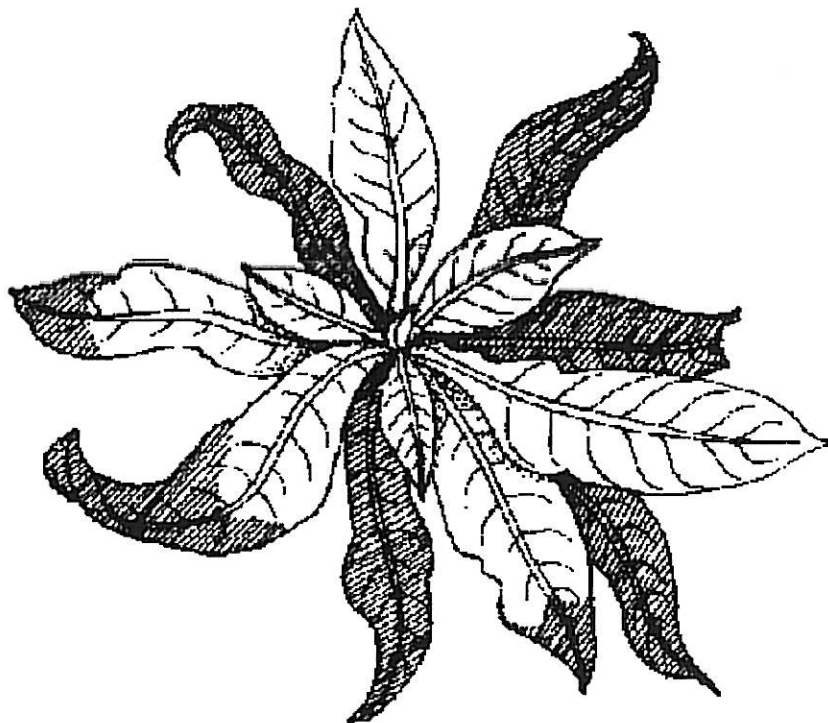


Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích



Bakalářská diplomová práce

Srovnávací studie odolnosti semenáčků  
vybraných druhů r. *Oenothera* vůči suchu



Simona Šafarčíková  
2004

Vedoucí práce: RNDr. Stanislav Mihulka, PhD.

**Šafarčíková, S.** 2004. Srovnávací studie odolnosti semenáčků vybraných druhů r. *Oenothera* vůči suchu. [Comparative study of seedlings resistance to drought of several *Oenothera* species. Bc. Thesis, in Czech.] - 37 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:** *Oenothera* species are plants which, although considered generally well adapted to specific environment, have not been studied for its response to drought yet. The influence of water availability on the seedling growth and survival was studied. Various invasive *Oenothera* species and their native ecological equivalent *Verbascum thaspus* were compared in order to their resistance to drought.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích, 7. května 2004

Simona Šafarčíková

#### **Poděkování:**

Chci poděkovat svému školiteli za trpělivost a neutuchající optimismus, Janě Martínkové a Simči Polákové za pomoc se statistikou, svému okolí za nezbytný rozptyl během sepisování práce, Poky Pokorné za ochotné sdílení počítače, Bari Vašákové a Iřě Bártů za pomoc ve skleníku, Matějovi Lövyemu za totéž a především za maximální psychickou podporu a přirozeně celé své skvělé rodině za důvěru.

## Obsah

1. Úvod	
1.1 Biologické invaze.....	1
1.2 Invazní druhy.....	1
1.3 Přístupy ke studiu problematiky invazí.....	2
1.4 Odolnost vůči suchu.....	3
1.5 Cíle práce.....	5
2. Materiál a metody	
2.1 Studované taxony.....	5
2.1.1 Rod <i>Oenothera</i> L. – pupalka.....	5
2.1.2 <i>Verbascum thapsus</i> L. – divizna malokvětá.....	6
2.1.3 Výběr druhů.....	7
2.2 Úspěšnost studovaných druhů.....	8
2.3 Provedení pokusu.....	9
2.5 Index kondice, listu, růžice, biomasy.....	10
2.5 Zpracování dat.....	11
3. Výsledky	
3.1 Morfometrické charakteristiky.....	12
3.1.1 Morfometrické charakteristiky v závislosti na intenzitě závlivky.....	12
3.1.2 Růst listu a růžice v čase.....	12
3.1.3 Morfometrické charakteristiky v závislosti na úspěšnosti druhů.....	18
3.2 Stupeň kondice.....	20
3.2.1 Stupeň kondice v závislosti na intenzitě závlivky.....	20
3.2.2 Stupeň kondice v závislosti na úspěšnosti druhů.....	20
3.2.3 Stupeň kondice v závislosti na původu druhů.....	20
3.2.4 Porovnání stupňů kondice domácího druhu <i>Verbascum</i> <i>thapsus</i> a zavlečených druhů r. <i>Oenothera</i> .....	20
3.3 Úmrtnost semenáčků.....	23
3.4 Index listu, růžice, biomasy, kondice.....	23
3.4.1 Rozdíly mezi jednotlivými druhy.....	23
3.4.2 PCA diagram.....	24
4. Diskuze.....	25
5. Závěr.....	31
6. Přehled citované literatury.....	32

## 1. Úvod

### 1.1 Biologické invaze

Introdukce a následné invaze zde probíhají odpradáвна, jejich zlatý věk nastal s příchodem novověku, tedy s obdobím zámořských objevů. Pozornost vědeckého bádání se však na tento fenomén obrací teprve od 2. pol. minulého století např. v ČR výzkum zavlečených druhů započal v 60-tých letech 20. století (Pyšek & Prach 2003).

Zájem biologů, kteří se zabývají biologií ochrany přírody, si tato problematika zasluhuje především proto, že po úbytku a destrukci stanovišť jsou invaze považovány za druhou největší hrozbu světové biodiverzity (Williamson 1999, Richardson *et al.* 2000). Studium invazí je rovněž zajímavé pro evoluční biology nebo ekology, neboť invazní druhy představují ojedinělý příklad dramatických změn jak evolučních tak ekologických (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Dalším neméně významným důvodem pro studium invazí jsou obrovské ekonomické ztráty, např. v USA invazní druhy ročně působí škody ve výši 122 miliard (Pimental *et al.* 2000).

### 1.2 Invazní druhy

Binggeli (1994) definuje invazní druh jako druh cizího původu, který je v dané oblasti schopen samostatně regenerovat na stávajících lokalitách a šířit se na lokality nové. Mnoho zemí poskytuje útočiště hojnému počtu zavlečených druhů, avšak pouze některé z nich se stanou invazními (Forcella & Harvey 1983). Pravděpodobnost, že se introdukovaný druh stane invazním, je vcelku nízká. Předpokládá se, že ze sta zavlečených druhů se pouze 2-3 druhy začnou invazně šířit (Kowarik 1995). To si žádá otázku, proč se některé druhy stanou invazními, zatímco jiné nikoliv. Aby se konkrétní druh úspěšně šířil v novém prostředí a mohl se stát invazním, měl by mít vlastnosti, které by ho zvýhodňovaly oproti domácím druhům. Hledání těchto vlastností je v neutuchajícím zájmu badatelů, jelikož mají potenciální hodnotu při předpovídání invazivnosti druhu. Nejčastěji se jako rozhodující vlastnosti uvádějí tendence k R nebo C-R strategii, časná reprodukční zralost, vysoká plodnost a rychlost rozmnožování, schopnost šíření (Rejmánek 1995), schopnost vegetativní i generativní reprodukce, fenotypová plasticita (Baker 1974), tolerance k nadbytku nebo naopak nedostatku přírodních zdrojů, oportunistické chování (Steinlein *et al.*



1996), preadaptace druhů na abiotické podmínky nového prostředí (Richardson *et al.* 2000) aj.

Soubory vlastností, které stojí za úspěšností, se druh od druhu liší, jsou vždy specifické, proto je obtížné nalézt obecný charakter invazního druhu, např. při analýze neofytů České republiky se ukázalo, že úspěšnost invazního druhu je zde spojená s výškou rostliny, životní formou, schopností kompetice (Pyšek *et al.* 1995). Úspěšnost druhu navíc také přirozeně závisí na charakteru osidlovaného prostředí, zda se podobá prostředí, odkud daný druh pochází, jak časté a jak intenzivní jsou zde disturbance, jsou-li přítomny konkurující druhy, parazité aj.

### 1.3 Přístupy ke studiu problematiky invazí

Účelem většiny prací řešící problematiku invazí je najít konkrétní kombinaci charakteristik, na jejichž základě by se dala odůvodnit stávající úspěšnost jednotlivých druhů v nových regionech a s nimiž by bylo možné předpovědět budoucí úspěšnost druhů a jejich potenciál pro šíření (Kolar & Lodge 2001). Přístupy se v jednotlivých pracích liší, v zásadě jich existuje několik, např. :

- popisné studie - účelem těchto prací je získat co možná nejdetailnější informace o jednom konkrétním invazním druhu, studuje se autoekologie, genetika, historie šíření aj., avšak tyto výsledky je těžké generalizovat (Rejmánek & Richardson 1996, Williamson 1999).

- komparativní studie - v současnosti roste popularita tohoto přístupu, nejčastěji jsou porovnávány soubory blízce příbuzných zavlečených druhů, které v nových areálech prokazují různou úspěšnost. Tento pohled na věc naznačuje, že i malé rozdíly v biologii blízce příbuzných druhů mohou mít za následek různé distribuce a různé četnosti druhů (Thébaud *et al.* 1996). Právě díky tomuto přístupu se naskytá šance k odhalení zmíněných charakteristik. V tomto duchu se nesou práce např. Forcella *et al.* (1986), Thébaud *et al.* (1996), Frean *et al.* (1997), Mihulka & Pyšek (2001), Mihulka *et al.* (2003). Často bývají srovnávány soubory blízce příbuzných druhů zavlečených a domácích např. Milberg *et al.* (1999), Pérez-Fernández *et al.* (2000), Radford & Cousens (2000) nebo soubory blízce příbuzných druhů v primárním a sekundárním areálu např. Scott & Panetta (1993), Goodwin *et al.* (1999), Mihulka (2001).

Já jsem pro svou studii r. *Oenothera* zvolila komparativní přístup, abych tak navázala na předchozí práce Mihulka (2001), Mihulka & Pyšek (2001), Mihulka *et al.* (2003) a na bakalářskou práci Krčmářová (2002), které studovaly tento rod obdobným způsobem. Porovnávala jsem odolnosti vůči suchu úspěšných a neúspěšných druhů r. *Oenothera*. Dále jsem srovnávala také odolnost zavlečených druhů r. *Oenothera* s odolností domácího druhu *Verbascum thapsus*, abych mohla konstatovat, zda cizí druhy vykazují větší odolnost než jejich domácí ekologický ekvivalent. Studie byla zaměřena na testování semenáčků, neboť právě z vlastností juvenilních stádií životního cyklu rostlin můžeme často usuzovat na kondici a distribuci dospělých jedinců (Grime 1979), tedy také na úspěšnost druhů. Dalším důvodem byl fakt, že semenáčky reagují ze všech životních fází k nedostatku vody nejcitlivěji, jelikož mají prozatím omezeně vyvinutý kořenový systém a jsou méně vybaveny pro kompetici s dospělými jedinci (Lewis & Tanner 2000).

#### 1.4 Odolnost vůči suchu

Zdůvodňování výhod a schopností invazních rostlin pro šíření v novém prostředí se často soustředí na genetické, morfologické aj. vlastnosti. Ekofyziologickým charakteristikám, které k této úspěšnosti jistě přispívají se dostává poněkud méně pozornosti (Newsome & Noble 1986.)

Pro všechny rostliny je voda nezbytná, hraje roli limitujícího faktoru, poněvadž na rozdíl od jiných důležitých faktorů např. živin se voda v rostlinných tkáních špatně skladuje (Novoplatsky & Goldberg 2001). Také Goergen & Daehler (2002) ve své práci zmiňují, že více než disturbancemi, dostupností živin či omezeným výsevem semen bylo rekrutování semenáčků invazního druhu *Pennisetum setaceum* i domácího druhu *Heteropogon contortus* nejvíce ovlivněno nedostatkem vody.

Primární produktivita, distribuce rostlinných druhů a také diverzita fytoocenóz úzce souvisí se srážkami a dostupností vody (Boyer 1982). Fyziologicky je voda nepostradatelná pro výměnu látek s prostředím, pro fotosyntézu, prakticky jsou na ní závislé všechny ostatní metabolické pochody. Suchozemské rostliny ve svých živých pletivech obsahují v průměru 80 – 90% vody, na stanovišti je jejím hlavním zdrojem voda v půdě, která se zde vyskytuje jak ve skupenství pevném tak kapalném. Rostlina umí využít z absolutního obsahu půdní vody jen určité množství. To je

ovlivněno především fyzikálními vlastnostmi půdy, jako je její textura, a chemickými vlastnostmi. Voda je v půdě do různé míry vázána na její pevné částice. Podle tohoto kritéria rozeznáváme vodu adsorpční, která je pro rostlinu nepřístupná, vodu kapilární vyplňující půdní póry, pokud jsou póry větší než  $0,2 \mu\text{m}$ , kořenový systém umí tuto vodu přijímat a stává se hlavním zdrojem vláhy, poslední je voda gravitační, která je pro rostlinu snadno přijatelná, avšak je k dispozici relativně krátkou dobu, neboť půdou rychle protéká a spojuje se s podzemní vodou (Slavíková 1986).

Nedostatek vody má za následek zvýšenou úmrtnost semenáčků a pokles jejich růstových rychlostí (Turner 1990), také rozložení biomasy mezi nadzemní a podzemní část rostliny může být jiné. Rostlina se se suchem nejčastěji vyrovnává dvojnásobem. Buď se suchu vyhýbá, jedná se o „drought avoidance“ strategii, kdy rostlina omezuje ztráty vody a soustředí se na posilování schopností, která přijmout co největší množství vody (Chapman & Augé 1994), anebo je nedostatečnému množství vody přizpůsobena. Pak se jedná se o „drought tolerance“ nebo „desiccation tolerance“ strategii. V obou případech je rostlina přizpůsobena k vyrovnávání se s dehydratací řadou fyziologických znaků, které umožňují neustávající transport vody, výměnu plynů nebo např. přežívání buněk se sníženým obsahem vody nebo zvýšenou odolnost xylému k embolii (Tyree *et al.* 2003).

