

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

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



**Bc. Lucie Drtinová**

**Biotická a abiotická složka půdy ve zpětnovazebných interakcích mezi rostlinou a půdou  
u invazních a původních druhů rostlin**

***Biotic and abiotic components of soil in plant-soil feedback  
of invasive and native plant species***

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2020



## **Prohlášení**

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

V Praze, 10.8.2020

Bc. Lucie Drtinová

## Poděkování

Chtěla bych poděkovat své rodině – za to, že mi svou podporou umožnila dostat se až sem, a že nepřestala věřit, že se až sem dostanu.

Velký dík Zuzce – za cenné rady, nezlomný optimismus a podporu ve všech částech procesu.

Děkuju všem průhonickým andělům, kteří mi pomohli se zakládáním, údržbou a sklizní pokusu – Ilonkám, panu Chmelařovi, Davidovi, Daně i všem stálým či nárazovým brigádníkům.

Hance – za know-how a udělení cenných lekcí. Aničce – za řešení všeho kolem GAUKu.

Obzvláště velký dík patří Martině – krom jiného za její úžasnou obětavost a pomocnou ruku podanou v rozhodující chvíli.

Děkuju Kubovi – za sdílení domácích i zahraničních vědeckých i nevědeckých útrap a radostí, noci společně strávené nad Rkem a lahváčem, ale především za šíření jeho nekonečného nadšení pro vědu i můj směr. Zdeňkovi – za zasetí mnoha zajímavých myšlenek a podnětů umožňujících mi posouvat se dopředu. Celému oddělení geobotaniky – za to, že je tak hrozně moc super.

Úplně speciální dík patří Věrce, jejíž nekonečná píle a odhodlání inspirovaly i ty moje – za to, že svým nehmatatelným pozitivním vlivem na prospívání rostlin rušila ten můj negativní ;), a za celý zbytek jejího velikánského podílu na celé téhle jízdě.

A nakonec, ale vlastně celou dobu, děkuju Wikimu.

Díky vám všem i mnoha dalším,  
za to, že – ač o tom někteří ani nevíte –  
jste součástí této práce.



Výzkum byl finančně podpořen projektem GAUK 626217.

## Abstrakt

Plant-soil feedback (PSF), zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, je jedním z mechanismů, který může přispívat k úspěchu invazních rostlin. Které ze složek půdy na tom však mají nejvýraznější podíl?

Ve dvoufázovém pokusu jsem sledovala změny v klíčení a růstu rostlin v reakci na intraspecifickou kultivaci půdy: vybrané druhy rostlin byly pěstovány v substrátu z půdy nekultivované či kultivované stejným druhem rostliny, obsahujícím různé varianty množství a složení půdní bioty. Vliv změn v biotické a abiotické složce půdy byl poté vyhodnocen a porovnáván v rámci párů příbuzných invazních a původních rostlin.

Hlavním pozorovaným jevem byla značná rodová a druhová specificita odpovědí na změněné půdní podmínky. Změny ve složení půdy způsobené kultivací ovlivnily klíčení i biomasu pokusných rostlin pozitivně, neutrálně i negativně, jejich dopad se značně lišil mezi jednotlivými pokusnými druhy – na některé ze sledovaných druhů měly větší vliv změny v abiotické složce půdy, některé reagovaly zejména na změny ve složení půdní bioty. Půdní biota nicméně ovlivnila klíčení i biomasu sledovaných rostlin i nezávisle na kultivaci – na biomasu rostlin měla přítomnost všech složek půdní bioty negativní vliv. S přibývajícím množstvím a zastoupením patogenů, hub, mikro- a mesofauny v půdě se tedy dosažená biomasa rostlin snižovala. Na klíčivost rostlin měla v některých případech přítomnost bioty kladný vliv, pakliže tato nebyla v půdě příliš koncentrována.

Zobecnitelný rozdíl ve využívání jednotlivých složek půdy mezi invazními a původními rostlinami v tomto výzkumu pozorován nebyl. I vzhledem k nedostatečnému rozměru pokusu tak není možné vyvozovat z něj obecně platné zákonitosti rostlinných invazí.

**Klíčová slova:** plant-soil feedback, vnitrodruhová zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, invazní rostliny, biotická a abiotická složka půdy

## Abstract

Plant-soil feedback (PSF) is a mechanism which may contribute to the success of invasive plant species. Which of the soil components have the greatest impact on PSF?

In a two-phase experiment, I observed changes in germination and growth of plants in reaction to intraspecific plant cultivation: selected plant species were grown in substrate consisting of cultivated or uncultivated soil, containing different composition and amounts of soil biota. The effect of changes in abiotic and biotic components of the soil was then assessed and compared among pairs of closely related invasive and native plant species.

The main observed phenomenon was species-specificity of plant responses to changed soil conditions. The cultivation-induced changes in soil composition affected germination and biomass of the test plants positively, negatively, or were neutral, their effect differed between tested species – some of the observed species were more affected by changes in abiotic properties of the soil, some reacted to changes in soil biota composition. Nevertheless, the composition of soil biota affected germination and biomass of plants even regardless of cultivation: the presence of all biotic components of the soil had negative effect on biomass – with growing representation and amount of pathogens, fungi, micro- and mesofauna in the soil, the resulting biomass of plants decreased. In case of germination, the presence of soil biota was also observed to have positive impact, as long as its concentration in the soil was not too high.

In this experiment, I did not observe any generalisable differences in the effects of different PSF components between native and invasive species. Taking also the insufficient scale of the experiment into account, it is not possible to deduce generally valid statements about plant invasions based on my data.

**Keywords:** plant-soil feedback, invasive plants, biotic and abiotic components of the soil

# Obsah

Obsah.....	6
Seznam použitých zkratek .....	7
<b>1 Úvod.....</b>	<b>8</b>
1.1 PSF a invazní rostliny .....	8
1.2 Složky PSF .....	9
1.3 Metoda výzkumu.....	11
1.4 Cíle práce, otázky.....	11
<b>2 Metodika.....</b>	<b>12</b>
2.1 Sledované druhy.....	12
2.2 Kultivační fáze.....	13
2.3 Testovací fáze .....	14
2.4 Analýza dat .....	17
2.4.1 Hlavní modely .....	17
2.4.2 Dílčí modely pro jednotlivé dvojice druhů .....	18
<b>3 Výsledky .....</b>	<b>20</b>
3.1 Výsledky hlavních modelů.....	21
3.2 Výsledky pro jednotlivé dvojice.....	27
3.2.1 Atriplex .....	27
3.2.2 Rumex.....	30
3.2.3 Sisymbrium.....	32
3.2.4 Cirsium.....	34
<b>4 Diskuse.....</b>	<b>37</b>
4.1 Diskuse metodiky .....	37
4.1.1 Metodika výzkumu PSF.....	37
4.1.2 Průběh pokusu.....	38
4.2 Diskuse výsledků.....	40
4.2.1 Vliv kultivace a kultivovanosti bioty .....	41
4.2.2 Vliv treatmentu.....	43
4.2.3 Interakce treatmentu a kultivace .....	44
4.2.4 Vliv invazního statutu .....	45
4.2.5 Shrnutí .....	46
<b>5 Závěr .....</b>	<b>47</b>
<b>6 Literatura.....</b>	<b>48</b>
<b>7 Přílohy.....</b>	<b>54</b>
7.1 Informace o sledovaných druzích.....	54
7.2 Grafy vlivu treatmentu a kultivace na klíčení a biomasu .....	55

## Seznam použitých zkratek

PSF – *plant-soil feedback*, zpětná vazba mezi rostlinou a půdou

RSR – *root/shoot ratio*, poměr kořene a nadzemní části rostliny

# 1 Úvod

Rostliny svým růstem mění podmínky v okolním půdním prostředí. Když tyto změny půdy ovlivňují další růst rostlin v ní, hovoříme o zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou – *plant-soil feedbacku* (Bever 1994). *Plant-soil feedback* (PSF) rozlišujeme interspecifický, tedy mezidruhový, a intraspecifický, vnitrodruhový. PSF může mít výrazný vliv na úspěšnost rostliny, osidlování stanovišť a sukcesi (Kardol et al. 2006; Kulmatiski et al. 2008). Podle toho, zda rostlina z interakce s půdou spíše benefituje či nikoliv, se jedná o pozitivní či negativní feedback. Zejména pro druhy ranných stadií sukcese je PSF obvykle negativní (review Kulmatiski a Kardol 2008) – změny v půdě, které rostlina svým růstem podněcuje, ji v dlouhodobém horizontu spíše znevýhodňují. Tento jev, brzdící rostlinu v růstu a šíření, může přispívat ke koexistenci více druhů na stanovišti a být tak jedním z mechanismů udržování rostlinné diverzity (Bever et al. 1997). Co když však některý z rostlinných druhů z interakce s půdou spíše benefituje?

Invazní druhy rostlin vykazují schopnost úspěšně osidlovat nová území, rychle se na nich šířit, dosahovat dominance v porostu, nahrazovat původní druhy a rostlinnou diverzitu stanoviště snižovat (Hejda et al. 2009). Jedním z mechanismů zvýhodňujících invazní rostliny by pak mohl být právě rozdíl v PSF. V řadě provedených studií (např. Aldorfova et al. 2020; Klironomos 2002; Reinhart a Callaway 2004; Smith a Reynolds 2015) vykazaly invazní rostliny pozitivní nebo alespoň méně negativní PSF než jejich nativní protějšky.

Cílem této diplomové práce je podívat se blíže na jednotlivé složky PSF – biotické a abiotické, a porovnat jejich vliv na přežívání a růst rostlin právě mezi vybranými invazními a původními rostlinami.

## 1.1 PSF a invazní rostliny

Invazní rostliny v minulosti prokázaly schopnost těžit z PSF lépe než konkurenční rostliny: zatímco původní rostliny vykazují obvykle negativní vnitrodruhový feedback, u invazních rostlin byl pozorován méně negativní či dokonce pozitivní feedback (Klironomos 2002; Perkins a Nowak 2013; Van Grunsven et al. 2007), případně v invadovaném prostředí vykazovaly pozitivnější PSF než jaký u nich byl zaznamenán v prostředí jejich původu (Dostalek et al. 2016; Reinhart a Callaway 2004; Smith a Reynolds 2015).

Pozitivnost PSF může být způsobována více různými jevy. Jedním z nich je jev popsáný jako *Enemy Release Hypothesis*: introdukovaný druh se do nového území může rozšířit bez svých



specifických nepřátel z řad herbivorů či patogenů. V půdě osidlovaného areálu se tak potýká spíše s generalistickými, a tudíž méně efektivními nepřáteli, zatímco původní druhy čelí specializovaným nepřátelům, se kterými se po staletí vyvíjely v koevoluci (Keane a Crawley 2002). Podle *Enhanced Mutualism Hypothesis* (Sun a He 2010) jsou invadující rostliny schopny snadno využít stávající mutualistické bioty – symbiotických bakterií a mykorhizních hub, které při výběru symbionta nejsou příliš úzce specializované (Reinhart a Callaway 2006). Nepůvodní rostliny mohou také kolem sebe akumulovat lokální patogeny a tím negativně ovlivňovat půdu i pro stávající vegetaci, která může být vůči patogenům méně odolná, a posilovat tak svou dominanci v lokální vegetaci, což je popsáno také jako *nepřímý pozitivní feedback* (Eppinga et al. 2006). Další zbraní invazních rostlin mohou být také *Novel weapons* (Callaway a Ridenour 2004) – v invadovaném prostředí doposud neznámé chemické látky, které negativně ovlivňují prospívání lokálních rostlin či narušují jejich vztahy s lokální půdní biotou (Stinson et al. 2006).

## 1.2 Složky PSF

PSF zahrnuje působení abiotických i biotických mechanismů. Abiotická složka znamená ve vztahu k rostlině zejména dostupnost živin (Burns 2004). Působením rostliny dochází v půdě ke změnám v dostupnosti živin, ať už typicky k jejich vyčerpávání (Schenk 2006), k pohybu živin v rámci půdy či k jejich částečné obměně (Johnson et al. 2007). Na geochemické parametry půdy v okolí kořenů rostlin působí také respirace či exudace kořenů (Hinsinger et al. 2006). Intenzita, s jakou rostlina živiny vyčerpává, souvisí s jejím způsobem kompetice a může záviset na aktuálním stresu rostliny (Aerts a Chapin 2000). Na změnách v dostupnostech živin se současně s rostlinami podílí i ostatní organismy v půdě (Filser 2002; Herman et al. 2006; Kutakova et al. 2020) a při vyhodnocování změn v abiotické složce půdy je tak třeba brát v potaz i jejich činnost. Dopad změn způsobovaných rostlinou v půdě se také odvíjí od biomasy rostliny, která na půdu působí – v případě PSF pokusů mohou být citelné rozdíly v kultivaci půdy v květináči mezi drobnou a mohutnou rostlinou (Kutakova et al. 2020).

Mezi biotické složky půdy podílející se na PSF lze zahrnout mykorhizní houby, patogenní organismy, symbiotické bakterie a další mikroskopické organismy či půdní meso- a makrofaunu. Poměr mezi mutualistickými a antagonistickými vazbami rostliny s půdními organismy se může výrazně podepsat na jejím úspěchu či jejích možnostech invadovat dané prostředí. Aktivita půdních organismů se může projevovat přímo (přímou interakcí s kořenovým systémem rostliny) i prostřednictvím působení na další půdní biotu – např. ovlivněním činnosti rozkladačů v daném společenstvu či dopadem na mutualistické vztahy mezi jinými organismy v rámci společenstva (Dawson a Schrama 2016). Mnoho studií (dle review Dawson a Schrama 2016 a Kulmatiski et al. 2008)

se shoduje na tom, že právě překonání negativních vlivů působení půdní bioty je klíčovým mechanismem pro úspěch invazních rostlin. Výzkumy soustředící se na dopad biotické složky půdy už pak však často příliš nerozlišují mezi konkrétními skupinami půdní mikrobioty. Výskyt a relativní význam působení jednotlivých složek půdní bioty se také může měnit v čase během postupující invaze (Jandova et al. 2014).

Za negativně přímo působícího činitele v rámci půdní mikrobioty bývají typicky označovány patogenní organismy, zejména pak ty druhově specifické, jimž jejich asociace s konkrétním rostlinným druhem umožňuje specializaci a výraznější dopad na prosperitu rostliny (Mills a Bever 1998). Aktivita patogenních organismů reguluje kompetici ve společenstvech a umožňuje tak na stanovišti soužití různě konkurenčně silných druhů rostlin (Bever 2003). Patogenní organismy se v okolí kořenového systému rostlin kumulují a s jejich zvyšující se koncentrací jejich dopad na rostlinu v čase roste (Bever et al. 1997; Klironomos 2002).

Zprostředkovateli pozitivního PSF typicky bývají symbiotické bakterie – kromě zpřístupňování obtížně dostupných živin a minerálních látek mohou omezovat působení alelopatických látek (Li et al. 2015) či patogenů (Broadbent et al. 1971) na rostlinu. K pozitivnímu PSF může přispívat i mutualistické spojení s arbuskulárně mykorhizními houbami – ty mohou rostlině výměnou za poskytnutý uhlík usnadňovat příjem živin, ale také jí pomáhat odolávat suchu či ji částečně chránit před působením patogenů (Smith a Read 2010). Vzhledem k nepřilísné specializaci mykorhizních hub si symbiotického partnera mohou poměrně snadno najít i invazní rostliny v novém areálu (Reinhart a Callaway 2006). Některé invazní rostliny pak dokonce ukázaly schopnost přizpůsobovat si lokální mykorhizní společenstva ve svůj prospěch (Zhang et al. 2010) či na nich parazitovat (Schlaepfer et al. 2005). Poslední studie však naznačují, že míra přispění pozměněných mykorhizních vztahů k invaznosti druhu se projevuje pouze u některých druhů a účinky mykorhizy v rostlinné invazi tak nelze nijak zobecnit (Reinhart et al. 2017). Nedávná metaanalýza dosavadních studií věnujících se rozdílu v navazování a využívání mykorhizních symbióz mezi invazními a neinvazními rostlinami (Bunn et al. 2015) žádný ustálený vzorec neobjevila a dosud popisované rozdíly přisuzuje spíše rozdílu mezi funkčními skupinami zkoumaných rostlin.

Poněkud opomíjenou složkou půdní bioty jsou organismy většího rozměru, mikro-, meso- a drobná makrofauna: Metodika většiny PSF pokusů se na její sledování nezaměřuje či jej vůbec neumožňuje, ačkoliv její (ne)zahrnutí může mít na růst rostlin výraznější vliv než ostatní sledované půdní interakce (Kutakova et al. 2018; Voorde et al. 2012). Půdní členovci, hlístice, kroužkovci či prvoci mohou pokusné rostliny ovlivňovat přímo, jako parazité či herbivoři, i nepřímo, např. konzumací dalších půdních organismů či rozkladačskou činností (Bonkowski et al. 2009; Filser

2002; Petersen a Luxton 1982). Vzhledem k tomu, že činnost půdní fauny může snižovat úspěšnost (a tím pádem i dopad na rostlinu) patogenních i mutualistických organismů (Klironomos a Ursic 1998; Kutakova et al. 2018), vypuštěním těchto skupin z pokusů (ke kterému dochází například při přesévání půdy či při používání pouze mikrobiálního inokula) dochází ke ztrátě nezanedbatelné části informace o fungování skutečných půdních ekosystémů.

### 1.3 Metoda výzkumu

Standardní metodikou používanou ve výzkumech věnujících se PSF je dvoufázový pokus (Bever 1994; Brinkman et al. 2010). Nejprve probíhá kultivace půdy pokusnou rostlinou, v další fázi následuje pěstování pokusných rostlin v různě ošetřené kultivované a nekultivované půdě. Pro odlišení vlivu kultivace a působení jednotlivých složek půdy je pro druhou fázi pokusu používána sterilizace kultivované půdy (Van der Putten et al. 1993), biota je pak dodávána např. ve formě mikrobiálního inokula (Bever 1994).

V případě mého pokusu se jednotlivá ošetření (treatmenty) půdy použité ve druhé fázi pokusu liší i rozdílným obsahem a složením půdní bioty.

### 1.4 Cíle práce, otázky

Cílem mé práce je porovnání vlivu působení abiotických a dílčích biotických složek půdy na prosperitu sledovaných rostlin. Zároveň bych na dvojicích příbuzných invazních a původních druhů rostlin chtěla ověřit dříve popsany vliv PSF na rostlinnou invazi a případně porovnat podíl jednotlivých složek půdy na tomto jevu.

Můj výzkum se proto zaměřuje na zodpovězení následujících otázek:

- *Je intraspecifický plant-soil feedback u vybraných invazních a domácích druhů ovlivňován primárně biotickou či abiotickou složkou půdy? Liší se vliv rozlišovaných skupin bioty?*
- *Liší se význam jednotlivých složek PSF mezi vybranými druhy rostlin v závislosti na jejich invazním statutu?*

## 2 Metodika

Pro výzkum byla použita metoda dvoufázového květináčového pokusu. V první (kultivační) fázi dvoufázového pokusu byla pěstováním sledovaných rostlin přetvářena – kultivována – půda v květináčích. Ve druhé (testovací) fázi byla takto získaná kultivovaná půda v různých kombinacích s půdou nekultivovanou a v různých úpravách (treatmentech) použita pro pěstování nových rostlin. Na základě klíčení, výsledné biomasy a poměru kořene a prýtu výsledných rostlin (root/shoot ratio – dále jen RSR) byl poté vyhodnocován efekt složení půdy a její kultivace.

