

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Lucie Pojslová

Regenerace vegetace po odstranění invazivních rostlin

Recovery of vegetation after removal of invasive plants

Bakalářská práce

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

Praha, 2016

Poděkování

Ráda bych poděkovala především mé školitelce Zuzaně Münzbergové, jejíž rady a vstřícnost mi v práci velmi pomáhaly. Dále bych poděkovala všem mým blízkým, kteří mě při psaní podporovali.

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, 11. 5. 2016

Podpis

Abstrakt

Invazivní rostliny kolonizací nových biotopů mění tamní diverzitu a abundanci nativních druhů. Změny se však netýkají jen vegetace, ale jsou patrné i na jednotlivých úrovních abiotické a biotické složky invadovaného území.

Cílem mé práce je nejen shrnout dosavadní poznatky o vlivu invazivních rostlin na vegetaci, ale také poukázat na možnou regeneraci vegetace a směr její sukcese po odstranění invazivních rostlin. Současně představím jednotlivé faktory, které proces regenerace limitují a dále typy managementu, které se pro kontrolu invazivních rostlin používají. Dále popisuji biologii, ekologii a invazní historii vrbovky žláznaté (*Epilobium ciliatum* spp. *adenocaulon*), kterou chci využít jako modelovou rostlinu pro svou budoucí práci. V neposlední řadě zmíním experimentální metody, jež se při studiu regenerace invadovaných území používají a možnost využití invazivních rostlin pro regeneraci degradovaných půd.

Klíčová slova: invazivní rostliny, management, regenerace, sukcese, vrbovka žláznatá, *Epilobium ciliatum*

Abstract

Invasive plants change local diversity and abundance of native plant species in the invaded area. However, changes are not visible only in vegetation, but also on single levels of abiotic and biotic characteristics of the invaded area.

The aim of the thesis is not only to summarize current knowledge about the impact of invasive plants on vegetation, but also point out possible recovery of the vegetation and the direction of its succession after the removal of invasive plants. I present factors which limit the recovery of vegetation and types of management used for control of invasive species. I also describe biology, ecology and invasive history of fringed willowherb (*Epilobium ciliatum* spp. *adenocaulon*) which I want to use as a model plant for my future thesis. Finally, I mention experimental methods that are used for studying regeneration of invaded areas and the possibility of using invasive plants for regeneration of degraded soils.

Key words: invasive plants, management, recovery, succession, fringed willowherb, *Epilobium ciliatum*

Obsah

1. Úvod	1
2. Rostlinné invaze	3
2.1 Fáze rostlinné invaze	3
2.2 Vlastnosti invazivních rostlin	3
3. Přímý vliv invazivních rostlin na vegetaci	4
3.1 Alelopatie	5
3.1.1 Funkce mikrobiálního společenstva při obraně proti alelopatii	6
3.1.2 Možnosti studia alelopatie	6
3.2 Role odumřelé biomasy	7
3.3 Změny abiotické složky půdy	8
4. Nepřímý vliv invazivních rostlin na vegetaci	8
4.1 Změny v abundanci půdních patogenů	9
4.2 Změny v abundanci půdních symbiontů	9
4.3 Vliv na faunu	10
5. Odstranění invazivního druhu	11
5.1 Biologická kontrola	12
6. Kontrola invadovaného území po odstranění invazivního druhu	13
6.1 Persistence semenné banky	13
6.1.1 Management semenné banky invazivních rostlin	14
7. Legacy effect	14
7.1 Legacy dusíku a mikrobiální aktivity po odstranění N ₂ fixující rostliny	15
7.1.1 Kontrola chemických a mikrobiálních legacies	16
7.2 Legacies a mykorhizní symbióza	16
7.2.1 Kontrola mykorhizních legacies	17
8. Regenerace rostlinného společenstva	18
9. Removal experiments	20
9.1 Metodika removal experiments s invazivními druhy	21
10. Potenciální využití invazivních druhů pro regeneraci poškozených biotopů	21
11. Studovaný druh-vrbovka žláznatá	22
11.1 Popis čeledě- Onagraceae	22
11.2 Popis druhu	23
11.3 Biologie a ekologie vrbovky žláznaté	23

11.4	Klonální rozmnožování	24
11.5	Invazní historie.....	24
11.6	Rozšíření v Evropě a České republice	24
12.	Závěr	26
13.	Reference.....	27

1. Úvod

Invazivní rostliny způsobují ekologické a ekonomické problémy, a to v globálním měřítku. Jejich introdukce probíhá zejména antropogenně. Díky tomu jsou schopny překonávat geografické bariéry a šířit se napříč kontinenty. Taxony, které jsou schopny zdolat abiotické a biotické podmínky v novém areálu, mění složení a strukturu zdejšího společenstva. Invaze je u některých druhů spojena se zásahem do struktury ekosystému a změnami v půdních vlastnostech, od biochemických až po geomorfologické. K tomu používají specifické strategie, kterými na původní druhy působí přímo nebo nepřímo. Pokud je invazivní druh schopný na invadovaném území udržovat velikost své populace, začlení se do místní flóry a stane se tak její nedílnou součástí (Richardson et al., 2000; Hulme et al., 2010).

Z výše uvedených faktů je zřejmé, že problematiku invazivních rostlin nelze podceňovat. Proto se vládní i nevládní organizace po celém světě zabývají otázkou, jakým způsobem tento problém řešit. Management invazivních rostlin zahrnuje tři kroky, které směřují k regeneraci ekosystému a obnově jeho biodiverzity a funkcí. Prvním krokem je prevence, kdy se různými metodami shromažďují informace o potenciálně invazivních druzích a možnostech jejich introdukce. Prevence je důležitá zejména u těch druhů, které se vysazují jako okrasné rostliny v zahradách a u nichž hrozí nekontrolované šíření do okolí. Druhý krok, eradikace, již reaguje na druhy v invazivním stadiu. Úspěšnost eradikace se snižuje s prodlužující se dobou rostlinné invaze, a proto je třeba zareagovat co nejdříve. Jednorázovou eradikací však management na invadovaném místě zpravidla nekončí a musí směřovat ke třetímu kroku, a to kontrole invazivního druhu a invadovaného území (Hulme, 2006).

Regenerace vegetace je zčásti limitována svou schopností resilience, dalším faktorem je však bezesporu zvolený management. Plánování odpovídajícího managementu se neobejde bez důkladného prostudování biologie invazivního druhu, invazivní historie a vlivu na ekosystém (Marková & Hejda, 2011).

Cílem této práce je na základě prostudované odborné literatury zabývající se problematikou invazivních rostlin shrnout jejich přímý i nepřímý vliv na původní biotu. Dále se zaměřím na eradikační a kontrolní techniky invazivních rostlin a poukážu na možnost regenerace invadovaného ekosystému po jejich aplikaci i s faktory, které regeneraci limitují.

V následujících kapitolách zmíním experimentální metody, jež se pro zhodnocení eradikačních technik používají a možnost využití invazivních rostlin po zlepšení půdních vlastností degradovaných půd. Na závěr představím biologii, ekologii a invazní historii vrbovky žláznaté (*Epilobium ciliatum* spp. *adenocaulon*), druhu rozšířeném v České republice a možné cíle navazující diplomové práce.

2. Rostlinné invaze

2.1 Fáze rostlinné invaze

Invazivní rostlinou nazýváme druh, který je schopen měnit charakter a složení ekosystému. Tyto druhy překonávají při invazi abiotické i biotické bariéry. Invaze probíhá ve třech stádiích- introdukce, invaze a naturalizace. Prvním stádiem je introdukce, kdy se invazivní druhy ze svého původního areálu dostanou do areálu nového, uchytí se a vyrostou v dospělé jedince. Introdukce druhů většinou probíhá přispěním lidské aktivity, proto jsou schopny překonávat velké geografické rozdíly. Následnou reprodukci a zvýšením populace přechází do stadia invaze. Některé druhy přežívají v invadovaných místech jen dočasně a jsou do jisté míry závislé na opětovné introdukci dalších jedinců pro jejich delší setrvání. Druhy, které jsou schopny udržovat si velikost své populace, se začlení do místní flóry a stanou se její nedílnou součástí. K tomu dojde pouze za předpokladu, že environmentální a jiné bariéry nebudou rostlině bránit v jejím rozmnožování a přežití. V tomto stadiu považujeme takové druhy za zdomácnělé (Richardson et al., 2000).

2.2 Vlastnosti invazivních rostlin

Pravděpodobněji se stanou invazní ty druhy, které se vyskytují ve více typech stanovišť s vyšší lokální abundancí a větší tolerancí k různým typům klimatu. Kromě popsanych ekologických aspektů prostředí se na pravděpodobnosti invaze nepřímo podílí i biologické vlastnosti samotného druhu. Dlouhá doba kvetení, jednoletá životní forma, více stupňů ploidie a využití širšího spektra vektorů při svém šíření, dávají druhu větší šanci pro úspěšnou invazi (Pyšek et al., 2009).

Srovnáním genomu naturalizovaných druhů a neinvazivních druhů ze stejných rodů pomocí metody průtokové cytometrie bylo zjištěno, že genom naturalizovaných je prokazatelně menší. Tato vlastnost může hrát roli v úspěšném úchytu rostliny v nových podmínkách a její naturalizaci, ale nemusí zvýšit samotný invazní potenciál (Kubešová et al., 2010). Pravděpodobnost úspěšné kolonizace nového území je také podmíněna funkční odlišností mezi invazivním a domácím druhem. Výsledky ukazují, že čím víc se po funkční stránce invazivní druhy liší od druhů domácích, tím je vyšší pravděpodobnost, že zaberou prázdnou niku, kterou by domácí druhy nebyly jinak schopny obsadit (Hejda & de Bello, 2013).

Invazivní rostliny většinou nejsou dominantní ve svém původním areálu, ale dokážou kompetitivně vyloučit druhy domácí a tím snížit diverzitu a abundanci původní bioty v areálu nově invadovaném. Některé invazní druhy nemusí ovlivňovat jen domácí druhy, ale jsou

schopny vytlačovat i nepůvodní druhy a hojně rozšířené plevele (Pyšek & Hejda, 2009). Invazivní druhy jsou na novém místě labilní a stále se adaptují na lokální podmínky, takže svůj invazivní potenciál mohou uplatňovat postupně i mnoho let po své introdukci. Ke změnám dochází vždy alespoň v jednom fenotypovém znaku a tyto změny nejsou konzistentní, ale fluktuují v čase jako odpověď na různé selektivní síly. Tím směřují k diverzifikaci a pomáhají druhu k dalšímu šíření a kolonizaci nových biotopů (Flores-Moreno et al., 2014).

Invazivní rostliny mohou přímo kompetovat s původními druhy o živiny, světlo, prostor či opylovače. Pro některé druhy je typické vylučování kořenových exudátů a toxinů, které se považují za „novou zbraň“ při invazích (Callaway & Ridenour, 2004). Za úspěchem invazivních rostlin také může stát jejich schopnost měnit strukturu vegetace nepřímo, a to například změnami v poměru půdních mutualistů nebo jiných organismů (Ruckli et al., 2014; Xiao et al., 2014). Těmito schopnostmi invazivní druhy zvyšují svůj invazivní potenciál a šanci na svůj úspěšný úchyt v novém území. Přímému a nepřímému vlivu na vegetaci se budu podrobněji věnovat v následujících dvou kapitolách.

3. Přímý vliv invazivních rostlin na vegetaci

Nejjednodušším mechanismem, kterým mohou invazivní rostliny ovlivňovat původní společenstvo, je přímá kompetice. Mezi kompetiční mechanismy invazivních rostlin patří jejich rychlý růst, modifikace kořenových struktur a alokace biomasy, které přímo ovlivňují růst a reprodukci domácích druhů. Jedním z takových případů je vytváření většího laterálního kořenového systému, kdy jsou invazivní druhy lepšími kompetitory o prostor a získávání zdrojů z půdy. Alokační biomasy do nadzemních částí dosáhnou vyššího vzrůstu a tím lépe zachytí sluneční světlo. Kvůli sníženému slunečnímu záření se sníží diverzita a pokryvnost domácího podrostu (Luo et al., 2014).

