

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Učitelství biologie pro střední školy – Učitelství geografie pro střední školy



Bc. Marek Kasner

Populační biologie *Dianthus carthusianorum* v populacích nakažených květní snětí
Population biology of *Dianthus carthusianorum* in populations infested by anther-smut

Diplomová práce

Vedoucí práce: Mgr. Tomáš Koubek, Ph.D.

Praha, 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 9. 8. 2022

Marek Kasner

Poděkování:

Rád bych v první řadě upřímně poděkoval svému školiteli Tomáši Koubkovi za stálou podporu, vstřícnost a pomoc ve všech potřebných chvílích při pokusech, za významný čas, který mi věnoval v terénu i mimo něj, při všech konzultacích a čtení včetně komentářů k této práci. Také díky za opravdu trpělivý, přátelský a klidný přístup a snahu mi vše potřebné vždy velmi srozumitelně vysvětlit, dodat užitečné nápady a motivovat mě k překonání všech překážek, které se při tvorbě práce vyskytly.

Dále bych rád poděkoval všem, kteří mi podali pomocnou ruku při práci v terénu i dalších činnostech jakýmkoliv způsobem, Kláře Koupilové, Barboře Jelínkové, Denise Nerandžičové, Zdeňkovi Janovskému a dalším.

Nakonec bych chtěl poděkovat svým rodičům a bratrovi, že mi jsou stálou oporou, což mi umožnilo práci úspěšně dokončit.

Abstrakt:

Květní sněť (*Microbotryum violaceum* s. l.) je rostlinným systemickým patogenem, který snižuje reprodukční schopnost hostitele přes sterilizaci květů, kde místo toho produkuje své spory, přenášené hlavně opylovači. Tato práce přináší doposud chybějící informace o vlivu tohoto patogenu, působícím podstatně na fitness hostitelů, na úrovni populací u relativně nového modelového druhu, hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum*). Zároveň hodnotí efekt jeho predispersních predátorů semen (housenek mūr rodu *Hadena*). Pro kvantifikaci populačního účinku obou antagonistů byly použity deterministické maticové modely, jejichž aplikace je v populační biologii rostlinných patogenů výjimečná. Výzkum byl prováděn na třech populacích ve Středním Povltaví mezi lety 2018-2021, kdy jsou demografická data zkoumána na základě celého životního cyklu hostitele. Zároveň byly kromě každoročně zaznamenávaných demografických charakteristik (růstu, reprodukce, nákaz...) měřeny i vybrané rozměry trvale označených rostlin pro určení případných změn v přítomnosti systemické nákazy. Data o klíčivosti semen a růstu semenáčků zajistily nově založené výsevní experimenty přímo na lokalitách. Pro případné odhalení limitujících faktorů vzcházení rostlin v přírodních podmínkách byla klíčivost testována v kultivačním boxu s vyloučením přirozených abiotických a biotických faktorů.

Vliv patogenu na populační růst, populační strukturu a změnu významu stádií pro přispění do populačního růstu je spíše zanedbatelný. Studie nepotvrdila ani zvýšenou mortalitu nakažených rostlin. Pozměněny byly však růstové charakteristiky v podobě zvýšeného počtu květních částí (květů, pupat a tobolek), větší plochy listové báze a mírně vyššího počtu květních lodyh. Naopak predispersní predace snižovala populační růst významně, protože intenzita konzumace semen byla značná. Celkově ale populace vykazovaly v projektovaném populačním růstu rozdíly, kde v jedné z nich docházelo k poklesu a další dvě většinu času rostly. Klíčovou roli hrála různá intenzita limitace produkce i klíčení semen. Postupně docházelo ke zvyšování mortalit, snížené míře kvetení a zmenšování rostlin u všech tří populací. Dále práce odhalila přítomnost částečně nakažených rostlin a výrazné dynamiky epidemie díky symptomatickému uzdravování (které může být jen dočasné) střídanému v jiných ročních přechodech vyššími podíly projevů choroby. Tyto dva jevy byly dosud v populačních a modelovacích studiích květních snětí ignorovány. Zjevně jsou ale významnými faktory populační dynamiky, protože nakažené rostliny jsou tak schopny přispívat do populačního růstu a kompenzovat tím populační vliv nákazy.

Klíčová slova: květní sněť, hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*), populační biologie, maticové modely, predispersní predace semen

Abstract:

Anther-smuts (*Microbotryum violaceum* s. l.) are systemic plant pathogens sterilizing their hosts, thus decreasing its reproduction on the expense of own sporulation. The spores are, consequently, transmitted by pollinator vectors and deposited on healthy flowers. This thesis contributes novel, to date missing information about population-level impact of the pathogen that severely influences its host fitness by examining a relatively new model species *Dianthus carthusianorum*. Additionally, it considers the effect of pre-dispersal seed predators (caterpillars of *Hadena* moths). Deterministic matrix models were used for the quantification of the effects of both plant antagonists. Notably, the use of such type of models is rather unique in population biology of plant pathogens. The research was conducted in three localities in Střední Povltaví area in years 2018-2021 when the demographic data were collected, reflecting the whole plant life cycle. During the annual censuses we gathered not only the information about the vital rates of the plants (growth, reproduction, infections...) but also selected size characteristics of permanently marked plants were measured to explore possible changes induced by a systemic infection. The seed recruitment and seedling growth data were provided by seed-addition experiments carried out directly at the three selected localities. To distinguish possible seed establishment limitations by biotic and/or abiotic factors in natural setting, the seed germination was also tested in a growth chamber.

The impact of the pathogen on population growth rate, stage distribution and the importance of different plant life-cycle stages for the population growth was rather negligible. Furthermore, the study did not find out any considerable change in mortality caused by the disease. However, the change in size characteristics such as increased number of inflorescence parts (flowers, buds, and capsules), larger leaf rosette base area, and slightly higher number of flowering stalks were recorded. Conversely to the low pathogen impact, pre-dispersal seed predators lowered the population growth significantly due to intensive seed consumption. Overall, the three populations differed in growth rates. Compared to the two growing populations, the other was projected to decrease in size, which was mainly caused by differences in seed production limitation and seed germination. In all three populations plant mortalities increased, flowering rates declined, and plants experienced retrogression in size progressively through the years. Finally, the thesis recorded partially diseased plants and substantial dynamics of plant epidemic caused by symptomatic healing events alternating with increased infection rates in other year transitions. These phenomena were neglected in population and modelling studies of anther-smut pathosystems so far, albeit they are,

apparently, important drivers of population dynamic as the infected plants are also able to contribute to the population growth and compensate for the sterilising effect of the disease.

Key words: anther-smut, *Dianthus carthusianorum*, population biology, matrix models, pre-dispersal seed predation

OBSAH

1.	ÚVOD	1
2.	CÍLE PRÁCE.....	3
3.	TEORETICKÝ PŘEHLED	5
3.1.	Populační maticové a integrální projekční modely (IPM) patogenů	5
3.1.1.	Základní principy strukturovaných populačních modelů	5
3.1.2.	Maticové modely a jejich typy	6
3.1.3.	Tvorba maticových modelů.....	7
3.1.4.	Maticové výpočty a analýzy	8
3.1.5.	Integrální projekční modely (IPM)	9
3.1.6.	Rešerše maticových a IPM studií s rostlinnými patosystémy	10
3.2.	Základní poznatky o biologii květních snětí rodu <i>Microbotryum</i>	15
3.2.1.	Vliv květní sněti na jedince	17
3.2.2.	Vliv květní sněti na populační úrovni	19
3.2.3.	Kontext různých modelových hostitelů květní sněti pro pozdější úsudky o vlivu nákazy 20	
3.3.	Vliv predispersní predace semen jako potenciálního limitujícího faktoru populací s květní snětí a kvantifikace jejího vlivu.....	22
4.	METODIKA.....	24
4.1.	Modelové organismy	24
4.1.1.	Hostitel studovaného patosystému: hvozdík kartouzek (<i>Dianthus carthusianorum</i> L.)	24
4.1.2.	Patogen v rámci studovaného patosystému: <i>Microbotryum violaceum</i> sensu lato	25
4.1.3.	Herbivoři: predispersní predátoři semen	27
4.2.	Charakteristiky území a zvolených lokalit a populací	29
4.3.	Celkový přehled designu studie.....	32
4.3.1.	Vymezení transektů a značení rostlin	33
4.3.2.	Výsevní pokusy	36
4.3.3.	Klíčící pokusy.....	37
4.3.4.	Zhodnocení produkce semen a jejich predispersní predace	38
4.3.5.	Tvorba maticových modelů.....	38
4.3.6.	Demografie	40
4.3.7.	Populační matice sledovaných populací	41
4.3.8.	Maticové analýzy	44
5.	VÝSLEDKY	46
5.1.	Výsevní pokusy.....	46
5.2.	Klíčící pokusy	48
5.3.	Zhodnocení produkce semen a jejich predispersní predace	49
5.4.	Demografie.....	50

5.5.	Maticové analýzy.....	55
5.5.1.	Populační růst.....	55
5.5.2.	Predikované struktury populací.....	59
5.5.3.	Analýza elasticit.....	65
5.6.	Zhodnocení vlivu květní sněti na individuální růstové charakteristiky rostlin.....	69
6.	DISKUSE.....	72
6.1.	Působení květní sněti na hostitelské jedince <i>Dianthus carthusianorum</i>	73
6.2.	Problematika produkce semen a klíčení na lokalitách.....	76
6.3.	Vliv predispersní predace na produkci semen.....	78
6.4.	Dynamika studovaných populací.....	80
6.5.	Vliv patogenu a predispersních predátorů na populační úrovni.....	83
6.6.	Kritické zhodnocení použitých maticových modelů.....	85
7.	ZÁVĚR.....	88
8.	SEZNAM LITERATURY.....	90
9.	PŘÍLOHY.....	99
9.1.	Termíny sběrů terénních dat a počty označených rostlin.....	99
9.2.	Rostliny nakažené květní snětí a zdravý jedinec hvozdíku kartouzku (<i>Dianthus carthusianorum</i>).....	100
9.3.	Podoba trvalého transektu s označenými rostlinami.....	101
9.4.	Dokumentace klíčících pokusů v laboratorních podmínkách.....	102
9.5.	Vzcházení semenáčků hvozdíku kartouzku (<i>Dianthus carthusianorum</i>) na lokalitě 56 v příhodných podmínkách.....	103
9.6.	Přehled všech matic a příslušných elasticit.....	104
9.7.	Grafy SSD.....	120
9.8.	Tabulka všech SSD.....	122
9.9.	Počet poničených lodyh herbivory pro jednotlivé populace (11, 47 a 56).....	123

Slovníček vybraných pojmů, jak jsou použity v této práci

- **agresivita** – relativní úspěch patogenu po infekci rostlinného hostitele (míra produkce spor nebo kolonizace pletiv); dle Burdon (1987)
- **demografické charakteristiky** (ve významu vital rates) – významné demografické procesy jako růst, reprodukce (kvetení a produkce semen), retrogrese (zmenšení), stáze (setrvání ve stejné velikosti), nakažení patogenem, vyléčení...; dle Tuljapurkar & Caswell (2012)
- **elasticita** – hodnota vycházející z maticového modelu, která vyjadřuje relativní změnu populačního růstu jako funkci relativní změny v elementu matice (růstu, přežívání, reprodukci...); příspěvek daného elementu do růstové rychlosti populace; dle de Kroon et al. (2000)
- **incidence** – podíl populací s přítomností patogenu; dle Carlsson-Granér & Thrall (2002)
- **patosystém** – interakce, společné soužití rostliny a jejího patogenu
- **prevalence** – podíl jedinců v populaci, kteří byli nakaženi patogenem; dle Carlsson-Granér & Thrall (2002)
- **růstová rychlost (populace)** – dominantní vlastní číslo matice (dominant eigenvalue); konečná (asymptotická) míra populačního růstu (λ ; lambda) udávající konstantní tempo růstu populace za předpokladů maticového modelu; dle Tuljapurkar & Caswell (2012)
- **senzitivita** – hodnota vycházející z maticového modelu, která vyjadřuje absolutní změnu populačního růstu jako funkci absolutní změny v elementu matice (růstu, přežívání, reprodukci...); dle de Kroon et al. (2000)
- **stabilní (velikostní) struktura populace (SSD)** – pravý charakteristický vektor (eigenvector) matice; struktura velikostních stádií v populaci (jejich relativní zastoupení) za předpokladů maticového modelu; dle Tuljapurkar & Caswell (2012)
- **virulence** – schopnost patogenu infikovat hostitele (vyjádřeno podílem nakažených hostitelů), dle Burdon (1987)

1. ÚVOD

Soužití patogenů a planě rostoucích rostlin vykazuje široké rozpětí životních strategií obou aktérů. V rámci dlouhodobé koevoluce se vytvořily odlišné způsoby šíření a infekce, variabilita v rámci genů virulence a agresivity patogenů nebo v rezistenci hostitele (Burdon, 1993). Z toho také vyplývají různé důsledky jejich interakce jako je zvýšená mortalita, narušená pohlavní reprodukce, růstové a morfologické změny hostitele, které jsou obzvláště na úrovni jedinců podrobně studovány (Jarosz & Davelos, 1995).

Vliv patogenů se ale neomezuje jen na jedince. Projevuje se též na vyšších hierarchických úrovních jako jsou celá rostlinná společenstva, kde mohou např. invazní druhy patogenů vyvolat kvůli mortalitě a následným opatřením člověka rozsáhlé změny jako *Hymenoscyphus fraxineus* na jasaněch (*Fraxinus excelsior*; Needham et al., 2016). Významné poznatky nejen ekologie a evoluce patosystémů se potom dozvídáme v rámci (meta)populací (Burdon, 1993; Burdon et al., 2006; Gilbert, 2002). A právě na úrovni populací se stávají podrobné informace na stupni jednotlivců pro vysvětlení skutečného dopadu patogenů často nedostatečnými (Antonovics & Alexander, 1989). Dokladem toho je studie (Koubek, 2011), která dokázala, že i přes systemickou nákazu s viditelným vlivem na růst a reprodukci jedinců je efekt na populační růst ve většině populací i při vysoké prevalenci spíše malý. Překvapivě i prvotní negativní vliv na jedince může být ve výsledku na úrovni populace prospěšný. Například početní redukce semenáčků patogenem může vést k pozdější snížené vnitrodruhové kompetici díky nižší hustotě populace a podpořit tak růst dospělců (Alexander & Mihail, 2000). Také je důležité brát v potaz vliv abiotických faktorů. Kupříkladu pozměněná kompetiční zdatnost napadených rostlin vůči zdravým se může projevit jen za určitých podmínek (např. sníženém množství živin v půdě). Při dostatku živin se i přes jinak výrazný vliv na růst rostlin včetně snížené rychlosti vzcházení semenáčků tento rozdíl v některých případech výrazně neprojeví (García-Guzmán et al., 1996). Zcela zásadně mohou pak na populace působit také herbivoři. Největší dopad na populační růst mají především predátoři semen (Leimu & Lehtilä, 2006; Maron & Crone, 2006). Podrobněji viz kap. 3.3.

Tyto příklady ilustrují fakt, že populace rostlin různých druhů a životních strategií mohou být limitovány rozdílnou měrou odlišnými demografickými charakteristikami (v textu používáno ve smyslu „vital rates“ (Caswell, 2000)) jednotlivých stádií jejich životního cyklu (přežívání dospělců, reprodukce, klíčení semen...). Pro správné úvahy o populační dynamice je proto potřeba brát v potaz všechna stadia a demografické charakteristiky zkoumané rostliny (Klimeš et al., 2022; Prendeville et al., 2014). Takový přístup umožňují maticové

modely (Caswell, 2006) nebo od nich odvozené integrální projekční modely (IPM; Ellner & Rees, 2006). Jejich výstupy jako konečná míra populačního růstu (λ ; dále jen růstová rychlost populace či populační růst v tomto kontextu) mohou posloužit i jako univerzální měřítko dlouhodobé populační fitness (Klimeš et al., 2022). Tyto modely též umožňují zjistit budoucí strukturu populace, pravděpodobnost vyhynutí nebo relativní „význam“ jednotlivých přechodů stádií v životním cyklu pro populační růst (Crone et al., 2011). Proto se jedná o široce používané nástroje v ochranářské biologii a managementu (Menges, 2000). Studií hodnotících účinky rostlinných patogenů je ale až překvapivě nízký počet (Davelos & Jarosz, 2004; Davelos Baines et al., 2014; Frantzen, 1994; Kolb, 2012; Koubek, 2011; Linders, 1995; Prendeville et al., 2014). Podrobně v kap. 3.1.6.

Mezi patosystémy, pro které na populační úrovni chybí přesná kvantifikace jejich skutečného účinku, spadají také květní sněti okruhu *Microbotryum violaceum* s. l., parazitující na zástupcích čeledi hvozdíkovité (Caryophyllaceae). Jejich výzkum pomocí maticových modelů na hostiteli hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum*), které byly zvoleny jako modelové organismy pro tuto diplomovou práci, je zajímavý z několika hledisek. Za prvé, rod *Microbotryum* se řadí mezi sterilizující patogeny („castrators“; Burdon, 1993), jelikož dokáže transformovat květ tak, že místo pylu produkují tyčinky spory a semeník zakrní (u dvoudomých hostitelů změny morfologicky pohlaví samičího květu pro tyto účely na samčí), čímž je potlačeno pohlavní rozmnožování rostliny (Schäfer et al., 2010). To a níže zmíněné atributy z něj činí podrobně probádaný modelový organismus pohlavně přenosných chorob (i lidských), epidemiologie, evoluce virulence, přestupu na nové hostitele (host-shifts) a dalších odvětví (Antonovics, 2005; Bernasconi et al., 2009; Kaltz & Schmid, 1995; Wennström & Ericson, 2003). Přenos spor na další hostitele probíhá dominantně přes opylovače (Jennersten, 1983) a též vzdušnou cestou na semenáčky (Bruns et al., 2017). Životní strategie celkově napovídá, že vliv na populační růst by mohl být značný (viz Alexander & Antonovics, 1988). Opak by ale mohla naznačovat přítomnost lokální maladaptace květní sněti na lokalitách zkoumaných v této práci, značící mírný vliv tohoto systemického patogenu a jeho koevoluční zaostávání (Koupilová, Koubek, et al., 2021). Rod *Dianthus* byl však donedávna spíše opomíjeným hostitelem (ale viz Bruns et al., 2017; Koupilová et al., 2022; Koupilová, Koubek, et al., 2021; Koupilová, Štenc, et al., 2021), i když se svou biologii liší od jiných detailně zkoumaných zástupců (např. silenek (*Silene*)), viz kap. 3.2.3. Tato práce navazuje na jinak zaměřené výzkumy tohoto patosystému (Koupilová, 2017) na třech již zmapovaných lokalitách. Klade si za cíl kvantifikovat vliv květní sněti díky dlouhodobému demografickému pozorování (mezi lety 2018-2021) v rámci všech stádií životního cyklu rostliny a zejména

za pomoci univerzálních nástrojů maticových modelů predikovat a zhodnotit populační vliv choroby a rovněž predispersních predátorů semen, kteří též mohou snižovat reprodukci podobně jako patogen.

2. CÍLE PRÁCE

Diplomová práce je rozdělena na několik na sebe navazujících částí, které umožňují obsáhnout celý životní cyklus hvozdíku kartouzku a zhodnotit tak populační vliv jeho patogenu *Microbotryum violaceum* s. l. a predispersních predátorů semen na třech přírodních lokalitách ve Středním Povltaví v letech 2018-2021. Pro kvantifikaci vlivu choroby budou použity maticové populační modely a jejich analytické nástroje (Tuljapurkar & Caswell, 2012). K jejich konstrukci byl zvolen přístup opakovaného pravidelného odečítání demografických charakteristik (růst, přítomnost nákazy, kvetení, produkce semen,...) přímo v terénu. Dále zde budou zjišťovány rozměry a vybrané znaky označených rostlin ve vymezených stálých transektech. Kromě modelování choroby bude potom možné zhodnotit i vliv květní sněti na jedince. Souběžně s tím budou probíhat výsevnické pokusy pro zjištění klíčivosti semen na lokalitách a přežívání semenáčků (bez narušení populační dynamiky zkoumaných transektů) a k doplnění těchto dat do přechodových matic (Lefkovich, 1965). Pro získání dat o produkci semen a zároveň pro posouzení míry jejich predispersní predace budou sbírána květenství se zralými tobolkami a proběhne počítání semen a porovnání predovaných a nepredovaných tobolek. To je možné i bez přímého pozorování predispersních predátorů, jelikož nejvýznamnější z nich – mýra rodu *Hadena* – zanechává na tobolkách jednoduše viditelné predační otvory (Collin & Shykoff, 2010), které poslouží jako důkaz o jejich předchozí přítomnosti v tobolce. Aby byla zjištěna potenciální klíčivost v ideálních podmínkách, bude testováno klíčení semen též v laboratorních sterilních podmínkách kultivačního boxu.

Hlavní a dílčí cíle práce jsou tedy následující:

- **zhodnotit vliv květní sněti na úrovni celých populací pomocí deterministických maticových modelů a analyzovat demografické charakteristiky populací v meziročním srovnání**
 - na základě ročních cenů sledovat dlouhodobou dynamiku demografických charakteristik (nových infekcí, uzdravení, růstu/zmenšování/setrvání ve stejném stádiu životního cyklu a kvetení) a jak se liší mezi lety a populacemi

- kvantifikovat vliv patogenu a predispersních predátorů semen na populační růst a velikostní strukturu populací a porovnat jejich meziroční a mezipopulační variabilitu
- určit význam jednotlivých stádií v životním cyklu za různých scénářů (při modelované přítomnosti nebo absenci choroby v kombinaci s přítomností nebo absencí predispersní predace) za pomoci analýzy elasticit (de Kroon et al., 1986, 2000)
- **determinovat vliv nákazy na růstové charakteristiky a úmrtnost rostlinných jednotlivců**
- **určit míru predispersní predace na produkci semen**
- **zjistit klíčivost semen v terénu za jednotlivé roky i populace a určit schopnosti přežívání semenáčků; klíčivost ověřit také laboratorně pro vzájemné porovnání a identifikaci případné limitace životního cyklu dané vnějšími podmínkami prostředí**

3. TEORETICKÝ PŘEHLED

Teoretická část je rozdělena na tři části, které shrnují tři klíčová témata této práce:

- *Kapitola 3.1.* „Populační maticové a integrální projekční modely (IPM) patogenů“ představuje nejprve stručně základní principy těchto modelů a jejich nástroje a navazuje rešerší doposud provedených výzkumů patosystémů s maticovými modely a IPM, kterých existuje překvapivě pouze minimální počet.
- *Kapitola 3.2.* „Základní poznatky o biologii květních snětí rodu *Microbotryum*“ shrnuje vybrané poznatky o patosystémech květních snětí na rostlinách čeledi Caryophyllaceae a poukazuje na místa výzkumu, která nabízí prostor ke zkoumání v kontextu této práce. Závěrem kapitola zdůvodňuje, proč není vždy vhodné generalizovat výsledky studií na jiných modelových rostlinách ve zvolené čeledi a je potřeba rozšířit spektrum zkoumaných organismů, o což se práce snaží výzkumem právě na hvozdíku kartouzku.
- *Kapitola 3.3.* „Vliv predispersní predace semen jako potenciálního limitujícího faktoru populací s květní snětí a kvantifikace jejího vlivu“ diskutuje studie predispersní predace rostlin z čeledi Caryophyllaceae a vybrané maticové či IPM studie predispersních predátorů a jejich zásadní poznatky.

3.1. Populační maticové a integrální projekční modely (IPM) patogenů

3.1.1. Základní principy strukturovaných populačních modelů

Rostliny se liší svými životními cykly a strategiemi rozmnožování, klonalitou a růstovými formami, které se mohou výrazně promítnout do populační úrovně (např. populačního růstu; Silvertown et al., 1993). Patogeny mohou krom jiného zvýšit mortalitu nebo narušit reprodukci, což může vyústit ve změny v populacích – ať už počtu jedinců nebo jejich prostorové distribuci (Alexander, 2010). Pokud bychom ale sledovali izolovaně demografické a růstové charakteristiky pouze na úrovni jednotlivců (a individuálních stádií jejich životního cyklu) a snažili se podle nich usuzovat chování celých populací, mohly by výsledky být značně zavádějící nebo chybné. Nedostatečná vypovídající hodnota by mohla vycházet též z toho, kdybychom pozorování na úrovni populace uskutečnili jen v jednom okamžiku (Burdon & Thrall, 2014). Výsledky tohoto přístupu by mohly zanedbat dlouhodobé změny (ekologickou stochasticitu), zvláště pokud by výzkum probíhal v přirozeném prostředí. Různá

stádia životního cyklu rostliny totiž mohou odlišným způsobem reagovat na vyvolané změny nebo rozdíly, které jsou v rámci studie pozorovány. To mohou být např. přítomnost nebo absence pastvy v jednotlivých populacích (Klimeš et al., 2022). Tímto rozdílem by mohl být v našem případě i vliv patogenu. Na populační úrovni je zhodnocení vlivu patogenů obzvláště komplexní u vytrvalých rostlin, u kterých se překrývají generace a v průběhu jejich života může navíc významně fluktuovat produkce semen (Antonovics & Alexander, 1989). Naopak u rostlin jednoletých je např. vliv patogenu narušující reprodukci poměrně jednoduše zhodnotitelný, i když podstatný rozdíl ve výsledcích může způsobit mimo jiné načasování sběru dat. To by se mohlo projevit, pokud se rostliny nakažují vícekrát za sezónu s různou měrou výsledného vlivu patogenu na hostitele (Antonovics & Alexander, 1989). Důkazem je např. patosystém dvou patogenů jednoleté kokošky pastuší tobolky (*Capsella bursa-pastoris*): albuga bělostného (*Albugo candida*) a vřetenatky zelné (*Peronospora parasitica*) s podobnými symptomy (snížená reprodukce a zvýšená mortalita). Zejména v mortalitě se projevují tyto patogeny více při prvotní, systemické infekci, než při sekundární infekci později v sezóně. Kvůli tomu by pouze jedno pozorování podhodnotilo efekt na demografii současné i budoucí populace skrze (sníženou) produkci semen (Alexander & Burdon, 1984).

3.1.2. Maticové modely a jejich typy

Metody, které by mohly vyřešit výše zmíněné problémy a propojit tak úroveň jednotlivce a populace, jsou tzv. population viability analyses (PVA; Menges, 2000). Do těchto analýz můžeme řadit maticové populační modely a integrální projekční modely (IPM), které se dají souhrnně nazývat jako strukturované demografické modely (jak navrhuje Doak et al. (2021)). Podrobný rozbor jejich tvorby a analýz shrnuje autor ve své bakalářské práci (Kasner, 2019). Z toho důvodu zde budou popsány pouze stručně základní principy, které se vztahují k této diplomové práci a rozboru modelovacích studií s patogeny (podrobněji níže v této kapitole).

Maticové modely jsou strukturované v tom smyslu, že pro jejich sestavení je využíváno rozdělení jedinců v populaci dle jejich rozdílných vlastností do diskrétních kategorií, pro které je očekáváno rozdílné demografické chování v rámci populační dynamiky (pravděpodobnosti přežívání, růstu, míra reprodukce...). Tyto vlastnosti mohou být určeny podle biologie studovaného organismu, kdy jsou většinou jedinci rozděleni podle věku nebo velikosti, případně i dalších charakteristik jako je pohlaví (Tuljapurkar & Caswell, 2012). V praxi je poté často využívána kombinace různých kategorií pro zkoumaný organismus podle potřeb výzkumu a znalosti životního cyklu (Doak et al., 2021). Kombinovat lze také velikostní kategorie s přítomností choroby ve zkoumaném hostiteli (Koubek, 2011).

Maticové modely nejčastěji používané při modelovacích studiích rostlin obecně jsou lineární deterministické modely a stochastické lineární modely, které nejsou závislé na hustotě populace (Crone et al., 2011). Oba z nich vykazují asymptotické chování populace, kdy je v jejich pojetí dlouhodobý vývoj populace charakterizovaný mírou exponenciálního růstu a stabilní populační strukturou (Tuljapurkar & Caswell, 2012). Stochastické modely se potom při dostatečném množství dat (za tři a více let; Fieberg & Ellner, 2001) snaží na základě rozdílů v odečtených demografických charakteristikách náhodným výběrem celých matic nebo jejich individuálních prvků v modelech simulovat environmentální stochasticitu (Kaye & Pyke, 2003). Na rozdíl od deterministických modelů tedy nepočítají se stále stejným stavem populace jako v době (projekčního přechodu), kdy byla data shromážděna. Protože za určitých situací je populace pouze přechodně nestabilní a chová se demograficky výrazně jinak (např. po disturbanci, začátku epidemie; tzv. transient dynamics; Hastings et al., 2018), jsou využívány v maticových modelech někdy nástroje tzv. transient analysis (Koons et al., 2005). Jejich použití může v popsanych scénářích přinést biologicky přesnější výsledky než asymptotické analýzy, protože populace ve zkoumaném období může být výrazně vychýlena z rovnováhy a následnou změnu populační dynamiky po přechodné období by asymptotické modely neměly šanci zachytit (Ezard et al., 2010). Dvě na sebe navazující studie (Davelos & Jarosz, 2004; Davelos Baines et al., 2014) invazního patogenu *Cryphonectria parasitica*, jeho hostitele kaštanovníku zubatého (*Castanea dentata*) a hypoviru, který snižuje agresivitu patogenu, jsou ukázkou, že přechodné chování populace může způsobit zásadní desinterpretace výsledků asymptotických modelů (ve starší studii). To by mohlo ovlivnit přístup k managementu následků této významné epidemie s vysokou úmrtností napadených stromů (Davelos Baines et al., 2014). Obě studie budou podrobněji diskutovány v následující kapitole 3.1.6.

3.1.3. Tvorba maticových modelů

Tvorba modelu probíhá v několika krocích. Nejprve jsou jednotlivá stadia rostliny vstupující do modelu předem definována typicky podle určitého jejich rozměru, diskrétních kategorií (semenáčky, vegetativní rostliny, kvetoucí rostliny...) či jejich kombinace (Tuljapurkar & Caswell, 2012). Toto rozdělení může proběhnout na základě znalosti životního cyklu modelové rostliny, povahy dostupných dat a jejich rozložení (Doak et al., 2021), případně i za pomoci specializovaných algoritmů pro velikostní kategorie (např. Vandermeer, 1978). Podle těchto kategorií je běžně pro lepší orientaci vytvořen diagram (graf) životního cyklu, který graficky reprezentuje později vytvořenou matici (Caswell, 1982) zkoumané rostliny

na základě znalosti její biologie a demografických charakteristik (konkrétní ukázka diagramu a matice viz kap. 4.3.5.). Tento diagram umožňuje zachytit všechna stádia rostliny a přechody mezi nimi. Výsledkem pravidelných censů jedinců v populaci, spočítání jejich zastoupení v separátních nadefinovaných kategoriích a znalosti míry jejich reprodukce (např. produkce semen) je poté tvorba tzv. Lefkovitchovy přechodové matice (Lefkovitch, 1965). Ta zahrnuje pravděpodobnosti přechodů jednoho stádia (prvku matice) v čase t do dalšího v čase $t+1$ ve zvoleném projekčním intervalu (Caswell, 2006). Projekční interval se odvíjí od pravidelnosti censů. U rostlin se jedná většinou o rok.

3.1.4. Maticové výpočty a analýzy

Z vytvořené matice lze vypočítat (asymptotickou) růstovou rychlost populace (λ) jako dominantní vlastní číslo matice (dominant eigenvalue), které vyjadřuje, jestli populace roste ($\lambda > 1$), klesá až k extinkci ($\lambda < 1$) nebo je stabilní ($\lambda = 1$), pokud by byly zachovány proporce demografických charakteristik dosažených do modelu ve sledovaném přechodu (Caswell, 1989). Poslední scénář v reálném prostředí v podstatě nemůže existovat. Protože je hodnota populačního růstu jednoduše využitelná jako jednotka populační fitness (Klimeš et al., 2022), je nejčastěji počítanou hodnotou ve studiích s maticovými modely (Crone et al., 2011). Porovnáním hodnot můžeme např. jednoduše kvantifikovat, jaký efekt má patogen (např. Koubek, 2011) nebo herbivor (např. Ehrlén, 2002) při porovnání postižených a zdravých/nepoškozených rostlin. Z konstanty, kterou hodnota růstové rychlosti představuje, můžeme poté získat jeho levý charakteristický vektor (left eigenvector), tedy reprodukční hodnoty (reproductive values), a pravý charakteristický vektor (right eigenvector), což je stabilní velikostní struktura populace (stable stage distribution, SSD; de Kroon et al., 2000). Reprodukční hodnoty vyjadřují z ekologického hlediska fitness jednotlivých stádií z matice a SSD je potom jejich poměrné zastoupení v populaci po ustálení rovnováhy (Antonovics & Alexander, 1989), vycházející z asymptotického chování modelu.

Maticové modely nadto nabízejí možnost tzv. perturbačních analýz (Caswell, 2000). Ty mohou posloužit ke zhodnocení toho, jak by se změnil populační růst, pokud bychom mírně změnili některý prvek z matice. První skupina je nazývána prospektivní a řadíme mezi ně analýzy senzitivity a elasticity. Druhými jsou retrospektivní analýzy, které naopak řeší, jak se populační růst změnil skrze změnu v prvcích matice, vyvolaných změnou podmínek (např. i přítomnosti nákazy). Tam řadíme life table response experiment (LTRE; Caswell, 2000).

Senzitivita a elasticita popisuje, jakým způsobem se nekonečně malá změna v prvku matice, zatímco ostatní jsou konstantní, projeví v růstové rychlosti populace (λ). Rozdíl je ale v tom, že senzitivita vyjadřuje absolutní změnu těchto hodnot a elasticita relativní změnu (de Kroon et al., 1986). Hodnoty reprodukce v matici (u rostlin např. produkce semen) mohou dosáhnout i výrazně vyšších hodnot než pravděpodobnosti přechodů (např. vegetativní rostliny v kvetoucího jedince), které se pohybují pouze v intervalu $<0;1>$, tj. 0-100 %. Proto jsou pro zhodnocení významu jednotlivých stádií pro populační růst vhodnější analýzy elasticit, jelikož se jedná o relativní hodnoty, které je možné porovnávat, protože sumují v matici do 1.

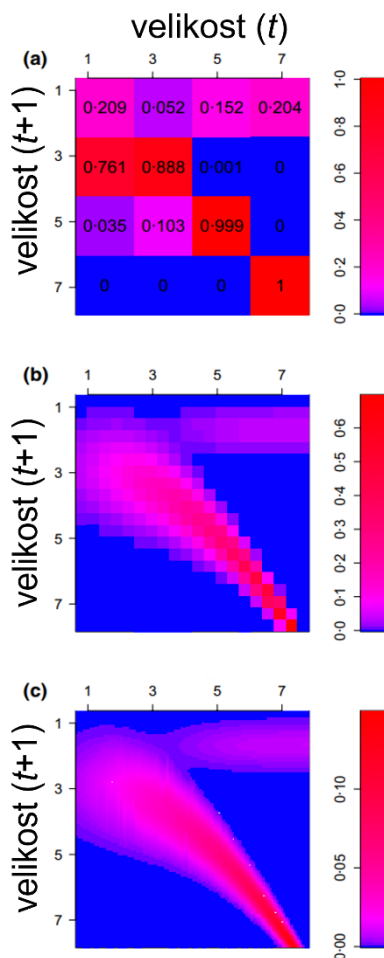
Senzitivity se používají spíše pro zhodnocení selekčního tlaku na jednotlivá stadia a přechody (de Kroon et al., 2000). Využití se může uplatnit i ve studiích s patogeny, kdy mohou lišící se hodnoty senzitivity příslušných stádií odhalit zvýšený selekční tlak na rezistenci, toleranci nebo avoidanci hostitelské rostliny v koevoluci s patogenem (Linders, 1995).

V rámci životního cyklu navíc vedou různé cykly (loops), např. od semenáčku až po tvorbu semen, čímž rostlina přispěje do populačního růstu a cyklus je uzavřen. Modely umožňují spočítat hodnoty elasticit pro celé tyto cykly mezi sebou, a ne pouze pro jednotlivé přechody. Součty elasticit přechodů vstupujících do cyklu (např. vegetativních rostlin rostoucích do kvetoucích jedinců) se rovnají součtu elasticit přechodů z cyklu vystupujících (v tomto případě kvetoucích rostlin a jejich produkce semen; van Groenendael et al., 1994). Všechny cykly sumují opět v rámci matice do hodnoty 1. Tato analýza se nazývá analýza cyklů (loop analysis; van Groenendael et al., 1994) a může být použita např. pro srovnání významu rozmnožování malých a velkých kvetoucích rostlin v přítomnosti patogenu (Linders, 1995).

3.1.5. Integrální projekční modely (IPM)

Zmíněné a další analýzy nabízí také IPM, které jsou založeny na podobném principu jako starší maticové modely – tedy opět využívají informací o tom, jak demografické charakteristiky jedinců jako růst, přežívání a reprodukce a jejich příslušné pravděpodobnosti přechodů z času t do $t+1$ ovlivní populační dynamiku (Ellner & Rees, 2006). Zásadní rozdíl mezi nimi a maticovými modely je ten, že v případě IPM nejsou stadia definována jako diskrétní kategorie, ale jedná se o kontinuální přechody, které byly vytvořeny na základě regresních modelů stavové proměnné jako je velikost rostliny (Obrázek 1; Merow et al., 2014). Tou může být krom jiného také přítomnost patogenu. Na základě těchto regresí se následně definují funkce, tzv. kernely, pro přežívání a růst (survival/growth kernel) a reprodukci (fecundity kernel), které poté jako výsledný projekční kernel poslouží k samotným výpočtům

a analýzám (Doak et al., 2021). Podrobný návod k tvorbě IPM podává např. Rees et al. (2014). Výhoda těchto modelů je spatřována hlavně ve větší přirozenosti přechodů jednotlivých stádií, která by díky jejich kontinuálnosti mohla vykazovat biologicky přesnější výsledky a také překonávat častý problém s nedostatkem jedinců v některé z definovaných diskretních kategorií v případě matic. Pokud je ale velikost populačního vzorku a počet stádií životního cyklu dostatečný, vykazují maticové modely podobně přesné výsledky jako IPM (Doak et al., 2021).



Obrázek 1: Porovnání maticových (a, b) a integrálního projekčního modelu (IPM; c). Horní řádek značí velikostní kategorie v čase t , postranní sloupec velikostní kategorie v čase $t+1$. Čísla v matici jsou pravděpodobnostmi přechodů mezi projekčním intervalem (červená barva značí vysokou pravděpodobnost přechodu, modrá barva nízkou). Čím je v maticových modelech stádií více (jako 20 v (b)), tím se model spíše podobá podrobnosti kontinuálních přechodů v IPM (c). Obrázek ukazuje matice pro vytrvalou bylinu. Převzato a upraveno dle Merow et al. (2014).

3.1.6. Rešerše maticových a IPM studií s rostlinnými patosystémy

Celkem existuje pouze šest autorovy dostupných prací, které využívají pro zhodnocení populačního vlivu maticové modely (Davelos & Jarosz, 2004; Davelos Baines et al., 2014; Frantzen, 1994; Koubek, 2011; Linders, 1995; Prendeville et al., 2014) a jeden s IPM (Kolb, 2012),

který se navíc primárně zaměřuje na zhodnocení herbivorie (Tabulka 1). Další dvě práce nejsou autorovi dostupné (Alexander, 1982; Emery, 1997). První z nich je prezentována alespoň stručně v publikaci Antonovics & Alexander (1989).

studie	hostitel	patogen	charakteristika patogenu dle definic (Burdon 1993)*	typ modelu	růstová rychlost (λ)	SSD	analýza elasticit	další maticové analýzy
Davelos & Jarosz, 2004	<i>Castanea dentata</i>	<i>Cryphonectria parasitica</i>	systemický; zabiják	maticový deterministický	x	x	x	LTRE
Davelos Baines et al., 2014	<i>Castanea dentata</i>	<i>Cryphonectria parasitica</i>	systemický; zabiják	maticový deterministický				transient analysis
Frantzen, 1994	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Puccinia punctiformis</i>	systemický; oslabovač	maticový deterministický		x		
Koubek, 2011	<i>Falcaria vulgaris</i>	<i>Puccinia sii-falcariae</i>	systemický; kastrátor/oslabovač	maticový deterministický a stochastický	x	x	x	LTRE
Linders, 1995	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Diaporthe adunca</i>	nesystemický; kastrátor/zabiják	maticový deterministický	x	x	x	senzitivity; loop analysis
Prendeville et al., 2014	<i>Cucurbita pepo</i>	Zucchini yellow mosaic virus (ZYMV); Cucumber mosaic virus (CMV)	systemický; oslabovač	maticový deterministický	x	x	x	LTRE, senzitivity
Kolb, 2012	<i>Phyteuma spicatum</i>	neurčený houbový patogen	-	IPM	x		x	

Tabulka 1: Přehled studií s maticovými modely a IPM rostlinných patosystémů. Křížek u jednotlivých analýz modelů značí jejich použití v konkrétní studii. V případě méně obvyklých analýz jsou tyto vypsány v posledním sloupci jmenovitě. Podrobnosti viz text.

*Burdon (1993) dělí patogeny zjednodušeně na systemické (rozhřívající se dále z místa infekce) a nesystemické (typicky v ložisku) a souběžně jsou tyto typy rozděleny na tzv. „castrators“ (kastrátory), redukující až znemožňující pohlavní rozmnožování; „killers“ (zabijáky), způsobující úmrtí/výrazně zvýšenou mortalitu rostliny a „debilitators“ (oslabovače), narušující růst rostliny bez zjevného vlivu na její fitness. V tabulce jsou použity české ekvivalenty dle vzoru (Sedlářová et al., 2021).

Výsledky jmenovaných dostupných prací nabízí relativně rozmanitou škálu různých patosystémů, jejichž závěry je obtížné zobecňovat, protože populační dynamika jednotlivých patosystémů, včetně různých experimentálních přístupů využitých ve studiích, může mít do jisté míry vliv na prezentované výsledky. Studie hodnotí populační dynamiku vytrvalých neklonálních rostlin se systemickými i nesystemickými patogeny (příslušně Koubek, 2011; Linders, 1995), klonální rostliny se systemickým patogenem (Frantzen, 1994), stromů se systemickým patogenem, a navíc v kombinaci s hyperparazitickým hypovirem (tj. antagonistou přítomného patogenu; Davelos & Jarosz, 2004; Davelos Baines et al., 2014) a jednoleté rostliny a systemického viru, (Prendeville et al., 2014). Kromě poslední studie jsou předmětem zájmu pouze parazitické houby.

Studie mají různé cíle a od povahy patosystémů se odvíjejí též podoby experimentálního designu. Některé sledují populační dynamiku v rámci několika přirozených populací

s odlišnými charakteristikami a berou tak ohled na abiotické podmínky prostředí, které mohou interakci ovlivňovat (Koubek, 2011; Linders, 1995). Naopak další v rámci zkoumání vlivu *Cryphonectria parasitica* a jeho dsRNA hypoviru (Hypoviridae), který snižuje agresivitu parazita, na *Castanea dentata* (Davelos & Jarosz, 2004; Davelos Baines et al., 2014), hodnotí vliv patogenu s použitím rozdílných populací. Na jedněch se patogen vyskytuje, další populace jsou zdravé a poslední obsahují rostliny „uzdravující se“ díky přítomnosti hypoviru. Ačkoliv autoři komentují, že všechny populace jsou si podobné, není možné brát v potaz všechny faktory, které se na lokalitách vyskytují. I když populační růst všech populací je přibližně stejný, může být kompenzován výhodnějším prostředím k růstu kaštanovníků v nakažených populacích, nebo naopak potlačován kvůli horším podmínkám v populacích zdravých. Jiným přístupem je poté pozorování rostlin vzešlých ze semen z přírodních populací v řízených podmínkách výzkumné zahrady (Prendeville et al., 2014). Autoři této studie se snaží naopak o vyloučení některých biotických faktorů – např. aplikací insekticidů pro potlačení přítomnosti mšic, které by jakožto vektory zkoumaných virů mohly jimi infikovat zdravé rostliny, což by mohlo ovlivnit výsledky. Rostliny zde byly dokonce v suchém období zavlažovány a při klíčení vysetých semen blízko sebe byly od sebe rozsazeny. Mezidruhovú kompetice ale potlačována cíleně nebyla. Je patrné, že hodnotit celý životní cyklus rostliny v řízených podmínkách je náročné a nelze výsledky poté jednoduše přeložit do skutečné populační dynamiky v přírodě. Je tak ale teoreticky možné sledovat „čisté“ působení patogenu, i když budou tyto závěry patrně přínosnější spíše pro zemědělskou praxi, kde jsou populace z mnoha pohledů více homogenní (Alexander, 2010), než při zkoumání ekologie planých patosystémů.

Modelovací studie na rostlinných patosystémech také ukazují určité limity tohoto přístupu (kromě již výše popsaného), které je nutné zohlednit při interpretaci výsledků analýz. Protože je hodnocen celý životní cyklus rostliny včetně přechodů všech zvolených stádií, které jsou do modelů dosazovány, je náročné obzvláště v přirozených podmínkách získat dostatečná data pro všechny z nich. Např. Linders (1995) v patosystému jitrocele kopinatého (*Plantago lanceolata*) a *Diaporthe adunca* velké množství vstupů do matic (jako jsou pravděpodobnosti přechodů do stádia semenné banky, klíčení semen a přežívání semenáčků a přežívání mladých vegetativních rostlin), dosazuje na základě dat z jiných studií. Je zřejmé, že tyto hodnoty mohou být oproti zkoumaným lokalitám nadhodnoceny nebo podhodnoceny. Stejný problém nastává, pokud některá data vstupují do modelů za nepřirozených podmínek. Při zkoumání tykve obecné (*Cucurbita pepo*) a virů Zucchini yellow mosaic virus (ZYMV) a Cucumber mosaic virus (CMV) byla patrně nadhodnocena produkce semenáčků, protože

počty semen v semenné bance plodů („gourd bank“) byly počítány v laboratoři ihned po jejich užití (Prendeville et al., 2014). Semena v přírodních populacích ale mohou být např. zkonzumována býložravci nebo přemístěna stokem vody při dešti na stanoviště nevhodná pro klíčení (Prendeville et al., 2014). Odhady počtu semenáčků mohou být také nepřesné, když je jejich produkce odhadována dle menších pozorovaných ploch a převedena aproximovaně na celou velkou plochu populace (Davelos & Jarosz, 2004). Občas se také stane, že v populaci není dostatečný počet jednotlivých značených stádií, což by mohlo mít vliv na projektovaný populační růst nebo strukturu (Koubek, 2011). Limitací může být i použití deterministických modelů vůči stochastickým, které by mohly lépe vyjadřovat změny v ekologii populací (Linders, 1995). Protože ale většina studií vychází z relativně krátkého časového úseku (méně než 5 let pozorování), mohou zvolené deterministické modely za těchto podmínek vyjadřovat spolehlivější výsledky (Doak et al., 2005).

Zajímavým fenoménem je výše zmíněné přechodné chování populací (transient dynamics), jež může výrazně zasáhnout do vysvětlení probíhajících dějů. První studie (Davelos & Jarosz, 2004) odhalila, že zdravé, nakažené a uzdravující se populace *C. dentata* se prakticky neliší svými růstovými rychlostmi (λ), ale vliv je patrný na zastoupení velikostních stádií stromů (vyjádřeno jako SSD). Závěrem tedy bylo, že přítomnost hypoviru způsobí návrat populační struktury do stavu podobnému populacím zdravých. Protože ale populační růst jednotlivých populací nevykazuje větší rozdíly, nemůže být uzdravení z ekologického hlediska zcela potvrzeno (Davelos & Jarosz, 2004). Navazující studie (Davelos Baines et al., 2014), využívající stejná data a maticové modely, nicméně zjistila, že tyto zdánlivě uzdravující se populace vykazují přechodnou populační dynamiku s vyšším růstem populace, než by projevovала stejná populace při stabilní populační struktuře (tzv. population inertia (Koons et al., 2007)). Právě při přechodu od nakažené k „uzdravující se“ se tyto populace přechodně zvětšují. Jelikož je plodnost (fecundity) stromů, vyjádřená základní reprodukční hodnotou (basic reproductive value), nízká, i tyto populace nakonec míří k extinkci i přes prvotní optimistická očekávání založených na základních maticových analýzách. Tento jev ze své podstaty nedokážou hodnoty deterministického asymptotického populačního růstu zachytit (Davelos Baines et al., 2014).

