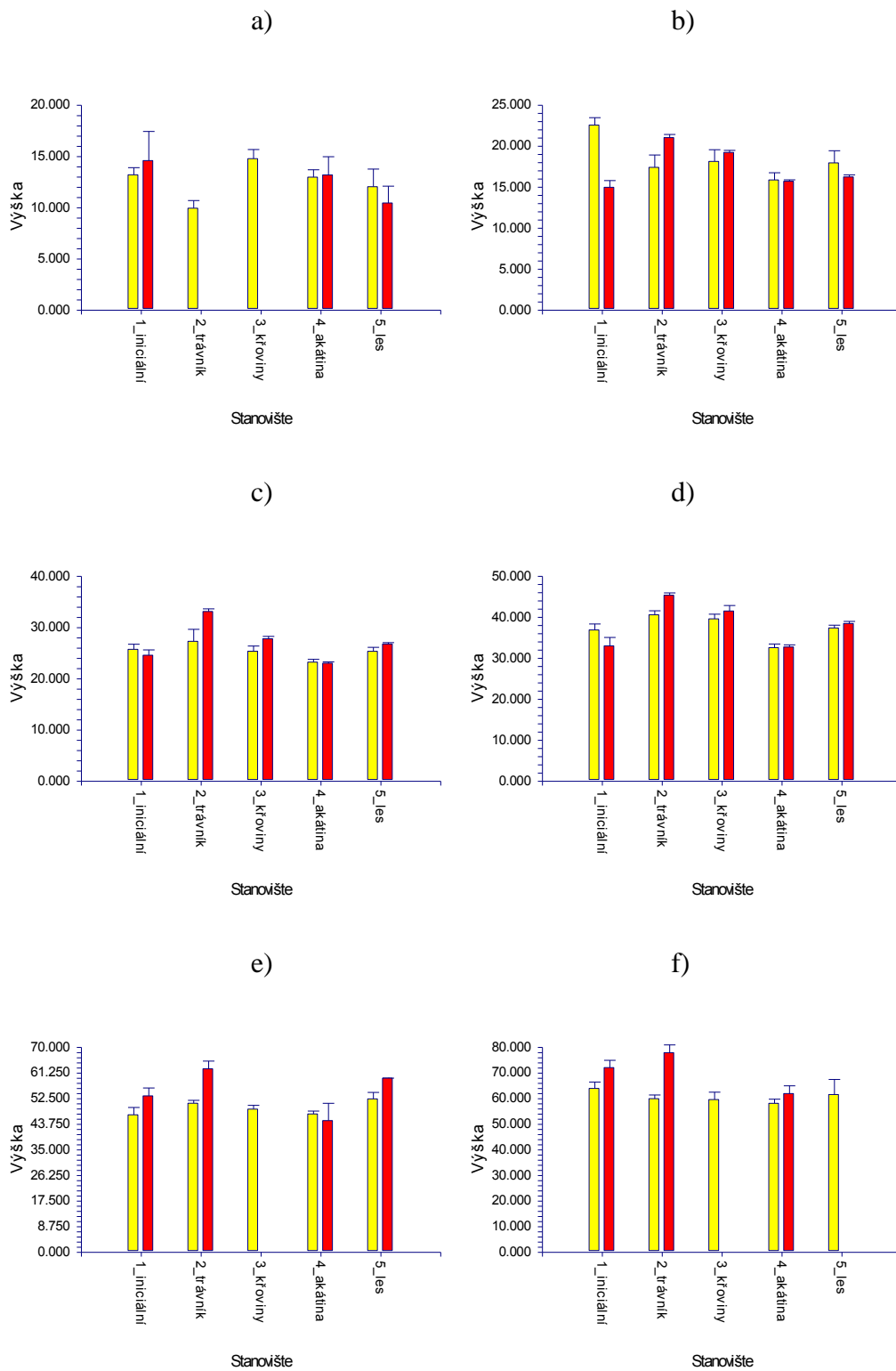
Tab. 3.9 Výsledky dvoucestné ANOVA testující vliv druhu a ontogenetické kategorie na výšku jedinců v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

	Df	SS	MS	F	P
druh	1	4732.146	4732.146	86.90	<0.001
kategorie	5	407528.3	81505.66	1496.80	<0.001
druh x kategorie	5	6957.904	1391.581	25.56	<0.001

Dále byly srovnány výšky jedinců jednotlivých ontogenetických kategorií mezi stanovišti, zvláště pro jednotlivé druhy. Signifikantní vliv stanoviště byl prokázán pro kategorie JUV2, IM a V u druhu *Allium vineale*. Vliv stanoviště na výšku jednotlivých ontogenetických kategorií druhu *Allium oleraceum* prokázán nebyl (tab. 3.10). Byla pozorována slabá tendence, kdy největších výšek dosahovaly jedinci převážně na otevřených typech stanovišť (obr. 3.10).

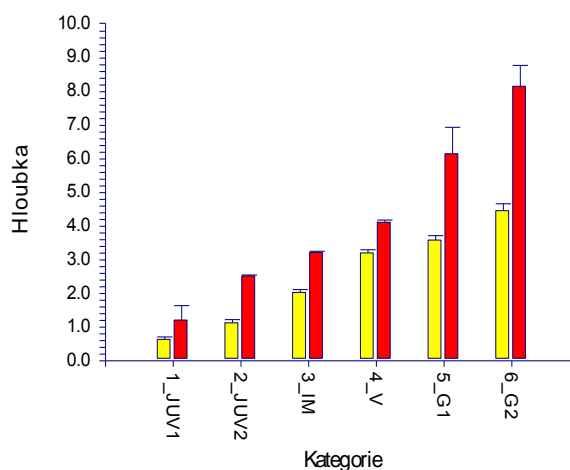
Tab. 3.10 Výsledky hierarchické ANOVA testující vliv stanoviště na výšku jednotlivých ontogenetických kategorií druhů *Allium oleraceum* a *Allium vineale* v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

	<i>Allium oleraceum</i>		<i>Allium vineale</i>	
	F	P	F	P
JUV1	0.95	0.447	0.35	0.719
JUV2	2.16	0.102	8.23	<0.001
IM	0.73	0.577	11.52	<0.001
V	2.17	0.085	13.86	<0.001
G1	0.82	0.52	1.92	0.165
G2	0.56	0.691	1.67	0.236



Obr. 3.10 Výška jedinců (cm) na jednotlivých typech stanovišť druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček) v jednotlivých ontogenetických kategoriích JUV1 (a), JUV2 (b), IM (c), V (d), G1 (e), G2 (f); (průměr + standardní chyba)

Hloubka cibule se signifikantně liší mezi druhy, mezi kategoriemi i v interakci druh x kategorie (tab. 3.11). Nejmenější kořenili jedinci kategorie JUV1 a nejhlouběji jedinci kategorie G2. Velký rozdíl v hloubce mezi oběma druhy byl zjištěn u generativních kategorií, kdy *Allium vineale* dosahovalo téměř dvojnásobné hloubky oproti *Allium oleraceum* (obr. 3.11).



Obr. 3.11 Hloubka cibule (cm) ontogenetických kategorií studovaných druhů (*Allium oleraceum* – žlutý sloupeček; *Allium vineale* – červený sloupeček); (průměr + standardní chyba)

Tab. 3.11 Výsledky dvoucestné ANOVA testující vliv druhu a ontogenetické kategorie na hloubku cibule jedinců v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

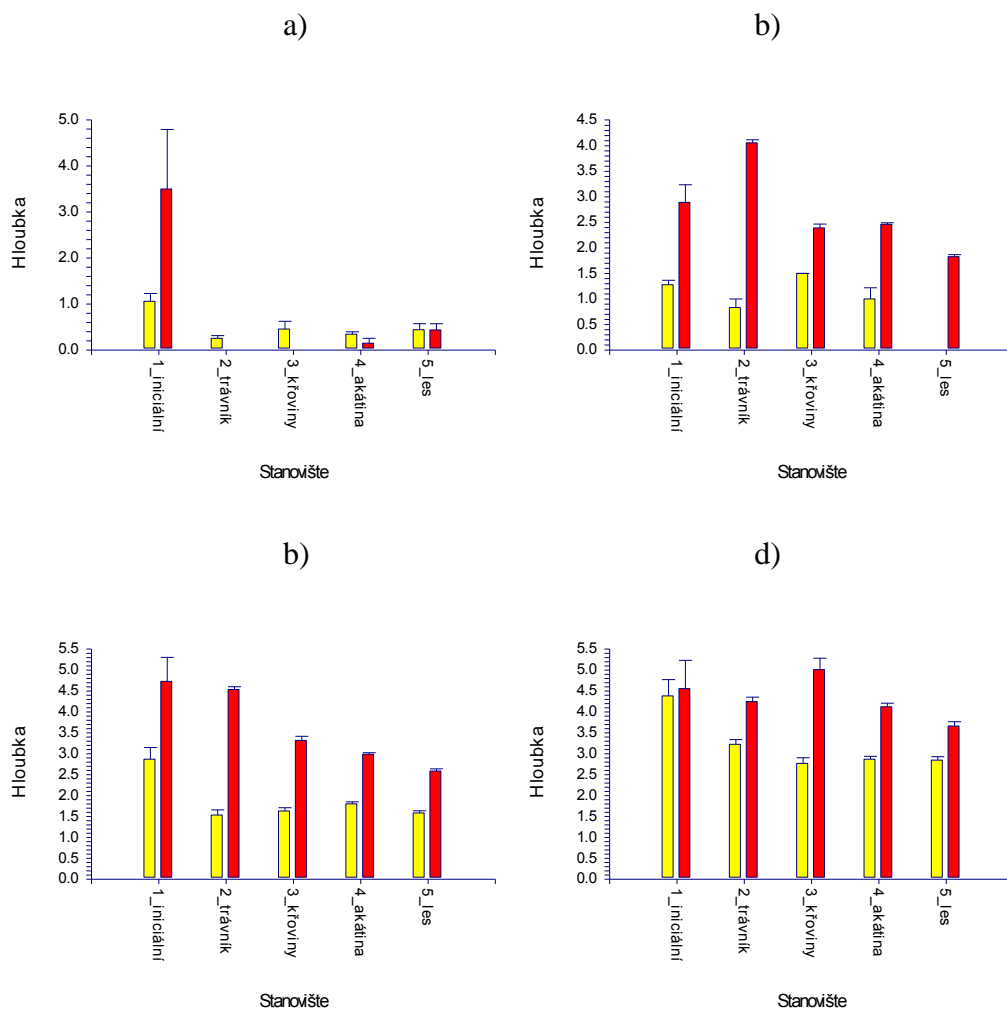
	Df	SS	MS	F	P
Druh	1	642.458	642.458	273.45	<0.001
Kategorie	5	2538.824	507.765	216.12	<0.001
druh x kategorie	5	232.911	46.582	19.83	<0.001

Dále byly srovnány hloubky cibulí jedinců jednotlivých ontogenetických kategorií mezi stanovišti, zvláště pro jednotlivé druhy. Signifikantní vliv stanoviště byl zjištěn pro kategorie G1 a G2 u druhu *Allium oleraceum* a pro kategorie JUV2 a IM u druhu *Allium vineale*. Největších hloubek dosahovali jedinci na otevřených typech stanovišť (obr. 3.12).

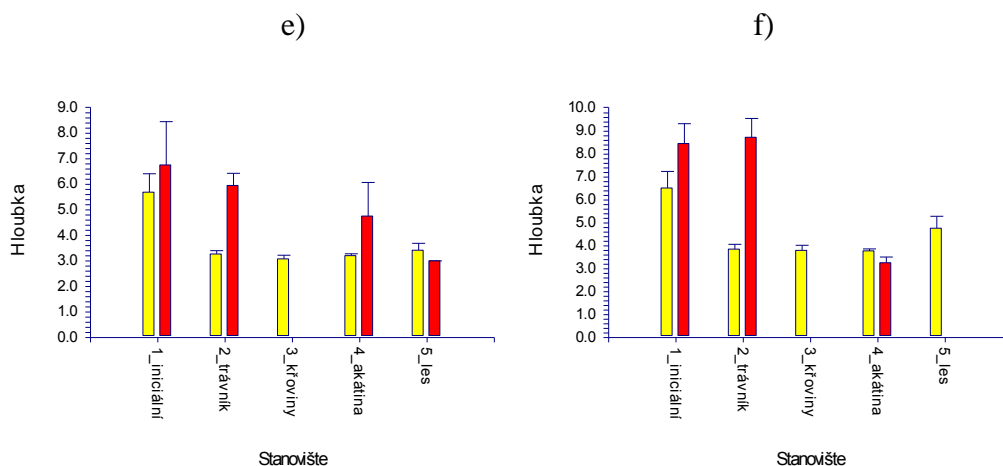


Tab. 3.12 Výsledky hierarchické ANOVA testující vliv stanoviště na hloubku jednotlivých ontogenetických kategorií druhů *Allium oleraceum* a *Allium vineale* v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

	<i>Allium oleraceum</i>		<i>Allium vineale</i>	
	STANOVIŠTĚ		STANOVIŠTĚ	
	F	P	F	P
JUV1	1.41	0.250	2.74	0.143
JUV2	1.37	0.448	9.66	< <b>0.001</b>
IM	2.08	0.099	6.84	< <b>0.001</b>
V	2.37	0.066	1.01	0.413
G1	3.39	<b>0.016</b>	0.23	0.872
G2	3.90	<b>0.008</b>	2.36	0.145



Obr. 3.12 Hloubka jedinců (cm) na jednotlivých typech stanoviště druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček) v jednotlivých ontogenetických kategoriích JUV1 (a), JUV2 (b), IM (c), V (d); (průměr + standardní chyba)

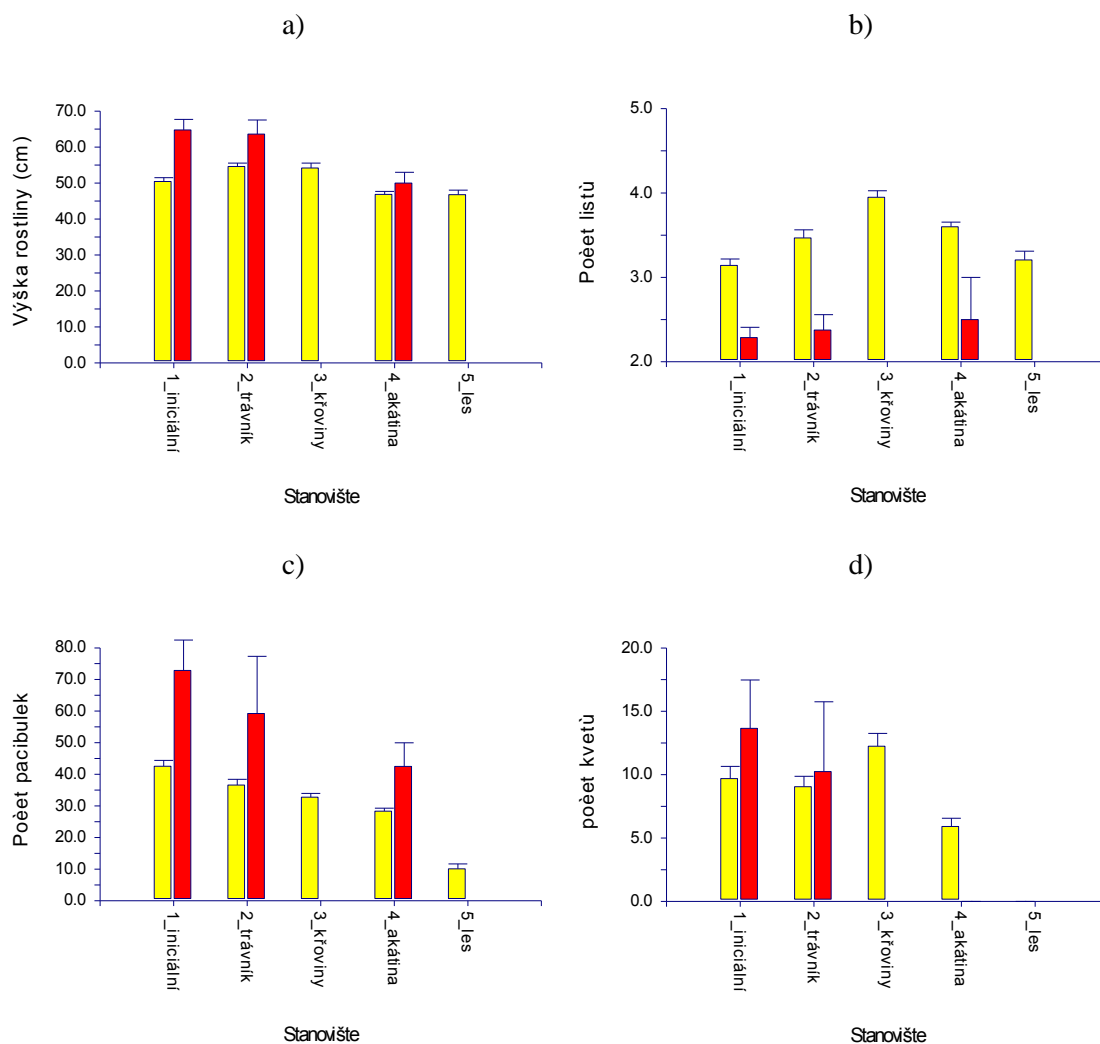


Pokračování Obr. 3.12 Hloubka jedinců (cm) na jednotlivých typech stanoviště druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček) v jednotlivých ontogenetických kategoriích G1 (e), G2 (f); (průměr + standardní chyba)

