Preslia, Praha, 61 : 129—144, 1989

Rozšíření a ekologická diferenciace širokolistých šťovíků (*Rumex* L.) v nivě Lužnice mezi Novou Vsí a Suchdolem v jižních Čechách

Distribution and ecological differentiation of broad-leaved docks (*Rumex* L.) in the floodplain of Lužnice river, South Bohemia, Czechoslovakia

Leoš Klimeš

Klimeš L. (1989): Rozšíření a ekologická diferenciace širokolistých šťovíků (*Rumex* L.) v nivě Lužnice mezi Novou Vsí a Suchdolem v jižních Čechách. [Distribution and ecological differentiation of broad-leaved docks (*Rumex* L.) in the floodplain of Lužnice river, South Bohemia, Czechoslovakia.] — Preslia, Praha, 61 : 129 — 144.

Keywords: *Rumex*, distribution, ecological differentiation, ecotypes, Třeboň Basin, Czechoslovakia

Five taxa of *Rumex* L. s. str. were mapped in an area of 5,25 km² in the Třeboň Basin. The characteristics of individual taxa were deduced from their distributions along the respective gradients of soil moisture and intensity of human impact. *Rumex obtusifolius* subsp. *obtusifolius* is a newly expanding taxon in the study area. Its distribution is remarkably different from that of *R. obtusifolius* subsp. *sylvestris*.

Botanický ústav ČSAV, 379 82 Třeboň

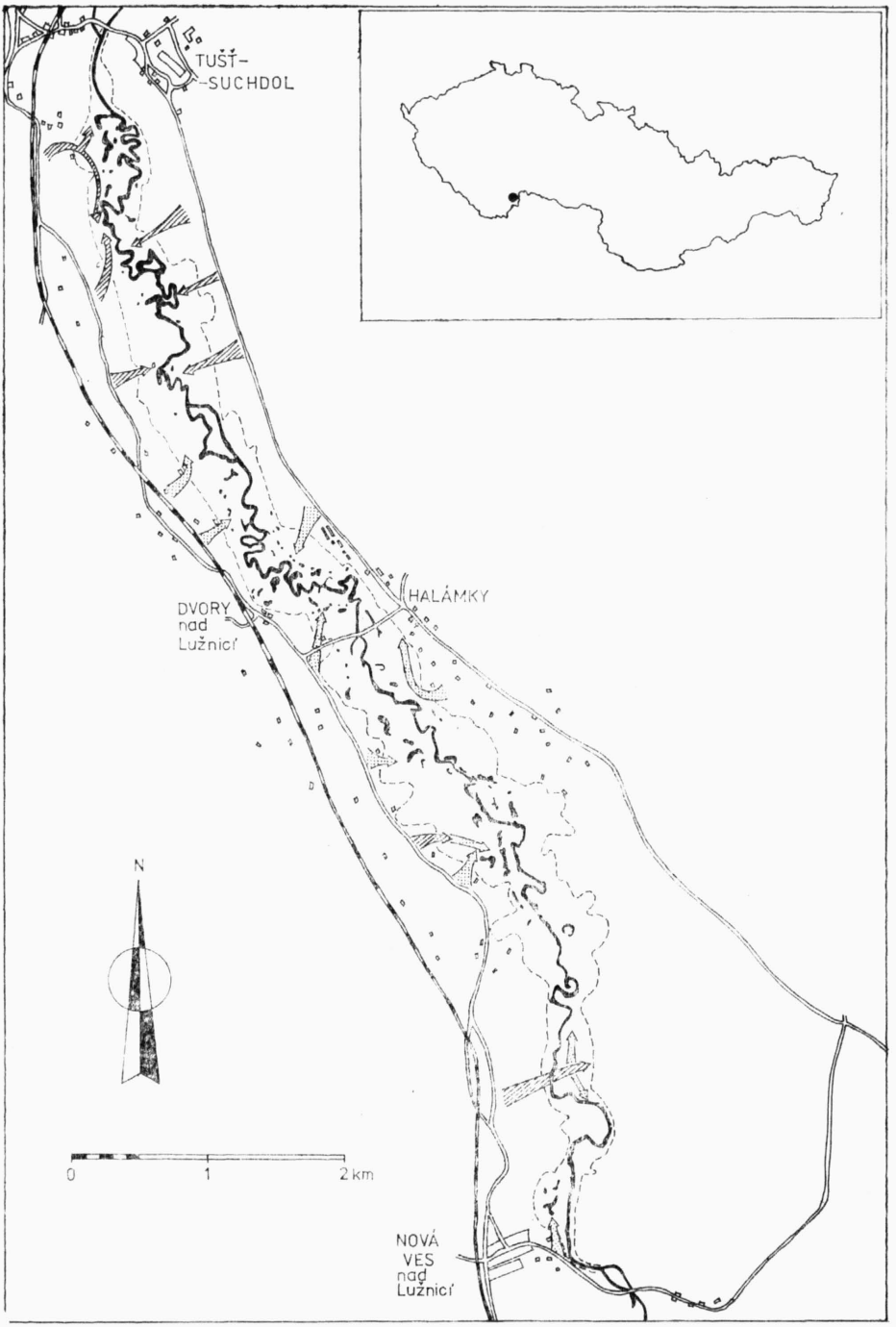
Výsledky studia blízce příbuzných taxonů se významně podílejí na vytváření představ o mikroevolučních procesech i o organizaci biotických společenstev. Mnohé ze základních evolučně-ekologických hypotéz mohou být testovány na těchto druhových skupinách s probíhajícím procesem diferenciace. Podle současných znalostí je tento proces na populační úrovni velmi častým jevem. V případě infraspecifických taxonů vedou geneticky fixované změny organismů ke vzniku ekotypů či ekoklajnů (Briggs et Walters 1984).

Příkladem takové diferenciace jsou adaptační procesy invazních druhů *Rumex obtusifolius* (s.l.) a *R. crispus*. V této práci jsou shrnuty výsledky studia těchto dvou druhů, jejich křížence a *R. maritimus* v údolní nivě Lužnice v jižní části Třeboňska.

Úkolem práce je odpovědět na následující otázky:

1. jaké je kvalitativní a kvantitativní zastoupení širokolistých šťovíků v zájmovém území, jaký je trend vývoje jejich rozšíření?
2. jaké jsou rozdíly v nárocích vylišených taxonů na podmínky prostředí?
3. jaké vlastnosti podmiňují úspěšnost invaze druhů rodu *Rumex* s. str.?

Odpovědi na tyto otázky by měly naznačit další cesty studia úlohy těchto druhů v lučních ekosystémech nivy Lužnice, jejich genetické diferenciace, přírodní selekce a taxonomického hodnocení.



Obr. 1. — Šíření šťovíku *Rumex obtusifolius* subsp. *obtusifolius* do nivy Lužnice mezi Suchdolem a Novou Vsí. Nejvýznamnější směry šíření jsou označeny šrafovanými šipkami, ostatní tečko-

POPIS ÚZEMÍ, METODIKA

Zájmové území zahrnuje nivu řeky Lužnice mezi Novou Vsí nad Lužnicí a Suchdolem nad Lužnicí — Tuští, tj. od 144. po 127. říční kilometr. Dno nivy je v nadmořské výšce 460 až 449 m. Studované území je tvořeno systémem 2 až 3 pleistocénních teras rissského a würmského stáří, jejichž vzájemné převýšení je cca 2 až 5 m (Chábera et Vojtěch 1972). Šířka mapovaného území je do 800 m. Nevyrovnané odtokové poměry Lužnice vedly k významným erozně-akumulačním procesům, které se dnes projevují ve značné mozaikovitosti nivních půd podél Lužnice, kde se střídají propustné štěrkopískové uloženiny s jemnými usazeninami povodňových hlín s různých stupněm oglejení. Mikroreliéf je modelován činností řeky — tůně a nezazemněná slepá ramena Lužnice vytvářejí mozaiku stanovišť s různým vodním režimem.

