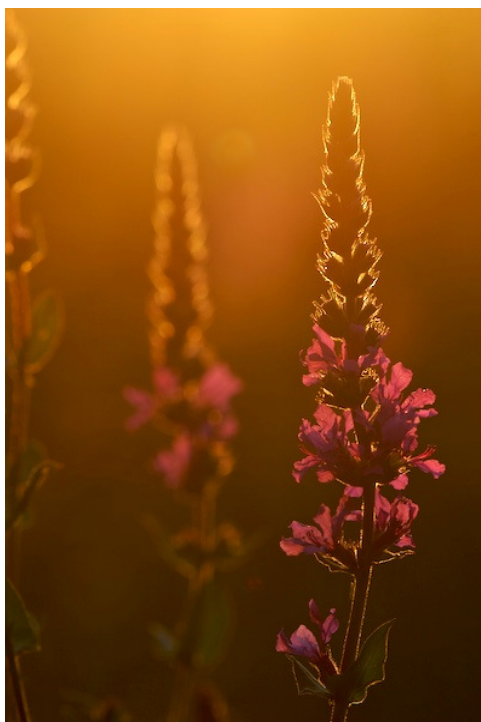


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



Diplomová práce
Energetické rezervy
u *Lythrum salicaria* L. v čase



Bc. Dušan Kunc
České Budějovice, 2011

vedoucí práce: RNDr. Stanislav Mihulka, PhD.
školitel - specialista: Mgr. Daša Bastlová, PhD.

Kunc D. (2011): Energetické rezervy u *Lythrum salicaria* L. v čase. [Energy reserves in *Lythrum salicaria* L. over time. Mgr. Thesis, in Czech] - 28 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Lythrum salicaria is an invasive plant in North America. The study is focused on carbohydrate reserves (especially starch) in below-ground plant organs of the named species. These energy sources are considered as possible contributors of invasive behaviour both in short and long time periods. Another question is whether these storages can be influenced by other factors. These ideas were tested in common garden experiments.

Studie byla podporovaná granty MŽP VaV SPII2d1/37/07 a MŠMT 6007665801.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

.....
Dušan Kunc

V Českých Budějovicích, 28. dubna 2011

Poděkování

Na tomto místě (tedy čestně na začátku) chci poděkovat svému školiteli, Standu Mihulkovi, za neúnavnou podporu a víru ve své studenty (tedy i ve mě).

Děkuji také odborné konzultantce, Dáše Bastlové, za poskytnutí semen, bez kterých by pokus nemohl vzniknout, ale i za cenné rady a připomínky ohledně zkoumaného druhu. A mé díky patří i Keithu Edwardsovi za postoupení běžícího pokusu.

Potřebné prostory pro mé bádání mi rádi poskytli na pracovišti AV ČR v Třeboni, za což jsem jim velmi vděčný.

Nezapomínám však ani na svou rodinu a přátele, kteří mě po celou dobu studia podporovali, ať už materiálně, či psychicky. I těm patří můj velký dík.

Obsah:

1 Úvod.....	1
1.1 Rostlinné invaze	1
1.2 Studovaný druh - <i>Lythrum salicaria</i>	1
1.2.1 Obecné charakteristiky	1
1.2.2 Možné příčiny invazního šíření	2
1.2.3 Historie invaze.....	3
1.2.4 Boj s invazním druhem	4
1.3 Energetické zásoby.....	5
1.4 Cíle práce.....	7
2 Metodika	8
2.1 Dlouhodobý pokus	8
2.1.1 Pěstování rostlin aneb design čtyřletého pokusu.....	8
2.1.2 Sběr materiálu	9
2.1.3 Analýza sacharidů	9
2.1.4 Statistické vyhodnocení.....	11
2.2 Pokus dynamiky ukládání energetických rezerv	11
2.2.1 Pěstování rostlin aneb design dynamického pokusu.....	12
2.2.2 Sběr materiálu	13
2.2.3 Analýza sacharidů	13
2.2.4 Statistické vyhodnocení.....	13
2.3. Přítomnost volně transportovatelných sacharidů	14
3 Výsledky	15
3.1 Dlouhodobý pokus	15
3.2 Pokus dynamiky ukládání energetických rezerv	18
3.3 Přítomnost volně transportovatelných sacharidů	21
4 Diskuse.....	22
5 Závěr.....	24
6 Literatura.....	25

1 Úvod

1.1 Rostlinné invaze

O biologických invazích hovoříme tehdy, pokud se jedná o druhy zavlečené mimo svůj původní areál do míst, kam by se běžně bez pomoci člověka pravděpodobně nedostaly, navíc se schopností následného rozšíření potomstva na široké území i dlouhodobé schopnosti zde samostatně existovat (Pyšek et al. 2004). Takové druhy pak pochopitelně představují hrozbu pro původní ekosystémy, ale také například snižují výnosy hospodářsky pěstovaných plodin (Williamson 1996).

Rostlinné invaze a snaha je blíže pochopit se tak zejména od 80. let 20. století těší velkému zájmu (Richardson et Pyšek 2006). Obecně lze říci, že se u invazních druhů rostlin často objevují podobné znaky, jako například vysoká růstová rychlost, široká ekologická valence (Weber 2003), vysoká reprodukční schopnost a vysoká produkce biomasy (Pyšek 2001). Není však klíče, který by jednoznačně určil, zda se daný druh v nepůvodním prostředí stane invazním, či nikoli. Tyto charakteristiky tak poslouží spíše pro vytvoření seznamu potenciálně invazních rostlin, než jako predikce invazí (Noble 1989).

Je udáváno, že pouze desetina příchozích druhů je schopna se naturalizovat a z nich opět jen desetina se stane druhy invazními (Groves 1991, Kowarik 1995). Často je také schopnost rozšíření do daného místa dána stádiem sukcese, neboť jen některé druhy se dokáží prosadit v prostředí s pozdějšími stádii sukcese (Meiners et al. 2002). Tímto se však vracíme opět k člověku a jeho činnosti, neboť právě on je často zodpovědný za narušení prostředí, jenž pak může být k invazím náchylnější (např. Lake et Leishman 2003).

1.2 Studovaný druh - *Lythrum salicaria*

1.2.1 Obecné charakteristiky

Zajímavým invazním druhem je *Lythrum salicaria* L., kyprej vrbice, řazená do čeledi *Lythraceae* (kyprejovitých). *L. salicaria*, původní druh Eurasie, vytváří v temperátní zóně Severní Ameriky invazní porosty (Wilcox et al. 1987). V invazním areálu lze kyprej nalézt v rozpětí 35° - 51° severní šířky (Bastlová et al. 2006).

Jedná se o vlhkomilnou rostlinu vyskytující se v mokřadech, na březích toků, vlhkých (alespoň krátkodobě zaplavovaných) loukách, ve vlhkých příkopech a podobně (Slavík 1997).

L. salicaria je vytrvalá bylina, která nepříznivé období přečkává díky svému zásobnímu oddenku, ze kterého na jaře opět vyrážejí nové výhony. Rostliny svými vzpřímenými větvenými stonky dosahují v přirozeném areálu průměrně výšky 1,5m (Wilcox et al. 1987). Rostliny kvetou v období od června do září. Kyprej vrbice je převážně cizosprašná (což podporují i tristylní květy), opylovaná hmyzem (Edwards et al. 1995). Druh ve velkém množství vytváří lehká malá semena s vysokou klíčivostí a ty jsou následně šířena především vodou (Mal et al. 1992). Thompson et al. (1987) odhadli, že se vyprodukuje až 2 700 000 semen na jednu rostlinu. Tato semena mohou v půdě zůstat životoschopná i mnoho let (Wilson et al. 2004).

1.2.2 Možné příčiny invazního šíření

Příčina invazního chování je velmi zajímavou otázkou, jejíž zodpovězení by pomohlo i při snahách biologické kontroly. Severoamerické populace se od svých evropských příbuzných na první pohled liší například vyšší výškou rostlin (dosahují zde průměrné výšky 2,5 m, ale dorůstají i ke 3 m), více stonky vyrůstajícími z jednoho oddenku, některé dokonce větvením v horní třetině lodyhy, a i když k uchycení také potřebují určité disturbance, dokáží následně vytvořit kompaktní dominantní porosty, které jsou schopny na místě setrávat a konkurenčně vítězit nad původními mokřadními druhy (Edwards et al. 1995). Vyšší množství výhonů, výška rostlin a hustota se nepotvrdila jen při vyšším zastínění a tedy konkurenci o světlo (Bastlová-Hanzélyová 2001). Ať už je ale pro vyšší růst v Severní Americe jakékoli vysvětlení, je jisté, že vyšší výška rostlin jim také poskytuje konkurenční výhodu nad původními severoamerickými druhy (Edwards et al. 1995).

Snaha více porozumět chování rostlin v invazním areálu inspirovala řadu autorů k bližšímu zkoumání této problematiky. Houghton-Thompson et al. (2005) tak například víceméně vyloučili, že by křížení s původním severoamerickým druhem *Lythrum alatum* mělo vliv na vytvoření schopnějšího genotypu invazních populací *L. salicaria*. Rozdíly v ploidiiích, jak se zdá, také nejsou možným vysvětlením invaznosti severoamerických populací, protože v Americe se vyskytují možná výhradně tetraploidy, zatímco v Evropě jsou zastoupeny 4 různé cytotypy včetně tetraploidů (Kubátová et al. 2008).

