

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze  
Katedra botaniky

**BP**

5/2008



# **Dálkové šíření *Rumex alpinus***

## **Bakalářská práce**

Veronika Řičařová

Praha 2008

Školitelka: Doc. Zuzana Münzbergová, PhD.

## Obsah:

Abstrakt, klíčová slova.....	1
Abstract, key words.....	2
1. Úvod.....	3
2. Literární přehled.....	6
2.1 Dálkové šíření.....	6
2.2 Vektory dálkového šíření.....	7
2.3 Role náhodných událostí a dalších faktorů v dálkovém šíření.....	7
2.4 Popis šíření - křivka šíření.....	8
2.5 Dálkové šíření anemochorní.....	9
2.5.1 Morfologická přizpůsobení diaspor k šíření větrem.....	9
2.5.2 Létavost semene (Seed terminal velocity).....	9
2.5.3 Vliv náhodných událostí – větrných poryvů a jejich zařazení do mechanistických modelů – studie Soons et al. ....	9
2.5.4 Metody používané pro kvantifikaci anemochorie.....	11
2.5.4.1 Metody přímého získávání dat o dálkovém šíření větrem.....	11
2.5.4.2 Metody nepřímého získávání dat o dálkovém šíření větrem.....	12
2.6 Dálkové šíření hydrochorní.....	13
2.6.1 Plovatelnost diaspor.....	13
2.6.2 Typy hydrochorie.....	13
2.6.2.1 Nautohydrochorie.....	14
2.6.2.2 Morfologické adaptace diaspor k nautohydrochorii.....	14
2.6.3 Role náhodných událostí v hydrochorii.....	14
2.6.4 Vliv rychlosti průtoku vody na počet propagulí a kolonizaci.....	15
2.6.5 Metody používané pro kvantifikaci hydrochorie.....	16
2.6.5.1 Metody přímého získávání dat o dálkovém šíření vodou.....	16
2.6.5.2 Metody nepřímého získávání dat o dálkovém šíření vodou.....	17
2.7 Genetické metody pro detekci dálkového šíření.....	17
2.7.1 Použití isoenzymů jako markerů pro studium klonálního dálkového šíření.....	18
2.7.2 Enzymy a isoenzymy.....	19
2.7.3 Vlastní analýza isoenzymů.....	20
2.7.4 Interpretace isoenzymových analýz.....	20
2.8 Shrnutí literárního přehledu.....	22
3. Metodika a možné směry navazující diplomové práce.....	24
3.1 Krkonoše.....	24
3.1.1 Klima a geologie Krkonoš.....	24
3.1.2 Historie Krkonoš.....	25
3.2 <i>Rumex alpinus</i> (morfologie, ekologie , rozšíření).....	26
3.3 Konkrétní plánované pokusy a sledování.....	27
3.3.1 Dálkové šíření na loukách.....	27
3.3.2 Šíření podél potoků.....	27
3.3.3 Klonální šíření.....	28

3.4 Popis studovaných lokalit.....	29
3.4.1 Louka pod Dvorskou boudou .....	29
3.2.2 Zelený potok.....	29
3.4.3 Červený potok.....	29
3.2.4 Modrý potok.....	30
3.5 Možné potíže s realizací a metodická vylepšení.....	30
4. Závěr.....	31
5. Citovaná literatura.....	32

## **Abstrakt:**

Údaje o dálkovém šíření diaspor jsou důležitou proměnnou dynamických modelů rostlinných invazí. Přímé měření dálkového šíření je nezbytné pro získání reálných dat o křivce šíření, zejména o ocasu disperzní křivky, který bývá nepřímými metodami měření dálkového šíření zkreslován.

Budoucí diplomová práce si klade za cíl získat data z přímého měření o dálkovém šíření invazního druhu *Rumex alpinus* v Krkonoších. Práce spočívá v kombinaci terénních výzkumů a izozymových analýz.

Bakalářská a budoucí diplomová práce navazuje na diplomovou práci Invaze *Rumex alpinus* v Krkonoších na krajinné úrovni (Červenková 2007), v rámci něhož byla zkoumána lokální populační dynamika a stanovištní nároky druhu *Rumex alpinus*. Po spojení předchozích znalostí se znalostmi získanými z budoucí práce se pokusíme vylepšit již sestavený model šíření *Rumex alpinus* a zpřesnit tím predikci šíření druhu do budoucna. Model by měl pomoci najít místa a populace klíčové pro další šíření a tím přispět k likvidaci invaze druhu na krajinné úrovni.

Terénní práce budou probíhat na několika různých lokalitách v Krkonošském národním parku (KRNAP). Jedná se o prostudování schopnosti šíření semen anemochorně na horských loukách a hydrochorně v korytech potoků pomocí pastí. Zároveň se bude pomocí izozymových analýz vyhodnocovat příbuznost jednotlivých klonálních populací v jednotlivých lokalitách.

Bakalářská práce je zejména literární rešerší. V úvodu se zabývám zčásti otázkou studia rostlinných invazí a z části také vztahem přímo a nepřímo měřených dat o dálkovém šíření potřebných k tvorbě dynamických modelů se správnou schopností predikce šíření invazního druhu. Ve vlastním literárním přehledu shrnuji informace o vektorech dálkového šíření, vlivu vzácných událostí na dálkové šíření a jejich zahrnování do mechanistických modelů a použití genetických analýz k přímému měření dálkového šíření.

## **Klíčová slova:**

dálkové šíření, *Rumex alpinus*, anemochorie, hydrochorie, modelování, genetické analýzy

## **Abstract:**

Data about long-distance dispersal are important value for dynamic model of plant invasions. Direct measuring of the long-distance dispersal is necessary for getting of data about dispersion curves, mainly about tail of dispersion curve. The tail of dispersion curve is underestimated, when data are indirect obtained.

Future diploma thesis deals with the spread of invasive *Rumex alpinus* in the Giant Mountains (KRNAP). The main goals are getting directly measured data about long-distance dispersal of *R. alpinus*.

These work and mainly future diploma thesis develops a previous project, Invasion of *Rumex alpinus* in Giant Mountain in landscape scale (Červenková 2007), in which were studied local population dynamics and habitat requirements of *Rumex alpinus*. By a synthesis of previous knowledge with knowledge gained by future work, we will be able predict the future spread of *Rumex alpinus*. The model should help find places and populations crucial for further spreading of *Rumex alpinus* and thus contribute to the eradication of the invasion in regional level.

The work is based upon a combination of field studies and analysis of isozymes.

Studies will be carried out at several different localities in the Giant Mountains. We will study dispersal by wind at mountain grasslands and by water in mountain streams using seed traps. Simultaneously, we will study genetic relationships between plants within single populations as well as between populations.

This work is predominantly a literature review. In introduction, I deal partly with questions about research of plant invasions and partly about direct and indirect measured data of long-distance dispersal which are need for construction of dynamic models, which are able to right prediction of plant invasion. In the literature review, I summarize results of studies, which investigate about vectors of long-distance dispersion, impact of rare events on long-distance dispersion and folding rare events to mechanistic models and use of genetic methods for direct measuring of long-distance dispersion.

## **Key words:**

long-distance dispersal, *Rumex alpinus*, anemochory, hydrochory, modeling, genetic analysis

# 1. Úvod

Ekologie rostlinných invazních druhů a průběh invazí je v současné době v botanice a ekologii rostlin jedním z velmi diskutovaných témat. A to nejen proto, že rostlinné invaze ovlivňují negativně ekonomickou sféru, ale také protože mění nemateriální hodnotu krajiny. Počínaje změnou druhového složení a druhové diverzity, přes změnu vodního režimu, konče naprostou devastací krajiny a nemožností jejího využití pro jakékoli - ať už ekonomické, či rekreační účely. (Pyšek et Sádlo 2004)

Protože je to tak palčivé téma, probíhá studium invazí na celém světě. Práce se dělí do několika skupin a tvoří vlastně obraz současných směrů poznání rostlinných invazí. Jedná se o práce primárně zaměřené na samotnou likvidaci invazního druhu, vymezením nejlepšího postupu a způsobu likvidace (např. Cronk et Fuller 1995). Další práce se orientují na management a rekultivaci ploch po odstranění invazního druhu a zabránění případné reintrodukce (např. Bucharová 2003). Řada prací se snaží poznat ekologii a chování invazního druhu v novém prostředí (invazních druhy jsou na daném území nepůvodní, proto mají takový úspěch) a v prostředí původním a vytipovat případné konkurenty, či ekologické bariéry dalšího množení a šíření (např. Sampson 1994; Vogt-Andersen 1994). Zkoumat rozšíření určitého invazního druhu je možné také pomocí různých historických záznamů – starých inventarizačních map, herbářových položek, případně pomocí mladších záznamů – leteckých snímků. Tyto údaje je možné porovnávat mezi sebou navzájem a se současným stavem rozšíření a mapovat tak postup invaze v čase. (Pyšek et al. 2008). Tyto studie ale nemají schopnost předvídat budoucí rozšíření invazního druhu. Tím se zabývají studie ekologie a šíření invazních druhů, které šíření invazních rostlin v krajině zpracovávají pomocí modelu rozšíření nakalibrovaného podle proměnných prostředí a chováním samotného invazního druhu. Takový model se poté může použít k predikci šíření modelovaného druhu (např. Červenková 2007, Nielsen 2008)

Modelování se odehrává na úrovni modelování dynamiky jedinců nebo celých populací. Důležitou proměnnou, se kterou model počítá je křivka šíření – pro dálkové šíření je zejména důležitý ocas křivky (Bullock et Clark; 2000) (viz. níže). Křivka šíření se dá získat z dat přímého terénního měření nebo odvodit nepřímo pomocí mechanistických modelů, které pracují s daty získanými z vlastností samotných diaspor (terminal velocity, apod.) a

z parametrů prostředí (rychlost větru, přítomnost okolní vegetace, atd.) (Jongejans 1999) nebo jsou data získávána simulacemi dálkového šíření v terénních podmínkách (Jongejans 2001).

Terénní pozorování dálkového šíření semen a přímý sběr dat jsou méně časté, vzhledem k náročnosti a obtížné proveditelnosti pokusů. S narůstajícím počtem studií, se přichází ke zjištění, že tato data jsou pro správnou predikci šíření druhu v krajině nezbytná (Cain et al. 2000). Mechanistické modely totiž nepracují s tzv. náhodnými událostmi (viz. níže), které vlastně dálkové šíření utvářejí (Bullock et Clark 2000; Soons et al. 2004) a dochází tak k podhodnocování křivky šíření a nepřesnostem v dynamických modelech. Je pro to nutné prozkoumat možnosti vylepšení mechanistických modelů nebo vytvořit nové alternativní modely. Další možností je sběr kvalitnějších terénních dat o dálkovém šíření. Bullock (2000) uvádí metodu terénního odchyty semen vřesu a vřesovce až na 80 m. Tento pokus by se dal při vhodných podmínkách aplikovat i na šíření druhu invazního. Získaná data ze skutečného šíření druhu v přirozených podmínkách by se pak dala zařadit do dynamického modelu invaze tohoto druhu.

