

Prach

**Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích**



**Magisterská diplomová práce**



**ODOLNOST ALUVIÁLNÍCH  
SPOLEČENSTEV K INVAZI  
CIZÍCH DRUHŮ:  
EXPERIMENTÁLNÍ STUDIE.**

**Petra Konvalinková  
2003**

**Vedoucí práce: Prof. RNDr. Karel Prach, CSc.**

Konvalinková Petra (2003): Odolnost aluviálních společenstev k invazi cizích druhů: experimentální studie. [Resistance of floodplain communities to invasion of alien plant species: an experimental study; Mgr. Thesis, in Czech.] – 30 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

A field experiment in the floodplain of the Lužnice River was done to investigate ability of selected invasive species to survive in this natural ecosystem and to evaluate whether invasibility depends on the successional stage of particular plant communities. The susceptibility of plant communities to invasion was investigated by adding vegetative propagules of invasive species *Aster lanceolatus*, *Helianthus tuberosus*, *Reynoutria japonica* and *Rudbeckia laciniata*. In addition, greenhouse experiment was done to quantify the resistance of vegetative parts to two extreme water conditions, i.e. drought and flooding, which can simulate extreme climatic situations.

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

V Českých Budějovicích, 8. 1. 2003

...*Petra Konvalinková*...  
Petra Konvalinková

Motto:

...

Je tolik dialogů v rostlinách a v dešti  
a tolik soubojů na vadnoucích mezích  
v nejtenčích pavučinách se stříbrnými náklady slz a jehel

...

Ludvík Kundera

### Poděkování:

Chtěla bych poděkovat svému školiteli za cenné rady a připomínky k práci. Dále bych ráda poděkovala knihovnicím za příjemnou spolupráci a všem, kteří mi pomohli s prací v terénu, zejména při sběru materiálu na pokusy. Mamce patří můj dík za poskytnutí finančního zázemí a prostoru pro práci. Nakonec bych ráda poděkovala svým vrbám za to, že mě vyslechly a udržovaly v duševní pohodě.

## OBSAH

1. ÚVOD.....	1
2. METODIKA.....	3
2.1 Terénní pokus.....	3
2.1.1 Popis lokality.....	3
2.1.2 Metodika.....	3
2.2 Skleníkový pokus.....	5
2.3 Původ pokusného materiálu pro oba pokusy.....	6
2.4 Statistika.....	6
3. VÝSLEDKY.....	8
3.1 Terénní pokus.....	8
3.1.1 Charakteristiky invazních druhů.....	8
3.1.2 Charakteristiky rostlinných společenstev.....	11
3.1.3 Korelace charakteristik invazních druhů a invadovaných porostů.....	12
3.2 Skleníkový pokus.....	12
4. DISKUSE.....	16
4.1 Regenerace invazních druhů – prostorové měřítko.....	16
4.2 Přežívání invazních druhů – časové měřítko.....	17
4.3 Vlastnosti a invazibilita rostlinných společenstev.....	19
5. ZÁVĚR.....	23
6. LITERATURA.....	24
PŘÍLOHA 1 – Fytocenologické snímky.....	27
PŘÍLOHA 2.....	28

# 1. ÚVOD

Jednou ze základních otázek současné invazní ekologie je, <sup>proč</sup> zda jsou některé ekosystémy či společenstva více odolná nebo náchylná k invazi než jiná (FOX ET FOX 1986, REJMÁNEK 1989, CRONK ET FULLER 1995, PRACH ET PYŠEK 1997, LONSDALE 1999). Vedle vlastností invazních druhů a přísunu diaspor je totiž odolnost společenstva k invazi (tzv. invazibilita) jedním ze zásadních faktorů určujících úspěšnost invaze (WILLIAMSON 1996, LONSDALE 1999). Pojem invazibilita společenstva se přitom rozumí nejen konkurenční schopnosti původních druhů, ale je v něm zahrnuta i míra disturbance a vliv regionálního klimatu (LONSDALE 1999).

Jedním z obecně přijímaných tvrzení je, že invazibilita společenstva souvisí s jeho pozicí na gradientu prostředí. Vzhledem ke gradientu vlhkosti jsou podle REJMÁNKA (1989) k invazi nejméně odolná mezická společenstva; zatímco PRACH ET PYŠEK (1997) v naší geografické oblasti považují za největším počtem druhů invadovaná poněkud sušší stanoviště, která mají řídkší vegetační kryt. REJMÁNEK (1989) i PRACH ET PYŠEK (1997) se shodují na tom, že na obou koncích gradientu vlhkosti jsou společenstva invadována málo až vůbec (též ROBINSON ET AL. 1995, PYŠEK ET AL. 2002).

Za další proměnnou, vztahující se k odolnosti společenstva vůči invazi, je považováno jeho sukcesní stáří. Předpokládá se, že mladší sukcesní stádia jsou invadována více než stádia starší (REJMÁNEK 1989, HOBBS ET HUENNEKE 1992). Ze studie BASTL ET AL. (1997) vyplývá, že nejnáchylnější k invazím jsou mladší sukcesní stádia, která navazují na stádia iniciální a v kterých už nejsou tak extrémní stanovištní poměry, ztěžující uchycení semenáčků.

Jako jedna z nejpodstatnějších příčin náchylnosti k invazím je vnímána disturbance (REJMÁNEK 1989, HOBBS ET HUENNEKE 1992, LODGE 1993, WILLIAMSON 1996, LEVINE ET D'ANTONIO 1999). Roli hraje typ disturbance, ale také změna režimu disturbance. Přidání živin do ekosystému představuje rovněž disturbance a má obvykle za následek zvýšení invazibility společenstva (PRACH ET PYŠEK 1997, DAVIS ET AL. 2000).

Vedle faktorů prostředí určují invazibilitu společenstva jeho biotické vlastnosti (REJMÁNEK 1989, WILLIAMSON 1996, CRAWLEY ET AL. 1999, KENNEDY ET AL. 2002). Jednou z nejvíce diskutovaných a studovaných vlastností je biodiverzita, respektive druhová bohatost a její vztah k počtu invazních druhů invadujících dané společenstvo (např. HOBBS ET HUENNEKE 1992, STOHLGREN ET AL. 1999, PLANTY-TABACCHI ET AL. 1996). Celou diskusi začal ELTON (1958), který považoval systémy s nižší diverzitou za náchylnější k invazi. Řada studií, hodnotících zastoupení invazních druhů v dnešních společenstvech, však nasvědčuje spíše pozitivní korelaci; bráno z pohledu většího prostorového měřítka, druhově bohatá společenstva hostí také více invazních druhů. Vliv samotné diverzity je zkoumán v experimentech prováděných v uměle vytvořených společenstvech. V ostatních studiích není možno odlišit, zda výsledek invaze závisí na diverzitě jako takové, či na vnějších faktorech, se kterými je diverzita korelována. Důsledkem bývá pozitivní korelace diverzity původních a nepůvodních druhů, protože obě jsou řízeny stejnými ekologickými procesy. Problematiku vztahu diverzity a invazibility přehledně shrnují např. LEVINE ET D'ANTONIO (1999), NAEEM ET AL. (2000), HECTOR ET AL. (2001).

Zákonitosti nadhozené výše uvedenými teoriemi se pokusil zobecnit DAVIS ET AL. (2000) a popsal je jedinou obecnou teorií invazibility – teorií měnících se zdrojů. Vychází z prostého předpokladu, že invazní druh je úspěšnější, pokud nemusí podstoupit intenzivní konkurenci o zdroje (živiny, světlo, vodu atd.). Jakýkoliv proces vedoucí ke zvýšení dostupnosti limitujících zdrojů tedy zároveň zvyšuje náchylnost k invazi. Např. volné živiny se ve společenstvu objeví buď po přidání z vnějšku nebo zůstanou nevyužity díky sníženému příjmu původními rostlinami (např. po disturbance, která narušila vegetační kryt). Protože změna dostupnosti zdrojů je jev poměrně běžný ve všech rostlinných společenstvech, dá se předpokládat, že k invazi může docházet v širokém rozmezí biotopů a vegetačních typů (též

WILLIAMSON 1996, LARSON ET AL. 2001). Aby k invazi mohlo dojít, musí však být v době a místě volných zdrojů také přítomny diaspory invazního druhu.

Určit, které vlastnosti společenstva odpovídají za jeho náchylnost či odolnost k invazi, není jednoduché. Řada studií k tomuto problému přistupuje tak, že srovnává zastoupení invazních druhů ve společenstvech, kde již invaze proběhla. Zdá se, že v měřítku jednotlivých ekosystémů je nejvíce invazních druhů zastoupeno ve vegetaci sídel, z přirozených a polopřirozených ekosystémů jsou pak nejvíce invadována poříční a pobřežní společenstva (SUKOPP ET LOHMEYER 1992, DE WAAL ET AL. 1994, MÜLLER ET OKUDA 1998, PYŠEK ET AL. 1998). Rozšířením invazních druhů v pobřežních společenstvech se dále zabývají např. PLANTY-TABACCHI ET AL. (1996), LARSON ET AL. (2001), STOHLGREN ET AL. (2002), BROWN ET PEET (2003). Tyto přírodní biotopy jsou specifické tím, že přítomná voda pomáhá v šíření diaspor a disturbance způsobené povodněmi usnadňují uchycení druhů (KOPECKÝ 1967, PYŠEK ET PRACH 1993). Větší náchylnosti k invazi je však podmíněna také vlivem člověka na tyto biotopy. V okolí řek se nachází řada sídel a rovněž je zde prováděna řada hospodářských a zemědělských prací. Naopak poměrně málo invadované se zdají být louky či plochy s dominantními vytrvalými trávami (PYŠEK ET AL. 1998, LEVINE ET D'ANTONIO 1999, LONSDALE 1999, PYŠEK ET AL. 2002).

Srovnávací studie mají tu nevýhodu, že hodnotí výsledek invaze běžící desítky let aniž by byly schopné odlišit, jaký podíl na současném stavu mají jednotlivé složky invazního procesu (tedy vlastnosti invazních druhů, šíření diaspor a vlastnosti společenstva). Názornější ale technicky náročnější je zakládání pokusů. Jedním typem studií je sledování přísunu diaspor invazních druhů z okolí na vymezenou plochu (CRAWLEY ET AL. 1999, LYONS ET SCHWARTZ 2001). V dalším typu experimentů bývají do přírodních či uměle vytvořených společenstev dosévány invazní druhy a odolnost k invazi je pak hodnocena podle míry uchycení a přežití invazních druhů. Vysévání či vysazování invazních druhů do přirozených společenstev je však limitováno eticky. Je vždy nutný „princip předběžné opatrnosti“ a pokusy musejí být včas zrušeny.

V této studii byla k porovnání odolnosti k invazi použito experimentu v přírodních společenstvech. Protože největší zastoupení invazních druhů v přírodních společenstvech v České republice vykazují ekosystémy v blízkosti vodních toků a ploch (PYŠEK ET AL. 1998), byl pokus prováděn v nivě řeky. K ověření odolnosti k invazi byly vybrány invazní druhy běžně rozšířené v České republice, s těžištěm výskytu právě v poříčních a pobřežních porostech. Cílem experimentu bylo odpovědět na následující otázky:

1. Jak se liší invazibilita jednotlivých poříčních společenstev, uspořádaných na pomyslném gradientu sukcesního stáří?
2. Jak se liší vybrané invazní druhy ve své schopnosti invadovat poříční společenstva?

## 2. METODIKA

### 2.1 Terénní pokus

#### 2.1.1 Popis lokality

Jako pokusná lokalita byl vybrán úsek nivy Lužnice v PR Horní Lužnice, ležící mezi obcemi Dvory nad Lužnicí a Halámky na přibližně 140. říčním km (od ústí s Vltavou), v nadmořské výšce 456 – 457 m n. m. (viz mapka na Obr. 1a). Tento úsek je poměrně zachovalý, s neregulovanou, meandrující Lužnicí, a představuje tak ukázkou přirozených a polopřirozených, člověkem příliš nepřeměněných biotopů s převahou aluviálních luk. Podloží je převážně písčité. V současné době zde není prováděn žádný management, louky nejsou od r. 1993 koseny (PRACH ET AL. 1996). Pokus byl povolen Správou CHKO Třeboňsko s podmínkou (i tak samozřejmě) likvidace před dozráním semen.

K porovnání odolnosti k invazi byly vybrány v r. 2002 čtyři a v r. 2003 šest typů porostů, běžně zastoupených v nivě Lužnice. Vybraná společenstva zároveň představují i velmi hrubou sukcesní řadu. V r. 2002 byly do pokusu zahrnuty tyto porosty:

1. psárková louka – v současné době nekosená; tyto louky se nachází ve vlhčích a eutrofnějších částech nivy
2. porost s dominantní kopřivou (*Urtica dioica*) – kopřiva zarůstá sušší části nivy po opuštění
3. porost s dominantní chrasticí (*Phalaris arundinacea*) – chrastice se po opuštění šíří z okolí toku prakticky po celé nivě, jen na sušších místech je vystřídána kopřivou a ostřicí třeslicovitou (*Carex brizoides*) a v tůních a slepých ramenech porosty ostřic
4. porost pobřežních vrbín (se *Salix triandra*, *S. cinerea*, *S. purpurea*, *S. viminalis*) – byl vybrán porost kolem řeky, nicméně vrbové křoviny jsou předpokládaným pozdním sukcesním stadiem i na opuštěných loukách

V r. 2003 byly navíc přibrány další dva typy porostů:

5. krátkostébelná louka s *Festuca rubra*, *Holcus lanatus* atd. – nachází se na nejsušších, vyvýšených místech nivy; v současné době už poměrně málo zastoupený, dříve hojnější typ, po opuštění v něm začíná dominovat *Sanguisorba officinalis*, později *Carex brizoides*
6. písčité náplav – vznikl po povodni v r. 2002, vzdálen přibližně 200 m od hlavního koryta řeky, mocnost 23 cm (poloha vybraných porostů viz Obr. 1a).

