

**Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity
v Českých Budějovicích**



Magisterská diplomová práce



Ekologická studie invazního druhu
Lupinus polyphyllus

Jaroslava Hurtová
2010

Vedoucí práce: RNDr. Stanislav Mihulka, PhD.

Hurtová, J. 2010: Ekologická studie invazního druhu *Lupinus polyphyllus*. [Ecological study of invasive species *Lupinus polyphyllus*. Mgr. Thesis, in Czech.] – 67 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Species *Lupinus polyphyllus* is one of the most hazardous invasive species in the Czech Republic and its increasing occurrence represents a threat of native biodiversity not only in the flora of conservation areas. Influence of management experiments on invaded communities was studied on permanent plots founded on three localities in the Šumava National Park. The role of nitrogen fixed in this invasion was explored by analyzing of soil samples. Influence of allelopathic inhibition of invasive species on some coexisting native species was tested in the laboratory experiment.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, 28. dubna 2010

.....
Jaroslava Hurtová

Poděkování:

Na prvním místě patří velký dík mému školiteli Stanislavu Mihulkovi za všechny cenné rady, vždy ochotnou pomoc a obrovský optimismus, který mě doslova zachraňoval. Ale chtěla bych poděkovat všem, kdo se jakkoliv podíleli na mé práci. Správě NP a CHKO Šumava za umožnění terénního pokusu, Haně Šantrůčkové za rady při vyhodnocování výsledků z půdně-ekologického hlediska, Simoně Polákové, Petrovi Kouteckému, Janu Lepšovi a Petrovi Šmilauerovi za pomoc při statistickém zpracování výsledků, Sandře Venclové za pomoc a toleranci při sepisování této práce a v neposlední řadě celé mojí rodině za nezbytnou pomoc v terénu a za veškerou podporu a Pánu Bohu za to, že stál vždycky nade mnou. Děkuji.

Studie byla podpořena granty: SGA2008/013, MŽP SPII2d/37/07 a MSM 6007665801.

OBSAH:

1 ÚVOD	1
1.1 DRUH <i>LUPINUS POLYPHYLLUS</i>	2
1.2 DOPADY A KONTROLA INVAZNÍHO DRUHU.....	3
1.3 INVAZE A FIXACE DUSÍKU.....	6
1.4 ALELOPATIE A INVAZE NEPŮVODNÍCH DRUHŮ.....	8
2 METODIKA	11
2.1 ZJIŠTĚNÍ VLIVU MANAGEMENTOVÝCH ZÁSAHŮ NA INVADOVANÁ SPOLEČENSTVA.....	11
2.2 SLEDOVÁNÍ ROLE FIXOVANÉHO DUSÍKU V TÉTO INVAZI.....	13
2.3 ZJIŠTĚNÍ VLIVU ALELOPATICKÉHO VÝLUHU INVAZNÍHO DRUHU <i>L. POLYPHYLLUS</i> NA KOEXISTUJÍCÍ PŮVODNÍ DRUHY.....	14
3 VÝSLEDKY	17
3.1 ZJIŠTĚNÍ VLIVU MANAGEMENTOVÝCH ZÁSAHŮ NA INVADOVANÁ SPOLEČENSTVA.....	17
3.2 SLEDOVÁNÍ ROLE FIXOVANÉHO DUSÍKU V TÉTO INVAZI.....	28
3.3 ZJIŠTĚNÍ VLIVU ALELOPATICKÉHO VÝLUHU INVAZNÍHO DRUHU <i>L. POLYPHYLLUS</i> NA KOEXISTUJÍCÍ PŮVODNÍ DRUHY.....	37
4 DISKUZE	40
4.1 ZJIŠTĚNÍ VLIVU MANAGEMENTOVÝCH ZÁSAHŮ NA INVADOVANÁ SPOLEČENSTVA.....	40
4.2 SLEDOVÁNÍ ROLE FIXOVANÉHO DUSÍKU V TÉTO INVAZI.....	42
4.3 ZJIŠTĚNÍ VLIVU ALELOPATICKÉHO VÝLUHU INVAZNÍHO DRUHU <i>L. POLYPHYLLUS</i> NA KOEXISTUJÍCÍ PŮVODNÍ DRUHY.....	46
5 ZÁVĚR	49
6 LITERATURA	51
PŘÍLOHY	59

1 ÚVOD

Invaze nepůvodních druhů, ať už jako přímý nebo nepřímý následek lidské aktivity, jsou v současné době jednou z největších hrozeb rozmanitosti přírodních ekosystémů (Williamson 1996) a od 80. let 20. století nabývají ve vědě celosvětově stále větší pozornosti (Pyšek et al. 2003). Zavlékání nepůvodních druhů se stává stále častější s rostoucí dopravou, obchodem, cestováním a turismem (Valtonen et al. 2006). Nepůvodní druhy pronikají do oblastí lidských sídel, do hospodářsky ovlivněných i přirozených ekosystémů. Některé z nich se stávají invazními, ohrožují biodiverzitu, ovlivňují hospodářské výnosy a mohou narušovat celá společenstva (Xingjun et al. 2005).

Ekologický přístup k rostlinným invazím je založen hlavně na studiu biologických a ekologických charakteristik podporujících úspěch jednotlivých invazních druhů (Rejmánek 1995) a na charakteru a odolnosti invadovaných rostlinných společenstev (Rejmánek 1989). Proč řada nepůvodních rostlinných druhů úspěšně vytlačuje a omezuje původní rostlinné druhy v invadovaných společenstvech, zatímco ve svém přirozeném prostředí koexistují v relativním „klidu“ v druhově diverzifikovaném ekosystému, stále zůstává důležitým a diskutovaným tématem v ekologii (Hierro et Callaway 2003). Reprodukce, životní cyklus a fyziologické vlastnosti rostlinného druhu jsou pravděpodobně nejčastějšími charakteristikami ovlivňující invazivnost druhu (Rejmánek et Richardson 1996). Roli mohou hrát i prázdné niky v invadovaném prostředí, rychlé genetické změny v populacích invazního druhu jako odpověď na nový selekční tlak v novém prostředí a speciální adaptace invazního druhu na disturbance způsobené činností člověka (Mack et al. 2000). Častým vysvětlením neobvyklého úspěchu invazního druhu je ztráta přirozených „nepřátel“ a tudíž plně využitý kompetitivní potenciál invazního druhu v invadovaném prostředí (Williams 1954). Současné studie berou v úvahu i nepřítomnost přirozených půdních mikroorganismů v půdě, které negativně ovlivňují růst rostliny v její původní oblasti výskytu (Callaway et al. 2004). Tyto hypotézy se však vzájemně nevylučují (Hierro et Callaway 2003).

Tato práce se věnuje druhu *Lupinus polyphyllus* Lindl., který je v současné době považován za jeden z nejnebezpečnějších invazních druhů na území České republiky (Chytrý et al. 2005). Práce je zaměřena na území Národního parku

Šumava, kde se tento druh vyskytuje místy hojně a v některých případech může docházet k narušování přirozených společenstev (Ekrt 2006). Studie navazuje na bakalářskou práci Populačně – ekologická studie invazního druhu *Lupinus polyphyllus* v oblasti Šumavy (Hurtová 2007) a je orientována na praktické výstupy pro management Národního parku Šumava i jinde.