K vysvětlení odlišného chování severoamerických populací byla použita i hypotéza „EICA“ (Blossey et Nötzold 1995), která předpokládá, že zavlečené druhy se vyhnou svým přirozeným nepřítelům, herbivorům, a v důsledku toho tak budou tyto populace moci investovat více do kompetice, tedy například do zvýšení velikosti či plodnosti. Studie založená na obsahu fenolů, jakožto obranných látek, právě na *L. salicaria* však tuto hypotézu

víceméně nepotvrdila (i když jich původní populace měly více), neboť v obou případech bylo množství těchto látek na odpuzení herbivorů nedostatečné (Willis et al. 1999). Ke stejnému závěru došli autoři malé studie, která srovnávala množství biomasy a kompetiční schopnosti původních a nepůvodních populací kypřeje (Edwards et al. 2007). Podobné výsledky, tedy že hypotéza EICA neplatí, byly získány i ze studií na jiných druzích (např. Leger et Forister 2005, Maron et al. 2004b).

Co se týče ekologie rostlin, nepůvodní i přirozené populace obývají podobné biotopy (od vlhkých míst až po suché okraje železničních tratí) v obou areálech, nicméně se zdá, že invazní husté populace inklinují spíše ke stanovištím s vyšší vlhkostí (Bastlová-Hanzélyová 2001). K uchycení na obou kontinentech vyžadují rostliny určité narušení biotopu (Edwards et al. 1995).

Nepůvodním druhům obecně v novém areálu patrně přispívá i to, že tak unikají od některých herbivorů, což naznačuje i fakt, že na původních druzích je počet herbivorů vyšší, než na nepůvodních druzích rostoucích na témže místě (Lake et Leishman 2004). Použití herbivorů z areálu původu kypřeje může invazní chování a šíření přinejmenším potlačit (Hunt-Joshi et al. 2004).

Práce, která sice nesrovnávala populace z Evropy a Ameriky, ale testovala plasticitu vegetativních i reprodukčních znaků nepůvodních populací na vlhkostním gradientu ukázala, že právě ona široká plasticita znaků může *L. salicaria* předurčovat jako úspěšný invazní druh schopný maximálně využít podmínek různě vlhkých stanovišť (Mal et Lovett-Doust 2005). O schopnosti adaptace na podmínky v novém prostředí svědčí například i to, že se načasování doby kvetení liší v obou areálech podle zeměpisné šířky, tudíž u severoamerických populací tedy muselo vzniknout adaptací (Barret et al. 2008), protože příchod populací jen z odpovídajících klimatických podmínek je velice nepravděpodobný. Gradient zeměpisné šířky, tedy místo, odkud pochází, může mít na chování rostlin značný vliv (Bastlová et al. 2004).

Na principu srovnání chování populací z přirozeného i nepůvodního prostředí je založena také tato studie.

1.2.3 Historie invaze

Počátky zavlečení kypřeje do Severní Ameriky se předpokládají lodní dopravou na konci 18. století (Thompson et al. 1987). První rostliny byly zaznamenány ve sladkovodních částech velkých přístavních měst (Edwards et al. 1995). Lze říci, že se od té doby jednalo o mnohonásobná zavlečení populací pocházejících z různých koutů evropského kontinentu (Chun et al. 2009).

Podle Edwards et al. (1995) následovalo období, ve kterém se *Lythrum salicaria* šířila poměrně pomalu a uchytila se na místech, která byla čerstvě narušena a odpovídala ekologickým nárokům podobným evropským populacím. I díky zahradnictví, kdy byla *L. salicaria* pěstována jako okrasná rostlina se v polovině devatenáctého století rozšiřují místa výskytu na severozápad, až k oblasti velkých jezer.

V druhé polovině 19. století si příchozí imigranti z Evropy pěstovali kyprej jako léčivou bylinu zastavující krvácení (Edwards et al. 1995) a očekává se, že toto vysazování také napomohlo vícenásobnému zavlečení (Thompson et al. 1987). Podobně druhu přispělo rozšiřování kypreje včelaři jakožto medonosné rostliny (Malecki et al. 1993). Kolem roku 1900 se *L. salicaria* vyskytovala v severovýchodních a některých severních státech USA, ovšem stále v malém měřítku (Edwards et al. 1995). Invazní druh se nadále šířil i prostřednictvím rozvoje pozemních komunikací (Thompson et al. 1987).

Poprvé od zavlečení začaly rostliny vytvářet kompaktní homogenní porosty po roce 1930 a s tím souviselo velmi rychlé šíření po celém území, které má v roce 1985 za následek výskyt takřka ve všech státech USA a sousedních provinciích Kanady (Edwards et al. 1995). Nejméně v 19 státech byla díky svému chování prohlášena za škodlivou (Blossey et al. 2001). Současné zdroje udávají, že *Lythrum salicaria* se vyskytuje ve všech spojených státech amerických, kromě Floridy a také ve všech kanadských provinciích (USDA, NRCS 2011).

1.2.4 Boj s invazním druhem

Lythrum salicaria je díky tvorbě homogenních kompaktních porostů schopná potlačovat, vykonkurovat či ohrozit původní druhy, které se přirozeně vyskytují v mokřadních ekosystémech temperátní zóny Severní Ameriky (Thompson et al. 1987, Malecki et al. 1993). Ohrožuje tak například výskyt rostlin *Scirpus longii* (*Cyperaceae*), či *Eleocharis parvula* (*Cyperaceae*) (Thompson et al. 1987). Změnou podmínek v mokřadních biotopech se ale také snižuje množství stanovišť pro původní severoamerické druhy ptáků (např. *Chlidonias niger* nebo *Ixobrychus exilis*) (Blossey et al. 2001).

L. salicaria má na svědomí i hospodářské ztráty, neboť dobytek na pastvinách a vlhkých loukách preferuje jiné druhy, které mohou však být v důsledku invaze potlačeny, stejně jako na kosených loukách (Thompson et al. 1987). Jedná se tedy o hrozbu, kterou je potřeba regulovat.

Podle práce Malecki et al. (1993) se ukázalo, že biologický boj je úspěšný jen u malých, izolovaných populací a to formou odstranění celých rostlin včetně podzemních částí. Ostatní zásahy, jako kosení (Wilcox et al. 1987), manipulace s vodní hladinou a zavlažením

(Bastlová-Hanzélyová 2001), spálení, či použití herbicidů se ukázalo buď jako neefektivní, nebo drahé a neselektivní (Malecki et al. 1993).

Nabízí se tedy možnost nasazení herbivorů z míst přirozeného výskytu *L. salicaria*. Zjistilo se, že brouci klikoroh (*Hylobius transversovittatus*, napadající podzemní části) a bázlivec (*Galerucella californiensis*, živící se listy) jsou schopni dominanci kypřeje částečně potlačit, nikoli však druh vymýtit (Hunt-Joshi et al. 2004).

Použití ekologicky podobných druhů, které by potlačily kyprej, se ve výsledcích liší podle daných druhů, nicméně při této formě biologického boje hrozí, že nově přichozí (zpravidla nepůvodní druh) bude ještě lepším invazním druhem a tedy dalším nebezpečím (Bastlová 2001).

Na možnosti použití více prostředků zároveň, či testování dalších prvků biologické kontroly se i nadále pracuje.

1.3 Energetické zásoby

Zejména vytrvalé rostliny si vytváří energetické zásoby v podobě zásobních látek, přičemž tyto látky pak mohou některé druhy dále využívat při obnovení svého růstu (na počátku sezóny, nebo po nějakém zásahu) či při investici do reprodukce, a mohou si tak zajistit konkurenční výhodu (Chapin et al. 1990). Stejně tak lze zásobních cukrů užít pro rychlou tvorbu nových kořenů a výhonů na začátku sezóny, kdy se rostliny ze zaplavených prostředí vrací k aerobním podmínkám (Crawford 1978). Tvorba nestrukturálních zásobních sacharidů probíhá v listech a bývají ukládány především ve spodní části stonku, kořenech, oddencích a podobně (Klimeš et al. 1997). Zásobní sacharidy, to znamená hlavně škroby, fruktany a sacharózy, se tedy v jednotlivých částech rostliny a u jednotlivých druhů liší (Chapin et al. 1990).

Mnoho prací, které by se věnovaly zásobním látkám u invazních druhů, dle mého soudu není. Akumulace množství škrobu bylo porovnáno například u dvou neinvazních druhů (*Nyssa aquatica*, *Cornaceae* a *Quercus alba*, *Fagaceae*) lišícím se tolerancí k zaplavení, přičemž při zaplavení jednoznačně více škrobu nahromadil druh s vyšší tolerancí k tomuto faktoru, tedy *Nyssa aquatica* (Gravatt et Kirby 1998). U mokřadního druhu *Lepidium latifolium* (*Brassicaceae*), invazního v Severní Americe, zaplavení neovlivnilo množství nahromaděného škrobu oproti nezaplaveným kontrolním rostlinám, přičemž u obou podíl

škrobu s časem stoupal (Chen et al. 2005). Množství nahromaděného škrobu tak může vypovídat o projevech rostliny, tedy jak dobře se jí daří.