Na katedře botaniky PřF UK proběhlo a probíhá také několik prací, které by se daly zařadit do předešlého výčtu studií. Dvě z nich proběhly právě na *Rumex alpinus*, jehož šíření je náplní této bakalářské práce a potažmo budoucí diplomové práce. Jednalo se o likvidační a managementovou práci (Bucharová 2003) a modelování invaze *Rumex alpinus* na krajinné úrovni (Červenková 2007). Práce Červenkové (2007) probíhala v Krkonoších, kde invaze *Rumex alpinus* postupuje velkou rychlostí a podle predikcí vytvořeného modelu tomu bude tak i v budoucnosti, pokud se nebudou podnikat náležitě kroky. Model Červenková (2007) obsahoval parametry popisující stanovištní podmínky, údaje o počátečním rozšíření, populační přechodové matice (získané také v průběhu práce), parametry o disperzní schopnosti druhu - křivka šíření, která byla získaná z laboratorních pokusů s terminal velocity semen. Což se ukazuje jako ne zcela přesný způsob. Jak už bylo výše řečeno parametr dálkového šíření diaspor (tvar disperzní křivky) je proměnná v modelu nepostradatelná (Červenková 2007). A při analýzách sensitivity se modelů se ukazuje často jako nejdůležitější z parametrů popisujících dynamiku druhu (Higgins et al. 1996, Nehrbass et al. 2007) Proto je potřeba dálkové šíření *Rumex alpinus* vzduchem lépe prozkoumat a získat data, která by se dala zařadit do dynamického modelu šíření druhu.

Invaze *Rumex alpinus* v Krkonoších probíhá především prostřednictvím vegetativního množení – klonálně na úrovni populací, tedy na kratší vzdálenosti (Červenková 2007). Role generativního množení – šíření semeny se uplatňuje v případě disturbancí a následné kolonizaci nově vzniklého habitatu a také při regeneraci porostů (např. po postřiku) ze

semenné banky (Bucharová 2003). Dálkové šíření pomocí semen je tedy významné především při kolonizaci nových, vzdálenějších stanovišť. Toto šíření se odehrává jednak pomocí větrných poryvů na krkonošských loukách, tak také podél horských potoků. Tam jsou semena šťovíku splavována po proudu a dochází k jejich uchycování na březích a klíčení (Červenková 2007). Uvažuje se ještě o možném vlivu sezónních záplav, které splavují sedimenty spolu se semeny a rozprostírají ho dále od břehu a umožňují uchycení semenáčků na nových, volných stanovištích. Proto je vhodné pozorovat také šíření semen podél vodních toků, protože vliv hydrochorie je v invazi tohoto druhu také velmi důležitý. Získaná data se dají opět zařadit do celkového modelu invaze. Dalším způsobem dálkového šíření šťovíku podél toků je prostřednictvím úlomků oddenků a listů (Bucharová 2003). Jedná se tedy o jakýsi typ klonálního šíření. Detekce příbuznosti jednotlivých populací a jedinců je možný pomocí genetických analýz. Klonální šíření ale není jen záležitostí potočních populací šťovíku. Dochází k němu, jak už bylo zmiňováno, i v loukách, kde je tento fenomén nejběžnější. Údaje o klonálním šíření je možné použít jako dodatečný parametr o šíření druhu a opět ho zahrnout do modelu invaze.

V této bakalářské a především diplomové práci se tedy pokusím odpovědět na následující otázky:

- Jak daleko se šíří druh anemochorně?
- Jak probíhá disperse hydrochorní?
- Do jaké míry se druh šíří klonálně na větší vzdálenosti?

S pomocí nově získaných dat je tedy možné vylepšit a zpřesnit model invaze *Rumex alpinus* v Krkonoších a tím ještě zlepšit možnost detekce lokalit nejvíce ohrožených invazí. Práce s modelem bude probíhat ve spolupráci s autorkou modelu Z. Červenkovou. Výsledky práce budou poskytnuty správě KRNAP, aby podle nich mohla postupovat při likvidaci invaze *R. alpinus* na plochách parku.



## 2. Literární přehled

### 2.1 Dálkové šíření:

Šíření rostlinných diaspor je jedním z klíčových okamžiků v životě rostliny (Slavíková 1986). Na tom jestli se rostlina rozšíří na území vhodné pro pozdější vyklíčení a uchycení závisí celý její osud (Slavíková 1986). Vysemenění v oblasti mateřské rostliny je častým jevem, není to ale nejšťastnější řešení pro klíčící rostlinku, protože musí překonávat nejen obtíže spojené se samotným klíčením, ale také ještě konkurenci okolních semenáčků spojenou s bojem o místo, vodu, minerální látky či sluneční záření (Slavíková 1986). Aby se zamezilo této skutečnosti, vyvinuly rostliny různá morfologická přizpůsobení dovolující jejich semenům proniknout do vzdálenějších oblastí (lokalit) od mateřské rostliny, kde nepůsobí na semenáčky takový konkurenční tlak a mohou kolonizovat nová, vhodná stanoviště. Taková teorie se nazývá escape hypothesis, formulovaná Howe et Smalwood (1982). Janzen (1970) a Connell (1971) (Schupp 1992) formulovali nezávisle na sobě hypotézu, že mortalita semenáčku, vyklíčených z našířených semen vzrůstá, když vzrůstá vzájemná konkurence semenáčků a že počet přežívajících semenáčků vzrůstá se vzdáleností od mateřské rostliny. Janzen-Connell hypotéza předpokládá, že tyto mechanismy jsou ovládány predací, zejména tlakem herbivorů a patogenů. Zvýšená mortalita v místě vyšší denzity je způsobena vlivem predátorů, kteří si ke zdroji potravy primárně vybírají hustší populace. Mortalita a vyšší predanční tlak v populacích semenáčků v blízkosti mateřské rostliny, může být způsoben tím, že z mateřské rostliny se predátoři přenášejí na semenáčky. Mortalita semenáčků vzrůstá také se zvyšující se vzdáleností semenáčků od mateřské rostliny. Je to působeno tím, že klesá vhodnost stanoviště pro semenáčky, čím více jsou vzdáleny od mateřské rostliny vzdáleny. Z Janzen-Connellovy hypotézy tedy vyplývá, že optimální vzdálenost pro našíření semene a pozdější přežití semenáčku je taková, která je umístěna v prostředku obou gradientů. Tedy v místech, kde není taková denzita semenáčků a zároveň se semenáček nedostal na nevhodné stanoviště (příliš vzdálené mateřské rostlině).

Těmito složitými mechanismy dálkového šíření vznikají subpopulace, které dohromady tvoří velkou metapolulaci. Subpopulace, jsou vzájemně propojeny právě dálkovým šířením semen (Cain et al 2000).

Dálkové šíření ovlivňuje mnoho klíčových aspektů rostlinné biologie, včetně šíření invazních druhů, metapopulační dynamiky, rostlinné diverzity a dynamiky rostlinných populací (Cain et al. 2000). Proto je již řadu let předmětem studia, i když jak už bylo zmíněno

v úvodu, je studium toho fenoménu dosti komplikované a technicky náročné. A to jak časově i prostorově (Cain et al. 2000). A také vzhledem k tomu, že dálkové šíření je zprostředkováváno hned několika různými vektory. Oba problémy budou probírány níže.

Dosud bylo zmiňováno především dálkové šíření semen. Nelze ale opominout, že na delší vzdálenosti se může druh šířit také vegetativně a to například prostřednictvím úlomků stonku, oddenku, kořenů nebo listy a to jakýmkoliv vektorem.

## 2.2 Vektory dálkového šíření:

Podle vektoru, kterým jsou diasporu šířeny, se vyvinula i jejich morfologie a různé adaptace pro určitý způsob šíření (Jongejans et Telenius 2001). Sama morfologie diasporu mnohdy indikuje způsob disperze a také odráží distribuci a početnost rostlinného druhu (Quinn et al. 1994). Diasporu pak cestují tak dlouho, jak dlouho na ně působí vektor – zprostředkovatel jejich šíření. Mnoho vědců, počínaje Darwinem v díle O původu druhů (1859) se zabývalo vektory dálkového šíření semen. Vektory je možno klasifikovat na šíření zprostředkovaná: **i**) větrem (anemochorie) – zejména se jedná o silnější poryvy větru a vichřice, při nichž se přenáší semena nebo části rostlin (Cain et al 2000), **ii**) vodou (hydrochorie) – transport diaspor i částí rostlin během záplav i normálního vodního režimu, vliv náplavy sedimentu, **iii**) živočichy (zoochorie) – *vnější transport* (exozoochorie) – v srsti, tlapkách, peří, v materiálu hnízd (Higgins et Richardson 1999) apod., *transport vnitřní* (endozoochorie) – semenonožraví živočichové, karnivoři, kteří pozřeli zvíře živící se semeny či plody (Nogales et al. 1998) **iv**) člověkem (antropochorie) – za účelem obživy, náhodně během lidské činnosti (doprava, turistika, apod.)(Pyšek et Tichý 2001).

## 2.3 Role vzácných událostí a dalších faktorů v dálkovém šíření

Většina autorů shodně hovoří o velkém vlivu vzácných událostí na dálkové šíření diaspor (Cain et al.2000; Bullock et Clark 2000; Soons et al. 2004; Vogt et al. 2004).

Rozhodující vliv na dálkové šíření mají vzácné události zejména při šíření větrem. Uplatňují se zde vedle normálního horizontálního proudění (Bullock et Clark 2000). Jedná se především o vertikální proudění – náraz větru, sloužící k nadzvednutí semene, což je klíčový mechanismus dálkového šíření (Soons et al. 2004). Dále se jedná o lokální víření, vichřice a

jiné výkyvy rychlosti větru, které jsou také důležité pro nadzvednutí a následný transport diaspor (Bullock et Clark 2000; Soons et al. 2004).

Svou roli hrají vzácné události i při šíření vodu. K většímu transportu diaspor, než obvyklým proudem, dochází zejména při rozvodnění toků. Semena a části rostlin jsou uvolňovány z pobřežní vegetace a unášeny po proudu, kde může dojít k jejich uchycení (Vogt et al. 2004). Při záplavách může dojít i k spláchnutí sedimentů s diasporami a jejich usazení v okolí toku (Vogt et al. 2004, Červenková 2007).

Vegetace a vegetační pokryv je také důležitý faktor ovlivňující dálkové šíření. Výška okolní vegetace rozhoduje o tom, zda se semeno bude vůbec šířit do okolí (Soons et al. 2004), či spadne do blízkosti mateřské rostliny. To je ovšem ale také ovlivněno výškou vypouštění semene (Jongejans et Telenius 2001) v kombinaci s vlivem vzácné události typu větrného víru apod. (Soons et al. 2004). Z toho je tedy patrné, že kombinací několika vzácných událostí dochází k celkovému efektu – dálkovému šíření.

Všechny vzácné události se tedy musí zohledňovat při tvorbě modelů, chce-li se docílit reálné predikce budoucího šíření pozorovaného druhu.

