

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky

Flóra Šumavy v kontextu Evropy: migrační cesty rostlin ve  
světle nových dat

*Bakalářská práce*

Tomáš Görner

Praha, srpen 2006

Školitel: RNDr. Daniel Stančík, PhD.

## OBSAH

Abstrakt	2
1. Úvod	3
2. Literární přehled	4
2.1 Obecná charakteristika Šumavy	4
2.2. Vegetace na Šumavě	7
2.3. Vývoj vegetace na Šumavě	8
2.4. Obecná fyto geografie Šumavy	10
2.5. Fyto geografie Šumavy v rámci Evropy a ČR	11
2.5.1. Endemické druhy na Šumavě	13
2.5.2. Rostliny s migrační vazbou na Alpy	13
2.5.3. Glaciální relikty	13
2.5.4. Druhy vázané na oceánické klima	14
2.6. Fylogeografie	15
2.6.1. Molekulární markery využívané ve fylogeografii	15
2.6.2. Specifika fylogeografických studií u rostlin	16
2.6.3. Fylogeografické studie na Šumavě	17
2.6.4. Vývoj květeny v dobách ledových a meziledových podle fylogeografických studií	18
3. Závěr	23
4. Literatura	25

## Abstrakt

Díky své poloze uprostřed Evropy je mnoho prvků šumavské flóry svědkem existence migračních cest flóry Evropy jež toto území křižovaly v období doby ledové a poledové. Vzhledem k blízké poloze Alp jsou nejnápadnější především vztahy šumavské flóry právě s tímto pohořím, ale nalezneme zde vazbu na subatlantickou a boreální část Evropy. Šumava se tak z hlediska rozšíření rostlin stala důležitým územím, které představuje pro řadu druhů okraj areálu jejich celkového rozšíření nebo izolovanou exklávu ležící mimo hlavní areál jejich rozšíření.

Práce se zabývá shrnutím hlavních poznatků o fyto geografii Šumavy v rámci Evropy a ČR a vyhledáváním fylogeografických studií význačných šumavských druhů (alpské migranty, glaciální relikty,...). Těchto studií mnoho provedeno nebylo, a tak zde popsané práce se týkají alespoň těch druhů, jejichž vzorky byly analyzovány z jiných území a které se na Šumavě vyskytují. Další studie by mohly napomoci při zkoumání migračních souvislostí obtížněji řešitelných druhů (např. arкто-alpínské druhy), při zjišťování původu druhů na Šumavě či při managementu ochrany malých populací.

## 1. Úvod

V období kolonizace Evropy rostlinnými druhy během glaciálů a interglaciálů představovalo území naší republiky velmi důležitou křižovátku těchto migračních proudů a docházelo zde k setkávání několika květenných elementů Evropy (potažmo Eurasie). Kromě prvků, které zde mají centrum svého rozšíření a pravděpodobného původu, zde nalezneme i takové, jejichž výskyt tu má svou hranici. Jedná se o prvky subatlantické, zasahující k nám ze západu, ze severu prvky boreální a z jihu a jihovýchodu sem zasahují zástupci termofytů (prvek mediteránní, ponticko-jihosibiřský a orientálně turánský). Od jihozápadu na naše území migrovalo množství alpských druhů. Jejich výskyt je v největší míře zastoupen v oblasti Šumavy, která díky své blízké poloze vůči Alpám a vyšší nadmořské výšce představuje vhodné stanoviště pro jejich existenci. Větší nadmořská výška Šumavy a poloha v západní části ČR umožnila zároveň obohacení o prvky boreální a subatlantické.

Cílem této práce je shrnout jednotlivé prvky flóry Šumavy, jež představují jednotlivé typy migračních vln, které toto území zasáhly, dále pak na základě literární rešerše shrnout poznatky o fyto geografii Šumavy v rámci Evropy a České republiky a porovnat tyto výsledky s nejnovějšími poznatky o biogeografii Evropy, založenými na fylogeografických studiích rostlin a navrhnout možnosti využití těchto poznatků při ochraně flóry na Šumavě.

## 2. Literární přehled

### 2.1. Obecná charakteristika Šumavy

Šumava se nachází na jihozápadní hranici České republiky u hranic s Německem a Rakouskem. Délka pohoří je asi 120 km, maximální šířka včetně jejího podhůří je 45 km. Hřebenem Šumavy prochází hlavní evropské rozvodí mezi Černým a Severním mořem. Na bavorské a rakouské straně klesá pohoří výrazně, na české straně pozvolně.

#### Geomorfologie

Území Šumavy náleží geomorfologickému celku Šumava a Šumavské podhůří. Celek Šumava je tvořen následujícími jednotkami: *Šumavské pláně* s plochým reliéfem, mělkými údolními často vyplněnými rašeliništi, *Železnorudská hornatina* rozdělená údolím Úhlavy na Královský hvozď a Pancířský hřbet, *Trojmezenská hornatina* s nejvyšším vrcholem české Šumavy Plechým (1378m), *Boubínská hornatina* mezi městy Vimperk a Volary s dominantním masivem Boubína, *Želnavská hornatina* obsahující četné skalní útvary vzniklé zvětráváním žul, *Vltavická brázda* představující úzkou sníženinu ve směru SZ – JV (její hlavní část tvoří údolí horní Vltavy a nádrž Lipno). Šumavské podhůří je tvořeno vrchovinou Strážovskou, Svatoborskou, Vimperskou, Prachatickou a Bavorovskou (Anděra, Zavřel et al. 2003).

#### Podnebí

Klimaticky patří větší část území Šumavy do chladné oblasti středoevropského středohorského typu podnebí. Podnebí na Šumavě tvoří přechod mezi oceánským a kontinentálním podnebím s malými teplotními výkyvy a s poměrně hojnými srážkami, víceméně stejnoměrně rozloženými během roku. Pouze údolí Vltavy od Lenory směrem na jihovýchod, jižní svahy Želnavské hornatiny a některá území Šumavského podhůří patří do mírně teplé oblasti. Nejchladnější oblastí Šumavy jsou Šumavské pláně, kde v inverzních polohách v pramenných oblastech Vltavy a Otavy ve výšce 1050 – 1110 m je průměrná teplota pouze kolem 3°C (Anděra, Zavřel et al. 2003). V nejsvrchnějších vrstvách půdy vrchovišť panují extrémní teplotní poměry (dlouhodobé promrzání půdy, krátké vegetační období, nízká průměrná teplota vzduchu), které zde umožňují existenci boreálních prvků a glaciálních relikť. Vegetace Šumavy, zvláště v Hornovltavské kotlině, je též ovlivněna

inverzí. Nejchladnějším měsícem bývá leden, nejteplejším červenec (Sofron et al. 2001). Nejdeštivější místa se nacházejí v okolí Modravy, zejména na Březníku, s průměrem srážek okolo 1500 mm za rok. Naopak některá místa jako Stašská kotlina, okolí Nových Hutí, Borových Lad a Strážného leží ve srážkovém stínu. Přibližně 40% ročních srážek tvoří v oblasti centrální Šumavy srážky sněhové (Anděra, Zavřel et al. 2003). Délka trvání (v nejvyšších polohách 120-150 dní v roce) a její mocnost významným způsobem ovlivňuje vegetaci, nejvýrazněji se vliv sněhu na vegetaci projevuje na karových stěnách jezer (laviny, plazivý sníh). Celkově má Šumava méně sněhu než analogické polohy Krkonoš či Jizerských hor, a to díky vlivu alpského fénu (Sofron et al. 2001).

### Geologie

Oblast Šumavy je z převážné části tvořena silně metamorfovanými krystalickými břidlicemi a migmatity a hlubinnými vyvřelinami moldanubika, rozsáhlé jednotky krystalinika českého masivu. Podle současných názorů je stáří moldanubika starohorní. Šumavské moldanubikum se dělí na dvě základní skupiny (série). Nejstarší a plošně největší částí území je *jednotvárná série*, rozkládající se v okolí Volar, Volyně, Prachatic, Vimperka a Českého Krumlova. Díky opakované metamorfóze ji tvoří převážně biotitické pararuly a migmatity rozličného typu. Podíl menších vložek hornin odlišného složení je nepatrný. Druhou sérií je geologicky mladší a petrograficky rozmanitější *pestrá série* tvořená především komplexem pararul. Vyskytuje se převážně ve dvou oblastech, na Českokrumlovsku a v okolí Sušice.