Rozdíl v obsahu zásobních látek mezi jednotlivými populacemi invazního druhu *Pueraria montana* (var. *lobata*, *Fabaceae*) z jednotlivých států USA našli autoři studie, která navrhovala komerční využití těchto často vysokých obsahů nestrukturálních karbohydrátů (sacharózy, glukózy a škrobu) při výrobě bioethanolu (Sage et al. 2009). Po vyvinutí vhodné technologie na sklizení podzemních orgánů (nejbohatších na tyto zásoby) by tak tato rostlina mohla být využita k dalšímu zpracování, samozřejmě při nezbytné kontrole a zamezení dalšího šíření.

U travních společenstev se ukázalo, že při kosení hraje roli nejen růstová forma a výška (kdy druhy s kratšími stébly jsou možná zvýhodněné), ale také schopnost akumulovat zásobní sacharidy, které po pokosení umožní druhu opět rychle obnovit růst a ztráty tak lépe kompenzovat (např. Klimeš et Klimešová 2002).

Nagel et Griffin (2001) srovnávali energetické náklady na tvorbu listu u různých druhů a *Lythrum salicaria* se ukázalo jako nejefektivněji hospodařící z šesti společně se vyskytujících druhů. To by tedy mohlo být také jedním z vysvětlení vysoké konkurenceschopnosti studovaného druhu. A koneckonců i další studie potvrdila, že množství zásobních polysacharidů (tentokrát však ne škrobu) se liší u jednotlivých druhů i v jednotlivých částech podle jejich ekologické strategie a doby přežívání nadzemních částí daných druhů (Maslova et al. 2010).

Stamm-Katovitch et al. (1998) měřili u třech trvalých amerických populací *L. salicaria* ve státě Minnesota zásobní látky v podzemních i nadzemních částech v průběhu sezóny. Byly naměřeny poklesy zásob na začátku sezóny při tvorbě nových výhonů a také v období začátku kvetení, kdy byly hodnoty nejnižší. Pak začalo množství karbohydrátů opět narůstat. Za hlavní zásobní polysacharid byl označen škrob.

1.4 Cíle práce

Cílem mé práce bylo:

- 1) zjištění rozdílů v množství uložených zásobních látek u *Lythrum salicaria* v delším časovém horizontu
- 2) měření množství vytvořených škrobů a dynamiky tohoto znaku ve vývoji od semenáčku k dospělé rostlině

Také jsem se pokusil nalézt odpovědi na otázky s tím spojené:

- Liší se populace v tomto znaku?
- Jsou zde rozdíly v průběhu ukládání?

2 Metodika

2.1 Dlouhodobý pokus

Tento pokus si kladl za cíl zjistit rozdíly v množství polysacharidů uložených do podzemní části rostliny a to mezi rostlinami různého původu v řádu několika let. Bylo proto využito započatého pokusu, kde část rostlin již dříve posloužila k jinému účelu a kde byly oddenky s kořeny z prvního roku již sebrány. Odběry byly provedeny v roce 2006 (tedy v první sezóně pěstování) a v roce 2009 (tedy ve čtvrtém roce pěstování). Získal jsem tak možnost srovnání po čtyřech letech.

Pro porovnání bylo užito 8 populací; 4 z původního areálu rozšíření, tedy Evropy a 4 z míst, kde jest druh invazní, tedy ze Severní Ameriky (Tab. 1). Tyto populace z jednotlivých států byly vybrány tak, aby svým původem pokrývaly širokou škálu rozšíření druhu na gradientu zeměpisné šířky v obou areálech. Kypřeje byly pěstovány na zahradě Botanického ústavu AV ČR, v Třeboni (49° s.š, 14°77' v.d.) a to od května roku 2006.

Tabulka 1: Populace *Lythrum salicaria* použité v dlouhodobém pokusu.

Areál	Země	Zkratka	Místo	Zeměpisná šířka	Zeměpisná délka
původní	Finsko	FIN	řeka Vantaa	60° 36' s.š.	21° 26' v.d.
původní	Česká republika	CZ	Branišov	48° 59' s.š.	14° 24' v.d.
původní	Španělsko	SP	řeka Segre	41° 37' s.š.	0° 37' v.d.
původní	Turecko	TK	Antalya	36° 52' s.š.	31° 11' v.d.
invazní	Kanada	ALB	jezero Wabamun, Alberta	53° 33' s.š.	114° 31' z.d.
invazní	USA	WI	Okee, Wisconsin	43° 21' s.š.	89° 34' z.d.
invazní	USA	IL	Arthur, Illinois	39° 42' s.š.	88° 28' z.d.
invazní	USA	TN	Nickajack, Tennessee	35° 00' s.š.	85° 37' z.d.

2.1.1 Pěstování rostlin aneb design čtyřletého pokusu

Semena byla vyseta na vlhkém písku koncem dubna 2006. Z předpěstovaných semenáčků každé populace bylo přesazeno 60 rostlinek do samostatných nádob, což celkem činí 480

čtyřlitrových plastových květináčů s rostlinami. Tyto rostlinky byly přesazovány, jakmile se vyvinul druhý pár pravých listů, všechny tak byly přemístěny v období deseti dnů. Médium sloužící k pěstování kyprejů byl písek smíchaný s hnojivem Substral Osmocote (poměr N:P:K = 14:9:11) s dlouhodobým účinkem v poměru 7g hnojiva na 1l písku, což odpovídalo zkušenostem o adekvátním hnojení po dobu jedné sezóny.

Připravené a označené květináče s rostlinami byly náhodně umístěny do kádí (o rozměrech 120x180x50 cm), ve kterých byla hladina vody udržována na polovině výšky květináčů (tedy 12 cm), aby tak docházelo k dostatečnému zavlažení, ne však k zaplavení. Na začátku druhého roku pěstování byly rostliny přesazeny do větších, patnáctilitrových květináčů, aby kořeny nebyly příliš prostorově limitovány a opět byl přidán písek s výše uvedeným poměrem hnojiva.

2.1.2 Sběr materiálu

Sběr rostlin v prvním roce (2006) byl určen dle stejné fenologické fáze - když měly rostliny rozvíjet polovinu květů, což odpovídalo období od července do října. Podle zmíněného klíče bylo odebráno alespoň 15 rostlin od každé populace. Ve čtvrtém roce (2009) tak byl odběr proveden na konci sezóny, po odkvětu všech rostlin, když nadzemní části začaly usychat. Cílem bylo získat 5 opakování od každé populace (což se nezdařilo pouze u španělských, kde přežily pouze 3).

Vždy byly odebírány podzemní části s důrazem na hlavní část oddenku, jakožto největší zásobárnu sacharidů, zejména škrobu. Tyto oddenky byly pečlivě omyty a zbaveny písku, umístěny do označených papírových sáčků a ihned poté přeneseny do horkovzdušného sterilizátoru (2006 - Memmert, 2009 - HS 202), kde byly sušeny při 70°C po dobu nejméně nejméně 36 hodin tak, aby byly zbaveny veškeré vody.

2.1.3 Analýza sacharidů

K určení množství nashromážděného množství uhlohydrátů byla použita metoda analýzy škrobů AOAC 996.11 (kit firmy Megazyme). Jedná se o enzymatickou metodu štěpící škrob ve dvou fázích. V té první se škrob rozpustí a částečně hydrolyzuje díky termostabilní α -amyláze a ve druhé fázi se škrobové dextriny pomocí dalšího enzymu, amyloglukosidázy, kvantitativně hydrolyzují na glukózu. Množství glukózy vzniklé rozkladem škrobu ve vzorku je poté stanoveno spektrofotometricky.

Označené oddenky i se silnými kořeny byly dosušeny při 50°C (sterilizátor HS 202), následně rozemlety mlýnem (Laboratorní vibrační mlýn, OPS Přerov) a výsledný vzorek byl

umístěn do papírového sáčku opatřeného názvem. Před vlastní analýzou sacharidů byly vzorky znovu dosušeny při 50°C a umístěny do exsikátoru. Odtud byly jednotlivě vybírány k přesnému navážení asi 100 mg vzorku (analytické váhy Mettler AE 163) a toto množství bylo z malého kousku papíru převedeno do označené skleněné zkumavky. Zpracovával jsem obvykle naráz 15 vzorků a do 16. zkumavky byl navážen ve stejné hmotnosti (100 mg) kukuřičný škrob sloužící jako kontrola (součást kitu).

Do zkumavky ke každému vzorku jsem přidal 0,2 ml 80% ethanolu pro zvlhčení a dále 3 ml α -amylázy (300 jednotek U) v MOPS pufru (předpřipraveno smícháním 60 ml MOPS pufru a 2 ml enzymu α -amylázy). Zkumavky jsem intenzivně protřepal na vortexu (MS 2, IKA) a vložil do 100°C lázně (varná lázeň SBB14, P-LAB) na dobu 6ti minut. Vždy po 2. a 4. minutě byly zkumavky opět protřepány na vortexu.

Nyní přichází druhý krok, tedy přidání 4 ml pufru octanu sodného (200mM, pH 4,5) a 100 μ l amyloglukosidázy (20U) do každé zkumavky. Po opětovném protřepání na vortexu zkumavky putují na 30 minut do 50°C vodní lázně, přičemž v polovině tohoto času jsou opět protřepány vortexem.

Po uplynutí inkubace v lázni je obsah každé zkumavky kvantitativně převeden do vlastní označené 100 ml odměrné baňky. Tyto baňky jsem doplnil destilovanou vodou na 100 ml, důkladně protřepal a alikvotní podíl převedl zpět do označených zkumavek. Následovalo odstředění na centrifuze (K80 - MLW) při 3000 ot/min a teplotě 20°C na dobu 10 minut.