Dalším problémem je při modelování klonálních rostlin vymezení rostlinných jedinců a jejich následné rozdělení do kategorií v maticích. Systemické patogeny mohou pronikat do celých genet, a tak je zhodnocení nových nákaz v rametách komplikací. Specifický přístup k tomuto problému zaujal Frantzen (1994), který ve svém maticovém modelu místo rostlinných jedinců

patosystému pcháče rolního (*Cirsium arvense*) se rzí *Puccinia punctiformis* použil vymezené stejně velké čtvercové plochy o neměnném počtu (růstová rychlost populace (λ) byla tedy vždy rovna 1). Hodnotila se zde stabilní populační struktura, kdy byly čtverce buď obsazené rostlinou zdravou, nakaženou, nebo byly prázdné. Protože je pcháč klonální, mohl buď růst stále v jednom čtverci (statický klonální růst, „static clonal growth“), nebo dorůst do čtverců vedlejších (dynamický klonální růst, „dynamic clonal growth“). Matice z několika časových období z různých měsíců byly nakonec sloučeny tak, aby reprezentovaly jeden roční přechod. Díky tomuto přístupu se podařilo zjistit, že dynamický klonální růst je pravděpodobně zodpovědný za únik před nákazou, protože v takto obsazených buňkách byla pravděpodobnost incidence nákazy nižší v porovnání se statickým růstem (Frantzen, 1994). Výsledek by korespondoval s úvahami o snaze klonálních rostlin „uniknout“ před účinky patogenu zvýšenou tvorbou ramet (Wennström, 1994). Protože tento přístup nehodnotí i při využití maticových modelů celý životní cyklus rostliny a nebere ani v potaz rostlinné jedince, je jeho využití v jiných studiích spíše omezené.

Studie s maticovými modely i přes zmíněné limitace mohou poskytnout zajímavé výsledky o populační úrovni patosystémů. Například je možné dokázat, že v mnoha případech je vliv patogenů na růstovou rychlost populace (λ) překvapivě malý, jelikož mohou být s větší pravděpodobností nakaženy větší rostliny, které potom sníženou plodnost kompenzují v populaci tím, že mají více plodů než ty menší, nakažené s nižší pravděpodobností (např. u *P. lanceolata* a *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans* (Antonovics & Alexander, 1989)). Také systemické patogeny mohou díky dlouhodobé koevoluci vykazovat na populační úrovni menší dopady, než by se dalo očekávat z individuálních symptomů. To je ale často závislé na podmínkách prostředí (Koubek, 2011) nebo případně vyšší toleranci rostliny díky předchozímu setkání s patogenem a následnému přizpůsobení (Prendeville et al., 2014). Ne vždy je ale hlavním ukazatelem změn vyvolaných patogenem pouze populační růst. Změnit se může i struktura populací, jelikož mohou být potlačena určitá velikostní stádia, která potom mají v napadených populacích menší význam pro další růst populace, zatímco jiná stádia přispívají více. Tyto změny je možné odkrýt pomocí LTRE a analýzy elasticit (Davelos & Jarosz, 2004). Loop analysis potom např. odhalila zvýšený selekční tlak na pohlavní reprodukci menších rostlin v již zmíněné studii (Linders, 1995), jelikož mají menší pravděpodobnost nákazy. Přispívají tak více k populačnímu růstu, i když ten zůstává podobný (podobně jako u (Antonovics & Alexander, 1989)). Jediná studie (Kolb, 2012) využívající IPM v souvislosti s patogeny testovala vliv pastvy (zejména) srnců na populační dynamiku zvonečníku klasnatého (*Phyteuma spicatum*). Pomocí klasického rozdělení na populace

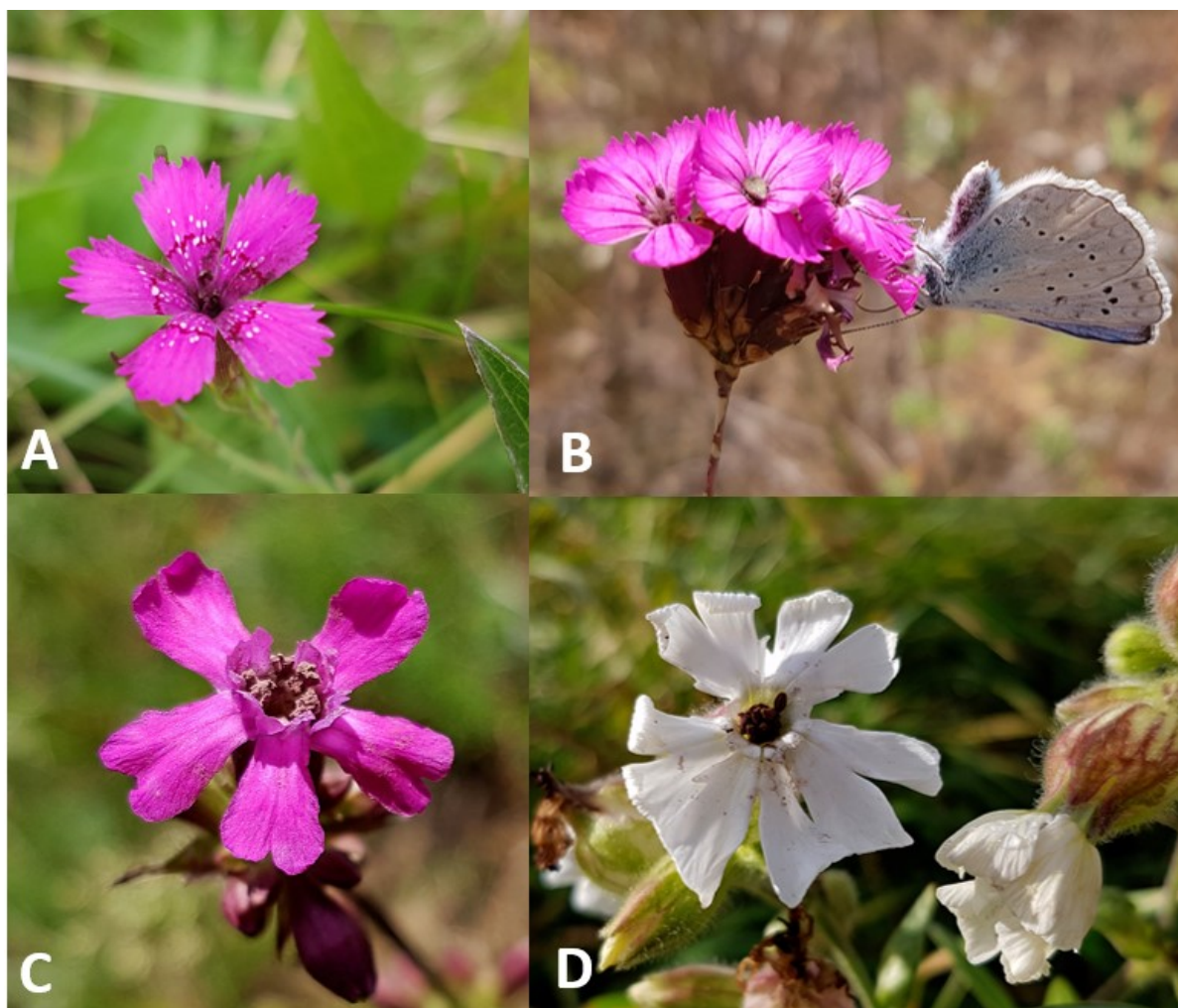
s přítomností herbivorů a oplocenými kontrolními populacemi, kde byl jejich vliv vyloučen, překvapivě došla k tomu, že populace v oplocenkách vykazovaly menší růst oproti těm volně přístupným obratlovčím herbivorům. Větší vliv na populační růst nakonec totiž měly patogenní houby (podrobněji ve studii neurčené), které způsobovaly zvýšenou mortalitu dospělců i semenáčků a sníženou reprodukci hostitelské rostliny (Kolb, 2012). Vysvětlení by mohla nabízet větší prevalence nákazy způsobená vyšší hustotou populace v oplocených částech, kde mohou rostliny růst lépe bez tlaku pastvy.

3.2. Základní poznatky o biologii květních snětí rodu *Microbotryum*

Následující podkapitola představuje vybrané poznatky o modelovém patogenu a jeho příbuzných druzích z pohledu jejich biologie na úrovni hostitelských jedinců i populací.

V češtině je okruh sterilizujících hub *Microbotryum violaceum* s. l. (Pucciniomycotina) obecně označován jako květní snětí (anglicky anther smuts), za což může fakt, že rod *Microbotryum* byl dříve řazen do rodu *Ustilago*, spadající pod druhou velkou parazitickou skupinu stopkovýtusých hub – snětí (Ustilaginomycetes; viz např. Alexander & Antonovics, 1988; Baker, 1947; Thrall et al., 1993). Taxonomie rodu *Microbotryum* s rozvojem moderních metod, jak molekulárně-genetických (např. Petit et al., 2017), tak elektronové mikroskopie, založené na rozlišení povrchové ultrastruktury spor (např. Denchev et al., 2009), stále prodělává jisté změny, a to zejména na úrovni konkrétních druhů. To je dáno tím, že rod obsahuje množství kryptických druhů úzce specializovaných nebo v jiných případech poměrně generalistických, parazitujících na vzájemně příbuzných hvozdíkovitých rostlinách (Kemler et al., 2013). Příklady hostitelů z této čeledi jsou hvozdíky (*Dianthus*), silenky (*Silene*), smolničky (*Viscaria*) a další (Obrázek 2).

Další druhy rodu *Microbotryum* napadají i zástupce čeledí štětkovité (Dipsacaceae), hluchavkovité (Lamiaceae), bublinatkovité (Lentibulariaceae), šruhovité (Portulacaceae) a rdesnovité (Polygonaceae; Kemler et al., 2006). Hostitelské spektrum je ale očividně ještě širší a týká se i čeledí hvězdníkovité (Asteraceae), zimolezovité (Caprifoliaceae), hořcovité (Gentianaceae), zdrojovkovité (Montiaceae) a pupalkovité (Onagraceae; Kemler et al., 2020). Zajímavé ale je, že druhy rodu *Microbotryum* tvoří sory (kupky) v prašnicích pouze u některých čeledí (mimo jiné např. u zkoumaných Caryophyllaceae), zatímco produkce spor jiných druhů patogenu probíhá buď v semeníku nebo semenech, případně dokonce na stonku



Obrázek 2: Hostitelé z čeledi hvozdíkovité (Caryophyllaceae) napadení květní snětí, která tvoří charakteristické hnědé kupky spor ve květech, které mohou být přenášeny opylovači. A: hvozdík kropenatý (*Dianthus deltoides*); B: hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*); C: smolníčka obecná (*Viscaria vulgaris*); D: silenka bílá (*Silene latifolia* subsp. *alba*). Autor: Marek Kasner

či listech (Kemler et al., 2020), kvůli čemuž by české označení „květní snětí“ obecně pro všechny druhy tohoto rodu bylo zavádějící. Pro autorem studovaný patogen je toto označení ale přijatelné a může být (a v česky psaných pracích i je – viz např. Koupilová, 2015, 2017) logicky použito jako synonymní náhrada pro jeho latinské jméno.

Pro úvahy nad interpretací sbíraných dat a maticovými modely je podstatné uvědomit si souvislosti životní strategie květní snětí (podrobně kap. 4.1.2., sekce „Životní cyklus květní snětí rodu *Microbotryum*“). *Microbotryum violaceum* s. l. kombinuje několik zásadních charakteristik, které mají vliv na jeho interakci s hostitelem. Jedná se o systemický biotrofní patogen sterilizující květy (Burdon, 1993), přenos spor je frekvenčně závislý (Antonovics & Alexander, 1992) a je zprostředkován zejména hmyzími vektory (Jennersten, 1983). Frekvenčně závislý přenos se neprojevuje ale za všech podmínek – z modelů vyplývá, že při nízkých hustotách populace, kdy vektor (v našem případě opylovač) není schopen najít nebo

detekovat dalšího jedince kvůli tomu, že jsou příliš daleko od sebe, je přenos spor závislý právě na hustotě (Antonovics, 2017). Semenáčky navíc mohou být i v přirozeném prostředí infikovány spory šířenými vzduchem (spadem z napadených rostlin) s na hustotě závislou pravděpodobností (Bruns et al., 2017). Přenos vzduchem na semenáčky byl ale experimentálně potvrzen jen do vzdálenosti maximálně 3,2 m (Roche et al., 1995). Šíření choroby touto cestou nemá na svědomí pouze budoucí sterilizaci hostitele, jak by se dalo předpokládat. Při laboratorní inokulaci semenáček *Silene latifolia* subsp. *alba* byl pozorován vliv na různé růstově-morfologické charakteristiky ještě před pouhým okem viditelnými projevy nákazy při kvetení hostitele (Antonovics et al., 2018). Nakažené semenáčky produkovaly kratší, avšak více početné listy, a měly menší podzemní biomasu. V generativním stavu potom kvetly tyto rostliny dříve a nesly větší počty květů než rostliny zdravé. Na hostitele tedy působí i endofytické stádium květní sněti (Antonovics et al., 2018). Patogen se ale zjevně nepřenáší semeny, protože dochází k aborci semeníku při systemické nákaze (Antonovics et al., 2018; Baker, 1947). Navzdory tomuto logickému úsudku mohou být rostliny uzdraveny za působení vyšších teplot (Alexander & Maltby, 1990; Giles et al., 2006). I za běžných podmínek v přírodě nebo výzkumné zahradě se rostliny mohou uzdravovat, ačkoliv proporce těchto událostí se může mezi studiemi výrazně lišit od jednotek po vyšší desítky procent uzdravených rostlin ze zkoumaného vzorku (ačkoliv informace o venkovní teplotě zde není uvedena; Biere & Antonovics, 1996; Bruns et al., 2017; Buono et al., 2014). Navíc existují záznamy o rostlinách s částečnou nákazou (tj. některé květy nebo květenství na nakažených rostlinách zůstávají zdravé; např. Alexander & Antonovics, 1988; Baker, 1947). V obou případech (částečně) infikované rostliny mohou tím pádem přispět do populačního růstu svými semeny, což by bez dlouhodobého sběru dat nebylo možné zjistit.

3.2.1. Vliv květní sněti na jedince

Jak je zjevné z předchozího textu, květní sněť se svým působením neomezuje jen na sterilizaci svých hostitelských rostlin. Vztah s hostiteli je totiž komplikován tím, že je jejich přenos do velké míry závislý na opylovačích. Také je důležité podotknout, že pro systemické sterilizující patogeny s úzkou vazbou na hostitelskou rostlinu je teoreticky výhodnější delší doba přežití hostitele pro zvýšení pravděpodobnosti přenosu závislém na tvorbě květů (Buono et al., 2014). Z toho by mohl vyplývat relativně benigní účinek na další vlastnosti rostliny včetně schopnosti přežívání.

Celkově květní sněť u různých hostitelů patrně primárně nezpůsobuje zvýšenou mortalitu (např. Alexander & Antonovics, 1988; Bruns et al., 2017). Variabilita sezónních teplotních

podmínek při přezimování rostlin se může v některých letech projevit větší mortalitou nakažených rostlin (u *S. latifolia* subsp. *alba*), což je ale zřejmě viditelné hlavně v letech, kdy je celková mortalita všech rostlin relativně nízká (Thrall & Jarosz, 1994a). V další studii (Buono et al., 2014) dokonce sledované rostliny (*S. latifolia* subsp. *alba*) vykazovaly delší životnost než rostliny zdravé. Tento překvapivý výsledek není navíc spojen s tím, že by větší rostliny, které se pravděpodobněji infikují, mohly být odolnější a přežít déle než menší jedinci, protože výsledek je nezávislý na počtu kvetoucích lodyh (Buono et al., 2014). Proto se tak opravdu může jednat o ukázkou snahy patogenu o prodloužení životnosti hostitele skrze přesměrování zdrojů určených pro reprodukci.

Různé symptomy se odvíjí od manipulace fenotypu květní sněti či jejích vedlejších účinků na biologii napadené rostliny (které nemají přímý vliv na zvýšení fitness patogenu). Některé z nich také mohou být vyvolány snahou o obranu a kompenzací nechtěných změn ze strany rostliny (Shykoff & Kaltz, 1998). Mezi změnami, vyvolanými v přítomnosti patogenu, byly pozorovány např. snížená produkce kořenové biomasy na úkor prýtu (Shykoff & Kaltz, 1998) a vyšší počet, ovšem menších, květů. V tomto případě byl zvýšený počet umocněn ještě více u samičích květů oproti samčím u *S. latifolia* subsp. *alba* (Alexander & Maltby, 1990). Setkáme se též se zvýšenou květní asymetrií (v poměru nejkratšího a nejdelšího korunního lístku; Alexander & Maltby, 1990), nižšími ale početnějšími květními lodyhami (Biere & Honders, 1996a) a dřívějším kvetením (Jennersten, 1988; Koupilová, Koubek, et al., 2021; Shykoff & Kaltz, 1998). U hvozdíku kartouzku dokonce infikované květy kvetou průměrně déle než zdravé (Koupilová et al., 2022), což je patrné i u smolničky obecné (*Viscaria vulgaris*; Jennersten, 1988). Samčí květy u dvoudomé silenky bílé produkovaly ve studii Shykoff & Kaltz (1998) méně nektaru v přítomnosti systemické nákazy, naopak samičí nabízely nektaru více. Méně nektaru produkovaly i napadené oboupohlavné květy u hvozdíku kartouzku (Koupilová et al., 2022). U silenky bílé někteří jedinci neprodukovali nektar vůbec (u zbytku bylo množství nižší; Shykoff & Bucheli, 1995). Jelikož kvůli infekci není přítomen ani pyl, mají tyto důsledky vliv i na chování opylovačů, kteří diskriminují proti nakaženým rostlinám (Koupilová et al., 2022; Shykoff & Bucheli, 1995). Posunutá fenologie má ale na začátku sezóny kvetení (v případě smolničky) kompenzační efekt díky nedostatku zkušeností opylovačů se sníženou potravní odměnou u nakažených rostlin, ačkoliv později v sezóně už opylovači jinak preferují zdravé květy s větší odměnou v podobě pylu a nektaru (Jennersten, 1988). Na hvozdíku kartouzku bylo dále zjištěno, že opylovači stráví v porovnání kratší čas na rostlině tím, že prohledají méně květů než na zdravé (což by ale mohlo ve výsledku dokonce zvýšit rychlost přenosu teliospor; Koupilová et al., 2022). I zmíněný zvýšený počet květních lodyh u silenky

může být zodpovědný za pravděpodobnější nákazu, přes větší viditelnost/atraktivitu pro opylovače. Rostliny s více květními lodyhami jsou také častěji napadeny predispersními predátory – housenkami rodu *Hadena* (Biere & Honders, 1996b). Spojitost všech těchto efektů by se mohla přenést také na populační úroveň z hlediska šíření nákazy a do výsledné prevalence a snížené fitness hostitele. Komplexitu efektů u jedinců by na úrovni populace mohly pomoci rozklíčovat právě maticové modely; tedy určit, jak působí dohromady patogen v rámci jednotlivých stádií životního cyklu hostitele na populační růst, která stadia jsou pro něj klíčová a zda patogen dokáže i pozměnit strukturu těchto populací.

Do úvah o vlivu květních snětí vstupují také epidemiologické faktory vycházející z vlastností a koevoluce patosystému. Ačkoliv je většinou pravidlem, že parazit je v evolučních „závědech ve zbrojení“ lépe adaptován než hostitelský druh, není tomu tak vždy, což se ukazuje i u rodu *Microbotryum*. Ten za nimi zaostává zjevně mimo jiné kvůli pomalejší migraci (tj. genovému toku) a častému selfingu oproti rekombinaci a tím zvýšené genetické variabilitě hostitele (Kaltz & Shykoff, 1998). Tento fenomén, tzv. maladaptace, byl potvrzen i u hvozdíku kartouzku, kde jsou květní sněti z jiných populací rostlin schopny lépe infikovat hostitele než rostliny z té populace, kde se původně vyskytovaly (Koupilová, Koubek, et al., 2021). Odlišnosti v demografii a epidemiologii z pohledu agresivity patogenu může způsobit v tomto ohledu i infekce větším počtem jedinců různých genotypů květní snětí. Při těchto vícenásobných infekcích patogen sice nezvyšuje mortalitu rostlin, ale rostliny jsou s vyšší pravděpodobností celé sterilizovány a uzdravují se oproti individuálním infekcím méně často (Buono et al., 2014).

3.2.2. Vliv květní snětí na populační úrovní

Při následném pohledu na populace je opět náročné výsledky patosystémů květních snětí zobecňovat pro čeleď Caryophyllaceae jako celek, protože studie se liší nejen modelovými hostiteli, ale i různými charakteristikami populací jako je jejich hustota, abiotické a biotické podmínky, prevalence nákazy (související i se zastoupením genetické rezistence daných rostlin) atd. První jednoduchý deterministický (nikoliv maticový) model (Alexander & Antonovics, 1988) na patosystému *S. latifolia* subsp. *alba* – *Microbotryum violaceum* založený na pouhém jednom ročním přechodu předpokládá, že při vysokém vzcházení rostlin a nízké míře šíření choroby v populacích dojde k jejich výslednému uzdravení a extinkci patogenu, naopak při nízkém vzcházení rostlin a vysoké míře infekcí mohou vyhynout hostitelské populace. Posledním scénářem je rovnováha populací, kdy je vzcházení i míra nových nákaz vysoká (Alexander & Antonovics, 1988). Výsledky tohoto modelu pro

vysvětlení reality jsou relativně omezené. Důvodem může být kromě krátkého intervalu pozorování i ignorování částečných nákaz, které byly ve studii i podrobně popsány, a schopnosti uzdravování rostlin. V obou případech (částečně) infikované rostliny mohou přispět do populačního růstu svými semeny, což by mělo za následek změněné výstupy modelu. Překvapivá data a vysvětlení nabízí novější studie s modelováním populace hvozdíku *Dianthus pavonius* (Bruns et al., 2017). Ta zjistila, že i při vysoké prevalenci nákazy nemusí tento stav vést nutně k extinkci populace, jak by se z vlivu na vznik nových semenáčků mohlo zdát. Ačkoliv populace, kde je více než 41% prevalence, početně klesá, jsou za to pravděpodobně zodpovědné primárně jiné faktory než přítomnost patogenu. Modely také ukazují, že při všech reálných hodnotách vzcházení a různých módů šíření infekce se nakonec populace uzdraví. Současný stav tak může být pouze kulminací epidemie, kde se získaná rezistence kvůli dlouholetosti hostitele projeví až za delší dobu (Bruns et al., 2017). Z dlouhodobých pozorování demografie a epidemiologie populací vyplývá, že pokud je populace dostatečně velká pro dlouhodobé přežití patogenu, květní sněť s rostoucí prevalencí omezuje populaci skrze nižší hustoty vzešlých semenáčků a je zde též nižší klíčivost semen (u *Silene dioica*; Carlsson & Elmquist, 1992). Populace s nejvyšší velikostí a hustotou jevíly absenci (či velmi nízkou prevalenci) choroby. Je možné, že tyto populace mohly mít v minulosti prevalenci vyšší a díky později získané rezistenci míra nákazy klesla (Carlsson & Elmquist, 1992). Nakonec je potřeba poznamenat, že při hodnocení demografických charakteristik, jako je mortalita nebo reprodukce (kvetení), je potřeba dát pozor na výraznou sezónní stochasticitu – ať už se jedná o meteorologické podmínky (letní sucha/chladné zimy) nebo třeba přítomnost pastvy – která může ovlivňovat jak rostlinu, patogen, tak jejich interakci (Thrall & Jarosz, 1994a). Pokud reflektujeme tyto faktory, můžeme se vyhnout závěrům, které by zohledňovaly pouze přítomnost květní sněti a nepřesně tak diskutovaly její skutečný vliv.

3.2.3. Kontext různých modelových hostitelů květní sněti pro pozdější úsudky o vlivu nákazy

Ačkoliv je působení skupiny monofyletických zástupců rodu *Microbotryum* parazitujících na čeledi Caryophyllaceae do jisté míry podobné tím, že houba přemění prašníky na sory produkující teliospory a zamezí tak zároveň produkci pylu, v závislosti na druhu hostitele mohou být projevy infekce různé. Pro uvažování nad úrovněmi působení choroby jsou níže popsány rozdíly, které mohou vyplývat z dat na jiných modelových druzích. Rod *Microbotryum* a konkrétní druh zkoumaný v této práci může mít u modelového hostitele

D. carthusianorum v určitých aspektech pro rostlinu odlišné důsledky než např. u podrobně studovaných silenek (rod *Silene*, kromě jiných nejčastěji *S. latifolia* subsp. *alba* a *S. dioica*; zkoumané např. Alexander & Antonovics, 1988; Antonovics et al., 2002; Antonovics & Alexander, 1992; Baker, 1947; Thrall & Antonovics, 1995).

Příčiny různorodých efektů choroby bychom mohli rozdělit kupříkladu následovně: (i) rozdíly v biologii patosystému na evolučně-genetické úrovni (např. úspěšnost infekce: míra virulence a agresivity květní sněti a míra rezistence hostitele v důsledku koevoluce), (ii) fenotypové rozdíly rostliny, které mají vliv na životní cyklus patogenu (např. oboupohlavné květy oproti jednopohlavným u dvoudomých hostitelů), (iii) rozdíly v tritrofických interakcích (např. odlišná biologie opylovačů – přenašečů nákazy – a herbivorů, vč. predispersních predátorů semen, působících na rostlinu), (iv) podmínkách prostředí v rámci studií (např. teplota, půdní vlastnosti) a (v) vlastnosti populací (např. hustota populací, incidence a prevalence nákazy). Tyto jmenované rozdíly teoreticky mohou vyústit ve značné disparity výsledků pozorování biologie patosystému.

Důkazem podstatných změn v pozorovaných výsledcích interakce květní sněti s hostitelem může být již i faktor zdánlivě vnější, ačkoliv těsně spjatý s životním cyklem patogenu: vektor květní sněti – opylovač, který přenáší spory na další jedince. Ovlivnění jeho chování různou biologii hostitele může mít značný vliv na projevy choroby dokonce u rostlin stejného rodu, jak zjistila již citovaná studie (Biere & Honders, 1996b), kde rozdíl ve fenologii *S. dioica*, kvetoucí o několik týdnů (4-8) později než *S. latifolia* subsp. *alba*, vedl k tomu, že právě u druhé, dříve kvetoucí silenky, byla v případě samčích rostlin vyšší pravděpodobnost systemické nákazy. Zároveň společný opylovač, ale současně i predispersní predátor semen – můra knotovková (*Hadena bicruris*) – predovala více u později kvetoucích jedinců *S. latifolia* subsp. *alba*, a naopak více u dříve kvetoucí *S. dioica* (Biere & Honders, 1996b). Vzhledem k tomu, že tato práce posuzuje jak vliv patogenu, tak obecně vliv predispersních predátorů semen na populační dynamiku hostitele, je potřeba pro úvahy nad výsledky brát tyto odlišnosti v potaz.

Jelikož je touto prací studovaný hvozdík kartouzek vytrvalá dlouhověká rostlina, populační vývoj nákazy se zřejmě podobá spíše podobným druhům jako *S. dioica* a *S. acaulis* (zkoumané příslušně Carlsson & Elmqvist, 1992; Morris & Doak, 1998) než krátkověkým druhům (např. *S. latifolia* subsp. *alba*), jak zmiňuje Koupilová (2017). To by se mohlo projevovat mimo jiné různou měrou rezistence hostitele k nákaze a virulence či agresivity patogenu, což naznačují výsledky Koupilové, Koubka, et al. (2021). Pokud porovnáme populační

dynamiku dlouhověkých rostlin ve dvou studiích se stejnou délkou pozorování (8 let): *Dianthus pavonius* (Bruns et al., 2017) a *S. acaulis* (Marr & Delph, 2005), jeví se např. hodnoty nakažování a uzdravování u obou rostlin v čase jako poměrně stabilní (u silenky jsou až zanedbatelné, kolem 1 %).

Na první pohled viditelnější rozdíly může způsobit též to, že hvozdík kartouzek nese oboupohlavné květy, zatímco kupříkladu *S. dioica* nebo *S. latifolia* subsp. *alba* jsou dvoudomé rostliny s geneticky určeným pohlavím. U samičích květů *Microbotryum violaceum* mění expresi pohlaví, aby posléze v prašnících započala produkce spor v sorech; u samčích květů jsou přeměněny prašníky v sory přímo (Ruddat et al., 1991). Rozdílné chování samčích a samičích rostlin při nakažení bylo popsáno v kapitole 3.2.1.

3.3. Vliv predispersní predace semen jako potenciálního limitujícího faktoru populací s květní snětí a kvantifikace jejího vlivu

Protože je téma predispersní predace semen rozsáhlé nad rámec této práce (a je autorem diskutováno v bakalářské práci podrobněji (Kasner, 2019)), budou zde v kontextu kvantifikace jejího vlivu představeny hlavně vybrané klíčové informace s přihlédnutím k čeledi modelového organismu této práce, *Dianthus carthusianorum*, a výsledkům některých populačních strukturovaných modelů jiných rostlin.

Predispersní predace semen může být jedním z faktorů poklesu populací rostlin nakažených květní snětí, kterou jinak nelze vysvětlit přítomností nákazy (Bruns et al., 2017). Patrně nejvýznamnějším predispersním predátorem u hvozdíkovitých rostlin jsou housenky můr rodu *Hadena*, které byly dokumentovány v populacích různých druhů a slouží zároveň jako vektory spor květní sněti (Biere & Honders, 1996b; Bruns et al., 2017; Collin et al., 2002; Collin & Shykoff, 2010; Miyake et al., 2018). Vliv této predace může být značný, jak bylo dokumentováno u silenek (*S. dioica* a *S. latifolia* subsp. *alba*), kde housenky zkonzumovaly až přes 50 % semen v tobolkách (Biere & Honders, 1996b). *Hadena* je potom oproti ostatním predispersním predátorům dominantním antagonistou. Nejen, že zkonzumuje více semen, ale predované tobolky navíc produkují semen méně a s menší hmotností, než vytváří jinak nepredované tobolky (Collin et al., 2002). Predispersní predace má analogický účinek pro reprodukci jako sterilizace květů; jelikož může být ale teoreticky přítomna u všech zdravých rostlin v populaci, dá se spekulovat, že ve výsledku na populační růst má možná větší vliv než květní sněť. Podrobnější rozbor zhodnocení predispersní predace u modelového druhu *D. carthusianorum* viz kap. 4.1.3.

I přes znalosti o proporci zkonzumovaných semen (ačkoliv u jiných hostitelských druhů), případně i preferenci predátorů z hlediska fenologie rostliny, velikosti a pohlaví květu (Collin et al., 2002; Collin & Shykoff, 2010; Miyake et al., 2018), efekt na populační růst doposud není znám. Napovědět souvislosti možných scénářů nám mohou výsledky modelovacích studií na jiných (nejen vytrvalých) rostlinách a hmyzích predispersních predátorech. Při porovnání různých studií je patrné, že vliv na populační růst se může znatelně lišit mezi druhy, a především také jejich životními strategiemi (Maron & Crone, 2006), často se však jeví jako silnější v negativním působení na populační růst než jiné formy herbivorie (u tolitů lékařské (*Vincetoxicum hirundinaria*) v porovnání s listovými herbivory; Leimu & Lehtilä, 2006). Obzvláště vysoký vliv může mít na produkci semen, s tím spojené vzcházení semenáčků a růst populace u rostlin jednoletých, jako je třeba pcháč *Cirsium canescens* (Louda & Potvin, 1995). Populace monokarpických rostlin je samozřejmě limitována produkcí semen v daném roce, což se může přímo promítnout do růstu populace. U vytrvalých rostlin je situace kvůli dlouhodobému přežívání jedinců komplikovanější a může záviset i na lišícím se významu jednotlivých stádií v životním cyklu (ty mohou být vyhodnoceny pomocí hodnot senzitivit a elasticit). Růstová rychlost populace (λ) nemusí záviset ani tak na intenzitě predace a produkci semen, jako na přežívání semen a semenáčků (jako u hrachoru jarního (*Lathyrus vernus*; Ehrlén, 1996, 2002). Podobná situace byla dokumentována také na dvou pcháčích: bezlodyžném (*Cirsium acaule*) a panonském (*C. pannonicum*), rostoucích na stejném území se stejnými predátory semen (Münzbergová, 2005). I přes podobnou míru predace byl populační růst *C. pannonicum* nižší, jelikož na rozdíl od klonálního příbuzného druhu spoléhá více na generativní množení a stadia s tím související jsou potom predátory semen více limitovaná než u druhého (a díky tomu) běžnějšímu druhu. Do trofických interakcí vstupují někdy i podmínky prostředí, které mohou posunout vliv predace bez ohledu na její intenzitu od téměř zanedbatelného vlivu na růstovou rychlost populace (λ) až po její snížení o 0,7 jako v případě prvosenky pomoučené (*Primula farinosa*; von Euler et al., 2014).

4. METODIKA

Metodická část nejprve představí modelové organismy této práce: hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*) a květní sněť *Microbotryum violaceum* s. l. Následuje popis jednotlivých zvolených lokalit, kde probíhala terénní část. V dalším kroku je zde vysvětlen postup samotného výzkumu a jednotlivých postupů od založení pokusných ploch, metod sběru dat o zkoumaných rostlinách v rámci jednotlivých stádií jejich životního cyklu až po tvorbu maticových modelů a dalších analýz pro dosažení vytyčených cílů práce.

4.1. Modelové organismy

4.1.1. Hostitel studovaného patosystému: hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum* L.)

Hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*) z čeledi hvozdíkovité (Caryophyllaceae) je vytrvalá neklonální bylina s úzkými – čárkovitými až kopinatými – celistvými skleromorfními listy tvořícími většinou kompaktní listové růžice (Obrázek 3). Rostlina vytváří květní lodyhy nesoucí aktinomorfní oboupohlavné květy s růžovými korunními lístky, deseti tyčinkami a semeníkem se dvěma čnělkami, rostoucí ve strboulovitém květenství (Kovanda M, 1990; Pladias, 2022). Běžně kvete v období od června do září (Pladias, 2022) – s kvetoucími jedinci se v závislosti na posunu vegetační sezóny lze ale setkat dříve i později. Květy, které vydrží kvést dva až pět dní (ale při nakažení *Microbotryum violaceum* průměrně až 6 dní (Koupilová et al., 2022)), jsou opylovány entomogamicky, ačkoliv i přes proterandrii může též docházet k samoopylení (Bloch et al., 2006). Jako dominantní opylovači jsou zmiňováni především denní motýli (Bloch et al., 2006); spektrum opylovačů tvoří zároveň i zástupci pestřenek (Syrphidae, Diptera), v menší míře poté dlouhososkovití (Bombyliidae), samotářské včely (Halictidae a Colletidae), brouci (Coleoptera) a včela medonosná (*Apis mellifera*; Koupilová et al., 2022; Koupilová, Štenc, et al., 2021). Později se z květů formuje tobolka, v horní části po dozrání pro čeleď typicky zubatá až vyhlodávaná. Uvnitř nese drobná (kolem 2 mm v průměru velká) tmavá semena (Kovanda M, 1990; Pladias, 2022). Ta se šíří autochoricky jednoduše vysypáním z vrcholového otvoru zralého plodu při pohybu lodyhy.



Obrázek 3: Hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*). Vpravo: detail květů, vlevo: detail listové růžice. Autor: Marek Kasner

D. carthusianorum je v Česku původním taxonem, který obývá světlá, živinově chudší a mírně teplá stanoviště, jak je podloženo též Ellenbergovskými indikačními hodnotami¹ (Pladias, 2022). Z toho důvodu pro růst nabízí ideální podmínky např. skály a skalní výchozy, suché trávníky a trávníky písčin, výslunné svahy a skalní stepi (Pladias, 2022), pro něž jsou typické suché a mělké, buď hlinité, sprašové, či písčité až skeletovité půdy (Kovanda M, 1990). Areál rozšíření zahrnuje oblast od Pyrenejí na západě po Bělorusko a Rumunsko, jakožto východní oblast rozšíření, a v severojižním rozsahu pak od jižní Belgie a polské Pobaltí po masív Alp na jihu (Kovanda M, 1990).

4.1.2. Patogen v rámci studovaného patosystému: *Microbotryum violaceum* sensu lato

Taxonomické vymezení rodu a druhu květní sněti rodu Microbotryum

Jelikož je konkrétní druhové zařazení problematické kvůli stále probíhajícímu upřesňování taxonomie rodu *Microbotryum*, je zde podrobněji specifikováno zařazení zvoleného modelového organismu do systému spolu s různými používanými názvy taxonu v odborné literatuře. Z této analýzy vyplývá závěrem zmíněné používané označení modelového patogenu v rámci této diplomové práce, tj. *Microbotryum violaceum*.

Microbotryum violaceum (Pers.) G. Deml a Oberwinkle (Microbotryales, Microbotryomycetes) je stopkovýtrusá houba (Basidiomycota) z příbuzenstva rzí (Pucciniomycotina; Index

¹ Indikační hodnota pro světlo: 8; indikační hodnota pro živiny: 3; indikační hodnota pro teplotu: 5 (Pladias, 2022)

Fungorum, 2022) a obligátní patogen rostlin z čeledi hvozdíkovité (Caryophyllaceae; Refrégier et al., 2008).

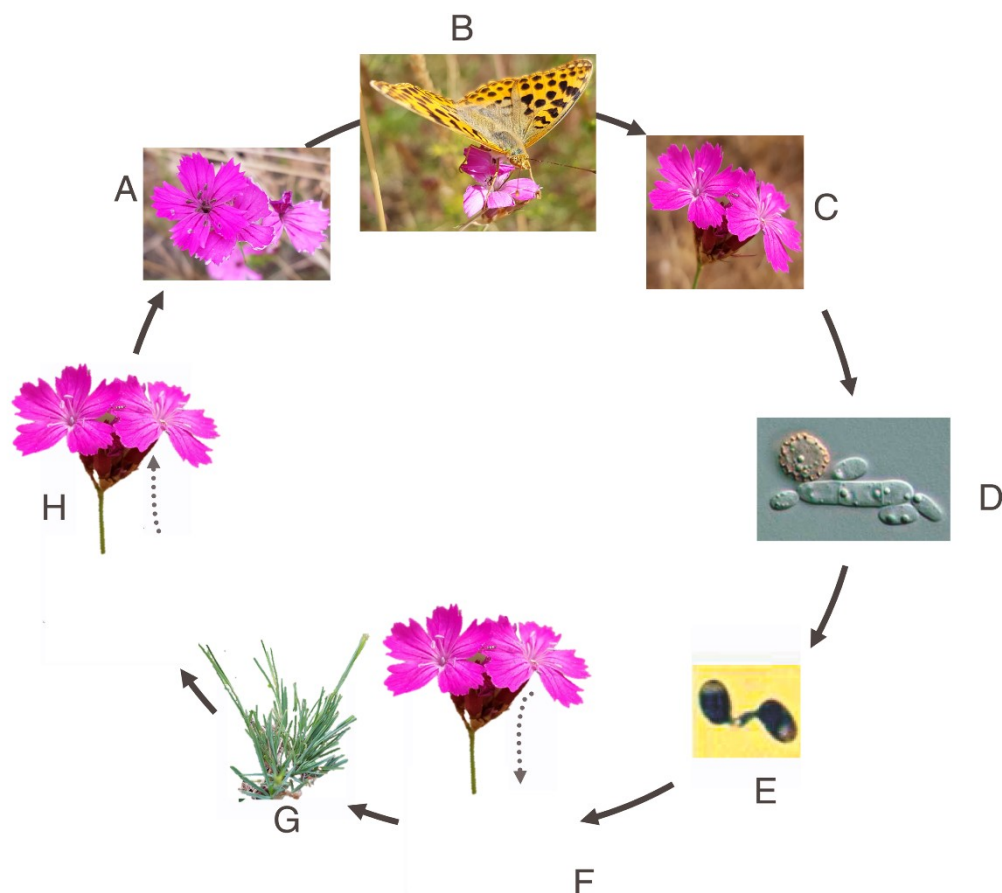
I přesto, že u zkoumaného hostitele *D. carthusianorum* byla na základě rozlišení povrchové struktury spor určena na tento druh specializovaná květní sněť jako *Microbotryum carthusianorum* (Denchev et al., 2009), která byla potvrzena i sekvenováním různých druhů hvozdíků včetně *D. carthusianorum* ve vybraných evropských zemích (např. Švýcarsku, Francii, Německu - a pro tuto práci zásadně v Česku v okolí našich tří lokalit (Koupilová, Koubek, et al., 2021)), je toto pojmenování druhu v níže zmiňovaných studiích spíše opatrné. Místo toho je zde označována studovaná květní sněť právě jako širší okruh *Microbotryum violaceum* sensu lato (viz Koupilová et al., 2022; Koupilová, Štenc, et al., 2021, ale srv. Koupilová, Koubek, et al., 2021). Z těchto důvodů, a také proto, že sekvenční data pro konkrétní lokality výzkumu této diplomové práce nejsou autorovi k dispozici, bude používán konzistentně podobně název *Microbotryum violaceum* (popř. „květní sněť“, sloužící jakožto synonymní označení) ve vysvětleném pojetí, pokud se bude jednat specificky o patogen vyskytující se na zkoumaných lokalitách diskutovaných dále.

Životní cyklus květní sněti rodu Microbotryum

Životní cyklus květní sněti probíhá od prvního kontaktu hostitele a patogenu v těchto krocích: klíčení teliospor po přenosu na povrchu hostitele, infekce pletiv rostliny, systemická infekce, sterilizace květů a produkce spor (Obrázek 4).

Po přenesení diploidních teliospor na hostitelskou rostlinu (květ či semenáček, viz výše) klíčí tyto spory ve fragmobasidie. Meiózou se poté přemění na haploidní bazidiospory, jež pučí ve stále haploidní sporidie. Dvě kompatibilní sporidie prodělají konjugaci, jejímž výsledným stádiem je dikaryotická infekční hyfa. Pomocí apresoria následně penetruje epidermis květu a infekční mycelium se šíří intercelulárně, případně xylémem dále do pletiv rostliny a způsobuje tak systemickou nákazu (Schäfer et al., 2010). U silenky (*S. latifolia* subsp. *alba*) bylo zdokumentováno, že tvorba sorů, produkující teliospory v prašnicích, se po infekci rostliny může objevit již za 1-3 měsíce (Alexander et al., 1993). Aby se nákaza takto viditelně projevila další rok, je nutné, aby květní sněť přezimovala v podzemních částech rostliny (Alexander & Antonovics, 1995; Bruns et al., 2017). U dvoudomých zástupců čeledi Caryophyllaceae způsobí zastavení vývoje semeníku samičího květu, místo něhož jsou vytvořeny tyčinky (Uchida et al., 2003). V případě květů samčích, samičích (nebo oboupohlavných u hvozdíků (Bruns et al., 2017)) květní sněť nakonec proniká do již

vyvinutých prašníků, kde vyvolává degradaci a degeneraci buněk tapeta, endothecia, střední vrstvy a mateřských buněk mikrospor. Místo pylu zde započíná produkce diploidních teliospor květní sněti a květ je tak sterilizován (Kawamoto et al., 2017; Uchida et al., 2003). Prašníky pukají a spory, které tvoří hnědo-červené mazlavé kupky, případně i poprašek na korunách, mohou být přenášeny dále.



Obrázek 4: Životní cyklus květní sněti *Microbotryum violaceum* na hostiteli *D. carthusianorum*. A: systemická nákaza, kdy květy produkují v prašnicích teliospory květní sněti; B: přenos spor opylovači; C: zdravá rostlina, na kterou jsou spory přeneseny; D: klíčení teliospor, meióza a následná tvorba sporidií; E: konjugace kompatibilních sporidií; F: prorůstání dikaryotické hyfy do rostliny; G: přezimování ve vegetativních pletivech; H: systemická nákaza, která se projevuje tvorbou teliospor (A). Obrázek převzat a upraven dle López-Villavicencio et al. (2007). Foto A, B, C, F, G a H: autor Marek Kasner.

4.1.3. Herbivoři: predispersní predátoři semen

Predispersní predátoři semen patří zjevně mezi významné aktéry, kteří ovlivňují populační dynamiku hvozdíku kartouzku ve studovaných populacích. Jelikož si tato práce neklade za úkol podrobné studium působení jedinců ani jejich přesnou determinaci na úrovni jednotlivých taxonů, nebudou ani zde detailně popisováni všichni zástupci, jež se na lokalitách vyskytovali či mohli vyskytovat. Práce pro zhodnocení přítomnosti a efektu predispersní predace využívá nepřímá data v podobě otvorů na zralých tobolkách

(Obrázek 5). Za pomoci těchto dat je možno dále vyhodnotit vliv herbivorie na populační úrovni a je možno s nimi pracovat i při konstrukci matic, které berou jejich přítomnost v potaz.



Obrázek 5: Tobolka *D. carthusianorum* s predačními otvory od housenky můry rodu *Hadena*. Horní šipka označuje větší otvor po sekundární predaci, spodní šipka poukazuje na menší otvor primární predace. Podrobnosti v textu.
Autor: Marek Kasner

Otvory na tobolkách rodu *Dianthus* (včetně zkoumaného *D. carthusianorum*) vytváří běžně jeho významní predispersní predátoři semen – můry rodu *Hadena* (Lepidoptera: Noctuidae) ve stádiu housenek. Zároveň tyto můry představují jedny z (nočních) opylovačů stejné rostliny (Collin et al., 2002). *Hadena* klade vajíčka pod listeny nebo do korunní trubky. Vylíhlé housenky konzumují v semeníku vajíčka či vyvíjející se semínka (primární predace), případně sekundárně požírají semena v tobolkách stejné nebo i jiné rostliny před svým zakuklením (Collin & Shykoff, 2010). Primární predace je charakteristická přítomností malého otvoru prokousaného čerstvě vylíhlou housenkou; sekundární predace se naopak vyznačuje otvory relativně většími, za které jsou zodpovědné starší, tudíž i větší, housenky. Výsledkem může být částečná až úplná konzumace semen v tobolce (Collin & Shykoff, 2010). Narušení schopnosti rozmnožování skrze silnou predispersní predaci semen naznačuje potenciálně významný vliv na populační úroveň.

Nezanedbatelný predační vliv mohou mít ale i další skupiny, např. nosatci (Curculionidae; Coleoptera; Miyake et al., 2018), kteří byli též často pozorováni ve květech na lokalitách v rámci této diplomové práce. Vyloučena není ani přítomnost zřejmě dalších zástupců konzumujících semena rodu *Dianthus*, jako např. larev blanokřídlých (Hymenoptera; Collin & Shykoff, 2010).

4.2. Charakteristiky území a zvolených lokalit a populací

Tři populace hvozdíku kartouzku zkoumané v této práci (Tabulka 2) byly zvoleny z datasetu 60 populací na základě již zmapovaného území Koupilovou (2017). Z praktických důvodů bylo těmto populacím ponecháno jejich původní označení: 11, 47 a 56, jak budou i nadále nazývány.

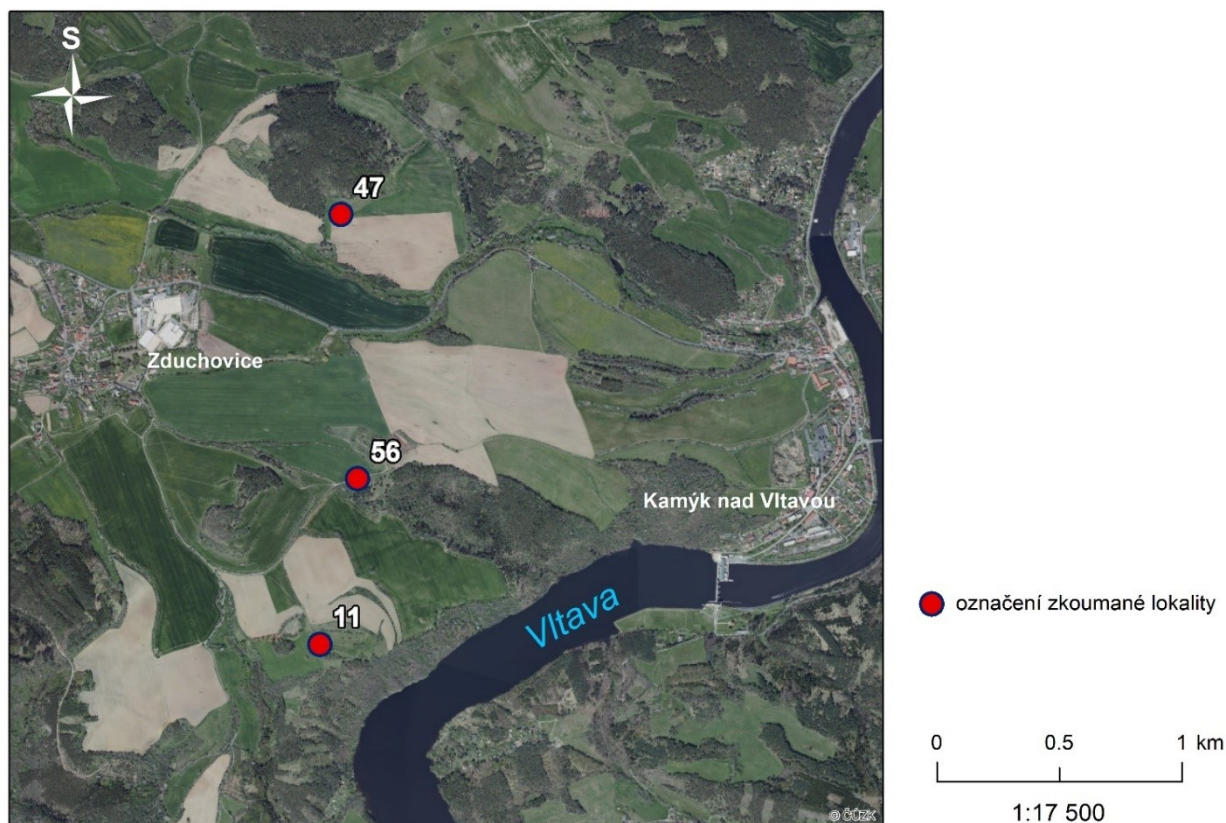
Zásadní pro výběr byla dostatečná velikost populace *D. carthusianorum* a přítomnost relativně hustě porostlé kompaktní plochy s větším počtem jedinců, kde byl posléze vytyčen výzkumný transekt, v němž byly označené rostliny pozorovány a byla na nich sbírána potřebná data. Na některých lokalitách se nacházelo několik hustě porostlých ploch nedaleko od sebe, nicméně a menší populační velikosti, což bylo ale pro plánovaný pokus stále akceptovatelné. V tomto případě byly zhotoveny transekty dva (podrobnější popis značení rostlin je popsán dále v textu). Dalším kritériem byla dostatečná prevalence *Microbotryum violaceum* na zkoumaném hostiteli, aby bylo možno označit zdravé i nakažené rostliny v relativně podobném počtu pro účely maticových modelů.

