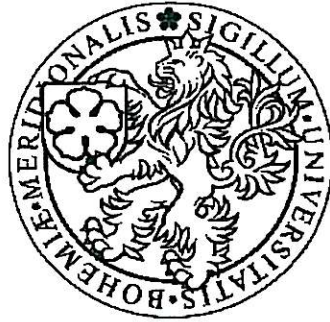


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



**Vybrané reprodukční charakteristiky dvou
poddruhů *Pastinaca sativa* L. (*Apiaceae*)**



Magisterská diplomová práce
2005

Veronika Horváthová
vedoucí práce: Ing. Milan Štech, PhD.

Horváthová V. (2005): Vybrané reprodukční charakteristiky dvou poddruhů *Pastinaca sativa* L. (*Apiaceae*) [Selected reproduction traits of two *Pastinaca sativa* L. subspecies (*Apiaceae*)., Master Thesis, in Czech], Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, p. 54.

Anotace: Selected reproduction traits (seed production and its partitioning to umbel order, relationship between seed mass and umbels order and influence of pollination on seed production) were compared between two subspecies of *Pastinaca sativa* L. (*Apiaceae*). Consequences of reproductive allocation are discussed.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, dne 12.1.2005



Veronika Horváthová

Ráda bych poděkovala všem, kteří mi v průběhu mé práce pomáhali, poskytli radu nebo mě jen povzbudili. Velký dík patří mému školiteli Milanu Štechovi za trpělivost, porozumění a pomocnou ruku. Rovněž mojí rodině za všestrannou podporu. Jmenovitě bych ráda poděkovala Alžbětě Čejkové a Tomáši Kolářovi za neocenitelnou pomoc při dokončování práce a závěrečných úpravách textu. Petře Konvalinkové a Elišce Zapomělové děkuji za jejich toleranci k mému nočnímu tukaní do klávesnice, Elišce dále za pomoc ve skleníku a opravu textu. Dále děkuji Petru Šmilauerovi a Janu Lepšovi za rady ke statistickému zpracování a také paním knihovnicím za jejich ochotu a vždy vlídnou tvář.

OBSAH

1. ÚVOD.....	1
1.1. Alokace zdrojů u rostlin	1
1.2. Studovaný druh	2
1.2.1. Čeleď <i>Apiaceae</i>	2
1.2.2. Rod <i>Pastinaca</i>	3
1.2.3. <i>Pastinaca sativa</i>	5
1.2.4. Ekologie a životní cyklus <i>Pastinaca sativa</i>	7
1.2.5. Alokace zdrojů u <i>Pastinaca sativa</i>	8
1.3. Cíle práce.....	9
2. METODIKA.....	10
2.1. Hmotnost semen v závislosti na pozici na rostlině	10
2.2. Velikost rostlin	10
2.3. Polní experimenty	11
2.3.1. Pokus 1 – Produkce semen a její rozložení na rostlině	11
2.3.2. Pokus 2 – Vliv opylení na produkci a charakter semen	11
2.4. Klíčivost semen	12
2.5. Statistické zpracování	13
3. VÝSLEDKY	14
3.1. Architektura rostlin	14
3.1.1. Výška a šířka lodyh.....	14
3.1.2. Biomasa nadzemní části rostlin.....	16
3.1.3. Výskyt jednotlivých řádů okolíků na rostlině	17
3.1.4. Počet okolíků a jejich rozložení na rostlině	18
3.2. Produkce semen a její rozložení na rostlině.....	21
3.2.1. Celková produkce semen.....	21
3.2.2. Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkové produkci semen	23
3.2.3. Počet semen na okolík.....	27
3.3. Hmotnost semen v závislosti na jejich pozici na rostlině.....	29
3.4. Vliv opylení na produkci a charakter semen.....	32
4. DISKUSE	33
4.1. Životní strategie.....	33
4.2. Velikost rostlin	33
4.3. Produkce rostlin.....	34
4.3.1. Reprodukční kapacita	34
4.3.2. Hmotnost semen	35
4.3.3. Velikost okolíků	36
4.3.4. Rozložení okolíků na rostlině.....	37
4.3.5. Rozložení produkce semen na rostlině.....	38
4.4. Důsledky rozdílné reprodukční alokace	39
4.4.1. Vliv variability ve velikosti semen.....	39
4.4.2. Charakter jednotlivých řádů okolíků	41
4.5. Vliv opylení na produkci semen.....	42
4.6. Vliv herbivorie na produkci semen	43

5. ZÁVĚR.....	46
6. LITERATURA.....	47
7. PŘÍLOHY	52

1. Úvod

1.1. Alokace zdrojů u rostlin

Limitované nutriční a energetické zdroje rostlin jsou rozdělovány do tří procesů: růstu, obrany a rozmnožování. Cílem je maximalizovat fitness. Protože množství asimilátů je omezeno, dochází v rámci rostlin často ke kompetici mezi vytvářenými reprodukčními strukturami a vegetativním růstem. Ale jak vývoj semen postupuje, růst reprodukčních částí se stává důležitější na úkor vegetativního růstu (MARSHALL et WATSON 1992). Část energie je investována i do obrany, přičemž více jsou bráněny pro rostliny cennější části. Proto bývají často nejvíce bráněny reprodukční orgány: semena a plody (ZANGERL et NITAO 1998).

Tvorba plodů a semen je u vyšších rostlin spojena s přesunem velkého podílu z celkové energie do generativních orgánů. Jednoleté a monokarpické rostliny mají tuto reprodukční alokaci vysokou (25 – 50 %), zatímco polykarpické trvalky nízkou (5 – 25 %; MARSHALL et WATSON 1992). Počet semen vytvořených rostlinou je určen velikostí ročních asimilátů, podílem asimilátů převedených do generativních orgánů. velikostí semen, do nichž je energie investována (HARPER 1977, SLAVÍKOVÁ 1986).

Rostliny nejsou schopné zajistit potřebné množství živin k vývoji zralých plodů ze všech květů a horní limit produkce semen je tak dán spíše množstvím dostupných živin než počtem květů. Následkem toho dochází v rámci rostliny ke kompetici mezi jednotlivými plody o tyto živiny. Tato kompetice vede nejen k abortaci některých plodů, ale i k rozdílu ve velikosti semen, protože některá pro sebe získají větší množství živin. Obecně se zdá, že plody, které jsou zakládány první, uplatňují dominanci nad těmi pozdějšími (MARSHALL et WATSON 1992, STEPHENSON 1992).

Charakter alokace zdrojů odráží vliv předchozích selekčních tlaků. Proto jsou genetické rozdíly v alokaci zdrojů spojeny s ekologickými strategiemi rostlin: r – K kontinuem a C – R – S strategiemi. Charakter alokace zdrojů mezi vegetativní a reprodukční částí je těsně spjat se stanovištěm, protože na jedince v podobném prostředí působí obdobné selekční tlaky (MARSHALL et WATSON 1992).

Tyto rozdíly ve vztahu k charakteru stanoviště lze pozorovat i u blízce příbuzných druhů (např. PITELKA 1977, STÖCKLIN 1999), často představují odlišné adaptivní

přizpůsobení se různým podmínkám, kterým jsou druhy vystaveny.

Studium biologických vlastností blízkce příbuzných taxonů je zpravidla klíčem k vysvětlení odlišného chování a rozšíření těchto taxonů. Proto i tato práce se zabývá studiem reprodukčních vlastností blízkce příbuzných typů z okruhu *Pastinaca sativa*.

1.2. Studovaný druh

1.2.1. Čeleď *Apiaceae*

Pastinaca sativa náleží do čeledi *Apiaceae* LINDL. (miříkovité). Tato čeleď, též nazývaná *Daucaceae* DOSTÁL (mrkvovité) a *Umbelliferae* JUSS. (okoličnaté), zahrnuje asi 270 rodů s 2 850 druhy rozšířenými po celém světě. Jsou to převážně byliny, méně často keře a stromy. Pouze asi 20 % rodů má více než devět druhů, mnoho rodů je monotypických. Část druhů je celosvětově rozšířena a kultivována jako zelenina či koření (MABBERLEY 1997, TOMŠOVIC 1997).

Na našem území jsou to výhradně byliny, povětšinou s dutou a více či méně rýhovanou lodyhou, střídavými listy bez palistů, většinou s členěnou nebo složenou čepelí. Řapík lodyžních listů mívá zřetelnou pochvu. Květenství je jednoduchý či složený okolík tvořený dílčími květenstvími – okoličky, vzácněji se vyskytuje strboul. Pod květenstvím může být z podpůrných listenů vytvořen obal, pod okoličky pak obalíček. Květy bývají zpravidla oboupohlavné, zřídka sekundárně jednopohlavné, s výjimkou *gynecea* pětičetné. Spodní semeník je srostlý ze dvou plodolistů, dvoupouzdrý (v každém pouzdru se nachází jedno jednoobalné obrácené vajíčko), se dvěma čnělkami na stylopodiu. Pylová zrna jsou trikolporátní, elipsoidní, často ekvatoriálně zaškrčená. Plodem rostlin čeledi *Apiaceae* je charakteristická dvounažka (TOMŠOVIC 1997). Morfologie nažek je hlavním diagnostickým znakem pro určování jednotlivých druhů (KLÁN 1947). Dvounažka se v době své zralosti většinou rozpadá na dva plůdky (merikarpia) spojené karpoforem. Tato merikarpia jsou běžně označována jako semena, ačkoliv ve skutečnosti se jedná o plody. Jsou tak nazývána i v této práci. Merikarpia k sobě přiléhají břišní (komisurální) stranou. Na hřbetní straně lze pozorovat podélně uspořádaná žebra. Zpravidla to bývá pět žebor hlavních, mezi nimiž se nacházejí další čtyři žebra vedlejší, obvykle méně výrazná. Žebra nejblíže k břišní straně se označují jako okrajová a mohou být zvětšená až křídlatá. Na

příčném průřezu merikarpiem jsou v oplodí patrné sekreční kanálky (TOMŠOVIC 1997). Vznikají schizogenně, u některých druhů mohou v době zralosti plodů vymizet (KLÁN 1947).

Pro čeleď je charakteristický i hojný výskyt sekundárních metabolitů, zejména éterických olejů, kumarinů, acetylenů, saponinů, flavonoidů. (TOMŠOVIC 1997). *we*

1.2. 2. Rod *Pastinaca*

V čeledi *Apiaceae* náleží rod *Pastinaca* (pastinák) do podčeledi *Apioideae*, tribu *Tordylieae*. Na území České republiky se z této skupiny vyskytují dále rod *Tordylium*, zastoupený pouze jedním vzácným druhem *Tordylium maximum* (zapalička velká), a rod *Heracleum* se dvěma zástupci: domácím *Heracleum sphondylium* (bolševník obecný) a invazním *Heracleum mantegazianum* (bolševník velkolepý; MABBERLEY 1997). *H. persicellum?*

Taxonomií rodu se v nedávné době zabývali Menemen et Jury (2001). Vyčlenili osm druhů a čtyři poddruhy v rámci jednoho druhu (*Pastinaca sativa* L.). U tří dalších taxonů konstatovali jejich nejistý status a pozici. Následující charakteristika rodu a přehled druhů jsou převzaty z jejich práce.

Rod zahrnuje dvouleté a vytrvalé druhy. Kvetení obvykle začíná v červnu a pokračuje až do srpna. Výjimkou je *P. lucida*, který kvete v dubnu.

Výška rostlin se pohybuje od 25 cm do 200 (300) cm. Lodyha je u všech druhů vzpřímená a rovná, pouze u *P. zozimoides* je zprohýbaná. Pokud má lodyha na průřezu hrany, pak bývá hluboce rýhovaná, pokud je její průřez oblý, pak bývá vroubkovaná nebo jen nepatrně rýhovaná. Lodyha je u všech druhů chlupatá, s výjimkou *P. lucida*, kde je lysá. Listy jsou obvykle jednou zpeřené a jejich odění je velmi podobné odění lodyhy.

U rodu *Pastinaca* je typem květenství okolík. Menem et Jury (2001) rozlišují dva typy uspořádání okolíků na rostlině. Pokud se v poslední uzlině lodyhy odvětvují tři boční okolíky, jedná se o typ nazývaný komplexně složený okolík. Pokud se boční okolíky odvětvují z lodyhy střídavě, jedná se o typ jednoduše složeného okolíku. Rostliny mají obecnou tendenci tvořit komplexně složené okolíky, ačkoli některé

rostliny je nevytvářejí vždy. Průměr okolíků je 20 – 150 mm, počet okolíčků se pohybuje od 3 do 22.

Obaly jsou přítomny pouze u *P. hirsuta*, *P. pimpinellifolia*, *P. armena*, obalíčky chybí u *P. fleischmanni*, *P. lucida*, *P. sativa* subsp. *sativa*, *P. sativa* subsp. *urens*, *P. sativa* subsp. *sylvestris*, *P. divaricata* a *P. zozimoides*.

Květy jsou aktinomorfni (pravidelné). Kališní lístky u všech druhů chybí nebo jsou jen nepatrné. Korunní plátky jsou žluté až žlutozelené, velmi zřídka narůžovělé. Merikarpia bývají 3,5 – 7 mm dlouhá a 3 – 8 mm široká, dorzálně stlačená, obvykle eliptická. Čnělka je téměř u všech druhů zakřivená, obvykle lysá.

Rod je rozšířen na euroasijském kontinentu v oblasti Evropy, Blízkého Východu, Kavkazu, Střední Asie a jižní Sibíře. Výjimku tvoří druh *Pastinaca sativa*, který byl druhotně rozšířen na jiné kontinety (HROUDA 1997).

Přehled druhů rodu *Pastinaca* podle Menem et Jury (2001):

- *Pastinaca fleischmanni* HLADNIK ex W.D.J.KOCH
- *Pastinaca hirsuta* PANČIČ
- *Pastinaca pimpinellifolia* M. BIEB.
Synonyma: *Pastinaca intermedia* FISCH. & MAY.
- *Pastinaca armena* FISCH. & MEY.
Synonyma: *Pastinaca dentata* FREYN & SINT., *Pastinaca pimpinellifolia* M.B. var. *alpina* M.B., *Pastinaca hispidula* (BOIS. & BAL.) K.-POL.
- *Pastinaca lucida* L.

- *Pastinaca sativa* L.
 - **subsp. *sativa***
 - **subsp. *urens*** (REQ. ex GODRON) ČELAK.
Synonyma: *Pastinaca urens* REQ. ex GODRON, *Pastinaca umbrosa* STEV. ex DC., *Pastinaca opaca* BERNH. ex HORNEM., *Pastinaca teretiuscula* BOISS.; *Pastinaca latifolia* LEDEB.
 - **subsp. *sylvestris*** (MILL.) ROUY & CAMUS
 - **subsp. *latifolia*** (DUBY) DC.
- *Pastinaca divaricata* DESF.
- *Pastinaca zozimoides* FENZL

Z důvodu nedostatku studovaného materiálu nemohla být určena pozice následujících taxonů:

- *Pastinaca glandulosa* BOISS. & HAUSSKN. ex BOISS.
- *Pastinaca aurantiaca* (ALB.) KOLAK.
- *Pastinaca chrysantha* (ALB.) K.-POL.

1.2.3. *Pastinaca sativa*

Pastinaca sativa L. – pastinák setý

Původní areál druhu se nalézá v oblasti Kavkazu, Blízkého Východu a možná Střední Asie. V Evropě se vyskytuje jako archeofyt. Dále byl zavlečen do Severní i Jižní Ameriky, Austrálie a na Nový Zéland (HROUDA 1997, PYŠEK, SÁDLO et MANDÁK 2002). *P. s.* subsp. *sativa* je v různých kultivarech pěstován jako kořenová zelenina (GRAY, STECKEL et WARD 1985, HROUDA 1997).

Na našem území se *P. sativa* obvykle vyskytuje na loukách, mezích, železničních náspech, v silničních příkopech, popř. na jiných otevřených synantropních stanovištích. Je to světlomilný druh rostoucí na čerstvě vlhkých až polosuchých, živinami bohatých půdách. Je diagnostickým druhem lučních společenstev svazu *Arrhenatherion* a ruderálních společenstev svazu *Dauco-Melilotion* podél komunikací (HROUDA 1997).

