

Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích



Magisterská diplomová práce

PŘÍSPĚVEK K INVAZNÍ EKOLOGII

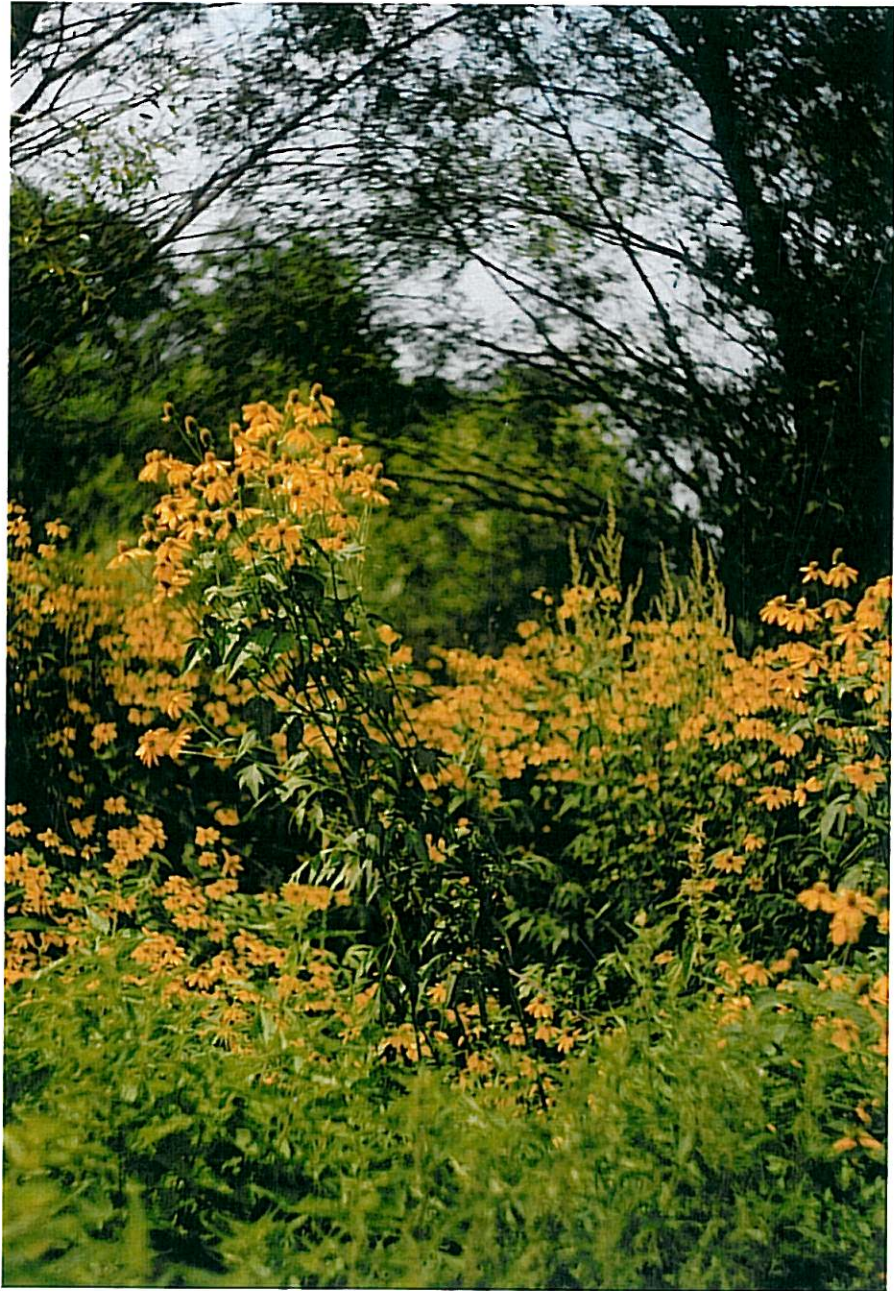
Rudbeckia laciniata L.

V ČESKÉ REPUBLICĚ

Tereza Francírková

1999

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Karel Prach, CSc.



Francírková Tereza (1999): Příspěvek k invazní ekologii *Rudbeckia laciniata* L. v České Republice. [Contribution to the Invasive Ecology of *Rudbeckia laciniata* L. in the Czech Republic; Mgr. Thesis, in Czech.] – 34 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

The aim of this work was to clarify mechanisms leading to the incorporation of this invasive alien into natural communities, considering both vegetative and generative reproduction. Possibility of restriction of already established *R. laciniata* populations was experimentally tested. Another aim was to quantify spreading of the species in the Czech Republic and predict its future spread.

Tato magisterská práce je součástí řešení projektu financovaného grantem FRVŠ 1999/0130, jehož řešitelem je Doc. RNDr. Karel Prach, CSc.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracovala samostatně,
jen s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, 20. 12. 1999


.....
Tereza Francírková

Obsah

Abstract	3
Úvod	4
Proces invaze	5
Vlastnosti invazních druhů	6
Klonální růst	6
Invadovaná společenstva	7
Cíle práce	8
Popis druhu	8
Popis lokalit	10
Metody	
1. Revize lokalit	10
2. Generativní rozmnožování	11
Vegetativní šíření	11
Fenologická pozorování	12
3. Omezování stávajících porostů	12
Výsledky	
1. Revize lokalit	12
Kvantifikace šíření	13
2. Generativní rozmnožování	14
Vegetativní šíření	16
Fenologická pozorování	17
3. Omezování stávajících porostů	18
Diskuze	20
Závěr	23
Další výzkum	24
Poděkování	24
Literatura	24
Přílohy	31

Abstract

Rudbeckia laciniata belongs to the North American species that were first introduced to Europe as ornamental plants. It became spreading outside gardens in the 1850s and 1860s, and nowadays the species occurs as a characteristic component of the vegetation along rivers and brooks.

The aim of this work was to clarify mechanisms leading to the incorporation of this invasive alien into natural communities, considering both vegetative and generative reproduction. Possibility of restriction of already established *R. laciniata* populations was experimentally tested. Another aim was to quantify spreading of the species in the Czech Republic and predict its future spread.

Revision of historically documented localities showed a local character of *R. laciniata* occurrence. Localities with scattered populations in borders of rivers and transport sites together with localities of individual clones as garden escapes created the major part of all localities where *R. laciniata* was found.

Seed germination was tested in greenhouse experiments with respect to the type of winter storage of seeds and to the florescence order. Seed germination was tested also under field conditions. Germination and seedling survivorship in differently treated plots (control, mowing and removed sods) was checked during three vegetation seasons. Low germination and incapability of recruitment in undisturbed sites indicate that generative reproduction does not provide the species with enough possibilities to incorporate into natural communities. The relatively small role of generative reproduction is apparently compensated by vegetative spread. This corresponds to the results of a greenhouse experiment testing the regeneration of rhizomes.

Phenological observations were done during the year 1998. A field experiment testing self-thinning of shoots was carried out during the following vegetation season.

Established populations of *R. laciniata* were subjected to mowing of different intensities. After three vegetation seasons, there were significant, but still small changes in the community structure, implying the necessity of a long-term management.

Úvod

Invaze, jakožto pronikání organismů na nová, jimi doposud neosídlená území, nejsou z historického hlediska nijak neobvyklé. Dochází k nim tak dlouho, jak je starý život na Zemi, vždy, když se objeví nějaké nové území, které je možné kolonizovat.

K výrazné změně došlo na počátku neolitu spolu s příchodem člověka, který svou činností (převážně zemědělstvím) začal velmi výrazně ovlivňovat okolní krajinu (di Castri, 1989). Zpočátku člověk působil jako faktor podporující invaze pouze v rámci jednotlivých biogeografických oblastí, převážně vytvářením nových stanovišť zemědělskou činností a přímým či nepřímým přemísťováním organismů při své vlastní migraci. Zlom nastal kolem roku 1500 v souvislosti se zámořskými objevy, kdy došlo k otevření migračních cest a ke kolonizaci nových území člověkem samotným a zároveň jinými organismy, ať už úmyslně introdukovanými či neúmyslně zavlečenými (di Castri, 1989; Cronk et Fuller, 1995; Pyšek, 1996). Během následujících staletí docházelo (a stále dochází) spolu s rozvojem komunikace a obchodu k obrovské výměně druhů mezi jednotlivými kontinenty, ke globalizaci planety.

V souvislosti s tím je invazím a invazní ekologii věnováno stále více pozornosti, o čemž svědčí velké množství prací zabývajících se touto tematikou, které vznikly během posledních dvou desetiletí (Lodge, 1993; Pyšek, 1996). Zpočátku se v literatuře objevovaly floristické studie invazních druhů a práce týkající se kontroly jejich šíření, postupně narůstal počet teoretických prací pojednávajících o této problematice (Pyšek, 1995b) a objevily se i práce shrnující dosažené výsledky zkoumání mechanismu procesu invazí, vlivu invazních druhů na původní biotu, charakteristik invazních druhů a invadovaných společenstev (Groves et Burdon, 1986; Mooney et Drake, 1986; Newsome et Noble, 1986; Drake et al., 1989; Crawley, 1989; Noble, 1989; Rejmánek, 1989; Cronk et Fuller, 1995).

V ekologických studiích se pojmu invaze či invazní druh užívá ve smyslu kolonizace určitého společenstva nově přichozími druhy (např. Silvertown et al., 1994). Nejčastěji jsou tyto pojmy používány v biogeografickém smyslu, tedy v souvislosti s šířícími se druhy cizího původu (vzhledem ke studovanému území) (Drake et al., 1989; Pyšek, 1995a). Co se týče vlastní definice pojmů invaze a invazní druh, Pyšek (1995a) uvádí ve své práci 13 definic od různých autorů. V této práci je akceptována definice

Bingeliho (1994), který invazní druh chápe jako druh cizího původu, jenž je v dané oblasti schopen samostatně regenerovat na stávajících lokalitách a šířit se na lokality nové.

Obecně lze říci, že invaze poskytují výjimečnou příležitost pro studium ekologických a evolučních procesů, neboť spolu interagují druhy, které nemají společnou evoluční historii. To umožňuje odlišit evoluční a ekologický aspekt interakce mezi dvěma druhy (Connell, 1980).

Proces invaze

V průběhu invazí můžeme rozlišit několik fází (Kornaš, 1990):

1. Introdukce propagulí daného druhu na nové území spojená s výskytem prvních jedinců.
2. Uchycení druhu převážně na člověkem silně ovlivněných stanovištích.
3. Kolonizace člověkem méně ovlivněných stanovišť.
4. Invaze druhu do polopřirozené a přirozené vegetace.

Každá následující fáze je pro invazní druh obtížněji dosažitelná než fáze předchozí. Velká většina introdukovaných druhů se neuchytí nikdy nebo jen efemérně, část z nich kolonizuje pouze člověkem silně ovlivněná stanoviště a jen málo druhů proniká do nenarušené přirozené vegetace (Rejmánek, 1989; di Castri, 1990; Kornaš, 1990). Kowarik (1995a) ukazuje, že poměr mezi introdukovanými, uchycenými a invadujícími kolonizujícími druhy je přibližně 10 : 2 : 1, tj. zhruba 10% introdukovaných druhů je schopno se uchytit na silně narušených místech, asi 2% těchto druhů kolonizuje méně narušená stanoviště a okolo 1% z nich se včleňuje do polopřirozené a přirozené vegetace. Williamson et Fitter (1996b) ve své studii uvádějí 10% jako průměrnou úspěšnost přechodu z jedné fáze do fáze následující („pravidlo deseti“).