Klimaticky patří zájmové území podle Quitta (Quitt 1971) do mírně teplé oblasti (MT4), vyznačující se krátkým, mírným, suchým až mírně teplým létem, s krátkým a mírným jarem a mírným podzimem. Zima je mírně teplá a suchá s krátkým trváním sněhové pokrývky; blíže viz Nekovář (1966, 1967) a Nováková (1976).

Niva Lužnice byla po staletí extenzívně využívána zemědělci z usedlostí roztroušených podél řeky. K významným změnám v obhospodařování luk a mokřadů došlo v posledních 30 letech. Na jedné straně byla část pozemků upravena v intenzívně využívané trvalé travní porosty, na druhé straně vlhčí část nivy není využívána vůbec a původní vlhká luční vegetace se zde změnila ve vlhké ruderální porosty. Větší část nivy ovšem pokrývají louky kosené 2× nebo 3× ročně. I na těchto loukách vesměs došlo k značným změnám druhového složení pod vlivem intenzívního hnojení, zvláště kejdou prasat.

Rozšíření šťovíků bylo studováno na podzim roku 1985, kdy vzhledem k nepříznivému průběhu počasí nebyla provedena poslední seč luk, takže bylo možno šťovíky determinovat podle znaků na plodech (viz Kubát 1979). Byly mapovány následující taxony: *Rumex obtusifolius* subsp. *obtusifolius*, *R. obtusifolius* subsp. *sylvestris* (incl. subsp. *transiens*), *R. crispus*, *R. obtusifolius* × *R. crispus* (= *R.* × *pratensis*). *Rumex maritimus* byl zaznamenán jen na jedné lokalitě a není v mapkách uveden. Hustota jedinců byla odhadována na plochách o velikosti 100 × 100 m, které v počtu 525 pokryly celé zájmové území.

V září r. 1986 bylo studováno druhové složení porostů s účastí výše jmenovaných taxonů ve čtvercích o velikosti 1 m². Dvě stě těchto čtverců bylo rozmístěno v celém zájmovém území tak, aby se v každém z nich vyskytoval některý z taxonů rodu *Rumex* s. str. V těchto čtvercích byly zaznamenány všechny druhy cévnatých rostlin. Uspořádání vzorků bylo provedeno pomocí ordinační techniky DECORANA (např. Gauch 1982), která je výhodná pro zpracování souborů s velkou beta-diversitou a s jediným řídícím faktorem prostředí (zde komplexní gradient vlhkosti a antropického tlaku).

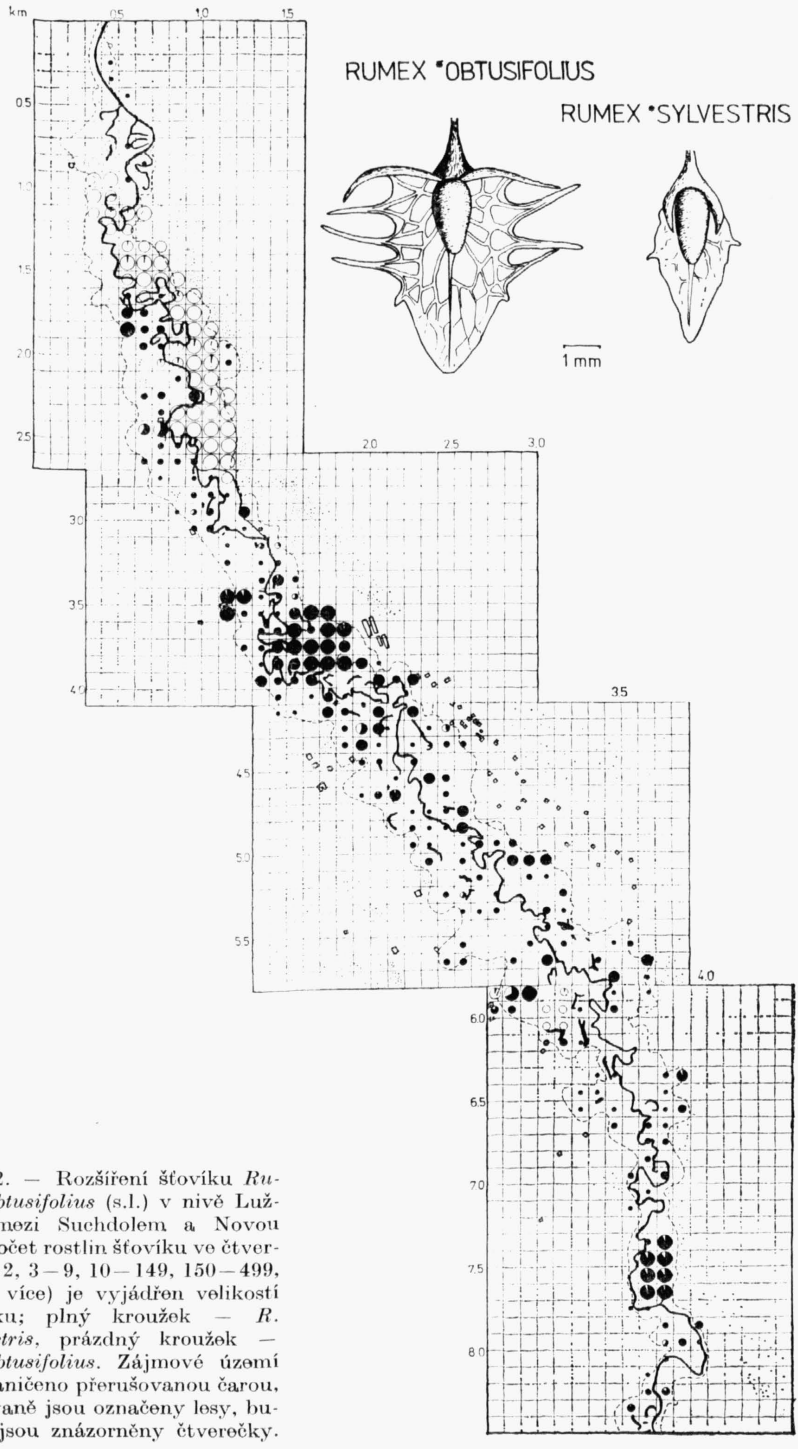
VÝSLEDKY

Z rozšíření mapovaných taxonů (obr. 2—4) vyplývá, že (a) místa s nejhojnějším výskytem *R. *obtusifolius* a *R. *sylvestris* vikarizují, (b) *R. *obtusifolius* je hojně rozšířen pouze na severu území (obr. 1—2), (c) kříženec *R. obtusifolius* × *crispus* se vyskytuje velmi často společně s *R. *sylvestris* a *R. crispus*, společně s *R. *obtusifolius* se vyskytuje ve čtvercích pouze za současné přítomnosti *R. *sylvestris*, (d) kříženec *R. obtusifolius* × *R. crispus* je na některých místech hojnější než oba rodiče a (e) *R. maritimus* byl zjištěn pouze na jedné lokalitě v jižní části území.