#### 2.1.2 Metodika

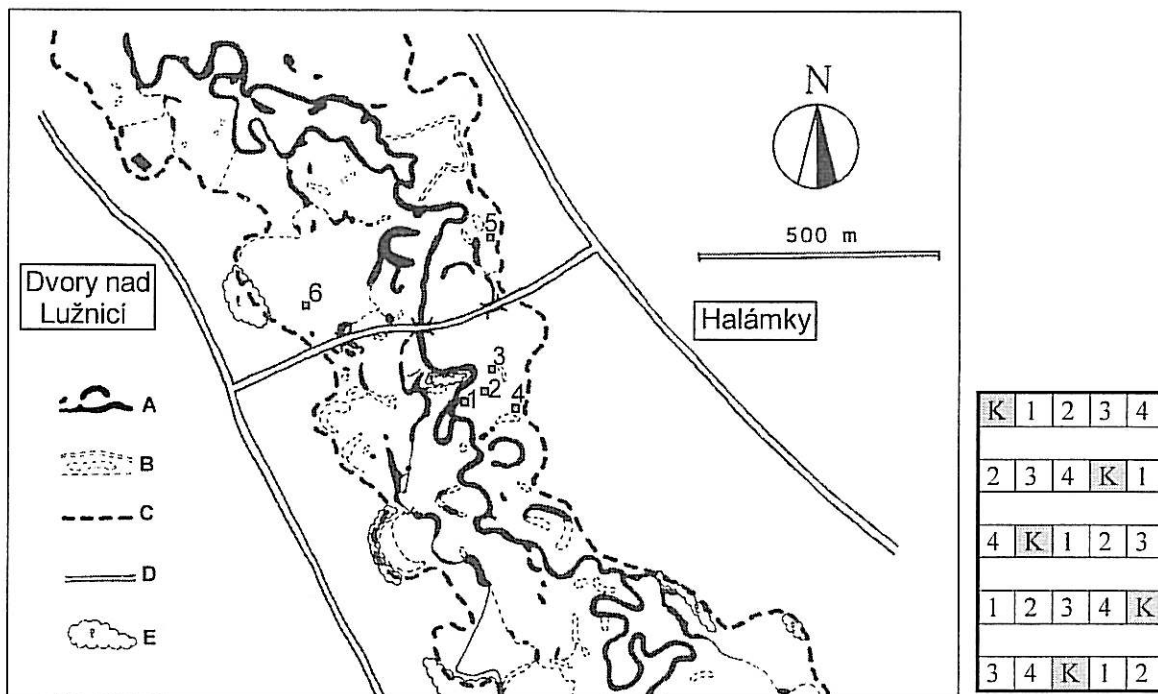
K testování invazibility byly v r. 2002 vybrány (jako „fytometr“) dva invazní druhy – *Helianthus tuberosus* a *Reynoutria japonica*, v r. 2003 čtyři invazní druhy – *Aster lanceolatus*, *Helianthus tuberosus*, *Reynoutria japonica* a *Rudbeckia laciniata*. V nivě Lužnice byl zaznamenán sporadický výskyt dvou z těchto druhů – *Rudbeckia laciniata* a *Reynoutria japonica*, ostatní druhy se v nivě přímo nevyskytují, nacházejí se však místy v širším okolí (PRACH ET AL. 1996).

Všechny čtyři vybrané druhy se běžně vyskytují v blízkosti toků v České republice, podél nichž se úspěšně šíří. Významný způsob reprodukce u těchto druhů představuje množení vegetativní – u *Reynoutria japonica* je to dokonce jediný způsob reprodukce. Voda hraje důležitou roli jako disperzní činitel vegetativních částí těchto druhů. Generativní šíření hraje větší roli u *Aster lanceolatus* (CHMIELEWSKI ET SIMPLE 2001) a částečně zřejmě i u *Rudbeckia laciniata* (FRANCÍRKOVÁ 2001) a *Helianthus tuberosus* (KONVALINKOVÁ 2003).

Proto byly k vysazovacímu pokusu použity vegetativní části rostlin: u *Helianthus tuberosus* hlízy, u ostatních oddenky nařezané na fragmenty o délce 5 cm (u *Aster lanceolatus*

byly ponechány koncové rašící prýty). Výjimkou byla *Rudbeckia laciniata*, kde byly z důvodu menšího počtu dostupných oddenků použity fragmenty dlouhé pouze 2 cm. Zvolená velikost fragmentů vychází z údajů o regeneraci těchto druhů (BROCK ET WADE 1992, FRANCÍRKOVÁ 2001, KONVALINKOVÁ 2003). Všechny oddenky a hlízy obsahovaly regenerační pupeny.

V každém typu porostu byla vytyčena jedna pokusná plocha o rozměrech 2,5 x 4,5 m, v níž bylo uspořádáno 25 čtverců o rozměrech 0,5 x 0,5 m v pěti řadách po pěti čtvercích (latinský čtverec, viz Obr. 1b). Mezi řadami byla ponechána 0,5 m mezera k usnadnění přístupu při kontrole jednotlivých čtverců. Nižší počet pokusných ploch byl zvolen ze zřejmých technických, ale i bezpečnostních důvodů.



**Obr. 1a** – Rozmístění pokusných ploch ve vybraných typech porostů v nivě Lužnice. Upraveno podle Prach et al. (1996).

**Pokusné plochy:** 1-porost pobřežních vrbin, 2-psárková louka, 3-porost s dominantní chřasticí, 4-krátkostébelná louka, 5-porost s dominantní kopyřovou, 6-písčité náplav.

**Legenda:** A-trvalé vodní plochy, B-periodické vodní plochy, C-hranice nivy, D-silnice, E-les.

**1b** – Uspořádání pokusných ploch v jednotlivých typech porostů. Malý čtverec měl rozměry 0,5 x 0,5 m a obsahoval vegetativní částí jednoho druhu.

K-kontrola (bez invazního druhu), 1-*Helianthus tuberosus*, 2-*Rudbeckia laciniata*, 3-*Aster lanceolatus*, 4-*Reynoutria japonica*.

Vegetativní části jednotlivých druhů byly nakopány, nařezány a před umístěním do nivy přechovány v hlíně. Protože během března a dubna je velká pravděpodobnost jarních záplav, byly oddenky a hlízy přeneseny na pokusné plochy až během druhé poloviny dubna (16. 4. 2002, 29. 4. 2003). Do čtverce 0,5 x 0,5m bylo umístěno v r. 2002 po 16 kusech, v r. 2003 po 10ti kusech vegetativních částí tak, že do jednoho čtverce byly umístěny oddenky či hlízy pouze jednoho druhu. Celkově bylo v rámci jedné pokusné plochy (a tedy i jednoho typu porostu) 5 opakování od každého zásahu (invazního druhu), což znamená 80 fragmentů vegetativních částí každého druhu v r. 2002, respektive 50 fragmentů v r. 2003 na porost. Vegetativní části byly umístěny pod opad, na písčitém náplavu byly zahrabány 5 cm pod povrch. V každé pokusné ploše bylo ponecháno 5 čtverců bez zásahu (invazního druhu) jako kontrola.



Z bezpečnostních důvodů bylo sledováno pouze uchycení druhů a přežívání během jedné vegetační sezóny. Zregenerované i nezregenerované oddenky a hlízy byly na konci sezóny odstraněny. Po oba roky bylo použito stejných pokusných ploch (zdůvodnění viz dále).

K zhodnocení odolnosti společenstev k invazi byly během vegetační sezóny zaznamenávány a měřeny tyto charakteristiky invazních rostlin:

- a. 5x za sezónu byly spočítány zregenerované oddenky a hlízy (tj. ty, které vyprodukovaly prýt) a změřena výška rostlin.
- b. Ke konci vegetační sezóny byly invazní rostliny opatrně vykopány (5. 10. 2002, 7.-10. 8. 2003), biomasa usušena při 85°C (24 hodin) a zvážena. Biomasa byla zvážena pouze v r. 2003, neboť následkem velkých srpnových povodní v r. 2002 většina rostlin uhynula a data nebyla reprezentativní. Proto byly z porostů v r. 2002 rostliny a nezregenerované oddenky pouze odstraněny. I kvůli povodni byly k pokusům v r. 2003 nakonec použity stejné plochy, neboť vliv pokusů na porost během r. 2002 byl oproti vlivu záplav zanedbatelný.

Dále byly během vegetační sezóny změřeny tyto charakteristiky společenstva:

- a. 5x za sezónu výška porostu (měřena v 7 náhodných bodech v rámci jednoho typu porostu 2m pásmem)
- b. 2x za sezónu byl zaznamenán fytoecologický snímek – před založením a po ukončení pokusu. Záměrem bylo charakterizovat porosty pomocí druhového složení a zachytit jeho případný vliv na invazní rostliny.
- c. Na konci pokusu byla sklizena biomasa společenstva z kontrolních čtverců (5 v každém porostu) a to pouze v r. 2003, ze stejných důvodů jako u invazních rostlin. Biomasa byla rozdělena na 4 složky (opad, stařina do 20 cm, živá biomasa do 20 cm, biomasa nad 20 cm) a poté usušena při 85°C (24 hodin) a zvážena. Cílem této práce nebylo zjišťovat dopad invaze na společenstvo. Proto byla biomasa společenstva sklizena pouze z kontrolních ploch, a ne z ostatních s vysazenými invazními druhy. Výše popsany odběr měl sloužit pouze jako charakteristika společenstva.
- d. 1x propustnost fotosynteticky aktivního světla porostem (7. 8. 2003). Měření bylo prováděno PAR-metrem 10x v rámci každého typu porostu a to těsně nad zemí a zároveň nad porostem, ve vrbině byla měření tři – při zemi, nad bylinným patrem a nad keřovým patrem (z technických důvodů nad porostem mimo vrbinu). *— měření jako separátní bod*
- e. 1x změření výšky hladiny spodní vody (pouze r. 2003). Z důvodu suchého léta bylo měření provedeno až po skončení vegetační sezóny. Zemním vrtákem byla uprostřed pokusné plochy vyvrtána sonda o průměru přibližně 8cm a výška hladiny změřena týden po vyvrtání sondy.

Pokusné plochy budou sledovány i v dalších letech ~~vy~~yloučení možnosti nechtěného uchycení druhů na lokalitě.

## 2.2 Skleníkový pokus

Tento pokus byl prováděn jako doplňkový k pokusu terénnímu. Byla v něm zjišťována odolnost vegetativních částí invazních druhů k extrémním podmínkám vlhkosti – suchu a záplavě, jakožto simulaci reálných podmínek, které mohou v přírodě nastat. Sucho představovalo případ, kdy jsou vegetativní části přeneseny do nového prostředí či se pouze vlivem disturbance ocitnou na povrchu půdy. Zaplavení pak simulovalo přenos vegetativních

částí vodou nebo zaplavení území, na kterém se invazní druhy nacházejí. K pokusu bylo použito stejných druhů a stejné velikosti vegetativních fragmentů jako v pokusu terénním.

V r. 2002 byl zkoumán vliv zaplavení a sucha na hlízy *Helianthus tuberosus* a na 5 cm dlouhé oddenky *Reynoutria japonica*, v r. 2003 vliv zaplavení na všechny 4 vybrané druhy – *Aster lanceolatus* (oddenek 5 cm), *Helianthus tuberosus* (hlízy), *Rudbeckia laciniata* (oddenek 2 cm) a *Reynoutria japonica* (oddenek 5 cm). Všechny vegetativní části obsahovaly regenerační pupeny. Zásah „sucho“ představoval ponechání vegetativních částí volně na vzduchu ve skleníku; zásah „záplava“ ponoření vegetativních částí do nádoby s vodou, přičemž voda byla každý nebo každý druhý den měněna. V r. 2002 byly vegetativní fragmenty vystaveny zásahu po dobu 0 až 12 dní, v r. 2003 pak byla doba záplavy prodloužena až na 30 dnů. Vegetativní části byly po uplynutí doby zásahu zasazeny do nádoby se směsí hlíny a zahradnického substrátu smíchané v poměru 1:1. Podle potřeby byly rostliny zalévány a po 30 dnech byl pokus ukončen. Byly spočítány zregenerované oddenky a hlízy (tj. ty, které vyprodukovaly prýt). V r. 2002 byl pokus zahájen 29. dubna (nulý den pokusu, tedy kontrola), v r. 2003 4. května.

**Pozn.:** Vliv sucha byl zkoumán také v r. 2003 a to na vegetativní části všech čtyř vybraných druhů. Kvůli technickým problémům ve skleníku však byla tato data zničena.

### 2.3 Původ pokusného materiálu pro oba pokusy

Vegetativní části invazních druhů pochází z následujících lokalit v blízkosti Českých Budějovic:

*Aster lanceolatus* – lokalita pod hrází Munického rybníka u Hluboké nad Vltavou, zplanělý výskyt

*Helianthus tuberosus* – malé pole u terénní stanice Zemědělské fakulty JU ve Zlivi, výsadba myslivců

*Reynoutria japonica* – u trati za železničním mostem přes Vltavu (trať směr Plzeň), poblíž cyklistické stezky u Bavorovic (u Českých Budějovic) směr Hluboká nad Vltavou, zplanělý výskyt

*Rudbeckia laciniata* – písčinná lavice při břehu Lužnice poblíž Krabonoše u Nové Vsi nad Lužnicí, zplanělý výskyt

### 2.4 Statistika

Sebraná data byla vyhodnocena v programovém balíku Statistika 5.5 v následujících analýzách:

- jednocestná ANOVA - vyhodnocení regenerace invazních rostlin v pokusných plochách v nivě Lužnice. Byla použita arcsinová transformace:

$$p' = \arcsin \sqrt{p}$$

- Kruskal-Wallisův test - testování rozdílů ve výšce a biomase invazních rostlin z pokusných ploch v nivě Lužnice.
- Basic Statistics – korelační matice. Byla zjišťována korelace mezi těmito charakteristikami naměřenými u invazních druhů a u rostlinných společenstev:

Invazní druhy:

1. regenerace invazních rostlin,
2. průměrná biomasa invazních rostlin,
3. celková biomasa invazních rostlin (počítáno jako suma biomasy rostlin invazního druhu na čtverec 0,5x0,5m),

4. výška invazních rostlin.

