

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE A ORNITOLOGICKÁ
LABORATOŘ



VELKOPLOŠNÁ VARIABILITA
PLODOVÁNÍ BUKU LESNÍHO:
SEMENNÉ ROKY A PROSTOROVÁ
SYNCHRONIE

Diplomová práce

Miroslava Neckařová

Biologie N1501, Zoologie
prezenční studium

vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.
2011

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Petera Adamíka, Ph.D. a použila jsem pouze literaturu uvedenou v příloženém seznamu. Nemám námitek proti půjčení práce se souhlasem katedry ani proti zveřejnění práce nebo její části.

V Olomouci dne 12. srpna 2011

Podpis

Bibliografická identifikace

Autor: Miroslava Neckařová

Název práce: Velkoplošná variabilita plodování buku lesního: semenné roky a prostorová synchronie

Typ práce: Diplomová

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci

Vedoucí práce: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

Rok obhajoby: 2011

Abstrakt: V této práci jsem testovala synchronnost v semenné produkci buku lesního (*Fagus sylvatica*) napříč Evropou. Buk lesní je hojně zastoupeným stromem v Evropě. Jeho semeny se živí i někteří živočichové a tak střídání velikosti semenné úrody ovlivňuje dynamiky semenných predátorů i jejich parazitů a zasahuje tak do trofických interakcí v ekosystému. Semenné roky také nepřímo ovlivňují incidenci celé řady zoonotických patogenů. Vytvořila jsem datový soubor obsahující 188 časových řad buku lesního z různých evropských zemí. Data jsem analyzovala pomocí prostorové neparametrické kovarianční funkce a vytvořila jsem splinové korelogramy pro Švédsko, Velkou Británii, Polsko, Českou a Slovenskou republiku a pro celou Evropu, odkud byla vyňata data České a Slovenské republiky. Pomocí diferencovaných hodnot jsem vizualizovala časové řady buku v jednotlivých letech ve Švédsku, Velké Británii, Polsku, České a Slovenské republice a v celé Evropě. Všechny časové řady vykazují vysokou meziroční variabilitu. Populace buku lesního v Evropě vykazují pozitivní korelační koeficienty do vzdálenosti přibližně 1900 km. Toto zjištění může být základem pro porozumění interakcí mezi synchronizací ve střídání semenných let buku a populacemi jejich semenných predátorů.

Klíčová slova: Buk lesní, neparametrická kovarianční funkce, synchronie, korelační koeficient, semenné roky, časová řada

Počet stran: 29

Počet příloh: 1

Jazyk: Český

Bibliographical identification

Author: Miroslava Neckařová

Title: Large – scale variability in masting of Common Beech: patterns and spatial synchrony

Type of thesis: Master

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacky University, Olomouc, Czech Republic

Supervisor: Mgr. Peter Adamík, Ph.D.

The presentation year: 2011

Abstract: In this thesis I tested synchrony in seeding production of Common Beech (*Fagus sylvatica*) across Europe. Common Beech is a tree plentifully represented in Europe. Some animals eat its seeds and thus change amount of seeding crops influences dynamics of seeding predators and their parasites and intervenes so to trophic interactions in ecosystem. Mast seeding also indirectly influences the incidence of whole series of zoonotic pathogens. I created data set containing 188 time series of Common Beech from various European countries. I analyzed data with the use of nonparametric spatial covariance function and I created the spline correlograms for Sweden, Great Britain, Poland, Czech and Slovak Republic and for whole Europe whence data from Czech and Slovak Republic were excluded. I visualized the time series of Beech in particular years in Sweden, Great Britain, Poland, Czech and Slovak Republic and in whole Europe with the help of differentiated values. All time series show high variability among years. Population of Common Beech in Europe show positive correlation coefficient to approximately 1900 km distance. This finding may be of significance for understanding interactions between synchrony in beech mast seeding and the seeding predators population.

Keywords: Common Beech, nonparametric covariance function, synchrony, correlation coefficient, mast years, time series

Number of pages: 29

Number of appendices: 1

Language: Czech

OBSAH

1. ÚVOD.....	8
2. METODY.....	11
2.1 Získání a zápis dat.....	11
2.2 Měření synchronnosti.....	12
3. VÝSLEDKY.....	14
4. DISKUSE.....	22
5. LITERATURA.....	25
PŘÍLOHA	

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé diplomové práce Mgr. Peterovi Adamíkovi, Ph.D. za cenné rady, poskytnutí literatury, obětovaný čas, vstřícný přístup a za pomoc se statistickými analýzami. Dále bych ráda poděkovala SHMÚ a CHMÚ za poskytnutí dat o velikosti semenné úrody buku lesního. Mé díky patří i mé rodině a mým blízkým za jejich podporu a povzbuzení.

1. ÚVOD

V některých populacích trvalých rostlin, především trav a stromů, se objevují semenné a nesemenné roky. Jde o střídání produkce rozsáhlosti semenného výnosu, kdy v semenných letech produkují velké množství semen a v nesemenných naopak (Kelly 1994, Thomas 2000, LaMontagne a Boutin 2009). Semenné roky se objevují v určitých cyklech, frekvence semenných let stromů je obvykle 3 – 10 let (Övergaard a kolektiv 2007, Drobyshev a kolektiv 2010) a může být synchronní přes vzdálenosti měřené na stovky až tisíce kilometrů (Koenig a Knops 2000, Schauber a kolektiv 2002). Synchronnost spočívá v produkci podobného množství semen ve stejném čase na široké prostorové škále u populací stejných nebo i jiných druhů rostlin (Koenig a Knops 2000, Schauber a kolektiv 2002).

Jak se vyvinula synchronnost semenných let nebo proč je? Hlavní hypotézy jsou 3 a vzájemně se prolínají (Kelly 1994). 1) Nasycení predátorů živících se semeny – tato hypotéza stojí na tom, že průměrné poškození semen predátory je nižší, když produkce semen je proměnlivá z roku na rok, než když je konstantní. Predátoři jsou hladoví v roce s nízkou produkcí semen a doslova zaplaveni semeny v roce vysoké produkce semen (Silvertown 1980, Kelly 1994, Schauber a kolektiv 2002, Poncet a kolektiv 2009). Je to strategie vyvinutá k regulaci populačního růstu semenných predátorů. V semenných letech je tolik semen, že je predátoři nestihnou všechny sníst, tudíž semena mají šanci na přežití a vyklíčení. Semenné roky musí být dostatečně rozloženy časově pro poskytnutí dostatečného snížení predátorů. Semenné a nesemenné roky musí být synchronizovány přes vzdálenosti větší než je migrační schopnost predátorů (Silvertown 1980, Kelly a Sork 2002, Poncet a kolektiv 2009). I sám výběr predátorů může být pro a proti synchronnosti. Je to silně ovlivněné pohyblivostí predátorů. Největší prostorovou škálu zaujímají ptáci specialisti. Savčí druhy predátorů semen také ovlivňují synchronnost na rozsáhlejší prostorové škále. V kontrastu s některými bezobratlými, kteří se mohou nasytit na několika málo stromech nebo jen na jednom, nevyžadují synchronnost (Kelly a Sork 2002). Důsledkem hypotézy o nasycení predátorů je, že populace semenných predátorů se značně mění s každoroční semennou úrodou. Odhaluje potenciální potravní kaskádu zahrnující top – down a bottom up vlivy. Dynamiky semenných predátorů se opožďují za dynamikami semenných roků (Kelly a kolektiv 2008). 2) Způsobeno klimatickou variabilitou – opírá se o Moranův efekt, tzn. synchronizační efekt počasí přes rozsáhlé oblasti způsobí synchronní střídání velikosti

