

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Biologie a ekologie *Salix lapponum* L.
se zaměřením na problematiku ekologie pohlaví**

Biology and ecology of *Salix lapponum* L. with focus on ecology of sex

Diplomová práce

Soňa Hrachová

B1501 Biologie, Botanika, Prezenční forma studia

Vedoucí práce: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D.

Olomouc 2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením vedoucího práce RNDr. Martina Duchoslava, Ph.D. Uvedla jsem všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Olomouci 10. srpna 2011

podpis:

Poděkování

Ráda bych zde poděkovala především svému vedoucímu diplomové práce RNDr. Martinu Duchoslavovi, Ph.D., za odborné vedení, pomoc při řešení problémů a ochotné předávání nabytých zkušeností. Cením si především jeho vstřícnosti a trpělivosti na dlouhé cestě ke vzniku konečné verze této práce, při které mi věnoval mnoho svého času. Dále bych chtěla poděkovat RNDr. Martinu Dančákovi, Ph.D., za pomoc při determinaci cévnatých rostlin subalpínského bezlesí Krkonoš a stejně tak RNDr. Zbyňku Hradílkovi, Ph.D., za velmi časově náročnou determinaci velkého množství mechorostů ze studovaných lokalit. Dík patří také RNDr. Radimu Vašutovi, Ph.D., který stojí za zrodem nápadu studovat *Salix lapponum* na našem území.

Děkuji svému kolegovi Michalu Hronešovi za pomoc při sběru dat, determinaci cévnatých rostlin, spolupráci při řešení problematiky týkající se více či méně tématu práce a v neposlední řadě za velkou podporu v průběhu celého studia. Rovněž děkuji Ing. Kamilu Řehákovi za pomoc při sběru dat a materiální podporu v extrémních podmínkách nejvyššího pohoří ČR.

Dále děkuji katedře ekologie UP za umožnění realizace analýz půdních vzorků, především RNDr. Petru Hekerovi, Ph.D., za ochotu poskytnout pomoc za každé situace a nevyčerpatelnou dobrou náladu. Děkuji také kolegyni Vendule Šimkové za velmi příjemnou spolupráci a cennou pomoc v laboratoři.

Chtěla bych také poděkovat Správě Krkonošského národního parku za umožnění sběru dat v první zóně zahrnující nejvýznamnější území národního parku.

Největší dík patří oddělení biosystematiky a ekologie rostlin katedry botaniky UP. Ze srdce děkuji všem jeho pracovníkům, díky kterým bylo studium pro celý náš ročník nezapomenutelnou etapou života. Atmosféra, kterou na našem oddělení vytvářejí, je nepopsatelná a zarytá hluboko pod kůží nás všech. Děkuji...

Závěrem bych chtěla tuto práci věnovat svým rodičům, bez jejichž velké materiální a duchovní podpory bych nemohla dojít až na toto životní rozcestí, odkud už mě čeká cesta na vlastní pěst.

V Olomouci 10. srpna 2011

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Soňa Hrachová

Název práce: Biologie a ekologie *Salix lapponum* L. se zaměřením na problematiku ekologie pohlaví.

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra botaniky PřF UP

Vedoucí práce: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D.

Rok obhajoby: 2011

Abstrakt:

Silně ohrožené druhy jsou významnou součástí květeny České republiky. Pro zajištění efektivní ochrany je nezbytná znalost jejich biologie a ekologie. Předmětem této studie je ekologie silně ohroženého glaciálního reliktu, dvoudomé vrby *Salix lapponum* L., která se v ČR vyskytuje pouze v nejvyšších polohách Krkonoš a na jediné lokalitě v Hrubém Jeseníku. Byla studována šířka ekologické amplitudy druhu analýzou vybraných chemických parametrů půd a za pomoci bioindikace. Byly srovnávány ekologické podmínky, druhové složení a biometrické vlastnosti rostlin přirozených a vysázených lokalit druhu. Byla také studována ekologická diferenciace, prostorová diferenciace a biometrické vlastnosti rostlin samčího a samičího pohlaví. Bylo zjištěno, že studovaný druh preferuje stanoviště s vysokou půdní vlhkostí, extrémně kyselou půdní reakcí a nízkou koncentrací živin, s výjimkou hořčíku. Mezi porosty přirozenými a vysázenými nebyly zjištěny rozdíly v ekologii, byly však prokázány rozdíly v biometrii. Nebyla zjištěna ekologická diferenciace pohlaví. Rozdíly v biometrii rostlin odlišného pohlaví se ukázaly v případě výšky keře, při čemž samčí rostliny dosahovaly vyšší výšky než samičí. Prostorová segregace rostlin opačného pohlaví nebyla prokázána.

Klíčová slova: Krkonoše, výsadba, pohlaví, ekologická diferenciace, prostorová segregace, bioindikace

Počet stran: 91

Počet příloh: 3

Jazyk: čeština

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Soňa Hrachová

Title: Biology and ecology of *Salix lapponum* L. with focus on ecology of sex.

Type of thesis: Master thesis

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacky University

Supervisor: RNDr.Martin Duchoslav, Ph.D.

The year of presentation: 2011

Abstract:

The endangered species are an important part of the Czech flora. The knowledge of its biology and ecology is necessary to provide an efficient protection. This study is focused on ecology of the endangered glacial relict – dioecious willow *Salix lapponum* L.- which occurs in the Czech Republic only in the highest locations of the Giant Mountains (Krkonoše) and the only locality in Hrubý Jeseník. I investigated ecological amplitude of the species by analysis of the selected chemical soil parameters and using bioindication. Ecological conditions, species composition and biometric features of plants were compared between natural and planted species localities. The ecological differentiation, the spatial differentiation and biometric features of male and female plants were investigated as well. It was detected that this species prefers habitats with high soil moisture, extremely acid soil reaction and low nutrient concentration excluding magnesium. Ecological differences between natural and planted localities were not detected, unlike biometric differences. Ecological male and female differentiation was not detected. Biometric differences between the sexes were found out in case of shrub height – male plants are higher than female plants. Spatial segregation between male and female plants was not found out.

Keywords: Krkonoše, sex, planting, ecological differentiation, spatial segregation, bioindication

Number of pages: 91

Number of appendices: 3

Language: Czech

Obsah

ÚVOD	8
1 Úvod do problematiky ekologie druhu	8
1.1 Ekologické faktory a zdroje ovlivňující výskyt a vitalitu rostlin.....	8
1.2 Ekologie rostlin subalpínského bezlesí.....	9
1.3 Ekologie <i>Salix lapponum</i>	9
1.4 Rozšíření <i>Salix lapponum</i> v ČR.....	11
1.5 Původ populací <i>Salix lapponum</i> na území ČR.....	12
2 Úvod do problematiky ekologie pohlaví	13
2.1 Dvoudomé rostliny.....	13
2.2 Pohlavní determinace dvoudomých rostlin.....	13
2.3 Poměr pohlaví v populacích dvoudomých rostlin.....	14
2.4 Ekologie pohlaví dvoudomých rostlin.....	16
3 Cíle práce	17
METODIKA	18
1 Charakteristika studovaného taxonu	18
2 Charakteristika lokalit	19
2.1 Studované lokality s přirozenými populacemi.....	19
2.2 Studované lokality s početnou výsadbou.....	20
3 Sběr dat	22
4 Analýza půdních vzorků	24
4.1 Stanovení momentní vlhkosti půdy.....	24
4.2 Stanovení půdní reakce.....	25
4.3 Stanovení organického dusíku.....	25
4.4 Stanovení fosforu.....	26
4.5 Stanovení vápníku.....	26
4.6 Stanovení hořčíku.....	26
5 Analýza dat	26
5.1 Stanovení ekologické amplitudy druhu.....	27
5.2 Porovnání přirozených × vysázených lokalit.....	27
5.3 Ekologická diferenciacce pohlaví.....	29
5.4 Biometrické vlastnosti rostlin rozdílného pohlaví.....	29
5.5 Prostorová segregace pohlaví.....	30

VÝSLEDKY	34
1 Ekologická amplituda druhu	34
1.1 Ellenbergovy hodnoty	34
1.2 Půdní parametry	37
2 Porovnání přirozených × vysázených lokalit.....	41
2.1 Druhové složení společenstva	41
2.2 Ellenbergovy indikační hodnoty	41
2.3 Půdní parametry	46
2.4 Biometrické vlastnosti.....	53
3 Ekologická diferenciacce pohlaví	58
3.1 Druhové složení společenstva	58
3.2 Ellenbergovy indikační hodnoty	58
3.3 Půdní vlastnosti	61
4 Biometrické vlastnosti rostlin rozdílného pohlaví.....	66
5 Prostorová segregace pohlaví.....	68
DISKUZE.....	69
1 Ekologická amplituda druhu	69
2 Porovnání přirozených × vysázených lokalit.....	71
3 Ekologická diferenciacce pohlaví	73
4 Biometrické vlastnosti rostlin rozdílného pohlaví.....	74
5 Prostorová segregace pohlaví.....	75
ZÁVĚR.....	76
LITERATURA	77
PŘÍLOHA	87

ÚVOD

Rozvoj lidské společnosti si žádá stále intenzivnější využívání přírodních zdrojů, jehož následkem se znatelně mění podmínky přírodního prostředí a dochází tak k výraznému ochuzování biologické diverzity. Mnohé druhy organismů již v důsledku změn prostředí vymizely, jiné ustupují. V zájmu lidské společnosti je zachovat biologickou diverzitu co nejvyšší a zajistit tedy ohroženým druhům efektivní ochranu a zabránit tak jejich ústupu. Pro tyto účely je nezbytné studium biologie a ekologie těchto druhů a následná aplikace poznatků v aktivní ochraně přírody. Proto byl jako předmět této studie vybrán ohrožený taxon se vzácným výskytem na území České republiky, vrba laponská, *Salix lapponum* L. Jedná se o glaciální relikv, v Červeném seznamu cévnatých rostlin ČR (Holub et Procházka 2000) hodnocen jako silně ohrožený taxon, Vyhláškou MŽP ČR č. 395/1992 Sb. chráněn jako kriticky ohrožený druh. Práce je zaměřena především na ekologii druhu a její souvislosti s některými biologickými procesy. Studovaný taxon patří mezi dvoudomé rostliny, proto je předmětem studie také ekologická diferenciace samčích a samičích rostlin. Výsledky by tak měly ukázat, zda by následkem změny podmínek prostředí mohlo docházet k ústupu a následně až úplnému vymizení rostlin jednoho pohlaví. V důsledku znemožnění pohlavního způsobu reprodukce by pak došlo k postupnému snižování genetické variability druhu a tím i ohrožení jeho existence.

1 Úvod do problematiky ekologie druhu

1.1 Ekologické faktory a zdroje ovlivňující výskyt a vitalitu rostlin

Existence organismů je podmíněna prostředím, které je utvářeno na základě vzájemného působení abiotických a biotických faktorů. Faktorem rozumíme fyzikální či chemickou vlastnost prostředí, která navozuje fyziologický stav, případně indikuje odpovídající fyziologické změny organismu. Právě fyziologická odpověď organismu na životní podmínky rozhoduje o tom, zda v daném prostředí může žít či nikoliv. Mezi nejvýznamnější abiotické faktory prostředí jsou řazeny např. teplota, vlhkost či pH. Biotické faktory prostředí jsou výsledkem interakce mezi organismy, z nejvýznamnějších např. kompetice, symbióza či parazitismus.

Společně s faktory prostředí determinují existenci organismů také zdroje. Zdrojem rozumíme složku ekosystémů, která je organismy využívána či spotřebována pro růst a udržování metabolismu. Život zelených kořenujících rostlin závisí na

dostupnosti těchto základních zdrojů: (i) energii přijímané ve formě záření, (ii) zdroji uhlíku, tedy CO₂, (iii) minerálních kationtech, které získávají z půdních koloidů výměnou za ionty vodíku, a (iv) vodě a v ní rozpuštěných minerálních aniontech, které získávají pomocí kořenů z půdy (Schulze et al. 2005, Townsend 2010).

1.2 Ekologie rostlin subalpínského bezlesí

Oblasti nad horní hranicí lesa se vyznačují značnou variabilitou stanovištních poměrů na relativně malé ploše a jejich klimatickou a edafickou extremitou. V ČR nevytváří souvislý vegetační stupeň. Vyskytují se pouze v nejvyšších polohách Krkonoš, Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku, které představují nejchladnější polohy oreofytika, řazené do subalpínského a alpínského stupně. Oblasti jsou výrazně ovlivněné působením vrcholového fenoménu a anemo-orografických systémů. Charakteristická je krátká vegetační doba vyplývající z pozdního tání sněhové pokrývky a rozmrzání půdy. Sněhová pokrývka leží dlouho zvláště v místech terénních depresích, kde dochází k tvorbě závětrných turbulentních prostorů s následkem větší akumulace sněhu. Jsou to zejména ledovcové kary a zářezy vodotečí na plochách bezlesí.

Lokality jsou charakteristické vysokou půdní vlhkostí podmíněnou jak tajícím sněhem, tak proudící i prosakující vodou. Perenující sněhová pole a pády lavin působí selektivně na vegetaci. Brání expanzi konkurenčně silných druhů dřevin, jako jsou smrk nebo kosodřevina, a tím významně ovlivňují druhové složení vegetačního krytu. Kromě dlouhotrvající sněhové pokrývky a pádů lavin jsou rostliny těchto stanovišť dále adaptovány na extrémní výkyvy teplot, vysychání, vyšší intenzitu UV záření a extrémně krátké vegetační období. Vhodné podmínky zde nachází řada arko-alpínských druhů, často reliktního charakteru (Jeník 1961, 1997, Soukupová et al. 1995).

1.3 Ekologie *Salix lapponum*

Salix lapponum je diagnostický druh asociace *Salicetum lapponum* Zlatník 1928, subalpínské křoviny s vrbou laponskou, vymezené v rámci svazu *Adenostylion alliariae* Br.-Bl. 1926, subalpínské vysokobylinné nivy, třídy *Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944, subalpínské vysokobylinné a křovinné vegetace (Kočí 2007).

Asociace *Salicetum lapponum* je tvořena polykormony dominantního druhu *Salix lapponum* formující nízké křovinaté porosty o výšce 0,5 až 2 metry. Keřové patro

je obvykle rozvolněné, s pokryvností kolem 80 %, na jeho skladbě se vedle *Salix lapponum* místy podílí i *Salix silesiaca*. Bylinné patro má pokryvnost kolem 70 %, dominantou je zpravidla *Deschampsia cespitosa*. Mezi polykormony křovin nacházejí vhodné podmínky mnohé druhy vysokých širokolistých bylin, např. *Chaerophyllum hirsutum*, *Cicerbita alpina*, *Rumex arifolius*, *Veratrum album* subsp. *lobelianum* (tab. 1). Na vlhkých místech se vyskytují pramenišní a rašelinné druhy jako např. *Crepis paludosa*, *Epilobium nutans*, *Eriophorum vaginatum*, *Swertia perennis* či *Viola biflora*. Mechové patro je zpravidla mohutně vyvinuto, často dosahuje velmi vysoké pokryvnosti (Kočí 2007).

Tabulka 1. Struktura a druhové složení asociace *Salicetum lapponum* (Kočí 2007).

	Diagnostické druhy	Konstantní druhy	Dominantní druhy
Keřové patro	<i>Salix lapponum</i>	<i>Salix lapponum</i>	<i>Salix lapponum</i>
Bylinné patro	<i>Aconitum plicatum</i> <i>Adenostyles alliariae</i> <i>Bistorta major</i> <i>Calamagrostis villosa</i> <i>Cicerbita alpina</i> <i>Crepis paludosa</i> <i>Ligusticum mutellina</i> <i>Rumex arifolius</i> <i>Swertia perennis</i> <i>Trientalis europaea</i> <i>Veratrum album</i> subsp. <i>lobelianum</i> <i>Viola biflora</i>	<i>Adenostyles alliariae</i> <i>Bistorta major</i> <i>Calamagrostis villosa</i> <i>Chaerophyllum hirsutum</i> <i>Cicerbita alpina</i> <i>Crepis paludosa</i> <i>Deschampsia cespitosa</i> <i>Oxalis acetosella</i> <i>Rumex arifolius</i> <i>Trientalis europaea</i> <i>Veratrum album</i> subsp. <i>lobelianum</i> <i>Viola biflora</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>
Mechové patro	<i>Brachythecium reflexum</i> <i>Dichodontium palustre</i> <i>Philonotis seriata</i> <i>Rhizomnium punctatum</i> <i>Scapania uliginosa</i> <i>Sphagnum squarrosum</i>	<i>Rhizomnium punctatum</i>	<i>Sphagnum cuspidatum</i> <i>Sphagnum squarrosum</i>

Výskyt asociace je vázán na místa s dlouho ležícím sněhem v důsledku jeho výrazné akumulace. Jedná se zejména o hrany karů, zrašelinělé plochy karových stěn, sníženiny v okolí pramenišť nebo na obvodech rašelinišť na hřebenových plošinách (Matuszkiewicz et Matuszkiewicz 1975, Chytrý et al. 2001). Nadmořská výška porostů dosahuje kolem 1200-1400 m n.m. Sklon svahu se pohybuje od 5 do 40°, orientace je

severní až východní. Významným faktorem pro existenci společenstva je vysoká půdní vlhkost podmíněná jak dlouhým odtáváním sněhu, tak i zhoršenými odtokovými podmínkami. V důsledku konkávního tvaru reliéfu jsou stanoviště často podmáčená a dochází zde k rašelinění. Půdy jsou většinou mělké (Kočí 2007).

Studie, zabývající se ekologickými nároky samotného druhu *Salix lapponum* na území České republiky, není známá. Z několika podrobných studií prováděných na území Polska vyplývá určitá ekologická valence druhu. Zarzycki et Korzeniak (2002) uvádějí, že *Salix lapponum* preferuje vlhký a mokrý biotop s vysokou hladinou spodní vody. Fijałkowski (1958) zaznamenal preferenci stanovišť, kde se pohybovala hladina podzemní vody v rozmezí 0-40 cm pod půdním povrchem. Urban et Wawer (2001) popisují hladinu podzemní vody kolísající na hranici 0-20 cm. Půda je mezo- nebo oligotrofní s vysokým podílem organické hmoty, reakce je silně kyselá (Zarzycki et Korzeniak 2002). Fijałkowski (1958) popisuje hodnoty pH půdy kolísající v rozmezí 3,5-6,5, Urban et Wawer (2001) v rozmezí 3,2 - 4,5.

Výsledky studie v oblasti „Polesie Lubelskie Region“ (Pogorzelec 2008) ukázaly rozdíly v početnosti jedinců v závislosti na některých faktorech prostředí. Na lokalitách s extrémními hodnotami zkoumaných faktorů vody (acidita, elektrolytická konduktivita a hladina podzemní vody) byla početnost *Salix lapponum* nízká. Prokázány byly též signifikantní rozdíly obsahu iontů (NO_2^- , PO_4^{3-} , Cl^- , Mg^{2+} , Na^+) ve vodě mezi lokalitami s hojným a řídkým výskytem. Vyšší koncentrace iontů byla zjištěna na stanovištích s hojným výskytem druhu. Studie nabízí vysvětlení, že nižší početnost na stanovištích s extrémními hodnotami pH půdy může souviset se schopností absorpce živin. Množství a intenzita příjmu živin je druhově specifická, může však záviset právě na podmínkách prostředí jako např. aciditě (Pogorzelec 2008).

1.4 Rozšíření *Salix lapponum* v ČR

V České republice se *Salix lapponum* vyskytuje pouze ve dvou geografických celcích, v Hrubém Jeseníku a v Krkonoších (Chmelař et Koblížek 1990). V Hrubém Jeseníku je výskyt znám pouze z jediné lokality pod Tabulovými kameny nedaleko vrcholu Pradědu (Chmelař 1972, Chmelař et Koblížek 1990, Kočí 2007). Porost je zde pravděpodobně tvořen jediným polykormonem samičího pohlaví (Chmelař 1972). V Krkonoších je výskyt taxonu hojnější. Rozšíření na polské straně Krkonoš zahrnuje pouze 4 lokality (Kwiatkowski 2006). Na české straně bylo na základě revizí veřejných herbářových sbírek ČR a literárních rešerší zjištěno celkem 30 lokalit historického výskytu *Salix*

lapponum. Na základě terénních revizí v letech 2009-2010 (Hroneš et al. 2011) je na 14 předpokládán přirozený původ populací, při čemž na 11 z nich byl v uvedených letech potvrzen. Na 12 lokalitách se jedná o výsadby, realizované v druhé polovině 20. století v rámci projektu Rekonstrukce porostů dřevin nad horní hranicí lesa (Lokvenc 1979a, 1979b, Vašina et Zahradníková 1998). Na zbývajících 4 lokalitách je výskyt považován za sporný (Hroneš et al. 2011).

1.5 Původ populací *Salix lapponum* na území ČR

Souvislý areál rozšíření *Salix lapponum* se rozkládá na severu Eurasie, zahrnuje především severní a severovýchodní Evropu a západní Sibiř. V evropské části existují navíc oddělené reliktní lokality v některých pohořích jako například Francouzské středohoří, Sudety, Karpaty, severní část Balkánského poloostrova, Skotsko a Polsko (Laus 1927, Chmelař 1972, Chmelař et Koblížek 1990, Pogorzelec 2008). Příčinou ostrůvkovitého rozšíření je klimatické kolísání během posledních dvou milionů let, které výrazně ovlivňovalo distribuci většiny taxonů v Evropě. Opakující se glaciální a interglaciální cykly přinutily druhy ustoupit do jižnějších refugií následkem postupu ledovců a permafrostu a umožnily jim expandovat z refugií během interglaciálního oteplení (Hewitt 1996). Vznik populací *Salix lapponum* na území ČR sahá do doby postglaciální rekolonizace, kdy se po ústupu ledovců poslední doby ledové začaly mnohé druhy rostlin šířit z jižních refugií zpět na sever. Původně arktické druhy rodu *Salix* patřily díky lehkým anemochorním semenům k prvním kolonizátorům nově vzniklých biotopů. Vhodné podmínky pro dlouhodobé přežití našly zejména v horách, čímž daly vzniknout ostrůvkovitému charakteru rozšíření (Newsholme 1992, Reisch 2003).

Na území ČR, konkrétně Krkonoš, se kromě přirozených populací *Salix lapponum* nacházejí také uměle vysázené porosty. Na základě výsledků experimentu srovnání schopnosti vegetativního rozmnožování horských druhů rodu *Salix*, byla vrba laponská hojně vysazována pro účely úpravy vegetačních poměrů břehových partií vodotečí. Umělá kultivace proběhla na několika lokalitách hodnocených jako ohrožené vodní a nivální erozí. Vzhledem ke vzácnosti druhu a zajištění jeho ochrany byly z řízků odebraných z porostů nad Pančavským vodopádem pěstovány matečnice v nižších polohách, které byly využívány jako zdroj sadby (Lokvenc 1979a, 1979b, Vašina et Zahradníková 1998).

2 Úvod do problematiky ekologie pohlaví

2.1 Dvoudomé rostliny

Dvoudomost je v rostlinné říši poměrně vzácný jev, determinovaný rozlišením jedinců na samčí a samičí. Z hlediska evoluce se jedná o stav odvozený, který se vyvinul z hermafroditismu nezávisle v různých taxonomických skupinách (Charlesworth 1999, 2002). Celkové zastoupení v rostlinné říši tvoří pouze 4% druhů, jejich rozšíření však zasahuje do 38% čeledí (de Jong et Klinkhamer 2005, Ming et al. 2007). Za rozhodující moment v evoluci dvoudomosti je považován výskyt mutací pro sterilitu samčích či samičích částí květu. Fixace mutací proběhla na základě působení ekologických a genetických faktorů. Nejdůležitější role je přisuzována dostupnosti zdrojů na stanovišti a zamezení imbreedingu (Renner et Ricklefs 1995, Ming et al. 2007). Jako důkaz opakovaného nezávislého vzniku dvoudomosti z hermafroditních předků je uváděna existence hermafroditních jedinců dvoudomých druhů rostlin známá z přírodních podmínek i z kultivace (Mosseler et Zsuffa 1989).

2.2 Pohlavní determinace dvoudomých rostlin

Znalosti genetické podstaty pohlavní determinace u dvoudomých rostlin jsou prozatím velmi omezené. Ačkoliv známe tisíce dvoudomých druhů rostlin, pouze u několika málo z nich je jednoznačně prokázána existence pohlavních chromozomů (Parker 1990, Charlesworth 2002, Vyskot et Hobza 2004). Na základě mnohých studií byla popsána řada odlišných mechanismů pohlavní determinace u různých druhů rostlin. V případě *Silene latifolia*, *Carica papaya* či *Asparagus officinalis* je samčí pohlaví heterogametické a determinace je tedy založena na existenci aktivního chromozomu Y. U mnohých druhů rodu *Rumex* a *Humulus* byl prokázán tzv. *A:X dosage compensation system* (Ming et al. 2007). Je znám i multilokusový systém determinace pohlaví, např. u *Mercurialis annua* L. a *Salix viminalis* L. (Parker 1990, Alström-Rapaport et al. 1997, 1998). Také epigenetické mechanismy hrají důležitou roli ve vyjádření pohlaví u dvoudomých rostlin, zejména metylace DNA ovlivňující utváření pohlavních orgánů a uspořádání květů (Vyskot 1999). Vliv na vyjádření pohlaví byl dále prokázán u různých rostlinných hormonů. Jedná se zejména o cytokininy a auxiny (Grant et al. 1994). Hormonální regulace však nesleduje jednotné schéma. Zatímco u rodu *Mercurialis* způsobují cytokininy zvrát ze samčího pohlaví na samičí, u *Asparagus officinalis* L. je účinek hormonu zcela opačný (Alström-Rapaport et al. 1998). Jako vysvětlení značné

rozmanitosti mechanismů determinace pohlaví je uváděn vznik dvoudomosti několikrát v evoluci nezávisle v různých taxonomických skupinách (De Jong et Klinkhamer 2002).