Předmětem zájmu převážné většiny prací, které se zabývají odolností rostlin vůči suchu, jsou kulturní rostliny - účelem studií je zajistit větší výnos (např. cukrová řepa Sepaskhah & Kamgar-Haghighi 1997, ječmen Ivandic *et al.* 2000). Anebo je studován vlastní mechanismus odolnosti např. Hoekstra *et al.* (2001). Ekologické studie jsou spíše výjimkou, bývají většinou zaměřeny na odolnost stromů a jejich semenáčků např. Van Splunder *et al.* (1996), Engelbrecht & Kursar (2003).

## 1.5 Cíle práce

Ve své bakalářské práci jsem se soustředila na zodpovězení následujících otázek:

- 1) Jak jsou semenáčky jednotlivých druhů r. *Oenothera* odolné vůči suchu, liší se ve sledovaných charakteristikách mezi sebou?
- 2) Liší se sledované charakteristiky mezi souborem studovaných druhů r. *Oenothera* a domácím druhem *Verbascum thapsus*?
- 3) Liší se zjišťované charakteristiky semenáčků:
  - a) v závislosti na jejich úspěšnosti při osídlování nových území?
  - b) v závislosti na místě jejich původního rozšíření (S. Am. × stř., J. Am. → kontinentální × oceánické podnebí)?

## 2. Materiál a metodika

### 2.1 Studované taxony

#### 2.1.1 Rod *Oenothera* L. - pupalka

Rod pupalka, *Oenothera* L. (Onagraceae), s vývojovým centrem ve střední Americe dnes zasahuje svým původním rozšířením do celé Ameriky s výjimkou nově vzniklých hybridogenních druhů (Dietrich *et al.* 1997). Nepůvodní rozšíření zahrnuje všechny ostatní kontinenty kromě Antarktidy. Na tato území začal rod pronikat již s objevením Ameriky, tedy počátkem novověku.

Nejčastěji byly pupalky zavlékány neúmyslně jako plevel s lodním balastem aj., úmyslně pak jako okrasné rostliny např. *O. glazoviana* (Heywood 1978), jako kulinářské suroviny např. *O. biennis* (Chittenden 1951; Everett 1981; Hall *et al.* 1988) či jako objekty zájmu farmaceutů např. *O. biennis* díky vysokému obsahu kyseliny linolenové v semenech, která je prekurzorem kyseliny arachidonové, zdroje prostanglandinu (Horrobin *et al.* 1981). Poněkud kuriózní vysvětlení určitého procenta introdukcí do Afriky uvádí ve své práci Frean *et al.* (1997) a sice, že semena se mohla do Afriky dostat prostřednictvím sena a píce, které si válečníci během nejrůznějších válek např. búrská válka (1899-1902) nechali pro své koně dovážet z Ameriky nebo Evropy.

Druhy r. *Oenothera* jsou jednoleté, dvouleté nebo vytrvalé byliny s přímou, vystoupavou nebo poléhavou lodyhou (Dietrich *et al.* 1997). Květy jsou opylovány

hmyzem nebo fakultativně samoopylením. Semena v půdě často zůstávají životaschopná až po dobu 80 let (Darlington & Steinbauer 1961). V primárních areálech většina druhů obývá otevřená stanoviště např. stará pole, břehy řek, podél silnic (Dietrich *et al.* 1997).

Z celkového počtu přibližně 120-200 zástupců rodu *Oenothera* (Dietrich *et al.* 1997, Jehlík 1997) bylo v Evropě prozatím zaznamenáno přibližně 70 druhů, naprostá většina z nich (necelých 90 %) patří do sekce *Oenothera* podsekce *Oenothera* (Rostaňski 1982). Pro druhy z této sekce jsou typické následující vlastnosti. Prodělávají nejčastěji dvouletý životní cyklus (ve střední Evropě to platí pro všechny druhy této sekce kromě druhu *O. stricta*), mohou se však chovat jako jednoletky na velmi úživných substrátech nebo jako monokarpické vytrvalé rostliny, které mohou přežívat do 3. sezóny (Gross & Werner 1981, Silwertown 1984). V prvním roce tvoří typickou mohutnou růžici, produkce semen je mnohokrát vyšší než u jiných sekcí (Dietrich *et al.* 1997). Semena obecně potřebují pro klíčení dostatečné množství světla, semenáčky pak osídlují rozmanité typy obnažených půd (Gross and Werner 1982). Tyto dvouleté druhy preferují otevřená a narušovaná stanoviště, která úspěšně kolonizují (Werner 1977, Mihulka & Pyšek 2001). Také druhy nejvíce úspěšné ve střední Evropě pocházejí z této sekce. Ostatní sekce a životní formy jsou ve střední Evropě poměrně vzácné např. vytrvalé druhy *O. rosea*, *O. tetragona*.

R. *Oenothera* je modelovým organismem genetiků, je tudíž z tohoto hlediska velmi dobře prozkoumán. Zvláštností je, že některé druhy r. *Oenothera* (např. sekce *Oenothera*) vybočují z klasických Mendelovských zákonů dědičnosti. Jejich chromozomy ( $2n=14$ ) během meiózy formují různý počet kruhových útvarů tzv. Rennerův komplex. Toto uspořádání způsobí, že chromozomy rodičovských rostlin se předávají do další generace, aniž by došlo k rekombinaci (Cleland 1972). Výsledkem této stability rodičovských genomů spolu s křížením, možným samoopylováním a translokacemi v chromozomech jsou izolované vysoce plodné populace heterozygotů (Dietrich *et al.* 1997). Většina druhů, která se prosadila mimo svůj původní areál a úspěšně se zde šíří, má chromozomy právě takových vlastností (Dietrich *et al.* 1997).

### 2.1.2 *Verbascum thapsus* L. – divizna malokvětá

Ke studovaným druhům r. *Oenothera* byl přiřazen druh *Verbascum thapsus*. Divizna



malokvětá, *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae), ač nepřibuzná r. *Oenothera* byla do studie zahrnuta jako ekologický ekvivalent dvouletých pupalek. Jde o dvouletý druh, který tvoří v prvním roce masivní růžici, druhým rokem kvete velkými žlutými květy podobně jako pupalky. Také stanoviště sekundárních výskytů se shodují, roste podél komunikací, na výslunných rumištích, narušovaných plochách s rozvolněnou vegetací. Obdobné jsou fenologické údaje (Kirschner 2000), také se u něj předpokládá odolnost vůči suchu. Na rozdíl od druhů r. *Oenothera* má v ČR přirozený výskyt např. na skalnatých svazích, poříčních stěrkách (Kirschner 2000).

### 2.1.3 Výběr druhů

Vzhledem k výše uvedeným charakteristikám byly druhy k experimentu vybrány takovým způsobem, aby škála těchto charakteristik byla co možná nejpestřejší. Byl brán ohled, aby se ve výběru objevily např. druhy jak jednoleté, dvouleté tak vytrvalé nebo jak druhy pocházející ze Severní Ameriky tak druhy pocházející ze střední a Jižní Ameriky. Také druhy s různou úspěšností při osídlování nových území byly zahrnuty.

Celkem bylo k výsevu určeno 16 druhů, z nichž pro vlastní pokus bylo použito jen 9 druhů r. *Oenothera*, neboť pouze tyto vyklíčily v dostatečné míře, a druh *Verbascum thapsus*. Semena byla získána buď ze sběrů anebo prostřednictvím německé zahradnické firmy (Jelitto Staudensamen GmbH), která se zabývá prodejem semen okrasných rostlin (viz Tabulka 1). Ačkoliv sebraná semena pocházela z lokalit podobného charakteru (drážní těleso, městská ruderalní stanoviště) a shodoval se i rok sběru, 2 druhy vyklíčily v nedostatečném počtu a 1 druh vůbec. I zakoupená semena klíčila špatně, 1 druh vyklíčil nedostatečně, 3 druhy neklíčily vůbec. Přes tento fakt zůstala mozaika druhů určená pro pokus poměrně pestrá (viz Tabulka 2).

V České republice bylo zatím zaznamenáno 24 druhů rodu *Oenothera*, z nichž pouze *O. biennis* má status invazního druhu (*invasive*), dalších pět druhů *O. depressa*, *O. fallax*, *O. glazoviana*, *O. pycnocarpa* a *O. rubricaulis* je naturalizováno (*naturalized*), zbylých 18 druhů je zplanělých, vyskytují se náhodně a nepravidelně (*casual*) (Pyšek *et al.* 2002). Tato studie se zabývá šesti druhy s výskytem v České republice, zbylé tři druhy se v ČR ve volné přírodě nevyskytují, maximálně jsou pěstovány jako okrasné rostliny, které doposud nezplaňují (viz Tabulka 2).



**Tabulka 1** Přehled dostatečně vyklíčených druhů použitých pro studii a původ jejich semen.

Druh	Původ semen (místo + rok sběru)
<i>O. ammophila</i>	Liberec - nádraží, 2000
<i>O. biennis</i>	Zlín - nádraží, 2000
<i>O. moravica</i>	Průhonice - park, 2000
<i>O. odorata</i>	Zahradnická firma
<i>O. pycnocarpa</i>	Průhonice - park, 2000
<i>O. rosea</i>	Zahradnická firma
<i>O. rubricaulis</i>	Kladno - železniční trať, 2000
<i>O. scabra</i>	Č. Budějovice - Sádky, 2000
<i>O. speciosa</i>	Zahradnická firma
<i>Verbascum thapsus</i>	Průhonice - park, 2000

**Tabulka 2.** Přehled studovaných druhů r. *Oenothera* a jejich vybrané charakteristiky: sekce, do které náleží; životní forma (A = jednoletka, B = dvouletka, P = vytrvalá); původ (odkud byl druh zavlečen nebo jaké jsou jeho rodičovské rostliny, v příp. že se jedná o nově vzniklý hybridogenní druh); výskyt v ČR ve volné přírodě.

Druh	Autor	Sekce	Životní forma	Původ	Výskyt v ČR
<i>O. ammophila</i>	Focke	Oenothera	B	S. Amerika	Ano
<i>O. biennis</i>	L.	Oenothera	B	S. Amerika	Ano
<i>O. moravica</i>	Jehlik et Rostánski	Oenothera	B	<i>O. fallax</i> × <i>O. victorini</i> , Evropa	Ano
<i>O. odorata</i>	Jacq.	Raimannia	B	J. Amerika	Ne
<i>O. pycnocarpa</i> ( <i>O. chicaginensis</i> )	Atkinson et Barlett (De Vries)	Oenothera	B	S. Amerika	Ano
<i>O. rosea</i>	Ait	Hartmannia	P	Stř. a J. Amerika	Ano
<i>O. rubricaulis</i>	Klebahn	Oenothera	B	S. Amerika	Ano
<i>O. scabra</i>	Krause	Raimannia	A	S. Amerika	Ne
<i>O. speciosa</i>	Nutt	Hartmannia	P	S. Amerika	Ne

## 2.2 Úspěšnost studovaných druhů

Jednou z řešených otázek této práce bylo, jak se budou jednotlivé druhy lišit ve sledovaných charakteristikách v závislosti na tom, jakou prokazují úspěšnost při osídlování nových území. Kritériem pro rozdělení druhů do příslušných kategorií úspěšnosti byla práce Mihulka & Pyšek (2001), která se zabývala dynamikou šíření r. *Oenothera* v šesti evropských zemích během posledních 200 let. Odtud byly získány počty lokalit, na kterých byly dané druhy zaznamenány. Podle zjištěného počtu lokalit byl každému druhu přiřazen příslušný status (viz Tabulka 3). Pokud byl druh zaznamenán na více než 100 lokalitách, považuje se za extrémně úspěšný, byli zjištěni na 10 až 100 lokalitách, byl mu přiřazen status úspěšného druhu, a pakliže byl druh objeven na 10 a méně lokalitách, byl označen za druh neúspěšný. Druhy *O. odorata*, *O. speciosa*, *O. moravica* a *O. scabra* nebyly v práci zmíněny, byly označeny jako neúspěšné (Křmářová 2002).

**Tabulka 3.** Příslušnost studovaných druhů do kategorií podle úspěšnosti. Kategorie úspěšnosti odvozeny z práce Míhulka & Pyšek (2001).

Druh	Počet zaznamenaných lokalit	Úspěšnost
<i>Oenothera biennis</i>	794	extrémně úspěšný
<i>Oenothera rubricaulis</i>	68	úspěšný
<i>Oenothera pycnocarpa</i>	60	úspěšný
<i>Oenothera ammophila</i>	27	úspěšný
<i>Oenothera rosea</i>	17	úspěšný
<i>Oenothera moravica</i>	0	neúspěšný
<i>Oenothera scabra</i>	0	neúspěšný
<i>Oenothera speciosa</i>	0	neúspěšný
<i>Oenothera odorata</i>	0	neúspěšný

### 2.3 Provedení pokusu

Pokus byl realizován roku 2003 během horkých měsíců května až července v experimentálním skleníku katedry botaniky Biologické fakulty Jihočeské univerzity na Sádkách v Českých Budějovicích (48°59' s. š., 14°36' v. d.).

Semena 16 druhů r. *Oenothera* a druhu *Verbascum thapsus* byla vyseta na konci května do plastových boxů naplněných pískem na povrch substrátu, neboť většina druhů nesnese převrstvení substrátem, nekličí ve tmě (viz 2.1.1), a dostatečně zalévána. Jak již bylo uvedeno, všechna semena nevyklíčila v dostatečně hojném počtu nebo nevyklíčila vůbec.

Po dvou týdnech byly semenáčky vyklíčených druhů (9 druhů r. *Oenothera* a druhu *Verbascum thapsus*) přesazeny do květináčů. Květináče o průměru 17 cm a výšce 16 cm byly naplněny substrátem, který sestával z jednoho dílu zeminy (zahradnický substrát s přídavkem živin) a jednoho dílu písku. Do jednoho květináče bylo zavedeno 5 semenáček stejného druhu, přičemž pro každý ze tří typů zásahů se počítalo s 10 semenáčky, každý druh byl tedy zastoupen 30 semenáčky v 6 květináčích. Celkem bylo během experimentu testováno 300 semenáček v 60 květináčích. Květináče byly na stole rozmístěny náhodně, byly chráněny před přímým sluncem připevněním zástinu. Teplota ve skleníku v 18:00 hodin se během celého pokusu pohybovala přibližně okolo 30 °C, v noci pak klesala na průměrně 20 °C.

Od přesazení do květináčů po zahájení vlastního pokusu probíhala 12-ti denní zaváděcí fáze, během níž dostávaly všechny semenáčky plnou závlivku, aby došlo k jejich uchycení.