semenného výnosu. Tudíž platí, že korelace mezi dvěma populacemi buku je stejná jako korelace mezi klimatickými jevy jako jsou srážky nebo teplota (Koenig 1999, Liebhold a kolektiv 2004b, LaMontagne a Boutin 2007). Individuální rostliny nekomunikují přímo s jinými. Pak synchronie semenných let musí být výsledkem odpovědi na vnější faktory, podněty. Synchronizační podnět musí být shodný na široké prostorové škále, umožnit synchronizaci celých populací a jeho počátek musí být snadno odhalený rostlinami přes silné fyziologické účinky (Schauber a kolektiv 2002, Abrahamson a Layne 2003). Semenný rok nastává právě tehdy, když předchozí rok bylo velmi teplé léto se slabými srážkami (Piovesan a Adams 2001, Drobyshev a kolektiv 2010). Velký vliv má především teplota, protože silně ovlivňuje fotosyntézu a růst a je prostorově autokorelovaná (Schauber a kolektiv 2002). Klimatické procesy na rozsáhlé škále, takové jako El Niño (ENSO), Severoatlantická oscilace (NAO) a globální oteplování mohou změnit frekvenci a intenzitu střídání semenných let a tím značně změnit geograficky a systematicky vzdálená rostlinná a živočišná společenstva (McKone a kolektiv 1998, Schauber a kolektiv 2002). 3) Výkonnost opylení – tato hypotéza stojí na tom, že synchronnost kvetení zvyšuje opylovací úspěchy u rostlin opylujících se větrem (Kelly 1994, Kelly a Sork 2002).

Proč se zajímat o vlivy semenných roků na zoologii? Jak už jsem objasnila na začátku, semenné roky probíhají synchronně na široké geografické škále a někteří živočichové se živí semeny, tudíž jsou závislí na velikosti semenné úrody. Proto vzorce semenné produkce stromů mohou mít široký dopad na změnu populací živočichů např. divoké zvěře, hlodavců, bezobratlých apod. a tím i na funkci ekosystému. Obdobně incidence celé řady zoonotických patogenů je nepřímo asociovaná se semennými roky (Ostfeld a Keesing 2000, Clement a kolektiv 2009).

Pro objasnění této problematiky uvádím příklad ze Severní Ameriky o propojenosti střídání produkce semen dubů, populací bekyně velkohlavé, křečička dlouhoocasého a výskytu klíštěte, významného přenašeče lymeské boreliózy (Kelly a kolektiv 2008). Bekyně velkohlavá způsobuje rozšířené defoliace dubů. Predátory bekyně jsou drobní savci, především křečičk dlouhoocasý, který se živí kuklami bekyně. populace bekyně narůstá synchronně a k propuknutí dochází zhruba v dekádoých intervalech, často právě po semenném nedostatku, který zapříčiní pokles predátorů bekyně. Otázkou je, zda propuknutí bekyně je řízeno přímo trofickými interakcemi přirozených nepřátel nebo nepřímo jako výsledek semenných událostí. Na křečičku dlouhoocasém parazitují larvy klíštěte, tudíž rozšířené populace křečičků mají pozitivní

vliv na šíření a umožnění vývojového cyklu klíštěte. Tedy v semenných letech se zvyšují populace křečů, který snižuje populace bekyně, ale zvyšuje výskyt klíštěte.

Buk lesní (*Fagus sylvatica*) je opadavý listnatý strom, který může dorůst i přes výšku 45m. Jeho přirozeným areálem je většina Evropy, od jižní Itálie po Švédsko a od Portugalska po Turecko. Kmen je štíhlý, kůra hladká bělošedá, koruna mohutná vejčitá. Kvete v dubnu a květnu. Plody jsou bukvice (Přispěvatelé Wikipedie 2011). Roste od pahorkatin do hor a vytváří významná společenstva – bučiny. Buk lesní roste v celé Evropě v mírných zeměpisných šířkách, v nadmořských výškách od 300 – 1000 m n. m.. Je velice konkurenceschopný. Daří se mu na optimálně vlhkých, provzdušněných, humózních a minerálně bohatých půdách. Semena roznášejí hlodavci a ptáci, zejména sojky (Borkovec 2005).

Cílem mé práce bylo vytvořit soubor dat se záznamy o velikosti úrody buku lesního napříč evropskými zeměmi a prošetřit vztah mezi synchronností a vzdáleností populací buku lesního z těchto dat.

2. METODIKA

2.1 Získání a zápis dat

U mé práce bylo potřebné získat data o velikosti semenné úrody buku lesního z různých míst v evropských zemích. K tomu mi pomohly různé články, publikace a záznamy o úrodě, které uvádím v příloze.

Průběžně jsem si doplňovala tabulku v programu Microsoft Excel, která v konečné podobě obsahuje 188 časových řad buku lesního z různých evropských zemí. Mám k dispozici 14 řad ze Švédska, 14 z Velké Británie, 9 z Německa, 1 z Nizozemska, 4 z Rakouska, 16 z Polska, 2 z Dánska, 43 z České republiky, 80 ze Slovenské republiky, 1 ze Španělska, 2 z Itálie, 1 ze Švýcarska a 1 z Bulharska.

Jednotlivé záznamy úrody byly v člancích zadány čísla (ať už v podobě počtu semen nebo v bodové škále viz dále), jindy bylo nutné zjistit velikost úrody z grafu. Jelikož je potřebné co nejpřesnější získání dat, což z grafu není vždy úplně možné, použila jsem program ImageJ (freeware dostupný na <http://rsbweb.nih.gov/ij/>), díky kterému bylo možno data o velikosti úrody vyčíst přesněji. U některých stanic se záznamy úrody nebyly udány zeměpisné šířky a zeměpisné délky, které bylo potřebné vyhledat v programu Google Earth. Minuty zeměpisných šířek a délek jsem dále převedla na desetinná místa pomocí stránky http://andrew.hedges.name/experiments/convert_lat_long/.

V tabulce mám udáno od kdy do kdy časová řada trvá, počet let – kolik obsahuje daná řada let celkem. Dále je udána zeměpisná šířka a zeměpisná délka, nadmořská výška, název místa odkud pocházejí záznamy úrody, název státu. Následuje typ – to znamená, jakým způsobem jsou ta data udána. Stanovili jsme 2 typy označené jako 1 či 2. Typ 1 znamená, že velikost úrody je udána v počtu semen na m² nebo ha, či kolik je g nebo kg semen na m² nebo ha. Typ 2 znamená, že velikost úrody je vyjádřena v bodové škále např. od 1 – 5, kde bod 1 udává velmi chudou úrodu, bod 2 chudou úrodu, bod 3 střední úrodu, bod 4 dobrou úrodu a bod 5 velmi dobrou úrodu. Jsou použity i jiné bodové škály: 0 – 2; 1 – 3; 0 – 5; 0 – 8; 1 – 4; 0 – 3 nebo je velikost uvedena v procentech. Dále jsou v tabulce uvedeny záznamy o velikosti úrody. Jelikož u dat typu 2 jsou použity různé škály, musela jsem tyto data transformovat do jednotné stupnice a to od 0 – 10. Pro podobný přístup viz Koenig a Knops (2000).

2.2 Měření synchronnosti

Měření synchronnosti je kvantifikace míry korelací mezi časovými řadami populací rostlin či živočichů, nebo i různých druhů rostlin či živočichů. Mnoho studií pro výpočet korelace mezi hodnotami dvou časových řad většinou používá Pearsonův nebo Spearmanův korelační koeficient (Buonaccorsi a kolektiv 2001). Pearsonův koeficient je dobře známý k měření síly lineární závislosti mezi dvěma časovými řadami s normálním rozdělením dat (Bjørnstad a kolektiv 1999a). Zatímco Spearmanův koeficient normální rozložení dat nepředpokládá a vychází z pořadí naměřených hodnot.

