

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Pavčina Knobová**

Vliv zpětné vazby mezi rostlinou a půdou na invazivnost rostlin

Effect of plant-soil feedback on plant invasiveness

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2015

**Poděkování:**

Ráda bych poděkovala především své školitelce Zuzce Münzbergové za ochotu, vstřícnost, přátelský přístup a pomoc při vypracovávání této práce. Moje poděkování patří i rodičům, kteří mě podporovali po celou dobu studia a byli mi velkou oporou. V neposlední řadě chci poděkovat i svým přátelům za jejich pomoc při studiu a morální podporu.

**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, 14.05.2015

Podpis

## **Abstrakt**

Invazní rostliny jsou dnes v popředí biologického výzkumu. Invazní druhy rostlin ohrožují společenstva, ekosystémy i člověka mnoha různými způsoby. Proto je snaha zjistit, jaké vlastnosti umožňují těmto druhům stát se invazními. V rámci této práce shrnuji možné příčiny a důsledky rostlinných invazí se zaměřením na jeden možný mechanismus invazivnosti rostlin – zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou. Tato zpětná vazba může podpořit, ale také potlačit další růst rostliny. Většina druhů rostlin má s půdou negativní zpětnou vazbu, ovšem některé invazní rostliny vykazují zpětnou vazbu pozitivní. A právě to by mohlo být příčinou jejich invazivnosti. Práce shrnuje poznatky o zpětné vazbě, metodách jejího studia a hlavně o významu zpětné vazby pro invazivnost rostlin.

**Klíčová slova:** zpětná vazba mezi rostlinou a půdou, rostlinné invaze, druhové vlastnosti, srovnávací studie

## **Abstract**

Understanding the causes of biological invasions is a key topic of ecological research in the last decades. Invasive plant species threaten communities, ecosystems and humans in many different ways. Therefore, it is important to determine what characteristics enable them to become invasive. In this work, I summarize the possible causes and consequences of plant invasions focusing on one possible mechanism - the plant-soil feedback. This feedback can support or suppress the growth of plants. Most species have negative feedback, but some invasive plants have positive feedback. And that could be the cause of their invasiveness. This work summarizes the findings of the plant-soil feedback, the methods to study the feedback and especially the importance of plant-soil feedback for plant invasiveness.

**Key words:** plant-soil feedback, plant invasions, species characteristics, comparative studies

## Obsah

1. ÚVOD .....	1
2. INVAZNÍ ROSTLINY.....	3
2.1. DŮSLEDKY ŠÍŘENÍ INVAZNÍCH ROSTLIN.....	3
2.2. TEORIE ROZŠÍŘENÍ A ÚSPĚŠNOSTI INVAZNÍCH ROSTLIN .....	6
3. CO TO JE PLANT-SOIL FEEDBACK .....	9
3.1. PLANT-SOIL FEEDBACK A INVAZNÍ ROSTLINY .....	12
3.2. METODY VÝZKUMU PLANT-SOIL FEEDBACKU .....	15
3.2.1. Sterilizace půdy .....	17
4. MŮJ VÝZKUM .....	20
5. ZÁVĚR.....	21
6. REFERENCE.....	22

# 1. ÚVOD

Rostlinné invaze jsou několik posledních desetiletí v popředí biologického výzkumu. Důvod je zřejmý - invazní rostliny ovlivňují rostlinná společenstva, vytlačují původní druhy a mění strukturu vegetace, způsobují snižování diverzity na zasažených lokalitách (Hejda et al., 2009), narušují fungování ekosystémů (Vitousek, 1990) a působí značné ekonomické ztráty (Zavaleta, 2000). Je proto v zájmu biologů zjistit příčiny invazivnosti rostlin a pokusit se zamezit vzniku nových invazních druhů. Poměrně velké množství studií se již zabývalo hledáním vlastností, které zvyšují invazivnost nepůvodních druhů rostlin. Mezi vlastnosti zvyšující invazivnost rostlin patří například vysoká fenotypová plasticita (Porté et al., 2011), schopnost účinnějšího využívání zdrojů (Dick et al., 2014), vysoká produkce semen a vysoká klíčivost (Moravcova et al., 2010), vysoká rychlost růstu během raných fází životního cyklu (Burns, 2004) a schopnost antropochorie nebo větrosprašnost (Moravcova et al., 2010). Ačkoli se tyto vlastnosti vyskytují u mnoha invazních druhů rostlin, nelze jimi uspokojivě vysvětlit úspěšnost invazních rostlin (Daehler, 2003).

Dalším možným mechanismem šíření invazních rostlin se vědci začali zabývat teprve nedávno. Jedná se o zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou neboli *plant-soil feedback* (Bever, 1994). *Plant-soil feedback* je vztah, kdy rostlina ovlivňuje složení půdy a tato půda ovlivňuje zpětnou vazbou další růst rostlin (Bever et al., 1997). V základu dělíme zpětnou vazbu na pozitivní (podporuje další růst rostliny), negativní (tlumí další růst rostliny) a neutrální (nemá žádný vliv na růst rostliny). Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou může působit v různých směrech a velikostech. Pokud změny v půdním složení ovlivní zpětnou vazbou stejný druh, který půdní změny vyvolal, pak se jedná o zpětnou vazbu přímou. Nepřímá zpětná vazba naopak působí na jiný rostlinný druh, než který půdu ovlivnil. Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou může být biotická i abiotická. Biotická v případě, že se na zpětné vazbě podílejí různé půdní organismy (např. houby či bakterie) a abiotická pokud další růst rostliny ovlivňuje například změna struktury půdy či změna pH.

Všechny možné typy zpětných vazeb – přímá, nepřímá, pozitivní, negativní – spolu interagují a utvářejí tak podobu rostlinných společenstev. Zpětná vazba je tedy nejenom potencionálním mechanismem šíření invazních rostlin, ale také pomáhá utvářet jednotlivá společenstva v rámci primární i sekundární sukcese (Reynolds et al., 2003). Navíc přispívá ke koexistenci druhů na stanovišti (Bonanomi et al., 2005). V rámci mé práce se ale budu zabývat hlavně působením zpětné vazby mezi rostlinou a půdou na šíření invazních rostlin

(Bever et al., 1997). Existuje několik způsobů, jak může zpětná vazba mezi rostlinou a půdou pomáhat invazním rostlinám šířit se. Základním mechanismem je pozitivní přímá zpětná vazba – invazní rostlina působí takové změny v půdním složení, které dále podporují její růst (Klironomos, 2002). Invazní rostliny ale také mohou působit negativní zpětnou vazbou na ostatní druhy a tím nepřímo podporovat sebe a svůj růst (van der Putten et al., 2013). V tomto případě se jedná o nepřímou zpětnou vazbu. Zpětná vazba tedy může být příčinou úspěšnosti invazních druhů rostlin.

V rámci první části mé bakalářské práce bych chtěla shrnout dosavadní poznatky o dopadech invazních rostlin na rostlinná společenstva, krajinu a ekosystémy a o možných mechanismech šíření invazních rostlin (tedy vlastnostech, které jim k invaznímu šíření dopomáhají). V druhé části se zaměřím na zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou, na mechanismy jejího fungování, na její vliv na šíření invazních rostlin a na používané metody studia. V poslední kapitole jen stručně uvádím, jakým směrem se budu ubírat v rámci mého dalšího studia zpětné vazby mezi rostlinou a půdou.

## **2. INVAZNÍ ROSTLINY**

Vzhledem k výskytu rostlin rozlišujeme druhy původní a nepůvodní. Druhy původní jsou takové druhy, které se vyvinuly na místě svého nynějšího výskytu. Nepůvodní druhy se oproti tomu vyvinuly jinde, než dnes pozorujeme jejich výskyt. Některé nepůvodní druhy se ovšem mohou stát druhy invazními. Stav invazivnosti určitého druhu rostliny lze definovat na základě konceptu bariér. Tento koncept je založen na předpokladu, že druh musí během šíření překonávat různé bariéry (Richardson et al., 2000b). Prvním krokem směrem k invazi je introdukce. Introdukovaný druh je takový, který překoná (často s lidskou pomocí) velké geografické bariéry, takže se poté vyskytne na novém území. Druhým stupněm je naturalizace druhu, ke které dojde, jakmile druh překoná bariéry životního prostředí a bariéry regulace reprodukce. Jakmile naturalizovaný druh překoná i bariéru šíření se v rámci nového regionu a je schopen se vypořádat s biotickými i abiotickými podmínkami prostředí, stává se z něj druh invazní. Invazní druhy můžeme také rozdělovat dle času uplynulého od jejich introdukce. Druhy, které se na určité území dostaly ještě před objevením Ameriky (tedy přibližně do roku 1500 A. D.), se nazývají archeofyty. Druhy introdukované až po tomto datu se nazývají neofyty (Pyšek et al., 2002).

Invazní druhy rostlin se často velmi snadno a rychle šíří. Přitom potlačují původní druhy a mění strukturu prostředí. Z toho důvodu je snaha určit, jak přesně invazní rostliny ovlivňují své okolí a proč se tak dobře šíří. Objevení těchto mechanismů by umožnilo lepší kontrolu invazních druhů. V následujících kapitolách se snažím nastínit, jaký je dopad šíření invazních rostlin a proč se tyto rostliny tak úspěšně šíří.

### **2.1. DŮSLEDKY ŠÍŘENÍ INVAZNÍCH ROSTLIN**

Jako invazní jsou označovány rostliny, které překonají geografické bariéry mezi územími (často za pomoci lidí), na novém území jsou schopné se vypořádat s biotickými i abiotickými podmínkami a úspěšně se množit a šířit (Richardson et al., 2000b). Takové rostliny tedy obsazují nová území a působí tam menší či větší škody. V některých případech dochází pouze k malým změnám ve společenstvech, některé invazní rostliny však zapříčiňují velké změny ekosystémů a vymírání původních druhů.

