Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra ekologie

Kolonizace habitatů neofytem *Impatiens glandulifera* (netýkavka žláznatá) a odhad faktorů limitujících jeho rozšíření

Habitat colonization by neophyte *Impatiens glandulifera* and estimate of factors limiting its spread

Zuzana Marková

Diplomová práce

Vedoucí práce: RNDr. Martin Hejda, Ph.D.

Praha 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala sama za pomoci citovaných zdrojů a literatury, pod vedením školitele práce, RNDr. Martina Hejdy, PhD.

V Praze dne 24. 7. 2012

_____

Zuzana Marková

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Martinu Hejdovi a Fíkovi za jeho nepřetékající půllitry trpělivosti a profesionální, didaktický přístup při veškerých konzultacích.

Děkuji Mirovi za spolupráci při terenní práci, Zuzaně za koláče. Děkuji panu Medvědovi za služby a panu Bizonovi za prostory.

Dále mé díky patří i přátelskému prostředí katedry ekologie a všem studentům, kteří pobývají nebo se objevují v pracovně posluchačů naší katedry.

Děkuji i DEE university of Lausanne, Nicolasovi, Vincentovi a Maiann kteří se mnou byli za netýkavkou v terénu ve Švýcarsku a svému kolu, které mi bylo oporou.

Zkrátka děkuji všem.

Abstrakt

Invazní fáze šíření neofytu *Impatiens glandulifera* ve střední Evropě začala přibližně před osmdesáti lety**.** První záznamy velkých porostů tohoto druhu pochází z lemové vegetace na březích řek. V současné době je spektrum obsazených stanovišť mnohem širší a míra dominance neofytu na nich se různí. Práce se věnuje dominanci a fertilitě tohoto neofytu v různých typech invadované vegetace a škále stanovišť výskytu v různých částech invadovaného areálu v Evropě (tj. v České republice a ve Švýcarsku).

Získané výsledky naznačují, že výška a pokryvnost (proměnné zastupující biomasu a schopnost neofytu *I. glandulifera* dominovat v invadované vegetaci), souvisí s (i) charakterem a složením vegetace a (ii) negativně korelují s mírou ovlivnění stanoviště člověkem (stupeň hemerobie). Na málo hemerobních stanovištích (iii) má na výšku a pokryvnost naopak pozitivní vliv množství dusíku.

Fertilita *I. glandulifera* se nezdá být ovlivněna typem vegetace, ale je pozitivně ovlivněna výškou *I. glandulifera* a negativně její pokryvností.

Invadovaná vegetace zahrnuje typická lemová ruderální stanoviště a břehy toků, ale i paseky, vlhké louky, suťové a bukové lesy nebo plevelovou vegetaci.

Klíčová slova: *Impatiens glandulifera*, rostlinné invaze, dominance, fertilita, společenstva výskytu, typy vegetace, hemerobie

Abstract

Invasive spread of neophyte *Impatiens glandulifera* in central Europe started approximatelly eighty years ago. First records of dense cover stands come from belt stands in riparian habitats. The scale of invaded habitats and degree of the dominance of *I. glandulifera* is more diversified nowadays. This thesis is objected on the dominance and fertility of *I. glandulifera* within different habitat types and scale of invaded habitats in different parts of invaded range within Europe (i. e. in Czech Republic and Switzerland).

The results show that the height and cover (substitutes for biomass and dominance) of this neophyte (i) correlates with the character of invaded vegetation (ii) relates to the degree of hemeroby (a measure of human impact) negativelly, and (iii), of course, both the growth and dominance are positively affected by nutrient content.

Fertility does not differ among the types of invaded habitats, but goes up with the height of *I. glandulifera* and decreases with its cover.

Invaded habitats comprises ruderal and riparian vegetation, but also wet maedows, forest clearances, beach and slope forests or weed vegetation.

Key words: *Impatiens glandulifera*, plant invasions, dominance, fertility, habitat colonization, vegetation types, hemeroby

Obsah

1. **Úvod** …..……..…..7
2. **Invaze neofytu *Impatiens glandulifera* (netýkavka žláznatá)**…….....9
   - 2.1. Biologie neofytu *I. glandulifera* …….....10
   - 2.2. Původní areál rozšíření neofytu *I. glandulifera* …….....10
     - 2.3. Charakteristika neofytu *I. glandulife*……11
     - 2.3.1. Ekologické nároky neofytu *I. glandulifera* …….....12
     - 2.3.2. Opylování květů a šíření semen ……12
   - 2.4. Historie invaze …….....12
     - 2.5. Průběh invaze neofytu *I. glandulifera* …….13
     - 2.5.1. Záplavy jako událost stimulující počátek invaze …….....13
     - 2.5.2. Pronikání mimo říční břehy …….....14
   - 2.6. Stanoviště a společenstva s výskytem neofytu *I. glandulifera* ……...16
     - 2.6.1. Výskyt *I. glandulifera* v České republice …….....16
     - 2.6.2. Stanoviště a společenstva výskytu……....18
     - 2.6.3. Výskyt *I. glandulifera* ve Švýcarsku ……19
   - 2.7. Dopady invaze neofytu *I.glandulifera* ……....20
     - 2.7.1. Kompetice o opylovače s původními druhy ……..20
     - 2.7.2. Kompetice s původními druhy …….....20
3. **Cíle a otázky diplomové práce** ……...…..23
4. **Metodika** ……....24
   - 4.1. Snímkování vegetace a odečet parametrů neofytu *I. glandulifera* ……..24
   - 4.2. Parametry prostředí odvozené z ……..24
   - 4.3. GPS souřadnice a jejich mapové zpracování ……...25
   - 4.4. Gradienty prostředí a dominance *I.glandulifera* …….26
     - 4.4.1. Ordinační anaýzy …….26
     - 4.4.2. Korelační testy ……26
     - 4.5. Komplexní analýza vlivu proměnných prostředí na míru dominance *I._glandulifera* ve společenstvech ……..27
   - 4.6. Klasifikace fytocenologických snímků ……...28
   - 4.7. Analýza variance míry dominance *I. glandulifera* podle syntaxonomických kategorií ……....28

5. **Výsledky** ……30
5.1. Mapové zpracování souřadnic ……31
5.2. Gradienty prostředí a dominance *I. glandulifera* ……...31
5.2.1. Výsledky ordinačních analýz ……...31
5.2.2. Výsledky korelačních testů …….....34
5.3. Prostředí výskytu *I. glandulifera* ..…….....35
5.4. Klasifikace fytocenologických snímků …….....39
5.4.1. Fytocenologické svazy výskytu *I. glandulifera* ……..40
5.4.3. Charakter výskytu *I. glandulifera* ve svazech……..41
6. Diskuse …….....46
6.1. Snímkování invadované vegetace …….....46
6.2. Mnohorozměrné analýzy dat …….…46
6.3. Korelační testy a charakteristika stanovišť …….…...47
6.3.1. Ekologické parametry a vegetace ……..…….....48
6.3.2. Hemerobie …….…….…….....48
6.4. Faktory ovlivňující invazi a výskyt *I.glandulifera* ….…….……49
6.4.1. Fertilita *I. glandulifera* ……..…….……50
6.5. Klasifikace snímků …….…….……...…50
6.6. Charakter a výskyt *I. glandulifera* ve svazech ……..…….……52
6.6.1. Nezachycené svazy výskytu ……..…….……..53
7. **Závěr**……..…….……...…54
Literatura……..….……55
Přílohy ……..……..65

1. Úvod

Ekologie invazí se zabývá studiem druhů nepůvodních v daném území, které se masově rozmnožují a šíří. Zásadní postavou, která položila základní kameny tohoto oboru, byl anglický zoolog a ekolog Charles Elton a jeho publikace „The Ecology of Invasions by Animals and Plants“ (1958).

Po několika desítkách let byla pro obor rostlinných invazí zavedena ucelující terminologie (Richardson et al. 2000, Pyšek et al. 2004, Chytrý & Pyšek 2008, Pyšek et Richardson 2008), která je pro fungování a komunikaci v každém oboru nezbytná. Byla formulována základní pravidla a hypotézy [např. Darwinova naturalizační hypotéza, Hypotéza úniku před nepřáteli (Keane & Crawley 2002), Pravidlo deseti (Williamson & Fitter 1996), Teorie fluktuujících zdrojů (Davis et al. 2000)], které byly v následujících letech testovány (Richardson & Pyšek 2006).

Pravidlo deseti říká, že při každém přechodu na další stupeň invazního žebříčku (*sensu* Richardson & Pyšek 2006) je úspěšných 10 % druhů. Při první fázi, kdy se vybrané zavlečené druhy naturalizují, je skoro nemožné určit podíl nepůvodních zavlečených druhů, protože některé diaspory jsou zavlečeny na tak malou chvíli, že není možné zaregistrovat je před jejich zánikem. Při dalších fázích – naturalizaci a fázi invazní, je již mnohem snazší druhy sledovat a monitorovat. Odhalit druhy, které se po naturalizaci stanou invazními, lze např. pomocí znalosti jejich vlastností (*traits*), ale mnohdy hrají při šíření významnou roli také faktory prostředí, které spuštění a průběh invaze umožní a usnadňují (např. disturbance a eutrofizace krajiny – Pyšek & Prach 1997, Mac Dougall et al. 2009).

Invazní rostliny zavlečené do nového areálu po roce 1500 jsou nazývány neofyty, rostliny zavlečené před rokem 1500 jsou archeofyty (Pyšek et al. 2002). Většina archeofytů již dosáhla jakési rovnováhy ve svém rozšíření a v kolonizaci jednotlivých habitatů, takže nedochází k dramatikcým změnám v početnosti ani v počtu lokalit s výskytem těchto druhů. Archeofyty tvoří jednu čtvrtinu nepůvodních druhů v České republice. Neofyty tedy tvoří většinu nepůvodní flóry České republiky (1378 nepůvodních taxonů) a lze si představit, že procesy, kterými prochází a které dnes sledujeme, probíhaly i při začleňování archeofytů do vegetace (Pyšek et al. 2002).

Během invaze dochází ke konfrontaci původní vegetace s cizími druhy a z floristického hlediska jsme svědky vzniku flóry nové, „obohacené“ o invazní druhy (Chytrý 2002). Výhodu a mnohdy i větší dopad při invazi mívají druhy s růstovou formou odlišnou od původních druhů (Villà et al. 2006, Järger et al. 2007). V ranných fázích invaze jsou druhy nejprve hojné ve společenstvech narušovaných přírodními činiteli nebo člověkem. Roli hraje i dostupnost zdrojů, která může být proměnlivá (Davis et al. 2000), invazibilita stanoviště se tedy může v čase měnit. V pozdějších fázích invaze lze pozorovat šíření rostlin do stanovišť polopřirozených až přirozených. Přesto však většina nepůvodních druhů v České republice je vázána na stanoviště ovlivněná nebo vytvořená v souvislosti s činností člověka (Pyšek et al. 2002).

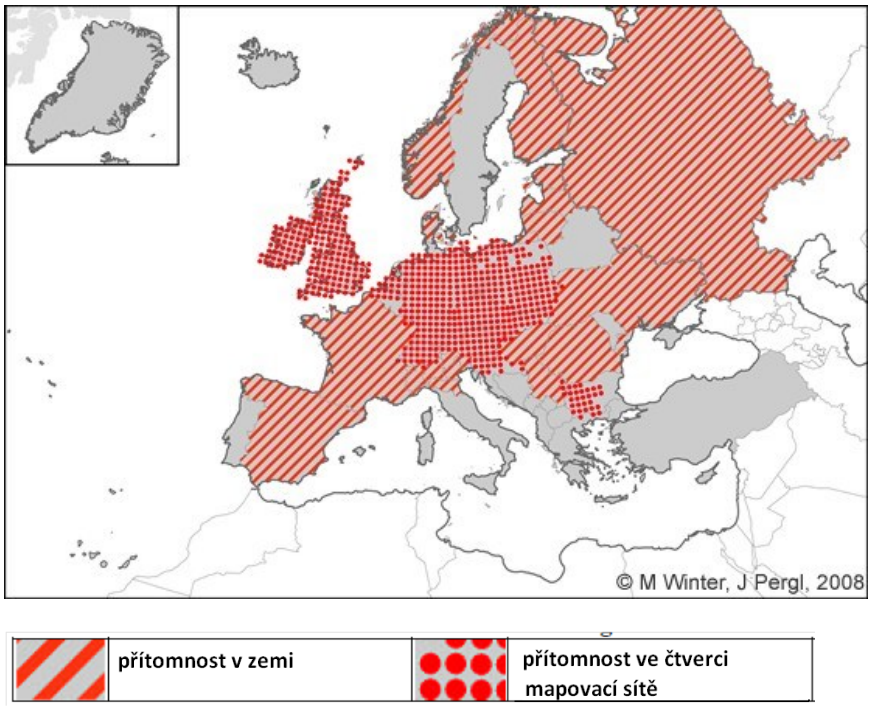
Dosažení maxima v rozšíření invazního druhu může trvat až 177 let (Williamson et al. 2009b in Gassó et al. 2010). Pokud druhy, které byly zavlečeny v minulém století, jsou teprve ve fázi naturalizace nebo na počátku invazního šíření, můžeme teoreticky největší nápor invazí teprve očekávat (van Wilgen et al. 2008).

Navzdory všem poznatkům je komplikované detekovat a predikovat, který druh se stane invazním. Je potřeba se tedy soustředit na prostředí a stanoviště, na kterých k invazím dochází a ze kterých se invazní druhy rekrutují. Z hlediska prevence či ochrany stanovišť před invazemi by bylo ideální managementově tyto koridory šíření ošetřovat (Pyšek & Richardson 2010).

V současnosti je diskutován smysl samostatného studia ekologie invazních druhů. Zdá se, že mnoho úspěšných (ve smyslu dominance a šíření se ve společenstvech) původních a nepůvodních druhů sdílí společné vlastnosti (Thompson et al. 1995). Někteří odborníci tedy navrhují zkoumání těchto vlastností bez ohledu na původ druhu, protože jde o společnou reakci na měnící se podmínky životního prostředí (Davis et al. 2011, Thompson & Davis 2011b). Tento společný pohled na invazní a expanzivní druhy je jistě zajímavý, ale opomínat biogeografický původ druhu není správné (Pyšek & Hulme 2009). Je zde na příklad předpoklad, že původní a nepůvodní druhy nejsou stejnou měrou adaptovány na vliv lidských zásahů do krajiny (antropogenní disturbance – Hulme et al. 2011). Tvrzení, že odlišovat při výzkumu nepůvodní druhy nemá smysl (Thompson & Davis 2011a), tedy není oprávněné a do určité míry autonomní výzkum invazních druhů přináší zajímavé výsledky (van Kleunen et al. 2011).

2. Invaze neofytu *Impatiens glandulifera* (netýkavka žláznatá)

Neofytu *Impatiens glandulifera* (Příloha II – Obr. 1) bylo věnováno již poměrně značné množství samostatných studií (Grüll & Vaněčková 1982, Beerling & Perrins 1993, Pyšek & Prach 1995a, Kostečková 1996, Köppl 2002, Drescher & Prots 2003, Hejda & Pyšek 2006, Clements et al. 2008, Malíková & Prach 2010). Mnoho z nich se zabývá působením tohoto druhu v břehových porostech řek, což jsou stanoviště, která druh invaduje masově a má zde těžiště svého výskytu (např. Pyšek & Prach 1995b, Drescher & Prots 2003). Studovaný druh se objevuje ve studiích s dalšími neofyty, které jsou v Evropě považovány za problematické (Beerling 1993, Pyšek & Prach 1993, Hejda et al. 2009), je mu věnována pozornost i v kontextu s ostatními druhy rodu *Impatiens* (Perglová et al. 2009, Čuda 2010, Skálová et al. 2011, Skálová et al. 2012) a je na soupisu mezi 100 nehoršími druhy („100 of The Worst“) v evropské databázi invazních druhů DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe, europe-aliens.org, Obr. 1).



Obrázek 1: Rozšíření *I. glandulifera* v Evropě (europe-aliens.org).

Invaze neofytu *I. glandulifera* stále ještě probíhá (Malíková & Prach 2010), je proto žádoucí se pokusit odhadnout její další průběh.

2.1. Biologie neofytu *Impatiens glandulifera*

Impatiens glandulifera Royle (netýkavka žláznatá) je jednoletá polykarpická rostlina čeledi *Balsaminaceae*. Vyznačuje se pro čeleď typickou lysou lodyhou, adventivními kořeny a plodem ve formě pukavé tobolky. Adventivní kořeny začínají vyrůstat z bazální části lodyhy se zánikem kořene primárního a tvoří kořenový systém (Příloha II – Obr. 2). Při sražení lodyhy k zemi nebo ve svažitém terénu vyrůstají adventivní kořeny i z dalších uzlin v nižší části stonku (Beerlin & Perrins 1993). Lodyha je přímá, dutá, tupě hranatá, světle zelená až načervenalá, na bázi může mít až 8 cm v průměru.

Velké květy zahrnují celou škálu barev od bílé přes růžovou až po červenofialovou a sladce voní ovocem či medem (Slavík 1997). Ve Velké Británii i v Evropě lze pozorovat v barvě květů velkou variabilitu (Beerlin & Perrins 1993). Pukavé tobolky jsou vřetenovité, lesklé a s nachovou špičkou. Pukají pěti zkrucujícími se chlopněmi. Velikost semen se pohybuje v řádu 3,5-6 cm. Semena jsou černohnědá se světlými skvrnami. Jedna rostlina může vyprodukovat kolem 2000 semen, avšak průměrná produkce u rostlin v Anglii se pohybuje kolem 500 kusů na jednu rostlinu. Se zvyšující se hustotou rostlin klesá produkce semen na rostlinu (Beerlin & Perrins 1993, Slavík 1997). Podle německých sledování průměrná produkce semen přesahuje 1600 kusů na jednu rostlinu (Koenies & Glavač 1979 in Beerlin & Perrins 1993). Semena klíčí synchronně (Beerlin & Perrins 1993), čímž si zajišťují kompetiční výhodu při potlačování okolních druhů (Grime 1987 in Beerlin & Perrins 1993), ale zároveň je případnými pozdními mrazy ohrožena celá populace. Ve srovnání s domácím druhem *Impatiens noli-tangere* a neofytem *Impatiens parviflora* projevuje *I. glandulifera* větší plasticitu ve výšce stvolu, poměru podzemní/nadzemní biomasy (*roots/shoots*) a v celkové biomase (Skálová et al. 2012).

2.2. Původní areál rozšíření neofytu *I. glandulifera*

Ve svém původním areálu výskytu v temperátním regionu Západních Himalájí se *I. glandulifera* vyskytuje v rozmezí 1 800-4 000 m. n. m., na stanovištích s křovinnou vegetací, v opadavých a smíšených lesích, ale i nad hranicí lesa, na pastvinách. Často zde roste ve shlucích. Preferuje vlhká, otevřená až zastíněná stanoviště. Kvete v období od

července do září. Dosahuje zde výšky zhruba 1-2 m, tedy menší než v invadovaném areálu (Polunin & Staiton 1984, Pyšek & Prach 1995b, Slavík 1997).

