

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



**Klíční vlastnosti vybraných druhů světlých lesů a
jejich adaptace ke klimatické změně**

Germination characteristics of open woodland species
and their adaptation to climate change

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Autor: Adéla Horká

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Jan Douda, Ph.D.

Konzultant: Ing. Jana Doudová, Ph.D.

Praha 2022

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Adéla Horká

Environmentální vědy

Aplikovaná ekologie

Název práce

Klíční vlastnosti vybraných druhů světlých lesů a jejich adaptace ke klimatické změně

Název anglicky

Germination characteristics of open woodland species and their adaptation to climate change

Cíle práce

Cílem práce je porovnat klíčivé vlastnosti druhů světlých lesů s ohledem na jejich možnou adaptaci na klimaticky mírnější zimy, které jsou v posledních letech ve střední Evropě častější. Světlé lesy střední Evropy jsou charakterizovány širokým spektrem druhů, které zahrnují druhy kontinentálních stepí, ale i druhy typicky lesní. Lze očekávat, že různé druhové skupiny budou odlišně reagovat na změny teplotního režimu v rámci zimního období. To může způsobit ústup ochranných významných druhů, které požadují pro svůj vývoj přemrznutí z důvodů přerušování dormance semen.

Metodika

Hlavní součástí práce bude klíčivostní experiment zahrnující dva teplotní režimy reprezentující mírnou a chladnou zimu. Experiment bude proveden v klíčivostních boxech. Zjišťován bude efekt těchto teplotních režimů na klíčivost tří skupin druhů s odlišnou ekologií, které se společně vyskytují ve světlých doubravách. Budou porovnávány lesostepní druhy, druhy mezofilních lesů a nitrofilní druhy.

Doporučený rozsah práce

40-60 stran

Klíčová slova

klíčící experiment, světlé lesy, lesostepní druhy, klimatická změna, teplotní režim

Doporučené zdroje informací

Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. San Diego, USA.

Douda, J., Doudová, J., Hodková, E., Vít, P., Krak, K. & Mandák, B. (2020). Population history explains the performance of an annual herb – Within and beyond its European species range. *Journal of Ecology*, 108, 958–968.

Engelhardt, M. J. & Anderson, R. C. (2011). Phenological niche separation from native species increases reproductive success of an invasive species: *Alliaria petiolata* (Brassicaceae) – garlic mustard. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 418–433.

Kochánková, J. & Mandák, B. (2009). How do population genetic parameters affect germination of the heterocarpic species *Atriplex tatarica* (Amaranthaceae)? *Annals of Botany*, 103, 1303–1313.

Post E. (2019): *Time in Ecology*. Monographs in Population Biology, vol. 61. Princeton, USA.

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Ing. Jan Douda, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Jana Doudová, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 25. 1. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 27. 1. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2022

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Klíčící vlastnosti vybraných druhů světlých lesů a jejich adaptace ke klimatické změně vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze _____

Podpis _____

Poděkování

Ráda bych poděkovala především svému vedoucímu práce Ing. Janu Doudovi, Ph.D. za jeho cenné připomínky při zpracování této bakalářské práce a také za trpělivost a čas, který mi věnoval během konzultací. Zároveň bych chtěla poděkovat mé konzultantce Ing. Janě Doudové, Ph.D. za veškeré rady týkající se realizace klíčného experimentu a za zpětnou vazbu na tuto práci. Nakonec bych chtěla poděkovat své rodině za podporu, kterou mi během celého studia poskytovali.

Abstrakt

Klimatická změna a s ní spojené globální oteplování představuje pro světovou biodiverzitu bezprecedentní hrozbu. Jednotlivé druhy rostlin se liší v požadavcích na přerušení dormance, které jim umožní úspěšně založit novou generaci a udržet stabilní populaci. Se zvyšujícími se teplotami hrozí, že některé druhy budou znevýhodněny, jelikož jejich požadavky na překonání dormance nebudou naplněny. Stejně tak jiné druhy mohou teplejších podmínek využít k rozšíření na úkor ostatních druhů. Cílem této bakalářské práce je zhodnotit klíčivost jednotlivých druhů v závislosti na simulovaném teplotním režimu. Součástí této práce je klíčící experiment sledující efekt dvou rozdílných stratifikačních režimů (mírná zima: +4 °C / -3 °C a chladná zima: -8 °C / -20 °C) na klíčivost vybraných zástupců tří skupin druhů (mezofilní/lesní, lesostepní a nitrofilní/ruderální). Z výsledků vyplývá, že většina zahrnutých druhů nemá specifické nároky na studenou stratifikaci a je schopná klíčit bez ohledu na to, jakým teplotám je během simulace zimního období vystavena. Nároky na přerušení dormance se zdají být vyšší pouze u ruderálních druhů. Statisticky významné rozdíly v konečné klíčivosti byly zaznamenány u tří druhů, jmenovitě: *Galium aparine*, *Poa nemoralis* a *Inula hirta*. Dále bylo vypořádáno, že rostliny reagovaly na mírnější teploty dřívějším vyklíčením. Tyto fenologické změny mají potenciál ovlivnit populační dynamiku a následně složení rostlinných společenstev. Pro přežití druhů bude pravděpodobně klíčová adaptace na nové podmínky prostřednictvím fenotypové plasticity a dalších mechanismů.

Klíčová slova: dormance semen, druhy světlých lesů, klíčící experiment, teplotní režim

Abstract

Climate change and global warming that is associated with it pose an unprecedented threat to global biodiversity. Plant species differ in their requirements for breaking dormancy, which will allow them to successfully establish a new generation and maintain a stable population. With rising temperatures, some species could be at a disadvantage as their dormancy-breaking requirements might possibly not be met. Likewise, other species may use warmer conditions to spread at the expense of other species. The aim of this thesis is to evaluate germination of individual species depending on the simulated temperature regime. Part of this thesis is a germination experiment monitoring the effect of two different stratification regimes (mild winter: + 4 °C / -3 °C and cold winter: -8 °C / -20 °C) on germination of selected representatives of three groups of species (mesophilic/forest, forest-steppe and nitrophilous/ruderal). The results show that most of the studied species do not have specific requirements for cold stratification and are able to germinate regardless of the temperatures it is exposed to during the winter simulation. Only ruderal species seem to have much higher dormancy-breaking requirements. Statistically significant differences in final germination were observed in three species, namely: *Galium aparine*, *Poa nemoralis* and *Inula hirta*. Furthermore, it was observed that the plants responded to milder temperatures by earlier germination. These phenological changes have the potential to affect population dynamics and subsequently the composition of plant communities. Adaptation to new conditions through phenotypic plasticity and other mechanisms will probably be key to species survival.

Key words: seed dormancy, open woodland species, germination experiment, temperature regime

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíl práce	2
3. Klimatická změna	3
3.1 Studium dopadu klimatické změny na chování organismů.....	4
4. Charakteristika studovaných druhů rostlin.....	6
4.1 Charakteristika xerothermních doubrav	6
4.2 Charakteristika a ekologie nitrofilních (rudерálních) druhů	7
4.3 Charakteristika a ekologie lesostepních druhů	7
4.4 Charakteristika a ekologie mezofilních (lesních) druhů.....	8
5. Klíčení.....	9
5.1 Dormance semen a její přerušení.....	9
5.2 Teplota jako vnější faktor ovlivňující dormanci a klíčení.....	10
5.2.1 Klíčení rudерálních (nitrofilních) druhů	10
5.2.2 Klíčení lesostepních druhů	11
5.2.3 Klíčení mezofilních (lesních) druhů.....	12
5.2.4 Hypotézy o vlivu změny teplotního režimu na klíčení rostlin	13
6. Metodika	14
6.1 Vybrané druhy.....	14
6.2 Popis lokalit.....	14
6.3 Sběr a skladování semen	15
6.4 Nastavení teplotního režimu pro chladnou a mírnou zimu	15
6.5 Příprava experimentu a založení pokusu v chladicích boxech.....	16
6.6 První část experimentu simulující chladnou a mírnou zimu – stratifikace.....	17
6.7 Druhá část experimentu simulující jarní období a klíčení semen	17
6.8 Statistická analýza.....	17
7. Výsledky	18
8. Diskuze	21
9. Závěr	25

10. Zdroje.....	26
12. Přílohy.....	32

1. Úvod

Současná změna klimatu představuje obrovské riziko pro naši planetu. Dle zprávy Národního úřadu pro oceán a atmosféru byl rok 2020 druhým nejteplejším od roku 1880. Celkový průměr zahrnující oteplování pevniny i oceánů atakuje hranici 1 °C, zatímco průměrná naměřená teplota pevniny se v tomto roce pohybovala nad 1.5 °C oproti průměru v minulém století, přičemž je důležité zmínit, že hned osm let posledního desetiletí je zařazeno v žebříčku deseti nejteplejších let v dějinách měření (NOAA, 2021). Zásadní roli v globálním oteplování připisují vědci koncentraci CO₂ a dalším skleníkovým plynům v atmosféře, které prohlubují skleníkový efekt (IPCC, 2014).

Ekosystémy jsou velice dynamická prostředí. Biocenóza osidlující jednotlivé biotopy může být extrémně citlivá na jakoukoli změnu abiotických faktorů jako jsou světlo, teplota či srážky. Existují vědecké studie, které potvrzují, že následkem klimatické změny může být ovlivněna jak regenerace rostlin, tak i struktura a dynamika rostlinných populací a následně i společenstev (Walck & Dixon, 2009; Shi, et al., 2015; Harrison, 2020). Některé druhy, obzvlášť ty, které jsou charakteristické svými invazivními vlastnostmi, mohou využít tyto změny jako příležitost k tomu, aby se rozšířily na úkor původních druhů (Wolkovich & Cleland, 2011, 2014).

V oblastech spadajících do mírného pásma mají na reprodukční cykly rostlin největší vliv teplota a délka dne (Menzel, 2002). Parmesan & Hanley (2015) upozorňují na to, že experimenty studující reakce semen a sazenic v závislosti na globálním oteplování jsou poměrně vzácné, ačkoli se jedná o kritickou a nesmírně citlivou fázi v životním cyklu rostlin, během které jsou mladé vyvíjející se rostliny výrazně náchylné vůči působení nežádoucích faktorů, v důsledku kterých často dochází k ohrožení jejich životnosti nebo dokonce vyústují v odumření mladé rostliny. Mnohdy totiž rostliny během této fáze vykazují nejvyšší úmrtnost (Parmesan & Hanley, 2015). Různé druhy rostlin vyžadují velice specifické podmínky prostředí nebo i sled konkrétních environmentálních faktorů, díky nimž dojde k přerušení dormance semen, což následně umožní semenu vyklíčit (Donohue, 2010; Walck et al., 2011). Z toho důvodu lze mou práci zaměřující se na rozdíly v klíčení druhů rostlin z teplomilných doubrav zařadit mezi první studie, které poskytují cenné informace o reakci jednotlivých skupin rostlin na zvyšující se teploty během zimního období.

2. Cíl práce

Prvním cílem této práce je v literární rešerši shrnout doposud zjištěné informace týkající se vlivu klimatické změny na klíčení různých druhů rostlin a zhodnotit, jak rostliny na tyto změny reagují. Zároveň zde budou charakterizovány jednotlivé skupiny rostlin a nároky studovaných druhů na klíčení.

Dalším cílem mé bakalářské práce je experimentálně ověřit, zdali se procento vyklíčených semen u mnou zkoumaných skupin rostlin (lesostepní, ruderalní a mezofilní) liší v závislosti na teplotním režimu (mírná nebo chladná zima). A tudíž, jestli může mít změna teploty v průběhu zimy vliv na snížení či zvýšení abundance konkrétních druhů rostlin rostoucích ve světlých lesích.