Populace	Souřadnice (zeměpisná šířka; zeměpisná délka)	Velikost (počet jedinců)	Hustota (počet jedinců na plochu populace)	Prevalence (podíl nakažených jedinců v populaci)
11	49.6298 N; 14.2261 E	340	0,088	0,26
47	49.6455 N; 14.2239 E	780	0,167	0,34
56	49.6360 N; 14.2269 E	448	0,103	0,21

Tabulka 2: Základní charakteristiky zkoumaných lokalit. Velikost populací, hustota a prevalence je převzata z aproximovaných dat z práce Koupilové (2017). Souřadnice lokalit jsou udány v souřadnicovém systému WGS 84.

Území se nachází v okrese Příbram na katastrálních územích obcí Kamýk nad Vltavou a Zduchovice ve Středním Povltaví (Obrázek 6). Zkoumané populace jsou lokalizovány ve výšce přibližně 370 m. n. m. (populace 47), 380 m. n. m. (populace 56) až po přibližně 390 m. n. m. (populace 11). Celkově má území charakter vrchoviny s lesozemědělským využitím s mozaikovitým střídáním luk, polí a lesních ploch; zkoumané populace leží do 2 km od vodní nádrže Kamýk na řece Vltava. Z hlediska geologie tvoří podloží v tomto regionu Českého masivu granodiority, na nichž se na zkoumaných plochách vytvořily kambizemě jako dominantní půdní typ tohoto území. Fytogeograficky spadají populace do území Českomoravského mezofytika (Geoportál ČÚZK, Národní geoportál INSPIRE).

ZKOUMANÉ POPULACE HVOZDÍKU KARTOUZKU



Obrázek 6: Mapa polohy tří zkoumaných populací ve Středním Povltaví. Data ArcČR © ČÚZK, ČSÚ, ARCDATA PRAHA 2022; ČÚZK (2022). Vytvořeno v programu ArcMap 10.4. Autor: Marek Kasner

- **Populace 11** (Obrázek 7) se nachází na severním až severozápadním svahu kopce nad zemědělsky využívaným polem a jedná se o suchou louku s relativně mělkou, hlinitou až hlinito-písčitou půdou. Dominantní porost lokality tvoří ovsík vyvýšený (*Arrhenatherum elatius*) a krom hvozdíku kartouzku se zde mimo jiné vyskytují



Obrázek 7: Pohled na lokalitu 11. Foceno 9. 7. 2019. Autor: Marek Kasner

např. pryšec chvojka (*Euphorbia cyparissias*), divizna knotovkovitá (*Verbascum lychnitis*) nebo svízel syřišťový (*Galium verum*). Ze vzácnějších druhů kupříkladu hvozdíček prorostlý (*Petrorhagia prolifera*) a v bližším okolí radyk prutnatý (*Chondrilla juncea*). V průběhu studie je patrné problematické rozšiřování populace třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*), jakožto významného expanzivního druhu.

- **Populace 47** (Obrázek 8) představuje louku na jižním až jihovýchodním, relativně mírném svahu na pomezí pole a převážně borového lesa. Lokalita se vyznačuje zejména velmi mělkou skeletovitou půdou, kde v některých částech vystupují menší skalnaté plochy podložních hornin nad povrch. V průběhu odečítání dat bylo pozorováno v rámci sezón nepravidelné strojové sečení lučního porostu, což zde představuje významnou disturbanci. Převažuje vegetace s *A. elatius*, bojínkem tuhým (*Phleum phleoides*), méně často jsou zastoupeny krom *D. carthusianorum* podobně jako na ostatních lokalitách ve větší míře *V. lychnitis*, pelyněk ladní (*Artemisia campestris*), jetel rolní (*Trifolium arvense*) a *E. cyparissias*. Dále zde roste též mateřídouška vejčitá (*Thymus pulegioides*) a *G. verum*, chrastavec rolní (*Knautia arvensis*), pavinec horský (*Jasione montana*) a další. Část území zarůstá trnkou obecnou (*Prunus spinosa*), která se omezuje z většiny jen na menší oblast směrem k poli a do samotné populace hvozdíku nezasahuje. Zde a v blízkém okolí byly ze vzácnějších druhů nalezeny podobně jako na ostatních plochách hvozdíček prorostlý (*Petrorhagia prolifera*) a u polních okrajů potom bělolist rolní (*Filago arvensis*).



Obrázek 8: Pohled na lokalitu 47. Foceno 10. 7. 2019. Autor: Marek Kasner

- **Populace 56** (Obrázek 9) se nachází na mírné vyvýšenině obklopené zemědělsky obdělávanými plochami s nedalekým odkladištěm hnoje (které je ale uloženo po svahu níže, takže nedochází zjevně k eutrofizaci lokality). Opět zde populace hvozdíku roste na suché louce s mělkou půdou, kde na místech vystupují rozsahem menší skalky. Samotná vyznačená část populace hvozdíku se patrně nachází na bývalé cestě. Druhy jsou podobné jako již dříve zmíněné – převládá *A. elatius*, *P. phleoides*, *G. verum*, *V. lychnitis*, *E. cyparissias*, *A. campestris*, *P. prolifera*, *F. arvensis* a další. Podobně jako na lokalitě 11 byla v průběhu zaznamenána expanzivní činnost *C. epigejos*, která na některých stanovištích lokality začíná být dominantním druhem.

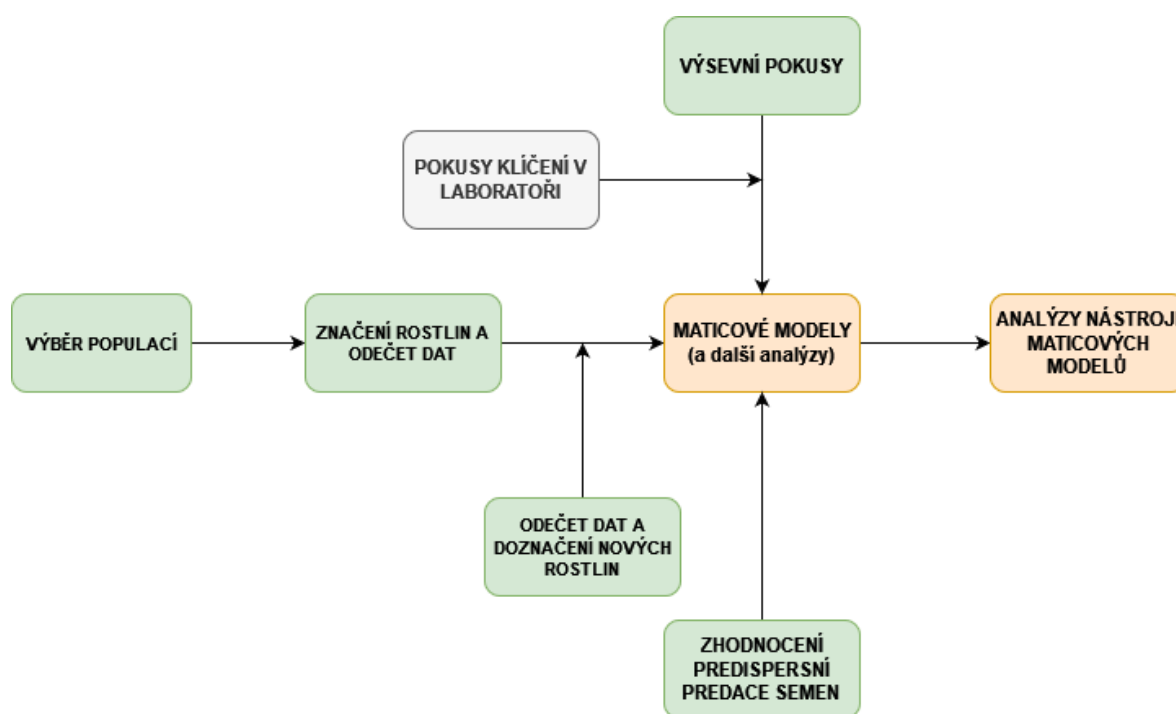


Obrázek 9: Pohled na lokalitu 56. Foceno 28. 9. 2019. Autor: Marek Kasner

4.3. Celkový přehled designu studie

Pro dosažení cílů práce byla metodika na začátku rozdělena do několika vzájemně propojených částí, které jsou postupně podrobně popsány. Po výběru vhodných populací *D. carthusianorum* nakaženého květní snětí byly rostliny specificky označeny ve vymezených transektech a od roku 2018 do roku 2021 byla každý rok zaznamenána data o přechodech v rámci vymezených diskrétních kategorií životního cyklu hostitele pro maticové modely (demografické charakteristiky jako přežívání a nakažení) a vybraných vlastnostech jejich růstu (podrobněji níže). Též v roce 2020 probíhalo značení nových rostlin za mrtvé či nenalezené jedince. Dále byly založeny výsevnické pokusy pro doplnění dat o semenáčcích.

V průběhu studie byla zhodnocena schopnost (úspěšnost) klíčení semen v laboratorních podmínkách. Dále byl sběrem a zkoumáním tobolek posouzen vliv predispersní predace semen, jehož efekt byl též zahrnut do výsledných modelů. Pro konstrukci maticových modelů byl nejprve sestaven životní cyklus hvozdíku, zahrnující i nákazu květní snětí, a byly uvažovány různé možné přechody mezi životními stádii rostliny. Na základě demografických parametrů a životního cyklu byly sestaveny matice, ze kterých byly spočítány hodnoty růstové rychlosti populace (λ), elasticity a SSD. Krom populační úrovně založené na modelování, která je pro práci stěžejní, jsou prozkoumána i vybraná další data o působení patogenu na hostitelskou rostlinu. Výsledky jsou porovnávány jak meziročně, tak mezi jednotlivými populacemi. Zjednodušené schéma postupu je předloženo níže. Data byla zpracována a analyzována v tabulkovém procesoru Excel (Office 365) a též v prostředí RStudio (v. 1.2.5033) v programu R (R Core Team, 2022). Pro analýzy maticových modelů byl využit balíček „popbio“ (Stubben & Milligan, 2007).



Obrázek 10: Zjednodušené schéma pracovního postupu práce. Zelená barva značí části probíhající zejména v terénu, šedá práce v laboratoři a oranžová analýzy nasbíraných dat.

4.3.1. Vymezení transektů a značení rostlin

Sběr dat v terénu probíhal mezi lety 2018-2021 vždy koncem června nebo začátkem července s přihlédnutím ke stavu fenologie (maxima kvetení) hvozdíku kartouzku (Příloha 9.1.). Na každé lokalitě byly nejprve vyznačeny pokusné plochy s větším počtem jedinců rostoucích v dostatečně hustě pokrytých plochách – podle toho byla zvolena plocha stálého transektu.

Na lokalitě 11 byly vytyčeny transepty dva o rozměrech 1,7 × 12 m a 1,5 × 6 m; lokalita 47 byla rovněž rozdělena na dva transepty 1 × 10 m a 1,5 × 9 m a na lokalitě 56 byl zvolen rozměr transepty 1 × 10 m (Příloha 9.3.). Pro pozdější dohledání při dalších odečtech ploch byl zatlučen do každého rohu jednotlivých transeptů hřebík proražený skrz plastové víčko. Tak bylo možné identifikovat rohy transepty vizuálně nebo případně pomocí minohledáčky.

Poté probíhalo samotné značení rostlin v rámci vymezených transeptů. V roce 2020 byly navíc označeny jednotlivé rostliny mimo transept, jelikož na dané ploše nerostl dostatek rostlin požadovaného stádia v životním cyklu (kvetoucí nakažené/nenakažené). Pro zaznamenání bylo nejprve potřeba vymezit jedince. Hvozdík kartouzek roste převážně v trsech, ale při přerůstání jinými rostlinami někdy podzemní oddenek vyrostle dále od tohoto mateřského trsu a rostlina tak začne růst klonálním způsobem. Jindy může být naopak menších, nesouvisejících trsů více vedle sebe. Z těchto důvodů byl v případě nejistoty lehce prohmatán mělký substrát, v němž bylo bez narušení kořenového systému nebo jiných částí rostliny možno rozpoznat napojení jednotlivých trsů oddenky na sebe, podle čehož byli jedinci identifikováni, aby nedocházelo k míšení dat z odlišných rostlin. Každá rostlina byla označena plastovým štítkem a rovněž kovovým štítkem (umístěnými do substrátu vedle báze rostliny tak, aby nedošlo k jejímu poškození) pro pozdější dohledání konkrétních jedinců minohledáčkou, pokud by byl štítek vytržen. Pro lepší dohledávání a snížení možnosti vzniku záměny jedinců byly navíc zaznamenány XY souřadnice v rámci transepty (případně dle azimutů a měření od orientačních bodů – např. rohů transepty, pokud se dodatečně označené rostliny nacházely mimo něj).

U rostlin byl nejprve určen stav nákazy a kategorie v životním cyklu, přičemž byly odděleny tyto kategorie (kvetoucí rostliny viz Příloha 9.2.):

- **nakažené rostliny (N)**, které na první pohled obsahovaly místo prašníků sory se sporami květní sněti, nebo bylo rozebráním vyvinutějšího poupěte v případě nejistoty určena přítomnost nákazy;
- **zdravé rostliny (Z)** bez zjevných známek nákazy v květu (rozpoznatelné podle charakteristické světle modré barvy tyčinek);
- **částečně nakažení jedinci (NZ)**, kde alespoň určitá část květenství nebo některé květní lodyhy jeví známky nákazy a zbytek byl zdravý;
- **vegetativní jedinci (V)** bez vyvinutého květu či květenství (bez květní lodyhy);

- **jedinci s neurčitým stavem nákazy (N/A)** – tato kategorie obsahovala rostliny, u kterých nebylo možné jednoznačně určit přítomnost nákazy (např. kvůli tomu, že vyvíjející se poupě bylo příliš mladé, než aby se mohly transformovat prašníky v sory a žádné další květy se zde nenacházely, jediná lodyha byla ulomená či ukousnutá nebo květenství bylo zaschlé);
- **mrtví jedinci (M)** – pokud na místě původního označení rostlina nadále nerostla (nebo byl trs viditelně suchý a nejevil známky růstu).

Částečně nakažení jedinci byli v modelech sloučeni s kategorií nakažených jedinců. Pro zhodnocení produkce semen byl ale jejich parametr zprůměrovaného počtu květů na jedince aproximován jako polovina reálného počtu pro kompenzaci výsledné potenciální plodnosti rostliny při přítomnosti některých sterilizovaných květů květní snětí. Rostliny s neurčitým stavem nákazy (N/A) byly z datasetu maticových modelů vyjmuty, jelikož se mohlo jednat jak o Z, tak N (nebo NZ), a proto by byla taková kategorie nevypovídající pro úsudky o chování zkoumaných populací.

Dále byly měřeny tyto růstové charakteristiky: (i) rozměr rosety (listové báze rostliny) jako délka dvou kolmých úseček, kdy jedna z nich představovala vzdálenost dvou nejvzdálenějších konců báze hvozdíku – z délek těchto úseček byla jejich součinem spočítána přibližná plocha listové báze; (ii) výška nejvyšší kvetoucí lodyhy měřené od báze po vrchol koruny; (iii) počet květních lodyh; (iv) počet poničených lodyh zřetelně náležejících k dané rostlině (ukousaných hlodavci a ležící vedle, zlomených lodyh apod.); (v) počet květních částí na až třech (pokud byly na rostlině přítomny) náhodně vybraných kvetoucích lodyhách, kdy byly počítány květy, nerozvinutá poupata/květní pupeny a tobolky pro zhodnocení fitness rostliny.

Na lokalitách bylo označeno v prvním roce (2018) celkem 439 rostlin: z toho 145 v populaci 11; 147 v populaci 47 a 147 v populaci 56. Kvůli složení populací ve vymezených transektech nebylo možné dosáhnout přibližně stejných počtů rostlin pro všechna stadia – počty nakažených a nenakažených rostlin ale zachovávají relativně podobný poměr. Počty jedinců v jednotlivých kategoriích zobrazuje Tabulka 3. Z důvodu zvýšené mortality byly v roce 2020 pro doplnění počtu rostlin do téměř původního počtu doznačeny v červnu roku 2020 na všech populacích další rostliny (pop. 11: 30 rostlin; pop. 47: 20 rostlin; pop. 56: 34 rostlin).

kategorie	11	47	56	celkový součet
V	1	4	1	6
N	66	52	64	182
N/A	2	9	2	13
NZ	3	9	8	20
Z	73	73	72	218
celkový součet	145	147	147	439

Tabulka 3: Počty prvotně (v roce 2018) označených rostlin *D. cathusianorum* ve zkoumaných populacích (11, 47 a 56) dle jednotlivých kategorií. V = vegetativní jedinci; N = nakažení jedinci; N/A = jedinci s neurčitým stavem nákazy; NZ = částečně nakažení jedinci; Z = zdraví jedinci

4.3.2. Výsevní pokusy

Pro zhodnocení klíčení a následného přežívání semenáčků přímo na zkoumaných lokalitách byly v říjnu roku 2018 založeny výsevní pokusy. Na každé lokalitě bylo v okolí transektu vytvořeno 10 výsevních čtverců o rozměrech 20 × 20 cm za pomoci zatlučení hřebíků do rohů čtverce a označené kolíkem. Vedle těchto čtverců (ve vzdálenosti 10 cm) se nacházely kontrolní čtverce, kde výsev neprobíhal pro případné zjištění přirozeného spadu semen a klíčení semenáčků přímo na lokalitě. Do pěti vybraných čtverců bylo vyseto pokaždé celkem 200 semen z předem náhodně nasbíraných plodenství obsahující zralé tobolky z rostlin vyskytujících se mimo transekt (aby nedošlo k narušení reprodukce a růstu sledovaných rostlin) z příslušné lokality (populace). Produkce semen na populaci 11 byla velmi nízká a nebylo možno získat na výsev v roce 2020 dostatek semen, a proto zde bylo vyseto pouze v tomto roce 66 semen. Byla vybrána jen zralá semena (černá a dostatečné velikosti, aby bylo minimalizováno riziko začlenění semen nezralých, úlomků zralých semen a abortovaných semen, která se v tobolkách občas nacházela). Do zbylých pěti čtverců se poté vysela semena pocházející z rostlin hvozdíku z výzkumné zahrady, jelikož počty semen v tobolkách ze zkoumaných lokalit byly většinou nízké a nebylo možné jich na výsevy sebrat dostatečné množství pro všech deset výsevních ploch na každé lokalitě. Tyto rostliny pocházely ze semen jedinců z populací z datasetu v rámci populací studovaného území z pokusů Koupilové (2017, 2021). Semena z nich byla získána v roce 2018. V následujících letech: 2019 a 2020 byla dosévána stejným způsobem semena do dalších čtverců umístěných vedle stávajících, a navíc probíhal sběr plodenství pro extrakci semen ze zralých tobolek na výsevy v dalších letech. Mezi lety 2018 a 2021 bylo vždy v říjnu v příslušných výsevních čtvercích pozorováno a zaznamenáváno vzházení semenáčků, případně přežívání těch, které vyrostly v předchozích letech (sucho a teplo v letním období mohlo způsobit mortalitu). Jejich pozice

byla v rámci jednotlivých čtverců přesně zakreslena pro pozdější dohledání v dalších letech. Z těchto pozorování byla poté získána data o klíčivosti a přežívání. V roce 2020 došlo ke strojovému posekání lokality 47, což poničilo i některé vymezené výsevní čtverce, které potom nemohly být dohledány a hodnoty pro tento rok nebyly proto do srovnávacích výsledků lokalit zařazeny. Byly využity pouze hodnoty z ostatních lokalit pro účely maticových modelů.

4.3.3. Klíčící pokusy

Pro posouzení životaschopnosti (klíčivosti) semen z jednotlivých zkoumaných lokalit a výzkumné zahrady byla v prosinci 2019 semena otestována v laboratorních podmínkách, aby se vyloučily limitující faktory prostředí a biotický stres na přirozeném stanovišti, který by mohl klíčení potlačit. Tímto způsobem bylo možno pozorovat, jestli jsou semena schopna vyklíčit za ideálních podmínek a jsou tudíž dostatečně životaschopná i s vyloučením vnějších faktorů.

Před setím a klíčením semen proběhla sterilizace jak semen, tak nádob, do kterých byla umístěna, aby parazitické houby nenarušily klíčící schopnost ještě před vzcházením semenáčků. V prvním kroku proběhla tepelná sterilizace Petriho misek v horkovzdušné laboratorní sušárně Memmert 100-800 při teplotě 100 °C po dobu 3 hodin. Dále byla povrchově sterilizována semena. Nejprve byla semena z jednotlivých zkoumaných lokalit a výzkumné zahrady rozpočítána pro výsevy po 30 semenech do malých plastových nádobek, v těchto počtech byla pro každou zkoumanou lokalitu a zahradu napočítána celkem desetkrát na oddělené Petriho misky. Celkem tedy bylo testováno 300 semen za každou lokalitu. Aby byla semena sterilizována s vyšší účinností, byla nejprve poprána ve smáčedle Tween 20. Pro sterilizaci byl poté použit 1% roztok hypermanganu (KMnO_4) v destilované vodě. Nakonec byla semena sterilizována ponořením do připraveného roztoku při stálém pohybu na laboratorní třepačce po dobu 10 minut a dvakrát očištěna destilovanou vodou.

Po sterilizační proceduře byla semena umístěna rovnoměrně po ploše Petriho misek na filtrační papír navlhčeném destilovanou vodou tak, aby nikde nebyla příliš blízko sebe. Aby nedošlo k pozdější kontaminaci, byla uzavřena horním dílem misky (Příloha 9.4.). V tomto stavu byly misky vloženy do kultivačního boxu Conviron *Adaptis* A-1000 při stálé teplotě 20 °C přes den a 15 °C v noci (s délkou noci 8 hodin). Semena byla pravidelně vlhčena destilovanou vodou, aby nedošlo k jejich vyschnutí a byly tak zajištěny vhodné podmínky ke klíčení. Poté byl za týden odečten a zaznamenán celkový počet vyklíčených semenáčků

a spočítána tak jejich procentuální klíčivost k hodnotě byla připočtena doklíčená semena za další týden od prvního odečtu.

4.3.4. Zhodnocení produkce semen a jejich predispersní predace

Pro získání informací o predaci semen bylo v srpnu (tj. v době, kdy většina tobolek dozrávala nebo byla zralá) roku 2021 nasbíráno na každé ze zkoumaných lokalit 60 květenství rostlin v blízkém okolí transektů v rámci příslušných populací *D. carthusianorum*. Označené rostliny se v tomto sběru nevyskytovaly, aby nebyly porušeny pro případné budoucí pokusy. V rámci nasbíraných květenství byly pozorovány jednotlivé tobolky, přítomnost květních pupenů a květů. U tobolek bylo zaznamenáno, jestli v nich došlo k predaci, což značila přítomnost velkých nebo menších otvorů od housenek můr rodu *Hadena*, které se semeny v tobolkách zejména živí (Collin & Shykoff, 2010). U zavřených i otevřených tobolek byl potom spočítán počet semen zvlášť pro predované a intaktní tobolky. Pro každou populaci a všechny populace dohromady byly zprůměrované počty semen na neabortovanou tobolku (tobolku, v níž se nacházela semena, nebo byla predovaná) použity pro výpočet produkce semen jednotlivých stádií pro maticové modely, jež braly v potaz predispersní predaci semen, resp. pro ty, které sloužily k výpočtům pro populace, které by se teoreticky vyvíjely bez přítomnosti predispersních predátorů.

4.3.5. Tvorba maticových modelů

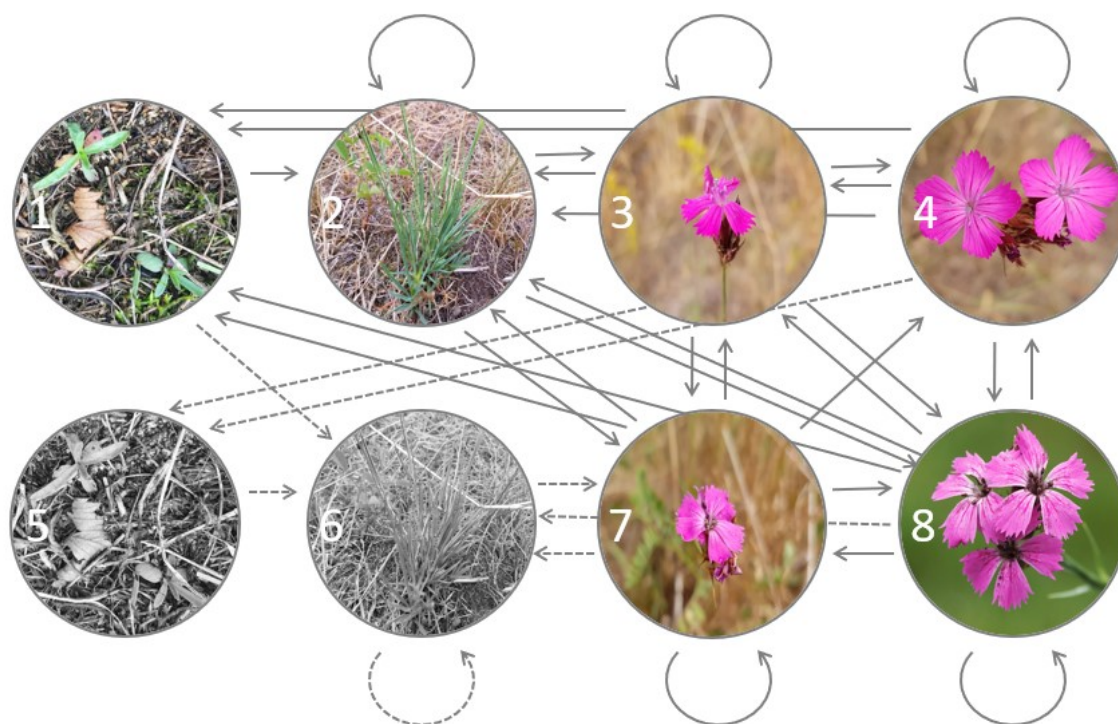
Základní použité schéma tvorby maticových modelů

Pro tvorbu maticových modelů byl použit následující postup vycházející z klasické metodiky (např. Doak et al., 2021; Tuljapurkar & Caswell, 2012), která byla použita ve srovnatelných modelovacích studiích s jinými rostlinnými patosystémy (Koubek, 2011; Linders, 1995). Nejprve byl na základě vlastních pozorování a získaných demografických dat o přežívání, růstu, reprodukci a nakažování (příp. uzdravování) zkoumaných rostlin a rovněž poznatků z literatury o patosytémech rostlin čeledi Caryophyllaceae (např. Alexander & Antonovics, 1988; Bruns et al., 2017; Roche et al., 1995; Schäfer et al., 2010; Thrall et al., 1993) sestaven diagram životního cyklu. Ten zobrazuje možné přechody těchto stádií mezi sebou do dalšího roku a zohledňuje možnosti šíření nákazy a infekce různých životních stádií rostliny. Na základě těchto poznatků byly zkonstruovány tzv. Lefkovitchovy matice (Lefkovitch, 1965), které operují s pravděpodobnostmi přechodů definovaných stádií z roku t do roku $t+1$ (Caswell, 2006) pro jednotlivé populace a roky. Navíc byly vytvořeny i sumární matice, které

obsahovaly sloučená demografická data za všechny populace v jednotlivých letech a poté ze všech populací a let dohromady. Z těchto matic byly vypočítány růstové rychlosti populací (λ ; např. Tuljapurkar & Caswell, 2012), elasticity (de Kroon et al., 1986, 2000; van Groenendael et al., 1994) a SSD (např. Caswell, 1982). Jednotlivé nastíněné kroky jsou podrobněji popsány dále.

Životní cyklus patosystému D. carthusianorum a jeho diagram

Pro potřeby maticového modelování bylo vytvořeno celkem osm samostatných stádií (Obrázek 11). Rostliny byly rozděleny na semenáčky (1); (starší) vegetativní rostliny (2); malé kvetoucí rostliny (3), do nichž jsou řazeny rostliny do velikosti 20 cm² (včetně) aproximované dle obsahu obdélníku plochy báze podle součinu délek na sebe kolmých os rozměru rozsahu listové růžice (jako $x \times y$), a velké kvetoucí rostliny (4). Jelikož se každé z těchto stádií může stát infikovaným květní snětí, byly vytvořeny ještě příslušné kategorie s přítomností patogenu: infikované semenáčky (5); infikované vegetativní rostliny (6); infikované malé kvetoucí rostliny (7); infikované velké kvetoucí rostliny (8). Určené velikostní rozmezí



Obrázek 11: Diagram životního cyklu *Dianthus carthusianorum* v patosystému s květní snětí *Microbotryum*. Čísla v nodech značí vymezená stádia: 1 = semenáček; 2 = vegetativní rostlina; 3 = malá kvetoucí rostlina (dle aproximované plochy báze listové rosety podle obdélníku do 20 cm² včetně); 4 = velká kvetoucí rostlina (dle aproximované plochy báze listové rosety podle obdélníku nad 20 cm²); 5 = infikovaný semenáček; 6 = infikovaná vegetativní rostlina; 7 = malá infikovaná kvetoucí rostlina. Velikosti pro infikovaná stádia 7 a 8 jsou stejné jako velikosti příslušných neinfikovaných stádií (tj. 3 a 4). Šipky (plné) značí možný přechod (příspěvek) daného stádia do jiného (ve směru konce šipky) nebo setrvání ve stejném stádiu při přechodu do dalšího roku. Čárkované šipky jsou teoreticky možné ale doposud nepotvrzené přechody. Obrázky u stádií 1 (5) a 8: autor Tomáš Koubek; zbytek Marek Kasner.

kvetoucích infikovaných rostlin odpovídá rozdělení u zdravých stádií. U vegetativních rostlin v této práci ale nebyla přítomnost květní sněti určena (nákaza může být asymptomatická), a proto nebyla jejich přítomnost reflektována.

Každé ze stádií krom semenáčků může v dalším období (roce) zůstat ve stejném stádiu (stáze – v Obrázku 11 výše značené šipkou směřující do stejného uzlu grafu životního cyklu). Dále může rostlina vyrůst ($1 \rightarrow 2$; $2 \rightarrow 3$; $2 \rightarrow 7$; $2 \rightarrow 8$; $3 \rightarrow 4$, $7 \rightarrow 8$; teoreticky $5 \rightarrow 6$; $6 \rightarrow 7$), nebo se zmenšit (retrogrese) – tedy $4 \rightarrow 3$; $3 \rightarrow 2$; $4 \rightarrow 2$ a $8 \rightarrow 7$; $7 \rightarrow 6$; $8 \rightarrow 6$ (v modelech ale jako $7 \rightarrow 2$; $8 \rightarrow 2$). Z již zmíněných důvodů není zohledněna v modelech retrogrese infikovaných kvetoucích stádií do stádia infikované vegetativní rostliny ($7 \rightarrow 6$; $8 \rightarrow 6$), i když je hypoteticky možná. Nakazit se může jak malá ($3 \rightarrow 8$), tak velká kvetoucí rostlina ($4 \rightarrow 8$) přes přenos spor opylovači (Jennersten, 1983). Dále mohou být zjevně přenosem spor infikovány semenáčky po vyklíčení semen, ale jen do malé vzdálenosti a v malé míře (Antonovics et al., 2018; Koupilová, Koubek, et al., 2021; Roche et al., 1995). Šíření vertikální cestou skrze semena nebylo prokázáno (Alexander et al., 1993). Jelikož z pozorování vyplývá, že i rostliny vykazující částečnou nákazu mohou tvořit ve zdravých květech semena, neomezuje se reprodukce (tedy i tvorba nových semenáčků) jen na zdravé kvetoucí rostliny ($3 \rightarrow 1$; $4 \rightarrow 1$), ale zahrnuje i infikované kvetoucí jedince ($7 \rightarrow 1$; $8 \rightarrow 1$). Posledním typem přechodů je uzdravování infikovaných stádií, jež bylo pozorováno u kvetoucích rostlin ($7 \rightarrow 3$; $7 \rightarrow 4$; $8 \rightarrow 3$; $8 \rightarrow 4$).

4.3.6. Demografie

Demografické charakteristiky byly statisticky testovány v závislosti na roce, populaci i jejich interakci a na stádiu v předchozím roce. Testované demografické charakteristiky byly následující: infekce (tj. přechod stádií 3 a 4 do 7 nebo 8 – čísla stádií viz výše sekce „Životní cyklus patosystému *D. carthusianorum* a jeho diagram“), vyléčení (tj. přechod stádií 7 a 8 do 3 nebo 4), růst (tj. přechod do příslušného většího zdravého nebo infikovaného stádia), stáze (setrvání ve stejném stádiu), retrogrese (přechod do menšího zdravého nebo infikovaného stádia), mortalita a kvetení. Tyto závislosti pomohou odhalit, zda se projevuje v populacích výrazná meziroční variabilita, případně jestli je demografické chování rostlin více vázáno na rozdílné prostředí lokalit. Testování proběhlo v programu R (R Core Team, 2022) prostředím RStudio (v. 1.2.5033) za pomoci balíčku „stats“. Byla použita funkce *glm* s binomickým rozdělením a logitovou spojovací funkcí. Pomocí Chí kvadrátu byl poté proveden Likelihood Ratio Test. Testování bylo prováděno pomocí funkce *lrtest* z balíčku „lrmtest“, kde byl každý z modelů testován pro zjištění signifikance zmíněných závislostí.

4.3.7. Populační matice sledovaných populací

Data o jednotlivých stádiích za celkem tři přechody v letech 2018→2019 („první přechod“; značen také jako 2018); 2019→2020 („druhý přechod“; značen také jako 2019) a 2020→2021 („třetí přechod“; značen také jako 2020) byla použita pro tvorbu matic rozměru 8 × 8 pro každou populaci a všechny populace dohromady v daném přechodu (Obrázek 12). Maticový model vychází ze základní rovnice:

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t),$$

která vyjadřuje z navrženého životního cyklu odvozený populační vektor počtu jedinců v následujícím roce (interval přechodu této studie je rok) $\mathbf{n}(t+1)$. $\mathbf{A}$ je maticí dané populace a $\mathbf{n}(t)$ je populačním vektorem počtu jedinců vymezených stádií v prvním roce daného přechodu.

Pro zhodnocení predace byly v odpovídajícím počtu vytvořeny takto příslušně ještě separátní matice, ve kterých hodnoty produkce semen zohledňovaly data o množství semen v predovaných tobolkách. Dále byly konstruovány matice jen pro zdravou část populace, které obsahovaly pouze stádia 1 až 4 životního cyklu o rozměru 4 × 4 – rovněž byly rozděleny na ty, jež braly v úvahu predispersní predaci semen a ty bez vlivu predace. Za všechny roky

		první rok (t)							
		1	2	3	4	5	6	7	8
druhý rok (t+1)	1			4.27	16.34			0.14	1.29
	2	0.10	0.33	0.09	0.02			0.11	0.01
	3		0.17	0.44	0.12			0.19	0.02
	4			0.28	0.79			0.16	0.24
	5								
	6								
	7		0.17	0.01				0.19	0.08
	8			0.04	0.01			0.23	0.60

Obrázek 12: Ukázková přechodová matice hvozdíku kartouzku napadeného květní snětí. Hodnoty v matici jsou pravděpodobnostmi přechodů z prvního roku (t) do druhého roku (t+1) pro jednotlivá stádia (1-8; v prvním řádku a sloupci). Druhý řádek obsahuje hodnoty reprodukce – tvorby semenáčků (1). Podrobnosti vymezení stádií viz text. Černá barva značí zdravou část populace; modrá pravděpodobnosti uzdravení infikovaných stádií; červená pravděpodobnosti systemické nákazy kvetoucích jedinců a zelené hodnoty setrvání v nakaženém stavu kvetoucích rostlin.

byly poté vytvořeny ještě matice, zde nazývané jako „sumární“, za všechny předchozí kombinace matic přes všechny přechody (vždy zkombinované ze všech populací v jednotlivých sečtených meziročních přechodech). Celkem takto bylo vytvořeno 64 matic (16 pro každý ze tří přechodů a 16 sumárních matic; Příloha 9.6.). Matice pro části populace bez nákazy reprezentuje černě zbarvená část v ukázkové matici (Obrázek 12). Tyto elementy matice zobrazují pravděpodobnosti přechodů zdravé části populace a jejich setrvání v této zdravé části životního cyklu včetně reprodukce. Modré elementy matice zachycují pravděpodobnosti symptomatických uzdravení nakažených rostlin (mohlo se jednat o zcela nové nákazy nebo zpětná uzdravení) a produkci semen v našem případě částečně nakažených jedinců. Dále červené hodnoty jsou cyklem vedoucím k systemické nákaze (nebo zpětným projevům nákazy u asymptomatických nákaz), pozorovaných u kvetoucích hvozdíků. Setrvání v nakaženém stavu se nachází ve spodní pravé části matice a je označeno zelenými hodnotami. Jednotlivé hodnoty pravděpodobnosti přechodů jednoho stádia do druhého v roce t do $t+1$ (popř. jejich stázi) byly získány podílem počtů označených rostlin vymezených stádií s jejich celkovým počtem v jejich stádiu v následujícím roce (některé z rostlin uhynuly).

Produkce semenáčků (stádia 1) do jednotlivých matic (pro populace, roky a kombinace všech populací v daných letech) byla spočítána následovně:

1. Byl vypočítán průměrný počet květních částí na rostlinu reprezentující potenciální produkci tobolek pro každé ze stádií jako:

$$\text{počet lodyh} \times \text{průměr z počtu květních částí.}$$

2. Pro částečné nákazy byla tato hodnota upravena jako podíl:

$$\text{průměrný počet květních částí na rostlinu} / 2$$

(dále jako „aproximovaný počet květních částí“; pro zdravé rostliny je hodnota shodná s průměrným počtem květních částí na rostlinu).

3. Byl spočítán průměrný počet tobolek na rostlinu jako průměr z hodnot aproximovaného počtu květních částí jednotlivých rostlin z příslušných populací a let.
4. Z výsevních experimentů byly získány hodnoty o průměrné klíčivosti v populacích (a pro všechny populace dohromady) jen pro místní semena, aby hodnoty nebyly ovlivněny očekávanou lepší životaschopností semen z rostlin původně pěstovaných za „ideálních“ podmínek ve výzkumné zahradě. Jelikož byla klíčivost semen v roce 2021 minimální a v populaci 47 dokonce nulová, což by narušilo v rámci populačního

modelování životní cyklus a vedlo tak v projekci k zániku populace, byla vytvořena arbitrární hodnota klíčivosti průměrem hodnot klíčení místních semen v tomto roce a letech 2019 a 2020.

5. Byla získána hodnota počtu semenáčků na tobolku jako:

$$\text{počet semen na tobolku} \times \text{průměrná klíčivost na populaci (či všech populací dohromady),}$$

kde počet semen na tobolku vychází z průměru počtu semen na neabortovanou tobolku v populaci a hodnoty jsou rozděleny na tobolky predované a nepredované (hodnoty jsou využity pro odpovídající matice).

6. Finální hodnoty reprodukce jednotlivých stádií („reálné“ produkce semenáčků) pro dosazení do matic byly spočítány jako součin:

$$\text{počet semen na tobolku} \times \text{počet tobolek na rostlinu.}$$

Z důvodu malého množství vegetativních rostlin v transektech byly do matic pro data o přežívání použity hodnoty z výsevních pokusů, aby byl životní cyklus kompletní a nedošlo ke slepému zakončení a jeho zastavení v modelu. Do všech matic přechodů 2018→2019 byly do hodnot pravděpodobností přechodu 1→2, tj. růstu semenáčků do stádia vegetativní rostliny (což znamená jejich přežívání do dalšího roku), dosazeny hodnoty průměrů přežívání zasetych místních semen i semen z výzkumné zahrady za roky 2020 a 2021, aby výsledek vycházel z většího množství dat (pro roky 2018 a 2019 nejsou data k dispozici, jelikož první výsev proběhl v roce 2018, v roce 2019 bylo možno pozorovat první semenáčky a v roce 2020 mohlo být poprvé zaznamenáno jejich přežívání). Pro matice přechodu 2019→2020 byly do tohoto elementu matice z dat značených rostlin dosazeny průměry z přežívání semenáčků (tedy přechodu do vegetativních rostlin) z vysetých semen roku 2020 ze sady místních i „zahradních“ rostlin. V posledním roce – matic přechodu 2020→2021 – byla situace zkomplikována zmíněnou nízkou klíčivostí. Problém byl vyřešen tak, že pro souhrnné matice všech populací byl dosazen průměr hodnot přežívání v roce 2021, ale pro samostatné populace bylo rozhodnuto dosadit průměr přežívání let 2020 a 2021, aby došlo ke kompenzaci nulových hodnot v populaci 47 a zároveň byl přístup ke všem populacím stejný.

V první přechodové matici (2018→2019) se v populacích 11 a 56 v transektech vyskytovala pouze jedna rostlina vegetativního stádia, která do dalšího roku přežila (stáze), což v matici vyústí ve 100% míru přežívání. To by způsobilo, že výpočty modelu by vykazovaly kvůli

zdánlivé nesmrtelnosti tohoto stádia zkreslené hodnoty (zvýšené hodnoty elasticit pro tento přechod). Proto byla hodnota „1“ ve všech maticích ručně přepsána průměrem pravděpodobností setrvání ve vegetativním stavu z matic těchto populací v druhém a třetím přechodu (2019→2020; 2020→2021). Podobně z důvodu absence dat v maticích 2018→2019 pro přechod ze stádia vegetativní rostliny do malé kvetoucí rostliny v populaci 11 byl doplněn průměr hodnot z matic přechodů 2019→2020 a 2020→2021. Podobně byly do matic populace 56 v prvním a druhém přechodu (2018→2019 a 2019→2020) doplněny do stejného elementu matic jako v případě populace 11 příslušné hodnoty podle matic posledního přechodu 2020→2021, jelikož pouze v nich byly pozorováni jedinci, kteří z vegetativního stádia vyrostli v dalším roce do malé kvetoucí rostliny.

Sumární matice byly vytvořeny pro každý typ matic z předchozích všech přechodů jednoduše součtem počtů rostlin v jednotlivých stádiích v čase t vydělených jejich počtem v čase $t+1$, čímž byly znovu spočítány pravděpodobnosti přechodů nebo stáze vytvořených diskrétních stádií. Hodnoty produkce semenáčků (přechod do stádia 1) vycházely z průměru hodnot všech let – opět zde zohledněny individuální hodnoty pro matice s a bez predispersní predace. Do přechodu 1→2 byly taktéž dosazeny průměry z příslušných matic, které tyto sumovaly ze všech přechodů.

4.3.8. Maticové analýzy

Pro zjištění populačních charakteristik byl použit deterministický modelovací přístup (Tuljapurkar & Caswell, 2012), který v analýzách matic vykazuje pro data sebraná za méně než pět let výsledky s menší odchylkou než stochastické modely, a proto i když mohou být výsledky (např. populačního růstu) nadhodnocené, pro úsudky o stavu populací mohou být pro účely této práce za těchto okolností více vypovídající (Doak et al., 2005).

Za pomoci vytvořených matic byly vypočítány v prostředí RStudio (RStudio Team, 2019) a balíčku „popbio“ (Stubben & Milligan, 2007) pro všechny (i) konečné míry populačního růstu λ , jakožto dominantních vlastních čísel příslušných matic (dominant eigenvalue; Tuljapurkar & Caswell, 2012), (ii) hodnoty elasticit, které ukazují relativní význam daného přechodu (prvku matice) pro populační růst (de Kroon et al., 1986, 2000; Silvertown et al., 1996) při malé změně prvku matice, kdy oproti hodnotám senzitivit umožňují porovnání významu i z tohoto pohledu neporovnatelných demografických charakteristik jako je pravděpodobnost přežívání (hodnoty mezi 1 a 0) a reprodukce (hodnoty typicky vyšší než 1; Caswell, 2000).

Výpočet elasticit vychází z následující rovnice:

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) \times (\delta\lambda/\delta a_{ij}),$$

kde e_{ij} značí elasticitu (i, j) prvku matice, a_{ij} je (i, j) prvek matice A a λ je růstová rychlost populace. Jako poslední byly vypočítány hodnoty (iii) stabilní velikostní struktury populace (SSD), které jsou spočítány jako pravý charakteristický vektor (eigenvector) příslušné matice. Tyto hodnoty vyjadřují složení populace, k němuž při projekci asymptoticky konverguje (Caswell, 1982). Vychází z rovnice:

$$Aw = \lambda w,$$

kde w je pravým charakteristickým vektorem matice A .

Protože matice s celou populací, zahrnující i nakažené jedince, jsou větší než ty, které obsahují jen zdravou část populace, byly pro porovnání významu elasticit zdravých stádií matice elasticit s nákazou normalizovány součtem hodnot zvlášť pro zdravé a nakažené části populace, nově uzdravené jedince a nové nákazy, kdy vznikla matice rozměru identickým jako pro zdravou matici (4×4 prvků). Tak bylo možné porovnat hodnoty elasticit zdravých částí populací pro obě matice (jejich rozdílem) a zjistit tak jejich přínos do populačního růstu.

5. VÝSLEDKY

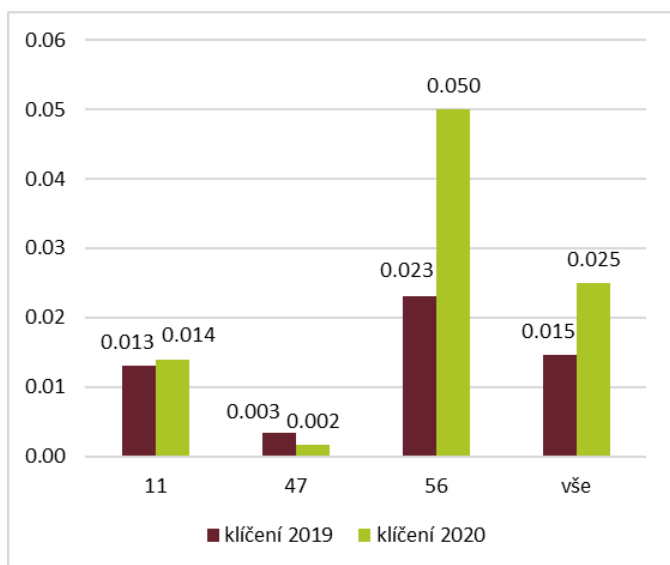
5.1. Výsevní pokusy

Ze všech vyšetých semen v roce 2018 (200 na každý výsevní čtverec na každé ze tří lokalit, tj. dohromady 6000 semen) vyklíčilo v roce 2019 přibližně 2,3 %; z výsevu v roce 2019 jich poté vyklíčilo v roce 2020 přibližně 1,9 % (Graf 1c). V kontrolních čtvercích ke klíčení nedošlo. Nevyvážená je klíčivost místních semen z jednotlivých lokalit (příslušně vyšetých na těchto lokalitách) a semen z výzkumné zahrady, kdy místní semena klíčí v prvním roce pozorování (2019) celkově méně než semena sebraná ze zahrady, která zde průměrně klíčí téměř s dvojnásobně vyšším podílem (celkem cca. 3 % z nich vyklíčilo oproti asi 1,5 % místních semen; Grafy 1a, b). V roce 2019 naopak celkově klíčila více semena místní (Graf 1d). Zahradní semena klíčila v roce 2020 v porovnání všech lokalit průměrně v nižších hodnotách (1,3 %) – je ale důležité zmínit, že byla sebrána již v roce 2018, takže jsou starší než místní, čímž může být jejich klíčivost snížena (Graf 1d).

