

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA BOTANIKY



**Invaze druhu *Rumex alpinus*  
v Krkonoších na krajinné úrovni**

**DIPLOMOVÁ PRÁCE**

Zita Červenková

Vedoucí:

Zuzana Münzbergová, Ph.D.

**Praha, září 2007**

Diplomová práce **Zity Červenkové** byla obhájena na katedře botaniky PřF UK v Praze dne 20.9.2007 a ohodnocena klasifikačním stupněm **v ý b o r n ě**.

# Abstrakt

Invaze druhu *Rumex alpinus* (štvík alpský) je závažným problémem Krkonošského národního parku (KRNAP). Tato odolná vytrvalá bylina zejména v posledních desetiletích ohrožuje druhovou diversitu i využití bohatých horských luk pod hranicí lesa. Pro zastavení tohoto šíření je zapotřebí znalostí dynamiky druhu na úrovni krajiny. Jedině tak je možné odhalit potenciálně nebezpečné populace a zjistit míru ohroženosti jednotlivých míst.

Já jsem se pokusila krajinnou dynamiku druhu popsat a zjednodušit do několika parametrů. Na jejich základě a na základě znalosti současného rozšíření *Rumex alpinus* na území KRNAP bude možné vývoj invaze simulovat. Při terénních výzkumech jsem prozkoumala lokální populační dynamiku. Závislost výskytu druhu na parametrech krajiny jsem zjišťovala pomocí dostupných digitálních dat v GIS. Pravděpodobnost napadení invazí pro jednotlivá stanoviště jsem potom hodnotila regresní analýzou. Dálkové šíření jsem popsala pomocí exponenciálních křivek vypočtených z terminal velocity (rychlosti pádu) semen a výšky rostliny při různých rychlostech větru.

Pro kalibraci modelu jsem nejprve provedla sérii simulací z minulosti do současnosti. Jako podklad o historickém rozšíření *Rumex alpinus* jsem využila inventarizačních seznamů KRNAP z let 1980 a 1997. Výsledky historických simulací jsem srovnala se současným výskytem. Na základě těchto výsledků jsem vybrala dvě různé sady parametrů, které popisovaly dynamiku šíření nejúspěšněji. Ty jsem pak použila pro vytvoření modelu dalšího chování invaze. Výsledkem jsou tak dva možné scénáře dalšího vývoje situace v Krkonoších.

Nebezpečí dalšího šíření je poměrně vysoké. Populační růstová rychlost *Rumex alpinus* v Krkonoších předpokládá další růst populací. V porostech stovíku dochází k masivnímu klonálnímu růstu, množení semeny se pravděpodobně uplatňuje spíše při dálkovém šíření. Invadovatelná stanoviště se přitom nacházejí asi na 70 % území KRNAP. Pokud by invaze postupovala podobně jako v minulosti, může během 20 let zarůst 3 – 4 × více stanovišť než dnes.

**Klíčová slova** *Rumex alpinus*, invaze, Krkonoše, KRNAP, populační dynamika, dálkové šíření, krajina, simulace

# Abstract

## Invasion of *Rumex alpinus* in the Giant Mountains at the landscape scale

The invasion of an alien plant species *Rumex alpinus* (alpine dock) is a serious problem in the Giant Mountains National Park. This vigorous perennial plant has threatened the biodiversity and usage of the species-rich mountain meadows, especially in the last 50 years. Information is needed about the spread of the species at the landscape scale. That is the only way to discover the potentially dangerous source populations, and find out the measure of the exposure of habitats to invasion.

I describe and generalize the landscape dynamics using several parameters. It should be possible to create a model of the invasion on the basis of these parameters and the knowledge about the recent distribution of *Rumex alpinus* in the Giant Mountains. I explored the local population dynamics by field experiments. Using a geographic information system (GIS), examined the dependence of the distribution of the species on landscape variables and evaluated the susceptibility of habitats to invasion. I described long-distance dispersal by an exponential function of terminal velocity of the fruits, flower height and wind speed.

I performed a series of simulations of the invasion from the past to the present to calibrate a model of it. The results of the historical simulations, based on the vegetation maps from 1980 and 1997, were compared with the actual recent distribution. This comparison helped me to choose the two sets of parameters that best describe the historical spread. On the basis of these parameters, I created two possible scenarios of the future rate of the invasion in the Giant Mountains.

The population growth rate of *Rumex alpinus* is rather high, which is caused mainly by massive clonal reproduction and persisting. Generative reproduction probably plays an important role in long-distance dispersal. The risk of future spread is high because there are still habitats susceptible to the invasion in 70 % of the area of the Giant Mts. If the future trend of the spread is the same as in the past, there could be about 3 – 4 × more occupied habitats 20 years later, still not reaching its potential distribution.

**Key words** *Rumex alpinus*, invasion, Giant Mountains, Krkonoše, KRNP, population dynamics, long-distance dispersal, landscape, simulation



Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením školitelky Zuzany Münzbergové, Ph.D., a že jsem všechny použité prameny řádně citovala.

Jsem si vědoma toho, že případné využití výsledků, získaných v této práci, mimo Univerzitu Karlovu v Praze je možné pouze s písemným souhlasem této univerzity.

Svoluji k zapůjčení této práce pro studijní účely a souhlasím s tím, aby byla řádně vedena v evidenci vypůjčovatelů.

# Poděkování

Děkuji všem, kdož jakkoliv přispěli k dovedení této diplomové práce do konce. Ač se sem bohužel všechna jména nevejdou, moc si vaší pomoci vážím. Ať už jste se mnou ložili v terénu (jako třeba Verča nebo Laura) nebo kvůli mně trávili část svého mládí či středního věku u počítače (jako třeba Jarda, Vojta, Louskáček, Tomáš...) nebo „jen“ poskytli nějakou cennou radu či inspiraci a zvedali mi náladu při tom všem GISovém šílení, toto poděkování patří právě vám.

Díky Správě KRNAP a AOPK za poskytnutí materiálů nezbytných pro zpracování diplomky.

Krakonošovi, který mě nikdy nenechal ve štychu s počasím.

Za obětavou pomoc děkuji Lud'kovi a Fredovi.

Zvlášť děkuji svým rodičům, kteří mě při studiu ochotně podporovali, ačkoliv si pravděpodobně myslí, že zabývat se šť'ovíkem v Krkonoších je... ne zcela praktické pro život.

A hlavně Zuzce, v jejíž hlavě se nápad na tuhle zajímavou práci urodil, a která mi celou dobu byla výbornou školitelkou.

# Obsah

<b>Abstrakt</b>	<b>3</b>
<b>Abstract</b>	<b>5</b>
<b>1 Úvod</b>	<b>15</b>
<b>Populační dynamika <i>Rumex alpinus</i> a analýza jeho rozšíření na krajinné úrovni</b>	<b>17</b>
<b>2 Materiály a metodika</b>	<b>19</b>
2.1 Krkonoše . . . . .	19
2.1.1 Abiotické podmínky . . . . .	19
2.1.2 Historie . . . . .	19
2.1.3 Typy luk . . . . .	20
2.2 <i>Rumex alpinus</i> . . . . .	20
2.2.1 Morfologie . . . . .	20
2.2.2 Ekologie, rozšíření . . . . .	21
2.3 Výběr lokalit . . . . .	21
2.4 Výsevný pokus . . . . .	23
2.5 Demografie starších populací . . . . .	26
2.5.1 Měření rostlin v terénu . . . . .	26
2.5.2 Konstrukce populačních přechodových matic . . . . .	30
2.5.3 Zpracování výsledků demografického měření . . . . .	30
2.6 Analýza stanovišť na krajinné úrovni na základě map . . . . .	32
2.6.1 Faktory . . . . .	33
2.7 Křivka šíření . . . . .	36
<b>3 Výsledky</b>	<b>39</b>
3.1 Výsevný pokus . . . . .	39
3.2 Demografická měření . . . . .	41
3.3 Analýza stanovišť . . . . .	49
3.4 Křivka šíření . . . . .	53

<b>Dynamický prostorový model invaze na krajinné úrovni</b>	<b>55</b>
<b>4 Metodika</b>	<b>57</b>
4.1 Výběr lokalit . . . . .	57
4.2 Parametry simulací . . . . .	58
4.3 Historické simulace . . . . .	60
4.4 Simulace vývoje do budoucna . . . . .	60
<b>5 Výsledky</b>	<b>61</b>
5.1 Historické simulace . . . . .	61
5.2 Simulace do budoucna . . . . .	65
<b>6 Diskuse</b>	<b>67</b>
<b>7 Závěr</b>	<b>77</b>
<b>Citovaná literatura</b>	<b>78</b>
<b>A Grafy a tabulky</b>	<b>83</b>
<b>B Mapy</b>	<b>87</b>

# Seznam tabulek

2.1	Lokality demografických ploch. . . . .	22
2.2	GPS souřadnice výsevných ploch. . . . .	22
2.3	Frekvence výskytů některých jevů v průměru za jeden rok při měření populací na jednotlivých lokalitách a celkový výskyt v měřeném souboru v procentech. . . . .	29
3.1	Klíčení semen v procentech na loukách. Srovnání jednotlivých typů obhospodařování (treatment) v letech 2004 a 2005 . . . . .	39
3.2	Klíčení semen v procentech na lučních a potočních lokalitách v letech 2004 a 2005. . . . .	40
3.3	Populační přechodové matice jednotlivých lokalit ve dvou přechodových intervalech 2004/2005 a 2005/2006. . . . .	42
3.4	Srovnání hodnot „pravděpodobnosti výskytu šťovíku“ se skutečným výskytem šťovíku ve čtvercích na celém zájmovém území (cca 80 % KRNAP) . . . . .	49
3.5	Ohroženost čtverců jako kombinace pravděpodobnosti výskytu šťovíku a vzdálenosti od zdrojové populace. Nejvíce ohrožené jsou čtverce v levém dolním rohu a směrem doprava nahoru ohroženost klesá. . . . .	51
3.6	Proporce a počty semen dopadající do čtverců v různé vzdálenosti při rychlostech větru 8 a 20 km/h od průměrné populace čítající cca 46 tis. kvetoucích ramet. . . . .	52
4.1	Charakteristiky lokalit použitých pro historickou simulaci vývoje populací šťovíku. . . . .	57
4.2	Srovnání obsazenosti lokalit v době historického mapování a v současnosti a relativního nárůstu v počtu invadovaných stanovišť. . . . .	58
A.1	Regresní koeficienty parametrů prostředí použitých k analýze rozšíření <i>Rumex alpinus</i> . . . . .	84
A.2	P hodnoty parametrů prostředí použitých k analýze rozšíření <i>Rumex alpinus</i> . . . . .	84
A.3	Korelační matice parametrů prostředí použitých k analýze rozšíření <i>Rumex alpinus</i> . . . . .	85



# Seznam obrázků

Laura a kráva . . . . .	6
2.1 Výsevy do potoků - síťka . . . . .	24
2.2 DCA analýza fytoocenologických snímků. . . . .	25
2.3 Závislost kvetení na délce čepele listu v minulém roce. . . . .	27
2.4 Potoční populace šťovíku . . . . .	31
2.5 Luční populace šťovíku . . . . .	31
2.6 Životní cyklus <i>Rumex alpinus</i> . . . . .	38
3.1 Populační růstové rychlosti $\lambda$ při různé klíčivosti semen . . . . .	40
3.2 Hodnoty přechodů u lučních a potočních matic . . . . .	45
3.3 Populační růstové rychlosti lučních a potočních matic . . . . .	46
3.4 Elasticity přechodů lučních a potočních matic . . . . .	47
3.5 Velikostní složení lučních populací . . . . .	48
3.6 Velikostní složení potočních populací . . . . .	48
3.7 Vzdálenosti stanovišť od zdrojových populací . . . . .	52
3.8 Zdrojové populace . . . . .	53
3.9 Křivka šíření semen větrem . . . . .	54
5.1 Prostorové shody simulací při různých rychlostech větru . . . . .	62
5.2 Kvantitativní shody simulací při různých rychlostech větru . . . . .	63
5.3 Srovnání predikce s náhodnou distribucí . . . . .	64
5.4 Křivka šíření invaze . . . . .	65
6.1 Disturbance . . . . .	69
A.1 Prostorové shody simulací při různých frekvencích disturbancí . . . . .	83
B.1 Mapa dynamické invaze . . . . .	87
B.2 Mapa pravděpodobnosti výskytu <i>Rumex alpinus</i> . . . . .	87

# 1 Úvod

Téma rostlinných invazí pro mě patří mezi nejpřitažlivější oblasti botanického zkoumání. Na rostlinné invaze se lze dívat z mnoha úhlů pohledu, ať už jde o ten populačně-dynamický, biogeografický, nebo třeba fyziologický. Představují pro mě fascinující událost, kdy rostlina už jen nesedí a nečeká, až ji někdo přijde spočítat (Harper 1977), ale nachází nové niky, ruší dosavadní uspořádání a svým nerovnovážným chováním ztěžuje nejednu analýzu.

Je tu však i praktický důvod, proč se invazemi zabývat. Jedině důkladné poznání jejich mechanismů nám umožní s nimi účinně bojovat. Invazí si málokdy všimneme včas, protože je téměř nemožné odhadnout budoucího nebezpečného vetřelce již v zárodku (Rejmanek 1996). Ten mezitím často stačí obsadit nezanedbatelný kus krajiny, a tak boj s invazí, který nastává, bývá velmi tuhý. A takové souboje pomůže vyhrát jediné správná strategie.

Invaze je proto potřeba chápat v kontextu celé krajiny – nezabývat se jen samostatnými aspekty, ale pokusit se je poskládat dohromady v jeden celek. Co dříve bylo téměř nemožné, je dnes tak snadné – složité počítačové programy umožňují rozbory území obrovských rozloh (Geografické Informační Systémy) nebo simulace vývoje rostlinných populací na mnoho let dopředu. Tato skutečnost se odráží i na výsledcích současného invazního bádání. Zatímco dříve se práce zabývaly invazemi téměř výhradně na lokální úrovni (Bergelson *et al.* 1993; Rejmanek 1996; Williamson & Fitter 1996), v posledních letech přibývá těch, které je zkoumají z hlediska celé krajiny.

S podobným nepoměrem lokálně a krajinně zaměřených prací se setkáme i u případu šťovíku alpského v Krkonoších. Protože je vetřelcem velmi nápadným, a to nejen v Krkonoších, proběhla i na něm již řada výzkumů (Bucharová 2003; Husáková 1978; Klimeš 1992; Malinovskij *et al.* 1982). Dosavadní práce se zabývaly populační dynamikou a možnostmi likvidace a invazní biologií šťovíku pouze na lokální škále. Známe už mechanismy růstu (Klimeš 1992) i způsoby nejefektivnější likvidace porostu (Bucharová 2003), nevěděli jsme však prakticky nic o tom, jak se druh chová v rámci krajiny. Jeho šíření však nabralo v posledním půlstoletí velmi rychlý spád a při pohledu na ně vyvstávají dvě otázky: Jak to bude dál? Co s tím?

Odpovědi nám může dát studium invaze na krajinném měřítku. Já jsem se proto rozhodla využít nově dostupných metod a tak vrhnout více světla na vývoj situace v Krkonoších. Tento komplexní úkol v sobě zahrnuje řadu aspektů soužití rostliny s krajinou a badatelé volí různé postupy a přístupy.

Některé z prací pouze usilují o předpověď potenciálního rozšíření invaze v krajině na základě vhodných podmínek (Collingham *et al.* 2000; Ficetola *et al.* 2007; Goslee *et al.* 2006; Robertson *et al.* 2004). Druh, který se v novém prostředí začíná chovat expanzivně, se často rozpíná do mnohem širší škály stanovišť, než byla jeho původní, a může zde tvořit i nová společenstva. Jeho preference k novému prostředí se mohly v průběhu času měnit a nevyplatí se proto spoléhat pouze na znalosti, které máme o druhu z dřívějšího nebo z původních areálů rozšíření (Wang & Wang 2006). V nově osidlované krajině se setkává s jinými podmínkami

nebo jejich kombinacemi. Je potřeba určit tyto nově obsazované niky a prozkoumat jeho vazbu na nově okupované území. Dá se přitom vyjít buď z informací o stávajícím rozšíření druhu v invadované krajině (Collingham *et al.* 2000; Ficetola *et al.* 2007; Goslee *et al.* 2006; Robertson *et al.* 2004) nebo ze znalosti jeho ekologických nároků (Nehrbass *et al.* 2007).

Jiné projekty se kromě určení vhodnosti stanovišť pro invazi zabývají i jejím možným postupem v čase – snaží se modelovat její vývoj (Higgins *et al.* 1996; Nehrbass *et al.* 2007; Wang & Wang 2006). Pokud už je známo, která místa jsou v ohrožení, je třeba dále zjistit, jak na nich druh vlastně chová. Jak rychle roste, v čem je jeho síla v čem jsou jeho slabiny? Lokální populační dynamika studovaného druhu spolu se znalostí struktury a uspořádání vhodných stanovišť jsou klíčem k pochopení dynamiky druhu na úrovni krajiny (Herben *et al.* 2006; Higgins *et al.* 1996). Získáváme tak informaci o tom, jak velké porosty může tvořit a jak dlouho na stanovištích přežívá. Zbývá ještě jeden nepostradatelný údaj: Jak osidluje nová stanoviště? Jak daleko a jak často cestuje? A v jaké podobě?

Šíření na dálku souvisí jak s lokální populační dynamikou, tak s podmínkami prostředí. Důležitá je například informace, kolik rostlina produkuje diaspor a kolik jich je potřeba, aby mohla vzniknout nová populace. Krajinná struktura zde hraje taky velkou roli – pokud jsou vhodná stanoviště rozlehlá nebo dobře propojená, migrace bude jistě jednodušší než mezi malými a vzájemně vzdálenými ploškami. Na bázi těchto dat staví svůj model invaze např. Nehrbass *et al.* (2007) nebo Higgins *et al.* (1996). Mnoho poučení se dá vytěžit i z pohledu do minulosti: z toho, jak probíhalo šíření v minulých letech, lze často odhadnout, kam bude směřovat další vývoj (Wang & Wang 2006).

Při správném zpracování všech těchto údajů může model invaze poskytnout alespoň částečné odpovědi na položené otázky ohledně dalšího vývoje. Na jeho základě by mělo být možné předpovědět, kam a jak rychle se má invaze ještě šířit. K jejímu potlačení mohou přispět odhady, do jaké míry se mohou již existující populace rozšiřovat a která dosud neobsazená stanoviště jsou v největším ohrožení, a umožnit tak systematické potírání invazního druhu.

Mým cílem je proto vytvoření prostorového dynamického modelu invaze *Rumex alpinus* v Krkonoších, který by mohl dát alespoň částečné odpovědi na problémy s tímto invazním druhem. Z toho vyplývají i otázky, které si ve své diplomové práci kladu:

- Jak vypadá lokální populační dynamika druhu *Rumex alpinus*, uchycováním semenáčků počínaje a dynamikou starších rozsáhlých porostů konče? Liší se nějak mezi různými typy stanovišť?
- Která stanoviště jsou pro *Rumex alpinus* vhodná, a tudíž mohou být invazí ohrožena?
- Jaká je u *Rumex alpinus* schopnost dálkového šíření semeny?
- Je možné pomocí těchto charakteristik druhu a krajiny úspěšně popsat vývoj invaze?

Z logiky otázek plyne i členění mé práce. V první části se zabývám prvními třemi z nich, tedy získáváním informací o studovaném druhu a vlastnostech krajiny. Ve druhé části pak tyto informace využívám k vytvoření prostorového dynamického modelu invaze, srovnávám ho s vývojem v minulosti a předpovídám další chování invaze v budoucnosti.

**Populační dynamika *Rumex  
alpinus* a analýza jeho rozšíření na  
krajinné úrovni**

## 2 Materiály a metodika

### 2.1 Krkonoše

Zájmové území tvoří asi 80 % plochy Krkonošského národního parku a až na pás podhůří, kterým se nezabývá, se s polohou parku kryje. Má rozlohu cca 470 km<sup>2</sup> a nachází se v nadmořské výšce od cca 600 do 1600 m.

#### 2.1.1 Abiotické podmínky

Z geologického hlediska je naše nejvyšší pohoří tvořeno především žulami, rulami, svory a pruhy křemenců a břidlice. Půda tvořící se na horninách bývá spíše chudá. Vzácně se objevují bazické horniny jako vápenec, čedič a porfyrit (Šourek 1969).

Klima je v Krkonoších značně chladnější než na většině území ČR a teplota s nadmořskou výškou dále klesá, zatímco stoupá proudění vzduchu a množství slunečního záření. Průměrné rychlosti větru se pohybují mezi 6 – 10 m/s, na hřebenech spíše na horní hranici (Kolektiv autorů 2007). Průměrná roční teplota je mezi 0 – 6 °C, nejteplejším měsícem bývá červenec a nejchladnějším leden. Srážkové poměry jsou v rámci území velmi rozdílné, závisí na nadmořské výšce a orientaci svahů. Měsíční úhrny mezi lety značně kolísají (Coufal & Šebek 1969).

#### 2.1.2 Historie

Před příchodem obyvatelstva pokrýval většinu území les. Původní bezlesí se nacházelo jen v nejvyšších polohách nad hranicí lesa a na lavinových drahách, kde byl růst lesa znemožněn (Jeník 1961). Kolonisté, převážně z Německa, začali přicházet do Podkrkonoší za účelem těžby rud a drahých kamenů. Později, v 16. století, dolehla na kutnohorské doly nouze o dřevo a těžba se z nižších poloh přesunula do Krkonoš. Pro své dovednosti splavovat dřevo z horských poloh byli povoláni dřevaři z Alp (Lokvenc 1978). Tito přichozí, aby se užívali, začali zde hospodařit - zakládali políčka a přivedli s sebou domácí zvířectvo. Pravděpodobně sem s nimi tehdy doputoval také *Rumex alpinus* – léčivka, prostředek k barvení tkanin do oranžova (Wagenitz 1981), a hlavně krmivo pro zvířata. Po odtěžení dřeva na konci 16. století se část lesních dělníků přesunula dále ve směru na Orlické hory, část zůstala a věnovala se hospodaření na nově vzniklém bezlesí, zemědělství, pastevectví a travaření. V 17. a 18. století kvetlo budní hospodaření po celých Krkonoších, využívaly se i hřebenové polohy jako seniště i ke kosení. Na loukách se pásly hlavně krávy a kozy, v menší míře i koně (Lokvenc 1978). Některé louky v nižších polohách, jsouce přihnojovány a vápněny, se kosily až 3× ročně.

K určitému omezení budního hospodaření sice došlo v polovině 19. století, nicméně intenzivní obhospodařování pokračovalo až do konce 2. světové války. Na počátku 20. století je uváděn místní výskyt *Rumex alpinus*. Značný pokles zemědělského využívání krajiny nastal po odsunu německého obyvatelstva po 2. světové válce. Snadnějším zdrojem obživy se stal

turismus, upustilo se od hnojení a kosení velké části ploch a okolo bud se začal šířit šťovík. Další omezení hospodaření, zejména na cenných lokalitách, nastalo po založení KRNAP v roce 1963 jako následek tehdejších odborných názorů na „škodlivost kosení“ (Šourek 1969). V této době se *Rumex alpinus* šíří do luk, ačkoliv jeho výskyt ještě nebyl tak masivní jako v současnosti (Krahulec, ústní sdělení). Stav luk se natolik zhoršil, že od 70. let bylo jejich kosení správou KRNAP opětovně nařízeno, některé louky byly rozorány nebo přehnojovány. Od 90. let nařízení o kosení neplatí a výsledkem je dnešní dosti různorodý stav (Krahulec *et al.* 1996).

Asi v polovině 19. století byl do Krkonoš ze Skandinávie zavlečen další nepůvodní šťovík, *R. longifolius*. Na rozdíl od druhu *Rumex alpinus* nevyhledává dusíkem bohatá stanoviště, roste na běžných loukách (Kubínová & Krahulec 1997) a nešíří se zdaleka tak masově jako *Rumex alpinus* (vlastní pozorování)

### 2.1.3 Typy luk

Krkonošské louky pod hranicí lesa můžeme většinou v závislosti na obsahu vody a živin v půdě a nadmořské výšce členit do tří skupin.

**Arrhenatheretalia** nalézáme na dostatečně živinami zásobených stanovištích s prostřední vlhkostí. V nižších polohách jsou zastoupena svazem *Arrhenatherion*, ve vyšších polohách se vyskytuje jako svaz *Polygono-Trisetion*, jehož druhová skladba se v závislosti na nadmořské výšce a zásobení vodou a živinami a dalších faktorech mírně mění. V dobách intenzivního hospodaření byly tyto louky přihnojovány, v nižších polohách se kosilo až 3×, ve vyšších 2×, a to v příhodných letech až do výšky 1000 m. Po upuštění od kosení, zejména v kombinaci s eutrofizací, porosty degradují, snižuje se druhové bohatství a objevují se druhy jako *Urtica dioica*, *Rumex alpinus*, *Heracleum sphondylium* a *Imperatoria ostruthium* (Krahulec *et al.* 1996).

**Nardetalia** se vyskytují na živinami chudých substrátech a reprezentují je svazy *Violion caninae* v nižších polohách, *Nardo-Agrostion tenuis* v polohách středních a v oblasti kolem hranice lesa se setkáváme se svazem *Nardion*. I na těchto nejchudších loukách bylo v minulosti sklízeno seno, bylo však nutné jejich přihnojování. Následkem jejich opuštění bývá vývoj společenstev drobných keříčků (patřících do řádu *Calluno-Ulicetalia*) a rychlá invaze dřevin. V produktivnějších porostech invazi dřevin brzdí postupné hromadění biomasy, v jehož důsledku postupně dochází ke změně druhového složení ve prospěch vyšších, déle žijících bylinných druhů, jimž stařina nevadí, zatímco krátkověké a světlo milné druhy mizí a porost získává mozaikovitou strukturu. Pouhým kosením (nehnojením) louky tohoto typu chudnou, náročnější druhy mizí a vývoj společenstev směřuje k chudým společenstvům svazu *Nardion* s *Nardus stricta* a *Anthoxanthum alpinum* (Krahulec *et al.* 1996).

**Molinietalia**, do nichž patří svaz *Calthion*, se nalézají na stanovištích vlhkých a zamokřených, obsah živin v půdě bývá spíše vyšší. Důležitým faktorem je management, nekošené zarůstají vysokobylinnou vegetací s *Filipendula ulmaria* (Krahulec *et al.* 1996).

