

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra Botaniky

**POPULAČNÍ BIOLOGIE *PUCCINELLIA DISTANS* V OKOLÍ  
POZEMNÍCH KOMUNIKACÍ**

**POPULATION BIOLOGY OF *PUCCINELLIA DISTANS* ALONG HIGHWAYS**

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Tomáš Herben, CSc.

Barbora Paulerová  
Září 2008

Diplomová práce **Barbory Paulerové** byla obhájena na katedře botaniky PřF UK v Praze dne 23.9.2008 a ohodnocena klasifikačním stupněm **v ý b o r n ě**.

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně s využitím uvedené literatury a informací, na něž odkazuji. Svoluji k jejímu zapůjčení s tím, že veškeré (i přejaté) informace budou řádně citovány.

19.2.2008 Pauluová

## ABSTRAKT

---

Pozemní komunikace, kterých na světě stále přibývá, znamenají významný zásah do krajiny i do okolních ekosystémů. V bezprostředním okolí komunikací se vytváří specifické prostředí, dané odlišnými abiotickými faktory, zvýšeným přísunem diaspor i charakteristickým managementem (kosení, solení, atd.). Masové používání zimních posypů vyvolává změny v přirozeném složení vegetace podél komunikací. Z původních druhů mizí ty citlivější a přežívají druhy k soli tolerantní.

V Evropě je věnováno nejvíce pozornosti druhu *Puccinellia distans*, který se během několika desetiletí rozšířil podél komunikací v celé Evropě. Na jeho příkladu jsem v diplomové práci zkoumala procesy, určující výskyt druhu, a místní druhové složení. Mohou to být ekologické podmínky (zasolení a půdní vlastnosti, světelné podmínky, kompetice) nebo schopnosti šíření a populační dynamika.

Jedinci *P. distans* byli označeni a pomocí velikostí trsů (zjištěných z fotografií v ArcGis) sledována jejich dynamika v různých podmínkách. Byly také založeny trvalé plochy s různým managementem a jedinci v nich sledováni stejným způsobem. Na nově postaveném úseku komunikace bylo sledováno šíření druhu, jednak opakovaným mapováním a jednak kladením pastí na diaspory. Z těchto dat byly zkonstruovány křivky šíření jedinců i diaspor na měřítku stovek metrů.

Za úspěchem druhu *Puccinellia distans* v okolí pozemních komunikací stojí kombinace více faktorů. Jsou jimi: vysoká schopnost šíření v linii pozemních komunikací včetně velkých vzdáleností; vysoká disturbance prostředí a tedy dostatek stanovišť, navíc se zvýšenými stresovými faktory (např. zasolení) a tudíž sníženou konkurencí; strestolerance a vysoká úroveň přežívání zejména při snížené konkurenci.

**Klíčová slova:** *Puccinellia distans*, populační biologie, dálkové šíření, křivka šíření, pozemní komunikace, gradient zasolení, kompetice.

## SUMMARY

---

There are more and more highways and roads in the world. They mean an important intervention to the landscape and road surrounding ecosystems. Road environment is very specific, formed by different abiotic factors, high diaspores supply and by typical management (mowing, application of roadsalt, etc.). Natural species diversity is changed by massive use of winter de-icing agents along highways. The sensitive species are disappearing and salt tolerant species survive.

In Europe, the biggest attention is paid to the species *Puccinellia distans*, which spread during last few tens of years along highways in all Europe. On its example, I was looking in my diploma thesis for processes, that determine the presence of the species and the local species diversity. It could be the ecological conditions (salt and soil characteristics, light conditions, competition) or dispersal ability and population dynamics.

The individuals of the species *P. distans* were marked. By means of the size of its tussocks (calculated from photographs in ArcGis) the dynamics was observed in different conditions. Permanent plots with different management were also established and the individuals were observed in the same way. On a newly built highway segment the presence of the species was monitored: first, by repeated mapping, and second, by installing diaspore traps. From this data, the dispersal curves were calculated for individuals and diasporas, on the scale of hundreds of metres.

The success of the species *Puccinellia distans* along highways is caused by combination of multiple factors. They are: high dispersal ability along roads and highways, inclusive of long distances; high level of environment disturbance, and thus sufficient number of habitats, moreover with increased stress factors (for example salt concentration), causing decreased competition; stress toleration and high level of surviving, particularly in conditions of decreased competition.

**Key words:** *Puccinellia distans*, population biology, long distance dispersal, dispersal curve, highway and roadside vegetation, salination gradient, competition.

## OBSAH

---

ÚVOD .....	1
I. O druhu .....	4
Popis a taxonomie .....	4
Rozšíření a stanoviště .....	5
Ekologické nároky .....	7
II. O druhu v okolí pozemních komunikací .....	8
III. Cíle diplomové práce .....	11
METODIKA .....	12
Výběr lokalit .....	13
Populační dynamika .....	15
Kompetiční vlastnosti .....	17
Šíření .....	19
VÝSLEDKY .....	22
Populační dynamika .....	23
Kompetiční vlastnosti .....	26
Šíření .....	32
Opakované mapování – matice .....	32
Křivky šíření jedinců .....	34
Křivky šíření semen .....	35
Srovnání křivek šíření semen a jedinců .....	36
DISKUSE .....	38
Populační dynamika .....	39
Kompetiční vlastnosti .....	42
Šíření .....	44
Dynamika druhu .....	48
ZÁVĚR .....	49
LITERATURA .....	50

## ÚVOD

---

Botanika je široký vědní obor, v jejímž okruhu zkoumání převládají spíše práce o druzích a společenstvech v „přírodě“ (přírodních nebo přírodě blízkých biotopech vnímaných veřejností jako „příroda“). Přesto se spousta zajímavých dějů odehrává v našem nejbližším okolí před našima očima. Příkladem je vegetace v okolí pozemních komunikací. Fenomémem v okolí pozemních komunikací se v posledních desetiletích staly slanomilné druhy, šířící se podél silnic se zimní údržbou solením. Na těchto stanovištích je možné snadno zkoumat jednu ze základních otázek obecné ekologie: Co určuje druhové složení společenstev?

Výskyt druhu na stanovišti je dán vnějšími (schopnost šíření či dostupnost diaspor) a vnitřními procesy (ekologické podmínky stanoviště včetně kompetice). Tradičně byly pro výskyt druhu považovány za klíčové vnitřní procesy (van Groenendael et al., 2000). Jestliže podmínky na stanovišti nespĺňujú nároky druhu, druh se zde nevyskytuje. Buď proto, že podmínky fyzicky nepřezijí (přesněji některá z jeho životních fází) nebo proto, že je kompetičně silnějším druhem vyloučen (Tilman, 1982). V případě pozemních komunikací ekologické podmínky stanoviště zahrnují například zhoršené půdní podmínky dané zejména zasolením. Různé životní fáze druhu (dospělec, semenáček, apod.) reagují na různé podmínky nezávisle, dohromady však musí přežít všechny, aby mohl druh uspět (Rozema, 1975). Teprve potom nadchází otázka kompetice, například o světlo, a případného kompetičního vyloučení.

Později se objevily názory upřednostňující vnější procesy jako určující pro výskyt druhu. Základním dějem je kolonizace. Diaspory mohou být na stanovišti přítomné (druh je v místním species-poolu) nebo se sem musí nějakým způsobem dostat (Zobel et al., 2000). Jestliže není druh šíření schopen, nemůže obsadit ani potenciálně vhodné stanoviště. Nejběžnějším druhem stanovišť v okolí pozemních komunikací je dnes zblochanec oddálený, *Puccinellia distans*. Do květeny naší republiky sice patří díky dřívějšímu výskytu na vnitrozemských slaniscích, ale v lokální zásobárně druhů v okolí pozemních komunikací není původní. Během pár desítek let se rozšířil z mořských pobřeží do vnitrozemí téměř celé Evropy (Scott et Davison, 1982) včetně České republiky (Suchara, 1986).

Šíření *P. distans* probíhá na dvou úrovních: rozšiřování místních populací a překonávání velkých vzdáleností. Vegetativní rozrůstání je velmi pomalé, za rok dosahuje několik málo centimetrů (Klímešová et Klímeš, 1998). Druhým způsobem je generativní reprodukce. Lehké obilky *P. distans* mají průměrnou velikost 1,7 x 0,4

x 0,7 mm, průměrnou hmotnost 0,3 mg, a výjimečně se mohou vytvořit nějaké přívěsky (<http://www.ufz.de/bioflor/>, 22.3.2005). Taková semena jsou tedy dobře přizpůsobená (především svou hmotností a velikostí) k šíření větrem i na velké vzdálenosti. Zachytit data o dálkovém šíření není vůbec jednoduché a používají se různé metody – sledování dráhy semene, výpočet ze vzdáleností semenáčku a rodiče či použití pastí (Bullock et al., 2006). Dálkové šíření diaspor souvisí mimo jiné s demografickými charakteristikami zdrojových populací, především produkcí semen, která je dále úzce spjata s přežíváním jedinců (Jongejans et al., 2008).

Diskuse na téma významu jednotlivých procesů určujících přítomnost druhů není uzavřená. Studium výskytu a dynamiky *Puccinellia distans* v okolí pozemních komunikací v diplomové práci může svým dílem k této diskusi přispět. Co stojí za úspěchem *P. distans*? Jaká je jeho dynamika na těchto stanovištích a jaký faktor je pro jeho dynamiku nejdůležitější?



## I. O druhu

---

### Popis a taxonomie

*Puccinellia distans* je řídkce trsnatá šedozelená tráva bez výběžků, s přímými nebo obloukovitě vystoupavými stébly. Celá rostlina je lysá, pochvy jsou rovněž hladké. Čepele 1,5–4 mm široké, až 10 cm dlouhé, někdy s kápovitě nebo člunkovitě zakončenou špičkou. Jazyčky jsou krátké a tupé. Květenství tvoří otevřené řídké laty, jejichž drsné větve vodorovně odstávají, po odkvětu zpět odehnuté. Klásky bývají čárkovitě podlouhlé, 3–9 mm dlouhé, 2- až 9květé, plevy vejčité, pluchy oválné, tupě zaoblené, bez osin, na bázi chlupaté (Hejný et al., 1979; Heinrich, 1984)

Rod *Puccinellia* zahrnuje skupinu alkalifilních trav (z čeledi *Poaceae*) rozšířenou na zasolených půdách po celém světě mimo tropickou oblast. Ve střední Evropě udává Moravcová (2001) 5 druhů: *Puccinellia maritima*, *P. capillaris*, *P. distans*, *P. limosa* a *P. peisonis*. Poslední tři zmíněné jsou zahrnovány do společné skupiny *P. distans* agg. Podle Dettmara (1993) tato skupina zahrnuje také *P. capillaris*. Jestliže v textu zmiňuji *Puccinellia distans*, mám na mysli *Puccinellia distans* subsp. *distans* (nejčastější synonymum je *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.), nikoli tuto souhrnnou skupinu tří poddruhů.

Všechny tři poddruhy *P. distans* agg. jsou podle Moravcové (2001) původní na slaniskách. Jsou to 15 – 40 (zřídka až 60) cm vysoké trsnaté trávy. *Puccinellia distans* subsp. *limosa* (Schur) Jáv. má hlavní těžiště výskytu v Panonské nížině s ojedinělými záznamy z Německa. *P. distans* subsp. *peisonis* je endemit Panonské nížiny s kratšími tlustšími listy než předešlá. Od sebe navzájem i od *Puccinellia distans* s. str. se odlišují na základě těchto morfologických znaků: počet větví v nejnižším uzlu laty, nejkratší délka této větve (u *P. distans* delší), délka čtyřkvětého klásku, délka jeho nejnižší vnější pluchy, délka prašníku (u *P. distans* kratší), délka stébla či počet odnoží. Moravcová (2001) přiznává, že zde panuje poměrně velká variabilita, zejména v závislosti na typu stanoviště (pro *Puccinellia distans* se dají odlišit morfotypy slaniskové a ruderalní) a taktéž genotypu (*P. limosa* se vyskytuje jako tetraploid i hexaploid, *P. distans* jako diploid, tetraploid i hexaploid, základní chromosomové číslo obou druhů je 7 - <http://www.ufz.de/bioflor/>, 22.3.2005).

V praxi je nejjednodušší držet se základních charakteristik: *P. limosa* mává čepele složené až svinuté, klásky často nafialovělé, nejčastěji 4-8květé. *P. distans* mává čepele listů spíše ploché nebo žlábkovité, klásky zelenožluté, nejčastěji 3-6květé (Kubát et al., 2002). Nehledě na to, že v České republice je lze odlišit na základě stanoviště: *P. peisonis* se na našem území nevyskytuje, *P. limosa* pouze na přirozených slaniscích (převážně Jižní Morava) a *P. distans* v současné době pouze na antropických stanovištích, zejména podél pozemních komunikací, přestože jej Vicherek (1973) uvádí také na slaniscích. Vysvětlením může být vymizení tohoto druhu z přirozených slanisek, možný je ale také uvedený výskyt na základě nejasné taxonomie a tedy nesprávného zařazení.

### Rozšíření a stanoviště

O původním areálu rozšíření není zcela jasno – *Puccinellia distans* coby doprovod *P. maritima* v pobřežních slaniscích je popisována z pobřeží i vnitrozemních přirozených slanisek prakticky celé Evropy, zejména Velké Británie a severozápadní a západní Evropy (Gray et Scott, 1977; Lee, 1977). Dnešní skutečný areál zahrnuje i člověkem rozšířené rostliny podél silnic a na průmyslově znečištěných plochách, tj. vnitrozemí Evropy, Asie (až po východ) i Severní Ameriky. Hranice areálu, stejně jako historie rozšíření, není doposud známá, a to opět díky nejednotnosti taxonomie druhu. Vyskytuje se v klimatických zónách (podle Meusela et al., 1965) submeridionální, temperátní i boreální. Co se týče kontinentality, není nijak omezován. Nadmořskou výšku toleruje také v široké amplitudě – vyskytuje se od 0 m n. m. až po vysoké hory (např. Alpy) ve výšce přes 2000 m n. m. (Heinrich, 1984; Suchara, 1986; <http://www.floraweb.de/>, 30.3.2005; <http://www.ufz.de/bioflor/>, 22.3.2005). Z geografického rozšíření *Puccinellia distans* je patrné, že jej lze považovat za prvek kontinentálně-mediterránně-středoevropsko-sibiřský (Suchara, 1986).

Primárním životním prostředím jsou zasolené půdy na mořském pobřeží se společenstvy slaných luk, tj. třídy *Agrostietea stoloniferae* a *Asteretea tripolii*. Na mořských pobřežích osidluje především vrcholy vyvýšenin, tvořené jinými slanomilnými druhy (např. *P. maritima* či *Juncus gerardii*), netvoří souvislé či rozměrné porosty. Není vzácný, ale dají se nalézt převážně jednotliví jedinci,

formující různě velké trsy na světlu dobře přístupných místech v již pravidelně nezaplavované zóně (McLaren et Jefferies, 2004). Vnitrozemská slaniska představují obvykle zbytkové plochy větších slaných ploch a pramenišť s mozaikovitou strukturou jezírek a vyvýšenin. *Puccinellia distans* tu obývá podobná stanoviště jako na pobřeží: místa lokálních mezer v zápoji na okrajích jezírek, kde dochází k občasnému částečnému vysychání (Lee, 1977).

Substrátem na mořských pobřežích jsou čistě písčité půdy s možným nánosem organické hmoty a kolísajícím obsahem soli (při přeplavování mořskou vodou a následném letním vysychání až 5000mg Na<sup>+</sup>/100g půdy, průměrně okolo 3700mg Na<sup>+</sup>/100g půdy) a pH v rozmezí 6,0-8,5. Vnitrozemská slaniska jsou na tom co do obsahu soli i pH podobně, substrát je ale většinou písčitohlinitý. Obsah soli tu během roku kolísá s maximálními hodnotami v letních měsících (Gray et Scott, 1977; Lee, 1977).

Sekundárními stanovišti jsou ty ruderalní, charakterizované třídami *Bidentetea*, *Plantaginea*, *Chenopodietea* a další (Suchara, 1986; Hejný et al., 1979; Heinrich, 1984; Dettmar, 1993). Sekundární stanoviště představují nějakým způsobem degradovaná místa, obvykle s vysokým stupněm hemerobie. Je možné je nalézt mimo jiné ve středovém pásu rychlostních silnic a dálnic a podél pozemních komunikací. Odtud se občas šíří i na rumišťe či okraje polních cest (Pyšek et Sádlo, 2004; Suchara, 1986, vlastní pozorování). Není vzácný ani ve spárách chodníků, v blízkosti skládek, hnojišť i železničních tratí, ani na průmyslově znečištěných stanovištích. Je popisován z bezprostředního okolí sodovkáren, železáren, oceláren a jiných továren (Dettmar, 1993; Mirek et Trzcinska-Tacik, 1981).