1.1 DRUH *LUPINUS POLYPHYLLUS*

Lupinus polyphyllus, lupina mnoholistá, též vlčí bob mnoholistý, je vytrvalá trsnatá rostlina z čeledi *Fabaceae*, vysoká 50 až 150 cm se silným řídce chlupatým stonkem, s typickými dlanitě složenými listy (9 až 17 kopinatých až obkopinatých lístků), s dobře vyvinutým kořenovým systémem a s 15 až 40 cm dlouhými hroznovitými květenstvími. Květy jsou bělavé či růžové, modré až fialové a plodem jsou hnědé na povrchu hustě chlupaté lusky, které obsahují 5 až 9 oválných lehce smáčklých a většinou černých semen. Zralé lusky za sucha na podzim pukají a semena z nich doslova vystřelují do blízkého okolí (Tomšovic et Bělohlávková 1995).

V přírodě se vyskytuje s výjimkou rozdílů v barvě květů v poměrně homogenních populacích, pravděpodobně spadajících do nominálního poddruhu *polyphyllus*, což je v oblasti přirozeného výskytu druhu nejrozšířenější skupina (Tomšovic et Bělohlávková 1995).

Původní oblastí výskytu druhu *Lupinus polyphyllus* je Severní Amerika, oblast západní části USA, Kanady a Aljašky. Jako invazní druh je udáván ve střední Evropě, Francii, východní Evropě a na Novém Zélandě (Weber 2003). Je však pěstovaný a zplanělý téměř v celé Evropě a v některých oblastech východní části USA (Tomšovic et Bělohlávková 1995).

Jde o neofyt, který byl do střední Evropy zavlečen na konci 19. století záměrně (Tomšovic et Bělohlávková 1995), původně jako okrasná rostlina. Později (v polovině 20. století) byl introdukovaný a pěstován i pro další účely, jako je obnovení narušených stanovišť a rostlinných porostů písčitých půd (Gudžinskas 2005) a obohacení neúrodných a kyselých půd dusíkem, pastva pro zvěř a krmivo pro dobytek, zpevňování silničních a železničních násypů a zářezů, pro kontrolu oblastí s častým výskytem požárů, ale také pro celkové oživení místní flóry a dekoraci krajiny (Gudžinskas 2005). Do Anglie byl jako zahradní

rostlina introdukována již v roce 1826 (Krausch 2003), v Norsku byl poprvé udán v roce 1831 (Elven et Fremstad 2000), ve Švédsku v roce 1870 (Hylander 1971).

Na území České republiky byl druh údajně poprvé zaznamenán roku 1895 (Pyšek et al. 2002), kde následně zplaněl a zdomácněl. S výjimkou některých oblastí: Český kras, Polabí a Jihomoravské úvaly, kde chybí úplně, nebo je vzácný (Tomšovic et Bělohlávková 1995), se aktuálně vyskytuje s proměnlivou hustotou po celém území od nížin do hor s výškovým maximem 1310 m nadmořské výšky (vrchol Poledník na Šumavě).

Často zplaňuje, rychle se šíří a může vytvářet i uzavřené rozsáhlé porosty. Typickými stanovišti, která invaduje, jsou spíše aluviální polohy, mezofilní lesy (Višňák 1997), mýtiny, okraje cest, a místa s opakovanou disturbancí. Přestože to je rostlina klonální, šíří se především semeny, protože rozrůstání trsů je plošně velmi omezené (Kořínková et al. 2006). Semena jsou často transportována na kolech dopravních prostředků, přenosy půdy a jinými činnostmi člověka (Fremstad 2006). Proto se rostlina velice snadno a rychle šíří při cestách a lidských obydlích.

Významnou skutečností je schopnost rostliny vázat vzdušný dusík. Symbióza hlízkových bakterií s rostlinami ze skupiny *Fabaceae* je asi nejznámějším systémem fixace dusíku (Hardarson 1993) a rod *Lupinus* představuje typickou hostitelskou rostlinu (Kurlovich et al. 2002).

1.2 DOPADY A KONTROLA INVAZNÍHO DRUHU

Rostlinné invaze mají závažné dopady na přirozená stanoviště, kde může docházet ke snižování diverzity v důsledku kompetice či hybridizace, ke zjednodušování potravních řetězců, ke změnám v režimu požárů a v hydrologickém koloběhu, ke změnám chemismu půdy skrze změny pH a koloběhu živin, dále skrze akumulaci solí, fixaci dusíku nebo skrze změny ve složení půdní fauny a flóry (Levine et al. 2003). Mohou podporovat erozi a zanášení břehů vodních toků a písčinych dun a měnit aktivitu opylovačů (Levine et al. 2003). Z ekonomického hlediska invazní rostliny často zvyšují ekonomické, sociální a medicínské náklady (Culliney 2005). Konkurují o zdroje hodnotným rostlinným druhům (plodiny potravinářského a textilního průmyslu, okrasné rostliny či druhy významné pro dřevoprůmysl), snižují úrodu pravděpodobně také

v důsledku alelopatie a zvyšují náklady rostlinné produkce skrze mechanickou a chemickou kontrolu invazního druhu (Culliney 2005).

Řešení problému invazních rostlin obecně zahrnuje tři základní taktiky: prevenci, eradikaci a kontrolu invazního druhu (Monaco et al. 2002). Prevence často zahrnuje legislativu zakazující vstup invazních druhů nebo omezující jejich pohyb a šíření uvnitř státu (Culliney 2005). Efektivnost takových zákonů je však opakovaně zpochybňována (Reichard 1997). Eradikace je vzhledem k rozšíření invazního druhu většinou ekonomicky neefektivní (Culliney 2005).

Kontrola invazního druhu může být mechanická, chemická či biologická. Cílem správné kontroly by mělo být obnovení původních degradovaných společenstev a zvýšení jejich odolnosti k šíření a invazi nepůvodních druhů (DiTomaso 2000). Chemická kontrola s použitím syntetických herbicidů, fungujících na bázi fotosyntetických inhibitorů, inhibitorů biosyntézy lipidů či aminokyselin, inhibitorů buněčného dělení nebo na bázi auxin napodobujících látek, je nedílnou součástí kontroly především v hospodářských systémech a na pastvinách (DiTomaso 2000). Mechanická kontrola invazního druhu zahrnuje ruční vytrhávání, přeorání, kosení, vypásání, vykácení, rozježdění řetězy či buldozerem, vytěžení nebo odvodnění oblasti zasažené invazním druhem (Culliney 2005). Obě metody jsou účinné při kontrole invazních druhů na omezeném prostoru (Sigg 1998). Avšak pro nákladnost a náročnost praktického provedení vyžadujícího opakovanou aplikaci je mechanická i chemická kontrola poměrně neekonomická, především v oblastech, kde již došlo k rozsáhlému zasažení invazním druhem a současně hodnota území je nízká nebo je do zasažené oblasti obtížný přístup (Culliney 2005). Nevýhodou mechanické kontroly je navíc z ekologického hlediska často narušené stanoviště přispívající k půdní erozi či velkému stlačení půdy (DiTomaso 1998). Problémem chemické kontroly invazního druhu může být rezistence invazního druhu k herbicidu nebo zamoření životního prostředí herbicidem (Culliney 2005). A konečně biologická kontrola invazního druhu představuje záměrné vypouštění specializovaných přirozených „nepřátel“ (konkurenti, paraziti, patogeny) z původní oblasti výskytu invazního druhu do invadovaného prostředí za účelem omezení výskytu nežádoucího druhu (Müller-Schärer et Schaffner 2008). Tato metoda je založena na tvrzení, že nepůvodní druh se může stát invazním, unikne-li svým přirozeným „nepřátelům“ v invadovaném prostředí (Keane et Crawley 2002). Biologická

