

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Chemie (B1407)

Studijní obor: Chemie se zaměřením na vzdělávání – Biologie se zaměřením na vzdělávání  
(UBCHB)



**Dominika Jarůšková**

**Role pohlavního rozmnožování v invazním chování polyploidních invazních  
druhových komplexů**

The role of sexual reproduction in the invasive behavior of polyploid species  
complexes in alien plants

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Marek Slovák, Ph.D.

Praha, 2022

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3. 5. 2022

Dominika Jarůšková

.....

## **Poděkování**

Tímto bych ráda poděkovala svému školiteli, Mgr. Marku Slovákovi, Ph.D., za cenné rady, odborné vedení a trpělivou podporu, jež mi po celou dobu psaní práce věnoval. Zároveň děkuji také Ing. Jaromíru Kučerovi, Ph.D. za umožnění využití jeho fotografií v mé práci.

## Abstrakt

Invazní rostliny mají výrazně negativní vliv na složení a strukturu rezidentních společenstev. Mohou způsobit výrazný pokles jejich biologické rozmanitosti, a dokonce vážně ohrožit existenci vzácných druhů. Jedním z faktorů, které mohou ovlivnit a zvýšit invazní chování cizích druhů, je duplikace celého genomu (polyploidie). Prostřednictvím zvýšené genetické diverzity může polyploidie ve srovnání s jejich diploidními protějšky zlepšit celkovou zdatnost, reprodukční schopnosti a konkurenceschopnost polyploidních cytotypů. Tato práce vytváří literární přehled zaměřený na mechanismy reprodukce invazních druhů a evaluaci jejich role v invazním chování. Rozmnožování je dále rozebráno právě v kontextu polyploidie, se speciálním zaměřením na vlivy polyploidie na reprodukci sexuální. Součástí práce je v neposlední řadě kapitola představující a diskutující případové studie, které se zabývají vybranými invazními polyploidními druhovými komplexy a analyzují úspěšnost jejich sexuální reprodukce v invazním i přirozeném areálu rozšíření.

**Klíčová slova:** polyploidie, invazní rostliny, pohlavní rozmnožování

## Abstract

Alien plants have a significantly negative impact on the composition and structure of resident communities. They might cause a remarkable decrease in their biodiversity and even severely threaten the existence of rare species. One of the factors that can accelerate invasive behaviour of alien species is whole-genome duplication (polyploidy), which can, via increased genetic diversity, improve overall fitness, reproduction abilities and competitiveness of polyploid cytotypes compared to their diploid counterparts. This work represents a literature review focused on the reproductive mechanisms of invasive species and the role they play in their invasive behavior. Reproduction is further analyzed in the context of polyploidy, with a special focus on the effects of polyploidy on sexual reproduction. Last but not least, the work presents and discusses case studies that deal with selected invasive polyploid species complexes and analyze the success of their sexual reproduction in their native as well as invaded distribution range.

**Key words:** alien species, polyploidy, sexual reproduction

# Obsah

1. Úvod.....	1
2. Reprodukční strategie invazních rostlin.....	2
2.1. Nepohlavní rozmnožování.....	3
2.2. Pohlavní rozmnožování.....	6
2.2.1. Samosprašnost versus cizosprašnost.....	7
2.2.2. Produkce pylu.....	11
2.2.3. Semena v invazi – produkce, velikost, šíření a klíčivost.....	13
3. Polyploidie v kontextu reprodukčních strategií.....	15
3.1. Pohlavní rozmnožování polyploidních invazních druhů – případové studie.....	19
4. Závěr.....	25
5. Literatura.....	28

# 1. Úvod

Rozmnožování semenných rostlin skýtá nesčetné množství různých mechanismů. Od jeho základního rozdělení na pohlavní a nepohlavní reprodukci, po jednotlivé subkategorie těchto dvou způsobů a jejich různé modifikace, rostlinné druhy mají dohromady možnost úspěšně vytvořit své potomky téměř v každé situaci. Reprodukční výkon jedince je jedním z ústředních znaků jeho celkové biologické zdatnosti, a „zvolený“ mechanismus rozmnožování, spolu s následným šířením vzniklých propagulí, má klíčový vliv na vývoj a přežívání celého druhu.

Nemalý prostor pro sledování výhod a nevýhod daných reprodukčních strategií se naskytuje například při analýze mechanismů usazování nepůvodních rostlin v nových areálech. Rostlinné invaze jsou v době stále narůstající globalizace a souvisejícími zásahy člověka do přirozených ekosystémů velmi aktuálním a vážným tématem. Introdukce nepůvodních druhů mimo jejich nativní areály se odehrávají s čím dál vyšší frekvencí, přesto se však pro lokální biodiverzitu skutečně nebezpečnými stane pouze zlomek z nich. Vlastnosti těchto invazních druhů a potenciální předpoklady, jež by mohly vysvětlovat jejich razantní úspěch v novém prostředí, jsou z tohoto důvodu intenzivně zkoumány. Právě způsob rozmnožování je jedním z možných rozhodujících faktorů a identifikace využívaného mechanismu či evaluace jeho vlivu na reprodukční zdatnost je proto součástí mnoha studií zkoumajících invazní druhy.

Důležitou roli v rostlinných invazích má bezesporu také polyploidie, která je častým znakem invazních druhů (Pandit et al., 2011). Polyploidie může v rostlinách navodit mnohé morfologické, fyziologické či ekologické změny a ve srovnání s jejich diploidními protějšky tak zvýšit jejich celkovou biologickou zdatnost. Rozsáhlý vliv tohoto jevu se samozřejmě může dotknout i rozmnožovacích strategií a v některých případech tak i přispět k invazivitě či invaznímu potenciálu daného druhu.

V této literární rešerši jsou proto v první řadě rozebrány a posouzeny reprodukční strategie využívané invazními rostlinami, se zvláštním důrazem na možnosti a výhody plynoucí z pohlavního rozmnožování. Následuje úvod do problematiky polyploidie, v němž jsou shrnuty informace o vzniku tohoto jevu a vlastnostech pozorovaných u polyploidních rostlin opět se zaměřením na způsob rozmnožování. V závěru práce je poté na příkladech několika studií diskutováno pohlavní rozmnožování u invazních polyploidních rostlin, jak z hlediska potenciálních kompetičních výhod, jež polyploidie může v tomto směru přinášet, tak z úhlu neopominutelné role generativní reprodukce v invazích jinak silně klonálních rostlin.

## 2. Reprodukční strategie invazních rostlin

Mnoho lidských činností, ať už se jedná o zahradničení, zemědělství či dopravu, napomáhá zavlékání nepůvodních druhů na nová území. Obzvláště s rostoucí globalizací se počet těchto druhů dramaticky navýšil a mnohé z nich se proto staly významnou součástí globální biodiverzity antropocénu (Mooney & Hobbs, 2000; Seebens et al., 2017). Ačkoli musí organismy v cizím prostředí čelit mnoha překážkám (základní je např. vůbec přesun na nové místo přežít), skutečně úspěšné druhy mohou pro přirozenou biodiverzitu, funkční ekosystémy a potažmo i pro ekonomiku zasaženého areálu představovat závažnou hrozbu (Kolar & Lodge, 2001; Moravcová et al., 2015).

Samotná definice invaze, invazních druhů a dalších příbuzných pojmů byla ovšem zpočátku předmětem diskuze. Ke sjednocení terminologie alespoň v rámci rostlinné říše došlo poprvé až v rámci studie D.M. Richardsona a kol. v roce 2000. Richardson navrhl terminologický systém vycházející z konceptu několika bariér, jež musí zavlečený druh v novém prostředí překonat. Cílem práce bylo především vytyčit rozdíl mezi druhem *naturalizovaným* a *invazním*. Naturalizovaný druh je takový, který je schopen se na místě pravidelně a úspěšně rozmnožovat (a to bez jakékoli vazby na člověka). Potomci vznikají v relativně blízké vzdálenosti od dospělců a vzniklé populace jsou stabilní, s nízkým rizikem extinkce. Invazní druh je forma naturalizovaného – rozdíl tkví v jeho schopnosti vytvářet reprodukce schopné potomstvo v areálech vzdálených původnímu místu introdukce. Má tedy možnost rozsáhlé disperze v rámci dané oblasti (Pyšek et al., 2012; Richardson et al., 2000). Později vzniklý aktualizovaný systém pojmů a konceptů (viz Blackburn et al., 2011) je zobecněný pro aplikaci i na ostatní organismy (nejen rostliny), ovšem základní odlišnosti, tedy že ne každý naturalizovaný druh je také invazní v něm stále přetrvává.

Spolu s rostoucím počtem invazí za posledních 30 let přirozeně narostl i počet studií snažících se mechanismy biologických invazí vysvětlit (Pyšek & Richardson, 2007). Pouze přibližně 10 % z introdukovaných rostlin dospěje do stádia naturalizace, a z nich jen asi 1/10 překoná bariéru efektivního šíření na velkou vzdálenost, tzv. „long distance dispersals“ a stane se invazní (Gallagher et al., 2015; Lake & Leishman, 2004). Mnoho studií se proto zabývá analýzou specifických znaků, které by mohly být zodpovědné za usnadnění postupu některých rostlin po tzv. INI kontinuu (kontinuum introdukce-naturalizace-invaze) (Divíšek et al., 2018; Richardson & Pyšek, 2012). Ačkoli je význam těchto znaků silně závislý na kontextu dané invaze (např. záleží na času od zavlečení a na habitatu, v němž invaze probíhá aj.), podařilo se

vysledovat určité základní rozdíly mezi vlastnostmi naturalizovaných neinvazních a invazních rostlin (Divíšek et al., 2018; Moravcová et al., 2015). Jako příklad lze uvést větší specifickou listovou plochu (SLA), delší dobu kvetení a větší velikost těla invazních druhů v porovnání s jejich příbuznými, avšak neinvazními druhy v témže prostředí (viz Divíšek et al., 2018; Gallagher et al., 2015; van Kleunen et al., 2010).

Jedním ze sledovaných faktorů je nezbytně i způsob rozmnožování. Reprodukční vlastnosti rostlin jsou těsně propojeny s jejich celkovou biologickou zdatností a mohou být jednou z hnacích sil úspěšné biologické invaze (Burns et al., 2011; Pyšek & Richardson, 2007). Rozmnožování rostlinám umožňuje vytvářet potomstvo, a tedy zachovávat existenci svého druhu. Charakteristika způsobů rozmnožování spolu s jejich rolí v rámci invazí semenných rostlin je rozebrána v následujících podkapitolách.

## **2.1. Nepohlavní rozmnožování**

Při nepohlavním rozmnožování vzniká jedinec geneticky identický se svým „rodičem“, tedy jinými slovy klon. Nepohlavní rozmnožování u semenných rostlin se vyskytuje ve dvou hlavních odlišných formách – vegetativní a agamospermie. Vegetativní způsob je závislý na tvorbě nových jedinců (tzv. ramet) růstem z vegetativních pletiv dospělce (Silvertown, 2008; Simpson, 2019). V tomto směru vykazuje poměrně vysoký stupeň diverzity mechanismů. V rámci všech druhů semenných rostlin byl prakticky každý orgán adaptován pro účel reprodukce, proto zde z mechanismů budou uvedeny pouze ty nejdůležitější.

Jedním ze základních způsobů je množení pomocí plazivých stonkových výběžků (stolonů neboli šlahounů) s výrazně protáhlými internodii a redukovanými listy. Typicky jsou nevětvené. Z jejich nodů vyrůstají adventivní kořeny a směrem vzhůru nové růstové vrcholy dávající základ novým výhonkům, které jsou geneticky identické s původní mateřskou rostlinou. Oddenky (rhizomy) jsou také stonkového původu, ovšem rostou pod zemí. Vyrůstají z axilárních (úžlabních) pupenů mateřských rostlin a k tvorbě nových jedinců dochází buď v nodech, nebo zahnutím apikálního konce nad zem (Guo et al., 2021).

Vzájemné propojení ramet přináší takto rostoucím rostlinám mnohé ekologické výhody, což lze sledovat i na skutečnosti, že mnoho velmi úspěšných invazních rostlin je právě klonálních – jako příklad lze uvést třeba *Solidago canadensis* L. (Huang et al., 2007), *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Zhang et al., 2010) či *Reynoutria japonica* Houtt. (Aguilera et al., 2010). Jedním z těchto výhod je tzv. klonální integrace, jinými slovy sdílení a vzájemné

přemísťování zdrojů (voda, minerály, produkty fotosyntézy) mezi spojenými rametami (Song et al., 2013). Klonální rostliny se tak účinněji vyrovnávají s heterogenitou prostředí – ramety v místech s př. nižší dostupností zdrojů jsou zásobovány rametami z míst s výhodnějšími podmínkami. Tím se zvyšuje fitness ramet-příjemců, zatímco donoři nejsou znevýhodněni a celkově tak dochází k navyšování biomasy rostliny (Song et al., 2013). Mladé výhony jsou zároveň účinněji podporovány v růstu, jelikož přísun zdrojů ze zbytku klonu je vyšší než zásoby obsažené v semeni. Snáze se tak vyhnou konkurenci v místě svého růstu. Toto je významné například v nutričně bohatém prostředí, kde disturbancí dojde k odhalení nových zdrojů, jichž právě klonálně se šířící rostliny dokážou rychleji využít a nový prostor kolonizovat (Lake & Leishman, 2004; Song et al., 2013). Klonální integrací navýšená rychlost růstu samozřejmě není jedinečná pro invazní rostliny a nelze ji tedy brát jako znak zvýhodňující pouze je. V závislosti na prostředí to ovšem může být jeden z faktorů podporující jejich dominanci (Wang et al., 2017).