Území mezi Železnou Rudou a Nýrskem a pohraniční hřbet dále k JV patří geologicky do *série Královského hvozdu*, tvořenou ve spodní části drobami a ve svrchní části břidlicemi, ze kterých metamorfózou vznikly svory, svorové ruly a pararuly. Pokračováním Královského hvozdu jihovýchodním směrem je *série kaplická*, probíhající z okolí Frymburka v cca 15kilometrovém pruhu do východního okolí Českého Krumlova a je tvořena zejména svory a dvojslídnyými pararulami s ojedinělými vložkami vápenců a křemenců. Další jednotkou je jihočeský *granulitový komplex* tvořený různými typy granulitů, které jsou lemovány pruhy starších metabazitů (hl. amfibolitů) a v menší míře i hadců. Největší z masivů tvořících tento komplex je Blanský les, do oblasti Šumavy dále zasahují křišťanovský a prachatický masiv.

Jednotka *moldanubického plutonu* je vázána na poruchovou zónu. Je tvořena různými typy hlubinných vyvřelin. Oblast Želnavské hornatiny je vyvářena tmavým amfibolicko-biotitickým granitem až syenodioritem, oblast Plechého a Třístoličnicku je tvořena světlou

dvojslídnu tzv.pleknštejnskou žulou, biotitický středně zrnitý granodiorit (weinsberský typ) je rozšířen mezi Českými žleby a Knížecími Pláněmi a vytváří i několik menších těles v okolí Práší, muskoviticko-biotitický granit až granodiorit středně zrnitý (číměřský typ) vytváří masiv JZ od Frymburku, z dalších drobnějších masivů moldanubického plutonu je možno jmenovat např. lipenský, vyderský či volarský (Chábera 1987).

## 2.2. Vegetace na Šumavě

Velká část lesních porostů je pokryta nepůvodními smrkovými monokulturami. Jen na některých místech se do dnešní doby zachovaly zbytky přirozených lesů. Dříve pokrývaly Šumavu smíšené horské lesy. V nižších polohách (600-1100 m) to byly květnaté bučiny s dominantním bukem a jedlí a bohatým bylinným patrem s typickými prvky jako jsou kyčelnice cibulkonosná (*Dentaria enneaphyllos* L.), mařinka vonná (*Asperula odorata* L.) a hojným zastoupením keře zimolezu černého (*Lonicera nigra* L.). V polohách nad 1000 m se objevovaly acidofilní bučiny s mnohem chudším bylinným patrem. Nad 1200 metrů se nacházelo pásmo horských klimaxových smrčín s dominantním smrkem (*Picea abies* (L.) Karsten) s ojedinělými stromy jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* L.) a nepřilíš bohatým bylinným patrem (třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmelin), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus* L.), žebrovice různolistá (*Blechnum spicant* (L.) Roth), paprta horská (*Athyrium distentifolium* Opiz), podbělice alpská (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), dříváčka horská (*Soldanella montana* Willd.), čípek objímavý (*Streptopus amplexifolius* (L.) DC) a další). V údolích vodních toků a kolem rašelinišť se vyskytovaly podmáčené smrčiny bohatým podrostem mechorostů (např. rohozec trojlaločný (*Bazzania trilobata*) (Jeník et Price 1994). Na suťových polích, kde je velmi oslabena konkurenceschopnost ostatních dřevin, se vyskytovaly borovicové porosty, mající v závislosti na rozmanitosti mikropodmínek různé bylinné patro (Hrdoušek 1996).

Mezi jedny z nejvýznamnějších šumavských biotopů patří rašeliniště, které rozdělujeme do dvou typů: horská vrchoviště (slatě) a údolní rašeliniště (luhy, nivy). První jmenované se vyskytují v nadmořských výškách nad 1000 metrů, porost je tvořen klečí (*Pinus mugo* Turra) či křížencem s borovicí blatkou (*P. x pseudopumilio* (Willk.) G.Beck). Nalezneme zde rostliny tunder, jako rosnatku okrouhlolistou (*Drosera rotundifolia* L.), blatnici bahenní (*Scheuchzeria palustris* L.), suchopýrek trsnatý (*Trichophorum caespitosum* (L.) Hartman) či břízu trpasličí (*Betula nana* L.). Nezanedbatelnou část vegetačního krytu tvoří i několik druhů rašeliníku (*Sphagnum*) a některé lišejníky - dutohlávka (*Cladonia*). Luhy se vyskytují v nižších nadmořských výškách, mívají bohatší stromové patro (borovice blatka (*Pinus rotundata* Link.), bříza pýřitá (*Betula pubescens* Ehrh.), borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.), smrk ztepilý (*Picea abies*). V bylinném patře nalezneme typické druhy rašelinišť jako suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum* L.), kyhanku sivolistou (*Andromeda polifolia* L.), brusnici borůvku (*Vaccinium myrtillus*) či brusnici vlochyni (*Vaccinium uliginosum* L.).



Kromě rašelinišť patří mezi nelesní společenstva Šumavy společenstva karů ledovcových jezer (např. papratka horská (*Athyrium distentifolium*), hořec panonský (*Gentiana pannonica* Scop.) a společenstva skal (jinořadec kadeřavý (*Cryptogamma crispa* (L.) Hooker), psineček skalní (*Agrostis rupestris* All.). Díky činnosti člověka se dnes na Šumavě vyskytují řada typů lučních biotopů, jejichž současná podoba se utvářela v závislosti na jejich dřívějším využití (Jeník et Price 1994).

### 2.3. Vývoj vegetace na Šumavě

Současné složení vegetace Šumavy určují zejména tyto okolnosti: základní přírodní podmínky území (geologická stavba, modelace území a klima), vývoj květeny ve čtvrtohorách, zejména v holocénu, a činnost člověka v historické i současné době (Chábera 1987). Z fytogeografického hlediska je důležité se seznámit zejména s vývojem klimatu v období čtvrtohor, zvláště pak holocénu. Informace o tomto průběhu se získávají zejména z paleobotanických nálezů, převážně z prostředí rašelinišť (Ložek 1999). Čtvrtohory (kvartér), které trvají zhruba poslední 2 milióny let, jsou charakterizovány značnými výkyvy teplot – střídání dob ledových (glaciálů) a meziledových (interglaciálů), což značně ovlivnilo ráz a vývoj flór, zvláště vysokých a středních šířek obou polokoulí. V období starších čtvrtohor - pleistocénu se rozlišuje 5 – 6 glaciálů, seřazeno od nejstaršího: biber, danub, günz, mindel a poslední würm. Během glaciálů leželo území naší republiky mezi kontinentálním (severským) ledovcem a alpským (horským) zaledněním a na většině území se rozkládala mrazivá tundra. V některých pohořích včetně Šumavy se vytvořily horské ledovce různého rozsahu. Konkrétně Šumava byla díky blízké poloze vůči Alpám v chladných obdobích obohacována prvky alpské květeny. V interglaciálech, kdy se na našem území podnebí podobalo tomu dnešnímu, se arktické druhy opět posunuly směrem na sever, některé z nich našly ve vyšších polohách vhodná stanoviště a přetrvaly zde až do současnosti. Nesouvislé rozšíření druhů jednak v oblasti arktické tundry a odděleně pak v různých pohořích se označuje jako arkto-alpská disjunkce, výskyt prvků v těchto pohořích je jen zlomkem jejich původního rozšíření, tyto prvky se označují jako glaciální relikty (Hendrych 1984). Výčet glaciálních reliktních na Šumavě je uveden na straně 13. Co se týče migračních souvislostí arkto-alpských druhů, jedná se o poměrně složitý problém, díky značně rozsáhlému areálu jejich dřívějšího rozšíření (Skalický et Kirschnerová 1993).