Úspěšné invazi předchází určitou dobu trvající „lag“ fáze růstu počtu nových lokalit (Hengeveld, 1989; Kowarik, 1995a), která nejčastěji trvá do třetí, případně čtvrté fáze invaze. Zdá se, že v mnoha případech trvá „lag“ fáze déle, než je nezbytně nutné k tomu, aby druh vstoupil do přirozené vegetace, což zdůrazňuje význam náhodných faktorů pro úspěch invazí. Tomu odpovídá i teorie tzv. „invazních oken“, tj. vhodných míst (v prostoru a v čase) k uchycení druhu (Johnstone, 1986; Crawley, 1989).

Existuje velké množství studií popisujících celý průběh invaze od historie prvních introdukcí až po následné šíření druhu do přirozené vegetace (Guzikowa et Maycock, 1986; Mooney et Drake, 1989; Kornaš, 1990; Pyšek, 1991; Weber, 1998).

Vlastnosti invazních druhů

Otázku, jaké vlastnosti druhů jsou zodpovědné za jejich invazní chování, zřejmě nelze dokonale zodpovědět (Lodge, 1993), přesto existuje řada studií, které se z autekologických dat snaží vyvodit vlastnosti, jež mohou v konkrétních případech zvyšovat invazní potenciál druhu. V rámci genetiky a rozmnožování druhu lze uvést vysokou genetickou variabilitu a fenotypickou plasticitu, schopnost nepohlavního rozmnožování, tendenci k nesespecializovaným způsobům opylování, možnost polyploidizace a/nebo hybridizace (např. Abbot, 1992). Ve vztahu k populační dynamice a k demografii druhu jde o tendenci k C- a R-strategii, vysokou plodnost, rychlý populační růst, časnou reprodukční zralost, krátký a jednoduchý životní cyklus, vysokou mobilitu a vagilitu. Z vlastností týkajících se fyziologie a autekologie druhu je možno uvést schopnost vhodné alokace živin, možnost tvorby semen v širokém rozmezí abiotických faktorů, možnost účinného šíření semen v čase a prostoru, sklon k synantropizaci (podle Noble, 1989; di Castri, 1990; Roy, 1990; Prach et Wade, 1992; Lodge, 1993; Andersen, 1995; Rejmánek, 1995; Pyšek et al., 1995a; Williamson et Fitter, 1996a; Rejmánek et Richardson, 1996; Hodkinson et Thompson, 1997; Higgins et Richardson, 1999).

Velmi často diskutovanou otázkou je také význam taxonomické příslušnosti invazního druhu (Heywood, 1989; Weber, 1997). Pyšek (1997a) ve své studii ukázal, že *Asteraceae* patří mezi čeledi s největším zastoupením v invazních flórách (2. místo po *Poaceae*), ačkoliv vezme-li se v úvahu relativní poměr (počet invazních druhů je nutné vztahovat k celkovému počtu druhů v čeledi), patří *Asteraceae* mezi průměrně úspěšné. Přesto je nutné je ve vztahu k invaznímu potenciálu považovat za úspěšné, což souvisí s řadou jejich biologických vlastností, jež mohou být výhodné v jednotlivých fázích invazního procesu.

Lze konstatovat, že žádný invazní druh není vybaven všemi vlastnostmi, které mohou zvyšovat jeho invazní potenciál, naopak řada invazních druhů může mít vlastnosti zcela protikladné. Zároveň výše uvedené vlastnosti sdílí mnoho druhů, které se jako invazní nechovají (di Castri, 1990).

Klonální růst

Klonální růst je jednou z vlastností, které zvyšují invazní potenciál druhu. Umožňuje rostlinám mimo jiné zvýšení kompetiční síly druhu ve společenstvu, zvýšené

přežívání stresovaných či disturbovaných genet, lepší využití heterogenity prostředí a zejména kolonizaci nových území (Jeník, 1994; Krahulec, 1994; Klimešová et Klimeš, 1997). Integrace jednotlivých částí klonu umožňuje podporu potomků mateřskými rametami a zároveň podporu ramet rostoucích v nepříznivých podmínkách realokací živin mezi rametami (Silander, 1985; Marshall, 1990). Důsledkem integrace klonů je i jejich specifické chování při samozředování, kdy je mortalita jedinců (ramet) nižší než u unitárních rostlin, neboť korelace růstu snižuje intenzitu konkurence mezi spojenými rametami (Hara et Šrůtek, 1995; Šrůtek et Teckelmann, 1998).

Tyto vlastnosti jsou dobrým předpokladem pro uplatnění klonálních rostlin při invazích (Pyšek, 1997b). Význam klonálního růstu je zřejmý jak v počátečních fázích invaze (rychlé využití prostoru), tak v pozdějších stádiích díky vyplnění mezer ve více či méně zapojené vegetaci. Klonální rostliny jsou schopny díky maximálnímu využití dostupného prostoru vytvářet zapojené monotypické porosty a dokáží si udržet svou dominantní pozici déle než unitární rostliny.

Invadovaná společenstva

Průběh a úspěšnost invazí nezáleží pouze na vlastnostech invazního druhu, ale také na dostupnosti vhodných stanovišť, charakteru invadovaného biotopu a s ním spojenými interakcemi mezi invadujícím druhem a druhy původními. Invazibilita určitého biotopu je ovlivněna celou řadou jeho vlastností, abiotickými faktory, mírou podobnosti klimatických poměrů k poměrům v oblasti původního výskytu invadujícího druhu. Roli hraje rovněž sukcesní stáří vegetace (Rejmánek, 1989; Heywood, 1989; Hobbs et Huenneke, 1992; Bastl et al., 1997), míra rozmanitosti druhového složení, přítomnost či absence patogenů, parazitů, herbivorů či konkurentů invazního druhu, rozsah člověkem způsobených změn, charakter a míra disturbancí (Newsome et Noble, 1986; di Castri, 1990; Groves, 1991; Lodge, 1993; Hobbs et Huenneke, 1992; Pyšek, 1996). Rejmánek (1989) ukazuje, že úspěch invazního druhu bývá podpořen déletrvajícím stálým šířením propagulí z vnějších zdrojů, změnou režimu nebo intenzity disturbancí (také Hobbs, 1989; Hobbs et Humphries, 1995), vyšší kompetiční schopností a nižším překryvem požadavků na zdroje ve srovnání s původními druhy.

V měřítku jednotlivých ekosystémů se zdá, že největší počet invazních druhů hostí (a k invazím je tudíž nejméně odolná) vegetace sídel, hlavně měst (Kowarik, 1995b), ale

také poříční společenstva (de Waal et al., 1994; Prach et Pyšek, 1997). V těchto ekosystémech dochází ke kombinaci narušování (člověkem, říčním proudem) s častými zdroji diaspor invazních druhů (obchod, cestování, turistika, pohyb materiálu ap.) a jejich následným intenzivním transportem. Úlohu řek pro šíření invazních druhů podrobněji diskutují např. Pyšek et Prach (1993), Décamps et al. (1995) nebo Ferreira et Moreira (1995), je známá i z řady konkrétních studií na našem území (Kopecký, 1974; Višňák, 1997).

Cíle práce

1. Kvantifikovat invazní šíření druhu včetně možné predikce.
2. Zjistit mechanismy, pomocí kterých se druh začleňuje do poříčních ekosystémů.
 - a) Jaká je role generativního rozmnožování při začleňování *Rudbeckia laciniata* L. do (polo)přirozených ekosystémů?
 - b) Jakou roli hraje vegetativní rozmnožování?
3. Odpovědět na otázku, zda je možné omezování již existujících porostů *R. laciniata*.

Popis druhu

Rudbeckia laciniata (Asteraceae) je statná, vytrvalá bylina s plazivými, 5 – 15 cm dlouhými oddenky, která dorůstá výšek 50 až 250 cm. Lodyžní listy jsou hluboce 2 – 3 laločné, prostřední úkrojek je 2 – 3 klaný. Úbory jsou dlouze stopkaté, jednotlivé, 7 – 12 cm v průměru. Terč je vysoko polokulovitý, obvykle červenohnědý. Jazykovité květy jsou zlatožluté, nazpět ohnuté. Nažky jsou lysé, slabě čtyřhranné, 5 mm dlouhé (Dostál, 1989). Druh je částečně apomiktický (Gleason et Cronquist, 1991). Jako okrasná trvalka má mnoho kultivarů, jsou známy i různé stupně ploidie (plnokvětá forma, $2n = 38$ oproti formě s jednoduchými úbory, $2n = 76$) (Jalas, 1993).

Jak uvádí ve své práci Višňák (1997), *R. laciniata* vykazuje určité vlastnosti, jež mohou zvyšovat invazní potenciál druhu. Mezi tyto vlastnosti patří mimo jiné

kombinovaný způsob šíření (anemochorie, epizoochorie, myrmekochorie, autochorie), hemikryptofytická až geofytická (vytrvalé oddenky) životní forma, C životní strategie (senzu Grime et al., 1988).

R. laciniata je přizpůsobena temperátním, méně extrémním klimatickým podmínkám, preferuje silikátové, dobře aerované půdy a blízkost tekoucích vod. Výchozí body pro její naturalizaci a expanzi jsou velmi často situovány v oblastech s nadmořskou výškou nepřesahující cca 700 m. *R. laciniata* se často vyskytuje jako charakteristická složka vegetace říčních břehů a vlhkých luk v aluviálních oblastech. Tento typ vegetace je popisován jako asociace *Rudbeckio-Solidaginetum* (*Rudbeckia laciniata-Solidago canadensis* - ass.) svazu *Senecion fluviatilis* (Tüxen, 1950). Rovněž Jehlík (1963) udává tuto asociaci v jednom z svých zájmových území (niva Smědě). Pobřežní porosty lze klasifikovat na řádové úrovni jako *Convolvuletalia sepium* či *Petasito-Chaerophylletalia*, část porostů na ruderálních stanovištích je zařaditelná jen v rámci *Galio-Urticetea* (Kopecký et Hejný, 1992).

Rudbeckia laciniata patří mezi druhy, které byly do Evropy přivezeny jako okrasné rostliny ze severní Ameriky. První zmínka z Evropy pochází z roku 1615 z pařížské botanické zahrady, do níž se *R. laciniata* dostala z tehdejších francouzských kolonií ve východní části severní Ameriky. Další z možných cest, již se *R. laciniata* do Evropy mohla dostat, je přes Oxford, kde se pěstovala ve druhé polovině 17. století. První výskyt mimo zahrady byl poprvé dokumentován roku 1787 ze Slezska, na řece Nise u Flinsbergu (dnešní Swieradow Zdroj) (Firbas, 1929). V roce 1839 byla z této oblasti popsána jako hojně zplanělá (Krausch, 1991). Ze stejného období (rok 1830) pochází i první údaje o jejím zplaňování v sousedním Německu (Rothmaler, 1994). Byla to však hlavně 50. a 60. léta 19. století, kdy se *R. laciniata* rozšířila do téměř dnešního rozsahu svého sekundárního areálu (Soó, 1927). Tento sekundární euroasijský areál *R. laciniata* končí na východě Kostromskou oblastí v centrální části Ruska, na jihu zasahuje po Korsiku a na severu do středního Švédska. Mimo Evropu zahrnuje sekundární areál též malé oblasti ve východní Číně, v Japonsku a na Novém Zélandě (Cronk et Fuller, 1995).