Determinace pohlaví v případě rodu *Salix* je zřejmě autozomální jako je tomu u většiny ostatních dvoudomých taxonů (Parker 1990, Alström-Rapaport et al. 1997, 1998). Existence pohlavních chromozomů nebyla nikdy potvrzena, malá velikost a velký počet chromozomů celé čeledi *Salicaceae* ($n = 19$) znemožňuje jejich morfologické odlišení (Grant et Mitton 1979, Alström-Rapaport et al. 1997, 1998). McLetchie et Tuskan (1994) vyslovují v závěru studie hybrida *Populus trichocarpa* Torr. et Gray \times *P. deltoides* Marsh. hypotézu multilokusového systému determinace s aditivními či epistatickými interakcemi. Alström-Rapaport et al. (1997) pro *Salix viminalis* nepředpokládají určení pohlaví prostřednictvím gonozómů a na základě výsledků navazující studie (Alström-Rapaport et al. 1998) na stejném druhu potvrzují předpoklad autozomální determinace pohlaví celé čeledi *Salicaceae*. Pohlaví rostlin jmenované čeledi je pravděpodobně determinováno prostřednictvím dvou a více autozomálních lokusů s více alelami s epistatickým působením (Alström-Rapaport et al. 1998).

2.3 Poměr pohlaví v populacích dvoudomých rostlin

Poměr pohlaví v populacích dvoudomých rostlin je často nevyrovnaný. Delph (1999) na základě syntézy publikovaných studií o 44 dvoudomých druzích uvádí, že pouze 29 % zkoumaných druhů vykazovalo poměr pohlaví 1:1 a u více než poloviny (57 %) druhů byl poměr vychýlen ve prospěch samčích jedinců. Za příčinu převahy samců v populacích dvoudomých rostlin jsou považovány rozdílné reprodukční náklady pohlaví (Lloyd et Webb 1977). Z důvodu tvorby semen vymezují samičí rostliny vyšší podíl rezervních zdrojů pro reprodukci než samci, což může mít za následek vyšší citlivost ke stresu prostředí a následně vyšší mortalitu (Meagher 1981), dále nižší frekvenci kvetení, vyšší věk reprodukční zralosti (Allen et Antos 1993) nebo nižší míru klonálního růstu (Torimaru et Tomaru 2005).

Populace s převahou samic jsou u dvoudomých rostlin méně běžné. Uváděny jsou pouze u několika málo rodů (Stehlik et Barrett 2005) jako například *Silene*, *Rumex* a *Humulus*. Ve většině případů se jedná o druhy s prokázanými heteromorfními pohlavními chromozomy (Lloyd 1974). Poměr pohlaví vychýlený ve prospěch samic bývá často pozorován také u mnohých druhů rodu *Salix* (Tab. 2). Pro *Salix lapponum* je

celkový poměr samčích a samičích rostlin na území ČR roven 1:2 (Hrachová 2009), pro švédské populace Hughes et al. (2010) uvádějí 1:3.

Tabulka 2. Přehled příkladů druhů rodu *Salix* s prokázanou převahou samic v populacích.

Druh	Poměr pohlaví (♂: ♀)
<i>S. arctica</i> Pall.	1:2 (Dawson et Bliss 1989)
<i>S. cinerea</i> L.	1:2 (Alliende et Harper 1989)
<i>S. glauca</i> L.	1:3 (Dudley 2006)
<i>S. herbacea</i> L.	2:3 (Crawford et Balfour 1983)
<i>S. lapponum</i> L.	1:2 (Hrachová 2009)
<i>S. lapponum</i> L.	1:3 (Hughes et al. 2010)
<i>S. polaris</i> Wahlenb.	2:3 (Crawford et Balfour 1983)
<i>S. sachalinensis</i> F. Schmidt	1:2 (Ueno et al. 2007)

Pro vysvětlení převahy samic v populacích byla navržena řada hypotéz, žádná však není pokládána za zcela uspokojivou. Za možnou příčinu je považována gametofytická selekce v podobě kompetice pylových láček (Lloyd 1974, Stehlik et Barrett 2005), rozdílná klíčivost semen odlišného pohlaví (Alström-Rapaport 1997), lokální partnerská kompetice (de Jong et Klinkhamer 2002), rozdílná herbivorie pohlaví (Agren et al. 1999) či odlišná mortalita mezi pohlavími (Grant et Mitton 1979). Jedna z nejnovějších hypotéz (Ueno et al. 2007) vyslovena v závěru tříleté studie poměru pohlaví populací *Salix sachalinensis* popírá vliv ekologických mechanismů jako je míra růstu a mortality, klonalita a prostorová segregace pohlaví. Vychýlený poměr pohlaví v populacích vysvětluje jako výsledek poměru pohlaví uvnitř semenných populací. Studium poměru pohlaví a jeho vývoje v populacích je však omezeno podmínkou znalosti pohlavně specifických markerů pro určení pohlaví během časných stadií života jedinců (Stehlik et Barrett 2005). Alliende et Harper (1989) upozorňují, že rostliny jednoho pohlaví mohou dospět do reprodukční fáze rychleji a vytvářet tak mylný dojem o poměru pohlaví v populaci. V případě populací s převahou samic by to znamenalo, že

většina sterilních rostlin je tedy samčího pohlaví a pouze čeká déle na pohlavní dozrání. Stehlik et Barrett (2005) však použitím specifického SCAR-markeru pro samčí pohlaví prokázali převahu samic i u nekvetoucích jedinců *Rumex nivalis* Hegetschw., a to s velmi vysokým zastoupením (78 %). Podpořili tak hypotézu vlivu poměru pohlaví semenných populací (Ueno et al. 2007).

2.4 Ekologie pohlaví dvoudomých rostlin

U mnohých druhů dvoudomých rostlin byl zjištěn specifický pattern rozšíření jedinců odlišného pohlaví na stanovišti. Jedná se o tzv. prostorovou segregaci pohlaví podél jednoho či více gradientů prostředí. Byly prokázány rozdílné ekologické preference pohlaví, při čemž bylo zjištěno, že samičí jedinci obsazují mikrostanoviště s dostupnějšími zdroji a příznivějšími faktory prostředí. Významnou roli hraje zejména dostupnost živin, vlhkost, salinita a chráněnost mikrostanoviště (Freeman et al. 1976, Fox et Harrison 1981, Bierzychudek et Eckhart 1988, Dawson et Bliss 1989, Dudley 2006).

Prostorová segregace pohlaví se zřejmě vyvinula jako odpověď na vnitrodruhovou kompetici v důsledku rozdílné reprodukční biologie samčích a samičích jedinců. Hraje tedy významnou roli v evoluci dvoudomosti a to prostřednictvím diferenciacie niky, která snižuje kompetici jedinců opačného pohlaví (Waser 1984, Comtois et al. 1986, Vitale et Freeman 1986, Bierzychudek et Eckhart 1988, Alliende et Harper 1989, Turcotte et Houle 1997). Soustředění samičích rostlin na mikrostanoviště s příznivějšími podmínkami může kompenzovat vyšší reprodukční náklady samic v důsledku tvorby semen (Schmidt 2008).

Prostorová segregace pohlaví je popisována nejčastěji u větrosrubných druhů dvoudomých rostlin (Schmidt 2008). Ze zástupců rodu *Salix* byla prostorová segregace pozorována například u populací *Salix arctica* (Dawson et Bliss 1989) či *S. glauca* L. (Dudley 2006). Naopak u populací např. *S. herbacea*, *S. polaris* či *S. cinerea* nebyla prostorová segregace pohlaví prokázána (Crawford et Balfour 1983, Alliende et Harper 1989). Výsledky studie na populacích *Salix lapponum* v severním Švédsku (Hughes et al. 2010) ukázaly, že neexistují signifikantní rozdíly v rozmístění jedinců ve vztahu ke gradientu vlhkosti na lokalitě.

3 Cíle práce

Salix lapponum patří mezi významné glaciální relikty se vzácným výskytem na našem území. V Červeném seznamu cévnatých rostlin ČR je taxon hodnocen jako silně ohrožený (Holub et Procházka 2000). Vyhláškou MŽP ČR č. 395/1992 Sb. je chráněn jako kriticky ohrožený druh. Pro pochopení příčin vzácnosti a ohrožení druhu je nutné vytvoření komplexního obrazu populační struktury, morfologické variability, ekologických nároků i mezidruhových vztahů taxonu k příbuzným druhům. Na základě podrobného výzkumu a následného srovnání poznatků s dostupnými informacemi o biologii a ekologii *Salix lapponum* v rámci širšího areálu výskytu lze usoudit na stav populací taxonu na území ČR. Následně je možné posoudit vhodnost nynějšího managementu ochrany druhu a popřípadě jej upravit na více vyhovující. Dále lze na základě získaných informací zhodnotit úspěšnost výsadeb probíhajících v druhé polovině 20. stol. v rámci projektu Rekonstrukce porostů dřevin nad horní hranicí lesa a vhodnost výběru stanovišť pro realizaci výsadby. Práce tak bude mít přínos nejen pro praktickou ochranu přírody ale i pro oblast lesního hospodářství.

Dostupné informace o biologii a ekologii byly shrnuty v rámci bakalářské práce (Hrachová 2009). Na základě historických údajů o výskytu taxonu na území České republiky byl dále zmapován stav populací na většině známých lokalit. Hodnocena byla početnost populace, podíl sterilních rostlin a poměr pohlaví na každé lokalitě. Diplomová práce navazuje na předchozí studii. Věnuje se vazbě taxonu na konkrétní podmínky prostředí. Jejím cílem je na vybraných lokalitách Krkonoš:

- 1) na základě fytoecologického snímkování a laboratorní analýzy půd
 - A) stanovit šíři ekologické valence druhu;
- 2) na základě fytoecologického snímkování, laboratorní analýzy půd a biometrických vlastností porostu
 - A) zhodnotit, zda se liší podmínky prostředí přirozených a vysázených porostů druhu;
 - B) zjistit, zda se liší ekologické preference a biometrické vlastnosti samčích a samičích rostlin
- 3) na základě analýzy prostorového rozmístění rostlin na modelové lokalitě (Pančavská louka) zhodnotit míru prostorové segregace pohlaví druhu.

METODIKA

1 Charakteristika studovaného taxonu

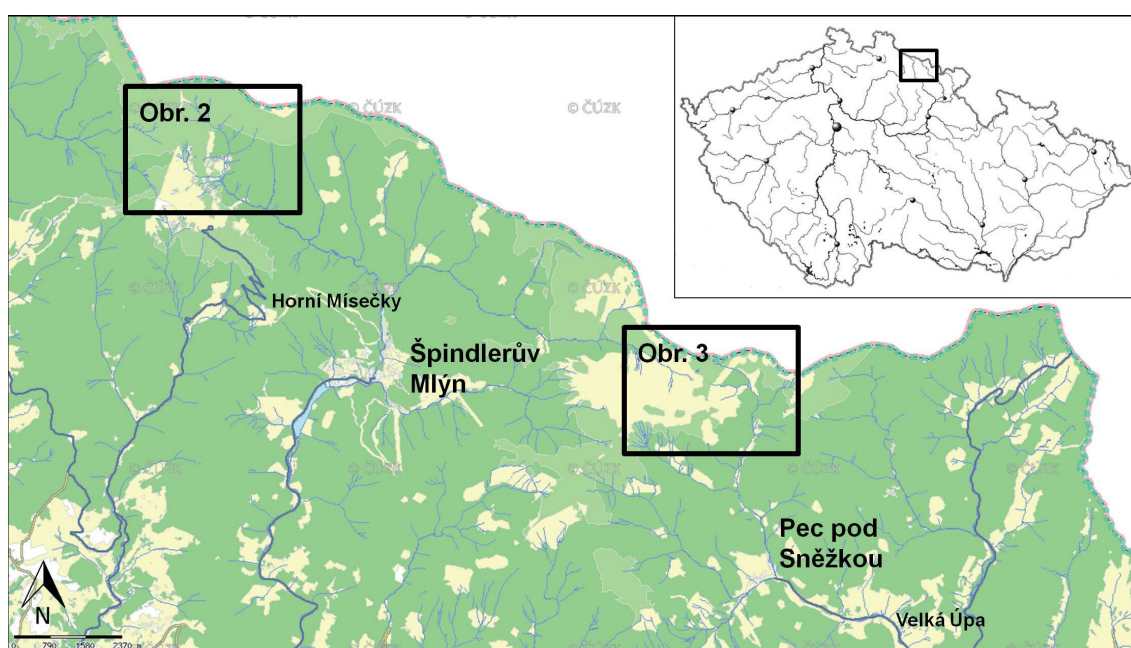
Salix lapponum, vrba laponská, je dvoudomý opadavý keř dorůstající výšky 1-1,5 m. Průměr kmínků se pohybuje nejčastěji kolem 3 cm. Větve jsou krátké, hustě rozvětvené, letorosty zpočátku hustě chlupaté, později olysálé až lysé. Listy jsou na ose střídavé, vejčité kopinaté nebo podlouhle vejčité v průměru 3-5 cm dlouhé, 1,2-1,5 cm široké. Vrchol je špičatý nebo tupě špičatý, báze klínovitě často tupě sbíhavá. Čepel je celokrajná, oboustranně stříbrošedě chlupatá až plstnatá. Stupeň odění značně kolísá, líc bývá řídce chlupatý až téměř lysý, rub hustě chlupatý až kadeřavě vlnatý. Délka řapíku se pohybuje od 4 do 6 mm, palisty jsou slabě vyvinuté, záhy opadavé (Šimíček 1978, Chmelař et Koblížek 1990, Koblížek 2002).

Salix lapponum je bisubná rostlina. Podíl uplatnění anemogamie a entomogamie je vyrovnaný (Totland et Sottocornola 2001). Dvojitá strategie opylení se odráží jak ve struktuře reprodukčních orgánů, tak ve fenologických projevech rostlin (Fisher 1928). Rozkvétá ještě před rozvojem listů, což v daných podmínkách prostředí na území ČR představuje období měsíce června. Jehnědy jsou válcovité, dlouhé přibližně 2-4 cm, široké od 0,8 do 1,4 cm, přisedlé, s několika opadavými listy při bázi. V samčím květu jsou přítomny dvě tyčinky s lysými nitkami, v samičím téměř přisedlý plstnatý semeník, jehož stupeň odění opět značně kolísá. Květní listeny jsou tmavohnědé, dlouze chlupaté, nektariová žláзка válcovitá, nahoře uťatá. Tobolka je až 8 mm dlouhá, v každé její chlopni je uloženo 5-6 základů semen (Šimíček 1978, Chmelař et Koblížek 1990, Koblížek 2002). V procesu reprodukce se uplatňuje jak pohlavní tak vegetativní forma rozmnožování (Elven and Karlsson 2000). Lokvenc (1979a) upozorňuje na základě experimentů na nízkou klíčivost semen a vysokou schopnost vegetativního rozmnožování taxonu. Výsledky studia genetické diverzity populací *Salix lapponum* ve Skotsku (Stamati et al. 2007) však přisuzují hlavní podíl zajištění existence a šíření taxonu pohlavní reprodukci.

2 Charakteristika lokalit

Ekologické charakteristiky populací *Salix lapponum* byly sledovány na šesti lokalitách na území Krkonošského národního parku (Obr.1). Výběr byl proveden na základě předchozí terénní revize lokalit historického výskytu. Zahrnuje tři z nejpočetnějších lokalit přirozeného původu a tři z nejpočetnějších lokalit původu výsadby. Na základě revize herbářových sbírek a literárních rešerší bylo nalezeno několik případů shodné lokalizace výsadeb a dokladu o původním výskytu druhu. Ujasnění původu porostů i jednotlivých keřů proběhlo formou osobní konzultace s Ing. T. Lokvencem, který výsadby koordinoval a znal lokality ještě před jejich realizací, a na základě výsledků molekulární analýzy (viz Sochor 2011).

Obrázek 1. Geografické vymezení výskytu vrby laponské v Krkonoších (Hroneš et al. 2011). Pět ze šesti studovaných lokalit se nachází v západní (Obr. 2) a jedna ve východní (Obr. 3) části pohoří.



2.1 Studované lokality s přirozenými populacemi

Pančavská louka nad Pančavským vodopádem

Lokalita se nachází v západní části Krkonoš (Obr. 2) a je součástí rozsáhlého vrcholového rašeliniště. V nadmořské výšce 1310 m nad mořem vytváří vrba laponská rozlehlý pobřežní porost podél toku Pančavy nedaleko nad Pančavským vodopádem. Většina rostlin se pohlavně projevuje, počet sterilních jedinců nedosahuje 10%. Poměr pohlaví je nápadně vychýlený ve prospěch samičích rostlin. Lokalita má charakter

mělkého údolí lemovaného porostem *Pinus mugo* se nepatrným sklonem přibližně 1°, jihovýchodní orientací a žulovým podložím (Šourek 1969, Dohnal et al. 1975, Hrachová 2009, Hroneš et al. 2011).

J okraj Navorské jámy Labského dolu

Lokalita leží v západní části Krkonoš (Obr. 2) a je součástí nejsevernějšího karu Labského dolu s žulovým podložím. Porost vrby laponské se rozprostírá v pruhu podél pravého přítoku Labe ve strmém svahu se sklonem 40° a východo-severovýchodní orientací v průměrné nadmořské výšce 1270 m nad mořem. Sterilní rostliny tvoří zhruba třetinu populace, poměr pohlaví u zbývajících jedinců je vyrovnaný (Jeník et Kosinová-Kučerová 1964, Hrachová 2009, Hroneš et al. 2011).

S okraj Navorské jámy Labského dolu

Lokalita je taktéž součástí nejsevernějšího karu Labského dolu s žulovým podložím, je však umístěna v jeho severní části (Obr. 2), kde leží dlouho do jara nejmohutnější a nejvytrvalejší firmové pole Labského dolu. Porost vrby laponské pokrývá značnou plochu svahu se sklonem 35° a východo-jihovýchodní orientací. Populace je velmi početná a vitální, tvořená pravděpodobně stovkami jedinců. Jedná se nejspíš o největší populaci druhu na území ČR. Většina rostlin na lokalitě se pohlavně projevuje. Samičí rostliny tvoří více než dvě třetiny populace (Jeník et Kosinová-Kučerová 1964, Hrachová 2009, Hroneš et al. 2011).

2.2 Studované lokality s početnou výsadbou

Labská louka – pravý přítok Labe

Lokalita se nachází v západní části Krkonoš (Obr. 2) a je součástí Labské louky, která se rozprostírá mezi Labskou boudou a pramenem Labe. Rašeliniště je již značně porušené a odumřelé. Směrem k pramenům Labe přechází do vřesoviště s porosty metlice trsnaté, *Deschampsia caespitosa*. Podél prvního pravostranného přítoku Labe v oblasti nad červenou turistickou stezkou je rozmístěno přibližně 30 jedinců původu výsadby. Nejblíže k prameni se nachází mohutný samičí jedinec značného stáří. Jedná se o keř přirozeného původu. Sklon lokality je 3° s východní orientací. Podklad tvoří žula (Šourek 1969, Hrachová 2009, Hroneš et al. 2011).

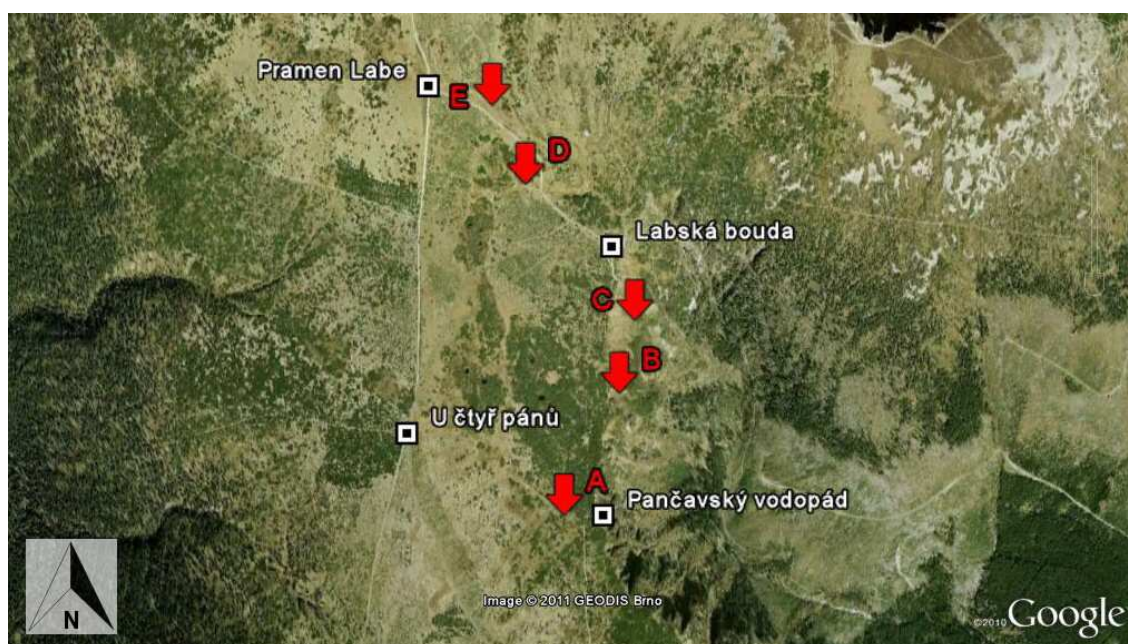
Labská louka – Labe pod pramenem

Lokalita leží v západní části Krkonoš (Obr. 2) v nadmořské výšce 1380 m nad mořem. Několik desítek metrů pod pramenem Labe začíná porost vrby laponské tvořený velkým množstvím velmi drobných keříků rozmístěných podél toku Labe v úseku několika set metrů. Rostliny jsou sterilní, na mnoha místech přerůstány okolní bylinnou vegetací. Sklon svahu činí 5°, orientace je východní. Podloží je tvořeno žulou (Šourek 1969, Hrachová 2009, Hroneš et al. 2011).

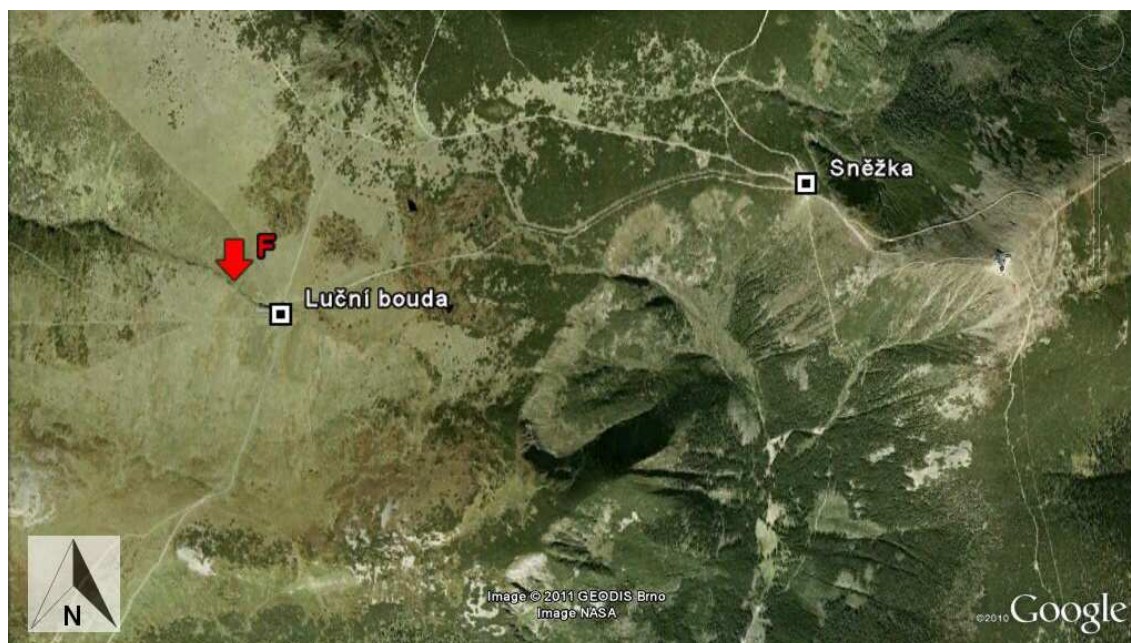
Bílá louka – pod Luční boudou

Lokalita se nachází ve východních Krkonoších (Obr. 3) v nivě Bílého Labe pod Luční boudou. V nadmořské výšce 1410 m nad mořem roste v těsné blízkosti budovy Luční boudy několik keřů vrby laponské přirozeného původu. Dále je podél toku Bílého Labe a jeho přítoků v úseku mezi Luční boudou a vodárnou rozmístěno několik desítek sterilních keřů velmi drobného vzrůstu původu výsadby. Rostliny jsou ve většině případů přerůstány okolní bylinnou vegetací. Pod vodárnou se pak na levém břehu nachází dva rozlehlé keře, u nichž je předpokládán přirozený výskyt. Lokalita má charakter mělkého údolí se sklonem 3° a severovýchodní orientací. Podloží je žulové (Šourek 1969, Hrachová 2009, Hroneš et al. 2011).

