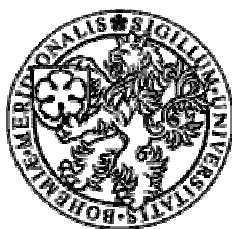


Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity  
v Českých Budějovicích



Magisterská diplomová práce

Srovnávací studie blízce příbuzných druhů  
z čeledi *Asteraceae*  
s rozdílným invazním statusem



Simona Šafarčíková  
2008

Vedoucí práce: RNDr. Stanislav Mihulka, PhD.

Šafarčíková, S. (2008): Srovnávací studie blízce příbuzných druhů z čeledi *Asteraceae* s rozdílným invazním statusem. [Comparative study of closely related *Asteraceae* species with different invasive status. Master thesis, in Czech.] 51 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:** Complex of 4 closely related *Asteraceae* species with different invasive status (native *Bidens tripartita*, casual aliens *Cosmos bipinnatus*, *Coreopsis tinctoria* and invasive alien *Bidens frondosa*) was studied to clarify the invasive success of *Bidens frondosa* and to assess the invasive potential of both unsuccessful aliens. Among studied characteristics were included: reproductive traits (germination in different regimes, seed viability and seed production), growth characteristics (relative growth rate, biomass production and height of adult plants), tolerance to drought and competitive ability. The applied part was focused on the impact of *Bidens frondosa* on species diversity of invaded communities.

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím pramenů 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 jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, 4. ledna 2008

Simona Šafarčíková

**Poděkování:** Poděkování patří Martinovi Hejdovi, Janě Jersákové, Evě Kaštovské, Staníkovi Mihulkovi, Haně Šantrůčkové a Majce Šmilauerové za ochotu konzultovat dílčí metodiky; pracovníkům Správ CHKO a NP za informace o chování *Bidens frondosa*; Matějovi Lövymu za pomoc v terénu; Jirkovi Jiroutovi a Bari Vašákové za občasné obsluhování rostlin ve skleníku; Simči Polákové za vyzrazení tajemství, jak na statistiku, a Zdendovi Vernerovi za pomoc v boji s tuze „elegantním“ programem Microsoft Word.

Chci poděkovat rostlinám *Theobroma cacao* a *Vitis vitifera* subsp. *vinifera*, které přispěly k zachování duševního zdraví, a *Camellia sinensis* a *Coffea* sp., jež se postaraly o bdělou mysl. Tisíce díky přísluší speciální odrůdě *Pyrus communis*, která mě zásobovala bezva (vý)plody a bez výraznějšího hudrání pomáhala ve všech výše zmíněných sférách.

Speciálně děkuji svému školiteli Staníkovi Mihulkovi, celé své skvělé rodině a přátelům Bari, Kozínovi I., Čumáčkovi, opavské čtyřce a spřízněné duši Tomíka III. Hrušato-Bešty.

# OBSAH

1. ÚVOD.....	1
1.1 Biologické invaze.....	1
1.2 Rozsah a přístup ke studiu invazí.....	2
1.3 Černé skříňky invazních druhů.....	3
1.4 Aplikovaná invazní ekologie – vliv invazní rostliny na druhovou bohatost společenstev a útlumový management.....	4
1.5 Čeleď <i>Asteraceae</i> .....	5
1.6 Cíle práce.....	6
2. MATERIÁL A METODIKA.....	7
2.1 Studované taxony.....	7
2.1.1 Dvouzubec černoplodý ( <i>Bidens frondosa</i> ).....	7
2.1.2 Krásnoočko barevné ( <i>Coreopsis tinctoria</i> ).....	8
2.1.3 Krásenka zpeřená ( <i>Cosmos bipinnatus</i> ).....	8
2.1.4 Dvouzubec třídlílný ( <i>Bidens tripartita</i> ).....	8
2.2 Původ semen.....	9
2.3 Metodiky jednotlivých pokusů.....	9
2.3.1 Klíčivost v závislosti na světelném režimu.....	9
2.3.2 Vitalita semen.....	10
2.3.3 Klíčivost v závislosti na teplotě uskladnění semen.....	11
2.3.4 Produkce semen.....	12
2.3.5 Relativní růstová rychlost.....	13
2.3.6 Výška dospělých rostlin.....	13
2.3.7 Tolerance semenáčků k suchu.....	14
2.3.8 Kompetiční schopnost rostlin.....	15
2.4 Metodika – aplikovaná část.....	16
2.4.1 Vliv invazního <i>Bidens frondosa</i> na druhovou bohatost společenstev.....	16
2.4.2 Potřeba útlumového managementu <i>Bidens frondosa</i> .....	16
2.5 Zpracování dat.....	17
3. VÝSLEDKY.....	18
3.1 Základní část.....	18
3.1.1 Klíčivost v závislosti na světelném režimu.....	18
3.1.1a Celková klíčivost.....	18
3.1.1b Vývoj klíčivosti v čase.....	18
3.1.2 Vitalita semen.....	20
3.1.3 Klíčivost v závislosti na teplotě uskladnění semen.....	20
3.1.3a Celková klíčivost.....	20
3.1.3b Vývoj klíčivosti v čase.....	21
3.1.4 Produkce semen.....	23

3.1.4a Celkový počet semen a úborů na rostlinu, průměrný počet semen na úbor.....	23
3.1.4b Celkový počet semen a úborů 1.-4. řádu, průměrný počet semen na úbor 1.-4. řádu.....	24
3.1.5 Relativní růstová rychlost.....	26
3.1.5a Hodnoty relativní růstové rychlosti.....	26
3.1.5b Množství vytvoření biomasy .....	26
3.1.6 Výška dospělých rostlin.....	27
3.1.7 Tolerance semenáčků k suchu.....	28
3.1.7a Vliv vodního režimu na množství biomasy a poměr prýt:kořen.....	28
3.1.7b Vliv vodního režimu na stupeň kondice .....	31
3.1.7c Přežívání semenáčků .....	31
3.1.8 Kompetiční schopnost rostlin.....	32
3.2 Výsledky – aplikovaná část.....	33
4. DISKUZE .....	34
4.1 Charakteristiky související s generativní reprodukcí .....	34
4.1.1 Klíčivost semen v závislosti na světelném režimu.....	34
4.1.2 Vitalita semen .....	36
4.1.3 Klíčivost semen v závislosti na teplotním režimu uskladnění .....	36
4.1.4 Produkce semen .....	38
4.2 Růstové charakteristiky .....	38
4.2.1 Relativní růstová rychlost.....	38
4.2.1 Výška dospělých rostlin.....	39
4.3 Tolerance k suchu.....	39
4.4 Kompetiční schopnost .....	41
4.5 Aplikovaná část .....	41
4.5.1 Vliv invazního <i>Bidens frondosa</i> na druhovou bohatost společenstev .....	41
4.5.2 Potřeba útlumového managementu <i>Bidens frondosa</i> .....	42
4.6 Invazní chování <i>Bidens frondosa</i> .....	43
4.7 Neinvazní chování <i>Cosmos bipinnatus</i> a <i>Coreopsis tinctoria</i> .....	44
4.7.1 <i>Coreopsis tinctoria</i> .....	44
4.7.2 <i>Cosmos bipinnatus</i> .....	44
5. ZÁVĚR .....	44
6. LITERATURA .....	46

# 1. ÚVOD

## 1.1 Biologické invaze

Slovo invaze pochází z latinského slovesa *invadere*, které znamená vniknout, jít dovnitř, udeřit, zabírat. Ještě relativně nedávno byl tento pojem spojen především s válkou a při jeho vyslovení člověku většinou vytanula na mysli invaze vojenská. Během několika posledních desetiletí se termín invaze dostal do vědeckých kruhů. Vědci si jej osvojili pro popis fenoménu, kdy do nového prostředí místo krvelačných válečníků pronikají rostliny, živočichové a další živé organismy, často s důmyslnou výzbrojí, která jim umožňuje rychlé vítězství nad domácími druhy a ovládnutí nového území.

Druhy pronikají do nových areálů svépomocí nebo následkem záměrného či neúmyslného zavlékaní člověkem (Ruiz & Carlton 2003) a děje se tak odjakživa. Ovšem od dob zámořských objevů do současnosti začal transport druhů z jednoho konce světa na druhý nabírat na intenzitě. Dnešní prudké tempo invazí můžeme přičíst na vrub lidské činnosti a zařadit ho mezi nejzásadnější ovlivnění pozemských ekosystémů člověkem (Rejmánek 1996). Rychlý mezinárodní obchod a zvýšená mobilita obyvatel se odrazily v narůstajícím počtu invazí nepůvodních druhů (Chen & Xu 2001).

Vědecká obec se začala invazní tematikou zabírat v 2. polovině minulého století. Za zakladatele disciplíny se považuje britský zoolog Charles Elton a jeho kniha z r. 1958 „Ekologie invazí živočichů a rostlin“ (Richardson 2006). V ČR se o výzkumu invazních druhů hovoří od 60tých let 20. století (Pyšek & Prach 2003). Od 80tých let pak odvětví invazní ekologie zažívá v celém světě bouřlivý rozvoj (Richardson 2006, Pyšek & Richardson 2007). Počet vědeckých prací narůstá geometrickou řadou. A není divu, neboť problematika invazí čítá řadu dobrých důvodů, proč jí věnovat pozornost. Studium invazních druhů jakožto výjimečných příkladů evolučních i ekologických dramatických změn znamená atraktivní příležitost pro evoluční biology či ekology (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Fenomén se těší zájmu biologů zabývajících se ochranou přírody kvůli často diskutovanému výroku, že invaze představují po úbytku a destrukci stanovišť druhou největší hrozbu pro světovou biodiverzitu (Williamson 1999, Richardson et al. 2000, Chytrý et al. 2005). Invazní druhy přitahují pozornost v neposlední řadě také proto, že jejich potlačování a kontrola stojí nemalé peníze (Mack et al. 2000), např. pro USA se roční přímé ekonomické

ztráty odhadují na 138 miliard USD, tzn. cca 1,37% HDP (Pimentel et al. 2000). Pro Čínu byla stanovena výše celkových finančních škod za rok 2000 na 14,45 miliard USD, tzn. cca 1,36% HDP (Xu et al. 2006).

## 1.2 Rozsah a přístup ke studiu invazí

Rozvoj odvětví invazní ekologie se odrazil v nárůstu počtu publikovaných prací a v rozšíření studovaného spektra. V základní linii bádání se setkáváme s případovými studii, které se snaží získat co nejdetailnější informace o konkrétní invazní rostlině, např. druhem *Heracleum mantegazzianum* se zabývá Pyšek (1991), Pyšek et al. (1995a; 2007), Krinke et al. (2005), Moravcová et al. (2006), Pergl (2006), Perglová (2006) a spousta dalších. Takové výsledky však bývá těžké generalizovat (Rejmánek & Richardson 1996, Williamson 1999). Práce většího měřítka popisují a analyzují nepůvodní flóry konkrétních území, např. Rabitsch & Essl (2006) rozebírají skladbu rakouských cizích druhů. Dále vznikají národní seznamy nepůvodních druhů, např. pro Českou republiku Pyšek et al. (2002).

Mimo jmenované klasiky můžeme narazit na nespočet různě zaměřených prací, např. vliv invazních rostlin na cykly živin v půdě studuje Ehrenfeld (2003), export diaspor nepůvodních druhů z měst automobilovou dopravou řeší von der Lippe & Kowarik (2007), na pozitivní interakce mezi invazními druhy si posvětili Simberloff & von Holle (1999). Dále se v invazní ekologii začalo hojně využívat molekulárních metod, které slouží např. k vysvětlení hybridizace a introgrese v průběhu invazního procesu (Petit 2004). Na oblibě získávají programy modelující šíření druhu krajinou (Hastings et al. 2005) nebo predikční modely, které simulují budoucí průběh invaze.

V centru dění však zůstávají 2 tradiční otázky: 1) Jaká společenstva či stanoviště jsou náchylnější k invazi? 2) Jaké vlastnosti a okolnosti mohou vysvětlit či předpovědět invazní chování druhů? Ve snaze zodpovědět druhou otázku se často používají tzv. srovnávací studie. Jejich účelem je nalézt výčet charakteristik invazního druhu, které ho odlišují od ostatních srovnávaných rostlin, a na základě těchto zjištěných vlastností objasnit či predikovat invazní chování. Vzrůstající počet publikovaných prací a databází umožnil porovnat širokou škálu druhů v rámci tzv. mnohodruhových srovnávacích studií (Pyšek & Richardson 2007), např. Sutherland (2004) pracuje s 10 znaky u 19 960 druhů rostoucích

v USA, aby odpověděl na otázku, co dělá plevel plevelem. Druhý přístup operuje v menším měřítku a spočívá ve studování několika druhů jednoho rodu (kongenerů) nebo blíže příbuzných druhů v rámci čeledi. Tento pohled naznačuje, že malé rozdíly v biologii blíže příbuzných druhů mohou společně s charakterem stanoviště vést k různým četnostem a modelům rozšíření v novém areálu (Thébaud et al. 1996). Výhodu tohoto postupu představuje eliminace fylogenetických rozdílů, které komplikují mezidruhová srovnání (Rejmánek & Richardson 1996). Nejčastěji se porovnávají nepůvodní a domácí druhy, např. Goergen & Daehler (2002), King & Wilson (2006); nepůvodní rostliny v primárním a sekundárním areálu, např. Mihulka (2001), Bastlova & Kvet (2002), Zou et al. (2007); sady blíže příbuzných nepůvodních druhů s rozdílným invazním statusem, např. Forcella et al. (1986), Thébaud et al. (1996), Mihulka & Pyšek (2001), Mihulka et al. (2003), Richardson (2006). Soubor nepůvodních rostlin s rozdílným invazním statusem někdy zahrnuje i domácí druh, např. Leishman & Thompson (2005). Stejného přístupu se držela i tato srovnávací studie blíže příbuzných druhů čeledi *Asteraceae*.

### 1.3 Černé skříňky invazních druhů

Binggeli (1994) nebo Pyšek (1995) definují invazní druh jako druh cizího původu, který se na stávajících lokalitách dokáže samostatně udržovat a šíří se na lokality nové. Tato práce se drží definice autorů Richardson et al. (2000), kteří popisují 3 kategorie nepůvodních rostlin: 1) přechodně zplaňující druh („casual“), který příležitostně přežívá bez podpory člověka, ovšem pouze dočasně; 2) zplanělý druh („naturalized“), který se trvale množí a udrží populaci déle, než trvá jeho životní cyklus; 3) invazní druh („invasive“), který zplaněl a produkuje početné plodné potomstvo pronikající relativně daleko od mateřské rostliny.

Pouze určité procento nepůvodních rostlin získá status invazního druhu, např. tzv. pravidlo deseti („The tens rule“) říká, že 1 z 10 zavlečených rostlin nebo živočichů přechodně zplaní, dále že 1 z těchto 10 dočasně zplanělých druhů zplaní trvale a konečně že 1 z 10 trvale zplanělých organismů se začne invazně šířit (Williamson & Fitter 1996a). To si žádá otázku, proč se některé druhy stanou invazními, zatímco jiné nikoliv. Zpravidla se jedná o souhrn mnoha faktorů, přičemž k těm nejdůležitějším se počítají biologické charakteristiky daného druhu, např. morfologické, ekologické nebo fyziologické znaky. U invazní rostliny se

předpokládají vlastnosti, které ji zvýhodňují oproti domácím druhům. Soubory vlastností, které stojí za úspěšností, se druh od druhu liší, proto je obtížné nalézt obecné rysy invazní rostliny, např. při analýze neofytů České republiky se ukázalo, že úspěšné šíření je spojeno s výškou, životní formou a schopností kompetice (Pyšek et al. 1995b). U různých skupin mají jiné znaky jinou váhu, např. Rejmánek (1996) uvádí jako zásadní vlastnosti invazních stromů nízkou hmotnost semen, krátké juvenilní období a krátký interval mezi semennými roky.

U několika charakteristik panuje relativní shoda, že by mohly zdůvodňovat invazní chování rostlin. Často se jako relevantní vlastnosti vyjmenovávají výška (Williamson & Fitter 1996b), tendence k R nebo C-R strategii, brzká reprodukční zralost, vysoká plodnost, rychlé rozmnožování, značná schopnost šíření (Rejmánek 1995), schopnost vegetativní i generativní reprodukce, fenotypová plasticita (Baker 1974).

Pyšek & Richardson (2007) ve svém přehledu mnohodruhových srovnávacích studií za období 1995-2005 pro většinu případů uvádějí výšku, schopnost vegetativního rozmnožování, časně a dlouhotrvající kvetení a atraktivitu pro člověka jako vlastnosti podporující invazní chování. Autoři podpořili dřívější hypotézu Pyšek & Jarošík (2005), že čím delší dobu nepůvodní druh stráví v novém areálu, tím větší má šanci na intenzivní šíření. Na základě rekapitulace srovnávacích studií blízce příbuzných druhů Pyšek & Richardson (2007) zjistili, že s invazním chováním souvisí: výška, rychlý růst, schopnost nepohlavní reprodukce, rychlost fotosyntézy, schopnost využít nadbytku vody nebo živin (dusík, fosfor), specifická listová plocha, časně a dlouhotrvající kvetení, vysoká plodnost, způsob rozšiřování diaspor, klíčivost, přežívání semenáčů, dormance semen, trvanlivost a velikost semenné banky, tolerance k okusu a ohni.

V rámci této srovnávací studie blízce příbuzných druhů byly studovány tradiční znaky jako vlastnosti spojené s generativní reprodukcí, růstové charakteristiky a kompetiční schopnost rostlin. Pozornost byla věnována i méně obvyklé záležitosti – toleranci k suchu.

## 1.4 Aplikovaná invazní ekologie – vliv invazní rostliny na druhovou bohatost společenstev a útlumový management

Po aplikovaných poznatcích invazní ekologie volá zejména ochránářská praxe. Nejčastěji zaznívají otázky: Jak a zda vůbec lze předpovědět invazního chování konkrétního



druhu? Jak určitý druh ovlivňuje složení a druhovou bohatost společenstev a do jaké míry může ohrozit jejich stabilitu? Existuje způsob, jak se nežádoucího druhu zbavit? Jak se to dělá a kolik to bude stát? Aplikovaný výzkum biologických invazí se často tak zabývá predikcemi, monitorováním a aktivní kontrolou šíření cizích druhů v sekundárních areálech (Hauxwell et al. 2004).

Omezování šíření a postupná likvidace porostů invazních rostlin je součástí tzv. útlumového managementu, který probíhá v řadě chráněných území. V ČR se běžně provádějí asanace *Heracleum mantegazzianum*, *Reynoutria* sp., *Impatiens glandulifera*, *Solidago* sp., *Pinus strobus*, *Robinia pseudacacia* etc. Z méně často potlačovaných druhů např. v CHKO Jeseníky tlumí *Rudbeckia laciniata* (Věra Kavalcová, písemné sdělení), v CHKO Labské pískovce *Telekia speciosa* (Petr Bauer, písemné sdělení), v CHKO Slavkovský les *Syringa vulgaris* (Přemysl Tájek, písemné sdělení). Náklady se různí v závislosti na typu pracovní síly etc., např. v CHKO Kokořínsko likvidují křídlatky (*Reynoutria* sp.) kosením vlastními silami a náklady odpovídají ceně materiálu (Hana Urbanová, písemné sdělení); v CHKO Beskydy eliminují křídlatky postřikem Roundup-Biaktiv v celkové sumě 800 000.- Kč/rok (Milan Škrott, písemné sdělení).