Nicméně synchronnost by se měla vztahovat ke kovarianci v míře změny. Ve výsledku tedy počítáme korelace časových řad v rozdílech logaritmovaných hodnot ($z_t = \log N_t - \log N_{t-1}$) (Liebhold a kolektiv 2004a). Proto jsem hodnoty v tabulce zlogaritmovala (0 jsme nahradili 0,1) – tato transformace redukuje odchylky od normálního rozložení dat. Dále jsem tyto zlogaritmované hodnoty diferencovala. To znamená, že jsem vytvořila řady rozdílů mezi sousedními hodnotami. Rozdíly představují míru změny velikosti úrody a korelace tak měří synchronnost v této změně. Diferencováním jsem z časové řady odstranila trend, který v delším časovém úseku může odrážet např. globální změny (Liebhold a kolektiv 2004a).

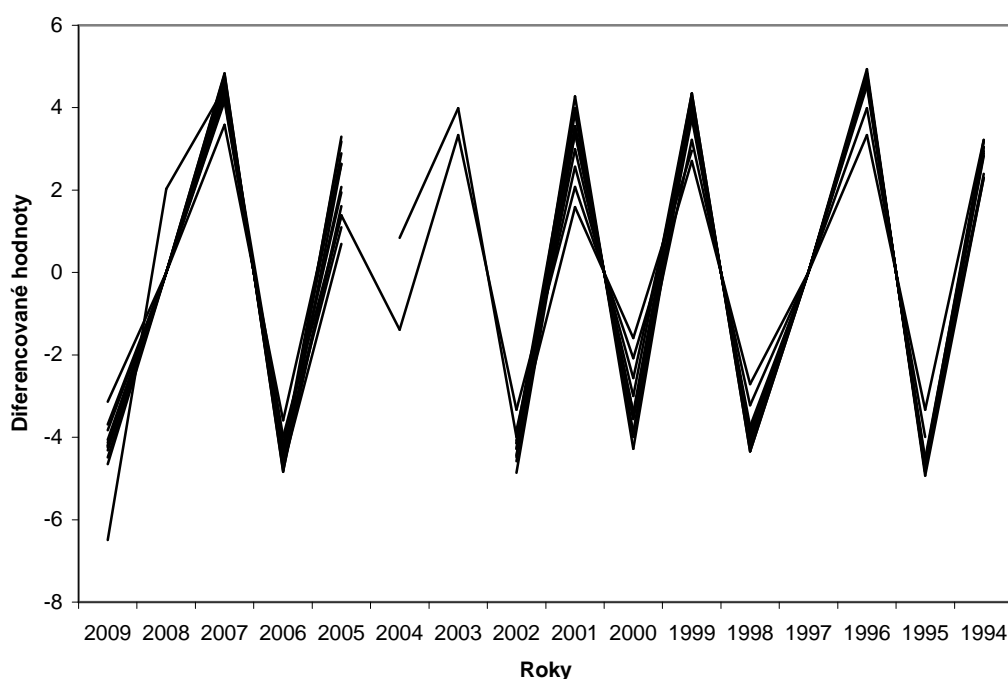
Prostorová synchronie je vyjádřena grafem jako závislost korelací na vzdálenostech mezi populacemi. Grafy jsem tvořila v prostředí programu R. Korelace mezi řadami velikostních změn z jednotlivých stanic byly vypočítány jako Pearsonovy korelační koeficienty. Vhodná metoda pro vyvozování prostorové synchronie je splinový korelogram – modifikace prostorové neparametrické kovarianční funkce (Bjørnstad a kolektiv 1999b, Bjørnstad a Falck 2001.). Použitý byl balík „ncf“ verze 1.1-3 v prostředí R (R Development Core Team 2011). Výsledkem je tedy kontinuální graf závislosti korelací mezi jednotlivými populacemi a vzdálenostmi mezi nimi. 95% konfidenční interval kolem splinového korelogramu byl vypočten pomocí bootstrapové metody (500 replikací). Prostorovou synchronii jsem vizualizovala pro Švédsko, Velkou Británii, Polsko, Českou republiku, Slovensko a pro celou Evropu, kde nejsou zahrnuta Česká a Slovenská data z Českého a Slovenského hydrometeorologického ústavu. Jedná se o relativně homogenní sady časových řad, a tak jsem nejprve chtěla prošetřit každý set zvlášť. Synchronnost časových řad pro celou Evropu jsem počítala arbitrárně počínaje rokem 1948. Před rokem 1948 je poměrně málo údajů.

Dále jsem vytvořila grafy v programu Microsoft Excel, které znázorňují diferencované hodnoty časových řad v jednotlivých letech a to ve Švédsku, Velké Británii, Polsku, v České republice, Slovenské republice a nakonec v celé Evropě, kde nejsou zahrnuta data z České a Slovenské republiky. Díky tomu můžeme pozorovat, jak jsou změny velikosti úrody variabilní z roku na rok a také, jak jsou synchronizovány.

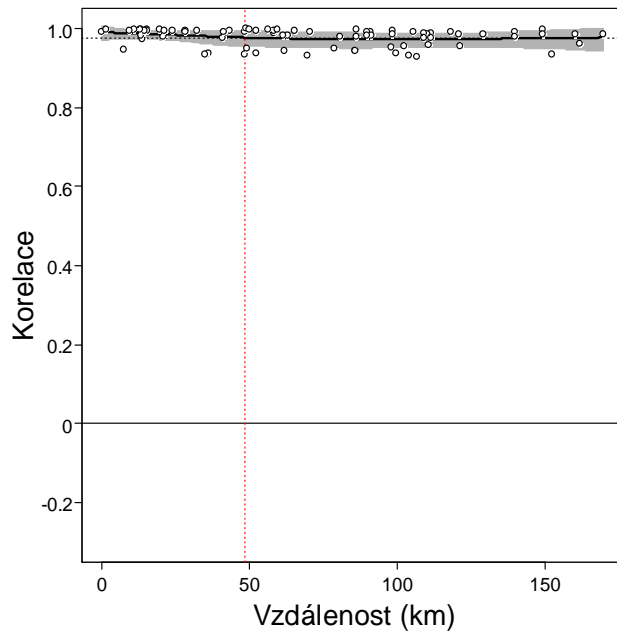
3. VÝSLEDKY

Vytvořený datový soubor obsahuje 188 časových řad buku lesního. V průměru má řada záznamy z $19,65 \pm 21,01$ (SD) let. Řada s nejvyšším počtem let je 175 a s nejnižším počtem jsou záznamy ze 4 let. Kumulativně má datový soubor údaje o velikosti úrody za 3694 let.

Vizualizace časových řad populací buku ve Švédsku ukazuje meziroční variabilitu a vysokou synchronnost ve změnách velikosti úrody (obr. 1). Obzvláště vysoké změny ve velikosti úrody semen byly zaznamenány v letech 2008 – 2007, 2001 – 2000, 1999 – 1998, 1996 – 1995. Díky analýze pomocí prostorové neparametrické kovarianční funkce je vidět, že ve Švédsku je synchronnost vysoká i na velké vzdálenosti (obr. 2) a neklesá i při dosažení vzdálenosti 150 km. Regionální průměrná korelace je 0,977. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace je 48,7 km.