Obrázek 2. Studované lokality v západní části Krkonoš. A - Pančavská louka nad Pančavským vodopádem, B - J okraj Navorské jámy Labského dolu, C - S okraj Navorské jámy Labského dolu, D - Labská louka – pravý přítok Labe, E - Labská louka – Labe pod pramenem. Měřítko 1: 30 000, mapový podklad © GEODIS Brno.



Obrázek 3. Studovaná lokalita ve východní části Krkonoš. F - Bílá louka – pod Luční boudou. Měřítko 1: 30 000, mapový podklad © GEODIS Brno.



3 Sběr dat

První ze tří výše uvedených lokalit s přirozeným výskytem *Salix lapponum* (Pančavská louka nad Pančavským vodopádem) byla považována za modelovou populaci a proto byla níže uvedená metodika prováděna na všech rostlinách tvořících porost podél toku Pančavy (několik odlehlých drobných keřků umístěných jižně za porostem kleče nebylo do studovaného souboru rostlin zařazeno). Na zbývajících dvou vybraných přirozených lokalitách (lokality Navorské jámy) bylo náhodně vybráno 20 rostlin od každého pohlaví rozmístěných podél gradientu vlhkosti a nadmořské výšky. Pohlaví bylo určováno vizuálně u kvetoucích rostlin. Jedinci byli odlišováni na základě celkového vzrůstu rostliny, směru růstu větví a barvy a stupně odění listů. Na každé ze tří výše uvedených lokalit s početnou výsadbou bylo vybráno 20 sterilních rostlin původu výsadby rozmístěných podél gradientu vlhkosti a nadmořské výšky a dále pak všechny pohlavně se projevující jedinci. Přesné umístění rostlin na lokalitě bylo zakresleno do ortofotomapy a zaznamenáno pomocí GPS souřadnic. Během vegetačního období v roce 2010 bylo na vybraných rostlinách (celkem 200) provedeno:

1) Fytcenologické snímkování

Na ploše 1 m² byl proveden fytcenologický záznam vyšších rostlin včetně mechorostů. Plocha byla vymezena uvnitř keře pomocí skládacího

fytocenologického čtverce. Zápis snímku byl proveden podle standardní metodiky curyšsko-montpelliérské školy. Pokryvnost byla stanovena pomocí sedmičlenné Braun-Blanquetovy kombinované stupnice abundance a dominance (Moravec et al. 1994). Na místě nedeterminované rostliny byly identifikovány dodatečně z herbářových dokladů.

2) Odběr půdy

Přibližně ze středu plochy fytoecenologického snímku byl odebrán půdní vzorek o hmotnosti cca 200 g, uložen do PE sáčku a převezen do laboratoře. Odběr byl prováděn pomocí zahradnické lopatky z horní vrstvy půdy umístěné 5-10 cm pod povrchem, po odstranění vrstvy stařiny a opadu. Odběr všech vzorků byl realizován během dvou po sobě následujících dní za stálého počasí (tlaková výše) měsíce září 2010, čímž byly v rámci možností zajištěny standardní podmínky.

3) Měření velikosti keře

Pomocí dřevěného skládacího metru byly získány základní míry keře: A) délka keře (nejdelší osa), B) šířka keře (osa kolmá na A v polovině její délky), C) výška keře (vzdálenost vrcholů větví od země ve středu plochy keře).

Poznámka 1:

Z každé rostliny byl proveden odběr vzorku pro molekulární analýzu pro účely studia genetické diverzity populací – viz Sochor (2011).

Poznámka 2:

Na lokalitě Pančavská louka nad Pančavským vodopádem nebylo možné body 1-3 zrealizovat na pěti rostlinách ze studované populace. Ve třech případech z důvodu příliš malé velikosti rostlin a jejich těsné blízkosti, v jednom případě z důvodu umístění rostliny ve vodním prostředí a v jednom případě z důvodu umístění rostliny ve velmi hustém a vysokém porostu kosodřeviny. Z lokalizovaných 55 keřů byla kompletní metodika sběru dat provedena pouze na 50 z nich.

4 Analýza půdních vzorků

Pro všechny odebrané vzorky byla stanovena hodnota momentní vlhkosti půdy a půdní reakce. Na základě rozložení vzorků podél gradientu pH bylo na každé lokalitě pro každé pohlaví vybráno sedm vzorků pro další chemické analýzy. Pět vzorků bylo náhodně vybráno z intervalu $\mu \pm \sigma$, kde μ představuje průměrnou hodnotu a σ hodnotu standardní odchylky každého souboru dat. Interval tedy zahrnuje cca 68% plochy pod křivkou normálního rozdělení. Po jednom vzorku pak z okrajových částí Gaussovy křivky, kde každá z nich zahrnuje cca 16% souboru dat. Výběr z každého intervalu byl prováděn pomocí generátoru náhodných čísel. Vybrané vzorky (celkem 63) byly dále podrobeny analýze pro stanovení organického dusíku, fosforu, vápníku a hořčíku (Tab. 3).

Tabulka 3. Přehled analyzovaných fyzikálně-chemických půdních faktorů, použitých metod a počtu vzorků v analýzách.

Stanovovaný faktor	Metoda stanovení	Počet vzorků
Momentní vlhkost	Vysoušení do konstantní hmotnosti	200
Půdní reakce	Potenciometrické měření koncentrace H^+ ve vodní suspenzi	200
Organický dusík	Katalyzovaná mineralizace, destilace a následná titrace	63
Fosfor	Extrakce půdy kyselým roztokem a následná spektrofotometrie	63
Vápník	Extrakce půdy kyselým roztokem a následná atomová absorpční spektroskopie	63
Hořčík	Extrakce půdy kyselým roztokem a následná atomová absorpční spektroskopie	63

4.1 Stanovení momentní vlhkosti půdy

Pro každý odebraný vzorek půdy bylo provedeno stanovení momentní vlhkosti metodou vysoušení vzorků do konstantní hmotnosti (Kubíková 1971). Krátce po odebrání vzorků byly sáčky s obsahem zváženy na analytických vahách s přesností na 0,1 g a hodnoty byly zaznamenány s přesností na 1 g. V otevřených sáčcích byly vzorky vysušeny

v sušárně při teplotě 70°C po dobu 72 hodin. Hned po vysušení byly sáčky se vzorky opět zváženy a hodnoty zaznamenány s přesností na 1 g. Obsah vody v půdě byl vypočítán dle vzorce: $MV = [(A-B)/A] \times 100$, kde A představuje hmotnost čerstvé půdy v g a B hmotnost sušiny v g. Výsledné hodnoty představují procento vody z čerstvé hmotnosti půdy.

4.2 Stanovení půdní reakce

Ke stanovení aktivní půdní reakce byla užitá metoda potenciometrického měření koncentrace H^+ ve vodní suspenzi (Peveril et al. 1999, Zbiral 2002). Ze vzorku suché proseté půdy bylo do 100 ml PET lahve odváženo 5 g a zalito 25 ml destilované vody. Suspenze byla horizontálně třepána po dobu 5 minut a následně hned užitá k měření půdní reakce pomocí pH-metru (MPH 44LN, Insa).

4.3 Stanovení organického dusíku

Stanovení organického dusíku bylo provedeno u 63 vybraných vzorků (viz výše) metodou katalyzované mineralizace, destilace a následné titrace (Novozámský et al. 1983, Houba et al. 1989). Do mineralizační trubice bylo na analytických vahách naváženo přibližně 0,5 g suché proseté půdy, navážka byla zaznamenána s přesností na 0,001 g. Po přidání 1/2 tablety selenu a 10 ml koncentrované kyseliny sírové byly vzorky umístěny do mineralizačního bloku (Velp Scientifica DK 20 Heating Digester). Mineralizace probíhala přibližně 3,5 hodiny až do bílého zbarvení vzorků. Po vychlazení bylo provedeno vytěsnění amoniaku destilačním způsobem do 25 ml 2% kyseliny borité s Taschiro indikátorem. K destilaci byl použit přístroj firmy FOSS, model Kjeltec system 1002 Distilling Unit. Vzniklý roztok byl titrován kyselinou chlorovodíkovou (0,01 M) až do změny barvy ze světle zelené do světle fialové. Spotřeba kyseliny byla zaznamenána s přesností na 0,1 ml. Hodnoty obsahu organického dusíku byly vypočteny dle vzorce: $(A \times 159)/B$, kde A představuje spotřebu kyseliny chlorovodíkové a B navážku půdního vzorku. Výsledné hodnoty představují mg/kg půdy, následně byly převedeny na g/kg půdy.

4.4 Stanovení fosforu

Před stanovením fosforu byl připraven extrakční roztok podle Mehlicha II. metodou extrakce půdy kyselým roztokem (Mehlich 1978). Fosfor byl stanoven v půdním extraktu spektrofotometricky jako fosfomolybdenová modř (Zbíral 2002). Ze základního standardního roztoku fosforu byly připraveny kalibrační roztoky. Do zkumavek vhodného objemu se napipetoval půdní roztok a vybarvovací činidlo v poměru 1:25. Dvě hodiny po promíchání byly vybarvené roztoky změřeny pomocí spektrofotometru při vlnové délce procházejícího světla 750 nm. Hodnoty absorbance byly zaznamenány s přesností na 0,001. Pomocí programu „Standart Curve“ byly odečtením z kalibračního grafu zjištěny hodnoty obsahu fosforu v mg/kg půdy.

4.5 Stanovení vápníku

Ke stanovení vápníku byl použit extrakční roztok podle Mehlicha II. (viz výše). Do PE nádoby o objemu 50 ml bylo napipetováno 2 ml půdního extraktu a 38 ml destilované vody. Obsah vápníku ve vzorcích byl stanoven metodou atomové absorpční spektroskopie pomocí přístroje firmy GBC (SDS-270). Od hodnot jednotlivých vzorků byla odečtena hodnota slepého vzorku „blank“. Po vynásobení výsledných hodnot číslem 200 se staly hodnoty konečnými v mg/kg půdy (Zbíral 2002).

4.6 Stanovení hořčíku

Postup při stanovení hořčíku je shodný s postupem stanovení vápníku (Zbíral 2002).

5 Analýza dat

Analýza dat byla provedena na datových souborech 1-19 (Tab. 4). Pro tvorbu souborů obsahujících fytoecologické snímky bylo využito fytoecologické databáze Turboveg (Hennekens et Schaminée 2001). Na základě vztahu druhů k jednotlivým faktorům prostředí byly pomocí Ellenbergových ekočísels vypočteny nevážené průměrné bioindikační hodnoty pro jednotlivé fytoecologické snímky (Ellenberg et al. 1992). Výběr bioindikačních faktorů zahrnuje světlo, teplotu, kontinentalitu, vlhkost, půdní reakci a živiny (půdní dusík). Soubory obsahující hodnoty vybraných ekologických faktorů pro jednotlivé fytoecologické snímky byly spočítány pomocí programu JUICE 7.0 (Tichý 2002). Soubor obsahující GPS souřadnice jednotlivých keřů byl vytvořen

pomocí aplikace Google Earth 6.0.3 (Google Inc.). Pro analýzu datových souborů bylo využito programů NCSS 2007 (Hintze 2007), CANOCO 4.5 (ter Braak et Šmilauer 2002) a ArcView (GIS ESRI).

5.1 Stanovení ekologické amplitudy druhu

Hodnocení ekologické amplitudy druhu bylo provedeno na základě analýzy hodnot ekologických faktorů vyplývajících z druhového složení společenstva a laboratorně měřených půdních parametrů. Byly stanoveny základní charakteristiky popisné statistiky datových souborů 2, 3 a 4 a bylo provedeno jejich grafické zpracování pomocí krabičkových diagramů. Datový soubor 2 byl získán zpracováním souboru 1 v programu Juice. Na základě výsledků analýzy souborů obsahujících bioindikační hodnoty vybraných ekologických faktorů byly vymezeny ekologické nároky druhu dle Ellenberga (Ellenberg et al. 1992). Na základě výsledků analýzy souborů obsahujících hodnoty půdních faktorů byly vlastnosti půdy stanoviště studovaného taxonu charakterizovány dle Pelíška (momentní vlhkost; Pelíšek 1961) a dle kritérií pro hodnocení chemických rozborů půd trvalých travních porostů v zákoně o hnojivech a jeho navazujících vyhláškách (ostatní faktory; Budňáková et al. 2004). Koncentrace dusíku v půdě výrazně kolísá v závislosti na klimatických podmínkách, a proto se v rámci agrochemického zkoušení zemědělských půd na základě zákona o hnojivech nestanovuje. Zákon neobsahuje kritéria pro hodnocení půd trvalých travních porostů dle množství obsaženého dusíku a nelze tedy na základě získané průměrné hodnoty charakterizovat vlastnosti analyzované půdy ve vztahu k dusíku.

Poznámka: Pro porovnání lokalit odlišného původu i pro porovnání opačného pohlaví (viz níže) lze hodnoty koncentrace organického dusíku v půdě využít. Vzorky půdy byly odebírány během krátké časové periody za standardních podmínek (viz kap. metodika – odběr půdy) a je tedy možné získané hodnoty porovnávat.

Analyzované vzorky půdy zahrnovaly několik půdních typů od písčitohlinitého přes hlinitý místy i jílovitohlinitý. Proto byla koncentrace Ca a Mg hodnocena dle kritérií pro středně těžké půdy.

5.2 Porovnání přirozených x vysázených lokalit

Porovnání přirozených a vysázených lokalit bylo provedeno na základě hodnocení variability druhového složení, ekologických faktorů a biometrických vlastností. Aplikací

několika analýz byl na datových souborech 1-8 testován rozdíl mezi dvěma typy lokalit, při čemž první typ zahrnuje 3 přirozené a druhý typ 3 vysázené lokality.

Rozdíl druhového složení byl testován na datovém souboru 5 pomocí mnohorozměrných analýz v programu CANOCO. Datový soubor byl nejprve předběžně analyzován nepřímou unimodální ordinační metodou - detrendovanou korespondenční analýzou (DCA). Z výstupu DCA byla získána hodnota délky gradientu první osy (4,7), na základě které bylo rozhodnuto pro užití unimodální techniky přímé gradientové analýzy. Datový soubor byl dále podroben kanonické korespondenční analýze (CCA) s aplikací modelu „split plot design“, kde počet „split-plots“ odpovídal nejmenšímu počtu rostlin na lokalitě v užitém datovém souboru, tedy 18. Jako proměnná prostředí byl nastaven typ lokality, tedy původ (přirozená vs. vysázená). Permutační schéma bylo nastaveno následovně: neomezené permutace "whole plots" = lokalit, "split-plots" = plošky nepermutovány.

Rozdíly v bioindikaci byly testovány na základě Ellenbergových indikačních hodnot jednotlivých fytoecologických záznamů. Z datového souboru 6 a 5 byly pomocí programu JUICE získány datové soubory 7 a 8. Pro oba získané soubory byla provedena hierarchická analýza variance (GLM ANOVA). Jako závislé proměnné byly nastaveny Ellenbergovy indikační hodnoty jednotlivých ekologických faktorů, jako fixní testovaný faktor byl nastaven typ lokality, jako podřazený faktor s náhodným efektem pak lokalita.

Vybrané půdní faktory datových souborů 9, 10 a 11 byly podrobeny hierarchické analýze variance (GLM ANOVA). Jako testované proměnné byly nastaveny půdní parametry. Jako faktory, jejichž vliv je testován, byly opět nastaveny typ lokality (fixní faktor) a lokalita (podřazený faktor s náhodným efektem). Soubor 11 byl dále analyzován pomocí mnohorozměrných technik v programu CANOCO. Účelem bylo zjistit korelační vztahy půdních faktorů. Na základě DCA bylo dle délky gradientu první ordinační osy (1,5) rozhodnuto pro aplikaci lineárního modelu. Užita byla analýza hlavních komponent (PCA) s vycentrováním a standardizací půdních faktorů.

Rozdíly v biometrických vlastnostech byly testovány na datových souborech 12 a 13 pomocí hierarchické analýzy variance s analogickým nastavením viz výše.

Pro vyjádření rozložení hodnot faktorů prostředí, půdních parametrů a biometrických vlastností pro jednotlivé typy lokalit bylo provedeno grafické zpracování souborů pomocí krabičkových diagramů.

5.3 Ekologická diferenciacie pohlaví

Srovnání ekologických nároků rostlin samčího a samičího pohlaví bylo provedeno na základě hodnocení variability druhového složení fytoecologických záznamů a hodnot ekologických faktorů včetně půdních parametrů. Analyzovány byly datové soubory 14-18.

Rozdíly druhového složení porostu pod keři samčího a samičího pohlaví byl testován na datovém souboru 14 pomocí mnohorozměrných analýz v programu CANOCO. Datový soubor byl nejprve předběžně analyzován DCA. Z výstupu byla získána hodnota délky gradientu první kanonické osy (2,6), na základě které bylo rozhodnuto pro užití lineárního modelu metody přímé ordinace. Datový soubor byl podroben analýze redundance (RDA), pro kterou bylo jako nezávislá proměnná prostředí nastaveno pohlaví (samčí vs. samičí). Jako kovariáty byly nastaveny jednotlivé lokality, které byly definovány jako bloky.

Rozdíly v bioindikaci byly testovány na základě Ellenbergových indikačních hodnot jednotlivých fytoecologických záznamů (datový soubor 15) analýzou variance. Jako závislé proměnné byly použity Ellenbergovy indikační hodnoty jednotlivých ekologických faktorů, nezávislé faktory byly: lokalita, která byla považována za faktor s náhodným efektem (blok), a pohlaví s pevným efektem.

Vybrané půdní faktory (datové soubory 16 a 17) byly podrobeny analýze variance v blokovém uspořádání (viz výše). Soubor 17 byl dále analyzován pomocí mnohorozměrných technik v programu CANOCO. Účelem bylo zjistit korelační vztahy půdních faktorů. Na základě DCA bylo dle délky gradientu první ordinační osy (0,347) rozhodnuto pro aplikaci lineárního modelu. Užita byla analýza hlavních komponent (PCA) s vycentrováním a standardizací půdních faktorů.

Pro vyjádření rozložení hodnot faktorů prostředí, půdních parametrů a biometrických vlastností pro rostliny odlišného pohlaví bylo provedeno grafické zpracování souborů pomocí krabičkových diagramů.

5.4 Biometrické vlastnosti rostlin rozdílného pohlaví

Rozdíl biometrických vlastností byl testován na datovém souboru 18. Byla provedena analýza variance (GLM ANOVA), kde byly jako testované proměnné nastaveny jednotlivé biometrické vlastnosti porostu. Zadáno bylo opět blokové uspořádání (viz kap. 5.3). Grafické zpracování souboru bylo provedeno pomocí krabičkových diagramů.

5.5 Prostorová segregace pohlaví

Existence prostorové segregace pohlaví byla testována na základě analýzy datového souboru 19. Pomocí programu ArcView (GIS ESRI) byla vytvořena matice vzdáleností jednotlivých keřů. Dále byla vytvořena matice podobností jednotlivých keřů dle pohlaví. Pro vyjádření podobnosti bylo využito binárního kódování: 1 v případě shody pohlaví, 0 v případě rozdílného pohlaví srovnávaných keřů. Pro testování korelací uvedených matic byl použit Mantelův test (999 permutací) v rámci balíčku PopTools 3.1.1 pro Microsoft Excel (Hood 2009).

Tabulka 4. Přehled analyzovaných datových souborů.

Datový soubor č.	Popis
1	Fytocenologické snímky porostu pod všemi keři přirozeného původu, pro které byl záznam pořízen, ze všech studovaných lokalit (celkem 141). Z fytoocenologických snímků byl vyřazen pro účely analýz údaj o pokryvnosti <i>Salix lapponum</i> .
2	Průměrné hodnoty vybraných bioindikačních faktorů (Ellenbergovy hodnoty) fytoocenologických snímků souboru 1 (celkem 141).
3	Hodnoty laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti a pH) pro fytoocenologické snímky souboru 1 (celkem 141).
4	Hodnoty všech laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti, pH, koncentrace org. N, P, Ca a Mg) pro všechny keře přirozeného původu, pro které byla analýza uvedených parametrů provedena (celkem 42).
5	Fytoocenologické snímky porostu pod 18ti keři z každé studované lokality (celkem 108) pro účely analýzy pomocí split-plot designu v programu Canoco. Počet 18 byl stanoven podle nejmenšího počtu fytoocenologických snímků keřů jednotného původu z jedné lokality, konkrétně dle lokality Bílá louka pod Luční boudou, kde byl sporný původ několika keřů objasněn na základě výsledků molekulární analýzy (viz Sochor 2011). Unikátní genotyp potvrdil přirozený původ rostlin, a proto byly ze souboru rostlin původu výsadby vyřazeny. Z ostatních lokalit s populacemi původu výsadby bylo po 18ti fytoocenologických snímcích vybráno náhodným výběrem. Na lokalitách s přirozeným původem populací bylo náhodným výběrem vybráno po 9ti fytoocenologických snímcích od každého pohlaví. Náhodný výběr byl prováděn pomocí generátoru náhodných čísel. Z fytoocenologických snímků byl vyřazen pro účely analýz údaj o pokryvnosti <i>Salix lapponum</i> .
6	Fytoocenologické snímky porostů všech přirozených keřů ze tří studovaných lokalit s populacemi přirozeného původu a všech nepůvodních keřů ze tří studovaných lokalit s populacemi původu výsadby (celkem 190). Z fytoocenologických snímků byl vyřazen pro účely analýz údaj o pokryvnosti <i>Salix lapponum</i> .

Tabulka 4. Pokračování I.

Datový soubor č.	Popis
7	Průměrné hodnoty vybraných bioindikačních faktorů (Ellenbergovy hodnoty) fytocenologických snímků souboru 6 (celkem 190).
8	Průměrné hodnoty vybraných bioindikačních faktorů (Ellenbergovy hodnoty) fytocenologických snímků souboru 5 (celkem 108).
9	Hodnoty laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti a pH) pro fytocenologické snímky souboru 6 (celkem 190).
10	Hodnoty laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti a pH) pro fytocenologické snímky souboru 5 (celkem 108).
11	Hodnoty všech laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti, pH, koncentrace org. N, P, Ca a Mg) pro všechny keře přirozeného původu a všechny keře původu výsadby, pro které byla analýza uvedených parametrů provedena (celkem 63).
12	Hodnoty biometrických vlastností porostů fytocenologických snímků souboru 6 (celkem 190). Biometrické vlastnosti souboru: výška keře <i>Salix lapponum</i> (cm), součin délky a šířky keře = plocha keře (cm ²), součin délky, šířky a výšky keře = rozměr keře (cm ³), pokryvnost keřového patra (%), pokryvnost bylinného patra (%), pokryvnost mechového patra (%).
13	Hodnoty biometrických vlastností porostů (viz soubor 12) fytocenologických snímků souboru 5 (celkem 108).
14	Fytocenologické snímky porostů všech pohlavně se projevujících keřů, pro které byl záznam pořízen, ze všech třech studovaných lokalit s populacemi přirozeného původu (celkem 130). Z fytocenologických snímků byl vyřazen pro účely analýz údaj o pokryvnosti <i>Salix lapponum</i> .
15	Průměrné hodnoty vybraných bioindikačních faktorů (Ellenbergovy hodnoty) fytocenologických snímků souboru 14 (celkem 130).

Tabulka 4. Pokračování II.

Datový soubor č.	Popis
16	Hodnoty laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti a pH) pro fytoocenologické snímky souboru 14 (celkem 130).
17	Hodnoty všech laboratorně měřených půdních parametrů (momentní vlhkosti, pH, koncentrace org. N, P, Ca a Mg) pro všechny pohlavně se projevující keře, pro které byla analýza uvedených parametrů provedena (celkem 42).
18	Hodnoty biometrických vlastností porostů (viz soubor 12) fytoocenologických snímků souboru 14 (celkem 130).
19	Hodnoty GPS souřadnic všech keřů populace na lokalitě Pančavská louka nad Pančavským vodopádem (celkem 55). Soubor obsahuje souřadnice keřů tvořící porost formovaný podél toku Pančavy, několik drobných keříků umístěných jižně za porostem kleče nebylo do souboru zařazeno.

Poznámka: Pro analýzu variance (GLM ANOVA) byly hodnoty vybraných půdních parametrů (koncentrace organického N, P, Ca a Mg) a dále hodnoty vybraných biometrických vlastností (výška, plocha a rozměr keře) transformovány logaritmickou transformací. Jedná se o datové soubory 4, 11, 12, 13, 17 a 18.

