

Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra ekologie

Doktorský studijní program: ekologie

&

Oddělení ekologie invazí, Botanický ústav AV ČR

Autoreferát disertační práce



Jan Čuda

**Faktory ovlivňující invazivnost v rodě *Impatiens* (netýkavka):  
interakce vlastností druhů, kompetice a podmínek prostředí**

Ph.D. Thesis

školitel: prof. RNDr. Petr Pyšek, CSc.

konzultant: RNDr. Hana Skálová, CSc.

Prague 2017

## Obsah/Contents

### Autoreferát disertační práce

Abstrakt .....	2
1 Úvod .....	4
2 Cíle práce.....	6
3 Materiál a metodika.....	7
4 Výsledky a diskuse .....	8
5 Závěr.....	10

### Summary of the Doctoral thesis

Abstract .....	15
1 Introduction .....	17
2 Aims of the study.....	19
3 Material and methods .....	20
4 Results and discussions .....	21
5 Conclusions .....	24

Použitá literatura/References .....	26
Životopis.....	29
Curriculum vitae.....	30
Publikace/Publications .....	31

## Abstrakt

Cílem předkládané disertační práce bylo určit, které faktory ovlivňují invazivnost v rodě *Impatiens* (netýkavka). Netýkavky jsou velmi atraktivní rostliny; některé zdomácněly mimo původní areál výskytu, zatímco jiné ne, přestože byly často pěstovány. Pokud pátráme po vlastnostech, které podporují invazivnost, je výhodné srovnávat druhy jednoho rodu, tzv. kongenery. Díky blízké příbuznosti jsou jejich vlastnosti a způsob rozšiřování méně ovlivněny fylogenezí, než při srovnání nepříbuzných druhů, či dokonce celých flór. Srovnání kongenerů umožňuje přesnější určení vlastností, které invazní druhy zvýhodňují oproti druhům domácím, a zároveň přesnější rozpoznání druhů s invazním potenciálem. Intenzita kompetice mezi původními a invazními druhy závisí na míře překryvu jejich nik. Invazní druhy jsou obvykle vysoce kompetitivní v širokém rozsahu podmínek prostředí, zatímco domácí druhy často mají užší ekologické optimum. Výsledek kompetice se navíc může v různých fázích životního cyklu lišit a závisí na míře dominance (vyjádřené např. pokryvností), což bývá zřídka zohledněno. Rozšíření invazního druhu v nepůvodním areálu také ovlivňují místní podmínky prostředí, způsoby a rychlost šíření. Mnoho invazních druhů proto zdomácnělo podél vodotečí, které poskytují celou řadu příhodných mikrostanoivišť, na nichž je kompetice ze strany domácích druhů snížena v důsledku disturbancí a diaspor jsou snadno šířeny vodou.

Cílem mé disertační práce bylo:

- nalézt vlastnosti podporující invazivnost u vybraných druhů netýkavek (*Impatiens*), s přihlédnutím k frekvenci pěstování
- zjistit, zda se liší niky jednoho původního a dvou invazních druhů, které se v přírodě vyskytují společně
- prozkoumat kompetiční vztahy těchto tří druhů v pokusné zahradě za různých podmínek prostředí a hustoty kompetitorů v průběhu celého životního cyklu
- určit faktory, které ovlivňují rozšíření a početnost *I. glandulifera* podél řek

Výsledky mé disertační práce lze shrnout následovně: (i) vlastnosti rostlin v časně vývojové fázi (velká hmotnost semen, rychlý růst semenáčů a klíčení situované do příznivého období) přispívaly k invazivnosti silněji než vlastnosti dospělců (plodnost a celková biomasa); (ii) často pěstované druhy snadněji zdomácnují; (iii) niky invazních a domácího druhu se překrývají; (iv) pokryvnosti všech druhů byly negativně ovlivněny pokryvnostmi kongenerů, společný výskyt druhů v rámci jedné lokality je možný díky rozdílnému využití mikrostanovišť; (v) na fitness rostlin má silnější vliv kompetice než podmínky prostředí; (vi) silně invazní druh *Impatiens glandulifera* je nejsilnějším kompetitorem bez ohledu na podmínky prostředí, což vede k tomu, že domácí *I. noli-tangere* je kompetičně vylučována ze společné části niky; (vii) největší populace *I. glandulifera* vytváří v zaplavovaných plochách v blízkosti řek, kde byl zaznamenán dvojnásobný počet jedinců oproti plochám nezaplavovaným; (viii) populace ležící na přítocích byly dvakrát tak daleko od mapovaných řek, než ty ležící mimo přítoky.

Na základě těchto výsledků předpokládám, že se počet invazních druhů netýkavek v budoucnosti zvýší, pokud budou často pěstovány. Stěžejní význam mají časná stádia vývoje, protože úspěšné uchycení a růst semenáčů je základním předpokladem úspěchu u těchto převážně jednoletých druhů. Šíře niky a kompetiční síla druhu ovlivňují společný výskyt původních a invazních druhů. Domácí *I. noli-tangere* bude v místech, kde roste společně s kompetičně silnější *I. glandulifera*, vytlačena do vlhké a stinné části niky. Druhý velmi úspěšný invazní druh *I. parviflora* je ze zkoumaných druhů kompetičně nejslabší a tudíž má malý vliv na původní druh. Dynamika výskytu *I. glandulifera* v krajině je ovlivněna povodněmi, které rozšiřují semena, narušují domácí vegetaci, zvyšují zásobu živin, což ve výsledku umožňuje dominanci netýkavky v břehových porostech.

# 1 Úvod

Otázka, proč jsou některé zavlečené (syn. exotické, nepůvodní) druhy úspěšnější než jiné, stále zůstává v centru zájmu invazní ekologie. Úspěch invazních druhů byl tradičně přičítán jejich biologickým a ekologickým vlastnostem, jako jsou např. rychlý růst, velká biomasa, dálkové šíření, vysoká plodnost atd. (Pyšek and Richardson 2007). Je známo, že invazní druhy nejsou rovnoměrně rozděleny mezi jednotlivé fylogenetické linie; např. čeleď Fabaceae a Poaceae jich obsahují mnoho, zatímco čeleď Orchidaceae má pouze několik invazních zástupců (Daehler 1998). Moravcová et al. (2010) zjistili, že existuje velká variabilita ve vlastnostech mezi fylogenetickými liniemi a že její největší podíl připadá na rozdíl mezi jednotlivými druhy jednoho rodu. Invazivnost by proto měla být predikována na nižších fylogenetických úrovních, ideálně uvnitř rodu (Pyšek et al. 2014).