Substráty sekundárních stanovišť se mezi sebou mohou velmi lišit prakticky ve všech charakteristikách. Různé jsou obsahy solí, NaCl nemusí přesahovat běžné koncentrace (řádově desítky mg/100g půdy), vyšší bývá koncentrace např. dusičnanů, pH je spíše zásadité. Mohou to být půdy jílovité, přes hlinité, až po písčité. Možností průmyslového znečištění je téměř nepřeberné množství, přesto je *Puccinellia distans* často tolerantní. (Dettmar, 1993). Na základě výskytu na průmyslově znečištěných stanovištích soudí Dettmar (1993), že se neobejde bez dostatečně vysokého pH. Tuto myšlenku podpořili i Booze-Daniels et Schmidt (1996), když sledovali v terénu výskyt *Puccinellia distans*, kdy poklesla jeho hustota z počátečních 88% na 6,7% po 20 měsících vysvětlují nedostatečně vysokým pH

(7,2) pro trvalejší růst. Práce Paulerové (2007) tuto hypotézu nepotvrzuje, na stanovištích *P. distans* nedosahovala aktivní reakce převážně ani hodnoty pH = 7.

### Ekologické nároky

*Puccinellia distans* je vytrvalý (obvykle více než 10 let), stále zelený, hemikryptofyt, obnovující z bazálních částí stébela (Hejný et al., 1979; Steinbach, 1990; Klimešová et Klimeš, 1998). Odpověď na abiotické faktory vystihují Ellenbergova čísla: L (světlo) = 8, tj. světlomilný druh, zřídka se vyskytující na stanovištích s nižší relativní světelnou intenzitou než 40%; T (teplota) = 6, tj. obecně se vyskytuje v mírném pásu, s přesahy do podhorských chladnějších a nížinných teplejších oblastí; K (kontinentalita) = 6, tj. dobře snáší subkontinentální klima, zasahuje i do východních částí Evropy; F (voda) = 6, tj. vyžaduje průměrnou až trvalou vlhkost substrátu, nicméně toleruje silně kolísající vlhkostní poměry; R (reakce) = 7, tj. indikuje půdy slabě kyselé až slabě zásadité, nenajdeme jej na silněji kyselých zeminách; N (dusík) = 4, tj. nároky na dusík má minimální, není jím prakticky limitován, osidluje stanoviště převážně chudé až průměrně bohaté; S (salinita) = 7, tj. druh snáší vysoké obsahy solí v půdě; B (těžké kovy) – není resistantní vůči zvýšenému obsahu těžkých kovů (<http://www.floraweb.de/>, 30.3.2005; Ellenberg, 1986).

*P. distans* je slabý kompetitor a silný stres tolerátor. Stres je stav fyziologické zátěže organismu vyvolaný nějakými nepříznivými vlivy prostředí, kterými se při dlouhodobém přizpůsobení musí rostlina přizpůsobit (Grime, 1979). V našem případě je nepříznivým vlivem zvýšený obsah solí. To může jednak samo o sobě působit toxicky (např. inhibicí nějakých enzymatických procesů). Navíc zhoršuje fyzikální vlastnosti půdy a vyvolává vodní stres (tzv. „fyziologické sucho“). Slanomilné rostliny (pravé halofyty) se s tímto mohou vypořádávat třemi základními způsoby (Šebánek et al., 1983): i) soli (míněno především chloridy) rostlinu nepoškozují, ta je schopna je přijímat, a tím zahušťovat buněčnou šťávu, často mají dužnaté listy či lodyhy (tzv. „nepravá sukulence“); ii) druhý typ se k potřebnému přijímání vody přizpůsobuje také zahušťováním buněčné šťávy, nicméně nikoli přijímáním chloridů, ale hromaděním sobě vlastních organických látek; iii) konečně třetí skupina neumí zahustit cytoplazmu, neřídí příjem chloridů, ale vyrovnává

osmotický potenciál vylučováním chloridů žlázkami. *Puccinellia distans* postrádá kteroukoli speciální adaptaci druhého či třetího typu, zároveň ale není sukulentní. Proto není pravý halofyt, nicméně je vůči soli rezistentní, a řadí se tedy mezi halofyty fakultativní (Moravcová et Frantik, 2002).

## II. O druhu v okolí pozemních komunikací

Stanoviště v okolí pozemních komunikací mají řadu výjimečných charakteristik. Jsou formovány specifickými periodickými vlivy (zimní solení, jarní přemokření, letní vysychání, kolísání obsahu solí v půdě během roku, přehřívání povrchu během horkých dní, atp.), které mohou dosahovat až extrémních hodnot. V dnešní kulturní krajině představují často okraje silnic jedno z mála stanovišť, kde se může vyvíjet vegetace do určité míry spontánně (Ullman et Heindl, 1989). Omezením je pouze management (kosení), které ale neprobíhá všude. Specifický je také tvar těchto stanovišť, jde zásadně o liniové prvky. Vozovky fungují jako lineární koridory pro šíření rostlin (Forman et al., 2003; Hodgkinson et Thompson, 1997). Na těchto stanovištích se tak vyskytují různé invazní či expanzivní druhy, zavlečené na vozidlech (nebo jinak) podél tohoto koridoru, současně s druhy z okolního prostředí. Představují tak jakýsi ekoton s přechodovými společenstvy a zvýšenou biodiverzitou. Zajímavé je také to, že na okrajích silnic je možné pozorovat de facto novou sukcesní řadu, začínající právě druhem *Puccinellia distans*, která je schopná se na takovýchto nově vzniklých degradovaných zasolených stanovištích uchytit a po dobu solení vykonává důležitou asanační funkci (Forman et al., 2003). Charakteristické jsou také další vlastnosti, shodné i přesto, že stanoviště podél pozemních komunikací zasahují do různých klimatických pásů či zón, od západu na východ napříč celými kontinenty: mikroklima, substrát, dynamika zasolení.

Všechna stanoviště *Puccinellia distans* u pozemních komunikací mají jeden společný makroklimatický rys: jsou jim zimní sněhové srážky a teploty klesající v tomto období pod bod mrazu (Dettmar, 1993). Poněvadž pouze za těchto podmínek je aplikována posypová sůl. Jestliže na silnici leží větší sněhová vrstva, znečištěný rozsolený sníh je z komunikací obvykle odhrnován, takže se u krajů hromadí a na jaře odtává postupně a nejpozději. Jestliže je ho menší vrstva, díky

soli přejde všechno do kapalného skupenství, je potom automobily rozstříkovan do okolí do různé vzdálenosti (v závislosti na směru větru, rychlost vozidel, vedení komunikace, atd.), průměrně 15-20 metrů (Blomquist et Johansson, 1999). I při delším období bez sněhových srážek může silnice namrznat, po aplikaci soli pak povrch silnice brzy osychá a částičky soli jsou šířeny do okolí v pevném stavu (Forman et al., 2003). Stejní autoři poukazují na odlišné mikroklimatické podmínky, které panují v bezprostředním okolí vozovek, oproti větším vzdálenostem. Je to dáno povrchem silnice, provozem na ní i její údržbou. Průměrná roční teplota je zde o 3-4 °C vyšší, tato změna je patrná při povrchu až do vzdálenosti 8 m od krajnice, ve výšce 50 cm o polovinu méně, zejména kvůli letnímu přehřívání asfaltu (Forman et al., 2003).

Substráty z okolí vozovek nejsou přirozené, vznikají de facto až činností člověka, jsou mnohem bohatší na živiny a také další, často toxické látky. Jde totiž o nepříliš široký a mělký pás zemin podél pozemních komunikací, kam se ukládá především materiál přinášený dopravními prostředky. Největší množství je jemných prachových částic organického materiálu. To činí tyto půdy, ač mělké, tak velmi úživné. Problémem pak mohou být různé oleje, těžké kovy, obrusy pneumatik apod. Co ale způsobuje další výrazné zhoršení podmínek, je zimní solení vozovek. Posypová sůl vyvolává v půdě řadu změn fyzikálního i chemického charakteru. Ze změněných fyzikálních charakteristik je možné zmínit ztrátu struktury, zvýšení zhutnění, a tím pádem snížení propustnosti. Z chemických vlastností lze uvést změny osmotického tlaku, zvýšení pH apod. V konečném důsledku to pak vyvolá změny biologické – od snížení aktivity půdních mikroorganismů po výskyt stres tolerantních druhů, jako je *P. distans* (Pyšek, 1996; Forman et al., 2003, Suchara, 1986).

Nězanedbatelná je také dynamika obsahu soli v půdě. Mirek et Trzcinska-Tacik (1981) naměřili v povrchové vrstvě (0-5 cm; zřejmě v těsné blízkosti silnice, přesnou vzdálenost od krajnice neuvádějí) maximální hodnoty v jarních měsících po tání sněhu 260mg Na<sup>+</sup> a 24mg Cl<sup>-</sup>, oboje na 100g půdy, v červnu 90 a 3mg a v září 32 a 2,6mg respektive. Dnes se zdá, že tato dynamika může mít ještě výraznější kontury, tj. maximum obsahu soli v předjaří může dosahovat mnohem vyšších hodnot. To je závislé např. na průběhu zimy a množství aplikované soli. V podzimních měsících naopak vůbec známky kontaminace chloridovými ionty jevit

nemusí (Paulerová, 2007). Obecně ale zasolení, především koncentrace mobilních chloridových iontů, dost kolísá.

Kolísá také vodní režim. V době jarního tání bývají půdy v nejbližším okolí výrazně zamokřené, voda navíc přináší velké množství (nejen) chloridů, takže později při letním vysychání dochází k významnému zhoršování vlastností půd (přestože chloridy jsou rychle vyplavovány). Proto zde rostoucí společenstva, která tvoří, dá se říct, rozhraní mezi slanisky a ruderalními stanovišti, jsou zvláštní i tím, že se dají v různých obdobích roku přirovnat k naprosto odlišným přírodním ekosystémům – na jaře připomínají arktická slaniska, v letním období se dá najít paralela s aridními ekosystémy, kde rovněž narůstá zasolení (Forman et al., 2003; Montaña, 1992).

Historický výskyt *Puccinellia distans* se od toho současného výrazně liší. Z druhu obývajícího prakticky jediný, poměrně vzácný biotop se stal druh z široké škály prostředí. Stalo se tak díky rozšíření podél komunikací. *Puccinellia distans* se rozšířila podél pozemních komunikací díky masivnímu užívání posypových solí k zimní údržbě vozovek. To začalo podle většiny zdrojů (Seybold, 1973; Adolphi, 1975; Mirek et Trzcinska-Tacik, 1981) v 60. letech, Moravcová et Frantík (2002) uvádějí od roku 1950. Masivní solení způsobilo tzv. „burn-belts“, holé pásy bez (původní) vegetace, které záhy osídlily nové druhy (Suchara, 1986). První zmínka o rozšíření *P. distans* mimo mořská pobřeží v literatuře je z Velké Británie z roku 1976 (Matthews et Davison). Kuriózní na jeho postupném mapování ve Velké Británii (a dost možná nejen tam) je to, že byl 14 let mapován pouze z auta (je totiž rozpoznatelný na určitou vzdálenost), pěšky až v roce 1980 (Scott et Davison, 1982). Z toho vyplývá i dost hrubé zrno mapování. První fytoecologický (www.sci.muni.cz/botany/database.htm, 21.2.2005) podchycený výskyt *Puccinellia distans* v České republice je z roku 1969 z Brna (autor snímků Grüll, F.) a z Plzně (autor Pyšek, A). Dnes je běžný podél všech dálnic a silnic prvních i nižších tříd s příslušným managementem v celé České republice (Suchara, 1986).

### III. Cíle diplomové práce

---

Přestože některé charakteristiky druhu *P. distans* byly již na základě pozorování nebo manipulativních pokusů popsány, dynamika druhu v krajině silnic zůstává opomíjena. Dynamika druhu zahrnuje přežívání, šíření či vymírání populací v terénu, nejlépe s postihnutím, za jakých podmínek se tomu tak děje. Na základě takového sběru dat je potom možné předvídat chování druhu. Rozšiřování *Puccinellia distans* v současné krajině je fenoménem. S narůstající degradací prostředí a kumulací škodlivin v přírodních ekosystémech mohou postupem času přibývat i vhodná stanoviště pro *Puccinellia distans*. Také proto je dobré znát vlastnosti a tendence vývoje tohoto druhu.

Náplní této diplomové práce bylo právě zkoumání příčin úspěchu rozšiřování *P. distans* podél komunikací. Jedinci musí na stanovišti dobře přežít a reprodukovat se. Potom se mohou šířit dál na další lokality. To, jak dobře se na nových lokalitách ujmuou či jak dobře tam budou přežít, je dáno mimo jiné schopností vydržet nepříznivé podmínky a obstát v konkurenci jiných druhů.

Základními otázkami byla tedy populační dynamika druhu *Puccinellia distans*, jeho kompetiční vlastnosti a schopnosti šíření v okolí pozemních komunikací. Populační dynamika zahrnuje reprodukci, přežívání, rozrůstání i odumírání jednotlivých jedinců – trsů, na základě sledování jejich plochy. Dynamika byla navíc porovnávána v odlišných podmínkách prostředí: v různých vzdálenostech, kde se mění úroveň zasolení a na plochách s odstraňovanou konkurenční vegetací. Šíření *P. distans* bylo zkoumáno kladením pastí a opakovaným mapováním nově vzniklého úseku komunikace.

Na základě takového sběru dat je potom možné předvídat chování druhu nebo rekonstruovat jeho historii. Jejím nejzajímavějším momentem je bezesporu rozšíření ze svých primárních stanovišť na sekundární, a to v obrovském rozsahu. Podchytit moment expanze by byl přínosem i pro ty, kteří se zabývají rostlinnými invazemi. K tomu by bylo nutné srovnávat populace na primárních a sekundárních stanovištích.



## **METODIKA**

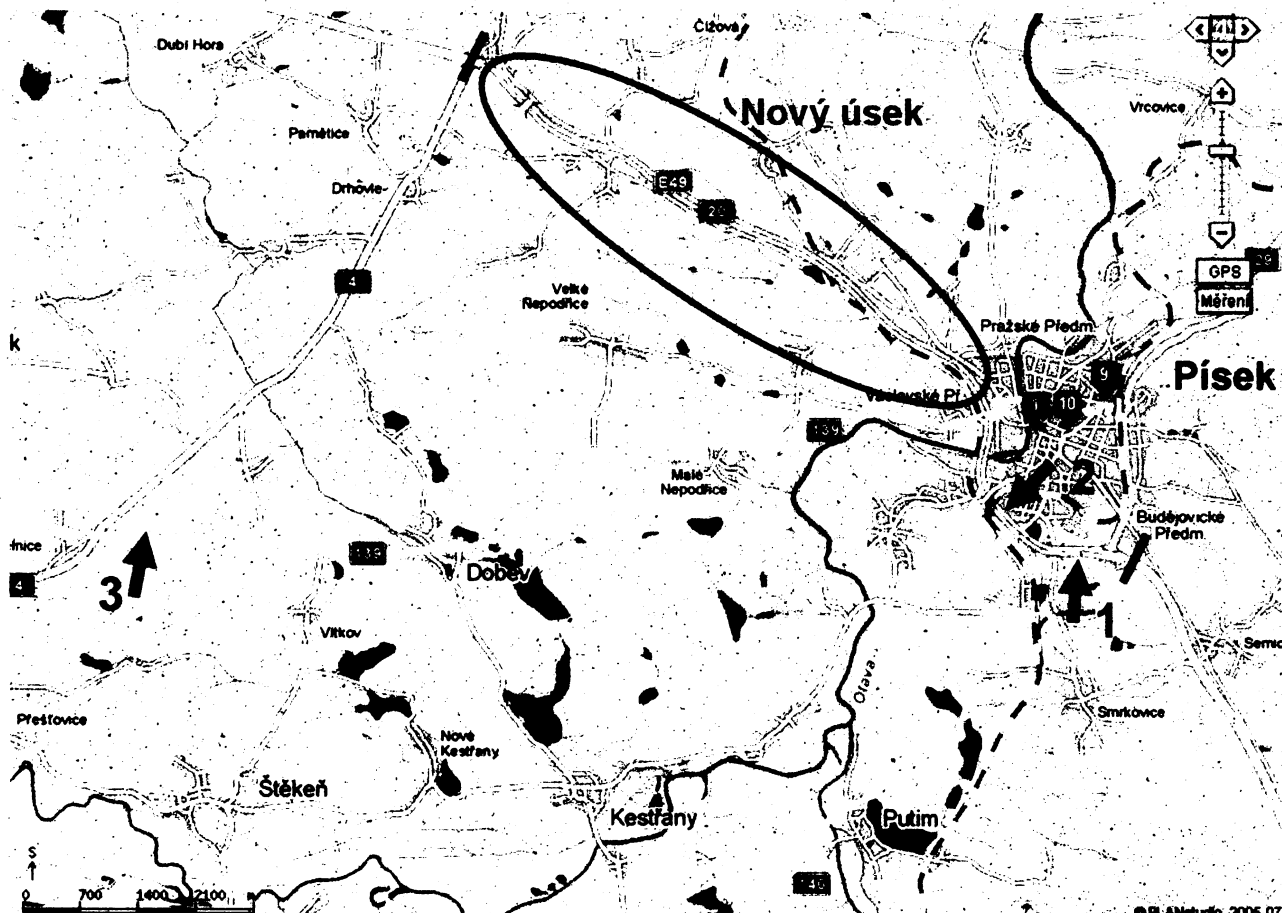
---

## Výběr lokalit

Tato diplomová práce je v návaznosti na moji diplomovou práci „Studium vlivu solení pozemních komunikací na doprovodnou vegetaci“ v rámci studijního programu Ekologie a ochrana životního prostředí, obhájenou na Ústavu pro životní prostředí v roce 2007. Proto i oblast, ve které *Puccinellia distans* zkoumám, je shodná. Je jí Písecko, ačkoli by to mohla být kterákoli jiná oblast s výskytem druhu. Výhodou Písecka je má znalost území díky vykonanému bádání v rámci předchozí diplomové práce. Navíc tu byl postaven nový úsek silnice (zahájení provozu listopad 2005), na němž také probíhala část prací (obr. č. 1).

