Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Botanika

Bc. Anna Florianová

Vliv netýkavky malokvěté (*Impatiens parviflora* DC.) na původní vegetaci a faktory ovlivňující její šíření

Impact of small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) on native vegetation and factors affecting its spread

Diplomová práce

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

Praha 2015

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 5. 8. 2015

_____

Bc. Anna Florianová

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat své školitelce doc. RNDr. Zuzce Münzbergové, PhD. za přátelský přístup při vedení práce a za spoustu cenných rad a připomínek. Dále bych chtěla poděkovat rodičům za psychickou i materiální pomoc po dobu celého mého studia, Lukášovi za trpělivost a ochotu vždy mi s čímkoli pomoci a dále všem lidem z geobotaniky za skvělou atmosféru, kterou na oddělení vytváří.

Můj dík patří také nadaci Nadání Josefa, Marie a Zdeňky Hlávkových za finanční podporu, díky které jsem mohla výsledky této diplomové práce prezentovat na dvou zahraničních konferencích.

OBSAH

SEZNAM ZKRATEK **3**
ABSTRAKT **4**
ABSTRACT **5**

1. ÚVOD **6**
1.1. Studovaný druh - netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora* DC.) **7**
1.1.1. Popis rodu 7
1.1.2. Popis druhu 7
1.1.3. Primární areál výskytu 8
1.1.4. Historie invaze v Evropě 8
1.1.5. Historie invaze v České republice 9
1.1.6. Stanovištní nároky 10
1.1.7. Vliv na původní vegetaci 11
1.1.8. Faktory ovlivňující šíření 13
1.2. Cíle práce **14**
1.2.1. Vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci dubohabrových lesů 14
1.2.2. Faktory ovlivňující šíření netýkavky malokvěté na nová stanoviště 14

2. METODIKA **16**
2.1. Studovaná lokalita **16**
2.1.1. Geologie, půdní podmínky 17
2.1.2. Klimatické podmínky 17
2.1.3. Fytogeografie 17
2.1.4. Vliv člověka 18
2.2. Vytrhávací pokus **18**
2.2.1. Vymezení trvalých ploch a sběr dat v terénu 18
2.2.2. Zpracování dat a statistické analýzy 20
2.3. Šířící pokus **21**
2.3.1. Vymezení trvalých ploch 21
2.3.2. Sběr dat o šíření netýkavky 22
2.3.3. Sběr dat o stanovištních podmínkách 22
2.3.4. Zpracování dat a statistické analýzy 25

3. VÝSLEDKY **31**
3.1. Vytrhávací pokus **31**
3.1.1. Počet a pokryvnost původních druhů rostlin 31
3.1.2. Druhové složení bylinného patra 34

3.2. Šířící pokus 37
3.2.1. Charakteristika transektů 37
3.2.2. Šíření v jednotlivých transektech 38
3.2.3. Výsledky dílčích analýz 40
3.2.4. Vliv sumarizovaných proměnných prostředí na studované proměnné 51

4. DISKUSE 54
4.1. Vytrhávací pokus 54
4.1.1. Diskuse metodiky 54
4.1.2. Diskuse výsledků 57
4.2. Šířící pokus 60
4.2.1. Diskuse metodiky 60
4.2.2. Diskuse výsledků 62

5. ZÁVĚR 66

6. SEZNAM LITERATURY 67

7. PŘÍLOHY 77
7.1. Příloha 1: Seznam druhových zkratek použitých v grafech 77
7.2. Příloha 2: Matice vzájemných korelací vysvětlujících proměnných 78
7.3. Příloha 3: Charakteristika transektů 79
7.4. Příloha 4: Souhrn výsledků analýz týkajících se faktorů ovlivňujících šíření netýkavky malokvěté 80

SEZNAM ZKRATEK

ANOVA	Analýza variance
dev	Deviance
df	Počet stupňů volnosti (*Degrees of Freedom*)
EIH	Ellenbergova indikační hodnota
GLM	Zobecnělý lineární model (*Generalized Linear Model*)
LAI	Index listové plochy (*Leaf Area Index*)
LM	Lineární model
MVKK	Maximální vodní kapilární kapacita půdy
PCA	Analýza hlavních komponent (*Principal Component Analysis*)
RDA	Redundanční analýza (*Redundancy Analysis*)
SLA	Specifická listová plocha (*Specific Leaf Area*)

ABSTRAKT

Netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora* DC.) je jedním z nejmasivněji rozšířených druhů invazních rostlin ve střední Evropě. Přesto nejsou detaily o průběhu její invaze dobře známy. Cílem této práce je porozumět lépe vlivu tohoto druhu na původní vegetaci a faktorům ovlivňujícím jeho šíření.

Vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci jsem studovala pomocí vytrhávacího pokusu na trvalých plochách v dubohabrových lesích. Po vytrhání netýkavky v roce 2011 jsem na vytrhaných plochách v letech 2012-2014 zaznamenala mírný nárůst v počtu i pokryvnostech původních druhů rostlin oproti plochám nevytrhaným. Změny v druhovém složení se také průkazně lišily mezi vytrhanými a nevytrhanými plochami. Druhy s vysokou afinitou k vytrhaným plochám, tedy druhy netýkavkou nejvíce vytlačované, byly převážně druhy s nízkou výškou uvolňování semen a s časným počátkem kvetení.

Faktory ovlivňující šíření netýkavky malokvěté jsem studovala v letech 2011-2014 na trvalých transektech v oblastech, kde se netýkavka právě začínala šířit. Na 321 trvalých plochách jsem sbírala data o podmínkách prostředí a o šíření a zdatnosti netýkavky. Výsledky ukázaly, že semenáče netýkavky se šíří nejvíce do oblastí s vysokou půdní vlhkostí a nízkou pokryvností bylinného patra. To naznačuje, že vysoký pokryv původních druhů rostlin může fungovat jako efektivní bariéra proti šíření netýkavky a že dostatečná půdní vlhkost je nezbytná pro uchycení semenáčků. Úmrtnost semenáčů je největší v oblastech s otevřeným zápojem stromového patra a nízkým množstvím živin. Půdní vlhkost není s výjimkou extrémně suchých let pro přežívání semenáčů klíčová. Jestliže rostliny přežijí až do období dospělosti, mají největší zdatnost (tj. jsou nejmohutnější, nejvyšší a nejplodnější) v oblastech s vysokou pokryvností původních druhů a uzavřenějším zápojem. Nejvhodnějším habitatem jsou pro netýkavku dubohabřiny, následované kyselými a světlými doubravami a smíšenými lesy. Netýkavka ale proniká i do druhově bohatých společenstev včetně skalních stepí, kde může potenciálně představovat větší hrozbu pro biodiverzitu.

Klíčová slova

netýkavka malokvětá, *Impatiens parviflora*, invaze, vytrhávací pokus, vliv na vegetaci, faktory ovlivňující šíření

ABSTRACT

Small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) is one of the most widespread invasive plant species in central Europe. Nevertheless, the mechanisms of its invasion are still poorly understood. In this thesis I attempt to understand the impact of this species on native vegetation and the factors affecting its spread.

The impact of small balsam on native vegetation was studied using a removal experiment on permanent plots in oak-hornbeam forests. Following small balsam removal in 2011, a slight increase in both number and abundances of native species was observed on the removal plots during 2012-2014 compared to the invaded plots. The species composition also significantly differed among invaded and removal plots. Species with high affinity to removal plots, i.e. species that are most restricted by small balsam invasion, were mostly species with small releasing height and early start of flowering.

The factors affecting the spread of small balsam were studied between 2011 and 2014 on permanent transects in areas where it just started spreading. In each of 321 permanent plots, data on environmental conditions and on small balsam spread and performance were collected. The results show that small balsam seedlings spread mostly into areas with high soil moisture and low native species abundance, indicating that dense cover of native species may serve as an effective barrier to small balsam spread and that sufficient soil moisture is crucial for seedling establishment. Small balsam seedlings are most likely to die in areas with open canopy and low nutrients levels. Soil moisture is not crucial for seedling survival, unless the weather is extremely dry. Once the plants survive, they are most fit (i.e. greatest, highest and most fertile) in areas with high native species abundance and high canopy cover. Oak-hornbeam forests seem to be the most suitable habitat for small balsam, followed by oak and mixed coniferous forests. Small balsam is able to penetrate even into species-rich habitats such as steppe grasslands on rocks which makes it a potential threat to biodiversity.

Key Words

small balsam, *Impatiens parviflora*, invasion, removal experiment, impact on vegetation, factors affecting spread

1. ÚVOD

Rostlinné invaze jsou jedním z procesů, které výrazně ohrožují globální biodiverzitu, a je za ně do značné míry zodpovědný člověk. Protože invazních rostlin i škod jimi způsobených v posledních desetiletích výrazně přibývá (Pyšek et al. 2009, Hulme et al. 2010), nemůžeme tuto problematiku přehlížet. Úkolem ekologů je rozpoznat nebezpečné invazní druhy rostlin od těch v podstatě neškodných a zamezit negativním vlivům jejich invaze. To se neobejde bez znalostí vlivu konkrétních invazních druhů na původní biotu ani bez znalostí faktorů ovlivňujících jejich šíření do různých typů společenstev (Hulme et al. 2010).

Vliv invazních rostlin na původní společenstvo může mít řadu podob. Invazní rostliny například mohou potlačovat růst původních druhů rostlin (Richardson et al. 1989, Pyšek & Pyšek 1995), snižovat druhovou bohatost a abundanci původní bioty (Hejda et al. 2009) a ničit tak osobitost daného společenstva (Winter et al. 2009). Mohou také narušovat síť mutualistických vztahů mezi původními druhy (Traveset & Richardson 2006) nebo měnit charakter habitatu a celkové fungování ekosystému (Richardson et al. 2000). Také mohou erodovat nebo stabilizovat povrch půdy, měnit hydrologický cyklus (Zavaleta 2000) nebo režim disturbancí a požárů (Brooks et al. 2004). V konečném důsledku může invaze vést k lokální nebo globální extinkci původních druhů a ve větším měřítku k homogenizaci flory, kdy se původně odlišná fytogeografická společenstva stávají vlivem masivní invaze podobnými (Schwartz et al. 2006).

Jedním z nejmasivněji rozšířených invazních druhů v České republice je netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora* DC., Balsaminaceae), rostlina původem ze střední Asie, jejíž výskyt je dnes dokumentován ve 34 evropských zemích (Lambdon et al. 2008). V mnoha z těchto zemí je rostlina považovaná za invazní druh, v sousedním Polsku dokonce za jeden z nejproblematičtějších druhů invazních rostlin vůbec (Tokarska-Guzik 2003, Tokarska-Guzik et al. 2008, Urbisz & Urbisz 2009). Přesto nejsou poznatky o vlivu netýkavky malokvěté na původní biotu zdaleka úplné, totéž platí o znalostech faktorů ovlivňujících její šíření.

V této práci se budu zabývat právě vlivem netýkavky malokvěté na původní vegetaci a faktory ovlivňujícími její šíření.

1.1. Studovaný druh - netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora* DC.)

1.1.1. Popis rodu

Netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora* DC.) je jednoletá bylina z čeledi netýkavkovité (Balsaminaceae). Čeleď netýkavkovité zahrnuje pouze dva rody, a to rod *Hydrocera* a rod *Impatiens* (Slavík 1997). Jediným druhem rodu *Hydrocera* je v Indomalajsii rostoucí *H. triflora*. Rod netýkavka (*Impatiens*) zahrnuje přibližně 1200 druhů, z nichž většina roste v horách subtropické a tropické Asie nebo v tropických oblastech Afriky, jen malá část druhů pochází z mírného pásu Eurasie, Střední nebo Severní Ameriky (Yiling et al. 2002). Rod netýkavka je velice variabilní, zahrnuje jednoleté i vytrvalé byliny, polokeře, epifyty a sukulentní formy (Yiling et al. 2002, Adamowski 2008). Netýkavky se vyznačují atraktivními květy, kvůli kterým jsou často kultivovány a pěstovány v zahradách a parcích. Tyto rostliny pak často zplaňují a nezřídka se stávají invazními.

V České republice se můžeme běžně setkat se třemi druhy netýkavek, a to s netýkavkou nedůtklivou (*I. noli-tangere* L.), netýkavkou žláznatou (*I. glandulifera* Royle) a netýkavkou malokvětou (*I. parviflora* DC.). Pouze netýkavka nedůtklivá je u nás původní, zbylé dvě netýkavky jsou invazní rostliny pocházející z himalájské oblasti střední Asie (Pyšek et al. 2012a).

Výrazně méně často můžeme u nás v přírodě potkat jeden z dalších tří druhů netýkavek – netýkavku balzamínovou (*I. balsamina* L.), netýkavku drsnou (*I. scabrida* DC.) nebo netýkavku Balfourovu (*I. balfourii* Hook). Všechny tyto druhy jsou u nás nepůvodní, pocházejí z Asie a u nás jsou v současné době považovány za přechodně zavlečené (Pyšek et al. 2012a).

1.1.2. Popis druhu

Netýkavka malokvětá (Obr. 1) je jednoletá, 30-100 cm vysoká bylina, jejíž primární kořen brzy zaniká a je nahrazen adventivními kořeny. Lodyha je přímá, světle zelená, šťavnatá, často červenohnědě naběhlá. Listy jsou střídavé, řapíkaté, vejčité až eliptické, po okraji ostře pilovité, s vyniklou žilnatinou, svrchu tmavě, zespodu světle zelené. Květenstvím jsou dlouze stopkaté hrozny čítající 3–10 poměrně malých květů s protáhlou ostruhou. Květy jsou žluté nebo světle žlutozelené, uvnitř často

Obr. 1: Netýkavka malokvětá (web 1).

s roztroušenými červenými skvrnami, délka květu i s ostruhou je do 2 cm. První květy jsou často kleistogamické, obzvláště při nepříznivých stanovištních podmínkách, většinou ale proterandrické jako u ostatních druhů rodu *Impatiens*. Plodem jsou podlouhlé, 15–28 mm dlouhé kyjovité tobolky pukající 5 chlopněmi, obsahující 1–5 semen (Slavík 1997). Zralé tobolky pukají při sebemenším mechanickém podráždění, semeno může být vystřeleno na vzdálenost až 3,4 metru (Trepl 1984). Rostlina obvykle vyprodukuje přibližně 2000 semen za sezónu (Trepl 1984), v příznivých podmínkách se ale může jednat až o 10 000 semen (Coombe 1956) (převzato z Florianová 2013).

1.1.3. Primární areál výskytu

Netýkavka malokvětá pochází z himálajské oblasti střední a východní Asie, primární areál výskytu druhu je na Obr. 2 červeně orámován. V primárním areálu roste netýkavka malokvětá zejména kolem potoků, na březích řek, kamenitých horských svazích, vlhkých stinných místech a v listnatých lesích. Vyskytuje se zde v nadmořské výšce od 1000 do 3000 metrů (Coombe 1956), nejčastěji od 1200 do 1700 metrů (Yiling et al. 2002).

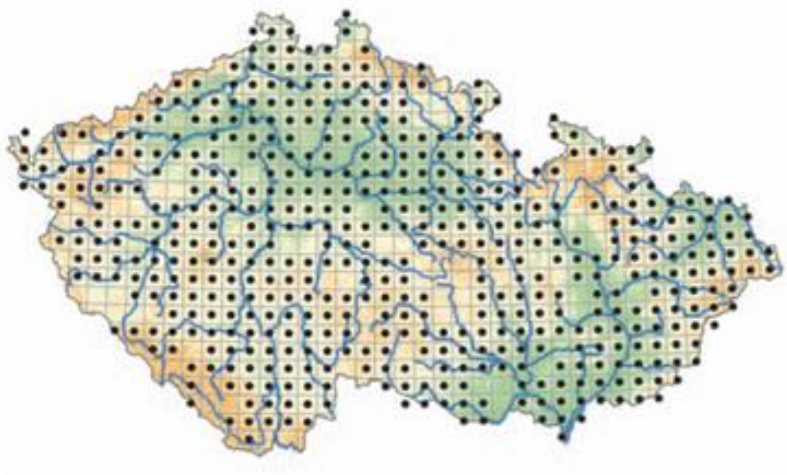
1.1.4. Historie invaze v Evropě

Do Evropy se netýkavka malokvětá dostala poprvé v roce 1831, kdy byla vysazena v botanické zahradě v Ženevě jako okrasná rostlina. Během následujících let se netýkavka začala pěstovat v botanických zahradách po celé Evropě, např. v Tartu, Berlíně, Vídni nebo Praze. Právě z botanických zahrad a zámeckých parků se začala šířit do okolí a postupně kolonizovala celou Evropu s výjimkou nejjižnějších a nejsevernějších oblastí (Obr. 2), kde pro ni nejsou vhodné podmínky (Trepl 1984). Dnes je netýkavka malokvětá známá z 34 evropských zemí, v řadě z nich je považována za invazní rostlinu (Lambdon et al. 2008). Největší nebezpečí představuje pro země střední Evropy, v Polsku je mnohými autory považována za jeden z nejproblematičtějších invazních druhů rostlin vůbec (Tokarska-Guzik 2003, Tokarska-Guzik et al. 2008, Urbisz & Urbisz 2009).

Obr. 2: Rozšíření netýkavky malokvěté ve světě. Červené ohraničení vymezuje původní areál výskytu druhu (web 2, upraveno).

1.1.5. Historie invaze v České republice

První výskyt netýkavky malokvěté v České republice je doložen z roku 1844, kdy byla netýkavka vysazena v botanické zahradě v Praze. Právě z pražské botanické zahrady také netýkavka poprvé pronikla do volné přírody, už kolem roku 1870 začala zplaňovat a šířit se, zpočátku jen na ostrově Štvanice a v dalších částech Prahy, později i mimo město. Šíření netýkavky do vzdálenějších míst bylo podpořeno zejména budováním železnice, vysazováním druhu do dalších zahrad a zámeckých parků a transportem semen vodními toky (Slavík 1997). Netýkavka malokvětá se velmi rychle naturalizovala a od 40. let 20. století má její šíření charakter invaze. Nejmasivněji se šířila v 70. a 80. letech 20. století, pak byla její invaze zpomalena introdukcí jejího přirozeného predátora, monofágní mšice *Impatientium asiaticum* (Starý 1970, Starý 2001). Netýkavka malokvětá se postupně rozšířila po celém území České republiky s výjimkou vyšších horských poloh, její výskyt je znám v 86 % síťových polí (Obr. 3). Další velkoplošné šíření netýkavky malokvěté se u nás nepředpokládá, protože už je rozšířena téměř po celém území ČR, stále ale dochází ke kolonizaci nových stanovišť v rámci již invadovaných území (Mlíkovský & Stýblo 2006).



Obr. 3: Rozšíření netýkavky malokvěté v České republice (Pyšek et al. 2012b).

1.1.6. Stanovištní nároky

Netýkavka malokvětá je druhem s velice variabilními ekologickými nároky (Chmura et al. 2007, Godefroid & Koedam 2010, Čuda 2011), který dokáže kolonizovat široké spektrum habitatů s velmi rozdílnými stanovištními podmínkami (Eliáš 1992, Piskorz & Klimko 2007, Sádlo et al. 2007, Tokarska-Guzik et al. 2008).

Netýkavka malokvětá obvykle roste na vlhčích, ale nezamokřených místech. Je velice náchylná na nedostatek vody. V suchých obdobích indikuje netýkavka jako jedna z prvních rostlin nedostatek vody vadnutím. Rostliny vadnou, pokud jsou vystaveny silnému přímému slunečnímu záření, i při dostatečném zásobení vodou (Coombe 1956).

Netýkavka obvykle roste ve stínu nebo polostínu (Coombe 1956, Chmura et al. 2007, Tokarska-Guzik et al. 2008). Je schopná dlouhodobě přežívat i při 5-10 % ozářenosti (Peace & Grubb 1982, Čuda 2011, Čuda et al. 2015), v takovýchto podmínkách se jí ale daří hůř než při ozářenosti vyšší. Rostliny jsou pak menší, mají méně plodných větví, méně kvetou a mají i méně plodů a semen (Piskorz 2005, Dobravolskaitė 2012, Skálová et al. 2013). I když netýkavka roste velmi často pod hustým zápojem stromového patra, jsou pro ni ideálním stanovištěm z hlediska světelných podmínek spíš gapy mezi stromy (Piskorz 2005).

Netýkavka malokvětá upřednostňuje stanoviště bohatá dusíkem (hodnota pro živiny N = 5, Ellenberg et al. 1992, Tokarska-Guzik et al. 2008, Golivets 2012), je ale schopná růst i na stanovištích minerálně chudších, místy je dokonce i preferuje (Chmura et al. 2007, Godefroid & Koedam 2010).

Literatura poskytuje rozdílné informace o preferencích netýkavky k půdnímu druhu a typu humusu. Zatímco Coombe (1956) uvádí, že druh roste na lehkých půdách a preferuje humus typu mull, jiné studie uvádí pozitivní korelaci výskytu druhu s ulehlými půdami

(Godefroid & Koedam 2004, Chmura et al. 2007) a humusem typu moder (Godefroid & Koedam 2010) (převzato z Florianová 2013).

Druh neprokazuje vazbu na pH substrátu, roste na bazických, neutrálních i kyselých půdách (Peace & Grubb 1982). Dle Chmury et al. (2007) snáší netýkavka rozpětí pH 2,75–8,5. V různých oblastech má ale netýkavka různé preference. Například Lawesson (2003) označuje jako optimální pH pro netýkavku v Dánsku hodnotu 4,4 a tvrdí, že netýkavku zde lze použít jako indikátor kyselých půd. V Polsku se zase netýkavka vyskytuje výrazně častěji na silně kyselých a neutrálních půdách než na půdách mírně kyselých nebo mírně alkalických (Chmura et al. 2007) (převzato z Florianová 2013).

Netýkavka malokvětá je schopna kolonizovat společenstva s velice rozdílnými stanovištními podmínkami. Jen v České republice byl její výskyt zaznamenán ve 45 typech habitatů (Pyšek et al. 2012b). V několika z těchto habitatů (zejména nitrofilní bylinná vegetace mezických stanovišť, bylinné patro lužních lesů, dubohabřin a suťových lesů) je netýkavka přítomna jako dominantní druh, v akátinách je dokonce stálou dominantou, kde určuje celkový charakter habitatu a vyskytuje se na více než 40 % lokalit (Pyšek et al. 2012b).

I když se netýkavka nejhojněji vyskytuje na antropogenně ovlivněných stanovištích, např. podél cest, na lesních mýtinách, nebo v ruderálních habitatech jako jsou zahrady, hřbitovy nebo příměstské lesy (Eliáš 1992, Pyšek et al. 1998, Tokarska-Guzik 2003), nezřídka proniká i do zachovalých dubohabřin, bučin, acidofilních doubrav, smíšených lesů a vzácně i do borů (Tokarska-Guzik 2003, Chmura & Sierka 2006, Tokarska-Guzik et al. 2008). Optimálním typem společenstva je pro ni asi řád *Fagetalia* (Obidzinski & Symonides 2000).

1.1.7. Vliv na původní vegetaci

O vlivu netýkavky malokvěté na původní vegetaci se toho zatím moc neví, v literatuře se často objevují poměrně protichůdné názory. Některé studie označují netýkavku jako velmi problematický a agresivní druh, který snižuje diverzitu vegetace na zasažených stanovištích, mění charakter společenstva a vytlačuje blízce příbuzný druh *Impatiens noli-tangere* (Kujawa-Pawlaczyk 1991, Tichý 1997, Faliński 1998, Obidzinski & Symonides 2000, Borisova 2006, Tokarska-Guzik et al. 2008, Uherčíková & Eliáš 1987). Jiné práce ale uvádí, že netýkavka malokvětá nemá negativní vliv na diverzitu vegetace (Chmura & Sierka 2006, Hejda 2012) ani na druh *I. noli-tangere* (Godefroid & Koedam 2010, Čuda et al. 2014, Čuda et al. 2015).

Všechny studie zkoumající vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci (s výjimkou Hejda 2012, o níž se zmíním dále) ale byly založeny na porovnávání vegetace invadovaných

a neinvadovaných stanovišť (*Space-for-Time Substitutuion*, Pickett 1989) a z jejich závěrů tedy nelze vyvodit, co je příčina a co následek. Například nevíme, jestli jsou stanoviště s netýkavkou malokvětou druhově chudší proto, že tam je netýkavka, nebo jestli tam je netýkavka právě proto, že jsou ta stanoviště druhově chudší. Stejně tak na základě takto provedených studií nevíme, jak vysvětlit, že se některé druhy nevyskytují na plochách společně s netýkavkou – je možné, že netýkavka tyto druhy vytlačuje, stejně tak je ale možné, že právě tyto druhy zabraňují netýkavce v invazi (Rejmánek et al. 2013, převzato z Florianová 2013).

Jedna ze studií, která se tomuto problému s interpretací výsledků do určité míry vyhnula, je studie Łysik (2008). V této studii autorka porovnávala fytocenologické snímky lesních porostů v Polsku z roku 1993, kdy se netýkavka malokvětá v dané oblasti vůbec nevyskytovala, a z roku 2003, kdy už byla poměrně hojně rozšířená. Během deseti let se netýkavka dostala na 8 z 23 vymezených ploch a vytvořila zde poměrně hustý porost. Na pětině nově invadovaného území nerostly v roce 1993 žádné druhy bylin – zde tedy netýkavka pouze využila volné místo. Na zbývajících 80 % ale netýkavka nahradila husté porosty původní vegetace, zejména porosty druhu *Galium odoratum*, v menší míře také porosty druhů *Asarum europaeum, Mercurialis perennis* a *Galeobdolon luteum*. Dle této studie má tedy netýkavka malokvětá na diverzitu vegetace jasně negativní vliv a potlačuje růst původních druhů bylin. Ani tady ale nemůžeme mít úplnou jistotu, že se jedná opravdu o vliv netýkavky, protože nevíme, co se dělo během těch deseti let, kdy plochy nebyly monitorovány. Původní druhy mohly vymizet z jiného důvodu ještě před příchodem netýkavky a ta pak mohla pouze kolonizovat prázdné stanoviště – v takovém případě by její vliv na původní vegetaci mohl být zanedbatelný (Florianová 2013).

Pokud se chceme zcela vyhnout těmto problémům s interpretací výsledků, musíme použít jiný typ studie. Máme v podstatě dvě možnosti (Rejmánek et al. 2013). První možností je vysadit invazní druh rostliny na pokusné plochy s přirozenou vegetací a sledovat, jak rostlina tuto vegetaci mění (výsevový pokus, např. Truscott et al. 2008, Meffin et al. 2010). Provedení výsevového pokusu značně komplikuje fakt, že úmyslné šíření invazních rostlin je ze zákona zakázané, takže by pokus měl být proveden ve skleníku nebo v pokusné zahradě, kde nám zase chybí přirozené podmínky i přirozená vegetace. Druhou možností je vymezit trvalé plochy v invadované vegetaci a sledovat, co se děje po odstranění invazního druhu (vytrhávací pokus). Vytrhávací pokus je poměrně snadno proveditelný a výsledky jím získané jsou jasně interpretovatelné, proto patří mezi nejčastěji využívané metody studia vlivu invazních rostlin na původní vegetaci (např. Hejda & Pyšek 2006, Hulme & Bremner 2006, Stinson et al. 2007, Truscott et al. 2008, Hejda 2012). Jedinou komplikací může být to, že invaze jsou dlouhodobý

proces. Abychom mohli s jistotou tvrdit, že vliv rostliny na vegetaci je takový a takový, měli bychom zajistit dlouhodobější trvání pokusu, aby se případné změny ve složení vegetace stihly projevit. Jediná studie, která se snažila zjistit něco o vlivu netýkavky na původní vegetaci pomocí vytrhávacího pokusu a která neprokázala žádný vliv netýkavky na původní vegetaci (Hejda 2012), byla bohužel ukončena již po dvou sezónách, což nemusí být dostačující (Florianová 2013).