### 3.4 Rozmnožovací charakteristiky podél sukcesního gradientu: výška a biomasa generativních jedinců, biomasa pacibulek, počet listů, pacibulek a květů v době kvetení

U *Allium vineale* nebyly nalezeny generativní rostliny s vytvořeným květenstvím v křovinách a v lese, zatímco generativní rostliny *A. oleraceum* s vytvořeným květenstvím byly nalezeny na všech typech stanovišť. Statistické testy byly proto dále prováděny pouze se souborem stanovišť, kde byly zaznamenány kvetoucí rostliny obou druhů. Pro žádnou ze sledovaných proměnných nebyl zjištěn signifikantní vliv interakce druh x stanoviště. Pro výšku rostliny byl zjištěn signifikantní vliv druhu a kategorie. Generativní rostliny byly vyšší na otevřených stanovištích. Ve všech typech stanoviště dosahovaly vyšší průměrné výšky jedinci *A. vineale*. Pro počet listů byl významný pouze vliv druhu. Jedinci *A. oleraceum* měli průměrně přibližně o jeden list více než jedinci *A. vineale*. Signifikantní vliv druhu i kategorie byl zjištěn pro počet pacibulek. Rostliny *A. vineale* jich produkovaly více. Celkově počet pacibulek klesal od otevřených stanovišť ke stíněným pro oba druhy. Pro počet květů nebyl zjištěn žádný signifikantní vliv, i když vliv stanoviště byl jen těsně nevýznamný; obdobně jako u produkce pacibulek, ve směru ke stíněným stanovištím byla pozorována tendence k

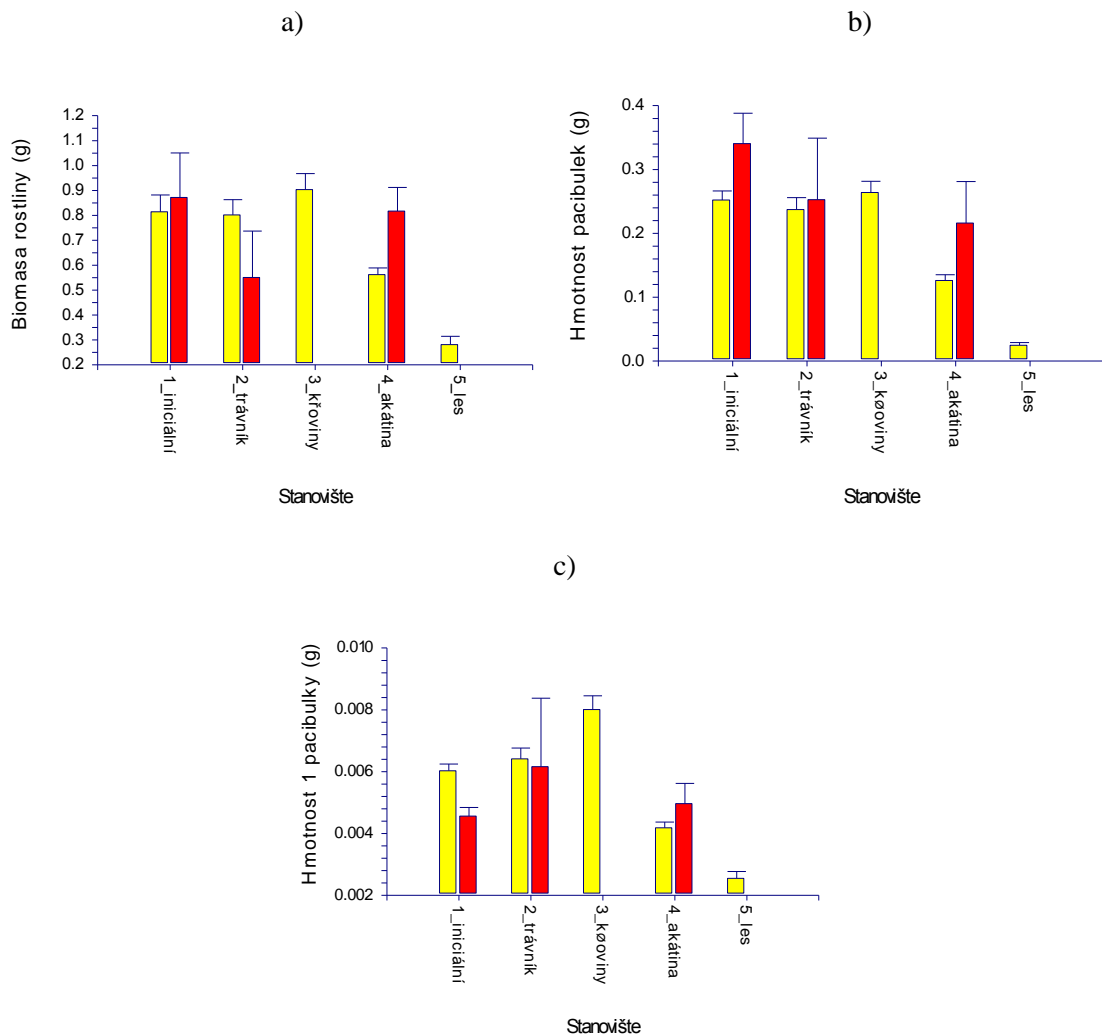
poklesu produkce květů u obou druhů. Nejvíce květů u *A. oleraceum* bylo zjištěno v křovinách a u *A. vineale* v iniciálních stanovištích (obr. 3.13, tab. 3.13).



Obr. 3.13 Velikostní charakteristiky u generativních jedinců v letních sběrech na jednotlivých typech stanovišť u druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *A. vineale* (červený sloupeček); výška rostlin (cm) (a), počet listů (ks) (b), počet pacibulek (ks) (c), počet květů (ks) (d); (průměr + standardní chyba)

Tab. 3.13 Výsledky dvoufaktoriální ANOVA testující vliv druhu, stanoviště a interakce druh x stanoviště na znaky kvetoucích jedinců druhů *Allium oleraceum* a *Allium vineale* ve čtvercích (0.25 m<sup>2</sup>); testovány byly iniciální stanoviště, trávniky a akátiny, kde byly přítomny kvetoucí jedinci obou druhů

	DRUH		STANOVIŠTĚ		DRUH x STANOVIŠTĚ	
	F	P	F	P	F	P
výška rostliny	8.92	<b>0.003</b>	3.22	<b>0.041</b>	1.43	0.241
počet listů	21.59	<b>&lt;0.001</b>	1.18	0.308	0.28	0.754
počet pacibulek	15.53	<b>&lt;0.001</b>	5.75	<b>0.003</b>	0.80	0.449
počet květů	0.01	0.927	2.98	0.052	1.00	0.368
biomasa rostliny	0.02	0.902	0.88	0.414	0.86	0.426
biomasa pacibulek	2.21	0.138	2.98	0.052	0.55	0.576
biomasa 1 pacibulky	0.17	0.676	1.84	0.160	0.99	0.374



Obr. 3.14 Biomasa (g) sledovaných proměnných u generativních jedinců v letních sběrech na jednotlivých typech stanovišť u druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *A. vineale* (červený sloupeček); biomasa rostliny (a), biomasa pacibulek (b), biomasa 1 pacibulky (c); (průměr + standardní chyba)

Pro biomasu rostliny, biomasu pacibulek ani pro biomasu 1 pacibulky nebyl zjištěn žádný signifikantní vliv druhu, stanoviště nebo interakce druh x stanoviště. Pouze pro biomasu pacibulek jen těsně nevyšel významný vliv stanoviště, kde v lesích a v akátinách vykazovala biomasu pacibulek nižší hodnoty u obou druhů (tab. 3.13).

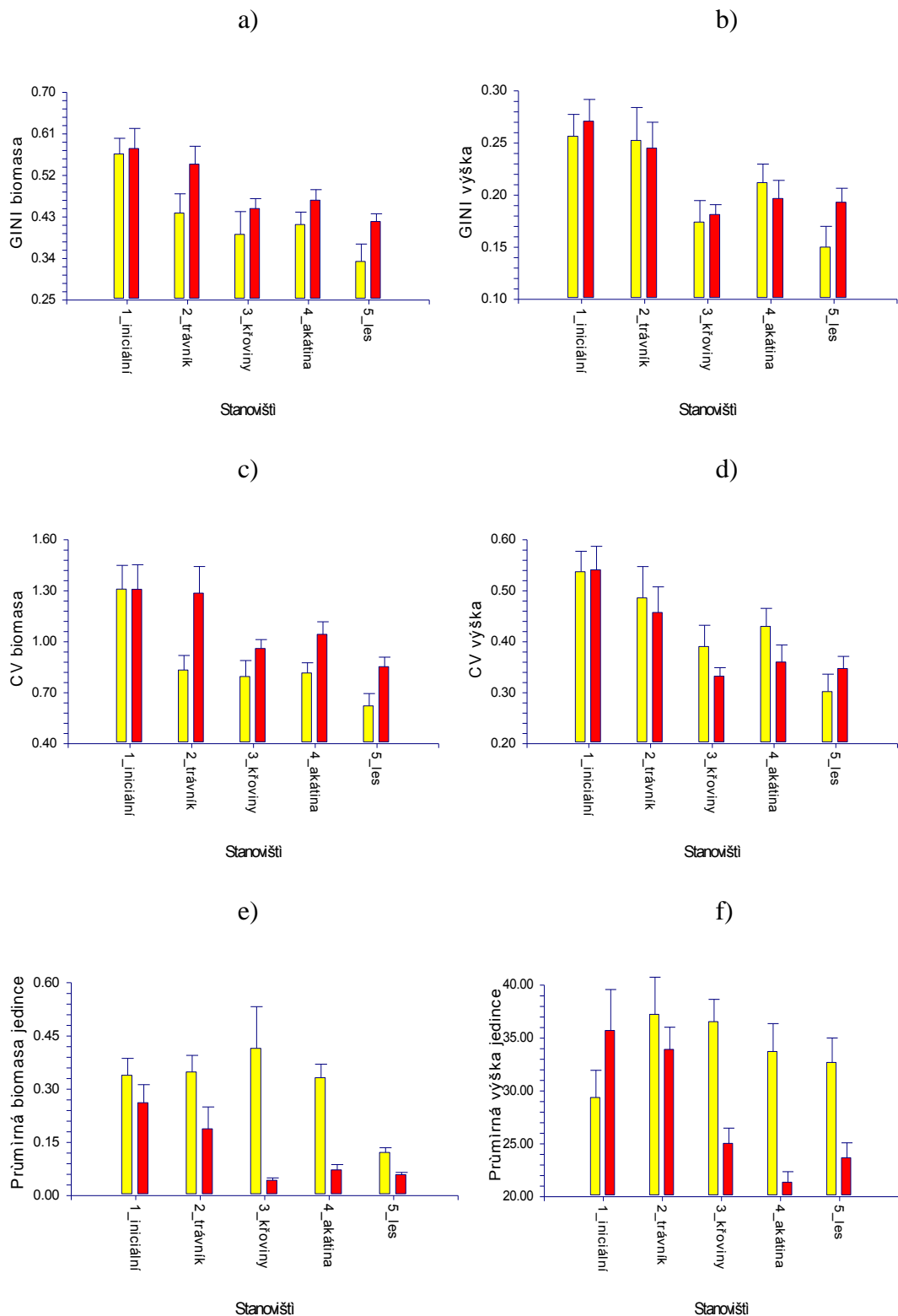
Tab. 3.14 Výsledky hierarchické ANOVA testující vliv stanoviště na sledované proměnné u druhu *Allium oleraceum* a *A. vineale* ve čtvercích (0.25 m<sup>2</sup>); zde byla testována všechna stanoviště, kde se vyskytly generativní jedinci

	<i>Allium oleraceum</i>		<i>Allium vineale</i>	
	STANOVIŠTĚ		STANOVIŠTĚ	
	F	P	F	P
výška rostliny	11.05	<0.001	1.24	0.304
počet listů	13.70	<0.001	0.18	0.833
počet pacibulek	31.34	<0.001	0.59	0.562
počet květů	13.66	<0.001	0.66	0.522
biomasa rostliny	10.53	<0.001	0.49	0.617
biomasa pacibulek	29.71	<0.001	0.60	0.557
biomasa 1 pacibulky	34.21	<0.001	0.75	0.480

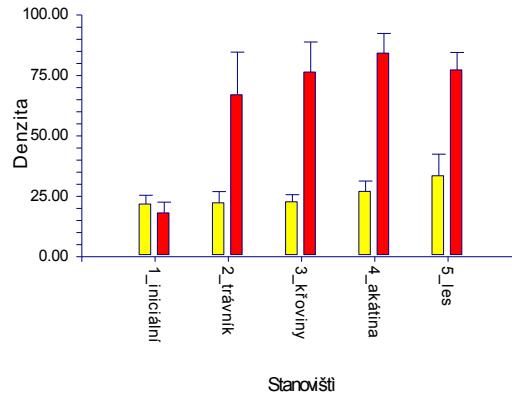
Pro všechny sledované proměnné druhu *A. oleraceum* byl zjištěn signifikantní vliv stanoviště. Pro *A. vineale* nebyl prokázán významný vliv stanoviště na ani jednu z proměnných (tab. 3.14).

### 3.5 Velikostní struktura populací (průměr a variabilita biomasy a výšky jedinců) a její vztah k populační denzitě a stanovišti

Všechny analýzy byly provedeny pro plošky, které zahrnovaly alespoň 8 jedinců. Signifikantní vliv stanoviště byl zjištěn pro všechny faktory kromě Giniho koeficientu výšky a variačního koeficientu výšky. Vliv druhu byl signifikantní pro všechny sledované faktory. Pro interakci druh x stanoviště byl signifikantní vliv zjištěn u průměrné biomasy jedince, průměrné výšky jedince a pro denzitu (tab. 3.15). Pro oba druhy je zřejmý vyšší Giniho koeficient i variační koeficient pro biomasu i výšku na otevřených stanovištích. Průměrná biomasa jedince u druhu *Allium oleraceum* je nejvyšší v křovinách a u *A. vineale* v iniciálních stanovištích. Průměrná výška *A. oleraceum* je největší v trávnicích a *A. vineale* na iniciálních stanovištích (obr. 3.15). Nejvyšší denzity oba druhy dosahují v akátinách a lesích (obr. 3.16).



Obr. 3.15 Velikostní struktura populací obou druhů (*Allium oleraceum* – žlutý sloupeček; *Allium vineale* – červený sloupeček) na úrovni plošek (0.0225 m<sup>2</sup>); Giniho koeficient biomasy (a), Giniho koeficient výšky (b), variační koeficient biomasy (c), variační koeficient výšky (d), průměrná biomasa jedince (g) (e), průměrná výška jedince (cm) (f); (průměr + standardní chyba)

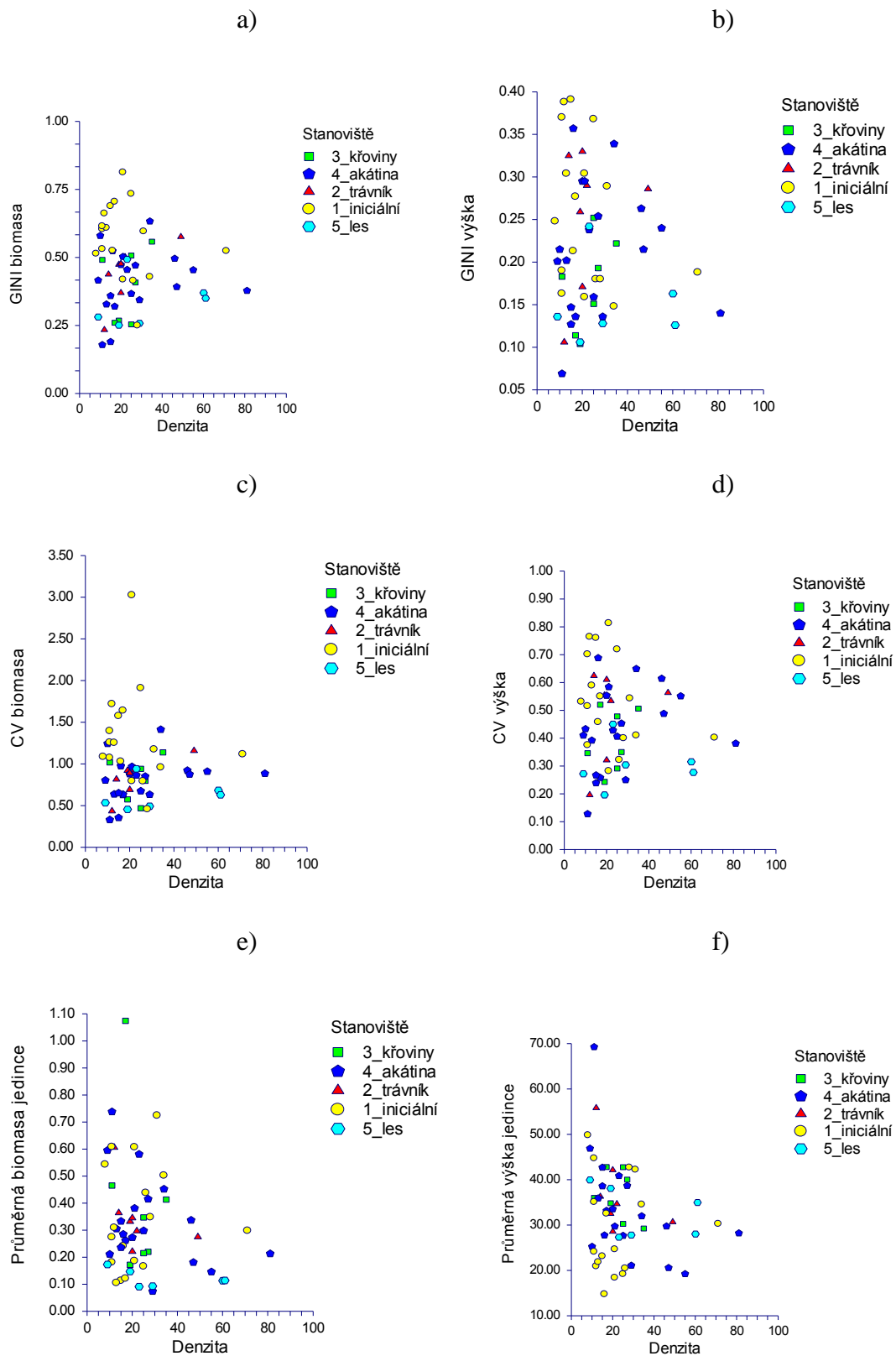


Obr. 3.16 Denzita druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček) v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>) na jednotlivých stanovištích; (průměr + standardní chyba)