Než se proti konkrétní invazní rostlině rozhodneme zakročit, hodí se vědět, zda druh nějaké riziko skutečně představuje, abychom nebojovali s větrnými mlýny jako rytíř don Quijote de la Mancha. Zatímco negativní vlivy na zdraví obyvatel a hospodářskou produkci bývají poměrně evidentní, dopady na funkčnost ekosystému a druhovou bohatost se odhadují podstatně hůře, o čemž svědčí i malý počet publikací na toto téma.

Vliv invazního druhu na diverzitu společenstva se sleduje v rámci vymezených ploch, které se liší pouze přítomností studovaného druhu, např. Hejda & Pyšek (2006). Druhý způsob spočívá v experimentálním odstranění invazní rostliny z poloviny srovnávaných ploch, např. Hejda & Pyšek (2006), Hulme & Bremner (2006). Posledně jmenovaný přístup byl použit i v rámci této práce.

## 1.5 Čeleď *Asteraceae*

Hvězdicovité (*Asteraceae*) se považují za nejpočetnější čeleď kvetoucích rostlin na světě. Odhad počtu druhů se v současnosti pohybuje kolem 23 000 (Heywood 1993,

Stevens 2007), což odpovídá přibližně 10 % světové flóry. U evolučně odvozených hvězdnicovitých rostlin se vyvinula řada morfologických znaků, které by jim mohly poskytovat ekologické výhody (Cronquist 1981). Univerzální znaky čeledi vyjmenovává např. Pyšek (1997): vysoký podíl autogamie a autochorie, menší závislost na vodě, schopnost vegetativního šíření.

Čeleď *Asteraceae* se jeví jako ideální objekt pro studium invazí mj. proto, že obsahuje největší počet invazních druhů středoevropské flóry (Pyšek et al. 1995b) a zahrnuje řadu blízké příbuzných nepůvodních druhů, které se liší v úspěšnosti. Z čeledi se rekrutují vysoké počty invazních rostlin i celosvětovém měřítku (Heywood 1989). Pyšek (1997) uvádí, že mezi hvězdnicovité patří 13,5% světových nepůvodních druhů. Srovnáním této hodnoty s podílem čeledi na světové flóře (cca 10%) vyplývá, že čeleď má v nepůvodních květenách mírně zvýšené zastoupení. Z analýzy invazní flóry Kalifornie vyšla čeleď *Asteraceae* jako druhá nejčastější skupina (18%), hned po travách, *Poaceae* (22%) (Bossard et al. 2000).

Vysoké procento úspěšných invazních druhů napříč čeledí *Asteraceae* se pokoušelo odůvodnit už několik prací (Heywood 1989). Pyšek (1997) nachází mezi nepůvodními zástupci čeledi velké množství terofytů a C nebo CR strategií. Zatímco na porovnání domácích versus cizích druhů této čeledi čas od času narazíme, srovnávací studie úspěšných a neúspěšných nepůvodních hvězdnicovitých rostlin nebyly až na výjimky (Thébaud et al. 1996, Muth & Pigliucci 2006) publikovány.

## 1.6 Cíle práce

Zajímaly mne především tyto otázky:

- 1) Liší se zájmové druhy ve sledovaných vlastnostech a jak?
- 2) Které ze studovaných charakteristik zvýhodňují *Bidens frondosa* a mohly by se podílet na jeho invazním chování?
- 3) Ovlivňuje invazní *Bidens frondosa* druhovou bohatost společenstev a jaké riziko v rámci ČR představuje?
- 4) Jaký invazní potenciál mají přechodně zplaňující *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus*?

## 2. MATERIÁL A METODIKA

### 2.1 Studované taxony

Byl zvolen soubor čtyř druhů z čeledi *Asteraceae* (1 původní představitel a 3 nepůvodní zástupci české flóry, kteří mají podle autorů Pyšek et al. (2002) odlišný invazní status): 1) nepůvodní invazní *Bidens frondosa*; 2) nepůvodní přechodně zplaňující *Coreopsis tinctoria*; 3) nepůvodní přechodně zplaňující *Cosmos bipinnatus*; 4) původní *Bidens tripartita*. Podle fylogenetických studií, např. Ryding & Bremer (1992) nebo Kimball & Crawford (2004) se jedná o blízce příbuzné druhy.

#### 2.1.1 Dvouzubec černoplodý (*Bidens frondosa*)

*Bidens frondosa* je jednoletá bylina s četnými postranními i adventivními kořeny; přímou, větvenou, často fialově naběhlou lodyhou; řapíkatými a lichozpeřenými listy; žlutými úbory a hnědými hrbolkatými nažkami, nejčastěji s dvěma drsně osténkatými osinami (Štěpánková 2004).

Druh pochází ze Severní Ameriky, kde roste od severní Kanady po jih Spojených států. Do Evropy se rozšířil v 2. polovině 18. století, v r. 1777 byl zjištěn v Polsku na březích mrtvého ramene Odry nedaleko Wroclavi (Lhotská 1966). V současnosti se *Bidens frondosa* vyskytuje téměř po celé Evropě, proniknul i do východní Asie a na Nový Zéland. K nám se dostal pravděpodobně s lodní dopravou, přičemž se předpokládají dvě cesty, labská a oderská (Hejný 1973). Poprvé byl zaznamenán v r. 1931 na Labi v Děčíně (Prinz 1932), Pyšek et al. (2002) uvádí r. 1894. Podle Štěpánkové (2004) je dnes je rozšířen podél všech větších vodních toků; těžiště výskytu leží v termo- a mezofytiku a zahrnuje zejména Polabí, Povltaví, Poohří, dolní tok Berounky a Sázavy, Podyjí, Pomoraví a další oblasti s četnější kumulací pomalu tekoucích či stojatých vod. Dvouzubec černoplodý potkáme na obnažených dnech letněných rybníků, bahnitých říčních náplavech, podmáčených místech v polích (Štěpánková 2004). Vyhledává vlhké až zamokřené, dusíkem bohaté půdy (Štěpánková 2004). Ve svém druhotném areálu osídluje i ruderalní stanoviště, např. železniční nádraží, okraje sídel a komunikací (Hejný 1973, Pyšek et al. 2002).

### 2.1.2 Krásnoočko barevné (*Coreopsis tinctoria*)

Jednoletá bylina s přímou, někdy větvenou lodyhou; 1-2 peřenosečnými listy - dolní řapíkaté, horní přisedlé; úbory se žlutopurporovými až žlutohnědými jazykovitými květy; nažky černé a drsně bradavčité (Bělohlávková 2004).

Původní areál se nachází v Severní Americe, *Coreopsis tinctoria* zde roste na vlhkých půdách narušovaných stanovišť, podél silnic, na polích, okolo řek a vodních nádrží (USDA 2004). První záznam o výskytu v ČR pochází z roku 1883 (Pyšek et al. 2002). Druh k nám pronikl jako okrasná rostlina, která se pěstuje skoro po celém světě a která v našich podmínkách velmi zřídka a přechodně zplaňuje (Bělohlávková 2004).

### 2.1.3 Krásenka zpeřená (*Cosmos bipinnatus*)

*Cosmos bipinnatus* patří mezi jednoleté byliny; má křovitou kořen; přímou, větvenou lodyhu; 2-3x peřenosečné listy s krátkými řapíky; červeně, růžově, fialově i bíle kvetoucí úbory; podélně rýhované černé nažky (Slavíková 2004).

Druh se vyskytuje původně v Mexiku, Guatemale a na Kostarice, kde se objevuje až do nadmořské výšky 3000 m (Hoskovec 2007). Roste v trávnicích, na skalách, pastvinách, podél cest, na březích vodních toků nebo na ruderalních stanovištích (Hoskovec 2007). Jakožto vyhledávaná letnička se pěstuje téměř po celém světě (Slavíková 2004) a mnohde zplaňuje (Austrálie, Jižní Amerika, Makaronésie), v některých zemích (Nový Zéland) se dokonce považuje za invazní druh (Hoskovec 2007). V podmínkách ČR čas od času zplaňuje v okolí zahrad, hřbitovů a na skládkách, většinou jen krátkodobě (Slavíková 2004).

### 2.1.4 Dvouzubec třídlílný (*Bidens tripartita*)

Jedná se o jednoletou bylinu s četnými postranními i adventivními kořeny; přímou, na bázi někdy vystoupavou, větvenou, často tmavě fialově naběhlou lodyhou; řapíkatými, peřenosečnými listy; tmavě žlutými úbory a hnědými na ploše hladkými nažkami nejčastěji s třemi osinami (Štěpánková 2004). Od *B. frondosa* se liší především masivnější stavbou, spolehlivým určovacím znakem může být např. jednoduchý list a široký, žlábkovitý řapík (u *B. frondosa* vyvinut složený list a úzký řapík bez žlábků).

*Bidens tripartita* roste na náplavech v meandrujících úsecích toků, na obnažených březích rybníků a přehrad, na obnažených dnech letněných rybníků, periodických tůň a mrtvých ramen, na zamokřených místech v polích etc. (Štěpánková 2004). Rostlina je vázána na vlhké až zamokřené půdy, často s kolísající výškou vodního sloupce, bohaté na dusík, s kyselou až mírně bazickou reakcí (Štěpánková 2004). Druh se vyskytuje na celém území v rozsahu termo- a mezofytika, lokálně tvoří početnější populace, např. v oblastech bohatých na rybníky (Štěpánková 2004).

## 2.2 Původ semen

Semena obou druhů dvouzubců (směs 1.-3. řádu) byla sbírána ve volné přírodě v okolí Českých Budějovic na následujících lokalitách: 1) soustava Vrbenských rybníků mimo PR Vrbenské rybníky (*B. frondosa*); 2) rybník Doubí mezi obcemi Dubné a Kaliště (*B. frondosa* a *B. tripartita*); 3) vyježděné koleje a obnažené dno malého rybníku v příměstském lesíku u českobudějovického sídliště Máj (*B. tripartita*). Semena byla po sebrání usušena při pokojové teplotě. Není-li v konkrétních metodikách (viz 2.3) uvedeno jinak, byla dále skladována v chladnici při cca 10° C a před vysetím navlhčena a uložena na 1 týden do mrazícího boxu za účelem lepší klíčivosti. Semena skladovaná při pokojové teplotě a v suchu totiž klíčí pomaleji a menším počtu (Brändel 2004, vlastní pozorování).

V případě *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* byla v závislosti na myšlence dílčího pokusu (viz 2.3) použita semena z komerční produkce nebo semena vypěstovaná na experimentální zahradě Biologického centra AV ČR na Sádkách v Českých Budějovicích. Není-li v dílčích metodikách (viz 2.3) napsáno jinak, semena byla skladována při pokojové teplotě.

## 2.3 Metodiky jednotlivých pokusů

### 2.3.1 Klíčivost v závislosti na světelném režimu

Pokus probíhal v klimaboxu, nastaveném na průměrnou teplotu cca 25 C°. Byly testovány 2 světelné režimy (**Tab. 1**). Režim 16 h světlo/8 h tma měl napodobit klíčení semen

na povrchu substrátu při střídání dne a noci, zatímco režim 24 h tma měl simulovat klíčení pod povrchem substrátu.

**Tab. 1** Testované světelné režimy

	16 h	8 h
Režim světlo/tma	Světlo	Tma
Režim tma	Tma	Tma

Semena byla vyseta na Petriho misky (průměr 9 cm) s navlhčeným filtračním papírem, v množství 50 semen na misku, a po celou dobu pokusu dostatečně zavlažována. Pro každý druh a světelný režim se počítalo s 3 opakováními.

Počty vyklíčených semen (taková semena, která měla patrné děložní lístky) byly kontrolovány každý den. Vyklíčená semena byla odstraněna. Po 16 dnech byl pokus ukončen. Kromě průběhu klíčení byla sledována celková klíčivost ( $G_T$ ) v %:

$$G_T = (N_T \cdot 100/N)$$

$N_T$ .....počet vyklíčených semen;  $N$ .....počet testovaných semen

V případě obou druhů r. *Bidens* byla testována semena z divoké populace, semena druhů *Cosmos bipinnatus* a *Coreopsis tinctoria* pocházela z komerčního prodeje.

Celková klíčivost byla statisticky hodnocena pomocí log lineární analýzy kontingenčních tabulek. K testování vývoje klíčivosti v čase byla použita ANOVA s opakovanými měřeními, údaje o klíčivosti v procentech byly předem upraveny arcsinovou transformací .

### 2.3.2 Vitalita semen

Vitalita semen byla zkoušena metodou tetrazoliového barvení podle Lakona (1949). Bezbarvá tetrazoliová sůl se v živých buňkách redukuje účinkem iontů vodíků uvolněných při dýchání na červené barvivo (Nachlas et al. 1960), které obarví životaschopné embryo do červena. Mrtvá embrya se nebarví.

Semena byla nejprve 20 hodin máčena ve vodě a dále mechanicky narušena kvůli propustnosti osemení. Takto ošetřená semena byla vystavena působení 1% roztoku 2,3,5-trifenyl tetrazolium chloridu (TTC) v uzavřené skleněné nádobě, po dobu 24 hodin, ve tmě, za pokojové teploty. Setrvání semen ve vodě i v tetrazoliovém roztoku bylo přizpůsobeno podle Redondo-Gómeze (2007) a vlastního pilotního pokusu. Pro každý druh bylo testováno 30 semen v 5 opakováních.

V případě obou druhů r. *Bidens* byla testována semena z divoké populace, semena *Cosmos bipinnatus* a *Coreopsis tinctoria* byla vypěstována na experimentální zahradě (viz 2.2). Semena pocházela z totožné sezóny a byla před vlastním experimentem skladována stejným způsobem a stejně dlouho jako semena v režimu pokojová teplota v případě 2.3.3, aby mohly být porovnány údaje o klíčivosti a vitalitě.

Rozdíly ve vitalitě semen byly statisticky hodnoceny 1-cestnou ANOVou. Údaje v procentech byly předem upraveny arcsinovou transformací .

### 2.3.3 Klíčivost v závislosti na teplotě uskladnění semen

Semena byla po sebrání a usušení při pokojové teplotě uskladněna v podmínkách jednoho ze čtyř teplotních režimů (Tab. 2). Semena obou druhů r. *Bidens* byla 11. týden navlhčena. Režimu pokojová teplota a chlad se namočení netýkalo, neboť by mohlo spustit klíčení před zahájením pokusu. Po 11 týdenním uskladnění byl sledován průběh klíčení a celková klíčivost stejným způsobem a za shodných podmínek jako v případě světelného režimu 16 h světlo/8 h tma v pokusu 2.3.1.

V rámci experimentu byla v případě r. *Bidens* použita semena volně rostoucích rostlin, u druhů *Cosmos bipinnatus* a *Coreopsis tinctoria* byla testována semena vypěstovaná na experimentální zahradě (viz 2.2).

Tab. 2 Přehled teplotních režimů pro uskladnění semen

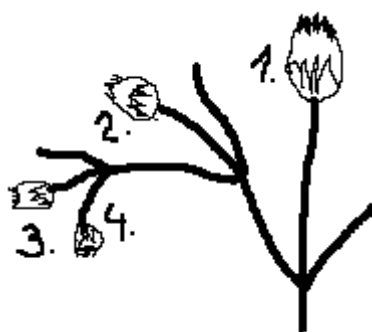
Teplotní režim	Délka a teplota uskladnění
Pokojová teplota	11 týdnů, cca 25 °C
Chlad	11 týdnů, cca 10 °C
Chlad & mráz	10 týdnů, cca 10 °C; 1 týden cca - 15 °C
Mráz	11 týdnů, cca - 15 °C

### 2.3.4 Produkce semen

Pro srovnání množství vyprodukovaných semen ve stejných podmínkách byly všechny 4 druhy pěstovány ve skleníku a později na experimentální zahradě (viz 2.2).

Semena byla koncem dubna vyseta ve skleníku do plastových boxů, naplněných pískem a zahradnickým substrátem v poměru 1:1, a udržována ve vlhkém stavu. Přibližně po dvou týdnech byly klíčící rostliny přesazeny po jedné do květináčů (průměr 17 cm, výška 16 cm) se stejným substrátem jako v případě klíčení. Před rozkvetem byly květináče přemístěny ven ze skleníku kvůli snazšímu přístupu opylovačů. Bylo založeno 15 opakování od každého druhu (celkem 60 květináčů), aby i při působení biotických činitelů (zejména ožer slimáků) zůstal dostatečný počet opakování.

Pro každou rostlinu byl spočítán celkový počet semen a úborů na rostlinu, průměrný počet semen na úbor. Při odběru zralých úborů byl zaznamenán i jejich řád (**Obr. 1**). Pro každý řád pak byly zjišťovány stejné charakteristiky jako pro celou rostlinu, tzn. celkový počet semen a úborů, průměrný počet semen na úbor v 1., 2., 3. a 4. řádu.



**Obr. 1** Zobrazení užitého číslování úborů 1.-4. řádu.

V rámci pokusu byla u obou druhů r. *Bidens* užitá semena z divoké populace a u druhů *Cosmos bipinnatus*, *Coreopsis tinctoria* semena z komerčního prodeje.

Všechna data byla před statistickou analýzou  $\log_{10}$ -transformována, protože jejich soubory neměly normální rozdělení. V případě porovnání celkového počtu semen a úborů na rostlinu i průměrného počtu semen na úbor jednotlivých byla použita 1-cestná ANOVA. Srovnání variability celkového počtu semen a úborů na 1.-4. řád a průměrného počtu semen na úbor 1.-4. řádu bylo provedeno prostřednictvím zobecněné hierarchické ANOVY. Řády



odebírané z jedné rostliny nelze označit za nezávislá pozorování, proto byl náhodný faktor rostlina vnořen do interakce rostlina\*řád.

### 2.3.5 Relativní růstová rychlost

Relativní růstová rychlost byla testována podle upravené metodiky kolektivu Hunt et al. (1993). Pokus probíhal v klimaboxu za následujících podmínek: průměrná teplota cca 25 °C; konstantní světelný režim 16 h světlo/8 h tma.

Semena všech druhů byla vyseta na vlhký filtrační papír do Petriho misek (průměr 9 cm). Vyklíčená semena, resp. jednodenní semenáče byly po jednom zasazeny do květináčů (rozměry 7,8 x 7,8 x 9 cm) s pískem a přídatkem tyčinkového NPK hnojiva (doporučené množství dle návodu). Semenáčky byly po celou dobu pokusu dostatečně zalévány. Pro každý druh a čas růstu (7 nebo 21 dní) bylo zvoleno 12 opakování (celkem 88 květináčů). Po 7 dnech byla sklizena polovina semenáčů i s kořeny, po 21 dnech druhá část jedinců. V obou případech byla biomasa odebrané rostliny očištěna vodou, usušena v sušárně (10 hodin při 80 °C) a zvážena na elektronických analytických vahách s přesností 0,0001 g.

Získané údaje o hmotnosti byly použity k výpočtu relativní růstové rychlosti (RGR):

$$RGR = (\ln m_{21\text{dní}} - \ln m_{7\text{dní}}) / 14$$

$m_{7\text{dní}}$  ...hmotnost semenáče po 7 dnech;  $m_{21\text{dní}}$ ...hmotnost semenáče po 21 dnech

Semena obou druhů r. *Bidens* byla sebrána z divoké populace, semena druhů *Cosmos bipinnatus* a *Coreopsis tinctoria* pocházela z komerčního prodeje.

Data byla před statistickou analýzou log<sub>10</sub>-transformována, protože jejich soubor neměl normální rozdělení. Pro porovnání množství vyprodukované biomasy po 7 a 21 dnech byla použita ANOVA s opakovanými měřeními.

### 2.3.6 Výška dospělých rostlin

Výška dospělých jedinců, rostoucích ve stejných podmínkách byla odečtena u těchž rostlin, které byly pěstovány v rámci pokusu produkce semen (viz 2.3.4). Údaje byly odebírány po 80-ti dnech růstu, kdy jedinci přicházeli do květu a dali se považovat

za dospělé rostliny. Byla měřena maximální výška, tzn. maximální dosah rostliny včetně bočních větví přerůstajících hlavní osu lodyhy.