## 2.2 *Rumex alpinus*

### 2.2.1 Morfologie

*Rumex alpinus* je mohutná vytrvalá bylina dorůstající až 2 m s dlouze řapíkatými listy vejčitého tvaru se srdčitou bází. Plocha listu se pohybuje okolo 15 – 20 × 30 – 40 cm. Vykvétá hustou, bezlistou latou, plody jsou nažky v krovkách (Šmarda *et al.* 1963). Rostlina má mohutný

mírně zploštělý vytrvalý oddenek sytě oranžové barvy o průměru až 3 cm. Tloušťka segmentu dobře koreluje s nadzemní biomasou. Nachází se v hloubce okolo 5 cm pod povrchem a je segmentovaný (každou vegetační sezónu vzniká nový segment) a větvený. Z koncových i bočních segmentů vyrůstají ramety, po vykvetení větví s rametou odumírá. Jednotlivý segment se dožívá až 20 let (Klimeš 1992), Šmarda *et al.* (1963) uvádí jen 8 let, poté začne odumírat.

### 2.2.2 Ekologie, rozšíření

Původním areálem rozšíření druhu jsou Alpy, Kavkaz, pohoří na Balkánském poloostrově (Wagenitz 1981) a pravděpodobně Karpaty (Husáková 1978). Do Krkonoš se zřejmě dostal jako užitková rostlina v 16. století z Alp. Druhotně se vyskytuje také např. ve Skotsku, v Severní Americe a na Jávě (Wagenitz 1981). V České republice se s ním setkáváme též v Orlických horách, Beskydech, Hrubém Jeseníku a na Kralickém Sněžníku (Slavík 1986), na Slovensku v Tatrách.

V Alpách roste v nadmořských výškách 600 – 2640 m (Wagenitz 1981), v Krkonoších sestupuje až do 400 m. Původními stanovišti šřovíku jsou nivy horských potoků nad hranici lesa (Šourek 1969). U nás jej v jeho areálech výskytu nalézáme v bezlesí, do lesa vstupuje jen výjimečně podél potoků a cest a vyhýbá se velmi chudým půdám. Upřednostňuje vlhčí stanoviště bohatá na dusík (okolí horských bud, nocležiště dobytka). Zde vytváří husté porosty, téměř monocenózy, kde tvoří až 95 % biomasy (Malinovskij *et al.* 1982). Porosty vytrvávají, ikdyž skončí obohacování stanoviště dusíkem, po mnoho desítek let (Ellenberg 1988) díky velmi účinnému hospodaření s dusíkem (Gebauer *et al.* 1988).

Poměry v porostu se od místo místa liší – jsou rozdílné uvnitř a na okrajích, což se projevuje hlavně v rozdílném větvení oddenků. V uzavřených porostech raší více bočních větví (Klimeš 1992). Pod hustým příkrovem listů je nedostatek světla – proniká sem jen 3 – 5 % slunečního záření, což prakticky znemožňuje klíčení a růst semenáčků. V okolí porostu se nalézá až 70 cm široký pás zastíněný dlouze řapíkatými listy s potlačenou okolní vegetací. Náhodným růstem oddenků se okraj postupně nepravidelně posunuje asi o 2 – 3 cm ročně (Klimeš 1992). Semenná banka pod porosty bývá velmi bohatá. Malinovskij *et al.* (1982) udává až 11 500 klíčivých semen na 1 m<sup>2</sup> za jednu sezónu. Bucharová (2003) došla k výsledku průměrně 3 206 semen / m<sup>2</sup>, Handlová (2003) okolo 6 000 / m<sup>2</sup>.

Semena *Rumex alpinus* patrně hrají významnější úlohu pouze při šíření na větší vzdálenosti. Díky krovkám dobře plavou (Holub 1986), což umožňuje šíření rostliny směrem po proudu vodních toků. Kubátová (1994) zjistila u příbuzného druhu *Rumex longifolius* značné rozdíly v počtu semen na transektu po směru převládajícího větru a proti němu, což poukazuje na možnost šíření i touto cestou. U rodu *Rumex* je dále známa i exozoochorie (Cavers & Harper 1964). Semenáčky nejsou příliš kompetičně zdatné, v uzavřeném porostu téměř neklíčí (ve větším množství pouze na jaře a na podzim, avšak po opětovném uzavření listového patra v červnu záhy odumírají) a obtížně se uchycují i v zapojeném drnu na louce. Ke zdárnému vyklíčení potřebují místní disturbanci, která semenáčkům poskytne potřebný prostor (Cavers & Harper 1964). Klíčivost semen je dobrá, Holub (1986) udává 95 % a semena v půdní bance si ji pravděpodobně uchovávají po dlouhou dobu. Z půdní banky je porost schopen rychle zregenerovat do původní síly a krásy, např. po postřiku herbicidem Round-up již po dvou letech není zásah téměř patrný (Bucharová 2003).

## 2.3 Výběr lokalit

Pro výzkum lokální dynamiky populací druhu *Rumex alpinus* jsem vybrala 6 lokalit (viz tab. 2.1). Tři z nich jsou rozsáhlé luční enklávy, tři jsou koryta horských potoků pod hranicí

Tabulka 2.1 Lokality demografických ploch.

Název lokality	Typ lokality	GPS souřadnice	Nadm. výška (m)	Zkratka
Klínovky	louka	50,70859	1133	KL
		15,64697		
Friesovky	louka	50,69904	1165	FR
		15,65178		
Přední Labská	louka	50,68638	580	PL
		15,57648		
Modrý důl	potok	50,70163	927	MD
		15,70554		
Hamerský pot.	potok	50,68664	730	HP
		15,54752		
Klínový pot.	potok	50,70701	1042	KP
		15,64572		
		50,70578	1041	
		15,64706		

Tabulka 2.2 GPS souřadnice výsevných ploch.

	<i>Nardion</i>	<i>Calthion</i>	<i>Polygono-Trisetion</i>
P. Labská	50,68664	50,68877	50,68655
	15,57246	15,57261	15,57605
Klínovky	50,71117	50,70859	50,70854
	15,65865	15,64697	15,65284
Friesovky	50,70021	50,69964	50,6998
	15,65419	15,64457	15,64975

lesa. K tomuto designu pokusu mě vedly na pohled patrné odlišnosti mezi lučními a potočními populacemi. Byla to například různá hustota rostlin, jiné abiotické podmínky, ale také třeba rozdílné možnosti šíření diaspor. Vybírala jsem lokality s dostatečně velkou populací šťovíku pro demografická měření, která by neměla být v nejbližších třech letech likvidována, což jsem diskutovala s příslušnými pracovníky Krkonošského národního parku. Podmínkou pro výběr lučních lokalit byla přítomnost všech tří požadovaných vegetačních typů (*Calthion*, *Polygono-Trisetion*, *Nardion* – viz pododdíl 2.1.3) pro výsevné experimenty v rámci téže luční enklávy. Potoční populace jsem pak hledala v okolí lučních enkláv. Lokality se také neměly nacházet příliš blízko u sebe, měly pokrýt větší území s rozdílnými podmínkami. Na každé luční lokalitě se tak nachází demografická plocha, kde jsem studovala již dobře založenou populaci šťovíku, a tři výsevné plochy ve třech uvedených vegetačních typech v rámci enklávy. Vzhledem k rozlehlosti Krkonošských luk se pokusné plochy často nacházejí stovky metrů od sebe, proto u všech uvádím GPS souřadnice (viz tab. 2.2).



## 2.4 Výsevný pokus

Pro získání dat o klíčivosti jsem na všech zmíněných lokalitách založila výsevný pokus. Na lučních lokalitách (Klínovky, Friesovky, Přední Labská) byly nalezeny tři různé vegetační typy (*Nardion*, *Calthion* a *Polygono-Trisetion*) a na každém bylo založeno v roce 2004 a 2005 po třech blocích ploch. Bloky založené roku 2004 obsahovaly 6 ploch o rozměru 1 × 1 m, plochy byly v blocích vždy různě vzájemně uspořádány. Vždy dvě byly ošetřeny kosením, dvě nasypáním hromádky trávy (jako simulace obohacování živinami) a dvě ponechány ladem. Uprostřed ploch jsou označené menší plošky 0,5 × 0,5 m. Do tří z nich jsem vysela po 200 semenech *Rumex alpinus*, zbylé tři slouží jako kontroly. V roce 2005 jsem spočítala semenáčky a založila další bloky, tentokrát o osmi plochách. Byl přidán další typ ošetření – disturbance (částečné stržení drnu). Počet vysetých semen odpovídá množství 800 semen na m<sup>2</sup> což je 4× až 15× méně než v semenné bance přímo pod porostem (Bucharová 2003; Handlová 2003; Malinovskij *et al.* 1982).

Na potočních lokalitách (Klínový potok, Modrý důl a Hamerský potok) jsem semena vysévala do sítěk, aby se zabránilo jejich splavování po proudu, ale semena mohla zároveň klíčit a prorůstat oky sítěk (obr. 2.1). V každém z koryt potoků jsem připevnila hřebíky k substrátu 10 sítěk o rozměrech 30 × 30 cm, které obsahovaly po 100 semenech. K těmto výsevným ploškám jsem nezakládala kontroly, protože jsem počítala pouze semenáčky klíčící ze sítěk a ne ze substrátu pod nimi. Výsev byl také opakován v letech 2004 a 2005. V červenci 2006 jsem okolí výsevných ploch na loukách i v potocích osnímkovala s použitím Braun-Blanquetovy sedmičlenné stupnice pokryvnosti druhů. Demografické plochy jsem nesnímkovala, protože se vždy nacházejí v blízkosti výsevných ploch (na lučních enklávách u typu „louka“ – *Polygono-Trisetion*). Výjimkou je pouze vzdálenější demografická plocha na Klínovkách, kde jsem proto udělala snímek zvlášť. Na snímky jsem aplikovala unimodální nepřímou analýzu (DCA) v programu CANOCO (Ter Braak & Šmilauer 1998), viz obr. 2.2.

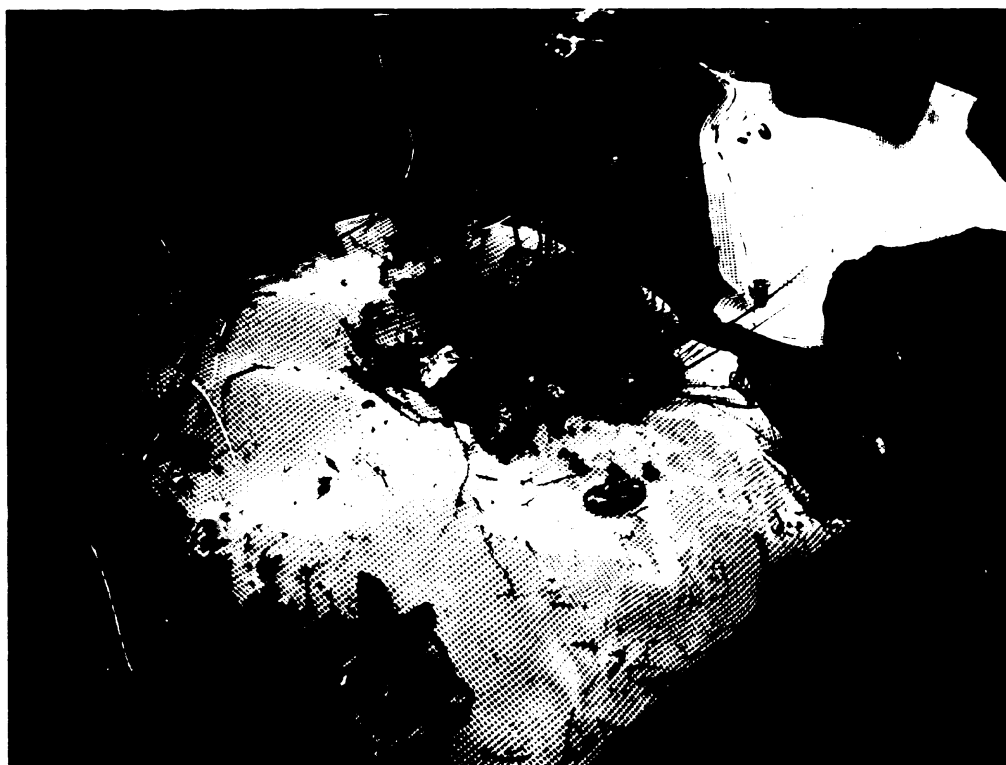
Analýza má pouze ukázat rozdílné podmínky na různých vegetačních typech. Ukazuje, že smilkové louky jsou velmi homogenní, následují vlhké lokality vegetačního typu *Calthion* („močály“). Louky, které měly zastupovat svaz *Polygono-Trisetion*, již byly poněkud více heterogenní a největší různorodost vykazují plochy v korytech potoků (KP, MD HP).

Výsevy i odečty semenáčků probíhaly vždy v říjnu, tedy v době po vysemenění. Klíčivost vysévaných semen jsem zjišťovala vysetím na Petriho miskách v klimaboxu při teplotách 10 °C (noc)/20 °C (den) a 12-hodinovém režimu světlo – tma. Vyklíčená semena jsem odstraňovala a nevyklíčená jsem rozřízla a obarvila tetrazoliem, abych zjistila, jestli jsou živá. Živá semena jsem pak považovala za klíčivá. Klíčivých semen bylo průměrně 78,5 %.

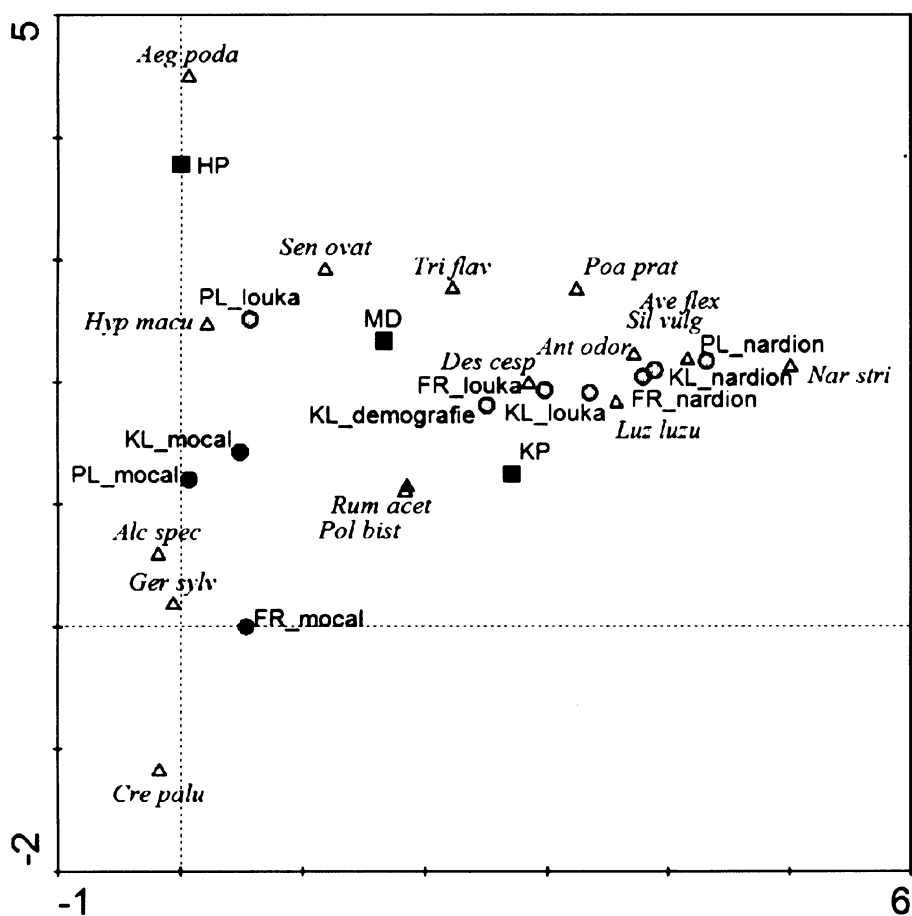
Po sečtení semenáčků jsem plochy ponechala do dalšího roku pro zjištění přežívání semenáčků. Žádný ze semenáčků jsem však už následujícího roku nenašla, proto jsem výsledky při tvorbě matic použila pouze pro sestrojení přechodu 4 → 1 (přechod z kvetoucí rostliny na semenáček).

Závislost výsledků výsevného pokusu na faktorech prostředí jsem zpracovala v programu S-plus zobecněným lineárním modelem regrese (generalized linear model) při Poissonově rozdělení.

Nejprve jsem zjišťovala vliv jednotlivých faktorů na loukách. Protože treatment disturbance byl přidán až v roce 2005, provedla jsem dva testy. Nejprve jsem testovala vliv treatmentů „kosení“, „hromádka“ a „ladem“, vegetačního typu, lokality a každý z těchto faktorů v interakci s rokem. V dalším testu jsem zjišťovala vliv všech čtyř treatmentů, vegetačního typu a lokality pouze pro rok 2005.



Obrázek 2.1 Výsevná plocha v Modrém Dole - síťka s vyklíčenými semenáčky



**Obrázek 2.2** DCA analýza fytoocenologických snímků na pokusných výsevnych plochách. Žlutě: vegetační typ *Nardion*, zeleně: veg. typ *Polygono-Trisetion* – „louka“, hnědě: veg. typ *Calthion* – „močál“ a modře: potoční lokality. První osa vysvětlila 20,7 % a druhá 10,9 % variability. V grafu je pro ilustraci ponecháno několik druhů s největší vahou.

U potoků jsem testovala vliv lokality v interakci s rokem. Posledním testem bylo srovnání klíčivosti na všech lokalitách (potoky i louky) v interakci s rokem.

## 2.5 Demografie starších populací

Pro účely výzkumu demografie jsem vybrala na každé lokalitě (viz tab. 2.1) jednu populaci čítajících odhadem 300 – 800 ramet. Výzkumné plochy byly založeny při jejich okrajích, protože vývoj uvnitř populací není z hlediska šíření rostliny příliš relevantní. Plochy jsem zakládala v roce 2004 a v každé z ploch jsem označila a změřila všechny rostliny sledovaného druhu v rámci plochy, vždy cca 150 ramet. Velikost ploch je cca 5 – 15 m<sup>2</sup> na loukách a cca 15 – 20 m<sup>2</sup> v potocích, jsou nepravidelného tvaru s okrajem značeným provázkem. Práce s rametami je nevyhnutelná, neboť při bujném vegetativním množení není reálně možné pracovat s genetami. Rostliny byly značeny brankou z potahovaného drátu s kovovou cedulkou s číslem zapíchnutou přes oddenek u báze lodyhy. Příštím rokem byla rostlina změřena a branku jsem buď ponechala na místě, nebo posunula směrem k nadzemní části rostliny.

### 2.5.1 Měření rostlin v terénu

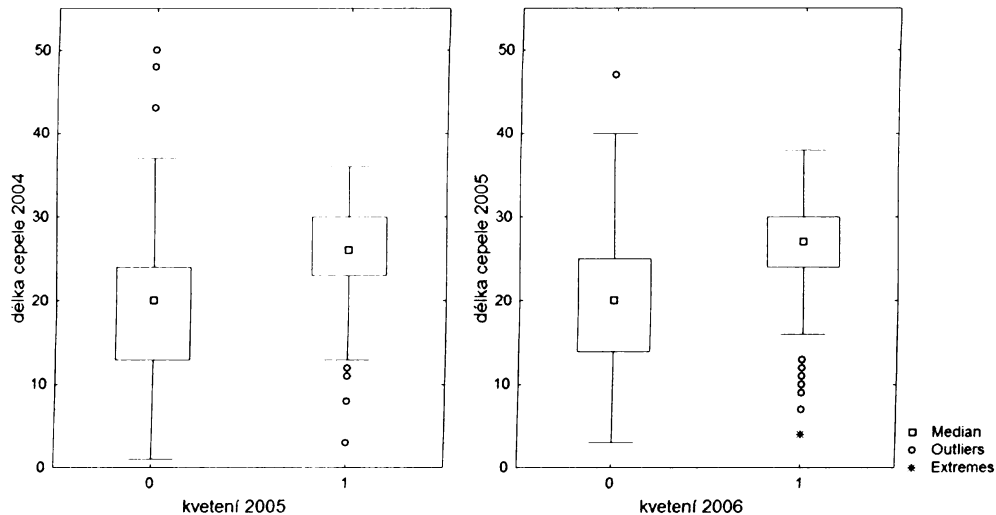
U nekvetoucích ramet byl zaznamenáván počet listů, délka nejdelšího listu a délka čepele, u kvetoucích ramet délka květenství a celková výška rostliny měřená od země po vrchol květenství. Odečty byly provedeny v červenci 2004, 2005 a 2006 tj. v době květu rostlin. Nově dorůstající ramety nebo semenáčky byly doznačovány stejným způsobem. U „uhynulých“ ramet (nevyvinutá, příp. zaschlá nadzemní část rostliny) jsem cedulky ponechala. Ponechání cedulek umožňuje zkontrolovat, zda ramety v příštím roce neobrazily. Pokud došlo mezi lety k rozvětvení oddenku, dceřiné rostliny jsem buď označila obě, nebo v případě přehledné situace jsem branku nechala před místem rozdělení oddenku. Takto rozdělené rostliny jsem obě uvažovala jako potomky ramety měřené v předchozím roce. Rameta se mezi roky mohla rozdělit až na čtyři vegetativní ramety. Z vegetativních ramet také odnožují kvetoucí ramety, někdy též ve větším počtu. Kvetoucí ramety do příštího roku hynou.

Měřené rostliny byly na základě pozorování z terénu rozřazeny do čtyř kategorií:

- rostliny s délkou čepele nejdelšího listu do 11 cm, nevzniklé klonálně – „semenáčky“ (stage 1)
- rostliny s délkou čepele nejdelšího listu od 11 do 15 cm nebo menší rostliny vzniklé klonálně – malé vegetativní ramety (stage 2)
- nekvetoucí rostliny s délkou čepele nejdelšího listu více než 15 cm – velké vegetativní ramety (stage 3)
- kvetoucí rostliny (stage 4)

Stage 1 by měl podchytit přežívání semenáčků. V reálu však není vždy možné bez poškození rostliny zjistit, zda je malá rostlinka skutečně semenáček a není jen odnoží některé větší sousedící ramety. V případě napojení na větší rostlinu by zde byla možnost transportu živin a tím i jiné podmínky pro přežívání. Pokud bylo patrné, že rostlinka vznikla vegetativně, byla i přes malou velikost zařazena do stage 2 (malé vegetativní rostliny). Protože jsem semenáčky odečítala v blízkosti velkých populací, nebylo možné jejich počet vztáhnout k přesnému počtu kvetoucích ramet. Nebrala jsem proto počet semenáčků v úvahu pro výpočet přechodu 4 → 1.

Při hledání mezní hodnoty mezi stage 2 a 3 hrál roli vzhled rostlin (vitalita, množství biomasy) a pravděpodobnost přechodu do stage 4 (kvetoucí rostlina). Parametr „délka čepele“ jsem vybrala proto, že byl nejlepším prediktorem chování ramety v dalším roce (častější kvetení rostlin s listovou čepelí delší 15 cm (viz obr. 2.3). Také se zdál být nejlépe korelovan s množstvím biomasy. Délka řapíku se může na rozdíl od délky čepele lišit dle dostupnosti světla.



**Obrázek 2.3** Závislost kvetení na délce čepele listu v minulém roce. Rostliny s délkou čepele menší 15 cm v následujícím roce kvetly velmi vzácně.

Protože *Rumex alpinus* je klonální rostlina a ramety jsou po určitou dobu spojeny systémem oddenků, který umožňuje vzájemný transport živin (Klimeš 1992), je možné se při sledování rostlin setkat s některými nestandardními jevy. To zapříčiňuje některé úkazy při měření v terénu, jako jsou náhle se objevující ramety neznámého původu nebo „zmrtevýchvstání“ ramet, které byly v předchozím roce považovány za uhynulé.

Dalším problémem bylo nenalezené nebo ztracené značení (působením vodního proudu, sněhu nebo zvířat). Všechny tyto případy jsem ošetřila následujícím způsobem:

1. neoznačené ramety neznámého původu jsem uvažovala jako ztrátu značení, pokud délka nejdelšího listu byla delší 11 cm nebo byl patrný klonální původ ramety. Naměřené hodnoty těchto ramet jsem náhodně přidělila rametám, které nebyly vůbec nalezeny a nacházely se v loňském roce ve stejném nebo o 1 stupeň nižším velikostním stadiu jako nalezená neoznačená rameta, a dále jsem s nimi nakládala jako s jejich potomky. Ztracených ramet bylo v populaci vždy více než neoznačených.
2. Rostliny s délkou nejdelšího listu menší 11 cm, u kterých nebylo na pohled patrné, že by vznikly vegetativně, jsem považovala za nově vzniklé semenáčky a zařadila jsem je do stage 1.
3. nenalezené ramety jsem považovala za uhynulé (kromě těch, jimž byla náhodně přiřazena naměřená hodnota ramety neznámého původu, viz bod 1).

4. dormantní ramety byly ty, které jsem v předchozím roce klasifikovala jako uhynulé a v dalším roce byly opět objeveny a změřeny.
5. znovunalezené ramety byly ty, jež jsem v předchozím roce nenašla a neměřila a v roce následujícím byly opět objeveny a změřeny. Pro rok, kdy nebyly měřeny, jsem uvažovala průměrné hodnoty mezi předcházejícím a následujícím rokem. Je také možné, že se jedná o dormantní ramety, nemohu to ale s jistotou určit. Tento jev se vyskytoval poměrně vzácně. O něco běžnější byl u potoků, kde jsou populace rozvolněnější a mohlo dojít k zasypaní cedulky substrátem a přehlédnutí rostliny.

Četnost výskytu těchto případů uvádí tab. 2.3.

**Tabulka 2.3** Frekvence výskytů některých jevů v průměru za jeden rok při měření populací na jednotlivých lokalitách a celkový výskyt v měřeném souboru v procentech.

Počet jevů / rok	Klínovky	Klínový pot.	Friesovky	Modrý důl	Přední Labská	Hamer. pot.	Celkem / rok	% za rok
uhynulé ramety	9	10	4	12	11	4	51	3,71
nenalezené ramety	7	27	10	11	9	33	97	7,06
nové/bez cedulí	1	14	8,5	7	7	13	50,5	3,68
znovunalezené (loni nezvěstné)	3	16	8	7	4	13	49	3,57
dormantní ramety (2004-06)	3 197	3 325	0 238	4 210	0 190	1 213	11 1373	0,80 100,00

### 2.5.2 Konstrukce populačních přechodových matic

Demografická data slouží k postihu dynamiky již ustavených porostů. Společně s daty o klíčení byla použita k sestrojení populačních přechodových matic (Caswell 198). Tyto matice charakterizují vývoj populace pomocí vzájemných přechodů mezi definovanými velikostními stadii rostlin. Umožňují tak dát dohromady odděleně studované fáze životního cyklu rostlin, v mém případě výsledky demografického a výsevného pokusu, a promítnout další vývoj populace do budoucnosti.