Tab. 3.15 Výsledky dvoucestné ANOVA testující vliv stanoviště, druhu a interakce druh x stanoviště na velikostní parametry generativních jedinců počítané na úrovni plošek (0.0225 m<sup>2</sup>) druhů *Allium oleraceum* a *Allium vineale*

	STANOVIŠTĚ		F	P	DRUH	P	STANOVIŠTĚ X DRUH	
	F	P					F	P
GINI biomasa	7.90	<b>0.006</b>	9.43	< <b>0.001</b>	0.52	0.718		
GINI výška	0.36	0.551	6.68	< <b>0.001</b>	0.57	0.688		
CV biomasa	8.86	<b>0.004</b>	7.43	< <b>0.001</b>	1.00	0.412		
CV výška	0.61	0.436	8.01	< <b>0.001</b>	0.64	0.634		
průměr. biomasa	36.27	< <b>0.001</b>	5.23	< <b>0.001</b>	3.35	<b>0.013</b>		
průměr. výška	12.37	< <b>0.001</b>	3.28	<b>0.015</b>	4.89	<b>0.001</b>		
denzita	48.87	< <b>0.001</b>	6.54	< <b>0.001</b>	4.58	<b>0.002</b>		

U druhu *Allium oleraceum* ANCOVA prokázala signifikantní vliv kovariáty (denzity) pouze u výšky. Signifikantní vliv stanoviště byl zjištěn pro Giniho koeficienty biomasy a výšky a pro variační koeficienty biomasy a výšky (tab. 3.16). Giniho koeficienty pro výšku i biomasu i variační koeficienty biomasy a výšky dosahovaly nejvyšších hodnot pro iniciální stanoviště. Ve stíněných porostech byly až o polovinu nižší. Průměrná výška jedince byla nejvyšší v akátinách při nízké i vysoké denzitě (obr. 3.17).



Obr. 3.17 Závislost velikostních charakteristik jedinců v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>) na denzitě pro *Allium oleraceum*: Giniho koeficient biomasy (a), Giniho koeficient výšky (b), variační koeficient biomasy (c), variační koeficient výšky (d), průměrná biomasa jedince (e), průměrná výška jedince (f)



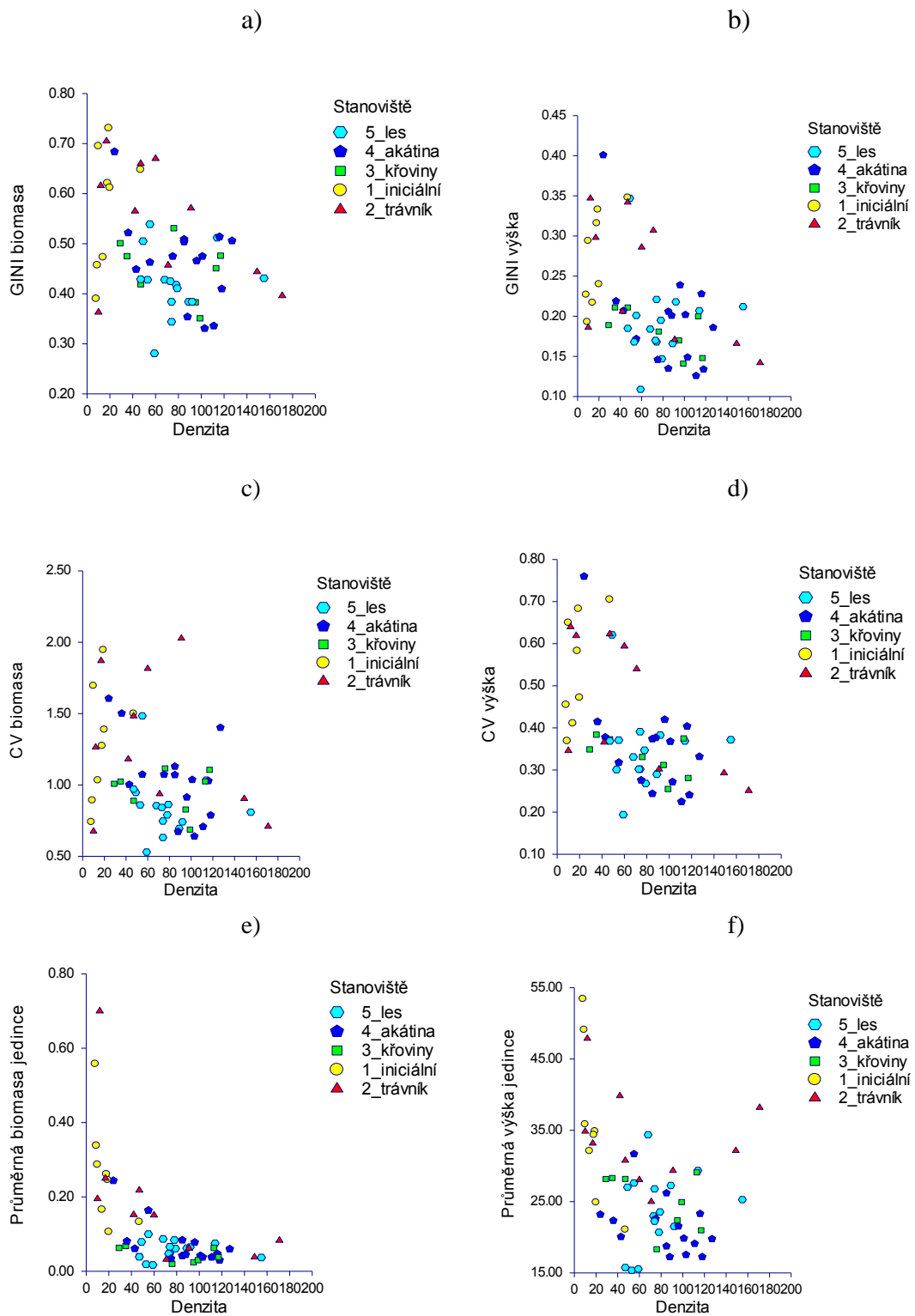
Tab. 3.16 Výsledky ANCOVA testující vliv stanoviště a denzity (kovariáta) na jednotlivé kvantitativní proměnné pro *Allium oleraceum* v ploškách (0,0225 m<sup>2</sup>)

	DENZITA		STANOVIŠTĚ	
	F	P	F	P
GINI biomasa	0.33	0.569	5.94	< <b>0.001</b>
GINI výška	0.09	0.769	2.96	<b>0.029</b>
CV biomasa	0.22	0.641	5.92	< <b>0.001</b>
CV výška	0.14	0.711	3.35	<b>0.017</b>
průměrná biomasa	1.55	0.219	1.85	0.135
průměrná výška	4.96	<b>0.030</b>	1.35	0.263

Tab. 3.17 Výsledky ANCOVA testující vliv stanoviště a denzity (kovariáta) na jednotlivé kvantitativní proměnné pro *Allium vineale* v ploškách (0,0225 m<sup>2</sup>)

	DENZITA		STANOVIŠTĚ	
	F	P	F	P
GINI biomasa	4.70	<b>0.035</b>	3.25	<b>0.019</b>
GINI výška	8.97	<b>0.004</b>	1.65	0.178
CV biomasa	3.34	0.073	2.85	<b>0.033</b>
CV výška	10.43	<b>0.002</b>	2.20	0.082
průměrná biomasa	13.46	< <b>0.001</b>	4.06	<b>0.006</b>
průměrná výška	1.55	0.219	7.78	< <b>0.001</b>

U druhu *Allium vineale* ANCOVA neprokázala signifikantní vliv denzity pouze pro variační koeficient biomasy a u průměrné výšky. S rostoucí denzitou většina sledovaných parametrů klesala. Signifikantní vliv stanoviště byl po odstranění vlivu denzity prokázán pro všechny proměnné kromě GINI koeficientu výšky a variačního koeficientu výšky (tab. 3.17). GINI koeficienty biomasy a výšky, variační koeficienty biomasy a výšky i průměrná biomasa a výška dosahovaly vysokých hodnot ve stanovištích trávníků. Celkově otevřená stanoviště dosahovala vyšších hodnot a zastíněná stanoviště nižších hodnot (obr. 3.18).



Obr. 3.18 Závislost velikostních charakteristik jedinců v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>) na denzitě pro *Allium vineale*: Giniho koeficient biomasy (a), Giniho koeficient výšky (b), variační koeficient biomasy (c), variační koeficient výšky (d), průměrná biomasa jedince (g) (e), průměrná výška jedince (cm) (f)

Pro druh *Allium oleraceum* byla zjištěna signifikantní korelace mezi počtem jedinců a průměrnou výškou jedince. Významná korelace byla také mezi Giniho koeficientem biomasy a Giniho koeficientem výšky, variačním koeficientem biomasy, variačním koeficientem výšky, průměrnou výškou jedince. Giniho koeficient výšky významně koreloval s Giniho koeficientem biomasy, variačními koeficienty biomasy a výšky a průměrnou výškou jedince. Variační koeficienty biomasy a výšky signifikantně korelovali jak mezi sebou navzájem, tak také mezi Giniho koeficienty biomasy a výšky a průměrnou výškou jedince. Dále byla zaznamenána významná korelace mezi průměrnou biomasou jedince a průměrnou výškou jedince. Signifikantní korelace byla i mezi průměrnou výškou jedince a všemi ostatními proměnnými (tab. 3.18).

Tab. 3.18 Korelace studovaných populačních faktorů druhu *Allium oleraceum*. První hodnota = korelační koeficient, druhá hodnota = P; n = 56 párů

	počet jedinců	GINI biomasa	GINI výška	CV biomasa	CV výška	průměrná biomasa
GINI biomasa	-0.057 0.675					
GINI výška	-0.024 0.858	0.819 <b>&lt;0.001</b>				
CV biomasa	-0.037 0.787	0.984 <b>&lt;0.001</b>	0.782 <b>&lt;0.001</b>			
CV výška	0.014 0.916	0.796 <b>&lt;0.001</b>	0.919 <b>&lt;0.001</b>	0.781 <b>&lt;0.001</b>		
průměrná biomasa	-0.177 0.192	-0.051 0.711	-0.058 0.674	-0.052 0.702	0.001 0.992	
průměrná výška	-0.298 <b>0.025</b>	-0.445 <b>0.001</b>	-0.413 <b>0.002</b>	-0.450 <b>0.001</b>	-0.434 <b>0.001</b>	0.498 <b>&lt;0.001</b>

Pro *Allium vineale* byla zjištěna významná korelace mezi počtem jedinců a Giniho koeficienty biomasy a výšky, variačními koeficienty biomasy a výšky a průměrnou výškou a biomasou jedince. Signifikantní korelace byla prokázána mezi Giniho koeficienty biomasy i výšky a všemi zbylými proměnnými. Významná korelace byla mezi variačním koeficientem biomasy a ostatními proměnnými, pouze těsně nevýznamná byla korelace s průměrnou výškou jedince. Mezi variačním koeficientem výšky a všemi zbylými proměnnými byla zjištěna signifikantní korelace. Významná

korelace byla prokázána i mezi průměrnou biomasou a výškou jedince a všemi studovanými faktory (tab. 3.19).

Tab. 3.19 Korelace studovaných populačních faktorů druhu *Allium vineale*. První hodnota = korelační koeficient, druhá hodnota = P; n = 56 párů

	počet jedinců	GINI biomasa	GINI výška	CV biomasa	CV výška	průměrná biomasa
GINI biomasa	-0.372 <b>0.005</b>					
GINI výška	-0.521 <b>&lt;0.001</b>	0.630 <b>&lt;0.001</b>				
CV biomasa	-0.331 <b>0.013</b>	0.960 <b>&lt;0.001</b>	0.526 <b>&lt;0.001</b>			
CV výška	-0.565 <b>&lt;0.001</b>	0.626 <b>&lt;0.001</b>	0.984 <b>&lt;0.001</b>	0.538 <b>&lt;0.001</b>		
průměrná biomasa	-0.652 <b>&lt;0.001</b>	0.524 <b>&lt;0.001</b>	0.639 <b>&lt;0.001</b>	0.458 <b>&lt;0.001</b>	0.654 <b>&lt;0.001</b>	
průměrná výška	-0.435 <b>&lt;0.001</b>	0.326 <b>0.014</b>	0.352 <b>0.008</b>	0.255 0.058	0.347 <b>0.009</b>	0.708 <b>&lt;0.001</b>

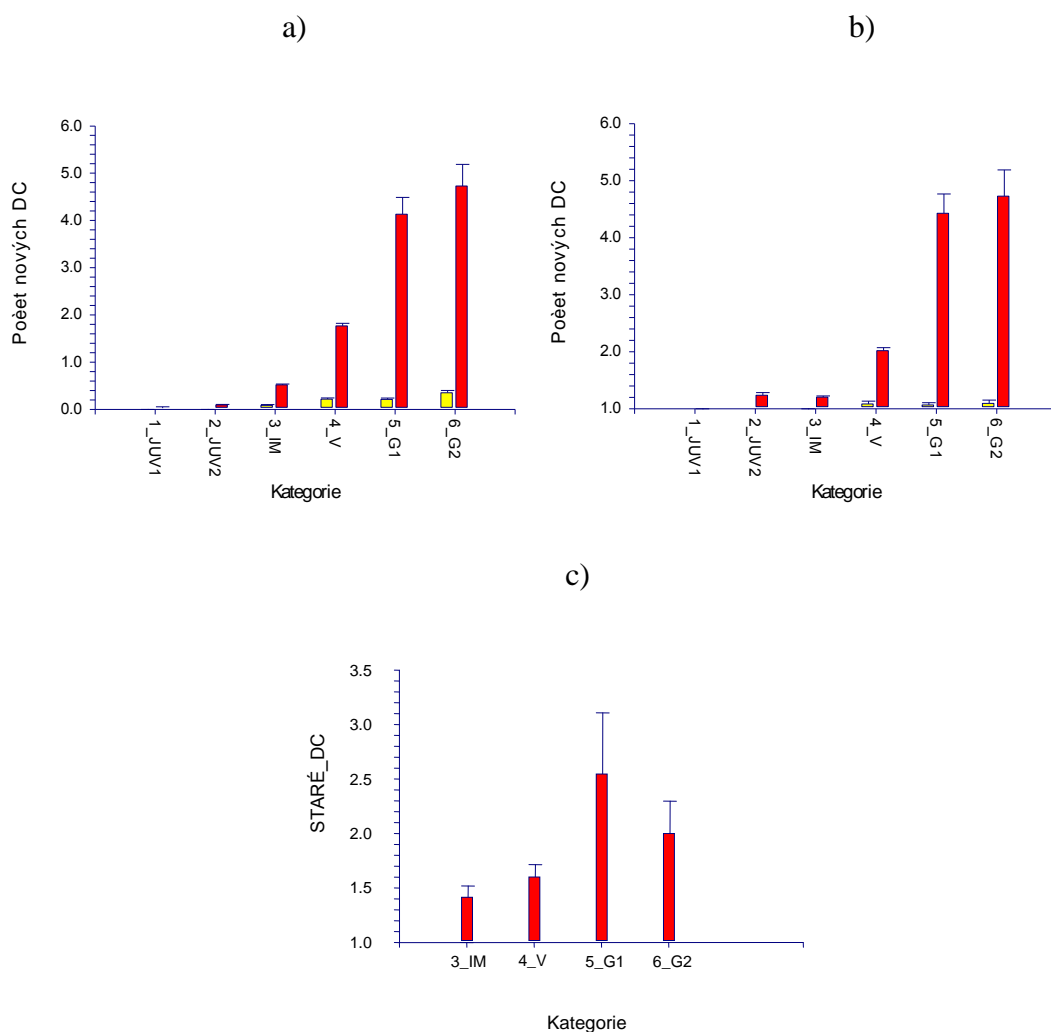
### 3.6 Dceřiné cibule – počet, biomasa

Signifikantní vliv druhu, kategorie i interakce druh x kategorie byl zjištěn jak pro počet nových dceřiných cibulí na jedince na ploškách se započítanými jedinci bez DC, tak pro počet nových dceřiných cibulí na jedince mající alespoň jednu DC (tab. 3.20).