Vlastní pokus proběhl v kontrolovaných podmínkách ve dvou sezónách (duben 2017 – únor 2018; duben 2018 – únor 2019). V plánu bylo otestovat celkem osm dvojic druhů, v každé sezóně proběhla kultivační (jaro–léto) i testovací (podzim–zima) fáze. V kultivační fázi pokusu byla zároveň získávána data i pro související diplomovou práci Věry Hanzelkové (Hanzelková 2019)

### 2.1 Sledované druhy

Konkrétní zástupci rostlin pro pokus (Tab. 1) byly vybráni tak, aby byly vytvořeny dvojice druhů stejného rodu, z nichž jeden je na území ČR druhem invazním (podle Pysek et al. 2012) a jeden druhem původním. Při výběru druhů pro pokus bylo přihlíženo k co nejsrovnatelnějším schopnostem druhů dominovat v porostu (maximální pokryvnost dle České národní fytoecologické databáze – Chytrý a Rafajova 2003, Pladias) a jejich ekologickým nárokům (Pladias). Původně vybraný druh *Rumex conglomeratus* musel být v průběhu pokusu nahrazen o něco méně vyhovujícím druhem *R. acetosa* kvůli pochybení na straně prodejce semen. Druh *Cirsium arvense* byl rovněž zaměněn při mém vlastním sběru semen a omylem nahrazen druhem *Cirsium vulgare*. Na tuto skutečnost se bohužel přišlo až velmi krátce před dokončením této práce. Výsledky pro oba druhy tedy jsou i nadále součástí práce, ačkoliv dvojice rodu *Cirsium* nadále není dvojicí zahrnující invazní druh, a byly vyřazeny pouze z celkového modelu zahrnujícího vliv invazního statutu rostlin.

Tabulka 1 – Sledované dvojice druhů – šedě zvýrazněné druhy nebyly vyhodnoceny (z důvodu nízkého klíčení v druhé fázi); invazní status dle Pysek et al. (2012)

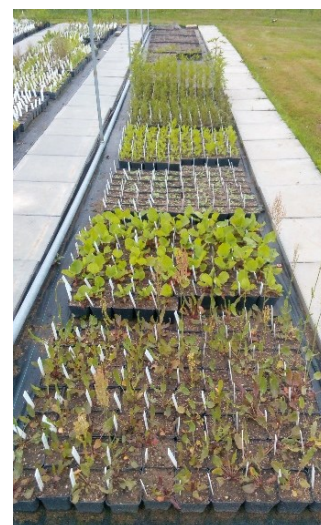
druh	status	sezóna
<i>Sisymbrium loeselii</i>	invazní	1. (2017/18)
<i>Sisymbrium officinale</i>	původní	1. (2017/18)
<i>Rumex alpinus</i>	invazní	1. (2017/18)
<i>Rumex acetosa</i>	původní	1. (2017/18)
<i>Atriplex sagittata</i>	invazní	2. (2018/19)
<i>Atriplex prostrata ssp. latifolia</i>	původní	2. (2018/19)
<i>Cirsium vulgare</i>	původní	2. (2018/19)
<i>Cirsium oleraceum</i>	původní	2. (2018/19)
<i>Bidens frondosus</i>	invazní	1. (2017/18)
<i>Bidens tripartitus</i>	původní	1. (2017/18)
<i>Erigeron annuus</i>	invazní	1. (2017/18)
<i>Erigeron acris</i>	původní	1. (2017/18)
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	invazní	2. (2018/19)
<i>Heracleum sphondylium</i>	původní	2. (2018/19)
<i>Angelica archangelica</i>	invazní	2. (2018/19)
<i>Angelica sylvestris</i>	původní	2. (2018/19)

Semena pro pokus pocházela buď ze sběrů v ČR (*Bidens*, *Erigeron*, *Cirsium*, *Heracleum*, *Angelica*, *Atriplex*, *R. alpinus*, *S. loeselii*), nebo z pěstírny *Planta naturalis* (*S. officinale*, *R. acetosa*) a před zasazením (resp. před stratifikací) byla dezinfikována 10% roztokem SAVO. Přehled vlastností jednotlivých druhů (maximální pokryvnost, schopnost navazování mykorrhizních symbióz, sběr semen) obsahuje Příloha 1.

## 2.2 Kultivační fáze

Kultivační fáze pokusu probíhala od dubna do července 2017 (1. sezóna) a 2018 (2. sezóna) na venkovních záhonech v prostorách Botanického ústavu AV ČR v Průhoncích (49.99438N, 14.56570E).

V každé z obou sezón bylo pro kultivační fázi použito 1200 květináčů – 600 květináčů určených ke kultivaci a 600 květináčů kontrolních, tj. nekultivovaných. Květináče o objemu 1 l byly naplněny směsí běžné zahradní hlíny (trávníková směs, JENA) a písku (betonka, AGRO Jesenice) v poměru 1:1. Semena pokusných rostlin byla vyseta po 5 ks (1. sezóna) nebo 9 ks (2. sezóna) do 75 květináčů pro každý druh. Semena rodů *Bidens*, *Atriplex*, *Angelica* a *Heracleum*



Obrázek 1 - Kultivační fáze (autorka, 2017)

byla před vysazením přibližně 1 měsíc stratifikována v 5 °C. Všechny (osazené i kontrolní) květináče byly umístěny ve venkovních prostorách na přímém slunečním světle, byly pravidelně zalévány vodou z vodovodního řádu a odplevelovány. Přibližně 3-5 týdnů (podle vzrůstu rostliny) po vyklíčení většiny jedinců daného druhu bylo prováděno protrhání rostlin ve všech kultivačních květináčích, ponechána byla vždy pouze jedna rostlina, zpravidla nejsilnější jedinec. Na listech *R. alpinus* byl při protrhávání zpozorován výskyt mšic, oba druhy rodu *Rumex* byly proto 5 týdnů po vyklíčení ošetřeny neonikotinoidovým insekticidem (*Mospilan*, dávka dle doporučení výrobce).

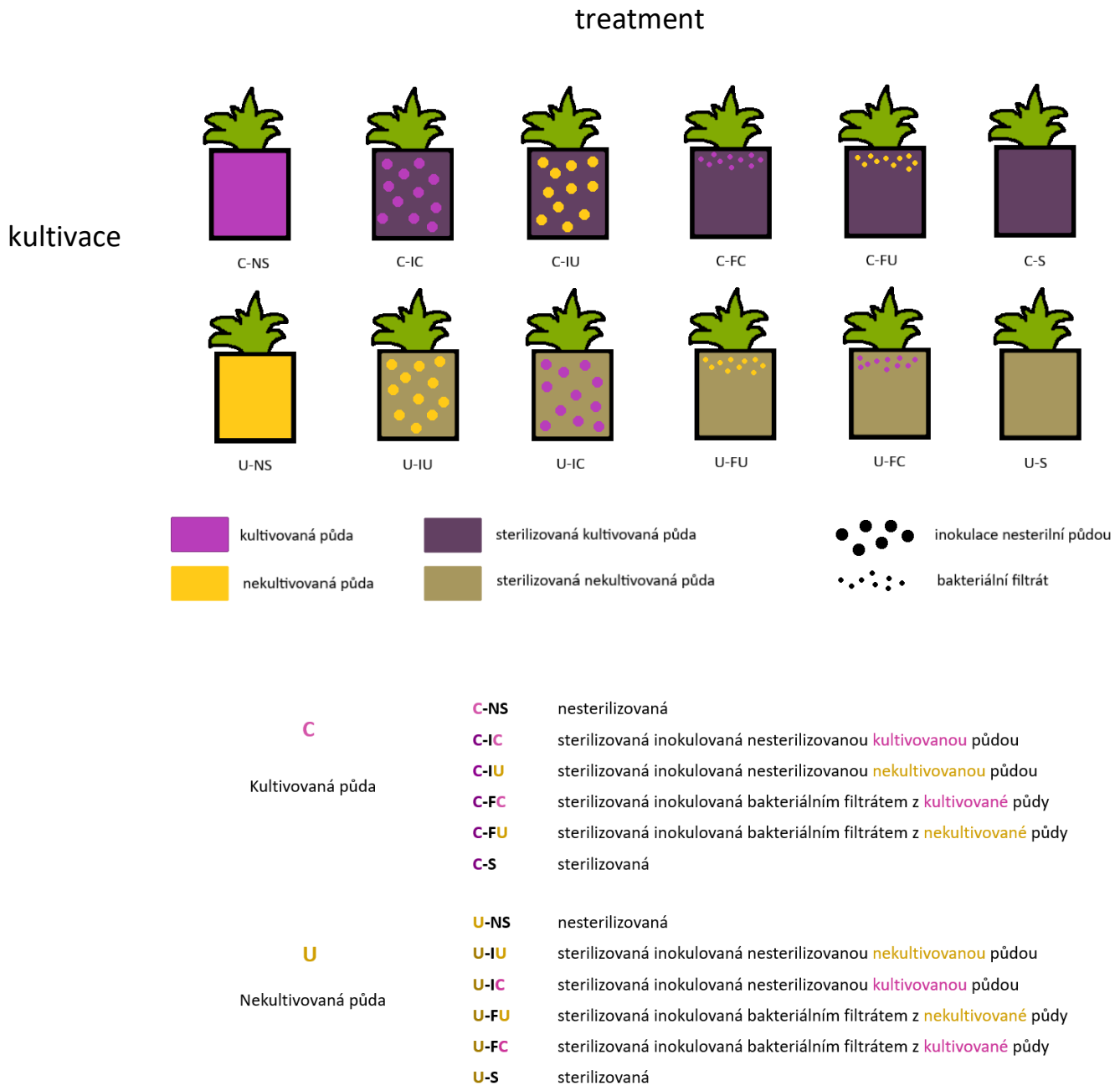
Sklizeň kultivační fáze proběhla vždy 12 týdnů po vyklíčení většiny jedinců daného rodu. V případě rodu *Sisymbrium*, jehož rostliny byly napadeny plísní a hynuly, jsem byla nucena přistoupit k předčasné sklizni již 10 týdnů po vyklíčení. Při sklizni byly květináče sklizeného druhu rozděleny do 10 skupin po 7–8 květináčích rovnoměrně tak, aby v každé skupině byly zastoupeny rostliny malého i velkého vzrůstu. Tyto skupiny, dále nazývané „hromady“, byly nadále po celý zbytek pokusu udržovány odděleně (v následných analýzách plní funkci opakování). Půda ze všech květináčů v každé z hromad byla sesypána a promíchána. Poté byla přibližně 1/3 získané půdy odebrána pro budoucí analýzy (pro účely související DP Věry Hanzelkové), 2/3 byla jako nesterilní půda pro druhou fázi pokusu do doby opětovného použití uskladněna v 5 °C, zbývající část půdy byla odeslána ke sterilizaci. Sterilizace půdy gama zářením byla provedena společností Bioster a.s. ve Veverské Bitýšce.

### 2.3 Testovací fáze

Testovací („feedbacková“) fáze pokusu probíhala od září do února 2017/18 a 2018/19 ve skleníku, jenž byl po celou dobu pokusu vyhříván na teplotu kolem 18 °C a uměle osvětlován pro prodloužení délky dne o dvě hodiny. Pro každý rostlinný druh bylo použito 120 květináčů o objemu 1 l, jejichž dno bylo do výšky cca 2 cm vysypáno v autoklávu sterilizovaným keramzitem. Poté byly květináče naplněny vždy 500 ml půdy a rozestaveny do misek tak, aby byla minimalizována jejich vzájemná kontaminace. Půda do květináčů byla namíchána na základě 12 stanovených variant treatmentů, funkci opakování v rámci každé z variant plnilo 10 hromad vzniklých při sklizni kultivační fáze pokusu.

Použité varianty treatmentu sestávaly z možných kombinací kultivované a nekultivované půdy, která byla použita buď ve zcela sterilizované podobě, inokulovaná nesterilní kultivovanou či nekultivovanou půdou nebo inokulovaná bakteriálním filtrátem z nesterilní kultivované či nekultivované půdy, případně byla ponechána v původním, nesterilním stavu. Varianty treatmentu znázorňuje schéma (Obr. 2) na následující straně. Jednotlivé varianty se mezi sebou liší především rozdílným obsahem kultivované či nekultivované půdní bioty – nejvíce by jí měly obsahovat

nesterilizované varianty (NS), o něco méně ty inokulované nesterilní půdou (I), oproti variantám „I“ omezené složení bioty (bez mykorhizních hub a meso- a mikrofauny) lze pak očekávat u variant bakteriálního filtrátu (F) (Ames et al. 1987). Sterilní varianty (S) by neměly na začátku pokusu obsahovat biotu žádnou.



Obrázek 2 – Schéma variant půdního složení: C – kultivovaná půda, U – nekultivovaná půda, NS – nesterilizovaná půda, S – sterilizovaná půda, I – inokulace nesterilní půdou, F – bakteriální filtrát; zleva doprava se postupně snižuje objem nesterilizované půdní bioty

Pro treatment nesterilizované půdy (NS) byly květináče naplněny neupravenou půdou z kultivační fáze pokusu. Pro inokulační treatmenty (I) bylo smícháno 9 dílů sterilizované půdy s 1 dílem nesterilizované půdy. Pro treatmenty obsahující bakteriální filtrát (F) byla použita stejná směs hlíny jako pro treatmenty „I“, ale nesterilizovaná půda byla před přimícháním „umrtvena“ sterilizací v autoklávu. Po naplnění květináčů směsí půdy byly tyto zalaty bakteriálním filtrátem z nesterilní půdy (50 ml nesterilizované půdy rozmícháno v 500 ml destilované vody, homogenizováno a přefiltrováno přes jeden a poté dva filtrační papíry o velikosti oka 0,4 µm). Zcela sterilizovaný treatment (S) pak obsahoval opět devět dílů radiačně sterilizované půdy, jeden díl v autoklávu sterilizované půdy a byl zalit v autoklávu sterilizovaným bakteriálním filtrátem. Naplněné květináče byly do skleníku umístěny po blocích odpovídajících hromadám, mezi jednotlivými květináči byly zachovány odstupy zabraňující jejich vzájemné kontaminaci.

Pokus se věnoval pouze vnitrodruhovému PSF, v testovací fázi tedy byla zasazena semena vždy stejných druhů jako v kultivační fázi pokusu. Do každého z květináčů bylo nejpozději do týdne od přípravy půdního mixu zasazeno 5 (1. sezóna) či 9 (2. sezóna) semen. Použitá semena pocházela ze stejného zdroje jako v kultivační fázi. Semena rodů *Bidens*, *Atriplex*, *Angelica* a *Heracleum* byla před sázením po dobu přibližně 1 měsíce stratifikována v 5 °C. Zasazené rostliny byly pravidelně zalévány vodou z vodovodního řádu a podle potřeby odplevelovány. Přibližně 3–5 týdnů (podle rychlosti růstu rostlin) po vyklíčení rostlin ve většině květináčů daného druhu byl počet vyklíčených jedinců v každém květináči zaznamenán a rostliny byly protrhány, ponechána byla v každém květináči pouze jedna rostlina, zpravidla nejsilnější jedinec.



Obrázek 3 – Testovací fáze (autorka, 2018)



Sklizeň pokusných rostlin proběhla 12 týdnů po jejich vyklíčení. Každá rostlina byla vyňata z květináče a promyta pod tekoucí vodou. Nadzemní části rostlin byly vysušeny v sušárně a zváženy. Podzemní části rostlin byly zváženy při sklizni, následně z nich byla oddělena část jemných kořínků pro pozdější analýzy v rámci související DP Věry Hanzelkové (2019), zbytek kořene pak byl opět zvážen a rovněž vysušen. Vysušená biomasa byla zvážena a z navážených hodnot byla stanovena celková výsledná biomasa jednotlivých rostlin a jejich RSR (poměr kořene a nadzemní části rostliny).

## 2.4 Analýza dat

Statistické zpracování dat bylo provedeno v programu *R* verze 3.6.3 (R Team 2020) za pomoci balíčků *lme4* (Bates et al. 2015), *lmerTest* (Kuznetsova et al. 2017), *reshape2* (Wickham 2007) a *multcomp* (Hothorn et al. 2008).

Jedním pozorováním byl jeden květináč, pro každou z 12 sledovaných variant existovalo deset opakování (zajištěných použitím půdy z deseti hromad). Hromada byla ve všech modelech použita jako náhodný faktor. Každá z 12 variant je charakterizovaná předchozí kultivací či její absencí (1/0) a treatmentem (6 hladin). Treatmenty jsou v grafech řazeny podle předpokládaného obsahu bioty (nejméně ve sterilní půdě, více v půdě s bakteriálním filtrátem, o něco více při inokulaci nesterilní hlínou, nejvíce v nesterilizované půdě). Proměnná „kultivace“ je definována na základě půdy, na níž je daná varianta založena (90–100 % objemu květináče). Proměnná „kultivovanost bioty“, stanovovaná pouze pro dílčí druhy, pak označuje kultivaci, resp. nekultivaci půdy, z níž pochází biota, kterou byl treatment inokulován či kterou přirozeně obsahuje.

Z dat pro analýzu vlivů na biomasu rostliny a RSR byla vyňata pozorování květináčů, ve kterých nevyklíčila ani jedna rostlina. Pro analýzu biomasy byla použita celková výsledná biomasa rostliny v květináči, tj. součet její nadzemní a podzemní části. Jako RSR byl použit podíl podzemní a nadzemní biomasy. Hlavní modely pro klíčení, výslednou biomasu a RSR jsou založeny na datech pro rody *Atriplex*, *Rumex* a *Sisymbrium*, modely pro dílčí rody byly vypočteny i pro rod *Cirsium*.

### 2.4.1 Hlavní modely

Pro analýzu faktorů ovlivňujících klíčivost (Tab. 4) byl použit smíšený zobecněný lineární model s binomickým rozdělením. Vysvětlovanou proměnnou byla klíčivost, vstupující do modelu jako matice počtů vyklíčených a nevyklíčených semen v každém z květináčů. Vysvětlujícími proměnnými byly faktoriální proměnné treatment, kultivace, jejich vzájemná interakce a jejich interakce s rodem a invazním statutem rostliny. Náhodnými faktory byly druh a hromada. Model nezahrnoval hlavní efekt

rodu a invaznosti – tyto faktory byly již obsaženy v náhodném faktoru druh, a modely, které je obsahovaly, nekonvergovaly.

Vzhledem k šikmosti rozdělení dat o výsledné biomase a RSR byly obě tyto proměnné pro účely celkového modelu transformovány: pro analýzu biomasy byla použita její odmocnina, pro analýzu RSR jeho přirozený logaritmus. Data pro celkový model biomasy a RSR (Tab. 4) pak byla analyzována smíšeným lineárním modelem za použití identických vysvětlujících proměnných a náhodných faktorů jako v případě klíčivosti, vysvětlovanou proměnnou zde byla odmocnina z výsledné biomasy, resp. přirozený logaritmus z RSR.