3. Klimatická změna

V souvislosti s globální změnou klimatu jsou realizovány nejrůznější výzkumy, které se touto problematikou zabývají a analyzují potenciální rizika. Příkladem může být každoročně vydávaná zpráva Světového ekonomického fóra. V tomto dokumentu jsou zveřejněny výsledky průzkumu, jehož respondenti zahrnují vysoce postavené osoby ve vládě, obchodu, mezinárodních organizacích a akademické obci a obsahuje žebříčky globálních rizik z hlediska pravděpodobnosti jejich výskytu a z hlediska jejich dopadu na lidstvo. V posledních několika letech se na předních příčkách žebříčku pravidelně objevují environmentální rizika v čele s extrémními jevy počasí, selháním v oblasti opatření proti klimatickým změnám a ztrátou biodiverzity (World Economic Forum, 2021). Podobný dokument byl vydán iniciativou Future Earth, která v rámci průzkumu oslovila 200 vědců z 52 různých zemí. Z výsledků je opět patrné, že z pohledu vědců představují environmentální rizika (extrémní jevy počasí, ztráta biodiverzity a klimatická změna) největší hrozbu jak z hlediska pravděpodobnosti výskytu, tak i z hlediska jejich dopadu na lidstvo (Future Earth, 2020).

Globální změna klimatu je tedy bezpochyby jedním z celosvětově nejdiskutovanějších problémů a výzev, kterým jako lidstvo čelíme. Přináší s sebou celou řadu rizik a má obrovský dopad na životní prostředí a procesy v něm probíhající a také na chod společnosti jako takové. V rámci fenoménu globální změny klimatu dochází kromě navyšování průměrných teplot pevniny a oceánu (NOAA, 2021) i ke změně četnosti a intenzity srážek v jednotlivých regionech a častěji jsou zaznamenávány i extrémní jevy počasí (IPCC, 2018).

Fenologie

V glosáři IPCC (2019) je fenologie definována jako „*obor zaměřující se na studium přírodních jevů, které se periodicky opakují (např. vývojová stádia organismů či migrace) a vztah těchto jevů ke klimatu a sezónním změnám.*“ Již z této definice je patrné, že načasování fenologických fází vykazuje určitou variabilitu v závislosti na změnách abiotických faktorů. Z toho důvodu jsou posuny v načasování fenologických fází vnímány jako spolehlivý ukazatel toho, jak organismy reagují na probíhající změny teplot (Menzel et al., 2006) a rostliny lze v tomto kontextu využít jako bioindikátory měnících se environmentálních podmínek, jelikož růstové fáze probíhající v průběhu jarních měsíců jsou obzvláště citlivé vůči teplotě (Menzel & Fabian, 1999).

Zprávy a studie zaměřující se na problematiku prodlužování vegetačního období se objevují již od konce minulého století. Kupříkladu Menzel & Fabian (1999) využili sjednocený model k analýze dlouhodobých fenologických dat z pozorování dřevin v mezinárodních fenologických zahradách napříč celou Evropou. Sledovány byly vývojové fáze jako je rašení listů a pupenů, růst výhonků, kvetení a žloutnutí a opad listů. Na základě tohoto modelu byli autoři schopni vyvodit, že během let 1959 a 1993 došlo k prodloužení průměrného ročního vegetačního období v Evropě o 10.8 dne, a že změny teplot vzduchu jsou důvodem těchto posunů (Menzel & Fabian, 1999). Trendy dřívějšího nástupu jarních fenologických fází, opožděných podzimních fází a z toho vyplývající variabilita v délce vegetačního období směrem k jeho prodloužení byly zaznamenány i v řadě dalších studií (např.: Root et al., 2003; Menzel et al., 2006; Jeong et al., 2011, Barichivich et al., 2013).

3.1 Studium dopadu klimatické změny na chování organismů

Následkem oteplování se areály mnoha rostlinných i živočišných populací rozšiřují a přesouvají do vyšších zeměpisných šířek a zároveň i do vyšších nadmořských výšek (Parmesan & Yohe, 2003; Root et al., 2003; Jump & Peñuelas, 2005).

Kromě již zmíněného vlivu zvyšujících se teplot na prodloužení vegetačního období a na distribuci druhů, byl také zaznamenán vztah mezi zeměpisnou šířkou a závažností oteplování, kde platí, že s rostoucí zeměpisnou šířkou zároveň dochází k výraznějšímu nárůstu teplot (IPCC 2018; Post et al., 2018). V souvislosti s tímto zpozorovaným trendem se dá očekávat, že i změny v načasování jednotlivých fenologických fází budou výraznější především v oblastech s vyšší zeměpisnou šířkou. Tyto oblasti jsou charakteristické dynamicky se měnícími abiotickými podmínkami v průběhu roku, na které se organismy musely adaptovat prostřednictvím určitých strategií, aby byly schopné získat dostatek zdrojů pro růst, přežití a reprodukci (Post, 2019). Tato teze byla potvrzena Parmesanem (2007), který ve své metaanalýze zahrnující výsledky dvou předešlých rozsáhlých analýz zkoumající reakce druhů reprezentujících zvířecí i rostlinnou říši (Root et al., 2003; Parmesan a Yohe, 2003) zaznamenal, že s každým přibývajícím stupněm severní zeměpisné šířky dochází ke zvýšení posunu v načasování fenologických fází o -0.18 dní během desetiletí. Přičemž tento negativní trend znamená, že k nástupu pozorovaných fenofází došlo o něco dříve, než bylo v minulosti obvyklé.

Další metaanalýza zahrnující 743 záznamů fenologických změn napříč různými druhy rostlin a zvířat bere kromě zeměpisné šířky v potaz i délku pozorování a

zároveň i období, kdy byly jednotlivé studie prováděny. Při bližší analýze autoři zjistili, že studie zahrnující druhy z vyšších zeměpisných šířek byly na rozdíl od těch z nižších zeměpisných šířek novější a také s kratší dobou pozorování. Navzdory těmto zjištěním došli autoři k závěru, že výraznější dřívější nástupy fenologických fází jsou v těchto regionech doopravdy způsobené reakcemi organismů na zvyšování teplot (Post et al., 2018).

V přehledu zaměřeném na změny ve fenologii v kontextu změn teplot došel Post (2019) k následujícím závěrům. Obecně se dá říci, že v souvislosti s oteplováním klimatu převažují reakce organismů v podobě dřívějšího nástupu raných fenologických fází. Z toho však vyplývá, že tyto reakce nelze zobecnit pro všechny druhy. Variabilita fenologických změn je patrná ze studií od Root et al. (2003) a Parmesana a Yohe (2003). U 79 % dřevin a 72 % druhů ze skupiny označené jako „mixed plants“ (skupina zahrnující dřeviny i byliny) autoři zaregistrovali dřívější nástup fenologických fází. Naopak skupinou, kde bylo zaznamenáno nejméně signifikantních fenologických změn byly byliny a hmyz, přibližně u dvou třetin ze koumaných druhů z těchto skupin nebyla změna statisticky významná (Parmesan a Yohe, 2003).

Velmi zajímavá studie byla vydána skupinou evropských vědců, kteří zkoumali, jaký efekt má teplota na fenologii, růst a reprodukční schopnosti dvou lesních druhů rostlin – *Anemone nemorosa* a *Milium effusum*. Nasbíraný rostlinný materiál (semena i dospělí jedinci) byl z několika evropských lokalit nacházejících se v odlišných zeměpisných šířkách přesazen do tří experimentálních zahrad (v Belgii, v jižním Švédsku a na severu Švédska). Kromě toho, byl za použití komor s otevřeným vrchem (OTC – „open top chambers“) sledován vliv oteplování na druh *Anemone nemorosa*. Z výsledků přesazovacích experimentů vyplývá, že se zvyšující se zeměpisnou šířkou došlo k opoždění raných fenologických fází (vzcházení i kvetení) u obou studovaných druhů v porovnání s nejjihněji situovanou experimentální zahradou. A taktéž simulované oteplování v experimentálních komorách způsobilo uspíšení vzcházení i kvetení u všech sledovaných populací druhu *Anemone nemorosa*. Z těchto výsledků lze usuzovat, že změna teplot způsobuje plastickou odezvu u obou druhů v podobě posunu načasování fenologických fází. Dále se v důsledku oteplování zvýšila hmotnost semen, procento vyklíčených diaspor a výška rostlin, zároveň však došlo ke snížení počtu semen na jedince. Stejný efekt na načasování kvetení, výšku rostlin a klíčivost mělo přesazení populací do nižších zeměpisných šířek. U druhu *Milium effusum* byl zpozorován opačný efekt. V nižších zeměpisných šířkách se velikost jedinců

zmenšila. Tato odezva mohla být dle autorů způsobena snížením dostupnosti světla podél latitudinálního gradientu. V jižněji položených experimentálních zahradách byl totiž stromový zápoj mnohem hustší než v chladnějších oblastech a světlo tedy pravděpodobně limitovalo tento druh více než teplota (De Frenne et al., 2011).

4. Charakteristika studovaných druhů rostlin

4.1 Charakteristika xerothermních doubrav

Vegetace Vysoké stráně, na které byla nasbírána část semen na provedení experimentu (viz metodika – sběr a skladování semen), se řadí do svazu LCC *Quercion petraeae* Issler 1931, konkrétně do asociace *Sorbo torminalis-Quercetum* Svoboda ex Blažková 1962 (Douda et al., 2017).

Dominantní dřevinou tohoto typu biotopu je dub zimní (*Quercus petraea* agg.), který mnohdy tvoří jednodruhové porosty homogenního charakteru. V případě, že se na lokalitách vyskytují příměsi, jedná se zpravidla o habr obecný (*Carpinus betulus*) či lípu srdčitou (*Tilia cordata*), které se řadí mezi mezofilní druhy dřevin. Na xerothermnějších stanovištích mohou být součástí stromového patra některé druhy jeřábu (*Sorbus torminalis* a *Sorbus aria* agg.) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Tyto druhy jsou charakterizovány jako světlomilné (Roleček, 2013).

Typicky se acidofilní teplomilné doubravy vyskytují na lokalitách, které jsou dostatečně osluněné (např. v blízkosti skalních výchozů nebo na stráních přilehlých k údolí řek). Hodnota pH půdy se na těchto stanovištích pohybuje nejčastěji mezi 4,0 a 5,5 a jedná se tedy o kyselé nebo druhotně kyselé substráty (Roleček, 2013). Konkrétně jsou na lokalitě Vysoká stráň přítomny kambizemě a litozemě, podloží je tvořeno prachovcem a pískovcem (Douda et al., 2017). V minulosti byly některé lokality s acidofilními teplomilnými doubravami obhospodařovány jako pařeziny nebo na nich docházelo k pastvě či hrabání podrostu, který byl následně používán jako stelivo. Tyto zásahy umožnily expanzi suchomilných druhů, a naopak ústup mezofilních druhů. Ve světlých lesích se vyskytuje řada vzácných a ochránářsky významných druhů, z toho důvodu je pro udržení biodiverzity klíčový zásah člověka s cílem zabránit sukcesi pomocí zachování rozvolněného lesního zápoje výběrnou těžbou a využitím tradičních způsobů hospodaření (Roleček, 2013).

4.2 Charakteristika a ekologie nitrofilních (ruđerálních) druhů

Nitrofilní druhy rostlin jsou vázané na stanoviště, kde mají k dispozici konstantní přísun dusíkatých látek z půdy, tzn. nitrátů nebo amonných iontů a jsou tedy charakteristické svou náročností na dusík (Slavíková, 1986).