kontrola se stává volbou pro zasažené oblasti, kde tradiční postupy, jako je chemická či mechanická kontrola, jsou neúčinné, na příklad v důsledku rezistence k herbicidu nebo v případě nebezpečí vystavení lidí zamořením herbicidem, přílišné ekonomické nákladnosti či v případě chráněného území (Culliney 2005). Je často považována za pouze jediný proveditelný způsob kontroly pro obnovu a zachování ekologicky velmi křehkých chráněných území a vodních prostředí (Hoddle 2004). Mayers et Bazely (2003) zaznamenali asi 40 invazních druhů přinejmenším udržovaných v omezené oblasti právě díky biologické kontrole. Avšak tento způsob kontroly představuje velké nebezpečí nepředvídaných následků (v důsledku potenciálního vývoje těchto záměrně introdukovaných „nepřátel“ v invadovaném prostředí) po uvolnění cizích druhů do zcela nového prostředí (Louda et Stiling 2004).

Kosení

Kosení je běžně využívaný způsob kontroly řady invazních jednoletek a některých vytrvalých druhů především na loukách a pastvinách (Benefield et al. 1999). Může předcházet produkci semen, redukovat zásoby cukrů a zvýhodňuje původní vytrvalé druhy trav (DiTomaso 2000). Účinnost kosení často závisí na správném načasování a také na typu bazálního větvení invazní rostliny. Kosení nebude tak efektivní u druhů s bohatým bazálním větvením. Optimální doba pro kosení většiny jednoletých druhů pastvin je v době kvetení před dozráním semen (DiTomaso 2000). Ne vždy je ale kosení vhodným zásahem. Příkladem je invazní druh *Centaurea diffusa*, která za podmínek dostatečné vlhkosti půdy produkuje po kosení dokonce více semen než bez tohoto zásahu (Sheley et al. 1999).

Pastva

Vypásání je dalším managementem pastvin, kterým můžeme minimalizovat šíření a účinně kontrolovat invazní druh (DiTomaso 2000). Ideální je pastva ve chvíli, kdy nežádoucí invazní druh nejvíce postihne ztráta listů nebo když je vliv pastvy na původní druhy minimální (Kennett et al. 1992). Studie Sheley et al. (1998) ukázala snížení produkce semen invazní *Centaurea maculosa* spásáním ovce v době, kdy sousedící druhy trav byly v dormantním stádiu.

Semenná banka

Invazní úspěch mnoha nepůvodních druhů vzrůstá také se schopností zachování trvalé zásoby semen v půdě, což představuje závažnou překážku účinné kontroly invazního druhu v mnoha oblastech světa (Richardson et Kluge 2008). Zásahy, které se týkají pouze dospělých jedinců a které nepostihují jejich trvalé zásoby semen v půdě, pravděpodobně nebudou účinné k udržení rozsahu populací invazního druhu pod tolerovaným prahem a budou poskytovat přinejlepším pouze dočasné řešení problému (Richardson et Kluge 2008). Trvalou semennou banku mají na příklad *Bromus tectorum*, *Heracleum mantegazzianum*, *Lythrum salicaria* či *Ulex europaeus* (Richardson et Kluge 2008). Především půdní zásoby semen invazních druhů z čeledi *Fabaceae* jsou klíčovou součástí receptu na invazní úspěch a jsou „prokletím“ managementu invazních druhů v mnoha částech světa (Paynter et al. 2003).

1.3 INVAZE A FIXACE DUSÍKU

Vlastní proces fixace dusíku rostlinami je založen na symbiotickém vztahu s dusík-fixujícími hlízkovými bakteriemi, které díky enzymu nitrogenáza zabudovávají molekulární dusík z atmosféry do organických sloučenin ve formě aminokyselin (Paul et Clark 1996). Konkrétně v případě rodu *Lupinus* se jedná o symbiotické bakterie rodu *Bradyrhizobium* (Fremstad 2006). Tyto aminokyseliny jsou následně využity při syntéze bílkovin v hlízkách a kromě toho značná část aminokyselin je transportována do hostitelské rostliny, kde je začleněna do metabolismu dusíku (Paul et Clark 1996). Rostlina na oplátku zajišťuje pro bakterie zdroj uhlíku ve formě organických kyselin (Rosendahl et al. 1990). Po odumření rostliny dochází v půdě k mikrobiálnímu rozkladu organicky vázaného dusíku na amoniak NH_3 respektive amoniový kation NH_4 (proces mineralizace), který dále podléhá další mikrobiální přeměně za vzniku dusičnanového aniontu NO_3 a především právě NO_3 (méně pak NH_3 či NH_4) představují dostupný zdroj dusíku pro další rostliny (Haystead 1983).

Jelikož je symbiotická fixace dusíku vysoce energeticky náročná (Schulze et al. 1999), vyžaduje dostatek dostupného fosforu, neboť metabolismus výroby energie je silně závislý právě na dostupnosti fosforu (Plaxton 2004). Nedostatek fosforu můžou rostliny řešit symbiotickým mykorrhizním vztahem (Rahman et al. 2006). Pak ale existují i některé nemykorrhizní druhy dobře prospívající i na

půdách chudých na dostupný fosfor (Weisskopf et al. 2009). Tyto rostliny vytváří specifickou strukturu kořenů – tzv. proteokořeny (Neuman et Martinosia 2002), což jsou velmi hustě větvené kořeny vylučující velké množství organických kyselin zodpovědných za rozpouštění fosforu v oblasti proteokořenů a tím za zpřístupnění fosforu pro rostliny (Weisskopf et al. 2009) (foto viz **Obr. 31, Příloha 4**). Navíc vytváření proteokořenů významně zvětšuje povrch kořenů, čímž si rostlina zajišťuje větší zónu pro příjem fosforu (Lamont 2003). Tato elegantní adaptace na nízkou hladinu fosforu v prostředí je vyvinuta na příklad u některých zástupců čeledí *Proteaceae*, *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Moraceae* či *Fabaceae*, včetně právě rodu *Lupinus* (Schulze et al. 2006). Některé studie dokládají, že kořenové hlízy hostící symbiotické bakterie jsou velkou zásobou fosforu a koncentrace fosforu v hlízách obvykle převyšuje koncentraci fosforu v kořenech a v nadzemních částech rostliny (Drewon et Hartwig 1997).