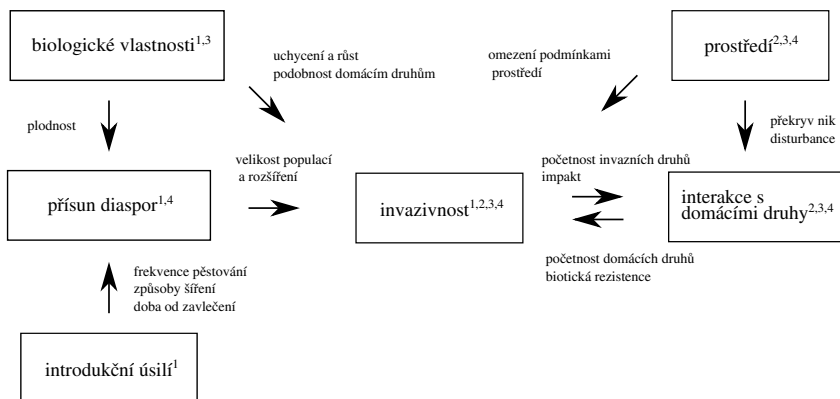
To, co určuje invazivnost, nejsou pouze vlastnosti druhů, ale jejich interakce s vektory šíření (Carlton 1996). Počet jedinců introdukovaných v daném území se nazývá přísun diaspor (Lockwood et al. 2005) nebo introdukční úsilí (Blackburn and Duncan 2001).

Invazní druhy jsou často vysoce kompetitivní (van Kleunen et al. 2010) a obecně se předpokládá, že jsou silnějšími kompetitory než domácí druhy (Vilà et al. 2011). Kompetiční nadřazenost invazních druhů není univerzální, ale závisí na přírodních podmínkách (Daehler 2003) a schopnosti druhů udržet vysokou fitness podél gradientů prostředí – typicky dostupnosti vody, světla a živin (Skálová et al. 2013). Vysoká kompetitivnost zavlečených druhů je důležitá pro přechod do invazní fáze, např. když se šíří z ruderalních stanovišť, kde obvykle probíhá proces naturalizace (Richardson et al. 2000). Populace zavlečených druhů se pak obvykle rozšiřují podél silnic, železnic a řek, které slouží jako vektory šíření, protože v jejich blízkosti se vyskytují vhodná disturbovaná stanoviště umožňující uchycení (Mack 2003). Pobřežní stanoviště patří celosvětově mezi vůbec nejvíce invadované habitaty (Richardson et al. 2007) a představují jedny z nejvhodnějších míst pro naturalizaci zavlečených druhů.

Tato práce usiluje o pochopení širších souvislostí rostlinných invazí díky propojení různých faktorů, které ovlivňují invazní chování druhů modelového rodu netýkavka (*Impatiens*) z čeledi Balsaminaceae (Obr. 1). V článcích, které jsou součástí disertační práce byl studován vliv mnoha faktorů, které ovlivňují invazivnost, např. biologické vlastnosti, přísun diaspor, čas od zavlečení, podmínky prostředí a kompetice s původními druhy. Rod netýkavka je vhodným studijním systémem, protože obsahuje druhy invazně úspěšné i ty které neinvadují. Srovnání kongenerů umožňuje testovat vlastnosti druhů bez vlivu fyloge-neze, proto je možné odhalit přesněji potenciálně invazní druhy v rámci daného rodu.

Rod netýkavka s přibližně 1000 druhů patří mezi největší rody krytosemenných rostlin (Yu et al. 2016). Netýkavka balzamína (*I. balsamina*) je v Indii v kultuře už 4000 let; další druhy začaly být pěstovány asi před 150 lety (Grey-Wilson 1983). Pěstování okrasných netýkavek během 19. století vedlo k invazi několika druhů po celém světě. Netýkavka žláznatá (*I. glandulifera*), původem z Himálaje, zdomácněla v Evropě, Severní Americe, Rusku a na Novém Zélandě (Beerling and Perrins 1993), její výskyt je nově udáván z Kolumbie (GBIF 2017). Netýkavka malokvětá (*I. parviflora*), původem ze střední Asie, zdomácněla v Evropě, Severní Americe a východní Asii (Matthews 2008). Netýkavka Balfourova (*I. balfourii*), původem z Himálaje, zdomácněla v Evropě, Severní Americe, Japonsku a Austrálii (Adamowski 2009). Další dva teplomilnější druhy, netýkavka balzamína (*I. balsamina*), původem z Indie a netýkavka turecká (*I. waleriana*), původem z jihovýchodní Afriky, zdomácněly v tropech a subtropěch po celém světě a občas zplaňují v temperátu (Adamowski 2008).

V disertační práci jsem použil 10 druhů netýkavek (*I. balfourii* Hook. f., *I. balsamina* L., *I. capensis* Meerb., *I. edgeworthii* Hook. f., *I. flemingii* Hook. f., *I. glandulifera* Royle, *I. noli-tangere* L., *I. parviflora* DC., *I. scabrida* DC. a *I. walleriana* Hook) pro pátrání po vlastnostech podporujících invazivnost (Kapitola 1). U tří z nich (netýkavka žláznatá, nedůtklivá a malokvětá), vyskytujících se v České republice, jsem zkoumal rozdělení nik a koexistenci v přírodě (Kapitola 2) a detailně jejich kompetici v pokusné zahradě (Kapitola 3). U nejvíce invazního druhu (netýkavka žláznatá) jsem se zaměřil na faktory, které ovlivňují její rozšíření v krajině (Kapitola 4).



**Obr. 1.** Předpokládané vztahy mezi invazivností a faktory, které byly zkoumány v disertační práci. Indexy odkazují na kapitoly, kde byly příslušné faktory zkoumány (1 = Kapitola 1, atd.)

## 2 Cíle práce

Hlavními cíli práce bylo určit vlastnosti přispívající k invazivnosti u vybraných druhů netýkavek (Kapitola 1), nalézt důkazy pro rozdělení nik a kompetiční interakci u jednoho domácího a dvou invazních druhů netýkavek, které koexistují v přírodě (Kapitola 2), a kvantifikovat kompetici těchto druhů v pokusné zahradě za různých podmínek prostředí, hustot rostlin a různých fází životního cyklu (Kapitola 3). U nejvíce invazního zástupce, netýkavky žláznaté, bylo cílem zachytit časoprostorové trendy a možný budoucí vývoj dynamiky populací podél řek a jejich šíření dál mimo říční koridory (Kapitola 4).

### 3 Materiál a metodika

Vlastnosti vybraných 10 druhů netýkavek, které mají vliv na fitness a mohly by podporovat zdomácnění a invazi druhu, byly měřeny v pokusné zahradě a růstových komorách. Cílem bylo zachytit vlastnosti rostlin během jejich celého životního cyklu, tj. vlastnosti semen, semenáčů a dospělců. Byly měřeny následující vlastnosti: hmotnost semen, čas mezi vysetím semen a klíčením, míra klíčení v laboratoři a v pokusné zahradě, rychlost růstu semenáčů, celková biomasa semenáčů, poměr biomasy kořenů a nadzemních orgánů u semenáčů, nadzemní biomasa dospělců, výška a plodnost. Invazní úspěch netýkavek byl vyjádřen dvěma proměnnými: (i) invazní status v Evropě (z databáze DAISIE 2017) byl kvantifikován jako nejčastější status v zemích, kde byl druh zaznamenán, a (ii) celosvětový počet temperátních regionů ve kterých druh zdomácněl (z databáze GloNAF; Pyšek et al. 2017). Navíc byla odhadnuta frekvence pěstování (proxy pro přísun diaspor) druhu na třístupňové škále (nepěstován, zřídka, často) podle informací o pěstování v minulosti, dostupnosti semen na internetu a zastoupení druhu ve výměnném programu semen (Index seminum) botanických zahrad (Kapitola 1).

