

okolo 128 druhů se smíšeným opylováním, ale dost pravděpodobně jde o podhodnocený odhad (Abrahamczyk a kol. 2023). Obecně přijímaným předpokladem je, že většina z nich se vyvinula z rostlin opylovaných primárně opylovači a zpravidla v prostředích s nižší či alespoň výrazně proměnlivou dostupností opylovačů. Dalším spojujícím faktorem těchto druhů bývá časté rozdělení pohlaví (dvoudomost) mezi jedinci. To v důsledku znamená, že nemůže dojít k opylení v rámci jednoho květu nebo v rámci jedné rostliny, což vede k tomu, že rostlina nemá jinou možnost, jak se rozmnožit, než přenosem pylového zrna z jednoho jedince na jiného. Mohlo to být také jedním z klíčových faktorů, který

vedl k vývoji smíšené strategie, neboť taková rostlina se nemůže jinak úspěšně pohybovat. Evoluce a ekologie opylování většiny druhů se smíšenou strategií je však stále velmi málo prostudovaná. Není třeba úplně jasné, jakým způsobem dochází k dlouhodobé evoluční stabilitě této strategie a proč v čase nepřevládá buď opylování opylovači, nebo větrem. To už je ale úkol pro další generace výzkumníků.

Co nám může větrem přenášený pyl povědět o naší minulosti?

Jak bylo řečeno v úvodu článku, větrem přenášený pyl dokáže mimo jiné zamotat hlavu alergikům a být extrémně důležitý pro rozmnožování rostlin, na nichž je naše

společnost životně závislá. Potěší ale také skupinu vědců, palynologů, kteří se věnují rekonstrukci vegetace a klimatu v minulosti založené na přítomnosti pylu v sedimentech. Jejich obvyklým pracovním prostředím jsou jezera a bažiny, z nichž získávají sediment obsahující pylová zrna, která napadala na vodní hladinu a postupně se usadila na dně. Pomocí analýzy složení a množství pylu dokážou poměrně věrně přiblížit, jak mohla krajina vypadat před desítkami tisíc let. O tom se více dočtete v následujícím článku Vojtěcha Abrahama.

Použitá literatura uvedena na webové stránce Živý.

Vojtěch Abraham

Šíření a ukládání pylu v krajině

Šíření a ukládání pylu v krajině je v dlouhodobém zájmu paleoekologie, protože s jejich znalostí můžeme pylové záznamy lépe interpretovat a porozumět minulé vegetaci. Zde shrnujeme několik základních předpokladů a přehledových analýz. Dáváme do vztahu zastoupení rostlinného druhu v pylu a ve vegetaci. Tento vztah řídí tři faktory – pylová produkce, šíření pylu a jeho ukládání. Při čtení paleoekologického záznamu předpokládáme, že veškerý pyl do sedimentu přinesl vítr. Samozřejmě, že šíření pylu je proces komplexnější, ale z praktických důvodů problém zjednodušíme. Na následujících řádcích se dočtete jak.

V životě semenných rostlin je opylení součástí pohlavního rozmnožování. Strategii přenosu pylu přizpůsobují jeho vyprodukované množství a morfologii. Budeme-li se zabývat šířením pylu, po němž zůstanou stopy v krajině, můžeme nechat stranou druhy, které už pohlavní rozmnožování téměř neprovozují a pyl netvoří, např. vegetativně se množící okřehek (*Lemna*), nebo

druhy samosprašné (autogamní), které mají pylu málo a kde pyl cestuje v rámci jednoho květu, např. obiloviny. Tyto „výjimky“ nejsou mezi rostlinami žádnou vzácností a samosprašnost příležitostně uplatňuje 10–15 % druhů. Mohli bychom si myslet, že hmyzosprašnost u ostatních druhů je podobně bezztrátová, ale opak je pravdou. Ovšem záleží také, jak rostlina umístí pyl