Výsledné matice jsou kombinací vyhodnocení dvou terénních pokusů. Měření již uchytených dospělých populací posloužilo pro zkonstruování vegetativních přechodů v maticích a výsevné pokusy umožnily odhadnout přechod z kvetoucí rostliny na semenáček („pohlavní matice“). Ty by měly přiblížit vývoj na okraji populace a blízkém okolí, kam ještě dopadá velké množství semen a zároveň není stíněno hustým porostem šťovíku. Těchto přechodových matic je celkem 12 (6 populací  $\times$  2 přechodové intervaly). Sestrojila jsem také „klonální matice“, kde hodnoty klíčení při výsevném pokusu nebyly použity (přechod plodná rostlina  $\rightarrow$  semenáček je nulový) a matice jsou sestaveny pouze na základě měření dospělých populací. Tyto pouze klonálně se množící matice by měly lépe vystihovat dynamiku uvnitř větších porostů a na okrajích populací zastíněných okolní vegetací, kde pro nedostatek světla množení semeny pravděpodobně neprobíhá.

U přechodu ze stage 4 do stage 1 (semenáček) jsem použila hodnoty získané výsevným pokusem. Pro všechny luční, resp. potoční populace byla v daném roce použita průměrná klíčivost semen v loukách, resp. potocích. U luk šlo o průměr přes všechny vegetační typy a způsoby managementu, protože různorodost stanovišť lučních populací ve vegetačním typu i způsobu obhospodařování lze pozorovat i v terénu a v rámci většího území je jen těžko podchytilná. Tento údaj jsem pak vynásobila průměrným počtem semen v latě.

Počet semen v květenství jsem zjistila z 10 lat, z nichž jsem vysypala a zvážila všechna semena. Odpočítáním a zvážením 100 semen z každé latic jsem pak dopočítala počet semen v celé latic. Protože délky lat se vzájemně dost liší (rozpětí cca 30 – 100 cm), vztáhla jsem toto číslo k 1 cm latic. Přepočítáním na průměrnou latic (aritmetický průměr ze všech demografických měření) jsem získala průměrný počet 5 030 semen na plodnou rostlinu.

Přechody klonálně se množících ramet jsem ošetřila následovně: pokud jsem pozorovala rozdělení ramety, všechny nově vzniklé rostliny jsem považovala za její pokračovatele. Kvůli tomuto častému klonálnímu dělení hodnota některých přechodů může i překračovat číslo 1. (Více ramet klonálně vzniká než jich umírá nebo přechází do jiných stadií). Pro upřesnění informace o klonálním růstu jsem ke každé matici vyrobila doplňující tabulku, která ukazuje přechody vzniklé pouze klonálním rozdělením.

### 2.5.3 Zpracování výsledků demografického měření

Při vyhodnocení výsledků jsou populace rozdělovány do dvou skupin, na „luční“ a „potoční“ (obr. 2.5 a obr. 2.4). Pro tyto dvě skupiny vyhodnocovala některé parametry matic. Pracovala jsem v programu Matlab (mat 2000) s použitím skriptů `stoch2` (výpočty růstových křivek, elasticita a velikostních složení populací stochastickými simulacemi), `herbivory` (vliv klíčení semen na změny celkové populační růstové rychlosti), `boot2` pro zjišťování konfidenčních intervalů a `perm2` pro zjištění průkazných rozdílů mezi populacemi ([www.natur.cuni.cz/~zuzmun](http://www.natur.cuni.cz/~zuzmun)). Populační růstové rychlosti  $\lambda$  jednotlivých matic jsem počítala v programu PopTools.

Konfidenční intervaly lučních, resp. potočních matic jsem vyrobila z matice společně pro všechny přechody všech lučních, resp. potočních populací. Tyto dvě matice jsem pak pomocí skriptu `boot2` v programu Matlab bootstrapovala každou 10 000 $\times$ . Z hodnot jsem





**Obrázek 2.4** Potoční populace šťovíku v Klínovém potoce



**Obrázek 2.5** Luční populace šťovíku v blízkosti Modrého potoka v Modrém dole

pak vypočetla 90 % konfidenční interval pro každou hodnotu přechodu. Přechodové hodnoty matic jsou v grafu označeny jako pozorovaná hodnota. Ze srovnání pozorovaných hodnot s konfidenčním intervalem matic by mělo být patrné, nakolik je vývoj populací stabilní, jak fluktuuje mezi roky a populacemi.

Tyto dvě matice (luční a potoční) jsem také porovnávala pomocí permutačního skriptu `perm2` na základě 100 permutací.

Pro lepší představu o chování populací na delším časovém úseku je užitečné znát některé další parametry matic, než jen hodnoty jednotlivých přechodů. Patří k nim například populační růstová rychlost  $\lambda$ , která umožní do budoucna odhadnout, zda bude populace spíše růst nebo se zmenšovat. Analýza elasticity nám potom říká, jaký význam mají pro tuto rychlost relativní změny jednotlivých přechodů matice. To umožňuje určit kritické fáze životního cyklu rostliny, což může pomoci jak při ochraně ohrožených druhů stejně jako při potlačení druhů invazních (De Kroon *et al.* 2000; Dostálek 2005). Pro odhadnutí, v jaké fázi vývoje se populace zrovna nachází, je dobré znát stabilní velikostní složení populací. Jeho srovnáním s pozorovaným velikostním složením se dá zjistit, jestli se populace nachází v rovnováze nebo se nějakým směrem vyvíjí.

Pro dosažení realističtějších výsledků jsem použila stochastické simulace. Slouží ke zkombinování více matic pro zachycení meziroční variability a variability mezi stanovišti.

Při hledání konfidenčních intervalů růstových rychlostí, elasticit a stabilních velikostních složení jsem pracoval i s „klonálními“ variantami matic. Pracovala jsem tedy se čtyřmi šesticemi matic (3 luční + 3 potoční populace  $\times$  2 přechodové intervaly + jejich klonální varianty). Všechny tyto matice jsem 10 000 $\times$  bootstrapovala a pak jsem je po šesticích 10 000 $\times$  zkombinovala za pomoci stochastických simulací. Z výsledků jsem pak vypočítávala konfidenční intervaly a mediány těchto hodnot.

Závislost populační růstové rychlosti na klíčivosti semen jsem zjišťovala pro dvě šestice 10 000 $\times$  bootstrapovaných matic skriptem herbivory. Pokusila jsem se podchytit celý pozorovaný rozptyl hodnot klíčivosti semen pozorovaný při výsevném pokusu. Matice s různými hodnotami klíčivosti získané skriptem herbivory jsem opět nechala 10 000 $\times$  zkombinovat za pomoci stochastických simulací. Výsledná křivka je medián hodnot růstových rychlostí, k němuž jsem opět vypočítala 90 % konfidenční interval.

## 2.6 Analýza stanovišť na krajinné úrovni na základě map

Cílem této části práce bylo zjistit, jaké vlastnosti mají stanoviště, kde se šťovík vyskytuje, a na základě těchto vlastností potom predikovat jeho výskyt na větším území. Protože by nebylo v silách člověka shromáždit a digitalizovat takový objem dat, pracovala jsem většinou s již existujícími digitálními daty poskytnutými KRNAP a AOPK. Jednalo se o vektorové vrstvy, pro jejichž analýzu jsem použila program ArcGIS (gis 2004).

Území Krkonošského národního parku jsem pokryla čtvercovou sítí s půdorysem čtverců 100  $\times$  100 m. Tato velikost byla zvolena tak, aby pokryla heterogenitu krajiny a zároveň aby počet buněk umožňoval práci se statistickými a simulačními programy. Ve čtvercích jsem zaznamenávala hodnoty vybraných biotických a abiotických faktorů a výskyt druhu *Rumex alpinus*.

Pro analýzu závislosti výskytu šťovíku na proměnných prostředí jsem použila části území, na kterých bylo provedeno inventarizační mapování v roce 2006 (okolí Špindlerova Mlýna, Benecka, Horní Rokytnice a Pece pod Sněžkou, celkem 2474 ha) a místa, kde jsem šťovík v roce 2006 mapovala sama (okolí Klínovek, Špindlerovky, Davidovky a Míseček, celkem 1674 ha). Analyzovaná část území tak zabírá necelých 10 % celkové rozlohy KRNAP.

Původně jsem chtěla analyzovat celé území a pravděpodobnosti výskytu šťovíku do něj

pak zpětně promítnout. Mapa výskytu *Rumex alpinus* Bucharová (2003) však měla těžiště v zaznamenávání šťovíku pouze na bezlesých stanovištích a výskyt zejména u lesních cest a potoků byl mapován spíše nesystematicky. To by mohlo způsobit chybu ve výsledku analýzy. Rozhodla jsem se proto mapu zpřesnit za cenu použití menšího území. Území, která jsem mapovala, jsem si vybrala proto, že jsem pro ně měla k dispozici starší inventarizační mapy a chtěla jsem je použít i ke kalibraci modelu. Krom vlastních sil jsem využila i právě probíhající inventarizační mapování Krkonoš, které by mělo být dostatečně podrobné a *Rumex alpinus* patřil k druhům, které měli mapovatelé zaznamenávat.

Další důvod vybrat toto menší území byl ten, že šťovík je tu relativně hojně rozšířen a vyskytuje se asi ve 20 % čtverců, zatímco v rámci celého zájmového území je mapován jen asi v 5 %. Měla by se tak snížit chyba vnášená do analýzy neobsazenými čtverci, kde podmínky pro výskyt šťovíku jsou, jen se tam ještě nerozšířil.

Protože se všechny podrobně mapované plochy nacházely ve vyšší nadmořské výšce (nad 600 m), nebylo možné hodnotit podhůří s lehce odlišnými abiotickými podmínkami. Zdejší mírnější typ klimatu a výskyt karbonských a permských půd nebyl zaznamenán v žádném z podrobněji mapovaných čtverců. Zájmové území jsem proto „ořízla“ podle těchto abiotických faktorů a poměrně ucelený pás podhůří jsem dál do modelu nezahrnovala. Ten se proto vztahuje jen na přibližně 80 % rozlohy KRMAP.

### 2.6.1 Faktory

Analýza měla zjistit závislost výskytu šťovíku na různých biotických a abiotických faktorech na krajinném měřítku. Konkrétně jsem použila digitální mapy geologie (digitalizovaná mapa Chaloupský 1989), klimatu, vzdušné vlhkosti, mapování přírodních biotopů NATURA 2000, dále vrstvu toků a cest a pomocí digitálního modelu terénu jsem analyzovala také svažitost terénu a nadmořskou výšku. Protože vrstvy geologie a NATURA 2000 byly pro mou analýzu klasifikovány příliš jemně, seskupila jsem je do menšího počtu širších kategorií. Na území se podle Chaloupského rozdělení (1989) nachází 23 typů podjednotek geologického podloží, a to:

1. středně zrnitá biotitická žula
2. drobnozrnná biotitická až albitická žula
3. porfyritická středně zrnitá žula
4. muskovitické albitické svory až fylity
5. zelenošedé chlorit-muskovitické albitické svory až fylity
6. šedé muskovitické albitické svory až fylity
7. (biotit)-muskovitické ruly
8. migmatitické ruly
9. chlorit-sericitické břidlice (porfyroidy)
10. křemen-albit-sericitické břidlice (porfyroidy) a albitické kvarcity
11. grafit-sericitické fylity
12. zelené břidlice

13. sericitické kvarcity
14. grafitické kvarcity
15. krystalické vápence až dolomity
16. erlany
17. rašeliny
18. deluviální až fluviodeluviální sedimenty polygenetického charakteru
19. glacigenní sedimenty, reliktly morén
20. fluviální a deluviofluviální sedimenty inundačních území a výplavových kuželů, štěrk
21. deluviální balvanité a blokové sedimenty
22. karbon
23. perm

Já jsem tyto podjednotky uskupila do 8 kategorií:

- granity (1 – 3)
- svory a fylity (4 – 8, 11)
- břidlice (9, 10)
- zelené břidlice (12)
- kvarcity (13, 14)
- vápnité horniny (15, 16)
- rašeliny (17)
- deluviální sedimenty, balvany a štěrky (18 – 21)

Karbonské a permské půdy jsem vyloučila (viz výše).

Pro informaci o biotických vlastnostech bezlesých stanovišť jsem využila mapování NATURA 2000 z let 2001 – 2004. U lesních biotopů jsem mezi jednotlivými klasifikačními podjednotkami nerozlišovala. *Rumex alpinus* není lesní bylina a tak jsem pro zjednodušení modelu neuvažovala, že by upřednostňoval nebo se zvláště vyhýbal nějakému typu lesa. Protože *Rumex alpinus* není ani bylina vodní, sloučila jsem obdobně i vodní biotopy a rákosiny. Zbývá tedy 61 mapovacích jednotek vyskytujících se na bezlesí, některé z nich velmi vzácně. Při takto jemném členění bych při výpočtu nedostala příliš použitelné výsledky a navíc se na analyzovaném výběru území některé biotopy ani nevyskytovaly. Proto jsem sjednotila nelesní podjednotky do 14 kategorií. Nepostupovala jsem přitom vždy systematicky podle členění podjednotek v Katalogu biotopů České republiky (Chytrý *et al.* 2001). Snažila jsem se provést sjednocení co nejvíc „z pohledu šťovíku“, berouc při tom v úvahu předchozí výzkumy a vlastní pozorování z terénu.

Kategorie biotopů:

- Alpínské louky nad hranicí lesa (A1.1, A1.2, A2.1, A2.2, A3)
- Vyskokostébelná alpínská vegetace (A4.1, A4.2, A4.3, A5)
- Skály, sutě (A6A, A6B, S1.1, S1.2, S1.4, S2A)
- Křoviny, kosodřevina (A7, A8.1, A8.2, K1, K2.1, K3, X8)
- Les
- Břehy potoků, prameniště (M1.5, M1.7, M4.1, M4.3, M5, R1.2, R1.4, R1.5)
- Močály (R2.1, R2.2, T1.5, T1.6, T1.10)
- Rašeliniště (R3.1, R3.2, R3.3)
- Mezofilní louky (T1.1, T1.2, T1.3)
- Smilkové louky (T2.1, T2.2, T2.3)
- Mělké, suché, kyselé půdy a pole (T3.4C, T3.4D, T3.5B, T4.2, T5.5, T8.2, T8.3, X2, X3)
- Antropogenní plochy (X1, X6, X7)
- Paseky, nálety (X10, X11, X12, X13)
- Intenzivně obdělávané louky (X5)
- Vodní plochy (V1, V4, X14, M1.1, M5)

Pro analýzu jsem tedy nakonec použila 8 nezávislých faktorů a jednu závislou proměnnou (výskyt šťovíku). První tři faktory (geologie, klima, vzdušná vlhkost) byly poměrně hrubě členěné a ve většině čtverců se nacházel pouze jeden typ dané proměnné. Ve čtvercích, které byly na hranicích více typů, jsem proto pro zjednodušení brala v úvahu převažující typ. U jemněji členěné mapy biotopů NATURA 2000 jsem v analýze počítala s rozlohami jednotlivých kategorií v každém čtverci. Délku břehů vodních toků a cest jsem vypočítala z vektorových liniových vrstev. Nadmořskou výšku a sklonitost jsem zjistila převedením vrstevnic do TIN modelu terénu a poté do rastru. Hodnoty z rastru jsem vytáhla pro centroidy čtverců. U závislé proměnné – výskytu šťovíku – jsem v analýze rozlišovala jen prezenci/absenci ve čtverci. Plocha zarostlá šťovíkem totiž nemusí být úměrná jen vhodnost stanoviště (čtverce), ale také době, po jakou byl čtverec obsazen.

Nezávislé proměnné prostředí:

- převažující typ geologie (8 kategorií)
- převažující typ klimatu (4 kategorie)
- převažující vzdušnou vlhkost (6 kategorií)
- délku cest
- délku břehů vodních toků
- rozlohu jednotlivých biotopů NATURA 2000 (15 kategorií)

- svažitost
- nadmořskou výšku

Jako závislou proměnnou jsem použila výskyt šťovíku, který mapovala Bucharová (2003) doplněný o inventarizační mapování v roce 2006 a vlastní mapování z roku 2006.

Náchylnost jednotlivých stanovišť (čtverců) k invazi jsem charakterizovala jako pravděpodobnost výskytu šťovíku vypočtenou pomocí logistické regrese. Počítala jsem pouze s lineární závislostí na proměnných. Použití např. kvadratické funkce by mohlo snížit váhu velmi malých obsaditelných plošek. Nezávislé proměnné jsem nejprve nechala vybrat stepwise logistickou regresí s postupným přidáváním, resp. ubíráním proměnných. Funguje tak, že vždy, když přidá další vysvětlující proměnnou a zjistí, že přispívá k vysvětlení variability, postupně zase zkusí všechny ostatní vyházet. Potom se přidává další proměnná. Na stejném principu funguje ubírání proměnných. Pracovala jsem v programu S-plus (s-p 2000).

Dostala jsem takto dva modely, jeden vznikl regresí s postupným přidáváním a druhý s postupným ubíráním proměnných. Vybrala jsem první, jednodušší model, který stejné procento variability vysvětloval menším počtem nezávislých proměnných.

Z modelu jsem pak vypočítávala pravděpodobnost výskytu pro čtverce na celém zájmovém území pomocí rovnice:

$$p = \frac{e^{(a+bx+\dots+dz)}}{1 + e^{(a+bx+\dots+dz)}}, \quad (2.1)$$

kde  $a$  je intercept a  $b$  až  $d$  jsou regresní koeficienty proměnných vypočtené logistickou regresí a  $x$  až  $z$  označuje přítomnost nebo rozlohu proměnné v daném čtverci.

Protože na analyzovaném území se šťovík vyskytoval asi na 20 % čtverců a dá se předpokládat, že dosud neobsadil všechny obsaditelné čtverce, hodnoty byly nízké a nebylo možno rozhodnout o pravděpodobnosti výskytu šťovíku na základě hodnoty 0,5. Použila jsem jako mezní hodnotu tu pravděpodobnost, nad kterou se v analyzovaném území vyskytovalo 95 % obsazených čtverců. 5 % výskytů ve čtvercích s nižší pravděpodobností jsem považovala za nepřesnosti vzhledem k nepřilíh podrobnému zrnu 100 × 100 metrů.

Někdy se také jednalo o nepřesnost mapových podkladů, kdy např. v mapování NATURA 2000 byl místo louky zanesen les nebo byly nedostatky v mapě sítě cest. Pokud se šťovík vyskytoval na takovémto problematickém místě, vyloučila jsem dotyčný čtverec z analýzy. Těchto případů bylo na analyzovaném území asi kolem 15.

V celém zájmovém území jsem pak hodnotila možnosti šíření šťovíku z obsazených čtverců do dalších potenciálních stanovišť. Použila jsem zde jak mapování z roku 2003, tak i 2006. U jednotlivých čtverců jsem zjišťovala vzdálenost od nejbližší zdrojové populace jako vzdálenost centroidu čtverce k okraji nejbližší populace šťovíku. Tuto vzdálenost pak dávám do kontextu s pravděpodobností výskytu šťovíku ve čtverci.

U obsazených čtverců jsem také zjišťovala, kolik obyvatelných stanovišť může daná populace ohrozit svým dalším šířením. Měřila jsem ji jako vzdálenost centroidů obsaditelných čtverců, kterým je daná populace nejbližší.

Protože data o dálkovém šíření zatím nejsou dostupná, nezohledňovala jsem členitost terénu a možnost šíření podél cest a potoků.

## 2.7 Křivka šíření

Pro model šíření na krajinné úrovni bylo třeba získat křivku šíření semen větrem na větší vzdálenosti. Za tímto účelem jsem podnikla dva neúspěšné pokusy o získání dat v terénu.

Jednalo se o odběry semenné banky pomocí Kopeckého válečků v různých vzdálenostech od zdrojové populace. První odběr (cca 500 Kopeckého válečků) proběhl koncem října roku 2005. Obsah válečků jsem následně umístila do květináčů 16 × 16 cm na zahradě Botanického ústavu AV v Průhonicích. Semena v květináčích však buď nepřežila zimu, nebo je zaskočil prudký nástup jara v nížině, toho roku velmi teplého. Každopádně semenáčků *Rumex alpinus* zde vyklíčilo jen několik kusů.

Provedla jsem tedy druhý odběr (cca 50 Kopeckého válečků) v květnu 2006 po odtání sněhu v horních partiích Krkonoš. U druhého odběru jsem se pokusila aspoň zabránit vysychání půdy umístěním květináčů na nepromokavou plachtu se stojící vodou. Ani zde však klíčivost zdaleka neodpovídala očekávaným hodnotám zjištěným v půdní bance Handlovou (2003). Výsledek nebylo možné použít pro výpočet křivky šíření.

V srpnu roku 2006 jsem plánovala ještě jeden pokus s umístěním lapačů semen do potoků a na louku. Jeho realizaci zabránily technické problémy. Experiment se však provádí toto léto v rámci další diplomové práce.

Protože pokusy o získání dat v terénu selhaly, bylo třeba uchýlit se k teoretickému výpočtu:

$$\text{Průměrná vzdálenost doletu} = \frac{\text{výška květu}}{\text{terminal velocity semene}} \times \text{rychlost větru} \quad (2.2)$$

Výšku květu jsem vypočetla aritmetickým průměrem z demografických dat. Protože délka květenství dosahuje kolem jednoho metru, počítala jsem střed laty, průměrná výška vyšla 0,775 m. Terminal velocity byla rychlost, jakou semeno spadlo na zem z definované výšky (Tremlová-Blažková 2005). Aritmetickým průměrem ze 30 náhodně vybraných semen z různých lokalit pouštěných z výšky 2 metrů jsem získala rychlost 1,567 m/s.

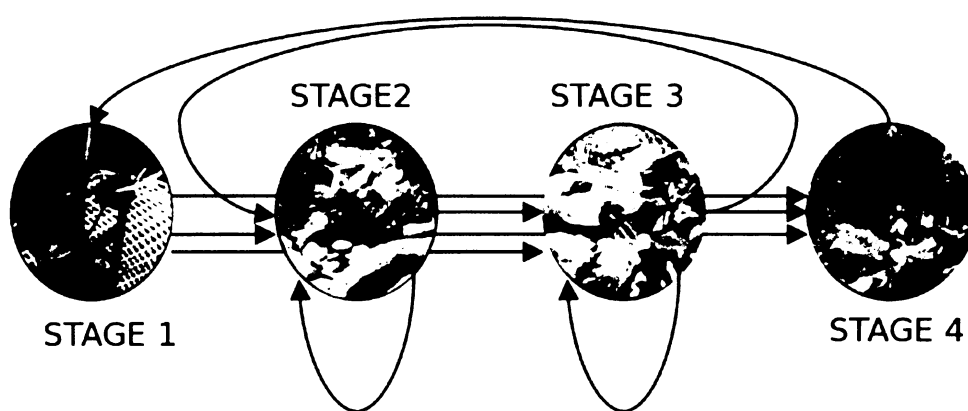
Jelikož rychlost větru se v Krkonoších lokálně i v čase dost liší, pracovala jsem s širší škálou rychlostí. Průměrná rychlost se pohybuje mezi 6 – 10 m/s, ale na přelomu léta a podzimu, kdy dozrávají semena šťovíku, nebývá neobvyklý ani silný vítr o rychlostech kolem 20 m/s (Kolektiv autorů 2007). S vyššími rychlostmi větru už jsem nepracovala. Simulace, kdy všechna semena na celém území jsou šířena vichřicí, mi nepřipadala reálná, navíc ve vegetaci ve výšce 80 cm nad povrchem země bude rychlost větru patrně nižší, než udávají meteorologická měření. Ze znalosti průměrného doletu semene jsem potom jednoduchou rovnicí pomocí integrálů dočetla parametr  $\alpha_1$  exponenciální křivky šíření:

$$y = a \times \exp(-\alpha_1 d), \quad (2.3)$$

kde  $y$  je počet semen dopadlých ve vzdálenosti  $d$  od zdroje a  $a$  je počet semen v místě zdroje. Parametr  $\alpha_1$ , který jsem potom dosazovala do simulace v programu metapop (Herben *et al.* 2006), se dále měnil podle síly větru.

Křivku jsem také srovnávala s křivkou šíření *Rumex longifolius* zjištěvanou odběrem půdní banky (Kubátová 1994). Tato křivka se však zakládala na poměrně malém množství odběrů (16 Kopeckého válečků) a nebylo možné napasovat na ni odpovídající křivku použitelnou pro simulaci programu metapop (Herben *et al.* 2006).

Abych zjistila, nakolik jsou tyto rychlosti reálné, provedla jsem také improvizovaný pokus s uvolňováním nažek *Rumex alpinus*. V různých vzdálenostech od upraveného vývodu vysavače jsem pomocí anemometru měřila rychlost větru a sledovala odlétávání nažek při definované rychlosti větru. Poryvy větru jsem simulovala vypínáním a zapínáním vysavače.



**Obrázek 2.6** Životní cyklus *Rumex alpinus* ukazuje vzájemné přechody mezi čtyřmi velikostními stadii. Vegetativní stadia (STG2 a 3) mohou přetrvávat a klonálně se dělit. Kvetoucí ramety (STG 4) vždy odumírá



## 3 Výsledky

### 3.1 Výsevný pokus

Výsledky výsevných pokusů ukázaly velmi nízkou klíčivost semen v loukách (viz tab. 3.1). U klíčení na loukách se ukázal jako průkazný faktor treatment (při testování tří treatmentů mezi roky). Podařilo se jím vysvětlit 13,02 % variability ( $P = 0,030$ , Df Error = 154). Další marginálně průkaznou vysvětlující veličinou je interakce roku a lokality. Ta vysvětluje 11,34 % variability ( $P = 0,048$ , Df Error = 152).

Na ploškách, kde se nějakým způsobem snížil náskok ostatní vegetace, ať už kosením, zasypáním biomasou či odstraněním drnu, byla určitá pravděpodobnost uchycení semenáčku. Na jediném typu ploch bez managementu nebyla pozorována ani jedna vyklíčená rostlinka.