Rozdělení nik, koexistence a kompetice mezi dvěma invazními (netýkavka žláznatá a malokvětá) a domácím (netýkavka nedůtklivá) druhem bylo studováno na 84 plochách o rozměrech  $1 \times 1$  m na pěti lokalitách v České republice. Lokality byly vybrány tak, aby se na nich vyskytovaly všechny tři výše jmenované druhy, a bylo možné vytyčit všechny kombinace jejich prezence a absence. Plochy byly sledovány po dobu 4 let a byly na nich měřeny tyto proměnné: počet jedinců netýkavek, pokryvnost všech cévnatých rostlin (včetně netýkavek), pokryvnost holé půdy, půdní vlhkost, korunový zápoj, obsah celkového půdního uhlíku a dusíku a sklon. Z druhových dat každé plochy byly následně vypočítány Ellenbergovy indikační hodnoty (EIV), které byly dále použity jako zástupná data pro další proměnné prostředí (Kapitola 2).

Kompetice mezi stejnými druhy jako v Kapitole 2 byla detailně změněna v pokusné zahradě za účelem ověřit a rozšířit výsledky získané v přírodě. Pokus byl založen jako plně faktoriální, semena jednoho nebo dvou druhů byla



vyseta do pětilitrových květináčů tak, aby byly dosaženy dvě hustoty semenáčů (vysoká a nízká), které odpovídaly rozmezí hustot pozorovaných v přírodě. V rámci každé hustoty byly založeny tři poměry kompetitorů; vysoký (1 : 5), střední (1 : 1) a nízký (5 : 1). Toto uspořádání celkem poskytlo 24 kombinací druh/hustota/poměr kompetitorů, které byly zopakovány ve čtyřech kombinacích dostupnosti světla a vody. Celý experiment tvořilo celkem 960 květináčů (4 kombinace prostředí × 24 kombinací druh/hustota/poměr kompetitorů × 10 opakování). Rostliny byly počítány a měřeny od vyklíčení semenáčů jednou za tři týdny a byly sklizeny v červenci. Pro každý květináč byla získána data o průměrné výšce rostlin, počtu jedinců, celkové nadzemní biomase a počtu tobolek každého druhu netýkavky (Kapitola 3).

Rozšíření a abundance netýkavky žláznaté bylo mapováno na více než 1200 plochách podél čtyř řek v ČR a jejich přítoků. Jedinci a skupiny rostlin byly mapovány pomocí GPS přístrojů. Celkový počet jedinců netýkavky žláznaté v každé ploše byl vypočítán jako součin rozlohy invadované plochy a odhadnuté hustoty netýkavek, kterou jsme definovali na třístupňové škále (roztroušená, hojná, dominantní). Byla určena vzdálenost ploch od břehu řeky, výška nad hladinou řeky, stupeň disturbance, režim záplav a invadovaný habitat. Z databáze DIBAVOD (DIBAVOD 2016) byla získána data o záplavovém režimu (Kapitola 4).

## 4 Výsledky a diskuse

Dvě proxy invazivnosti, celosvětový počet temperátních regionů ve kterých druh zdomácněl a invazní status druhu v Evropě, měly různý vztah k vlastnostem druhů. To bylo způsobeno jejich rozdílnou povahou: první (GloNAF) je kvantitativní proměnná, která ukazuje schopnost druhu se šířit, zatímco druhá (DAISIE) je kvalitativní proměnná a odráží schopnost druhu zdomácnět alespoň v části Evropy. Frekvence pěstování byla silnějším prediktorem zdomácnění, než biologické vlastnosti. Celosvětový počet temperátních regionů ve kterých druh

zdomácněl, byl silně pozitivně korelován s frekvencí pěstování. Není bez zajímavosti, že všechny nepůvodní druhy, které byly pěstovány v pokusné zahradě, dokončily své životní cykly. To ukazuje, že jejich výskyt není blokován podmínkami prostředí, ale spíše přisunem diaspor. Další druhy netýkavek se tak mohou stát zdomácnělými, pokud budou častěji pěstovány. Dobrá dostupnost semen na internetu a jednoduchá kultivace spolu s rostoucí popularitou okrasných netýkavek předurčuje mnoho dalších druhů jako potenciální invazní rostliny budoucnosti (Kapitola 1).

Tři netýkavky koexistují v přírodě a kompetují, nicméně jejich niky nejsou shodné. Nejdůležitějšími faktory podmiňujícími výskyt netýkavek byly půdní vlhkost a světlo. Domácí netýkavce nedůtklivé se nejlépe dařilo na vlhkých a stinných místech, zatímco na více slunných stanovištích byla vylučována kompetičně silnější netýkavkou žláznatou. Výsledky naznačují, že oblast koexistence všech tří druhů je poměrně malá kvůli odlišným mikrostanovištním nárokům (Shmida and Ellner 1984). Populace tří druhů budou v přírodě tvořit spíše oddělené než vzájemně smíšené populace, se zónami překryvu závislými na meziroční variabilitě místních podmínek prostředí. Domácí netýkavka nedůtklivá bude kompetičně vylučována ze slunnější a sušší části své niky v místech, kde se vyskytuje s netýkavkou žláznatou. Druhý invazní druh, netýkavka malokvětá je kompetičně slabší a proto bude mít omezený vliv na populační dynamiku domácího druhu (Kapitola 2).

V manipulovaném experimentu v pokusné zahradě jsme měřili celkem tři různé výstupy kompetice: dokončení životního cyklu, celkovou performanci (biomasy a plodnost) a vývoj průměrné výšky rostlin v čase. Podmínky prostředí byly důležité především pro dokončení životního cyklu, zatímco biomasa, plodnost a výška byly ovlivněné kompeticí. Kompetice mezi kongenery tedy pravděpodobně ovlivňuje jejich performanci, což má následně vliv na to, zda nepůvodní druhy invadují, či nikoliv (viz Pyšek and Richardson 2007). U netýkavek podmínky prostředí eliminují jedince v časných životních fázích, zatímco po uchycení rostlin už rozhoduje kompetice. Vliv prostředí na dokončení životního cyklu v pokusné zahradě byl ve shodě s výsledky z přírody (Kapitola 2). Domácí druh přežíval lépe při vysoké půdní vlhkosti, invazní netýkavce malokvětá a žláznatá se dařilo lépe v hlubším stínu. U domácího druhu dokončil životní cyklus větší

podíl jedinců než u invazních druhů, což ukazuje, že je lépe přizpůsobena životu v místních podmínkách (Alexander et al. 2011). Biomasa a plodnost byly více ovlivněny kompeticí; invazní netýkavka žláznatá byla kompetičně nejsilnější bez ohledu na kompetitora a podmínky prostředí. Původní druh byl kompetičně silnější než druhý invazní druh netýkavka malokvětá (Kapitola 3).