Vzhledem k možnému sníženému obsahu živin v nesterilní variantě oproti variantám, které prošly radiační sterilizací, byly celkové modely vypočteny i pro data, ze kterých byly nesterilní varianty vyňaty; výsledky těchto modelů jsou uvedeny v textu výsledkové části práce.

Pro grafické zobrazení klíčivosti (Obr. 4, Obr. 5) byly použity podíly vyklíčených semen na celkovém počtu semen zasazených v daném květináči, standardizované v rámci každého druhu. Pro grafické znázornění výsledné biomasy (Obr. 6, Obr.7) byla odmocněná biomasa standardizována rovněž v rámci každého z druhů. Do grafů byly vyneseny průměrné hodnoty úspěšnosti klíčení/dosažené biomasy pro daný treatment/kultivační stupeň za každý druh a body značící jednotlivé druhy od sebe byly barevně odlišeny. Obdobný postup byl použit pro Obr.8 a grafy v Příloze 2. Tukeyovské testy mnohonásobného porovnání, na jejichž základě byly získány písmenné kódy použité v grafech vlivu treatmentu, byly provedeny funkcí *glht* z balíčku *multcomp* (Hothorn et al. 2008) na základě modelů (v případě klíčení na základě smíšeného zobecněného lineárního modelu s binomickým rozdělením, v případě biomasy na základě smíšeného lineárního modelu) závislosti klíčivosti (definované shodně s hlavním modelem), resp. odmocněné biomasy pouze na treatmentu (vysvětlovaná proměnná – klíčivost/biomasa, vysvětlující – treatment, náhodné faktory – druh, hromada).

#### **2.4.2 Dílčí modely pro jednotlivé dvojice druhů**

Data o biomase a RSR pro rody *Cirsium* a *Rumex* byla pro svou šikmost před použitím v modelech pro jednotlivé rody odmocněna, pro ostatní rody nebyla data při testování zvlášť transformována.

Pro analýzu faktorů ovlivňujících klíčivost v rámci jednotlivých rodů byl použit smíšený zobecněný lineární model s binomickým rozdělením. Vysvětlovanou proměnnou byla opět klíčivost definovaná jako matice počtu vyklíčených a nevyklíčených semen, vysvětlujícími proměnnými byly treatment, kultivace, druh a jejich vzájemné interakce. Náhodným faktorem byla hromada.

Pro analýzu faktorů ovlivňujících biomasu a RSR u dílčích rodů byl použit smíšený lineární model využívající biomasu či RSR jako vysvětlovanou proměnnou, vysvětlující proměnné a náhodné faktory byly opět shodné s modelem klíčení. Analýzy vlivu kultivovanosti bioty – předchozí kultivace živé bioty obsažené v daném treatmentu – byly prováděny v rámci datasetu, z něhož byly předem vyloučeny sterilní treatmenty. Vysvětlovanými proměnnými byly klíčivost/biomasa/RSR, definované stejně jako v předchozích modelech, vysvětlujícími proměnnými kultivovanost bioty (0/1), druh a jejich vzájemná interakce.

Písmenné kódy tukeyovského testu pro grafy vlivu treatmentu u jednotlivých druhů (Kap. 3.2) byly získány opět funkcí *glht* ze smíšeného lineárního modelu vlivu treatmentu na biomasu, resp. RSR/jednotlivých druhů (vysvětlovaná proměnná – biomasa či RSR, vysvětlující proměnná – treatment, náhodný faktor – hromada).

### 3 Výsledky

Ze 16 zasazených druhů vyklíčilo ve druhé fázi pokusu pouze 10 druhů a dvojice rodu *Cirsium* se ukázala být nekomplementární, pro kompletní analýzu a použití v celkovém modelu proto mohly být nakonec použity pouze tři z původních 8 navržených dvojic druhů – dvojice rodu *Sisymbrium*, *Rumex* a *Atriplex*; rod *Cirsium* byl analyzován zvlášť. Z ostatních sledovaných rodů vyklíčilo větší množství jedinců pouze u (nyní samostatně stojících) druhů *Bidens tripartitus* a *Heracleum mantegazzianum*, data o nich nebyla pro tuto práci vyhodnocována.

Z přeživších druhů byla nejnižší úspěšnost zaznamenána u druhu *C. oleraceum*, kde vyklíčilo a sklizně se dožilo pouze 62 ze 120 pozorovaných rostlin.

Tabulka 2 – Počet rostlin sklizených po druhé fázi pokusu

<i>A. sagittata</i>	<i>S. loeselii</i>	<i>R. alpinus</i>	<i>C. vulgare</i>
119	102	116	119
<i>A. prostrata</i>	<i>S. officinale</i>	<i>R. acetosa</i>	<i>C. oleraceum</i>
97	111	101	62

Tabulka 3 – Průměrná výsledná biomasa sledovaných druhů. V první (kultivační) fázi byla získávána pouze data o nadzemní biomase, pro lepší ilustraci hmotnostních rozdílů jsou obsažena i obdobná data ze druhé (testovací) fáze pokusu, kde byly váženy i podzemní části rostlin.

průměrná výsledná biomasa [g]	<i>A. prostrata</i>	<i>A. sagittata</i>	<i>R. acetosa</i>	<i>R. alpinus</i>	<i>S. loeselii</i>	<i>S. officinale</i>	<i>C. vulgare</i>	<i>C. oleraceum</i>
1. fáze (nadzemní biomasa)	2,25	2,41	1,22	0,93	0,51	0,63	3,48	2,0
2. fáze (nadzemní biomasa)	0,76	0,89	0,30	0,45	0,54	0,49	0,63	0,48
2. fáze (celková biomasa)	0,91	1,14	0,40	1,09	0,67	0,62	1,59	1,77

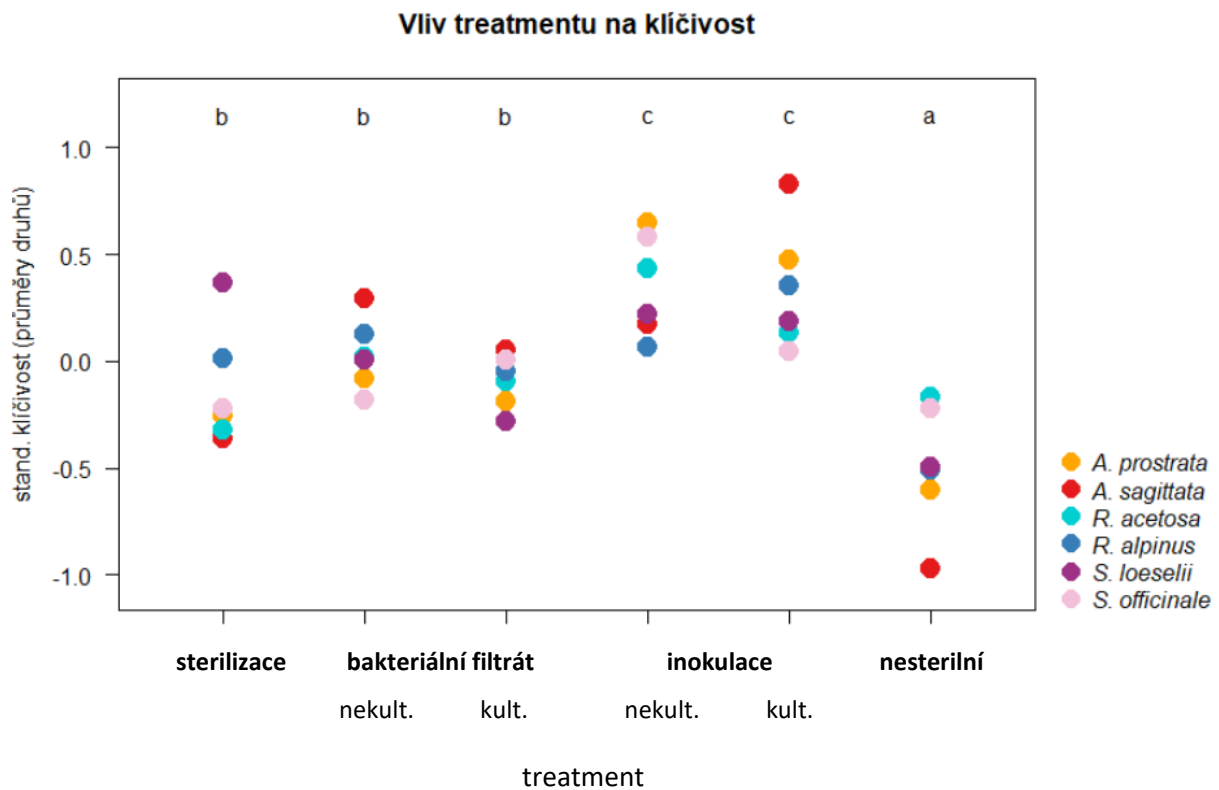
### 3.1 Výsledky hlavních modelů

Výsledky hlavních modelů vlivu treatmentu a kultivace na klíčení, výslednou biomasu a RSR jsou shrnuty v tabulce 4. Silně průkazný vliv na klíčení a výslednou biomasu rostlin vykazuje zejména použitý treatment, v obou případech slabě interaguje s kultivací. U všech zkoumaných charakteristik je efekt treatmentu v interakci s rodem pozorované rostliny, a byl proto vyhodnocován také zvlášť pro jednotlivé dvojice pokusných rostlin (viz níže, Tab. 5–8). Pro výslednou biomasu je silně průkazný efekt kultivace. Marginálně průkazně se vliv kultivace projevuje i při klíčení rostlin. Vliv na RSR nebyl prokázán u žádné ze samostatně zkoumaných proměnných, průkazně zde vyšla pouze interakce treatmentu a rodu. Invazní status rostlin se projevil pouze v interakci s treatmentem ve vlivu na klíčení rostlin.

Tabulka 4 – Výsledky hlavního modelu závislosti klíčení, biomasy a RSR na kultivaci a treatmentu. Signifikantní výsledky tučně, marginálně signifikantní kurzívou.

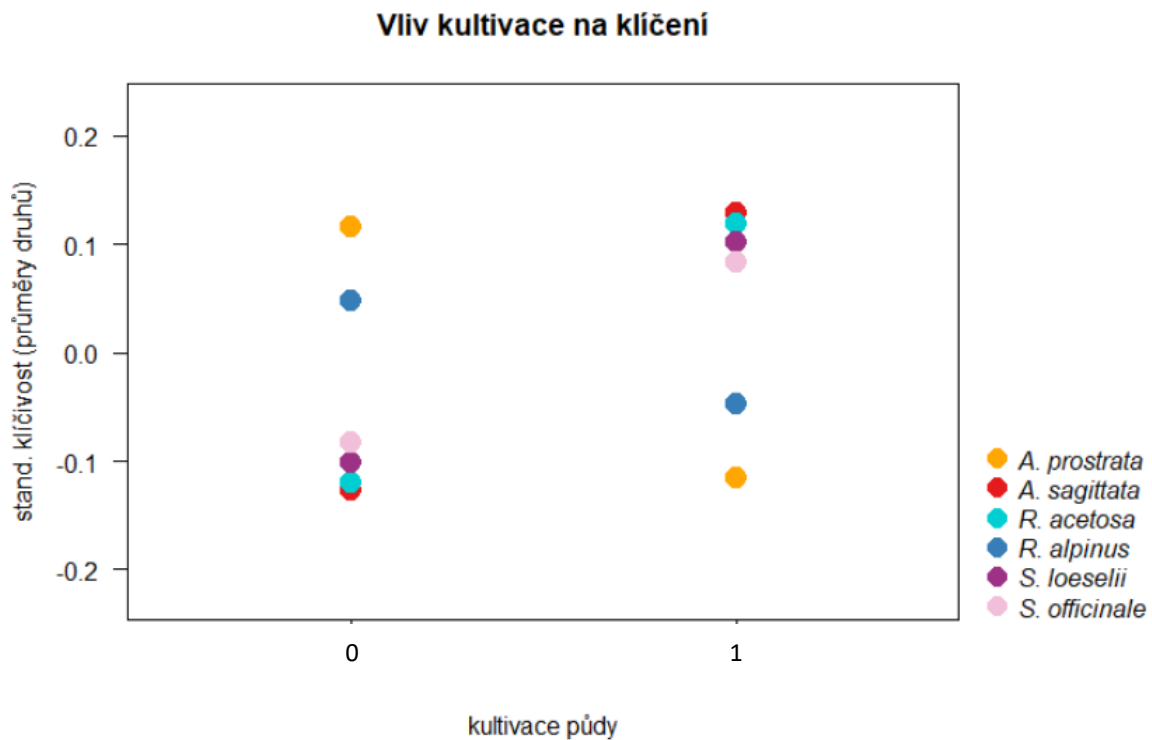
Celková data	Klíčení			Biomasa		RSR	
	DF	F	p	F	p	F	p
treatment	5	<b>19,52</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>18,65</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,69	0,134
kultivace	1	<i>1,82</i>	<i>0,070</i>	<b>31,10</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,85	0,175
treatment : kultivace	5	<b>6,75</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>5,63</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,39	0,225
treatment : invaznost	6	<b>4,90</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,36	0,482	1,29	0,499
kultivace : invaznost	1	0,63	0,255	0,25	0,619	0,60	0,440
treatment : rod	10	<b>2,44</b>	<b>0,004</b>	<b>6,94</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>3,00</b>	<b>0,001</b>
kultivace : rod	4	1,56	0,599	8,12	0,113	0,86	0,600
treatment : kultivace : invaznost	5	<b>7,17</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,99	0,424	1,66	0,141
treatment : kultivace : rod	10	<b>2,95</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,33	0,212	1,19	0,294

Průkazný vliv treatmentu na klíčivost semen je podrobněji vyobrazen v následujícím grafu (Obr. 4). Největší podíl semen vyklíčil v květináčích s inokulačními treatmenty. U většiny druhů je pozorovatelná vzrůstající klíčivost s přibývajícím podílem živé bioty v květináči, výjimku však tvoří treatment obsahující nesterilizovanou půdu. I při případném vynechání variant obsahujících kompletní původní biotu (NS) z celkového modelu vychází efekt treatmentu silně průkazně ( $F=11,97$ ;  $p<0,001$ ).



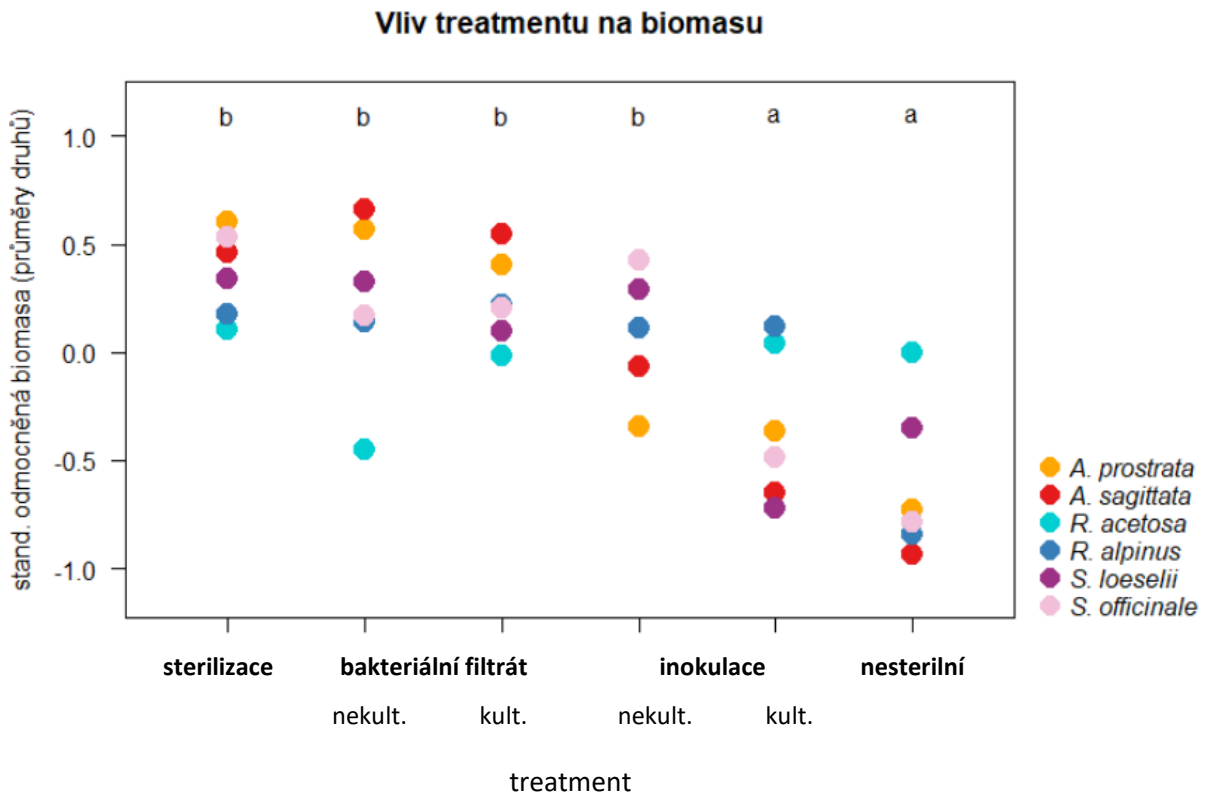
Obrázek 4 – Vliv treatmentu na klíčivost rostlin. Jednotlivé body znázorňují průměrné procento vyklíčených semen pro každý z druhů v daném treatmentu. Treatmenty jsou seřazeny podle předpokládaného obsahu bioty od nejnižšího po nejvyšší.

Marginálně signifikantně vychází efekt kultivace na klíčení (Tab. 4). Větší části pokusných druhů se v kultivované půdě klíčilo lépe než v nekultivované (Obr. 5). Průkaznost vlivu kultivace se mírně zvyšuje při případném vyřazení nesterilního treatmentu ( $F=4,82$ ;  $p=0,028$ ).



Obrázek 5 – Vliv kultivace na klíčení semen. Jednotlivé body znázorňují průměrné procento vyklíčených semen pro každý z druhů v treatmentech založených na nekultivované, resp. kultivované půdě.