Invazní rostliny mohou ovlivňovat nová stanoviště na úrovni jedinců a společenstev, či ekosystémů. V rámci společenstva invazní rostliny často zvyšují produktivitu, snižují diverzitu a způsobují homogenizaci (Vila et al., 2011). Příkladem snižování druhové diverzity je studie na 13 invazních neofytech z České republiky (Hejda et al., 2009). Vliv jednotlivých neofytů na společenstva se liší – některé mají větší a některé menší vliv. Pět z celkem třinácti invazních neofytů snižuje diverzitu až o 90 %. Největší vliv mají druhy *Heracleum mantegazzianum* a *Fallopia spp.*, kdežto nejmenší vliv druhy *Impatiens glandulifera* a *Mimulus guttatus*. Snižování diverzity společenstva může být tedy dáno druhem invazní rostliny (Hejda et al., 2009). Změny v diverzitě ale nemusejí probíhat pouze na úrovni jednotlivých druhů rostlin. Může jít například o změny v diverzitě semenné banky (Gioria et al., 2012), či v diverzitě semenáčků (Standish et al., 2001). Určité druhy rostlin mohou tedy ovlivňovat diverzitu semenné banky. Jsou to například *Fallopia japonica*, *Gunnera tinctoria* a *Heracleum mantegazzianum* (Gioria and Osborne, 2010). Příkladem snižování druhové diverzity semenáčků je studie na *Tradescantia fluminensis* (Standish et al., 2001). *Tradescantia fluminensis* je invazní druh na Novém Zélandu, ve východní Austrálii a na Floridě. Tato rostlina vytváří husté porosty, které jsou těžko prostupné pro světlo, a tak snižuje diverzitu a abundanci semenáčků původních druhů rostlin.

Invazní druhy také způsobují homogenizaci společenstva. Jedná se o děj, při kterém jsou domácí druhy nahrazovány druhy nepůvodními. Nepůvodní druhy obsazují narušená stanoviště, kde potlačují růst druhů původních. Některé nepůvodní druhy se navíc mohou stát invazními a obsadit i stanoviště nenarušená. Rozšiřování těchto několika málo druhů rostlin má za následek homogenizaci společenstev (McKinney and Lockwood, 1999). Homogenizace společenstva může být dána vlastnostmi samotného společenstva či invazního druhu. Stanoviště s největší mírou homogenizace jsou okraje cest, méně ovlivnitelné jsou louky a nejméně lesy. Vlastnosti rostlin určující homogenizaci společenstva jsou stav invaze daného druhu (nejvyšší míru homogenizace vykazují druhy invazní oproti naturalizovaným, ale neinvazním a introdukovaným druhům) a jeho life-history znaky (více homogenní porosty vytvářejí vytrvalé druhy s růstovou formou bylin oproti jednoletkám a stromům či keřům) (Dar and Reshi, 2015). Úbytek heterogenity podzemního prostředí byl pozorován při invazi druhu *Agropyron cristatum* v Severní Americe (Vaness et al., 2014). Tento druh snižuje heterogenitu kořenů a naopak produkuje dlouhé homogenní kořeny a vyplňuje volný půdní prostor.

Invazní rostliny kromě jedinců a společenstev ovlivňují také ekosystémy. Existují tři základní způsoby, jak toho mohou docílit (Vitousek, 1990). Zprv ovlivňují dostupnost živin



a dalších zdrojů, zadruhé způsobují změny ve frekvenci či intenzitě disturbancí a zatřetí mění tok energie či biomasy ovlivněním trofické struktury ekosystému. Prvním a zároveň asi i nejvíce zkoumaným mechanismem ovlivňování ekosystémů invazními rostlinami je změna dostupnosti živin. To ukazuje studie na invazní rostlině *Myrica faya*, která osidluje mladá vulkanická stanoviště na Havaii (Vitousek and Walker, 1989). *M. faya* akumuluje N, který je v daném prostředí limitující a tím ovlivňuje druhové složení společenstva a následnou sukcesi. Jiným příkladem ovlivnění dostupnosti živin invazní rostlinou je studie na druhu *Tradescantia fluminensis* (Standish et al., 2004). Tato rostlina způsobuje rychlejší rozklad odpadních látek a tím ovlivňuje dostupnost živin, hlavně N. Jestli tato změna ovšem ovlivňuje lesy, jejichž okraje často osidluje, není zatím jasné. Vliv na cyklus živin (především N a P) má i rostlina *Cinchona pubescens*, která je invazním druhem na Galapágách (Jager et al., 2013). *C. pubescens* má zvýšený příjem živin a rychlejší dekompozici odpadu, podobně jako *Tradescantia fluminensis*. Kvůli tomu se lépe šíří a potlačuje druhy původní. Existují další práce na téma ovlivňování cyklů živin a dostupnosti zdrojů a mnoho z nich je shrnuto v rešerši z roku 2003 (Ehrenfeld, 2003).

Druhým mechanismem ovlivňování ekosystémů invazními rostlinami je změna v režimu či intenzitě disturbancí (Vitousek, 1990). Často ovlivňovaným typem disturbance je oheň. Invazní rostliny mohou ovlivňovat jeho frekvenci, intenzitu, rozsah, typ a sezonalitu (Brooks et al., 2004). Například *Urochloa brizantha*, invazní rostlina rozšířená v Brazílii, modifikuje chování ohně tím, že snižuje jeho intenzitu a účinnost spalování a zároveň zvyšuje jeho výšku (Gorgone-Barbosa et al., 2015).

Třetím možným způsobem ovlivnění ekosystémů invazní rostlinou je její působení na trofický systém (Vitousek, 1990). Invazní rostliny mají vliv na vyšší trofické úrovně, avšak v porovnání s interakcemi na stejné trofické úrovni je tento vliv menší. Invazní rostliny mohou na potravní systémy působit například jako zdroj potravy (Vila et al., 2011).

Invazní rostliny tedy ovlivňují území na různých škálách mnoha rozdílnými způsoby. To zapříčiňuje změny, které mohou mít dopad na správné fungování celých ekosystémů. Z toho důvodu se vědci snaží přijít na mechanismy podmiňující úspěch invazních rostlin v novém prostředí. A právě tyto možné mechanismy rozeberu v dalších kapitolách.

## 2.2. TEORIE ROZŠÍŘENÍ A ÚSPĚŠNOSTI INVAZNÍCH ROSTLIN

Poměrně velké množství studií se již zabývalo hledáním vlastností, které zvyšují invazivnost nepůvodních druhů rostlin. Nejčastějším přístupem ke zjišťování těchto znaků je použití komparativní metody. Jde o porovnávání určitých vlastností druhu na daném území invazním s druhem neinvazním, ale naturalizovaným (Agrawal and Kotanen, 2003) či s druhem původním (Doyle et al., 2003). Dalším možným přístupem je porovnávání invazních rostlin a jejich projevů v novém versus v původním stanovišti (Mitchell and Power, 2003).

Rozlišujeme několik skupin vlastností zvyšujících invazivnost rostlin. Zaprvé, často zkoumané vlastnosti jsou ty, které určují růst rostliny. Předpoklad je takový, že invazní rostliny mají větší rychlost růstu a tím pádem mohou ve společenstvu převládnout a úspěšně se šířit. Například studie na invazních a neinvazních druzích rostlin z čeledi Commelinaceae ukazuje vyšší růst invazních rostlin než jejich neinvazních příbuzných (Burns, 2004). Invazní druhy vykazovaly vyšší relativní růst (tzv. *relative growth rate*) za podmínek vysoké dostupnosti živin, zatímco při nízkých hladinách živin se relativní růst invazních a neinvazních druhů nelišil. Stejný relativní růst měly invazní a neinvazní druhy i při různých stupních vlhkosti. Tyto výsledky naznačují, že zvýšení obsahu živin může podpořit invazní šíření určitých druhů rostlin, které jsou schopné rychle využít nově dostupné zdroje.

Druhá skupina vlastností zkoumaných ve vztahu k invazním rostlinám se týká kompetičních schopností rostlin. Pro úspěšné rozšíření napříč novým územím by invazní rostliny měly být kompetičně zdatnější než jejich neinvazní protějšky vyskytující se na tomtéž území. To potvrzuje studie na *Hygrophila polysperma* a *Ludwigia repens* (Doyle et al., 2003). *H. polysperma* je původním druhem v Asii a invazně se šíří v Severní Americe. *L. repens* je původní druh Severní Ameriky vyskytující se na stejných stanovištích jako *H. polysperma*. Růst každého druhu zvlášť byl poměrně vysoký, ukazujíc, že oba druhy jsou schopny úspěšně osídlit volná stanoviště. Avšak když se tyto dva druhy pěstovaly dohromady, biomasa *L. repens* se snížila až o 57% oproti biomase tohoto druhu rostoucího samostatně. Výsledky ukazují, že kompetičně zdatnější *H. polysperma* je díky této vlastnosti schopna se invazivně šířit. Jiným příkladem ukazujícím kompetiční zdatnost invazních rostlin je studie na invazním druhu *Lythrum salicaria* a původním *Typha angustifolia* (Mal et al., 1997).

Invazní rostliny jsou také často spojovány s vysokou reprodukcí a velkým potenciálem šíření semen. Tyto vlastnosti tvoří třetí skupinu vlastností zvyšujících invazivnost rostlin. Studie na 93 neofytech rostoucích v České republice zkoumala rozdíl v produkci, rozšiřování a vzházení semen (Moravcova et al., 2010). Ukázalo se, že invazní druhy neofytů mají oproti

těm neinvazním statisticky vyšší plodnost, lepší schopnost šíření rozmnožovacích propagulí větrem a také často odkládají vzcházení semenáčků na jaro následujícího roku. Také *Banksia ericifolia*, invazní druh z jižní Afriky, má několikanásobně vyšší produkci semen než domácí druh *Leucadendron laureolum*. Zároveň mají semena *B. ericifolia* lepší schopnost se šířit a semenáčky tohoto druhu mají větší podzemní biomasu (Honig et al., 1992).

Další vlastností, která je považována za důležitou ve spojení s invazními rostlinami, je fenotypová plasticita. Fenotypová plasticita umožňuje rostlinám přizpůsobovat se podmínkám prostředí (Schlichting, 1986). Invazní rostliny mají díky větší fenotypové plasticitě lepší schopnost adaptace na podmínky prostředí než druhy původní nebo naturalizované (ale neinvazní) a z toho důvodu se mohou lépe šířit (Richards et al., 2006; Sexton et al., 2002). Příkladem může být studie na invazním druhu *Acer negundo*. Tato rostlina má větší rozsah fenotypové plasticity v olistění než původní druhy vyskytující se na stejném území. Díky tomu má v rámci stoupající dostupnosti živin a světla lepší šanci se rozšířit (Porté et al., 2011). Vysokou fenotypovou plasticitu, která by mohla rostlině dopomoci k invaznímu šíření, vykazuje i druh *Impatiens glandulifera* (Skalova et al., 2012).