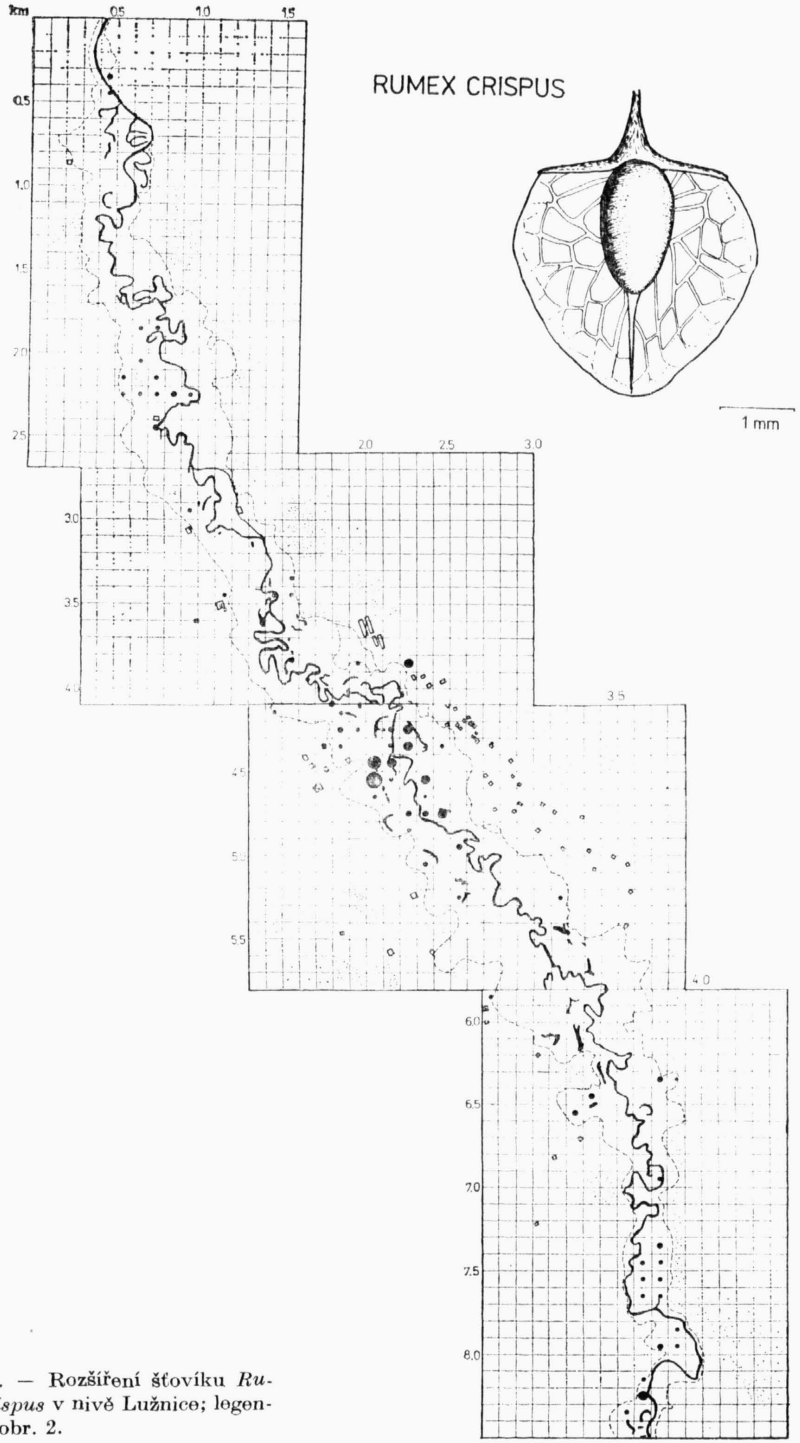
Rostlinná společenstva s účastí šťovíků rodu Rumex s. str. vytvářejí kontinuum od intenzívních trvalých travních porostů (tj. obnovovaného drnu) s převahou ruderálních druhů, přes mezofilní, vlhké a zamokřené louky až po mokřady, v nichž převažují eurytopní, ruderální druhy a vlhký úhor (obr. 5). Tento gradient je indikován postupnou směnou skupiny druhů charakteristických pro mezofilní louky (tj. druhy řádu *Arrhenatheretalia* a třídy *Molinio-Arrhenatheretea*) skupinou druhů vlhkých luk a mokřadů (tj.

---

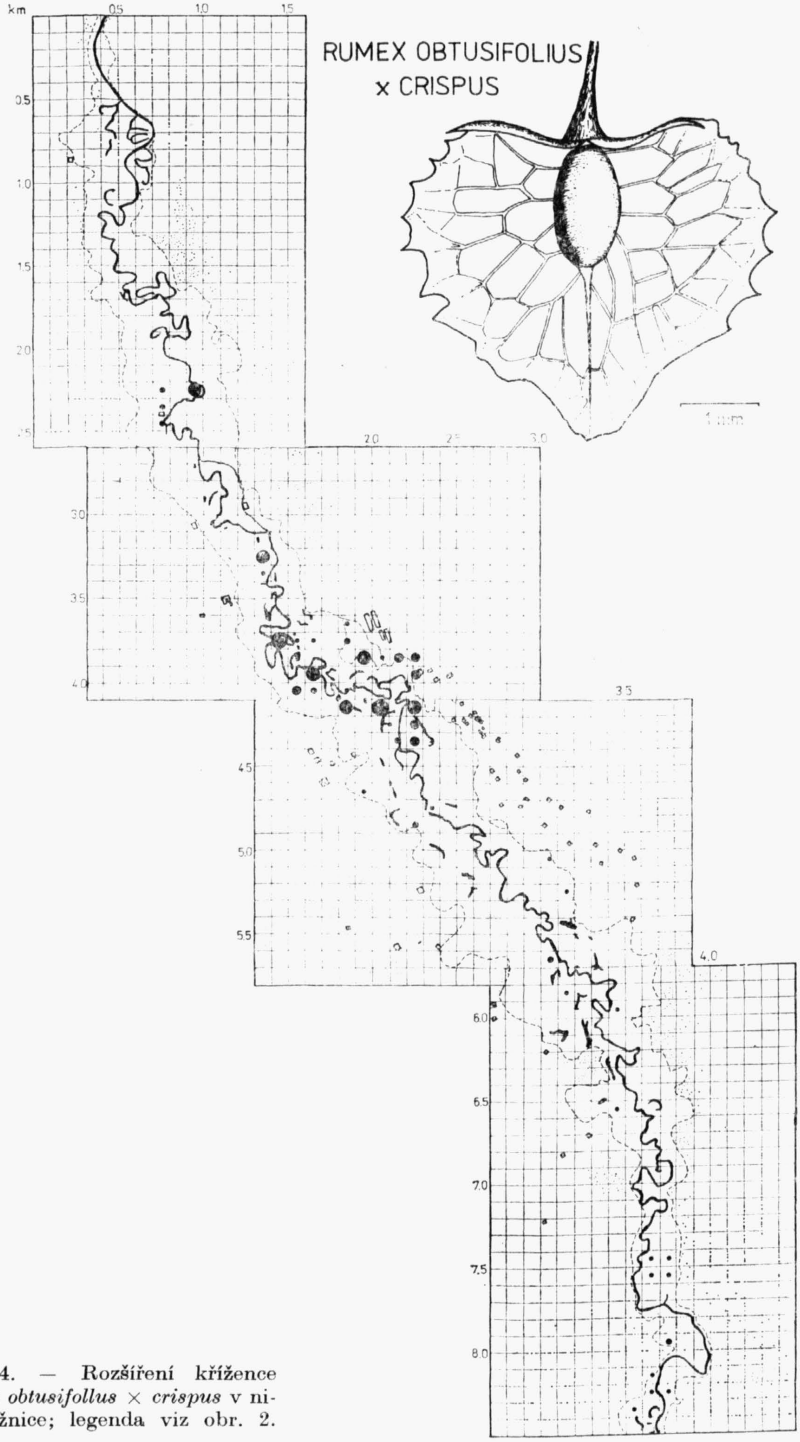
vanými šipkami. Zájmové území je ohraničeno přerušovanou čarou; blíže viz Diskuse.



Obr. 2. — Rozšíření šťovíku *Rumex obtusifolius* (s.l.) v nivě Lužnice mezi Suchdolem a Novou Vsí. Počet rostlin šťovíku ve čtverci (1—2, 3—9, 10—149, 150—499, 500 a více) je vyjádřen velikostí kroužku; plný kroužek — *R. *sylvestris*, prázdný kroužek — *R. *obtusifolius*. Zájmové území je ohraničeno přerušovanou čarou, tečkovaně jsou označeny lesy, budovy jsou znázorněny čtverečky.



Obr. 3. — Rozšíření šťovíku *Rumex crispus* v nivě Lužnice; legenda viz obr. 2.