1.1.8. Faktory ovlivňující šíření

Faktory ovlivňující šíření netýkavky malokvěté nejsou zcela známé a objevuje se zde řada rozporů. Velká část autorů se shoduje na tom, že invazi netýkavky napomáhají disturbance na stanovišti, že se netýkavka obvykle šíří spíše na neobsazená stanoviště a stanovištím s vysokou pokryvností bylinného patra se naopak vyhýbá (Kujawa & Pawlaczyk 1991, Eliáš 1992, Faliński 1998, Eliáš 1999, Obidzinski & Symonides 2000, Chmura & Sierka 2006). Dále se uvádí, že netýkavka preferuje zastíněná a vlhká stanoviště (Combe 1956) bohatá na živiny (Ellenberg et al. 1992) a že její šíření je limitováno suchem (Csontos et al. 2012) a mrazem (Skálová et al. 2011). Část autorů však tyto hypotézy vyvrací a upozorňuje na to, že rostlina nezřídka invaduje i na slunná, suchá nebo na živiny chudá stanoviště (Godefroid & Koedam 2010) i na stanoviště s vysokou pokryvností bylinného patra (Stepień 2009, Godefroid & Koedam 2010).

Nedostatkem všech dosud provedených studií zkoumajících faktory ovlivňující šíření netýkavky malokvěté je to, že pouze porovnávají vybrané charakteristiky invadovaného a neinvadovaného stanoviště v daném čase (*Space-for-Time Substitution,* Pickett 1989) a neberou tak v potaz např. možnost, že se do daného společenstva druh zatím nestihl dostat. Stejně tak by tyto studie neodhalily situaci, kdy se rostlina dostala do nějakého společenstva za určitých podmínek, tyto podmínky se časem změnily a rostlina jen zatím nebyla vytlačena (Rejmánek et al. 2013, převzato z Florianová 2013).

Jednou z metod, pomocí které můžeme spolehlivěji určit faktory ovlivňující šíření invazního druhu bez výše uvedených komplikací, je sledovat od samého počátku jeho šíření do zatím neinvadovaných stanovišť. Abychom byli schopni říct, jestli nepřítomnost druhu na ploše znamená nepříznivé faktory prostředí, nebo jen to, že se druh do dané oblasti zatím nestihl dostat, je potřeba sledovat šíření v oblastech, kde to alespoň vypadá, že se druh začíná šířit (např. se vyskytuje na okrajích daného stanoviště), a vždy znát vzdálenost studované plochy od zdrojové populace invazního druhu.

1.2. Cíle práce

Cílem této práce je prohloubit naše znalosti o invazním druhu netýkavka malokvětá, a to zejména v oblastech týkajících se vlivu tohoto druhu na původní vegetaci a faktorů ovlivňujících jeho šíření. Cíle práce jsou rozděleny do dvou hlavních okruhů a práce by měla odpovědět na dvě hlavní otázky:

1) Jaký je vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci dubohabrových lesů?
2) Jaké faktory ovlivňují šíření netýkavky malokvěté na nová stanoviště?

1.2.1. Vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci dubohabrových lesů

Vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci studuji v této práci pomocí osvědčené metody vytrhávacího pokusu na trvalých plochách. V létě 2011 jsem v homogenní části dubohabrového lesa v okolí Přírodní rezervace Zvolská Homole vymezila deset trojic trvalých ploch. V každé trojici ploch byla jedna plocha invadovaná, jedna neinvadovaná a jedna původně invadovaná, z níž byla netýkavka odstraněna. V letech 2012-2014 jsem na jaře a v létě na všech plochách pořídila fytocenologický snímek a pomocí takto získaných dat jsem se pokusila odpovědět na tyto dílčí otázky:

i) Jak se liší druhové složení na plochách s různým typem ošetření? Jak se druhové složení na jednotlivých typech ploch mění v čase?
ii) Jak se liší počet druhů bylinného patra na plochách s různým typem ošetření a jak se počet druhů na jednotlivých typech ploch mění v čase?
iii) Jak se liší pokryvnost původních druhů bylinného patra na plochách s různým typem ošetření a jak se pokryvnost na jednotlivých typech ploch mění v čase?
iv) Jaké druhy rostlin jsou netýkavkou nejvíce utlačované (tj. jaké druhy nejvíce přibývají v čase po odstranění netýkavky z plochy)? Mají tyto druhy nějaké shodné znaky?

1.2.2. Faktory ovlivňující šíření netýkavky malokvěté na nová stanoviště

Část výzkumu týkající se faktorů ovlivňujících šíření netýkavky malokvěté probíhá přímo na území PR Zvolská Homole. Toto území jsem pro výzkum zvolila zejména z toho důvodu, že na malé ploše obsahuje poměrně velké množství různých habitatů, v nichž

netýkavka při zakládání pokusu nebyla rozšířena, ale na jejichž okrajích již byla přítomna a kde jsem tedy mohla očekávat její šíření.

V částech přírodní rezervace, kde netýkavka nebyla v roce 2011 masivně rozšířena, ale kde se zatím vyskytovala jen v malých skupinkách rostlin podél cest, jsem v létě 2011 vždy vymezila transekt kolmý na zdroj šíření netýkavky, tj. obvykle na cestu. V letech 2012-2014 jsem sledovala, kam se netýkavka šíří a jak rychle a jak se našířeným rostlinám daří. Pomocí dat z transektů jsem se pokusila odpovědět na následující otázky:

v) Které vlastnosti prostředí ovlivňují šíření semenáčů netýkavky na nová území?

vi) Které vlastnosti prostředí ovlivňují úmrtnost již našířených semenáčů?

vii) V jakých podmínkách prostředí mají rostliny netýkavky největší pokryvnost, kde jsou nevyšší, kde nejvíce plodí?

2. METODIKA

2.1. Studovaná lokalita

Obě části výzkumu probíhaly v areálu Přírodní rezervace Zvolská Homole a v přilehlých lesích. Přírodní rezervace Zvolská Homole je území o rozloze 47 ha, ležící mezi obcemi Zvole a Vrané nad Vltavou (Středočeský kraj, okres Praha-Západ, Obr. 4), asi 5 km jižně od Prahy. Samotná Zvolská Homole je výrazný skalní útvar na pravém břehu Vltavy, součástí přírodní rezervace je kromě tohoto útvaru i zalesněná vrcholová plošina a lesní pozemky na exponovaných partiích skalních srázů a svahů (místně bezlesí), lesy na mírně zvlněné až rovinaté části území směrem k obci Zvole a lesní pozemky s bezlesím pod vedením drátů vysokého napětí.

Vytrhávací pokus probíhal v dubohabrových lesích v okolí Zvolské Homole. Vybrané území je pro pokus vhodné ze dvou důvodů. Jednak dubohabrové antropogenně ovlivněné lesíky představují jeden z nejtypičtějších habitatů pro netýkavku malokvětou, jednak je lokalita blízko mého bydliště. Vzhledem k tomu, že jsem po dobu tří let musela během vegetační sezóny každý týden vytrhávat semenáčky netýkavky z trvalých ploch, byla snadná dostupnost lokality velkou výhodou.

Šířící pokus probíhal přímo v rámci přírodní rezervace v různých typech společenstev. Území Zvolské Homole představuje pro pokus ideální místo, protože je zde na poměrně malé ploše velké množství odlišných habitatů, kde se netýkavka podle předchozího pozorování začínala v roce 2011 pozvolna šířit.

Obr. 4: Přibližná poloha studované lokality (web 3).

2.1.1. Geologie, půdní podmínky

Podklad území tvoří břidlice s proplástky drob a nepatrnými vložkami karbonátů nejsvrchnějšího proterozoika (štěchovická skupina), proťaté žilou porfyritu a minety. Tyto horniny tvoří podklad plošinné části území, kde však jsou většinou zakryty mělkou, střípkovitě kamenitou zvětralinou. Vrchol skalního jehlanu mezi Jarovským údolím a Vltavou je pokryt písčitou vápnitou spraší, jejíž materiál je zčásti splavován směrem k Vltavě, kde ovlivňuje stepní stráň (Bratka et al. 2001).

Na území se nacházejí oligotrofní hnědé půdy na plochách s menším sklonem a hlubší zvětralinou, mělké skeletovité půdy nebo více či méně úživné rankery na skalách a na humus chudé podzolované půdy na svazích Jarovského údolí (Bratka et al. 2001).

2.1.2. Klimatické podmínky

Území se nachází v mírně teplé (T2) klimatické oblasti, charakterizované mírně teplým a suchým létem a mírně teplým jarem a podzimem. Zima je relativně krátká a chudá na srážky. Klimaticky představuje území tři oddělené celky, a to exponované a silně osluněné svahy nad Vltavou, více či méně zapojený listnatý a smíšený les na náhorní rovině s poměrně vyrovnanými klimatickými ukazateli a chladné údolí Jarovského potoka (Bratka et al. 2001). Výzkum této diplomové práce probíhal pouze v prvních dvou zmíněných celcích.

2.1.3. Fytogeografie

Území náleží do fytogeografického okresu Střední Povltaví, jednoho z okresů mezofytika. Rekonstrukční mapa uvádí z území převládající černýšové dubohabřiny (as. *Melampyro nemorosi-Carpinetum*), méně suťové lesy (sv. *Tilio-Acerion*) a břekové doubravy (as. *Sorbo torminalis-Quercetum*), v menší míře bikové doubravy (as. *Luzulo albidae-Quercetum*) (Bratka et al. 2001).

Převážnou část chráněného území zaujímají společenstva skalních stepí, teplomilných křovin a teplomilných doubrav, v menší míře dubohabrové lesy, vřesoviště a opuštěné pastviny. Jako vegetační jednotky lze v území vylišit černýšové dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*), subxerotermní břekové doubravy (*Sorbo torminalis-Quercetum*), trávníky s kostřavou sivou (*Alysso-Festucion pallentis*), acidofilní bikové doubravy (*Luzulo albidae-Quercetum*), acidofilní doubravy s vřesem (*Calluno-Quercetum*), vegetaci mělkých skeletovitých půd (*Hyperico perforati-Scleranthion perennis*), travinné porosty třídy *Festuco-*

Brometea, vřesoviště (*Euphorbio-Callunion*) a suché bylinné lemy (*Geranion sanguinei*) (Bratka et al. 2001).

2.1.4. Vliv člověka

Území Zvolské Homole je prokazatelně osídleno od neolitu. Stejně jako na nedaleké Závisti se zde nacházelo osídlení doby bronzové. Z původních obyvatel zde patrně žili Keltové a germánské kmeny, později od 6. století n.l. Slované. Území bylo zemědělsky využíváno pouze pastvou, ostatní zemědělství se odehrávalo mimo území současné rezervace. Krajina byla povětšinou zalesněna (Bratka et al. 2001).

Za posledních 1000 let se postupně v okolí rezervace vytvořil agrární typ krajiny, exponované části území spolu s lesem si ale podržely původní podobu a funkci až do začátku 20. století, kdy se více prosadilo moderní lesní hospodaření. Dalšími negativními zásahy byly výstavba chat, komunikací a turistických stezek, zánik pastvy a nadměrný sběr přírodnin (Bratka et al. 2001).

Od padesátých let 20. století je krajina postižena rekreačními aktivitami, které sice lokálně a po malých částech, ale vytrvale a nepříznivě ovlivňují zdejší biotu. V roce 2008 byla obnovena naučná stezka Zvolská Homole, která spolu s rozvojem osídlení okolních vesnic vedla k výraznému zvýšení návštěvnosti daného území. V současné době je rezervace nejvíce ohrožena eutrofizací (venčení psů), zarůstáním skalních stepí a invazí trnovníku akátu.

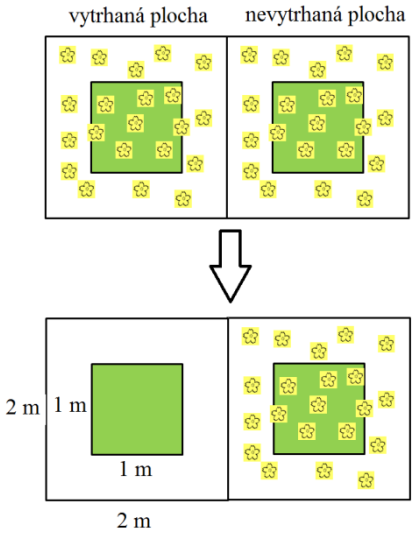
2.2. Vytrhávací pokus

2.2.1. Vymezení trvalých ploch a sběr dat v terénu

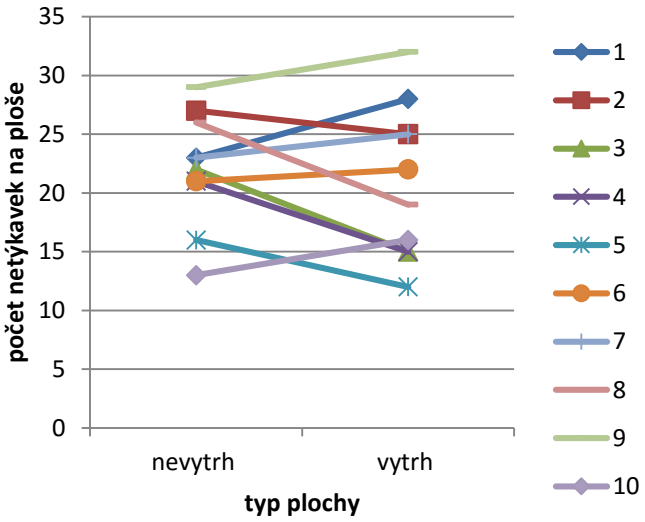
Pro zkoumání vlivu netýkavky malokvěté (dále jen netýkavky) na původní vegetaci jsem použila vytrhávací pokus na trvalých plochách v dubohabrových lesích v okolí Zvole, kde již byla netýkavka hojně rozšířena a místy tvořila husté porosty. V co nejvíce homogenní části lesa jsem v srpnu 2011 vymezila vždy trojici ploch o rozměrech 1 x 1 metr, přičemž dvě plochy byly invadované netýkavkou (Obr. 5) a jedna neindvadovaná. Plochy jedné trojice byly vymezovány tak, aby byly všechny stejně daleko od cesty, aby všechny byly na stejném sklonu svahu a aby byly přibližně stejně zastíněné okolními stromy. Invadované plochy jsem vybírala tak, aby na nich byl přibližně stejný počet rostlin netýkavky (Obr. 6). Na jedné z invadovaných ploch jsem při zakládání ploch všechny netýkavky vytrhala a během let 2012-2014 jsem pravidelně (ve vegetační sezóně jednou týdně) vytrhávala i její semenáčky. Když se semenáčky

rozšířily i na původně neinvadovanou plochu, byly odstraněny i z ní. Kolem každé plochy jsem zachovala pás o šířce 0,5 m se stejným ošetřením jako plocha – kolem nevytrhané plochy zůstal pruh nevytrhaný, kolem vytrhané plochy pruh vytrhaný, kolem neinvadované plochy pruh též neinvadovaný (Obr. 5).

Invadované a vytrhané plochy jsem vždy umístila těsně vedle sebe tak, aby se pásy kolem ploch navzájem dotýkaly. Invadované a vytrhané plochy jedné trojice ploch jsou tedy vždy přesně jeden metr od sebe (Obr. 5). Neinvadované plochy jsem vybírala tak, aby byly co nejblíže zbylým dvěma plochám, ale tak, aby na nich nerostly žádné netýkavky. Vzdálenost neinvadované plochy od zbývajících ploch je tedy různá, nikdy však ne víc než 5 metrů. Celkem jsem vymezila 10 trojic ploch. Každá trojice je umístěna ve vzdálenosti 10 až 20 metrů od nejbližší další trojice.



Obr. 5: Schematické znázornění dvojice původně invadovaných ploch (zeleně), včetně pásů kolem ploch (bíle) se stejným ošetřením jako plocha. Horní obrázek ukazuje výchozí stav v roce 2011, spodní obrázek stav v letech 2012-2014. = netýkavka malokvětá.



Obr. 6: Počet netýkavek na dvojicích původně invadovaných ploch při zakládání pokusu (srpen 2011). Nevytrh – nevytrhaná plocha, vytrh – vytrhaná plocha. Čísla vpravo – kódy jednotlivých dvojic ploch.

Každou plochu jsem dále rozdělila na 9 dílčích čtverců. Na všech čtvercích jsem v letech 2012-2014 dvakrát ročně pořizovala fytocenologické snímky, jednou na konci dubna a jednou na začátku července. Zapisovala jsem všechny druhy cévnatých rostlin a jejich procentuální pokryvnost. U druhů s pokryvností pod 10 % jsem pokryvnost odhadovala na jednotky procent, při vyšších pokryvnostech jsem ji zaokrouhlovala na desítky procent. Mechy a lišejníky jsem neurčovala, zaznamenala jsem vždy jen jejich procentuální pokryvnost. Nomenklaturu jsem sjednotila podle Kubáta et al. (2002). Pro všechny čtverce jsem dále určila celkovou pokryvnost

původních druhů rostlin (tj. součet pokryvností všech druhů bylinného patra vyskytujících se na čtverci s výjimkou netýkavky) a celkový počet původních druhů bylinného patra.

Protože se na většině neinvadovaných ploch již během roku 2012 objevily semenáčky netýkavky, staly se z neinvadovaných ploch vlastně plochy vytrhávané. Aby nebyly vytrhané plochy zastoupeny v souboru dat více než plochy nevytrhané, vyloučila jsem původně neinvadované plochy z analýz a pracovala jsem jen s dvojicemi ploch. Jednu dvojici ploch se mi v roce 2012 nepodařilo dohledat, v analýzách tedy pracuji pouze s devíti dvojicemi.

2.2.2. Zpracování dat a statistické analýzy

Sběrem dat v terénu jsem získala dva datové soubory, jeden o druhovém složení na jaře a jeden o druhovém složení v létě. Protože se v dubohabrových lesích výrazně liší druhové složení bylinného patra na jaře a v létě, byly tyto dva soubory analyzovány zvlášť.

Jako vysvětlující proměnné jsem ve všech analýzách použila proměnné ošetření (dvě možné hodnoty – vytrhaná nebo nevytrhaná plocha), rok (spojitá proměnná, od 2012 do 2014) a jejich interakci. Závislé proměnné byly data o druhovém složení (pokryvnosti jednotlivých druhů), průměrný počet původních druhů na čtverci a průměrná pokryvnost původních druhů bylinného patra (vždy průměr z devíti čtverců jedné plochy).

Změny v druhovém složení v čase na plochách s různým typem ošetření jsem testovala pomocí přímé lineární analýzy RDA s počtem permutací 499. Jako samostatná pozorování vstupovaly do analýz jednotlivé čtverce. Závislé proměnné byly odmocněné pokryvnosti jednotlivých druhů rostlin bylinného patra (včetně semenáčů stromů), vysvětlující proměnná interakce ošetření a roku. Jako kovariáty byly použity proměnné rok, ošetření a blok (jedna dvojice ploch tvoří jeden blok, bloků bylo tedy celkem 9). Proměnná blok byla použita zároveň jako blok, permutovala jsem pouze plochy uvnitř jednoho bloku. Abych mohla porovnat význam ošetření, roku a jejich interakce, provedla jsem stejnou analýzu i s vysvětlující proměnnou ošetření a s vysvětlující proměnnou rok, druhá z proměnných byla vždy použita jako kovariáta.

Druhové skóry rostlin získané z RDA (interakce roku a ošetření) jsem korelovala s vybranými vlastnostmi daných rostlin, konkrétně s délkou života (jednoletka, trvalka), životní formou (fanerofyt, geofyt, terofyt, hemikryptofyt), specifickou listovou plochou (*Specific Leaf Area*, dále SLA), výškou uvolňování semen, měsícem počátku kvetení, měsícem ukončení kvetení a Ellenbergovými indikačními hodnotami (dále EIH) pro jednotlivé parametry prostředí. Pro SLA, délku života a životní formu rostlin jsem v analýzách ponechala skóry všech

druhů z RDA. Pro počátek a konec kvetení, výšku uvolňování semen a EIH jsem z analýz vyloučila skóry semenáčů stromů. Údaje o kvetení a plodech nejsou pro semenáče stromů relevantní, EIH jsou dostupné pouze pro dospělé stromy, které se svými požadavky od semenáčů často výrazně liší. Data o délce života, životní formě, SLA a výšce uvolňování semen jsem získala z databáze LEDA (Kleyer et al. 2008), údaje o době kvetení jsem převzala z Kubáta et al. (2002). Závislost druhových skórů na vlastnostech rostlin jsem testovala pomocí lineárních modelů u kvantitativních proměnných a pomocí analýzy variance u kategoriálních proměnných.

Změny v počtech a pokryvnostech původních druhů na plochách s různým typem ošetření jsem testovala pomocí analýzy variance (ANOVA). Jako jednotlivá pozorování vstupovaly do analýz celé plochy (průměr z devíti čtverců). Závislé proměnné byly průměrný počet druhů na čtverec, resp. průměrná pokryvnost původních druhů na čtverec (odmocnině transformovaná), vysvětlující proměnné ošetření, rok a jejich interakce.

Všechny jednorozměrné analýzy jsem provedla v programu R 3.1.0 (R Development Core Team 2014), mnohorozměrné analýzy v programu Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 2012).

2.3. Šířící pokus

2.3.1. Vymezení trvalých ploch

Část výzkumu týkající se faktorů ovlivňujících šíření netýkavky malokvěté jsem provedla v té části přírodní rezervace, kde netýkavka do roku 2011 nekolonizovala nenarušené porosty a kde rostla jen ve formě solitérních jedinců či malých skupinek rostlin okolo míst disturbancí, zejména podél cest. V těchto místech jsem v srpnu 2011 vytyčila trvalé transekty. Jedná se o metr široké pásy orientované kolmo na cestu jakožto zdroj šíření netýkavky. Transekt jsem vedla vždy od zdrojové populace netýkavky minimálně 10 metrů za poslední výskyt rostliny. Každý transekt je proto jinak dlouhý, jejich délka se pohybuje mezi 14 a 44 metry, průměrně 21,4 metru. Každý transekt jsem dále rozdělila na čtverce 1 x 1 m a v každém čtverci jsem spočítala jedince netýkavky. Celkem jsem vymezila 15 transektů o celkové délce 321 m v různých typech stanovišť. Tři transekty zasahují na stanoviště skalních stepí, tři na vřesoviště a bývalé pastviny, čtyři do světlých doubrav, jeden do kyselé doubravy, dva do dubohabřiny a dva do smíšeného lesa. Při zakládání ploch byla netýkavka přítomná ve 100 čtvercích, ve zbývajících 221 chyběla (více viz Tab. 2 v kapitole 3.2.2.).

2.3.2. Sběr dat o šíření netýkavky

Při zakládání ploch v létě 2011 jsem ve všech čtvercích spočítala rostliny netýkavky. V letech 2012-2014 jsem vždy na jaře (poslední týden v dubnu) a v létě (třetí týden v červenci) spočítala v každém čtverci všechny jedince netýkavky, na jaře se jednalo o semenáčky netýkavky, v létě o dospělé rostliny. V létě jsem vždy zaznamenávala i celkovou pokryvnost netýkavky ve čtverci. Při pokryvnosti pod 10 % jsem pokryvnost odhadovala na jednotky procent, při vyšších pokryvnostech na desítky procent. V letech 2013 a 2014 jsem navíc pro každý čtverec zaznamenala výšku a počet plodů tří největších rostlin netýkavky ve čtverci.

2.3.3. Sběr dat o stanovištních podmínkách

Pro každý čtverec transektu jsem zjišťovala následující abiotické podmínky – sklon a orientace svahu, světelné podmínky, relativní půdní vlhkost, maximální vodní kapilární kapacita půdy a aktivní a výměnné pH půdy. Z dat o druhovém složení jsem dále pro každý čtverec vypočítala průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro světlo, teplotu, kontinentalitu, půdní reakci, vlhkost a množství živin. Z biotických podmínek jsem uvažovala počet druhů a pokryvnost mechového a bylinného patra (po vyloučení netýkavky) a pokryvnost travin.

2.3.3.1. Sklon a orientace svahu

Sklon čtverce jsem určovala pomocí sklonoměru, orientaci stanoviště pomocí buzoly. Protože orientaci stanoviště má smysl uvažovat pouze ve vztahu ke sklonu, použila jsem naměřenou orientaci k výpočtu světelných podmínek stanoviště, viz kap. 2.3.3.2. (např. Jelashka et al. 2006).

2.3.3.2. Světelné podmínky stanoviště

Světelné podmínky každého čtverce jsem určovala pomocí analýzy hemisférických fotografií korunového zápoje (Guevara-Escobar et al. 2005). V červenci 2013 jsem vytvořila fotografické snímky korun nad středem všech čtverců. Fotoaparát jsem umisťovala do středu čtverce na stativ ve výšce 1 m nad zemí. Podle vodováhy jsem objektiv nastavila do vodorovné polohy a fotoaparát orientovala s pomocí buzoly tak, aby spodní hrana fotografie směřovala k severu. Snímky jsem se snažila pořídit během co nejkratší doby, aby byly světelné podmínky ve všech čtvercích srovnatelné. Snímky jsem pořídila pomocí fotoaparátu Canon 350D s objektivem Sigma 8 mm F3.5 EX DG Circular Fisheye s automatickým nastavením.

Hemisferické fotografie jsem analyzovala ve dvou krocích. Prvním krokem bylo určení prahové hodnoty pro transformaci obrazu na bitovou mapu, druhým výpočet geometrie porostu a množství procházejícího záření. První krok jsem provedla v programu SideLook 1.1.01 (Nobis 2005). V tomto programu je implementována funkce určená speciálně pro stanovení prahové hodnoty obrazu (*Automatic Tresholding*, Nobis & Hunziger 2005). Pro výpočet jsem použila modrý barevný kanál, který poskytuje největší barevný kontrast mezi vegetací a oblohou. Obraz jsem dále převedla do bitové mapy a uložila jako bpm soubor. Takto upravené fotografie jsem analyzovala v programu Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al. 1999). Po zadání vstupních údajů zahrnujících mj. orientaci fotografie, projekci objektivu, geografickou polohu, nadmořskou výšku a sklon a orientaci stanoviště program vypočítá řadu proměnných charakterizujících světelné podmínky na stanovišti. Z těchto proměnných jsem vybrala dvě nejčastěji používané, a to otevřenost zápoje (*Canopy Openess*) a index listové plochy (*Leaf Area Index*, dále LAI).

2.3.3.3. Relativní vlhkost půdy

V každém čtverci transektu jsem v letech 2013 a 2014 stanovovala relativní půdní vlhkost. Relativní půdní vlhkost je časově velice nestabilní veličina, proto jsem vzorky ze všech čtverců odebrala v rozmezí několika málo hodin. Dni odběru vzorků předcházel týden bez vydatnějších srážek a bez výrazně horkých slunečných dnů. V každém roce jsem provedla celkem tři měření a v analýzách pracuji s jejich průměrem. Relativní půdní vlhkost je velice variabilní i prostorově, proto jsem ji měřila v každém čtverci ve všech čtyřech rozích a v analýzách jsem pracovala s aritmetickým průměrem těchto čtyř hodnot.

V roce 2013 jsem ke stanovení relativní půdní vlhkosti použila gravimetrickou metodu spočívající v porovnání hmotností čerstvě odebraného a vysušeného vzorku. Z každého rohu každého čtverce jsem po odstranění vegetace a povrchové vrstvy nadložního humusu odebrala do hliníkových vysoušecích misek vzorek zeminy A horizontu z hloubky 2-4 cm. Vzorky jsem hned po odebrání zvážila s přesností na dvě desetinná místa. Vzorky jsem následně sušila při 105 °C do konstantní hmotnosti (asi 18 hodin) a znovu zvážila. Relativní vlhkost půdy jsem vypočetla jako rozdíl hmotností čerstvě odebraného a vysušeného vzorku vztaženého na jednotku sušiny, tedy podle vzorce

$$(m_m - m_s)/m_s,$$

kde m_m je hmotnost čerstvého vzorku zeminy před vysušením a m_s hmotnost sušiny vzorku. V roce 2014 jsem půdní vlhkost měřila pomocí přístroje Moisture Meter HH2 výrobce Delta-T Devices se sondou Theta Probe ML2x, rovněž ve všech čtyřech rozích každého čtverce.