Popis lokalit

Revizi historicky dokumentovaných lokalit jsem prováděla na území celé ČR, ostatní pozorování a manipulativní experimenty byly soustředěny do dvou zájmových území. Byly to jednak lokality Černousy a Višňová v nivě řeky Smědé (Frýdlantský výběžek, 220 m n. m.) s průměrnou roční teplotou 8.5 °C a průměrným ročním úhrnem srážek 750 mm a jednak lokalita Krabonoš v nivě Lužnice. Nadmořská výška tohoto území je 465 m, průměrná roční teplota je 7.5 °C a průměrný roční úhrn srážek 670 mm.

Metody

1.

Revize lokalit

Kvantifikace invazního šíření druhu vycházela z práce s databázemi historicky dokumentovaných lokalit, excerpovaných z literatury nebo dosud nepublikovaných (Pyšek et Prach, nepubl.), a revize lokalit v terénu, tzn. na celém území ČR. Byly zjištěny jednak absolutní počty lokalit *R. laciniata* v našich zemích a jednak počty nových lokalit pro tu kterou dekádu. Počty nových lokalit mohou sloužit jako podklad pro predikci dalšího šíření (Forcella, 1985).

Co se týká revize jednotlivých lokalit, ty byly navštíveny postupně během let 1997 – 1999. Zjišťovala jsem přítomnost či nepřítomnost porostů *R. laciniata* a dalšími způsoby se snažila charakterizovat současný stav lokalit. Byla odhadnuta plocha porostu a ve vybraných porostech byly zaznamenány fytoecologické snímky. Pro stručný popis charakteru výskytu druhu na jednotlivých lokalitách jsem vytyčila čtyři základní kategorie:

1. druh nepřítomen,
2. výskyty osamocených jedinců, často zplanělých ze zahrádky,
3. řídké porosty vtroušené v lemech vodotečí či komunikací (silnic a železnic),
4. rozsáhlé monodominantní porosty.

2.

Generativní rozmnožování

Byla zjišťována produkce semen; pro jednotlivé řády úborů byl spočten zvlášť celkový počet nažek a zvlášť počet životaschopných (tj. plně vyvinutých) nažek. Ze známého počtu úborů jednotlivých řádů byla spočtena celková produkce semen průměrné rostliny a dále pak ze známé hustoty rostlin na 1 m² v době dozrávání semen produkce semen porostu o ploše 1 m².

Ve skleníkových experimentech byla testována klíčivost semen hned po jejich sběru (říjen – listopad 1997) a dále klíčivost semen v závislosti na typu zimování a v závislosti na řádu úboru. Semena byla zimována venku v terénu (v monofilových sáčcích), při pokojové teplotě (~20°C) a v chladu (~5°C). V miskách na sterilním říčním písku byla na jaře 1998 testována celková klíčivost semen (bez rozlišení řádu úborů). Pro každý typ zimování, tj. v chladu, při pokojové teplotě a venku v terénu, bylo vyseto 5 x 1000 semen. Pro zjištění klíčivosti v závislosti na řádu úboru bylo na sterilní říční písek vyseto pro každý řád (1. – 4.) 500 semen rovněž v pěti opakováních. Tento experiment probíhal na jaře 1999.

Klíčivost byla rovněž zjišťována v terénu – v různě obhospodařovaných plochách (koseno, otočen drn a kontrola) byla zjišťována klíčivost manipulativně vysetých semen a následné přežívání semenáčků. Semena byla vyseta na pokusné plochy, které byly založeny mimo existující porosty *R. laciniata*, aby nedošlo k ovlivnění výsledků přirozeným vysemeňováním. Do dvanácti pokusných ploch 25 x 25 cm na lokalitách Černousy a Višňová bylo na jaře 1997 vyseto 500 semen a po dvě následující vegetační sezóny bylo opakovaně kontrolováno přežívání semenáčků.

Obdobně byla zjišťována klíčivost semen a přežívání semenáčků za přirozených podmínek (přirozeného vysemeňování). Pokusné plochy se shodnými zásahy byly založeny těsně při okrajích stávajících porostů.

Vegetativní šíření

Ve skleníkovém experimentu byly během vegetační sezóny 1999 testovány schopnosti regenerace oddenků různých délek (0.5cm; 1cm; 1.5cm; 2cm; 2.5cm) s ohledem na přítomnost/absenci regeneračních pupenů a na směr řezu (podélný/příčný). Fragменты oddenků byly umístěny na misky se zahradnickým substrátem a v pravidelných intervalech zalévány.

Fenologická pozorování

Během jedné vegetační sezóny (únor - říjen 1998) byla rovněž provedena fenologická pozorování 50 náhodně vybraných jedinců na lokalitě Krabonoš. Měření byla prováděna jednou za 7 – 14 dní. V návaznosti na tato pozorování byl v následující sezóně proveden na téže lokalitě pokus ověřující samozředování stonků pomocí měření měnící se hustoty porostu v průběhu vegetační sezóny (jednou za 3 – 4 týdny).

3.

Omezování stávajících porostů

Možnosti omezení stávajících porostů *R. laciniata* byly zkoumány terénním experimentem na lokalitách v nivě Smědé, kdy byly pokusné plochy po tři vegetační sezóny (1997 – 1999) vystaveny kosení o různých intenzitách (kontrola, kosení jednou a dvakrát ročně). Následně byly pozorovány změny druhového složení společenstva. Data byla zpracována programem CANOCO (ter Braak, 1990). Použila jsem přímou gradientovou analýzu pro unimodální model reakcí druhů na gradienty prostředí, CCA (Canonical Correspondence Analysis) a rovněž nepřímou analýzu DCA (Detrended Correspondence Analysis). V obou případech byl použit Monte Carlo permutační test. Grafické výstupy byly vyhotoveny pomocí programu CANODRAW (Šmilauer, 1992).

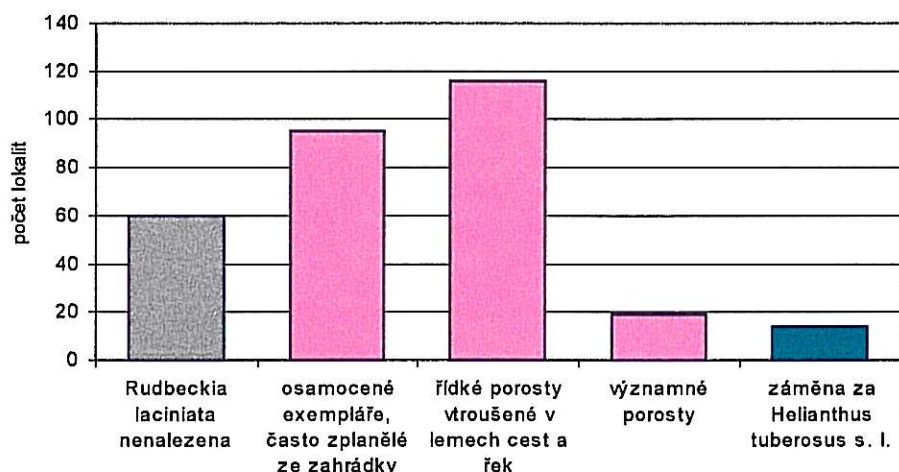
Výsledky

1.

Revize lokalit

Výsledky revize historicky dokumentovaných lokalit jsou znázorněny na Obr. 1. Z celkového počtu 367 lokalit bylo v průběhu let revidováno 305 (cca 83 %); z toho byla *R. laciniata* nalezena ve 230 případech (75 %). V 5 % případů došlo v původním zdroji k záměně *R. laciniata* za *Helianthus tuberosus* s. l. Z lokalit, na nichž byla *R. laciniata* nalezena, tvořily lokality s výskyty osamocených jedinců 41 %, lokality s řídkými porosty vtroušenými v lemech řek a komunikací tvořily 51 % a zbývajících 8 % připadá na opravdu

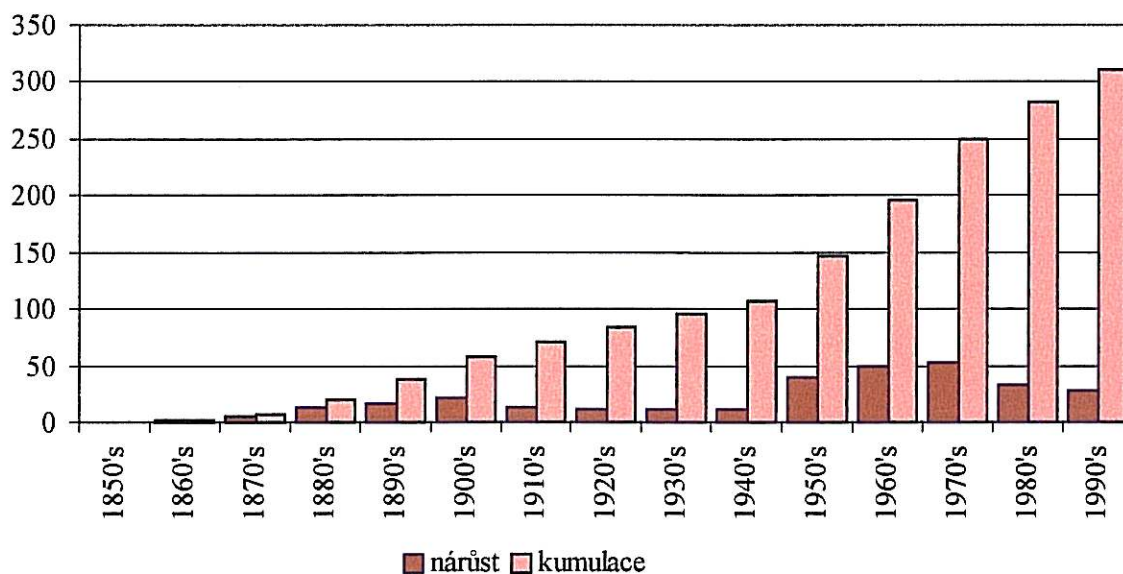
významné lokality s rozsáhlými porosty *R. laciniata*. Průměrná velikost porostu byla odhadnuta na cca 45 m².



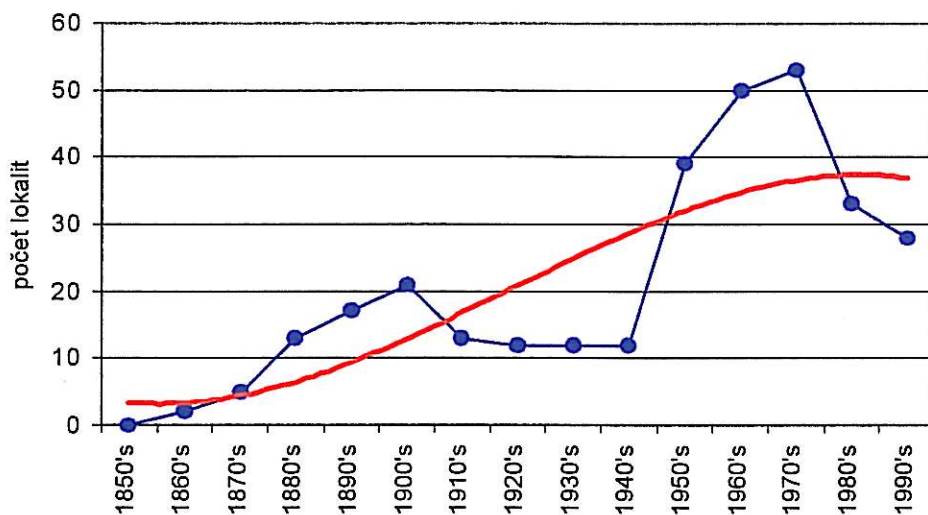
Obr. 1: Výsledky revize lokalit *R. laciniata*.