Výše popsané schopnosti spolu s výškou a pokryvností invazivních druhů snižují místní druhovou vyrovnanost a diverzitu. To může vést až k homogenizaci porostů, jak bylo ukázáno například u druhu *Heracleum mantegazzianum* (Pyšek & Hejda, 2009). Kompetiční vyloučení některých domácích druhů však není pravidlem a lze nalézt výjimky. Dopad na invadovanou komunitu je totiž podmíněn místními podmínkami a interakcemi, zejména dominancí domácích druhů. Například *Impatiens glandulifera* obsazuje vlhká místa na březích blízko vod. Na těchto místech obvykle rostou dominantní nitrofilní druhy, které vytváří vysoké porosty. Vliv invazivního druhu pak není tak drastický a neliší se od konkurenčního vlivu původních dominantních druhů (Hejda & Pyšek, 2006).

Nejen v nadzemní biomase dochází ke snížení diverzity. Ke změnám dochází i ve složení půdní semenné banky. Semenné banky v invadovaných oblastech jsou druhově chudší, počet semen v nich uložených je značně zredukován a dochází k její homogenizaci (Gioria & Osborne, 2009). Ve studii Giora & Osborne, 2010 byl měřen efekt tří vysokých invazivních rostlin na původní semennou banku. Při porovnání se pak od sebe jednotlivá společenstva semenných bank nelišily, vždy byly přítomny stejné dominantní druhy či rody, a to i přes odlišnosti v jednotlivých testovaných habitatech. Pro semena dominantních druhů je charakteristická jejich schopnost dlouhé životnosti, což jsou potřebné vlastnosti pro vyklíčení v invadované půdě. Tyto vlastnosti nám pomáhají vysvětlit přítomnost jistých druhů na invadovaných lokalitách.

3.1 Alelopatie

Zvláštním typem kompetice může být alelopatie. Základním mechanismem alelopatie je produkce sloučenin, které obohacují půdu o toxické bio chemikálie, které působí více negativně na druhy, které se s těmito látkami doposud neseťkaly (Callaway & Aschehoug, 2000). Alelopatický efekt způsobený exotickými druhy je silnější v nově kolonizovaném místě než v jejich původním areálu výskytu a lze předpokládat, že za silnějším efektem stojí jejich rychlá adaptace při kolonizaci (Yuan et al., 2013). Koncentrováním prvků v rhizosféře a změnou v dostupnosti živin se vytváří pozitivní zpětná vazba, která invazivní druhy zvýhodňuje oproti druhům domácím. Pro testování účinku, zda dochází k alelopatickému efektu na původní biotu, se používají ty druhy, u kterých nedošlo ke koevoluci s invazivní rostlinou, takže v experimentu budou vykazovat vyšší citlivost.

Invazivní druhy vylučují alelochemikálie, které se uvolňují jak z kořenů a listů, tak z odumřelé biomasy a dokážou působit i v nižších koncentracích. Vylučováním sekundárních látek přímo snižují celkovou produkci a abundanci domácích druhů a také inhibují růst semenáčků a klíčení semen (Callaway & Aschehoug, 2000; Callaway & Ridenour, 2004). Tento proces byl zmapován například u druhu *Miconia micrantha*, invazivního druhu v Severní Americe. Studie potvrdila inhibici klíčení, zpomalení rychlosti klíčení a nižší růst kořene a stonku cílových domácích druhů působením extraktů z listů a kořene. Stupeň inhibice byl závislý na koncentraci extraktu (Wu et al., 2009).

Vylučování specifických chemických látek některými invazivními druhy není zodpovědné za prvotní úspěch rostliny při kolonizaci nového území, ale díky přítomnosti těchto látek jsou rostliny schopny narušit stabilní postavení domácích druhů. Alelopatie také zvyšuje celkový invazivní potenciál druhu (Hierro & Callaway, 2003; Loydi et al., 2014).

3.1.1 Funkce mikrobiálního společenstva při obraně proti alelopatii

Při kolonizaci nového místa invazivními rostlinami nemusí být domácí druhy zcela bezbranné. Půdní mikrobiální společenstvo totiž dokáže rozkládat alelochemikálie a časem je postupně zredukovat. Ve studii Li et al., 2015 byla sledována rychlost rozkladu alelochemikálií v půdách sterilizovaných a půdách s mikrobiálním společenstvem. V půdách prostých mikrobů se účinek alelopatie zvýšil u osmi z devíti testovaných druhů. Alelopatický efekt se projevil zejména v délce kořene původního druhu, který se se zvyšující koncentrací chemikálií zkracoval. S postupujícím časem se pak počet mikrobů zvyšoval, samotné mikrobiální společenstvo se adaptovalo a tím došlo ke zmírnění účinku alelopatie. Alelopatický potenciál u testovaného druhu *Ageratina adenophora* byl nižší v půdách s dlouhou invazivní historií, než v půdách nově kolonizovaných.

Další výsledky ukazují, že účinky půdní bioty na alelopatii závisí do jisté míry na formě, ve které jsou alelochemikálie do půdy dodávány. Pokud výluhy dopadají přímo na rostlinu nebo na semena, efekt mikrobiálního společenstva bude velmi malý. Podobně to platí i pro kořenové exudáty. Pokud jsou kořenové exudáty okamžitě v kontaktu s kořeny domácí rostliny, například z důvodu kontaktu obou kořenů, mikrobiální společenstvo nedokáže včas zareagovat a účinně alelochemikálie rozložit (Zhu et al., 2011).

3.1.2 Možnosti studia alelopatie

Testování potenciální schopnosti alelopatie u rostlin se provádí jak v laboratorních, tak terénních podmínkách. V laboratorních podmínkách se identifikují jednotlivé složky získaného extraktu a stanoví se jejich koncentrace (extrakt se získává vyluhováním listů, odumřelé biomasy nebo zachycením kořenových exudátů). Odpověď na aplikaci izolovaných alelochemikálií se nejčastěji sleduje u klíčících semen, růstu semenáčků a délky, popřípadě váhy kořene a stonku, a to v porovnání s kontrolními druhy, jenž alelochemikáliím vystaveny nebyly (Wu et al., 2009).

Některé látky však získají alelopatický potenciál až potom, co jsou uvolněny do půdy a interagují zde s místními chemickými podmínkami (svoji transformací nebo způsobem transportu). Jiné látky získané extrahováním z dané rostliny jsou naopak alelopaticky aktivní v laboratorních podmínkách, ale v přirozených podmínkách takovou schopnost nemají, protože se jejich alelopatický potenciál aktivuje až uvolněním do půdy (Stowe, 1979). Nelze tedy předpokládat, že všechny látky získané extrahováním z cílové rostliny přišly do kontaktu s půdou a jsou alelopatické. Proto je důležité izolovat alelochemikálie rovnou z půdy, kde roste potenciálně alelopatická rostlina a testování se tak přiblíží přirozeným podmínkám (Lodhi, 1978).

Další možností, tentokrát prováděnou i v terénních podmínkách, je aplikace aktivovaného uhlí. Aktivované uhlí je známé jako širokospektrální adsorbent, využívané pro detekci alelopatie u invazivních rostlin a také při regeneračních technikách pro svoji schopnost adsorbovat kořenové exudáty (Inderjit & Callaway, 2003). Již ve studii Kulmatiski & Beard 2006, byl po aplikaci vysoké koncentrace aktivovaného uhlíku prokázán pokles abundance nepůvodních druhů a zvýšení abundance druhů domácích. Vzhledem k získaným výsledkům předpokládali, že za tímto efektem stojí pokles účinnosti alelopatie nebo pokles komunikace mezi rostlinou a mikrobiální složkou. V pokračující studii Nolan et al., 2014 se zaměřili na mechanismus, kterým aktivované uhlí mění růst biomasy. V tom jim pomohlo pozorování tří půd, sterilizované půdy s aktivovaným uhlím (dále jako AC-Activated Carbon), živé půdy s AC a kontrolní půdy bez AC. Každý typ půdy byl použit pro vysazení jednoho původního druhu a zvláště jednoho druhu nepůvodního. Růst nepůvodního druhu byl inhibován v živých půdách s AC, což znamená, že efekt aktivovaného uhlíku je zprostředkováván mikrobiálně. AC snižuje pozitivní interakce mezi rostlinou a mikroby a tím mění i mikrobiální složení.

I přes jmenovaná pozitiva aktivované uhlí podstatně mění chemii půdy, a to zvýšením podílu fosforu a naopak snížením poměru C:N. Aktivované uhlí redukuje nejen efekt alelopatie, ale v některých případech snižuje abundanci arbuskulo-mykorhizních symbiontů a dokáže je ze symbiotického vztahu posunout do vztahu parazitického. Experimenty s aktivovaným uhlím by se měly provádět s velkou opatností a měly by zahrnovat předchozí analýzu potenciálních změn v půdě (Weißhuhn & Prati, 2009).

3.2 Role odumřelé biomasy

Další strategií rychle rostoucích invazivních rostlin je větší tvorba biomasy, která pod rostlinami vytváří specifické mikroenvironmentální podmínky, které v pozdějších sezonách ovlivňují úchyt a šíření původních druhů (Inderjit et al., 2008). Biomasa uvolňuje buď alelochemické látky specifické pro daný druh, které se kontinuálně uvolňují do půdy (Reader, 1995), nebo dochází k vyluhování rozpuštěných látek, které mění vodní potenciál půdy (Barritt & Facelli, 2001). Ve studii Loyidi et al., 2014 byla prokázána změna osmotického potenciálu způsobená všemi třemi testovanými invazivními druhy, což vedlo ke snížení počátečního růstu kořene, celkové kořenové délky a prodloužení klíčící doby domácích druhů.

Alelochemikálie však mohou být s postupujícím dekompozičním procesem i se svým negativním vlivem na růst a klíčení rozkládány a zcela zredukovány (Bonanomi et al., 2011). Biomasa hraje roli zejména mechanickým krytím, a to kvůli izolaci semen od potřebného

světla a teploty vzduchu při klíčení. Při samotném klíčení pak může dojít k tomu, že děložní lístky nevzejdou z horizontální polohy vzhůru přes hustou vrstvu biomasy. Postiženy jsou především druhy s relativně malými semeny (Reader, 1995).

3.3 Změny abiotické složky půdy

Invazivní rostliny zvyšují svůj invazivní potenciál změnami chemických a fyzikálních vlastností půdy (struktury, pórovitosti), které ovlivňují růst původních druhů. Některé invazivní druhy jsou také schopny měnit hydrologii půdy a snížit tak dostupnost půdní vody pro původní rostliny (D'Antonio & Mahall, 1991). Vylučováním sekundárních metabolitů či specifických enzymů mění invazivní druhy dostupnost a koncentraci některých prvků, zejména fosforu nebo stupeň pH.

Specifickým případem je pak změněný cyklus půdního dusíku. Ten je ovlivněn nepřímo změnami v mikrobiálním společenstvu modifikovaným invazivním druhem nebo přímo, díky způsobu příjmu dusíku invazivní rostlinou. Vyšší míra nitrifikace je většinou způsobena asociací s amoniak oxidujícími bakteriálními kmeny, které jsou díky tomuto vztahu schopny efektivněji získat větší podíl minerálního dusíku. Pokud jsou výsledné produkty nitrifikace - dusičnany, pro invazivní rostlinu přístupnější než amoniak, změnami v cyklu N bude opět docházet k pozitivní zpětné vazbě (Ehrenefeld, 2003; Hawkes et al., 2005).

Změny cyklu dusíku ovšem nemusí být zprostředkovány nepřímo asociovanými bakteriemi. Některé druhy dokážou díky chemickým vlastnostem svých pletiv přímo ovlivnit dostupnost živin v půdě. Tento proces byl popsán například u invazivního druhu *Kochia scoparia* v krátkostébelných stepích, kdy byly mineralizační hodnoty jak pro dusík, tak pro uhlík o 40% vyšší než u domácích graminoidních druhů (Vinton & Burke, 1995). Změny v koloběhu dusíku se projeví i na hodnotách pH. Zvýšeným příjmem nitrátu nebo koncentrací kationtů v biomase dochází ke zvýšení pH, a to až o dva řády. Naopak zvýšená nitrifikace a vyšší příjem NH_4^+ může pH snižovat (Ehrenefeld, 2003).

Na dostupnost dusíku jsou vázány i další prvky. Přebytek dusíku v půdě dokáže rostlina investovat do extracelulárních fosfátů (Treseder & Vitousek, 2001), které mineralizují půdní organický fosfor a uvolňují fosfor pro rostliny (Pant & Warman, 2000) a tím zmírňují nedostatek fosforu.