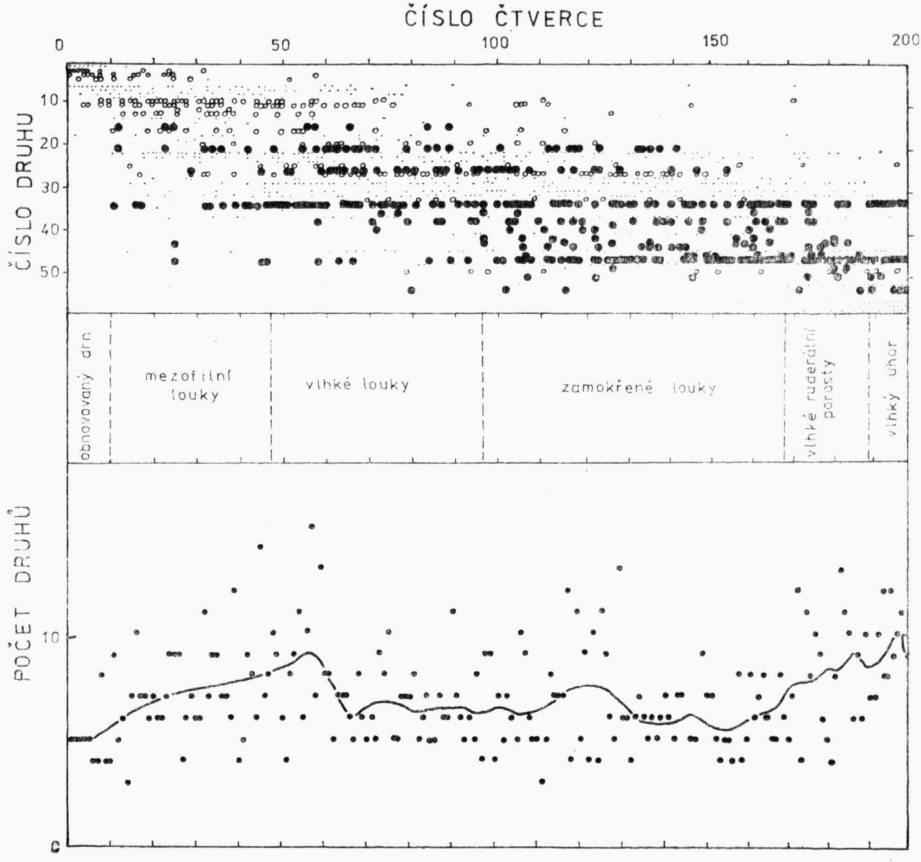


Obr. 4. — Rozšíření křížence *Rumex obtusifollus* × *crispus* v nivě Lužnice; legenda viz obr. 2.

druhy řádu *Molinietalia*, svazu *Phragmition* apod.). Vedle těchto dvou druhových skupin se ve všech studovaných porostech významně uplatňují druhy typické pro mírně vlhké zruderalizované porosty.

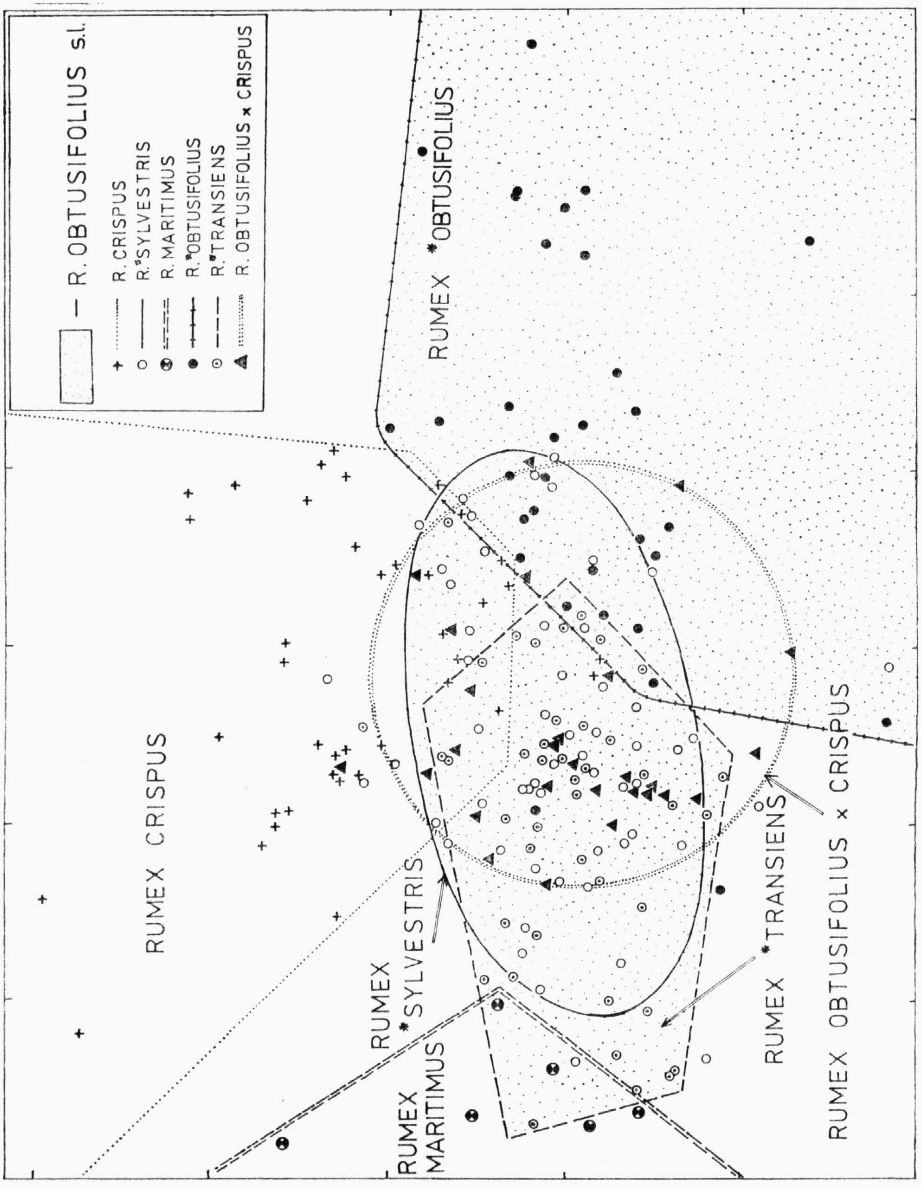
Ordinace snímků na obr. 6 neumožňuje rozlišení společenstev, jsou však patrné rozdíly v cenotické vazbě sledovaných taxonů. Výskyt šťovíků podél první osy ordinace je zřejmý z obr. 7. Specifickou distribuci mají *R. *obtusifolius* a *R. maritimus*, uplatňující se na opačných pólech gradientu, ostatní čtyři taxony jsou ± rovnoměrně rozděleny podél celého gradientu s výjimkou jeho extrémů; pouze *R. *transiens* má mírnou afinitu k porostům vlhkého ruderálu.

Rozrůzněnost vegetace je v zájmovém území poměrně malá. Převažujícím vegetačním typem jsou zruderalizované vlhké louky, které se sice lo-



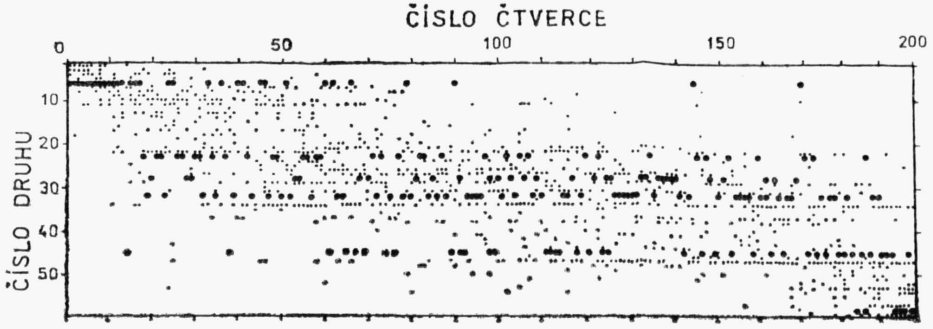
Obr. 5. — Vegetační kontinuum tvořené porosty s účastí některého z druhů rodu *Rumex* s. str. v nivě Lužnice. Čtverce a druhy byly seřazeny pomocí ordinační techniky DECORANA. První osa ordinace odpovídá komplexnímu gradientu vlhkosti a antropického narušení. Vstupní data zahrnovala prezenci-absenci druhů na 200 čtvercích o velikosti 1 m². Prázdnými kroužky jsou označeny luční druhy, plnými kroužky druhy mokřadů, ostatní druhy jsou označeny body. Jako obnovovaný drn jsou označeny intenzívní trvalé travní porosty. Jména druhů jsou uvedena v Dodatku, vzácné druhy nejsou uvedeny. Počet druhů ve čtvercích znázorněný čarou v dolní části obrázku byl vypočítán jako klouzavý průměr z 10 čtverců.

kálně odlišují intenzitou obhospodařování, nicméně ekologická amplituda studovaných šťovíků je natolik široká, že se tyto druhy vyskytují ve většině porostů nivy Lužnice. Vzhledem k tomu, že jsou závislé na vysokém obsahu živin a na narušení drnu, indikují zde způsob a intenzitu obhospodařování (ať už v současnosti nebo v nedávné minulosti).