2.3.3.4. Maximální vodní kapilární kapacita půdy

V každém čtverci jsem v červenci 2013 určila maximální vodní kapilární kapacitu půdy (dále MVKK) dle Nováka (vysvětlení metody viz Suchara 2007). MVKK jsem zjišťovala v každém čtverci na dvou místech, a to ve středech dvou protilehlých stran. V místě odběru jsem vždy odstranila vegetační kryt a povrchovou vrstvu půdy do hloubky 2 cm. Pak jsem do půdy opatrně (abych neporušila kapilární póry) vpravila Kopeckého váleček o definovaném objemu 100 cm^3 tak, aby půda zasahovala přesně k hornímu okraji válečku. Vzorky jsem nechala na vodou nasyceném filtračním papíře nasávat vodu, dokud se nezačal lesknout povrch zeminy ve válečku. Pak jsem vzorky přenesla na suchý filtrační papír a nechala z nich hodinu odsávat vodu. Poté jsem vzorky opět přenesla na suchý filtrační papír a s pomocí horké vody a potravinářské folie vytvořila v jejich okolí atmosféru nasycenou vodní parou. Takto jsem vzorky nechala opět jednu hodinu a následně je zvážila s přesností na dvě desetinná místa. Poté jsem vzorky sušila při 105 °C do konstantní hmotnosti (asi 18 hodin) a znovu zvážila. MVKK jsem vypočetla jako rozdíl hmotností vzorku nasyceného vodou a vysušeného vzorku vztažený na jednotku objemu, tedy podle vzorce

$$(G_m - G_s)/100,$$

kde G_m je hmotnost vzorku po nasycení vodou a G_s hmotnost vysušeného vzorku.

2.3.3.5. Půdní reakce

V každém čtverci transektů jsem v červenci 2013 určovala aktivní a výměnnou půdní reakci. Půdní reakci jsem stanovovala ve všech čtyřech rozích každého čtverce, jako výslednou hodnotu do analýz jsem použila aritmetický průměr těchto čtyř hodnot. Půdní vzorky pro měření půdní reakce jsem odebírala po odstranění vegetačního krytu a nadložního humusu z A horizontu z hloubky 2-4 cm. Půdní vzorky jsem vysušila při pokojové teplotě, odstranila z nich větší částice skeletu a organických zbytků a následně prosela sítem s otvory 2 mm (jemnozem I). Desetigramové navážky jemnozemě jsem smíchala s 50 ml vody (aktivní pH), resp. s 50 ml 0,1 M KCl (výměnné pH) a nechala 30 min třepat na třepačce. V takto připravených vzorcích jsem změřila pH pomocí kombinované skleněné elektrody WUW SenTix 41 s automatickou kalibrací na teplotu.

2.3.3.6. Biotické podmínky stanoviště

V červenci 2012 jsem v každém čtverci pořídila fytocenologický snímek. Zapisovala jsem všechny druhy cévnatých rostlin a jejich procentuální pokryvnost. U druhů s pokryvností pod 10 % jsem pokryvnost odhadovala na jednotky procent, při vyšších pokryvnostech na desítky procent. Mechy a lišejníky jsem neurčovala, vždy jsem jen zaznamenala jejich procentuální pokryvnost. Nomenklaturu jsem sjednotila podle Kubáta et al. (2002).

Pro každý čtverec jsem určila celkovou pokryvnost mechového a bylinného patra (dále označováno jen jako pokryvnost bylinného patra), počet druhů bylinného patra a pokryvnost travin. Celkovou pokryvnost jsem určila jako součet pokryvností všech druhů mechového a bylinného patra, které se ve čtverci vyskytovaly (s výjimkou netýkavky), pokryvnost travin jako součet pokryvností všech druhů z čeledí Poaceae, Juncaceae a Cyperaceae.

2.3.3.7. Ellenbergovy indikační hodnoty

Na základě dat o druhovém složení jsem ve všech čtvercích vypočetla průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty (dále EIH) pro světlo, teplotu, kontinentalitu, půdní reakci, vlhkost a živiny. Údaje o netýkavce nebyly do výpočtů zahrnuty. Data jsem vážila pokryvností jednotlivých druhů. Ve výjimečných případech, kdy se v nějakém čtverci nevyskytoval žádný druh s uvedenou EIH pro daný parametr prostředí, jsem použila průměr ze dvou sousedních čtverců.

2.3.4. Zpracování dat a statistické analýzy

2.3.4.1. Výběr proměnných prostředí

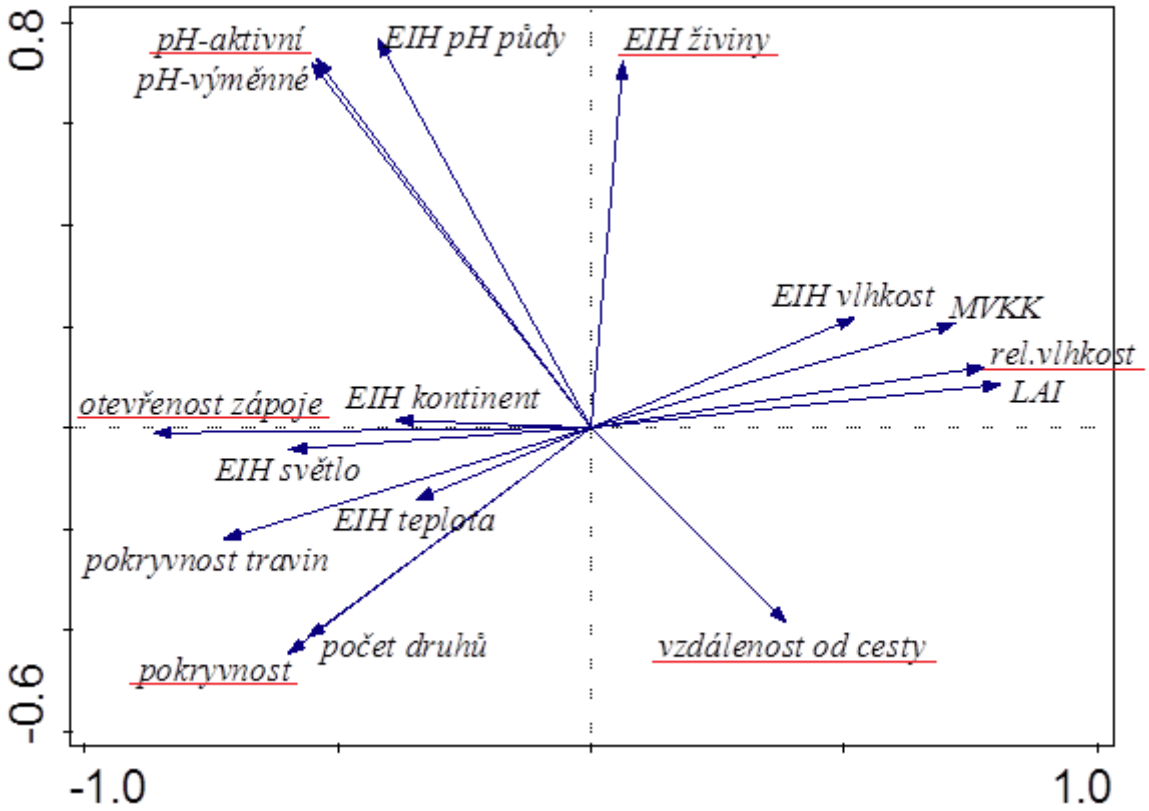
V prvním kroku zpracování dat jsem ze všech získaných proměnných prostředí vybírala ty, které byly vhodné pro použití v dalších analýzách. Nemá totiž smysl zařazovat do analýz proměnné s velmi nízkou variabilitou nebo silně korelované proměnné.

Korelovanost podmínek prostředí jsem hodnotila nepřímou lineární analýzou PCA se standardizací přes proměnné prostředí v programu Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 2012). Do PCA analýzy jsem zahrnula všechny zjišťované proměnné prostředí, tj. vzdálenost od cesty, relativní půdní vlhkost, maximální vodní kapilární kapacitu půdy (dále MVKK), otevřenost zápoje, index listové plochy (dále LAI), aktivní a výměnnou půdní reakci, pokryvnost bylinného patra, pokryvnost travin, počet druhů bylinného patra a Ellenbergovy indikační hodnoty (dále EIH) pro světlo, vlhkost, živiny, teplotu, kontinentalitu a půdní reakci. Korelační matice všech proměnných prostředí je uvedena v Příloze 2.

Korelovanost podmínek prostředí je znázorněna na Obr. 7. Z grafu a z korelační matice (Příloha 2) je patrné, že některé proměnné prostředí jsou silně korelované. Konkrétně se jedná o proměnné:

i) aktivní a výměnná půdní reakce a EIH pro půdní reakci
ii) otevřenost zápoje a LAI
iii) počet původních druhů rostlin, pokryvnost bylinného patra a pokryvnost travin
iv) relativní vlhkost půdy, MVKK a EIH pro vlhkost

V těchto případech má smysl uvažovat vždy pouze jednu proměnnou, z analýz jsem tedy vyloučila výměnnou půdní reakci, EIH pro půdní reakci, LAI, počet původních druhů rostlin, pokryvnost travin, MVKK a EIH pro vlhkost. Dále jsem z dalších analýz vyloučila EIH pro kontinentalitu a EIH pro teplotu z důvodu velmi malé variability těchto proměnných mezi čtverci. V dalších analýzách jsem tedy nakonec pracovala jen se vzdáleností od cesty a pěti charakteristikami prostředí – aktivní půdní reakcí (dále jen půdní reakce), EIH pro živiny, relativní vlhkostí půdy (dále jen půdní vlhkost), pokryvností bylinného patra (dále jen pokryvnost) a otevřeností zápoje (Obr. 7).



Obr. 7: Korelace podmínek prostředí. Ordinační diagram PCA. První dvě osy vysvětlily 36,65 a 16,92 procent celkové variability. Centrováno a standardizováno přes proměnné prostředí. Proměnné prostředí použité v dalších analýzách podtrženy. Pro vysvětlení zkratek viz text.

2.3.4.2. Analýzy

S využitím získaných dat jsem zjišťovala, jaké podmínky prostředí ovlivňují celkový počet výskytů netýkavky, šíření netýkavky do dosud neinvadovaných čtverců, početnost netýkavky, úmrtnost semenáčů, pokryvnost, výšku a počet plodů netýkavky. Jednotlivé analýzy jsou podrobněji rozepsány dále.

Všechny analýzy jsem provedla na dvojí úrovni, a to na úrovni celých transektů a na úrovni jednotlivých čtverců. Pro analýzy na úrovni transektů jsem jako závislé proměnné používala průměrné údaje o výskytu, šíření nebo vlastnostech netýkavky na celý transekt. Jako vysvětlující proměnné jsem použila postupný výběr z těchto proměnných prostředí: otevřenost zápoje, pokryvnost bylinného patra, půdní reakce, půdní vlhkost a EIH pro živiny (vždy průměrná hodnota na transekt). Na úrovni transektů jsem pracovala vždy s daty ze všech let dohromady, protože pro každý rok mám k dispozici data ze všech transektů. Rok jsem ve všech testech na úrovni transektů použila jako kovariátu.

Všechny analýzy na úrovni čtverců jsem provedla dvojím způsobem. Jednou jsem jako vysvětlující proměnné použila pozice čtverců na PCA proměnných prostředí, jednou postupný výběr z proměnných prostředí (otevřenost zápoje, pokryvnost bylinného patra, půdní reakce, půdní vlhkost a EIH pro živiny). Ve všech testech na úrovni čtverců jsem jako kovariáty použila proměnné transekt a vzdálenost od cesty, u testů hodnotících celkový počet výskytů, šíření a početnost netýkavky jsem použila jako kovariátu navíc ještě vzdálenost od nejbližší netýkavky v předchozím období. Na úrovni čtverců jsem data z jednotlivých let zpracovávala odděleně, protože počet čtverců, které jsem do analýz mohla zařadit, se meziročně lišil (viz detail jednotlivých analýz).

Pro každou studovanou proměnnou jsem následně vybrala dvě proměnné prostředí, které vycházely průkazně nejčastěji a/nebo které vysvětlily nejvíce variability v datech, a pro ně jsem udělala predikční model. Modely předpovědi výskytu jsem nastavila pro rozmezí naměřených hodnot použitých proměnných prostředí.

Všechny analýzy jsem provedla v programu R 3.1.0 (R Development Core Team 2014).

Počet výskytů

Pro každý čtverec jsem určila, kolikrát byl za pozorované období kolonizován netýkavkou. Uvažovala jsem zvlášť kolonizaci na jaře a kolonizaci v létě. Počet výskytů na jaře nabýval hodnot od nuly do tří, v létě od nuly do čtyř. Vliv proměnných prostředí na počet výskytů netýkavky jsem hodnotila pomocí zobecnělého lineárního modelu s binomickým

rozdělením. Závislou proměnnou byla dvojice hodnot počet výskytů netýkavky a celkový možný počet výskytů (na úrovni čtverců), resp. průměrný počet výskytů na čtverec daného transektu a celkový možný počet výskytů (na úrovni transektů).

Šíření do nových čtverců

Pro zhodnocení faktorů, které ovlivňují šíření netýkavky malokvěté do nových čtverců, jsem použila pouze data o absenci a prezenci netýkavky v daném čtverci, zvlášť jsem porovnávala výskyt na jaře a výskyt v létě.

Na úrovni transektů jsem vliv proměnných prostředí na nový výskyt netýkavky hodnotila pomocí zobecnělého lineárního modelu s binomickým rozdělením, kde závislou proměnnou byla dvojice hodnot počet kolonizovaných a počet nekolonizovaných čtverců transektu v jednotlivých letech, po vyloučení všech čtverců, které byly kolonizované již v roce 2011.

Na úrovni čtverců jsem mezi sebou porovnávala kolonizaci čtverců ve stejné sezóně ve dvou po sobě jdoucích letech (tj. jaro 2012 a 2013, jaro 2013 a 2014, léto 2011 a 2012, léto 2012 a 2013, léto 2013 a 2014) a kolonizaci ve stejné sezóně v prvním a posledním roce (tj. jaro 2012 a 2014, léto 2011 a 2014). V analýzách jsem pracovala pouze s podsouborem čtverců, které v prvním z porovnávaných období nebyly netýkavkou kolonizované. Prezence netýkavky v druhém z porovnávaných období tedy znamená nový výskyt druhu ve čtverci. Protože šíření netýkavky probíhalo postupně, vstupoval pro každé období do analýz jiný počet čtverců a jednotlivé analýzy jsem proto musela provést zvlášť. Vliv podmínek prostředí na šíření netýkavky do nových čtverců jsem zjišťovala pomocí zobecnělého lineárního modelu s binomickým rozdělením. Závislou proměnnou byly údaje o prezenci a absenci netýkavky ve čtvercích (možné hodnoty 0 – nenašířila se, 1 – našířila se), jako kovariáty jsem použila kromě proměnných transekt a vzdálenost od cesty ještě proměnnou vzdálenost od nejbližší netýkavky v prvním z porovnávaných období.

Početnost

Pro analýzy na úrovni transektů jsem pro každý transekt spočítala celkový počet rostlin netýkavky ve všech čtvercích transektu, zvlášť pro jaro a pro léto. Faktory ovlivňující početnost netýkavky jsem zjišťovala pomocí zobecnělého lineárního modelu s poissonovským rozdělením, jako kovariáty jsem použila počet invadovaných čtverců na transekt a rok.

Pro analýzy na úrovni jednotlivých čtverců jsem data rozdělila na šest dílčích souborů, každý soubor obsahoval data z jedné sezóny jednoho roku. V každém souboru jsem do analýz zahrnula jen ty čtverce, ve kterých v daném období byla netýkavka přítomna, tj. kde počet rostlin netýkavky ve čtverci byl minimálně jedna. Závislost počtu rostlin netýkavky ve čtverci na podmínkách prostředí jsem testovala pomocí zobecnělého lineárního modelu z poissonovským rozdělením. Závislou proměnnou byl počet rostlin netýkavky ve čtverci, jako kovariáty jsem použila kromě proměnných transekt a vzdálenost od cesty ještě proměnné vzdálenost od nejbližší netýkavky v létě předchozího roku a počet rostlin netýkavky v daném čtverci v téže sezóně předchozího roku (tj. buď byl nulový počet rostlin netýkavky v daném čtverci, nebo byla vzdálenost od nejbližší netýkavky nulová).

Úmrtnost semenáčů

Pro zjišťování faktorů, které ovlivňují úmrtnost semenáčů netýkavky na úrovni transektů, jsem pro každý transekt zaznamenala, kolik rostlin z celkového počtu semenáčů na jaře přežilo až do léta a kolik jich umřelo. Tato dvojice hodnot vstupovala do zobecnělého lineárního modelu s binomickým rozdělením jako závislá proměnná.

Pro zjišťování faktorů, které ovlivňují úmrtnost semenáčků netýkavky na úrovni jednotlivých čtverců, jsem datový soubor rozdělila na tři podsoubory podle roku, zvlášť jsem analyzovala data z roku 2012, 2013 a 2014. V analýzách jsem pracovala jen se čtverci, v nichž se na jaře daného roku vyskytoval alespoň jeden semenáč netýkavky, ostatní čtverce jsem z analýz vyloučila. Pro každý čtverec jsem zaznamenala, kolik rostlin z původního počtu semenáčů na jaře přežilo až do léta a kolik jich umřelo. Tato dvojice hodnot pak vstupovala do zobecnělého lineárního modelu s binomickým rozdělením jako závislá proměnná.

Fitness

Pro zkoumání vlivu podmínek prostředí na fitness netýkavky jsem uvažovala jen čtverce, ve kterých byla netýkavka v daném období přítomna a kde tedy mohly být parametry fitness měřeny. Jako parametry fitness jsem využila údaje o průměrné pokryvnosti jedné rostliny netýkavky (závislá proměnná celková pokryvnost všech netýkavek na čtverci, kovariáta počet rostlin netýkavky), výšku netýkavky (průměr ze tří nejvyšších rostlin) a počet plodů tří nejplodnějších rostlin. V analýzách na úrovni transektů jsem spočítala průměrné hodnoty pokryvnosti a výšky netýkavky na celý transekt, a to jen z invadovaných čtverců. Počet plodů jsem pro účely analýz na úrovni transektu určila jako celkový počet plodů všech

měřených rostlin s kovariátou počet kolonizovaných čtverců. Vliv proměnných prostředí na pokryvnost a výšku netýkavky, resp. jejich průměry na transekt, jsem testovala pomocí lineárního modelu, závislé proměnné jsem odmocnině transformovala. Vliv proměnných prostředí na počet plodů jsem testovala pomocí zobecnělého lineárního modelu s poissonovským rozdělením.

3. VÝSLEDKY

3.1. Vytrhávací pokus

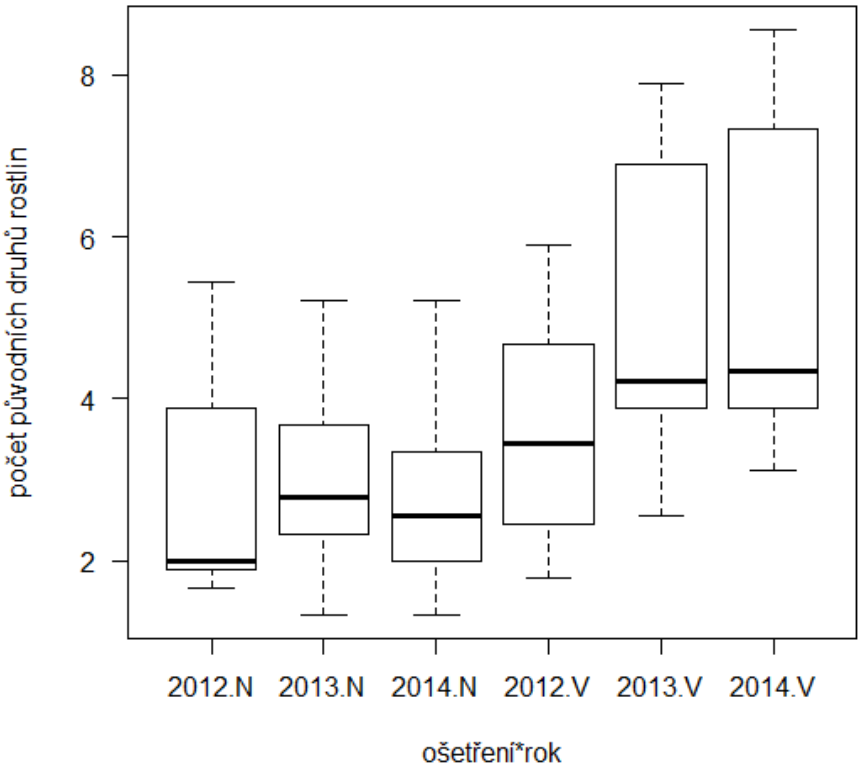
3.1.1. Počet a pokryvnost původních druhů rostlin

Výsledky analýz týkajících se počtů a pokryvností původních druhů bylinného patra na vytrhávaných a nevytrhávaných plochách jsou uvedeny v Tab. 1.

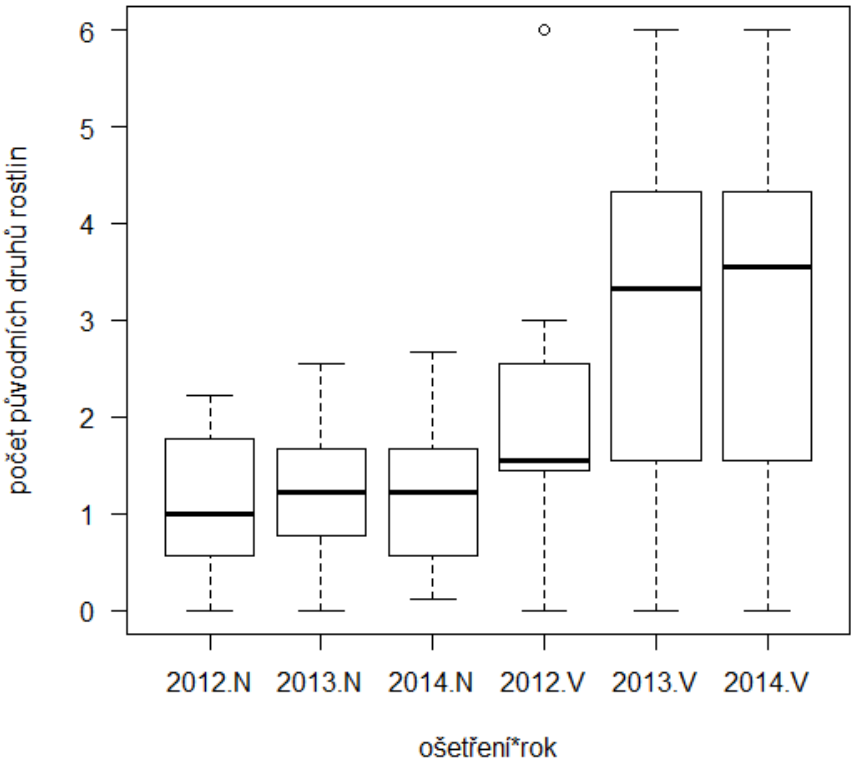
Tab. 1: Závislost druhového složení, počtu a pokryvností původních druhů rostlin na ošetření, roku a interakci ošetření a roku v jarních a letních snímcích. Residuální počet stupňů volnosti u prvních čtyř modelů – 50. Signifikantní výsledky (p<0,050) tučně.

	počet původních druhů				pokryvnost původních druhů				druhové složení			
	jaro		léto		jaro		léto		jaro		léto	
	p	R^2 [%]	p	R^2 [%]	p	R^2 [%]	p	R^2 [%]	p	% var.	p	% var.
ošetření	**<0,001**	**27,2**	**<0,001**	**25,2**	**<0,001**	**55,5**	**0,002**	**17,1**	**0,002**	**13,2**	**0,002**	**6,8**
rok	0,134	3,1	0,297	1,6	0,204	2,1	0,932	0,1	**0,002**	**2,4**	**0,004**	**2,6**
ošetření*rok	0,093	3,9	0,335	1,4	**<0,001**	**17,4**	0,617	0,4	**0,002**	**5,3**	**0,002**	**3,4**

Vliv interakce ošetření a roku na počet původních druhů rostlin nebyl průkazný ani v jarních, ani v letních snímcích. V obou případech byl ale počet druhů průkazně vyšší na vytrhaných než na nevytrhávaných plochách (Obr. 8, Obr. 9). Vliv roku nebyl průkazný ani v jarních, ani v letních snímcích (Tab. 1).

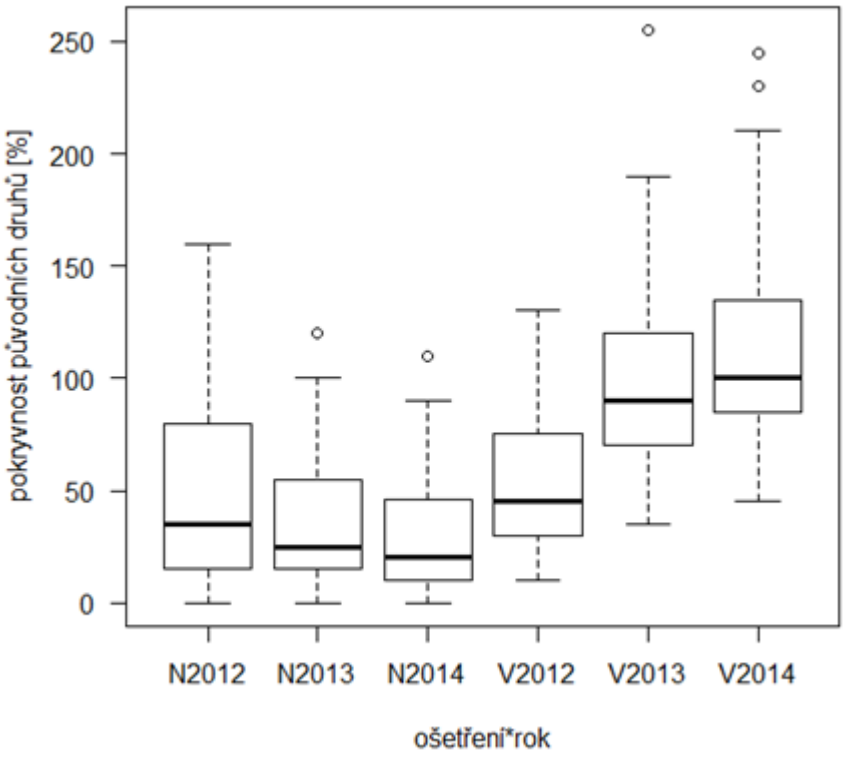


Obr. 8: Průměrný počet původních druhů rostlin na čtverec (33x33 cm) v jarních snímcích v závislosti na ošetření a roku. N-nevytrhaná plocha, V-vytrhaná plocha. Vliv ošetření: p<0,001, R^2=27,2 %. Vliv roku: p=0,134, R^2=3,1 %. Vliv interakce: p=0,093, R^2=3,9 %.

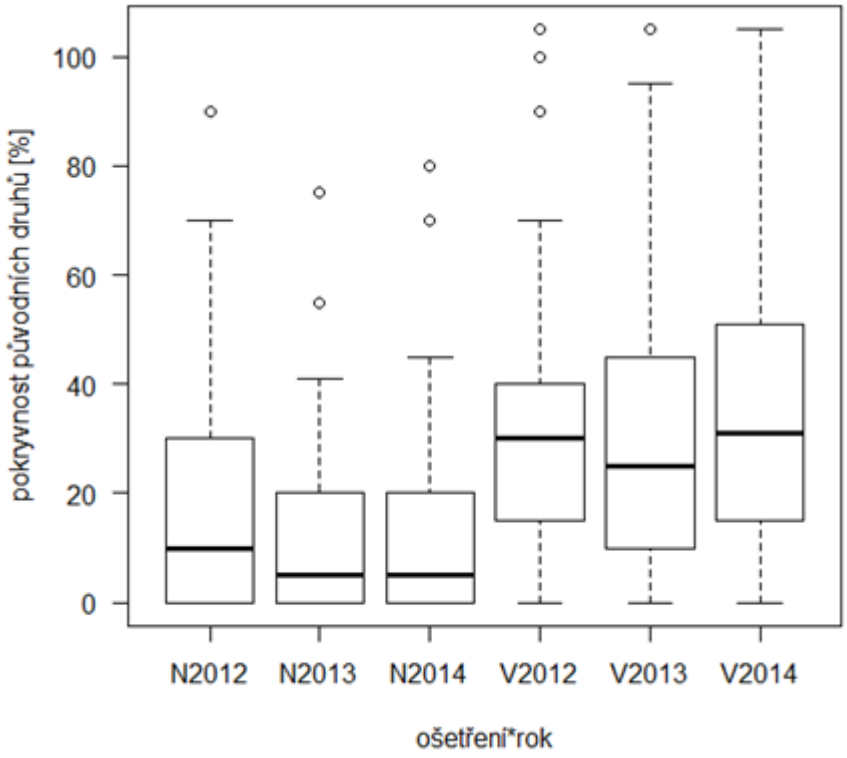


Obr. 9: Průměrný počet původních druhů rostlin na čtverec (33x33 cm) v letních snímcích v závislosti na ošetření a roku. N-nevytrhaná plocha, V-vytrhaná plocha. Vliv ošetření: $p<0,001$, $R^2=25,2\%$. Vliv roku: $p=0,297$, $R^2=1,6$ %. Vliv interakce: $p=0,335$, $R^2=1,4$ %.