4. Nepřímý vliv invazivních rostlin na vegetaci

Invazivní úspěch do jisté míry závisí na druhově specifických interakcích mezi půdní biotou a původními rostlinnými druhy. Naturalizační hypotéza předpokládá, že domácí druh může

měnit poměry mezi půdními mutualismy a patogeny a tím snížit biomasu invazivní rostliny, pokud se jedná o blízce příbuzný druh (Darwin, 1859). Naopak některé domácí druhy jsou hostiteli pro specifické symbionty, kteří zvyšují úspěch invazivního druhu stimulací biomasy, další studie prokazují i nulový efekt půdní bioty asociované s kongenerickými druhy. Tyto výsledky naznačují, že úspěšnost invaze je druhově specifická a liší se druh od druhu (Dostál & Palečková, 2010).

4.1 Změny v abundanci půdních patogenů

První z možností jak zvýšit svůj kompetiční potenciál a tím nepřímo ovlivnit původní vegetaci, je inhibice půdních patogenů. Inhibiční potenciál invazivního druhu *Solidago canadensis* byl ukázán ve studii Zhang et al., 2009. Pro experiment byly využity dva běžné půdní patogeny *Pythium ultimum* a *Rhizoctonia solani*, jako kontrolní původní rostlina byl vybrán domácí druh *Kummerowia striga*. V laboratorních podmínkách po inokulaci patogenů do Petriho misek byl sledován jejich růst, míra jejich patogenní aktivity a také inhibiční potenciál invazivního a domácího druhu. Rozdíly v inhibičním potenciálu sledovaných rostlin byly navíc měřeny i v polních půdách. Laboratorní výsledky prokázaly inhibici růstu i patogenní aktivity díky alelopatickým látkám v rhizosféře, uvolněných z kořenů a rhizomů *Solidago canadensis*. Naopak patogenní aktivita pod *Kummerowia striga* nebyla nijak ovlivněna, což vyšlo jak pro laboratorní pozorování na Petriho miskách, tak v půdách shromážděných z polí.

Druhou možností je naopak akumulace půdních patogenů a vytvoření negativní zpětné vazby pro původní rostlinné druhy. Zvýšení abundance patogenů a inhibičního potenciálu je založeno na stejném mechanismu jako u jejich suprese, tedy vylučováním specifických chemických látek do rhizosféry (Mangla et al., 2008). Tato schopnost invazivních druhů se považuje za „novou zbraň“ při kolonizaci nových biotopů (Callaway & Ridenour, 2004).

4.2 Změny v abundanci půdních symbiontů

Pokud bychom sledovali změny v symbiotických vztazích, signifikantně může docházet ke změnám v abundanci půdních symbiontů - tedy půdních hub, nebo bakterií. Ve vyšší míře jsou modifikovány právě půdní houby než bakterie. Půdní houby jsou více asociovány s kořeny než bakterie, takže jsou náchylnější k nepříznivým a novým vlivům (Drigo et al., 2010). Změny v abundanci půdních hub se projevují zejména u druhů arbuskulo-mykorhizních. Některé invazivní druhy jsou schopny abundanci arbuskulo-mykorhizních hub snižovat (Ruckli et al., 2014), jiné naopak zvyšovat (Xiao et al., 2014).

Zvýšením abundance arbuskulo-mykorhizních symbiontů se vytvoří pozitivní zpětná vazba a invazivní rostlina je tak úspěšnější ve svém růstu a kolonizaci nových biotopů (Xiao et al., 2014). Redukce arbuskulo-mykorhizních symbiontů je způsobena alelopatii, která snižuje schopnost klíčení jejich spor a tvorbu symbiotického vztahu mezi houbou a rostlinou (Roberts & Anderson, 2001). Například vylučováním alelochemikálií invazivním druhem *Impatiens glandulifera* došlo k redukci abundance symbiotických hub domácího druhu *Acer pseudoplatanus* až o 43 %. Důvodem pro redukci mykorhizního mycelia byla přítomnost alelochemikálií, v tomto případě naftochinonu, který má antimikrobiální a antifungální schopnost (Ruckli et al., 2014). Takto narušený symbiotický vztah u rostlin vede k potlačení růstu a klíčení jejich semen. Silnější negativní efekt je zaznamenáván u rostlin, které jsou na mykorhizní symbióze více závislé než ostatní druhy (Stinson et al., 2006).

4.3 Vliv na faunu

Ke změnám v abundanci a diverzitě dochází i u nematod, které jsou pro fungování ekosystému důležité pro jejich schopnost rozkládat biomasu a podílet se tak na koloběhu živin. Na jejich abundanci a diverzitu má vliv odumřelá biomasa, která pak nepřímo ovlivňuje fungování celého ekosystému díky změnám v cyklech živin. Lze předpokládat, že biomasa invazivních druhů je po chemické stránce odlišná od biomasy domácích a dochází zde i k silnějším enzymatickým reakcím. Nematoda se živí mikrofaunou, která je zodpovědná za dekompoziční proces. Pokud má biomasa nižší poměr C:N, rozkládá se rychleji, je zde přítomno větší množství mikrofauny a tedy bakteriovorních nematod (Chen et al., 2007). Produkci kvalitnější biomasy si rostliny zajistí vyšší počet bakteriovorních nematod, u kterých se předpokládá, že mohou stimulovat růst bakterií a tím urychlit uvolňování živin potřebných pro svůj růst (Ingham et al., 1985).

Proč je ale přítomnost půdní bioty pro invazivní rostliny tolik důležitá? Díky pozitivní zpětné vazbě, která mezi nimi vzniká, mohou být invazivní rostliny úspěšnější v invazi a kompetičně vyloučit původní druhy. Půdní biota zlepšuje půdní podmínky jak po chemické, tak po fyzikální stránce (změnou struktury půdy) a pomáhá tím v příjmu živin a růstu rostlin. Stejně jako nadzemní herbivorové i půdní fauna a mikroorganismy ovlivňují diverzitu vegetace a některým rostlinám pomáhají při sekundárních sukcesích, proto je pro invazivní rostliny výhodné s nimi kooperovat (De Deyn et al., 2003).

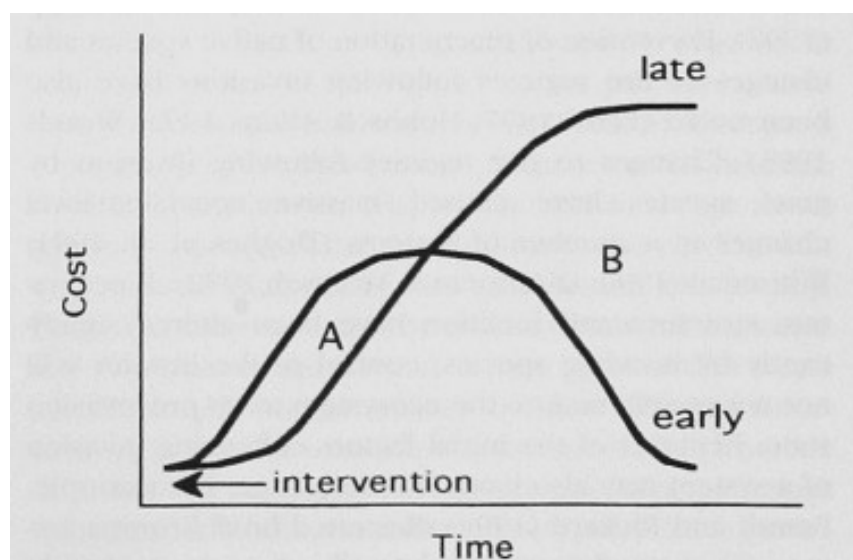
Změny způsobené invazivním druhem mají dopad i na druhovou strukturu a diverzitu bezobratlých v invadované vegetaci. Recentní studie ukazují, že přítomností invazivních rostlin se diverzita a abundance členovců v některých případech může zvyšovat (Pearson,

2009), ale i naopak (Wu et al., 2009). Členovci reagují na jiný typ výšky a pokryvnosti rostliny nebo schopnost rostliny specificky fixovat CO₂ (zejména u trav), kdy může rostlina fungovat jako potenciální zásobárna uhlíku (Tang et al., 2012).

Invazivní rostliny mění strukturu a dostupnost stravy, a tím pozměňují potravní síť členovců a zasahují do celistvosti a fungování původních ekosystémů. Herbivorní hmyz, jehož potrava byla nahrazena jiným rostlinným druhem, buď sníží svoji abundanci a je nahrazen druhem, kterým se uvolnila nová nika, nebo přesměruje svoji potravní specializaci na invazivní rostlinu (Wu et al., 2009).

5. Odstranění invazivního druhu

Negativní efekt invazivních druhů v přirozených, užitkových nebo antropogenně udržovaných územích směřuje k otázce, jak tyto nechtěné druhy odstranit. Mezi kontrolní techniky invazivních druhů patří biologická a chemická kontrola, mechanická odstranění (sečení, kácení), kontrolovaná pastva nebo řízené vypalování. Úspěšnost kontrolních technik je rozdílná u jednotlivých druhů a příslušném invadovanému habitatu. S prodlužující se invazivní historií je ekosystém méně schopný regenerace, prioritou pro regeneraci by tedy měla být krátce invadovaná území. Nelze také očekávat eradikaci rozšířeného invazivního druhu v celém jeho rozsahu (Hobbs & Humphries, 1995; Le Maitre et al., 2011). Aby byly eradikační metod účinné, je třeba detailně prozkoumat biologii odstraňovaného druhu, posoudit jeho roli v ekosystému, invazní historii a determinovat typ a stupeň změny invadovaného ekosystému (Marková & Hejda, 2011).



Obr. 1: Schéma znázorňuje celkové náklady rostlinné invaze („Cost“- zahrnuje škody způsobené invazí a náklady spojené s její eradikací) ve vztahu k načasování managementu-dříve či později; pole A- náklady při časném načasování managementu, pole B- výsledný přínos, který plyne ze správného načasování managementu (Chippendale, 1991; cit. dle Hobbs & Humpries, 1995)

5.1 Biologická kontrola

Speciálním způsobem, jak omezit abundanci invazních rostlin, je využití biologické kontroly. Mechanismus vychází z faktu, že invazivní druh na nově kolonizovaném území postrádá své přirozené nepřátele. Díky cílené introdukci specializovaného predátora z jeho původního areálu lze snížit populace invazivního druhu a riziko jeho opětovné introdukce. Oproti totálním eradikacím je tato metoda poměrně rychlá, cílená a nenáročná. I tak má biokontrola své nevýhody. Aplikovaný predátor se totiž může naučit konzumovat domácí druhy a následným rozšířením je téměř vyhubit (Marková & Hejda, 2011). K takovému scénáři došlo například v Severní Americe po introdukci brouka *Rhinocyllus conicus*. Záměrem tohoto projektu bylo redukovat populace invazivních druhů bodláků, zejména rodů *Cirsium* a *Carduus*. Introdukovaný *R. conicus* však rozšířil svoji hostitelskou specifitu a kromě kontroly invazivních druhů výrazně zdecimoval populace původních druhů bodláků. Predací semen pak nadále kontroloval jejich regeneraci a populační dynamiku (Louda & Arnett, 2000).

Takovému nechtěnému efektu lze předejít důkladným testováním potenciálního biokontrolního druhu za účelem minimalizace rizika, že by se stal sám invazivním. Je třeba si uvědomit, že využitím biologické kontroly se dosáhne pouze omezení výskytu daného druhu, nikdy nevede k jeho eradikaci (Marková & Hejda, 2011).

Úspěch biologické kontroly lze demonstrovat na příkladu invazivních opuncí v Austrálii. Díky introdukci můry *Cactoblastis cactorum* došlo k drastické redukci populace invazivní opuncie, aniž by můra začala parazitovat na domácích druzích. K tomuto pozitivnímu výsledku nejspíš přispěl fakt, že se v Austrálii nenachází žádné příbuzné druhy opuncí, takže aplikovaný herbivor ani nemohl začít využívat jiné druhy. I tento typ kontroly má však svá omezení a neplatí pro všechny druhy introdukovaných opuncí. Larvy *C. cactorum* špatně snášejí velmi suché podmínky a nedokážou účinně regulovat rostliny, které rostou na chudých půdách. Při plánování biokontroly na územích s nepříznivými podmínkami je třeba hledat takové druhy, které jsou na podobné podmínky dobře adaptovány (White, 1980; Hosking et al., 1994).