Všechny hodnoty byly vypočítány jako průměr z hodnot pro všechny čtyři invazní druhy.

Rostlinná společenstva:

1. výška porostu,
2. biomasa porostu (korelace s celkovou biomasou bez opadu, pak zvláště s jednotlivými složkami - opadem, stařinou pod 20cm, biomasou pod 20cm a biomasou nad 20cm),
3. propustnost PAR porostem,
4. výška hladiny spodní vody, — ? asi nekoreluje s 20
5. počet druhů. —  $h_{e2}$  —

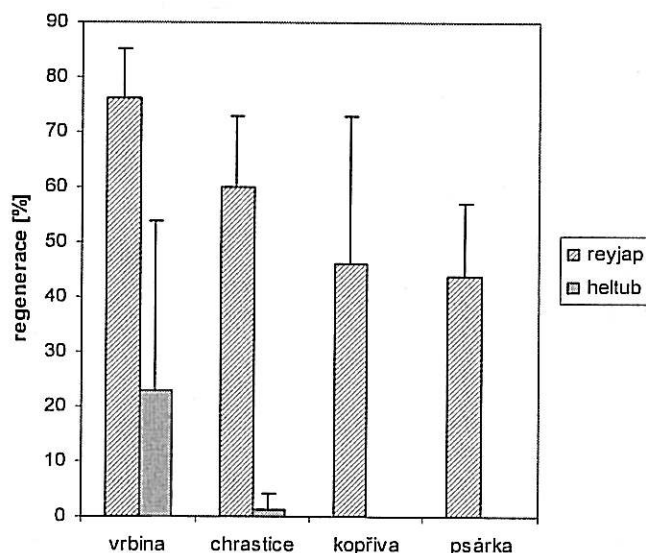
Výsledky všech testů byly hodnoceny na 5% hladině významnosti.

### 3. VÝSLEDKY

#### 3.1 Terénní pokus

##### 3.1.1 Charakteristiky invazních druhů

Úspěšnost regenerace hlíz *Helianthus tuberosus* a 5 cm- oddenků *Reynoutria japonica* v r. 2002 je shrnuta v Obr. 2. V grafu je zaznamenán stav k 14. 7. 2002, kdy bylo provedeno poslední měření před povodněmi na začátku srpna. Zřetelně více regenerovala *Reynoutria japonica*, největší úspěšnosti v tvorbě prýtů dosáhly oddenky umístěné ve vrbíně (průměr 76%), zatímco nejméně regenerovaly v psárkové louce (44%). Rovněž hlízy *Helianthus tuberosus* regenerovaly nejlépe ve vrbíně (23%), zatímco v psárkové louce a porostu kopřiv k 14. 7. nevytvořila prýt žádná hlíza.

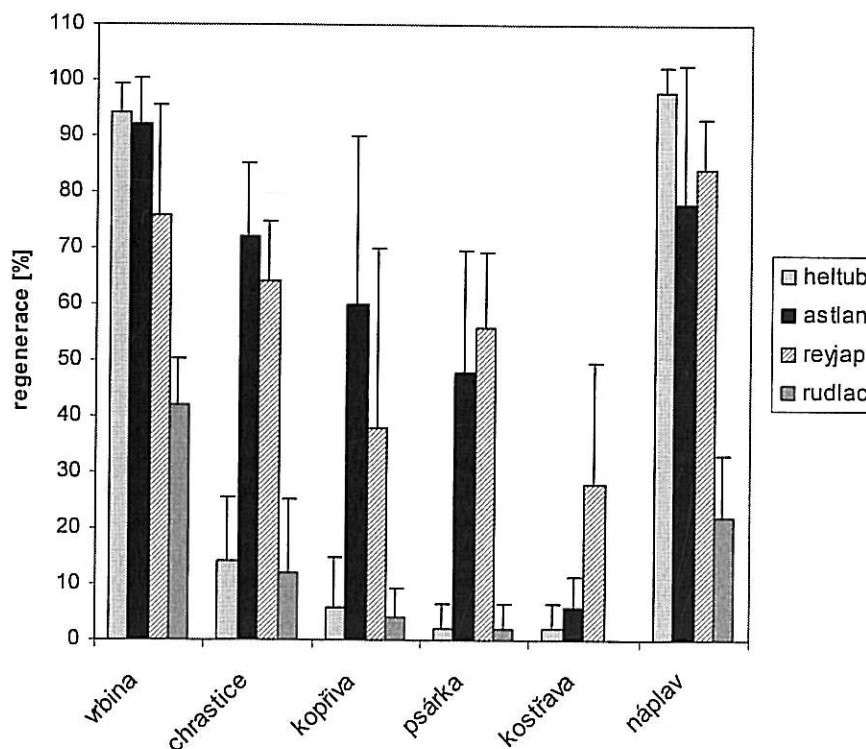


**Obr. 2** - Regenerace invazních druhů *Reynoutria japonica* a *Helianthus tuberosus* z vegetativních částí ve čtyřech typech porostů v nivě Lužnice k 14. 7. 2002. Za zregenerované byly považovány ty části, které vytvořily prýt. Vyznačen průměr + SD.

**Vrbina** – porost pobřežních vrbín, **chrastice** – porost s dominantní chrasticí, **kopřiva** – porost s dominantní kopřivou, **psárka** – psárková louka.

Podobný trend byl zaznamenán i v r. 2003. V Obr. 3 je vyznačen stav k 7. 8. 2003, kdy bylo provedeno poslední měření a rostliny poté z porostů odstraněny. Jednotlivé porosty jsou na ose x seřazeny v přibližné sukcesní řadě (nejranější stádium náplav až pozdní sukcesní stádium vrbina). Invazní druhy byly schopné se uchytit ve všech vybraných typech porostů. Pouze *Rudbeckia laciniata* nevytvořila žádné prýty v krátkostébelné louce. Nejvyšší průměrné regenerace dosáhly obdobně všechny čtyři invazní druhy ve vrbíně a na náplavu; průměr přes všechny druhy činil 76 a 71%. I v ostatních typech porostů je patrná podobná tendence všech druhů k regeneraci – od relativně vysoké v chrastici (41%), přes porost kopřiv a psárkovou louku (shodně 27%) až po nejvíce odolnou krátkostébelnou louku (9%). Rozdíly mezi biotopy z hlediska jednotlivých invazních druhů byly dále porovnány Tukeyho testem (ANOVA). Na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$  se u druhu *Aster lanceolatus* průkazně lišila regenerace v krátkostébelné louce od všech ostatních porostů a rovněž regenerace ve vrbíně a v psárkové louce vzájemně ( $p < 0,001$ ;  $F = 10,669$ ). *Helianthus tuberosus* regeneroval nejlépe na náplavu a ve vrbíně, kteréžto porosty se také průkazně odlišovaly od regenerace v ostatních porostech ( $p < 0,001$ ;  $F = 71,805$ ). U druhu *Reynoutria japonica* byla průkazná nízká odolnost náplavu a vrbiny oproti větší odolnosti porostu kopřiv a krátkostébelné louky ( $p = 0,003$ ;  $F = 5,113$ ).

Rozdíly regenerace *Rudbeckia laciniata* v jednotlivých typech porostů byly obdobné jako u *Helianthus tuberosus* – náplav a vrbina vyznačující se vysokou regenerací oddenků se průkazně lišily od regenerace v ostatních porostech; výjimkou byl pouze neprůkazný rozdíl regenerace na náplavu a v porostu chrastice. U všech druhů se tedy výrazně odlišuje regenerace ve třech typech porostů: vrbina, náplav (shodně velmi vysoká regenerace) a krátkostébelná louka (nízká regenerace). Z hlediska časového, regenerace všech druhů ve všech typech porostů zvolna narůstala a 22. 6. 2003 byl ve většině případů zaznamenán největší podíl regenerujících vegetativních částí (viz Obr. 10).

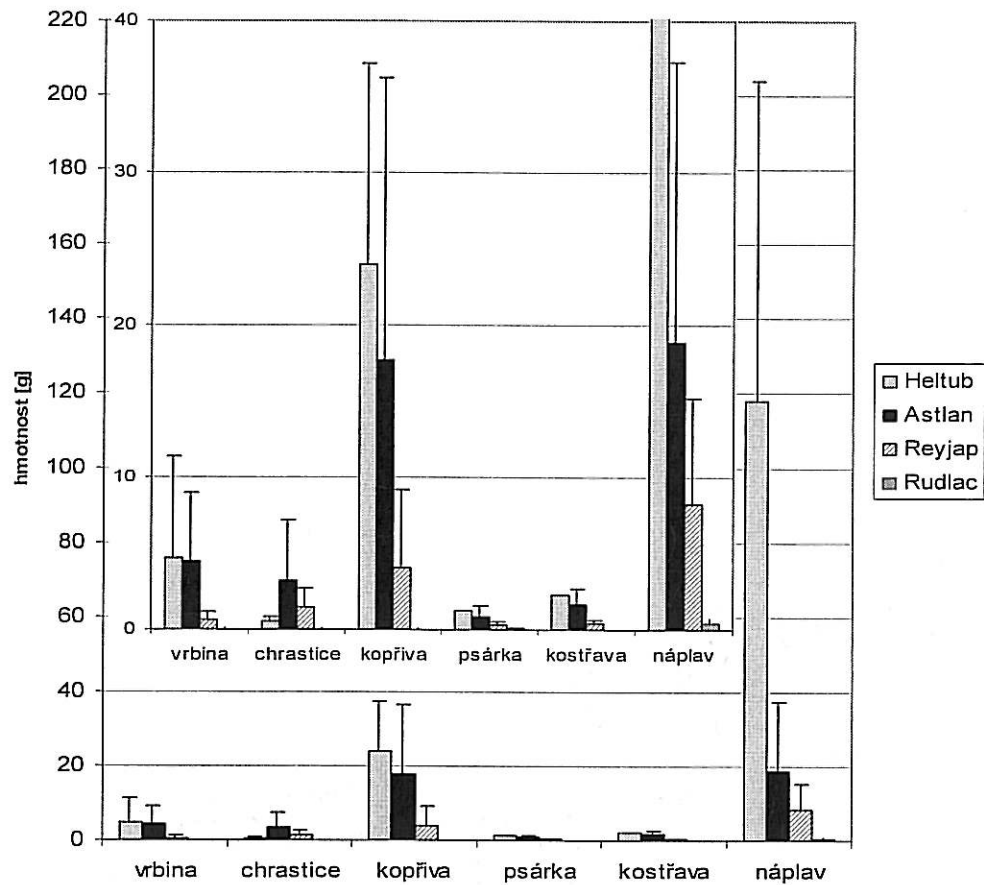


**Obr. 3** - Regenerace čtyř invazních druhů z vegetativních částí v šesti typech porostů v nivě Lužnice k 7. 8. 2003. Společenstva jsou seřazena na ose x v přibližné sukcesní řadě od iniciálního sukcesního stádia (náplavu) po pozdní sukcesní stádium (vrbinu). Vyznačen průměr + SD.

**Vrbina** – porost pobřežních vrbin, **chrastice** – porost s dominantní chrasticí, **kopřiva** – porost s dominantní kopřivou, **psárka** – psárková louka, **kostřava** – krátkostébelná louka, **náplav** – písčiny náplav.

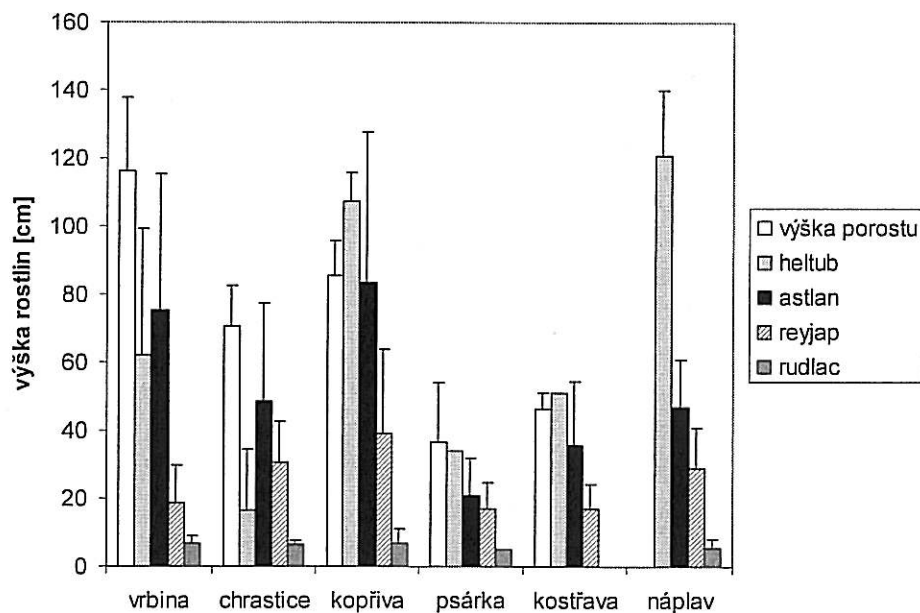
**heltub** – *Helianthus tuberosus*, **astlan** – *Aster lanceolatus*, **reyjav** – *Reynoutria japonica*, **rudlac** – *Rudbeckia laciniata*.