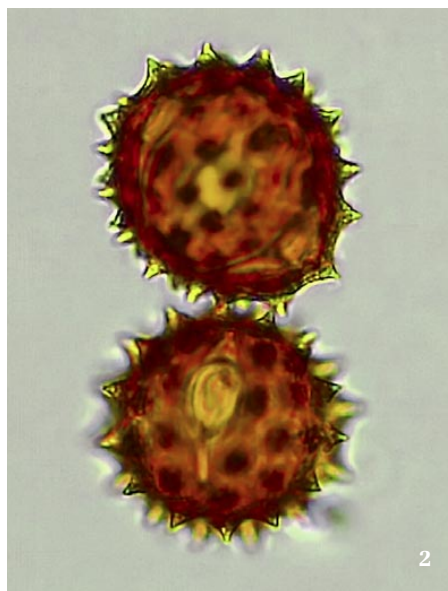
na tělo opylovače. Květy hluchavkovitých (*Lamiaceae*) a bobovitých (*Fabaceae*) tvarem opylovačům určují, na kterou část květu dosednout a kde se nohama přidržovat – zpravidla dolního korunního pysku nebo člunku. Tyčinky jsou připravené se dotknout konkrétní části hmyzího těla, kde si blizny pyl zase přebírají. Ostatní druhy předávají pyl méně přesně a nějaká část se cestou ztratí. Větrosprašné rostliny, adaptované na opylení větrem, musejí produkovat obrovské množství pylu a v jejich případě se ztratí většina.

Pokud chceme porovnat zastoupení různých pylových typů v krajině podle opylovacích strategií, vezmeme v potaz systematickou příslušnost rostlin a životní strategii – zda jde o dřevinu, nebo bylinu. Na množství biomasy, která produkuje pyl, totiž také záleží. Stromy svým vertikálním uspořádáním mají nad bylinami navrch. Semenné rostliny se dělí na následující skupiny. Nahosemenné jsou vždy dřeviny a u nás patří všechny druhy mezi větrosprašné. Jednoděložné jsou na našem území zase vždy byliny a najdeme zde zastupce větro- i hmyzosprašné. Dvouděložné tvoří byliny i dřeviny a u obou skupin se objevují oba způsoby opylení. Jak tedy fenomén šíření pylu správně studovat?