## 2.4 Popis šíření – křivka šíření

Ke kvantitativnímu popisu šíření slouží křivka šíření diaspor, která zaznamenává počet našířených diaspor ve stoupajících vzdálenostech od zdroje. Křivka šíření je pak také jedním z nejdůležitějších parametrů prostorových modelů šíření (Červenková 2007). Při studiu dálkového šíření bývá problém s tzv. ocasem křivky (koncovými body křivky), pro který je většinou v těchto větších vzdálenostech dostupných málo kvalitních dat (Cain et al. 2000; Bullock et Clark 2000). Právě ocas křivky ale popisuje vlastní dálkové šíření, které nejvýrazněji ovlivňuje prostorovou dynamiku rostlin. Podhodnocování ocasu křivky šíření tedy přímo souvisí s obtížností proveditelností pokusů na dálkovém šíření a z nich získaných kvalitních dat (Bullock et Clark 2000). Bullock et Clark (2000) také upozorňují, že je nutné kvalitní data pro dálkové šíření sbírat z přímých terénních měření, aby se vzaly v úvahu všechny faktory, které mohou dálkové šíření ovlivňovat. Cain et al. (2000) uvádí jako vhodnou metodu pro sběr dat křivky šíření genetické metody, díky nimž se dá postihnout jak šíření semen, tak také jejich uchycování se a tvorba semenáčků – tedy aktuální disperzní křivka a efektivní disperzní křivka. Genetické metody tedy dokumentují i vzájemnou propojenost rostlinných populací.

## **2.5 Dálkové šíření anemochorní**

### **2.5.1 Morfologická přizpůsobení diaspor k šíření větrem**

Adaptace diaspor k anemochorii spočívají především v tvorbě různých létacích aparátů (chmýrů, křídel) z krycích pletiv semene (Begon et Harper 1997). Tato investice do létacího aparátu snižuje celkovou hmotnost semene (včetně hmotnosti zásob pro pozdější uchycení semene). Na hmotnosti diaspory a také na morfologických adaptacích závisí létavost diaspory (terminal velocity), která narůstá se zvyšující se hmotností (Begon et Harper 1997; Jongejans et Telenius 2001). Proto je pro rostlinu nutné vybalancovat poměr morfologických adaptací a celkovou váhou semen, tak aby byla terminal velocity pro danou rostlinu optimální a zároveň zbylo dost zásob pro uchycení semen (Begon et Harper 1997).

Jongejans et Telenius (2001) uvádějí, že důležitá morfologická adaptace diaspor pro anemochorii je také jejich zploštění. Zploštělé diaspory jsou, i přes mírnou nevýhodu při vypouštění, lépe tvarovány k unášení větrem než semena z chmýrem. Nejlepší disperzní schopnost měla ve studii Jongejans et Telenius (2001) semena zploštělá a okřídlená. Samozřejmě svou roli zde hrají i rychlosti větru při vypouštění semen.

### **2.5.2 Létavost semene (Seed terminal velocity)**

Tento termín slouží k vyjádření doby, po kterou se diaspora udrží ve vzduchu (Tremlová – Blažková 2005). Většinou se zjišťuje spouštěním diaspor z definované výšky a zároveň se měří doba pádu diaspory. Přeneseně může být terminal velocity označeno za disperzní schopnost diaspory v čase. Tj. vzdálenost, kam může diaspora doletět za určitý časový úsek (Begon et Harper 1997).

### **2.5.3 Vliv vzácných událostí – větrných poryvů a jejich zařazení do mechanistických modelů – studie Soons et al. (2004)**

Při dálkovém šíření anemochorním, jak už název sám napovídá, hraje nejdůležitější roli rychlost větru, ale také jak potvrzují výše citované studie, role vzácných událostí. Jak již bylo řečeno v úvodu dynamické modely šíření rostlin pracují buď přímo s křivkami šíření nebo mechanistickými modely, které mají sklony k podhodnocování křivek šíření v oblasti

ocasů křivky jestliže se nepracuje právě se zmíněnými vzácnými událostmi. Soons et al. (2004) prováděl pokusy s dálkovým šířením semen na pastvinách. Ke stanovení, které procesy a atributy rostlin a prostředí rozhodují o vzdálenostech šíření, ze svých pokusů vytvořil čtyři mechanistické modely simulace šíření semen se stoupající komplexitou a reálností. Prvním modelem je **jednoduchý deterministický model**, který popisuje trajektorii semene pomocí odporu a gravitační přitažlivosti. Předpokládá se, že disperzní vzdálenost závisí pouze na době pádu z určité výšky vypuštění a na rychlosti větru působící po dobu pádu. Nejsou zahrnuty vertikální poryvy větru (vzácné události), které jsou podle Soons klíčové pro dálkové šíření. Další tři modely již zahrnují vertikální poryvy větru. **Jednoduchý stochastický model** zařazuje vertikální poryvy větru bez omezení. Předpokládá se, že semena jsou během vertikálních poryvů větru subjekty s nesouvislou a nekorelovanou fluktuací, která jsou zároveň unášena pomocí horizontálního větru. Proto se první model vylepšuje proměnnou fluktuací během vertikálních poryvů větru (Ta se skládá z rozdílu okamžitých vertikálních poryvů větru a průměrných vertikálních poryvů větru.) Díky fluktuacím vertikálních poryvů větru model produkuje stochastické disperzní trajektorie. Nevýhodou je, že vertikální fluktuace větru nejsou časově korelovány a nejsou moc reálné. Třetím typem modelu je **Markovův řetězový model pro generování syntetických turbulencí (poryvů)**. V reálu jsou totiž fluktuace větru prostorově a časově korelovány. Dochází tak k tvorbě jednoduchého modelu, který zahrnuje autokorelace fluktuací vertikálních poryvů větru. Díky přidaným autokorelacím dochází ke zvýšení reálnosti modelu a koherenci stochastických disperzních trajektorií a tím také ke zvýšení komplexity modelu. Posledním typem modelu je **Markovův řetězový model s korelací atmosférické stability**. Předchozí model simuloval mechanicky produkované poryvy způsobené větrem nad a ve vegetaci. Tato forma poryvů převládá především ve vrstvě s téměř neutrálními atmosférickými podmínkami. Jiná forma poryvů - nadnášivé poryvy, vzniká ve vrstvě s nestabilními atmosférickými podmínkami. Díky slunečnímu záření totiž na zemi vznikají plochy, které záření akumulují. Teplo, které z nich posléze stoupá a ohřívá vzduch, který posléze stoupá a vytváří nadnášivé. Ke konečnému zvýšení reálnosti modelu, byla proto započítána atmosférická stabilita a simulovány oba způsoby vzniku poryvů (mechanické i nadnášivé) a jejich kombinace. Vznikl nejvíce realistický a flexibilní model, který simuluje široké rozmezí možných disperzních trajektorií.

Soons et al. (2004) navzájem porovnal výsledky ze simulací s provedenými terénními pokusy. Poslední dva vytvořené modely simulovali nejlépe reálné vzdálenosti šíření. Modely se daly testovat jen pro relativně krátké vzdálenosti, protože data získaná z terénních pokusů byla

naměřena jen v rozpětí 0 – 16m (s odlehlou hodnotou 80,4m). Porovnání modelů ukázalo, že autokorelované větrné poryvy jsou klíčový mechanismus dálkového šíření a disperzní vzdálenosti jsou vyšší při vyšších rychlostech větru. Testy sensitivity modelů ukázaly, že nejen rychlosti větru ale také výška vypouštění semene a výška okolní vegetace jsou zásadní pro disperzní vzdálenosti. Tyto parametry tedy také ovlivňují dálkové šíření diaspor pomocí větru.

Z práce Soons et al. (2004) tedy vyplývá, jak už bylo výše řečeno, že nejdůležitějším pro dálkové šíření jsou vzácné události – tedy náhlé změny rychlosti a intenzity větru, které jsou klíčové pro nadnesení semen a jeho unášení vzduchem. Nezanedbatelnou roli při tom hraje výška vypouštění semene a přítomnost a výška okolní vegetace.

#### **2.5.4 Metody používané pro kvantifikaci anemochorie**

Jak již bylo zmiňováno v úvodu práce, metody pro získávání dat o dálkovém šíření jsou v zásadě přímé a nepřímé popřípadě jejich kombinace. Přímé měření dálkového šíření se provádí přímo v terénních podmínkách. Nepřímé metody měření dálkového šíření jsou zejména různé simulace dálkového šíření v terénu či laboratoři nebo tvorba mechanistických modelů (viz.výše).

##### **2.5.4.1 Metody přímého získávání dat o šíření větrem**

Jednou z metod je lapání šířených diaspor do zemních pastí různé konstrukce. Bullock et Clark (2000) měřili dálkové šíření pro jednu určitou individuální rostlinu (*Calluna* a *Erica*). Ve svém pokusu použili zemní pasti složené ze dvou do sebe vložených nádob, které neměly dno. Mezi nádobami byl vložen monofil (vodě propustná látka), který zachytával chycené diasporu a zároveň odváděl dešťovou vodu. Pastě se pak vybíraly vyjmutím monofilu s diasporami. Bullock et Clark (2000) rozmísťovali pasti kolem studovaných rostlin do osmi směrů převládajících větrů v 15 různých vzdálenostech od mateřské rostliny. Kolem jedné mateřské rostliny celkově instalovali 200 pastí. Nejdelší vzdálenost pastí byla 80m ve čtyřech směrech šíření. Pastě byly na stanovišti ponechány od září první sezóny do listopadu druhé sezóny. Během této doby byly dvakrát vybírány. Získaná data, z nichž se stanoví – křivka šíření druhů, byla pak porovnávána se simulovanými křivkami získanými pomocí modelů a bylo potvrzeno, že terénní data jsou nezbytná, protože zahrnují informaci o vzácných událostech (viz.výše).

#### 2.5.4.2 Metody nepřímého získávání dat o dálkovém šíření větrem

Tyto metody byly už částečně zmiňovány v části o studii mechanistických modelů Soons et al. (2004). Zakládají se na modelování údajů o semeni (především terminal velocity), parametrech rostliny (výška vypouštění semene) a parametrech prostředí (rychlost horizontálního větru, ev. zahrnutí náhodných událostí). Modelované křivky šíření semen pro různé rychlosti větru jsou pak reálnější, přidají-li se vlivy vzácných událostí (viz. výše).

Další možností nepřímého získávání dat je simulace vypouštění semen v terénních podmínkách. Tuto metodu ve svých pracích použili Jongejans et Telenius (2001) a Soons et al. (2000). Posledně zmiňovaní testovali disperzní schopnosti semen v závislosti na jejich morfologii. Obarvená semena byla vypouštěna z plošiny definované výšky (podle výšky rostliny), právě v okamžiku požadované rychlosti větru vhodné pro jejich šíření. Aby semena neulétla v nečekaném okamžiku, byla přiklopena poklopem, který byl před vypuštěním odendáván dlouhou hůlkou, aby se nenarušilo větrné proudění kolem plošiny. Vypuštěná semena byla sledována okem až na místo dopadu a vzdálenost byla pak změřena. Soons et al. (2004) pokusy prováděl v modifikované podobě. Údaje o rychlostech větru byly získávány až během letu semene a to v místě vypuštění. Jongejans et Telenius (2001) i Soons et al. (2004) přiznávají, že se jim pomocí těchto pokusů nepodařilo dosáhnout příliš velké vzdálenosti šíření diaspor. Jongejans et Telenius (2001) dosáhli maximální vzdálenosti disperse 13,9m, přičemž průměrné hodnoty se pohybovaly kolem 3m (v závislosti na morfologii semene). Soons et al. (2004) dosáhli vzdálenosti do 16m s jednou odlehlou vzdáleností 80,4m. Průměrně dosažené vzdálenosti tedy spíše odpovídají šíření diaspor na krátké vzdálenosti než dlouhé.