Rostlinné druhy, které se dostanou na nová území, mohou využít nepřítomnosti specializovaných predátorů (např. herbivorů, plísní atd.), jejichž tlaku byly vystaveny na svém původním stanovišti. Tím pádem mohou lépe růst a úspěšně se šířit napříč novým územím. Tento únik nepřátelům na novém stanovišti se nazývá *the enemy release hypothesis* (Keane and Crawley, 2002). Například studie na 473 rostlinných druzích introdukovaných z Evropy do Severní Ameriky ukazuje, že invazní rostliny jsou ovlivněny patogeny méně v novém než původním stanovišti. Invazní druhy unikají působení houbových a virových patogenů a zároveň, čím větší je jejich únik (tedy čím méně na ně patogeny působí), tím větší je dopad těchto invazních rostlin na zemědělství a ekosystémy (Mitchell and Power, 2003). Jiným příkladem *the enemy release hypothesis* je studie na *Clidemia hirta*, invazním druhu introdukovaném na Havaii. *C. hirta* uniká na novém stanovišti vlivu herbivorů a houbových patogenů a díky tomu je schopna se úspěšně rozšířit (DeWalt et al., 2004).

Důležitým aspektem šíření invazních rostlin je i působení člověka. Pokusy na *Poa annua*, invazním druhu šířícím se v Antarktidě, ukázaly, že tato rostlina dokáže lépe klíčit a růst na stanovištích s disturbovanou půdou než na stanovištích nenarušených. Naopak klíčivost původních druhů (*Colobanthus quitensis* a *Deschampsia antarctica*) byla na disturbovaných stanovištích stejná nebo nižší než na těch nenarušených (Molina-Montenegro et al., 2014).

Existují další hypotézy o důvodech úspěšnosti invazních rostlin, které by mohly souviset s jejich šířením a přetrváním v krajině. Jedná se například o pozitivní vliv mutualismu (Richardson et al., 2000a), polyploidii invazních rostlin (te Beest et al., 2012), či pozitivní působení původních druhů (Sueiro et al., 2013).

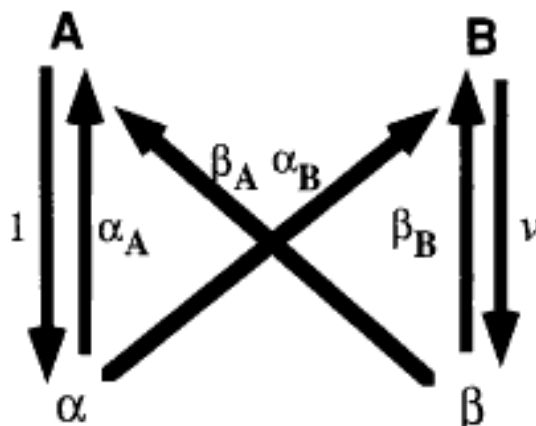
Výše zmiňované vlastnosti se vyskytují častěji u druhů invazních než u druhů naturalizovaných, ale neinvazních či původních, přesto však nevysvětlují zcela uspokojivě rozložení rostlin ve společenstvu a úspěšnost invaze jednotlivých druhů rostlin. To může být dáno tím, že v jednotlivých studiích nebyl brán dostatečný zřetel na sdílenou evoluční historii druhů, či na různorodé vlastnosti prostředí, ve kterém se rostliny vyskytují (Burns, 2004; Daehler, 2003). Další z možných vysvětlení úspěšnosti invazních druhů, které bylo navrženo teprve nedávno, je zpětná vazba mezi rostlinami a půdou, neboli *plant-soil feedback* (Bever, 1994). A právě hypotéze *plant-soil feedbacku* a jeho spojení s invazními rostlinami bych se chtěla věnovat v následujících kapitolách.

### 3. CO TO JE PLANT-SOIL FEEDBACK

*Plant-soil feedback* neboli zpětná vazba mezi rostlinou a půdou je vztah, kdy rostlina ovlivňuje složení půdy a tato půda ovlivňuje zpětnou vazbou další růst rostlin (Bever et al., 1997). Ačkoliv se zpětná vazba mezi rostlinou a půdou začala zkoumat poměrně nedávno, znalost tohoto principu se již dlouho využívá v zemědělství (White, 1970). Právě kvůli zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou vznikl princip rotačního zemědělství. Zemědělci pěstují na poli každý rok jinou plodinu, aby tak zamezili působení negativní zpětné vazby mezi půdou a pěstovanou plodinou a nesnižovaly se jejich výnosy. Protože jsou rostliny sesilní organismy (tedy nejsou schopné uniknout podmínkám prostředí, ve kterém žijí), je zpětná vazba mezi rostlinou a půdou důležitým mechanismem ovlivňujícím dynamiku populací (Bever et al., 1997).

Zpětná vazba je buď pozitivní, neutrální nebo negativní (Bever, 1994). Pokud rostlina vykazuje pozitivní zpětnou vazbu s půdou, dochází k podpoře dalšího růstu rostliny. V případě negativní zpětné vazby dochází k potlačení růstu rostliny. Neutrální zpětná vazba nemá na rostlinu žádný vliv.

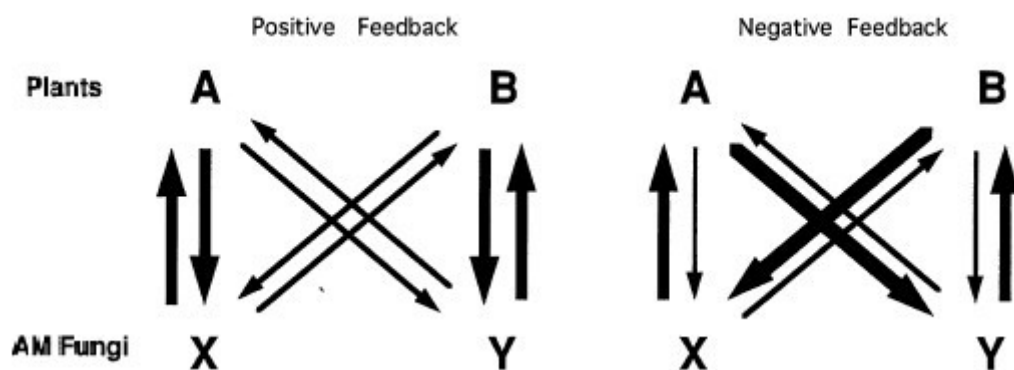
Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou může na rostliny působit buď přímo, nebo nepřímo skrz změny v růstu kompetujících druhů rostlin (Bever, 2003). Přímá zpětná vazba vyjadřuje vliv daného druhu rostliny na stejný rostlinný druh. U nepřímé zpětné vazby mezi rostlinou a půdou je změnami v půdním složení ovlivněn růst jiného druhu rostliny, než je rostlina, která půdu ovlivnila (Obr.1).



Obr.1: Různé druhy zpětné vazby mezi rostlinou a půdou (Bever et al., 1997)

Na Obr.1 jsou zobrazeny možné směry působení zpětné vazby mezi půdou a rostlinou. Písmena **A**, **B** zastupují jednotlivé rostlinné druhy,  $\alpha$  a  $\beta$  představují změny v půdním složení způsobené druhem **A** a **B**. Proměnné **I** a **v** představují vliv druhu **A**, resp. **B** na půdní společenstvo. Směr působení zpětné vazby mezi rostlinou a půdou reprezentují šipky  $\alpha\mathbf{A}$ ,  $\alpha\mathbf{B}$ ,  $\beta\mathbf{A}$  a  $\beta\mathbf{B}$ . Přímá zpětná vazba, kdy je změnou v půdním složení ovlivněn druh, který změnu vyvolal, je znázorněna řeckým písmenem  $\alpha\mathbf{A}$  a  $\beta\mathbf{B}$ , nepřímá zpětná vazba při které je změnou v půdním složení ovlivněna rostlina jiného druhu je znázorněna písmenem  $\alpha\mathbf{B}$  a  $\beta\mathbf{A}$ .

To, jak zpětná vazba na rostlinné společenstvo působí, závisí na relativních velikostech přímé a nepřímé zpětné vazby (Bever et al., 1997) – viz Obr.2.



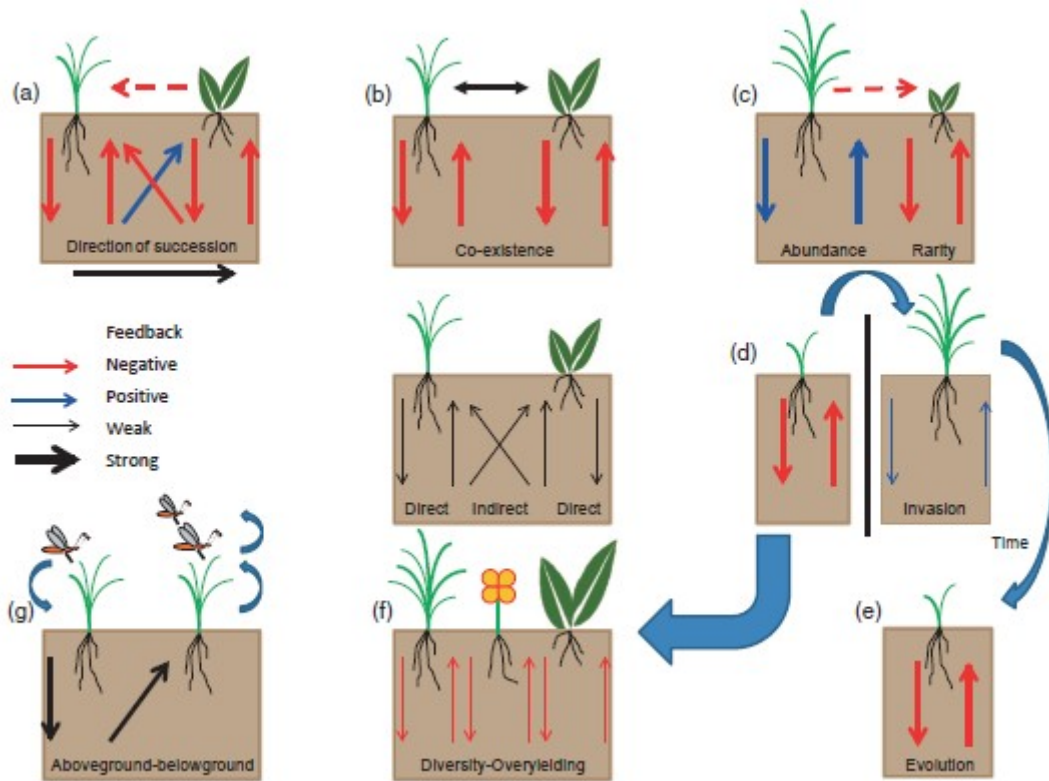
Obr.2: Znázornění směru a síly přímé a nepřímé zpětné vazby (Bever et al., 1997)

Písmena **A**, **B** na Obr.2 zastupují rostlinný druh, písmena **X**, **Y** zase druh půdního mutualisty (v tomto případě arbuskulárně mykorhizní houbu). Tloušťky jednotlivých šipek znázorňují sílu působení rostliny na půdní společenství a vice versa. V levé části obrázku podporuje rostlinný druh **A** růst AMF druhu **X** a tyto zpětně podporují růst rostliny **A** – jedná se tedy o pozitivní přímou zpětnou vazbu. To samé nastává i u druhu **B**. Působení rostliny **A** (resp. **B**) na AMF **Y** (resp. **X**) je příliš malé, a tak nedochází k ovlivnění rostlinného společenstva nepřímou zpětnou vazbou. V pravé části obrázku je vidět, že přítomnost druhu **A** tlumí růst AMF **X** (vzhledem k velikosti síly působení druhu **A** na AMF druhu **Y**) a tím potlačuje i svůj vlastní rozvoj – jedná se tedy o negativní přímou zpětnou vazbu. Zároveň podporuje růst AMF druhu **Y** a tak nepřímo pozitivně působí na růst rostliny **B**. Z uvedeného obrázku je vidět, že výsledný směr působení zpětné vazby a to, jestli bude pozitivní či negativní, závisí na interakci působení rostlin na vlastní i cizí půdní společenstvo. Kdyby byly všechny šipky stejně silné, zpětná vazba mezi rostlinou a půdou by nijak neovlivňovala rostlinné společenstvo.