Signifikantní vliv kategorie byl zaznamenán i pro počet starých DC u *Allium vineale*. Druh *A. oleraceum* staré DC netvoří, proto nebyl do této analýzy zahrnut (tab. 3.20).

Tab. 3.20 Výsledky dvoufaktoriální ANOVA testující vliv druhu, ontogenetické kategorie a interakce druh x kategorie na počet nových dceřiných cibulí jedince obou druhů v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>). „bez“ - jsou analyzováni i jedinci bez DC; „s“ - jsou analyzováni jedinci s alespoň jednou DC. Testování počtu starých DC bylo provedeno jen u *Allium vineale*

	DRUH		KATEGORIE		DRUH x KATEGORIE	
	F	p	F	p	F	p
počet nových DC „bez“	430.76	<b>&lt;0.001</b>	78.68	<b>&lt;0.001</b>	74.76	<b>&lt;0.001</b>
počet nových DC „s“	1758.77	<b>&lt;0.001</b>	374.48	<b>&lt;0.001</b>	301.44	<b>&lt;0.001</b>
počet starých DC			2.87	<b>0.025</b>		



Obr. 3.19 Počet (ks) nových dceřiných cibulí (DC) produkovaných jedinci příslušné ontogenetické kategorie druhů *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček); analyzovány všechny rostliny (a), analyzováni jedinci s alespoň jednou DC (b); počet „starých“ (= dormantních) DC produkovaných jedinci příslušné ontogenetické kategorie druhu *Allium vineale* (c); (průměr + standardní chyba)

*Allium vineale* produkuje častěji a více DC než *A. oleraceum*. Nejvíce DC tvořili jedinci generativních ontogenetických kategorií (G1 a G2), nejméně jich tvořili jedinci juvenilních stadií, u kterých se nové DC objevovaly velmi výjimečně. Z grafu (obr. 3.19) je patrné, že počet nových DC narůstá s každou následující ontogenetickou kategorií, ale tento nárůst je rychlejší u *A. vineale*.

Signifikantní byl i vliv kategorie na počet starých DC u druhu *Allium vineale* (tab. 3.20), pro druh *Allium oleraceum* tato charakteristika nebyla měřena, protože tento

druh neprodukuje dormantní DC (viz. kapitola 2.3). Z grafu (3.19 c) je zřejmé, že největší počet DC tvořili jedinci patřící do kategorie G1.

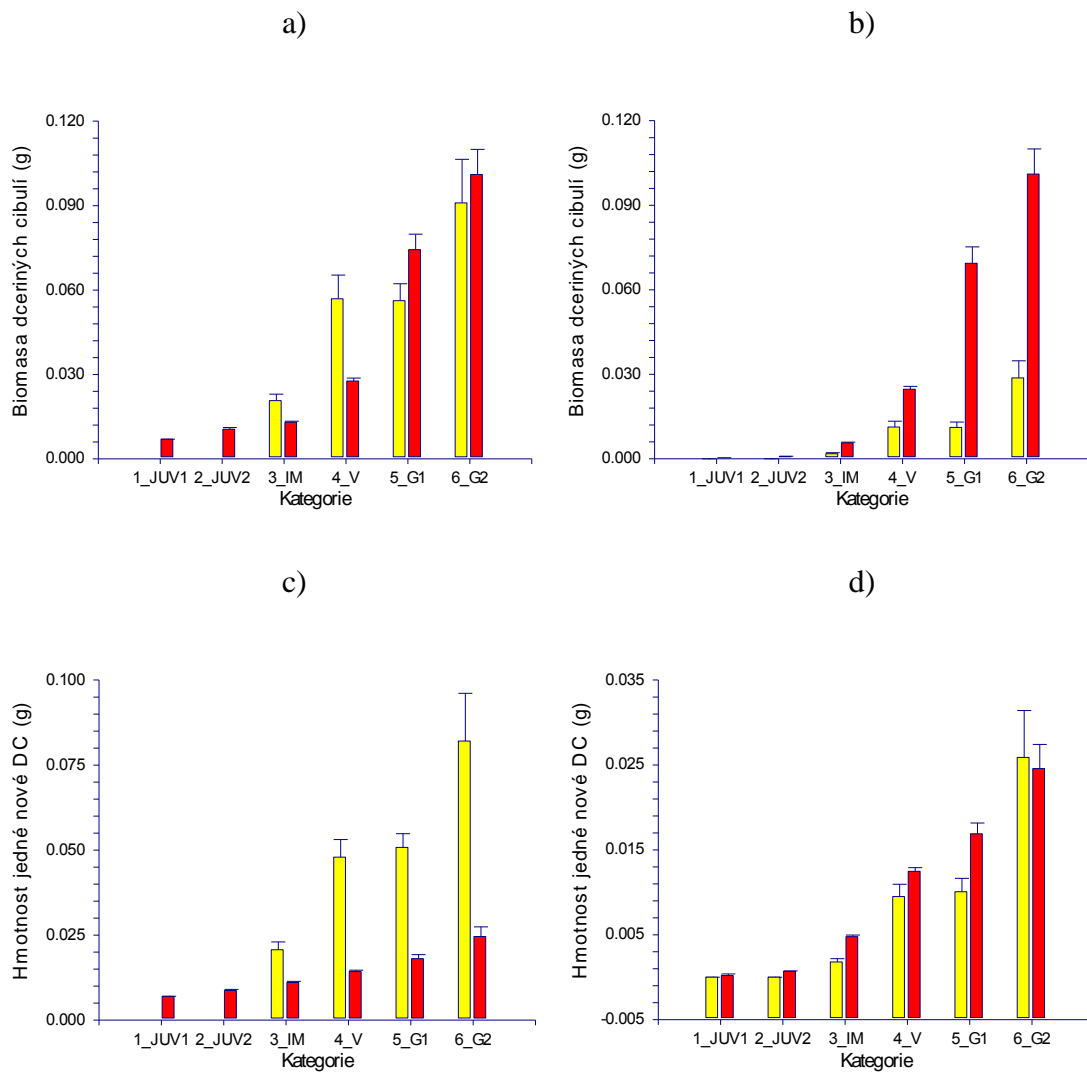
Byl zjištěn signifikantní vliv druhu, ontogenetické kategorie i interakce druh x kategorie na biomasu nových DC, resp. 1 nové DC, pouze pro biomasu jedince „s“ a pro biomasu 1 nové DC „s“ nebyl významný vliv druhu a pro biomasu 1 nové DC „bez“ nebyl významný vliv interakce druh x kategorie (tab. 3.21).

Tab. 3.21 Výsledky ANOVA testující vliv druhu, ontogenetické kategorie a interakce druh x kategorie na biomasu nových DC obou druhů v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>); „s“ – počítáno s jedinci, kteří měli alespoň 1 novou DC; „bez“ – počítáno i s jedinci bez DC

	DRUH		KATEGORIE		DRUH x KATEGORIE	
	F	P	F	P	F	P
biomasa nových DC "s"	0.56	0.456	83.56	<0.001	11.11	<0.001
biomasa nových DC "bez"	507.53	<0.001	317.95	<0.001	111.31	<0.001
biomasa 1 nové DC "s"	0.00	0.999	29.52	<0.001	12.30	<0.001
biomasa 1 nové DC "bez"	6.34	0.012	99.64	<0.001	1.93	0.087

Celková biomasa nových dceřiných cibulí na jedince narůstá směrem k vyšším ontogenetickým kategoriím u obou druhů. Nejnižší je u IM stádia pro druh *Allium oleraceum* a pro juvenilní stadia u druhu *A. vineale*. Tento trend je zachovaný při výpočtech jak pouze s jedinci s alespoň jednou novou DC, tak pro všechny jedince bez ohledu na DC. Hodnoty *Allium vineale* jsou v obou případech přibližně stejné, ale hodnoty *A. oleraceum* při výpočtech se všemi jedinci bez ohledu na DC výrazně klesly (obr. 3.20), což souvisí s velmi nízkou produkcí DC u *A. oleraceum* (obr. 3.29).

Biomasa 1 nové DC narůstá spolu s přechodem k vyšším ontogenetickým kategoriím u obou druhů. Při výpočtech i s jedinci bez DC hodnoty *A. oleraceum* výrazně poklesly, zatímco výsledky *A. vineale* dosahovaly opět přibližně stejných hodnot (obr. 3.20).



Obr. 3.20 Biomasa (g) jedné nové DC a biomasa nových DC pro jednotlivé ontogenetické kategorie u *Allium oleraceum* (žlutý sloupeček) a *Allium vineale* (červený sloupeček); biomasa nových DC s jedinci s alespoň jednou DC (a), biomasa nových DC i s jedinci bez DC (b); biomasa 1 nové DC s jedinci s alespoň jednou DC (c) biomasa 1 nové DC i s jedinci bez DC (d); (průměr + standardní chyba)

### 3.7 *Allium vineale* – populační denzita a produkce dceřiných cibulí podél sukcesního gradientu

Významný vliv stanoviště byl prokázán pro všechny sledované faktory kromě počtu starých DC na jedince (IM-G2) (tab. 3.22). U počtu jedinců patřících do kategorií IM – G2 byl patrný pokles oproti počtu jedinců ze všech kategorií u všech typů stanovišť. Nejvýrazněji poklesly hodnoty v trávnicích a akátinách. Nejvyšší počet nových DC na jedince byl zjištěn pro otevřená stanoviště, nejnižší hodnoty byly naměřeny v křovinách. Počet starých DC byl mezi jednotlivými stanovišti vyrovnanější než u nových DC. Nejvyšší hodnoty byly přesto zaznamenány v akátinách a v lesích, směrem k otevřeným stanovištím hodnoty mírně klesaly (obr. 3.21).

Tab. 3.22 Výsledky ANOVA testující vliv stanoviště na počty jedinců a počty DC na jedince *A. vineale* v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

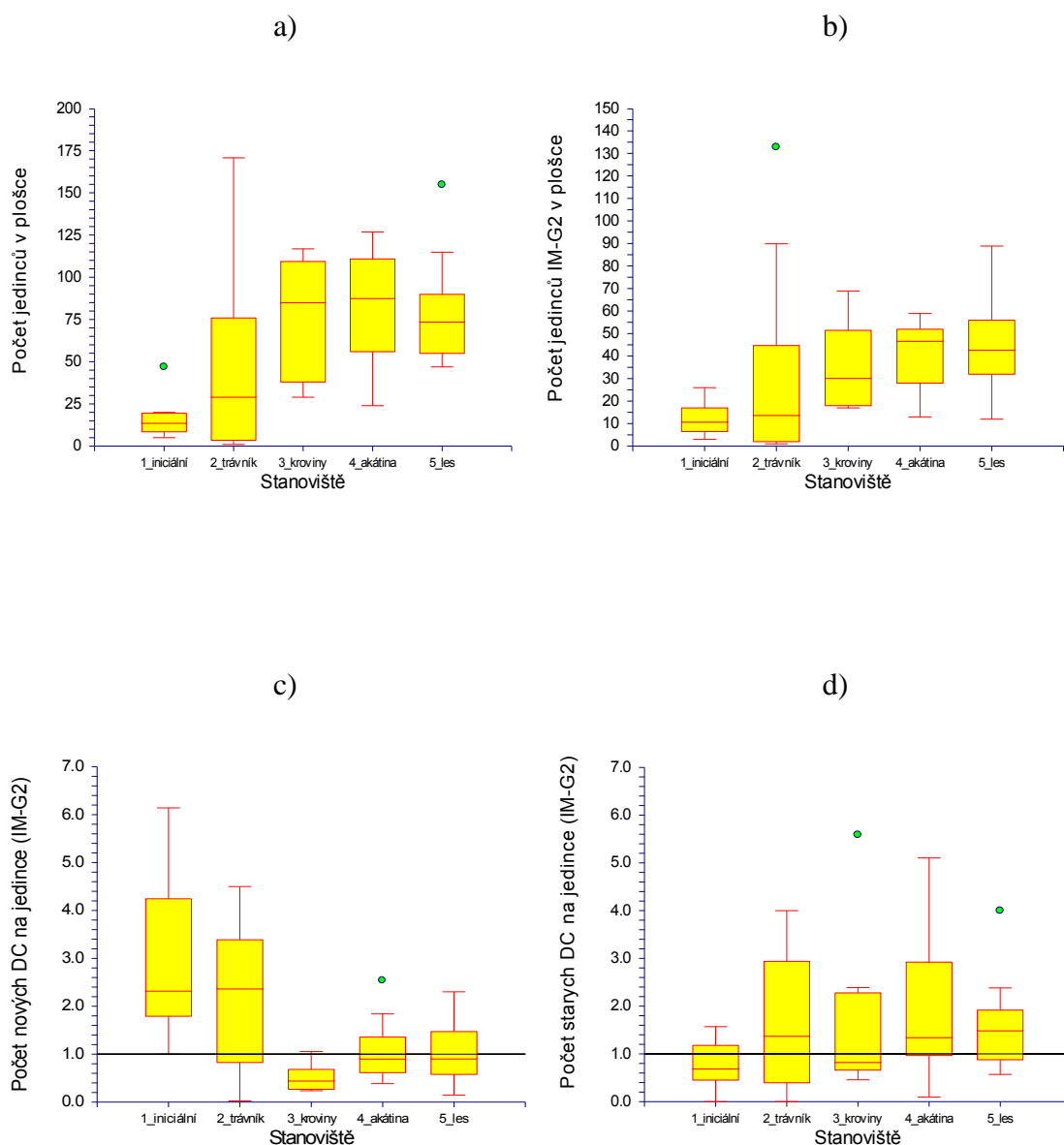
	STANOVIŠTĚ	
	F	p
počet všech jedinců	6.27	<0.001
počet jedinců (IM-G2)	3.08	0.023
počet nových DC na jedince (IM-G2)	9.51	<0.001
počet starých DC na jedince (IM-G2)	1.19	0.327

Byl zjištěn signifikantní vliv stanoviště na poměr nových DC ku dormantním DC a na poměr starých DC k všem cibulím v půdě (tab. 3.23).

Produkce nových dceřiných cibulek na jedince klesá s rostoucí denzitou (lineární regrese,  $F = 35.2$ ,  $P = < 0.001$ ) (obr. 3.22c,d). Počet starých DC na jedince se s rostoucí denzitou nemění, i když je patrný mírný pokles (lineární regrese,  $F = 0.1$ ,  $P = 0.802$ ) (obr. 3.22e).

Nejvyšší poměr nových DC ku dormantním byl zaznamenán u iniciálních stanovišť, které se liší významně od všech ostatních. Největší hodnoty poměru starých DC ke všem cibulím v půdě byly zaznamenány na stíněných stanovištích a směrem k otevřeným postupně klesaly. Pokud se do celkového počtu nepočítaly nové DC, podíl starých DC na všechny cibule v půdě (mimo nové DC) se mezi stanovišti nelišil (obr. 3.21).

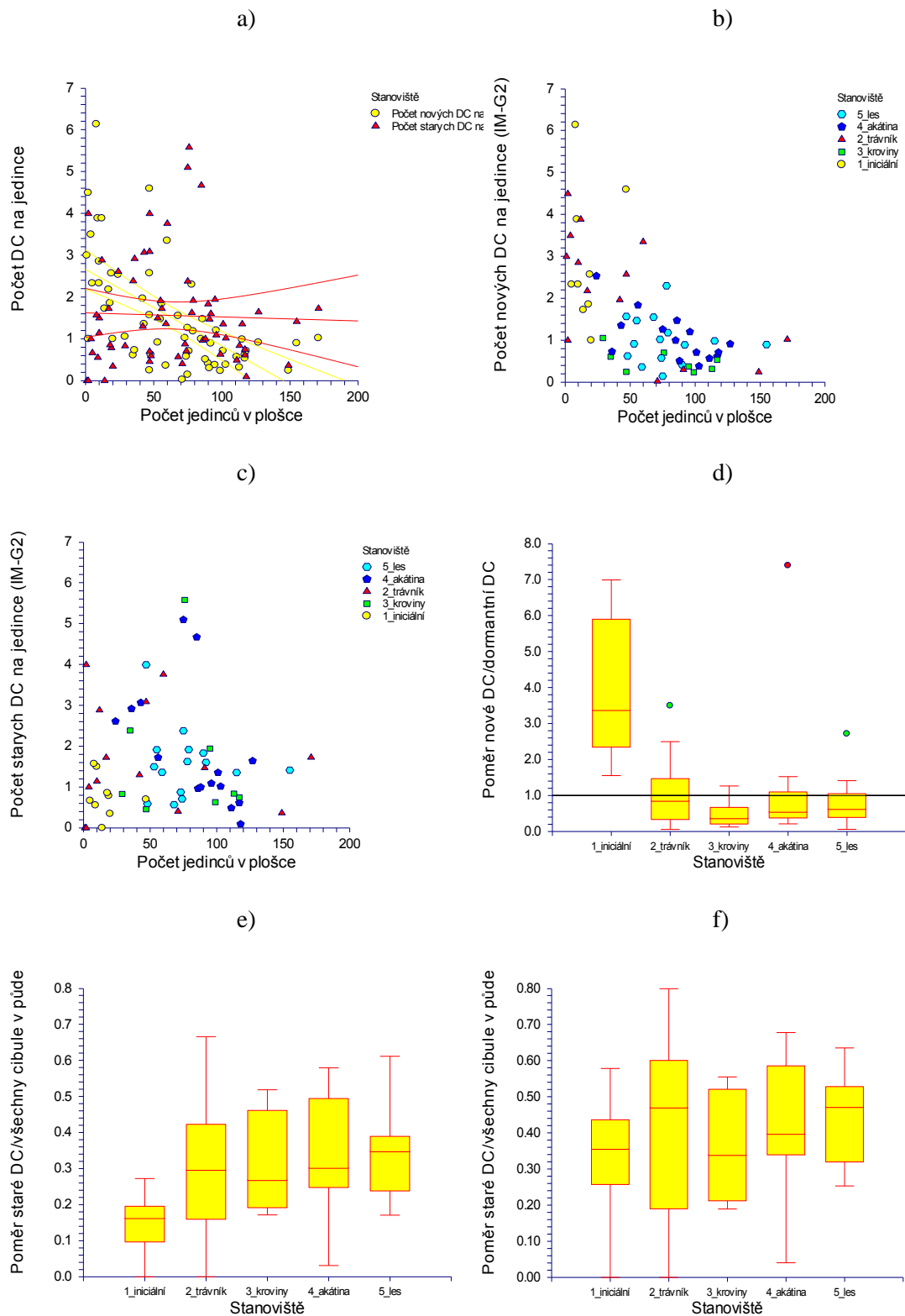




Obr. 3.21 Densita jedinců a DC *A. vineale* v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>) na jednotlivých typech stanovišť (krabičkový diagram). Počet všech jedinců na plošku (a), počet jedinců (IM-G2) na plošku (b), počet nových DC na jedince (IM-G2) na plošku (c), počet starých DC na jedince (IM-G2) na plošku (d); (kvartily, medián a odlehlé hodnoty)