Tato práce se drží popisu a pojetí druhu uvedeného v Květeně ČR (HROUDA 1997). Jedná se o monokarpické rostliny, vysoké 30 – 100 cm. Merikarpia jsou 5 – 7 mm dlouhá a 3,5 – 6,5 mm široká. Druh je značně proměnlivý zejména v odění a rýhování lodyhy, tvaru lístků a plodů, počtu a délce stopek okolíček. Na základě těchto znaků se v rámci celého areálu rozlišují tři až čtyři typy, hodnocené jako poddruhy i samostatné druhy. Na našem území se vyskytují dva poddruhy s následujícími diagnostickými znaky:

- **subsp. *sativa*** (pastinák setý pravý)

Ostře hranatá, hluboce rýhovaná lodyha i listy jsou porostlé roztroušenými krátkými přitisklými, jen na spodní straně lístků šikmo odstálými chlupy. Okolíky tvoří 8 – 18 okolíček na nestejně dlouhých stopkách. Křídlatý lem dvounažek je poměrně široký, zabírá 1/4 – 1/2 šířky plodu. Poddruh je rozšířen po celém území státu, v horách vzácně.

- **subsp. *urens*** (GODRON) ČELAK. (pastinák setý tmavý)

Tupě hranatá, mělce rýhovaná lodyha i listy jsou nápadně chlupaté, porostlé krátkými odstálými chlupy. Okolíky tvoří 5–7 okolíček s víceméně stejně dlouhými stopkami. Dvounažky mají poměrně úzký křídlatý lem, zabírá 1/5 – 1/3 šířky plodu. Poddruh je roztroušeně rozšířen v západní a jižní části Čech. Územím ČR prochází severovýchodní hranice areálu tohoto poddruhu.

Dostál (1989) uvádí ještě třetí poddruh *P. s.* subsp. *sylvestris* (MILL.) ROUY et CAMUS (pastinák luční planý), přičemž nevyklučuje, že se může jednat o křížence *P. s.* subsp. *sativa* x *P. s.* subsp. *urens*. Jedná se o šedochlupaté rostliny s hranatou lodyhou a okolíky tvořenými 10 – 20 okolíčky.

Čtvrtým poddruhem, který se na našem území nevyskytuje, je *P. s.* subsp. *latifolia* (DUBY) DC., který se od výše uvedených odlišuje především počtem tří až šesti sekrečních kanálků na břišní straně semen, zatímco u ostatních poddruhů jsou tyto kanálky jen dva (MENEMEN et JURY 2001).

1.2.4. Ekologie a životní cyklus *Pastinaca sativa*

P. sativa je monokarpický druh s dvouletým až čtyřletým (výjimečně pětiletým) životním cyklem v závislosti na podmínkách okolního prostředí. Pro vytvoření lodyhy potřebují rostliny stimul jarovizace a fotoperiody, reagují na ně však až po dosažení určité kritické velikosti (BASKIN et BASKIN 1979). Tento jev je běžnou podmínkou přechodu do reprodukční fáze u fakultativně dvouletých monokarpických rostlin (VAN DER MEIJDEN et al. 1992). Velikost je tedy u těchto rostlin mnohem důležitější pro určení osudu jedince než jeho stáří (BEGON et al. 1990). Pro kvetoucí rostliny *P. sativa* je uváděn průměr vrcholu kořene v rozmezí 5 – 39 mm (BASKIN et BASKIN 1979).

P. sativa se rozmnožuje pouze generativním způsobem (HENDRIX 1984, HENDRIX et TRAPP 1992). V našich podmínkách kvete od července do září. Opylován je hmyzem (HROUDA 1997). Vytváří komplexně složené okolíky (MENEMEN et JURY 2001). *P. sativa* je druh s andromonoecií, tj. na jedné rostlině se vyskytují jednak květy oboupohlavné, jednak květy samčí. Oboupohlavné květy jsou proterandrické, což zabráňuje samosprašení v rámci květu (NITAO et ZANGERL 1987). U rostlin s mnoha květy však může docházet i k samosprašení pylem z jiného květu téže rostliny – tzv. geitonogamii (ECKERT 2000). Proto je rozkvétání jednotlivých květenství v rámci rostliny synchronizováno na několika úrovních. Tento jev je umožněn hierarchickým uspořádáním okolíků, které lze rozdělit do několika skupin – řádů na základě jejich postavení na rostlině. Lodyhu zakončuje jediný terminální okolík, další – laterální okolíky se nacházejí na postranních větvích. Terminální květenství je označováno také jako okolík 1. řádu (primární), laterální okolíky pak na základě jejich hierarchického uspořádání za okolíky 2. až 4. řádu – sekundární, terciární a kvarterní okolíky (HENDRIX 1984, NITAO et ZANGERL 1987, THOMPSON et PRICE 1977). Méně často se objevují i okolíky 5. řádu (osobní pozorování). Na jednotlivých rostlinách není vždy vyvinut stejný počet řádů.

Okolíky rozkvétají centripetálně a samičí fáze se nezačíná vyvíjet dříve, než je odkvetlá poslední tyčinka v okolíku. Okolíky téhož řádu kvetou ve stejnou dobu a jednotlivé řády okolíků rozkvétají postupně, obvykle během tří až šesti týdnů (v závislosti na počtu řádů okolíků), přičemž překryv mezi samičí fází okolíků nižšího

řádu a samčí fázi okolíků následujícího řádu je minimální (GRAY et STECKEL 1985, NITAO et ZANGERL 1987).

Andromonoecie, proterandrie a s ní spojená „dvoudomost v čase“ (temporal dioecism), jsou v čeledi *Apiaceae* běžně rozšířeny, neboť druhy jsou autokompatibilní vůči vlastnímu pylu. Samosprášení vedoucí k inbrední depresi u nich ovšem není žádoucí (CRUDEN et HERMAN-PARKER 1977, SCHLESSMAN et GRACEFFA 2002).

Semena lze podle řádu okolíků, ze kterého pocházejí, označovat jako primární, sekundární, tercierní a kvarterní. Dozrávají postupně během podzimu v závislosti na své pozici na rostlině a jsou rozšiřována větrem. Semena vyžadují stratifikaci vlhkostí a zimou, jen malá část je schopna vyklíčit bez ní (BASKIN et BASKIN 1979, HENDRIX 1984). Většina semen v přírodě proto klíčí na jaře následujícího roku. Životnost si zachovávají pravděpodobně po dva roky (HENDRIX et TRAPP 1992).

Druh *Pastinaca sativa* lze zařadit k C – R stratégům. Tyto rostliny obsazují stanoviště s relativně mírnou intenzitou disturbance. Typickou složkou těchto stanovišť jsou právě fakultativně dvouleté rostliny. Mnoho zástupců těchto rostlin pochází z čeledi *Apiaceae* a dále pak z čeledi *Asteraceae* (GRIME 2001).

1.2.5. Alokace zdrojů u *Pastinaca sativa*

Fakultativně dvouleté druhy jako *P. sativa* vytvářejí většinu zdrojů pro reprodukci pomocí listové růžice a uskladňují je v kořeni (NITAO et ZANGERL 1987). U monokarpických rostlin se vývoj plodů uskutečňuje až po dokončení vegetativního růstu, čímž odpadá kompetice ze strany vegetativního růstu. Alokace živin do vývoje plodů a semen je tak intenzivní, že cenou za reprodukci je smrt. Požadavek na asimiláty pro vyvíjející se semena je však tak velký, že senescence celé rostliny začíná až po dokončení růstu semen (MARSHALL et WATSON 1992).

Investice se netýká jen energie a látek pro samotný vývoj plodů, ale i jejich obrany. Obrannými látkami druhu *P. sativa* jsou toxické furanokumariny (ZANGERL et NITAO 1998). Vzhledem k tomu, že pouze u subsp. *urens* způsobují tzv. kontaktní fotoalergii, je jejich obsah u obou našich poddruhů pravděpodobně odlišný. Po ozáření UV zářením ve vlnových délkách 230 – 380 nm se furanokumariny stávají pro člověka toxické a podmiňují vznik svědivých zarudlých skvrn, vyrážek a puchýřů

(HANOUSKOVÁ et PLECHÁČEK 2001). Rostlinu chrání především před herbivorií a patogeny (BERENBAUM et ZANGERL 1986, ZANGERL 1986). Tyto látky se nalézají ve všech částech rostliny, nejvíce však v plodech (ZANGERL et al. 1997).

1.3. Cíle práce

Předkládaná práce si klade tyto cíle:

1. Srovnat *Pastinaca sativa* subsp. *sativa* a *Pastinaca sativa* subsp. *urens* v jejich
 - a) velikosti.
 - b) celkové produkci semen na rostlinu.
 - c) rozložení produkce semen do jednotlivých řádů okolíků.
 - d) hmotnosti jednotlivých semen v závislosti na pozici na rostlině (řádu okolíků).
2. Zjistit, jaký vliv má způsob opylení na produkci semen.

2. Metodika

Data zpracovávaná v této práci byla získána jednak v přirozených populacích rostlin, jednak na pokusném pozemku v Českých Budějovicích.

2.1. Hmotnost semen v závislosti na pozici na rostlině

V průběhu podzimu roku 2002 byla na dvanácti lokalitách (šest od každého poddruhu) v jižních, západních a středních Čechách sesbírána semena, vždy z několika rostlin. Při sběru byla rozlišována pouze pozice semen, tedy pocházejí-li z primárních, sekundárních či terciárních okolíků, nikoli jednotlivé rostliny. Ne všechny rostliny měly vytvořeny všechny řady sledovaných okolíků.

Získaná semena byla použita ke zjištění hmotnosti semen v závislosti na poddruhu a řádu okolíků, ze kterého pocházejí. Z každého řádu okolíků na dané lokalitě bylo jednotlivě zváženo 50 semen. K vážení byly použity analytické váhy KERN 770 s udávanou přesností 0,001g.

Lokality sběru semen (podrobný popis viz Příloha 1):

Pastinaca sativa subsp. *sativa*: Františkovy Lázně, Cheb, Planá u Mariánských Lázní, Příbram, Rovná, Řepice

Pastinaca sativa subsp. *urens*: Bohostice, Dobšice 1, Dolní Líšnice, Milín, Paštiky, Solenice

2.2. Velikost rostlin

Na podzim roku 2004 byly na čtrnácti lokalitách (sedm od každého poddruhu) v jižních, západních a středních Čechách zjištěny výška lodyhy a průměr lodyhy u báze pokud možno u patnácti nepoškozených rostlin. Pokud populaci tvořil menší počet jedinců, byly změřeny všechny nepoškozené rostliny. Zároveň byl u všech změřených rostlin zaznamenán nejvyšší vytvořený řád okolíků

Lokality původu (podrobný popis viz Příloha 1):

Pastinaca sativa subsp. *sativa*: České Budějovice, Františkovy Lázně, Cheb, Planá u Mariánských Lázní, Příbram, Rudolfov, Řepice

Pastinaca sativa subsp. *urens*: Čekanice, Dobšice 2, Milín, Paštiky, Solenice, Těchařovice, Vrančice

2.3. Polní experimenty

2.3.1. Pokus 1 – Produkce semen a její rozložení na rostlině

Na podzim roku 2002 bylo na šesti lokalitách (tři od každého poddruhu) v jižních, západních a středních Čechách vykopáno a přeneseno šest rostlin, které byly následně zasazeny do latinského čtverce na pokusném pozemku v Českých Budějovicích.

Lokalita původu (podrobný popis viz Příloha 1) :

Pastinaca sativa subsp. *sativa*: Františkovy Lázně, Rudolfov, Řepice

Pastinaca sativa subsp. *urens*: Dobšice 1, Paštiky, Těchařovice

V září roku 2003 byly u jednotlivých rostlin, které vykvetly, zaznamenány tyto charakteristiky: výška rostliny, průměr lodyhy u báze a počet okolíků se semeny v každém řádu. Již uschlé lodyhy byly následně sebrány, vysušeny (18 h při 105°C) a jejich biomasa zvážena.

Z těchto rostlin byla rovněž na přelomu srpna a září roku 2003 postupně v závislosti na dozrávání sklizena semena ještě předtím, než došlo k jejich opadání. Při sklizni byl rozlišován řád okolíků jejich původu. Celková hmotnost semen v jednotlivých řádech byla změřena na analytických vahách KERN s udávanou přesností 0,001g. U náhodně vybrané části rostlin obou poddruhů (subsp. *sativa*: 11 jedinců, subsp. *urens*: 10 jedinců) byl rovněž zjištěn počet semen v jednotlivých řádech okolíků.

2.3.2. Pokus 2 – Vliv opylení na produkci a charakter semen

Na jaře roku 2003 bylo na čtyřech lokalitách (dvě od každého poddruhu) vykopáno pět rostlin, které byly po přenesení zasazeny na pokusném pozemku v Českých Budějovicích.

Lokalita původu (podrobný popis viz Příloha 1):

Pastinaca sativa subsp. *sativa*: Rudolfov, Řepice

Pastinaca sativa subsp. *urens*: Těchařovice, Paštiky

Z těchto rostlin bylo v létě roku 2003 od každého poddruhu vybráno šest jedinců s dostatečným počtem sekundárních okolíků. Na každé rostlině byl u šesti náhodně vybraných okolíků nůžkami odstraněn určitý počet okolíčků tak, aby zůstaly přibližně 2/3 původního počtu.

Jeden okolík byl ponechán nezakrytý (kontrola), zbylá květenství byla uzavřena do textilních sáčků, aby se zabránilo přístupu hmyzu. Ze zakrytých okolíků byl jeden ponechán bez zásahu, u zbylých byly provedeny tyto zásahy:

1. odstranění tyčinek
2. odstranění tyčinek, umělé samosprášení
3. odstranění tyčinek, umělé cizosprášení pylem vlastního poddruhu
4. odstranění tyčinek, umělé cizosprášení pylem druhého poddruhu

Tyčinky byly odstraňovány pinzetou na počátku fáze rozevírání květu. Pyl používaný k opylení byl z tyčinek nanesen na čistou Petriho misku a z ní dotykem na blizny květů. Každý okolík byl opylován jednou denně po tři dny.

Na přelomu srpna a zaří 2003 byly okolíky sebrány a semena z nich pocházející byla spočítána a roztríděna do tří kategorií:

1. semena s endospermem
2. semena bez endospermu
3. nevyvinutá semena

2.4. Klíčivost semen

Byly založeny dva pokusy s cílem zjistit klíčivost semen obou poddruhů v závislosti na řádu okolíků jejich původu.

Semena v pokusu 1 (rok 2003) pocházela z týchž lokalit jako semena použitá ke zjištění závislosti hmotnosti semen na jejich pozici na rostlině. Před vysetím byla vystavena stratifikaci spočívající v ponechání po dobu 48 h ve vodě a následném uložení do mrazícího boxu na dobu dvou měsíců. Semena v pokusu 2 (rok 2004) pocházela z rostlin pěstovaných v polním experimentu 1. Ta byla vystavena stratifikaci v zemině v truhlíku a ponechána osm týdnů v zimním období při venkovních podmínkách. Poté byla semena ještě umístěna na devět měsíců do mrazícího boxu.

Semena byla vyseta po 25 kusech na filtrační papír do Petriho misek v pěti opakováních z každého řádu na lokalitu v případě pokusu 1 a ve třech opakováních v pokusu 2. Misky se semeny byly u pokusu 1 v březnu umístěny do skleníku a u pokusu 2 byly umístěny do klimaboxu se stálou teplotou 25°C.

Bohužel v žádném z pokusů se nepodařilo dosáhnout vyklíčení semen. V pokusu 1 jich vyklíčilo pouhých 0,6 %, v pokusu 2 byla semena napadena plísní. Proto není klíčivost dále hodnocena.

2.5. Statistické zpracování

Data o podílech jednotlivých řádů okolíků na celkovém počtu okolíků, semen a celkové hmotnosti byla transformována pomocí arcsinové transformace. Data týkající se výšky a průměru lodyh, hmotnosti nadzemní biomasy, celkového počtu okolíků a semen na rostlinu, celkové hmotnosti semen na rostlinu a hmotnost jednotlivých semen byla upravena pomocí logaritmické transformace (LEPŠ 1996).

Ke zjištění případného rozdílu mezi poddruhy ve výšce a šířce lodyhy, hmotnosti nadzemní biomasy, celkového počtu okolíků, semen a celkové hmotnosti semen byla použita hierarchická analýza variance (lokalita vnořena do poddruhu, lokalita jako faktor s náhodným efektem).

Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkovém počtu okolíků, semen a celkové hmotnosti semen na rostlinu byl hodnocen dvoucestnou analýzou variance pro každý poddruh zvlášť. Jednotlivé vzájemně si odpovídající řády okolíků obou poddruhů byly mezi sebou porovnány rovněž pomocí dvoucestné analýzy variance (lokalita jako faktor s náhodným efektem).

K vyhodnocování vlivu pozice semen na mateřské rostlině na jejich hmotnost v rámci poddruhu byla použita dvoucestná analýza variance (lokalita jako faktor s náhodným efektem) následovaná metodou mnohonásobného porovnání dat (Tukeyho test). Hmotnost semen ze vzájemně si odpovídajících řádů okolíků obou poddruhů byla porovnána rovněž pomocí dvoucestné analýzy variance (lokalita jako faktor s náhodným efektem).

Závislost výskytu nejvyššího řádu okolíků na poddruhu byla vyhodnocena pomocí kontingenčních tabulek.

Dále byla provedena korelace šířky lodyhy s hmotností nadzemní biomasy, celkovým počtem okolíků, celkovou hmotností semen.

Charakteristiky souborů dat, analýzy variance a korelace byly spočteny v programu Statistica 6.0 (ANONYMUS 2001). Výsledky všech testů byly hodnoceny na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

3. VÝSLEDKY

3.1. Architektura rostlin

U *Pastinaca sativa* subsp. *sativa* a subsp. *urens* byly srovnávány následující charakteristiky:

- výška a průměr lodyh
- celková nadzemní biomasa
- přítomnost nejvyššího řádu okolíků
- celkový počet okolíků na rostlinu
- podíl jednotlivých řádů na celkovém počtu okolíků na rostlinu

Údaje pro výšku a průměr lodyh pocházejí jednak z rostlin pěstovaných na pokusném pozemku, jednak z rostlin z přírodních populací. Údaje o přítomnosti nejvyššího řádu okolíků se týkají pouze rostlin z přírodních populací, zbylé charakteristiky již jen rostlin z pokusného pozemku.

3.1.1. Výška a šířka lodyh

Subsp. *urens* dosahovala oproti subsp. *sativa* větší průměrné výšky lodyh jak u rostlin z přírodních populací, tak u rostlin pěstovaných na pokusném pozemku. Tento rozdíl však nebyl statisticky průkazný (Tab. 1).

U rostlin z přírodních populací měla subsp. *sativa* průkazně větší průměrnou šířku lodyh než subsp. *urens*. Naproti tomu u rostlin z pokusného pozemku byla průměrná šířka lodyh obou podruhů totožná (Tab. 2).

U rostlin z přírodních populací byl průkazný vliv lokalit na výšku a šířku jejich lodyh (výška: $p < 10^{-6}$, $F = 10,6098$; šířka: $p = 10^{-6}$, $F = 4,8754$). U rostlin na pokusném pozemku měla lokalita jejich původu vliv pouze na výšku lodyh (výška: $p = 10^{-6}$, $F = 14,17$; šířka: $p = 0,4224$, $F = 0,9983$).

Tab. 1: Srovnání výšky lodyh; S - subsp. *sativa*, U - subsp. *urens*, 1 – přírodní populace, 2 – pěstované rostliny.

	výška lodyhy [cm] průměr ± SD	rozsah [cm]	F	p
S1 n = 100	105 ± 25,5	46 - 166	2,6947	0,1262
U1 n = 87	125 ± 30,7	60 - 191		
S2 n = 18	55 ± 16,4	29 - 87	0,0004	0,9857
U2 n = 21	59 ± 23,8	27 - 94		

Tab. 2: Srovnání šířky báze lodyh; S - subsp. *sativa*, U - subsp. *urens*, 1 – přírodní populace, 2 – pěstované rostliny.

	šířka lodyhy [mm] průměr ± SD	rozsah [mm]	F	p
S1 n = 100	10 ± 3,2	5 - 18	6,3554	0,0266
U1 n = 87	8 ± 2,8	3 - 17		
S2 n = 18	9 ± 2,5	5 - 16	0,4362	0,5396
U2 n = 21	9 ± 2,1	5 - 14		

3.1.2. Biomasa nadzemní části rostlin

Přestože subsp. *sativa* dosáhla vyšší průměrné hmotnosti nadzemní biomasy než subsp. *urens*, rozdíl mezi oběma poddruhy není statisticky průkazný (Tab. 3). Pokud byly z analýzy vynechány dvě rostliny subsp. *sativa* (rostlina 1: biomasa 66 g, průměr 16 mm, výška 77 cm a rostlina 2: biomasa 43 g, průměr 8 mm, výška 87 cm) vymykající se z průměru rostlin pěstovaných na pokusném pozemku, byla průměrná hmotnost nadzemní biomasy obou poddruhů totožná (Tab. 4).

Lokalita původu rostlin neměla statisticky průkazný vliv na hmotnost jejich biomasy ($p = 0,1686$, $F = 1,7221$).

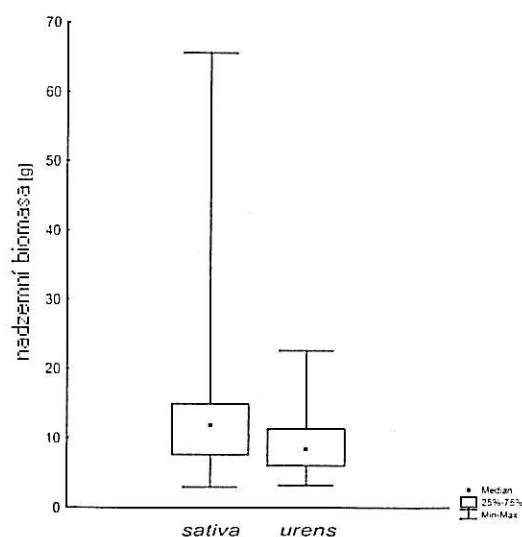
Hmotnost nadzemní biomasy rostlin je pozitivně korelována s průměrem jejich lodyh (subsp. *sativa*: $y = -0,4333 + 1,5519 * x$, $r^2 = 0,5477$, $p < 0,05$, subsp. *urens*: $y = -0,6255 + 1,6481 * x$, $r^2 = 0,7928$, $p < 0,05$).

Tab. 3: Srovnání hmotnosti nadzemní biomasy, $n_S = 18$, $n_U = 21$.

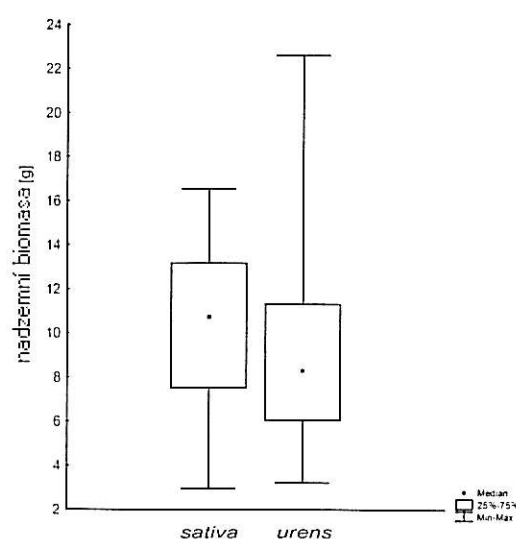
	biomasa [g] průměr ± SD	F	p
<i>sativa</i>	15 ± 15,3	1,8894	0,2347
<i>urens</i>	10 ± 4,8		

Tab. 4: Srovnání hmotnosti nadzemní biomasy po vyloučení dvou rostlin subsp. *sativa*, $n_S = 16$, $n_U = 21$.

	biomasa [g] průměr ± SD	F	p
<i>sativa</i>	10 ± 4,1	0,4661	0,5294
<i>urens</i>	10 ± 4,8		



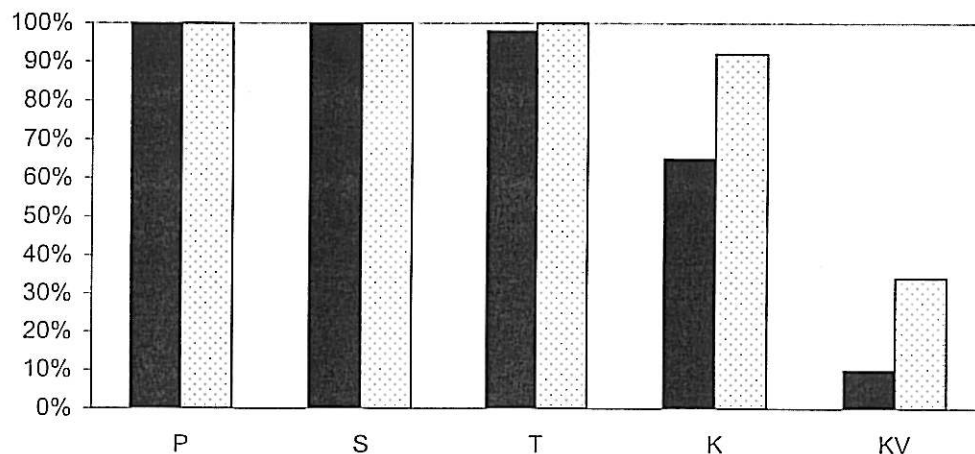
Obr. 1: Srovnání hmotnosti nadzemní biomasy rostlin; $n_S = 18$, $n_U = 21$.



Obr. 2: Srovnání hmotnosti nadzemní biomasy rostlin po vyloučení dvou rostlin subsp. *sativa*; $n_S = 16$, $n_U = 21$.

3.1.3. Výskyt jednotlivých řádů okolíků na rostlině

Třetí a vyšší řády okolíků se nevyskytovaly na všech studovaných rostlinách v přírodních populacích (Obr. 3). Výskyt nejvyššího řádu okolíků je závislý na poddruhu ($\chi = 26,5519$, $p = 0,000007$). U subsp. *urens* se vyšší řády okolíků vyskytují častěji.



Obr. 3: Přítomnost jednotlivých řádů okolíků u rostlin z přirozených populací; – subsp. *sativa*, – subsp. *urens*, P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., KV = pátý ř., $n_S = 100$, $n_U = 87$.

U rostlin na pokusném pozemku byl zaznamenáván pouze výskyt okolíků se semeny. Pátý řád těchto okolíků se vyskytl pouze na jedné rostlině subsp. *urens*, proto v následných analýzách týkajících se řádů okolíků není zahrnut.

Tab. 3: Počet rostlin na pokusném pozemku s výskytem daného řádu okolíků; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_S = 18$, $n_U = 21$.

řád	P	S	T	K
<i>sativa</i>	18	18	15	7
<i>urens</i>	21	21	20	9

3.1.4. Počet okolíků a jejich rozložení na rostlině

Oba poddruhy vytvořily v průměru 49 okolíků na rostlinu (Tab. 5). Pokud se vypustí dva výše uvedení jedinci, kteří silně ovlivňovali biomasu (rostlina 1: průměr 16 mm, výška 77 cm, 260 okolíků; rostlina 2: průměr 8 mm, výška 87 cm, 90 okolíků), je u subsp. *sativa* průměrný počet okolíků na rostlinu 33. Subsp. *urens* pak dosahuje vyššího průměrného počtu okolíků na rostlinu, rozdíl mezi poddruhy přesto není statisticky průkazný (Tab. 6).

Lokalita původu rostlin neměla statisticky průkazný vliv na počet vytvořených okolíků ($p = 0,0593$, $F = 2,5261$).

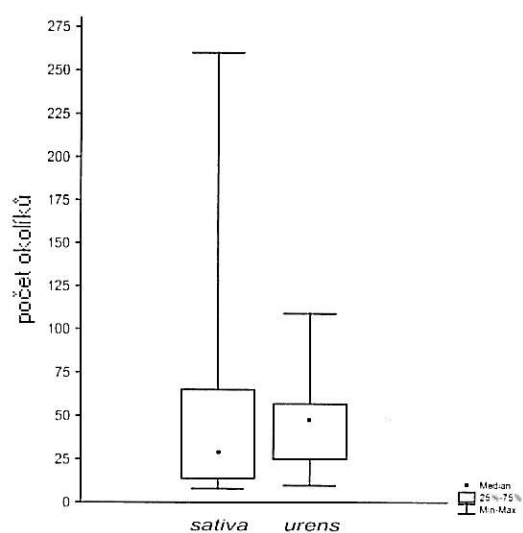
Celkový počet okolíků vytvořených rostlinami je pozitivně korelován s průměrem jejich lodyh (subsp. *sativa*: $y = -0,2113 + 1,7781 * x$, $r^2 = 0,493$, $p < 0,05$, subsp. *urens*: $y = 0,50627 + 1,1833 * x$, $r^2 = 489$, $p < 0,05$).

Tab. 5: Srovnání průměrného počtu okolíků na rostlinu; $n_S = 18$, $n_U = 21$.

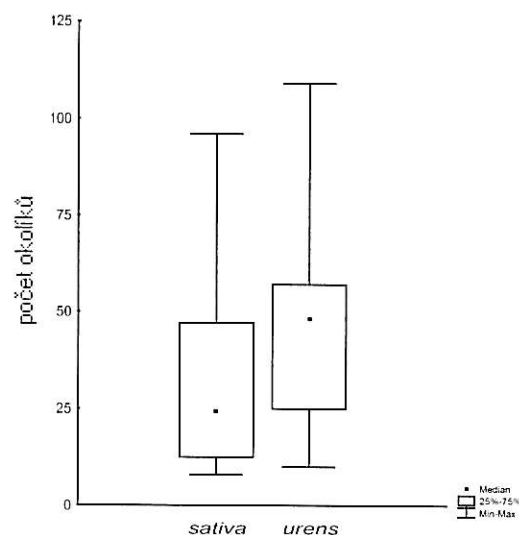
	počet okolíků průměr ± SD	F	p
<i>sativa</i>	49 ± 59,8	0,4156	0,5520
<i>urens</i>	49 ± 26,5		

Tab. 6: Srovnání průměrného počtu okolíků na rostlinu po vyloučení dvou rostlin subsp. *sativa*; $n_S = 16$, $n_U = 21$.

	počet okolíků průměr ± SD	F	p
<i>sativa</i>	33 ± 26,7	1,9874	0,2285
<i>urens</i>	49 ± 26,5		



Obr. 4: Srovnání celkového počtu okolíků na rostlinu; $n_S = 18$, $n_U = 21$.



Obr. 5: Srovnání celkového počtu okolíků na rostlinu po vyloučení dvou rostlin subsp. *sativa*; $n_S = 16$, $n_U = 21$.

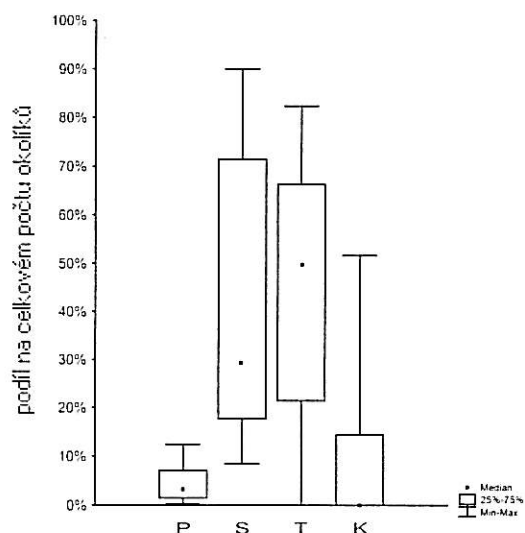
Jednotlivé řády se na celkovém počtu okolíků průkazně podílejí různou měrou (subsp. *sativa* $p = 0,0133$, $F = 8,5130$; subsp. *urens* $p = 0,0165$, $F = 7,9060$). Nejvyšší průměrné zastoupení mají okolíky třetího řádu, nejnižší pak (mimo jediný primární okolík a nehodnocený pátý řád okolíků) okolíky čtvrtého řádu, a to u obou poddruhů (Tab. 7). U obou poddruhů se od sebe navzájem průkazně neliší svým zastoupením okolíky prvního a čtvrtého řádu. U subsp. *sativa* se dále od sebe průkazně neliší zastoupení druhého a třetího řádu okolíků (Tab. 8, Tab. 9).