Obr. 6. — Ordinace 200 čtverců o velikosti 1 m² s účastí druhů rodu *Rumex* s. str. Plochy jsou označeny různými značkami podle přítomnosti jednotlivých taxonů rodu *Rumex*.

Alespoň jeden z mapovaných taxonů se vyskytl téměř v 60 % čtverců, z toho v 12,6 % čtverců jako subdominanta (odpovídá nejvyššímu mapovanému stupni početnosti — viz obr. 2—4). Plochy, na kterých nebyly šťovíky zaznamenány, představují zbytky původních, oligo- nebo mezotrofních rostlinných společenstev (porosty nízkých a vysokých ostřic, porosty se



Obr. 7. — Postavení šťovíků na vegetačním kontinuu tvořeném porosty v nivě Lužnice s účastí druhů rodu *Rumex* s. str. Plné kroužky označují přítomnost jednotlivých taxonů rodu *Rumex* ve čtvercích; ostatní druhy jsou znázorněny body — blíže viz obr. 5. Čísla taxonů rodu *Rumex*: 6 — *R. *obtusifolius*, 23 — *R. crispus*, 28 — *R. obtusifolius* × *crispus*, 32 — *R. *sylvestris*, 45 — *R. *transiens*, 58 — *R. maritimus*.

smilkou tuhou), dále zamokřená stanoviště s *Phalaris arundinacea*, husté křoviny (především *Salix* sp. div.) a čerstvě rozorané plochy na severu území (zde však byl již v následujícím roce zaznamenán bohatý výskyt *R. *obtusifolius*).

Současné rozšíření rodu *Rumex* s. str. v nivě je nutno považovat za přechodné, kdy vzhledem k tomu, že základní podmínky dalšího šíření jsou splněny (viz dále), lze očekávat jeho další expanzi.

Z mapek rozšíření (obr. 2—4) jsou patrná centra šíření šťovíků: u *R. obtusifolius* (s.l.) to jsou plochy trvalých travních porostů na severu území, plochy pod vepřínem v Halámkách a místa nejčastějšího hnojení kejdou[1]). Nápadný je rozdíl v lokalizaci největší koncentrace poddruhů *R. obtusifolius* (s.l.), jejichž stanovištní nároky dosud nebyly studovány (viz OBERDORFER 1983, RECHINGER 1981). V zájmovém území jsou oba poddruhy hojně zastoupeny, a sice v 45 %, resp. 18 % čtverců. *R. *obtusifolius* převládá v trvalém drnu na severu území, jinde se vyskytuje převážně na navážkách, tedy v místech nejčastěji narušovaných, s nesouvislým vegetačním krytem. *R. *sylvestris* je hojný na nejintenzívněji hnojených biotopech luk a jako jediný z rozlišovaných typů se vyskytuje na místech zastíněných stromy. Přestože byly běžně zaznamenány morfologické přechody mezi oběma poddruhy, v místech jejich největší koncentrace převládají pouze dva morfotypy, které

[1]) V období záplav nebo trvalých dešťů není kejda rozvážena na louky z důvodů jejich neprostupnosti pro těžkou zemědělskou techniku. Proto bývá často vypouštěna na okraji luk, v místech, kde končí cesta. Zde se pak akumulují i mnohacentimetrové vrstvy kejdy, která později vysychá a vytváří tak pomalu se rozkládající povrchovou krustu. Pro většinu neruderálních druhů je takovéto stanoviště nepřijatelné, proto ustupují a jejich místa zaujímají ruderální druhy v čele s *Rumex *obtusifolius*.

Tab. 1. — Závislosti společného výskytu *Rumex *obtusifolius* (obt), *R. *sylvestris* (syl), *R. crispus* (cri) a *R. obtusifolius* × *crispus* (oxc) ve čtvercích o velikosti 100 × 100 m v nivě Lužnice. V modelech jsou čárkou odděleny taxony závislé, pomlčkou taxony nezávislé. V dolní části tabulky jsou uvedeny výsledky testů 2. řádu pro trojrozměrnou kontingenční tabulku taxonů *R. *obtusifolius*, *R. *sylvestris* a *R. obtusifolius* × *crispus* (modely 7 až 13). Model třetího řadu není třeba testovat, protože model 10, který nelze zamítnout, dostatečně vysvětluje vzájemné závislosti v datech. Modely 11 a 13 nedávají významně lepší shodu s daty než jednodušší model 10 chi^2 (model 10) — chi^2(model 11, resp. 13) < chi^2 (0,05) pro 1 stupeň volnosti, takže můžeme přijmout model 10 (blíže viz Havránek 1980).

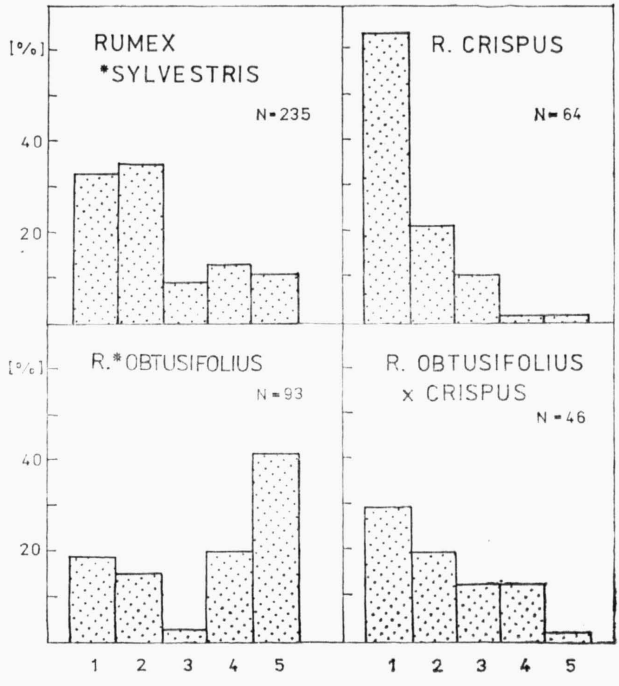
číslo	popis modelu	chi^2	hladina významnosti
1	(obt, syl)	0,002	$P > 0,95$
2	(obt, oxc)	0,503	$P > 0,25$
3	(obt, cri)	4,731	$P < 0,05$
4	(syl, oxc)	37,661	$P < 0,001$
5	(syl, cri)	29,810	$P < 0,001$
6	(oxc, cri)	46,107	$P < 0,001$
7	(obt, syl, oxc)	44,430	$P < 0,001$
8	(obt-syl, oxc)	44,428	$P < 0,001$
9	(obt-oxc, cri)	43,950	$P < 0,001$
10	(syl-oxc, obt)	3,900	$P < 0,25$
11	(obt-syl, oxc-syl)	3,898	$P > 0,1$
12	(obt-syl, obt-oxc)	43,948	$P < 0,001$
13	(syl-oxc, obt-oxc)	3,419	$P > 0,1$

odpovídají extrémům v klajnové variabilitě *R. obtusifolius* (s.l.). Přechodné typy označované v literatuře jako subsp. *transiens* je vesměs snadnější odlišit od *R. *obtusifolius* než od *R. *sylvestris*. S přihlédnutím k častému společnému výskytu těchto typů byly pro potřeby této práce zahrnuty do subsp. *sylvestris*. Zda dochází k hybridizaci mezi *R. *obtusifolius* a *R. *sylvestris*, není možno na základě orientačních sledování morfologické variability populace říčí; je ovšem pravděpodobné, že v rámci typů, které označuji jako *R. *sylvestris*, jsou hybridní roje běžné.