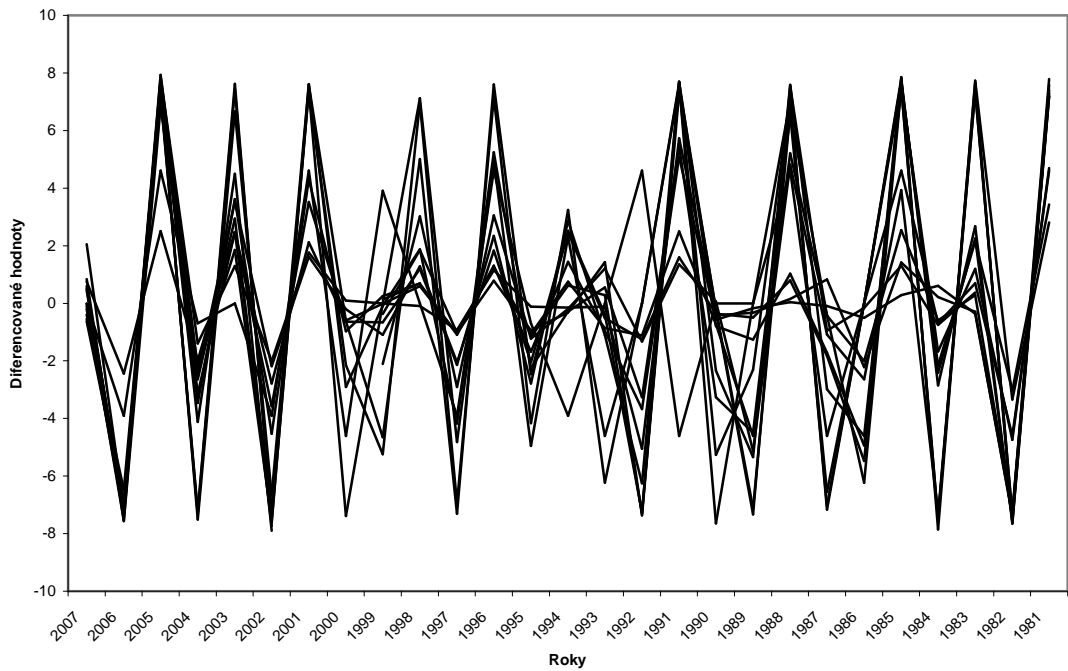


Obr. 1 Časové řady populací buku lesního ve Švédsku vypočítané z diferencovaných hodnot během let 2009 – 1994.



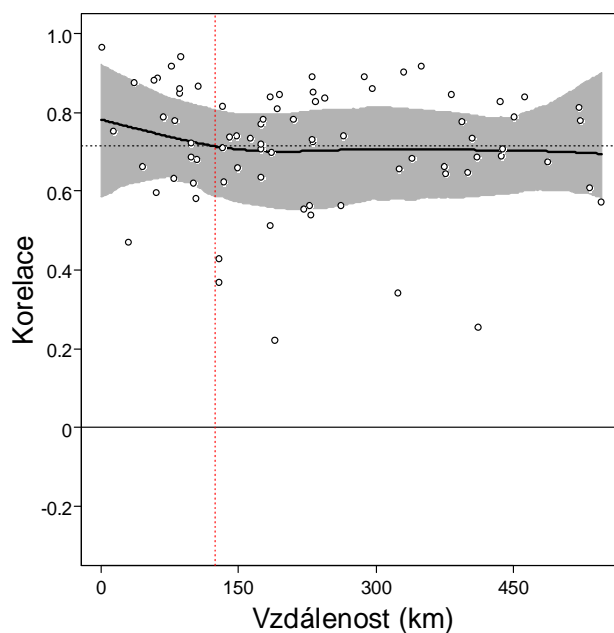
Obr. 2 Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi jednotlivými stanicemi ve Švédsku. Tečkovanou osou je znázorněna vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. 95% konfidenční interval je vyznačen šedě.

Časové řady populací buku z Velké Británie ukazují také vysokou meziroční variabilitu a synchronnost ve změnách velikosti úrody (obr. 3). Vysoké změny ve



Obr. 3 Časové řady populací buku lesního ve Velké Británii vypočítané z diferencovaných hodnot během let 2007 – 1981.

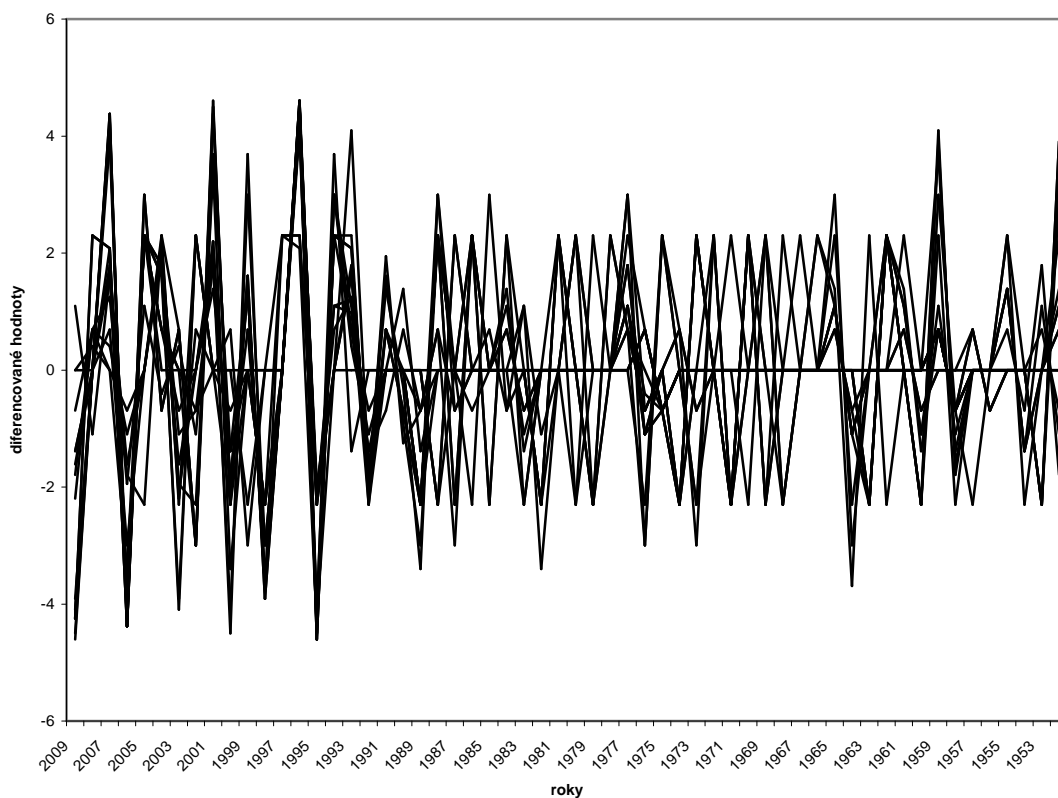
velikosti úrody byly zaznamenány v letech 2005 – 2004, 2003 – 2002, 2001 – 2000, 1996 – 1995, 1991 – 1990, 1988 – 1987, 1985 – 1984 a 1983 – 1982. Analýza ukázala, že i ve Velké Británii je synchronnost u populací buku vysoká (obr. 4) a míra změny ve velikosti úrody je synchronní na vzdálenosti více než 450 km. Regionální průměrná korelace je 0,714. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace je 124,7 km.



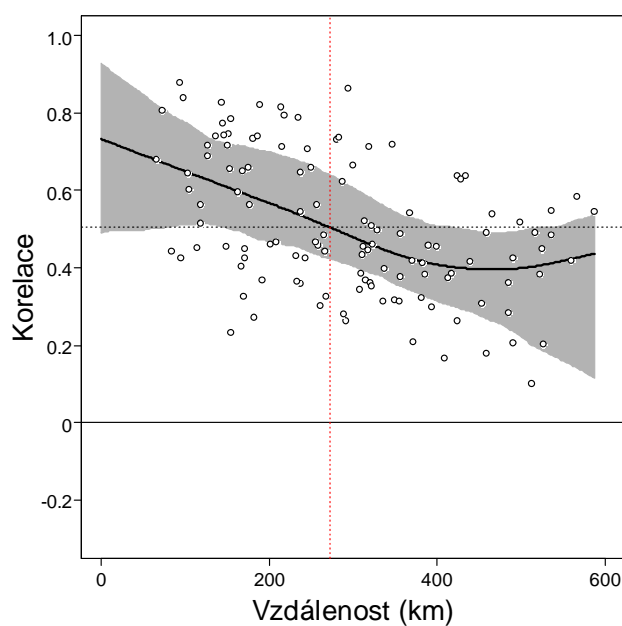
Obr. 4 Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi jednotlivými stanicemi ve Velké Británii. Tečkovanou osou je znázorněna vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. 95% konfidenční interval je vyznačen šedě.