V rámci statistické analýzy dat byla použita 1-cestná ANOVA.

### 2.3.7 Tolerance semenáčků k suchu

Tolerance k suchu byla sledována v klimaboxu s konstantní teplotou 25 °C a světelným režimem 16 h světlo/8 h tma. Semena všech druhů byla vyseta na vlhký písek. Vzešlé semenáče byly po jednom přesazeny do květináčů (rozměry 7,8 x 7,8 x 9 cm), které byly naplněny směsí 1 dílu písku a 1 dílu zahradnického substrátu. Od přesazení do zahájení vlastního pokusu proběhla třídní zaváděcí fáze, během níž dostávaly všechny semenáčky plnou zálivku, aby došlo k jejich řádnému uchycení.

Po třech dnech byla 1/3 semenáčů od každého druhu přiřazena do 1 ze 3 vodních režimů (**Tab. 3**). Pro každý zásah a druh bylo 12 opakování (celkem 144 květináčů). Intenzita zálivky byla stanovena na základě pilotního pokusu. Byla změřena plná polní kapacita květináče (94,5 ml), která představuje objem vody v půdě zadržené kapilárními silami po intenzivní zálivce, když už odtekla gravitační voda (Slavíková 1986). Podobnou metodiku použili Novoplantsky & Goldberg (2001).

**Tab. 3** Přehled užitých vodních režimů

<b>Vodní režim</b>	<b>Zálivka</b>	<b>Průběh pokusu</b>
Malá zálivka	20% plné polní kapacity každých 5 dní	25 dní malá zálivka, 10 dní sucho, 3 dny plná zálivka
Střední zálivka	40% plné polní kapacity každých 5 dní	25 dní střední zálivka, 10 dní sucho, 3 dny plná zálivka
Kontrola	plná zálivka každý den	celou dobu plná zálivka

Poslední 3 dny pokusu byly všechny semenáče dostatečně zalévány kvůli zjištění, které rostliny byly definitivně odumřelé a které jen uvadlé. Nakonec byl vzhled jednotlivých semenáčků ohodnocen stupněm kondice podle vlastní vytvořené stupnice (**Tab. 4**), byla odebrána nadzemní i podzemní biomasa, která byla po očištění vodou usušena v sušárně (24 hodin při 80 °C) a zvážena na elektronických analytických vahách s přesností 0,0001 g.

**Tab. 4** Přehled stupňů kondice podle vlastní vytvořené stupnice

Stupeň kondice	Vzhled semenáče
1	odumřelý semenáč, celý prýt zcela suchý
2	živý semenáč, výrazně uvadlý prýt, mnoho suchých listů
3	živý semenáč, mírně uvadlý prýt, max. 1-2 suché listy
4	živý semenáč, svěží prýt, žádné suché listy

Semena obou druhů r. *Bidens* byla sebrána z divoké populace, semena druhů *Cosmos bipinnatus* a *Coreopsis tinctoria* pocházela z komerčního prodeje.

Data byla před statistickou analýzou  $\log_{10}$ -transformována, protože jejich soubor neměl normální rozdělení. Variabilita v množství vytvořené biomasy v různých vodních režimech u jednotlivých druhů byla zjištěna prostřednictvím 2-cestné ANOVy. Stupně kondice jednotlivých druhů byly porovnány neparametrickým testem Kruskal-Wallis.

### 2.3.8 Kompetiční schopnost rostlin

Kompetiční schopnost studovaných druhů byla sledována nepřímo prostřednictvím růstu s fytometrem podle upravené metodiky Keddyho et al. (2002). Jde o porovnání vytvořené biomasy rostliny použité jako fytometr, když roste sama a když je pěstována se zájmovým druhem. Jako fytometr byla použita invazní vrbovka žláznatá (*Epilobium ciliatum*), která roste na obdobných stanovištích jako *Bidens frondosa* a *Bidens tripartita* a jejíž vlastnosti odpovídají experimentálním požadavkům, např. semena dobře a rychle klíčí.

Pokus byl realizován v experimentálním skleníku Biologického centra AV ČR (viz 2.2). Semenáče všech druhů byly vypěstovány běžným způsobem (viz 2.3.4). Dvoutýdenní semenáče byly přesazeny do květináčů (průměr 17 cm, výška 16 cm) s pískem a přídatkem tyčinkového NPK hnojiva (doporučené množství dle návodu). Do středu 12 květináčů byl umístěn 1 fytometr, který rostl celou dobu pokusu sám v prostředí bez kompetice. Dále následovaly 4 kombinace uspořádání fytometr uprostřed a 4 semenáče téhož druhu v rovnoměrných rozestupech okolo. Pro každý druh se počítalo s 12 opakováními. Celkem bylo testováno 60 fytometrů v 60 květináčích. Po 8 týdnech byla odebrána celková biomasa, která byla po očištění vodou usušena v sušárně (24 hodin při 80 °C) a zvážena na elektronických analytických vahách s přesností 0,0001 g.

Pro každý testovaný druh byla vypočítána relativní kompetiční schopnost podle práce Wilson & Keddy (1986):

$$RCP = (P_A - P_T) / P_A$$

RCP...relativní kompetiční schopnost;  $P_A$ ...biomasa fytometru, který rostl sám;

$P_T$ ...biomasa fytometru, který byl pěstován se zájmovým druhem

Semena obou druhů dvouzubců byla sbírána ve volné přírodě, v případě *Coreopsis tinctoria*, *Cosmos bipinnatus* a *Epilobium ciliatum* byla použita semena z komerčního prodeje.

Data byla před statistickou analýzou log<sub>10</sub>-transformována, protože jejich soubor neměl normální rozdělení. K porovnání množství biomasy fytometru v různém kompetičním prostředí sloužila 1-cestná ANOVA.

## 2.4 Metodika – aplikovaná část

### 2.4.1 Vliv invazního *Bidens frondosa* na druhovou bohatost společenstev

Výchozím bodem pokusu, který se měl týkat *Bidens frondosa* a jeho vlivu na druhovou bohatost společenstev (míní se alfa diverzita), bylo založení 15 párů ploch (kontrolní/zásahová). Celkem šlo o 30 samostatných trvalých ploch, které měly splňovat následující podmínky: rozměry 1 x 1 m, homogenita, minimální pokryvnost *B. frondosa* okolo 70%, nanejvýš 3 páry ploch na 1 lokalitu (tzn. nejméně 5 vhodných lokalit). Dále viz diskuze 4.5.1.

### 2.4.2 Potřeba útlumového managementu *Bidens frondosa*

V rámci ČR bylo osloveno všech 24 Správ CHKO a 4 Správy NP o poskytnutí informací týkajících se následujících okruhů:

- 1) intenzita šíření *Bidens frondosa*
- 2) potřeba odstraňování *Bidens frondosa*
- 3) způsob potlačování *Bidens frondosa*
- 4) náklady na likvidaci *Bidens frondosa*

## 2.5 Zpracování dat

Data byla analyzována v programu Statistika 7.0. V případě potřeby byla data před vlastní analýzou  $\log_{10}$ -transformována, aby soubor dat dosáhl normálního rozdělení a homogenity variancí. Pokud byly údaje v procentech, data byla upravena arcsinovou transformací. Pro mnohonásobná porovnání byl použit Tukey HSD (Honest Significant Difference) test. Konkrétní použité statické testy viz dílčí metodiky **2.3** a výsledky jednotlivých pokusů **3.1**.

Relativní růstová rychlost, relativní kompetiční schopnost a další parametry byly spočítány v programu Microsoft Excel.

Grafické zobrazení výsledků bylo zpracováno jak v programu Statistika 7.0 Windows, tak v programu Microsoft Excel.

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1 Základní část

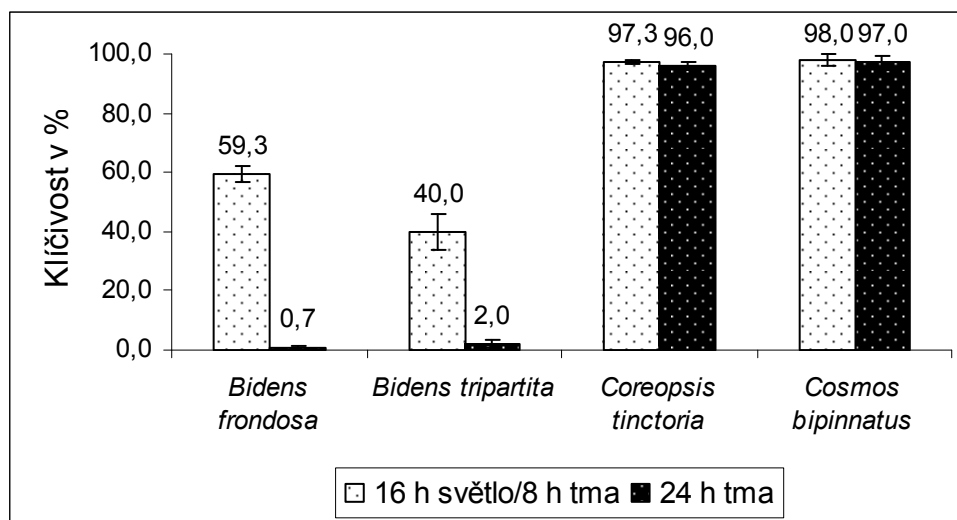
##### 3.1.1 Klíčivost v závislosti na světelném režimu

###### 3.1.1a Celková klíčivost

Klíčivost semen se lišila mezi druhy i světelnými režimy. Interakce druhu a světelného režimu byla rovněž průkazná (Tab. 5), tzn. semena jednotlivých druhů reagovala na odlišné světelné podmínky různě. Druhy *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* si udržovaly velice vysokou klíčivost v obou režimech. *Bidens frondosa* a *Bidens tripartita* klíčily v relativně hojném počtu pouze v režimu 16 h světlo/8 h tma, za tmy neklíčily téměř vůbec (Obr. 2).

Tab. 5 Log lineární analýza kontingenčních tabulek; proměnná – druh, Petriho miska, světelný režim, klíčivost ano/ne; váhy zapnuty na počet vyklíčených/nevyklíčených semen; zobrazena hodnota testovací statistiky  $\chi^2$  a dosažená hladina významnosti p.

	Druh		Světelný režim		Interakce druh*světelný režim	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
Klíčivost	866,53	<< 0,001	172,83	<< 0,001	31,96	<< 0,001

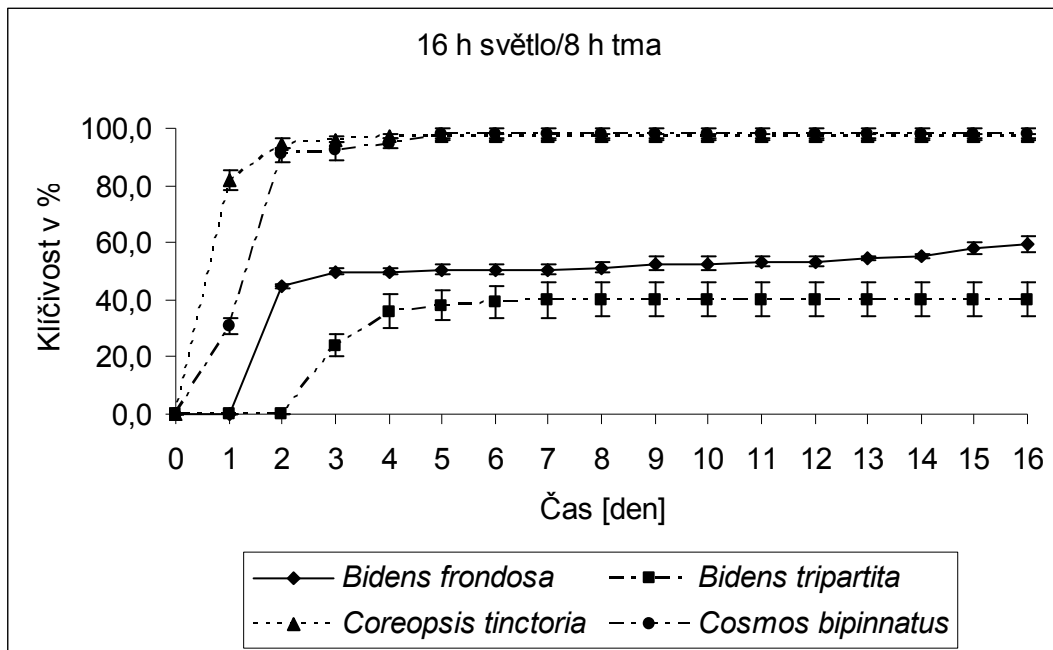


Obr. 2 Množství vyklíčených semen v % po 16-ti dnech v závislosti na světelném režimu (Tab. 1), znázorněn průměr a SEM pro  $n=3 \times 50$  (3 pozorování po 50 semenech).

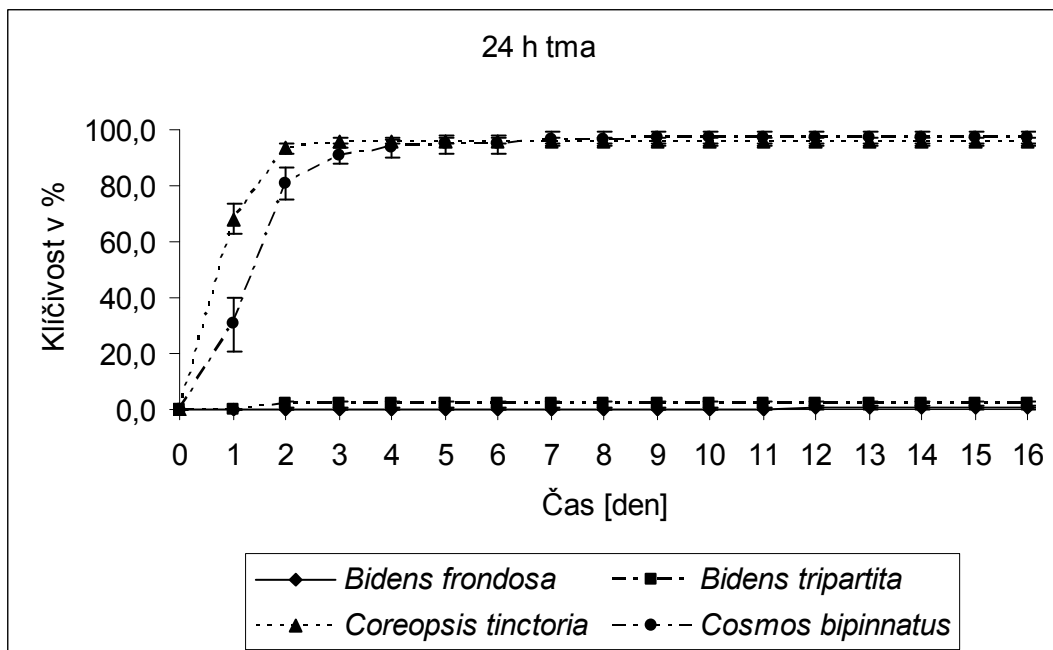
###### 3.1.1b Vývoj klíčivosti v čase

Zatímco v celkové klíčivosti se jednotlivé druhy výrazně lišily, křivky průběhu klíčení se vzájemně podobaly. Všechny druhy v obou světelných režimech začaly klíčit do tří

dnů od zahájení experimentu, výjimkou byl *Bidens frondosa* v režimu 24 h tma, který vyklíčil až 12. den. U všech druhů byl pozorován shodný trend klíčení, a sice že většina klíčících semen vyklíčila v rozpětí 1-2 dnů (Obr. 3a, Obr. 3b).



Obr. 3a Vývoj klíčivosti v čase ve světelném režimu 16 h světlo/8 h tma, znázorněn průměr a SEM pro n=3x50 (3 pozorování po 50 semenech). Den 0 představuje čas vysetí.

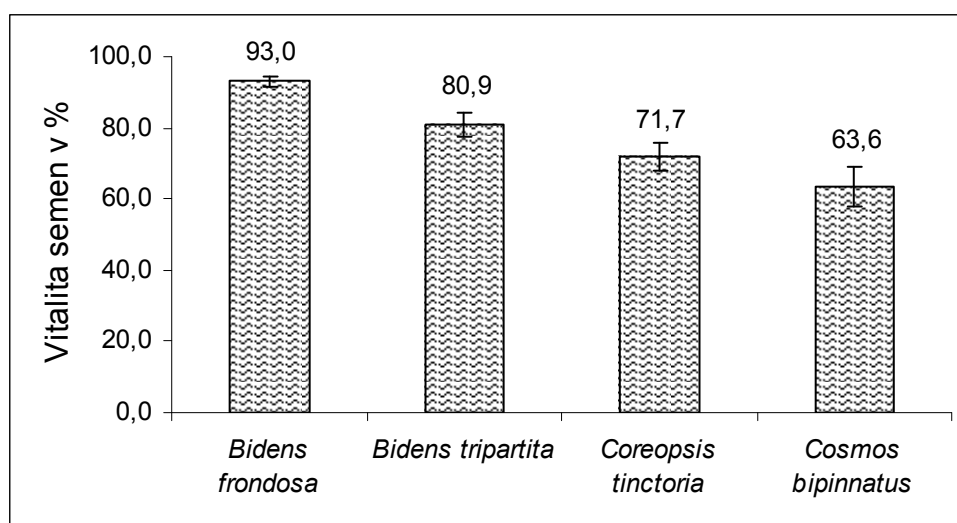


Obr. 3b Vývoj klíčivosti v čase ve světelném režimu 24 h tma, znázorněn průměr a SEM pro n=3x50 (3 pozorování po 50 semenech). Den 0 představuje čas vysetí.

ANOVA s opakovanými měřeními nebyla spočítána z důvodu nevhodného uspořádání pokusu pro tento druh statistického testu.

### 3.1.2 Vitalita semen

Byly nalezeny průkazné rozdíly ve vitalitě semen jednotlivých druhů po 11 týdnech skladování při pokojové teplotě (1-cestná ANOVA;  $F=13,02$ ;  $p \ll 0,001$ ). Nejvyšší procentuální zastoupení živých semen měl *Bidens frondosa* (Tukey HSD test,  $p < 0,05$ ), nejmenší *Cosmos bipinnatus* (**Obr. 4**).



**Obr. 4** Vitalita semen jednotlivých druhů v %, znázorněn průměr a SEM pro  $n=5 \times 30$  (5 pozorování po 30 semenech).