Dalším způsobem vegetativního rozmnožování je tzv. pseudoviviparie. Dochází při ní k růstu rostlinek/cibulek z vegetativních pupenů vzniklých na místě původně květních pupenů (Elmqvist & Cox, 1996). Tím se liší od tzv. pravé viviparie, jež se vyskytuje např. u některých typů mangrovníků, kdy sexuálně vzniklá semena klíčí ještě na mateřské rostlině a pak již s kořenem odpadávají na zem (Simpson, 2019). Pseudoviviparie je známa např. u *Agave spp.*, výrazněji se pak vyskytuje hlavně v čeledi *Poaceae*. kdy se v mladé rostlinky přeměňují jednotlivé klásky. Výhodná strategie je to např. pro arktické/alpínské trávy, jelikož rostlinky jsou po celou dobu svého vývoje schopné fotosyntetizovat a po odpadnutí z mateřské rostliny dokážou mnohem rychleji zakořenit a úspěšně růst (což je klíčové především v klimaticky nepříhodných podmínkách). Zároveň je vhodné, že jako klony mateřské rostliny si zachovávají již adaptovaný, „výhodný“ genom mateřské rostliny. Jako příklad lze uvést např. druh *Poa alpina* var. *vivipara* L. či *Deschampsia alpina* (L.) Roemer & J. A. Schultes (Elmqvist & Cox, 1996; Steward, 2012).

U některých temperátních druhů však pseudoviviparie může být také indukována podmínkami nevhodnými pro kvetení, příkladem může být *Poa bulbosa* L. (Ofir & Kigel, 2014). Z hlediska spojitosti mezi pseudoviviparií a invazivitou je navíc právě *Poa bulbosa* zajímavým druhem. V Evropě (hl. západní a v oblasti mediteránu) je běžným druhem rozmnožujícím se převážně sexuálně. V Severní Americe, kam byla zavlečena začátkem 20. století a od té doby se tam poměrně intenzivně šíří, spoléhá však hlavně na asexuální způsob. Její rychlé rozšíření bylo usnadněno i záměrnou introdukcí na mnoha místech (prevence eroze), ovšem roli v jejím šíření

zjevně sehrál také její reprodukční potenciál zvýšený právě pseudoviviparií (Novak & Welfley, 1997). Potenciálním příkladem může být také *Pennisetum setaceum* (Forssk.) Chiov., tráva invazní v aridních a semiaridních oblastech např. v Jižní Africe. Byla u ní zaregistrována pseudoviviparie, indukovaná náhlým zaplavením nedozrálých květenství při periodickém rozvodnění řeky. Autoři studie spekulovali nad možností větší intenzity šíření skrze disperzi mladých rostlinek vodou (Milton et al., 2008), ovšem tato hypotéza nebyla doposud prokázána exaktními vědeckými studiemi.

Agamospermie (také apomixie) je druhým typem asexuální reprodukce, při které dochází k produkci semen, avšak bez oplození (ač u některých druhů je nutná počáteční stimulace pylem (Hörandl, 2010)) Vzniklé semeno je tedy opět klonem mateřské rostliny. Při gametofytické agamospermii se semeno vytváří z vajíčka, v němž neproběhlo redukční dělení a je tudíž diploidní, případně sdílí vyšší ploidiu mateřské rostliny (Simpson, 2019). Gametofytická agamospermie je zároveň silně spjatá s polyploidii. Možným vysvětlením je, že polyploidie agamospermické druhy chrání před expresí recesivních mutací, které se při asexuálním rozmnožování akumulují (Archetti, 2004; Richards, 1997). Druhý typ, tzv. adventivní embryonie, je méně častý a dochází při něm k tvorbě embrya z podpůrného pletiva nucellu či z vaječných obalů (integumentů). Agamospermie může být rostlinami využívána fakultativně, v případě že nedojde k opylení (př. *Poa pratensis* L.). Některé rostliny jsou však i obligátně apomiktické, jedním z nejznámějších je například rod *Taraxacum* (Simpson, 2019).

Jako rozmnožovací mechanismus byla agamospermie prokázána u vícero druhů invazních rostlin (viz př. Rambuda & Johnson, 2004). Propojuje výhody klonálního šíření (např. nepotřebnost partnera, zachování výhodného genotypu) s přednostmi šíření pomocí semen (šíření na vysokou vzdálenost, velký počet propagulí), což potenciálně může usnadňovat invazní úspěch (Richards, 1997). Tato hypotéza byla testována například ve studii Mazzolari et al. (2017), kde se autoři zaměřili na reprodukční strategie dvou druhů růží invazních v Argentině (*Rosa rubiginosa* L. a *R. canina* L.). Obě jsou fakultativně apomiktické a autoři v rozporu s výsledky předchozích studií zjistili, že tímto způsobem produkují menší počet větších plodů, jejichž semena jsou stejně životaschopná jako semena vzniklá sexuálně. Větší propagule lépe snášejí rizika spojená s kolonizací nového místa a tedy skutečnost, že obě růže apomixií velké plody vytvářejí a zároveň jsou ve zkoumaném areálu úspěšní kolonizátoři staví apomixii do pozice jednoho z možných důležitých znaků stojícím za invazním chováním

těchto druhů. Na druhou stranu je ovšem nutné poznamenat, že studie se nezabývala měřením přínosu jednotlivých rozmnožovacích mechanismů (oba druhy jsou dále schopné sexuálního i vegetativního rozmnožování) na celkové rozšíření (Mazzolari et al., 2017). Výrazným apomiktickým invazním druhem je také *Hieracium pilosella* L., jež se silně rozšířil např. na Novém Zélandu a v Jižní Americe (Krahulec & Krahulcova, 2011).

Jak bylo zmíněno výše, nepohlavní rozmnožování může být pro rostliny výhodné z hlediska nezávislosti na partnerech (netřeba spoléhat na zdařilý přenos gamet) a z důvodu zachování pro dané prostředí dobře adaptovaného genomu. Zároveň ovšem absence variability zapříčiňuje větší náchylnost vůči náhlým změnám prostředí (Niklas & Cobb, 2017). Vegetativní reprodukce skrze oddenky či stolony umožňuje spíše lokální (ač rychlou) expanzi a jedná se o způsob preferovaný hlavně v příznivém prostředí (Steward, 2012). Apomiktické druhy tuto rozsahovou limitaci překonávají tvorbou klonálních semen, ale na druhou stranu je apomixie přeci jen méně častým typem reprodukce (Silvertown, 2008). Pseudoviviparie je také spíše raritou, což ovlivňuje její poměrně nízkou vazbu s invazními druhy a spíše spekulativní charakter uvedených studií. Nicméně výhodou může být i kombinace více způsobů nepohlavního rozmnožování, jako je tomu např. u výše zmíněného *Hieracium pilosella* L., který v místě svého invazního výskytu kombinuje apomixii zároveň s výrazným vegetativním růstem (skrze stolony) (Cipriotti et al., 2010; Sailer et al., 2014).

## **2.2. Pohlavní rozmnožování**

I přes výhody spojené s nepohlavním rozmnožováním je však z dlouhodobého hlediska pro přežívání druhu významnější rozmnožování pohlavní. Teorií vysvětlující význam sexu je více, lze uvést např. že meiotické dělení při tvorbě gamet efektivně zajišťuje vznik variability v rámci populace, což druhům umožňuje lépe se vyrovnat se změnami podmínek prostředí a také se např. vyhnout efektům Mullerovy rohatky (i.e. akumulaci škodlivých mutací v asexuální linii) (Hörandl, 2009; Steward, 2012). Výsledkem pohlavního rozmnožování tedy není klon, nýbrž jedinec se svou vlastní specifickou genetickou informací kombinující genomy rodičovské. Důležitým faktem je hlavně to, že z evolučního hlediska mechanismy pro sexuální reprodukci u většiny druhů semenných rostlin přetrvávají, a to i u druhů, které se jinak rozmnožují převážně klonálně (Silvertown, 2008).

U semenných rostlin vznikají separátní samčí a samičí gametofyty v rámci endospor (samčí mikrospory, samičí megaspor). Pylová zrna (samčí gametofyty) musí být transportována buď na bliznu pestíku krytosemenných, či přímo na klový otvor vajíčka (samičího gametofytu)

nahosemenných. Spermatická buňka obsažená v samčím gametofytu eventuálně splyne s oosférou samičího gametofytu, čímž je iniciován vznik semene s diploidním rostlinným embryem uvnitř. Opylení a následné oplodnění jsou tedy dva klíčové mechanismy generativního rozmnožování (Simpson, 2019).

### 2.2.1. Samosprašnost versus cizosprašnost

K opylení a oplodnění vedou v zásadě dvě základní strategie. Rostlina může být zaprvé samosprašná – a to buď autogamní (samooplození probíhá v rámci jednoho květu) či geitonogamní (mezi květy na jedné rostlině). Druhou možností je cizosprašnost – alogamie (nebo také outcrossing či outbreeding), při které je rostlina oplodněna pylem z jiného jedince (Simpson, 2019; Singh, 2019).

Samooplození rostlině umožňuje předat potomkovi 2 kopie svého genomu (vs. pouze 1 kopie u cizosprašných). Samosprašné rostliny tak v populaci jinak cizosprašných mají 50% výhodu a pokud nepůsobí žádné jiné selektivní faktory, dojde v dané populaci ke zvýšení frekvence samooplození. Zároveň tento mechanismus rostlinám poskytuje tzv. reprodukční jistotu – mohou se rozmnožit i když je jejich populace velmi nepočetná (stačí dokonce jediný exemplář) či je k dispozici nedostatek opylovačů (limitace pylem). Opět také dochází k zachování výhodných genových komplexů (Barringer, 2007; Singh, 2019). Mezi faktory, které do značné míry zabraňují úplnému přechodu na samooplození, se řadí především inbrední deprese (i.e. snížená biologická zdatnost inbredních potomků v důsledku akumulace a exprese škodlivých recesivních alel), celkové snížení variability populace a následná větší náchylnost ke změnám prostředí či patogenům (Barringer, 2007). Navzdory těmto překážkám se však samooplození opakovaně vyvinulo u mnoha skupin. V rámci kvetoucích rostlin lze vysledovat korelaci samosprašnosti s životností a velikostí, kdy nejvyšší výskyt samooplození sledujeme u jednoletých rostlin (Losos et al., 2013). Tuto spojitost vysvětluje např. skutečnost, že dlouholeté druhy nesou vyšší genetickou zátěž, což vede k silné selekci proti inbredním potomkům. Jednoleté rostliny, jež mají jedinou šanci na rozmnožení v rámci velmi proměnlivého prostředí naopak na reprodukční jistotu samooplození spoléhají více. Zároveň mají často semena dobře uzpůsobená k šíření na velkou vzdálenost a běžně zakládají početně chudší kolonie ve kterých je samosprašnost také upřednostňována (Losos et al., 2013).

Z úhlu invazních rostlin je dále podstatné zmínit tzv. Bakerovo pravidlo (Baker's law), což je hypotéza předpokládající, že právě druhy schopné se rozmnožit bez nutnosti kompatibilních partnerů či opylovačů budou invazně úspěšnější (Baker, 1955). Podporu této tezi poskytla

např. studie van Kleunen et al. (2008), ve které byla zkoumána míra samooplození na zástupcích čeledi *Iridaceae* introdukovaných v Jižní Africe. Druhy z celkem 9 různých rodů/podrodů byly rozděleny do 10 párů (pár tvořen vždy druhem úspěšně naturalizovaným a příbuzným druhem, který v naturalizaci neuspěl) a byl k nim zamezen přístup opylovačů. Naturalizované druhy obecně v tomto testu prokázaly vyšší zastoupení úspěšného samooplození, obzvláště to pak platilo u druhů považovaných za invazní (van Kleunen et al., 2008). V jiné studii, která pracovala s invazními populacemi *Datura stramonium* L. v Jižní Africe, bylo dále prokázáno, že spoleh na reprodukční jistotu se netýká pouze malých, počátečních populací. I u velkých populací, které už by neměly být pod vlivem efektů jako je limitace pylem, byla zaznamenána vysoká samosprašnost. Možným vysvětlením je, že k samooplození u invazní *Datura stramonium* dochází ještě před otevřením květů opylovačům (van Kleunen et al., 2007). Práce Tabassum a Leishman (2019), zaměřená na studium změn reprodukčních vlastností v závislosti na pozici dané invazní rostlinné populace v celém areálu výskytu, odhalila větší kapacitu k samooplození u populací při okrajích areálu. Rostliny se tak opět vymanily z vazby na externí faktory pro zdařilé rozmnožování (př. opylovači). Studie naznačuje, že postupná zvýšená schopnost samooplození směrem k hraničním výskytům některým invazním rostlinám dodává větší schopnost expanze (Tabassum & Leishman, 2019).