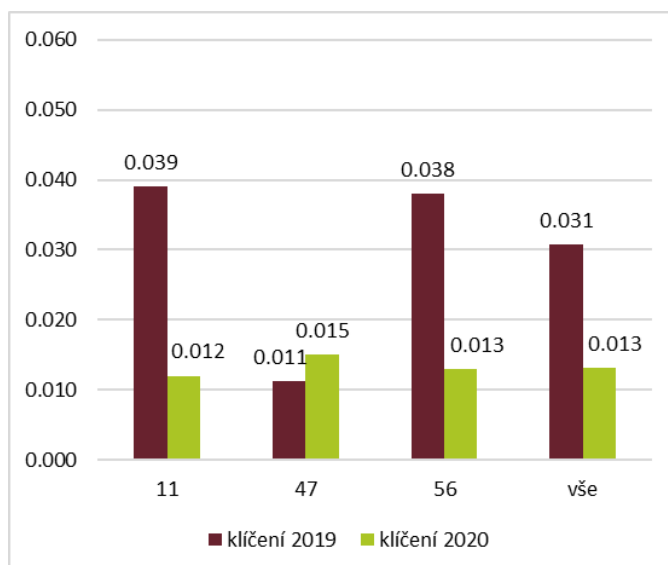
Při porovnání lokalit je zjevná vyšší klíčivost v roce 2019 pro lokalitu 56 (2,3 % místních semen) s výjimkou zahradních semen, která klíčila srovnatelně jako na lokalitě 11 (3,8 %, resp. 3,9 % pro lokalitu 11; Grafy 1a, b). V roce 2020 na lokalitě 56 byla též výrazně vyšší klíčivost místních semen (5 %) než na ostatních lokalitách (1,4 % na lokalitě 11 a 0,2 % na lokalitě 47; Graf 1a). Celkově nejhůř klíčí semena na lokalitě 47 s výjimkou zahradních semen v roce 2020. Klíčivost místních semen je nižší než 1 % v obou sledovaných letech. Kvůli nedostatku semen na lokalitě se nepodařilo ale v roce 2020 na výsev sebrat požadovaný počet (200 místních semen), takže jich bylo vyseto maximální sebrané množství, tj. 66.

Vyšší hodnoty přežívání vykazují semenáčky vyšeté z místních semen v roce 2018, které byly pozorovány jako vegetativní rostliny v roce 2020 (cca. 5 %), než rostliny vyšeté ze zahradních semen. Rozdíl ale není příliš výrazný (přibližně 0,8 %; Graf 2). V roce 2021 dvě z těchto rostlin jako jediné vyšeté za celou dobu kvetly, a to na lokalitě 56.

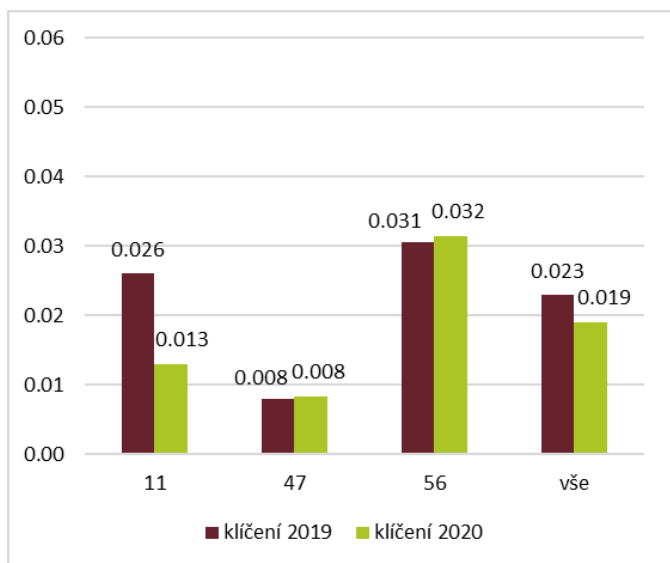
Tabule grafů 1: Průměrné hodnoty klíčivosti (podíl vyklíčených semen)



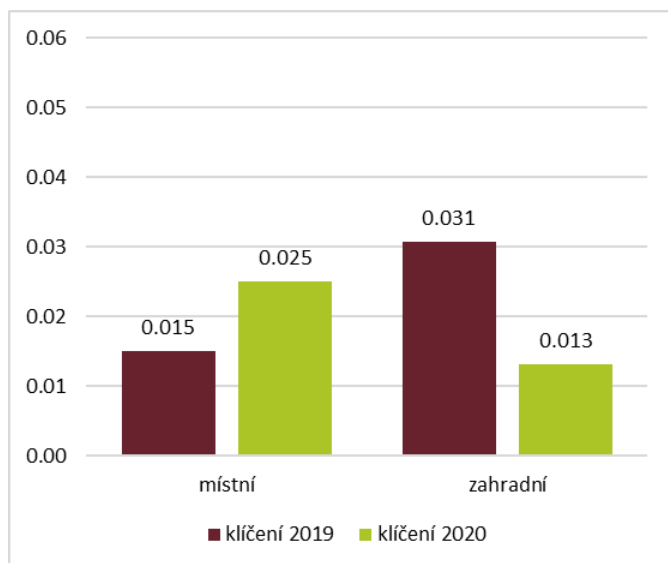
a) Místní semena: průměrné hodnoty klíčivosti pro jednotlivé lokality a průměr všech dohromady („vše“)



b) Zahradní semena: průměrné hodnoty klíčivosti pro jednotlivé lokality a průměr všech dohromady („vše“)

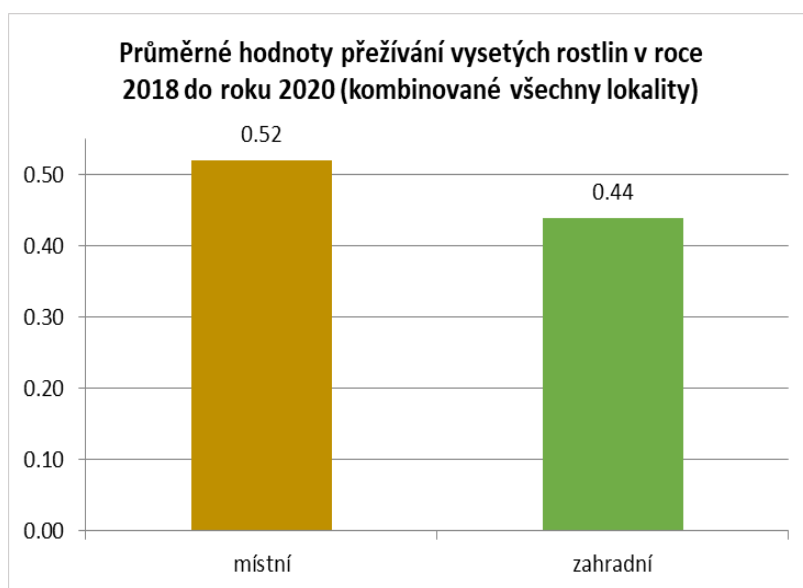


c) Místní i zahradní semena dohromady: průměrné hodnoty klíčivosti pro jednotlivé lokality a průměr všech dohromady („vše“)



d) Kombinované všechny lokality: průměrné hodnoty klíčivosti pro semena místní a zahradní

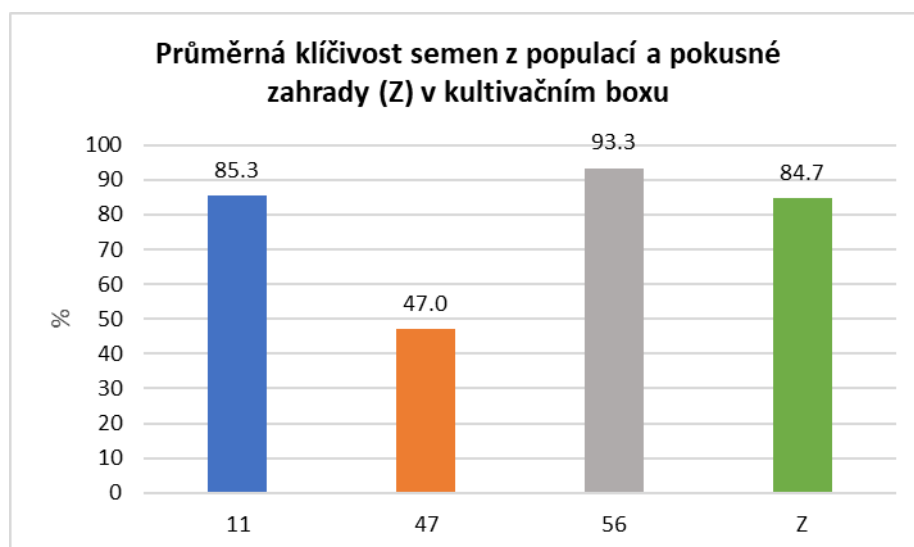
Grafy 1 (a-d): Průměrné hodnoty klíčivosti semen na lokalitách (podíl vyklíčených semenáčků) v jednotlivých letech (2019 a 2020). Semena byla do výsevních čtverců vyseta zvlášť dle toho, zda pocházely původem z rostlin z dané lokality („místní“), nebo byla původem z rostlin z výzkumné zahrady („zahradní“). Čísla 11, 47 a 56 jsou označení lokalit.



Graf 2: Průměrné hodnoty přežívání vyšetých rostlin v roce 2018 do roku 2020 pro všechny lokality. Hodnoty jsou podílem všech vyšetých semen oproti semenáčkům, které přešly do stádia vegetativní rostliny a následně přežily do následujícího roku.

5.2. Klíčící pokusy

Klíčivost semen z jednotlivých lokalit byla experimentálně testována v laboratorních podmínkách a finální klíčivost z celkového vzorku z každé sady semen (celkem 300 pro každou populaci a zahradní semena) za dobu 14 dní byla zaznamenána (Graf 3). V porovnání s klíčením v přirozených podmínkách jsou všechny hodnoty výrazně vyšší než v případě



Graf 3: Průměrná klíčivost semen v procentech v podmínkách kultivačního boxu, který byla sebrána z příslušné populace (11, 47 a 56), nebo pochází z rostlin z výzkumné zahrady (Z).

klíčivosti v terénních podmínkách pro místní i zahradní semena v obou v terénu sledovaných letech. Nejvíce klíčila semena z populace 56 (93,3 %), nejméně naopak semena z populace 47

(47 %), což vykazuje stejný trend jako v případě terénních výsevních pokusů, kde též měla semena z populace 56 (vysetá na této lokalitě) relativně k ostatním klíčivost nejvyšší a semena z populace 47 nejnižší. Semena z populace 11 v podmínkách kultivačního boxu vykazovala podobné hodnoty klíčení jako semena zahradní (příslušně 85,3 % a 84,7 %).

5.3. Zhodnocení produkce semen a jejich predispersní predace

Na základě sběrů 60 květenství proběhlých v srpnu roku 2021 za každou ze zkoumaných lokalit byla vyhodnocena produkce semen a vliv predispersní predace. Na každé lokalitě se počet tobolek obsahujících semena lišil: na lokalitě 11: 111 tobolek, na lokalitě 47: 42 tobolek a na lokalitě 56: 103 tobolek. Na tomto statistickém vzorku se poté zakládá průměrný počet semen na tobolku (Graf 4). Podobný počet semen průměrně obsahovaly tobolky na lokalitách 11 (2,39) a 56 (2,36). Na lokalitě 47 tobolky obsahovaly průměrně méně než jedno semeno na tobolku (0,68).

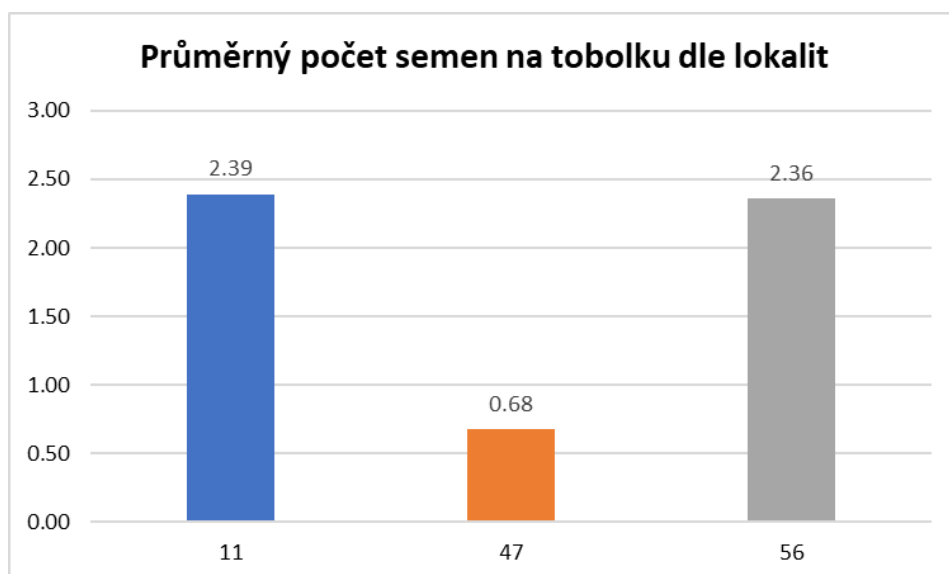
Celková míra predace sledovaná dle přítomnosti predáčnických otvorů mūr *Hadena* se též lišila (Tabulka 4). Byly zohledněny větší i menší otvory. Průměrné zastoupení predace bylo rozdílné napříč lokalitami, kdy nejvíce predované byly tobolky na lokalitě 47 (cca. 44 %), kde jejich poměr k nepredovaným tobolkám téměř dvojnásobně překročil míru na nejméně predované lokalitě 11 (cca. 22 %). Na lokalitě 56 byla predována takřka třetina sledovaných tobolek ze vzorku (33 %). Při zohlednění celého vzorku dat byli potom predátoři semen přítomni ve 32 % případů pozorovaných tobolek.

Populace	Průměrný podíl predovaných tobolek
11	0.22
47	0.44
56	0.33
celkový průměr tobolek (všechny lokality)	0.32

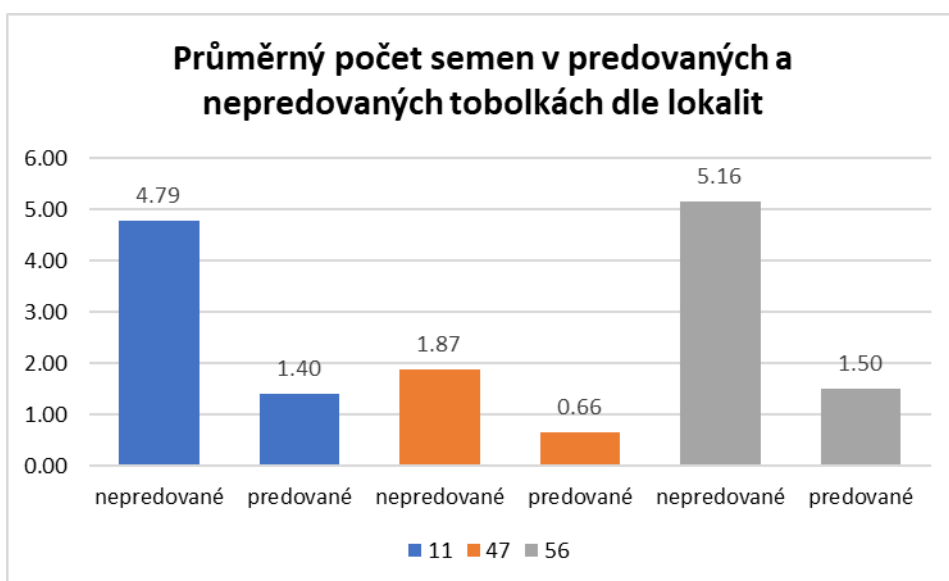
Tabulka 4: Průměrný podíl predovaných tobolek ze sebraných vzorků květenství v roce 2021 na jednotlivých lokalitách (11, 47 a 56).

Na všech lokalitách predované tobolky nesly v průměru semen méně než tobolky bez stop predace (Graf 5). Největší vliv měla predace na průměrný počet semen na lokalitě 56 (rozdíl mezi predovanými a nepredovanými tobolkami: 3,66 semen), nejmenší potom na lokalitě 47

(rozdíl 1,21 semene na tobolku). V populaci 47 produkovaly rostliny semen průměrně nejméně. V populaci 11 byla potom produkce podobná populaci 56 (rozdíl 3,39 semen na tobolku).



Graf 4: Průměrný počet semen na tobolku dle lokalit (11, 47 a 56).



Graf 5: Průměrný počet semen v predovaných a nepredovaných tobolkách dle lokalit (11, 47 a 56)

5.4. Demografie

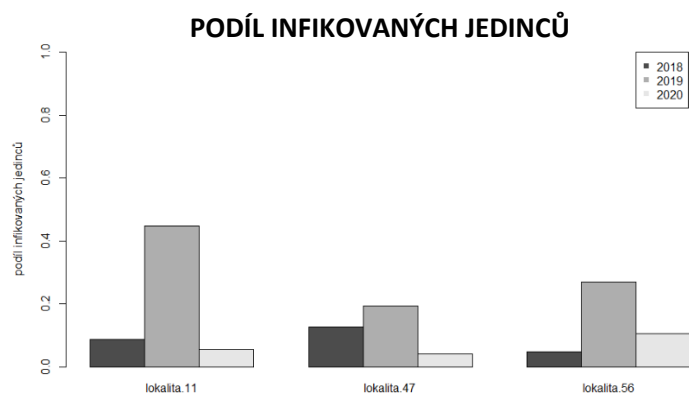
Demografické charakteristiky byly testovány v závislosti na stádiu v loňském roce, jednotlivých ročních přechodech (2018→2019, 2019→2020 a 2020→2021), populacích a interakci populace a roku. Všechny demografické charakteristiky (Tabulka 5): (systemické) infekce, vyléčení (symptomatické uzdravení), růst do většího stádia, stáze, retrogrese do

menšího stádia, mortalita a kvetení (reprodukce) se signifikantně lišily v rámci jednotlivých ročních přechodů (p-hodnota <0,01; pro mortalitu: p-hodnota = 0,02). Signifikantní závislost na populacích byla potvrzena pouze v souvislosti s mortalitou (p-hodnota = 0,01). Interakce populace a roku byla potom signifikantní pro mortality (p-hodnota = 0,01) a kvetení rostlin (p-hodnota = 0,04). Nové infekce (Graf 6) se objevovaly výrazně více ve druhém přechodu s nejpodstatnějším zastoupením na lokalitě 11 (cca. 40 %). Největší podíl vyléčených rostlin (Graf 7), které nejevily v dalším přechodu symptomy nákazy a mohly tak produkovat semena, se vyskytl v prvním přechodu. Na lokalitách 11 a 56 se podíl uzdravených rostlin pohyboval kolem 40 %, ale trend byl značně nekonzistentní čase, protože např. na lokalitě 56 nedošlo v rámci druhého přechodu k vyléčení žádnému. Je ale možné pozorovat, že míra uzdravení je vždy menší, pokud je v daném přechodu více událostí nákaz a naopak.

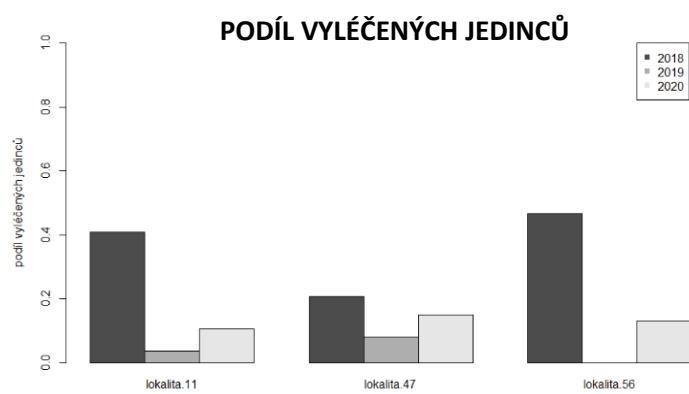
	infekce (pro 3 a 4)		vyléčení (pro 7 a 8)		růst		stáze		retrogrese		mortalita		kvetení	
	X^2	p	X^2	p	X^2	p	X^2	p	X^2	p	X^2	p	X^2	p
stádium v loňském roce	0.2	0.62	6.5	0.01	250.9	<0.01	38.4	<0.01	61.4	<0.01	30.1	<0.01	106.2	<0.01
rok	34.8	<0.01	38.0	<0.01	14.6	<0.01	25.0	<0.01	55.2	<0.01	7.5	0.02	88.5	<0.01
populace	5.9	0.05	5.0	0.08	4.1	0.13	5.2	0.07	3.2	0.20	10.1	0.01	4.8	0.09
rok * populace	7.2	0.13	7.2	0.12	8.8	0.07	6.0	0.20	4.6	0.33	12.9	0.01	9.9	0.04

Tabulka 5: Výsledky logistické regrese individuálních demografických charakteristik sledovaných rostlin: symptomatických infekcí pro stádia malých (3) a velkých (4) kvetoucích rostlin; vyléčení malých (7) a velkých (8) nakažených rostlin; růst do většího stádia, stáze ve stejném stádiu, retrogrese do menšího stádia, mortality a kvetení – testovaných v závislosti na stádiu v loňském roce, ročních přechodech (rok), populacích a interakce roku a populace (rok*populace). Ve sloupcích jsou uvedeny hodnoty χ^2 -kvadrátu a p-hodnoty, které jsou tučně pro signifikantní výsledky.

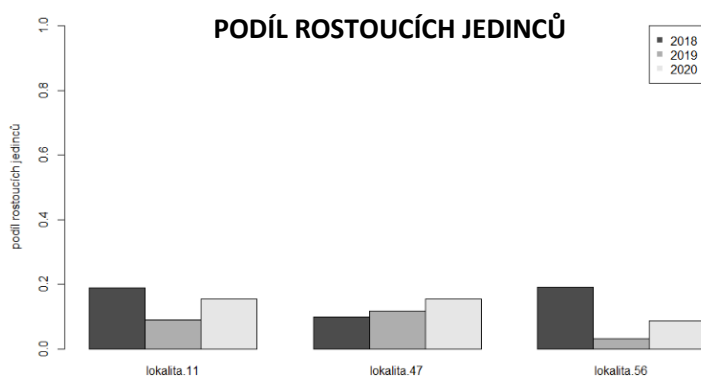
Nejvíce se rostliny zvětšovaly v prvním přechodu (Graf 8). Podíl rostlin, které by zvětšily plochu své listové růžice nad 20 cm² ale typicky nepřesahoval více než 20 % z pozorovaného vzorku (což byla dosažená maxima v populacích 11 a 56 v prvním roce). Naopak podíl rostlin, které přešly do velikostně menšího stádia (Graf 9), byl kromě lokality 56 největší ve třetím přechodu (na lokalitě 56 se rostliny zmenšovaly nejvíce v druhém přechodu). Stejně tak byla největší mortalita ve třetím přechodu, kdy se pohybovala od cca. 10 % po takřka 25 % na lokalitě 56 (Tabule grafů 12: sekce „PODÍL MRTVÝCH JEDINCŮ“). Celkově se v čase rostliny na populacích mezi přechody častěji zmenšují (výjimkou je pouze populace 56 v druhém přechodu) a snižuje se počet kvetoucích jedinců (Graf 11) a podíl jedinců ve stázi (Graf 10) v termínech odečtu dat.



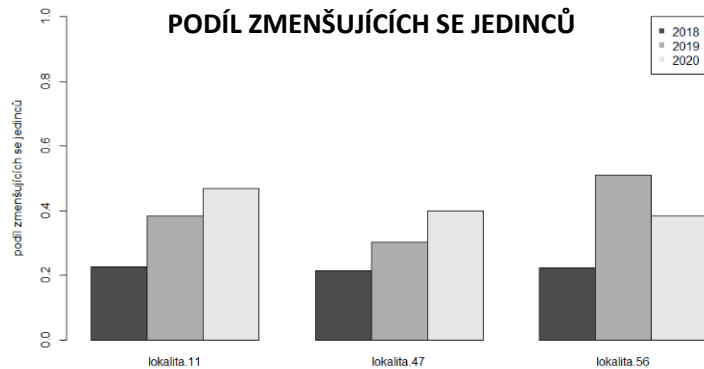
Graf 6: Podíl označených rostlin v populacích nově vykazujících symptomy infekce v jednotlivých ročních přechodech. Roky značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).



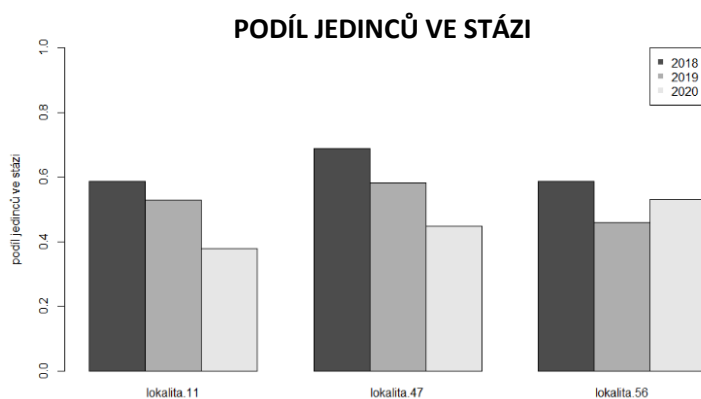
Graf 7: Podíl označených rostlin v populacích nově vyléčených, nejvíce symptomy nákazy v jednotlivých ročních přechodech. Roky značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).



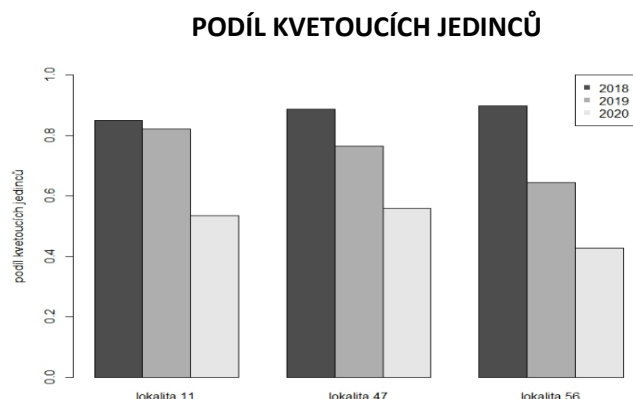
Graf 8: Podíl označených rostlin v populacích rostoucích do větších stádií (přesahujících 20 cm²) v jednotlivých ročních přechodech. Roky značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).



Graf 9: Podíl označených rostlin v populacích zmenšujících se do menších stádií (pod 20 cm²) v jednotlivých ročních přechodech. Roky značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).



Graf 10: Podíl označených rostlin v populacích ve stázi (setrvávající ve stejném stádiu) v jednotlivých ročních přechodech. Roky značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).

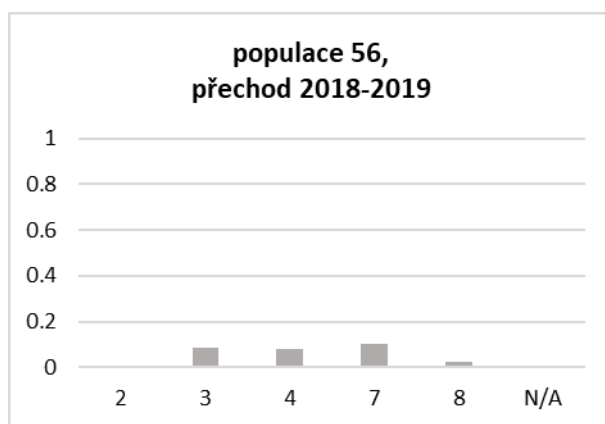
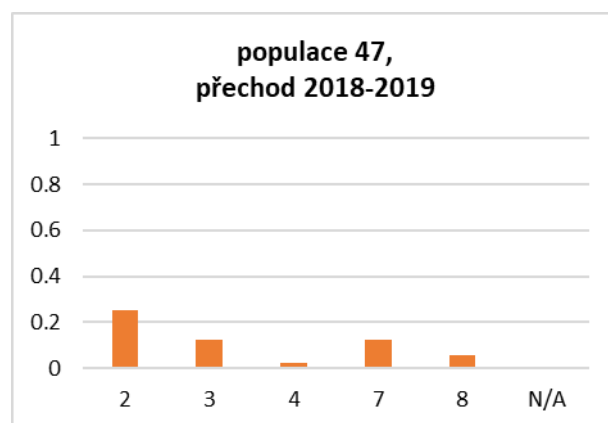
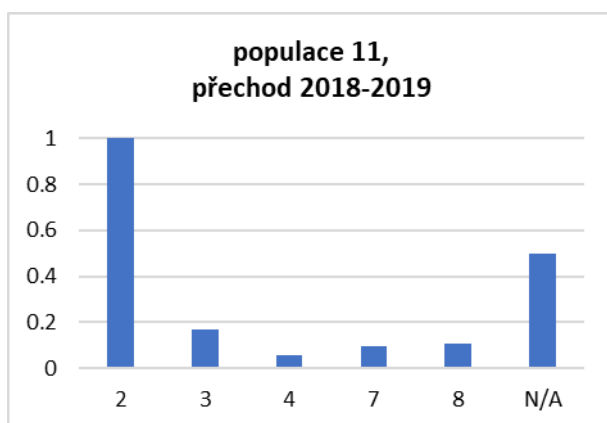


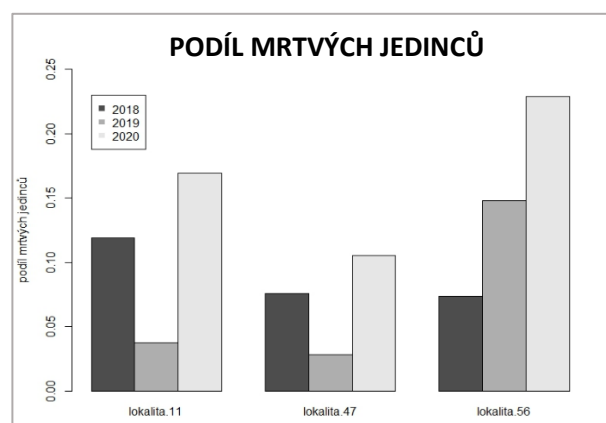
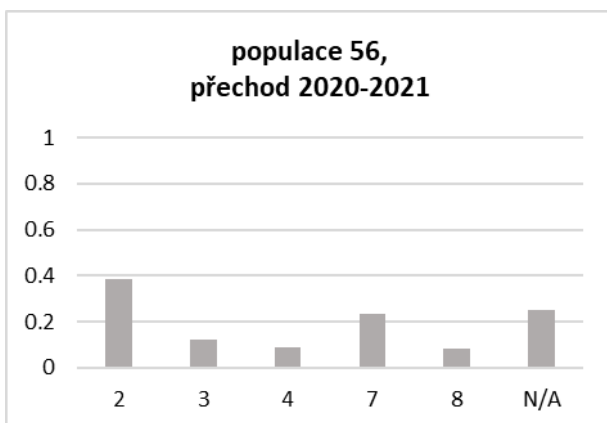
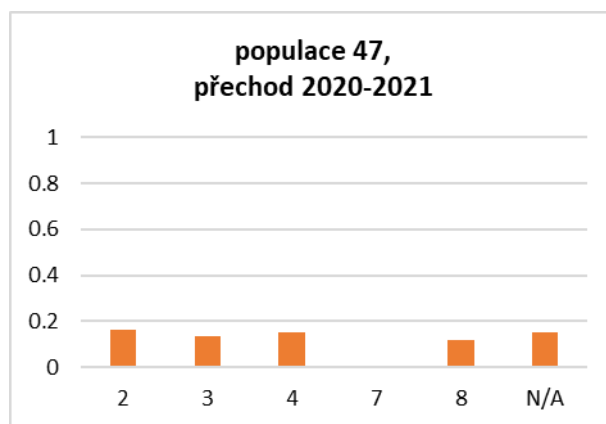
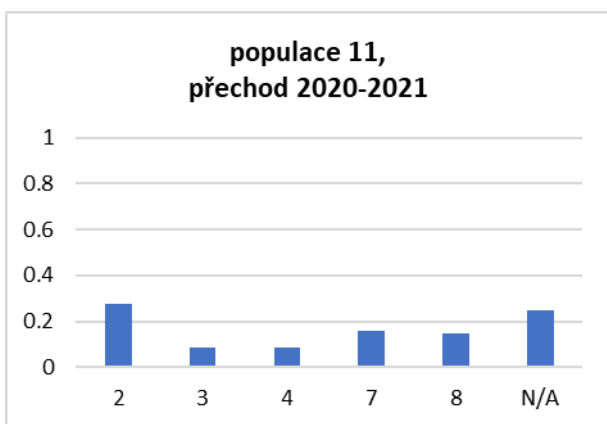
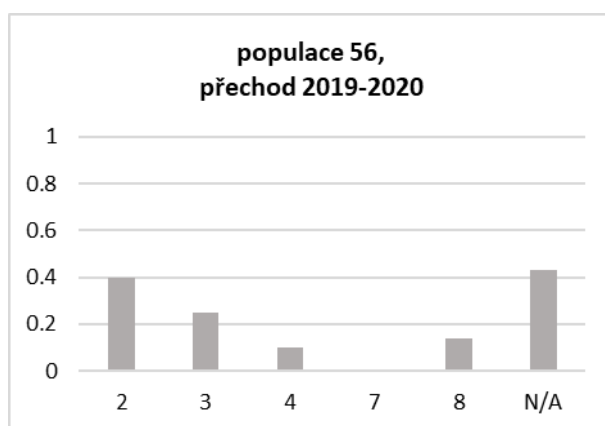
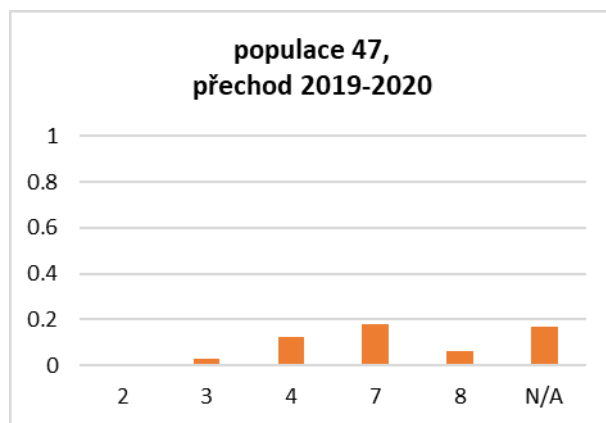
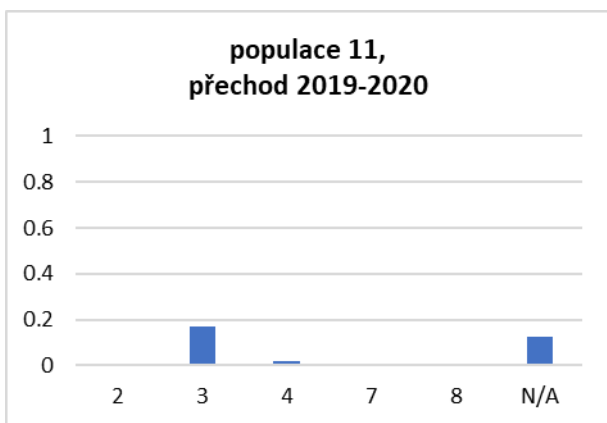
Graf 11: Podíl označených kvetoucích rostlin v populacích v jednotlivých ročních přechodech. Roky značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).

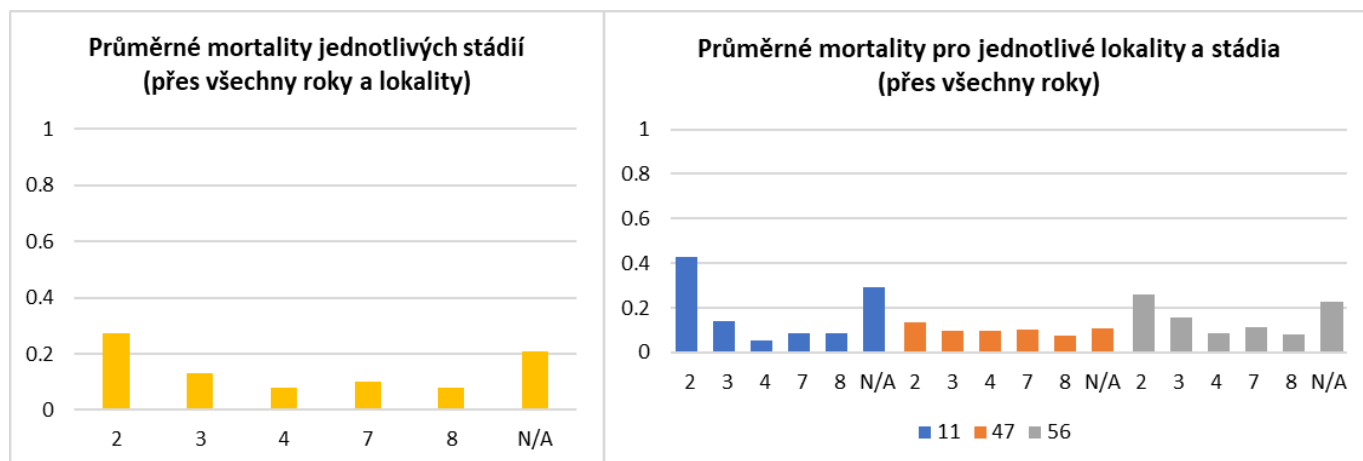
Rozdíly v podílech průměrné mortality vymezených stádií v jednotlivých populacích jsou značně nerovnoměrné (Tabule grafů 12). Mortalita 100 % ve stádiu vegetativní rostlin (2) v prvním přechodu na populaci 11 je zapříčiněna tím, že jediná označená vegetativní rostlina se nedožila dalšího roku přechodu. Kromě vegetativních rostlin a kvetoucích rostlin

s neznámým stavem přítomnosti infekce nepřekračuje mortalita žádného stádia v prvním přechodu 20 %. Ve druhém přechodu (2019→2020) je mortalita jednotlivých stádiích na všech lokalitách opět do 20 %, což narušují pouze v populaci 56 vegetativní rostliny (40 %) a dále malé kvetoucí rostliny (25 %) a též rostliny s neznámým stavem přítomnosti infekce (cca. 43 %). Třetí přechod se drží podobného trendu, kde pouze vegetativní rostliny (v populaci 11 a 56: cca. 28 % a 38 %) a malé infikované kvetoucí rostliny (v populaci 56: cca. 24 %) vykazovaly úmrtnost nad 20 %. Celkově (za všechny roky a populace) je potom na všech lokalitách a ve všech přechodech nejčastější mortalita ve stádiu vegetativní rostliny, poté stádium malé zdravé kvetoucí rostliny (ty umírají více než malé infikované rostliny, rozdíl je ale zanedbatelný). Nejméně umírají rostliny velké – zdravé i infikované – s hodnotami kolem 8 %. Při pohledu na dlouhodobý časový trend mortality je zřejmý její postupný nárůst, který je dočasně narušen pouze v druhém přechodu na lokalitách 11 a 47.

Tabule grafů 12: Průměrný podíl mortality dle stádií (1-8, včetně rostlin s nejasným stavem nákazy: „N/A“) pro jednotlivé populace (11, 47 a 56) a roční přechody







Grafy 12: Průměrné hodnoty mortalit rozdělených dle jednotlivých ročních přechodů a životních stádií rostlin (1-8) včetně rostlin s neurčitelným stavem přítomnosti nákazy květní snětí (N/A) ve zkoumaných populacích (11, 47, 56). Graf „PODÍL MRTVÝCH JEDINCŮ“ shrnuje vývoj poměru mortality v populacích v jednotlivých ročních přechodech. Roky v něm značí první rok přechodů (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022). Hodnoty mortalit byly nakonec také sečteny za všechny roky a populace pro jednotlivá stádía.

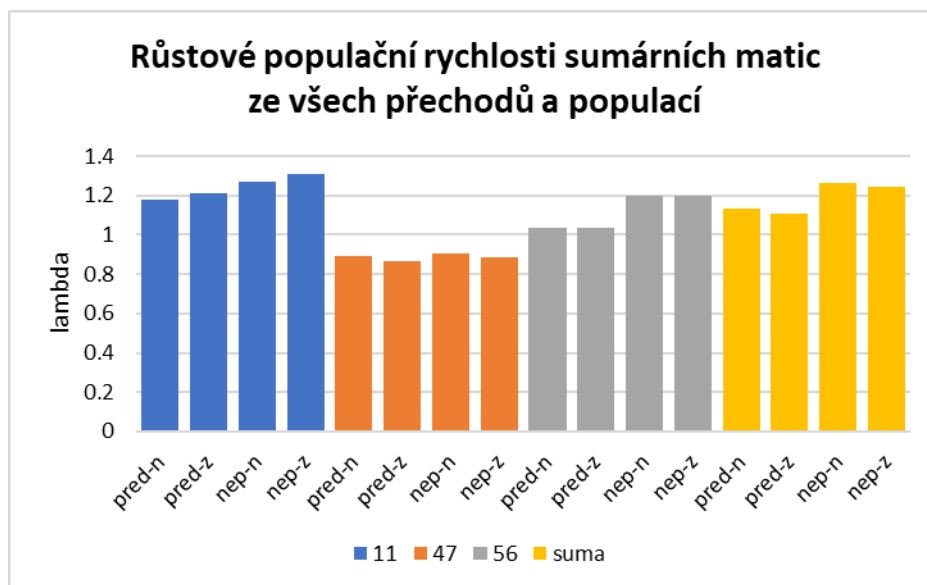
5.5. Maticové analýzy

5.5.1. Populační růst

Pro všech 64 matic (viz kap. 4.3.7.) byly spočítány růstové rychlosti populací (λ). Zvlášť byly analyzovány sumární matice i matice pro jednotlivé populace a roky pro zhodnocení vlivu různých faktorů (scénářů, viz Graf 13): (i) populace obsahující jedince systemicky nakažené květní snětí a přítomností predátorů semen (v grafech jako „pred-n“); (ii) zdravá část populace s přítomností predace semen (v grafech jako „pred-z“); (iii) populace s nakaženými jedinci bez zohlednění přítomnosti predátorů semen (v grafech jako „nep-n“); (iv) populace obsahující pouze zdravé jedince a bez přítomnosti predátorů semen (v grafech jako „nep-z“).

Růstové rychlosti sumárních matic

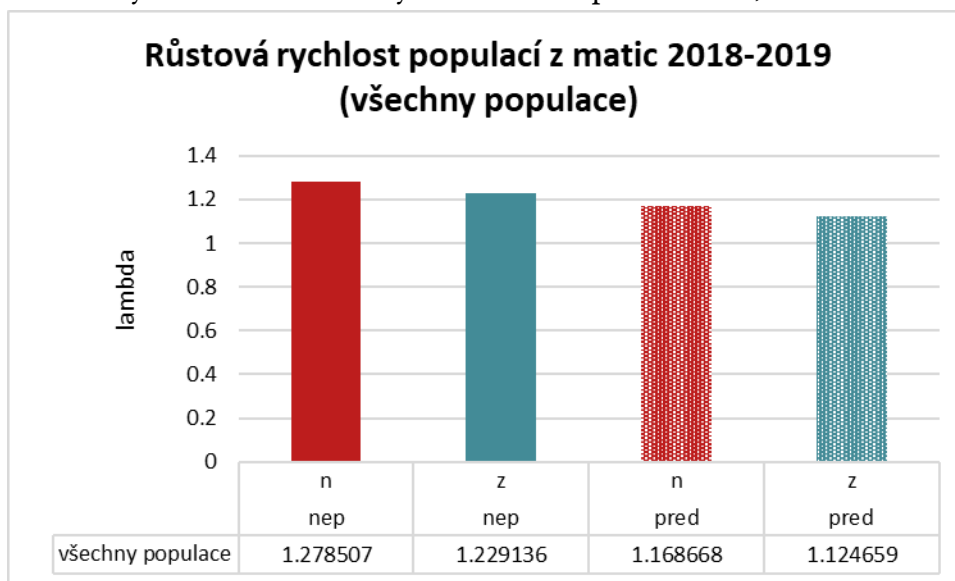
Hodnoty ze sumárních matic za všechny přechody a populace vykazují variabilní hodnoty mezi jednotlivými scénáři a v rámci populací navzájem (Graf 13). Všechny populace zvlášť i dohromady (v rámci sumárního modelu) rostou za všech scénářů ($\lambda > 1$) vyjma populace 47. Populace 47 přes všechny roční přechody dohromady dle modelu klesá ve všech scénářích. Kromě populace 47 jsou v ostatních populacích hodnoty pro scénáře s přítomností predispersní predace nižší, než pokud by predátoři semen v populacích chyběli. V populaci 47 jsou hodnoty všech scénářů podobné a liší se jen o nižší jednotky procent. Populace 11 vykazuje větší populační růst při scénářích zdravé populace než pro nakažené. Ve zdravém nepredovaném scénáři se tato populace zvětšuje přes 30 % za rok, což je celkově nejvyšší hodnota pro počítané růstové rychlosti. V populaci 56 mezi zdravými a nakaženými není



Graf 13: Růstové populační rychlosti sumárních matic ze všech přechodů a populací (11, 47 a 56) a všech populací sloučených dohromady („suma“). Graf zobrazuje jednotlivé scénáře modelů ve všech kombinacích. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace.

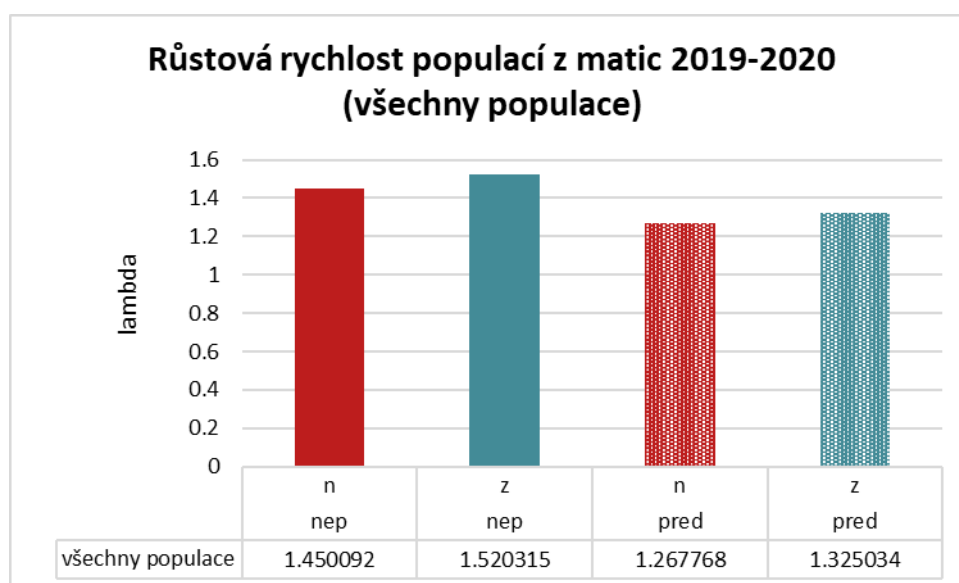
v populačním růstu v podstatě rozdíl pro scénář s a bez predace. Populace ale roste více bez predátorů semen. Pro sumární matice všech let a populací dohromady je opět výsledek těchto dvojic podobný: více rostou populace bez predace a méně s ní. Růstové rychlosti scénářů s nákazou jsou přibližně o 2 % vyšší při vlivu predace i bez ní než pro příslušné zdravé populace.

Růstová rychlost pro stejné scénáře na úrovni všech sečtených matic populací se mění mezi jednotlivými přechody. V přechodu 2018→2019 (Graf 14) jsou růstové rychlosti pro všechny scénáře rostoucí. Populace s predací rostou méně než bez predace a v rámci těchto scénářů jsou vždy růstové rychlosti s nákazou vyšší než bez ní přibližně o 0,04.

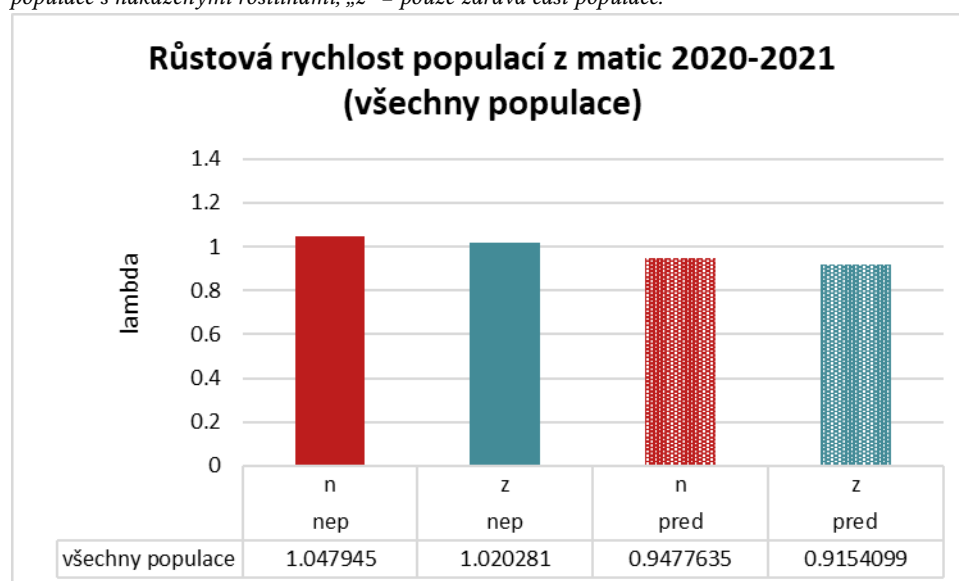


Graf 14: Růstová rychlost populací ze sumárních matic přechodu 2018-2019 ze všech populací. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace.