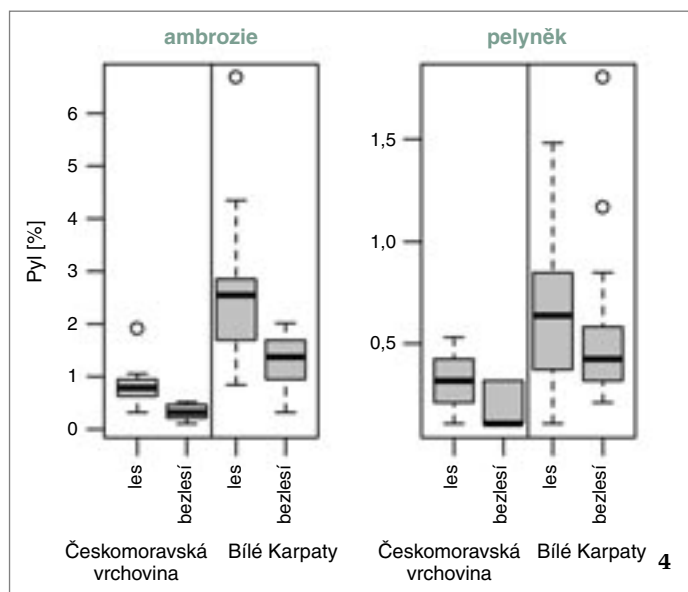
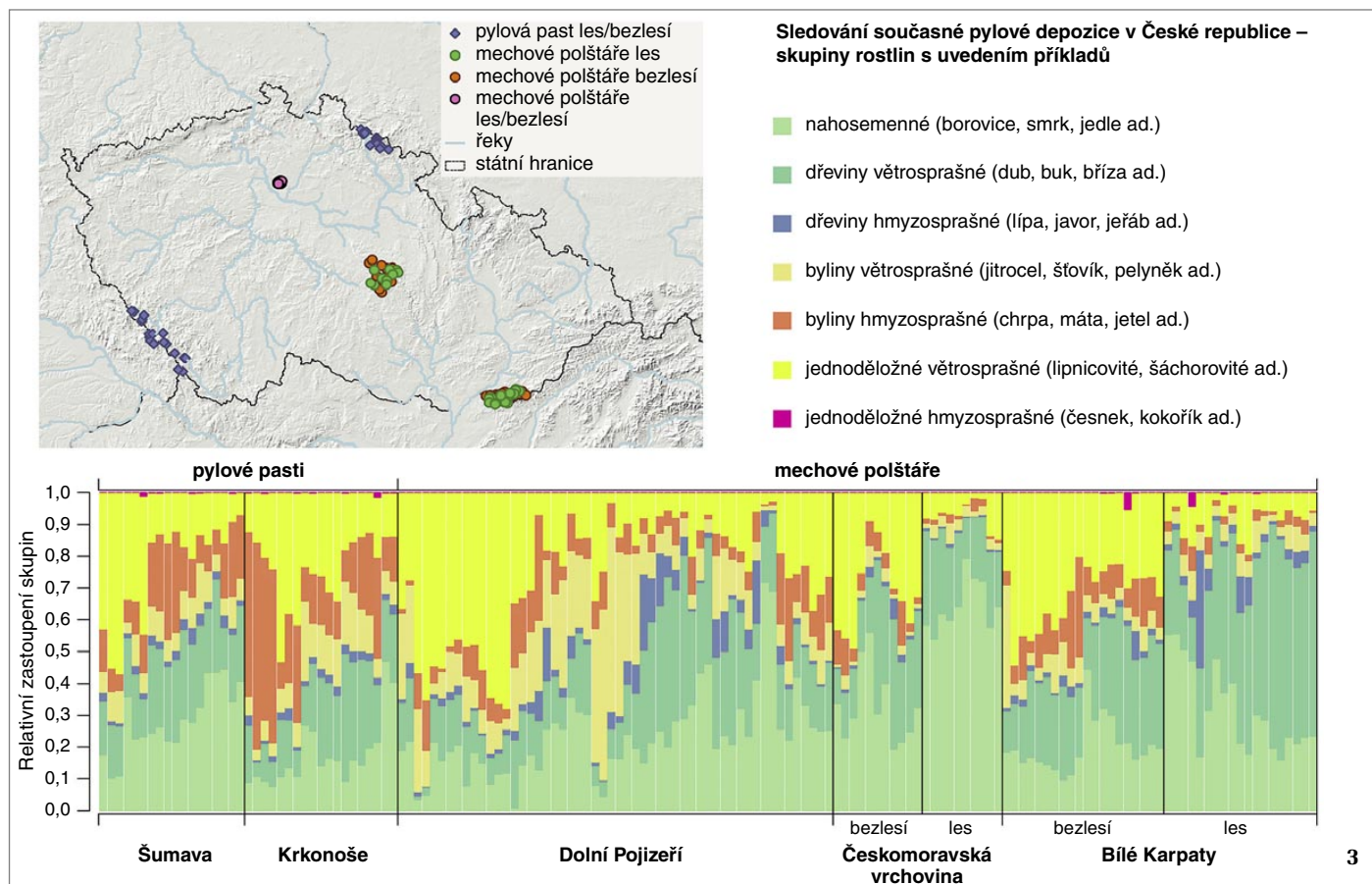
Studium současné depozice

Velikost pylových zrn se pohybuje od 10 do 150 μm a díky své hustotě se pyl ve vzduchu chová jako miniaturní vodní kapka. Je všudypřítomný a dosedá na povrch půdy, kde se na vzduchu biologickou aktivitou postupně rozkládá. Může se ukládat i v sedimentech, jako jsou dna jezer a rašeliniště, kde se bez přístupu vzduchu nerozloží, a poskytuje tak svědectví o minulé vegetaci. To je cíl, kvůli kterému má smysl sledovat současnou depozici pylu v krajině (obr. 3), hledat a matematizovat zákonitosti těchto komplexních dějů. Vývoj naší vegetace může být užitečným vodítkem pro ochranu přírody a pochopení vlivu člověka v minulosti.

Pyl ze sedimentů můžeme počítat v absolutních hodnotách – počet pylových zrn na centimetr čtvereční za rok. Ukládání rašeliny však není proces rovnoměrný. V suchých letech se pyl hromadí více než



1 a 2 Ježatý pyl pcháče/bodláku (*Cirsium/Carduus*) patří v paleoekologickém záznamu k těm vzácnějším druhům.



ve vlhkých a absolutní pylový spád v minulosti nelze spolehlivě odečíst. V těchto případech bereme relativní zastoupení. Pro kalibraci absolutního spadu používáme pylové pasti. Je to nádoba o objemu asi 5 l s kruhovým otvorem o známé ploše, která se pak použije ve výpočtu absolutního spadu pro daný rok, v němž je past exponovaná. Pro kalibraci v relativních měřítkách postačí vzorek půdy, mechů nebo hrabanky. Každá metoda má ale i úskalí. U mechových polštářů neznáme přesnou dobu expozice, něco se odplaví, něco se rozloží. U pylových pastí jsou problémem zvědavci z řad divoké zvěře, která pasti vyrvává, nebo turisté, kteří si je odnášejí na borůvky.