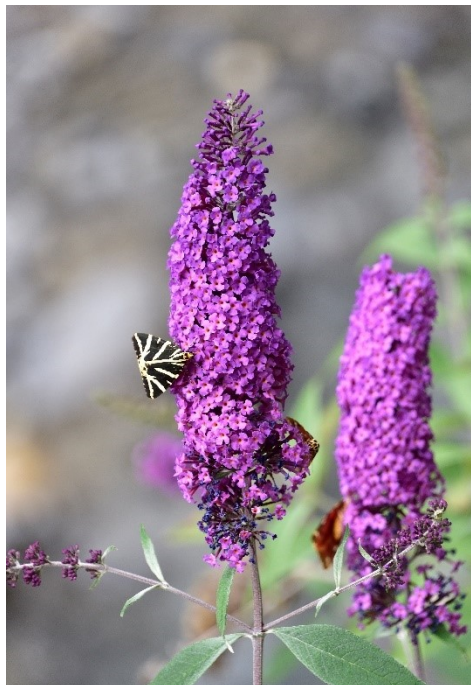
Přibližně 72 % všech krytosemenných rostlin vytváří oboupohlavné (hermafroditické) květy (Richards, 1997), což by mohlo svádět k myšlence, že většina z nich bude samosprašných. V kontrastu s tímto předpokladem však stojí výsledky studií zabývajících se frekvencí reprodukčních strategií rostlin. Dle nich je pouze zhruba 10-15 % převážně samosprašných, u dalších cca 30 % jsou pozorovány smíšené strategie (mixed mating), ovšem okolo 50 % druhů je obligátně cizosprašných (Goodwillie et al., 2005; Iqic & Kohn, 2006; Vogler & Kalisz, 2001). Obecná výhoda alogamie je, že zvyšuje genotypovou a fenotypovou variabilitu v rámci populace. Díky tomu mají rostliny vyšší schopnost adaptovat se na širší rozpětí podmínek prostředí, a tím se zvyšuje i pravděpodobnost jejich přežití. Jeden ze základních nedostatků ovšem tkví v logistice. Alogamie totiž vyžaduje přenos gamet mezi jednotlivými jedinci. Jsou-li daleko od sebe nebo je-li v areálu nedostatek opylovačů, přenos gamet neproběhne a obligátně alogamní rostlina se v takové situaci nerozmnoží (Simpson, 2019). Jiným problémem, jež může nastat, je tzv. outbreední deprese. Jedná se o jev, při kterém jsou jedinci vzniklí křížením mezi vzdálenými populacemi méně biologicky zdatní než jedinci vzeší z křížení mezi populacemi sousedními. Pokud jsou populace stejného druhu výrazně geograficky odlehle, jedinci v nich jsou často adaptovaní jiným podmínkám prostředí. Potomek

křížení mezi takovými jedinci má pak na základně genetické vzdálenosti rodičů ve svém prostředí nižší reprodukční zdatnost (Richards, 1997). Na druhou stranu důsledkem hybridizace mezi populacemi může také dojít k tzv. heterozí, kdy je vzniklý jedinec biologicky zdatnější než oba rodiče. Jev je nejčastěji vysvětlován tím, že potomek je heterozygotní a škodlivé recesivní alely (nahromaděné u rodičů) jsou v něm maskovány (tzv. teorie dominance) (Timberlake, 2013). Ke kterému efektu však při křížení dojde zatím vzhledem k složitým vnitřním mechanismům není možné předem se stoprocentní jistotou určit (Edmands & Timmerman, 2003; Oakley et al., 2015).

Ve snaze zamezit inbreedingu a naopak zajistit cizosprašnost se u rostlin vyvinulo několik ochranných mechanismů. Ty nejzákladnější budou nyní stručně shrnuty. Dvoudomost (dioecie), kdy rostlina vytváří jedince s pouze samičími či pouze samčími květy, zajišťuje totální alogamii. Zase je to ovšem mechanismus neefektivní v tom, že pouze zhruba polovina jedinců je ve výsledku schopná vytvářet semena. Vyskytuje se navíc pouze u přibližně 6 % krytosemenných (Renner & Ricklefs, 1995). Herkogamie zvyšuje pravděpodobnost outcrossingu prostorovým oddělením samčích a samičích orgánů v květu (např. heterostylie) (Simpson, 2019). Další mechanismus – dichogamie – spoléhá na časově oddělenou maturaci pohlavních orgánů (např. proterogynie, proterandrie). Stoprocentní outcrossing však tento mechanismus zajistí pouze ve chvíli, kdy květy v rámci jedné rostliny dozrávají všechny stejnou rychlostí, což se většinou nestává a tedy alespoň část květů je opylená vlastním pylem (Simpson, 2019; Singh, 2019). Celkově nejčastějším mechanismem je však geneticky řízená autoinkompatibilita (Hiscock & Tabah, 2003). Rozlišujeme gametofytickou inkompatibilitu (determinována gametofytem), při které pylová láčka nekompatibilního pylového zrna typicky vyklíčí a je mateřskou rostlinou rozpoznána a inhibována až ve čnělce. Druhý způsob je sporofytická inkompatibilita (determinována sporofytem), kde je vlastní pylové zrnko rozpoznáno již na blizně (Stone & Goring, 2001). Přesné působení těchto mechanismů je samozřejmě mnohem komplexnější. Pro tuto práci je však klíčové, že tyto mechanismy podobně jako dioecie většinou zajistí obligátní outcrossing. Ovšem i v tomto případě s sebou mohou nést znevýhodnění v podobě produkce nižšího množství semen (Richards, 1997).

Na poli invazních rostlin je pozice cizosprašnosti otázkou. Již výše zmíněná studie van Kleunen et al. (2008) dospěla k závěru, že invazní druhy jsou s vyšší pravděpodobností samosprašné. Ke stejným výsledkům došla i studie Rambuda a Johnson (2004), kde ze 17 zkoumaných invazních jihoafrických rostlin bylo 71 % plně autogamních. Paralelně ovšem například studie od Sutherlanda (2004), ve které byli mimo jiné mezi sebou srovnávány

naturalizované a invazní druhy v USA, zjistila (v kontrastu s předpoklady) vyšší počet autoinkompatibilních invazních druhů. Ve studii je ovšem dále diskutováno, že tento výsledek může být výsledkem interpretace ve spojitosti s ostatními znaky, kterými se práce zabývala. Jako další znak invazních rostlin USA v ní totiž bylo uvedeno, že se jedná spíše o keře a stromy a ty jsou obecně více auto-inkompatibilní (Sutherland, 2004). Ve studii Ebeling et al. (2012) byla zkoumána *Buddleja davidii* Franch. (viz obr. 1), keř původem z Číny, jež byl do Evropy introdukovan jako okrasná rostlina a je nyní na mnoha místech invazní. Výsledky odhalily, že i v rámci svého invazního areálu tento keř spoléhá především na cizosprašnost. V rámci experimentu rostliny skrze autogamii či geitonogamii vyprodukovaly pouze velmi nízký počet tobolek a životaschopných semen, což poukazuje na přítomnost mechanismů gametofytické autoinkompatibility. Vysoká míra outcrossingu je keři dále zajištěna skrze jeho hlavní opylovače – motýli, kteří jsou účinně lákáni výraznými květy, vůní a nektarem. Z tohoto důvodu lze



**Obr. 1** – *Buddleja davidii* (Foto: Ing. Jaromír Kučera, Ph.D.)

předpokládat, že právě tyto znaky významně podporují invazivitu keře. Motýli zároveň za letu pokryjí poměrně významné vzdálenosti, čímž u populací *Buddleja davidii* limitují inbrední depresi (Ebeling et al., 2012). Téměř kompletně zachované mechanismy autoinkompatibility byly taktéž odhaleny u Evropských populací invazního starčku *Senecio inaequidens* DC., druhu původního v jižní Africe. Experimentálně bylo potvrzeno, že míra autokompatibility je v nativní jihoafrické i v invazních evropských populacích průměrně stejná – velmi nízká. Nenaznačuje to tedy žádný posun k zdánlivě výhodnější taktice samooplození, což je podpořeno i tím, že v každé Evropské populaci bylo několik autokompatibilních jedinců nalezeno, nicméně nikde (ani ve starších populacích) nepřevažovaly (Lafuma & Maurice, 2007).

Možných důvodů pro zachování mechanismů podporujících cizosprašnost u rostlin v invazních areálech lze jmenovat více. Jedna z hlavních předností samooplození je, že druh může potenciálně založit populaci pouze z jednoho jedince. Na druhou stranu v současné době je velké množství invazí zprostředkováno člověkem a většinou se tak jedná o introdukci většího množství propagulí. Limitace dostupností partnera je tak snížena a pokud je rostlina zároveň

schopna účinně lákat nativní opylovače (viz *B. davidii*), cizosprašnost není důvod potlačovat (Lafuma & Maurice, 2007). Po úspěšném ustanovení počáteční populace navíc může vysoká míra samooplození vést k výše zmíněné inbrední depresi, takže budou selektovány spíše znaky podporující outcrossing. Obnovením genového toku může být znovu zesílena invazivita dané populace, např. i vlivem heteroze, jak ukázala studie zkoumající vliv alogamie na invazní populace *Erythranthe guttata* (DC.) G. L. Nesom (van Kleunen et al., 2015).

### 2.2.2. Produkce pylu

Pylové zrno je zodpovědné za přenos spermatických buněk na samičí pohlavní orgány. Aby ovšem došlo k úspěšnému oplození, musí být pylové zrno funkční. Během svého vývoje prochází mnoha stadii, z nichž každé je v úzkém vztahu s podmínkami danými sporofytem (poskytované zdroje) a vnějším prostředím. Environmentální stres a narušení vývoje samčího gametofytu může spět až k samčí sterilitě (Carrizo García et al., 2017).

V rámci invazních rostlin je však spíš než vliv podmínek prostředí na produkci pylu zkoumán vliv jejich pylu na okolní nativní druhy. Především zoogamní druhy totiž mohou být ve svém areálu výrazným zdrojem heterospecifického pylu (dále HP), jehož depozice na blizny nativních rostlin může postupně snižovat jejich reprodukční úspěšnost (Brown & Mitchell, 2001). Mechanismů, kterými k tomuto efektu dochází, je předkládáno více. Velké množství HP například může „obsadit“ nativní blizny a fyzicky tak bránit uchycení pylu konspecifického (dále KP), což je fenomén známý pod jménem „stigma clogging“. Depozice HP může také způsobit ztrátu receptivity blizny („stigma closure“) či alelopaticky inhibovat klíčení pylové láčky konspecifického pylu (Morales & Traveset, 2008).

Efekt pylu invazního druhu na nativní druh stejného rodu zkoumala například studie Brown & Mitchell (2001). V rámci série experimentů byl na blizny v Americe původního *Lythrum alatum* Pursh ručně aplikován pyl invazního *Lythrum salicaria* L., ve směsi s KP i samostatně. Jako kontrola byl aplikován čistě konspecifický pyl. Směs HP a KP vedla v porovnání s kontrolními rostlinami k snížení počtu vzniklých semen *L. alatum* o 28,2 %. Aplikace samotného HP vedla k téměř nulovému počtu semen. Autoři uvádějí jako nejpravděpodobnější inhibující mechanismus kompetici pylových zrn na povrchu blizny (stigma clogging) (Brown & Mitchell, 2001). Studie Bruckman & Campbell (2016b) se zase zaměřila na vliv doby, kdy se invazní heterospecifický pyl na nativní rostlině uchytí. Modelovými druhy byly invazní *Brassica nigra* (L.) Koch a nativní *Phacelia parryi* Torr., jejichž výskyt se v přímořských areálech jižní Kalifornie překrývá a sdílí opylovače.

Na blizny *P. parryi* byl ručně aplikován pyl *B. nigra* třemi způsoby – před aplikací konspecifického, simultánně s KP a po aplikaci samotného KP (+kontrolní rostliny byly opyleny pouze konspecifickým pylem). Nejvyšší negativní efekt na počet vzniklých semen měla oproti studii Brown & Mitchell (2001) simultánní depozice HP a KP, což autory vedlo k úvaze, že mechanismem bude pravděpodobně alelopatické působení pylu *B. nigra* a že doba depozice heterospecifického pylu může hrát v konečném počtu semen klíčovou roli (Bruckman & Campbell, 2016b).

Samozřejmě interspecifický přenos pylu se vyskytuje i v pouze nativních společenstvech, ovšem metaanalýza Arceo-Gómez & Ashman (2016) potvrdila, že invazní donoři heterospecifického pylu působili na produkci semen u nativních druhů více negativně než donoři nativní. Jako jedno z vysvětlení autoři uvádějí možnost, že invazní HP je schopen typu fyzické či chemické inhibice na blizně, na který nativní druhy nejsou adaptované (Arceo-Gómez & Ashman, 2016).

Dalo by se předpokládat, že invazní rostliny produkující velké množství pylu budou vykazovat mnohem vyšší frekvence depozice svého pylu na nativní rostliny. Jednou z takovýchto rostlin je invazní *Impatiens glandulifera* Royle, kterou se mimo jiné v tomto kontextu zabývala studie Lopezaraiza-Mikel (2007). Bylo však zjištěno, že ačkoli se invazní HP vyskytoval na 71 % z 52 analyzovaných blizen nativních druhů, nejednalo se o předpokládané výrazné množství. U dvou druhů s největší mírou invazního pylu na blizně se stále v průměru jednalo o pouze 10 % zakrytého povrchu (Lopezaraiza-Mikel et al., 2007). Podobných výsledků dosáhla studie zkoumající *Carpobrotus affine acinaciformis* L. v jeho invazním areálu ve Španělsku. *Carpobrotus* vytváří výrazné, na pyl bohaté květy a jedním z předpokladů studie byla vysoká depozice pylu na nativních bliznách, která ovšem nebyla pozorována (ačkoli byl *Carpobrotus* v areálu nejzastoupenějším druhem a sdílel opylovače s nativními). Možných vysvětlení bylo uvedeno více, mezi nimi např. věrnost opylovačů (zabezpečující přenos pouze konspecifického pylu) či rozdíly v morfologii květů spějící k různé depozici pylu na těla opylovačů (Bartomeus et al., 2008).

Zdá se tedy, že vysoká produkce pylu spíše není specifickým znakem invazivity, jak naznačuje například i její absence v review o znacích asociovaných s invazivitou od Pyška a Richardsona (Pyšek & Richardson, 2007). Nicméně vliv produkce pylu může razantně stoupnout se zvýšenou populační hustotou invazního druhu, jak ukazuje např. studie Bruckman & Campbell (2016a) v rámci níž bylo simulováno několik stádií invaze *B. nigra* v prostředí nativní *P. parryi*.