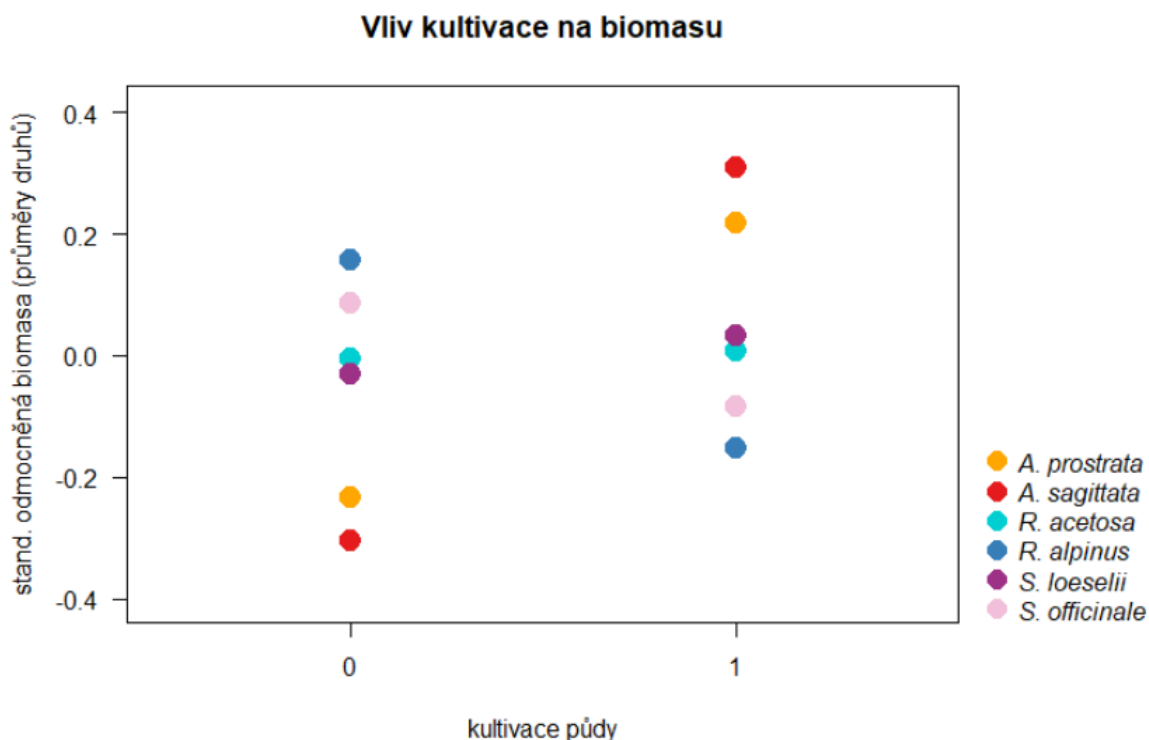
Při porovnání vlivu jednotlivých treatmentů na výslednou biomasu (Obr. 6) lze pozorovat větší výsledný vzrůst rostlin v treatmentech obsahujících menší množství bioty – nejlépe se zpravidla dařilo rostlinám ve sterilizované půdě či půdě s bakteriálním filtrátem. S přibývajícím množstvím bioty v treatmentu se průměrně dosažená biomasa snižuje, nejhůř se dařilo rostlinám ve zcela nesterilizované půdě.



Obrázek 6 - Vliv treatmentu na výslednou biomasu. Jednotlivé body znázorňují průměrnou biomasu pro každý z druhů v daném treatmentu. Treatmenty jsou seřazeny od nejnižšího po nejvyšší předpokládaný obsah bioty.



Vliv kultivace substrátu na biomasu (Obr. 7) vychází z modelu signifikantní (Tab. 4), její účinek však není zcela jednotný. Biomasa je sice v nekultivované půdě mírně vyšší, účinek kultivace se však může projevat u některých druhů více než u jiných. Z druhů zastoupených v hlavním modelu se vliv kultivace projevilo především u zástupců rodu *Atriplex*, kde působil pozitivně. U samostatně analyzovaných zástupců rodu *Cirsium* však měla kultivace dopad negativní (Obr. 14). U zástupců rodu *Rumex* a *Sisymbrium* nebyl účinek kultivace příliš výrazný.

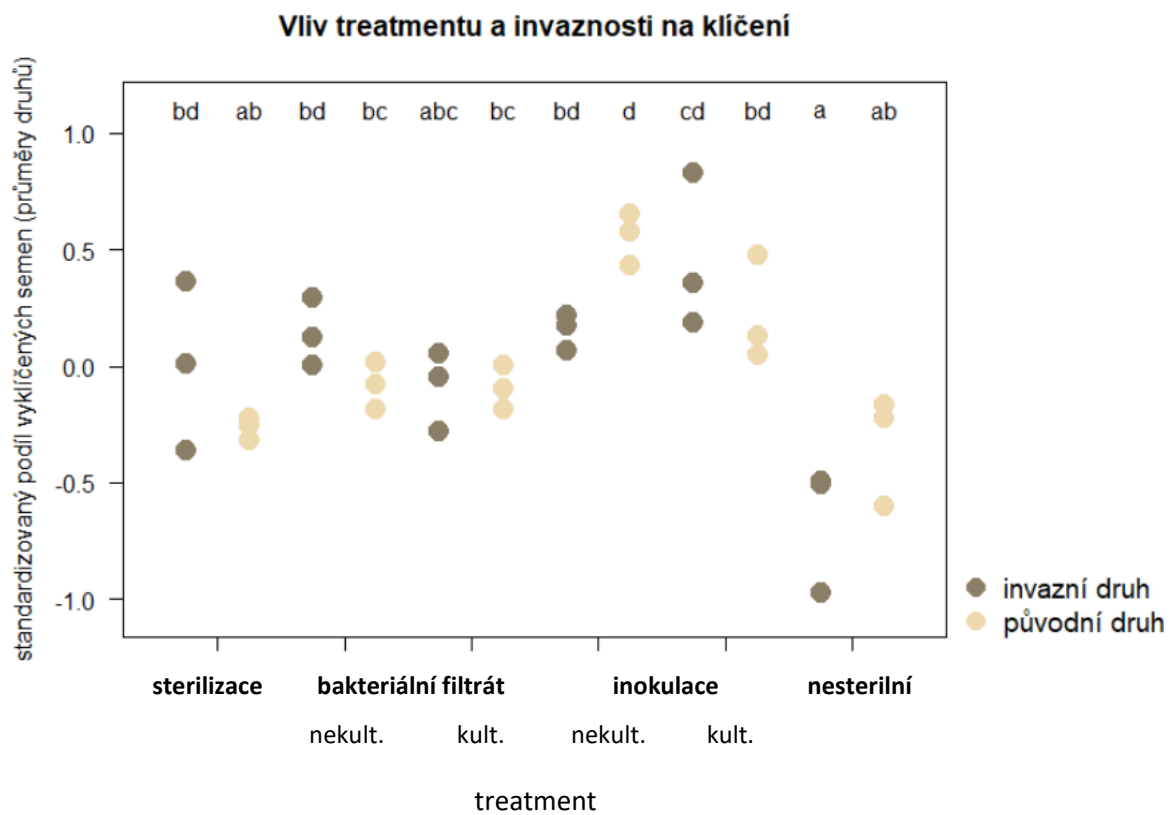


Obrázek 7 – Vliv kultivace na výslednou biomasu; 0 = nekultivovaná půda, 1 = kultivovaná půda. Jednotlivé body znázorňují průměrnou biomasu pro každý z druhů.

V případě odebrání nesterilní varianty vychází vliv treatmentu i kultivace stále silně průkazně (treatment:  $F=10,06$ ,  $p<0,001$ ; kultivace:  $F=43,47$ ,  $p<0,001$ ).

Vlivy treatmentu a kultivace na klíčení i výslednou biomasu byly ve vzájemné interakci (Tab. 4). Grafy zobrazující rozdíly mezi kultivovanými a nekultivovanými variantami treatmentu jsou obsaženy v příloze práce (Příloha 2). V případě klíčení se kultivace projevila negativně v treatmentech s nízkým obsahem bioty, zatímco v treatmentech s vyšším množstvím bioty kultivace spíše pomáhala (Příloha 2a). V případě výsledné biomasy se kultivace projevila ve většině treatmentů pozitivně, negativní výjimkou byl pak treatment s původní biotou, tedy s nejvyšším obsahem bioty (Příloha 2b).

Invazní status rostlin se projevilo jen v interakci s treatmentem v klíčení – invazní rostliny klíčily lépe než ty původní spíše v treatmentech obsahujících nižší množství bioty (Obr. 8).



Obrázek 8 – Vliv treatmentu a invazního statutu na klíčení jednotlivých druhů. Jednotlivé body znázorňují průměrné procento vyklíčených semen jednotlivých druhů.

## 3.2 Výsledky pro jednotlivé dvojice

### 3.2.1 *Atriplex*

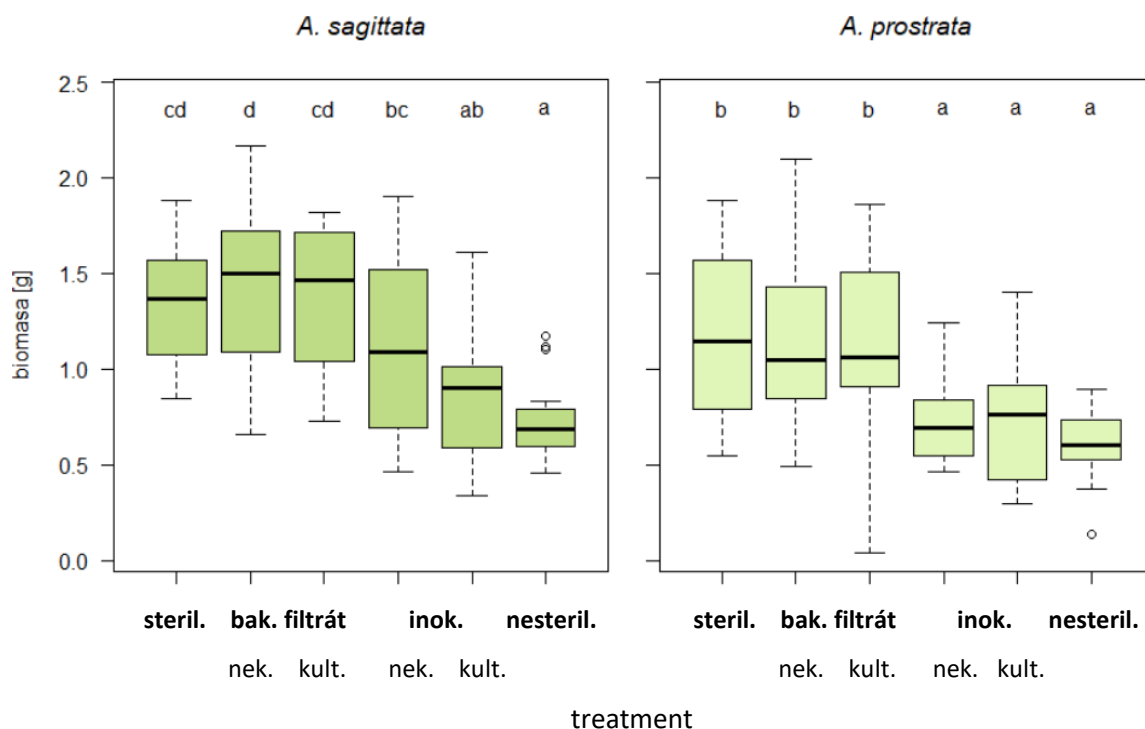
Výsledky modelů vlivu treatmentu, kultivace a druhu v rámci dvojice a kultivovanosti bioty na klíčivost, biomasu a RSR rostlin pro dvojici druhů *Atriplex sagittata* (invazní druh) a *Atriplex prostrata* (původní druh) jsou vyobrazeny v Tabulce 5.

Tabulka 5 – Výsledky modelů pro dvojici rodu *Atriplex*. Průkazné výsledky tučně, marginálně průkazné kurzívou.

<i>Atriplex</i>	Klíčení		Biomasa		RSR		
	DF	F	p	F	p	F	p
treatment	5	<b>4,13</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>24,81</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>5,88</b>	<b>&lt;0,001</b>
kultivace	1	4,79	0,593	<b>34,48</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>4,49</b>	<b>0,036</b>
druh	1	<b>373,8</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>13,34</b>	<b>0,002</b>	<b>50,12</b>	<b>&lt;0,001</b>
treatment : kultivace	5	<b>6,89</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>4,11</b>	<b>0,001</b>	1,75	0,125
treatment : druh	5	<b>2,02</b>	<b>0,006</b>	0,95	0,449	0,66	0,657
kultivace : druh	1	<b>5,22</b>	<b>0,006</b>	0,49	0,484	0,16	0,694
treatment : kultivace : druh	5	<b>8,01</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,04	0,395	1,23	0,296
kultivovanost bioty	1	0,46	0,367	2,04	0,155	<i>3,47</i>	<i>0,064</i>
druh	1	<b>409,19</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>14,04</b>	<b>0,002</b>	<b>32,07</b>	<b>&lt;0,001</b>
kultivovanost bioty : druh	1	<i>2,98</i>	<i>0,084</i>	1,05	0,307	0,13	0,714

Na klíčení semen zástupců rodu *Atriplex* má signifikantní vliv treatment – úspěšnost semen se s přibývajícím množstvím bioty spíše zvyšovala, nejhůř se jim však dařilo ve zcela nesterilní variantě. Mezi treatmentem, kultivací i druhem pokusné rostliny se vyskytly vzájemné interakce.

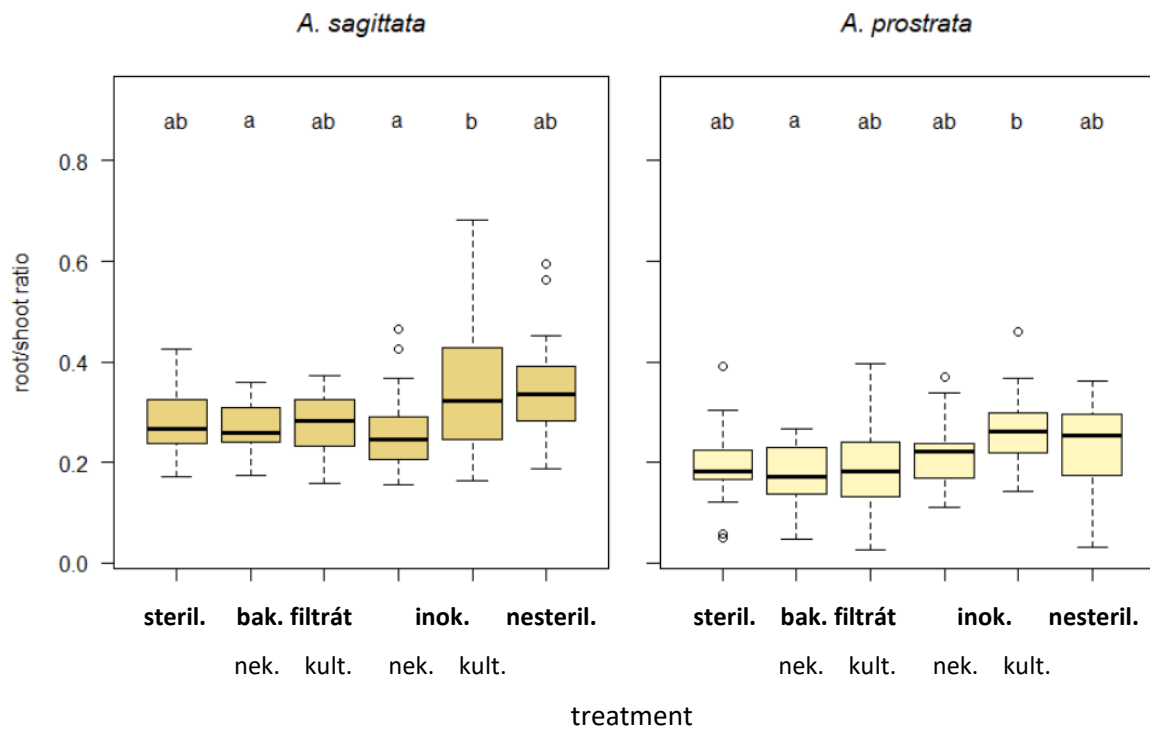
I pro výslednou biomasu rodu *Atriplex* vychází signifikantně vliv treatmentu. Rozdíly mezi jednotlivými treatmenty zobrazuje Obr. 9. S přibývajícím množstvím bioty se biomasa spíše snižuje, treatmentům obsahujícím biotu pouze ve formě filtrátu se navíc dařilo lépe než treatmentům inokulovaným přímo nesterilní půdou. Kultivovanost bioty v treatmentu nehrála roli (Tab. 5).



Obrázek 9 – Vliv treatmentu na výslednou biomasu – *Atriplex*; osa y je pro oba grafy shodná.

Na biomasu měla průkazný vliv i kultivace půdy – kultivovaným rostlinám se dařilo výrazně lépe než nekultivovaným, čímž se rod *Atriplex* liší od ostatních sledovaných rodů (Obr. 7).

Průkazně vyšel u rodu *Atriplex* i vliv treatmentu a kultivace na RSR. Podíl podzemní biomasy je vyšší ve variantách obsahujících kultivovanou půdu. Zároveň má tendenci zvyšovat se s přibývajícím obsahem bioty v květináči, zejména pak té kultivované (Obr. 10).



Obrázek 10 – Vliv treatmentu na RSR – *Atriplex*; osa y je pro oba grafy shodná.

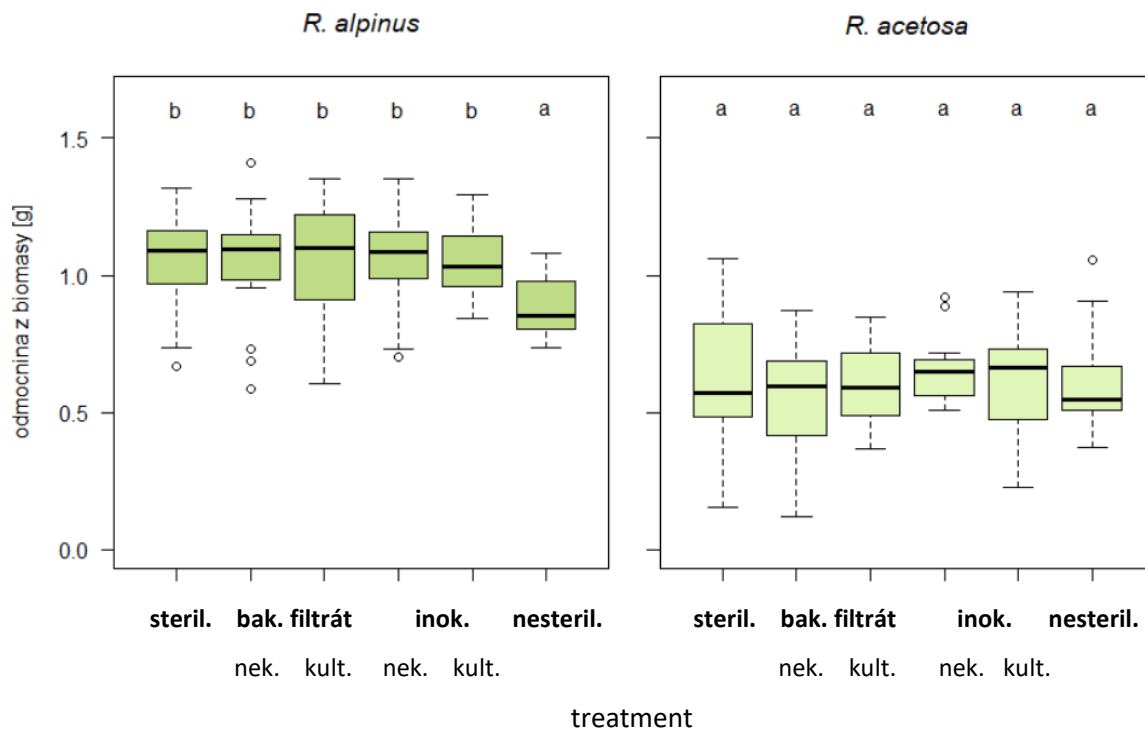
### 3.2.2 Rumex

Výsledky modelů vlivu treatmentu, kultivace a druhu v rámci dvojice a kultivovanosti bioty na klíčivost, biomasu a RSR rostlin pro dvojici druhů *Rumex alpinus* (invazní druh) a *Rumex acetosa* (původní druh) jsou vyobrazeny v Tabulce 6.