Vliv lokalit v rámci poddruhů je statisticky neprůkazný (subsp. *sativa*: $p = 0,9814$, $F = 0,0188$, subsp. *urens*: $p = 0,9358$, $F = 0,0671$). U subsp. *urens* je průkazná interakce řádů a lokality ($p < 10^{-6}$, $F = 8,8333$).

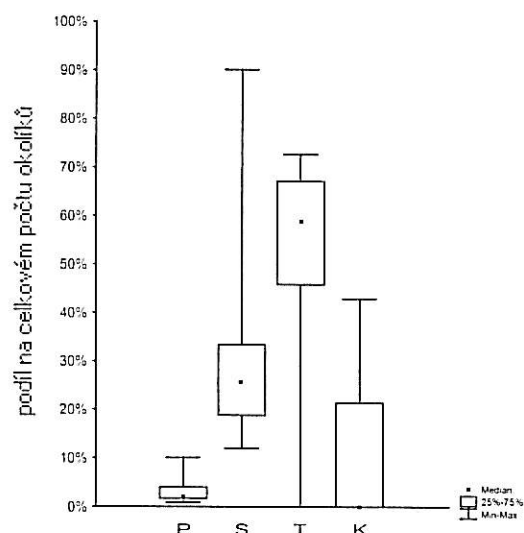
Vzájemně si odpovídající řády okolíků mezi poddruhy se svým zastoupením na rostlině neliší průkazně (Tab. 10). Mezi poddruhy u odpovídajících si řádů okolíků je vliv lokality na zastoupení řádu průkazný u prvního ($p = 0,0498$, $F = 2,6623$), druhého ($p = 0,0297$, $F = 3,0670$) a čtvrtého ($p = 0,0010$, $F = 6,0000$) řádu okolíků, nikoli u řádu třetího ($p = 0,3786$, $F = 1,0877$).

Tab. 7: Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkovém počtu okolíků na rostlinu; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_S = 18$, $n_U = 21$.

řád	podíl řádu [%] (průměr ± SD)		počet okolíků (průměr ± SD)	
	<i>sativa</i>	<i>urens</i>	<i>sativa</i>	<i>urens</i>
P	5 ± 3,7	3 ± 2,0	1	1
S	41 ± 29,3	30 ± 18,3	10 ± 4,1	11 ± 2,7
T	44 ± 27,3	55 ± 16,6	26 ± 29,4	28 ± 17,1
K	10 ± 16,6	12 ± 15,8	12 ± 31,4	8 ± 10,9



Obr. 6: Podíl jednotlivých řádů na celkovém počtu okolíků u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.



Obr. 7: Podíl jednotlivých řádů na celkovém počtu okolíků u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

Tab. 8: Výsledky mnohonásobného porovnání řádů okolíků pro počet okolíků v řádech u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	P	S	T	K
P		0,000166	0,000175	0,999998
S	0,000166		0,998809	0,000167
T	0,000175	0,998809		0,000176
K	0,999998	0,000167	0,000176	

Tab. 9: Výsledky mnohonásobného porovnání řádů okolíků pro počet okolíků v řádech u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	P	S	T	K
P		0,000150	0,000150	0,558147
S	0,000150		0,000180	0,000150
T	0,000150	0,000180		0,000150
K	0,558147	0,000150	0,000150	

Tab. 10: Výsledky analýzy variance odpovídajících si řádů okolíků mezi poddruhy; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	F	p
P	0,8430	0,4097
S	0,4783	0,5267
T	1,5835	0,2742
K	0,0065	0,9396

3.2. Produkce semen a její rozložení na rostlině

U *Pastinaca sativa* subsp. *sativa* a subsp. *urens* byly hodnoceny následující znaky:

- celková hmotnost semen na rostlinu
- počet semen na rostlinu
- podíl jednotlivých řádů na celkové hmotnosti semen na rostlinu
- podíl jednotlivých řádů na celkovém počtu semen na rostlinu
- průměrná velikost okolíků v jednotlivých řádech
(počet semen / počet okolíků)

Všechny zde uváděné charakteristiky pocházejí z rostlin na pokusném pozemku.

3.2.1. Celková produkce semen

Průměrná hmotnost všech semen na rostlinu i jejich průměrný celkový počet byly u subsp. *sativa* vyšší než u subsp. *urens*, rozdíl však není statisticky průkazný (Tab. 11, Tab. 12). Rovněž zde je rozpoznatelný vliv dvou zmiňovaných vymykajících se rostlin subsp. *sativa* (rostlina 1: 41,3 g a 19 204 semen, rostlina 2: 26,5 g a 14 023 semen), který se projevuje výrazným rozdílem v rozsahu hodnot obou sledovaných charakteristik mezi poddruhy. Po jejich vyloučení má subsp. *sativa* stále vyšší průměrné hodnoty hmotnosti všech semen a jejich počtu na rostlinu, rozdíl však již není tak velký (Tab. 13, Tab. 14).

Vliv lokalit na celkovou hmotnost semen statisticky průkazný není ($p = 0,0515$, $F = 2,6364$), na celkový počet semen ano ($p = 0,0395$, $F = 3,3038$).

Celková hmotnost semen na rostlinu je pozitivně korelována s průměrem její lodyhy (subsp. *sativa*: $y = -0,7780 + 1,7061 * x$, $r^2 = 0,54190$, $p < 0,05$; subsp. *urens*: $y = -0,5829 + 1,3567 * x$, $r^2 = 0,5646$, $p < 0,05$).

Tab. 11: Srovnání celkové hmotnosti semen; $n_S = 18$, $n_U = 21$.

	hmotnost semen [g] průměr ± SD	rozsah [g]	F	p
<i>sativa</i>	9,0 ± 10,01	0,6 – 41,3	1,9485	0,2308
<i>urens</i>	4,7 ± 2,80	0,5 – 10,3		

Tab. 12: Srovnání celkového počtu semen; $n_S = 11$, $n_U = 10$.

	počet semen průměr ± SD	rozsah [g]	F	p
<i>sativa</i>	6 278 ± 5 562,5	1 158 – 1 9204	2,0989	0,2239
<i>urens</i>	3 185 ± 1 523,9	924 – 5 634		

Tab. 13: Srovnání celkové hmotnosti semen po vynechání dvou rostlin subsp. *sativa*; $n_S = 16$, $n_U = 21$.

	hmotnost semen [g] průměr ± SD	rozsah [g]	F	p
<i>sativa</i>	5,9 ± 3,68	0,6 – 11,8	0,8929	0,3956
<i>urens</i>	4,7 ± 2,80	0,5 – 10,3		

Tab. 14: Srovnání celkového počtu semen po vynechání dvou rostlin subsp. *sativa*; $n_S = 9$, $n_U = 10$.

	počet semen průměr ± SD	rozsah [g]	F	p
<i>sativa</i>	3 981 ± 2 087,3	1 158 – 8 238	1,1160	0,3442
<i>urens</i>	3 185 ± 1 523,9	924 – 5 634		

3.2.2. Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkové produkci semen

Jednotlivé řády okolíků se na celkové hmotnosti semen a na jejich celkovém počtu průkazně podílejí různou měrou (Tab. 15). Vzájemně si odpovídající řády okolíků se svým zastoupením na rostlině mezi poddruhy průkazně neliší (Tab. 17). U obou poddruhů mají největší podíl na hmotnosti i počtu semen okolíky druhého řádu (Tab. 18 a 21).

U subsp. *sativa* se svým podílem na počtu a hmotnosti semen od sebe průkazně neliší okolíky prvního a třetího řádu. Okolíky prvního a čtvrtého řádu se od sebe průkazně neliší podílem na počtu semen, ale průkazně se liší podílem na hmotnosti semen. Naopak okolíky druhého a třetího řádu se od sebe průkazně neliší podílem na hmotnosti semen a průkazně se liší podílem na počtu semen (Tab. 19 a 22).

U subsp. *urens* se okolíky prvního a čtvrtého řádu a okolíky druhého a třetího řádu od sebe průkazně neliší ani svým podílem na hmotnosti ani podílem na počtu semen. Podíl okolíků prvního a třetího řádu na hmotnosti a počtu semen je průkazně odlišný (Tab. 20 a 23).

Vliv lokalit v rámci poddruhů není statisticky průkazný (subsp. *sativa*: hmotnost – $p = 0,8104$, $F = 0,2176$, počet – $p = 0,8980$, $F = 0,1095$, subsp. *urens*: hmotnost – $p = 0,9526$, $F = 0,0450$, počet – $p = 0,9207$, $F = 0,0837$). Interakce řádu a lokality je u subsp. *sativa* neprůkazná (hmotnost: $p = 0,2484$, $F = 1,3528$, počet: $p = 0,0756$, $F = 2,1409$), u subsp. *urens* průkazná (hmotnost: $p < 10^{-6}$, $F = 9,0743$, počet: $p = 0,00001$, $F = 9,3197$).

Mezi poddruhy u odpovídajících si řádů okolíků je vliv lokality na podíl řádu na celkové hmotnosti semen průkazný u druhého ($p = 0,0111$, $F = 3,8611$) a čtvrtého ($p = 0,0177$, $F = 5,0168$) řádu okolíků, nikoli u prvního ($p = 0,3602$, $F = 1,1280$) a třetího ($p = 0,3967$, $F = 1,0542$) řádu okolíků.

Mezi poddruhy u odpovídajících si řádů okolíků je vliv lokality na podíl řádu na celkovém počtu semen průkazný pouze u čtvrtého ($p = 0,0436$, $F = 7,1716$) řádu okolíků, nikoli u prvního ($p = 0,0525$, $F = 3,0051$), druhého ($p = 0,0639$, $F = 2,8040$) a třetího ($p = 0,3675$, $F = 1,1817$) řádu okolíků.

Tab. 15: Výsledky analýzy variance pro podíl řádů na celkovém počtu a celkové hmotnosti semen.

		F	p
podíl řádů na celkové hmotnosti semen	<i>sativa</i>	12,0983	0,0054
	<i>urens</i>	8,8199	0,0128
podíl řádů na celkovém počtu semen	<i>sativa</i>	9,3550	0,0090
	<i>urens</i>	5,3726	0,0381

Tab. 16: Výsledky analýzy variance hmotností semen z odpovídajících si řádů okoliků mezi poddruhy; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

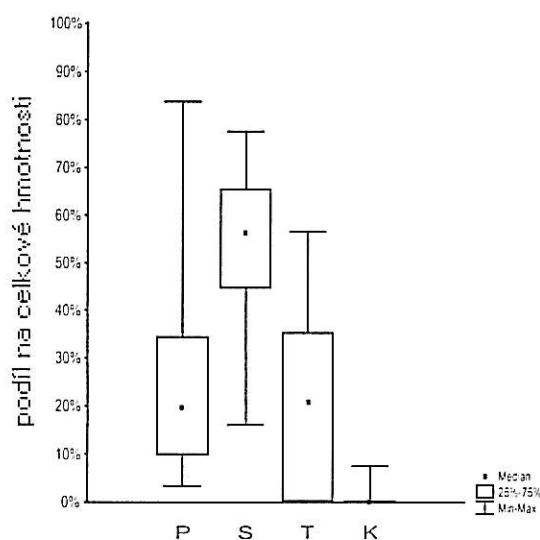
řád	F	p
P	6,9075	0,0560
S	0,0591	0,8197
T	0,8412	0,4076
K	0,1082	0,7574

Tab. 17: Výsledky analýzy variance počtu semen z odpovídajících si řádů okoliků mezi poddruhy; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

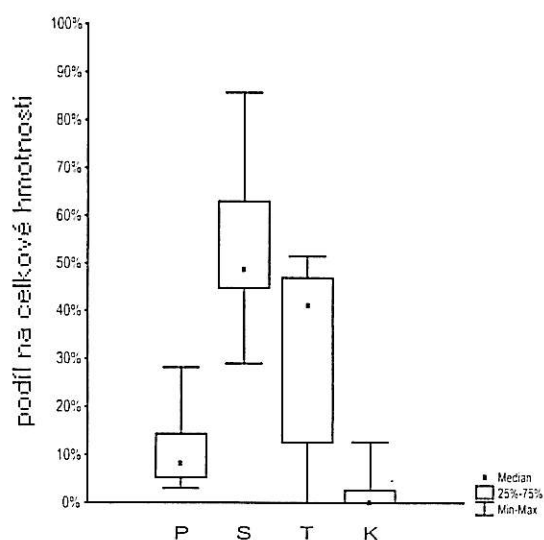
řád	F	p
P	0,5094	0,5165
S	0,6859	0,4563
T	1,7501	0,2708
K	0,7339	0,4574

Tab. 18: Podíl jednotlivých řádů na celkové hmotnosti semen na rostlinu; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř. $n_S = 18$, $n_U = 21$.

řád	podíl řádu % (průměr ± SD)		hmotnost semen [g] (průměr ± SD)	
	<i>sativa</i>	<i>urens</i>	<i>sativa</i>	<i>urens</i>
P	24 ± 20,4	10 ± 6,9	1,1 ± 0,48	0,4 ± 0,21
S	54 ± 16,0	56 ± 17,2	4,6 ± 4,31	2,5 ± 1,44
T	21 ± 19,7	32 ± 18,7	3,2 ± 5,6	1,8 ± 1,59
K	1 ± 2,4	2 ± 3,5	0,2 ± 0,73	0,1 ± 0,16



Obr. 8: Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkové hmotnosti semen na rostlinu u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_S = 18$.



Obr. 9: Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkové hmotnosti semen na rostlinu u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_U = 21$.

Tab. 19: Výsledky mnohonásobného porovnání podílů řádů okolíků na celkové hmotnosti všech semen u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

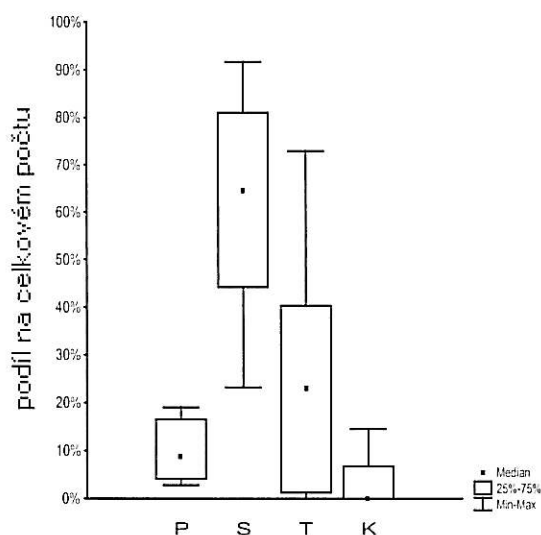
řád	P	S	T	K
P		0,002762	0,194441	0,013193
S	0,002762		0,344340	0,000156
T	0,194441	0,344340		0,000168
K	0,013193	0,000156	0,000168	

Tab. 20: Výsledky mnohonásobného porovnání podílů řádů okolíků na celkové hmotnosti všech semen u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

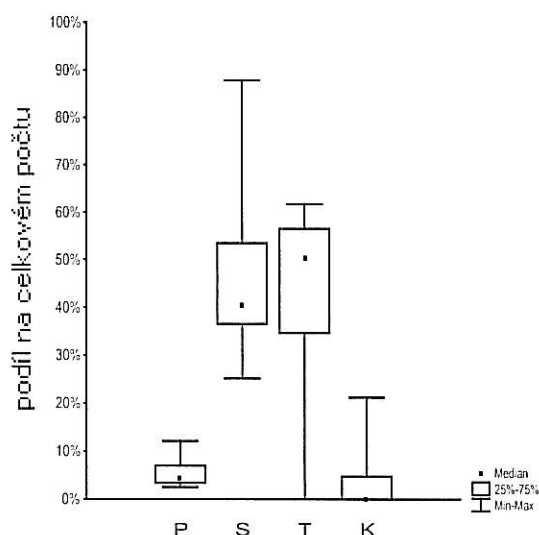
řád	P	S	T	K
P		0,000150	0,000150	0,361911
S	0,000150		0,953508	0,000150
T	0,000150	0,953508		0,000150
K	0,361911	0,000150	0,000150	

Tab. 21: Podíl jednotlivých řádů na celkovém počtu semen na rostlinu u dvou poddruhů *Pastinaca sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_S = 11$, $n_U = 10$.