Alikvotní podíly (100 μ l) z každé zkumavky jsem dvojmo převedl do označených zkumavek a do každé následně přidal 3 ml GOPOD reagentie. Tak bylo učiněno i v případě škrobové kontroly, glukózové kontroly a slepého vzorku obsahující destilovanou vodu. Vzorky byly takto inkubovány při 50°C po dobu 20 minut a následně byly stanoveny absorbance proti slepému vzorku na spektrofotometru (UV-1650PC, Shimadzu) při nastavené vlnové délce 510 nm.

K vlastnímu výpočtu množství škrobu v % bylo využito následujícího vzorce:

$$\text{Škrob} = \Delta A \times F \times \frac{FV}{0,1} \times \frac{1}{1000} \times \frac{100}{W} \times \frac{160}{180} = \Delta A \times \frac{F}{W} \times FV \times 0,9$$

přičemž: ΔA - absorbance odečtená proti slepému vzorku

$$F = \frac{100(\mu\text{g D - glukózy})}{\text{absorbance pro } 100 \mu\text{g glukózy}} - \text{převod z absorbance na } \mu\text{g}$$

FV - celkový objem (Final Volume), tedy 100 ml

0.1 - objem analyzovaného vzorku

$\frac{1}{1000}$ - převod z μg na mg .

$\frac{100}{W}$ - faktor k vyjádření “škrobu” jako procenta hmotnosti vzorku

W - přesná navážka analyzovaného vzorku v miligramech

$\frac{160}{180}$ - úprava z volné D-glukózy na bezvodnou D-glukózu

U výsledných čísel je počítáno s tím, že neudávají pouze množství celkového škrobu, ale mohou zahrnovat i jiné nestrukturální sacharidy (jako je sacharóza, fruktóza, či volná glukóza) podílející se na energetických zásobách rostliny (viz kap. 2.3).

2.1.4 Statistické vyhodnocení

Ke zpracování naměřených dat bylo použito programu STATISTICA 9.1 (Statsoft Inc. 2009) za užití obecných lineárních modelů. „Populace“ (tedy rozdělení podle místa původu v ohledu na státy, viz kap. 2.1) byla u tohoto čtyřletého pokusu zpracovávána jako faktor s náhodným efektem. Další kategoriální proměnné (s pevným efektem) byly kategorie „Rok“ a „Areál“ (tedy přiřazení k původnímu, či nepůvodnímu výskytu). Faktor „Populace“ byl hierarchicky vnořen do faktoru „Areál“. Pro následné testování jsem zvolil hladinu významnosti $p = 0,05$.

2.2 Pokus dynamiky ukládání energetických rezerv

K pochopení dynamiky vývoje energetických rezerv od semenáčků byl připraven pokus s pravidelnými odběry v rámci jedné vegetační sezóny. Pomocí tohoto zahradního experimentu provedeného na půdě Biologického centra AV ČR (areál Na Sádkách) v Českých Budějovicích ($48^{\circ}97'$ s.š., $14^{\circ}46'$ v.d.) jsem opět mohl porovnat rostliny ze semen pocházejících z areálu původního i invazního rozšíření a změny množství jimi uložených sacharidů v čase. Bylo použito celkem 6 populací (3 ze Severní Ameriky a 3 z Evropy), z obou hranic a středu rozšíření (Tab. 2). Z České republiky byla použita semena pocházející ze dvou nepříliš vzdálených populací (na škále zeměpisného gradientu) z důvodu nedostatku vyklíčených semenáčků pocházejících pouze z jedné z těchto populací. Tento experiment byl proveden v roce 2010.

Tabulka 2: Populace *Lythrum salicaria* použité v pokusu zaměřeném na průběh ukládání zásobních látek.

Areál	Země	Zkratka	Místo	Poloha v areálu	Zeměpisná šířka	Zeměpisná délka
Původní	Finsko	FIN	Helsinki, Wiikki	sever	60° 13' s.š.	25° 01' v.d.
Původní	Česká republika	CZ	Branná; Zliv	střed	48° 59' s.š.; 49° 04' s.š.	14° 47' v.d.; 14° 22' v.d.
Původní	Španělsko	SP	řeka Guadalquivir	jih	37° 05' s.š.	06° 23' z.d.
Invazní	Kanada	QU	Saguenay, Quebec	sever	48° 00' s.š.	63° 43' z.d.
Invazní	USA	IN	Long lake, Indiana	střed	41° 50' s.š.	87° 00' z.d.
Invazní	USA	CA	Hidden Meadow Rd., California	jih	33° 07' s.š.	117° 05' z.d.

2.2.1 Pěstování rostlin aneb design dynamického pokusu

Semena z uvedených populací byla vyseta na vlhkém zahradnickém substrátu do malých plastových květináčů stále zavlažovaných nízkých misek, ve kterých květináčky společně stály. Tento výsev proběhl v druhé polovině dubna 2010.

V polovině května téhož roku (když byly rostlinky zhruba 1 cm vysoké) byly semenáčky přesazeny do připravených květináčů o objemu 4l. V těchto kořenáčích se nacházel písek s dlouhodobým hnojivem Plantacote 6M (N:P:K = 15:10:15; smícháno v poměru 24g na 4l písku). Do každého květináče, poblíž jeho středu, byly šetrně přemístěny 2 rostlinky téže populace (pro případ úhynu z důvodu poničení kořínku při přesazování a následnému úhynu jedné z nich). Přesazení všech populací jsem provedl v horizontu 2 dní. Z každé populace bylo takto osazeno 28 květináčů, což dává celkem 168 rostlin. Rostliny původem z České republiky měly horší klíčivost a tak byly použity celkem populace dvě, což ale vzhledem ke škále rozšíření a tedy odlišnosti daných populací lze chápat jako populaci jednu.

Nádoby byly umístěny ve čtyřech kádích (120x180x30cm) zajišťujících stálé zavlažení, voda v nich proto dosahovala zhruba do poloviny plastových květináčů (byly ještě podloženy plastovými tácky otočenými dnem vzhůru). Zhruba po týdnu od vysazení byly nadbytečné rostliny znehodnoceny tak, aby v každém kořenáči zůstala právě jedna rostlina. Květináče byly v rámci kádě náhodně umístěny, avšak do každé kádě připadalo právě 7 květináčů s populací stejného původu. Kádě byly umístěny vedle sebe tak, aby podmínky pro všechny rostliny byly podobné.

2.2.2 Sběr materiálu

Sbírány byly celé podzemní orgány s důrazem na oddenek a silnější kořínky. Nicméně při prvních odběrech bylo nutno brát takřka veškerou podzemní biomasu, aby mohla být následně analyzována (navážky vysušeného vzorku jsou 100mg). Tyto části byly pečlivě omyty, dány do označeného papírového sáčku a ihned přeneseny na usušení při 70°C na dobu nejméně 24 hodin.

Odběry byly v přesných třítydenních intervalech prováděny od poloviny června 2010. Celkem jsem provedl 6 odběrů (14.7., 4.8., 25.8., 15.9., 6.10. a 27.10.). Poslední odběr byl tedy na konci října 2010, což odpovídalo konci vegetační doby. V rámci každého odběru jsem si vygeneroval náhodná čísla pro každou kád' a populaci, přičemž číslo označovalo pořadí rostliny v rámci populace a kádě. Narozdíl od čtyřletého pokusu se tedy kypřeje nacházely v různých fenologických fázích při stejném odběru (a to například i v rámci populace). Na fenologické fáze tedy nebyl brán zřetel.

I přes veškerou snahu se v začátku pěstování ve velkých květináčích nepodařilo udržet při životě rostliny ve všech případech, a tak z původních 4 očekávaných opakování (každé opakování - jiná kád') v jednotlivých odběrech klesl počet na 3, méně však nikdy.

2.2.3 Analýza sacharidů

K určení množství sacharidů (škrobu) byla využito stejného postupu jako v kapitole 2.1.3 (jediným rozdílem bylo mletí vzorků o nízké hmotnosti na jiném typu mlýnu - Retsch MM301, aby ztráty vzorku byly co nejnižší). Nicméně se ukázalo, že navážky vzorků u prvních dvou odběrů byly často menší než zmiňovaných 100 mg, jednoduše proto, že více materiálu nebylo. Rovnice výpočtu je i na tuto situaci připravena, nicméně nepřesnost stoupá s klesajícím množstvím navážky, a tak byla jako nejnižší možná navážka zvoleno 15 mg (což se i tak vyskytovalo jen v několika málo případech), nižší navážky nebyly při vyhodnocování dat uvažovány.

2.2.4 Statistické zpracování

Ke zpracování naměřených dat bylo použito programu STATISTICA 9.1 (Statsoft Inc. 2009) za užití obecných lineárních modelů. Naměřená data byla zlogaritmována přirozeným logaritmem (ln). „Poloha“ tedy určení místa v areálu rozšíření byla uvažována jako faktor s náhodným efektem, avšak kategoriální proměnná (kategorie „jih“, „střed“ a „sever“). Přiřazení k těmto kategoriím jsem učinil na základě relativní polohy v areálu a jsem si vědom toho, že zeměpisné šířky populací na obou kontinentech nejsou stejné a také ani klima ve

stejných geografických polohách není stejné. Jelikož byly z každého areálu (invazního i původního) použity jen 3 populace, každá reprezentovala jednu polohu v rámci kontinentu. Se samotným faktorem „Populace“ nebylo počítáno. Pro následné testy jsem zvolil hladinu významnosti $p = 0,05$.