Pro zkoumání dynamiky *P. distans* byly zvoleny 3 lokality. Konkrétní lokality (obrázek č. 1) byly zvoleny náhodným výběrem z úseků, kde se *Puccinellia distans* vyskytovala až do vzdálenosti 100 cm od krajnice a kde tedy bylo možné rozlišit dvě zóny výskytu. V předchozí práci (Paulerová, 2007) byl stanoven gradient zasolení, kdy maximální hodnoty zasolení byly dosaženy ve vzdálenostech 0-50 cm (zóna „A“) od vnější hrany vozovky a dále se už zasolení snižovalo až na pozadové koncentrace (obvykle v 5 a více metrech). Tato nejextrémnější zóna se shoduje s nejčastějším popisem výskytu *P. distans*. Běžně však roste i ve větších vzdálenostech (až 1,5 m od krajnice – vlastní pozorování). Populace v 50-100 cm (zóna „B“) od krajnice tak představovaly druhou zónu výskytu s nižším zasolením a naopak vyšší konkurencí.

Všechny lokality byly na silnicích 1. třídy. Zimní údržba probíhala chemickým posypem (solankou – zkrápěným přírodním NaCl) s pluhováním a pořadím důležitosti při zimní údržbě 1 (limit zajištění sjízdnosti do 3 hodin). Míru údržby solením je možné zjistit od Správy a údržby silnic ve formě počtu posypových dní za zimní sezónu, které velmi dobře korelují se skutečnými hodnotami zasolení (Paulerová, 2007). V zimě 2004/2005 bylo na všech lokalitách soleno po 66 dní, v sezóně 2005/2006 po 78 dní a v sezóně 2006/2007 po 34 dní.



Obrázek č. 1: Mapa lokalit. Červené šipky s čísly značí lokality, na kterých byla zkoumána populační dynamika a trvalé plochy pro competiční pokusy, v červeném oválu je nově postavený úsek komunikace pro zkoumání schopnosti šíření (paralelně s ním probíhá stará komunikace). Černě je označen začátek a konec mapovaného úseku (viz dále).

Gradient zasolení se liší podle způsobu vedení komunikace, které jsou v základu tři: násep, zářez a rovina (viz obrázek č. 2), a přechodné typy. Lokality č. 1 a 3 jsou na rovinách, lokalita č. 2 v zářezu, kde je pokles zasolení od určité vzdálenosti (paty zářezu) ještě strmější (Paulerová, 2007).



Obr č.1: Typický zářez, násep a rovina jako tři odlišné způsoby vedení komunikace.

## Populační dynamika

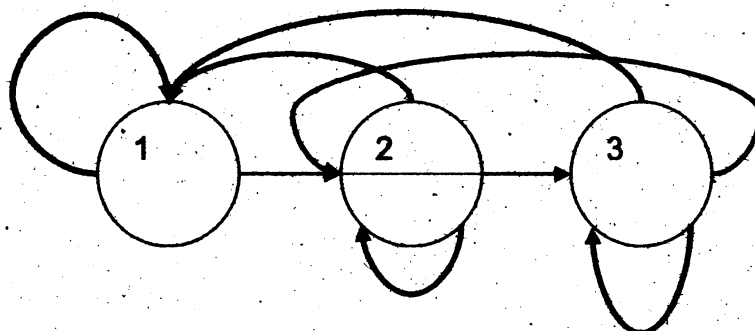
---

Základem všech populačních studií je dynamika daného druhu. Bylo proto nutné označit si a dlouhodobě sledovat přežívání, rozmnožování a odumírání jedinců *P. distans*. Podél silnice byly rozlišeny různé typy stanovišť, zejména na základě gradientu zasolení a hustoty samotné *P. distans* i okolní vegetace, a to do 50 cm od krajnice a ve vzdálenosti 50-100 cm (Paulerová, 2007). Na každé lokalitě se nacházel druh v obou zónách. Na každé lokalitě v každé zóně bylo v roce 2005 označeno vždy 100 jedinců, celkem tedy  $3 \text{ (lokality)} * 2 \text{ (zóny)} * 100 \text{ (jedinců)} = 600$  jedinců *P. distans*. Ke značení byly použity hliníkové štítky s vyraženými čísly, připevněné drátkem k hřebíku, který byl zapíchnut do země k danému jedinci tak, aby ho nepoškodil a zároveň aby bylo patrné, ke kterému jedinci se vztahuje. Těmto jedincům byly spočítány ramety (živé, bez započítání uschlých z minulého roku). Krom toho byly plochy vyfotografovány (kompaktní fotoaparát Canon na vodorovně vyváženém stativu). Kromě počtu ramet byla ke každému jedinci stanovena plocha trsu – z vyfotografovaných ploch pomocí balíku ArcGIS (verze 3.5). Postup byl zopakován v následujících sezónách (2006, 2007). Výjimkou byla lokalita č. 2, na které byly během podzimu 2005 ukradeny štítky, a proto nebyly tyto populace pro sledování v dalších sezónách použitelné. Populační dynamika byla proto nakonec sledována pouze ve 4 populacích na 2 lokalitách (č. 1 a č. 3).

*Puccinellia distans* je druh, jehož semenáčky jdou stěží odlišit od semenáček jiných druhů trav, proto nebyly semenáčky zahrnuty do analýz. Byly tedy zaznamenávány jedinci *P. distans* o 2 a více rametách, kdy je semenáček považován již za uchycený. Pro výpočet populační přechodové matice bylo potřeba stanovit velikostní kategorie. Ty jsem stanovovala nikoli na základě počtu ramet, nýbrž na základě velikosti plochy trsu jedinců. Hlavním důvodem volby tohoto parametru pro vytvoření velikostních kategorií byl fakt, že na plochách s ošetřením pro sledování kompetičních vlastností nebyly počty ramet zaznamenávány. Pro možnost srovnání populací s různým ošetřením tak bylo nutné použít velikostní kategorie podle plochy trsů. Kategorie byly zvoleny tak, aby v každé byl vyrovnaný počet jedinců, a zároveň aby rámcově odpovídal terénu. Kategorie 1 představovala opravdu malé trsy o několika málo rametách s předpokládaným stářím 1-2 roky, kategorie 3 zato velké trsy se známkami prosperity a s dobrým předpokladem přežití, s předpokládaným stářím nejméně 3 roky).

Kategorie	1	2	3
Plocha	do 1 cm <sup>2</sup>	1 až 3 cm <sup>2</sup>	nad 3 cm <sup>2</sup>

Tabulka č. 1: Velikostní kategorie podle plochy trsu pro konstrukce populačních přechodových matic.



Obrázek č. 3: Životní cyklus *Puccinellia distans* s patřnými možnými přechody (z každé do každé velikostní kategorie).

Do populačních přechodových matic je nutné započítat také reprodukci. *P. distans* dokáže plodit již od nejmenšího uchyceného stadia o 2 rametách, proto bylo nutné počítat s reprodukcí všech 3 kategorií. Reprodukci je možné zjišťovat různými způsoby. Reprodukci do populačních přechodových matic jsem proto počítala z průměrných hodnot produkce semen jednotlivými kategoriemi a konkrétních počtů nově vzniklých jedinců v dané ploše.

Podrobněji: měla jsem zjištěný z terénu průměrný počet lat na počet ramet (1 lata na 2,5 ramet) a průměrný počet semen na latu (47 semen na latu). Z konkrétní plochy jsem měla konkrétní počet ramet. Z toho jsem spočetla produkci semen na plochu. Z počtu nově vzniklých jedinců a množství semen na plochu jsem vypočetla klíčivost (za předpokladu, že v souvisle zapojeném porostu bude export semen přibližně stejný jako import). Znála jsem také průměrnou velikost jedinců jednotlivých kategorií a tedy i jejich produkce semen. Z toho a znalosti klíčivosti už jsem mohla vypočítat reprodukci jednotlivých kategorií a přičíst je do populačních přechodových matic.

Výsledkem bylo 8 populačních přechodových matic, pro každou ze 4 populací 2 přechody (2005/2006 a 2006/2007). Pomocí doplňku Poptools aplikace Microsoft Excel jsem pro každou matici spočítala růstovou rychlost  $\lambda$ . S maticemi bylo dále pracováno pomocí skriptů pro program Matlab z kurzu Metody populační

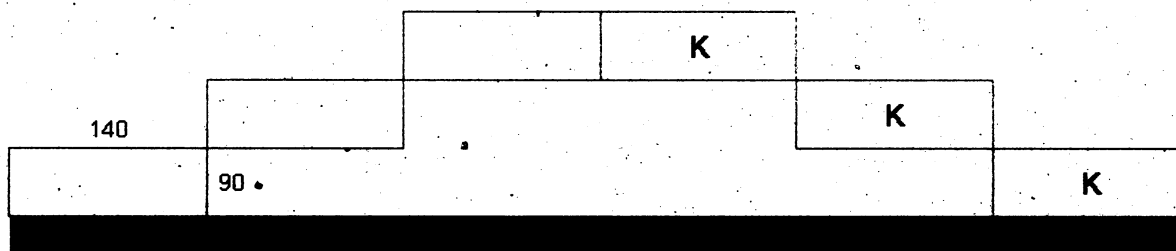
biologie rostlin (<http://prfdec.natur.cuni.cz/~herben/kurspopmetod.html#data1>). Skript `boot4` vygeneroval 95% konfidenční intervaly a soubor 10000 matic pro další stochastické zpracování. Skript `stoch2` sloužil k výpočtu růstových rychlostí, elasticit a stabilního věkového složení populací pomocí stochastických simulací. Skript `permtest1` sloužil ke statistickému porovnání populací. Pro porovnání populací z různých vzdáleností (do 50 cm – „A“ a nad 50 cm od krajnice – „B“) bylo nutné udělat společné (průměrné – spodní index „p“ u označení populace) matice pro každou ze vzdáleností (tzn. vždy ze čtveřice matic 2 lokality x 2 přechody), ty potom bootstrapovat a porovnat permutačním testem s 10000 permutacemi.

## Kompetiční vlastnosti

Další zjišťovanou charakteristikou *P. distans* byly kompetiční vlastnosti druhu, nebo spíše rozdíl v populační dynamice druhu při snížené konkurenci jiných druhů. V roce 2005 byly založeny trvalé plochy o velikosti 50x100 cm s 20 cm pufrací zónou (shodné ošetření jako v pokusné ploše pro odfiltrování okrajového efektu). Shodně jako plochy se značenými jedinci byly vymezeny na 3 lokalitách a na každé z nich v různých vzdálenostech: 0-50 cm, 50-100 cm a 100-150 cm (poslední vzdálenost nebyla do analýz zahrnuta z důvodu malého počtu jedinců i nemožnosti srovnání s populacemi značených jedinců). Odstraňování konkurenční vegetace na plochách probíhalo průběžně během vegetační sezóny – rycí lopatkou bylo vytrháno všechno kromě *P. distans* zhruba 1x za 4 týdny, květnem počínaje a říjnem konče. Vytrhávání mělo za cíl odstranit především nadzemní konkurenci, odstraňování kořenů v případě narušení kořenového systému *P. distans* nebylo prováděno. V každé ploše byl zaznamenán počet jedinců. Plochy byly vyfotografovány stejně jako značení jedinců. Tento postup byl opakován v letech 2005, 2006 a 2007.

Stejným způsobem byly založeny a obhospodařovány plochy ošetřené výsevem. O rok později (2006) byly založeny další plochy mimo solenou komunikaci ošetřené kosením, solením, výsevem a jejich vzájemnými kombinacemi.

podobnost?



Obrázek č. 4: Design trvalých ploch pro competiční pokus. Číslo znamená vzdálenost v centimetrech (velikost plochy včetně pufrací zóny), „K“ znamená kontrolní plochu.

Fotografie z vytrhávaných ploch byly zpracovány v programu ArcGIS (verze 3.5) tak, že ke každému jedinci v ploše byla spočtena plocha trsu. Z nich stejným způsobem jako u značených jedinců byly vytvořeny populační přechodové matice. Rozdíl byl pouze v tom, že reprodukci jsem musela počítat z průměrné velikosti trsu a nikoli z počtu ramet. Ten totiž nebyl pro jedince v ploše počítán a musel být převeden pomocí průměrného poměru počet ramet/plocha. Jelikož žádná z lokalit nebyla zničena, výsledkem bylo 12 matic (3 lokality x 2 vzdálenosti x 2 přechody). Dále bylo postupováno stejně jako u předchozích matic. Byly spočítány jednotlivé parametry pro všechny matice. Potom byly vytvořeny společné průměrné matice pro šestice matic (3 lokality x 2 přechody) ze shodných vzdáleností – vzdálenost 0-50 cm „Av“ a 50-100 cm „Bv“. Ty byly porovnány permutačním testem navzájem mezi sebou i s průměrnými maticemi značených jedinců, stejným způsobem, jako byl popsán výše (přehled srovnání v tabulce č. 2).

Populace byly také porovnány nejen co se týče růstových rychlostí, ale i klíčivosti či pokrývnosti (t-test).

Srovnávané průměrné matice permutačním testem
A versus B
Av versus Bv
A versus Av
B versus Bv

Tabulka č. 2: Přehled provedených permutačních testů pro srovnání průměrných matic. „A“ a „B“ značí zóny výskytu v různých vzdálenostech od krajnice, „v“ vytrhávané plochy.

*Udělo bylo v 1. 10. 14*

Schopnosti šíření jsem zjišťovala dvěma metodami.

První metoda je založená na opakovaném mapování rozšíření na vybraném úseku pozemních komunikací na silnici E49 na Písecku, který rovněž zahrnoval nově postavenou část (6,5 km dlouhý úsek Nová Hospoda-Písek) a s ní paralelní „starou“, tj. po otevření nového úseku opuštěnou část – viz obrázek č. 1. Nová komunikace byla otevřena na podzim 2005 a zima 2005/2006 byla tedy první solenou sezónou. Pro starou komunikaci byla naopak zima 2005/2006 první nesolenou sezónou. Na těchto komunikacích byla udělána na podzim 2005 každých 5 metrů značka sprayem. Ve vyznačených pětmetrových úsecích pak byl vymapován výskyt *P. distans*, a to vždy v pásu 0-50 cm a 50-100 cm od krajnice. Jelikož pouhý záznam přítomnosti a nepřítomnosti druhu by byl nedostatečný, byly zaznamenávány konkrétní počty jedinců. V případě, že jedinců bylo více než 10, byly zaznamenány kategorie podle odhadnutých pokryvností I, II a III, ke kterým byly stanoveny odpovídající počty jedinců 25, 50 a 100. Úseky byly opakovaně mapovány v letech 2005, 2006, 2007. Díky tomu bylo zachyceno přežívání, postupné přibývání nebo ubývání jedinců *P. distans* v jednotlivých úsecích používané, nové nebo staré komunikace.

Pro jednotlivé 5tmetrové úseky byly potom stanoveny kategorie podle obsazenosti a zkonstruována přechodová populační matice. Jednotlivé kategorie podle počtu jedinců viz tabulka č. 3. Tyto matice sloužily především k zpřehlednění měnící se obsazenosti úseků, nikoli k dalším analýzám. Také proto nebylo nutné k nim konstruovat reprodukční prvek matice (ostatně to nebylo ani možné, poněvadž úseky se nerozmnožují).