Je-li pylový spád měřen z pastí, v absolutním měřítku, lineárně odpovídá okolní biomase daného druhu. Ročně v Krkono-

ších a na Šumavě spadne na každý centimetr čtvereční 6 700 pylových zrn větrosprašných druhů a hmyzosprašných dřevin. Jde ale o medián a hodnoty mají značný rozptyl podle toho, kde se jednotlivé pasti nacházejí. Nejnižší průměrná hodnota (2 900 zrn/cm²/rok) je z arktalpínské tundry v Krkonoších, odkud jsou stromy relativně daleko, a ty, které tam rostou, stejně produkují málo pylu. Podobné, i nižší hodnoty jsou měřeny v současnosti v severní Skandinávii nebo v chladných výkyvech dob ledových. Nejvyšší hodnota (21 000 zrn/cm²/rok) pochází z šumavského lesa v nadmořské výšce kolem 800 m. V celoevropském měřítku je nejvyšší spád (v řádech vyšších desetitisíců) v pásu hemiboreálních lesů severního Polska a Pobaltí nebo ve Středozeří.

V okolí mechových polštářů i pylových pastí sledujeme okolní vegetaci a snažíme se zjistit vztah mezi zastoupením druhů ve vegetaci a zastoupením pylu ve vzorku, a to pro jednotlivé druhy, kde hlavním zájmem bývá pylová produktivita. Cílem jsou i ekologické charakteristiky druhového složení, např. zda druhová bohatost pylu odráží druhovou bohatost rostlin (Roleček a kol. 2021). Počítáme s tím, jak dobře se dané pylové zrno šíří. V těchto komplexních vztazích nejsou jen parametry samotného šíření (mimo jiné velikost pylu, výška rostliny a rychlost větru), ale i způsob, jak se pylové zrno ukládá. Pro ukládání pylu potřebujeme znát typ sedimentační pánve – rašeliníště nebo jezero – a její velikost. V jezerech probíhá míchání vodního sloupce, pyl i po dopadu na hladinu dále cestuje, v rašeliníšti

3 Mapa České republiky s vyznačením oblastí, kde proběhlo nebo probíhá sledování současné pylové depozice. Graf zobrazuje druhové složení jednotlivých vzorků podle uvedených skupin.

4 Relativní zastoupení dvou druhů bezlesých stanovišť na Českomoravské vrchovině a v Bílých Karpatech – ambrosie (*Ambrosia*) a pelyňku (*Artemisia*). Více viz V. Abraham a kol. (2022)

5 Ambrosie peřenolistá (*A. artemisiifolia*) – ruderalní druh původem ze Severní Ameriky. Nádraží Bubny, Praha-Holešovice