Alliaria petiolata, *Chaerophyllum temulum* a *Galium aparine* spadají do asociace XDD01 *Alliario petiolatae-Chaerophylletum temuli* Lohmeyer 1955 (nitrofilní lemová ruđerální vegetace s krabilicí mámivou), řadící se do svazu nitrofilní lemové ruđerální vegetace s jednoletým a dvouletými bylinami (XDD *Geo urbani-Alliarion petiolatae* Lohmeyer et Oberdorfer in Görs et Müller 1969). Jedná se o teplomilná nitrofilní společenstva tvořící jak lemy, tak i rozlehlejší porosty. Výskyt těchto společenstev je typický pro stanoviště ovlivněná lidskou činností (např. rumiště, parky, hřbitovy, opuštěné zahrady), je možné je však do jisté míry zpozorovat i na lokalitách s polopřirozeným charakterem, jako jsou ku příkladu okraje listnatých lesních porostů. Rostliny tvořící společenstva tohoto typu, vyžadují občasné mechanické disturbance, díky nimž jsou schopné se udržet a prosadit na úkor vytrvalejších a konkurenceschopnějších druhů, které by při absenci narušování začaly v rámci přirozených sukcesních pochodů převažovat (Láníková, 2009).

Nitrofilní druhy zahrnuté do tohoto experimentu se vyznačují CR strategií (*Alliaria petiolata*, *Galium aparine*, *Chaerophyllum temulum*), tzn. kompetitivně ruđerální strategií. Výjimkou je vikev chlupatá (*Vicia hirsuta*), jejíž životní strategie je typicky ruđerální (Chytrý et al., 2021; Pladias, 2022; Klotz & Kühn, 2002).

Rostliny označené jako R-stratégové jsou přizpůsobeny vysoké míře disturbancí, zato stres jsou schopné snést pouze do nízké míry. Proto osidlují stanoviště, kde mají k dispozici dostatek živin, vody a sluneční energie, čímž dochází k minimalizaci potenciálního stresu. Pro ruđerální strategy je typický krátký životní cyklus a důraz je kladen zejména na produkci velkého množství potomstva (semen). Nepříznivé období přečkávají ve formě semen či plodů. Kompetitivně ruđerální stratégové (CR stratégové) jsou schopni nejvíce prospívat a prosadit se na produktivních stanovištích s nízkým dopadem stresu, kde dochází k nízké intenzitě disturbancí, čímž je redukována konkurence (Grime, 1979).

4.3 Charakteristika a ekologie lesostepních druhů

Lesostepní druhy, které byly zahrnuty do studie, spadají do třídy TH. *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tüxen ex Soó 1947, charakterizující vegetaci suchých trávníků.

U těchto typů biotopů je typická suchá a mělká půda s nízkým obsahem živin a velmi omezenou schopností zadržovat zásoby vody. Mnohdy se jedná o půdy vápnaté, vyskytující se v termofytiku. Výskyt středoevropských suchých trávníků je koncentrován hlavně na svazích exponovaných směrem na jih. Další charakteristickou vlastností suchých trávníků jsou výrazné rozdíly mezi denními a nočními teplotami. V průběhu zimního období je vrstva sněhu relativně mělká a často odtává, a tudíž se stává, že musí rostliny odolávat působení nepříjemných holomrazů. Na všechny tyto zmíněné nepříznivé podmínky se rostliny musely adaptovat, pro C-strategie a druhy s vyššími nároky na vláhu či živiny představují tyto specifické abiotické podmínky překážku, která je omezuje nebo jim neumožňuje růst na těchto typech biotopů. Rostliny rostoucí na suchých trávnících mají požadavky na vyšší teploty v průběhu vegetačního období a zároveň mají zvýšené nároky na světlo, jedná se tedy o světlomilné druhy, které špatně snášejí větší zastínění (Chytrý et al., 2007).

Studované druhy se vyznačují buď CS (*Inula hirta*, *Melica transsilvanica*) nebo CSR strategií (*Scabiosa ochroleuca*, *Trifolium alpestre*) (Chytrý et al., 2021; Pladias, 2022; Klotz & Kühn, 2002). Stres tolerantní konkurenční strategové do jisté míry korespondují jak vlastnostmi C-strategů, tak charakteristikami S-strategů. Jsou adaptovaní na prostředí, v němž dochází k nízké míře disturbancí, a které zároveň vykazuje průměrnou produktivitu, tj. množství vyprodukované biomasy na jednotku plochy. Rostliny s CSR strategií se vyskytují na stanovištích, kde dochází k regulaci konkurence střední mírou stresu i narušováním (Grime, 1979).

4.4 Charakteristika a ekologie mezofilních (lesních) druhů

Obecně mezofilní druhy rostlin pro růst vyžadují podmínky mírného pásma. Nároky na vodu se pohybují zhruba ve středu na pomyslné škále mezi xerofyty a hydrofyty. Jinými slovy lze říci, že osidlují stanoviště, na kterých půda není ani příliš suchá, ani příliš mokrá (Supriya, 2020). Bylinné patro tvořené mezickými druhy vyžaduje v porovnání s typickými druhy teplomilných doubrav o něco chladnější, vlhčí a na živiny bohatší prostředí a podmínky (Hédl et al., 2010).

Životní strategie jednotlivých studovaných druhů se liší. *Poa nemoralis* představuje zástupce CSR strategů, *Bromus benekenii* a *Tanacetum corymbosum* jsou stres snášející konkurenční strategové a *Galium odoratum* je označováno za S-stratega (Chytrý et al., 2021; Pladias, 2022; Klotz & Kühn, 2002). Stres tolerantní strategové jsou typičtí svou schopností růst na stanovištích, kde je existence vegetace

omezována různými limitujícími faktory, které mají funkci stresoru. Jedná se například o sníženou dostupnost živin, slunečního záření či vody (Grime, 1979).

5. Klíčení

Nejobsáhlejší dílo rozebírající problematiku klíčení semen včetně typů dormance a podmínek, potřebných k jejímu prolomení publikovali Baskin & Baskin (2014). V této kapitole budou přiblíženy charakteristiky klíčení semen vybraných druhů rostlin, dormance a vliv teploty na klíčení studovaných druhů.

Definice klíčení

McNair et al. (2012) ve své práci uvádí, že termín „klíčení“ popisuje *„fyziologické a vývojové procesy, které se obnovují ve zralých non-dormantních semenech v případě, že jsou vystavena vhodným vnějším podmínkám prostředí jako je dostupnost vody a teplota a dalším fyzikálně-chemickým faktorům.“*

Proces klíčení je iniciován vstřebáním vody suchým semenem. Po absorpci dostatečného množství vody, během které semeno bobtná, dochází k růstu embrya a následně k prodloužení jeho osy. Proces klíčení je obvykle považován za dokončený ve chvíli, kdy dojde k proražení osy zárodku skrze krycí struktury semene a k růstu kořínku (Schopfer & Plachy, 1984; Bewley, 1997). Zárodky jsou u krytosemenných rostlin zpravidla chráněny dvěma krycími vrstvami, konkrétně endospermem a osemením (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006).

5.1 Dormance semen a její přerušení

Dormanci semen je možné definovat mnoha způsoby. Lze ji vysvětlit jako neschopnost životaschopného semena vyklíčit navzdory tomu, že se nachází v příznivých environmentálních podmínkách pro klíčení (ty zahrnují dostatek vody, vhodnou teplotu, světlo a plyny) (Bewley, 1997; Vleeshouwers et al., 1995). Vleeshouwers et al. (1995) popisují dormanci jako *„charakteristiku semene, u které stupeň dormance definuje rozsah podmínek, ve kterých je semeno schopné vyklíčit.“* Jedná se o vrozenou vlastnost semen, zabraňující klíčení v období roku, kdy prostředí nezůstává dostatečně dlouho příznivé na to, aby sazenice mohla přežít a plodit potomstvo (Vleeshouwers et al., 1995). Tudiž je nesporné, že dormance semen hraje nesporně důležitou roli v regulaci načasování klíčení tak,

aby byly podmínky prostředí příznivé pro přežití sazenic a následně i k dozrání rostliny (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006).

Mezi vnější klíčové činitele mající schopnost ovlivnit úroveň dormance semen jak na mateřské rostlině, tak i následně v půdní semenné bance se řadí teplota, světlo, voda, kyslík, dusičnany, alelopatické látky či kouř (Graeber et al., 2012). V souvislosti s mým provedeným experimentem bude v této práci kladen důraz na vliv teploty na přerušení dormance a klíčení.

5.2 Teplota jako vnější faktor ovlivňující dormanci a klíčení

Lze očekávat, že měnící se doba trvání zim a zvyšující se teplota během zimního období ovlivní reprodukční cyklus některých druhů rostlin (Walck et al., 2011). Zatímco druhy, které jsou nenáročné svými požadavky na teplotní rozsah při studené stratifikaci (Stokes, 1965), nemusí být dotčeny, u druhů se specifickými nároky na teplotu během stratifikace (Washitani & Kabaya, 1988) může dojít k silnému znevýhodnění, pokud nebudou tyto požadavky splněny (Walck et al., 2011). Nejčastější způsob přerušení dormance, který vyžaduje většina vytrvalých rostlin mírného pásma a obecně letní jednoleté byliny, je pomocí studené stratifikace ve vlhkém prostředí, k čemuž dochází v průběhu zimy (Baskin & Baskin, 1988, Probert, 2000). Účinné nastavení teplot pro studenou stratifikaci se nachází mezi 0 °C a 10 °C a nejlepší výsledky u většiny rostlin byly zaznamenány při teplotě 5 °C, která se jeví u řady druhů jako optimální (Stokes, 1965; Nikolaeva, 1969). Tato podkapitola bude zaměřena na zhodnocení charakteristik klíčících nároků jednotlivých druhů a na základě těchto informací budou následně zformulovány testované hypotézy.

5.2.1 Klíčení ruderálních (nitrofilních) druhů

Zatímco druhy *Galium aparine* a *Vicia hirsuta* se řadí mezi jednoleté byliny (Grime et al., 1981), *Alliaria petiolata* a *Chaerophyllum temulum* mají dvouletý životní cyklus a k vytvoření reprodukčních orgánů včetně semen dochází až v průběhu druhé vegetační sezóny (Kopecký, 1985).

V rozsáhlé klíčící studii Grime et al. (1981) zaznamenali u druhu *Galium aparine* pozitivní reakci v klíčení semen po studené stratifikaci v navlhčeném písku. Diaspory byly skladovány při teplotě 5 °C po dobu přibližně 45 dnů a následně po tomto ošetření vyklíčilo 100 % semen. Oproti tomu u kontrolní skupiny, která

neprošla studenou stratifikací vyklíčilo 36 % semen. V této studii bylo zkoumáno i klíčení druhu *Vicia hirsuta* z čeledi *Fabaceae* (Grime et al., 1981). Charakteristikou zástupců bobovitých je nepropustné osemení zamezující absorpci vody, které způsobuje fyzickou dormanci (Van Assche et al., 2003; Baskin & Baskin, 2014). Klíčivost signifikantně zvyšuje provedení skarifikace. Semena byla před provedením skarifikace skladována v suchu po dobu tří měsíců a po skarifikaci byla klíčivost 100%, v porovnání s kontrolní skupinou, u které vyklíčilo pouhých 20 % semen (Grime et al., 1981). Van Assche & Vandeloos (2010) zaznamenali u šesti ozimých jednoletých rostlin z čeledi *Fabaceae*, včetně druhu *Vicia hirsuta* kromě fyzické dormance i nehlubokou fyziologickou dormanci a Nikolaeva (1969) ve své charakterizaci toto označuje jako kombinovanou dormanci.