Tab. 3.23 Výsledky ANOVA testující vliv stanoviště na sledované proměnné *A. vineale* v ploškách (0.0225 m<sup>2</sup>)

	STANOVIŠTĚ	
	F	p
nové DC / dormantní DC	9.26	<0.001
staré DC / všechny cibule	3.07	0.023
staré DC / všechny cibule (bez nových DC)	0.63	0.641



Obr. 3.22 Vztah počtu DC jedinců *A. vineale* k denzitě a počtu DC jedinců *A. vineale* ke stanovištím. Počet DC na jedince na denzitě (a); počet nových DC na jedince (IM-G2) na denzitě (b); počet starých DC na jedince (IM-G2) na denzitě (c); poměr nových a dormantních DC na stanovištích (d); poměr starých DC a všech cibulí v půdě na stanovištích (e); poměr starých DC a všech cibulí (kromě nových DC) v půdě na stanovištích (f)

## 4. Diskuse

### 4.1 Denzita a frekvence ontogenetických kategorií

Oba studované druhy patří mezi nejčastěji se vyskytující druhy rodu *Allium* na území České republiky (Krahulec 1977, Krahulec & Duchoslav 2010, Duchoslav & Krahulec 2012) a často se vyskytují na různých typech stanovišť společně (Duchoslav 2001b), ačkoli mají částečně odlišný geografický areál. *Allium oleraceum* má evropský charakter rozšíření, zatímco *A. vineale* má sub-mediteránně sub-atlantský charakter rozšíření (Oberdorfer 1994). V nedávných dobách se především *A. vineale* hojně vyskytovalo na polích jako plevel (Richens 1947), ale vlivem intenzifikace zemědělství došlo k odstranění pro něj vhodných stanovišť (Duchoslav & Krahulec 2012). V zemědělské krajině byly populace obou druhů vytlačeny do remízků, křovin a akátin, které tvoří významná refugia pro zachování ustupujících druhů (McCollin et al. 2000). *Allium oleraceum* je však často uváděno i z přirozených lesních porostů, zvl. z dubohabřin, tvrdých luhů a suchých doubrav (Duchoslav 2001b, Krahulec & Duchoslav 2010). Oba druhy se liší strukturou své distribuce a preferencí stanovišť (Duchoslav 2001b) a rozdíl byl zjištěn i v časování fenofází obou druhů, přičemž *A. vineale* začíná i končí jednotlivé fáze dříve než *A. oleraceum* (Duchoslav 2009). Nejcharakterističtější rysem *A. vineale* je podzimní růst, kdy vypučí časně na podzim a zimu přečkává s jedním až dvěma listy nad povrchem půdy, zatímco listy *A. oleraceum* se nad půdním povrchem objevují většinou až časně zjara (Duchoslav 2009).

Podle teorie populační struktury vegetace je průběh sukcese stanoven ději na populační úrovni, a proto je demografie populací považována za hybnou sílu sukcese (Huston & Smith 1987). Populace se zvýšenou denzitou se u obou druhů objevovaly na stanovištích se stresujícími podmínkami, naopak v podmínkách, kde generativní jedinci druhu dokážou vykvést, vytváří rozvolněnější porosty (Duchoslav 2000). Průměrná denzita obou druhů rostla směrem k zastíněným stanovištím, přičemž *A. vineale* vykazovalo (i když těsně nesignifikantně) výrazný vzestup denzity na stíněných stanovištích v porovnání s *A. oleraceum*. Denzita zjištěná pro *A. oleraceum* rostla jen nepatrně na rozdíl od *A. vineale*. Denzita obou druhů v iniciálních stanovištích byla přibližně stejná a dosahovala nejnižších hodnot (do 100 jedinců na 0.25 m<sup>2</sup>). V trávnicích a zastíněných stanovištích byla denzita *A. vineale* zhruba trojnásobná oproti *A. oleraceum*. Průměrná denzita ve stíněných místech *A. oleraceum* dosahovala

hodnot kolem 100 jedinců, pro *A. vineale* byla 340 jedinců a nejvyšší dosahovala až 459 jedinců na ploše 0.25 m<sup>2</sup>. Oba druhy vytvářejí v zastíněných společenstvech shluky o průměru až několika metrů, které mohou indikovat vyšší lokální dostupnost světla (Duchoslav 2001a). Ještě vyšší denzity byly zaznamenány pro druh *A. ursinum*, kde byl zjištěn počet až 3350 ramet na 1 m<sup>2</sup> (tedy 838 ramet na 0.25 m<sup>2</sup>) (Ernst 1979). Pozorovaný trend ve změnách denzity podél sukcesního gradientu u studovaných druhů může být způsoben následujícími faktory:

a) Na iniciálních stanovištích je vysoká míra disturbance (např. orba, eroze či sesuv půdy), která může dělit shluky cibulí a některé cibule přemístit do větších vzdáleností popř. je poškodit, popř. se cibule ale i pacibulky/semena dostanou buď na povrch či naopak do větší hloubky (viz obr. 3.12), což může omezit jejich úspěšnost pučení a/nebo zpomalit růst (Lazenby 1962, Håkansson 2003). Dále může být velikost populace potenciálně redukována sklizní na polích, kdy během sklizně obilovin (nejčastěji ozimého ječmene nebo pšenice) rostliny česneků teprve kvetou, a i pacibulky ještě nejsou zcela zralé. V případě nedokonalého výmlatu však část pacibulek zůstává ve slámě a není tedy exportována z populace (Håkansson 2003). Doplnění populace na polích pacibulkami a semeny se navíc děje ze zdrojových rostlin podél okrajů polí, které nejsou ani sklizeny při sklizni, ani posečeny při údržbě příkopů či mezí, které se (alespoň v posledních 20 letech) udržují jen nepravidelně. Všechny mnou studované plochy na polích byly do maximálně 2 m od okraje pole. Dále do vnitř pole nebyly rostliny česneků pozorovány. V případě *A. vineale* může orba mechanicky oddělit dceřiné cibule od mateřské cibule a narušením obalné šupiny odstranit jejich dormanci (Lazenby 1962, Håkansson 2003). V otevřených stanovištích byl zjištěn vyšší počet DC oproti zastíněným, což může být způsobeno vyšším množstvím asimilátů, které mohou být investovány do produkce DC a dále byl zjištěn u *A. vineale* nízký podíl dormantních DC oproti nedormantním, což může naznačovat přerušování dormance a rejuvenaci populací. Dalším faktorem mohou být extrémní podmínky jako sucho na skalnatých lokalitách s mělkou půdou, popřípadě málo živin, které mohou limitovat růst rostlin.

b) na loukách může docházet ke spásání nebo kosení rostlin (koncem května), kdy česneky nejsou vzhledem ke své biologii schopné po disturbance znovu vytvořit rozmnožovací struktury, a proto populace nemohou být doplněny pomocí pacibulek nebo semen (Endels et al. 2004b; viz kap. 4.4) a rostliny investují do vegetativního množení pomocí dceřiných cibulí. *A. oleraceum* tvořilo nové dceřiné cibule nejvíce na

iniciálních stanovištích a v akátinách, zatímco *A. vineale* produkovalo nové DC v iniciálním stanovišti a staré (= dormantní) nejvíce v trávnicích, akátinách a v lese. Dále v lučních v zapojených porostech panuje silná kompetice, bylinné patro je zcela zapojené. *A. vineale* vytváří v travnatých porostech na rozdíl od *A. oleraceum* shluky s vysokou denzitou (Duchoslav 2001a). S rostoucí denzitou klesá biomasa jedince (viz obr. 3.18), což ukazuje na silnou vnitrodruhovou kompetici.

c) V zastíněných stanovištích je naopak mnohem menší mezidruhová konkurence mezi rostlinami v bylinném patře, porosty jsou většinou slabě zapojené a nedochází zde prakticky k žádným disturbancím. Denzita obou druhů se lišila navzdory podobné životní formě, morfologii i taxonomické příbuznosti, přesto mají oba druhy podobné životní cykly a jsou adaptovány na odlišné ekologické podmínky obsazovaných stanovišť (Eckstein et al. 2004). Pokud by byla zjištěna vysoká míra odumírání rostlin v populacích geofytů s vysokou denzitou, bylo by to patrně způsobeno konkurencí o zdroje vody (Barkham 1980a, Morschahauser et al. 2009). Mimoto v otevřených stanovištích může narůstat úmrtnost jedinců se stoupající denzitou, zatímco v zastíněných může být mortalita ovlivněna zvýšeným stresem nebo vnitrodruhovou kompeticí.

Pro rod *Allium* je charakteristická rozmanitost typů ontogeneze. Podle Cheryomushkiny (2006) jich lze rozlišit několik: a) kompletní nebo zkrácená ontogeneze kvůli absenci konečných stádií vývinu; bez vegetativního rozmnožování; pregenerativní období je dlouhé až 12 let a délka ontogeneze nepřesahuje 20-25 let; b) jedinci dosahují prvního kvetení mezi 6. – 9. rokem; vegetativní rozmnožování se objevuje na konci ontogeneze; délka ontogeneze neřádka přesahuje 50 let; c) ontogeneze trvá různě dlouho v závislosti na životní formě; pregenerativní období trvá až 12 let, vegetativní rozmnožování se objevuje v polovině generativního období; d) dlouhotrvající ontogeneze (až 100 let); první kvetení mezi 5. – 7. Rokem; e) vegetativní rozmnožování se objevuje už během pregenerativního období; ontogeneze rostlin je úplná; ontogeneze je dlouhodobá; rejuvenace ramet je výrazná (až juvenilní či imaturní stádium); f) vegetativní rozmnožování se objevuje v pregenerativním období a přetrvává dlouhou dobu; délka ontogeneze je neurčitá. U obou studovaných druhů byly nalezeny všechny ontogenetické kategorie kromě senilní. Po odkvětu se mnoho jedinců vrátí do předchozí ontogenetické kategorie, zůstává ve stejné kategorii nebo se cibule rozpadne na mnoho DC, popřípadě zahyne (Duchoslav 2000), je proto obtížné senilní

rostliny identifikovat. Produkce dceřiných cibulí u obou studovaných druhů začíná v raných až středních ontogenetických fázích. Oba studované druhy tedy spadají do typu e, který je charakteristický pro česneky s pravou cibulí (Cheryomushkina 2006).

Frekvence jednotlivých ontogenetických kategorií se lišila mezi stanovišti u obou druhů. Druh *A. oleraceum* měl ve všech typech stanovišť vyrovnanější proporce ontogenetických stádií s převahou juvenilních, imaturních a vegetativních jedinců a menším zastoupením generativních stádií. U *A. vineale* byly patrné výrazné rozdíly mezi relativním zastoupením jednotlivých ontogenetických kategorií, které vykazovaly výraznější nepoměr směrem k pokročilejším sukcesním stádiím, kde jednoznačně převažovali juvenilní (JUV2) a imaturní jedinci a tyto populace tak byly tvořeny pouze či převážně vegetativními stádii. Jedinci kategorií JUV1, G1 a G2 tvořili významnější část populací pouze v sukcesně raných (iniciálních a travnatých) stanovištích, kde dosahovali hodnot přes 30% u *A. oleraceum* a přes 20% u *A. vineale*, ale vyskytovali se i v zástinu, kde je ve větší míře tvořilo *A. oleraceum* oproti *A. vineale*. Klesající podíl semenáčků (JUV1) směrem od sukcesně raných stanovišť k sukcesně pokročilejším byl pozorován i u *Poa alpina* (Marcante et al. 2009). To ukazuje, že frekvence kvetení závisí na typu stanoviště (Barkham 1980a) a že k sexuálnímu rozmnožování pomocí semen v zastíněných stanovištích nedochází, generativní rostliny mohou vytvářet květenství pouze s pacibulkami. Pravděpodobnost vykvetení a produkce semen u druhu *Narcissus pseudonarcissus* je vyšší v otevřených stanovištích, zatímco pravděpodobnost tvorby vegetativního potomstva (pomocí DC) je vyšší v zástinu (Barkham 1980a). Oba studované druhy tvoří více DC i pacibulek na nestíněných stanovištích.

Změny ve věkové a velikostní struktuře (např. pokles počtu jedinců, zvýšení věku jedinců, výrazná unimodalita) populací mohou vést k regresi populací (Brzosko 2001) a některé výzkumy ukázaly, že v populacích na místech s dlouhodobě nepříznivými podmínkami prostředí s dominancí dospělých jedinců nemusí docházet k dostatečné tvorbě semenáčků a populace mohou v delším časovém měřítku zaniknout (např. Ehlers & Olesen 2004). Tento trend ve studiu česneků nebyl prokázán díky rejuvencii u *A. vinealae*, zatímco *A. oleraceum* docházelo k tvorbě semenáčků, byť v menším množství, i v zástinu.

Populace s vysokou proporcí generativních jedinců vytvářejí dostatek propagulí, které jsou základem pro úspěšné šíření druhu. Pro případný růst semenáčků vzniklých

ze semen jsou důležité disturbance, které snižují kompetici a k nimž dochází pouze v iničiálních a travnatých typech stanovišť (Eriksson 1989, Eckstein et al. 2004). Dalším důvodem je absence kvetoucích kyttek v zástinu, kde ale dochází k rejuvenaci pomocí DC. Rostliny rostoucí v suboptimálních podmínkách (v zastínění) tak zůstávají i několik vegetačních období ve stejné ontogenetické kategorii svého vývinu a jejich případná přeměna do vyšší kategorie je podmíněna vhodnými podmínkami jako je například světelná mezera po pádu stromu (Duchoslav 2001a). Rabotnov (1985) označuje některé druhy jako „patients“ – nejsou úspěšné vitalitou a enormním růstem, ale tolerancí k extrémním podmínkám a to buď dočasně, nebo na neurčito. Vytrvávají dlouhou dobu v kategoriích JUV, IM, V, ale jakmile jim umožní podmínky prostředí, vyvinou se do vyšších kategorií. Zatímco oba studované druhy tvořily generativní jedince v otevřených stanovištích, opačný trend v proporcí jednotlivých ontogenetických kategorií byl zjištěn např. u druhů *Geum reptans*, *Primula veris* a *Narcissus pseudonarcissus* které tvořily generativní jedince převážně v zástinu (Weppeler & Stöcklin 2005, Endels et al. 2005).

Na otevřených stanovištích vytváří oba druhy bimodální ontogenetickou strukturu s převahou kategorií JUV1 a G1 u *A. oleraceum* a IM a G2 u *A. vineale*. Tato struktura se nejvíce blíží ontogenetické struktuře populací *Gagea lutea* a *G. minima* (Shorina & Smirnova 1985). V zastíněných stanovištích je struktura populací obou druhů unimodální s výraznou převahou kategorií JUV2, IM a V. Nejvíce se blíží ontogenetické struktuře populací *Galanthus woronowii* nebo *Colchicum speciosum* (Shorina & Smirnova 1985). Tato struktura se ale může za určitých podmínek měnit (např. porostní mezera, disturbance, snížená kompetice) a oba druhy začnou vykazovat invazní charakter s převahou juvenilních jedinců, kteří jsou silně podporováni tvorbou velkého množství propagulí (pacibulek, DC) (Cheryomushkina 2006). Někteří autoři (např. Ostermeijer et al. 1994, Brys et al. 2003) podle relativního zastoupení jednotlivých ontogenetických kategorií rozdělují populace do tří skupin: „Dynamická“ – s nadpolovičním zastoupením juvenilních jedinců, o něco nižším počtem generativních jedinců a malým podílem vegetativních jedinců. „Normální“ – s vysokým počtem generativních jedinců a malými podíly juvenilních a vegetativních stádií. „Regresivní“ – složena výhradně z generativních jedinců a zanedbatelného procenta juvenilních a vegetativních kategorií. Populace druhu *A. oleraceum* vykazovaly bimodální strukturu s převahou juvenilních a generativních jedinců ve všech typech stanovišť kromě lesa.