Poslední doba ledová (würm) odezněla přibližně před 10 tisíci lety a začalo období holocénu a na jeho počátku se krajina u nás podobala severské lesotundře, v nejvyšších polohách Šumavy leželo několik lokálních ledovců, které pozvolna odtávaly. Plochy bez uzavřené vegetace a holé skalní útvary se staly lokalitami druhů horské květeny původem z Alp. Během holocénu docházelo k postupnému oteplování a zvlhčování klimatu. Počátkem holocénu se začala vytvářet šumavská rašeliniště, která se stala útočištěm prvků boreálních a arktalpínských (Chábera 1987). V nejstarším období holocénu – preboreálu – u nás převládaly březoborové lesy, dominantní dřevinou následujícího období, boreálu, se stala líska, společně s borovicí a příměsí olše a břízy. Na konci atlantiku a v epiatlantiku se dominantními dřevinami stávají buk a jedle (Skalický et Kirschnerová 1993). V tomto období také došlo k druhé fázi ovlivnění šumavské květeny květenou Alp – alpská migrace jihovýchodní cestou přes Novohradské hory přivedla na Šumavu řadu alpských lesních druhů, především její JV část. Jedná se např. o řeřišnici trojlistou (*Cardamine trifolia* L.), kamzičník rakouský (*Doronicum austriacum* Jacq.), dřípatku horskou (*Soldanella montana*), kerblík lesní (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.), kýchavici bílou pravou (*Veratrum album* L.), šafrán bělokvětý (*Crocus albiflorus* Kit.) a další. Severozápadní část Šumavy je během této doby naopak obohacena o některé západní subatlantské (oceanické) prvky (viz. výčet na straně 13). Koncem atlantiku se začínají utvářet typické výškové vegetační stupně, které se v následujících obdobích (epiatlantik-před 6 – 3 tisíci let, subboreál-před 3 – 2,5 tis. let, subatlantik-před 2,5 – 1,5 tis. let) stabilizují. Celé území Šumavy a jejího podhůří s výjimkou malých enkláv bylo pokryto souvislou lesní vegetací. Teprve v následném období holocénu – subrecentu (zhruba posledních 1500 let) se v oblasti Šumavy silněji projevuje vliv člověka. Nejprve vlivem rozsáhlé pastvy v podhůří, později i ve vyšších polohách. Dnešní nelesní vegetace byla nejvíce ovlivněna novější kolonizací spojenou nejprve s rozvojem sklářství a později i s dřevařstvím (zejména vybudování plavebních kanálů (Chábera 1987). Ve 20.století bylo území Šumavy vystaveno vlivu globální antropické zátěže v podobě dálkového přenosu imisí, kyselých dešťů a dalších vlivů.

S postupnou hospodářskou exploatací přicházela i snaha o ochranu přírody na Šumavě. První rezervací se stal již v roce 1858 Boubínský prales. V roce 1963 byla vyhlášena CHKO Šumava na rozloze 1630 km<sup>2</sup>. V roce 1990 se stalo území Šumavy biosférickou rezervací UNESCO, o rok později byl vyhlášen Národní park Šumava. Od roku 1993 je většina šumavských rašelinišť zapsána na seznamu mezinárodně významných mokřadů – tzv. Ramsarská konvence (Zatloukal 2001).

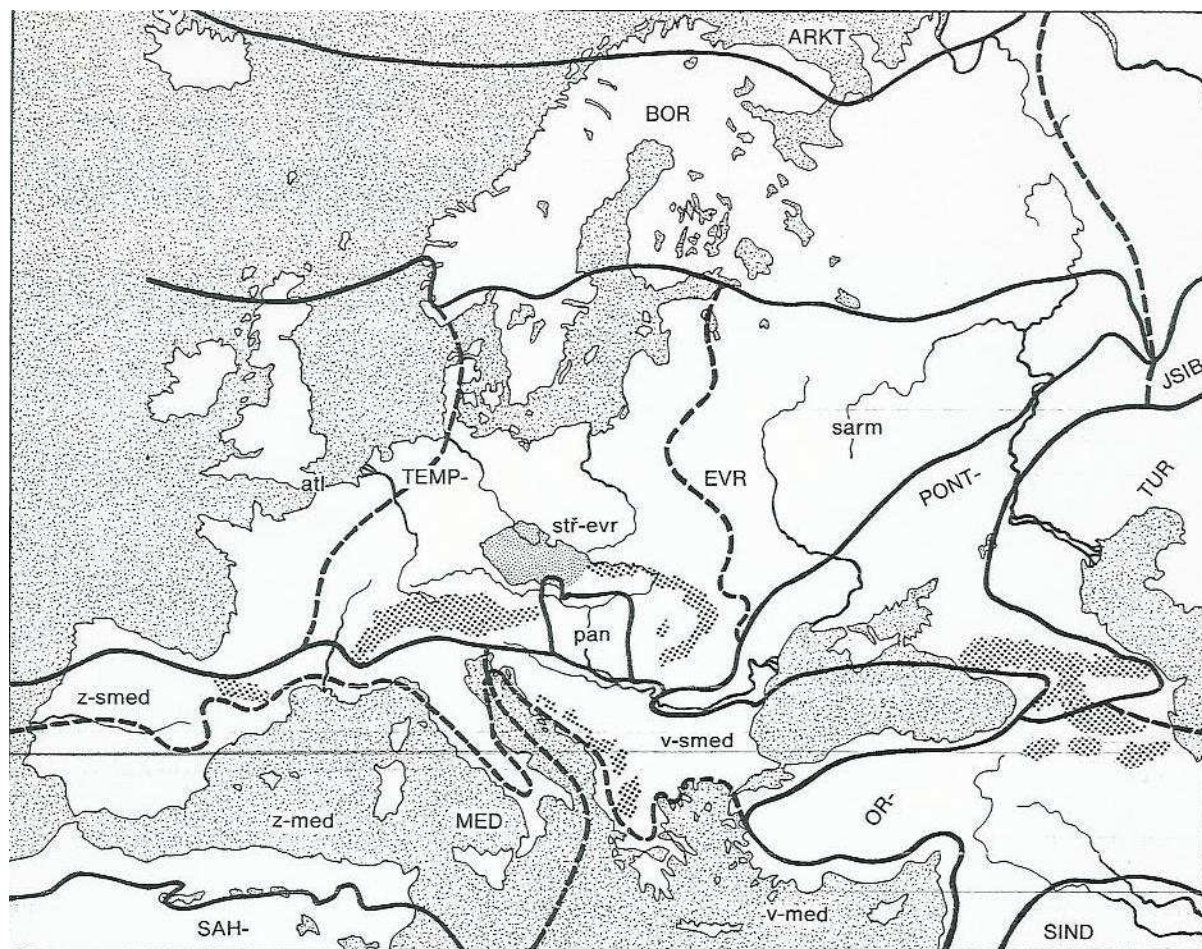
## 2.4. Obecná fyto geografie Šumavy

Podle, v současnosti všeobecně přijímaného fyto geografického členění ČR (Hejný et Slavík 1988), leží nižší polohy tohoto území, Šumavské podhůří, v oblasti opadavého listnatého lesa temperátního pásma Evropy (oblast mezofytika). Vlastní Šumava představuje oblast oreofytika. Mezi těmito celky není ostré rozhraní, přechodné pásmo dosahuje různé šířky (několik set metrů) v závislosti na morfologii terénu (Leopoldová 1984). Pro každý z nich je vymezeno několik indikačních druhů (Šumava – žebrovice různolistá (*Blechnum spicant*), mléčivec horský (*Cicerbita alpina* (L.) Wallr.) či brusnice vlochyně (*Vaccinium uliginosum*); Předšumaví – válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum* (L.) P.B.), hvozdík kropenatý (*Dianthus deltoides* L.) či třezalka tečkovaná (*Hypericum perforatum* L.) (Piechová 1980). Přechodná oblast mezi mezofytikem a oreofytikem na Šumavě je charakterizována výskytem druhů jako jsou udatna lesní (*Aruncus vulgarit* Rafin.), chrpa parukářka (*Centaurea pseudophrygia* C. A. Meyer) či žluťucha orlíčkolistá (*Thalictrum aquilegiifolium* L.) (Skalický et Kirschnerová 1993). Z fyto geografického hlediska je Šumava značně heterogenní. Její území pokrývají následující fytochoriony: **Královský hvozd** (původně smíšené lesy s převládající jedlí, vyšší uplatnění subatlantických druhů a naopak absence mnoha druhů alpského migrantu), **Falkenštejn** (původně květnaté bučiny, dnes ve fragmentech) (Sofron 2001), **Šumavské pláně** (montánní vegetační stupeň, náhorní plošina v centru Šumavy, jsou rozděleny hlubokým pleistocénním údolím Vydry na dvě části – západní a východní, dříve zde převládaly acidofilní bučiny a jedlobučiny s vysokým zastoupením smrku, dále se zde nalézají údolní i horská vrchoviště a v oblasti nejvyšších vrcholů i klimaxové smrčiny) (Skalický et Kirschnerová 1993), **Roklanský a Lázeňský les** (původně v nižších polohách smíšené lesy a výše pak smrčiny), **Boubínsko-Stožecká hornatina** (zde se přirozeně vyskytovaly květnaté a acidofilní bučiny, naopak se zde vůbec nevyskytují vrchoviště a podmáčené smrčiny), **Hornovltavská kotlina** (tektonická kotlina podél teplé a Studené Vltavy a Řásnice, výskyt údolního typu vrchovišť) a **Trojmezenská hornatina** (fytochorion s vegetačně pozoruhodnými útvary mrazového zvětrávání-mrazové sruby, balvanová moře, rozpady granitových skal na vrcholovém hřebenu s výrazným vrcholovým fenoménem, z hlediska flóry je pozoruhodné vyšší zastoupení druhů alpského migrantu) (Sofron 2001). Dalšími fytochoriony oblasti oreofytika na Šumavě jsou Javorník, Želnavská hornatina a Svatotomášská hornatina. Ostatní fytochoriony nižších poloh mezofytika jsou řazeny do Šumavsko-novohradského podhůří (Hejný et Slavík 1988).