VÝSLEDKY

1 Ekologická amplituda druhu

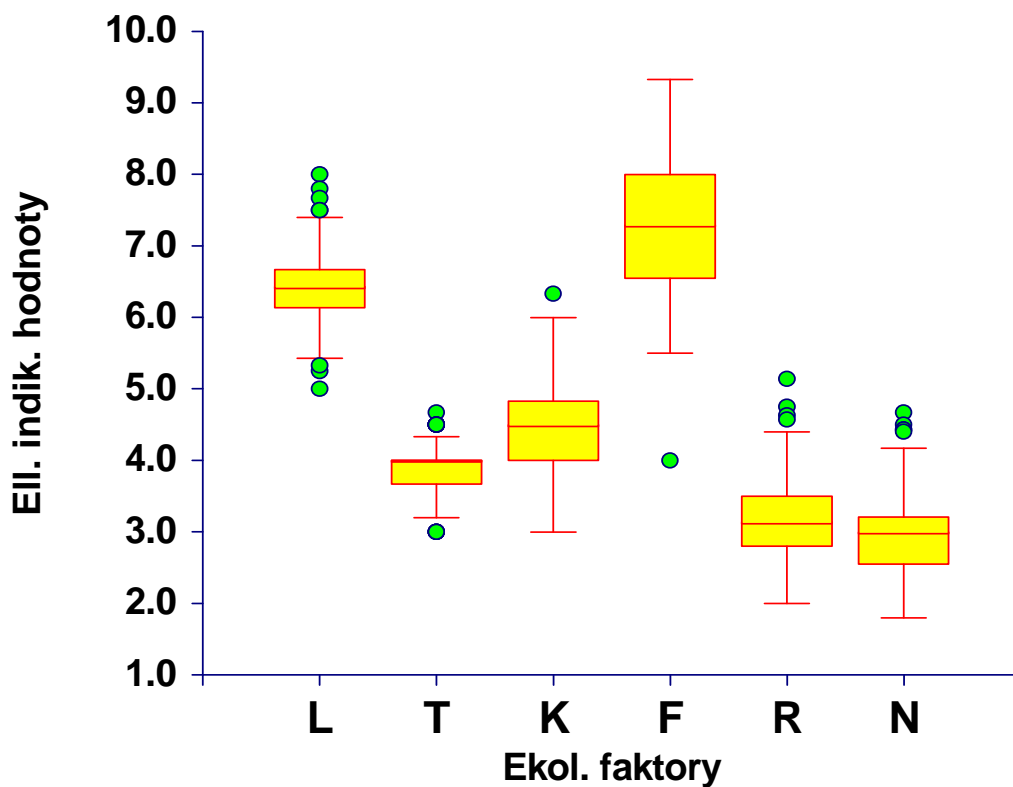
1.1 Ellenbergovy hodnoty

Na základě analýzy datového souboru 2 byly zjištěny ekologické nároky druhu (Tab. 5, Obr. 4). Vzhledem k tomu, že studovaný taxon tvoří dominantu keřového patra, bioindikační hodnoty pro světlo charakterizují nároky porostu rostoucího pod ním a jím zastíněného. Průměrná hodnota závislosti na intenzitě osvětlení ($6,4 \pm 0,5$) charakterizuje porosty jako hemisciofytní (dostávající více než 10 % ale většinou méně než 100 % plného denního světla) až hemiheliofytní (s výskytem většinou na plně osvětlených stanovištích ale i stanovištích s intenzitou osvětlení do 30 %). Dle průměrné indikační hodnoty teploty ($3,9 \pm 0,3$) stojí druh na hranici mezi chladnomilnými druhy s těžištěm výskytu v subalpínském stupni a druhy s těžištěm výskytu v (sub)montánním stupni. Na základě průměrné indikační hodnoty kontinentality ($4,4 \pm 0,6$) je druh hodnocen jako suboceanický až intermediární. Průměrná indikační hodnota vlhkosti ($7,3 \pm 1,0$) charakterizuje půdy na stanovišti druhu jako vlhké, nevysychající až mokré, které mohou být špatně provzdušněné, s mírným přesahem k čerstvým středně vlhkým půdám. Průměrná indikační hodnota půdní reakce ($3,2 \pm 0,6$) vypovídá o výskytu druhu na kyselých půdách a to v rozsahu od velmi kyselých až po slabě kyselé. Průměrná indikační hodnota půdního dusíku ($3,0 \pm 0,6$) charakterizuje půdy na stanovištích jako chudé s mírným přesahem k velmi chudým až středně bohatým půdám.

Tabulka 5. Základní popisné statistiky ekologických faktorů (Ellenbergovy ekočísla) založených na druhovém složení fytoecologických snímků porostu všech studovaných keřů *Salix lapponum* přirozeného původu (datový soubor 2). Uvedené hodnoty jsou výsledkem analýzy souboru obsahujícího 141 fytoecologických snímků s výjimkou hodnot pro teplotu, které jsou výsledkem analýzy souboru obsahujícího 139 snímků. Dva snímky datového souboru 2 neobsahují žádné druhy s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě. Hodnoty byly zaokrouhleny na jedno desetinné místo. Poznámka: Datový soubor 2 vychází z datového souboru 1, který nezahrnuje údaje o pokryvnosti studovaného taxonu. Jelikož tvoří dominantu keřového patra, uvedené bioindikační hodnoty pro světlo tedy charakterizují nároky společenstva rostoucího pod keři studovaného taxonu a tedy zastíněného jeho vegetačním krytem.

Ekologický faktor	Průměrná hodnota	Standardní odchylka	Minimum	Maximum
Světlo	6,4	0,5	5,0	8,0
Teplota	3,9	0,3	3,0	4,7
Kontinentalita	4,4	0,6	3,0	6,3
Vlhkost	7,3	1,0	4,0	9,3
pH	3,2	0,6	2,0	5,1
Živiny	3,0	0,6	1,8	4,7

Obrázek 4. Grafické vyjádření rozsahu hodnot ekologických faktorů získané analýzou datového souboru 2. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení Ellenbergových indikačních hodnot pro následující faktory prostředí: světlo (L), teplota (T), kontinentalita (K), vlhkost (F), půdní reakce (R) a živiny (N). Rozložení hodnot pro L, K, F, R a N je zobrazeno pro všechny snímky datového souboru 2 (141). Rozložení hodnot pro T je zobrazeno pro 139 snímků datového souboru 2. Dva snímky souboru neobsahují žádné druhy s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě.



1.2 Půdní parametry

Pro stanovení ekologické amplitudy druhu na základě vybraných půdních parametrů byly analyzovány datové soubory 3 a 4. Základní charakteristiky popisné statistiky pro momentní vlhkost a půdní reakci (Tab. 6, Obr. 5) byly stanoveny na základě analýzy hodnot pro 141 rostlin *Salix lapponum* přirozeného původu (datový soubor 3). Průměrná hodnota momentní vlhkosti činí $69,3 \pm 18,5$ %. Průměrná hodnota půdní reakce je $3,7 \pm 0,5$. Výsledky charakterizují půdy stanoviště studovaného taxonu jako mokré až zbahnělé (Pelíšek 1961) s extrémně kyselou půdní reakcí (Budňáková et al. 2004).

Základní popisné statistiky pro všechny měřené půdní faktory, tedy momentní vlhkost, půdní reakci, množství organického N, dále koncentraci P, Ca a Mg (Tab.7, Obr. 6), byly stanoveny na základě analýzy hodnot pro 42 rostlin *Salix lapponum* přirozeného původu (datový soubor 4). Průměrná hodnota momentní vlhkosti pro tento soubor činí $61,0 \pm 14,8$ %, průměrná hodnota půdní reakce $3,8 \pm 0,6$. Charakteristika vlastností půd na základě těchto hodnot je shodná s charakteristikou vyplývající z analýzy datového souboru 3. Dle kritérií pro hodnocení výsledků chemických rozborů půd trvalých travních porostů (Budňáková et al. 2004) je koncentrace fosforu ($13,5 \pm 18,4$ mg/kg půdy) nízká s mírným přesahem k vyhovující, koncentrace vápníku ($720,3 \pm 640$ mg/kg půdy) nízká s mírným přesahem k vyhovující a koncentrace hořčíku ($126,1 \pm 69,8$ mg/kg půdy) vyhovující s mírným přesahem k nízké a výraznějším přesahem k dobré. Koncentrace fosforu a vápníku v půdě však vykazuje extrémní variabilitu. Průměrná hodnota pro množství organického dusíku v půdě je $7,6 \pm 5,2$ g/kg půdy. Zákon o hnojivech (Budňáková et al. 2004) neobsahuje kritéria pro hodnocení půd trvalých travních porostů dle množství obsaženého dusíku a nelze tedy na základě získané průměrné hodnoty charakterizovat vlastnosti analyzované půdy ve vztahu k dusíku (viz kap. metodika).

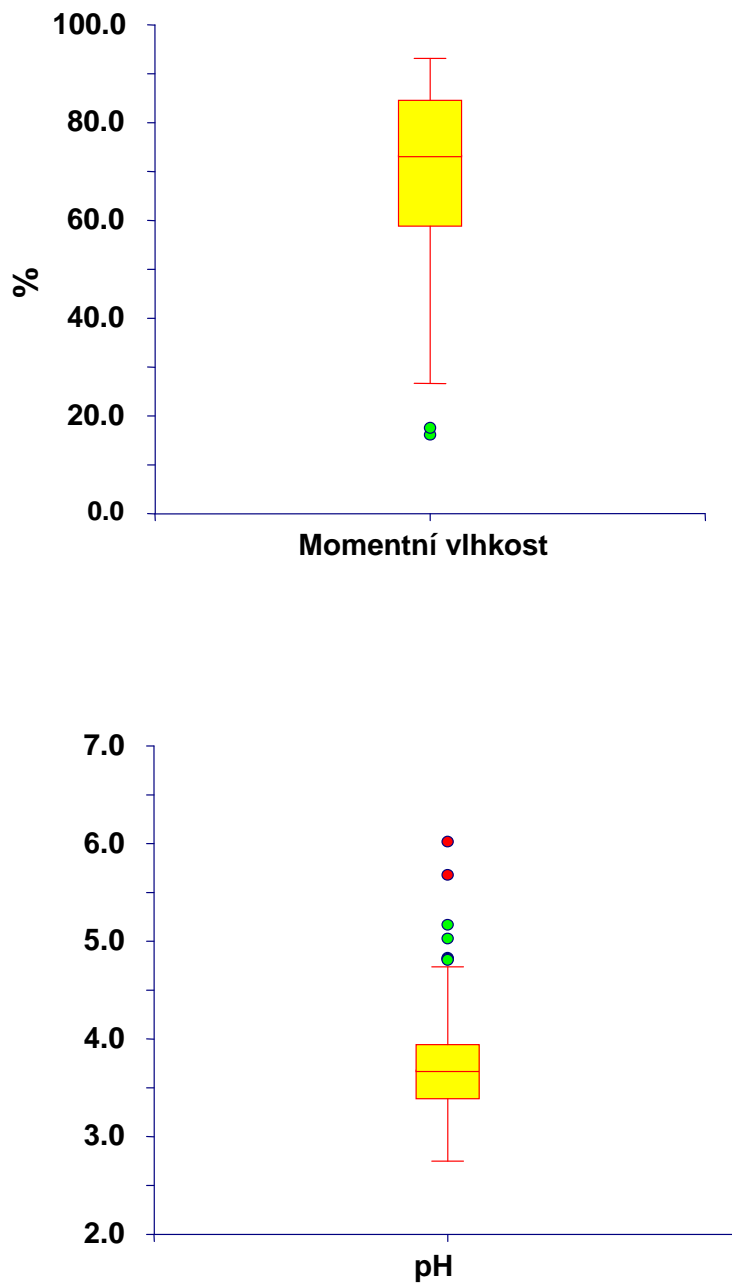
Tabulka 6. Základní charakteristiky popisné statistiky vybraných půdních faktorů fytoecologických snímků porostů všech studovaných keřů přirozeného původu (datového soubor 3). Hodnoty byly zaokrouhleny na jedno desetinné místo.

Ekologický faktor	Průměrná hodnota	Standardní odchylka	Minimum	Maximum
Momentní vlhkost (%)	69,3	18,5	16,2	93,2
pH	3,7	0,5	2,8	6,0

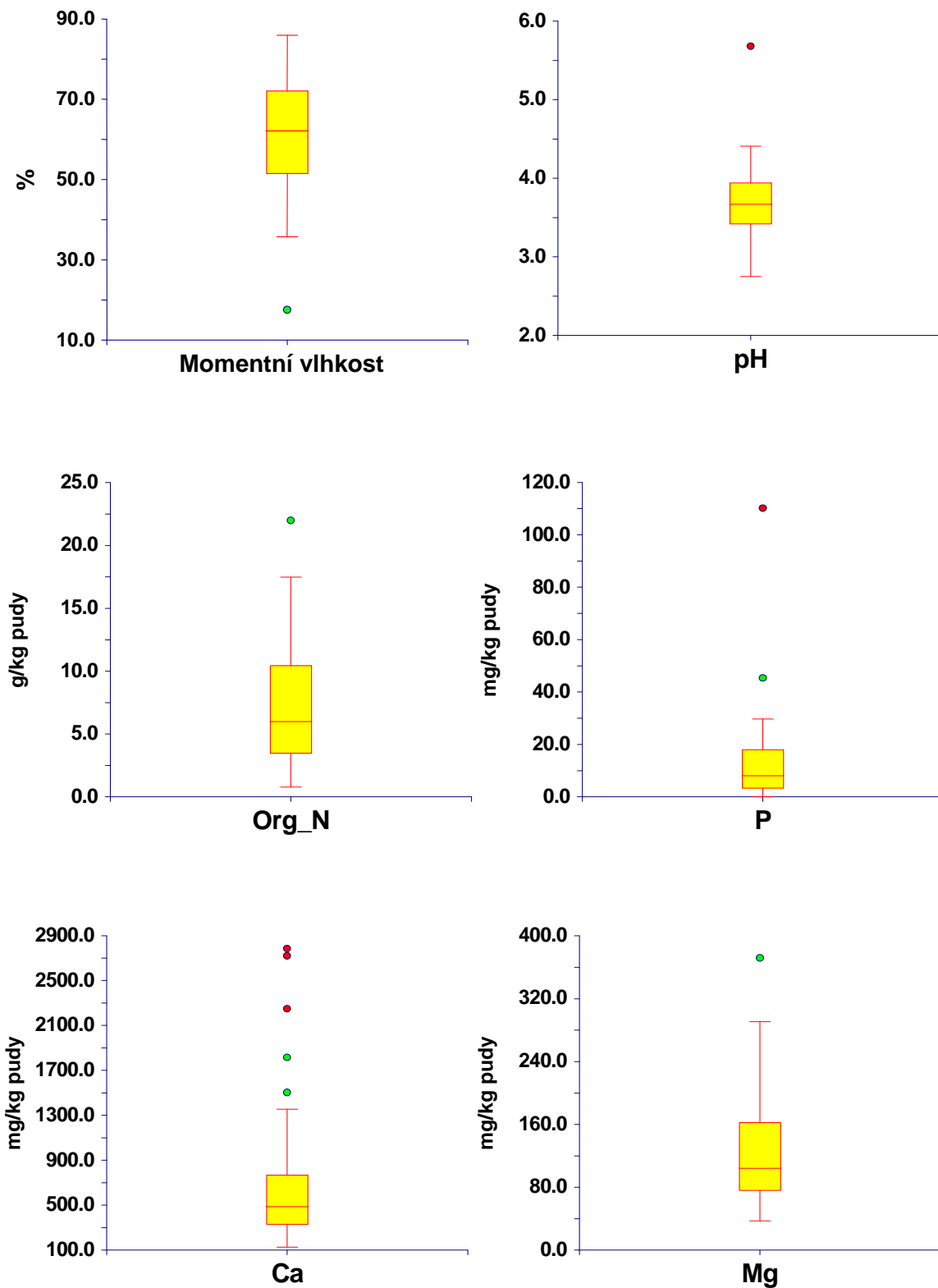
Tabulka 7. Základní charakteristiky popisné statistiky vybraných půdních faktorů fytoecologických snímků porostů všech studovaných keřů přirozeného původu, pro které byla laboratorní analýza uvedených faktorů provedena (datový soubor 4). Hodnoty byly zaokrouhleny na jedno desetinné místo.

Ekologický faktor	Průměrná hodnota	Standardní odchylka	Minimum	Maximum
Momentní vlhkost (%)	61,0	14,8	17,6	85,9
pH	3,8	0,6	2,8	6,0
Org. N (g/kg půdy)	7,6	5,2	0,8	22,0
P (mg/kg půdy)	13,5	18,4	0,0	110,2
Ca (mg/kg půdy)	720,3	640,0	127,6	2786,4
Mg (mg/kg půdy)	126,1	69,8	37,4	371,8

Obrázek 5. Grafické vyjádření rozsahu hodnot vybraných půdních parametrů získané analýzou datového souboru 3. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot momentní vlhkosti (%) a půdní reakce (= pH) pro 141 studovaných rostlin *Salix lapponum* přirozeného původu.



Obrázek 6. Grafické vyjádření rozsahu hodnot vybraných půdních parametrů získané analýzou datového souboru 4. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot momentní vlhkosti (%), půdní reakce (= pH), množství organického N (g/kg půdy), koncentrace P (mg/kg půdy), Ca (mg/kg půdy) a Mg (mg/kg půdy) pro 42 rostlin *Salix lapponum* přirozeného původu, pro které byla laboratorní analýza uvedených faktorů provedena.



2 Porovnání přirozených × vysázených lokalit

2.1 Druhové složení společenstva

Kanonická korespondenční analýza (CCA) datového souboru 5 neprokázala závislost druhového složení společenstva na původu lokality – rozdíl druhového složení na přirozených a vysázených lokalitách je nesignifikantní ($F = 444$, $P = 0,124$).

2.2 Ellenbergovy indikační hodnoty

Pro stanovení signifikance rozdílů v bioindikaci na základě Ellenbergových indikačních hodnot jednotlivých fytoecologických snímků byly analyzovány datové soubory 7 a 8. Byla provedena hierarchická analýza variance datového souboru 7 (Tab. 8, Obr. 7) zahrnujícího hodnoty všech fytoecologických snímků studovaných přirozených keřů z lokalit přirozeného původu a všech studovaných vysázených keřů z lokalit původu výsadby (celkem 190). Výsledky neprokázaly signifikantní rozdíly většiny proměnných prostředí mezi původními a vysázenými lokalitami. Nulová hypotéza o rovnosti průměrných hodnot nebyla u pěti z šesti testovaných proměnných zamítnuta. Výjimku tvoří jen kontinentalita, jejíž hodnoty byly vyšší pro lokality přirozeného původu. Výsledky naopak ukázaly signifikantní rozdíly hodnot proměnných prostředí mezi jednotlivými lokalitami v rámci každého typu. Pouze v případě kontinentality je tedy variabilita mezi přirozenými a vysázenými lokalitami vyšší než variabilita mezi lokalitami v rámci každého typu.

Dále byla provedena hierarchická analýza variance datového souboru 8 (Tab. 9, Obr. 7) zahrnujícího hodnoty vybraných 54 fytoecologických snímků studovaných přirozených keřů z lokalit přirozeného původu a vybraných 54 studovaných vysázených keřů z lokalit původu výsadby (celkem 108). Výsledky prokázaly signifikantní rozdíl hodnot mezi původními a vysázenými lokalitami pouze v případě kontinentality jako u souboru 7. Hodnoty pro lokality přirozeného původu jsou vyšší než pro lokality původu výsadby. Rozdíly hodnot mezi jednotlivými lokalitami v rámci každého typu jsou opět signifikantní pro všechny testované proměnné prostředí jako u souboru 7. Variabilita mezi přirozenými a vysázenými lokalitami je vyšší než variabilita mezi lokalitami v rámci každého typu pouze v případě kontinentality jako je tomu v rámci datového souboru 7.

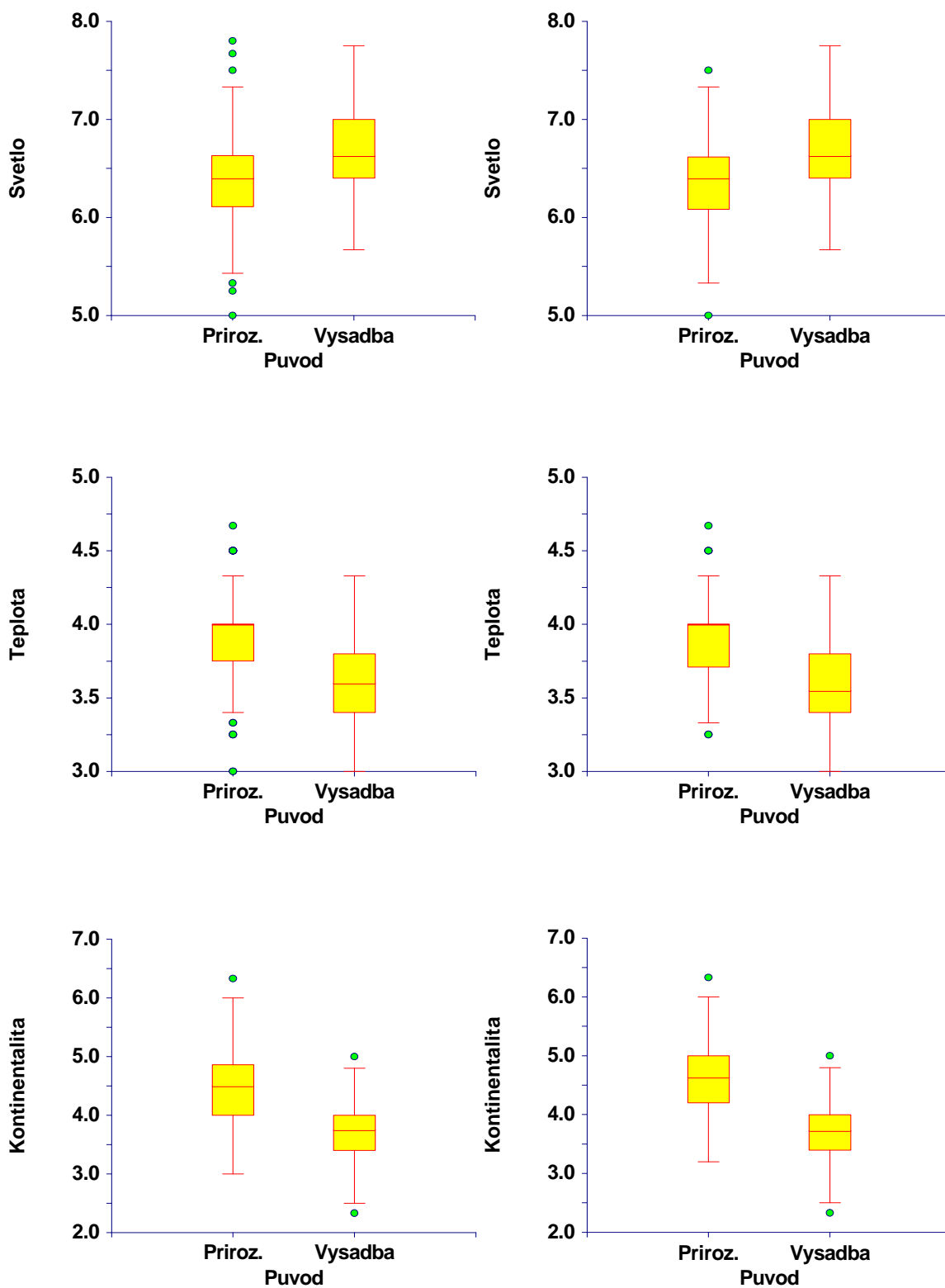
Tabulka 8. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 7. Proměnná prostředí = ekologické faktory prostředí, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnnou je testován: původ = fixní faktor, lokalita = náhodný faktor podřízený původu, DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa. Pro analýzu hodnot teploty byly z datového souboru vyřazeny dva snímky, které neobsahují žádné druhy s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Světlo	Původ	1	3,03	0,157	NE
	Lokalita	4	4,89	0,001	ANO
Teplota	Původ	1	6,03	0,070	NE
	Lokalita	4	6,64	<0,001	ANO
Kontinentalita	Původ	1	19,22	0,012	ANO
	Lokalita	4	3,63	0,007	ANO
Vlhkost	Původ	1	4,94	0,091	NE
	Lokalita	4	6,01	<0,001	ANO
Půdní reakce	Původ	1	0,00	0,968	NE
	Lokalita	4	14,26	<0,001	ANO
Živiny	Původ	1	0,01	0,944	NE
	Lokalita	4	7,43	<0,001	ANO