Populace mohou být označeny za „normální“. Za „normální“ mohou být označeny populace *A. vineale* na otevřených stanovištích, v křovinách, akátinách i v lesích tvořil tento druh „dynamické“ populace. Skladba populací v zástinu se shoduje s Harperem (1977) a Cheryomushkina (2006), kteří uvádějí, že rostlinné populace často vykazují výrazně zešíkmenou, levostrannou velikostní distribuci s mnoha malými jedinci a málo velkými, přičemž levostranná šikmost je zapříčiněna dlouhou pregenerativní fází (Shorina & Smirnova 1985).

## 4.2 Morfometrické znaky

Průměrná biomasa jedinců obou studovaných druhů narůstá s každou následnou fází ontogenetického vývoje. Nejnížší je u juvenilních a nejvyšší u generativních stádií. Zřetelně je tedy např. indukce kvetení závislá na velikosti rostliny, resp. velikosti cibule. Tento jev je dobře popsán u různých geofytů (např. Schnittler et al. 2009, 2013). Druh *Allium oleraceum* dosahoval pro většinu kategorií a stanovišť vyšších hodnot biomasy než *A. vineale* a pro kategorie JUV2, IM, V a G1 byla patrná tendence poklesu hodnot směrem k pozdějším sukcesním stanovištím. Hodnoty *A. vineale* u těchto kategorií byly poměrně vyrovnané. Jedinci kategorií JUV1, G1 tohoto druhu nebyly zjištěni v křovinách a zastíněných porostech. Vysoká hodnota kategorie G2 v akátinách mohla být způsobena tím, že v tomto typu stanoviště byli nalezeni pouze čtyři jedinci. Hodnota biomasy u obou druhů klesala směrem k zastíněným stanovištím, podobně jako u Duchoslava (2009). Biomasa pozitivně koreluje s dostatkem volného prostoru pro růst. S klesající denzitou roste biomasa rostlin (Barkham 1980a). Je zřejmé, že prostředí pozdějších sukcesních stádií působí stresově na oba druhy, k čemuž může přispívat i vliv vyšší populační denzity na stíněných stanovištích.

Průměrná výška jedinců obou druhů narůstá s každou následující ontogenetickou kategorií. Pro všechna stadia byla zjištěna tendence poklesu průměrné výšky směrem ke stíněným stanovištím, což může být ovlivněno celkově menší biomasou rostlin v zástinu. Jedinci některých vyšších kategorií byli na některých stanovištích poškozeni. V zastíněných stanovištích to může být způsobeno okusem zvěře nebo kosením na travnatých a iniciálních stanovištích (Cheryomushkina 2006). V iniciálních stanovištích, na polích a v trávnicích dosahují jedinci *A. vineale* přibližně stejné výšky jako okolní druhy rostlin (Richens 1947). Výška *A. oleraceum* byla velmi podobná výsledkům naměřeným v přírodních populacích v Lotyšsku (Karpavičienė 2002).



Průměrná hloubka cibulí obou druhů narůstá s každou následující ontogenetickou kategorií, přičemž výrazně hlouběji jsou umístěny cibule všech stádií *A. vineale*, což se shoduje s údaji Duchoslava (Duchoslav 2000). Oba druhy měly cibule nejhlouběji v otevřených stanovištích a směrem k zastíněným byly cibule umístěny mělčeji. Výrazně vysoké hodnoty hloubky pro kategorii JUV1 v iniciálním typu stanovišť u obou druhů jsou způsobeny patrně těmi jedinci, kteří byli sbíráni na okraji obilného pole. Hloubka jejich cibulí byla až 12 cm, což bylo patrně způsobeno zaoráním. To růst těchto jedinců mírně zpomaluje (Lazenby 1962). Hloubka cibule je podmíněna také typem půdy. Richens (1947) zjistil, že nejčastější hloubka cibulí u *A. vineale* je mezi 2-6 cm, přičemž může klesat až k 15 cm v zemědělské půdě. Nalezená cibule nejhlubšího rostoucího jedince byla 1 m pod povrchem půdy (Richens 1947). Hloubka jedinců obou druhů je podmíněna i typem propagule, ze kterých vznikli. U juvenilních a imaturních jedinců vzniklých ze semen a pacibulek ležících na povrchu půdy se postupně vyvíjí kontraktilní kořeny, které umožňují zatažení rostliny z půdního povrchu do hlubších vrstev půdy (Ernst 1979, Eggert 1992, Oborny et al. 2011). Jedinci vzniklí z dceřiných cibulí jsou ve vyšších vrstvách půdy než cibule mateřské rostliny. Podle výzkumů Barkhama (1980b) mají rostliny, jejichž cibule rostou ve větší hloubce, více listů a tedy větší fotosyntetický aparát, více biomasy a proto lépe prospívají, tvoří více květů a mají menší míru sesychání, což bylo prokázáno v mé studii.

### 4.3 Velikostní struktura populací

Giniho koeficient ukazující velikostní nevyrovnanost jedinců v populacích obou druhů prokázal pro biomasu i výšku jedinců zřetelnou tendenci k poklesu velikostní variability od otevřených stanovišť ke stíněným. Nejvyšší nevyrovnanost jedinců *Allium oleraceum* i *A. vineale* byla zjištěna pro populace na iniciálních stanovištích navzdory nízké denzitě. Nevyrovnanost je zapříčiněna přítomností jedinců ze všech ontogenetických kategorií, tedy jak malých jedinců semenáčků, větších vegetativních rostlin, tak vysokých generativních rostlin. Nejnížší hodnoty obou druhů byly zjištěny na stíněných stanovištích, kde převažují juvenilní a imaturní jedinci a oba druhy se zde tvořily populace o vysoké denzitě. Nízká velikostní nerovnoměrnost v populacích s vysokou denzitou může být zapříčiněna negativním vlivem zastínění a vnitrodruhovou kompeticí (Duchoslav 2000). Variační koeficient pro biomasu a výšku jedinců obou druhů prokázal podobnou tendenci jako Giniho koeficient.

Průměrná biomasa jedince pro *A. oleraceum* narůstala od iniciálních stanovišť po křoviny a směrem k lesům prudce klesala, zatímco pro *A. vineale* postupně klesala od otevřených stanovišť k zastíněným. Průměrná výška jedince klesala od otevřených stanovišť směrem k zastíněným strměji u *A. vineale* a pozvolna u *A. oleraceum*.

#### 4.4 Sexuální a vegetativní rozmnožování

U rostlin je plodnost silně korelována s jejich velikostí (Solbrig 1981). Rozdílné ekologické podmínky jednotlivých typů stanovišť mohou různě ovlivňovat vývin generativních jedinců, což bylo pozorováno například u druhů *Primula veris* a *Primula vulgaris* (Brys et al. 2004). Generativní jedinci *Allium oleraceum* byly nalezeny ve všech typech stanovišť, zatímco u *A. vineale* se vyskytovaly hojněji v iniciálních a travnatých stanovištích a velmi málo v akátinách. V křovinách a v lese nebyly nalezeny vůbec. Vysoká denzita a nízká ozářenost kvůli zapojenému stromovému patru v lesích jsou důvodem pro nízký počet květů nebo případnou absenci generativních jedinců ve srovnání s mladšími sukcesními stanovišti (Endels et al. 2004). V zastíněných lokalitách se *A. vineale* rozmnožuje pouze vegetativně. Podobný trend byl zjištěn i pro druh *Allium monanthum* (Kawano et al. 2005). Zcela opačný jev byl pozorován u rostlin *Trollius europaeus*, které produkovaly více květů na stíněných lokalitách (Muncaciu et al. 2010).

Generativní jedinci obou druhů byli nejvyšší v otevřených stanovištích a jejich výška klesala směrem k zastíněným. Velikost rostlin silně ovlivňuje rozmnožování a pravděpodobnost produkce květů se zvyšuje s rostoucí velikostí rostlin (Weppeler & Stöcklin 2005). S každou vyšší ontogenetickou kategorií jedinců roste jak velikost, tak i pokryvnost listů (Karpavičienė 2002, Ehlers & Olesen 2004). Kvetoucí jedinci *A. oleraceum* měli v průměru o jeden list více než *A. vineale*, což souvisí s jejich fenologií, kdy rozvoj listů, stvolu a reprodukčních struktur začíná a končí dříve u *A. vineale* než u *A. oleraceum* (Duchoslav 2009). Nejvyšší počet květů u *A. oleraceum* (52) byl nalezen taktéž v iniciálním stanovišti. Nejvíce květů i nejvyšší počet květů na jedné rostlině (62) *A. vineale* byl nalezen v iniciálních stanovištích. To dokazuje, že větší počet květů souvisí s velikostí rostliny a patrně je ovlivněn vyšší dostupností světla (Barkham 1980b). Generativní jedinci obou druhů mohou vytvářet kromě květenství také dceřiné cibule, což je evolučně výhodné (Ceptilis & Bengtsson 2004) a bylo to prokázáno i u jiných geofytů, např. rod *Gagea*. Zajímavostí u druhu *G. lutea* je to, že

v jedné vegetační sezoně tvoří DC jen malé rostliny na rozdíl od kvetoucích jedinců (Schnittler et al. 2009). Během mé práce jsem nenalezl jedince, který by měl tvořeno květenství pouze z květů a bez pacibulek. Byli nalézáni jedinci jenom s pacibulkami. Rostlin pouze s pacibulkami bylo nalezeno (134) a to především u *A. oleraceum* (128). Nejčastěji se vyskytují rostliny s květy i pacibulkami dohromady (Karpavičienė & Karanauskaitė 2010), což se potvrdilo i v mém výzkumu (bylo nalezeno 346 takových jedinců). Tato varianta bývá u *A. vineale* označována jako *Allium vineale* var. *compactum* (Stearn 1980 in Karpavičienė & Karanauskaitė).

Nejvíce pacibulek bylo vytvořeno v otevřených stanovištích a nejméně v zastíněných, přičemž *A. vineale* tvořilo v průměru i o 40 pacibulek více než *A. oleraceum* v iniciálních a travnatých společenstvech. Maximální zjištěný počet na rostlinu byl 116 pro *A. oleraceum* a 190 pro *A. vineale*, což se shoduje s výzkumy Karpavičienė a & Karanauskaitė (2010), které zjistily, že *A. vineale* tvoří více pacibulek jak na jedné rostlině, tak i v průměru.

Největší biomasa generativních rostlin byla pro *A. oleraceum* zjištěna v křovinách a pro *A. vineale* v iniciálních společenstvech.

Richens (1947) uvádí, že na suchých lokalitách tvoří *A. vineale* sice vyšší jedince, ale tito nesou méně a menších pacibulek. Pro *A. oleraceum* biomasa pacibulek korelovala s biomasou generativních rostlin, což může znamenat korelaci mezi velikostí rostlin a velikostí tvořených pacibulek. Biomasy generativních rostlin a pacibulek dosáhly nejvyšších hodnot na otevřených stanovištích a v křovinách, průměrná biomasa jedné pacibulky byla nejvyšší v křovinách. Pro *A. vineale* byla zjištěna největší biomasa generativních rostlin v iniciálních společenstvech a v akátinách, zatímco průměrná biomasa jedné pacibulky byla nejvyšší v travnatých společenstvech, což ukazuje, že generativní rostliny tvoří v zástinu méně pacibulek.

Na rozdíl od většiny geofytů, kde jsou pouze reprodukční nebo stárnoucí rostliny schopné vegetativního rozmnožování (př. narcis (Barkham, 1980a)) u studovaných druhů tvoří vegetativní potomstvo jedinci téměř všech ontogenetických kategorií prostřednictvím DC. Tento typ vegetativního rozmnožování – vegetativní rejuvenace (sensu Shorina & Smirnova 1985) je často spojován s tvorbou vysoce specializovaných propagulí různého morfologického původu (př. pacibulky, hlízy, cibule) na nadzemní části rostliny. Tyto jsou geneticky identické s mateřskou rostlinou,

ale funkčně jsou podobné semenům (Ronsheim 1994). Rostliny vybavené těmito schopnostmi jsou v Evropě vzácné, můžeme je nalézt například v suchých trávnících a na vinicích (např. *Allium carinatum*, *A. vineale*, *A. oleraceum*, *A. scorodopraum*, *Gagea villosa*) (Duchoslav 2000). Některé výzkumy prokázaly, že je výhodnější vegetativní rozmnožování než sexuální a to v podmínkách, kde dochází k nedostatečné tvorbě semen (Eggert 1992, Karpavičienė 2002, Barkham 1980a). Vegetativní množení umožňuje rostlinám přežít období nepříznivých podmínek, které nedovolují sexuální rozmnožení (Eriksson 1994) a které je umožněno dceřinými cibulemi (DC). Po zmírnění podmínek prostředí se může populace vrátit zpět ke zvýšené míře sexuální reprodukce (Marcante et al. 2009). DC mají důležitou roli pro udržování a šíření jedinců v populacích (Kawano et al. 2005) a pro jejich dlouhodobé přežití na lokalitě (Brzosko 2001). Efektivita vegetativního rozmnožování je spojena s podmínkami prostředí a vede k tvorbě kompaktních klonů (Cheryomushkina 2006, Barkham 1992). Oba druhy produkují dceřiné cibule. *A. oleraceum* tvoří většinou 1-2 nedormantní (Duchoslav 2001a, můj výzkum) DC a *A. vineale* tvoří v průměru 4 a více (maximum 12) dormantní i nedormantní DC (Richens 1947, můj výzkum), podobný počet tvoří i *A. monanthum* (Kawano et al. 2005), o něco méně (2) tvoří *A. ursinum* (Oborny et al. 2011) a o něco více (více než 9) bylo zjištěno u *A. scorodoprasum* (Karpavičienė & Karanauskaitė 2010). U jiných rodů může být tento počet ještě vyšší, jak ukázal výzkum u *Gagea lutea* a *G. Spathacea* (Schnittler et al. 2009). Staré DC mají tvrdou tmavě žlutou až hnědou slupku a mohou být ve stavu dormance až 5 let (Ronsheim 1997), zatímco nové DC jsou světlé barvy a mohou být ukryté pod starými rozpadajícími se suknicemi cibule spolu s mateřskou cibulí u *A. vineale* nebo jsou s ní spojeny u *A. oleraceum* (Stritzke & Peters 1970). U obou druhů tvoří DC generativní jedinci, ale zatímco u *A. oleraceum* tvoří DC výjimečně i vegetativní jedinci u *A. vineale* k tomu dochází u velké části nedospělých jedinců poměrně často. Jeden z důvodů, proč malí jedinci s nízkou biomasou nejsou schopni kvetení, je ten, že tvorba semen je náročná na dostatek živin. Proto se tyto jedinci snáze rozmnožují vegetativně (Watson 1984).

V zastíněných porostech, kde dochází ke světelnému stresu (Barkham 1980a), klesá produkce nových (nedormantních) DC vlivem zvýšené denzity (Barkham 1980b) a mírně roste počet dormantních DC s rostoucí denzitou u *A. vineale*, což je ukázáno i poměrným zastoupením nových a starých DC, které klesá směrem k sukcesně starším

stanovištím, kde je více dormantních DC. Spolu s rostoucím počtem DC stoupá stejně i biomasa DC a průměrná biomasa 1 DC u obou druhů.

DC pučí v blízkosti mateřské cibule, zatímco pacibulky jsou rozšiřovány do větších vzdáleností podobně jako semena (Karpavičienė & Karanauskaitė 2010). Vzdálenost mezi rodičovskou a dceřinou rostlinou je silně limitována: nové DC jsou vytvářeny hned po stranách mateřské cibule i u *A. ursinum*. (Klimešová & Klimeš 2006). Právě tento jev uplatňovaný především ve stíněných stanovištích vede ke tvorbě trsů s vysokou denzitou jedinců. Mohou se tak vytvořit rozsáhlé populace a to především na nedisturbovaných místech např. *Allium tricoccum* (Nault & Gagnon 1993). Avšak s rostoucí délkou doby tvorby trsů se zvyšuje denzita populace a postupně dochází ke snížení produkce DC (Barkham 1992).

Pro rozšiřování stávajících populací jsou výhodné pacibulky i dceřiné cibule. Pomocí DC se populace rozšiřuje v těsné blízkosti rostliny a tvoří se trsy s vysokou denzitou, pomocí pacibulek se šíří na větší vzdálenosti, ale ani ta u většiny zjištěných měření nepřesáhla 50 cm (Ronsheim 1984, Oborny et al. 2011). Během některých výzkumů bylo zjištěno, že pacibulky obou druhů jsou výrazně lehčí než DC. U *A. oleraceum* až 10x a u *A. vineale* více než 4x (Karpavičienė & Karanauskaitė 2010, můj výzkum). Velkou výhodou DC i pacibulek je lokální preadaptace na prostředí v okolí mateřské rostliny (Ronsheim 1994, 1997). Na druhou stranu je populace tvořená z jedné genety náchylná na patogeny napadající jedince v daném stanovišti (Parker 1987). Jinou výhodou pacibulek spatřuje Ceptilis (2004) oproti semenům a to v jejich velikosti, která zabezpečuje více živin pro pučící rostlinky a ve výskytu menšího počtu růstových abnormalit. Velikost pacibulek je navíc podobná velikosti obilných zrn a proto se mohly oba druhy rozšiřovat spolu s osivem (Cox 1914, Krochmal 1960).

Oba druhy vytvářely kvetoucí generativní jedince především na otevřených stanovištích, *A. oleraceum* i v křovinách a akátinách. Na raně sukcesních stanovištích dosahovaly populace těchto druhů nejvyšší výšky i hloubky, tvořily nejvíce DC i pacibulek.