2.3. Charakteristika neofytu *I. glandulifera*

V oblasti mimo svůj původní areál *I. glandulifera* dorůstá mnohdy až 3 m, v průměru se však její výška pohybuje mezi 1-2,5 m (Beerlin & Perrins 1993, Slavík 1997). Na březích některých českých řek (Jizera, Vltava, Otava, Berounka, Svitava), kde má těžiště svého současného výskytu, jsou její porosty nepřehlédnutelnou dominantou, která na sebe upozorňuje nejen svými růžově zbarvenými květy a vysokým vzrůstem, ale i svou medovou vůní (vlastní pozorování 2009-2011).

2.3.1. Ekologické nároky neofytu *I. glandulifera*

Neofyt *I. glandulifera* je tolerantní k zastínění a nízkému obsahu dusíku (Skálová et al. 2012). Rostliny v zástinu mají větší nárůst biomasy a jsou schopny růst na široké škále půdních struktur i hodnot pH, snáší slabě bazické i slabě kyselé substráty (Beerlin & Perrins 1993, Slavík 1997). Největší populační hustoty na škále různých substrátů byly zaznamenány na písčitých náplavech; tento jev není následkem preferencí rostliny, ale pravděpodobně důsledkem retence semen a umístění písčitých náplavů (Köppl 2002).

Druh se při různých podmínkách prostředí projevuje jako nitrofilní, ale je vcelku odolný i vůči menšímu přísunu živin (Prach 2004, Čuda 2011).

Ve všech růstových fázích jsou rostliny citlivé vůči mrazu, ale mnohem méně než ostatní druhy rodu *Impatiens*. Doba mezi prvními a posledními mrazy ohraničuje jejich vegetační období. V tomto intervalu je pro jednoletou rostlinu životně důležité vykvést a vytvořit semena. Délka vegetačního období *I. glandulifera* je dána tedy počtem dnů, kdy teplota neklesne pod hraniční hodnotu. V Evropě limituje délka vegetační sezóny rozšíření *I. glandulifera* jak směrem na sever, tak i s rostoucí nadmořskou výškou v horách. Rostliny jsou ale schopny se přizpůsobit kratšímu vegetačnímu období selekcí odolných jedinců (Beerling 1993).

Dalším extrémem, na který je rostlina citlivá, je sucho, reaguje na něj vadnutím. Je možné odhadnout podle známých vlastností příbuzného druhu *I. parviflora*, že k odumření listů dojde při ztrátách obsahu vody nad 40 % (Beerlin & Perrins 1993, Slavík 1997). V průběhu sezóny klesá odolnost rostlin proti vysychání. Kritickým obdobím je doba před a během kvetení.

Při kompetici s dalšími druhy nejprve investuje rostlina energii do růstu za světlem, a pak teprve do asimilačních a reprodukčních orgánů. Vysoký obsah vody ve stonku (95 % hmotnosti nadzemní části rostlin) napomáhá dosáhnout velké výšky bez nadbytečné tvorby biomasy (Kostečková 1996).

2.3.2. Opylování květů a šíření semen

Rostliny kvetou od července do září (října). Sprášení květů může být zajišťováno samoopylením, ale většinu opylení zajišťuje hmyz, zejména včely a čmeláci (Beerlin & Perrins 1993, Slavík 1997, Chittka 2001).

V pukavých tobolkách dozrávají semena a tvoří se během celého zbývajícího vegetačního období. Semena tvoří semennou banku, která vytrvává 18 měsíců (Beerlin & Perrins 1993). Šíření semen je na krátké vzdálenosti zajišťováno autochorií – vystřelováním semen z tobolek do průměrné vzdálenosti v okruhu 2,6 m (Köppl 2002). Jiné zdroje uvádějí schopnost vystřelovat do vzdálenosti nad 5 m (Beerlin & Perrins 1993). Vzdálenost se odvíjí od výšky rostliny a převažující síly větru během vystřelování. Rychlost šíření na krátké vzdálenosti pouze autochorií je zhruba 2,47 m za rok (Beerlin & Perrins 1993).

Na velké vzdálenosti po proudu se semena šíří vodou. Plavou jen chvíli, pak jsou unášena spolu s pískem a dalším drobným materiálem po dně toku. Mohou se usadit v nánosech písku nebo bahně na dně řeky. Na jaře, se zvýšenou hladinou vody nebo při záplavách, se mohou semena dostat do vyšších břehových úrovní (Slavík 1997). Voda však není ideálním prostředkem pro šíření. Při setrvání ve vodním prostředí trvajícím víc než půl roku dochází k zásadnímu snížení klíčivosti semen (Drescher & Prots 2003).

V menší míře jsou semena šířena proti proudu náhodnou zoochorií, třeba malými savci nebo ptáky, a také úmyslnou či neúmyslnou antropochorií. Nezáměrné šíření člověkem při užívání těžké techniky při úpravě říčního koryta hraje roli především na lokální a regionální úrovni (Grüll & Vaněčková 1982, Pyšek & Prach 1993, Drescher & Prots 2003, Malíková & Prach 2003).

2.4. Historie invaze

První záznam o druhu *Impatiens glandulifera* v Evropě pochází z Anglie. Do Královské botanické zahrady v Kew semena této rostliny poslal John Forbes Royle ze západního Himaláje roku 1839 (Beerlin & Perrins 1993), měla sloužit jako okrasná a nektarodárná

rostlina (Slavík 1997). V České republice je její nejstarší výskyt doložen ze severních Čech ze zámecké zahrady v Červeném Hrádku u Jirkova z roku 1846. Nicméně informace o prvním zplanění pochází až z roku 1896 z Kundratic u Litoměřic (Pyšek & Prach 1995a, Slavík 1997), z Anglie pochází záznamy o naturalizaci již po patnácti letech po jejím importu (Britten 1900 in Beerlin & Perrins 1993).

Zásadním milníkem v invazi *I. glandulifera* na území Čech jsou údaje o jejím zplanění a její první naturalizaci na březích Jizery u Turnova, pocházející z roku 1903 (Slavík 1997). Slavík (1997) uvádí *I. glandulifera* jako nejrozšířenější zavlečenou rostlinu na Jizeře, kde je dnes její výskyt značný nejen podél toku a přítoků, ale i podél železničního náspu a na podobných narušených stanovištích (vlastní pozorování 2009). Ze Svitavy je uváděn dokonce výskyt o tři roky dříve (1900) než z Jizery (Polívka in Pyšek & Prach 1995a).

Od roku 1950 se *I. glandulifera* roztroušeně objevuje v záznamech z celé republiky. Je to také doba, kdy se hlavním vektorem šíření staly koridory toků – říční údolí. Rychlost šíření byla menší v polopřírodních typech stanovišť (Pyšek & Prach 1995b).

V době, kdy Pyšek & Prach (1994) prováděli rekonstrukci šíření, zabírala *I. glandulifera* 56 % délky větších řek v České republice (Pyšek & Prach 1995b). Autoři také odhadovali, že při stejné míře invaze budou všechny velké řeky úplně obsazeny do roku 2025. Nicméně k roku 2007 bylo dosaženo již 84 % délky všech velkých českých řek bez přehradních nádrží (Malíková & Prach 2010), což znamená, že postup šíření je rychlejší, než bylo očekáváno. Rydlo přichází se stejným tvrzením v roce 1999, v kontextu s obsazením břehů poslední velké české řeky Berounky po povodních v roce 1995 a 1996 (Rydlo 1999).

2.5. Průběh invaze neofytu *I. glandulifera*

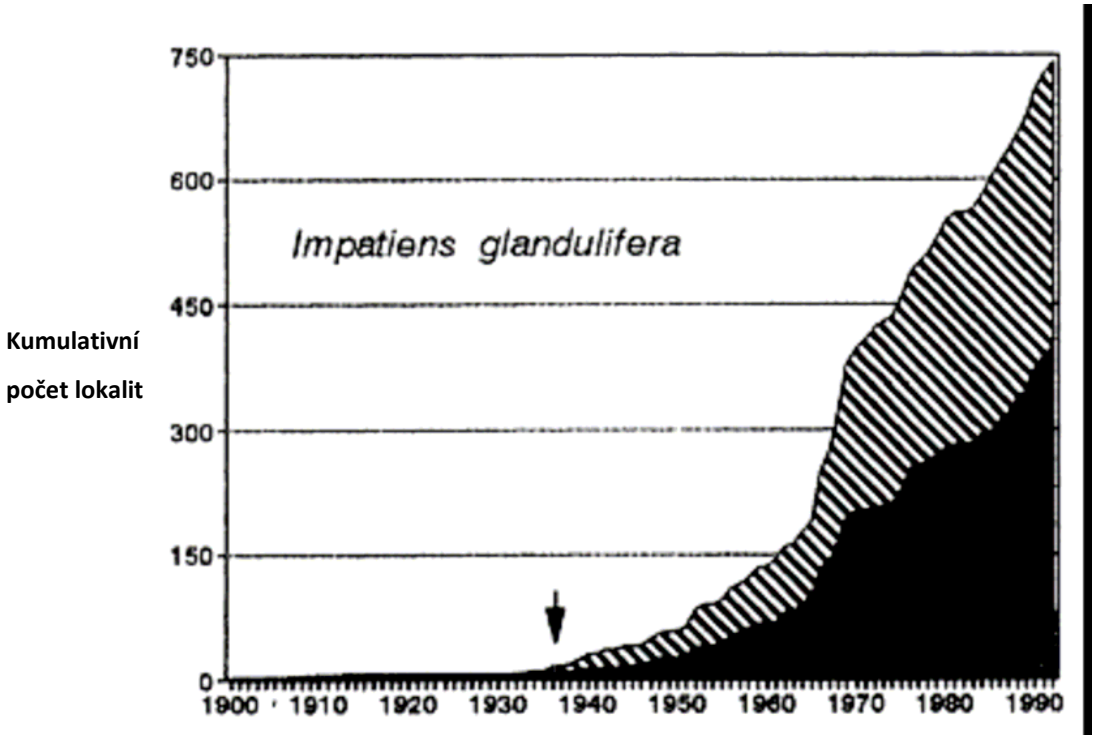
Exponenciální fázi šíření započala *I. glandulifera* přibližně ve 30. letech minulého století. Lag-fáze tedy trvala zhruba 40 let (Obr. 2), ve srovnání s jinými invazními druhy se *I. glandulifera* začala šířit po dosažení poměrně malého počtu lokalit v dané oblasti (Pyšek & Prach 1993).

Podobně jako u *Heracleum mantagazzianum* (bolševník velkolepý) hrál v počátečních fázích invaze velkou roli antropogenní způsob šíření (Pyšek et al. 2008). Nová místa, kam je druh člověkem zavlékán (např. spolu s kůrou z vytěženého dřeva)

fungují pak jako ohniska, ze kterých se druh šíří do okolní vegetace (Pyšek 1991, vlasní pozorování 2009-2011).

Jedním z faktorů, které nepřímo pomohly urychlit invazi *I. glandulifera* během 60.-80. let, byla pravděpodobně změna managementu (pravidelné kosení, spásání) luk v zaplavovaných oblastech. Nedostatek péče spojený se zvýšenou mírou znečištění řek dal na těchto lokalitách vzniknout nitrofilní ruderální vegetaci, tvořené společenstvy snadno invadovatelnými pro druh *I. glandulifera* (Pyšek & Prach 1995b). Další důvody rychlého nárůstu počtu lokalit *I. glandulifera* během exponenciální fáze mohou být úpravy říčních koryt a využívání rostlin včelaři (Drescher & Prots 2003).

Preference stanovišť se ale v průběhu invaze mění (Pyšek & Prach 1993, Višňák 1997) a je typické pro neofyty, které dosáhnou invazního stádia, že obsazují širší spektrum habitatů v novém areálu než v areálu domovském (Hejda et al. 2009).



Obrázek 2: Grafické zobrazní nárůstu počtu lokalit *Impatiens glandulifera* od roku jejího prvního zplanění. Šipkou je vyznačen počátek exponenciální fáze (Pyšek & Prach 1993).

2.5.1. Záplavy jako událost stimulující počátek invaze

Zásadním faktorem, napomáhajícím šíření *I. glandulifera*, jsou kromě lidských zásahů povodně a záplavy. *I. glandulifera* dosahuje vysokých pokryvností v místech, jež jsou zaplavována, ale nepatří přímo mezi rostliny, které by byly závislé na přísunu živin (Prach 1994, Drescher & Prots 2003).

Náhlé masové rozšíření *I. glandulifera* po záplavách v roce 1995 a 1996 bylo sledováno na Berounce, odkud do té doby nebyly o jejím výskytu žádné záznamy (Rydlo 1999). V roce 2002 byla pak *I. glandulifera* pozorována především v blízkosti toku na narušených stanovištích, vlhkých loukách a podél cest, ne však ve větší vzdálenosti než 50 m od břehu (Hejda 2004). Průměrná doba od prvního nálezu do šíření proti proudu přítoků je zhruba 20 let (Malíková & Prach 2010), je tedy logické, že se zde *I. glandulifera* neprosazuje ve větší vzdálenosti.

Záplavy ovšem mohou fungovat také jako faktor, jež výskyt *I. glandulifera* omezuje. Při sledování plochy zhruba 20 m² u řeky Odry, tvořené asociací *Impatienti-Calystegietum*, kde *I. glandulifera* dominovala, nezbyla po záplavách v červenci roku 1997 ani jedna rostlina. Rok na to se objevili jednotlivci ve společnosti dalších druhů (*Chaerophyllum bulbosum, Agrostis gigantea, Carduus crispus*). V následujících dvou letech pak došlo k velkému nárůstu počtu jedinců, kteří se v okrajových částech šířili do sousední přilehlé vegetace (Dajdok et al. 2003).

2.5.2. Pronikání mimo říční břehy

Studovaná *I. glandulifera* není jedinou nepůvodní rostlinou šířící se podél řek, doprovází ji např. *Reynoutria japonica.* I když je vazba *I. glandulifera* na břehová stanoviště silná, již před 15 lety tvořily ostatní lokality takřka polovinu z celkového výskytu (Pyšek & Prach 1993). Průnik mimo břehovou zónu je závislý na době, po kterou se zde *I. glandulifera* vyskytuje, na charakteru a managementu navazující vegetace a na geomorfologii říčního koryta (Malíková & Prach 2010).

Čtyři řeky našeho území se od sebe prokazatelně lišily v průniku *I. glandulifera* mimo břehy (jak v rámci údolí toků, tak v rámci jejich přítoků). Na Jizeře a Svitavě proniká *I. glandulifera* už i podél břehů přítoků nižšího řádu. Od prvního nálezu *I. glandulifera* na těchto dvou řekách uplynulo již víc než sto let (Pyšek & Prach 1995b).

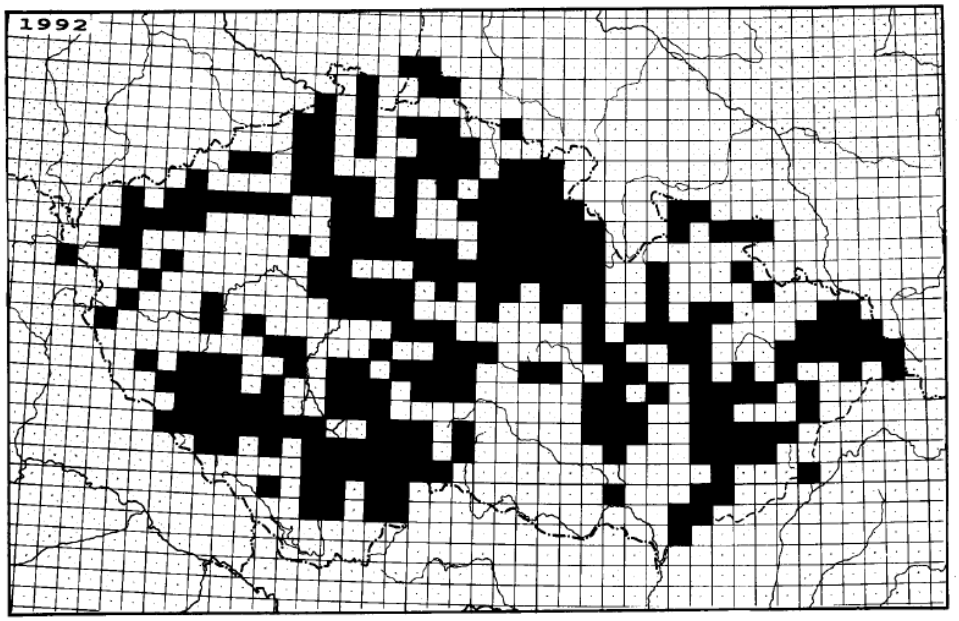
Invaze mimo břehovou zónu je logicky pomalejší, než invaze dolů podél toků. Možnost šíření na souši je omezena dosahem při vystřelování tobolek (zhruba 2,5 m za rok). Dalšími šiřiteli do údolí hlavních řek a proti proudu jejich přítoků jsou zvířata a lidé (Malíková & Prach 2010).

Nárůst počtu břehových stanovišť je očekáván, ale stejně tak se předpokládá další šíření *I. glandulifera* do vlhkých okrajů silnic, do vlhkých lesů s nezapojeným porostem a do vlhkých nesečených luk (Pyšek & Prach 1995b, Drescher & Prots 2003, Hejda 2004).

2.6. Stanoviště a společenstva s výskytem neofytu *I. glandulifera*

2.6.1. Výskyt *I. glandulifera* v České republice

Na našem území byl neofyt *I. glandulifera* zatím přítomen především v nížinách, ale je mapován (Obr. 3) i v podhorských oblastech (Pyšek & Prach1995a, Slavík 1997).



Obrázek 3: Mapa rozšíření *I. glandulifera* k roku 1992 v České republice. Obsazeno 279 čtverců fytogeografického mapování (rozměry čtverce: 11 x 12 km; Pyšek & Prach 1995b).

Velké množství lokalit *I. glandulifera* v okolí sídel, především v ranných fázích invaze, je částečně pozůstatkem zplanění a úniku ze zahrad, kde byly rostliny pěstovány

jako okrasné nebo nektarodárné (Pyšek & Prach 1995b, Slavík 1997). V současnosti jsou taková stanoviště k nalezení stále, a to třeba i v podhorských oblastech (vlastní pozorování 2011, např. Dolní Dvůr, Josefův důl). V Anglii ještě před necelými dvaceti lety semena *I. glandulifera* prodávaly některé společnosti obchodující se semeny rostlin (Beerlin & Perrins 1993). *Impatiens glandulifera* se v zahradách ale nezdržela dlouho. Z okrasné rostliny se během pár desetiletí stala rostlina invazní, rychle se šířící podél říčních toků.