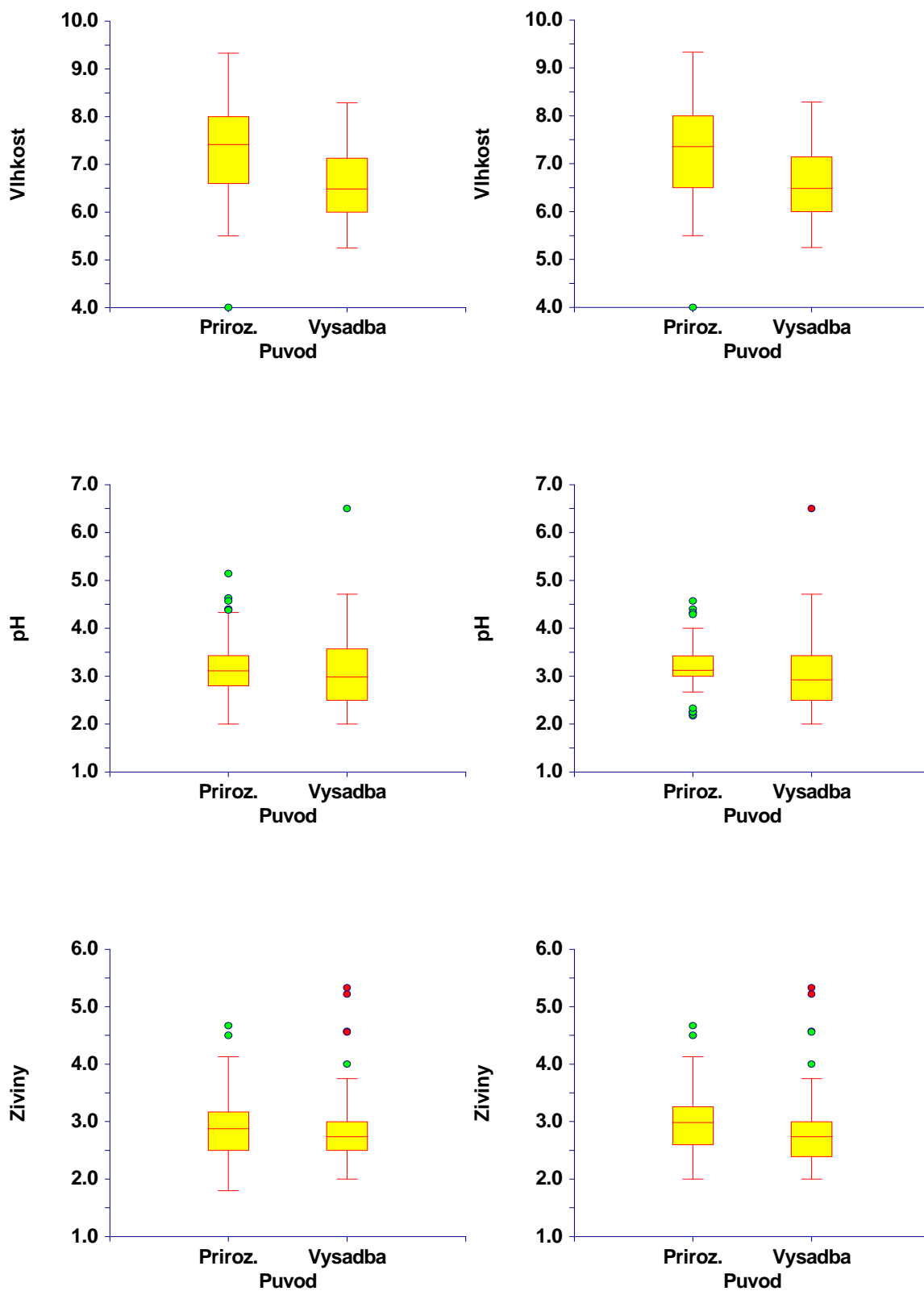
Tabulka 9. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 8. Proměnná prostředí = ekologické faktory prostředí, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnnou je testován: původ = fixní faktor, lokalita = hierarchický faktor, DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa. Pro průběh analýzy variance hodnoty teploty byly z datového souboru vyřazeny dva snímky, které neobsahují žádné druhy s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Světlo	Původ	1	2,42	0,195	NE
	Lokalita	4	4,10	0,004	ANO
Teplota	Původ	1	5,43	0,080	NE
	Lokalita	4	5,19	<0,001	ANO
Kontinentalita	Původ	1	19,34	0,012	ANO
	Lokalita	4	4,47	0,002	ANO
Vlhkost	Původ	1	3,18	0,149	NE
	Lokalita	4	6,26	<0,001	ANO
Půdní reakce	Původ	1	0,08	0,789	NE
	Lokalita	4	11,24	<0,001	ANO
Živiny	Původ	1	0,15	0,714	NE
	Lokalita	4	5,55	<0,001	ANO

Obrázek 7. Grafické vyjádření rozsahu hodnot faktorů prostředí získané analýzou datových souborů 7 (levý sloupec) a 8 (pravý sloupec). Krabičkové diagramy zobrazují rozložení Ellenbergových indikačních hodnot pro přirozené a vysázené lokality. Zobrazení rozložení hodnot teploty nezahrnuje dva fytoecenologické snímky souboru 7 a jeden fytoecenologický snímek souboru 8. a to z důvodu nepřítomnosti druhů s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě.



Obrázek 7. Pokračování.



2.3 Půdní parametry

Pro stanovení signifikance rozdílů hodnot momentní vlhkosti a půdní reakce pro jednotlivé fytoecologické snímky byly analyzovány dva datové soubory 9 a 10. Byla provedena hierarchická analýza variance datového souboru 9 (Tab. 10, Obr. 8) zahrnujícího hodnoty všech fytoecologických snímků studovaných přirozených keřů z lokalit přirozeného původu a všech studovaných vysázených keřů z lokalit původu výsadby (celkem 190). Nebyly zjištěny signifikantní rozdíly hodnot půdních parametrů mezi přirozenými a vysázenými lokalitami. Rozdíl mezi lokalitami v rámci každého ze dvou typů lokalit (přirozené, vysázené) byl u obou proměnných signifikantní. Dále byla provedena hierarchická analýza variance datového souboru 10 (Tab. 11, Obr. 8) zahrnujícího hodnoty vybraných 54 fytoecologických snímků studovaných přirozených keřů z lokalit přirozeného původu a vybraných 54 studovaných vysázených keřů z lokalit původu výsadby (celkem 108). Nebyly zjištěny signifikantní rozdíly hodnot půdních parametrů mezi přirozenými a vysázenými lokalitami stejně jako u souboru 9. Rozdíl mezi lokalitami v rámci každého ze dvou typů lokalit (přirozené, vysázené) byl však signifikantní pouze pro půdní reakci.

Pro stanovení signifikance rozdílů hodnot všech měřených půdních faktorů, tedy momentní vlhkosti, půdní reakce, množství organického N, dále koncentrace P, Ca a Mg, byl analyzován datový soubor 11. Soubor byl podroben hierarchické analýze variance (Tab. 12, Obr. 9) testující rozdíly hodnot všech studovaných fytoecologických snímků, pro které byla laboratorní analýza uvedených půdních faktorů provedena (celkem 63). Nebyly zjištěny signifikantní rozdíly hodnot mezi přirozenými a vysázenými lokalitami a to v případě všech testovaných půdních parametrů. U třech ze šesti měřených parametrů (pH, org. N, Mg) byl prokázán signifikantní rozdíl mezi jednotlivými lokalitami v rámci srovnávaných typů na základě původu. Variabilita mezi jednotlivými lokalitami v rámci typů je v případě těchto tří proměnných vyšší než variabilita mezi srovnávanými typy lokalit, tedy mezi přirozenými a vysázenými.

Tabulka 10. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 9. Proměnná prostředí = měřený půdní parametr, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnou je testován: původ = fixní faktor (typ lokalit: přirozená, vysázená), lokalita = náhodný faktor podřízený původu (jednotlivé lokality), DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Momentní vlhkost (%)	Původ	1	2,44	0,193	NE
	Lokalita	4	4,58	0,002	ANO
pH	Původ	1	0,00	0,973	NE
	Lokalita	4	15,79	<0,001	ANO

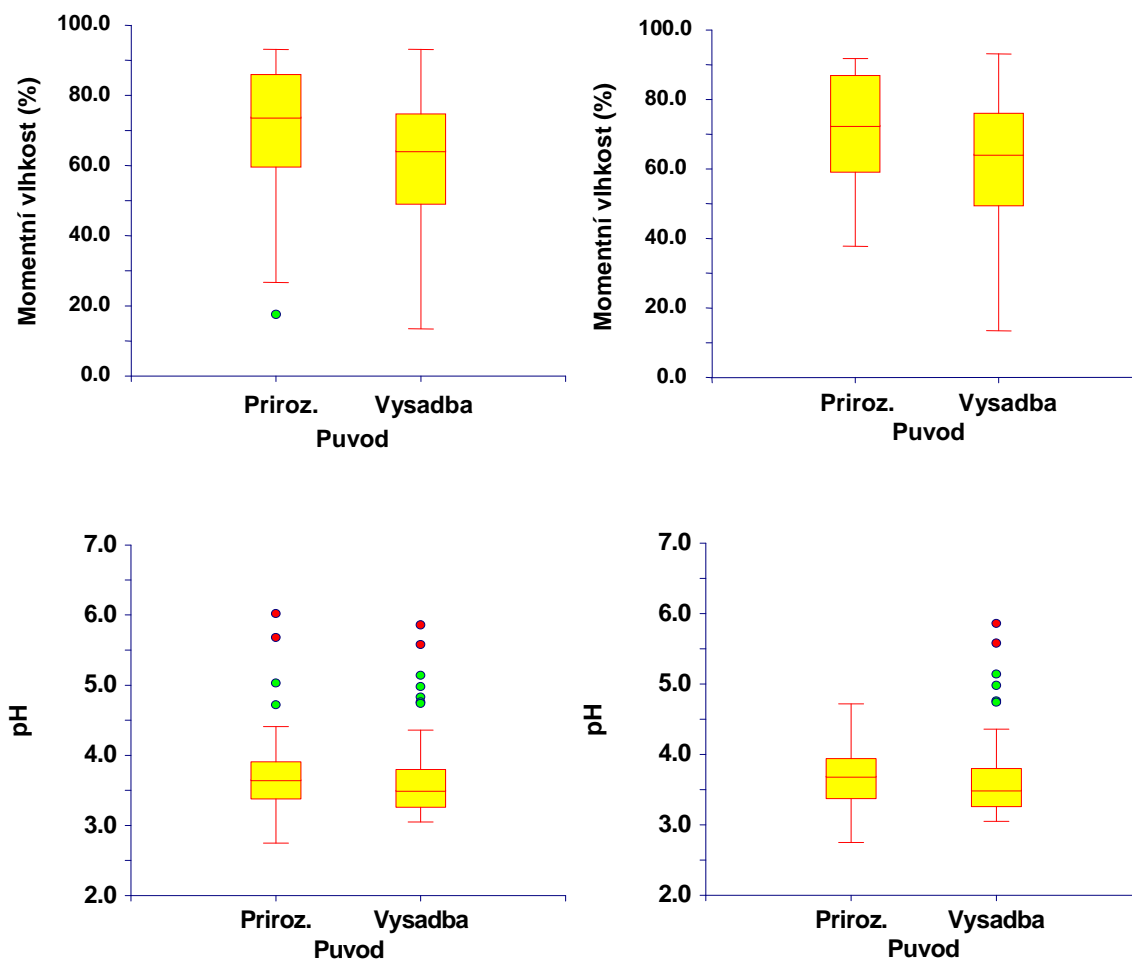
Tabulka 11. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 10. Proměnná prostředí = měřený půdní parametr, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnou je testován: původ = fixní faktor (typ lokalit: přirozená, vysázená), lokalita = náhodný faktor podřízený původu (jednotlivé lokality), DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Momentní vlhkost (%)	Původ	1	3,62	0,130	NE
	Lokalita	4	2,01	0,099	NE
pH	Původ	1	0,00	0,978	NE
	Lokalita	4	11,72	<0,001	ANO

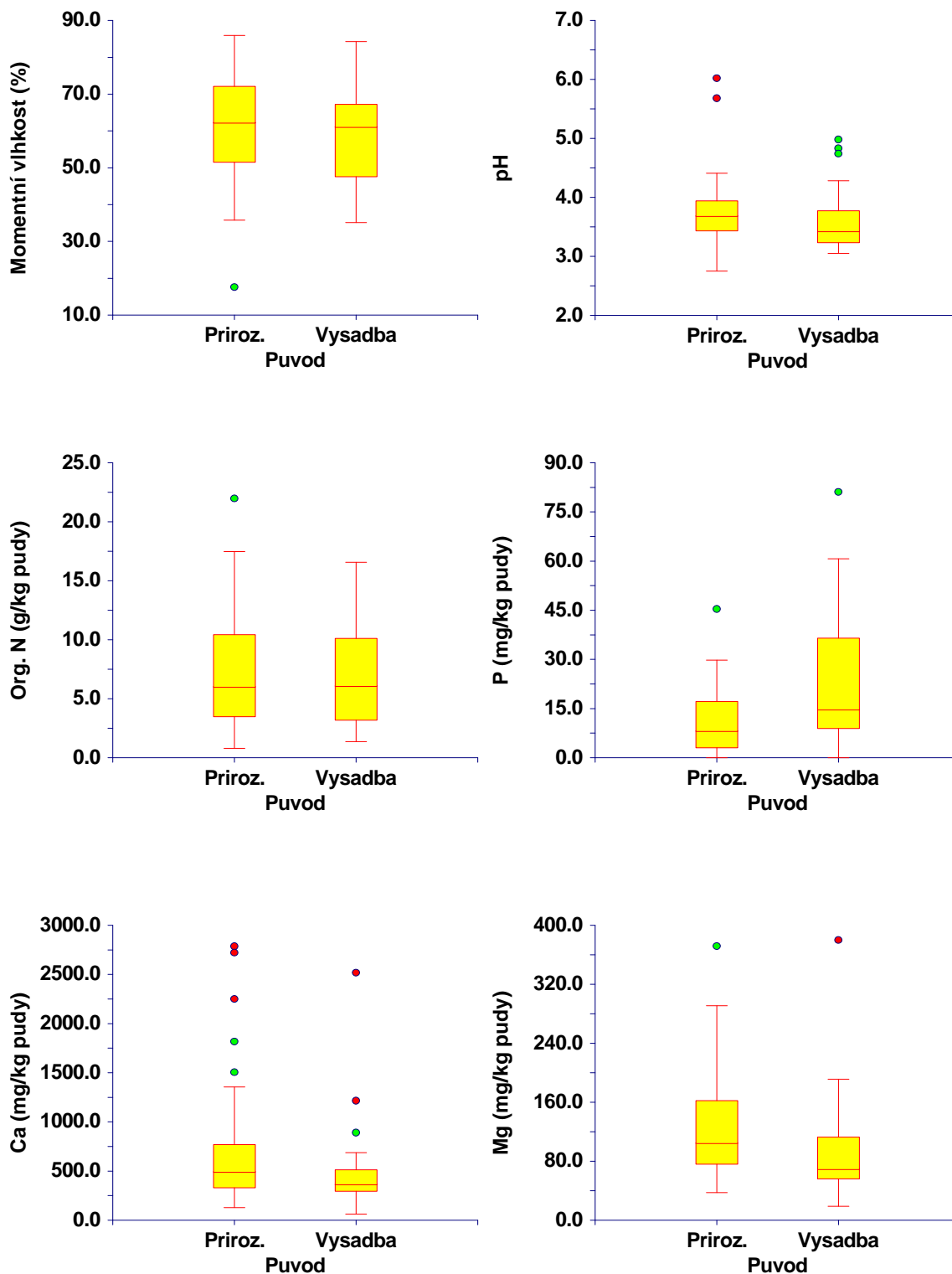
Tabulka 12. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 11. Proměnná prostředí = měřený půdní parametr, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnou je testován: původ = fixní faktor (typ lokalit: přirozená, vysázená), lokalita = náhodný faktor podřízený původu (jednotlivé lokality), DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Momentní vlhkost (%)	Původ	1	0,15	0,719	NE
	Lokalita	4	2,15	0,086	NE
pH	Původ	1	0,25	0,644	NE
	Lokalita	4	3,48	0,013	ANO
Org. N (g/kg půdy)	Původ	1	0,10	0,766	NE
	Lokalita	4	3,87	0,008	ANO
P (mg/kg půdy)	Původ	1	4,60	0,099	NE
	Lokalita	4	1,12	0,357	NE
Ca (mg/kg půdy)	Původ	1	1,45	0,295	NE
	Lokalita	4	2,24	0,076	NE
Mg (mg/kg půdy)	Původ	1	1,87	0,243	NE
	Lokalita	4	3,54	0,012	ANO

Obrázek 8. Grafické vyjádření rozsahu hodnot vybraných půdních parametrů získané analýzou datových souborů 9 (levý sloupec) a 10 (pravý sloupec). Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot momentní vlhkosti (%) a půdní reakce (= pH) pro přirozené a vysázené lokality.



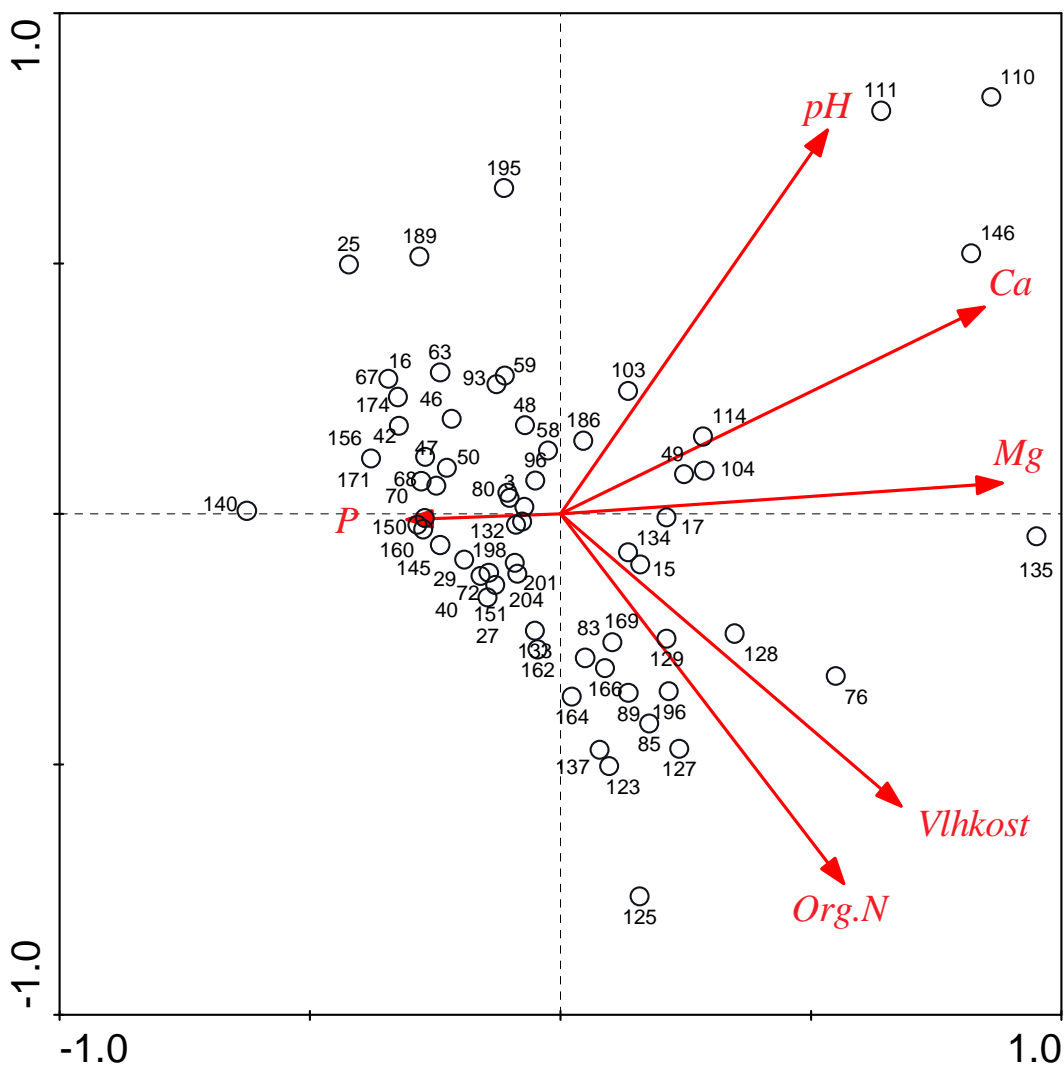
Obrázek 9. Grafické vyjádření rozsahu hodnot vybraných půdních parametrů získané analýzou datového souboru 11. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot momentní vlhkosti (%), půdní reakce (= pH), množství organického N (g/kg půdy), koncentrace P (mg/kg půdy), Ca (mg/kg půdy) a Mg (mg/kg půdy) pro přirozené a vysázené lokality. Z důvodu přehlednějšího zobrazení byly ze souboru vyřazeny dvě výrazně odlehlé hodnoty koncentrace P, každá pro jeden typ lokalit.



Korelace jednotlivých půdních faktorů s hlavní osou variability a vzájemná korelace půdních faktorů byla zjištěna analýzou datového souboru 11. Výstup PCA (Obr. 10) ukazuje, že z analyzovaných půdních parametrů s hlavní osou variability souboru nejsilněji korelují koncentrace Mg a Ca. Dle klesající hodnoty korelace s první ordinační osou jsou dále ostatní faktory seřazeny následovně: momentní vlhkost, koncentrace organického N, půdní reakce. Koncentrace P vykazuje pouze slabý vztah k hlavní ose variability a vztah k ostatním faktorům není zřetelný. Vzájemná korelace je nejzřetelnější pro dvojici faktorů: vlhkost a koncentrace organického N, dále pak pro dvojici faktorů: koncentrace Mg a Ca, která vykazuje vztah k půdní reakci (pH). Z ordinačního diagramu tedy vyplývá, že se stoupající vlhkostí půdy přibývá množství organického dusíku a se stoupajícími hodnotami půdní reakce se zvyšuje koncentrace obou testovaných minerálních látek (Ca a Mg).

Obrázek 10. Ordinační diagram analýzy hlavních komponent (PCA) datového souboru 11.

Poznámka: Pro ověření spolehlivosti výsledků byly ze souboru 11 vyřazeny 4 hodnoty výrazně odlehle v pravé části diagramu (vzorky 110, 111, 135 a 146) a byla opět provedena PCA. V ordinačním diagramu upraveného datového souboru byla nejvíce korelována s první ordinační osou vlhkost a koncentrace organického N; tedy došlo k pootočení první ordinační osy, čímž slabě poklesla míra korelace: A) koncentrace obou minerálních prvků (Mg i Ca) s hlavní osou variability, B) koncentrace Mg s koncentrací Ca, C) koncentrace minerálních látek (Mg a Ca) s půdní reakcí. Korelační vztahy však zůstaly zřetelné, proto jsou výsledky PCA úplného datového souboru 11 považovány za vypovídající.



2.4 Biometrické vlastnosti

Pro analýzu vybraných biometrických vlastností keřů *Salix lapponum* a vegetačního krytu pro jednotlivé fytoecologické snímky byly analyzovány dva datové soubory (č. 12 a 13). Byla provedena hierarchická analýza variance datového souboru 12 (Tab. 13, Obr. 11) zahrnujícího hodnoty všech fytoecologických snímků studovaných přirozených keřů z lokalit přirozeného původu a všech studovaných vysázených keřů z lokalit původu výsadby (celkem 190). Výsledky prokázaly signifikantní rozdíl průměrů mezi přirozenými a vysázenými lokalitami pro čtyři ze šesti testovaných biometrických vlastností: výšku keře, plochu keře (součin délky a šířky keře), rozměr keře (součin délky, šířky a výšky keře) a pokryvnost keřového patra. Všechny čtyři vlastnosti dosahovaly vyšších hodnot na přirozených lokalitách. U zbylých dvou testovaných proměnných (pokryvnost bylinného a mechového patra) nebyla nulová hypotéza o rovnosti průměrných hodnot zamítnuta. U všech šesti testovaných proměnných byl prokázán signifikantní rozdíl mezi jednotlivými lokalitami.

Dále byla provedena hierarchická analýza variance datového souboru 13 (Tab 14, Obr. 11) zahrnujícího hodnoty vybraných 54 fytoecologických snímků studovaných přirozených keřů z lokalit přirozeného původu a vybraných 54 studovaných vysázených keřů z lokalit původu výsadby (celkem 108). Výsledky signifikance rozdílu průměrů biometrických vlastností mezi přirozenými a vysázenými lokalitami jsou shodné s výsledky analýzy datového souboru 12.