## 5. Závěr

Moje diplomová práce se zabývala strukturou populací a způsobem rozmnožování dvou nejhojnějších druhů rodu *Allium* v ČR – *Allium oleraceum* a *A. vineale*. V jejím průběhu byly zjištěny tyto výsledky:

1) *A. vineale* hůře odolává světelnému stresu, a proto lépe prospívá na otevřených stanovištích tedy na okrajích polí, na mezích a ve vinicích, zatímco *A. oleraceum* prospívá i v místech se sníženou dostupností světla a objevuje se především na skalách, v suchých trávnících, v akátinách a v lesích.

2) U obou druhů narůstá populační denzita směrem od otevřených k zastíněným stanovištím. V křovinách, akátinách a v lesích byla pozorována výrazně vyšší (více než 3×) denzita *A. vineale* oproti *A. oleraceum*. To je způsobeno produkcí dceřiných cibulí. *A. vineale* produkuje vyšší počet dceřiných cibulí v těsné blízkosti mateřské rostliny, zatímco *A. oleraceum* produkuje méně dceřiných.

Populace obou druhů vytvářejí na otevřených stanovištích bimodální strukturu s převahou ontogenetických kategorií JUV1 a G1 u *A. oleraceum* a IM a G2 u *A. vineale*. V zastíněných stanovištích mají populace obou druhů unimodální charakter s převahou kategorií JUV2, IM a V. Kvetoucí jedinci se vyskytovaly převážně v otevřených typech stanovišť a dosahovali až 30% (*A. oleraceum*) a 20% (*A. vineale*). V zastíněných stanovištích se kvetoucí rostliny ve větší míře objevovaly pouze u *A. oleraceum* v křovinách (až 20%) a akátinách (až 15%). Generativní jedinci se v zastíněných populacích *A. vineale* objevovali, ale převážně u nich docházelo k aborci květenství a kvetoucí jedinci se zde objevovali velmi výjimečně.

Biomasa, výška i hloubka jedinců shodně narůstaly směrem k vyšším ontogenetickým kategoriím (nejnižší hodnoty byly zjištěny pro juvenilní a nejvyšší pro generativní jedince). Zároveň jejich hodnoty klesaly od otevřených stanovišť směrem k zastíněným. Nejvyšší nerovnoměrnost populací byla zjištěna u otevřených stanovišť a nejmenší v zástinu.

3) Počet květů byl nepatrně vyšší a počet pacibulek výrazně vyšší u *A. vineale* v otevřených stanovištích. U obou druhů byli nalezeni jedinci jak s květy i pacibulkami, tak pouze s pacibulkami, bez květů. Dceřiné cibule tvoří oba druhy

především na otevřených stanovištích. *Allium oleraceum* tvoří zřídka 1 – 2 nedormantní (= nové) dceřiné cibule nad povrchem půdy, zatímco *A. vineale* produkuje až 4 i více nedormantních a 2 a více dormantních (= starých) DC v těsné blízkosti mateřské rostliny. Biomasa jedné DC je až 3x vyšší u *A. oleraceum* než u *A. vineale*, ale u *A. vineale* produkuje mnohem více jedinců než u *A. oleraceum*.

## LITERATURA

- Abrahamson W. G., (1980): Demography and vegetative reproduction (In: Demography and evolution in plant populations. Solbrig O. T., Blackwell Sci. Publ., Oxford, 89-106).
- Anderson, M. J. (2004): PERMANOVA\_2factor: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Åström H., Hæggeström C. A. (2004): Generative reproduction in *Allium oleraceum* (Alliaceae). – *Annales Botanici Fennici* 41: 1-14.
- Barkham J. P. (1980a): Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effect of density. – *Journal of Ecology* 68: 607-633.
- Barkham J. P. (1980b): Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). II. Changes in number of shoots and flowers, and the effect of bulb depth on growth and reproduction. – *Journal of Ecology* 68: 635-664.
- Barkham J. P. (1992): Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). III. Clumps and gaps. – *Journal of Ecology* 80: 797-808.
- Brys R., Jacquemyn H., Endels P., Hermy M., De Blust G. (2003): The relationship between reproductive access and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. – *Acta Oecologica* 24: 247-253.
- Brys R., Jacquemyn H., Endels P., De Blust G., Hermy M. (2004): The effects of grassland management on plant performance and demography in the perennial herb *Primula veris*. – *Journal of Applied Ecology* 41: 1080-1091.



- Brzosko E. (2001): Changes in population structure of *Carex cespitosa* during 10 years of secondary succession in an abandoned in Białowieża, Poland. – *Annales Botanici Fennici* 38: 249-258.
- Caswell H. (2001): *Matrix Population Model*, 2nd ed. – Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Ceptilis A., Bengtsson B. O. (2004): Genetic variation, disequilibrium and natural selection on reproductive traits in *Allium vineale*. – *Journal of Evolution Biology* 17: 302-311.
- Cox H. R. (1914): Wild onion – methods of eradication. – *Agriculturist* 610: 1-8.
- Crawley M. J. (1990): The population dynamics of plants. – *Philosophical Transactions of the Royal Society – Biological Sciences* 330: 125-140.
- Dafni A., Cohen D., Noy-Meir I. (1981): Life-cycle variation in geophytes. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 652-660.
- Duchoslav M. (2000): Srovnávací ekologie *Allium oleraceum* a *Allium vineale*. – dizertační práce depon. in: Knihovna katedry botaniky PŘF UP Olomouc.
- Duchoslav M. (2001a): Small-scale spatial pattern of two common European geophytes *Allium oleraceum* and *A. vineale* in contrasting habitats. – *Biologia* 56: 57-62.
- Duchoslav M. (2001b): *Allium oleraceum* and *A. vineale* in the Czech republic: distribution and habitat differentiation. – *Preslia* 73: 173-184.
- Duchoslav M. (2009): Effects of contrasting habitats on the phenology, seasonal growth, and dry-mass allocation pattern of two bulbous geophytes (Alliaceae) with partly different geographic ranges. – *Polish Journal of Ecology* 57: 15-32.
- Duchoslav M., Krahulec F. (2010): Alliaceae (česnekovité). (In: *Květena České Republiky*. Vol. 8., Štěpánková J. (ed.), Academia, Praha).

- Eckstein R. L., Danihelka J., Hölzel N., Otte A (2004): The effects of management and environmental variation on population stage structure in three river-corridor violets. - *Acta oecologica* 25: 83-91.
- Eggert A. (1992): Dry matter economy and reproduction of a temperate forest spring geophyte, *Allium ursinum*. – *Ecography* 15: 45-55.
- Ehlers B. K., Olesen J. M. (2004): Flower production in relation to individual plant age and leaf production among different patches of *Corydalis intermedia*. – *Plant Ecology* 174: 71-78.
- Endels P., Adriaens D., Verheyen K., Hermy M. (2004a): Population structure and adult plant performance of forest herbs in free contrasting habitats. – *Ecography* 27: 225-241.
- Endels P., Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. (2004b): Impact of management and habitat on demographic traits of *Primula vulgaris* in an agricultural landscape. – *Applied Vegetation Science* 7: 171-182.
- Endels P., Jacquemyn H., Brys R., Hermy M. (2005): Rapid response to habitat restoration by the perennial *Primula veris* as revealed by demographic monitoring. – *Plant Ecology* 176: 143-156.
- Eriksson O. (1989): Seedling dynamics and life histories in clonal plants. - *Oikos* 55: 231-238.
- Eriksson O. (1992): Evolution of seed dispersal and seed recruitment in clonal plants. – *Oikos* 63: 439-448.
- Eriksson O. (1994): Stochastic population dynamics of clonal plants: numeric experiments with ramet and genet models. – *Oikos* 55: 231-266.
- Ernst W. H. O. (1979): Population biology of *Allium ursinum* in Northern Germany. – *Journal of Ecology* 67: 347-362.

- Fialová M., Duchoslav M. (2014): Response to competition of bulbous geophyte *Allium oleraceum* differing in ploidy level. – *Plant Biology* 16: 186-196.
- Fischer M., van Kleunen M. (2002): On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology* 15: 565-582.
- Fritsch, R. M., Friesen, N. (2002): Evolution, domestication and taxonomy. (In: *Allium crop science: recent advances*, Rabinovitch H. D, L. Currah (eds.), CAB international, Wallingford, U. K.).
- Gatsuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I., Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. (1980): Age states of plants of various growth forms: a review. - *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- van Groenendael J. M, de Kroon H. (1990): Clonal growth in plants: regulation and fiction (In: *Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie*, Klimešová J., Klimeš L., 1997, *Biologické listy* 62: 241-263).
- Hakansson, S. (2003): *Weeds and Weed Management on Arable Land: An Ecological Approach*. - CABI Publishing, Wallingford.
- Harper J. L. (1977): *Population Biology of Plants*. – New York, Academic Press.
- Huston M., Smith T. (1987): Plant succession: life history and competition. – *American Naturalist* 130: 168-198.
- Cheryomushkina V. A. (2006): Populational strategy of *Allium* species (Alliaceae). – *Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation* 52: 396-402.
- Chester W., Gurevitch J. (1995): Plant size and spatial pattern in a natural population of *Myosotis micrantha*. – *Journal of Vegetation Science* 6: 847-852.
- Isawa Y., Cohen D. (1989): Optimal growth schedule of a perennial plant. – *American Naturalist* 133: 480-505.

- Kamenetsky R. (1996): Life cycle and morphological features of *Allium* species in connection with geographical distribution. – *Bocconeia* 5: 251-257.
- Kamenetsky R., Rabinowitch H. D. (2006): The Genus *Allium*: A Developmental and Horticultural Analysis. – *Horticultural Reviews* 32: 329-337.
- Karpavičienė B. (2002): *Allium oleraceum* populations: Ecological attachment and reproduction. – *Botanica Lithuanica* 8:103-110.
- Karpavičienė B., Karanauskaitė D. (2010): Variation in reproductive modes of *Allium oleraceum*, *A. scorodoprasum* and *A. vineale* in field collection. – *Acta Biologica Universitatis Daugavpils* 10: 1-10.
- Kawano S., Nagai Y., Kazuhiko H. (2005): Life-history monographs of Japanese plants. 3: *Allium monanthum* Maxim. (Alliaceae). – *Plant Species Biology* 20: 155-165.
- Klimešová J. Klimeš L. (1997): Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie. – *Biologické listy* 62: 241-263.
- Klimešová J., Klimeš L. (2006): CLO-PLA Databáze. <http://clopla.butbn.cas.cz>.
- Kojima A., Nagato Y. (1997): Discovery of highly apomictic and highly amphimictic dihaploids in *Allium tuberosum*. – *Sexual Plant Reproduction* 10: 8-12.
- Krahulec F. (1977): Poznámky k určování československých česneků (*Allium* L.) v nekvetoucím stavu. – *Zprávy Československé botanické společnosti* 12:145-159.
- Krahulec F., Duchoslav M. (2012): Rozšíření druhů rodu česnek (*Allium*) v České republice. V. Druhy sekce *Allium* (*A. sphaerocephalon*, *A. vineale*). – *Zprávy České Botanické Společnosti* 47: 11-41.
- Krochmal A. (1960): germination studies of aerial bulblets of *Allium vineale* L. and *A. canadense* L. – *American Midland Naturalist* 63: 497-508.

- Lazenby A. (1962): Studies on *Allium vineale* L. III. Effect of depth of planting. – Journal of Ecology 50: 97-109.
- Marcante S., Winkler E., Erschbamer B. (2009): Population dynamics along a primary succession gradient: do alpine species fit into demographic succession theory? – Annals of Botany 103: 1129-1143.
- McCollin D., Jackson J. I., Bunce R. G. H., Barr C. J., Stuart R. (2000): Hedgerows as habitats for woodland plants. – Journal of Environmental Management 60: 77-90.
- Moravec J. (ed.) (1994): Fytocenologie. – Academia, Praha, 403 pp.
- Morgan J. W. (1997): The effect of grassland gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosis leptorrhynchoides* (Asteraceae). – Journal of Applied Ecology 34: 566-576.
- Morschhauser T., Kinga R., Botta-Dukát Z., Oborny B. (2009): Density-dependence in the establishment of juvenile *Allium ursinum* individuals in a monodominant stand of conspecific adults. – Acta Oecologica 35: 621-629.
- Muncaciu S., Gafta D., Cristea V., Roşca-Casian O., Goia I. (2010): Eco-coenotic conditions and structure of *Trollius europaeus* L. populations in an extrazonal habitat komplex (Transylvanian Carpathian foothills). - Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 205: 711-720.
- Nault A., Gagnon D. (1993): Ramet demografy of *Allium tricoccum*, a spring ephemeral, perennial forest herb. – Journal of Ecology 81: 101-119.
- Oberdorfer E. 1994 – Pflanzensoziologische Exkursionsflora – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Oborny B., Botta-Dukát Z., Rudolf K., Morschhauser T. (2011): Population ecology of *Allium ursinum*, a space-monopolizing clonal plant. – Acta Botanica Hungarica 53: 371-388.

- Oksanen, J., Blanchet F. G, Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Henry M., Stevens M., Wagner H. (2013). Package 'vegan'. Community Ecology Package. 264 s. Dostupné z: <http://cran.r-project.org/>
- Oostermeijer J. G. B., van't Veer R., den Nijs J. C. M. (1994): Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. – *Journal of Applied Ecology* 31: 428-438.
- Parker M. A. (1987): Pathogen impact on sexual vs. Asexual reproductive success in *Arisaema triphyllum*. – *American Journal of Botany* 74: 1758-1763.
- Prach K., Pyšek P. (1994): Clonal plants – what is their role in succession? – *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29: 307-320.
- Raunkiaer C. (1934): *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. – Londýn, Clarendon, 632 pp.
- Rabotnov T. A. (1969): On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. – *Vegetatio* 19: 87-95.
- Rabotnov T. A. (1985): Dynamics of plant coenotic populations. - (In: *The Population Structure of Vegetation. Handbook of Vegetation Science* 3., White, J. (ed.), Dordrecht, Boston, Lancaster, Kluwer. 121-142).
- Rees A. R. (1959): Effect of Bulb Size on the growth of Tulips. – *Annals of Botany* 33: 133-142.
- Rees A. R. (1972): *The growth of bulbs*. – Academic Press, Londýn.
- Richards A. J. (1990): *Plant Breeding Systems*. 2nd. ed. Unwin Hyman, Londýn.
- Richens R. (1947): Biological flora of the British Isles. No. 1862. *Allium vineale*. – *Journal of Ecology* 34: 209-226.

- Ronsheim M. L. (1994): Dispersal distances and predation rate of sexual and asexual propagules of *Allium vineale* L. – American Midland Naturalist 109: 511-518.
- Ronsheim, M. L. (1997): Distance-dependent performance of asexual progeny in *Allium vineale* (Liliaceae). - American Journal of Botany 84: 1279-1284.
- Shorina, N. I., Smirnova, O. V. (1985): The population biology of ephemeroïds. (In: The Population Structure of Vegetation. Handbook of Vegetation Science 3., White, J. (ed.), Dordrecht, Boston, Lancaster, Kluwer. 225–240).
- Schnittler M., Pfeiffer T., Harter D., Hamann A. (2009): Bulbils contra seeds: reproductive investment in two species of *Gagea* (Liliaceae). – Plant Systematics and Evolution 279: 29-40.
- Schmid, B. (1990). Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. Evolutionary Trends in Plants 4, 25–34.
- Solbrig O. T. (1981): Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. – Evolution 35: 1080-1093.
- Stearn W. T. (1992): How many species of *Allium* are known?. – Kew Magazine. 9: 180-182.
- Stephenson A. G. (1981): Flower and fruit abortion: proximal causes and ultimate functions. – Annual Review of Ecology and Systematics 12: 253-279.
- Stritzke J. F., Peters E. J. (1970): Dormancy and Sprouting Cycles of Wild Garlic. – Weed Science Society of America 18: 112-114.
- Ter Braak C. J. F., Šmilauer P. (2002): Canoco for Windows 4.5 – Biometris, Wageningen-UR.

- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – Journal of Vegetation Science 13: 451-453.
- Tutin T. G. (1957): Biological flora of British Isles: No. 63. *Allium ursinum* L. – Journal of Ecology 45: 1003-1010.
- Watson M. A. (1984): Developmental constraints – effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. – The American Naturalist 123: 411-426.
- Weiner, J., Solbrig O. T. (1984): The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. - Oecologia (Be-1.) 61: 334-336.
- Wepler T., Stöcklin J. (2005): Variation of sexual and clonal reproduction in the alpine *Geum reptans* in contrasting altitudes and successional stages. – Basic and Applied Ecology 6: 305-316.
- de Witte L. J., Stöcklin J. (2010): Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. – Annals of Botany 106: 859-870.