Tabulka 6 – Výsledky modelů pro dvojici rodu *Rumex*. Průkazné výsledky tučně, marginálně průkazné kurzívou.

<i>Rumex</i>	Klíčení			Biomasa		RSR	
	DF	F	p	F	p	F	p
treatment	5	<b>1,36</b>	<b>0,009</b>	<b>2,38</b>	<b>0,041</b>	<b>4,72</b>	<b>&lt;0,001</b>
kultivace	1	0,99	0,331	<i>3,02</i>	<i>0,084</i>	0,10	0,756
druh	1	<b>154,5</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>71,30</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>101,04</b>	<b>&lt;0,001</b>
treatment : kultivace	5	1,26	0,292	0,93	0,462	<i>2,04</i>	<i>0,075</i>
treatment : druh	5	1,41	0,224	<b>2,77</b>	<b>0,020</b>	0,32	0,902
kultivace : druh	1	1,65	0,201	1,16	0,282	0,01	0,931
treatment : kultivace : druh	5	1,33	0,226	1,02	0,405	0,93	0,462
kultivovanost bioty	1	1,17	0,584	0,08	0,778	<b>4,19</b>	<b>0,042</b>
druh	1	<b>119,73</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>72,57</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>99,76</b>	<b>&lt;0,001</b>
kultivovanost bioty : druh	1	2,73	0,097	0,88	0,350	0,54	0,464

Vliv treatmentu na klíčení je průkazný, vzhledem k malému množství zasazovaných semen však obtížně více popsitelný. Vliv treatmentu na biomasu je průkazný jen slabě, především u *R. alpinus* se negativně projevuje v treatmentu se zcela nesterilizovanou půdou (Obr.11).



Obrázek 11 – Vliv treatmentu na výslednou biomasu – Rumex, osa y je pro oba grafy shodná.

Zvyšující se RSR při stoupajícím obsahu bioty je pozorovatelné opět u *R. alpinus*. Marginálně průkazný je u RSR vliv kultivovanosti bioty v treatmentu: v treatmentech obsahujících kultivovanou biotu investovaly zejména rostliny zejména *R. acetosa* do kořenové části více než rostliny v treatmentech s nekultivovanou biotou.

### 3.2.3 *Sisymbrium*

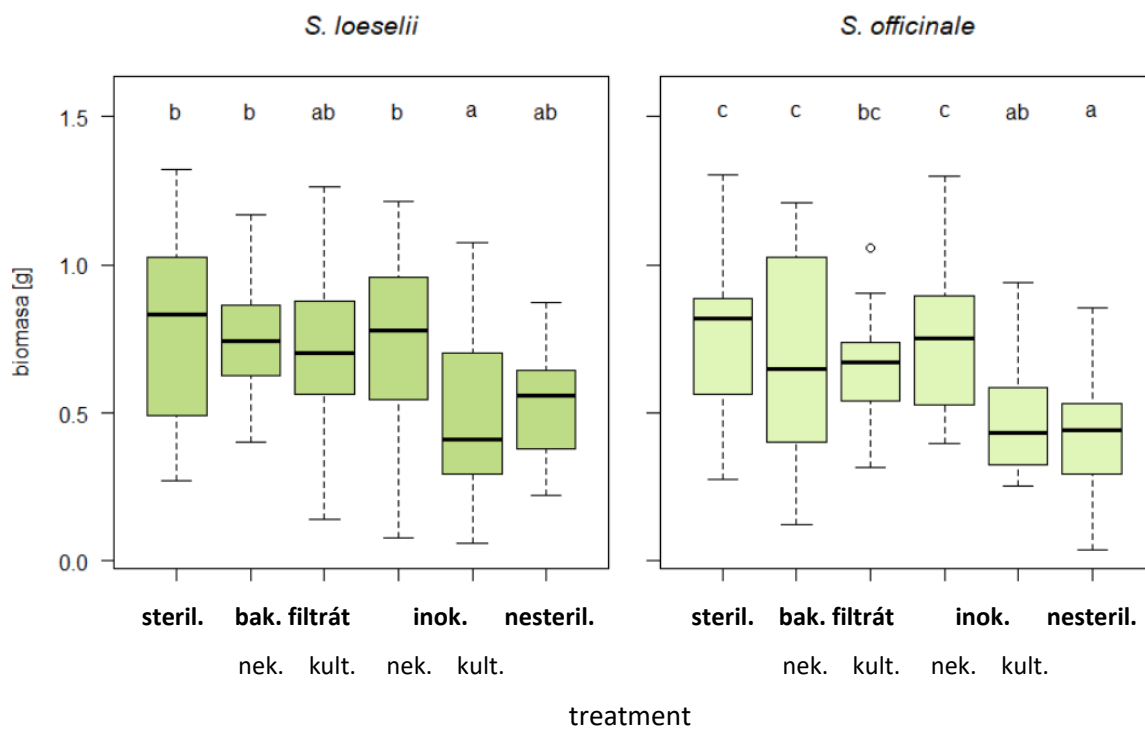
Výsledky modelů vlivu treatmentu, kultivace a druhu v rámci dvojice a kultivovanosti bioty na klíčivost, biomasu a RSR rostlin pro dvojici druhů *Sisymbrium loeselii* (invazní druh) a *Sisymbrium officinale* (původní druh) shrnuje Tabulka 7.

Tabulka 7 – Výsledky modelů pro dvojici rodu *Sisymbrium*. Průkazné výsledky tučně, marginálně průkazné kurzívou.

<i>Sisymbrium</i>	DF	Klíčení		Biomasa		RSR	
		F	p	F	p	F	p
treatment	5	<b>3,55</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>12,22</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>2,37</b>	<b>0,042</b>
kultivace	1	2,22	0,079	0,01	0,904	0,04	0,850
druh	1	2,05	0,136	0,28	0,606	<b>6,00</b>	<b>0,025</b>
treatment : kultivace	5	<b>2,94</b>	<b>0,008</b>	<b>2,76</b>	<b>0,020</b>	0,51	0,771
treatment : druh	5	1,99	0,056	0,35	0,879	0,48	0,794
kultivace : druh	1	0,05	0,802	0,53	0,468	0,37	0,541
treatment : kultivace : druh	5	<b>3,53</b>	<b>0,003</b>	0,39	0,858	1,44	0,211
kultivovanost bioty	1	1,92	0,160	<b>16,00</b>	<b>&lt;0,001</b>	2,98	0,086
druh	1	<b>6,72</b>	<b>0,014</b>	0,19	0,67	4,40	0,051
kultivovanost bioty : druh	1	1,22	0,268	0,19	0,82	0,41	0,521



Na klíčení zástupců rodu *Sisymbrium* má marginálně signifikantní vliv kultivace: zejména u druhu *S. officinale* se lépe dařilo rostlinám v nekultivané půdě. Vliv treatmentu na klíčení je vzhledem k malému počtu klíčících semen obtížně popsatelný. Ani v marginálně průkazném vlivu treatmentu na RSR nebyly zpozorovány žádné snadno popsatelné trendy. Vliv treatmentu je nicméně silně průkazný i u dosažené biomasy: až na výjimky byl pozorován negativní vliv obsažené bioty na růst rostliny (Obr. 12). Kultivovaná biota obsažená v treatmentu pak měla na biomasu průkazně negativnější vliv než biota nekultivaná.



Obrázek 12 – Vliv treatmentu na výslednou biomasu – *Sisymbrium*, osa y je pro oba grafy shodná.

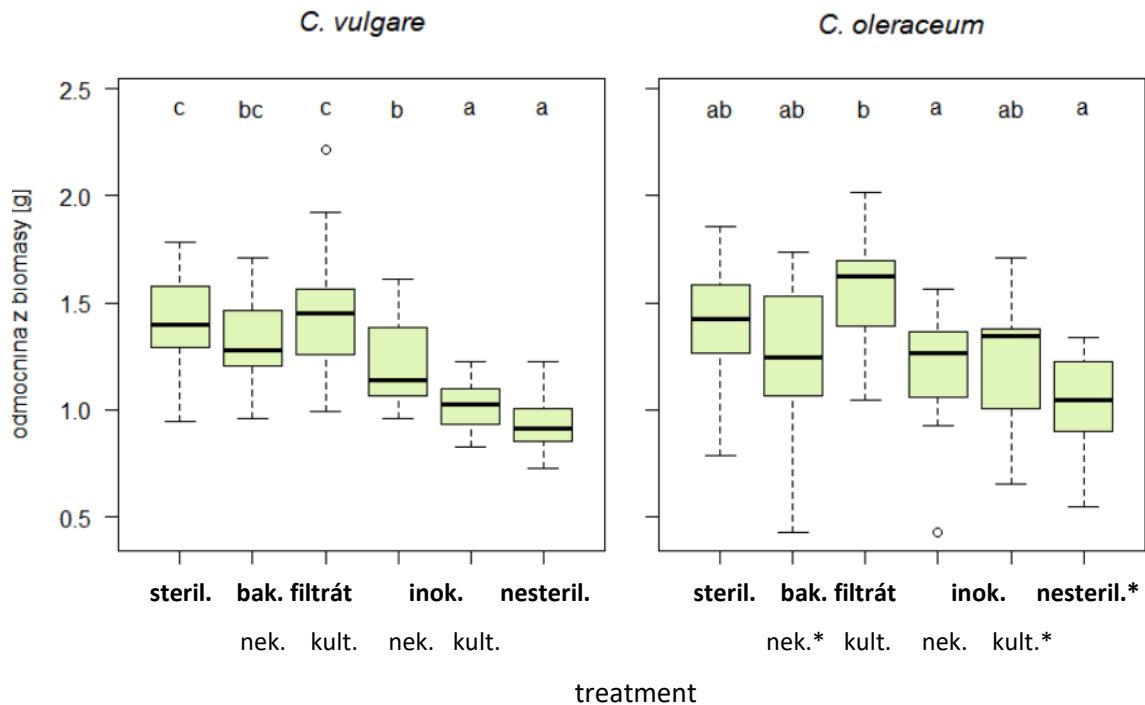
### 3.2.4 *Cirsium*

V případě rodu *Cirsium* se jedná o dva původní druhy české květeny. Kvůli nízké úspěšnosti klíčení druhu *C. oleraceum* byl získán výrazně nevyrovnaný počet pozorování – oproti 119 květináčům u *C. vulgare* dorostla alespoň jedna rostlina *C. oleraceum* pouze v 63 květináčích, nejnižší počet květináčů jedné varianty kultivace+treatmentu byl 3 (varianta kultivovaná nesterilní půda), nejnižší počet květináčů jednoho treatmentu byl 8 (treatmenty s nízkým počtem pozorování označeny v grafech (Obr. 13 a 15) hvězdičkou). Výsledky modelů vlivu treatmentu, kultivace a druhu v rámci dvojice a kultivovanosti bioty na klíčivost, biomasu a RSR *C. vulgare* a *C. oleraceum* zobrazuje Tabulka 8.

Tabulka 8 – Výsledky modelů pro dvojici rodu *Cirsium*. Průkazné výsledky tučně, marginálně průkazné kurzívou.

<i>Cirsium</i>	Klíčení			Biomasa		RSR	
	DF	F	p	F	p	F	p
treatment	5	0,82	0,666	<b>22,05</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>14,59</b>	<b>&lt;0,001</b>
kultivace	1	0,67	0,789	<b>24,32</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,14	0,288
druh	1	<b>349,5</b>	<b>&lt;0,001</b>	0,54	0,476	<b>38,77</b>	<b>&lt;0,001</b>
treatment : kultivace	5	<b>3,05</b>	<b>0,007</b>	1,53	0,184	<i>2,14</i>	<i>0,064</i>
treatment : druh	5	<b>4,00</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,49	0,196	1,49	0,198
kultivace : druh	1	<i>2,70</i>	<i>0,09</i>	0,19	0,666	<i>3,70</i>	<i>0,056</i>
treatment : kultivace : druh	5	1,29	0,260	1,88	0,101	<b>2,43</b>	<b>0,038</b>
kultivovanost bioty	1	1,33	0,131	2,48	0,118	0,06	0,811
druh	1	<b>352,11</b>	<b>&lt;0,001</b>	1,89	0,171	<b>41,13</b>	<b>&lt;0,001</b>
kultivovanost bioty : druh	1	1,61	0,203	<b>4,40</b>	<b>0,038</b>	<i>3,68</i>	<i>0,057</i>

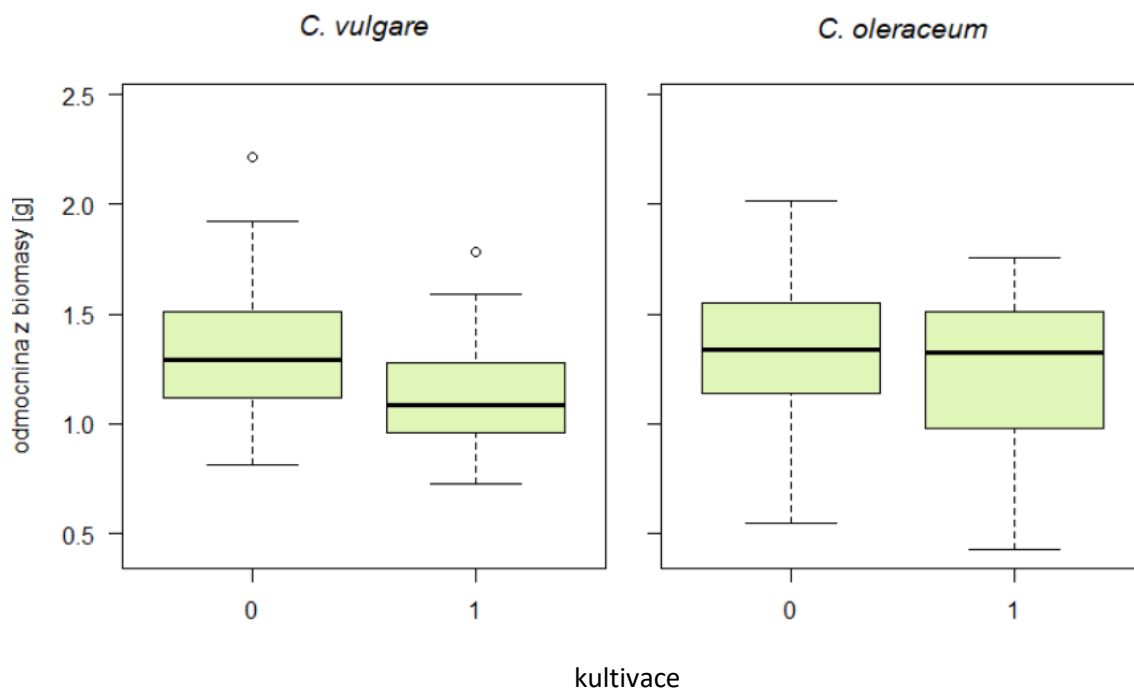
I u rodu *Cirsium* lze pozorovat průkazný vliv treatmentu na biomasu rostlin. Biomasa opět klesá se zvyšujícím se obsahem půdní bioty (Obr. 13). Tomuto trendu se však (zejména u *C. oleraceum*) vymykají treatmenty bakteriálního filtrátu.



Obrázek 13 – Vliv treatmentu na výslednou biomasu – *Cirsium*; osa y je pro oba grafy shodná.

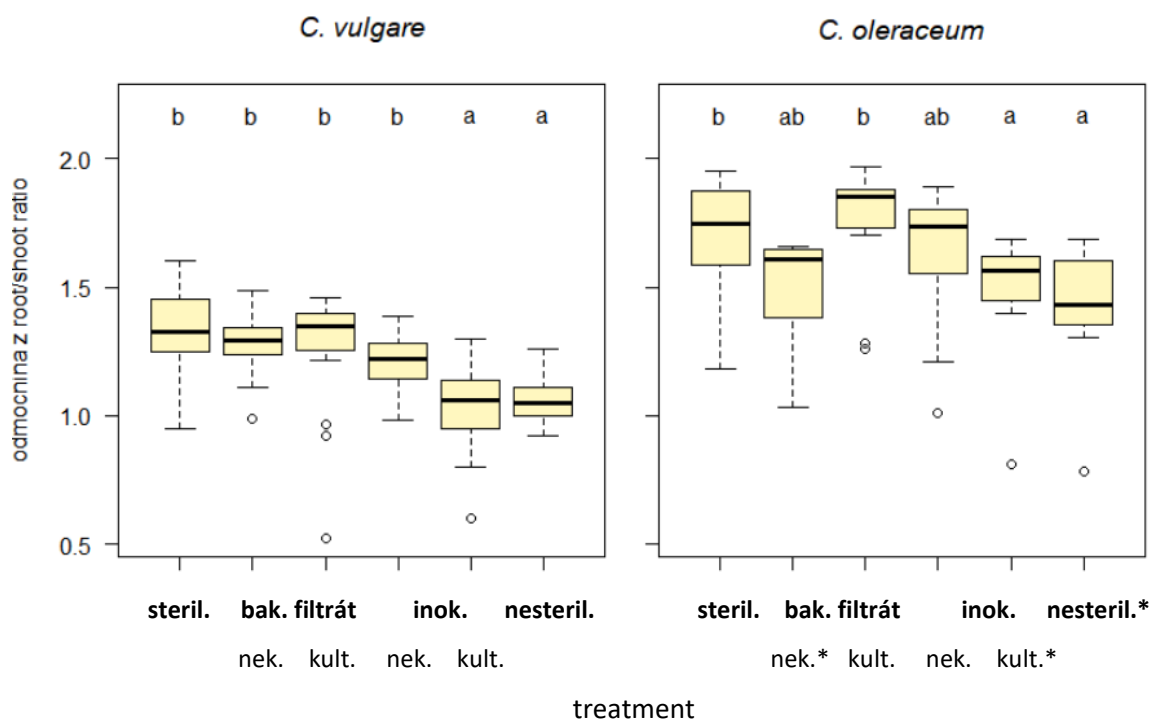
\* – nízký počet pozorování, méně než 10 pro treatment

Také průkazný, negativní vliv na výslednou biomasu měla obzvláště u *C. vulgare* kultivace půdy (Obr. 14). Kultivovanost živé bioty v treatmentu byla v interakci s druhem; samostatný model pro *C. oleraceum* ukázal marginálně průkazně ( $F = 3.63$ ,  $p = 0.064$ ) protichůdný trend než sterilní složka půdy – kultivovaná živá biota prospívala rostlině více než nekultivovaná (efekt viditelný i na Obr. 13).



Obrázek 14 – Vliv kultivace na výslednou biomasu – *Cirsium*; osa y je pro oba grafy shodná.

Treatment se průkazně projevil i u RSR: podíl kořenové části rostliny se stoupajícím obsahem bioty klesal. Výjimku pak tvořily zejména u *C. oleraceum* treatmenty bakteriálního filtrátu. (Obr.15)



Obrázek 15 – Vliv treatmentu na RSR – *Cirsium*; osa y je pro oba grafy shodná.