Hmotnost biomasy zjištěná po skončení pokusu a usušení zregenerovaných invazních rostlin je vynesena v Obr. 4. Absolutně nejvíce biomasy během tříměsíčního pokusu vyprodukoval *Helianthus tuberosus* na náplavu. Podobně i u ostatních druhů byl z hlediska produkce biomasy náplav nejvhodnějším biotopem. Na rozdíl od regenerace byl druhým nejvhodnějším biotopem porost kopřiv. Naopak nejméně vážily rostliny sklizené z krátkostébelné a psárkové louky. Porovnáním hodnot v rámci jednotlivých invazních druhů Kruskal-Wallisovým testem (neparametrická ANOVA) vyšel průkazně vliv biotopu na biomasu všech druhů (*A. lanceolatus*, N=178,  $p < 0,001$ ; *H. tuberosus*, N=107,  $p < 0,001$ ; *R. japonica*, N=176,  $p < 0,001$ ; *R. laciniata*, N=39,  $p = 0,002$ ). U všech druhů se výrazně lišila biomasa rostlin z náplavu alespoň od dvou dalších biotopů. Nižší hodnoty u *Rudbeckia laciniata* jsou dané tím, že na rozdíl od ostatních druhů nedokázala vyhnat prýtl; vytvářela pouze přízemní růžici s několika málo listy. Tento jev je pak také patrný při porovnání výšky rostlin v Obr. 5 (u *R. laciniata* byla měřena délka největšího listu). Tendence invazních rostlin dorůstat v daném biotopu do určité výšky je velice podobná předchozím výsledkům týkajících se biomasy, což je dáno tím, že výška a biomasa druhu jsou vzájemně korelované ( $r = 0,747$ ).



**Obr. 4** - Průměrná biomasa rostlin čtyř invazních druhů v šesti typech porostů v nivě Lužnice k 7. 8. 2003. V levém rohu detail pro biomasu <40g. Vyznačen průměr + SD.

**Vrbina** – porost pobřežních vrb, **chrastice** – porost s dominantní chrasticí, **kopřiva** – porost s dominantní kopřivou, **psárka** – psárková louka, **kostřava** – krátkostébelná louka, **náplav** – písčiny náplav.  
**heltub** – *Helianthus tuberosus*, **astlan** – *Aster lanceolatus*, **reyjap** – *Reynoutria japonica*, **rudlac** – *Rudbeckia laciniata*.



**Obr. 5** - Průměrná výška invazních druhů a výška invadovaných porostů v nivě Lužnice k 7. 8. 2003. Výška ve vrbině se vztahuje k bylinnému patru. Vyznačen průměr + SD.

**Vrbina** – porost pobřežních vrb, **chrastice** – porost s dominantní chrasticí, **kopřiva** – porost s dominantní kopřivou, **psárka** – psárková louka, **kostřava** – krátkostébelná louka, **náplav** – písčiny náplav.  
**heltub** – *Helianthus tuberosus*, **astlan** – *Aster lanceolatus*, **reyjap** – *Reynoutria japonica*, **rudlac** – *Rudbeckia laciniata*.

vedení koleček mezi výškovými porosty  
a výškovými porosty – vliv kopřivice  
a psárkové louky  
(čel sete nelze odlišit)

Při sklizení invazních rostlin z porostů v srpnu 2003 bylo také zaznamenáno, zda byly u rostlin vyvinuty nové oddenky. Výsledky jsou shrnuty v Tab. 1.

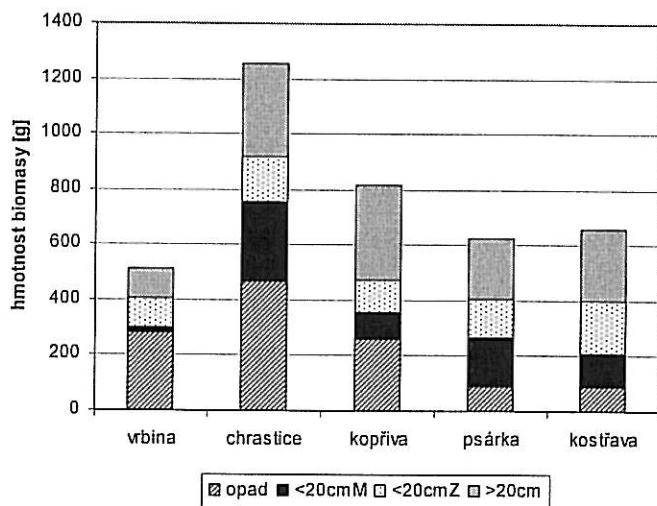
**Tab. 1** Podíl rostlin s nově vytvořenými oddenky, srpen 2003. V závorce je uveden celkový počet rostlin, zregenerovaných v daném biotopu (maximální možný počet byl 50).

	Vrbina	Chrastice	Kopřiva	Psárka	Kostrava	Náplav
<i>Aster lanceolatus</i>	63% (46)	64% (36)	73% (30)	13% (24)	33% (3)	80% (39)
<i>Helianthus tuberosus</i>	2% (47)	0% (7)	0% (3)	0% (1)	100% (1)	100% (49)
<i>Reynoutria japonica</i>	0% (38)	3% (32)	0% (19)	0% (28)	0% (14)	12% (42)

Vrbina – porost pobřežních vrbin, chrastice – porost s dominantní chrasticí, kopřiva – porost s dominantní kopřivou, psárka – psárková louka, kostrava – krátkostébelná louka, náplav – písčiny náplav.

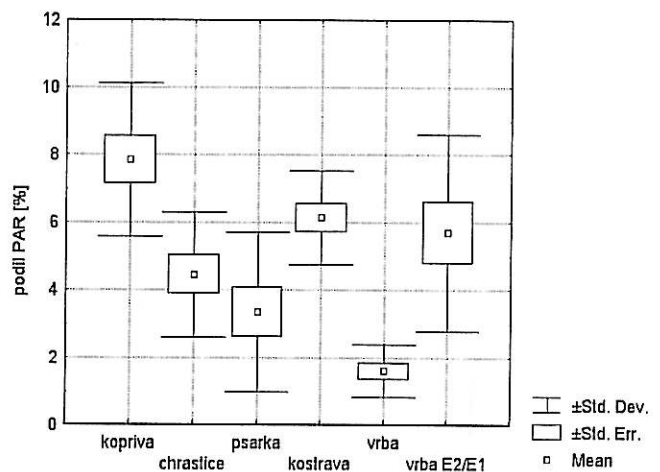
### 3.1.2 Charakteristiky rostlinných společenstev

Jednou ze zjišťovaných charakteristik, vztahující se k typu porostu, byla produkce biomasy (Obr. 6). Pouze v pokusné ploše na náplavu se kromě invazních druhů nevyskytovala žádná původní vegetace. U ostatních typů porostů byl nejproduktivnější porost chrastice ( $1254 \text{ g/m}^2$ ), přičemž značnou část biomasy tvořil opad ( $465 \text{ g/m}^2$ ); rovněž podíl stařiny byl poměrně vysoký ( $286 \text{ g/m}^2$ ). Podobná produkce nadzemní biomasy (bez opadu) byla naměřena v porostu kopřiv ( $560 \text{ g/m}^2$ ), psárkové ( $531 \text{ g/m}^2$ ) a krátkostébelné louce ( $568 \text{ g/m}^2$ ). Nejmenší rostlinné biomasy bylo vyprodukováno v bylinném podrostu vrbiny ( $229 \text{ g/m}^2$ ).



**Obr. 6** - Biomasa (přepočtená na  $1 \text{ m}^2$ ) invadovaných porostů v nivě Lužnice, 7. 8. 2003. Uvedené hodnoty jsou průměrem pěti odběrů.

Opad, <20cm M – stařina do 20cm, <20cm Ž – živá biomasa do 20cm, >20cm – biomasa nad 20cm.



**Obr. 7** - Podíl fotosynteticky aktivního záření (PAR) průchozího porostem. Není zobrazena hodnota pro náplav, kde byl podíl PAR při povrchu 100%. Vrbina E2/E1 značí podíl PAR při zemi a nad bylinným patrem.

Další z jednorázově měřených veličin byl podíl fotosynteticky aktivního záření (PAR) procházejícího porostem (Obr. 7). Na otevřeném náplavu byl tento podíl 100%, v ostatních porostech se pohyboval kolem 4,7%. Nejmenší podíl PAR nad povrchem byl naměřen ve vrbině (1,5%), nejvíce PAR pak prošlo porostem kopřiv (7,7%). Poměrně velkou propustností PAR se vyznačovala také vegetace krátkostébelné louky (6,3%).

Významným faktorem, určujícím typ rostlinných společenstev v nivě, je hloubka hladiny spodní vody. Protože bylo léto 2003 velmi chudé na srážky, byla výška hladiny měřena až začátkem prosince 2003. Přesto byla i v tuto dobu hladina vody tak zakleslá, že se

ji ve většině ploch nepodařilo změřit. Nad úroveň 120 cm pod povrchem vystoupila hladina vody pouze v porostu kopřiv a na náplavu (viz Tab. 2).

**Tab.2** Hloubka hladiny podzemní vody, 5. 12. 2003.

	Vrbina	Porost chrastice	Porost kopřiv	Psárková louka	Krátkostéb. louka	Náplav
Hloubka hladiny podzemní vody [cm]	>120	>120	92	>120	>120	84

### 3.1.3 Korelace charakteristik invazních druhů a invadovaných porostů

Pomocí korelační matice v programu Basic Statistics byla vypočítána korelace všech charakteristik měřených u invazních rostlin a u invadovaných porostů (viz Tab. 3, podrobnosti viz též Metodika).

**Tab. 3** Korelační koeficienty charakteristik invazních druhů a charakteristik invadovaných společenstev. Tučně jsou vyznačeny hodnoty průkazné na 5% hladině významnosti.

		Invadovaná společenstva							
		Výška	Podíl PAR	Biomasa	Opad	<20cm M	<20cm Ž	>20cm	Počet druhů
Invazní druhy	Regenerace	0,125	0,481	-0,461	0,080	-0,519	-0,743	-0,725	-0,691
	Prům. biomasa	-0,652	<b>0,993</b>	-0,752	-0,528	-0,564	<b>-0,915</b>	-0,721	-0,543
	Celk. biomasa	-0,654	<b>0,995</b>	-0,770	-0,536	-0,573	<b>-0,920</b>	-0,754	-0,541
	Výška rostl.	-0,033	0,694	-0,629	-0,116	-0,703	<b>-0,887</b>	-0,772	-0,698

Opad, <20cm M – stařína do 20cm, <20cm Ž – živá biomasa do 20cm, >20cm – biomasa nad 20cm.

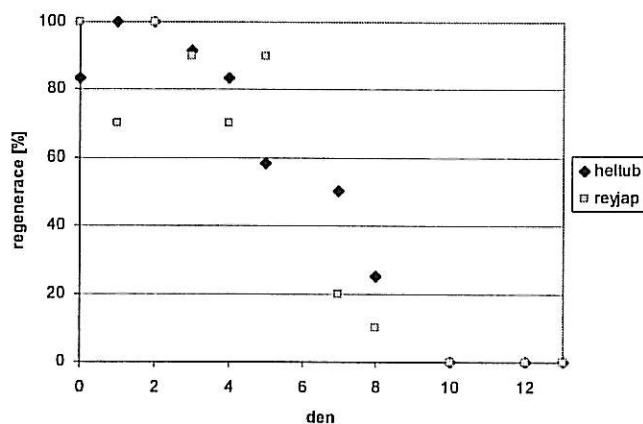
Regenerace invazních rostlin není průkazně korelována se žádnou z vybraných charakteristik invadovaného společenstva. Nejvyššího korelačního koeficientu dosahuje regenerace s biomasou porostu pod i nad 20 cm. Průměrná biomasa invazních rostlin stejně jako suma biomasy rostlin stejného druhu na čtverec 0,5 x 0,5 m vykazuje vysokou pozitivní korelaci s propustností PAR porostem a biomasou porostu pod 20 cm. Tyto dvě proměnné však očividně vyjadřují velice podobnou charakteristiku stanoviště, jejich korelace je vysoká a průkazná na hladině významnosti  $\alpha=0,05$  ( $r = -0,879$ ). S hmotností biomasy porostu do 20 cm je také negativně korelována výška invazních rostlin. Kupodivu korelace výšky rostlin a výšky porostu je velmi nízká.

- 20hr, 5 se nezdele?

### 3.2 Skleníkový pokus

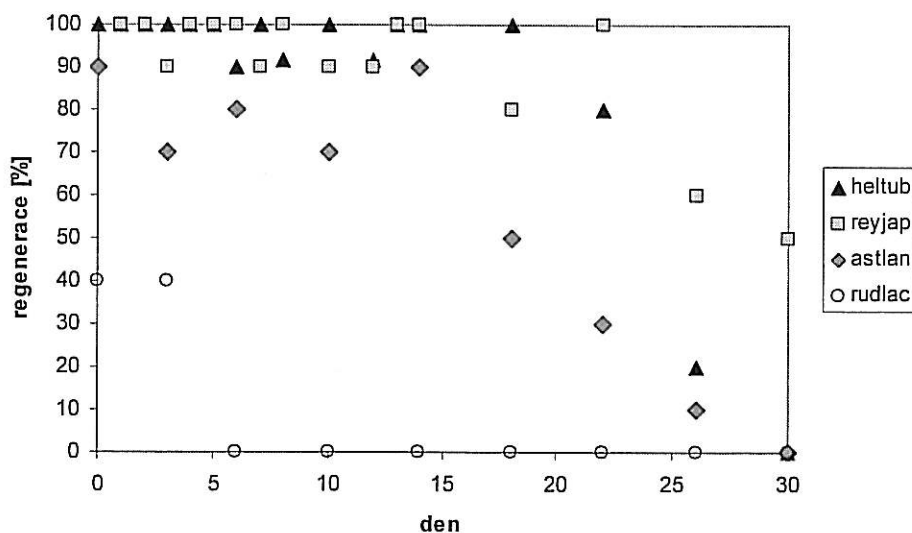
Výsledky regenerace vegetativních částí druhu *Helianthus tuberosus* a *Reynoutria japonica*, které byly v r. 2002 vystaveny různě dlouhé době suchu, jsou vyneseny v Obr. 8. Odolnost u obou druhů k tomuto zásahu měla ve skleníkových podmínkách podobný průběh. Oba druhy byly schopné v malé míře regenerovat ještě po osmi dnech sucha; po deseti dnech však už byla regenerace nulová. K zaplavení byly oddenky a hlízy poměrně odolné, i po dvanácti dnech se regenerace prakticky nezměnila. U druhu *Helianthus tuberosus* vedla dokonce k aktivaci regeneračních pupenů a vytvoření více prýtlů.