### 3.1.3 Klíčivost v závislosti na teplotě uskladnění semen

#### 3.1.3a Celková klíčivost

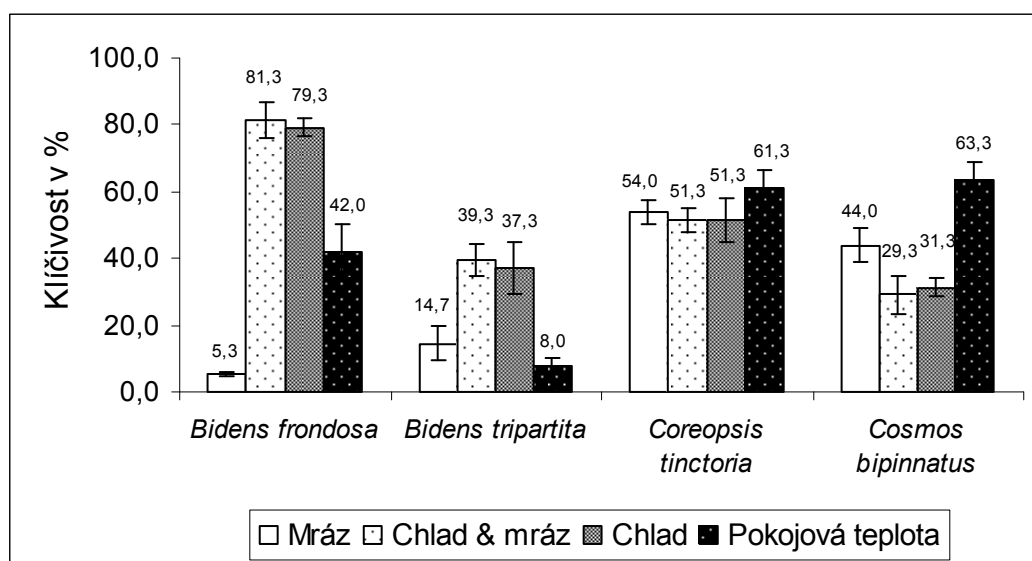
Klíčivost semen se lišila mezi druhy i mezi teplotními režimy uskladnění. Interakce druhu a způsobu uskladnění byla také signifikantní (**Tab. 6**), semena jednotlivých druhů reagovala na teplotu uskladnění různě. Pouze druh *Coreopsis tinctoria* si udržoval poměrně vysokou klíčivost okolo 50% ve všech testovaných režimech, nejlépe klíčil po uskladnění při pokojové teplotě (61,3%). *Cosmos bipinnatus* vykazoval větší závislost na teplotě uskladnění, avšak ve všech případech vyklíčilo minimálně cca 30% semen. *Bidens frondosa* a *Bidens tripartita* klíčily nejlépe po uskladnění v režimech chlad & mráz a chlad. *B. frondosa* měl velice špatnou klíčivost po uložení semen v mrazícím boxu a poměrně slušnou klíčivost



po uskladnění při pokojové teplotě. U *B. tripartita* se absence mrazových teplot odrazila v nízké klíčivosti (Obr. 5).

**Tab. 6** Log lineární analýza kontingenčních tabulek; proměnná – druh, Petriho miska, světelný režim, klíčivost ano/ne; váhy zapnuty na počet vyklíčených/nevyklíčených semen; znázorněna hodnota testovací statistiky  $\chi^2$  a dosažená hladina významnosti p.

	Druh		Způsob uskladnění		Interakce druh*způsob uskladnění	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
<b>Klíčivost</b>	138,54	<< 0,001	73,15	<< 0,001	300,79	<< 0,001



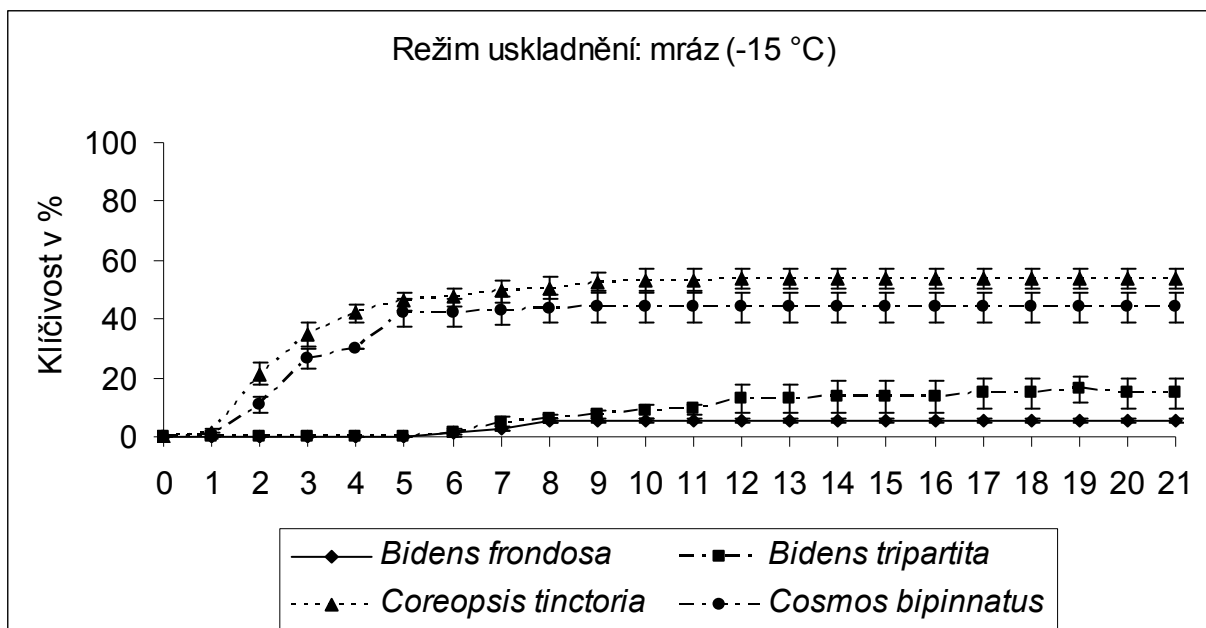
**Obr. 5** Množství vyklíčených semen v % po 21 dnech v závislosti na způsobu uskladnění (Tab. 2), znázorněn průměr a SEM pro n=3x50 (3 pozorování po 50 semenech).

### 3.1.3b Vývoj klíčivosti v čase

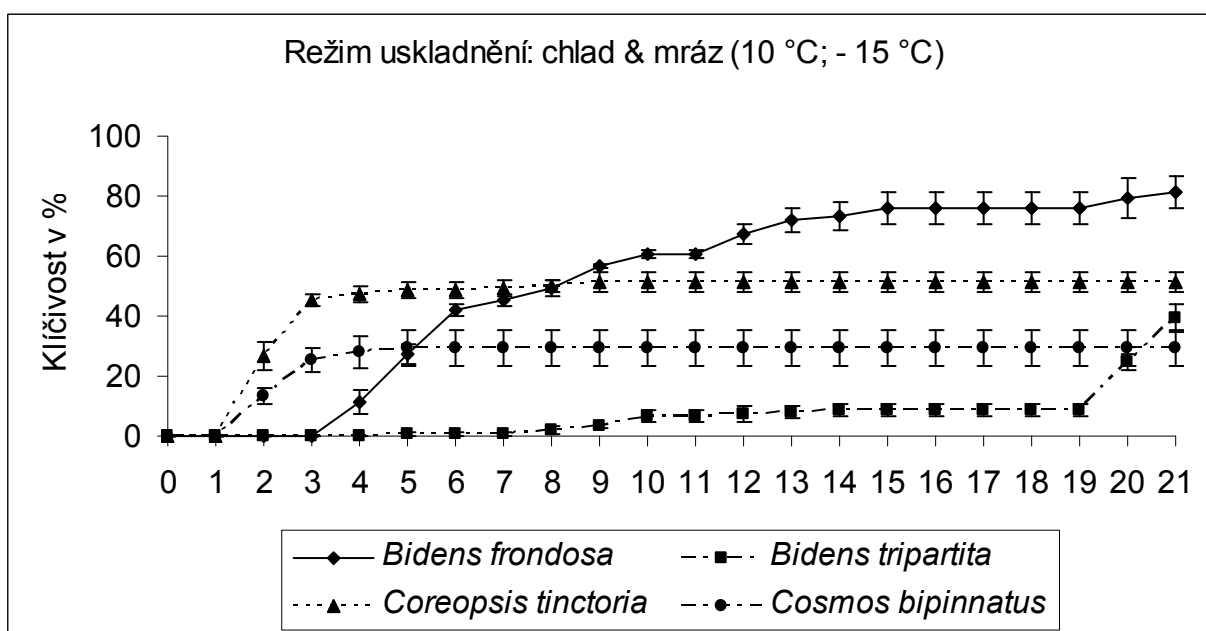
Zatímco *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* začaly klíčit během 1. nebo 2.. dne bez ohledu na způsob uskladnění, *Bidens frondosa* a zejména *Bidens tripartita* klíčily vždy s několikanásobným zpožděním. Klíčící semena *B. tripartita* se po uskladnění při pokojové teplotě objevila až 10. den.

U *C. tinctoria* a *C. bipinnatus* byl pozorován obdobný trend klíčení v rámci všech typů uskladnění, většina semen vyklíčila během 2.-4.(5.) dne. *B. frondosa* a *B. tripartita* v tomto směru nevykazovaly jednotný trend, např. u *B. tripartita* po uskladnění v režimu chlad vyklíčila většina semen 18.-19. den (Obr. 6a-d).

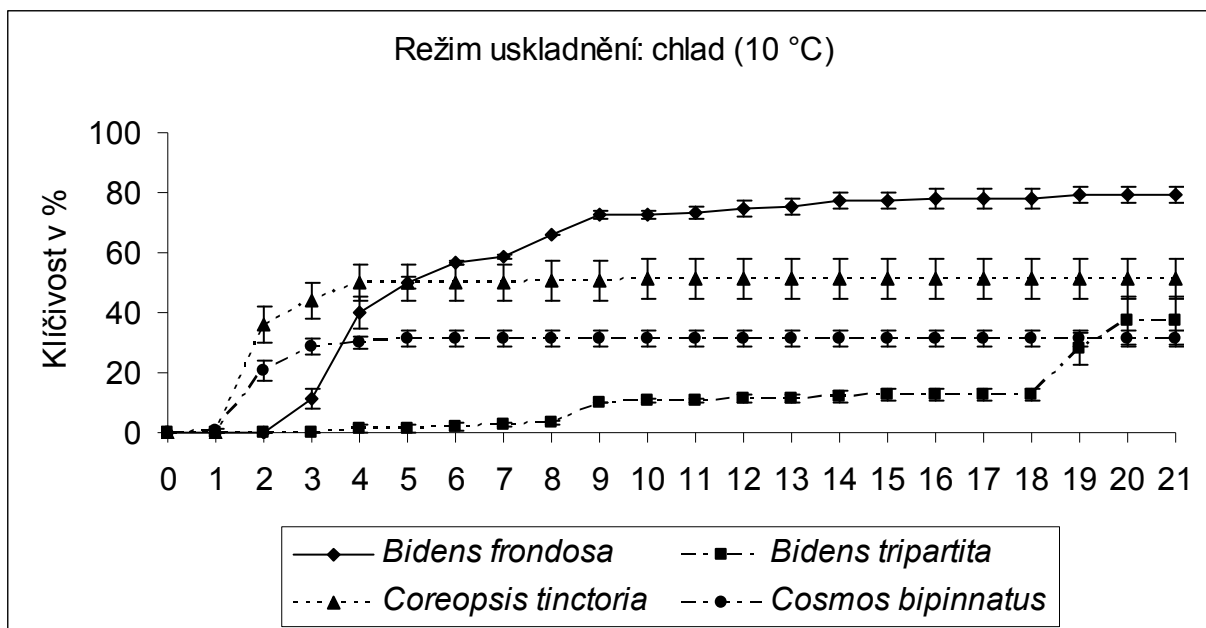
ANOVA s opakovanými měřeními nebyla spočítána z důvodu nevhodného uspořádání pokusu pro tento druh statistického testu.



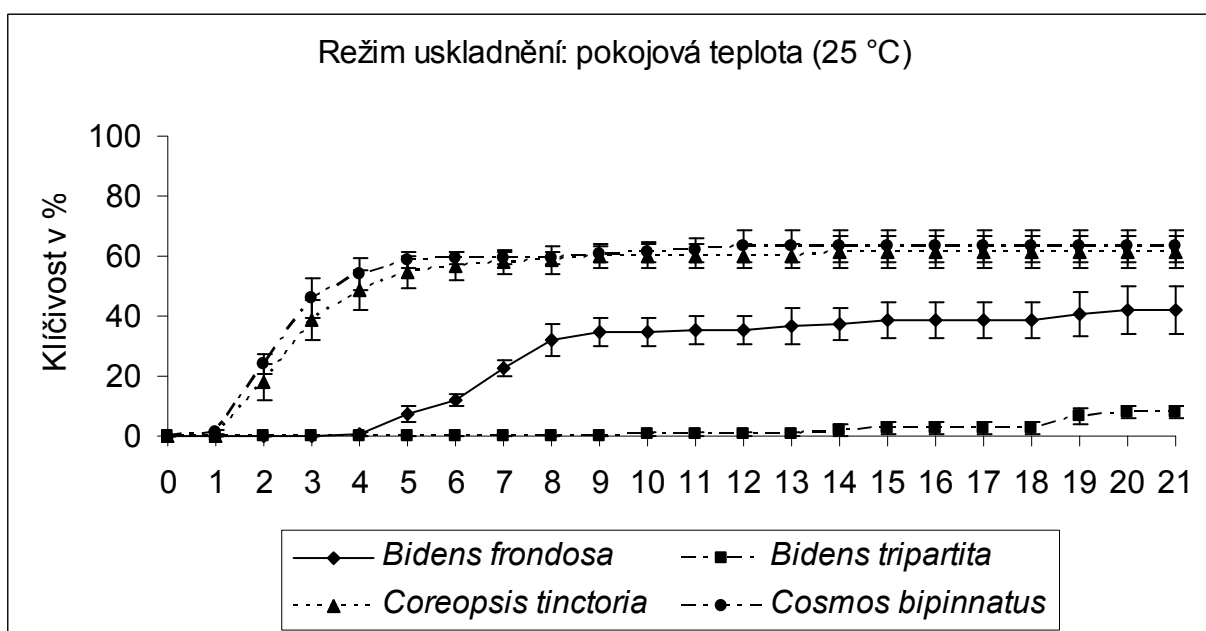
**Obr. 6a** Vývoj klíčivosti v čase po uskladnění v režimu mráz, znázorněn průměr a SEM pro  $n=3 \times 50$  (3 pozorování po 50 semenech). Den 0 představuje čas vysetí.



**Obr. 6b** Vývoj klíčivosti v čase po uskladnění v režimu chladu & mráz, znázorněn průměr a SEM pro  $n=3 \times 50$  (3 pozorování po 50 semenech). Den 0 představuje čas vysetí.



Obr. 6c Vývoj klíčivosti v čase po uskladnění v režimu chlad, znázorněn průměr a SEM pro n=3x50 (3 pozorování po 50 semenech). Den 0 představuje čas vysetí.



Obr. 6d Vývoj klíčivosti v čase po uskladnění v režimu pokojová teplota, znázorněn průměr a SEM pro n=3x50 (3 pozorování po 50 semenech). Den 0 představuje čas vysetí.

### 3.1.4 Produkce semen

#### 3.1.4a Celkový počet semen a úborů na rostlinu, průměrný počet semen na úbor

Jednotlivé druhy vytvořily různé množství semen (1-cestná ANOVA;  $F = 70,52$ ;  $p < 0,001$ ). Nejvíce semen vyprodukoval *Bidens frondosa*, nejméně *Cosmos bipinnatus*, oba druhy se prokazatelně lišily od ostatních (Tukey HSD test,  $p < 0,001$ ), (Tab. 7).

Všechny 4 druhy měly odlišný počet úborů na rostlinu (1-cestná ANOVA;  $F = 94,30$ ;  $p << 0,001$ ). Nejvíce úborů bylo zjištěno u *B. frondosa* (Tukey HSD test,  $p << 0,001$ ), nejméně pak u *C. bipinnatus* (Tab. 7).

Všechny druhy se lišily v průměrném počtu semen na úbor (1-cestná ANOVA;  $F = 55,22$ ;  $p << 0,001$ ). Největší hodnota této charakteristiky byla nalezena u *Coreopsis tinctoria* (Tukey HSD test,  $p << 0,001$ ), nejmenší u *B. frondosa* (Tab. 7).

**Tab. 7** Průměr, SEM, maximum a minimum sledovaných charakteristik u jednotlivých druhů.  $n=13$  u *Bidens frondosa* a *Coreopsis tinctoria*,  $n=11$  u *Bidens tripartita*,  $n=15$  u *Cosmos bipinnatus*. Všechny hodnoty kromě SEM zaokrouhleny na celé číslo. Nejvyšší hodnota každého řádku kromě SEM zvýrazněna.

	<i>Bidens frondosa</i>	<i>Bidens tripartita</i>	<i>Coreopsis tinctoria</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>
<b>Celkový počet semen na rostlinu</b>				
Průměr	1630	941	857	159
SEM	87,85	80,67	225,53	14,77
Maximum	2041	1369	2643	297
Minimum	1131	445	266	71
<b>Celkový počet úborů na rostlinu</b>				
Průměr	62	29	9	6
SEM	3,70	2,56	1,78	0,54
Maximum	87	44	21	10
Minimum	42	17	3	3
<b>Průměrný počet semen na úbor</b>				
Průměr	27	34	92	28
SEM	1,06	2,32	7,46	2,04
Maximum	33	42	126	42
Minimum	21	23	38	17

### 3.1.4b Celkový počet semen a úborů 1.-4. řádu, průměrný počet semen na úbor 1.-4. řádu

Jednotlivé řády se průkazně lišily v počtu semen. Interakce řádu a druhu byla také průkazná, řády jednotlivých druhů tedy obsahovaly různé množství semen (Tab. 8), např. nejvíce semen 1. řádu měl druh *Coreopsis tinctoria* (Tab. 9), (Obr. 7).

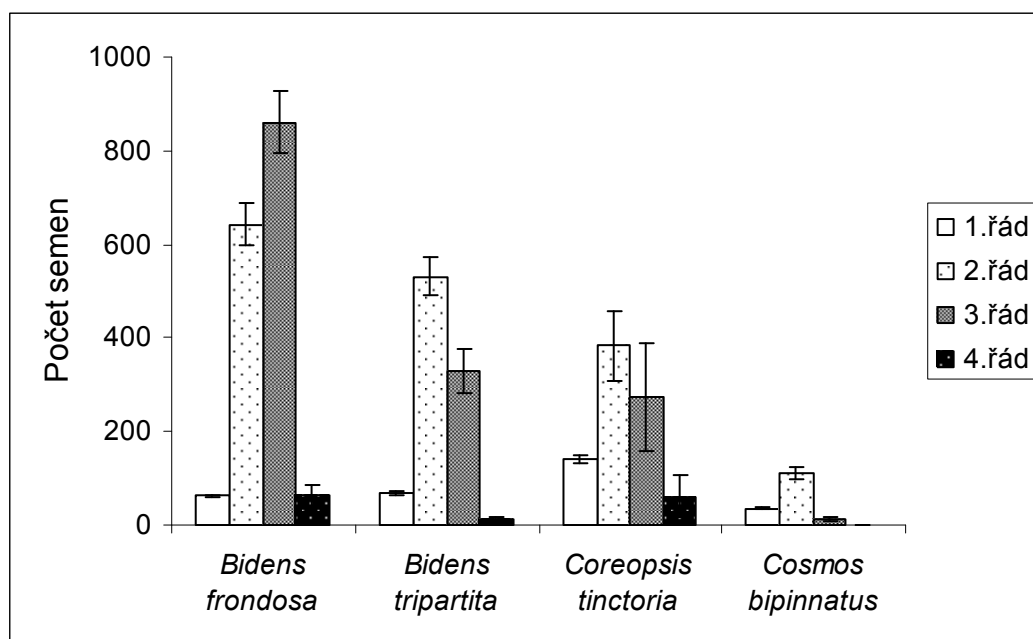
Počet úborů v jednotlivých řádech byl různý. Z průkazné interakce řádu a druhu vyplývá, že řády jednotlivých druhů čítaly odlišné množství úborů (Tab. 8), např. *Cosmos bipinnatus* vůbec netvořil úbory 4. řádu (Tab. 9).

Průměrný počet semen na úbor se odlišoval jak mezi řády, tak mezi druhy. Průkazná interakce řádu a druhu znamenala, že se jednotlivé druhy liší v průměrném počtu semen

na úbor 1.-4. řádu (Tab. 8), např. *C. bipinnatus* má všech úborech nejmenší průměrný počet semen ze všech druhů (Tab. 9).