I přes žádoucí výsledky lze najít negativní dopady biologické kontroly v globálním měřítku. Ve zmíněném případě s regulací populace opuncí sice nedošlo k žádným škodám

v Austrálii, ale je možné, že introdukce mýry na tento kontinent přispěla k jejímu rozšíření do Severní Ameriky, kde nyní ohrožuje původní populace opuncí (Zimmerman et al., 2000).

6. Kontrola invadovaného území po odstranění invazivního druhu

Odstranění daného invazivního druhu však většinou pro plnou regeneraci invadovaného území nestačí a je třeba promyslet následné kroky managementu. Je důležité průběžně odstraňovat nově vyrůstající jedince a jejich monitorování by mělo probíhat alespoň jednou ročně a v závislosti na nových přírůstcích invazivního druhu proces opakovat (Marchante et al., 2011a; Marchante et al., 2011b). Běžné odstraňování semenáčků se dělá mechanicky, další možností je řízené vypalování, které eliminuje jak mladé semenáčky, tak odumřelou biomasu invazivního druhu (Holmes, 2001). Tento typ kontroly je aplikován zejména v déle invadovaných územích se silnou vrstvou odumřelé biomasy. Vypalování naopak může uškodit krátce invadovaným plochám, kde je vrstva odumřelé biomasy nízká a semena nativních druhů se nachází v její svrchní vrstvě, takže jsou snadněji odstraněny (Marchante et al., 2011b). V úvahu vždy musíme vzít typ cílového invazivního druhu. Řízené vypalování sice může zredukovat biomasu a vysoké hodnoty dusíku, ale taky dokáže stimulovat ke klíčení semena nežádoucího invazivního druhu. Odstraněním odumřelé biomasy se taktéž zredukuje mikroorganismy nebo jiná fauna, která je obvykle asociovaná s invazivními druhy nebo se omezí kontinuální uvolňování alelopatických látek z biomasy invazivního druhu, které by bránily rekolonizaci nativních druhů. Pomocí regeneraci nativní vegetace můžeme i vysazováním původních druhů (Marchante et al., 2008).

6.1 Persistence semenné banky

Invazivní druhy ovlivňují přímo semennou banku vysokou produkcí svých semen a větším množstvím biomasy, které znesnadňuje klíčení domácích semen, a to i po jejich odstranění. Nepřímo je klíčivost ovlivněna změnou půdních podmínek, což mění strukturu nativní semenné banky, dochází ke ztrátě druhů ze semenné banky a mění se i genofond a evoluční potenciál společenstva. V déle invadovaných územích jsou patrné větší změny ve struktuře semenné banky domácích druhů než v krátce invadovaných, což naznačuje, že resilience semenné banky s narůstající dobou invaze klesá. Déle invadovaná území jsou ochuzena o domácí druhy víc, než krátkodobě invadovaná a jsou náchylnější k rekolonizaci odstraněným invazivním druhem. Naproti tomu semenné banky ekvivalentních neinvadovaných ploch jsou diverzifikovanější, mají větší poměr domácích druhů a jsou odolnější (Gioria & Osborne, 2010; Marchante et al., 2011b).

Odstraněním invazivního druhu dojde k biotickým i abiotickým změnám v půdě. Tím se uvolní místo, které může pomoci v klíčení přeživších semen invazivního druhu nebo dalším plevelům a sekundárně invazivním druhům. Kontrola semenné banky záleží na jejím typu. Pokud invazivní druh netvoří semennou banku, nebo jen přechodnou, jeho odstranění z vegetace by mělo stačit. Naopak dlouhodobé nebo krátkodobé semenné banky vyžadují komplexní a aktivní management po několik let. Problematické při posuzování semenné banky, a to i u dobře prostudovaných druhů, jsou chybějící informace o vytrvalosti semen v půdě. Získat tuto informaci je totiž velmi časově náročné (Gioria & Osborne, 2009; Gioria & Osborne, 2010).

6.1.1 Management semenné banky invazivních rostlin

I přes odstranění semenné banky invazivního druhu, není většinou schopna semenná banka domácích druhů úspěšně zregenerovat do její preinvazní podoby (Gioria & Osborne, 2010). Při posuzování vhodného managementu semenné banky je třeba porozumět její dynamice-životnosti, semenné predaci, rozkladu semen a způsobu disperze. Technik pro kontrolu semenných bank invazivních druhů je několik. Prvním typem je řízené vypalování, které se využívá hlavně pro redukci semen uložených v listové opadance nebo pro semena uložená spíše ve svrchních vrstvách půdy. Druhou možností je půdní inverze, při které se mechanicky vrchních 15-20 cm půdy převrátí, podobně jako při orbě. Tím se zredukuje možnost přežití a úchytu semen invazivních druhů. Další technikou je solarizace, kdy se přikryje půda plastovou fólií a vlivem zvýšené teploty ve svrchní vrstvě půdy se zmenší šance na vyklíčení semen (Richardson & Kluge, 2008). Poslední techniku, kterou zmíním je sod cutting. Tato metoda je založena na odstranění svrchního půdního horizontu, tedy organické černozemě a ponechání minerální vrstvy (Grootjans et al., 2002). Tímto způsobem se docílí nejen téměř kompletního odstranění přítomné semenné banky, ale i odstranění vrstvy bohaté na živiny, takže se dá tato metoda využít preventivně proti uvolňování dusíku z této vrstvy a jeho ukládání v půdě (platí pro následný management po odstranění N₂ fixující rostliny) (Grootjans et al., 2002).

7. Legacy effect

Změny asociované s přítomností invazivních rostlin jsou většinou velkým zásahem do dynamiky daného ekosystému a můžou ovlivňovat potenciální obnovu poškozeného místa i po jejich odstranění (Ehrenfeld & Scott, 2001). Poškození ekosystému je způsobeno druhově specifickými interakcemi mezi invazivními druhy a druhy původními, které směřují

ke změnám v biochemikálních vlastnostech půdy a trofickém řetězci. Tyto podmínky pak mohou přetrvávat v půdě i několik let potom, co byla invazivní rostlina odstraněna a tento jev nazýváme „legacy effect“. Invazivní druhy, které způsobují extinkci druhů v invadovaném území budou spíše zanechávat legacies než ty, které jen snižují abundanci druhů místní vegetace (Hamman & Hawkes, 2013).

V případě nulového lidského zásahu do poškozeného biotopu za účelem regenerace, jsou schopny legacies vydržet až několik staletí (Kulmatiski et al., 2006). V některých případech pouhé odstranění invazivního druhu nestačí k přiblížení se stavu před kolonizací a záleží na legacies specifických pro dané poškozené místo. Pro úspěšnou obnovu vegetace je třeba správně promyslet odpovídající typ managementu a vzít v úvahu důležitost půdních legacies a invazní historii na daném místě. Půdní legacies jsou místně specifické, a proto i jejich persistence a odpověď na management jsou odlišné pro jednotlivé invadované území. Může se jednat o změny nejen v chemických či fyzikálních vlastnostech půdy, ale také o změny v diverzitě a abundanci půdních organismů (Hamman & Hawkes, 2013).

Dalším způsobem, kterým invazivní druhy zanechávají legacies, je změněný genový tok a hybridizace s konspicivními původními druhy. Tak dochází k outbreeding depresi, kdy je genofond domácích druhů pozměněn introgresí genů exotických druhů. Tím dojde nejen ke snížení genetické diverzity, ale změny v genofondu domácích druhů negativně zasáhnou do jejich adaptace na místní podmínky. Ke snížení populace či extinkci druhu dochází právě kvůli změnám v jejich genofondu, nebo ekologické nevýhodě oproti vzniklým hybridům, kteří produkují více semen a pylu (Bleeker et al., 2007). Tímto způsobem například mizí ze svého původního areálu druh *Spartina foliosa*, která hybridizuje s invazivní *Spartina alterniflora*.

Ani odstraněním druhu invazivního, který se s domácím druhem kříží, nedojde k úspěšné rekolonizaci původního druhu. K tomu by mohlo dojít pouze za předpokladu, že by na místě takový druh zůstal geneticky nezměněný (Ayres et al., 2004).

7.1 Legacy dusíku a mikrobiální aktivity po odstranění N₂ fixující rostliny

Specifická situace nastává, pokud odstraníme N₂ fixující rostlinu. U druhů, které mění tok a obsah N v půdě se předpokládá, že tento stav přetrvá v půdě dlouho v důsledku pomalého uvolňování dusíku z jeho organické formy (Yelenik, 2007). Kromě podílu dusíku v půdě se sleduje i mikrobiální činnost a její biomasa, u N₂ fixujících rostlin to je β glukoamidásová nitrifikační aktivita. Legacy spojené s cykly dusíku a uhlíku se postupně zmenší. Pokud se odstraní jen invazivní druh, dojde k nárůstu dostupného dusíku v půdě a ten je buď využit

rychle rostoucími invazivními druhy, nebo se z odumřelé biomasy uvolňuje do půdy. Například ve studii s invazivním druhem *Cytisus scoparius* došlo krátce po jeho odstranění k vzrůstu dusíku až o 35% oproti plochám, kde byl ponechán živý. S postupujícím časem bylo legacy dusíku o mnoho nižší než na neporušených plochách s *Cytisus scoparius* (Grove et al., 2015). Samotná délka přetrvávání legacies v půdě se liší druh od druhu. Množství dusíku v půdě může dramaticky poklesnout a vrátit se do hodnot srovnatelných před invazí (Hughes et al., 2012) a nebo vytrvá ve vyšších hodnotách i mnoho let po odstranění a to i přes fakt, že jeho hodnoty, jež vznikly fixační činností rostliny nebyly tak vysoké (Von Holle et al., 2013). Mikrobiální aktivita spojená s fixací dusíku, reaguje citlivěji na odstranění invazivního druhu než zásoby dusíku a uhlíku. Biomasa mikrobiální složky, asociovaná s N cyklem, tedy β glukoamidásovou aktivitou a nitrifikací, klesá rychleji než chemické složky.

Na dlouze invadovaných plochách změny půdního složení přetrvávají dlouze po odstranění N_2 fixujících rostlin a pomáhají úchytu dalších invazivních druhů (Marchante et al., 2009). V některých případech znesnadňují úchyt a růst takových domácích druhů, které nejsou tolik schopny využít výhodu zvýšené dostupnosti dusíku. (Grove et al., 2015)

7.1.1 Kontrola chemických a mikrobiálních legacies

Rychlé redukce půdních zásob C a N lze dosáhnout odstraněním odumřelé biomasy. Jejím odstraněním je omezen vstup čerstvého organického materiálu, což ovlivní mikrobiální komunitu. Respirace tak bude v prvních letech nižší (Sayer, 2006). V prvních letech po odstranění invazivního druhu dochází k nárůstu mikrobiální biomasy uhlíku, zčásti díky nové vegetaci, která zvýší vstup organického materiálu do půdy. S tím je však spojen odpovídající pokles metabolického kvocientu (qCO_2 -vztah mezi mikrobiální biomasou a bazální respirací), což ukazuje, že aktivita mikrobiální biomasy je nízká. Odstraněním biomasy může dojít ke stimulaci mikrobiální aktivity, která je spojena s N cyklem (β glukoamidásová a nitrifikační aktivita), a ta se může rovnat místům, kde invazivní druh nebyl odstraněn a přetrvává (Marchante et al., 2011a).

7.2 Legacies a mykorhizní symbióza

Změnami biotických a abiotických vlastností v půdě se vytváří legacy effect, který má vliv na rekolonizaci mykorhizních hub. Změny v houbových společenstvích ovlivňují dostupnost živin, formu a ukládání uhlíku pro domácí rostliny. To se odrazí i na abundanci a diverzitě dalších půdních mikroorganismů, které přímo interagují s vegetací. U nemykorhizních rostlinných druhů dochází k modifikaci mikrobiálního společenstva zejména alelopaticky.

Sekundární látky však po odstranění invazivní rostliny mají velmi krátkou životnost, řádově se jedná o hodiny až dny a nezapřičiňují legacy effect. Pokud je ale na místě i po odstranění invazivního druhu přítomna odumřelá biomasa, alelochemikálie se uvolňují do půdy a zabraňují úspěšné rekolonizaci původních symbiontů (Grove et al., 2012; Lankau et al., 2014).