Při zkoumání dormance u semen druhu *Alliaria petiolata* došlo k přerušení dormance a následnému vyklíčení jen poté, co semena prošla teplotním režimem nastaveným na 3-5 °C a 4-6 °C. Těmto teplotám byla semena vystavena po dobu až 120 dní. Vyšší teploty nebyly dostatečné k přerušení fyziologické dormance (Lhotská, 1975). Nutnost dlouhodobé studené stratifikace k prolomení dormantního stavu byla potvrzena i studií od Baskin & Baskin (1992).

K prolomení dormance i v případě druhu *Chaerophyllum temulum* postačila studená stratifikace. Nejvyšší procento klíčivosti bylo dosaženo inkubací semen při 5 °C, tím došlo k rozšíření škály teplotních podmínek, za kterých je semeno schopné klíčit. Za těchto podmínek došlo k vyklíčení až 80 % semen (Vandeloos et al., 2007). 100% klíčivosti dosáhla semena ve studii od Grime et al. (1981) po tří měsíční stratifikaci za vlhka při 5 °C, přičemž všechna tato semena vyklíčila ještě před tím, než byla vyňata z chladícího boxu.

5.2.2 Klíčení lesostepních druhů

Převažujícím typem dormance u širokolistých bylin trávníků mírného pásma je fyziologická dormance a tím pádem semena překonávají dormanci v průběhu zimy, kdy přechází chladem (Baskin & Baskin, 2014).

Scabiosa ochroleuca představuje druh s fyziologickou dormancí, vykazující dva „peaky“ v klíčení – jarní a podzimní – jež značí cyklus dormance v průběhu roku. Výraznější „peak“ odpovídající počtu vyklíčených semen byl zaznamenán na jaře a signifikantně nižší počty semen klíčí v průběhu podzimu (Czarnecka, 2004). Studená stratifikace prokazatelně zvyšuje procento vyklíčených semen a taktéž má vliv délka období (testována stratifikace po dobu 1 až 3 měsíců), kdy jsou semena

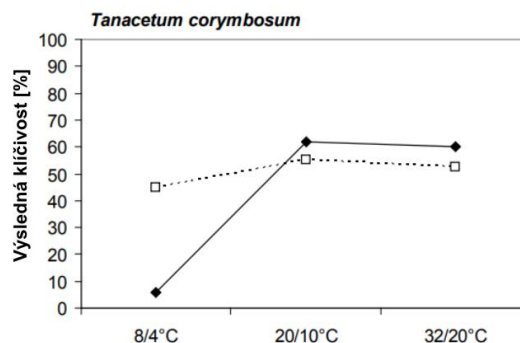
vystavovaná chladným teplotám a platí zde přímá úměra – čím déle jsou semena stratifikována, tím vyšší procento semen vyklíčí; konkrétní aplikovaný teplotní režim však v této studii zmíněn nebyl (Ishmuratova & Tyrzhanova, 2020).

K ostatním druhům této skupiny nebyly v literatuře nalezeny informace týkající se specifických nároků na klíčení.

5.2.3 Klíčení mezofilních (lesních) druhů

Ve studii porovnávající klíčící nároky rostlin z lesního prostředí s rostlinami z otevřených stanovišť většina lesních druhů (72 %) klíčila ve větší míře po periodě studené stratifikace nastavené na 2 °C po dobu 3.5 měsíců. Mezi tyto druhy spadá mimo jiné *Bromus benekenii*. Naopak z pokusů se jeví, že mezofilní druh *Poa nemoralis* představuje výjimku. Postrádá fyziologickou dormanci a žádné požadavky na studenou stratifikaci nemá, jelikož toto ošetření nemělo na klíčení vliv a míra klíčivosti se výrazně nelišila od kontrolní skupiny, která chladnou periodou neprošla (Ten Brink et al., 2012).

V rámci studie od Partzsch (2011) byla sledována klíčivost semen několika druhů z čeledi *Asteraceae* (hvězdicovité) včetně druhu *Tanacetum corymbosum*. U první skupiny byla semena po sesbírání nejprve skladována v suchu za pokojové teploty a na podzim použita pro provedení klíčícího experimentu bez žádné předchozí studené stratifikace. Druhá skupina semen byla podrobena od začátku listopadu do poloviny března přirozené stratifikaci v hloubce 5 cm v prodyšných sáčcích. Během tohoto období dosahovala teplota půdy maximálních teplot od -2.1 °C do 11.2 °C a minimálních teplot od -3.9 °C do 9.8 °C. V samotném klíčícím experimentu bylo zkoumáno chování semen při třech různých teplotních režimech s celkovou dobou trvání 45 dní (chladný: 8 / 4 °C; teplý: 20 / 10 °C a horký: 32 / 20 °C). Bylo prokázáno, že u *Tanacetum corymbosum* přirozená studená stratifikace signifikantně neovlivnila klíčení v rámci teplého a horkého teplotního režimu. Avšak u chladného režimu byla semena schopna výrazně vyšší klíčivosti po přirozené stratifikaci (45 %) v porovnání s nestratifikovanými semeny (5.63 %). Dá se tedy říci, že studená stratifikace umožňuje semenům tohoto druhu klíčit na širší škále teplotních podmínek. Navzdory těmto výsledkům se zdá, že semena *Tanacetum corymbosum* nemají specifické nároky, které by byly nutné pro přerušování dormance a tudíž, že nedisponují výraznou dormancí (Partzsch, 2011).



Graf 1: Klíčivost semen *Tanacetum corymbosum* při jednotlivých treatmentech: plná linie - nestratifikovaná semena; přerušovaná linie - přirozeně stratifikovaná semena; převzato od Partzsch (2011)

Informace o klíčících charakteristikách *Galium odoratum* v dostupné literatuře chybí. Tato studie by tudíž mohla pomoci přiblížit chování semen pod vlivem jednotlivých teplotních režimů a nároky na klíčení tohoto druhu. U jiných zástupců rodu *Galium* (svízel) dochází k přerušení dormance po stratifikaci v 5 °C. Jedná se například o již zmíněné *Galium aparine* (Grime et al., 1981), dále *Galium tricorutum* (Chauhan et al., 2006) či *Galium spurium* (Royo-Esnal et al., 2010). Z toho důvodu lze očekávat podobné klíčící požadavky u semen *Galium odoratum*, které pravděpodobně vyžaduje k přerušení dormance taktéž studenou stratifikaci.

5.2.4 Hypotézy o vlivu změny teplotního režimu na klíčení rostlin

Při bližším zkoumání nároků na přerušení dormance bylo zjištěno (viz podkapitola 5.2.1), že nitrofilní (ruderální) druhy mají k prolomení dormance a k nastartování klíčení poměrně přísné nároky na chladnou stratifikaci (výjimku tvoří *Vicia hirsuta*, jejíž semena jsou fyzicky dormantní a vyžadují skarifikaci). Proto je možné očekávat vyšší míru klíčení po chladné zimě.

Na základě informací o mezofilních druzích lze předpokládat, že při mírné zimě bude více prospívat zejména druh *Poa nemoralis* a *Tanacetum corymbosum*. Naopak na ostatní dva zástupce mezofilů má studená stratifikace pozitivní efekt, a to na *Bromus benekenii* a pravděpodobně i na *Galium odoratum*.

U lesostepních druhů lze předpokládat, že se klíčivost u mírného teplotního režimu sníží oproti chladnému teplotnímu režimu, jelikož v přírodních podmínkách jsou tyto

druhy běžně vystavovány velmi nízkým teplotám v podobě holomrazů, jak již bylo zmíněno v podkapitole 4.3.

Je však důležité zmínit, že v experimentech nejčastěji používaná teplota účinná k prolomení dormance je 5 °C. A rozsah teplot, které byly použity ke studené stratifikaci semen ve studiích zmíněných v této kapitole se pohybuje od -3.9 °C (přirozená stratifikace semen *Tanacetum corymbosum*) do +6 °C v případě druhu *Alliaria petiolata*. Teploty chladné zimy (-8 °C / -20 °C), jejichž efekt je v této studii sledován se pohybují mimo optimum běžně užívané ke stratifikaci v klíčních experimentech.

6. Metodika

V následující kapitole jsou popsány lokality, na kterých byl nasbírán semenný materiál na realizaci experimentu, samotný proces a metodika sběru semen a následná příprava a založení pokusu, včetně nastavení jednotlivých teplotních režimů.

6.1 Vybrané druhy

Druhy, které byly vybrány pro tento experiment lze rozdělit do tří různých skupin dle biotopu, ve kterém rostou. První studovaná skupina zahrnuje druhy mezofilních lesů, konkrétně sveřep benekenův (*Bromus benekeni*), svízel vonný (*Galium odoratum*), lipnici hajní (*Poa nemoralis*) a vratič chocholičnatý (*Tanacetum corymbosum*). Lesostepní druhy zastupuje oman srstnatý (*Inula hirta*), strdivka sedmihradská (*Melica transsilvanica*), hlaváč žlutavý (*Scabiosa ochroleuca*) a jetel alpský (*Trifolium alpestre*). A jako zástupci třetí skupiny (skupiny nitrofilních druhů) byly vybrány česnáček lékařský (*Alliaria petiolata*), svízel přítula (*Galium aparine*), krabilice mámivá (*Chaerophyllum temulum*) a vikev chlupatá (*Vicia hirsuta*).

6.2 Popis lokalit

Obě lokality, z nichž pochází semenný materiál, spadají pod chráněnou krajinnou oblast Český kras, konkrétně do národní přírodní rezervace Karlštejn. První lokalitou je kopec Boubová (orientační souřadnice: 49°57'08.2"N 14°08'31.8"E), nacházející se přibližně 30 kilometrů jihozápadně od Prahy. Zajímavostí této lokality je, že se jedná o jedno z mála míst výskytu kriticky ohroženého a zákonem chráněného

rudohlávkou jehlancovitého (*Anacamptis pyramidalis*). Tento vzácný druh se v Čechách vyskytuje pouze na několika málo lokalitách v CHKO Český kras (Hroneš, 2008). Druhou lokalitou je Vysoká stráž (orientační souřadnice: 49°57'42.9" N 14°08'13.1" E), která se nachází severně od kopce Boubová a přiléhá k obci Beroun – Hostim.

6.3 Sběr a skladování semen

Sběr semen proběhl v druhé polovině července 2020 na již popsanych lokalitách. Na kopci Boubová byla nasbírána semena sveřepu benekenova (*Bromus benekenii*), hlaváče chlupatého (*Scabiosa ochroleuca*), česnáčku lékařského (*Alliaria petiolata*), svízele přítuly (*Galium aparine*) a krabilice mámivé (*Chaerophyllum temulum*). Na Vysoké stráni byla sebrána semena svízele vonného (*Galium odoratum*), lipnice hajní (*Poa nemoralis*), vratiče chocholičnatého (*Tanacetum corymbosum*), omanu srstnatého (*Inula hirta*), strdivky sedmihradské (*Melica transsilvanica*), jetele alpínského (*Trifolium alpestre*) a vikve chlupaté (*Vicia hirsuta*).

Od každého druhu bylo náhodně vybráno celkem 10 jedinců (10 opakování), ze kterých byla semena nasbírána. Minimální vzdálenost mezi jednotlivými jedinci, byla 5 metrů. Výjimka byla provedena v případě semen vikve chlupaté (*Vicia hirsuta*), která byla získána bez ohledu na vzdálenost mezi jedinci tak, aby byl k dispozici dostatek semen k provedení experimentu.

Semena byla skladována v suchém prostředí o pokojové teplotě v otevřených papírových sáčkách, aby proschla a mohla být následně použita na provedení experimentu v chladicích boxech.