řád	podíl řádu % (průměr ± SD)		hmotnost semen [g] (průměr ± SD)	
	<i>sativa</i>	<i>urens</i>	<i>sativa</i>	<i>urens</i>
P	10 ± 6,0	6 ± 3,5	409 ± 144,3	144 ± 26,1
S	63 ± 23,5	46 ± 18,0	3 175 ± 1 931,0	1 275 ± 431,1
T	24 ± 25,1	44 ± 18,3	2 367 ± 3 435,4	1 610 ± 1 087,6
K	3 ± 4,9	5 ± 7,6	327 ± 832,2	155 ± 231,8



Obr. 10: Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkovém počtu semen na rostlinu u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_S = 11$.



Obr. 11: Podíl jednotlivých řádů okolíků na celkovém počtu semen na rostlinu u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř., $n_U = 10$.

Tab. 22: Výsledky mnohonásobného porovnání podílů řádů okolíků na celkovém počtu všech semen u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	P	S	T	K
P		0,000166	0,578200	0,157394
S	0,000166		0,000205	0,000165
T	0,578200	0,000205		0,008491
K	0,157394	0,000165	0,008491	

Tab. 23: Výsledky mnohonásobného porovnání podílů řádů okolíků na celkovém počtu všech semen u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	P	S	T	K
P		0,000164	0,000164	0,243798
S	0,000164		0,806742	0,000164
T	0,000164	0,806742		0,000164
K	0,243798	0,000164	0,000164	

3.2.3. Počet semen na okolík

Velikost okolíků jednotlivých řádů (vyjádřená počtem semen na okolík) je v rámci poddruhů průkazně odlišná. (subsp. *sativa*: $p = 10^{-6}$, $F = 77,2843$, subsp. *urens*: $p = 0,0004$, $F = 54,2834$). U obou poddruhů jsou největší primární okolíky a velikost směrem k vyšším řádům postupně klesá (Tab. 24). Všechny řády se svou velikostí okolíků mezi sebou navzájem liší s výjimkou primárních a sekundárních okolíků (Tab. 25, Tab. 26)

Mezi odpovídajícími si řády okolíků u obou poddruhů se mezi sebou průkazně liší ve své velikosti primární a sekundární okolíky, které jsou u subsp. *sativa* větší (Tab. 27).

U obou poddruhů není průkazný vliv lokalit (subsp. *sativa*: $p = 0,0569$, $F = 3,7989$, subsp. *urens*: $p = 0,0691$, $F = 4,8707$), ani interakce mezi řádem (velikostí jeho okolíků) a lokalitou (subsp. *sativa*: $p = 0,2669$, $F = 1,3693$, subsp. *urens*: $p = 0,2849$, $F = 1,339$).

Mezi poddruhy u odpovídajících si řádů okolíků je vliv lokality na počet semen na okolík průkazný pouze u prvního ($p = 0,0032$, $F = 6,4184$) řádu okolíků, nikoli u druhého ($p = 0,4030$, $F = 1,0759$), třetího ($p = 0,2118$, $F = 1,7119$) a čtvrtého ($p = 0,0553$, $F = 6,1876$) řádu okolíků.

Tab. 24: Průměrný počet semen na okolík v jednotlivých řádech u dvou poddruhů *Pastinaca sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	počet semen (průměr ± SD)		počet semen (rozsah hodnot)	
	<i>sativa</i>	<i>urens</i>	<i>sativa</i>	<i>urens</i>
P (n = 11/10)	409 ± 144,3	144 ± 26,1	160 - 580	112 - 198
S (n = 11/10)	287 ± 90,8	118 ± 18,1	130 - 481	85 - 136
T (n = 9/9)	58 ± 30,4	60 ± 21,3	18 - 99	28 - 87
K (n = 5/4)	15 ± 7,1	25 ± 5,7	8 - 25	18 - 31

Tab. 25: Výsledky mnohonásobného porovnání řádů okolíků pro počet semen na okolík u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	P	S	T	K
P		0,222353	0,000161	0,000161
S	0,222353		0,000161	0,000161
T	0,000161	0,000161		0,000419
K	0,000161	0,000161	0,000419	

Tab. 26: Výsledky mnohonásobného porovnání řádů okolíků pro počet semen na okolík u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	P	S	T	K
P		0,226593	0,000167	0,000167
S	0,226593		0,000168	0,000167
T	0,000167	0,000168		0,000438
K	0,000167	0,000167	0,000438	

Tab. 27: Výsledky analýzy variance odpovídajících si řádů okolíků mezi poddruhy; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., K = kvarterní ř.

řád	F	p
P	13,9389	0,0210
S	41,9888	0,0045
T	0,0721	0,8035
K	2,7635	0,2002

3.3. Hmotnost semen v závislosti na jejich pozici na rostlině

Průměrná váha semen je o něco vyšší u subsp. *sativa* než u subsp. *urens*, ale rozdíl není statisticky průkazný (Tab. 28).

Tab. 28: Srovnání celkové průměrné hmotnosti semen; $n_S = 700$, $n_U = 900$.

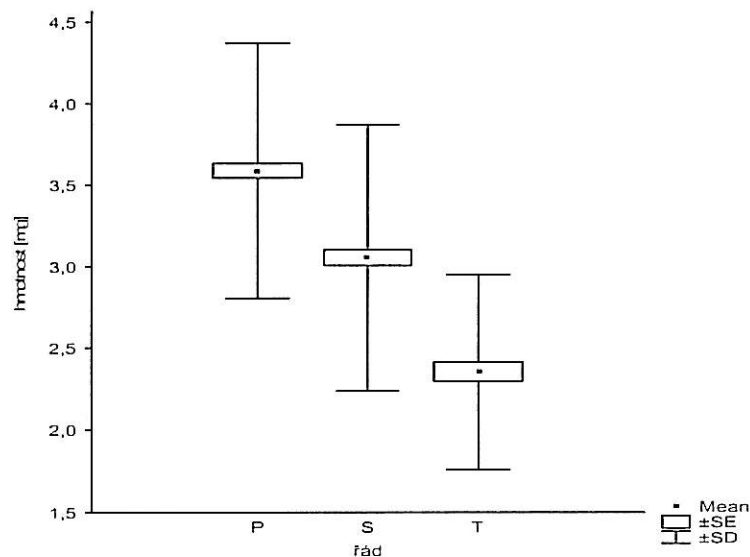
	hmotnost semen [g] průměr ± SD	rozsah [g]	F	p
<i>sativa</i>	3,2 ± 0,88	1 – 6,6	0,9625	0,3497
<i>urens</i>	2,9 ± 0,81	0,9 – 5,8		

U obou poddruhů má řád okolíků vliv na hmotnost semen (subsp. *sativa*: $p = 0,0042$; $F = 15,5382$, subsp. *urens*: $p = 0,0082$; $F = 8,077$). Semena z jednotlivých řádů okolíků se od sebe navzájem průkazně liší (Tab. 29, Tab. 30), jejich hmotnost směrem k vyšším řádům okolíků postupně klesá (Tab. 31).

Průměrná hmotnost semen z prvního a druhého řádu okolíků je vyšší u subsp. *sativa*, semena z třetího řádu jsou těžší u subsp. *urens* (Tab. 30). Tento rozdíl ve hmotnostech semen z odpovídajících si řádů mezi poddruhy však není statisticky průkazný (Tab. 32).

U subsp. *sativa* není průkazný vliv lokalit ($p = 0,0769$, $F = 3,5599$) a je průkazná interakce řádu a lokality ($p < 10^{-6}$, $F = 7,5708$). U subsp. *urens* je průkazný pouze vliv lokalit ($p = 0,0003$, $F = 14,4566$).

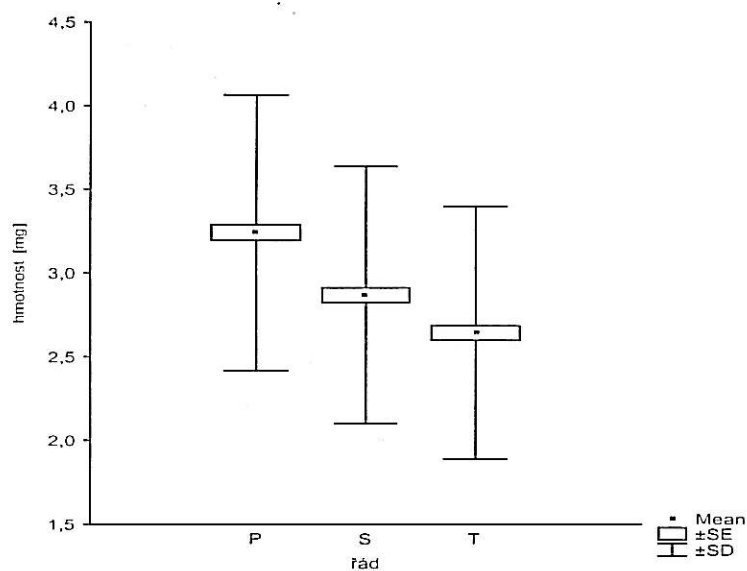
Mezi poddruhy u odpovídajících si řádů okolíků je vliv lokality na zastoupení řádu průkazný u prvního ($p < 10^{-6}$, $F = 37,3484$), druhého ($p < 10^{-6}$, $F = 34,1872$) i třetího ($p < 10^{-6}$, $F = 47,0278$) řádu okolíků.



Obr. 14: Průměrná hmotnost semen z jednotlivých řádů okolíků u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř.

Tab. 29: Výsledky mnohonásobného porovnání řádů okolíků pro hmotnost jednotlivých semen u subsp. *sativa*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř.

řád	P	S	T
P		0,000022	0,000022
S	0,000022		0,000022
T	0,000022	0,000022	



Obr. 15: Průměrná hmotnost semen z jednotlivých řádů okolíků u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř.

Tab. 30: Výsledky mnohonásobného porovnání řádů okolíků pro hmotnost jednotlivých semen u subsp. *urens*; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř.

řád	P	S	T
P		0,000022	0,000022
S	0,000022		0,000022
T	0,000022	0,000022	

Tab. 31: Hmotnost semen v závislosti na pozici na rostlině a jejich poměr (procenta dosažené hmotnosti) vůči hmotnosti semen z nižších řádů okolíků u obou poddruhů; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř., n = 300, * n = 100.

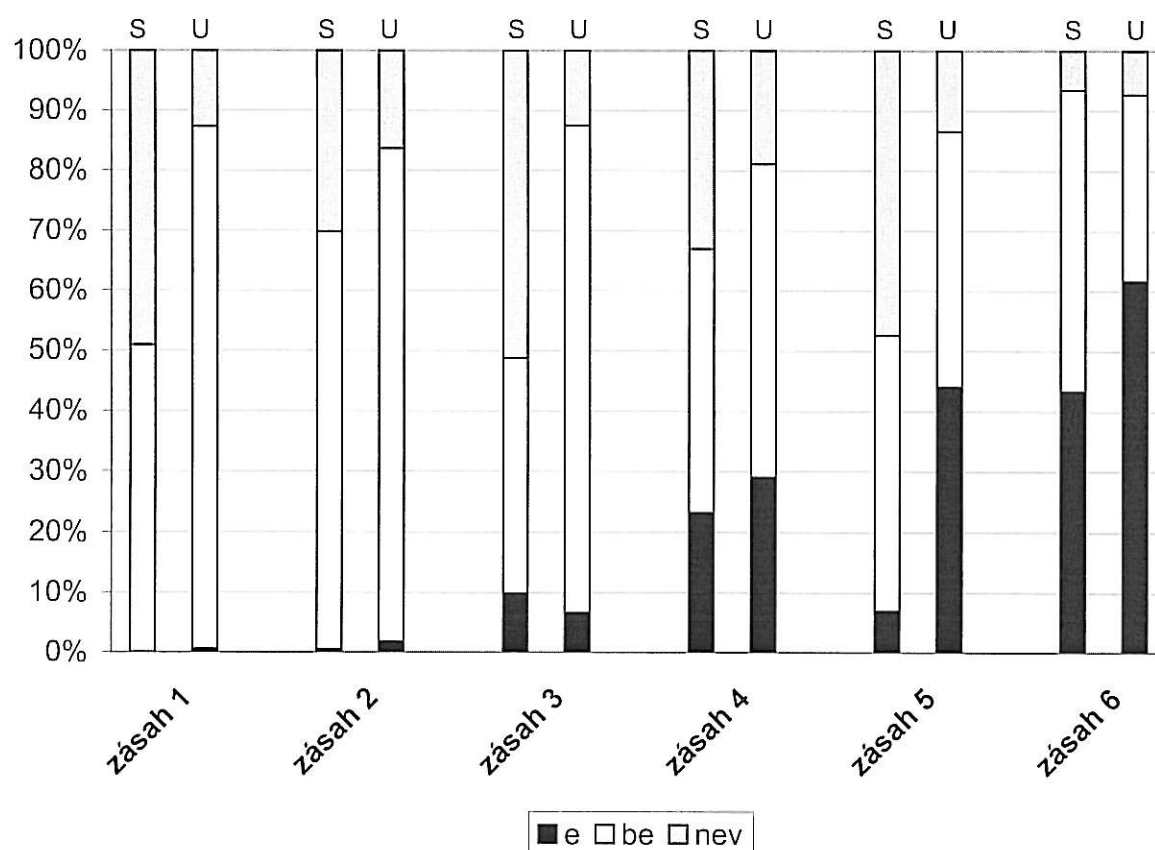
	P	S	%z P hm.	T	% z P hm.	% z S hm.
	průměr ± SD [mg]	průměr ± SD [mg]		průměr ± SD [mg]		
<i>sativa</i>	3,6 ± 0,8	3,1 ± 0,8	86%	2,4 ± 0,6	67%	77%
<i>urens</i>	3,2 ± 0,8	2,9 ± 0,8	91%	2,6 ± 0,8	81%	90%

Tab. 32: Výsledky analýzy variance odpovídajících si řádů okolíků mezi poddruhy; P = primární ř., S = sekundární ř., T = terciární ř.

řád	F	p
P	1,1120	0,3169
S	0,3000	0,5960
T	0,4366	0,5334

3.4. Vliv opylení na produkci a charakter semen

U každého poddruhu bylo na šesti rostlinách plánováno po šesti zásazích (včetně kontroly). Jedna rostlina subsp. *urens* byla v průběhu pokusu silně poškozena. Čtyři okolíky se zásahy odumřely a u šesti okolíků nebylo vůbec možné provést zásah pro nedostatek pylu. Pouze u jedné rostliny subsp. *sativa* a tří rostlin subsp. *urens* bylo provedeno všech šest zásahů, ale i zde byl často nedostatek pylu na řádné opylení. Pokus tedy není možné statisticky vyhodnotit. Pro každý typ zásahu byl pouze spočten počet semen v jednotlivých kategoriích (semena s endospermem, semena bez endospermu, nevyvinutá semena) a vyneseno procentuální zastoupení těchto kategorií v každém zásahu (Obr. 16).



Obr. 16: Celkové zastoupení různě vyvinutých semen v jednotlivých typech zásahů; e – semena s endospermem, be – semena bez endospermu, nev – nevyvinutá semena, zásah 1 – pouze zakryto sáčkem, zásah 2 – pouze odstraněny tyčinky, zásah 3 – samosprášení, zásah 4 – cizosprášení vlastním poddruhem, zásah 5 – cizosprášení druhým poddruhem, zásah 6 – kontrola, S – subsp. *sativa*, U – subsp. *urens*.

4. Diskuse

4.1. Životní strategie

Pro monokarpické rostliny, které investují do rozmnožování pouze jedinkrát, je typický vysoký reprodukční výkon (VAN DER MEIDEN 1992). Pro tzv. fugitivní typ dvouletek, jejichž populace fluktuují od krátce až po dlouho vytrvávající, a mezi které se řadí i *P. sativa*, byly jako klíčové faktory mající vliv na přežití populací prokázány klíčivost semen a přežívání semenáčků (GRIME 2001, VAN DER MEIDEN 1992). Mortalita semenáčků u *P. sativa* je vysoká. Baskin et Baskin (1979) uvádí pouhé necelé procento (0,83 %) přeživších. Thompson et Baster (1992), kteří se zabývali uchycováním různých druhů z čeledi *Apiaceae* v neobhospodařovaném travním porostu, pozorovali dokonce 100 % mortalitu semenáčků (při průměrné 25 % klíčivosti). Pro přežití druhu je tedy nutná kompenzace vysokou reprodukční kapacitou, tj. množstvím semen vyprodukovaných za rok (SLAVÍKOVÁ 1986).