Kvantifikace šíření

Co se týče vlastní kvantifikace, Obr. 2 znázorňuje jednak absolutní počty lokalit *R. laciniata* v našich zemích a jednak počty nových lokalit pro příslušnou dekádu. Celkový počet lokalit narůstá exponenciálně, kdežto křivka pro nárůst počtu lokalit v jednotlivých dekáдах (Obr. 3) má sigmoidální charakter.



Obr. 2: Kvantifikace počtu lokalit v jednotlivých dekáдах.

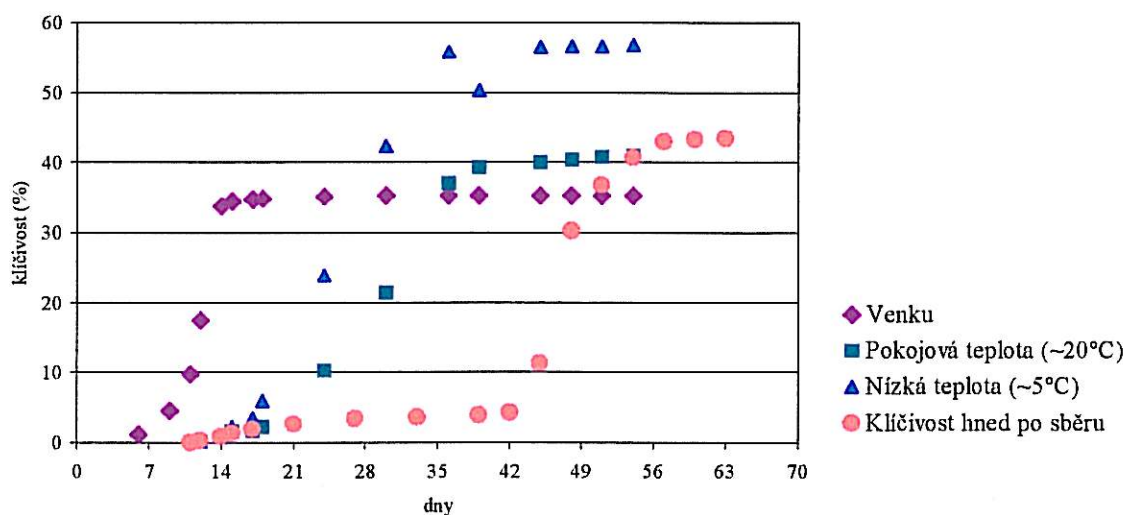


Obr. 3: Nárůst nových lokalit *R. laciniata* v jednotlivých dekáдах. Prodloužení proložené křivky sigmoidálního charakteru může sloužit pro predikci dalšího šíření.

2.

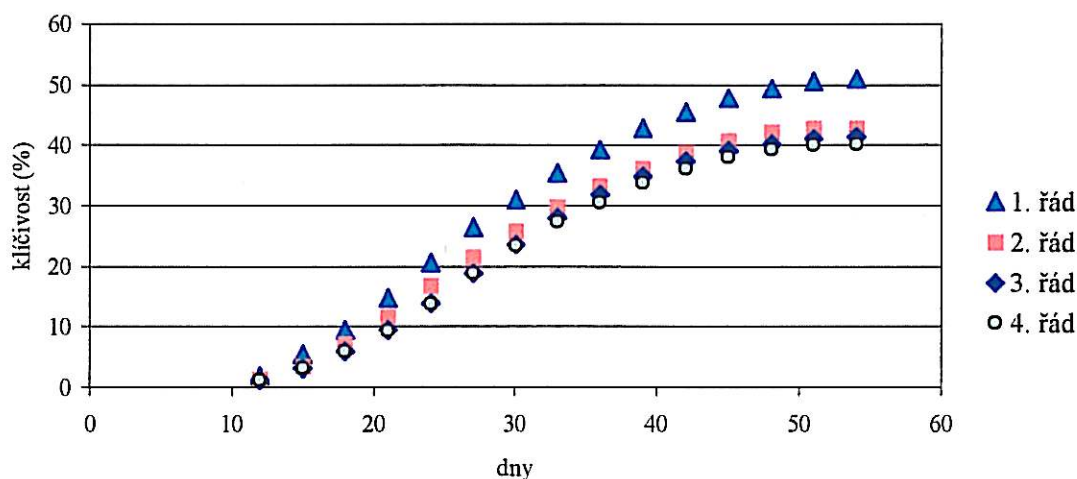
Generativní rozmnožování

Výsledky pokusu zjišťujícího klíčivost semen v závislosti na typu jejich zimování znázorňuje Obr. 4. Při všech typech zimování byla klíčivost kolem 40 %, ale byly zde signifikantní ($p < 0.001$) rozdíly v rychlosti nástupu klíčení. Nejpomaleji klíčila semena hned po sběru (na podzim). V jarním experimentu dosáhla nejvyšší rychlosti klíčení semena skladovaná venku v terénu.



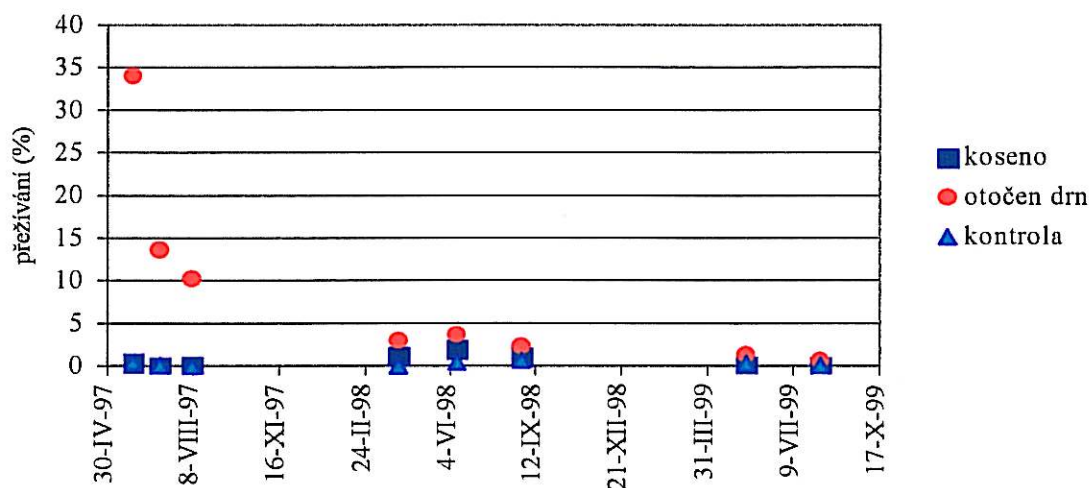
Obr. 4: Klíčení semen v závislosti na typu zimování.

Klíčení semen v závislosti na řádu úboru ukazuje Obr. 5. Nebyly nalezeny žádné průkazné rozdíly v klíčivosti mezi jednotlivými řády.



Obr. 5: Klíčivost semen v závislosti na řádu úboru.

Klíčení manipulativně vysetých semen a následné přežívání semenáčků v různých obhospodařovaných plochách v terénu (Obr. 6) ukazují význam provedeného zásahu. Vliv zásahu je statisticky průkazný ($p < 0,001$). Ze všech zásahů (otočen drn, koseno, kontrola) mělo největší vliv otočení drnu, prakticky pouze v tomto typu zásahu (s obnaženou půdou) byla semena schopná vyklíčit. Fakt, že některá semena vyklíčila až následující sezónu, vysvětluje uváděná až tříletá dormance semen (Průcha a kol., 1966), v pokusu se tedy jednalo o kohortu semenáčků z jednoho výsevu.



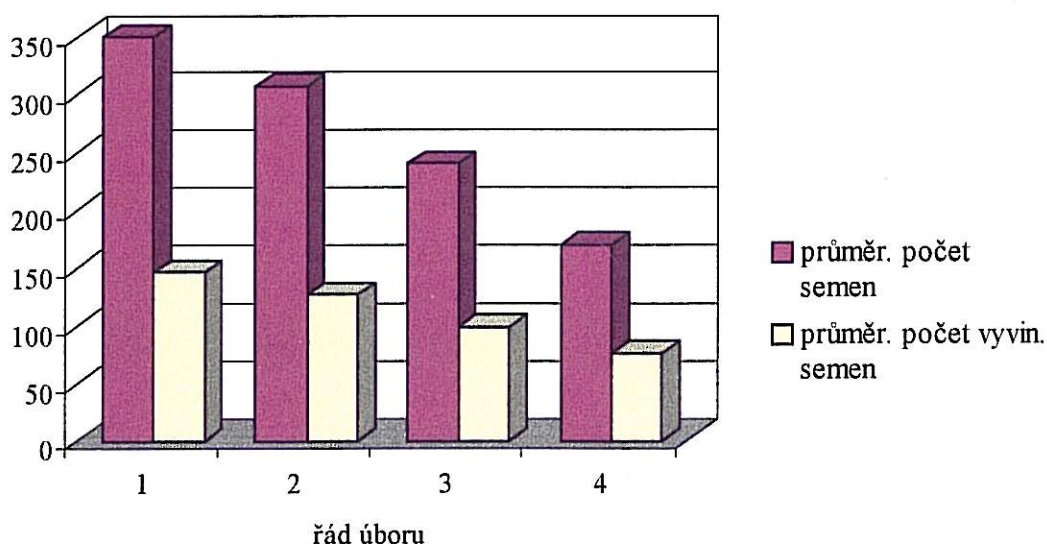
Obr. 6: Klíčivost semen a přežívání semenáčků v různých obhospodařovaných plochách v terénu.

Klíčení přirozeně vysetých semen a následné přežívání semenáčků v různých obhospodařovaných plochách mají shodné uspořádání (Obr. 6). Nebyly nalezeny žádné rozdíly v klíčení a přežívání semenáčků mezi manipulativně a přirozeně vysetými semeny.

Byla spočtena produkce semen průměrné rostliny (Tab. 1). Bylo použito vždy 20 úborů od každého řádu ze dvou populací na lokalitě Krabonoš. Pro větší názornost je průměrný počet semen v jednotlivých řádech úborů zobrazen i v grafu (Obr. 7). Produkce semen porostu o ploše 1 m² byla ze známé hustoty rostlin na 1 m² v době dozrávání semen (zjištěné při pokusu zaměřeném na samozředování) spočtena na 94 000 životaschopných semen / 1 m².

Řád úboru	Počet úborů / rostlina	Počet semen / úbor	Počet životasch. Semen / úbor	Počet semen / rostlina	Počet životasch. Semen / rostlina
1	1	349	146	349	146
2	6.54	307	127	2004	829
3	4.94	240	99	1184	487
4	2.42	170	76	428	192
Celkem	15	267	112	3965	1653

Tab. 1: Produkce semen průměrné rostliny ve vztahu k řádu úborů.



Obr. 7: Průměrný počet semen v závislosti na řádu úboru.