6.4 Nastavení teplotního režimu pro chladnou a mírnou zimu

Oba vytvořené teplotní režimy vycházely z veřejně dostupných dat Českého hydrometeorologického ústavu naměřených na stanici Praha, Ruzyně (ČHMÚ, 2021) Světelný režim byl u obou ošetření nastaven stejně, a to na 12 hodin světla a 12 hodin tmy.

Pro chladný průběh zimy byla použita vzorová data z konce ledna a první poloviny února roku 2012. V tomto období se teploty konstantně pohybovaly silně pod bodem mrazu. Na stanici Praha – Ruzyně byla naměřena minimální teplota -21,7 °C (konkrétně 12. 2. 2012) (ČHMÚ, 2021), naposledy byla takto chladná perioda

zaznamenána v roce 1956 (Jůza, 2012). Důvodem takto neobvykle chladného období, jak je zmíněno ve výroční zprávě Českého hydrometeorologického ústavu, byla tlaková výše nad Ruskem (ČHMÚ, 2013). Nastavené denní maximum činilo -8 °C, zatímco noční minimum bylo -20 °C.

V rámci nastavení teplotního režimu pro mírnou zimu byla využita data ze zimy z roku 2019/2020. Tato zima byla z pohledu průměrné teploty nadnormální a za posledních 60 let byla zaznamenána pouze jedna sezóna (2006/2007), která zimu 2019/2020 předčila v průměrné naměřené teplotě (Sedláková & Crhová, 2020). Na základě teplotních měření ze zimy 2019/2020 bylo nastaveno denní maximum na hodnotu +4 °C a noční minimum na -3 °C.

6.5 Příprava experimentu a založení pokusu v chladicích boxech

Přibližně v polovině září byl stejný počet semen z každé rostliny daného druhu (10 rostlin na jeden druh) smíchán dohromady a náhodně rozdělen vždy po stejném počtu do plastových uzavíratelných zkumavek. Od každého druhu bylo vždy 20 zkumavek, z toho 10 opakování pro chladnou zimu a 10 opakování pro mírný teplotní režim. Jednotlivé počty semen se u každého druhu liší s ohledem na množství dostupných semen k provedení pokusu.

Skupina	Druh	Počet semen na misku	Poznámka
RUDERÁLNÍ	<i>Alliaria petiolata</i>	50	Nevyklíčila (M, C)
	<i>Galium aparine</i>	30	Nevyklíčila (M)
	<i>Chaerophyllum temulum</i>	20	Nevyklíčila (M, C)
	<i>Vicia hirsuta</i>	30	
MEZOFILNÍ	<i>Bromus benekenii</i>	20	
	<i>Galium odoratum</i>	20	Nevyklíčila (M)
	<i>Poa nemoralis</i>	50	
	<i>Tanacetum corymbosum</i>	20	
LESOSTEPNÍ	<i>Inula hirta</i>	25	
	<i>Melica transsilvanica</i>	20	
	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	25	
	<i>Trifolium alpestre</i>	25	

Tabulka 1: Počet semen na jednu Petriho misku pro jednotlivé studované druhy, v poznámce jsou zaznamenány druhy, jejichž semena nevyklíčila; M = mírná zima; C = chladná zima

6.6 První část experimentu simulující chladnou a mírnou zimu – stratifikace

Část experimentu prováděná v chladících boxech probíhala od poloviny října do poloviny listopadu (30 dní). Semena z každé zkumavky byla umístěna do Petriho misky na filtrační papír navlhčený destilovanou vodou, následně byla zakryta víčkem a náhodně rozmístěna do chladícího boxu. Jednou za týden byly Petriho misky přeskládány kvůli minimalizaci potenciálních teplotních rozdílů v jednotlivých částech chladícího boxu.

6.7 Druhá část experimentu simulující jarní období a klíčení semen

Od poloviny listopadu do přibližně poloviny prosince byly misky přemístěny z chladících boxů a uloženy do klimatického boxu na dobu 32 dní s předem nastaveným režimem střídajícím 14 hodin světla o teplotě 22 °C a 10 hodin tmy při teplotě 15 °C tak, aby měla semena ideální podmínky pro klíčení (Hendry & Grime, 1993). Nejprve byly misky kontrolovány jednou za 2 dny, v průběhu druhé poloviny experimentu jednou za 3 až 4 dny. Za vyklíčené semeno bylo považováno takové, u kterého byl vyvinut kořínek (radikula) o velikosti alespoň 2-3 mm. Všechna vyklíčená semena byla vždy sečtena, pečlivě zaznamenána a následně odebírána z Petriho misek. Během každé kontroly byla zároveň zkontrolována vlhkost filtračních papírů a dle potřeby byla semena zavlažena destilovanou vodou.

6.8 Statistická analýza

První statistická analýza vyhodnocující výsledky experimentu, kde byly porovnávány rozdíly v konečném počtu vyklíčených semen (závislá proměnná) jednotlivých druhů v závislosti na teplotním režimu (mírná vs. chladná zima) byla provedena pomocí zobecněného lineárního modelu (generalized linear model) s binomickým rozdělením. Byly porovnávány rozdíly vždy jednotlivě pro každý druh. V druhé analýze byly porovnávány dny, kdy vyklíčilo první semeno daného druhu (závislá proměnná) opět v závislosti na mírném nebo chladném teplotním režimu, a to pomocí dvoufaktorové analýzy rozptylu. K vyhodnocení získaných dat bylo použito prostředí programu RStudio ve verzi 2022.02.0 Build 443 (R Core Team, 2019).

7. Výsledky

Ze všech studovaných druhů vyšly rozdíly ve finální klíčivosti signifikantní u třech druhů. U druhu *Galium aparine* byla signifikance způsobena tím, že v rámci mírné zimy semena nevyklíčila vůbec, zato při simulaci chladné zimy s teplotami vysoko pod bodem mrazu byla průměrná klíčivost 77.33 %. Dalším druhem se statisticky významným rozdílem v počtu vyklíčených semen je mezofilní *Poa nemoralis*. Tento druh klíčil lépe poté, co byl vystaven podmínkám chladného režimu. Třetí signifikantní rozdíl byl zaznamenán u lesostepního druhu *Inula hirta*, který signifikantně lépe klíčil při mírné zimě. U těchto druhů byla P-hodnota nižší, než hladina významnosti 0.05 (viz tabulka 2).

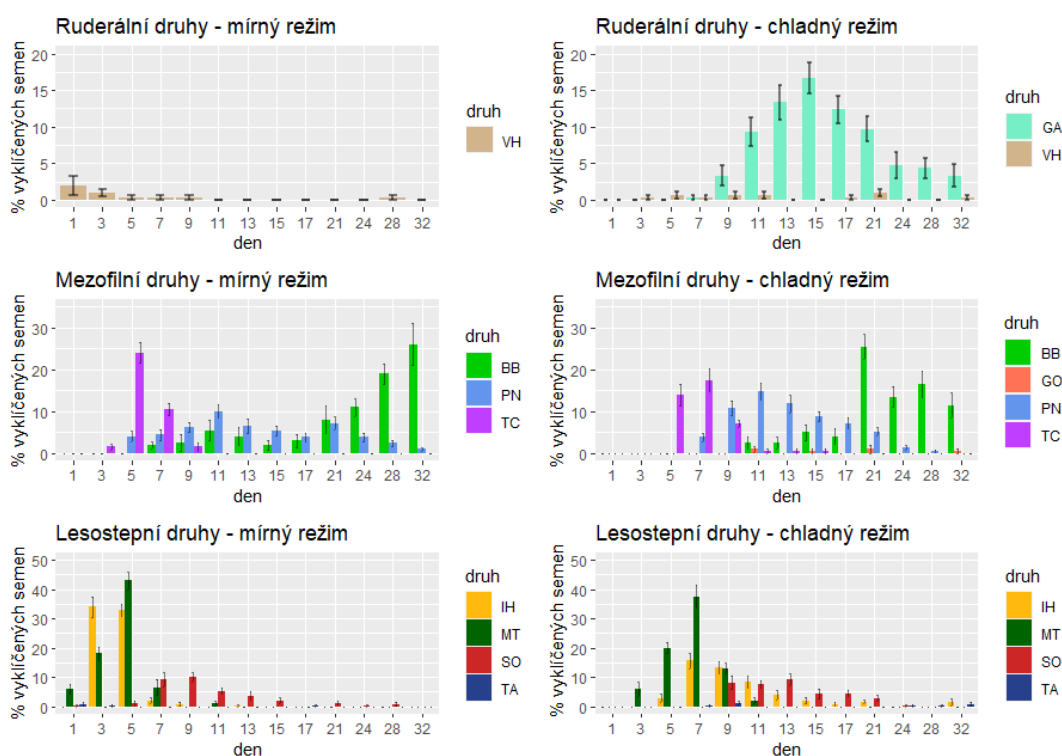
Skupina	Druh	Průměrná klíčivost v % (\pm SD)		P hodnota
		Mírná zima	Chladná zima	
RUDERÁLNÍ	<i>Alliaria petiolata</i>	semena nevyklíčila		
	<i>Galium aparine</i>	0	77.33 (\pm7.6)	< 0.001
	<i>Chaerophyllum temulum</i>	semena nevyklíčila		
	<i>Vicia hirsuta</i>	4.33 (\pm 4.5)	4.33 (\pm 2.6)	1
MEZOFILNÍ	<i>Bromus benekenii</i>	83 (\pm 11)	81 (\pm 8.3)	0.603
	<i>Galium odoratum</i>	0	3 (\pm 4)	0.996
	<i>Poa nemoralis</i>	54.6 (\pm 7.8)	64.2 (\pm11.1)	0.002
	<i>Tanacetum corymbosum</i>	37.5 (\pm 7.2)	39.5 (\pm 13.1)	0.608
LESOSTEPNÍ	<i>Inula hirta</i>	70 (\pm 6.8)	50 (\pm 12.6)	< 0.001
	<i>Melica transsilvanica</i>	74.5 (\pm 8.5)	78.5 (\pm 6.7)	0.346
	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	34.4 (\pm 9.8)	36.8 (\pm 8.9)	0.513
	<i>Trifolium alpestre</i>	1.6 (\pm 2)	3.2 (\pm 3)	0.252

Tabulka 2: Výsledky zobecněných lineárních modelů, ve kterých byl zkoumán vliv teplotního režimu na konečnou klíčivost jednotlivých druhů. Signifikantní rozdíly ve finální klíčivosti jsou barevně zvýrazněny. Průměrná klíčivost byla vypočítána ze všech Petriho misek (tzn. 10 vzorků pro mírnou zimu a 10 pro chladnou zimu) bez ohledu na to, zda semena v dané misce vyklíčila či ne (to se týká druhů *Vicia hirsuta*, *Galium odoratum* a *Trifolium alpestre*).