**Tab. 9** Průměr a SEM sledovaných charakteristik u jednotlivých druhů. n=13 u *Bidens frondosa* a *Coreopsis tinctoria*, n=11 u *Bidens tripartita*, n=15 u *Cosmos bipinnatus*. Pro 1. řád uveden pouze celkový počet semen, neboť se vždy objevuje pouze 1 úbor 1. řádu. Všechny hodnoty krom SEM zaokrouhleny na celá čísla. Nejvyšší hodnota každého řádku zvýrazněna.

Řád		<i>Bidens frondosa</i>	<i>Bidens tripartita</i>	<i>Coreopsis tinctoria</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>
1.	Celkový počet semen	62 ± 1,98	68 ± 3,85	140 ± 9,19	36 ± 2,73
2.	Celkový počet semen	643 ± 45,00	532 ± 38,80	383 ± 73,26	112 ± 11,84
2.	Celkový počet úborů	15 ± 1,11	12 ± 0,63	4 ± 0,50	4 ± 0,32
2.	Prům. počet semen na úbor	44 ± 1,65	45 ± 2,80	88 ± 7,75	28 ± 1,96
3.	Celkový počet semen	861 ± 65,83	328 ± 47,87	274 ± 113,98	12 ± 4,73
3.	Celkový počet úborů	40 ± 3,17	14 ± 1,88	3 ± 1,01	1 ± 0,30
3.	Prům. počet semen na úbor	22 ± 1,48	23 ± 1,98	70 ± 9,02	17 ± 5,29
4.	Celkový počet semen	63 ± 22,98	13 ± 4,72	61 ± 43,95	0
4.	Celkový počet úborů	6 ± 1,58	2 ± 0,80	1 ± 0,43	0
4.	Prům. počet semen na úbor	10 ± 1,93	12 ± 1,87	96 ± 10,80	--



**Obr. 7** Proporce semen v jednotlivých řádech u jednotlivých druhů, znázorněn průměrný počet semen a SEM pro n=13 u *Bidens frondosa* a *Coreopsis tinctoria*, n=11 u *Bidens tripartita*, n=15 u *Cosmos bipinnatus*.

**Tab. 8** Výsledky zobecněné hierarchické ANOVy; nezávislá proměnná – řád, druh, rostlina (rostlina vnořena do proměnné řád); závislá proměnná – celkový počet semen, celkový počet úborů, průměrný počet semen na úbor; znázorněna hodnota testovací statistiky  $\chi^2$  a dosažená hladina významnosti p.

	Řád		Druh		Interakce řád*druh	
	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p	$\chi^2$	p
<b>Celkový počet semen</b>	156,14	<< 0,001	35,19	<< 0,001	64,01	<< 0,001
<b>Celkový počet úborů</b>	140,63	<< 0,001	49,29	<< 0,001	91,40	<< 0,001
<b>Prům. počet semen na úbor</b>	179,98	<< 0,001	72,73	<< 0,001	43,50	<< 0,001

### 3.1.5 Relativní růstová rychlost

#### 3.1.5a Hodnoty relativní růstové rychlosti

Nejvyšší relativní růstové rychlosti (RGR) dosáhnul druh *Coreopsis tinctoria*, invaznímu *Bidens frondosa* přísluší druhá nejvyšší naměřená hodnota 0,179. Nejnižší relativní růstová rychlost byla zjištěna pro domácí *Bidens tripartita*, podobně nízkou hodnotu měl i *Cosmos bipinnatus* (**Tab. 10**).

**Tab. 10** Hodnoty relativní růstové rychlosti jednotlivých druhů.

Druh	RGR
<i>Bidens frondosa</i>	0,179
<i>Bidens tripartita</i>	0,092
<i>Coreopsis tinctoria</i>	0,190
<i>Cosmos bipinnatus</i>	0,104

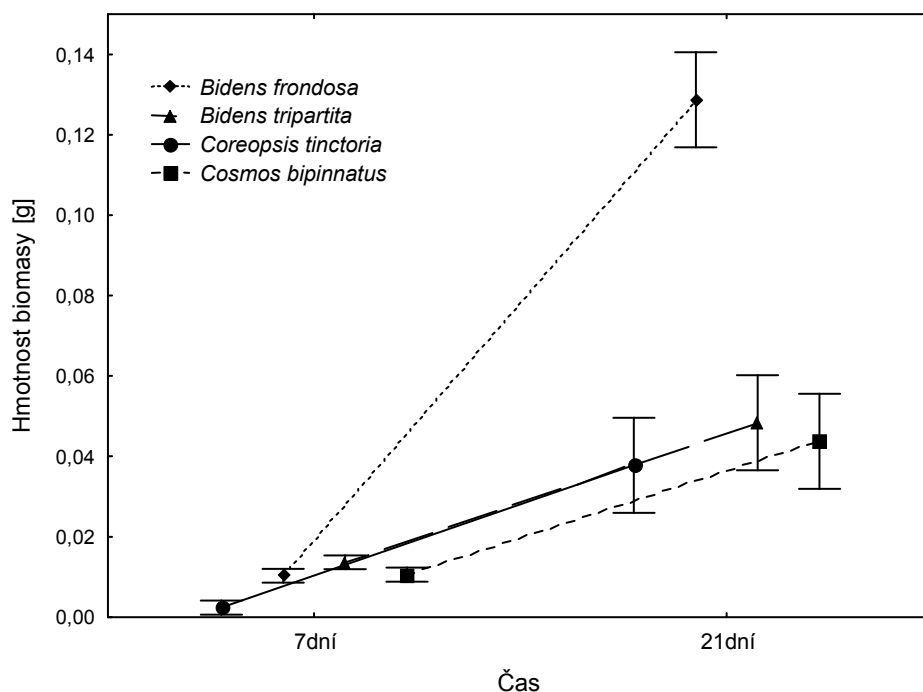
#### 3.1.5b Množství vytvoření biomasy

Při porovnání vyprodukované biomasy po 7, resp. 21 dnech růstu byla interakce času a druhu průkazná (**Tab. 11**), což říká stejně jako hodnoty relativní růstové rychlosti (**Tab. 10**), že biomasa jednotlivých druhů přirůstala s rozdílnou intenzitou.

**Tab. 11** ANOVA s opakovanými měřeními, nezávislá proměnná – druh, čas; závislá proměnná – hmotnost biomasy po 7 a 21 dnech; znázorněna hodnota testovací statistiky F a dosažená hladina významnosti p.

	Čas		Druh		Interakce čas*druh	
	F	p	F	p	F	p
<b>Biomasa</b>	1080,75	<< 0,001	96,98	<< 0,001	35,61	<< 0,001

Absolutní rychlost růstu biomasy byla nejvyšší u *Bidens frondosa*, který dosáhl v čase 21 dní výrazně největší hmotnosti (Tukey HSD test,  $p \ll 0,001$ ), (**Obr. 8**).



**Obr. 8** Celková biomasa semenáčů jednotlivých druhů po 7, resp. 21 dnech růstu.

### 3.1.6 Výška dospělých rostlin

Naměřené výšky jednotlivých druhů se mezi sebou liší (1-cestná ANOVA;  $F = 26,55$ ;  $\ll 0,001$ ). Největší průměrné výšky dosahoval *Bidens frondosa* (106,75 cm), také maximální dosažená výška byla zjištěna u tohoto druhu (128,5 cm), (**Tab. 12**).

**Tab. 12** Údaje o výšce testovaných druhů. V každém řádku je zvýrazněna nejvyšší hodnota (kromě SEM).  $n=13$  u *Bidens frondosa* a *Coreopsis tinctoria*,  $n=11$  u *Bidens tripartita*,  $n=15$  u *Cosmos bipinnatus*.

	<i>Bidens frondosa</i>	<i>Bidens tripartita</i>	<i>Coreopsis tinctoria</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>
<b>Průměrná výška (cm)</b>	106,75	62,4	70,49	76,86
<b>SEM</b>	3,78	1,69	4,82	3,64
<b>Maximální výška (cm)</b>	128,5	52,2	95,5	108,5
<b>Minimální výška (cm)</b>	78,8	73,2	38,5	50,9

### 3.1.7 Tolerance semenáčků k suchu

#### 3.1.7a Vliv vodního režimu na množství biomasy a poměr prýt:kořen

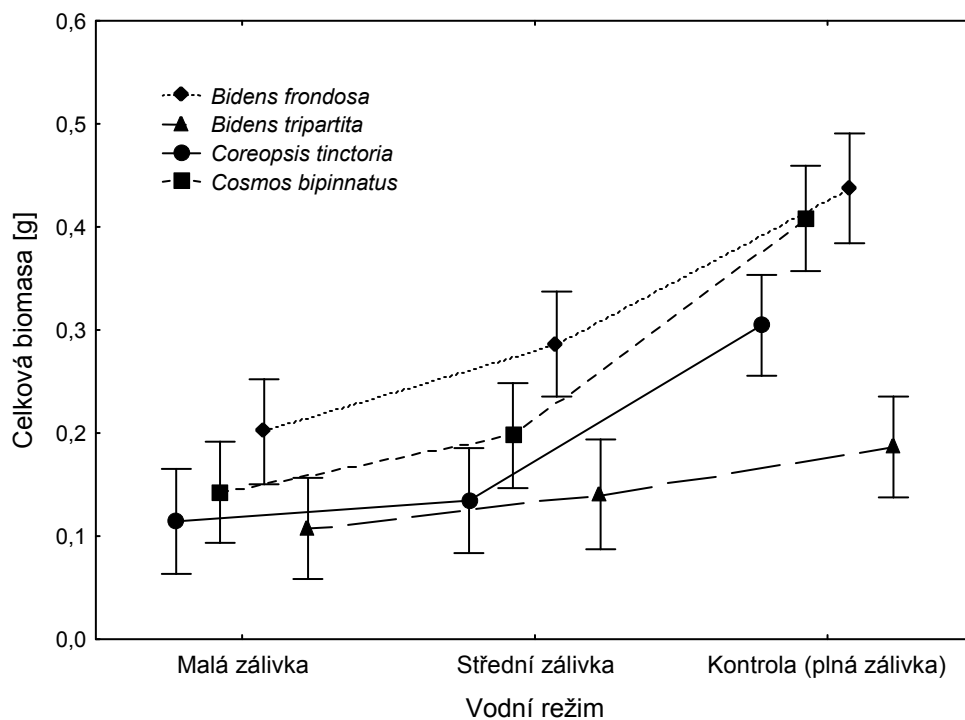
Byla zjištěna variabilita ve všech měřených charakteristikách (hmotnost celkové, podzemní, nadzemní biomasy a poměr kořen:prýt) jak mezi jednotlivými druhy, tak mezi vodními režimy (**Tab. 13**). Pro hmotnost biomasy platilo, že jedinci v režimu malá zálivka nabývali nejmenších hodnot, jedinci kontroly naopak nejvyšších hodnot a jedinci se střední zálivkou dosahovali středních hodnot (Tukey HSD,  $p \ll 0,001$ ). Interakce vodního režimu a druhu byly průkazné pro všechny sledované vlastnosti kromě celkové biomasy, reakce nadzemní i podzemní biomasy a poměru kořen:prýt na množství zálivky tedy vypadaly u jednotlivých druhů různě (**Tab. 13**).

**Tab. 13** Výsledky 2-cestné ANOVy; nezávislá proměnná - vodní režim, druh; závislá proměnná - celková biomasa, podzemní biomasa, nadzemní biomasa, poměr kořen:prýt; znázorněna hodnota testovací statistiky F a dosažená hladina významnosti p.

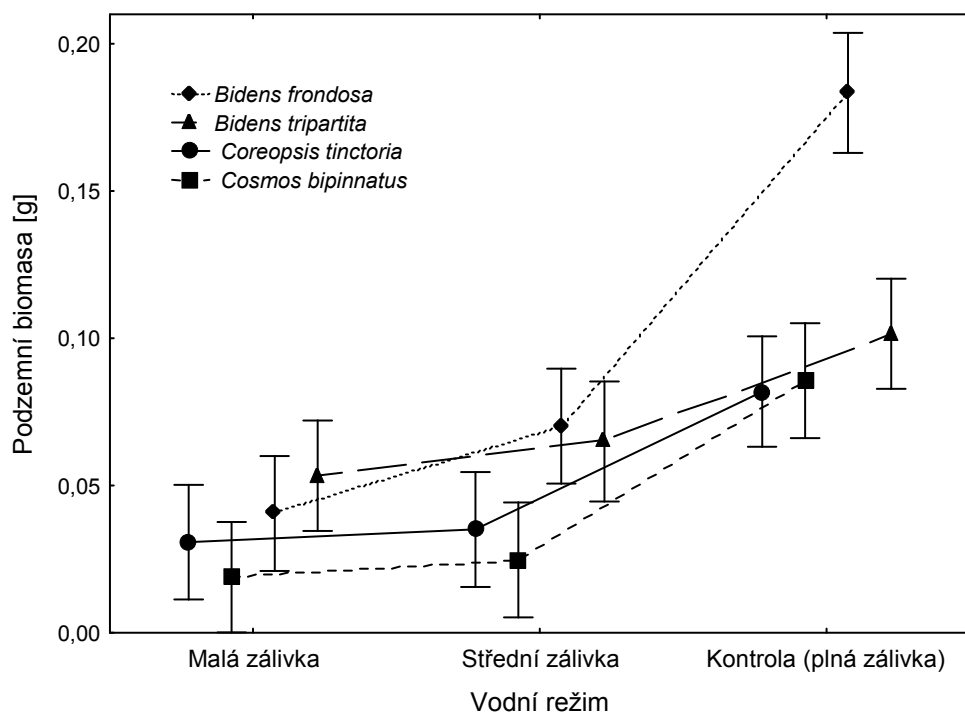
	Vodní režim		Druh		Interakce vodní režim*druh	
	F	p	F	p	F	p
<b>Celková biomasa</b>	75,31	$\ll 0,001$	35,14	$\ll 0,001$	1,92	0,082
<b>Podzemní biomasa</b>	85,93	$\ll 0,001$	32,94	$\ll 0,001$	2,98	$< 0,01$
<b>Nadzemní biomasa</b>	39,61	$\ll 0,001$	68,15	$\ll 0,001$	2,74	$< 0,05$
<b>Poměr kořen: prýt</b>	18,07	$\ll 0,001$	93,47	$\ll 0,001$	2,69	$< 0,05$

Nejvíce celkové biomasy ve všech testovaných zásazích vytvořil *Bidens frondosa* (**Obr. 9a**). Také nejvyšší hmotnosti podzemní biomasy dosáhnul *B. frondosa*, pouze v zásahu malá zálivka ho předčil *Bidens tripartita* (**Obr. 9b**). Podobně to vypadalo i v případě nadzemní biomasy, které *B. frondosa* vyprodukoval nejvíce kromě zásahu kontrola, kde ho předstihl *Cosmos bipinnatus* (**Obr. 9c**). Poměr kořen:prýt se u jednotlivých druhů měnil vzhledem k množství zálivky různě, např. u *B. frondosa* vykazoval vzhledem k úbytku zálivky relativně výrazně klesající tendenci, u *Coreopsis tinctoria* klesal jen mírně (**Obr. 9d**).

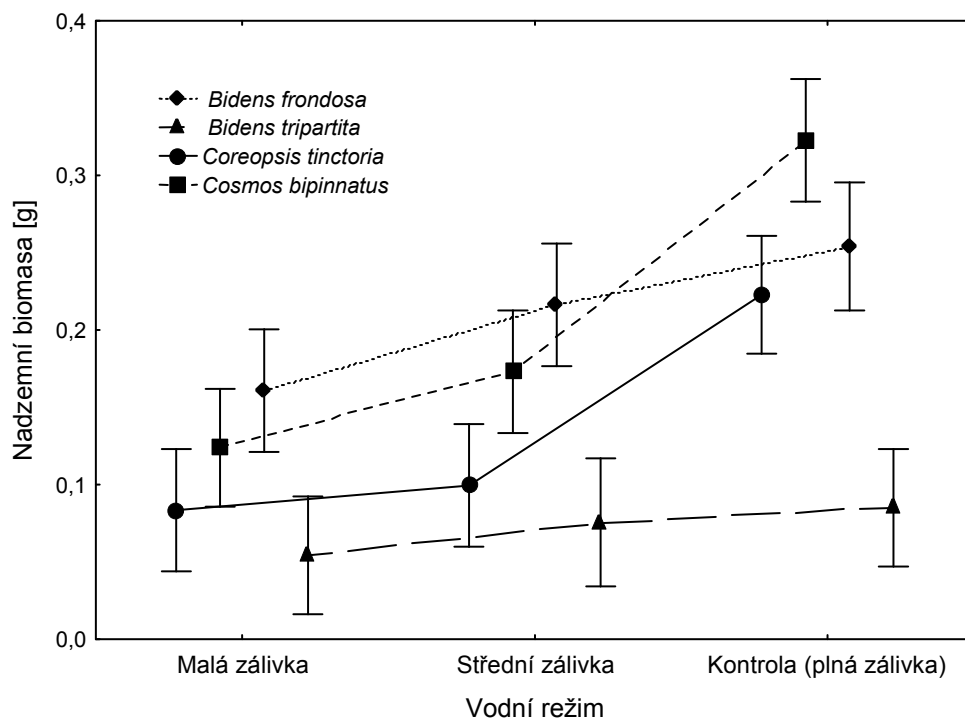




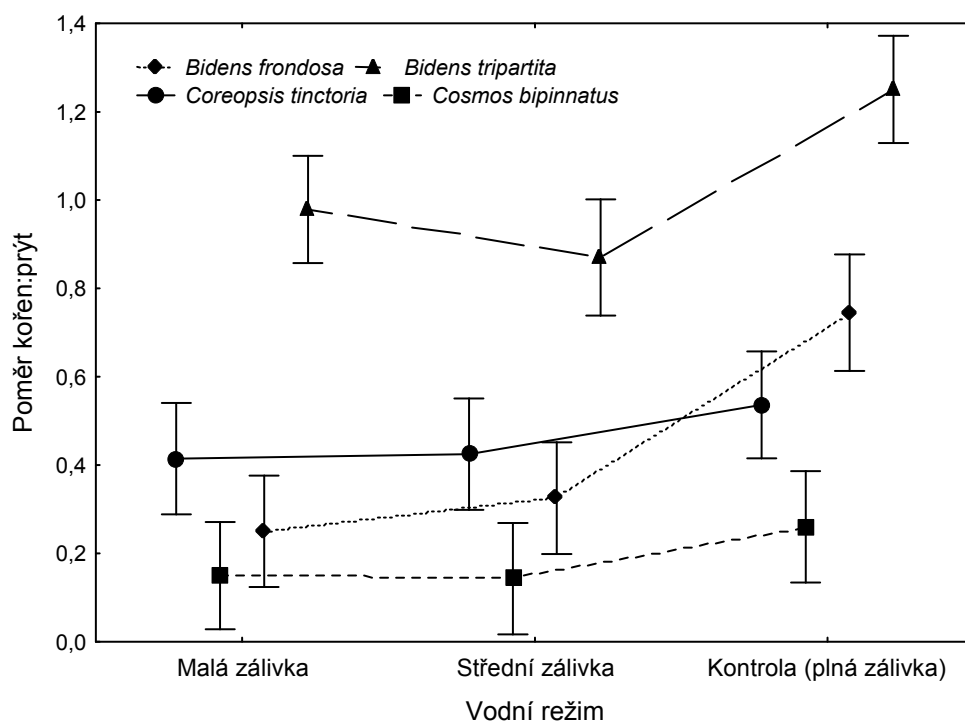
**Obr. 9a** Celková biomasa vytvořená jednotlivými druhy v rámci třech vodních režimů (Tab. 3).