Vizualizací časových řad populací buku z Polska opět pozorujeme vysokou meziroční variabilitu, synchronnost už zde ale není tak pravidelná (obr. 5). Vysoké změny ve velikosti úrody byly zaznamenány v letech 2007 – 2006, 2001 – 2000, 1996 – 1995. Analýza potvrzuje, že synchronnost v Polsku je také vysoká, ale je zde vidět, že se zvyšující se vzdáleností postupně klesá (obr. 6). Regionální průměrná korelace je 0,504. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace je 272,4 km.

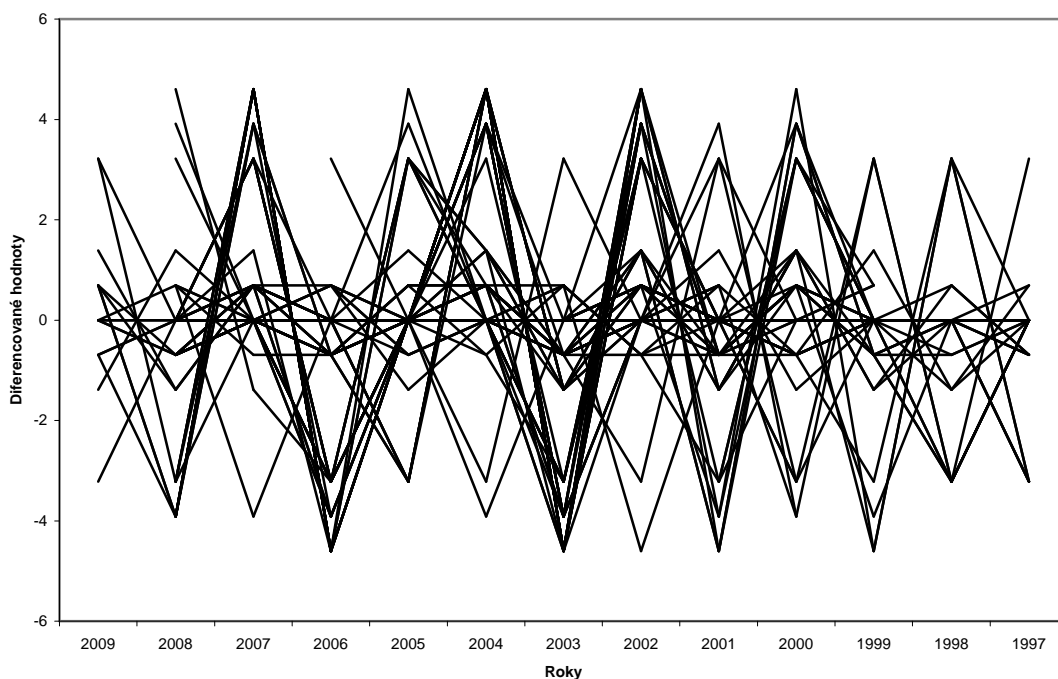
Časové řady populací buku ze Slovenské republiky opět vykazují vysokou meziroční variabilitu, ovšem synchronnost v míře změny ve velikosti úrody je nízká (obr. 7). Vysoké změny ve velikosti úrody byly zaznamenány v letech 2007 – 2006, 2004 – 2003, 2002 – 2001. Analýzou z dat ze Slovenské republiky jsem zjistila, že synchronnost už není tak vysoká (obr. 8). Regionální průměrná korelace je 0,259. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace je 188,2 km.



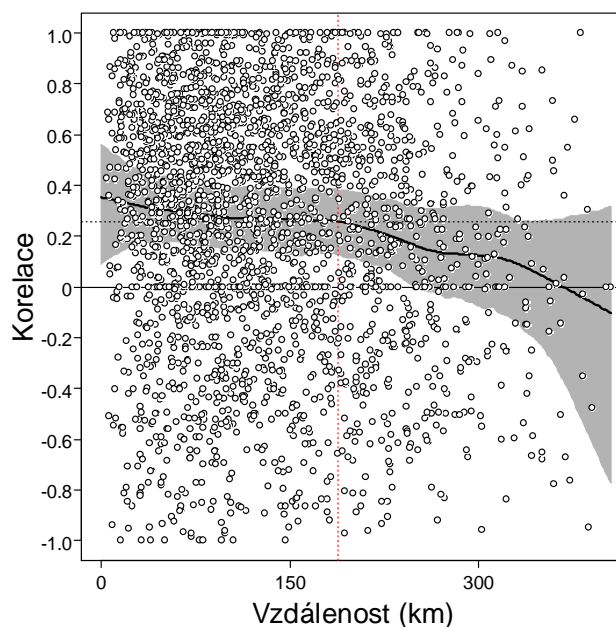
Obr. 5 Časové řady populací buku lesního v Polsku vypočítané z diferencovaných hodnot během let 2009 – 1952.



Obr. 6 Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi jednotlivými stanicemi v Polsku. Tečkovanou osou je znázorněna vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. 95% konfidenční interval je vyznačen šedě.

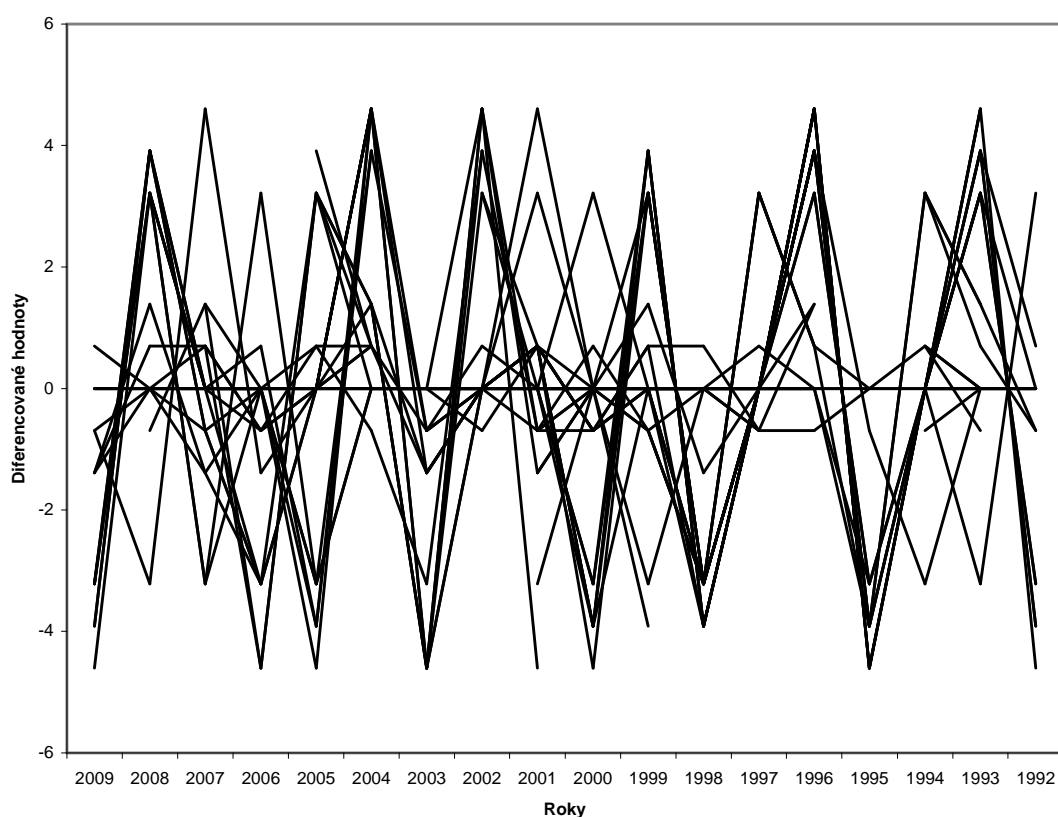


Obr. 7 Časové řady populací buku lesního ve Slovenské republice vypočítané z diferencovaných hodnot během let 2009 – 1952.