Vegetace břehů řek patří mezi nejvíce invadovaná evropská společenstva, protože řeka zde působí nepravidelné disturbance a poskytuje nárazově nadbytek živin. Díky vysokému obsahu živin a nízké intenzitě konkurence představují obnažená disturbovaná místa ideální prostředí pro rostlinné druhy s oportunistickou životní strategií (Chytrý & Pyšek 2008, Ellenberg 2009). Stejný průběh invaze je patrný i v ostatních zemích v Evropě, kde se *I. glandulifera* vyskytuje - v Rakousku (Drescher & Prots 2003), v Polsku (Dajdok et al. 2003), v Anglii (Beerlin & Perrins 1993).

Úspěch při následném uchycování na březích po proudu řeky je závislý na geomorfologických charakteristikách říčního koryta a břehů, na povodňovém režimu a na managementu pozemků navazujících na břehy (Drescher & Prots 2003, Hejda 2004, vlastní pozorování 2009-2011). O omezených možnostech výskytu na březích řek vlivem regulace koryta, se zmiňují již autoři prvních záznamů pozorování výskytu *I glandulifera* v České republice (Holý 1952).

Během exponenciální fáze, za jejíž začátek se považuje rok 1936 (Pyšek & Prach 1995b), se *I. glandulifera* šířila břehovými stanovišti rychleji než ostatními (Pyšek & Prach 1993). Višňák (1997) nachází na severu Čech břehová společenstva, která jsou neofytem *I. glandulifera*, jak sám píše „ovládána“ a její působení zde nazývá „agresivním“. Podél Odry na polské straně jsou až stovky metrů dlouhé pásové porosty, kde ve společenstvu as. *Impatienti-Calystegietum* (Moor 1958) *I. glandulifera*, spolu s dalšími dvěma druhy (*Urtica dioica*, *Glechoma hederacea*), převládá. Společenstva as. *Impatienti-Calystegietum* se nacházela nejčastěji při okrajích lesa (Dajdok et al. 2003). Masivní pásové porosty na březích řek tvoří *I. glandulifera* také v asociaci *Rorippo-Phalaridetum arundinaceae* (Kopecký 1961), jedná se o porosty s převažujícím druhem *Phalaris arundinacea* (Kolbek a kol. 1999, Hejda ústní sdělení)

Podél Jizery jsou záznamy o souvislých porostech *I. glandulifera* od 60. let (Pyšek & Prach 1995a, 1995b). Pásový výskyt podél řeky je v současnosti k vidění již na všech

větších českých řekách, např. na Vltavě od Českého Brodu (Teplá Vltava nad Lipnem není invazí dotčena vůbec; vlastní pozorování 2009).

2.6.2 Stanoviště a společenstva výskytu

Těžištěm současného výskytu jsou lemová a zaplavovaná společenstva břehů řek řádu *Convolvuletalia sepii* (Tüxen 1950). Jedná se o vysokobylinná nitrofilní společenstva s převládajícím druhem *U. dioica*. *Impatiens glandulifera* vstupuje i do porostů svazů *Salicion albae* (Oberdorfer 1953), *Salicion triandae* (Th. Mülleret Görst 1958) a dalších i mimo pobřežní zónu, např. svazu *Aegopodion podagrariae* (Tüxen 1967). Škála společenstev, ve kterých se může vyskytovat, je ovšem mnohem širší (Pyšek & Prach 1995a, Slavík 1997, Hejda 2004).

Tolerance *I. glandulifera* k zastínění, menšímu množství živin, různým druhům půdní struktury a poměrně široké škále hodnot pH (Beerling & Perrins 1993) jí umožňuje se objevovat v rozmanitých společenstvech a stanovištích, jako jsou např. rašeliniště (Prach 1994) nebo naopak suché okraje lesa (Dajdok et al. 2003) či stanoviště skalní (Hejda 2004).

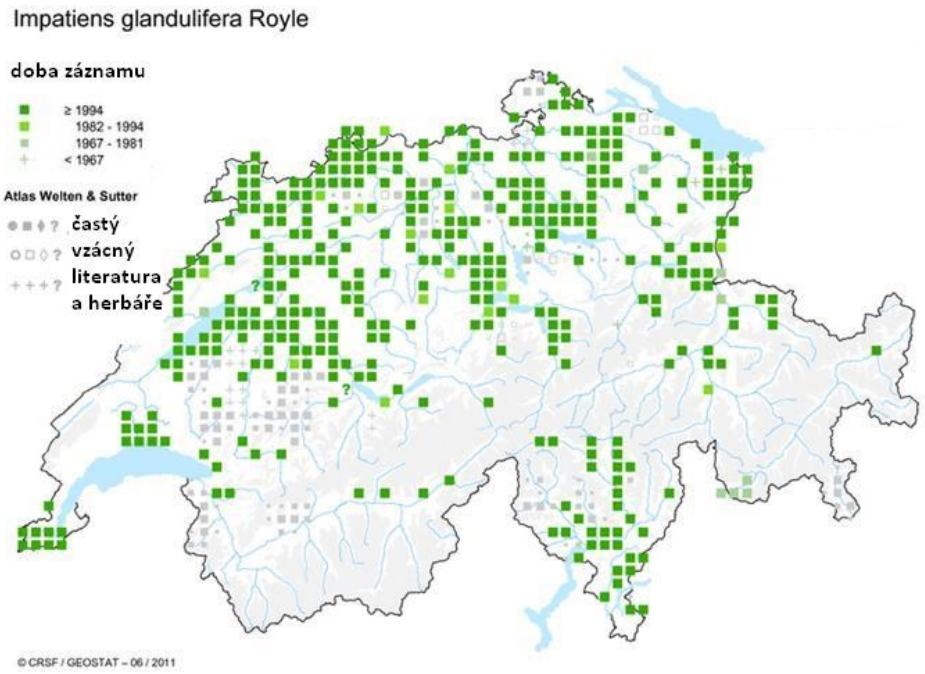
Dajdok et al. (2003) zaznamenali podél Odry na polské straně shluky *I. glandulifera* v mnoha různých společenstvech s rozdílnými živinovými, světelnými a vlhkostními podmínkami. Z roku 2002 z Křivoklátska jsou podrobné záznamy široké škály stanovišť s výskytem *I. glandulifera*. Snímky zahrnují zejména vlhká a do určité míry ruderalizovaná stanoviště, ale i sušší místa, jako jsou okraje silnic (Hejda 2004). Drescher & Prots (2003) v Rakousku pozorovali výskyt v nadmořských výškách 900 -1 180 m, u nás je výškové maximum 1 030 m. n. m. (Pyšek & Prach 1995b). *I. glandulifera* se zatím vyskytuje v horských oblastech a rozsáhlejších územích bez větších vodních toků jen vzácně (Pyšek & Prach 1995b, Slavík 1997). Ale záznamy o jejím výskytu v takových oblastech jsou (Trenčanská 1997), a při řekách v podhorských oblastech se v menších skupinkách vyskytuje celkem běžně, např. v podkrkonoší či v Jizerských horách, malé skupinky roztroušeně u potoků a v blízkosti luk (vlastní pozorování 2009-2011). Výskyt na ruderálních stanovištích, jako jsou náspy železnic a příkopy silnic (Grüll & Vaněčková 1982, vlastní pozorování léto 2009-2011), může znamenat, že v budoucnosti se i dopravní síť stane koridorem pro šíření tohoto invazního druhu.

Zvláštními místy výskytu jsou okraje lesních porostů, skalní stanoviště, vlhké louky s nepravidelným managementem a průřezy v jehličnatém lese, kde při vhodných podmínkách převyšuje vysazené již značně odrostlé mladé smrky (Dajdok et al. 2003, Hejda 2004, Hejda & Pyšek 2006, vlastní pozorování Jizera 2009).

Na všech jmenovaných stanovištích je *I. glandulifera* schopná se reprodukovat, ač dosahuje většinou malých pokryvností a její výška nepřesahuje 1 m. Tvorba semen je pro její další šíření klíčová. Dominanci přebírá pouze na stanovištích břehových, záplavových a některých ruderálních. Nelze ovšem zbývající společenstva a stanoviště přehlížet, protože právě na těchto méně viditelných místech svého výskytu by při vhodných podmínkách *I. glandulifera* mohla dále expandovat (Drescher & Prots 2003, Hejda 2004).

2.6.3. Výskyt *I. glandulifera* ve Švýcarsku

Ve Švýcarsku je *I. glandulifera* na černé listině invazních druhů (pracovní skupina CPS-SKEW) a podle katalogu švýcarských nepůvodních druhů je *I. glandulifera* přítomna na většině státu (crsf.ch). Ve vápencovém pohoří Jura, které se táhne podél hranic s Francií na



Obrázek 3: Mapa rozšíření *I. glandulifera* ve Švýcarsku (www.crsf.ch). Škála zelené barvy značí dobu záznamu *I. glandulifera* ve čtverci. Jednotlivé symboly, pak značí zdroj a frekvenci výskytu.

severozápadě Švýcarska, má výskyt *I. glandulifera* typicky invazní charakter (tzn. pásové porosty na březích řek), o něco méně tomu je v oblasti švýcarské plošiny, v severní části Alp a Ticinu (jižní italská část Švýcarska; Obr. 3; crsf.ch).

2.7. Dopady invaze neofytu *I.glandulifera*

Vzhledem k tomu, že se jedná o jednoletou rostlinu, nemůže její působení mít takový vliv jako například invaze druhu *Heracleum mantegazzianum*, který navíc během exponenciální fáze přeskočil šíření podél řek a rovnou se rozšířil do lesů, k okrajům cest a sídlům (Pyšek & Prach 1993), ale těžiště jeho výskytu zůstává především v západní části republiky, kde leží původní ohnisko introdukce (Pergl et al. 2012). Ačkoli *I. glandulifera* vychází z analýz jako druh s velkou schopností invaze, panuje přesvědčení, že jeho invazní možnosti jsou omezeny typem stanovišť (Pyšek & Pyšek 1995b).

Některé aspekty vlivu invaze na společenstva však není lehké odkrýt a vliv invaze se může projevit až po delší době (van Wilgen et al. 2008).

2.7.1 Kompetice o opylovače s původními druhy

V Německu byl proveden pokus na ověření působení nepřímé kompetice o opylovače na zdatnost okolních rostlin. Při pokusném přenesení deseti vzrostlých jedinců *I. glandulifera* v květináčích do porostu *Stachys palustris* se počet návštěv opylovačů *S. palustris* snížil o 50 % a výsledný počet jejich vyprodukovaných semen byl zredukován o 25 %, v porovnání s čistým porostem *S. palustris* bez přítomnosti *I. glandulifera.* Autoři (Chittka et al. 2001) přirovnávají rostliny k výrobcům a prodejcům a opylovače k zákazníkům, kteří si vybírají nabízené zboží dle kvality. Mechanismem, který přitahoval větší množství opylovačů nebylo větší množství cukru v nektaru, ale rychlejší produkce nektaru za hodinu (Chittka et al. 2001).

Jde pouze o jeden příklad kompetice s původním druhem, nicméně výsledky se zdají být jednoznačné a demonstrují jednu z možností negativního působení druhu *I. glandulifera* na své okolí.

2.7.2. Kompetice s původními druhy

Invazní druh může redukovat četnost i počet původních druhů různými mechanismy (Ogle et al. 2003, Rothstein et al. 2004). U *I. glandulifera* připadá v úvahu mechanismus stínění.

Ve Velké Británii byl proveden pokus na prozkoumání vlivu zástinu tohoto neofytu

na vegetaci v břehových společenstvech. Neofyt *I. glandulifera* se zde vyskytuje již od počátku 20. století, takže autoři očekávali, že se ve zdejších společenstvech již etablovala. Pokusné plochy se nacházely v záplavových zónách, na mezotrofních trávnících a v mokřinách. Na části ploch byla *I. glandulifera* vytrháváním odstraněna, a na těchto plochách během zbývající sezóny přibyly v průměru 4 druhy. Mimo jiné vzrostla diverzita ostatních nepůvodních druhů, ale jejich početnost klesla. U domácích druhů diverzita vzrostla bez poklesu početnosti (Hulme & Bremner 2005). Ve výsledku proporce nepůvodních druhů na plochách s odstraněnou *I. glandulifera* byla větší, než na plochách, kde byla ponechána. Takže se zdá, že kompenzační růst ostatních nepůvodních druhů při odstraňování *I. glandulifera*, by mohl mařit snahu o zachování původních společenstev. Navíc většina rostlin, které byly invazí *I. glandulifera* ovlivněny, jsou běžně rozšířené ruderální druhy (Hulme & Bremner 2005), stejně tomu bylo i u podobného pokusu, který se byl prováděn na území České republiky (Hejda & Pyšek 2006).

Je nutné si uvědomit, že tyto výzkumy se odehrávají pouze v rámci jedné až dvou vegetačních sezón, a že pokud by byl sledován vývoj dlouhodobější, mohly by se projevit jiné trendy. Charakter společenstev, ve kterých se sledování odehrávala, je také třeba vzít v úvahu, protože záleží na vlastnostech původních druhů, se kterými neofyt *I. glandulifera* kompetuje (Hejda 2004).

V porovnání s ostatními invazními druhy v České republice má *I. glandulifera* minimální dopad na počet druhů a diverzitu invadovaných společenstev. Na základě empirického srovnání invadované a přilehlé neinvadované vegetace s podobnými stanovištními podmínkami se ukázalo, že pouze 5 ze 13 zkoumaných široce rozšířených nepůvodních druhů působilo prokazatelné změny v druhovém bohatství invadovaných společenstev (Hejda et al. 2009).

Jak bylo již zmíněno, u *I. glandulifera* jsou důvody jejího malého vlivu na zkoumaná společenstva dány také jejich charakterem. Při zjišťování faktorů určujících vliv invaze na druhovou diverzitu zjistili Hejda et al. (2009), že pokles druhové diverzity závisí na rozdílu v dominanci invazního druhu a původního dominantního druhu, přítomného před invazí. Dominancí druhu rozumíme biomasu, kterou vytváří, tedy vlastně jeho výšku a pokryvnost. Pro vliv invaze je tedy rozhodující rozdíl těchto charakteristik mezi invazním neofytem a původním dominantním druhem daného společenstva. Porovnáme-li v těchto parametrech *I. glandulifera* a domácí druhy (*Urtica dioica*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Phalaris arundinacea*), dominující ve společenstvech jejího masového výskytu,

je patrné, že vliv invazního druhu se příliš neliší od vlivu původních dominant (Hejda & Pyšek 2006).

Mechanismus, který jednoletému druhu *I. glandulifera* umožňuje obstát v kompetici s vytrvalými druhy, je investice veškeré energie do růstu stonku a listové plochy. Díky tomu může získat dominanci nad vytrvalým druhem, který je naopak nucen investovat do podzemních orgánů, zajišťujících jeho přežívání (Kostečková 1996).

Ačkoliv ve společenstvech svého současného nejmasovějšího výskytu nepůsobí *I. glandulifera* zásadní změny, má stále možnost expandovat do společenstev nových, kde se nacházejí kompetičně slabší druhy (Hejda & Pyšek 2006).

3. Cíle a otázky diplomové práce

Neofyt *Impatiens glandulifera* je schopen se reprodukovat zřejmě na všech zmíněných stanovištích, není ale známo v jaké míře a jak úspěšně. Dominanci totiž přebírá pouze na stanovištích břehových, záplavových a některých ruderálních (Drescher & Prots 2003, Hejda 2004). Ostatní společenstva a stanoviště výskytu *I. glandulifera* však nelze přehlížet, protože právě na těchto méně exponovaných místech svého výskytu by při vhodných podmínkách mohla dále expandovat (Hejda & Pyšek 2006).

Invazní druhy mohou mít různý vliv na diverzitu původních druhů nejen díky odlišným vlastnostem, ale také díky odlišným prostředím a stanovištím, ve kterých se vyskytují (Vilá et al. 2006). Proto je důležité sledovat, jak se mění stanovištní nároky druhu v průběhu invaze a také míru pronikání do nových habitatů (Pyšek & Richardson 2010).

Proto si tato diplomová práce klade za cíl pokusit se odpovědět na následující otázky:

1) Jaké typy stanovišť a vegetace mohou být invadovány invazním neofytem *I. glandulifera*? Liší se spektrum invadovaných stanovišť mezi dvěma částmi invadovaného areálu (tj. Česká republika a Švýcarsko)?

2) Které základní environmentální faktory korelují se schopností neofytu *I. glandulifera* vytvářet dominantní porosty?

3) Jak souvisí fertilita neofytu *I. glandulifera* s mírou dominance ve společenstvu?

4. Metodika

4.1. Snímkování vegetace a odečet parametrů *I. glandulifera*

Fytocenologické snímkování vegetace invadované neofytem *I. glandulifera* jsem uskutečnila ve vegetační sezóně 2010 v období od července do září v České republice a v roce 2011 (červen – srpen) ve Švýcarsku a (srpen – září) v České republice.

Na plochách o velikosti 3x3 metry byly zaznamenány všechny přítomné druhy a byl proveden odhad jejich pokryvností v procentech pro jednotlivá patra (bylinné, keřové a stromové). Dále byly rozlišovány kategorie výšky neofytu (do 0,5m; 1 m; 1,5 m; 2 m; 2,5 m; nad 2 m). Stanoviště ke snímkování byla cíleně vyhledávána i mimo koryta řek, mimo těžiště výskytu studovaného neofytu. K provedení snímku byla dostačující i přítomnost jednoho až dvou jedinců *I. glandulifera*. Rostlinné druhy byly určovány podle Rothmalerova obrázkového atlasu pro střední Evropu (Rothmahler et al. 2009), Klíče ke květeně ČR (Kubát et al. 2002), švýcarského fotografického atlasu (Flora Helvetica, Lauber et Wagner 2001) a klíče k flóře Švýcarska (Flore de la Suisse, Aeschimann & Burdet 1994). Nomenklatura byla sjednocena podle Klíče ke květeně ČR (Kubát et al. 2002).

V sezóně 2011 během srpna a září byla pak prováděna na vybraných stanovištích (n=50) odečet parametrů vyjadřujících zdatnost a reprodukční výkonnost *I. glandulifera*, a to pouze v České republice. Těmito parametry byla (i) výška tří reprezentativních (odpovídající vzhledem nejvíce ostatním jedincům) vybraných rostlin z centrální části porostu, vzdálených od sebe minimálně 0,5 m, (ii) počet plodících větévek, které jsou patrné již před rozkvětem a zůstávají na rostlině i po odpadnutí tobolky a (iii) počet semen v první tobolce z kraje na posledním oddílu větvení.