## 2.5. Fytogeografie Šumavy v rámci Evropy a ČR

Podle fytogeografického členění Země, založeného na znalosti rozšíření skupin druhů, rodů či čeledí, patří oblast Eurasie do říše holarktické. Podrobnější členění této oblasti ukazuje *obr. 1*:

Obr 1. Květenné oblasti Evropy (Hejný et Slavík 1988)



1. Květenné oblasti a podoblasti Evropy a přilehlých území: ARKT — arktická oblast, BOR — boreální oblast, TEMP-EVR — temperátně evropská oblast (ATL — atlantická podoblast, STŘ-EVR — středoevropská podoblast, SARM — sarmatská podoblast), MED — mediteránní oblast (Z-SMED — západosubmediteránní podoblast, V-SMED — východosubmediteránní podoblast, Z-MED — západomediteránní podoblast, V-MED — východomediteránní podoblast), PONT-JSIB — ponticko-jihosibiřská oblast (PAN — panonská podoblast), OR-TUR — orientálně turánská oblast, SAH-SIND — saharo-sindská oblast

Na území naší republiky zasahuje květenný element arktický, boreální, temperátně evropský (se subelementy středoevropským, atlantickým a sarmatským), pontický, jihosibiřský, mediteránní, orientální, turanský a alpidský. Největší část našeho území odpovídá středoevropskému subelementu, pro který je typická vegetace opadavého listnatého lesa. Sarmatský subelement je posunut více k východu (z oblasti ukrajinských stepí),

jednotlivé druhy se vyskytují spíše v sušších územích s většími klimatickými výkyvy (kontinentalita klimatu). Naopak prvky atlantického subelementu se nacházejí západním směrem v rámci temperátně evropského elementu. Druhy vyžadují vlhčí klima, mírnější zimy a nepříliš suché léto. Tyto tři subelementy se nacházejí v oblasti mezofytika. Do oblasti termofytika zasahují elementy mediteránní, pontický, jihosibiřský, orientální a turanský. Pro tuto práci jsou nejdůležitější elementy oreofytika, kam náleží celá oblast Šumavy. Jedná se o květinový element boreální, jehož těžiště výskytu se nachází v oblasti severského lesa, na našem území se vyskytují jako relikty horských území (na Šumavě se jedná např. o suchopýrek trsnatý (*Trichophorum caespitosum*) či břízu zakrslou (*Betula nana*). Další jsou druhy subboreální, které mají hranici svého areálu posunutou více k jihu (např. kyhanka sivolistá (*Andromeda polifolia*), šídlatka ostnovýtrusná (*Isoëtes echinospora* Durieu), brusnice vlochyně (*Vaccinium uliginosum*). Arktický element se na našem území nenachází, jsou zde ale zastoupeny druhy arkticko-alpidské, jež jsou rozšířeny kromě arktické zóny i v alpínském stupni evropských pohoří (na Šumavě např. plavuník alpínský (*Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub). Některé druhy v ČR náleží k elementu alpidskému, který je rozšířen ve velehorách Evropy a v menším měřítku i v nejvyšších oblastech středohor (Hejný et Slavík 1988). Pro Šumavu je významný zejména jeden z jeho subelementů – alpský, který je soustředěn na Alpy a jejich bližší okolí (z druhů např. hořec panonský (*Gentiana pannonica*) či dřípátka horská (*Soldanella montana*) (Hendrych 1984).

Podíváme-li se na rozšíření druhů na území ČR, zjistíme, že i mezi nimi existují různé skupiny se shodným či velmi podobným rozšířením. Na základě jejich studia byly definovány tzv. fytochorotypy. Pomocí specifických fytochorotypů je možno vymezit fytogeografickou oblast, tzv. fytochorion. Zde sledovaná oblast Šumavy spadá do oreofytního fytochorionu, kde dominuje element boreální, alpidský a arkticko-alpidský. Kromě druhů, jež jsou společné pro všechna hlavní pohoří ČR (např. papratka horská (*Athyrium distentifolium*), čípek objímavý (*Streptopus amplexifolius*), jsou některé fytochorotypy specifické pouze pro Šumavu a okolní pohoří, a to díky silnému alpskému vlivu. Jedná se o fytochorotyp *Salix appendiculata* – *Veratrum album* (např. pleška stopkatá (*Willemetia stipitata* (Jacq.) Cass.), dřípátka horská (*Soldanella montana*) či kýchavice bílá (*Veratrum album*). Dále se ještě vyděluje fytochorotyp *Baeotryon caespitosum* – *Epilobium annagallidifolium*, který zahrnuje druhy jak sudetských pohoří tak i jihočeských pohoří s alpským vlivem (např. psineček skalní (*Agrostis rupestris*), šídlatka jezerní (*Isoëtes lacustris*), kamzičník rakouský (*Doronicum austriacum*) (Hejný et Slavík 1988).

### 2.5.1. Endemické druhy na Šumavě

V současné době se na Šumavě nevyskytuje endemický druh vázaný pouze na toto pohoří. Území je ale ohniskem výskytu endemitů hor Českoněmeckého masivu zasahujících maximálně do předhůří Alp. Patří mezi ně hořeček mnohotvarý český (*Gentianella praecox* subsp. *bohemica* (Skalický) Holub), prstnatec májový rašelinný (*Dactylorhiza majalis* subsp. *turfosa* Procházka), oměj šalamounek (*Aconitum plicatum* Reichenb.), borovice blatka (*Pinus rotundata*) s hybridy *P. x pseudopumilio* a *P. x digenea* (Beck.) a dále na Šumavě poměrně hojný zvonečník černý (*Phyteuma nigrum* F. W. Schmidt) (Skalický 1998, Anděra, Zavřel et al. 2003). První dva jmenované druhy patří v ČR do kategorie kriticky ohrožených (C1), další tři druhy spadají do kategorie ohrožených (C3) (Procházka et Štech 2002).

### 2.5.2 Rostliny s migrační vazbou na Alpy

Z nedalekého Alpského masivu se v průběhu několika posledních tisíciletí dostalo na Šumavu poměrně velké množství druhů. Výlučnou migrační vazbu na Alpy mají hořec panonský (*Gentiana pannonica*), vrba velkolistá (*Salix appendiculata* Will.), pryskyřník omějolistý (*Ranunculus aconitifolius* L.), pleška stopkatá (*Willemetia stipitata*), dřípatka horská (*Soldanella montana*) a kýchavice bílá (*Veratrum album*).

Z alpských migrantů, které mají zastoupení i v jiných pohořích střední Evropy, se zde vyskytuje starček podalpský (*Senecio subalpinus* Koch), šafrán bělokvěť (*Crocus albiflorus*), čípek objímavý (*Streptopus amplexifolius*), bika lesní (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.), prha arnika (*Arnica montana* L.), koprniček bezobalný (*Ligusticum mutellina* (L.) Crantz), kamzičník rakouský (*Doronicum austriacum*), jestřábník oranžový (*Hieracium aurantiacum* L.) a dalších 80 druhů (Skalický 1998).

### 2.5.3. Glaciální relikty

Z této skupiny je možné na Šumavě najít břízu zakrslou (*Betula nana*), kyhanku sivolistou (*Andromeda polifolia*), suchopýrek trsnatý (*Trichophorum caespitosum*), blatnici bahenní (*Scheuchzeria palustris*), ostřici mokřadní (*Carex limosa* L.) (Žíla 2005), šídlatku jezerní (*Isoetes lacustris*), vyskytující se pouze v Černém jezeře v průměrné hloubce 2,5-3,5m v počtu 2-3 tisíc jedinců a šídlatku ostnovýtrusnou (*Isoetes echinospora*) nacházející se jen v Plešném jezeře v počtu okolo 1200 jedinců v hloubce do 1 metru (Procházka 2000). Za glaciální relikty můžeme považovat také druhy, které se sem v době ledové rozšířily podél jižního okraje pevninského ledovce z východu - jirnice modrá (*Polemonium caeruleum* L.),

tavolník vrbolistý (*Spiraea salicifolia* L.) či stulík malý (*Nuphar pumila* (Timm) DC) (Žíla 2005)

#### **2.5.4. Oceánické druhy**

Díky vyššímu množství srážek na Šumavě zde našla svůj domov řada oceánických druhů, které se jinak běžně vyskytují v západní Evropě v nižších polohách. Vyskytují se zejména v severozápadní části pohoří. Patří sem např. mokryš vstřícnicolistý (*Chrysosplenium oppositifolium* L.), sítina kostrbatá (*Juncus squarrosus* L.), žebrovice různolistá (*Blechnum spicant*), vranec jedlový (*Huperzia selago* (L.) Schrank et C.F.P.Martius), svízel hercynský (*Galium saxatile* L.), pomněnka hajní (*Myosotis nemorosa* Besser), bezosetka štětínovitá (*Isolepis setacea* (L.) R. Br.), bika sudetská (*Luzula sudetica* (Willd.) Schult.), kozlík dvoudomý (*Valeriana dioica* L.), všivec lesní (*Pedicularis sylvatica*) a další (Anděra, Zavřel et al. 2003).