\* – nízký počet pozorování, méně než 10 pro treatment

## 4 Diskuse

### 4.1 Diskuse metodiky

#### 4.1.1 Metodika výzkumu PSF

Pro můj výzkum byly použity dvojice rostlin vždy stejného rodu, aby bylo dosaženo jejich co největší fylogenetické příbuznosti – blízké příbuzné druhy reagují na změny půdních podmínek a v PSF podobně (Brandt et al. 2009; Munzbergova a Surinova 2015). Při porovnávání invazních a neinvazních druhů mohou být jako protiváha invazních rostlin použity neinvazní naturalizované rostliny (Aldorfova et al. 2020; Mandak 2003). V mém pokusu byly pro srovnání s invazními použity rostliny původní (Klironomos 2002; Meisner et al. 2014; Perkins a Nowak 2013). Řada předchozích studií zabývajících se porovnáním působení PSF mezi invazními a původními rostlinami běžně jako původní druh využívá i druhy na daném území poměrně vzácné. Efekt vysvětlovaný invazním statutem rostliny však přitom může ve skutečnosti být spíše efektem obecné schopnosti rostliny prosadit se v porostu. Rostliny v rámci zkoumaného rodu proto byly v mém pokusu vybírány s ohledem na svou schopnost dominance v porostu (podle dat z České fytoocenologické databáze, převzatých z Pladias.cz). PSF může fungovat rozdílně pro druhy různých stadií sukcese (Kardol et al. 2006), proto jsem se snažila přihlížet i k co největší podobnosti životních strategií rostlin.

Dopady PSF je také třeba vnímat v kontextu vegetačního složení daného stanoviště a lokální míry kompetice. Efekt PSF a kompetice spolu navíc mohou vzájemně interagovat (Kardol et al. 2007). Silně kompetiční prostředí může vliv PSF u dané rostliny utlumit či eliminovat (Casper a Castelli 2007; Crawford a Knight 2017), případně měnit působení PSF v čase (Bezemer et al. 2018). Větší vliv PSF lze předpokládat v počátečních stadiích sukcese, kdy ještě není kompetice tak silná (Crawford a Knight 2017; Ehrenfeld et al. 2005). Relativní důležitost PSF se tedy mění v závislosti na druhovém složení sousedících rostlin a jejich hustotě (Lekberg et al. 2018). Já se ve svém výzkumu věnuji pouze vnitrodruhové zpětné vazbě, a možnost vlivu kompetice byla minimalizována, aby byly v pokusu pozorovatelné rozdíly způsobené pouze různým složením půdní bioty.

Skleníkovým experimentům věnujících se PSF je mnohdy vytýkáno jejich „odtržení“ od polních podmínek. Skleníkové pokusy typicky zahrnují jen velmi zúžené vlivy prostředí a nemohou tak zachytit v plné šíři všechny možné interakce, které se mezi rostlinami a půdou odehrávají v polních podmínkách. Efekty PSF mohou v kontrolovaných podmínkách vycházet silněji (Kulmatiski et al. 2008) a poznatky získané ze skleníkových pokusů se od těch získaných v polních podmínkách mohou lišit

(Callaway et al. 2004a) nebo se je nemusí dařit zopakovat (Schittko et al. 2016). Skleníkové pokusy jsou však asi jediným přístupem, který umožňuje odfiltrvat jednotlivé složky působení PSF v kontrolovaném experimentu, a proto byly zvoleny i pro výzkum, který je předmětem této práce.

Můj výzkum si klade za cíl odlišit vlivy jednotlivých složek půdy – odlišit abiotické a biotické a v rámci biotických pak odlišit vliv mikroskopické bioty od vlivu větších organismů. Pro tento účel je půda pro většinu treatmentů sterilizována (Van der Putten et al. 1993) a půdní biota je k ní přidávána buď ve formě nesterilní půdy, nebo ve formě mikrobiálního inokula (Bever 1994). Oddělení působení některých složek půdní bioty se podobným způsobem použili např. Kardol (2007), Callaway (2004b, 2011) či Wang (2019). Mnou použitá metodika umožňuje porovnat působení samotné přefiltrované mikrobioty s biotou včetně organismů větších rozměrů. Neumožňuje však bližší identifikaci jednotlivých organismů či konkrétnějších skupin organismů tvořících půdní biotu.

#### 4.1.2 Průběh pokusu

Snaha vybrat porovnávané pokusné druhy tak, aby si byly fylogeneticky co nejpříbuznější a vzájemně co nejpodobnější co do své ekologie i fyziogonomie, narazila na relativní nedostatek vhodných pokusných druhů, obtížnou získatelnost dostatečného množství jejich semen, případně na přílišnou komplikovanost jejich uchování. Byla jsem tak nucena přistoupit i k akceptaci druhů, které zcela nesplňují původní zadání. Druh *Atriplex sagittata* je sice označován za invazní, jedná se však o archeofyt, čímž se vymyká klasickým invazním druhům, které jsou typicky neofyty. Semena původně zamýšleného druhu *Rumex conglomeratus* byla prodejcem semen nahrazena semeny *Rumex acetosa*, kterážto skutečnost byla zjištěna až po vyklíčení rostlin v rámci pokusu – *R. acetosa* se však od svého pokusného protějšku, druhu *R. alpinus*, značně liší svými ekologickými podmínkami (data o vlastnostech druhů převzata z databáze Pladias). K chybě při sběru semen došlo i u původně plánovaného druhu *Cirsium arvense*, namísto něhož byla omylem nasbírána semena druhu *Cirsium vulgare*. Ten nicméně v ČR invazní není a nemohl proto být použit pro porovnávání a celkový model. Vzhledem k tomu, že tato chyba byla odhalena až krátce před odevzdáním této práce, výsledky pro rod *Cirsium* byly v práci zachovány alespoň jako samostatně stojící data, nezasahující do hlavních modelů. Data pro druh *C. vulgare* mohou mít smysl v kontextu jeho celosvětového rozšíření – projevuje se totiž jako invazní rostlina na území severní Ameriky (Sieg et al. 2003).

Během pokusu byly podle očekávání mezi některými druhy v rámci pokusných dvojic pozorovány výrazné vizuální rozdíly. V pokusných květináčích, které expanzivnost rostlin svým objemem regulovaly, dosahovaly srovnatelného vzrůstu druhy dvojic rodů *Sisymbrium* a *Atriplex*, zástupci rodů *Rumex* a *Cirsium* však byli svým vzrůstem i vzhledem vůči svým protějškům výrazně rozdílní. Rozdíly

mezi druhy v rámci dvojice právě vzhledem k metodice výběru druhů nebylo možno přisuzovat pouze invaznímu statutu rostlin a jednalo se spíše o variabilitu, kterou bylo vhodné v celkových modelech odfiltrovat jako působení náhodného faktoru.

Schopnost metodiky najít rozdíly mezi invazními a původními druhy ztěžuje i mírně problematická definice invazního statutu rostliny, která je vzhledem k různorodým strategiím rostlin a obtížně posouditelné hranici přechodu od naturalizovanosti k invaznosti pochopitelně vymezena uměle. Nenabízí se však metodika umožňující lepší uchopení problému než využití invazního statutu podle stávajícího seznamu nepůvodní flóry ČR (Pysek et al. 2012).

Objem z pokusu získaných dat výrazně snížila obecně nízká úspěšnost klíčení pokusných druhů ve druhé, testovací fázi pokusu. V první, kultivační fázi pokusu vyklíčilo velmi úspěšně a do sklizně dorostlo všech 16 pokusných druhů. Testovací fáze tak byla založena pro všech 8 pokusných dvojic druhů. Rostliny druhů *Heracleum sphondylium*, *Angelica archangelica*, *Angelica sylvestris* a *Bidens frondosus* však ve skleníku vyklíčily jen v jednotkách květináčů, zástupci rodu *Erigeron* pak nevyklíčily vůbec. Pro výslednou sklizeň pokusu tak zbyla pouze polovina původně zamýšlených dvojic. Mezi nevyklíčenými druhy navíc byla i většina z druhů schopných navazování mykorhizní symbiózu (Wang a Qiu 2006) a pro pokus tak zůstaly s výjimkou nekomplementární dvojice rodu *Cirsium* samé rody nemykorhizní (*Sisymbrium*, *Atriplex*) či mykorhizní pouze fakultativně (*Rumex*). Nízká úspěšnost klíčení pokusných rostlin mohla být způsobena nedostatečnou dobou stratifikace některých semen. Dalším faktorem mohla být roční doba – zatímco kultivační fáze probíhala na jaře, testovací fáze pokusu byla zakládána koncem září a začátkem října. Doba denního světla ve skleníku byla prodlužována umělým dosvěcováním, nemusela však být pro klíčení semen dostatečným impulsem. Ve druhé sezóně se navíc ve skleníku vyskytlo větší množství smutnic. Dospělci byli vychytávání pomocí lepoých lapačů, proti larvám však vzhledem k povaze pokusu nemohl být proveden žádný zásah, a ty tak mohly likvidovat klíčící rostlinky. Dopad škůdců byl pozorován i na prospívání řady semenáčků přeživších rostlin. Při následném protrhávání přebytečných rostlin v květináčích byly ponechány ty z rostlin, které se zdály být v nejlepší kondici.

Dalším z faktorů, který mohl ovlivnit klíčení a prospívání rostlin v pokusu, byla úroveň zavlažování. Rostliny byly z hlediska vodního režimu udržovány v trvalém dostatku, což mohlo některé druhy zvýhodňovat oproti jiným (Aldorfova a Munzbergova 2019), případně měnit význam interakcí rostliny s půdou – dosavadní pokusy zaznamenaly snížení vlivu PSF v podmínkách sucha (Fry et al. 2018) či interakci aktivity půdní bioty a dostupnosti živin s úrovní zavlažování (Valliere a Allen 2016). Ve vlhkém prostředí se může zvyšovat aktivita půdních patogenů (Bennett a Klironomos 2018). V tom, zda je ve vlhku feedback negativnější či pozitivnější, se však provedené výzkumy zcela

neshodují. Množství vody, kterým byly rostliny v pokusu zavlažovány, se také mohlo mírně lišit podle umístění konkrétní rostliny ve skleníku – tato nerovnost by však měla být v modelech odfiltrována náhodným faktorem hromada, na jehož základě byly vytvořeny bloky, do kterých byly rostliny ve skleníku umisťovány a které byly zalévány srovnatelně.

Z treatmentů půdy použitých v pokusu metodicky vybočuje treatment nesterilizované půdy – jako jediný totiž neobsahuje z většiny radiačně sterilizovanou půdu (ostatní použité treatmenty jsou sterilizovanou půdou tvořeny z 90–100 %). Sterilizace půdy však může měnit fyzikálně-chemické podmínky v půdě (Mahmood et al. 2014; McNamara et al. 2003), a nesterilizované varianty se tak od sterilizovaných mohou výrazně lišit nižší dostupností obsažených živin (Troelstra et al. 2001). Analýza chemického složení sterilizované a nesterilizované půdy použité v testovací fázi pokusu bohužel není k dispozici. Celkové modely proto byly alespoň přepočítány i na základě dat nezahrnujících nesterilní varianty, výsledky modelů vyřazení treatmentu prakticky neovlivnilo (výrazněji se neměnila průkaznost výsledků). Na možný nižší obsah dostupných živin v nesterilních treatmentech je nicméně při interpretaci dat potřeba brát ohled.

Výpovědní hodnota dat o klíčivosti druhů byla ovlivněna nízkým počtem semen zasazovaných do jednotlivých květináčů (5 v první sezóně, 9 ve druhé sezóně), vzhledem k malému rozptylu hodnot počtů vyklíčených semen pak byly rozdíly mezi jednotlivými variantami obtížně rozlišitelné.

Poměrně nevýrazný vliv kultivace u některých druhů mohlo mít na svědomí nedostatečné vyčerpání živin v květináči, ačkoliv délka trvání kultivace (12 týdnů od vyklíčení) byla zvolena v souladu s obdobnými pokusy (Aldorfova et al. 2020; Van Grunsven et al. 2007; Voorde et al. 2012). Podle výzkumu Lepinay (2018) by i nižší počet týdnů kultivace měl dělat v abiotickém složení půdy výrazné rozdíly. Stejný objem květináčů jako můj pokus použili například Schradin a Cipollini (2012), změny v chemických vlastnostech půdy však ukazovaly i pokusy s většími objemy květináčů (Burns 2004).

## 4.2 Diskuse výsledků

Cílem tohoto výzkumu bylo porovnat, jak působí na klíčení, výslednou biomasu a RSR vybraných pokusných rostlin rozdílné biotické a abiotické složení substrátu: O vlivu půdní bioty vypovídá proměnná *treatment*, jejíž hladiny se liší podle obsahu a složení bioty. Vliv kultivace – tedy změn v půdě, které rostliny zapříčinily v první fázi pokusu – ukazuje *kultivace* (abiotický aspekt) a *kultivovanost bioty* (biotický aspekt). Dalším cílem bylo zjistit, zda a jak se tyto vlivy liší mezi invazními a neinvazními druhy rostlin v rámci příbuzných párů.



Efekt změn v půdě na klíčení, biomasu i RSR sledovaných rostlin se na základě získaných dat ukazuje být silně druhově specifickým – téměř všechny signifikantní výsledky hlavních efektů v celkovém modelu jsou doprovázeny interakcemi daných efektů s rodem sledovaných rostlin, v rámci sledovaných dvojic pak hraje významnou roli efekt druhu. Rozdíly mezi invazním a neinvazním druhem se rovněž liší mezi jednotlivými sledovanými rody. Podobnou druhovou specificitu PSF, vysvětlující chování rostlin mnohdy lépe než sledované prediktory, pozorovali dříve např. Bezemer (2006), Perkins a Nowak (2013) či Majewska (2018).

#### 4.2.1 Vliv kultivace a kultivovanosti bioty

Vliv změn v půdě způsobených kultivací půdy byl sledován na proměnných kultivace (kultivace většiny objemové hmoty půdy v květináči, typicky sterilizované) a kultivovanost bioty (kultivace půdy, z níž pocházela živá biota, která byla v dané variantě obsažena). Mnou použitá proměnná kultivace tak ukazuje především vliv změn v dostupnosti živin, oproti tomu změny v kultivovanost bioty ukazují vliv změn v biotické složce půdy. Dohromady tvoří obraz toho, jak moc a jakým způsobem (zda pozitivním či negativním) se u rostlin sledovaných v pokusu projevil PSF.

Kultivace většinové (typicky sterilizované) části půdy měla průkazný vliv na výslednou biomasu pokusných rostlin. Jak je však vidno z interakce kultivace s rodem i z Obr.7, vliv kultivace na biomasu se projevil pouze u některých druhů, a směr jeho působení se mezi nimi značně lišil. V dílčích modelech se vliv kultivace signifikantně projevil u rodů *Cirsium* a *Atriplex*. Pro rod *Cirsium* vyšel vliv kultivace negativní, zejména pak pro rod *C. vulgare*. V tomto případě by se tedy dalo očekávat, že rostliny v kultivační fázi vyčerpaly významné množství živin, čímž byla další generace v totožné půdě znevýhodněna. Jedním z důvodů, proč se efekt vysvětlitelný vyčerpáním živin objevuje pouze u rodu *Cirsium*, může být statná konstituce jeho zástupců (Kutakova et al. 2020) – zejména rostliny *C. vulgare* dosahovaly v kultivační i testovací fázi pokusu nejvyšších, resp. téměř nejvyšších dosažených hmotností výsledné biomasy (viz Tab. 3). Na základě vysoké naměřené biomasy lze předpokládat, že *C. vulgare* a *C. oleraceum* také vyčerpaly z půdy největší množství dostupných živin, konkrétní data o změnách v obsahu živin v půdě během kultivační fáze pokusu, sbíraná pro účely práce V. Hanzelkové, však prozatím nejsou k dispozici. Vliv kultivace na živou biotu naopak u páru rodu *Cirsium* neměl výraznější efekt, pozitivní vliv kultivované bioty na biomasu vyšel pouze marginálně signifikantně pro rod *C. oleraceum*, kde významnější reakce na změny v půdní biotě mohla souviset s větším objemem kořenového systému u tohoto druhu.

Pro rod *Atriplex* vyšel vliv kultivace opět signifikantně, v tomto případě se však rostlinám v kultivované půdě dařilo lépe než rostlinám v půdě nekultivované. Efekt kultivovanosti bioty se

v případě rodu *Atriplex* neprojevil, což může znamenat, že v daném případě měla na pozitivní PSF vliv především abiotická složka půdy. Kultivované varianty mohly po kultivační fázi obsahovat vyšší množství bioty, která byla sterilizací přeměněna na snadno dostupný zdroj živin, a stát se tak navzdory čerpání živin rostlinou v první fázi nutričně bohatšími. V případě tohoto vysvětlení je však s podivem, že by se rozdíl v množství obsažené bioty před sterilizací nějak neprojevil i ve druhé fázi pokusu, kde vliv rozdílu kultivovanosti živé bioty nebyl průkazný (Tab. 5).

Zatímco u rodů *Atriplex* a *Cirsium* data vypovídají o vyšším podílu abiotických složek na PSF, rod *Sisymbrium* ukázal opačný trend – zatímco kultivace půdy z abiotického hlediska nehrála vliv, průkazně na biomasu rostlin působila kultivovanost živé složky půdy. Rostliny v květináčích treatmentů obsahujících kultivovanou biotu si vedly výrazně hůře než ty s biotou nekultivovanou (Obr.12). *Sisymbrium* tak pravděpodobně svým růstem podporuje především množení negativně působících organismů. Tento efekt je patrný zejména u treatmentu inokulace nesterilní půdou, negativní efekt tedy pravděpodobně nelze přisoudit jen patogenům, ale také větším organismům, které se v dané variantě vyskytovaly navíc oproti variantě bakteriálního filtrátu. Na celkově negativní působení bioty může mít vliv i fakt, že *Sisymbrium* nenavazuje mykorrhizní symbiózu, jejíž benefity by jinak vliv parazitických či herbivorních organismů mohly tlumit (Hooker et al. 1994; Jung et al. 2012).

Vliv kultivace na klíčení pokusných rostlin vyšel v hlavním modelu pouze marginálně průkazně a působil opět protichůdně: čtyřem z pokusných druhů se v kultivované půdě dařilo lépe, na dva (*A. prostrata*, *R. alpinus*) působila kultivace negativně. Efekt kultivace se tak odvíjel spíše od konkrétního druhu než rodu či invazního statutu. Ani kultivovanost bioty neměla na žádný z druhů průkazný vliv. Výzkumů věnujících se vlivu PSF právě na klíčení rostlin zatím není mnoho. Podle studie Aldorfové et al. (2020), porovnávající velké množství invazních a naturalizovaných druhů, klíčí invazní rostliny ve vlastní kultivované půdě obecně lépe, další výzkumy na invazních rostlinách jejich pozorování podporují (Jordan et al. 2008) i vyvracejí (Beckstead a Parker 2003; de la Pena et al. 2010), podobně jako můj pokus však sledují pouze nízký počet druhů.