4.2. Parametry prostředí odvozené z vegetace

Pro všechny druhy přítomné ve snímcích, pro které jsou údaje dostupné, byly zjištěny Ellenbergovy indikační hodnoty pro živiny – resp. dusík (nutrients), vlhkost (moisture) a světlo (light) z programu Juice 7.0 (Tichý 2002). Pro jednotlivé snímky byl proveden průměr těchto hodnot vážený relativní abundancí jednotlivých druhů.

Stupeň hemerobie tj. míra ovlivnění stanoviště člověkem, byl pro každý druh zvlášť stanoven pomocí stupnice čísel zastupujících písmena (viz. Tab. 1), která jsou uváděna v databázi, ze které byla data čerpána (database Flora 2006). Každému stupni hemerobie byly přiřazeny číselné hodnoty (H) od největší (4) pro druhy vyskytující se na polyhemerobníchch stanovištích, po nejmenší (1). Pro zjednodušení byly sloučeny kategorie *β-euhemerobic* a *α-euhemerobic* do jedné kategorie (3), která zahrnuje především plevelné druhy na člověkem přeměněných stanovištích. Rovněž termíny *ahemerobic* a *oligohemerobic* byly sjednoceny pod jednu číselnou hodnotu (1), protože druhy stanovišť bez lidského zásahu (ahemerobní druhy, např. druhy horské) jsou poměrně vzácné a rovněž spadají do kategorie druhů stanovišť člověkem málo dotčených (oligohemerobních). Dále pak byly odlišovány druhy stanovišť mesohemerobních (2), s polopřirozenou skladbou (viz. Tab. 1). Podobné zjednodušení kategorií provedl ve své práci např. Halas (2011). Pokud se druhy vyskytovaly na více typech stanovišť byl proveden aritmetický průměr těchto hodnot.

Tabulka 1: Vysvětlení a popis vegetace pro převod stupně hemerobie na číselné hodnoty (H).

Stupeň hemerobie (angl.)	H	Popis vegetace
polyhemerobic	4	Nepřirozená/Člověkem přeměněná
euhemerobic	3	Člověkem ovlivněná
mesohemerobic	2	Polopřirozená/Člověkem částečně ovlivněná
oligohemerobic, ahemerobic	1	Nedotčená/ Člověkem málo ovlivněná

4.3. GPS souřadnice a jejich mapové zpracování

Lokalizace včech snímků byla zanášena do turistických map KČT (1:50 000) a zpětně dohledána v on-line mapách. Byly používány tyto mapové servery: mapy.cz , maps.google.cz, map.wanderland.ch. GPS souřadnice byly generovány pouze z maps.google.cz (v souřadnicovém systému WGS 84), odkud byly převzaty a převedeny, a použity pro tvorbu map a získání nadmořských výšek umístění snímků v programu ArcGIS 10 (ESRI 2011). Souřadnice byly promítnuty na podklad dostupný v rámci balíku ArcGIS

10 a byly vygenerovány dvě mapy. Pro získání nadmořských výšek byla použita vrstava z digitálního modelu terénu ASTER GDEM Version 2 (2011), získaná přes sever EOSDIS (The *Earth Observing System Data and Information* System).

4.4. Gradienty prostředí a dominance *I. glandulifera*

4.4.1. Ordinační analýzy

Pro porovnání rozdílů ve složení vegetace s různou dominancí *I glandulifera*byly použity mnohorozměrné ordinační analýzy v programu Canoco for Windows 4.5 a pro vizualizaci výsledků potom CanoDraw (ter Braak et Šmilauer 2002).

Vzhledem k heterogenitě datového souboru a unimodální odpovědi druhů na gradient dominance *I. glandulifera* (vyjádřený délkou gradientu, > 4 gleasson) jehož velikost byla odhadnuta pomocí nepřímé gradientové analýzy (DCA - detrendovaná komponeční analýza), byla zvolena metoda váženého průměrování (*weighted averaging* - CCA). Výška a pokryvnost *I. glandulifera* (zástupné proměnné ukazující zdatnost a stupeň dominance neofytu) byly použity jako preditkory v jednotlivých ordinačních analýzách. Významnost kanonických os byla testována Monte-Carlo permutačním testem při 499 permutacích (Lepš & Šmilauer 2000). Kvůli metodě váženého průměrování (CCA) bylo nutné použít standardizaci přes druhy a snímky (Lepš & Šmilauer 2000). Pro mnohorozměrné ordinační analýzy byla použita binární data vyjadřující přítomnost/nepřítomnost druhů (n = 428) včetně semenáčků keřů a stromů ve snímcích (n = 333). *I. glandulifera* nebyla zahrnuta do ordinačních analýz testujících změny složení společenstev vzhledem ke gradientu její dominance.

4.4.2. Korelační testy

Vztahy mezi mírou dominance *I. glandulifera* a proměnnými vyjadřujícími základní charakteristiky stanovišť byly testovány Kendallovým neparametrickým testem pořadové korelace (Crawley 2007) v programu „R“ (R Development Core Team 2010). Neparametrický test byl vybrán, protože data vykazovala významné odchylky od normality testované Shapiro – Wilk testem (Crawley 2007) i po logaritmické nebo odmocninné transformaci.

4.5. Komplexní analýza vlivu proměnných prostředí na míru dominance *I. glandulifera* ve společenstvech

Potenciální vliv enviromentálních proměnných na míru dominance *I. glandulifera* byl analyzován pomocí metody regresních stromů (*Regression trees* – Crawley 2007) v programu R (R Development Core Team 2010, White 2010). Jedná se o neparemetrickou metodu, která efektivně zobrazuje nejen vliv prediktorů na vysvětlovanou proměnnou, ale zejména interakce mezi jednotlivými prediktory a jejich vliv na hodnoty vysvětlované proměnné (Lepš & Šmilauer 2000, Crawley 2007). Mezi vysvětlující proměnné byly kromě předchozích (Ellenbergovy hodnoty pro dusík, vodu, a světlo, hemerobie, pokryvnost keřového a stromového patra a nadmořská výška) zahrnuty i geografické gradienty, ačkoliv jsem neočekávala postihnutí S-J a V-Z gradientu na tak malé škále. Možné zkreslení informace vlivem gradientu nadmořských výšek nebylo zohledněno. Vysvětlovanými proměnnými byly opět výška a pokryvnost *I. glandulifera*.

Celkem byly analyzovány čtyři datové soubory, samostatně fytocenologické snímky z celé České republiky (snímky z České republiky, n = 197) a Švýcarska (soubor ze Švýcarska, n = 136), společný soubor snímků z obou států (velký datový soubor, n = 333) a potom část souboru České republiky s daty o fertilitě (malý datový soubor, n = 50), kde právě fertilita *I. glandulifera*, vyjádřená počtem plodných větévek, byla vysvětlovanou proměnnou.

Metoda regresních stromů dichotomicky rozděluje kvantitativní prediktory tak, aby vznikly co nejvíce homogenní skupiny vzhledem k hodnotám vysvětlované proměnné (výška a pokryvnost *I. glandulifera*) Jednotlivé uzly („nody“) regresního stromu značí hodnoty prediktoru, ve kterých došlo k rozdělení. Na konci větve se nachází list s předpovídanou hodnotou vysvětlované proměnné (pokryvnosti nebo výšky *I. glandulifera*) (Lepš & Šmilauer 2000).

Optimální velikost (komplexita) stromu byla stanovena na základě změn vysvětlovací schopnosti stromu daných jednotlivým větveními (*cost-complexity measures)* pomocí funkce *prune.tree* , která „odstříhává“ postupně nejspodnější a nejméně významné větve a porovnává vzniklé stromy se stromy právě o toto větvení složitějšími (Crawley 2007).

4.6. Klasifikace fytocenologických snímků

Pro matematickou klasifikaci a kategorizaci vegetačníchch dat byla použita divizivní klasifikační metoda TWINSPAN (Two-way Indicator Species Analysis, Hill 1979) v modifikované verzi (modified TWINSPAN, Roček et al. 2009), která je implementována v programu Juice 7.0 (Tichý 2002). Výhodou této klasifikace je, že po každém rozdělení souboru na dvě části spočítá míru heterogenity ve vzniklých podsouborech a dále pak rozděluje podsoubory s vyšší heterogenitou (Roleček et al. 2009).

Pro analýzu byla ze snímků odstraněna *I. glandulifera*, protože na základě její přítomnosti byla snímkovaná společenstva vybírána, nelze tedy počítat s její vypovídající hodnotou. V analyzovaném datovém souboru byly ponechány semenáčky stromů (koncovka 7), keřové patro (koncovka 5) i stromové patro (koncovka 3), protože i tyto informace jsou důležité pro kategorizaci vegetace s výskytem *I. glandulifera*. Počet generovaných pseudodruhů byl nastaven na 3 a hraniční hladiny pokryvnosti (*cutlevels*) 0 %, 5 % a 25 % (Tichý 2002).

Počet skupin (*clusters*) byl stanoven na 11, protože při vyšších počtech clusterů docházelo k dělení na malé, obtížně klasifikovatelné kategorie. Klasifikace těchto 11 skupin byla provedena na základě diagnostických druhů (druhy, které se preferenčně vyskytují v dané vegetační jednotce) s hraniční hodnotou fidelity 30 (fidelita - „věrnost“ - míra častosti výskytu druhu ve vegetační jednotce) a druhů konstantních a dominantních (Chytrý et al. 2002). Pro pojmenování vzniklých kategorií v rámci systému syntaxonů byla použita následující literatura: Tichý & Chytrý 2003, Kolbek a kol. 2003, Chytrý et al. 2009.

Většina skupin byla zařazena na základě diagnostických druhů bylinného patra podle Vegetace České republiky 1, 2 (Chytrý et al. 2009). Skupiny, které obsahovaly především stromové druhy nebo vegetaci typickou pro lesní společenstva byly klasifikovány na základě Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko (Kolbek a kol. 2003).

4.7. Analýza variance míry dominance *I. glandulifera* podle syntaxonomických kategorií

Pomocí analýzy variance (ANOVA) v programu R (R Development Core Team 2010) bylo testováno, zda a jak se liší dominance (výška a pokryvnost) *I. glandulifera* a charakter

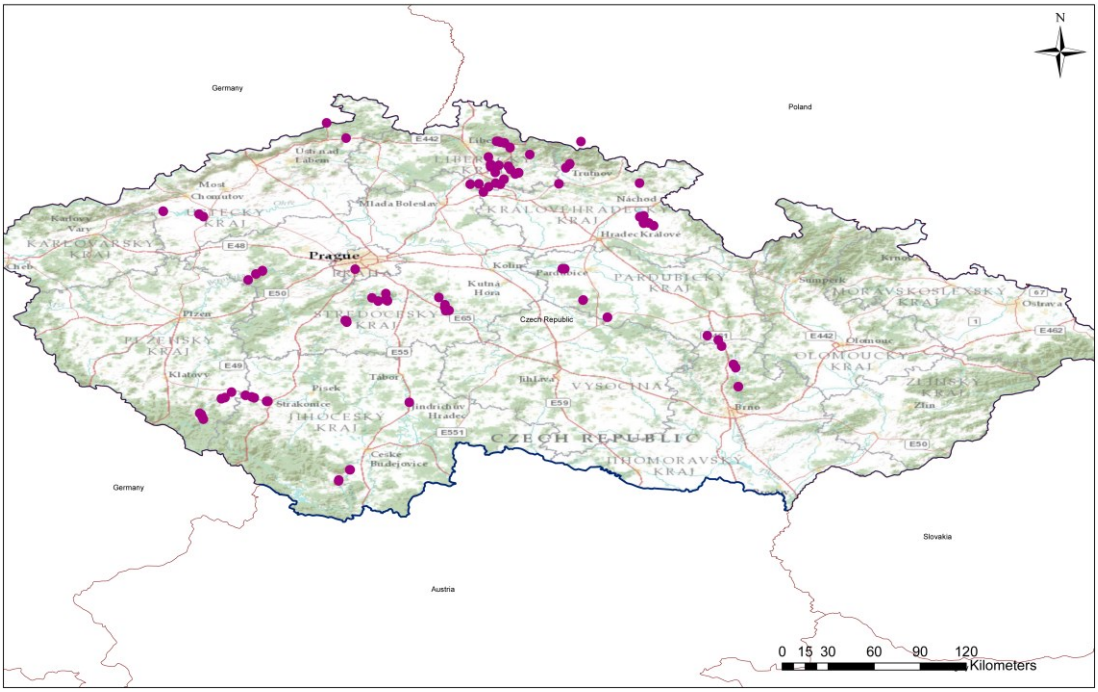
stanovišť podle svazu, do kterého byl snímek přiřazen na základě analýzy TWINSPAN.

Vzájemná odlišnost svazů od sebe navzájem byla testována Tukeyho HSD testem. Byly vytvořeny dvě skupiny modelů. Jeden pro datový soubor s 50 fytocenologiskými snímky z České republiky, kde prediktorem byla příslušnost do svazu a vysvětlovanými proměnnými byla výška a pokryvnost *I. glandulifera*, počet plodících větévek a semen a charakteristiky stanoviště podle Elleneberga (dusík, voda, světlo), hemerobie, pokryvnost keřového a stromového patra a nadmořská výška. V druhém datovém souboru se 333 snímky z České republiky a Švýcarska byly jako prediktor použity opět svazy a vysvětlovanými proměnnými byly výška a pokryvnost *I. glandulifera*.

5. Výsledky

5.1. Mapové zpracování souřadnic

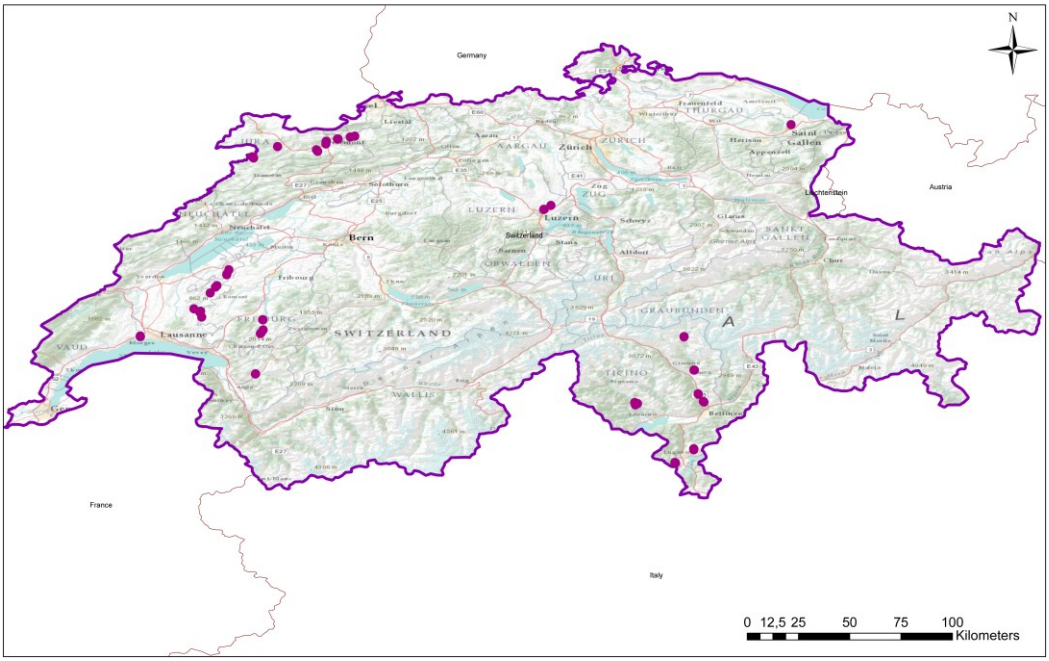
V rámci České republiky jsem snímkovala celkem 197 ploch (Obr. 4), s nejvyšší koncentrací snímků v severovýchodních Čechách v různých vzdálenostech od řeky Jizery, protože *I. glandulifera* je zde přítomna již víc jak 100 let, a tak lze předpokládat, že škála invadovaných stanovišť v okolí Jizery nejvíce odpovídá potenciálnímu rozšíření *I. glanudlifera* a schopnosti tohoto neofytu kolonizovat různé typy stanovišť.



Obrázek 4: Mapa České republiky, fialové body značí místa snímkování, v místech koncentrace bodů dochází k jejich překryvu. Zobrazení mapy je deformováno projekcí v souřadnicovém systému WGS 84.

Ve Švýcarsku bylo snímkováno 136 ploch, z nichž nejvýše položená se nacházela v 1 020 metrech nad mořem. Při porovnání mapy snímkování (Obr. 5) s mapou rozšíření (Obr. 3) *I. glandulifera* je patrné, že chybí snímky z východní části státu, ale jsou

zastoupeny dvě hlavní invadované oblasti – Jura (na severozápadě Švýcarska) a Ticino (na jihu Švýcarska).



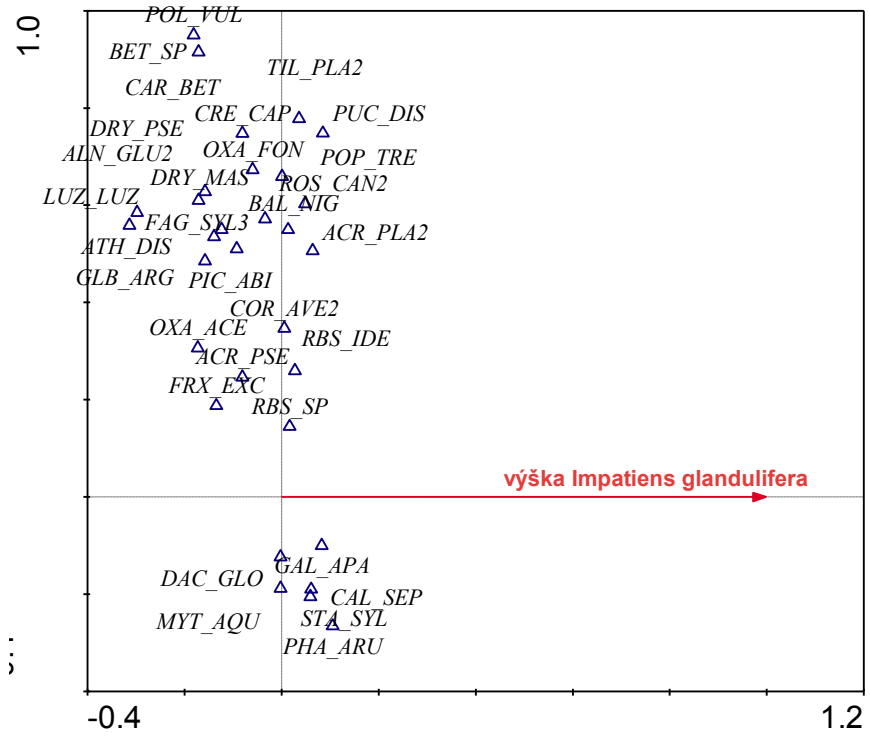
Obrázek 5: Mapa Švýcarska, fialové body značí místa snímkování, v místech koncentrace bodů dochází k jejich překryvu. Zobrazení mapy je deformováno projekcí v souřadnicovém systému WGS 84.