Povodně měly pozitivní vliv na velikost populací netýkavky žláznaté, které byly dvakrát tak velké v zaplavovaných územích než nezaplavovaných, bez ohledu na jejich vzdálenost od břehu a výšku nad hladinou řeky. Povodně pozitivně ovlivňují populace netýkavky žláznaté třemi způsoby: šíří semena (Gurnell et al. 2008), narušují původní vegetaci a přináší živiny (Planty-Tabachi et al. 1996). Zásadní je zřejmě vliv disturbancí, protože druh se vyskytuje i v suchších stanovištích, které jsou ale narušovány. Netýkavka žláznatá se šíří dále od říčních břehů podél přítoků, což je v souladu s jejími stanovištními požadavky (Beerling and Perrins 1993). Voda sice šíří semena jen po proudu, ale pobřežní habitaty poskytují ideální podmínky pro uchycení, růst a následné postupné šíření proti proudu díky dobrému zásobení vodou, stínění pobřežními dřevinami a nově vytvořenými stanovišti s holou půdou (Pyšek and Prach 1993). Propojenost povodí zcela jistě přispěla k persistenci druhu, který má pouze krátkodobě přetrvávající semennou banku (Perglová et al. 2009). To silně podporují data Malíkové (2003), která našla vysokou persistenci populací podél vodních toků (94%), ale velmi nízkou v jiných lokalitách (9%). To je v souladu s našimi výsledky, které ukazují, že populace netýkavky žláznaté mimo vodní toky jsou menší a často se nachází v dočasných habitatech, např. na skládkách půdy, pasekách, ruderalních místech, která obvykle zaniknou v průběhu sukcese (Kapitola 4).

## 5 Závěr

Srovnání kongenerů se ukázalo jako užitečný nástroj, pomocí kterého je možné přesněji popsat rozdíly mezi úspěšnými invazními druhy a druhy, které neinvadují, protože variabilita ve vlastnostech je menší díky sdílené evoluční minulosti

druhů. Kapitoly prezentované v této disertační práci jako celek naznačují, že můžeme očekávat další invaze v rodě netýkavka, především díky jejich popularitě a častému pěstování. Tento pohled podporuje i historická zkušenost s invazí netýkavky žláznaté, která byla v minulosti často pěstována a dokonce úmyslně šířena do přírody včelaři. Nicméně i nenápadná netýkavka malokvětá, malá rostlina, která se rozšířila bez pomoci člověka, je v současnosti nejčastější invazní netýkavkou střední Evropy. Mechanismus šíření netýkavky malokvěté není stále zcela objasněn, ale musí být velmi účinný, protože druh se vyskytuje i ve velmi odlehklých a izolovaných lesích.

V nedávné minulosti bylo v Evropě zaznamenáno zplanění nového nepůvodního druhu *Impatiens edgeworthii*, který se začíná šířit v Německu. Tento druh se vyskytuje pouze lokálně a může být eradikován, než se více rozšíří. Některé další invazní druhy netýkavek se v současnosti šíří v sekundárních areálech svého výskytu – jsou to netýkavka Balfourova, žláznatá a malokvětá. Tyto tři druhy, které jsou v současnosti hojné v Evropě, se budou pravděpodobně šířit v temperátu po celém světě. Tento proces již nejspíš probíhá v Severní Americe, kde se všechny tři invazní druhy vyskytují, zatím ale ne tak masově jako v Evropě. V Severní Americe se vyskytuje několik domácích druhů netýkavek, s podobnými ekologickými nároky jako mají výše jmenované invazní druhy, tudíž je existence vhodných habitatů a shody klimatu zajištěna.

Vlastnosti časných vývojových fází byly zásadní pro invazní úspěch druhů, protože právě na nich závisí uchycení jednoletých populací netýkavek. Niky jednoho domácího a dvou invazních kongenerických druhů se částečně překrývaly. Domácí netýkavka nedůtklivá je kompetičně vylučována invazní netýkavkou žláznatou ze sdílené části niky, zatímco kompetičně slabší netýkavka malokvětá na ni má omezený vliv. Netýkavka malokvětá je příkladem druhu s rozporem mezi relativně malým vlivem a velkým invadovaným územím, nicméně studie zabývající se jejím vlivem na domácí druhy jsou často nejednotné a je lepší držet se zásady předběžné opatrnosti. Netýkavka žláznatá a malokvětá jsou velmi úspěšné invazní rostliny, které se velmi podobají v některých vlastnostech, jako je vysoké klíčení semen, velká fenotypová plasticita a rychlé šíření. Tyto dvě invazní jednoletky, ačkoliv náleží do stejného rodu, se nápadně liší v životních strategiích, které zapříčinily jejich masovou invazi. To poukazuje na

to, že každá invazní událost je svým způsobem jedinečná a širší zobecnění je možné jen do určité míry.

Netýkavka malokvětá je schopná růst v suchých a stinných místech, kde kompetice domácích druhů je nízká. Ve střední Evropě se obecně vyskytuje velmi málo druhů, které jsou schopny tolerovat vysoký zástin. Žádný z nich není jednoletka tvořící rozsáhlé monokulturní porosty, tudíž se zdá, že netýkavka malokvětá využívá prázdnou niku, která není využita jiným druhem. Podobně více světlomilná netýkavka žláznatá potřebuje pro své uchycení stanoviště s minimální kompeticí, ideálně holou půdu uvolněnou narušením vegetace. Ovšem po uchycení je to druh vysoce kompetitivní, charakterizovaný synchronizovaným klíčením brzy zjara, rychlým růstem a především velkou výškou. Její populace se vyskytují hlavně podél vodotečí, především v zaplavovaných místech. To je v souladu s tím, že invaze druhů často začínají v pobřežních habitatech. Jedním z důvodů dominance netýkavky žláznaté podél řek je příznivý vliv povodní, které šíří dálkově semena po proudu i mimo říční koridor, tvoří narušená místa vhodná pro uchycení rostlin a přináší živiny, které jsou nutné pro udržení vysoké fitness. Populace netýkavky žláznaté dále od břehů jsou proto menší, nespojitě a jsou většinou jen efemerní díky stochasticitě prostředí a sukcesi vytrvalých druhů.



Charles University, Faculty of Science, Department of Ecology

Doctoral study programme: Ecology

&

Department of Invasion Ecology, Institute of Botany CAS

Summary of the Doctoral thesis



**Jan Čuda**

**Factors associated with invasiveness in the genus *Impatiens*:  
interaction of species traits, competition and environment**

Ph.D. Thesis

Supervisor: prof. RNDr. Petr Pyšek, CSc.

Consultant: RNDr. Hana Skálová, CSc.