Bylo zjištěno, že se u jedinců *P. parryi* obklopených mnoha jedinci *B. nigra* zvýšila frekvence návštěv opylovačů (díky nápadné *B. nigra*) a zároveň byl na jejich bliznách nalezen vysoký podíl HP předpokládající potíže s produkcí funkčních semen (viz Bruckman & Campbell, 2016b) (Bruckman & Campbell, 2016a). Studie Matsumoto et al. (2010), zabývající se mechanismy vytlačení nativní *Taraxacum japonicum* Koidz. invazním druhem *Taraxacum officinale*, dosáhla podobných výsledků. Sérií experimentů s ručním opylením bylo pozorováno výrazné snížení počtu semen u nativních jedinců s vysokým podílem invazního HP na bliznách. Podíl tohoto pylu se zároveň zvyšoval se zvyšující se denzitou invazního druhu v okolí nativních jedinců (Matsumoto et al., 2010). Je tedy možné, že efekt invazního pylu na nativní druhy je do značné míry korelován s frekvencí invazního druhu a tedy s celkovou kvantitou produkovaného pylu (Jakobsson et al., 2008).

### **2.2.3. Semena v invazi – produkce, velikost, šíření a klíčivost**

Semena jsou rostlinná embrya uzavřená v ochranném obalu (osemeni), vznikající jako výsledek pohlavního rozmnožování u semenných rostlin. Primární funkcí semene je dokončit rozmnožování vývojem v dospělého jedince, což ovšem nemusí nutně znamenat navyšování počtu jedinců. Pro stabilní populaci je dostačující, je-li každý dospělý jedinec postupně nahrazen jiným, čehož je obecně dosahováno produkcí vysokého počtu potomků, z nichž pouze někteří přežijí do dospělosti (Fenner & Thompson, 2005). K rozmnožovací funkci má semeno ještě další podstatné vlastnosti. Umožňuje šíření rostlinného druhu na vyšší vzdálenost. U mnoha rostlin jsou semena adaptována pro specifický mechanismus šíření – např. může být osemení diferencováno do blanitých lemů či křídel, které poté usnadňují anemochorii, šíření větrem. Zároveň je mnoho semen schopno přestát nepříznivé podmínky mnohem lépe než dospělci. V takzvaném stadiu dormance tkví například přežívání jednoletých rostlin, jejichž semena přečkávají např. sezónní zimu v půdě a teprve na jaře klíčí. Ve většině případů je semeno také vybaveno endospermem, speciálním živným pletivem sloužícím jako primární zdroj energie pro klíčící zárodek, čímž je napomáháno úspěšné kolonizaci nového místa (Fenner & Thompson, 2005; Simpson, 2019).

Klíčovým faktorem ve schopnosti rostliny se úspěšně rozšířit a usadit je především celkový počet produkovaných semen a jejich velikost (Leishman et al., 2000). Pro invazní rostliny se právě tzv. přísun propagulí (počet semen jež se dostane do lokality) považuje za jednu z rozhodujících charakteristik, jež ovlivňuje výsledek kolonizace. Pokud by invazní rostliny měly vyšší reprodukční výkon (ať už skrze vyšší fekunditu – počet semen, které rostlina

vyprodukuje - nebo tvorbu větších semen), mohla by tato vlastnost významně předurčovat jejich invazivitu (R. A. B. Mason et al., 2008). Například ve studii Moravcové et al. (2010), v níž byly zkoumány reprodukční charakteristiky 93 neofytů České republiky (naturalizovaných neinvazních i invazních), byla odhalena vyšší fekundita invazních druhů – a to jak jednotlivých jedinců, tak celých populací (Moravcová et al., 2010). Mason et al. (2008) ve své globální studii nepozorovali rozdíl v produktivitě invazních druhů v jejich nativních a introdukovaných areálech, avšak ve srovnání pouze s nativními druhy invazní celkově vykazovali vyšší produkci semen (R. A. B. Mason et al., 2008). Zvýšení přísunu propagulí může být také dáno do spojitosti s délkou doby květu. Prodloužená doba kvetení (pozorovaná u invazních druhů např. ve studii Cadotte & Lovett-Doust (2001) a Gallagher et al. (2015)) zvyšuje pravděpodobnost opylení a zmírňuje vliv stochastických jevů prostředí, čímž se v součtu navyšuje celkový počet vyprodukovaných semen (Gallagher et al., 2015). Studie Chrobock et al. (2013) propojila délku kvetení s invazním úspěchem některých evropských rostlin, uvádějíc jako hlavní důvod právě zvýšenou pravděpodobnost úspěšné reprodukce. Lze tedy usuzovat, že vysoká fekundita skutečně koreluje s invazivitou spíše pozitivně (Pyšek & Richardson, 2007).

Studie snažící se nalézt trend pro velikost semen invazních rostlin však přinášejí rozporuplné výsledky (Pyšek & Richardson, 2007). Lake & Leishman (2004) srovnávali hmotnost semen mezi nativními a invazními druhy v různých typech prostředí. V prostředí bohatém na živiny i vodu byl pozorován jasný trend větších semen invazních druhů. Ve fyzicky narušovaném prostředí byl však nalezen přesný opak, kdy průměrná hmotnost invazních semen byla nižší než nativních (Lake & Leishman, 2004). Rejmánek & Richardson (1996) zase zjistili menší velikost semen invazních zástupců ve srovnání s neinvazivními, ovšem pouze v rámci jednoho rodu – *Pinus* (Rejmánek & Richardson, 1996). Studie posuzující rozdíly v reprodukci v rámci nativních a introdukovaných areálů dvou akácií invazních v Austrálii odhalila u obou trend k větším semenům v jejich areálech introdukce (Correia et al., 2016). Tyto protikladné nálezy naznačují, že význam velikosti semene je ve spojení s invazním chováním relativní a v závislosti na dalších faktorech může být výhodné produkovat malá, ale také velká semena. Malých semen rostlina typicky vytváří velký počet, a to v kombinaci s jejich lehkou váhou může silně zvyšovat pravděpodobnost úspěšného rozšíření (př. větrem) a usazení. Zároveň také menší semena vydrží déle v půdě (v dormantním stádiu) a pro klíčení vyžadují kratší chladovou periodu. Větší semena zase embryu zajistí výrazný zdroj živin a navýší tak šance na zdařilé vyklíčení v kompetitivním prostředí. Také jsou více atraktivní pro šíření obratlovci

(Leishman et al., 2000; Pyšek & Richardson, 2007; Rejmánek & Richardson, 1996). Další vysvětlení přináší např. studie Gallagher et al. (2015). V ní nebyl pozorován žádný rozdíl ve velikosti semen naturalizovaných a invazních australských druhů, což přisuzují svému rozhodnutí srovnávat mezi sebou vždy rostliny stejné růstové formy. Pozorování jiných studií (např. že semena invazních rostlin jsou spíše menší a početnější – viz Hamilton et al., 2005) podle nich bez tohoto ošetření reflektují spíše skutečnost, že invazní rostliny jsou z velké části tvořeny jednoletými bylinami, jež tento typ semen typicky produkují (Gallagher et al., 2015).

Podíváme-li se na mechanismy, jež invazní rostliny využívají pro šíření svých semen, podobně jako u velikosti semen z dostupných studií zcela jasný trend nevystupuje. Lake & Leishman (2004) sledovali u invazních druhů na fyzicky narušených místech větší tendenci k anemochorii, ale na místech s vysokým obsahem živin bylo více zastoupeno šíření obratlovci (Lake & Leishman, 2004). Studie Lloret et al. (2005) ukázala, že za šíření nepůvodních druhů na pěti středomořských ostrovech zodpovídá anemochorie a šíření obratlovci víceméně vyrovnaně (Lloret et al., 2005). Práce Moravcové et al. (2010) asociuje invazní druhy v České republice s šířením pomocí větru, ale zároveň jejich semena shledává i dobře uzpůsobenými k hydrochorii (Moravcová et al., 2010). Nesrovnalost výsledků by mohla reflektovat skutečnost, že rostliny jsou schopné svá semena šířit skrze velký počet různých vektorů, z nichž každý je nejvíce účinný v určitých specifických podmínkách (Pyšek & Richardson, 2007).

S větším souladem ve výsledcích je v neposlední řadě zkoumána klíčivost semen invazních rostlin a mechanismy s ní spojené. Studie se víceméně shodují, že invazní rostliny mají tendenci k brzkému/rychlému vyklíčení (Funk, 2013; Gioria & Pyšek, 2017), k formování dlouhodobých semenných bank (čímž mohou prodloužit dobu klíčení, přečkat dlouhodobě nepříznivé podmínky a přetrvávat v půdě) (Gioria et al., 2012, 2019; Kołodziejek & Patykowski, 2015; Moravcová et al., 2006) a dále ke schopnosti úspěšně vyklíčit pod širší škálou ekologických podmínek prostředí (Cervera & Parra-Tabla, 2009; Florentine et al., 2006; Javaid & Tanveer, 2014).

### **3. Polyploidie v kontextu reprodukčních strategií**

Polyploidie neboli stav, kdy buněčné jádro obsahuje tři a více kompletních chromozomových sad, se již dlouho považuje za obvyklý způsob speciace rostlin a za důležitý faktor v jejich evoluci (Otto & Whitton, 2000; Tayalé & Parisod, 2013). Ukázalo se například, že všechny současné semenné rostliny prošly během své historie alespoň jednou

polyploidizací (Jiao et al., 2011), ovšem je registrováno i mnoho recentních případů genomových duplikací (Husband et al., 2013; Wood et al., 2009). Genomovou duplikací rostliny získávají nadbytečný genetický materiál, jež může sloužit k vývoji nových adaptací a funkcí, zatímco je zachována funkčnost standardních genů. Kupříkladu bylo zjištěno, že výše zmíněné ancestrální polyploidizace vedly k rozvoji genů regulujících vývin květu a semene a potažmo tedy mohly přispět k nynějšímu vedoucímu postavení semenných rostlin (Jiao et al., 2011).

Mechanismy vzniku polyploidie v přirozených podmínkách lze v zásadě rozdělit do dvou hlavních kategorií – somatické zdvojení a vznik neredukovaných gamet (Ramsey & Schemske, 1998). Spontánní somatické zdvojení může nastat v meristemickém pletivu rostlin a vést ke vzniku chimérického organismu s například tetraploidní částí v rámci jinak diploidního jedince. Je-li tato polyploidní část fertilní nebo dokáže-li se rozmnožovat vegetativně, může založit dokonce i novou polyploidní linii (Tayalé & Parisod, 2013). K somatickému zdvojení může také dojít v rámci zygoty či mladého embrya, čímž vzniká celkově polyploidní jedinec (Ramsey & Schemske, 1998). V součtu se ovšem jeví, že tento mechanismus není v přirozeném prostředí tolik frekventovaný (Tayalé & Parisod, 2013). Mnohem častější je zdá se tvorba neredukovaných gamet, která byla pozorována u mnoha rostlinných taxonů a může být například indukována environmentálním stresem (střídání teplot, vodní stres, herbivorie, nedostatek živin apod.) (Mason & Pires, 2015; Ramsey & Schemske, 1998). Splynutí dvou neredukovaných gamet je ale statisticky málo pravděpodobné. Spíše dojde ke splynutí s redukovanou gametou a ke vzniku triploidního jedince, který poté skrze samosprašnost nebo outcrossing s dalším triploidním/diploidním jedincem může zajistit vznik tetraploidů. Hypotéza tohoto dvoustupňového mechanismu, nazývaného „triploidní most“, je podpořena relativně vysokým výskytem triploidních jedinců v rostlinných populacích (Husband, 2004; Tayalé & Parisod, 2013). Vyšší ploidie mohou vznikat v polyploidních populacích analogicky v jednom kroku z neredukovaných a redukovanych gamet odlišných cytotypů a nebo ve dvou krocích skrz liché cytotypy (Kolář et al., 2017; Ramsey & Schemske, 1998).

Vznikající polyploidní jedinci se mohou dále lišit svým původem. Z tohoto důvodu se polyploidní zástupci vzniklí v rámci populace/mezi populacemi jednoho druhu nazývají autopolyploidii (znásobení homologních sad chromozomů). Zástupci vzešlí z mezidruhových hybridů (obsahující sady chromozomů pocházející z odlišných druhů) se poté označují jako alopolyploidii (Ramsey & Schemske, 1998; Simpson, 2019).

Polyploidizace může v rostlinách způsobit mnohé změny. Z morfologického hlediska mají polyploidní druhy větší buňky, s čímž je spojena jejich celková větší velikost (robustnost) – bývají vyšší, mají tlustší a větší listy, větší květy (produkující často více nektaru) a větší semena (Levin, 2002; Müntzing, 1936). Výrazné jsou také posuny ve fenologii polyploidních rostlin, které jsou často ve směru delší doby kvetení (Levin, 2002). Ze změn ve fyziologii lze zmínit například skutečnost, že polyploidní druhy mají typicky větší, ovšem méně nahuštěné průduchy, což u nich ve výsledku přispívá ke snížení rychlosti transpirace (Levin, 2002). Často citovaná zvýšená tolerance polyploidních druhů k horším podmínkám prostředí nebo přizpůsobení k jejich širšímu rozpětí (z čehož se dále usuzují širší areály výskytu) jsou však stále předmětem diskuse (Husband et al., 2013; Van de Peer et al., 2017). Vyšší tolerance k širšímu spektru ekologických podmínek se očekává vzhledem k zvýšené heterozygotitě a genetické variabilitě (Van de Peer et al., 2009). Například studie Brochmann et al. (2004), zkoumající frekvenci polyploidů v Arktidě ukázala, že severním směrem (tedy směrem extrémnějších podmínek) stoupá četnost výskytu výlučně polyploidních taxonů o téměř 40 % (Brochmann et al., 2004). Ve studii Dijk et al. (1992) byla zase studována distribuce cytotypů *Plantago media* L. a areál tetraploidů byl v porovnání s diploidy mnohem širší (Dijk et al., 1992). Je ale nutné zmínit, že mnoho studií srovnávajících areály výskytu u vyššího počtu druhů přímý důkaz většího rozšíření polyploidů nenašlo (Martin & Husband, 2009; Petit & Thompson, 1999). V této oblasti, která se zdá být spíše druhově specifická, zatím tedy nelze dělat obecné závěry (Husband et al., 2013).