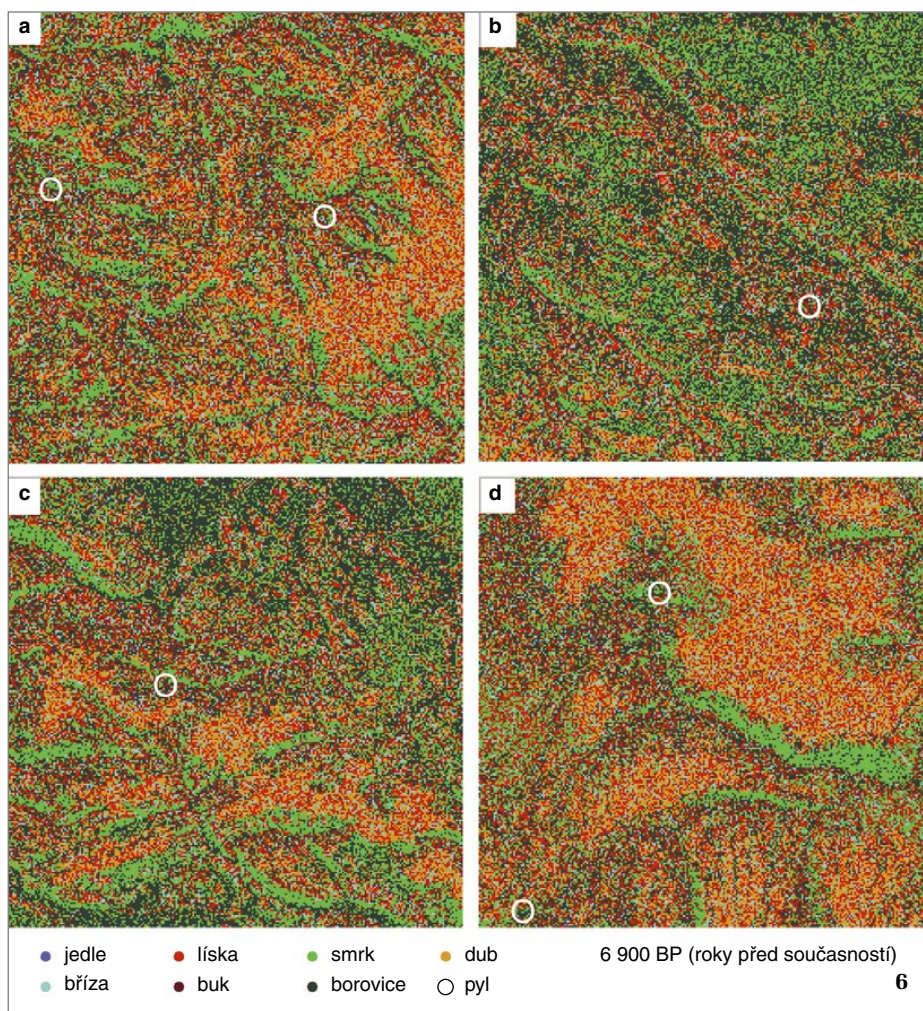
6 Rekonstrukční mapy pro křídové pískovce (lokality odběru vyznačeny v mapě kroužkem), strana jednoho čtverce má 2,5 km. České Švýcarsko (Pryskříčský důl, Eustach, obr. a), Máchův kraj (Ploučnice-bary, b), Český Ráj (Vlčí rok-le-Příhrady, c), Broumovsko (Velké Ohbí, Anenské údolí, d). Smrk obsadil pískovcové rokly. Poznáte, kde přesně se čtverce nacházejí? O rekonstrukci vegetace více v práci V. Abrahama a kol. (2023)

se přilepí na stélky mechu. Pylové zrno ve velké sedimentační pánvi znamená, že nespadlo z blízkého prašníku, ale muselo urazit nějakou vzdálenost, minimálně tu od kraje pánve do jejího středu, a to pro interpretaci hodně znamená. Typ a velikost pánve jsou ve skutečnosti jediné dva parametry, které můžeme do výpočtu zadat, protože je současné modely nabízejí. Situace je ale poněkud komplexnější.

To se dá ilustrovat na našich studiích z Bílých Karpat a Českomoravské vrchoviny. Polovina mechových polštářů byla vždy na loukách, druhá polovina v lesích, avšak pro druhy otevřených stanovišť, ambrosii (*Ambrosia*) a pelyněk (*Artemisia*), vyšel pyl vyšší v lese (obr. 4). K interpretaci nás dovedl malý pyl obou druhů, který se dobře šíří na velké vzdálenosti. Ambrosii se nám nepodařilo zachytit v současné vegetaci v kilometrovém okruhu na žádné z lokalit. Pyl ambrosie musel docestovat z oblasti jejího masivního výskytu až z jižního Slovenska. K vyšším hodnotám pylu ambrosie a pelyňku v lesích přispěly koruny stromů, na kterých se zachytil. Ulpělý pyl na olistění pak dělá smysl do lesního opadu, anebo zůstal přilepený na listech a jehlicích a spadl tam až na konci vegetační sezony. Stromy zafungovaly na vítr z jihovýchodního směru podobně jako odšívovací hřeben na vlasy. Podívali jsme tak přehlížený a překvapivý způsob ukládání pylu. Ještě bude chvíli trvat, než třeba zjistíme, zda mají jehličnaté lesy větší kapacitu zachycovat pylová zrna ze vzduchu než porosty listnaté. Další dobu pak bude trvat, než začneme s tímto empirickým zjištěním počítat.