Na zpětné vazbě mezi rostlinou a půdou se může podílet biotická i abiotická složka půdy. Abiotickou složku zastupuje hlavně obsah živin potřebných pro růst rostlinného druhu a změna pH. Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou řízená abiotickými faktory je většinou méně druhově specifická (Aerts and Chapin, 2000). Biotická složka zahrnuje půdní organismy: Annelida, Arthropoda, Nematoda, Protista, Fungi, bakterie a Archea (Bever, 2003). Tyto organismy jsou většinou rozdělovány do dvou skupin a to podle typu zpětné vazby mezi nimi a rostlinou - pozitivní zpětnou vazbu zajišťují mutualisté a negativní zpětnou vazbu zase různí patogeni (Bever et al., 2012). Toto rozdělení ale není úplně stoprocentní, neboť organismy z jedné skupiny mohou být jak mutualisté, tak patogeni - například různé druhy arbuskulárně mykorhizních hub (Johnson et al., 1997). Arbuskulárně mykorhizní houby podporují růst rostliny tím, že zvýší její přístupnost k půdním zdrojům a na oplátku získávají od rostlin uhlíkaté látky. Při změně druhů těchto hub podílejících se na zpětné vazbě může dojít k posílení pozitivní zpětné vazby a tedy k podpoře růstu rostliny, nebo naopak ke změně z pozitivní na negativní zpětnou vazbu a k následujícímu útlumu rostlinného růstu (Bever et al., 1997). Biotická zpětná vazba půdy s rostlinou může být tedy oproti abiotické velmi specifická (Van Der Putten, 2003).

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou je potencionálním řídicím faktorem fungování ekosystémů a diverzity vegetace (Bever, 2003; Van Der Putten, 2003). Často je uvažována ve spojení se sukcesí (Obr.3a). Pionýrské druhy v primární sukcesí mohou vykazovat pozitivní přímou zpětnou vazbu s půdou (Reynolds et al., 2003). Akumulují totiž například bakterie fixující dusík, který na nových stanovištích chybí. V dalších stádiích primární sukcese a v počáteční fázi sekundární sukcese mají rostliny s půdou vazbu negativní (van der Putten et al., 2013). Dochází tak k jejich potlačení a nástupu dalších druhů rostlin, které jsou odolné vůči patogenům akumulovaným druhy předešlými, a tak vykazují pozitivní nepřímou zpětnou vazbu. Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou může také ovlivňovat abundanci rostlinného druhu na určitém stanovišti. V případě negativní zpětné vazby dochází k potlačení růstu rostliny. Z toho vyplývá, že negativní zpětná vazba posiluje diverzitu rostlinného společenstva a koexistenci jednotlivých druhů (Bever et al., 1997; Bonanomi et al., 2005) (Obr.3b). Zabraňuje totiž dominantnímu převládnutí pouze jedné rostliny a tak umožňuje růst i dalších rostlin. Příkladem může být společný růst *Plantago lanceolata* a *Panicum sphaerocarpon* (Bever, 2002). Mykorhizní houby asociované s druhem *Plantago lanceolata* totiž tlumí jeho růst a způsobují tak negativní přímou zpětnou vazbu. Naproti tomu mykorhizní houby konkurenčního druhu *Panicum sphaerocarpon* podporují růst *Plantago lanceolata* – jedná se o nepřímou pozitivní zpětnou vazbu. Díky tomu dochází

ke koexistenci těchto dvou druhů na jednom stanovišti. Pozitivní přímá zpětná vazba mezi rostlinou a půdou může způsobovat naopak snižování diverzity v rámci rostlinného společenstva (Bever et al., 1997) (Obr.3c). Pokud má rostlinný druh s půdou pozitivní zpětnou vazbu a ostatní druhy vazbu negativní, může dojít k převládnutí zvýhodněného druhu. To souvisí s invazivností rostlin, které se budu věnovat v další kapitole (Obr.3d).



Obr.3: Různé druhy zpětné vazby a jejich vliv na rostlinné společenstvo (van der Putten et al., 2013)

### 3.1. PLANT-SOIL FEEDBACK A INVAZNÍ ROSTLINY

Ačkoli je zpětná vazba mezi rostlinou a půdou známa již poměrně dlouho, teprve v nedávné době se začala uvažovat ve spojení s invazními rostlinami. Zpětná vazba může významně pomoci invazním rostlinám rozšířit a udržet se na novém území (Kulmatiski et al., 2008). Mechanismů zpětné vazby mezi invazní rostlinou a půdou je mnoho. Negativní vliv invazních rostlin na půdní prostředí, buď pomocí alelopatických látek vylučovaných do okolí, nebo vyčerpáním živin nutných pro růst původních druhů rostlin, je znám již poměrně dlouho (Vivrette and Muller, 1977; Wardle et al., 1998). Příkladem může být studie na druhu



*Lantana camara* invadujícím australská lesní společenstva (Gentle and Duggin, 1997). *L. camara* je silně konkurenční vůči původním druhům. Vylučováním alelopatických látek zabraňuje klíčení a růstu semenáčků ostatních rostlin a způsobuje jejich vyšší mortalitu. Alelopatie napomáhá také šíření invazního druhu *Acroptilon repens* (Goslee et al., 2001) či *Schinus terebinthifolius* (Morgan and Overholt, 2005).

Základní mechanismus působení půdního společenstva na růst rostliny je přímá zpětná vazba. Určité druhy rostlin mají tuto zpětnou vazbu pozitivní či alespoň méně negativní než ostatní rostliny a díky tomu mohou převládnout v rostlinném společenstvu (Klironomos, 2002). To je časté právě u invazních druhů. Invazní druhy rostlin získávají výhodu tím, že buď akumulují patogeny pomaleji a to díky svým přirozeným vlastnostem (Purcell and Lindow, 1987) nebo unikají ze svého původního stanoviště a na novém místě nemají své druhově specifické patogeny (van der Putten, 2000). Podle této hypotézy tedy rostliny s vyšší abundancí zažívají pozitivní nebo neutrální zpětnou vazbu s půdou, kdežto méně časté rostliny vykazují negativní zpětnou vazbu s půdou (Klironomos, 2002).

Příkladem pozitivní přímé zpětné vazby mezi rostlinou a půdou je pokus na pěti invazních exotických a pěti vzácných druzích z Kanady. Tento výzkum ukázal, že exotické invazní rostliny mají s půdou pozitivní přímou zpětnou vazbu, tedy lépe rostou v půdě s vlastní historií. Naopak vzácné původní druhy vykazují ve vlastní půdě negativní přímou zpětnou vazbu a tím potlačují vlastní růst (Klironomos, 2002). Rostlina zažívající přímou pozitivní zpětnou vazbu s půdou tedy dokáže měnit půdní podmínky ve svůj prospěch a roste lépe v půdě s vlastní historií. To jí umožňuje úspěšně se šířit na úkor ostatních rostlin. Příkladem takové rostliny je *Lespedeza cuneata*, která byla ve třicátých letech minulého století introdukována do Severní Ameriky a rozšířila se tam jako invazní druh (Coykendall and Houseman, 2014). Akumulace půdních organismů se může lišit i u stejného druhu v rámci různých haplotypů – invazní *Phragmites australis* akumuluje odlišné patogeny než ten neinvazní a tím je umožněno jeho převládnutí v rostlinném společenstvu (Nelson and Karp, 2013).

Úspěch invazních rostlin může být dán i tím, že unikají vlivu patogenů ze svého původního stanoviště. To potvrzuje i hypotéza úniku před nepřáтели – *the enemy-release hypothesis* (Keane and Crawley, 2002). Na novém místě zažívají rostliny pozitivní, či alespoň méně negativní přímou zpětnou vazbu než ostatní druhy díky úniku před druhově specifickými patogeny a působením druhově méně specifických mutualismů (Reinhart and Callaway, 2006; Richardson et al., 2000a). Příkladem může být studie na *Centaurea maculosa* (Callaway et al., 2004). Jedná se o druh s původním rozšířením v Evropě a invazním

rozšířením v Severní Americe. V evropské půdě vykazuje *C. maculosa* negativní přímou zpětnou vazbu s půdními organismy, kdežto v nepůvodním prostředí vyvíjí zpětnou vazbu pozitivní. To umožňuje invazivní šíření druhu v nepůvodním prostředí. *C. maculosa* navíc dokáže využívat zdroje sousedních rostlin pomocí hyf arbuskulárně mykorhizních hub, které rostliny propojují (Marler et al., 1999). Pozitivní přímou zpětnou vazbu v novém prostředí zažívá i druh *Triadica sebifera* (Nijjer et al., 2008; Yang et al., 2013). Tento druh má na svém původním stanovišti negativní zpětnou vazbu s půdou, zatímco v nepůvodních areálech se dokáže vyhnout působení půdních patogenů a naopak je podporován mutualistickými organismy a jeho růst je tak ovlivněn pozitivní přímou zpětnou vazbou. Podobný efekt byl pozorován i u druhu *Pinus contorta*, který byl introdukován z Kanady do Švédska (Gundale et al., 2014). Pozitivní zpětnou vazbu v nové půdě vykazuje i rostlina *Heracleum mantegazzianum* (Dostal et al., 2013). Avšak v rámci pokusu o dlouhodobém dopadu tohoto druhu na obsazené území se zjistilo, že čím déle rostla rostlina v půdě, tím hůře přežívala, měla menší biomasu a nižší kompetiční schopnost. Pokud se tedy *H. mantegazzianum* dostalo na nová území, rychle se tam rozšířilo. Jenže čím déle rostl druh v půdě s vlastní historií, tím silnější byla negativní zpětná vazba, až došlo ke stabilizaci výskytu druhu. Posledním příkladem může být studie na šesti invazních trvalkách ze Severní Ameriky s původním rozšířením v Evropě (Maron et al., 2014). Čtyři z těchto šesti druhů vykazují v evropské půdě negativní zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou, kdežto v americké půdě nikoli.