Prague 2017

## Abstract

The aim of this thesis was to identify factors that contribute to invasiveness of species in the genus *Impatiens*. This genus is horticulturally attractive and includes several species that are known to have naturalized outside their native ranges, while others did not escape, in spite of being frequently cultivated. When looking for traits associated with invasiveness, it is useful to focus on congeneric species. Their traits and dispersal modes are less influenced by phylogeny, than when comparing unrelated species or even complete floras. This helps to account for traits that favour invasive species over native ones and thus identify potential invaders more precisely. A superior invader performance is attributed to a competitive advantage over native species that can lead in extreme case to competitive exclusion of the latter. Invasive and native species compete only if their niches overlap and the strength of competition depends on niche similarity. Importantly, invasive species are considered to be able to maintain their high competitiveness over a wide range of environmental conditions, while native ones often have narrower environmental optima. Lastly, competitive outcome can vary over life stages and depends on the degree of species dominance, which is rarely taken into account. Spread and resulting distribution of invaders is further affected by distributional and environmental constraints in the secondary range. As a result, many invasive species have naturalized in riparian habitats, characterised by patchy environment with range of microhabitats, reduced competition in disturbed sites and easy propagule transport.

The aims of my PhD. thesis were

- to identify traits associated with invasiveness and assess the role of planting frequency within selected *Impatiens* species
- search for microsite differentiation in one native and two invasive *Impatiens* species that coexist in the field
- investigate competition of these species under manipulated environmental conditions, varying plant densities and different life stages in an experimental garden;



- determine factors that affect distribution and abundance of *Impatiens glandulifera* along river corridors.

The results can be summarized as follows: (i) juvenile traits, namely heavy seed, fast seedling growth, and germination postponed to the period of more favourable conditions were more strongly associated with invasiveness than adult traits, such as fecundity and final biomass; (ii) frequently planted species naturalized more easily; (iii) niches of invasive and native species partially overlapped; (iv) in mixed stands, abundances of all species were negatively related to those of the other congeners, and the coexistence in one locality is possible due to different microhabitat use; (v) competitive interactions had stronger effects on plant fitness than had environmental settings; (vi) the most invasive representative, *Impatiens glandulifera*, was competitively superior across all experimental conditions and its dominance increased over time, while the native *I. noli-tangere* is being outcompeted from shared part of its niche; (vii) the largest populations of *I. glandulifera* were located in flooded patches in the vicinity of the rivers, specifically flooded patches had twice as many individuals as those that were not flooded; (viii) populations in tributaries were twice as far from the main river than those not associated with tributaries.

Based on these results I conclude that more *Impatiens* species might invade in the future if their planting becomes more widespread. Juvenile traits are of crucial importance, because establishment determines the success of these mostly annual aliens. Niche width and species performance shape the pattern of coexistence among native and invasive species. Native *I. noli-tangere* will be restricted to wet and shady parts of the niche, while competitively superior *I. glandulifera* will reduce these native populations when growing together in mixed stands. The other very successful invasive species, *I. parviflora*, is competitively inferior and has negligible impact on the native species. In terms of landscape dynamics, flooding accounts for the dominance of *I. glandulifera* along rivers due to spreading the seed, disturbing native vegetation and increasing the nutrient availability.

## 1 Introduction

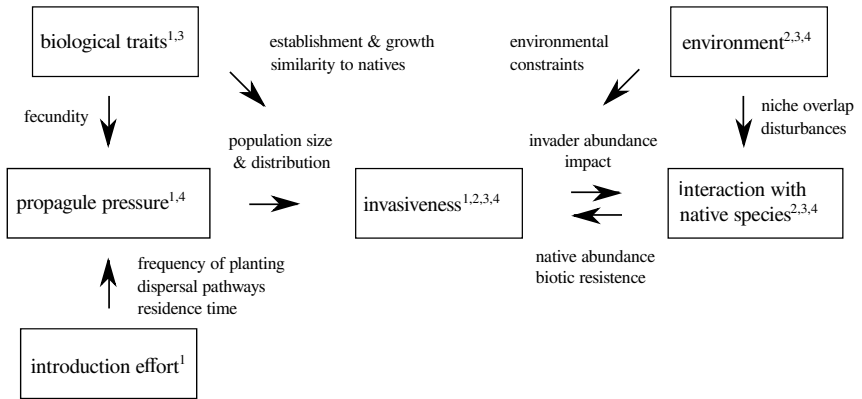
The question, why some alien (syn. exotic, non-native, non-indigenous) species are more successful than the others still remains in the centre of interest of invasion ecology. The success of species as invaders has been traditionally attributed to their biological and ecological traits, such as fast growth, great biomass, long-distance dispersal, fecundity, etc. (Pyšek and Richardson 2007). It is known that invasiveness is not equally distributed across individual phylogenetic lineages, e.g. that there are many invaders in Poaceae and Fabaceae, but only a few in Orchidaceae family (Daehler 1998). Importantly, Moravcová et al. (2010) found that there is a big variance within the phylogenetic groups and that most variation in invasiveness is linked to variation among species within genera. Therefore predictions of invasiveness should be done at lower phylogenetic levels, optimally within a genus (Pyšek et al. 2014).

Invasiveness is determined not only by the traits alone, the traits act in concert with dispersal pathways (Carlton 1996). The number of individuals released into a region to which they are not native is called propagule pressure (Lockwood et al. 2005) or introduction effort (Blackburn and Duncan 2001).

A high competitiveness of invasive species is well documented (van Kleunen et al. 2010); in general invasive species are believed to be more competitive than natives (Vilà et al. 2011) but the outcome of the competition varies depending on external factors (Daehler 2003). The superiority of invasive species is not universal, but depends on environmental set up and changes of species fitness along environmental gradients – typically water availability, shading and nutrient supply (Skálová et al. 2013). Competitiveness of an alien species is important when it spreads from human-altered landscapes, where the naturalization process usually starts (Richardson et al. 2000). Alien populations spread typically along roads, railways and rivers that act as transport vectors and also provide suitable sites for establishment due to disturbances in their vicinity (Mack 2003). Riparian sites, one of the most invaded habitats worldwide (Richardson et al. 2007), are most suitable for alien species' naturalization.

To provide further insights into a complex process of plant invasion, this thesis aims to integrate diverse factors that contribute to invasiveness in selected species of the genus *Impatiens* from the Balsaminaceae family (Fig. 1). In the presented papers, multiple factors that are known to affect invasiveness were studied, such as biological traits, propagule pressure, residence time, environmental constraints and competition with native species. The genus *Impatiens* was chosen as a suitable study system, because it includes both successful invaders and species that do not invade. The congeneric approach enabled to compare the traits of species unbiased by different phylogeny, therefore we could identify potential invasive species from this genus more precisely. *Impatiens* belongs to one of the largest genera of the flowering plants with ~1000 species (Yu et al. 2016). *Impatiens balsamina* has been cultivated for ~4000 years in India, but other species have been grown approximately for last 150 years (Grey-Wilson 1983). Planting of several species in the 19<sup>th</sup> century resulted in several worldwide invasions. *Impatiens glandulifera*, native in Himalaya, is naturalized in Europe, North America, Russia, and New Zealand (Beerling and Perrins 1993), its occurrence has been recently documented in South America, Colombia (GBIF 2017). *Impatiens parviflora*, native to central Asia, is naturalized in Europe, North America, East Asia (Matthews 2008). *Impatiens balfourii*, native in Himalayas, is naturalized in Europe, North America, Japan, and Australia (Adamowski 2009). Two more thermophilous species, *I. balsamina*, native to India and *I. waleriana*, native to east Africa, are naturalized in tropics and subtropics all around the world, but were found in some warmer temperate regions as well (Adamowski 2008).