Po zaváděcí fázi byly květináče náhodně rozřazeny do tří skupin s různým množstvím závlivky. Intenzita závlivky byla stanovena na základě pilotního pokusu. Byla

odhadnuta plná polní kapacita květináče, která představuje obsah vody v půdě zadržené kapilárními silami po intenzivní zálivce, když už odtekla gravitační voda (Slavíková 1986). Polní kapacita  $\rightarrow 400 \text{ cm}^3$ , toto množství bylo stanoveno jako plná zálivka (kontrola). V zásahu malý stres byly semenáčky zalévány čtvrtinou tohoto množství  $\rightarrow 100 \text{ cm}^3$ , semenáčky se zásahem velký stres byly zalévány přibližně třikrát menším množstvím vody než jedinci podrobení malému stresu, dostávaly  $30 \text{ cm}^3$  vody (7,5 % plné zálivky). Podobnou metodiku použili ve své práci Izzo & Muratore (1997) nebo Novoplantsky & Goldberg (2001).

Vlastní pokus byl zahájen v polovině června, odtud byly semenáčky podrobeny různé intenzitě stresu, 10 jedinců každého druhu bylo vystaveno velkému stresu, dalších 10 jedinců malému stresu a zbylých 10 jedinců s plnou zálivkou posloužilo jako kontrola. Zálivka i sledování morfometrických charakteristik probíhali v třídním intervalu, měřila jsem délku nejdelšího listu a průměr růžice. U vytrvalých druhů *O. rosea* a *O. speciosa* jsem sledovala pouze délku nejdelšího listu, neboť vytrvalé druhy růžici netvoří, už v prvním roce zakládají lodyhu a rostou do výšky.

Celkem byly sebrány údaje z 11 měření. Po 10 měřeních byly semenáčky všech typů zásahů po dobu 6 dnů (v třídním intervalu) zalévány plnou zálivku, abych se ujistila, které rostliny jsou definitivně odumřelé. Po těchto šesti dnech byl pokus zlikvidován. Fyzický vzhled jednotlivých semenáčků na konci pokusu jsem podle subjektivně zvolené stupnice ohodnotila stupněm kondice 1 - 4 (viz Tabulka 4). Nakonec byla odebrána biomasa, která byla po očištění a usušení zvážena.

#### 2.4 Index kondice, listu, růžice, biomasy

Pro vyjádření míry odolnosti byl pro každý druh spočítán index kondice (průměrný stupeň kondice všech jedinců), index listu, růžice a biomasy (poměr průměrné hodnoty 10 jedinců podrobených velkému stresu a průměrné hodnoty 10 jedinců kontroly). Přičemž vyšší hodnota všech typů spočítaných indexů předznamenává vyšší odolnost - čím větší je hodnota daného indexu (př. index listu), tím méně je ovlivněna daná charakteristika (délka nejdelšího listu) intenzitou zálivky.

**Tabulka 4.** Stupnice hodnotící fyzický vzhled semenáčků na konci pokusu.

Stupeň kondice	Vzhled na konci pokusu
1	odumřelá rostlina
2	živá rostlina, při posledním měření nevykazuje nárůst sledovaných charakteristik, v růžici je několik uschlých listů
3	živá rostlina, při posledním měření nevykazuje nárůst sledovaných charakteristik
4	živá rostlina, i při posledním měření vykazuje nárůst sledovaných charakteristik

## 2.5 Zpracování dat

Data byla analyzována v programu Statistika 5.1 pro Windows (viz Tabulka 5). Indexy kondice, listu, růžice a biomasy byly počítány v programu Microsoft Excel. Grafické zobrazení výsledků bylo zpracováno jak v programu Statistika 5.1 pro Windows, tak v programu Microsoft Excel. PCA analýza (Principal Component Analysis) byla provedena pomocí softwarového balíku CANOCO pro Windows, verze 4.0 (Ter Braak & Smilauer 1998), data nebyla před vlastní analýzou transformována. Grafický výstup byl upraven v programu CANODRAW 3.1 (Šmilauer 1992).

Všechna data byla před vlastní analýzou ve Statistice 5.1 pro Windows  $\log_{10}$ -transformována, aby soubor dat dosáhl normálního rozdělení a homogenity variancí.

Pro mnohonásobná porovnání byl používán Tukey HSD (Honest Significant Difference) test.

**Tabulka 5** Přehled používaných testů v programu Statistika 5.1 při řešení uvedených problémů, v závorce je odkaz na výsledky, kde je hodnocený problém podrobně rozveden

Použitý test	Hodnocený problém
2- cestná ANOVA	variabilita ve sledovaných morfometrických charakteristikách mezi jednotlivými druhy a mezi skupinami s různou intenzitou závlivky (3.1.1)  variabilita ve sledovaných morfometrických charakteristikách mezi extrémně úspěšným druhem, úspěšnými a neúspěšnými druhy v závislosti na intenzitě závlivky (3.1.3)
2- cestná ANOVA s opakovanými měřeními	variabilita v růstu listu a růžice v čase mezi jednotlivými druhy v závislosti na intenzitě závlivky (3.1.2)
Kruskal-Wallis	variabilita v distribuci stupňů kondice mezi jednotlivými druhy a mezi skupinami s různou intenzitou závlivky (3.2.1)  porovnání distribuce stupňů kondice: mezi různě úspěšnými skupinami (3.2.2) mezi souborem severoamerických a jihoamerických pupalek (3.2.3) mezi souborem pupalek a domácí divizny malokvětě (3.2.3.4)



### 3. Výsledky

#### 3.1 Morfometrické charakteristiky

##### 3.1.1 Hodnoty morfometrických charakteristik v závislosti na intenzitě zálivky

Byla zjištěna variabilita ve všech měřených morfometrických charakteristikách (délka nejdelšího listu, průměr růžice, hmotnost biomasy) jak mezi jednotlivými druhy, tak mezi zálvkami (viz Tabulka 6). Pro každou charakteristiku platilo, že jedinci podrobení velkému stresu nabývaly nejmenších hodnot, naopak jedinci kontroly nejvyšších hodnot, jedinci vystavení malému stresu nabývaly středních hodnot (Tukey HSD,  $p \ll 0,001$ ). Průkazná byla také interakce zálivky a druhu, z čehož vyplývá jednotlivé charakteristiky jednotlivých druhů se lišily v odpovědi na intenzitu zálivky.

**Tabulka 6** Vztahy mezi jednotlivými druhy, typem zálivky a sledovanými charakteristikami, 2-cestná ANOVA, jako nezávislé faktory byly zadány zálivka a druh, jsou znázorněny hodnoty testovací statistiky F, dosažená hladina významnosti p.

Znak	Zálivka		Druh		Interakce	
	F	p	F	p	F	p
Délka listu	373,08	$\ll 0,001$	78,02	$\ll 0,001$	2,65	$\ll 0,001$
Průměr růžice	347,61	$\ll 0,001$	20,05	$\ll 0,001$	3,20	$\ll 0,001$
Biomasa	476,30	$\ll 0,001$	10,66	$\ll 0,001$	2,11	$< 0,01$

Výrazně nejdelší délky listů byly naměřeny u druhu *O. odorata*, naopak nejmenší délky listů byly vysledovány u druhů *O. rosea* a *O. speciosa*, což je způsobeno odlišným růstem (viz 3.1). Oba tyto druhy se délkou listu odlišovaly od ostatních druhů (Tukey HSD test,  $p \ll 0,001$ ). Největší průměry růžice vykazoval opět druh *O. odorata*, za ním následovaly druhy *O. pycnocarpa* a *O. ammophila*. Nejvíce biomasy vyprodukoval druh *Verbascum thapsus*, také se v této charakteristice lišil od všech ostatních druhů (Tukey HSD test,  $p \ll 0,001$ ). Nejméně biomasy vytvořily druhy *O. rosea* a následně *O. odorata*, ačkoliv v délce listu i v průměru růžice dosahoval tento druh enormně vysokých hodnot, jimiž se odlišoval od všech ostatních druhů (Tukey HSD test,  $p \ll 0,001$ ) (viz Obr. 1).

##### 3.1.2 Růst listu a růžice v čase

Byla zjištěna variabilita ve vývoji růžice a listu v čase jak mezi jednotlivými druhy, tak mezi zálvkami (viz Tabulka 7), i interakce času, zálivky a druhu byla průkazná,

z čehož je zřejmé, že délka listu nebo průměr růžice v čase se lišila mezi druhy i mezi zálivkami. Průběh růstu obou sledovaných charakteristik probíhal u všech druhů přibližně stejně, přičemž platilo, že křivky růstu byly u všech druhů vzhledem k ose y (délka nebo průměr v cm) seřazeny vzestupně se vzrůstající intenzitou zálivky (viz Obr. 2). Křivky byly od sebe vzdáleny přibližně stejnou měrou, tomuto trendu se očividně vymykaly druhy *Verbascum thapsus* a *O. moravica* (viz Obr. 2g, Obr. 2j), když hodnoty jedinců podrobených velkému i malému stresu byly podobné.

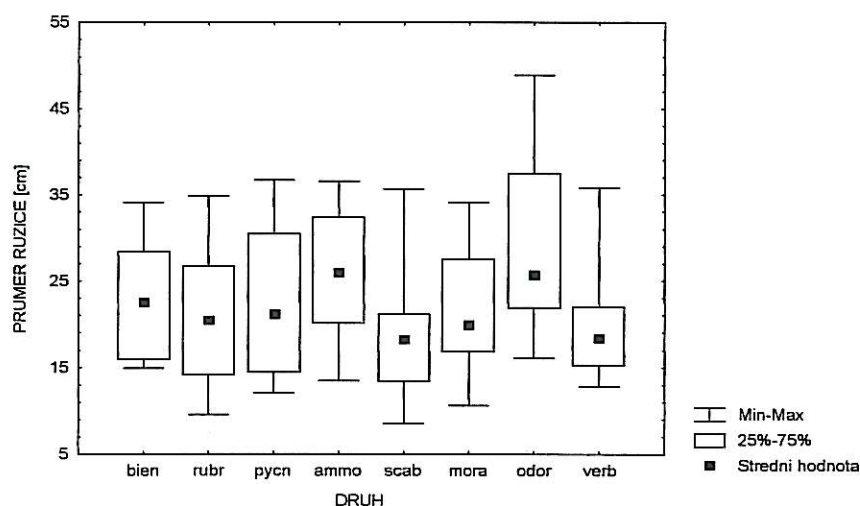
Na počátku pokusu (přibližně během prvních tří měření) narůstaly délky listů i průměry růžice u všech typů zásahů téměř stejnou měrou, až později měl narůst charakteristik u jedinců podrobených velkému stresu výrazně klesající tendenci. Ke konci pokusu (během posledních třech, čtyřech měření) byl nárůst hodnot mnohem pozvolnější, v mnoha případech již k růstu sledovaných charakteristik vůbec nedocházelo (viz Obr. 2).

**Tabulka 7** 2-cestná ANOVA s opakovanými měřeními, jako nezávislé proměnné byly zadány druh a zálivka.

	Čas		Interakce Čas*druh		Interakce čas*zálivka		Interakce čas*druh*zálivka	
	F	p	F	p	F	p	F	p
<b>Délka listu</b>	8892,77	<< 0,001	49,35	<< 0,001	268,56	<< 0,001	3,303	<< 0,001
<b>Průměr růžice</b>	11086,56	<< 0,001	69,94	<< 0,001	303,00	<< 0,001	4,89	<< 0,001

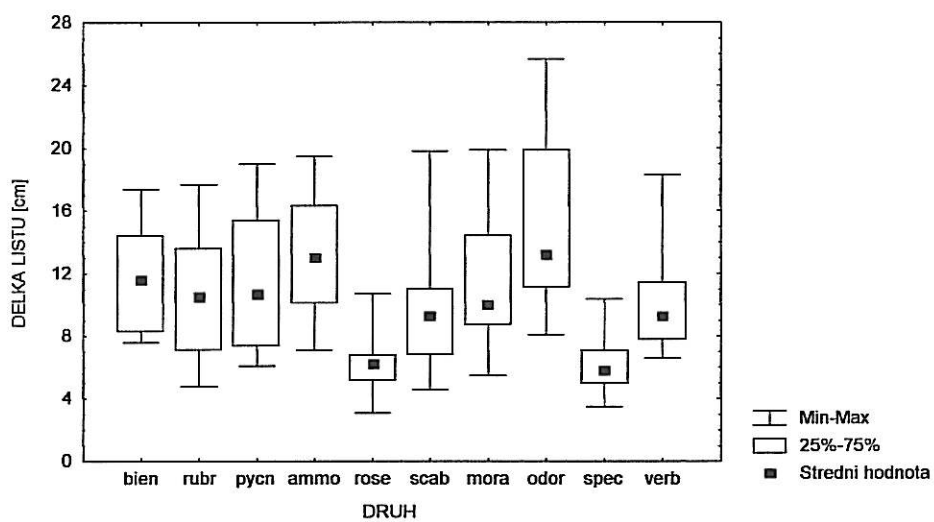
**Obr. 1** Variabilita v průměru růžice (**Obr. 1a**), v délce listu (**Obr. 1b**) a v množství vyprodukované biomasy (**Obr. 1c**) mezi jednotlivými druhy. Druhy jsou seřazeny sestupně podle úspěšnosti zleva doprava na základě práce Míhulka & Pyšek (2001). Legenda: bien – *O. biennis*, rubr – *O. rubricaulis*, pycn – *O. pycnocarpa*, ammo – *O. ammophila*, rose – *O. rosea*, scab – *O. scabra*, mora – *O. moravica*, odor – *O. odorata*, spec – *O. speciosa*, verb – *Verbascum thapsus*.