Vegetativní šíření

Přítomnost či absence pupenů je nejdůležitějším faktorem určujícím, zda bude oddenek regenerovat nebo nikoliv. Regenerace se pohybovala v prvním případě kolem 45

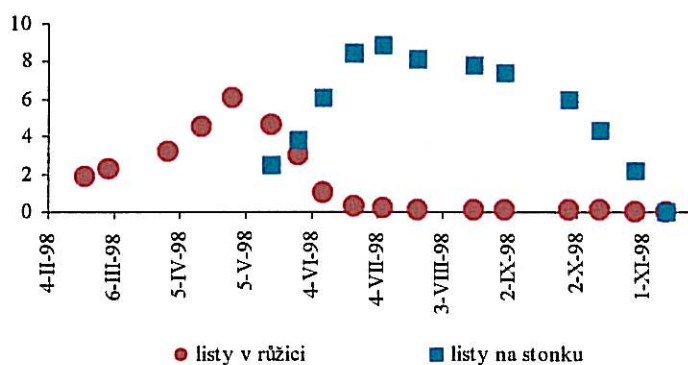
%, v opačném případě (absence pupenů) dosahovala 0 – 5 %, což bylo zřejmě způsobeno přehlédnutím malých pupenů. Délka fragmentu není pro úspěch regenerace již tak důležitá – jediné omezení pro úspěšnou regeneraci je minimální délka oddenkového fragmentu, která je 1cm. Vyloučíme-li proto oddenky o délce 0.5 cm, úspěšnost regenerace se zvýší na 57 %. Směr řezu nehraje při regeneraci žádnou roli, tzn. že stejně dobře regenerovaly příčné i podélné fragmenty.

Fenologická pozorování

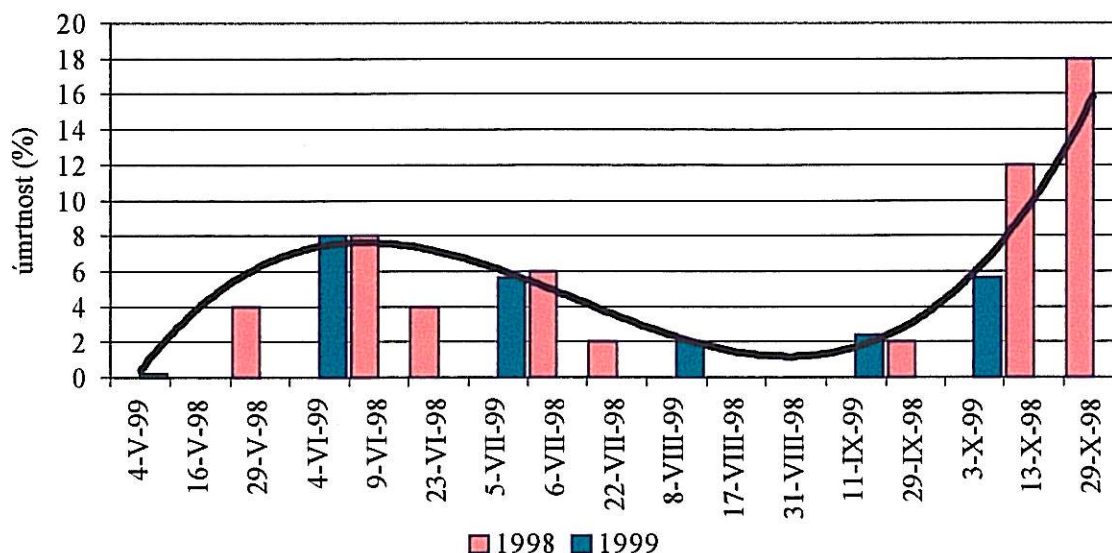
Fenologická sledování přinesla několik zajímavých, i když ne zcela neočekávaných výsledků (Tab. 2). Měníci se poměr přízemních a stonkových listů v průběhu vegetačního období (Obr. 8) může být vysvětlen dvojí strategií druhu při kompetici o prostor a světlo. Nejzajímavější se zdá korelace tohoto poměru s úmrtností rostlin během vegetační sezóny. Úmrtnost prýtlů má dva vrcholy – první odpovídající samozředování během rašení stonků z přízemních růžic, kdy dochází ke zvýšené kompetici o světlo, a druhý odpovídající stárnutí na konci vegetační sezóny (Obr. 9).

Fenologie druhu <i>Rudbeckia laciniata</i> L.												
Měsíc	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Rašení			Obr. 8									
Rašení prýtlů						Obr. 8						
Kvetení												
Zrání plodů												
Polehávání												
Odumírání						Obr. 9						

Tab. 2: Výsledky fenologických pozorování.



Obr. 8: Počet listů v listové růžici a na stonku se mění během vegetační sezóny.

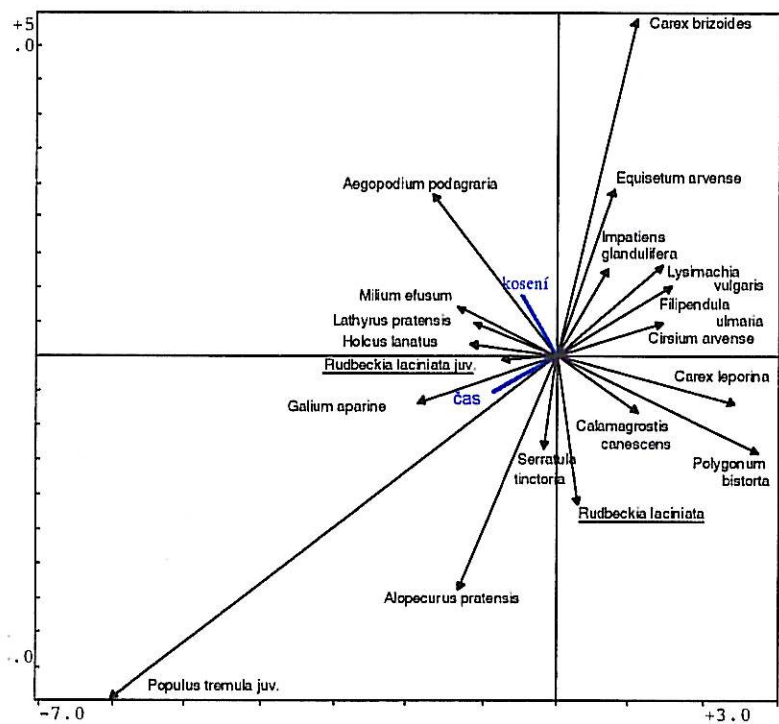


Obr. 9: Úmrtnost rostlin v průběhu vegetační sezóny.

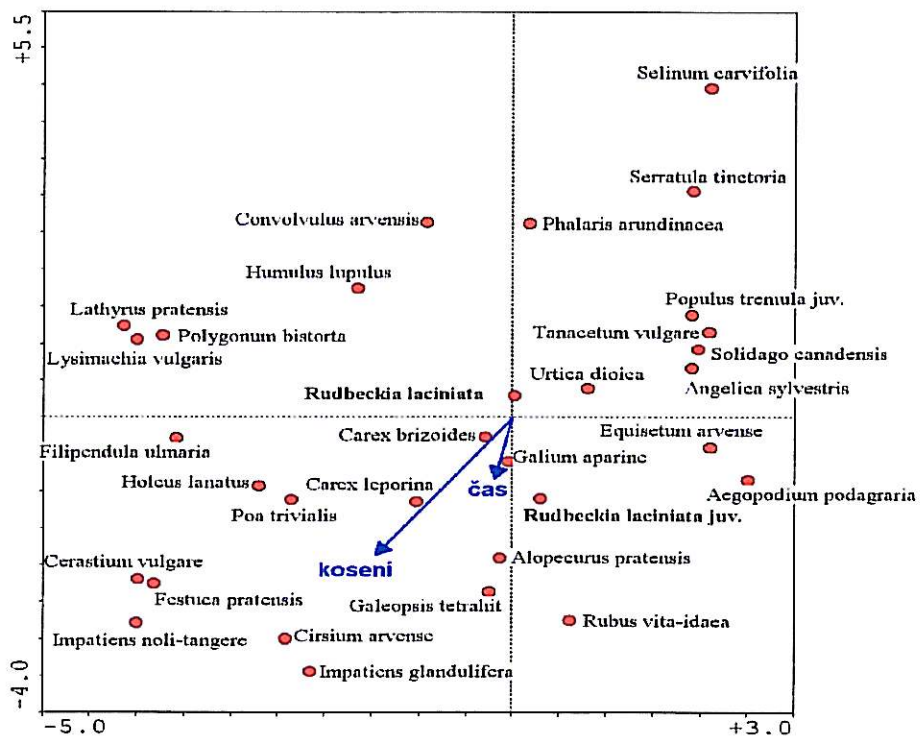
3.

Omezování stávajících porostů

Různé intenzity kosení mají průkazný efekt na změny ve druhovém složení společenstva, byť tyto změny nejsou příliš výrazné. Výsledky DCA analýzy (nepřímá gradientová analýza pro unimodální odpověď druhů na změny prostředí) jsou znázorněny na Obr. 10. Pozice druhů v ordinačním diagramu odráží jejich vzájemné vztahy a zároveň jejich vztah k intenzitě kosení a k času (tj. k trvání kosení). Poloha vybraných druhů v ordinačním diagramu odráží jejich vzájemný vztah a zároveň jejich vztah k působícím faktorům, tedy k času a intenzitě managementu (ta se zvyšuje směrem od středu diagramu). Pokryvnost druhů, které jsou v ordinačním diagramu sevřeny mezi přímkami času a zásahu, se během pokusu s narůstající intenzitou kosení zvyšovala. Tyto druhy profitují z prosvětlení porostu po odstranění hlavní dominanty (*R. laciniata*) a zároveň jim samotným intenzivním kosením příliš nevadí. Naopak druhy na opačném pólu ordinačního diagramu jsou kosením nejvíce postiženy. Data byla rovněž zpracována přímou gradientovou analýzou, CCA (Obr. 11). Výsledky obou metod jsou podobné – je vidět nárůst pokryvnosti *R. laciniata* juv. spolu s kosením a zároveň mírný pokles pokryvnosti *R. laciniata*. To je zřejmě dáno krátkou dobou trvání experimentu.



Obr. 10: Výsledky DCA ordinace.



Obr. 11: Výsledky CCA ordinace.

Diskuze

Dosud provedené experimenty ukazují, že *R. laciniata* je významným invazním druhem, byť o ní dosud nebylo publikováno mnoho studií. Výjimkou je např. Jalas (1993).

Jedním z cílů práce bylo kvantifikovat šíření druhu včetně možné predikce. Celkový počet lokalit narůstá exponenciálně, kdežto křivka pro nárůst počtu lokalit v jednotlivých dekádách má sigmoidální ráz, což naznačuje, že nejprudší část invaze *R. laciniata* již proběhla. Forcella (1985) predikoval budoucí šíření druhů právě podle obdobné křivky. Co se tedy týká predikce dalšího šíření *R. laciniata*, lze říci, že se bude šířit asi již jen pomalu a s velkou pravděpodobností nebude invadovat oblasti, do nichž nebyla dosud zavlečena.