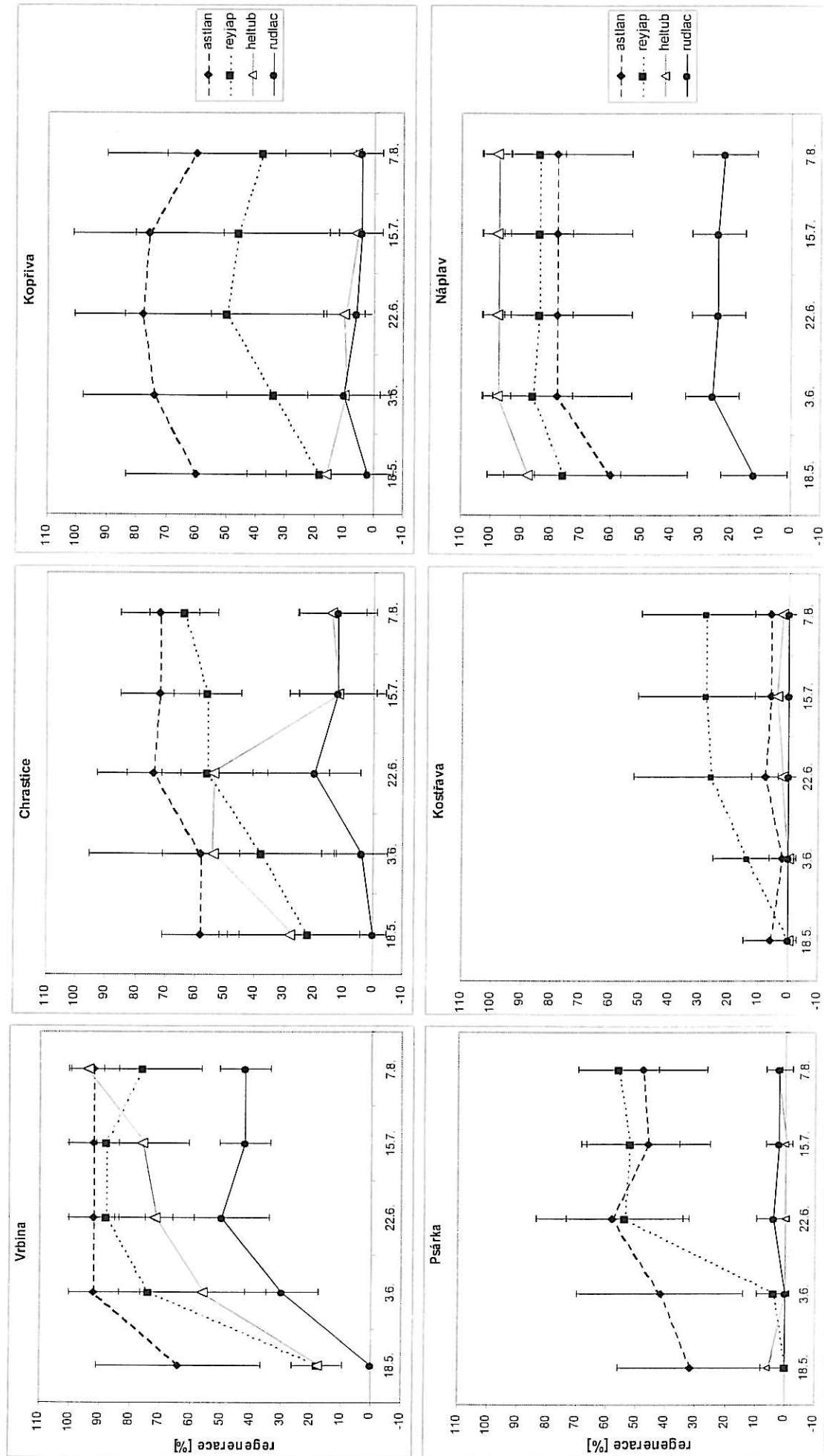
**Obr. 8** - Regenerace dvou invazních druhů z vegetativních částí vystavených suchu po různě dlouhou dobu. *Helianthus tuberosus* (hellub) n=12, *Reynoutria japonica* (reyjap) n=10. Skleníkový pokus, květen - červen 2002.

Proto byla další rok doba zaplavení prodloužena na 30 dnů a zásahu byly podrobeny i další dva druhy (*Aster lanceolatus*, *Rudbeckia laciniata*). Výsledky z obou let jsou shrnuty v Obr. 9. Největší citlivost k zaplavení se projevila u druhu *Rudbeckia laciniata*. Oddenky ve vodě velice rychle podléhaly rozkladným procesům a už po šesti dnech zásahu nebyly schopny regenerovat. Regenerace u *Aster lanceolatus* s dobu zaplavení pozvolna klesala až k 26. dni; po 30ti dnech zaplavení neregeneroval ani jeden oddenek. Hlízy *Helianthus tuberosus* do přibližně dvaceti dnů ve vodě vykazovaly podobně vysokou regenerační schopnost; při delší době zásahu však pravděpodobnost regenerace začala prudce klesat a podobně jako *Aster lanceolatus* po 30ti dnech ve vodě nedokázaly hlízy vytvořit žádný prýt. Nejvíce odolné se ukázaly být oddenky *Reynoutria japonica*, zřejmě díky své dřevité povaze. Regenerace sice také začala po delší době zaplavení klesat, nicméně i po 30ti dnech ve vodě vytvořilo ještě 50% oddenků prýt.



**Obr. 9** - Regenerace čtyř invazních druhů z vegetativních částí vystavených zaplavení, n=10. Skleníkový pokus, květen - červen 2002 a 2003.  
**heltub** – *Helianthus tuberosus*, **reyjap** – *Reynoutria japonica*, **astlan** – *Aster lanceolatus*, **rudlac** – *Rudbeckia laciniata*.

Výsledky skleníkového pokusu lze porovnat i s chováním druhů v přírodních podmínkách – ať už v roce záplav 2002 nebo v suchém roce 2003. V říjnu 2002 byly i po záplavě nalezeny přeživší rostliny druhu *Reynoutria japonica*, dokonce některé oddenky znovu vyháněly nové prýty. Největší podíl přeživších rostlin oproti stavu před povodní byl zaznamenán v psárkové louce (40% z uchycených rostlin), o něco méně rostlin přežilo také v porostu kopřiv (24,5%) a v porostu chrastice (19%). Odolnost k suchu (a k záplavě) v skleníkovém a terénním pokuse (viz Obr. 10) je podrobněji porovnána v diskusi.



Obr. 10 - Časový průběh regenerace čtyř invazních druhů vysazených v nivě Lužnice v r. 2003. Znárodně průměr ± SD.

Vrbina - porost pobjezních vrbín, chřastice - porost s dominantní chřasticí, kopriva - porost s dominantní koprivou, psárka - psárková louka, kostřava - krátkostébelná louka, náplav - písčité náplav; astlan - *Aster lanceolatus*, reyjap - *Reynoutria japonica*, heltub - *Helianthus tuberosus*, rudlac - *Rudbeckia laciniata*.

## 4. DISKUSE

### 4.1 Regenerace invazních druhů - prostorové měřítko

Poslední dobou vzniká řada studií věnujících se problému invazibility společenstev. Část prací pouze zjišťuje a hodnotí zastoupení invazních druhů v různých společenstvech určitého území. Vedle toho existují studie experimentální, jejichž počet však z etických a technických důvodů není příliš vysoký. Tato studie je jednou z těch, které k zjištění invazibility společenstev používají zavádění invazních druhů do společenstev. Je navíc ojedinělá tím, že k testování odolnosti společenstev využívá vegetativních částí invazních rostlin.

Jak se ukázalo, všechny čtyři invazní druhy byly schopné uchycení z vegetativních částí ve vybraných porostech v nivě Lužnice. Přitom nejvyšší podíl regenerace v těchto přirozených porostech byl srovnatelný s výsledky skleníkových pokusů s regenerací podzemních částí.

Druh *Helianthus tuberosus* dokázal ve skleníku regenerovat na 100% již z 2 cm dlouhých fragmentů hlíz (KONVALINKOVÁ 2003). SWANTON ET CAVERS (1988) zaznamenali u celých hlíz umístěných v hloubce 5 cm regeneraci z 97%. Tyto údaje se shodují s regenerací druhu v nivě na písčitém náplavu, kde byly hlízy rovněž zahrabány 5 cm pod povrch. Během sezóny zde vytvořilo prýt 98% hlíz a rovněž průměrná biomasa invazních rostlin byla v tomto biotopu nejvyšší. Podobně vysoké regenerace dosáhl *Helianthus tuberosus* ve vrbíně (94%), zatímco v ostatních porostech byla regenerace nízká (2-6%). V porostu chrastice byl podíl zregenerovaných hlíz v r. 2003 částečně snižena okusem srnčí zvěří na 14%. Z hlediska biomasy druhu se přes nízkou regeneraci ukázal být vhodným prostředím porost kopřiv. Podle práce BALOGH (2001) byla tímto druhem invadována v nivě nejčastěji tato společenstva: *Carici gracilis-Phalaridetum*, *Polygono hydropiperi-Salicetum triandrae* a *Leucojo aestivi-Salicetum albae*. První dvě z těchto společenstev jsou srovnatelná s porostem chrastice a pobřežní vrbínou v této studii.

Druh *Reynoutria japonica* regeneroval ve skleníkovém pokusu ze všech oddenků (délky 5 cm). O něco nižší regeneraci zjistili BROCK ET WADE (1992) u 4 cm dlouhých oddenků – 78%. Podobně BRABEC ET PYŠEK (2000) při zakládání populace *R. japonica* v psárkové louce z oddenků dlouhých 2,5-5 cm zaznamenali po jedné sezóně regeneraci 80 a 67% (výsledky ze dvou následujících let). V nivě Lužnice vytvořila *R. japonica* nejvíce prýtů na písčitém náplavu (84%), přičemž průměrná biomasa rostlin zde byla rovněž nejvyšší. Regenerace byla velice vysoká také ve vrbíně a porostu chrastice a to s velice podobným výsledkem v obou letech (vrbina – oba roky 76%, porost chrastice – 60 a 64%). Přestože nejméně regenerovaly oddenky v krátkostébelné louce, v porovnání s ostatními invazními druhy byla jejich regenerace poměrně vysoká (28%). Podobně jako u druhu *Helianthus tuberosus* se z hlediska biomasy invazního druhu ukázal být – po náplavu - nejvhodnějším biotopem porost kopřiv. Z maďarského území udává BALOGH (2001) častý výskyt příbuzného druhu *Reynoutria bohemica* z těchto nivních společenstev: *Leucojo aestivi-Salicetum albae*, *Polygono hydropiperi-Salicetum triandrae* a *Carici gracilis-Phalaridetum*. Poslední dvě jmenovaná společenstva odpovídají nejvíce vrbíně a porostu chrastice v této studii.

Regeneraci oddenků *Rudbeckia laciniata* ve skleníku zkoumala FRANCÍRKOVÁ (2001). Průměrná regenerace fragmentů větších než 1 cm dosáhla 57%. V skleníkovém pokusu prováděném v této studii byla úspěšnost regenerace oddenků délky 2 cm o něco nižší – 40%. Rovněž v terénním pokusu byl maximální podíl regenerovaných oddenků na porost pouze 42%. Na rozdíl od obou předešlých druhů bylo největší regenerace dosaženo ve vrbíně, zatímco na náplavu činila regenerace pouze 22%. Také SUKOPP ET LOHMEYER (1992) udávají, že tento druh dokáže růst ve vrbových křovinách a porostech olší a vrb kolem toků. Vyšší

podíl uchycených oddenků byl zaznamenán ještě v chraстici (12%), u ostatních byla regenerace velice nízká (2-4%). Jako jediný druh nebyla *Rudbeckia laciniata* schopná regenerovat v krátkostébelné louce ani z jednoho oddenku (0% regenerace). Výrazně více biomasy vyprodukoval tento druh pouze na náplavu; v ostatních porostech byla hmotnost rostlin nízká.