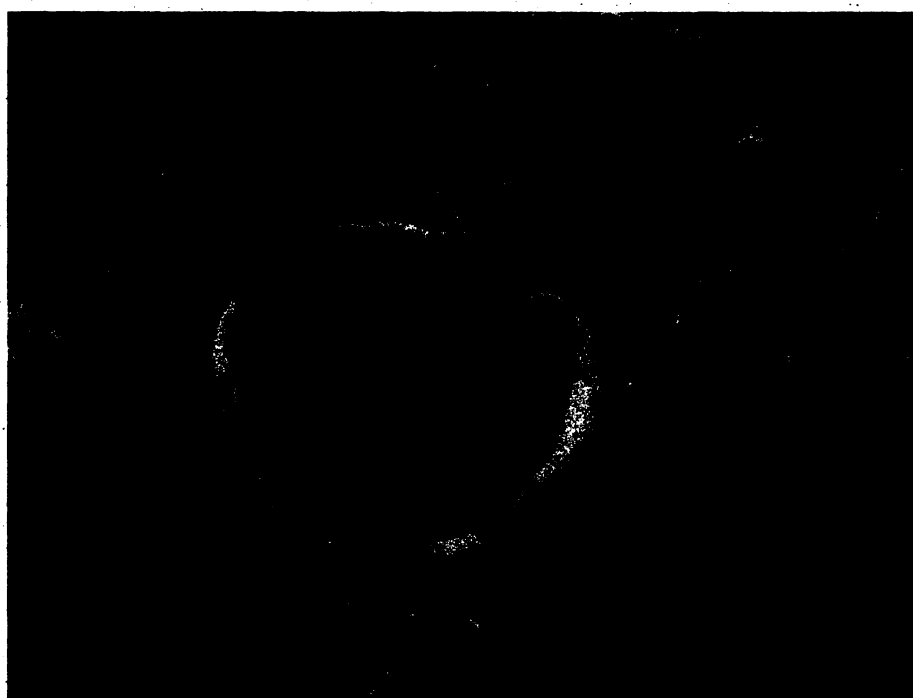
Kategorie	0	1	2	3	4
Počet jedinců	0	1	2-10	11-50	nad 50

Tabulka č. 3: Přehled kategorií podle obsazenosti úseků pro konstrukci přechodových matic

Druhou metodou bylo kladení pastí na malé a lehké diaspory *P. distans*. Pasti byly vyrobeny podle schématu Bullocka (2000) z pet lahví a rozmístěny v intervalech 50 metrů po obou stranách nově postaveného 6,5 km úseku E49 (obr



č. 5). Jako nejvhodnější empiricky zjištěnou (kladením pastí v různých vzdálenostech – 20, 35, 50, 65 a 80 cm) vzdáleností umístění pasti od krajnice bylo 50 cm. Kladení pastí proběhlo 23.9. až 8.10. 2005. Tkanina s nachytanými objekty byla sebrána 4. až 5. 11. 2005. Pasti byly ponechány na místě pro další použití v následujících sezónách. Tkanina byla umístěna vždy na jaře (v období 30.4. – 12.5. 2006 a 2007) a sebrána na podzim po sezóně (25.10. – 20.11. 2006 a 2007). Obsah pastí byl vysušen. Po vysušení byly nachytané objekty rozebrány a určeny diaspory *P. distans*.



Obrázek č 5: Past z PET-lahve o průměru 12 cm v terénu.

Díky mapování po 5timetrových úsecích byl ke každé pasti známý počet jedinců, kteří se v jaké vzdálenosti od pasti vyskytovali. To pak bylo možné vztáhnout k počtu nalezených semen a zkonstruovat křivku šíření. Nasbíranými daty byla nelineární regresí prokládána exponenciální křivka a hyperbola (S-PLUS, 2000). Postupně byly zahrnovány do nelineární regrese další úseky ve větších a větších vzdálenostech, až do 250 metrů. S dalším přidáváním úseků už se vypočtené koeficienty a tvar konce křivky moc neměnil. U exponenciely se neměnil

už od cca 100 metrů, ale pro výpočet obou křivek byly zachovány stejné výchozí parametry (standardně tedy 250 metrů).

Stejným způsobem jako křivka šíření semen (z pastí a vymapovaných úseků) byla vypočítána křivka šíření nových jedinců (z vymapovaných úseků). Pro exponenciální křivku šíření jedinců však bylo nutné data upravit do podoby pravděpodobností výskytu jedinců (nikoli počet, ale výskyt ano/ne). I přesto bylo možné nelineární regresí proložit křivku pouze do vzdálenosti 80 metrů. Šíření nově vzniklých jedinců koresponduje se šířením semen. Porovnáním těchto dvou křivek šíření (semen a nových jedinců) je možné poukázat na faktor klíčení nebo efektivnost zkoumání šíření metodou chytání semen do pastí.

## **VÝSLEDKY**

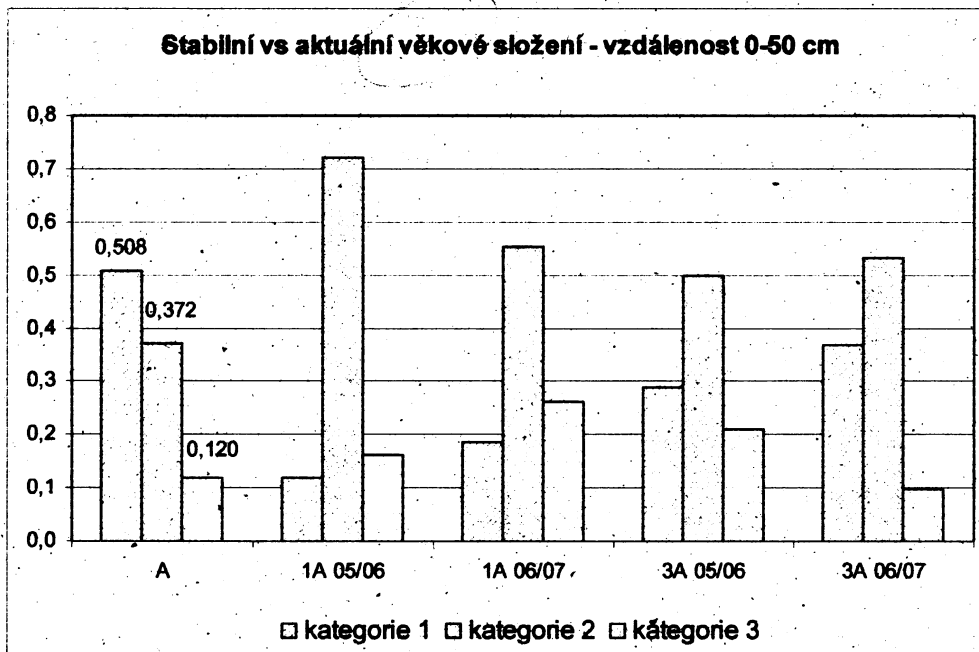
---

## Populační dynamika

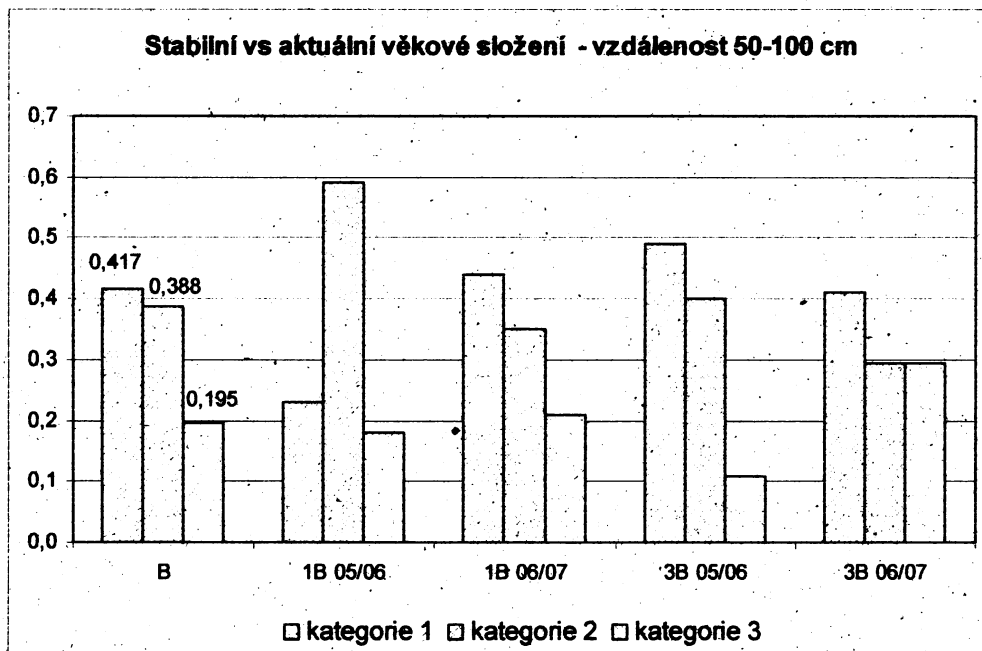
Matice jednotlivých sledovaných populací včetně obou meziročních přechodů (2005/2006 a 2006/2007) jsou v tabulce č. 4. Z matic v tabulce je možné vyčíst následující: Populační růstové rychlosti jsou až na jednu výjimku (3B 05/06) menší než 1, včetně jejich konfidenčních intervalů. Rozdíl je vidět mezi jednotlivými roky. Růstové rychlosti v přechodu 2005/2006 jsou vyšší na rozdíl od přechodu 2006/2007. Matice jednotlivých populací navzájem se také liší. Výrazně nízká růstová rychlost je u populace z lokality 1 ve vzdálenosti 50-100 cm od krajnice (1B 06/07). Aktuální věkové složení ukazují grafy na obrázku č. 6 a 7.

<b>1A 05/06</b>			$\lambda=0,89$	<b>1A 06/07</b>			$\lambda=0,73$
1	2	3		1	2	3	
1	0,41	0,35	0,21	1	0,59	0,13	0,11
2	0,12	0,31	0,46	2	0,17	0,61	0,44
3	0,12	0,08	0,25	3	0,08	0,17	0,38
<b>3A 05/06</b>			$\lambda=0,87$	<b>3A 06/07</b>			$\lambda=0,59$
1	2	3		1	2	3	
1	0,52	0,29	0,21	1	0,42	0,24	0,34
2	0,17	0,6	0,62	2	0,15	0,27	0,33
3	0,03	0,1	0,14	3	0,03	0,02	0,22
<b>1B 05/06</b>			$\lambda=0,79$	<b>1B 06/07</b>			$\lambda=0,14$
1	2	3		1	2	3	
1	0,23	0,19	0,21	1	0,14	0,18	0,22
2	0,26	0,44	0,17	2	0	0,09	0,1
3	0	0,17	0,61	3	0	0	0
<b>3B 05/06</b>			$\lambda=1,1$	<b>3B 06/07</b>			$\lambda=0,61$
1	2	3		1	2	3	
1	0,48	0,35	0,59	1	0,4	0,44	0,21
2	0,27	0,35	0,09	2	0,14	0,1	0,43
3	0,1	0,425	0,73	3	0,07	0	0,13

Tabulka č. 4: Populační přechodové matice s růstovou rychlostí  $\lambda$ . Označení: číslo 1 (3) značí číslo lokality; A je vzdálenost 0-50 cm a B 50-100 cm od krajnice; 05/06 (06/07) značí rok přechodu.



Obrázek č. 6: Aktuální věkové složení populací v zóně výskytu A v jednotlivých přechodech ve srovnání se stabilním věkovým složením (průměrným pro populace ve vzdálenostech 0-50 cm).



Obrázek č. 7: Aktuální věkové složení populací v zóně výskytu B v jednotlivých přechodech ve srovnání se stabilním věkovým složením (průměrným pro populace ve vzdálenostech 50-100 cm).

Pro srovnání populací v různých vzdálenostech bylo pracováno s průměrnými maticemi – viz tabulka č. 5.

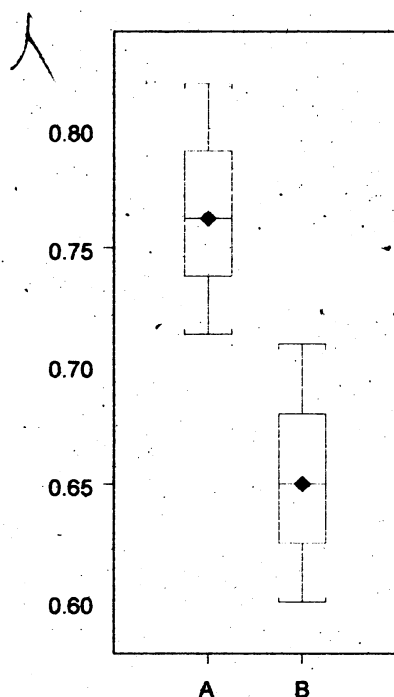
A				elasticity			
	1	2	3		1	2	3
1	0,48*	0,25	0,2	1	0,24	0,11	0,03
2	0,15	0,45*	0,47*	2	0,1	0,25	0,08
3	0,05	0,09*	0,28	3	0,05	0,07	0,06

B				elasticity			
	1	2	3		1	2	3
1	0,32*	0,27	0,29	1	0,18	0,10	0,07
2	0,16	0,28*	0,24*	2	0,13	0,16	0,09
3	0,05	0,16*	0,29	3	0,05	0,11	0,12

Tabulka č. 5: Průměrné populační přechodové matice pro různé zóny výskytu: vzdálenosti 0-50 cm (A) a 50-100 cm od krajnice (B), jejich růstové rychlosti a elasticity. Hodnoty s označením \* se statisticky liší ( $p < 0,01$ ).

Permutační test prokázal rozdíl v dynamice populací v různých vzdálenostech ( $p = 0,0028$ ). To je patrné i z obrázku č. 8, protože konfidenční intervaly růstových rychlostí populací se nepřekrývají.



Obrázek č. 8: Boxplot růstové rychlosti  $\lambda$  s konfidenčními intervaly průměrných populací ve vzdálenosti 0-50 cm (A) a 50-100 cm (B).

## Kompetiční vlastnosti

Z jedinců na trvalých plochách s ošetřením vytrháváním byly vytvořeny populační přechodové matice, které bylo možné porovnat s maticemi kontrolními, v tomto případě matice značených jedinců ze sledování populační dynamiky.

Populační růstové rychlosti jsou až na jednu výjimku větší než 1. Populace na plochách s odstraněnou konkurencí mají tedy více než dobrou šanci na přežití. Populační přechodové matice z vytrhávaných ploch vykazují nižší růstové rychlosti v přechodu 2006/2007 oproti přechodu 2005/2006, stejně jako z nevytrhávaných ploch. Shodným rysem pro většinu vytrhávaných populací je také nízký obrat jedinců, tj. poměrně nízká reprodukce, zato vysoké hodnoty přežívání jedinců. Výjimkou nebyla ani nulová úmrtnost.

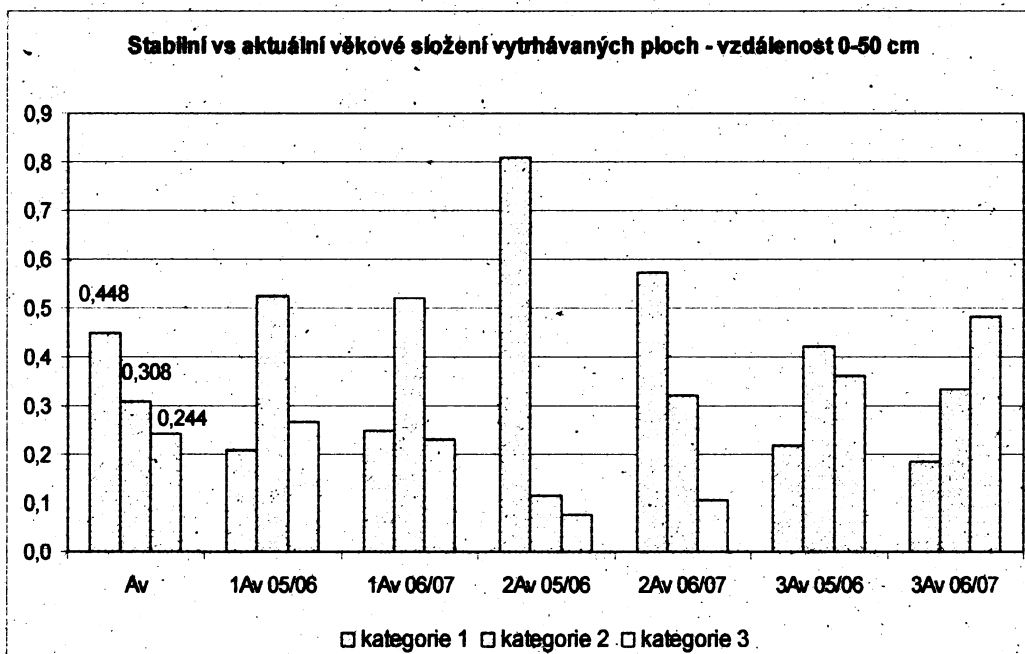
Při srovnání aktuálního věkového složení populací se stabilním nevidíme ani u vytrhávaných ploch žádnou podobnost (grafy na obrázku č. 9 a 10). Tendence jsou podobné jako u ploch kontrolních: dynamika populací není ustálená, věkové složení velmi rozkolísané, a tentokrát v obou vzdálenostech.