Vliv interakce ošetření a roku na pokryvnost původních druhů rostlin jsem prokázala pouze v jarních snímcích. Zatímco na invadovaných plochách pokryvnost původních druhů meziročně mírně klesala, na vytrhaných plochách se zvyšovala (Obr. 10). V letních snímcích tento trend nebyl průkazný (Obr. 11). Stejně jako v jarních snímcích i v letních snímcích měly vytrhané plochy vyšší pokryvnost původních druhů bylinného patra než plochy nevytrhané (Obr. 10, Obr. 11). Vliv roku nebyl průkazný ani v jarních, ani v letních snímcích (Tab. 1).



Obr. 10: Průměrná pokryvnost původních druhů rostlin [%] v jarních snímcích v závislosti na ošetření a roku. Pokryvnost určena jako součet pokryvností všech druhů bylinného patra s výjimkou netýkavky. N-nevytrhaná plocha, V-vytrhaná plocha. Vliv ošetření: $p<0,001$, $R^2=55,5\%$. Vliv roku: $p=0,204$, $R^2=2,1$ %. Vliv interakce: $p<0,001$, $R^2=17,4$ %.

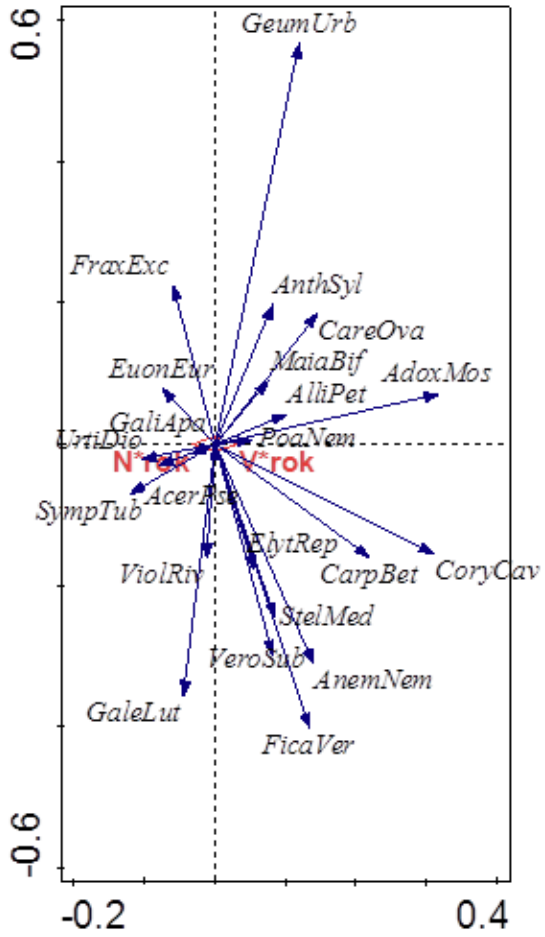


Obr. 11: Průměrná pokryvnost původních druhů rostlin [%] v letních snímcích v závislosti na ošetření a roku. Pokryvnost určena jako součet pokryvností všech druhů bylinného patra s výjimkou netýkavky. N-nevytrhaná plocha, V-vytrhaná plocha. Vliv ošetření: $p=0,002$, $R^2=17,1$ %. Vliv roku: $p=0,932$, $R^2=0,1$ %. Vliv interakce: $p=0,617$, $R^2=0,4$ %.

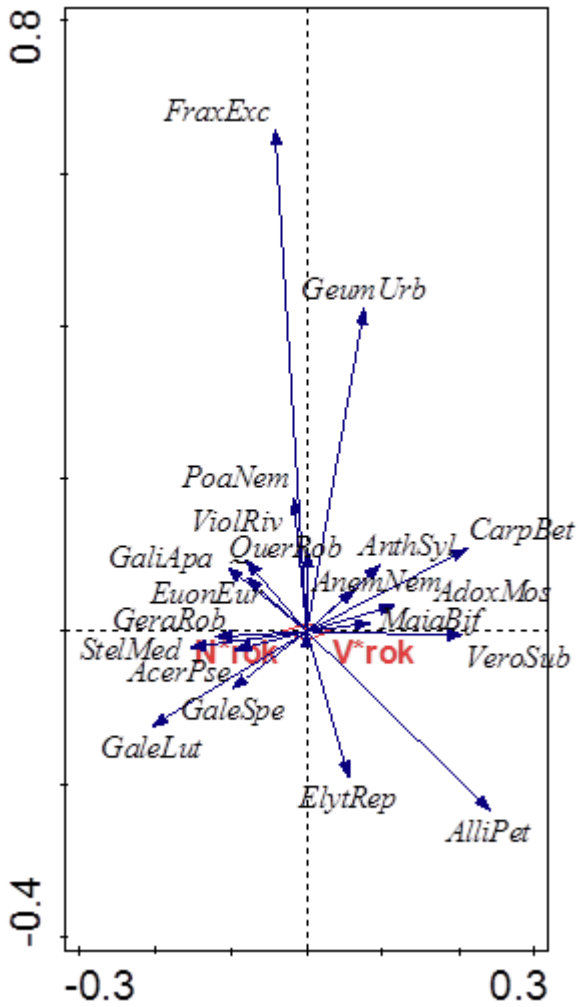
3.1.2. Druhové složení bylinného patra

Výsledky analýz týkajících se druhového složení na vytrhávaných a nevytrhávaných plochách jsou uvedeny v Tab. 1.

Vliv interakce ošetření a roku na druhové složení bylinného patra byl průkazný pro jarní (Obr. 12) i pro letní (Obr. 13) snímky (Tab. 1). Model na jaře vysvětlil 5,3 % variability v datech (pomocí jedné osy bylo možné vysvětlit maximálně 15,6 % variability), model v létě 3,4 % (možné maximum 18,7 %). Vliv roku i vliv ošetření byl průkazný v jarních i v letních snímcích, ošetření vysvětlilo v obou případech nejvíce variability v datech (Tab. 1).



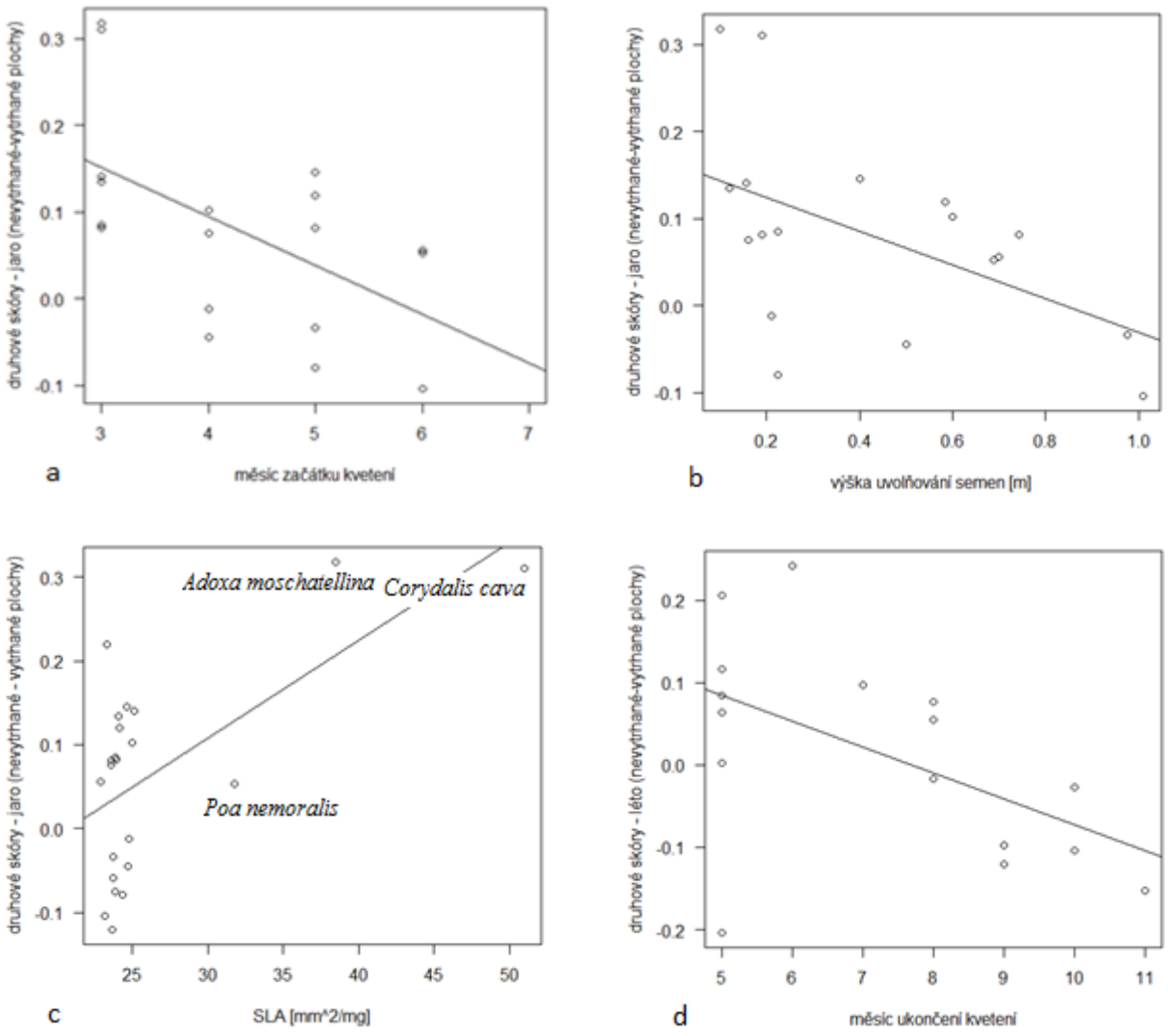
Obr. 12: Závislost druhového složení na jaře na interakci ošetření a roku. Ordinační diagram RDA. Model vysvětlil 5,3 % celkové variability (pomocí jedné osy bylo možné vysvětlit max. 15,6 %). 499 permutací, p=0,002. Typ ošetření – vytrhaná (V), nevytrhaná (N) plocha. Celé názvy druhů uvedeny v Příloze 1.



Obr. 13: Závislost druhového složení v létě na interakci ošetření a roku. Ordinační diagram RDA. Model vysvětlil 3,4 % celkové variability (pomocí jedné osy bylo možné vysvětlit max. 18,7 %). 499 permutací, p=0,002. Typ ošetření – vytrhaná (V), nevytrhaná (N) plocha. Celé názvy druhů uvedeny v Příloze 1.

Druhové skóry rostlin z jarního modelu byly prokazatelně korelované s měsícem počátku kvetení (p=0,015, R^2=31,5 %, Obr. 14a) – druhy kvetoucí časně zjara se vyskytují spíše na vytrhaných plochách, zatímco později vykvétající druhy rostou častěji i na nevytrhaných plochách spolu s netýkavkou. Druhové skóry rostlin z jarního modelu prokazatelně korelovaly i s výškou uvolňování semen (p=0,030, R^2=26,2 %, Obr. 14b) – na vytrhaných plochách častěji rostou rostliny s nízko uloženými semeny, zatímco spolu s netýkavkou na nevytrhaných plochách rostou spíše rostliny s větší výškou uvolňování semen. Průkazně vycházela i pozitivní závislost druhových skórů na SLA (p=0,002, R^2=38,6 %, Obr. 14c). Závislost však byla tažena jen třemi druhy s vysokou SLA (*Adoxa moschatellina, Corydalis cava* a *Poa nemoralis*), takže výsledek není zcela vypovídající. Závislost druhových skórů na EIH, měsíci ukončení kvetení, životní formě ani délce života jsem neprokázala (p>0,050).

Druhové skóry rostlin z letního modelu byly prokazatelně negativně korelované s měsícem konce kvetení (p=0,035, R^2=28,0 %, Obr. 14d). Druhy vyskytující se na plochách spolu s netýkavkou kvetou spíše koncem léta nebo na podzim, zatímco druhy, které přibývají na plochách po vytrhání netýkavky, kvetou spíše na jaře nebo v časném létě. Závislost druhových skórů na EIH, délce života, životní formě, SLA, výšce uvolňování semen ani na měsíci počátku kvetení jsem neprokázala (p>0,050).



Obr. 14: Závislost druhových skórů z RDA z jarních (a-c) a z letních (d) snímků na a) měsíci začátku kvetení (p=0,015, R^2=31,5 %), b) výšce uvolňování semen (p=0,030, R^2=26,2 %), c) SLA (p=0,002, R^2=38,6 %), d) měsíci ukončení kvetení (p=0,035, R^2=28,0 %).

3.2. Šířící pokus

3.2.1. Charakteristika transektů

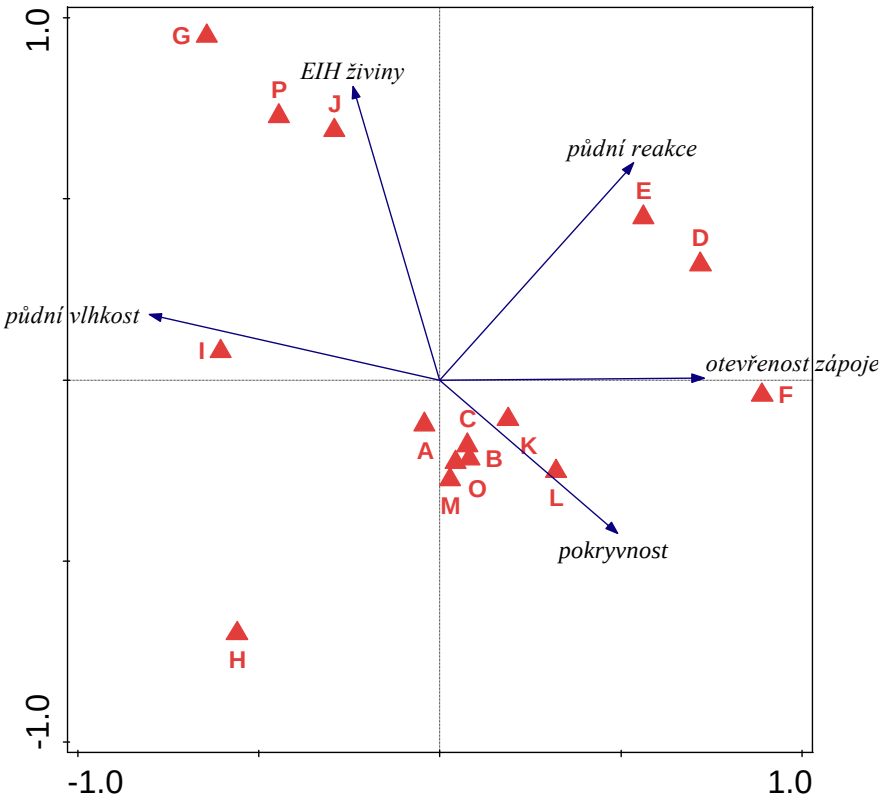
Hodnoty proměnných prostředí využitých v analýzách pro jednotlivé transekty jsou zobrazeny v Příloze 3. Ordinační diagram zobrazující polohu jednotlivých transektů ve vztahu ke všem proměnným prostředí využitých v analýzách je zobrazen na Obr. 15.

Z grafů (Příloha 3) je patrné, že se mezi sebou transekty v hodnotách proměnných prostředí výrazně liší, odlišnosti je možné nalézt pro všechny využité proměnné prostředí. Z grafů je též patrné, že u řady proměnných je mezitransektová variabilita výrazně vyšší než variabilita v rámci transektů.

Celková pokryvnost bylinného patra se výrazně liší mezi transekty. Mezi transekty s nejnižší pokryvností bylin patří transekty G, I, J a P, kde je pokryvnost bylin většinou menší než 50 % a poměrně často dosahuje hodnot jen v řádu jednotek procent (Obr. 15, Příloha 3). Transekty G, J a P jsou zároveň transekty s nejvyšší EIH pro živiny (EIH pro živiny kolem 7). Nejnižší EIH pro živiny (mezi 3 a 4) se vyznačují transekty A, B, C, L, M a O (Obr. 15, Příloha 3).

Významným faktorem odlišujícím jednotlivé transekty je i otevřenost zápoje. Transekty s největší otevřeností zápoje jsou transekty F, E a D, což jsou zároveň transekty s nejnižší půdní vlhkostí. Naopak vysokou půdní vlhkostí se vyznačují zejména stinnější transekty G, H, I, J a P (Obr. 15, Příloha 3).

Dalším významným faktorem odlišujícím jednotlivé transekty je půdní reakce. Nejvyšší půdní reakcí se vyznačují transekty E a D, nejkyselejší je transekt H (Obr. 15, Příloha 3).



Obr. 15: Poloha jednotlivých transektů ve vztahu k proměnným prostředí využitých v dalších analýzách. Ordinační diagram RDA. Závislé proměnné – proměnné prostředí, vysvětlující proměnná transekt (celkem 15 bodů). Model vysvětlil 70 % variability v datech. 499 permutací, p=0,002.

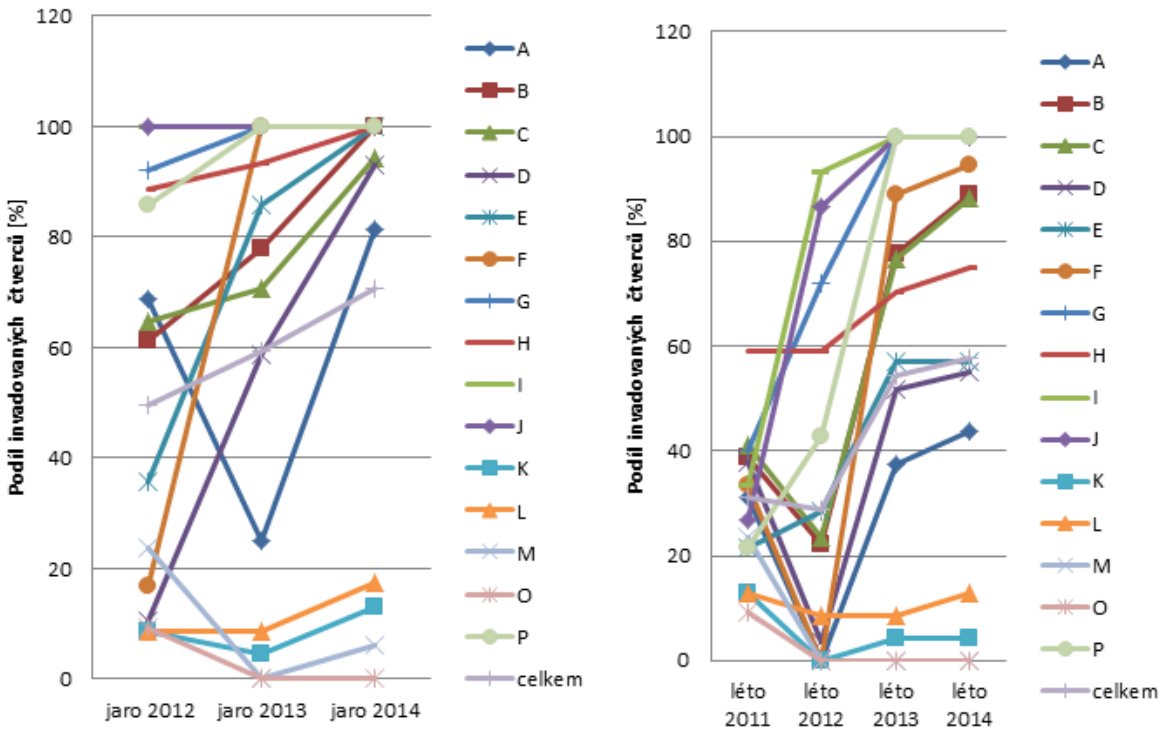
3.2.2. Šíření v jednotlivých transektech

Počty čtverců jednotlivých transektů invadovaných netýkavkou v jednotlivých časových obdobích jsou uvedeny v Tab. 2. Vývoj počtu invadovaných čtverců jednotlivých transektů na jaře a v létě je zobrazen na Obr. 16.

Při zakládání experimentu v létě 2011 byla netýkavka malokvětá přítomná ve 100 čtvercích z celkového počtu 321 čtverců. V poslední dosud mapované sezóně, v létě 2014, bylo netýkavkou invadováno již 185 čtverců (Tab. 2). Nejvíce se netýkavka rozšířila v transektech I, J, G a P, tedy v transektech s vyšší půdní vlhkostí, s vyšší EIH pro živiny a s nižší pokryvností bylinného patra. V těchto transektech se již netýkavka rozšířila do všech mapovaných čtverců. Ve čtyřech transektech, konkrétně K, L, M a O, jsem zaznamenala pokles nebo nulový nárůst v počtu invadovaných čtverců. Ve všech ostatních transektech počet invadovaných čtverců vzrostl, nikdy však ne na 100 % čtverců (Tab. 2).

Tab. 2: Výskyt netýkavky malokvěté v jednotlivých transektech. První sloupec čísel uvádí celkový počet čtverců v transektu, další sloupce uvádí počty čtverců, v nichž byla v daném období netýkavka malokvětá přítomna.

transekt	společenstvo	celkem čtverců	léto 2011	jaro 2012	léto 2012	jaro 2013	léto 2013	jaro 2014	léto 2014
A	světlá doubrava	16	5	11	0	4	6	13	7
B	světlá doubrava	18	7	11	4	14	14	18	16
C	světlá doubrava	17	7	11	4	12	13	16	15
D	skalní step	29	11	3	1	17	15	27	16
E	skalní step	14	3	5	4	12	8	14	8
F	skalní step	18	6	3	0	18	16	18	17
G	dubohabřina	25	10	23	18	25	25	25	25
H	kyselá doubrava	44	26	39	26	41	31	44	33
I	smíšený les	15	5	15	14	15	15	15	15
J	smíšený les	15	4	15	13	15	15	15	15
K	bývalá pastvina	23	3	2	0	1	1	3	1
L	bývalá pastvina	23	3	2	2	2	2	4	3
M	světlá doubrava	17	4	4	0	0	0	1	0
O	vřesoviště	33	3	3	0	0	0	0	0
P	dubohabřina	14	3	12	6	14	14	14	14
	celkem	321	100	159	92	190	175	227	185



Obr. 16: Podíl invadovaných a neinvadovaných čtverců jednotlivých transektů v jednotlivých letech na jaře (vlevo) a v létě (vpravo).

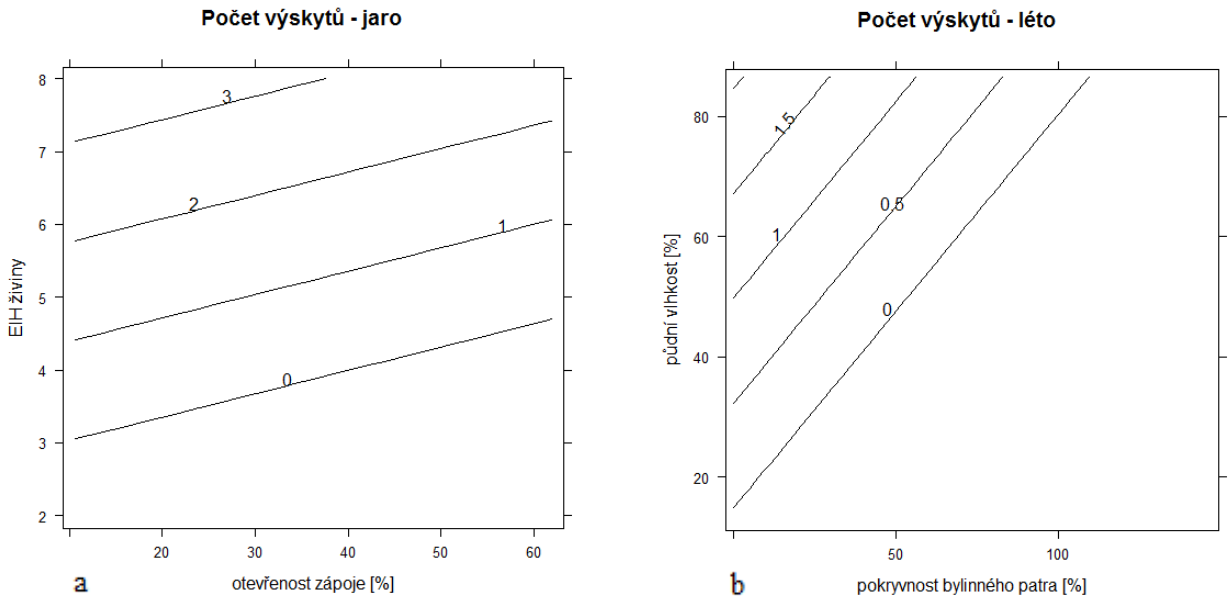
3.2.3. Výsledky dílčích analýz

3.2.3.1. Počet výskytů

Faktory ovlivňující počet výskytů netýkavky jsou uvedeny v Tab. 3.

Tab. 3: Faktory ovlivňující počet výskytů netýkavky na jaře (0-3 výskyty) a v létě (0-4 výskyty). GLM s binomickým rozdělením, postupný výběr proměnných, kovariáty transekt, vzdálenost od nejbližší netýkavky v létě 2011 (vzdál. od *I.p.*) a vzdálenost od cesty. Hodnoty vyplněny jen pro proměnné, které byly zařazeny do výsledného modelu. Průkazné výsledky (p<0,05) tučně.

	počet výskytů											
	transekt - jaro			čtverce - jaro			transekt - léto			čtverce - léto		
	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**645,3**		netestováno			**<0,001**	**475,3**	
vzdál. od *I.p.*	netestováno			**<0,001**	**154,9**	-	netestováno			**<0,001**	**229,6**	-
vzdál. od cesty	netestováno			**0,021**	**5,3**	-	netestováno			**<0,001**	**16,7**	-
otevření zápoje				**0,001**	**10,6**	-						
pokryvnost	**<0,001**	**14,4**	-				**0,001**	**10,3**	-	**<0,001**	**13,0**	-
půdní reakce												
půdní vlhkost										**<0,001**	**14,1**	+
živiny (EIH)				**0,035**	**4,5**	+						
null	dev=28,2; df=14			dev=957,8; df=320			dev=21,0; df=14			dev=1038,7; df=320		



Obr. 17: Predikční křivky pro výskyt netýkavky malokvěté v a) jarních snímcích v podmínkách otevřenosti zápoje a EIH pro živiny, b) v letních snímcích v podmínkách pokryvnosti bylinného patra a půdní vlhkosti. Max. počet výskytů pro jaro 3, pro léto 4. Grafy založeny na predikčním modelu (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

Průměrný počet výskytů na úrovni transektu byl pro jarní i letní snímky prokazatelně negativně závislý na pokryvnosti bylinného patra (Tab. 3). Po odfiltrování vlivu transektu byla pro počet výskytů v jarních snímcích průkazná negativní závislost na otevřenosti zápoje a pozitivní závislost na EIH pro živiny (Tab. 3, Obr. 17a). Počet výskytů v letních snímcích byl prokazatelně negativně závislý na pokryvnosti bylinného patra a pozitivně závislý na půdní vlhkosti (Tab. 3, Obr. 17b).