Při srovnání klíčení semen mezi loukami a potoky vidíme řádově vyšší hodnoty klíčivosti u potoků. Je zde také patrný velký rozdíl mezi roky (viz tab. 3.2), hodnoty zde oproti loukám značně kolísaly.

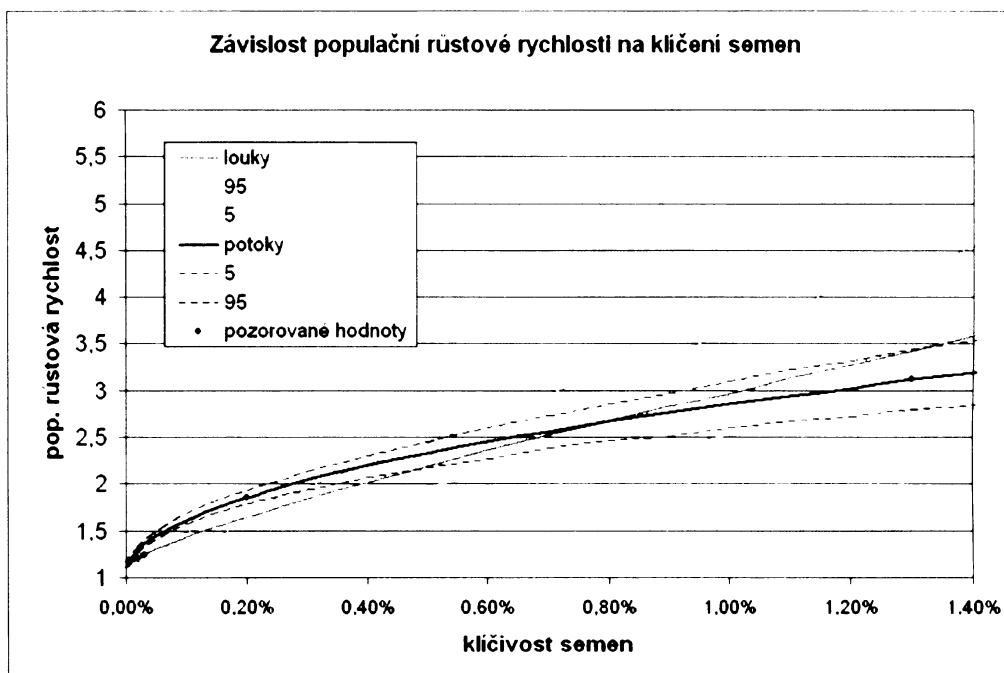
Při vzájemném porovnání klíčivosti na lokalitách u potoků mezi roky 2004 a 2005 se ukázaly jako průkazné oba testované faktory, rok (20,32 % vysvětlené variability;  $P < 0,001$ ; Df Error = 50) a lokalita (15,89 % vysvětlené variability;  $P < 0,001$ ; Df Error = 58) a jejich interakce (4,26 % vysvětlené variability;  $P = 0,006$ ; Df Error = 46).

Při porovnání klíčivosti mezi loukou a potokem v jednotlivých letech taky vyšly oba faktory průkazně, rok (12,30 % vysvětlené variability;  $P < 0,001$ ; Df Error = 239), typ stanoviště louka/potok (33,14 % vysvětlené variability;  $P < 0,001$ ; Df Error = 238) i jejich interakce (0,83 % vysvětlené variability;  $P = 0,048$ ; Df Error = 237).

Vliv klíčení semen na změny celkové populační růstové rychlosti  $\lambda$  je v grafu (obr. 3.1).

**Tabulka 3.1** Klíčení semen v procentech na loukách. Srovnání jednotlivých typů obhospodařování (treatment) v letech 2004 a 2005

	2004	2005
kosené	0,07 %	0,02 %
nekosené	0,00 %	0,00 %
hromádka	0,02 %	0,06 %
disturbance	–	0,02 %



**Obrázek 3.1** Vliv klíčení semen (semenáčky přeživší rok po zasetí) na růstovou rychlost populace  $\lambda$ . Přerušované čáry představují hranice 90 % konfidenčního intervalu získaného bootstrapem. Na loukách v letech 2005 a 2006 byla úspěšnost klíčení 0,0003 resp. 0,0002, v potocích 0,013 resp. 0,002 semenáčků na jedno semeno

**Tabulka 3.2** Klíčení semen v procentech na lučních a potočních lokalitách v letech 2004 a 2005.

	2004	2005	Typ lokality
Klínovky	0,02 %	0,06 %	louka
Friesovky	0,04 %	0,00 %	louka
Přední Labská	0,04 %	0,01 %	louka
Klínový potok	2,29 %	0,43 %	potok
Modrý důl	1,56 %	0,00 %	potok
Hamerský potok	0,40 %	0,11 %	potok

## 3.2 Demografická měření

Výsledkem terénních demografických měření je 12 tabulek s populačními přechodovými maticemi (3 luční + 3 potoční populace  $\times$  2 přechodové intervaly) (viz tab. 3.3). Jednotlivé přechody mezi velikostními stadii zahrnují růst, přežívání a klonální množení vegetativních rostlin. Nejčastější bylo klonální rozdělování u rostlin ve stage 3 (větší vegetativní rostliny). Z nich takto vznikaly rostliny velikostních kategorií 2, 3 a 4. Kvetoucí ramety odnožovaly téměř vždy z těchto velkých vegetativních ramet, výjimečně i z menších ramet ve stage 2 (viz obr. 2.6)

Z tabulek matic je patrné meziroční kolísání zejména u mladších vývojových stadií (stage 1 a 2) v potočních populacích. Zastoupení těchto mladších stadií je v loukách mnohem vzácnější. Zde zase vidíme větší podíl klonálního množení, zejména klonální odnožování ze stage 3.

Konfidenční intervaly přechodů matic, jejich elasticity a populační růstové rychlosti jsem vypočítávala zvláště pro populace na loukách a populace u potoků. Výskytisté i vzhled populací se totiž dost liší a je proto žádoucí populace srovnat.

Při porovnání permutační metodou se matice potočních a lučních populací průkazně lišily ( $P = 0,01$ ). Hlavní rozdíl je zřejmě v podílu pohlavního rozmnožování na životním cyklu (viz obr. 3.2). To se projevuje vyššími hodnotami přechodů u nižších vývojových stadií a řádově vyšší hodnotou přechodu ze 4 do 1 (častější klíčení semen) u potočních populací.

Při výpočtu stabilních růstových rychlostí ( $\lambda$ ) jsem dospěla k poměrně vysokým hodnotám (okolo 1,3), a to i u „klonálních“ populací (viz obr. 3.3). Ani dolní hranice 90 % konfidenčního intervalu u žádné ze skupin neklesla pod 1. *Rumex alpinus* je tedy alespoň v některých letech pravděpodobně schopen šířit se pouhým klonálním rozrůstáním, i bez klíčení semen. Nejvyšší hodnoty lambda i největší rozpětí konfidenčního intervalu vykazují pohlavně se množící potoční populace, a to díky velkému a kolísajícímu počtu vyklíčených semenáčků při výsevném pokusu.

Hodnota elasticity (viz obr. 3.4) nám říká, jak se změní růstová rychlost při relativní změně daného přechodu v populační matici. U většiny typů populací se jako nejdůležitější fáze (s nejvyšší elasticitou) ukazuje přechod ze stage 3 do stage 3, což zahrnuje přežívání větších vegetativních ramet a klonální vznik nových ramet. U matic, kde neberu v úvahu pohlavní množení (klonální matice), má tento přechod jednoznačně nejvyšší hodnotu. Přechody do kvetoucí fáze mají u těchto matic nulovou hodnotu, neboť kvetoucí rostliny se nedožívají dalšího roku. Přechod z 4 do 1 je zde pochopitelně také nulový.

Pohlavně se množící luční populace se hodnotami u přechodů vegetativních fází velmi blíží hodnotám u klonálních matic, rozdíl je pouze v nenulové hodnotě u přechodů týkajících se stadia kvetoucí rostliny nebo semenáčku, tedy z 2 do 4, 3  $\rightarrow$  4 a 4  $\rightarrow$  1 a 1  $\rightarrow$  2, 1  $\rightarrow$  3 a 1  $\rightarrow$  4. V klonálních populacích totiž semenáčky nevznikají. I zde je výrazně nejvyšší elasticita u přežívání a klonování velkých vegetativních rostlin (3  $\rightarrow$  3).

Jiná je situace u pohlavně se množících potočních populací. Díky naměřeným vysokým hodnotám klíčení, získaným při výsevném pokusu, zde nejvyšší elasticitu vykazuje přechod 4  $\rightarrow$  1. Na rozdíl od ostatních tří skupin i všechny vegetativní přechody mají vyrovnanější hodnoty. Vyšší hodnotu oproti lučním populacím mají i přechody do kvetení. Vyšší elasticity u přechodů z 1 do 2 a 2  $\rightarrow$  2 oproti ostatním třem skupinám jsou způsobeny vyšší mírou vzniku a přežívání semenáčků.

Stabilní velikostní složení obou typů populací, klonální i pohlavně se množící luční i potoční populace, a jeho konfidenční interval ukazuje obr. 3.5 a obr. 3.6. Stabilní složení srovnávám se složením pozorovaným v terénu u jednotlivých populací ve dvou sezónách. Vesměs vysoké zastoupení u stage 3 a naopak nízké u stage 2 zejména na lučních populacích

**Tabulka 3.3** Populační přechodové matice jednotlivých lokalit ve dvou přechodových intervalech 2004/2005 a 2005/2006. Jedná se o populace se započítaným pohlavním množením. Šest matic je z lučních populací (Friesovky, Klínovky, Přední Labská) a šest matic z potočních populací (Hamerský p., Klínový p. a Modrý důl). V horním rohu matice je populační růstová rychlost pro daný přechodový interval. Díky klonálnímu růstu součet ve sloupcích přechodových matic často přesahuje číslo jedna, a nelze tudíž poznat mortalitu. Proto matice obsahují ještě čtvrtý řádek s informací o úmrtnosti jednotlivých velikostních stadií. Tabulka „klonální růst“ udává množení ramet klonálním rozdělením (ne tedy růstem nebo přetrváním původní ramety).

<b>(a) Klínovky 2004/2005</b>					<b>(b) Klonální růst 2004/2005</b>				
$\lambda = 1,172$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	1,55	1	0,00	0,00	0,0	0,00
2	0,33	0,33	0,08	0,00	2	0,00	0,00	0,03	0,00
3	0,00	0,47	1,05	0,00	3	0,00	0,00	0,18	0,00
4	0,00	0,13	0,34	0,00	4	0,00	0,13	0,34	0,00
0	0,00	0,20	0,09	1,00					
<b>(c) Klínovky 2005/2006</b>					<b>(d) Klonální růst 2005/2006</b>				
$\lambda = 0,982$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	1,16	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,00	0,58	0,09	0,00	2	0,00	0,25	0,03	0,00
3	0,00	0,50	0,87	0,00	3	0,00	0,08	0,09	0,00
4	0,00	0,08	0,35	0,00	4	0,00	0,00	0,37	0,00
0	1,00	0,17	0,16	1,00					
<b>(e) Klínový potok 2004/2005</b>					<b>(f) Klonální růst 2004/2005</b>				
$\lambda = 2,417$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	65,78	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,41	0,63	0,10	0,00	2	0,09	0,22	0,04	0,00
3	0,16	0,72	1,16	0,00	3	0,00	0,31	0,31	0,00
4	0,00	0,09	0,25	0,00	4	0,00	0,09	0,25	0,00
0	0,53	0,22	0,14	1,00					
<b>(g) Klínový potok 2005/2006</b>					<b>(h) Klonální růst 2005/2006</b>				
$\lambda = 1,815$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	7,74	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,50	0,56	0,11	0,00	2	0,17	0,24	0,07	0,00
3	0,00	0,71	1,21	0,00	3	0,00	0,20	0,29	0,00
4	0,00	0,15	0,69	0,00	4	0,00	0,15	0,69	0,00
0	0,50	0,17	0,21	1,00					

Pokračování tabulky 3.3

(i) Friesovky 2004/2005					(j) Klonální růst 2004/2005				
$\lambda = 1,1$	1	2	3	4	1	2	3	4	
1	0,00	0,00	0,00	1,55	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,00	1,00	0,09	0,00	2	0,00	0,00	0,04	0,00
3	1,20	0,00	1,10	0,00	3	0,40	0,00	0,19	0,00
4	0,40	0,00	0,30	0,00	4	0,40	0,00	0,29	0,00
0	0,20	0,00	0,03	1,00					

(k) Friesovky 2005/2006					(l) Klonální růst 2005/2006				
$\lambda = 1,08$	1	2	3	4	1,00	2	3	4	
1	0,00	0,00	0,00	1,16	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,00	0,58	0,06	0,00	2	0,00	0,00	0,05	0,00
3	0,00	0,08	1,07	0,00	3	0,00	0,00	0,15	0,00
4	0,00	0,08	0,50	0,00	4	0,00	0,08	0,50	0,00
0	0,00	0,42	0,06	1,00					

(m) Modrý důl 2004/2005					(n) Klonální růst 2004/2005				
$\lambda = 2,430$	1	2	3	4	1,00	2	3	4	
1	0,00	0,00	0,00	65,78	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,93	1,39	0,20	0,00	2	0,14	0,61	0,11	0,00
3	0,07	0,28	1,03	0,00	3	0,00	0,06	0,11	0,00
4	0,00	0,06	0,14	0,00	4	0,00	0,06	0,14	0,00
0	0,14	0,00	0,01	1,00					

(o) Modrý důl 2005/2006					(p) Klonální růst 2005/2006				
$\lambda = 0,976$	1	2	3	4	1,00	2	3	4	
1	0,00	0,00	0,00	7,74	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,33	0,59	0,26	0,00	2	0,33	0,08	0,12	0,00
3	0,00	0,11	0,78	0,00	3	0,00	0,02	0,02	0,00
4	0,00	0,00	0,16	0,00	4	0,00	0,00	0,16	0,00
0	1,00	0,41	0,10	0,00					

(q) Přední Labská 2004/2005					(r) Klonální růst 2004/2005				
$\lambda = 1,894$	1	2	3	4	1,00	2,38	3	4	
1	0,00	0,00	0,00	1,55	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,50	0,75	0,21	0,00	2	0,00	0,50	0,13	0,00
3	0,50	2,88	1,09	0,00	3	0,00	2,38	0,26	0,00
4	0,00	0,13	0,33	0,00	4	0,00	0,00	0,33	0,00
0	0,00	0,13	0,07	0,00					

Pokračování tabulky 3.3

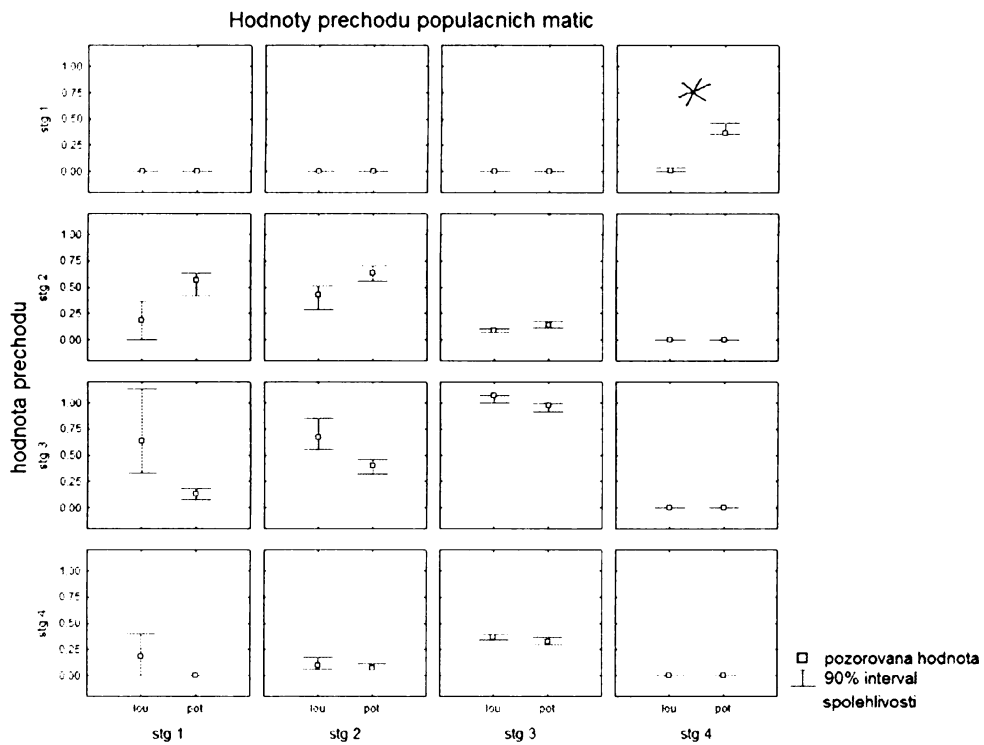
(s) Přední Labská 2005/2006					(t) Klonální růst 2005/2006				
$\lambda = 1,215$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	1,16	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,00	0,20	0,01	0,00	2	0,00	0,00	0,01	0,00
3	0,00	0,48	1,21	0,00	3	0,00	0,04	0,10	0,00
4	0,00	0,08	0,32	0,00	4	0,00	0,04	0,29	0,00
0	0,00	0,40	0,15	1,00					

(u) Hamerský potok 2004/2005					(v) Klonální růst 2004/2005				
$\lambda = 1,061$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	65,78	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	0,17	0,42	0,10	0,00	2	0,06	0,13	0,03	0,00
3	0,17	0,46	0,91	0,00	3	0,00	0,13	0,17	0,00
4	0,00	0,04	0,30	0,00	4	0,00	0,00	0,27	0,00
0	0,72	0,38	0,15	1,00					

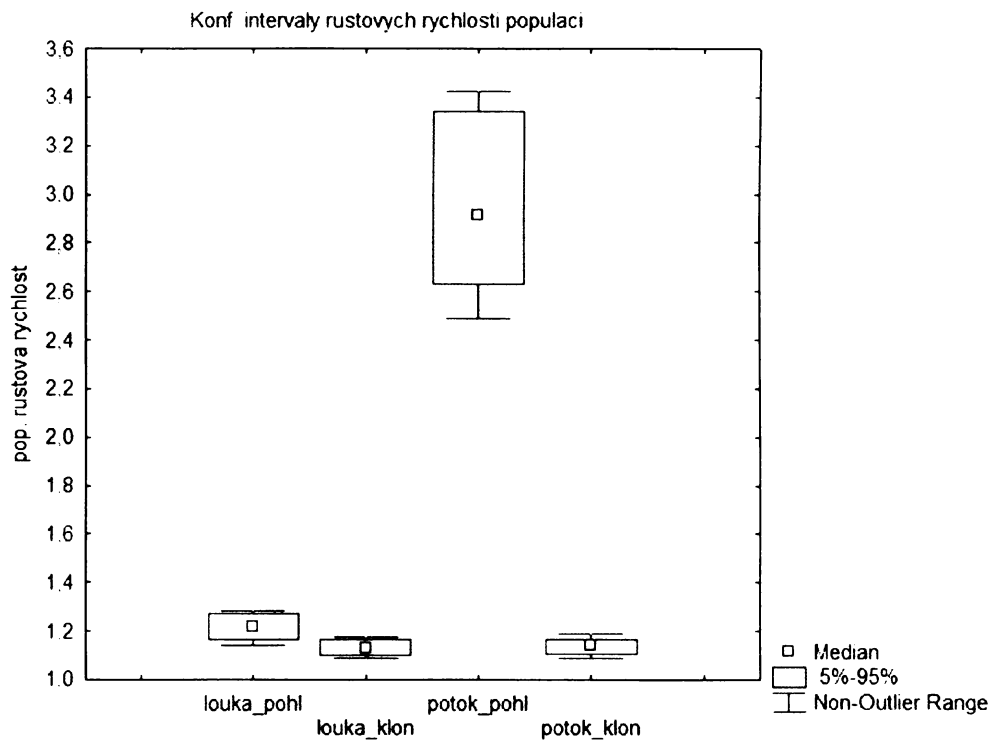
  

(w) Hamerský potok 2005/2006					(x) Klonální růst 2005/2006				
$\lambda = 2,378$	1	2	3	4		1	2	3	4
1	0,00	0,00	0,00	7,74	1	0,00	0,00	0,00	0,00
2	4,00	0,52	0,10	0,00	2	4,00	0,13	0,06	0,00
3	2,00	0,26	0,79	0,00	3	1,00	0,04	0,08	0,00
4	0,00	0,13	0,27	0,00	4	0,00	0,13	0,26	0,00
0	0,00	0,30	0,24	1,00					



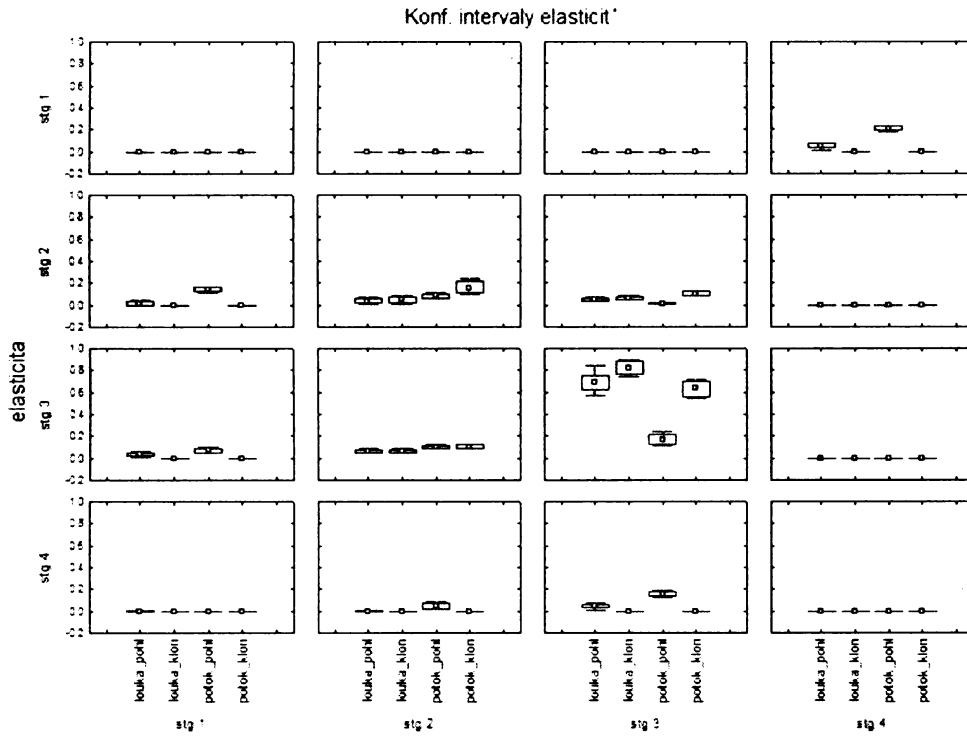
**Obrázek 3.2** Hodnoty přechodů u lučních a potočních populací a jejich konfidenční interval. Hodnoty byly získány ze dvou matic společných pro všechny luční a všechny potoční přechodové intervaly.

\* U přechodu 4 – 1 jsou vyneseny hodnoty děleny 100. U potočních populací je konfidenční interval ohraničen hodnotami 36,18 a 46,11. Medián je 36,76. U lučních populací je ohraničen hodnotami 0,00 a 3,46. Medián je 1,46



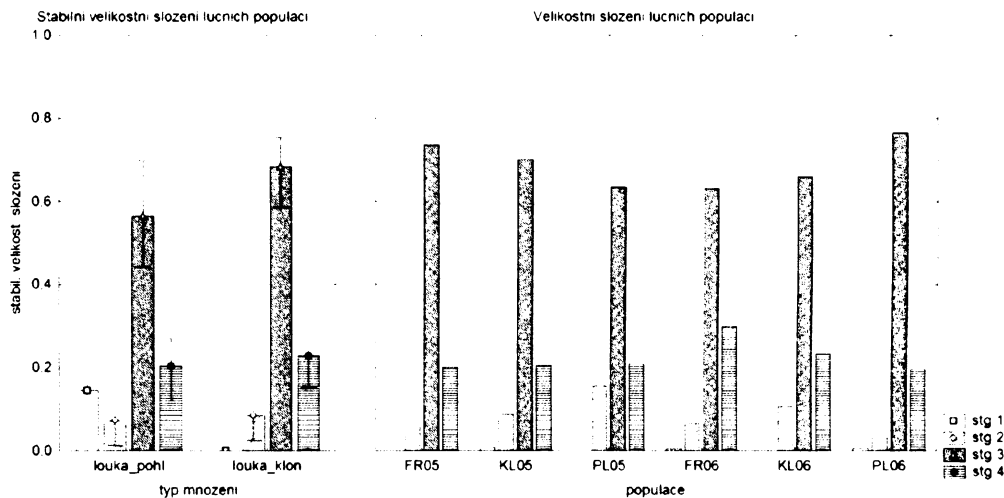
**Obrázek 3.3** Graf ukazuje populační růstové rychlosti  $\lambda$  a jejich srovnání u lučních a potočních populací při pohlavním a klonálním množení.



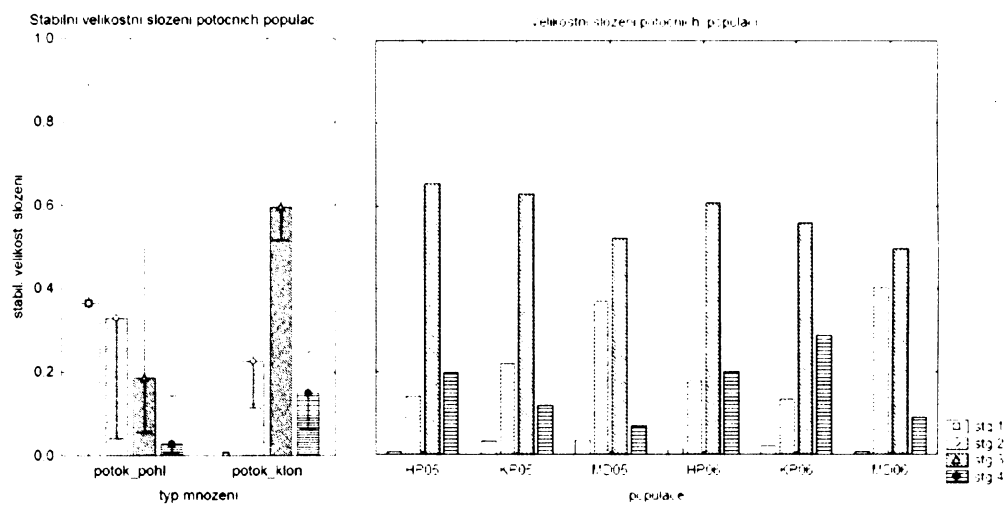


**Obrázek 3.4** Graf ukazuje celkové rozpětí, 90 % konfidenční interval a medián elasticit jednotlivých přechodů v populačních maticích a jejich srovnání u lučních a potočních populací při pohlavním a klonálním množení.

vykazuje podobnost spíše s hypotetickou nepohlavně se množící variantou. U potočních populací se pozorované velikostní složení v potocích také více blíží stabilnímu velikostnímu složení hypotetické klonální potoční populace než stabilnímu složení pro populaci množící se generativně. Nejvyšší pozorovaný počet jedinců na m<sup>2</sup> byl asi 88 v loukách a 47 v potocích.