Posledním častým způsobem nepřímo získávaných dat o dálkovém šíření je aplikace různých genetických metod, které se dají aplikovat jak na šířená semena, tak na semenáčky a nově vzniklé rostliny. Téma je probíráno v závěru kapitoly.

## 2.6 Dálkové šíření hydrochorní

Dalším z disperzních vektorů je voda. Na rozdíl od vzdušného šíření vytváří voda trvale detrimované migrační cesty, ve kterých dochází k disperzi diaspor (Fér 2000). Při hydrochorii dochází k šíření diaspor po proudu toku, a to takovou rychlostí, jaká je aktuální rychlost proudící vody. Hydrochorně se mohou šířit v zásadě všechny diaspor, které spadnou na vodní hladinu (Fér 2000). Výhodu hydrochorie (např. oproti anemochorii) je, že se diaspor při šíření dostanou na místo vhodné pro jejich vyklíčení (Schneider et Sharitz 1988).

### 2.6.1 Plovatelnost diaspor

Jedním z hlavních přizpůsobení semen k hydrochorii je jejich schopnost udržet se po určitý časový interval na vodní hladině – plavat (Fér 2000). Tato schopnost se nazývá **plovatelnost** (buoyancy, floating capacity). Je důležitým parametrem ovlivňujícím disperzi ve vodních ekosystémech (Johansson et al. 1996) a zároveň základní vlastností k úspěšnému šíření (Schneider et Sharitz 1988). Delší doba plovatelnosti diaspor zvyšuje šanci na její uchycení v příhodných podmínkách (Schneider et Sharitz 1988) a umožňuje překonat delší vzdálenost. Tím se diaspora dostane z dosahu konkurenčního působení rodičovské rostliny (Howe et Smallwood 1982). Naopak špatně plovoucí diaspor končí v sedimentu vodního toku, kde už nevyklíčí (Barrat-Segretain 1996). Překážkami pro plavání diaspor může být, kromě různých zálivů, předmětů v toku (kameny, padlé kmeny, apod.), také vodní vegetace v toku (Riis 2008). Pobřežní vegetace může zabránit diasporám v prvotním šíření do vodního toku.

Dalším důležitým termínem pro přímé studium hydrochorie je plovoucí semenná banka (floating seed bank), což je semenná banka nesená tokem (Edwards et Wyatt 1994). Pro studium plovoucí semenné banky se využívají pasti na diaspor umístěné do proudu toku (Fér 2000).

### 2.6.2 Typy hydrochorie

Hydrochorně šířené diaspor lze klasifikovat podle různých vlastností do tří základních skupin (Müller-Schneider et Lhotská 1971 sec. in Fér 2000). První skupinou jsou diaspor **nautohydrochorní**, které mají schopnost plavat na hladině. Druhou skupinou jsou diaspor **bythishydrochorní** - ve vodě klesají. Poslední skupinu tvoří diaspor **ombrohydrochorní** pro jejichž šíření se odehrává pomocí dešťové vody.



### 2.6.2.1 Nautohydrochorie

Pro účely této práce má největší význam nautohydrochorie . Diaspory šířené tímto typem hydrochorie se mohou díky různým přizpůsobením udržet na vodní hladině a i při krátké době plovatelnosti se mohou v rychlém proudu našířit daleko (Fér 2000). Nautohydrochorie je podle adaptací diaspor členěna dále na tři podskupiny (Müller-Schneider et Lhotská 1971 sec. in Fér 2000). **Cytonautochorie** klasifikována u druhů, které mají v perikarpu (oplodí) nebo testě (osemeni) vzduchové prostory. Diaspory vybavené křídlatými orgány jsou šířeny pomocí **pterohydrochorie**. Takovým druhem hydrochorie jsou například šířeny i nažky s krovkami rodu *Rumex*. Posledním typem nautohydrochorie je **trichonautochorie**. Diaspory takto šířené jsou vybaveny chmýrem či jiným podobným létacím aparátem, ve kterém se ve vodě tvoří vzduchové bubliny, které diasporu nadnášejí.

### 2.6.2.2. Morfologické adaptace diaspor k nautohydrochorii

Diaspory primárně šířené vodou mají obvykle hustotu stejně velkou nebo nižší než voda a povrch perikarpu nebo testy je po určitou dobu nesmáčivý a vodě nepropustný (Fér 2000). Hlavní morfologické adaptace plodů jsou zejména listeny (ostřice, trávy). Plevy (přeměněné listeny) tvoří u trav mezi plodem a sebou vzduchovou kapsu umožňující nadnášení plodu. U ostřic vzniká z listenů měchýřek, který má stejnou funkci jako u trav (Fér 2000). Dalšími přizpůsobeními je lehkost perikarpu a testy díky tenkostěnným korkovým buňkám umístěným po celém povrchu nebo uspořádané v pružích dokola (Fér 2000). Po čase když je povrch semene nebo plodu narušen, plod klesá ke dnu (Fér 2000). Povrch testy může být navíc pokryt různými nerovnostmi nebo vybaven výrůstky či chmýrem, jenž mohou po určitou dobu poutat vzduchové bubliny, které snižují hustotu diaspory a udržují ji na vodní hladině (Fér 2000). Lehkost semene může být také dána lehkostí vnitřního prostoru – tedy endospermu a embrya, především děloha (Ridley 1930, sec in Fér 2000).

### 2.6.3 Role vzácných událostí v hydrochorii

Především sezonní povodně (zpravidla na jaře a na podzim) jsou vzácné události, které většinou zapříčiňují největší transport diaspor dálkového šíření (Vogt et al. 2004; Barrat-Segretain et Bornette 2000). Během roku transport propagulí ještě ovlivňují také mimosezónní zdvihy hladiny toků během období intenzivnějších dešťů (např. v létě). K transportu diaspor tokem dochází samozřejmě i mimo povodňová období, během povodní ale dochází k zrychlení průtoku vody a zdvihu hladiny toku – tím dochází k strhávání většího

množství diaspor a markantnímu nárůstu transportu (Merritt et Wohl 2002). Během povodňových dešťů dochází také ke splachování diaspor do vodních toků, rostliny jsou zrychleným průtokem vody poškozovány a jejich úlomky jsou také šířeny tokem. Povodně způsobují také zvednutí a šíření sedimentů ze dna toku spolu s organickým materiálem, který je na dně obsažený (Andersson et Nilsson 2002). Sediment i materiál může obsahovat diaspory, které jsou po opadnutí vody spolu se sedimentem ponechány na březích toku, kde se mohou uchytit (Vogt et al. 2004). Povodně jsou, kromě přenosu diaspor a dalšího materiálu, strůjcem disturbancí pobřežní vegetace a vytvářejí nové plochy pro nově usazené diaspory. Dochází k tomu hlavně na jaře, hlavně díky hmotě tajícího ledu (Andersson et Nilsson 2002). Nově vzniklé plochy mohou být ale i místem pro uchycení invazních druhů (Pyšek et Prach 1993).

#### **2.6.4 Vliv rychlosti průtoku vody na počet šířených propagulí a kolonizaci**

Andersson et Nilsson (2002) uvádějí, že se stoupajícím množstvím unášeného materiálu stoupá i počet unášených diaspor během záplav. Merritt et Wohl (2002) navíc ještě potvrdili, že transport diaspor je vyšší ve dnech s vyšším průtokem vody. Z těchto tvrzení tedy vyplývá, že na množství unášených diaspor má vliv rychlost průtoku vody. Ačkoli Riis (2008) potvrdila hypotézu, že počet unášených semen stoupá s rychlostí průtoku vody, nepodařilo se jí ale prokázat stejnou hypotézu pro počet fragmentů rostlin. Podle Andersson et Nilsson (2002) má na množství transportovaných propagulí vliv také sezonalita a časový faktor. Během svých pokusů (v podhorské říčce) zaznamenali velké meziroční rozdíly v počtu propagulí (semena a úlomky rostlin). Na podzim prvního roku pozorování chytili více propagulí než na jaře téhož roku. Druhý rok pozorování, to bylo ale naopak. Výsledky Anderson et Nielson (2002) tak vypovídají o nestálosti a nepředvídatelnosti vodní disperze. Rychlost průtoku vody v toku má také vliv na kolonizaci (uchycování) semen. Závislost kolonizace určitého pobřežního místa a rychlosti průtoku testovala Riis (2008). Proces kolonizace pobřežního místa rozčlenila na: i) produkci propagulí proti proudu, ii) disperzi propagulí po proudu, iii) zadržení propagulí na vhodném stanovišti, iv) primární kolonizaci propagulí (tvorba prvních přichytných kořínků), v) celkovou kolonizaci (počet primárních kolonizátorů mínus ztráty způsobené výkyvy počasí během vegetační sezóny) a vi) přežití nových jedinců během disturbancí nebo suboptimálních podmínek pro růst (např. zima). Riis (2008) zjistila, že omezující faktor pro osidlování břehů není nedostatečný počet semen, ale primární kolonizace. Ta je právě v období zvýšeného průtoku nízká, semenáčky se vlivem

rychlého proudu špatně uchycují. Naopak k nárůstu primární kolonizace dochází v období mírné rychlosti průtoku vody.

Rychlost průtoku vody má tedy vliv nejen na množství šířených propagulí, ale také na jejich pozdější osud, tedy osidlování břehů. K tomu dochází v období nižší rychlosti průtoku, z čehož je opět patrná sezonalita těchto dějů - šíření a kolonizace.

## **2.6.5 Metody používané pro kvantifikaci hydrochorie**

Metody kvantifikaci hydrochorie se také, podobně jako u anemochorie, provádějí v rovině terénních prací a simulací podle parametrů diaspor a prostředí. Jsou to tedy opět měření přímá a nepřímá.

### **2.6.5.1 Metody přímého získávání dat o dálkovém šíření vodou**

Pro přímá měření hydrochorie se, jako při zkoumání šíření diaspor větrem, používají různá lapací zařízení na diasporu. Diaspory plavou na hladině, proto musí být pasti konstruovány tak, aby jejich horní část vyčnívala a dovolila pojmout diasporu do vnitřku pasti. Zároveň se při jejich konstrukci zohledňuje typ toku, do kterého jsou umísťovány. Jinou konstrukci pastí si vyžaduje hluboká řeka a jinou mělký potok. Při konstrukci pastí se také musí brát v úvahu zátěž, kterou na past působí protékající voda, zejména při povodních. Říční pasti bývají pomocí plováků umístěny přímo uprostřed toku řeky (Fér 2000). Nebo mohou být připoutány na most, či jiné přepražení nad řekou. Vogt et al. (2004) používala ve své práci čtyři pasti zavěšené na most v celé šířce toku. Pasti byly konstruovány do tvaru saku s vyztuženým plastovým ústím a odnímatelným plastovým zásobníkem na diasporu na koci pasti. Fér (2000) uvádí ve své práci použití pastí s plováky dle Middleton (1995). Tělo pasti tvořila plastová nádoba bez dna. Uvnitř pasti byl připoután sáček z monofilu sloužící k zachycování diaspor. Past měla po stranách plováky z plastových lahví a byla drátem přichycena ke kůlu, zaraženému do dna řeky, nebo k drátu nataženému přes celou řeku. Pasti v potocích mohou být umístěny přímo ve dně toku, dovoluje – li to hloubka toku. Při větší hloubce se používají umělohmotné sítě přichycené na tyčích (Riis 2008). Síť se natáhne kolmo přes celý tok a zanoří se pomocí tyčí pod hladinu. Zachytávají vše, co korytem potoka proplouvá.