**Obr. 1a)**

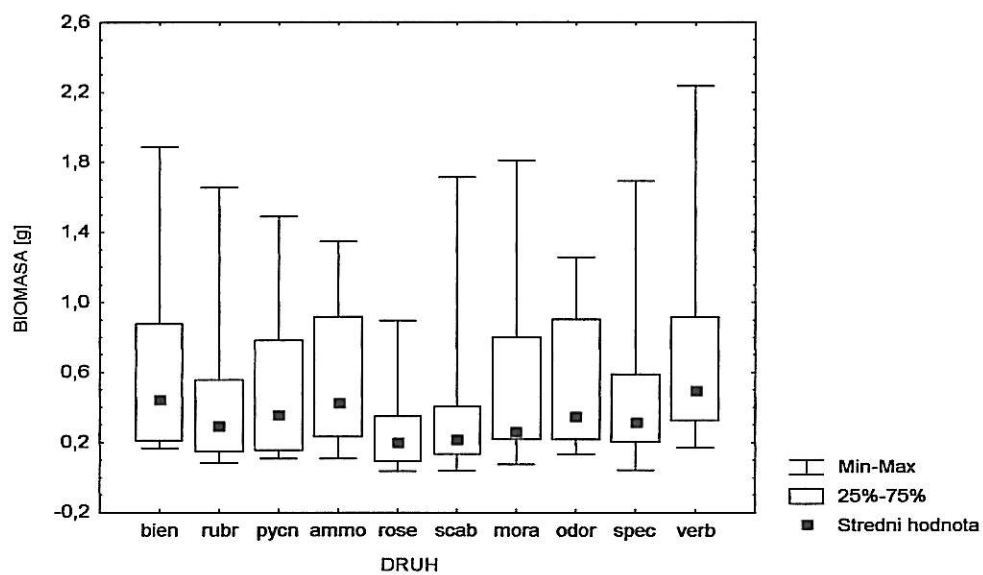




Obr. 1b)

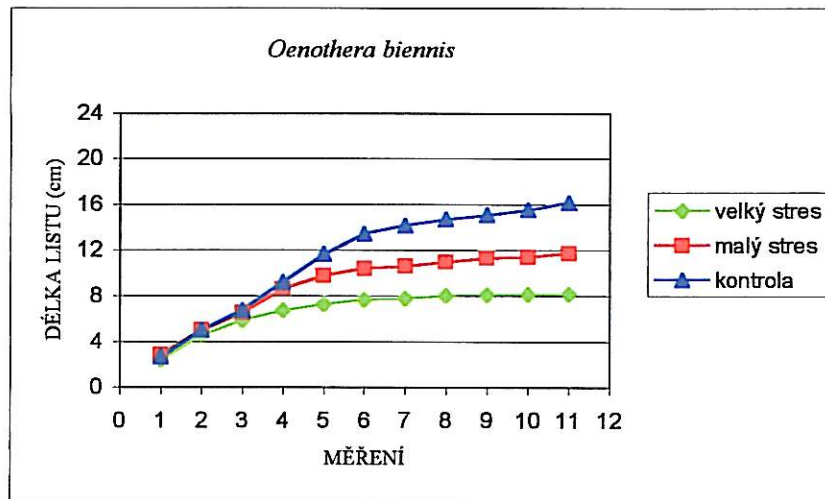


Obr. 1c)

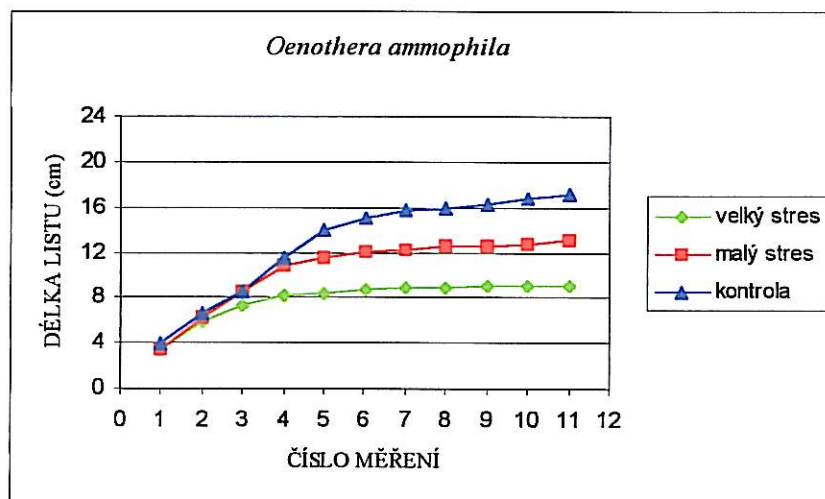


**Obr. 2** Růst listu v čase v závislosti na intenzitě zálivky u jednotlivých druhů r. *Oenothera* a u druhu *Verbascum thapsus*, v grafu jsou u každé měření vyneseny průměrné hodnoty jedinců s příslušným typem zásahu (n = 10). Jednotlivá měření probíhala v třídních intervalech.

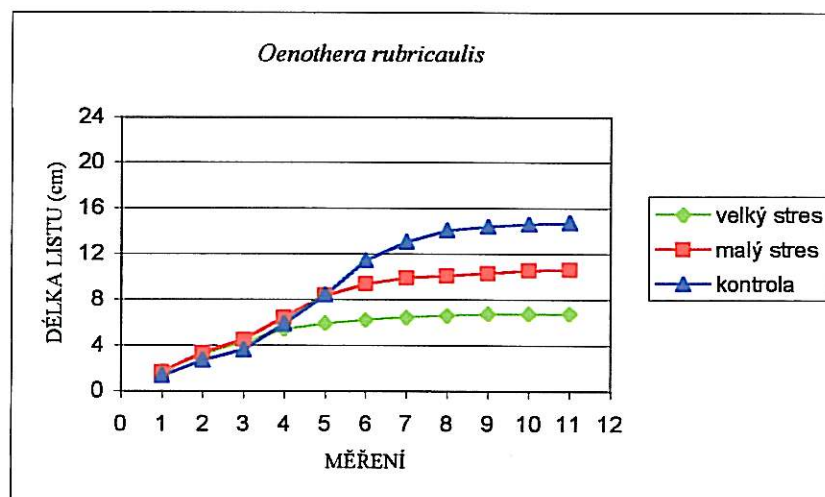
**Obr. 2a**



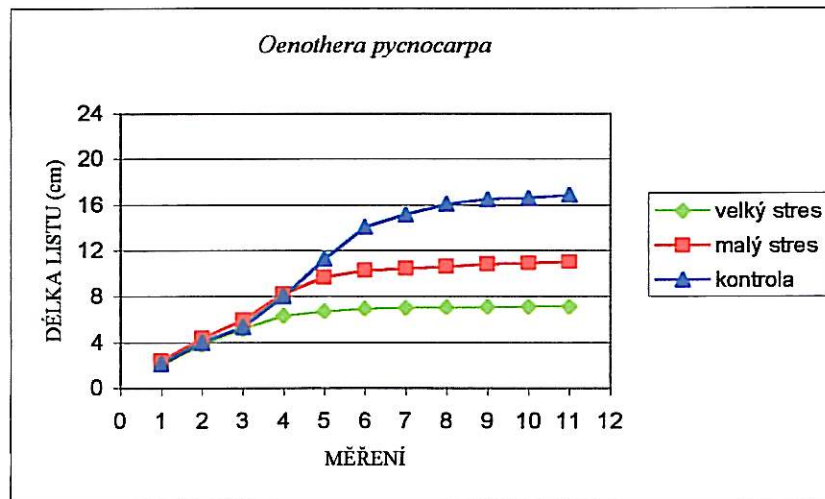
**Obr. 2b**



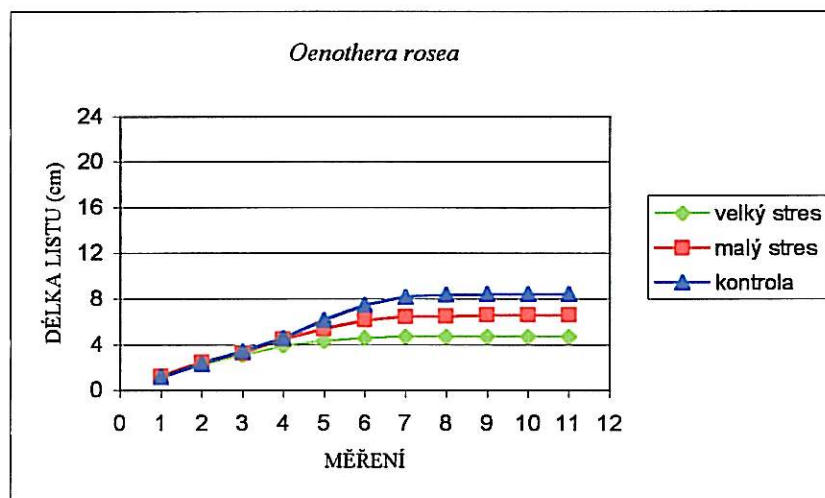
**Obr. 2c**



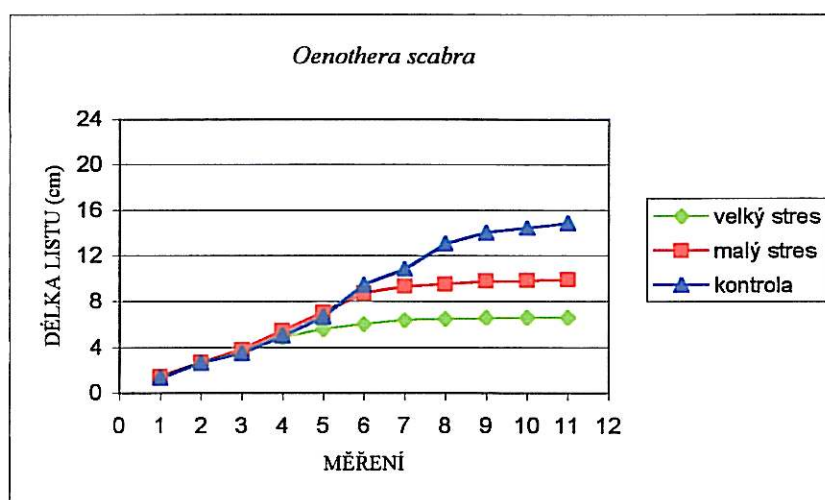
Obr. 2d



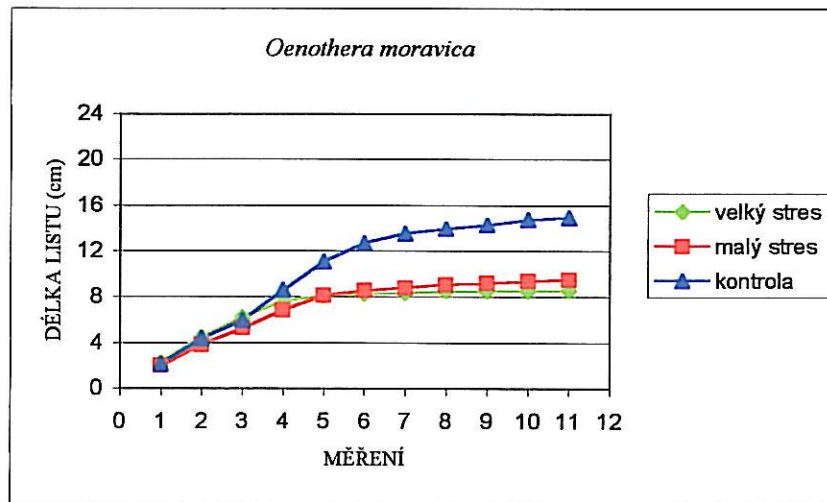
Obr. 2e



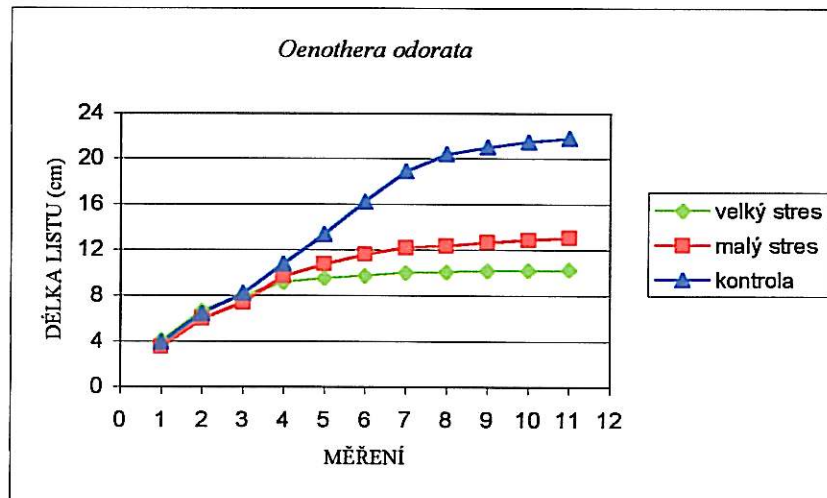
Obr. 2f



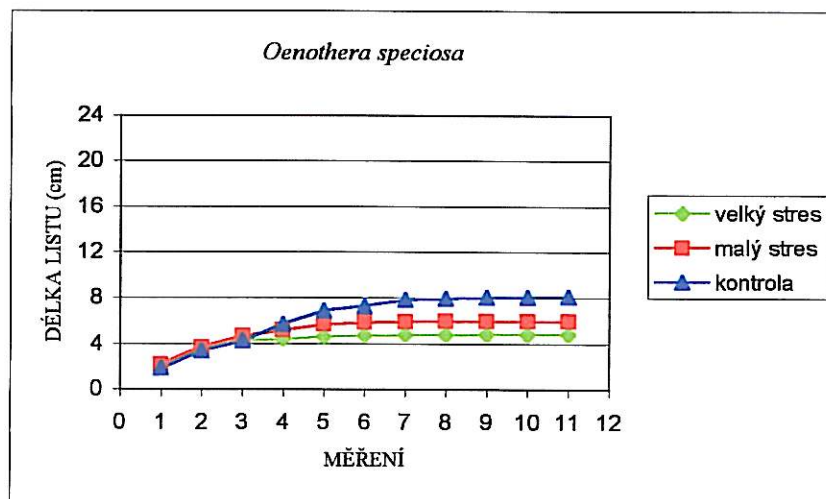
Obr. 2g



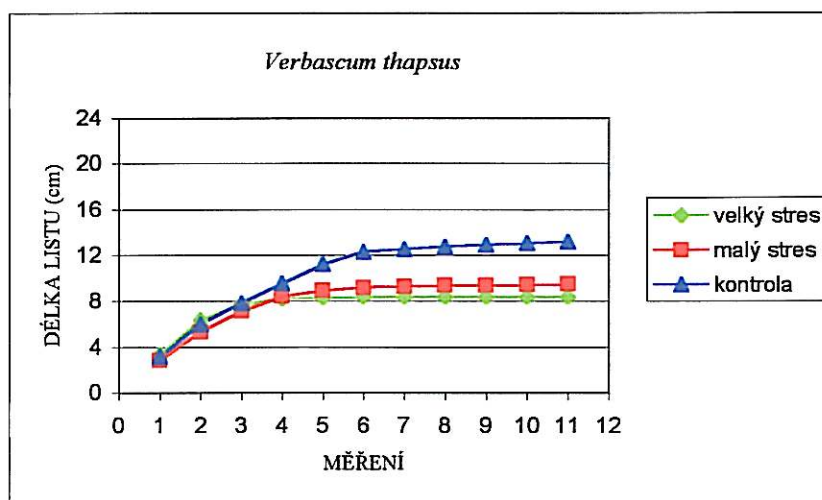
Obr. 2h



Obr. 2i



Obr. 2j)