Další způsob zanechání legacy invazivní rostlinou vychází z faktu, že arbuskulo-mykorhizní houby jsou obligátní mutualisté, takže jejich existence v daném místě závisí na přítomnosti vhodného hostitelského rostlinného druhu. Toto platí naopak i pro hostitelský rostlinný druh, který byl invazí eliminován a bez arbuskulo-mykorhizní symbiomy nemůže úspěšně rekolonizovat původní místo. Důsledek je pak znát v druhovém složení vegetace, kdy je vyšší pokryvnost spojena s přítomností nemykorhizních rostlinných druhů.

Při pozorování mikrobiálního společenstva ovlivněného invazivním druhem *Alliaria petiolata*, rostlinou známou pro svoji schopnost degradovat arbuskulo-mykorhizní biomasu, se ukázal i po 6 letech od odstranění zřejmý legacy effect. Celková diverzita arbuskulo-mykorhizních symbiontů byla nízká a dala se přirovnat k hodnotám před odstraněním *A. petiolata*. Invaze nemykorhizních druhů do ekosystémů, kde jsou dominantní mykorhizní druhy, může vyústit k vytvoření „více nemykorhizního stavu“. V některých případech tak invazivní druhy nepřímo zvýhodňují nemykorhizní druhy, a to včetně případných dalších invazivních druhů, které kolonizují biotop po jejich odstranění (Lankau et al., 2014).

7.2.1 Kontrola mykorhizních legacies

Regenerace půdní bioty je úspěšnější v případech, kdy dojde ke změně v relativní abundanci, spíše než ke ztrátě některých taxonů. Obnovy takto poškozené mykotrofní sítě lze dosáhnout totálním odstraněním odumřelé biomasy a průběžným vytrháváním semenáčků invazivního druhu. Bez tohoto kroku by se stále uvolňovaly alelopatické láky, které by negativně působily na klíčení spor a růst houbových hyf (Barto & Cipollini, 2009). Další způsob vhodný pro regeneraci mikrobiálního společenstva, a to v případech, kdy dojde ke ztrátě některých taxonů, je implementace houbových propagulí, což zvýší šanci na přežití a růst původních druhů hub a zvýší jejich kompetitivní schopnost (Meinhardt & Gehring, 2012).

8. Regenerace rostlinného společenstva

Úspěšná eradikace invazivního druhu pozitivně ovlivňuje vegetační regeneraci. Při nedostatečném plánování však může eradikace způsobit nechtěné a neočekávané změny. V některých případech i úspěšné odstranění invazivního druhu může mít vedlejší efekty a vede ke zvýšení početnosti jiných invazivních druhů nebo může mít negativní dopad v rámci celého ekosystému (Zavaleta et al., 2001). Úplná obnova ekosystému je na první pohled nesplnitelný cíl, avšak postupnou regenerací jeho původních funkcí lze docílit návratu alespoň některých domácích druhů (Marchante et al., 2011a).

Regenerace nativní vegetace je možná, často však jen v případech krátkodobé invaze, což vyžaduje její včasnou identifikaci a vhodný management (Cuevas & Zalba, 2010). S rostoucí délkou invaze je systém stále méně schopný regenerace zejména kvůli velké ztrátě domácích druhů (Marchante et al., 2011a; Marchante et al., 2011b). Po odstranění invazivního druhu se vegetace postupně regeneruje a čím dál víc se začíná podobat vegetační struktuře ekvivalentních neinvadovaných území. Odstraněním invazivního druhu ubudou bariéry, které brání šíření semen nebo jejich klíčení a tím se otevře území pro kolonizaci jak domácími, tak invazivními druhy (Marchante et al., 2009). Jsou však známy i případy, kdy odstraněním invazivního druhu nedošlo k požadované regeneraci domácích druhů. Například management invazivního druhu *Centaurea stoebe* na západě USA sice vedl k jeho úspěšnému odstranění, ale měl negativní dopad na abundanci a diverzitu domácích druhů keřů, jenž byly nahrazeny domácími druhy dominantních trav (Ortega & Pearson, 2010). Přítomnost nežádoucích druhů často komplikuje úsilí kontrolního managementu a brzdí tak úspěšnou regeneraci (Claeson & Bisson, 2013). Tento fenomén však nebyl potvrzen ve studii Podadera et al., 2015, kdy sekundární invazivní druhy nijak nepůsobily škody v regeneračním procesu, a proto předchozí výrok nelze brát jako absolutní.

Po odstranění dojde k počátečnímu zvýšení diverzity díky sekundárním invazivním druhům a plevelům, které kolonizovaly ošetřené území. Jejich kolonizaci usnadňuje disturbance, která je často spojena s mechanickým nebo manuálním typem managementu. Naopak pravděpodobnost rekolonizace invazivním druhem může být snížena vyšším kompetičním tlakem okolních semenáčů, pro které je nově uvolněné místo s řídkým vegetačním pokryvem a přímým slunečním světlem vhodné pro kolonizaci (Cuevas & Zalba, 2010; Jäger & Kowarik, 2010).

I přesto, že kolonizace sekundárními invazivními rostlinami je obvyklá, není to pravidlo a lze nalézt i případy, kdy odstranění invazivních druhů neusnadnilo jejich kolonizaci (Mantoani & Tozeran, 2016). Nejvyšší diverzita nastává ve středním časovém rozpětí po

disturbanci, což si lze představit jako dobu, kdy spolu ošetřené území sdílí jak pionýrské druhy, tak druhy s vyšší kompetiční schopností, které později pionýrské druhy nahradí (Cuevas & Zalba, 2010). Hlavní ekologická změna, která nastává po odstranění invazivního druhu, je pravděpodobně vyšší dostupnost světleného záření. To hraje roli zejména u těch invazivních druhů, které vytváří listy dřív než ostatní rostliny na invadovaném území, takže mohou konkurovat zejména na jaře kvetoucím domácím druhů, které jsou na světle závislé (Shields et al., 2015).

Klíčový mechanismus pro regeneraci společenstva je schopnost spontánní rekolonizace domácích druhů ze semenné banky a vyrůst v odolné jedince, kteří jsou schopni zareagovat na náhlou změnu podmínek (Cuevas & Zalba, 2010). Úspěšné rekolonizace však závisí na samotném stavu semenné banky, který je limitován přítomnými druhy ve vegetaci. Druhy, které v invadované vegetaci chybí, budou totiž nejspíš chybět i v semenné bance (Handlová & Münzbergová, 2006).

Přirozenou sukcesí vegetace lze podpořit zasazením nebo vysetím nativních druhů. Díky tomu se sníží pravděpodobnost potenciální kolonizace sekundárními invazivními druhy, protože si pro sebe zaberou své místo a zdroje. Introdukci domácích druhů se dá obejít problémem, pokud by vyklíčení ze semenné banky nebo rekolonizace z okolních neinvadovaných míst bylo příliš náročné. Na velmi narušených územích je další možností aplikace hnojiva, které spolu s mulčovacím materiálem a introdukcí semen domácích druhů, mohou urychlit koloběh živin na regenerovaném území (Holmes, 2002). Pravidlo vysazování rostlin „čím dříve, tím lépe“, platí zejména pro management ekosystému poškozeného N₂ fixující rostlinou. Vysazená semena původního druhu na ošetřené území rostou rychleji, a to díky půdě obohacené o dusík a také času, kdy se na území prozatím nedostaly dominantní exotické trávy a keře (Grove et al., 2015).

Při vysévání je dobré přidat semena takových domácích druhů, u kterých je dobře známá jejich dlouhá koexistence s invazivními druhy. Dlouhodobé soužití vede ke genetické diferenciaci u domácích populací a projevit se může vyšší tolerancí vůči invazivnímu druhu získáním specifických kompetičních vlastností. Semena s takto výhodnými genotypy mohou fungovat jako vhodná regenerační technika pro omezení sekundárních invazí. Obtížné však může být jejich shromažďování. Je nutné zajistit, aby neobsahovala příměs nechtěných druhů (Ferrero-Serrano et al., 2011).

9. Removal experiments

Removal experiments jsou využívány pro determinaci vztahu mezi diverzitou a fungováním ekosystému. Jsou důležité pro porozumění změn v abundanci a diverzitě nativních jedinců, jejich nenáhodné extinkci a vnitrodruhových interakcí. Removal experiments jsou schopny zahrnout reálné procesy v ekosystému, protože posuzují společenstva v jejich přirozeném prostředí. Díky tomu se removal experiments využívají k posuzování důsledků a dimenzí druhových invazí.

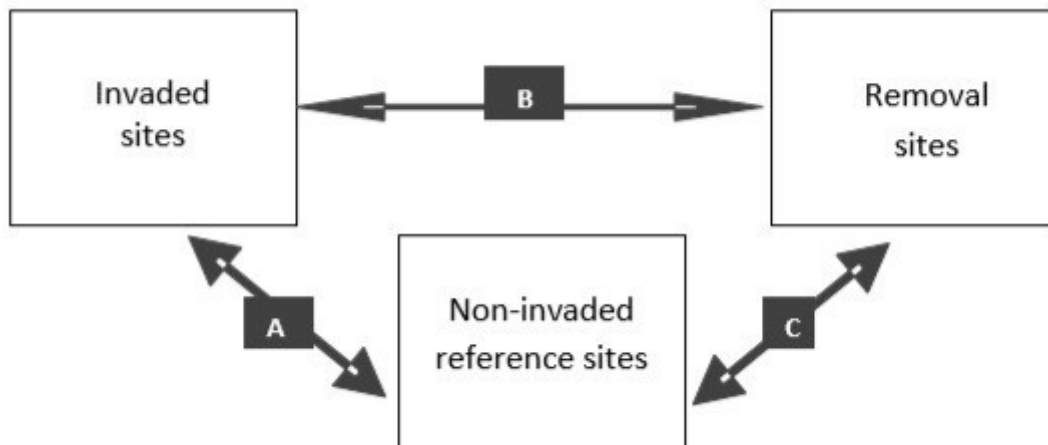
Výsledek removal experiments je podmíněn třemi složkami:

- I. Efekt zprostředkovaný odpovědí na ztrátu určitého druhu
- II. Efekt zprostředkovaný odezvou zbylých druhů nebo druhů, které místo nově kolonizují
- III. Efekt disturbance, nebo efekt samotného odstranění druhu, který může zahrnovat jak fyzikální, chemické či biotické změny v půdě

Právě poslední bod mnohdy přispívá k dezinterpretaci výsledků v případech, kdy není akt samotného odstranění explicitně uveden, nebo pokud kontrola není zahrnuta do experimentálního designu. Před použitím removal metod se musí pečlivě testovat jejich účinnost a nechtěné efekty. Odstranění invazivního druhu totiž samo o sobě představuje další zásah do ekosystému a je spojeno zejména s disturbancí tamní vegetace a půdy, což může usnadnit kolonizaci dalším exotickým druhům. Při posuzování vegetační struktury je třeba zjistit, do jaké míry je disturbance zodpovědná právě za takový směr sukcese (Mason & French, 2007; Díaz et al., 2013).

Pro kontrolu tak slouží removal experiment s původními dominantními druhy na neinvadovaných ekvivalentních plochách. Při odstranění původního druhu stejně jako invazivního, dojde ke změně mikroklimatických podmínek, které se projeví ve zvýšení dostupnosti světla, vyšší evapotranspiraci a sníženou vlhkostí půdy. Dominantní druhy jsou klíčové pro fungování ekosystému a jejich odstraněním může dojít k eliminaci dalších původních druhů (Smith & Knapp, 2003). Porovnáním výsledků získaných odstraněním původních dominantních a invazivních druhů lze stanovit, jestli je struktura vegetace dána reakcí na disturbance nebo na nepřítomnost odstraněného invazivního druhu.