Podíváme-li se na způsob rozmnožování, odhalíme silnou asociaci polyploidů s nepohlavními mechanismy. Jak už bylo zmíněno, polyploidní druhy jsou velmi často apomiktiční (Archetti, 2004). Převládající výskyt fakultativní či obligátní apomixie u vyšších cytotypů byl ukázán např. u *Hieracium pilosella* L. (Mráz et al., 2008) či *Ranunculus kuepferi* Greuter & Burdet (Schinkel et al., 2016). Toto propojení může být mimo jiné dáno skutečností, že jak apomixie, tak polyploidie vyžadují pro svůj vznik tvorbu neredukovaných gamet (Husband et al., 2013). Vysoce zastoupené je také vegetativní rozmnožování (Herben et al., 2017). Pro tuto skutečnost se nabízí více vysvětlení, z nichž jedno může být, že klonalita, podobně jako apomixie, obchází nutnost hledat kompatibilní partnery. Tím se vyhýbá tzv. principu vyloučení minoritního cytotypu a může umožnit rychlejší ustanovení nové polyploidní populace ještě v rámci původní diploidní (Husband et al., 2013). Princip minoritního cytotypu popisuje na frekvenci závislou reprodukční nevýhodu nově vzniklého polyploida v jinak převážně diploidní populaci, který se při alogamii s vyšší pravděpodobností

setkává s „normálními“ redukovánými gametami diploidů. Tím je výrazně omezen vznik jedinců s původním cytotypem polyploida a ten poté může po několika generacích zcela vymizet (Husband, 2000; Levin, 1975).

Z tohoto úhlu by se tedy mohlo zdát, že na pohlavní rozmnožování polyploidní druhy příliš nespolehají. Skutečně cytotypy s vyšší ploidní úrovní mohou být často sterilní kvůli nemožnosti souměrného rozdělení chromozomů do gamet během meiózy (Kumar et al., 2014; Otto & Whitton, 2000; Simpson, 2019). Jiná linie studií však u polyploidů demonstruje široké zastoupení pohlavního rozmnožování, a to konkrétně samosprašnosti. To může být vysvětleno tím, že změna ploidie může v rostlinách často způsobit rozklad autoinkompatibilních mechanismů, což vede k zvýšenému výskytu samooplození u polyploidních jedinců v kontrastu s jejich diploidními protějšky (Barringer, 2007; Levin, 2002). Stejně jako apomixie a vegetativní rozmnožování, samosprašnost také snižuje nevýhodu minoritního cytotypu a může napomáhat uchycení polyploidní linie (Levin, 1975). Samotný vznik polyploidů (a obzvláště alopolyloidů) zároveň s větší pravděpodobností probíhá skrze samooplození (Ramsey & Schemske, 1998). V neposlední řadě se často usuzuje, že prevalence samosprašnosti je dána nižší náchylností polyploidů k jevům jako je inbrední deprese. Tato spojitost ovšem neplatí vždy a zjevně se jedná o komplexní vztah závislý na mnoha faktorech (Barringer, 2007; Husband et al., 2013). Přes jednoduchost samoopylení však může být u polyploidů přítomna také alogamie. Studie Miller & Venable (2000) dokonce ukazuje u 12 rodů polyploidizací spuštěný přechod z oboupohlavných květů k dimorfismu v podobě gynodioecie či dioecie. To naznačuje, že v rámci některých polyploidů může být outcrossing preferovaným mechanismem. Vysvětlení pro toto pozorování se však opírá o existenci naopak silné inbrední deprese u samosprašných polyploidů jež vede k selekci pro cizosprašnost, což jen dokresluje výše zmíněnou komplexitu tohoto vztahu a současnou nemožnost formulace jednoznačných závěrů (Levin, 2002; Miller & Venable, 2000).

U pohlavně se rozmnožujících polyploidních druhů poté genomová duplikace může také navyšovat úspěch tohoto mechanismu skrze morfologické a fyziologické změny. Studie Gross & Schiestl (2015), srovnávající 2 cytotypy *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Brown, vyzorovala vyšší produkci plodů u tetraploidních jedinců v porovnání s diploidními (Gross & Schiestl, 2015). Ve studii Castro et al. (2012) byla zase v přírodních populacích u hexaploidních cytotypů *Aster amellus* L. ve srovnání s diploidními pozorována vyšší produkce semen a jejich zvýšená klíčivost (Castro et al., 2012). Obecně větší velikost semen polyploidů může také znamenat následnou větší robustnost a rychlejší růst jejich klíčků (Levin, 2002). Studie Bretagnolle et al.

(1995) měřila rychlost klíčení semen a růstu klíčků na dvou cytotypech *Dactylis glomerata* L., přičemž autoři registrovali vyšší míru sledovaných vlastností opět u tetraploidů (ačkoli nutno zmínit, že důvod pro tento rozdíl prisuzovali v závěru komplexnějšímu vztahu než jen větší velikosti semen polyploidů). Zdá se tedy, že je-li pohlavní reprodukce přítomna, mohou ji polyploidii ovlivněné znaky obohatit jistými kompetičními výhodami (Bretagnolle et al., 1995).

### **3.1. Pohlavní rozmnožování polyploidních invazních druhů – případové studie**

Souvislost mezi polyploidii a invazivitou je zřejmá například ze studie Pandit et al. (2011), která při srovnávání ploidii vzácných a invazních rostlin ukázala, že invazní rostliny jsou s velkou frekvencí také polyploidní (Pandit et al., 2011). Stejně jako obecně polyploidní rostliny i invazní druhy často spoléhají na nepohlavní rozmnožování. Jak však bylo ukázáno v první kapitole ani u nich to není pravidlem, a tedy by se pohlavní rozmnožování polyploidních invazních rostlin a jeho potenciální vliv v areálech introdukce neměl opomíjet. V následujících odstavcích proto budou rozebrány studie, které případy pohlavního rozmnožování u polyploidních invazních rostlin zaznamenávají.

Jako první lze uvést studii Pandit et al. (2006), jež se zabývala silně invazními druhy v Singapuru. Všechny ze zkoumaných druhů (*Asystasia gangetica* spp. *micrantha* (Nees) Ensermu, *Mimosa pigra* L., *Neptunia plena* (L.) Benth., *Panicum maximum* Jacq., *Urochloa mutica* (Forssk.) T. Q. Ng.) byly odhaleny jako polyploidní, přičemž od každého druhu se v této oblasti vyskytoval pouze jeden cytotyp. To napovídá, že pouze jeden cytotyp z daných polyploidních linií byl úspěšně selektován pro invazivitu. U všech studovaných rostlin byla zároveň zjištěna produkce vysoce fertilního pylu a také vysoká produkce semen v poměrně krátkých intervalech (Pandit et al., 2006). Tato studie vysokou fekunditu (což je jedna z možných úspěšných strategií invazních rostlin) do přímé spojitosti s ploidní úrovní rostlin nedávala, ovšem výše zmíněné studie (např. Castro et al. (2012)) jejich pozitivní korelaci naznačují. Je tedy možné, že invazivita cytotypů je dána společným působením těchto jevů.

Dalším příkladem může být práce Hahn et al. (2013). Na základě předpokladu, že i nepatrné změny vlastností semene mohou mít výrazné důsledky na demografii druhu, v ní byl prošetřen potenciální vliv polyploidii indukovaných změn semene na invazivitu *Centaurea stoebe* L. Tato rostlina je obligátně cizosprašná a ve svém nativním areálu v Evropě se vyskytuje jako diploid a tetraploid. V areálu introdukce – v Severní Americe – se však vyskytuje pouze jako tetraploid.

Srovnáním charakteristik semen jednotlivých cytotypů byla zjištěna vyšší životnost semen nativních i invazních tetraploidů v porovnání s diploidy, což naznačuje že polyploidie zde může mít roli původce užitečné preadaptace pro invazi. Zároveň byla opět pozorována vyšší fekundita amerických tetraploidů. Tyto dva znaky navíc dodávají *C. stoebe* L. vysoký potenciál pro dlouhodobou akumulaci semen v půdě (tvorbu semenných bank), což je, jak bylo popsáno v předchozí kapitole, pro invazní rostliny také výhodná vlastnost (Hahn et al., 2013; Hahn & Müller-Schärer, 2013).

Studie Thébault et al. (2011) také srovnávala zdatnost nativních a invazních cytotypů. Jako zástupci byli vybráni opět *Centaurea stoebe* L. a dále *Senecio inaequidens* DC., který má podobné cytotypové rozšíření – tj. v jejich nativní oblasti se vyskytují diploidní i tetraploidní cytotypy, kdežto invazní jsou pouze tetraploidi. Ve skleníkovém experimentu byla v kontrastu se studií Hahn & Müller-Schärer (2013) zjištěna tvorba nižšího počtu úborů u tetraploidních genotypů *C. stoebe* (interpretováno jako nižší fekundita), avšak tetraploidní jedinci *S. inaequidens* do počtu květů investovali v porovnání s diploidními více. Studie usuzovala, že produkci většího množství úborů tetraploidi *S. inaequidens* navýšili přísun propagulí v areálu introdukce, což utvrdilo jejich usazení a následnou invazivitu (Thébault et al., 2011).

Další studie je zaměřená na invazi *Solidago canadensis* L. Druh je nativní v temperátních oblastech Severní Ameriky, rozmnožuje se nepohlavně (oddenky) i pohlavně a vytváří několik cytotypů – diploidní, tetraploidní a hexaploidní. Diploidní cytotyp je invazní v Evropě a v temperátních částech Asie. Pouze polyploidní rostliny však byly schopné stát se invazními i v subtropických oblastech Asie. Studie toto pozorování přisuzuje polyploidii navozené zvýšené odolnosti vůči vysokým teplotám a posunu doby kvetení na přelom září a října, kdy celkově nižší teploty již neohrožují vývoj semen. Polyploidní rostliny tak vykazují vyšší produkci funkčních semen, což v kombinaci s nenarušeným klonálním růstem (tepelná tolerance) podporuje jejich šíření v invazní oblasti (Cheng et al., 2021).

Invazivita pouze polyploidních cytotypů je také pozorována u *Vicia cracca* L. Druh se v nativním areálu Evropy vyskytuje jako diploid a tetraploid, v Severní Americe se však invazně šíří jenom tetraploidi. Studie Líblové et al. (2017) se zabývala srovnáním těchto cytotypů – hlavním cílem práce bylo identifikovat případné rozdíly mezi nativními a invazními jedinci ve schopnosti adaptovat se změnám podmínek prostředí (prověřit hypotézu zvýšené tolerance polyploidů), nicméně součástí byly i pokusy srovnávající míru klíčivosti a růstu a také počet kvetoucích jedinců. V rámci invazních tetraploidů (dále 4xN, N jelikož se jednalo

o jedince z oblasti New Yorku) dosáhlo během experimentu nejvíce rostlin květu (63 %, v porovnání s 25 % u evropských tetraploidů a s 19 % u diploidů). Jedinci 4xN také produkovali nejvyšší počet semen na rostlinu a jejich klíčky dosahovali vyššího věku. Evropské tetraploidy produkovaly semen sice méně než 4xN rostliny, ovšem stále více než evropské diploidy. Dohromady toto pozorování podporuje tvrzení o vyšší produkci semen u polyploidních rostlin a z toho plynoucí možnou preadaptací pro jejich invazivitu. Je nutno zmínit, že u semen 4xN byla zároveň zjištěna nejnižší klíčivost, pro což ovšem autorky navrhlly vícero vysvětlení - například možnou přítomnost samosprašnosti u amerických rostlin, při níž může značná část semen zůstat nevyvinutá, nebo lišící se doby sběru amerických a evropských semen (Líbllová et al., 2017).

Uvedené studie samozřejmě nejsou pravidlem. Protichůdným příkladem může být *Solidago gigantea* Aiton, jež se v nativní oblasti Severní Ameriky vyskytuje opět v několika cytotypech a rozmnožuje se taktéž pohlavně i nepohlavně. V jeho invazní oblasti v Evropě se vyskytují pouze tetraploidy, což je ovšem přisuzováno nikoli polyploidii zvýšené fekunditě, ale naopak nižší schopnosti diploidních jedinců vytvářet rozsáhlé klonální porosty. U invazních tetraploidů byla navíc v porovnání s nativními zjištěna i nižší investice biomasy do květů a celkově nižší pravděpodobnost kvetení (Schlaepfer et al., 2010). Jak už bylo zmíněno v první kapitole, za invazním potenciálem rostlin stojí většinou celá řada faktorů a nelze tedy říci, že všechny pohlavně se rozmnožující invazní polyploidní rostliny jsou invazní díky např. vyšší produkci semen. V některých situacích však tato spojitost existovat může, a proto je důležité brát i tyto mechanismy v potaz.