### 3.1.3 Hodnoty morfometrických charakteristik v závislosti úspěšnosti druhů

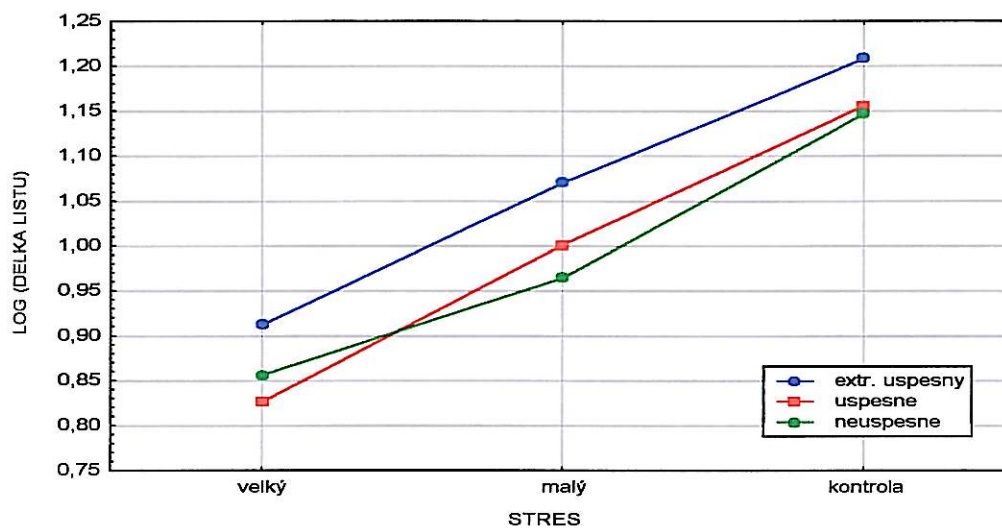
Z této analýzy byl vyloučen druh *Verbascum thapsus*, neboť jsou zde srovnávány charakteristiky druhů r. *Oenothera* v závislosti na jejich úspěšnosti při osídlování nových území. Byly zjištěny průkazné rozdíly v délkách listů a množství vyprodukované biomasy mezi skupinami s různou úspěšností. Průměry růžic se průkazně neodlišovaly (viz Tabulka 8). Nejdelší listy stejně jako největší hodnoty biomasy byly pozorovány u nejúspěšnější skupiny (Tukey HSD test,  $p \ll 0,001$ ), zbývající dvě skupiny se mezi sebou nelišily. Ačkoliv průměry růžic jednotlivých skupin se mezi sebou průkazně neliší, je zde trend, že největší růžice tvoří extrémně úspěšná skupina, střední velikosti narůstaly růžice neúspěšné skupiny. Interakce úspěšnosti a zálivky nebyly průkazné v žádném případě, měřené charakteristiky různě úspěšných skupin se příliš nelišily v reakci na různou intenzitu zálivky (viz Obr. 3).

**Tabulka 8** Vztah mezi úspěšností, typem zálivky a sledovanými charakteristikami, pro délku listu, průměr růžice a biomasa spočítána 2-cestná ANOVA, jako nezávislé faktory byly zadány zálivka a druh, jsou znázorněny hodnoty testovací statistiky F a dosažená hladina významnosti p.

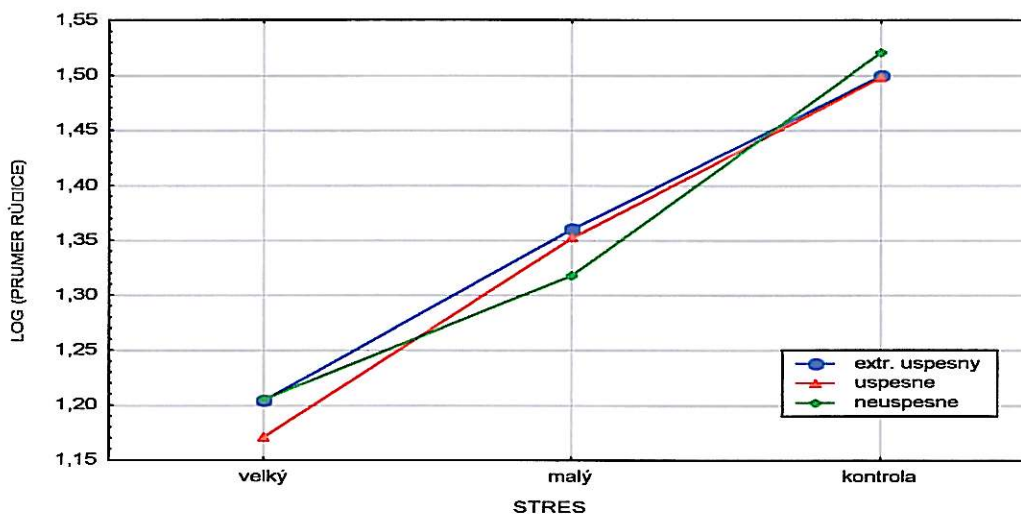
	Úspěšnost		Úspěšnost*Zálivka	
	F	p	F	p
Délka listu	3,3793	0,0357	0,6350	0,6380
Průměr růžice	0,3324	0,7176	1,4980	0,2045
Biomasa	9,0365	$\ll 0,001$	0,7008	0,5921

**Obr. 3** Reakce charakteristik (list – Obr. 3a; růžice – Obr. 3b; biomasa – Obr. 3c) různých úspěšných druhů v rámci skupiny (skupiny: extr. úspěšný druh, úspěšné druhy, neúspěšné druhy; viz Tab. 3) na intenzitu závlivky.

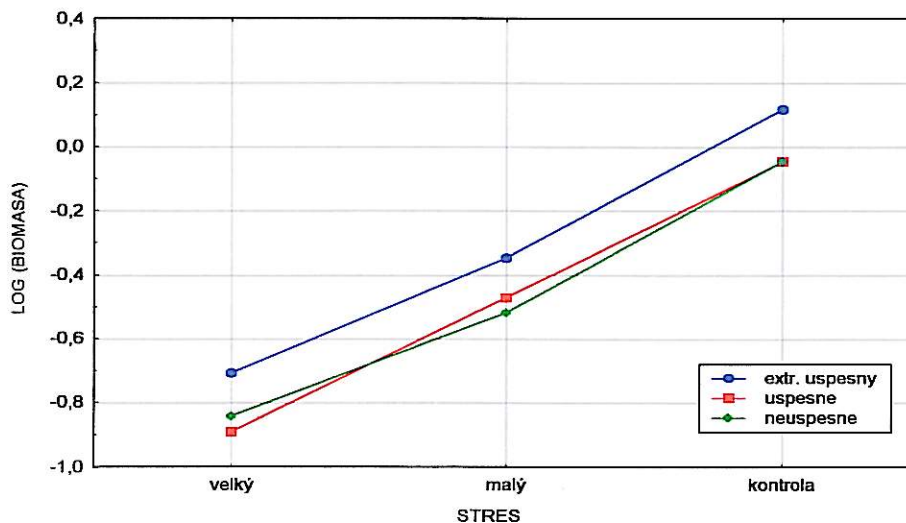
**Obr. 3a**



**Obr. 3b**



**Obr. 3c**





## 3.2 Stupeň kondice

### 3.2.1 Stupeň kondice v závislosti na intenzitě zálivky

Byla zjištěna variabilita v distribuci stupňů kondice mezi zálivkami i mezi druhy (viz Tabulka 9). Vždy platilo, že jedinci podrobení velkému stresu nabývaly nejnižších stupňů kondice, naopak jedinci kontroly nejvyšších stupňů kondice, jedinci vystavení malému stresu nabývaly středních hodnot (st. č. 1 nejhorší, viz 2.4) (viz Obr. 4). Jako nejodolnější druh s nejvyššími stupni kondice se překvapivě jevil neúspěšný druh *O. odorata*, dále vysoké hodnoty vykazovaly *O. biennis* a *O. ammophila*. Na opačném pólu stály druhy *O. speciosa* a *Verbascum thapsus* (viz Obr. 5).

**Tabulka 9** Závislost stupně kondice na intenzitě zálivky. Byl spočítán neparametrický Kruskal – Wallisův test, je znázorněna hodnota testovací statistiky H a dosažená hladina významnosti p.

	Zálivka		Druh	
	H	p	H	p
Stupeň kondice	129,07	<<0,001	56,61	<<0,001

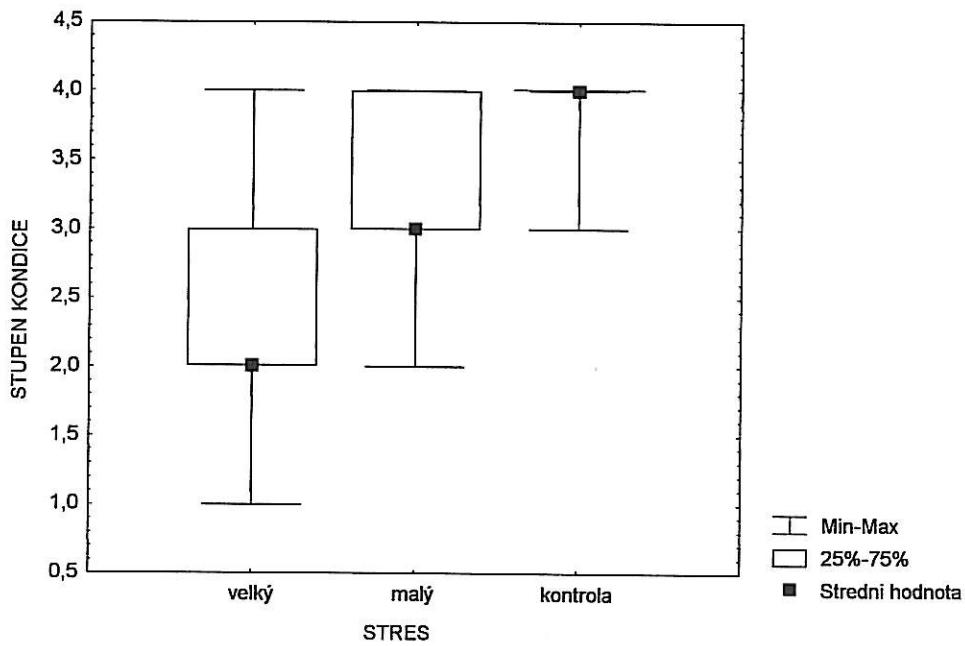
### 3.2.2 Stupeň kondice v závislosti na úspěšnosti druhů

Z této analýzy byl opět vyloučen druh *Verbascum thapsus*, neboť jsou zde srovnávány stupně kondice druhů r. *Oenothera* v závislosti na jejich úspěšnosti při osídlování nových území. Ačkoliv vztah vyšel statisticky neprůkazný (Kruskal – Wallis;  $H = 3,021$ ,  $p = 0,221$ ), v grafickém znázornění se objevuje trend, že hodnoty stupňů kondice klesají s úspěšností (viz Obr. 6), u nejúspěšnější skupiny byl nejčastěji zastoupen stupeň kondice č. 4, zatímco u neúspěšných druhů se vyskytoval méně často.

### 3.2.3 Stupeň kondice v závislosti na původu druhu

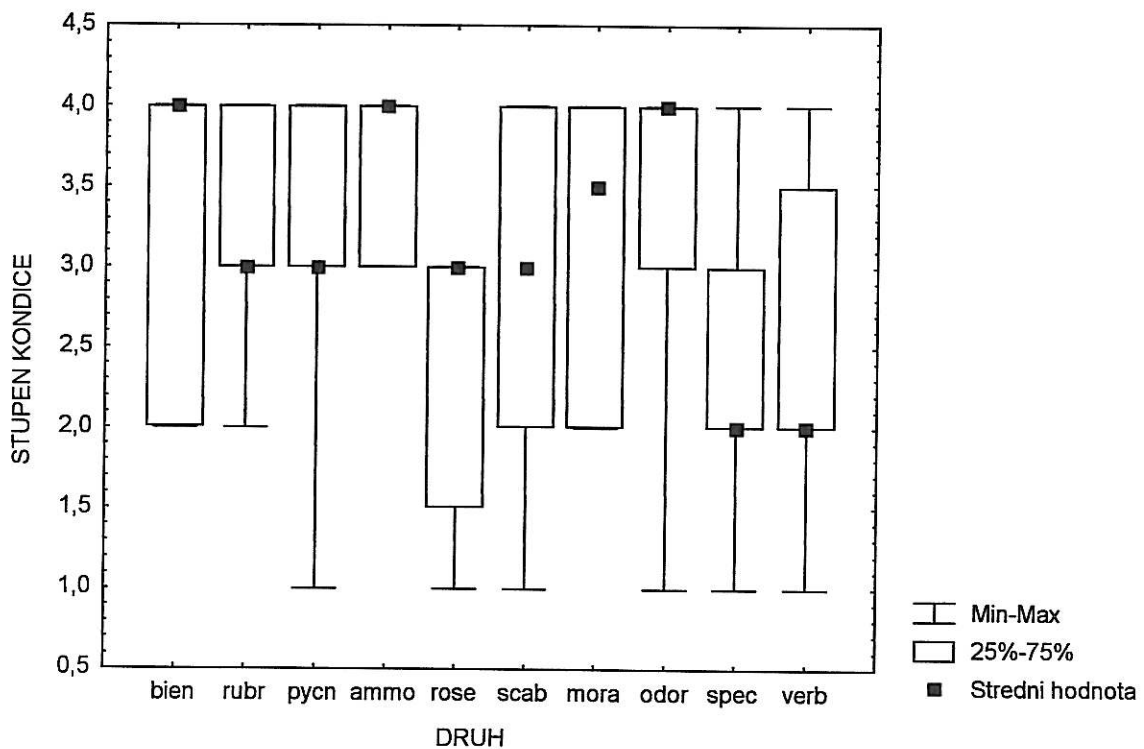
Pupalky ze střední a Jižní Ameriky by mohly být méně odolnější než jejich příbuzní ze Severní Ameriky, poněvadž středoamerické a jihoamerické pupalky preferují v Evropě vlhčí oblasti s oceánickým klimatem. K otestování tohoto předpokladu byl porovnán soubor stupňů kondice severoamerických pupalek se souborem stupňů kondice středoamerických a jihoamerických pupalek. Vztah mezi původem druhu a jeho stupni kondice se nepotvrdil (Kruskal – Wallis;  $H = 0,714$ ,  $p = 0,398$ ).