V rostlinných společenstvech může invazní dusík-fixující druh zvýšit obsah dusíku v půdě až o 100 kg dusíku na jeden hektar za jeden rok (Schlessinger 1997) a tím závažně ovlivnit invadovaná společenstva (Rice et al. 2004). Jestliže většina rostlin rostoucích v suchozemské temperátní oblasti je obvykle limitována dostupností dusíku v půdě, pak další vklad dusíku způsobený dusík-fixujícím invazním druhem nejen že ovlivní produktivitu prostředí, ale může také způsobit kaskádový efekt při sukcesi, ovlivnit druhové složení a narušit koloběhy látek v invadovaném prostředí (Evans et al. 2001). Invazní fixátoři dusíku však nezvyšují obsah a rychlost koloběhu dusíku ve všech ekosystémech stejně (Rice et al. 2004). V současné době jsou invaze zvyšující obsah dusíku popsány na příklad na mladých vulkanických půdách na Havaji s invazním druhem *Myrica faya* (Rice et al. 2004), či v písčítých oblastech jihoafrického fynbosu s invazními druhy rodu *Acacia* (Witkowski 1991). Nejznámějším příkladem z temperátní oblasti je problém pobřežních pastvin Kalifornie zasažených invazním druhem *Lupinus arboreus*, který zvyšuje zásoby a rychlost koloběhu dusíku (Maron et Jefferies 1999).

Navíc další vklad dusíku může bránit snahám znovu obnovit původní rostlinná společenstva v místech dříve zasažených invazním druhem (Rice et al. 2004).

1.4 ALELOPATIE A INVAZE NEPŮVODNÍCH DRUHŮ

Alelopatie je považována za jeden z mechanismů vysvětlujících úspěch invazního druhu v invadovaném prostředí (Hierro et Callaway 2003; Ridenour et Callaway 2001) a je uvažována jako jedna z forem „nezdvojových“ interakcí mezi rostlinami (Callaway 2002). V širším pohledu je alelopatie definována jako veškeré účinky rostliny na sousedící rostlinné druhy skrze uvolňované chemické látky danou rostlinou do prostředí (Rice 1984). Taková definice však postrádá význam pro příliš široký záběr zahrnující mnoho interakcí mezi rostlinami (Watkinson 1998). V užším slova smyslu je možné alelopatii definovat jako potlačení růstu jednoho rostlinného druhu jiným rostlinným druhem v důsledku uvolňování toxických látek (Lambers et al. 1998), čímž pojem alelopatie omezíme pouze na inhibiční účinky chemických sloučenin přímo připisované jednomu rostlinnému druhu na druhý rostlinný druh (Inderjit et Weiner 2001).

Mnoho prací studujících alelopatii je zaměřeno právě na uvolňování chemických látek rostlinou, na identifikaci potenciálních chemických látek a na popsání modelů růstu rostliny, které jsou připisovány těmto alelopatickým látkám (Inderjit et Weiner 2001). Avšak v přírodě by mohl alelopatický efekt vznikat z několika důvodů (**Tab. 1**).

Tab. 1. Klasifikace široce definované alelopatie podle Inderjit et Weiner (2001).

přímá, druhově specifická interference rostlin (alelopatie v nejužším slova smyslu)	přímý, škodlivý vliv chemických látek uvolňovaných rostlinou A a bránících v růstu rostliny B
nepřímá, druhově specifická interference rostlin	produkty rozkladu a přeměn uvolňovaných chemických látek rostlinou A ovlivňující rostlinu B
nepřímá toxicita	interakce chemických látek uvolňovaných rostlinou A s půdním ekosystémem za vzniku další sloučeniny (která není produktem rozkladu) ovlivňující rostlinu B
indukovaná alelopatie	chemické látky uvolňované rostlinou A vyvolávají u jiného organismu produkci jiné sloučeniny interferující s rostlinou B
nepřímý vliv prostředí	chemické látky uvolňované rostlinou A způsobují změny v půdním prostředí vedoucí k ovlivnění stavu živin v půdě a tím vedoucí ke snížení růstu, schopnosti přežívání a reprodukce rostliny B (aniž by byly vlastní chemické sloučeniny uvolněné rostlinou A toxické)

Často však není možné rozlišit skutečnou příčinu mezi výše uvedenými možnostmi (Inderjit et Weiner 2001). Ridenour et Callaway (2001) studovali alelopatické účinky s využitím nové metody přidavku aktivního uhlí do půdy, čímž odstínil vliv pravých alelopatických látek. Tato metoda umožnila oddělit právě

alelopatické účinky vyvolané invazním druhem a studovat tak možné interakce mezi původními a nepůvodními druhy rostlin v procesu invaze (Xingjun et al. 2005).

Možné specifické alelopatické účinky některých invazních druhů na původní druhy rostlinných společenstev, která se s invazním druhem doposud nesečkala, naznačují také možnou evoluční odpověď některých druhů invadovaných společenstev (Hierro et Callaway 2003). Nedávné experimenty demonstrují, že invazní druh *Centaurea diffusa* vylučuje alelopatické látky, které pravděpodobně nemají vliv na druhy mnoho let koexistující s tímto druhem v jeho původní oblasti výskytu, avšak jsou účinné na druhy rostlin v invadovaném prostředí v důsledku chybějící koevoluce tolerance na tyto alelopatické látky (Callaway et Aschehoug 2000).

Mnoho prací spojuje alelopatii s procesem invaze nepůvodních druhů, včetně celosvětově nejznámějších invazních druhů, jako jsou na příklad *Elytrigia repens* (Welbank 1960), *Bromus tectorum* (Rice 1964), *Euphorbia esula* (Letourneau et Heggeness 1957) či *Cirsium arvense* (Stachon et Zimdahl 1980). Množství studií naznačujících alelopatické účinky nepůvodních druhů je velmi působivé, vlastní výzkum alelopatie v procesu invaze se jeví už méně přesvědčivě, než jak zní obecný argument pro alelopatii. Což je možná způsobeno nedostatky v metodických přístupech než vlastním biologickým efektem alelopatie (Hierro et Callaway 2003). Silným argumentem popírajícím roli alelopatického efektu jako významného mechanismu v přirozených rostlinných společenstvech je to, že u rostlin dochází pravděpodobně k velmi rychlému vývoji tolerance na alelopatické látky (Williamson 1990).

Cíle práce:

Ve své magisterské práci jsem se zaměřila na následující úkoly:

1. Zjistit vliv managementových zásahů na invadovaná společenstva v terénním experimentu (návaznost na bakalářskou práci) (Hurtová 2007).
2. Sledovat roli fixovaného dusíku v této invazi.
3. Zjistit vliv alelopatického výluhu z invazního druhu *L. polyphyllus* na koexistující původní druhy.
 - ověření alelopatických účinků výluhu z *L. polyphyllus* na klíčivost koexistujících původních druhů
 - ověření adaptace koexistujících původních druhů na tyto případné alelopatické účinky

2 METODIKA

2.1 ZJIŠTĚNÍ VLIVU MANAGEMENTOVÝCH ZÁSAHŮ NA INVADOVANÁ SPOLEČENSTVA

Tato část práce přímo navazuje na bakalářskou práci (Hurtová 2007), kde byl již pokus připraven a zahájen. Na začátku září roku 2006 byly na území NP Šumava vybrány tři lokality: Prášily, České Žleby a Nová Pec (orientační mapa viz **Příloha 1**; lokalizace a nadmořské výšky viz **Příloha 2**). Požadavkem výběru lokalit bylo, aby porost byl homogenní, souvislý a dostatečně rozsáhlý pro založení všech trvalých ploch a aby zastoupení druhu *L. polyphyllus* v porostu bylo nejméně 25% (většinou se pohybovalo kolem 40%).