Pro druh *Aster lanceolatus* nebyly výsledky podobných pokusů s regenerací oddenků dosud publikovány. V průběhu skleníkového pokusu v roce 2003 byl u tohoto druhu zaznamenán nejvyšší podíl regenerace 90%. Podobné výsledky byly získány i v terénním pokusu. V nivě Lužnice regenerovalo nejvíce oddenků ve vrbině – 92%. Druhá nejvyšší regenerace byla zaznamenána na náplavu (78%) a rovněž v ostatních porostech byl podíl úspěšně zregenerovaných oddenků vysoký (48-72%). Výjimkou byla pouze krátkostébelná louka, kde prýty vytvořilo pouze 6% oddenků. Z hlediska množství vyprodukované biomasy invazního druhu si byly velice podobné náplav a porost kopřiv. BALOGH (2001) zaznamenal, že se *A. lanceolatus* vyskytuje hojně ve stejných společenstvech jako *Helianthus tuberosus*: *Carici gracilis-Phalaridetum*, *Polygono hydropiperi-Salicetum triandrae* a *Leucojo aestivi-Salicetum albae*. Také CHMIELEWSKI ET SEMPLE (2001) na základě zkušeností z původního areálu udávají, že ač *A. lanceolatus* není přizpůsoben zastíněným podmínkám, může se příležitostně vyskytovat i v řídkém porostu dřevin.

u  
u  
op  
c

#### 4.2 Přežívání invazních druhů

Všechny invazní druhy dosáhly v naprosté většině nejvyšší regenerace v druhé polovině června (tedy dva měsíce po zahájení pokusu) a to bez ohledu na typ porostu. Poté počet rostlin zůstával převážně stejný. Podobný trend zaznamenali MAURER ET ZEDLER (2002), když regenerace oddenků druhu *Phalaris arundinacea* byla nejvyšší měsíc po založení pokusu. Ustálení počtu semenáčků nepůvodních druhů tři týdny po vysetí semen do trsu ostřic pozoroval také LEVINE (2001).

V následujícím textu se pokusím shrnout vliv vlhkostních podmínek na jednotlivé invazní druhy, zejména na jejich regeneraci v čase. Jde o výsledky, které vyplynuly ze skleníkových pokusů a z chování druhů v nivě v průběhu terénního pokusu. Dále se pokusím rozebrat možnost přežití invazních druhů do dalšího roku.

Druh *Helianthus tuberosus* byl ve skleníku poměrně odolný k vyschnutí, ač se obecně soudí, že jeho hlízy jsou na sníženou vlhkost citlivé (SWANTON ET AL. 1992). Podobnou odolnost projevoval i v nivě, kde dokázal regenerovat v průběhu léta, a to dokonce i v nejsušším porostu, v krátkostébelné louce. Největší nárůst podílu regenerovaných hlíz byl zaznamenán ve vrbině, kde jako jedna z mála výjimek dosáhly hlízy vyšší regenerace v srpnu než na konci června (viz Obr. 10). *H. tuberosus* vyrážel nové prýty jednak z dosud nezregenerovaných hlíz, ale také z hlíz, u nichž byly vyprodukované prýty ukousnuty. O této schopnosti regenerace po defoliaci se zmiňuje také např. SWANTON ET AL. (1992).

Ač byly hlízy ve skleníkovém pokusu schopny regenerace i po delší době zaplavení, po povodni v r. 2002 nebyly v terénu pozorovány žádné přeživší nebo nově rašící rostliny oproti stavu před povodní. Nicméně výskyt tohoto druhu u toků s delší dobou zaplavení břehů (SUKOPP ET LOHMEYER 1992) nasvědčuje tomu, že tento druh k zaplavení odolný je.

Kromě abiotických, vlhkostních podmínek měly na regeneraci hlíz *H. tuberosus* v přirozených podmínkách vliv také faktory biotické. V průběhu pokusů bylo pozorováno (nejen) u tohoto druhu okusování srnčí zvěří. To bylo také příčinou nízké hodnoty regenerace ve vrbině v r. 2002 a výrazného snížení podílu zregenerovaných hlíz v porostu chraстice v r. 2003. Některé hlízy byly z větší či menší části také sežrány hlodavci, zřejmě hrabošem mokřadním (*Microtus agrestis*), který se v nivě vyskytuje (Bejček et Šťastný in PRACH ET AL.

1996). Při podání hlíz hrabošům mokřadním chovaným v zajetí byly hlízy opravdu požírány (Sedláček, ústní sdělení).

Co se týče pravděpodobnosti přežití tohoto invazního druhu do dalšího roku, dá se předpokládat tam, kde rostliny vytvořily nové oddenky. Hlízy, které nezregenerovaly, se totiž během sezóny rozloží (SWANTON ET CAVERS 1988, KONVALINKOVÁ 2003). V terénním pokusu v r. 2003 byl výskyt oddenků zaznamenán u všech rostlin z náplavu a u několika rostlin ve vrbíně a v krátkostébelné louce (viz Tab. 1). Protože se však u tohoto druhu oddenky a hlízy začínají vytvářet až v druhé polovině července (SWANTON ET CAVERS 1988), není vyloučeno, že by se v případě nesklizení rostlin začátkem srpna vyvinuly oddenky i u rostlin v ostatních porostech.

Oddenky *Reynoutria japonica* vykazovaly ve skleníku podobnou odolnost k suchu jako hlízy *H. tuberosus*. Stejně tak byly oddenky v terénu schopny regenerovat během roku a to jak z dosud nezregenerovaných vegetativních částí, tak vyrašením nových prýtlů po ukousnutí.

Ze všech zkoumaných invazních druhů vykazovaly vegetativní části *R. japonica* největší odolnost k zaplavení, ač SUKOPP ET LOHMEYER (1992) udávají, že se tento druh vyskytuje spíše v blízkosti řek s krátkými, i když častými záplavami. Odolnost k zaplavení se ostatně projevila po velké povodni v r. 2002, kdy přežilo téměř 30% rostlin zregenerovaných před povodní, a navíc některé oddenky začaly začátkem října (!) ještě vyhánět nové prýtlů.

Při vykopání těchto rostlin v říjnu 2002 nebyly objeveny žádné nové oddenky. V r. 2003 však u několika rostlin nové oddenky byly přítomny už začátkem srpna, a to zejména u rostlin na náplavu a výjimečně také v porostu chřastice. Dá se však předpokládat, že při ponechání rostlin v porostu by se oddenky vyvinuly i u dalších rostlin.

Ohledně přežití do dalšího roku se udává, že *R. japonica* je poměrně citlivá k mrazu (CHILD ET AL. 1998). BRABEC ET PYŠEK (2000) zaznamenali snižování počtu přeživších rostlin během pěti let a to zejména přes zimní období. Z 80% rostlin zregenerovaných z oddenků na jedné lokalitě vždy do následujícího roku přežilo 58%, 35%, 12%, až v pátém roce přeživalo pouze 7% z rostlin vysazených v prvním roce. Podobně u druhé lokality byl počet zregenerovaných rostlin redukován během čtyř let z 67% na 30%, 20% až 13% ve čtvrtém roce. Přeživší rostliny však byly statné a zřejmě by dokázaly založit další populaci (BRABEC ET PYŠEK 2000). Také CHILD ET AL. (1998) pozorovali, že oddenky zanechané na povrchu po předchozím eradikačním zásahu byly schopné po zimě regenerovat, i když v daleko menší míře než oddenky pod povrchem. Nutno však přihlídnout k tomu, že uvedené pozorování pochází z Anglie, kde jsou zimy mírnější než v našich klimatických podmínkách.

*Aster lanceolatus* byl na rozdíl od obou předchozích druhů k suchu citlivější. Pokud se oddenky neuchytily během prvních dvou měsíců, většinou zaschly a během roku už nebyly schopny regenerovat. K zaplavení v skleníkovém pokusu byly naopak poměrně odolné. Výsledky jsou v souladu s údaji z areálu původního výskytu (Sev. Amerika), kde je *A. lanceolatus* považován za druh dobře přizpůsobený sezónním záplavám a menšímu provzdušnění půdy (CHMIELEWSKI ET SEMPLE 2001). Rovněž ve střední Evropě se vyskytuje v těsné blízkosti toků s delší dobou záplav (SUKOPP ET LOHMEYER 1992). Z ostatních vlivů bylo v nivě Lužnice během pokusu podobně jako u *H. tuberosus* pozorováno ožírání vrcholů prýtlů srnkami. Rostliny však přežily a reagovaly bohatším postranním větvením.

Protože u druhu *A. lanceolatus* se tvoří nové oddenky už od konce června (CHMIELEWSKI ET SEMPLE 2001), byl výskyt oddenků zaznamenán při sklizení v srpnu 2003 u značného podílu rostlin. Nejvíce rostlin vytvořilo oddenky na náplavu (80%), nicméně i v ostatních porostech byl podíl rostlin s oddenkou vysoký (63-73%). Výjimkou byla psárková a krátkostébelná louka, kde byly oddenky přítomny u 13%, respektive u 33% rostlin. Vzhledem k tomu, že CHMIELEWSKI ET SEMPLE (2001) udávají, že během prvního roku růstu alokují rostliny živiny spíše do vegetativních než do reprodukčních částí a tento jev je ještě

výraznější u rostlin vzniklých z oddenků, je velice pravděpodobné, že tento druh by se v nivě velice dobře uchytil a další rok znovu regeneroval. Navíc je známo, že jednotlivé ramety jsou propojené oddenky více let a tím pádem méně citlivé na vnější podmínky.

Poslední z vysazovaných invazních druhů, *Rudbeckia laciniata*, vykazoval nižší odolnost k suchu. Během léta další oddenky, pokud dosud nevytvořily listy, neregenerovaly. Citlivostí k suchu lze zřejmě vysvětlit i větší regeneraci druhu ve vrbíně, kde díky zastínění keřovými patrem byly příznivější vlhkostní podmínky. *R. laciniata* je ovšem citlivá i k delší době zaplavení, jak se ukázalo ve skleníkovém pokusu. Tyto výsledky potvrzuje také zkušenost ze sběru oddenků na pokusy. V lokalitě sběru byl oproti předchozím rokům značně redukován počet nových růžic a oddenků (FRANCÍRKOVÁ, ústní sdělení) a to zřejmě právě následkem déle trvající povodně v předchozím roce. Dále o větší citlivosti k zaplavení nasvědčuje to, že se tento druh vyskytuje u menších toků s krátkodobými záplavami (SUKOPP ET LOHMEYER 1992)

Uchycené rostliny *R. laciniata* pouze zakořenily a nevytvářely nový oddenek. Je proto otázkou, zda by dokázaly v tomto stádiu přežít zimu a v dalším roce regenerovat.

### 4.3 Vlastnosti a invazibilita rostlinných společenstev

Doposud jsem úspěšnost invaze hodnotila z pohledu jednotlivých invazních druhů, ať už jsem ji posuzovala z hlediska podílu regenerace vegetativních částí, biomasy vyprodukované invazním druhem nebo pravděpodobností přežití do dalšího roku. Na základě těchto údajů a s vědomím drobných odlišností v reakcích jednotlivých druhů se nyní pokusím o zobecnění a změnu pohledu na invazi – od pohledu invazního druhu na hledisko invadovaného společenstva.

Přestože byla invadována všechna vybraná společenstva v nivě Lužnice, lišila se průkazně svou odolností k invazi. K podobným závěrům dospěli i LARSON ET AL. (2001) při srovnání rozšíření nepůvodních druhů. Na výskyt těchto druhů měl daleko větší vliv vegetační typ než míra disturbance; tento jev byl patrný zejména u hojněji se vyskytujících nepůvodních druhů (LARSON ET AL. 2001).

REJMÁNEK (1989) a BASTL ET AL. (1997) diskutují význam sukcesního stáří vzhledem k odolnosti společenstva k invazi. Za nejnáchylnější považují přitom iniciální stádia nebo stádia následující po iniciálních. V této studii se jako nejméně odolné k invazi ukázaly být dva biotopy zařaditelné na opačné konce hypotetické sukcesní řady – náplav a vrbina. Naopak nejméně náchylná k invazi byla krátkostébelná a psárková louka. Vyšší, navzájem podobnou míru invazibility pak projevovaly porosty s dominantním zastoupením jednoho druhu – porost chrastice a porost kopřiv, které jsou degradačními stádii předchozích dvou porostů.

Protože však rozdíly invazibility porostů nejsou dány přímo jejich sukcesním stářím, ale spíše přímým působením biotických a abiotických faktorů, pokusím se nyní zaměřit na tyto faktory a objasnit jejich vztah k invazibilitě společenstva.

Jednou z měřených biotických charakteristik společenstva byla produkce biomasy. Zjištěné hodnoty jsou přibližně srovnatelné s hodnotami naměřenými ve stejných typech porostu na stejném území (PRACH ET AL. 1996). Menší odchylky v produkci živé biomasy mohou být dány jednak odlišnou dobu sběru a s ní souvisejícím posunem od doby maximální produkce jednotlivých typů porostů, dále klimatickými podmínkami a zřejmě také dobou od ukončení kosení luk. V této studii vyšla průkazně negativní korelace biomasy invazního druhu a biomasy společenstva, zejména živé biomasy do 20 cm. V biotopech s nejmenší produkcí biomasy v bylinném patře (vrbina, náplav, porost kopřiv) dosahovala biomasa i regenerace druhů nejvyšších hodnot. Na vliv biomasy a pokryvnosti společenstva ve vztahu k jeho invazibilitě poukazuje např. REJMÁNEK (1989), NAEEM ET AL. (2000), HECTOR ET AL.

(2001). Ve studii FOSTER ET AL. (2002) měla na rozdíl od zde popisovaného pokusu největší negativní vliv na růst semenáčků stařina.

S produkcí společenstva jsou propojeny další charakteristiky, které mají rovněž vliv na úspěšnost invaze a komplikují jednoduché vysvětlení pouhou závislostí na množství biomasy. Jde např. o propustnost fotosynteticky aktivního záření (PAR) porostem (KNOPS ET AL. 1999, NAEEM ET AL. 2000, HECTOR ET AL. 2001, FOSTER ET AL. 2002). Pozitivní korelace biomasy invazních druhů s podílem PAR v porostu byla prokázána i v této studii. Ne vždy však musí být propustnost PAR a produkce biomasy korelována (NAEEM ET AL. 2000). To se projevilo např. v psárkové louce, kde byl podíl PAR nižší, než by se dalo očekávat podle hmotnosti biomasy. Tento výsledek byl zapříčiněn tím, že v průběhu léta v tomto typu porostu vegetace polehává a tudíž propouští méně světla, což pak mělo vliv i na biomasu invazních rostlin.