## 2.6. Fylogeografie

Tento vědní obor se objevil v poměrně nedávné době jako nový směr v biogeografii. Snaží se odhalení geografického rozšíření genetických linií organismů a jejich variability zjistit a vysvětlit původ a způsob šíření jednotlivých druhů, zejména během dramatických klimatických změn během kvartéru. Za tímto účelem používá markery uvedené níže:

### 2.6.1. Molekulární markery a metody využívané ve fylogeografii

Tyto látky jsou schopny vypovídat o míře příbuznosti jedinců, populací či druhů. Zde je uveden stručný přehled sledovaných markerů:

**Isoenzymy** (allozymy) – společně ještě s níže zmíněnými mikrosatelity a většinou RFLP patří mezi kodominantní markery umožňující snadné odhady frekvence alel v populaci (Ouborg et al. 1999).

Všechny následující markery se týkají analýzy DNA, buď jaderné nebo organelové. Výhodou oproti izozymům je přítomnost DNA v téměř ve všech buňkách a možnost její extrakce i z odumřelých tkání (Parker et al. 1998).

**RFLP** (restriction fragment length polymorphism) – jedná se o jednu z prvních metod, dnes již příliš neužívanou, časově poměrně náročnou metodu, vyžadující větší množství DNA (Karp et al. 1996).

Následný rozvoj techniky PCR (polymerase chain reaction) pro amplifikaci DNA vedl k velkému rozšíření molekulárních metod, které odstranily některá technická omezení RFLP.

Jednou z nejběžnějších PCR technik se stala **RAPD** (randomly amplified polymorphic DNA), kdy je využíván jen oligonukleotidový primer náhodné sekvence, většinou o délce 10 bp (Williams et al. 1990).

Novější, dnes využívanou PCR metodou je **AFLP** (amplified fragment length polymorphism), jež představuje významný přechod mezi PCR a RFLP. Využívány jsou opět 2 oligonukleotidové primery. Produkty amplifikace jsou značeny radioaktivními látkami či fluorescentně (Vos et al. 1995).

**STRs** (short tandem repeat) (SSR, mikrosatelity) - značná variabilita těchto markerů, jejich velké množství a rozšíření v celém genomu umožňuje jejich využití např. při sledování lokálního genového toku (např. vzdálenost rozšíření pylu) či historii rozsáhlejších populačních migrací (Queller 1993).



Podobné markery, které jsou však tvořeny více bázemi (počet se liší dle autorů, obvykle >13), se nazývají minisatelity nebo též **VNTR** (variable number tandem repeats) (Debrauwere 1997).

Další markery, **SNP** (single nucleotide polymorphism) představují pozice páru bází v genomu DNA, na které se vyskytuje několik alel, přičemž frekvence těchto alel v genomu dosahuje > 1% (Brookes 1999).

Nejpřesnější analýzu diferenciací DNA představuje **sekvenování DNA** (zjištění pořadí nukleotidů v řetězci) mezi různými sledovanými jedinci na vybraném známém úseku řetězce. Při této metodě je třeba mít předem vhodné informace o sekvenci, což je důležité při volbě primerů pro amplifikaci DNA. Některé systémy gelů detekují poměrně přesně rozdíly v sekvencích mezi sledovanými jedinci bez nutnosti úplného sekvenování, vyžadují však vysoce regulovatelné podmínky (Karp et al. 1996). Jinou možností je PCR-RFLP (CAPS), kdy jsou produkty amplifikace štěpeny specifickým restrikcí enzymem a tyto produkty jsou pak po zvýraznění přímo vizualizovány na agarosovém gelu (Akopyanz 1992).

Nejnovější přístup, který se zatím vyvíjí, je snaha o využití kombinace několika molekulárních technik, čímž se spojuje výpovědní hodnota jednotlivých markerů, se kterými tyto techniky pracují (Awise 2004). Příkladem může být spojení metody SNP a STR do nové techniky příznačně nazvané SNPSTR (Mountain 2002).

### **2.6.2. Specifika fylogeografických studií u rostlin**

Většina fylogeografických studií, zejména v počátcích rozvoje této disciplíny, se týkala živočichů a analýzy jejich mitochondriální DNA (mtDNA). Tato kruhová molekula je dosud nejpoužívanější molekulární marker. Rostlinná mtDNA oproti tomu, obsahuje několik nedostatků, zejména zde dochází k pomalé substituci nukleotidů, což způsobuje malou vnitrodruhovou variabilitu. Dále je tato molekula náchylná ke značným rekombinacím (Schaal 1998). Vhodnější variantou pro fylogeografické studie u rostlin se ukázala chloroplastová DNA (cpDNA). Stejně jako u živočišné mtDNA se i genom cpDNA dědí po jednom z rodičů, u převážné většiny rostlin po mateřské linii, pouze u jehličnanů po linii otcovské (Cruzan 1998). cpDNA je navíc hojně obsažena v listech, což umožňuje její snazší izolaci (Karp et al. 1996). Díky vnitrodruhovému polymorfismu u některých druhů představuje cpDNA vhodný marker pro vnitrodruhové fylogeografické studie (Demesure 1996). Pro studium mezidruhových rozdílů je využívána také jaderná rDNA (ribozomální DNA) (Karp et al. 1996).

### 2.6.3. *Fylogeografické studie na Šumavě*

Šumavy se bezprostředně týkají pouze dvě studie, a sice izoenzymová analýza smrku ztepilého (*Picea abies*) a výzkum genetické rozličnosti hořce panonského (*Gentiana pannonica*).

Hořec panonský představuje vzácný druh, který byl v minulosti téměř vyhuben díky sběratelům jeho kořenů (léčitelství). Dnes roste roztroušeně na horských loukách a v karech ledovcových jezer. Šumava je jediným pohořím mimo Alpy, kam se tento druh během ledové doby rozšířil. Jedná se též o jeho nejsevernější přirozenou lokalitu (Žíla 2005). K porozumění dynamiky populace tohoto hořce a jeho ekologie je kromě klasických ekologických metod využít i molekulární přístup, který může být využit při managementu ochrany tohoto druhu. Zkoumány byly dvě populace (jedna z oblasti Horské Kvildy a druhá z okolí Zhůří) pomocí RAPD markerů, pro porovnání bylo analyzováno i několik vzorků z Krkonoš a Jeseníků. Výsledky ukázaly nejen malé odlišnosti, ale i vzájemný průnik a koincidenci mezi místními populacemi a zřetelné odlišení obou mimošumavských populací. Další výzkum se má zaměřit na ostatní markery – mikrosatelity a sekvenování DNA (Čurn et al. 2001).

Co se týká smrku ztepilého, byla provedena izoenzymová analýza genetické struktury tří autochtonních populací tohoto druhu. Jedna populace (z oblasti Radvanického hřbetu) se od ostatních dvou (oblast Plesné a Trojmezí) odlišovala o něco nižším počtem alel a vyšší heterozygotností. Tyto difference mohou být způsobeny odlišnými přírodními podmínkami v místech výskytu této dřeviny (Mánek 1999).

#### 2.6.4. Vývoj květeny v dobách ledových a meziledových podle fylogeografických studií

Jak již bylo napsáno v obecné části, vývoj květeny Šumavy byl nejvíce ovlivněn během holocénu, proto budou na následujících stránkách popsány výsledky fylogeografických studií týkající se vývoje vegetace během glaciálů a interglaciálů v Evropě, zejména se zaměřením na Alpy, odkud se na Šumavu mnohé prvky rozšířily. Žádná z těchto prací se přímo Šumavy netýká, budou zde však zmíněny rostliny, které se vyskytují i zde.