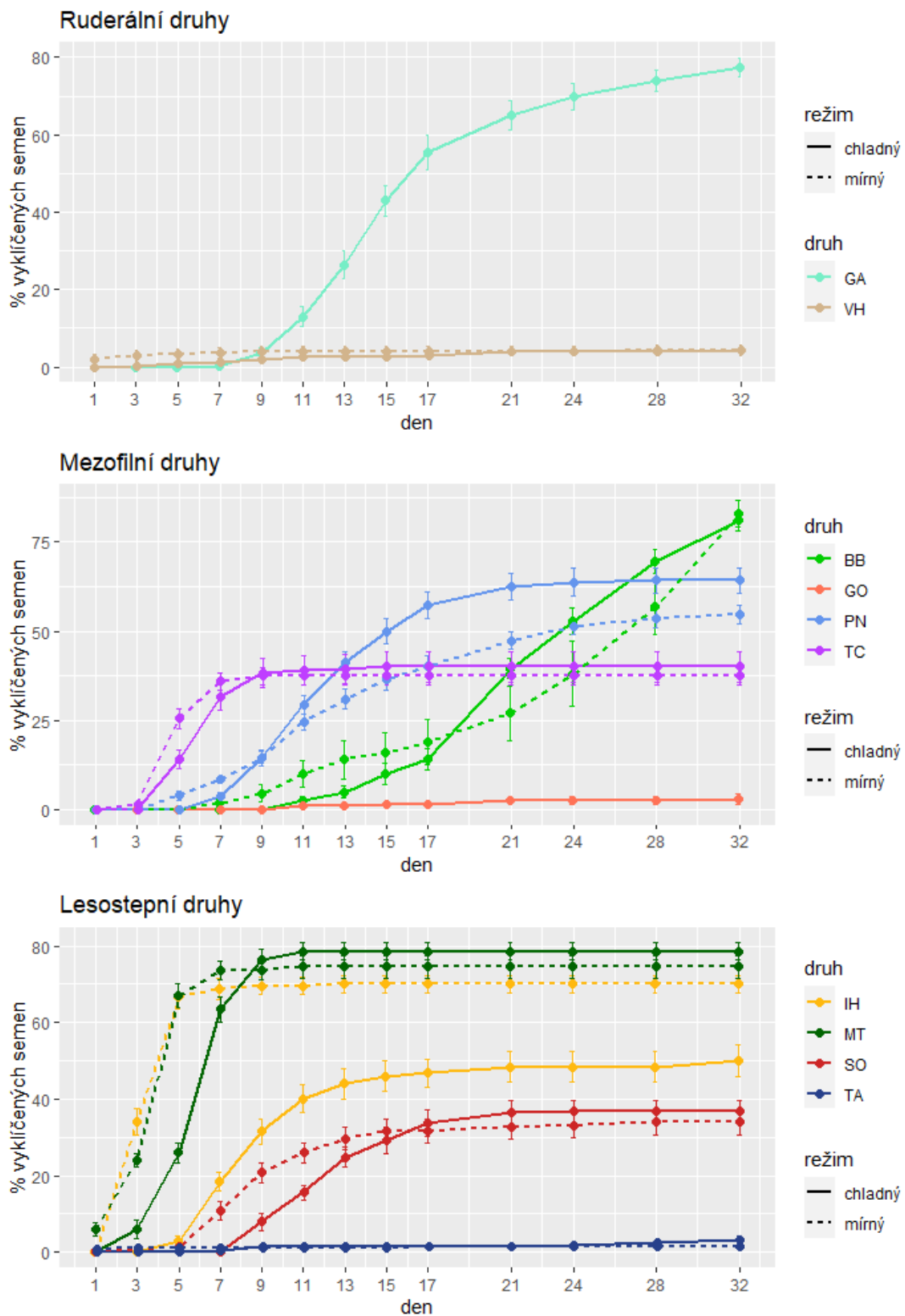
Druhou testovanou závislou proměnnou byl den vyklíčení prvního semene každého druhu. Z této statistické analýzy byly vyloučeny druhy a Petriho misky, ve kterých žádná semena nevyklíčila a byla použita data pouze od druhů klíčících za obou režimů, aby bylo možné porovnání provést. Z výsledků je patrné, že po simulaci mírné zimy semena byla schopná klíčit dříve než po chladné zimě. Statisticky významný rozdíl byl zaznamenán u 4 druhů, které vyklíčily (viz tabulka 3), zejména u lesostepních druhů. Tyto výsledky jsou zároveň patrné z grafu 3. Tento graf znázorňuje kumulativní počty vyklíčených semen v jednotlivých dnech.

Skupina	Druh	Průměrný den prvního vyklíčení (±SD)		Počet vzorků (misek)		P hodnota
		Mírná zima	Chladná zima	Mírná zima	Chladná zima	
RUDERÁLNÍ	<i>Vicia hirsuta</i>	3.75 (±2.8)	10.63 (±8.5)	8	8	0.063
MEZOFILNÍ	<i>Bromus benekenii</i>	12.8 (±6.9)	14.8 (±3.6)	10	10	0.451
	<i>Poa nemoralis</i>	5.8 (±1)	7.4 (±0.8)	10	10	0.001
	<i>Tanacetum corymbosum</i>	4.4 (±0.9)	5 (±0)	10	10	0.065
LESOSTEPNÍ	<i>Inula hirta</i>	3 (±0)	6.2 (±1)	10	10	< 0.001
	<i>Melica transsilvanica</i>	1.6 (±0.9)	4 (±1)	10	10	< 0.001
	<i>Scabiosa ochroleuca</i>	6.4 (±2)	9.4 (±0.8)	10	10	< 0.001
	<i>Trifolium alpestre</i>	5.5 (±6.7)	14.5 (±9.1)	4	6	0.167

Tabulka 3: Výsledky dvoufaktorové analýzy rozptylu porovnávající dny, kdy vyklíčilo první semeno po mírné nebo chladné zimě. Druhy se významnými rozdíly jsou opět barevně zvýrazněny. Sloupec počet vzorků (misek) označuje počet misek, ze kterých byl průměrný den prvního vyklíčení počítán.



Graf 2: Procento vyklíčených semen na Petriho misce během provedených kontrol. Vysvětlení zkratk je uvedeno v tabulce 4 (viz Přílohy).



Graf 3: Kumulativní počty vyklíčených semen v jednotlivých dnech, kdy byly Petriho misky kontrolovány. Vysvětlení zkratk je uvedeno v tabulce 4 (viz Přílohy).

8. Diskuze

Na základě výsledků mého experimentu lze konstatovat, že teplota během stratifikace neměla především na lesní (mezofilní) a lesostepní druhy významný vliv, jelikož semena byla schopna vyklíčit při obou simulovaných stratifikačních režimech přibližně ve stejné míře. Tyto druhy patrně nemají příliš specifické požadavky na přerušení dormance, anebo jejich dormance není tak výrazná, jak jsem původně očekávala. Zato nároky rudérálních druhů na přerušení dormance se zdají být mnohem vyšší.

Zhodnocení konečné klíčivosti jednotlivých druhů

U rudérálních druhů jsem předpokládala, že k přerušení dormance vyžadují chladnější stratifikaci. To se potvrdilo u druhu *Galium aparine*, u kterého za chladného režimu vyklíčilo v průměru 77.33 % semen, zatímco za mírné zimy semena nebyla schopna vyklíčit vůbec. Z výsledků vyplývá, že při mírném režimu nebyly u tohoto druhu naplněny požadavky k přerušení dormance. Je možné, že v současné době vyžadují semena dlouhodobé vystavení teplotám pod bodem mrazu. Tento druh je však nesmírně variabilní a značná část této variability je připisována fenotypové plasticitě (Kaplan, 2000). Proto lze očekávat, že se měnícím teplotním podmínkám v budoucnu přizpůsobí (Mikulka & Kneifelová, 2005) a pravděpodobně sníží své nároky na přerušení dormance.

Nízká míra klíčivosti u *Vicia hirsuta* (4.33 %) byla s největší pravděpodobností způsobena tím, že nebyla provedena skarifikace nutná k narušení struktur tvrdého osemení, které za normálních okolností zabraňuje vodě dostat se k embryu, a tím pádem nebylo možné u většiny semen nastartovat klíčící proces (Baskin et al., 2000).

Ostatní zástupci nitrofilních (rudérálních) druhů (*Alliaria petiolata* a *Chaerophyllum temulum*) nevyklíčily ani za jednoho teplotního režimu. V případě druhu *Alliaria petiolata* je možné, že neschopnost semen vyklíčit byla způsobena nedostatečnou stratifikací, která netrvala dostatečně dlouhou dobu. Ve studii od Lhotské (1975) vzorky z celkem 11 různých lokalit vyžadovaly nejméně 2 měsíce studené stratifikace a v největší míře klíčila semena mezi 75. a 90. dnem po jejich umístění do chladicího boxu. Footitt et al. (2018) zjistili, že navzdory vystavení vhodným teplotám, semena *Alliaria petiolata* nebyla schopna vyklíčit na světle (na povrchu půdy) a dá se tedy říci, že světlo mělo inhibiční efekt na prolomení dormance. V této studii při simulaci globálního oteplování došlo ke snížení množství semen, která překonala dormanci, a tudíž ubyl i počet vzešlých sazenic; v závislosti na zvyšující

se teplotě půdy byl zároveň zpozorován nárůst mortality semen (Footitt et al., 2018). Neschopnost vyklíčení u *Chaerophyllum temulum* byla pravděpodobně způsobena nedostatečným vyvinutím embrya v kombinaci s nedostatečnou délkou stratifikace. Doba a teplota potřebná pro dosažení kritické délky embrya k iniciaci klíčení byla 3 měsíce po inkubaci v 5 °C (Vandelook et al., 2007).

Co se lesostepních druhů týče, očekávala jsem pozitivní efekt chladné zimy na konečnou klíčivost. Tento předpoklad potvrzen nebyl. Vzhledem k tomu, že *Melica transsilvanica* a *Scabiosa ochroleuca* klíčily po obou simulovaných režimech přibližně stejně bez signifikantních rozdílů, výsledky poukazují na schopnost semen klíčit po vystavení široké škále teplot. Zato klíčivost druhu *Inula hirta* se po mírné zimě zvýšila o 20 % oproti chladnému režimu. Toto je pozitivní signál vzhledem k tomu, že se jedná o ohrožený druh (C3) z červeného seznamu (Grulich & Chobot, 2017).

Velmi nízká klíčivost byla zpozorována u obou režimů u druhu *Trifolium alpestre*. To bylo pravděpodobně způsobeno podobným důvodem jako u druhu *Vicia hirsuta*, a to požadavkem na skarifikaci nutnou k prolomení fyzické dormance, typicky vyžadovanou většinou zástupců čeledi *Fabaceae*, kam tento druh spadá (Van Assche et al., 2003).

U mezofilních druhů jsem předpokládala, že mírná zima podpoří druhy *Poa nemoralis* a *Tanacetum corymbosum*. V případě *Poa nemoralis* se můj předpoklad nepotvrdil, jelikož po chladném režimu vyklíčilo vyšší procento semen (v průměru o přibližně 10 %) než po mírné zimě. Jedná se o opačný efekt, než který byl zaznamenán v jiné studii (ten Brink et al., 2013), kde semena vykazovala vyšší klíčivost, když nebyla stratifikována. Konečná klíčivost semen druhu *Tanacetum corymbosum* se v závislosti na teplotním režimu neliší, což potvrzuje zjištění Partzsch (2011) o nevýrazné dormanci tohoto druhu.

Opačný efekt jsem očekávala v případě druhů *Bromus benekenii* a *Galium odoratum*, což se mi nepotvrdilo. Z výsledků vyplývá, že *Bromus benekenii* byl schopný překonat dormanci bez ohledu na to, kterým teplotám byl v průběhu simulace zimy vystaven. *Galium odoratum* nevyklíčilo za mírné zimy a u chladného režimu bylo zaznamenáno velmi nízké procento vyklíčených semen (3 %). Z těchto výsledků lze usoudit, že požadavky na přerušení dormance u tohoto druhu nebyly naplněny.

Rozdíly v klíčících výsledcích druhů *Bromus benekenii* a *Poa nemoralis* v porovnání se studií od ten Brink et al. (2013) je možné zdůvodnit efektem vlivů prostředí, které

na rostlinu během životního cyklu působí. Dormance a následné klíčení semen se totiž může lišit v závislosti na tom, o jaký ekotyp se jedná a zároveň má na stupeň dormance vliv pozice semena v květenství (Gutterman, 2000), stejně tak byla u řady druhů zaznamenána mezipopulační variabilita v klíčících charakteristikách, která může být způsobena ekologickou adaptací nebo rozdíly v počasí (Andersson & Milberg, 1998; Milberg & Andersson, 1998).