Je ovšem nutno zdůraznit, že predikce je vždy velmi obtížná a ne vždy úspěšná (Williamson, 1999; Higgins et Richardson, 1999). Žádná z možností předvídání invazí, jež rozebírá Mack (1996) nemá sama o sobě dostatečnou výpovědní hodnotu, je nutné je kombinovat, a přesto se invaze mohou zdát nepredikovatelnými. Proto je velmi důležité dokonalejší vysvětlení a pochopení procesů invazí (Williamson, 1999).

Revize lokalit v terénu potvrdila lokální význam *R. laciniata*, který zmiňuje např. Višňák (1997). Lokality s rozsáhlými monodominantními porosty tvořily pouze 8 % z celkového počtu lokalit, na nichž byla *R. laciniata* nalezena, naopak největší podíl (51 %) tvořily lokality s řídkými porosty vtroušenými v lemech vodotečí a komunikací (silnic a železnic). Lemy komunikací fungují jako koridory při šíření druhů, což je podmíněno jejich mikro-stanovištními poměry, snazším transportem diaspor a dynamikou jejich vegetace (Schmidt, 1989; Kopecký, 1990; Mihulka, 1996). Forman et Godron (1993) ukazují, že invazní druhy se do volné krajiny šíří převážně prostřednictvím člověkem vytvořených nebo ovlivňovaných krajinných prvků charakteru koridorů, které hrají roli při rozrušování struktury krajiny a jejího vegetačního pokryvu (Pyšek et Prach, 1993; de Waal et al., 1994). Je již všeobecně známo, že invazní druhy pronikají snadněji do fragmentované vegetace, pravděpodobně vzhledem k větším možnostem šíření diaspor či větší pravděpodobnosti uchycení na vhodném místě, jejichž nabídka může být ve fragmentované krajině větší (Kopecký, 1990; Kowarik, 1995a). V takové krajině je i větší

frekvence výskytu disturbancí, které usnadňují šíření invazních druhů (Hobbs, 1989; Rejmánek, 1989; Hobbs et Huenneke, 1992; Hobbs et Humphries, 1995).

Ekologická vazba *R. laciniata* na vodní toky a komunikace (silnice, železnice), kde je dostatek narušených biotopů byla potvrzena výsledky provedených experimentů. Tyto pokusy, zaměřené na zjištění, zda generativní rozmnožování poskytuje druhu dostatečné možnosti k začlenění do přirozených ekosystémů ukázaly, že *R. laciniata* není schopna uchytit se v nenarušených porostech.

Klíčivost semen kolem 40% a zároveň neschopnost generativního uchycení v přirozených porostech ukazuje na důležitost vegetativního šíření. Význam vegetativního šíření pro invazivnost druhu podrobně diskutují např. di Castri (1990), Rejmánek (1995) či Pyšek (1997b).

Klonalita umožňuje mimo jiné rozmnožování, kolonizaci nových území, zvýšení kompetiční síly druhu ve společenstvu, zvýšené přežívání stresovaných či disturbovaných genet, nahrazování stárnoucích či poškozených orgánů, konzervování výhodných a eliminaci nevýhodných somatických mutací, dlouhověkost, lepší využití heterogenity prostředí, „péči o potomstvo“, která zaručuje nižší mortalitu, vyhnutí se případné sterilitě hybridů a polyploidů (Pitelka et Ashmun, 1985; Svensson et Callaghan, 1988; Mogie et Hutchings, 1990; Herben et al., 1994; Jeník, 1994; Krahulec, 1994). Integrace jednotlivých částí klonu, většinou skrz kořenový systém (Marshall, 1990), umožňuje „péči o potomstvo“ (podpora potomků mateřskými rametami) a „dělbou práce“ (podpora ramet rostoucích v nepříznivých podmínkách) realokací živin mezi rametami (Hartnett et Bazzaz, 1983; Meyer et Schmid, 1999).

Mnohé práce ukázaly, že různé druhy vykazují různý stupeň vzájemné závislosti jednotlivých modulů (Marshall, 1990) a také, že se liší ve schopnosti reagovat na heterogenitu prostředí změnou intenzity větvení výhonků a množstvím nově vznikajících ramet (Slade et Hutchings, 1987; de Kroon et al., 1994; Svensson et al., 1994), produkcí modulů různých typů (Klimeš et Klimešová, 1994) nebo změnou ve velikosti modulů (Soukupová, 1994). Tato variabilita se u klonálních rostlin projevuje mnohem výrazněji než u rostlin, které se rozmnožují pouze generativně (Horník, 1998). Pro tento projev chování klonálních rostlin (schopnost umisťovat jednotlivé moduly v prostoru v co nejpříznivějších místech, např. na živinami bohatých místech či místech s lepšími světelnými podmínkami ap.) je používán termín z ekologie živočichů - „foraging“ (Hutchings et Mogie, 1990).

Rudbeckia laciniata vytváří kompaktní porosty s vysokou hustotou stonků a krátkými výběžky, což odpovídá strategii „phalanx“ (Silwertown et Lovett Doust, 1993). Někteří autoři (de Kroon et Schieving, 1990) rozlišují na základě plasticity v klonální morfologii (tzn. plasticity v alokaci zdrojů) a míry fyziologické integrace klonu i jiné typy růstových strategií: kromě tzv. „foraging“ strategie odpovídající klasické představě oportunistického využívání heterogenity prostředí, rozlišují konsolidační strategii (odpovídá strategii „phalanx“) a strategii konzervativní (odpovídá „guerilla“ strategii). *R. laciniata* vykazuje tedy znaky konsolidační strategie. Druhy s touto strategií (např. *Typha latifolia*, *Phragmites australis*, *Solidago canadensis*) si monopolizují dostupné zdroje jak v prostoru tak v čase, což znamená, že dominují vegetaci po mnoho let, často vytvářejí téměř monokultury, a to hlavně v živinami bohatých prostředích. Většina výběžků je velmi krátká bez ohledu na dostupnost zdrojů, což zabezpečuje lokální přetrvávání klonu. Vysoký stupeň fyziologické integrace mezi rametami synchronizuje růstové odpovědi stonků a zabraňuje tak vnitrodruhové kompetici (Hara et Šrůtek, 1995).

Při skleníkovém experimentu regenerovalo 57 % fragmentů oddenků delších než 1 cm, na nichž byly přítomny regenerační pupeny. Z morfologických vlastností rhizomů (tuhé, těžko lámavé, 5 – 15 cm dlouhé, s velkým počtem obnovovacích pupenů) vyplývá, že vegetativní šíření hraje významnou roli v zabezpečení lokální persistence klonu, kdežto generativní rozmnožování má význam spíše pro šíření druhu do vzdálenějších míst, kde se mohou vyskytnout vhodná stanoviště pro jeho uchycení. Je zde tedy jasně patrný trade-off mezi investicí do oddenků či do velkého množství semen. Higgins et Richardson (1999) pomocí matematických simulací ukázali, že již malé zvýšení (0.001) počtu semen šířících se na velké vzdálenosti může vyvolat až řádové změny rychlosti šíření druhu. Naopak význam regenerace z rhizomů, ale i stonkových a kořenových fragmentů pro šíření invazních druhů, zejména v poříčních ekosystémech, ukázali např. Brock et al. (1995) na druhu *Reynoutria japonica*.

Výsledky fenologických pozorování *R. laciniata* je zajímavé srovnat s výsledky Šrůtka (1995), který pracoval s druhem *Urtica dioica*. Tento druh vykazuje na velikosti závislou mortalitu stonků a na hustotě závislé samozředování na počátku růstové sezóny, kdy přežívá cca 30% stonků. V případě *R. laciniata* přežívá samozředování na počátku sezóny cca 70 % stonků.

Závěr

Ve srovnání s jinými invazními druhy se *R. laciniata* jeví méně nebezpečná, což naznačuje její nerovnoměrné rozšíření - její význam je spíše lokální, i když na některých územích může vystupovat s velkou dominancí.

Lokální charakter výskytu *R. laciniata* potvrzují i výsledky revize lokalit - pouze 8 % celkového počtu lokalit, na nichž byla *R. laciniata* nalezena, tvoří lokality s rozsáhlými porosty, naopak největší podíl (51 %) tvořily řídké porosty, vtroušené v lemech vodotečí a komunikací (silnic a železnic).

Tuto ekologickou vazbu *R. laciniata* na stanoviště s dostatkem narušených biotopů objasňují výsledky provedených experimentů (vysévání semen a sledování následného přežívání semenáčků v terénu), které indikují neschopnost druhu uchytit se generativní cestou na nenarušených stanovištích.

Tato fakta ukazují na význam vegetativního šíření. Výsledky experimentu ukázaly, že regenerace z rhizomů má poměrně velkou úspěšnost (57 %). Vegetativní šíření hraje významnou roli v zabezpečení lokální persistence klonu, kdežto generativní rozmnožování má význam spíše pro šíření druhu do vzdálenějších míst, kde se mohou vyskytnout vhodná stanoviště pro jeho uchycení.

Jak ukazuje při fenologických pozorováních zjištěný měnící se poměr přizemních a stonkových listů, při kompetici o prostor a světlo druh vykazuje odlišnou strategii na počátku vegetační sezóny a v období, kdy dochází k růstu prýtů. Tento poměr je korelován s úmrtností prýtů během vegetační sezóny, která má dva vrcholy. První vrchol odpovídá na hustotě závislému samozředování během rašení prýtů z přizemních růžic, kdy dochází ke zvýšené kompetici o světlo, a druhý odpovídá stárnutí na konci vegetační sezóny.

Při pokusu zaměřeném na likvidaci stávajících porostů *R. laciniata* po třech letech kosení jsou změny ve složení společenstva sice průkazné, nicméně k výraznému snížení pokryvnosti *R. laciniata* zatím nedošlo. Značná citlivost druhu ke kosení je ovšem patrná ve fenologických posunech. Vysvětlením je krátká doba trvání pokusu, z čehož vyplývá nutnost dlouhodobého managementu.

Další výzkum

Z dosavadních výsledků vyplývá nutnost dalších pokusů a pozorování, bez nichž není možné vyvodit zásadní závěry o chování druhu, o jeho schopnostech invadovat přirozená společenstva, následně se v nich udržet a dále se šířit. Další výzkum by se měl ubírat několika směry:

- Sledování rozrůstání klonů *Rudbeckia laciniata* L. v terénu.
- Studium alokace do kořenů, rhizomů a stonků při různých hladinách množství živin a při různých typech vnitrodruhové kompetice (dle Kliměš et Klimešová, 1994).
- Zjištění ekologických nároků druhu v původním areálu a následné odvození potenciálních limitů výskytu *Rudbeckia laciniata* v Evropě.

Poděkování

Ráda bych poděkovala všem, kdo mi jakýmkoli způsobem při mé práci pomohli. Dík patří především mé rodině, přátelům a rovněž mému školiteli Doc. RNDr. Karlu Prachovi, CSc.

Literatura

- Abbot R. J. (1992)** „Plant Invasions, Interspecific Hybridization and the Evolution of New Plant Taxa”, Trends in Ecology and Evolution, vol. 7, pp. 401 – 405.
- Andersen U. V. (1995)** „Comparison of Dispersal Strategies of Alien and Native Species in the Danish Flora” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M., Wade M. [eds.] „Plant Invasions – General Aspects and Special Problems”, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Bastl M., Kočár P., Prach K. et Pyšek P. (1997)** „The Effect of Successional Age and Disturbance on the Establishment of Alien Plants in Man-made Sites: an Experimental Approach” – In: Brock J. H., Wade P. M., Pyšek P. et Green D. [eds.] „Plant Invasions: Studies from North America and Europe”, Backhuys Publishers, Leiden.