Rumex maritimus byl zjištěn pouze na úhoru v jižní části území společně s dalšími druhy typickými pro obnažená rybniční dna (*Hypericum humifusum*, *Ranunculus flammula*, *Bidens tripartita* atd.) a jednoletými plevely písčitých půd (*Apera spica-venti*, *Senecio viscosus*, *Spergula arvensis* atd.). Tato lokalita, kde se vyskytují i všechny ostatní mapované taxony, měla pouze dočasné trvání; v roce 1986 byla z větší části oseta jetelem, v němž se nadále významně uplatňuje již jen *R. *obtusifolius*.

Rozdílnosti vlastností sledovaných druhů jsou indikovány pomocí histogramů abundance ve čtvercích (obr. 8). Zatímco u *R. crispus*, *R. obtusifolius* × *crispus* a *R. *sylvestris* klesá frekvence výskytu s rostoucí početností rostlin ve čtverci, u *R. *obtusifolius* je rozdělení bimodální se zřetelným maximem pro čtverce s největší hustotou populací *R. *obtusifolius*. Tyto plochy jsou představovány trvalými travními porosty s intenzívním obhospodařováním — kosením a hnojením. Zde je *R. *obtusifolius* zřetelně úspěšnější než ostatní taxony. Čtverce s nízkou početností *R. *obtusifolius* jsou na více místech v nivě, většinou se zde vyskytuje tento šťovík ve skupinkách na dříve obdělávaných pozemcích nebo v místech, kam byl vyvážen odpad z usedlostí. Tyto populace se dále nešíří, naopak, ve většině případů mají ustupující charakter.

Z orientačního porovnání rozšíření sledovaných taxonů po dvou letech (tj. v roce 1987) vyplývá, že (1) *R. *obtusifolius* se šíří do míst, která byla přeměněna v intenzívní trvalé travní porosty, (2) *R. *sylvestris* se šíří na mnoha místech v nivě a je podporován celkově rostoucí eutrofizací území, (3) *R. crispus* a *R. obtusifolius* × *crispus* své rozšíření ± nemění, pouze *R. crispus*



Obr. 8. — Distribuce četností čtverců s přítomnými taxony rodu *Rumex* s. str. Čtverce o velikosti 100 × 100 m — viz obr. 2—4, 1 : 1 až 2 rostliny ve čtverci, 2 : 3—9, 3 : 10—149, 4 : 150—499, 5 : 500 a více; N — celkový počet čtverců, na nichž byl daný druh v zájmovém území zaznamenán.

ustupuje na lokalitách zarůstajících lesknicí — *Phalaris arundinacea*, pravděpodobně díky konkurenčnímu vyloučení. *Rumex maritimus* z jedné lokality na jihu zájmového území téměř vymizel po osetí úhoru. Vzhledem k tomu, že můžeme očekávat další zintenzívnění hospodářského využití nivy, je pravděpodobné, že se *R. obtusifolius* (s.l.) postupně rozšíří i do čtverců, kde dosud chybí.

DISKUSE

V souvislosti se studiem rozšíření dvou nejvýznamnějších druhů šťovíků v nivě, tj. *Rumex obtusifolius* (s.l.) a *R. crispus*, je třeba si povšimnout jejich (a) velkého areálu rozšíření, (b) velké morfologické variability, (c) vazby na prostředí a antropogenních faktorů ovlivňujících tyto charakteristiky.

Rumex crispus patří k pěti druhům cévnatých rostlin s největším areálem (HUGHES 1938); stejně jako *R. obtusifolius* (s.l.) je původně druhem západní poloviny Evropy, odkud se oba tyto druhy rozšířily téměř do celého světa (viz CAVERS et HARPER 1964).

Rumex crispus i *R. obtusifolius* (s.l.) jsou známy svou značnou variabilitou. U prvního z druhů není její hodnocení ustálené. Většinou je rozlišována řada morfotypů na úrovni variet (např. LOUSLEY 1939, RECHINGER 1949, 1981), z nichž přímořské taxony dun a slanisk jsou nejlépe definovány a diferencovány i svou ekologií (např. CAVERS et HARPER 1967, AKEROYD et BRIGGS 1983).

Odlišná situace je u *Rumex obtusifolius* (s.l.). Již od 20. let minulého století jsou rozlišovány oba nápadné extrémy ve variabilitě tohoto druhu označované jako variety nebo poddruhy (WALLROTH 1822, DIERBACH 1826 sec. RECHINGER 1932). Později byly popsány další dva typy, které RECHINGER (1932) shodně s předcházejícími taxony považuje za poddruhy. Rozšíření těchto jednoletek je podle Rechingera následující (RECHINGER op.c.): subsp. *obtusifolius* — oceanické, subsp. *sylvestris* — kontinentální, subsp. *subalpinus* — od Karpat přes Balkán a Malou Asii po Kavkaz, subsp. *transiens* — na styku subsp. *obtusifolius* a *sylvestris*. V 30. letech bylo známo jen velmi málo nálezů Rumex obtusifolius subsp. div. mimo jejich souvislý areál (RECHINGER op.c.). Dnes je situace odlišná. Vzhledem k intenzívnímu šíření šťovíku tupolistého nažkami i oddenky na velké vzdálenosti je rozšíření udávané Rechingerem (RECHINGER 1932, 1981) stále méně zřetelné, postupně zaniká díky migracím ve směru východ — západ a naopak, zároveň vznikají hybridní roje díky mnohonásobnému křížení mezi poddruhy (KUBÁT 1985), variabilita má stále více klajnový charakter. To jsou důvody, proč se KUBÁT (l.c.) přiklání k nižšímu taxonomickému hodnocení subspecií, pro něž zavádí jednotný rank variety.

České země jsou podle Rechingera (RECHINGER op.c.) oblastí s výskytem tří poddruhů: subsp. *obtusifolius*, *sylvestris* a *transiens* (subsp. *subalpinus*, kterou RECHINGER (op.c.) z Čech neuvádí, byla zjištěna např. v Krkonoších — KUBÁT 1985). Zdá se, že kvantitativně převládajícím typem je v Čechách a na Moravě subsp. *transiens* a jeho přechody k oběma krajním typům — subspeciím *obtusifolius* a *sylvestris*. *R. *obtusifolius* se vyskytuje pouze lokálně na narušených stanovištích, *R. *sylvestris* na okrajích lesů a v břehových porostech, popř. v širším okolí toků, a ve vyšších polohách (srv. RECHINGER 1964). Začátkem století bylo rozšíření poddruhů *R. obtusifolius* (s.l.) podle Rechingera (RECHINGER 1932) výrazně odlišné, téměř se překrývající, zvláště u subsp. *obtusifolius* a *sylvestris*. Nabízí se otázka o rozdílnosti vlastností těchto typů adaptovaných k odlišným klimatickým (a stanovištním?) podmínkám. Aby mohl být tento problém v současnosti řešen, je nutné mít k dispozici „typické" populace rostlin náležející k těmto poddruhům. Rozsáhlejší populace šťovíku tupolistého nezasažené introgresí můžeme očekávat v územích s ± konzervativním a extenzivním způsobem obhospodařování. Zdá se, že niva Lužnice může poskytnout takový materiál, protože některé její části dosud nebyly zasaženy expanzí *R. *obtusifolius*, který se sem rozšířil mnohem později než *R. *sylvestris*. Na jedné straně jsou zde morfologicky jednotné populace na tradičně extenzívně nebo nepravidelně obhospodařovaných lokalitách, na druhé straně expanzívní populace v intenzívních trvalých travních porostech a na polích. Výrazně odlišné roz-

šíření těchto typů je sice dáno převážně historickými faktory, výsledky ordinace na obr. 6 však naznačují, že mezi *R.* **obtusifolius* a *R.* **sylvestris* můžeme očekávat i rozdíly v autekologii (např. v toleranci k nadměrnému hnojení a k nedostatku světla, ve způsobech šíření daných různou dobou opadu plodů, velikostí nažek, uplatněním epizoochorie, hydrochorie, dále v rychlosti ontogeneze, fenologie, poměrech pohlaví v květenstvích a v počtu nažek na jednu rostlinu atd.).