S propustností PAR a množstvím biomasy souvisí také další zajímavý úkaz, který dokazuje, jak složité může být provázání biotických a abiotických vlivů. Díky tomu, že byla na jaře 2003 vršina ve velké míře napadena pěnodějkami (*Aphrophora* sp., řád křísi *Auchenorrhyncha*), byl opožděn vývoj listů keřového patra na jaře a také jeho rozvoj v létě (viz fytoocenologický snímek v Příloze 1). Následkem toho se více vyvinulo bylinné patro, zejména kopřivy, které pak zřejmě chránily invazní rostliny před okusem srnčí zvěří (viz rozdíly v regeneraci druhu *Helianthus tuberosus* v r. 2002 a 2003).

Dalo by se říci, že biomasa a podíl PAR v porostu jsou ukazateli hustoty porostu. S tím souvisí další paradoxní jev pozorovaný v r. 2002. Porosty s hustým zápojem vegetace ztěžovaly regeneraci invazních rostlin. Po povodni v srpnu 2002 se však tento negativní vliv vegetace naprosto obrátil – v hustším porostu psárkové louky přežilo povodeň daleko víc rostlin (konkrétně druhu *Reynoutria japonica*) než v řídkším porostu kopřiv a chrastice. Tento výsledek souvisí zřejmě i s polohou porostu v nivě. Také KENNEDY ET AL. (2002) shledali, že biomasa působí na invazní rostliny prostřednictvím hustoty rostlin v jejich těsné blízkosti a tedy kompeticí. Přitom je obecně přijímáno, že při invazích hraje daleko větší roli kompetice mezidruhová než vnitrodruhová (NAEEM ET AL. 2000).

Další velice zajímavou a často diskutovanou biotickou vlastností společenstva je identita druhu(ů) (ROBINSON ET AL. 1995, CRAWLEY ET AL. 1999, NAEEM ET AL. 2000). Ukázalo se totiž, že dominance jednoho druhu může mít větší vliv na invazi než druhová bohatost společenstva (tyto charakteristiky však spolu většinou korelují). CRAWLEY ET AL. (1999) např. zjistili, že přítomnost druhu *Alopecurus pratensis* snižuje uchycení semenáčků ostatních druhů. K podobnému závěru dospěli i PYŠEK ET PYŠEK (1995) při studiu invaze druhu *Heracleum mantegazzianum*. Náhylnější k invazi byla společenstva obsahující druhy s podobnými nároky (zejména na obsah dusíku) a odlišnou životní formou nebo strategií než invazní druh.

Vedle výše zmiňovaného světla a živin (konkrétně obsahu nitrátů v kořenové zóně – KNOPS ET AL. 1999, HECTOR ET AL. 2001) bývá za velmi důležitý abiotický faktor ve vztahu k invazibilitě společenstva považována dostupnost vody. Limitace vodou může být vyjádřena jako vlhkost svrchní části půdy (BASTL ET AL. 1997, DUKES 2001, HECTOR ET AL. 2001) nebo hloubka podzemní vody. Protože díky velmi suchému létu nebylo v této studii možno hladinu podzemní vody změřit u všech porostů, nemohla být ani spočítána korelace s regenerací invazních druhů. Nicméně i přesto se domnívám, že úspěšnost uchycení invazních rostlin v některých porostech byla ovlivněna právě hloubkou podzemní vody. Limitace vodou byla patrně hlavní příčinou velmi nízké regenerace v krátkostébelné louce, která se nachází na vyvýšeném a nejsušším místě nivy. Stejně tak úspěšná regenerace na náplavu byla umožněna dostatečnou vlhkostí v důsledku nízké vzdálenosti hladiny podzemní vody od povrchu. Větší vliv vody se projevilo také v porostu kopřiv a to hned na několika rovinách. Tento porost se nacházel při úpatí terasy, kde vystupuje hladina podzemní vody blíže k povrchu (PRACH ET AL. 1996). Nejen že je zde tedy voda dostupnější, ale bývá navíc obohacena o živiny, což pak

jeví se /  
regenerace  
1997



mohlo vést k větší produkci biomasy invazních druhů. Tento trend byl dále znásoben povodní v r. 2002. Kopriva je druh k zaplavení citlivý (PRACH ET AL. 1996), proto byla její abundance v porostu v roce následujícím po povodni redukována a tím sníženo konkurenční prostředí pro invazní druhy.

Ve většině studií byly údaje o souvislosti vlastností společenstva a jeho invazibility získány pozorováním klíčení semen a růstu semenáčků vysetých invazních druhů. Lze se proto ptát, zda stejné zákonitosti platí i pro vegetativní části invazních druhů. Je mi známa pouze jediná práce, která se zabývala odolností společenstva k uchycení vegetativních propagulí. MAURER ET ZEDLER (2002) zkoumali, čím je ovlivněna úspěšnost regenerace oddenků *Phalaris arundinacea* ve třech přirozených společenstvech v Sev. Americe. Zjistili přitom, že, stejně jako v této studii, má na regeneraci příznivý vliv větší podíl PAR prošlého porostem. Větší regenerace byla rovněž pozorována v porostech s fenologicky pozdějším rozvojem vegetace. To lze také považovat alespoň za částečnou příčinu vyšší regenerace invazních druhů v porostu chřastice v této studii, neboť chřastice vyráží prýty později než ostatní druhy v nivě a rovněž její maximální produkce je oproti ostatním porostům opožděna a posunuta ke konci léta. A konečně regenerace *Phalaris arundinacea* byla také silně ovlivněna hydrologickými podmínkami – zejména dobou zaplavení plochy při povodni (MAURER ET ZEDLER 2002). Vliv sucha a záplavy na invazní druhy v této studii je velmi podrobně diskutován výše.

Zdá se tedy, že jak na semena tak na vegetativní části působí v podstatě stejné proměnné a úspěšnost invaze je vždy přímým nebo nepřímým odrazem dostupnosti zdrojů (světla, vody, živin), jak to předpověděli DAVIS ET AL. (2000) ve své teorii měnících se zdrojů. Nicméně síla tohoto působení se může lišit. Jak velmi výstižně podotkli LEVINE ET D'ANTONIO (1999), každé společenstvo je invadovatelné, pokud se dodá dostatek diaspor invazního druhu. A v tom také tkíví větší nebezpečí invaze vegetativními částmi. Zatímco při vysévání invazních druhů do nenarušených společenstev je nutno dodat značné množství semen, aby vůbec vyrostly nějaké rostliny (BASTL ET AL. 1997, LEVINE 2001, LYONS ET SCHWARTZ 2001), v případě vegetativních částí stačí velmi malé množství, aby se druh v porostu uchytí a případně dokázal přežít do dalšího roku (BRABEC ET PYŠEK 2000, MAURER ET ZEDLER 2002).

Nakonec bych se ráda zamyslela nad tím, jak jsou výsledky předkládané studie reprezentativní. Po oba roky, kdy pokus probíhal, došlo totiž k extrémním výkyvům klimatických podmínek. Léto r. 2002 bylo charakteristické velkou povodní, odhadnutou dokonce na 500letou vodu. Rok 2003 byl zase oproti jiným letům velmi chudý na srážky. Nicméně díky tomu bylo také možno nezáměrně ověřit výsledky skleníkových pokusů v přirozených podmínkách a také zjistit chování druhů v extrémních výkyvech.

Porosty v nivě jsou adaptovány k záplavám a přestože povodeň v r. 2002 byla většího rozsahu než bývají pravidelné jarní záplavy, zdá se, že vliv na strukturu či poškození porostů byl minimální. Důkazem může být téměř stejné druhové složení porostů (viz fytoecologické snímky v Příloze 1) a také podobná regenerace druhu *Reynoutria japonica* v obou letech. Povodně se na druhovém složení projeví jen změnou abundance a dominance několika málo druhů, např. bohatším výskytem jednoletky *Galeopsis tetrahit*. Výraznější vliv povodně se projevil pouze na porostu kopriv, které jsou k zaplavení citlivé. Protože vliv sucha na porosty vytrvalých rostlin je považován za menší než na porosty krátkověkých rostlin (BUCKLAND ET AL. 2001), lze vážně brát i výsledky následujícího roku. Navíc, pokud invazní rostliny dokázaly regenerovat i za těchto podmínek, regenerace za méně extrémních klimatických podmínek bude minimálně stejně vysoká, ne-li vyšší.

Z této studie tedy vyplývá, že pokud se do pobřežních společenstev dostanou vegetativní části vybraných invazních druhů, je pravděpodobnost uchycení i v nenarušeném porostu velmi vysoká. Největší nebezpečí uchycení pak hrozí na místech s redukovanou vegetací, tedy např. na náplavech či narušených místech (ať už k narušení došlo přirozenými pochody, např. vodou, nebo činností člověka). Uchycené rostliny se v případě přežití do dalšího roku mohou začít šířit do blízkého okolí. Je proto vhodné, zvláště v zachovalých územích v blízkosti řek, podchytit invazi těchto druhů v samotném začátku, než se invazní rostliny na úkor původní vegetace rozšíří tak, že jejich eliminace bude obtížná až nemožná.

## 5. ZÁVĚR

Invazní druhy byly schopné invadovat všechna vybraná rostlinná společenstva v nivě Lužnice, přičemž úspěšnost invaze se mezi jednotlivými společenstvy průkazně lišila. Největší míry regenerace a biomasy dosáhly invazní druhy v iniciálním sukcesním stádiu, na náplavu (průměrně zregenerovala 71% vegetativních částí) a v pobřežní vrbině (76%), což je společenstvo z opačného konce sukcesní řady. Nejdolnější k invazi se ukázala být krátkostébelná louka, kde se z vegetativních částí uchytilo pouze 9% rostlin.

Jak vyplynulo ze skleníkových pokusů, kde byly vegetativní části invazních druhů vystaveny suchu a zaplavení, i z průběhu regenerace druhů v nivě Lužnice, jsou vybrané invazní druhy schopné regenerovat i za <sup>zhoršených</sup> klimatických podmínek jako dlouhodobější záplava (r. 2002) či nedostatek srážek (r. 2003).

Z hlediska přežití do dalšího roku se jako nejvhodnější biotop jevil písčité náplav, ve kterém rostliny už během srpna hojně vytvářely nové oddenky. Jako nejnebezpečnější se přitom projevil druh *Aster lanceolatus*, u něhož byla přítomnost nových oddenků u vysokého podílu rostlin zaznamenána ve všech typech porostů. Také se ukázalo, že ačkoliv hustý porost psárkové louky může snižovat regeneraci a biomasu invazních druhů, při povodních dokáže naopak zvyšovat pravděpodobnost jejich přežití. *— ověřeno o pětý plot*

Regenerace a množství biomasy vyprodukované invazními druhy bylo negativně korelováno s biomasou porostu a pozitivně s podílem fotosynteticky aktivního záření procházejícího porostem. U vegetace nebyla důležitá jen celková hmotnost biomasy, ale také doba její největší produkce a nástupu vegetace. Vedle toho měla na úspěšnou regeneraci vliv zřejmě i hloubka hladiny podzemní vody. Z biotických faktorů negativně ovlivňoval podíl zregenerovaných rostlin požíráním hlodavci (zejména hlízy *Helianthus tuberosus*) a vysoká zvěř.

Konečná úspěšnost invaze byla - v souladu s ostatními studii invazibility - evidentně dána společným, mnohdy složitě provázaným, působením biotických (vlastností rostlinných společenstev, vliv zástupců vyšší trofické úrovně) a abiotických faktorů (dostupnost zdrojů, klimatické podmínky) a vlastnostmi a nároky jednotlivých invazních druhů. Tato studie však samozřejmě nemohla všechny tyto složité vazby plně postihnout.

## 6. LITERATURA

- BALOGH, L. ((2001): Invasive alien plants threatening the natural vegetation of Órség landscape protection area (Hungary). – In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. et Wade, M. (ed.): Plant invasions: Species ecology and ecosystem management. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, p. 185-198.
- 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, M., Pyšek, P. et Green, D. (ed.): Plant invasions: Studies from North America and Europe, p. 191-201.
- BRABEC, J. ET PYŠEK, P. (2000): Establishment and survival of three invasive taxa of the genus *Reynoutria* (*Polygonaceae*) in mesic mown meadows: A field experimental study. – *Folia Geobotanica* 35: 27-42.
- BROCK, J. ET WADE, M. (1992): Regeneration of Japanese knotweed (*Fallopia japonica*) from rhizome and stems: observations from greenhouse trials. – IXème colloque international sur la biologie des mauvaises herbes. p. 85-93.
- BROWN, R. L. ET PEET, R. K. (2003): Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities. – *Ecology* 84(1): 32-39.
- BUCKLAND, S. M., THOMPSON, K., HODGSON, J. G. ET GRIME, J. P. (2001): Grassland invasions effects of manipulations of climate and management. – *Journal of Applied Ecology* 38: 301-309.
- CRAWLEY, M. J., BROWN, S. L., HEARD, M. S. ET EDWARDS, G. R. (1999): Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? – *Ecology Letters* 2: 140-148.
- CRONK, Q. C. B. ET FULLER, J. L. (1995): Plant invaders: The threat to natural ecosystems. Chapman and Hall. London. UK.
- DAVIS, M. A., GRIME, J. P. ET THOMPSON, K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. – *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- DEWAAL, L. C., CHILD, L. E., WADE, P. M. ET BROCK, J. H. (ED.) (1994): Ecology and management of invasive riverside plants. John Wiley and sons Ltd, Chichester.
- DUKES, J. S. (2001): Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. – *Oecologia* 126: 563-568.
- ELTON, C. S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- FOSTER, B. L., SMITH, V. H., DICKSON, T. L. ET HILDEBRAND, T. (2002): Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. – *Oikos* 99: 300-307.
- FOX, M. D ET FOX, B. J. (1986): The susceptibility of natural communities to invasion. – In: Groves, R. H. et Budron, J. J. (ed.): Ecology of biological invasions: an Australian perspective. Australian Academy of Science. Canberra, Australia, p. 57-66.
- FRANČÍRKOVÁ, T. (2001): Contribution to the invasive ecology of *Rudbeckia laciniata*. – In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. et Wade, M. (ed.): Plant invasions: Species ecology and ecosystem management. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, p. 89-98.
- HECTOR, A., DOBSON, K., MINNS, A., BAZELEY-WHITE, E. ET LAWTON, J. H. (2001): Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. – *Ecological Research* 16: 819-831.
- HOBBS, R. J. ET HUENNEKE, L. F. (1992): Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. – *Conservation Biology* 6(3): 324-337.
- CHILD, L., WADE, M. ET WAGNER, M. (1998): cost effective control of *Fallopia japonica* using combination treatments. – In: Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I. et