Na každé lokalitě bylo vytyčeno vždy 7 trvalých ploch pro 6 různých managementových zásahů a pro kontrolu (lokalizace a označení trvalých ploch viz **Příloha 2**). Jednotlivé plochy jsou od sebe vzdáleny minimálně 2 metry. Každá plocha představuje čtverec o rozměrech 4 x 4 metry, po obvodu kolem každého čtverce byla navíc vyhrazena zhruba metrová ochranná zóna, aby se odstranil případný vliv okolí. Na všech plochách včetně kontroly byly před zásahy odečteny zeměpisné souřadnice pomocí GPS přístroje Garmin Vista Corp. Dále byly na všech plochách před zásahy provedeny fytoecologické snímky a z každého čtverce byl zaznamenán počet květenství invazního druhu (viz **Bakalářská práce**). Poté byla provedena aplikace managementových zásahů tak, že vždy ve čtverci i v ochranné zóně proběhl stejný zásah.

Managementové zásahy pro jeden rok:

- a) kosení 1x ročně
- b) kosení 2x ročně (zhruba po měsíci)
- c) kosení 3x ročně (zhruba po měsících)
- d) aplikace herbicidu (Roundup)
- e) aplikace herbicidu (Roundup) a následné kosení 1x ročně (přibližně měsíc po aplikaci herbicidu)
- f) vytrhávání

Po kosení byla vždy pokosená biomasa odstraňována. V roce 2006 nebyl proveden zásah kosení 3x ročně v důsledku pozdějšího zahájení pokusu, byly provedeny pouze fytoecologické snímky a odečten počet květenství *L. polyphyllus*. V červnu příštího roku (2007) proběhlo první hodnocení pokusu: byly

provedeny fytocenologické snímky, zaznamenán počet květenství *L. polyphyllus* a další změny ve vývoji vegetace na studovaných plochách a byla provedena aplikace zásahů pro druhý rok pokusu. Stejným způsobem pokus probíhal i v roce 2008 a v roce 2009 byl experiment posledním hodnocením pokusu ukončen. V případě mechového patra byla kvůli obtížné rozpoznatelnosti jednotlivých druhů zaznamenávána pouze celková pokryvnost patra. Záznamy všech fytocenologických snímků jsou na přiloženém **CD** ve formátu Microsoft Excel (*.xls), pokryvnosti jsou uvedeny v procentech. (Legenda: A – Prášíly, B – České Žleby, C – Nová Pec; ustálené pořadí zásahů: kontrola, kosení 1x ročně, kosení 2x ročně, kosení 3x ročně, herbicid, vytrhávání, herbicid + kosení 1x ročně; rok 2006: A/B/C 1 – 7, rok 2007: A/B/C 8 – 14, rok 2008: A/B/C 15 – 21, rok 2009: A/B/C 22 – 28).

PRŮBĚH POKUSU

Viditelné změny ve vegetaci studovaných ploch se především na jaře roku 2008 (případně 2009) projeví na plochách se zásahem opakovaného kosení během vegetační sezóny, kde se jevil *Lupinus* výrazně potlačen, poklesla hustota bylinného patra vegetace a porost se tím stal tak prosvětlenější, začaly výrazně převažovat druhy, jako jsou *Alopecurus pratensis* či *Carex brizoides*. V důsledku opakovaného kosení byl také výrazně omezován počet květenství *L. polyphyllus* v průběhu celé vegetační sezóny. Plochy se zásahy herbicid (případně herbicid v kombinaci s kosením 1x ročně) byly na jaře téměř pokryté nízkými drobnými listy *L. polyphyllus*. Měsíc po následné další aplikaci herbicidu byla vegetace těchto ploch na některé z lokalit téměř spálená a půda z velké části obnažená či pokrytá druhy mechového patra (na některých plochách s dominancí játrovky *Marchantia polymorpha*), ovšem ve všech případech tohoto zásahu nebyl pak v průběhu vegetační sezóny na daných plochách zaznamenán téměř žádný jedinec *L. polyphyllus*. Příští jaro se však tato situace opakovala (fotodokumentace viz **Příloha 4**).

Pokryvnosti druhů a pater byly zaznamenávány v procentech (nomenklatura taxonů podle Kubát et al. (2002)). Pro zpracování fytocenologických snímků před zahájením pokusu byla provedena nepřímá lineární analýza PCA (Principal Component Analysis) a pro konečné vyhodnocení všech snímků získaných

během čtyř let byla provedena přímá lineární analýza RDA (Redundancy Analysis), obě s logaritmickou transformací, pomocí programu CANOCO for Windows, verze 4.5 (Ter Braak et Šmilauer 2006). Před vlastní analýzou data transformována nebyla. Grafický výstup byl upraven v programu CANODRAW for Windows, verze 4.1 (Šmilauer 2005). Další charakteristiky vegetace studovaných ploch (početnost květenství, pokryvnost *L. polyphyllus*, počet druhů a pokryvnost mechového a bylinného patra) byly zpracovány Repeated measures ANOVOU v programu STATISTICA, verze 9.1 (Anonymus 2009). Před vlastní analýzou byly pokryvnosti v procentech upraveny arcsinovou transformací procentuálních dat podle rovnice $y = \text{ArcSin}(\text{Sqrt}(x))$ a počty druhů a květenství byly upraveny logaritmickou transformací podle rovnice: pro počet druhů $y = \ln(x)$ a pro počet květenství $y = \ln(x+1)$, protože se v datech vyskytovaly i nulové hodnoty.

2.2 SLEDOVÁNÍ ROLE FIXOVANÉHO DUSÍKU V TÉTO INVAZI

Záměrem této části práce bylo srovnat hodnoty obsahu dostupného dusíku (ve formě NH_4 iontů a ve formě NO_3 iontů) a fosforu ve formě (PO_4 iontů) v půdě v souvislosti s fixací dusíku studovaným invazním druhem. K tomu byly vybrány čtyři lokality s rozsáhlým, homogenním a souvislým porostem s alespoň 25-procentním zastoupením druhu *L. polyphyllus*, tedy opět Prášily, České Žleby, Nová Pec a Soumarský most (orientační mapa viz **Příloha 1**; lokalizace a nadmořské výšky viz **Příloha 2**). Na každé lokalitě byly stanoveny následující dva typy porostu a v rámci nich tři typy stanoviště (**Tab. 2**).

Tab. 2. Stanovené typy porostu, typy stanovišť a počet míst pro odběr půdních vzorků na jednu lokalitu.