- Binggeli P. (1994)** „The Misuse of Terminology and Anthropometric Concepts in the Description of Introduced Species”, *Bulletin of the British Ecological Society*, vol. 25, no. 1., pp. 10 – 13.
- Brock J. H., Child L. E., de Waal L. C. et Wade M. (1995)** „The Invasive Nature of *Fallopia japonica* Is Enhanced by Vegetative Regeneration from Stem Tissues” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions – General Aspects and Special Problems”, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Connell J. H. (1980)** „Diversity and Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past”, *Oikos*, vol. 35, pp. 131 – 138.
- Crawley M. J. (1989)** „Chance and Timing in Biological Invasions” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective”, John Willey and Sons, Chichester.
- Cronk Q. C. B. et Fuller J. L. (1995)** „Plant Invaders: the Threat to Natural Communities”, Chapman and Hall, London.
- Décamps H., Planty-Tabacchi A. M. et Tabacchi E. (1995)** „Changes in the Hydrological Regime and Invasions by Plant Species along Riparian Systems of the Adour River, France”, *Regulated Rivers: Research and Management*, vol. 11, pp. 23 – 33.
- de Kroon H. et Schieving F. (1990)** „Resource Partitioning in Relation to Clonal Growth Strategy” - In: van Groenendael J. et de Kroon H. [eds.] „Clonal Growth in Plants: Regulation and Function”, SPB Academic Publishing, Hague.
- de Kroon H., Stuefer J. E., Dong M., During H. J. (1994)** „On Plastic and Non-plastic Variation in Clonal Plant Morphology and Its Ecological Significance” - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity”, Opulus Press, Uppsala.
- de Waal L. C., Child L. E., Wade M. et Brock J. H. (1994)** „Ecology and Management of Invasive Riverside Plants”, John Willey and Sons, Chichester.
- di Castri F. (1989)** „History of Biological Invasions with Special Emphasis on the Old World” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective”, John Willey and Sons, Chichester.
- di Castri F. (1990)** „On Invading Species and Invaded Ecosystems: the Interplay of Historical Chance and Biological Necessity” – In: di Castri F., Hansen A. J. et Debussche M. [eds.] „Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin”, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Dostál J. (1989)** „Nová květena ČSSR 1, 2”, Academia, Praha.
- Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] (1989)** „Biological Invasions: a Global Perspective”, John Willey and Sons, Chichester.
- Ferreira M. T. et Moreira I. S. (1995)** „The Invasive Component of a River Flora under the Influence of Mediterranean Agricultural Systems” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions – General Aspects and Special Problems”, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Firbas F. (1929)** „Einige Pflanzenfunde aus dem Friedländischen”, *Mitt. Ver. Naturfr., Reichenberg*, vol. 51, pp. 3 - 4.

- Forcella F. (1985)** „Final Distribution Is Related to Rate of Spread in Alien Weeds”, *Weed Research*, vol. 25, pp. 181 – 191.
- Gleason H. A. et Cronquist A. (1991)** „Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada”, The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Forman R. T. T. et Godron M. (1993)** „Krajinná ekologie”, Academia, Praha.
- Grime J. P., Hodgson J. G. et Hunt R. J. (1988)** „Comparative Plant Ecology. A Functional Approach to Common British Species.”, Unwyn Hyman, London.
- Groves R. H. et Burdon J. J. [eds.] (1986)** „Ecology of Biological Invasions: an Australian Perspective”, Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Guzikowa M. et Maycock P. F. (1986)** „The Invasion and Expansion of Three North American Species of Goldenrod (*Solidago canadensis* L. s. l., *S. gigantea* Ait. and *S. graminifolia* (L.) Salisb.) in Poland”, *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, vol. 55, no. 3, pp. 367 – 384.
- Hara T. et Šrůtek M. (1995)** „Shoot Competition and Shoot Growth Dynamics of the Clonal Forb *Urtica dioica*, *Annals of Botany*, vol. 76, pp. 235 - 243.
- Hartnett D. C. et Bazzaz F. A. (1983)** „Physiological Integration among Intraclonal Ramets in *Solidago canadensis*”, *Ecology*, vol. 64, no. 4, pp. 779 – 788.
- Hengeveld R. (1989)** „Dynamics of Biological Invasions”, Chapman and Hall, London.
- Herben T., Hara T., Marshall C. et Soukupová L. (1994)** „Plant Clonality: Biology and Diversity“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Heywood V. H. (1989)** „Patterns, Extents and Modes of Invasions by Terrestrial Plants” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective“, John Willey and Sons, Chichester.
- Higgins S. I. et Richardson D. M. (1999)** „Predicting Plant Migration Rates in a Changing World: The Role of Long-Distance Dispersal”, *American Naturalist*, vol. 153, no. 5, pp. 464 – 475.
- Hobbs R. J. (1989)** „The Nature and Effects of Disturbance Relative to Invasions” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective“, John Willey and Sons, Chichester.
- Hobbs R. J. et Huenneke L. F. (1992)** „Disturbance, Diversity and Invasions: Implication for Conservation”, *Conservation Biology*, vol. 6, pp. 324 – 337.
- Hobbs R. J. et Humphries S. E. (1995)** „An Integrated Approach to the Ecology and Management of Plant Invasions”, *Conservation Biology*, vol. 9, no. 4, pp 761 - 770.
- Hodkinson D. J. et Thompson K. (1999)** „Plant Dispersal: The Role of Man”, *Journal of Applied Ecology*, vol. 34, pp. 1484 – 1496.
- Horník J. (1998)** „Srovnávací populační biologie ostřic“, diplomová práce, depon. in: knihovna BF JU, České Budějovice.

- Hutchings M. J. et Mogie M. (1990)** „The Spatial Structure of Clonal Plants: Control and Consequences“ - In: van Groenendael J. et de Kroon H. [eds.] „Clonal Growth in Plants: Regulation and Function“, SPB Academic Publishing, Hague.
- Jalas J. (1993)** „Problems Concerning *Rudbeckia laciniata* (Asteraceae) in Europe“, *Fragm. Flor. Geobot. Suppl.*, vol. 2, no. 1, pp. 289 – 297.
- Jehlík V. (1963)** „Rostlinná společenstva Frýdlantského výběžku“, disertační práce, depon. in: knihovna PŘF UK, Praha.
- Jeník J. (1994)** „Clonal Growth in Woody Plants: a Review“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Johnstone I. M. (1986)** „Plant Invasion Windows: a Time-based Classification of Invasion Potential“, *Biological Reviews*, vol. 61, pp. 369 – 394.
- Klimeš L. et Klimešová J. (1994)** „Biomass Allocation in a Clonal Vine: Effects of Intraspecific Competition and Nutrient Availability“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Klimešová J. et Klimeš L. (1997)** „Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie“, *Biologické listy*, vol. 62, no. 4, pp. 241 – 263.
- Kopecný K. (1967)** „Die flussbegleitende Neophytengesellschaft *Impatiens-Solidaginetum* in Mittelmähren“, *Preslia*, vol. 39, pp. 151 – 161.
- Kopecný K. (1974)** „Die anthropogene nitrofile Saumvegetation des Gebietes Orlické hory (Adlergebirge) und seines Vorlandes“, *Rozpr. Čs. Akad. Věd, ser. math.-natur.*, vol. 84, no. 1, pp. 7 – 137.
- Kopecný K. (1990)** „Rozšiřování rostlin podél silnic a cest“, *Vesmír*, vol. 69, pp. 16 – 25.
- Kopecný K. et Hejny S. (1992)** „Ruderální společenstva bylin České republiky“, *Academia*, Praha.
- Kornaš J. (1990)** „Plant Invasions in Central Europe: Historical and Ecological Aspects“ – In: di Castri F., Hansen A. J. et Debussche M. [eds.] „Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin“, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kowarik I. (1995a)** „Time Lags in Biological Invasions with Regard to the Success and Failure of Alien Species“ – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions – General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Kowarik I. (1995b)** „On the Role of Alien Species in Urban Flora and Vegetation“ – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions – General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Krahulec F. (1994)** „Clonal Behaviour in Closely Related Plants“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Krausch H. - D. (1991)** „Zur Einbürgerungsgeschichte einiger Neophyten in Brandenburg“, *Gleditschia*, vol. 19, pp. 297 - 308.
- Lodge D. M. (1993)** „Biological Invasions: Lessons for Ecology“, *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 8, pp. 133 – 137.

- Mack R. N. (1996)** „Predicting the Identity and Fate of Plant Invaders: Emergent and Emerging Approaches”, *Biological Conservation*, vol. 78, pp. 107 – 121.
- Marshall C. (1990)** „Source-sink Relationship of Interconnected Ramets“ - In: van Groenendael J. et de Kroon H. [eds.] „Clonal Growth in Plants: Regulation and Function“, SPB Academic Publishing, Hague.
- Meyer A. H. et Schmid B. (1999)** „Experimental Demography of the Old-Field Perennial *Solidago altissima*: the Dynamics of the Shoot Population”, *Journal of Ecology*, vol. 87, pp. 17 – 27.
- Mihulka S. (1996)** „Invazní rostliny v dílčím krajinném úseku”, diplomová práce, depon. in: knihovna BF JU, České Budějovice.
- Mogie M. et Hutchings M. J. (1990)** „Phylogeny, Ontogeny and Clonal Growth in Vascular Plants“ - In: van Groenendael J. et de Kroon H. [eds.] „Clonal Growth in Plants: Regulation and Function“, SPB Academic Publishing, Hague.
- Mooney H. A. et Drake J. A. [eds.] (1986)** „Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii”, Springer-Verlag, New York.
- Mooney H. A. et Drake J. A. (1989)** „Biological Invasions: a SCOPE Program Overview” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective“, John Willey and Sons, Chichester.
- Newsome A. E. et Noble I. R. (1986)** „Ecological and Physiological Characters of Invading Species” – In: Groves R. H. et Burdon J. J. [eds.] „Ecology of Biological Invasions: an Australian Perspective”, Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Noble I. R. (1989)** „Attributes of Invaders and the Invading Process: Terrestrial and Vascular Plants” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective“, John Willey and Sons, Chichester.
- Pitelka L. et Ashmun J. W. (1985)** „Physiology and Integration of Ramets in Clonal Plants“ - In: Jackson J. B. C., Buss L. W. et Cook R. E. [eds.] „Population Biology and Evolution of Clonal Organisms, Yale University Press, New Haven.
- Prach K. et Wade M. (1992)** „Population Characteristics of Expansive Perennial Herbs”, *Preslia*, vol. 64, pp. 45 – 51.
- Prach K. et Pyšek P. (1994)** „Clonal Plants - What is Their Role in Succession?“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Prach K. et Pyšek P. (1997)** „Invazibilita společenstev a ekosystémů” – In: Pyšek P. et Prach K. [eds.] „Invazní rostliny v české flóře”, Zprávy ČBS 32, Mater. 14, Praha.
- Pyšek P. (1991)** „*Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: the Dynamics of Spreading from the Historical Perspective”, *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, vol. 26, pp. 439 – 454.
- Pyšek P. (1995a)** „On the Terminology Used in Plant Invasion Studies” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions: General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.