**Obr. 4** Distribuce stupňů kondice všech studovaných druhů v závislosti na intenzitě závlivy.

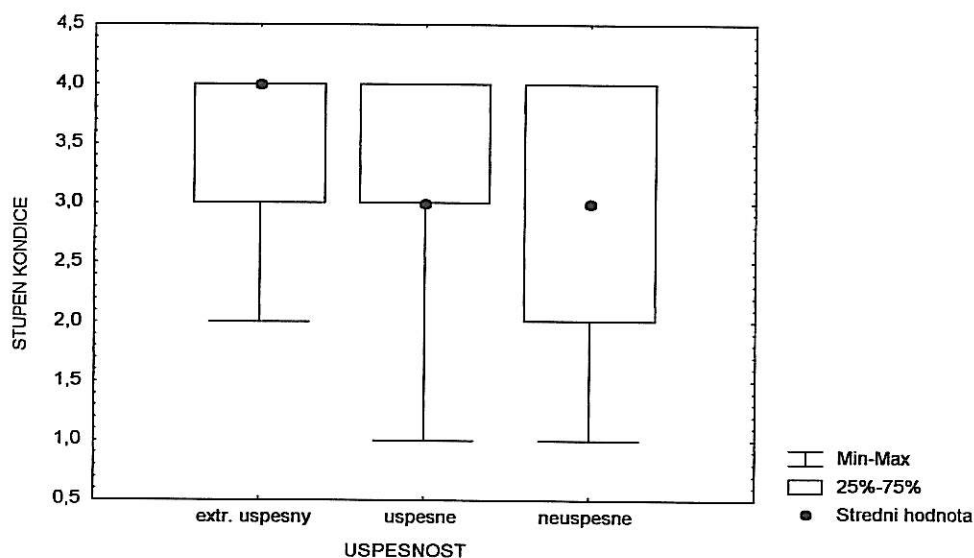


**Obr. 5** Distribuce stupňů kondice jednotlivých druhů, stupeň 1 nejhorší (semenáček nepřežil), stupeň 4 nejlepší (viz 2.4).

Legenda: bien – *O. biennis*, rubr – *O. rubricaulis*, pycn – *O. pycnocarpa*, ammo – *O. ammophila*, rose – *O. rosea*, scab – *O. scabra*, mora – *O. moravica*, odor – *O. odorata*, spec – *O. speciosa*, verb – *Verbascum thapsus*.



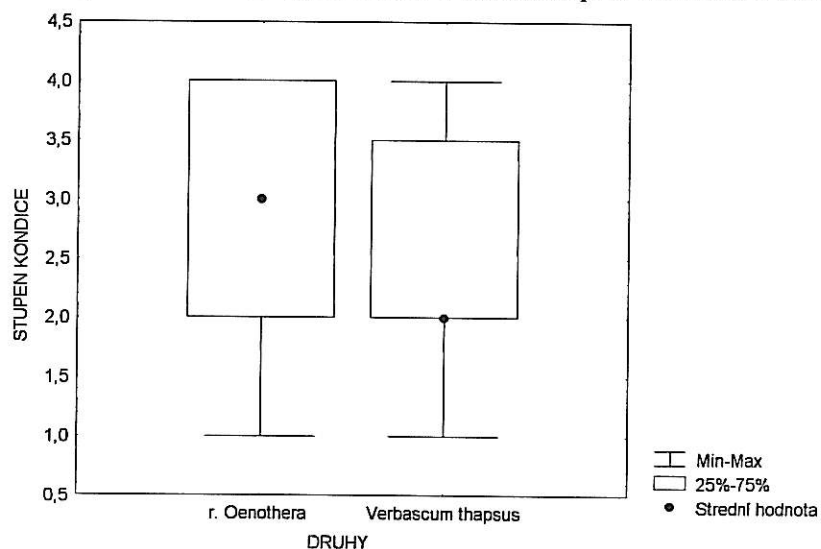
**Obr. 6** Distribuce stupňů kondice různě úspěšných skupin (skupiny: extr. úspěšný druh, úspěšné druhy, neúspěšné druhy; viz Tab. 3). Kategorie úspěšnosti klasifikovány podle práce Mihulka & Pyšek (2001).



### 3.2.4 Porovnání stupňů kondice domácího druhu *Verbascum thapsus* a zavlečených druhů r. *Oenothera*

Aby bylo možné říci, že pupalky jsou odolné vůči suchu alespoň do té míry, že jsou odolnější než jejich domácí ekologický ekvivalent *Verbascum thapsus*, byla provedena analýza, zda se liší distribuce stupňů kondice mezi zavlečenými a domácím druhem. Testované soubory se lišily (Kruskal – Wallis;  $H = 6,86$ ,  $p < 0,01$ ). U pupalek byly vyšší stupně kondice zastoupeny hojněji, též střední hodnota byla vyšší (viz Obr. 7).

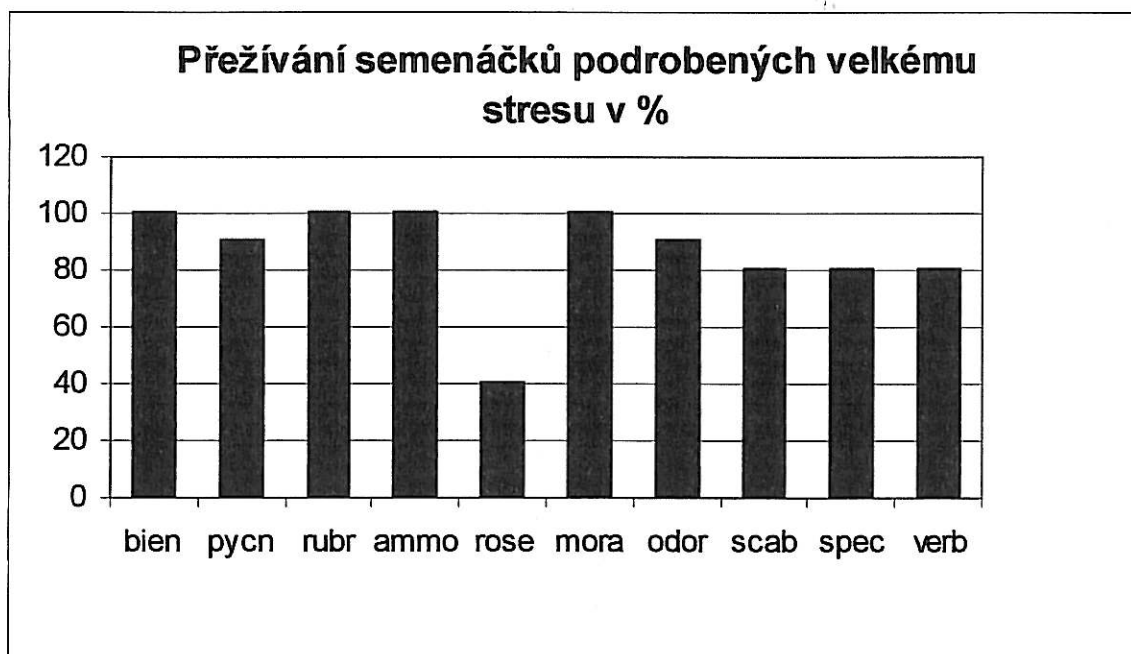
**Obr. 7** Distribuce stupňů kondice u domácího druhu *Verbascum thapsus* a u druhů r. *Oenothera*.



### 3.3 Úmrtnost semenáčků

Odumřelé semenáčky, tedy takové, které byly na konci pokusu ohodnoceny stupněm kondice č. 1, se vyskytovaly pouze ve skupině jedinců podrobených velkému stresu. Ve skupině jedinců vystavených malému stresu a u jedinců kontroly byla úmrtnost semenáčků nulová. Nejvíce seschlých semenáčků bylo zaznamenáno u druhu *O. rosea* a sice 6 z 10, naopak nejlépe na tom byly druhy *O. biennis*, *O. rubricaulis*, *O. ammophila*, *O. moravica* s nulovou úmrtností semenáčků (viz Obr. 8). Průměrná úmrtnost semenáčků u r. *Oenothera* byla 13,3 %, u domácího druhu *Verbascum thapsus* byla 20 %.

**Obr. 8** Přežívání semenáčků podrobených velkému stresu. Druhy jsou seřazeny zleva doprava s klesající úspěšností při osidlování nových území. Úspěšnost klasifikována podle práce Mihulka & Pyšek (2001). Legenda: bien – *O. biennis*, rubr – *O. rubricaulis*, pycn – *O. pycnocarpa*, ammo – *O. ammophila*, rose – *O. rosea*, scab – *O. scabra*, mora – *O. moravica*, odor – *O. odorata*, spec – *O. speciosa*, verb – *Verbascum thapsus*.



### 3.4. Index listu, růžice, biomasy, kondice

#### 3.4.1 Rozdíly mezi jednotlivými druhy

Pro každou sledovanou charakteristiku každého druhu byl spočítán index listu, růžice, biomasy, kondice (viz Tabulka 10). Hodnota každého indexu vypovídá, do jaké míry byl daný druh schopen vypořádat se stresem podmíněným nedostatečnou závlivkou -

čím větší hodnota indexu, tím méně byl druh v dané charakteristice (průměr růžice ad.) ovlivněn intenzitou zálivky.

**Tabulka 10** Hodnoty jednotlivých indexů. Druhy jsou seřazeny sestupně vzhledem k jejich úspěšnosti, jednotlivé kategorie jsou odděleny dvojitou čarou (v pořadí skupin extr. úspěšný druh, úspěšné druhy, neúspěšné druhy; viz Tab. 3) Kategorie úspěšnosti klasifikovány podle práce Mihulka & Pyšek (2001). Nejvyšší hodnota indexu ve své kategorii je vyznačena silně.

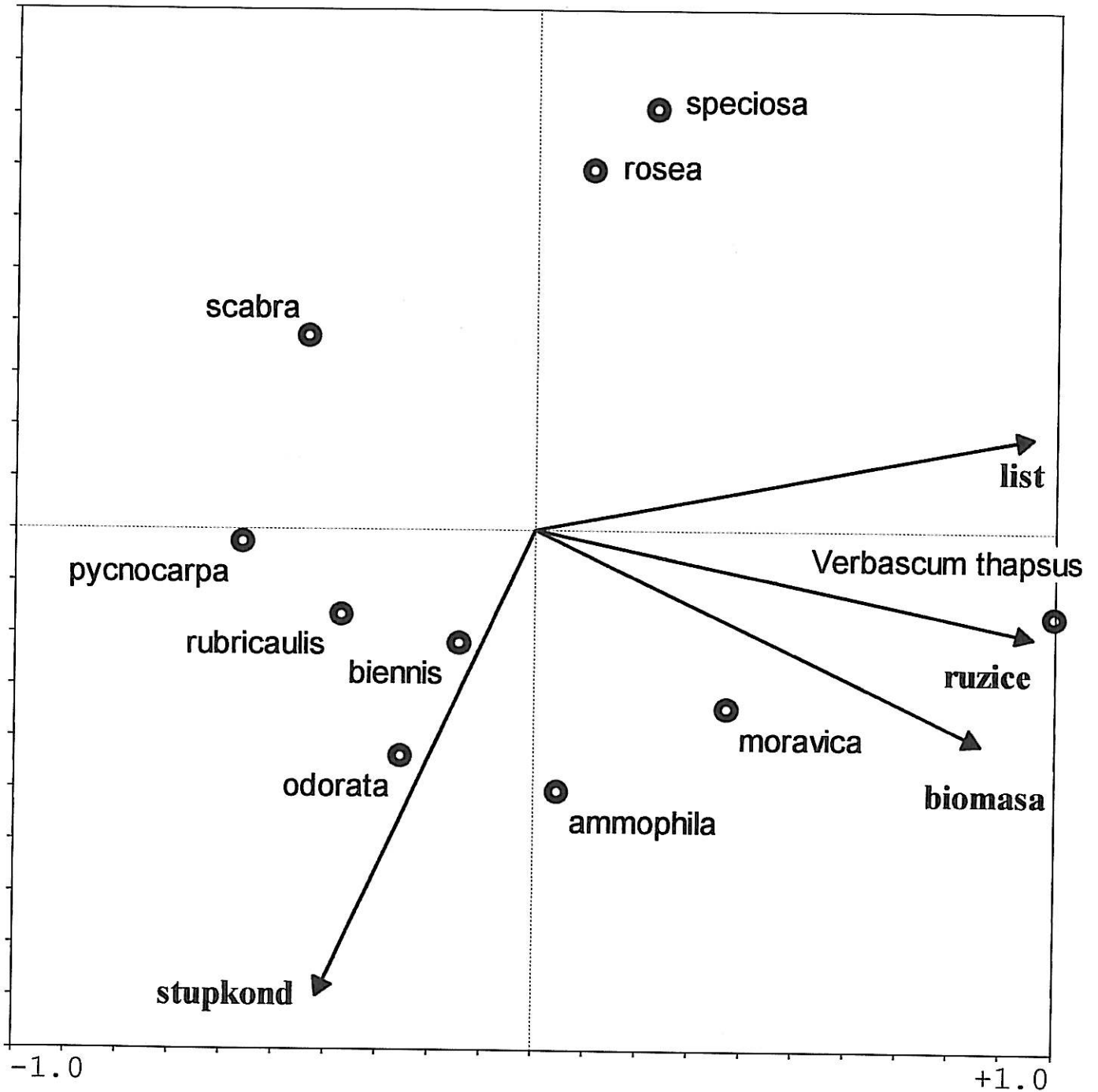
Druh	Index listu	Index růžice	Index biomasy	Index kondice
<i>O. biennis</i>	0,51	0,51	0,15	3,41
<i>O. rubricaulis</i>	0,46	0,46	0,14	3,38
<i>O. pycnocarpa</i>	0,42	0,43	0,13	3,26
<i>O. ammophila</i>	0,53	0,54	0,18	<b>3,62</b>
<i>O. rosea</i>	0,56	-	0,14	2,36
<i>O. moravica</i>	0,57	0,59	0,20	3,3
<i>O. odorata</i>	0,47	0,47	0,18	3,57
<i>O. scabra</i>	0,45	0,45	0,11	2,83
<i>O. speciosa</i>	0,30	-	0,15	2,54
<i>V. thapsus</i>	<b>0,64</b>	<b>0,63</b>	<b>0,31</b>	2,64

Z tabulky je zřejmé, že nejvyšší hodnoty indexů všech morfometrických charakteristik vykazoval druh *Verbascum thapsus*, podobně dobře na tom byl druh *O. moravica*, oba druhy ale naopak měly relativně nízké indexy kondice, což platí především pro *Verbascum thapsus*. Nejlépe z hlediska velikosti indexů kondice dopadly druhy *O. ammophila*, *O. odorata* a *O. biennis*, naopak nejhůře na tom byly druhy *O. rosea* a *O. speciosa*. Pro posledně jmenované dva druhy není v tabulce uveden index růžice, neboť tyto vytrvalé druhy růžici netvoří.