2.3 Přítomnost volně transportovatelných sacharidů

K lepší představě o složení zásobních látek v oddencích kypřeje vrbice byla provedena dodatečná analýza 26 již dříve zkoumaných vysušených a rozemletých vzorků. Tyto vzorky zahrnovaly jak rostliny z dlouhodobého pokusu (kap. 2.1), tak i z pokusu dynamiky ukládání zásobních látek (kap.2.2).

Dodatečná analýza probíhala formou alkoholových extrakcí (5ml ethanolu, 83°C vodní lázeň na 12 minut, po každých 3 minutách byl vzorek promíchán na vortexu, pak centrifugace při 3000 ot/min na 10 minut a supernatant slit do označené lahvičky), které byly třikrát opakovány. Následné měření bylo provedeno na kapalinovém chromatografu Dionex ICS-3000).

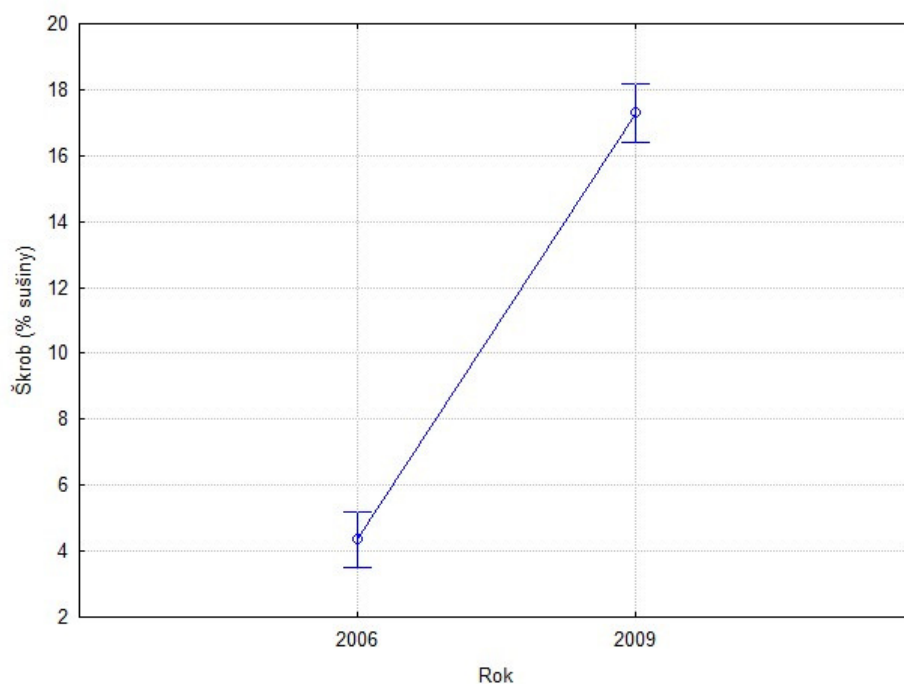
3 Výsledky

3.1 Dlouhodobý pokus

U dlouhodobého pokusu byl nalezen průkazný rozdíl mezi jednotlivými odběry, tedy roky ($F_{1,6}=242,8$; $p<0,001$) (Obr.1). Množství škrobu v kořenech a oddencích mezi rokem 2006 a 2009 narostlo. Je tedy zřejmé, že rostliny hospodařily tak, aby množství zásobních látek mezi léty přibývalo. Průměrná hodnota škrobu na konci čtvrtého roku činila 17% suché váhy oddenku.

Neprůkazný rozdíl na základě rozdělení podle areálu naznačuje, že se však průměrné množství nahromaděného škrobu nelišilo na základě toho, zda pocházely rostliny z míst, kde je nebo není *Lythrum salicaria* invazní (tedy z Evropy, nebo Severní Ameriky) (Tab. 3).

K odlišnému chování nedošlo ani u jednotlivých let, jak ukazuje vysoce neprůkazná interakce Rok*Areál ($F_{1,6}=0,01$; $p=0,912$), což tedy znamená, že rostliny mezi roky přidaly podobné množství zásob, nehlédě na příslušnost k určitému areálu.



Obrázek 1: Množství škrobu v podzemních orgánech v jednotlivých letech. (Vyneseny jsou průměry a $\pm 0,95$ konfidenční intervaly).

Dalším testovaným faktorem byl vliv populace, a ani zde tedy nebyly nalezeny rozdíly. Populace se ve čtyřletém experimentu průměrně chovaly podobně (Tab. 3)

A konečně ani interakce populace a roku nebyla průkazná, takže se tedy populace v delším časovém horizontu chovaly stejně (Tab. 3).

V tomto pokusu nakonec nebyl analyzován vliv gradientu zeměpisné šířky, protože vybrané populace byly na obou kontinentech rozloženy poměrně nerovnoměrně.

Tabulka 3: Výsledky dlouhodobého pokusu

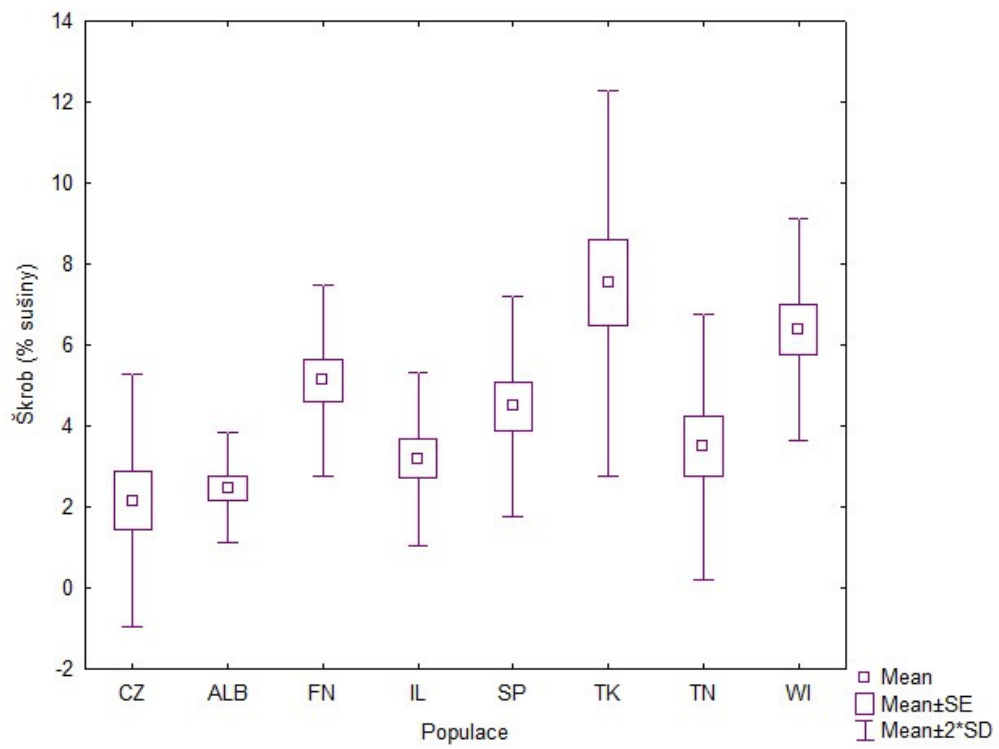
rok	pevný efekt	$F_{1,6} = 242,7$	$p < 0,001$
areál	pevný efekt	$F_{1,6} = 0,6$	$p = 0,467$
populace(areál)	náhodný efekt	$F_{6,6} = 1,7$	$p = 0,263$
rok*populace(areál)	náhodný efekt	$F_{6,62} = 1,8$	$p = 0,113$
rok*areál	pevný efekt	$F_{1,6} = 0,01$	$p = 0,912$

K určení vlivu faktorů v konkrétním roce jsem znovu testoval vlivy některých faktorů, pouze však s daty vztahujícími se k danému roku. V prvním roce (2006) se rostliny vzhledem k areálu neliší. Naopak patrné rozdíly v zásobách škrobu byly zaznamenány v prvním roce na úrovni populací hierarchicky vnořených do areálu ($F_{(6,32)}=8,9$; $p<0,001$; Obr. 2). Následně provedený Tukeyho test průkazné rozdíly odhalil zejména u populací z Turecka a Wisconsinu, které se víceméně lišily od ostatních (Tab. 4).

Tytéž vlivy byly testovány i pro čtvrtý rok (2009). Rozdíly v rámci areálu nebo populací již nebyly průkazné. Je tedy možné, že v delším čase se rozdíly v uložených zásobách mezi původy rostlin stírají, nebo že rostliny nashromáždí podobné množství škrobu a toto množství již dále neroste.

Tabulka 4: Výsledky Tukeyho testu pro faktor populace v rámci prvního roku dlouhodobého pokusu. Průkazné rozdíly (hodnota p) jsou vyznačeny tučně.