4.2. Velikost rostlin

Velikost rostlin ovlivňuje produkci semen (HARPER 1977). Nitao et Zangerl (1987) uvádí, že malé pokusné rostliny *P. sativa* neprodukovaly semena ve vyšších řádech (nad třetí řád) okolíků. V této práci se podařilo prokázat pozitivní korelaci velikosti rostliny s celkovou produkcí semen. Velké rostliny produkují více semen také například u druhu *Geranium carolinum* (ROACH 1986).

Mateřská rostlina ovlivňuje i hmotnost semen. U druhu *P. sativa* byla prokázána pozitivní korelace mezi hmotností jednotlivých semen a velikostí rostliny vyjádřené průměrem báze lodyhy (HENDRIX 1984). Vliv velikosti mateřských rostlin na hmotnost semen či plodů však není zcela jednoznačný, např. u keře *Purshia tridentata* (*Rosaceae*) se tento vztah prokázat nepodařilo (KRANNITZ 1997).

Výhodou větších rostlin *P. sativa* je i lepší kompenzace ztrát semen způsobných herbivorií tvorbou většího množství semen ve vyšších řádech okolíků (NITAO et ZANGERL 1987, ZANGERL et BERENBAUM 1992).

Na základě dat získaných z přírodních populací se v této studii podařilo prokázat, že subsp. *sativa* má větší průměrnou šířku báze lodyhy než subsp. *urens*. Lze tedy říci, že rostliny subsp. *sativa* jsou v průměru o něco větší než rostliny subsp. *urens*.

Studované poddruhy se výškou svojí lodyhy průkazně neliší. Shromážděná data však ukazují, že údaje o výšce rostlin uváděné pro území našeho státu a Slovenska, pohybující se v rozmezí 30 – 100 cm, jsou poněkud nepřesné (HROUDA 1997, DOSTÁL 1989, BERTOVIČ et GOLIAŠOVÁ 1993). Výška rostlin měřených v rámci této studie se pohybovala mezi 27 – 191 cm. Rostliny však zřejmě mohou být i větší, Menemem et Jury (2001) ve své studii uvádí rozsah hodnot 65 – 200 (–300) cm.

Na pokusném pozemku se rozdíl v šířce báze rostlin obou poddruhů prokázat nepodařilo. Pěstované rostliny se tady svojí velikostí průkazně nelišily, což dokazuje i neprůkazný rozdíl v hmotnosti jejich nadzemní biomasy, přestože je průměrná hmotnost nadzemní biomasy u subsp. *sativa* o třetinu větší než u subsp. *urens*. Tento rozdíl je však způsoben dvěma odlehlými hodnotami u subsp. *sativa*. Pokud jsou vynechány, je průměrná hmotnost nadzemní biomasy obou poddruhů totožná (průměrná šířka lodyhy na bázi zůstává u subsp. *sativa* i po vyloučení těchto rostlin stejná).

U rostlin z pokusného pozemku byly u subsp. *sativa* průměrné hodnoty šířky lodyhy i její výšky nižší než u rostlin v přírodních populacích. U subsp. *urens* byla na pokusném pozemku průměrná hodnota šířky lodyhy o něco vyšší, nicméně průměrná výška rostlin je podstatně nižší než u přírodních populací. Přesazení rostlin pravděpodobně ovlivnilo jejich následný růst, např. poškozením kořene při jejich odebírání z přirozených populací. Toto poškození zřejmě ovlivnilo i výběr přesazovaných rostlin. U rostliny s velkou podzemní biomasou docházelo často ke značnému poškození kořene, kvůli čemuž nebylo možno tyto jedince použít. Velcí jedinci tedy nebyli až na výjimky mezi rostlinami na pokusném pozemku zahrnutí, což je pravděpodobně příčinou nesouladu mezi výsledky z terénního pozorování a z pokusného pozemku.

4.3. Produkce rostlin

4.3.1. Reprodukční kapacita

Průměrná reprodukční kapacita studovaných rostlin je 6 278 semen u subsp. *sativa* a 3 185 semen u subsp. *urens*. Pro srovnání lze uvést, že polykarpický druh *Heracleum sphondylium* má průměrnou reprodukční kapacitu 850 semen, celkový počet semen

vytořených za život rostliny je pak kolem 10 000 (SHEPPARD 1991). Jeho mohutný monokarpický invazní příbuzný *Heracleum mantegazzianum* vytvoří v průměru 15 000 semen (TILEY, DOODD et WADE 1996). Této reprodukční kapacity je schopen dosáhnout i *P. sativa*. Nejvyšší zjištěný počet semen v této práci byl 19 204 semen u rostliny subsp. *sativa*.

U pokusných rostlin se i přes značný rozdíl ve zjištěné průměrné reprodukční kapacitě nepodařilo prokázat rozdíl v celkové produkci semen mezi oběma poddruhy. Tento výsledek je ovlivněn výběrem pokusných rostlin, jak ukazuje vynechání dvou jedinců subsp. *sativa* vymykajících se velikostí, po kterém je rozdíl v průměrném počtu semen na rostlinu mezi poddruhy podstatně menší (3 981 semen u subsp. *sativa* a 3 185 semen u subsp. *urens*).

Vzhledem k větší průměrné velikosti rostlin subsp. *sativa* a prokázané pozitivní korelaci mezi velikostí rostliny a její produkcí semen však lze očekávat, že průměrná reprodukční kapacita v přirozených populacích bude u tohoto poddruhu skutečně vyšší. Je možné, že subsp. *sativa* investuje více do růstu, zatímco subsp. *urens* vynakládá více zdrojů do obrany (produkce furanokumarinů způsobujících kontaktní fotoalergii – HANOUSKOVÁ et PLECHÁČEK 2001).

Jednotlivé řády okolíků se podílejí na celkové produkci semen různou měrou, jež je ovlivněna jednak počtem okolíků vyskytujících se v daném řádu, jednak pozicí řádu a z ní vyplývajícími vlastnostmi okolíků a semen.

4.3.2. Hmotnost semen

Průměrná zjištěná hmotnost semen je u subsp. *sativa* 3,2 mg a u subsp. *urens* 2,9 mg. Přibližně polovinu této hmotnosti tvoří endosperm, zatímco embryo se podílí méně než 1 % (ZANGERL et NITAO 1998).

Hmotnost semen klesá v závislosti na jejich pozici na rostlině směrem k vyšším řádům okolíků, přičemž u subsp. *sativa* je tento pokles mnohem strmější a větší než u subsp. *urens*. Poměr hmotnosti terciárního semene vůči primárnímu je u subsp. *urens* obdobný poměru hmotnosti sekundárního semene vůči primárnímu u subsp. *sativa*. Přesto se nepodařilo prokázat rozdíl ve hmotnosti semen odpovídajících si řádů okolíků mezi poddruhy.

Postupně klesající hmotnost semen v závislosti na řádu okolíků prokázali u *P. sativa* i Hendrix (1984) a Hendrix et Trapp (1992). Autoři neuvádí poddruh, a proto se lze jen domnívat, že se jednalo o nominální subsp. *sativa*. Hendrixem studované rostliny měly sekundární semena dosahující v průměru 73 % hmotnosti primárních semen a terciární semena dosahující 50 % hmotnosti primárních semen, což je strmější pokles než bylo zjištěno v této studii (subsp. *sativa*: sekundární semena 86 %, terciární semena 67 % hmotnosti primárních semen).

Jiná udávaná průměrná hmotnost primárních semen u *P. sativa* (bez rozlišení poddruhů) je 2,9 mg a sekundárních semen 1,9 mg (66 % vůči hmotnosti primárních semen – HORVÁTHOVÁ 2002). Mezi váženými semeny zde však byly zahrnuty i ty bez endospermu, což vysvětluje poněkud nižší hodnoty. U blízce příbuzného rodu *Heracleum* s obdobnou architekturou dosahovala sekundární semena 74 % hmotnosti primárních semen u druhu *Heracleum sphondylium* (HORVÁTHOVÁ 2002) a 60 % u druhu *Heracleum mantegazzianum* (URBANOVA 2000).

4.3.3. Velikost okolíků

Velikost okolíků (vyjádřená počtem semen na okolík) se směrem k vyšším řádům postupně zmenšuje. Zjištěný rozdíl ve velikosti okolíků není statisticky průkazný pouze mezi okolíky prvního a druhého řádu, přestože sekundární okolíky mají nižší průměrný počet semen na okolík. Tyto dva řády okolíků se však svojí velikostí liší mezi poddruhy. U subsp. *sativa* jsou primární okolíky téměř třikrát větší a sekundární okolíky více než dvakrát větší než u subsp. *urens*. Terciární a kvarterní okolíky obou poddruhů jsou přibližně stejně velké.

V důsledku relativně malé velikosti primárního a sekundárních okolíků u subsp. *urens*, jsou si u tohoto poddruhu okolíky jednotlivých řádů svojí velikostí bližší než u subsp. *sativa*, kde je rozdíl mezi řády ve velikosti okolíků nápadnější. Primární okolík je zde velký a velikost okolíků následujících řádů klesá strměji. Kvarterní okolík je vůči primárnímu velmi malý a terciární okolík subsp. *sativa* má vůči primárnímu obdobný poměr velikosti, jako kvarterní okolík vůči primárnímu u subsp. *urens*.

Odlišná velikost reprodukčních struktur je známa i u čeledi *Asteraceae*. Různou velikost úborů v závislosti na řádu uvádí i Gruberová et. al (2001) u rodu *Bidens*. Zatímco však u *B. frondosa* a *B. tripartita* se nejvíce semen nacházelo v úborech prvního řádu, u *B. cernua* a *B. radiata* bylo nejvíce semen v úborech druhého, případně třetího řádu. V porovnání s druhem *P. sativa* však u tohoto rodu nejsou tak výrazné rozdíly v počtu semen na plodenství mezi řády. Jediný výraznější rozdíl je u druhu *B. radiata* při porovnání úboru čtvrtého řádu s úbory nižších řádů.

4.3.4. Rozložení okolíků na rostlině

Mezi poddruhy se nepodařilo prokázat rozdíl v celkovém počtu okolíků na rostlinu. Tento výsledek však může být ovlivněn výběrem pokusných rostlin, protože pokud zanedbáme rostliny subsp. *sativa*, které se vymykají svojí biomasou průměrným hodnotám, a porovnáme rostliny se srovnatelnou biomasou, má subsp. *urens* asi o 50% vyšší průměrný počet okolíků na rostlinu než subsp. *sativa*. Vzhledem k heterogenitě dat se však tento rozdíl nepodařilo prokázat. Vyšším počtem okolíků na rostlinu může subsp. *urens* kompenzovat menší velikost okolíků prvních dvou řádů.

Nejvíce okolíků bývá vytvořeno v terciárním řádu. Největší podíl okolíků tohoto řádu na celkovém počtu okolíků je průkazný pouze u subsp. *urens*. U subsp. *sativa* se svým podílem neliší od druhého řádu okolíků. Z hlediska počtu okolíků tedy k celkové produkci semen nejvíce přispívají okolíky těchto dvou řádů. Průkazně větším zastoupením terciárních okolíků než sekundárních subsp. *urens* kompenzuje větší velikostí sekundárních okolíků (potažmo i primárního okolíku) u subsp. *sativa*, kde je zastoupení okolíků druhého a třetího řádu obdobné.

Nejmenší zastoupení má přirozeně jediný primární okolík, jehož podíl na celkovém počtu okolíků se však u obou poddruhů průkazně neliší od podílu okolíků čtvrtého řádu, jichž často nebývá mnoho, nebo nejsou přítomny vůbec. Vzhledem k malé velikosti kvarterních okolíků to ukazuje na poměrně malý význam tohoto řádu z hlediska produkce semen.

4.3.5. Rozložení produkce semen na rostlině

Podíl jednotlivých řádů na celkové produkci semen ovlivňuje, kromě množství okolíků, i jejich velikost a hmotnost semen z nich pocházejících. Význam příspěvku jednotlivých řádů okolíků k celkové produkci semen je zřejmý z jejich podílů na hmotnosti semen a počtu semen. Největší podíl zde mají okolíky druhého řádu.

U subsp. *sativa*, kde se sekundární okolíky svým podílem na počtu okolíků od terciárních neliší, je mezi těmito řády okolíků průkazný rozdíl v podílu na celkovém počtu semen, na kterém se sekundární okolíky podílejí oproti terciárním přibližně dvojnásobně. Je to důsledek větší velikosti sekundárních okolíků. Přestože se sekundární okolíky podílejí na celkové hmotnosti semen v průměru rovněž takřka dvojnásobně vůči terciárním, rozdíl se prokázat nepodařilo.

Naopak u subsp. *urens* i přes průkazně menší počet okolíků sekundárních než terciárních není mezi nimi rozdíl v podílu na celkovém počtu vytvořených semen ani v podílu na jejich celkové hmotnosti. Je to dáno větší velikostí sekundárních okolíků a větší hmotností semen z nich pocházejících.

Dále se zde ukazuje postavení primárního okolíku u obou poddruhů. Tento řád, který se svým podílem na celkovém počtu okolíků neliší od řádu kvarterního, se od něho u obou poddruhů neliší ani podílem na počtu semen. U subsp. *urens*, kde jsou si tyto dva řády bližší velikostí okolíků i hmotností semen z nich pocházejících, je i příspěvek hmotnosti jediného primárního okolíku obdobný příspěvku kvarterních okolíků. Naopak u subsp. *sativa* rozdíl v podílu na hmotnosti je. Příspěvek primárního okolíku je podstatně vyšší než příspěvek kvarterního řádu okolíků. Svým podílem na hmotnosti semen se primární okolík neodlišuje od podílu okolíků třetího řádu, kterých bývá nejvíce, což je opět důsledek v tomto případě většího rozdílu ve velikostech okolíků těchto řádů a hmotnosti semen z nich pocházejících.

Ačkoliv se u vzájemně si odpovídajících řádů okolíků nepodařilo prokázat odlišný podíl na produkci semen, je vidět, že reprodukční alokace obou studovaných poddruhů má odlišný charakter. Subsp. *sativa* investuje především do prvního a druhého řádu okolíků, zatímco subsp. *urens* spíše do druhého a třetího řádů okolíků. V porovnání se

subsp. *sativa* tedy subsp. *urens* produkuje spíše méně větších a více menších semen. Lze říci, že jde o určitý případ trade off mezi počtem a velikostí semen.

4.4. Důsledky rozdílné reprodukční alokace

4.4.1. Vliv variability ve velikosti semen

Ačkoliv semeno patří k nejméně plastickým orgánům rostliny a jeho hmotnost je tradičně považována za velmi konstantní charakteristiku (HARPER 1977), mnohé studie dokazují existenci značné variability v rámci druhu i samotných jedinců (HENDRIX 1984). Například rozdíl v hmotnosti semen druhu *Raphanus raphanistrum* (*Brassicaceae*) v rámci jednoho plodu je šestinásobný (STANTON 1984), celkový rozdíl ve hmotnostech semen z keřů *Purshia tridentata* (*Rosaceae*) devítinásobný (KRANNITZ 1997). U druhu *Lomatium grayi* (*Apiaceae*) jsou rozdíly v hmotnosti semen z jedné rostliny přibližně tří až osminásobné a mezi rostlinami může být rozdíl téměř až šestnáctinásobný (THOMPSON 1984).

Rozdíly v hmotnosti semen u *P. sativa* je důsledkem hierarchického uspořádání jeho květenství a postupné alokace zdrojů, díky čemuž jsou konkurenčně zvýhodněny dříve se vyvíjející plody (HENDRIX 1984).

Hendrix (1984) uvádí u druhu *Pastinaca sativa* dvojnásobný rozdíl hmotnosti semen v rámci rostliny a šestinásobný mezi semeny z různých rostlin. Zde je rozdíl v hmotnosti semen bez rozlišení rostlin přibližně šestiapůlnásobný u obou poddruhů.