3.2.3.2. Nový výskyt - jaro

Faktory ovlivňující nový výskyt netýkavky malokvěté na jaře jednotlivých let ve čtvercích, kde v předchozích letech nebyla, jsou uvedeny v Tab. 4.

Tab. 4: Faktory ovlivňující nový výskyt netýkavky malokvěté na jaře na dosud neinvadovaných čtvercích. GLM s binomickým rozdělením, postupný výběr proměnných. Na úrovni transektu – kovariáta rok, zařazeny jen čtverce, kde netýkavka v létě 2011 nebyla. Na úrovni čtverců - kovariáty transekt, vzdálenost od nejbližší netýkavky v létě předchozího roku (vzdál. od *I.p.*) a vzdálenost od cesty, zařazeny jen čtverce, kde netýkavka v prvním z porovnávaných období nebyla. Hodnoty vyplněny jen pro proměnné, které byly zařazeny do výsledného modelu. Df pro transekt – po řadě 12, 12, 9. Průkazné výsledky ($p<0,05$) tučně.

	nový výskyt - jaro											
	transekt			čtverce								
				2012-2014			2012-2013			2013-2014		
	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**175,9**		**<0,001**	**126,2**		**<0,001**	**92,4**	
vzdál. od *I.p.*	netestováno			**<0,001**	**47,5**	-	**<0,001**	**54,9**	-	**<0,001**	**59,0**	-
vzdál. od cesty	netestováno			1,000	0,0		**0,026**	**4,9**	-	**0,034**	**4,5**	-
rok	**<0,001**	**30,0**		netestováno			netestováno			netestováno		
otevření zápoje	**<0,001**	**22,1**	+									
pokryvnost	**<0,001**	**77,9**	-									
půdní reakce	**<0,001**	**12,2**	-									
půdní vlhkost	**<0,001**	**24,7**	+				**0,007**	**7,3**	+			
živiny (EIH)	**<0,001**	**217,1**	+									
null	dev=673,0; df=44			dev=223,4; df=161			dev=193,3; df=161			dev=156,0; df=130		

Na úrovni transektů závisel nový výskyt netýkavky průkazně na všech studovaných proměnných prostředí. Nově se netýkavka objevovala spíše v transektech s otevřenějším zápojem, vyšší půdní vlhkostí a vyšší EIH pro živiny. Negativně byl nový výskyt netýkavky korelován s pokryvností bylinného patra a s půdní reakcí. Nejvíce variability v datech vysvětlila EIH pro živiny, následovaná pokryvností bylinného patra (Tab. 4).

Na úrovni čtverců byl nový výskyt netýkavky ve všech letech průkazně korelován s kovariátami transekt a vzdálenost od nejbližší netýkavky v létě předchozího roku. Transekt

a vzdálenost od nejbližší netýkavky vysvětlily ve všech případech velkou část variability v datech. Při porovnávání výskytů v letech 2012 a 2014 a v letech 2013 a 2014 vysvětlil transekt spolu se vzdáleností od nejbližší netýkavky dokonce všechnu variabilitu v datech, takže žádné další proměnné prostředí nebyly do výsledného modelu zařazeny. Při porovnávání výskytů v letech 2013 a 2014 byl nový výskyt netýkavky prokazatelně pozitivně závislý na půdní vlhkosti (Tab. 4).

3.2.3.3. Nový výskyt – léto

Faktory ovlivňující nový výskyt netýkavky malokvěté v létě jednotlivých let ve čtvercích, kde v předchozích letech nebyla, jsou uvedeny v Tab. 5.

Tab. 5: Faktory ovlivňující nový výskyt netýkavky malokvěté v létě na dosud neinvadovaných čtvercích. GLM s binomickým rozdělením, postupný výběr proměnných. Na úrovni transektu – kovariáta rok, zařazeny jen čtverce neinvadované v létě 2011. Na úrovni čtverců - kovariáty transekt, vzdálenost od nejbližší netýkavky v létě předchozího roku (vzdálenost od *I.p.*) a vzdálenost od cesty, zařazeny jen čtverce, kde netýkavka v prvním z porovnávaných období nebyla. Hodnoty vyplněny jen pro proměnné, které byly zařazeny do výsledného modelu. Df pro transekt – po řadě 14, 14, 14, 10. Průkazné výsledky (p<0,05) tučně.

	nový výskyt - léto														
	transekt			čtverce											
				2011-2014			2011-2012			2012-2013			2013-2014		
	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**201,5**		**<0,001**	**133,7**		**<0,001**	**151,6**		**<0,001**	**33,7**	
vzdál. od *I.p.*	netestováno			**<0,001**	**36,7**	-	0,143	2,1		**<0,001**	**40,8**	-	**<0,001**	**15,7**	-
vzdál. od cesty	netestováno			**0,118**	**2,4**	-	**0,017**	**5,7**	-	0,684	0,2		0,345	0,9	-
rok	**<0,001**	**39,1**		netestováno			netestováno			netestováno			netestováno		
otev. zápoje										**0,001**	**10,4**	+			
pokryvnost	**<0,001**	**266,4**	-										**<0,001**	**12,1**	-
půdní reakce	**0,036**	**4,4**	-												
půdní vlhkost				**<0,001**	**13,4**	+	**0,009**	**6,9**	+	**<0,001**	**11,1**	+			
živiny (EIH)	**<0,001**	**20,3**	+	**0,004**	**8,3**	-				0,084	3,0	-	**0,028**	**4,8**	-
null	dev=562,3, df=44			dev=303,1, df=220			dev=212,0, df=220			dev=300,0, df=228			dev=83,0, df=145		

Na úrovni transektů byl nový výskyt netýkavky prokazatelně negativně korelován s pokryvností bylinného patra a s půdní reakcí a pozitivně korelován s EIH pro živiny. Výrazně nejvíce variability v datech vysvětlila pokryvnost bylinného patra (Tab. 5).

Na úrovni čtverců byl nový výskyt netýkavky v dosud neinvadovaných čtvercích ve třech ze čtyř porovnání (vždy kromě porovnávání let 2013 a 2014) průkazně pozitivně ovlivněn půdní vlhkostí, půdní vlhkost zároveň ve všech případech vysvětlila nejvíc variability v datech. Nový výskyt netýkavky v roce 2014 oproti roku 2011 a v roce 2014 oproti roku 2013 byl průkazně negativně korelován s množstvím živin, v roce 2013 oproti roku 2012 byla tato

závislost marginálně signifikantní. Nový výskyt netýkavky v roce 2013 oproti roku 2012 byl pozitivně ovlivněn otevřeností zápoje, nový výskyt netýkavky v roce 2014 oproti roku 2013 byl negativně ovlivněn pokryvností bylinného patra (Tab. 5).

3.2.3.4. Početnost netýkavky - jaro

Faktory ovlivňující početnost netýkavky malokvěté v jarních snímcích jsou uvedeny v Tab. 6.

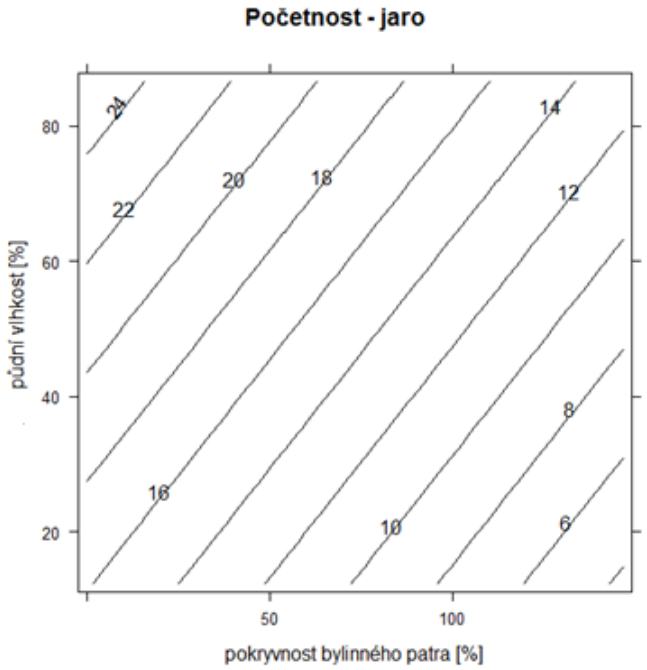
Tab. 6: Faktory ovlivňující početnost netýkavky malokvěté ve čtvercích na jaře jednotlivých let. GLM s poissonovským rozdělením, postupný výběr proměnných. Kovariáty – prvních šest proměnných. V modelu 2012 byl jako proměnná početnost loni použit počet netýkavek v létě roku 2011, v modelech 2013 a 2014 počet netýkavek na jaře předchozího roku, v modelu 2012-2014 počet netýkavek na jaře 2012. Do analýz zařazeny jen čtverce, kde se netýkavka v daném období vyskytovala. Hodnoty vyplněny jen pro proměnné, které byly zařazeny do výsledného modelu. Df pro transekt – po řadě 12, 13, 13. Průkazné výsledky (p<0,050) tučně.

	početnost - jaro											
	transekt			čtverce								
				2013			2014			2012-2014		
	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**578,9**		**<0,001**	**913,8**		**<0,001**	**913,8**	
vzdál. od *I.p.*	netestováno			**<0,001**	**165,8**	-	**<0,001**	**24,8**	-	**<0,001**	**280,5**	-
vzdál. od cesty	netestováno			**<0,001**	**79,8**	-	0,508	0,4	-	**<0,001**	**51,9**	-
početnost loni	netestováno			**<0,001**	**401,3**	+	**<0,001**	**1300,0**	+	**<0,001**	**544,9**	+
rok	**<0,001**	**246,2**		netestováno			netestováno			netestováno		
n kolon. čtverců	**<0,001**	**5693,3**	+	netestováno			netestováno			netestováno		
otevření zápoje	**0,002**	**9,7**	-									
pokryvnost	**<0,001**	**1166,2**	-	**<0,001**	**15,7**	-				**<0,001**	**25,8**	-
půdní reakce	**<0,001**	**73,9**	+				**0,029**	**4,8**	-			
půdní vlhkost	**<0,001**	**52,8**	-	**<0,001**	**33,7**	+	**0,010**	**6,6**	+	**<0,001**	**59,1**	+
živiny (EIH)	**<0,001**	**146,4**	-									
null	dev=9643,7; df=44			dev=1789,1; df=189			dev=2481,7; df=226			dev=2481,7; df=226		

Na úrovni transektů byla početnost netýkavky na jaře průkazně ovlivněna všemi studovanými proměnnými prostředí. Početnost netýkavky byla průměrně vyšší v transektech s vyšší půdní reakcí a s nižší otevřeností zápoje, nižší pokryvností bylinného patra, nižší půdní vlhkostí a nižší EIH pro živiny. Výrazně nejvíce variability v datech vysvětlila pokryvnost bylinného patra (Tab. 6).

Na úrovni čtverců jsem porovnávala početnost netýkavky mezi jednotlivými roky, tedy nárůst početnosti. Ve všech porovnáních byl nárůst početnosti netýkavky pozitivně korelován s půdní vlhkostí a ve dvou ze tří porovnání negativně korelován s pokryvností bylinného patra. Nárůst početnosti mezi lety 2013 a 2014 byl navíc negativně korelován s půdní reakcí (Tab. 6).

Predikční křivky pro početnost netýkavky v jarních snímcích všech let v podmínkách pokryvnosti bylinného patra a půdní vlhkosti jsou zobrazeny na Obr. 18.



Obr. 18: Predikční křivky pro početnost netýkavky malokvěté v jarních snímcích v podmínkách pokryvnosti bylinného patra a půdní vlhkosti. Graf založen na predikčním modelu na úrovni čtverců (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

3.2.3.5. Početnost netýkavky – léto

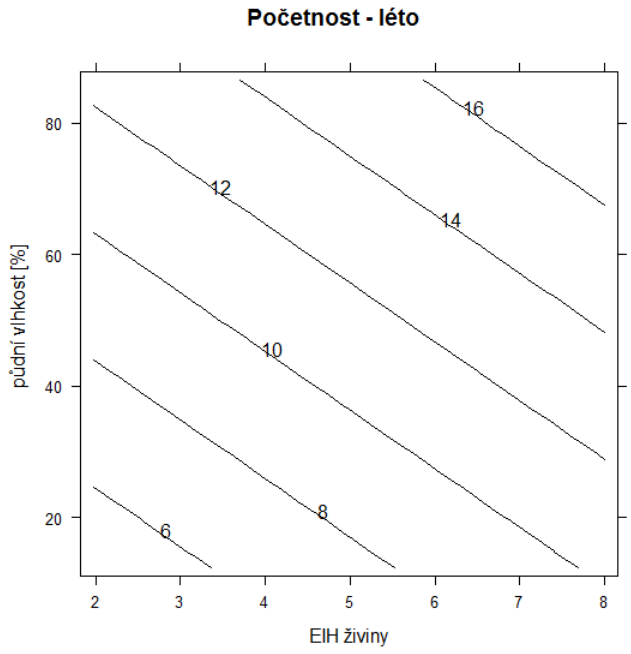
Faktory ovlivňující početnost netýkavky malokvěté v letních snímcích jsou uvedeny v Tab. 7.

Na úrovni transektů byla početnost netýkavky průkazně ovlivněna všemi studovanými proměnnými prostředí. Početnost netýkavky byla průměrně vyšší v transektech s vyšší půdní reakcí a s nižší otevřeností zápoje, nižší pokryvností bylinného patra, nižší půdní vlhkostí a nižší EIH pro živiny. Výrazně nejvíce variability v datech vysvětlila pokryvnost bylinného patra, velký význam měla i otevřenost zápoje (Tab. 7).

Na úrovni čtverců jsem porovnávala početnosti netýkavky mezi jednotlivými roky, tedy meziroční nárůst početnosti. Ve třech ze čtyř porovnání byl nárůst početnosti pozitivně korelován s množstvím dostupných živin (Obr. 19). Ve dvou ze čtyř porovnání jsem prokázala pozitivní závislost nárůstu početnosti na půdní vlhkosti (Obr. 19) a negativní závislost na pokryvnosti bylinného patra. Otevřenost zápoje měla průkazný negativní vliv na nárůst početnosti netýkavky v jednom případě (Tab. 7).

Tab. 7: Faktory ovlivňující početnost netýkavky malokvěté ve čtvercích v létě jednotlivých let. GLM s poissonovským rozdělením, postupný výběr proměnných. Kovariáty – prvních šest proměnných. V modelu 2011-2014 místo proměnné počet *I.p.* loni použit počet netýkavek v létě 2011. Do analýz zařazeny jen čtverce, kde se netýkavka v daném období vyskytovala. Hodnoty vyplněny jen pro proměnné, které byly zařazeny do výsledného modelu. Df pro transekt – po řadě 9, 12, 12, 12. Průkazné výsledky (p<0,05) tučně.

	početnost - léto														
	transekt			čtverce											
				2012			2013			2014			2011-2014		
	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**283,1**		**<0,001**	**343,5**		**<0,001**	**383,3**		**<0,001**	**383,3**	
vzdál. od *I.p.*	netestováno			**0,034**	**4,5**	+	**<0,001**	**170,6**	-	**0,005**	**7,7**		**<0,001**	**79,3**	-
vzdál. od cesty	netestováno			**<0,001**	**41,6**	-	**<0,001**	**49,1**	-	0,622	0,2		**<0,001**	**82,9**	-
početnost loni	netestováno			**0,024**	**5,1**	+	**<0,001**	**198,1**	+	**<0,001**	**792,6**	+	**<0,001**	**312,1**	+
rok	**<0,001**	**48,5**		netestováno			netestováno			netestováno			Netestováno		
n kolon. čtverců	**<0,001**	**5097,7**	+	netestováno			netestováno			netestováno			Netestováno		
otevření zápoje	**<0,001**	**398,5**	-				**0,002**	**9,5**	-						
pokryvnost	**<0,001**	**625,6**	-	**<0,001**	**24,5**	-							**0,045**	**4,0**	-
půdní reakce	**<0,001**	**15,0**	+												
půdní vlhkost	**<0,001**	**49,6**	-				**0,042**	**4,2**	+				**<0,001**	**41,5**	+
živiny (EIH)	**<0,001**	**28,2**	-	**0,018**	**5,6**	+	**<0,001**	**11,7**	+				**0,011**	**6,5**	+
null	dev=7323,5; df=44			dev=668,6; df=91			dev=1235,6; df=174			dev=1420,7; df=184			dev=1420,7; df=184		



Obr. 19: Predikční křivky pro početnost netýkavky malokvěté v letních snímcích v podmínkách půdní vlhkosti a EIH pro živiny. Graf založen na predikčním modelu na úrovni čtverců (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

3.2.3.6. Úmrtnost semenáčů

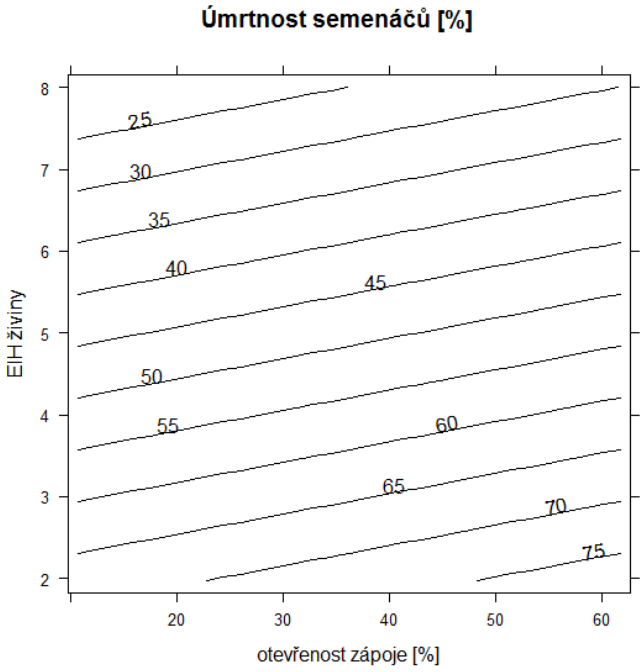
Faktory prostředí ovlivňující úmrtnost semenáčů netýkavky v jednotlivých letech jsou uvedeny v Tab. 8.

Tab. 8: Faktory ovlivňující úmrtnost semenáčů netýkavky malokvěté v jednotlivých letech. GLM s binomickým rozdělením, postupný výběr proměnných. Na úrovni transektů – kovariáta rok. Na úrovni čtverců – kovariáty transekt a vzdálenost od cesty, zařazeny jen čtverce, kde na jaře daného roku vyrostly nějaké semenáčky. Vyplněny pouze hodnoty proměnných zahrnutých do výsledného modelu. Df pro transekt – po řadě 14, 12, 13. Průkazné výsledky (p<0,05) tučně.

	úmrtnost semenáčů											
	transekt			čtverce								
				2012			2013			2014		
	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**733,1**		**<0,001**	**301,6**		**<0,001**	**293,2**	
vzdál. od cesty	netestováno			**0,003**	**8,9**	+	**<0,001**	**57,1**	+	**<0,001**	**106,0**	+
rok	**<0,001**	**122,3**		netestováno			netestováno			netestováno		
otev. zápoje	**<0,001**	**17,4**	+	**<0,001**	**16,5**	+	**0,003**	**8,8**	+	**0,016**	**5,9**	+
pokryvnost				**<0,001**	**20,6**	+						
půdní reakce	**<0,001**	**20,3**	+									
půdní vlhkost	**<0,001**	**81,6**	-	**<0,001**	**11,6**	-						
živiny (EIH)	**<0,001**	**304,6**	-	**<0,001**	**39,0**	-	**<0,001**	**51,0**	-	**<0,001**	**39,0**	-
null	dev=1584,3; df=41			dev=1697,1;,df=158			dev=1029,4;,df=189			dev=1046,4; df=226		

Na úrovni transektů byla úmrtnost semenáčů netýkavky průkazně negativně korelována s půdní vlhkostí a EIH pro živiny a pozitivně korelována s otevřeností zápoje a s půdní reakcí. Nejvíce variability v datech vysvětlila EIH pro živiny (Tab. 8). Úmrtnost se prokazatelně lišila v jednotlivých letech (Tab. 8), výrazně nejvyšší úmrtnost měly semenáčky netýkavky v roce 2012.

Po odfiltrování vlivu transektu byla úmrtnost semenáčů ve všech letech prokazatelně negativně korelovaná s EIH pro živiny a pozitivně korelovaná s otevřeností zápoje (Obr. 20), EIH pro živiny vysvětlilo ve všech případech nejvíce variability v datech. V roce 2012 byla úmrtnost průkazně negativně ovlivněna i půdní vlhkostí a pozitivně ovlivněna pokryvností bylinného patra (Tab. 8).



Obr. 20: Predikční křivky pro úmrtnost semenáčů netýkavky malokvěté v podmínkách otevřenosti zápoje a EIH pro živiny. Úmrtnost pro účely grafu vyjádřena jako rozdíl počtu rostlin na jaře a v létě dělený počtem rostlin na jaře vynásobený stem. Graf založen na predikčním modelu (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

3.2.3.7. Pokryvnost rostliny

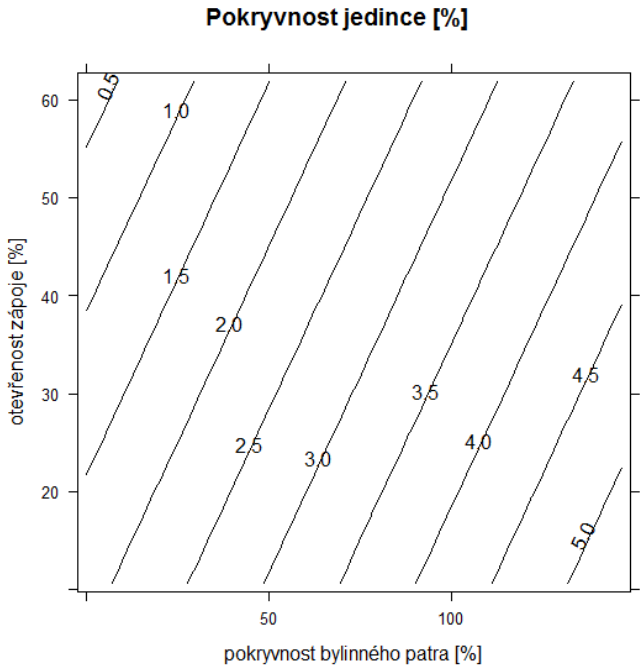
Faktory ovlivňující pokryvnost netýkavky malokvěté jsou uvedeny v Tab. 9.

Tab. 9.: Faktory ovlivňující pokryvnost netýkavky malokvěté. LM, pokryvnost odmocnině transformována, postupný výběr proměnných. Na úrovni transektů – kovariáty početnost netýkavky v daném roce (počet letos) a rok. Na úrovni čtverců – kovariáty transekt, početnost netýkavky a vzdálenost od cesty, zařazeny jen čtverce, kde byla v daném roce netýkavka přítomna. Vyplněny pouze hodnoty proměnných zahrnutých do výsledného modelu. Df pro transekt – po řadě 9, 12, 12. Průkazné výsledky (p<0,05) tučně.

	pokryvnost jedince											
	transekt			čtverce								
				2012			2013			2014		
	p	sumsq	vliv	p	sumsq	vliv	p	sumsq	vliv	p	sumsq	vliv
transekt	netestováno			**<0,001**	**32,5**		**<0,001**	**300,3**		**<0,001**	**275,9**	
vzdál. od cesty	netestováno			0,881	0,0		0,282	1,4		0,952	0,0	
počet letos	**<0,001**	**2588,3**	+	**<0,001**	**41,6**	+	**<0,001**	**248,7**	+	**<0,001**	**211,1**	+
rok	**0,009**	**214,4**		netestováno			netestováno			netestováno		
otev. zápoje							**0,002**	**11,8**	-	**0,015**	**8,1**	-
pokryvnost							**<0,001**	**36,0**	+	**<0,001**	**35,7**	+
půdní reakce												
půdní vlhkost							**0,005**	**10,1**	+	**0,028**	**6,6**	+
živiny (EIH)	**0,002**	**228,7**	+									
null	sumsq=3831,4; df=44			sumsq=144,6; df=91			sumsq=802,5; df=174			sumsq=760,3; df=184		

Na úrovni transektů byla pokryvnost netýkavky kromě kovariát prokazatelně závislá jen na EIH pro živiny – v transektech s větším množstvím živin byly netýkavky průměrně pokryvnější (Tab. 9).

Po odfiltrování vlivu transektu závisela pokryvnost netýkavky v letech 2013 a 2014 na otevřenosti zápoje, pokryvnosti bylinného patra a půdní vlhkosti. Netýkavky byly pokryvnější na čtvercích s vyšší půdní vlhkostí, vyšší pokryvností bylinného patra a nižší otevřeností zápoje (Tab. 9, Obr. 21).



Obr. 21: Predikční křivky pro pokryvnost netýkavky malokvěté v podmínkách pokryvnosti bylinného patra a otevřenosti zápoje. Pro účely grafu pokryvnost vyjádřena jako celková pokryvnost netýkavky vydělená počtem rostlin netýkavky ve čtverci. Graf založen na predikčním modelu (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

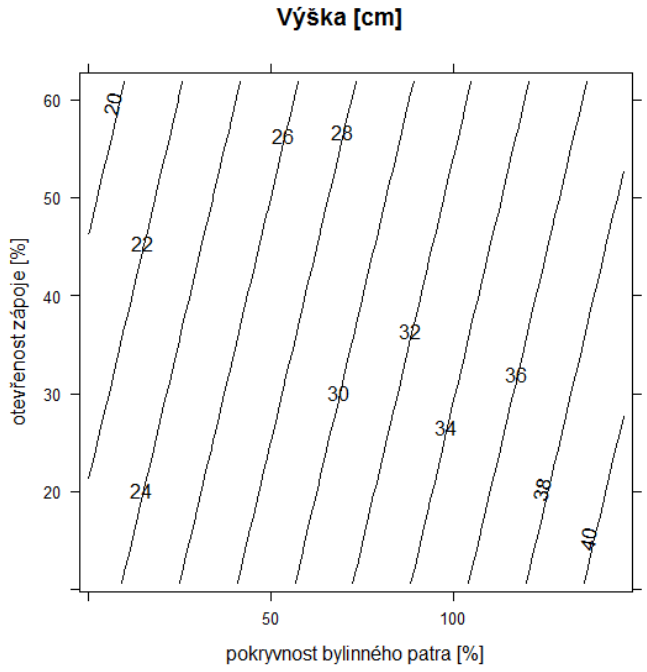
3.2.3.8. Výška

Faktory ovlivňující výšku netýkavky malokvěté jsou uvedeny v Tab. 10.

Na úrovni transektů jsem prokázala pozitivní závislost výšky netýkavky na pokryvnosti bylinného patra a na půdní reakci. Tyto dvě proměnné vysvětlily dohromady více než polovinu variability v datech. Po odfiltrování vlivu transektu byla výška netýkavek v letech 2013 i 2014 prokazatelně pozitivně korelovaná s pokryvností bylinného patra a negativně korelovaná s otevřeností zápoje (Tab. 10, Obr. 22).