**Obrázek 3.5** Srovnání pozorovaných velikostních složení lučních populací v letech 2005 a 2006 a stabilního velikostního složení (90 % konfidenční interval a medián)



**Obrázek 3.6** Srovnání pozorovaných velikostních složení potočních populací v letech 2005 a 2006 a stabilního velikostního složení (90 % konfidenční interval a medián)

**Tabulka 3.4** Srovnání hodnot „pravděpodobnosti výskytu šťovíku“ se skutečným výskytem šťovíku ve čtvercích na celém zájmovém území (cca 80 % KRNP)

Počet shod	Predikovaný výskyt		Celkový součet
	0	1	
Skutečný výskyt			
0	13 898 (29,42 %)	31 078 (65,78 %)	44 976 (95,20 %)
1	97 (0,21 %)	2 168 (4,59 %)	2 265 (4,80 %)
Celkový součet	13997 (29,63 %)	33 444 (70,37 %)	47 241 (100 %)

### 3.3 Analýza stanovišť

Regresní model založený na závislosti výskytu šťovíku na parametrech prostředí průkazně vysvětlil 20,6 % variability ( $P < 0,001$ , Df Error = 4220) Některé z proměnných byly vzájemně korelované (viz tab. A.3)

Výskyt šťovíku ve čtverci byl vysvětlen pomocí těchto faktorů:

- převažující typ geologie
- převažující typ geologie
- převažující vzdušnou vlhkost
- délka cest
- délka břehů vodních toků
- rozloha některých biotopů NATURA 2000, konkrétně:
  - vysokostébelné alpínské vegetace
  - mezofilních luk
  - močálů
  - smilkových luk
  - intenzivně obhospodařovaných luk
  - pasek
  - a antropogenních ploch

Všechny faktory kromě rozlohy pasek ( $P = 0,053$ ) mají na výskyt šťovíku průkazný vliv (viz tab. A.2). Je však pravděpodobné, že paseky přispívají k vysvětlení variability v interakci s některou jinou proměnnou, proto jsem je v modelu ponechala.

Výskyt šťovíku pozitivně koreloval s délkou cest a břehů potoků. Z vegetačních typů byl nejsilněji vázán na močály a vysokostébelnou alpínskou vegetaci. Pozitivní byla i závislost na všech ostatních vybraných vegetačních jednotkách. U vzdušné vlhkosti se žádný trend neprojevil. Závislost na geologickém podloží je většinou slabá, silná pozitivní vazba se ukázala u deluviálních sedimentů a negativní naopak u granitů a rašeliny (viz tab. A.1).

Výsledky logistické regrese ukázaly, že počet obsaditelných čtverců na území Krkonoš je poměrně vysoký. Přibližně 70 % čtverců se vyskytuje nad mezní hodnotou pravděpodobnosti výskytu (hodnota pravděpodobnosti, pod kterou bylo 5 % výskytů v analyzovaném území) (viz tab. 3.4).

*Rumex alpinus* se však zatím na celém zájmovém území vyskytuje jen na 2 168 obsaditelných čtvercích, což činí asi 6,5 % ze všech čtverců, kam se může dle mé predikce šířit.

97 výskytů je zaznamenáno i ve čtvercích, kde je hodnota pravděpodobnosti výskytu pod hranicí predikce. Toto číslo samozřejmě závisí na tom, jak se tato mezní hodnota nastaví. Já jsem si stanovila tuto hranici poměrně nízkou (5 %) a čtverce predikované jako obsaditelné pro šťovík jsem dále rozdělila do několika kategorií. Kategorie jsou členěny podle počtu výskytů šťovíku, které v analyzovaném území leží v daném intervalu:

- nízká pravděpodobnost (dolních 5 – 10 % výskytů)
- střední (10 – 25 % výskytů)
- vysoká (50 – 75 % výskytů)
- velmi vysoká (75 – 100 % výskytů)

Z výsledků je patrné, že téměř polovina stanovišť, kde by byl výskyt šťovíku možný, leží v poměrně velké vzdálenosti od zdrojových populací (viz tab. 3.5 a obr. 3.7). Při exponenciální křivce šíření a větru kolem 20 km/h ještě do čtverců okolo půl kilometru od zdrojové populace mohou dopadnout řádově jednotky semen, záleží na velikosti zdrojové populace. S vyšší vzdáleností už ale přísun diaspor ustává a je nepravděpodobné, že by semeno mohlo doletět do čtverce vzdáleného 1 km. Tyto čtverce potom již nejsou příliš ohroženy přísunem diaspor větrem (viz tab. 3.6).

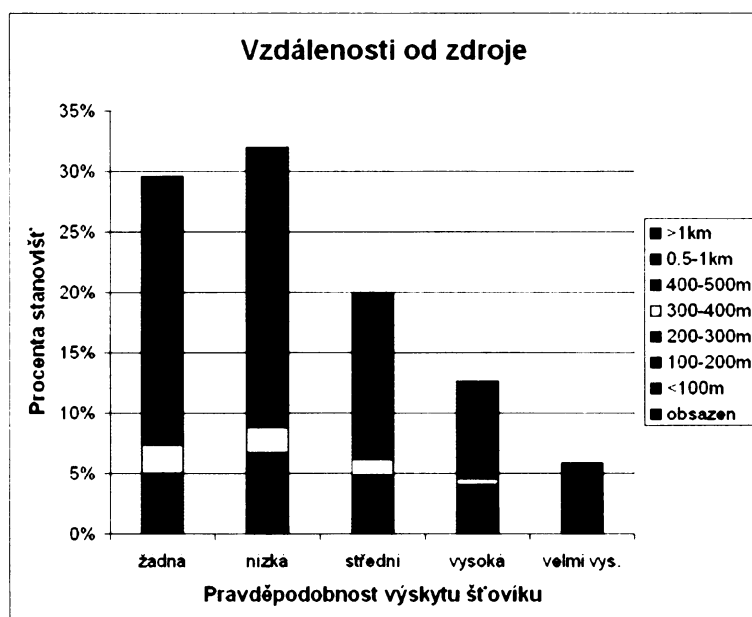
**Tabulka 3.5** Ohroženost čtvrců jako kombinace pravděpodobnosti výskytu št ovivku a vzdálenosti od zdrojové populace. Nejvíce ohrožené jsou čtverce v levém dolním rohu a směrem doprava nahoru ohroženost klesá.

pravděpodobnost výskytu ve čtvrci	skutečné obsazen	vzdálenost od potenciálního zdroje (m)									celkem
		<100	100 – 200	200 – 300	300 – 400	400 – 500	500 – 1000	> 1000			
žádná	97	196	912	1146	1119	1036	3681	5812	13999		
nízká	416	425	1164	1141	997	905	3248	6821	15117		
střední	572	343	771	614	615	509	1724	4249	9397		
vysoká	683	325	522	364	272	259	830	2692	5947		
velmi vys.	497	182	240	135	106	83	305	1233	2781		
celkem	2265	1471	3609	3400	3109	2792	9800	20805	47241		

**Tabulka 3.6** Proporce a počty semen dopadající do čtverců v různé vzdálenosti při rychlostech větru 8 a 20 km/h od průměrné populace čítající cca 46 tis. kvetoucích ramet.

vzdál. (m)	8 m/s	20 m/s	8 m/s	20 m/s
obsazen	0,999894	0,951370229	$2,2981 \times 10^8$	$2,1882 \times 10^8$
<100	$1,06 \times 10^{-4}$	$4,7292743 \times 10^{-2}$	24384,2	$1,08773 \times 10^7$
100 – 200	$6,25 \times 10^{-9}$	$1,306071 \times 10^{-3}$	1,4	$3,004 \times 10^5$
200 – 300	0	$3,02983 \times 10^{-5}$	0	6968,6
300 – 400	0	$6,45486 \times 10^{-7}$	0	148,5
400 – 500	0	$1,3073 \times 10^{-8}$	0	3
500 – 600	0	$2,56 \times 10^{-10}$	0	0
600 – 700	0	$5 \times 10^{-12}$	0	0
700 – 800	0	0	0	0
800 – 900	0	0	0	0
900 – 1000	0	0	0	0

Z obr. 3.8 je patrné, že *Rumex alpinus* rozhodně není distribuován rovnoměrně. Určitá část stanovišť ohrožuje nepoměrně větší území než jiné populace. Ohrožení některých z nich, zejména pokud jsou dál než půl kilometru od zdrojové populace, není pravděpodobně příliš aktuální. Jedná se spíše o nebezpečí v delším horizontu, kdy se zdrojová populace může rozšiřovat, čímž se tato vzdálenost zmenší.

**Obrázek 3.7** Proporce čtverců v jednotlivých kategoriích ohrožení v různých vzdálenostech od zdrojové populace

Několik osamělých zdrojových porostů se nachází např. v okolí Vosecké boudy nad Harachovem. Mohly by být hrozbou pro velkou část západních Krkonoš, kam by se mohl šířit po toku Mumlavy, kde výskyt dosud nebyl mapován. Na východě je naopak v ohrožení dosud málo invadované povodí Úpy. Jak velké nebezpečí tyto zdrojové populace představují, se však dozvíme až se podaří lépe probádat dálkové šíření diaspor vodou a větrem.

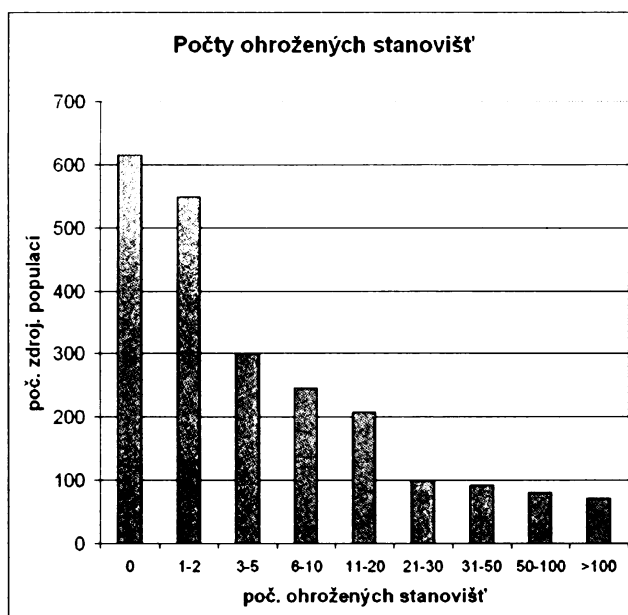
Hlavním výstupem této části práce je mapa pravděpodobnosti výskytu šťovíku v příloze.

### 3.4 Křivka šíření

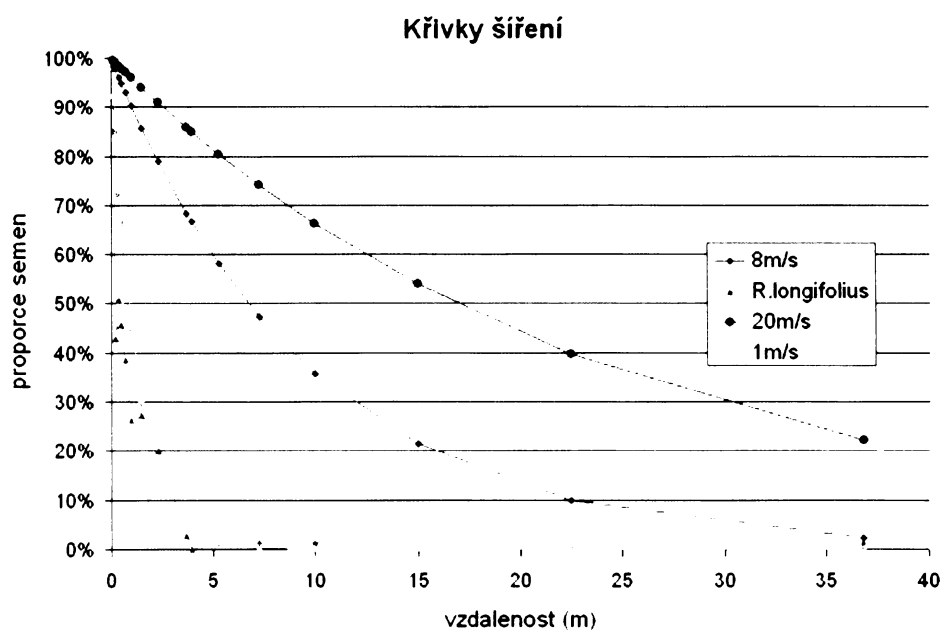
Exponenciální křivky získané z terminal velocity semen šťovíku alpského při různých rychlostech větru jsem srovnala s křivkou šíření *Rumex longifolius* (Kubátová 1994), viz obr. 3.9

Křivka šíření druhu *R. longifolius* odpovídá nejlépe první části exponenciely při nízké rychlosti větru 1 m/s. Je tedy pravděpodobné, že většina semen opadáva relativně snadno a při slabém větru. Plochý ocas křivky by však mohl poukazovat na to, že část semen se utrhne až při vyšších rychlostech. Je evidentní, že samotná exponenciální křivka není na popsání dálkového šíření šťovíku ideální.

Při improvizovaném laboratorním pokusu s utržíváním semen se mi nepodařilo dosáhnout vyšší rychlosti větru než 13 m/s. Při této rychlosti stále zůstávaly na latě řádově desítky napohled dobře vyvinutých nažek.



**Obrázek 3.8** Počet čtverců obsazených šťovíkem v závislosti na tom, kolik nejbližších obsaditelných a neobsazených stanovišť mohou svým dalším šířením ohrozit. Nejbližší stanoviště jsou ta, kterým je dotyčná zdrojová populace nejbližší.



**Obrázek 3.9** Srovnání predikovaných exponenciálních křivek šíření při různých rychlostech větru s křivkou šíření *R. longifolius*. Graf zobrazuje jen prvních 37 m. Transekt *R. longifolius* končil ve vzdálenosti 50 m od zdroje, kde bylo nalezeno 1 semeno



# **Dynamický prostorový model invaze na krajině úrovni**

## 4 Metodika

Výsledky získané terénními experimenty a analýzou map, dokumentované v první části mé práce, jsem použila k simulaci vývoje invaze *Rumex alpinus* v Krkonoších v programu metapop (Herben *et al.* 2006). Tento program modeluje šíření druhu v krajině na základě parametrů popisujících stanoviště druhu, jeho počáteční rozšíření, populační dynamiku (populační přechodové matice) a dispersní schopnosti (křivka šíření). Nabízí mnoho možností, můj model byl vcelku jednoduchý – šíření jediného druhu ve statické (neměnné) krajině se dvěma typy stanovišť.

Provedla jsem dva typy simulací. Nejprve jsem se zabývala projekcí invaze z minulosti do současnosti, využívši dostupných informací o rozšíření *Rumex alpinus*. To mi pomohlo určit si parametry pro náročnější projekt: simulaci vývoje na deset let dopředu na části zájmového území.

### 4.1 Výběr lokalit

Při projekci z minulosti do současnosti jsem pracovala se čtyřmi menšími plochami. Šlo o místa, kde bylo použitelné inventarizační mapování z let 1980 (Klínovky, Medvědí) a 1997 (Špindlerovka, Dolní Mísečky) a která jsem sama přemapovala v roce 2006. Stručné charakteristiky lokalit jsou v tabulkách (tab. 4.1 a tab. 4.2).

Pro simulaci vývoje invaze do budoucnosti jsem vybrala poměrně hodně zamořené území ve střední části Krkonoš. Jedná se o Labský důl a jeho okolí, povodí Labe, o rozloze 98 km<sup>2</sup>. To představuje asi pětinu zájmového území KRNAP. V době dokončování diplomové práce bohužel ještě není k dispozici verze programu, která by je umožnila zpracovat celé. Toto území

**Tabulka 4.1** Charakteristiky lokalit použitých pro historickou simulaci vývoje populací šťovíku.

lokality	mapováno	rozloha (ha)	nadm. výška (m)	orientace
Medvědí	1980	264	775 (Labe) – 1230 (Medvědí)	J, V, SV, S
Klínovky	1980	520	990 (Klínový p.) – 1422 (Zadní planina)	J, S, V, Z
Dolní Mísečky	1997	176	840 (Dolní Mísečky) – 1280 (Šmídova vyhl.)	J, JZ
Špindlerovka	1997	714	900 (Medvědí p.) – 1375 (Petrovka)	J, JZ, Z, JV, V

**Tabulka 4.2** Srovnání obsazenosti lokalit v době historického mapování a v současnosti a relativního nárůstu v počtu invadovaných stanovišť.

lokalita	obsazenost vhodných stanovišť		
	1980	1997	2006
Medvědín	9,6 %	–	31,6 %
Klínovky	9,0 %	–	39,4 %
Dolní Mísečky	–	10,3 %	52,5 %
Špindlerovka	–	19,1 %	65,2 %

„povodí Labe“ se částečně kryje s plochami, kde jsem simulovala vývoj invaze do současnosti.

Na všech plochách jsem využila pokrytí sítí čtverců 100 × 100 m. Pro simulaci v metapopu jsem je v GISu nejprve převedla do rastru o stejné velikosti buněk, kde buňky měly spojitě číslování od 1 do n, a potom jsem je exportovala jako ASCII. Obsaditelným buňkám jsem přidělila hodnoty stanoviště, neobsaditelné buňky měly hodnotu 0.

## 4.2 Parametry simulací

Simulace na čtyřech nesouvisejících územích z minulosti do současnosti probíhaly nezávisle, proměnné byly zadávány stejným způsobem. U „povodí Labe“ jsem potom vybrala proměnné na základě výsledků projekce z minulosti. Všechny jednotlivé simulace proběhly v 10 opakováních.

Do simulací vstupovaly následující parametry:

**Stanoviště** Soubor s koordinátami a hodnotami stanovišť, které při analýze závislosti šťovíku na faktorech prostředí vyšly jako obyvatelné. Čtverce, kde má potok délku alespoň 10 metrů, mají hodnotu stanoviště 2 (potoky), ostatní hodnotu 1 (louky). Mohlo by se zdát, že tento způsob rozdělení nadhodnocuje poměr potočních stanovišť oproti lučním. Já jsem se tak rozhodla na základě pozorování z terénu – když se šťovík vyskytoval na louce blízko potoka, potom rostl zpravidla i v potoce. Nikdy jsem si nevšimla, že by tomu bylo opačně. V případě možnosti výskytu obou populací v jednom čtverci jsem proto upřednostnila potoční variantu. Toto rozdělení jsem použila kvůli odlišnosti obou typů populací. Později, až budeme více vědět o dálkovém šíření vodou, bude zde snad možné simulovat i jiný způsob disperse.

Pokud byl při kterémkoli mapování zaznamenán výskyt ve čtverci, který vyšel jako neobsaditelný, považovala jsem to za chybu způsobenou hrubým zrnem sítě, a se čtvercem jsem dál pracovala jako s obsaditelným. Tato chyba se vyskytla asi u 5 % čtverců s výskytem šťovíku.

**Nosná kapacita prostředí** Vyčíslit nosnou kapacitu 100 km<sup>2</sup> národního parku na základě dostupných dat s rozumnou přesností mi připadalo těžko proveditelné. U tak velkého prostoru nelze dospět k žádnému přesnému číslu na základě informace o několika desítkách m<sup>2</sup> porostu. Vzhledem k tomu, že moje simulace je spíše krátkodobá, není pravděpodobné dosažení nosné kapacity území. Veškeré simulace předpokládaly hustotně nezávislý růst.

**Populační přechodové matice** Použila jsem matice získané demografickou studií. Programu je možné zadat víc matic v libovolném poměru pro každé stanoviště, podle nichž pak stochasticky simuluje vývoj populace. Já jsem použila 6 lučních, resp. potočních matic získaných ze 2 přechodových intervalů pro stanoviště hodnoty 1 (louky), resp. 2 (potoky). K šesti maticím jsem v obou typech stanovišť přidala matici simulující disturbance. Tato měla všechny přechody nulové, pouze přechod z kvetoucí rostliny na semenáčky zůstal stejný – předpokládala jsem, že semenná banka se nezničí. Vyskytovala se s nižší frekvencí, kterou jsem pro různé simulace měnila (frekvence výskytu 0,05; 0,016; resp. nebyla použita vůbec).

**Počáteční velikosti populací na stanovištích** Tuto hodnotu jsem odvozovala od plochy zarostlé šťovíkem. Pro určení současných počátečních populací jsem sjednotila polygonové vrstvy z mapování 2003 a 2006 a vypočetla jejich rozlohy ve čtvercích. Body a linie z mapy Bucharová (2003) jsem převedla univerzálně - bod má velikost  $10 \text{ m}^2$ , délky linií jsem násobila šířkou 2 m (viz metodika Bucharová 2003). V rámci čtverců jsem tyto plochy sečetla a vynásobila počtem ramet šťovíku na  $1 \text{ m}^2$ , rozděleným do jednotlivých velikostních stadií. Při rozdělování do velikostních stadií jsem použila průměr z pozorovaného velikostního složení na všech potočních, resp. lučních lokalitách. Zarostlé plochy na lučních stanovištích jsem tedy násobila jiným počtem ramet a poměrem jednotlivých velikostních kategorií než plochy na potočních stanovištích (viz oddíl 3.2).

S počátečními velikostmi populací u historické simulace to bylo horší. Z map z roku 1980 a 1997 nebylo možné informaci o tehdejších rozlohách stanovišť šťovíku získat. Porosty šťovíku zde byly většinou mapovatelů zakreslovány jako očíslované knedlíky bez dalších komentářů, popř. jsem zjišťovala pouze z poznámky, že se *Rumex alpinus* v tom kterém segmentu vyskytuje. Použila jsem proto aritmetický průměr velikostí populací pro celé území z mapování z let 2003 a 2006, zvláště pro potoky a louky. Všem čtvercům, které byly v roce 1980, resp. 1997 obsazené, byla podle typu stanoviště přidělena tato počáteční hodnota.

**Interakce mezi velikostními stadii** Tuto volbu, která umožní zohlednit různé prostorové nároky jednotlivých stadií, jsem nepoužila, neboť pracuji s hustotně nezávislým vývojem.

**Dispersní matice** Tato matice určuje, které stadium životního cyklu rostliny slouží k přesunům mezi jednotlivými stanovišti. Já jsem tak určila pouze přechod z kvetoucí rostliny na semenáček, ačkoliv mezi sousedícími buňkami dochází k šíření šťovíku pravděpodobně i klonálním rozrůstáním populací. Dispersní přechod má v matici hodnotu 1, ostatní přechody 0.

**Časová variabilita stochasticity** Zadala jsem možnost, kdy stochastické simulace v jednotlivých populacích v rámci let vzájemně nekorelují

**Dispersní parametry diaspor** Jako dispersní křivku jsem použila exponenciálu vypočtenou na základě terminal velocity nážek a znalosti povětrnostních podmínek Krkonoš. Zadávala jsem tedy pouze parametr  $\alpha_1$ , hyperbolická část křivky byla nulová. Hodnotu  $\alpha_1$  jsem získala přepočtením průměrné vzdálenosti doletu semene na relativní vzdálenost vzhledem k velikosti jednotlivých území. Zkoušela jsem simulace s různou hodnotou  $\alpha_1$ , abych pokrýla širší škálu rychlostí větrů.

### 4.3 Historické simulace

U čtyř území jsem simulovala vývoj od roku mapování do současnosti, tj. 8 a 26 let. Výsledek jsem potom srovnala se současným výskytem. Protože údaje o počtech jedinců nepovažuji za příliš věrohodné, srovnávám pouze presence/absence ve čtvercích. Shodu mezi predikcí a realitou hodnotím dvěma způsoby. Ke srovnání prostorové shody jsem užila Jaccardova indexu:

$$J = \frac{a}{(a + b + c)} \quad (4.1)$$

kde  $a$  je počet stanovišť obsazených v predikci i ve skutečnosti,  $b$  je počet stanovišť, kde šťovík roste, ale simulace ho zde nepředpovídá, a  $c$  je naopak počet těch čtverců, kde by podle predikce růst měl, ale ve skutečnosti se zde nevyskytuje.

Kvantitativní shodu, což je v mém případě počet obsazených čtverců, jsem hodnotila relativní odchylkou od současného obsazení. Při dobré prostorové shodě byla totiž plocha předpovídaného obsazeného území oproti realitě často značně nadhodnocená.

Nejlepší predikce u každého ze čtyř území jsem pak porovnála s náhodným obsazením. V rámci obsaditelných stanovišť jsem náhodně vybrala stejnou proporcii čtverců, jako ve výsledku simulace s nejlepší prostorovou, resp. kvantitativní shodou. U výsledků predikcí a náhodného výběru jsem vzájemně porovnála Jaccardův index pomocí znaménkového testu. Kvantitativní shody predikcí se skutečností jsem nijak netestovala.

### 4.4 Simulace vývoje do budoucna

Na základě historických simulací do současnosti jsem pak simulovala vývoj na větším území od současného stavu na 20 let do budoucna. Protože jsem se na základě těchto pokusů nedobrala k jednoznačnému výsledku, při simulaci jsem použila dvě různé sady vstupních parametrů (viz oddíl 5.1). Obě odpovídaly nejlepším výsledkům historických simulací a není možné říci, která z nich je pro danou krajinu vhodnější. Výsledkem jsou tedy dva různé scénáře vývoje invaze:

- (a) scénář dynamický: rychlost větru 16 km/h, střední frekvence disturbancí (0,016)
- (b) scénář plíživý: rychlost větru 10 km/h, nulová frekvence disturbancí

Od každého z těchto scénářů lze očekávat jiný výsledek a výsledky je také možné odlišně interpretovat. Dynamický scénář by mohl lépe ukázat rozlohu ohroženého území, kde je třeba dávat na invazi pozor. Od plíživého scénáře se naopak dá očekávat mírnější odhad, který možná bude lépe odpovídat počtu stanovišť, která šťovík v budoucnosti obsadí.