9.1 Metodika removal experiments s invazivními druhy



Obr. 2: Schematický diagram shrnující vztahy srovnávacích metod (Andreu, 2011)

Metoda REs je založena na porovnávání ploch, kde došlo k odstranění invazivního druhu s plochami invadovanými (B) či neinvadovanými (C), viz výše schéma. Výsledkem porovnávacího experimentu B je zjištění, zda se odstraněním invazivního druhu zvýšila abundance a druhová diverzita domácích druhů, zatímco experiment C odpoví na otázku, zda se plocha s odstraněným druhem podobá neinvadované ploše. Vzájemným porovnáním takto získaných výsledků experimentů B a C lze vyhodnotit úspěch odstraňovací techniky. Při posuzování vlivu invazivního druhu na abundanci a diverzitu domácích druhů, se používá pozorovací metoda A. Ta je založena na porovnání neinvadovaných a invadovaných ploch. Tento koncept umožňuje získat širší vědomí o velikosti a směru změn v ekosystému a odhadnout pravděpodobnost, s jakou dosáhne regenerující se společenstvo požadovaného stavu (Díaz et al., 2003; Andreu, 2011).

10. Potenciální využití invazivních druhů pro regeneraci poškozených biotopů

Invaze rostlinných druhů může být nežádoucí i na antropogenně narušených místech, jako jsou lomy, doly nebo degradovaná orná půda. V takovýchto biotopech je obvykle úspěšný úchyt domácích druhů obtížný a vegetace je zčásti nahrazena invazivními druhy. Ty pak ztěžují úspěšnou sukcesí a je třeba provádět vegetační kontrolu vysazováním nativních druhů (Evans et al., 2013). V některých případech jsou ale abiotické faktory natolik nepříznivé, že by úchyt a růst domácích druhů nebyl možný. Proto vysazením pečlivě vybraných exotických lze docílit zlepšení půdních podmínek a snížení eroze (Chazdon, 2008).

Jedním z používaných druhů pro regeneraci důlních nebo degradovaných orných půd je invazivní *Robinia pseudoacacia*. Tento druh z čeledi *Fabaceae*, jehož původní areál se nachází v Severní Americe, je znám pro svoji schopnost vázat vzdušný dusík, zvyšovat obsah uhlíku v půdě a zabraňovat erozi. Jeho introdukce na poškozené území přinesla ve studii Papaioannou et al., 2015 několik pozitivních změn v chemickém složení půdy. Degradované půdy oproti půdám s *R. pseudoacacia* měly nižší pH, zřejmě kvůli půdní erozi a ztrátě několika základních kationtů. Koncentrace těchto kationtů byla vyšší právě v půdách *R. pseudoacacia* (K^+ , Na^+ , Mg^{2+}). Introdukce taktéž přispěla ke zvýšení obsahu půdní organické hmoty a s tím byly spojené vyšší hodnoty organického uhlíku. Díky schopnosti fixovat vzdušný dusík byla nejvyšší akumulace a hodnoty dusíku naměřeny právě pod *R. pseudoacacia*. S postupujícím časem regenerace lze předpokládat zvyšující se hodnoty fosforu.

Metoda vysazování exotických (a potenciálně invazivních) druhů není tolik používána pro nebezpečí vytváření pozdějších dominantních monokultur. Při jejich dostatečné kontrole však lze využít jejich schopnosti měnit koloběh živin v půdě (i jako legacy effect po jejich odstranění), pro zlepšení podmínek degradovaných půd.

11. Studovaný druh-vrbovka žláznatá

Ve své navazující magisterské práci bych se již zaměřila na jeden rostlinný druh, a to v České republice invazivní vrbovku žláznatou (*Epilobium ciliatum* ssp. *adenocaulon*). Proto bych tento druh ráda představila po jeho biologické a ekologické stránce a zmínila hlavní aspekty, díky kterým je tolik úspěšný při kolonizaci nových areálů.

Diplomová práce by měla odpovědět na otázky:

- I. Jaký je vliv vrbovky žláznaté na původní vegetaci?
- II. Je schopna vegetace zregenerovat do stavu před invazí vrbovky žláznaté?
- III. Jaká je míra jejího klonálního růstu?
- IV. Je vrbovka žláznatá schopna alelopacie?

11.1 Popis čeledě- Onagraceae

Čeleď *Onagraceae* zahrnuje jednoleté nebo vytrvalé byliny, polokeře, malé keře až stromky. Zahrnuje asi 25-35 rodů, rozšířených po celém světě, především v mírných a subtropických pásmech. Těžiště rozšíření je v Severní a Jižní Americe.

Rod *Epilobium* čítá okolo 200 druhů, které jsou rozšířeny na obou polokoulích. Pro druhy tohoto rodu je typická přítomnost flavonoidů, sterolů, tríslovin a derivátu kyseliny gallové. Druhy se rozmnožují autogamním, entomogamním či anemochorním způsobem (Slavík, 1997). Najdeme zde jak polyploidii, tak aneuploidii (Raven, 1979). Mezi další hojně rozšířené druhy na našem území patří *Epilobium angustifolium*, *Epilobium hirsutum*, *Epilobium palustre*, *Epilobium montanum* a kriticky ohrožený, zřejmě vymýcený druh flóry České republiky, *Epilobium lanceolatum* (Slavík, 1997).

11.2 Popis druhu

Epilobium ciliatum ssp. *adenocaulon*, česky vrbovka žláznatá, patří do čeledi *Onagraceae* a jedná se o vytrvalou bylinu. Její oddenek je krátký, po odkvětu vytvářející přezimující růžice zelených listů. Lodyha může být přímá nebo na obloukovité bázi krátce vystoupavá, častěji spíše větvená, až 150 cm vysoká, tupě čtyřhranná až skoro oblá, v dolní části skoro lysá, v horní zejména v době květenství pýřitá s hojnými, rovnovážně odstálými žláznatými chlupy. V horní části je někdy lodyha červeně naběhlá a vrchol lodyhy je i před rozkvetem přímý. Listy jsou vstřícné, v horní části střídavé, podlouhle až vejčité kopinaté s nepříliš vyniklou žilnatinou, jejich barva je většinou tmavě zelená, někdy načervenalá. Květy jsou malé, i v mládí přímé, poupata vejcovitá až tupě špičatá, přitiskle pýřitá a odstále žláznatá. Korunní lístky jsou i při rozkvetu nachově růžové. Plodem jsou 4-6 cm dlouhé tobolky, s většinou hojnými žláznatými chlupy. Semena jsou cca 1 mm dlouhá, s vrcholovým průsvitným límečkovitým přívěskem a rovnoběžnými hustými řadami špičatých papil, které vytváří na pohled podélné proužkování. Tato kombinace znaků je odlišuje od všech našich ostatních druhů a je důležitá pro determinaci druhu (Slavík, 1997).

11.3 Biologie a ekologie vrbovky žláznaté

Vrbovka žláznatá je vytrvalá bylinu, kvetoucí od července do srpna. Jedná se o druh se širokou ekologickou valencí, obývající přirozená i druhotná stanoviště. Těžiště jeho rozšíření nalezneme od suprakolinního až do supramontanního stupně. Tento druh nemá specifické nároky na typ substrátu, roste na půdách rozličné minerální síly a různého mechanického složení. Lze ji nalézt jak na půdách jílovitých, tak štěrkovitých (Slavík, 1997). Nejvyšší míra kolonizace je zaznamenávána především ve vlhkých biotopech, například v příkopech okolo lesních cest nebo březích, kde voda a antropogenní činnost fungují jako významný způsob šíření (Myśliwy, 2014). Z regionálního hlediska se vyskytuje především v lesnatějších oblastech a na územích s četnějšími vodními nádržemi a toky (Slavík, 1997). I přesto, že nejvhodnější pro úchyt a šíření vrbovky žláznaté jsou vlhčí biotopy, dokáže vyklíčit i ve

velmi nepříznivých podmínkách, například v suchých půdách s nižším pH (na škále 4-5) a tolerují i vyšší stupeň zastínění (Whitehead, 1966). S kolísající četností je součástí některých společenstev tříd *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Montio-Cardaminetea*, *Isoeto-Nanojuncetea*, *Alnetea glutinosae*, *Quercu-Fagetea*, *Epilobietea angustifoliae*, *Galio-Urticetea*, *Bidentetea tripartiti*, *Artemisietea vulgaris*, *Chenopodietea* a *Plantaginetea majoris*.

Určování jednotlivých druhů rodu *Epilobium* většinou není snadné, zejména kvůli habituální podobnosti jednotlivých druhů, fluktuální variabilitě a časté hybridizaci (Slavík, 1997).

11.4 Klonální rozmnožování

Tento druh se dokáže rozmnožovat i vegetativně, a to klonálně. Typ klonálního růstu je buď ve formě horizontálního nadzemního stonku, větvičího se sympodiálně, nebo ve formě turionů (Klimešová & Klimeš, web 1). Obnovovací orgány vznikají většinou v době kvetení či po odkvetení koncem léta nebo na podzim. Oddělením od mateřské rostliny se díky adventivním kořenům osamostatňují a dávají vzniknout novým rostlinám (Slavík, 1997). Horizontální nadzemní stonek zabezpečuje zakořenění v půdě a zprostředkovává spojení mezi potomstvem rostliny. Stonek slouží jako zásobní orgán a jeho internody jsou dlouhé. Turion je specializovaný pupen sloužící k přezimování, tvořený těsně uspořádanými listy, které jsou bohatě zásobeny živinami. Turion se vyvíjí axilárně nebo apikálně, prochází vegetačním klidem a pro jeho zakořenění je třeba vernalizace (Klimešová & Klimeš, web 1). Turiony mohou být odděleny nezávisle od mateřské rostliny a jsou snadno šířitelné zvířaty nebo lidskou aktivitou (Whitehead, 1996).

11.5 Invazní historie

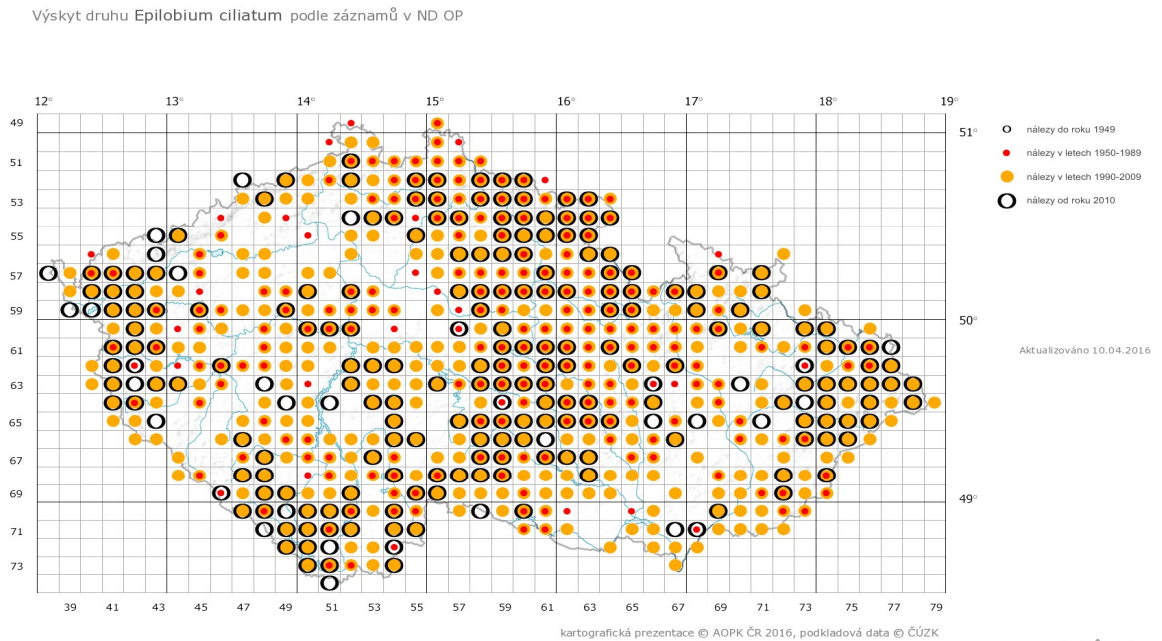
Původní areál vrbovky žláznaté je v Severní Americe, kde se vyskytuje s výjimkou centrální části od Aljašky a severní Kanady až po jih Mexika. Jako adventivní rostlinu ji lze nalézt téměř po celém světě, od Jižní Ameriky až po východní Asii a Austrálii (Slavík, 1997).

11.6 Rozšíření v Evropě a České republice

V Evropě se jedná o invazivní neofyt, v záznamech prvně uveden v roce 1889 v Anglii. K první vlně invaze došlo zejména v severských státech, odkud se na začátku 20. století vrbovka rozšířila na jih. V okolních státech ČR byla zaznamenána poprvé v Polsku, a to v roce 1917 a posléze v Německu v roce 1927. Z Polska také nejspíš druh pronikl na naše území, nejstarší doklad o jeho výskytu pochází z roku 1927. Jeho expanze nastala hlavně v druhé polovině 20. století, kdy se druh rozšířil téměř po celé republice (Slavík, 1997).