Tato variabilita dále ovlivňuje osud a vlastnosti jak semen, tak i semenáčků z nich vzešlých. Často je uváděn vliv velikosti semen na jejich klíčivost, na velikost semenáčků a rychlost jejich růstu v raných stádiích vývoje. Tento vliv však není jednoznačný. U druhu *Raphanus raphanistrum* pochází z velkých semen větší podíl semenáčků, které rovněž rychleji rostou (STANTON 1984). Rovněž u druhu *Vincetoxicum rossicum* více klíčí velká semena a mají větší semenáčky (CAPPUCCINO, MACKAY et EISNER 2002). U druhu *Rumex crispus* klíčí malá semena celkově méně, ale rychlost růstu zde velikostí semen ovlivněná není. Naproti tomu u druhu *Rumex obtusifolius* velikost semen na celkovou klíčivost vliv nemá, ale malá semena klíčí rychleji (CIDECIYAN et MALLOCH 1982). Větší rychlost klíčení malých semen byla zjištěna i u druhu *Geranium carolinum* (ROACH 1986).

Vliv velikosti semen na vlastnosti semenáčků se týká raných stádií vývoje (několik prvních týdnů) a později obvykle mizí (HENDRIX et al. 1991, STANTON 1984). Byla však prokázána korelace mezi velikostí semen a velikostí rostlin u obou výše zmiňovaných druhů rodu *Rumex* (CIDECIYAN et MALLOCH 1982) a u *R. raphanistrum* je pozitivní korelace mezi velikostí semen a počtem květů. Na konečnou velikost rostlin však velikost semen vliv nemá (STANTON 1984).

U druhu *P. sativa* prokázal vliv pozice semen na mateřské rostlině, tudíž i jejich velikosti, na klíčivost Hendrix (1984). Za simulovaných podzimních podmínek nemá řád okolíků, ze kterého semena pocházejí, vliv na celkovou klíčivost, ale malá semena klíčí rychleji. Většina klíčení se však odehrává na jaře. Za simulovaných jarních podmínek semena z primárního a sekundárního řádu okolíků klíčí více než semena z terciárního řádu okolíků a rychlost klíčení je na velikosti semen nezávislá.

Hendrix et al. (1991) se dále zabývali i vlivem velikosti semen na vlastnosti semenáčků. Rovněž u tohoto druhu je velikost semenáčků v počátečních vývoje pozitivně korelována s velikostí semen. Dále prokázali, že v určité fázi tohoto vývoje mohou být za sucha zvýhodněny menší semenáčky z malých semen, neboť mají nižší transpiraci.

Jak již bylo uvedeno výše, Hendrix (1984) se pravděpodobně zabýval subsp. *sativa*. V této práci se však bohužel dosáhnout klíčivosti semen nepodařilo, není tedy možné posoudit případné rozdíly mezi studovanými poddruhy. Pokud je klíčivost semen ovlivněna pouze jejich velikostí, pak se pravděpodobně mezi poddruhy v rámci jednotlivých řádů neliší. Hendrix (1984) však nezkoušel vliv odlišných podmínek na klíčivost kromě simulace jarních a podzimních podmínek spočívající v prodělané stratifikaci.

Hierarchicky uspořádaná květenství se vyskytují i u některých druhů z čeledi *Asteraceae*. U *Rudbeckia laciniata* vliv řádu úboru na klíčivost prokázán nebyl (FRANCÍRKOVÁ 1999), přestože i zde byl trend snižující se klíčivosti poněkud patrný. U zástupců rodu *Bidens* Gruberová (2002) prokázala vliv řádu úboru na klíčivost v závislosti na různých podmínkách. U druhu *B. tripartita* byla obecně vyšší klíčivost semen z prvního řádu úborů, u druhu *B. frondosa* byla vyšší klíčivost semen prvního řádu, pokud druh rostl ve směsi s předchozím druhem, a druhého řádu, pokud rostl

v monokultuře. Nejsou však uváděny hmotnosti semen. Klíčivost u rodu *Bidens* je dále ovlivněna teplotami a střídáním nočních a denních teplot. Vliv řádů na klíčivost v tomto případě však uveden nebyl, je pouze uvedena nejvyšší klíčivost semen prvního řádu u druhu *B. frondosa* (GRUBEROVÁ 2002).

Velikost semen má dále vliv na jejich disperzní kapacitu a na náchylnost k predaci. Velká semena mohou být pro herbivory atraktivnější (HENDRIX 1984, SALISBURY 1942, ZANGERL et NITAO 1998).

Celková vyšší reprodukční kapacita nemusí ještě nutně znamenat i větší fitness. Ta bude ovlivněna množstvím vyklíčených semen a následným přežitím semenáčků. Ty jsou, jak je uvedeno výše, ovlivněny velikostí semen. Variabilita ve velikosti semen tedy následně ovlivňuje i obnovu a skladbu populací.

4.4.2. Charakter jednotlivých řádů okolíků

Odlišná alokace zdrojů se projevuje také na počtu vytvořených řádů okolíků a jejich charakteru. Na rostlinách v přirozených populacích se obvykle pravidelně vyskytují první tři řády okolíků. U rostlin na pokusném pozemku byly pravidelně přítomny jen první dva řády okolíků, což bylo pravděpodobně následkem přesazení. Konkrétní počet vytvořených řádů okolíků i jejich charakter je zřejmě dán limitací zdroji. Gray et al. (1985) udávají, že při hustotě 84 – 155 rostlin / m² nebyly u *P. sativa* produkovány okolíky třetího řádu. Zároveň klesl i počet semen na okolík. Jedná se však o extrémní hustotu, která se v přírodních populacích pravděpodobně nevyskytuje. Pro přírodní populace Thompson et Price (1977) uvádějí, že izolované rostliny měly větší biomasu okolíků (a zároveň i větší celkovou biomasu) než rostliny z populace s hustotou 30 – 40 rostlin / m². Nitao et Zangerl (1987) uvádějí, že při odstranění primárního okolíku vzrostl počet okolíků vyšších řádů.

U rostlin subsp. *sativa*, které investují více zdrojů do nižších řádů okolíků, již nebude tolik zbývat na vytvoření vyšších řádů, což je pravděpodobně důvod, proč se tyto řády vyskytují častěji u subsp. *urens*. Množstvím živin a konkurencí mezi rostlinami je ovlivněn výskyt nejvyššího řádu úborů a celkový počet úborů i u rodu *Bidens* (GRUBEROVÁ 2002).

Od třetího řádu výše se vyskytují okolíky, které vůbec nevytváří semena. Poslední řád okolíků tvoří zpravidla téměř již jen samčí květy (osobní pozorování). Počet samčích květů s rostoucím řádem vzrůstá. Je to důsledek proterandrie a postupného synchronizovaného rozkvétání jednotlivých řádů okolíků, které vytvářejí „dvoudomost v čase“. Pro rostlinu je nevýhodné vytvářet ve vyšších řádech okolíků oboupohlavné květy, které již nemohou být opyleny. U proterogynických druhů z čeledi *Apiaceae*, je tomu právě naopak. Počet samčích květů u nich s vyšším řádem okolíků klesá (SCHLESSMAN et GRACEFFA 2002).

4.5. Vliv opylení na produkci semen

Proterandrie a postupné synchronizované rozkvétání okolíků mají bránit samosprašení. Výsledek pokusu s opylováním ukazuje, že mezi samičí a samčí fází po sobě následujících řádů okolíků dochází ke krátkodobému překryvu, který samosprašení umožňuje. Rovněž v rámci okolíku může dojít k asynchronnímu vývoji některého z květů a dojít k samosprašení, jak je vidět ze vzniku semen v zásahu, kde byly okolíky pouze uzavřeny do sáčků. U některých proterogynických druhů slouží samosprašení jako pojistka zajišťující opylení, jestliže předtím nedošlo k cizosprašení (SCHLESSMAN et GRACEFFA 2002).

Pokus s cílem zjistit vliv opylení na produkci semen se nezdařil. Vysazení pokusných rostlin na jaře 2003 se v tomto roce neosvědčilo, přestože v předešlém roce, při zde neuváděném pokusu, to nemělo vliv na následný růst rostlin. V roce 2003 však část rostlin zůstala pouze ve stádiu listové růžice a nevytvořila lodyhu. Zbylé rostliny pak byly většinou relativně malé, s nízkým počtem okolíků. Rovněž byly ve své fenologii značně zpožděny za rostlinami z pokusu 1, se kterými se počítalo jako se zdrojem dostatečného množství pylu. Ty však v době samičí fáze sekundárních okolíků rostlin z pokusu 2 byly již odkvetlé.

Pokus však prokázal možnost samosprašení v důsledku malého překryvu mezi následujícími fázemi nebo výskytu květů s asynchronním chováním. Vznik semen v zásahu, při kterém byly odstraněny tyčinky a nebylo provedeno umělé opylení, je důsledkem chyby, kdy pravděpodobně při odstraňování posledních tyčinek v květenství byl zanesen pyl.

Kromě prokázané možnosti samosprašení je dále na základě pokusu možné konstatovat, že v rámci květenství se běžně vyskytují semena tří typů: životaschopná semena vyplněná endospermem, dále semena bez endospermu (tzv. partenokarpická), která vznikají z neopylených květů (ZANGERL, BERENBAUM et NITAO 1991), a nevyvinutá semena, která pravděpodobně pocházejí z neopylených i opylených květů a byla zřejmě z větší části abortována v důsledku limitace zdroji. Z tohoto důvodu se také častěji nacházejí ve vyšších řádech. Lowenberg (1994) uvádí, že u druhu *Sanicula arctopoides* došlo při odstranění sekundárních okolíků k poklesu míry abortace semen u později se vyvíjejících řádů okolíků a při odstranění terciárních okolíků rovněž i u okolíků vývojově starších. K abortaci ovšem mohou vést i recesivní kombinace letálních alel či genetické defekty (MARSHALL et WATSON 1992, STEPHENSON 1992).

Poměry jednotlivých kategorií semen, které byly dosaženy v rámci okolíků, jsou ovlivněny prováděnými zásahy. Jednak množstvím použitého pylu, u kontroly pak redukcí velikosti okolíků, které tudíž mohou být méně atraktivní pro hmyz (LOHMAN, ZANGERL et BERENBAUM 1996). Nicméně na základě poměrů semen v zásahu 1 (pouze přikryto) se zdá, že u subsp. *sativa*, která má větší množství květů v okolících sledovaného řádu, je i větší tendence k jejich abortaci. Zásah 6 (kontrola) to nepotvrzuje, ale zastoupení semen s embryem je i zde menší než u subsp. *urens*, více se však objevují prázdná semena.

4.6. Vliv herbivorie na produkci semen

Investice zdrojů do vývoje prázdných semen se může zdát nevýhodná, ale Zangerl, Berenbaum et Nitao (1991) prokázali, že tyto partenokarpické plody jsou více preferovány housenkami *Depressaria pastinacella*, neboť obsahují menší množství furanokumarinů. Nepřímo tak napomáhají zvyšovat fitness rostliny „odváděním pozornosti“ od semen s endospermem. Tato semena, která jsou započítána do celkové produkce, však neslouží k reprodukci, jako spíše k obraně, což poněkud snižuje reprodukční kapacitu rostlin, zvláště u subsp. *sativa*, pokud by se zde tato semena skutečně vyskytovala hojněji než u subsp. *urens*. Subsp. *sativa* by se takto mohla bránit herbivorii jinou cestou než tvorbou obranných látek. Podíl těchto semen

nevyplněných endospermem může být velký, např. pro druh *Lomatium grayi* uvádí Thompson (1984) až třetinu všech semen z celkového počtu.

Depressaria pastinacella (Lepidoptera: Oecophoridae) je druh s holarktickým rozšířením, jehož housenky se živí květy a nezralými plody rodů *Angelica*, *Heracleum* a *Pastinaca*. Larvy preferují okolíky větších velikostí, především tedy okolík primární (NITAO et ZANGERL 1987, THOMPSON et PRICE 1977). Vzhledem k této preferenci subsp. *sativa* riskuje větší ztrátu při jeho zničení. Rostlina ztratí v poměru ke zbytku těla větší část své biomasy a semen než by tomu bylo u subsp. *urens*. Ještě neinvestované zdroje sice použije ke kompenzaci a zvýší počet semen ve vyšších řádech, především ve třetím, ale vzhledem k limitovaným zdrojům není možné nahradit celou ztrátu na biomase semen (NITAO et ZANGERL 1987). Pro subsp. *urens* není ztráta při zničení primárního okolíku tak velká, kromě toho nelze vyloučit, že se *Depressaria* může tomuto poddruhu pro větší obsah obranných látek i více vyhýbat.

Ztráta způsobená herbivorií může být značná. Molano-Flores (2001) uvádí zničení 40 – 60 % květů a plodů u druhu *Eryngium yuccifolium*. Proto *P. sativa* investuje část zdrojů do obranných látek. V rámci rostliny jsou více bráněny cennější řády okolíků, tedy ty, do nich již bylo investováno více zdrojů. Koncentrace furanokumarinů v reprodukčních orgánech *P. sativa* stoupá s tím, jak se pupeny vyvíjejí v květy a plody. Více furanokumarinů se nalézá v semenech s větším množstvím endospermu. Vzhledem k závislosti velikosti semen na pozici je více furanokumarinů v semenech pocházejících z nižších řádů okolíků. Primární a sekundární semena mají přibližně dvojnásobný obsah těchto látek než semena terciární (BERENBAUM et ZANGERL 1986). Obsah furanokumarinů v semenech je sice zčásti ovlivňován i genotypem semen (vliv donoru pylu), ale podíl z celkového obsahu furanokumarinů, který ovlivňuje, je poměrně malý (cca 10%). Rostlina tak brání více ta semena, která mají větší šanci na úspěch a zároveň jsou atraktivnější pro predátory (ZANGERL et NITAO 1998).

Na základě výše uvedených skutečností tedy nelze automaticky předpokládat, že větší reprodukční kapacita subsp. *sativa* zajišťuje tomuto poddruhu i vyšší fitness. Která strategie bude úspěšnější, bude záviset na konkrétních podmínkách, v nichž poddruhy porostou. Rozdíly v charakteru reprodukční alokace a vlastnostech z ní vyplývajících mohou být jen jinou cestou k dosažení téhož nebo obdobného cíle.

Podruhy se objevují na podobných stanovištích, není však jisté, mají-li oba poddruhy stejné ekologické optimum či ekologickou valenci. Jejich semenáčky i dospělé rostliny tedy mohou být vystaveny odlišným požadavkům. Bylo by zapotřebí podrobnější studie, zaměřené na reakci rostlin v různých podmínkách.

5. Závěr

1. a) Poddruhy se liší ve své velikosti, *Pastinaca sativa* subsp. *sativa* je v průměru větší než subsp. *urens*.
 - b) Rostliny obdobné velikosti obou poddruhů se svou celkovou produkcí semen neliší, ale vzhledem k větší průměrné velikosti *Pastinaca sativa* subsp. *sativa* bude průměrná reprodukční kapacita tohoto poddruhu vyšší.
 - c) Rozložení produkce semen do jednotlivých řádů okolíků je u obou poddruhů odlišné. *Pastinaca sativa* subsp. *sativa* investuje spíše do prvního a druhého řádu okolíků, *Pastinaca sativa* subsp. *urens* spíše do druhého a třetího řádu okolíků.
 - d) Hmotnost semen odpovídajících si řádů mezi poddruhy se průkazně neliší. Je zde však určitý rozdíl ve vztazích mezi semeny z jednotlivých řádů okolíků v rámci poddruhu.
2. Druh je schopný samosprášení, ale v přirozených populacích k němu pravděpodobně dochází jen vzácně. Z květů, u nichž nedojde k opylení, se často vyvíjejí partenokarpická semena.