Šíření pylu v paleoekologických rekonstrukcích

Disperzně-depoziční modely v sobě obsahují šíření a ukládání pylu. Pro šíření pylu se používají dva disperzní modely, Gaussův a Lagrangeův, které byly vyvinuty pro sledování cest škodlivin v kouřové vlečce. Ta je zpravidla unášena ve směru větru, ale u rostlin v minulosti směr větru neznáme, oblak se šíří všemi směry. Gaussův model vypouští oblak pylu, jehož tvar odpovídá, jak už název napovídá, nor-



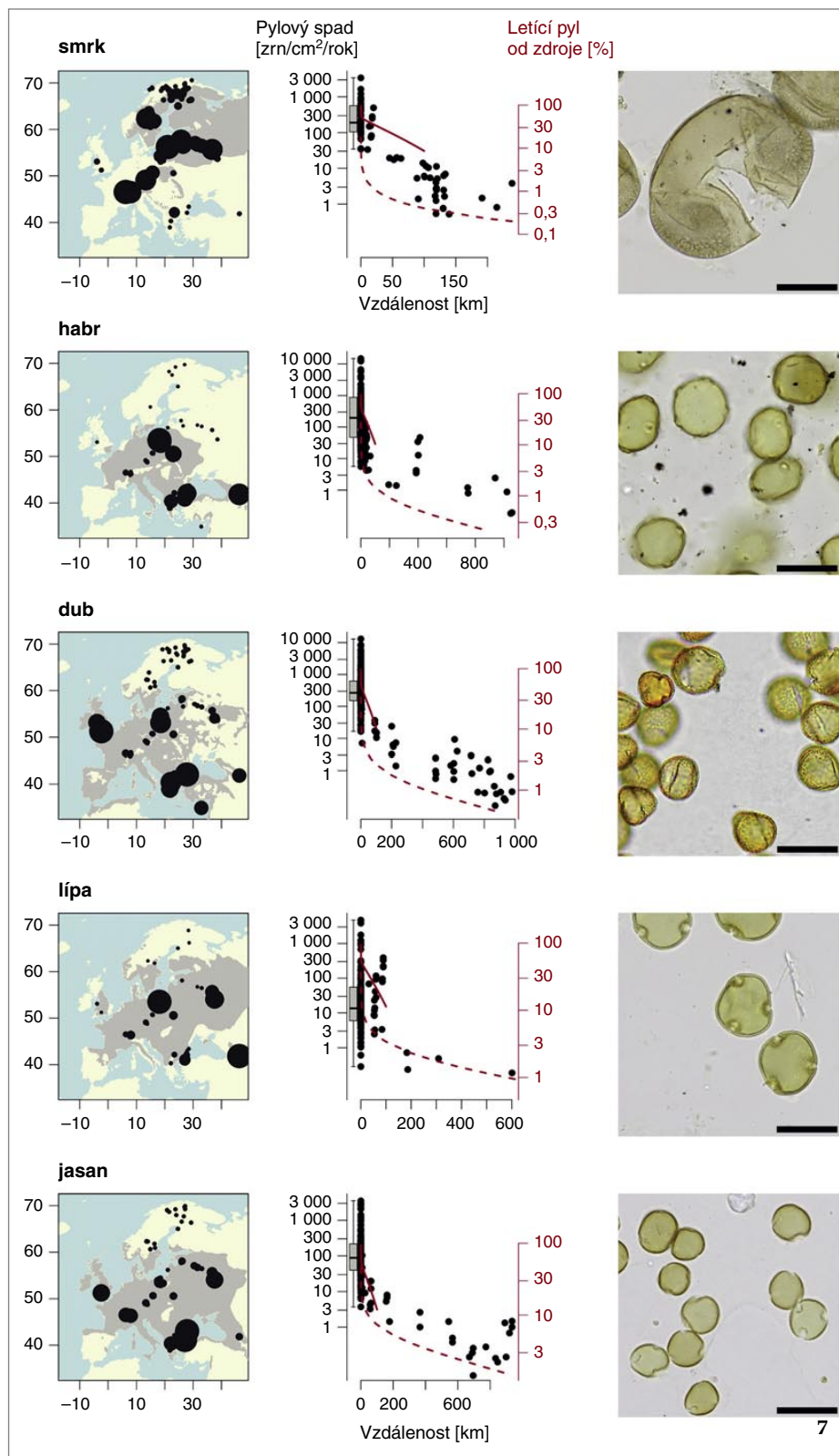
málnímu rozdělení ve všech třech směrech. Je o hodně jednodušší v tom, že je dán rovnicí, která jde vyřešit v tabulkovém editoru. Lagrangeův disperzní model vypouští z rostliny pylová zrna jednotlivě, vertikálními pohyby se zrno dostává z korun stromů do mezní vrstvy atmosféry. Horizontální pohyb je modelován každému zrnu zvlášť rychlostí větru, třecími konstantami a turbulencemi. Výpočet je nesnadný a pro nás řadové uživatele byla vytvořena tabulka, kdy máme pro všechny velikosti pylových zrn křivku šíření – jak rychle se ztrácí pyl ze vzduchu směrem od zdroje (0–100 km). Je komplexnější i v tom, že uvažuje výšku stromů zhruba 9–14 m, kdežto implementace Gaussova modelu do pylové analýzy má výšku nulovou.