Zajímavým příkladem z jiného úhlu pohledu je také studie Forman & Kesseli (2003), jež se zabývala invazním druhem *Reynoutria japonica* Houtt. v jednom z jeho areálů introdukce v USA. Jedná se o polyploidní rostlinu (především se vyskytuje jako oktoploid (ovšem identifikováni byli i tetraploidy, hexaploidy, nonaploidy a výjimečně i pentaploid, viz Gammon et al., 2010), která se ve svém nativním prostředí v Asii rozmnožuje nepohlavně i pohlavně. Jako invazní druh je však známá především pro svůj rychlý vegetativní růst skrze oddenky a následnou tvorbu rozsáhlých neprostupných polykormonů. Autoři této studie se však zaměřili i na určení míry, s jakou může být šíření *R. japonica* v areálu invaze podpořeno generativní reprodukcí (Forman & Kesseli, 2003). V rámci skleníkových experimentů bylo odhaleno, že rostlina produkuje vysoce životná semena odolná vůči zimě, ovšem zároveň nevyžadující zimní období či dormanci pro úspěšné klíčení, což může být vnímáno jako konkurenční výhoda. V kontrastu s jinými studiemi (např. z Evropy, viz níže) autoři také registrovali mnohá klíčící

semena přímo ve zkoumaných přírodních populacích. Tyto jedinci se typicky nacházeli ve větší vzdálenosti od matečného porostu (v otevřených místech s nižší okolní vegetací) a jejich životaschopnost byla u mnohých demonstrována i přežitím zimy a obražením v další sezóně. Dohromady s pozorováním téměř nulové klíčivosti (a životnosti) jedinců klíčících pod hustým porostem dospělců bylo proto usouzeno, že rozhodující vliv na životnost mladých jedinců má spíše než teplota dostupnost zdrojů (voda, světlo), jež je mezi hustou okolní vegetací nízká. Z této studie je tedy patrné, že ačkoli dominantním způsobem rozmnožování *R. japonica* je bezpochyby klonální růst, pohlavní rozmnožování (alespoň v USA) aktivně probíhá a skutečně může vést k dalšímu šíření tohoto druhu. Rekombinací vzniklé nové fenotypy mohou být také potenciálně úspěšnější a konkurenčně zdatnější než rodičovské, čímž by mohla být celková invazivita druhu ještě znásobena. V neposlední řadě se tímto otevírá možnost hybridizace *R. japonica* s příbuznými druhy a následného heterozního efektu, jak bude popsáno níže (Forman & Kesseli, 2003).

V Evropě je situace rozdílná skutečností, že zdejší populace *R. japonica* jsou všechny vegetativní potomci jednoho klonu. Naznačuje to výskyt geneticky identických, oktoploidních jedinců *R. japonica* ve velké části Evropy, u kterých je přítomna samčí sterilita (Bailey et al., 2007; Mandák et al., 2005). Evropské studie se proto ubírají spíše směrem hybridizace *R. japonica* a jejích následků. Jako donor pylu pro *R. japonica* běžně slouží například příbuzný druh *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai, přičemž výsledkem tohoto křížení je nejčastěji hexaploidní *R. x bohémica* Chrtek & Chrtková. Ačkoli jsou klíčící jedinci tohoto hybridu ve volné přírodě málokdy pozorováni, je zároveň *R. x bohémica* v severní a střední Evropě široce rozšířená jelikož vykazuje silnější vegetativní růst a vyšší schopnost regenerace z oddenků než mají oba rodiče (Bailey et al., 2007; Mandák et al., 2005). Významná je také skutečnost, že *R. x bohémica* produkuje velké množství částečně životaschopného pylu a může být také jeho donorem pro *R. japonica*, jak demonstrovala studie Tiébré et al. (2007) zkoumající generativní reprodukci komplexu *Reynoutria* v Belgii. Autoři zjistili, že většina ze sebraných semen *R. japonica* byla výsledkem tohoto zpětného křížení. Semena byla schopná klíčení i po studené stratifikaci a ačkoli v přirozené populaci většina z nich dopadá v těsné blízkosti matečného klonu, byla autory zachycena i semena rozšířená na vzdálenost větší než 16 m, čímž se zvyšuje pravděpodobnost jejich úspěšného uchycení. Vysoký počet dospělých hybridů v oblasti navíc potvrzuje, že k jejich úspěšnému přežívání a etablování skutečně dochází, ač jsou klíčící jedinci málokdy pozorováni (Tiébré et al., 2007). Ve výsledku poté tato hybridizací navozená alespoň částečná obnova sexuální reprodukce u *R. japonica* v Evropě může vést k vzniku větší

genotypové variability v jinak převážně klonálním druhu, a tudíž postupně např. k zvýšené schopnosti adaptovat se novým podmínkám, což všechno může jen podpořit již tak silnou invazivnost této rostliny (Bailey et al., 2007; Mandák et al., 2005; Tiébré et al., 2007).

Posouzením role pohlavního rozmnožování v invazním úspěchu polyploidní rostliny, která je zároveň výrazně klonální, se zabývala také studie Nesic et al. (2013). Zkoumány byly v tomto případě Srbské populace invazní astry *Symphytotrichum lanceolatum* (Willd.) G. L. Nesom.

Tento vytrvalý druh je nativní v Severní Americe, ovšem v současné době se rychle šíří v mnoha evropských zemích, vytvářeje rozsáhlé klonální porosty (viz obr. 2) především v okolí velkých řek (Jedlička & Prach, 2006). Druh je také silně morfologicky variabilní a vytváří široké spektrum cytotypů (v nativním areálu zaregistrováni tetraploidi, pentaploidi, hexaploidi, heptaploidi a oktoploidi (Chmielewski & Semple, 2001); v invazním prostředí je problematika méně zkoumána, ale zjištěni byli zatím hexaploidi a oktoploidi (Dirkse et al., 2014)). Ve studii Nesic et al. (2013) měřená doba květu *S. lanceolatum* trvala od pozdního srpna do pozdního listopadu, což je potenciální výhodou kvůli snížené kompetici o opylovače vzhledem



Obr. 2 – Příklad klonálního porostu *S. lanceolatum*,  
(Foto: Ing. Jaromír Kučera Ph.D.)

k obecně nižšímu počtu kvetoucích rostlin v této době. Autoři dále zjistili, že druh produkuje velké množství úborů, avšak na jeden úbor bylo vyprodukováno průměrně 31.50 % prázdných nažek. U vyvinutých semen z mnoha lokalit byla dále pozorována poměrně nízká klíčivost. Vezme-li se však v úvahu rozsáhlost porostů *S. lanceolatum* a počet vznikajících úborů (u některých jedinců byla květenství až z 200 úborů), je možné považovat celkové množství životaschopných semen za postačující k úspěšnému šíření druhu na nové lokality. Díky silnému vegetativnímu růstu je pak *S. lanceolatum* schopno nový areál rychle kolonizovat, což znovu naznačuje důležitou roli souhry více znaků v úspěchu polyploidních invazních rostlin (Jedlička & Prach, 2006; Nesic et al., 2013). Ke stejnému závěru navíc došla i dřívější studie Jedlička & Prach (2006), která z hlediska reprodukce mezi sebou srovnávala právě *S. lanceolatum* a příbuzný, taktéž polyploidní a v Evropě invazní druh

*Symphyotrichum novi-belgii* (L.) GL Nesom. U obou aster autoři registrovaly vysokou produkci lehkých, snadno větrem šířitelných semen (uvádějí, že u *S. lanceolatum* nebylo vzácné najít rostliny s květenstvími o 3000 úborech, a tedy s potenciálem tvorby 200 000 semen). Tato studie navíc dále prováděla testy klíčivosti a odhalila schopnost semen klíčit ihned po dozrání, bez nutnosti dormance. Je nutné zmínit, že podobně jako Nesic et al. (2013) i autoři této studie mezi zkoumanými jedinci pozorovali variaci v produkci plně vyvinutých semen. U sedmi z deseti zkoumaných jedinců *S. lanceolatum* počet funkčních semen přesahoval 70 %, ovšem u zbylých tří byl nižší než 20 %. V kontrastu s Nesic et al. (2013) ovšem studie nabídla i možné vysvětlení, a to skutečnost, že méně plodní jedinci mohli být s vysokou pravděpodobností hybridi. Z cytologického hlediska totiž *S. lanceolatum* ani jedna studie nezkoumala (Jedlička & Prach, 2006). Možnost hybridizace, existující nejen v rámci komplexu *S. lanceolatum*, nýbrž i interspecificky mezi *S. lanceolatum* a *S. novi-belgii*, může tedy i významně zvýšit genetickou variabilitu a potažmo, podobně jako u *R. japonica* také posilnit invazní potenciál těchto aster (Chmielewski & Semple, 2001).

Výše zmíněné studie se již nezabývaly přímo vztahem mezi polyploidii a sexuálním rozmnožováním. Demonstrují však nutnost neopominout zdánlivě minoritní roli pohlavního rozmnožování u invazních polyploidních druhů známých pro svůj dravý klonální růst.

## 4. Závěr

Z uvedené práce je patrné, že invazní druhy pro kolonizaci nových území a své následné šíření očekávaně využívají neméně široké spektrum mechanismů reprodukce, než jaké je obecně známé u semenných rostlin. Nepohlavní rozmnožování, jež se vyznačuje především nezávislostí na kompatibilních partnerech a je také prostředkem uchování již dobře adaptovaného mateřského genomu, má mezi invazními druhy široké zastoupení. I přes očividnou kolonizační výhodu rychlého vegetativního růstu je však u mnoha jiných, stejně úspěšných invazních druhů zachováno rozmnožování pohlavní. Jako jedno z možných vysvětlení lze uvést rekombinací navozenou potenciálně vyšší adaptabilitu (a tedy nižší náchylnost ke změnám prostředí) sexuálního druhu v porovnání s asexuálním. V rámci pohlavního rozmnožování však zmiňované studie také demonstrují absenci zcela jednoznačného trendu. Bakerovo pravidlo předpovídá, že invazní druhy budou s větší pravděpodobností samosprašné. Ačkoli existuje vícero studií, které Bakerovo pravidlo podporují či alespoň ukazují výraznou přítomnost samooplození v invazních populacích, není možné samosprašnost považovat za jednoznačné znamení invazního potenciálu. Jsou totiž zároveň registrovány druhy úspěšně se rozmnožující v novém areálu především skrze alogamii. V současné situaci nejčastěji člověkem způsobených invazí totiž většinou dochází k introdukci více než jedné propagule, což do značné míry zabezpečuje úspěšné etablování cizosprašného druhu a zároveň je tak částečně zastíněna kolonizační výhoda vzniku populace z jednoho samosprašného jedince. V neposlední řadě i v počátečně silně samosprašných populacích může ve snaze vyhnout se efektům inbrední deprese postupně dojít k upřednostňování alogamie. Ať už se ovšem jedná o druhy samosprašné či cizosprašné, diskutovanými studiemi bylo prezentováno důležité postavení pohlavního rozmnožování v rostlinných invazích. Invazní význam generativní reprodukce byl dále podtržen shrnutím studií o produkci semen, z něhož vyvstala zejména vysoká fekundita (a tedy zvýšený přísun propagulí) jako klíčový znak podporující invazivitu. Produkce pylu a její potenciál „zbraně“ proti nativní kompetici na druhou stranu zase zvýraznila skutečnost, že dominance nepůvodních druhů nad nativními bývá dána souhrou většího množství různých znaků. Ačkoli invazní rostliny mohou být důležitými zdroji „nevhodného“ heterospecifického pylu, zdá se, že nativní druhy jsou silněji zasaženy až ve chvíli, kdy daný invazní druh v jejich okolí překročí určitou populační hustotu a navýší tak frekvenci depozice svého pylu na nativní blizny.

U invazních rostlin můžeme zároveň pozorovat silnou asociaci s polyploidizací. Nepochybný význam tohoto fenoménu, jež je obecně u semenných rostlin široce zastoupen, leží například

v jeho roli v rostlinné speciaci a evoluci. Intenzivní pozornost je však také zacílena na změny, jež polyploidizace v rostlinách působí, přičemž na mnohé z nich lze nahlížet právě z úhlu užitečných preadaptací pro invazi. Posuny ekologické niky či vyšší tolerance k změnám prostředí jsou jako stabilní výhodný znak polyploidů stále ještě diskutovány, nicméně pro invazní rostliny může být neméně důležitá celková větší robustnost, prodloužená doba květu či vyšší produkce semen. Tyto poslední dva znaky otevírají problematiku reprodukčních strategií polyploidních druhů. Nesporným faktem je, že nepohlavní rozmnožování v podobě vegetativního růstu či apomixie je u polyploidů vysoce rozšířené. Zaprvé může napomoci novým polyploidům v ustanovení stabilní populace, jelikož obchází princip minoritního cytotypu. Za druhé u vyšších, obzvláště lichých ploidii, kde při meióze může docházet k asymetrickému dělení chromozomů a následně k snížené fertilitě, může být nepohlavní rozmnožování hlavním principem dlouhodobého přetrvávání jejich populací. Na druhou stranu alespoň principu minoritního cytotypu se vyhýbá také samosprašnost, která je mimo jiné díky častému, polyploidii navozenému rozpadu autoinkompatibility neméně zastoupeným reprodukčním mechanismem. Zaměříme-li se však v pohlavním rozmnožování dále na srovnání přítomnosti samosprašnosti a cizosprašnosti, nalezneme studie prezentující kontrastující pozorování a jeho různé interpretace. Z toho vyplývá nepochybná komplexita přítomných vztahů a v tomto směru prozatím nerozřešené přesné zákonitosti.

Nehledě na přesný mechanismus je však zřejmé, že pohlavní rozmnožování není u polyploidních invazních druhů vzácností. Jak už navíc bylo naznačeno výše, morfologické, fyziologické a fenologické změny jež polyploidie může způsobovat zasahují i pohlavní rozmnožování a mohou pozitivně korelovat se zvýšeným invazním potenciálem. Velmi významné jsou v tomto směru studie srovnávající mezi sebou jednotlivé cytotypy daného komplexu. Nezřídka totiž pozorujeme, že se invazními stávají v rámci druhu s více cytotypy zejména jedinci s vyšší ploidii. Za tímto vztahem samozřejmě stojí mnoho faktorů a jeden znak nelze považovat za jediný důvod invazivity, diskutované studie však ukazují, že polyploidizací podpořené pohlavní rozmnožování může mít svůj vliv. Zvýšená fekundita, zvýšená životnost semen a prodloužená doba květu mohou tedy, dle prezentovaných studií, být interpretovány jako jedny z možných preadaptací polyploidů pro invazi. Zároveň bylo ukázáno, že i zdánlivě pouze reziduální či nepříliš funkční pohlavní rozmnožování u převážně klonálních polyploidních invazních rostlin může celkové invazivitě významně napomáhat. Ať už se jedná o snazší šíření na velké vzdálenosti (jež může být zajištěno drobnými semeny) či o nebezpečnou možnost hybridizace těchto jedinců s příbuznými druhy, je zřejmé, že generativní reprodukce

je v invazích polyploidních druhů důležitým hráčem a vyžaduje další studium na konkrétních modelových systémech.