V druhém přechodu 2019→2020 (Graf 15) byly opět populační růsty ve scénářích bez predace vyšší než s predací, ale situace z pohledu nákazy se otočila, kdy nakažené populace rostly méně než jen zdravé části. Celkově byly populační růsty jednotlivých scénářů nejvyšší ve všech případech za všechny sledované přechody. V posledním přechodu (Graf 16) dosahovaly hodnoty populačního růstu sumárních matic naopak nejnižších hodnot a v jako jediném přechodu se vyskytly hodnoty nižší než 1, kdy růstová rychlost klesala v případě scénáře s predací a nákazou ($\lambda=0,95$) a ještě více při predaci s pouze zdravou částí rostlin ($\lambda=0,91$) na úrovni celé krajiny, tj. všech populací dohromady. Populace s predací byly vyrovnané, tedy přibližně kolem hodnoty $\lambda=1$.



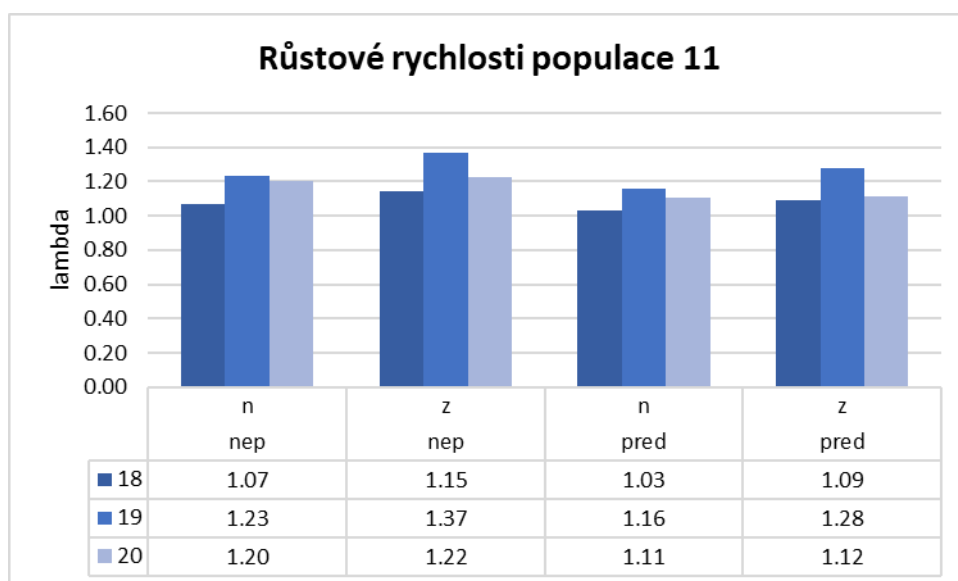
Graf 15: Růstová rychlost populací ze sumárních matic přechodu 2019-2020 ze všech populací. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace.



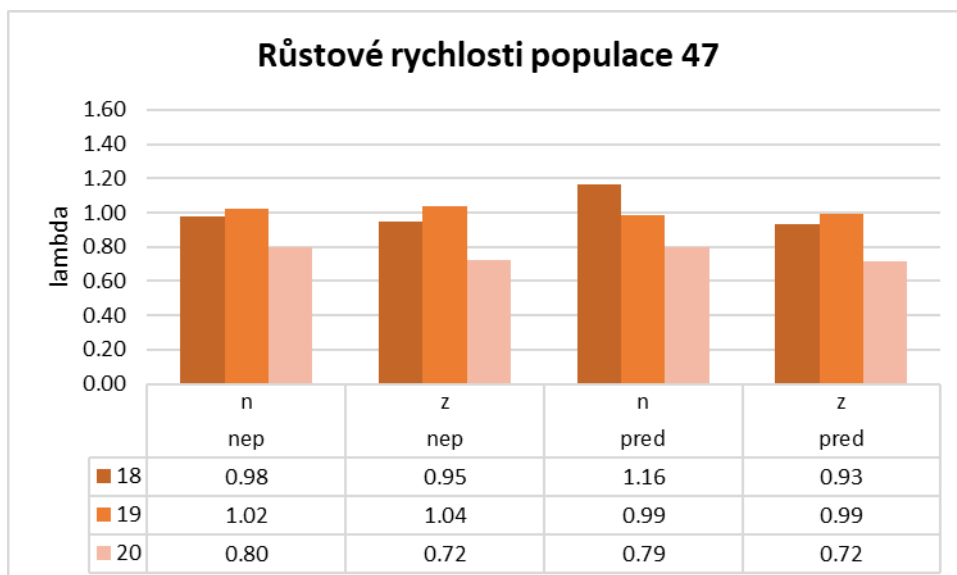
Graf 16: Růstová rychlost populací ze sumárních matic přechodu 2020-2021 ze všech populací. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace.

Růstové rychlosti jednotlivých populací

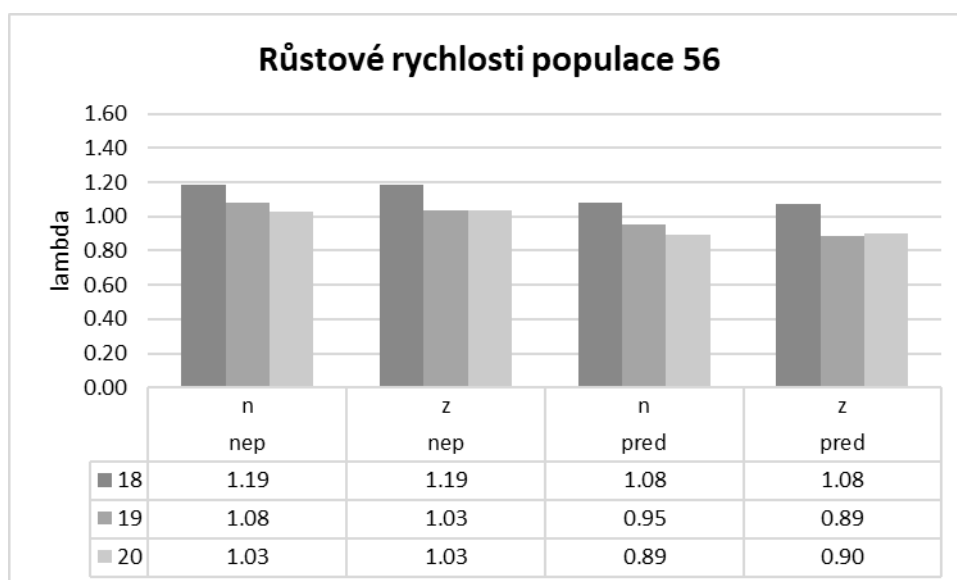
Populace 11 (Graf 17) byla v porovnání s ostatními nejvíce rostoucí ve všech přechodech a scénářích kromě prvního přechodu, kde byl vyšší populační růst v populaci 56 (Graf 19) až na její zdravou predovanou část populace. Populace 47 (Graf 18) byla ve všech letech spíše klesající (až na výjimky); v posledním přechodu (2020→2021) ve všech scénářích. Populace by klesala každý rok až o přibližně 20 % při „reálné“ situaci s ohledem na přítomnost nákazy a predátorů semen, a dokonce nižší by byl populační růst bez přítomnosti nákazy se zachováním vlivu predátorů semen ($\lambda=0,71$, tj. téměř 30% zmenšení v každém dalším roce). Kromě kolísající populace 11 je ve zbylých dvou v „nejrealističtější“ scénáři zohledňujícím patogen i predátory semen zřejmý postupný pokles populačního růstu v čase.



Graf 17: Růstová rychlost populací ze sumárních matic populace 11. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace. Čísla 18-20 značí poslední dvoučíslí prvního roku daného přechodu (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).



Graf 18: Růstová rychlost populací ze sumárních matic populace 47. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace. Čísla 18-20 značí poslední dvoučíslí prvního roku daného přechodu (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).



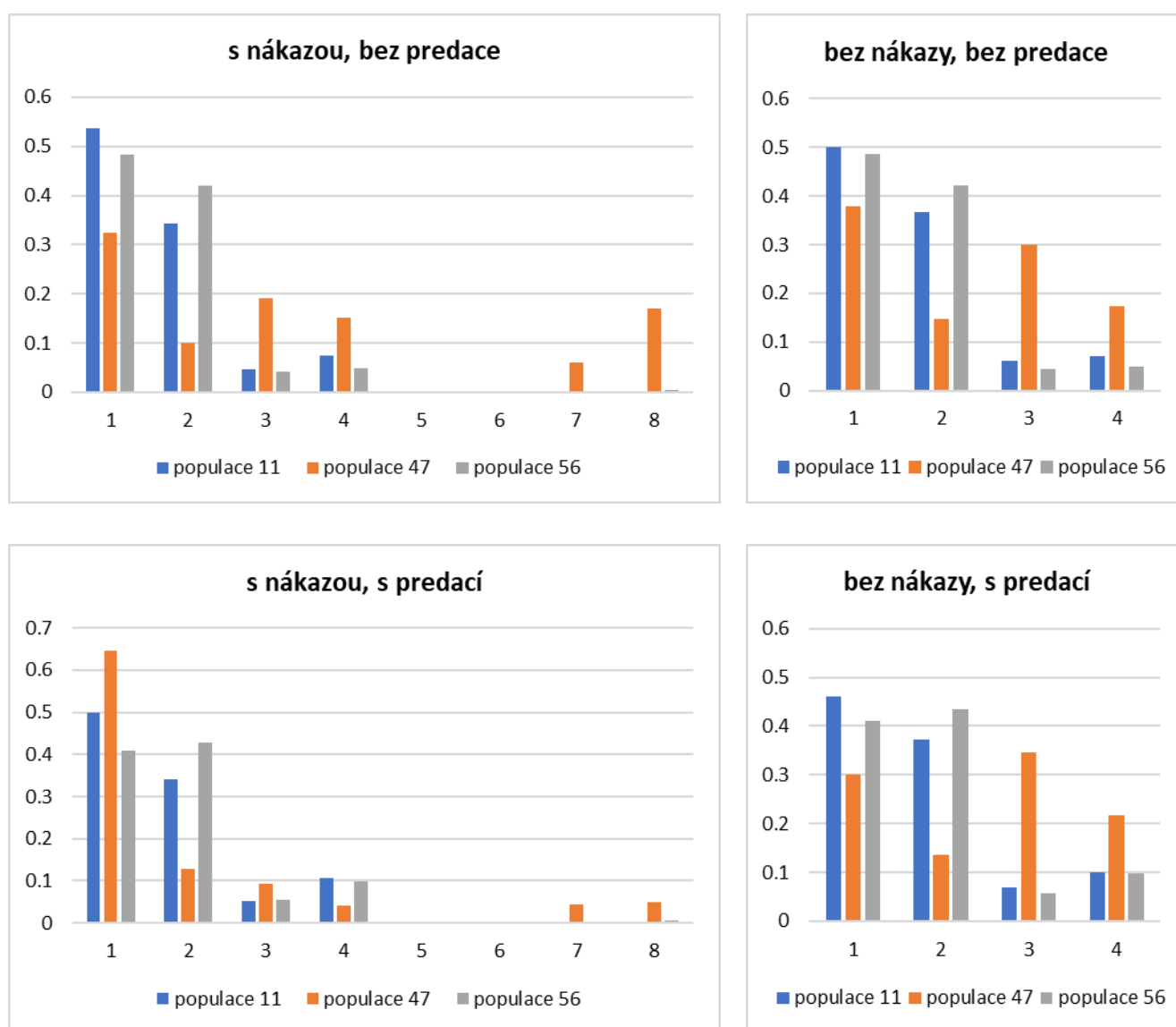
Graf 19: Růstová rychlost populací ze sumárních matic populace 56. „pred“ = přítomnost predispersní predace semen; „nep“ = absence predispersní predace semen; „n“ = celá populace s nakaženými rostlinami; „z“ = pouze zdravá část populace. Čísla 18-20 značí poslední dvoučíslí prvního roku daného přechodu (2018-2019; 2019-2020; 2021-2022).

5.5.2. Predikované struktury populací

Pro všech 64 matic podobně jako v případě růstových rychlostí populací byly spočítány hodnoty SSD (Příloha 9.8.), tedy poměrné zastoupení jednotlivých definovaných diskretních stádií populací, kam projekce maticového modelu výsledně konverguje při zachování stávajících podmínek modelu (čísla stádií viz kap. 4.3.5.). Tyto jsou dále rozděleny na jednotlivé scénáře: celá populace i s nákazou/jen se zdravými rostlinami bez nákazy v kombinaci s přítomností/absencí predace semen pro zjištění výsledného vlivu těchto faktorů na populační strukturu.

U jednotlivých přechodů je možné sledovat různé chování populací mezi sebou pro různé scénáře, které je v průběhu let spíše individuální. Až na výjimky jsou ale distribuce stádií uvnitř populací v rámci jednotlivých let relativně podobně rozložené a působení patogenu a predátorů semen je zanedbatelné. V prvním přechodu (2018→2019; Grafy 20) se mezi sebou liší obě SSD celé populace s infekcí v populacích 47 a 56 v zastoupení semenáčků. V populaci 47 v přítomnosti predace stádium semenáčků naroste více než dvojnásobně (z cca. 30 % na asi 65 %).

Tabule grafů 20: Stabilní velikostní struktura populací (SSD) přechodu 2018-2019 (všechny populace: 11, 47 a 56); čísla (1-8) značí jednotlivá stadia označených rostlin



Grafy 20: Stabilní velikostní struktura populací pro všechny populace (11, 47 a 56) a všechny scénáře (s nákazou a bez ní a predispersní predace semen a jejím vyloučením). Grafy zachycují distribuci jednotlivých stádií rostlin (1-8), pokud by byly zachovány podmínky, jako vstupovaly do maticového modelu v přechodu 2018-2019.

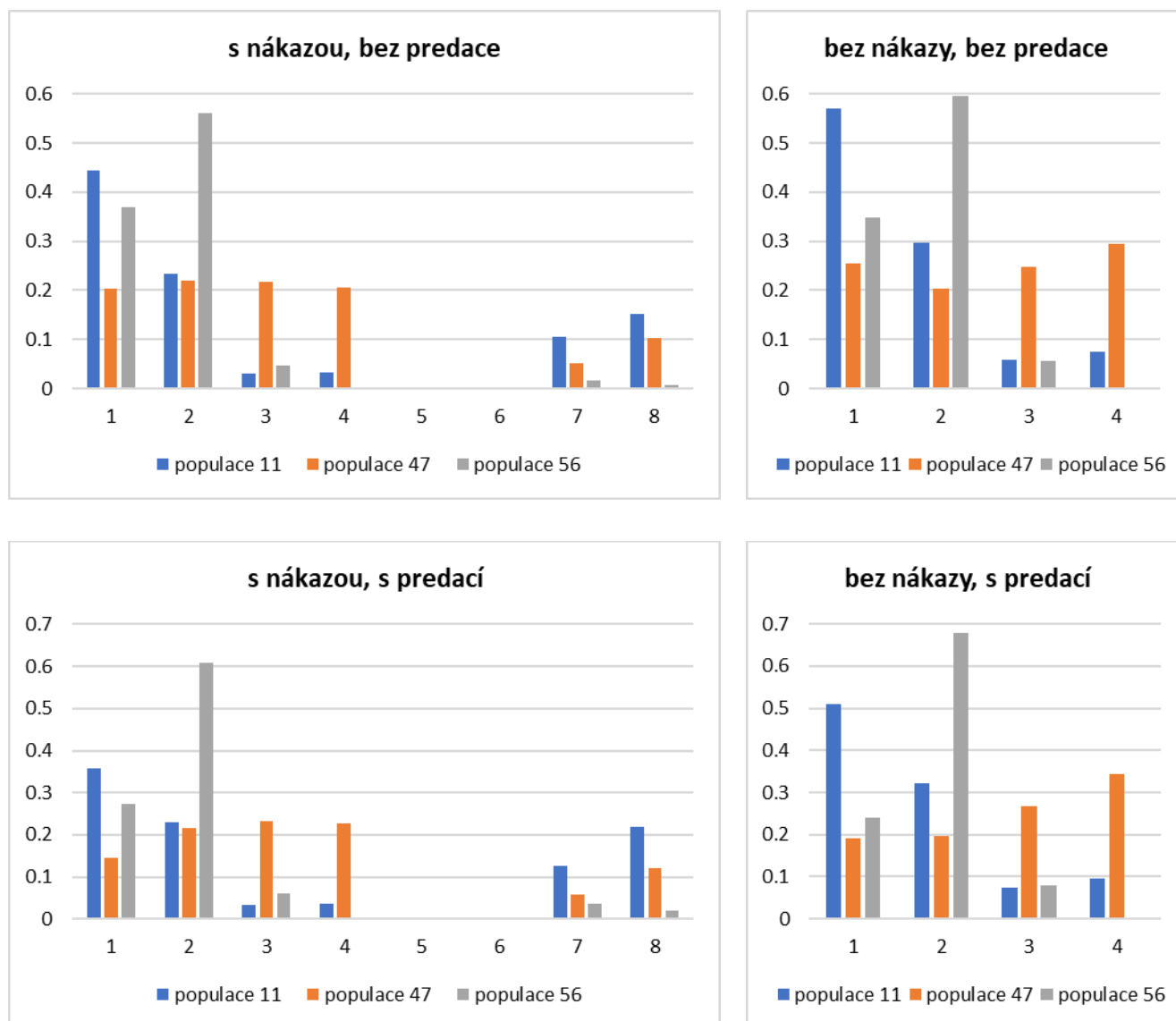
Naopak u populace 56 se v přítomnosti predace poměr semenáčků sníží asi o 10 procentních bodů (na cca. 40 %). Dále v populacích 11 a 56 s nákazou a s přítomností predace bude ve výsledné projekci asi o 20 %, resp. o 30 %, více vegetativních rostlin než v populaci 47. V populaci 47 se též specificky sníží ve scénáři se zohledněním predace oproti jejímu vyloučení zastoupení stádia 3 (z 10 % na 20 %) a 4 (z 5 % na 15 %). Stádium semenáčku je v populaci 47 s nákazou a predací zastoupeno dvojnásobně více (asi 60 %) než u zdravé části.

Pro pouze zdravé části populace v prvním přechodu nejsou pozorovatelné výrazné změny v zastoupení jednotlivých stádií v rámci zkoumaných populací. V projektovaných scénářích se populace 11 zcela uzdraví a dojde zde tedy k lokální extinkci květní sněti, pokud by však zůstaly zachovány podmínky druhého přechodu. I v populaci 56 není vhodná kombinace faktorů pro epidemii patogenu, který zde prakticky též vymizí. Tomuto vývoji se vymyká pouze populace 47, kde dosahuje ve scénáři s predací prevalence asi 10 % (bez predace 20 %).

Ve druhém přechodu (2019→2020; Grafy 21) nejsou výraznější změny nad 10 % mezi scénáři pozorovatelné. V populaci 56 zcela chybí v předovaných i nepředovaných nakažených populacích velké kvetoucí rostliny a zároveň téměř kvetoucí infikované rostliny obou velikostí, což je dáno absencí, resp. nízkou hodnotou pravděpodobností přechodů do těchto stádií v matici. Dominantně zastoupené je vegetativní stádium: přes 50 % rostlin. Nejvyšší prevalence nákazy je patrná u populace 11, kdy v součtu infikované rostliny tvoří přes 30 % populace. Podobně jako u celých populací s nákazou jsou v populacích 11 a 56 výrazně oproti ostatním stádiím zastoupená stádia semenáčků a vegetativních rostlin, která se v populaci 47 vyskytují v podobném zastoupení jako zbylá stádia (všechny v intervalu mezi 20-30 %).

Poslední přechod (2020→2021; Grafy 22) v rámci nakažených populací též nejví v podstatě žádné výrazné rozdíly v distribuci jednotlivých stádií. V populacích 11 a 56 jsou jako v předchozích přechodech dominantní relativně k ostatním stádiím semenáčky a vegetativní rostliny při přítomnosti predace i bez ní (nad 30 % jedinců; vegetativních rostlin pro scénář s predací až téměř 50 %). V populaci 47 je semenáčků výrazně méně (pod 10 %), ale vegetativní rostliny zůstávají nejzastoupenější v rámci obou scénářů s nákazou (nad 40 %). Ve zdravé části populace posledního přechodu se nevyskytují výrazné rozdíly nad 10 % mezi oběma scénáři predace.

Tabule grafů 21: Stabilní velikostní struktura populací (SSD) přechodu 2019-2020 (všechny populace: 11, 47 a 56); čísla (1-8) značí jednotlivá stádia označených rostlin



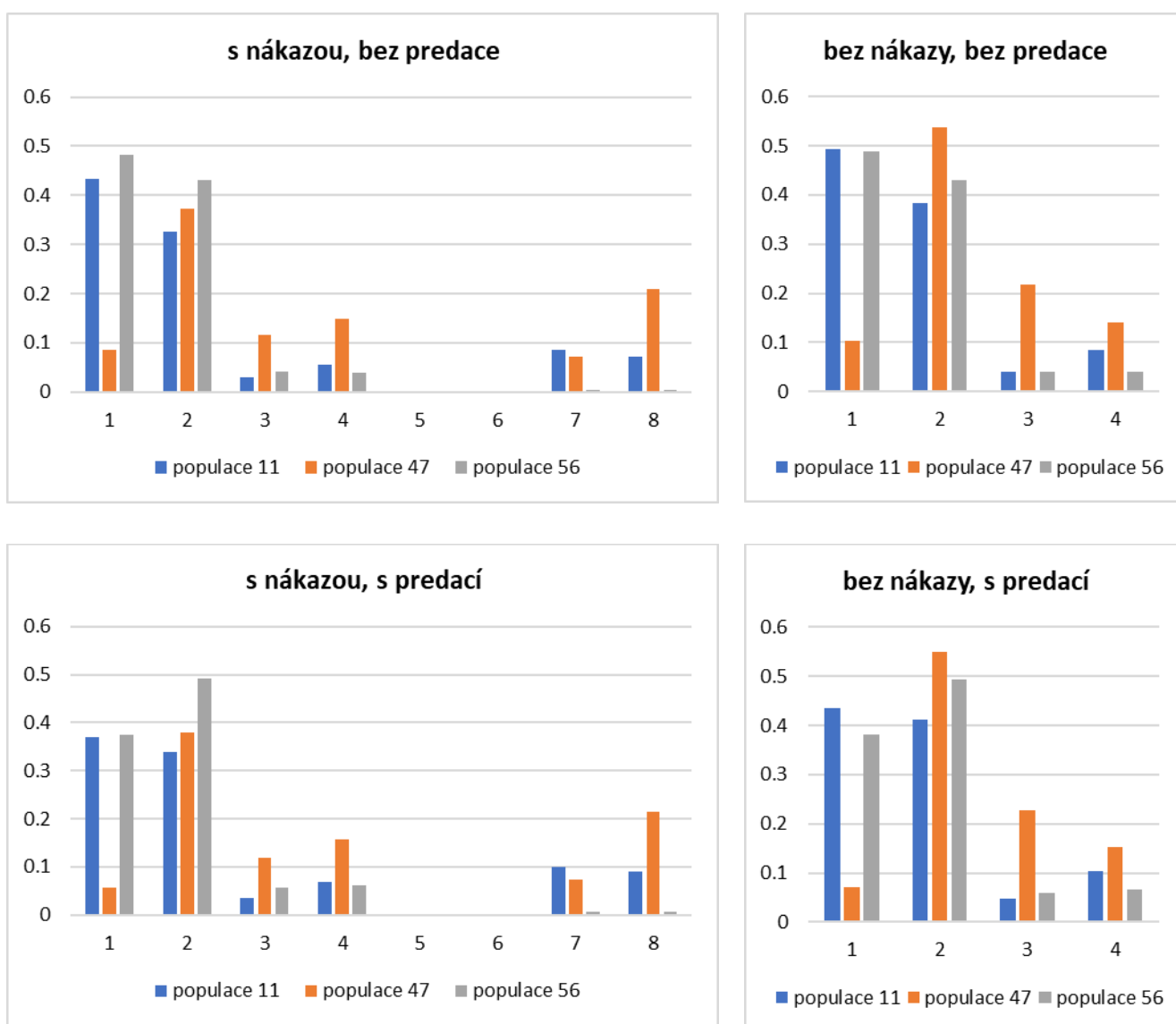
Grafy 21: Stabilní velikostní struktura populací pro všechny populace (11, 47 a 56) a všechny scénáře (s nákazou a bez ní a predispersní predace semen a jejím vyloučením). Grafy zachycují distribuci jednotlivých stádií rostlin (1-8), pokud by byly zachovány podmínky, jako vstupovaly do maticového modelu v přechodu 2019-2020.

Pro porovnání čistého vlivu infekce a predace na úrovni celé krajiny byly spočítány hodnoty SSD pro sumární matice ze všech přechodů a populací (Graf 22 a 23). Při přítomnosti obou antagonistů je složení populace nerovnoměrné. Nejvýrazněji jsou zastoupeny semenáčky (asi 43 %) a vegetativní rostliny (cca. 31 %). Ostatní stádia se v populacích vyskytují vždy v poměru menším než 10 %. Pokud predátory semen z interakce vyloučíme, naroste podíl semenáčků až

na 52 % na úkor ostatních stádií, jejichž podíl se snížil relativně rovnoměrně. Prevalence nákazy všech kvetoucích rostlin je přibližně 12 %. Ve zdravé populaci jsou SSD podobná v předované a nepředované predikci jako u příslušné situace se systemickými nákazami.

Porovnání sumárních matic pro individuální populace a scénáře přes všechny přechody (Příloha 9.7.) vykazuje větší rozdíly v SSD mezi populacemi než pro tyto scénáře uvnitř každé z populací. Jedinou významnější výjimku tvoří populace 56, kde v celé populaci i s nakaženými rostlinami a stejně jen ve zdravé části rostlin přítomnost predace vyvolává

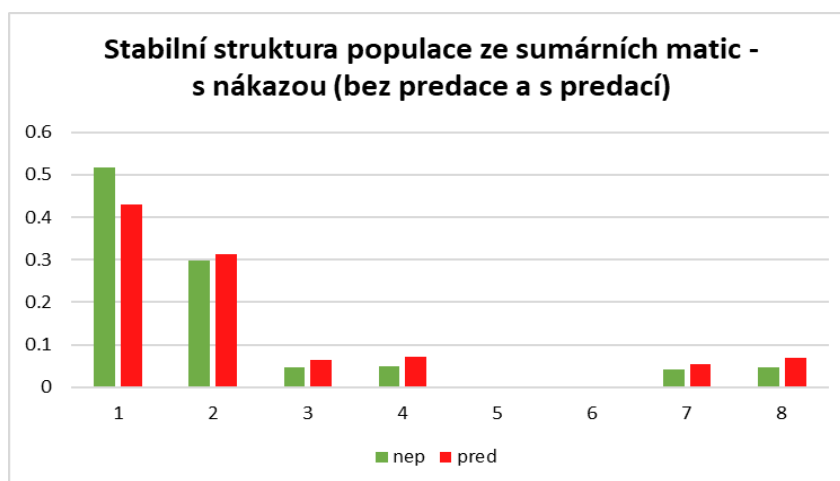
Tabule grafů 22: Stabilní velikostní struktura populací (SSD) přechodu 2020-2021 (všechny populace: 11, 47 a 56); čísla (1-8) značí jednotlivá stadia označených rostlin



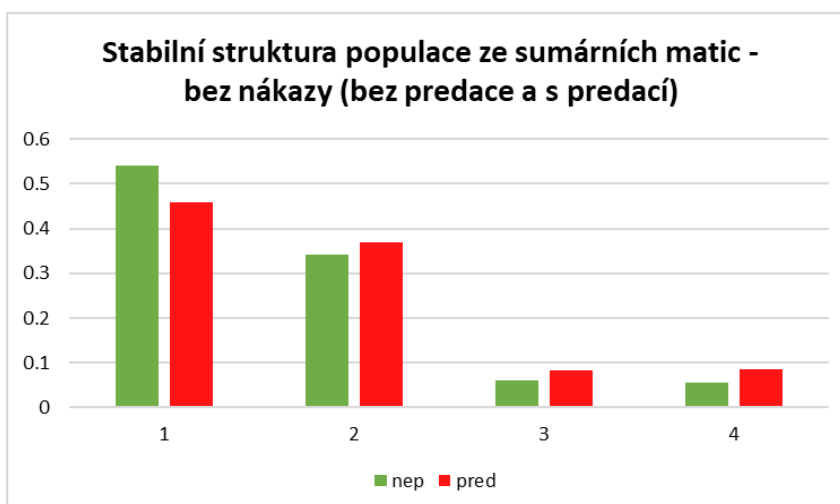
Grafy 21: Stabilní velikostní struktura populací pro všechny populace (11, 47 a 56) a všechny scénáře (s nákazou a bez ní a predispersní predace semen a jejím vyloučením). Grafy zachycují distribuci jednotlivých stádií rostlin (1-8), pokud by byly zachovány podmínky, jako vstupovaly do maticového modelu v přechodu 2020-2021.

snížení podílu semenáčků na 40 % (50 % bez predace) a zároveň je přítomno více vegetativních rostlin (asi o 5 % v obou scénářích s predací).

Semenáčky a vegetativní rostliny v projekci byly na úkor dalších stádií v populacích 11 a 56 převažující za všech scénářů. Populace 47 oproti tomu vykazuje poměrně rovnoměrné rozdělení jednotlivých stádií. Výrazně se liší jen podíl malých infikovaných kvetoucích rostlin, kterých je v predovaných i nepredovaných scénářích přes dvakrát méně v porovnání s velkými nakaženými rostlinami. Ve scénářích s predací semen má největší prevalenci populace 47 (27 %). V populaci 11 je nakažených asi 15 % rostlin a v populaci 56 je prevalence zanedbatelná (<1 %). Všude se jedná o hodnoty menší, než je odhadovaná prevalence nakažených rostlin na celých lokalitách (včetně okolí transektů) ve skutečnosti dle Koupilové (2017).



Graf 22: Stabilní velikostní struktura populace (SSD) pro sumární matice všech let a populací dohromady. Graf ukazuje podíly jednotlivých stádií rostlin (1-8) pro scénář s nákazou v kombinaci s predispersní predací semen a bez ní. „nep“ = populace bez přítomnosti predispersních predátorů semen; „pred“ = s přítomností predispersních predátorů



Graf 23: Stabilní velikostní struktura populace (SSD) pro sumární matice všech let a populací dohromady. Graf ukazuje podíly jednotlivých stádií rostlin (1-8) pro scénář bez nákazy v kombinaci s predispersní predací semen a bez ní. „nep“ = populace bez přítomnosti predispersních predátorů semen; „pred“ = s přítomností predispersních predátorů semen

5.5.3. Analýza elasticit

Elasticity konkrétních stádií se liší obecně více mezi roky (Příloha 9.6.) a mezi jednotlivými populacemi než mezi rozdílnými scénáři, kde je relativní rozložení významu jednotlivých stádií pro příspěvek do populačního růstu podobné, i když konkrétní hodnoty jsou rozdílné v závislosti na populacích (Tabulky 6-17).

Nejvýznamněji do populačního růstu přispívají převážně stáze a růst zdravých rostlin (v rámci celých populací) a též reprodukce velkých zdravých rostlin. Přítomnost predace způsobuje snížení významu přežívání semenáčků (tj. růst do stádia vegetativní rostliny) a naopak zvýšení hodnot elasticity stáze velkých kvetoucích rostlin. Nakažování a uzdravování má napříč populacemi marginální význam (Tabulky 18-21).

Populace 11 a 56 jsou si v porovnání sumárních matic v rozložení významu stádií podobnější (Tabulky 6-9 a 14-17). Větší elasticity se vyskytují u přechodu semenáčků do vegetativních rostlin, reprodukce velkých kvetoucích rostlin a jejich stáze a větší význam pro populační růst mají také stáze a růst vegetativních rostlin. V populaci 47 mají velký vliv na populační růst navíc stáze velkých infikovaných rostlin ve scénářích s predací i bez ní (Tabulky 10-13).

Pro porovnání příspěvků přechodů mezi celými populacemi i s nákazou a pouze zdravou částí populace ve scénářích s predací a bez ní do populačního růstu byly celé nakažené matice normalizovány na rozměr zdravých (viz kap. 4.3.8.) a byl vypočten rozdíl jejich elasticit (Tabulky 22-29).

Význam jednotlivých zdravých přechodů (1-4) se liší při porovnání nakažených populací a částí bez nákazy mezi všemi třemi analyzovanými populacemi. V populaci 11 jsou ve zdravé části populace výrazně podstatnějšími přechody setrvání ve stádiu vegetativní rostliny a přechod z vegetativní rostliny do velké kvetoucí rostliny. V matici celé nakažené populace je však vyšší hodnota pro přechod vegetativní rostliny do stádia kvetoucí malé rostliny. Odlišné rozložení elasticit nalezneme u populace 47, kde se ve zdravé části populace vyskytují vyšší hodnoty oproti scénářům s nákazou pro přechody stáze malých kvetoucích rostlin. Naopak největší rozdíl s vyšší hodnotou pro celou populaci s nakaženými rostlinami nalezneme u stáze velkých kvetoucích rostlin. Populace 56 nejeví výraznější rozdíly významu jednotlivých přechodů mezi scénáři s nákazou a bez ní.

Při srovnání matic všech populací sečtených dohromady je patrný rozdíl převážně u relativně větší elasticity pro setrvání ve stádiu vegetativních rostlin ve zdravých populacích a vyšších

hodnotách stáze velkých kvetoucích rostlin (a méně malých kvetoucích) v populacích nakažených oproti zdravým. Tyto přechody se významněji podílejí na populačním růstu než v populacích bez přítomnosti nákazy květní snětí. Při porovnání hodnot všech populací s vlivem predátorů semen a s jeho vyloučením se rozdíly elasticit celých nakažených a pouze zdravých matic ani v jedné ze tří zkoumaných populací významně neliší.

Tabulky 6-21: Elasticity sumárních matic populací 11, 47 a 56 a všech dohromady pro scénáře s nákazou a bez ní v kombinacích s predispersní predací semen a bez ní*

*intenzita zelené se zvyšuje se vzrůstající hodnotou elasticity v rámci matice

0	0	0.0178	0.1415	0	0	0.0077	0.0137
0.1808	0.0687	0.0072	0.0067	0	0	0.0144	0.0034
0	0.0315	0.0157	0.0118	0	0	0.0114	0.0010
0	0.0962	0.0286	0.1202	0	0	0.0280	0.0222
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0644	0.0015	0.0023	0	0	0.0120	0.0081
0	0.0204	0.0005	0.0127	0	0	0.0148	0.0346

Tabulka 6: Elasticity sumární matice populace 11 (nakažená, nepredovaná)

0	0	0.0155	0.1274	0	0	0.0064	0.0126
0.1618	0.0717	0.0090	0.0086	0	0	0.0170	0.0044
0	0.0298	0.0177	0.0138	0	0	0.0123	0.0012
0	0.0853	0.0302	0.1315	0	0	0.0280	0.0248
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0654	0.0018	0.0029	0	0	0.0138	0.0104
0	0.0203	0.0006	0.0157	0	0	0.0167	0.0434

Tabulka 7: Elasticity sumární matice populace 11 (nakažená, predovaná)

0	0	0.0209	0.1709
0.1918	0.1104	0.0093	0.0105
0	0.0502	0.0201	0.0184
0	0.1614	0.0385	0.1974

Tabulka 8: Elasticity sumární matice populace 11 (zdravá, nepredovaná)

0	0	0.0184	0.1556
0.1740	0.1176	0.0116	0.0136
0	0.0496	0.0233	0.0222
0	0.1495	0.0419	0.2228

Tabulka 9: Elasticity sumární matice populace 11 (zdravá, predovaná)

0	0	0.0049	0.0272	0	0	0.0002	0.0034
0.0357	0.0666	0.0358	0.0129	0	0	0.0117	0.0309
0	0.0637	0.0936	0.0309	0	0	0.0105	0.0030
0	0.0143	0.0407	0.1860	0	0	0.0057	0.0239
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0089	0.0152	0	0	0	0.0230	0.0199
0	0.0401	0.0114	0.0136	0	0	0.0159	0.1506

Tabulka 10: Elasticity sumární matice populace 47 (nakažená, nepredovaná)

0	0	0.0033	0.0190	0	0	0.0001	0.0023
0.0247	0.0654	0.0377	0.0142	0	0	0.0125	0.0331
0	0.0611	0.0963	0.0331	0	0	0.0110	0.0031
0	0.0129	0.0392	0.1866	0	0	0.0056	0.0234
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0088	0.0161	0	0	0	0.0246	0.0213
0	0.0394	0.0120	0.0149	0	0	0.0170	0.1613

Tabulka 11: Elasticity sumární matice populace 47 (nakažená, predovaná)

0	0	0.0073	0.0364
0.0437	0.0894	0.0596	0.0181
0	0.0984	0.1795	0.0499
0	0.0231	0.0814	0.3133

Tabulka 12: Elasticity sumární matice populace 47 (zdravá, nepredovaná)

0	0	0.0049	0.0262
0.0311	0.0874	0.0637	0.0204
0	0.0943	0.1879	0.0550
0	0.0209	0.0807	0.3274

Tabulka 13: Elasticity sumární matice populace 47 (zdravá, predovaná)

0	0	0.0443	0.1337	0	0	0.0011	0.0060
0.1851	0.1389	0.0059	0.0022	0	0	0.0003	0.0003
0	0.0912	0.0379	0.0192	0	0	0.0018	0.0005
0	0.1026	0.0504	0.1254	0	0	0.0034	0.0082
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.0040	0.0037	0	0	0.0030	0.0017
0	0	0.0082	0.0057	0	0	0.0028	0.0127

Tabulka 14: Elasticity sumární matice populace 56 (nakažená, nepredovaná)

0	0	0.0320	0.1101	0	0	0.0011	0.0063
0.1495	0.1523	0.0087	0.0038	0	0	0.0007	0.0007
0	0.0813	0.0457	0.0264	0	0	0.0030	0.0008
0	0.0820	0.0545	0.1543	0	0	0.0050	0.0129
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.0055	0.0058	0	0	0.0058	0.0035
0	0	0.0107	0.0085	0	0	0.0051	0.0241

Tabulka 15: Elasticity sumární matice populace 56 (nakažená, predovaná)

0	0	0.0465	0.1418
0.1883	0.1410	0.0068	0.0026
0	0.0913	0.0435	0.0221
0	0.1065	0.0600	0.1496

Tabulka 16: Elasticity sumární matice populace 56 (zdravá, nepredovaná)

0	0	0.0352	0.1206
0.1558	0.1597	0.0106	0.0045
0	0.0828	0.0540	0.0308
0	0.0881	0.0678	0.1900

Tabulka 17: Elasticity sumární matice populace 56 (zdravá, predovaná)

0	0	0.0283	0.1252	0	0	0.0049	0.0191
0.1775	0.0863	0.0092	0.0039	0	0	0.0060	0.0038
0	0.0599	0.0296	0.0125	0	0	0.0087	0.0012
0	0.0708	0.0389	0.1161	0	0	0.0167	0.0241
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0388	0.0027	0.0015	0	0	0.0123	0.0064
0	0.0310	0.0032	0.0073	0	0	0.0131	0.0412

Tabulka 18: Elasticity sumární matice všechny populace (nakažená, nepredovaná)

0	0	0.0218	0.1077	0	0	0.0037	0.0160
0.1492	0.0919	0.0125	0.0060	0	0	0.0080	0.0056
0	0.0546	0.0346	0.0162	0	0	0.0098	0.0016
0	0.0576	0.0406	0.1349	0	0	0.0168	0.0272
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0393	0.0035	0.0022	0	0	0.0154	0.0090
0	0.0298	0.0039	0.0100	0	0	0.0156	0.0549

Tabulka 19: Elasticity sumární matice všechny populace (nakažená, predovaná)

0	0	0.0363	0.1466
0.1829	0.1178	0.0127	0.0052
0	0.0915	0.0460	0.0184
0	0.1092	0.0609	0.1725

Tabulka 20: Elasticity sumární matice všechny populace (zdravá, nepredovaná)

0	0	0.0284	0.1274
0.1558	0.1284	0.0174	0.0079
0	0.0873	0.0553	0.0246
0	0.0938	0.0660	0.2076

Tabulka 21: Elasticity sumární matice všechny populace (zdravá, predovaná)

Tabulky 22-29: Rozdíly elasticit sumárních matic populací 11, 47 a 56 a všech dohromady pro scénáře s a bez nákazy v kombinacích s predispersní predací semen a bez ní*

* záporné (červeně značené) hodnoty značí větší elasticitu u celé nakažené populace, kladné hodnoty větší elasticitu u pouze zdravé části populace; intenzita barvy roste se vzrůstající hodnotou

0	0	-0.0046	0.0157
0.0110	0.0417	-0.0123	0.0005
0	-0.0457	-0.0205	-0.0048
0	0.0448	-0.0335	0.0077

Tabulka 22: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části populace 11 bez predace

0	0	-0.0035	0.0156
0.0121	0.0458	-0.0144	0.0006
0	-0.0456	-0.0223	-0.0060
0	0.0439	-0.0338	0.0074

Tabulka 23: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části populace 11 s predací

0	0	0.0021	0.0059
0.0080	0.0228	0.0121	-0.0257
0	0.0258	0.0372	-0.0038
0	-0.0313	0.0077	-0.0608

Tabulka 24: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části populace 47 bez predace

0	0	0.0015	0.0049
0.0064	0.0220	0.0135	-0.0268
0	0.0244	0.0399	-0.0025
0	-0.0313	0.0069	-0.0589

Tabulka 25: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části populace 47 s predací

0	0	0.0012	0.0020
0.0032	0.0020	0.0006	0.0000
0	0.0001	-0.0031	-0.0030
0	0.0038	-0.0047	-0.0023

Tabulka 26: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části populace 56 bez predace

0	0	0.0021	0.0042
0.0064	0.0074	0.0012	0.0001
0	0.0016	-0.0060	-0.0057
0	0.0061	-0.0075	-0.0098

Tabulka 27: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části populace 56 s predací

0	0	0.0030	0.0024
0.0054	0.0315	-0.0025	-0.0026
0	-0.0071	-0.0073	-0.0033
0	0.0075	-0.0109	-0.0161

Tabulka 28: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části všech populací s predací

0	0	0.0028	0.0037
0.0065	0.0366	-0.0030	-0.0037
0	-0.0066	-0.0080	-0.0045
0	0.0064	-0.0109	-0.0195

Tabulka 29: Rozdíly elasticit přechodů zdravých rostlin celé (i s infekcí) a zdravé části všech populací s predací

5.6. Zhodnocení vlivu květní sněti na individuální růstové charakteristiky rostlin

Hodnoty průměrného počtu lodyh, průměrné délky nejdelší květní lodyhy, průměrného rozměru listové báze (aproximované dle obsahu obdélníku) a průměrného počtu květních částí na rostlinu (viz kap. 4.3.1.) pro jednotlivé kategorie označených zkoumaných rostlin (nakažené jedince – n; zdravé jedince – z; rostliny s částečnou nákazou – nz; rostliny s nejasným stavem nákazy – na a vegetativní rostliny – v) byly pozorovány v celém sledovaném období (2018-2021).

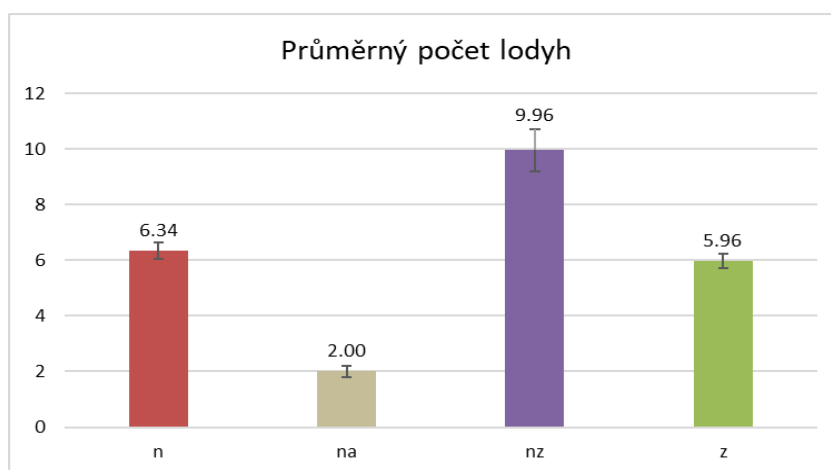
Celkově nejvyšších hodnot dosahují průměrně částečně nakažené rostliny ve všech odečítaných parametrech. Naopak nejnižší růstové charakteristiky vykazují kromě rozměru listové báze, kde jsou nejmenší vegetativní rostliny, rostliny s nejasným stavem nákazy (Grafy 24-27). To přímo souvisí s tím, že tyto rostliny mají obecně málo květních lodyh a květních částí, takže neposkytují příležitosti k přímému pozorování nákazy ve květech nebo nerozvinutých, téměř vykvetlých, poupatech. Průměry a mediány pro souhrnný vzorek rostlin ukazují, že až na průměrný počet lodyh a květních částí u zdravých rostlin dosahují nakažené i zdravé rostliny nadprůměrných hodnot (Tabulka 30). Nejčastěji jsou ale v celém statistickém vzorku populace přítomny početně rostliny spíše v parametrech menší (kromě délky nejvyšší květní lodyhy), než jsou průměrné hodnoty zvláště zdravých a nakažených rostlin.

Významnější informace nám poskytuje porovnání zdravých a nakažených rostlin, kde je možné pozorovat vliv květní sněti na morfologické vlastnosti rostlin. Průměrně nakažené rostliny tvořily o 0,4 květní lodyhy více než zdravé rostliny (Graf 24), ale nejvyšší lodyhy byly srovnatelně vysoké (kolem 40 cm; Graf 26). Významný rozdíl je možné pozorovat při srovnání rozměrů listové báze, kdy nakažené rostliny jsou oproti zdravým téměř o 11 cm² větší (Graf 25). Co se týče porovnání počtu květních částí, jsou hodnoty vyšší u nakažených rostlin (cca. 39 u nakažených a cca. 35 u zdravých; Graf 27). Z počtu květních částí může vycházet výsledná potenciální fitness rostliny přes tvorbu květů a posléze tobolek se semeny, z nichž vzchází nové semenáčky, které přispívají do populačního růstu. To je ale možné jen u rostlin zdravých či částečně nakažených. Pokud dojde k uzdravení rostliny, mohou tak přispívat i rostliny původně nakažené. Částečně nakažené rostliny vykazují hodnoty průměrně až přibližně 56 květních částí. Z nich ale pouze ty květy, které nebudou transformovány květní snětí, mohou výsledně přispívat do populačního růstu. V maticových modelech je zde odhadován tento počet jako poloviční (tj. průměrná hodnota by zde byla asi 28 květních částí

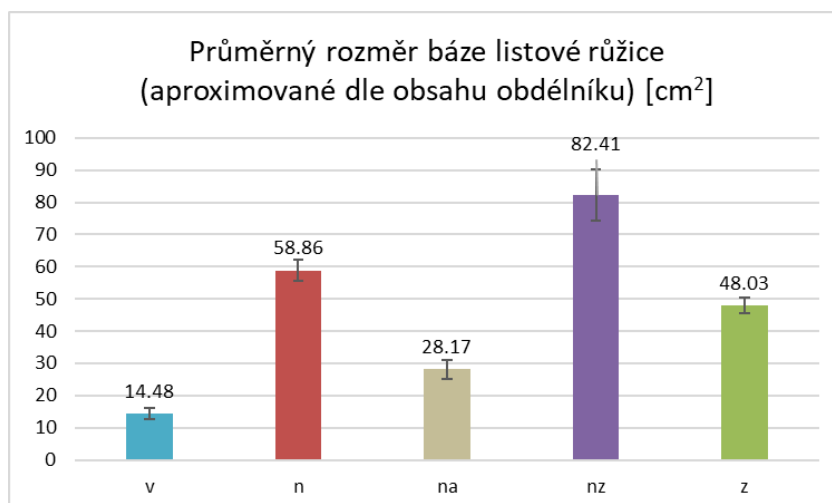
schopných produkovat potenciálně tobolky a posléze semena). Jelikož jsou v maticových modelech částečně nakažení jedinci přiřazeni pro jejich menší počet do kategorie nakažených, byly by růstové charakteristiky těchto rostlin navýšeny a rozdíly by byly oproti zdravým jedincům ještě mírně vyšší (zejména v počtu lodyh, rozměru listové báze a počtu květních částí).