Přímou metodou pro získávání dat je také odběr driftů (sedimentů po záplavách), které také obsahují diaspory (Fér 2000).

### **2.6.5.2 Metody nepřímého získávání dat o šíření vodou**

Metody nepřímého zkoumání nahrazují terénní zkoumání, které je v biotopu, jako je vodní tok, dost obtížné.

Opět je možné, jako u metod dálkového šíření, provozovat simulace terénních podmínek, nebo pracovat jen s údaji o diasporách, jako je například plovatelnost a parametry prostředí – rychlost průtoku, tvar koryta toku apod.

Meritt et Wohl (2002) získávali data o disperzi diaspor v závislosti na disperzním cyklu, typu vodního režimu, tvaru vodního koryta a usazování diaspor na březích pomocí simulace terénních podmínek. Vytvořili umělý kanál s parametry průměrného toku (o rozměrech 1,8x20m) a třemi typy vodního režimu. Testovali pak závislost mezi disperzními cykly a typy vodních režimů. Do kanálu, při každém testování, vypouštěli po dobu 10- ti minut obarvená semena. Sledovali depozici diaspor při krajích kanálu v závislosti na vodním režimu, podobě proudu a času usazování semínek. Tyto údaje pak byly společně s obecnými parametry prostředí použity k tvorbě modelu pro předpověď šíření diaspor.

## **2.7 Genetické metody pro detekci dálkového šíření**

Genetické metody jsou, jak bylo uvedeno výše, jednou z nepřímých metod získávání dat o dálkovém šíření. Dokáží postihnout šíření generativní, zprostředkované diasporami, i šíření vegetativní – klonální.

Cain et al. (2000) konstatuje, že získat kvalitní data o dálkovém šíření, především o ocasu disperzní křivky, přímým měřením v terénu je velmi obtížné a že adekvátní alternativou můžou být právě genetické metody. Dále uvádí, že genetické metody pracují se semenáčky či dalšími vývojovými stádii rostlin, tudíž je možné získat informaci nejen o šíření, ale také o uchycení semene a jeho dalším vývoji. Dochází tak ke zjištění tzv. efektivní disperze (to je disperze a uchycení semene) a ne jen k měření aktuální disperze – počtu šířených semen.

Samotné genetické metody jsou založeny na porovnávání vybraných markerů mezi jednotlivými analyzovanými vzorky zkoumaných rostlin. (Markery mohou být selektivně neutrální proteiny nebo samotná DNA.) K přenosu genetické informace mezi populacemi dochází nejen díky semenům, ale také díky přenosu pylu. Proto je potřeba používat markery

specifické jen pro semena a ne pro pyl, aby nedocházelo k zaměňování dat získaných z šíření pylu za data o šíření semen a nedocházelo tak k nadhodnocování údajů o ocasu disperzní křivky a potažmo tedy o celém dálkovém šíření (Cain et al. 2000). Těmi to markery může být cytoplazmatická DNA, zejména chloroplasty, které jsou předávány pouze maternálně (Cain et al. 2000). Cytoplazmatická DNA má jako marker své nevýhody, které spočívají za prvé v tom, že je haploidní a tudíž na ní nemohou být užívány techniky pro analýzu diploidního genomu. Za druhé geny v cytoplazmatické DNA leží pouze na jednom lokusu. Variabilita genetické struktury populace a na ní navazující podíl migrace ale stoupají s počtem obsazených lokusů. Proto nemusí být získaná data o dálkovém šíření vždy přesná (Cain et al. 2000). V nedávné době byla publikována studie, která ukázala, že chloroplastové mikrosatelity jsou variabilní komponenty chloroplastové DNA. A to díky tomu, že obsahují několik relativně krátkých polymorfních mononukleotidových úseků (Agarwal et al. 2008). Tím byl získán marker, který je maternálně děděn a je variabilní.

Pro studium klonálního šíření však není zapotřebí tak složitých technik, jako jsou genetické analýzy založené na cytoplazmatické DNA. Pro takový výzkum jsou dostačující techniky, které umožní identifikovat totožnost (klonálnost) či odlišnost analyzovaných vzorků. Takové techniky mohou být například isoenzymové analýzy.

### **2.7.1 Použití isoenzymů jako markerů pro studium klonálního dálkového šíření:**

Pro analýzy klonálního šíření *Rumex alpinus* mezi populacemi, v navazující diplomové práci, byly vybrány pro svou jednoduchou proveditelnost a interpretovatelnost, jako markery isoenzymy.

Elektroforetické analýzy isoenzymů se používají zhruba už od 60. let, kdy byla gelová elektroforéza poprvé použita v populační genetice (Kirschner et al. 2000). Od té doby došlo k metodickým i interpretačním vylepšením a isoenzymové analýzy jsou vedle molekulárních markerů (RFLP, PCR, RAPD) stále dobrým a levným zdrojem dat o populační dynamice. Výhodou isoenzymových analýz je také, to že jejich výsledky jsou celkem jasně interpretovatelné (Kirschner et al. 2000).

## 2.7.2 Enzymy a isoenzymy

Enzymy jsou skupina bílkovin (proteinů) sloužící jako katalyzátory chemických reakcí v buňce a zajišťující metabolismus organismu. Primární struktura enzymů je dána geneticky pořadím aminokyselin v peptidickém řetězci. Aminokyseliny se od sebe liší velikostí a přítomností různých funkčních skupin, pH nábojem a podle aminokyselinového zbytku se rozlišuje, zda jsou hydrofilní či hydrofobní. Zejména tři poslední vlastnosti ovlivňují tvar proteinu – tedy jeho sekundární a terciární strukturu. Uspořádání proteinu, jeho konformace, je udržována pomocí disulfidických a vodíkových můstků a také iontovými vazbami a hydrofobními interakcemi (Kirschner et al. 2000; Rosypal et al. 2003).

U enzymů bývá často funkční protein složen z více než jednoho peptidového řetězce. Řetězce mohou být produktem jednoho genu, nebo více genů a výsledný protein je složen z různých podjednotek kódovaných různými geny. Podjednotková struktura proteinů se nazývá kvartérní a podle počtu podjednotek se proteiny dělí na monomery, dimery, trimery, tetramery atd. (Rosypal et al. 2003).

Enzymy působí na látky zvané substráty a mění je a zároveň snižují aktivační energii reakce a mnohonásobně tím urychlují ustavení chemické rovnováhy. Isoenzymy (isozymy) jsou enzymy, které katalyzují stejnou chemickou reakci, ale liší se některou ze svých vlastností (Kirschner et al. 2000). Mají odlišnou, geneticky určenou, primární strukturu. Odlišnosti mezi isoenzymy jsou především v různé velikosti molekul a v záměně některých aminokyselin v molekulách (Kirschner et al. 2000). Takové odlišnosti se pak projeví zejména ve změně náboje a konformace molekul, katalytické aktivity isozymu, změně pH optima, změně specificity reakce a změně chování isozymu k aktivátorům a inhibitorům (Kirschner et al. 2000)

Isoenzymy se vyskytují v různých částech buňky a mohou být kódovány různými geny, výjimečně i různými DNA – jadernou nebo cytoplazmatickou. Isozymy mají v organismu různou funkci a to vzhledem k různému pH optimu a rozdílné regulovatelnosti inhibitory a aktivátory (Kirschner et al. 2000). Podmnožinou isozymu jsou allozymy, které jsou kódovány různými alelami téhož genu. V případě monomerního enzymu může mít tedy diploidní organismus dva allozymy, tetraploidní čtyři apod. Protože jsou allozymy produkty jednoho genu, jsou si navzájem velmi podobné (Kirschner et al. 2000). Studium allozymů, především enzymů složených z podjednotek schopných tvořit aktivní hybridní molekuly, má velký význam pro genetické studie (Kirschner et al. 2000).

### 2.7.3 Vlastní analýza isoenzymů

Díky svému náboji, mají isoenzymy schopnost pohybovat se v elektrickém poli. Tého schopnosti se využívá při metodě zvané elektroforéza. V alkalickém pH se proto většina aminokyselin chová jako kyselina, nese záporný náboj a pohybuje se v elektrickém poli ke kladně nabitě anodě. Většina elektroforéz probíhá na nosiči, kterým bývá polyakrylamidový nebo škrobový gel (Kirschner et al. 2000). Vloží-li se do elektrického pole homogenát proteinů, po elektroforéze se jednotlivé proteiny rozdělí na gelu podle své elektroforetické pohyblivosti. Vzniklé obrazce proteinů se nazývají patterns (Kirschner et al 2000). Je přitom důležité si uvědomit, že stejná elektroforetická pohyblivost proteinů na gelu ještě neznamená jejich genetickou totožnost (Kirschner et al. 2000).

Po samotné elektroforéze však nejsou žádné obrazce pozorovatelné. Proteiny se musí detekovat – obarvit specifickým či nespecifickým barvením (Kirschner et al 2000). V zásadě je toto barvení založeno na reakci, kterou enzym katalyzuje. Produkt reakce je pak barevný, to znamená, že v místě lokalizace enzymu se vytvoří barevný pruh. Nebo je barevný substrát – tedy látka, kterou enzym mění. Celý gel je pak zbarven, pouze místa s enzymovou aktivitou jsou odbarvena. Nebo je barvena reakce spřažená s enzymovou reakcí. Produkt reakce pak není barevný, ale je ho možno další reakcí zviditelnit (Kirschner et al 2000).

V Isoenzymové laboratoři Botanického Ústavu AV ČR v Průhonicích jsou používány detekční roztoky pro 6-fosfoglukonát dehydrogenázu (6 PGDH), alkohol dehydrogenázu (ADH), malát dehydrogenázu (MDH), glutamát dehydrogenázu (GDH), šikimát dehydrogenázu (SHDH), fofsfoglukomutázu (PGM), leucin aminopeptidázu (LAP), aspartát aminotransferázu (AAT), isocitrát dehydrogenázu (IDH), glukózofosfát izomerázu (GPI), NADH dehydrogenázu (NADHDH), glukózo-6-fosfát dehydrogenázu, malázu (ME), esterázy (EST), peroxid dismutázu (SOD). Všechny tyto enzymy jsou selekčně – neutrální, to znamená, že nepodléhají evoluční selekci a jsou relativně neměnné a společné pro většinu organismů.