Vytrhávané plochy byly zakládány za účelem porovnání dynamiky populací za různých podmínek. K tomu byly použity průměrné matice (průměrné matice kontrolních i vytrhávaných ploch včetně elasticit v tab. č. 7). Prvky s vyšší elasticitou jsou prvky přežívání, a nikoli přechodů z nižší do vyšší kategorie. Nejcitlivějším prvkem matic je přežívání nejmenších stádií, ačkoli není v žádné z matic jediným prvkem se zvýšenou elasticitou. Shodná je také zvýšená citlivost na přežívání kategorií 3 u populace kontrolní ve vzdálenosti 50-100 cm a populace vytrhávané ve vzdálenosti 0-50 cm.

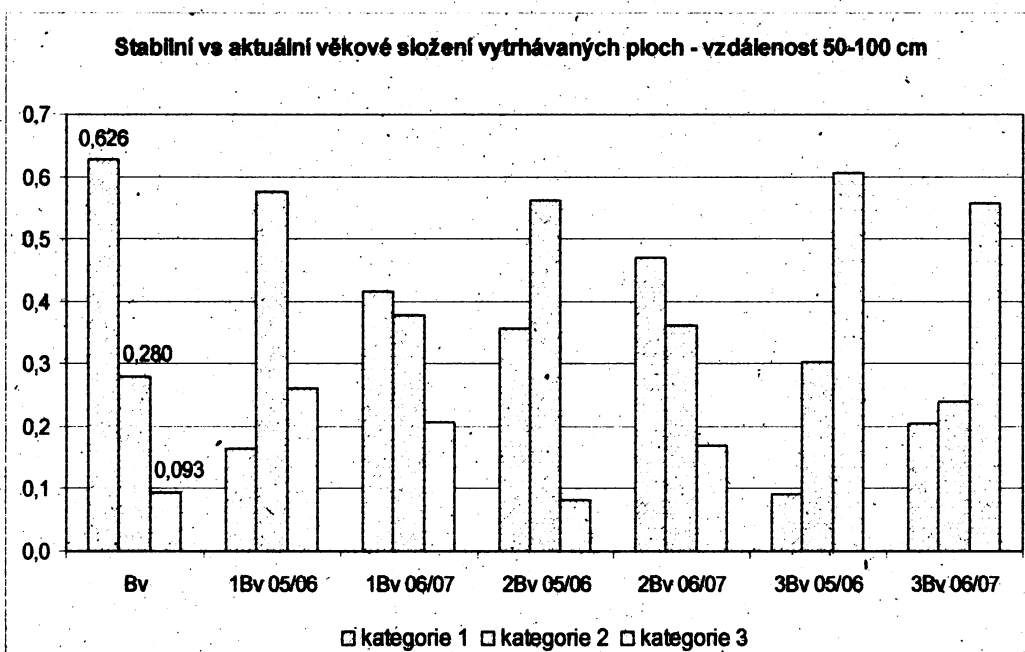
<u>1Av 05/06</u>			$\lambda=1,1$	<u>1Av 06/07</u>			$\lambda=1,04$
	1	2	3		1	2	3
1	0,53	0,38	0,53	1	0,7	0,4	0,35
2	0,28	0,58	0,43	2	0,32	0,51	0,54
3	0,22	0,13	0,30	3	0	0,15	0,27
<u>2Av 05/06</u>			$\lambda=1,18$	<u>2Av 06/07</u>			$\lambda=0,78$
	1	2	3		1	2	3
1	0,8	0,62	1,14	1	0,57	0,76	0,48
2	0,19	0,67	0,5	2	0,13	0,33	0,67
3	0,1	0	0	3	0	0	0,33
<u>3Av 05/06</u>			$\lambda=1,06$	<u>3Av 06/07</u>			$\lambda=1,02$
	1	2	3		1	2	3
1	0,51	0,24	0,15	1	0,88	0,22	0,14
2	0,27	0,4	0,21	2	0,12	0,38	0,23
3	0,23	0,4	0,74	3	0	0,42	0,68
<u>1Bv 05/06</u>			$\lambda=1,03$	<u>1Bv 06/07</u>			$\lambda=1,04$
	1	2	3		1	2	3
1	0,68	0,56	0,25	1	0,48	0,56	0,37
2	0,25	0,29	0,47	2	0,44	0,42	0,59
3	0,08	0,19	0,37	3	0,09	0,06	0,18
<u>2Bv 05/06</u>			$\lambda=1,06$	<u>2Bv 06/07</u>			$\lambda=1,01$
	1	2	3		1	2	3
1	0,63	0,54	0,55	1	0,89	0,74	0,43
2	0,34	0,4	0	2	0,11	0,24	0,32
3	0,06	0,13	0,63	3	0	0,05	0,37
<u>3Bv 05/06</u>			$\lambda=1,16$	<u>3Bv 06/07</u>			$\lambda=1,02$
	1	2	3		1	2	3
1	0,38	0,4	0,56	1	0,73	0,56	0,50
2	0,67	0,2	0,15	2	0,18	0,31	0,3
3	0	0,5	0,65	3	0,09	0,15	0,27

Tabulka č. 6: Populační přechodové matice vytrhávaných ploch (index „v“) s růstovou rychlostí  $\lambda$ . Označení: číslo 1 (2,3) značí číslo lokality; A je vzdálenost 0-50 cm a B 50-100 cm od krajnice; 05/06 (06/07) značí rok přechodu.





Obrázek č. 9: Aktuální věkové složení populací vytrhávaných ploch v jednotlivých přechodech ve srovnání se stabilním věkovým složením (průměrným pro populace ve vzdálenostech 0-50 cm).



Obrázek č. 10: Aktuální věkové složení populací vytrhávaných ploch v jednotlivých přechodech ve srovnání se stabilním věkovým složením (průměrným pro populace ve vzdálenostech 50-100 cm).

A				elasticity			
	1	2	3		1	2	3
1	0,48	0,25	0,2	1	0,24	0,11	0,03
2	0,15	0,45	0,47	2	0,1	0,25	0,08
3	0,05	0,09	0,28	3	0,05	0,07	0,06
$\lambda=0,76$							

B				elasticity			
	1	2	3		1	2	3
1	0,32	0,27	0,29	1	0,18	0,10	0,07
2	0,16	0,28	0,24	2	0,13	0,16	0,09
3	0,05	0,16	0,29	3	0,05	0,11	0,12
$\lambda=0,65$							

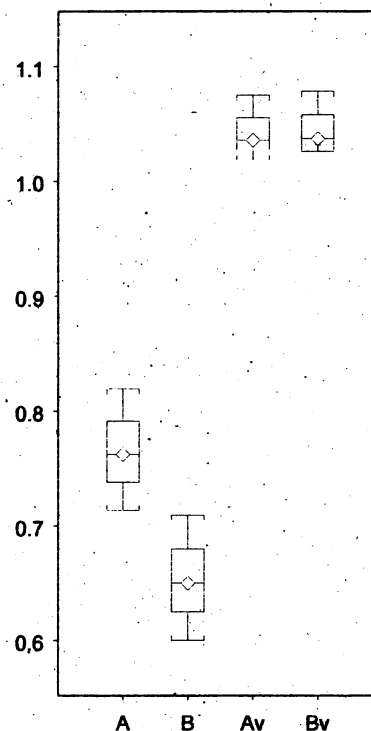
Av				elasticity			
	1	2	3		1	2	3
1	0,66	0,33	0,26	1	0,26	0,09	0,05
2	0,22	0,46	0,31	2	0,1	0,14	0,08
3	0,09	0,26	0,56	3	0,04	0,09	0,15
$\lambda=1,04$							

Bv				elasticity			
	1	2	3		1	2	3
1	0,7	0,58	0,44	1	0,41	0,15	0,04
2	0,27	0,33	0,33	2	0,16	0,09	0,03
3	0,05	0,14	0,38	3	0,03	0,04	0,04
$\lambda=1,04$							

Tabulka č. 7: Průměrné populační přechodové matice kontrolních i vytrhávaných ploch pro vzdálenosti 0-50 cm (A) a 50-100 cm od krajnice (B), jejich růstové rychlosti a elasticity.

Obrázek č. 11: Boxplot růstových rychlostí s konfidenčními intervaly průměrných populací ve vzdálenosti 0-50 cm (A) a 50-100 cm (B) a populací z vytrhávaných ploch v těchto vzdálenostech (Av a Bv).

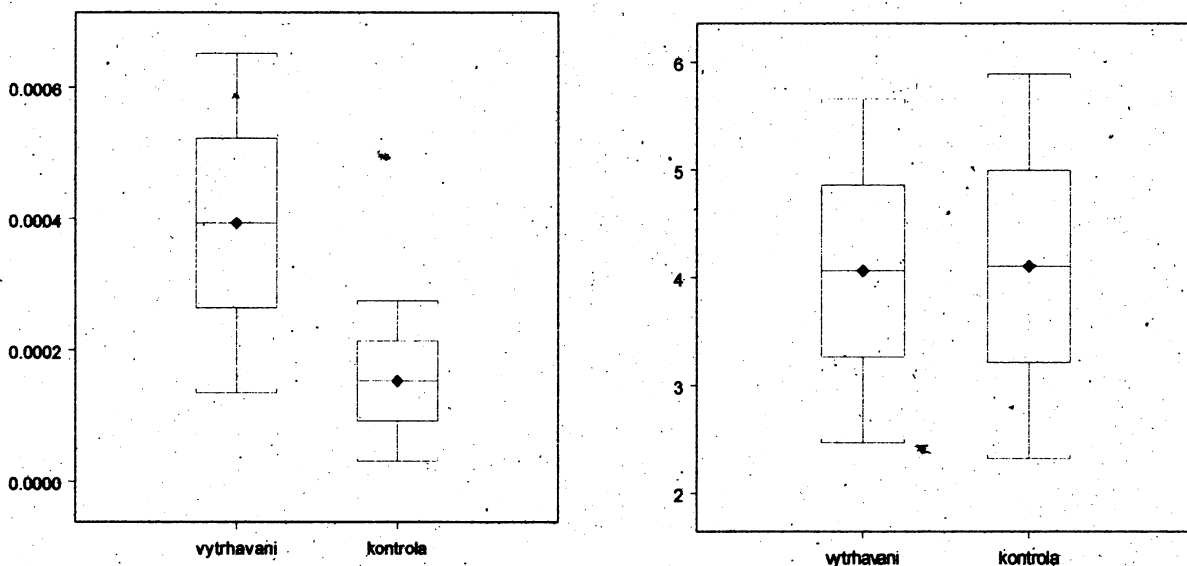


Odlišnost dynamiky populací vytrhávaných a kontrolních prokázal permutační test (viz tabulka č. 8 a boxplot na obrázku č. 11).

Srovnávané průměrné matice permutačním testem	p-hodnota
A versus B	0,0028
Av versus Bv	0,2436
A versus Av	0,0001
B versus Bv	0,0001

Tabulka č. 8: Srovnání průměrných populačních matic - výsledky permutačních testů. „A“ a „B“ značí zóny výskytu (0-50 cm a 50-100 cm od krajnice) a „v“ značí vytrhávané plochy.

Porovnat populace kontrolní (značení jedinci) a z vytrhávaných ploch je možné také pomocí jednoduchých parametrů. Pokryvnost trsů na plochu ani klíčivost se v populacích podle způsobu managementu neliší – viz boxploty na obrázku č. 12.



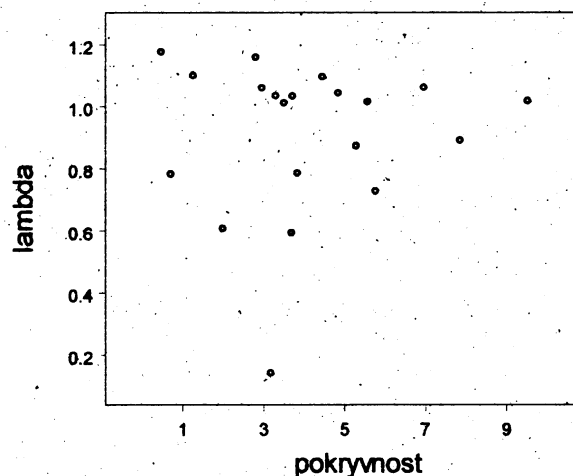
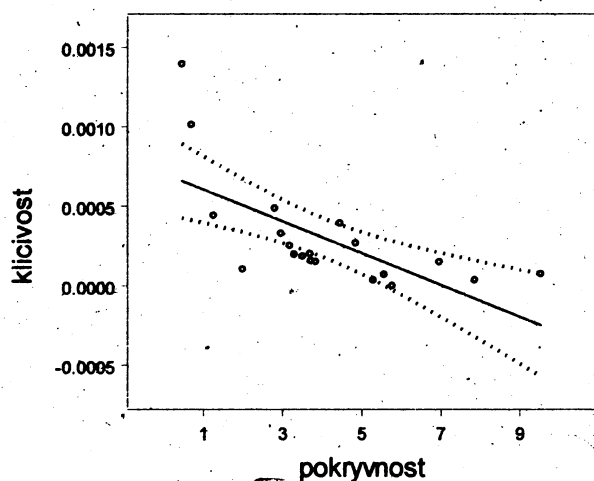
Obrázek č. 12: Boxploty srovnávající klíčivost [%] vlevo a pokryvnost [%] vpravo mezi populacemi vytrhávanými a kontrolními (značení jedinci). Populace se ani v jednom parametru neliší. Výsledkem t-testu pro klíčivost byla p-hodnota = 0,128, pro pokryvnost byla p-hodnota = 0,969.

Při zkoumání závislosti mezi klíčivostí, pokryvností a růstovou rychlostí vyšly najevo tyto skutečnosti:

- Klíčivost  $K$  závisí na pokryvnosti  $P$  (čím vyšší pokryvnost, tím nižší klíčivost)

$$K = -0,0001P + 0,0007 \text{ (p-hodnota} = 0,001; n = 20)$$
  
viz graf na obrázku č. 13

- populační růstová rychlost  $\lambda$  nezávisí ani na pokryvnosti (p-hodnota = 0,804), ani na klíčivosti (p-hodnota = 0,304). Tomu nasvědčuje i fakt, že nejvyšší elasticity dosahují prvky matice popisující přežívání, nikoli růst nebo reprodukci (viz výše).  
viz graf na obrázku č. 14



Obrázek č. 13 (vlevo) a 14 (vpravo): Závislost klíčivosti a populační růstové rychlosti ( $\lambda$ ) na pokryvnosti. Křivka závislosti je zobrazena pouze po statistickém prokázání (lineární regresi), s 95% konfidenčním intervalem. Proto vidíme pouze závislost klíčivosti na pokryvnosti, nikoli růstové rychlosti.

### Opakované mapování - matice

Dynamiku zavedených populací na používaných solených komunikacích popisuje populační část včetně kompetičního pokusu (výše). Dynamiku <sup>na</sup> větším měřítku jsem postihla díky mapování počtů jedinců *P. distans* v 5ti metrových úsecích na nové a staré opuštěné komunikaci.

Úseky zařazené do kategorií podle počtu jedinců a jejich přechody do jiných kategorií v následujícím roce jsou v tabulce č. 9. Tyto přechodové matice mají populační růstovou rychlost vždy rovnu 1, protože počet úseků zůstává stále stejný. Mění se pouze kategorie, do kterých jednotlivé úseky spadají.