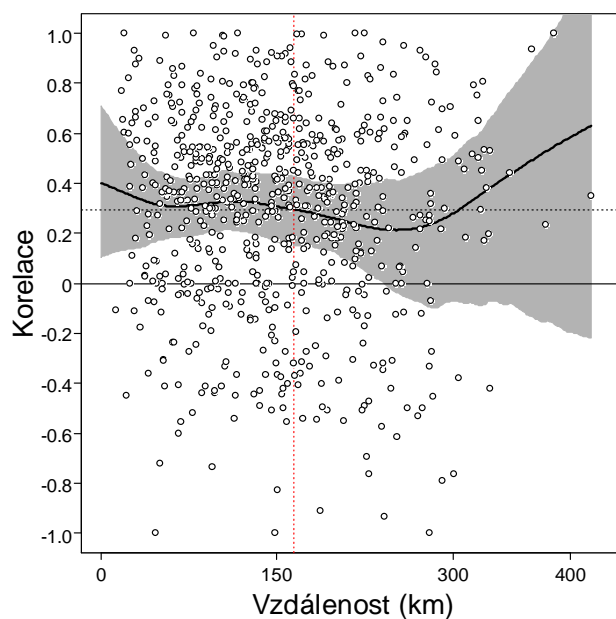


Obr. 8 Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi jednotlivými stanicemi ve Slovenské republice. Tečkovanou osou je znázorněna vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. 95% konfidenční interval je vyznačen šedě.

Vizualizace časových řad populací buku lesního z České republiky vychází velice podobně jako ze Slovenské republiky, čili vysoká meziroční variabilita, ale nízká synchronnost (obr. 9). Vysoké změny ve velikosti úrody byly zaznamenány v letech 2004 – 2003, 2002 – 2001. Analýza dat z České republiky také vyšla podobně jako ze Slovenské republiky (obr. 10). V grafu vidíme, že synchronnost postupně klesá a po 300 km opět stoupá dokonce až přes hranici regionální průměrné korelace. Regionální průměrná korelace je 0,296. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace je 164,8 km.

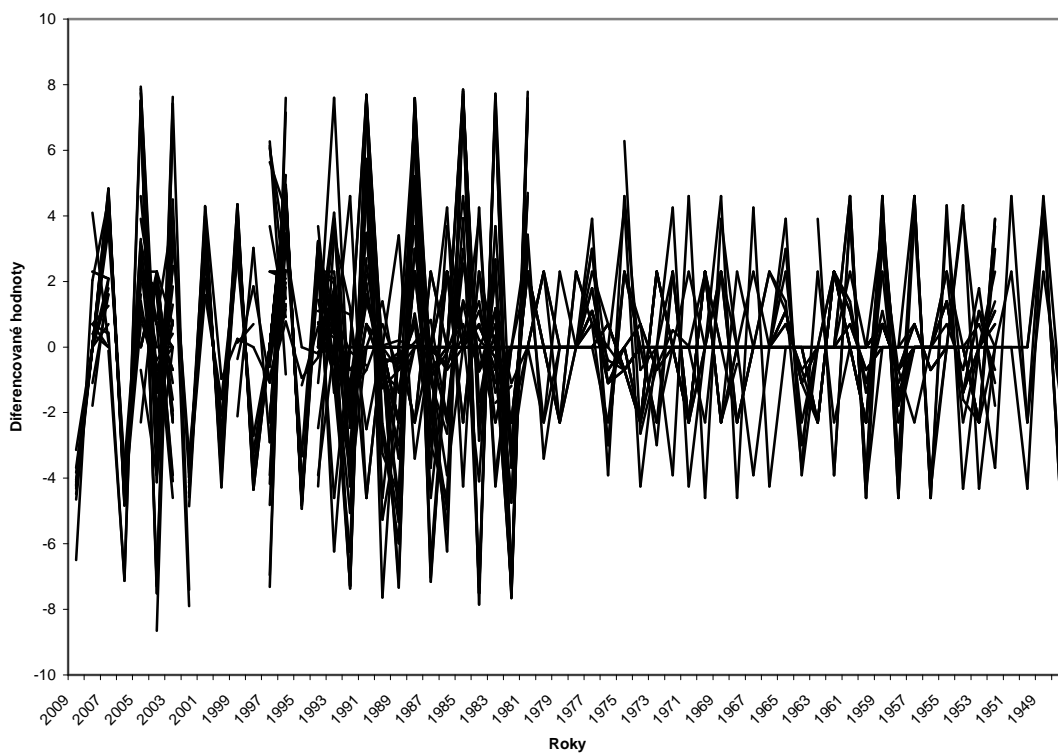


Obr. 9 Časové řady populací buku lesního v České republice vypočítané z diferencovaných hodnot během let 2009 – 1992.

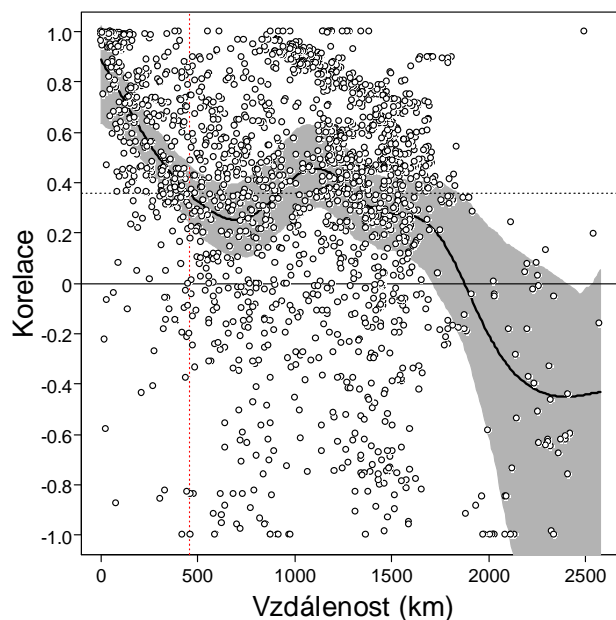


Obr. 10 Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi jednotlivými stanicemi v České republice. Tečkovanou osou je znázorněna vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. 95% konfidenční interval je vyznačen šedě.

U časových řad populací buku z celé Evropy nebyla zahrnuta Česká republika a Slovenská republika, protože tyto data se zdají být na základě zde prezentovaného šetření méně věrohodná (viz Diskuse). Vizualizace časových řad vykazuje vysokou meziroční variabilitu i poměrně vysokou synchronnost v míře změny velikosti úrody (obr. 11). Vysoké změny ve velikosti úrody byly zaznamenány v letech 2005 – 2004, 2003 – 2002, 1991 – 1990, 1988 – 1987, 1985 – 1984, 1983 – 1982. Analýzou ze všech dat, které mám k dispozici, kromě dat ze Slovenské a České republiky, jsem vizualizovala synchronnost napříč Evropou. Jak vidíme na obr. 12 synchronnost se vzdáleností klesá. Pozorujeme zde, že na vzdálenostech přes 1000 a 1500 km mírně stoupá. U vzdáleností přes 1900 km populace vykazují negativní korelační koeficienty. Regionální průměrná korelace je 0,356. Vzdálenost, při které je dosažena regionální průměrná korelace je 454,9 km.



Obr. 11 Časové řady populací buku lesního napříč Evropou (mimo Slovenské a České republiky) vypočítané z diferencovaných hodnot během let 2009 – 1948.



Obr. 12 Závislost korelačního koeficientu na vzdálenosti mezi jednotlivými stanicemi v Evropě (kromě Slovenské a České republiky). Tečkovanou osou je znázorněna vzdálenost, při které prostorová synchronnost protíná osu průměrné synchronnosti mezi populacemi. 95% konfidenční interval je vyznačen šedě.