- Pyšek P. (199b)** „Recent Trends in Studies on Plant Invasions (1974 – 1993)” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions: General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek P. (1996)** „Biologické invaze. I. Historické a geografické souvislosti.”, *Živa*, vol. 54, pp. 4 – 5.
- Pyšek P. (1997a)** „*Compositae* as Invaders: Better than Others?”, *Preslia*, vol. 69, pp. 9 – 22.
- Pyšek P. (1997b)** „Clonality and Plant Invasions: Can a Trait Make a Difference?” – In: de Kroon H. et van Groenendael J. [eds.] „The Ecology and Evolution of Clonal Plants, Backhuys Publishers, Leiden.
- Pyšek P. et Mandák B. (1997)** „Fifteen Years of Changes in the Representation of Alien Species in Czech Village Flora” – In: Brock J. H., Wade M., Pyšek P. et Green D. [eds.] „Plant Invasions: Studies from North America and Europe”, Backhuys Publishers, Leiden.
- Pyšek P. et Prach K. (1993)** „Plant Invasions and the Role of Riparian Habitats: a Comparison of Four Species Alien to Central Europe”, *Journal of Biogeography*, vol. 20, pp. 413 – 420.
- Pyšek P. et Prach K. [eds.] (1997)** „Invazní rostliny v české flóře”, *Zprávy ČBS 32, Mater. 14*, Praha.
- Pyšek P., Prach K. et Šmilauer P. (1995a)** „Relating Invasion Success to Plant Traits: an Analysis of the Czech Alien Flora” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions: General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] (1995b)** „Plant Invasions: General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Průcha J. a kol. (1966)** „Letničky a dvouletky”, SZN, Praha.
- Rejmánek M. (1989)** „Invasibility of Plant Communities” – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.] „Biological Invasions: a Global Perspective”, John Willey and Sons, Chichester.
- Rejmánek M. (1995)** „What Makes a Species Invasive?” – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.] „Plant Invasions: General Aspects and Special Problems“, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Rejmánek M. et Richardson D. M. (1996)** „What Attributes Make Some Plant Species More Invasive?”, *Ecology*, vol. 77, no. 6, pp. 1655 – 1661.
- Rothmaler W. (1994)** „Exkursionflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band”, Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- Roy J. (1990)** „In Search of the Characteristics of Plant Invaders” – In: di Castri F., Hansen A. J. et Debussche M. [eds.] „Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin”, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Schmidt W. (1989)** „Plant Dispersal by Motor Cars”, *Vegetatio*, vol. 80, pp. 147 – 152.
- Silander J. A. (1985)** „Microevolution in Clonal Plants“ - In: Jackson J. B. C., Buss L. W. et Cook R. E. [eds.] „Population Biology and Evolution of Clonal Organisms”, Yale University Press, New Haven.
- Silvertown J. W. et Lovett Doust J. (1993)** „Introduction to Plant Biology“, Blackwell, Oxford.

- Silvertown J. W., Lines C. E. M. et Dale M. P. (1994)** „Spatial Competition between Grasses – Rates of Mutual Invasion between Four Species and the Interaction with Grazing”, *Journal of Ecology*, vol. 82, pp. 31 – 38.
- Slade A. J. et Hutchings M. J. (1987)** „The Effects of Nutrient Availability on Foraging in the Clonal Herb *Glechoma hederacea*“, *Journal of Ecology*, vol. 75, pp. 95 – 112.
- Soó R. V. (1927)** „Beiträge zur einer kritischen Adventivflora des historischen Ungarns”, *Bot. Arch.*, vol. 19, pp. 349 - 361.
- Soukupová L. (1994)** „Allocation Plasticity and Modularity in Clonal Graminoids in Response to Waterlogging“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant Clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Starfinger U. (1998)** „On Success in Plant Invasions” – In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I. et Williamson M. [eds.] „Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses”, Backhuys Publishers, Leiden.
- Svensson B. M. et Callaghan T. V. (1988)** „Small-scale Vegetation Patterns Related to the Growth of *Lycopodium annotinum* and Variations in Its Micro-environment“, *Vegetatio*, vol. 76, pp. 167 – 177.
- Svensson B. M., Floderus B. and Callaghan T. V. (1994)** „*Lycopodium annotinum* and Light Quality: Growth Responses under Canopies of Two *Vaccinium* Species“ - In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.] „Plant clonality: Biology and Diversity“, Opulus Press, Uppsala.
- Šmilauer P. (1992)** „CANODRAW - Users Guide, vers. 3.0”, Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Šrůtek M. (1995)** „Factors Affecting Growth and Development of Populations of *Urtica dioica* in River Floodplain“, diplomová práce, depon. in: knihovna BF JU, České Budějovice.
- Šrůtek M. et Teckelman M. (1998)** „Review of Biology and Ecology of *Urtica dioica*”, *Preslia*, vol. 70, pp. 1 – 19.
- ter Braak C. J. F. (1990)** „CANOCO - a FORTRAN Program for Canonical Community Ordination by (Partial) (Detrended) (Canonical) Correspondence Analysis, Principal Components Analysis and Redundancy Analysis, vers. 3.10”, Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tüxen R. (1950)** „Grundriss einer Systematik der nitrophilen Unkrautgesellschaften in der eurosibirischen Region Europas”, *Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgem. N. F.*, vol. 2, pp. 94 - 175.
- Višňák R. (1997)** „Invazní neofyty v severní části České republiky” - In: Pyšek P. et Prach K. [eds.] „Invazní rostliny v české flóře”, *Zprávy ČBS 32, Mater. 14*, Praha.
- Weber E. (1997)** „The Alien Flora of Europe: a Taxonomic and Biogeographic Review”, *Journal of Vegetation Science*, vol. 8, pp. 565 – 572.
- Weber E. (1998)** „The Dynamics of Plant Invasions: a Case Study of Three Exotic Goldenrod Species (*Solidago* L.) in Europe”, *Journal of Biogeography*, vol. 25, pp. 147 – 154.
- Williamson M. (1996)** „Biological Invasions“, Chapman and Hall, London.
- Williamson M. (1998)** „Measuring the Impact of Plant Invaders in Britain“ - In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I. et Williamson M. [eds.] „Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses”, Backhuys Publishers, Leiden.

Williamson M. (1999) „Invasions“, *Ecography*, vol. 22, pp. 5 – 12.

Williamson M. et Fitter A. (1996a) „The Characters of Successful Invaders“, *Biological Conservation*, vol. 78, pp. 163 – 170.

Williamson M. et Fitter A. (1996b) „The Varying Success of Invaders“, *Ecology*, vol. 77, no. 6, pp. 1661 - 1666.

Přílohy

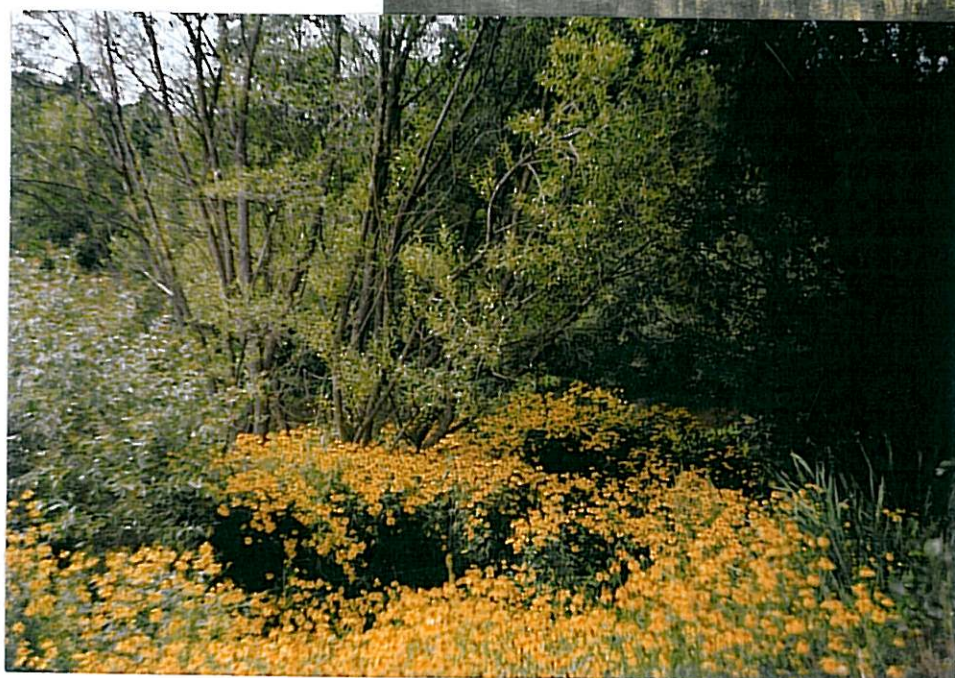


1.

1. Ukázka typické lokality s výskytem osamělých jedinců, často zplanělých ze zahrádky. Vendryně, 1998.
2. Řídké porosty vtroušené v lemu vodotečí. Kunčičky u Bašky (břeh Ostravice), 1998.
3. Rozsáhlé monodominantní porosty. Krabonoš (břeh Lužnice), 1997.



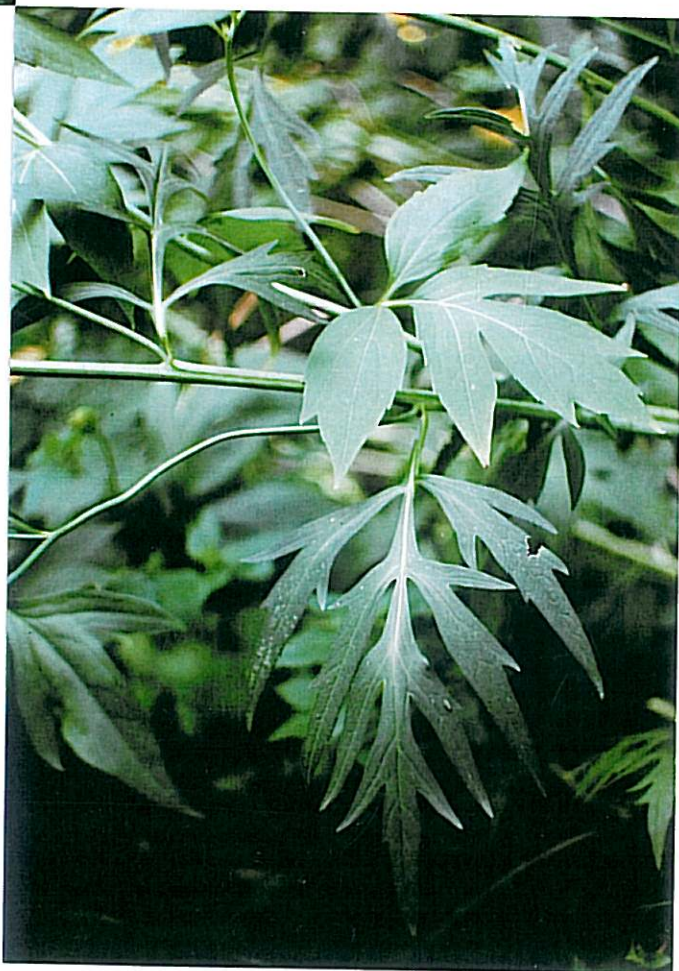
2.



3.



Dva exempláře *Rudbeckia laciniata*, které se úspěšně uchytily při experimentu sestávajícího z manipulativního vysévání semen. Černousy, 1999.



Listový dimorfismus pozorovaný v rámci jedné populace na lokalitě Černousy.