	Průměrný počet lodyh	Průměrný rozměr báze listové růžice (cm ²)	Průměrná délka nejvyšší lodyhy (cm)	Průměrný počet květních částí na rostlinu
průměr	5,9	46,39	38,74	35,28
medián	4	24	39	20

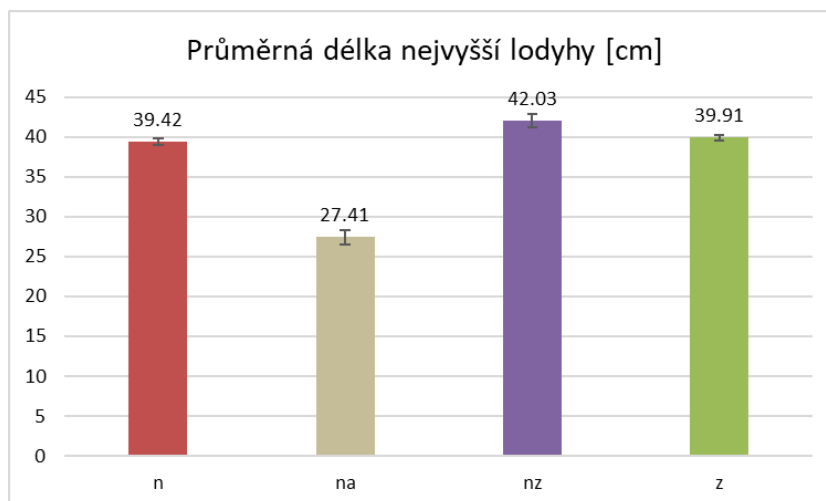
Tabulka 30: Průměrné měřené rozměry všech rostlin ve třech zkoumaných populacích (trvalých transektech) 11, 47 a 56 dohromady.



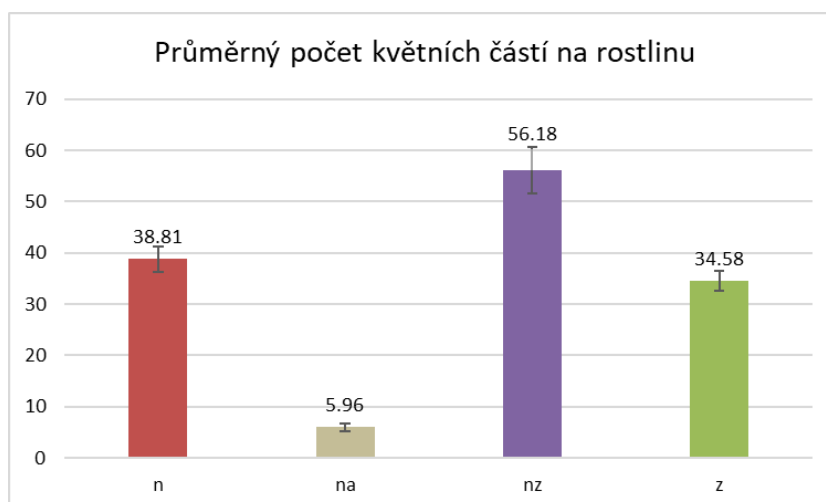
Graf 24: Průměrný počet lodyh na rostlinách všech populací za celou dobu měření dohromady podle kategorií: „n“ = nakažené; „na“ = rostliny, u kterých nebylo možno nákazu určit; „nz“ = částečně nakažené rostliny; „z“ = zdravé rostliny; chybové úsečky: $\pm$ standardní chyba (SE)



Graf 25: Průměrný rozměr listové báze aproximované dle obsahu obdélníku ($x \times y$) na rostlinách všech populací dohromady za celou dobu měření podle kategorií: „v“ = vegetativní rostliny; „n“ = nakažené; „na“ = rostliny, u kterých nebylo možno nákazu určit; „nz“ = částečně nakažené rostliny; „z“ = zdravé rostliny; chybové úsečky: $\pm$ standardní chyba (SE)



Graf 26: Průměrná délka nejvyšší lodyhy na rostlinách všech populací dohromady za celou dobu měření podle kategorií: „n“ = nakažené; „na“ = rostliny, u kterých nebylo možno nákazu určit; „nz“ = částečně nakažené rostliny; „z“ = zdravé rostliny; chybové úsečky: $\pm$ standardní chyba (SE)



Graf 27: Průměrný počet květních částí na rostlinách všech populací dohromady za celou dobu měření podle kategorií: „n“ = nakažené; „na“ = rostliny, u kterých nebylo možno nákazu určit; „nz“ = částečně nakažené rostliny; „z“ = zdravé rostliny; chybové úsečky: $\pm$ standardní chyba (SE)

6. DISKUSE

Díky čtyřletému pozorování demografie se zohledněním celého životního cyklu rostliny a maticovému modelování tří populací *Dianthus carthusianorum* s přítomností rostlin nakažených *Microbotryum violaceum* bylo možné odhalit, že vliv patogenu na růstové rychlosti populací je zanedbatelný. Květní sněť ani viditelně nepozměňuje strukturu populací, co se týče zastoupení jednotlivých stádií životního cyklu. V závislosti na populacích se však hodnoty růstových rychlostí populací liší v souvislosti významu různých přechodů v životním cyklu rostliny, znázorněným hodnotami elasticit. Faktorem, který růst populací omezuje více, jsou patrně predátoři semen. Snížení populačního růstu je způsobeno podstatnou redukcí produkce semen zdravých jedinců, ze kterých by jinak mohly klíčit nové semenáčky. Jednotlivé populace se ale chovají různě, kde zejména populace 47 dle výsledků maticových modelů vymírá. Jednou z příčin může být i nízká míra produkce semen a jejich klíčení na této lokalitě. Obecně je ale klíčivost limitující v případě všech sledovaných lokalit.

Populace vykazují vysokou meziroční variabilitu populační dynamiky. Ve sledovaných letech se z hlediska zvýšené mortality a snížené míry kvetení podmínky pro růst hvozdíku postupně zhoršují. Zajímavým fenoménem je též střídání let s vysokým podílem symptomatických uzdravení jedinců a naopak let, kde jsou tyto hodnoty minimální a vystřídá je zvýšení podílu rostlin projevujících symptomatickou infekci. Fenomén dočasných, případně i dlouhodobých, uzdravení, kdy se rostlina zbaví symptomů sterilizace květů a je tak schopna přispět do populačního růstu, mohou být zodpovědné za kompenzaci vlivu květní sněti na dlouhodobou populační fitness. Podobně působí i jedinci s částečnými nákazami, kde jsou některé květy funkční v produkci semen v rámci jinak systemicky nakažené rostliny. Květní sněť očekávaně nemá zjevný vliv na mortalitu hvozdíku, ale je možné nalézt rozdíly v růstových charakteristikách rostlin oproti zdravým, jako je rozměr listové báze a počet květních částí v květenství.

Jednotlivá, zde stručně shrnutá zjištění práce jsou podrobněji diskutována od vlivu na jedince s návazností na populační úroveň; závěrem jsou diskutovány problematické body metodiky v těchto sekcích:

- Působení květní sněti na hostitelské jedince *Dianthus carthusianorum*
- Problematika produkce semen a klíčení na lokalitách
- Vliv predispersní predace na produkci semen

- Dynamika studovaných populací
- Vliv patogenu a predispersních predátorů na populační úrovni
- Kritické zhodnocení použitých maticových modelů

6.1. Působení květní sněti na hostitelské jedince *Dianthus carthusianorum*

Charakteristický znak květní sněti představuje sterilizace hostitele, zamezující produkci semen a vzniku další generace rostlin na úkor vlastní sporulace (Schäfer et al., 2010). V průběhu studie byly ve sledovaných populacích pozorovány krom toho i částečné nákazy, kdy jsou některé květy schopné sexuální reprodukce v rámci jednoho květenství na jedné květní lodyze nebo celých květenství na různých květních lodyhách jedné rostliny. Podobně byly částečné nákazy popsány i u *S. latifolia* subsp. *alba* (Alexander & Antonovics, 1988). Tyto případy nebyly zvlášť při sběru dat rozděleny, jelikož jejich role nebyla při výzkumu podstatná. Částečné nákazy jsou sice méně časté než celková sterilizace (mezi lety a populacemi v rozmezí 1,2-11,6 % - počty viz Příloha 9.1.), ale vedou k tomu, že i rostliny se systemickou nákazou nezanedbatelně přispívají do populačního růstu a zároveň do genofondu (viz dále). Tyto případy byly dokumentovány i na jiných modelových druzích – např. silenkách (Alexander & Antonovics, 1988) nebo hvozdíku (*Dianthus pavonius*; Bruns et al., 2017) – a jedná se tak o běžnou ukázkou chování patosystému květních snětí. Jelikož jsou tyto rostliny v našem případě průměrně větší než nakažené, může být tento jev způsoben tím, že květní sněť buď ještě nestihla prorůst celou rostlinou v době pozorování, nebo i při systemické nákaze jsou její schopnosti kolonizace rostlinných pletiv do jisté míry limitovány. U klonálních rostlin jako je *Trientalis europaea* byly též zjištěny neúplné systemické infekce rzí *Urocystis trientalis* (Wennström & Ericson, 1990) a spekuluje se, že by se mohlo jednat o obecný způsob úniku před systemickým patogenem (Frantzen, 1994; Wennström, 1994). I když z pozorování vyplývá, že se hvozdík kartouzek převážně v hustém porostu trav na dostatečně hlubokém substrátu lehce rozrůstá a nedrží tak kompaktní tvar listové růžice, nejedná se pravděpodobně o výrazné klonální chování, které by mohlo být selektovaným ochranným mechanismem před květní snětí (už jen kvůli spíše nízkým počtům částečných nákaz). Speciálním případem pak byly vzácně pozorované rostliny, kde květní sněť neuspěla v degradaci semeníku, jak se běžně děje (Uchida et al., 2003), takže i přes prašníky produkující spory květní sněti, byl v květu stále přítomen pestík (Příloha 9.2.). Význam tohoto fenoménu

je ale zanedbatelný, jelikož byl za celou dobu pozorování zaznamenán pouze ve dvou případech (na rostlinách mimo značené transekty).

Při sběru demografických dat v průběhu celého výzkumu probíhalo i sledování vybraných růstových charakteristik pro determinaci vlivu nákazy na jedince, které by mohlo nepřímo ovlivnit i jejich výslednou fitness (přes produkci květů a posléze semen, šanci k opylení nebo přenosu infekce) a zároveň v případě plochy listové růžice také jako velikostní hodnota pro podrobnější rozdělení stádií rostlin do maticových modelů.

Květní sněti obecně mění různé fenotypové charakteristiky svých hostitelů různým způsobem (např. Alexander & Maltby, 1990; Baker, 1947; Bruns et al., 2017; Koupilová, 2017). U některých případů ale není příliš jasné, zda se jedná o cílený zásah květní sněti či případnou kompenzaci nákazy rostlinou (Alexander & Maltby, 1990; Shykoff & Kaltz, 1998). Dalo by se očekávat, že selekční tlak působí obzvláště na schopnost šíření spor přes opylovače a budou tak ovlivněny hlavně znaky, které se podílí na úspěšnosti rostliny tyto vektory nákazy přilákat. U hvozdíku kartouzku byla nedávno potvrzena např. posunutá fenologie, kdy nakažené rostliny kvetly dříve (Koupilová et al., 2022), ale spolehlivá data pro počet květů (Alexander & Maltby, 1990, Bruns et al., 2017) a počet květních lodyh (Biere & Honders, 1996a), které byly u jiných druhů zaznamenány, u hvozdíku kartouzku měřeny nebyly.

Nakažené rostliny pozorované v této práci oproti zdravým vykazovaly spíše menší rozdíl v počtu květních lodyh (o méně než cca. 0,4 lodyhy na rostlinu), ačkoliv částečně nakažené rostliny nesly květních lodyh takřka dvojnásobný počet oproti zdravým (cca. 10 oproti 6). Významněji se projevil počet květních částí, kde dosahovaly v průměru nakažené rostliny vyšších hodnot, a tudíž by mohly lépe lákat potenciální opylovače. Protože ti diskriminují u hvozdíku proti nakaženým jedincům pravděpodobně kvůli snížené potravní odměně, může být tento znak výhodný spíše na začátku sezóny pro opylovače s nedostatkem zkušeností, nerozlišujících nakažené rostliny od zdravých (Koupilová et al., 2022). Může se ale též jednat o vedlejší efekt toho, že větší rostliny se snáze infikují (Alexander & Antonovics, 1988), nebo tito jedinci představují starší rostliny, u nichž je pravděpodobnost setkání s nákazou a pozdější systemická infekce také patrně zvýšená (Bruns et al., 2017). Bylo by tedy zajímavé provést alespoň herbochronologické šetření pro vyloučení tohoto faktoru.

Tyto výsledky doplňují chybějící data o manipulaci květní sněti u *D. carthusianorum*, jelikož Koupilová (2017) v rámci své studie měřila pouze průměr listové růžice a délku květní lodyhy v době vykvetení. Tyto dva rozměry se zásadně liší od růstových charakteristik odečítaných

v této diplomové práci, a tudíž nemohou být analogicky zaměňovány včetně jejich interpretace. Z výsledků vyplývá, že listová báze má výrazně větší plochu (ještě více u částečně nakažených) než v případě zdravých rostlin. To je v rozporu s prací Koupilové (2017), která nenalezla signifikantní rozdíl v průměru listové rosety mezi nakaženými a zdravými jedinci, a navrhuje, že by se mohla investice do květů projevit spíše ve sníženém množství kořenové biomasy, jak bylo pozorováno u silenek (Shykoff & Kaltz, 1998). Důležité je ale poznamenat, že ačkoliv jsou růžice často kompaktní, není možno jejich tvar generalizovat jednoduše na jeden rozměr, jelikož v mnoha případech tvoří nepravidelné útvary a v hustším porostu ztrácí kompaktnost ve tvaru ještě více a vykazují částečně klonální chování, což by mohlo být příčinou těchto odlišných závěrů. Aproximace plochy za pomoci obsahu obdélníku (případně by byla možná mírně přesnější ještě aproximace podle plochy elipsy) se tak jeví jako postup, který lépe odhalí variabilitu jedinců v populaci. Pro identifikaci možného trade-off mechanismu nákazy by bylo vhodné změřit podzemní biomasu dle návrhu Koupilové (2017), jelikož v jiných studiích byl poměr prýtu ke kořenům změněn ve prospěch nadzemní části (Shykoff & Kaltz, 1998).

Při srovnání druhého sledovaného parametru, délky květní lodyhy, jsou výsledky s Koupilovou (2017) ve shodě, kdy jsou květní lodyhy v průměru u nakažených rostlin kratší než u zdravých. Problém, kvůli němuž nelze tyto výsledky jednoduše porovnat, je rozdíl v metodice měření. Zatímco Koupilová (2017) měřila lodyhy v den kvetení, zde byly ze zjevných důvodů měřeny jedinci v den populačního cenzu (který nebylo možné realizovat v naprosto stejném časovém řezu vůči fenologii rostlin, i když byla vždy snaha o zachycení maxima kvetení). Jedinci tedy mohli být fenologicky různě distribuováni. Navíc květní sněť manipuluje hostitele k dřívějšímu kvetení (Koupilová, Koubek, et al., 2021) a zároveň se délka lodyhy (a též rozměr rosety) zvětšuje v čase (Koupilová, 2017), čímž mohou být výsledky zastřeny, a možná proto jsou rozdíly v této diplomové práci menší. Tento výsledek ale možná doplňuje pochybnost Koupilové (2017), že kratší délka lodyhy může být způsobena právě dřívějším kvetením, jelikož později v sezóně už je délka u zdravých a nakažených jedinců podobná. Zde ale byly měřeny výhradně nejdelší lodyhy a přesnější data z tohoto pohledu by mohlo přinést měření všech lodyh na sledovaných rostlinách v průběhu sezóny.

Samostatnou kategorií jsou jednotlivci, u nichž nemohla být přítomnost nákazy určena kvůli nepříhodnému stavu květu či poupěte. Problematické je z jejich pohledu jak porovnání rozměrů, tak posléze role jejich významu v maticových modelech. Tyto rostliny byly ve všech charakteristikách menší. Pokud předpokládáme, že jsou menší rostliny s větší

pravděpodobností zdravé (z výše zmíněných důvodů), mohly by být rozdíly mezi zdravými a nakaženými rostlinami ve výsledku výraznější. Například v posledním roce měření (2021) bylo těchto jedinců na lokalitách přítomno mezi 10-20 % (nejvíce na lokalitě 56: 18,8 %), což je nezanedbatelný podíl. Tento jev může být způsoben posunem vegetační sezóny, kdy se rostliny nacházely ještě před hlavní fází kvetení a byly proto příliš malé. Určení nákazy by vyžadovalo technicky a časově náročnější řešení, ideálně PCR analýzy jedinců na přítomnost květní sněti z odebraných částí vegetativních orgánů. To samé by bylo zajímavé realizovat i v případě semenáčků, zvláště u původně nakažených rostlin, které se v dalším roce zmenšily do tohoto stádia (tj. nevykvetly).

6.2. Problematika produkce semen a klíčení na lokalitách

Oba biotické klíčové vlivy zkoumané v této práci na populační úrovni: sterilizující květní sněť a predispersní predátoři semen, značně na úrovni jednotlivců na první pohled snižují fitness rostlin, a to redukcí nebo úplným zabráněním produkce semen. Jelikož jsou hodnoty produkce semen, vzcházení nových semenáčků a posléze jejich přežívání a přechodu do stádia vegetativních rostlin zásadní pro tvorbu maticových modelů, byly tyto hodnoty získány za využití tradičních výsevních pokusů přímo na zkoumaných lokalitách v okolí jednotlivých trvalých transektů. Podobně je použil pro své modely např. Koubek (2011).

Rostlinné populace mohou být limitovány jak schopností klíčení semen, tak přímo jejich nedostatečnou produkcí (Clark et al., 2007; Eriksson & Ehrlén, 1992), a proto byly spočítány i průměrné hodnoty pro produkci semen na lokalitách v roce 2021. Aby bylo možno ověřit, zda je klíčení limitováno fyziologickými vlastnostmi semen, nebo se jedná o nevhodné podmínky ke klíčení v přírodních podmínkách lokalit, byla jejich klíčící schopnost ověřena ještě v „ideálních“ podmínkách kultivačního boxu s vyloučením nepříhodných abiotických a biotických vlivů. Pokud by dosetá semena v rámci pokusných čtverců vyklíčila, a klíčila významně méně než v kultivačního boxu, jednalo by se s největší pravděpodobností o limitaci přímo v souvislosti s přírodními podmínkami.

Z výsledků pokusů vyplývá, že celkově je klíčivost semen na lokalitách nízká, kdy klíčí maximálně jen nižší jednotky procent vysetých semen (v deseti výsevních čtvercích na každou z lokalit vždy po 200 semenech na čtverec) a to v obou sledovaných letech. Byla vyseta jak místní (z rostlin na příslušné ze tří lokalit), tak semena z rostlin pěstovaných v pokusné zahradě, aby byl zajištěn větší statistický vzorek a bylo možno pokrýt větší plochu

mikrostanovišť na lokalitách, protože produkce semen na lokalitách by jinak nebyla pro výsevy dostatečná.

Podle očekávání klíčila první rok lépe semena z rostlin ze zahrady, rostoucích za příhodnějších podmínek. Ty mohly pravděpodobně zajistit lepší investici do potomstva a produkovat tak kvalitnější semena. Druhý rok (2019) tato semena klíčila méně, což ale bylo způsobeno tím, že byla sebrána již v roce 2018 a byla tak o rok starší než semena místní z daných lokalit. Proto byla pro modelování klíčení použita jen data z místních semen. Ačkoliv byly hodnoty klíčení už tak nízké, bylo možno pozorovat, že zvláště lokalita 47 pro klíčení poskytovala nejméně příhodné podmínky a vzházení semenáčků zde nedosahovalo ani celého procenta v obou sledovaných letech. Data za rok 2021 byla vyřazena z celkového srovnání, jelikož na lokalitě 47 byla produkce semen velice nízká a bylo jich možno na výsevy sebrat pouze 66. Zároveň některé z výsevních čtverců byly poničeny v roce 2020 strojovým sečením, které způsobilo poničení výsevních čtverců (jejich značení) a ty tak nebyly zpětně dohledány.

Malá klíčivost semen při výsevních experimentech na lokalitách je poměrně běžným jevem i u jiných rostlin (např. Eriksson & Ehrlén, 1992; Koubek, 2011; Louda et al., 1990). V našem případě se nejedná primárně o zhoršené vlastnosti semen ve všech případech. Na lokalitách 11 a 56 dosahovala klíčivost v podmínkách kultivačního boxu přes 85 %, resp. 93 %. Rozdíl byl ale znatelný na lokalitě 47, kde i v tomto ošetřeném prostředí semena vykazovala téměř poloviční klíčivost oproti zbylým (47 %).

Co se týče samotné produkce semen, jsou hodnoty nízké na všech lokalitách. Na lokalitách 11 a 56 produkují rostliny průměrně méně než 3 semena na tobolku a na lokalitě 47 dokonce v průměru každá tobolka neprodukuje ani jediné semeno (průměrně 0,68 semen na tobolku). Je patrné, že je tedy limitují klíčení i produkce semen, kde byl pozorován silný vliv predispersní predace, popsané níže.

Příčiny nízké klíčivosti mohou být různé. Například u silenek byl zjištěn trade-off v podobě snížené investice do tvorby květů jako cena za přítomnost rezistence vůči nákaze květní sněti (Biere & Antonovics, 1996) a obecně je u rostlin snížena reprodukce v tomto kontextu zmiňovaným jevem (Burdon & Thrall, 2003), obzvláště, pokud je selekční tlak ze strany patogenu vysoký (Bergelson & Purrington, 1996). Dalo by se proto spekulovat nad sníženou kvalitou semen jako jednou z variant trade-off. Ve zkoumaných populacích hvozdíku kartouzku jsou hostitelé oproti patogenu lépe vybaveni, jelikož byla zaznamenána lokální

maladaptace, kdy květní sněti hůře infikují rostliny ze sympatrických populací než alopatrických (Koupilová, Koubek, et al., 2021). Protože je hostitel dlouhověký a květní sněť může snížit fitness až na nulu, dá se předpokládat, že selekční tlak z pohledu patogenu bude pro vyšší investici do rezistence na úkor růstových atributů značný (Bruns et al., 2015). Je ale nepravděpodobné, že by selekční tlak byl natolik vyšší na lokalitě 47, i když je zde podle Koupilové (2017) mírně vyšší míra prevalence nákazy ze tří sledovaných populací, aby se snížila oproti zbylým klíčivost téměř dvojnásobně i za ideálních podmínek kultivačního boxu. Také je nepravděpodobné, že by cena za rezistenci z pohledu investice do semen nebyla přítomna na populacích 11 a 56, když je zde přítomen stejný patogen ve srovnatelné frekvenci. Příčinou nízké klíčivosti tedy budou spíše jiné vlivy, jako je nevhodnost stanovišť pro klíčení, vnitro- a/nebo mezidruhová kompetice, přítomnost patogenů napadajících semenáčky či postdispersní predace semen (Clark et al., 2007; Prendeville et al., 2014). Vliv na kvalitu semen může mít i predispersní predace (Collin et al., 2002), což je diskutováno v následující podkapitole. Semena hvozdíku jsou velmi malá a postdispersní predace, ačkoliv není vyloučena, je pravděpodobně spíše okrajovým faktorem. Předpokládání jsou kosmopolitní půdní fakultativní houbové patogeny (např. *Mucor*, *Penicilium*, *Fusarium*), které způsobují značnou mortalitu semenáčků (Crist & Friesse, 1993), ačkoliv jejich přítomnost nebyla přímo pozorována. Není též vyloučena obratlovčí herbivorie vyklíčených semenáčků, která byla pozorována např. u příbuzných silenek (Carlsson & Elmquist, 1992). Možná nejvýznamnějším faktorem může být obecně nevhodnost stanovišť pro klíčení. Obzvláště lokalita 47 se vyznačuje velice mělkou, skeletovitou půdou a podmínky mohou být i z pohledu výživy rostlin, a tím i tvorby semen, horší než na ostatních lokalitách. Na vysluněných stanovištích lokalit může být problém nedostatek vlhkosti pro iniciaci klíčení. Naopak v hustším porostu dominantních trav a dalších rostlin včetně hvozdíku může být příliš silná kompetice. Všechny výsevní pokusy byly prováděny bez narušení drnu, případně byly některé čtverce na méně zarostlých kamenitějších plochách, které mohly být příliš suché. Bylo by zajímavé porovnat výsledky, pokud by byly výsevní plochy vhodně upraveny. V ojedinělých případech byly totiž v okolí lokality pozorovány disturbované plochy, kde se na rozdíl od stabilních transektů vyskytovaly semenáčky hvozdíku ve velkých hustotách (Příloha 9.5.).

6.3. Vliv predispersní predace na produkci semen

Predispersní predace semen byla sledována za pomoci nepřímých dat ve formě predačních otvorů v tobolkách původem od housenek můr rodu *Hadena* – malých z primární predace i velkých ze sekundární predace (Collin & Shykoff, 2010). Otvory byly počítány na 60 náhodně

sebraných květenství na každé z lokalit v roce 2021. Na základě sebraných dat je možné říci, že predispersní predace je celkově častým jevem a postihuje v průměru na úrovni krajiny dle získaných dat až třetinu vytvořených tobolek. V rámci lokalit bylo zastoupení predispersní predace nerovnoměrné. Pod největším predačním tlakem byla populace 47, kde až 44 % tobolek neslo predační otvory. Tato data poměrně odpovídají i pozorování jiných, příbuzných druhů, jako jsou silenky, v jejichž populacích tyto housenky dokázaly predovat až na 50 % všech plodů (Biere & Honders, 1996b). Nicméně na ostatních lokalitách dokázali predátoři semen snížit vyšší počet produkovaných semen výrazně více, protože na lokalitě 47 byl již bez predace velice nízký.

Studie Bruns et al. (2017) též pozorovala přítomnost housenek rodu *Hadena*, které konzumují semena, ale konkrétní data nebyla sebrána, ačkoliv uvažuje o podstatné účasti na sníženém vzcházení semenáčků v populacích. V našem případě je na nejpostiženější lokalitě 56 toto snížení dokonce o téměř 70 % semen na tobolku. Jelikož bylo dokumentováno, že predované tobolky tímto rodem predispersního predátora produkují krom přímé konzumace semen obecně méně, a navíc je jejich kvalita snižena, protože byla naměřena jejich nižší hmotnost (Collin et al., 2002), mohlo by se jednat právě o hledaný mechanismus, který na lokalitách významně omezuje reprodukci. Jak bylo zmíněno, tobolky na lokalitě 47 vykazují největší frekvenci predace a zároveň semena nejnižší schopnost klíčení. Aby bylo možno tento vztah potvrdit, bylo by vhodné provést další podrobné experimenty, které by ověřily hmotnost a kvalitu klíčivosti z predovaných a intaktních tobolek na zkoumaných lokalitách.

V rámci výzkumu populací nebylo logisticky a časově možné sledovat efekt všech přítomných druhů predispersních predátorů (jako jsou nosatci a další (Miyake et al., 2018)), což by mohlo data ještě zpřesnit. Tyto pokusy by bylo možné provést např. porovnáním volně přístupných tobolek a včas ukrytých květenství (později tedy zralých tobolek se semeny) do pytlíků. U hvozdíků jsou ale lodyhy poměrně křehké a mohly by se lámat, což tento postup do jisté míry může komplikovat. Je také možné, že by bylo problematické pytlíky utěsnit tak dobře, aby ke vniku relativně malých predátorů vůbec nedošlo. Z tohoto pohledu se jeví metoda pozorování predačních stop dominantního druhu jako vhodná pro účely této práce (a tvorbu maticových modelů).

S predispersní predací a redukcí produkce semen souvisí i zaznamenávaný faktor v rámci označených rostlin v transektu, který má ale spíše menší význam na populační úrovni – poničení květních lodyh. Ty byly nejčastěji ukousány zjevně hlodavci (lodyhy byly ukousány a ležely vedle pozorované rostliny). Případně buď podlehly predaci obratlovců (např. srnců),

či byly pohybem těchto zvířat zlomeny. Přítomnost zvířat ve značených transektech dokládá i časté přemístění, případně i rozkousání některých štítků, sloužících k označení rostlin. Počet poničených lodyh je ale z pohledu celých populací zanedbatelný (Příloha 9.7.). Je ale možné, že tyto události jsou častější, jen se nevyskytovaly u označených rostlin v transektech.

6.4. Dynamika studovaných populací

Hvozdík kartouzek byl sledován ve třech populacích s přítomností nákazy květní snětí po dobu čtyř let (2018-2021) a bylo tak možné sledovat demografický vývoj a populační dynamiku přes tři roční přechody. Na základě pravidelných ročních cenů bylo vytvořeno 64 matic reprezentujících všechny populace v průběhu tří přechodů, jejich sumy v každém roce a též všechny matice dohromady za celou dobu. Tyto byly dále rozděleny na scénáře kombinující přítomnost a absenci nákazy a dále k nim byly komplementárně vytvořeny matice se scénářem s predispersní predací a bez ní. K lepšímu porozumění chování populací byly vyhodnoceny také jednotlivé demografické charakteristiky shluknuté pro všechny stádia rostlin dohromady: nové infekce, symptomatické vyléčení, růst, stáze, retrogrese, mortalita a kvetení, které byly testovány v závislosti na stádiu v loňském roce, roce, populaci a interakci let a populace v analogickém stylu porovnání „single life-history traits“ (Bucharová et al., 2010).

Meziroční demografická variabilita ve vývoji populací byla v průběhu studie značná a oproti změnám mezi jednotlivými populacemi vykazovala zřetelnější trendy. Podmínky na jednotlivých lokalitách pro růst hvozdíku se patrně zhoršují, jelikož v čase dochází postupně k častějším retrogresím (zmenšování) rostlin, hvozdíky méně často kvetou (což oboje souvisí se sníženou stází) a zvyšuje se až na výjimky jednotlivých populací mortalita. Nejvíce je patrně postižena populace 56. Vysvětlení tohoto jevu není jednoduché. Jednou z možností může být například sukcese stanovišť umocněná vysokým kompetičním tlakem kvůli zarůstání expanzivní třtinou křovištní, jež byla na lokalitách 11 a zejména 56 zaznamenána ve větší míře. Pokud je snížena míra kvetení, může být též narušen přenos spor na nové rostlinné jedince (a jejich infekce). V případě silenky vyústilo ve snížené kvetení suché léto (Thrall & Jarosz, 1994a). Tento jev ale dle srážkových úhrnů měřených v Kamýku nad Vltavou, tedy v blízkosti sledovaných lokalit, potvrdit nelze. Podíl kvetoucích jedinců totiž klesá konstantně, ale úhrny srážek jsou v posledním roce 2021, kdy je v přechodu 2020→2021 v měsících odečtů kvetoucích rostlin nejméně, dokonce nad dlouhodobým průměrem (1961-2021; ČHMÚ, 2022).

Zajímavý jev je možné pozorovat z pohledu kolísání nových infekcí a symptomatických vyléčení původně systemicky nakažených rostlin květní snětí. V prvním přechodu (2018→2019) převažovaly v populacích události uzdravení, a naopak nové infekce byly potlačeny. Obrat nastal v druhém přechodu, kde byly překvapivě uzdravení spíše vzácné a zásadněji se prosadily nové infekce. Jelikož se některé z takto uzdravených rostlin v dalším roce opět vrátily do nakaženého stavu, může se jednat v některých, nikoliv všech, případech o dočasnou ztrátu symptomů, kdy je květní sněť přítomna v endofytickém stavu, jehož vliv byl hodnocen z pohledu vegetativních nákaz semenáčků dříve (Antonovics et al., 2018). Tento jev je zcela zásadní z pohledu populační úrovně chování patosystému, jelikož i původně nakažené rostliny mohou za podmínek nevhodných pro patogen přispět do populačního růstu a možná tak i předávat své geny susceptibility ke květní sněti do dalších generací. Některé starší populační a modelovací studie tuto možnost úplně vylučují (Carlsson & Elmquist, 1992; Carlsson-Granér & Thrall, 2006), případně ji v modelech zanedbávají (Alexander & Antonovics, 1988). I novější populační studie však vychází z předpokladu, že nakažené rostliny se nemohou rozmnožovat, čímž ignoruje i částečné nákazy, zmiňované výše, a dokonce jsou zde rostliny, které střídají status nákazy, z populačního vzorku vyřazeny s odůvodněním pravděpodobné chyby správného určení dané lodyhy (Bruns et al., 2017). Ačkoliv se ve zmíněné studii jedná jen o nevýznamný počet rostlin, který má na závěry naprosto zanedbatelný vliv, v našem případě by takový přístup vedl k výrazně odlišným výsledkům, jelikož tyto události byly ve sledovaných populacích relativně významným hybatelem populačního růstu. Mohl by tak být zásadně nadhodnocen vliv patogenu na populační úroveň hostitele.

Důkazů uzdravení v patosystémech s květní snětí existuje více z různých modelových rostlin a jedná se tak o běžnou součást jeho fungování (např. Alexander & Antonovics, 1988; Biere & Antonovics, 1996; Buono et al., 2014). Podobný jev byl pozorován i v případě jiných druhů systemických patogenů (Koubek, 2011). Potlačení růstu květní snětí, kdy není schopna sterilizovat květy a rostlina je tak schopna reprodukce, probíhá pravděpodobně díky zvýšené teplotě (Alexander & Maltby, 1990), čehož některé studie i cíleně využívají (Giles et al., 2006). Rok 2019 byl zejména v červnu a poté i červenci, na jehož počátku byla data za druhý přechod sbírána, výrazně teplotně nadprůměrný podle klimatologických dat průměrných měsíčních teplot (2004-2021) měřených v Příbrami (nejbližšího sídla ke sledovaným populacím, odkud byla oficiální historická data dostupná; ČHMÚ, 2022). Je tudíž možné, že růstové schopnosti květní snětí, případně i celkově její životaschopnost v rostlinách, byla těmito zhoršenými podmínkami ovlivněna.

Výrazná dynamika nákazy je u modelového hostitele poměrně nečekaná, jelikož příbuzné vytrvalé dlouholeté rostliny s nízkou mortalitou z čeledi hvozdíkovitých většinou vykazují její poměrně stabilní úroveň v čase jako u *Silene acaulis* (Marr & Delph, 2005), *S. dioica* (Carlsson & Elmquist, 1992), případně *D. pavonius* (Bruns et al., 2017). Významný vliv na to má očividně právě přítomnost uzdravování, kdy nakažené rostliny slouží jako „zásobník“ zdravých rostlin v populaci ve vhodných podmínkách, ale s možností zpětných přechodů k symptomatickému stádiu.

Všechny zmíněné faktory mají svůj podíl na viditelné změně růstových rychlostí populací, kdy v prvním přechodu vykazují sumární matice na úrovni krajiny (všech populací dohromady) zvýšený růst podobně jako v druhém přechodu. V posledním zažívají ale v kontrastu dokonce až pomalý pokles ($\lambda < 1$) při reálné situaci (za přítomnosti patogenu i predátorů semen). Až na relativně stabilní populaci 11 ve zbývajících dvou (47 a 56) růstové rychlosti klesají v průběhu všech zkoumaných ročních přechodů. Kontinuálně se dostávají v obou populacích v posledním přechodu až do hodnot postupného vymírání ($\lambda < 1$), pokud by byl zachován stav sledovaného roku. Za tento stav mohou také zhoršené demografické charakteristiky na lokalitách.

Pozorovat lze dílčí změny projektovaných stabilních struktur populací (podílu jednotlivých vymezených stádií životního cyklu) vyjádřené hodnotami SSD. Je hlavně patrné, že tyto hodnoty je dobré počítat na základě většího vzorku dat, získaného z více časových řezů, jelikož (ne)přítomnost některých přechodů v matici může výsledky výrazně pozměnit. Příkladem může být projektované SSD prvního přechodu, kde v populacích 11 a 56 úplně nebo téměř chybí přechody do nakažených stádií, což vyústí v absenci těchto jedinců v projekci. Podobně ve druhém přechodu chybí v populaci 56 přechody do stádia velké zdravé kvetoucí rostliny (4) a téměř do velké kvetoucí nakažené rostliny (8), což se logicky rovněž projevuje ve výsledném predikovaném rozdělení populace, jejíž vývoj by mohl být pouze na základě jednoho odečtu interpretován nesprávně. Nakažená stádia ve zbylých populacích ale dosahují reálnějších hodnot než v prvním přechodu. Třetí přechod stejně jako předchozí nevykazuje větší změny napříč jednotlivými scénáři.

Rozdíly je možné pozorovat mezi jednotlivými lokalitami, kdy jsou si ve struktuře podobnější populace 11 a 56 s vysokými hodnotami SSD pro semenáčky a vegetativní rostliny. V populaci 47 jsou oproti tomu stádia více rovnoměrně zastoupena až na několik výjimek v průběhu jednotlivých přechodů. To je spolu s nejnižší hodnotou populačního růstu pravděpodobně způsobeno třemi faktory: nízkou produkcí semen, nízkou klíčivostí a silným predačním

tlakem, které právě vzcházení semenáčků potlačují a vegetativní rostliny se pouze ze zmenšování větších rostlin (resp. dalších stádií) nestíhají doplňovat. Zdravých rostlin je zde tak méně na úkor nakažených.

Až nečekaně vysoké procento semenáčků a vegetativních rostlin ve většině projekcí SSD je způsobeno možná nadhodnocením produkce semen a pravděpodobností klíčení, daných metodikou. Do hodnot produkce semen vstupuje počet květních částí, který je ale pravděpodobně vyšší, než je výsledný počet úspěšně vytvořených tobolek, které by mohly produkovat semena. Produkce semen by také mohla být nadhodnocená, pokud byly hodnoty roku 2021, kdy byl průměrný počet semen na toboleku vstupující do hodnot reprodukce v maticových modelech, vyšší než v ostatních letech. Modely (zde ne maticové) poté v podobných případech logicky vykazují hodnoty ve prospěch vzcházení semenáčků (Thrall & Jarosz, 1994b), což může mít v důsledku efekt nejen na projekci populační struktury, ale i na predikovaný populační růst.

6.5. Vliv patogenu a predispersních predátorů na populační úroveň

Květní sněť, jakožto systemický patogen, který bychom mohli zařadit do skupiny kastrátorů, má zjevný efekt na fitness jednotlivců, jelikož sterilizuje při úspěšném napadení hostitele jejich květy, nicméně dokumentovaný vliv na mortalitu je minimální (Alexander & Antonovics, 1988; Bruns et al., 2017; Burdon, 1993). Podobně působí i druzí antagonisté hvozdíku kartouzku, predispersní predátoři semen, jako jsou housenky můr rodu *Hadena*, jejichž vliv byl v této práci pozorován. Oba biotické faktory byly potom za pomoci maticových modelů analyzovány, jelikož zjevný efekt na jednotlivce se nemusí vždy promítnout na populační úroveň jako v případě jiných patogenů (Koubek, 2011; Prendeville et al., 2014).

Podle očekávání nemá (alespoň ve zkoumaném časovém intervalu) na mortalitu označených rostlin patogen ani v případě hvozdíku kartouzku viditelný vliv, jelikož jsou mortality zdravých i nakažených rostlin srovnatelné. Tento výsledek je v souladu se studiemi na jiných modelových hostitelích stejné čeledi (Alexander & Antonovics, 1988; Bruns et al., 2017). Pouze v některých případech může dojít u napadených rostlin (silenek) ke zvýšené mortalitě oproti zdravým při nepříznivých podmínkách v zimním období (Thrall & Jarosz, 1994a), případně jiné druhy rodu *Microbotryum* dokonce prodlužují životnost svých hostitelů a snižují mortalitu v dalším roce po infekci (Buono et al., 2014), což zde nebylo pozorováno. Nízká mortalita je pro květní sněť výhodnější, protože se šíří vektory a při delší životnosti se pravděpodobnost přenesení spor zvyšuje (Alexander & Antonovics, 1988).

Klíčové informace o patogenu se dozvídáme díky maticovým modelům. Z výsledků růstových rychlostí populací (λ) vyplývá, že květní sněť má na populační růst zanedbatelný vliv. To je u tohoto patogenu poměrně překvapivé, jelikož jindy bylo modelováno, že za určitých scénářů (nízké míře vzcházení nových rostlin a vysoké míře infekce) mohou způsobit i extinkci populací svých hostitelů (Alexander & Antonovics, 1988). Důležité je poznamenat, že tento model zanedbává částečné nákazy a uzdravení rostlin, takže pravděpodobně přeceňuje populační efekt patogenu – navíc za jiných scénářů k podobnému výsledku nedojde a populace zůstane v rovnováze, nebo se dokonce uzdraví. I v přirozených podmínkách u *Silene dioica* byl zjištěn efekt na reprodukci rostlin na lokalitách při vyšší prevalenci (Carlsson & Elmquist, 1992). Výsledek novějších modelů ale naznačuje, že květní sněť není i přes výrazné snížení fitness rostlin výhradně zodpovědná za pokles populací až k extinkci (Bruns et al., 2017).

Modely této diplomové práce ukazují, že růstové rychlosti jsou ve všech třech populacích prakticky stejné jako v případě scénářů pozorující jen chování zdravých rostlin. V některých případech dokonce vykazují vyšší růst než zdravé; nejvýrazněji v populaci 47 v prvním přechodu, ale též v rámci výsledků modelů založených na sumárních maticích. S podobným výsledkem se můžeme setkat i v rámci jiných maticových modelů, zde pravděpodobně kvůli různé míře tolerance rostlin k nákaze související s historií předchozích setkání s patogenem na lokalitách (Prendeville et al., 2014). Tento závěr se ale s největší pravděpodobností nevztahuje k výsledkům této diplomové práce, jelikož jsou rostliny ze stejných lokalit a rostou v přirozeném prostředí nedaleko vedle sebe. Vysvětlením neintuitivních hodnot zde může být spíše převaha uzdravování nad infekcemi, které zasobuje populace „novými“ zdravými jedinci, kteří mohou přispět do populačního růstu. Právě v přechodu 2018→2019 byly tyto události na lokalitách časté a vstupují tak i do sumárních matic, které z nich vychází.

Malý vliv systemického patogenu na růst populací byl maticovými modely potvrzen i v jiných patosystémech (Davelos & Jarosz, 2004; Koubek, 2011; Prendeville et al., 2014), což by mohlo dále podpořit teorie o koevoluci tohoto typu patogenů s úzkým vztahem na jejich hostitele (Jarosz & Davelos, 1995). Mírný vliv u květních snětí dokládá i přítomnost jejich maladaptace (Koupilová, Koubek, et al., 2021).

Dále nebyl prokázán žádný zřetelný vliv na změnu populační struktury, jak byl pozorován např. v populacích s *Cryphonectria parasitica* (Davelos & Jarosz, 2004), kde ale byly porovnávány celé populace bez patogenu a s jeho přítomností a výsledky se tak mohly potenciálně do jisté míry lišit i kvůli různým podmínkám prostředí. Žádné podstatné změny

nejsou patrné ani ve významu jednotlivých stádií měřené elasticitami. S podobným výsledkem přišel i Koubek (2011) rovněž u systemického patogenu, které mají z tohoto pohledu zjevně menší vliv na hostitele než nesystemičtí (viz např. Linders, 1995).

Ačkoliv jsou populace jen málo ovlivněny patogenem, zcela zásadně populační dynamiku ovlivňují predispersní predátoři semen, kteří ve všech modelech snižují znatelně hodnoty růstových rychlostí v porovnání s jejich absencí. Vzhledem k výše komentovanému rozsahu predace a snížení reprodukční schopnosti rostlin je tento výsledek očekávatelný a odpovídá i jiným modelovacím studiím (např. Leimu & Lehtilä, 2006). Zároveň by se mohlo jednat o vysvětlující faktor modelovaného poklesu jiných populací příbuzného patosytému (Bruns et al., 2017). Predátoři semen jsou přítomni v relativně vysoké frekvenci, nezřídka dosahující nebo překračující prevalenci nákazy na lokalitách. Protože v závislosti na počtu vytvořených tobolek zcela zdravými rostlinami, které přispívají do populačního růstu nejvíce, mohou zničit až celou jejich produkci semen v tobolece, je sterilizační efekt často stejně nebo i více účinný než u květní sněti. Proto také dochází v určitých případech k redukci stádií semenáčků v projekcích SSD, i když variabilita výsledků je zde značná obecně u všech stádií a scénářů. S tím souvisí i snížení významu semenáčků a zároveň zvýšení hodnot elasticit pro stázi velkých kvetoucích rostlin (převážně zdravých).

Obecně je možné nalézt podstatné rozdíly mezi populacemi. Populace 11 a 56 jsou většinou rostoucí v pozorovaném období a za různých scénářů, i když dochází ke snížení v přítomnosti predispení predace. Též mají podobné predikované struktury distribuce jednotlivých stádií jedinců a spoléhají se v rámci populačního růstu hlavně na růst semenáčků (do stádia vegetativní rostliny) a na reprodukci velkých zdravých rostlin. Naopak populace 47 je celkově v regresi ze zmiňovaných důvodů včetně zvýšené predace semen, kvůli čemuž je struktura populace vyrovnanější, je zde větší modelovaná prevalence nákazy. Projevy lze pozorovat v této návaznosti i ve snížených elasticitách hodnot již tak omezené pohlavní reprodukce. To způsobuje též snížený vliv patogenu, který narušuje právě reprodukční smyčku v rámci životního cyklu. Největší význam zde potom nese hlavně stáze velkých kvetoucích zdravých i nakažených rostlin.

6.6. Kritické zhodnocení použitých maticových modelů

Výsledky deterministických maticových modelů této práce jsou do jisté míry zjednodušením složité reality přirozených podmínek, ve kterých byl patosystém pozorován. Z toho důvodu je dobré se pozastavit u některých problematických bodů, které ještě nebyly diskutovány.

I přesto, že byly vybrány tři lokality, aby byly lépe pokryty rozličné podmínky prostředí v krajině, a bylo vytvořeno relativně velké množství matic pro jednotlivé z nich, mohl být výzkum prováděn pouze po dobu čtyř let. Ty nemusí být podmínkami reprezentativní v rámci dlouhodobého vývoje populací a predikce modelů by tak mohly vykazovat výsledky, které se od skutečnosti mohou zásadně lišit. Jelikož byla studie kratší než 5 let, byly zvoleny deterministické modely, které by mohly vykazovat lepší spolehlivost než stochastické, jež v očividně nestálých podmínkách zkoumaných ročních přechodů nemusí vykazovat přesnější výsledky (Doak et al., 2005). Bylo by ale zajímavé pozorovat populace déle a porovnat výsledky jednotlivých přístupů. Jiné modely na vytrvalých rostlinách a predispersních predátorech semen ukazují, že ačkoliv se hodnoty růstových rychlostí populací (λ) deterministického a stochastického přístupu příliš neliší, dochází u deterministických k lehkému nadhodnocení těchto hodnot (Leimu & Lehtilä, 2006). To by mohlo klíčově ovlivnit interpretace získaných výsledků, zvláště pokud se hodnoty pohybují okolo $\lambda=1$ a populace tak působí stabilně.

Dalším zjednodušením, které je poměrně častým jevem, je dosazování suboptimálních hodnot různého původu do matic z důvodu jejich reálné absence. To nastalo i v této práci, kdy některé hodnoty (např. pravděpodobnost růstu semenáčků, růst a stáze vegetativních rostlin v některých maticích) byly doplněny na základě průměrů z jiných let, nebo na základě dat výsevních pokusů. Ty i přes snahu zachycení podmínek na lokalitě nemusí nutně přesně kopírovat podmínky, které jsou přítomny ve značených transektech. Jedná se ale o běžnou praxi (viz Koubek, 2011; Linders, 1995) a doplněných hodnot byl spíše menší počet. V jiných případech na lokalitě ve sledovaném přechodu rostliny určitých stádií nepřešly do některých dalších a predikce tak byla zásadně ovlivněna jejich nepřítomností (viz výše určité chybějící hodnoty predikovaných SSD).

Podobně také mohlo dojít k nadhodnocení hodnot kvůli malému vzorku dat. Pro zpřesnění výsledků by bylo ideální zachovávat stejné poměry počtů označených všech diskrétních stádií (Münzbergová & Ehrlén, 2005), což ale kvůli nedostatku dostupných rostlin nebylo vždy možné (obzvláště vegetativních rostlin nebyl v transektech dostatek).

Ke zpřesnění modelů by mohlo přispět též rozdělení do více diskrétních kategorií a zahrnutí zvláště rostlin s částečnou nákazou a též rostlin s nejasným stavem infekce, které byly zvláště v posledním přechodu poměrně hojné. Tato myšlenka naráží v případě maticových modelů opět na limitaci nedostatku rostlin v těchto kategoriích v průběhu výzkumu. Problém by mohlo vyřešit použití IPM které nerozdělují jedince do diskrétních kategorií, ale uvažují jejich

kontinuální velikostní přechod v závislosti na zvolené demografické charakteristice (Merow et al., 2014). Tyto modely by tak mohly realističtěji zhodnotit vývoj zde zkoumaných populací než matice s jen omezeným počtem elementů, které tak podrobně nezachycují přirozenou variabilitu populací (Doak et al., 2021).