**Obr. 9b** Podzemní biomasa vytvořená jednotlivými druhy v rámci třech vodních režimů (Tab. 3).



Obr. 9c Nadzemní biomasa vytvořená jednotlivými druhy v rámci třech vodních režimů (Tab. 3).



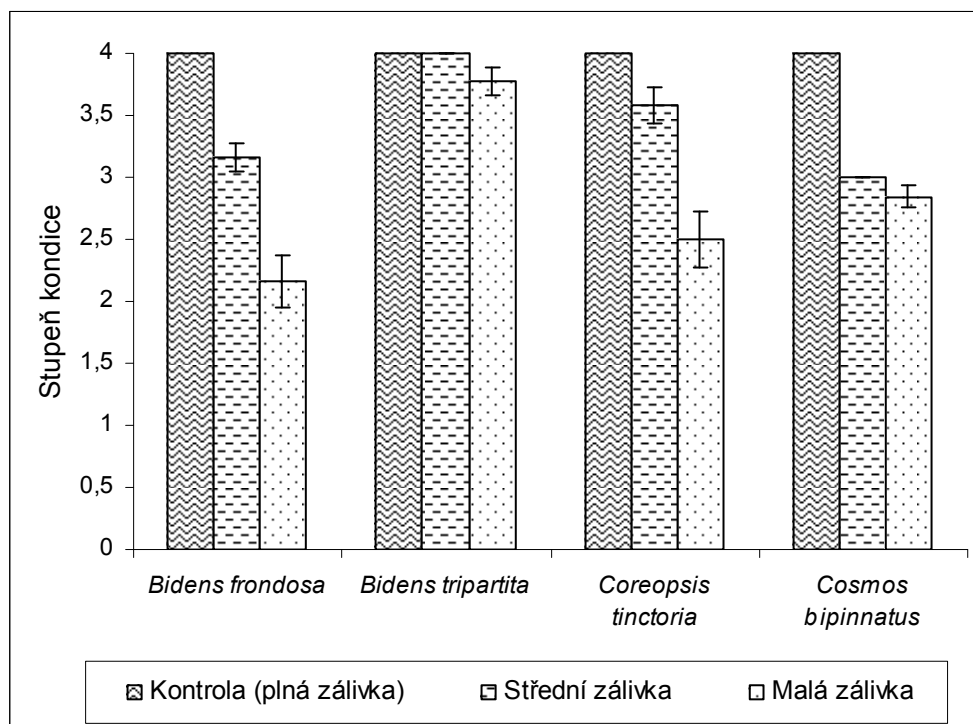
Obr. 9d Poměr kořen:prýt jednotlivých druhů v rámci třech vodních režimů (Tab. 3).

### 3.1.7b Vliv vodního režimu na stupeň kondice

Byla nalezena variabilita v distribuci stupňů kondice mezi zálivkami i mezi druhy (Tab. 14). Vždy platilo, že jedinci podrobení zásahu malá zálivka nabývali nejnižších stupňů kondice. Jako relativně nejodolnější druh s nejvyšším průměrným stupněm kondice v zásahu malá i střední zálivka se jevil domácí *Bidens tripartita* (Obr. 10).

**Tab. 14** Výsledky neparametrického testu Kruskal–Wallis; nezávislá proměnná - vodní režim a druh; závislá proměnná - stupeň kondice; znázorněna hodnota testovací statistiky H a dosažená hladina významnosti p.

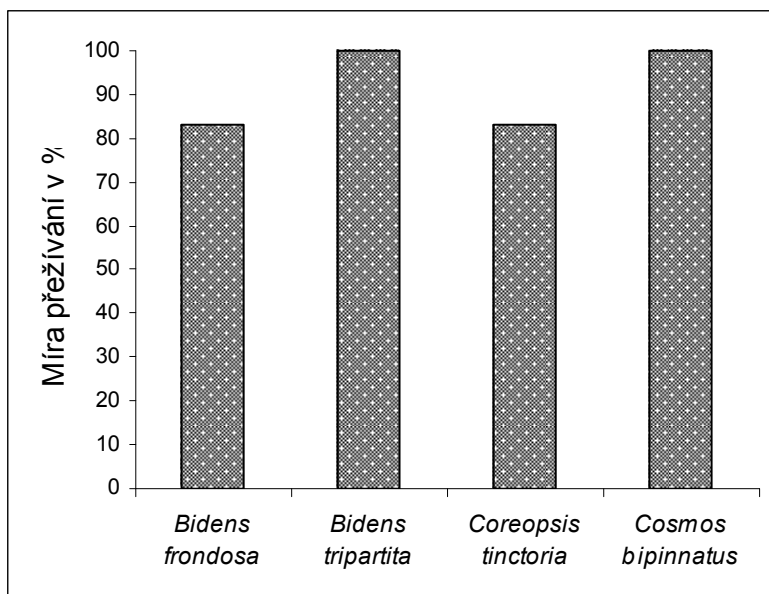
	Vodní režim		Druh	
	H	p	H	p
<b>Stupeň kondice</b>	68,38	<< 0,001	30,93	<< 0,001



**Obr. 10** Stupeň kondice pro jednotlivé druhy v rámci třech vodních režimů (Tab. 3), znázorněn průměr a SEM pro n=12.

### 3.1.7c Přežívání semenáčků

Zatímco v zásahu kontrola a střední zálivka všechny semenáčky přežily, tzn. dosáhly stupňů kondice 2, 3 nebo 4, v zásahu malá zálivka došlo u druhů *Bidens frondosa* a *Coreopsis tinctoria* k jistému procentu úhynu, tzn. ohodnocení stupněm kondice 1 (Obr. 11).



**Obr. 11** Přežívání semenáčů jednotlivých druhů v % v zásahu malá zálivka (**Tab. 3**) na konci pokusu. n=12.

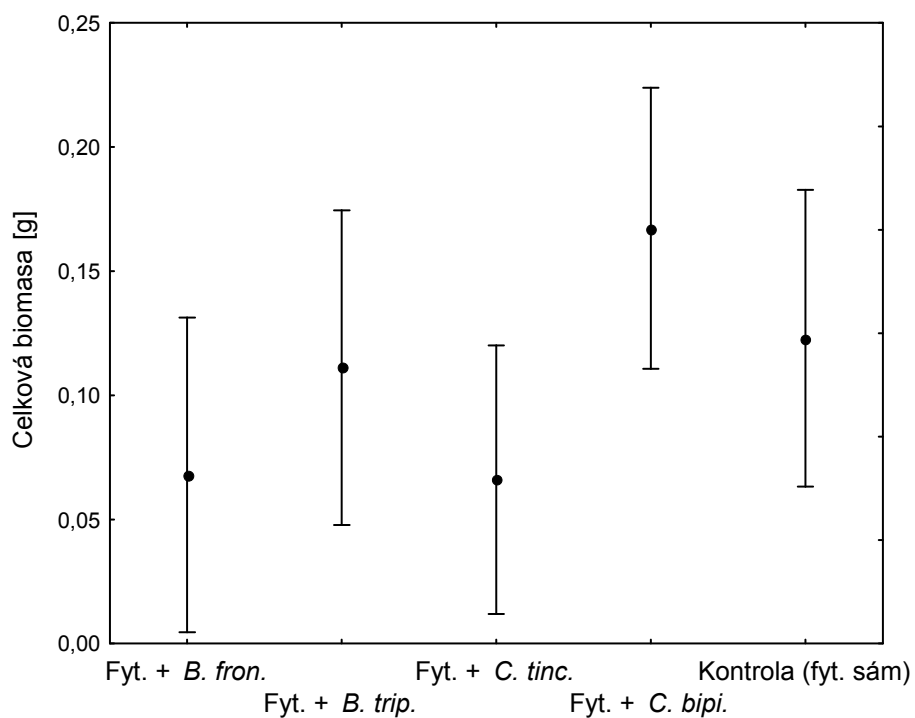
### 3.1.8 Kompetiční schopnost rostlin

Nejvyššího indexu relativní kompetiční úspěšnosti (RCP) dosáhnul druh *Coreopsis tinctoria*, invaznímu *Bidens frondosa* přísluší druhá nejvyšší naměřená hodnota 0,45. Pro domácí *Bidens tripartita* byla zjištěna nízká hodnota 0,10. Hodnota *Cosmos bipinnatus* byla dokonce záporná (**Tab. 15**), což způsobil fakt, že fytoometr vytvořil více biomasy, když byl pěstován s *C. bipinnatus*, než když rostl sám (**Obr. 12**).

Rozdíly v hmotnosti biomasy fytoometru v různém kompetičním prostředí nebyly průkazné (1-cestná ANOVA;  $F=2,48$ ;  $p = 0,059$ ).

**Tab. 15** Hodnoty indexu RCP (relativní kompetiční úspěšnost) jednotlivých druhů.

Druh	Index RCP
<i>Bidens frondosa</i>	0,45
<i>Bidens tripartita</i>	0,10
<i>Coreopsis tinctoria</i>	0,46
<i>Cosmos bipinnatus</i>	-0,36



**Obr. 12** Množství biomasy fytometru (*Epilobium angustifolium*), když rostl sám (kontrola) nebo s některým ze studovaných druhů. Legenda: Fyt. = fytometr; B. fron. = *Bidens frondosa*; B. trip = *Bidens tripartita*; C. tinc. = *Coreopsis tinctoria*; C. bipi = *Cosmos bipinnatus*.

### 3.2 Výsledky – aplikovaná část

viz diskuze 4.5.

## 4. DISKUZE

Ve snaze rozlousknout záhadu předvídání invazního chování vzniká nespočet studií, které vyšetřují nejrůznější ekologické charakteristiky nepůvodních druhů. Tyto práce usilují o zobecnění vlastností vysvětlující úspěšné šíření v druhotném areálu, na jejichž základě by bylo možno určit, zda se nový přírůstek flóry dané země bude agresivně šířit na úkor domácích druhů či nikoliv. Výsledky práce Mihulka et al. (2006) napovídají, že právě srovnávací studie blízce příbuzných druhů by mohly odhalit rozhodující činitele invazního úspěchu, pokud budou zahrnovat pestrou škálu vlastností pokrývající celý životní cyklus. Proto bylo v rámci možností studováno co nejširší spektrum charakteristik: znaky související s generativní reprodukcí, růstové vlastnosti, tolerance k suchu, kompetiční schopnost rostlin a vliv invazního *Bidens frondosa* na druhovou bohatost společenstev.

### 4.1 Charakteristiky související s generativní reprodukcí

Proporčně byla této problematice věnována největší pozornost ze dvou důvodů. Za prvé bývají reprodukční znaky opakovaně uznávány za rozhodující faktory úspěchu invazních druhů (Pyšek & Richardson 2007), za druhé potřebu znalosti charakteristik pohlavního rozmnožování u studovaných druhů umocňuje fakt, že ani u jednoho z nich nebyla publikována nebo zjištěna schopnost nepohlavního rozmnožování. Generativní reprodukce tak představuje výhradní typ šíření v prostoru i čase.

#### 4.1.1 Klíčivost semen v závislosti na světelném režimu

Schopnost klíčit napříč širokému rozmezí podmínek (van Clef M. & Stiles 2001) bývá často popisována jako vlastnost podporující invazní chování. Z výsledků vyplývá, že předpokládaná hypotéza o nejlepší klíčivosti invazního *Bidens frondosa* neplatila pro žádný světelný režim. Vynikající klíčivost v obou režimech naopak prokázaly přechodně zplaňující druhy *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus*. Tak vysoká klíčivost může mít souvislost s testováním semen z komerční produkce, která bývají výběrová, např. v tom smyslu, že se vyřazují malá semena. Vlastní vypěstovaná semena klíčila hůře (viz 4.1.3).

Základní myšlenka experimentu spočívala v ověření klíčivosti ve tmě, což bylo u obou neúspěšně invadujících druhů prokázáno. To se nedá říct o invazním *B. frondosa* a domácím *B. tripartita*, neboť oba druhy klíčily v temnostním režimu zanedbatelně (0,7%, resp. 2%). Gruberová et al. (2001) uvádí pro průměrnou klíčivost semen 1-3. řádu ve tmě podstatně vyšší hodnoty, pro *B. frondosa* 32,9% a pro *B. tripartita* 4,7%. Jeden ze shledaných rozdílů v metodice spočívá v proměnlivém teplotním režimu 16 h 30 °C/8 h 20 °C v práci Gruberová et al. (2001) vs. konstantní teplotní režim 25 °C v mém případě. Odlišné výsledky by mohly být zdůvodněny jinou teplotou skladování (Gruberová et al. 2001 5 °C; v mém případě 10 °C) nebo odlišnou simulací temnostního režimu (Gruberová et al. 2001 neuvádí; v mém případě byly Petriho misky se semeny uschovány v černých plastových krabicích a ty uzavřeny v papírové bedně, počty vyklíčených semen byly zjišťovány v přítmí). Avšak podle dalších výsledků, kdy za identických světelných i teplotních podmínek Gruberová et al. (2001) zjistila klíčivost *B. frondosa* 5,3% (vs. 59,3% v mém případě), klíčivost *B. tripartita* 0,4% (vs. 40% v mém případě) se zdá, že příčina tkví v něčem jiném. O klíčivosti semen r. *Bidens*, které se věnovalo více autorů (Rolling 1956; Lhotská 1968, Köck 1988, Brändel 2004), trvají značné rozkoly. Rollin (1956) a Lhotská (1968) shodně konstatují, že *B. frondosa* a *B. tripartita* neklíčí ve tmě.

Na základě dostupných informací nezbyvá, než tuto diskuzi uzavřít s otazníkem a konstatováním, že v rámci této studie, kdy byla klíčivost v temnostním režimu zkoušena vícekrát a na semenech ze 2 odlišných sezón, oba druhy r. *Bidens* klíčily ve tmě velice špatně nebo vůbec. Schopnost studovaných dvouzubců klíčit pouze na povrchu substrátu by ve srovnání s přechodně zplaňujícími druhy *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* mohla znamenat výraznou nevýhodu.

Co se týče uspořádání pokusu (viz 2.3.1), s ohledem na statistické zpracování by bylo vhodnější mít více Petriho misek s méně semeny. I když bylo testováno 150 semen, ke statistickému hodnocení byly pro každou kombinaci režim/druh k dispozici jen 3 nezávislá pozorování, což znemožnilo spočítat ANOVu s opakovanými měřeními a statisticky podložit rozdíly ve vývoji klíčení mezi druhy a režimy. Původní záměr spočíval pouze ve zjištění celkové klíčivosti, sledování vývoje klíčivosti v čase tak při plánování designu pokusu nebylo zohledněno.

#### 4.1.2 Vitalita semen

V případě přechodně zplaňujících druhů *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* byla při zkoumání vitality a dalších vlastností (viz dílčí metodiky 2.3) použita semena vypěstovaná na experimentální zahradě (viz 2.2), aby byly testovány právě ty diaspory, které představují zdroj pro trvalé zplanění.

U semen všech druhů byla zjištěna vyšší hodnota pro vitalitu než pro klíčivost (více viz 4.1.3). Tento závěr, ke kterému došel mj. také Afolayan et al. (1997), odpovídá běžné skutečnosti, že všechna živá semena nemusí při daných podmínkách vyklíčit.

Jelikož u invazního druhu *Bidens frondosa* byla zjištěna velice vysoká vitalita, nejvyšší ze všech studovaných druhů (93 %), můžeme soudit, že tato vlastnost se může podílet na jeho invazním chování. Velmi vysokou vitálnost semen objevili také Vivian-Smith & Panetta (2005) u invazního druhu *Araujia sericifera* (*Asclepiadaceae*) (99,5%). Přechodně zplaňující *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* ale také dosáhly vysokého podílu vitálních semen (71,73%, resp. 63,59%), lze tak zamítnout domněnku, že by jejich trvalému zplanění bránila dramatická neživotaschopnost semen.

O spolehlivosti a výhodách tetrazoliového testu se diskutuje, neboť bývá časově i manuálně náročný (Sawma & Mohler 2002) a dále se u nabarvených semen mohou objevit barevné přechody. V rámci této studie se použití 2,3,5-trifenylní tetrazolium chloridu osvědčilo a dalo se poměrně jednoznačně rozhodnout, zda je semeno vitální či nikoliv.

#### 4.1.3 Klíčivost semen v závislosti na teplotním režimu uskladnění

Ve snaze ověřit odolnost semen druhé generace neúspěšně zavlékaných druhů *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus* a zároveň s cílem ukázat potřebu stimulace semen r. *Bidens* mrazem byla testována klíčivost po uskladnění ve čtyřech teplotních režimech.

Po skladování semen v teplotním režimu chlad a chlad & mráz byla nejvyšší klíčivost odečtena u invazního *Bidens frondosa* (79,3%, resp. 81,3%). Také např. Jedlička & Prach (2006) odhalily u invazních druhů z čeledi *Asteraceae* (*Aster lanceolatus* a *Aster novi-belgii*) vysokou klíčivost kolem 90% (po skladování semen 5 měsíců při teplotě 20 °C a 5 °C). U *B. frondosa* vyklíčilo po skladování v teplotním režimu chlad a chlad & mráz přibližně 2x více semen než



u domácího *B. tripartita*. Radford & Cousens (2000) zjistili pro invazní *Senecio madagascariensis* výrazně vyšší klíčivost než pro původní *Senecio lautus* (oba *Asteraceae*).

V rámci režimu skladování semen při mrazové teplotě -15 °C byla nejnižší klíčivost zjištěna překvapivě u invazního druhu *Bidens frondosa*. Velice nízká hodnota 5,3% může naznačovat, že semenná banka při tvrdé a dlouhé zimě podléhá mrazu. Další invazní druhy z čeledi *Asteraceae* (*Conyza canadensis*, *Galinsoga ciliata* a *Galinsoga parviflora*) klíčily po skladování při teplotě -21 °C bez problémů (Bernardová 2006). Neúspěšné nepůvodní druhy si po uskladnění v mrazovém režimu udržely poměrně vysokou klíčivost kolem 50%. Klíčily dokonce lépe než po stratifikaci v chladu nebo chladu & mrazu, což vyvrací navrženou hypotézu, že by jejich trvalému zplanění bránilo vymrzání semen.

Lhotská (1968) ani u jednoho ze zde studovaných dvouzubců nekonstatovala dormanci semen. Ovšem Brändel (2004) uvádí pro semena *B. frondosa*, která byla skladována při pokojové teplotě anebo prošla jen krátkou stratifikací při 5 °C, nulovou klíčivost. Mnou pozorované klíčení po uskladnění při pokojové teplotě u *B. frondosa* (42%) i *B. tripartita* (8%) odporuje výsledkům práce Brändel (2004) i domněnce o potřebě mrazové stratifikace. Výsledky naopak říkají, že semena *B. frondosa* i *B. tripartita* dokážou klíčit bez vystavení nízkým teplotám, i když v menším množství. Případně teplejší zimy by je tedy neměly zcela ohrozit.

*B. frondosa* díky větší rychlosti klíčení získává několikadenní vývojový náskok nad *B. tripartita* (Köck 1988). Invazní dvouzubec skutečně začal klíčit dříve než jeho domácí ekvivalent ve všech režimech (včetně světelných) kromě mrazového režimu uskladnění semen. Na druhé straně ho ve všech případech předstihly oba přechodně zplaňující druhy, které klíčily v relativně hojném počtu už 1.-2. den od zahájení pokusu.

Ze srovnání počtů vitálních a vyklíčeným semen jednotlivých druhů lze vyvodit zajímavé závěry. Ač oba neúspěšně zplaňující druhy dosáhly nejmenšího procenta vitálních semen, dokázaly si udržet vysokou klíčivost kolem 50% ve všech sledovaných režimech. Takový trend odpovídá chování invazního druhu, který je schopen klíčit napříč širokému rozmezí podmínek (van Clef M. & Stiles 2001).