Při vizualizaci výsledků v GIS jsem se tentokrát soustředila na obsazování stanovišť velkými vegetativními rostlinami. Toto velikostní stadium už narozdíl od semenáčků zaručuje poměrně dobrou stabilitu populace díky vydatnému vegetativnímu růstu. Pravděpodobnost obsazení čtverce jsem hodnotila podle proporce opakování simulací, které ho ohodnotí jako obsazený.

# 5 Výsledky

## 5.1 Historické simulace

Při promítnutí invaze do současnosti byla úspěšnost predikce měřená Jaccardovým indexem vyšší u projekcí začínajících stavem v roce 1997 než u projekcí z roku 1980. Shoda byla ovlivněna zejména silou větru (viz obr. 5.1). Je patrný velký skok mezi rychlostí větru 8 a 10 km/h. K vysvětlení úspěšnosti mírně přispívala i frekvence disturbancí (matice s nulovými vegetativními přechody), zejména při nižších rychlostech větru (viz obr. A.1, příloha). Počáteční velikosti populací neměly na výsledek simulace téměř žádný vliv.

U mladších projekcí (z roku 1997) se shoda dále zvyšovala se stoupající silou větru. Frekvence disturbancí zde nehrála příliš velkou roli. Nejlepší shodu vykazuje lokalita Mísečky, kde je při větru 18 a 20 km/h průměrná hodnota 0,67. Druhá lokalit z roku 1997, Špindlerovka, dosahuje při rychlosti 16 km/h větru průměrných hodnot Jaccardova indexu 0,58 a se stoupající silou větru se tato hodnota již nemění.

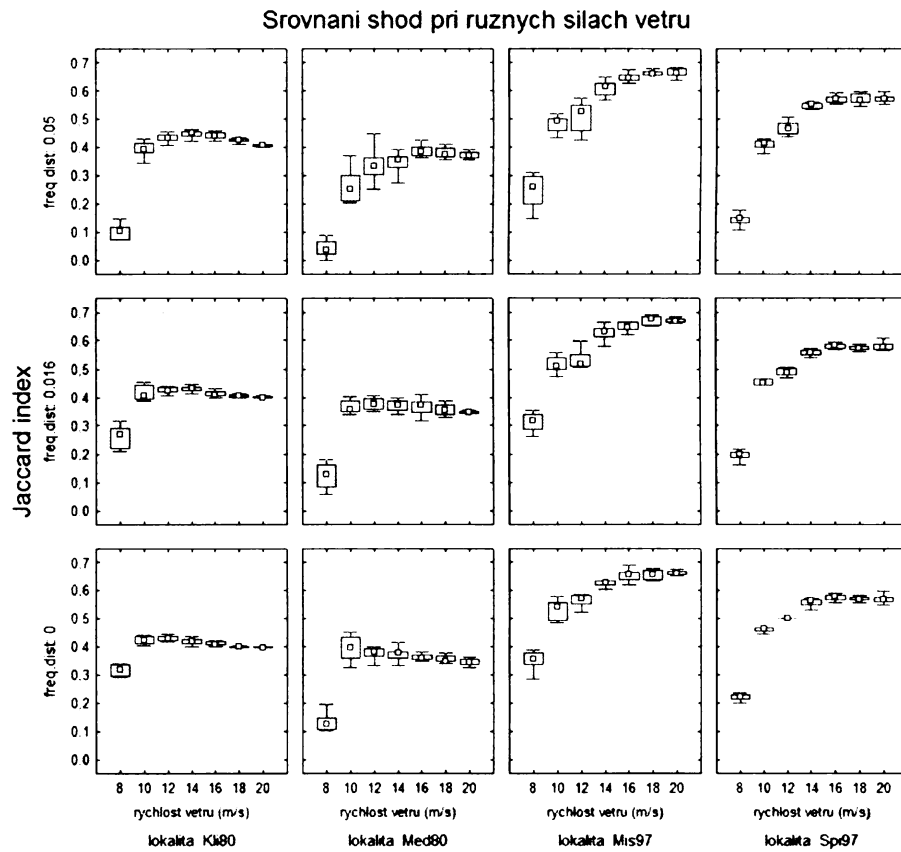
U starších simulací začínajících rokem 1980 už trend zlepšování shody se stoupající rychlostí větru nebyl patrný. U lokality Klínovky se ukázala jako optimální vysvětlující rychlost větru 14 km/h s hodnotou Jaccardova indexu 0,45. Při nižších rychlostech větru se také uplatnil vliv disturbancí, a největší shoda u této lokality panovala u simulace s nejčastější disturbancí (0,05). Nejhorší výsledky měla predikce u lokality Medvědin. Jaccardův index dosahoval hodnoty 0,40 při nulové frekvenci disturbancí a ještě nižší rychlosti větru, 10 km/h.

Při srovnání počtu obsazených stanovišť s realitou se však jako optimální často ukázaly zcela jiné parametry (viz obr. 5.2). I toto číslo bylo nejvíce ovlivněno rychlostí větru. Při nízkých rychlostech větru v simulaci obsadil štůvek méně čtverců než ve skutečnosti, s vyšší rychlostí větru se skutečnosti přibližoval a při vysokých rychlostech větru už rozdíl zase značně stoupal. U některých populací simulace předpovídala až 2 x či 3 x více obsazených stanovišť než je tomu ve skutečnosti.

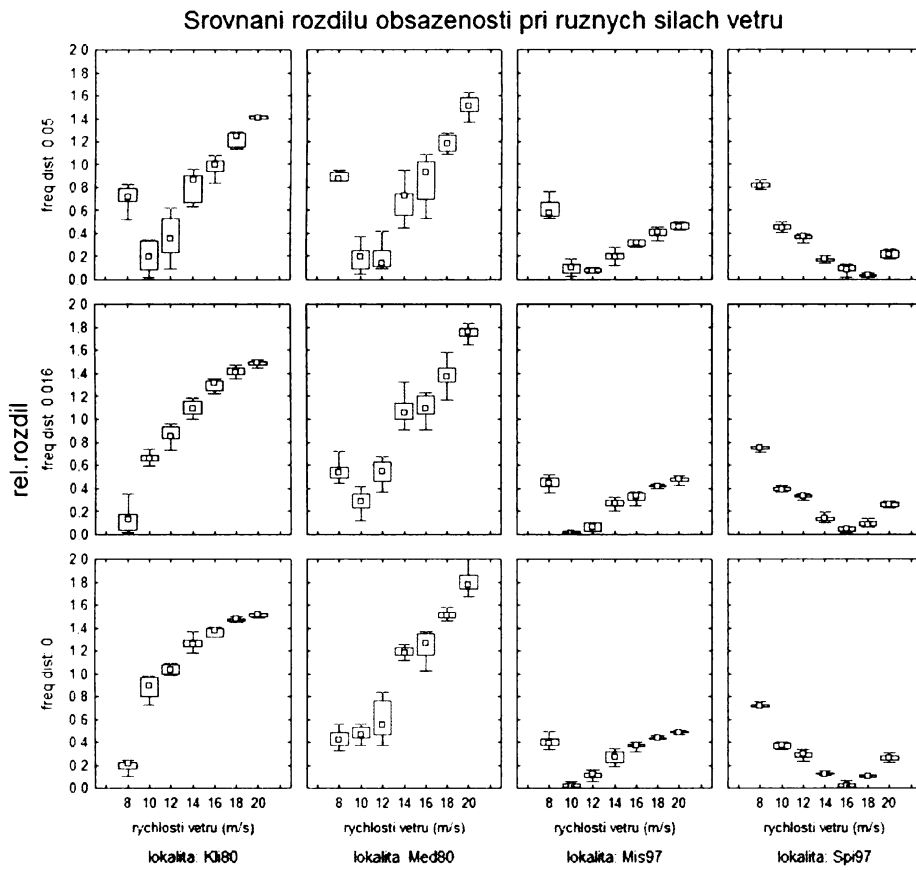
Pouze na lokalitě Špindlerovka byl při nejlepší prostorové shodě obsazen téměř stejný počet stanovišť jako ve skutečnosti (rozdíl 3 %). U ostatních lokalit činily rozdíly často desítky procent. Na Mísečkách bylo při největší hodnotě Jaccardova indexu obsazeno o třetinu více stanovišť. U predikce, kde se počet invadovaných stanovišť shodoval se skutečností, byl Jaccardův index 0,51. Rozdíl spočíval zejména v rychlosti větru, ta byla mnohem nižší, jen 10 m/s.

I u starších lokalit je patrná lepší kvantitativní shoda při nižších rychlostech větru. Na Medvědině se nejnižší odchylky od reality (10 %) podařilo dosáhnout při rychlosti větru 12 km/h. Tentokrát tu hrála roli i frekvence disturbancí, bylo zapotřebí té nejvyšší (0,05). Jaccardův index zde byl 0,36. U simulace s nejvyšším Jaccardovým indexem zarostl štůvek asi o 40 % čtverců více.

Největší rozpor mezi prostorovou a kvantitativní shodou nastal na lokalitě Klínovky. Počet čtverců obsazených při nejlepší prostorové shodě zde převyšoval reálnou obsazenost



**Obrázek 5.1** Shoda predikovaného rozšíření se skutečným rozšířením v roce 2006 měřená Jaccardovým indexem na čtyřech simulovaných lokalitách. Srovnání úspěšnosti predikce při různých rychlostech větru. Vysoké hodnoty Jaccardova indexu značí lepší prostorovou shodu

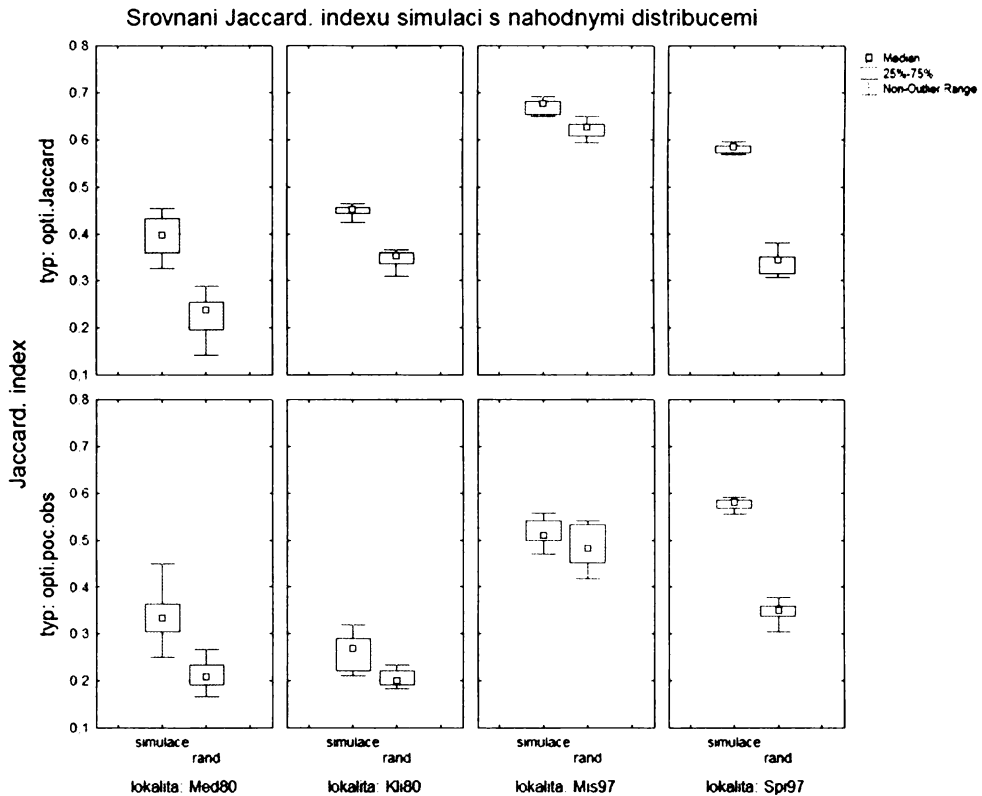


**Obrázek 5.2** Relativní rozdíly v počtu obsazených stanic mezi výsledkem simulace a reálným stavem v roce 2006 v závislosti na rychlosti větru. Čím byl rozdíl menší, tím predikce kvantitativně lépe odpovídala



téměř dvojnásobně. Při kvantitativně nejlepší predikci při střední frekvenci disturbancí a nejnižší rychlosti větru byl zase velmi nízký Jaccardův index, jen 0,26. I tato nejnižší relativní odchylka při nejmenší síle větru činila více než 10 %, počet stanovišť byl tentokrát mírně podhodnocený. Jako kompromis by se zde mohly jevit parametry rychlost větru 10 km/h a frekvence disturbancí 0,05, kdy odchylka v obsazenosti čtverců byla kolem 20 % a Jaccardův index již byl vyšší (0,39).

Chtěla jsem také zjistit, jestli se mi simulací lokální populační dynamiky a dálkové disperse podařilo vysvětlit průkazně větší část variability v rozšíření *Rumex alpinus* než pokud by docházelo k šíření čistě náhodnému. Proto jsem testovala prostorovou shodu predikcí proti náhodnému rozmístění (viz obr. 5.3).



**Obrázek 5.3** Srovnání úspěšnosti predikce s úspěšností náhodného rozdělení. Horní část grafu ukazuje Jaccardův index simulací s nejlepší prostorovou shodou oproti Jaccard. indexu u náhodné distribuce při stejném počtu obsazených čtverců. V dolní části grafu je toto srovnání u simulací s nejlepší shodou v počtu obsazených stanovišť

Z porovnání s náhodným rozmístěním vyšly výsledky simulací vždy lépe. Pouze u lokality Mísečky při simulaci s nejlepším kvantitativním výsledkem nebyl mezi Jaccardovým indexem výsledku simulace a náhodného rozmístění signifikantní rozdíl ( $P = 0,16$ ).

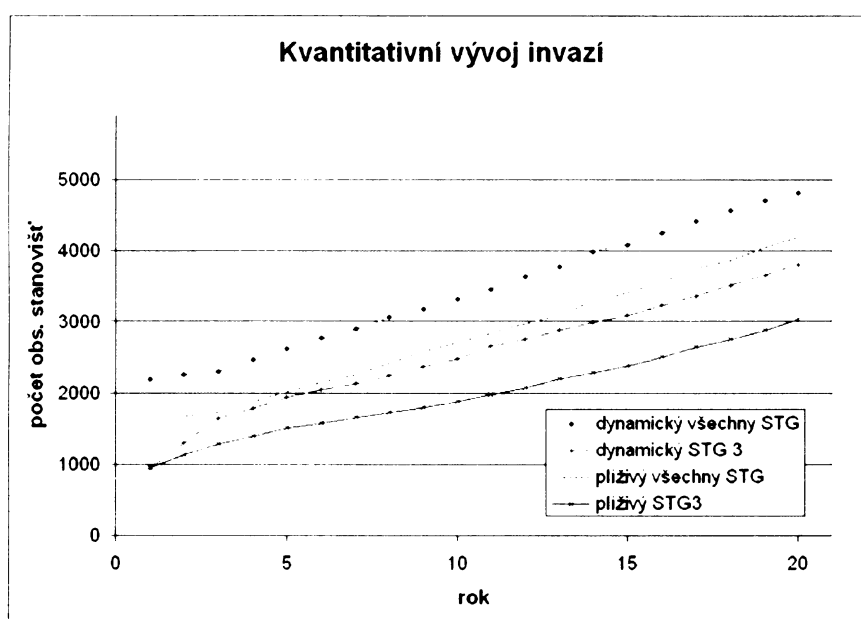
Nepodařilo se tedy dospět k jednoznačnému výsledku, sadě parametrů, která by šíření ššťovníku v krajině postihovala nejlépe a univerzálně. Optima Jaccardových indexů a odchylek od počtu obsazených stanovišť u simulací na jednotlivých územích jsem získala při použití

rychlostí větru jednak okolo 16, jednak okolo 10 m/s. Při větru 16 m/s a střední frekvenci disturbancí jsem dosáhla nejlepších výsledků na největší z lokalit, Špindlerovce. Rychlost větru kolem 10 km/h vedla k nejmenší kvantitativní odchylce u zbylých 3 lokalit, u starších území spolu s nulovou frekvencí disturbancí navíc dávala i velmi dobrou prostorovou shodu simulace a reality. Příčinou těchto rozdílných výsledků může být například charakter krajiny, který se mezi lokalitami liší, ale to už je spíš otázka do diskuse. Tyto dvě nejlepší sady parametrů jsem proto použila pro simulaci do budoucnosti.

## 5.2 Simulace do budoucnosti

Oba scénáře dalšího vývoje invaze předpovídají během příštích poměrně vyvážené, lineární šíření *Rumex alpinus* na vhodné lokality (viz obr. 5.4). Ani jedna simulace nedosáhla obsazení všech možných stanovišť (5900), dynamická invaze je tomuto číslu značně blíže. Průměrný počet stanovišť obsazených většími velikostními stadii je oproti dnešku asi čtyřnásobný. U plíživé invaze bylo šíření dle očekávání o něco pomalejší, počet stanovišť by se ztrojnásobil. Byl zde také o větší proporční rozdíl mezi čtverci obsazenými jakýmkoliv velikostním stadiem a čtverci obsazenými velikostním stadiem 3 (větší vegetativní ramety). Co se prostorového rozšíření týče, oba scénáře vypadají podobně. Dynamický scénář předpokládá šíření do větších vzdáleností od zdrojových populací, což je dobře patrné hlavně podél cest a vodních toků.

Mapa v příloze ukazuje rozšíření stanovišť obsazených velkými vegetativními rostlinami za 20 let při dynamickém scénáři invaze. Pro zájemce o bližší zkoumání možného postupu obou scénářů invaze, jakož i další hrátky s barevnými čtverečky, odkazují též na digitální vektorové vrstvy na přiloženém CD.



**Obrázek 5.4** Kvantitativní vývoj invaze jako počet obsazených stanovišť z celkového počtu při dvou různých scénářích. Horní křivka ukazuje stanoviště osazená všemi velikostními stadii, dolní křivka stanoviště obsazená většími vegetativními rostlinami. Rozdíl způsobuje hlavně velký počet stanovišť obsazený malým počtem semenáčků.

## 6 Diskuse

Pokusila jsem se popsat dynamiku invazního druhu na krajinné úrovni, a to zjednodušením dynamiky konkrétního druhu v konkrétní krajině na model. Je to úkol velmi složitý a komplexní, a proto předpokládám, že se do jeho řešení mohla vloudit spousta nejrůznějších chyb, které mohly výsledek nějakým způsobem ovlivnit. Do modelu vstupovala dlouhá řada dat. Složitost krajiny byla popsána několika jednoduchými parametry, stovky let trvající soužití studovaného druhu s přírodou bylo charakterizováno na základě několikaletého pozorování. Zároveň s výsledky bych zde proto chtěla rozebrat i některé použité metody a výchozí data a jejich možné výhody a nevýhody.

Při studiu lokální dynamiky druhu jsem dospěla k „optimistickým“ závěrům. O populaci šťovíku, které se jednou dobře uchytlí, se příliš bát nemusíme. Jejich měřením v průběhu tří let jsem získala populační růstové rychlosti sice kolísající, ale při projekci na delší řadu let a zohlednění stochastického chování populací bezpečně převyšující číslo 1. Tento výsledek napovídá, že zbavit se tohoto vetřelce nebude jednoduché. Ačkoli většina mnou zkoumaných populací utrpěla po skončení sledování nějakou disturbanci, nemyslím si, že by to mělo vést k jejich zániku.

Nakolik jsou však mnou vypočtené růstové rychlosti přesné? Z výsledků je patrné, že to, co způsobuje kolísání růstové rychlosti, je hlavně pohlavní rozmnožování a s ním spojené přechody v populačních maticích. Nejvýraznější kolísání je patrné u přechodu  $4 \rightarrow 1$ . Že je tento přechod v matici „nejneposednější“ bylo už pozorováno vícekrát u různých druhů (např. Freville *et al.* 2004). Tuto hodnotu jsem také získala z jiných dat než zbytek populačních přechodových matic. Bylo by sice možné sledování klíčivosti spojit s demografickým, např. tak, že bych odečítala semenáčky na části louky v okolí populace. Tento postup by však měl několik nevýhod.

Hlavním problémem hledání přirozených semenáčků je, že by patrně bylo značně zdlouhavé a náročné, protože semenáčků v loukách je pravděpodobně velmi málo. Některé moje výsevné plochy ležely blízko (10 m) od plodných populací a na neosetých kontrolách jsem nikdy žádné semenáčky nenašla. Dále by zde nebylo možné sledovat klíčení na různých vegetačních typech, a testování různých způsobů obhospodařování si také dovedu představit jen těžko.

Ať je však výsledek výsevného pokusu jakkoliv přesný, nikdy nebude univerzálně platný. Populace v ohledu proporce pohlavního množení nejsou homogenní. Jiná situace ohledně proporce a přežívání semenáčků však může být uprostřed hektarového porostu a jiná deset metrů od jeho okraje v louce. Moje „pohlavní“ matice s přechodem  $4 \rightarrow 1$  získaným klíčením v loukách ukazuje spíše případ okraje populace a jejího blízkého okolí, nebo velmi řídký porost. To je asi situace, kde se dá počítat s nejvyšší možnou růstovou rychlostí. Naopak uvnitř rozsáhlých hustých porostů se růstová rychlost pravděpodobně sníží, protože nemohou houstnout do nekonečna.

*Lokální populační dynamika*

*Klíčení semenáčků*

Heterogenita v proporci klíčících rostlin se mohla projevit i na rozporu mezi stabilním a pozorovaným velikostním složením populací. Stabilní velikostní složení ukazuje situaci na okraji populace, zahrnuje výsledky výsevného pokusu. Já jsem však do demografických měření semenáčky v okolí populací nezahrnovala, pouze ty uvnitř ní nebo v její bezprostřední blízkosti v rámci plochy. Proto se proporce semenáčků u pozorovaných velikostních složení zdá menší. Tento jev je méně výrazný u potoků, kde jsou porosty řidší a semenáčky se tak častěji nachází i uvnitř populací.

Zároveň bych však rozpor mezi stabilním a pozorovaným velikostním složením populací mohla vysvětlit tím, že hodnota přechodu  $4 \rightarrow 1$  získaná výsevným experimentem je nadhodnocená a semenáčky se tak často nechycují. Pro toto vysvětlení by mluvil i fakt, že semenáčky při výsevném pokusu nikdy nepřežily do dalšího roku. Mnou zaznamenané semenáčky tedy mohly být pouze nějaké pozdní zoufalé existence, které bych při odečítání demografických ploch v červenci vůbec nenašla. Klíčivost by potom byla ve skutečnosti ještě nižší.

Údaje o klíčivosti *Rumex alpinus* v terénu byly dosud zjišťovány jen pod jeho porostem, kde dosahovaly řádově nižších hodnot:  $10^{-9}$  (Klimeš 1992) oproti mým  $10^{-4}$  zjištěným v louce. Tento rozdíl může být však způsoben nejen horšími podmínkami pro klíčení pod zapojeným porostem *Rumex alpinus*. V půdní bance pod porostem *Rumex alpinus* se nachází řádově více semen než v louce a velká část z nich odpočívá několik cm pod povrchem půdy a odumřelé biomasy a na svou příležitost již roky čekají v dormantním stavu, a nepodílejí se tak na klíčivosti.

Klíčení semen může být také značně ovlivněno efektem roku, a tento vliv může být dále velmi rozdílný v závislosti na stanovišti (Jongejans & De Kroon 2005). Na to poukazuje fakt, že rok se ukázal jako proměnná se signifikantním vlivem na klíčivost ať už v interakci se způsobem managementu nebo samostatně. Freville *et al.* (2004) také zjistila značnou variabilitu v tomto přechodu mezi roky a populacemi, silně ovlivňující kolísání populační růstové rychlosti. Nepodařilo se jí však vysvětlit na základě klimatické ani genetické variability v rámci sledování a byla připsána jen náhodným výkyvům.

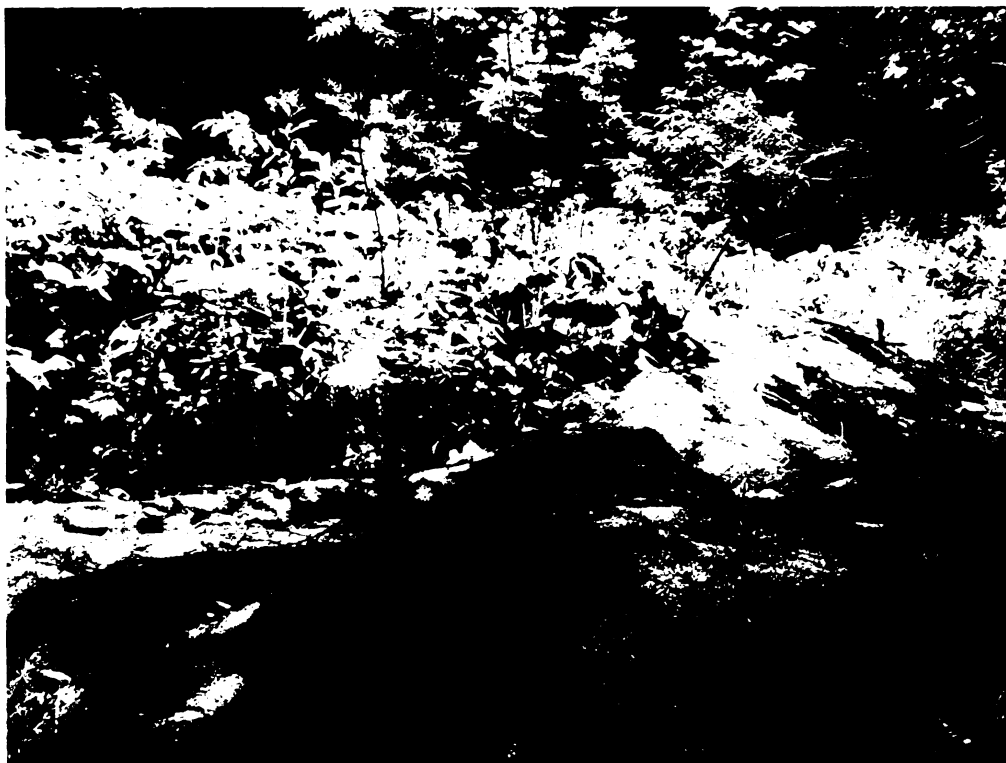
Na dostatečné zmapování těchto vlivů jsou moje dva roky skutečně málo, a uvažuje se o dalším pokračování v tomto pokusu. V rámci mých dvou přechodových intervalů se mi nicméně podařilo prokázat rozdíly jak mezi typy populací, tak mezi jednotlivými způsoby obhospodařování v rámci luk.