We used 10 *Impatiens* species: *I. balfourii* Hook. f., *I. balsamina* L., *I. capensis* Meerb., *I. edgeworthii* Hook. f., *I. flemingii* Hook. f., *I. glandulifera* Royle, *I. noli-tangere* L., *I. parviflora* DC., *I. scabrida* DC. and *I. walleriana* Hook. f. to search for traits associated with invasiveness (Study 1), three of them that occur in the Czech Republic (*I. glandulifera*, *I. noli-tangere*, *I. parviflora*) to explore niche partitioning and coexistence in the field (Study 2) and competition in the experimental garden in detail (Study 3). The most prominent invader, *I. glandulifera*, was used to analyse its distributional pattern across the landscape (Study 4).



**Fig. 1.** Assumed relationships between invasiveness and factors that were investigated in the Ph.D. thesis. Superscripts denotes studies, where particular factors were investigated (1 = Study 1, etc.).

## 2 Aims of the study

The broad aims of my dissertation were to identify traits associated with invasiveness of selected *Impatiens* species (Study 1), find evidence for niche differentiation and competitive interactions in one native and two invasive *Impatiens* species that coexist in the field (Study 2), and quantify the competition of these three species under manipulated environmental conditions, varying plant densities and different life stages in an experimental garden (Study 3). Finally, to capture the spatio-temporal trends in the dynamics of the most invasive of the studied species, *Impatiens glandulifera*, and infer about possible future avenues of its invasion, I aimed at determining factors that affect its distribution and abundance along river corridors and spread beyond (Study 4).

### 3 Material and methods

In Study 1 traits of 10 selected species, which are supposed to be beneficial to plant fitness and potentially related to ability to naturalize or invade, were measured directly in an experimental garden and climatic chambers. The aim was to capture the species performance over the whole life cycle, i.e. seed, seedling and adult traits. The following traits were measured: seed mass; time since seed sowing to germination; seed germination in laboratory; seedling emergence in the experimental garden; seedling growth rate; total seedling biomass; seedling root/total biomass ratio; adult aboveground biomass; height and fecundity. Invasion success of *Impatiens* species was characterized by two variables: (i) invasion status in Europe (from DAISIE 2017), taken as the prevailing stage of the invasion process reached in countries where the species was recorded and (ii) the number of global temperate regions in which the species is known to occur as naturalized (from the GloNAF database; Pyšek et al. 2017). Finally, the frequency of planting was estimated on a rough scale (none, rare, common) based on the knowledge of cultivation of the given species in the past, seed availability on internet and availability on botanical gardens seed lists to quantify the propagule pressure.

In Study 2 niche differentiation, coexistence and competition between two invasive (*I. glandulifera* and *I. parviflora*) and native (*I. noli-tangere*) species was studied in 84 permanent plots 1 × 1 m in size, distributed in five localities in the Czech Republic. Localities were chosen to harbour mixed populations of the three species to cover all factorial combinations of the species' presence and absence. The plots were sampled for four years and the following parameters were measured: number of all *Impatiens* individuals; cover of all vascular plant species (including *Impatiens*); bare soil cover; soil moisture; tree canopy cover; total soil carbon and nitrogen content; slope. From species data obtained in the plots (with the *Impatiens* species excluded) mean Ellenberg indicator values (EIV) were calculated, which were further used as surrogates for actual field measurements.

In Study 3 competition between the same species as in Study 2 was measured in detail in an experimental garden to verify and extend the results obtained in the field. The experiment was designed as a full factorial one: seeds of one or two species were sown in 5-liter pots to achieve two different total densities of seedlings (high and low) that correspond to the range of densities typically observed in the field. Within each total density level, three ratios of target plants to competitor plants, high (1 : 5), medium (1 : 1) and low (5 : 1) were established. This resulted into 24 species/density/competition combinations, that were replicated under four combinations of water and light (both low and high) supply. In total, the experiment consisted of 960 pots (4 environmental treatments × 24 species-density-competition combinations × 10 replicates). Plants were counted and measured since the seedling emergence in 3 weeks intervals, and were harvested in July. For each pot, data were obtained on mean species height; number of individuals; total aboveground biomass; and number of capsules of each species.

In Study 4 distribution and abundance of *Impatiens glandulifera* was mapped in more than 1200 patches along four rivers and their tributaries. Both individual plants and discrete populations were mapped by a GPS device by systematically walking along the rivers. Total number of *I. glandulifera* individuals in each patch was calculated as a product of patch area and plant density that was scored on a three-grade scale (scattered, common, dominant). The patches were further characterized in terms of the distance from the riverbank; height above the river surface; degree of soil disturbance; flooding regime; and habitat type. Data about flooding were extracted from the DIBAVOD database (DIBAVOD 2016).

## 4 Results and discussions

Two proxies representing species invasiveness, the number of naturalized temperate regions globally and invasive status of species in Europe reflected different relationship to species traits. This was caused by the nature of both measures: the number of naturalized regions worldwide (GloNAF, Pyšek et al. 2017) is a quantitative measure that represents a species' ability to become widespread,

while invasion status in Europe (DAISIE 2017) is a qualitative variable that shows its ability to naturalize in at least some regions within this continent. The frequency of planting was a stronger predictor of naturalization than the biological traits. The number of temperate regions in the world where a species have naturalized was strongly positively correlated with the frequency of its planting. Further, all alien species planted in experimental garden completed their life cycle, which suggests that they have potential to survive under local environmental conditions. This shows that more species could become naturalized if they were planted more commonly. Easy seed shipping and cultivation together with increasing popularity of *Impatiens* as ornamental plants suggest that many species of this genus represent potential invaders (Study 1).

Three *Impatiens* species co-occur in the field and compete, nevertheless, there was a marked microsite differentiation among them. Soil moisture and shading were the most important factors that influenced their occurrence. Native *I. noli-tangere* performed best in moist and shaded conditions, while in more open stands it was displaced by the competitively stronger *I. glandulifera*. Our results imply that the area of coexistence of all three species is rather limited because of the microsite differentiation (Shmida and Ellner 1984). In the field, the populations of the three species will form rather separate than mixed populations with mixture zone dependent on year-to-year variation of local conditions. As a result, the native *I. noli-tangere* will be competitively displaced from less shaded and drier parts of its niche when competing with *I. glandulifera*. The second invasive species, *I. parviflora*, is not competitively stronger than the native congener thus obviously will have a limited impact on its population dynamics (Study 2).