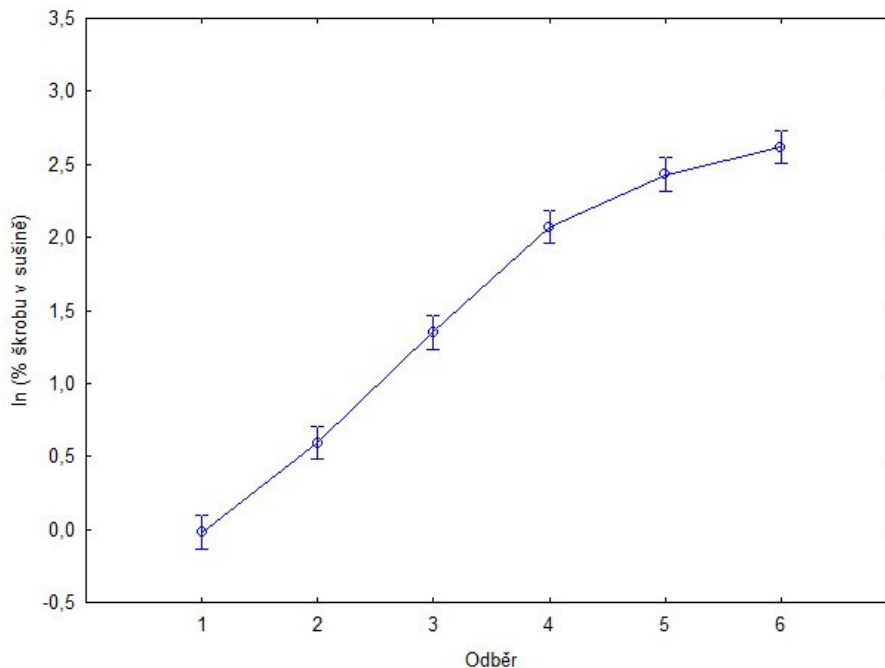
populace	areál	1	2	3	4	5	6	7
1	CZ	původní						
2	ALB	invazní	0,999					
3	FN	původní	0,059	0,121				
4	IL	invazní	0,952	0,994	0,457			
5	SP	původní	0,237	0,402	0,997	0,857		
6	TK	původní	<0,001	<0,001	0,205	0,001	0,049	
7	TN	invazní	0,841	0,954	0,659	0,999	0,959	0,003
8	WI	invazní	0,002	0,005	0,871	0,033	0,478	0,922
								0,069



Obrázek 2: Rozdíly v množství škrobu u jednotlivých populací v prvním roce jejich existence.

3.2 Pokus dynamiky ukládání energetických rezerv

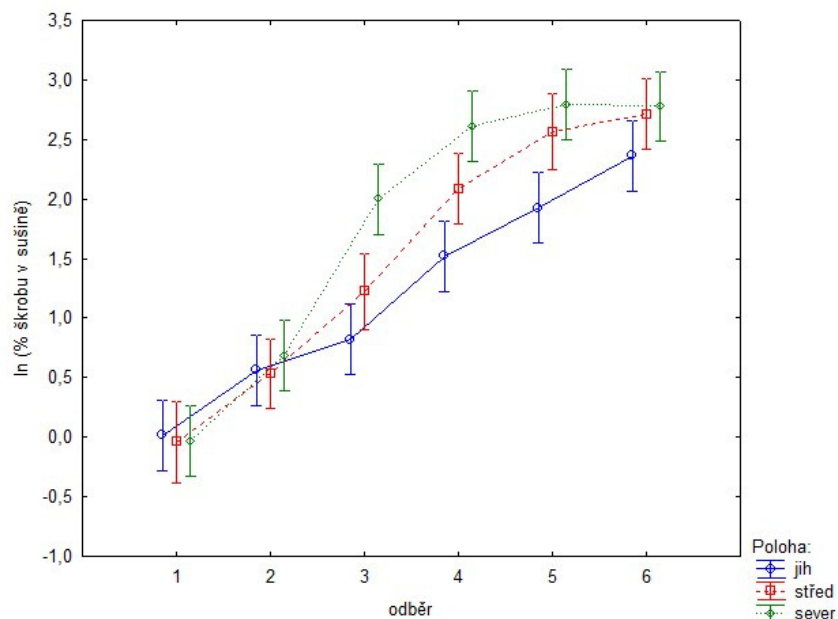
V pokusu sledujícím stav energetických zásob škrobu v podzemních orgánech v průběhu vegetační sezóny roku 2010 jsou patrné rozdíly mezi jednotlivými odběry ($F_{5,10}=43,9$; $p<0,001$). Průměrné množství škrobu v jednotlivých odběrech stoupalo (Obr. 3).



Obrázek 3: Ukládání rezerv v čase přes všechny sledované populace. Čísla odběrů označují pořadí odběru prováděných po zcela pravidelných třítydenních intervalech (od července do října). (Množství škrobu v % ze suché váhy podzemních částí vyjadřuje přirozený logaritmus tohoto čísla. Vyneseny jsou průměry a $\pm 0,95$ konfidenční intervaly).

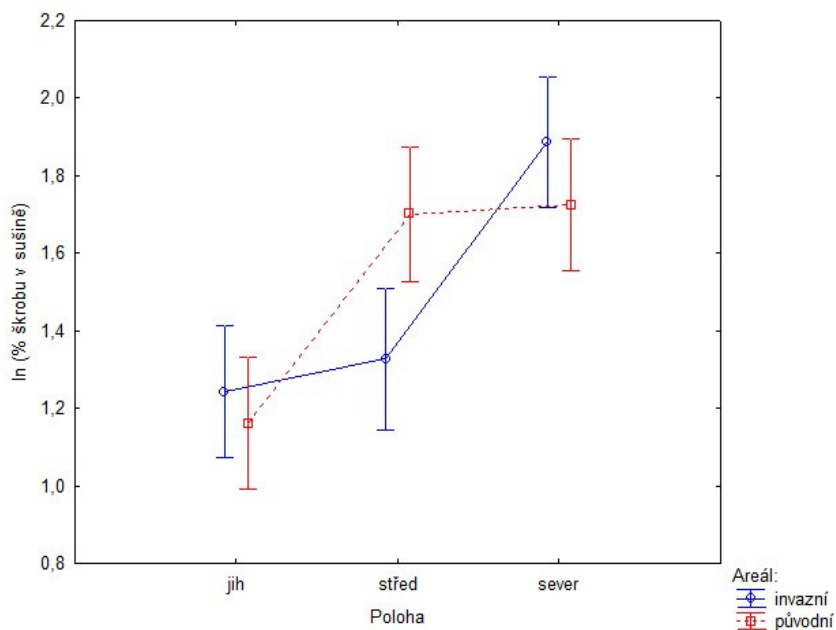
Vliv areálu sám o sobě nebyl průkazný ($p=0,816$). V průměru zde tedy nebyly rozdíly pouze na základě tohoto, zda rostliny pocházely z míst, kde se chovají nebo nechovají invazně. Ovšem interakce areálu a odběru naznačila (na hranici průkaznosti $p=0,051$), že by zde mohly být rozdíly v chování populací podle areálu. Tukeyho test ukázal, že odlišnosti mezi invazními a neinvazními v rámci blízkých odběrů většinou nejsou průkazné.

Ani poloha sama o sobě nebyla kritériem, které by nás informovalo o nějakých rozdílech. V kombinaci s jednotlivými odběry zde byl však patrný rozdíl chování ($F_{10,10}=3,3$; $p=0,037$). V prvních dvou odběrech se množství získaných škrobů nelišilo. Pak ale rostliny původem ze severu rychleji nahromadily své zásoby, než rostliny ze středu areálů rozšíření. Přesto byly tyto rostliny v hromadění škrobu o něco rychlejší, než rostliny z jihu areálu (Obr. 4). To možná odpovídá adaptaci na specifické podmínky v místech původu a také délku vegetační sezóny.



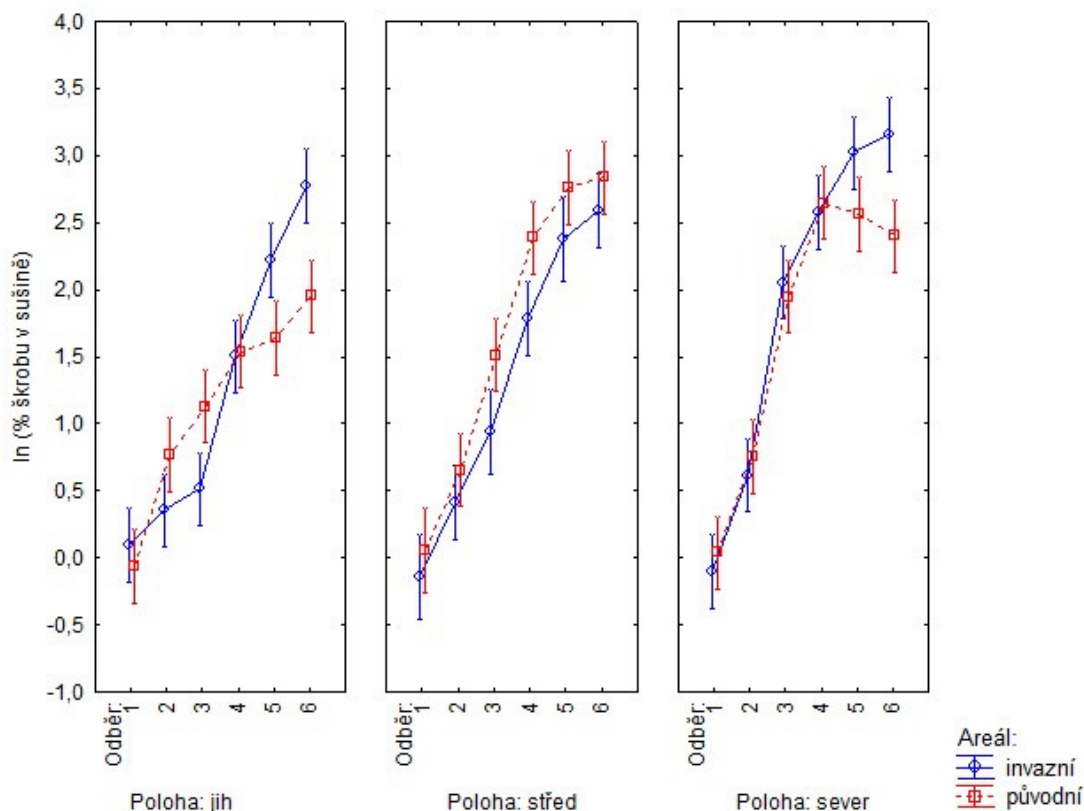
Obrázek 4: Průběh ukládání škrobu s ohledem na původ rostlin na zeměpisném gradientu. Čísla odběrů označují pořadí odběru prováděných po zcela pravidelných třítydenních intervalech (od července do října). (Množství škrobu v % ze suché váhy podzemních částí vyjadřuje přirozený logaritmus tohoto čísla. Vyneseny jsou průměry a $\pm 0,95$ konfidenční intervaly.)