Průkazné rozdíly klíčení v různých managementech luk by také zapadaly do závěru, že semenáčkům tohoto druhu hustý zápoj prostě vadí (Bucharová 2003; Cavers & Harper 1964). Na jediném typu ploch, kde nebyl nějakým způsobem potlačen náskok okolní vegetace, jsem jako na jediném nepozorovala žádné klíčení. Zdá se proto, že zástin okolní vegetací je opravdu pro semenáčky *Rumex alpinus* fatální. Rozhodně z toho však nelze vyvozovat závěr, že ponechání luk ladem zabrání dalšímu šíření. Disturbance, ať už sněhem, vodou nebo zvířaty, jsou na loukách časté a rostlina se může do luk šířit i z okrajů cest.

Rozdíly mezi typy  
populací

Rozdíly mezi typy populací (louka vs. potok) se dají vysvětlit odlišnými abiotickými podmínkami. Já bych tento rozdíl připsala také rozdílu v pokryvnosti vegetace. U lesních potoků sice částečně stíní vzrostlé stromy v okolí, ale díky disturbancím vodním proudem se tu nachází více volného prostoru, kde se mohou světlo milné semenáčky *Rumex alpinus* snadněji uplatnit. Z vlastního pozorování vím, že letní přívalové bouřky mohou snadno ulámat a odplavit i statné rostliny. Tyto disturbance sice přinášejí prostor, ale zároveň i zkázu. Například na výsevných ploškách v Modrém dole, kde se v roce 2005 semenáčkům dařilo velmi dobře, jsem následujícího roku nenašla nejen ani jednu rostlinku, ale ani většinu ploch. Značná část lokality byla totiž zaplavena přineseným štěrkem (obr. 6.1).

Další přechody v populačních maticích již jsou vyrovnanější. Nejnápadnějším jevem je velká důležitost klonálního množení, zejména u velkých vegetativních ramet. Tyto hod-



**Obrázek 6.1** Potoční populace v Modrém dole po bouřce v srpnu 2006. Značená demografická plocha zůstala pod hromadou písku v popředí

noty jsou často tak vysoké, že se zdá, že populace šťovíku mohou přetrvávat a šířit se i bez využití generativní reprodukce. K podobným výsledkům dospěl např. Guardia (2000) u trávy *Achnatherum calamagrostis*. U lučních populací *Rumex alpinus* se tento jev uplatňoval více, zatímco v potocích se více spoléhalo na ranější vývojová stadia související s pohlavním rozmnožováním.

Celkově se charakteristiky lučních a potočních populací mírně odlišovaly. O některých možných příčinách těchto rozdílů jsem se už zmínila v souvislosti s pohlavním rozmnožováním. Další z možných způsobů vysvětlení těchto rozdílů může být také ten, že koryta horských potoků jsou původním stanovištěm šťovíku alpského mnohem blíže než rozsáhlé otevřené plochy luk (Schustler 1918). Porosty na loukách mají často úplně jinou strukturu, jedná se o husté mnohaarové populace rostlin vzájemně propletené a spojené několika vrstvou spleti oddenků. Takovýto rozlet není potočným populacím umožněn ani vzhledem k mělké půdě a často omezenému prostoru.

Na populační dynamiku mohou mít značný vliv také disturbance a jejich charakter (Hiebeler & Morin 2007; Moloney 1996). Také ten je odlišný na loukách a v potocích. Na loukách častěji platí „jeden za všechny, všichni za jednoho“. V potoce byla disturbance postižena vždy jen část populace, ať už to bylo ničení zvěří nebo vodním živlem, takže řídká a fragmentovaná se stala o něco řidší a roztržitější. V homogennějším prostředí louky vždy zasáhla katastrofa plošně celou populaci, ať to bylo pokosení, polití herbicidem nebo jiná bohubilá lidská činnost. U zvířat jsem zájem o ničení lučních populací nepozorovala. Zanesení těchto událostí do populačních matic by bylo jistě nesmírně zajímavé, avšak bohužel nebylo technicky možné. Ve dvou disturbancech populací na loukách (herbicid) už prostě nebylo co měřit (toho roku), v druhých dvou v potocích (krávy, povodeň) se na věčnost odebralo i značení ploch a lokality byly změněny k nepoznání (viz obr. 6.1. Já jsem pro simulaci těchto případů z nedostatku lepšího řešení použila matici, kdy přežívá pouze dispersní stadium. To vystihuje případy opravdu ničivých disturbancech. Ty mírnější disturbance, kdy nedojde k likvidaci zásobních orgánů jsem nijak neošetřila.

Populační dynamika na úrovni krajiny

Je také zajímavé zamyslet se nad tím, jak se populace chovají v krajině, ne jen na malém měřítku. V pochopení krajinné dynamiky mi pomohlo vlastní vymapování poměrně rozsáhlého území na nejrůznějších místech Krkonoš a následné srovnávání s výsledky starších inventarizačních mapování. Populace šťovíku často zabírají hektary luk, přičemž luční enklávy jsou nesmírně rozsáhlé a velmi dobře vzájemně propojené cestami nebo potoky, které tvoří pro šťovík výborné biokoridory (vlastní pozorování, Bucharová 2003). Krajina vhodná pro *Rumex alpinus* tedy není v žádném případě fragmentovaná, jak ostatně vidíme, když se podíváme na výsledky predikce vhodnosti jednotlivých stanovišť. V jakém kontextu máme tedy vidět krajinnou dynamiku populací? Je *Rumex alpinus* rostlinou tvořící metapopulace? Podle nesplněného požadavku na fragmentaci krajiny (Freckleton & Watkinson 2002) se tak nezdá. Stanoviště šťovíku jsou často sdružená do velkých ploch, kde může docházet k vymizení populací z některých čtvrců a založení populací jinde. I tento jev však podle mně souvisí spíš s lokální dynamikou. Podobné uspořádání ukázal např. Watkinson *et al.* (2000) u krajinné dynamiky *Vulpia ciliata*.

Otázka metapopulací ovšem úzce souvisí s měřítkem, na němž druh sledujeme (Ehrlén & Eriksson 2003). V případě invaze *Rumex alpinus* v Krkonoších se jedná řádově o stovky km<sup>2</sup> a zde už je málo pravděpodobné, že by šíření probíhalo jen lokálními procesy.

Tyto lokální procesy spočívají hlavně v rozrůstání již dobře uchycených populací. To umí šťovík dobře, okraje porostů se průměrně posunou o několik cm za rok (vlastní pozorování, Klimeš 1992), ale ale posouvání okrajů může pravděpodobně fungovat i opačným směrem. K odumírání populací dochází v místech, jako jsou zarůstající paseky a okraje luk, nebo nao-

pak plochy, o které se někdo začal intenzivně starat. Působí to na mě dojmem, že populace se amébovitě rozrůstá a ubývá v rámci jednotlivých enkláv v důsledku faktorů, které jsou při práci s takovým objemem dat a na celé časové škále těžko podchytitelné.

Další typ míst, která byla opuštěna, tvoří naopak izolované, pravděpodobně menší populace u lesních cest a potoků. I zde často v průběhu 10 nebo 26 let mohlo dojít k výrazným změnám, jako např. vykácení a výsadba nového lesa, což by vedlo k disturbanci populace a zároveň zhoršení podmínek. Tyto malé nesouvislé populace by také mohly být projevem source – sink dynamiky šťovíku (Eriksson 1996), kdy se díky přísunu diaspor po cestě nebo potokem občas uchytí trs šťovíku i na místě ne zcela vhodném, kde se nemá kam rozrůstat a je tak citlivější k disturbancím a změnám podmínek. Pro tuto teorii mluví i skutečnost, že jsem tyto malé („sink“) populace viděla často jen stovky metrů od rozsáhlých, dobře uchycených („source“) porostů.

Tyto poznatky o lokální dynamice a jejím vztahu k dynamice krajinné však ještě nestačí pro modelaci chování druhu na velkém prostoru v horizontu desítek let. Podle Erikssona (1996) je regionální dynamika druhu proces zahrnující kromě lokálního přežívání také šíření v kontextu krajiny. K tomu je potřeba seznámit se s chováním druhu a jeho interakcemi s konkrétní krajinou na velkém měřítku.

Já jsem díky dostatku digitálních dat dostala příležitost prozkoumat krajinnou dynamiku na základě informací o konkrétním území. Protože moje zájmové území se rozkládá na ploše skoro 500 km<sup>2</sup>, nebylo by v silách člověka nashromáždit takový objem dat, s jehož pomocí by bylo lze krajinu popsat. Nežbylo mi tedy, než pracovat s dostupnými digitálními daty, s jejich výhodami a nevýhodami. Výhodou byly vzájemně se shodující, rektifikované vrstvy s velkým množstvím informace. Asi hlavní nevýhoda byla ta, že některé podklady, které bych také ocenila, jako třeba mapa sídel nebo staré i nové inventarizační mapy, prostě nebyly k dispozici. I dostupné mapy potom měly některé nedostatky. Například v mapě sítě cest chyběly turistické stezky, podle kterých jsem také pozorovala šíření šťovíku. Také mapy přírodních biotopů NATURA 2000 občas nebyly zcela přesné (viz také Chýlová 2005), což bylo patrné hlavně při práci s přístrojem GPS. Vzhledem k rozlišovacímu zrnu mého modelu, co se týče měřítka i klasifikace biotopů, to však nepůsobilo zas tak velké problémy.

Asi nejdůležitějším z podkladů byla vrstva rozšíření *Rumex alpinus* (Bucharová 2003). I zde jsem se musela potýkat s jistými nedostatky, způsobenými omezenými možnostmi jednotlivce. Na rozdíl od bezlesí nebyl šťovík zcela systematicky mapován na svých výskytích v lese, jako jsou lesní cesty a potoky. Tento nedostatek jsem sice eliminovala pro analýzu závislosti výskytu šťovíku na faktorech prostředí, může způsobit nepřesnosti při odhadování ohroženosti čtverců nejbližší populací *Rumex alpinus* nebo při odhadu, kolik čtverců ohrožují jednotlivé populace.

S rozšířením *Rumex alpinus* souvisí i přesnost historických inventarizačních map. Ta byla lepší v tom smyslu, že mapovatelé měli pečlivě procházet velmi malé plochy, a nemohli tedy lesní cesty a potoky opominout. Jejich nešvarem však bylo zakreslování do map, které většinou vůbec neumožňovalo odhadnout přesnější lokalizaci a rozlohu obsazeného území. Pro zaznamenávání přítomnosti/nepřítomnosti v hektarových čtvercích tato (ne)presnost stačila, pro odhad velikosti populace nikoliv. U inventarizačních map z roku 2006 byla situace naštěstí již lepší.

Odhadování míst potenciálního výskytu rostliny z parametrů prostředí, kde je výskyt znám, patří ke standardním postupům jak v invazní, tak ochranářské biologii (Goslee *et al.* 2006; Higgins *et al.* 1996; Wilson *et al.* 2005). U předpovídání možného výskytu pro invazní druh však tento postup nese poměrně velkou nevýhodu. Aby predikce seděla správně, musela by být populace sledovaného druhu v rovnovážném stavu (Collingham *et al.* 2000; Goslee

*Digitální mapové  
podklady*

*Analýza závislosti výskytu  
šťovíku na faktorech  
prostředí*

*et al.* 2006). To je často možné u druhů vzácných, stěží to však můžeme čekat u druhu invazního. U těchto druhů také často nejsou zcela známy interakce s novým prostředím, jak se navzájem ovlivňují s původními společenstvy (Goslee *et al.* 2006). Společenstvo, které tvoří šťovík alpský v Krkonoších, se také mírně liší od toho, která tvoří ve svém původním areálu (Hadač 1982). Vzhledem k tomu, že už se v Krkonoších vyskytuje stovky let, se však v tomto ohledu již snad žádného dalšího překvapení nedočkáme.

Já jsem odhadovala závislost výskytu šťovíku na parametrech prostředí v rámci čtvercových buněk 100 × 100 m. Tato velikost buněk může vést k přehlédnutí velmi malých obsaditelných plošek v rámci pro šťovík jinak nevhodných čtverců. Tuto chybu jsem se však snažila snížit na minimum stanovením poměrně nízké hranice pravděpodobnosti pro obsaditelnost čtverců.

Moje zrno je ve srovnání s některými jinými studiemi modelujícími výskyt jednoho či více druhů, které operují s řády kilometrů (Collingham *et al.* 2000; Goslee *et al.* 2006; Heikkinen 1998) poměrně jemné. Například Nehrbass *et al.* (2007) nebo Wiegand *et al.* (2000) zase použili škálu mnohem jemnější, a sice 5 × 5 m. Velikost zrna jistě hraje v odhadu velkou roli. Na vysvětlující sílu modelu však může mít vliv spíš poměr velikosti zkoumaného území k počtu buněk (Palmer & Dixon 1990). V tom se můj model s výše zmíněnými studiemi celkem shoduje. Zjednodušení do této sítě čtverců tedy jistě nějakou chybu způsobilo, ale proč se mi modelem podařilo vysvětlit jen 20 % variability? To je ve srovnání s výsledky jiných studií, jako 60 % (Heikkinen 1998) nebo dokonce 83 % (Hill & Keddy 1992) poměrně nízké číslo. Možné vysvětlení je, že šťovík v současnosti skutečně obsazuje jen zlomek stanovišť, kde jsou pro něj vhodné podmínky. Domněnku, že se šťovík v současné době skutečně stále šíří, by podporovaly i výsledky mého mapování. O pouhé tři roky později jsem zaznamenala jeho výskyt ve více čtvercích než Bucharová, a to i na přehledných lučních enklávách, kde se dá chyba v řádech stovek metrů vyloučit.

Takovýto nerovnovážený stav, kdy druh ještě zdaleka nedosáhl svého maximálního možného rozšíření samozřejmě výsledky logistické regrese oslabuje (Collingham *et al.* 2000). Některé invazní studie se tomuto problému vyhýbají tím, že pro odhad vhodných parametrů používají pouze stanoviště, kde se druh vyskytuje (např. Robertson *et al.* 2004). Já jsem se jej pokusila obejít snahou vybrat pro analýzu oblast, kde je šťovík už poměrně hojně rozšířen. Samozřejmě, to by mohlo vést k horšímu vysvětlení variability výskytu ve vzdálenějších místech, kde se mírně liší podmínky prostředí (Goslee *et al.* 2006). V rámci malého pohoří, jakým Krkonoše jsou, je dodržení homogenních podmínek na celém území dost nepravděpodobné. Proto jsem také z modelu vyjmula krkonošské podhůří. Na zbytku krajiny, pro který moje predikce platí, už byly parametry krajiny podobné jako na analyzovaném území. Je také možné, že použití jiné metody by vysvětlilo více variability než použitá logistická regrese. K odhadování rozšíření druhů v závislosti na parametrech krajiny se používá více různých metod, s regresními modely jsem se však setkávala nejčastěji. Ze srovnání úspěšnosti různých modelů pro predikci rozšíření druhů pak vyšla logistická regrese jako poměrně přesná metoda (Meynard & Quinn 2007). U proměnných prostředí, které jsem použila, jako jsou délky cest a toků nebo rozlohy přírodních biotopů, by se daly očekávat lineární závislosti. Parametry klima a vzdušná vlhkost, kde by mohla být unimodální závislost, byly kategoriální. Tento typ závislosti se však mohl objevit i u proměnných nadmořské výšky a sklonitosti terénu. Je možné, že pokud by se použil jiný model, ukázal by se jejich průkazný vliv na vysvětlovanou proměnnou. Při mém výběru vysvětlujících faktorů stepwise regresí však nepřispívaly k vysvětlené variabilitě, a nebyly proto do modelu zahrnuty.

*Dálková disperse*

Velkou část variability v obsazenosti stanovišť by mělo pomoci vysvětlit přidání dalšího faktoru - dálkového šíření. Zabývá-li se stále se šířícím invazním druhem, je tato



proměnná v modelu nepostradatelná. Při analýzách sensitivity modelů se dokonce často ukazuje jako nejdůležitější z parametrů popisujících dynamiku druhu (Higgins *et al.* 1996; Nehrbass *et al.* 2007).

Bohužel správně popsat dálkové šíření druhu v krajině patří k nejtvrdějším oříškům prostorového modelování a většina prací se potýká s nedostatkem informací o křivce šíření ve velkých vzdálenostech (Cain *et al.* 2000). U tohoto typu šíření se taky často uplatňují jiné, rozmanité a těžko sledovatelné způsoby přenosu diaspor než u šíření lokálního, a oba typy mohou fungovat a kolísat nezávisle na sobě. Některé modely proto tyto dva typy šíření oddělují a popisují je každý zvlášť (Cain *et al.* 2000).

Kde vlastně leží hranice dálkového a lokálního šíření? Pro můj model se dálkové šíření musí odehrávat v řádech stovek metrů, aby byl druh schopen cestovat mezi jednotlivými stanovišti. Je tu prokazatelná souvislost mezi jemností zrna modelu a dálkovou dispersí – čím jsou buňky v modelu větší, tím větší vzdálenosti musí diaspory překonávat, aby se dostaly do sousedních buněk (viz Higgins *et al.* 1996).

V relacích stovek metrů se již velmi těžko realizují jakékoliv terénní experimenty, zejména u bylin. Nezbyvá než pokusit se šíření popsat pomocí nějakých dostupných údajů. Může to být znalost šíření druhu na krátkou vzdálenost (desítky metrů) nebo parametry semena, jako je terminal velocity, a rychlost větru. Tyto veličiny jsou pak dosazovány do složitých mechanistických modelů (Bullock & Clarke 2000; Jongejans & Schippers 1999) nebo do jednoduchých rovnic (Bullock & Clarke 2000; Nuttle & Haefner 200). Výsledky však vždy narážejí na podobný problém: složitost vzdušného proudění v malé výšce nad zemí, vzešupné a turbulentní proudy (Bullock & Clarke 2000; Jongejans & Schippers 1999; Nuttle & Haefner 200; Tackenberg 2003).

Já jsem žádné údaje o létání semen *Rumex alpinus* neměla, protože pokusy se nezdařily. Rozhodla jsem se proto vyjít ze snadno zjistitelné terminal velocity a dálkové šíření popsat jednoduchou exponenciální rovnicí. Je to častý způsob řešení tohoto problému, terminal velocity je považována za asi nejlepší parametr pro popis šíření semen větrem (Jongejans & Schippers 1999; Jongejans & Telenius 2001). Tyto studie však rychlost měří fundovanějšími způsoby než já. Při mé improvizované metodě házení semínka ze stolu může být její odhad zatížen nejrůznějšími chybami, ať už je to proudění vzduchu v místnost nebo reakční doba lidského mozku. Münzbergová (ústní sdělení) však tvrdí, že je to metoda velmi přesná a Tremlová-Blažková (2005) ji ve své práci úspěšně použila. Já jsem v literatuře bohužel nenašla údaje, s nimiž bych mohla své výsledky srovnat.

S popisem křivky pomocí exponenciální rovnice jsem se v literatuře setkala asi nejčastěji (Higgins *et al.* 1996; Nuttle & Haefner 200). Na druhou stranu např. Bullock & Clarke (2000) při srovnání více křivek s výsledky lapacího pokusu dochází k závěru, že v oblasti ocasu křivky pasuje exponenciela poměrně špatně, podhodnocuje délku ocasu. Příliš dlouhý a plochý ocas křivky, popsatelný například hyperbolou, by však v mém případě narazil na technické problémy při práci se simulačním programem.

Exponenciální křivku jsem upravovala podle rychlosti větru, přičemž jsem vycházela z dlouhodobých meteorologických měření v Krkonoších. Žádná z měřicích stanic se však nenacházela v dostatečné blízkosti simulovaných území a rychlosti větru v horské krajině se v závislosti na reliéfu velmi liší. Těžko jsem proto mohla doufat, že existuje nějaká jednotná optimální rychlost větru, při níž budou simulace nejlépe odpovídat skutečnosti.

Rychlost větru v mém případě také udávala, jaká proporce semen se bude šířit do sousedních buněk. Čím silnější vítr, tím méně diaspor zůstávalo na stanovišti a jejich podíl na sousedních buňkách stoupal. Je pravděpodobné, že křivka šíření má na počátku mnohem prudší sklon (Bullock & Clarke 2000) a já jsem tak na úkor ocasu podcenila počet semen

*Dálková disperse jako jeden z parametrů simulace*

zůstávají na stanovišti. Tato chyba mě však příliš netrápí z několika důvodů. V simulaci se soustředím na přítomnost šťovíku ve čtvercích, nikoliv na jejich počty. Pokud se na stanovišti nachází plodná populace, odchylky několika procent v počtu semen nemají velký vliv na její bytí či nebytí. I těch několik procent semen by možná hrálo nějakou roli, kdybych pro simulaci počítala se semennou bankou. Ta však v mé práci zohledněna není.

Z výsledků simulací často vyšly nejlépe křivky šíření při rychlostech 14 – 20 m/s. Tyto rychlosti sice nejsou výjimečné ve výsledcích meteorologických měření, je však otázkou, jak často lze takovou sílu větru pozorovat ve vegetaci 80 cm nad zemí. Greene & Johnson (1989) našli vztah mezi rychlostí větru naměřenou na meteorologických stanicích a rychlostí při povrchu vegetace. Já jsem se touto korekcí nezabývala. *Rumex alpinus* je bylina poměrně vysoká a svým vzrůstem okolní porost často převyšuje. Jongejans & Schippers (1999) navíc tvrdí, že okolní vegetace ovlivňuje spíše počáteční část křivky, v oblasti ocasu už takovou roli nehraje.

Co se pravděpodobnosti výskytu tak silných větrů týče, napadá mě více možných vysvětlení. Jedno z nich je, že určité procento semen drží na květenství velmi dobře, nenechá se odfouknout slabším větrem a na silnější vítr si prostě počká (Jongejans & Telenius 2001). Výsledek improvizovaného pokusu s vysavačem naznačuje, že potom, co se většina semen vytrousí a lata prořídne, je k utržení posledního zbytku semen zapotřebí poměrně velké síly větru.

Další možné vysvětlení přinášejí ony všemocné turbulentní a stoupavé proudy, které mohou nažky vynést do vrstev, kde už je rychlost větru vyšší. Toto vysvětlení použili i Bullock & Clarke (2000), když se pokusili napasovat křivku na výsledek lapacího transektu do vzdálenosti 80 m, a vyšla jim potřebná rychlost větru 2003 m/s. Asi zatím nejúspěšněji tyto jevy popsal Tackenberg (2003) pomocí modelu PAPPUS. Jeho využití však pro mou diplomovou práci nebylo možné.

U mých simulačních pokusů se nakonec parametr „rychlost větru“ ukázal jako nejméně vhodný. S tím se dalo počítat, neboť to byl jediný z parametrů, který přímo ovlivňoval dálkovou dispersi, tedy počet semen, která opustí stanoviště, a vzdálenost, jakou urazí. Právě tyto veličiny bývají při modelování šíření druhu klíčové (Higgins *et al.* 1996; Nehrbass *et al.* 2007). Při srovnávání předpovědí historických simulací se současným stavem se však neukázala žádná optimální, obecně platná rychlost větru. Lokality se v tomto ohledu mezi sebou dosti lišily. Je otázkou, co tyto rozdíly způsobuje – je to skutečně rozdíl v průměrné rychlosti větru mezi lokalitami? Meteorologická měření, která by mi pomohla tuto otázku zodpovědět, nejsou k dispozici. Při srovnání mezi lokalitami jako „největřnější“ (kvantitativní i prostorová předpověď) nejlépe pasovala při rychlosti větru 16 km/h vyšla Špindlerovka. Tato lokalita se také jako jediná částečně nachází na hlavním hřebeni Krkonoš. U ostatních lokalit vyžadovala přinejmenším kvantitativní shoda rychlosti větru mnohem nižší.

Na druhou stranu u prostorových shod byl patrný rozdíl mezi dvojicemi dříve a později mapovaných lokalit. Mladší lokality pro dobrou prostorovou shodu vyžadovaly silnější vítr. To je logické vzhledem k tomu, že relativní příbytek obsazených čtverců od historického mapování do současnosti byl u všech lokalit srovnatelný, a mladší lokality tak měly do dosažení současného stavu k dispozici mnohem méně času. To je trochu podezřelé. Dá se těžko posoudit, jestli mezi lety 1980 – 1997 byly jiné podmínky pro šíření šťovíku než po roce 1997, nebo jestli se tyto podmínky liší mezi dvojicemi lokalit. Vysvětlení by mohlo poskytnout jediné území, kde byl *Rumex alpinus* mapován v obou sezónách. Na žádné takové jsem však při svém hledání v archivech Správy KRNP nepřišla.

*Struktura krajiny a stanovišť v simulacích*

U nověji mapovaných lokalit byly také prostorové předpovědi výskytu mnohem přesnější než u starších. Domnívám se, že zde hraje roli změna struktury krajiny. Krajinné změny se při modelování krajinné dynamiky druhu v historii často zahrnují do modelu jako vysvětlující proměnná (Herben *et al.* 2006; Nehrbass *et al.* 2007). Historické simulace pro mne však spíše

než cílem byly prostředkem pro nalezení parametrů, s jejichž pomocí by se dalo předpovědět další šíření v budoucnosti. Krajinné změny jsem do modelu nezahrnovala, zmiňuji je pouze jako možné vysvětlení některých jevů.

Stanoviště v mém modelu byla buď vhodná nebo nevhodná po celou dobu simulace. Abych mohla do simulace zahrnout všechny populace šťovíku, musela jsem stanoviště, na kterých se vyskytovaly, považovat za vhodná. Na starších lokalitách přitom šťovík v několika případech očividně ustoupil z míst, kde se podmínky prostředí změnilly a dnes už jsou pro něj neobyvatelná. Nejvýraznější je tento jev u pasek, kde jsem šťovík sama mnohokrát pozorovala. Tyto populace jsou sice krátkodobé a nově vzrůstající les je udusí, ale šťovík se z nich může mnoho let úspěšně šířit na vhodnější místa, kde pak už zůstane. Čím delší časový horizont bereme v úvahu, tím bude vliv těchto změn větší.