Za úspěšnou invazí stojí velká produkce semen, jejich šíření způsobem anemochorie, velká ekologická plasticita a široká ekologická valence (Slavík, 1997; Krajšek & Jogan, 2004).

I přes nedostatečné množství herbářových dokladů a literárních zdrojů, mapující rychlost a způsob expanze toho druhu na našem území, je však jisté, že od 70. let 20. století patří vrbovka žláznatá na našem území k nejhojnějšímu rodu *Epilobium*. V některých přirozených stanovištích funguje díky své intenzivní reprodukci jako vegetační subdominanta a na vlhčích místech v posledních desetiletích vytlačuje domácí druh *Epilobium roseum* (Slavík, 1997).



Obr. 3: Výskyt vrbovky žláznaté podle záznamů v ND OP, (c) AOPK ČR, Nálezová databáze ochrany přírody (web 2)

12. Závěr

V závěru své práce shrnu hlavní poznatky získané rešerší na téma invazivní ekologie. Invazivní rostliny bývají silnějšími kompetitory o zdroje, také jsou schopny měnit půdní vlastnosti jak po biotické, tak po abiotické stránce. Některé druhy jsou schopny zvyšovat svůj invazní potenciál vylučováním alelochemikálií, které přímo inhibují růst domácích rostlin, nebo modifikují půdní biotickou složku. Díky uvedeným vlastnostem se stávají invazivní rostliny na invadovaném území dominantní a vytlačují jak domácí druhy, tak i další nepůvodní druhy či plevely. Tímto způsobem snižují diverzitu původních rostlinných druhů a ovlivňují celkové fungování ekosystému.

Právě tato skutečnost vede k potřebě tomuto scénáři preventivně předcházet. Prevence je však spojena zejména s pěstovanými okrasnými druhy, u nichž hrozí jejich rozšíření do okolí. Většinou se ekologové zabývají myšlenkou, jak tyto druhy odstranit. Odstranit požadovaný druh lze chemicky, mechanicky nebo biologicky a každá z těchto metod má své výhody a nevýhody. Vždy je také nutné odpovídající management promyslet v kontextu invazivní historie a biologie samotného invazivního druhu. Potenciální regenerace invadované vegetace závisí na mnoha faktorech, například na délce času, během kterého bylo dané území invadováno, persistenci semenné banky domácích druhů nebo invazivním druhem zanechaných biologických či chemických půdních legacies. Právě zmíněný legacy effect ztěžuje rekolonizaci jak původních domácích rostlinných druhů, tak i dalších půdních mikroorganismů. V takovém případě pak management nekončí odstraněním invazivní rostliny a je třeba dále kontrolovat nejen zanechané legacies, ale i možnou rekolonizaci odstraněného invazivního druhu. I přesto, že invazivní druhy jsou reálnou hrozbou pro osobitost ekosystému, jejich schopnosti měnit chemické a fyzikální vlastnosti půdy, které se obvykle považují za negativní, lze využít pro zlepšení degradovaných půd. Vysazené, předem určené invazivní druhy, mohou připravit lepší podmínky pro úspěšný úchyt druhů domácích.

Dále jsem se zabývala metodikou removal experiments, které se používají k posouzení vlivu invazivních rostlin na původní biotu a její potenciální regeneraci. V experimentech se porovnávají invadované a neinvadované plochy s plochami, kde došlo k odstranění invazivního druhu.

Poslední téma mé práce bylo shrnutí biologie, ekologie a invazivní historie vrbovky žláznaté, na našem území rozšířeného druhu. Tyto znalosti spolu s porozuměním problematiky invazivních rostlin v širším kontextu mi pomohou zaměřit se na zmiňovaný studovaný druh, vrbovku žláznatou, v navazující diplomové práci.

13. Reference

- Andreu, J. Native plant community response to alien plant invasion and removal Resumen Invaded sites Removal sites Non-invaded reference sites Palabras clave. *Management of Biological Invasions* 81–94 (2011).
- Ayres, D. R., Zaremba, K. & Strong, D. R. Extinction of a Common Native Species by Hybridization with an Invasive Congener. *Weed Technology* 18, 1288–1291 (2004).
- Barritt, A. R. & Facelli, J. M. Effects of Casuarina pauper litter and grove soil on emergence and growth of understorey species in arid lands of South Australia. *Journal of Arid Environments* 49, 569–579 (2001).
- Barto, E. K. & Cipollini, D. Garlic Mustard (*Alliaria petiolata*) Removal Method Affects Native Establishment. *Invasive Plant Science and Management* 2, 230–236 (2009).
- Bleeker, W., Schmitz, U. & Ristow, M. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation* 137, 248–253 (2007).
- Bonanomi, G., Incerti, G., Barile, E., Capodilupo, M., Antignani, V., Mingo, A., Lanzotti, Scala, F. & Mazzoleni, S. Phytotoxicity, not nitrogen immobilization, explains plant litter inhibitory effects: Evidence from solid-state ¹³C NMR spectroscopy. *New Phytologist* 191, 1018–1030 (2011).
- Burke, M. A. & Ingrid C Vinton. Interactions Between Individual Plant Species and Soil Nutrient Status in Shortgrass Steppe Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe'. *Ecology* 76, 1116–1133 (1995).
- Callaway, R. M. & Aschehoug, E. T. Invasive Plants Versus Their New and Old Neighbors: A Mechanism for Exotic Invasion. *Science* (80-.). 290, 521–523 (2000).
- Callaway, R. M. & Ridenour, W. M. Novel Weapons: Invasive Success and the Evolution of Increased Competitive Ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 436–443 (2004).
- Claeson, S. M. & Bisson, P. A. Passive Reestablishment of Riparian Vegetation Following Removal of Invasive Knotweed (*Polygonum*). *Invasive Plant Science and Management* 6, 208–218 (2013).
- Cuevas, Y. A. & Zalba, S. M. Recovery of Native Grasslands after Removing Invasive Pines. *Restoration Ecology* 18, 711–719 (2010).
- D'Antonio, C. M. & Mahall, B. E. Root Profiles and Competition between the Invasive , Exotic Perennial , *Carpobrotus edulis* , and Two Native Shrub Species in California Coastal Scrub. *American Journal of Botany* 78, 885–894 (1991).
- Darwin, C. *On the origin of species by means of natural selection.* (1859).
- De Deyn, G. B., Raaijmakers, C. E., Zoomer, H. R., Berg, M. P., de Ruyter, P. C., Verhoef, H., Bezemer, T. M. & van der Putten, W. H. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422, 711–713 (2003).
- Díaz, S., Symstad, A. J., Chapin, F. S., Wardle, D. A. & Huenneke, L. F. Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 140–146 (2003).
- Dostál, P. & Palečková, M. Does relatedness of natives used for soil conditioning influence plant-soil feedback of exotics? *Biological Invasions* 13, 331–340 (2011).

- Drigo, B., Pijl, A. S., Duyts, H., Kielak, S. M., Gamper, H. A., Houtekamer, M. J., Boschker, H. T. S., Bodelier, P. L. E., Whiteley, A. S., van Veen, J. A. & Kowalchuk, G. A. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 10938–42 (2010).
- Ehrenfeld, J. G. Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems* 6, 503–523 (2003).
- Ehrenfeld, J. G. & Scott, N. Invasive Species and the Soil: Effects on Organisms and Ecosystem Processes I. *Ecological Applications* 11, 1259–1260 (2001).
- Evans, D. M., Zipper, C. E., Burger, J. A., Strahm, B. D. & Villamagna, A. M. Reforestation practice for enhancement of ecosystem services on a compacted surface mine: Path toward ecosystem recovery. *Ecological Engineering* 51, 16–23 (2013).
- Ferrero-Serrano, Á., Hild, A. L. & Meador, B. A. Can Invasive Species Enhance Competitive Ability and Restoration Potential in Native Grass Populations? *Restoration Ecology* 19, 545–551 (2011).
- Flores-Moreno, H., Garcia-Trevino, E. S., Letten, A. D. & Moles, A. T. In the beginning: phenotypic change in three invasive species through their first two centuries since introduction. *Biological Invasions* 17, 1215–1225 (2015).
- Gioria, M. & Osborne, B. Assessing the impact of plant invasions on soil seed bank communities: use of univariate and multivariate statistical approaches. *Journal of Vegetation Science* 20, 547–556 (2009).
- Gioria, M. & Osborne, B. Similarities in the impact of three large invasive plant species on soil seed bank communities. *Biological Invasions* 12, 1671–1683 (2010).
- Grootjans, A. P., Bakker, J. P., Jansen, A. J. M. & Kemmers, R. H. Restoration of brook valley meadows in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478, 149–170 (2002).
- Grootjans, A. P., Geelen, H. W. T., Jansen, A. J. M. & Lammerts, E. J. Restoration of coastal dune slacks in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478, 181–203 (2002).
- Grove, S., Parker, I. M. & Haubensak, K. A. Persistence of a soil legacy following removal of a nitrogen-fixing invader. *Biological Invasions* 17, 2621–2631 (2015).
- Hamman, S. T. & Hawkes, C. V. Biogeochemical and Microbial Legacies of Non-Native Grasses Can Affect Restoration Success. *Restoration Ecology* 21, 58–66 (2013).
- Handlová, V. & Münzbergová, Z. Seed banks of managed and degraded grasslands in the Krkonoše Mts., Czech Republic. *Folia Geobotanica* 275–288 (2006).
- Hawkes, C. V., Wren, I. F., Herman, D. J. & Firestone, M. K. Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community. *Ecology Letters* 8, 976–985 (2005).
- Hejda, M. & de Bello, F. Impact of plant invasions on functional diversity in the vegetation of Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 24, 890–897 (2013).
- Hejda, M. & Pyšek, P. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biological Conservation* 132, 143–152 (2006).
- Hierro, J. & Callaway, R. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* 256, 11 (2003).
- Hobbs, R. J. & Humphries, S. E. An Integrated Approach to the Ecology and Management of Plant

- Invasions. *Conversation Biology* 9, 761–770 (1995).
- Holmes, P. M. Depth distribution and composition of seed banks alien-invaded and uninvaded fynbos vegetation. *Austral Ecology* 27 L1 - , 110–120 (2002).
- Holmes, P. M. Shrubland Restoration Following Woody Alien Invasion and Mining: Effects of Topsoil Depth , Seed Source , and Fertilizer Addition. *Restoration Ecology* 9, 71–84 (2001).
- Hosking, J. R., Sullivan, P. R. & Welsby, S. M. Biological control of *Opuntia stricta*(Haw.) Haw. var. *stricta* using *Dactylopius opuntiae*(Cockerell) in an area of New South Wales, Australia, where *Cactoblastis cactorum*(Berg) is not a successful biological control agent. *Agriculture, ecosystems & environment* 48, 241–255 (1994).
- Hughes, R. F., Uowolo, A. L. & Togia, T. P. Recovery of native forest after removal of an invasive tree, *Falcataria moluccana*, in American Samoa. *Biological Invasions* 14, 1393–1413 (2012).
- Hulme, P. E., Vilà, M., Nentwig, W. & Pyšek, P. Are the aliens taking over? Invasive species and their increasing impact on biodiversity. *Atlas of Biodiversity in Europe* 132–133 (2010).
- Hulme, P. E. Beyond control: Wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* 43, 835–847 (2006).
- Chazdon, R. L. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320, 1458–1460 (2008).
- Chen, H., Li, B., Fang, C., Chen, J. & Wu, J. Exotic plant influences soil nematode communities through litter input. *Journal of Applied Ecology* 39, 1782–1793 (2007).
- *Chippendale, J. F. Potential returns to research on rubber vine (*Cryptostegia grandiflora*). (1991).
- Inderjit & Callaway, R. M. Experimental designs for the study of allelopathy. (Special Issue: Allelopathy). *Plant and Soil* 256, 1–11 (2003).
- Inderjit, Seastedt, T. R., Callaway, R. M., Pollock, J. L. & Kaur, J. Allelopathy and plant invasions: Traditional, congeneric, and bio-geographical approaches. *Biological Invasions* 10, 875–890 (2008).
- Ingham, R. E., Ingham, E. R. & Coleman, D. C. Interactions of Bacteria , Fungi , and their Nematode Grazers : Effects on Nutrient Cycling and Plant Growth. *Ecological Monographs* 55, 119–140 (1985).
- Jäger, H. & Kowarik, I. Resilience of Native Plant Community Following Manual Control of Invasive *Cinchona pubescens* in Galápagos. *Restoration Ecology* 18, 103–112 (2010).
- Krajšek, S. S. & Jogan, N. *Epilobium ciliatum* Raf., a new plant invader in Slovenia and Croatia. *Acta Botanica Croatica* 63, 49–58 (2004).
- Kubešová, M., Moravcová, L., Suda, J., Jarošík, V. & Pyšek, P. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: A flow cytometric analysis of the Czech alien flora. *Preslia* 82, 81–96 (2010).
- Kulmatiski, A. & Beard, K. H. Activated carbon as a restoration tool: Potential for control of invasive plants in abandoned agricultural fields. *Restoration Ecology* 14, 251–257 (2006).
- Kulmatiski, A., Beard, K. H. & Stark, J. M. Soil history as a primary control on plant invasion in abandoned agricultural fields. *Journal of Applied Ecology* 43, 868–876 (2006).
- Lankau, R. A., Bauer, J. T., Anderson, M. R. & Anderson, R. C. Long-term legacies and partial recovery of mycorrhizal communities after invasive plant removal. *Biological Invasions* 16,