### 2.7.4 Interpretace isoenzymových analýz

Pro interpretaci isoenzymových patterns je nejdůležitější předpoklad, že rozdílná pohyblivost isozymu v elektrickém poli odráží rozdíly v kódujících genech. Znamená to tedy, že pokud se patterns dvou individuí liší, předpokládá se, že rozdíly jsou geneticky založené a

dědičné (Kirschner et al. 2000). Dalším předpokladem je, že exprese enzymů je kodominantní, což znamená, že všechny alely daného lokusu genu jsou exprimovány. Nutná je také znalost kvartérní struktury detekovaného enzymu, tj. počet podjednotek, které enzym tvoří (Kirschner et al. 2000). Konečně, interpretaci analýz také ovlivňuje znalost o lokaci enzymů v různých částech buňky a znalost o jejich aktivovanosti v průběhu vegetačního období.

Na nejjednodušší úrovni se dá využít metoda porovnávání párů patterns a identifikaci klonality jedinců (Kirschner et al. 2000).

Další metodou může být interpretace patterns jako alelických frekvencí. Na začátku této metody je nutné vyhodnotit dědičnost patterns (isozymu) analýzou vyštěpování vloh v potomstvu hybrida (Kirschner et al. 2000).

Velkou roli v interpretaci patterns, jak už bylo řečeno, hraje počet podjednotek enzymu. Třetina enzymů je ve funkčním stavu tvořena pouze jednou podjednotkou, jsou to monomery. U diploida nalezneme proto v genu, který takový enzym kóduje, dvě alely s dvěma produkty (podjednotkami). U homozygota jsou produkty stejné a na gelu se zjevují jako jeden proužek, u heterozygota se objevují proužky dva, a to podle pohyblivosti produktů (Kirschner et al. 2000). Asi polovinu známých enzymů tvoří dimerické enzymy, složené ze dvou podjednotek. U diploida a zároveň homozygota se patterns neliší od monomerického enzymu. U heterozygota produkují různé alely (téhož lokusu) podjednotky o různé mobilitě. Podjednotky se náhodně párují do podoby funkčních molekul enzymu (Kirschner et al. 2000). Výsledný patterns je složen ze tří proužků (dvou homodimerických a jednoho heterodimerického, který je díky dvojnásobnému počtu molekul a tím větší katalytické aktivitě silnější) (Kirschner et al. 2000). Trimerní a tetramerní enzymy jsou již méně časté. Patterns trimerního enzymu je pak složen ze čtyř proužků, tertamer pak z pěti atd. (Kirschner et al. 2000). Komplikací v interpretaci, je výskyt proužků, vzniklých aktivitou heteromerických enzymů vzniklých kombinací podjednotek z různých lokusů (Kirschner et al. 2000). Takovéto tzv. intergenické heteromery se projevují jako zóny aktivity mezi produkty obou lokusů a omylem mohou být považovány za aktivitu produktů lokusu třetího (Kirschner et al. 2000).



## 2.8 Shrnutí literárního přehledu

Dálkové šíření diaspor je tvořeno komplikovaným působením mnoha různých faktorů a jeho studium se odehrává na mnoha úrovních. Studovat lze jednotlivé vektory, které dálkové šíření diaspor zapříčiňují. Zaměřit se lze také na to, jakým způsobem vektory dálkového šíření na diasporu působí a co je vlastně klíčovým hybatelem diaspor na dlouhé vzdálenosti. Několik autorů uvádí, že faktorem, který zapříčiňuje celé dálkové šíření diaspor, jsou vzácné, náhodné události (Cain et al. 2000; Bullock et Clark 2000; Soons et al. 2004; Vogt et al. 2004). Jsou to takové události, které působí v daném prostředí náhodně a jejich výskyt není tak častý. Pro anemochorii jsou to rychlosti větru, které přesahují průměrné hodnoty, tedy události typu vichřice, větrné víry apod. Působit jako vzácné, náhodné události mohou i větrné poryvy různého směru a síly odchylovající se od normálu. Soons et al. (2004) uvádí, že role těchto událostí, zejména vertikálních poryvů větru je klíčová pro nadzvednutí diaspor, bez kterého by se dálkové šíření diaspor vůbec neudálo. V hydrochorii působí jako vzácné, náhodné události zrychlení průtoku vody nebo zvýšení hladiny vody nad normální úroveň, tedy povodně a záplavy různé intenzity a rozsahu. Povodně způsobují transport většího množství diaspor ale také přepravu sedimentu s diasporami a tvorbu náplavů (driftů) (Merritt et Wohl 2002; Andersson et Nilsson 2002).

Samotná kvantifikace dálkového šíření, tedy to, jak daleko se diaspor rozšířili od mateřské rostliny, se zjišťuje buď přímým měření v terénu, nebo pomocí nepřímých metod. Metody nepřímého šíření dat jsou založeny na práci s jednotlivými faktory a jejich hodnotami, které dálkové šíření tvoří. Pomocí mechanistických modelů se z těchto proměnných tvoří křivky šíření pozorovaného druhu. Ačkoliv neustále dochází ke zlepšování těchto modelů, přidáváním dalších faktorů ovlivňující dálkové šíření (např. přidávání vzácných, náhodných událostí v modelech Soons et al. 2004, dochází se k názoru, že přímé měření dálkového šíření je nezbytné (Cain et al. 2000). A to zejména pro ověření správné funkce modelů a také pro získání reálných dat o ocasu disperzní křivky, který bývá modely zkršlován. Přitom právě ocas disperzní křivky popisuje šíření diaspor na dlouhé vzdálenosti. Přímé měření dálkového šíření diaspor je ale metodicky velmi náročné.

Cain et al. (2000) uvádí jako adekvátní náhradu přímého měření využití genetických analýz. Sběr vzorků pro analýzy je většinou metodicky jednodušší, a protože probíhá v přímo v terénu, dají se postihnout i vzácné, náhodné události formující ocas disperzní křivky.

Všechna tato měření dálkové disperze směřují k jejímu zahrnutí do dynamických modelů šíření druhů. Dynamické modely mohou být použity také pro predikci šíření invazního druhu a mohou se uplatnit při kontrole a likvidaci rostlinných invazí.

### 3. Metodika a možné směry navazující diplomové práce

Všechny studované lokality se nacházejí v Krkonošském národním parku, v nadmořské výšce pohybující se v rozpětí 850 - 1340m.n.m.

#### 3.1 Krkonoše

##### 3.1.1 Klima a geologie Krkonoš:

Geologicky patří Krkonoše k nejstarším pohořím v Evropě. První vrcholky se začali zdvihát už v mladších prvohorách (proterozoikum - 900-600 mil.let). V důsledku kadomského vrásnění došlo ke vzniku krystalických břidlic – hlavně svorů a ortorul (Chaloupský 1989). V prvohorách pak došlo k variskému (hercynskému) vrásnění, které způsobilo vyzvednutí dnešních Krkonoš (Chaloupský 1989). Během vrásnění došlo k metamorfóze sedimentů a vzniku nových hornin. Mezi nimiž jsou nejvýznamnější fylity (přeměněné jílové břidlice). V závěru vrásnění pronikla z nitra země tavenina, která se proměnila v žulový masiv (Chaloupský 1989). Ten se vyskytuje hlavně na polské straně Krkonoš a na české straně, která s ní sousedí. Svory se vyskytují hlavně v pásu od Pece pod Sněžkou přes Špindlerův Mlýn po Rokytnici nad Jizerou. Ortoruly se nacházejí v pásu mezi Pecí pod Sněžkou po Jánské Lázně (Geologická mapa KRNAP 1968). Vzácně se objevují bazické horniny jako vápenec, porfyrit a čedič (Šourek 1969).

Půdy na těchto podložích jsou převážně na živiny chudé horské půdy s přechodem k podzolům. Podle struktury jsou to půdy silně štěrkovité až kamenité (Svoboda et kol. 1984).

Klima Krkonoš je jedno z nejchladnějších v ČR. Letní teploty vzduchu se pohybují mezi 12 – 16 °C v červenci (Sněžka 1602 m.n.m – prům. teplota – červen: 8,5 °C), zimní teploty v lednu průměrně okolo -6°C. Průměrná roční teplota je 0- 6°C. (Svoboda et kol. 1984) Se vzrůstající nadmořskou výškou průměrná teplota klesá. Průměrné roční srážky se pohybují od 1000 – 1600 mm. Srážkové úhrny jsou v rámci celého území velmi proměnlivé a závisí na nadmořské výšce a orientaci svahů. Průměrný úhrn srážek v zimním období se pohybuje okolo 500 – 700 mm a v letním období okolo 700 – 800 mm. Větrné podmínky se také liší podle nadmořské výšky svahové orientace. Na hřebenech se rychlosti větru blíží i 10 m/s.(Kolektiv autorů 2007)

### 3.1.2 Historie Krkonoš

Ve středověku pokrývaly Krkonoše lesy, které sahaly až k Jičínu. Krkonoše protínaly obchodní stezky, podél kterých byly zakládány malé osady. Kolonisté se začali přicházet od 13. století hlavně kvůli těžbě rud a drahých kamenů. Původní bezlesí se nacházelo jen v nejvyšších polohách nad hranicí lesa a na lavinových drahách, kde byl růst lesa znemožněn (Jeník 1961).

V 16. století začaly mít Kutnohorské doly nedostatek dřeva a lesy v Polabí byly již vytěžené. Proto se těžba dřeva přesunula vzhůru do Krkonoš. Byly povolány dřevaři z Alp, kvůli své dovednosti splavovat dřevo (Lokvenc 1978). Ti zde kvůli obživě začali hospodařit a zakládali políčka. S nimi se do Krkonoš v té době dostal pravděpodobně i *Rumex alpinus* (Lokvenc 1978), který sloužil hlavně jako krmivo pro zvířata a na barvení oděvů na oranžovo (Wagenitz 1981).

Na konci 16. století bylo dřevo v Krkonoších již zcela vytěženo a dřevaři se přesunuli do Orlických hor. Část dřevařů v Krkonoších zůstala a živila se zemědělstvím. V 17. a 18. století se rozvíjelo v celých Krkonoších budní hospodářství - travení, ke kterému byly využívány i vysokohorské bezlesé polohy. (Lokvenc 1978) Toto hospodaření dalo vznik rozsáhlým krkonošským loukám. Louky byly využívány také k pasení, zejména krav a koz a v menším množství také koní. Od poloviny 19. století dochází k omezování budního hospodaření. Největší pokles budaření však nastává s odsunem německého obyvatelstva po 2. světové válce.

Počátkem 20. století se *Rumex alpinus* vyskytuje v pohoří jen řídce. V této době se také postupně mění využívání krajiny, která je teď spíše rekreační oblastí. Dochází k úbytku dobytka a chlévy se mění na ubytovny pro turisty. *Rumex alpinus* se začal šířit kolem bud (Hadincová 1997). Později v 60. letech 20. Století dochází k největšímu nárůstu *Rumex alpinus*. Je to hlavně díky správě nově založeného Krkonošského národního parku (1963), která prosazuje názor, že kosení může uškodit druhové bohatosti luk (Šourek 1969). Pod některými boudami jsou v té době masivní porosty *Rumex alpinus* a začíná se šířit i do luk, i když jeho rozšíření není zdaleka tak rozsáhlé jako v současnosti (Krahulec 1996, Bucharová 2003)

V 70. letech 20. století byl stav luk velmi špatný, proto správa KRNAP opět nakázala vlastníkům kosit pozemky (Bucharová 2003). Degradace luk se tím zastavila, ochuzování půd vyvolaný pouhým odvozem a kosením sena se však nezastavilo.