5.2. Gradienty prostředí a dominance *I. glandulifera*

5.2.1. Výsledky ordinačních analýz

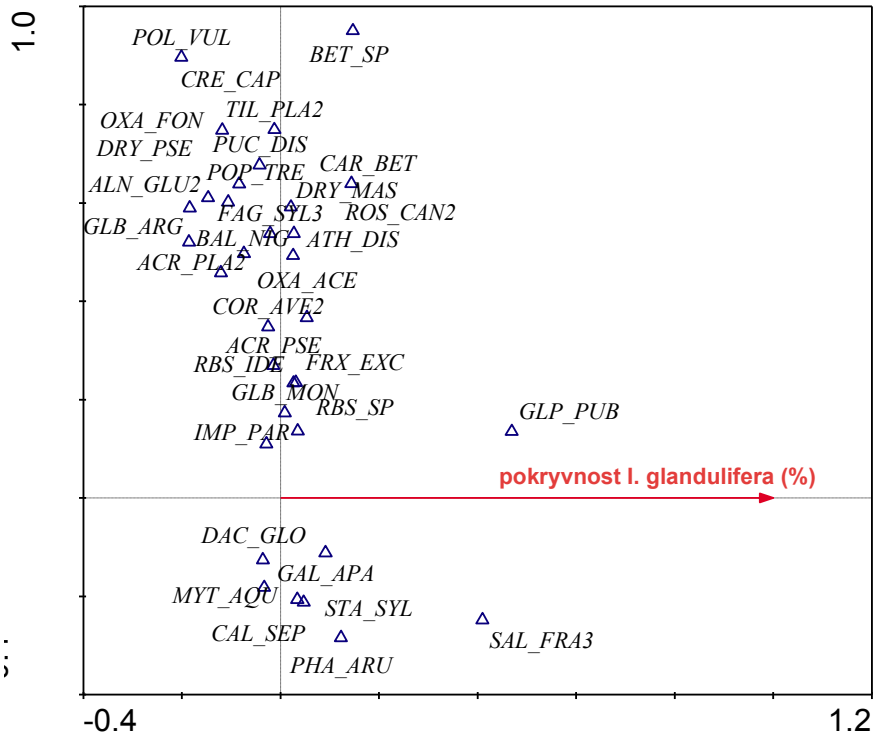
Jako ukazatel gradientu dominance byla zvolena výška a pokryvnost *I. glandulifera*, což jsou zástupné proměnné pro vyjádření podílu biomasy, kterou *I. glandulifera* v daném snímku zaujímá. Kanonická korespondenční analýza (CCA) binárních dat zastoupení druhů ve snímcích s výškou *I. glandulifera* jako vysvětlující proměnnou na první kanonické ose vysvěluje 0,5 % variability ($F = 1{,}743$; $p<0{,}002$; Obr. 6). Závislost mezi výškou *I. glandulifera* a zastoupením ostatních druhů tedy existuje, i když vysvětluje pouze malý podíl variability dat. Silnější trend je patrný na druhé (nekanonické) ose, která

vysvětluje 2,5 %. Osa 3. a 4. vysvětlují společně okolo 4 %, což naznačuje, že je soubor velmi heterogenní a variabilita je korelována s mnoha dalšími faktory.



Obrázek 6: Grafické zobrazení výsledků kanonické korespondenční analýzy (CCA). První kanonická osa je omezena výškou *I.glandulifera*, vysvětluje 0,5 % variability (F = 1,782; p = 0,002). Druhá osa, nekanonická, vysvětluje 2,5 % variability. Zobrazena je pouze část druhů. Seznam zkratek a názvů zobrazených druhů v Příloze I - Tab. 1.

Pokryvnost *I. glandulifera* průkazně vysvětluje rovněž 0,5 % variability ve stejných datech (F = 1,782; p = 0,002). Vynesení druhového složení s pokryvností neofytu na první kanonické ose ukazuje obdobný trend jako CCA s výškou neofytu *I. glandulifera* jako prediktorem (Obr. 7).



Obrázek 7: Grafické zobrazení výsledků kanonické korespondenční analýzy (CCA). První kanonická osa reprezentuje pokryvnost *I. glanduliferaa* vysvětluje 0,5 % variability (F = 1,782; p = 0,002). Druhá osa, nekanonická, vysvětluje 2,5 % variability. Zobrazena je pouze část druhů. Seznam zkratek a názvů zobrazených druhů Příloha I – Tab. 1.

Stupeň dominance *I. glandulifera* souvisí s charakterem a složením invadovaných společenstev. Toto je patrné i po vynesení pořadí (ordination *scores*) druhů na první kanonické ose. Společenstva s malými pokryvnostmi *I. glandulifera* obsahují druhy jako *Lonicera xylosteum*, *Persicaria maculosa*, *Caltha palustris*, *Lupinus polyphyllus*, *Euphorbia cyparissias, Persicaria maculosa, Eryngium campestre* a *Vicia dumentorum* apod. Zatímco ve snímcích s vysokou pokryvností *I. glandulifera* se vyskytují druhy jako *Glyceria notata*, *Vicia angustifolia*, *Galeopsis pubescens*, *Scirpus sylvaticus* a *Bryonia dioica* a *Cytisus scpoarius*.

Na opačných pólech gradientu výšky *I. glandulifera* se vyskytuje *Mycelis muralis*, *Daucus carota*, *Conium maculatum*, *Prunella vulgaris, Securigera varia*, *Mercurialis perennis* (snímky s nízkými jedinci) a *Glyceria maxima, Typha latifolia, Caltha palustris, Persicaria mitis,Vicia sativa, Cuscuta euroopea* a *Rumex conglomeratus* (snímky s vysokými jedinci), což jsou vesměs vlhkomilné druhy.

5.2.2. Výsledky korelačních testů

Korelace pro výšku/pokryvnost *I. glandulifera* a ostatní proměnné, testované Kendallovým neparametrický testem (Tab. 2) ukazují na významnou negativní korelaci výšky i pokryvnosti *I. glandulifera* s mírou ovlivnění stanoviště člověkem (hemerobie), a zároveň na pozitivní vztah výšky a pokryvnosti a ellenbergových hodnot pro dusík.

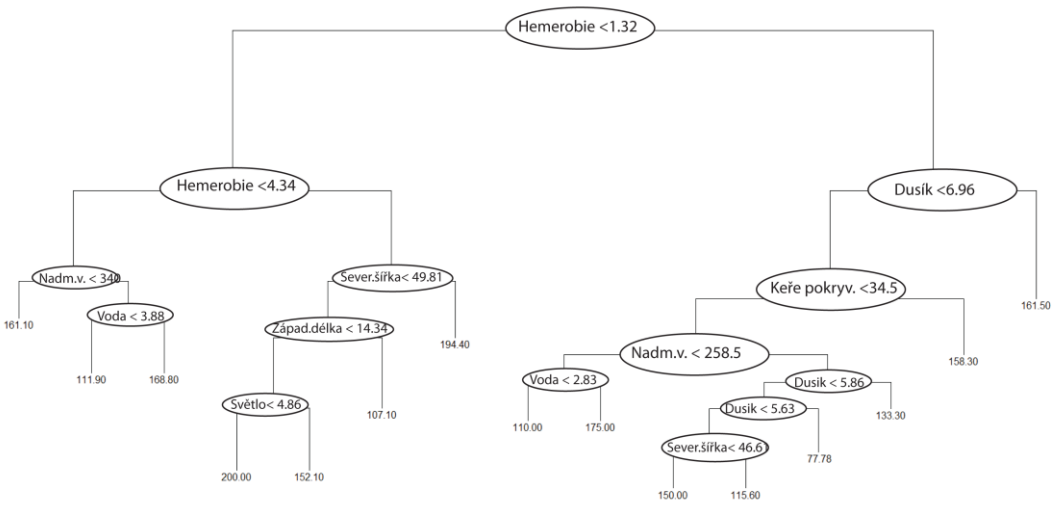
Tabulka 2: Korelace pro výšku a pokryvnost [%] *I. glandulifera*s environmentálními proměnnými. Ve třetím sloupci je hodnota korelačního koeficientu. Poslední sloupec p-hodnota Kendallova neparametrického testu. Průkazné vztahy mezi proměnnymi jsou značeny šedě (* značí vysoce průkazný, ° značí marginálně průkazný vztah).

proměnná 1	proměnná 2	hodnota korelace	významnost vztahu
pokryvnost l.g.*	výška l.g. *	0.2181	p<0.001
pokryvnost l.g.*	hemerobie*	-0.5499	p<0.001
pokryvnost l.g.°	pokryvnost keř. p.°	-0.0801	0.0609
pokryvnost l.g.	pokryvnost strom. p.	0.0640	0.1348
pokryvnost l.g.	nadmořská výška	-0.0109	0.7724
pokryvnost l.g.	šířka (sever)	-0.0165	0.6622
pokryvnost l.g.	délka (východ)	0.0022	0.9532
pokryvnost l.g.	dusík	0.0299	0.4273
pokryvnost l.g.	voda	-0.0303	0.4222
pokryvnost l.g.	světlo	-0.0319	0.3978
výška l.g. *	hemerobie*	-0.1643	p<0.001
výška l.g.	pokryvnost keř. p.	-0.0051	0.9132
výška l.g.	pokryvnost strom. p.	-0.0655	0.162
výška l.g. °	nadmořská výška°	-0.0751	0.06941
výška l.g.	šířka (sever)	0.0629	0.1275
výška l.g.	délka (východ)	0.0677	0.1011
výška l.g. *	dusík *	0.1307	0.001541
výška l.g.	voda	0.0376	0.3625
výška l.g.	světlo	-0.0467	0.2576

5.3. Prostředí výskytu *I.glandulifera*

Následující regresní stromy (*regression trees*) představují výsledky analýz, při kterých bylo zjišťováno, které základní charakteristiky prostředí ovlivňují a) schopnost *I. glandulifera* tvořit dominantní porosty a b) její reprodukční výkonnost (fertilitu). V jednotlivých uzlech (nodech) je vždy hodnota, ve které se kvantitativní vysvětlující proměnná štěpí na dvě ramena s větvemi, která jsou pak dále dělena. Ve spodní části větvení stromu se nacházejí listy (*leafs*) s průměrnými predikovanými hodnotami vysvětlované proměnné. Pro intepretaci všech regresních stromů platí, že délka větví (svislá čára od ramene) ukazuje o kolik se snížila nevyjasněná variabilita – měřená residuální sumou čtverců (Šmilauer 1998, Crawley 2007).

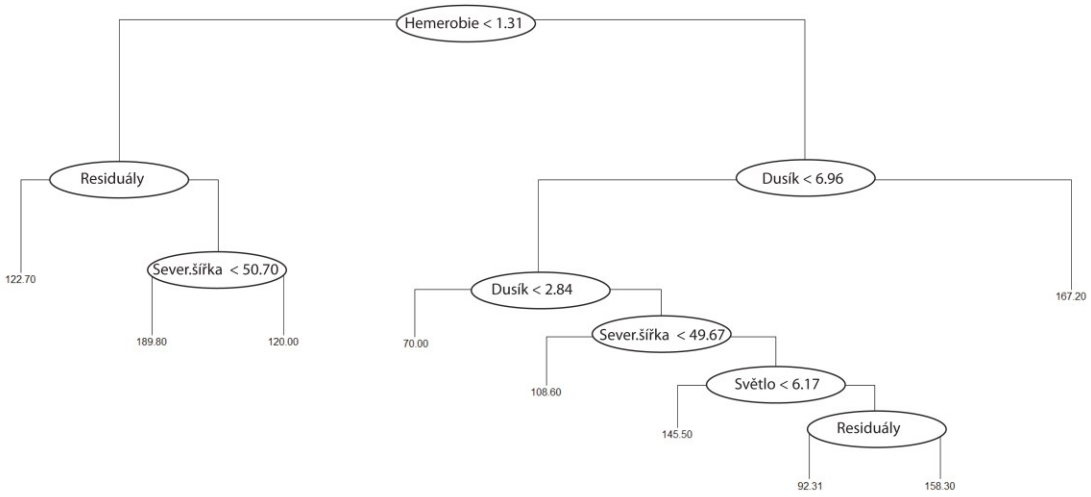
Z regresních stromů pro celý datový soubor (n = 333) vyplývá, že *I. glandulifera* dosahuje vyšších pokryvností a také vyššího vzrůstu na stanovištích s nižší hemerobií (Obr. 8). Na stanovištích s nízkou i vysokou hemerobií dosahují jedinci *I. glandulifera* vyššího vzrůstu na dusíkem bohatých stanovištích. Na oligo- i polyhemerobních stanovištích výška *I. glandulifera* negativně koreluje s nadmořskou výškou a pozitivně



Obrázek 8: Regresní strom pro celý datový soubor (n = 333) s vysvětlující proměnnými pro výšku *I. glandulifera.* Hlavním dělícím faktorem je stupeň hemerobie a množství dusíku.

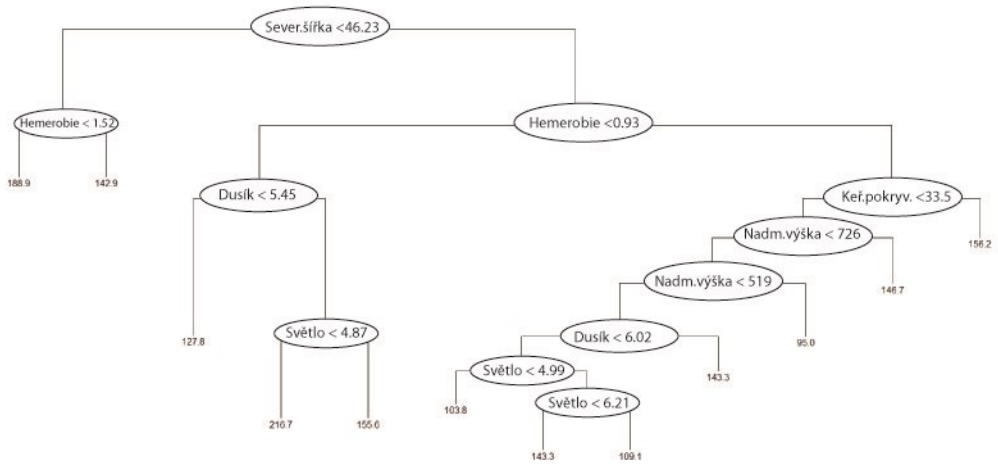
s množstvím vody. Na polyhemerobních stanovištích výška netýkavek pozitivně koreluje s pokryvností keřů. Na obou typech stanovišť výška *I. glandulifera* pozitivně koreluje se severní šířkou a s východní délkou (Obr. 8).

Ve srovnání s tím pokryvnost *I. glandulifera* pouze v ČR především negativně koreluje s hemerobií. Na málo narušených stanovištích pokryvnost netýkavek pozitivně koreluje se světlem. Výška netýkavek také negativně koreluje s hemerobií stanoviště. Na málo hemerobních stanovištích výška *I. glandulifera* negativně koreluje se severní šířkou. Na polyhemerobních stanovištích výška *I. glandulifera* pozitivně koreluje s obsahem dusíku (Obr. 9).



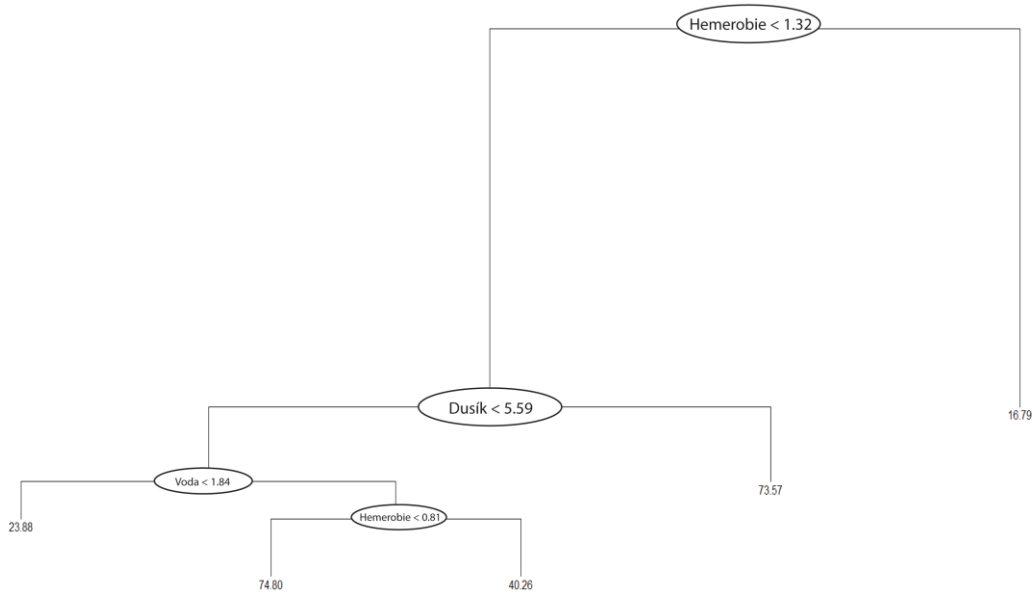
Obrázek 9: Regresní strom pro datový soubor z České republiky (n = 197) s výškou *I. glandulifera* jako vysvětlovanou proměnnou. Hlavním dělícím faktorem je stupeň hemerobie a množství dusíku. Na euhemerobních až polyhemerobních stanovištích výška *I. glandulifera* pozitivně koreluje s větším množstvím dusíku.

Ve Švýcarsku (n = 136) výška *I. glandulifera* negativně koreluje se severní šířkou a s hemerobií stanoviště. Pozitivně koreluje s obsahem dusíku a s pokryvností keřů (Obr. 10). Pokryvnost *I. glandulifera* na málo hemerobních stanovištích koreluje pozitivně s obsahem dusíku a vody (Obr. 11).