Způsob použití těchto disperzně-depozičních modelů v interpretaci pylové analýzy je stejný. Zastoupení pylu na určitém místě se rovná zastoupení příslušného druhu v okolní vegetaci vynásobeného o pylovou produktivitu a disperzně-depoziční konstantu. Pokud známe vegetaci i pyl a např. si chceme zjistit pylovou produktivitu, vegetaci odečteme v koncentrických prstencích. Podle vzdálenosti prstence a druhu vybereme příslušnou konstantu a násobíme zastoupením. Disperzně-depoziční modely jsou vlastně jen o trochu rozšířené vzdálenostní vážení. Pokud rostlina roste blízko, má větší váhu na množství pylu ve vzorku než ta rostoucí dále. Máme-li pylové spektrum z dob minulých a chceme si spočítat vegetaci, dělíme zastoupení pylu příslušnou pylovou produktivitou a disperzně-depoziční konstantou. Rekon-

strukce vegetace může probíhat i tak, že generujeme vegetační mozaiku do různých krajinných typů (např. podle reliéfu, půdy, nadmořské výšky) a z každého vegetačního scénáře dostaneme za pomoci pylové produktivity a disperzně-depoziční funkce hypotetický pylový spád. Ten srovnáme s reálným pylovým spádem a nakonec zvolíme scénář nejbližší našim pylovým spektrům. Tímto postupem bylo možné vytvořit rekonstrukční mapy pro vybrané pískovcové oblasti. Na příkladu je uveden střední holocén a jeho časové okno od 7 400 – 6 400 BP (před současností, resp. před r. 1950), tedy 5450–4450 př. n. l., kdy se do nížin začíná šířit smrk (*Picea*, obr. 6). V pískovcových oblastech obsazuje rokly, kdežto dub (*Quercus*) s lískou (*Corylus*) zůstávají na vyvýšených platěch. V rovinatém terénu nivy Ploučnice a v okolí Příhrady dominuje borovice (*Pinus*). Zdá se, že dřeviny umějí číst reliéf poměrně přesně, rozpoznáte podle nich reliéf ve čtvercích? Pro kontrolu můžete umístění čtverců dohledat na mapě podle lokalit, odkud jsme pylové záznamy vyvrtali/vykopali (<https://botany.natur.cuni.cz/palycz/>).

Který model vybrat?

Mohli bychom si myslet, že hrubší zjednodušení v případě Gaussova modelu by vzhledem k lepší pochopitelnosti mohlo stačit. Rozhodnutí o volbě disperzního modelu ale není jednoduché, protože potřebujeme síť pylových pastí, ze kterých bude různá vzdálenost k nejbližší populaci. Pro velké vzdálenosti vegetační data nebudou, nebo podstatně zhrubnou. Jediná možnost,