Vliv kultivace půdy, a tedy v podstatě vnitrodruhového PSF, se každopádně projevoval značně rodově specificky. I proto shledávám rozumným design pokusu porovnávající mezi sebou invazní a neinvazní rostliny, které jsou si navzájem blízké příbuzné, což umožňuje alespoň do určité míry odfiltrovat variabilitu danou fylogeneticky (Munzbergova a Surinova 2015).

#### 4.2.2 Vliv treatmentu

V pokusu bylo použito 6 treatmentů – nesterilní půda, sterilní půda inokulovaná nesterilní půdou (kultivovanou/nekultivovanou), sterilní půda inokulovaná bakteriálním filtrátem z nesterilní půdy (kultivované/nekultivované) a sterilní půda. Účelem těchto treatmentů bylo odlišit působení různého složení půdní bioty.

Vliv treatmentu se průkazně projevil v klíčení i ve výsledné biomase rostlin. V obou případech byly v působení treatmentu pozorovatelné trendy, které se shodují napříč sledovanými druhy. Efekt treatmentu však působí ve fázi klíčení jinak než v pozdější fázi vývoje rostliny. Treatment, který rostlinu ze začátku zvýhodňoval, se tak v průběhu růstu mohl stát naopak překážkou pro její úspěšný vývoj a růst.

Výsledky vlivu treatmentu na klíčení semen pokusných rostlin ukazují mírně se zlepšující tendenci s přibývajícím množstvím bioty v treatmentu: rostliny pěstované v treatmentech s bakteriálním filtrátem klíčily jen o málo více než rostliny sterilní, v treatmentech inokulovaných přímo nesterilní půdou pak dochází k výraznému vzrůstu klíčivosti, následovanému jejím prudkým poklesem v případě zcela nesterilního treatmentu (Obr. 4). Důvodem takto výrazného poklesu úspěšnosti klíčení semen v nesterilním treatmentu může být přílišná koncentrace bioty, která v něm na začátku pokusu byla přibližně 10x vyšší než v treatmentech inokulace nesterilní biotou a bakteriálním filtrátem. Obdobný vliv koncentrace bioty na růst rostlin ukazuje např. výzkum Kurm (2018). Výrazně kladné výsledky klíčivosti v treatmentech inokulace nesterilní půdou ukazují na pozitivní vliv živých organismů, které nebyly současně zahrnuty i ve filtrátových treatmentech. Vzhledem k tomu, že většina sledovaných druhů nenavazuje arbuskulární mykorhizu (viz Příloha 1), pravděpodobně se nejedná o vliv mykorhizních symbiontů: naopak právě u zástupců rodu *Cirsium*, který by jako jediný z testovaných druhů mykorhizu navazovat měl, se vliv treatmentu vůbec neprokázal. Pozitivní vliv na klíčení tak mohla mít přítomnost některých jiných větších organismů, např. mikroskopických hlístic, kroužkovců či členovců, kteří svou aktivitou mohli tlumit negativní působení patogenních mikroorganismů (Bonkowski et al. 2009). Pozitivní vliv bioty na klíčení u invazních rostlin pozoroval Jordan (2008), v jeho případě se však jednalo o silně mykorhizní druhy rostlin. Výzkumy PSF se obecně problematice klíčení příliš nevěnují (většina dostupných článků se věnuje působení PSF na biomasu rostlin), ačkoliv právě v počátečních fázích růstu rostlin může mít složení půdní bioty rozhodující vliv (Kutakova et al. 2020).

Na výslednou biomasu rostlin měl treatment rovněž výrazný vliv: obecně s přibývajícím množstvím bioty v půdě výkonnost rostlin klesala (Obr. 6), dá se tedy předpokládat, že ve složení půdy dominovaly patogeny či parazitické a herbivorní organismy. Nejhorší se projevovaly varianty

s nesterilní půdou – opět pravděpodobně kvůli nejvyššímu obsahu půdní bioty, který byl předpokládán až 10x vyšší než v případě inokulačního a filtrátového treatmentu. Treatmenty inokulované nesterilní půdou působily na výslednou biomasu v řadě případů průkazně hůře než treatmenty inokulované filtrátem – přítomnost větších organismů tedy v tomto případě působila negativně. Tento jev může být posilován i faktem, že většina vyhodnocovaných druhů je nemykorhizní (*Atriplex*, *Sisymbrium*) a nečerpaly tedy výhody spojené s mykorhizní symbiózou, ať už spjaté s efektivnějším čerpáním živin či s obranou před patogenními organismy. Ani u mykorhizního rodu *Cirsium* však inokulační treatment nedopadl lépe. Pouze u rodu *Rumex*, který by měl být schopen mykorhizní symbiózu navazovat alespoň částečně, lze pozorovat, že inokulační treatment působil podobně, resp. mírně lépe než treatment bakteriálního filtrátu (Obr.11). Právě u rodu *Rumex* byl však efekt treatmentu a rozdíl mezi jednotlivými treatmenty slabý.

Negativní vliv bioty na produkci biomasy po kultivaci půdy pozorovali již např. Bever (1997), Kardol (2007) či Klironomos (2002), tento efekt bývá obvykle přisuzován zejména působení pro druh specifických patogenů. Řada podobných výzkumů nicméně používá pro demonstraci vlivu půdní bioty pouze jeden typ treatmentu obsahující biotu, typicky bakteriální filtrát, což může výsledek zkreslovat: mezi treatmenty s obsahem různé bioty (inokulace nesterilní půdou x inokulace bakteriálním filtrátem) byly v mém pokusu pozorovatelné výrazné rozdíly. K podobným závěrům, tedy že vliv přefiltrované mikrobioty se může výrazně lišit od vlivu nefiltrované bioty, dospěli např. Voorde (2012) či Wang (2019). Podobně jako má data i jejich výzkum ukazuje silnější negativní feedback u treatmentů obsahujících rozměrnější, nepřefiltrovanou biotu. Výraznější podíl na negativním vlivu půdní bioty lze tedy nejspíše připsat organismům dosahujícím velikostí větších, než je rozměr použitého filtračního zařízení – rozměrnějším houbám, drobným parazitickým a herbivorním členovcům, kroužkvcům, hlísticím či prvokům (Kutakova et al. 2018; Wang et al. 2019). Pro ucelené porozumění tomu, jak konkrétně působí která ze skupin či který z konkrétních zástupců půdní bioty, by bylo vhodné izolovat jednotlivé půdní organismy a analyzovat dopad každého z nich zvlášť, což vzhledem k velké diverzitě půdní mikrobioty a teprve rozbíhající se dostupnosti *next generation sequencing* zůstává v PSF pokusech spíše výzvou do let budoucích (viz review Dawson a Schrama 2016), i po identifikaci jednotlivých organismů zároveň budou stále hrát roli i jejich komplikované vzájemné vztahy a interakce.

### 4.2.3 Interakce treatmentu a kultivace

U klíčení i biomasy interagoval treatment s kultivací. Rozdíly v reakci na kultivaci mezi jednotlivými treatmenty jsou poměrně málo výrazné, naznačují nicméně alespoň určité trendy (viz graf – Příloha 2b). Efekt změn v množství bioty na výslednou biomasu rostlin se v treatmentech

postavených na nekultivované půdě zdá méně výrazný než v treatmentech zahrnujících půdu dříve kultivovanou. Toto spíše není dáno tím, že by v nekultivované půdě (která ležela během první fáze ladem) bylo množení a akumulace bioty logicky méně intenzivní než u půdy, ve které rostla jakákoliv rostlina. Vzorec naznačující vliv kultivovanosti bioty totiž z grafu patrný není. Jedná se tedy spíše o působení živin v půdě obsažených. Nekultivované varianty obsahují větší množství živin, neboť tyto zatím nebyly žádnou rostlinou vyčerpány. Rostliny v půdě s vyčerpánými živinami byly ve větším stresu a mohlo pro ně proto být obtížnější vyrovnat se s vlivem patogenních či parazitických organismů, jejich reakce na obsah půdní bioty je proto více patrná.

I u klíčení se kultivace půdy projevila výraznější reakcí rostliny na treatment: obecně se rostlinám v treatmentech zcela sterilizovaných či obsahujících pouze bakteriální filtrát lépe dařilo tehdy, byla-li půda nekultivovaná. S rostoucím zastoupením bioty v treatmentu se však dařilo lépe spíše rostlinám v kultivované půdě. Rozdíl mezi kultivovanými a nekultivovanými variantami byl dobře patrný zejména v treatmentu bakteriálního filtrátu, kde semena v kultivované půdě klíčila výrazně hůře než semena v půdě nekultivované (Příloha 2a). Tento rozdíl opět nejde vysvětlit hromaděním druhově specifických patogenů – varianty treatmentu bakteriálního filtrátu z kultivované půdy zahrnují jak variantu založenou na kultivované, tak na nekultivované půdě, a z tohoto pohledu by tyto varianty měly obsahovat potenciálních patogenů srovnatelné množství. Rozdíl v působení bioty tak lze nejspíš opět připsat stresu rostlin v kultivované půdě způsobeném nedostatkem živin, který se podepsal i na jejich schopnosti odolat patogenům.

#### **4.2.4 Vliv invazního statutu**

V celkovém modelu nebyl odhalen vliv invazního statutu rostliny na její biomasu či RSR, ani nebyla nalezena průkazná interakce invazního statutu rostliny s kultivací či živinami (Tab.4). Pouze u klíčení se projevila interakce invazního statutu s treatmentem: invazní druhy klíčily mírně lépe v treatmentech sterilních či obsahujících pouze mikroskopickou biotu, rozdíly však celkově nebyly příliš výrazné (Obr.8). Můj pokus tedy neukázal hledanou podobnost mezi reakcí na jednotlivé složky půdy společnou obecně pro invazní rostliny. Celkový model nicméně porovnává pouze tři dvojice invazní a původní rostliny, čímž je jeho možnost odhalit obecný trend ve schopnostech invazních rostlin výrazně omezena (viz diskuse průběhu pokusu). I vzhledem k nedokonalostem v párování původního a invazního druhu se nedá s jistotou posoudit, zda jsou případné odlišnosti mezi druhy spjaté právě s invazností daného druhu, či zda se jedná spíše o druhovou specifitu v interakci s půdou. Absence popsateľného rozdílu mezi invazními a neinvazními rostlinami v mém pokusu zároveň může podporovat hypotézu, že odlišný efekt PSF nemusí být spjat s invazním statutem rostliny, ale může být doménou obecně expanzivně rostoucích rostlin, nezávisle na jejich

původu – k podobnému závěru došli například Aldorfová a Münzbergová (2019) či Suding et al. (2013).

#### **4.2.5 Shrnutí**

Změny v abiotické složce půdy způsobené kultivací ovlivnily klíčení i biomasu pokusných rostlin. Jejich účinek byl nicméně značně druhově specifický, mohly se projevit pozitivně, negativně, případně působit spíše neutrálně. Výraznější a zobecnitelnější dopad na biomasu i klíčení rostlin mělo složení půdní bioty, a to i nezávisle na její kultivaci. S přibývajícím množstvím a zastoupením rozměrnějších organismů v půdě se snižovala dosažená biomasa rostlin, v půdě tedy převažovaly zejména organismy podílející se na negativním feedbacku. Na klíčivost rostlin mohla mít přítomnost bioty i kladný vliv, pakliže nebyla v půdě příliš koncentrována.

Rozdíly v reakci na jednotlivé složky půdy mezi pozorovanými invazními a původními druhy, které by byly připsatelné invaznímu statutu rostlin, pozorovány nebyly. Reakce invazních či původních rostlin na změny v půdě závisely spíše na konkrétním sledovaném páru rostlin. K zasazování získaných výsledků do rámce doposud získaných a publikovaných informací o chování invazních rostlin je zároveň třeba přistupovat opatrně – ačkoliv byla při vytváření pokusu vyvinuta snaha o jeho co nejrepresentativnější design, realizovaný pokus vzhledem ke svému rozměru nemůže posloužit ke generalizaci pozorovaných jevů pro obecné fungování invazních a původních druhů a jedná se tak spíše o výpovědi pro konkrétní, v pokusu použité druhy rostlin. Pro všeobecně aplikovatelné odpovědi na vstupní otázky by bylo třeba provést obdobný pokus v mnohonásobně větším měřítku.

## 5 Závěr

Cílem výzkumu bylo blíže porozumět působení biotických a abiotických složek v rámci PSF a porovnat jejich vliv mezi invazními a původními druhy rostlin v rámci dvoufázového kultivačního pokusu.

Jedním z nejvýrazněji vyvstávajících poznatků je poměrně velká variabilita ve výsledcích modelů mezi jednotlivými pokusnými druhy. U sledovaných rostlin byl pozorován pozitivní, neutrální i negativní feedback. Reakce půdy na kultivaci se lišila mezi jednotlivými rody a částečně i druhy v rámci rodu. Lišil se i vliv jednotlivých složek PSF: zatímco u některých rodů měly na celkový dopad PSF větší vliv změny v abiotické složce půdy, v některých případech rozhodovaly kultivací způsobené změny ve složení a množství půdní bioty. Ačkoliv kultivace rostlin obecně mírně zvýrazňovala intenzitu reakce rostlin na obsah a složení půdní bioty, půdní biota ovlivňovala růst a klíčení rostlin i bez ohledu na ni – množství v treatmentech obsažené bioty výrazně měnilo dosaženou biomasu i úspěšnost klíčení pokusných rostlin. Zatímco v případě klíčení mohla mít biota, nebyla-li obsažena v příliš velkém množství, i pozitivní vliv, na výsledné biomase se činnost půdní bioty podepisovala zpravidla negativně. Významný podíl na negativním feedbacku měly nejen půdní patogeny, ale také rozměrnější biota – rozměrnější houby či mikro- a mesofauna. Rozdíly mezi invazními druhy se lišily mezi jednotlivými pozorovanými páry rostlin, význam jednotlivých složek PSF pro invaznost rostlin nebyl v tomto pokusu (i vzhledem k jeho nedostatečnému rozměru) prokázán.

Můj pokus potvrdil důležitost sledování biotické i abiotické složky PSF, jejichž vliv se může mezi druhy značně lišit a ani jeden z nich nelze při výzkumu zanedbat. Zároveň poukázal na podstatné rozdíly mezi treatmenty obsahujícími různé složení bioty: zvolená metodika inokulace sterilizované půdy živou půdou či bakteriálním filtrátem může výrazně měnit výsledky pokusů zaměřených na PSF. Vzhledem k silné rodové a druhové specificitě získaných výsledků bych také chtěla poukázat na vhodnost používání blízkce příbuzných a co do životní strategie srovnatelných druhů ve výzkumech porovnávajících invazní a neinvazní rostliny – rozdíly připisované invazním schopnostem rostlin by při porovnávání zcela nepodobných nativních a invazních rostlin mohly být snadno zaměněny s chováním rostlin, které s jejich schopností invaze příliš nesouvisí.

## 6 Literatura

- Aerts R, Chapin FS. 2000.** The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, Vol 30, **30**: 1-67.
- Aldorfova A, Knobova P, Munzbergova Z. 2020.** Plant-soil feedback contributes to predicting plant invasiveness of 68 alien plant species differing in invasive status. *Oikos*: 14.
- Aldorfova A, Munzbergova Z. 2019.** Conditions of plant cultivation affect the differences in intraspecific plant-soil feedback between invasive and native dominants. *Flora*, **261**: 10.
- Ames RN, Mihara KL, Bethlenfalvay GJ. 1987.** The establishment of microorganisms in vesicular-arbuscular mycorrhizal and control treatments. *Biology and Fertility of Soils*, **3**: 217-223.
- Bates D, Machler M, Bolker BM, Walker SC. 2015.** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**: 1-48.
- Beckstead J, Parker IM. 2003.** Invasiveness of *Ammophila arenaria*: Release from soil-borne pathogens? *Ecology*, **84**: 2824-2831.
- Bennett JA, Klironomos J. 2018.** Climate, but not trait, effects on plant-soil feedback depend on mycorrhizal type in temperate forests. *Ecosphere*, **9**: e02132.
- Bever JD. 1994.** Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, **75**: 1965-1977.
- Bever JD. 2003.** Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, **157**: 465-473.
- Bever JD, Westover KM, Antonovics J. 1997.** Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, **85**: 561-573.
- Bezemer TM, Jing JJ, Bakx-Schotman JMT, Bijleveld EJ. 2018.** Plant competition alters the temporal dynamics of plant-soil feedbacks. *Journal of Ecology*, **106**: 2287-2300.
- Bezemer TM, Lawson CS, Hedlund K, Edwards AR, Brook AJ, Igual JM, Mortimer SR, Van der Putten WH. 2006.** Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology*, **94**: 893-904.
- Bonkowski M, Villenave C, Griffiths B. 2009.** Rhizosphere fauna: the functional and structural diversity of intimate interactions of soil fauna with plant roots. *Plant and Soil*, **321**: 213-233.
- Brandt AJ, Seabloom EW, Hosseini PR. 2009.** Phylogeny and provenance affect plant-soil feedbacks in invaded California grasslands. *Ecology*, **90**: 1063-1072.
- Brinkman EP, Van der Putten WH, Bakker EJ, Verhoeven KJF. 2010.** Plant-soil feedback: experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations. *Journal of Ecology*, **98**: 1063-1073.
- Broadbent P, Baker KF, Waterworth Y. 1971.** Bacteria and Actinomycetes antagonistic to fungal root pathogens in Australian soils. *Australian Journal of Biological Sciences*, **24**: 925-944.
- Bunn RA, Ramsey PW, Lekberg Y. 2015.** Do native and invasive plants differ in their interactions with arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis. *Journal of Ecology*, **103**: 1547-1556.
- Burns JH. 2004.** A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (Commelinaceae) across experimental nutrient and water gradients. *Diversity and Distributions*, **10**: 387-397.



- Callaway RM, Bedmar EJ, Reinhart KO, Silvan CG, Klironomos J. 2011.** Effects of soil biota from different ranges on Robinia invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology*, **92**: 1027-1035.
- Callaway RM, Ridenour WM. 2004.** Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**: 436-443.
- Callaway RM, Thelen GC, Barth S, Ramsey PW, Gannon JE. 2004a.** Soil fungi alter interactions between the invader *Centaurea maculosa* and North American natives. *Ecology*, **85**: 1062-1071.
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE. 2004b.** Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, **427**: 731-733.
- Casper BB, Castelli JP. 2007.** Evaluating plant-soil feedback together with competition in a serpentine grassland. *Ecology Letters*, **10**: 394-400.
- Chytrý M, Rafajová M. 2003.** Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. *Preslia*, **75**: 1-15.
- Crawford KM, Knight TM. 2017.** Competition overwhelms the positive plant-soil feedback generated by an invasive plant. *Oecologia*, **183**: 211-220.
- Dawson W, Schrama M. 2016.** Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *Journal of Ecology*, **104**: 1211-1218.
- de la Pena E, de Clercq N, Bonte D, Roiloa S, Rodriguez-Echeverria S, Freitas H. 2010.** Plant-soil feedback as a mechanism of invasion by *Carpobrotus edulis*. *Biological Invasions*, **12**: 3637-3648.
- Dostalek T, Munzbergova Z, Kladivova A, Macel M. 2016.** Plant-soil feedback in native vs. invasive populations of a range expanding plant. *Plant and Soil*, **399**: 209-220.
- Ehrenfeld JG, Ravit B, Elgersma K. 2005.** Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Environment and Resources*. Palo Alto: Annual Reviews.
- Eppinga MB, Rietkerk M, Dekker SC, De Ruiter PC, Van Der Putten WH. 2006.** Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, **114**: 168-176.
- Filser J. 2002.** The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil. *Pedobiologia*, **46**: 234-245.
- Fry EL, Johnson GN, Hall AL, Pritchard WJ, Bullock JM, Bardgett RD. 2018.** Drought neutralises plant-soil feedback of two mesic grassland forbs. *Oecologia*, **186**: 1113-1125.
- Hanzelková V. 2019.** Vliv invazních a nativních rostlin na abiotické a biotické vlastnosti půdy. Diplomová práce, Univerzita Karlova v Praze, Katedra botaniky, vedoucí práce Mgr. Anna Aldorfová, Ph.D.
- Hejda M, Pyšek P, Jarosik V. 2009.** Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, **97**: 393-403.
- Herman DJ, Johnson KK, Jaeger CH, Schwartz E, Firestone MK. 2006.** Root influence on nitrogen mineralization and nitrification in *Avena barbata* rhizosphere soil. *Soil Science Society of America Journal*, **70**: 1504-1511.
- Hinsinger P, Plassard C, Jaillard B. 2006.** Rhizosphere: A new frontier for soil biogeochemistry. *Journal of Geochemical Exploration*, **88**: 210-213.