Typ porostu	Typ stanoviště	Počet míst odběru vzorků
uvnitř porostu <i>L. polyphyllus</i>	uprostřed porostu <i>L. polyphyllus</i>	1
	okraji porostu <i>L. polyphyllus</i>	1
mimo porost <i>L. polyphyllus</i>	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> (kontrolní stanoviště)	2

Na všech lokalitách byly provedeny fytoocenologické snímky charakterizující vegetaci stanoviště typu „uprostřed porostu *L. polyphyllus*“ (viz **Příloha 3**).

V průběhu vegetační sezóny (zde od května do října) byly na vymezených typech stanovišť pravidelně každý měsíc odebírány půdní vzorky: vždy tři směsné

vzorky ze stanoveného místa uprostřed porostu *L. polyphyllus*, tři směsné vzorky ze stanoveného místa na okraji porostu *L. polyphyllus* a po třech směsných vzorcích ze dvou stanovených míst mimo porost *L. polyphyllus* kvůli vyváženosti hierarchického designu při následném statistickém zpracování. Každé stanovené místo pro odběr vzorků bylo vymezeno jako kruhová plocha o průměru přibližně 2 m a na těchto všech stanovených místech byly odečteny zeměpisné souřadnice pomocí přístroje GPS Garmin Vista Corp (viz **Příloha 2**). Jeden směsný půdní vzorek vznikl pokaždé smísením třech samostatně odebraných půdních vzorků za účelem získání co nejprůměrnějších dat z daného typu stanoviště. Jednotlivé půdní vzorky byly odebírány kolmo půdní sondou vždy 20 cm vrchní vrstvy půdy po odstranění opadu z místa odběru. Po odběru byly půdní vzorky kvůli rychlému rozkladu studovaných sloučenin co nejdříve zmrazeny na teplotu -28°C do doby, než byly analyzovány v laboratoři.

Co se týká zpracování vzorků v laboratoři, hodnoty obsahu dusíku v obou formách (NH_4 , NO_3) byly stanoveny extrakčním roztokem KCl, hodnoty obsahu fosforu extrakčním roztokem CaCl_2 . Každý vzorek byl analyzován ve dvou opakováních a získané hodnoty se zprůměrovaly. Pokud se stalo, že se obě hodnoty výrazně lišily, pak se celý vzorek ještě 2x opakoval znovu. Výsledné hodnoty obsahů studovaných sloučenin byly stanoveny v mg/kg půdy.

Získaná data byla upravena tak, že hodnoty obsahů stanovené jako $<0,1$ mg/kg byly nahrazeny hodnotou 0,05 mg/kg a extrémní hodnoty byly nahrazeny hodnotou vzniklou zprůměrováním zbylých dvou hodnot obsahů z daného stanoviště. Výsledné hodnoty byly nakonec upraveny logaritmickou transformací podle rovnice $y=\ln(x)$ a vyhodnoceny hierarchickou ANOVOU ve Zobecněných lineárních modelech pro kategoriální (lokalita, porost, stanoviště) i kontinuální (měsíc) proměnnou.

2.3 ZJIŠTĚNÍ VLIVU ALELOPATICKÉHO VÝLUHU INVAZNÍHO DRUHU *L. POLYPHYLLUS* NA KOEXISTUJÍCÍ PŮVODNÍ DRUHY

V poslední části práce byla sledována klíčivost semen vybraných původních druhů koexistujících na invadovaných stanovištích s invazním druhem zalévaných třemi typy zálivek a bylo zjišťováno, zda se klíčivost liší u semen druhů koexistujících s invazním druhem od stejných druhů rostoucích mimo výskyt

invazního druhu. Pro sběr semen byly tedy vybrány 2 lokality: lokalita s rozsáhlým homogenním porostem *L. polyphyllus* (Nová Pec) a lokalita bez výskytu *L. polyphyllus* (Veselka) (orientační mapa viz **Příloha 1**; lokalizace a nadmořské výšky viz **Příloha 2**). Na obou lokalitách byla v září nasbírána semena šesti vybraných druhů: *Phleum pratense*, *Stellaria graminea*, *Cirsium arvense*, *Vicia sepium*, *Galium album* a *Galium aparine*. Před zahájením pokusu byla všechna semena po dobu 8 týdnů udržována ve vlhkém prostředí při teplotě kolem 4° C. Pro vlastní pokus však byla nakonec z lokality „s rozsáhlým homogenním porostem *L. polyphyllus*“ (Nová Pec) z důvodu špatné kvality semen použita semena pouze 2 druhů (*Phleum pratense* a *Galium album*).

Semena byla vyseta na Petriho misky na filtrační papír a to vždy po 20 semenech na jednu misku, přičemž pro každý druh bylo počítáno se třemi různými zálivkami po pěti opakování, tedy pro jeden druh 15 misek po 20 semenech: 5 misek pro zálivku A, 5 misek pro zálivku B a 5 misek pro zálivku C. Druhy z lokality „mimo výskyt *L. polyphyllus*“ (*Phleum pratense* a *Galium album*) byly uvažovány jako další dva samostatné druhy. Semena klíčila v klimaboxu po dobu šesti týdnů při stálé teplotě kolem 17°C a při pravidelném čtrnáctihodinovém režimu střídání světla a tmy a byla pravidelně každý týden zalévána třemi typy zálivek: zálivka A – výluh z invazního druhu *L. polyphyllus* přefiltrovaný přes aktivní uhlí, zálivka B – výluh z invazního druhu *L. polyphyllus* nepřefiltrovaný přes aktivní uhlí a zálivka C – voda. Misky s jednotlivými druhy a treatmenty byly náhodně rozmístěny na stole v klimaboxu. Náhodný výběr proběhl tak, že byla nejdříve popsána všechna víka misek a pak losováním přiřazována jednotlivým miskám. Výluh z invazního druhu byl připravován louhováním vždy stejného množství listů *L. polyphyllus* (vždy přibližně 13 g sušené biomasy a 44 g zmražené biomasy) ve dvou litrech vody v temnu a při teplotě kolem 17° C po dobu dvou dnů před plánovaným zalitím semen. Přidáním aktivního uhlí dochází k oddělení vlivu nízkomolekulárních produktů rozkladu listů *L. polyphyllus* ve výluhu, čímž snížíme efekt alelopatické interference (Ridenour et Callaway 2001) a oddělíme tak pravý alelopatický efekt invazního druhu na vybrané koexistující druhy. Bude-li klíčivost semen vyšší po zálivce A než po zálivce B, znamená to, že klíčení semen inhibují právě makromolekulární, hydrofóbní, organické molekuly (pravá alelopatie), které byly v případě zálivky A vyvázané aktivním uhlím (Callaway et Ashehough 2000). Počty vyklíčených semen byly pravidelně

každý týden odečítány. Za vyklíčené semeno bylo považováno každé semeno s objeveným klíčkem a bylo započítáno každé vyklíčené semeno, nebylo zahrnuto odumírání klíčnicích rostlinek v průběhu pokusu.