Three different outcomes of competition were measured in the manipulated experiment in the common garden: life cycle completion, performance (biomass and fecundity) and temporal variation in height. Environment was more important for life-cycle completion, while species fitness expressed as species biomass, fecundity and temporal variation in height was more strongly influenced by competition. This suggests that competition among congeneric species affects their performance, which can be further translated into invasion success (see Pyšek and Richardson 2007 for review). In *Impatiens*, environment works

as a filter in early life stages; while after the populations are established competition comes into play. The effects of environment on life-cycle completion observed in the common garden were consistent with results from the field (Study 2). The native *I. noli-tangere* performed and survived better under sufficient moisture, *I. parviflora* and *I. glandulifera* in a deeper shade. The native species completed its life cycle more successfully than the invaders, which indicates that it is better equipped to cope with local conditions than the invasive species (Alexander et al. 2011). The biomass and fecundity were more influenced by competition; invasive *I. glandulifera* was competitively strongest regardless of competitors and environmental conditions. The native congener, *I. noli-tangere* was competitively intermediate and *I. parviflora* was inferior (Study 3).

Flooding has a positive effect on the size of *I. glandulifera* populations; there were twice as many individuals in flooded plots than in non-flooded, regardless of distance from riverbank and elevation above river surface. The flood combines three important positive effects on populations of *I. glandulifera* that act by spreading seed (Gurnell et al. 2008), disturbing native vegetation, and supplying nutrients (Planty-Tabachi et al. 1996). The role of disturbances seems to be pivotal, because the species was found to grow in drier, but disturbed habitats. *Impatiens glandulifera* spreads further from riverbanks in tributaries, which is in agreement with its habitat requirements (Beerling and Perrins 1993). Water spreads seed only downstream, but riparian habitats provide ideal conditions for growth and establishment and gradual spread upstream, because of stable water supply, shading by riparian trees and newly created stands with bare soil (Pyšek and Prach 1993). The connectivity of watersheds surely contributed to the persistence of this annual species with short-term seed bank (Perglová et al. 2009). This is strongly supported by data of Malíková (2003), who found very high persistence of populations along watercourses (94%), but poor in other localities (9%). Our results support this view, we found non-riparian populations to be less abundant and often located in transient habitats, such as soil heaps, clearings and ruderal places that will change due to succession (Study 4).



## 5 Conclusions

Congeneric comparison proved to be a useful tool for more precise description of differences between successful invaders and species that do not invade, because of smaller variation in traits caused by shared evolutionary history. One signal from the set of studies presented in this thesis is that we can expect further invasions in the genus *Impatiens*, fuelled by its horticultural popularity and frequent planting. This belief is supported by a historical experience with common cultivation and intentional spread into the wild that contributed to the invasion of *I. glandulifera* in the past. Nevertheless, the inconspicuous *I. parviflora*, a small-statured species that spread without human help, became the most common invasive *Impatiens* species in the central Europe. The mechanism of spread of *I. parviflora* is still not fully understood, but has to be rather effective as this species is commonly found in remote and isolated woodlands.

However, there is an evidence of some newly naturalized species, such as *I. edgeworthii*, starting to spread in Germany. This species is only locally common and still could be eradicated before it becomes more widespread. Moreover, I suggest that some species that are already invasive are extending their secondary ranges and becoming more abundant – *I. balfourii*, *I. glandulifera* and *I. parviflora*. These three species, currently widespread in Europe, will probably become more common in the temperate zone all around the globe. This is likely to happen in North America, where all three of them already occur, but their distribution is still somewhat limited. The existence of suitable habitats and climatic match is guaranteed as native *Impatiens* species occur in North America, similarly as in Europe.

Juvenile traits were crucial for invasion success that is largely driven by population establishment and early phase of development of these annual plant species. Three congeneric species, one native and two invasive, that are common in temperate Europe, partly overlap in their niches. Native *I. noli-tangere* is being competitively excluded from part of its niche by competitively stronger *I. glandulifera*, while competitively inferior *I. parviflora* has limited impact. *Im-*

*impatiens parviflora* is an example of species with discrepancy between its relatively minor impact and extensive area invaded, nevertheless studies that account for its impacts are contradictory and it is better to adopt the precautionary principle. *Impatiens glandulifera* and *I. parviflora* are very successful invasive species that are characterised by the same suite of traits: high seed germination rate, big phenotypic plasticity, and fast dispersal. These two invasive annuals, although belonging to the same genus, differ markedly in their life strategies that resulted in their recent massive invasion. This points to that every invasion event is unique and broader generalisations are applicable only to some extent.

*Impatiens parviflora* is able to grow in dry shady sites with low competition from native herb species. There is a limited number of species of shady understories in central Europe. None of them is an annual species forming monocultures, thus it seems that *I. parviflora* took an advantage of occupying an empty niche. Similarly, more light-demanding *I. glandulifera* requires bare soil to establish, therefore it grows in disturbed sites. However, after establishment it is highly competitive, with synchronous germination early in the season, fast growth and tall stature in particular. Populations are mainly located along watercourses with strong affinity to flooded sites. This is consistent with general pattern that invasions often start in riparian habitats. The reason is that flood spread seeds over long distance downstream and out of the river corridor, create gaps for establishment and bring nutrients that are needed to maintain high propagule pressure. Populations further from the rivers were smaller, unconnected and seem to be transient due to environmental stochasticity or succession of perennial species.

## Použitá literatura/References

- Adamowski W (2008) Balsams on the offensive: the role of planting in the invasion of *Impatiens* species. In: Tokarska-Guzik B, Brock JH, Brundu G, Child L, Daehler CC & Pyšek P (eds). Plant invasions: human perception, ecological impacts and management. Leiden: Backhuys Publishers, 57–70.
- Adamowski W (2009) *Impatiens balfourii* as an emerging invader in Europe. In: Pyšek P & Pergl J (eds). Biological invasions: towards a synthesis. Neobiota 8: 183–194.
- Alexander JM, Kueffer C, Daehler CC, Edwards PJ, Pauchard A, Seipel T & MIREN Consortium (2011) Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 108: 656–661.
- Beerling DJ & Perrins JM (1993) *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.). *Journal of Ecology* 81: 367–382.
- Blackburn TM & Duncan RP (2001) Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* 414: 195–197.
- Carlton JT (1996) Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* 78: 97–106.
- Daehler CC (1998) The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation* 84: 167–180.
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 183–211.
- DAISIE (2017) Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. Available from: <http://www.europe-aliens.org/>.
- DIBAVOD (2016) Digital database of water management data. Available from: <http://www.dibavod.cz>.