Co se týče uspořádání pokusu (viz 2.3.3), platí stejná poznámka jako u testování klíčivosti v závislosti na světelném režimu (viz 4.1.1)

#### 4.1.4 Produkce semen

Schopnost rozmnožovat se vně primárního areálu představuje klíčový požadavek pro zplanění a invazi nepůvodního druhu v sekundárním areálu, v případě studovaných jednoletých druhů bez přítomnosti nepohlavního rozmnožování to znamená schopnost tvořit semena. Vysoká plodnost přispívá k invaznímu úspěchu (Radford & Cousens 2000, Perglová et al. 2006). U invazního *Bidens frondosa* byl opravdu zjištěn nejvyšší průměrný počet semen na rostlinu (1630), přičemž ve volné přírodě bývá ještě plodnější. Gruberová et al. (2001) uvádí dokonce 17 700 semen na rostlinu. Lhotská (1968) zjistila obdobnou hodnotu jako tato studie.

Zatímco *Coreopsis tinctoria* produkoval relativně hodně semen (857) a dosáhl nejvyššího maxima v průměrném počtu semen na rostlinu (2643), další přechodně zplaňující druh, *Cosmos bipinnatus*, tvořil průměrně jen 159 semen na rostlinu. Tak nízká plodnost by mohla zdůvodnit neúspěch při trvalém zplaňování.

Různá proporce semen v úbořech 1.-4 řádu může souviset s výhodnými vlastnostmi pro invazní šíření. Na narušovaných stanovištích, kde se všechny studované nepůvodní druhy objevují, by se mohlo vyplatit směřovat většinou produkci do hierarchicky vyšších řádů (1., 2. řád), které dozrávají dříve. Takovému trendu odpovídají spíše přechodně zplaňující *C. tinctoria* a *C. bipinnatus*, invazní *B. frondosa* tvoří nejvíce semen 3. řádu. Případná početní investice do řádů semen s největší klíčivostí nebyla potvrzena, neboť Gruberová et al. (2001) zjistila pro *B. frondosa* ve všech zkoušených teplotních režimech nejvyšší klíčivost u semen 1. řádu a druhou nejvyšší klíčivost u semen 4. řádu, kterých sledovaný druh tvoří proporcčně nejméně.

## 4.2 Růstové charakteristiky

### 4.2.1 Relativní růstová rychlost

Relativní růstová rychlost (RGR) patří mezi nejčastěji měřené charakteristiky invazních rostlin. Nicméně např. Daehler (2003) nebo Mihulka et al. (2006) shledávají kladný efekt RGR na invazní chování neprůkazný. Relativně vysoká naměřená RGR invazního druhu *Bidens frondosa* (0,179), která se velice blížila nejvyšší zjištěné hodnotě (*Coreopsis tinctoria*; 0,190), odpovídá spíše závěrům přehledové studie Pyšek & Richardson (2007), že

RGR podporuje invazní úspěch. Ovšem výpovědní hodnota RGR se zdá být sporná, minimálně v rámci této studie. Relativní hodnoty totiž popisují, jak se zvětší biomasa mezi 7. a 21. dnem, ale neříkají nic o absolutním množství biomasy. Podobně se k problematice vyjadřuje i Gruberová (2002). Nejvyšší naměřená RGR druhu *Coreopsis tinctoria* sotva poskytuje nějaké výhody, když jeho absolutní hmotnosti sušiny byly ze všech nejmenší. Naopak invazní *B. frondosa* vytvořil po 21 dnech růstu zdaleka největší množství biomasy, právě taková charakteristika by ho mohla zvýhodňovat. Také Hastwell et al. (2007) našel u vodních rostlin z 10 čeledí pozitivní korelaci mezi invazním chováním a hmotností sušiny.

#### 4.2.1 Výška dospělých rostlin

Velkou výškou, rychlou klíčivostí a tolerancí k zastínění vysvětluje invazní úspěch *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) Perrins et al. (1993). Pyšek & Jarošík (2005) objevili, že výška a růstová forma vztahovaná k minimální délce pobytu v novém areálu charakterizují invazní neofyty České republiky. Také u invazního *Bidens frondosa* může největší naměřená výška (106,8 cm) přispívat k invaznímu úspěchu, přičemž nutno dodat, že ve volné přírodě dosahuje ještě většího vzrůstu. Gruberová et al. (2001) uvádí průměrnou výšku 147 cm. Další v pořadí se umístily nepůvodní neúspěšně druhy, které ve výšce předstihly domácí *B. tripartita*, relativně vysoký vzrůst by mohl zvýšit jejich šance na trvalé zplanění.

#### 4.3 Tolerance k suchu

Tolerance k nadbytku nebo naopak nedostatku přírodních zdrojů podporuje invazní chování (Steinlein et al. 1996). *Bidens frondosa* si oproti domácím druhům udržuje větší ekologickou amplitudu ve vztahu k vlhkosti a živinám (Köck 1988, Gruberová 1999, Keil 1999). Bendová (1999) se domnívá, že *B. frondosa* dokáže růst na sušších stanovištích než domácí druhy r. *Bidens*. I vlastní pozorování *B. frondosa* v intravilánu obcí na ruderálních stanovištích nebo v chodníkové dlažbě napovídají, že tolerance k suchu by mohla přispívat k invaznímu chování druhu.

Invazní dvouzubec vytvořil ve všech testovaných vodních režimech nejvíce celkové biomasy, ale pokles hmotnosti sušiny se zmenšující se zálivkou byl rychlejší než např.

u domácího dvouzubce. Biomasa *B. frondosa* klesla oproti kontrole v režimu střední zálivka o 34% a v režimu malá zálivka o 53%, zatímco sušina *B. tripartita* se snížila o 22%, resp. 41%.

Podstatné informace o toleranci jednotlivých druhů k suchu poskytly průměrný stupeň kondice a úmrtnost semenáčů, neboť právě tyto charakteristiky říkají, zda druh vodní deficit přežije. Co se týče průměrného stupně kondice, *B. frondosa* nabýval v zásazích se sníženým množstvím zálivky nejnižších hodnot ze všech, pouze v režimu střední zálivka mírně převyšoval *Cosmos bipinnatus*. Také k úhynu semenáčů došlo kromě *Coreopsis tinctoria* jen u *B. frondosa*, u obou druhů v zásahu malá zálivka nepřežilo 17 % semenáčů.

Nejvyšší množství vyprodukované biomasy by mohlo souviset spíše s vysokou růstovou rychlostí než s tolerancí k suchu. Druh patrně rychle přibýval na váze v počáteční fázi pokusu, ale později a zejména během aplikace desetidenního sucha se růst zastavil a jednotlivé semenáče začaly usychat. Invazní *B. frondosa* tak prokázal mnohem menší toleranci k suchu než domácí *B. tripartita* a přibližně stejnou snášenlivost jako přechodně zplaňující *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus*. Ke stejným závěrům o toleranci k suchu druhů *B. frondosa* a *B. tripartita* došla i Svačinová (2006). I Goergen & Daehler (2002) zjistili, že suchu lépe než invazní *Pennisetum setaceum* odolává domácí *Heteropogon contortus* (oba *Poaceae*).

Protiklady o toleranci k suchu *B. frondosa* pozorované v přírodě a v laboratoři lze vysvětlit např. rychlou evolucí nepůvodních druhů a vznikem lokálních adaptací (Maron et al. 2004). Testovaná semena byla sbírána v oblasti Vrbenských rybníků, kde mají jedinci k dispozici dostatek vlhkosti, tudíž se u nich hypoteticky nemusela vyvinout zvýšená tolerance k suchu jako u městských populací.

Poměr kořen:prýt patří mezi hojně používané charakteristiky, které popisují změnu chování rostliny v prostředí (Atkinson 2000). Vysoký poměr kořen:prýt napovídá o pohybu velkého množství výtěžků z fotosyntézy do podzemní biomasy, může se tak dít v souvislosti s genotypem druhu nebo následkem nedostatku zdrojů v půdě (Atkinson 2000). Druhý zmíněný trend se objevil jen u *B. tripartita* při přechodu mezi režimy střední a malá zálivka. V naprosté většině zbývajících případů se poměr kořen:prýt s klesající zálivkou snižoval.

## 4.4 Kompetiční schopnost

Velice často se objevují názory, že invazní druhy mají vyšší kompetiční schopnost než domácí či nepůvodní neúspěšné druhy (Levine et al. 2002, Vila & Weiner 2004). V práci Gruberová & Prach (2003) invazní *Bidens frondosa* prokázal výrazně vyšší kompetiční převahu nad domácím *Bidens tripartita*, zejména v podmínkách s málo živinami a nízkou záhlvkou. Narazíme ovšem i na řadu studií, které uvádějí o kompetičních schopnostech invazních rostlin pravý opak. Daehler (2003) shrnul výsledky 16 prací zabývajících se tímto fenoménem a pouze u 5 z nich shledal, že invazní druhy se osvědčily jako výborní kompetitoři, např. *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) (Mal et al. 1997).

Tato práce k objasnění problematiky nepřispěje, neboť výsledky skleníkového pokusu se dají považovat za nanejvýš sporné, což dokládá mj. to, že fytometr *Epilobium ciliatum* vytvořil více biomasy, když byl pěstován s *Cosmos bipinnatus*, než když rostl sám. Nabízí se vysvětlení, že některé rostliny se mohou neúmyslně podporovat, ale takové tvrzení o společném růstu *E. ciliatum* a *C. bipinnatus* by muselo být podloženo dalšími experimenty.

Zdá se, že zvolený fytometr *E. ciliatum* reagoval špatně na enormně vysoké teploty ve skleníku (pokus byl zahájen na konci června 2007). Zatímco semenáče ostatních studovaných druhů se okamžitě bez problémů uchytily, semenáčky fytometru často usychaly, musely být nahrazovány a jejich uchycení i další růst byly podstatně pomalejší než při pilotním pokusu v klimaboxu. Výsledná biomasa tak mohla vypovídat spíše o toleranci jednotlivých semenáčů fytometru k horku než o růstu v různém kompetičním prostředí. Pro příště by bylo vhodnější mít více druhů fytometrů a ideálně je před vlastním pokusem lépe prověřit, zda odpovídají náročným experimentálním požadavkům.

## 4.5 Aplikovaná část

### 4.5.1 Vliv invazního *Bidens frondosa* na druhovou bohatost společenstev

Dopady invazních druhů se obecně velice špatně kvantifikují (Blossey et al. 2001). Ehrenfeld (2006) navrhuje stanovit impakt invazních rostlin na ekosystémy na základě přítomnosti a účinku sekundárních metabolitů sledovaných druhů. Vila & Weiner (2004) zdůrazňují vliv invazního druhu na celkovou biomasu společenstva. V Austrálii se zkouší model autorů Pheloung et al. (1999) odhadující rizikovost plevelů, tzv. Weed Risk

Assessment model. Princip spočívá ve vyplnění dotazníku o klimatických předpokladech, biologických vlastnostech, způsobu rozmnožování i šíření konkrétní zavlečené rostliny a stanovení skóre, na jehož základě rostlinu přijmou, dále sledují anebo zamítnou.

V této práci měl být hodnocen vliv invazní rostliny na druhovou bohatost prostřednictvím tzv. removal experimentu, kdy se na polovině sledovaných ploch odstraní invazní druh a vývoj vegetace se srovnává s kontrolními neprotřhanými plochami. Vhodné plochy a lokality byly intenzivně hledány během dvou vegetačních sezón. Bylo prověřeno množství rybníků na Českokudějovicku a řada letněných rybníků na Třeboňsku. Další zamýšlenou lokalitou byla řeka Berounka v oblasti CHKO Křivoklátsko. Proběhla diskuze s pracovníky Správ CHKO Třeboňsko, Blanský les, Křivoklátsko. Veškeré pátrání po vhodných lokalitách dopadlo vzhledem k charakteru výskytu *Bidens frondosa* „neúspěchem“. Ačkoliv se rostlina vyskytuje, minimálně z jihočeské perspektivy, téměř všude, potřebný počet ploch s pokryvností zájmového druhu okolo 70% se nepodařilo dohledat. I z tohoto výsledku-nevýsledku můžeme o vlivu invazního *B. frondosa* na diverzitu společenstev leccos usuzovat. Z podstaty pozorovaného charakteru výskytu se zdá se, že v rámci ČR druhovou bohatost neohrožuje.

Autorům Hejda & Pyšek (2006) se v ČR podařilo uskutečnit obdobný pokus s invazním druhem *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae), nezjistili žádný vliv na diverzitu invadovaných společenstev. Hulme & Bremner (2006) na základě téhož experimentu uspořádaného v Anglii (Velká Británie) konstatují, že rozsáhlé porosty *I. glandulifera* mohou snižovat druhovou bohatost až o 25%, dodávají ovšem, že druh vytlačuje spíše nepůvodní rostliny ruderální stanovišť než domácí zástupce.

#### 4.5.2 Potřeba útlumového managementu *Bidens frondosa*

Za účelem průzkumu potřeby útlumového managementu *Bidens frondosa* bylo osloveno 24 Správ CHKO a 4 Správy NP. Z následné písemné komunikace s 13 Správami CHKO a 1 Správou NP vyplývá, že co se týče útlumového managementu invazních druhů, *B. frondosa* leží na okraji zájmu a jeho eliminace není potřeba, neboť se příliš neuplatňuje v zapojených společenstvech, nemění charakter vegetace a neohrožuje vzácné druhy.

Ačkoliv v současnosti *B. frondosa* žádné vážnější riziko nepředstavuje, je třeba dát pozor při velkých povodních, následkem kterých by se mohl intenzivně rozšířit. Tak se stalo

rok po silných záplavách 2002, kdy výrazně narostla jeho pokryvnost a objevovaly se rozsáhlé, občas i monotypické porosty (Hejda 2004, vlastní pozorování).

#### 4.6 Invazní chování *Bidens frondosa*

U jednoletých druhů se předpokládá, že profitují z vysoké plodnosti a rychlého životního cyklu (Grime 1979). V případě invazního *Bidens frondosa* to platí „dvojnásob“, neboť právě velký počet semen a rychlý růst se v této práci osvědčily jako hlavní výhody, spolu s vysokou vitalitou semen, slušnou klíčivostí ve všech sledovaných režimech s výjimkou teplotního režimu skladování semen -15 °C, vysokým vzrůstem a značnou produkcí biomasy. Na invazním úspěchu *B. frondosa* se dále podílí architektura prýtu (Köck 1988), rychlé klíčení, nižší teplotní nároky během klíčení (Köck 1988, Gruberová et al. 2001), vysoká schopnost epizoochorního šíření (Gruberová et al. 2001). Díky vyšší relativní růstové rychlosti kořenů druh pravděpodobně dokáže lépe využít dostupných živin a zajistit si tak kompetiční výhodu (Gruberová 2002).

Navzdory uvedenému výčtu znaků nebyla nalezena žádná „supervlastnost“, která by dokázala jednoznačně vysvětlit invazní šíření. Navíc byla odhalena řada nevýhod v podobě neschopnosti klíčit ve tmě, vymrzání semen či nízké tolerance k suchu. *B. frondosa* tak můžeme vyloučit ze skupiny tzv. superinvazních druhů, které vykazují absolutní převahu na všech frontách (Daehler 2003). Jeho invazní chování odpovídá lépe strategii všeuměl, tzn. druh neprospívající ve všech vlastnostech najednou nebo velmi nadprůměrně v 1 znaku, ale druh ucházející v řadě charakteristik. Ke stejnému závěru došel Mihulka et al. (2006) pro *Oenothera biennis* (*Onagraceae*).

Stejně jako v drtivé většině případů bude třeba vysvětlení invazního úspěchu *B. frondosa* hledat dál než jen v rámci autoekologických charakteristik. Úspěšnost druhu představuje komplexní jev, který závisí na řadě dalších faktorů a okolností. Navíc, jak uzavírají polemiku osudů invazních rostlinných druhů Pyšek & Sádlo (2004), hierarchicky nejvyšší proměnnou představuje „čert ví – bůh sud“.

## 4.7 Neinvazní chování *Cosmos bipinnatus* a *Coreopsis tinctoria*

### 4.7.1 *Coreopsis tinctoria*

Přechodně zplaňující *Coreopsis tinctoria* dosáhnul společně s *Bidens frondosa* nejvíce nejvyšších hodnot studovaných vlastností. Byla zjištěna vysoká až velice vysoká klíčivost ve všech sledovaných režimech a nejvyšší relativní růstová rychlost, dále poměrně hodně semen. Ze studovaných charakteristik by se za největší nevýhodu dala považovat nízká hmotnost biomasy a malá tolerance k suchu. Druh však rozhodně prokázal velké předpoklady k trvalému zplanění a dalšímu šíření. V Jižní Koreji už mu náleží invazní status zplanělý (naturalizovaný) druh (Kil et al. 2004).

### 4.7.2 *Cosmos bipinnatus*

Přechodně zplaňující *Cosmos bipinnatus* dosáhl nejvyšší hodnoty v případě klíčivosti v závislosti na světelném režimu a ve všech ostatních případech si vedl průměrně dobře, s výjimkou relativně nízké plodnosti. Mezi hlavní výhody můžeme zahrnout hodně vyprodukované biomasy, poměrně dobrou toleranci k suchu, vysokou klíčivost ve všech sledovaných režimech a relativně slušný vzrůst. Druh rozhodně prokázal velký potenciál k trvalému zplanění a dalšímu šíření. Trvalému zplanění v ČR nahrává i skutečnost, že se jedná o velice módní letničku, která s trochou nadsázky roste na každém květinovém záhoně. Na Tchaj-wanu je již považován za zplanělý (naturalizovaný) druh (Wu et al. 2004).

## 5. ZÁVĚR

**1) Liší se zájmové druhy ve sledovaných vlastnostech a jak?** Všechny druhy se ve studovaných charakteristikách výrazně lišily. Nejvyšších hodnot nejčastěji dosahovaly *Bidens frondosa* a *Coreopsis tinctoria*. Přehled viz **Tab. 16**.

**2) Které ze studovaných charakteristik zvýhodňují *Bidens frondosa* a mohly by se podílet na jeho invazním chování?** Vysoká produkce a vitalita semen, slušná klíčivost ve všech sledovaných režimech s výjimkou teplotního režimu uskladnění semen při -15 °C, vysoká relativní růstová rychlost i vzrůst a značná produkce biomasy se mohou u *B. frondosa* podílet na invazním úspěchu, který v jeho případě můžeme vysvětlit strategií druh všeuměl.



3) Ovlivňuje invazní *Bidens frondosa* druhovou bohatost společenstev a jaké riziko v rámci ČR představuje? *Bidens frondosa* v současnosti a v rámci ČR druhovou bohatost společenstev spíše neovlivňuje ani nepředstavuje žádné výraznější riziko. Princip předběžné opatrnosti se doporučuje zejména při velkých povodních, kdy se může výrazně rozšířit.

4) Jaký invazní potenciál mají přechodně zplaňující *Coreopsis tinctoria* a *Cosmos bipinnatus*? Oba druhy prokázaly velké předpoklady k trvalému zplnění a dalšímu šíření hlavně díky vysoké klíčivosti ve všech sledovaných režimech a relativně slušnému vzrůstu. Další výhody *Coreopsis tinctoria* spočívaly ve značné produkci semen a vysoké relativní růstové rychlosti, v případě *Cosmos bipinnatus* šlo o velké množství biomasy a poměrně dobrou toleranci k suchu. Významnější handicap *C. bipinnatus* představuje nízká plodnost.