Zajímavé zjištění nám nabídla též interakce areálu a polohy. Je patrné, že populace z odpovídajících poloh rozšíření se při pěstování ve středu areálu mohou dle invaznosti chovat různým způsobem ($F_{2,10}=5,3$; $p=0,027$) (Obr. 5). Tukeyho test v tomto případě našel průkazný rozdíl mezi populacemi ze středu areálu ($p<0,001$), zatímco u severních nebo jižních rozdílů nebyly průkazné.



Obrázek 5: Chování invazních a neinvazních populací ve vztahu k poloze v daném areálu. (Množství škrobu v % ze suché váhy podzemních částí vyjadřuje přirozený logaritmus tohoto čísla. Vyneseny jsou průměry a $\pm 0,95$ konfidenční intervaly)

Poslední testovanou interakcí byl v podstatě vliv populací zastupující určitou polohu rozšíření v jednotlivých odběrech (tedy interakce areál*poloha*odběr). Zde nám průkazný rozdíl ($F_{10,104}=2,3$; $p=0,027$) říká, že se populace chovají různě (Obr. 6). Zajímavé je, že invazní populace z jihu a severu rozšíření na konci sezóny nashromáždily více zásobních látek, než neinvazní populace z podobných poloh. Naopak u populací ze středu rozšíření v tomto směru zvítězily rostliny neinvazní.



Obrázek 6: Odlišnosti v dynamice ukládání škrobu u jednotlivých populací vztahených ke svému areálu a poloze. Čísla odběrů označují pořadí odběru prováděných po zcela pravidelných třítydenních intervalech (od července do října). (Množství škrobu v % ze suché váhy podzemních částí vyjadřuje přirozený logaritmus tohoto čísla. Vyneseny jsou průměry a $\pm 0,95$ konfidenční intervaly.)

Veškeré testované efekty jsou přehledně shrnuty v Tabulce 5.

Tabulka 5: Výsledky pokusu dynamiky ukládání energetických rezerv.

odběr	pevný efekt	$F_{5,10} = 43,9$	$p < 0,001$
areál	pevný efekt	$F_{1,2} = 0,1$	$p = 0,816$
areál*odběr	pevný efekt	$F_{5,10} = 3,3$	$p = 0,051$
poloha	náhodný efekt	$F_{2,4} = 3,3$	$p = 0,150$
poloha*odběr	náhodný efekt	$F_{10,10} = 3,3$	$p = 0,037$
areál*poloha*odběr	náhodný efekt	$F_{10,104} = 2,3$	$p = 0,016$
areál*poloha	náhodný efekt	$F_{2,10} = 5,3$	$p = 0,027$

3.3 Přítomnost volně transportovatelných sacharidů

Bylo zjištěno, že se ve vzorcích v menším množství (celkově okolo 5%) vyskytují i další sacharidy, konkrétně sacharóza, fruktóza, galaktóza a volná glukóza. Tyto látky mohly být částečně zahrnuty při měření v předchozích pokusech. Vzhledem k povaze experimentu lze však konstatovat, že šlo zejména o celkové poměry zásobních látek, nikoli o jejich přesné složení. Hlavní zásobní látkou v kořenech a oddencích zůstává škrob.

4 Diskuse

Škrob byl díky poměru zastoupení potvrzen jako hlavní zásobní karbohydrát oddenků a kořenů druhu *Lythrum salicaria*. V podzemních částech jsem však zjistil i další polysacharidy - sacharózu, fruktózu, galaktózu a volnou glukózu. Stejný výsledek v tomto ohledu uvádí Stamm-Katovitch et al. (1998).

Poměrně překvapivý fakt, že ani v jednom z pokusů se rostliny nelišily na základě příslušnosti k určitému areálu, může mít různá vysvětlení. Jedním z možných vysvětlení je možnost, že původ v rámci zeměpisného gradientu a potenciální adaptace na něj hraje větší roli, než vliv areálu. Také Bastlová et al. (2006) potvrdili, že vliv původu *L. salicaria* dle zeměpisného gradientu může být výrazný prvek utvářející její kompetiční schopnosti. Průkazné rozdíly (ve schopnosti kompetice a alokace biomasy) na základě areálu nenašli také autoři studie na *L. salicaria* testující hypotézu EICA, Edwards et al. (2007).

Na základě jiných znaků však rozdíly dle areálu nalezeny byly a rostliny ze severoamerických invazních populací jsou tak průkazně vyšší, více větvené s větším počtem listů. Zároveň ale nebyly nalezeny rozdíly v křivkách výtěžku fotosyntézy (Bastlová et al. 2002). Možný vztah uložených karbohydrátů k fotosyntéze by mohl nabídnout vysvětlení, proč se populace v množství nashromážděných zásob v souvislosti s areálem původu nelišily.

Obecný trend nárůstu zásob (v obou pokusech) nebyl nijak překvapivý. Jak se ale zdá, po dosažení průměrného množství škrobu (např. 19,5% sušiny u studie Stamm-Katovitch et al. 1998) se v uchycených populacích mění v průběhu roku stejně, mezi roky ve stejném období je však podobný. Naměřené množství 17% škrobu v sušině na konci čtyřletého pokusu tuto hypotézu podporuje. Jelikož ani mezi populacemi na konci dlouhodobého pokusu nebyl v tomto znaku zaznamenán rozdíl, je možné, že množství nashromážděných zásob a rozdílů mezi populacemi na konci sezóny se delším časovém úseku stírá.

To, že rostliny ze severních států rozšíření v průběhu své první sezóny rychleji nahromadily více škrobu a jižní byly naopak nejpomalejší, může být způsobeno adaptací na zeměpisnou šířku. Podobně je to u kypřeje například u načasování tvorby prvního květu, kdy rostliny, jejichž původ je na severní části gradientu, kvetou dříve (ačkoli jsou rostliny menší a vytvoří za sezónu méně semen) a mají kratší vegetační dobu (Barret et al. 2008).

Rozdílnost průměrně nahromaděného množství v první sezóně u populací pocházejících ze středu areálů může být způsobena jednak tím, že rostliny z invazního areálu nahromadily méně zásob, protože byly přizpůsobeny na jižnější polohu v rámci zeměpisného gradientu a

byly tak připraveny na delší vegetační sezónu, která se však vzhledem ke geografické poloze experimentu (ČR) nedala využít. Nebo to může být vysvětleno čistě tím, že populace reprezentující střed areálu rozšíření pro původní areál byla populace česká a tak byla nejlépe připravena na zdejší podmínky, tudíž vyprodukovala více zásob. Například v experimentu s třezalkou tečkovanou (*Hypericum perforatum*, *Hypericaceae*), rostlinou invazní v Severní Americe, bylo zjištěno, že se vytvářejí lokálně přizpůsobené druhy (na zeměpisný gradient), které mají v místě svého původu nejvyšší fitness ve srovnání s jinými populacemi pěstovanými v témže místě a naopak nižší relativní fitness na jiných stanovištích (Maron et al. 2004a).

Ze stejného důvodu se tak může dít i v případě dynamiky ukládání rezerv, kde populace ze středu areálu (ČR) nahromadila na konci o něco více zásob, zatímco u populací z jihu i severu měly více zásob vždy populace z invazního areálu, jak by se dalo očekávat. Invazní populace mohou mít možná obecně lepší fitness v širší škále podmínek (náznakem toho je že invazní populace z jihu a severu při pěstování ve středu zeměpisného gradientu lehce překonaly populace původní). Každopádně by nebylo vhodné učinit nějaké razantní závěry, když polohu reprezentovala vždy jen jedna populace. Pro jasný důkaz by bylo třeba shromáždit více populací v rámci každé polohy v daném areálu a ty pak vzájemně porovnávat. Prezentovány jsou tedy spíše možná vysvětlení.