## 5. Literatura

- Aguilera, A. G., Alpert, P., Dukes, J. S., & Harrington, R. (2010). Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. *Biological Invasions*, *12*(5), 1243–1252. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9543-z>
- Arceo-Gómez, G., & Ashman, T.-L. (2016). Invasion status and phylogenetic relatedness predict cost of heterospecific pollen receipt: Implications for native biodiversity decline. *Journal of Ecology*, *104*(4), 1003–1008. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12586>
- Archetti, M. (2004). Recombination and loss of complementation: A more than two-fold cost for parthenogenesis: Complementation and sexual reproduction. *Journal of Evolutionary Biology*, *17*(5), 1084–1097. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00745.x>
- Bailey, J. P., Bímová, K., & Mandák, B. (2007). The potential role of polyploidy and hybridisation in the further evolution of the highly invasive *Fallopia* taxa in Europe. *Ecological Research*, *22*(6), 920–928. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0419-3>
- Baker, H. G. (1955). Self-Compatibility and Establishment After „Long-Distance“ Dispersal. *Evolution*, *9*(3), 347. <https://doi.org/10.2307/2405656>
- Barringer, B. C. (2007). Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *American Journal of Botany*, *94*(9), 1527–1533. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.9.1527>
- Bartomeus, I., Bosch, J., & Vilà, M. (2008). High Invasive Pollen Transfer, Yet Low Deposition on Native Stigmas in a *Carpobrotus*-invaded Community. *Annals of Botany*, *102*(3), 417–424. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn109>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- BRETAGNOLLE, F., THOMPSON, J. D., & LUMARET, R. (1995). The Influence of Seed Size Variation on Seed Germination and Seedling Vigour in Diploid and Tetraploid *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany*, *76*(6), 607–615.
- Brochmann, C., Brysting, A. K., Alsos, I. G., Borgen, L., Grundt, H. H., Scheen, A.-C., & Elven, R. (2004). Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, *82*(4), 521–536. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00337.x>
- Brown, B. J., & Mitchell, R. J. (2001). Competition for pollination: Effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia*, *129*(1), 43–49. <https://doi.org/10.1007/s004420100700>
- Bruckman, D., & Campbell, D. R. (2016a). Pollination of a native plant changes with distance and density of invasive plants in a simulated biological invasion. *American Journal of Botany*, *103*(8), 1458–1465. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600153>
- Bruckman, D., & Campbell, D. R. (2016b). Timing of invasive pollen deposition influences pollen tube growth and seed set in a native plant. *Biological Invasions*, *18*(6), 1701–1711. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1113-6>
- Burns, J. H., Ashman, T.-L., Steets, J. A., Harmon-Threatt, A., & Knight, T. M. (2011). A phylogenetically controlled analysis of the roles of reproductive traits in plant invasions. *Oecologia*, *166*(4), 1009–1017. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1929-9>

- Cadotte, M., & Lovett-Doust, J. (2001). Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of southwestern Ontario. *Écoscience*, 8(2), 230–238. <https://doi.org/10.1080/11956860.2001.11682649>
- Carrizo García, C., Nepi, M., & Pacini, E. (2017). It is a matter of timing: Asynchrony during pollen development and its consequences on pollen performance in angiosperms—a review. *Protoplasma*, 254(1), 57–73. <https://doi.org/10.1007/s00709-016-0950-6>
- Castro, S., Loureiro, J., Procházka, T., & Münzbergová, Z. (2012). Cytotype distribution at a diploid–hexaploid contact zone in *Aster amellus* (Asteraceae). *Annals of Botany*, 110(5), 1047–1055. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs177>
- Cervera, J. C., & Parra-Tabla, V. (2009). Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruellia* species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico. *Plant Ecology*, 205(2), 285–293. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9617-0>
- Cipriotti, P. A., Rauber, R. B., Collantes, M. B., Braun, K., & Escartín, C. (2010). Hieracium pilosella invasion in the Tierra del Fuego steppe, Southern Patagonia. *Biological Invasions*, 12(8), 2523–2535. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9661-7>
- Correia, M., Montesinos, D., French, K., & Rodríguez-Echeverría, S. (2016). Evidence for enemy release and increased seed production and size for two invasive Australian acacias. *Journal of Ecology*, 104(5), 1391–1399. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12612>
- Dijk, P. V., Hartog, M., & Delden, W. V. (1992). Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L.\*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46(4), 315–331. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00867.x>
- Dirkse, G. M., Duistermaat, H., & Zonneveld, B. J. M. (2014). Morphology and genome weight of *Symphotrichum* species (Asteraceae) along rivers in The Netherlands. *New Journal of Botany*, 4(3), 134–142. <https://doi.org/10.1179/2042349714Y.0000000049>
- Divíšek, J., Chytrý, M., Beckage, B., Gotelli, N. J., Lososová, Z., Pyšek, P., Richardson, D. M., & Molofsky, J. (2018). Similarity of introduced plant species to native ones facilitates naturalization, but differences enhance invasion success. *Nature Communications*, 9(1), 4631. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06995-4>
- Ebeling, S. K., Schreiter, S., Hensen, I., Durka, W., & Auge, H. (2012). Outcrossing breeding system does not compromise invasiveness in *Buddleja davidii*. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 207(12), 843–848. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.09.010>
- Edmands, S., & Timmerman, C. C. (2003). Modeling Factors Affecting the Severity of Outbreeding Depression. *Conservation Biology*, 17(3), 883–892. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02026.x>
- Elmqvist, T., & Cox, P. A. (1996). The Evolution of Vivipary in Flowering Plants. *Oikos*, 77(1), 3. <https://doi.org/10.2307/3545579>
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds* (2. vydání, Roč. 2005). Cambridge University Press. [file:///E:/User/Documents/P%C5%99f%20UK%20materi%C3%A1ly/Bakal%C3%A1%C5%99sk%C3%A1%20pr%C3%A1ce/Materi%C3%A1ly/The%20Ecology%20of%20Seeds%20\(Michael%20Fenner,%20Ken%20Thompson\)%20\(z-lib.org\).pdf](file:///E:/User/Documents/P%C5%99f%20UK%20materi%C3%A1ly/Bakal%C3%A1%C5%99sk%C3%A1%20pr%C3%A1ce/Materi%C3%A1ly/The%20Ecology%20of%20Seeds%20(Michael%20Fenner,%20Ken%20Thompson)%20(z-lib.org).pdf)
- Florentine, S. K., Westbrooke, M. E., Gosney, K., Ambrose, G., & O’Keefe, M. (2006). The arid land invasive weed *Nicotiana glauca* R. Graham (Solanaceae): Population and soil seed bank dynamics,

- seed germination patterns and seedling response to flood and drought. *Journal of Arid Environments*, 66(2), 218–230. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.10.017>
- Forman, J., & Kesseli, R. V. (2003). Sexual reproduction in the invasive species *Fallopia japonica* (Polygonaceae). *American Journal of Botany*, 90(4), 586–592. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.4.586>
- Funk, J. L. (2013). The physiology of invasive plants in low-resource environments. *Conservation Physiology*, 1(1), cot026. <https://doi.org/10.1093/conphys/cot026>
- Gallagher, R. V., Randall, R. P., & Leishman, M. R. (2015). Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. *Conservation Biology*, 29(2), 360–369. <https://doi.org/10.1111/cobi.12399>
- Gammon, M. A., Baack, E., Orth, J. F., & Kesseli, R. (2010). Viability, Growth, and Fertility of Knotweed Cytotypes in North America. *Invasive Plant Science and Management*, 3(3), 208–218. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-10-00018.1>
- Gioria, M., Le Roux, J. J., Hirsch, H., Moravcová, L., & Pyšek, P. (2019). Characteristics of the soil seed bank of invasive and non-invasive plants in their native and alien distribution range. *Biological Invasions*, 21(7), 2313–2332. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01978-y>
- Gioria, M., & Pyšek, P. (2017). Early bird catches the worm: Germination as a critical step in plant invasion. *Biological Invasions*, 19(4), 1055–1080. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1349-1>
- Gioria, M., Pyšek, P., & Moravcová, L. (2012). Soil seed banks in plant invasions: Promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia -Praha-*, 84, 327–350.
- Goodwillie, C., Kalisz, S., & Eckert, C. G. (2005). The Evolutionary Enigma of Mixed Mating Systems in Plants: Occurrence, Theoretical Explanations, and Empirical Evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 47–79. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175539>
- Gross, K., & Schiestl, F. P. (2015). Are tetraploids more successful? Floral signals, reproductive success and floral isolation in mixed-ploidy populations of a terrestrial orchid. *Annals of Botany*, 115(2), 263–273. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu244>
- Guo, L., Plunkert, M., Luo, X., & Liu, Z. (2021). Developmental regulation of stolon and rhizome. *Current Opinion in Plant Biology*, 59, 101970. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.10.003>
- Hahn, M. A., Lanz, T., Fasel, D., & Müller-Schärer, H. (2013). Increased seed survival and seedling emergence in a polyploid plant invader. *American Journal of Botany*, 100(8), 1555–1561. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200540>
- Hahn, M. A., & Müller-Schärer, H. (2013). Cytotype differences modulate eco-geographical differentiation in the widespread plant *Centaurea stoebe*. *Ecology*, 94(5), 1005–1014. <https://doi.org/10.1890/12-1393.1>
- Hamilton, M. A., Murray, B. R., Cadotte, M. W., Hose, G. C., Baker, A. C., Harris, C. J., & Licari, D. (2005). Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, 8(10), 1066–1074. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00809.x>
- Herben, T., Suda, J., & Klimešová, J. (2017). Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: A re-examination of the old hypothesis. *Annals of Botany*, 120(2), 341–349. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx009>

- Hiscock, S. J., & Tabah, D. A. (2003). The different mechanisms of sporophytic self-incompatibility. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358(1434), 1037–1045. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1297>
- Hörandl, E. (2009). A combinational theory for maintenance of sex. *Heredity*, 103(6), 445–457. <https://doi.org/10.1038/hdy.2009.85>
- Hörandl, E. (2010). The evolution of self-fertility in apomictic plants. *Sexual plant reproduction*, 23(1), 73–86. <https://doi.org/10.1007/s00497-009-0122-3>
- Huang, H., Guo, S., & Chen, G. (2007). Reproductive biology in an invasive plant *Solidago canadensis*. *Frontiers of Biology in China*, 2(2), 196–204. <https://doi.org/10.1007/s11515-007-0030-6>
- Husband, B. C. (2000). Constraints on polyploid evolution: A test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1440), 217–223. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.0990>
- HUSBAND, B. C. (2004). The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4), 537–546. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00339.x>
- Husband, B. C., Baldwin, S. J., & Suda, J. (2013). The Incidence of Polyploidy in Natural Plant Populations: Major Patterns and Evolutionary Processes. In J. Greilhuber, J. Dolezel, & J. F. Wendel (Ed.), *Plant Genome Diversity Volume 2* (s. 255–276). Springer Vienna. [https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4_16)
- Cheng, J., Li, J., Zhang, Z., Lu, H., Chen, G., Yao, B., Dong, Y., Ma, L., Yuan, X., Xu, J., Zhang, Y., Dai, W., Yang, X., Xue, L., Zhang, Y., Zhang, C., Mauricio, R., Peng, G., Hu, S., ... Qiang, S. (2021). Autopolyploidy-driven range expansion of a temperate-originated plant to pan-tropic under global change. *Ecological Monographs*, 91(2), e01445. <https://doi.org/10.1002/ecm.1445>
- Chmielewski, J. G., & 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*, 81(4), 829–849. <https://doi.org/10.4141/P00-056>
- Chrobock, T., Weiner, C. N., Werner, M., Blüthgen, N., Fischer, M., & van Kleunen, M. (2013). Effects of native pollinator specialization, self-compatibility and flowering duration of European plant species on their invasiveness elsewhere. *Journal of Ecology*, 101(4), 916–923. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12107>
- Igic, B., & Kohn, J. R. (2006). The Distribution of Plant Mating Systems: Study Bias Against Obliga<sup>TE</sup>ly Outcrossing Species. *Evolution*, 60(5), 1098–1103. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01186.x>
- Jakobsson, A., Padrón, B., & Traveset, A. (2008). Pollen transfer from invasive *Carpobrotus* spp. To natives – A study of pollinator behaviour and reproduction success. *Biological Conservation*, 141(1), 136–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.005>
- Javaid, M. M., & Tanveer, A. (2014). Germination ecology of *Emex spinosa* and *Emex australis*, invasive weeds of winter crops. *Weed Research*, 54(6), 565–575. <https://doi.org/10.1111/wre.12111>
- Jedlička, J., & Prach, K. (2006). A comparison of two North-American asters invading in central Europe. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201, 652–657. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.01.002>