### 3.4.2 PCA diagram

PCA digram (Obr. 8) ukazuje vztah mezi jednotlivými druhy a uvažovanými indexy pro list, růžici, biomasu a kondici. První dvě ordinační osy vysvětlují 94 % variability datového souboru. Z obrázku můžeme vyčíst, že pro skupinu úspěšných druhů (*O. biennis*, *O. ammophila*, *O. pycnocarpa* a *O. rubricaulis*) a pro neúspěšný druh (*O. odorata*) platí, že jejich indexy kondice jsou málo ovlivňovány intenzitou zálivky. O vzájemně korelovaných indexech listu, růžice a biomasy druhů *O. moravica* a *Verbascum thapsus* můžeme říct, jsou málo ovlivňovány intenzitou zálivky.

**Obr. 8** PCA diagram vyjadřující vztah mezi jednotlivými druhy a uvažovanými indexy pro list, růžici, biomasu a kondici. Šipky znázorňují sledované indexy (list – index listu; růžice – index růžice; biomasu – index biomasy; stupkond – index kondice), kolečka představují studované druhy.



#### 4. Diskuze

R. *Oenothera* bývá často spojován s odolností vůči suchu, Hall *et al.* (1988) dokonce uvádí, že nejdůležitější faktor pro úspěšné šíření druhu *O. biennis* je právě tolerance

*ambrosie!*



k nedostatku vody. Přesto nebyla tato vlastnost nikdy testována. Pouze Syokyu *et al.* (1974) a Izzo & Muratore (1997) studovali vliv půdní vlhkosti na růst *O. biennis* a především na produkci semen a kvalitu pupalkového oleje, který se ze semen získává. Přes zaměření studie došli k zajímavým ekologickým závěrům. Podobně jako v této práci jedinci kontroly, tj. zalévání standardním množstvím vody, nabývali nejvyšších hodnot, co se týče množství biomasy apod. Výrazně menší hodnoty byly zjištěny pouze u jedinců vystavených vodnímu deficitu na úrovni 15 % polní kapacity (Izzo & Muratore 1997). V mé studii docházelo k výraznému snížení hodnot a k usychání semenáčků pouze během zásahu velký stres s množstvím závlivky na úrovni 7,5 % polní kapacity.

Co se týče hodnot sledovaných morfometrických charakteristik, tak rekordmanem byla *O. odorata*, jež měla daleko nejdelší listy, odtud i největší průměry růžice. Toto může být dáno faktem, že list roste do délky na úkor šířky, šířka listu byla oproti ostatním „růžicovým“ druhům třetinová až čtvrtinová, to se odráží v malém množství vyprodukované biomasy. Nejkratší listy byly zjištěny u vytrvalých druhů *O. rosea* a *O. speciosa*, což je způsobeno budováním lodyhy již v prvním roce a zakládáním většího počtu kratších listů. Největším producentem biomasy byl jednoznačně druh *Verbascum thapsus*. Obecně je vysoká produkce pozitivně korelována se schopností kompetice a také zdatností rostliny (Harper 1977). Vysoká produkce biomasy druhu *Verbascum thapsus* bude pravděpodobně ovlivněna vlastnostmi listů, které jsou mnohem tlustší a masivnější než v případě r. *Oenothera*.

Podle práce Gross (1981) můžeme pro druhy *O. biennis* a *Verbascum thapsus* na základě průměrů růžic usuzovat, zda přežijí do dalšího roku (viz Tabulka 11). I v tomto porovnání se zavlečený r. *Oenothera* (konkrétně druh *O. biennis*) jeví odolnější vůči suchu než jeho domácí ekologický ekvivalent *Verbascum thapsus*, neboť všechny růžice *O. biennis* nezávisle na intenzitě závlivky byly větší než 14,5 cm, tzn. podle práce Gross (1981) by všechny semenáčky do příštího roku přežily a vykvetly. U druhu *Verbascum thapsus* není situace tak jednoznačná, jelikož naměřené hodnoty spadají podle studie Gross (1981) do více kategorií (viz Tabulka 11). Nejčastější byly velikosti růžice v rozmezí 15,5 – 25,4 cm, menší resp. větší hodnoty jsou povětšinou záležitostí jedinců vystavených velkému resp. žádnému stresu.

Pupalky se ukázaly být odolné vůči suchu minimálně v tom smyslu, že jsou odolnější než jejich domácí ekologický ekvivalent *Verbascum thapsus*. Otázkou zůstává, jak by vypadal index kondice a úmrtnost semenáčků tohoto druhu, pokud bychom testovali jedince z havajských populací. Neboť podobně jako jsou americké pupalky zavlékány do Evropy, je evropská divizna malokvětá zavlékána do Ameriky (Gross & Werner 1978). V Severní Americe se stala druhem zplanělým až invazním např. na Havajských ostrovech (Juvik & Juvik 1992). Tvoří zde rozsáhlé monotypické porosty schopné vytlačit původní vegetaci, dorůstá do výšky téměř 4 m (oproti přibližně poloviční výšce v Evropě) (Pyšek & Tichý 2001).

**Tabulka 11** Podle Gross (1981). Jsou ukázány pravděpodobnosti, zda růžice nepřežije do dalšího roku, zda zůstane ve vegetativním stavu nebo zda vykvete v závislosti na dosaženém průměru růžice.

	Průměr růžice v cm	Pravděpodobnost		
		Nepřežití	Vegetativní stav	Generativní stav
<i>O. biennis</i>	> 14,5	0	0	1
<i>Verbascum thapsus</i>	5,5 - 15,4	0,64	0,24	0,12
	15,5 - 25,4	0,27	0,08	0,65
	25,5 - 35,4	0,20	0	0,80

Studované druhy reagovaly na stres z nedostatku vody odlišným způsobem. Buď měly nízké indexy listu, růžice a biomasy (tzn. zálivka výrazně ovlivňovala naměřené hodnoty těchto charakteristik – v hodnotách byly zjištěny velké rozdíly mezi jedinci kontroly a mezi jedinci vystavenými velkému stresu), ale zato nízkou úmrtnost semenáčků, vysoké stupně kondice a s tím spojenou vysokou hodnotu indexu kondice (tzn. zálivka příliš neovlivňovala distribuci stupňů kondice popisujících fyzický vzhled semenáčků na konci pokusu – jedinci kontroly i jedinci vystavení velkému stresu nabývaly obdobných hodnot) např. *O. ammophila*, *O. biennis*. Anebo byly hodnoty úmrtnosti semenáčků a indexů kondice podprůměrné a zároveň byly pozorovány nejvyšší hodnoty indexů listu, růžice a biomasy např. *Verbascum thapsus*. Uvedené chování může být vysvětleno odlišným vyrovnáváním se s nedostatkem vody. U r. *Oenothera* se můžeme domnívat, že jedinci vystavení stresu z nedostatku vody narůstají menších velikostí než jedinci kontroly, avšak mohou být schopni přežívat větší nedostatek vody než druh *Verbascum thapsus*, u něhož můžeme soudit, že se snaží udržovat poměrně konstantní hodnoty

sledovaných charakteristik, ovšem jen do bodu zlomu, kdy rostlina pravděpodobně hyne, kdežto druhy r. *Oenothera* intenzitu stresu v bodě zlomu přežívají.

Ohledně zvolené metodiky by bylo zřejmě lepší snížit množství závlivky, aby se rozdíl v odolnosti projevily ještě markantněji, vhodné by také bylo použít stupnici pro vyjádření kondice semenáčků na konci pokusu s širším rozpětím. Např. Tyree *et al.* (2002) si odvodil 5 stupňů pouze pro posouzení poškozených jedinců, rozeznával kategorie lehce povadlý, povadlý, silně povadlý, téměř uschlý a uschlý podle barvy a množství stočených listů. Bylo by zajímavé zavést do pokusu nejen různé úrovně závlivky, nýbrž i různě dlouhé intervaly, v nichž by závlivka probíhala viz práce Goergen & Daehler (2002), Sack & Grubb (2002). Používá se také metody, kdy se na začátku pokusu závlivka zcela zastaví a sleduje se přežívání semenáčků v čase, např. práce Thompson *et al.* (2000), Schütz *et al.* (2002).

Při porovnání stupňů kondice severoamerických a jihoamerických pupalek nebyly nalezeny žádné průkazné rozdíly. Toto může být ovlivněno skutečností, že ve studii byly zahrnuty pouze dva jihoamerické druhy (*O. rosea*, *O. odorata*), přičemž *O. rosea* vykazovala ve sledovaných charakteristikách výrazně podprůměrné hodnoty, zatímco *O. odorata* hodnoty nadprůměrné. Pouze o druhu *O. rosea* víme, že v Evropě preferuje území s oceánickým klimatem, o druhu *O. odorata* příslušné informace nemáme, neboť se zde ve volné přírodě nevyskytuje. Pokud by z těchto důvodů byla do analýzy zahrnuta jen *O. rosea*, mohli bychom říct, že druhy r. *Oenothera* obývající v Evropě oblasti s oceánickým klimatem jsou ve srovnání s vnitrozemskými druhy méně odolné vůči suchu (Kruskal – Wallis;  $H = 17,48$  p << 0,001).

Z dosavadních prací studujících r. *Oenothera* ve smyslu odhalování úspěšných druhů a zdůvodnění příčin jejich úspěchů se rýsuje jistá mozaika stěžejních vlastností, které by mohly stát za úspěšným šířením v novém prostředí. Mihulka (2001) ve své komparativní studii uvádí, že počty lokalit jednotlivých druhů v ČR jsou korelovány s dvouletým životním cyklem, výškou rostliny a přirozeností stanoviště nebo hustotou silniční sítě. Práce Mihulka *et al.* (2003) řešila, zda vyšší produkce semen, malá semena a velká rychlost klíčení souvisí s úspěšností. Jako jediný prokazatelný prediktor invazivnosti se ukázalo být upřednostňování klíčení na světle. Také dlouhá životaschopnost semen v půdě může napomáhat úspěšnosti, jde o

jakousi adaptaci k šíření v čase (Gross & Werner 1982). Jako výhodná vlastnost by se do jisté míry mohla uplatňovat vegetativní regenerace. Hall *et al.* (1988) uvádí, že vegetativní reprodukce nebyla u druhu *O. biennis* zaznamenána. Martínková *et al.* (2004) přichází se studií, ve které byla u dvouletých narušovaných lodyh druhů *O. biennis* a *O. isleri* objevena schopnost vegetativní regenerace z kořenových pupenů. Krčmářová (2002) se ve své bakalářské práci zabývala fenotypovou plasticitou různých úspěšných druhů r. *Oenothera*. U úspěšných druhů např. u *O. biennis* nebo *O. erythrosepala* zjistila, že sledované charakteristiky (počet listů, průměr růžice) nejsou příliš ovlivňovány testovanými vlivy prostředí (přídavek živin, zastínění). Studované druhy r. *Oenothera* úspěšné při osidlování nových území byly schopny udržet si stabilizované hodnoty morfometrických charakteristik nezávisle na prostředí.

### Poznámky k jednotlivým druhům

#### *O. ammophila*, *O. pycnocarpa*, *O. rubricaulis*

Všechny 3 druhy jsou podle práce Mihulka & Pyšek (2001) považovány za úspěšné. Ve všech sledovaných hodnotách vykazovaly spíše průměrné až lehce nadprůměrné hodnoty, pouze u *O. ammophila* (z těchto 3 druhů byla zaznamenána na nejmenším počtu lokalit) byly zaznamenány vyšší indexy listu, růžice i biomasy, index kondice (3,62) byl dokonce ze všech testovaných druhů nejvyšší.

#### *O. biennis*

*O. biennis* jakožto nejúspěšnější studovaný druh bývá v Evropě v rámci r. *Oenothera* považována za invadéra číslo jedna. Ve sledovaných charakteristikách nedosahovala maximálních hodnot, nicméně vždy byly tyto hodnoty alespoň nadprůměrné. Zjištěný index kondice (3,41) je třetí nejvyšší, úmrtnost semenáčů vystavených velkému stresu byla nulová. Odtud můžeme usuzovat, že odolnost vůči suchu může být jednou z vřdčích vlastností vysvětlující úspěšnost druhu.

#### *O. moravica*

Hodnota indexu kondice byla spíše průměrná, avšak index listu, růžice a biomasy dosahoval téměř maximálních hodnot, stejně tak úmrtnost semenáčků byla nulová. Tento hybridogenní v 70-tých letech v Evropě vzniklý druh, který je zde doposud neúspěšný, což může být z důvodu nedostatku času, prokázal určitý potenciál pro šíření ve smyslu odolnosti vůči suchu.

### *O. odorata*

Podobně jako druh *O. moravica* patří k neúspěšným druhům, na rozdíl od něj se ani nevyskytuje ve volné přírodě. Jeho index kondice dosáhl druhé nejvyšší hodnoty (3,57), také index biomasy (0,18) byl nadprůměrný. Pokud dojde ke zplanění druhu, může mít vzhledem k odolnosti vůči suchu jisté předpoklady pro další šíření.