Na nové komunikaci jsou vyšší hodnoty pravděpodobnosti přechodů směrem do vyšších kategorií. Na staré komunikaci je tomu naopak. Dynamika *Puccinellia distans* je zde opravdu rychlá. Během dvou sezón se či bez zimní údržby nastávají na populacích velké změny. Na nové komunikaci s nulovým výskytem na počátku osídlil druh během těchto dvou let 60% úseků. Na staré komunikaci naopak z plně obsazených úseků ze 30% zcela vymizel a stejnou početnost udržel na pouhých 7% úseků.

nová 05/06

	0	1	2	3	4
0	0,42	0,28	0,61	0,33	0,4
1	0,16	0,15	0,02	0	0
2	0,289	0,33	0,12	0	0
3	0,11	0,2	0,09	0	0
4	0,03	0,04	0,16	0,67	0,6

nová 06/07

	0	1	2	3	4
0	0,5	0,02	0,01	0	0
1	0,04	0,02	0	0	0
2	0,17	0,18	0,08	0,01	0,02
3	0,22	0,54	0,45	0,25	0,04
4	0,07	0,25	0,45	0,74	0,94

stará 05/06

	0	1	2	3	4
0	0,95	0,6	0,12	0,17	0,05
1	0,02	0,4	0,06	0,01	0
2	0,02	0	0,79	0,35	0,17
3	0,01	0	0,03	0,46	0,49
4	0	0	0	0,01	0,29

stará 06/07

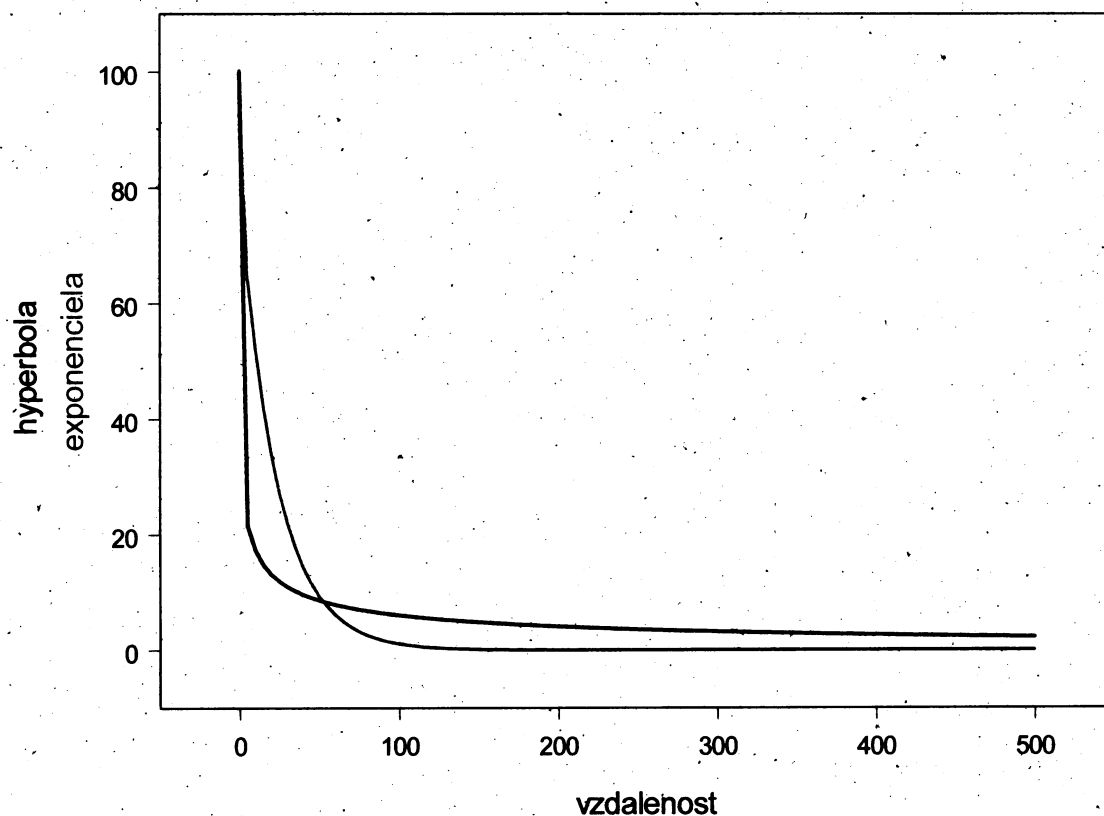
	0	1	2	3	4
0	0,998	0,9	0,84	0,62	0,22
1	0,002	0,1	0,01	0,01	0,01
2	0	0	0,15	0,33	0,55
3	0	0	0	0,04	0,22
4	0	0	0	0	0,01

Tabulka č. 9: Přejchodové matice kategorií úseků na nové a staré komunikaci. Kategorie 0 = 0 jedinců, 1 = 1 jedinec, 2 = 2-10 jedinců, 3 = 11-50 jedinců, 4 = 51 a více jedinců (prakticky plně souvislý pás). Sloupce jako v tradičních populačních maticích znázorňují rozložení úseků do kategorií v prvním roce přechodu a řádky rozložení úseků do kategorií v druhém roce přechodu.



## Křivky šíření semen

Exponenciální křivka šíření semen vykazuje zpočátku pozvolnější pokles, ve větších vzdálenostech však proporcionální pravděpodobnost našíření prakticky nulovou. Hyperbolická závislost zprvu prudce klesá, ve větších vzdálenostech však připouští větší pravděpodobnost našíření semen (ve vzdálenosti 500 metrů od zdroje cca 1%) – viz. obrázek č. 15.



Obrázek č. 15: Křivky šíření semen od zdroje – proporce našířených semen (osa y) do vzdáleností  $d$  500 metrů (osa x).

Červeně exponenciela s rovnicí  $y = 0.01349 * x * \exp(-0.04304 * d)$ ,

modře hyperbola s rovnicí  $y = 0.13006 * x / (1 + 0.54775 * d^{1.43492})$ ,

kde y je počet našířených semen do vzdálenosti  $d$ , x počet jedinců v místě zdroje.

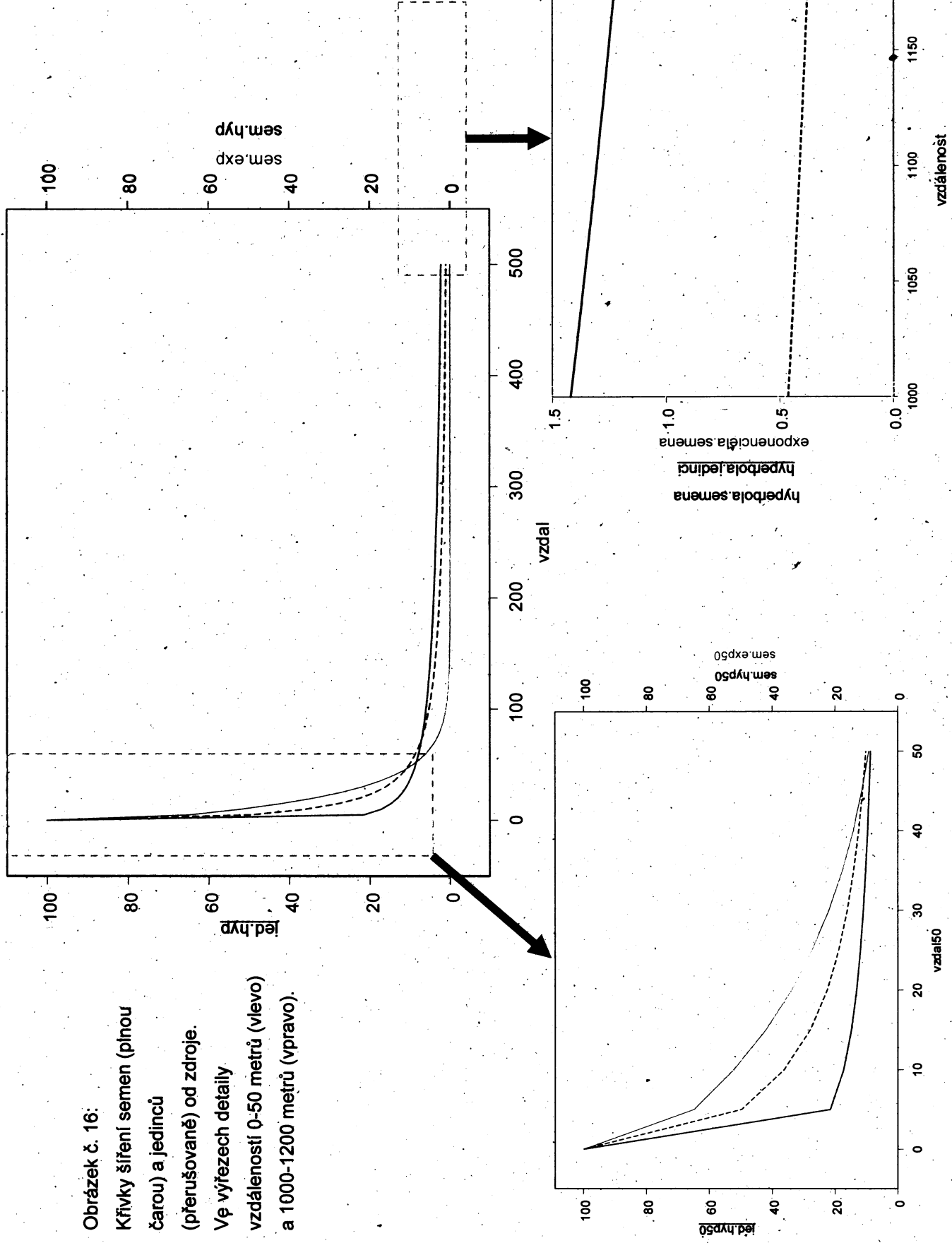


### Srovnání křivek šíření semen a jedinců

Křivky šíření semen a šíření nových jedinců je možné vzájemně porovnat. Jejich průběh se liší především v části s nejbližšími vzdálenostmi a potom naopak ve velkých vzdálenostech (viz. obrázek č. 16). Zajímavý je především rozdíl mezi hyperbolami šíření semen a jedinců. Na krátké vzdálenosti je proporce našíření ve prospěch nových jedinců oproti semenům, a to i přes to, že počet nových jedinců by měla snižovat nízká klíčivost oproti počtu semen. Z toho je vidět, že hyperbola šíření semen na krátké vzdálenosti zas tak dobře nezachycuje.

Ve velkých vzdálenostech od zdroje vypadají křivky opačně. Exponenciální křivka se pohybuje na skutečně nulových hodnotách ( $10^{-14}$ ). Naproti tomu hyperboly se pohybují v řádu desetin (pro jedince) nebo jednotky procenta (pro semena). Největší proporcí tu dosahuje hyperbola pro šíření semen, nových jedinců je méně. To by odpovídalo reálnému předpokladu, že ne všechna našířená semena vyklíčí.

Obrázek č. 16:  
 Křivky šíření semen (plnou  
 čarou) a jedinců  
 (přerušované) od zdroje.  
 Ve výřezech detaily  
 vzdáleností 0-50 metrů (vlevo)  
 a 1000-1200 metrů (vpravo).



**DISKUSE**

---

## Populační dynamika

Populační růstové rychlosti u sledovaných populací byly většinou nižší než 1, přestože jde o expanzivní druh. Populační přechodové matice i další populační parametry zjištěné v této práci jsou velmi rozkolísané. To poukazuje předně na nestabilitu vývoje populací, související zřejmě s nestabilitou prostředí. Co se přilíší nemění, jsou nízké hodnoty rozrůstání oproti přežívání jedinců jednotlivých kategorií. O dalších společných charakteristikách je možné spíše jen spekulovat. Faktem je, že jedinci všech velikostních kategorií většinou zůstávají ve stejné kategorii nebo nižší, než aby se rozrostly. Důležité je přitom si uvědomit, že hodnoty pro kategorii 1 jsou utvářeny nejenom reprodukcí, ale také přežíváním jedinců, přičemž poměr reprodukce ku přežívání je ve prospěch toho druhého. Nemalá část jedinců přejde z vyšší kategorie do nižší. To může být kromě samotné vitality trsu během sezóny ovlivněno schopností obnovy trsu po zimě.

Také aktuální věkové složení je velmi rozkolísané, a to především v zóně A. Vyznačuje se vysokým poměrem kategorie 2 a nízkým poměrem kategorie 1 oproti stabilnímu. Ve vzdálenostech 50-100 cm (zóna B) taková rozkolísanost nepanuje, aktuální věkové složení je podobné tomu stabilnímu. To ukazuje na dlouhodobě ustálenější vývoj dynamiky populací. Ve větších vzdálenostech totiž zřejmě panuje stabilnější prostředí, ať už co se týče disturbancí, nánosů zeminy, solení či konkurence jiných druhů (Paulerová, 2007). Při porovnání stabilního věkového složení v různých zónách vidíme rozdíl v poměru početnosti kategorií 1 a 3. Ve vzdálenosti 0-50 cm (zóna A) je potřeba ke stabilnímu vývoji více jedinců kategorie 1 oproti kategorii 3. Ve větších vzdálenostech je tomu naopak. Postačuje zde menší poměr jedinců kategorie 1, snad proto, že lépe přežívají. Oproti relativně vyšším počtům jedinců kategorie 3.

Jaké příčiny má nízká populační růstová rychlost, vysoká rozkolísanost prvků matice i aktuálního věkového složení jednotlivých populací? Nízkou populační růstovou rychlost se u expanzivního druhu zdá nelogická. Sledované populace se však nacházely ve starých zapojených porostech, ve kterých je rozrůstání omezeno už jenom čistě fyzicky prostorem či dostupností zdrojů (Grime, 1979). Nově vznikající populace nebyly bohužel sledovány, jak tomu u invazních druhů bývá (Pyšek et al., 2008; Hanzélyová, 1998).

Nízké rozrůstání je možné vysvětlit stresem (zvýšené koncentrace solí a jiných látek) v kombinaci s dynamikou prostředí (např. Forman et al., 2003). Přestože citlivosti různých životních fází jsou na sobě navzájem nezávislé (Rozema, 1975), *P. distans* je ve všech fázích svého života odolná vůči zasolení, nejvýznamnějšímu ze stresových faktorů podél pozemních komunikací (Johnson, 2000). Díky tomu také v tomto prostředí vůbec přežívá. Všechny uvedené charakteristiky dobře korespondují s udávanou S-R životní strategií (Moravcová, 2001; Dettmar, 1993; Mirek et Trczinska-Tacik, 1981).

K tomu se přidává ještě další faktor: Růstovou rychlost ovlivňuje reprodukce. V případě *P. distans* zahrnuje produkci semen, klíčení semen i uchycení semenáčů. Produkce semen je vysoká (v průměru 50tis semen na metr porostu podél komunikace). Klíčení je však problematické. V zóně B bývá více konkurence a horší dostupnost světla, které je pro klíčení *P. distans* zásadní (Beyschlag et al., 1992). V zóně A je omezení klíčení spíše než kompeticí o světlo dáno zasolením. Všechny halofyty klíčí v slaném prostředí hůř než ve sladkém (Rozema, 1975). Přirozená doba klíčení je na jaře, to však dosahuje zasolení maximální výše. Jsou v zásadě dvě možnosti, jak tento problém vyřešit a *P. distans* využívá oba. Prvním je posun do období, kdy je soli méně. Semena klíčí během sezóny okamžitě, tedy od června až do podzimu, podle počasí do zimy. Různí autoři udávají různou hodnotu teploty, při které již *P. distans* neklíčí. Jsou to buď 2°C podle Moravcové et Frantíka (2002) nebo 1°C podle Scott et Davison (1982) až po bod mrazu 0°C (Mirek et Trczinska-Tacik, 1981). Za sucha je díky inhibičnímu efektu pluchy lehce dormantní. Dormanci k úspěšnému vyklíčení však nepotřebuje, ani v podobě zimního období klidu. (Moravcová et Frantík, 2002). Dormanci vykazuje také ve slaném období, po kterém jsou semena stejně životaschopná jako dříve (Keiffer et Ungar, 1997; Woodell, 1985).

Druhou možností je přizpůsobení se slanému prostředí, zejména v zóně A. Greipsson (1997) doložil, že během několika desítek let je možná adaptace na nové prostředí. Slanomilné druhy, např. *Leymus arenarius*, klíčí při mořském pobřeží nejlépe ve větších koncentracích soli než na nových stanovištích se nižší úrovní zasolení. Podobně prokázal Kiang (1982) u *Antoxanthum odoratum* adaptaci na zasolené prostředí v okolí pozemních komunikací. Klíčení *P. distans* zkoumala podrobně Moravcová et Frantík (2002), v jejichž pokusech byla dobrá klíčivost až do koncentrace 1,75% NaCl, a maximální klíčivost byla při nenulové koncentraci 0,05%

NaCl. Zjištěná klíčivost (vždy nad 50%) z pokusů Moravcové et Frantíka (2002) a z mnohými zjištěnými terénními dat (0,03%) se však řádově liší.

Reprodukce však v případě mé práce nekončí produkcí semen a klíčením, ještě záleží na uchycení semenáčů. Semenáče *P. distans* jsou malé a těžko odlišitelné od jiných druhů trav, proto nebyly zahrnuty do populačních matic. V terénu však byl pozorován zejména na jaře velký počet semenáčů. Jen velmi malá část se uchytla jako jedinci o 2 až 3 rametách, tedy těch, které byly započítávány do populačních matic jako jedinci kategorie 1. Také Moravcová et Frantík (2002) potvrzují nejvyšší citlivost pro semenáče a jejich přežití.

Pouštět se do populační biologie druhu jako *Puccinellia distans*, tedy lipnicovité, se zpočátku jeví jako čiré šílenství. Většina podobných prací se zabývala „pěknými kytkami“, druhy, u kterých jde dobře rozlišit jednotlivá stadia a dají se nějakým rozumným způsobem sledovat. Populačních prací na lipnicovitých bylo dosud uskutečněno poskrovnu, a když, tak byly sledovány jenom některé demografické nebo častěji pouze morfometrické parametry. Kadmon (1993) například sledoval produkci semen a klíčení u *Stipa capensis*. Srivastava et Jefferies (1996) na slaniskovém druhu *Puccinellia phryganodes* počítal listy a jejich pokryvnost. Podrobnou studii slaniskových druhů provedl Jónsdóttir (1991), kdy značil ramety druhů *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* a *Poa irrigata* a po dobu 5 let sledoval jejich přežívání. Tato studie se nejvíce blížila zkoumání populační dynamiky pomocí přechodových matic. Autor tu popsal vysoký obrat ramet a důvody udržování populace tímto způsobem. Ani tato práce však není srovnatelná se zvolenou metodou (do mnou zjišťované plochy trsu se obrat ramet nedal promítnout) a je proto obtížné hodnotit její správnost.