Od 90. let přestalo nařízení o kosení platit a v důsledku toho je dnešní stav dost různorodý (Krahulec et al. 1997)

### 3.2 *Rumex alpinus* (morfologie, ekologie a rozšíření)

*Rumex alpinus* je vytrvalá bylina, vysoká do 2m s velkými, až 50cm dlouhými lysými listy. (Šomšák 1997). Listy mají široce vejčitou srdčitou bázi, na konci jsou tupé, stopka je dlouhá 70 - 80cm. Květenstvím je lata, která je bezlistá, s přímými větvemi. Plodem jsou nažky ukryté v trojbokých nebo srdčitých krovkách (Šmarda et al. 1963). Červenková (2007) uvádí průměrně 5030 plodů na jednu latu, Šmarda (1963) jen kolem 3000 plodů. Rostlina má vytrvalý, větvený segmentovaný stonek, o průměru cca 3cm, oranžové barvy. Oddenek je zhruba 5cm pod zemí, každý segment odpovídá 1 vegetační sezóně. Z postranních větví starých 1 rok vyrůstá lodyha nesoucí reprodukční orgány, po dozrání plodů větve odumírají (Šmarda et al. 1963). Jednotliví autoři uvádějí různé stáří živého oddenku, Šmarda (1963) uvádí až 8 let, pak začne oddenek odumírat. Klimeš (1992) uvádí životnost jednoho segmentu až 20 let.

Původními stanovištěm šťovíku alpského jsou nivy horských potoků nad hranicí lesa (Schustler 1918). Je to nitrofilní, konkurenčně silný druh a dnes se chová jako synantropní a ruderalní. Jeho výskyt můžeme pozorovat na bezlesích stanovištích bohatých na dusík – tedy zejména v blízkosti lidských sídel (horské boudy – odpadní stružky), na bývalých nocležištích dobytka, a podél cest, kde je dále rozšiřován lidmi (Bucharová 2003). Vytváří zde husté porosty. Chybí na půdách chudých na dusík (Wagenitz 1981).

*Rumex alpinus* má velkou regenerační schopnost. Oddenky slouží jako zásobní orgány, obsahují kolem 50 % zásobních látek z celkového objemu (Klimeš et Klimešová 1996). Oddenek tedy umožňuje rychlou regeneraci i po mnohonásobném pokosení (Bucharová 2003).

K šíření *R. alpinus* dochází generativní cestou (semena) i vegetativní cestou (klonální růst populací). Růstová rychlost populací je vysoká, takže pravděpodobně stále a dochází ke zvětšování porostů, hlavně pomocí klonálního růstu (Červenková 2007). Pod porostem je velmi bohatá semenná banka, kvetoucí rostlina může vyprodukovat kolem 5000 semen (Červenková 2007). Semena zde téměř neklíčí (Bucharová 2003, Klimeš 1992), ale mohou hrát roli při obnovování porostu po případné disturbanci, např. po dvou letech není už zásah postřikem Round-up patrný (Bucharová 2003). Semena hrají významnější roli patrně spíše při

šíření na delší vzdálenosti (Červenková 2007). Díky krovkám dobře plavou, což umožňuje šíření rostliny směrem po proudu vodních toků. Kubátová (1994) zjistila u příbuzného druhu *R. longifolius* značné rozdíly v počtu semen na transektu po směru převládajícího větru a proti němu, což poukazuje na možnost šíření i touto cestou. Významné také zřejmě bude vegetativní šíření podél toku pomocí úlomků oddenků a stonků. U rodu *Rumex* je dále známa i exozoochorie (Cavers et Harper 1964). Semenáčky však nejsou příliš kompetičně zdatné, v uzavřeném porostu téměř neklíčí a obtížně se uchycují v zapojeném drnu na louce (Bucharová 2003, Červenková 2007).

*Rumex alpinus* je původní v Alpách, na Kavkaze, v pohořích Balkánského poloostrova (Wagenitz 1981) a pravděpodobně v Karpatech (Husáková 1978). V Krkonoších se vyskytuje zhruba od 16. století jako užitková rostlina a používal se jako užitková bylina. Druhotně se vyskytuje také ve Skotsku, Severní Americe a na Jávě, kde zplaněl (Wagenitz 1981). V České republice se vyskytuje i v jiných pohořích – Orlických horách, na Kralickém Sněžníku, v Jeseníku a v Beskydech (Slavík 1981).

### 3.3 Konkrétní plánované pokusy a sledování:

Metodicky je studium dálkového šíření diaspor velmi náročné, proto již v roce 2007 proběhly první testovací pokusy. Jejich cílem bylo vyzkoušet proveditelnost jednotlivých metodik a vhodnost vybraných lokalit.

#### 3.3.1 Dálkové šíření na loukách

Ke studiu disperze větrem se počítá s použitím zemních lapacích pastí k odchytu semen. Bude se jednat se o trychtýře částečně zapuštěné do země, které budou rozmístěny do čtyř stran podle převládajícího větru okolo matečné populace šťovíku, ze které se šíří semena. První trychtýř bude od populace vzdálen 1m, největší plánovaná vzdálenost pastí od populace je uvažována od 50m a více a bude upřesněna podle terénních podmínek. Pasti budou ponechány v louce zhruba měsíc.

#### 3.3.2 Šíření podél potoků

Dálkové šíření podél potoků bude studováno pomocí lapacích pastí umístěných do koryta potoka. Pastě jsou konstruovány z umělohmotné sítě sešité do tvaru saku přichycené na kovovém rámu. Do potoka se budou umísťovat pomocí hřebíků ve dně a provázků

zachycených na okolní vegetaci. Pastě budou podle možností umístovány do nejsilnějšího proudu, aby se zachytilo, co nejvíce diaspor. Do transektu pod matečnou populací bude umístěno 10 lapacích pastí. První bude vzdálena 10 metrů od matečné populace a další pasti budou umístovány po 10 metrech od předchozí pasti. Rostliny šťovíku podél transektu pod matečnou populací budou odstraněny, aby nezkreslovaly výsledky. Bude změřena rychlost průtoku vody. Délka pokusu bude zhruba měsíc.

Dále je plánováno provést vypouštěcí experiment tj. pokusné vypuštění definovaného počtu semen ve stejné vzdálenosti, jako se nachází matečná populace. Zjistí se tím aktuální záchytná schopnost (poměr, míra) (ACR - actual capture rate – Vogt 2004) pastí. (ACR = počet zachycených diaspor/počet vypouštěných diaspor v %). V důsledku úzkého profilu koryta potoka, může nastat případ, že pasti nejbližší populaci – místu vypouštění - vychtají všechna vypuštěná semena a do vzdálenějších pastí doplave méně nebo žádná semena. Tento jev by tedy znemožnil postihnout na jaké vzdálenosti se semena šíří od mateřské populace a kolik semen se „ztratí“ během šíření. Aby se zamezilo této chybě, bude aktuální záchytná schopnost pastí testována pro každou past jednotlivě. Tj. definovaný počet semen se vypustí v místě mateřské populace a bude se nejprve zachytávat pouze první pastí. Pak se první past odebere a ze stejné vzdálenosti se provede další vypuštění pro druhou past. Tak se bude vypouštění opakovat pro všechny zbývající pasti.

Tento experiment proběhne na všech vybraných potocích, vzhledem k odlišnému tvaru toku a odlišných rychlostí průtoků vody. Pomocí získaných dat budeme moci vypočítat celkový počet semen, které propluly studovaným transektem potoka za dobu provádění pokusu (RST – river seed transport, Vogt 2004). (A to jako průměr semen zachycených pastmi/ACR (aktuální záchytná schopnost).)

### 3.3.3 Klonální šíření

Klonální šíření druhu bude zkoumáno pomocí izoenzymových metod, kterými by se mělo dospět k poznání příbuznosti klonálních populací v rámci jednotlivých lokalit a také mezi lokalitami. Ve vybraných populacích budou odebrány vzorky listů a ty budou zanalyzovány v laboratoři BÚ AVČR Průhonice.

V první fázi je plánován odběr vzorků v jednotlivých velkých populacích druhu. Tento odběr bude prováděn ve čtvercové síti o velikosti oka 1m a jeho cílem bude identifikace míry generativního a vegetativního rozmnožování v rámci jednotlivých populací.

V druhé fázi pak bude sledována prostorová struktura jednotlivých klonů na větším měřítku a to jak v rámci rozsáhlých lučních enkláv, tak v rámci povodí jednotlivých potoků. Tím bude stanovována schopnost dálkového klonálního šíření daného druhu, ke kterému pravděpodobně dochází pomocí úlomků oddenků.

V roce 2007 proběhly první kontrolní zkoušky 4 vzorků ze dvou lokalit. Enzymové komplexy jsou dobře barvitelné, zanalyzované vzorky jsou ale invariantní. To může být v důsledku malého počtu vzorků, nebo přítomností pouze jedné genové varianty v Krkonoších. K tvorbě podložených závěrů však bude potřeba dalších analýz.

### **3.4 Popis studovaných lokalit:**

Ke zkušebním pokusům v roce 2007 byly vybrány 4 lokality. Do budoucna se v rámci diplomové práce počítá se zvýšením počtu lokalit a to především lokalit, kde se bude provádět studium dálkového šíření větrem. Lokality budou vybrány tak, aby se postihlo šíření do všech světových stran.

#### **3.4.1 Louka pod Dvorskou boudou**

Tato lokalita byla vybrána pro studium větného šíření. Nachází se ve výšce zhruba 1340m.n.m. pod Dvorskou boudou. Louku protíná zelená turistická značka – Liščí cesta. Louka je na svažitém terénu. Populace šťovíku se zde nacházejí odděleně a ne jako velká šťovíková monocenóza. První pokus byl realizován zhruba 20m od cesty. 114 lapacích trychtýřů bylo zakopáno pod vybranou populaci.

#### **3.4.2 Zelený potok**

Zelený potok v Peci pod Sněžkou je první ze tří potoků vybraných pro studium hydrochorie. Potok se nachází z velké části při červené turistické značce směrem z Pece pod Sněžkou na Jelení boudy. Pokusy byly prováděny na části potoka v nadmořské výšce cca 850m.n.m., nedaleko rozcestí vedoucí na Richterovy Boudy. Lapací sítě byly umístěny do koryta potoka do transektu o délce 100m.

#### **3.4.3 Červený potok**

Dalším z vybraných potoků je Červený potok nad Špindlerovým Mlýnem. Studovaná lokalita se nachází v nadmořské výšce zhruba 1050m.n.m., cca 200m od rozcestí Davidovy



boudy podél Davidovy cesty (modrá turistická značka směrem na Špindlerovu boudu). Zde byly opět do 100m transektu podél cesty umístěny lapací sítě.

#### **3.4.4 Modrý potok**

Poslední potoční lokalitou je Modrý potok v Modrém Dole, ležící v nadmořské výšce zhruba 1000m.n.m. Pastě byly umístěny ve 100m transektu, který končil u Modrodolského vodopádu.

### **3.5 Možné potíže s realizací a metodická vylepšení**

Hlavním nepřítelem realizace všech typů pastí je především počasí. Výkyvy způsobují poškození pastí. Jedná se hlavně o poškození bouřkami.