Invazní rostliny mohou být úspěšné i díky nepřímé zpětné vazbě s půdou (Bever et al., 1997). Příkladem nepřímé negativní zpětné vazby je ovlivňování původních druhů invazními exotickými druhy (van der Putten et al., 2013). Exotické druhy rostlin akumulují ve svém okolí patogeny a tím poškozují druhy původní. Například invazní druh *Chromolaena odorata* potlačuje původní druhy v Indii a dramaticky snižuje diverzitu osídlených stanovišť. Pravděpodobně je to způsobeno schopností *Ch. odorata* akumulovat vysoké koncentrace půdní houby rodu *Fusarium*, která inhibuje růst původních druhů rostlin. Do určité míry tím *Ch. odorata* poškozuje i sama sebe, ovšem účinek patogenů na neinvazní druhy je daleko větší (Mangla et al., 2008). Jiná studie zabývající se zpětnou vazbou mezi rostlinou a půdou ukázala, že invazní druhy rostlin mohou snižovat abundanci arbuskulárně mykorhizních hub a tím negativně ovlivnit růst původních druhů (Shannon et al., 2014). Dalším mechanismem působení nepřímé negativní zpětné vazby na původní druhy je již zmíněná alelopatie neboli vylučování škodlivých látek do okolního prostředí (Callaway and Ridenour, 2004). Invazní rostliny tedy působí na původní druhy negativní nepřímou zpětnou vazbou a díky tomu podporují samy sebe a lépe se šíří.

Vztah zpětné vazby mezi rostlinou a půdou a invazními druhy rostlin může být ovlivňován mnoha faktory. Nedávno provedená meta-analýza testovala vliv životní formy rostliny na její zpětnou vazbu s půdou (Meisner et al., 2014). Výsledky ukázaly, že zpětná vazba působící na původní a invazní rostliny je závislá na životní formě rostliny, která půdu ovlivnila. Původní byliny mají s půdou negativní zpětnou vazbu a potlačují tak svůj růst, zatímco původní stromy podporují nárůst své biomasy pozitivní zpětnou vazbou. Nepůvodní druhy rostlin mají většinou neutrální zpětnou vazbu s půdou, ačkoliv některé byliny vykazují i pozitivní zpětnou vazbu. Také efekt invazních druhů na ty původní je ovlivněn životní formou rostlin. Vliv invazních rostlin na stromy je většinou negativní, kdežto u bylin naopak pozitivní. Existují sice i případy invazních rostlin, které negativně ovlivňují druhy domácí (Mangla et al., 2008), avšak nejedná se o obecný mechanismus. Jiná studie se zabývala působením disturbance na zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou (Fukano et al., 2013). Chtěli zjistit, zda má disturbance podzemní bioty vliv na úspěšnost invazních rostlin. Podle výsledků má disturbance nadzemní biomasy pozitivní vliv na invazní rostliny, kdežto disturbance podzemní bioty potlačuje jejich rozvoj. Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou tedy může být mechanismem úspěšnosti invazních rostlin, avšak je třeba zahrnout do studií i ostatní možné vlivy jako je právě životní forma rostlin či disturbance (Suding et al., 2013).

### **3.2. METODY VÝZKUMU PLANT-SOIL FEEDBACKU**

Základní myšlenka hypotézy *plant-soil feedbacku* je, že rostlina ovlivňuje půdu, ve které roste, a tyto změny v půdním složení vyvolají zpětně změny v růstu rostliny. Nejčastěji je zpětná vazba mezi rostlinou a půdou zkoumána pomocí metody dvoufázového pokusu (Bever, 1994; Brinkman et al., 2010). První fází pokusu je tzv. *soil conditioning* tj. ovlivňování půdy rostlinou. Ve druhé fázi ovlivněná půda působí na novou rostlinu stejného či jiného druhu, než půdu ovlivnila. Tento typ experimentu se nazývá dvoufázový a je nejpoužívanější metodou při studiu zpětné vazby mezi rostlinou a půdou. Dvoufázový experiment může mít v obou částech různé varianty a odchylky. Vhodnost jejich použití je rozebrána v následujícím textu.

V první fázi experimentu dochází k ovlivnění půdy rostlinou či rostlinami, které v půdě rostou. Půda a její společenstvo může být ovlivněna dvěma základními způsoby – buď probíhá ovlivňování ve skleníku či v jiných kontrolovaných podmínkách (tzv. *manipulative*

*experiment*) nebo pokus probíhá přímo v terénu (tzv. *natural experiment*) (Kulmatiski et al., 2008). Terénní typ experimentu se používal hlavně v počátcích testování zpětné vazby mezi rostlinou a půdou (van der Putten et al., 1988). K ovlivnění půdy tedy docházelo ve venkovních podmínkách. Vzorokly půdy byly brány z míst, kde po dlouhou dobu rostl určitý druh rostliny, a poté byla tato půda použita ve druhé fázi experimentu. Hlavní výhodou tohoto přístupu je, že rostliny ovlivňovaly půdu dlouhou dobu a v přirozených podmínkách. Ovšem půda ovlivněná ve venkovních podmínkách se může lišit ve struktuře a chemickém složení. Také je těžké vyloučit ovlivnění půdy jiným druhem rostliny, než je potřeba pro daný experiment (Brinkman et al., 2010).

Druhý typ experimentu (manipulativní) probíhá ve skleníku či zahradě za kontrolovaných podmínek. Půda je buď nasbírána v terénu a poté sterilizována či jinak ošetřena (Bever, 1994) nebo nově připravena například ze zahradnického substrátu a písku (Bever, 2002). Tato půda se pak neliší v biotických ani abiotických podmínkách (výchozí složení půdy pro první fázi pokusu je totožné) a navíc má výzkumník pod kontrolou, které rostliny půdu skutečně ovlivňují (Brinkman et al., 2010). I tento přístup má ale své nedostatky. Například není jisté, za jak dlouho dojde k ovlivnění půdy rostlinou. Nejčastěji jsou rostliny kultivovány po dobu tří měsíců. Po této době by již mělo dojít k ovlivnění půdy (Bever et al., 1997). Druhou nevýhodou jsou podmínky ve skleníku, které se liší od těch na přirozeném stanovišti (např. v teplotě či vlhkosti) (Brinkman et al., 2010). Uvedené postupy ovlivňování půdy mají rozdílný vliv i na zpětnou vazbu rostliny s půdou. V pokusech s kultivovanou půdou prováděných ve skleníku vychází konečná zpětná vazba více negativní než je tomu u pokusů v přírodních podmínkách (Kulmatiski et al., 2008).

Ve druhé fázi pokusu jsou efekty zpětné vazby mezi rostlinou a půdou pozorovány měřením růstu rostliny v ovlivněné půdě z první části pokusu (Bever et al., 1997). V ovlivněné půdě můžeme pěstovat buď druh, který ji ovlivnil (*self-cultivated*), nebo jiný druh rostliny (*non-self-cultivated*) (Kulmatiski et al., 2008). Přímá zpětná vazba mezi rostlinou a půdou se měří rozdílem růstu rostlinného druhu ve své půdě (tedy v půdě, kterou daný druh ovlivnil) a v kontrolní (cizí) půdě. Vliv jednoho druhu rostliny na jiný druh neboli nepřímá zpětná vazba se zkoumá pomocí růstu rostliny v půdě s vlastní historií oproti růstu v půdě s historií jiného druhu (Mills and Bever, 1998). Přímá zpětná vazba nám poskytuje informace o tom, jaký vztah má rostlinný druh se svojí půdou (pozitivní/negativní) a nepřímá zpětná vazba vypovídá o kompetici či koexistenci dvou druhů (Bever et al., 1997; Klironomos, 2002).

Pro druhou fázi experimentů zkoumajících zpětnou vazbu jsou důležité kontroly. Pomocí těchto kontrol mohou vyloučit působení abiotické složky půdy na růst rostliny (např. vyčerpání živin rostlinou v první fázi pokusu), pokud v rámci své studie uvažují zpětnou vazbu pouze jako vztah rostliny a biotické složky půdy (Brinkman et al., 2010), nebo je použijí jen pro porovnávání se zpětnou vazbou v ovlivněné části půdy. Tyto kontroly mohou být provedeny třemi způsoby. Buď mohou porovnávat růst rostlin ve vlastní půdě s růstem v půdě ovlivněné jiným druhem (Bezemer et al., 2006; Callaway et al., 2004; Klironomos, 2002), nebo použijí jako kontrolu sterilizovanou půdu (Brinkman et al., 2005; van der Putten et al., 2007), anebo provedou kontrolu přidáním půdního inokula do sterilizované půdy (Callaway et al., 2004; van der Putten et al., 2007). Půdní inokulum se odebírá z půdy ovlivněné v první fázi a přidává se do sterilizované půdy ve druhé části pokusu. Inokulum se rozdělí na dvě části – jedna zůstane ovlivněná a přidává se do půdy, ve které chceme pozorovat zpětnou vazbu, a druhá část se sterilizuje a slouží jako kontrolní (Bever, 1994; Gundale et al., 2014; Mangan et al., 2010). Druhou možností provedení kontroly je sterilizace půdy. Pomocí metody sterilizace můžeme sice vyloučit působení abiotických složek půdy na zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou, zároveň má ale i několik nevýhod. Zaprvé dojde sterilizací půdy ke změně chemického a fyzikálního složení půdy (viz. kapitola Sterilizace půdy). Navíc při použití sterilizované kontroly vychází zpětná vazba větší než při použití metody vlastní a cizí půda (Kulmatiski et al., 2008). Také použití sterilizace a přidání inokula se liší ve výsledných měřeních zpětné vazby (Brinkman et al., 2010). Z toho důvodu je asi nejlepším řešením použít různé typy kontrol zároveň.