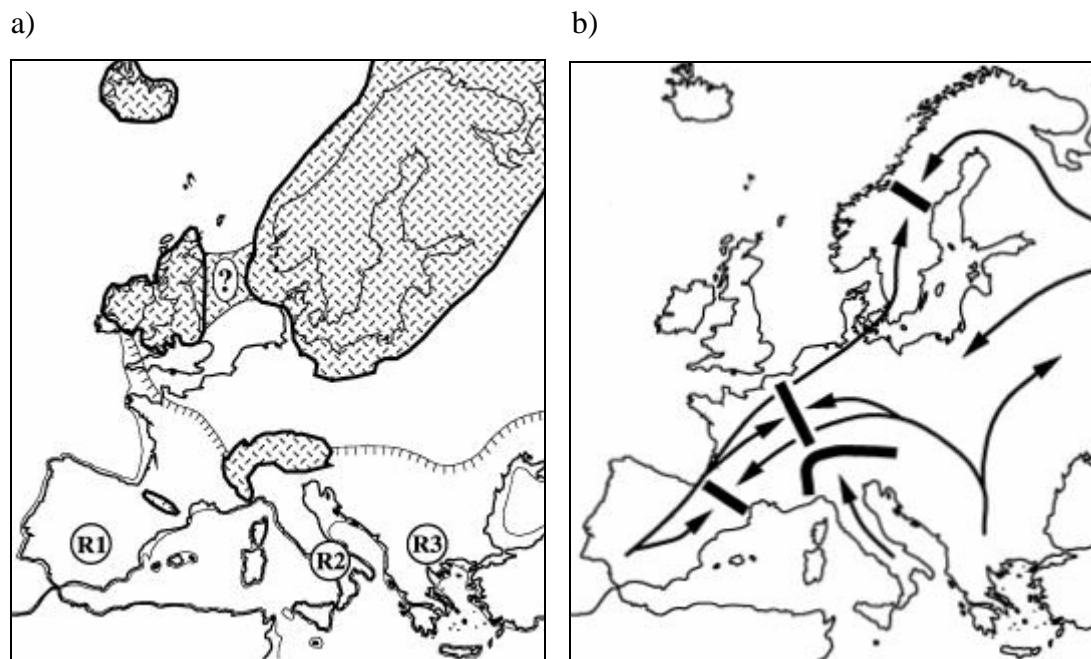
Současná genetická vnitrodruhová diverzita je významným vodítkem při zkoumání vlivů rozsáhlých opakujících se klimatických změn během kvartéru (Avice 2000). Tyto změny opakovaně vyvolávaly posuny v rozšíření druhů a vymírání populací a genotypů. Znalost těchto klimatických změn ve spojitosti s morfologickými a karyologickými daty vedla k vyslovení četných biogeografických hypotéz vysvětlujících původ a současné rozšíření flóry v daných regionech. Rozvinuly se dvě základní teorie. Původnější z nich předpokládá částečné přežívání druhů i v oblastech pokrytých ledovcem na místech zvaných nunataky (místa nepokrytá ledem, zejména skalnaté útvary), podle kterých se tato teorie také nazývá.

Na počátku 60. let se objevila novější hypotéza, podporována nyní výzkumem molekulárních dat, která předpokládá přežívání druhů ve vhodných lokalitách, tzv. refugiích v jižní části Evropy, odkud tyto druhy v interglaciálech expandovaly do severnějších oblastí, které tak představovaly „nepopsanou tabuli“ (*tabula rasa* – tak zní i název této teorie) (Brochmann 2003). Existencí těchto refugií se zde budu dále zabývat. Díky molekulárním výzkumům několika druhů, jak živočichů tak rostlin, se předpokládá výskyt třech základních refugií, jak ukazuje obr. 2a. Tyto oblasti se nacházejí v horských oblastech jižní Evropy.

Důležité je přežívání druhů zde nejen v chladných obdobích, ale i v interglaciálech, jelikož místní vymizení druhu v teplých oblastech by mohlo vést k vymření celého taxonu během následujícího ochlazení (Taberlet et al. 1998). Z balkánského refugia pochází všechny druhy z východu a mnoho západních druhů. Vysoké a i v interglaciálech zaledněné Alpy bránily mohutnější expanzi druhů z italského refugia k severu. Podobnou, ovšem snadněji překonatelnou bariérou představovaly Pyreneje při šíření druhů z iberského refugia. Expandující druhy z odlišných refugií se při svých cestách setkávaly a vytvářely se tak hybridní zóny, které nazýváme „suture zones“, jejich přibližnou lokalizaci ukazuje obr. 2b. Hlavní z nich představují Alpy a střední Evropa (Hewitt 2000). Cesty, kudy se druhy z těchto refugií šířily, jsou zde ukázány na konkrétních případech.

Obr. 2 – Evropa: základní refugia a migrační cesty rostlin v postglaciálu

- a) základní refugia v Evropě během glaciálů (R1, R2, R3), šrafovaná oblast představuje zalednění během posledního glaciálu
- b) hlavní migrační cesty rostlin v postglaciálu (šipky) a „suture zones“ (silné čáry)
- (Taberlet et al. 1998)



Jedle bělokorá (*Abies alba*) – isoenzymová analýza poukazuje na existenci 5 refugií během posledního zalednění, a sice Balkán, střední Itálie, JV Francie, Pyreneje a Kalábrie. Současná populace tohoto jehličnanu pochází z prvních dvou jmenovaných lokalit. Dochází též k intenzivnímu míšení v místě setkání populací z těchto refugií. Kalábrie a Pyreneje představují izolované oblasti, odkud se populace nešířily (Konnert 1995). Území severně od Alp bylo osídleno tímto druhem z refugia ve střední Itálii, a sice 2 různými migračními cestami. První z nich, západní, vedla přes alpské průsmyky ve Švýcarsku a západním Rakousku. Východní cesta vedla podél východního podhůří Alp a druh se dále šířil do hercynských pohoří (2 vzorky této analýzy pocházejí z bavorské strany Šumavy z oblasti Zwieselu). Předpokládá se, že během kolonizace byla jedle doprovázena bylinnými druhy. Zatímco západní migrační cesta byla patrně využívána druhem *Aposeris foetida* (razilka smrdutá), východní cestou se společně s jedlí šířila i řeřišnice trojlístá (*Cardamine trifolia*) (Breitenbach-Dorfer 1997).

Smrk ztepilý (*Picea abies*) – tento druh je pro Šumavu velmi významný, nejen z fylogeografického hlediska, proto zde bude jeho fylogeografický výzkum zmíněn podrobněji. Oproti předchozímu druhu představuje smrk chladnomilnější dřevinu a ve třech zmiňovaných refugiiích se vůbec nevyskytoval (Taberlet et al. 1998). Refugia pro tuto dřevinu se nacházela v Rusku v oblasti Moskvy, Karpatech a Dinárských Alpách, jak ukazují např. analýzy EST-PCR markeru cpDNA (Bozhko et al. 2003). Oblast střední Evropy je charakterizována ochuzenou genetickou variabilitou tohoto druhu, díky tzv. bottleneck efektu (během snížení početnosti populace došlo k vymizení určitých alel, které byly při dalším navýšení počtu jedinců nenávratně ztraceny). Předpokládá se, že smrk ve střední Evropě je stále v procesu diferenciaci a adaptace. Zároveň je také ohrožen následky kyselých dešťů a znečištěným ovzduším a stává se tak nejčastější obětí při vymírání lesů v této oblasti (Lagercrantz 1990). Molekulární markery jsou využívány proto i ve výzkumech sledujících odolnost druhu vůči antropogenním faktorům. Např. Bozhko et al. (2003) porovnávali jedince odolné a citlivé vůči zvýšenému obsahu NaCl v půdě (ze solení silnic) v Bavorsku pomocí cyklofilinového markeru a byly zjištěny genetické odlišnosti při jejich srovnání.

Buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) – tento druh vykazuje značnou homogenitu ve sledovaném PCR-RFLP markeru cpDNA mezi populacemi ze severního Španělska, Francie, Německa, Polska a Balkánu. Pouze populace z Itálie vykazuje jisté odlišnosti. Tyto výsledky jsou ve shodě s pylovými analýzami tohoto anemofilního druhu provedenými v 80. letech. Obě tyto studie lokalizují jedno refugium do oblasti balkánských Karpat, odkud se tento druh rozšířil do celé Evropy a druhé refugium do oblasti Kalábrie, odkud tento buk expandoval do zbytku Itálie (Demesure 1996).

Dub (*Quercus spp.*) – fylogeografické studie PCR-RFLP markerů rozpoznaly 23 haplotypů cpDNA, což indikuje značnou hybridizaci a introgresi mezi 8 rozeznávanými druhy dubu. Dále byly určeny 3 hlavní linie haplotypů, které patrně pocházejí z refugii na Balkáně, Iberském poloostrově a Itálie (Taberlet et al. 1991). Tyto výsledky jsou ve shodě s dříve prováděnými pylovými analýzami (Newton 1999).

Jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior* L.) – studie využívající PCR-RFLP a mikrosatelity se zabývaly postglaciální historií této dřeviny. Odhalily 4 odlišné haplotypy, které se rozšířily ze 4 refugii – Pyrenejského poloostrova, Itálie, východních Alp a Balkánu. Vzorky odebrané na

našem území (včetně Šumavy) odpovídají podle této studie rozšíření z východoalpského refugia, odkud začaly expandovat směrem k západu do střední Evropy přibližně před 9500 lety (Heuertz 2004).

Bříza bělokorá (*Betula pendula* Roth) – v době glaciálu nebyl tento druh, narozdíl od teplomilnějších druhů, omezen na refugia v jižní Evropě, ale zřejmě se velmi roztroušeně vyskytoval u hranice zalednění, odkud se poté velice rychle rozšířil. Největší genetická variabilita (PCR-RFLP marker cpDNA) tohoto druhu byla nalezena na Urale, ve střední Evropě a v jižním Švédsku (Palmé et al. 2003).

Borovice lesní (*Pinus sylvestris*) – na základě RFLP analýzy u 38 populací tohoto druhu v Evropě byly rozpoznány 3 hlavní mitotypy (varianty mtDNA), což indikuje kolonizaci tohoto území ze 3 různých refugií. Mitotyp *a* byl nalezen v západní a střední Evropě, Rusku a jižním Švédsku, mitotyp *b* v severní Skandinávii a všechny 3 hlavní mitotypy (*a, b* a *d*) ve Španělsku (Sinclair 1999). Obdobných výsledků bylo dosaženo při analýze mitochondriálního intronu *nad1* u 747 stromů z 23 populací v Evropě. Tato studie rozlišila 2 mitotypy *a* a *b*, které se společně vyskytovaly na Pyrenejském poloostrově, zatímco ve zbytku Evropy se ve všech případech kromě jediné výjimky nacházel pouze mitotyp *a* (Soranzo et al. 2000).

Olše lepkavá (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) – analýza cpDNA odhalila 13 haplotypů tohoto druhu po celé Evropě a na základě této studie se má za to, že většina střední a severní Evropy byla osídlena z karpatského refugia (King et Ferris 1998).

Šídlatky (*Isoetes*) – studie Rydinové a Wilkströma (2002) se zabývala fylogenetickými vztahy 18 druhů tohoto rodu pomocí plastidových *rbcL* sekvencí. Byly odděleny dvě skupiny – jedna jihoamerická a západoafrická a druhá obsahující šídlatky ze zbytku světa (zahrnující i druh *Isoetes lacustris* rostoucí na Šumavě). Detailnějších výsledků však dosaženo nebylo.

Tolije bahenní (*Parnassia palustris* L.) – allozymová studie 528 rostlin z celé Evropy prokázala imigraci této rostliny do severní Evropy na začátku holocénu dvěma odlišnými cestami, východní a západní. Jedinci v severní i střední Evropě vykazovali podobnou genetickou variabilitu (Borgen et Hultgård 2003).

### Studie se zaměřením na Alpy:

Teorie nunataků a *tabula rasa* popisované výše byly diskutovány i v Alpách, i když v menší míře než u arktických rostlin. Podrobné znalosti o geologii a topologii tohoto území a detailní přehled o klimatických změnách a pohybech ledovce během pleistocénu řadí Alpy k vhodnému území pro fylogeografické studie (Stehlik et al. 2002).

AFLP studie jednoho arкто-alpínského druhu, pryskyřníku ledovcového (*Ranunculus glacialis*) v Alpách, Pyrenejích a Tatrách a severní Evropě odhalila značnou genetickou podobnost mezi vzorky v severní Evropě a východních Alpách. Mezi jedinci v severní Evropě byla nalezena jen velmi malá genetická variabilita, což odpovídá poměrně nedávnému osídlení tohoto území právě z oblasti východních Alp, kde je genetická variabilita jedinců poměrně značná. Vzorky z Alp a Tater se geneticky výrazně odlišovaly (Schönswetter et al. 2002). Východní Alpy jakožto glaciální refugium několika alpínských druhů bylo ověřováno ve studii Tribsche a Schönswettera (2003). Použitá paleoenvironmentální a fylogeografická data potvrdila existenci některých možných refugií jednak na silikátovém podloží (východ Centrálních Alp, jihozápadní Dolomity, Alpi Orobie a jižní Alpi Ticinesi) i na neutrálním podkladu (jihozápadní Vysoké Taury). Studie zároveň podporuje myšlenku, že při jižní a východní hranici Alp se mohla nacházet refugia druhů nynějších severských lesů. Pro tuto hypotézu však dosud chybí potřebné množství fylogeografických dat.

RFLP a RADP analýza dalšího arкто-alpínského druhu v Alpách (*Saxifraga oppositifolia* L.) nastínila možnost přežití během glaciálů v oblastech nunataků (nejde však o definitivní potvrzení) a postglaciální imigraci jedinců z jiných míst (severní Evropa) (Holderegger et al. 2002).

### 3. Závěr

Porovnáme-li výsledky klasických fyto geografických a novějších fylogeografických studií, zjistíme, že oba tyto přístupy docházejí ve svých závěrech k podobným výsledkům co se týká způsobu rozšíření jednotlivých druhů. Genetické studie slouží spíše ke zpřesnění a potvrzení dřívějších výzkumů (pylové analýzy apod.). Využívány jsou různé fylogeografické markery a metody, každá z těchto technik nachází v této oblasti své specifické zastoupení. V oblasti naší republiky, která je v rámci střední Evropy jednou z hlavních migračních křižovatek mnoha druhů a u některých tvoří i mezní hranici jejich rozšíření, by takové studie zajisté našly své uplatnění. Teprve spojením několika fylogeografických analýz společně s původními fyto geografickými a ekologickými daty je dosaženo nejpravděpodobnějšího a nejpresnějšího vysvětlení, jak a odkud se sledované druhy šířily.

Cílem práce bylo vyhledávání fylogeografických studií druhů, které sem migrovaly z Alp a jejichž vyšší zastoupení odlišuje vegetaci Šumavy od jiných pohoří ČR. Dále byly vyhledávány studie o endemitech, glaciálních reliktech a atlantickém geoelementu na Šumavě, které jsou uváděny v literatuře (Skalický 1998). Bohužel těchto studií mnoho provedeno nebylo, a tak zde popsané práce se týkají alespoň těch druhů, jejichž vzorky byly analyzovány z jiných území a které se na Šumavě vyskytují (kromě dubu, který má těžiště výskytu spíše v nižších polohách Šumavského podhůří). I když se žádná z výše zmiňovaných studií bezprostředně Šumavy netýká (pouze u jedle bělokoré (*Abies alba*) byly 2 vzorky odebrány z Bavorského lesa z oblasti Zwieselu a u olše lepkavé (*Alnus glutinosa*) přímo ze Šumavy), je velice pravděpodobné, že toto pohoří sehrálo určitou roli jako koridor při migraci rostlin z Alp do severní Evropy či opačným směrem. Více by prokázaly analýzy zde rostoucích rostlin. Některé druhy šumavské flóry jsou z hlediska migračních souvislostí obtížněji řešitelné. Jedná se zejména o druhy arko-alpínské a boreo-montánní, jejichž areály jsou dosti rozsáhlé a jejich migrační cesty mohly být dosti rozdílné. Proto by si největší pozornost zasloužily druhy rašelinišť, zejména slatí.

Velký význam by zajisté měly fylogeografické studie při zjišťování původu druhů na Šumavě. Konkrétně například u šafránu bělokvětého (*Crocus albiflorus*), jehož zaručeně původní rozšíření je vázáno pouze na Alpy, který se mohl rozšířit až na Šumavu. Zde je ovšem registrován jen poměrně krátkou dobu a ve starší literatuře o něm ze Šumavy zmínka není (první zmínka o něm je z roku 1974). Navíc není jisté, zda se nerozšířil jako pěstovaný druh ze zahrad (Pavlíčko et Bufková 1997). Obdobně by mohly genetické studie přispět



k řešení problému původnosti popelivky sibiřské (*Ligularia sibirica* (L.) Cass.), která byla na Šumavě objevena až v roce 1984 u rybníku Olšina u Otic a dosud není zcela jasné, zda se jedná o původní výskyt (Štech 1997).

Fylogeografické a genetické studie by zde bylo možné využít i při řešení taxonomických otázek u problematických druhů, např. u bříz (zejména *Betula pubescens*) (Šída 1997) nebo klikvy (*Oxycoccus*) (Suda 1997).