Tab. 10.: Faktory ovlivňující výšku netýkavky malokvěté. LM, výška odmocněně transformována, postupný výběr proměnných. Na úrovni transektů – kovariáta rok, na úrovni čtverců – kovariáty transekt a vzdálenost od cesty, zařazeny jen čtverce, kde byla v daném roce netýkavka přítomna. Vyplněny pouze hodnoty proměnných zahrnutých do výsledného modelu. Průkazné výsledky (p<0,05) tučně.

	výška											
	transekt				čtverce							
					2013				2014			
	df	p	sumsq	vliv	df	p	sumsq	vliv	df	p	sumsq	vliv
transekt	netestováno				**12**	**<0,001**	**30,1**		**1**	**<0,001**	**32,2**	
vzdál. od cesty	netestováno				**1**	**<0,001**	**16,9**	-	**1**	**<0,001**	**21,5**	-
rok	1	0,316	0,1		netestováno				netestováno			
otevření zápoje					**1**	**0,024**	**3,3**	-	**1**	**0,014**	**4,1**	-
pokryvnost	**1**	**<0,001**	**2,5**	+	**1**	**<0,001**	**12,9**	+	**1**	**<0,001**	**14,6**	+
půdní reakce	**1**	**0,043**	**0,6**	+								
půdní vlhkost												
živiny (EIH)												
null	23		6,0		174		162,8		184		192,0	



Obr. 22: Predikční křivky pro výšku netýkavky malokvěté v podmínkách pokryvnosti bylinného patra a otevřenosti zápoje. Graf založen na predikčním modelu (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

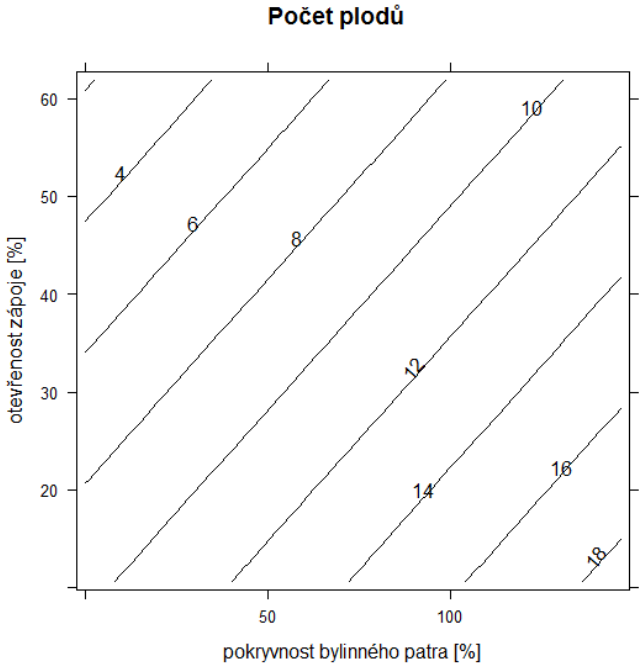
3.2.3.9. Počet plodů

Faktory ovlivňující počet plodů netýkavky jsou uvedeny v Tab. 11.

Na úrovni transektů jsem prokázala závislost počtu plodů netýkavky na všech studovaných proměnných prostředí. Netýkavky mají průměrně více plodů v transektech s vyšší pokryvností bylinného patra, s vyšší půdní reakcí, vyšší EIH pro živiny, nižší otevřeností zápoje a nižší půdní vlhkostí. Po odfiltrování vlivu transektu byl počet plodů netýkavky v letech 2013 i 2014 průkazně pozitivně ovlivněn pokryvností bylinného patra a negativně ovlivněn otevřeností zápoje (Tab. 11, Obr. 23).

Tab. 11.: Faktory ovlivňující počet plodů netýkavky malokvěté. GLM s poissonovským rozdělením, postupný výběr proměnných. Na úrovni transektů – kovariáty rok a počet kolonizovaných čtverců (n kolon. čtverců). Na úrovni čtverců – kovariáty transekt a vzdálenost od cesty, zařazeny jen čtverce, kde byla v daném roce netýkavka přítomna. Vyplněny pouze hodnoty proměnných zahrnutých do výsledného modelu. Průkazné výsledky ($p<0,05$) tučně.

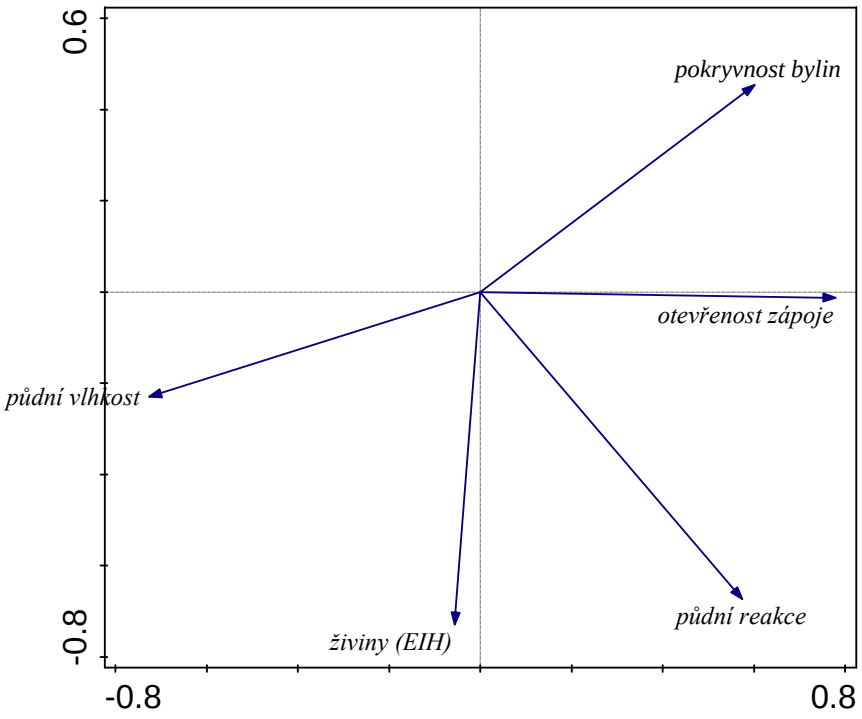
	počet plodů											
	transekt				čtverce							
					2013				2014			
	df	p	dev	vliv	df	p	dev	vliv	df	p	dev	vliv
transekt		netestováno			**12**	**<0,001**	**69,9**		**12**	**<0,001**	**67,9**	
vzdál. od cesty		netestováno			**1**	**<0,001**	**38,1**	**-**	**1**	**<0,001**	**58,1**	**-**
rok	1	0,415	0,66			netestováno				netestováno		
n kolon. čtverců	**1**	**<0,001**	**1698,2**	**+**		netestováno				netestováno		
otevření zápoje	**1**	**<0,001**	**54,2**	**-**	**1**	**<0,001**	**21,5**	**-**	**1**	**<0,001**	**18,7**	**-**
pokryvnost	**1**	**<0,001**	**19,2**	**+**	**1**	**<0,001**	**52,8**	**+**	**1**	**<0,001**	**49,6**	**+**
půdní reakce	**1**	**<0,001**	**37,7**	**+**								
půdní vlhkost	**1**	**<0,001**	**13,7**	**-**								
živiny (EIH)	**1**	**0,012**	**6,4**	**+**								
null	29		2355,0		174		438,2		184		425,9	



Obr. 23: Predikční křivky pro počet plodů netýkavky malokvěté v podmínkách pokryvnosti bylinného patra a otevřenosti zápoje. Graf založen na predikčním modelu (viz kap. 2.3.4.2.), zahrnuta data ze všech let.

3.2.4. Vliv sumarizovaných proměnných prostředí na studované proměnné

Vlivy sumarizovaných proměnných prostředí na všechny studované proměnné jsou uvedeny v Tab. 12. Jako vysvětlující proměnné jsem v těchto analýzách použila pozici snímku na první a druhé kanonické ose z PCA proměnných prostředí použitých v ostatních analýzách (Obr. 24). První kanonická osa pozitivně koreluje s otevřeností zápoje, pokryvností bylinného patra a s půdní reakcí a negativně koreluje s půdní vlhkostí. Druhá kanonická osa koreluje pozitivně s pokryvností bylin a negativně s půdní reakcí a EIH pro živiny (Obr. 24).



Obr. 24: PCA proměnných prostředí použitá pro analýzy uvedené v této kapitole.

Počet výskytů na jaře i v létě byl průkazně negativně korelován s pozicí snímku na první kanonické ose, závislost na pozici snímku na druhé kanonické ose nebyla ani v jednom z případů prokázána (Tab. 12).

Nový výskyt na jaře ani v létě nebyl s výjimkou léta 2012 prokazatelně závislý na pozici snímku ani na první, ani na druhé kanonické ose (Tab. 12).

Početnost netýkavky na jaře byla ve všech letech průkazně negativně ovlivněná pozicí snímku na první kanonické ose. Vliv pozice snímku na druhé kanonické ose byl prokázán jen při porovnávání početností mezi jarem 2012 a jarem 2014 (Tab. 12).

Početnost netýkavky v létě byla ve všech letech kromě porovnávání početností mezi lety 2013 a 2014 průkazně negativně závislá na pozici snímku na první i na druhé kanonické ose (Tab. 12).

Úmrtnost semenáčů netýkavky byla ve všech letech průkazně pozitivně závislá na pozici snímku na druhé kanonické ose. V roce 2012 byla navíc prokázána i pozitivní závislost na pozici snímku na první kanonické ose (Tab. 12).

Pokryvnost netýkavky v roce 2014 byla průkazně pozitivně ovlivněná pozicí snímku na první i na druhé kanonické ose. V roce 2013 byla tato závislost jen marginálně signifikantní, v roce 2012 nebyla zjištěna vůbec (Tab. 12).

Výška netýkavky nebyla průkazně ovlivněna pozicí na první ani na druhé kanonické ose (Tab. 12).

Počet plodů byl v obou letech průkazně pozitivně korelovaný s pozicí snímku na první kanonické ose (Tab. 12).

Tab. 12: Vliv sumarizovaných proměnných prostředí (vyjádřených pomocí pozice snímku na první (PCA1) a druhé (PCA2) kanonické ose PCA proměnných prostředí, viz Obr. 24) na všechny studované proměnné. Průkazné výsledky ($p<0,05$) tučně. Vysvětlení jednotlivých závislých proměnných viz kap. 2.3.4.2.

		PCA1			PCA2			null	
		p	dev	vliv	p	dev	vliv	df	dev
počet výskytů	jaro	**<0,001**	**15,3**	-	0,433	0,6		320	957,8
	léto	**<0,001**	**28,9**	-	0,388	0,7		320	1038,7
nový výskyt - jaro	2012-2014	1,000	0,0		1,000	0,0		161	223,4
	2012-2013	0,824	0,1		0,917	0,0		161	193,3
	2013-2014	1,000	0,0		1,000	0,0		130	156,0
nový výskyt - léto	2011-2014	0,835	0,0		0,062	3,5	(+)	220	303,1
	2011-2012	0,071	3,3	(-)	**0,018**	**5,6**	-	220	212,0
	2012-2013	0,151	2,1		0,457	0,6		228	300,0
	2013-2014	0,251	1,3		0,054	3,7	(+)	145	83,0
početnost - jaro	2013	**<0,001**	**21,9**	-	0,062	3,5	(-)	189	1789,1
	2014	**0,023**	**5,2**	-	0,328	1,0		226	2481,7
	2014-2012	**<0,001**	**49,7**	-	**0,049**	**3,9**	-	226	2481,7
početnost - léto	2012	**<0,001**	**18,2**	-	**<0,001**	**13,4**	-	91	668,6
	2013	**0,008**	**7,0**	-	**0,037**	**4,4**	-	174	1235,6
	2014	0,097	2,8	(-)	0,167	1,9		184	1420,7
	2014-2011	**<0,001**	**20,5**	-	**0,012**	**6,4**	-	184	1420,7
úmrtnost	2012	**<0,001**	**31,9**	+	**<0,001**	**39,1**	+	158	1697,1
	2013	0,532	0,4		**<0,001**	**47,2**	+	189	1029,4
	2014	0,239	1,4		**<0,001**	**32,8**	+	226	10,46,4
pokryvnost	2012	0,523	0,4		0,952	0,0		91	144,6
	2013	0,065	5,3	(+)	0,074	4,9	(+)	174	802,5
	2014	**0,027**	**7,7**	+	**0,041**	**6,5**	+	184	760,3
výška	2013	0,254	0,9		0,959	0,0		174	162,8
	2014	0,292	0,9		0,655	0,2		184	192,0
počet plodů	2013	**0,002**	**10,1**	+	0,357	0,8		174	438,2
	2014	**0,016**	**5,8**	+	0,490	0,5		184	425,9

4. DISKUSE

4.1. Vytrhávací pokus

4.1.1. Diskuse metodiky

Ke zjišťování vlivu netýkavky na původní vegetaci jsem použila metodu vytrhávacího pokusu. Vytrhávací pokusy jsou jednou z nejvhodnějších metod, pomocí nichž lze zjišťovat vliv invazní rostliny na původní vegetaci, o čemž svědčí jejich hojné využívání (např. Hejda & Pyšek 2006, Hulme & Bremner 2006, Stinson et al. 2007, Truscott et al. 2008, Hejda 2012). Jako největší zápor vytrhávacích pokusů se uvádí to, že nemůžeme zjistit, jak vypadá vliv daného invazního druhu na původní vegetaci v raných fázích invaze. Vývoj vegetace po odstranění invazního druhu nemusí vždy vést k obnovení takového stavu vegetace, jaký zde byl před invazí (Diaz et al. 2003). Nevíme tedy, co se může stát krátce po příchodu invazního druhu do společenstva. Na druhou stranu, na to, abychom zabránili příchodu nějakého invazního druhu do společenstva, je v době provádění takovéto studie obvykle pozdě a nemá tedy příliš smysl uvažovat, jak by společenstvo vypadalo, kdyby sem daný druh vůbec nepřišel. Naopak nás zajímá, co se stane po odstranění invazního druhu, protože to je to, co můžeme v rámci managementu ochrany přírody udělat.

Kdybychom chtěli vědět, jak invazní druh ovlivňuje společenstvo v raných fázích invaze, museli bychom buď sledovat proces invaze již od samého počátku, což se málokdy podaří, nebo bychom museli provést výsevový pokus. V takovém pokusu vysejeme invazní rostlinu do neinvadované vegetace a sledujeme opravdu od začátku, jak rostlina dané společenstvo mění. Metoda je to sice poměrně spolehlivá (pokus může selhat v podstatě jen na tom, že nám invazní rostlina nevyklíčí), ale obtížně proveditelná. Úmyslné šíření invazních rostlin do přírody je v některých zemích zakázáno zákonem, jinde se musíme zamyslet alespoň nad morální zodpovědností za šíření invazního druhu. Ne vždy se totiž podaří zajistit, aby se druh z experimentální plochy nikam nerozšířil. Přesto se tato metoda občas používá (viz např. Truscott et al. 2008 nebo Meffin et al. 2010). Bezpečným řešením by bylo provést tento pokus ve skleníku nebo v pokusné zahradě, zde ale zase chybí přirozené podmínky i přirozená vegetace a často také dostatek peněz a prostoru.

Další nevýhodou vytrhávacích pokusů je to, že při nich sledujeme změnu ve vegetaci po odstranění invazního druhu, zpravidla dominantního, ale nemáme porovnání s tím, jak by společenstvo zareagovalo na vytrhání jiného dominantního, ale původního druhu. Je přitom známo, že reakce vegetace na odstranění dominantního druhu je u různých dominant odlišná (Suding et al. 2006, Souza et al. 2011). Subdominantní vegetace často reaguje na vytrhání

dominanty zvýšením pokryvnosti a vyšší produkcí biomasy, po vytrhání se často mění také druhové složení vegetace, zvyšuje se diverzita vegetace a někdy i počet druhů (Gurewitch & Unnasch 1989, Lepš 1999). Někdy jsou ale změny po vytrhání dominanty pouze kvantitativní a ke změnám druhového složení ani k nárůstu počtu druhů nedochází (Suding et al. 2006, Souza et al. 2011). Jestliže má invazní druh stejnou fyziognomii jako původní dominanty, lze předpokládat, že jeho vliv na vegetaci bude spíš menší a že jeho odstranění bude působit podobně jako odstranění přirozené dominanty. Pokud se invazní dominanta od přirozené dominanty výrazně liší, je potřeba očekávat větší změny zasaženého společenstva (Hejda & Pyšek 2006, Hejda et al. 2009). Pokusy, ve kterých by se testoval zároveň vliv odstranění invazní a neivazní dominanty, jsem ale žádné nenašla. Netýkavka malokvětá často roste na stanovištích, kde přirozeně dominuje podobný druh netýkavka nedůtklivá. Na takových stanovištích by bylo možné pomocí vytrhávacích pokusů porovnat vliv odstranění invazní a původní netýkavky a lépe tak kvantifikovat míru škod, které netýkavka malokvětá společenstvu působí. Stejný pokus by mohl být proveden i s jinými dominantami, které rostou na stanovištích společně s netýkavkou malokvětou. V mnou studovaném území ale netýkavka invadovala převážně stanoviště, kde přirozená dominanta víceméně chyběla, takže kontrolní pokus nebyl proveditelný.

Přesto, že je vytrhávací pokus jednou z nejlepších možností studia vlivu invazního druhu na původní vegetaci, a přesto, že jsem se při tomto pokusu inspirovala úspěšně provedenými vytrhávacími pokusy, má můj pokus několik nedostatků. Za nejvýznamnější nedostatek této studie považuji to, že jsem před založením pokusu všechny plochy neosnímkovala, abych si mohla být jistá, že druhové složení na dvojici původně invadovaných ploch bylo opravdu stejné. Plochy jsem ale v roce 2011 zakládala až koncem srpna, kdy jsem stále byla schopná rozpoznat invadovaná a neinvadovaná stanoviště, ale kdy už nebylo příliš vyvinuté bylinné patro a nebylo v podstatě co snímkovat. Druhou možností bylo založit plochy až na jaře 2012 po vyklíčení semenáčů netýkavky, kdy bych rovnou mohla plochy osnímkovat a znala bych tak výchozí druhové složení, v tom případě by ale můj pokus byl zkrácen o jednu jarní sezónu. Navíc by plocha mohla být ovlivněna výskytem netýkavky na plochách v začátku sezóny – při založení ploch v létě 2011 jsem mohla semenáče netýkavky vytrhávat již od samého začátku vegetační sezóny a zamezila jsem tak jakémukoli vlivu netýkavky na původní vegetaci. Interpretaci výsledků by také pomohlo, kdybych měla k dispozici data o okolní neinvadované vegetaci (Rejmánek et al. 2013). Při zakládání pokusu jsem na toto sice myslela a založila jsem kontrolní neinvadované plochy, tyto ale byly bohužel velmi rychle také invadovány a nemohla jsem je tedy v analýzách pro tento účel použít.

Plochy s různým typem ošetření se průkazně lišily v druhovém složení, počtu i pokryvnostech původních druhů již v roce 2012, protože ale neznám výchozí stav vegetace, nemohu říct s jistotou, zda jsou rozdíly způsobené odstraněním netýkavky nebo zda se vegetace lišila již před založením pokusu. Přesto se domnívám, že alespoň částečně jsou tyto rozdíly způsobené právě odstraněním netýkavky z ploch. Pro svou domněnku mám hned dva důvody. Zaprvé, dvojice původně invadovaných ploch byly vždy umístěny v homogenní části lesa nelišící se žádnými zjišťovanými faktory (vzdálenost od cesty, sklon a orientace svahu, zápoj stromového patra) a byly umístěny těsně vedle sebe, takže lze předpokládat, že i výchozí druhové složení bylo víceméně stejné. Zadruhé, a to zejména, se rozdíly ve vegetaci pozorované mezi invadovanými a vytrhanými plochami v roce 2012 v následujících letech prohlubovaly. Je tedy velmi pravděpodobné, že na ošetření závislé změny ve vegetaci pozorované během let 2013 a 2014 byly započaty již v roce 2012, velmi krátce po odstranění netýkavky.

Jistým omezením této studie je poměrně krátká doba trvání pokusu (i když řada prací stejného charakteru trvající pouze jednu nebo dvě vegetační sezóny byla s hezkými výsledky úspěšně časopisecky opublikována, viz např. Hejda & Pyšek 2006, Hulme & Bremner 2006 nebo Hejda 2012). Plochy, z nichž byla netýkavka odstraněna, mohou potřebovat víc času než tři vegetační sezóny, než se dostanou do stavu podobnému stavu před invazí. Netýkavka je sice jednoletá rostlina, u níž není příliš pravděpodobné, že by měla vliv na zasažené společenstvo delší dobu po jejím odstranění, na druhou stranu nemůžeme předpokládat, že se společenstvo rychle vyvine hned po té, co se vliv netýkavky oslabí. Odpověď vegetace na odstranění invazní rostliny je omezena schopností původních druhů rostlin vzcházet ze semenné banky, šířit se pomocí semen nalétávajících z okolí nebo schopností rostliny vegetativně se našířit do plochy z jejího okolí (Diaz et al. 2003). Je tedy možné, že se některé druhy citlivé vůči invazi netýkavky na vytrhaných plochách dosud neobjevily. Výčet druhů, který v této práci uvádím jako druhy netýkavkou vytlačované, tedy zdaleka nemusí být úplný. Pokud by byl čas na obnovu společenstva dostatečný, měly by se změny ve vegetaci na invadovaných a vytrhaných plochách zastavit, resp. měly by se různě ošetřené plochy měnit stejně. K tomu zatím nedošlo, i když výrazné zpomalení změn v posledním roce pokusu naznačuje, proces obnovy společenstva se zřejmě chýlí ke konci.

Další nedokonalostí této studie je to, že jsem výzkum prováděla jen na jedné lokalitě v jednom typu společenstva. Sice se jedná o jedno z nejtypičtějších společenstev, ale zdaleka ne jediné. Protože vliv invazního druhu na původní vegetaci je z velké části určen ne identitou invazního druhu, ale právě typem invadovaného společenstva (Hejda et al. 2009) a protože netýkavka podle výsledků mé práce má na původní vegetaci negativní vliv, stojí za zvážení

zopakování stejného pokusu i v jiných typech společenstev. Jiná společenstva mohou zahrnovat další pro netýkavku typická společenstva jako např. lužní lesy, suťové lesy nebo akátiny (Pyšek et al. 2012b), ale i méně typická, zato ochranářsky cennější stanoviště, jako např. skalní stepi nebo teplomilné doubravy, do kterých se netýkavka také dokáže za určitých podmínek šířit, jak ukázala druhá část této diplomové práce.

Dalším omezením studie může být nevhodná velikost snímků. Pro studii jsem vybrala malé snímky (1 x 1 m), protože u větších snímků by nebylo možné zajistit vytrhání netýkavky bez způsobení dalších disturbancí. U větších snímků by také bylo problematičtější zajistit umístění všech ploch jednoho bloku do opravdu homogenních podmínek. Podobná velikost ploch se navíc při hodnocení vlivu invazní rostliny na původní vegetaci používá poměrně často, a to i u rostlin větších, než je netýkavka malokvětá (viz např. Hejda & Pyšek 2006 nebo Hulme & Bremner 2006).

4.1.2. Diskuse výsledků

Odstranění netýkavky malokvěté z invadovaných ploch vedlo v této studii k nárůstu počtů i pokryvností původních druhů bylinného patra. Na základě těchto výsledků se tedy zdá, že má netýkavka na původní vegetaci negativní vliv. Negativní vliv netýkavky na původní vegetaci uvádějí i Łysik (2008) a Dobravolskaitė (2012). Autoři těchto studií došli ke svým závěrům různými metodikami, přičemž ani jeden z nich nepoužil metodiku vytrhávacího pokusu, kterou jsem v této práci využila já. Łysik (2008) došla k závěru, že netýkavka negativně ovlivňuje původní vegetaci, porovnáním fytocenologických dat z doby před našířením netýkavky a po jejím našíření. Dobrovskaitė (2012) došla k tomu samému závěru porovnáním vegetace invadovaných a neinvadovaných stanovišť. Obidzinski & Symonides (2000) stejně jako Dobrovskaitė (2012) prokázali negativní závislost mezi diverzitou bylinného patra a pokryvností netýkavky a mezi pokryvností původních druhů bylinného patra a pokryvností netýkavky, výsledky ale neinterpretovali jako vliv netýkavky na vegetaci, ale jako vliv vegetace na šíření netýkavky. Podle Hejdy (2012), který jako jediný použil metodiku vytrhávacího pokusu, nemá netýkavka na vegetaci negativní vliv, příp. má jen slabý vliv. Hejda (2012) neprokázal zvýšení diverzity bylinného patra po vytrhání netýkavky, určité změny v druhovém složení na vytrhaných, nevytrhaných a nikdy neinvadovaných plochách ale pozoroval.

Ač je netýkavka malokvětá považována za konkurenčně slabý druh (Čuda et al. 2014, Čuda et al. 2015), je známo, že do určité míry mění konkurenční podmínky na stanovišti (Dostál et al. 2012). Mění světelné podmínky, dospělé rostliny často vytváří zápoj, pod kterým menší

druhy bylinného patra nemusí mít dostatek světla (Uherčíková & Eliáš 1987). Netýkavka typicky roste v podrostu relativně stinných lesů, kde je většina druhů rostlin na zastínění adaptována, proto lze předpokládat minimální vliv netýkavky na ostatní druhy. Větší vliv by netýkavka mohla mít na časně jarní heliofilní druhy rostlin, protože tyto rostliny musí obtížně snášet zastínění, které husté porosty netýkavky na jaře způsobují (Hejda 2012). Moje práce tuto domněnku potvrzuje - druhy, které se zdají být netýkavkou nejvíce utlačované, tj. druhy, kterých na plochách po vytrhání netýkavky nejvíce přibývalo, jsou zejména časně kvetoucí druhy rostlin s nízkou výškou uvolňování semen. Větší citlivost časně kvetoucích druhů rostlin k invazi netýkavky lze vysvětlit tím, že tyto druhy nejsou na rozdíl od ostatních druhů bylinného patra dubohabřin tolik adaptované na zastínění, takže jim mohou husté porosty netýkavky snáze uškodit. Větší vliv netýkavky na druhy s nízkou výškou uvolňování semen je způsoben tím, že netýkavka malokvětá je malá rostlina, která může vzrostlejší druhy jen obtížně potlačovat. Přesto taková možnost není vyloučena. Například v kompetičních pokusech Skálové et al. (2013) byla netýkavka malokvětá schopná potlačovat i výrazně větší netýkavku žláznatou. Výhodou netýkavky malokvěté je to, že klíčí poměrně časně, její semenáče rostou velmi rychle a jsou větší než semenáče netýkavky žláznaté.

Na základě dostupných dat se zdá, že netýkavka malokvětá nezpůsobuje ve společenstvu žádné trvalejší změny a že po jejím odstranění dochází poměrně rychle k obnovení původního stavu vegetace. Rychlou regeneraci vegetace zaznamenali po odstranění příbuzného druhu netýkavka žláznatá z invadovaných stanovišť i Hejda & Pyšek (2006) a Hulme & Bremner (2006).

Porovnat míru vlivu netýkavky malokvěté a ostatních invazních druhů rostoucích v České republice není kvůli odlišnostem v použité metodice snadné. Určitě ale vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci není tak zásadní jako např. u druhů *Heracleum mantegazzianum* nebo druhů rodu *Reynoutria*, které mohou snižovat počet druhů na invadovaných stanovištích až o 90 % v porovnání se stanovišti neinvadovanými (Hejda et al. 2009). Takto zásadní vliv těchto druhů na původní vegetaci je způsoben převážně jejich velkým vzrůstem – *Heracleum mantegazzianum* i druhy rodu *Reynoutria* mohou dosahovat výšky až čtyř metrů, výrazně tedy převyšují původní druhy rostlin a snadno je tak zastíní (Beerling et al. 2004, Thiele & Otte 2007, Chmura et al. 2015). Druhy rodu *Reynoutria* potlačují okolní druhy navíc ještě vylučováním alelopatických látek (Fan et al. 2010) a silnou kompeticí kořenového systému (Sukopp & Schick 1993), u druhu *Heracleum mantegazzianum* zase potlačování vegetace napomáhá formace homogenních porostů (Hejda et al. 2009).