- Williamson, M. (ed.): Plant invasions: ecological mechanisms and human responses, p. 143-154.
- CHMIELEWSKI, J. G. ET SEMPLE, J. C. (2001): The biology of Canadian weeds. 113. *Symphyotrichum lanceolatum* (Willd.) Nesom [*Aster lanceolatus* Willd.] and *S. lateriflorum* (L.) Löve & Löve [*Aster lateriflorus* (L.) Britt.]. – Canadian Journal of Plant Science 8: 829-848.
- KENNEDY, T. A., NAEEM, S., HOWE, K. M., KNOPS, J. M. H., TILMAN, D. ET REICH, P. (2002): Biodiversity as a barrier to ecological invasion. – Nature 417(6889): 636-638.
- KNOPS, J. M. H., TILMAN, D., HADDAD, M. M., NAEEM, S., MITCHELL, CH. E., RITCHIE, M. E., HOWE, K. M., REICH, P. B., SIEMANN, E. ET GROTH, J. (1999): Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. – Ecology Letters 2: 286-293.
- KONVALINKOVÁ (2003): Generative and vegetative reproduction of *Helianthus tuberosus*, an invasive plant in central Europe. – In Child, L. E., Brock, J. H., Brundu, G., Prach, K., Pyšek, P., Wade, P. M. et Williamson, M. (ed.): Plant invasions: Ecological threats and management solutions, p. 289-299.
- KOPECKÝ, K. (1967): Die flussbegleitende Neophytengesellschaft *Impatienti-Solidaginetum* in Mittelmähren. – Preslia 39: 151-166.
- LARSON, D. L., ANDERSON, P. J. ET NEWTON, W. (2001): Alien plant invasion in mixed-grass prairie: effects of vegetation type and anthropogenic disturbance. – Ecological Applications 11(1): 128-141.
- LEVINE, J. M. (2001): Local interactions, dispersal, and native and exotic plant diversity along a California stream. – Oikos 95: 397-408.
- LEVINE, J. M. ET D'ANTONIO, C. M. (1999): Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. – Oikos 87: 15-26.
- LODGE, D. M. (1993): Biological invasions: lesson for ecology. – Trends in Ecology and Evolution 8: 133-137.
- LONSDALE, W. M. (1999): Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. – Ecology 80(5): 1522-1536.
- LYONS, K. G. ET SCHWARTZ, M. W. (2001): Rare species loss alters ecosystem function – invasion resistance. – Ecology Letters 4: 358-365.
- MAURER, D. A. ET ZEDLER, J. B. (2002): Differential invasion of a wetland grass explained by tests of nutrients and light availability on establishment and clonal growth. – Oecologia 131: 279-288.
- MÜLLER, N. ET OKUDA, S. (1998): Invasion of alien plants in floodplains – a comparison of Europe and Japan. – In: Starfinger, U., Edwards, K. Kowarik, I. et Williamson, M. (ed.): Plant invasions: ecological mechanisms and human responses. p. 321-332.
- NAEEM, S., KNOPS, J. M. H., TILMAN, D., HOWE, K. M., KENNEDY, T. ET GALE, S. (2000): Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. – Oikos 91: 97-108.
- PLANTY-TABACCHI, A. M., PLANTY-TABACCHI, E., NAIMAN, R. J., DE FERRARI, C. ET DE CAMPS, H. (1996): Invasibility of species-rich communities in riparian zones. – Conservation Biology 10: 598-607.
- PRACH, K., JENÍK, J. ET LARGE, A. R. G. (ED.) (1996): Floodplain ecology and management. The Lužnice River in the Třeboň Biosphere Reserve, Central Europe. SPB Academic Publishing bv, Amsterdam, The Netherlands.
- PRACH, K. ET PYŠEK, P. (1997): Invazibilita společenstev a ekosystémů. – Zprávy České Botanické Společnosti, Praha 32, Materiály 14: 1-6.
- 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 20: 413-420.

- PYŠEK, P. ET PYŠEK, A. (1995): Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. – *Journal of Vegetation Science* 6: 711-718.
- PYŠEK, P., PRACH, K. ET MANDÁK, B. (1998): Invasions of alien plants into habitats of central European landscape: an historical pattern. – In: Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I. et Williamson, M. (ed.): *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*, p. 23-32.
- PYŠEK, P., JAROŠÍK, V. ET KUČERA, T. (2002): Patterns of invasion in temperate nature reserves. – *Biological Conservation* 104: 13-24.
- REJMÁNEK, M. (1989): Invasibility of plant community. – In: Drake, J. A. et al. (ed.): *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, p. 369-387.
- ROBINSON, G. R., QUINN, J. F. ET STANTON, M. L. (1995): Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. – *Ecology* 76 (3): 786-794.
- STOHLGREN, T. J., BINKLEY, D., CHONG, G. W., KALKHAN, M. A., SCHELL, L. D., BULL, K. A., OTSUKI, Y., NEWMAN, G., BASHKIN, M. ET SON, Y. (1999): Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. – *Ecological Monographs* 69(1): 25-46.
- STOHLGREN, T. J., CHONG, G. W., SCHELL, L.D., RIMAR, K. A., OTSUKI, Y., LEE, M., KALKHAN, M. A. ET VILLA, C. A. (2002): Assessing vulnerability to invasion by non native plant species at multiple spatial scales. – *Environmental Management* 29(4): 566-577.
- SUKOPP, H. ET LOHMEYER, W. (1992): *Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas*. - Bonn-Bad Godesberg, Schriftenreihe für Vegetationskunde 25: 1-185.
- SWANTON, C. J. ET CAVERS, P. B (1988): Regenerative capacity of rhizomes and tubers from two populations of *Helianthus tuberosus* L. (Jerusalem artichoke). – *Weed Research* 28: 339-345.
- SWANTON, C. J., CAVERS, P. B., CLEMENTS, D. R. ET MOORE, M. J. (1992): The biology of Canadian weeds. 101. *Helianthus tuberosus* L. – *Canadian Journal of Plant Science* 72: 1367-1382.
- WILLIAMSON, M. (1996): *Biological invasions*. Chapman and Hall, London, UK.

## Příloha 1 - Fytcenologické snímky

Plocha všech fytcenologických snímků odpovídá velikosti pokusných ploch, 2,5 x 4,5 m.

Pokryvnost je udána v procentech, r 1-2 jedinci,  
+ pokryvnost <1%.

Nomenklatura podle Kubát K. (ed.) et al. (2002): Klíč ke květeně České republiky, Academia Praha.

Porost chrastice	14.5.02	4.9.02	29.4.03	7.8.03
<b>E1 [%]</b>	<b>45</b>	<b>80</b>	<b>20</b>	<b>60</b>
<i>Alopecurus pratensis</i>	1		+	
<i>Anemone nemorosa</i>	r		+	
<i>Bistorta major</i>	1			5
<i>Galeopsis tetrahit</i>				1
<i>Phalaris arundinacea</i>	45	80	20	50
<i>Ranunculus repens</i>				3
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1			1
<i>Urtica dioica</i>				2
<b>Aster lanceolatus</b>				4
<b>Helianthus tuberosus</b>				1
<b>Reynoutria japonica</b>		2		3
<b>Rudbeckia laciniata</b>				+

Psárková louka	14.5.02	4.9.02	29.4.03	7.8.03
<b>E1 [%]</b>	<b>95</b>	<b>50</b>	<b>65</b>	<b>75</b>
<i>Acetosa pratensis</i>	r			
<i>Agrostis capillaris</i>				2
<i>Alopecurus pratensis</i>	60	7	55	10
<i>Anemone nemorosa</i>			10	
<i>Angelica sylvestris</i>	4			
<i>Bistorta major</i>	25	15	10	25
<i>Carex brizoides</i>		2		
<i>Cirsium arvense</i>	5	1		
<i>Deschampsia cespitosa</i>			+	1
<i>Festuca rubra</i>		10		5
<i>Filipendula ulmaria</i>		r		
<i>Galium aparine</i>			1	
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	r			
<i>Phalaris arundinacea</i>		2	+	1
<i>Poa pratensis</i>	10		5	
<i>Ranunculus repens</i>	8		1	+
<i>Sanguisorba officinalis</i>	10	12	2	35
<i>Stellaria graminea</i>	r			r
<i>Urtica dioica</i>	+	+		+
<b>Aster lanceolatus</b>				1
<b>Helianthus tuberosus</b>				+
<b>Reynoutria japonica</b>		2		1
<b>Rudbeckia laciniata</b>				+

Porost kopřiv	14.5.02	4.9.02	29.4.03	7.8.03
<b>E1 [%]</b>	<b>85</b>	<b>15</b>	<b>35</b>	<b>55</b>
<i>Cirsium arvense</i>				1
<i>Epilobium sp.</i>				+
<i>Galeopsis tetrahit</i>			30 (sem.)	5
<i>Galium aparine</i>	+			
<i>Phalaris arundinacea</i>	1	4	3	20
<i>Symphytum officinale</i>				3
<i>Urtica dioica</i>	85	15	7	35
<b>Aster lanceolatus</b>				3
<b>Helianthus tuberosus</b>				1
<b>Reynoutria japonica</b>		+		3
<b>Rudbeckia laciniata</b>				+

Pobřežní vrbina	14.5.02	4.9.02	29.4.03	7.8.03
<b>E2 [%]</b>	<b>40</b>	<b>75</b>	<b>10</b>	<b>25</b>
<i>Salix cinerea</i>	40	75	10	25
<b>E1 [%]</b>	<b>55</b>	<b>20</b>	<b>20</b>	<b>50</b>
<i>Alopecurus pratensis</i>			1	+
<i>Anemone nemorosa</i>	15		15	
<i>Angelica sylvestris</i>	r	1		5
<i>Carex brizoides</i>	30	3	3	35
<i>Galeopsis tetrahit</i>				2
<i>Galium aparine</i>	2		+	
<i>Glechoma hederacea</i>	+	3	+	2
<i>Phalaris arundinacea</i>	+			
<i>Poa trivialis</i>	+			
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	r	2	+
<i>Ranunculus repens</i>		r		
<i>Salix cinerea juv.</i>				+
<i>Stellaria nemorosa</i>		+		
<i>Urtica dioica</i>	25	15	3	20
<b>Aster lanceolatus</b>				2
<b>Helianthus tuberosus</b>				4
<b>Reynoutria japonica</b>				1
<b>Rudbeckia laciniata</b>				+

Krátkostéb. louka	29.4.03	7.8.03
<b>E1 [%]</b>	<b>60</b>	<b>80</b>
<i>Acetosa pratensis</i>	2	2
<i>Agrostis capillaris</i>		5
<i>Achillea millefolium</i>	+	2
<i>Alopecurus pratensis</i>	6	4
<i>Angelica sylvestris</i>	+	+
<i>Bistorta major</i>	+	1
<i>Campanula patula</i>		r
<i>Cardamine pratensis</i>	+	
<i>Carex sp.</i>		+
<i>Centaurea jacea</i>		2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	3	3
<i>Festuca rubra</i>	1	5
<i>Galium mollugo</i>	r	1
<i>Galium uliginosum</i>		1
<i>Holcus lanatus</i>	+	3
<i>Luzula campestre</i>	+	
<i>Lysimachia nummularia</i>	1	+
<i>Phalaris arundinacea</i>	3	3
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+	1
<i>Plantago lanceolata</i>		+
<i>Poa pratensis</i>	50	2
<i>Potentilla erecta</i>	r	15
<i>Ranunculus acris</i>	1	1
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	r
<i>Ranunculus repens</i>	r	1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	4	55
<i>Stellaria graminea</i>		1
<i>Succisa pratensis</i>	r	+
<i>Taraxacum sp.</i>	+	+
<i>Veronica chamaedrys</i>	r	
<i>Veronica serpyllifolia</i>	2	
<i>Vicia sp.</i>		+
<b>Aster lanceolatus</b>		1
<b>Helianthus tuberosus</b>		1
<b>Reynoutria japonica</b>		1

## PŘÍLOHA 2



Obr. 1 Písečný náplav, květen 2003; jsou vidět zregenerované rostliny *Aster lanceolatus*, *Helianthus tuberosus* a *Reynoutria japonica*; patrný je i design pokusné plochy.

Obr. 2 Písečný náplav, srpen 2003.

Obr. 3 Porost pobřežních vrbin, bylinný podrost v detailu s 2 zregenerovanými rostlinami *Helianthus tuberosus*.





Obr. 4 Porost s dominantní *Phalaris arundinacea*, srpen 2003. V popředí zregenerované rostliny *Aster lanceolatus* a *Reynoutria japonica*.



Obr. 5 Porost s dominantní *Urtica dioica*, srpen 2003. Do porostu se hojně šíří *Phalaris arundinacea*.



Obr. 6 Psárková louka, květen 2003.



Obr. 7 Krátkostébelná louka s *Festuca rubra*, *Holcus lanatus* atd. na nejsušším místě nivy; květen 2003.