Jelikož jsem nenalezl rozdíly na základě areálu původu v dlouhodobém pokusu, je možné, že množství uložených karbohydrátů (škrobu) nebude klíčové z hlediska schopnosti invazivního chování severoamerických rostlin. Vzhledem experimentu Nagel et Griffin (2001), který poukázal na nízké energetické nároky (či vysokou schopnost dobře hospodařit se svými zásobami), se lze domnívat, že zásoby energie uložené u *L. salicaria* v jeho podzemních orgánech, nebudou pro rostlinu klíčové. Jinými slovy jsou zásoby škrobu vždy nadbytečné a nikdy v průběhu sezóny nejsou vyčerpány zcela (Stamm-Katovitch et al. 1998). Množství škrobu na konci sezóny tak může spíše odrážet obecnou fitness rostliny a tedy potenciální invazní schopnost, spíše než být důvodem pro takové chování.

5 Závěr

Škrob, jakožto hlavní zásobní látka v podzemních orgánech invazního druhu *Lythrum salicaria* se v průběhu času mění. Tyto změny však nelze vysvětlit příslušností rostliny k určitému areálu, ať už invaznímu, nebo původnímu.

Není jasné, co přesně ovlivňuje množství uložených karbohydrátů. I tak se však z dostupných zdrojů zdá, že množství škrobů u uchycených populací na začátku sezóny nebude limitujícím faktorem pro daný druh.

Adaptace na zeměpisný gradient mohou lépe odrážet rozdíly mezi populacemi. Průběh ukládání v prvním roce života rostlinky se podle nich může měnit. I tak se však populace mohou podle areálu chovat různě.

Pokud na zásoby škrobu budeme nahlížet jako na ukazatel fitness rostliny, je potřeba provést další experimenty, jako je měření fyziologických procesů, růst rostlin v kompetici, nebo reciproké pěstování v rámci zeměpisného gradientu a následné porovnání s podzemními zásobami škrobu.

6 Literatura

- Bastlová D. (2001): Comparison of native and invasive *Lythrum salicaria* L. (an experimental approach). PhD thesis. 82pp., České Budějovice.
- Bastlová-Hanzélyová D. (2001): Comparative study of native and invasive populations of *Lythrum salicaria*: population characteristics, site and community relationships. In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. and Wade, M. (eds.) Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 33-40.
- Bastlová D., Bastl M., Čížková, H., Květ, J. (2006): Plasticity of *Lythrum salicaria* and *Phragmites australis* growth characteristics across a European geographical gradient. *Hydrobiologia* 570: 237-242.
- Bastlová, D., Květ, J. (2002): Differences in dry weight partitioning and flowering phenology between native and non-native plants of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Flora* 197: 332-334.
- Bastlová D., Čížková H., Bastl M., Květ J. (2004): Growth of *Lythrum salicaria* and *Phragmites australis* plants originating from a wide geographical area: response to nutrient and water supply. *Global Ecology and Biogeography* 13, 259-271.
- Barrett S.C.H., Colautti R.I., Eckert C.G. (2008): Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17: 373-383.
- Blossey B., Nötzold R. (1995): Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887-889.
- Blossey B., Skinner L., Taylor J. (2001): Impact and management of purple loosestrife in North America. *Biodiversity and Conservation* 10: 1787-1807.
- Crawford R.M.M. (1978): Metabolic adaptation to anoxia. In: Hook, D.D., Crawford, R.M.M. (Eds.), *Plant Life in the Anaerobic Environment*. An Arbor Science Publishers Inc., Michigan, pp. 119-136. [non vidi]
- Edwards K.R., Adams M.S., Květ J. (1995): Invasion history and ecology of *Lythrum salicaria* in North America. In Pyšek P., Prach K., Rejmánek M., Wade M., (editors). *Plant invasions: general aspects and special problems*. SPB Academic, Amsterdam, The Netherlands, pp. 161-180.
- Edwards K.R., Květ J., Adams M.S. (2007): Competitive abilities of native European and non-native North American populations of *Lythrum salicaria* L. *Ekológia (Bratislava)* 26(1): 1-13.
- Gravatt D.A., Kirby C.J. (1998): Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiology* 18: 411-417.

- Groves, R., (1991): A short history of biological invasions of Australia. In: Groves R., Di Castri F. (Eds.), *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 59-63.
- Houghton-Thompson J., Prince H.H., Smith J.J., Hancock J.F. (2005): Evidence for hybridization between *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) and *L. alatum* (winged loosestrife) in North America. *Annals of Botany* 96: 877-885.
- Hunt-Joshi T.R., Blossey B., Root R.B. (2004): Root and leaf herbivory on *Lythrum salicaria*: implications for plant performance and communities. *Ecological Applications* 14: 1574-1589.
- Chen H., Qualls R.G., Blank R.R. (2005): Effect of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany* 82: 250-268.
- Chun Y.J., Nason J.D., Moloney K.A. (2009): Comparison of quantitative and molecular genetic variation of native vs. invasive populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L., Lythraceae). *Molecular Ecology* 18: 3020-3035.
- Klimeš L., Klimešová J. (2002): The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evolutionary Ecology* 15: 363-382, 2002.
- Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R., van Groenendael J. (1997): Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon H. and van Groenendael J. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1-29.
- Kowarik I. (1995): Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. and Wade M., (eds.). *Plant invasions: general aspects and special problems*, Amsterdam: SPB Academic Publishing, pp. 15-38.
- Kubátová B., Trávníček P., Bastlová D., Čurn V., Jarolímová V., Suda J. (2008): DNA-ploidy level variation in native and invasive populations of *Lythrum salicaria* L. (Lythraceae) at large geographic scale. *Journal of Biogeography* 35: 1, 167-176.
- Lake J.C., Leishman M.R. (2004): Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117: 215-226.
- Leger E.A., Rice K.J. (2007): Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1090-1103.
- Mal T.K., Lovett-Dust J. (2005): Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92: 819-825.

- Mal T.K., Lovett-Doust J, Lovett-Doust L., Mulligan G.A. (1992): The biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. Canadian Journal of Plant Science 72: 1305-1330.
- Maron J.L., Vilà M., Bommarco R, Elmendorf S., Beardsley P. (2004a): Rapid evolution of an invasive plant. Ecological Monographs 74(2): 261-280.
- Maron J.L., Vilà M., Arnason J.. (2004b): Loss of natural enemy resistance among introduced populations of St. John's Wort, *Hypericum perforatum*. Ecology 85: 3243-3253.
- Malecki R.A., Blossey B., Hight S.D., Schroeder D., Kok L.T., Coulson J.R. (1993): Biological control of purple loosestrife. BioScience 43:680-686.
- Maslova S. P., Tabalenkova G. N., Golovko T. K. (2010): Respiration and nitrogen and carbohydrate contents in perennial rhizome-forming plants as related to realization of different adaptive strategies. Russian Journal of Plant Physiology 57: 631-640.
- Nagel J.M., Griffin K.L. (2001): Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. American Journal of Botany. 88 (12): 2252-2258.
- Noble, I.R. (1989): Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Drake, J., Mooney, H., di Castri, F., Groves, R., Kruger, F., Rejmanek, M., Williamson, M. (Eds.): Biological Invasions. A Global Perspective. John Wiley and Sons, Chichester, pp. 301-313.
- Pyšek P. (2001): Past and future of predictions in plant invasions: a field test by time. Diversity and Distributions 7: 145-151.
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. (2004): Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon 53 (1): 131–143.
- Richardson D.M., Pyšek, P. (2006): Plant invasions – merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. Progress in Physical Geography 30: 409-431.
- Sage R.F., Coiner H.A, Way D.A., Runion G.B., Prior S.A., Torbert H.A., Sicher R., Ziska L. (2009): Kudzu [*Pueraria montana* (Lour.) Merr. Variety *lobata*]: A new source of carbohydrate for bioethanol production, Biomass and Bioenergy 33: 57-61.
- Slavík B. (ed.) (1997): Květena České republiky 5. Academia, 568 pp., Praha.
- Stamm-Katovitch E. J., Becker R. L., Sheaffer C. C., Halgerson J. L. (1998): Seasonal fluctuations of carbohydrate levels in roots and crowns of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). Weed Science 46: 540-544.
- Weber E. (2003): Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds. CABI Publishing, 560 pp., Wallingford.

Wilcox D.A., Seeling M.K., Edwards K.R. (1987): Ecology and management potential for purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). In: Thomas L.K., Herrmann R. (Eds.): Ecology and Management of Exotic Species. George Wright Society, Hancock, Michigan.

Willis A.J., Thomas M.B., Lawton J.H. (1999): Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? *Oecologia* 120: 632–640.

Wilson L.M., Schwarzlaender M., Blossey B., Randall C.B. (2004): Biology and biological control of purple loosestrife. US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team, Morgantown, 78 pp.

Internetové prameny:

Thompson D.Q., Stuckey R.L., Thompson E. B. (1987): Spread, impact, and control of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North American wetlands. U.S. Fish and Wildlife Service. 55 pp. Jamestown, ND: Northern prairie wildlife research center online. (<http://www.npwrc.usgs.gov/resource/plants/loosstrf/index.htm>)

- volně přístupná internetová verze dříve vydané publikace zaměřené na kyprej vrbici

USDA, NRCS (2011): The PLANTS Database. National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA. (<http://plants.usda.gov>, 16.4.2011)

- databáze poskytující informace o rostlinách Spojených států a jejich teritoriích