**Tab. 16** Přehled výsledků studovaných vlastností pro jednotlivé druhy. Znáznorněna hodnota parametru (v případě relativní růstové rychlosti) nebo průměr včetně SEM (kromě přežívání semenáčů), nejvyšší hodnota každé charakteristiky zvýrazněna.

	<i>Bidens frondosa</i>	<i>Bidens tripartita</i>	<i>Coreopsis tinctoria</i>	<i>Cosmos bipinnatus</i>
<b>Klíčivost v % v závisl. na světeln. režimu</b>				
16 h světlo/8 h tma	59,3±2,9	40±5,9	97,3±0,7	98±2
24 h tma	0,7±0,7	2±1,2	96 ±1,2	97±2,4
<b>Produkce semen</b>	1630±87,9	941±80,7	857±225,5	159±14,8
<b>Vitalita semen v %</b>	93±1,5	80,4±3,3	71,3±3,9	63,6±5,8
<b>Klíčivost v % v závisl. na tepl. uskladnění</b>				
Mráz	5,3±0,7	14,7±4,8	54 ±3,5	44 ±5
Chlad & mráz	81,3±5,5	39,3±4,8	51,3±3,5	29,3±5,7
Chlad	79,3±2,9	37,4±7,9	51,3±6,7	31,3±2,7
Pokojová teplota	42 ±8,3	8 ±2	61,3±5,2	63,3±5,5
<b>Relativní růstová rychlost</b>	0,179	0,092	0,190	0,104
<b>Hmotnost biomasy v g po 21 dnech růstu</b>	0,129±0,01	0,048±0,012	0,036±0,004	0,044±0,012
<b>Výška dospělé rostliny v cm</b>	106,8±3,8	62,4±1,7	70,5±4,8	76,9±3,6
<b>Tolerance k suchu (v rámci malé zálivky)</b>				
Průměrný stupeň kondice	2,17 ±0,3	3,77±0,2	2,5±0,1	2,85±0,1
Přežívání semenáčů v %	83,3	100	83,3	100

## 6. LITERATURA

- Afolayan A.J., Meyer J.J.M. & Leeuwner D.V.** (1997): Germination in *Helichrysum aureonitens* (Asteraceae): Effects of temperature, light, gibberellic acid, scarification and smoke extract. *South African Journal of Botany* 63: 22-24.
- Atkinson D.** (2000): Root characteristics: Why and what to measure. In: Smit A.L., Bengough A.G., Engels C., van Noordwijk M., Pellerin S. & van de Geijn S.C. (eds.): *Roots methods: a handbook*, 1-32. Springer-Verlag, Berlin.
- Baker H.G.** (1974): The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1-24.
- Bastlova D. & Kvet J.** (2002): Differences in dry weight partitioning and flowering phenology between native and non-native plants of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Flora* 197: 332-340.
- Bělohávková R.** (2004): *Coreopsis* L. – krásnoočko. In: Slavík B. & Štěpánková J. (eds.), *Květena České republiky, Sv. 7*, pp 346-347. Academia, Praha.
- Bendová K.** (1999): Zhodnocení výskytu invazního druhu dvouzubce černoplodého (*Bidens frondosa*) ve vztahu k domácím zástupcům rodu. *Bakalářská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.*
- Bernardová A.** (2006): Ecological characteristics of nonindigenous congeners varying in their invasive success: invasive *Galinsoga parviflora* (Cav) and *Galinsoga ciliata* (Raf) vs. *Ageratum houstonianum* (Mill). *Bakalářská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.*
- Binggeli P.** (1994): The misuse of terminology and anthropometric concepts in the description of introduced species. *Bulletin of the British Ecological Society* 25: 10-13.
- Blossey B., Skinner L.C. & Taylor J.** (2001): Impact and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Biodiversity and Conservation* 10: 1787-1807.
- Bossard C.C., Randall J.M. & Hoshovsky M.C.** (eds) (2000): *Invasive plants of California's Wildlands*. University of California Press, Berkeley.
- Brändel M.** (2004): Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora* 199: 228-233.
- Cronquist A.** (1981): *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia university press, Columbia.
- Daehler C.C.** (2003): Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:183–211.
- Ehrenfeld J.G.** (2003): Effects of exotic plants invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6: 503-523.
- Ehrenfeld J.G.** (2006): A potential novel source of information for screening and monitoring the impact of exotic plants on ecosystems. *Biological Invasions* 8: 1511-1521.
- Ellstrand N.C. & Schierenbeck K.A.** (2000): Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the national academy of sciences of the USA* 97: 7043-7050.
- Forcella F., Wood J.T. & Dillon S.P.** (1986): Characteristics distinguishing invasive weeds within *Echium* (Bugloss). *Weed Research* 26: 351-364.
- Goergen E. & Daehler C.C.** (2002): Factors affecting seedling recruitment in an invasive grass (*Pennisetum setaceum*) and a native grass (*Heteropogon contortus*) in the Hawaiian Islands. *Plant Ecology* 161: 147-156.

- Grime J.P.** (1979): Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley, Chichester.
- Gruberová H.** (1999): Populačně - ekologická studie invazního druhu *Bidens frondosa*. Bakalářská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.
- Gruberová H.** (2002): Srovnávací studie invazního druhu *Bidens frondosa* L. a domácích zástupců r. *Bidens*. Magisterská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Česká republika.
- Gruberová H. & Prach K.** (2003): Competition between the alien *Bidens frondosa* and its native congener *Bidens tripartita*. In: Child L.E., Brock J.H., Brundu G., Prach K., Pyšek P., Wade P.M. & Williamson M. (eds.), Plant invasions: Ecological threats and management solutions, pp 227-235. Backhuys Publishers, Leiden.
- Gruberová H., Bendová K. & Prach, K.** (2001): Seed ecology of alien *Bidens frondosa* in comparison with native species of the genus. In: Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L. & Wade M. (eds.), Plant invasions: Species ecology and ecosystem management, pp 99-104. Backhuys Publishers, Leiden.
- Hastings A., Cuddington K., Davies K.F., Dugaw C.J., Elmendorf S., Freestone A. & Harrison S. et al.** (2005): The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. Ecology Letters 8:91–101.
- Hastwell G.T., Daniel A.J. & Vivian-Smith G.** (2007): Predicting invasiveness in exotic species: do subtropical native and invasive exotic aquatic plants differ in their growth responses to macronutrients? Diversity and Distributions, doi: 10.1111/j.1472-4642.2007.00367.x.
- Hauxwell J., Osenburg C.V. & Frazer T.K.** (2004): Conflicting management goals: manatees and invasive competitors inhibit restoration of a native macrophyte. Ecological Applications 14: 571-586.
- Hejda M.** (2004): Charakteristika populací a výskytu *Impatiens glandulifera* na Křivoklátsku. Zprávy České Botanické Společnosti 39: 431–452.
- Hejda M. & Pyšek P.** (2006): What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? Biological Conservation 132: 143-152.
- Hejný S.** (1973): Karanténní plevely Československa. Academia, Praha.
- Heywood V.H.** (ed) (1993): Flowering plants of the world. Batsford, London.
- Heywood V.H.** (1989): Pattern, extend, and modes of invasions by terrestrial plants. In: Drake J.A., Money H.A., di Castri F., Groves R.H., Kráter F.J., Rejmanek M. & Williamson M. (eds.), Biological invasions: a global perspektive, pp 31-66. J. Wiley, Chichester.
- Hoskovec L.** (2007): *Cosmos bipinnatus* Cav. - krásenka zpeřená / krasulka perovitá. (<http://botany.cz/cs/cosmos-bipinnatus/>).
- Hulme P.E. & Bremner E.T.** (2006): Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. Journal of Applied Science 43: 43-50.
- Hunt R., Neal A.M., Laffarga J., Montserrat-Marti G., Stockey A. & Whitehouse J.** (1993): Mean relative growth rate. In: Henry G.A.F. & Grime J.P. (eds.), Methods in comparative plant ecology: A laboratory manual, pp 98-102. Chapman & Hall, London.
- Chen L.Y. & Xu H.G.** (2001): Australian management strategy for invasive alien species and references available to China. Biodiversity Science 9: 466-471.
- Chytrý M., Pyšek P., Tichý L., Knollová I. & Danihelka J.** (2005): Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. Preslia 77: 339-354.

- Jedlička J. & Prach K.** (2006): A comparison of two North-American asters invading in central Europe. *Flora* 201: 652-657.
- Keddy P.A., Nielsen K., Weiher E. & Lawson R.** (2002): Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. *Journal of Vegetation Science* 13: 5-16.
- Keil P.** (1999): Ökologie der gewässerbegleitenden Agriophyten *Angelica archangelica* ssp. *litoralis*, *Bidens frondosa* und *Rorippa austriaca* im Ruhrgebiet. *Dissertationes Botanicae* 321: 1-186.
- Kil J.H., Shim K.C., Park S.H., Koh K.S., Suh M.H., Ku Y.B., Suh S.U., Oh H.K. & Kong H.Y.** (2004): Distributions of Naturalized Alien Plants in South Korea. *Weed Technology* 18: 1493-1495.
- Kimball R.T. & Crawford D.J.** (2004): Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 127-139.
- King W.M.C.G. & Wilson J.B.** (2006): Differentiation between native and exotic plant species from a dry grassland: fundamental responses to resource availability and growth rates. *Austral Ecology* 31: 996-1004.
- Köck U.V.** (1988): Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens frondosa* L.? *Flora* 180: 177-190.
- Krinke L., Moravcová L., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. & Perglová I.** (2005): Seed bank of an invasive alien, *Heracleum mantegazzianum*, and its seasonal dynamics. *Seed Science Research* 15: 239-248.
- Lakon G.** (1949): The topographical tetrazolium method for determining the germination capacity of the seeds. *Plant Physiology* 24: 389 – 394.
- Leishman M.R. & Thompson V.P.** (2005): Experimental evidence for the effects of additional water, nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. *Journal of Ecology* 93: 38-49.
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K. & Lavelle S.** (2002): Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasion. *Proceedings of Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 270: 775-781.
- Lhotská M.** (1966): Der älteste Fund der Art *Bidens frondosa* L. in Europa. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomy* 1: 186-189.
- Lhotská M.** (1968): Karpologie und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens* L.. *Rozpravy ČSAV, Řada matematických a přírodních věd* 78(10): 1-85.
- Mack R.N., Simberloff C.D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M. & Bazzaz F.** (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- Mal T.K., Lovett-Doust J. & Lovett-Doust L.** (1997): Time-dependent competitive displacement of *Typha angustifolia* by *Lythrum salicaria*. *Oikos* 79: 26-33.
- Maron J.L., Vila M., Bommarco R., Elmendorf S. & Beardsley P.** (2004): Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* 74: 261-280.
- Mihulka S.** (2001): Related alien species in their native and invaded ranges: A comparative study of the genus *Oenothera* in Arkansas (USA) and in the Czech republic. In: Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L. & Wade M. (eds.), *Plant invasions: Species ecology and ecosystem management*, pp 133-144. Backhuys Publishers, Leiden.
- Mihulka S. & Pyšek P.** (2001): Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years. *Journal of Biogeography* 28: 597-609.

- Mihulka S., Pyšek P. & Martínková J.** (2003): Invasiveness of *Oenothera* congeners in Europe related to seed characteristics. In: Child L.E., Brock J.H., Brundu G., Prach K., Pyšek P., Wade P.M. & Williamson M. (eds.), *Plant invasions: Ecological threats and management solutions*, pp 213-225. Backhuys Publishers, Leiden.
- Mihulka S., Pyšek P., Martínková J. & Jarošík V.** (2006): Invasiveness of *Oenothera* congeners alien to Europe: Jack of all trades, master of invasion? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 83-96.
- Moravcová L., Pyšek P., Pergl J., Perglová I. & Jarošík V.** (2006): Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species *Heracleum mantegazzianum*. *Preslia* 78: 287-301.
- Muth N.Z. & Pigliucci M.** (2006): Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *American Journal of Botany* 93: 188-196.
- Nachlas M.M., Margulies S.I. & Seligman A.M.** (1960): Sites of electron transfer to tetrazolium salts in the succinoxidase system. *Journal of Biological Chemistry* 235: 2739-2743.
- Novoplansky A. & Goldberg D.E.** (2001): Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* 12: 199-208.
- Pergl J., Perglová I., Pyšek P. & Dietz H.** (2006): Population age structure and reproductive behavior of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (*Apiaceae*) in its native and invaded distribution range. *American Journal of Botany* 93: 1018-1028.
- Perglová I., Pergl J. & Pyšek P.** (2006): Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant *Heracleum mantegazzianum*. *Preslia* 78: 265-285.
- Perrins J., Fitter A. & Williamson M.** (1993): Population biology and rates of invasion of 3 introduced *Impatiens* species in the British Isles. *Journal of Biogeography* 20: 33-44.
- Petit R.J.** (2004): Biological invasions at the gene level. *Diversity and Distributions* 10: 159-165.
- Pheloung P.C., Williams P.A. & Halloy S.R.** (1999): A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management* 57: 239-251.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D.** (2000): Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50: 53-65.
- Prinz K.** (1932): *Bidens melanocarpus* WIEGAND. *Natur und Heimat* 3:121.
- Pyšek P.** (1991): *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: dynamics of spreading from the historical perspective. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomy* 26: 439-454.
- Pyšek P.** (1995): On the terminology used in plant invasions studies. In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (eds.), *Plant invasions: general aspects and special problems*, pp 223-236. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek P.** (1997): *Compositae* as invaders: better than the others? *Preslia* 69: 9-22.
- Pyšek P. & Jarošík V.** (2005): Residence time determines the distribution of alien plants. In: Indejt (ed.), *Invasive plants: ecological and agricultural aspects*, pp 77-96. Birkhäuser, Basel.
- Pyšek P. & Prach K.** (2003): Research into plant invasions in a cross-roads region: history and focus. *Biological Invasions* 5 : 337-348.
- Pyšek P. & Richardson D.M.** (2007): Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? In: Nentwig W. (ed.), *Biological invasions, Ecological Studies* 193, pp 98-125. Springer Verlag, Berlin.

- Pyšek P. & Sádlo J.** (2004): Zelení cizinci přicházejí. Hříčky, hry a dramata. *Vesmír* 83: 200-206.
- Pyšek P., Kučera T., Puntieri J. & Mandák B.** (1995a): Regeneration in *Heracleum mantegazzianum* – response to removal of vegetative and generative parts. *Preslia* 67: 161–171.
- Pyšek P., Prach K. & Šmilauer P.** (1995b): Relating invasion success to plant traits: An analysis of the Czech alien flora. In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (eds.): *Plant invasions: general aspects and special problems*, pp 39-60. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek P., Sádlo J. & Mandák B.** (2002): Catalogue of alien plants of the Czech republic. *Preslia* 74: 97-186.
- Pyšek P., Krinke L., Jarošík V., Perglová I., Pergl J. & Moravcová L.** (2007): Timing and extent of tissue removal affect reproduction characteristics of an invasive species *Heracleum mantegazzianum*. *Biological Invasions* 9: 335-351.
- Rabitsch W. & Essl F.** (2006): Biological invasions in Austria: patterns and case studies. *Biological Invasions* 8: 295–308.
- Radford I.J. & Cousens R.D.** (2000): Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* 125: 531-542.
- Redondo-Gomez S., Mateos-Naranjo E., Wharmby C., Luque C.J, Castillo J.M., Luque T., Mohamed M.F., Davy A.J & Figueroa M.E.** (2007): Bracteoles affect germination and seedling establishment in a Mediterranean population of *Atriplex portulacoides*. *Aquatic Botany* 86: 93-96.
- Rejmánek M.** (1995): What make a species invasive? In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (eds.): *Plant invasions: General Aspects and Special Problems*. pp 3-13. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Rejmánek M.** (1996): A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78: 171-181.
- Rejmánek M. & Richardson D.M.** (1996): What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Richardson D.M.** (2004): Plant invasion ecology – dispatches from the front line. *Diversity and Distributions* 10: 315-319.
- Richardson D.M.** (2006): *Pinus*: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia* 78: 375-388.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J.** (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Rollin P.** (1956): Action de la température et de la lumière sur la germination de akènes *Bidens tripartitus* L. (Composés). *Revue générale de botanique* 46: 416-476.
- Ryding O. & Bremer K.** (1992): Phylogeny, distribution and classification of the Coreopsidae (Asteraceae). *Systematic Botany* 17: 649-659.
- Ruiz G.M. & Carlton J.T.** (2003): *Invasive species: Vectors and management strategies*. Island Press, Washington.
- Sawma J.T. & Mohler C.L.** (2002): Evaluating Seed Viability by an Unimbibed Seed Crush Test in Comparison with the Tetrazolium Test. *Weed Technology* 16:781–786.
- Simberloff D. & von Holle B.** (1999): Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- Slavíková J.** (1986): *Ekologie rostlin. Státní pedagogické nakladatelství, Praha.*

- Slavíková Z.** (2004): *Cosmos* CAV. – krásenka. In: Slavík B. & Štěpánková J. (eds.), Květena České republiky, Sv. 7, pp 345-346. Academia, Praha.
- Steinlein T., Dietz H. & Ullmann I.** (1996): Growth patterns of the alien perennial *Bunias orientalis* L. (Brassicaceae) underlying its rising dominance in some native assemblages. *Vegetatio* 125: 73-82.
- Stevens P.F.** (2007): Angiosperm Phylogeny Website, Version 8. (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>).
- Sutherland S.** (2004): What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24-39.
- Svačinová K.** (2006): Odolnost semenáčků *Bidens frondosa* a *Bidens tripartita* vůči suchu. Středoškolská odborná činnost, Česko-anglické gymnázium, České Budějovice.
- Štěpánková J.** (2004): *Bidens* L. – dvouzubec. In: Slavík B. & Štěpánková J. (eds.), Květena České republiky. Sv. 7, pp 336-345. Academia, Praha.
- Thébaud C., Finzi A.C., Affre L., Debussche M. & Escarre J.** (1996): Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology* 77: 791-804.
- USDA (United States Department of Agriculture), NRCS (Natural Resources Conservation Service).** (2004): The PLANTS Database, Version 3.5. (<http://plants.usda.gov>). *Coreopsis tinctoria* Nutt., (<http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=COTI3>).
- van Clef M. & Stiles E.W.** (2001): Seed longevity in three pairs of native and non-native congeners: assessing invasive potential. *Northeastern Naturalist* 8: 301-310.
- Vila M. & D'Antonio C. M.** (1998): Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus* (*Aizoaceae*) in coastal California. *Ecology* 79: 1053-1060.
- Vila M. & Weiner J.** (2004): Are invasive species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105: 229-238.
- Vivian-Smith G. & Panetta F.D.** (2005): Seedling recruitment, seed persistence and aspects of dispersal ecology of the invasive vine, *Araujia sericifera* (*Asclepiadaceae*). *Australian Journal of Botany* 53: 225-230.
- von der Lippe M. & Kowarik I.** (2007): Do cities export biodiversity? Traffic as dispersal vector across urban-rural gradients. *Diversity and Distributions* 14: 18-25.
- Williamson M.** (1999): Invasions. *Ecography* 22: 5-12.
- Williamson M. & Fitter A.** (1996a): The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666.
- Williamson M. & Fitter A.** (1996b): The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78: 163-170.
- Wilson S.D. & Keddy P.A.** (1986): Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American Naturalist* 127: 862-869.
- Wu S.H., Hsieh C.F. & Rejmanek M.** (2004): Catalogue of the Naturalized Flora of Taiwan. *Taiwania*, 49: 6-31.
- Xu H., Ding H., Li M., Qiang S., Guo J., Han Z., Huang Z., Sun H., He S., Wu H. & Wan F.** (2006): The distribution and economic losses of alien species to China. *Biological Invasions* 8: 1495-1500.
- Zou J., Rogers W.E. & Siemann E.** (2007): Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. *Functional Ecology* 21: 721-730.