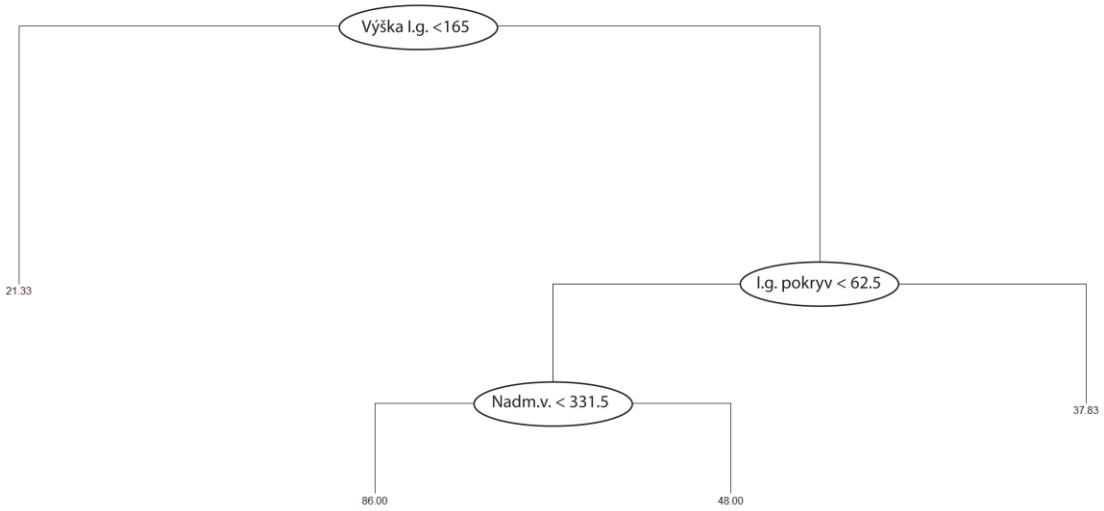


Obrázek 10: Regresní strom z datového souboru ze Švýcarska (n = 136), výška *I. glandulifera* negativně koreluje se severní šířkou a s hemerobií stanoviště. Pozitivně koreluje s obsahem dusíku a pokryvností keřového patra.

U menšího datového souboru (n = 50) z České republiky je fertilita *I. glandulifera* reprezentována počtem plodících větévek a pozitivně koreluje s výškou rostlin. V případě vysokých rostlin pak fertilita negativně koreluje s pokryvností a s nadmořskou výškou (Obr. 12)



Obrázek 11: Regresní strom pro datový soubor ze Švýcarska (n = 136) s pokryvností *I. glandulifera* jako vysvětlovanou proměnnou. Na málo hemerobních stanovištích pokryvnost *I. glandulifera* koreluje pozitivně s obsahem dusíku a vody.



Obrázek 12: Regresní strom z malého datového souboru z České republiky (n=50). Počet plodících větévek pozitivně koreluje s výškou *I. glandulifera,* při vysokém vzrůst pak fertilita negativně koreluje s pokryvností a nadmořskou výškou.

5.4. Klasifikace fytocenologických snímků

Z celkových 333 snímků bylo TWINSPAN analýzou vyčleněno 11 skupin o různém počtu snímků (Tab. 3), které byly zařazeny do 8 vegetačních svazů. Svazy jsou očíslovány a uváděny s patřičným začleněním do nadřazené syntaxonomické jednotky (podle Chytrý 2007, pokud není uvedeno jinak). Úplný přehled zařazení skupin do svazů včetně nižších syntaxonomických jednotek a počtu snímků v jednotlivých skupinách v Příloze I. – Tab. 2.

Třída XE *Epilobietea angustifoli* Tüxen et Preising ex von Rochow 1951* - Bylinná vegetace pasek a narušovaných stanovišť

1. Svaz XEA *Fragrarion vescae* Tüxen ex von Rochow 1951* - Bylinná vegetace pasek a narušovaných stanovišť v lesním prostředí

Třída XB *Stellarietea mediae* Tüxen et al. ex von Rochow 1951* - Jednoletá vegetace polních plevelů a ruderál ních stanovišť

2. Svaz XBE *Oxalidion fontanae* Passarge* 1978 (syn. *Spergulo-Oxalidion*) - Plevelová vegetace obilin a okopanin v chladnějších oblastech

Třída TD *Molinio-Arrhenatheretae* Tüxen 1937* – Louky a mezofilní pastiny

3. Svaz TDF *Calthion palustris* Tüxen 1937* (syn.*Filipendulo ulmariae-Petasition hybridi*) - Vlhké pcháčové louky

Třída *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937* (podle Kolbek et al. 2003)

4. Svaz *Tilio-Acerion* Klika 1955* - Suťové a roklinové lesy

Třída *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937* (podle Kolbek et al. 2003)

5. Svaz *Fagion*, Luquet 1926 * - Bukové lesy

Třída XD *Galio-urticetea* Passarge ex Kopecký 1969*** -** Ruderální a polopřirozená nitrofilní vytrvalá vegetace vlhkých míst

6. Svaz XDD *Geo urbani-Alliarion petiolatae* Lohmeyer et Oberdorfer in Görs et Müller 1969 - Nitrofilní lemová ruderální vegetace s jednoletými a dvouletými bylinami

Třída XD *Galio-urticetea* Passarge ex Kopecký 1969*** -** Ruderální a polopřirozená nitrofilní vytrvalá vegetace vlhkých míst

7. Svaz XDE *Aegopodion podagrariae* Tüxen 1967* - Nitrofilní ruderální vegetace vytrvalých širokolistých bylin

Třída XD *Galio-urticetea* Passarge ex Kopecký 1969*** -** Ruderální a polopřirozená nitrofilní vytrvalá vegetace vlhkých míst

8. Svaz XDA – *Senecionion fluviatilis* Tüxen ex Moor 1958* – Nitrofilní lemy lužních lesů

5.4.1. Fytocenologické svazy výskytu *I. glandulifera*

Na základě datového souboru 333 snímků bylo provedeno následující vyhodnocení. Největší množství snímků bylo zařazeno do svazu *Aegopodion podagrariae* (96), následuje *Senecionion fluviatilis* (78), *Calthion palustris* (78). Svazy *Tilio-Acerion* (14) a *Fagion* (14) jsou zastoupeny především ze Švýcarska (12 ze 14 snímků z obou svazů) a naopak svazy *Fragrarion vescae* (12) a *Oxalidion fontanae* (21) jsou reprezentovány většinou snímků z České republiky (11 ze 12 a 20 z 21 - Tab. 3 a 4). Ačkoliv byly skupiny 1, 2 a 5 zařazeny každá do jiného podsvazu, byly z důvodu přehlednosti a zjednodušení sjednoceny pod společný nadřazený svaz, podobně tomu bylo u skupiny 4, 9 a 6, 7 (Příloha I – Tab. 2).

Tabulka 3: Počet snímků a přehled svazů, do kterých byly zařazeny jednotlivé skupiny (clustery) z TWINSPAN analýzy, jejich podíl v České republice (ČR) a ve Švýcarsku (CH). Poslední dva sloupce ukazují průměrnou pokryvnost a výšku *I. glandulifera* pro celý datový soubor.

11 skupin z TWINSPAN analýzy			**Počet snímků**			**Pokryvnost**	**Výška**	
cluster	**kód**	**název svazu**	**celk.**	**ČR**	**CH**	**[%]**	**[cm]**	**S.D.**
1,2,5	XEA	*Fragrarion vescae*	12	11	1	33	125	58
3	XBE	*Oxalidion fontanae*	21	20	1	19	145	47
4,9	TDF	*Calthion palustris*	78	49	29	24	133	45
5	ACR	*Tilio-Acerion*	14	2	12	40	111	45
6,7	FAG	*Fagion*	14	2	12	30	132	50
8	XDD	*Geo urbani-Alliarion petiolatae*	20	4	16	35	133	54
10	XDE	*Aegopodion podagrariae*	96	63	33	32	149	48
11	XDA	*Senecion fluviatilis*	78	38	40	38	160	49

5.4.2. Charakter výskytu *I. glandulifera* ve svazech

Pro malý datový soubor o 50 ti snímcích byl z přítomných svazů průkazně odlišný téměř od všech ostatních svazů svaz *Aegopodion podagrariae*, pokud vysvětlovanou proměnnou byla výška *I.glandulifera.* Další průkazné prediktory (obsah vody, světlo, nadmořská výška, stupeň hemerobie) a jejich hodnoty pro daný svaz zobrazuje Tabulka 4. Odlišnostem mezi jednotlivými svazy a jejich interpretaci je věnována tato podkapitola.

Charakteristika výskytu (míra dominance) *I. glandulifera* se opět průkazně lišila mezi jednotlivými svazy s výskytem tohoto neofytu. Je zajímavé, že typ vegetace neměl průkazný vliv na fertilitu *I. glandulifera*.

Nižší pokryvnost *I. glandulifera* ve svazu *Senecionion fluviatilis* (Nitrofilní lemy lužních lesů) v porovnání se svazem ***Oxalidion fontanae*** **(Plevelová vegetace obilin a okopanin v chladnějších oblastech)** by se dala vysvětlit vysokou dostupností živin a zvýšenou disturbancí plevelové vegetace v blízkosti polní kultury (Davise et al. 2000).

Tabulka 4: Vybrané vysvětlující proměnné v jednotlivých svazech malého souboru snímků z České republiky (n = 50). Průkaznost prediktorů je značena ** pro významně signifikantní ($p<0.001$) a * pro marginálně signifikantní ($p<0.05$).

cluster	kód svazu	Název svazu		počet snímků	výška l.g. [cm]	větve	semena	** l.g. pokryv[%]	dusik	**voda	**světlo	*hemer.	*nadm.v.
2	XEA	***Fragrarion vescae***	**průměr**	**3**	**185**	**20**	**8**	**77**	**6.63**	**5.77**	**6.05**	**2.14**	**448**
			± S.D.		47	37	2		0.52	0.41	0.59	0.14	38
3	XBE	***Oxalidion fontanae***	**průměr**	**5**	**201**	**36**	**8**	**83**	**6.89**	**6.77**	**6.62**	**1.75**	**482**
			± S.D.		69	21	3		0.38	0.51	0.35	0.13	18
9, 4	TDF	***Calthion palustris***	**průměr**	**14**	**181**	**50**	**8**	**59**	**7.05**	**6.04**	**6.66**	**2.02**	**380**
			± S.D.		39	37	2		0.76	0.58	0.55	0.23	207
10	XDE	***Aegopodion podagrariae***	**průměr**	**14**	**148**	**40**	**7**	**21**	**6.85**	**5.65**	**5.82**	**1.99**	**299**
			± S.D.		47	37	2		0.52	0.41	0.59	0.14	38
11	XDA	***Senecionion fluviatilis***	**průměr**	**14**	**155**	**32**	**7**	**37**	**6.57**	**5.78**	**6.03**	**1.99**	**360**
			± S.D.		43	36	3		0.58	0.45	0.69	0.17	131

Bez vlivu člověka by se vegetace svazu ***Senecion fluviatile*** **(Nitrofilní lemy lužních lesů)** vyskytovala pravděpodobně pouze na malých plochách bezlesí v nížinných říčních nivách, ale díky sílícímu vlivu antropogenních disturbancí (zejména během 20. století) se stala poměrně rozšířeným typem vegetace v krajině a může fungovat jako zdroj i příjemce invazních neofytů (Chytrý et al. 2009). S touto vegetací *I. glandulifera* může pronikat do přilehlých vlhkých luk a nelesních pasek (Chytrý et al. 2009, vlastní pozorování 2009-2011). Porosty s *I. glandulifera* mají ve svazu *Senecion fluviatile* svou asociaci: XDA03 *Calystegio sepium-Impatientetum glanduliferae* Hilbig 1972* - Vegetace vlhkých míst s netýkavou žláznatou (Chytrý et al. 2009). Nitrofilní lemy lužních lesů jsou vegetací typickou pro přirozená až polopřirozená stanoviště nížin. Porosty jsou zpravidla plně zapojené, vícevrstevné a obsahují významný podíl bylinných lián (např. *Calystegia sepium* a *Humulus lupulus*) a vlhkomilných bylin s velkou biomasou (např. *Aegopodium podagraria* a *Urtica dioica*) (Chytrý et al. 2009). Rostou zde vyšší jedinci *I. glandulifera* než ve svazu *Calthion palustris* a v *Tilio-Acerion*, což může být přičítáno dostatku vláhy

v tomto typu vegetace. Na gradientu vlhkosti totiž navazuje tento svaz na společenstva rákosin a vysokých ostřic třídy *Phragmito-Magno-Caricetea* (Chytrý et al. 2009), ve kterém byla *I. glandulifera*také pozorována (osobní pozorování 2011).

Ve svazu ***Aegopodion podagrariae (*Nitrofilní ruderální vegetace vytrvalých širokolistých bylin)** se často *I. glandulifera* vyskytuje s ruderálními širokolistými druhy bylin s C strategií přežívání (např. *Aegopodium podagraria, Chelidonium majus a Geum urbanum*). Podle výsledků zde *I. glandulifera* nemá příliš prostoru se prosadit a dosahuje zde nižších pokryvností než ve svazech *Fragarion vescae*, *Oxalidion fontanae* a *Calthion palustris*. Rostliny jsou adaptovány na režim disturbancí související s činností člověka, a proto najdeme tuto vegetaci ve formě lemů podél cest, ale i větších porostů v blízkosti bývalých hospodářských budov nebo na skládkách (Příloha II – Obr. 4). Nepůvodní druhy se uplatňují ve svazu *Aegopodion podagrariae* zřídka a pokud ano, jedná se o zejména o archeofyty (Chytrý et al. 2009). Dominanty tohoto společenstva opět pronikají do eutrofizované přilehlé krajiny, do přehnojovaných, málo sečených luk a *I. glandulifera* je příležitostně následuje.

Svaz ***Fragarion vescae*** **(Bylinná vegetace pasek a narušovaných stanovišť v lesním prostředí)** je typický přítomností hemikryptofytů (např. *Agrostis capillaris, Calamagrostis* spp.). Je vázán na minerálně chudé geologické podklady. *I. glandulifera* v něm dosahuje průměrně vysokých pokryvností a velikostí. Jedná-li se o počáteční stádium narušovaného stanoviště, přebírá v něm místy *I. glandulifera* dominanci, je možné, že díky mechanismu hromadného klíčení (Skálová et al. 2012, Chytrý et al. 2009).

Calthion palustris **(Vlhké pcháčové louky)** jsou vlhké louky s širokolistými bylinami (např. *Cirsium oleraceum* nebo *Scirpus palustris)*. Jedná se o náhradní vegetaci po mokřadních olšinách, která je při zastavení sečení ohrožena převládnutím jedné z dominant svazu. Díky dostatku vláhy a živin, která tuto vegetaci provází, je zde růst rostlin limitován světlem a místem (Chytrý et al. 2009). Limitace světlem by mohla být příčinou dlouživého růstu rostlin, což by vysvětlovalo dosahování vysokých výšek *I. glandulifera* v této vegetaci. Rozdíl ve výšce rostlin nebyl ale po otestování průkazný (Tab. 3) ve srovnání s ostatními svazy.

Fagion **(Bukový les).** Ačkoliv v menším datovém souboru (n = 50) nebyl žádný ze snímků přiřazen do tohoto svazu a ve velkém datovém souboru (n = 333) se od ostatních svazů signifikantně nelišil, svědčí výskyt *I. glandulifera* v tomto svazu o tom, že je schopna invadovat i lesní společenstva. Svaz *Fagion* je složkou lesní vegetace, která se

vyskytuje v nadmořských výškách nad 400 metrů nebo v zaříznutých údolích řek, keřové patro tohoto svazu je nevýrazné. Na snímcích je zachycena i regenerační fáze *Fagionu*, kdy stromové patro je vymýceno a keřové patro je z části obsazeno mladými buky (*Fagus sylvatica (*7), (Příloha I – Tab. 3) a v bylinném patře se pak nachází druhy pasek (např. *Calamagrostis* spp., *Galeopsis tetrahit*) (Kolbek a kol. 2003).

Tilio-acerion **(Suťové a roklinové lesy)**, podobně jako svaz *Fagion* nebyl ani tento zastoupen v menším datovém souboru (n = 50) a ani nebyl signifikantně odlišný od ostatních svazů. Oba tyto svazy byly vyčleněny na základě 14 snímků ve skupině, což pravděpodobně nebylo dostačující pro nalezení průkazného rozdílu pomocí Tukeyho HSD testu. Neofyt *I. glandulifera* se opět vyskytuje na okrajích a přechodech tohoto svazu do jiného, což ukazuje např. výskyt diagnostických druhů habrových doubrav (např. *Stellaria holostea)*. Poměrně často se vyskytuje v raných stádiích sekundární sukcese vegetace tohoto typu. Svědčí o tom opět výskyt semenáčů dřevin mezi diagnostickými druhy v clusteru (Příloha I – Tab. 3), Pokud je vegetace antropicky narušená, je přítomna i *Impatiens parviflora*. Kontaktní vegetací s tímto svazem ve spodních částech údolí jsou společenstva říčních a potočních luhů - *Alnion glutinoso-incanae* Oberdorfer 1953*, proto bylo mezi diagnostickými druhy ve skupině (Příloha I – Tab. 3) množství semenáčů i jiných stromů (např. *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*).

Geo urbani-Alliarion petiolatae **(Nitrofilní lemová ruderální vegetace s jednoletými a dvouletými bylinami).** Tento svaz se vyskytuje na stanovištích ovlivněných člověkem. Převažují jednoleté druhy (např. *Galium aparine, Geum urbanum*) a krátkověké vytrvalé druhy (*Chelidonium majus, Alliaria petiolata*). Jsou zde přítomny ale i běžné vytrvalé druhy (např. *Aegopodium podagraria, Lamium album*) a trávy (*Arrhentaterum elatius, Dactylis glomerata*), které mohou bránit převzetí dominance neofytem *I. glandulifera* (Chytrý et al. 2009). Podle výsledků je zde neofyt *I. glandulifera* poměrně hojně zastoupený a jedinci jsou poměrně vysocí (Tab. 2), neliší se však v těchto parametrech od ostatních svazů. Nitrofilní ruderální vegetace je klasickým lemovým porostem. Lemové porosty jsou obecně dobrým koridorem pro šíření invazních druhů (Pyšek et al. 2

6. Diskuse

6.1. Snímkování invadované vegetace

Snímkování probíhalo v rámci dvou let v různých fázích vegetačního období. To se mohlo projevit na garnituře druhů ve snímcích především ze Švýcarska, kde některé snímky vznikly již koncem června před kvetením *I. glandulifera* (např. druhy končícího jarního aspektu lužního lesa jako je *Allium ursinum* nebo *Arum maculatum*). Počet snímků z tohoto brzkého období nebyl vysoký, tudíž lze tento vliv zanedbat. Je více pravděpodobné, že došlo k přehlédnutí některých druhů v pozdní fázi sezóny (78 z 333 snímků bylo pořízeno v září), což lze jen těžko ošetřit.

Jedním z problematikcých bodů metodiky může být také nenáhodný výběr místa snímkování. Nejedná se ale o preferenční typ umístění snímku, který by naprosto snížil reprezentativnost dat (Hédl 2005). Subjektivita výběru snímků, kde byl proveden odečet parametrů reprodukční zdatnosti byla pouze částečná, protože jsem zpětně dohledávala snímky s danou pokryvností *I. glandulifera*, abych měla zastoupené různé kategorie pokryvnosti (1-9 %, 10-19 %, 20-29 % atd.) *I. glandulifera* rovnoměrně.