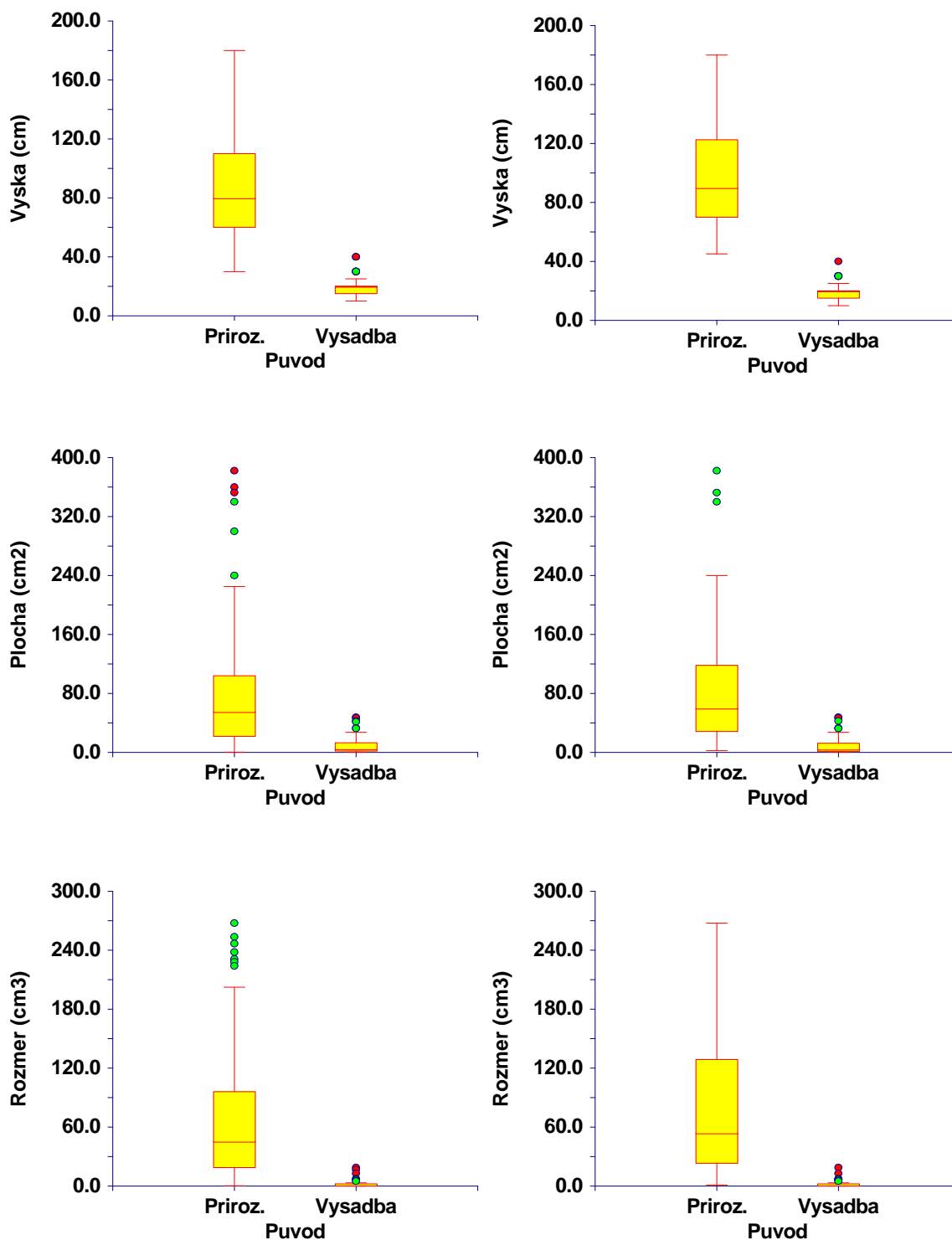
Tabulka 13. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 12. Proměnná prostředí = jednotlivé biometrické vlastnosti porostu, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnnou je testován: původ = fixní faktor (typ lokalit: přirozená, vysázená), lokalita = náhodný faktor podřízený původu (jednotlivé lokality), DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Výška keře (cm)	Původ	1	79,11	0,001	ANO
	Lokalita	4	9,97	<0,001	ANO
Plocha keře (cm ²)	Původ	1	20,91	0,010	ANO
	Lokalita	4	7,91	<0,001	ANO
Rozměr keře (cm ³)	Původ	1	87,43	0,001	ANO
	Lokalita	4	4,03	0,004	ANO
Pokryvnost E ₂ (%)	Původ	1	39,90	0,003	ANO
	Lokalita	4	3,19	0,015	ANO
Pokryvnost E ₁ (%)	Původ	1	3,71	0,127	NE
	Lokalita	4	13,91	<0,001	ANO
Pokryvnost E ₀ (%)	Původ	1	1,79	0,252	NE
	Lokalita	4	8,55	<0,001	ANO

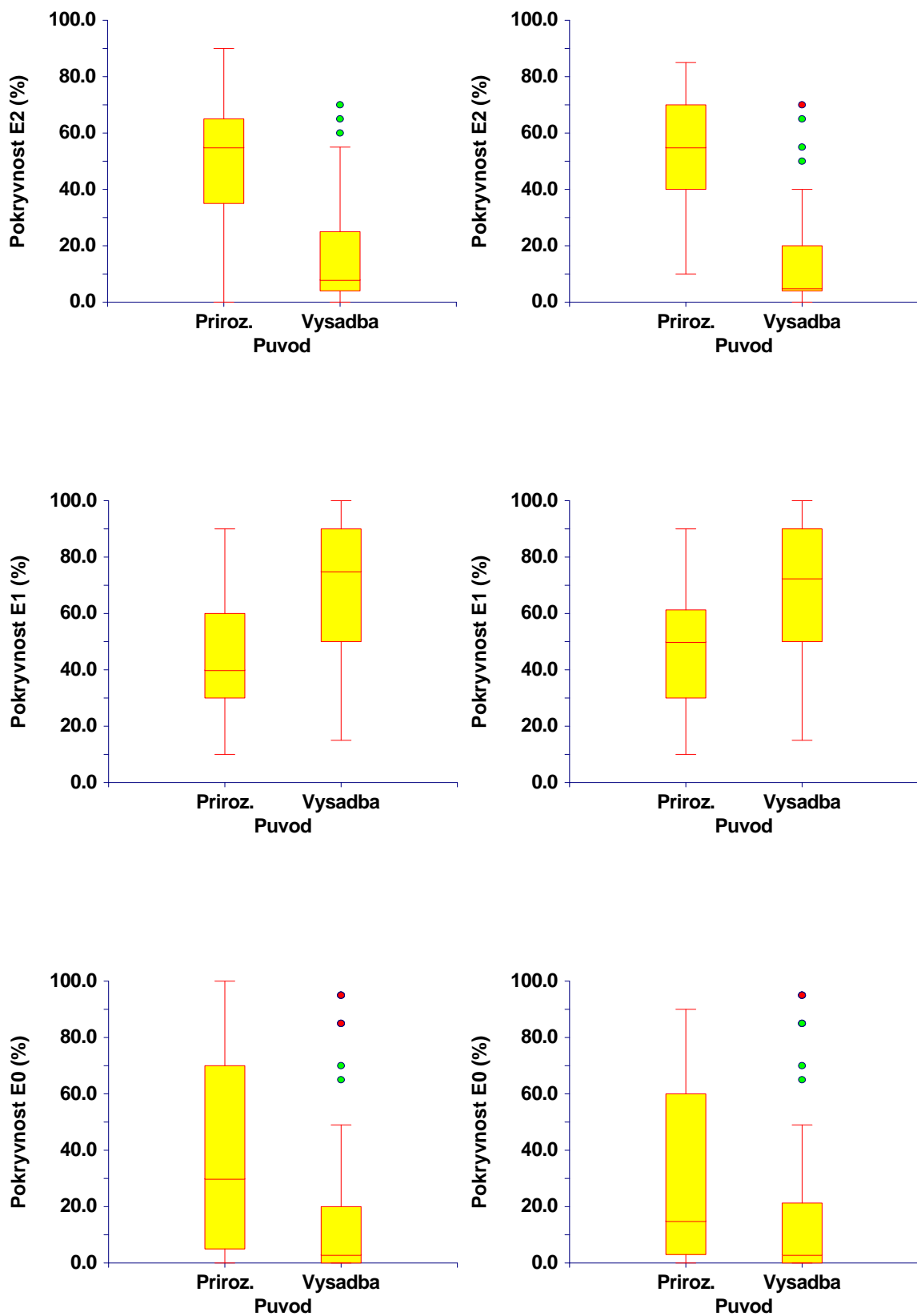
Tabulka 14. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 13. Proměnná prostředí = jednotlivé biometrické vlastnosti porostu, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnnou je testován: původ = fixní faktor (typ lokalit: přirozená, vysázená), lokalita = náhodný faktor podřízený původu (jednotlivé lokality), DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Výška keře (cm)	Původ	1	170,71	<0,001	ANO
	Lokalita	4	3,48	0,010	ANO
Plocha keře (cm ²)	Původ	1	17,14	0,014	ANO
	Lokalita	4	9,55	<0,001	ANO
Rozměr keře (cm ³)	Původ	1	62,09	0,001	ANO
	Lokalita	4	5,44	0,001	ANO
Pokryvnost E ₂ (%)	Původ	1	40,35	0,003	ANO
	Lokalita	4	3,02	0,021	ANO
Pokryvnost E ₁ (%)	Původ	1	2,02	0,228	NE
	Lokalita	4	11,37	<0,001	ANO
Pokryvnost E ₀ (%)	Původ	1	0,50	0,518	NE
	Lokalita	4	7,06	<0,001	ANO

Obrázek 11. Grafické vyjádření rozsahu hodnot biometrických vlastností získané analýzou datového souboru 12 (levý sloupec) a 13 (pravý sloupec). Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot výšky keře (cm), plochy keře (cm²), rozměru keře (cm³), pokryvnosti keřového patra (%), pokryvnosti bylinného patra (%) a pokryvnosti mechového patra (%) pro přirozené a vysázené lokality. Hodnoty plochy keře jsou vyjádřeny ve formátu X x 10³, hodnoty rozměru keře ve formátu Y x 10⁵. Za účelem přehlednějšího zobrazení bylo ze souboru 12 vyřazeno pět extrémně odlehlých hodnot plochy keře a jedna extrémně odlehlá hodnota rozměru keře, ze souboru 13 byla vyřazena jedna odlehlá hodnota plochy keře a dvě odlehlé hodnoty rozměru keře.



Obrázek 11. Pokračování.



3 Ekologická diference pohlaví

3.1 Druhové složení společenstva

Analýza redundance (RDA) datového souboru 14 neprokázala rozdílné druhové složení porostů v okolí samčích a samičích jedinců *Salix lapponum* ($F = 0,56$, $P = 0,826$).

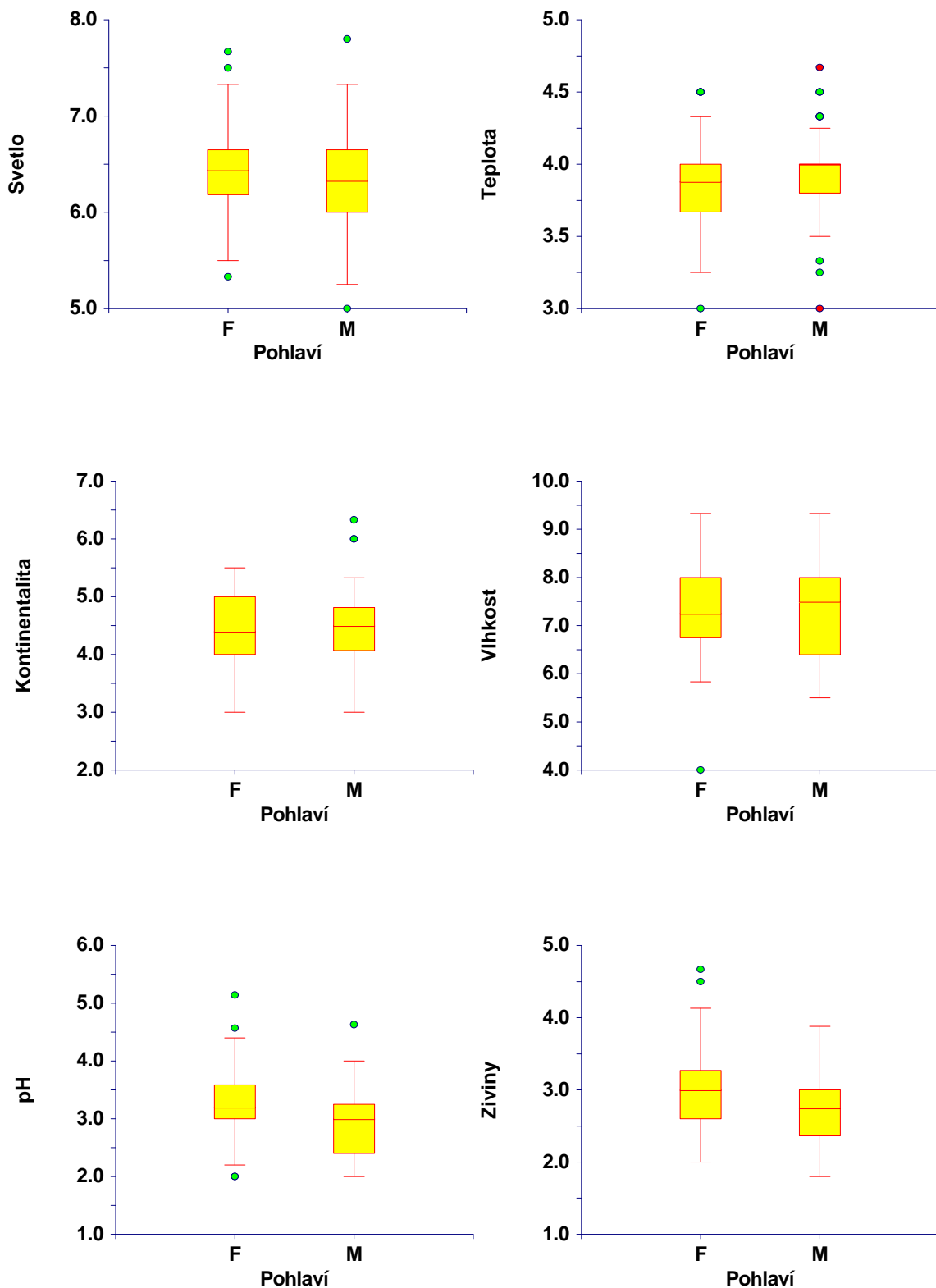
3.2 Ellenbergovy indikační hodnoty

Výsledky analýzy variance datového souboru 15 prokázaly signifikantní rozdíly mezi pohlavími pouze u dvou ze šesti testovaných proměnných prostředí: půdní reakce a živiny (Tab. 15, Obr. 12). Samčí rostliny rostou na půdách s kyselější reakcí a nižší koncentrací živin. Rozdíl mezi jednotlivými lokalitami vyšel signifikantní pro čtyři ze šesti testovaných faktorů: teplota, vlhkost, půdní reakce a živiny.

Tabulka 15. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 15. Proměnná prostředí = ekologické faktory prostředí, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnnou je testován: lokalita = náhodný faktor, pohlaví = fixní faktor, DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa. Pro průběh analýzy variance hodnot teploty byly z datového souboru vyřazeny dva snímky, které neobsahují žádné druhy s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Světlo	Lokalita	2	1,99	0,141	NE
	Pohlaví	1	1,06	0,305	NE
Teplota	Lokalita	2	10,73	<0,001	ANO
	Pohlaví	1	1,23	0,269	NE
Kontinentalita	Lokalita	2	2,28	0,106	NE
	Pohlaví	1	0,11	0,739	NE
Vlhkost	Lokalita	2	4,98	0,008	ANO
	Pohlaví	1	0,70	0,404	NE
Půdní reakce	Lokalita	2	11,40	<0,001	ANO
	Pohlaví	1	12,01	0,001	ANO
Živiny	Lokalita	2	5,22	0,007	ANO
	Pohlaví	1	5,54	0,020	ANO

Obrázek 12. Grafické vyjádření rozsahu hodnot faktorů prostředí získané analýzou datového souboru 15. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení Ellenbergových indikačních hodnot pro jednotlivá pohlaví: F = samice, M = samci. Zobrazení rozložení hodnot teploty nezahrnuje dva fytoecologické snímky souboru z důvodu nepřítomnosti druhů s přiřazenou Ellenbergovou hodnotou pro závislost na teplotě.



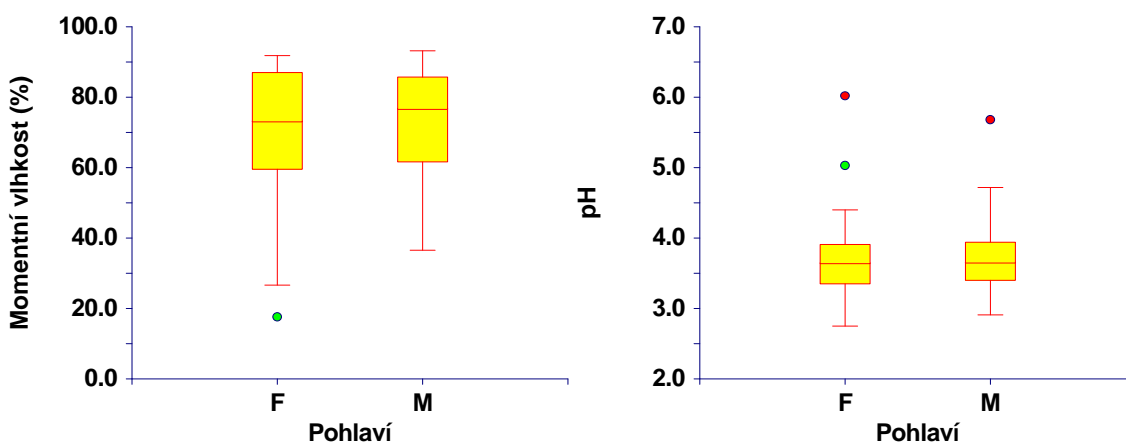
3.3 Půdní vlastnosti

Výsledky analýzy variance datového souboru 16 neprokázaly signifikantní rozdíl momentní vlhkosti a půdní reakce v závislosti na pohlaví *Salix lapponum* (Tab. 16, Obr. 13). Vliv lokalit na variabilitu hodnot testovaných proměnných prostředí se ukázal v obou případech jako signifikantní.

Tabulka 16. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 16. Proměnná prostředí = měřený půdní parametr, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnou je testován: lokalita = náhodný faktor, pohlaví = fixní faktor, DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Momentní vlhkost (%)	Lokalita	2	7,90	0,001	ANO
	Pohlaví	1	0,22	0,638	NE
pH	Lokalita	2	13,83	<0,001	ANO
	Pohlaví	1	0,07	0,799	NE

Obrázek 13. Grafické vyjádření rozsahu hodnot půdních vlastností získané analýzou datového souboru 16. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot momentní vlhkosti (%) a půdní reakce (= pH) pro jednotlivá pohlaví: F = samice, M = samci.

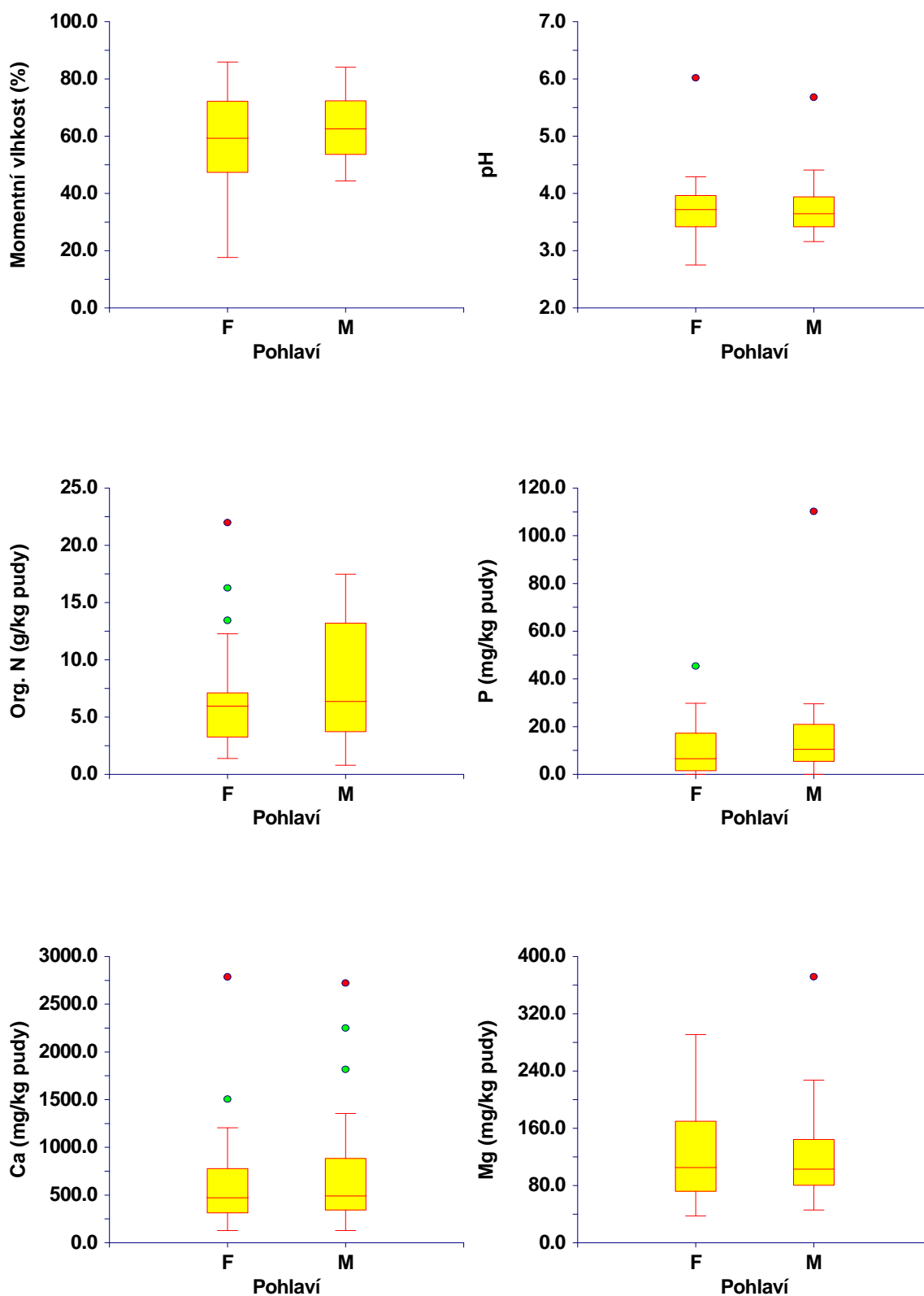


Analýza variance datového souboru 17 (Tab. 17, Obr. 14) neprokázala signifikantní rozdíly mezi samčím a samičím pohlavím ani u jednoho ze sedmi testovaných půdních parametrů. Šest ze sedmi testovaných proměnných prostředí vykazuje signifikantní variabilitu mezi jednotlivými lokalitami. Pouze množství organického dusíku v půdě se neliší mezi lokalitami ani pohlavím.

Tabulka 17. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 17 Proměnná prostředí = měřený půdní parametr, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnou je testován: lokalita = náhodný faktor, pohlaví = fixní faktor, DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Momentní vlhkost (%)	Lokalita	2	4,41	0,019	ANO
	Pohlaví	1	1,67	0,205	NE
pH	Lokalita	2	3,70	0,034	ANO
	Pohlaví	1	0,01	0,927	NE
Org. N (g/kg půdy)	Lokalita	2	7,96	0,001	ANO
	Pohlaví	1	0,87	0,358	NE
P (mg/kg půdy)	Lokalita	2	1,76	0,185	NE
	Pohlaví	1	1,68	0,202	NE
Ca (mg/kg půdy)	Lokalita	2	3,41	0,043	ANO
	Pohlaví	1	0,39	0,538	NE
Mg (mg/kg půdy)	Lokalita	2	8,42	0,001	ANO
	Pohlaví	1	0,06	0,811	NE

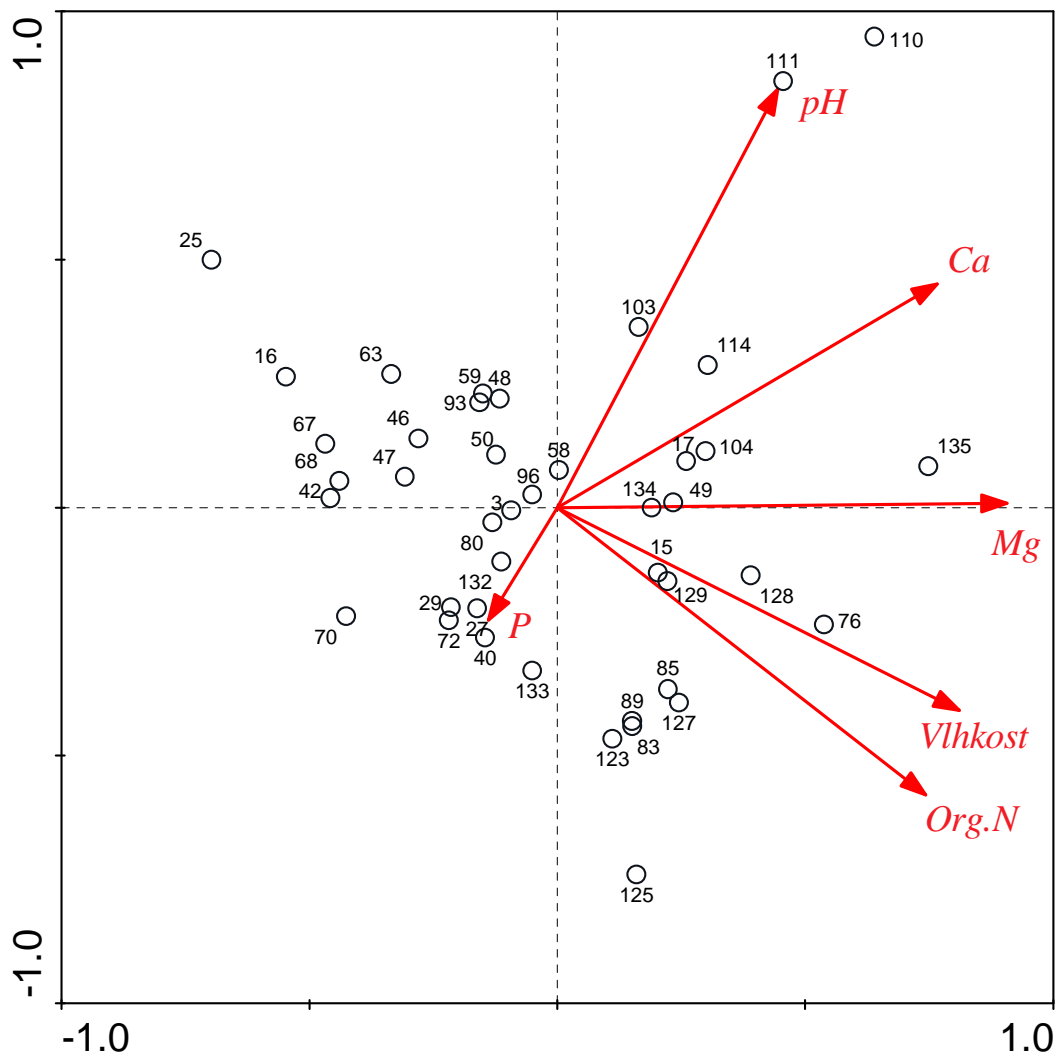
Obrázek 14. Grafické vyjádření rozsahu hodnot půdních vlastností získané analýzou datového souboru 17. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot momentní vlhkosti (%), půdní reakce (= pH), množství organického N (g/kg půdy), koncentrace P (mg/kg půdy), Ca (mg/kg půdy) a Mg (mg/kg půdy) pro jednotlivá pohlaví: F = samice, M = samci.