# Přílohy

**Příloha 1:** Tabulka záhlaví vegetačních snímků z přílohy 2

č.	druh	stan.	E3 (%)	E2 (%)	E1 (%)	E0 (%)	Sklon (°)	Orient.	Opad (%)	Vol.Pov.(%)	plocha (m2)	datum	altitude (m)
1	OL	trávník	0	5	50	0	5	V	0	20	4	10.8.2012	195
2	OL	trávník	70	1	70	0	0	.	30	15	4	10.8.2012	201
3	OL	křoviny	0	40	30	0	5	V	5	70	4	10.8.2012	200
4	OL	akátina	40	50	30	0	5	Z	50	25	4	7.8.2012	252
5	OL	akátina	60	20	1	0	20	Z	10	10	4	7.8.2012	252
6	VI	les	50	5	25	0	0	.	5	15	4	6.8.2012	215
7	VI	les	60	0	20	0	5	Z	10	20	4	6.8.2012	215
8	OL	trávník	50	1	50	0	15	V	0	50	4	10.8.2012	210
9	OL	křoviny	0	50	20	0	5	J	10	40	4	13.8.2012	240
10	OL	iniciální	5	1	90	0	0	.	0	70	4	13.8.2012	238
11	OL	křoviny	0	50	45	0	10	SV	5	25	4	13.8.2012	238
12	OL	trávník	5	0	70	0	60	SV	5	50	4	13.8.2012	235
13	OL	akátina	60	25	35	0	5	J	5	15	4	13.8.2012	230
14	VI	akátina	50	30	1	0	20	Z	60	25	4	7.8.2012	253
15	VI	akátina	50	0	25	0	10	JZ	5	30	4	7.8.2012	254
16	OL	les	50	40	30	0	5	J	90	0	4	7.8.2012	266
17	VI	les	50	5	20	5	10	J	20	30	4	6.8.2012	280
18	VI	les	5	0	60	1	5	J	5	50	4	6.8.2012	275
19	OL	akátina	50	0	30	0	40	S	30	50	4	6.8.2012	255
20	OL	akátina	30	20	20	0	35	J	10	70	4	6.8.2012	255
21	VI	trávník	0	25	10	0	20	JZ	0	30	4	13.8.2012	210
22	VI	trávník	0	0	30	0	25	JZ	0	60	4	13.8.2012	200
23	OL	trávník	60	0	30	0	0	.	90	0	4	11.8.2012	187
24	VI	akátina	50	0	30	0	0	.	90	10	4	11.8.2012	190
25	OL	akátina	30	10	25	0	0	.	10	0	4	11.8.2012	192
26	OL	akátina	40	0	20	0	5	JV	30	5	4	11.8.2012	194
27	VI	akátina	50	5	5	0	5	JV	10	0	4	11.8.2012	195
28	VI	křoviny	0	85	1	0	5	JV	80	10	4	7.8.2012	315
29	OL	trávník	5	5	60	0	5	JV	0	0	4	7.8.2012	305
30	VI	křoviny	5	85	50	0	10	JV	50	10	4	7.8.2012	298
31	VI	křoviny	0	85	1	0	5	SZ	90	5	4	7.8.2012	315
32	OL	les	70	1	30	5	15	J	75	10	4	7.8.2012	318
33	VI	akátina	60	1	15	0	0	.	45	40	4	7.8.2012	188
34	VI	akátina	45	0	15	0	0	.	90	0	4	22.8.2012	190
35	VI	les	60	0	1	0	0	.	70	20	4	22.8.2012	190
36	OL	akátina	50	50	50	0	5	JV	90	0	4	6.8.2012	240
37	OL	iniciální	0	0	40	0	0	.	0	80	4	6.8.2012	270
38	VI	les	85	0	5	0	5	JZ	90	5	4	6.8.2012	290
39	VI	akátina	75	5	25	0	10	JV	50	0	4	6.8.2012	295

č.	druh	stan.	E3 (%)	E2 (%)	E1 (%)	E0 (%)	Sklon (°)	Orient.	Opad (%)	Volný povrch (%)	plocha (m2)	datum	altitude (m)
40	OL	akátina	70	40	10	0	15	JV	80	5	4	6.8.2012	290
41	OL	iniciální	0	0	40	0	20	J	5	10	4	6.8.2012	530
42	OL	iniciální	0	0	40	0	20	J	5	15	4	20.5.2013	540
43	OL	iniciální	0	0	60	0	15	JJV	5	10	4	20.5.2013	530
44	OL	trávník	0	0	75	0	1	JJV	5	2	4	20.5.2013	525
45	OL	les	80	0	40	0	2	J	5	10	4	20.5.2013	540
46	OL	les	70	10	30	0	5	J	5	30	4	20.5.2013	560
47	VI	les	70	5	50	0	1	J	5	30	4	20.5.2013	560
48	OL	iniciální	0	0	50	0	0	.	5	50	4	20.5.2013	350
49	OL	iniciální	0	0	70	0	0	.	5	20	4	20.5.2013	350
50	VI	iniciální	0	0	70	0	0	.	5	20	4	20.5.2013	350
51	VI	iniciální	0	0	40	0	0	.	5	50	4	20.5.2013	350
52	VI	iniciální	0	0	80	0	0	.	5	10	4	20.5.2013	350
53	VI	trávník	0	0	100	0	0	.	5	0	4	20.5.2013	350
54	VI	trávník	0	0	100	0	0	.	5	0	4	20.5.2013	350
55	VI	trávník	0	0	100	0	0	.	7	0	4	20.5.2013	350
56	VI	trávník	0	0	70	0	20	V	0	10	4	2.6.2013	401
57	VI	trávník	0	0	65	0	20	v	20	5	4	2.6.2013	401

## Příloha 2: Vegetační snímky

Relevés 57  
Species 251

111111111122222222223333333333444444444455555555  
123456789012345678901234567890123456789012345678901234567

Allium oleraceum	6	rrrrr	++1+1+.	.11	+.r	r.r	r	1r	+	21+111++1+	.....		
Brachypodium pinnatum	6	232	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1r+	.....		
Crataegus monogyna	1	1.3	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Dianthus carthusianorum	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Elymus repens	6	11.2	221.22+2	.22	.....	3.r	+	2	.....	.....	.....		
Eryngium campestre	6	+	.....	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Filipendula vulgaris	6	+	.....	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Lotus corniculatus agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Medicago falcata	6	r	.....	.....	r	.....	.....	r	.....	.....	.....		
Plantago media	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	r	.....	.....	.....		
Poa angustifolia	6	2	.....	.....	2	.....	.....	+	.....	112	.....		
Salvia verticillata	6	r	.....	.....	++	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Thymus pulegioides	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Trifolium alpestre	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Verbascum phoeniceum	6	r.r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Knautia arvensis agg.	6	r.+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Agrimonia eupatoria	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Amaranthus retroflexus	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Arctium lappa	6	r	.....	.....	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....		
Arrhenatherum elatius	6	+	11	.....	+	2	.....	3r	+	.....	11r	.....	12334
Bromus erectus	6	21	.....	1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1	.....	.....
Chenopodium album agg.	6	r	.....	r	+	rr	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Erigeron annuus	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Festuca rupicola	6	r	.....	2	.....	.....	.....	1	.....	.....	2	r	.....
Fragaria viridis	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Galium aparine agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Lamium album	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunus avium	1	4	.....	.....	.....	2.1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Sambucus nigra	4	+	.....	.....	21	1	.....	2	.....	.....	+	1	13
Stellaria media agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Taraxacum sect. Ruderalia	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Urtica dioica	6	+	.....	.....	2r	1rrrr	r.r	.....	.....	.....	r	.....	.....
Achillea millefolium agg.	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Artemisia campestris agg.	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Equisetum arvense	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Geum urbanum	6	++	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Ononis spinosa	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Pimpinella saxifraga agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunella vulgaris	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Ranunculus acris	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Vicia tenuifolia	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Euphorbia esula agg.	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Heracleum sphondylium	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Hypericum perforatum	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Lolium perenne	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunus spinosa	4	3	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Robinia pseudacacia	1	34	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Hylotelephium maximum	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Atriplex sagittata	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Ballota nigra	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Robinia pseudacacia	4	2	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Acer platanoides	4	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Allium vineale	6	rr	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Chelidonium majus	6	1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Euonymus europaeus	7	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Polygonum aviculare agg.	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunus spinosa agg.	4	1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunus spinosa agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Quercus petraea agg.	1	2	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Quercus petraea agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Rubus caesius	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Tilia cordata	1	2	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Tilia cordata	4	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Tilia cordata	7	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Viola odorata	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Acer campestre	1	3	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Acer campestre	7	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Acer platanoides	7	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Aegopodium podagraria	6	2	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Anthriscus sylvestris	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Brachypodium sylvaticum	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Fraxinus excelsior	1	1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Impatiens parviflora	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Carduus acanthoides	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Crataegus monogyna	4	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunus armeniaca	1	3	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Prunus armeniaca	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Artemisia vulgaris	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Chenopodium strictum	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Fallopia convolvulus	6	r	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Lactuca serriola	6	rrr	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Bromus sterilis	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Cirsium arvense	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Juglans regia	4	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Parthenocissus inserta	6	532	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....
Poa pratensis agg.	6	+	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....

Relevés 57  
Species 251

111111111122222222223333333333444444444455555555  
123456789012345678901234567890123456789012345678901234567

Prunus cerasus agg.	1	.....1.....
Prunus cerasus agg.	6	.....+.....
Prunus spinosa	7	.....+ r.....+.....
Amaranthus powellii	6	.....r.....
Anagallis arvensis	6	.....r.....r.....
Campanula rapunculoides	6	.....r.....r.....+.....r.21+++1.....
Cichorium intybus	6	.....r.....
Crepis biennis	6	.....r.....21.....
Dactylis glomerata	6	.....r.....r.....++r.....+.....+1.....+.....121.2.....
Galium verum agg.	6	.....r.....rr.....
Geranium pratense	6	.....+.....+.....1.....111 r.....
Pastinaca sativa	6	.....r.....
Prunus spinosa	1	.....1.....4.54.....
Rumex thyrsiflorus	6	.....r.....
Cornus sanguinea	4	.....r.....+.....r.....+1.....
Cornus sanguinea	7	.....r.....+.....r.....r.....
Juglans regia	1	.....1.....
Zea mays	6	.....1.....
Crataegus laevigata	6	.....r.....
Rosa canina agg.	4	.....r.....+.....
Rosa canina agg.	6	.....+.....
Daucus carota	6	.....r.....r.....r.....
Robinia pseudacacia	6	.....r.....
Acer platanoides	1	.....2.....+.....33.....
Artemisia vulgaris agg.	6	.....r.....
Carpinus betulus	1	.....+.....2+3.....3.2.....
Crataegus monogyna	7	.....r.....
Euonymus europaeus	4	.....+.....
Festuca brevipila	6	.....+.....
Poa nemoralis agg.	6	.....+.....2+.....
Allium rotundum	6	.....r.....
Lysimachia nummularia	6	.....22.....1.....+.....++1.....
Plantago media agg.	6	.....rr.....
Robinia pseudacacia	7	.....++.....r+r.....rr.....r+.....
Stellaria nemorum agg.	6	.....++.....
Ulmus minor	1	.....3.....
Dryopteris filix-mas	6	.....+.....
Oxalis acetosella	6	.....+.....+.....
Rubia species	6	.....r.....
Sambucus nigra	6	.....1.....
Galium aparine	6	.....+.....+.....1+1++.....
Origanum vulgare	6	.....+.....+1.....+
Phleum pratense agg.	6	.....11.....
Rubus species	6	.....++..21r.....
Adonis aestivalis	6	.....r.....
Euphorbia cyparissias	6	.....r.....r.....121+..r.....
Muscari comosum	6	.....r.....
Calamagrostis epigejos	6	.....2.....
Festuca pratensis agg.	6	.....r.....11.....
Solanum nigrum ssp. schultesii	6	.....r.....
Galeopsis bifida	6	.....1.....
Geranium robertianum	6	.....r.....r.....1.....+.....
Luzula divulgata	6	.....r.....
Prunus avium	4	.....2.1.....++.....
Prunus avium	7	.....+.....
Ulmus glabra	7	.....r.....+.....
Centaurea pseudophrygia	6	.....r.....
Corylus avellana	4	.....1.....1+.....
Dianthus pontederiae	6	.....r.....
Falcaria vulgaris	6	.....r.....r.....
Galium album s.lat.	6	.....++.....1.....
Quercus petraea	7	.....+.....+.....
Rosa canina agg.	7	.....r.....r.....r.....
Vicia cracca agg.	6	.....rr.....
Festuca ovina agg.	6	.....+.....
Festuca rubra agg.	6	.....r.....r.....2.....2.....
Quercus petraea	1	.....2.....
Carpinus betulus	7	.....r.....
Quercus petraea agg.	7	.....r.....
Solidago gigantea	6	.....+.....
Fraxinus excelsior	4	.....+.....
Ribes nigrum	4	.....r.....
Avena fatua auct.	6	.....+.....
Centaurea scabiosa	6	.....r.....2.....
Geranium pusillum	6	.....r.....
Tripleurospermum inodorum	6	.....1.....
Viola arvensis	6	.....r.....++..11111.....
Acer pseudoplatanus	1	.....5.....
Polygonatum multiflorum	6	.....r.....
Sambucus nigra	7	.....+.....
Poa nemoralis	6	.....++.....r.....
Acinos arvensis	6	.....+++.....
Alyssum alyssoides	6	.....++r.....
Arenaria serpyllifolia	6	.....11r.....
Bromus tectorum	6	.....22.....
Geranium columbinum	6	.....+++.....

Relevés 57  
Species 251

111111111122222222223333333333444444444455555555  
123456789012345678901234567890123456789012345678901234567

Melica transsilvanica	6	.....	++	.....
Poa compressa	6	.....	1	r
Poa pratensis	6	.....	+	..... 111
Potentilla argentea	6	.....	++r	.....
Sanguisorba minor	6	.....	rrr	.....
Sedum acre	6	.....	1	.....
Sedum sexangulare	6	.....	22+	.....
Valerianella locusta	6	.....	r+r	.....
Veronica sublobata	6	.....	++r	.....
Echium vulgare	6	.....	+	.....
Saxifraga tridactylites	6	.....	r	.....
Veronica arvensis	6	.....	+	..... + r
Vicia tetrasperma	6	.....	+	.....
Vincetoxicum hirsutinaria	6	.....	+	.....
Ajuga genevensis	6	.....	1	.....
Clinopodium vulgare	6	.....	r	.....
Convolvulus arvensis	6	.....	+	..... ++ ..... +r
Galium album s.str.	6	.....	11	..... +1
Galium verum	6	.....	+	.....
Knautia arvensis	6	.....	r1	.....
Plantago lanceolata	6	.....	r	.....
Potentilla heptaphylla	6	.....	+	.....
Securigera varia	6	.....	11	.....
Veronica chamaedrys	6	.....	12r	..... +1 +r
Astragalus glycyphyllos	6	.....	+	.....
Avenula pubescens	6	.....	1	..... +
Carex muricata agg.	6	.....	1	.....
Lathyrus pratensis	6	.....	+	.....
Trisetum flavescens	6	.....	+	..... ++ ++
Viola hirta	6	.....	+	.....
Acer campestre	6	.....	1	.....
Campanula persicifolia	6	.....	r	.....
Chaerophyllum temulum	6	.....	r	.....
Festuca rubra	6	.....	+	..... + r
Fraxinus excelsior	6	.....	+	..... r
Mercurialis perennis	6	.....	r	.....
Acer platanoides	6	.....	+	..... +1
Allium victorialis	6	.....	1	.....
Corylus avellana	1	.....	21	.....
Rosa species	4	.....	r	.....
Rubus caesius	4	.....	r	.....
Carpinus betulus	6	.....	+	.....
Dactylis glomerata agg.	6	.....	+	..... 2
Fragaria moschata	6	.....	+	..... ++
Glechoma hederacea	6	.....	r	..... ++
Aethusa cynapium	6	.....	+	..... ++
Alopecurus pratensis	6	.....	+	.....
Arctium tomentosum	6	.....	r	..... r
Capsella bursa-pastoris	6	.....	r	..... +
Erysimum cheiranthoides	6	.....	+	.....
Euphorbia esula	6	.....	r	..... r
Euphorbia helioscopia	6	.....	+	..... ++1++
Festuca pratensis s.str.	6	.....	r	.....
Galium pusillum agg.	6	.....	+	.....
Hordeum secalinum	6	.....	33434	.....
Lamium purpureum	6	.....	+	..... r+
Mentha arvensis	6	.....	+	.....
Neslia paniculata	6	.....	+	..... r
Potentilla reptans	6	.....	+	..... r
Ranunculus repens	6	.....	++	..... 1
Stellaria media	6	.....	11	..... +1
Thlaspi arvense	6	.....	+	.....
Thlaspi perfoliatum	6	.....	+++r	.....
Tussilago farfara	6	.....	+	.....
Veronica persica	6	.....	1	..... + +
Ficaria bulbifera	6	.....	r++	.....
Veronica hederifolia	6	.....	+	..... +1
Veronica peregrina	6	.....	r	.....
Chaerophyllum aromaticum	6	.....	.....	322+1
Holcus lanatus	6	.....	.....	1+
Lotus corniculatus	6	.....	.....	r
Rumex acetosa	6	.....	.....	r
Sanguisorba officinalis	6	.....	.....	r
Stellaria graminea	6	.....	.....	+
Symphytum officinale	6	.....	.....	r2
Vicia sepium	6	.....	.....	1+
Alchemilla species	6	.....	.....	r
Cerastium holosteoides	6	.....	.....	r
Poa trivialis	6	.....	.....	1

**Příloha 3:** fotografie populace *A. oleraceum* na louce



**Příloha 4:** fotografie populace *A. oleraceum* v akátině



**Příloha 5:** fotografie populace *A. oleraceum* v lese



**Příloha 6:** fotografie květenství *A. oleraceum* (vlevo) s květy a pacibulkami a *A. vineale* (vpravo) pouze s pacibulkami



**Příloha 7:** fotografie populace *A. vineale* v akátině



**Příloha 8:** fotografie populace *A. vineale* v lese