4. DISKUSE

Prostorová synchronie ve střídání velikosti semenné produkce u trvalých rostlin je velice zkoumaný jev a ekologický fenomén (Kelly 1994, Koenig 1999, Koenig a Knops 2000). Buk lesní je hojně zastoupená dřevina nejen u nás, ale i v celé Evropě, proto bylo přínosné zjistit do jaké vzdálenosti je střídání velikosti semenné úrody synchronní.

U některých států vytvářely časové řady se záznamy o velikosti úrody buku lesního homogenní celky, a tak bylo logické tato národní data prošetřit nejprve zvlášť a posléze pro celou Evropu. Můžeme tak pozorovat synchronnost v jednotlivých státech. Jedná se o Švédsko (obr. 2), kde je synchronnost buku pozoruhodně vysoká a tato synchronnost téměř neklesá i na vzdálenosti 150 km. Dále jsem zmapovala, jak to vypadá se synchronností ve Velké Británii (obr. 4). Analýza ukázala, že i zde jsou populace velice synchronní i na vzdálenost 450 km a pokles synchronnosti s rostoucí vzdáleností je velice mírný. Zanalyzováním dat z Polska (obr. 6) je vidět postupné klesání synchronnosti s rostoucí vzdáleností lépe než ve dvou předcházejících státech. U Slovenské (obr. 8) a České republiky (obr. 10) synchronnost není příliš vysoká. U těchto států jsou data neúplná a zmapování velikosti semenné úrody nepřesné. Velikost úrody byla totiž pravděpodobně zaznamenávána dobrovolníky nebo biology, kteří zkoumali jiný jev než právě velikost úrody buku lesního. Proto jsme velikost úrody buku lesního u populací těchto států nezahrnovali do celkové vizualizace synchronnosti napříč Evropou. Když pomíneme tento fakt a vrátíme se k rozboru výsledků, vidíme, že ve Slovenské republice jsou populace buku slabě synchronní a pozorujeme zde jev, že synchronnost se vzdáleností klesá. Přes vzdálenost 300 km vykazují populace negativní korelace. V České republice je synchronnost také nízká, ale pokles se vzdáleností je mírný a dokonce na vzdálenosti přes 300 km synchronnost rapidně stoupá. Jaký mechanismus to zapříčiňuje není známo a bylo by potřebné podrobnějšího zkoumání a zjistit, která konkrétní data tento vzestup způsobují.

Splínový korelogram Evropy (obr. 12), do kterého tedy nebyly zahrnuta data Českého a Slovenského Hydrometeorologického Ústavu z České a Slovenské republiky, ukazuje vysokou synchronnost u velice blízkých populací. Korelační koeficient na malých vzdálenostech dosahuje téměř 1. S postupnou rostoucí vzdáleností synchronnost klesá a na vzdálenostech přes 1000 km a 1500 km pozorujeme zvýšení synchronnosti populací. To může být způsobeno klimatickým mechanismem, jako je působení

Severoatlantické oscilace. Tento zajímavý jev by zasluhoval podrobnější zkoumání dat, která tyto vlny v grafu způsobují. Přes vzdálenosti 1900 km populace vykazují negativní korelační koeficienty. Analýzou dat buku lesního v Evropě jsem potvrdila hypotézu, že synchronnost ve střídání velikosti úrody klesá s rostoucí vzdáleností a na vzdálenost přes 1900 km přestávají být populace buku lesního synchronní. Pro porovnání uvádím studii Koeniga a Knopse (2000), kteří ve své práci zkoumali, jak je to se synchronností u různých druhů dřevin na severní polokouli. Tyto studie prováděli u bříz, buku lesního, dubů, jedlí, modřínů, smrků, borovic, douglasky, cedrů a jedlovce. Korelační koeficienty byly větší než 0 na vzdálenost přes 500 km pro všechny taxony a přes 1000 km u bříz a borovic.

Znázorněním časových řad buku můžeme pozorovat vysokou meziroční variabilitu ve velikosti semenné úrody a to ve všech vybraných státech i v celé Evropě. Tyto vizualizace dokazují střídání semenných a nesemenných let a také znázorňují, do jaké míry jsou populace buku synchronní.

Dále by bylo přínosné zajímat se, jak to vypadá s časovou synchronností buku lesního v Evropě. Do jaké míry je synchronnost ovlivňována teplotou či srážkami. Jak moc globální oteplování zvyšuje frekvenci semenných let a jaký to má dopad na ekosystém. Tyto výzkumy by mohly být provedeny i na jiných dřevinách jako jsou duby, borovice, modříny, břízy a podobně. Také lze studovat, zda střídání velikosti semenné úrody je synchronní i mezi druhy. Mnoho těchto studií je vytvořeno pro Severní Ameriku, Nový Zéland nebo je mnoho prací zabývajících se synchronností jen na lokálních škálách. Je potřebné podrobně a správně mapovat velikost semenné úrody u různých druhů rostlin, získat tato data i z jiných zemí a vytvořit tak obsáhlý datový soubor a dále s ním pracovat.

Porozumět příčinám semenných událostí není jednoduché, jelikož je obtížné pochopit složitost interakcí mezi vnitřní rostlinnou fyziologií a vnějšími přírodními faktory (Piovesan a Adams 2001). Dosavadní objasnění příčin semenného chování je v mnoha pracích vysvětlováno jako evoluční strategie nasytit predátory a zároveň zvýšit šanci na přežití a vyklíčení alespoň některých semen. Tuto strategii testovali i Poncet a kolektiv (2009) u šiškové produkce modřínu a ukázali, že meziroční variabilita v šiškové produkci je výsledkem nasycení predátorů. Další často zmiňovanou výhodou tohoto chování je adaptace na zvýšení opylovací efektivity přes synchronizované hromadné kvetení u rostlin opylujících se větrem. Velice zkoumaným jevem pro objasnění příčin semenných let jsou také sezónní podmínky počasí, speciálně teplota

respektive srážky jako podnět pro zahájení kvetení u mnoha rostlin. Frekvence a intenzita semenných let jsou citlivé na globální klimatické změny, přímo jsou ovlivňovány teplotou a nepřímo fenomény jako ENSO, NAO. Klimatické změny by proto mohly měnit časoprostorové vzorce semenného chování. Piovesan a Adams (2001) se ve své práci zabývali, jak klima ovlivňuje semenné roky buku a pomocí statistických metod dospěli k názoru, že suché počasí brzy v létě předpovídá vysokou semennou úrodu.

Snaha porozumět mechanismům způsobujících časoprostorovou dynamiku přírodních populací se stala silnou motivací ke studování živočišných a rostlinných populací po více než století. Intenzivní studie na individuálních druzích vynášejí informace pro popis důležitých rolí v trofických interakcích a jak jsou populace těchto druhů ovlivňovány exogenními silami ve specifických systémech. Nicméně, pro většinu druhů je ještě nedostatek prediktivního porozumění příčin, které způsobují populační fluktuace. Ačkoliv existence prostorové synchronie je často docela jasná, mechanismy stojící za synchronností jsou diskutabilní. Ekologické teorie a modely přispívají k objasnění, jak endogenní a exogenní síly vzájemně ovlivňují přírodní populace. „Objasnění mechanismů způsobujících prostorovou dynamiku je výzvou pro ekology a mohly by poskytnout cenné informace, jak zabránit vypuknutí škůdců, epidemiím nebo jak správně chránit ohrožené druhy. Detekovat prostorovou synchronnost a porozumět jejím příčinám zůstává technickou výzvou. S příchodem nových statistických metod pro identifikování komplexu prostorových dynamik vypukne nová éra pro porozumění komplexu interakcí, které řídí prostorově rozlehlé dynamiky v přírodních systémech“ (Liebhold a kolektiv 2004a).