Je jasné, že použitý typ experimentu může ovlivnit výsledný směr a sílu zpětné vazby mezi rostlinou a půdou (Kulmatiski et al., 2008). Je tedy třeba otestovat výsledky skleníkových pokusů v přirozených podmínkách. K lepšímu pochopení zpětné vazby mezi rostlinou a půdou je důležité provádět pokusy nejen na jednom druhu rostliny, ale také testovat vliv více druhů rostlin na sebe navzájem.

### **3.2.1. Sterilizace půdy**

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou je řízena mnoha faktory. Tyto faktory mohou být buď biotické, nebo abiotické. Biotické jsou v případě, že zpětnou vazbu zajišťují například půdní mikroorganismy či mykorrhizní houby. Abiotická zpětná vazba je řízena fyzikálními a chemickými vlastnostmi půdy, např. vyčerpáním živin z půdy či změnou pH. K určení

povahy zpětné vazby mezi rostlinou a půdou můžeme použít metodu sterilizace půdy. Sterilizace půdy nám slouží ke kontrole či odstranění půdních semen, hub a jejich spor, bakterií, hmyzu a dalších půdních mikroorganismů (Nutter, 1957). Pokud se pozorovaný jev projeví i ve sterilizované půdě, tedy v půdě bez biotické složky, pravděpodobně se nejedná o jev řízený bioticky.

Existuje mnoho metod sterilizace půdy – například použití autoklávu, ozáření či aplikace biocidů (Trevors, 1996). Použití autoklávu a gama-záření jsou nejpoužívanější metody sterilizace půdy v pokusech zabývajících se zpětnou vazbou mezi rostlinou a půdou (Bever, 1994; Callaway et al., 2004; Coykendall and Houseman, 2014; Gundale et al., 2014; Klironomos, 2002; Mangla et al., 2008; Maron et al., 2014; Nijjer et al., 2008; Yang et al., 2013). Navíc, biocidy, jako např. jedy a fumiganty, jsou sice velice účinné, ale zanechávají toxická rezidua, která mohou způsobit kontaminaci půdy (McNamara et al., 2003; Trevors, 1996). Z toho důvodu se budu v této kapitole zabývat pouze použitím autoklávu a gama-záření.

Jednou z možných nevýhod sterilizace půdy je to, že dochází k ovlivnění složek půdy (McNamara et al., 2003; Sinegani and Hosseinpour, 2010). Ovšem různé sterilizační metody mají na půdu různé účinky (Alphei and Scheu, 1993; He and Cui, 2009). Při sterilizaci pomocí autoklávu může dojít k nárůstu obsahu některých živin. Konkrétně (He and Cui, 2009) zjistili, že při použití autoklávu dojde ke zvýšení obsahu N, P a K. Podle této studie také dochází k nárůstu pH. Jiné studie uvádí, že metoda autoklávu zvyšuje obsah C a N v ovlivněné půdě (Berns et al., 2008; Razavi darbar and Lakzian, 2007) a také dochází k nárůstu elektrické konduktivity a snížení pH (Razavi darbar and Lakzian, 2007). Efekt snížení pH po sterilizaci pomocí autoklávu uvádí i studie (Mahmood et al., 2014). Dle této studie došlo také k mírnému poklesu obsahu K a k signifikantnímu nárůstu obsahu Mn a C, ovšem obsah dalších makroživin se nezměnil. Při sterilizaci půdy metodou autoklávu může dojít také ke zmenšení biomasy rostlin pěstovaných v ošetřené půdě oproti rostlinám pěstovaným v půdě nesterilizované (He and Cui, 2009). Autokláv mění i stav agregace půdy – dochází ke zvětšení povrchu půdy a omezení eroze (Berns et al., 2008; Egli et al., 2006). Je třeba také počítat s tím, že čím větší je obsah půdy, kterou chceme sterilizovat, tím déle bude sterilizace trvat (Trevors, 1996).

Druhou nejpoužívanější metodou sterilizace půdy v pokusech zabývajících se zpětnou vazbou mezi rostlinou a půdou je gama-záření (Gundale et al., 2014; Klironomos, 2002; Maron et al., 2014; Yang et al., 2013). Stejně jako metoda autoklávu i sterilizace pomocí záření gama může ovlivnit různé složky půdy. Podle studie (He and Cui, 2009) dochází

po ozáření půdy k nárůstu obsahu prvků N, P a K. Podobné výsledky můžeme najít i u (McNamara et al., 2003) a (Berns et al., 2008), kteří udávají nárůst obsahu zejména u N, P a Mn. Nárůst obsahu Mn potvrzuje i studie (Mahmood et al., 2014), která navíc udává i vzrůst C a pokles obsahu  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$ . Změny v obsahu u dalších prvků jsou různé, avšak pokud rostou, tak jen minimálně (Mahmood et al., 2014; McNamara et al., 2003). Změny hodnot pH se liší studii od studie. Některé uvádí snížení pH (He and Cui, 2009), jiné mírný nárůst (Mahmood et al., 2014), ale obecně jsou trendy změny hodnoty pH nekonzistentní (McNamara et al., 2003). Gama-záření navíc (stejně jako autokláv) může snižovat biomasu rostlin rostoucích ve sterilizované půdě oproti půdě nesterilizované (He and Cui, 2009). V jiné studii ale zase došlo naopak k většímu růstu rostliny ve sterilizované půdě (Troelstra et al., 2001). Při sterilizaci ozářením je důležité si uvědomit, že různé dávky gama-záření mají různé účinky – tedy některé organismy jsou citlivější než jiné (Maity et al., 2008). Například povrchoví bezobratlí živočichové jsou citlivější na ozáření než ti podpovrchoví a houby jsou citlivější než bakterie (McNamara et al., 2003).

Změny v půdním složení následkem sterilizace mohou mít více příčin. Velký vliv na změny v obsahu živin v půdě má lýze živých buněk (Berns et al., 2008; Troelstra et al., 2001). Vliv na vzrůst obsahu některých živin může mít i to, že sterilizace snižuje růst rostlin a tím se sníží i příjem živin těmito rostlinami (He and Cui, 2009). Těmto následkům by se dalo předejít například vyluhováním půdy (Heath et al., 2005) nebo přihnojením květináčů s půdou ke zmírnění rozdílů mezi ošetřenou a neošetřenou půdou (He and Cui, 2009). Vzrůst obsahu Mn je ale tak velký, že se nedá předpokládat, že by to zavinila jen lýze buněk, protože obsah Mn v mikroorganismech je zanedbatelný oproti jeho nárůstu ve sterilizované půdě. Vliv na nárůst obsahu Mn budou mít pravděpodobně reakce nerozpustných forem Mn s organickou hmotou a tedy změna jeho dostupnosti (McNamara et al., 2003).

Změny, které v půdě nastávají po její sterilizaci, nejsou konzistentní. Záleží na několika faktorech, především na použité metodě sterilizace a typu půdy, kterou chceme sterilizovat (He and Cui, 2009). Navíc, pozorované změny v biomase rostlin pěstovaných ve sterilizované půdě jsou ovlivněny i daným druhem pěstované rostliny. Proto si musíme před výběrem metody sterilizace půdy ujasnit, co přesně studujeme a na co se ptáme. Pro degradační a sorpční experimenty nebo pro pokusy týkající se rostlinného růstu je vhodnější použít sterilizaci pomocí gama-záření, protože méně ovlivňuje chemickou i fyzickou složku půdy (Berns et al., 2008; McNamara et al., 2003).

## 4. MŮJ VÝZKUM

Cílem mého výzkumu bude posouzení vlivu přímé zpětné vazby mezi rostlinou a půdou na invazivnost rostlin. Budu zkoumat, jak přímá zpětná vazba ovlivňuje růst invazních a neinvazních (ale naturalizovaných) druhů rostlin.

V rámci pokusu budu pracovat se souborem rostlin použitým již ve studiích (Kubesova et al., 2010) a (Moravcova et al., 2010). Tento soubor obsahuje 90 druhů neofytů z České republiky (tedy rostlin, které se do ČR dostaly až po roce 1500), z nichž je 61 naturalizovaných a 29 invazních (Pysek et al., 2012). Výhod tohoto souboru rostlin je několik. Za prvé se jedná o reprezentativní vzorek neofytů rostoucích v České republice – jde asi o 40 % všech neofytů ČR. Za druhé rostliny z tohoto seznamu již byly použity v různých pracích (viz. výše). Je tedy dobře známa informace o jejich invazním statutu a místě výskytu. A za třetí je zde možnost srovnání mých výsledků s výsledky předchozích výzkumů využívajících stejný soubor rostlin (konkrétně se studii zkoumajícími reprodukční charakteristiky (Moravcova et al., 2010) a velikost genomu rostlin (Kubesova et al., 2010)). To by mohlo ukázat, jak významný je vliv přímé zpětné vazby na invazivnost rostlin v porovnání s ostatními charakteristikami rostlin.

Zda se jedná o zpětnou vazbu biotickou či abiotickou, zjistíme srovnáním růstu rostlin pěstovaných v půdě ovlivněné druhem a půdě po ovlivnění sterilizované, tedy v půdě, která neobsahuje žádné živé organismy (Klironomos, 2002). Předpokládáme, že invazní druhy budou ovlivňovat půdu ve svůj prospěch, zatímco druhy neinvazní budou vykazovat spíše negativní zpětnou vazbu – tím podpoříme naši hypotézu, že pozitivní přímá zpětná vazba je významným faktorem podporujícím invazivnost druhů.



## 5. ZÁVĚR

Invazní rostliny ohrožují obsazená stanoviště mnoha způsoby. Mají vliv nejen na jednotlivá společenstva, ale i na celé ekosystémy (Vitousek, 1990). Zkoumání mechanismů zapříčiňujících jejich invazní rozšiřování je proto důležitým krokem k pochopení jejich úspěšnosti a k vytváření účinných opatření, které by nám mohly pomoci v boji s těmito druhy. V minulosti bylo navrženo mnoho způsobů, jak invazní rostliny dosahují svého úspěchu (Keane and Crawley, 2002; Moravcova et al., 2010; Richards et al., 2006). Jednalo se o určité vlastnosti rostlin, které invazní druhy mají ve větší míře než druhy neinvazní. Tyto vlastnosti by měly pomáhat rostlinám invazně se šířit. Existují však pochybnosti o těchto vlastnostech jako o možných mechanismech šíření invazních rostlin (Burns, 2004; Daehler, 2003).