7. ZÁVĚR

Patosystémy s květní snětí *Microbotryum violaceum* s. l. a hostiteli z čeledi hvozdíkovité (Caryophyllaceae) jsou z různých hledisek podrobně prostudované. Doposud však chyběla studie, která by za pomoci studia celého životního cyklu zhodnotila vliv nákazy tímto sterilizujícím patogenem a přeložila jeho značný vliv na fitness jedinců na úroveň populací. Tato diplomová práce si kladla za cíl za pomoci demografického sběru dat na stabilně označených rostlinách mezi lety 2018-2021 prozkoumat vývoj tří populací s přítomností nákazy na poměrně novém modelovém druhu *Dianthus carthusianorum*. Zároveň zohlednila i další podstatnou interakci, kterou představovala predispersní predace. Pro kvantifikaci vlivu dvou antagonistických aktérů byl zvolen přístup maticového modelování, který ač běžný v jiných studiích populační biologie rostlin, v populační ekologii rostlinných patogenů je jeho použití spíše raritou i přes vhodnost nástrojů, které v tomto kontextu poskytuje.

Jak ukázaly výsledky maticových modelů, vliv zkoumaného systemického patogenu je na populační úrovni mizivý. Nemění totiž výrazně růst populací, jejich velikostní strukturu ani význam jednotlivých stádií životního cyklu z pohledu jejich přispění do populačního růstu. To dokládá fakt, že podstatné působení na jednotlivce může na vyšších hierarchických stupních vykazovat značně odlišné výsledky a není tak možno vliv patogenu generalizovat bez zhodnocení celého životního cyklu hostitele a dlouhodobého pozorování.

V průběhu byla doplněna i dříve nezaznamenaná data o vlivu na jedince. Patogen jako ve studiích s jinými modelovými druhy mění růstové charakteristiky rostlin. Nakažené rostliny nesou větší počet květních částí, které by mohly zvyšovat šanci přenosu nákazy přes atraktivitu pro opylovače, přenášející spory snětí. Dále se přítomnost patogenu projevuje v porovnání se zdravými jedinci větším rozměrem listové báze a mírně zvýšeném počtu lodyh, což může být ale vedlejším vlivem pravděpodobnějších nákaz větších rostlin. Podle očekávání patogen nezpůsobil zvýšenou mortalitu hostitelů.

Naopak zcela zásadně limitují zkoumané populace predispersní predátoři semen jako je dominantně můra rodu *Hadena*. Významně snižují reprodukční schopnost rostlin a jejich frekvence přítomnosti v květech je často vyšší, než je prevalence nákazy. Komplexní hodnocení biotických interakcí tak může být přístupem, který by pomohl vyřešit zdánlivě překvapivé výsledky některých studií, jež hodnotí vliv pouze jednoho antagonisty, postihujících zkoumané rostliny.

Důležitým poznatkem studie je častá přítomnost částečných nákaz a schopnost symptomatického uzdravení systemicky nakažených rostlin. Tento fenomén je v jiných populačně zaměřených pracích o květních snětech dosud relativně zanedbávaný. Dohromady tyto jevy dokážou ve vhodných podmínkách v průběhu let kompenzovat účinek patogenu na tvorbu semen. Rostliny, které byly v dřívějších pracích považovány za neschopné reprodukce a přispění do populačního růstu, jsou tak pravděpodobně dalšími hybateli populační dynamiky. To je zvláště v modelovacích pracích důležité zohlednit. Pomohlo by to tak realističtěji zhodnotit populační účinek květní sněti, který podle našich výsledků odpovídá nízké míře efektu jiných systemických patogenů (Koubek, 2011; Prendeville et al., 2014).

Mezipopulační srovnání ukázalo, že ačkoliv je na všech lokalitách vzcházení semenáčků limitováno jak produkcí, tak klíčením semen (resp. přežíváním semenáčků), existují zde výrazné rozdíly. Jedna z populací vykazovala v porovnání se dvěma zbylými ještě nižší klíčivost semen a výraznější predispersní predaci, která tím snížila už tak nízkou produkci semen. Kvůli tomu se odlišovaly i projektované struktury zastoupení stádií rostlin maticovými modely nižším zastoupením semenáčků. Pro populační růst mají místo toho větší význam setrvání ve stádiích velkých – zdravých i nakažených – kvetoucích rostlin oproti reprodukci a růstu semenáčků na zbylých dvou lokalitách. Při pohledu na dlouhodobý vývoj populací je zjevné, že se podmínky pro růst hvozdíků ve studované oblasti zhoršují. Dokumentuje to postupné navyšování mortality, snížený podíl kvetoucích rostlin a jejich zmenšování. Vysvětlením by mohla v některých případech být sukcese stanovišť spolu s expanzí třtiny křovištní. Zajímavé je také střídání let vhodných pro květní sněť, kdy se zvyšuje zastoupení sterilizovaných rostlin, a let, kdy jsou podmínky nepříhodné kvůli pravděpodobně vysokým teplotám, které vyústí v již popsané symptomatické uzdravení, jako se vyskytlo v přechodu let 2019-2020.

Závěrem je vhodné poznamenat, že ačkoliv výsledky maticových modelů jsou do jisté míry zjednodušením kvůli metodickým limitacím s dostupností dat a různým aproximacím, které musely být v průběhu studie použity, jedná se o užitečné nástroje, jejichž výstupy mohou v populační ekologii patogenů vysvětlit množství nezodpovězených otázek díky zhodnocení celého životního cyklu rostliny. Mohly by se spolu s IPM též stát univerzálními nástroji, které by umožnily porovnávat populační efekt i mezi sebou nepříbuzných rostlinných patogenů.

8. SEZNAM LITERATURY

- Alexander, H. M. (1982). Demography of and intraspecific variation in *Plantago lanceolata* in relation to infection by the fungus *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans*. *Ph.D.* Duke University.
- Alexander, H. M. (2010). Disease in Natural Plant Populations, Communities, and Ecosystems: Insights into Ecological and Evolutionary Processes. *Plant Disease*, 94(5), 492–503.
- Alexander, H. M., & Antonovics, J. (1988). Disease Spread and Population Dynamics of Anther-Smut Infection of *Silene Alba* Caused by the Fungus *Ustilago Violacea*. *Journal of Ecology*, 76(1), 91–104.
- Alexander, H. M., & Antonovics, J. (1995). Spread of Anther-Smut Disease (*Ustilago Violacea*) and Character Correlations in a Genetically Variable Experimental Population of *Silene Alba*. *Journal of Ecology*, 83(5), 783–794.
- Alexander, H. M., Antonovics, J., & Kelly, A. W. (1993). Genotypic Variation in Plant Disease Resistance--Physiological Resistance in Relation to Field Disease Transmission. *Journal of Ecology*, 81(2), 325–333.
- Alexander, H. M., & Burdon, J. J. (1984). The Effect of Disease Induced by *Albugo candida* (White Rust) and *Peronospora parasitica* (Downy Mildew) on the Survival and Reproduction of *Capsella bursa-pastoris* (Shepherd's Purse). *Oecologia*, 64(3), 314–318.
- Alexander, H. M., & Maltby, A. (1990). Anther-smut infection of *Silene alba* caused by *Ustilago violacea*, factors determining fungal reproduction. *Oecologia*, 84, 249–253.
- Alexander, H. M., & Mihail, J. D. (2000). Seedling disease in an annual legume: consequences for seedling mortality, plant size, and population seed production. *Oecologia*, 122, 346–353.
- Antonovics, J. (2005). Plant venereal diseases: Insights from a messy metaphor. *New Phytologist*, 165(1), 71–80.
- Antonovics, J. (2017). Transmission dynamics: Critical questions and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1719).
- Antonovics, J., Abbate, J. L., Bruns, E. L., Fields, P. D., Forrester, N. J., Gilbert, K. J., Hood, M. E., Park, T., & Taylor, D. R. (2018). Effect of the anther-smut fungus *Microbotryum* on the juvenile growth of its host *Silene latifolia*. *American Journal of Botany*, 105(6), 1088–1095.
- Antonovics, J., & Alexander, H. M. (1989). The concept of fitness in plant-fungal pathogen systems. In *Plant disease epidemiology*, 185–214.
- Antonovics, J., & Alexander, H. M. (1992). Epidemiology of Anther-Smut Infection of *Silene Alba* Caused by *Ustilago Violacea*: Patterns of Spore Deposition and Disease Incidence. *Proceedings of the Royal Society of London*, 250, 157–163.
- Antonovics, J., Hood, M., & Partain, J. (2002). The Ecology and Genetics of a Host Shift: *Microbotryum* as a Model System. *The American Naturalist*, 160, 40–53.
- Baker, H. G. (1947). Infection of Species of *Melandrium* by *Ustilago violacea* (Pers.) Fuckel and the Transmission of the Resultant Disease. *Annals of Botany*, 11(43), 333–348.

- Bergelson, J., & Purrington, C. B. (1996). Surveying Patterns in the Cost of Resistance in Plants. *The American Naturalist*, 148(3), 536–558.
- Bernasconi, G., Antonovics, J., Biere, A., Charlesworth, D., Delph, L. F., Filatov, D., Giraud, T., Hood, M. E., Marais, G. A. B., McCauley, D., Pannell, J. R., Shykoff, J. A., Vyskot, B., Wolfe, L. M., & Widmer, A. (2009). *Silene* as a model system in ecology and evolution. *Heredity*, 103(1), 5–14.
- Biere, A., & Antonovics, J. (1996). Sex-specific costs of resistance to the fungal pathogen *Ustilago violacea* (*Microbotryum violaceum*) in *Silene alba*. *Evolution*, 50(3), 1098–1110.
- Biere, A., & Honders, S. (1996a). Host Adaptation in the Anther Smut Fungus *Ustilago violacea* (*Microbotryum violaceum*): Infection Success, Spore Production and Alteration of Floral Traits on Two Host Species and Their F1-Hybrid. In *Oecologia*, 107(3).
- Biere, A., & Honders, S. J. (1996b). Impact of Flowering Phenology of *Silene alba* and *S. dioica* on Susceptibility to Fungal Infection and Seed Predation. *Oikos*, 77(3), 467–480.
- Bloch, D., Werdenberg, N., & Erhardt, A. (2006). Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*? *New Phytologist*, 169(4), 699–706.
- Bruns, E., Hood, M. E., & Antonovics, J. (2015). Rate of resistance evolution and polymorphism in long- and short-lived hosts. *Evolution*, 69(2), 551–560.
- Bruns, E. L., Antonovics, J., Carasso, V., & Hood, M. (2017). Transmission and temporal dynamics of anther-smut disease (*Microbotryum*) on alpine carnation (*Dianthus pavonius*). *Journal of Ecology*, 105(5), 1413–1424.
- Bucharová, A., Münzbergová, Z., & Tájek, P. (2010). Population biology of two rare fern species: Long life and long-lasting stability. *American Journal of Botany*, 97(8), 1260–1271.
- Buono, L., López-Villavicencio, M., Shykoff, J. A., Snirc, A., & Giraud, T. (2014). Influence of multiple infection and relatedness on virulence: Disease dynamics in an experimental plant population and its castrating parasite. *PLoS ONE*, 9(6).
- Burdon, J. J. (1987). *Diseases and plant population biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Burdon, J. J. (1993). The structure of pathogen populations in natural plant communities. *The Annual Review of Phytopathology*, 31, 305–323.
- Burdon, J. J., & Thrall, P. H. (2003). The fitness costs to plants of resistance to pathogens. In *Genome Biology* (4).
- Burdon, J. J., & Thrall, P. H. (2014). What have we learned from studies of wild plant-pathogen associations? — the dynamic interplay of time, space and life-history. *European Journal of Plant Pathology*, 138, 417–429.
- Burdon, J. J., Thrall, P. H., & Ericson, L. (2006). The current and future dynamics of disease in plant communities. *Annual Review of Phytopathology*, 44, 19–39.
- Carlsson, U., & Elmquist, T. (1992). Epidemiology of Anther-Smut Disease (*Microbotryum-Violaceum*) and Numeric Regulation of Populations of *Silene Dioica*. *Oecologia*, 90, 509–517.

- Carlsson, U., & Elmqvist, T. (1992). International Association for Ecology Epidemiology of Anther-Smut Disease (*Microbotryum violaceum*) and Numeric Regulation of Populations of *Silene dioica*. In *Source: Oecologia*, 90(4).
- Carlsson-Granér U., & Thrall P. H. (2002). The spatial distribution of plant populations, disease dynamics and evolution of resistance. *Oikos* 97, 97–110.
- Carlsson-Granér, U., & Thrall, P. H. (2006). The impact of host longevity on disease transmission: host-pathogen dynamics and the evolution of resistance. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 659–675.
- Caswell, H. (1982). Stable Population Structure and Reproductive Value for Populations with Complex Life Cycles. *Ecology*, 63(5), 1223–1231.
- Caswell, H. (1989). Analysis of life table response experiments I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling*, 46, 221–237.
- Caswell, H. (2000). Prospective and Retrospective Perturbation Analyses: Their Roles in Conservation Biology. *Ecology*, 81(3), 619–627.
- Caswell, H. (2006). Matrix population models. In A. H. El-Shaarawi & W. W. Piegorsch (Eds.), *Encyclopedia of Environmetrics* (Second, 6–7). John Wiley & Sons, Ltd.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Levey, D. J., & Osenberg, C. W. (2007). Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. *The American Naturalist*, 170(1), 128–142.
- Collin, C. L., Pennings, P. S., Rueffler, C., Widmer, A., & Shykoff, J. A. (2002). Natural enemies and sex: How seed predators and pathogens contribute to sex-differential reproductive success in a gynodioecious plant. *Oecologia*, 131(1), 94–102.
- Collin, C. L., & Shykoff, J. A. (2010). Flowering phenology and female fitness: Impact of a pre-dispersal seed predator on a sexually polymorphic species. *Plant Ecology*, 206(1), 1–13.
- Crist, T. O., & Friese, C. F. (1993). The Impact of Fungi on Soil Seeds: Implications for Plants and Granivores in a Semiarid Shrub-Steppe. *Ecology*, 74(8), 2231–2239.
- Crone, E. E., Menges, E. S., Ellis, M. M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T. N., Knight, T. M., Lesica, P., Morris, W. F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P. F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T., & Williams, J. L. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, 14(1), 1–8.
- Davelos, A. L., & Jarosz, A. M. (2004). Demography of American chestnut populations: effects of a pathogen and a hyperparasite. *Journal of Applied Ecology*, 92, 675–685.
- Davelos Baines, A., Eager, E. A., & Jarosz, A. M. (2014). Modeling and Analysis of American Chestnut Populations Subject to Various Stages of Infection. *Letters in Biomathematics*, 1(2).
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecology*, 67(5), 1427–1431.

- de Kroon, H., van Groenendaal, J., & Ehrlén, J. (2000). Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, 81(3), 607–618.
- Denchev, C. M., Giraud, T., & Hood, M. E. (2009). Three new species of anthericolous smut fungi on Caryophyllaceae. *MYCOLOGIA BALCANICA*, 6, 79–84.
- Doak, D. F., Gross, K., & Morris, W. F. (2005). Understanding and Predicting the Effects of Sparse Data on Demographic Analyses. *Ecology*, 86(5), 1154–1163.
- Doak, D. F., Waddle, E., Langendorf, R. E., Louthan, A. M., Isabelle Chardon, N., Dibner, R. R., Keinath, D. A., Lombardi, E., Steenbock, C., Shriver, R. K., Linares, C., Begoña Garcia, M., Funk, W. C., Fitzpatrick, S. W., Morris, W. F., & Peterson, M. L. (2021). A critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological Monographs*, 91(2).
- Ehrlén, J. (1996). Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. *Oecologia*, 108, 708–713.
- Ehrlén, J. (2002). Assessing the lifetime consequences of plant-animal interactions for the perennial herb *Lathyrus vernus* (Fabaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5(3), 145–163.
- Ellner, S. P., & Rees, M. (2006). Integral Projections Models for Species with Complex Demography. *The American Naturalist*, 167(3).
- Emery, K. M. (1997). Population dynamics of birdfoot trefoil in relation to disease and microclimate. *Ph.D.* University of Missouri.
- Eriksson, O., & Ehrlén, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, 91(3), 360–364.
- Ezard, T. H. G., Bullock, J. M., Dalglish, H. J., Millon, A., Pelletier, F., Ozgul, A., & Koons, D. N. (2010). Matrix models for a changeable world: The importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology*, 47(3), 515–523.
- Fieberg, J., & Ellner, S. P. (2001). Stochastic matrix models for conservation and management: a comparative review of methods. *Ecology Letters*, 4, 244–266.
- Frantzen, J. (1994). The Role of Clonal Growth in the Pathosystem *Cirsium Arvense* - *Puccinia Punctiformis*. *Canadian Journal of Botany*, 72(6), 832–836.
- García-Guzmán, G., Burdon, J. J., & Nicholls, A. O. (1996). Effects of the Systemic Flower Infecting-Smut *Ustilago Bullata* on the Growth and Competitive Ability of the Grass. *Journal of Ecology*, 84(5), 657–665.
- Gilbert, G. S. (2002). Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 40, 13–43.
- Giles, B. E., Pettersson, T. M., Carlsson-Granér, U., & Ingvarsson, P. K. (2006). Natural selection on floral traits of female *Silene dioica* by a sexually transmitted disease. *New Phytologist*, 169(4), 729–739.

- Hastings, A., Abbott, K. C., Cuddington, K., Francis, T., Gellner, G., Lai, Y., Morozov, A., Petrovskii, S., Scranton, K., & Zeeman, M. (2018). Transient phenomena in ecology. *Science*, 361(6406).
- Jarosz, A. M., & Davelos, A. L. (1995). Effects of disease in wild plant populations and the evolution of pathogen aggressiveness. *New Phytologist*, 129(3), 371–387.
- Jennersten, O. (1983). Butterfly Visitors as Vectors of *Ustilago violacea* Spores between Caryophyllaceous Plants. *Oikos*, 40(1), 125–130.
- Jennersten, O. (1988). Insect Dispersal of Fungal Disease: Effects of *Ustilago* Infection on Pollinator Attraction in *Viscaria vulgaris*. *Oikos*, 51(2), 163–170.
- Kaltz, O., & Schmid, B. (1995). Plant venereal disease: a model for integrating genetics, ecology and epidemiology. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(6), 221–222.
- Kaltz, O., & Shykoff, J. A. (1998). Local adaptation in host – parasite systems. *Heredity*, 81, 361–370.
- Kasner, M. (2019). Populační modely životních cyklů rostlin a jejich modifikace v přítomnosti chorob a herbivorů. Bc. Univerzita Karlova.
- Kawamoto, H., Hirata, A., & Kawano, S. (2017). Three-dimensional ultrastructural study of the anther of *Silene latifolia* infected with *Microbotryum lychnidis-dioicae*. *PLoS ONE*, 12(8).
- Kaye, T. N., & Pyke, D. A. (2003). The Effect of Stochastic Technique on Estimates of Population Viability from Transition. In *Source: Ecology*, 84(6).
- Kemler, M., Denchev, T. T., Denchev, C. M., Begerow, D., Piątek, M., & Lutz, M. (2020). Host preference and sorus location correlate with parasite phylogeny in the smut fungal genus *Microbotryum* (Basidiomycota, Microbotryales). *Mycological Progress*, 19(5), 481–493.
- Kemler, M., Göker, M., Oberwinkler, F., & Begerow, D. (2006). Implications of molecular characters for the phylogeny of the Microbotryaceae (Basidiomycota: Urediniomycetes). *BMC Evolutionary Biology*, 6.
- Kemler, M., Martín, M. P., Telleria, M. T., Schäfer, A. M., Yurkov, A., & Begerow, D. (2013). Contrasting phylogenetic patterns of anther smuts (Pucciniomycotina: Microbotryum) reflect phylogenetic patterns of their caryophyllaceous hosts. *Organisms Diversity and Evolution*, 13(2), 111–126.
- Klimeš, A., Klimešová, J., Janovský, Z., & Herben, T. (2022). Demographic correction—A tool for inference from individuals to populations. *Functional Ecology*, 36(5), 1078–1086.
- Kolb, A. (2012). Differential effects of herbivory and pathogen infestation on plant population dynamics. *Plant Ecology*, 213, 315–326.
- Koons, D. N., Grand, J. B., Zinner, B., & Rockwell, R. F. (2005). Transient population dynamics: Relations to life history and initial population state. *Ecological Modelling*, 185, 283–297.
- Koons, D. N., Holmes, R. R., & Grand, J. B. (2007). Population inertia and its sensitivity to changes in vital rates and population structure. *Ecology*, 88(11), 2857–2867.
- Koubek, T. (2011). Populační biologie rostlin infikovaných systemickými patogeny. Praha, Univerzita Karlova v Praze. *PhD*. Univerzita Karlova.

- Koupilová, K. (2015). Ekologie květních snětí (*Microbotryum* spp.) a jejich hostitelů z čeledi Caryophyllaceae. Bc. Univerzita Karlova, Přírodovědecká Fakulta, Praha.
- Koupilová, K. (2017). Ekologie patosystému květní sněti u druhu *Dianthus carthusianorum*. Praha, Univerzita Karlova. Mgr. Univerzita Karlova.
- Koupilová, K., Koubek, T., Cornille, A., & Janovský, Z. (2021). Local maladaptation of the anther-smut fungus parasitizing *Dianthus carthusianorum*. *European Journal of Plant Pathology*, 160(2), 365–374.
- Koupilová, K., Štenc, J., & Janovský, Z. (2021). Pollen dispersal is driven by pollinator response to plant disease and plant spatial aggregation. *Basic and Applied Ecology*, 50, 77–86.
- Koupilová, K., Štenc, J., & Janovský, Z. (2022). Pollinators adjust their behavior to presence of pollinator-transmitted pathogen in plant population. *Behavioral Ecology*, 33(2), 319–328.
- Kovanda M. (1990). *Dianthus* L. – hvozdík. In Hejný S, Slavík B, Hrouda L, & Skalický V (Eds.), *Květena České republiky 2* (pp. 200–213). Academia.
- Lefkovich, A. L. P. (1965). The Study of Population Growth in Organisms Grouped by Stages. *Biometrics*, 21(1), 1–18.
- Leimu, R., & Lehtilä, K. (2006). Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic and Applied Ecology*, 7, 224–235.
- Linders, E. (1995). The impact of pathogenic fungus *Diaporthe adunca* on the population dynamics of its host *Plantago lanceolata* and the effects of different plant strategies to alter fungal attack. *PhD*. University of Utrecht, Utrecht.
- López-Villavicencio, M., Jonot, O., Coantic, A., Hood, M. E., Enjalbert, J., & Giraud, T. (2007). Multiple infections by the anther smut pathogen are frequent and involve related strains. *PLoS Pathogens*, 3(11), 1710–1715.
- Louda, S. M., & Potvin, M. A. (1995). Effect of Inflorescence-Feeding Insects on the Demography and Lifetime of a Native Plant. *Ecology*, 76(1), 229–245.
- Louda, S. M., Potvin, M. A., & Collinge, S. K. (1990). Predispersal Seed Predation, Postdispersal Seed Predation and Competition in the Recruitment of Seedlings of a Native Thistle in Sandhills Prairie. *The American Midland Naturalist*, 124(1), 105–113.
- Maron, J. L., & Crone, E. (2006). Herbivory: Effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1601), 2575–2584.
- Marr, D. L., & Delph, L. F. (2005). Spatial and temporal pattern of a pollinator-transmitted pathogen in a long-lived perennial, *Silene acaulis*. *Evolutionary Ecology Research*, 7, 335–352.
- Menges, E. S. (2000). Population viability analyses in plants: Challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2), 51–56.
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Margaret, E. K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-g, R., & McMahon, S. M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 99–110.

- Miyake, T., Satake, I., & Miyake, K. (2018). Sex-biased seed predation in gynodioecious *Dianthus superbus* var. *longicalycinus* (Caryophyllaceae) and differential influence of two seed predator species on the floral traits. *Plant Species Biology*, 33, 42–50.
- Morris, W. F., & Doak, D. F. (1998). Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. *American Journal of Botany*, 85(6), 784–793.
- Münzbergová, Z. (2005). Determinants of species rarity: Population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany*, 92(12), 1987–1994.
- Münzbergová, Z., & Ehrlén, J. (2005). How best to collect demographic data for population viability analysis models. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1115–1120.
- Needham, J., Merow, C., Butt, N., Malhi, Y., Marthens, T. R., Morecroft, M., & McMahon, S. M. (2016). Forest community response to invasive pathogens: the case of ash dieback in a British woodland. *104*(Journal of Ecology 2016), 315–330.
- Petit, E., Silver, C., Cornille, A., Gladieux, P., Rosenthal, L., Bruns, E., Yee, S., Antonovics, J., Giraud, T., & Hood, M. E. (2017). Co-occurrence and hybridization of anther-smut pathogens specialized on *Dianthus* hosts. *Molecular Ecology*, 26(7), 1877–1890.
- Prendeville, H. R., Tenhumberg, B., & Pilson, D. (2014). Effects of virus on plant fecundity and population dynamics. *New Phytologist*, 202(4), 1346–1356.
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rees, M., Childs, D. Z., & Ellner, S. P. (2014). Building integral projection models: A user's guide. *Journal of Animal Ecology*, 83(3), 528–545.
- Refrégier, G., le Gac, M., Jabbour, F., Widmer, A., Shykoff, J. A., Yockteng, R., Hood, M. E., & Giraud, T. (2008). Cophylogeny of the anther smut fungi and their caryophyllaceous hosts: Prevalence of host shifts and importance of delimiting parasite species for inferring cospeciation. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1).
- Roche, B. M., Miller Alexander, H., & Maltby, A. D. (1995). Dispersal and Disease Gradients of Anther-Smut Infection of *Silene Alba* at Different Life Stages. *Ecology*, 76(6), 1863–1871.
- RStudio Team. (2019). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, Inc., Boston, MA.
- Ruddat, M., Kokontis, J., Birch, L., Garber, E. D., Chiang, K.-S., Campanella, J., & Dai, H. (1991). Interactions of *Microbotryum violaceum* (Ustilago violacea) with its host plant *Silene alba*. *Plant Science*, 80, 60637–61437.
- Schäfer, A. M., Kemler, M., Bauer, R., & Begerow, D. (2010). The illustrated life cycle of *Microbotryum* on the host plant *Silene latifolia*. *Botany*, 88(10), 875–885.
- Sedlářová, M., Mieslerová, B., Drábková Trojanová, Z., & Lebeda, A. (2021). Biotrofní houby a peronosporý planě rostoucích rostlin. Česká fytopatologická společnost.

- Shykoff, J. A., & Bucheli, E. (1995). Pollinator visitation patterns, floral rewards and the probability of transmission of *Microbotryum violaceum*, a venereal disease of plants. *Journal of Ecology*, 83(2), 189–198.
- Shykoff, J. A., & Kaltz, O. (1998). Phenotypic Changes in Host Plants Diseased by *Microbotryum violaceum*: Parasite Manipulation, Side Effects, and Trade-offs. *International Journal of Plant Sciences*, 159(2), 236–243.
- Silvertown, J., Franco, M., & Menges, E. (1996). Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology*, 10(2), 591–597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993). Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *Journal of Ecology*, 81(3), 465–476.
- Stubben, C., & Milligan, B. (2007). Journal of Statistical Software Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software*, 22(11).
- Thrall, P. H., & Antonovics, J. (1995). Theoretical and empirical studies of metapopulations: population and genetic dynamics of the *Silene* – *Ustilago* system. *Canadian Journal of Botany*, 73(S1), 1249–1258.
- Thrall, P. H., Biere, A., & Antonovics, J. (1993). Plant Life-History and Disease Susceptibility – The Occurrence of *Ustilago violacea* on Different Species within the Caryophyllaceae. *Journal of Ecology*, 81(3), 489–498.
- Thrall, P. H., & Jarosz, A. M. (1994a). Host-Pathogen Dynamics in Experimental Populations of *Silene alba* and *Ustilago violacea* . I . Ecological and Genetic Determinants of Disease Spread. *Journal of Ecology*, 82(3), 549–559.
- Thrall, P. H., & Jarosz, A. M. (1994b). Host-Pathogen Dynamics in Experimental Populations of *Silene alba* and *Ustilago violacea*. II. Experimental Tests of Theoretical Models. *The Journal of Ecology*, 82(3), 561.
- Tuljapurkar, S., & Caswell, H. (2012). *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Springer Science & Business Media.
- Uchida, W., Matsunaga, S., Sugiyama, R., Kazama, Y., & Kawano, S. (2003). Morphological development of anthers induced by the dimorphic smut fungus *Microbotryum violaceum* in female flowers of the dioecious plant *Silene latifolia*. *Planta*, 218(2), 240–248.
- van Groenendaal, J., de Kroon, H., Kalisz, S., & Tuljapurkar, S. (1994). Loop Analysis: Evaluating Life History Pathways in Population Projection Matrices. *Ecology*, 75(8), 2410–2415.
- Vandermeer, J. (1978). Choosing Category Size in a Stage Projection Matrix. *Oecologia*, 32(1), 79–84.
- von Euler, T., Ågren, J., & Ehrlén, J. (2014). Environmental context influences both the intensity of seed predation and plant demographic sensitivity to attack. *Ecology*, 95(2), 495–504.
- Wennström, A. (1994). Systemic Diseases on Hosts with Different Growth Patterns. *Oikos*, 69(3), 535–538.

Wennström, A., & Ericson, L. (1990). The Interaction between the Clonal Herb *Trientalis europaea* and the Host Specific Smut Fungus *Urocystis trientalis*. *Oecologia*, 85(2), 238–240.

Wennström, A., & Ericson, L. (2003). The concept of sexually transmitted diseases in plants: definition and applicability. *Oikos*, 100(2), 397–402.

Internetové zdroje:

ArcČR © ČÚZK (2022). ČSÚ, ARCDATA PRAHA. (*databáze podkladových map*)

ČHMÚ (2022). Měsíční a roční data dle zákona 123/1998 Sb. <<https://www.chmi.cz/historicka-data/pocasi/mesicni-data/mesicni-data-dle-z.-123-1998-Sb>> (4. 8. 2022).

Geoportál ČÚZK (2022). <<https://geoportal.cuzk.cz>>

Index Fungorum. (2022). <<http://www.indexfungorum.org>> (20. 5. 2022).

Národní geoportál INSPIRE <<http://geoportal.gov.cz>>

Pladias. (2022). Pladias – databáze české flóry a vegetace. <www.pladias.cz> (20. 5. 2022).

9. PŘÍLOHY

9.1. Termíny sběrů terénních dat a počty označených rostlin

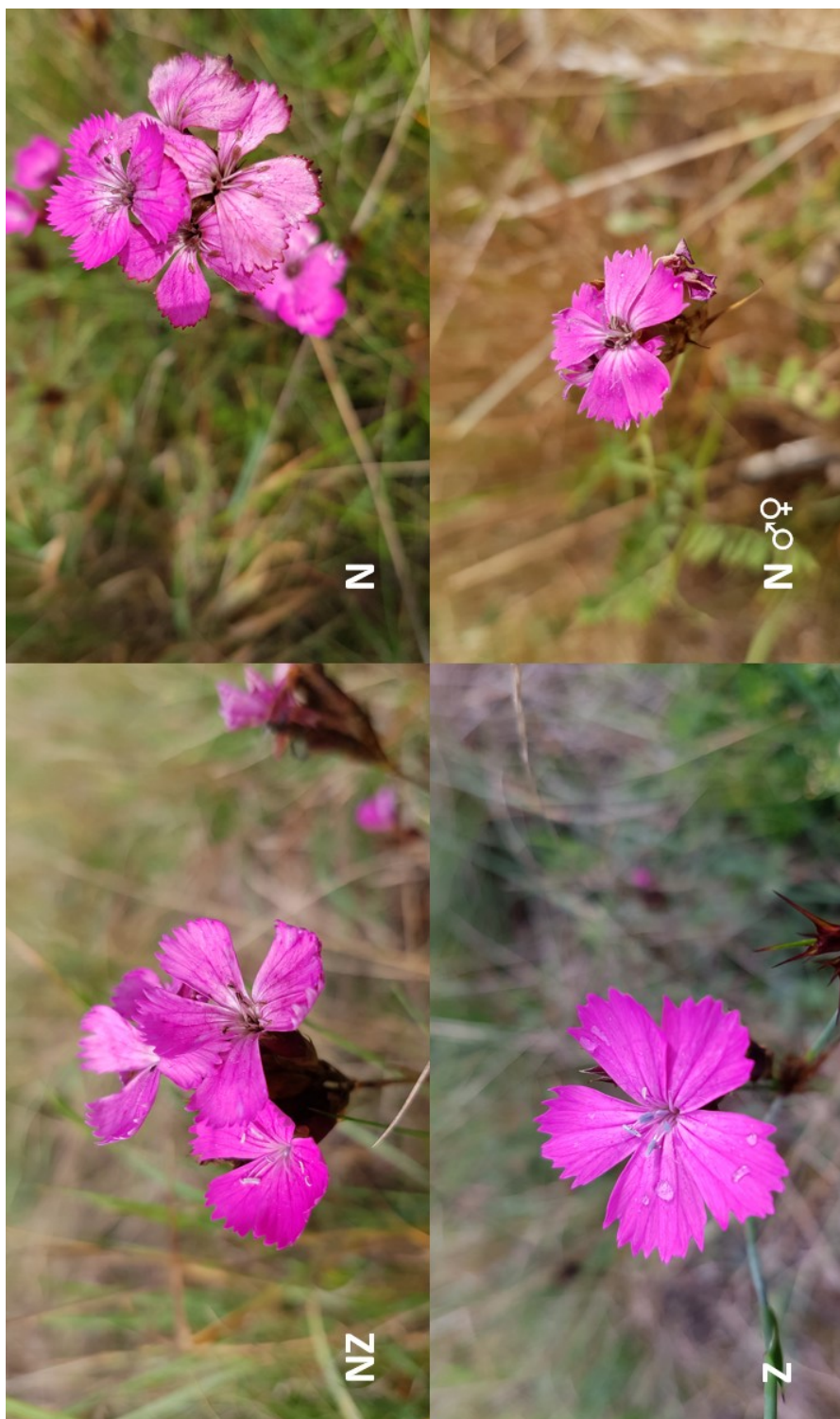
Rok	2018	2019	2020	2021
Termín odečtu	27. 6. – 4. 7.	9. 7.-11. 7.	24. 6. – 28. 6. a 10. 7.	7.7. – 9.7.

Tabulka 31: Termíny odečtů dat ve zkoumaných populacích. Jsou uvedeny rozmezí dnů, kdy byla data v jednotlivých letech pořízena.

rok 2018	11	47	56		
					Celkový součet
v	1	4	1		6
n	66	52	64		182
na	2	9	2		13
nz	3	9	8		20
z	73	73	72		218
Celkový součet	145	147	147		439
rok 2019					Celkový součet
v	11	6	6		23
m	17	10	10		37
n	26	35	19		80
na	9	6	7		22
nz	9	17	16		42
z	73	73	89		235
Celkový součet	145	147	147		439
rok 2020					Celkový součet
v	19	26	33		78
m	17	10	27		54
n	58	41	48		147
na	13	20	16		49
nz	13	2	6		21
z	48	53	47		148
Celkový součet	168	152	177		497
rok 2021					Celkový součet
v	41	38	44		123
m	33	25	40		98
n	38	25	22		85
na	16	24	31		71
nz	5	5	2		12
z	25	31	26		82
Celkový součet	158	148	165		471

Tabulka 32: Počty označených rostlin dle kategorií v trvalých transektech ve třech zkoumaných populacích: 11, 47 a 56 (označení uvedena v horním řádku) a všech letech. „v“ = vegetativní rostliny; „m“ = mrtvé rostliny; „n“ = nakažené rostliny; „na“ = rostliny s neurčitelným stavem nákazy; „nz“ částečně nakažené rostliny; „z“ zdravé rostliny.

9.2. Rostliny nakažené květní snětí a zdravý jedinec hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum*)



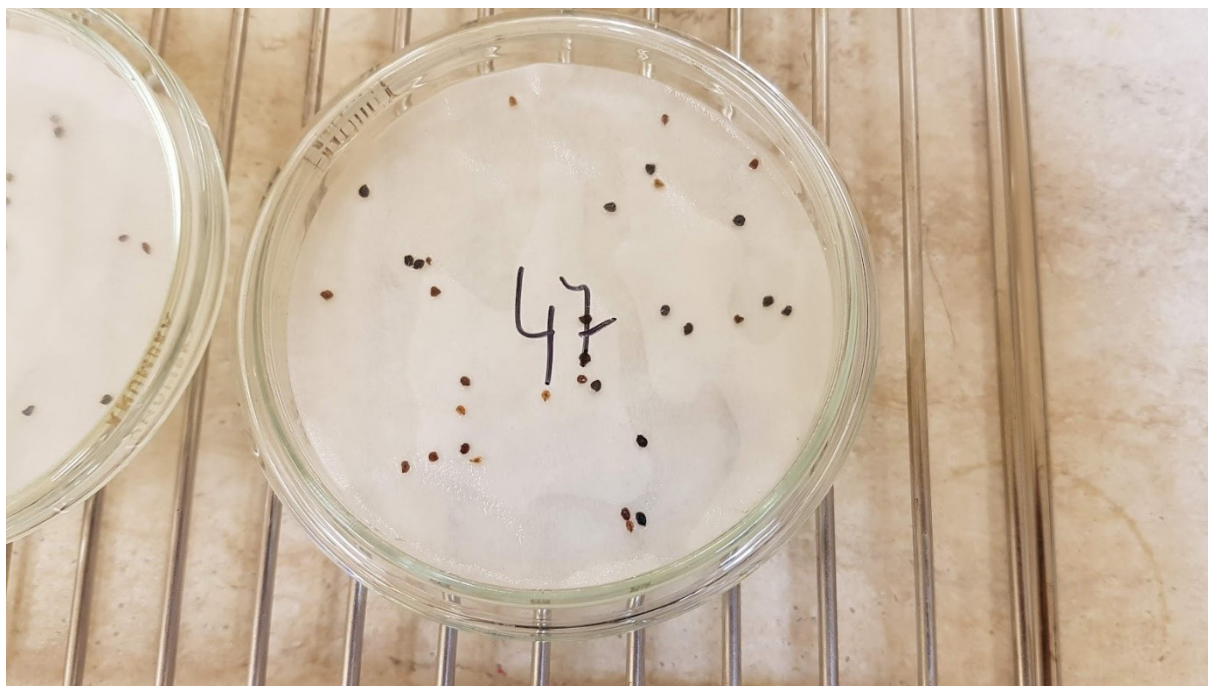
Obrázek 14: Hvozdík kartouzek (*Dianthus carthusianorum*). NZ = částečně nakažený jedinec (některé květy v květenství jsou zdravé, jiné vykazují symptomy květní sněti); N = nakažený jedinec; Z = zdravý jedinec; N ♂ N ♀ = jedinec s netypickými příznaky (tyčinky produkují spory květní sněti, ale pestík nebyl degradován a je možno stále pozorovat přítomné čnělky s bliznami). Autor: Marek Kasner

9.3. Podoba trvalého transektu s označenými rostlinami

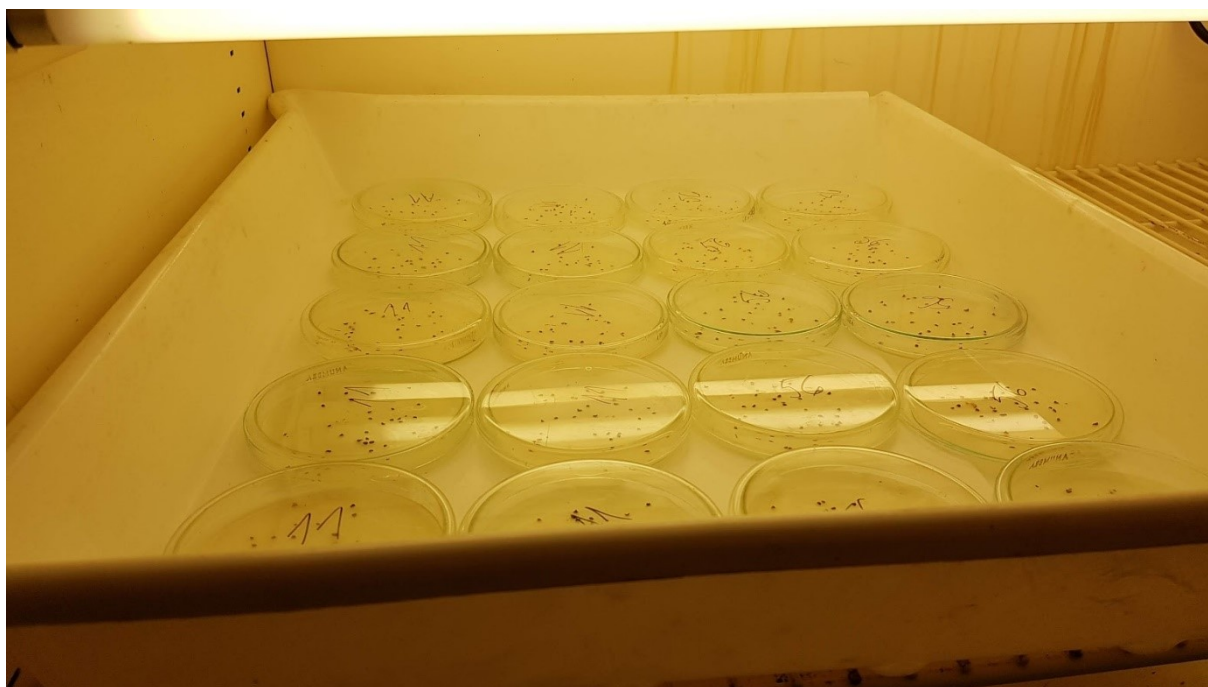


Obrázek 15: Podoba transektu s dlouhodobě označenými rostlinami hvozdíku kartouzku (bílé plastové štítky v transektu). Populace 56. Autor: Marek Kasner

9.4. Dokumentace klíčících pokusů v laboratorních podmínkách



Obrázek 17: Detail výsevu na sterilní Petriho misku semeny z populace 47. Autor: Marek Kasner



Obrázek 18: Podmínky klíčení v kultivačním boxu. Autor: Marek Kasner

9.5. Vzcházení semenáčků hvozdíku kartouzku (*Dianthus carthusianorum*) na lokalitě 56 v příhodných podmínkách



Obrázek 19: Semenáčky hvozdíku kartouzku klíčící na vhodném mikrostanovišti na lokalitě 56 (mimo založené pokusné plochy). Foto pořízeno 18. 10. 2018. Autor: Tomáš Koubek

9.6. Přehled všech matic a příslušných elasticit

9.5.1. Sumární matice přechodu 2018-2019

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2018;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2019;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplňené hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot 2020 a 2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	1.820488	8.000095	0	0	0.063352	0.646401
2	0.4497	0.333333	0.088889	0.02459	0	0	0.108108	0.008772
3	0	0.166667	0.444444	0.122951	0	0	0.189189	0.017544
4	0	0	0.277778	0.795082	0	0	0.162162	0.236842
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.166667	0.011111	0	0	0	0.189189	0.078947
8	0	0	0.044444	0.008197	0	0	0.22973	0.596491

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

	0	0	0.0280	0.1116	0	0	0.0006	0.0027
0.1429	0.0531	0.0039	0.0010	0	0	0	0.0028	0.0001
0	0.0883	0.0647	0.0162	0	0	0	0.0162	0.0007
0	0	0.0823	0.2134	0	0	0	0.0282	0.0192
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0624	0.0011	0	0	0	0	0.0114	0.0022
0	0	0.0059	0.0010	0	0	0	0.0180	0.0218

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0.922152	4.052375	0	0	0.032091	0.327428
2	0.449709	0.333333	0.088889	0.02459	0	0	0.108108	0.008772
3	0	0.166667	0.444444	0.122951	0	0	0.189189	0.017544
4	0	0	0.277778	0.795082	0	0	0.162162	0.236842
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.166667	0.011111	0	0	0	0.189189	0.078947
8	0	0	0.044444	0.008197	0	0	0.22973	0.596491

	0	0	0.0194	0.0991	0	0	0.0004	0.0021
0.1210	0.0521	0.0049	0.0016	0	0	0	0.0031	0.0001
0	0.0736	0.0686	0.0221	0	0	0	0.0153	0.0008
0	0	0.0794	0.2644	0	0	0	0.0242	0.0206
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0570	0.0013	0	0	0	0	0.0118	0.0029
0	0	0.0068	0.0015	0	0	0	0.0183	0.0277

bez náказы, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	1.820488	8.000095
2	0.449709	0.4	0.094118	0.024793
3	0	0.2	0.470588	0.123967
4	0	0	0.294118	0.801653

	0	0	0.0355	0.1073
0.1428	0.0717	0.0050	0.0009	
0	0.1487	0.1039	0.0188	
0	0	0.1270	0.2382	

bez náказы, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.922152	4.052375
2	0.449709	0.4	0.094118	0.024793
3	0	0.2	0.470588	0.123967
4	0	0	0.294118	0.801653

	0	0	0.0236	0.0946
0.1182	0.0694	0.0060	0.0014	
0	0.1257	0.1093	0.0262	
0	0	0.1222	0.3033	

9.6.1. Matice populace 11 přechodu 2018-2019

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2018;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2019;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplňené hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot let 2020 a 2021; růžové = průměry z příslušného prvku matic 2019-2020 a 2020 a 2021; oranžové = průměr z hodnot matic 2019-2020 a 2020-2021 do pop. 56 doplněna data podle matice 2020-2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	1.592488	6.667737	0	0	0.02678	0.541326
2	0.4432	0.361111	0.121212	0	0	0	0.230769	0.027027
3	0	0.077778	0.363636	0.081081	0	0	0.153846	0
4	0	0	0.333333	0.864865	0	0	0.192308	0.27027
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.115385	0.108108
8	0	0	0	0	0	0	0.115385	0.486486

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

	0	0	0.0126	0.0855	0	0	0	0
0.0981	0.0511	0.0023	0	0	0	0	0	0
0	0.1004	0.0634	0.02290	0	0	0	0	0
0	0	0.1084	0.45544	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	1.033029	4.325285	0	0	0.017372	0.351152
2	0.44319	0.361111	0.121212	0	0	0	0.230769	0.027027
3	0	0.077778	0.363636	0.081081	0	0	0.153846	0
4	0	0	0.333333	0.864865	0	0	0.192308	0.27027
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0.115385	0.108108
8	0	0	0	0	0	0	0.115385	0.486486

	0	0	0.0086	0.0723	0	0	0	0
0.0809	0.0449	0.0023	0	0	0	0	0	0
0	0.0832	0.0602	0.027105	0	0	0	0	0
0	0	0.0995	0.5209	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	1.592488	6.667737
2	0.44319	0.52381	0.121212	0
3	0	0.113095	0.363636	0.081081
4	0	0	0.333333	0.864865

	0	0	0.0195	0.0968
0.1163	0.1010	0.0038	0	
0	0.1202	0.0636	0.0168	
0	0	0.1135	0.3484	

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	1.033029	4.325285
2	0.44319	0.52381	0.121212	0
3	0	0.113095	0.363636	0.081081
4	0	0	0.333333	0.864865

	0	0	0.0142	0.0866
0.1009	0.0964	0.0041	0	
0	0.1050	0.0623	0.0202	
0	0	0.1069	0.4033	

9.6.2. Matice populace 47 přechodu 2018-2019

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2018;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2019;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplňené hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot let 2020 a 2021; růžové = průměry z příslušného prvku matic 2019-2020 a 2020 a 2021; oranžové = do pop. 11 doplněn průměr z hodnot matic 2019-2020 a 2020-2021; do pop. 56 doplněna data podle matice 2020-2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0.273806	1.613156	0	0	0.008488	0.116635
2	0.1714	0.25	0.043478	0.0625	0	0	0	0
3	0	0.25	0.608696	0.208333	0	0	0.227273	0
4	0	0	0.130435	0.6875	0	0	0.090909	0.081081
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.25	0	0	0	0	0.318182	0.081081
8	0	0	0.086957	0.020833	0	0	0.227273	0.783784

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

	0	0	0.0080	0.0373	0	0	0.0001	0.0030
0.0484	0.0219	0.0072	0.0083	0	0	0	0	0
0	0.0326	0.1499	0.0409	0	0	0.0174	0	0
0	0	0.0514	0.2158	0	0	0.0111	0.0287	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0313	0	0	0	0	0.0234	0.0172	0
0	0	0.0244	0.0047	0	0	0.0198	0.1974	0

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	3.559166	8.602645	0	0	0.213433	1.080306
2	0.171429	0.25	0.043478	0.0625	0	0	0	0
3	0	0.25	0.608696	0.208333	0	0	0.227273	0
4	0	0	0.130435	0.6875	0	0	0.090909	0.081081
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.25	0	0	0	0	0.318182	0.081081
8	0	0	0.086957	0.020833	0	0	0.227273	0.783784

	0	0	0.0572	0.0633	0	0	0.0016	0.0093
0.1314	0.0382	0.0047	0.0031	0	0	0	0	0
0	0.0834	0.1447	0.0227	0	0	0.0253	0	0
0	0	0.0546	0.1316	0	0	0.0178	0.0182	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0559	0	0	0	0	0.0237	0.0069	0
0	0	0.0148	0.0016	0	0	0.0181	0.0717	0