Míra korelace jednotlivých půdních faktorů s hlavní osou variability a míra vzájemné korelace půdních faktorů byla zjištěna analýzou datového souboru 17. Výstup PCA (Obr. 15) hodnot 42 studovaných fytoecologických snímků prokázal, že z testovaných půdních parametrů s hlavní osou variability souboru nejsilněji koreluje koncentrace Mg. Dle klesající hodnoty korelace s první ordinační osou jsou dále ostatní faktory seřazeny následovně: momentní vlhkost, koncentrace Ca, koncentrace organického N, půdní reakce. Koncentrace P vykazuje pouze velmi slabý vztah k hlavní ose variability a vztah k ostatním faktorům není zřetelný. Vzájemná korelace je nejzřetelnější pro dvojici faktorů: vlhkost a koncentrace organického N, dále pak pro dvojici faktorů: koncentrace Mg a Ca, která vykazuje vztah k půdní reakci (pH). Z ordinačního diagramu pro datový soubor 17 tedy vyplývá stejný pattern jako pro datový soubor 1: se stoupající vlhkostí půdy přibývá množství organického dusíku a se stoupajícími hodnotami půdní reakce se zvyšuje koncentrace obou testovaných minerálních látek (Ca a Mg).

Obrázek 15. Ordinační diagram analýzy hlavních komponent (PCA) datového souboru 17.

Poznámka: Pro ověření spolehlivosti výsledků byly ze souboru 17 vyřazeny 3 vzorky výrazně odlehlé v pravé části diagramu (vzorky č. 110, 111 a 135) a byla opět provedena PCA. V ordinačním diagramu upraveného datového souboru byla nejvíce korelována s první ordinační osou vlhkost a koncentrace organického N. Slabě poklesla míra korelace: A) koncentrace obou minerálních prvků (Mg i Ca) s hlavní osou variability, B) koncentrace minerálních látek (Mg a Ca) s půdní reakcí. Korelační vztahy však zůstaly zřetelné, proto jsou výsledky PCA úplného datového souboru 17 považovány za vypovídající.



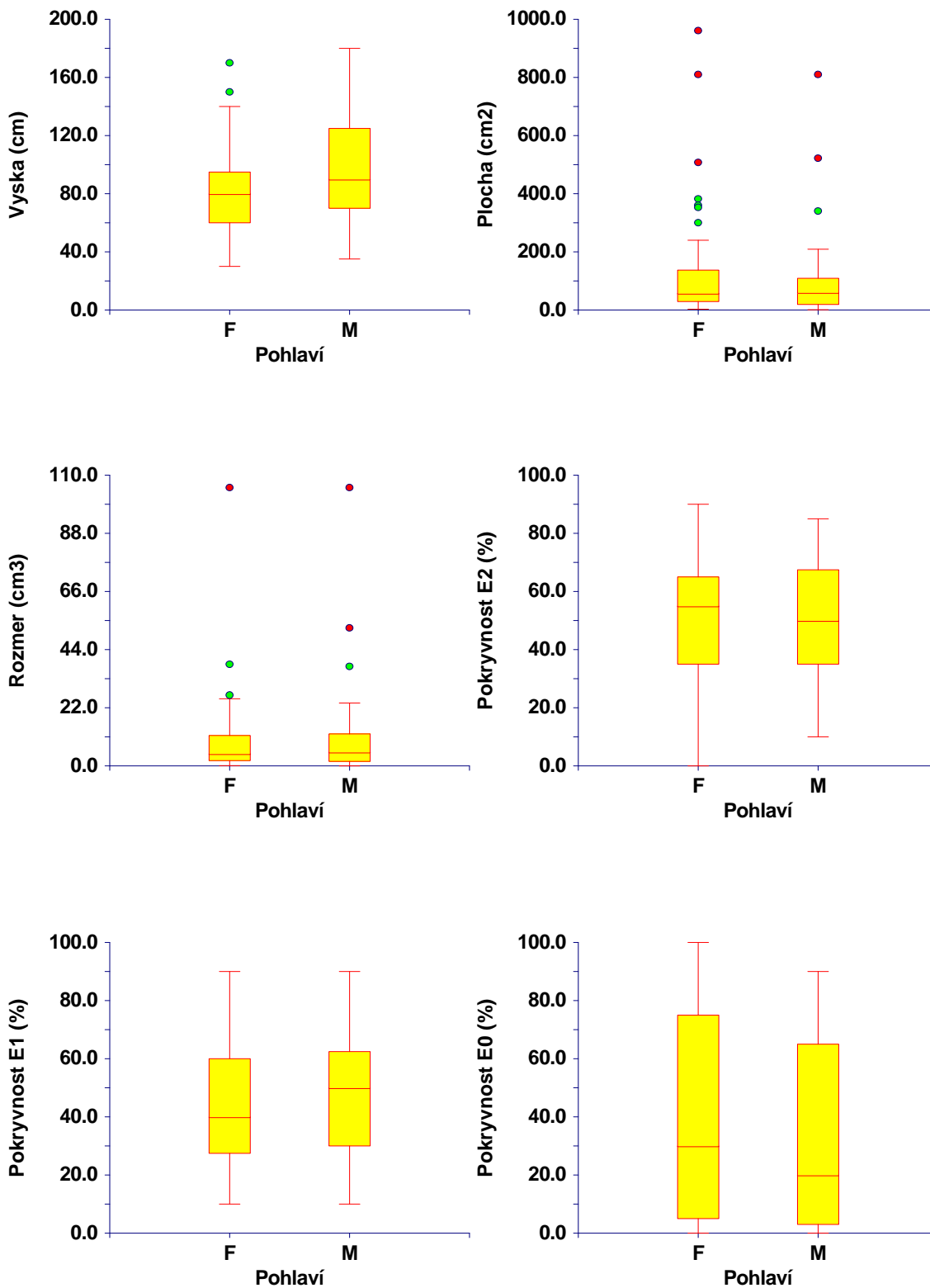
4 Biometrické vlastnosti rostlin roždílného pohlaví

Analýza variance datového souboru 18 (Tab. 18, Obr. 16) prokázala signifikantní rozdíl mezi pohlavími pouze v případě jedné ze šesti testovaných biometrických vlastností: výška keře. Samčí rostliny dosahovaly průměrně vyšší výšky než rostliny samičí. U ostatních testovaných proměnných nebyla nulová hypotéza o rovnosti průměrných hodnot zamítnuta. U pěti testovaných proměnných byl prokázán signifikantní rozdíl mezi jednotlivými lokalitami, výjimku tvoří pouze rozměr keře.

Tabulka 18. Výsledky analýzy variance (GLM ANOVA) datového souboru 18. Proměnná prostředí = jednotlivé biometrické vlastnosti porostu, testovaný faktor = faktor, jehož vliv na danou proměnnou je testován: lokalita = náhodný faktor, pohlaví = fixní faktor, DF = stupně volnosti, F = hodnota testového kritéria, P = hladina významnosti. Hodnoty hladiny významnosti byly zaokrouhleny na tři desetinná místa.

Proměnná prostředí	Testovaný faktor	DF	F	P	zamítnutí H_0 ve vztahu k testovanému faktoru
Výška keře (cm)	Lokalita	2	9,91	<0,001	ANO
	Pohlaví	1	7,37	0,008	ANO
Plocha keře (cm ²)	Lokalita	2	3,09	0,049	ANO
	Pohlaví	1	0,20	0,656	NE
Rozměr keře (cm ³)	Lokalita	2	0,84	0,432	NE
	Pohlaví	1	0,08	0,785	NE
Pokryvnost E ₂ (%)	Lokalita	2	4,65	0,011	ANO
	Pohlaví	1	0,20	0,653	NE
Pokryvnost E ₁ (%)	Lokalita	2	5,40	0,006	ANO
	Pohlaví	1	0,85	0,359	NE
Pokryvnost E ₀ (%)	Lokalita	2	6,09	0,003	ANO
	Pohlaví	1	0,26	0,612	NE

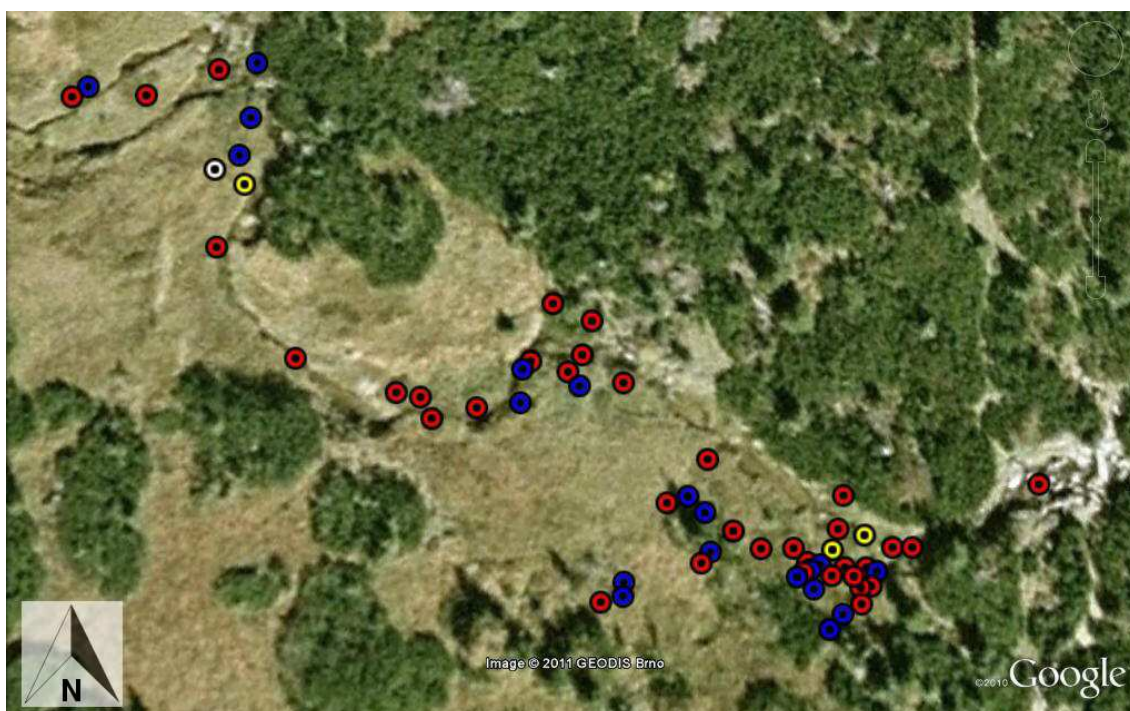
Obrázek 16. Grafické vyjádření rozsahu hodnot biometrických vlastností získané analýzou datového souboru 18. Krabičkové diagramy zobrazují rozložení hodnot výšky keře (cm), plochy keře (cm²), rozměru keře (cm³), pokryvnosti keřového patra (%), pokryvnosti bylinného patra (%) a pokryvnosti mechového patra (%) pro jednotlivá pohlaví: F = samice, M = samci. Hodnoty plochy keře jsou vyjádřeny ve formátu X x 10³, hodnoty rozměru keře ve formátu Y x 10⁵.



5 Prostorová segregace pohlaví

Analýzou souboru 19 nebyla zjištěna existence prostorové segregace pohlaví (Obr. 17). Matice vzdáleností jednotlivých keřů není korelovaná s maticí identity pohlaví (Mantelův test: $r = 0,009$, $P = 0,158$).

Obrázek 17. Rozmístění jedinců na lokalitě v modelové populaci *Salix lapponum* na Pančavské louce nad Pančavským vodopádem. Poloha středu keře je vyznačeny následovně: červeně - samice, modře - samci, bíle - sterilní rostliny, žlutě - jedinci *Salix silesiaca*. Sterilní rostliny a jedinci *Salix silesiaca* nebyly do analýzy prostorové segregace zařazeny. Měřítko 1: 550, mapový podklad © GEODIS Brno.



DISKUZE

1 Ekologická amplituda druhu

Ekologické nároky studovaného taxonu nejsou tak úzce vyhraněné, jak by se dalo předpokládat na základě vzácnosti jeho výskytu na našem území. Bioindikace i chemické rozborů půdy vypovídají o preferenci určitých vlastností prostředí. Druh je však schopen tolerovat i určité výkyvy od preferovaných hodnot ekologických faktorů.

V případě bioindikace na základě druhového složení společenstva mohou být výsledné hodnoty ovlivněny počtem druhů s přiřazenou bioindikační hodnotou pro jednotlivé faktory prostředí, který se pro různé snímky liší. Samotný studovaný taxon nemá přiřazené žádné Ellenbergovy bioindikační hodnoty (Ellenberg et al. 1992), proto lze výsledky považovat za jedny z prvních odhadů ekologických nároků druhu.

Výsledky ukázaly, že *Salix lapponum* nelze často jednoznačně zařadit do skupiny druhů vykazujících vazbu ke konkrétním podmínkám prostředí, ale zaujímá místo někde na jejich rozhraní a přesahuje do více skupin. Dle bioindikace teploty stojí na hranici mezi chladnomilnými druhy s těžištěm výskytu v subalpínském stupni a druhy s těžištěm výskytu na intermediálních stanovištích především v submontánním stupni. Tato charakteristika by mohla být vysvětlena výskytem ve vysokých nadmořských výškách na území ČR: v tomto prostředí teploty dosahují extrémně nízkých hodnot, druh zde však obsazuje chráněná stanoviště s dlouhotrvající sněhovou pokrývkou (Matuszkiewicz et Matuszkiewicz 1975, Chytrý et al. 2001). Stejně je tomu na většině míst reliktního výskytu druhu ve střední a jižní Evropě (Laus 1927, Chmelař 1972, Chmelař et Koblížek 1990, Stamati et al. 2007). V Polsku se naopak nejvíc lokalit druhu nachází v oblasti „Polesie Lubelskie Region“, která je součástí rozsáhlé středoevropské nížiny. V oblastech severní Evropy je výskyt druhu běžný v nížinách i horských oblastech (Totland et Sottocornola 2001, Hughes et al. 2010).

Salix lapponum se projevuje jako suboceanický až intermediární prvek. Bioindikace ukázala, že druh preferuje půdy vlhké nevysychající až mokré, může se však vyskytovat i na čerstvých středně vlhkých půdách. Z analýzy momentní vlhkosti vyplývá užší ekologická amplituda druhu ve vztahu k vlhkosti: mokré až zbahnělé půdy (momentní vlhkost = $69,3 \pm 18,5$). Oba přístupy, založené jak na bioindikaci, tak na měření aktuálních vlhkosních poměrů tak podávají velmi podobné informace. Výsledky souhlasí s poznatky několika polských studií (Fijałkowski 1958, Urban et Wawer 2001, Pogorzelec 2008), které zjišťují vysokou hladinu spodní vody na lokalitách výskytu

druhu. Také Totland et Sottocornola (2001) popisují půdní vlhkost lokalit *Salix lapponum* na jihovýchodě Norska jako vysokou.

Obdobná situace nastává v případě půdní reakce. Bioindikace ukázala, že se *S. lapponum* vyskytuje na kyselých půdách v rozsahu od velmi kyselých až po slabě kyselé. Z chemických rozborů půdy však vyplývá užší ekologická valence zahrnující pouze půdy extrémně kyselé, kde průměrná hodnota \pm standardní odchylka nepřesahuje hodnotu pH 4. Urban et Wawer (2001) uvádějí pH půdy stanovišť *Salix lapponum* v podobném rozsahu a to od 3,2 do 4,5. Fijałkowski (1958) a Zarzycki et Korzeniak (2002) však uvádějí rozsah pH značně vyšší: 3,5-6,5 a 4-6. Variabilita údajů naznačuje, že šíře ekologické valence ve vztahu k půdní reakci se mírně liší v různých oblastech výskytu druhu.

Bioindikace ukázala, že *S. lapponum* preferuje půdy chudé na živiny, vyskytuje se však i na půdách velmi chudých a naopak i středně bohatých. Z analýzy chemických rozborů půdy vyplývá, že koncentrace fosforu i vápníku je vzhledem k dostupnosti pro rostliny nejčastěji nízká, může však být i vyhovující, koncentrace hořčíku je nejčastěji vyhovující, bývá však i nízká či naopak dobrá. Jak bioindikace, tak chemické rozborů půdy tedy vypovídají o výskytu *Salix lapponum* na půdách spíše s nízkým obsahem živin.

Škarpa (2009) upozorňuje na souvislost půdní reakce s dostupností živin v půdě. Hodnoty půdní reakce významně ovlivňují některé další půdní vlastnosti, zejména biopřístupnost a mobilitu živin a rizikových prvků. V silně kyselých půdách se nedaří některým bakteriím, velmi důležitým pro optimální průběh biochemických reakcí v půdě (například *Rhizobium*, *Azotobacter chroococum* či nitrifikační bakterie), a je naopak podporována činnost plísní a hub. Dochází tak ke zpomalení procesu mineralizace, při kterém vzniká pro rostliny dostupná forma dusíku. Následkem toho je přístupnost dusíku pro rostliny zhoršena. Ještě výrazněji je půdní reakcí ovlivňována mobilita a biopřístupnost fosforu. V kyselé půdě se přístupnost fosforu rostlinám snižuje stejně jako přístupnost vápníku, hořčíku a některých dalších prvků nezbytných pro výživu rostlin. Kombinace nízkých hodnot koncentrací většiny analyzovaných prvků (s výjimkou Mg) se silně kyselou půdní reakcí tedy naznačují na extrémní vlastnosti půdy, na kterých *Salix lapponum* roste.

2 Porovnání přirozených × vysázených lokalit

V druhé polovině 20. století proběhlo na území Krkonošského národního parku několik etap výsadby vrby laponské. Výsadby byly prováděny v rámci projektu Rekonstrukce porostů dřevin nad horní hranicí lesa na několika lokalitách hodnocených jako ohrožené vodní a nivální erozí (Lokvenc 1979a, 1979b, Vašina et Zahradníková 1998). Již při zběžném pohledu během revize těchto lokalit bylo zřejmé, že se výsadby od přirozených výrazně odlišují charakterem vzrůstu a až na výjimky se vysázené keře neprojevují pohlavně, přestože jejich stáří čítá již desítky let. Jako vysvětlení se nabízí nevyhovující podmínky prostředí na lokalitách vybraných k realizaci výsadby, které omezují růst a vývoj rostlin druhu.

Z druhového složení porostu, bioindikace i chemických rozborů půdy vyplývá stejný závěr: podmínky prostředí na lokalitách s přirozenými populacemi se neliší od podmínek prostředí na lokalitách s vysázenými porosty. Výběr lokalit pro realizaci výsadby se tedy jeví jako vhodný. Rozdíl mezi lokalitami s porosty odlišného původu se ukázal pouze na základě bioindikace v případě vztahu porostu ke kontinentalitě. Počet druhů ve snímcích s přiřazenou hodnotou pro tento faktor se neliší od počtu druhů u ostatních faktorů, odhad vztahu je tedy rovnocenný ostatním.

Předpokládané rozdíly biometrických vlastností keřů *Salix lapponum* však byly prokázány a to v případě výšky, plochy, rozměru i pokryvnosti keře. Pro vysázené porosty jsou hodnoty výrazně nižší, rostliny působí „zakrsle“. Vystává tedy otázka, proč jsou porosty výsadby tak výrazně odlišné od přirozených porostů? Jaká je příčina sterility a zakrsleho vzrůstu keřů, jestliže jsou podmínky prostředí příhodné? Jako odpověď by se mohlo nabízet stáří vysázených rostlin, které je pravděpodobně nižší než u rostlin v přirozených populacích, a teoreticky by vysázené rostliny větších rozměrů i pohlavní zralosti mohly dosáhnout postupem času. Chmelař et Koblížek (1990) uvádějí, že se jedinci *Salix lapponum* dožívají 30 let. Protože od realizace výsadeb na studovaných lokalitách uběhly desítky let (na některých lokalitách i více než 40 let, Vašina et Zahradníková 1998), bylo by na základě dostupných údajů možno předpokládat, že by většina vysázených jedinců za dobu své dosavadní existence mohla dosáhnout reprodukčního stádia nebo alespoň vyšších rozměrů. Proto je nezbytné zvážit možnost, že by se jedinci druhu mohli dožívat mnohem vyššího věku. U mnohých druhů dřevin žijících v extrémních podmínkách prostředí je známo značné stáří rostlin (Bhattacharyya et Shah 2009), přesto tomu však jejich vzrůst neodpovídá. Vzhledem k extrémním podmínkám prostředí subalpínského stupně by se mohlo v případě *Salix*

lapponum jednat o obdobný případ. Úvahy nad touto možností si však žádají podrobné studium stárí rostlin pomocí analýzy letokruhů.

Další možnou příčinou by mohlo být uplatnění klonálního způsobu reprodukce na přirozených lokalitách. Prostřednictvím podpory mateřskou rostlinou by docházelo ke zvýšení schopnosti konkurence nově vznikajícího jedince v časných fázích jeho ontogenetického vývoje. Sazenice využitě k výsadbě by však tuto výhodu podpory mateřskou rostlinou postrádaly a nebyly by tak schopné konkurovat okolní vegetaci. Značné míře uplatnění klonálního růstu v přirozených populacích *Salix lapponum* nasvědčují poznatky několika studií (Lokvenc 1979a, Mardon 1991, Elven et Karlsson 2000). Sochor (2011) však na základě molekulární analýzy jaderné DNA zjišťuje vysoký stupeň genetické variability v rámci studovaných přirozených populací. Potvrzuje tak hlavní význam pohlavní reprodukce *Salix lapponum*, který zjišťuje Stamati et al. (2007) pro skotské populace, v rámci nichž měla rozsáhlá většina jedinců unikátní multi-lokusové genotypy. Tyto novodobé studie prokazují malý význam klonálního způsobu reprodukce *Salix lapponum*, pravděpodobně tedy nelze jeho uplatnění na přirozených lokalitách na rozdíl od lokalit vysázených považovat za příčinu rozdílného vzrůstu přirozených a vysázených porostů.

Nabízí se také vysvětlení, že by vzrůst rostlin *Salix lapponum* mohl být ovlivňován mírou exponovanosti stanoviště, která v rámci studie nebyla hodnocena. V případě, že by stanoviště vysázených rostlin byly více exponované než stanoviště přirozených porostů *Salix lapponum*, mohl by být růst vysázených rostlin omezován extrémnějšími podmínkami jako např. intenzivnější působení větru, s čímž by mohla souviset slabá sněhová pokrývka v zimním období. Vysázené rostliny by pak byly vystaveny extrémním podmínkám prostředí, které nebylo možné v rámci studie zvolenou metodikou zachytit.

Příčina jednoznačně rozdílného charakteru porostů *Salix lapponum* na přirozených a vysázených lokalitách zůstává nezodpovězenou otázkou a mohla by být předmětem další studie biologie a ekologie tohoto druhu.

3 Ekologická diferenciacie pohlaví

Literatura uvádí mnohé dvoudomé druhy vykazující rozdílné ekologické preference pohlaví, u nichž samičí jedinci obsazují mikrostanoviště s dostupnějšími zdroji a příznivějšími faktory prostředí (Freeman et al. 1976, Cox 1981, Fox et Harrison 1981, Bierzychudek et Eckhart 1988). U vrb to je například *Salix arctica* (Dawson 1987, Dawson et Bliss 1989) či *Salix glauca* (Dudley 2006).