5. Literatura

- ANONYMUS (2001): Statistica for Windows [Computer program manual]. – Statsoft, Tulsa.
- BASKIN J.M., BASKIN C.M. (1979): Studies on the autecology and population biology of the weedy monocarpic perennial, *Pastinaca sativa*. – *Journal of Ecology* 67: 601–610.
- BEGON M., HARPER J.L., TOWNSEND C.R. (1990): *Ecology: individuals, populations and communities*. – Blackwell Scientific Publications, Boston.
- BERENBAUM M.R., ZANGERL A.R. (1986): Variation in seed furanocoumarin content within the wild parsnip (*Pastinaca sativa*). – *Phytochemistry* 25(3): 659–661.
- BERTOŤOVÁ L., GOLIÁŠOVÁ [eds.] (1984): *Flóra Slovenska (V.)1. Angiospermophytina, Dicotyledonopsida, Boraginales, Lamiales, Solanales*. – Veda, Bratislava.
- CAPPUCCINO N., MACKAY R., EISNER C. (2002): Spread of the invasive alien vine *Vincetoxicum rossicum*: tradeoffs between seed dispersability and seed quality. – *The American Midland Naturalist* 148: 263–270.
- CIDECIYAN M.A., MALLOCH A.J.C. (1982): Effects of seed size on germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. – *Journal of Ecology* 70: 227–232.
- CRUDEN R.W., HERMAN-PARKER S.M. (1977): Temporal dioecism: an alternative to dioecism? – *Evolution* 31: 863–866.
- DOSTÁL J. (1989): *Nová květena ČSSR 1*. – Academia, Praha.
- ECKERT C.G. (2000): Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. – *Ecology* 81(2): 532–542.
- FRANČÍRKOVÁ T. (1999): Příspěvek k invazní ekologii *Rudbeckia laciniata* L. v České republice. – Ms. [Magisterská práce – depon. in: knihovna BF JCU].
- GRAY D., STECKEL J.R.A. (1985): Parsnip (*Pastinaca sativa*) seed production effects of seed crop plant density, seed position on the mother plant, harvest date and method, and seed grading on embryo and seed size and seedling performance. – *Annals of Applied Biology* 107: 559–570.

- GRAY D., STECKEL J.R.A., WARD J.A. (1985): The effect of plant density, harvest date and method on the yield of seed and components of yield of parsnip (*Pastinaca sativa*). – *Annals of Applied Biology* 107: 547–558.
- GRIME J.P. (2001): *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. – Wiley, Chichester.
- GRUBEROVÁ H. (2002): Srovnávací studie invazního druhu *Bidens frondosa* L. a domácích zástupců r. *Bidens*. – Ms. [Magisterská práce – depon. in: knihovna BF JCU].
- HANOUSKOVÁ I., PLECHÁČEK J. (2001): Pastinák v životním prostředí. – *Životne prostredie* 35(2): 90–92.
- HARPER J.L. (1977): *Population biology of plants*. – Academic Press Inc., London.
- HENDRIX S.D. (1984): Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L (*Umbelliferae*). – *American Journal of Botany* 71: 795–802.
- HENDRIX S.D., NIELSEN E., NIELSEN T., SCHUTT M. (1991): Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds – effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca Sativa* L. – *New Phytologist* 119: 299–305.
- HENDRIX S.D., TRAPP E.J. (1992): Population demography of *Pastinaca sativa* (*Apiaceae*): effects of seed mass on emergence, survival, and recruitment. – *American Journal of Botany* 79 (4): 365–375.
- HORVÁTHOVÁ V. (2002): Vliv pozice semen na mateřské rostlině na jejich vybrané vlastnosti u druhů *Heracleum sphondylium* a *Pastinaca sativa* (čeleď *Apiaceae*). – Ms. [Bakalářská práce – depon. in: knihovna BF JCU].
- HROUDA L. (1997): *Pastinaca* L. – pastinák. – In: Slavík B. [ed.]: *Květena České republiky*. 5. – Academia, Praha, 382–383.
- KLÁN Z. (1947): *Srovnávací anatomie plodů rostlin okoličnatých*. – Česká akademie věd a umění, Praha
- KRANNITZ P.G. (1997): Seed weight variability of Antelope Bitterbrush (*Purshia tridentata*: *Rosaceae*). – *The American Midland Naturalist* 138 (2): 306–321.
- LEPŠ J. (1996): *BIOSTATISTIKA*. – JIHOČESKÁ UNIVERZITA, ČESKÉ BUDĚJOVICE.

- LOHMAN D.J., ZANGERL A.R., BERENBAUM M.R. (1996): Impact of floral herbivory by parsnip webworm (Oecophoridae: *Depressaria pastinacella* Duponchel) on pollination and fitness of wild parsnip (*Apiaceae: Pastinaca sativa* L.). – American Midland Naturalist 136(2): 407–412.
- LOWENBERG G.J. (1994): Effects of floral herbivory on maternal reproduction in *Sanicula arctopoides* (*Apiaceae*). – Ecology 75(2): 359–369.
- MABBERLEY D. J. (1997): The plant – book: a portable dictionary of the vascular plants. – Cambridge University press, Cambridge.
- MARSHALL C., WATSON M.A. (1992): – Ecological and physiological aspects of reproductive allocation. – In: Marshall C., Grace J. [eds.] (1992): Fruit and seed production: aspects of development, environmental physiology and ecology. – Cambridge University Press, Cambridge, 174–202.
- MENEMEN Y., JURY S.L. (2001): A taxonomic revision of the genus *Pastinaca* L. (*Umbelliferae*). – Israel Journal of Plant Sciences 49: 67–77.
- MOLANO-FLORES B. (2001): Reproductive biology of *Eryngium yuccifolium* (*Apiaceae*), a prairie species. – Journal of the Torrey Botanical Society 128(1): 1-6.
- NITAO J.K., ZANGERL A.R. (1987): Floral development and chemical defense allocation in wild parsnip (*Pastinaca sativa*). – Ecology 68 (3): 521–529.
- PITELKA L. (1977): Energy allocation in annual and perennial Lupines (*Lupinus: Leguminosae*). – Ecology 58:1055–1065.
- PYŠEK P., SÁDLO J., MANDÁK B. (2002): Catalogue of alien plants of Czech Republic. – Preslia 74(2): 97–186.
- ROACH D.A. (1986): Timing of seed production and dispersal in *Geranium carolinianum*: effects on fitness. – Ecology 67(2): 572–576.
- SALISBURY E.J. (1942): The reproductive capacity of plants. – Bell & Sons, London.
- SHEPPARD A.W. (1991): *Heracleum sphondylium* L. – Journal of Ecology 79: 235–258.

- SCHLESSMAN M.A., GRACEFFA L.M. (2002): Protogyny, pollination, and sex expression of andromonoecious *Pseudocymopterus montanus* (Apiaceae, Apioidae). – International Journal of Plant Science 163 (3): 409–417.
- SLAVÍKOVÁ J. (1986): Ekologie rostlin. – SPN, Praha.
- STANTON M.L. (1984): Seed variation in wild radish: effects of seed size on components of seedling and adult fitness. – Ecology 65(4): 1105–1112.
- STEPHENSON A.G. (1992): The regulation of maternal investment in plants. – In: Marshall C., Grace J. [eds.] (1992): Fruit and seed production: aspects of development, environmental physiology and ecology. – Cambridge University Press, Cambridge, 151–171.
- THOMPSON J.N. (1984): Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. – Ecology 65(2): 626–631.
- THOMPSON J.N., PRICE P.W. (1977): Plant plasticity, phenology, and herbivore dispersion: wild parsnip and the parsnip webworm. – Ecology 58(5): 1112–1119.
- THOMPSON K., BASTER K. (1992): Establishment from seed of selected *Umbelliferae* in unmanaged grassland. – Functional Ecology 6: 346–352.
- TILEY G.E.D., DOOD F.S., WADE P.M. (1996): *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier. – Journal of Ecology 84: 297–319.
- TOMŠOVIČ P. (1997): Apiaceae LINDL. – miříkovité (okoličnaté). – In: Slavík B. [ed.]: Květena České republiky. 5. – Academia, Praha, 269–270.
- URBANOVÁ H. (2000): Ekologické vlastnosti semen *Heracleum mantegazzianum* v závislosti na architektuře rostlin. – Ms. [Bakalářská práce – depon. in: knihovna BF JCU].
- VAN DER MEIJDEN, KLINKHAMER P.G.L., DE JONG T.J., VAN WIJK C.A.M. (1992): Meta-population dynamics of biennial plants: how to exploit temporary habitats. – Acta Botanica Neerlandica 41(3): 249–270.
- ZANGERL A.R. (1986): Leaf value and optimal defense in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). – American Midland Naturalist 116(2): 432–436.

- ZANGERL A.R., BERENBAUM M.R (1992): Oviposition patterns and hostplant suitability: parsnip webworms and wild parsnip. – *The American Midland Naturalist* 128: 292–298.
- ZANGERL A.R., BERENBAUM M.R., NITAO J.K. (1991): Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defence against a specialist herbivore. – *Evolutionary Ecology* 5: 136–145.
- ZANGERL A. R., GREEN E.S., LAMPMAN R.L., BERENBAUM M.R (1997): Phenological changes in primary and secondary chemistry of reproductive parts in wild parsnip. – *Phytochemistry* 44(5): 825–831.
- ZANGERL A.R., NITAO J.K. (1998): Optimal defense, kin conflict and the distribution of furanocoumarins among offspring of wild parsnip. – *Evolutionary Ecology* 12: 443–457.

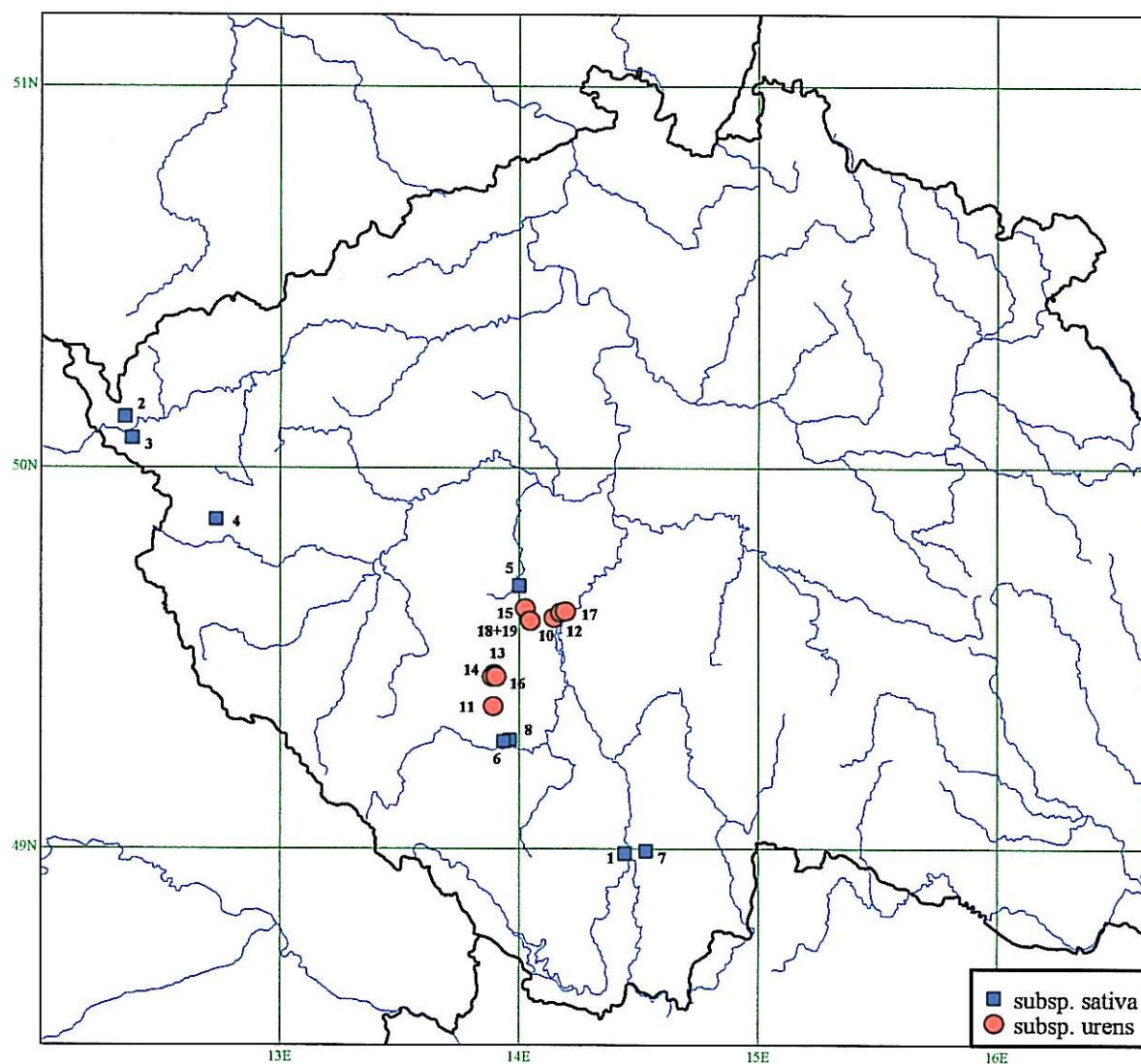
Příloha 1

Lokality studovaných rostlin; JČ – Jihočeský kraj, KV – Karlovarský kraj, PL – Plzeňský kraj, STŘ – Středočeský kraj

Lokalita	Kraj	Popis
<i>P.s. subsp. sativa.</i>		
České Budějovice	JČ	západní okraj města, u silnice na Haklový Dvory naproti ulici M. Horákové, cca 390 m n. m.
Františkovy Lázně	KV	cca 1 – 1,5 km severně od železniční stanice po červené turistické značce směrem na Žirovice, cca 460 m n. m.
Cheb	KV	východní okraj města, cca 250 m východně od železničního mostu, podél křižovatky na Švédský vrch, cca 480 m n. m.
Planá	PL	intravilán obce, cca 750 m severovýchodně od železniční stanice po modré turistické značce, podél fotbalového hřiště, cca 500 m n. m.
Příbram	STŘ	intravilán obce, mezi autobusovým nádražím a železniční tratí, cca 550 m n. m.
Rovná	JČ	0,5 – 1 km jihovýchodně od obce u cesty mezi Rovnou a Přestovicemi, cca 430 m n. m.
Rudolfov	JČ	cca 100 m západně od okraje obce u polní cesty, cca 460 m n. m.
Řepice	JČ	východní okraj obce, při silnici na Rovnou, cca 440 m n. m.
<i>P.s. subsp. urens</i>		
Bohosstice	STŘ	cca 750 m severovýchodně od obce při silnici na Solenice, cca 390 m n. m.
Čekanice	JČ	cca 0,5 km východně od obce při silnici do Sedlice za rybníkem Ovčín, cca 500 m n. m.
Dolní Líšnice	STŘ	cca 0,5 km západně i východně od odbočky na Horní Líšnici, při silnici na Solenice, cca 380 m n. m.
Dobšice 1	JČ	250 m východně od obce při cestě, za leskem u vjezdu na pole, cca 520 m n. m.
Dobšice 2	JČ	250 m jižně od obce u silnice při vjezdu na pole za odbočkou k zemědělskému družstvu, cca 500 m n. m.
Milín	STŘ	0,5 – 0,75 km jihovýchodně od železniční zastávky po modré turistické značce, u cesty podél trati, cca 540 m n. m.
Pašátky	JČ	cca 1,5 – 2 km severovýchodně od obce, v lese při silnici na Chobot, cca 470 m n. m.
Solenice	STŘ	0,5 km severně od obce po zelené turistické značce, na okraji lesa pod vrchem Na altánku, cca 280 m n. m.
Těchařovice	STŘ	100 m jižně od obce po modré turistické značce, podél polní cesty, cca 520 m n. m.
Vrančice	STŘ	východní okraj obce, při silnici na Živočice, cca 530 m n. m.

Příloha 2

Mapa lokalit studovaných rostlin



Tabulka lokalit

<i>Pastinaka sativa</i> subsp. <i>sativa</i>		<i>Pastinaka sativa</i> subsp. <i>urens</i>	
číslo	lokalita	číslo	lokalita
1	České Budějovice	10	Bohostice
2	Františkovy Lázně	11	Čekanice
3	Cheb	12	Dolní Líšnice
4	Planá	13	Dobšice 1
5	Příbram	14	Dobšice 2
6	Rovná	15	Milín
7	Rudolfovo	16	Paštiky
8	Řepice	17	Solenice
		18	Těchařovice
		19	Vrančice

Příloha 3

Diferenční znaky studovaných
poddruhů *Pastinaca sativa*.



Lodyha *Pastinaca sativa* subsp. *sativa*.



Lodyha *Pastinaca sativa* subsp. *urens*.



Primární okolík *Pastinaca sativa* subsp. *sativa*.



Plody *Pastinaca sativa* subsp. *sativa*.



Primární okolík *Pastinaca sativa* subsp. *urens*.



Plody *Pastinaca sativa* subsp. *urens*.

Foto na titulní straně: různé fenologické fáze okolíků třetího až pátého řádu.

Autor fotografií *Milan Štech*.