PRŮBĚH POKUSU

Většina druhů začala klíčit již po prvním týdnu. Druhy *Vicia sepium* a *Cirsium arvense* začaly klíčit až od třetího týdne a dosáhly nízkých počtů vyklíčených semen. Počet klíčících semen narůstal postupně, po pátém týdnu se počty jevily již ustálené. U druhu *Phleum pratense* z obou lokalit (semena nasbíraná uvnitř populace *L. polyphyllus* i semena nasbíraná mimo populaci *L. polyphyllus*) byl zaznamenán odlišný vzhled klíčnicích rostlinek. Klíčnicí rostlinky zalévané výluhem z invazního druhu *L. polyphyllus* (přefiltrovaným i nepřefiltrovaným přes aktivní uhlí) byly podstatně mohutnější a silnější ve srovnání s klíčnicími rostlinkami zalévanými pouze vodou.

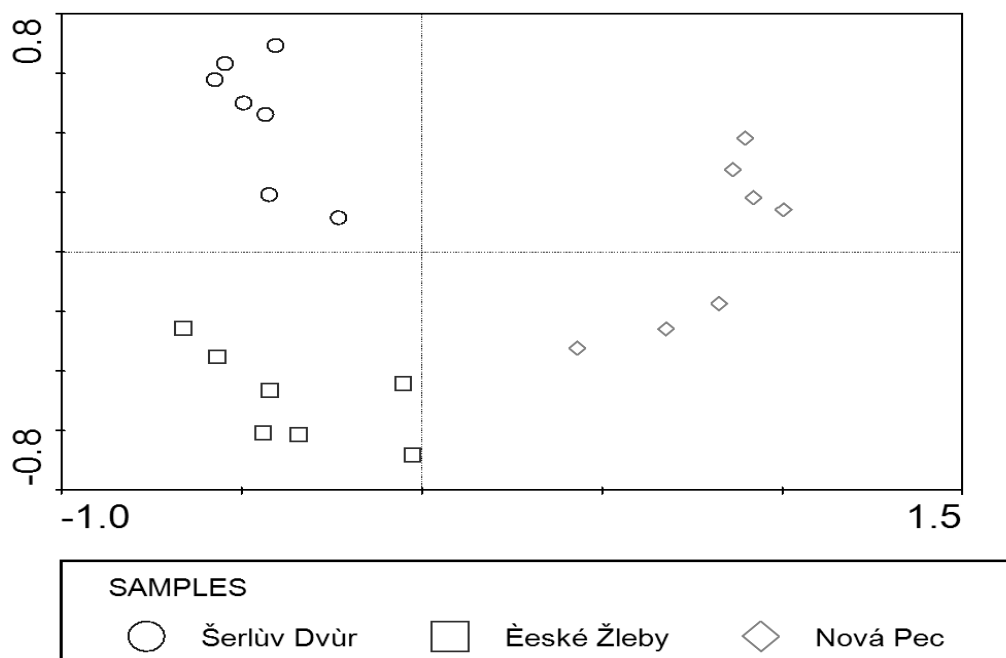
Konečné počty vyklíčených semen po šesti týdnech byly přepočítány na procenta vyklíčených semen, která byla následně vyhodnocena faktoriální ANOVOU. Před analýzou byla data upravena arcsinovou transformací procentuálních dat podle rovnice $y = \text{ArcSin}(\text{Sqrt}(x))$.

3 VÝSLEDKY

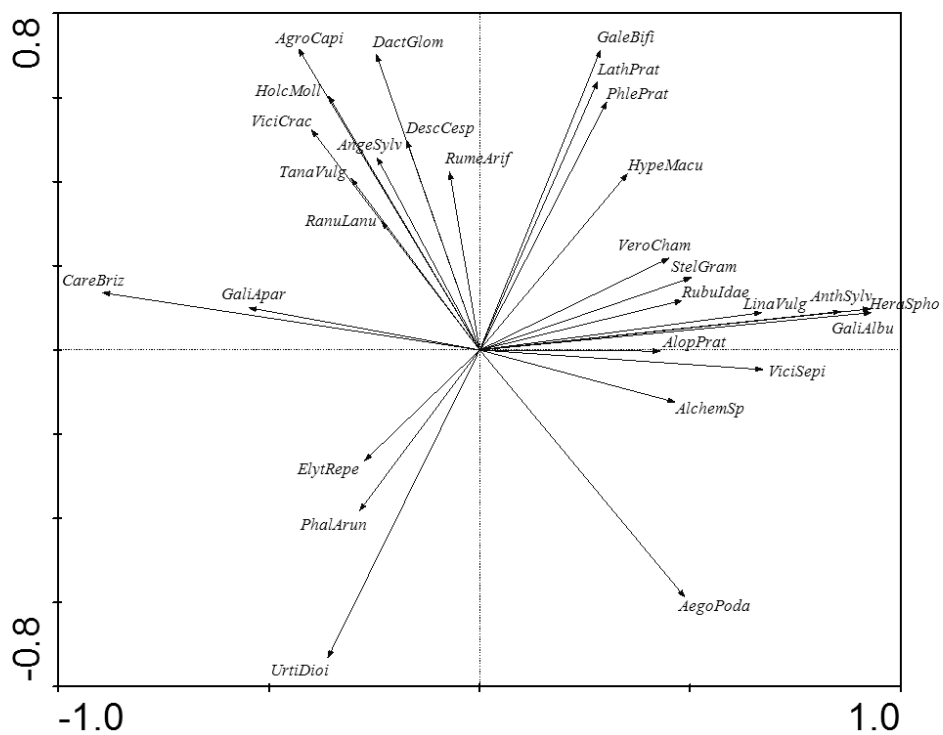
3.1 ZJIŠTĚNÍ VLIVU MANAGEMENTOVÝCH ZÁSAHŮ NA INVADOVANÁ SPOLEČENSTVA

V průběhu čtyř let bylo pravidelně sledováno druhové složení na vytyčených trvalých plochách a zaznamenávány některé charakteristiky vegetace studovaných ploch: pokryvnost invazního druhu *L. polyphyllus*, druhová bohatost, počet květenství *L. polyphyllus*, pokryvnost mechového patra a pokryvnost bylinného patra. PCA ordinační diagram (**Obr. 1**) ukazuje rozmístění fytoecologických snímků a druhů v nich zaznamenaných v prostoru před zahájením první aplikace zásahů (kompletní fytoecologické snímky viz **Bakalářská práce**) (Hurtová 2007). Seznam názvů taxonů zobrazených v diagramu viz **Tab. 3**. První ordinační osa vysvětluje 35,4% celkové vysvětlené variability, druhá ordinační osa vysvětluje 19,2% celkové vysvětlené variability. Z obrázku vyplývá, že vybrané lokality se mírně liší na základě druhového složení. Lokalita České Žleby se jeví jako vlhčí a dusíkem bohatší stanoviště s typickými vysokostébelnými porosty zastoupenými druhy *Urtica dioica*, *Phalaris arundinacea*, *Elytrigia repens*. Naproti tomu lokalita Nová Pec je charakterizována krátkostébelnými porosty s převahou ruderálních druhů jako jsou *Aegopodium podagraria*, *Vicia sepium* či *Galeopsis bifida*. Poslední lokalitu Šerlův Dvůr můžeme popsat jako degradované smilkové trávníky s dominancí druhů *Agrostis capillaris*, *Dactylis glomerata*, *Carex brizoides* či *Holcus mollis*.