Rumex obtusifolius (s.l.) patří k nejvýznamnějším plevelům v agrocenózách. Způsobuje našemu hospodářství každoročně obrovské škody (Holub 1986). Přes všechna opatření však jeho šíření v naší krajině pokračuje. Obecně platí, že invaze druhu na nová stanoviště či do nových geografických oblastí je umožněna překonáním bariér, které dosud masovému šíření bránily (Harper 1977, Johnstone 1986). Invaze směřuje do chráněných míst, kde se neuplatňuje žádný zvláštní faktor brzdící rozvoj populace ("safe sites which are free of specific hazards" — Harper 1977). Tak jako existuje celá řada bariér bránících invazi (Johnstone l.c.), existují i způsoby jejich překonání a specifické vlastnosti, které invazním druhům dávají předpoklady k úspěšnému šíření (blíže viz Gray 1986, Baker 1974, Gray, Crawley et Edwards 1987, Mack 1985, Parsons 1983). Tyto podmínky, které obecně jmenuje např. van Hulst (1987), jsou v případě druhu *Rumex obtusifolius* (s.l.) splněny: (a) velká hustota semen ve většině zájmového území je dána jejich velkou produkcí vitálními rostlinami *R. obtusifolius* (s.l.) na velké části území; distribuce semen je zajištěna hydrochorií v době podzimních a jarních záplav, kdy jsou na suchých lodyhách dosud neopadané plody schopné klíčení (uplatňují se samozřejmě i další způsoby šíření — anemochorie, epizoochorie apod. — blíže viz Holub 1986); (b) volný prostor pro ecesi *R. obtusifolius* (s.l.) je k dispozici především na intenzívně obhospodařovaných pozemcích. Semenáčky *R. obtusifolius* (s.l.) klíčí na vhodných místech za 6 až 10 (15) dní, v příznivém prostředí dojde k uchycení rostliny již na podzim a jarní růst mladé rostlinky je pak dostatečně rychlý, takže nedojde ke konkurenčnímu potlačení okolní vegetací. Ecesi významně usnadňuje časté a intenzívní hnojení a kosení: přebytek živin v půdě se projevuje v ústupu lučních druhů, vyplňujících prostor mezi dominantami a v celkovém prořídnutí a prosvětlení porostu; kosením je odstraňována biomasa, která by v podobě opadu mohla bránit uchycení klíčících rostlin šťovíku. (c) Dostatek až přebytek živin v půdě vede k velmi dynamickému růstu *R. obtusifolius* (s.l.) a k časnému rozvoji reproduktivních orgánů. Jestliže v této době dojde k pokosení louky, *R. obtusifolius* (s.l.) záhy znovu vykvete a plodí zpravidla v období před druhou sečí. (d) Z biotických faktorů se v některých letech významně uplatňuje herbivorie mandelinkou *Gastroidea viridula* (Bentley et Whittaker 1979, Smith et Whittaker 1980 a,b, Bentley et al. 1980). Tento druh může lokálně zkonzumovat až 90 % listové plochy *R. obtusifolius* (s.l.). Zvláště silná bývá první generace *G. viridula*. Vzhledem k tomu, že průběh ontogeneze v první jarní generaci larev je načasován především teplotním režimem, probíhá herbivorie na všech lokalitách nivy Lužnice vzhledem k času stejně, včetně zakuklení larev, které znamená přechodný pokles predačního tlaku. V této době dochází k úplné obnově listoví *R. obtusifolius* (s.l.) a k jeho reprodukci. Larvy dalších dvou generací *G. viridula* mají zpravidla menší hustotu a již neovlivňují podstatně rozvoj šťovíků, které koncem léta a na podzim normálně plodí.

ZÁVĚR

1. V údolní nivě řeky Lužnice je mezi širokolistými druhy rodu Rumex s. str. převládajícím taxonem *R. obtusifolius* subsp. *sylvestris* (incl. subsp. *transiens*), místy je nejhojnější *R. obtusifolius* subsp. *obtusifolius*; *R. crispus* se vyskytuje pouze roztroušeně, stejně jako *R. obtusifolius* × *crispus*; *R. maritimus* byl zjištěn pouze na jedné lokalitě; první dva taxony mají tendenci dalšího šíření, ostatní buď ustupují nebo se jejich rozšíření nemění.
2. Sledované taxony šťovíků se s výjimkou *R. maritimus*, vázaného na vlhký úhor, liší především tolerancí k stresovým faktorům v extrémních částech gradientů prostředí: *R. crispus* toleruje zamokření, *R. *obtusifolius* nadměrné hnojení a narušení, *R. *sylvestris* zastínění a *R. obtusifolius* × *crispus* konkurenci v porostech vysokých bylin.
3. K expanzi *R. *obtusifolius* a *R. *sylvestris* dochází, jsou-li splněny následující podmínky:
   a) přísun diaspor — zajištěn vysokou hustotou šťovíků v části zájmového území a jejich účinnou disperzí — hydrochorií, epizoochorií a anemochorií,
   b) ecese šťovíků je nejúspěšnější v nezapojených porostech s malým množstvím opadu, tyto podmínky splňují intenzívně hnojené louky a trvalé travní porosty kosené 2× nebo 3× ročně,
   c) rychlý růst šťovíků na stanovištích s dostatkem nebo přebytkem živin je zárukou jejich vysoké konkurenční schopnosti v rostlinném společenstvu,
   d) negativní vliv biotických faktorů není pro *R. obtusifolius* (s.l.) limitující, vzhledem k vysokému obsahu tříslovin se predačně významně uplatňuje jen specializovaný druh herbivorní mandelinky *Gastroidea viridula*, jejíž intenzívní požer může snížit fertilitu šťovíku v první polovině roku.

SUMMARY

(1) *Rumex *sylvestris* (incl. *R. *transiens*) is the most abundant broad-leaved dock in the area of the floodplain of Lužnice river, South Bohemia, Czechoslovakia. Other subspecies, *R. *obtusifolius*, predominates locally only. Two *Rumex* taxa, i.e., *R. crispus* and *R. obtusifolius* × *crispus* display a scattered distribution; *R. maritimus* was recorded in one locality only. *Rumex obtusifolius* subsp. div. are invasive plants, other dock species are either in a steady-state or their abundance is slightly decreasing.

(2) The examined *Rumex* taxa differ in their tolerance to extremely environmental factors, related to margins of the environmental gradients: *R. crispus* tolerates high soil moisture, and *R. *obtusifolius* an excess of nutrients and disturbance; *R. *sylvestris* can tolerate the shade, and *R. obtusifolius* × *crispus* is able to withstand competition in stands composed of tall herbs.

(3) The expansion of *Rumex obtusifolius* subsp. div. is conditioned by:

(a) supply of diaspores from the nearby patches of abundant *Rumex obtusifolius* (s.l.), and supported by its effective ways of dispersal, e.g., hydrochory, epizoochory and anemochory.

(b) establishment of docks is successfull in open stands lacking litter on the ground, e.g., manured meadows cut twice or three times a year

(c) high competitive ability of *R. obtusifolius* (s.l.) follows from its rapid vernal growth in biotopes marked by their excess of nutrients

(d) biotic interference is not a limiting factor for *R. obtusifolius* subsp. div.: the only important herbivore is a chrysomelid beetle, *Gastroidea viridula*, which can lower down the fertility of *Rumex* species in the first half of the year.