V nedávné době si vědci začali všimnout mechanismu zpětné vazby mezi rostlinou a půdou zvaného *plant-soil feedback*. Základní princip je, že rostlina působí určité změny v půdě, ve které roste. Tyto změny jsou biotické i abiotické a mají zpětný vliv na rostlinu – tedy ovlivňují ji zpětnou vazbou (Bever et al., 1997). Zpětná vazba má různé podoby. Může být jak pozitivní, tak negativní, může působit přímo na druh, který půdu ovlivnil, či na jiný druh. V prvním případě se jedná o přímou zpětnou vazbu, v tom druhém o nepřímou.

Zpětná vazba mezi rostlinou a půdou je uvažována ve třech základních procesech utváření rostlinného společenstva. Zaprvé může mít zpětná vazba vliv na koexistenci a regulaci biodiverzity v rostlinném společenstvu (Bever, 2002; Bonanomi et al., 2005). Zadruhé je často spojována s primární i sekundární sukcesí a střídáním jednotlivých sukcesních stádií (Reynolds et al., 2003; van der Putten et al., 2013). Za třetí je uvažována jako možný mechanismus šíření invazních rostlin (Bever et al., 1997). Invazní rostliny mohou mít pozitivní či alespoň méně negativní zpětnou vazbu s půdou oproti původním či naturalizovaným, ale neinvazním rostlinám, a tak dosahují své úspěšnosti.

V rámci mého dalšího studia budu zkoumat zpětnou vazbu mezi rostlinou a půdou u neofytních druhů České republiky, z nichž je část invazní a část naturalizovaná, ale neinvazní. Tento výzkum by měl ukázat, zdali je pozitivní přímá zpětná vazba obecným mechanismem pomáhajícím invazním rostlinám šířit se. Porozumění mechanismům, které jsou zodpovědné za abundanci organismů, může vést k novému managementu ekosystému, ochraně před invazemi, konzervaci apod. Lepší pochopení mechanismů umožňujících invazní šíření rostlin by nám mohlo poskytnout cenné informace k určení managementu potenciálních a již existujících invazních rostlin.

## 6. REFERENCE

- Aerts, R., and F. S. Chapin, 2000, The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns: *Advances in Ecological Research*, Vol 30, v. 30, p. 1-67.
- Agrawal, A. A., and P. M. Kotanen, 2003, Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment: *Ecology Letters*, v. 6, p. 712-715.
- Alphei, J., and S. Scheu, 1993, Effects of biocidal treatments on biological and nutritional properties of a mull-structured woodland soil: *Geoderma*, v. 56, p. 435-448.
- Berns, A. E., H. Philipp, H. D. Narres, P. Burauel, H. Vereecken, and W. Tappe, 2008, Effect of gamma-sterilization and autoclaving on soil organic matter structure as studied by solid state NMR, UV and fluorescence spectroscopy: *European Journal of Soil Science*, v. 59, p. 540-550.
- Bever, J., K. Westover, and J. Antonovics, 1997, Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach: *Journal of Ecology*, v. 85, p. 561-573.
- Bever, J. D., 1994, Feedback between plants and their soil communities in an old field community: *Ecology*, v. 75, p. 1965-1977.
- Bever, J. D., 2002, Negative feedback within a mutualism: host-specific growth of mycorrhizal fungi reduces plant benefit: *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, v. 269, p. 2595-2601.
- Bever, J. D., 2003, Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests: *New Phytologist*, v. 157, p. 465-473.
- Bever, J. D., T. G. Platt, and E. R. Morton, 2012, Microbial Population and Community Dynamics on Plant Roots and Their Feedbacks on Plant Communities, *in* S. Gottesman, C. S. Harwood, and O. Schneewind, eds., *Annual Review of Microbiology*, Vol 66: *Annual Review of Microbiology*, v. 66: Palo Alto, Annual Reviews, p. 265-283.
- Bezemer, T. M., C. S. Lawson, K. Hedlund, A. R. Edwards, A. J. Brook, J. M. Igual, S. R. Mortimer, and W. H. Van der Putten, 2006, Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands: *Journal of Ecology*, v. 94, p. 893-904.
- Bonomi, G., F. Giannino, and S. Mazzoleni, 2005, Negative plant-soil feedback and species coexistence: *Oikos*, v. 111, p. 311-321.
- Brinkman, E. P., S. R. Troelstra, and W. H. van der Putten, 2005, Soil feedback effects to the foredune grass *Ammophila arenaria* by endoparasitic root-feeding nematodes and whole soil communities: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 37, p. 2077-2087.
- Brinkman, E. P., W. H. Van der Putten, E. J. Bakker, and K. J. F. Verhoeven, 2010, Plant-soil feedback: experimental approaches, statistical analyses and ecological interpretations: *Journal of Ecology*, v. 98, p. 1063-1073.
- Brooks, M. L., C. M. D'Antonio, D. M. Richardson, J. B. Grace, J. E. Keeley, J. M. DiTomaso, R. J. Hobbs, M. Pellant, and D. Pyke, 2004, Effects of invasive alien plants on fire regimes: *Bioscience*, v. 54, p. 677-688.
- Burns, J. H., 2004, A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (Comelinaceae) across experimental nutrient and water gradients: *Diversity and Distributions*, v. 10, p. 387-397.
- Callaway, R., G. Thelen, A. Rodriguez, and W. Holben, 2004, Soil biota and exotic plant invasion: *Nature*, v. 427, p. 731-733.
- Callaway, R. M., and W. M. Ridenour, 2004, Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability: *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 2, p. 436-443.
- Coykendall, K. E., and G. R. Houseman, 2014, *Lespedeza cuneata* invasion alters soils facilitating its own growth: *Biological Invasions*, v. 16, p. 1735-1742.
- Daehler, C. C., 2003, Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration: *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, v. 34, p. 183-211.

- Dar, P. A., and Z. A. Reshi, 2015, Do alien plant invasions cause biotic homogenization of terrestrial ecosystems in the Kashmir Valley, India?: *Tropical Ecology*, v. 56, p. 111-123.
- DeWalt, S. J., J. S. Denslow, and K. Ickes, 2004, Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*: *Ecology*, v. 85, p. 471-483.
- Dick, J., M. Alexander, J. Jeschke, A. Ricciardi, H. Maclsaac, T. Robinson, S. Kumschick, O. Weyl, A. Dunn, M. Hatcher, R. Paterson, K. Farnsworth, and D. Richardson, 2014, Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach: *Biological Invasions*, v. 16, p. 735-753.
- Dostal, P., J. Mullerova, P. Pysek, J. Pergl, and T. Klinerova, 2013, The impact of an invasive plant changes over time: *Ecology Letters*, v. 16, p. 1277-1284.
- Doyle, R. D., M. D. Francis, and R. M. Smart, 2003, Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species: *Aquatic Botany*, v. 77, p. 223-234.
- Egli, M., A. Mirabella, B. Kagi, R. Tomasone, and G. Colorio, 2006, Influence of steam sterilisation on soil chemical characteristics, trace metals and clay mineralogy: *Geoderma*, v. 131, p. 123-142.
- Ehrenfeld, J. G., 2003, Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes: *Ecosystems*, v. 6, p. 503-523.
- Fukano, Y., Y. Tachiki, T. Yahara, and Y. Iwasa, 2013, Soil disturbances can suppress the invasion of alien plants under plant-soil feedback: *Ecological Modelling*, v. 260, p. 42-49.
- Gentle, C. B., and J. A. Duggin, 1997, Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L. in three Australian forest communities: *Plant Ecology*, v. 132, p. 85-95.
- Gioria, M., and B. Osborne, 2010, Similarities in the impact of three large invasive plant species on soil seed bank communities: *Biological Invasions*, v. 12, p. 1671-1683.
- Gioria, M., P. Pysek, and L. Moravcova, 2012, Soil seed banks in plant invasions: promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics: *Preslia*, v. 84, p. 327-350.
- Gorgone-Barbosa, E., V. R. Pivello, S. Bautista, T. Zupo, M. N. Rissi, and A. Fidelis, 2015, How can an invasive grass affect fire behavior in a tropical savanna? A community and individual plant level approach: *Biological Invasions*, v. 17, p. 423-431.
- Goslee, S. C., D. P. C. Peters, and K. G. Beck, 2001, Modeling invasive weeds in grasslands: the role of allelopathy in *Acroptilon repens* invasion: *Ecological Modelling*, v. 139, p. 31-45.
- Gundale, M. J., P. Kardol, M. C. Nilsson, U. Nilsson, R. W. Lucas, and D. A. Wardle, 2014, Interactions with soil biota shift from negative to positive when a tree species is moved outside its native range: *New Phytologist*, v. 202, p. 415-421.
- He, W.-M., and Q.-G. Cui, 2009, Manipulation of soil biota in ecological research.
- Heath, J., E. Ayres, M. Possell, R. D. Bardgett, H. I. J. Black, H. Grant, P. Ineson, and G. Kerstiens, 2005, Rising atmospheric CO<sub>2</sub> reduces sequestration of root-derived soil carbon: *Science*, v. 309, p. 1711-1713.
- Hejda, M., P. Pysek, and V. Jarosik, 2009, Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities: *Journal of Ecology*, v. 97, p. 393-403.
- Honig, M. A., R. M. Cowling, and D. M. Richardson, 1992, The invasive potential of Australian banksias in south-african fynbos - a comparison of the reproductive potential of *Banksia ericifolia* and *Leucadendron lauratum*: *Australian Journal of Ecology*, v. 17, p. 305-314.
- Jager, H., M. J. Alencastro, M. Kaupenjohann, and I. Kowarik, 2013, Ecosystem changes in Galapagos highlands by the invasive tree *Cinchona pubescens*: *Plant and Soil*, v. 371, p. 629-640.
- Johnson, N. C., J. H. Graham, and F. A. Smith, 1997, Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum: *New Phytologist*, v. 135, p. 575-586.
- Keane, R. M., and M. J. Crawley, 2002, Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 17, p. 164-170.
- Klironomos, J., 2002, Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities: *Nature*, v. 417, p. 67-70.