### *O. rosea*

*O. rosea* ačkoliv náleží ke druhům úspěšným, dopadla ve studii ve smyslu odolnosti vůči suchu nejhůře. Byla pozorována 60 %-ní úmrtnost semenáčků vystavených velkému stresu a nejnižší index kondice (2,36). Na druhou stranu je nutno uvést, že téměř všechny semenáčky, které přežily, koncem pokusu vykvetly. Index listu byl sice poměrně vysoký, avšak to bude pravděpodobně zkresleno. Pro druh je totiž typické více kratších listů, tudíž rozdíly mezi zálivkami nebudou tak vysoké. Pozorovanou nízkou odolnost můžeme snadno odůvodnit, neboť *O. rosea* preferuje vlhčí stanoviště, v Evropě se nejvíce vyskytuje v oblastech s oceánickým podnebím (Mihulka & Pyšek 2001) podobně jako v jižní Africe (Frean *et al.* 1997).

### *O. scabra*, *O. speciosa*

Oba druhy jsou v Evropě považovány za neúspěšné, čemuž odpovídají i zjištěné hodnoty jako nízké indexy kondice (2,83 a 2,54) a 20 %-ní úmrtnosti semenáčků. U jednoletého druhu *O. scabra* byly koncem pokusu zaznamenány poupata, avšak pouze u jedinců kontroly. Druh *O. speciosa* se ve střední Evropě vyskytuje pouze jako pěstovaná okrasná rostlina, jednou z překážek jeho zplanění a následného šíření může být upřednostňování přirozených stanovišť (Mihulka 2001).

Ze získaných výsledků bychom mohli usuzovat, že *r. Oenothera* by se svou prokázanou odolností vůči suchu mohl mít ambice pro intenzivnější šíření, pokud by v příštích letech následovala podobně horká a suchá léta jako v r. 2003. Mezivládní panel pro změnu klimatu (IPCC) předpovídá dlouhotrvající období sucha během letních měsíců (IPCC 2001). Tendence stanovišť v těchto extrémně suchých letech k vysychání by mohla vést k lokálnímu vymírání druhů náchylných k nedostatku vody a naopak k invazi druhů více odolných (Condit 1998).

## 5. Závěr

1) Jednotlivé semenáčky r. *Oenothera* se mezi sebou ve sledovaných charakteristikách lišily. Nejodolnější ze studovaných druhů byla *O. ammophila* s nulovou úmrtností semenáčků a indexem kondice 3,62; další velmi odolné byly *O. biennis* a *O. odorata*. Nejméně odolná byla *O. rosea* s 60 %-ní úmrtností semenáčků podrobených velkému stresu a indexem kondice 2,36.

2) Soubor studovaných druhů r. *Oenothera* se ve sledovaných charakteristikách odlišoval od svého domácího ekologického ekvivalentu druhu *Verbascum thapsus*. Průměrná úmrtnost semenáčků podrobených velkému stresu byla u r. *Oenothera* 13,3 %, zatímco u druhu *Verbascum thapsus* 20 %. U pupalek byly vyšší stupně kondice zastoupeny hojněji (Kruskal – Wallis;  $H = 6,86$ ,  $p < 0,01$ ).

3) Vztah mezi:

- stupněm kondice a úspěšností sledovaných druhů nebyl statisticky průkazný
- stupněm kondice a původem sledovaných druhů také nebyl průkazný.



## 6. Přehled citované literatury

- Baker, H.G.** 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1-24.
- Binggeli, P.** 1994. The misuse of terminology and anthropometric concepts in the description of introduced species. *Bulletin of the British Ecological Society* 25 (1): 10-13.
- Boyer, J.S.** 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218 (4571): 443-448.
- Chapman, D.S. & Augé, R.M.** 1994. Physiological mechanisms of drought resistance in 4 native ornamental perennials. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 119 (2): 299-306.
- Chittenden, F.J.** 1951. *Dictionary of Gardening*. Royal Horticultural Society, Oxford.
- Cleland, R.E.** 1972. *Oenothera cytogenetics and evolution*. Academic press, London.
- Condit, R.** 1998. Ecological implications of changes in drought patterns: shift in forest composition in Panama. *Climatic Change* 39: 413-427.
- Darlington, H.T. & Steinbauer, G.P.** 1961. The 80-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany* 48: 321-325.
- Dietrich, W., Wagner W.L., Raven P.H.** 1997. Systematics of *Oenothera* sect. *Oenothera* subsect. *Oenothera* (Onagraceae). *Systematic Botany Monographs* 50: 1-234.
- Ellstrand, N.C. & Schierenbeck, K.A.** 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *PNAS (Proceedings of the national academy of sciences of the USA)* 97 (13): 7043-7050.
- Engelbrecht, B.M.J. & Kursar, T.A.** 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136 (3): 383-393.
- Everett, T.H.** 1981. *The encyclopaedia of Horticulture*. Garland, New York.
- Forcella, F. & Harvey, S.J.** 1983. Relative abundance in an alien weed flora. *Oecologia* 59 (2-3): 292-295.
- Forcella, F., Wood, J.T., Dillon, S.P.** 1986. Characteristics distinguishing invasive weeds within *Echium* (Bugloss). *Weed Research* 26 (5): 351-364.
- Frean, M., Balkwill, K., Gold, C., Burt, S.** 1997. The expanding distributions and invasiveness of *Oenothera* in southern Africa. *South African Journal of Botany* 63 (6): 449-458.
- Goergen, E. & Daehler, C.C.** 2002. Factors affecting seedling recruitment in an invasive grass (*Pennisetum setaceum*) and a native grass (*Heteropogon contortus*) in the Hawaiian Islands. *Plant Ecology* 161 (2): 147-156.
- Goodwin, B.J., McAllister, A.J. and Fahrig, L.** 1999. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13: 422-426.

- Grime, J.P.** 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.
- Gross, K.L.** 1981. Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, and *Tragopogon dubius*. *Oecologia* 48: 209-213.
- Gross, K.L. & P.A. Werner.** 1978. The biology of Canadian weeds: *Verbascum thapsus* and *V. blatteria*. *Canadian Journal of Plant Science* 58: 401-413.
- Gross, K.L. & Werner, P.A.** 1982. Colonizing abilities of "biennial" plant species in relation to ground cover: Implications for their distribution in a successional sere. *Ecology* 63: 921-931.
- Grubb, P.J.** 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological review* 52:107-145.
- Hall, I.V., Jones, R.W., Threadgill, F., Steiner, E.** 1988. The biology of Canadian weeds. 84. *Oenothera biennis* L. *Canadian Journal of Plant Science* 68: 163-173.
- Harper, J.L.** 1977. The population biology of plants. Academic Press, New York.
- Heywood, V.H.** 1978. Flowering plants of the world. Oxford University press, Oxford.
- Hoekstra, F.A., Golovina, E.A., Buitink, J.** 2001. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends in Plant Science* 6 (9): 431-438.
- Horrobin, D.F., Manku, M.S., Wright, S., Burton, J.L.** 1983. Abnormal essential fatty acid levels in patients with atopic eczema: successful treatment with evening primrose oil. *Journal of American Oil Chemist's Society* 60: 722.
- IPCC.** 2001. Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability. <http://www.ipcc.ch/wg2SPM.pdf>.
- Ivandic, V., Hackett, C.A., Zhang, Z.J., Staub, J.E., Nevo, E., Thomas, W.T.B., Forster, B.P.** 2000. Phenotypic responses of wild barley to experimentally imposed water stress. *Journal Of Experimental Botany* 51 (353): 2021-2029.
- Izzo, R. & Muratore, G.** 1997. Growth and nutrient efficiency in *Oenothera biennis* plants grown under different watering conditions. *Agrochimica* 41 (3-4): 109-119.
- Jehlík, V.** 1997. *Oenothera* L. – pupalka. In Slavík, B., Chrtek Jr., J., Tomšovic, P. (eds.), *Květena České republiky* 5, pp 68-94. Academia, Praha.
- Juvik, J.O. & Juvik, S.P.** 1992. Mullein (*Verbascum thapsus*): The Spread and Adaptation of a Temperate Weed in the Montane Tropics. In Stone, C.P., Smith, C.W. and Tunison, J.T. (eds), *Alien Plant Invasions in Native Ecosystems of Hawai'i*. University of Hawai'i Press, Honolulu, HI.

- Kirschner, J.** 2000. *Verbascum thapsus* L. – divizna malokvětá. In: Slavík, B., Chrtěk Jr., J., Štěpánková, J. (eds.), Květena České republiky 6, pp 306-307. Academia, Praha.
- Krčmářová, J.** 2002. Comparative study of variously invasive *Oenothera* species with special emphasis on phenotypic plasticity of their seedling traits. Bc Thesis, Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M.** 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199-204.
- Kowarik, I.** 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds), *Plant invasions: general aspects and special problems*, pp 15-38. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Lewis, S.L. & Tanner, E.V.J.** 2000. Effects of aboveground and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* 81: 2525-2538.
- Martínková, J., Klimešová, J., Mihulka, S.** 2004. Resprouting after disturbance: an experimental study with short-lived monocarpic herbs. *Folia Geobotanica* 39: 1-12.
- Mihulka, S.** 2001. Related alien species in their native and invaded ranges: A comparative study of the genus *Oenothera* in Arkansas (USA) and in the Czech republic. In Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. and Wade, M. (eds.), *Plant invasions: Species ecology and ecosystem management*, pp 133-144. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Mihulka, S. & Pyšek, P.** 2001. Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years. *Journal of Biogeography* 28 (5): 597-609.
- Mihulka, S., Pyšek, P., Martínková, J.** 2003. Invasiveness of *Oenothera* congeners in Europe related to seed characteristics. In Child, L.E., Brock, J.H., Brundu, G., Prach, K., Pyšek, P., Wade, P.M., Williamson, M. (eds.), *Plant invasions: Ecological threats and management solutions*, pp 213-225. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Milberg, P., Lamont, B.B., Pérez-Fernández, M.A.** 1999. Survival and growth of native and exotic composites in response to a nutrient gradient. *Plant Ecology* 145 (1): 125-132.
- Newsome, A.E. & Noble, I.R.** 1986. Ecological and physiological characters of invading species. In Groves, R.R. & Burdon, J.J. (eds), *Ecology of biological invasions*, pp 1-20. Cambridge University Press, Cambridge.
- Novoplansky, A. & Goldberg, D.E.** 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* 12 (2): 199-208.

- Pérez-Fernández, M.A., Lamont, B.B., Marwick, A.L., Lamont, W.G.** 2000. Germination of seven exotic weeds and seven native species in south-western Australia under steady and fluctuating water supply. *Acta Oecologia* 21 (6): 323-336.
- Pimental, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D.** 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50 (1): 53-65.
- Pyšek, P., Prach, K., Šmilauer, P.** 1995. Relating invasion success to plant traits: An analysis of the Czech alien flora. In Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., and Wade, M. (eds.), *Plant invasions: General Aspects and Special Problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P., Sádlo J., Mandák B.** 2002. Catalogue of alien plants of the Czech republic. *Preslia* 74: 97-186.
- Pyšek, P. & Prach, K.** 2003. Research into plant invasions in a cross-roads region: history and focus. *Biological Invasions* 5 (4): 337-348.
- Pyšek, P. & Tichý, L.** 2001. *Rostlinné invaze*. Rezekvítek, Brno, pp 40.
- Radford, I.J. & Cousens, R.D.** 2000. Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* 125 (4): 531-542.
- Rejmánek, M.** 1995. What make a species invasive? In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds.), *Plant invasions: General Aspects and Special Problems*. pp 3-13. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M.** 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77 (6): 1655-1661.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J.** 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93-107.
- Rostański, K.** 1982. The species of *Oenothera* L. in Britain. *Watsonia* 14: 1-34.
- Sack, L. & Grubb, P.J.** 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* 131 (2): 175-185.
- Scott, J.K. & Panetta, F.D.** 1993. Predicting the Australian weed status of southern African plants. *Journal of Biogeography* 20: 87-93.
- Schütz, W., Milberg, P., Lamont, B.B.** 2002. Germination requirements and seedling responses to water availability and soil type in four eucalypt species. *Acta Oecologica* 23 (1): 23-30.
- Sepaskhah, A.R. & Kamgar-Haghighi, A.A.** 1997. Water use yield of sugarbeet grown under every-other-furrow irrigation with different irrigation intervals. *Agricultural Water*

Management 34: 71-79.

**Silvertown, J.W.** 1984. Death of the elusive biennial. *Nature* 310: 271.

**Slavíková, J.** 1986. *Ekologie rostlin*. SPN, Praha.

**Steinlein, T., Dietz, H., Ullmann, I.** 1996. Growth patterns of the alien perennial *Bunias orientalis* L. (Brassicaceae) underlying its rising dominance in some native assemblages. *Vegetatio* 125: 73-82.

**Syokyu, N., Watanabe, I., Fujimoto J., Ohashi, H.** 1974. Cultivation and breeding of the *Oenothera* plants. IV. Effect of soil moisture on growth and components in seeds of *Oenothera biennis*. *Shoyakugaku Zasshi* 28: 134-139.

**Šmilauer, P.** 1992. CANODRAW User's guide ver.3.0. Microcomputer Power, Ithaca.

**Ter Braak C.J.F. & Šmilauer P.** 1998. CANOCO Release 4. Reference manual user's guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY.

**Thébaud, C., Finzi, A.C., Affre, L., Debussche, M., Escarre, J.** 1996. Assessing why two introduced *Coryza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology* 77 (3): 791-804.

**Thompson, K., Spencer, R.E., Reader R.J.** 2000. A comparative study of morphological responses of seedling roots to drying soil in 20 species from different habitats. *Acta Botanica Sinica* 42 (6): 629-635.

**Turner, I.M.** 1990. The seedling survivorship and growth of three *Shorea* species in a Malaysian tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 469-478.

**Tyree, M.T., Vargas, G., Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A.** 2002. Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *Journal of Experimental Botany* 53 (378): 2239-2247.

**Tyree, M.T., Bettina, M.J., Engelbrecht, B.M.J., Vargas, G., Kursar, T.A.** 2003. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* 132 (3): 1439-1447.

**Van Splunder, I., Voeselek, L.A.C.J., Coops, H., De Vries, X.J.A., Blom, C.W.P.M.** 1996. Morphological responses of seedlings of four species of Salicaceae to drought. *Canadian Journal of Botany* 74 (12): 1988-1995.

**Werner, P.A.** 1977. Colonization success of a "biennial" plant species: experimental field studies of species cohabitation and replacement. *Ecology* 58: 840-850.

**Williams, D.G. & Black, R.A.** 1994. Drought response of a native and introduced Hawaiian

grass. *Oecologia* 97 (4): 512-519.

**Williamson, M.** 1999. Invasions. *Ecography* 22: 5-12.