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.273806	1.613156
2	0.171429	0.333333	0.047619	0.06383
3	0	0.333333	0.666667	0.212766
4	0	0	0.142857	0.702128

	0	0	0.0121	0.0409
0.0530	0.0397	0.0117	0.0090	0
0	0.0736	0.3025	0.0554	0
0	0	0.1053	0.2970	0

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.171832	1.012366
2	0.171429	0.333333	0.047619	0.06383
3	0	0.333333	0.666667	0.212766
4	0	0	0.142857	0.702128

	0	0	0.0084	0.0307
0.0391	0.0347	0.0126	0.0105	0
0	0.0622	0.3154	0.0629	0
0	0	0.1041	0.3195	0

9.6.3. Matice populace 56 přechodu 2018-2019

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2018;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2019;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot let 2020 a 2021; růžové = průměry z příslušného prvku matic 2019-2020 a 2020 a 2021; oranžové = data podle matice 2020-2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8								
1	0	0	3.559166	8.602645	0	0	0.213433	1.080306	0	0	0.0340	0.0934	0	0	0.0001	0.0011
2	0.5598	0.532143	0.088235	0	0	0	0.076923	0	0.1285	0.1059	0.0018	0	0	0	0.0001	0
3	0	0.071429	0.411765	0.054054	0	0	0.192308	0.05	0	0.1303	0.0764	0.0114	0	0	0.0012	0.0010
4	0	0	0.323529	0.864865	0	0	0.192308	0.35	0	0	0.0926	0.2814	0	0	0.0018	0.0103
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.029412	0	0	0	0.153846	0.05	0	0	0.0042	0	0	0	0.0007	0.0007
8	0	0	0.058824	0	0	0	0.269231	0.525	0	0	0.0113	0	0	0	0.0017	0.0103

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8								
1	0	0	1.502133	3.630714	0	0	0.090078	0.455939	0	0	0.0182	0.0779	0	0	0.0000	0.0007
2	0.559797	0.532143	0.088235	0	0	0	0.076923	0	0.0969	0.0967	0.0021	0	0	0	0.0001	0
3	0	0.071429	0.411765	0.054054	0	0	0.192308	0.05	0	0.0990	0.0733	0.0170	0	0	0.0013	0.0011
4	0	0	0.323529	0.864865	0	0	0.192308	0.35	0	0	0.0819	0.3872	0	0	0.0019	0.0111
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.029412	0	0	0	0.153846	0.05	0	0	0.0045	0	0	0	0.0009	0.0010
8	0	0	0.058824	0	0	0	0.269231	0.525	0	0	0.0118	0	0	0	0.0021	0.0132

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	3.559166	8.602645	0	0	0.0359	0.0953
2	0.559797	0.532143	0.096774	0	0.1313	0.1082	0.0021	0
3	0	0.071429	0.451613	0.054054	0	0.1334	0.0889	0.0117
4	0	0	0.354839	0.864865	0	0	0.1070	0.2862

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	1.502133	3.630714	0	0	0.0196	0.0796
2	0.559797	0.532143	0.096774	0	0.0992	0.0995	0.0024	0
3	0	0.071429	0.451613	0.054054	0	0.1016	0.0861	0.0173
4	0	0	0.354839	0.864865	0	0	0.0970	0.3977

9.6.4. Sumární matice přechodu 2019-2020

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2019;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2020;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2020

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	2.857794	14.47631	0	0	1.047716	2.910926
2	0.478114	0.473684	0.19403	0.111111	0	0	0.25	0.184211
3	0	0.157895	0.358209	0.159722	0	0	0	0.013158
4	0	0.105263	0.119403	0.381944	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.157895	0.134328	0.055556	0	0	0.416667	0.118421
8	0	0	0.044776	0.208333	0	0	0.25	0.605263

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

0	0	0.0376	0.1365	0	0	0.0162	0.0221
0.2123	0.1160	0.0077	0.0032	0	0	0.0117	0.0042
0	0.0690	0.0255	0.0082	0	0	0	0.0005
0	0.1336	0.0247	0.0566	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0364	0.0050	0.0015	0	0	0.0184	0.0026
0	0	0.0027	0.0090	0	0	0.0177	0.0211

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	1.44759	7.332843	0	0	0.530711	1.474503
2	0.478114	0.473684	0.19403	0.111111	0	0	0.25	0.184211
3	0	0.157895	0.358209	0.159722	0	0	0	0.013158
4	0	0.105263	0.119403	0.381944	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.157895	0.134328	0.055556	0	0	0.416667	0.118421
8	0	0	0.044776	0.208333	0	0	0.25	0.605263

0	0	0.0308	0.1132	0	0	0.0139	0.0239
0.1818	0.1328	0.0110	0.0045	0	0	0.0174	0.0079
0	0.0674	0.0308	0.0100	0	0	0	0.0009
0	0.1147	0.0262	0.0608	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.0405	0.0069	0.0021	0	0	0.0265	0.0046
0	0	0.0033	0.0112	0	0	0.0228	0.0341

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	2.857794	14.47631
2	0.478114	0.5625	0.236364	0.150943
3	0	0.1875	0.436364	0.216981
4	0	0.125	0.145455	0.518868

0	0	0.0443	0.1701
0.2145	0.1361	0.0117	0.0056
0	0.0784	0.0372	0.0140
0	0.1534	0.0364	0.0983

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	1.44759	7.332843
2	0.478114	0.5625	0.236364	0.150943
3	0	0.1875	0.436364	0.216981
4	0	0.125	0.145455	0.518868

0	0	0.0384	0.1508
0.1892	0.1587	0.0174	0.0086
0	0.0787	0.0477	0.0184
0	0.1365	0.0413	0.1144

9.6.5. Matice populace 11 přechodu 2019-2020

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2019;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2020:
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2020

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.814254	9.134103	0	0	0.75569	0.754765	0	0	0.0154	0.0840	0	0	0.0227	0.0326	
2	0.307808	0.5	0.058824	0.111111	0	0	0.285714	0	0.1546	0.1328	0.0020	0.0041	0	0	0.0344	0	
3	0	0.1	0.352941	0.092593	0	0	0	0	0	0.0388	0.0175	0.0050	0	0	0	0	
4	0	0.1	0.176471	0.351852	0	0	0	0	0	0.0866	0.0196	0.0423	0	0	0	0	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.3	0.176471	0.074074	0	0	0.285714	0.15	0	0.0697	0.0052	0.0024	0	0	0.0301	0.0227	
8	0	0	0.058824	0.351852	0	0	0.428571	0.85	0	0	0.0017	0.0108	0	0	0.0429	0.1221	

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.176886	5.925188	0	0	0.490208	0.489607	0	0	0.0115	0.0633	0	0	0.0186	0.0322	
2	0.307808	0.5	0.058824	0.111111	0	0	0.285714	0	0.1256	0.1307	0.0022	0.0045	0	0	0.0408	0	
3	0	0.1	0.352941	0.092593	0	0	0	0	0	0.0338	0.0169	0.0048	0	0	0	0	
4	0	0.1	0.176471	0.351852	0	0	0	0	0	0.0698	0.0174	0.0378	0	0	0	0	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.3	0.176471	0.074074	0	0	0.285714	0.15	0	0.0695	0.0058	0.0026	0	0	0.0362	0.0330	
8	0	0	0.058824	0.351852	0	0	0.428571	0.85	0	0	0.0018	0.0119	0	0	0.0515	0.1778	

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4								
1	0	0	1.814254	9.134103	0	0	0.02375	0.1483				
2	0.307808	0.714286	0.076923	0.193548	0.1720	0.2071	0.00449	0.014				
3	0	0.142857	0.461538	0.16129	0	0.0561	0.03648	0.0158				
4	0	0.142857	0.230769	0.612903	0	0.1344	0.04369	0.1439				

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4								
1	0	0	1.176886	5.925188	0	0	0.0209	0.1336				
2	0.307808	0.714286	0.076923	0.193548	0.1545	0.2260	0.0057	0.0181				
3	0	0.142857	0.461538	0.16129	0	0.0548	0.0414	0.0183				
4	0	0.142857	0.230769	0.612903	0	0.1235	0.0466	0.1567				

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

9.6.6. Matice populace 47 přechodu 2019-2020

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2019;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2020:
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2020

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0.123228	0.79002	0	0	0.040124	0.159275
2	0.342857	0.25	0.172414	0.057143	0	0	0.3	0.333333
3	0	0.5	0.448276	0.057143	0	0	0	0.033333
4	0	0.25	0.172414	0.571429	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.137931	0	0	0	0.3	0.066667
8	0	0	0.034483	0.171429	0	0	0.2	0.5

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

0	0	0.0103	0.0621	0	0	0.0008	0.0062
0.0793	0.0621	0.0427	0.0134	0	0	0.0174	0.0386
0	0.1180	0.1053	0.0127	0	0	0	0.0037
0	0.0734	0.0504	0.1578	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.0233	0	0	0	0.0119	0.0053
0	0	0.0076	0.0358	0	0	0.0104	0.0517

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0.077334	0.495792	0	0	0.02518	0.099956
2	0.342857	0.25	0.172414	0.057143	0	0	0.3	0.333333
3	0	0.5	0.448276	0.057143	0	0	0	0.033333
4	0	0.25	0.172414	0.571429	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.137931	0	0	0	0.3	0.066667
8	0	0	0.034483	0.171429	0	0	0.2	0.5

0	0	0.0072	0.0449	0	0	0.0006	0.0048
0.0574	0.0625	0.0462	0.0149	0	0	0.0201	0.0460
0	0.1185	0.1138	0.0141	0	0	0	0.0044
0	0.0661	0.0488	0.1575	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.0264	0	0	0	0.0144	0.0066
0	0	0.0085	0.0410	0	0	0.0123	0.0632

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.123228	0.79002
2	0.342857	0.25	0.208333	0.068966
3	0	0.5	0.541667	0.068966
4	0	0.25	0.208333	0.689655

	0	0	0.0111	0.0855
0.0967	0.0561	0.0569	0.0225	
0	0.1113	0.1467	0.0224	
0	0.0648	0.0657	0.2604	

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.077334	0.495792
2	0.342857	0.25	0.208333	0.068966
3	0	0.5	0.541667	0.068966
4	0	0.25	0.208333	0.689655

	0	0	0.0082	0.0677
0.0759	0.0563	0.0644	0.0273	
0	0.1108	0.1647	0.0269	
0	0.0569	0.0650	0.2759	

9.6.7. Matice populace 56 přechodu 2019-2020

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2019;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2020:
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2020; oranžové = data podle matice 2020-2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	6.36177	25.95478	0	0	2.414611	7.456888	0	0	0.1299	0	0	0	0.0163	0.0265	
2	0.681988	0.6	0.333333	0.145455	0	0	0.142857	0.153846	0.1726	0.2304	0.0108	0	0	0	0.0015	0.0009	
3	0	0.071429	0.238095	0.290909	0	0	0	0	0	0.1858	0.0523	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.290909	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.095238	0.072727	0	0	0.714286	0.153846	0	0	0.0275	0	0	0	0.0681	0.0077	
8	0	0	0.047619	0.090909	0	0	0.142857	0.538462	0	0	0.0176	0	0	0	0.0174	0.0346	

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti
populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře
(intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	2.684961	10.95412	0	0	1.019078	3.147152	0	0	0.0755	0	0	0	0.0173	0.0285	
2	0.681988	0.6	0.333333	0.145455	0	0	0.142857	0.153846	0.1213	0.2367	0.0131	0	0	0	0.0034	0.0019	
3	0	0.071429	0.238095	0.290909	0	0	0	0	0	0.1398	0.0465	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0.290909	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.095238	0.072727	0	0	0.714286	0.153846	0	0	0.0340	0	0	0	0.1538	0.0177	
8	0	0	0.047619	0.090909	0	0	0.142857	0.538462	0	0	0.0171	0	0	0	0.0310	0.0623	

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	6.36177	25.95478	0	0	0.1961	0
2	0.681988	0.6	0.388889	0.173913	0.1961	0.2966	0.0182	0
3	0	0.071429	0.277778	0.347826	0	0.2143	0.0788	0
4	0	0	0	0.347826	0	0	0	0

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	2.684961	10.95412	0	0	0.1563	0
2	0.681988	0.6	0.388889	0.173913	0.1563	0.3877	0.0294	0
3	0	0.071429	0.277778	0.347826	0	0.1857	0.0846	0
4	0	0	0	0.347826	0	0	0	0

9.6.8. Sumární matice přechodu 2020-2021

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2020;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2021;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.877624	6.283875	0	0	0.234565	0.889121	0	0	0.0310	0.1070	0	0	0.0046	0.0214	
2	0.421303	0.358209	0.568966	0.242857	0	0	0.317073	0.157895	0.1641	0.1158	0.0234	0.0103	0	0	0.0156	0.0095	
3	0	0.089552	0.137931	0.128571	0	0	0.04878	0.010526	0	0.0646	0.0127	0.0121	0	0	0.0054	0.0014	
4	0	0.044776	0.12069	0.471429	0	0	0.02439	0.063158	0	0.0777	0.0266	0.1072	0	0	0.0064	0.0203	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.089552	0	0.014286	0	0	0.268293	0.147368	0	0.0318	0	0.0007	0	0	0.0145	0.0097	
8	0	0.089552	0.034483	0.014286	0	0	0.121951	0.431579	0	0.0488	0.0024	0.0010	0	0	0.0101	0.0437	

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	0.951094	3.183039	0	0	0.118817	0.450376	0	0	0.0231	0.0877	0	0	0.0035	0.0167	
2	0.421303	0.358209	0.568966	0.242857	0	0	0.317073	0.157895	0.1310	0.1284	0.0311	0.0151	0	0	0.0211	0.0132	
3	0	0.089552	0.137931	0.128571	0	0	0.04878	0.010526	0	0.0609	0.0143	0.0151	0	0	0.0062	0.0017	
4	0	0.044776	0.12069	0.471429	0	0	0.02439	0.063158	0	0.0654	0.0268	0.1190	0	0	0.0066	0.0214	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.089552	0	0.014286	0	0	0.268293	0.147368	0	0.0355	0	0.0010	0	0	0.0197	0.0136	
8	0	0.089552	0.034483	0.014286	0	0	0.121951	0.431579	0	0.0496	0.0029	0.0014	0	0	0.0126	0.0556	

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	1.877624	6.283875	0	0	0.0422	0.1326
2	0.421303	0.436364	0.589286	0.25	0.1748	0.1642	0.0321	0.0128
3	0	0.109091	0.142857	0.132353	0	0.0984	0.0187	0.0162
4	0	0.054545	0.125	0.485294	0	0.1213	0.0403	0.1465

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	0.951094	3.183039	0	0	0.0323	0.1114
2	0.421303	0.436364	0.589286	0.25	0.1437	0.1878	0.0435	0.0190
3	0	0.109091	0.142857	0.132353	0	0.0976	0.0219	0.0209
4	0	0.054545	0.125	0.485294	0	0.1086	0.0427	0.1707

9.6.9. Matice populace 11 přechodu 2020-2021

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2020;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2021;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	2.220535	6.189548	0	0	0.365078	1.115627	0	0	0.0250	0.1351	0	0	0.0120	0.0314	
2	0.578571	0.222222	0.722222	0.32	0	0	0.263158	0.133333	0.2035	0.0590	0.0169	0.0145	0	0	0.0180	0.0078	
3	0	0.055556	0.055556	0.16	0	0	0.052632	0.022222	0	0.0324	0.0029	0.0159	0	0	0.0079	0.0029	
4	0	0.111111	0.166667	0.36	0	0	0.052632	0.022222	0	0.1292	0.0171	0.0716	0	0	0.0158	0.0057	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.222222	0	0	0	0	0.210526	0.155556	0	0.0623	0	0	0	0	0.0152	0.0096	
8	0	0.111111	0	0.04	0	0	0.210526	0.422222	0	0.0370	0	0.0023	0	0	0.0181	0.0310	

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.440436	4.015089	0	0	0.236822	0.723695	0	0	0.0224	0.1209	0	0	0.0104	0.0287	
2	0.578571	0.222222	0.722222	0.32	0	0	0.263158	0.133333	0.1824	0.0639	0.0215	0.0184	0	0	0.0222	0.0101	
3	0	0.055556	0.055556	0.16	0	0	0.052632	0.022222	0	0.0318	0.0033	0.0184	0	0	0.0089	0.0034	
4	0	0.111111	0.166667	0.36	0	0	0.052632	0.022222	0	0.119	0.0185	0.0772	0	0	0.0165	0.0063	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.222222	0	0	0	0	0.210526	0.155556	0	0.0665	0	0	0	0	0.0185	0.0123	
8	0	0.111111	0	0.04	0	0	0.210526	0.422222	0	0.0373	0	0.0027	0	0	0.0208	0.0375	

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	2.220535	6.189548	0	0	0.0320	0.1889
2	0.578571	0.333333	0.722222	0.333333	0.2209	0.0991	0.0220	0.0215
3	0	0.083333	0.055556	0.166667	0	0.0528	0.0036	0.0229
4	0	0.166667	0.166667	0.375	0	0.2116	0.0217	0.1032

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	1.440436	4.015089	0	0	0.0292	0.1731
2	0.578571	0.333333	0.722222	0.333333	0.2023	0.1101	0.0282	0.0277
3	0	0.083333	0.055556	0.166667	0	0.0542	0.0043	0.0273
4	0	0.166667	0.166667	0.375	0	0.2040	0.0241	0.1156

9.6.10. Matice populace 47 přechodu 2020-2021

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2020;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2021;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2020 a 2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0.10321	0.369213	0	0	0.006916	0.006389
2	0.171429	0.333333	0.5	0.16	0	0	0.5	0.2
3	0	0.142857	0.181818	0.12	0	0	0	0
4	0	0	0.090909	0.56	0	0	0	0.12
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.090909	0	0	0	0.3	0.12
8	0	0.190476	0.045455	0	0	0	0.1	0.4

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

0	0	0.0027	0.0124	0	0	0.0001	0.0003
0.0155	0.1308	0.0607	0.0251	0	0	0.0375	0.0440
0	0.0779	0.0306	0.0261	0	0	0	0
0	0	0.0187	0.1490	0	0	0	0.0449
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.0142	0	0	0	0.0289	0.0340
0	0.1049	0.0077	0	0	0	0.0105	0.1234

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	0.064771	0.231707	0	0	0.00434	0.004009
2	0.171429	0.333333	0.5	0.16	0	0	0.5	0.2
3	0	0.142857	0.181818	0.12	0	0	0	0
4	0	0	0.090909	0.56	0	0	0	0.12
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0.090909	0	0	0	0.3	0.12
8	0	0.190476	0.045455	0	0	0	0.1	0.4

	0	0	0.0017	0.0082	0	0	0.0001	0.0002
0.0102	0.1324	0.0624	0.0263	0	0	0.0389	0.0452	
	0	0.0778	0.0311	0.0270	0	0	0	0
	0	0	0.0182	0.1471	0	0	0	0.0434
	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0	0	0	0	0	0
	0	0	0.0147	0	0	0	0.0302	0.0351
	0	0.1052	0.0079	0	0	0	0.0108	0.1257

bez náказы, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.10321	0.369213
2	0.171429	0.411765	0.578947	0.16
3	0	0.176471	0.210526	0.12
4	0	0	0.105263	0.56

	0	0	0.0055	0.0128
0.0183	0.2274	0.1300	0.0233	
0	0.1716	0.0832	0.0308	
0	0	0.0668	0.2304	

bez náказы, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	0.064771	0.231707
2	0.171429	0.411765	0.578947	0.16
3	0	0.176471	0.210526	0.12
4	0	0	0.105263	0.56

	0	0	0.0036	0.0086
0.0122	0.2304	0.1340	0.0248	
0	0.1710	0.0844	0.0322	
0	0	0.0655	0.2333	

9.6.11. Matice populace 56 přechodu 2020-2021

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v roce 2020;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v roce 2021;
hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry
hodnot z roku 2021

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	2.692949	9.966981	0	0	0.169174	1.840052
2	0.437607	0.464286	0.5	0.25	0	0	0.25	0.16
3	0	0.071429	0.166667	0.1	0	0	0.083333	0
4	0	0.035714	0.111111	0.5	0	0	0	0.08
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0.05	0	0	0.333333	0.16
8	0	0	0.055556	0	0	0	0	0.48

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové
rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného
scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou
elasticity)

0	0	0.0396	0.1383	0	0	0.0002	0.0027
0.1808	0.1707	0.0173	0.0082	0	0	0.0008	0.0006
0	0.0868	0.0190	0.0108	0	0	0.0009	0
0	0.1208	0.0353	0.1500	0	0	0	0.0026
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.0014	0	0	0.0009	0.0005
0	0	0.0064	0	0	0	0	0.0056

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	0	0	1.136549	4.206527	0	0	0.071399	0.776587
2	0.437607	0.464286	0.5	0.25	0	0	0.25	0.16
3	0	0.071429	0.166667	0.1	0	0	0.083333	0
4	0	0.035714	0.111111	0.5	0	0	0	0.08
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0.05	0	0	0.333333	0.16
8	0	0	0.055556	0	0	0	0	0.48

0	0	0.0282	0.1126	0	0	0.0002	0.0026
0.1436	0.2002	0.0253	0.0137	0	0	0.0017	0.0011
0	0.0829	0.0227	0.0147	0	0	0.0015	0
0	0.1025	0.0374	0.1820	0	0	0	0.0036
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.0025	0	0	0.0021	0.0010
0	0	0.0083	0	0	0	0	0.0096

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4
1	0	0	2.692949	9.966981
2	0.437607	0.464286	0.529412	0.263158
3	0	0.071429	0.176471	0.105263
4	0	0.035714	0.117647	0.526316

0	0	0.0391	0.1411
0.1803	0.1687	0.0182	0.0088
0	0.0842	0.0197	0.0114
0	0.1231	0.0383	0.1671

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4
1	0	0	1.136549	4.206527
2	0.437607	0.464286	0.529412	0.263158
3	0	0.071429	0.176471	0.105263
4	0	0.035714	0.117647	0.526316

0	0	0.0279	0.1161
0.1439	0.1980	0.0267	0.0149
0	0.0800	0.0233	0.0157
0	0.1056	0.0411	0.2069

9.6.12. Sumární matice všech přechodů a populací dohromady

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) čase t ; první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v čase $t+1$: hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot ze všech populací a let

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8										
1	0	0	2.185302	9.58676	0	0	0.448545	1.482149	0	0	0.0283	0.1252	0	0	0.0049	0.0191		
2	0.449709	0.380435	0.251163	0.107143	0	0	0.194245	0.105263	0.1775	0.0863	0.0092	0.0039	0	0	0.0060	0.0038		
3	0	0.108696	0.334884	0.139881	0	0	0.115108	0.014035	0	0.0599	0.0296	0.0125	0	0	0.0087	0.0012		
4	0	0.054348	0.186047	0.550595	0	0	0.093525	0.115789	0	0.0708	0.0389	0.1161	0	0	0.0167	0.0241		
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.108696	0.046512	0.026786	0	0	0.251799	0.112281	0	0.0388	0.0027	0.0015	0	0	0.0123	0.0064		
8	0	0.065217	0.04186	0.095238	0	0	0.201439	0.54386	0	0.0310	0.0032	0.0073	0	0	0.0131	0.0412		

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8										
1	0	0	1.106945	4.856086	0	0	0.227206	0.750769	0	0	0.0218	0.1077	0	0	0.0037	0.0160		
2	0.449709	0.380435	0.251163	0.107143	0	0	0.194245	0.105263	0.1492	0.0919	0.0125	0.0060	0	0	0.0080	0.0056		
3	0	0.108696	0.334884	0.139881	0	0	0.115108	0.014035	0	0.0546	0.0346	0.0162	0	0	0.0098	0.0016		
4	0	0.054348	0.186047	0.550595	0	0	0.093525	0.115789	0	0.0576	0.0406	0.1349	0	0	0.0168	0.0272		
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.108696	0.046512	0.026786	0	0	0.251799	0.112281	0	0.0393	0.0035	0.0022	0	0	0.0154	0.0090		
8	0	0.065217	0.04186	0.095238	0	0	0.201439	0.54386	0	0.0298	0.0039	0.0100	0	0	0.0156	0.0549		

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	2.185302	9.58676	0	0	0.0363	0.1466
2	0.449709	0.460526	0.27551	0.122034	0.1829	0.1178	0.0127	0.0052
3	0	0.131579	0.367347	0.159322	0	0.0915	0.0460	0.0184
4	0	0.065789	0.204082	0.627119	0	0.1092	0.0609	0.1725

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	1.106945	4.856086	0	0	0.0284	0.1274
2	0.449709	0.460526	0.27551	0.122034	0.1558	0.1284	0.0174	0.0079
3	0	0.131579	0.367347	0.159322	0	0.0873	0.0553	0.0246
4	0	0.065789	0.204082	0.627119	0	0.0938	0.0660	0.2076

9.6.13. Sumární matice všech přechodů populace 11

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v čase t ;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v čase $t+1$: hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot ze všech populací a let pro populaci 11

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.875759	7.330463	0	0	0.382516	0.803906	0	0	0.0178	0.1415	0	0	0.0077	0.0137	
2	0.44319	0.310345	0.264706	0.12069	0	0	0.25	0.068627	0.1808	0.0687	0.0072	0.0067	0	0	0.0144	0.0034	
3	0	0.068966	0.279412	0.103448	0	0	0.096154	0.009804	0	0.0315	0.0157	0.0118	0	0	0.0114	0.0010	
4	0	0.103448	0.25	0.517241	0	0	0.115385	0.107843	0	0.0962	0.0286	0.1202	0	0	0.0280	0.0222	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.241379	0.044118	0.034483	0	0	0.173077	0.137255	0	0.0644	0.0015	0.0023	0	0	0.0120	0.0081	
8	0	0.068966	0.014706	0.172414	0	0	0.192308	0.529412	0	0.0204	0.0005	0.0127	0	0	0.0148	0.0346	

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.216784	4.755187	0	0	0.248134	0.521485	0	0	0.0155	0.1274	0	0	0.0064	0.0126	
2	0.44319	0.310345	0.264706	0.12069	0	0	0.25	0.068627	0.1618	0.0717	0.0090	0.0086	0	0	0.0170	0.0044	
3	0	0.068966	0.279412	0.103448	0	0	0.096154	0.009804	0	0.0298	0.0177	0.0138	0	0	0.0123	0.0012	
4	0	0.103448	0.25	0.517241	0	0	0.115385	0.107843	0	0.0853	0.0302	0.1315	0	0	0.0280	0.0248	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0.241379	0.044118	0.034483	0	0	0.173077	0.137255	0	0.0654	0.0018	0.0029	0	0	0.0138	0.0104	
8	0	0.068966	0.014706	0.172414	0	0	0.192308	0.529412	0	0.0203	0.0006	0.0157	0	0	0.0167	0.0434	

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	1.875759	7.330463	0	0	0.0209	0.1709
2	0.44319	0.45	0.28125	0.152174	0.1918	0.1104	0.0093	0.0105
3	0	0.1	0.296875	0.130435	0	0.0502	0.0201	0.0184
4	0	0.15	0.265625	0.652174	0	0.1614	0.0385	0.1974

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	1.216784	4.755187	0	0	0.0184	0.1556
2	0.44319	0.45	0.28125	0.152174	0.1740	0.1176	0.0116	0.0136
3	0	0.1	0.296875	0.130435	0	0.0496	0.0233	0.0222
4	0	0.15	0.265625	0.652174	0	0.1495	0.0419	0.2228

9.6.14. Sumární matice všech přechodů populace 47

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v čase t ;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v čase $t+1$: hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot ze všech populací a let pro populaci 47

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	0.166748	0.92413	0	0	0.018509	0.0941	0	0	0.0049	0.0272	0	0	0.0002	0.0034	
2	0.171429	0.310345	0.22973	0.083333	0	0	0.190476	0.163043	0.0357	0.0666	0.0358	0.0129	0	0	0.0117	0.0309	
3	0	0.206897	0.418919	0.138889	0	0	0.119048	0.01087	0	0.0637	0.0936	0.0309	0	0	0.0105	0.0030	
4	0	0.034483	0.135135	0.62037	0	0	0.047619	0.065217	0	0.0143	0.0407	0.1860	0	0	0.0057	0.0239	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.034483	0.081081	0	0	0	0.309524	0.086957	0	0.0089	0.0152	0	0	0	0.0230	0.0199	
8	0	0.137931	0.054054	0.064815	0	0	0.190476	0.586957	0	0.0401	0.0114	0.0136	0	0	0.0159	0.1506	

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	0.104646	0.579955	0	0	0.011616	0.059054	0	0	0.0033	0.0190	0	0	0.0001	0.0023	
2	0.171429	0.310345	0.22973	0.083333	0	0	0.190476	0.163043	0.0247	0.0654	0.0377	0.0142	0	0	0.0125	0.0331	
3	0	0.206897	0.418919	0.138889	0	0	0.119048	0.01087	0	0.0611	0.0963	0.0331	0	0	0.0110	0.0031	
4	0	0.034483	0.135135	0.62037	0	0	0.047619	0.065217	0	0.0129	0.0392	0.1866	0	0	0.0056	0.0234	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0.034483	0.081081	0	0	0	0.309524	0.086957	0	0.0088	0.0161	0	0	0	0.0246	0.0213	
8	0	0.137931	0.054054	0.064815	0	0	0.190476	0.586957	0	0.0394	0.0120	0.0149	0	0	0.0170	0.1613	

bez nákazy, nepredovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	0.166748	0.92413	0	0	0.0073	0.0364
2	0.171429	0.375	0.265625	0.089109	0.0437	0.0894	0.0596	0.0181
3	0	0.25	0.484375	0.148515	0	0.0984	0.1795	0.0499
4	0	0.041667	0.15625	0.663366	0	0.0231	0.0814	0.3133

bez nákazy, predovaná

	1	2	3	4				
1	0	0	0.104646	0.579955	0	0	0.0049	0.0262
2	0.171429	0.375	0.265625	0.089109	0.0311	0.0874	0.0637	0.0204
3	0	0.25	0.484375	0.148515	0	0.0943	0.1879	0.0550
4	0	0.041667	0.15625	0.663366	0	0.0209	0.0807	0.3274

9.6.15. Sumární matice všech přechodů populace 56

první řádek značí v matici stádia rostliny (1-8) v čase t ;
první sloupec značí stádia rostlin (1-8) v čase $t+1$: hodnoty jsou pravděpodobnostmi tohoto přechodu

doplněné hodnoty:

zelené (pouze v maticích, nikoliv elasticitách) = průměry hodnot ze všech populací a let pro populaci 56

s nákazou, nepredovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	4.204629	14.84147	0	0	0.932406	3.459082	0	0	0.0443	0.1337	0	0	0.0011	0.0060	
2	0.559797	0.5	0.260274	0.116071	0	0	0.133333	0.087912	0.1851	0.1389	0.0059	0.0022	0	0	0.0003	0.0003	
3	0	0.058824	0.30137	0.178571	0	0	0.133333	0.021978	0	0.0912	0.0379	0.0192	0	0	0.0018	0.0005	
4	0	0.029412	0.178082	0.517857	0	0	0.111111	0.175824	0	0.1026	0.0504	0.1254	0	0	0.0034	0.0082	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0	0.041096	0.044643	0	0	0.288889	0.10989	0	0	0.0040	0.0037	0	0	0.0030	0.0017	
8	0	0	0.054795	0.044643	0	0	0.177778	0.516484	0	0	0.0082	0.0057	0	0	0.0028	0.0127	

Elasticity matic

vyšší hodnoty značí větší příspěvek do růstové rychlosti populace (tj. populačního růstu) za daného scénáře (intenzita zelené roste se vzrůstající hodnotou elasticity)

s nákazou, predovaná

	1	2	3	4	5	6	7	8									
1	0	0	1.774548	6.263787	0	0	0.393519	1.459893	0	0	0.0320	0.1101	0	0	0.0011	0.0063	
2	0.559797	0.5	0.260274	0.116071	0	0	0.133333	0.087912	0.1495	0.1523	0.0087	0.0038	0	0	0.0007	0.0007	
3	0	0.058824	0.30137	0.178571	0	0	0.133333	0.021978	0	0.0813	0.0457	0.0264	0	0	0.0030	0.0008	
4	0	0.029412	0.178082	0.517857	0	0	0.111111	0.175824	0	0.0820	0.0545	0.1543	0	0	0.0050	0.0129	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	0	0	0.041096	0.044643	0	0	0.288889	0.10989	0	0	0.0055	0.0058	0	0	0.0058	0.0035	
8	0	0	0.054795	0.044643	0	0	0.177778	0.516484	0	0	0.0107	0.0085	0	0	0.0051	0.0241	

bez nákazy, nepredovaná

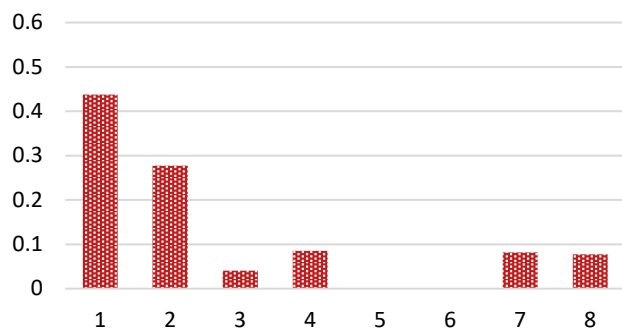
	1	2	3	4				
1	0	0	4.204629	14.84147	0	0	0.0465	0.1418
2	0.559797	0.5	0.287879	0.127451	0.1883	0.1410	0.0068	0.0026
3	0	0.058824	0.333333	0.196078	0	0.0913	0.0435	0.0221
4	0	0.029412	0.19697	0.568627	0	0.1065	0.0600	0.1496

bez nákazy, predovaná

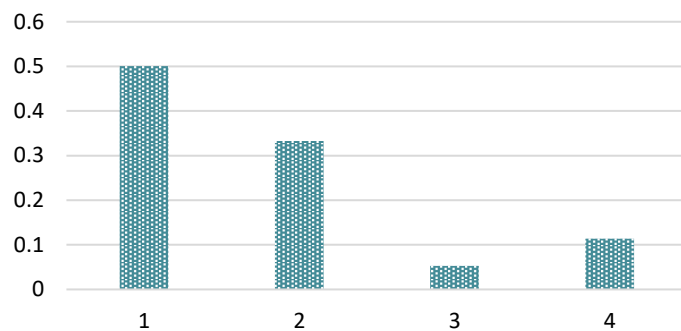
	1	2	3	4				
1	0	0	1.774548	6.263787	0	0	0.0352	0.1206
2	0.559797	0.5	0.287879	0.127451	0.1558	0.1597	0.0106	0.0045
3	0	0.058824	0.333333	0.196078	0	0.0828	0.0540	0.0308
4	0	0.029412	0.19697	0.568627	0	0.0881	0.0678	0.1900

9.7. Grafy SSD

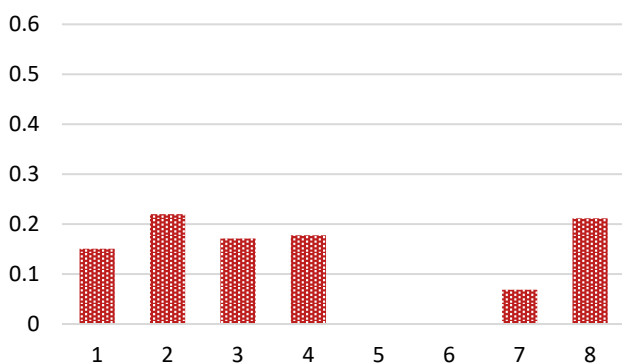
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 11 - s nákazou a s predací



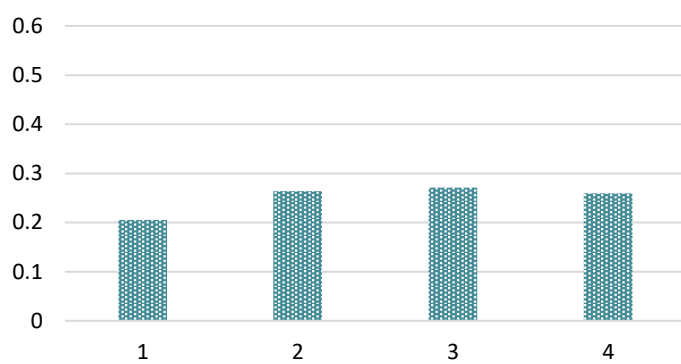
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 11 - bez nákazy a s predací



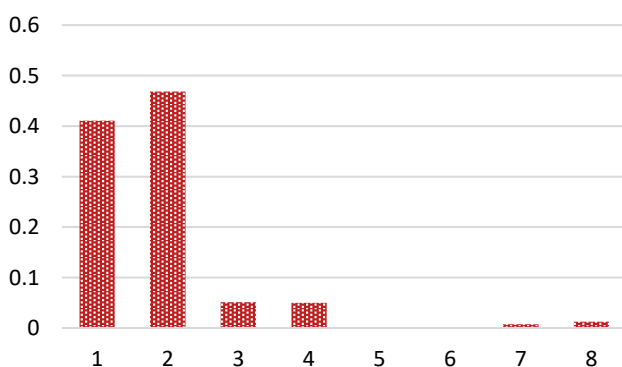
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 47 - s nákazou a s predací



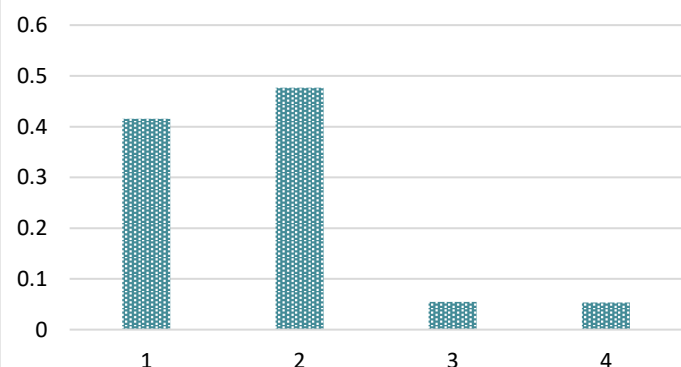
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 47 - bez nákazy a s predací



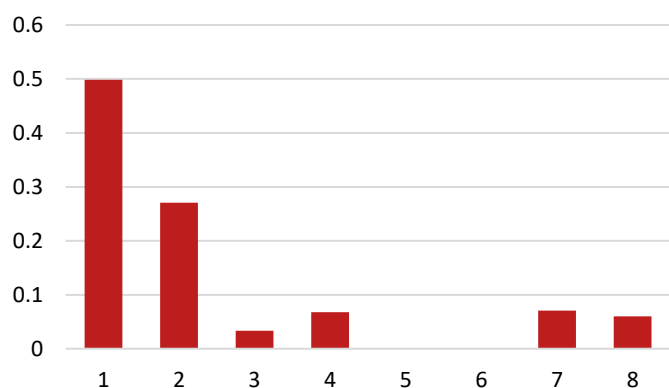
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 56 - s nákazou a s predací



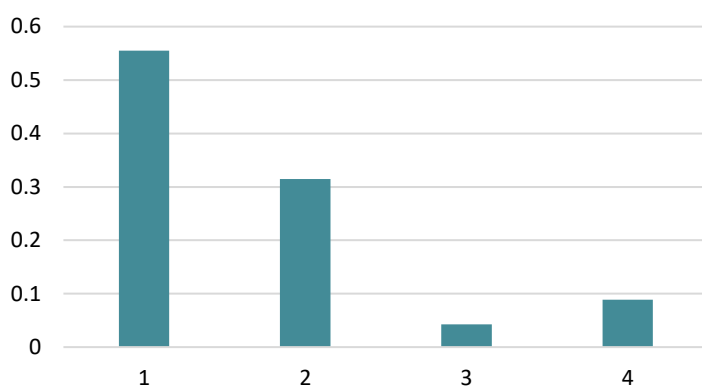
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 56 - bez nákazy a s predací



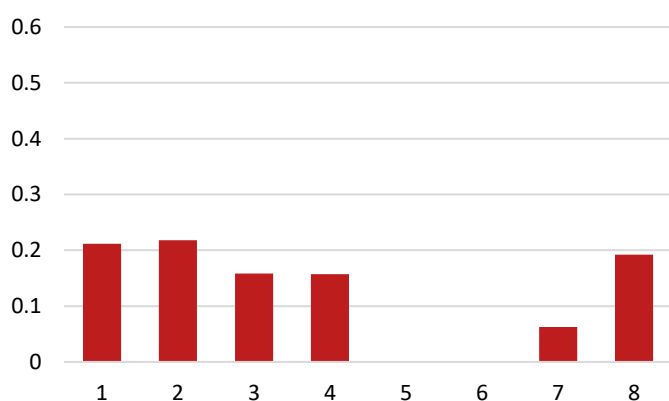
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 11 - s nákazou a bez predace



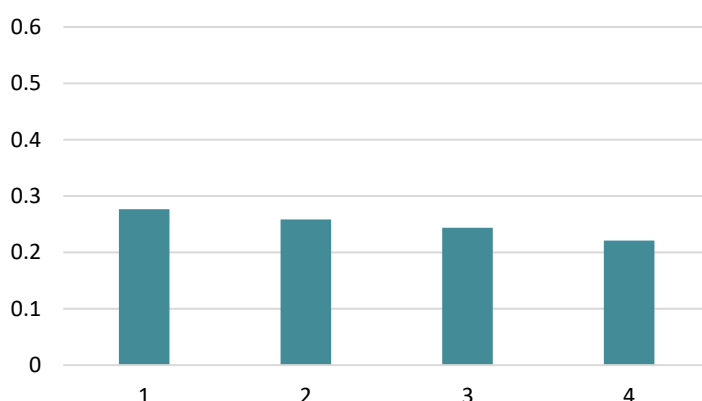
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 11 - bez nákazy a bez predace



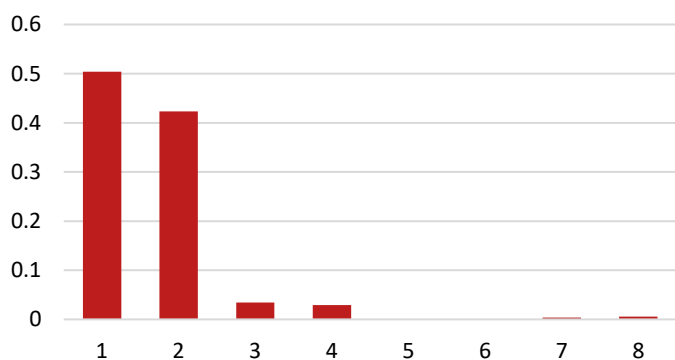
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 47 - s nákazou a bez predace



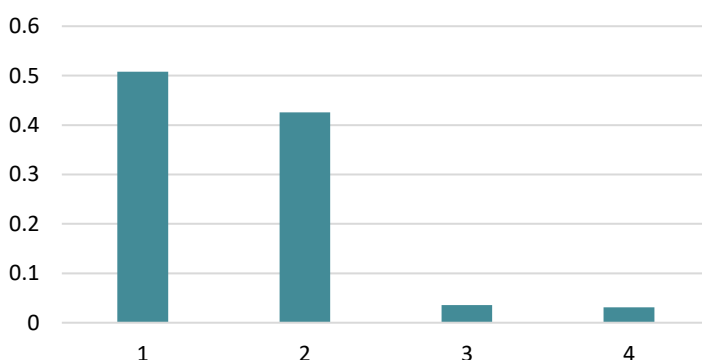
Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 47 - bez nákazy a bez predace



Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 56 - s nákazou a bez predace



Stabilní struktura populace ze sumárních matic populace 56 - bez nákazy a bez predace



9.8. Tabulka všech SSD

„sum“ označuje sumární matice všech populací a ročních přechodů dohromady; „all“ ve sloupci populace označuje sumární matice všech populací pro daný přechod; nep = bez přítomnosti predispersní predace semen; pred = s predispersní predací semen; n = celá populace i s nakaženými rostlinami; z = pouze zdravá část populace; 1-8 v prvním řádku značí stádia rostliny; intenzita zelené barvy roste s vyšším proporčním zastoupením daného stádia

přechod (dle prvního roku přechodu)	populace	predace	zdravá/ nakažená	1	2	3	4	5	6	7	8
18	11	nep	n	0.536	0.343	0.046	0.075	0	0	0	0
18	11	nep	z	0.500	0.368	0.061	0.072				
18	11	pred	n	0.500	0.341	0.053	0.106	0	0	0	0
18	11	pred	z	0.460	0.372	0.069	0.100				
18	47	nep	n	0.325	0.101	0.191	0.152	0	0	0.059	0.171
18	47	nep	z	0.380	0.146	0.301	0.173				
18	47	pred	n	0.645	0.129	0.092	0.042	0	0	0.043	0.049
18	47	pred	z	0.300	0.137	0.347	0.217				
18	56	nep	n	0.484	0.419	0.043	0.048	0	0	0.001	0.004
18	56	nep	z	0.486	0.421	0.044	0.049				
18	56	pred	n	0.409	0.429	0.055	0.098	0	0	0.002	0.007
18	56	pred	z	0.411	0.433	0.058	0.098				
18	all	nep	n	0.531	0.266	0.073	0.066	0	0	0.043	0.020
18	all	nep	z	0.541	0.306	0.091	0.062				
18	all	pred	n	0.457	0.266	0.093	0.108	0	0	0.049	0.028
18	all	pred	z	0.470	0.310	0.115	0.104				
19	11	nep	n	0.444	0.235	0.030	0.033	0	0	0.106	0.153
19	11	nep	z	0.571	0.296	0.060	0.074				
19	11	pred	n	0.358	0.230	0.032	0.035	0	0	0.126	0.218
19	11	pred	z	0.509	0.321	0.075	0.095				
19	47	nep	n	0.204	0.219	0.218	0.206	0	0	0.051	0.102
19	47	nep	z	0.255	0.203	0.247	0.296				
19	47	pred	n	0.145	0.217	0.233	0.227	0	0	0.058	0.120
19	47	pred	z	0.192	0.196	0.268	0.344				
19	56	nep	n	0.369	0.560	0.047	0	0	0	0.016	0.008
19	56	nep	z	0.347	0.597	0.056	0				
19	56	pred	n	0.274	0.609	0.061	0	0	0	0.037	0.020
19	56	pred	z	0.241	0.679	0.080	0				
19	all	nep	n	0.537	0.296	0.048	0.035	0	0	0.057	0.028
19	all	nep	z	0.577	0.311	0.063	0.048				
19	all	pred	n	0.437	0.322	0.065	0.047	0	0	0.080	0.049
19	all	pred	z	0.490	0.349	0.091	0.071				
20	11	nep	n	0.432	0.327	0.029	0.056	0	0	0.084	0.072
20	11	nep	z	0.493	0.384	0.039	0.083				
20	11	pred	n	0.371	0.338	0.035	0.068	0	0	0.099	0.089
20	11	pred	z	0.436	0.412	0.049	0.104				

20	47	nep	n	0.086	0.372	0.115	0.148	0	0	0.071	0.208
20	47	nep	z	0.103	0.537	0.218	0.141				
20	47	pred	n	0.057	0.378	0.119	0.156	0	0	0.074	0.215
20	47	pred	z	0.070	0.550	0.228	0.152				
20	56	nep	n	0.483	0.430	0.040	0.038	0	0	0.004	0.004
20	56	nep	z	0.489	0.431	0.041	0.040				
20	56	pred	n	0.374	0.491	0.058	0.062	0	0	0.008	0.008
20	56	pred	z	0.381	0.494	0.058	0.066				
20	all	nep	n	0.430	0.357	0.045	0.047	0	0	0.054	0.066
20	all	nep	z	0.463	0.420	0.061	0.057				
20	all	pred	n	0.332	0.383	0.058	0.066	0	0	0.071	0.089
20	all	pred	z	0.370	0.467	0.080	0.083				
sum	11	nep	n	0.498	0.270	0.033	0.068	0	0	0.070	0.060
sum	11	nep	z	0.555	0.314	0.042	0.088				
sum	11	pred	n	0.438	0.277	0.041	0.085	0	0	0.082	0.077
sum	11	pred	z	0.500	0.333	0.053	0.114				
sum	47	nep	n	0.212	0.218	0.158	0.157	0	0	0.063	0.192
sum	47	nep	z	0.277	0.259	0.244	0.221				
sum	47	pred	n	0.151	0.220	0.171	0.177	0	0	0.069	0.212
sum	47	pred	z	0.206	0.264	0.271	0.259				
sum	56	nep	n	0.504	0.423	0.034	0.029	0	0	0.004	0.006
sum	56	nep	z	0.508	0.426	0.036	0.031				
sum	56	pred	n	0.411	0.468	0.051	0.050	0	0	0.008	0.012
sum	56	pred	z	0.415	0.477	0.055	0.053				
sum	all	nep	n	0.518	0.298	0.048	0.048	0	0	0.041	0.047
sum	all	nep	z	0.542	0.341	0.061	0.056				
sum	all	pred	n	0.429	0.312	0.064	0.072	0	0	0.053	0.069
sum	all	pred	z	0.460	0.370	0.084	0.086				

9.9. Počet poničených lodyh herbivory pro jednotlivé populace (11, 47 a 56)