Efekt mírné zimy na klíčení

Obecně lze konstatovat, že mírný režim měl za následek dřívější vyklíčení u všech testovaných druhů, avšak pouze u čtyř z nich byl tento rozdíl statisticky významný, zejména se jednalo o zástupce reprezentující lesostepní druhy. Tento efekt zvyšujících se teplot je v souladu s reakcemi vypořádanými u řady druhů ze studií zkoumajících načasování jednotlivých fenologických fází v životním cyklu rostlin, u kterých byl zaznamenán taktéž dřívější nástup raných fenologických fází (Parmesan, 2007; De Frenne, 2011). Proto lze očekávat, že v budoucnu budou rostliny klíčit dříve než v minulosti a využijí příznivých teplot v jarním období ve svůj prospěch.

V případě nedostatečného uspokojení nároků na studenou stratifikaci může u některých druhů dojít ke zpoždění klíčení semen do doby, než tyto požadavky budou alespoň minimálně naplněny (Walck et al., 2011). Příkladem takového druhu může být *Alliaria petiolata*, druh klíčící brzy zjara ještě před tím, než dojde k vývoji a olistění ostatních druhů (Footitt et al., 2018). Ačkoli studie od Footitt et al. (2018) ukazuje, že taktéž v případě druhu *Alliaria petiolata* klíčení semen podrobených chladné zimě zaostávalo za semeny vystavenými podmínkám mírné zimy, globální oteplování má potenciál snížit konkurenceschopnost tohoto druhu, díky zpožděnému nástupu klíčení v důsledku nedostatečného naplnění požadavků na přerušení dormance.

Na stupeň dormance semen jednotlivých druhů mají zásadní vliv podmínky prostředí, kterým je vystavována mateřská rostlina. Bylo vypořádané, že vyšší teploty během fáze, kdy dochází k vývoji semen mají za následek produkci semen s nižším stupněm dormance (Fenner, 1991). S měnícími se environmentálními podmínkami lze tedy očekávat, že bude docházet k modifikacím v klíčících vlastnostech druhů prostřednictvím fenotypové plasticity (Fenner, 1991; Fernández-Pascual & Jiménez-Alfaro, 2014) nebo lokální adaptace (Wagmann et al., 2012; Fernández-Pascual et al., 2013). Pro zachování stability rostlinných populací je také

důležitý stav semen v semenné bance a jak již bylo zjištěno, zvyšující se teplota půdy snižuje životnost semen v půdě (Ooi et al. 2009; Footitt et al., 2018).

Při dlouhodobém pozorování dynamiky rostlinných společenstev suchých trávníků autoři nezaznamenali žádné nápadné změny ve vegetačním složení. Určité krátkodobé výkyvy zpozorovány byly, ale z dlouhodobého pohledu vždy došlo k navrácení stability (Fischer et al., 2020). Podobných výsledků se dobrali i autoři studie analyzující stepní trávníky poblíž Prahy (Dostálek & Frantík, 2011). Jediným potenciálním rizikem pro stabilitu populací polykarpických vytrvalých rostlin typických pro vegetaci suchých trávníků jsou patrně suchá léta, která by v případě, pokud k nim bude docházet opakovaně, mohla vést k ruderalizaci zkoumané lokality (Fischer et al., 2020).

O mnoha bylinách rostoucích v lesním podrostu je známo, že jejich kolonizační schopnosti jsou značně omezené (tzn. mají velice nízkou míru kolonizace; Cain et al., 1998). S ohledem na tuto skutečnost v kontextu globálního oteplování může být pro persistenci v jejich současném areálu klíčová schopnost adaptace (De Frenne, et al., 2011).

Při porovnávání klíčových vlastností semen z laboratorních podmínek a po stratifikaci v půdě mohou výsledky vykazovat značné rozdíly (Milberg & Andersson, 1998). Z toho důvodu je důležité uvědomit si, že teplotní a světelné režimy simulované jak v chladícím, tak v klimatickém boxu jen těžko napodobí reálné podmínky, kterým jsou semena vystavována ve volné přírodě, kde na ně působí mnohem více faktorů, které mezi sebou mohou interagovat.

9. Závěr

V této studii jsem zjistila, že testovaný teplotní režim neměl u řady druhů výrazný vliv na konečnou klíčivost a tedy, že většina zkoumaných druhů neměla specifické nároky na studenou stratifikaci. Nároky ruderalních druhů na přerušení dormance se však zdají být mnohem vyšší.

Dva druhy (jmenovitě *Galium aparine* a *Poa nemoralis*) po simulaci chladné zimy klíčily signifikantně lépe než po mírné zimě. Naopak z experimentu vyplývá, že lesostepnímu druhu *Inula hirta* vyhovuje více mírná zima, po které je schopný vyšší klíčivosti. Na základě těchto výsledků by bylo prospěšné zaměřit se na druh *Inula hirta*, který je v současné době součástí červeného seznamu, kde je označen za ohrožený v kategorii C3.

Dále je ze studie patrné, že na vyšší teploty v průběhu zimy rostliny reagují dřívějším vyklíčením. Jedná se o pozitivní signál, jelikož plasticita a adaptabilita je v období, kdy dochází ke změně klimatu důležitá vlastnost, která může pomoci rostlinám vypořádat se s měnícími se environmentálními podmínkami. Na druhou stranu při dřívějším klíčení jsou mladé rostliny vystavovány rizikům jako je například přemrznutí, které může zásadně ovlivnit úspěšnost založení nové generace. Přínosem by mohlo být sledování klíčících charakteristik jednotlivých druhů či populací v dlouhodobějším měřítku, jelikož by výsledky mohly odhalit, jak se semena svou dormancí a následně klíčením přizpůsobují měnícím se podmínkám prostředí. Teplotní a jiné abiotické změny, k nimž v přírodě dochází a bude docházet během následujících let a dekad, rozhodně nejsou uniformní a mění se napříč gradienty. Proto ačkoli vědecké studie odhalí, jak jednotlivé druhy rostlin mohou reagovat na měnící se environmentální podmínky, extrapolace těchto výsledků bude poměrně náročná vzhledem k tomu, o jak komplexní záležitost se jedná. V návaznosti na tuto studii by bylo také vhodné zaměřit se kromě vlivu teploty i na dopady měnícího se srážkového režimu na reprodukční cykly rostlin, jelikož společné působení těchto faktorů může mít zásadní dopady na růst a přežívání rostlinných druhů v podmínkách probíhající klimatické změny.

10. Zdroje

- Andersson L. & Milberg P., 1998: Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research* 8: 29-38.
- Barichivich J., Briffa K. R., Myneni R. B., Osborn T. J., Melvin T. M., Ciais P., Piao S. & Tucker C., 2013: Large-scale variations in the vegetation growing season and annual cycle of atmospheric CO₂ at high northern latitudes from 1950 to 2011. *Global Change Biology* 19: 3167-3183.
- Baskin C. C. & Baskin J. M., 1988: Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. *American Journal of Botany* 75: 286-305.
- Baskin J. M., Baskin C. C., 1992: Seed germination biology of the weedy biennial *Alliaria petiolata*. *Natural Areas Journal* 12: 191-197.
- Baskin J. M., Baskin C. C. & Li X., 2000: Taxonomy, ecology, and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* 15: 139-152.
- Baskin C. & Baskin J. M., 2014: Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Second Edition. *Academic Press, San Diego, USA*.
- Bewley J. D., 1997: Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 9: 1055-1066.
- Cain M. L., Damman H. & Muir A., 1998: Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological monographs* 68(3): 325-347.
- Czarnecka J., 2004: Seed longevity and recruitment of seedlings in xerothermic grassland. *Polish Journal of Ecology* 52: 505-521.
- ČHMÚ, 2013: Výroční zpráva Českého hydrometeorologického ústavu 2012. (Annual report of the Czech hydrometeorological institute 2012). *Praha: ČHMÚ*.
- ČHMÚ, 2021: *Denní data dle zákona 123/1998 Sb.* (online) [cit. 2021.12.08], dostupné z: <<https://www.chmi.cz/historicka-data/pocasi/denni-data/Denni-data-dle-z.-123-1998-Sb>>.
- De Frenne P., Brunet J., Shevtsova A., Kolb A., Graae B. J., Chabrerie O., Cousins S. A. O., Decocq G., De Schrijver A., Diekmann M., Gruwez R., Heinken T., Hermy M., Nilsson C., Stanton S., Tack W., Willaert J. & Verheyen K., 2011: Temperature effects on forest herbs assessed by warming and transplant experiments along a latitudinal gradient. *Global Change Biology* 17: 3240-3253.
- Donohue K., de Casas R. R., Burghardt L., Kovach K., Willis C. G., 2010: Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 41: 293-319.
- Dostálek J. & Frantík T., 2011: Response of dry grassland vegetation to fluctuations in weather conditions: a 9-year case study in Prague (Czech Republic). *Biologia*, 66(5): 837-847.
- Douda J., Boublík K., Doudová J. & Kyncl M., 2017: Traditional forest management practices stop forest succession and bring back rare plant species. *Journal of Applied Ecology* 54: 761-771.
- Fenner M., 1991: The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research* 1(2): 75-84.

- Fernández-Pascual E., Jiménez-Alfaro B., Caujapé-Castells J., Jaén-Molina R. & Díaz T. E., 2013: A local dormancy cline is related to the seed maturation environment, population genetic composition and climate. *Annals of Botany* 112: 937-945.
- Fernández-Pascual E. & Jiménez-Alfaro B., 2014: Phenotypic plasticity in seed germination correlates differentially with overwintering and flowering temperatures. *Seed Science Research* 24: 273-280.
- Finch-Savage W.E. & Leubner-Metzger G. 2006: Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501-523.
- Fischer F. M., Chytrý K., Těšitel J., Danihelka J. & Chytrý M., 2020: Weather fluctuations drive short-term dynamics and long-term stability in plant communities: A 25-year study in a Central European dry grassland. *Journal of Vegetation Science* 31(5): 711-721.
- Footitt S., Huang Z., Ölcer-Footitt H., Clay H. & Finch-Savage W. E., 2018: The impact of global warming on germination and seedling emergence in *Alliaria petiolata*, a woodland species with dormancy loss dependent on low temperature. *Plant Biology* 20: 682-690.
- Future Earth, 2020: Risks Perceptions Report 2020: First Edition. *Future Earth*.
- Graeber K. A. I., Nakabayashi K., Miatton E., Leubner-Metzger G. & Soppe W. J., 2012: Molecular mechanisms of seed dormancy. *Plant, cell & environment*, 35(10), 1769-1786.
- Grime J., 1979: Plant strategies and vegetation processes. *John Wiley & Sons, Chichester*.
- Grime J. P., Mason G., Curtis A. V., Rodman J., Band S. R., Mowforth M. A. G., Neal A. M. & Shaw S. 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- Grulich V. & Chobot K. [eds.], 2017: Červený seznam ohrožených druhů České republiky – cévnaté rostliny. *Příroda 35. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha*.
- Gutterman Y., 2000: Maternal effects on seeds during development. In: Fenner M. [ed.]: *Seeds – The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Second Edition. *CABI Publishing, Wallingford, UK*: 60-84.
- Harrison S., 2020: Plant community diversity will decline more than increase under climatic warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 375 (1794): 20190106.
- Hédl R., Kopecký M. & Komárek J., 2010: Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions* 16(2): 267-276.
- Hendry G. A., Grime J. P. [eds.], 1993: *Methods in comparative plant ecology: a laboratory manual*. London: Chapman and Hall.
- Hroneš, M., 2008: *Anacamptis pyramidalis – rudohlávek jehlancovitý*. (online) [cit. 2021.12.22], dostupné z: <<http://www.naturabohemica.cz/anacamptis-pyramidalis/>>.