*P. distans* utváří jednotlivé trsy se vzácným klonálním rozmnožováním (Klimešová et Klimeš, 1998). Velikost trsu nezávisí na stáří o nic méně než u jiných druhů, tedy velké trsy jsou spíše staré a malé trsy spíše mladé (Scott et Davison, 1982). Vzhledem k tomu jsem usuzovala na životní cyklus, který lze na základě velikostí trsů zachytit. Metoda zjišťování plochy trsů je tedy dobře použitelná. A co více, porovnáváním životních cyklů v různých podmínkách vyčíst něco o příběhu expanze tohoto druhu podél pozemních komunikací. Populační biologie je pro podchycení takového příběhu nezbytná (Christen et Matlack, 2006).

Problémy, se kterými jsem se během práce potýkala, byly nejrůznějšího charakteru. Zcizení štítků mně připravilo o jednu ze sledovaných populací. Nebylo

ani jednoduché správně dohledávat jedince a zároveň rozlišovat jednotlivé trsy mezi spleť ramet. Při zpracování je možná nejspornější částí zjišťování plochy trsu. To se odvíjelo jednak od kvality fotografie, jednak od mojí volby způsobu vytváření polygonů v prostředí ArcGis (verze 3.5). Některé postupy jsou proto možná obtížně opakovatelné. Přesto se domnívám, že pro postžení populační dynamiky byla mnou zvolená metoda vhodná i dostatečně přesná.

Ideální druh, který se podél pozemních komunikací bude nejlépe šířit, by měl mít podle práce Parendes et Jones (2000) tyto vlastnosti: velká produkce semen, dobré schopnosti šíření, možné vegetativní rozmnožování, časně kvetení, široké možnosti klíčení a krátký životní cyklus. Kromě vhodných vlastností druhu je potřeba mít také vhodné prostředí pro expanzi. V okolí pozemních komunikací je doplňujícím předpokladem hodně dopravy a hodně disturbancí (Christen et Matlack, 2006; Parendes et Jones, 2000; Andersen, 1993). Pro *P. distans* je tedy možné potvrdit většinu požadovaných vlastností.

## Kompetiční vlastnosti

Zkoumání kompetičních vlastností lze provádět buď manipulativními pokusy ve skleníku (např. Beyschlag et al., 1992; Ullmann et Heindl, 1989) nebo v terénu (to byl můj případ). *Puccinellia distans* je považována za konkurenčně slabý druh a sledování jeho kompetičních vlastností mělo ukázat, jak v různých podmínkách zvládá konkurenci ostatních druhů v okolí pozemních komunikací a nakolik jej tyto druhy omezují. To bylo možné vyčíst ze změn v populačních přechodových maticích, ale nejen těch z vytrhávaných ploch, ale také těch z různých vzdáleností.

V různých vzdálenostech totiž panují různé podmínky. Se vzdáleností například klesá zasolení, množství disturbancí a nánosů půdních i cizorodých částic, a naopak se vzdáleností stoupá počet druhů a konkurence (Paulerová, 2007). Také management se často liší – kosení je realizováno ramenem obvykle až od větší vzdálenosti, cca 50cm nebo ještě dále za svodidlem (vlastní pozorování). Pokosená biomasa zůstává ležet a umožňuje návrat živin do systému (Schaffers et al., 1998). Tím se zvyšuje celkový obrat živin, produktivita i rychlost sukcese (Handa et al., 2002; Arie et Turkington, 2001). Díky rostlinnému pokryvu se zpětnou vazbou

zlepšují i půdní podmínky a klesá zasolení (Hacker et Bertness, 1999; Srivastava et Jefferies, 1996). To všechno zvyhodňuje ostatní vegetaci oproti *P. distans*, což potvrzují také výsledky. Růstová rychlost ve větších vzdálenostech je nižší. Přežívání jedinců kategorie 3 je ve větších vzdálenostech obtížnější, na což poukazuje stabilní věkové složení i zvýšená elasticita pro tento prvek oproti vzdálenosti 0-50 cm. Rozdíl mezi maticemi v různých vzdálenostech je nejen v klíčovém přežívání, ale také rozrůstání kategorie 2 do kategorie 3 a naopak. Velké trsy to mají zkrátka ve větších vzdálenostech těžší, a to nejen díky nižšímu zasolení, a jeho důsledkům. Nutno ještě podotknout, že většina prací výskyt *P. distans* ve větších vzdálenostech vůbec nepřipouští a odkazuje jej pouze na vysoce zasolené plochy (Beyschlag et al., 1992; Scott et Davison, 1982; Mirek et Trczinska-Tacik, 1981; Adolphi, 1975; Seybold, 1973).

Ačkoli růstové rychlosti vytrhávaných ploch v různých vzdálenostech (0-50 a 50-100 cm) se neliší, je možné je mezi sebou navzájem porovnat. Podmínky a rozdíly mezi vzdálenostmi jsou, co se týče zasolení, disturbancí atd., stejné. Až na to, že je odstraněna veškerá konkurenční vegetace. Potom zde procesy a zpětnovazebné mechanismy pro zvyšování úrovně kompetice neplatí. Přežívání *P. distans* je maximální, růstové rychlosti v obou vzdálenostech přesahují hodnotu 1. Matice se však liší citlivostí jednotlivých prvků. Nejcitlivější prvky matice pro vzdálenost 0-50 cm jsou prvky přežívání jedinců všech kategorií (podobně jako u kontrolních ploch). Ve vzdálenosti 50-100 cm jsou to ale prvky týkající se pouze jedinců kategorie 1, a to jak jejich přežívání, rozrůstání i ubývání). Jedinci kategorie 3 jsou ve větších vzdálenostech velmi stabilní a neohrožení. To je patrné také ze stabilního věkového složení. Pro vzdálenost 50-100 cm vytrhávaných ploch je stabilní věkové složení výrazně posunuto ve prospěch kategorie 1 oproti kategorii 3. Při nulové konkurenci se *P. distans* na gradientu zasolení chová jako každý jiný (nehalofytní) druh: zasolení omezuje jeho růst, což se projevuje ve vzdálenosti 0-50 cm horším přežíváním zejména velkých trsů (kategorie 3). Ve vzdálenosti 50-100 cm je přežívání jedinců, včetně těch největších, výborné, díky relativně neoptimálnějším podmínkám (nejnižší konkurence i zasolení).

Čistý efekt vytrhávání je však mnohem výraznější než čistý efekt gradientu zasolení (viditelný na rozdílu matic z různých vzdáleností). Přestože se populace vytrhávané a kontrolní neliší v klíčivosti ani v pokryvnosti, jejich růstové rychlosti se liší. Vytrhávané populace se zvětšují ( $\lambda > 1$ ) oproti populacím kontrolním,



v zapojených porostech, které se naopak zmenšují ( $\lambda < 1$ ). Příčin je mnoho a vzájemně se kombinují. Kromě eliminace zpětnovazebních mechanismů kompetice popsaných výše se přidává ještě vliv zvýšené dostupnosti světla. Podle Beyschlaga et al. (1992) to hraje kromě úrovně zasolení klíčovou roli. V bližších vzdálenostech je růst konkurenční vegetace omezen vysokými koncentracemi solí. Ve větších vzdálenostech je potom *P. distans* přerůstána a strádá nedostatkem světla (Beyschlag et al., 1992).

Díky zimnímu solení se vytvořil podél pozemních komunikací pás odlišné niky s omezením (Dove, 1997; Mirek et Trczinska-Tacik, 1981). Se zvýšeným množstvím soli je totiž obtížnější přijímat potřebné látky. Druhy bez přizpůsobení tak strádají a nedosahují růstu jako v nikách bez podobného omezení. Tím jsou potom ovlivněny další, konkurenční vztahy (Davis et al., 2000). *Puccinellia distans* využila této nově vytvořené zasolené niky. Se svými populačními vlastnostmi vhodnými k expanzi je možné očekávat jeho rozšíření do podobných nik s omezením jiného typu (znečištění jinými látkami, zhoršená dostupnost vody či živin, atd.), které v naší krajině přibývají.

## Šíření

Šíření druhu *Puccinellia distans* podél silnic je velmi zajímavé, protože dat o šíření, zejména na velké vzdálenosti (skutečně velké vzdálenosti) je velmi málo. Silnice se navíc svým tvarem k sledování šíření po její linii přímo nabízí.

Šíření na velké vzdálenosti rozumí různí autoři různě. Většinou jde o relativně velkou vzdálenost vzhledem k druhu rostliny. Bullock et Clarke (2000) ve svém článku uvádí přehled prací o šíření na velké vzdálenosti, v naprosté většině se jedná pouze o několik desítek metrů. Podobně jsou na tom i současné práce na katedře botaniky PŘF UK (např. Hemrová, 2007; Červenková 2007). Částečně je to dáno prostředím (příliš členitá krajina s příliš roztroušeným výskytem apod.). Obecně se za velké vzdálenosti považuje podle Tackenberg et al. (2003) 100 metrů, podle autorů Von der Lippe et Kowarik (2006) nad 250 metrů. Sledování šíření *P. distans* v této práci splňuje všechna kritéria pro skutečně velké vzdálenosti.

To umožnil především omezený výskyt na úzkém pásu podél komunikací, liniový tvar komunikací a sledování na 6,5 km nově postavené silnice.

Šíření na velké vzdálenosti je nejcitlivější složkou vnějších procesů, které určují výskyt druhu (Clark et al., 2003). Jde totiž o vysoce nepředvídatelný jev. Je nezávislý na druhu i způsobu šíření. Ať už jde o malá či velká semena, s či bez speciálních přizpůsobení, přenášené kterýmkoli vektorem, každé má určitou šanci na tento náhodný děj (Higgins et al., 2003a). Na tom obvykle ztroskotávají všechny pokusy o popis dálkového šíření jakým modelem. Riziko náhody, kdy i jedno semeno z milionu vybočuje z vypočítaných křivek (Caswell et al., 2003), není při vytváření modelů jediným. Patří do toho i riziko volby parametru a volby modelu (Higgins et al., 2003b). Nejistota se zvyšuje se zvyšující se reprodukční schopností a počtem různých způsobů šíření. I semena s určitým přizpůsobením se nemusí rozšiřovat výlučně předurčeným způsobem. Nejvíce možností způsobů i vektorů šíření nastává u semen, která jsou malá, lehká, bez speciálních přizpůsobení (Higgins et al., 2003b). Právě taková semena a širokou škálu možností šíření má *Puccinellia distans*.

Směr šíření, silniční síť a vozidla jako skutečný vektor šíření byly diskutovány už řadou autorů: Hansen et Clevenger (2005) zkoumal šíření lesem a otevřenou krajinou, podél silnic a železnic. Silnice vyhodnotil jako nejlepší vektor, také díky charakteru stanovišť s vysokou mírou disturbance, a tím pádem i invasibility. Tikka et al. (2001) se v lesnaté krajině zabývali šířením nelesních druhů. Srovnáváním sousedních snímkových úseků dokázali, že tyto druhy využívají silnice jako vektor pro překonání nevhodných lesních stanovišť. Podobně zkoumal šíření druhů snímkováním Kalwij et al. (2008), který prokázal závislost výskytu druhů u silnic na vzdálenosti od domů, lidí. Christen et Matlack (2006) také konstatují, že lineární tvar je pro sledování šíření výhodou. Podle nich se šíření na dálku děje ve vlnách v kombinaci s pomalým lokálním rozšiřováním a pro jeho popis je zapotřebí zachytit vlnu na čele. Poukazují také na nezbytnost vhodných stanovišť vytvořených disturbancemi, jinak by bylo dálkové šíření neefektivní. Postrádají pak zkoumání šíření druhu na úrovni jeho demografie jako metodu pro vyhodnocení výhody liniového tvaru silnice (Christen et Matlack, 2006).

Semena sama o sobě se přemísťují různými způsoby. Malá lehká semena bez speciálního přizpůsobení se mohou šířit koulením a samovolným pohybem určeným gravitací nebo jinou hnací silou – vodou, větrem. K přenosu vodou je

zapotřebí, aby byla dobře plovatelná a odolná vůči soli (viz část o klíčení výše), což semena *P. distans* splňují (Andersen, 1993). Voda jako vektor figuruje různým způsobem. Voda semena přenáší, v našem případě spláchne z asfaltového povrchu komunikace do nejbližšího drenážovaného okolí, kde má semeno příležitost uchytit se. V jiném případě voda působí jako kohezni a adhezní faktor, kdy semena společně s blátem jsou přenášena na kolech automobilů (Zwaenepoel, 2006). Také Seybold (1973) vyslovil domněnku, že pravděpodobný způsob šíření je na pneumatikách automobilů. Hodkinson et Thompson (1997) dokonce uvádí průměrnou vzdálenost 3-40 km, na kterou se tak mohou semena šířit. Přichycení na pneumatiku představuje pravděpodobně menší problém, než tento vektor opustit. To zřejmě může souviset se změnami podmínek (vyschnutí a následné odrolení apod.).

Podle týchž autorů (Hodkinson et Thompson, 1997) přispívají automobily k šíření ještě zesilováním anemochorie. V aerodynamickém proudu vzduchu za projíždějícími vozidly se semena mohou poměrně dlouho udržovat (Scott et Davison, 1982). Způsob šíření vzduchem na velké vzdálenosti (až 250 metrů) prokázali von der Lippe et Kowarik (2006) tak, že umístili pasti v tunelech, kde jiná možnost než šíření po linii komunikace není. Pasti měli na zemi i ve výšce 1,5 metru v dostatečné vzdálenosti od ústí tunelu, aby mohli sledovat čisté šíření ve vlečce vzduchu za vozidly. Klíčové pro udržení semen ve vzduchu jsou turbulence, jejich četnost a síla (Tackenberg, 2003; Jongejans et Telenius, 2001). Do modelu pro výpočet průměrné délky doletu Tackenberg et al. (2003b) započítává od rychlosti větru, rychlosti pádu semene (tzv. terminal velocity), speciální přizpůsobení semene, výšku rostliny až po morfologii krajiny. Pro zjišťování terminal velocity pouštěním ze stolu je obilka *P. distans* příliš malá a na dopadu špatně viditelná. Dalším faktem, vylučujícím použití Tackenbergova modelu pro *P. distans*, je odlišný charakter turbulencí. V přírodním prostředí jsou to jevy náhodné, v prostředí pozemních komunikací jsou to jevy nenáhodné, určené velikostí a rychlostí projíždějících vozidel (Forman et al., 2003).

Pro skutečný potenciál šíření bylo také dobré, že jsem mohla porovnat křivku našeho šíření nových jedinců s křivkou šíření semen. Většina autorů totiž sleduje diasporu, aniž by zohlednili i skutečné přibývání jedinců druhu v daných vzdálenostech (přehled in Bullock et Clarke, 2000). Podle Bullocka et Clarke (2000) kombinuje tvar křivky šíření z exponenciely (krátké vzdálenosti) a hyperbolu (velké

vzdálenosti) z důvodu podhodnocování počtů našířených semen ve velkých vzdálenostech. Přitom sami měli nakladené pašti pouze do vzdálenosti 80 metrů. Křivku šíření do velkých vzdáleností modelovali na základě těchto dat. Já jsem měla k dispozici data z takových vzdáleností, že bylo možné porovnat modely nelineární regrese s přidáváním dalších a dalších vzdáleností. V takovém případě je zmíněný důvod podhodnocení koncové části křivky eliminován. Exponenciální i hyperbolická křivka šíření semen však zůstává zkreslená. To je sice podstata všech modelů, nicméně existuje i praktické vysvětlení. Křivka šíření totiž počítá obvykle s jedním způsobem šíření. Jakmile existují nějaké další způsoby a jejich kombinace, jednoduchý exponenciální nebo hyperbolický model se stává příliš zjednodušující (Higgins et al., 2003a).

Kromě samotné schopnosti šíření jsou důležité také podmínky prostředí. (Clark et al., 1999). Prostedí musí být vhodné pro vyklíčení, uchycení semenáčků i pozdější udržení nového jedince. V okolí pozemních komunikací, kde šíření probíhá na linii komunikace a její bezprostřední okolí má všude podobné charakteristiky, považují veškeré prostředí jako vhodné. Proto se křivka šíření jedinců oproti křivce šíření semen jeví pro tento případ jako přesnější. Výsledný tvar hyperbolické křivky jedinců je totiž jakýmsi kompromisem mezi tvarem exponenciely a hyperboly šíření semen. Na malých vzdálenostech klesá příkřeji než za tento jev kritizovaná exponenciela šíření semen. Na velkých vzdálenostech naopak klesá pomaleji, než za tento jev kritizovaná hyperbola šíření semen.