5. LITERATURA

- Abrahamson W. G., Layne J. N. (2003):** Long – term patterns of acorn production for five oak species in xeric florida uplands. *Ecology* 84, 2476 – 2492.
- Bjørnstad O. N., Falck W. (2001):** Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* 8, 53 – 70.
- Bjørnstad O. N., Ims R. A., Lambin X. (1999a):** Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *TREE* 14, 427 – 432.
- Bjørnstad O. N., Stenseth N. Ch., Saitoh T. (1999b):** Synchrony and scaling in dynamics of voles and mice in northern Japan. *Ecology* 80, 622 – 637.
- Buonaccorsi J. P., Elkinton J. S., Evans S. R., Liebhold A. M. (2001):** Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology* 82, 1668 – 1679.
- Clement J., Vercauteren J., Verstraeten W. W., Ducoffre G., Barrios J. M., Vandamme A. M., Maes P., Van Ranst M. (2009):** Relating increasing hantavirus incidences to the changing climate: the mast connection. *International Journal of Health Geographics* 8:1.
- Drobyshev I., Övergaard R., Saygin I., Niklasson M., Hickler T., Karlsson M., Sykes M. T. (2010):** Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 259, 2160 – 2171.
- Kelly D. (1994):** The evolutionary ecology of mast seeding. *TREE* 9, 465 – 470.
- Kelly D., Koenig W. D., Liebhold A. M. (2008):** An intercontinental comparison of the dynamic behavior of mast seeding communities. *Population Ecology* 50, 329 – 342.
- Kelly D., Sork V. L. (2002):** Mast Seeding Perennial Plants: Why, How, Where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 427 – 447.
- Koenig W. D. (1999):** Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *TREE* 14, 22 – 26.
- Koenig W. D., Knops J. M. H. (2000):** Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees: A Global Perspective. *The American Naturalist* 155, 59 – 69.

- LaMontagne Jalene M., Boutin S. (2007):** Local – scale synchrony and variability in mast seed production patterns of *Picea glauca*. *Journal of Ecology* 95, 991 – 1000.
- LaMontagne Jalene M., Boutin S. (2009):** Quantitative methods for defining mast – seeding years across species and studies. *Journal of Vegetation Science* 20, 745 – 753.
- Liebhold A., Koenig W. D., Bjørnstad O. N. (2004a):** Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 467 – 490.
- Liebhold A., Sork V., Peltonem M., Koenig W. D., Bjørnstad O. N., Westfall R., Elkinton J., Knops J. M. H. (2004b):** Within – population spatial synchrony in mast seeding of North American oaks. *Oikos* 104, 156 – 164.
- Mckone M. J., Kelly D., Lee W. G. (1998):** Effect of climate change on mast-seeding species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. *Global Change Biology* 4, 591 – 596.
- Ostfeld R. S., Keesing F. (2009):** Pulsed resources and community dynamics of consumer in terrestrial ecosystems. *TREE* 15, 232 – 237.
- Övergaard R., Gemmel P., Karlsson M. (2007):** Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry*, October 24, 1 – 11.
- Piovesan G., Adams J. M. (2001):** Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany* 79, 1039 – 1047.
- Poncet B. N., Garat P., Manel S., Bru N., Sachet J., Roques A., Despres L. (2009):** The effect of climate on masting in the European larch and on its specific seed predators. *Oecologia* 159, 527 – 537.
- R Development Core Team 2011.** *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing.
- Schauber E. M., Kelly D., Turchin P., Simon Ch., Lee W. G., Allen R. B., Payton I. J., Wilson P. R., Cowan P. E., Brockie R. E. (2002):** Masting by eighteen New Zealand plant species: The role of temperature as a synchronizing cue. *Ecology* 83, 1214 – 1225.

Silvertown J. W. (1980): The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14, 235 – 250.

Thomas P. (2000): *Trees: Their Natural History*. Cambridge University Press.

Přispěvatelé Wikipedie, *Fagus sylvatica* [online], Wikipedie: Otevřená encyklopedie, c2011, Datum poslední revize 13. 07. 2011, 15:15 UTC, [citováno 10. 08. 2011] <http://cs.wikipedia.org/w/index.php?title=Buk_lesn%C3%AD&oldid=7139386>

Jiří Berkovec (2005): *Fagus sylvatica* [online], BioLib – Biological Library, poslední změna 26. 09. 2005, URL: <<http://www.biolib.cz/cz/taxon/id3452/>>,</p></div>

PŘÍLOHA

Zdroje dat

Data získaná z SHMÚ, CHMÚ

Adamík P., Král M. (2008): Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology* 275, 209 - 215 + unpubl. data

Bieber C., Ruf T. (2004): Seasonal timing of reproduction and hibernation in the edible dormouse (*Glis glis*). *Biological Papers of the University of Alaska*, 113 - 125.

Forestry Commision Bucovice

Gruber F. (2002): Steuerung und Vorhersage der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) für den Standort Zierenberg 38A und den Level I Flächen von Hessen durch die Witterung. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 174, 67 - 79.

Hase W. (1964): Die Buchenmast in Schleswig-Holstein und ihre Abhängigkeit von der Witterung. *Mitteilungen des Deutschen Wetterdienstes Nr. 31*, 1 – 52.

Hilton G. M., Packham J. R. (2003): Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800 – 2001). *Forestry* 76, 319 - 328.

Holmsgaard E., Olsen H. C. (1960): The influence of weather on beech mast. *Forstlige Forsogsvaesen I Danmark* 26, 346 - 370.

Kager T., Fietz J. (2009): Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). *Canadian Journal of Zoology* 87, 555 - 565.

Kantorowicz W. (2000): Half a Century of Seed Years in Major Tree Species of Poland. *Silvae Genetica* 49, 245 - 249.

Koenig W. D., Knops J. M. H. (2000): Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees: A Global Perspective. *The American Naturalist* 155, 59 – 69.

Kühne Ch., Bartsch N. (2006): Verjüngung der Stieleiche am Oberrhein zwischen Karlsruhe und Speyer. *WSG Baden – Württemberg* 10, 75 – 84.

- Litschauer R. (2000):** Blüh – und Fruktifikationsverhalten der Waldbäume. FBVA – Berichte 123, 45 – 66.
- Nielsen B. O. (1977):** Beech seeds as an ecosystem component. *Oikos* 29, 268 - 274.
- Övergaard R., Gemmel P., Karlsson M. (2007):** Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry*, October 24, 1 – 11.
- Paar U., Kuhr M., Rockel A., Westphal, J., Eichhorn J. (2004):** Die Fruktifikation der Buche. *Hessen-Forst FIV* 31, 29 – 37.
- Packham J. R., Thomas P. A., Lageard J. G. A., Hilton G. M. (2008):** The english beech masting survey 1980 - 2007: Variation in the fruiting of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) and its effects on woodland ecosystems. *Arboricultural Journal* 31,189 – 214.
- Perdeck A. C., Visser M. E., van Balen J. H. (2000):** Great Tit *Parus major* survival and the beech – crop cycle. *Ardea* 88, 99 – 106.
- Perrins C. M. (1966):** Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *Journal of Animal Ecology* 34, 601 - 647.
- Pidek I. A., Svitavská-Svobodová H., van der Knaap W. O., Noryśkiewicz A. M., Filbrandt-Czaja A., Noryśkiewicz B., Latałowa M., Zimny M., Święta-Musznicka J., Bozilova E., Tonkov S., Filipova-Marinova M., Poska A., Giesecke T., Gikov A. (2010):** Variation in annual pollen accumulation rates of *Fagus* along a N–S transect in Europe based on pollen traps. *Vegetation History and Archaeobotany* 19, 259 – 270.
- Piovesan G.,** unpubl. forestry data for Italy
- Rodríguez Guitián M. A., Ferreiro da Costa J. (2005):** Primeros datos sobre la variabilidad interanual de la producción de semilla de *Fagus sylvatica* L. en el extremo occidental de la cornisa Cantábrica. IV Congreso Forestal Español.
- Schmidt W. (2006):** Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981-2004). *Allgemeine Forst und Jagdzeitung*, 177, 9 -19.