- Kubesova, M., L. Moravcova, J. Suda, V. Jarosik, and P. Pysek, 2010, Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora: *Preslia*, v. 82, p. 81-96.
- Kulmatiski, A., K. H. Beard, J. R. Stevens, and S. M. Cobbold, 2008, Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review: *Ecology Letters*, v. 11, p. 980-992.
- Mahmood, T., S. Mehnaz, F. Fleischmann, R. Ali, Z. H. Hashmi, and Z. Iqbal, 2014, Soil sterilization effects on root growth and formation of rhizosheaths in wheat seedlings: *Pedobiologia*, v. 57, p. 123-130.
- Maity, J. P., A. Chakraborty, S. Chanda, and S. C. Santra, 2008, Effect of gamma radiation on growth and survival of common seed-borne fungi in India: *Radiation Physics and Chemistry*, v. 77, p. 907-912.
- Mal, T. K., J. LovettDoust, and L. LovettDoust, 1997, Time-dependent competitive displacement of *Typha angustifolia* by *Lythrum salicaria*: *Oikos*, v. 79, p. 26-33.
- Mangan, S. A., E. A. Herre, and J. D. Bever, 2010, Specificity between Neotropical tree seedlings and their fungal mutualists leads to plant-soil feedback: *Ecology*, v. 91, p. 2594-2603.
- Mangla, S., Inderjit, and R. Callaway, 2008, Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants: *Journal of Ecology*, v. 96, p. 58-67.
- Marler, M. J., C. A. Zabinski, and R. M. Callaway, 1999, Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass: *Ecology*, v. 80, p. 1180-1186.
- Maron, J. L., J. Klironomos, L. Waller, and R. M. Callaway, 2014, Invasive plants escape from suppressive soil biota at regional scales: *Journal of Ecology*, v. 102, p. 19-27.
- McKinney, M. L., and J. L. Lockwood, 1999, Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction: *Trends in Ecology & Evolution*, v. 14, p. 450-453.
- McNamara, N. P., H. I. J. Black, N. A. Beresford, and N. R. Parekh, 2003, Effects of acute gamma irradiation on chemical, physical and biological properties of soils: *Applied Soil Ecology*, v. 24, p. 117-132.
- Meisner, A., W. H. G. Hol, W. de Boer, J. A. Krumins, D. A. Wardle, and W. H. van der Putten, 2014, Plant-soil feedbacks of exotic plant species across life forms: a meta-analysis: *Biological Invasions*, v. 16, p. 2551-2561.
- Mills, K. E., and J. D. Bever, 1998, Maintenance of diversity within plant communities: Soil pathogens as agents of negative feedback: *Ecology*, v. 79, p. 1595-1601.
- Mitchell, C. E., and A. G. Power, 2003, Release of invasive plants from fungal and viral pathogens: *Nature*, v. 421, p. 625-627.
- Molina-Montenegro, M. A., F. Carrasco-Urra, I. Acuna-Rodriguez, R. Oses, C. Torres-Diaz, and K. J. Chwedorzewska, 2014, Assessing the importance of human activities for the establishment of the invasive *Poa annua* in Antarctica: *Polar Research*, v. 33, p. 7.
- Moravcova, L., P. Pysek, V. Jarosik, V. Havlickova, and P. Zakravsky, 2010, Reproductive characteristics of neophytes in the Czech Republic: traits of invasive and non-invasive species: *Preslia*, v. 82, p. 365-390.
- Morgan, E. C., and W. A. Overholt, 2005, Potential allelopathic effects of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius* Raddi, Anacardiaceae) aqueous extract on germination and growth of selected Florida native plants: *Journal of the Torrey Botanical Society*, v. 132, p. 11-15.
- Nelson, E. B., and M. A. Karp, 2013, Soil pathogen communities associated with native and non-native *Phragmites australis* populations in freshwater wetlands: *Ecology and Evolution*, v. 3, p. 5254-5267.
- Nijjer, S., W. E. Rogers, C. T. A. Lee, and E. Siemann, 2008, The effects of soil biota and fertilization on the success of *Sapium sebiferum*: *Applied Soil Ecology*, v. 38, p. 1-11.
- Nutter, G. M., 1957, Soil sterilization practices in turf., *USGA Journal and Turf management.*, p. 25-27.
- Porté, A. J., L. J. Lamarque, C. J. Lortie, R. Michalet, and S. Delzon, 2011, A test for pre-adapted phenotypic plasticity in the invasive tree *Acer negundo* L., *BMC ecology*, BioMed Central Ltd, p. 28.

- Purcell, A. H., and S. E. Lindow, 1987, DISEASES AND PLANT-POPULATION BIOLOGY - BURDON, JJ: Science, v. 238, p. 221-221.
- Pyšek, P., J. Danihelka, J. Sadlo, J. Chrtěk, M. Chytrý, V. Jarosík, Z. Kaplan, F. Krahulec, L. Moravcová, J. Pergl, K. Stajeroва, and L. Tichý, 2012, Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns: Preslia, v. 84, p. 155-255.
- Pyšek, P., J. Sádlo, and B. Mandák, 2002, Catalogue of alien plants of the Czech Republic., Preslia, p. 97-186.
- Razavi darbar, S., and A. Lakzian, 2007, Evaluation of chemical and biological consequences of soil sterilization methods: Caspian Journal of Environmental Sciences.
- Reinhart, K., and R. Callaway, 2006, Soil biota and invasive plants: New Phytologist, v. 170, p. 445-457.
- Reynolds, H. L., A. Packer, J. D. Bever, and K. Clay, 2003, Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics: Ecology, v. 84, p. 2281-2291.
- Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, and M. Pigliucci, 2006, Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions: Ecology Letters, v. 9, p. 981-993.
- Richardson, D. M., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S. J. Milton, and M. Rejmanek, 2000a, Plant invasions - the role of mutualisms: Biological Reviews, v. 75, p. 65-93.
- Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West, 2000b, Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions, Diversity and Distributions, Blackwell Science Ltd, p. 93-107.
- Schlichting, C. D., 1986, The evolution of phenotypic plasticity in plants: Annual Review of Ecology and Systematics, v. 17, p. 667-693.
- Sexton, J. P., J. K. McKay, and A. Sala, 2002, Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America: Ecological Applications, v. 12, p. 1652-1660.
- Shannon, S. M., J. T. Bauer, W. E. Anderson, and H. L. Reynolds, 2014, Plant-soil feedbacks between invasive shrubs and native forest understory species lead to shifts in the abundance of mycorrhizal fungi: Plant and Soil, v. 382, p. 317-328.
- Sinegani, A. A. S., and A. Hosseinpour, 2010, Evaluation of effect of different sterilization methods on soil biomass phosphorus extracted with NaHCO<sub>3</sub>: Plant Soil and Environment, v. 56, p. 156-162.
- Skalova, H., V. Havlickova, and P. Pyšek, 2012, Seedling traits, plasticity and local differentiation as strategies of invasive species of Impatiens in central Europe: Annals of Botany, v. 110, p. 1429-1438.
- Standish, R. J., A. W. Robertson, and P. A. Williams, 2001, The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native forest regeneration: Journal of Applied Ecology, v. 38, p. 1253-1263.
- Standish, R. J., P. A. Williams, A. W. Robertson, N. A. Scott, and D. I. Hedderley, 2004, Invasion by a perennial herb increases decomposition rate and alters nutrient availability in warm temperate lowland forest remnants: Biological Invasions, v. 6, p. 71-81.
- Suding, K. N., W. S. Harpole, T. Fukami, A. Kulmatiski, A. S. MacDougall, C. Stein, and W. H. van der Putten, 2013, Consequences of plant-soil feedbacks in invasion: Journal of Ecology, v. 101, p. 298-308.
- Sueiro, M. C., E. Schwindt, M. M. Mendez, and A. Bortolus, 2013, Interactions between ecosystem engineers: A native species indirectly facilitates a non-native one: Acta Oecologica-International Journal of Ecology, v. 51, p. 11-16.
- te Beest, M., J. J. Le Roux, D. M. Richardson, A. K. Brysling, J. Suda, M. Kubesořa, and P. Pyšek, 2012, The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions: Annals of Botany, v. 109, p. 19-45.

- Trevors, J. T., 1996, Sterilization and inhibition of microbial activity in soil: *Journal of Microbiological Methods*, v. 26, p. 53-59.
- Troelstra, S. R., R. Wagenaar, W. Smant, and B. A. M. Peters, 2001, Interpretation of bioassays in the study of interactions between soil organisms and plants: involvement of nutrient factors: *New Phytologist*, v. 150, p. 697-706.
- van der Putten, W. H., 2000, Plant pathology - Pathogen-driven forest diversity: *Nature*, v. 404, p. 232-233.
- Van Der Putten, W. H., 2003, Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation: *Ecology*, v. 84, p. 2269-2280.
- van der Putten, W. H., R. D. Bardgett, J. D. Bever, T. M. Bezemer, B. B. Casper, T. Fukami, P. Kardol, J. N. Klironomos, A. Kulmatiski, J. A. Schweitzer, K. N. Suding, T. F. J. Van de Voorde, and D. A. Wardle, 2013, Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges: *Journal of Ecology*, v. 101, p. 265-276.
- van der Putten, W. H., G. A. Kowalchuk, E. P. Brinkman, G. T. A. Doodeman, R. M. van der Kaaij, A. F. D. Kamp, F. B. J. Menting, and E. M. Veenendaal, 2007, Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity: *Ecology*, v. 88, p. 978-988.
- van der Putten, W. H., C. vandijk, and S. R. Troelstra, 1988, Biotic soil factors affecting the growth and development of *Ammophila arenaria*: *Oecologia*, v. 76, p. 313-320.
- Vaness, B. M., S. D. Wilson, and A. S. MacDougall, 2014, Decreased root heterogeneity and increased root length following grassland invasion: *Functional Ecology*, v. 28, p. 1266-1273.
- Vila, M., J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarosik, J. L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun, and P. Pysek, 2011, Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems: *Ecology Letters*, v. 14, p. 702-708.
- Vitousek, P. M., 1990, Biological invasions and ecosystem processes - towards an integration of population biology and ecosystem studies: *Oikos*, v. 57, p. 7-13.
- Vitousek, P. M., and L. R. Walker, 1989, Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii - plant demography, nitrogen-fixation, ecosystem effects: *Ecological Monographs*, v. 59, p. 247-265.
- Vivrette, N. J., and C. H. Muller, 1977, Mechanism of invasion and dominance of coastal grassland by *Mesembryanthemum crystallinum*: *Ecological Monographs*, v. 47, p. 301-318.
- Wardle, D. A., M. C. Nilsson, C. Gallet, and O. Zackrisson, 1998, An ecosystem-level perspective of allelopathy: *Biological Reviews*, v. 73, p. 305-319.
- White, H., 1970, Fallowing, crop rotation and crop yields in Roman times, *Agric Hist*, p. 281-290.
- Yang, Q., J. Carrillo, H. Y. Jin, L. Shang, S. M. Hovick, S. Nijjer, C. A. Gabler, B. Li, and E. Siemann, 2013, Plant-soil biota interactions of an invasive species in its native and introduced ranges: Implications for invasion success: *Soil Biology & Biochemistry*, v. 65, p. 78-85.
- Zavaleta, E., 2000, The economic value of controlling an invasive shrub: *Ambio*, v. 29, p. 462-467.