6.2. Mnohorozměrné analýzy dat

Ordinace jsou efektivním nástrojem pro (i) zobrazení hlavních gradientů v mnohorozměrných datech (tzv. hlavních komponent) a (ii) pro testování vztahu mnohorozměrných dat a konkrétních vysvětlujících proměnných (Wildi 2010). Vzhledem k povaze terénních dat lze očekávat vliv různých gradientů, jako jsou např. změny vlhkosti a světelných poměrů. Tento vliv komplikuje datovou strukturu a znesnadňuje interpretaci. Při prvním pohledu na grafy (Obr. 4, 5) je patrný gradient spíš na 2. ordinační ose (nekanonické) než na 1. ose kanonické, a to jak u pokryvnosti, tak u výšky *I. glandulifera* jako vysvětlující proměnné. Přesto je ale zřejmé, že stupeň dominance (pokryvnost a výška) souvisí se složením invadované vegetace – *I. glandlifera* dosahuje vysokých pokryvností a výšek v odlišné vegetaci než v jaké dosahuje malých výšek resp pokryvností. Zastoupení druhů ve snímcích s velkou vs. malou pokryvností/vysokým vs. malým vzrůstem *I. glandulifera* je evidentně odlišné (kap. 5.2.1.)

6.3. Korelační testy a charakteristika stanovišť

Protože byl sběr dat, především v prvním roce sběru, silně zatížen snahou autorky zachytit okrajová společenstva výskytu, došlo k nadměrnému zastoupení snímků s nízkou pokryvností *I. glandulifera* (Příloha II – Obr. 8-10). Ačkoliv byla tato nevyváženost v datech odhalena a kompenzována v dalším roce, jsou společenstva typická a dobře známá výskytem *I. glandulifera* (Beerlin & Perrins 1993, Slavík 1997, Hejda 2006) zastoupena v datovém souboru méně než společenstva okrajového výskytu druhu.

6.3.1. Ekologických parametry a vegetace

Ellenbergovy indikační hodnoty (EIV) nebyly dostupné pro všechny druhy ze soupisu. Bez indikační hodnoty zůstaly rovněž rostliny určené pouze do rodu. Sporným bodem bylo zvolení váženého či neváženého průměru hodnot pro snímek. Byl zvolen vážený průměr, aby se projevil relativní vliv různých pokryvností druhů. To ale mohlo mít za následek snížení hodnot korelace (Käfer & Witte 2004). Vzhledem k charakteru snímkovaných stanovišť (ruderální, antropogenní a pobřežní vegetace) je také pravděpodobná náhodná přítomnost druhů s atypickými nároky (Ellenberg 2009).

Při analýzách se EIV pro dusík (živiny), vodu a světlo neukázaly jako nejlepší prediktory. U regresních stromů (Obr. 8-12) se objevují většinou na nižších úrovních větvení a při korelacích nevycházejí průkazně. Může to být způsobeno tím, že opravdu na výskyt a dominanci *I. glandulifera* nemají až zas tak silný vliv, a že je výskyt *I. glandulifera* limitován jinými faktory, například kompeticí s ostatními druhy. Při manipulativních experimentech se výška stonku *I. glandulifera* lišila od kontroly pouze při zastínění, ostatní manipulace s vlhkostí a živinami na délku stonku vliv neměly (Skálová et al. 2012). Jiným důvodem slabé vysvětlovací síly těchto faktorů může být jejich odvození od druhů se širokou ekologickou valencí a tudíž jejich omezená vysvětlovací schopnost.

Další úskalím jak při klasifikaci, tak při výpočtu EIV mohlo být zahrnutí snímků ze Švýcarska. Zejména u těch, které byly pořízeny v jižní části Švýcarska (Ticino), je již patrný vliv středomořského klimatu. Vlivem odlišného klimatu se pak ve snímcích nacházejí druhy jako *Artemisia verlotinum* nebo *Buddleia davidii*, která je zatím invazním druhem především v západní Evropě (Ebeling et al. 2008). Většina druhů ovšem byla stejných jako v České republice.

6.3.2. Hemerobie

Hemerobie, míra ovlivnění stanoviště člověkem, je jeden z mála faktorů, který vyšel průkazně ve většině analýz. Z korelací vyšla pokryvnost i výška *I. glandulifera* průkazně negativně závislá na stupni hemerobie stanoviště (Tab. 2, 3) a u regresních stromů pro výšku a pokryvnost také vyšel negativní vztah. To naznačuje, že na stanovištích silně ovlivněných člověkem (euhemerobních a polyhemerobních) dosahuje *I. glandulifera* nízkého vzrůstu a malých pokryvností. Podle literatury (Davis et al. 2000, Mac Dougall et al. 2009) by se dal však očekávat trend přesně opačný. Je potřeba tedy tento výsledek interpretovat s jistou dávkou obezřetnosti.

Vznik tohoto faktoru je popsán v kapitole 4. Metodika. Stupně hemerobie vyjadřované písmeny byly převedeny na číselné hodnoty, což by s sebou mohlo nést jistá úskalí. Teoreticky by mohlo být nesprávné slučovat kategorie stupňů hemerobie před převedením na číselné hodnoty, protože tím by mohla být informace pozměněna. Pokud je ale tento převod proveden jednotně, neměla by výsledná informace o gradientu být zkreslující. Podobné sloučení stupňů hemerobie bývá občas použito (Halas 2011).

Čím víc je stanoviště ovlivněné člověkem, tím menších podíl biomasy je *I. glandulifera* schopna na něm vytvořit a obsadit. Tento jev může být způsoben několika faktory. Možná vysvětlení menšího vzrůstu a malých pokryvností *I. glandulifera* na poly/euhemerobních (člověkem přeměněných) stanovištích jsou (i) přítomnost dominant, které jsou kompetičně silnější než ona, (ii) přeměna stanoviště sama o sobě. Jedná se mnohdy o stanoviště jako navážka hlíny, skládka, kompost, okraj silnice, příkop, kde není umožněno žádnému druhu dosánout vysoké pokryvnosti. Nizká pokryvnost na některých ruderálních stanovištích může být způsobena jeho destrukcí (Grime 1979).

Při srovnávání stanovišť, na které nově expandoval evropský druh *Ceratocapnos claviculata* Voss et al. (2011) zjistili, že stupeň hemerobie je vysoký tam, kde je nízká půdní vlhkost a nízké rostliny. Z výsledků stejné studie je patrný i trend, že pokryvnost expandujícího druhu klesá s rostoucími živinami a mírou ovlivnění stanoviště člověkem. Ačkoliv tento evropský druh čeledi *Papaveraceae* má jiné nároky a ekologii než studovaná *I. glandulifera*, je zajímavá podobnost nízké pokryvnosti na silně hemerobních stanovištích. Je možné, že hemerobie vypovídá o nějakém ekologickém faktoru (v tomto případě negativně koreluje s vlhkostí a tedy i s biomasou vytvořenou na stanovišti) nebo se jedná o kombinaci více faktorů, které nebyly podchyceny.

6.4. Faktory ovlivňující invazi a výskyt *I. glandulifera*

Jedním z faktorů, které nepřímo pomohly urychlit invazi *I. glandulifera* během 60.- 80. let, byla pravděpodobně změna managementu (pravidelné kosení, spásání) luk v zaplavovaných oblastech. Nedostatek péče spojený se zvýšenou mírou znečištění řek dal na těchto lokalitách vzniknout nitrofilní ruderální vegetaci, tvořené společenstvy snadno invadovatelnými pro druh *I. glandulifera* (Pyšek & Prach 1995b). Tento trend je patrný při pohledu na břehy řek a okraje silničních a železničních koridorů v německé části Švýcarska, kde jsou tyto „pásy" udržovány (koseny), a proto se zde *I. glandulifera* vyskytuje pouze okrajově a nedosahuje velkých pokryvností (Příloha II - Obr. 6) v porovnání s břehy, které udržovány nejsou (Příloha II - Obr. 4).

Regresní stromy ze švýcarského datového souboru ukazují, že pokryvnost *I. glandulifera* na málo hemerobních stanovištích pozitivně koreluje s obsahem dusíku a vody (Obr. 12), což je vzhledem k vysokému podílu vody v těle *I. glandulifera* (95 %) logické (Kostečková 1996). V České republice potom pokryvnost na oligohemerobních stanovištích pozitivně korelovala se světlem. Malé density při nedostatku světla jsou běžným jevem v rostlinných populacích a společenstvech (Grime 1979).

Zatím se nedá tvrdit, že by byla *I. glandulifera* nadmořskou výškou limitována. Pravděpodobně není do oblastí vyšších nadmořských výšek ještě zcela rozšířena. Obecně je invaze vyšších nadmořských výšek spíš otázkou času než omezení podmínkami stanovišť (Pyšek et al. 2011). Ve Francouzských Alpách západně od Grenoblu byla *I. glandulifera* zaznamenána v subalpínském pásmu (Pascal Vittoz, osobní sdělení).

Dalším gradientem je gradient latitudinální, který byl mezi faktory ve spodní části regresního stromu pro Českou republiku (Obr. 9). Na málo hemerobních stanovištích výška *I. glandulifera* negativně koreluje se severní šířkou. Tato korelace v měřítku České republiky a v kontextu ostatních proměnných není zásadní. Dala by se vysvětlit podobně jako altitudinální gradient. V jižní části republiky byly snímky pořízeny při březích toků (především v okolí Vltavy a Otavy), kde má *I. glandulifera* nejvhodnější podmínky pro svůj růst, kdežto na severu republiky byla snímkována i mimo tato typická stanoviště, na periferiích svého potenciálního rozšíření. Protože v okolí řeky Jizery je přítomna již víc jak 100 let (Pyšek & Prach 1995b), tak lze předpokládat, že spektrum obsazených stanovišť lépe odpovídá potenciálu *I. glandulifera*.

Vzhledem k výskytu v keřových porostech v původním areálu (Polunin & Staiton 1984), byla očekávána závislost pokryvnosti keřového patra a nějakého parametru růstu *I.glandulifera*. Jeden regresní strom (datový soubor ze Švýcarska Obr. 10) ukazuje na pozitivní vztah výšky *I. glandulifera* a pokryvnosti keřového patra na hemerobních stanovištích. Důvodem by mohl být růst z důvodu zastínění keřovým patrem. Až pětinásobně delší stonky měly jedinci *I. glandulifera* pěstování při umělém zastínění (Skálová et al. 2012). Vzhledem k tomu, že faktor pokryvnosti keřového patra má téměř stejnou vysvětlovací schopnost jako dalších šest faktorů, není možné vyvozovat větší závěry. Invazní druhy jsou schopné svoje stanovištní preference v invadovaných územích značně měnit, a tak je možné, že v invadovaném areálu *I. glandulifera* silnější vazbu na keřové patro nemá (Pyšek et al. 2005).

Stromové patro se neukázalo být průkazným prediktorem v žádné z analýz. Bylo by možné očekávat nižší pokryvnosti při větším zastínění stromovým patrem. Výška *I. glandulifera* se značně lišila podle typu zastínění. Někde byli jedinci vlivem úplného zastínění a kombinací jiných faktorů velmi malí (v podrostu hustého smrkového lesa), jinde se nalézali pod stromovým patrem jedinci vysocí. V okrajových částech lesů a na krajích cest potom mohou rostliny růst díky dostatku rozptýleného světla, které přichází ze stran, navzdory zastínění stromovým patrem. Je tedy možné, že závislost stromového patra a vzrůstu a dominance *I. glandulifera* existuje, ale má jiný charakter, než bylo očekáváno, nebo nebylo v datech dostatečné množství snímků se stromovým patrem.

6.4.1. Fertilita *I. glandulifera*

Fertilita (počet plodících větévek) *I. glandulifera,* která byla sledována na 50 snímcích o různých pokryvnostech, pozitivně koreluje s výškou rostlin. Při vysokých pokryvnostech u vysokých rostlin potom opět fertilita klesá, protože zřejmě dochází ke vnitrodruhové kompetici o prostor. Tento výsledek se shoduje s pozorování z Velké Británie na o něco větší prostorové škále (Beerling 1990 in Beerling & Perrins 1993) a je to také obecný jev typický pro ruderální druhy (Grime 1979). Stejně jako schopnost se reprodukovat i při značně redukované velikosti (Příloha II – Obr. 5). Nižší fertility vysokých rostlin se pojí také s vyšší nadmořskou výškou (Obr. 12), což je zajímavý výsledek, ale vzhledem k velikosti datového souboru a délce gradientu by neměl být přeceňován.

6.5. Klasifikované snímky

Při analýze fytocenologických dat pomocí klasifikace TWINSPAN bylo někdy složité zařadit výsledné shluky snímků k určité vegetační jednotce, protože *I. glandulifera* se často vyskytuje v přechodových společenstvech nebo společenstvech ruderálních. Ruderální společenstva jsou sama o sobě těžko klasifikovatelná z důvodu přítomnosti mnoha druhů s širokou ekologickou valencí (Kopecký & Hejný 1974, Chytrý 2000, Grime 2001, Willner 2006). Takový problém se dá řešit snímkováním okolní vegetace, pro získání ucelené a komplexní představy o stanovišti, na kterém *I. glandulifera* roste. Vzhledem k tomu, že se často jednalo o společenstva přechodová (na rozhraní dvou vegetačních jednotek, typická výskytem diagnostických druhů z různých typů vegetace), je pravděpodobné, že i okolní snímky by byly těžko klasifikovatelné.

Jiným řešením by bylo klasifikovat snímky deduktivní metodou, při které jsou konkrétní porosty řazeny přímo do svazů, řádů a tříd jako tzv. bazální nebo odvozená společenstva, která se vyznačují absencí diagnostických druhů (Kopecký & Hejný 1974). Tímto způsobem lze sice klasifikovat i složitě vymezitelné jednotky, ale za cenu komplikované nomenklatury. Vzhledem k faktu, že deduktivní metoda není používána ani při klasifikaci ruderální Vegetace ČR (Chytrý et al. 2009), nebyl důvod se k této klasifikaci uchylovat ani v této diplomové práci.

Dalším způsobem eliminace vlivů ruderální a okrajové vegetace, je začlenit do analýzy snímky s vybraným (invazním) druhem pořízených od ostatních botaniků při vegetačních mapování atp., což v České republice umožňuje rozsáhlá Národní databáze fytocenologických snímků (Chytrý & Rajfová 2003). Tento přístup uplatňuje například Petřík et al. (2009) při klasifikaci společenstev invadovaných druhem *Echinops sphaerocephalus* (bělotrn kulatohlavý). Do stejné třídy bylo zařazeno v klasifikaci *I. glandulifera* 194 snímků z 333. Vzhledem k faktu, že klasifikace vegetace s druhy málo ekologicky vyhraněnými je komplikovaná (Hédl 2005) a vzhledem k omezenému rozsahu a možnostem diplomové práce, nebyl ani tento přístup do metodiky zahrnut.

Problematické by se mohly zdát snímky, na kterých *I. glandulifera* dosahuje velkých pokryvností. Nezbývá na nich příliš místa pro druhy, které by o stanovišti vypovídaly, ačkoliv i v tom nejhustším porostu *I. glandulifera* je vždycky možné nějaké další druhy najít (Hejda & Pyšek 2006). Také v tomto datovém souboru se nevyskytují monospecifické snímky s *I. glandulifera* a bez přítomnosti ostatních druhů.

Pro klasifikaci TWINSPAN nebyly odstraněny druhy stromového ani keřového patra, jak tomu bývá při klasifikaci vegetace (Tichý & Chytrý 2006). Rovněž druhy

zařazené jako semenáčky stromů zůstaly v analýze a byly v některých případech přítomny jako diagnostické druhy (viz. Příloha I – Tab. 2), protože jejich přítomnost na stanovišti vypovídala o jeho charakteru stejně jako přítomnost druhů patra bylinného.

6.6. Charakter výskytu *I. glandulifera* ve svazech

Z jedenácti skupin vzniklých divizní klasifikací TWINSPAN (Příloha II – Obr. 7) bylo vytyčeno osm svazů z pěti tříd. Spektrum habitatů výskytu *I. glandulifera* je však patrně ještě širší, než se podařilo při snímkování zachytit. Je možné, že část snímků z ostatních stanovišť byla pohlcena ostatními při formalizované klasifikaci. Po první TWINSPAN analýze bylo vytyčeno skupin osmnáct, a je možné, že na základě takového počtu shluků by bylo přiřazeno i více svazů, ale zastoupení snímků v jednotlivých svazech by bylo silně nerovnoměrné a následná interpretace silně nereprezentativní.

Navzdory velkému datovému souboru 333 snímků, nevyšel rozdíl v parametrech dominance tj. výšky a pokryvnosti *I. glandulifera* mezi většinou svazů průkazný, to lze přičíst nerovnoměrné distribuci snímků mezi svazy a zároveň nerovnoměrnému zastoupení snímků a různých kategoriích pokryvnosti *I. glandulifera*. U menšího datového souboru to bylo ošetřeno selektivním výběrem do skupin, ale síla testů zde byla snížena malým počtem snímků (n = 50).

Na antropogenních stanovištích jsou porosty nitrofilních lemů (svaz *Senecion fluviatilis*) druhově chudší. Je možné, že byla snímkována především tato stanoviště (celkem 78 snímků) a v souladu s navrhovaným vysvětlením (ii) o destrukci stanoviště, zde pak *I. glandulifera* dosahovala nízkých pokryvností.

Ačkoliv byl počet snímků z bukových lesů (*Fagion*) poměrně malý (n = 14), výskyt *I. glandulifera* tomto svazu svědčí o tom, že je schopna invadovat i lesní společenstva. Toto zjištění potvrzuje dosavadní zmínky v literatuře o pronikání *I. glandulifera* do lesních společenstev (Dajdok et al. 2003, Hejda 2004, Hejda & Pyšek 2006).

Na ruderálních, polopřirozených stanovištích (např. svaz *Aegopodion podagrariae*) se vyskytují kompetičně silné druhy jako je *Urtica dioica* nebo *Chaerophyllum bulbosum*, které jsou kompetičně silnější než *I. glandulifera* a nedovolí jí stát se dominantou porostu (Grime 1979).

Snímků svazu *Aegopodion podagrariae* je v datovém souboru téměř 1/3. Při analýze malého datového souboru (n = 50) měla *I. glandulifera* nejmenší pokryvnost a výšku ve svazech *Aegopodion podagrariae* a *Senecion fluviatilis*. Pro oba tyto svazy je

typická dostatečná vlhkost, rostliny zde tedy nejsou tímto faktorem limitovány. Společenstvo *Aegopodion podagraria* obsahuje převážně víceleté druhy s adaptací na disturbancí režim, také může být přechodem ke křovinné vegetaci s bezem černým (*Sambucus nigra*) (Chytrý 2007). Pro oba tyto svazy by se dalo akceptovat vysvětlení snížení pokryvnosti *I. glandulifera* zvýšenou konkurencí přítomných nitrofilních druhů.

Je tedy možné, že faktor kompetice s ostatními druhy na hemerobnějších stanovištích ovlivňuje charakter výskytu *I. glandulifera*.