Netýkavka malokvětá vegetaci nepotlačuje tak zásadním způsobem, její vliv na vegetaci v letních snímcích je téměř zanedbatelný, větší vliv má jen na vegetaci jarního aspektu. I když přesné porovnání není kvůli odlišnostem v použité metodice možné, odhaduji, že vliv netýkavky malokvěté by mohl dosahovat přibližně stejné úrovně jako vliv příbuzné netýkavky žláznaté. Netýkavka žláznatá je sice výrazně mohutnější rostlina než netýkavka malokvětá, i tak má ale na vegetaci spíše zanedbatelný vliv (Hejda & Pyšek 2006, Hejda et al. 2009) a stejně jako netýkavka malokvětá způsobuje spíše jen změny v pokryvnostech jednotlivých druhů rostlin než v jejich prezenci/absenci (Hejda & Pyšek 2006). Ze 13 invazních druhů České republiky porovnávaných ve studii Hejda et al. (2009) měla netýkavka žláznatá na původní vegetaci nejmenší vliv (netýkavka malokvětá nebyla do studie zahrnuta). I když způsobuje přibližně 25% snížení druhové bohatosti (Hulme & Bremner 2006), v porovnání s ostatními druhy podobné konstituce je téměř neškodná. Důvodů pro nižší vliv netýkavek na původní vegetaci může být několik. Zaprvé netýkavky i přes vysoké pokryvnosti, kterých dosahují na zasažených stanovištích, nevytváří homogenní stanoviště, ale rostou spíš ve shlucích (Beerling & Perrins 1993), takže mezi jednotlivými shluky mohou mít i rostliny nižšího vzrůstu dostatek světla. Navíc se jedná o jednoleté druhy s málo rozvinutým mělkým kořenovým systémem (Beerling & Perrins 1993, Slavík 1997), takže nedokážou ostatním druhům efektivně konkurovat v podzemní kompetici.

Dalším faktorem, který může být alespoň částečně zodpovědný za relativně malý vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci je typ invadovaného společenstva. Hejda et al. (2009) ukázali, že pro určení míry vlivu invazního druhu na původní vegetace je zásadní ne jen velikost a pokryvnost daného invazního druhu, ale zejména poměr velikostí a pokryvností invazního a původních druhů. Např. netýkavka žláznatá nepůsobí invadovanému společenstvu žádné větší škody, protože invaduje především společenstva, kde i přirozeně dominují vysoké nitrofilní druhy, jejichž vliv na ostatní vegetaci je podobný jako vliv netýkavky žláznaté. To samé platí i pro další druh rostoucí zejména na březích řek, *Helianthus tuberosus,* který také přes značnou výšku, vysoké pokryvnosti a hustý kořenový systém nepůsobí společenstvu žádné výraznější škody (Hejda et al. 2009). Netýkavka malokvětá stejně jako výše zmíněné druhy invaduje hlavně společenstva, kde normálně rostou druhy podobné konstituce, takže alespoň v létě je její vliv zanedbatelný. Rozdíl oproti přirozeným dominantám je ten, že netýkavka malokvětá klíčí časněji a její semenáče rostou velmi rychle, takže můžou spíš ovlivnit vegetaci jarního aspektu lesa než ostatní dominanty.

Při posuzování závažnosti vlivu nějakého invazního druhu na původní vegetaci nemůžeme brát v úvahu jen měřítka diverzity, ale musíme se také zabývat konkrétním

druhovým složením invadovaného stanoviště. Některé invazní druhy totiž sice silně potlačují růst ostatních druhů rostlin na zasaženém stanovišti, ale vytlačují při tom jen další nepůvodní druhy nebo široce rozšířené plevele. Příkladem mohou být druhy rodů *Reynoutria* nebo *Solidago,* které často invadují na ruderalizovaná stanoviště s převahou běžně rozšířených druhů a s velkým podílem druhů nepůvodních (Hejda et al. 2009). Naproti tomu jiné invazní druhy, které mohou mít celkově slabší vliv na zasažené stanoviště, mohou vytlačovat vzácné druhy rostlin. Příkladem takového druhu může být *Lupinus polyphyllus*, druh rostoucí mimo jiné na oligotrofních, druhově bohatých horských a podhorských loukách. Mezi další invazní druhy, které invadují ochranářsky cenná území, můžeme zařadit např. druhy *Rudbeckia laciniata*, *Heracleum mantegazzianum* nebo *Rumex alpinus* (Hejda et al. 2009). V pokusu této diplomové práce netýkavka nepředstavovala nebezpečí pro žádný vzácný nebo ohrožený druh, protože ale dokáže růst i v řadě jiných společenstev včetně ochranářsky cenných lokalit, nelze tuto možnost vyloučit. Doplnění této studie o podobnou studii v jiném typu společenstva tedy považuji za žádoucí.

4.2. Šířící pokus

4.2.1. Diskuse metodiky

Ke zjišťování faktorů ovlivňujících šíření netýkavky malokvěté jsem použila neexperimentální metodu sledování šíření druhu na nová stanoviště. Tato metoda není v praxi příliš používaná, protože se jen málokdy podaří zachytit šíření druhu na určité stanoviště v samém počátku. Tuto riskantní metodu jsem zvolila pouze z toho důvodu, že studovanou lokalitu velmi dobře znám a protože jsem v předchozích letech zaznamenala šíření netýkavky na místa, kde se nikdy předtím nevyskytovala. Největší riziko této neexperimentální metody, tedy že se netýkavka nerozšíří do žádného transektu a já nebudu vědět proč, se naštěstí nepotvrdila. Zvolená metoda přesto zapříčinila jeden z nedostatků této studie, a to poměrně malý počet transektů, resp. počet opakování v rámci jednoho typu stanoviště. Tento problém ale nebyl při zvolené metodě řešitelný - při zakládání ploch jsem byla limitovaná počtem stanovišť, ve kterých jsem mohla počítat s tím, že se netýkavka bude šířit, tedy stanovišť, na jejichž okrajích se již netýkavka vyskytovala. Navíc vůbec nebylo jasné, jestli se netýkavka rozšíří alespoň někam. Přítomnost invazního druhu v okolí cesty totiž vůbec nemusí vždy znamenat, že se daný druh bude šířit i někam dál – často je cesta kromě koridoru šíření také jediným typem stanoviště, kde se daný druh je schopný vyskytovat (Christen & Matlack 2009). Kdyby se netýkavka nerozšířila dál od cesty v žádném z transektů, nebyla bych schopná říci

proč a všechna práce by byla zbytečná. V případě netýkavky se zdá, že cesta neslouží pouze jako vhodný biotop k přežívání, ale v řadě případů opravdu i jako výchozí místo pro další šíření.

Alternativou ke zvolené metodě je metoda výsevového pokusu (např. Willis & Hulme 2002, Christen & Matlack 2009, Cheplick 2010, Becerra & Bustamante 2011). Výsevový pokus má oproti šířícímu pokusu dvě nesporné výhody. První výhodou je, že při výsevovém pokusu přesně kontrolujeme počet semen vysetých na plochu, takže není třeba uvažovat možnost, jestli se na některou plochu nenašířilo víc semen než na jinou, jako tomu je u prostého sledování šíření rostliny. Druhou výhodou je, že při výsevovém pokusu nejsme limitováni počtem lokalit, pokus můžeme založit kdekoli, kde se daný druh zatím nevyskytuje. Můžeme mít tedy více méně neomezený počet různých typů stanovišť i opakování v rámci jednoho typu stanoviště. Zásadní nevýhodou výsevového pokusu a hlavním důvodem, proč se tato metoda moc často nevyužívá, je to, že při něm napomáháme šíření invazního druhu do přírody.

Nevýhodou šířícího i výsevového pokusu je časová náročnost. Proto se faktory ovlivňující šíření druhu často studují metodou *Space-for-Time Substitution* (Pickett 1989), kdy se místo sledování šíření druhu v čase porovnávají podmínky prostředí na stanovištích s různou mírou invadovanosti (např. Pyšek & Pyšek 1995, Marková 2012). Pro hrubý odhad limitujících faktorů může být tato metoda vhodná, neposkytne však tak detailní informace jako přímé sledování šíření druhu. Zaprvé proto, že řada druhů dokáže podmínky stanoviště výrazně měnit (Rejmánek et al. 2013), takže vlastně nevíme, do jakých podmínek se druh původně dokázal našířit. Zadruhé nám tato metoda neumožní rozlišit mezi jednotlivými fázemi šíření. To, že druh v určitých podmínkách neroste, může být způsobeno více faktory. Např. mohou být dané podmínky nevhodné pro klíčení semen, nebo jsou nevhodné pro růst semenáčků, nebo v daných podmínkách rostlina není schopna dokončit svůj životní cyklus apod.

Jako prediktory invaze netýkavky malokvěté jsem v této práci použila dva typy proměnných prostředí. Jednak proměnné získané přímým měřením v terénu a v laboratoři, jednak Ellenbergovy indikační hodnoty vypočítané z druhového složení čtverců. Ellenbergovy indikační hodnoty jsem nakonec s výjimkou EIH pro živiny v analýzách nepoužila, protože byly hodně korelované s přímo naměřenými hodnotami a protože vysvětlovaly méně variability v datech, než přímo naměřené hodnoty. Dalším důvodem pro vyloučení EIH z analýz byly určité obtíže s jejich výpočtem. V některých čtvercích transektů se vyskytovaly méně než tři druhy s danou EIH pro daný faktor prostředí a tudíž ne všechny hodnoty byly zcela relevantní. EIH pro živiny jsem v analýzách použila, protože jsem neměla k dispozici přímo měřené hodnoty. Přímé měření obsahu dusíku, fosforu, příp. jiných živin by sice poskytlo detailnější informace, tyto analýzy jsou ovšem poměrně náročné a sama jsem je tedy nechtěla provádět,

na objednání analýz ve specializovaných laboratořích jsem zase neměla dostatečné finanční prostředky. Protože se ale ukázalo, že živiny hrají poměrně důležitou roli pro přežívání semenáčků, stojí za zvážení tyto analýzy doplnit.

Přímo měřené hodnoty prostředí jsem s výjimkou půdní vlhkosti zjišťovala jen jednou, a to v roce 2012, a dále je považovala za neměnné. Sledovala jsem ale, jestli na čtvercích nedošlo k nějaké zásadní změně, která by některou z měřených hodnot mohla výrazně ovlivnit (např. vykácení stromů v okolí čtverce). V takovém případě bych hodnoty změřila znova, žádná taková výrazná změna ale nenastala. Půdní vlhkost jsem měřila opakovaně, protože se jedná o velmi variabilní veličinu. Vlhkost jsem měřila přibližně v hloubce 10 cm, což pro mělký kořenový systém netýkavky (Coombe 1956) považuji za dostatečné.

4.2.2. Diskuse výsledků

Úspěšné rozšíření invazní rostliny do nového společenstva se skládá z několika dílčích kroků. V první řadě musí být zajištěn přísun semen dané rostliny do daného společenstva. Kromě toho musí být tato semena schopná vyklíčit, semenáčky pak musí přežít do dospělosti a dospělá rostlina musí být schopná vykvést a vytvořit semena.

Přísun semen do daného společenstva byl v této práci zajištěn vhodným umístěním transektů – každý transekt začínal u dostatečně velké zdrojové populace netýkavky, takže minimálně ve čtvercích s malou vzdáleností zdrojové populace byl přísun semen vždy zajištěn. Protože s rostoucí vzdáleností čtverce od zdrojové populace by logicky měl klesat přísun diaspor, použila jsem vzdálenost od cesty a vzdálenost od nejbližší netýkavky ve všech modelech zkoumajících šíření netýkavky (nový výskyt na jaře a v létě, početnost na jaře a v létě) jako kovariátu a odfiltrovala jsem tak vliv odlišného množství semen přicházejících na čtverec.

Pomocí modelů zjišťujících faktory ovlivňující nový výskyt a početnost netýkavky ve čtvercích na jaře jsem pak testovala schopnost semen vyklíčit a zároveň schopnost semenáčů přežít rané fáze jejich vývoje. Schopnost rostliny vyklíčit v určitých podmínkách se dá poměrně snadno testovat i ve skleníkových experimentech (viz např. Perglová et al. 2009, Skálová et al. 2011), pro reálné šíření rostliny je však důležité i to, jestli se semenáče uchytí. Proto jsem zjišťovala počet rostlin netýkavky na jaře až v květnu, přestože semena začínají obvykle klíčit již během první poloviny dubna (Ellenberg 1996). Počet zjištěných semenáčů byl tedy rozhodně výrazně nižší, než počet všech semen, které v daném čtverci vyklíčily, představoval pouze semenáče, které byly schopné přežít přibližně první dva týdny svého vývoje a byly často už i poměrně vzrostlé.

Data ukázala, že nejdůležitější pro vyklíčení semen a uchycení semenáčů netýkavky je dostatečná půdní vlhkost a nízká pokryvnost bylinného patra. Místa s vysokou pokryvností bylinného patra tedy pravděpodobně opravdu fungují jako bariéra proti šíření netýkavky, jak bylo mnohokrát zmiňováno v literatuře (např. Obidzinski & Symonides 2000, Klimko & Piskorz 2003, Chmura & Sierka 2006, Chmura & Sierka 2007, Piskorz & Klimko 2007). Různé studie uvádí různé rostliny, jejichž porost může invazi netýkavky zpomalovat. Např. se uvádí, že růst netýkavky inhibuje hustý porost rostlin jako *Ficaria verna*, *Vaccinium myrtilus*, *Pteridium aquilinum, Galium* sp., semenáčků habru nebo trsnatých trav (Obidzinski & Symonides 2000, Klimko & Piskorz 2003, Piskorz & Klimko 2007, Hejda 2012). Z výsledků mé práce se ale spíš zdá, že šíření semenáčů netýkavky mohou bránit jakékoli rostliny nebo kombinace rostlin, vytvoří-li dostatečně husté bylinné patro. O možnosti, že by druhově bohatá společenstva (bez ohledu na pokryvnost přítomných rostlin) byla rezistentní vůči invazi netýkavky, se nedá na základě mé studie nic říct, protože počet druhů silně koreloval s pokryvností bylinného patra a nebyl tak do analýz vůbec zahrnut. Důležitost dostatečné vlhkosti pro rozmnožování netýkavky byla také dokázána již v předchozích studiích. Například Csontos et al. (2012) naznačili negativní korelaci mezi hmotností semen a nedostatkem vody v období zrání semen, přičemž již dříve bylo prokázáno, že malá semena netýkavky mají výrazně nižší klíčivost než semena středně velká a velká (Trepl 1984).

Semenáče netýkavky nejsou vždy schopné přežít do období dospělosti. Největší úmrtnost vykazují semenáče na stanovištích s menším množstvím živin a s otevřeným zápojem stromového patra. Vliv půdní vlhkosti na úmrtnost semenáčů jsem prokázala pouze v roce 2012, v ostatních letech byla úmrtnost semenáčů na vlhkosti nezávislá. Rok 2012 se přitom od ostatních let vyznačoval výrazně teplejším a sušším jarem (web 4). Zdá se tedy, že s výjimkou extrémně suchých let dokážou rostlinky netýkavky přežít víceméně ve všech úrovních vlhkosti a dokážou růst i na suchých stanovištích jako jsou např. skalní stepi. Zatímco pro klíčení semen a přežití raných stádií života semenáčů je dostatečná vlhkost zásadní, v pozdějších fázích života je netýkavka schopná tolerovat i výrazně sušší podmínky. Tento výsledek je v souladu se studií Čuda et al. (2014), kde autoři predikovali různou citlivost různých životních fází netýkavky vůči vlhkosti na základě rozdílného vlivu vlhkosti na presenci/absenci a na početnost netýkavky. Tento fakt částěčně vysvětluje, proč netýkavka, obecně považována za vlhkomilný druh, může za určitých podmínek růst i na velice suchých stanovištích typu skalních stepí. Stačí, aby na daném stanovišti byla dostatečná vlhkost na jaře, a to po relativně krátké období. Protože netýkavka navíc vykazuje vysokou míru fenotypové plasticity, např. dokáže načasovat klíčení podle podmínek prostředí na vhodnou dobu

a přizpůsobit velikost a růstovou rychlost semenáčů podle podmínek prostředí (Skálová et al. 2011), je pravděpodobnost takového jevu poměrně vysoká.

Výška a mohutnost rostlin a počet plodů, tedy parametry fitness, byly ve všech případech pozitivně korelované s pokryvností bylinného patra a negativně korelované s otevřeností zápoje. To, že netýkavka špatně snáší přímé sluneční záření, je poměrně známý fakt (Coombe 1956), spíše se diskutuje o tom, jaká míra ozáření, resp. zástinu je pro ni nejvhodnější. Pokud jsou rostliny vystaveny silnému přímému slunečnímu záření, tak vadnou i při dostatečném zásobení vodou (Coombe 1956). Na stanovištích s otevřeným zápojem tak rostliny netýkavky spíše nepřežijí až do dospělosti, příp. jsou alespoň menší a méně plodné než na zastíněnějších stanovištích. Ohledně zastínění se uvádí, že netýkavka může dlouhodobě přežívat i při 90-95% zástinu (Peace & Grubb 1982, Čuda 2011, Čuda et al. 2015), daří se jí však hůř než při vyšší ozářenosti - rostliny jsou menší, mají míň plodných větví, míň kvetou a mají míň plodů i semen (Piskorz 2005, Klimko et al. 2009, Dobravolskaitė 2012, Skálová et al. 2013). Nižší počet plodů u rostlin rostoucích ve stínu byl dokumentován i na příbuzných druzích *I. glandulifera* a *I. capensis* (Schmidt et al. 1987, Willis & Hulme 2004, Kostrakiewitz-Gierałt & Zając 2014). Větší produkce plodů na otevřených stanovištích oproti stanovištím uzavřeným může u netýkavek spočívat v lepší dostupnosti květů opylovačům, malým Syrphidae a Apidae (Nienhuis & Souut 2009, Vervoort et al. 2011). Z výše uvedeného vyplývá, že optimum pro netýkavku malokvětou není ani přímé slunce, ani úplný stín, což potvrzují i má data – ve světlých transektech netýkavka preferuje stinnější čtverce, ve stinných transektech čtverce méně zastíněné. Čistě z hlediska světelných podmínek jsou pro netýkavku nejspíš nejvhodnější světlé lesy nebo mezery mezi stromy (Piskorz 2005).

Výsledky práce ukázaly, že citlivost různých životních stádií netýkavky se vůči jednotlivým podmínkám prostředí liší. Například dostatečná půdní vlhkost se zdá být klíčová pro klíčení semen a vzcházení a uchycení semenáčů, ale ne pro přežívání mladých rostlin nebo pro fitness rostliny. Rostliny sice v sušších obdobích rychle vadnou (Coombe 1956), netrvá-li ale suché období příliš dlouho, tak se zase po dešti rychle vrátí do původního stavu.

Vliv pokryvnosti bylinného patra je také závislý na životní fázi netýkavky. Zatímco pro růst semenáčů jsou jednoznačně vhodnější oblasti s nízkou pokryvností bylinného patra, dospělým rostlinám už konkurence ostatních rostlin příliš nevadí. V oblastech s vyšší pokryvností bylinného patra jsou naopak i rostliny netýkavky vlivem kompetice vyšší a celkově mohutnější a dokonce i víc plodí než v oblastech s nízkým pokryvem bylinného patra. I když vysoká pokryvnost bylinného patra může působit jako bariéra proti šíření netýkavky (Kujawa & Pawlaczyk 1991, Obidzinski & Symonides 2000, Chmura & Sierka 2006), je nutné, aby tato

bariéra působila už časně zjara na růst semenáčů. Jestliže se konkurenční druhy objevují později, nemají už na netýkavku přílišný vliv. Toto je v rozporu s teorií, že v časných fázích invazního procesu jsou důležitější abiotické podmínky prostředí a že kompetice je naopak důležitější až v pozdějších fázích invaze (Blackburn et al. 2011, Čuda et al. 2015). V tomto ohledu ale může být výsledek mé práce lehce zkreslený, protože jsem měřila pouze výšku a pokryvnost rostlin, ne jejich biomasu. Je přitom možné, že v přítomnosti konkurence se netýkavka snažila co nejvíce a nejrychleji vyrůst, aby se vyhnula kompetici o světlo, a jen do svých pletiv zabudovala víc vody než obvykle. Vyšší růst v reakci na zastínění konkurujícími druhy byl pozorován i u příbuzných druhů *I. glandulifera* (Kostrakiewitz-Gierałt & Zając 2014), *I. pallida* (Murphy & Dudley 2009) a *I. capensis* (Dudley & Schmidt 1996, Donohue & Schmitt 1999). Co se týče vyššího počtu plodů a tím zvýšeného reprodukčního úsilí na plochách s vyšší pokryvností bylinného patra, mohou být mé výsledky lehce zavádějící. Počet plodů totiž nevypovídá dokonale o míře reprodukčního úsilí. Jako lepší proxy reprodukčního úsilí by bylo použít biomasu plodů (Skálová et al. 2013) nebo počet a hmotnost, případně životaschopnost semen. Vzhledem k tomu, že jsem ve svém pokusu sledovala přirozené šíření druhu, nemohla jsem do jejich reprodukce nijak zasahovat a počítat plody tak bylo jediným možným řešením.

5. ZÁVĚR

V této diplomové práci jsem se pokusila zjistit, jaký je vliv netýkavky malokvěté na původní vegetaci dubohabrových lesů v okolí PR Zvolská Homole a jaké jsou faktory ovlivňující její šíření do nových typů stanovišť.

Vliv netýkavky malokvěté jsem studovala pomocí vytrhávacího pokusu na trvalých plochách. Během tří let jsem sledovala počet a pokryvnost původních druhů rostlin a druhové složení bylinného patra na vytrhaných a nevytrhaných plochách. Prokázala jsem, že po odstranění netýkavky z ploch došlo k nárůstu počtu i pokryvností původních druhů rostlin, nejvíce přibývaly časně kvetoucí druhy rostlin menšího vzrůstu. Přestože netýkavka má negativní vliv na původní vegetaci, nejedná se o vliv nějak zásadní, vegetace se navíc po odstranění netýkavky poměrně rychle zotavuje. Pokus ale zatím probíhal pouze v jednom typu stanoviště, a protože byl vliv netýkavky na původní vegetaci prokázán, stojí za zvážení založení podobných pokusů i v jiných typech stanovišť či v jiných oblastech, kde by netýkavka mohla ohrožovat společenstva druhově bohatší, obsahující vzácné nebo chráněné druhy rostlin.

V práci jsem se dále zabývala faktory ovlivňujícími šíření netýkavky malokvěté do nových stanovišť. Během dvou vegetačních sezón jsem ve vymezených transektech sledovala šíření netýkavky od zdrojových populací u cesty a zjišťovala jsem, které faktory prostředí mají na šíření rostliny největší vliv.

Výsledky ukázaly, že semenáčky netýkavky se nejsnáze šíří do oblastí s vysokou půdní vlhkostí a s nízkou pokryvností bylinného patra. To naznačuje, že vysoký pokryv původních druhů rostlin může fungovat jako efektivní bariéra proti šíření netýkavky a že dostatečná půdní vlhkost je nezbytná pro uchycení semenáčků. Semenáčky nejsou schopny přežít všude, kam se našíří – před dosažením dospělosti nejvíce umírají v oblastech s malým množstvím živin a otevřeným zápojem stromového patra, půdní vlhkost není s výjimkou extrémně suchých let pro přežívání semenáčů klíčová. Jestliže rostliny přežijí až do období dospělosti, mají největší zdatnost (tj. jsou nejmohutnější, nejvyšší a nejplodnější) v oblastech s vysokou pokryvností původních druhů a uzavřenějším zápojem.

Ze studovaných habitatů jsou pro netýkavku nejvhodnější dubohabřiny, následované kyselými a světlými doubravami a smíšenými lesy. Netýkavka ale proniká i do druhově bohatých společenstev včetně skalních stepí, kde může potenciálně představovat větší hrozbu pro biodiverzitu.

6. SEZNAM LITERATURY

Adamowski, W. (2008). Balsams on the offensive: the role of planting in the invasion of *Impatiens* species. In: *Plant Invasions: Human Perception, Ecological Impacts and Management* (eds. Tokarska-Guzik, B., Brock, J. H., Brundu, G., Child, L., Daehler, C. C. & Pyšek, P). Backhuys Publishers, Leiden, 57–70.

Becerra, P.I. & Bustamante, R.O. (2011). Effect of a native tree on seedling establishment of two exotic invasive species in a semiarid ecosystem. *Biological Invasions*, 13, 2763–2773.

Beerling, D. J. & Perrins, J. M. (1993). *Impatiens Glandulifera* Royle (*Impatiens Roylei* Walp.). *The Journal of Ecology*, 81, 367-382.

Beerling, D. J., Bailey, J. P. & Conolly, A. P. (2004). *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene. *Journal of Ecology*, 82, 959-979.

Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, R.J.U. & Richardson, D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 333-339.

Borisova, E.A. (2006). Floristic contamination of suburban forests near the city of Ivanovo. *Russian Journal of Ecology*, 37, 152–155.

Bratka, J., Pokorný, J., Lešner, J. & Bratková, J. (2001). *Plán péče o přírodní rezervaci Zvolská Homole na období 2006-2011*. Zelený svět, 34 s.

Brooks, M.L., D´Antonio, C., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., DiTomasso, J.M., Hobbs, R. J., Pellant, M. & Pyke, D. (2004). Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioScience*, 54, 677–688.

Coombe, D. E. (1956). *Impatiens parviflora* DC. *Journal of Ecology*, 44, 701–713.

Csontos, P., Chmura, D. & Sándor, A. (2012). Seed mass of biogeographically distinct populations of *Impatiens parviflora* DC . *Tájökológiai Lapok*, 10, 1–7.

Čuda, J. (2011). *Stanovištní nároky a kompetice mezi původními a invazními druhy Impatiens*. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha, 82 s.

Čuda, J., Skálová, H., Janovský, Z. & Pyšek, P. (2014). Habitat requirements, short-term population dynamics and coexistence of native and invasive *Impatiens* species: a field study. *Biological Invasions*, 16, 177-190.

Čuda, J., Skálová, H., Janovský, Z. & Pyšek, P. (2015). Competition among native and invasive *Impatiens* species: the roles of environmental factors, population density, and life stage. *AoB Plants*, 7, plv033.

Diaz, S., Symstad, A. J., Chapin, F.S., Wardle, D.A. & Huenneke, L.F. (2003). Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in ecology and evolution*, 18 (3), 140-146.

Dobravolskaitė, R. (2012). Alien species *Impatiens parviflora* invasion into forest communities of Lithuania. *Botanica Lithuanica*, 18, 3–12.

Donohue, K. & Schmidt, J. (1999). The genetic architecture of plasticity to density in *Impatiens capensis*. *Evolution*, 53, 1377-1386.

Dostál, P., Weiser, M. & Koubek, T. (2012). Native jewelweed, but not other native species, displays post-invasion trait divergence. *Oikos*, 121 (11), 1–11.

Dudley, S.A. & Schmidt, J. (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis: Density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, 147 (3), 445-465.

Eliáš, P. (1992). Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual (*Impatiens parviflora* DC.) on a clearing in SW Slovakia. *Ekologia ČSFR*, 11, 299–313.

Eliáš, P. (1999). Biological and ecological causes of invasion of *Impatiens parviflora* DC. into forest communities in Central Europe. *Acta horticulturae et regiotecturae*, 1, 1–3.

Ellenberg, H. (1996). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Ausflage*. Stuttgart.

Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. (1992). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Skripta Geobotanica*, 18, 1–258.

Faliński, J. B. (1998). Invasive alien plants, vegetation dynamics and neophytism. *Phytocoenosis 10 (N. S.) Supplement of Cartography and Geobotany* 9, 163–188.

Fan, P., Hostettmann, K. & Lou, H. (2010). Allelochemicals of the invasive neophyte Polygonum cuspidatum Sieb. & Zucc. (Polygonaceae). *Chemoecology*, 20, 223-227.

Florianová, A. (2013). *Netýkavka malokvětá (Impatiens parviflora DC.) jako invazní neofyt střední Evropy.* Bakalářská práce, Praha, 40 s.

Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. (1999). *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.* Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.

Godefroid, S. & Koedam, N. (2004). Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological Conservation*, 119, 207–217.

Godefroid, S. & Koedam, N. (2010). Comparative ecology and coexistence of introduced and native congeneric forest herbs: *Impatiens parviflora* and *I. noli-tangere*. *Plant Ecology and Evolution*, 143, 119–127.

Golivets, M. O. (2012). Міжпопуляційна диференціація *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae) оцінена на прикладі – ми локальних популяцій у межах деревних фітоценозів Києва [Interpopulation differentiation of the alien species *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae) in woodland phytocoenoses of Kyev], ukrajinsky s anglickým abstraktem. *УДК* 581.5:574, 25–29.

Guevara-Escobar, A., Tellez, J. & Gondalez-Sosa, E. (2005). Use of digital photography for analysis of canopy closure. *Agroforestry Systems,* 65, 175–185.