- 1979–1990 (2014).
- Le Maitre, D. C., Gaertner, M., Marchante, E., Ens, E. J., Holmes, P. M., Pauchard, A., O'Farrell, P. J., Rogers, A. M., Blanchard, R., Blignaut, J. & Richardson, D. M. Impacts of invasive Australian acacias: Implications for management and restoration. *Diversity and Distributions* 17, 1015–1029 (2011).
- Li, Y. P., Feng, Y. L., Chen, Y. J. & Tian, Y. H. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants. *Science Bulletin* 60, 1083–1091 (2015).
- Lodhi, M. A. K. Allelopathic Effects of Decaying Litter of Dominant Trees and Their Associated Soil in a Lowland Forest Community. *Botanical society of America* 65, 340–344 (1978).
- Loydi, A., Donath, T. W., Eckstein, R. L. & Otte, A. Non-native species litter reduces germination and growth of resident forbs and grasses: allelopathic, osmotic or mechanical effects? *Biological Invasions* 581–595 (2014).
- Luo, Y., Guo, W., Yuan, Y., Liu, J., Du, N. & Wang, R. Increased nitrogen deposition alleviated the competitive effects of the introduced invasive plant *Robinia pseudoacacia* on the native tree *Quercus acutissima*. *Plant and Soil* 385, 63–75 (2014).
- Mangla, S., Inderjit & Callaway, R. M. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology* 96, 58–67 (2008).
- Mantoani, M. C. & Torezan, J. M. D. Regeneration response of Brazilian Atlantic Forest woody species to four years of *Megathyrus maximus* removal. *Forest Ecology and Management* 359, 141–146 (2016).
- Marchante, E., Kjølner, A. & Struwe, S. Soil recovery after removal of the N₂-fixing invasive *Acacia longifolia*: Consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions* 11, 813–823 (2009).
- Marchante, E., Kjølner, A., Struwe, S. & Freitas, H. Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology* 40, 210–217 (2008).
- Marchante, H., Freitas, H. & Hoffmann, J. H. Post-clearing recovery of coastal dunes invaded by *Acacia longifolia*: Is duration of invasion relevant for management success a)? *Journal of Applied Ecology* 48, 1295–1304 (2011).
- Marchante, H., Freitas, H. & Hoffmann, J. H. The potential role of seed banks in the recovery of dune ecosystems after removal of invasive plant species b). *Applied Vegetation Science* 14, 107–119 (2011).
- Marková, Z. & Hejda, M. Invaze nepůvodních druhů rostlin jako environmentální problém. *Živa* 1, 10–14 (2011).
- Meinhardt, K. A. & Gehring, C. A. Disrupting mycorrhizal mutualisms: A potential mechanism by which exotic tamarisk outcompetes native cottonwoods. *Ecological Applications* 22, 532–549 (2012).
- Myśliwy, M. Habitat preferences of some neophytes, with a reference to habitat disturbances. *Polish Journal of Ecology* 62, 509–526 (2014).
- Nolan, N. E., Kulmatiski, A., Beard, K. H. & Norton, J. M. Activated carbon decreases invasive plant growth by mediating plant-microbe interactions. *AoB Plants* 7, plu072– (2014).
- Ortega, Y. K. & Pearson, D. E. Effects of Picloram application on community dominants vary with initial levels of spotted knapweed (*Centaurea stoebe*) invasion. *Invasive Plant Science and*

- Management* 3, 70–80 (2010).
- Pant, H. K. & Warman, P. R. Enzymatic hydrolysis of soil organic phosphorus by immobilized phosphatases. *Biology and Fertility of Soils* 30, 306–311 (2000).
- Papaioannou, A., Chatzistathis, T., Papaioannou, E. & Papadopoulos, G. Robinia pseudoacacia as a valuable invasive species for the restoration of degraded croplands. *Catena* 137, 310–317 (2015).
- Pearson, D. E. Invasive plant architecture alters trophic interactions by changing predator abundance and behavior. *Oecologia* 159, 549–558 (2009).
- Podadera, D. S., Engel, V. R., Parrotta, J. A., Machado, D. L., Sato, L. M. & Durigan, G. Influence of Removal of a Non-native Tree Species Mimosa caesalpinifolia Benth. on the Regenerating Plant Communities in a Tropical Semideciduous Forest Under Restoration in Brazil. *Environmental Management* 56, 1148–1158 (2015).
- Pyšek, P. & Hejda, M. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97, 393–403 (2009).
- Pyšek, P., Jarošík, V., Pergl, J., Randall, R., Chytrý, M., Kühn, K., Tichý, L., Danihelka, J., Chrtěk Jun, J. & Sádlo, J. The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits. *Diversity and Distributions* 15, 891–903 (2009).
- Raven, P. H. A survey of reproductive biology in Onagraceae. *New Zealand Journal of Botany* 17, 575–593 (1979).
- Reader, R. J. Mechanisms Underlying the Suppression of Forb Seedling Emergence by Grass (*Poa pratensis*) Litter. *Functional Ecology* 9, 635–639 (1995).
- Richardson, D. M. & Kluge, R. L. Seed banks of invasive Australian Acacia species in South Africa: Role in invasiveness and options for management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10, 161–177 (2008).
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmanek, M., Barbour, M. G., Dane, F. & West, C. J. Naturalization and Invasion of Alien Plants : Concepts and Definitions. *Diversity and Distribution* 6, 93–107 (2000).
- Roberts, K. J. & Anderson, R. C. Effect of Garlic Mustard [*Alliaria petiolata* (Beib. Cavara & Grande)] Extracts on Plants and Arbuscular Mycorrhizal (AM) Fungi. *The American Midland Naturalist* 146, 146–152 (2001).
- Ruckli, R., Hesse, K., Glauser, G., Rusterholz, H. P. & Baur, B. Inhibitory Potential of Naphthoquinones Leached from Leaves and Exuded from Roots of the Invasive Plant *Impatiens glandulifera*. *Journal of Chemical Ecology* 40, 371–378 (2014).
- Ruckli, R., Rusterholz, H. P. & Baur, B. Invasion of an annual exotic plant into deciduous forests suppresses arbuscular mycorrhiza symbiosis and reduces performance of sycamore maple saplings. *Forest Ecology and Management* 318, 285–293 (2014).
- Sayer, E. J. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81, 1–31 (2006).
- Shields, J. M., Saunders, M. R., Gibson, K. D., Zollner, P. A., Dunning, J. B. & Jenkins, M. A. Short-term response of native flora to the removal of non-native shrubs in mixed-hardwood forests of Indiana, USA. *Forests* 6, 1878–1896 (2015).

- Slavík, B. , Epilobium .*Květena České republiky 5* (eds. Slavík, B., Chrtek, J. & Tomšovic, P.). Academia, Praha, 99-132 (1997).
- Smith, M. D. & Knapp, a K. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6, 509–517 (2003).
- Stinson, K. A., Campbell, S. A., Powell, J. R., Wolfe, B. J., Callaway, R. M., Thelen, G. S., Hallett, S. G., Prati, D. & Klironomos J. N. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biol.* 4, 727–731 (2006).
- Stowe, L. G. Allelopathy and its influence on the distribution of plants in an illinois old-field. *Journal of Ecology* (1979).
- Tang, Y., Warren, R. J., Kramer, T. D. & Bradford, M. A. Plant invasion impacts on arthropod abundance, diversity and feeding consistent across environmental and geographic gradients. *Biological Invasions* 14, 2625–2637 (2012).
- Treseder, K. K. & Vitousek, P. M. Effects of Soil Nutrient Availability on Investment in Acquisition of N and P in Hawaiian Rain Forests Stable. *Ecology* 82, 946–954 (2001).
- von Holle, B., Neill, Ch., Largay, E. F., Budreski, K. A., Ozimec, B., Clark, S. A. & Lee, K. Ecosystem legacy of the introduced N₂-fixing tree Robinia pseudoacacia in a coastal forest. *Oecologia* 172, 915–924 (2013).
- Weißhuhn, K. & Prati, D. Activated carbon may have undesired side effects for testing allelopathy in invasive plants. *Basic and Applied Ecology* 10, 500–507 (2009).
- White, G. G. Current status of Prickly Pear control by Cactoblastis cactorum in Queensland. *Biological Control of Weeds* (1980).
- Whitehead, F. H. Comparative Biology of Tussilago farfara L ., Chamaenerion angustifolium (L .) Scop ., Epilobium montanum L . and Epilobium adenocaulon Hausskn . I . General Biology and Germination. *The New Phytologist* 65, 192–210 (1966).
- Wu, A. P., Yu, H., Gao, S. Q., Huang, Z. Y., He, W. M., Miao, S. L. & Dong, M. Differential belowground allelopathic effects of leaf and root of Mikania micrantha. *Trees - Structure and Function* 23, 11–17 (2009).
- Wu, Y. T., Wang, Ch. H., Zhang, X. G., Zhao, B., Jiang, L. F., Chen, J. K. & Li, B. Effects of saltmarsh invasion by Spartina alterniflora on arthropod community structure and diets. *Biological Invasions* 11, 635–649 (2009).
- Xiao, H. F., Feng, Y. L., Schaefer, D. A. & Yang, X. D. Soil fungi rather than bacteria were modified by invasive plants, and that benefited invasive plant growth. *Plant and Soil* 378, 253–264 (2014).
- Yelenik, S. G., Stock, W. D. & Richardson, D. M. Functional group identity does not predict invader impacts: Differential effects of nitrogen-fixing exotic plants on ecosystem function. *Biological Invasions* 9, 117–125 (2007).
- Yuan, Y., Wang, B., Zhang, S., Tang, J., Tu, C., Hu, S., Yong, J. W. H., & Chen, X. Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant Solidago canadensis in its introduced. *Journal of Plant Ecology* 6, 253–263 (2013).
- Zavaleta, E. S., Hobbs, R. J. & Mooney, H. A. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 454–459 (2001).
- Zhang, S., Jin, Y., Tang, J. & Chen, X. The invasive plant Solidago canadensis L. suppresses local soil

pathogens through allelopathy. *Applied Soil Ecology* 41, 215–222 (2009).

Zhu, X., Zhang, J. & Ma, K. Soil biota reduce allelopathic effects of the invasive *Eupatorium adenophorum*. *PLoS One* 6, (2011).

Zimmerman, H. ., Moran, V. C. & Hoffmann, J. H. The Renowned Cactus Moth , *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera : Pyralidae): Its Natural History and Threat to Native *Opuntia* Floras in Mexico and the United States of America. *Society* 84, 543–551 (2000).

Sekundární citace označena hvězdičkou (*)

Internetové zdroje:

Web 1: Klimešová J. & Klimeš L., Clo-Pla3-Database of clonal growth of plants from Central Europe, <http://clopla.butbn.cas.cz> , (cit. 2016-04-10)

Web 2: AOPK ČR 2016, Nálezová databáze ochrany přírody, on-line databáze; portal.nature.cz, (cit. 2016-04-10)