Další vstupní parametr, který u historických simulací mohl snižovat přesnost odhadu, byly počáteční velikosti populací. Protože jsem nemohla určit jejich přesné hodnoty, použila jsem univerzální průměrné hodnoty z roku 2006. Setřely se tím nejen rozdílly mezi jednotlivými populacemi, ale mohlo to vnést i chybu spočívající v možné jiné lokální struktuře populací v minulosti. Z mapových listů zpracovaných pečlivějšími mapovateli se zdálo, že krajinná struktura populací byla dříve podobná jako dnes. Co když ale populace např. v roce 1980 vypadaly jinak než v roce 1997 a ty zas jinak než ty dnešní? Mohla se změnit hustota populací nebo jejich velikostní složení. Jestliže vypadala jinak celá krajina a její management, mohly vypadat jinak i porosty šťovíku. I to by mohla být příčina rozdílných výsledků u starších a novějších simulací.

Konečně, sporným bodem je i samotné hodnocení shody simulovaných populací se skutečným stavem. Kritérium „obsazenosti“ čtverce při mapování totiž bylo jiné než u výstupu z metapopu. Stanoviště „obsazená“ simulací byla všechna stanoviště, na nichž se vyskytoval šťovík v jakémkoliv velikostním stadiu v jakémkoliv počtu. Já jsem při svém mapování samozřejmě nemohla prohlédnout každý metr a hledat zde semenáčky nebo malé rostlinky *Rumex alpinus*, takže „obsazená“ byla ta stanoviště, kde jsem našla větší rostliny. Přitom právě čtverce s pouhými několika semenáčky, jejichž osud může být navíc značně nejistý, tvořily u simulací asi 15 % všech „obsazených“ stanovišť.

Všechny tyto nepřesnosti u historických simulací mohly způsobit, že jsem nevybrala ty nejvhodnější parametry pro simulaci do budoucnosti, konkrétně frekvenci disturbancí a rychlost větru. Přesto se k výsledkům stavím celkem optimisticky a myslím si, že simulace do budoucnosti nám mají o šíření šťovíku mnoho co říci. Část variability v jeho rozšíření se podařilo vysvětlit již analýzou závislosti na parametrech prostředí. Model zahrnující populační dynamiku *Rumex alpinus* na krajinné úrovni k vysvětlení variability také přispívá, což jsem dokázala jeho porovnáním s náhodnou distribucí šťovíku na stanovištích.

U predikce do budoucnosti vidím velkou výhodu v tom, že máme velmi dobré podklady o současném výskytu *Rumex alpinus*, z nichž lze dobře vycházet. Dva odlišné scénáře invaze jsem pak zvolila z několika důvodů. Jak už jsem se přesvědčila u historických simulací, invaze pravděpodobně probíhá na různých místech s různou rychlostí. Tato rychlost se může měnit i s časem. Některým oblastem proto může odpovídat lépe dynamický, jiným plíživý scénář šíření.

U dynamického scénáře jsem do lokální dynamiky druhu začlenila disturbance. Ty měly přiblížit výsledek reality např. tím, že by více ovlivňovaly menší, nepřilíš dobře vyvinuté populace. Toto zpomalení populačního růstu mělo být kompensováno vyšší rychlostí větru a tudíž delší křivkou šíření. U plíživé invaze jsem naopak se žádnými disturbancemi nepočítala. Při nižších rychlostech větru, a tudíž nižším přísunu diaspor na všechna neobsazená (nebo vyhynulá) stanoviště, už se častější disturbance podepisovaly na shodě

*Předpověď dalšího vývoje*

se skutečností spíš negativně.

Ve výsledcích se rozdíl poměrně setřely. Oba modely hodnotí vývoj invaze dosti podobně, pouze dynamický scénář je podle očekávání rychlejší. Domnívám se, že simulace je v tomto ohledu poměrně robustní.

Je tu samozřejmě ještě mnoho prostoru pro zlepšení parametrů. Model zejména volá po dokonalejší simulaci dálkové disperse. Bylo by vhodné například rozlišit zde více způsobů šíření a zakomponovat do modelu dispersi podél komunikací a potoků. Pokud by předpověď měla platit pro delší časový úsek, bylo by také nezbytné začlenit do modelu nosnou kapacitu prostředí. Pravděpodobně by také hodně pomohlo rozlišení stanovišť podle pravděpodobnosti jejich obsazení, třeba snížením nosné kapacity méně vhodných stanovišť. Zdokonalení modelu bude zkrátka stát ještě hodně práce v terénu i s počítačem. Dobrá zpráva je, že v bádání se dále pokračuje. Brzy budeme vědět více jak o dálkovém šíření, tak i o genetické struktuře populací. To by mělo přispět jak k lepšímu porozumění krkonošské invazi šťovíku alpského, tak modelování invazí obecně.

## 7 Závěr

- Populační dynamika *Rumex alpinus* vypovídá o velké vitalitě rostliny. Populační růstové rychlosti porostů v Krkonoších bezpečně převyšují číslo jedna (dochází tedy ke zvětšování populace). Hlavní podíl na tomto růstu má klonální množení a přetrvávání ramet, ke klíční semenáčků dochází relativně zřídka.
- Pohlavní množení pravděpodobně hraje důležitou roli při šíření na delší vzdálenosti. Nažky se zřejmě šíří větrem nebo vodou. Pravděpodobnost uchycení semenáčků je dosti nízká, zejména v zapojeném porostu.
- V současnosti je šťovík mapován asi na 5 % plochy zájmového území KRNAP, jeho potenciální rozšíření by mohlo zasáhnout až 70 % tohoto území. Výskyt šťovíku se váže hlavně na bezlesí pod hranicí lesa. V lese pak může nacházet vhodné lokality u krajů cest a na březích potoků.
- Pokud by invaze pokračovala podle podobného scénáře jako dosud, mohly by se počty stanovišť obsazených většími populacemi šťovíku oproti dnešnímu stavu během deseti let více než zdvojnásobit a jejich počet dále poroste. Svého maximálního potenciálního rozšíření však pravděpodobně do 20 let nedosáhne.

# Literatura

2000. *Matlab 7.0.4*. The MathWorks Software.
2000. *S-PLUS 2000 Professional*. MathSoft, Inc, Seattle - WA.
2004. *ArcGIS 9.1*. Environmental Systems Research Institute, Redlands.
- Bergelson, J, Newman, JA, & Floresroux, EM. 1993. Rate of weed spread in spatially heterogeneous environments. *Ecology*, **74**(4).
- Bucharová, A. 2003. *Rumex alpinus v Krkonoších – rozšíření a management*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Bullock, JM, & Clarke, RT. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*, **124**.
- Cain, ML, Milligan, BG, & Strand, AE. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American journal of botany*, **87**.
- Caswell, H. 198. Analysis of life table response experiments. 1. Decomposition of effects on population-growth rate. *Ecological modelling*, **46**.
- Cavers, PB, & Harper, JL. 1964. *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Journal of ecology*, **52**.
- Chaloupský, J. 1989. *Geologie Krkonoš a Jizerských hor*. Praha: Ústř. úst. geol.
- Chýlová, T. 2005. *Význam historie lokality rozšíření druhů suchých trávníků*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Chytrý, M, Kučera, T, & Kočí, M. 2001. *Katalog biotopů České republiky*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Collingham, YC, Wadsworth, RA, NewAuthor2, & et al. 2000. Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent. *Journal of applied ecology*, **37**.
- Coufal, L, & Šebek, O. 1969. *Klimatické poměry Krkonoš*. Státní zemědělské nakladatelství.
- De Kroon, H, van Groenendael, J, & Ehrlén, J. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**.
- Dostálek, T. 2005. *Identification of critical life history stages in the life cycle of endangered species *Dracocephalum austriacum* L.* M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Ehrlén, J, & Eriksson, O. 2003. large/scale spatial dynamics of plants: a response to freckleton & watkinson. *Journal of ecology*, **91**.

- Ellenberg, H. 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. 4. edn. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidences for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos*, **77**.
- Ficetola, GF, Thuiller, W, & Miaud, C. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species – the American bullfrog. *Diversity and distributions*, **13**.
- Freckleton, RP, & Watkinson, AR. 2002. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of ecology*, **90**.
- Freville, H, Colas, B, Riba, M, & al. 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology*, **85**.
- Gebauer, G, Rehder, H, & Wollenweber, B. 1988. Nitrate, nitrate reduction and organic nitrogen in plants from different ecological and taxonomical groups of Central Europe. *Oecologia*, **75**.
- Goslee, SC, Peters, DPC, & Beck, KG. 2006. Spatial prediction of invasion success across heterogeneous landscapes using an individual-based model. *Biological invasions*, **8**.
- Greene, DF, & Johnson, EA. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*, **70**.
- Guardia, R. 2000. Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of ecology*, **88**.
- Hadač, E. 1982. Poznámky o ruderalních společenstvech Krkonoš. *Opera corcontica*, **19**.
- Handlová, V. 2003. *semenná banka Krkonošských luk*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Harper, JL. 1977. *Population biology of plants*. London: Academic Press.
- Heikkinen, RK. 1998. Can richness patterns of rarities be predicted from mesoscale atlas data? A case study of vascular plants in the Kevo reserve. *Biological conservation*.
- Herben, T, Munzbergová, Z, Mildén, M, Ehlén, J, Cousins, SAO, & Eriksson, O. 2006. Long-term spatial dynamics of *succisa pratensis* in a changing rural landscape: linking dynamical modelling with historical maps. *Journal of ecology*, **94**.
- Hiebeler, DE, & Morin, BR. 2007. The effect of static and dynamic spatially structured disturbances on a locally dispersing population. *Journal of theoretical biology*, **246**.
- Higgins, SI, Richardson, DM, & Cowling, RM. 1996. Modeling invasive plant spread: The role of plant-environment interactions and model structure. *Ecology*, **77**.
- Hill, NM, & Keddy, PA. 1992. Prediction of rarities from habitat variables - coastal-plain plants on nova scotian lakeshores. *Ecology*, **73**.
- Holub, M. 1986. *Agrobiologie druhu Rumex obtusifolius L.* Ph.D. thesis, Department of Botany, Charles University, BÚ AVČR Průhonice.
- Husáková, J. 1978. The phytocenological comparisons of stands with *Rumex alpinus* L. in the Sudeten and Carpathians. *Acta botanica slovacca acad. sci. slovacae*, ser A, **3**.
- Jeník, J. 1961. *Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku*. Praha: Nakladatelství ČSAV.

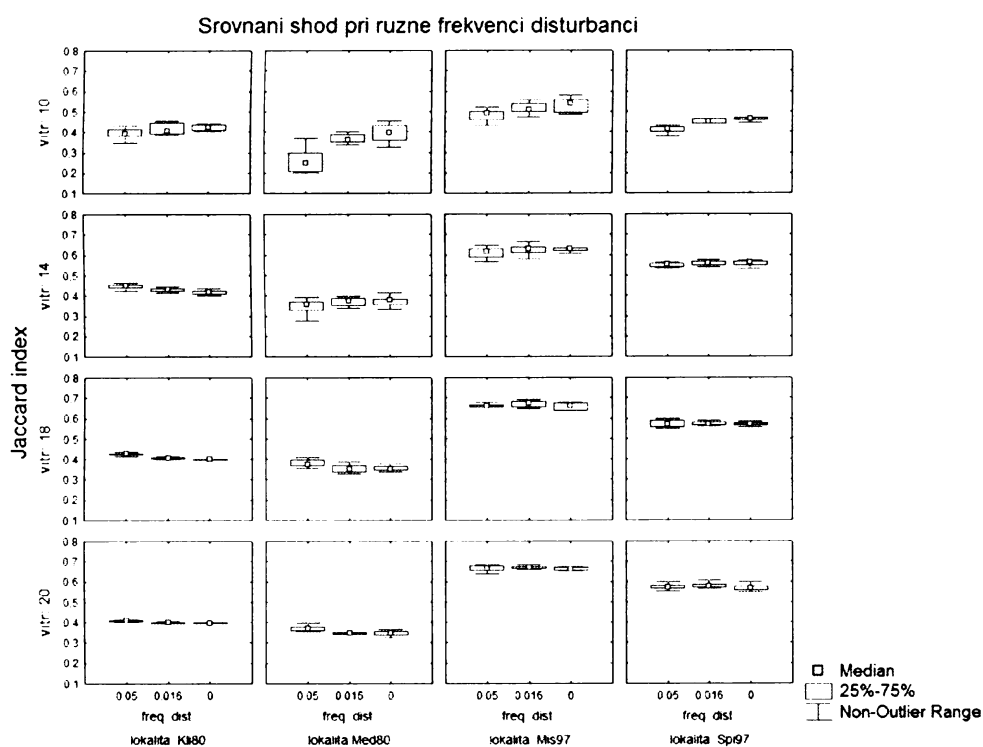
- Jongejans, E., & De Kroon, H. 2005. Space versus time variation in the population dynamics of three co-occurring perennial herbs. *Journal of ecology*, **93**(4).
- Jongejans, E., & Schippers, P. 1999. Modeling seed dispersal by wind in herbaceous species. *Oikos*, **87**.
- Jongejans, E., & Telenius, A. 2001. Field experiments on seed dispersal by wind in ten umbelliferous species (Apiaceae). *Plant ecology*, **152**.
- Klimeš, L. 1992. The clone architecture of *Rumex alpinus* (Polygonaceae). *Oikos*, **63**.
- Krahulec, F., Blažková, D., Balátová-Tuláčková, E., Štursa, J., Pecháčková, S., & Fabšičová, M. 1996. Louky krkonoš: Rostlinná společenstva a jejich dynamika. *Opera corcontica*, **33**.
- Kubátová, D. 1994. *Ekologická studie invazního druhu Rumex longifolius v Krkonoších*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Kubínová, D., & Krahulec, F. 1997. Rozšíření *Rumex longifolius* DC. v Krkonoších. *Opera corcontica*, **34**.
- Lokvenc, T. 1978. *Toulky krkonošskou minulostí*. Hradec Králové: Kruh.
- Malinovskij, KA, Tsarik, JB, & Kobiv, YJ. 1982. Struktura populjácii avtotrofnogo bloka biogeocenoza ščavela alpijskogo. *Mosk. obšč. ispyt. prir., ser.biol.*, **87**.
- Kolektiv autorů. 2007. *Atlas podnebí Česka. Climate atlas of Czechia*. Praha – Olomouc: ČHMÚ, Univerzita Palackého v Olomouci.
- Meynard, CN, & Quinn, JF. 2007. Predicting species distribution: a critical comparison of the most common statistical models using artificial species. *Journal of biogeography*, **34**.
- Moloney, KA. 1996. The effects of disturbance architecture on landscape-level population dynamics. *Ecology*, **77**.
- Nehrbass, N, Winkler, E, & al. 2007. A simulation model of plant invasion: long-distance dispersal determines the pattern of spread. *Biological invasions*, **9**.
- Nuttle, T, & Haefner, JW. 200. Seed dispersal in heterogeneous environments: Bridging the gap between mechanistic dispersal and forest dynamics models. *American naturalist*, **165**.
- Palmer, MW, & Dixon, PM. 1990. Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *Journal of vegetation science*, **1**.
- Rejmanek, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. *Biological conservation*, **78** (1-2).
- Robertson, MP, Villet, MH, & Palmer, AR. 2004. A fuzzy classification technique for predicting species' distributions: applications using invasive alien plants and indigenous insects. *Diversity and distributions*, **10** (5-6).
- Schustler, F. 1918. Krkonoše. *Archiv pro přír. výzkum čech*, **16**.
- Slavík, B. 1986. *Fytokartografické syntézy*. Průhonice: BÚ ČSAV.
- Šmarda, J, Šeda, Z, Chládek, F, Kunert, J, & Ondráčková, F. 1963. Druhotná rostlinná společenstva v tatranském národním parku. *Knižnica sborníka prác o tatranskom národnom parku*.
- Šourek, J. 1969. *Květena Krkonoš*. Praha: Academia.
- Tackenberg, O. 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological monographs*, **73**.



- Ter Braak, CJF, & Šmilauer, P. 1998. *Canoco reference manual and user's guide to canoco for windows: Software for canonical community ordination (version 4)*. Microcomputer power, Ithaca - New York.
- Tremlová-Blažková, K. 2005. *Význam vlastností rostlin pro rozšíření druhů suchých trávníků*. M.Phil. thesis, Department of Botany, Charles University, Praha.
- Wagenitz, G. 1981. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Publischer. Chap. Polygonaceae.
- Wang, R, & Wang, YZ. 2006. Invasion dynamics and potential spread of the invasive alien plant species *Ageratina adenophora* (Asteraceae) in China. *Diversity and distributions*, **12**(4).
- Watkinson, AR, Freckleton, RP, & Forrester, L. 2000. Population dynamics of *Vulpia ciliata*: regional, patch and local dynamics. *Journal of ecology*, **88**.
- Wiegand, K, Schmidt, H, Jeltsch, F, & Ward, D. 2000. linking a spatially-explicit model of acacias to gis and remotely/sensed data. *Folia geobotanica*, **35**.
- Williamson, MH, & Fitter, A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological conservation*, **78** (1-2).
- Wilson, K, Pressey, RL, Newton, A, Burgman, M, Possingham, H, & Weston, C. 2005. measuring and incorporating vulnerability into conservation planning. *Environmental management*, **35**.



# A Grafy a tabulky



**Obrázek A.1** Shoda predikovaného rozšíření se skutečným rozšířením v roce 2006 měřená Jaccardovým indexem na čtyřech simulovaných lokalitách. Srovnání úspěšnosti predikce při různých frekvencích disturbanci. Vysoké hodnoty Jaccardova indexu značí lepší prostorovou shodu

**Tabulka A.1** Regresní koeficienty parametrů prostředí použitých k analýze rozšíření *Rumex alpinus*

	Value	Std, Error
(Intercept)	-3,6626	0,8532
cesty	0,0105	0,0008
svory, fylity	-0,2210	0,2369
deluviální sedimenty,?t?rky	0,4823	0,0899
kvarcity	-0,0727	0,0507
vápnité horniny	-0,0527	0,0290
břidlice	0,0031	0,0407
granity	-0,3490	0,4788
ra?eliny	-0,4286	0,7257
vysokostébel.veget.	0,0513	0,0040
normální	-0,4848	0,1233
vlhká dna údolí	-0,4053	0,0865
zvýš. abs. vlhkosti vzduchu	-0,3385	0,1471
sníž. abs. vlhkosti vzduchu	0,1145	0,0664
zvýš. abs.i rel. vlhkosti vzduchu	0,0268	0,0291
mezofilní louky	0,0244	0,0022
močály	0,0492	0,0072
antrop. plochy	0,0215	0,0026
intenzivní louky	0,0209	0,0027
toky	0,0045	0,0011
smilkové louky	0,0117	0,0029
paseky	0,0055	0,0028

**Tabulka A.2** P hodnoty parametrů prostředí použitých k analýze rozšíření *Rumex alpinus*

	Df	Deviance	Df Resid	Pr(Chi)
cesty	1	134,5	4240	p < 0,001
geologie	7	147,0	4233	p < 0,001
vysokostébel.veget.	1	189,0	4232	p < 0,001
vlhko	5	117,5	4227	p < 0,001
mezofilní louky	1	104,7	4226	p < 0,001
močály	1	49,6	4225	p < 0,001
antrop. plochy	1	54,0	4224	p < 0,001
intenzivní louky	1	42,1	4223	p < 0,001
toky	1	14,8	4222	p < 0,001
smilkové louky	1	15,7	4221	p < 0,001
paseky	1	3,7	4220	p = 0,053

Tabulka A.3 Korelační matice parametrů prostředí použitých k analýze rozšíření *Rumex alpinus*

	vysoko- stébelná vegetace		antropo- genní plochy		smilkové louky		intenzivní louky		geologie		toky		cesty		vlhko	
	močály	0,03	mezofilní louky	0,07	0,02	0,03	0,06	0,04	0,02	0,02	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01	0,04
vysokostébelná vegetace	1,00	0,03	-0,07	0,02	0,03	-0,06	-0,04	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,01	-0,06	0,04
močály	0,03	1,00	0,09	0,04	0,05	0,02	0,02	-0,01	-0,01	-0,01	-0,03	-0,03	-0,04	-0,04	-0,02	-0,02
mezofilní louky	-0,07	0,09	1,00	0,19	-0,02	0,08	-0,03	0,00	0,00	0,00	-0,01	-0,01	-0,04	-0,04	0,06	0,06
antropogenní plochy	0,02	0,04	0,19	1,00	0,04	0,00	-0,01	-0,04	-0,04	-0,04	0,20	0,20	0,21	0,21	0,26	0,26
smilkové louky	0,03	0,05	-0,02	0,04	1,00	0,00	-0,06	-0,16	-0,16	-0,16	-0,03	0,01	0,01	0,01	0,06	0,06
paseky	-0,06	0,02	0,08	0,00	0,00	1,00	0,07	0,11	0,11	0,11	0,02	0,05	0,05	0,05	-0,03	-0,03
intenzivní louky	-0,04	0,02	-0,03	-0,01	-0,06	0,07	1,00	0,00	0,00	0,00	-0,06	-0,05	-0,05	-0,05	-0,03	-0,03
geologie	-0,01	-0,01	0,00	-0,04	-0,16	0,11	0,00	1,00	1,00	1,00	-0,02	-0,07	-0,07	-0,07	0,09	0,09
toky	-0,01	-0,03	-0,01	0,20	-0,03	0,02	-0,06	-0,02	-0,02	-0,02	1,00	1,00	1,00	1,00	0,39	0,39
cesty	-0,06	-0,04	-0,04	0,21	0,01	0,05	-0,05	-0,05	-0,05	-0,07	0,21	0,21	1,00	1,00	0,09	0,09
vlhko	0,04	-0,02	0,06	0,26	0,06	-0,03	-0,03	0,09	0,09	0,09	0,39	0,39	0,09	0,09	1,00	1,00

## B Mapy

**Obrázek B.1** Obsazenost stanovišť po 20 letech simulace podle dynamického scénáře invaze na území „povodí Labe“. Barva udává, kolik simulací z deseti predikuje na stanovišti výskyt štovíku, konkrétně velkých vegetativních rostlin (STG 3)

**Obrázek B.2** Stupeň šedi udává pravděpodobnost výskytu rx na stanovišti, barva ukazuje vzdálenost od nejbližší zdrojové populace. Mapa ukazuje celé zájmové území KRNAP, pás podhůří (růžově) nebyl do analýzy zahrnut.

# Dynamická invaze

## Legend

■ stovik 2003-06

— cesty

— toky

invaze  
20 let simulace

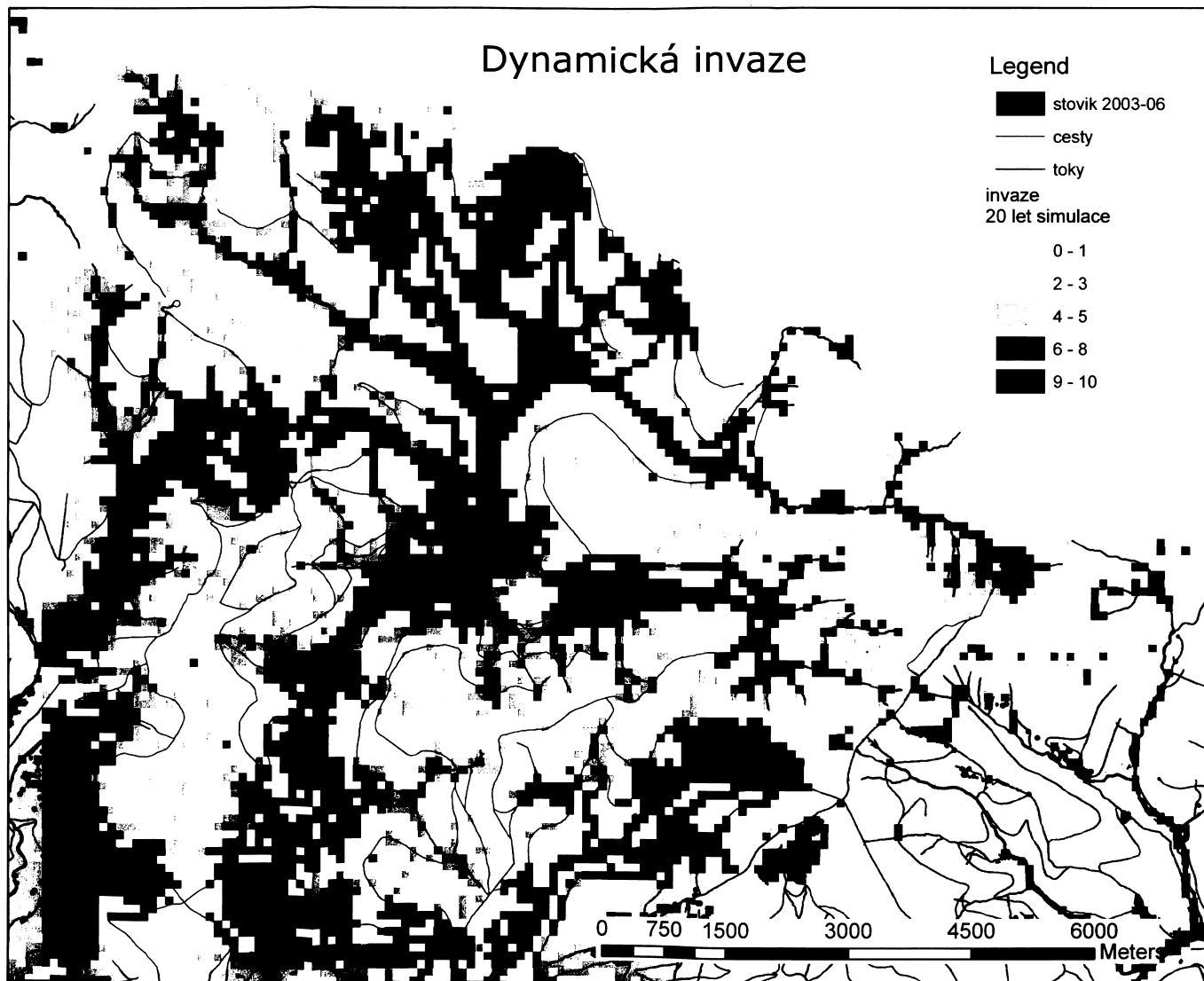
0 - 1

2 - 3

4 - 5

6 - 8

9 - 10



# Pravděpodobnosti výskytu *Rumex alpinus* na stanovištích