Poděkování

Za cenné připomínky k textu děkuji doc. ing. Janu Jeníkovi, CSc. a za technickou pomoc při přípravě rukopisu Lence Klečkové.

Dodatek: Druhy vyskytující se ve čtvercích o velikosti 1 m² společně s taxony rodu *Rumex* s. str. Jejich pořadí bylo určeno pomocí ordinace DECORANA — viz obr. 5 a 7.

1. *Geranium pusillum*
2. *Lolium multiflorum*
3. *Trifolium pratense*
4. *Dactylis glomerata*
5. *Festuca pratensis*
6. *Rumex *obtusifolius*
7. *Phleum pratense* s.l.
8. *Elytrigia repens*
9. *Centaurea jacea*
10. *Achillea millefolium*
11. *Taraxacum* sect. *Ruderalia*
12. *Festuca rubra* agg.
13. *Plantago lanceolata*
14. *Veronica chamaedrys*
15. *Tanacetum vulgare*
16. *Stachys palustris*
17. *Holcus lanatus*
18. *Trifolium repens*
19. *Leontodon autumnalis*
20. *Rumex acetosa*
21. *Angelica sylvestris*
22. *Agrostis tenuis*
23. *Rumex crispus*
24. *Cirsium arvense*
25. *Vicia cracca*
26. *Sanguisorba officinalis*
27. *Alopecurus pratensis*
28. *Rumex obtusifolius* × *crispus*
29. *Deschampsia cespitosa*
30. *Glechoma hederacea*
31. *Urtica dioica*
32. *Rumex *sylvestris*
33. *Anthriscus sylvestris*
34. *Ranunculus repens*
35. *Mentha arvensis*
36. *Juncus filiformis*
37. *Symphytum officinale*
38. *Poa palustris*
39. *Juncus* sp.
40. *Lythrum salicaria*
41. *Carex brizoides*
42. *Lysimachia vulgaris*
43. *Galium uliginosum*
44. *Filipendula ulmaria*
45. *Rumex *transiens*
46. *Galium elongatum*
47. *Phalaris arundinacea*
48. *Galeopsis tetrahit*
49. *Lycopus europaeus*
50. *Stellaria graminea*
51. *Ranunculus flammula*
52. *Polygonum hydropiper*
53. *Trifolium hybridum*
54. *Juncus effusus*
55. *Hypericum humifusm*
56. *Senecio viscosus*
57. *Apera spica-venti*
58. *Rumex maritimus*

LITERATURA

Akeroyd J. R. et Briggs D. (1983): Genecological studies of Rumex crispus L. I. Garden experiments using transplanted material. II. Variation in plants grown from wildcollected seed. — New Phytol., Oxford, 94 : 309—323 et 325—343.

Baker H. G. (1974): The evolution of weeds. — Ann. Rev. Ecol. Syst., Palo Alto, 5 : 1—24.

Bentley S. et Whittaker J. B. (1979): Effects of grazing by chrysomelid beetle, Gastrophysa viridula, on competition between Rumex obtusifolius and Rumex crispus. — J. Ecol., Oxford, 67 : 79—90.

Bentley S., Whittaker J. B. et Malloch A. J. C. (1980): Field experiments on the effects of grazing by a chrysomelid beetle (Gastrophysa viridula) on seed production and quality in Rumex obtusifolius and Rumex crispus. — J. Ecol., Oxford, 68 : 671—674.

Briggs D. et Walters S. M. (1984): Plant variation and evolution. Ed. 2. — Cambridge etc.

Cavers P. B. et Harper J. L. (1964): Rumex obtusifolius L. and Rumex crispus L. — J. Ecol., Oxford, 52 : 737—766.

— (1967): The comparative biology of closely related species living in the same area. IX. Rumex: the nature of adaptation to a sea-shore habitat. — J. Ecol., Oxford, 55 : 73—82.

Chábera S. et Vojtěch S. (1972): Terasy řeky Lužnice. I. Terasy Lužnice v kotlině Třeboňské. — Sborn. Jihočes. Muz. České Budějovice — Přír. Vědy, České Budějovice, 12 : 1—10.

Gauch H. G. (1982): Multivariate analysis in community ecology. — Cambridge etc.

Gray A. J. (1986): Do invading species have definable genetic characteristics? — Phil. Trans. R. Soc. London, B, London, 314 : 655—674.

Gray A. J., Crawley M. J. et Edwards P. J. [red.] (1987): Colonization, succession and stability. The 26th Symp. of the British ecological society held jointly with the Linnean society of London. — Oxford etc.

Harper J. L. (1977): Population biology of plants. — London, New York, San Francisco.

HAVRÁNEK T. (1980): Třídění třetího a čtvrtého stupně — úlohy a metody. — In: ŘEHÁK J. [red.], Kapitoly ze sociologických metod a technik III. Statistická analýza dat a kauzální závěry, Živohošť, p. 87—121.
HOLUB M. (1986): Agrobiologie druhu Rumex obtusifolius L. — 189 p., ms. [Kand. dis. práce; depon. in: Knihovna BÚ ČSAV, Průhonice].
HUGHES W. E. (1938): Studies into the biology of some Rumex species. — ms. [University of Wales, non vidi].
VAN HULST R. (1987): Invasion models of vegetation dynamics. — Vegetatio, Den Haag, 69 : 123—131.
JOHNSTONE I. M. (1986): Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. — Biol. Rev., Cambridge, 61 : 369—394.
KUBÁT K. (1979): Poznámky k rozlišování Rumex crispus, R. obtusifolius, R. sanguineus a R. conglomeratus. — Severočes. Přír., Litoměřice, 10 : 56—60.
KUBÁT K. (1985): Bemerkungen zu einigen tschechoslowakischen Arten der Gattung Rumex s. str. — Preslia, Praha, 57 : 205—217.
LOUSLEY J. E. (1939): Notes on British Rumices. I. — Bot. Exch. Club Rep., 12 : 118—157. [non vidi].
MACK R. N. (1985): Invading plants: their potential contribution to population biology. — In: WHITE J. [red.], Studies on plant demography: a Festschrift for John L. Harper, London, p. 127—142.
NEKOVÁŘ F. (1966): Některé zvláštnosti jihočeského klimatu. I. — Rozpr. Pedag. Fak. Čes. Budějovice, Ř. Přír. Věd, České Budějovice, 2 : 1—55.
— (1967): Některé zvláštnosti jihočeského klimatu. II. — Rozpr. Pedagog. Fak. Čes. Budějovice, Ř. Přír. Věd, České Budějovice, 5 : 1—43.
NOVÁKOVÁ E. (1976): Mikroklimatische Untersuchungen eines Teiles des Beckens von Třeboň. — Quaest. Geobiol., Bratislava, 16 : 47—72.
OBERDORFER E. (1983): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. — 5. Aufl., Stuttgart.
PARSONS P. A. (1983): The evolutionary biology of colonizing species. — Cambridge etc.
QUITT E. (1971): Klimatické oblasti Československa. — Stud. Geogr., Brno, 16 : 1—74.
RECHINGER K. H. (1932): Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung Rumex. I. — Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 49/2 : 1—132.
— (1949): Vorarbeiten zu einer Monographie der Gattung Rumex. Rumices Asiatici. — Candollea, 12 : 9—152.
— (1964): Rumex. — In: TUTIN T. G. et al. [red.], Flora Europaea. Vol. 1, p. 82—89.
— (1981): Rumex L. — In: HEGI G. [red.], Illustrierte Flora von Mitteleuropa, ed. 3, Band III/1,Berlin et Hamburg.
SMITH R. W. et WHITTAKER J. B. (1980 a): The influence of habitat type on the population dynamics of Gastrophysa viridula DeGeer (Coleoptera: Chrysomelidae). — J. Anim. Ecol., Cambridge, 49 : 225—236.
— (1980 b): Factors affecting Gastrophysa viridula populations (Coleoptera: Chrysomelidae) in different habitats. — J. Anim. Ecol., Cambridge, 49 : 537—548.

Došlo 16. března 1988