7 Mapa rozšíření druhu (šedá) a pylový spad v jednotlivých pastech (velikost tečky). Graf pylového spadu (v logaritmické škále) na vzdálenosti od hranice areálu, rozdělení hodnot v rámci areálu (= 0 km) přibližuje krabicový diagram. Křivky šíření (červeně) pro Lagrangeovský (plná linie) a Gaussovský (čárkovaná) model zobrazují, kolik procent pylu zbývá v ovzduší na různých vzdálenostech. Pylová zrna, délka měřítka je 30 µm. Srovnajte velikosti zrn se špičatostí Gaussovské křivky šíření. Oba výše uvedené způsoby modelování šíření částic ovzduším se svým přístupem diametrálně liší. Gaussovský model počítá s odrazem částic od zemského povrchu a Gaussovským rozdělením částic ve vertikálním a horizontálním směru. To může fungovat pro klikatící se kouřovou vlečku se škodlivinami v rovné krajině bez překážek, ale složitější reliéf a proudění v různých vrstvách atmosféry Gaussovský model už jen těžko postihne. Lagrangeovský model počítá trajektorii pro každou částici zvlášť a celková trajektorie kouře (resp. oblaku pylu) je vypočtena z výsledného rozložení částic a jejich koncentrací v prostoru. Blíže v textu a podrobněji viz V. Abraham a kol. (2021). Snímky a orig.: V. Abraham

u Gaussovského méně a rozdíl se prohlubuje s vyšší rychlostí klesání pylového zrna, která úměrně odpovídá jeho velikosti. Znamená to, že Gaussovský model podceňuje šíření velkých pylových zrn. Přílišný důraz na velikost pylového zrna pro jeho šíření neodpovídá našim sledováním, a proto volíme Lagrangeovský model, který disperzi velkých zrn tak nepodceňuje.

Kromě ročního rozlišení pastí pro kalibraci paleoekologických výstupů se pylový monitoring provádí i s kratší frekvencí zpravidla týdnů až dnů. Pyl se ze vzduchu nasává pomocí volumetrického lapače Burkard a data v první řadě slouží pro varování před výskyty alergenů v ovzduší. V druhé řadě lze data použít pro studium šíření pylových zrn na stovky až tisíce kilometrů. Jedním z modelů je HYSPLIT (Hybrid Single-Particle Lagrangian Integrated Trajectory) model, který také pracuje s Lagrangeovským modelem. Tato implementace není obecná, ale vstupuje do ní mnoho známých parametrů z aktuální meteorologické situace, např. rychlost nebo směr větru. Jednotlivá zrna lapená v konkrétní den např. na začátku vegetační sezony v arktických oblastech se pak propojují se zdrojovými populacemi v květu skrze klikatou trajektorii vytvořenou modelem HYSPLIT.

Až příští rok najdete žlutý povlak na karoseriích automobilů, můžete začít rozplétat způsob šíření pylu. I běžný školní mikroskop pomůže odhalit vzdušné vaky většiny nahosemenného pylu, ten to bude nejpravděpodobnější. Kolik ho může být na centimetr čtvereční a kde jsou zdrojové rostliny? Není žlutý povlak přímo pod korunami stromů, nepřitekl do kaluže odněkud daleka? Pak muselo dojít k šíření větrem.

Článek vznikl s podporou projektu Technologické agentury ČR v programu Prostředí pro život (č. SS07010074).

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

jak si srovnat šíření pylu z empirických dat s teoretickými modely, je změna z našeho národního měřítka na kontinentální škálu a přesah za hranice areálu rozšíření. Toho se podařilo docílit mezinárodní iniciativou Pollen Monitoring Programme, do které je zapojen i Botanický ústav AV ČR.

Jak ukazuje obr. 7, pylový spad s rostoucí vzdáleností od hranice areálu klesá, ale mějme v patrnosti logaritmickou škálu na vertikální ose. Neostřími daty nebudeme nic prokládat a jen si obě křivky šíření zobrazíme přes data, abychom dostali alespoň nějakou představu, jak fungují. Srovnáme-li obě vertikální osy, 100 % pylu zůstávajícího ve vzduchu by se mělo na-

cházet přímo u zdrojových rostlin. Možná vás zarazí, proč to neodpovídá maximu pylového spadu. Důvodem je malé podezření, že některé pasti v rámci areálu byly umístěny pod koruny stromů. Modely šíření pylu pracují jen s tou částí zrn, kterou unáší vítr nad korunami stromů. Pokud se past dostane pod koruny, množství zrn vypadlých bez příčinění větru řádově převyšuje komponentu unášenou větrem, a musíme ji proto ignorovat. Gaussovský model je špičatější než Lagrangeovský – čárkovaná křivka jde dolů strměji než plná. U všech druhů podle Lagrangeovského modelu zůstává ve vzduchu přibližně 10 % pylu na 100 km od zdrojových rostlin, kdežto