- Hooker JE, Jaizmevega M, Atkinson D. 1994.** Biocontrol of plant-pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi. *Impact of Arbuscular Mycorrhizas on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*: 191-200.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008.** Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences*, **50**: 346-363.
- Jandova K, Klinerova T, Mullerova J, Pysek P, Pergl J, Cajthaml T, Dostal P. 2014.** Long-term impact of *Heracleum mantegazzianum* invasion on soil chemical and biological characteristics. *Soil Biology & Biochemistry*, **68**: 270-278.
- Johnson DW, Dijkstra FA, Cheng W. 2007.** The effects of *Glycine max* and *Helianthus annuus* on nutrient availability in two soils. *Soil Biology & Biochemistry*, **39**: 2160-2163.
- Jordan NR, Larson DL, Huerd SC. 2008.** Soil modification by invasive plants: effects on native and invasive species of mixed-grass prairies. *Biological Invasions*, **10**: 177-190.
- Jung SC, Martinez-Medina A, Lopez-Raez JA, Pozo MJ. 2012.** Mycorrhiza-Induced Resistance and Priming of Plant Defenses. *Journal of Chemical Ecology*, **38**: 651-664.
- Kardol P, Bezemer TM, van der Putten WH. 2006.** Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, **9**: 1080-1088.
- Kardol P, Cornips NJ, van Kempen MML, Bakx-Schotman JMT, van der Putten WH. 2007.** Microbe-mediated plant-soil feedback causes historical contingency effects in plant community assembly. *Ecological Monographs*, **77**: 147-162.
- Keane RM, Crawley MJ. 2002.** Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**: 164-170.
- Klironomos JN. 2002.** Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, **417**: 67-70.
- Klironomos JN, Ursic M. 1998.** Density-dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*, by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biology and Fertility of Soils*, **26**: 250-253.
- Kulmatiski A, Beard KH, Stevens JR, Cobbold SM. 2008.** Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, **11**: 980-992.
- Kulmatiski A, Kardol P. 2008.** Getting plant—soil feedbacks out of the greenhouse: experimental and conceptual approaches. *Progress in botany*: Springer.
- Kurm V, Van Der Putten WH, Pineda A, Hol WHG. 2018.** Soil microbial species loss affects plant biomass and survival of an introduced bacterial strain, but not inducible plant defences. *Annals of Botany*, **121**: 311-319.
- Kutakova E, Cesarz S, Munzbergova Z, Eisenhauer N. 2018.** Soil microarthropods alter the outcome of plant-soil feedback experiments. *Scientific Reports*, **8**: 11.
- Kutakova E, Meszarosova L, Baldrian P, Munzbergova Z. 2020.** Evaluating the role of biotic and chemical components of plant-soil feedback of primary successional plants. *Biology and Fertility of Soils*, **56**: 345-358.
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB. 2017.** lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *2017*, **82**: 26.
- Lekberg Y, Bever JD, Bunn RA, Callaway RM, Hart MM, Kivlin SN, Klironomos J, Larkin BG, Maron JL, Reinhart KO, Remke M, van der Putten WH. 2018.** Relative importance of competition and

- plant-soil feedback, their synergy, context dependency and implications for coexistence. *Ecology Letters*, **21**: 1268-1281.
- Lepinay C, Vondrakova Z, Dostalek T, Munzbergova Z. 2018.** Duration of the conditioning phase affects the results of plant-soil feedback experiments via soil chemical properties. *Oecologia*, **186**: 459-470.
- Li YP, Feng YL, Chen YJ, Tian YH. 2015.** Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants. *Science Bulletin*, **60**: 1083-1091.
- Mahmood T, Mehnaz S, Fleischmann F, Ali R, Hashmi ZH, Iqbal Z. 2014.** Soil sterilization effects on root growth and formation of rhizosheaths in wheat seedlings. *Pedobiologia*, **57**: 123-130.
- Majewska ML, Rola K, Stefanowicz AM, Nobis M, Błaszowski J, Zubek S. 2018.** Do the impacts of alien invasive plants differ from expansive native ones? An experimental study on arbuscular mycorrhizal fungi communities. *Biology and Fertility of Soils*, **54**: 631-643.
- Mandak B. 2003.** Germination requirements of invasive and non-invasive Atriplex species: a comparative study. *Flora*, **198**: 45-54.
- McNamara NP, Black HIJ, Beresford NA, Parekh NR. 2003.** Effects of acute gamma irradiation on chemical, physical and biological properties of soils. *Applied Soil Ecology*, **24**: 117-132.
- Meisner A, Hol WHG, de Boer W, Krumins JA, Wardle DA, van der Putten WH. 2014.** Plant-soil feedbacks of exotic plant species across life forms: a meta-analysis. *Biological Invasions*, **16**: 2551-2561.
- Mills KE, Bever JD. 1998.** Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback. *Ecology*, **79**: 1595-1601.
- Munzbergova Z, Surinova M. 2015.** The importance of species phylogenetic relationships and species traits for the intensity of plant-soil feedback. *Ecosphere*, **6**: 16.
- Perkins LB, Nowak RS. 2013.** Native and non-native grasses generate common types of plant-soil feedbacks by altering soil nutrients and microbial communities. *Oikos*, **122**: 199-208.
- Petersen H, Luxton M. 1982.** A comparative-analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, **39**: 287-388.
- Pladias.** Databáze české flóry a vegetace. [www.pladias.cz](http://www.pladias.cz).
- Pysek P, Danihelka J, Sadlo J, Chrtek J, Chytrý M, Jarosik V, Kaplan Z, Krahulec F, Moravcova L, Pergl J, Stajerova K, Tichý L. 2012.** Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, **84**: 155-255.
- R Core Team. 2020.** R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. URL <https://www.R-project.org/>
- Reinhart KO, Callaway RM. 2004.** Soil biota facilitate exotic Acer invasions in Europe and North America. *Ecological Applications*, **14**: 1737-1745.
- Reinhart KO, Callaway RM. 2006.** Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, **170**: 445-457.
- Reinhart KO, Lekberg Y, Klironomos J, Maherali H. 2017.** Does responsiveness to arbuscular mycorrhizal fungi depend on plant invasive status? *Ecology and Evolution*, **7**: 6482-6492.
- Schenk HJ. 2006.** Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, **94**: 725-739.

- Schittko C, Runge C, Strupp M, Wolff S, Wurst S. 2016.** No evidence that plant-soil feedback effects of native and invasive plant species under glasshouse conditions are reflected in the field. *Journal of Ecology*, **104**: 1243-1249.
- Schlaepfer MA, Sherman PW, Blossey B, Runge MC. 2005.** Introduced species as evolutionary traps. *Ecology Letters*, **8**: 241-246.
- Schradin K, Cipollini D. 2012.** The Sign and Strength of Plant-Soil Feedback for the Invasive Shrub, *Lonicera maackii*, Varies in Different Soils. *Forests*, **3**: 903-922.
- Sieg CH, Phillips BG, Moser LP. 2003.** Exotic invasive plants. In: *Frederici, Peter, editor. Ecological Restoration of Southwestern Ponderosa Pine Forests. Washington, DC: Island Press. p. 251-267.*: 251-267.
- Smith LM, Reynolds HL. 2015.** *Euonymus fortunei* dominance over native species may be facilitated by plant-soil feedback. *Plant Ecology*, **216**: 1401-1406.
- Smith SE, Read DJ. 2010.** *Mycorrhizal symbiosis*: Academic press.
- Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, Wolfe BE, Callaway RM, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Klironomos JN. 2006.** Invasive Plant Suppresses the Growth of Native Tree Seedlings by Disrupting Belowground Mutualisms. *PLoS Biology*, **4**: e140.
- Suding KN, Harpole WS, Fukami T, Kulmatiski A, MacDougall AS, Stein C, van der Putten WH. 2013.** Consequences of plant-soil feedbacks in invasion. *Journal of Ecology*, **101**: 298-308.
- Sun Z-K, He W-M. 2010.** Evidence for Enhanced Mutualism Hypothesis: *Solidago canadensis* Plants from Regular Soils Perform Better. *PLoS ONE*, **5**: e15418.
- Troelstra SR, Wagenaar R, Smant W, Peters BAM. 2001.** Interpretation of bioassays in the study of interactions between soil organisms and plants: involvement of nutrient factors. *New Phytologist*, **150**: 697-706.
- Valliere JM, Allen EB. 2016.** Interactive effects of nitrogen deposition and drought-stress on plant-soil feedbacks of *Artemisia californica* seedlings. *Plant and Soil*, **403**: 277-290.
- Van der Putten WH, Van Dijk C, Peters BAM. 1993.** Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature*, **362**: 53-56.
- Van Grunsven RHA, Van Der Putten WH, Bezemer TM, Tamis WLM, Berendse F, Veenendaal EM. 2007.** Reduced plant-soil feedback of plant species expanding their range as compared to natives. *Journal of Ecology*, **95**: 1050-1057.
- Voorde TFJ, van der Putten WH, Bezemer TM. 2012.** Soil inoculation method determines the strength of plant-soil interactions. *Soil Biology & Biochemistry*, **55**: 1-6.
- Wang B, Qiu YL. 2006.** Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, **16**: 299-363.
- Wang MG, Ruan WB, Kostenko O, Carvalho S, Hannula SE, Mulder PPJ, Bu FJ, van der Putten WH, Bezemer TM. 2019.** Removal of soil biota alters soil feedback effects on plant growth and defense chemistry. *New Phytologist*, **221**: 1478-1491.
- Wickham H. 2007.** Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software*, **21**: 20.
- Zhang Q, Yang RY, Tang JJ, Yang HS, Hu SJ, Chen X. 2010.** Positive Feedback between Mycorrhizal Fungi and Plants Influences Plant Invasion Success and Resistance to Invasion. *Plos One*, **5**.



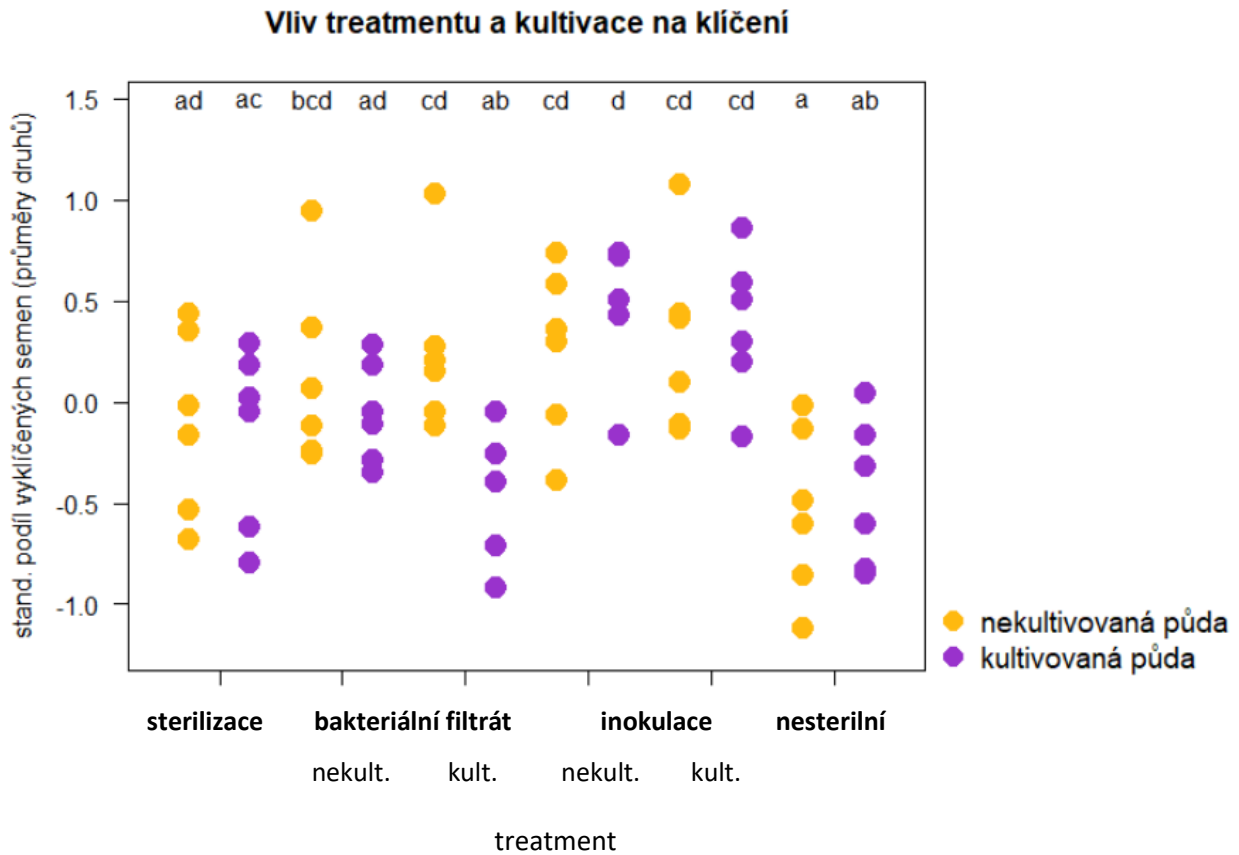
## 7 Přílohy

### 7.1 Informace o sledovaných druzích

Příloha 1 – Vlastnosti pokusných rostlin; informace převzaty z *Pladias.cz*, mykorhizní symbióza dle (Wang and Qiu 2006)

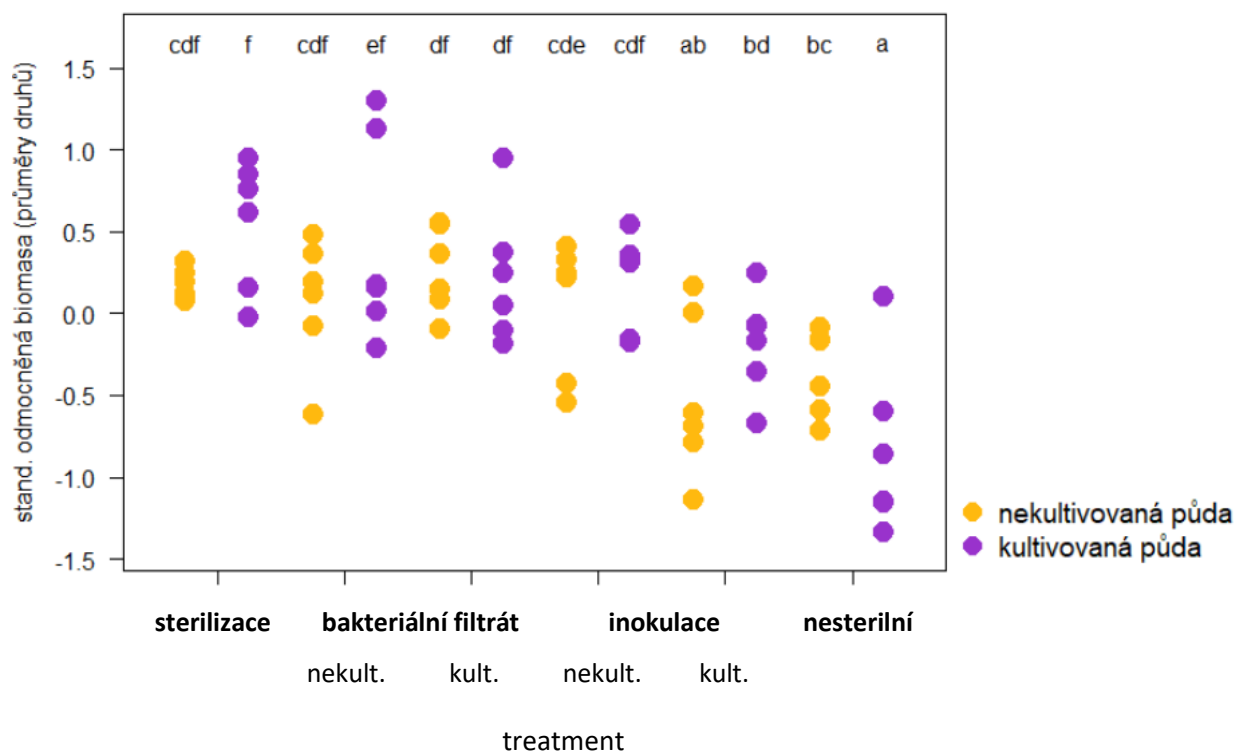
druh	status	maximální pokryvnost	mykorhiza	růstová forma	klonální rozmnožování	rok sběru semen
<i>Atriplex sagittata</i>	invazní	99 %	ne	jednoletá bylina	ne	2017
<i>Atriplex prostrata</i> <i>ssp. latifolia</i>	původní	88 %	ne	jednoletá bylina	ne	2017
<i>Rumex acetosa</i>	původní	38 %	fakultativně	klonální bylina	ano	neznámý
<i>Rumex alpinus</i>	invazní	90 %	fakultativně	klonální bylina	ano	2016
<i>Sisymbrium loeselii</i>	invazní	88 %	ne	polykarpická vytrvalá bylina	ne	2016
<i>Sisymbrium officinale</i>	původní	88 %	ne	jednoletá bylina	ne	neznámý
<i>Cirsium vulgare</i>	původní	38 %	ano	monokarpická vytrvalá bylina	ne	2017
<i>Cirsium oleraceum</i>	původní	88 %	ano	klonální bylina	ano	2017

## 7.2 Grafy vlivu treatmentu a kultivace na klíčení a biomasu



*Příloha 2a – Vliv treatmentu a kultivace na klíčení rostlin. Jednotlivé body znázorňují průměrné procento vyklíčených semen jednotlivých druhů v dané variantě treatmentu. Invazní status rostlin není v grafu zohledněn.*

### Vliv treatmentu a kultivace na biomasu



Příloha 2b – Vliv treatmentu a kultivace na výslednou biomasu rostlin. Jednotlivé body znázorňují průměrnou dosaženou biomasu jednotlivých druhů v dané variantě treatmentu. Invazní status rostlin není v grafu zohledněn.