Gurevitch, J. & Unnash, R.S. (1989). Experimental removal of a dominant species at two levels of soil fertility. *Canadian Journal of Botany*, 67 (12), 3470-3477.

Hejda, M. (2012). What is the impact of *Impatiens parviflora* on diversity and composition of herbal layer communities of temperate forests? *PLoS ONE,* 7 (6), e39571.

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

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

Hulme, P. E. & Bremner, E. T. (2006). Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology*, 43, 43–50.

Hulme, P.E., Vilà, M., Nentwig, W. & Pyšek, P. (2010). Are the aliens taking over? Invasive species and their increasing impact on biodiversity. In: *Atlas of Biodiversity in Europe* (ed. Settele at al.). Pensoft, Sofia, 132–133.

Cheplick, G.P. (2009). Limits to local spatial spread in a highly invasive annual grass (*Microstegium vimineum*). *Biological Invasions,* 12, 1759–1771.

Chmura, D. & Sierka, E. (2006). Relation between invasive plant and species richness of forest floor vegetation: A study of *Impatiens parviflora* DC. *Polish Journal of Ecology*, 54, 417–428.

Chmura, D. & Sierka, E. (2007). The invasibility of deciduous forest communities after disturbance: A case study of *Carex brizoides* and *Impatiens parviflora* invasion. *Forest Ecology and Management*, 242, 487–495.

Chmura, D., Sierka, E. & Orczewska, A. (2007). Autecology of *Impatiens parviflora* DC. in natural forest communities. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu CCCLXXXVI, Botanika,* 11, 17–21.

Chmura, D., Tokarska-Guzik, B., Nowak, T., Woźniak, G., Bzdęga, K., Koszela, K. & Gancarek, M. (2015). The influence of invasive Fallopia taxa on resident plant species in two river valleys (southern Poland). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 84 (1), 23-33.

Christen, D.C. & Matlack, G.R. (2009). The habitat and conduit functions of roads in the spread of three invasive plant species. *Biological Invasions,* 11, 453–465.

Jelashka, S.D., Antonić, O., Božić, M., Křižan, J. & Kušan, V. (2006). Responses of forest herbs to available understory light measured with hemispherical photographs in silver fir-beech forest in Croatia. *Ecological modelling,* 194, 209-218.

Kleyer, M., Bekker, R.M, Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschold, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266-1274.

Klimko, M. & Piskorz, R. (2003). The usefulness of retrospective research along the road-forest border zone for reconstruction of invasion of oak-hornbeam forest communities by *Impatiens parviflora* DC. *Ecological Questions*, 3, 63–69.

Klimko, M., Antkowiak, M & Nowińska, R. (2009). The influence of habitat conditions on anatomical structure of *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae). *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu CCCLXXXVIII*, 13, 191-202.

Kostrakiewicz-Gierałt, K. & Zając, M. (2014). The influence of habitat conditions on the performance of two invasive annuals – *Impatiens glandulifera* and *Bidens frondosa*. *Biologia,* 69 (4), 449-462.

Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J., Kaplan, Z., Kirschner, J. & Štěpánek, J. (2002). *Klíč ke květeně České republiky*. Academia. Praha.

Kujawa-Pawlaczyk, S. (1991). Rozprzestrzenianie się i neofityzm *Impatiens parviflora* DC. w Puszczy Białowieskiej [Propagation and neophytism of *Impatiens parviflora* DC. in the Białowieża Forest], polsky s anglickým shrnutím. *Seminarium Geobotanicum*, 1, 213–222.

Lambdon, P. W, Pyšek, P., Basnou, C., Hejda, M., Arianoutsou, M., Essl, F., Jarošík, V., Pergl, J., Winter, M., Anastasiu, P., Andriopoulos, P., Bazos, I., Brundu, G., Celesti-Grapow, L., Chassot, P., Delipetrou, P., Josefsonn, M., Kark, S., Klotz, S., Kokkoris, Y., Kühn, I., Marchante, H., Perglová, I., Pino, J., Vila, M., Zikos, A., Roy, D. & Hulme, P. E. (2008). Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia*, 80, 101–149.

Lawesson, J. E. (2003). pH optima for danish forest species compared with Ellenberg reaction values. *Folia Geobotanica*, 38, 403–418.

Lepš, J. (1999). Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science*, 10, 219-230.

Łysik, M. (2008). Ten years of change in ground-layer vegetation of european beech forest in the protected area (Ojców National Park, South Poland). *Polish Journal of Ecology*, 56, 17–31.

Marková, Z. (2012). *Kolonizace habitatů neofytem Impatiens glandulifera (netýkavka žláznatá) a odhad faktorů limitujících jeho rozšíření*. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha, 66 s.

Meffin, R., Miller, A. L., Hulme, P. E. & Duncan, R. P. (2010). Experimental introduction of the alien plant *Hieracium lepidulum* reveals no significant impact on montane plant communities in New Zealand. *Diversity and Distributions*, 16, 804–815.

Mlíkovský, J. & Stýblo, P. (2006). *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. ČSOP, Praha.

Murphy, G.P. & Dudley, S.A. (2009). Kin recognition: Competition and cooperation in *Impatiens* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, 96, 1990-1996.

Nobis, M. (2005). SideLook 1.1 - Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs, http://appleco.ch.

Nobis, M. & Hunziger, U. (2005). Automatic thresholding for hemispherical canopy photographs based on edge detection. *Agricultural and Forest Meteorology*, 128, 243-250.

Obidzinski, T. & Symonides, E. (2000). The influence of the groundlayer structure on the invasion of small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) to natural and degraded forests. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 69, 311–318.

Pickett, S.T.A. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. In:*: Approaches and Alternatives* (ed. Likens, G.E.) 110-135. Springer-Verlag, New York, 110-135.

Peace, W. J. H. & Grubb, P. J. (1982). Interaction of light and mineral nutrient supply in the growth of *Impatiens parviflora*. *New Phytologist*, 90, 127–150.

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

Piskorz, R. (2005). The effect of oakhornbeam diversity on flowering and fruiting of *Impatiens parviflora* DC. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu CCCLXXIII, Botanika*, 9, 187–196.

Piskorz, R. & Klimko, M. (2007). The co-occurrence of *Impatiens parviflora* and selected plant species in the oak-hornbeam forest of the Wielkopolski National Park. *Sylwan*, 151, 43–58.

Pyšek, P. & Pyšek, A. (1995). Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. *Journal of Vegetation Science*, 6, 711–718.

Pyšek, P., Mandák, B. & Prach, K. (1998). Invasions of alien plants into habitats of central european landscape: an historical pattern. In: *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses* (eds. Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I. & Williamson, M.). Backhuys Publishers, Leiden, 23–32.

Pyšek, P., Lambdon, P.W., Arianoutsou, M., Kühn, I., Pino, J. & Winter, M. (2009). Alien vascular plants of Europe. In: *DAISIE - Handbook of Alien Species in Europe* (ed. Drake, J.A.). Springer, 43–61.

Pyšek, P., Danihelka, J., Sádlo, J., Chrtek, J., Chytrý, M., Jarošík, V., Kaplan, Z., Krahulec, F., Moravcová, L., Pergl, J., Štajerová, K. & Tichý, L. (2012a). Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia*, 84, 155–255.

Pyšek, P., Chytrý, M., Pergl, J., Sádlo, J. & Wild, J. (2012b). Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. *Preslia*, 84, 575–629.

R Development Core Team (2014). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, http://www.R-project.org/.

Rejmánek, M., Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2013). Plnat invasions and invasibility of plant communities. In: *Vegetation Ecology*, Second Edition (eds. Van der Maarel, E. & Franklin, J.). John Wiley & Sons, Ltd., 387-424.

Richardson, D.M., Macdonald, I.A. & Forsyth, G.C. (1989). Reductions in plant species richness under stands of alien trees and shrubs in the fynbos biome. *South African Forestry Journal*, 149, 1–8.

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

Sádlo, J., Chytrý, M. & Pyšek, P. (2007). Regional species pools of vascular plants in habitats of the Czech Republic. *Preslia*, 79, 303–321.

Schmidt, J., Eccleston, J. & Ehrhardt, D.W. (1997). Density-dependent flowering phenology, outcrossing, and reproduction in *Impatiens capensis*. *Oecologia*, 72, 341-347.

Schwartz, M.V., Thorne, J.H. & Viers, J.H. (2006). Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 127, 282–291.

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

Skálová, H., Jarošík, V., Dvořáčková, Š. & Pyšek, P. (2013). Effect of intra- and interspecific competition on the performance of native and invasive species of *Impatiens* under varying levels of shade and moisture. *PloS ONE*, 8 (5), e62842.

Slavík, B. (1997). *Impatiens* L. In: *Květena České republiky 5* (eds. Slavík, B., Chrtek, J. & Tomšovic, P.). Academia, Praha, 230–240.

Souza, L., Weltzin, J.F. & Sanders, N.J. (2011). Differential effects of two dominant plant species on community structure and invasibility in an old-field ecosystem. *Journal of Plant Ecology*, 4 (3), 123-131.

Starý, P. (1970). Parasites of *Impatientinum asiaticum* Nevsky, a newly introduced aphid to Central Europe (Hom. Aphididae, Hym. Aphidiidae*). Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria Filippo Silvestri, Portici*, 28, 236–244.

Starý, P. (2001). Significance of determining trophic relations of invasive species in native ecosystems. *Životní prostředí*, 35, 73–75.

Stepień, E. (2009). Invasion of synanthropic plants into the forest vegetation of the Cedynia Landscape Park (NW Poland). *Biodiversity: Research and Conservation*, 15, 65–72.

Stinson, K., Kaufman, S., Durbin, L. & Lowenstein, F. (2007). Impacts of garlic mustard invasion on a forest understory community. Northeastern Naturalist, 14, 73–88.

Suding, K.N., Miller, A.E., Bechtold, H. & Bowmann, W.D. (2006). The consequence of species loss on ecosystem nitrogen cycling depends on community compensation. *Oecologia*, 149 (1), 141-149.

Suchara, I. (2007). *Praktikum vybraných ekologických metod*. Karolinum, Praha, 136 s.

Sukopp, H. & Schick, B. (1993). Zur Biologie neophytischer Reynoutria-Arten in Mitteleuropa. II. Morphometrie der Sprosssysteme. *Disertationes Botanicae*, 196, 163-174.

Ter Braak, C.J. & Šmilauer, P. (2012). *Canoco 5: Software for Multivariate Data Exploration, Testing, and Summarization.*

Thiele, J. & Otte, A. (2007). Impact of *Heracleum mantegazzianum* on invaded vegetation and human activities. In: *Ecology and Management of Giant Hogweed (Heracleum mantegazzianum)* (eds. Pyšek, P., Cock, M.J.W., Nentwig, W. & Ravn, H.P.). CABI Publishing, 144-156.

Tichý, J. (1997). Changes in forest vegetation on Ondřejník permanent plot after thirty years. *Lesnictví,* 43, 363–373.

Tokarska-Guzik, B. (2003). The expansion of some alien plant species (neophytes) in Poland. In: *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions* (eds. Child, L. E. Brock, J. H., Brundu, G., Prach, K., Pyšek, P., Wade, P. M., et al.). Backhuys Publishers, Leiden, 147–167.

Tokarska-Guzik, B., Urbisz, A., Urbisz, A., Wegrzynek, B., Nowak, T. & Pasierbinski, A. (2008). Regional scale assessment of alien plant invasions: a case study for the Silesian Upland (southern Poland). In: *Plant Invasions: Human Perception, Ecological Impacts and Management* (eds. Tokarska-Guzik, B., Brock, J. H., Brundu, G., Child, L., Daehler, C. C. & Pyšek, P.). Backhuys Publishers, Leiden, 171–188.

Traveset, A. & Richardson, D. M. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 208–16.

Trepl, L. (1984). Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa. *Dissertationes Botanicae*, 73, 1–371.

Truscott, A., Palmer, S.C., Soulsby, C., Westaway, S. & Hulme, P.E. (2008). Consequences of invasion by the alien plant *Mimulus guttatus* on the species composition and soil properties of riparian plant communities in Scotland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10, 231–240.

Uherčíková, E. & Eliáš, P. (1987). Standing crop, dominance, and species diversity of tallherb communities in the Male Karpaty Mts., Western Slovakia. *Ekologia Bratislava*, 6, 147–163.

Urbisz, A. & Urbisz, A. (2009). Invasive vascular plant species in the Krakow-Czestochowa Uplands (southern Poland). In: *Biological Invasions: Towards a Synthesis* (eds. Pyšek, P. & Pergl, J.). Neobiota, 153–160.

Vervoort, A., Cawoy, V. & Jacquemart, A.L. (2011). Comparative reproductive biology in co-occurring invasive and native *Impatiens* species. *International Journal of Plant Sciences*, 172, 366-377.

Willis, S.G. & Hulme, P.E. (2002). Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in UK? *Functional Ecology*, 16, 530-539.

Willis, D.G. & Hulme, P.E. (2004). Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Fuctional Ecology*, 18, 887-898.

Winter, M., Schweiger, O., Klotz, S., Nentwig, W., Andriopoulos, P., Arianoutsou, M., Basnou, C., Delipetrou, P., Didziulis, V., Hejda, M., Hulme, P. E., Lambdon, P.W., Pergl, J., Pyšek, P., Roy, D. B. & Kühn, I. (2009). Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 21721–21725.

Yiling, C., Akiyama, S. & Ohba, H. (2002): Balsaminaceae [Draft].
http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume 12/Balsaminaceae-A-GH-prereviewing.htm

Zavaleta, E. (2000). The economic value of controlling an invasive shrub. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29, 462–467.

Internetové zdroje

Web 1: http://www.botanika.borec.cz/netykavka_malokveta.php

Web 2: http://wilde-planten.nl/klein%20springzaad.htm

Web 3: http://mapy.cz/letecka?x=14.3985271&y=49.9440399&z=14&source=base&id=1834049

Web 4: http://portal.chmi.cz/portal/dt?action=content&provider=JSPTabContainer&menu=JSPTabContainer/P4_Historicka_data/P4_1_Pocasi/P4_1_9_Mesicni_data&nc=1&portal_lang=cs#PP_Mesicni_data

7. PŘÍLOHY

7.1. Příloha 1: Seznam druhových zkratek použitých v grafech

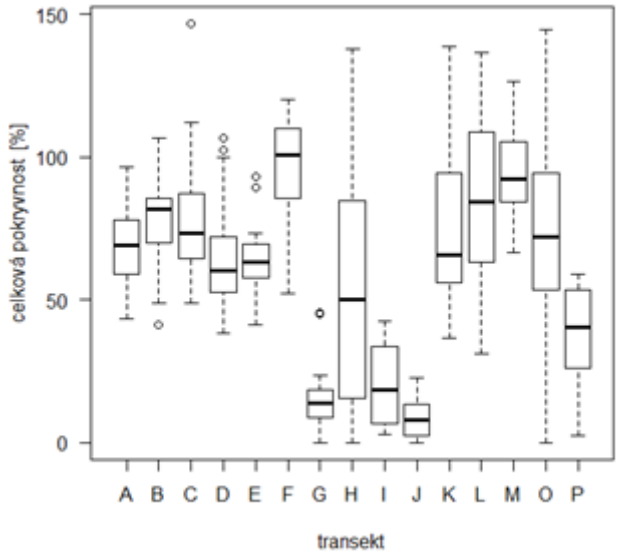
AcerPse	*Acer pseudoplatanus*
AdoxMos	*Adoxa moschatellina*
AnemNem	*Anemone nemorosa*
CareOva	*Carex ovalis*
CarpBet	*Carpinus betulus*
CoryCav	*Corydalis cava*
ElytRep	*Elytrigia repens*
EuonEur	*Euonymus europaeus*
FicaVer	*Ficaria verna*
FraxExc	*Fraxinus excelsior*
GaleSpe	*Galeopsis speciosa*
GaleLut	*Galeobdolon luteum*
GaliApa	*Galium aparine*
GeraRob	*Geranium robertianum*
GeumUrb	*Geum urbanum*
MaiaBif	*Maianthemum bifolium*
PoaNem	*Poa nemoralis*
QuerRob	*Quercus robur*
StelMed	*Stellaria media*
SympTub	*Symphytum tuberosum*
UrtiDio	*Urtica dioica*
VeroSub	*Veronica sublobata*
ViolRiv	*Viola riviniana*

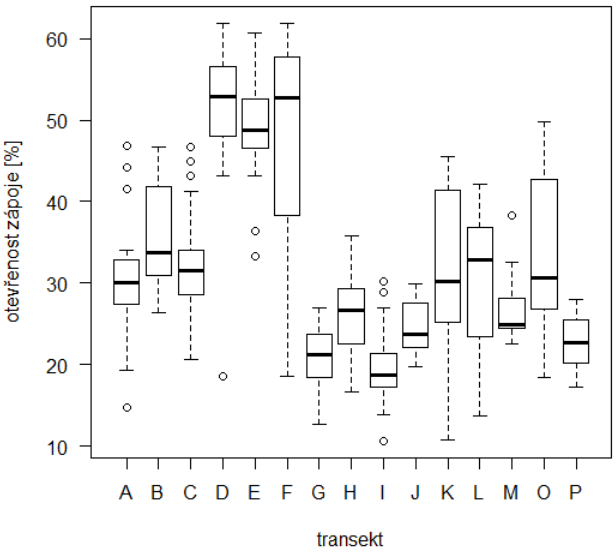
7.2. Příloha 2: Matice vzájemných korelací vysvětlujících proměnných

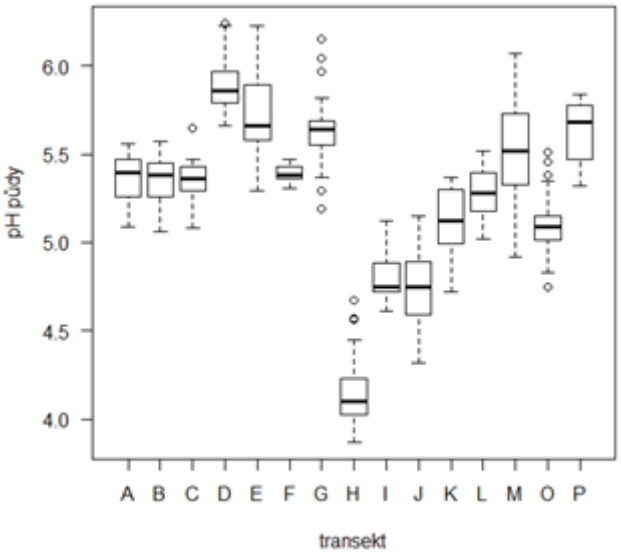
Tučně vyznačeny korelační koeficienty větší než 0,8.

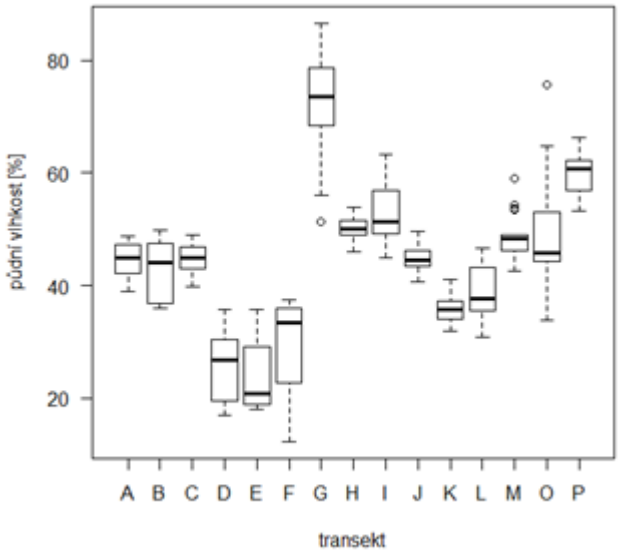
	EIH - kontin.	EIH - pH půdy	EIH - světlo	EIH - teplota	EIH - vlhkost	EIH - živiny	index l.plochy	max. k.k.	otevření zápoje	pH - aktivní	pH výměn.	počet druhů	pokryv. bylin	pokryv. travin	rel.půd. vlhkost
EIH - kontinentalita	1	0,239	-0,042	0,56	-0,149	0,144	-0,2	-0,145	0,198	0,128	0,086	-0,118	-0,046	0,16	-0,277
EIH - pH půdy	0,239	1	0,24	-0,026	-0,216	0,622	-0,205	-0,216	0,241	0,735	0,754	-0,089	-0,097	0,06	-0,243
EIH - světlo	-0,042	0,24	1	0,008	-0,552	-0,022	-0,421	-0,556	0,404	0,16	0,177	0,374	0,354	0,28	-0,576
EIH - teplota	0,56	-0,026	0,008	1	-0,292	0,051	-0,1	-0,213	0,137	-0,119	-0,127	-0,028	0,003	0,218	-0,262
EIH - vlhkost	-0,149	-0,216	-0,552	-0,292	1	0,116	0,343	0,444	-0,366	-0,052	-0,057	-0,3	-0,243	-0,254	0,546
EIH - živiny	0,144	0,622	-0,022	0,051	0,116	1	0,129	0,198	-0,136	0,345	0,377	-0,482	-0,502	-0,308	0,024
index listové plochy	-0,2	-0,205	-0,421	-0,1	0,343	0,129	1	0,578	**-0,947**	-0,26	-0,26	-0,4	-0,383	-0,463	0,55
max. kapilár. kapacita	-0,145	-0,216	-0,556	-0,213	0,444	0,198	0,578	1	-0,637	-0,328	-0,364	-0,444	-0,472	-0,663	**0,888**
otevřenost zápoje	0,198	0,241	0,404	0,137	-0,366	-0,136	**-0,947**	-0,637	1	0,289	0,31	0,406	0,392	0,505	-0,594
pH půdy - aktivní	0,128	0,735	0,16	-0,119	-0,052	0,345	-0,26	-0,328	0,289	1	**0,952**	0,06	0,11	0,268	-0,229
pH půdy - výměnné	0,086	0,754	0,177	-0,127	-0,057	0,377	-0,26	-0,364	0,31	**0,952**	1	0,057	0,105	0,28	-0,247
počet druhů	-0,118	-0,089	0,374	-0,028	-0,3	-0,482	-0,4	-0,444	0,406	0,06	0,057	1	**0,837**	0,544	-0,272
pokryvnost bylin	-0,046	-0,097	0,354	0,003	-0,243	-0,502	-0,383	-0,472	0,392	0,11	0,105	**0,837**	1	0,726	-0,295
pokryvnost travin	0,16	0,06	0,28	0,218	-0,254	-0,308	-0,463	-0,663	0,505	0,268	0,28	0,544	0,726	1	-0,529
rel. půdní vlhkost	-0,277	-0,243	-0,576	-0,262	0,546	0,024	0,55	**0,888**	-0,594	-0,229	-0,247	-0,272	-0,295	-0,529	1

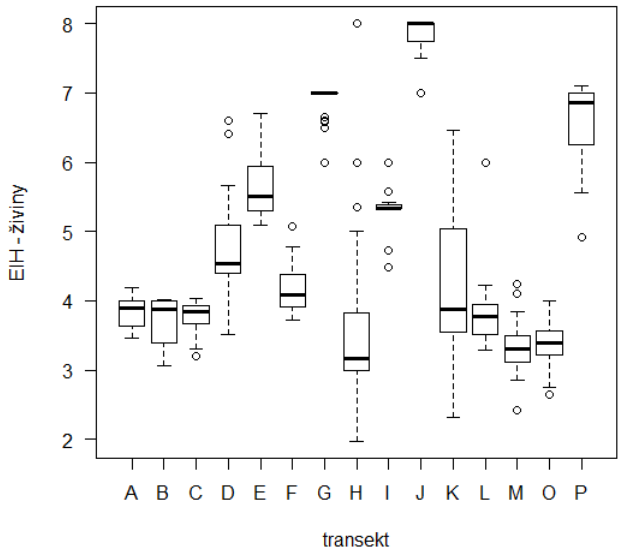
7.3. Příloha 3: Charakteristika transektů











7.4. Příloha 4: Souhrn výsledků analýz týkajících se faktorů ovlivňujících šíření netýkavky malokvěté

		otevřenost zápoje			pokryvnost bylin			půdní reakce			půdní vlhkost			živiny (EIH)			null	
		p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	p	dev	vliv	df	dev
n výskyt	transekt				**<0,001**	**14,4**	-										14	28,2
- jaro	čtverce	**0,001**	**10,6**	-										**0,035**	**4,5**	+	320	957,8
n výskyt	transekt				**0,001**	**10,3**	-										14	21,0
- léto	čtverce				**<0,001**	**13,0**	-				**<0,001**	**14,1**	+				320	1038,7
nový	transekt	**<0,001**	**22,1**	+	**<0,001**	**77,9**	-	**<0,001**	**12,2**	-	**<0,001**	**24,7**	+	**<0,001**	**217,1**	+	44	673,0
výskyt	2012-14																161	223,4
- jaro	2012-13										**0,007**	**7,3**	+				161	193,3
	2013-14																130	156,0
nový	transekt				**<0,001**	**266,4**	-	**0,036**	**4,4**	-				**<0,001**	**20,3**	+	44	562,3
výskyt	2011-14										**<0,001**	**13,4**	+	**0,004**	**8,3**	-	220	303,1
- léto	2011-12										**0,009**	**6,9**	+				220	212,0
	2012-13	**0,001**	**10,4**	+							**<0,001**	**11,1**	+	0,084	3,0	-	228	300,0
	2013-14				**<0,001**	**12,1**	-							**0,028**	**4,8**	-	145	83,0
počet	transekt	**0,002**	**9,7**	-	**<0,001**	**1166,2**	-	**<0,001**	**73,9**	+	**<0,001**	**52,8**	-	**<0,001**	**146,4**	-	44	9643,7
- jaro	2013				**<0,001**	**15,7**	-				**<0,001**	**33,7**	+				189	1789,1
	2014							**0,029**	**4,8**	-	**0,010**	**6,6**	+				226	2481,7
	2014-12				**<0,001**	**25,8**	-				**<0,001**	**59,1**	+				226	2481,7
počet	transekt	**<0,001**	**398,5**	-	**<0,001**	**625,6**	-	**<0,001**	**15,0**	+	**<0,001**	**49,6**	-	**<0,001**	**28,2**	-	44	7323,5
- léto	2012				**<0,001**	**24,5**	-							**0,018**	**5,6**	+	91	668,6
	2013	**0,002**	**9,5**	-							**0,042**	**4,2**	+	**<0,001**	**11,7**	+	174	1235,6
	2014																174	1420,7
	2014-11				**0,045**	**4,0**	-				**<0,001**	**41,5**	+	**0,011**	**6,5**	+	184	1420,7
úmrt	transekt	**<0,001**	**17,4**	+				**<0,001**	**20,3**	+	**<0,001**	**81,6**	-	**<0,001**	**304,6**	-	41	1584,3
	2012	**<0,001**	**16,5**	+	**<0,001**	**20,6**	+				**<0,001**	**11,6**	-	**<0,001**	**39,0**	-	158	1697,1
	2013	**0,003**	**8,8**	+										**<0,001**	**51,0**	-	189	1029,4
	2014	**0,016**	**5,9**	+										**<0,001**	**39,0**	-	226	1046,4
pokryv	transekt													**0,002**	**228,7**	+	44	3831,4
	2012																91	144,6
	2013	**0,002**	**11,8**	-	**<0,001**	**36,0**	+				**0,005**	**10,1**	+				174	802,5
	2014	**0,015**	**8,1**	-	**<0,001**	**35,7**	+				**0,028**	**6,6**	+				184	760,3
výška	transekt				**<0,001**	**2,5**	+	**0,043**	**0,6**	+							23	6,0
	2013	**0,024**	**3,3**	-	**<0,001**	**12,9**	+										174	162,8
	2014	**0,014**	**4,1**	-	**<0,001**	**14,6**	+										184	192,0
n plodů	transekt	**<0,001**	**54,2**	-	**<0,001**	**19,2**	+	**<0,001**	**37,7**	+	**<0,001**	**13,7**	-	**0,012**	**6,4**	+	29	2355,0
	2013	**<0,001**	**21,5**	-	**<0,001**	**52,8**	+										174	438,2
	2014	**<0,001**	**18,7**	-	**<0,001**	**49,6**	+										184	425,9