6.6.1. Nezachycené svazy výskytu

Vzhledem k relativně náhodnému vyhledávání a lokalit a snímkování nebylo možné zachytit úplnou kompletní škálu stanovišť výskytu neofytu *I. glandulifera*. Hlavní zachycené syntaxony byly popsány v kapitole 5.4. Přehledu svazů, ve kterých se *I. glandulifera* vyskytuje, byl dotvořen ze záznamů v dostupné literatuře.

Třída *Galio-urticetea* je zastoupena ve snímkovaném souboru hned několika svazy (*Aegopodion podagrariae, Geo urbani-Alliarion petiolatae*, *Senecionion fluviatilis*), ale chybí mezi nimi **svaz XDB *Petasition hybridi*** Sillinger 1933***** Vegetace horských a podhorských devětsilových niv (Hejda 2004).

Třída XC *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951 - Suchomilná ruderální vegetace s dvouletými a vytrvalými druhy, není zastoupena žádným svazem, i když *I. glandulifera* byla pozorováná v následujících svazech (Hejda 2004):

XCE *Arction lappae* Tüxen 1937 - Nitrofilní ruderální vegetace dvouletých a víceletých druhů na antropogenních substrátech

XCB *Dauco carotae-Melilotion* Görs ex Rostański et Gutte 1971 - Ruderální vegetace dvouletých až víceletých druhů na mělkých kamenitých substrátech.

Úplně chybí třída *Salicetea purpureae* Moor 1958 – Vrbové křoviny podél vodních toků. **Svaz *Salicion triandrae*** Müller et Görs 1958 - Vrbové křoviny hlinitých a písčitých náplavů, ačkoliv tato společenstva snímkována byla (např. Otava 2011).

Jak bylo již zmíněno, je možné, že svazy byly snímkovány, ale při klasifikaci bylo snímků příliš málo a byly zařazeny do skupiny, která pak byla určena do jiného svazu nebo nebyly výše uvedené svazy během snímkování zachyceny.

7. Závěr

Zachycené spektrum stanovišť invadovaných neofytem *I. glandulifera* zahrnuje zejména ruderální a polopřirozenou nitrofilní vytrvalou vegetaci vlhkých míst, louky a mezofilní pastviny a vlhké pcháčové louky. Z České republiky jsou přítomné snímky zejména z bylinné vegetace pasek a narušovaných stanovišť v lesním prostředí a z plevelové vegetace obilovin a okopanin v chladnějších oblastech. Ve Švýcarsku bylo snímkováno oproti České republice více lesních typů vegetace - bukové, suťové a roklinové lesy, včetně jejich raných sekundárních sukcesních stádií. Většina snímkovaných svazů se shoduje se stanovišti uváděnými v literatuře, ale zachycené spektrum stanovišť neobsáhlo celou škálu. Chybí například svazy suchomilné ruderální vegetace s dvouletými a vytrvalými druhy. Je velice pravděpodobné, že šíření neofytu *I. glandulifera* ještě není zdaleka u konce, a že jeho potenciál kolonizovat různé typy vegetace se ještě zdaleka nevyčerpal.

Míra dominance *I. glandulifera* ve společenstvech je ovlivněna různými faktory. Výsledky ordinačních analýz potvrdily souvislost charakteru invadované vegetace a míry dominance *I. glandulifera.* Korelační analýzy i regresních stromy překvapivě ukázaly na negativní vztah dominance (pokryvnosti a výšky) *I. glandulifera* a stupně hemerobie vegetace, tzn. míry ovlivnění stanoviště člověkem, což je v kontrastu s obecně přijímanou představou (Mac Dougall et al. 2009, Davis et al. 2000). Důvodem může být vliv konkurenčně silných dominant ve vegetaci – *I. glandulifera* může mít tendenci se na narušovaných stanovištích vyskytovat, ale patrně zde nedosahuje vysokých pokryvností a výšek třeba právě kvůli omezení konkurenčně zdatnými ruderály nebo kvůli samotné destrukci těchto stanovišť.

Na všech zaznamenaných stanovištích je *I. glandulifera* reprodukce schopná - typ vegetace neměl průkazný vliv na její fertilitu. Větší jedinci *I. glandulifera* mají i větší počet plodících větévek. Počet větévek s květy a plody (~fertilita) se pak zmenšuje při větších pokryvnostech, což může být následek vnitrodruhové kompetice.

Protože se *I. glandulifera* nezdá být zásadně limitována sledovanými parametry stanovišť (obsahem vody a dusíku v půdě, světelnými podmínkami), lze očekávat její další pronikání do polopřirozené a přirozené vegetace. Je pravděpodobné, že silně hemerobní a antropogenní stanoviště slouží jako přechodná stanoviště výskytu. Ačkoliv na těchto stanovištích *I. glandulifera* nebývá dominantní, proniká do nich a šíří se z nich do okolní vegetace. Z toho důvodu by bylo zajímavé se zabývat persistencí tohoto neofytu na historických lokalitách.

Literatura:

Aeschimann D. & Burdet H. M. (1994): Flore de la Suisse et des Territoires limitrophes - le Nouveau Binz, 2ème édition. Neuchâtel, Ed. du Griffon.

Beerling, D. J. (1993): The impact of temperature on the northern distribution limits of the introduced species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera* in north-west Europe. *Journal of Biogeography* 20: 45-53.

Beerling D. J. & Perrins J. M., (1993): *Impatiens glandulifera* Royle (Impatiens Roylei Walp.). *Journal of Ecology* 81: 367–382.

Clements D. R**.**, Feenstra K. R., Jones K. and Staniforth R. (2008): The biology of invasive plants in Canada. *Impatiens glandulifera* Royle. Can. J. Plant Sci. 88: 403-417.
Crawley M. J. (2007): The R book. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, UK, 948.

Čuda J. (2011): Stanovištní nároky a kompetice mezi původním a invazními druhy *Impatiens.* Magisterská Diplomová práce. Depon.In.: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.

Dajdok Z., Aniol-Kwiatkowska, J. & Kacki Z. (2003): Distribution of *Impatiens glandulifera* along the Odra River. In: Phytogeographical problems of synanthropic plants: 125- 130.

Davis M. A., Grime J. P., Thompson K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology 88: 528–34.

MacDougall, A.S., Gilbert, B. & Levine, J.M. (2009): Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609.

Drescher, A. & Prots, B. (2003): Ditribution patterns of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera* Royle) in Austria. In: Phytogeographical problems of synanthropic plants. 137-146.

Ebeling S. K., Hensen I., Auge H. (2008): The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range, *Diversity Distributions* 14 (2): 225-233.
ESRI (2011): ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institue.

Gassó N., Pyšek P., Vila M. & Williamson M. (2010): Spreading to a limit: the time required for a neophyte to reach its maximum range. *Diversity and Distributions* 16: 310–311.

Grime (1979): Plant strategies, processes and ecosystem properties, Blackwell and Sons, N Y: 222 p. ISBN: 0-471-99692-5.

Grüll, F. & Vaněčková, L. (1982): Příspěvek k charakteristice společenstva s *Impatiens glandulefera* na březích Svitavy u Blanska. *Zprávy České botanické společnosti* 17:135-138.

Halas P. (2011): Biogeografické aspekty fragmentované vegetace, Disertační práce, Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita v Brně. – dostupné on-line. http://is.muni.cz/th/13395/prif_d/disert_Halas.txt

Hédl R. (2005): Co popisuje fytocenologie? O některých nedostatcích středoevropské fytocenologie. [What is described by phytosociology? Some weak points of Central European phytosociology.] *Zprávy České botanické společnosti* 40: 301–314.

Hejda M. (2004): Charakteristika populací a výskytu *Impatiens glandulefera* na Křivoklátsku. Článek z Magisterské DP. Depon. In: knihovna Ústavu pro životního prostředí PřF UK, Praha.

Hejda M. & Pyšek P. (2006): What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biological conservation* 132: 143-152.

Hejda M., Pyšek P. & Jarošík V. (2009): Impact of invasive plants on species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97: 393-403.

Hill M. O. (1979): TWINSPAN – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. CornellUniversity, Ithaca, NY, US.

Hill M. O. & Šmilauer, P. (2005): TWINSPAN for Windows Version 2.3. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, České Budějovice, CZ.

Holý F. (1952): *Impatiens Roylei* Walp. u České lípy. *Československé Botanické Listy* 5, Praha: 1952-53.

Hulme P.E. & Bremner E.T. (2005): Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Appication. Ecology 43*: 43–50.

Hulme P. E., Pyšek P. & Duncan R. P. (2011): Don't be fooled by a name: a reply to Thompson and Davis. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 318.

Chittka, L. & Schürkens, S. (2001): Succesful invasion of a floral market: an exotic plant has moved in on Europe's river banks by bribing pollinators. *Nature* 411: 653–653.

Chytrý M. (2000): Formalizovane přistupy k fytocenologicke klasifi kaci vegetace [Formalized approaches to phytosociological vegetation classifi cation], Preslia 72**:** 1–29.

Chytrý M. [ed.](2007): Vegetace České republiky 1. Travinná a keříčková vegetace [Vegetation of the Czech Republic 1. Grassland and heathland vegetation]. *Academia, Praha,* 525 pp. ISBN: 978-80-200-1462-7.

Chytrý M., Jarošík V., Pyšek P., Hájek O., Knollová I., Tichý L. & Danihelka J. (2008): Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology* 89: 1541–1553

Chytrý M., Láníková D., Lososová Z., Sádlo J., Otýpková Z., Kočí M., Petřík P., Šumberová K., Neuhäuslová Z., Hájková P., Hájek M., Králová Š., Karimová K., Danihelka J., Tichý L., Michalcová D., Hájek O. & Kubošová K. [eds.] (2009): Vegetace České republiky 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace. *Academia, Praha,* 520 pp. ISBN: 978-80-200-1769-7.

Chytrý M. & Pyšek P. (2008): Invaze nepůvodních druhů v rostlinných společenstvech. *Zprávy České botanické společnosti* 43, Mater. 23: 17- 40.

Chytrý M. & Rafajová M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetationplot data. Preslia **75:** 1–15.

Chytrý M. & Tichý L. (2003): Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision. Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biol., 108: 1–231.

Chytrý M., Tichý L., Holt J. & Botta-Dukát Z. (2002): Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13: 79-90.

Järger H., Tye A. & Kowarik I. (2007): Tree invasion in naturally treeless environments: Impacts of quinine (*Cinchona pubescens*) trees on native vegetation in Galápagos. *Biological conservation* 140: 297-307.

Käfer J. & Witte J. P. M. (2004): Cover-weighted averaging of indicator values in vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science* 15: 647-652.

Keane, R. M. & Crawley M. J. (2002): Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164-170.

van Kleunen M., Dawson W. & Dostál P. (2011): Research on invasive-plant traits tell us a lot. *Trends in Ecology and Evolution, Letters* 28: 317.

Kolbek J. a kol. (1999): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Křivoklátsko. 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. AOPK ČR, Praha. ISBN: 80-200-0941-8.

Kopecký & Hejný (1974): A new approach to the classsificatiou of anthropogenic plant communities. *Vegetation* 29: 17-20.

Kostečková V. (1996): Ekofyziologická studie invazního druhu *Impatiens glandulifera* Royle. Magisterská DP. Depon. In: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.

Köppl T. (2002): Expanze *Impatiens glandulifera* ROYLE po povodni z roku 1997 v prostoru říční nivy. Magisterská DP. Depon. In: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.

Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. et Štěpánek J. [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky, Academia, Praha, 927 p.

Legendre P. & Legendre L. (1998): *Numerical ecology*. 2nd *English edition*. Elsevier Science BV, Amsterdam, 870 p.

Lepš J. & Šmilauer P. (2000): Mnohorozměrná analýza ekologických dat, České Budějovice, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 102 p.

Malíková, L. & Prach, K. (2010): Spread of alien Impatiens glandulifera along rivers invaded at different times. *Ecohydrology & Hydrobiology* 10: 81-85.

Ogle S. M., Reiners W. A. & Gerow K.G. (2003): Impact of Exotic Annual Brome Grasses (*Bromus* spp.) on Ecosystem Properties of Northertn Mixed Grass Prairie. *American Midland Naturalist* 149: 46-58.

Pergl J., Pyšek P., Perglová I. & Jarošík V. (2012): Low persistence of a monocarpic invasive plant in historical sites biases our perception of its actual distribution. *Journal of Biogeography*, doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02677.x

Perglová I., Pergl J., Skálová H., Moravcová L., Jarošík V. & Pyšek P. (2009): Differences in germination and seedling establishment of alien and native Impatiens species. *Preslia* 81: 357–375.

Polunin O. & Staiton A. (1984): Flowers of the Himalaya. Delhi, Oxford University Press, 547 p.

Petřík P., Dostálek J. & Neuhäuslová Z. (2009): Combining numerical and traditional approaches to classify *Echinops sphaerocephalus* invaded communities in the Czech Republic, *Phytocoenologia* 39, 2: 253-264.

Prach K. (1994): Seasonal Dynamics of *Impatiens glandulifera* in Two Riparian Habitats in Central England. In: de Waal, L.C., Child, L.E., Wade, P.M., Brocka J.H (Eds.). Ecology and Management of Invasive Riverside Plants,127-134. John Wiley & Sons, London, UK.

Pyšek P., Jarošík V., Hulme P.E., Kühn I., Wild J., Arianoutsou M., Bacher S., Chiron F., Didžiulis V., Essl F., Genovesi P., Gherardi F., Hejda M., Kark S., Lambdon P.W., Desprez-Loustau A.-M., Nentwig W., Pergl J., Poboljšaj K., Rabitsch W., Roques A., Roy D.B., Solarz W., Vila M. & Winter M. (2010): Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 12157–12162.

Pyšek P., Jarošík V., Hulme P. E., Pergl J., Hejda M., Schaffner U. & Vila M. (2012): A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* 18: 1725-1737, doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x.

Pyšek P., V. Jarošík, J. Müllerová, J. Pergl & J. Wild (2008a): Comparing the rate of invasion by Heracleum mantegazzianum at continental, regional, and local scales. *Diversity & Distributions* 14: 355-363.

Pyšek P. & Hulme P. E. (2009): Invasion biology is a discipline that's too young to die. *Nature* 160: 324.

Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. & Wild J. (2011): Colonization of high altitudes by alien plants over the last two centuries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 439–440.

Pyšek, P. & Prach, K. (1993): Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* 20: 13 – 420.

Pyšek P. & Prach K. (1995a) Historický přehled lokalit *Impatiens glandulifera* na území České republiky a poznámky k dynamice její invaze. *Zprávy České botanické společnosti* 29: 11-31.

Pyšek P. & Prach K. (1995b): Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera* – a century of spreading reconstructed. Biol. Conserv. 74: 41–48.

Pyšek P. & Prach K. (1997): Invazibilita společenstev a ekosystémů. *Zprávy České botanické společnosti* 32, Mater., 14: 1-5.

Pyšek P. & Richardson D. M. (2008): Invasive Plants. *In* Sven Erik Jorgensen and Brian D. Fath (Editor-in-Chief), Ecological Engineering. Vol. [3] of Encyclopedia of Ecology, 5 vols. pp. [2011-2020] Oxford: Elsevier.

Pyšek P., Richardson D. M., Pergl J., Jarošík V., Sixtová Z. & Weber E. (2008b): Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 237–244.

Pyšek P., Richardson D., Rejmánek M., Webster G. L., Williamson M. & Kirschner J. (2004): Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* 53: 131–143.

Pyšek P., Sádlo J. & Mandák B. (2002): Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia* 74: 97–186.

Richardson D. M. & Pyšek P. (2006): Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409–431.

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D. & West, C. J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93 – 107.

Roleček J., Tichý L., Zelený D. & Chytrý M. (2009): Modified TWINSPAN classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 20: 596– 602.

Rothstein D. E., Vitousek P. M. & Simmons B. L. (2004): An Exotic Tree Alter Decomposition and Nutrient Cycling in A Hawaiian Montane Forest. *Ecosystems* 7: 805-814.

Rydlo J. (1999): *Impatiens glandulifera* na dolní Berounce. *Muzeum a současnost* 13: 155-156.

Skálová H., Havlíčková V. & Pyšek P. (2012): Seedling traits, plasticity and local differentiation as strategies of invasive species of Impatiens in central Europe. *Annals of Botany*, doi:10.1093/aob/mcr316

Skálová H., Moravcová L. & Pyšek P. (2011): Germination dynamics and seedling frost resistance of invasive and native Impatiens species reflect local climatic conditions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 173–180.

Slavík B. (1997): *Impatiens glandulifera* Royle – netýkvaka žláznatá. In: Slavík B. [eds.]: Květena České republiky 5; 238–239. Academia, Praha. ISBN: 978-80-200-0590-8.

Šmilauer P. (1998 – 2007): Moderní regresní metody (www.regent.jcu.cz/MRM.pdf).

Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.

Tichý L. & Chytrý M. (2006): Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *Journal of Vegetation Science* 17: 809–818.

Ter Braak, C. J. F. & Šmilauer, P. 2002. Canoco reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA, Microcomputer Power

Thompson K. and Davis M. A. (2011) Why research on traits of invasive plants tells us very little. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 155–156

Thompson K., Hodgson J. G. & Rich T. C. G. (1995): Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* 18, 390-402.

Trenčanská B. (1997): Rozšíření invazních druhů podél vybraných toků v Krkonoších. Magisterská DP. Depon. In: Knihovna katedry botaniky PřF UK, Praha.

Villà M., Tessier M, Suehs CM et al. (2006): Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* 33: 853–861.

Voss N., Simmering D.,Peppler-Lisbach C. et al. (2011): Vegetation databases as a tool to analyse factors affecting the range expansion of the forest understory herb Ceratocapnos claviculata. *Journal of Vegetation Science* 22: 726-740.

Wildi O. (2010): Data Analysis in Vegetation Ecology. John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex; Hoboken, NJ : 211 p. ISBN: 978-0-470-66101-7

White D. (2010): Maptree: Mapping, pruning, and graphing tree models. R package version 1.4-6. http://CRAN.R-project.org/package=maptree.

Van Wilgen B. W., Revers B., Le Maitre D.C., Richardson,D.M. & Schonegevel L. (2008): A biome-scale assessment of the impact of invasive alien plants on ecosystem services in South Africa. *Journal of Environmental Management* 89: 336–349.

Williamson M. & Fitter A. (1996): The varying success of invaders. *Ecology* 77: 61–66.

Internetové zroje:

R Development Core Team R (2010): A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL http://www.R-project.org.

DAISIE:
http://www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do
http://www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=17367

GDEM Version 2 (2011)
http://www.jspacesystems.or.jp/ersdac/GDEM/E/4.html
http://reverb.echo.nasa.gov/reverb/#utf8=%E2%9C%93&spatial_map=satellite&spatial_type=rectangle

Černý seznam pro Švýcarsko (duben 2007)
http://www.cps-skew.ch/francais/liste_noire.htm