- Chauhan B. S., Gill G. & Preston C., 2006: Factors affecting seed germination of three horn bedstraw (*Galium tricornutum*) in Australia. *Weed Science* 54: 471-477.
- Chytrý M., Hoffmann A. & Novák J., 2007: Suché trávníky (*Festuco-Brometea*). In: Chytrý M. [ed.]: Vegetace České republiky 1. Travninná a keříčková vegetace / Vegetation of the Czech Republic 1. Grassland and Heathland Vegetation. *Academia, Praha*: 371-470.
- Chytrý M., Danihelka J., Kaplan Z., Wild J., Holubová D., Novotný P., Řezníčková M., Rohn M., Dřevojan P., Grulich V., Klimešová J., Lepš J., Lososová Z., Pergl J., Sádlo J., Šmarda P., Štěpánková P., Tichý L., Axmanová I., Bartušková A., Blažek P., Chrtek J. Jr., Fischer F. M., Guo W.-Y., Herben T., Janovský Z., Konečná M., Kühn I., Moravcová L., Petřík P., Pierce S., Prach K., Prokešová H., Štech M., Těšitel J., Těšitelová T., Večeřa M., Zelený D. & Pyšek P., 2021: Pladias Database of the Czech Flora and Vegetation. *Preslia* 93: 1-87.
- IPCC. Core Writing Team, Pachauri R. K. & Meyer L. A. [eds.], 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. *Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland*.
- IPCC. Masson-Delmotte V., Zhai P., Pörtner H.-O., Roberts D., Skea J., Shukla P.R., Pirani A., Moufouma-Okia W., Péan C., Pidcock R., Connors S., Matthews J.B.R., Chen Y., Zhou X., Gomis M.I., Lonnoy E., Maycock T., Tignor M. & Waterfield T. [eds.], 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty, *Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- IPCC. Shukla P.R., Skea J., Calvo Buendia E., Masson-Delmotte V., Pörtner H.-O., Roberts D. C., Zhai P., Slade R., Connors S., van Diemen R., Ferrat M., Haughey E., Luz S., Neogi S., Pathak M., Petzold J., Portugal Pereira J., Vyas P., Huntley E., Kissick K., Belkacemi M. & Malley J. [eds.], 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. *Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Ishmuratova M. Y. & Tyrzhanova S. S., 2020: Study of peculiarities of morphology and germination of seeds of *Scabiosa ochroleuca* from Central Kazakhstan. *Bulletin of the Karaganda University. Series Biology. Medicine. Geography* 3 (99): 75-82.
- Jeong S.-J., Ho C.-H., Gim H.-J. & Brown M. E., 2011: Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982-2008. *Global change biology* 17: 2385-2399.
- Jump A. S. & Peñuelas J., 2005: Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8: 1010-1020.

- Jůza P., 2012: Umístění února 2012 a zimy 2011/2012 v 237leté klementinské teplotní řadě. (online) [cit. 2022.01.15], dostupné z: <<http://www.infomet.cz/index.php?id=read&idd=1331161084>>.
- Kaplan Z., 2000: Galium aparine L. – svízel přítula, svízel obecný. In: Slavík B., Chrtek J. jun. & Štěpánková J. [eds.]: Květena České republiky 6, *Academia, Praha*: 153-154.
- Klotz S. & Kühn I., 2002: Ökologische Strategietypen. In: Klotz S., Kühn I. & Durka W. [eds.]: BIOLFLOR. Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland, *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38: 119-126.
- Kopecký K., 1985: K syndynamice a rozšíření Alliario-Chaerophylletum temuli Lohm. 1949 a odvozených společenstev s Impatiens parviflora v jihozápadní části Prahy. *Zprávy Československé Botanické Společnosti, Praha*, 20/2: 133-144.
- Láníková D., 2009: Svaz XDD Geo urbani-Alliarion petiolatae Lohmeyer et Oberdorfer in Görs et Müller 1969 – Nitrofilní lemová ruderální vegetace s jednoletými a dvouletými bylinami. In: Chytrý M. [ed.]: Vegetace České republiky. 2, Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace. *Academia, Praha*: 334-348.
- Lhotská M., 1975: Notes on the ecology of germination of Alliaria petiolata. *Folia Geobotany* 10: 179-183.
- McNair J. N., Sunkara A. & Forbush D., 2012: How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. *Seed Science Research* 22: 77-95.
- Menzel A. & Fabian P., 1999: Growing season extended in Europe. *Nature* 397: 659.
- Menzel A., 2002: Phenology, its importance to the Global Change Community Editorial Comment. *Climatic Change* 54: 379-385.
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kübler K., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Defila C., Måge F., Donnelly A., Filella Y., Jatczak K., Dahl Å., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remišová V., Scheffinger H., Striz M., Susnik A., Van Vliet A. J. H., Wielgolaski F. E., Zach S. & Züst A., 2006: European Phenological Response to Climate Change Matches the Warming Pattern. *Global Change Biology* 12 (10): 1969-1976.
- Mikulka J. & Kneifelová M., 2005: Plevelné rostliny. 2., kompletně přepracované vydání. *Profi Press, Praha*.
- Milberg P. & Andersson L., 1998: Does cold stratification level out differences in seed germinability between populations? *Plant Ecology* 134(2): 225-234.
- Nikolaeva M. G., 1969: Physiology of deep dormancy in seeds (Fiziologiya glubokogo pokoya semyan). *Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem*.
- NOAA, 2021: State of the Climate: Global Climate Report for Annual 2020. *National Centers for Environmental Information* (online) [cit. 2021.12.12], dostupné z: <<https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/global/202013>>.

- Ooi M. K., Auld T. D. & Denham A. J., 2009: Climate change and bet-hedging: interactions between increased soil temperatures and seed bank persistence. *Global Change Biology* 15: 2375-2386.
- Parmesan C., Yohe, G., 2003: A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42.
- Parmesan C., 2007: Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology* 13: 1860-1872.
- Parmesan C., Hanley M. E., 2015: Plants and climate change: complexities and surprises. *Annals of Botany*, 116: 849-864.
- Partzsch M., 2011: Germination biology of xerothermic grassland species – Part 3: Asteraceae. *Hercynia* 44 (2): 211-227.
- Pladias – databáze české flóry a vegetace, 2022: (online) [cit. 2022.01.10], dostupné z: < www.pladias.cz>.
- Post E., Steinman B. A. & Mann M. E., 2018: Acceleration of phenological advance and warming with latitude over the past century. *Scientific Reports* 8: 3297.
- Post E., 2019: Time in Ecology: A Theoretical Framework. *Princeton University Press, New Jersey, USA*.
- Probert R. J., 2000: The Role of Temperature in the Regulation of Seed Dormancy and Germination. In: Fenner M. [ed.]: Seeds – The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Second Edition. *CABI Publishing*: 261-292.
- R Core Team, 2019: R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical computing, Vienna, Austria*. URL <https://www.R-project.org/>.
- Roleček J., 2013: Teplomilné doubravy (*Quercetea pubescentis*). In: Chytrý M. [ed.]: Vegetace České republiky. 4, Lesní a křovinná vegetace. *Academia, Praha*: 296-346.
- Root T. L., Price J.T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C. & Pounds J.A., 2003: Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.
- Royo-Esnal A., Torra J., Conesa J. A. & Recasens J., 2010: Characterisation of emergence of autumn and spring cohorts of *Galium* spp. in winter cereals. *Weeds Research* 50: 572-585.
- Schopfer P. & Plachy C. 1984: Control of seed germination by abscisic acid II. Effect on embryo water uptake in *Brassica napus* L. *Plant Physiology* 76: 155-160.
- Sedláková K. & Crhová L., 2020: Únor 2020 a zima 2019/2020 na území ČR. (online) [cit. 2022.01.15], dostupné z: <<http://www.infomet.cz/index.php?id=read&idd=1583766968>>.
- Shi Z., Sherry R., Xu, X., Hararuk O., Souza L., Jiang L., Xia J., Liang J. & Luo Y. 2015: Evidence for long-term shift in plant community composition under decadal experimental warming. *Journal of Ecology* 103: 1131-1140.
- Slavíková J., 1986: Ekologie rostlin. *Praha: Státní pedagogické nakladatelství*.

- Stokes P., 1965: Temperature and seed dormancy. In: Ruhland W. [ed.]: *Encyclopedia of Plant Physiology*. Vol 15/2. Springer, Berlin, Heidelberg: 746-803.
- Supriya N., 2020: Mesophytes. (online) [cit. 2022.01.18], dostupné z: <<https://biologyreader.com/mesophytes.html>>.
- Ten Brink D. J., Hendriksma H. P. & Bruun H. H., 2012: Habitat specialization through germination cueing: A comparative study of herbs from forests and open habitats. *Annals of Botany* 111: 283-292.
- Van Assche J. A., Debucquoy K. L. A. & Rommens W. A. F., 2003: Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). *The New Phytologist* 158 (2): 315-323.
- Van Assche J. A. & Vandeloos F. E., 2010: Combinational dormancy in winter annual Fabaceae. *Seed Science Research*, 20(4): 237-242.
- Vandeloos F., Bolle N. & Van Assche J. A., 2007: Seed dormancy and germination of the European *Chaerophyllum temulum* (Apiaceae), a member of a trans-Atlantic genus. *Annals of Botany*, 100(2): 233-239.
- Vleeshouwers L. M., Bouwmeester H. J. & Karssen C. M. 1995: Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.
- Wagmann K., Hautekèete N.-C., Piquot Y., Meunier C., Schmitt S. E. & Van Dijk H., 2012: Seed dormancy distribution: explanatory ecological factors. *Annals of Botany* 110: 1205-1219.
- Walck J. L. & Dixon K. W., 2009: Time to future-proof plants in storage. *Nature* 462: 721.
- Walck J. L., Hidayati S. N., Dixon K. W., Thompson K., Poschlod P., 2011: Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* 17: 2145-2161.
- Washitani I. & Kabaya H., 2006: Germination responses to temperature responsible for the seedling emergence seasonality of *Primula sieboldii* E. Morren in its natural habitat. *Ecological Research*, 3: 9-20.
- Wolkovich E. M., Cleland E. E. 2011: The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287-294.
- Wolkovich E. M., Cleland E. E. 2014: Phenological niches and the future of invaded ecosystems with climate change. *AoB PLANTS* 6: plu013.
- World Economic Forum 2021: The Global Risks Report 2021 (online) [cit 2021.12.12], dostupné z: <<https://www.weforum.org/reports/the-global-risks-report-2021>>.

12. Přílohy



Obrázek 1: Rudohlávek jehlancovitý (*Anacamptis pyramidalis*) focen na lokalitě Boubová



Obrázek 2: Vyklíčená semena omanu srstnatého (*Inula hirta*) v průběhu simulace jarního období



Obrázek 3: Petriho misky uložené v chladícím boxu během simulace zimního období

Použitá zkratka	Vysvětlení
GA	<i>Galium aparine</i>
VH	<i>Vicia hirsuta</i>
BB	<i>Bromus benekenii</i>
GO	<i>Galium odoratum</i>
PN	<i>Poa nemoralis</i>
TC	<i>Tanacetum corymbosum</i>
IH	<i>Inula hirta</i>
MT	<i>Melica transsilvanica</i>
SO	<i>Scabiosa ochroleuca</i>
TA	<i>Trifolium alpestre</i>

Tabulka 4: Vysvětlivky ke zkratkám použitým v grafech