Schopnosti šíření *Puccinellia distans* jsou obrovské. Kombinují velmi pomalé nepohlavní rozrůstání s rychlým a v dynamickém prostředí silnic efektivním pohlavním rozšiřováním. Semena *P. distans* využívají všechny možné vektory disperze. Díky tomu je schopný obsadit nová stanoviště u pozemních komunikací během několika málo let. Mirek et Trczinska-Tacik (1981) uvádí 2-4 roky pro obsazení nových stanovišť. Jedná se však o rekonstruovanou silnici a čísla udávají bez údajů o délce osídlených úseků i bez ohledu na nejbližší výskyt. Podlé mého pozorování souvislý pás na novém 6,5 km dlouhém úseku s kontaktním výskytem za 3 roky nevytvořil, přestože prakticky všechny 5timetrové úseky byly alespoň jedním trsem obsaženy. Překřížení nové silnice ve vzdálenosti cca 2 km starou posílilo zdroj šíření. Vlastnosti zdroje mohou hrát také velmi důležitou roli v obnově či utváření druhového složení (Clark et al., 1999).

## Dynamika druhu

Výskyt *Puccinellia distans* v okolí pozemních komunikací určují jak procesy vnitřní, tak vnější. Na základě studia populační dynamiky v různých podmínkách bylo zjištěno, že většina populací v zapojených porostech mírně ubývá. Je to dáno stresujícími vlastnostmi prostředí (zasolení, apod.) a ve větších vzdálenostech s nižším stresem kompeticí. Jestliže byla konkurenční vegetace odstraněna a podmínky zlepšeny, druh prospíval lépe. I přes nepříznivé podmínky se *P. distans* uchytila, což se shoduje s obecnou teorií, že pro výskyt druhu není nutné stanoviště s optimálními podmínkami (Zobel et al., 2000). Konkrétní stanoviště mohou osídlit druhy z místního species-poolu bez přímé závislosti na optimálním prostředí (Grace, 2001).

Na malém měřítku, které nepojme všechny druhy místního species-poolu, nabírá na důležitosti dostupnost diaspor oproti samotným podmínkám prostředí (van Groenendael et al., 2000). Rychlost invaze, obsazení volného stanoviště, je potom pro populace nejdůležitějším faktorem, odvíjejícím se od demografie a schopnosti šíření. Pro každý druh má každá z těchto charakteristik jinou váhu (Caswell et al., 2003). Pro *Puccinellia distans* v okolí pozemních komunikací má relativně větší váhu druhá charakteristika – šíření. Tomu nasvědčuje i velmi rychlá dynamika populací *P. distans* na stanovištích – počty jedinců dosahují obrovského obratu, během 2 let mohou podle podmínek přibýt i ubýt o stovky procent.

Specifické pro *P. distans* je velký akční radius. Vzhledem k usnadněnému šíření podél komunikací není jeho disperze na velké vzdálenosti tak vzácná, jako u jiných druhů. Úspěchu přispívá také velká míra disturbancí a volných stanovišť v okolí komunikací. Díky stresovým faktorům se zde totiž vyskytuje pouze minimum druhů z místního species-poolu. V omezené konkurenci pak *P. distans* lépe přežívá (populační růstové rychlosti větší než jedna) a demografická prosperita opět zaručuje dobré možnosti šíření, jehož základním předpokladem je vysoká produkce semen (Jongejans et al., 2008).

## ZÁVĚR

---

Populační biologie *Puccinellia distans* v okolí pozemních komunikací je pěkným příkladem obecných jevů, které určují přítomnost druhů na stanovišti. *P. distans* je v tomto prostředí velmi úspěšný druh.

Populace *P. distans* špatně přežívají v nepříznivých podmínkách prostředí s vysokou konkurencí. Ve stabilnějším prostředí s odstraněním nebo přirozeným snížením množství kompetitorů je vitalita populací výrazně vyšší (populace se rozrůstají, populační růstové rychlosti jsou vyšší než jedna). Úspěch zde zaručuje velmi dobré přežívání jedinců všech kategorií, obnova generativním způsobem je nízká.

Další příčinou úspěchu *P. distans* je také dostatek volných stanovišť, které s budováním silniční sítě stále přibývají. Populace jiných druhů jsou komunikacemi rozdělovány, populace *P. distans* jsou naopak propojovány.

V neposlední řadě úspěch *P. distans* zastřešují jeho schopnosti šíření, kdy malé lehké diaspory využívají celou škálu možností šíření, kterou prostředí pozemních komunikací nabízí.

Dynamika *Puccinellia distans* v okolí pozemních komunikací je velmi složitý systém, který zahrnuje populační charakteristiky, kompetiční vlastnosti chování a široká škála schopností šíření, které kombinuje ve svůj prospěch. Přesto stále chybí mnoho informací pro vytvoření modelu šíření *P. distans* v krajině. Ať už jsou jimi střípky z populační dynamiky (např. rozdíly v klíčení podle různých stanovišť), nově odhalované skutečnosti, jako endofytická houba *Epichloe typhina* (Olejniczak et Lembicz, 2007) nebo skutečnosti ještě neodhalené. S měnící se krajinou a degradací prostředí je však pravděpodobné, že druhy s podobnými charakteristikami jako *P. distans* budou v budoucnu čím dál úspěšnější.

## LITERATURA

---

2000. Matlab 7.0.4. TheMathWorks Software.
2000. S-PLUS 2000 Professional. MathSoft, Inc, Seattle -WA.
2004. ArcGIS 9.1. Environmental Systems Research Institute, Redlands.
- Adolphi, K. (1975): Der Salzschwanden (*Puccinellia distans* (L.) parl.) auch in Westfalen an Strassenrändern. *Göttin. florist. Rundbr.* 3.
- Andersen, U.V. (1993): Dispersal strategies of Danish seashore plants. *Ecography* 16: 289-298.
- Arii, K. et Turkington, R. (2001): Assessing competition intensity along productivity gradients using a simple model. *Canadian Journal of Botany* 79: 1486-1491.
- Beyschlag, W., Ryel, R.J. et Ullmann, I. (1992): Experimental and Modelling Studie sof Competition for Light in Roadside Grasses. *Botanica Acta* 105: 285-291.
- Blomquist, G. et Johansson, E.-L. (1999): Airborne spreading and deposition of de-icing salt – a case study. *Science of the Total Environment* 235: 161-168.
- Booze-Daniels, J.N. et Schmidt, R.E. (1996): Evaluation and Management of Turfgrass on Virginia Roadsides. Annual report. Department of Crop & Soil Environmental Science Virginia Polytechnic Institute and State University Blackburg, Virginia 24061-0404.
- Bullock, J.M., Shea, K. et Skarpaas, O. (2006): Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecology* (2006) 186:217 –234.
- Bullock, J.M. et Clarke, R.T. (2000): Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* (2000) 124:506–521
- Caswell, H., Lensink, R. et Neubert, M.G. (2003): Demography and dispersal: Life table response experiments for invasion speed. *Ecology* 84(8): 1968-1978.
- Christen, D. et Matlack, G. (2006): The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach. *Conservation Biology* Vol. 20, No. 2: 385-391.
- Clark, J.S., Lewis, M., McLachlan, J.S. et Hillerislander, J. (2003): Estimating population spread: what can we forecast and how well? *Ecology* 84(8): 1979-1988.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. et Clark D. A. (1999): Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80(8): 2662-2675.
- Červenková, Z. (2007): Invaze druhu *Rumex alpinus* v Krkonoších na krajinné úrovni. Dipl. Pr. Katedra Botaniky PFF UK.
- Davis, M.A., Grime, J.P. et Thompson, K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Dettmar, J. (1993): *Puccinellia distans*-Gesellschaften auf Industrieflächen im Ruhrgebiet – Vergesellschaftung von *Puccinellia distans* in Europa. *Tuexenia* 13: 445-465.
- Dove, J. (1997): Investigating roadside verges, *Journal of biological education* 31 (3).
- Ellenberg, H. (1986): *Vegetation Ecology of Central Europe*. Fourth edition, Cambridge University Press.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R., Goldman, C.R., Heanne, K., Jones, J.A., Swanson, F.J., Turrentine, T., Winter, T.C. (2003): *Road ecology (Science and Solutions)*. Island Press.
- Grace, J. B. (2001): Difficulties with estimating and interpreting species pools and the implications for understanding patterns of diversity. *Folia geobotanica* 36: 71-83.
- Gray, A.J. et Scott, R. (1977): Biological flora of the British Isles - *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl. *Journal of Ecology* 65: 699-716.
- Greipsson, S., Ahokas, H. et Vahamiko, S. (1997): A rapid adaptation to low salinity of inland-colonizing populations of the littoral grass *Leymus Arenarius*. *Int. J. Plant Sci.* 158(1): 73-78.

- Grime, J. (1979): Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, London.
- Hacker, S.D. et Bertness, M.D. (1999): Experimental evidence for factors maintaining plant species diversity in a New England salt marsh. *Ecology* 80(6): 2064-2073.
- Handa, I.T., Harmsen, R. et Jefferies, R.L. (2002): Patterns of vegetation change and the recovery potential of degraded areas in a coastal marsh system of the Hudson Bay lowlands. *Journal of Ecology* 90: 86-99.
- Hansen, M.J. et Cleveger, A.P. (2005): The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological conservation* 125: 249-259.
- Hanzélyová, D. (1998): A comparative study of *Pinus strobus* L. and *Pinus sylvestris* L.: growth at different soil acidities and nutrient levels. In: U. Starfinger, K. Edwards, I. Kowarik and M. Williamson (eds.): *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*, p. 185-194.- Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Heinrich, W. (1984): Bemerkungen zum binnenländischen Vorkommen des Salzschwadens (*Puccinellia distans* [JACQ.] PARL.). *Haussknechtia* 1: 27-41.
- Hejný, S., Kopecký, K., Jehlík, V. et Krippelová, T. (1979): Přehled ruderálních rostlinných společenstev Československa. *Rozpr. ČSAV, Řada mat. a přír. věd* 89: 1-100.
- Hemrová, L. (2007): Populační dynamika *Jasione montana* na krajinné úrovni. Dipl. Pr. Katedra botaniky PřF Uk.
- Higgins, S.I., Nathan, R. et Cain, M.L. (2003a): Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* 84(8): 1945-1956.
- Higgins, S.I., Clark, J.S., Nathan, R., et al. (2003b): Forecasting plant migration rates: managing uncertainty for risk assessment. *Journal of ecology* 91: 341-347.
- Hodkinson, D.J. et Thompson, K. (1997): Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology* 34: 1484-1496.
- Johnson, A. (2000): Establishment, Protection, and Reestablishment of Urban Roadside Vegetation Against Salt and Ice. Final Report 2000-33. Minnesota Local Road Research Board.
- Jongejans, E., Sparkaas, O. et Shea, K. (2008): Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 153-170.
- Jongejans, E. et Telenius, A. (2001): Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (*Apiaceae*). *Plant ecology* 152: 67-78.
- Jónsdóttir, G.A. (1991): Tiller demography in seashore populations of *Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* and *Poa irrigata*. *Journal of Veg. Sci.* 2: 89-94.
- Kadmon, R. (1993): Population dynamic consequences of habitat heterogeneity: An experimental study. *Ecology* 74(3): 816-825.
- Kalwij, J.M., Milton, S. J. et McGeoch, M.A. (2008): Road verges as invasion corridors? A spatial hierarchical test in an arid ecosystem. *Landscape ecology* 23: 439-451.
- Keiffer, C.H. et Ungar, I.A. (1997): The effect of extended exposure to hypersaline conditions on the germination of five inland halophyte species. *American Journal of Botany* 84(1): 104-111.
- Kiang, Y.T. (1982): Local differentiation of *Anthoxanthum odoratum* L. populations on roadsides. *Am. Midl. Nat* 107: 340-350.
- Klimešová J. & Klimeš L. & 1998. CLOPLA1 (CLONal PLAnts, version 1) - a database of clonal growth in plants of central Europe. published at <<http://www.butbn.cas.cz/klimes/>>
- Kubát et al. (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.
- Lee, J.A. (1977): The vegetation of British inland salt marshes. *Journal of Ecology* 65: 673-698.
- Matthews, P. et Davison, A.W. (1976): Maritime species on roadside verge. *Watsonia* 11: 164.
- McLaren, J.R. et Jefferies, R.L. (2004): Initiation and maintenance of vegetation mosaics in an Arctic salt marsh. *Journal of Ecology* 92 (4): 648-660.



- Meusel, H., Jäger, E. et Weinert, E. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Vol. 1. Jena.
- Mirek, Z. et Trzcinska-Tacik, H. (1981): Spreading of *Puccinellia distans* (L.) Parl. slony the roads in southern Poland. *Ekol. pol.* 29 (3): 343-352.
- Montaña, C. (1992): The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 80: 315-327.
- Moravcová, L. (2001): Karpobiologie blízce příbuzných druhů rodů *Alisma*, *Bolboschoenus*, *Chenopodium* a *Puccinellia*. BÚ AV ČR, Průhonice.
- Moravcová, L. et Frantík, T. (2002): Germination ecology of *Puccinellia distans* and *P. limosa*. *Biologia* 57/4: 441-448.
- Parendes, L.A. et Jones, J.A. (2000): Role of light availability and dispersal in exotic plant invasions along roads and streams in the H. J. Andrews experimental forest, Oregon. *Conservation biology*, vol. 14, no.1: 64-75.
- Paulerová, B. (2007): Studium vlivu solení pozemních komunikací a doprovodnou vegetaci. Diplomová práce, Ústav pro životní prostředí PFF UK.
- Pyšek P., V. Jarošík, J. Müllerová, J. Pergl & J. Wild (2008): Comparing the rate of invasion by *Heracleum mantegazzianum* at continental, regional, and local scales. – *Diversity & Distributions* 14: 355-363.
- Pyšek, P. et Sádlo, J. (2004): Zelení cizinci přicházejí. *Vesmír* 83: 200.
- Pyšek, P. (1996): Synantropní vegetace. BÚ AV ČR, Průhonice.
- Rozema, J. (1975): The influence of salinity, inundation and temperature on the germination of some halophytes and non-halophytes. *Oecol. Plant* 10 (4): 341-353.
- Schaffers, A. P., Vasseur, M. C. et Sýkora, K. V. (1998): Effects of delayed hay removal on the nutrient balance of roadside plant communities. *Journal of Applied Ecology* 35: 349-364.
- Scott, N.E. et Davison, A.W. (1982): De-icing salt and the invasion of road verges by maritime plants. *Watsonia* 14: 41-52.
- Seybold, S. (1973): Der Salzschwanden (*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl) an Bundesfernstrassen und Autobahnen. *Göttin. florist. Rundbr.* 7: 70-72.
- Srivastava, D.S. et Jefferies, L.R. (1996): A positive feedback: herbivory, plant growth, salinity, and the desertification of an Arctic salt-marsh. *Journal of Ecology* 84: 31-42.
- Steinbach, G. (1990): Gräser. Mosaik Verlag GmbH, Mnichov.
- Suchara, I. (1986): Účinky používání posypových solí na půdu a rostliny v okolí dálnice. Záv. zpr. VŠÚOZ Průhonice.
- Šebánek et al. (1983): Fyziologie rostlin. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Tackenberg, O. (2003): Modeling long-distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological monographs* 73(2): 173-189.
- Tackenberg, O., Poschold, P. et Kahmen, S. (2003): Dandelion seed dispersal: the horizontal wind does not matter for long-distance dispersal – it is updraft!. *Plant. Biol* 5: 451-454.
- Tackenberg, O., Poschold, P. et Bonn, S. (2003b): Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological monographs* 73(2): 191-205.
- Tikka, P.M., Hogmander, H. et Koski, P.S. (2001): Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape ecology* 16: 659-666.
- Tilman, D. (1982): Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Ullman, I. et Heindl, B. (1989): Geographical and Ecological Differentiation of Roadside Vegetation in Temperate Europe. *Botanica Acta* 102: 261-269.
- van Groenendael, J., Ehrlén, J. et Svensson, B.M. (2000): Dispersal and persistence: Population processes and community dynamics. *Folia Geobotanica* 35: 107-114.

- von der Lippe, M. et Kowarik, I. (2006): Long-distance dispersal of Plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation biology*, vol 21, no 4: 986-996.
- Vicherek, J. (1973): Die Pflanzengesellschaften der Halophyten- und Subhalophyten der Tschechoslowakei. – *Vegetace ČSSR, Ser.A, Praha*, 5: 1-200.
- Woodell, S. R. J. (1985): Salinity and seed germination patterns in coastal plants. *Vegetatio* 61: 223-229.
- Zobel, M., Otsus, M., Liira, J. Moora, M. et Mols, T. (2000): Is small-scale richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology* 81(12): 3274-3282.
- Zwaenepoel, A., Roovers, P. et Hermy, M. (2006): Motor vehicles as vector of plant species from road verges in a suburban environment. *Basic and Applied Ecology* 7: 83-93.

## PODĚKOVÁNÍ

---

Na tomto místě bych chtěla poděkovat Tomášovi a Michalovi. Oba přispěli velkou měrou, byť každý jinak, k úspěšnému dokončení této práce.