- Jiao, Y., Wickett, N. J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. S., Landherr, L., Ralph, P. E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Clifton, S. W., Schlarbaum, S. E., Schuster, S. C., Ma, H., Leebens-Mack, J., & dePamphilis, C. W. (2011). Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*, *473*(7345), 97–100. <https://doi.org/10.1038/nature09916>
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(4), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Kolář, F., Čertner, M., Suda, J., Schönswetter, P., & Husband, B. C. (2017). Mixed-Ploidy Species: Progress and Opportunities in Polyploid Research. *Trends in Plant Science*, *22*(12), 1041–1055. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.011>
- Kołodziejek, J., & Patykowski, J. (2015). Effect of Environmental Factors on Germination and Emergence of Invasive *Rumex confertus* in Central Europe. *The Scientific World Journal*, *2015*, e170176. <https://doi.org/10.1155/2015/170176>
- Krahulec, F., & Krahulcova, A. (2011). Ploidy levels and reproductive behaviour in invasive *Hieracium pilosella* in Patagonia. *NeoBiota*, *11*, 25–31. <https://doi.org/10.3897/neobiota.11.1349>
- Kumar, P., Rana, P. K., Himshikha, Singhal, V. K., & Gupta, R. C. (2014). Chromosome numbers, characterization of chromosomal pairing during meiosis, origin and natural propagation in polyploid cytotypes (4x, 5x and 6x) of *Agrimonia eupatoria* L. (Rosaceae) in northwest Himalayas (India). *Protoplasma*, *251*(4), 781–795. <https://doi.org/10.1007/s00709-013-0581-0>
- Lafuma, L., & Maurice, S. (2007). Increase in mate availability without loss of self-incompatibility in the invasive species *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos*, *116*(2), 201–208. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15220.x>
- Lake, J. C., & Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: The role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, *117*(2), 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00294-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00294-5)
- Leishman, M., Wright, I., Moles, A., & Westoby, M. (2000). The Evolutionary Ecology of Seed Size. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, *2*. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0031>
- Levin, D. A. (1975). Minority Cytotype Exclusion in Local Plant Populations. *Taxon*, *24*(1), 35–43. <https://doi.org/10.2307/1218997>
- Levin, D. A. (2002). *The role of chromosomal change in plant evolution*. Oxford University Press.
- Líblová, Z., Eliášová, A., & Münzbergová, Z. (2017). Divergent adaptations in different parts of introduced range in tetraploid *Vicia cracca*. *Flora*, *234*, 245–255. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.010>
- Lloret, F., Médail, F., Brundu, G., Camarda, I., Moragues, E., Rita, J., Lambdon, P., & Hulme, P. E. (2005). Species Attributes and Invasion Success by Alien Plants on Mediterranean Islands. *Journal of Ecology*, *93*(3), 512–520.
- Lopezaraiza-Mikel, M. E., Hayes, R. B., Whalley, M. R., & Memmott, J. (2007). The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: An experimental approach. *Ecology Letters*, *10*(7), 539–550. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01055.x>
- Losos, J. B., Baum, D. A., Futuyma, D. J., Hoekstra, H. E., Lenski, R. E., Moore, A. J., Peichel, C. L., Schluter, D., & Whitlock, M. C. (Ed.). (2013). IV.8. Evolution of Mating Systems: Outcrossing versus Selfing. In *The Princeton Guide to Evolution* (s. 356–362). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400848065-050>

- Mandák, B., Bímová, K., Pyšek, P., Štěpánek, J., & Plačková, I. (2005). Isoenzyme diversity in Reynoutria (Polygonaceae) taxa: Escape from sterility by hybridization. *Plant Systematics and Evolution*, 253(1–4), 219–230. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0316-6>
- Martin, S. L., & Husband, B. C. (2009). Influence of phylogeny and ploidy on species ranges of North American angiosperms. *Journal of Ecology*, 97(5), 913–922. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01543.x>
- Mason, A. S., & Pires, J. C. (2015). Unreduced gametes: Meiotic mishap or evolutionary mechanism? *Trends in Genetics*, 31(1), 5–10. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2014.09.011>
- Mason, R. A. B., Cooke, J., Moles, A. T., & Leishman, M. R. (2008). Reproductive output of invasive versus native plants. *Global Ecology and Biogeography*, 17(5), 633–640. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00402.x>
- Matsumoto, T., Takakura, K.-I., & Nishida, T. (2010). Alien pollen grains interfere with the reproductive success of native congener. *Biological Invasions*, 12(6), 1617–1626. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9574-5>
- Mazzolari, C. A., Marrero, H. J., & Vazquez, D. P. (2017). Potential contribution to the invasion process of different reproductive strategies of two invasive roses. *Biological Invasions*, 19(2), 615–623. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1315-y>
- Miller, J. S., & Venable, D. L. (2000). Polyploidy and the Evolution of Gender Dimorphism in Plants. *Science*, 289(5488), 2335–2338. <https://doi.org/10.1126/science.289.5488.2335>
- Milton, S. J., Dean, W. R. J., & Rahlo, S. J. (2008). Evidence for induced pseudo-vivipary in Pennisetum setaceum (Fountain grass) invading a dry river, arid Karoo, South Africa. *South African Journal of Botany*, 74(2), 348–349. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2007.11.012>
- Morales, C. L., & Traveset, A. (2008). Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27(4), 221–238. <https://doi.org/10.1080/07352680802205631>
- Moravcova, L., Pyšek, P., Jarošík, V., Havlíčková, V., & Zákavský, P. (2010). Reproductive characteristics of neophytes in the Czech Republic: Traits of invasive and non-invasive species. *Preslia*, 82(4), 365–390.
- Moravcová, L., Pyšek, P., Jarošík, V., & Pergl, J. (2015). Getting the Right Traits: Reproductive and Dispersal Characteristics Predict the Invasiveness of Herbaceous Plant Species. *PLOS ONE*, 10(4), e0123634. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123634>
- Moravcová, L., Pyšek, P., Pergl, J., I, I., & Jarošík, V. (2006). Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species Heracleum mantegazzianum Sezónní průběh klíčení a životnost semen invazního druhu Heracleum mantegazzianum. *Preslia*, 78, 287–301.
- Mráz, P., Šingliarová, B., Urfus, T., & Krahulec, F. (2008). Cytogeography of Pilosella officinarum (Compositae): Altitudinal and Longitudinal Differences in Ploidy Level Distribution in the Czech Republic and Slovakia and the General Pattern in Europe. *Annals of Botany*, 101(1), 59–71. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm282>
- Müntzing, A. (1936). The Evolutionary Significance of Autopolyploidy. *Hereditas*, 21(2–3), 363–378. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1936.tb03204.x>
- Nesic, M., Obratov-Petkovic, D., Skocajic, D., & Bjedov, I. (2013). Seed quantity and quality in fruit heads of Aster lanceolatus Willd.: Implications for invasion success. *Glasnik Sumarskog Fakulteta*, 108, 129–144. <https://doi.org/10.2298/GSF1308131N>

- Niklas, K. J., & Cobb, E. D. (2017). The evolutionary ecology (evo-eco) of plant asexual reproduction. *Evolutionary Ecology*, 31(3), 317–332. <https://doi.org/10.1007/s10682-016-9828-5>
- Novak, S., & Welfley, A. (1997). Genetic Diversity in the Introduced Clonal Grass *Poa bulbosa* (Bulbous Bluegrass). *Northwest Science*, 71.
- Oakley, C. G., Ågren, J., & Schemske, D. W. (2015). Heterosis and outbreeding depression in crosses between natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Heredity*, 115(1), 73–82. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.18>
- Ofir, M., & Kigel, J. (2014). Temporal and intracolonial variation of flowering and pseudovivipary in *Poa bulbosa*. *Annals of Botany*, 113(7), 1249–1256. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu037>
- Otto, S. P., & Whitton, J. (2000). Polyploid Incidence and Evolution. *Annual Review of Genetics*, 34(1), 401–437. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.34.1.401>
- Pandit, M. K., Pocock, M. J. O., & Kunin, W. E. (2011). Ploidy influences rarity and invasiveness in plants. *Journal of Ecology*, 99(5), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01838.x>
- PANDIT, M. K., TAN, H. T. W., & BISHT, M. S. (2006). Polyploidy in invasive plant species of Singapore. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151(3), 395–403. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00515.x>
- Petit, C., & Thompson, J. D. (1999). Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. *Evolutionary Ecology*, 13(1), 45–65. <https://doi.org/10.1023/A:1006534130327>
- Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtek, J., Chytrý, M., Jarošík, V., Kaplan, Z., Krahulec, F., Moravcová, L., Pergl, J., Štajerová, K., & Tichý, L. (2012). *Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): Checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns*. 84(2). <https://www.muni.cz/vyzkum/publikace/988754>
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2007). Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? In W. Nentwig (Ed.), *Biological Invasions* (Roč. 193, s. 97–125). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_7)
- Rambuda, T. D., & Johnson, S. D. (2004). Breeding systems of invasive alien plants in South Africa: Does Baker's rule apply?: South African invasive plants and Baker's rule. *Diversity and Distributions*, 10(5–6), 409–416. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00100.x>
- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (1998). PATHWAYS, MECHANISMS, AND RATES OF POLYPLOID FORMATION IN FLOWERING PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 467–501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>
- Rejmánek, M., & Richardson, D. M. (1996). What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology*, 77(6), 1655–1661. <https://doi.org/10.2307/2265768>
- Renner, S. S., & Ricklefs, R. E. (1995). Dioecy and Its Correlates in the Flowering Plants. *American Journal of Botany*, 82(5), 596–606. <https://doi.org/10.2307/2445418>
- Richards, A. J. (1997). *Plant Breeding Systems*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-3043-9>
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2012). Naturalization of introduced plants: Ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytologist*, 196(2), 383–396. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04292.x>

- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization BlackwellScience,Ltd and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 15.
- Sailer, C., Schmid, B., Stöcklin, J., & Grossniklaus, U. (2014). Sexual Hieracium pilosella plants are better inter-specific, while apomictic plants are better intra-specific competitors. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(2), 43–51. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2014.01.001>
- Schinkel, C. C. F., Kirchheimer, B., Dellinger, A. S., Klatt, S., Winkler, M., Dullinger, S., & Hörandl, E. (2016). Correlations of polyploidy and apomixis with elevation and associated environmental gradients in an alpine plant. *AoB Plants*, 8, plw064. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw064>
- Schlaepfer, D. R., Edwards, P. J., & Billeter, R. (2010). Why only tetraploid *Solidago gigantea* (Asteraceae) became invasive: A common garden comparison of ploidy levels. *Oecologia*, 163(3), 661–673. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1595-3>
- Silvertown, J. (2008). The Evolutionary Maintenance of Sexual Reproduction: Evidence from the Ecological Distribution of Asexual Reproduction in Clonal Plants. *International Journal of Plant Sciences*, 169(1), 157–168. <https://doi.org/10.1086/523357>
- Simpson, M. G. (2019). *Plant Systematics* (Third edition). Elsevier/Academic Press.
- Singh, G. (2019). *Plant systematics: An integrated approach* (First edition). CRC Press/Taylor & Francis Group.
- Song, Y.-B., Yu, F.-H., Keser, L. H., Dawson, W., Fischer, M., Dong, M., & van Kleunen, M. (2013). United we stand, divided we fall: A meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia*, 171(2), 317–327. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2430-9>
- Steward, F. C. (2012). *Plant Physiology 7A: A Treatise: Physiology of Development: Plants and Their Reproduction*. Elsevier.
- Stone, S., & Goring, D. (2001). The molecular biology of self-incompatibility systems in flowering plants. *Plant Cell*, 67. <https://doi.org/10.1023/A:1011980210048>
- Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: Life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141(1), 24–39. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1628-x>
- Tabassum, S., & Leishman, M. R. (2019). It doesn't take two to tango: Increased capacity for self-fertilization towards range edges of two coastal invasive plant species in eastern Australia. *Biological Invasions*, 21(7), 2489–2501. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-01989-9>
- Tayalé, A., & Parisod, C. (2013). Natural Pathways to Polyploidy in Plants and Consequences for Genome Reorganization. *Cytogenetic and Genome Research*, 140(2–4), 79–96. <https://doi.org/10.1159/000351318>
- Thébault, A., Gillet, F., Müller-Schärer, H., & Buttler, A. (2011). Polyploidy and invasion success: Trait trade-offs in native and introduced cytotypes of two Asteraceae species. *Plant Ecology*, 212(2), 315–325. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9824-8>
- Tiébré, M.-S., Vanderhoeven, S., Saad, L., & Mahy, G. (2007). Hybridization and Sexual Reproduction in the Invasive Alien *Fallopia* (Polygonaceae) Complex in Belgium. *Annals of Botany*, 99(1), 193–203. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl242>
- Timberlake, W. E. (2013). Heterosis. In *Brenner's Encyclopedia of Genetics* (s. 451–453). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374984-0.00705-1>

- Van de Peer, Y., Maere, S., & Meyer, A. (2009). The evolutionary significance of ancient genome duplications. *Nature Reviews Genetics*, *10*(10), 725–732. <https://doi.org/10.1038/nrg2600>
- Van de Peer, Y., Mizrachi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, *18*(7), 411–424. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.26>
- van Kleunen, M., Manning, J. C., Pasqualetto, V., & Johnson, S. D. (2008). Phylogenetically Independent Associations between Autonomous Self-Fertilization and Plant Invasiveness. *The American Naturalist*, *171*(2), 195–201. <https://doi.org/10.1086/525057>
- van Kleunen, M., Röckle, M., & Stift, M. (2015). Admixture between native and invasive populations may increase invasiveness of *Mimulus guttatus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1815), 20151487. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1487>
- van Kleunen, M., Weber, E., & Fischer, M. (2010). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, *13*(2), 235–245. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>
- van Kleunen, M. van, Fischer, M., & Johnson, S. D. (2007). Reproductive assurance through self-fertilization does not vary with population size in the alien invasive plant *Datura stramonium*. *Oikos*, *116*(8), 1400–1412. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.16004.x>
- Vogler, D. W., & Kalisz, S. (2001). Sex Among the Flowers: The Distribution of Plant Mating Systems. *Evolution*, *55*(1), 202–204. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01285.x>
- Wang, Y.-J., Müller-Schärer, H., van Kleunen, M., Cai, A.-M., Zhang, P., Yan, R., Dong, B.-C., & Yu, F.-H. (2017). Invasive alien plants benefit more from clonal integration in heterogeneous environments than natives. *New Phytologist*, *216*(4), 1072–1078. <https://doi.org/10.1111/nph.14820>
- Wood, T. E., Takebayashi, N., Barker, M. S., Mayrose, I., Greenspoon, P. B., & Rieseberg, L. H. (2009). The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(33), 13875–13879. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811575106>
- Zhang, Y.-Y., Zhang, D.-Y., & Barrett, S. C. H. (2010). Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. *Molecular Ecology*, *19*(9), 1774–1786. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04609.x>