Dále by bylo možné využít fyto geografických studií při managementu ochrany malých populací (doplňování genofondu z geneticky velmi podobných populací z jiných regionů, např. z oblastí, kam se druh odtud rozšířil nebo naopak odkud se dostal na Šumavu).

#### 4. Literatura:

- AKOPYANZ N. et al. (1992). PCR-based RFLP analysis of DNA sequence diversity in the gastric pathogen *Helicobacter pylori*. *Nucleic Acid Research* 20: 6221 – 6225
- ANDĚRA M., ZAVŘEL P. et al. (2003). Šumava – příroda, historie, život, Baset, Praha
- AVISE J. C. (2000). *Phylogeography, the history and formation of species*, Harvard University Press, Cambridge
- AVISE J. C. (2004). *Molecular markers, natural history and evolution*, 2nd edition, Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts
- BORGEN L. et HULTGARD U. (2003). *Parnassia palustris*: a genetically diverse species in Scandinavia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 142: 347 - 372
- BOZHKO M. et al. (2003). A cyclophilin gene marker confirming geographical differentiation of norway spruce populations and indicating viability response on excess soil-born salinity. *Molecular Ecology* 12: 3147 – 3155
- BREITENBACH-DORFER et al. (1997). The contact zone between two migration routes of silver fir revealed by allozyme studies. *Plant Systematics and Evolution* 206: 259 - 272
- BROCHMANN CH. et al. (2003). Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon* 52: 417 - 450
- BROOKES A. J.(1999). The essence of SNPs. *Gene* 234: 177 - 186
- CRUZAN M. B. (1998). Genetic markers in plant evolutionary ecology, *Ecology* 79: 400 – 412
- ČURN V., DOLANSKÁ L. et HARAŠTOVÁ M. (2001). Genetic variation in populations of *Gentiana pannonica* (L.) Scop.. *Silva gabreta* 7: 141 - 146
- DEBRAUWERE H. et al.(1997). Differences and similarities between various tandem repeat sequences: Minisatellites and microsatellites. *Biochimie* 79: 577 – 586
- DEMESURE B., COMPS B. et PETIT R.J. (1996). Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50: 2515 - 2520
- HEJNÝ S. et SLAVÍK B. (1988). *Květena České socialistické republiky, Vol.1*, Academia Praha
- HENDRYCH R. (1984). *Fytogeografie*, SPN Praha
- HEUERTZ M. et al. (2004). Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Molecular Ecology* 13: 3437 - 3452

- HEWITT G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405: 907 – 913
- HOLDEREGGER R., STEHLIK I. et ABBOTT R.J. (2002). Molecular analysis of the Pleistocene history of *Saxifraga oppositifolia* in the Alps. *Molecular Ecology* 11: 1409 - 1418
- HRDOUŠEK D. (1996). Dendroekologická charakteristika reliktních borových porostů u Rejštejna na Šumavě. Diplomová práce
- CHÁBERA S. (1987). Příroda na Šumavě, Jihočeské nakladatelství, České Budějovice
- JENÍK J. et PRICE M. F. (1994). Biosphere reserves on the crossroads of Central Europe, Empora 1994
- KARP A., SEBERG O. et BUIATTI M. (1996). Molecular techniques in the assessment of botanical diversity. *Annals of Botany* 78: 143 – 149
- KING R. A. et FERRIS C. (1998). Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa*, *Molecular Ecology* 7: 1151 - 1163
- KONNERT M. et BERGMANN F. (1995). The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, *Pinaceae*) in relation to its migration history, *Plant systematics and Evolution* 196: 19 – 30
- LAGERCRANTZ U. et RYMAN N. (1990). Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): Concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution* 44: 38 – 55
- LEOPOLDOVÁ J. (1984). Příspěvek k fyto geografickému členění sušické části Šumavy a Předšumaví. In: MLADÝ F. (1984): Problémy fyto geografického členění ČSSR, Academia Praha
- LOŽEK V. (1999). Ochranné otázky ve světle vývoje přírody – 2.část – Vývoj současných ekosystémů. *Ochrana přírody* 54: 35 – 40
- MÁNEK J. (1999). Genetic structure of three natural Norway spruce populations in the Šumava mountains determined by isoenzyme analysis. *Silva Gabreta* 3: 173 - 182
- MOUNTAIN J. L. et al. (2002). SNPSTRs: Empirically Derived, Rapidly Typed, Autosomal Haplotypes for Inference of Population History and Mutational Processes. *Genome research* 12: 1766 - 1772
- NEWTON A. C. et al. (1999). Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species. *Tree* 14: 140 - 145
- OUBORG N.J., PIQUOT Y. et VAN GROENENDAEL J. M. (1999). Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87: 551 – 568
- PALMÉ A. E. et al. (2003). Postglacial recolonization and cpDNA variation of silver birch, *Betula pendula*. *Molecular Ecology* 12: 201 - 212

- PARKER P. P. et al. (1998). What molecules tell us about populations: Choosing and using a molecular marker. *Ecology* 79: 361-382
- PAVLÍČKO A. et BUFKOVÁ I. (1997). Šafrán bělokvětý (*Crocus albiflorus*) na Šumavě. *Zprávy České botanické společnosti* 32/2 (1997): 149 – 152
- PIECHOVÁ L. (1980). Studie o rozšíření vybraných druhů květeny Předšumaví a Šumavy v povodí Volyňsky. Diplomová práce
- PROCHÁZKA F. (2000). Šumavské křídlatky – mýty a skutečnost. *Silva Gabreta* 5: 83-92
- PROCHÁZKA F. et ŠTECH M. (2002). Komentovaný černý a červený seznam cévnatých rostlin české Šumavy. Eko-Agency KOPR, Vimperk
- QUELLER D. C. et STRASSMANN J. E. (1993). Microsatellites and kinship. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 285 – 288
- RYDIN C. et WILKSTRÖM N. (2002). Phylogeny of *Isoetes* (Lycopsida): resolving basal relationships using *rbcL* sequences. *Taxon* 51: 83 - 89
- SCHAAL B.A. et al. (1998). Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* 7: 465 – 474
- SCHÖNSWETTER P. et al. (2002). Out of the Alps: colonization of Northern Europe by East Alpine populations of the Glacier Buttercup *Ranunculus glacialis* L. (Ranunculaceae), *Molecular Ecology* 12: 3373 - 3381
- SINCLAIR W.T., MORMAN J.D. et ENNOS R.A. (1999). The postglacial history of Scots pine in Western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8: 83 – 88
- SKALICKÝ V. et KIRSCHNEROVÁ L. (1993). Rozbor květeny západní části šumavských plání a kontaktních území. Plzeň
- SKALICKÝ V. (1998). Fytogeografický rozbor květeny Šumavy a přilehlých území. *Zprávy České botanické společnosti* 32/2 (1997): 117 - 121
- SOFRON J. (2001). Nástin fytogeografie Šumavy se zaměřením na národní park, *Silva Gabreta* 2001 Supplementum 1: 26 – 28
- SOFRON J., NEUHÄUSLOVÁ Z. et WILD J. (2001). Podnebí, *Silva Gabreta* 2001 Supplementum 1, Vimperk, s. 22 – 25
- SORANZO N. et al. (2000). Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology* 9: 1205 – 1211

- SUDA J. (1997). Taxonomická problematika rodu *Oxycoccus* v ČR se zvláštním zřetelem k území Šumavy. Zprávy České botanické společnosti 32/2 (1997): 189 – 195,
- STEHLIK I., SCHNELLER J. J. et BACHMANN K. (2002). Immigration and *in situ* glacial survival of the low-alpine *Erinus alpinus* (Scrophulariaceae). Biological Journal of the Linnean Society 77: 87 – 103
- ŠÍDA O. (1997). První přiblížení k problematice bříz (*Betula*) na Šumavě. Zprávy České botanické společnosti 32/2 (1997): 187 – 188
- ŠTECH M. (1997). Popelivka sibiřská, *Ligularia sibirica* – nový původní druh pro květenu Šumavy. Zprávy České botanické společnosti 32/2 (1997): 142 – 144
- TABERLET et al. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization in Europe. Molecular Ecology 7: 453 – 464
- TRIBSCH A. et SCHÖNSWETTER P. (2003). Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. Taxon 52: 477 - 497
- VOS P. et al. (1995). AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. Nucleic Acid Research 23: 4407 - 4414
- WILLIAMS J. et al. (1990). DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acid Research 18: 6531 - 6535
- ZATLOUKAL V. (2001). NP Šumava – historie vzniku, poslání, základní údaje, Silva Gabreta 2001 Supplementum 1: 15 - 18
- ŽÍLA V. (2005). Atlas šumavských rostlin, Karmášek