Lapací zemní trychtýře jsou zaplavovány vodou a obsah nachytaného materiálu je tak znehodnocován. Trychtýře je proto nezbytné vyvýšit, aby nedocházelo k padání drobných živočichů dovnitř a mohla odtékat dešťová voda. Toho bude docíleno zapuštěním PET lahve do země a vložením trychtýře do lahve.

Vodní lapací pastě jsou také poškozovány zejména bouřkami a následným vzestupem vody a zrychlením průtoku. V rychlejších potocích (Červený a Zelený) došlo vlivem prudkého proudu vody k vytržení pastí z ocelových rámců a odnesení celého lapacího saku dále po proudu a tím k znehodnocení celého nachytaného obsahu. Pro vylepšení pastí bude v příštích pokusech zapotřebí použít pevnějšího materiálu než dosud a pasti ještě lépe ukotvit.

## 4. Závěr

Studium a přímé měření dálkového šíření rostlin je důležité pro tvorbu dynamických modelů šíření rostlin v krajině. Dálkové šíření (křivka šíření a zejména její ocas) je důležitou proměnnou těchto modelů. Pro tvorbu dynamických modelů, které správně předpovídají další šíření daného rostlinného druhu, jsou potřeba přesné (z přímého měření získané) křivky šíření.

Přímé terénní měření křivky šíření *Rumex alpinus* bude také náplní této diplomové práce. Tato měření budou probíhat na vybraných lokalitách v Krkonošském národním parku. Cílem měření je získat data o dálkovém šíření *R. alpinus* pomocí anemochorie v lučních populacích a pomocí hydrochorie v populacích podél vybraných potoků. Získaná data se použijí k vylepšení dynamického modelu šíření *Rumex alpinus* v Krkonoších, který ve své diplomové práci zkonstruovala Červenková (2007). Model pak bude moci být použit k predikci šíření invaze šťovíku na území Krkonošského parku. Pomocí modelu se vtipují místa nejnáchylnější k budoucí invazi. Tato místa se pak budou moci doporučit správě KRNAP k přednostní ochraně.

## 5. Citovaná literatura:

- Agarwal, M., Shrivastava, N., Padh, H. (2008): Advances in molecular marker techniques and their application in plant sciences. *Plant Cell Rep.* 27:617-631
- Andersson, E. & Nilsson, C. (2002): Temporal variation in the drift of plant litter and propagules in a small boreal river. *Freshwater Biology* (2002) 47, 1674–1684
- Barrat-Segretai, M-H. (1996): Strategies of reproduction, dispersion and competition in river plants: a review. *Vegetatio* 123(1): 13-37
- Barrat-Segretain, M-H. & Bornette, G. (2000): Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421: 31–39, 2000.
- Bucharová, A. (2003): *Rumex alpinus* v Krkonoších – rozšíření a management. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. (2000): Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521
- Begon, M, Harper, J.L. & Townsend, CR. (1997): *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. & Strand, A.E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. *American journal of botany* 87(9): 1217-1227
- Cavers, P.B, & Harper, J.L. (1964): *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Journal of ecology* 52
- Cronk, Q.C.B., & Fuller, J.L. (1995): *Plant invaders. The Great to natural ecosystems*. London: Chapman and Hall
- Červenková, Z. (2007): *Invaze druhu Rumex alpinus v Krkonoších na krajinné úrovni*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Edwards A.L. & Wyatt R. (1994): Seed buoyancy and viability in of the wetland milkweed *Asclepias perennis* and an upland milkweed *Asclepias exalta*. *Bull. Torey Bot. Club* 121(2): 160-169
- Fér, T. (2000): *Vztah parametrů generativního šíření vodních rostlin k jejich skutečnému rozšíření podél vodního toku*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.

- Hadincová, V., Herben, T., Kovářová, M., Krahulec, F. & Pecháčková S. (1997): Změny v produkci jednotlivých druhů Krkonošských luk v průběhu deseti let, *Opera Corconica* 34: 59-77
- Geologická mapa Krkonošského národního parku, (1968): Praha: ÚÚG
- Higgins, S.I., Richardson, D.M., & Cowling, R.M. 1996. Modeling invasive plant spread: The role of plant-environment interactions and model structure. *Ecology* 77
- Howe, H.F., & Smallwood, J. (1982): Ecology of seed dispersal, *Annual Review Ecology Syst.* 13: 201 – 228
- Husáková, J. (1978): The phytocenological comparisons of stands with *Rumex alpinus* L. in the Sudeten and Carpathians. *Acta botanica slovacica acad. sci. slovacae, ser A*, 3
- Chaloupský, J. (1989): Geologie Krkonoš a Jizerských hor. Praha: Ústř. úst. geol.
- Janzen, D.H. (1970): Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*. 104(940):501–528.
- Jeník, J. 1961. Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Praha: Nakladatelství ČSAV.
- Johansson, M.E., Nilsson, C., Nilsson, E. (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal?. *Journal Veg. Sci.* 7: 593-593
- Jongejans, E., & Schippers, P. (1999): Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos* 87: 362-372
- Jongejans, E., & Telenius, A. (2001): Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (*Apiaceae*). *Plant ecology* 152: 67 -78
- Kirschner, J., Kirschnerová, L., Kottová, K., Plačková, I., Štěpánek, J., Tichý, M. (2000): Analýza isoenzymů v populační biologii rostlin. Průhonice
- Klimeš, L. (1992): The clone architecture of *Rumex alpinus* (Polygonaceae). *Oikos* 63
- Klimeš L., Klimešová, J. & Osbornová, J. (1993): Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: effect of burial, *Vegetatio* 109: 153-160
- Kolektiv autorů (2007): Atlas podnebí Česka. Climate atlas of Czechia. Praha – Olomouc: ČHMÚ, Univerzita Palackého v Olomouci.
- Krahulec, F., Blažková, D., Balátová-Tuláčková, E., Štursa, J., Pecháčková, S., & Fabšičová, M. (1996): Louky krkonoš: Rostlinná společenstva a jejich dynamika. *Opera corconica*
- Kubátová, D. (1994): Ekologická studie invazního druhu *Rumex longifolius* v Krkonoších. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Lokvenc, T. (1978): Toulky krkonošskou minulostí. Hradec Králové: Kruh.
- Nehrbass, N., Winkler, E., & al. 2007. A simulation model of plant invasion: long-distance

- dispersal determines the pattern of spread. *Biological invasions*, 9
- Nielsen, C., Hartvig, P & Kollman, J.(2008): Predicting the distribution of the invasive alien *Heracleum mantegazzianum* at two different spatial scales. *Diversity and Distribution* 14: 307-317
- Merritt, D. & Wohl, E.E.(2006): Processes governing a hydrofory along rivers: Hydraulics, Hydrology, and dispersal phmenology. *Ecological Applications*, 12(4), 2002, pp. 1071–1087
- Müller-Schneider & Lhotská .(1971): Zur Terminologie der Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. *Folia Geobot. Phytotax* 6(4):407-417 (sec.in Fér, T. (2000): Vztah parametrů generativního šíření vodních rostlin k jejich skutečnému rozšíření podél vodního toku. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.)
- Nogales, M., Delgado, J.D., & Medina, F.M.(1998): Shrikes, lizards and *Lycium intricatum* (Solanaceae) fruit: a case of indirect seed dispersal on an oceanic islands (Alegranza, Canary Islands). *Journal of Ecology* 86: 866-871
- Pyšek, P. & Prach, K.(1993): Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography*. 20: 413–420.
- Pyšek, P. & Tichý .(2001): Rostlinné invaze. Brno: Rezekvítek
- Pyšek, P. & Sádlo, J. (2004): Zelení cizinci a nové krajiny 1 (Zavlečené rostliny, Sklízíme, co jsme zaseli?). *Vesmír* 83
- Pyšek, P. , Jarošík, V., Müllerová, J., Pergl, J., Wild, J.(2008): Comparing the rate of invasion by *Heracleum mantegazzianum* at continental, regional and local scales. *Diversity and Distribution* 14:355-363
- Quinn, R.M., Eversham, B.C & Wood, S.N.(1994): The biogeography of scarce vascular plant in Britain with respekt to habitat preferences, dispersal ability and reproductive biology. *Biol.Cons* 70: 149-157
- Riis, T.(2008): Dispersal and colonisation of plants in lowland stress: sukces rates and bottlenecks. *Hydrobiologia*. 596: 341-351
- Ridley, H.N. (1930): The dispersal of plants throughout the Word. Ashford: L.Reeve & Co.( sec. in Fér, T. (2000): Vztah parametrů generativního šíření vodních rostlin k jejich skutečnému rozšíření podél vodního toku. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.)
- Rosypal, S. & kol.(2003): Nový přehled biologie. Praha: Scientia, spol s.r.o, (Pedagogické nakladatelství)

- Sampson, C. (1994): Cost and Impact of Current Control Methods Used Against *Heracleum mantegazzianum* (Giant Hogweed) and the Case for Instigating a Biological Control Programme (ed. by L.C. de Wall, L.E.Child, P.M. Wade & J.H. Brock, Chichester: Wiley&Sons)
- Schneider, R.L. & Sharitz R.R. (1998): Hydrochory and regeneration in bald cypress-water tumpelo swamp forest. *Ecology* 69: 1055-1063
- Schupp, E.W. (1992): The Janzen–Connell Model for Tropical Tree Diversity: Population Implications and the Importance of Spatial Scale. *The American Naturalist*, 140(3):526–530.
- Schustler, F. (1918): Krkonoše. Archiv pro přír. výzkum Čech.
- Slavík, B. (1986): Fytokartografické syntézy. Průhonice: BÚ ČSAV.
- Slavíková, J. (1986): Ekologie rostlin. Praha: Státní pedagogické nakladatelství
- Svoboda & kol. (1984): Atlas ČSSR, Praha: Geodetický a kartografický podnik
- Soons, M.B., Heil, G.W., Nathan, R. & Katul, G.G. (2004): Determinant of long-distance seed dispersal by wind in grasslands, *Ecology* 85(11): 3056-3068
- Šmarda, J., Šeda, Z., Chládek, F., Kunert, J., & Ondráčková, F. (1963): Druhotná rostlinná společenstva v tatranském národním parku. Knižnica sborníka prác o tatranskom národnom parku.
- Šomšák, L. & kol. (1997): Velká kniha rostlin, hornin, minerálů a zkamenělin, Bratislava: Příroda, a.s.
- Šourek, J. (1969): Květena Krkonoš. Praha: Academia.
- Tremlová-Blažková, K. (2005): Význam vlastností rostlin pro rozšíření druhů suchých trávníků. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Vogt-Andersen, U. (1994): Sheep grazing as Method of Controlling *Heracleum mantegazzianum*, Ecology and management of invasive riverside plants (ed. by L.C. de Wall, L.E.Child, P.M. Wade & J.H. Brock, Chichester: Wiley&Sons)
- Vogt, K., Rasran, L. & Jensen, K. (2004): Water-borne seed transport and seed deposition during flooding in a small river-valley in Northern Germany. *Flora* 199: 377–388
- Wagenitz, G. (1981): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Publischer. Chap. Polygonaceae.