- Global Biodiversity Information Facility (GBIF) (2017) Available from: <http://www.gbif.org/>.
- Grey-Wilson C (1983) A survey of the genus *Impatiens* in cultivation. *Plantsman* 5: 86–102.
- Gurnell A, Thompson K, Goodson J & Moggridge H (2008) Propagule deposition along river margins: linking hydrology and ecology. *Journal of Ecology* 96: 553–565.
- Lockwood JL, Cassey P & Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223–228.
- Mack RN (2003) Global plant dispersal, naturalization, and invasion: pathways, modes, and circumstances. In: Ruiz GM & Carlton JT (eds). *Invasive species: vectors and management strategies*. Washington: Island Press, 3–30.
- Malíková L (2003) Šíření a perzistence druhu *Impatiens glandulifera* Royle. Diplomová práce, Jihočeská universita v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Matthews J, Beringen R, Boer E, Duistermaat H, Odé B, van Valkenburg JLCH, van der Velde G & Leuven RSEW (2015) Risks and management of non-native *Impatiens* species in the Netherlands. Utrecht: Netherlands food and consumer product safety authority.
- Moravcová L, Pyšek P, Jarošík V, Havlíčková V & Zákavský P (2010) Reproductive characteristics of neophytes in the Czech Republic: traits of invasive and non-invasive species. *Preslia* 82: 365–390.
- 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.
- Planty-Tabacchi AM, Tabacchi E, Naiman RJ, Deferrari C & Decamps H (1996) Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology* 10: 598–607.
- Pyšek P, Jarošík V, Pergl J, Moravcová L, Chytrý M & Kühn I (2014) Temperate trees and shrubs as global invaders: the relationship between invasiveness and native distribution depends on biological traits. *Biological invasions* 16: 577–589.
- Pyšek P, Pergl J, Essl F, Lenzner B, Dawson W, Kreft H, Weigelt P, Winter M, Kartesz J, Nishino M, Antonova LA, Barcelona JF, Cabezas FJ, Cárdenas D, Cárdenas-Toro J, Castaño N, Chacón E, Chatelain C, Dullinger S, Ebel AL, Figueiredo E, Fuentes N, Genovesi P, Groom QJ, Henderson L, Inderjit, Kupriyanov A, Masciadri S, Maurel N, Meerman J, Morozova O, Moser D, Nickrent D, Nowak PM, Pagad S, Patzelt A, Pelsner PB, Schulze M, Seebens H, Shu W, Thomas J, Velazos

- M, Weber E, Wieringa JJ, Baptiste MP & van Kleunen M (2017) Naturalized and invasive flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. *Preslia* 89: 203–274.
- Pyšek P & Prach K (1993) Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. In: de Waal LC, Child LE, Wade PM & Brock JH (eds). *Ecosystem Management*. New York: Springer, 254–263.
- Pyšek P & Richardson DM (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W (ed.). *Biological invasions, Ecological Studies* 193. Berlin & Heidelberg: Springer-Verlag, 97–126.
- Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, Pyšek P & Hobbs RJ (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13: 126–139.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD & West CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.
- Shmida A & Ellner S (1984) Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29–55.
- 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: e62842.
- van Kleunen M, Weber E & Fischer M (2010) A meta - analysis of trait differences between invasive and non - invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235–245.
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y & Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708.
- Yu SX, Janssens SB, Zhu XY, Lidén M, Gao TG & Wang W (2016) Phylogeny of *Impatiens* (Balsaminaceae): integrating molecular and morphological evidence into a new classification. *Cladistics* 32: 179–197.

## Životopis

Jan Čuda

narozen 18. dubna 1985 v Opočně

### *Vzdělání a zaměstnání*

- |           |  |
|-----------|--|
| od 2010   | zaměstnán v Botanickém Ústavu AV ČR, Průhonice   |
| od 2010   | doktorské studium na Katedře ekologie Univerzity Karlovy v Praze a Botanickém Ústavě AV ČR |
| 2008–2011 | magisterské studium na Katedře botaniky Univerzity Karlovy v Praze                         |
| 2008–2010 | magisterské studium v Ústavu pro životní prostředí Univerzity Karlovy v Praze              |
| 2005–2008 | bakalářské studium v Ústavu pro životní prostředí Univerzity Karlovy v Praze               |
| 1997–2005 | Gymnázium Dobruška   |

### *Účast na projektech*

- |           |  |
|-----------|--|
| 2014–2018 | Centrum analýzy a syntézy rostlinné diverzity (PLADIAS)  |
| 2014–2016 | Role celogenomových procesů, ekologie a geografie v rostlinných invazích: globální populační studie rodu <i>Phragmites</i> |
| 2012–2017 | Biologické charakteristiky a udržitelný management <i>Ambrosia artemisiifolia</i> v Evropě                                 |

## Curriculum vitae

Jan Čuda

born 18 April 1985 in Opočno

### *Education and employment*

- |            |  |
|------------|--|
| since 2010 | employment in Institute of Botany CAS, Průhonice                                       |
| since 2010 | PhD study, Department of Ecology, Charles University, Prague & Institute of Botany CAS |
| 2008–2011  | master study, Department of Botany, Charles University, Prague                         |
| 2008–2010  | master study, Institute for Environmental Studies, Charles University, Prague          |
| 2005–2008  | bachelor study, Institute for Environmental Studies, Charles University, Prague        |
| 1997–2005  | grammar school Gymnázium Dobruška  |

### *Participation in projects*

- |           |  |
|-----------|--|
| 2014–2018 | Plant diversity analysis and synthesis centre (PLADIAS)  |
| 2014–2016 | Whole-genome processes interact with ecology and geography in shaping plant invasiveness: a global population-level study of the genus <i>Phragmites</i> |
| 2012–2017 | Sustainable management of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> in Europe (SMARTER)   |

## Publikace/Publications

*Accepted*

- 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.
- Čuda J, Skálová H, Janovský Z & Pyšek P (2016) Juvenile biological traits of *Impatiens* species are more strongly associated with naturalization in temperate climate than their adult traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 20: 1–10.
- Čuda J, Rumlerová Z, Brůna J, Skálová H & Pyšek P (2017) Floods affect the abundance of invasive *Impatiens glandulifera* and its spread from river corridors. *Diversity and Distributions* 23: 342–354.
- Čuda J, Vítková M, Albrechtová M, Guo W-Y, Barney JN & Pyšek P. (2017) Invasive herb *Impatiens glandulifera* has minimal impact on multiple components of temperate forest ecosystem function. *Biological Invasions*, doi: 10.1007/s10530-017-1508-z.
- Packer JG, Meyerson LA, Richardson DM, Brundu G, Allen WJ, Bhattarai GP, Brix H, Canavan S, Castiglione S, Cicatelli A, Čuda J, Cronin JT, Eller F, Guarino F, Guo W-H, Guo W-Y, Guo X, Hierro J, Lambertini C, Liu J, Lozano V, Mozdzer TJ, Skálová H, Wang R-Q & Pyšek P (2017) Global networks for invasion science: benefits, challenges and guidelines. *Biological Invasions* 19: 1081–1096.



*In revision*

Pyšek P, Skálová H, Čuda J, Guo W-Y, Suda J, Doležal J, Kausál O, Lambertini C, Lučanová M, Mandáková T, Moravcová L, Pyšková K, Brix H & Meyerson L. Small genome separates native and invasive populations in an ecologically important cosmopolitan grass. *Ecology*.

Canavan S, Richardson DM, Pyšek P, Meyerson LA, Maurel N, Lozano V, Brundu G, Canavan K, Ciccattelli A, Čuda J, Guarino F, Packer JG, Guo W-H, Lambertini C, Skálová H, Dawson W, Essl F, Kreft H, Pergl J, van Kleunen M, Weigelt P, Winter M, Visser V, Vorontsova MS & Wilson JR. Tall-statured grasses: a useful functional group for invasion science. *Biological Invasions*.