Z druhového složení porostu, bioindikace i chemických rozborů půdy vyplývá stejný závěr: podmínky prostředí na mikrostanovištích rostlin samčího a samičího pohlaví *Salix lapponum* se neliší. Rozdíl se ukázal pouze na základě bioindikace v případech půdní reakce a množství živin v půdě: samčí rostliny preferují kyselější půdy s nižší koncentrací živin. Podobné rozdíly byly v rámci rodu zjištěny např. pro *Salix arctica* (Dawson 1987, Dawson et Bliss 1989). Z jiných rodů vykazují podobný pattern ve vztahu k obsahu živin v půdě např. *Trophis involucrata* a *Mercurialis perenis* (Cox 1981), u kterých však byla naopak zjištěna preference nižších hodnot pH pro rostliny samičího pohlaví. Preference vyplývající z bioindikace však nebyly potvrzeny chemickým rozbořem půdy. Jako vysvětlení se nabízí vychýlení údaje bioindikace pH a živin v důsledku nízkého počtu druhů s přiřazenou hodnotou pro tyto faktory v analyzovaném souboru. Srovnáním s počtem druhů pro ostatní faktory však nebyly zjištěny odlišnosti.

Výsledky ukazují, že ve většině případů testovaných proměnných prostředí nejsou ekologické preference rostlin odlišného pohlaví prokazatelné. Podobná studie ekologické diferenciacie pohlaví *Salix lapponum* není známá, proto nelze výsledky porovnat s údaji pro jiné populace téhož druhu. Hughes et al. (2010) na základě studia prostorové segregace pohlaví *Salix lapponum* na transektech napříč nivou řeky Vindel v severním Švédsku nezjišťují rozdíly v ekologické preferenci jedinců odlišného pohlaví vzhledem ke gradientu vlhkosti, která byla považována za rozhodující faktor ovlivňující výskyt druhu. Jejich poznatky tedy podporují má zjištění. V rámci rodu nebyla ekologická diferenciacie pohlaví zjištěna také např. u *Salix sachalinensis* (Ueno et al. 2007). Stejně poznatky vyplývají také z výsledků dvou studií prostorové segregace pohlaví arкто-alpínských vrb pro *S. herbacea*, *Salix polaris*, (Crawford et Balfour 1983) a *S. myrsinifolia-phylicifolia* (Hughes et al. 2010). Naproti tomu u *Salix arctica*, vyskytující se také v podobných podmínkách prostředí, byla ekologická diferenciacie pohlaví zjištěna. Samičí rostliny se vyskytují na vlhčích místech s vyšší koncentrací živin, ale nižší teplotou půdy (Dawson 1987, Dawson et Bliss 1989). Nelze tedy vyvodit

jednotný pattern pro ekologickou diferenciaci pohlaví rostlin s výskytem v extrémních podmínkách horského prostředí a severské tundry.

4 Biometrické vlastnosti rostlin rozdílného pohlaví

Otázka existence rozdílů hodnot ekologických faktorů na mikrostanovištích rostlin odlišného pohlaví by mohla souviset s biometrickými vlastnostmi porostu. Rozměry keře mohou stejně jako pokryvnosti jednotlivých pater ovlivňovat mikroklimatické a půdní podmínky. Analýza ukázala signifikantní rozdíly v kvantitativních rozměrech samců a samic pouze v případě výšky keře, přičemž samčí rostliny dosahují průměrně vyšší výšky než rostliny samičí. Výsledky se tedy částečně shodují s údaji řady studií dvoudomých dřevin (Hoffman et Alliende 1984, Lovett-Doust et Lovett-Doust 1988, Allen et Antos 1993, Jing et Coley 1990, Obeso et al. 1998), které uvádějí, že samčí rostliny jsou v porovnání se samičími větší, rostou rychleji a dožívají se vyššího věku. Také věk reprodukční zralosti je nižší a frekvence kvetení naopak vyšší. Vysvětlení je nejčastěji spojováno s reprodukční biologí rostlin odlišného pohlaví. Samičí jedinci vymezují vyšší podíl zdrojů pro reprodukci v důsledku tvorby semen a nižší podíl na výživu a růst (Lloyd et Webb 1977, Willson 1983).

Salix lapponum je bisubná rostlina, opylovaná větrem i hmyzem ve vyrovnaném poměru (Totland et Sottocornola 2001). Dvojitá strategie opylení funguje jako mechanismus reprodukčního pojištění v podmínkách s nízkým a sporadickým výskytem opylovačů během jara v horských oblastech (Totland et Sottocornola 2001) a odráží se ve struktuře reprodukčních orgánů, především prodlouženými tyčinkami a pestíky. Také rozkvět ještě před olistěním rostlině napomáhá uvolňovat pyl do vzduchu efektivněji (Fisher 1928). Nabízí se tedy další vysvětlení vyššího vzrůstu samčích rostlin *Salix lapponum*: mohl by být jednou z adaptací k úspěšnému opylení v extrémních podmínkách prostředí, tj. umožňovat šíření pylu na delší vzdálenosti.

5 Prostorová segregace pohlaví

S ekologickou preferencí pohlaví úzce souvisí prostorová segregace pohlaví. Nejčastěji je popisována u větrosnubných druhů dvoudomých rostlin (Schmidt 2008), přičemž se předpokládá, že ekologická heterogenita prostředí má nenáhodný prostorový pattern. Vzhledem ke značnému podílu anemochorie na celkovém procesu opylení by se tedy dala existence prostorové segregace pohlaví u *Salix lapponum* předpokládat. Výsledky získané na modelové lokalitě Pančavská louka však neprokázaly existenci prostorové segregace pohlaví. To patrně souvisí s nerozdílností ekologických nároků pohlaví, které byly zjištěny na studovaných lokalitách. Absence prostorové segregace pohlaví byla recentně zjištěna i u populací *Salix lapponum* v severním Švédsku (Hughes et al. 2010) a to na základě relativní nadmořské výšky rostlin odlišného pohlaví vzhledem k průměrné hladině vody toku podél příčného gradientu nivou řeky. Výška polohy rostlin od úrovně průměrné hladiny byla vzhledem k propustnému sedimentu v nivě a klasickému tvaru povrchu nivy (typu V) na příčném transektu považována za vhodný ukazatel půdní vlhkosti dostupné pro rostliny. Z příbuzných druhů nebyla prostorová segregace pohlaví zjištěna například u *Salix herbacea*, *S. polaris* (Crawford et Balfour 1983) či *Salix arctica* (Dawson et Bliss 1989). Tyto druhy také obsazují extrémní stanoviště horského prostředí či severské tundry. Nabízí se tedy úvaha o možné souvislosti neexistence prostorové segregace pohlaví a extrémních podmínek horského prostředí. Zodpovězení otázky možné souvislosti by si však žádalo rozsáhlejší studii týkající se dalších horských dvoudomých druhů.

ZÁVĚR

Na základě chemických rozborů půdy a bioindikace byla zjištěna ekologická amplituda *Salix lapponum*. Druh preferuje stanoviště s vysokou půdní vlhkostí, extrémně kyselou půdní reakcí a nízkým obsahem živin v půdě, pouze koncentrace hořčíku v půdě je vzhledem k dostupnosti pro rostliny vyhovující až dobrá. Podmínky prostředí přirozených a vysázených porostů druhu se na základě hodnot studovaných ekologických faktorů neliší, byly však prokázány rozdíly hodnot biometrických vlastností keřů: plochy, rozměru i pokryvnosti keře. Výběr lokalit pro výsadby realizované v druhé polovině 20. století se jeví vzhledem k podmínkám prostředí jako vyhovující. Vysvětlení zakrslého vzrůstu a absence reprodukčních projevů vysázených rostlin nebylo prozatím nalezeno. Podmínky prostředí na mikrostanovištích rostlin samčího a samičího pohlaví *Salix lapponum* se také neliší. Pouze bioindikace ukázala, že samčí rostliny preferují kyslejší půdy s nižší koncentrací živin. Analýza chemických rozborů půdy však diferenciaci pohlaví vzhledem k těmto faktorům neukázala. Byly nalezeny odlišnosti v biometrii rostlin rozdílného pohlaví: samčí rostliny dosahují vyšší výšky než samičí. Tento pattern není u dvoudomých rostlin výjimkou a je vysvětlován v souvislosti s reprodukční biologí rostlin. Poznatky diplomové práce přispějí k vytvoření komplexního obrazu o stavu populací *Salix lapponum* na území ČR, který představuje cíl naší společné práce s mými dvěma kolegy (Hroneš 2009, 2011, Sochor 2009, 2011).

LITERATURA

- Agren J., Danell L., Elmquist T., Ericson L. et Hjältén J. (1999): Sexual dimorphism and biotic interactions. - In: Geber M. A., Dawson T. E. et Delph L. F.[eds.]: Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany, 217- 246.
- Allen G. A. et Antos J. A. (1993): Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. - *The American Naturalist* 141: 537-553.
- Alliende C. M. et Harper L. J. (1989): Demographic Studies of a Dioecious Tree. I. Colonization, Sex and Age Structure of a Population of *Salix cinerea*. - *Journal of Ecology* 77: 1029-1047.
- Alström-Rapaport C., Lascoux M. et Gullberg U. (1997): Sex determination and sex ratio in the dioecious shrub *Salix viminalis* L. - *Theoretical and Applied Genetics* 94: 493–497.
- Alström-Rapaport C., Lascoux M., Wang Y. C., Roberts G. et Tuskan G. A. (1998): Identification of a RAPD marker linked to sex determination in the basket willow (*Salix viminalis* L.). - *Journal of Heredity* 89: 44–49.
- Bhattacharyya A. et Shah S. K. (2009): Tree-ring studies in India past appraisal, present status and future prospects. - *IAWA Journal* 30: 361–370.
- Bierzzychudek P. et Eckhart V. (1988): Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. - *The American Naturalist* 132: 34-43.
- Budňáková M., Čermák P., Hauerland M. et Klír J. (2004). Zákon o hnojivech a navazující vyhlášky. MZe. Praha, 71 p.
- Comtois P., Simon J. P. et Payette S. (1986): Clonal distribution and sex ratio in northern populations of balsam poplar, *Populus balsamifera*.- *Holarctic Ecology* 9: 251–260.

- Cox P. A. (1981): Niche partitioning between sexes of dioecious plants. - *The American Naturalist* 117: 295-307.
- Crawford R. M. M. et Balfour J. (1983): Female predominant sex ratios and physiological differentiation in arctic willows. - *Journal of Ecology* 71:149-160.
- Dawson T. E. (1987): Comparative ecophysiological adaptations in arctic and alpine populations of a dioecious shrub, *Salix arctica*. Dissertation, University of Washington, Seattle.
- Dawson E. T. et Bliss C. L. (1989): Patterns of water use and the tissue water relations in the dioecious shrub, *Salix arctica*: the physiological basis for habitat partitioning between the sexes. - *Oecologia* 79: 332-343.
- De Jong J. Tom et Klinkhamer P. G. L. (2005): Evolutionary ecology of plant reproductive strategies. Cambridge University Press, New York.
- De Jong T. J. et Klinkhamer P. G. L. (2002): Sex ratios in dioecious plants.- In: Hardy I. C. W. [ed.]: Sex ratios. Cambridge University Press, Cambridge.
- Delph L. F. (1999): Sexual dimorphism in life history. - In Geber M. A., Dawson T. E. et Delph L. F. [eds.]: Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Springer-Verlag, Berlin, 149-174.
- Dohnal Z., Kunst M., Mejstřík V., Raučina Š. et Vydra V. (1965): Československá rašeliniště a slatiniště. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- Dudley S. L. (2006): Ecological correlates of secondary sexual dimorphism in *Salix glauca* (Salicaceae). - *American Journal of Botany* 93: 1775–1783.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulissen D.(1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica* 18: 1-258.

- Elven R. et Karlsson T. (2000): Salicaceae.- In: Jonsell B [ed.] (2000): Flora Nordica 1. Lycopodiaceae – Polygonaceae. Bergius Foundation, Stockholm, 118–195.
- Fijałkowski D. (1958): Badania nad rozmieszczeniem i ekologią wierzby lapońskiej (*Salix Lapponum* L.) na Pojezierzu Łęczycko-Włodawskim. - *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 3: 89-103.
- Fisher M. J. (1928): The morphology and anatomy of the flowers of the Salicaceae 1–2. - *American Journal of Botany* 15: 307–394.
- Fox J. F. et Harison A. T. (1981): Habitat assortment of sexes and water balance in a dioecious grass *Hesperochloa kingii*. - *Oecologia* 49: 233-235.
- Freeman D C., Klikoff L. G. et Harper K. T. (1976): Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. - *Science* 193: 597-599.
- Grant M. C. et Mitton J. B. (1979): Elevational gradients in the adult sex ratios and sexual differentiation in vegetative growth rates of *Populus tremuloides* Michx. - *Evolution* 33: 914-918.
- Grant S., Houben A., Vyskot B., Široký J., PanW. H., Macas J. et Saedler H. (1994): Genetics of sex determination in flowering plants. - *Developmental Genetics* 15: 214– 230.
- Hintze J. (2007): NCSS and PASS. Number Cruncher Statistical Systems. Kaysville, Utah.
- Hennekens S. M. et Schaminée J. H. J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive database management system for vegetation data. - *Journal of Vegetation Science* 12: 589–591.
- Hewitt G. M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. - *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.

- Hoffman A. J. et Alliende M. C. (1984): Interactions in the patterns of vegetative growth and reproduction in woody dioecious plants. - *Oecologia* 61: 109–114
- Holub J. et Procházka F. (2000): Red List of Vascular Plants of the Czech republic. - *Preslia* 72: 187–230.
- Houba V. G. J., van der Lee J. J., Novozámský I. et Walinga I. (1989): Soil analysis procedures. Soil and plant analysis, part 5. syllabus. Department of Soil Science and Plant Nutrition. Wageningen Agricultural University, Wageningen, Netherlands.
- Hrachová S. (2009): Biologie a ekologie *Salix lapponum* L. se zaměřením na problematiku ekologie pohlaví. Bakalářská práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 58 p.
- Hroneš M. (2009): Rozšíření a morfologická variabilita populací vrby laponské (*Salix lapponum*) v České republice. Bakalářská práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, X p.
- Hroneš M. (2011): Rozšíření a variabilita komplexu vrby laponské (*Salix lapponum*) v pohořích střední a jižní Evropy. Diplomová práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, X p.
- Hroneš M., Hrachová S., Dančák M. et Vašut R. J. (2011): Vrba laponská (*Salix lapponum* L.) v Krkonoších. - *Opera Corcontica* 48: 69–78.
- Hughes F. M. R., Johansson M., Xiong S., Carlborg E., Hawkins D., Svedmark M., Hayes A., Goodall A., Richards K. S. et Nilsson Ch. (2010): The influence of hydrological regimes on sex ratios and spatial segregation of the sexes in two dioecious riparian shrub species in northern Sweden. - *Plant Ecology* 208:77–92.
- Charlesworth D. (1999): Theories of the evolution of dioecy. - In: Geber M. A., Dawson T. E. et Lynda F. D. [eds.]: Gender and sexual dimorphism in flowering plants, Springer, Berlin Heidelberg, 305 p.

- Charlesworth D. (2002): Plant sex determination and sex chromosomes. – *Heredity* 88: 94-101.
- Chmelař J. (1972): Poznámky k československým druhům rodu *Salix*. Část II. Druhy vrb vyšších poloh. - *Časopis Slezského Muzea Opava* 11: 1–16.
- Chmelař J. et Koblížek J. (1990): Salicaceae Mirbel – vrbovité. In: Hejný S. & Slavík B. (eds), Květena České republiky 2, Academia Praha: 458–495.
- Chytrý M., Kučera T. et Kočí M. [eds.] (2001): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Jeník J. (1997): Anemo–orographic systems in the Hercynian Mts. and their effects on biodiversity. - *Acta Universitatis Wratislaviensis, Prace Instytutu Geograficznego, Seria C, Meteorologia i Klimatologia* 4: 9–21
- Jeník J. et Kosinová-Kučerová J. (1964): Příspěvek k poznání přírody Labského dolu v Krkonoších. - *Opera Corcontica* 1:71-88.
- Jing S. W. et. Coley P. D. (1990): Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. - *Oikos* 58: 369–377.
- Koblížek J. (2002): 60. *Salicaceae* Mirbel – vrbovité. – In: Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. et Štěpánek J. [eds.]: Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha.
- Kočí M. (2007): Subalpínská vysokobylinná a křovinná vegetace (*Mulgedio-Aconitetea*). – In: Chytrý M. [ed.] (2007): Vegetace České republiky. 1, Travná a keříčková vegetace. Academia, Praha.

- Kubíková J. (1971): Geobotanické praktikum. Státní pedagogické nakladatelství, Praha, 186 p.
- Kwiatkowski P. (2006): Rośliny naczyniowe kotłów polodowcowych Karkonoszy. - *Przyroda Sudetów* 9: 25–46.
- Laus H. (1927): Květena Petrštyňa ve Vysokých Jesenících se zvláštním zřetelem na rozšíření našich arkticko-alpinských druhů vrb. - *Časopis Vlastivědného Spolku Musejního Olomouc* 39: 27-52.
- Lloyd D. G. (1974): Female predominant sex ratios in angiosperms. - *Heredity* 32: 34-44.
- Lloyd D. G. et Webb C. J. (1977): Secondary sex characters in plants. - *The Botanical Review* 43: 177-216.
- Lokvenc T. (1979a): Rozmnožování krkonošských druhů vrb. - *Opera Corcontica* 16: 113–124.
- Lokvenc T. (1979b): Umělé rozšíření některých vzácnějších dřevin v alpské oblasti Krkonoš v letech 1952-1975. - *Opera Corcontica* 16: 155–159.
- Lovett-Doust J. et Lovett-Doust L. (1988): Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina*. - *Ecology* 69: 741–750.
- Mardon D. K. (1991): Conservation of montane willow scrub in Scotland. - *Botanical Journal of Scotland* 45: 427–436.
- Matuszkiewicz W. et Matuszkiewicz A. (1975): Mapa zbiorowisk roślinnych Karkonoskiego parku narodowego. - *Ochrona Przyrody* 40: 45-112.
- McLetchie D. N. et Tuskan G. A. (1994): Gender determination in *Populus*. - *Norwegian journal of agricultural sciences* 18: 57–66.

- Meagher T. R. (1981): Population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious lily. II. Mechanisms governing sex ratios. - *Evolution* 35: 557-567.
- Mehlich A. (1978): New extractant for soil test evaluation of phosphorus, potassium, magnesium, calcium, sodium, manganese and zinc. - *Communication in soil Science & Plant Analysis* 9: 477-492.
- Ming R., Wang J., Moore P. H. et Paterson A. H. (2007): Sex chromosomes in flowering plants. - *American journal of botany* 94: 141–150.
- Moravec J. et al. (1994): Fytocenologie (Nauka o vegetaci). – Academia, Praha.
- Newsholme Ch. (1992): Willows – the genus *Salix*. Butler & Tanner Ltd, Frome, Somerset.
- Novozámský I., Houba V .G. J., van Eck R. et van Vark W. (1983): A novel digestion technique for multielement plant analysis. - *Communication in soil Science & Plant Analysis* 14: 239-248.
- Obeso J. R., Alvarez-Santullano M. et Retuerto R. (1998): Sex ratios, size distributions, and sexual dimorphism in the dioecious tree *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). - *American Journal of Botany* 85: 1602-1608.
- Parker J. S. (1990): Sex-chromosomes and sexual differentiation in flowering plants. - *Chromosomes Today* 10: 187–198.
- Pelíšek J. (1961): Pedologie pro biology. Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- Peveil K. I., Sparrow L. A. et Reuter D. J. (1999): Soil Analysis: an interpretation manual. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia, 369+18 p.
- Pogorzelec M. (2008): Influence of chosen environmental abiotic factors on *Salix lapponum* L. populations in Polesie Lubelskie Region. - *Polish Journal of Environmental Studies* 17: 581- 586.

- Reisch Ch., Poschlod P. et Wingender R. (2003): Genetic variation of *Saxifraga paniculata* Mill. (Saxifragaceae): molecular evidence for glacial relict endemism in central Europe. - *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 11–21.
- Renner S. S. et Ricklefs R. E. (1995): Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596–606.
- Schmidt J. P. (2008): Sex ratio and spatial pattern of males and females in the dioecious sandhill shrub, *Ceratiola ericoides ericoides* (Empetraceae) Michx. - *Plant Ecology* 196: 281–288.
- Schulze E. D., Beck E. et Müller-Hohenstein K. (2005): Plant ecology. Springer, Berlin, 702 p.
- Sochor M. (2009): Molekulární markery pro studium vysokohorských druhů vrb (*Salix*). Bakalářská práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 43 p.
- Sochor M. (2011): Genetická struktura populací ohrožených horských druhů vrb (*Salix* spp.). Diplomová práce, Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 55 p.
- Soukupová L., Kociánová M., Jeník J. et Sekyra J. [eds.] (1995): Arctic–alpine tundra of the Krkonoše, the Sudetes. - *Opera Corcontica* 32: 5–88.
- Stamati K., Hollingsworth P. M. et Russell J. (2007): Patterns of clonal diversity in three species of sub-arctic willow (*Salix lanata*, *Salix lapponum* and *Salix herbacea*). - *Plant Systematics and Evolution* 269: 75–88.
- Stehlik I. et Barrett H. C. S. (2005): Mechanisms governing sex-ratio variation in dioecious *Rumex nivalis*. - *Evolution* 59: 814–825.
- Šimíček V. (1978): *Salix lapponum* L. – vrba laponská. – *Lesnická práce*, 57: 144.

- Škarpa P. (2009): Půdní reakce ovlivňuje přístupnost živin.- *Agrofert News* 4.
- Šourek J. (1969): Květena Krkonoš. Český a polský Krkonošský národní park. Academia, Praha.
- Teer Braak C. J. F. et Šmilauer P. (2002): Canoco for Windows 4.5. Centre for Biometry Wageningen, Wageningen, Netherlands.
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *Journal of Vegetation Science* 13: 451–453.
- Torimaru T. et Tomaru N. (2005): Fine-scale clonal structure and diversity within patches of a clone-forming dioecious shrub, *Ilex leucoclada* (Aquifoliaceae). - *Annals of Botany* 95: 295–304.
- Totland Ø. et Sottocornola M. (2001): Pollen limitation of reproductive success in two sympatric alpine willows (Salicaceae) with contrasting pollination strategies. - *American Journal of Botany* 88: 1011–1015.
- Townsend C. R., Begon M. et Harper J. L. (2010): Základy ekologie. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 505 p.
- Turcotte J. et Houle G. (1997): Resource allocation in the dioecious shrub, *Salix planifolia* Pursh, subarctic Quebec. - *American Journal of Botany* 84: 109–110.
- Ueno N., Suyama Y. et Seiwa K. (2007): What makes the sex ratio female-biased in the dioecious tree *Salix sachalinensis*?. - *Journal of Ecology* 95: 951–959.
- Urban D. et Wawer M. (2001): *Salix lapponum* L. i *S. myrtilloides* L., w okolicach Sobiboru na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim. - *Annales Universitatis Mariae Curie Skłodowska. Sectio E, Agricultura*, 56: 83–93.

- Vašina V. et Zahradníková J. (1998): Výsadby vrby laponské v Krkonoších. In: Štursa J. et Marková J. (eds), Ročenka Správy KRNAP: 14-20.
- Vitale J. J. et Freeman D. C (1986): Partial niche separation in *Spinacia oleracea* L.: an examination of reproductive allocation. - *Evolution* 40: 426-430.
- Vyskot B. (1999): The role of DNA methylation in plant reproductive development. - In: Sex Determination in Plants (Ainsworth C.C., ed.). Bios Oxford, 101–120.
- Vyskot B. et Hobza R. (2004): Gender in plants: sex chromosomes are emerging from the fog. - *TRENDS in Genetics* 20: 432-438.
- Waser N. M. (1984): Sex ratio variation in populations of a dioecious desert perennial, *Simmondsia chinensis*. - *Oikos* 42: 343-348.
- Willson M. F. (1983): Plant reproductive ecology. Wiley-interscience, New York, NY.
- Zarzycki K. et Korzeniak U. [eds.] (2002): Ecological Indicator Values of Vascular Plants of Poland. Instytut Botaniki Polska Akademia Nauk, Kraków.
- Zbírál J. (2002): Analýza půd I - jednotné pracovní postupy. Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský, Brno, 197 p.

PŘÍLOHA

Příloha 1. Příklady cévnatých rostlin s častým výskytem ve fytoocenologických snímcích pořízených pod keří *Salix lapponum*. A – *Molinia caerulea* L., B – *Carex rostrata* Stokes, C – *Deschampsia cespitosa* (L.) P. B., D – *Trientalis europea* L.



Příloha 1. Pokračování.



Příloha 2. Příklady studovaných lokalit. A – S okraj Navorské jámy Labského dolu, B – Pančavská louka nad Pančavským vodopádem, C – Labská louka – Labe pod pramenem, D – Bílá louka – pod Luční boudou.



Příloha 2. Pokračování.



Příloha 3. Porovnání charakteru vzrůstu rostlin *Salix lapponum* dvou typů populací odlišného původu. A – běžný vzrůst rostlin přirozených populací, B – běžný vzrůst rostlin populací původu výsadby.