Změny v druhovém složení v průběhu třech let aplikace managementových zásahů byly vyhodnoceny přímou ordinační analýzou RDA, jednotlivé charakteristiky vegetace byly analyzovány Repeated measures ANOVOU. V některých grafech jsou pro větší přehlednost ponechány spojovací linie.



Obr. 1a



Obr. 1b

Obr.1. PCA diagramy vyjadřující rozvržení snímků (1a) a druhů (1b) v prostoru dané typem stanoviště před zahájením aplikace zásahů.

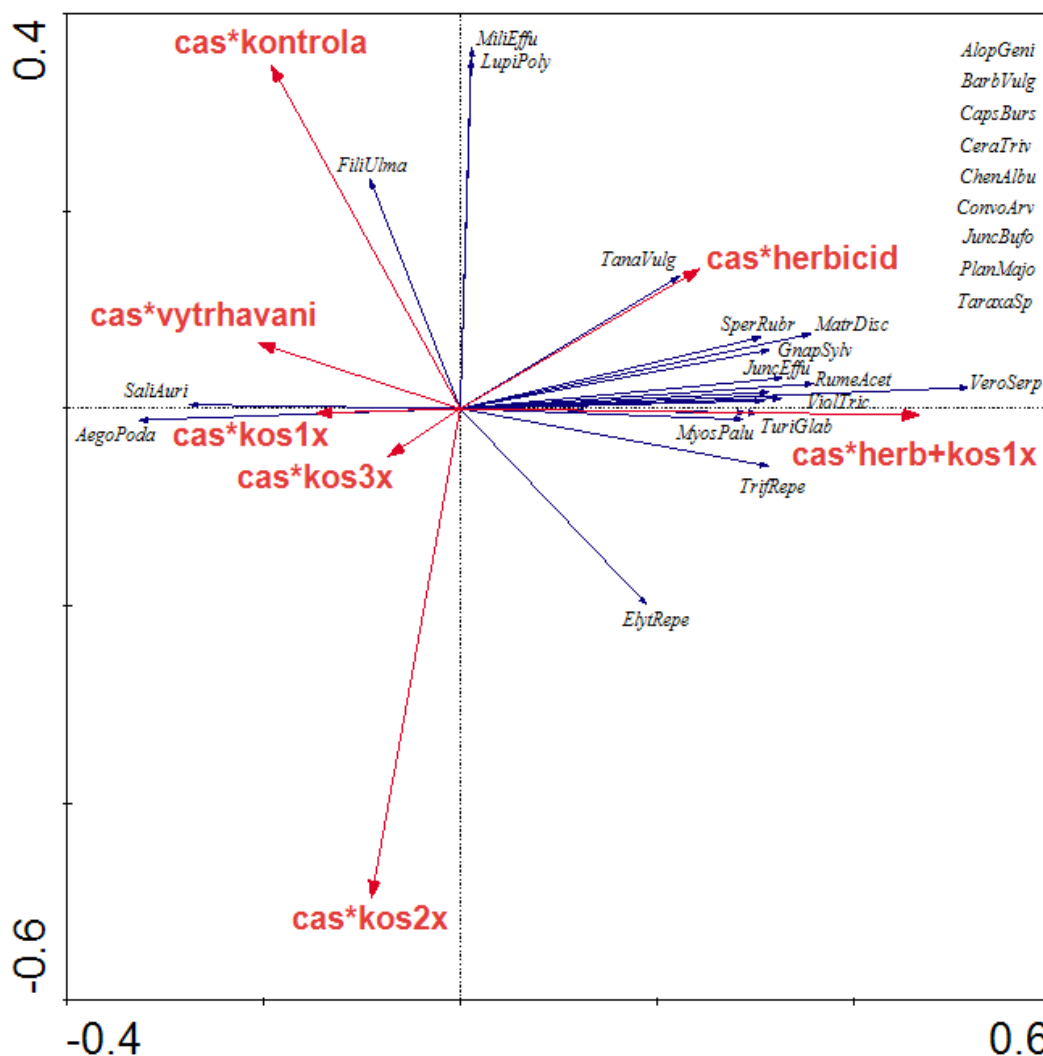
Tab. 3. Užívané zkratky a názvy celých taxonů v PCA diagramu.

Použitá zkratka	Název celého taxonu
<i>AegoPoda</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>
<i>AgroCapi</i>	<i>Agrostis capillaris</i>
<i>AlchemSp</i>	<i>Alchemilla sp.</i>
<i>AlopPrat</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>
<i>AnthSylv</i>	<i>Anthriscus sylvestris</i>
<i>CareBriz</i>	<i>Carex brizoides</i>
<i>CirsHete</i>	<i>Cirsium heterophyllum</i>
<i>DactGlom</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>DescCesp</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>
<i>ElytRepe</i>	<i>Elytrigia repens</i>
<i>GaleBifi</i>	<i>Galeopsis bifida</i>
<i>GaliAlbu</i>	<i>Galium album</i>
<i>GaliApar</i>	<i>Galium aparine</i>
<i>HeraSpho</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>
<i>HolcMoll</i>	<i>Holcus mollis</i>
<i>HypeMacu</i>	<i>Hypericum maculatum</i>
<i>LathPrat</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
<i>LinaVulg</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
<i>PhalArun</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>
<i>PhlePrat</i>	<i>Phleum pratense</i>
<i>RanuLanu</i>	<i>Ranunculus lanuginosus</i>
<i>Rubuldae</i>	<i>Rubus idaeus</i>
<i>RumeArif</i>	<i>Rumex cf.arifolius</i>
<i>StelGram</i>	<i>Stellaria graminea</i>
<i>TanaVulg</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>UrtiDioi</i>	<i>Urtica dioica</i>
<i>VeroCham</i>	<i>Veronica chamaedrys</i>
<i>ViciCrac</i>	<i>Vicia cracca</i>
<i>ViciSepi</i>	<i>Vicia sepium</i>

Změny v druhovém složení

RDA analýza odhalila průkazný vliv prováděných zásahů na druhové složení studovaných lokalit (výsledky Monte Carlo permutačního testu s 999 permutacemi - test signifikance pro první kanonickou osu: $F=4,59$, $p=0,019000$, test signifikance pro všechny kanonické osy: $F=1,71$, $p=0,190000$). Hlavní variabilita se odehrává hlavně podél horizontální osy. Nejvýrazněji druhové složení ovlivnily zásahy kosení 2x ročně a kombinace herbicidu a kosení 1x ročně. Každý z těchto zásahů však ovlivňoval druhové složení jiným způsobem (**obr. 2**): kosení 2x ročně zdá se nejúspěšněji potlačovalo invazní *Lupinus*, naopak herbicid v kombinaci s kosením neměl na úbytek *Lupinus* jasný vliv, ale podporoval relativně bohatou specifickou garnituru druhů pravděpodobně vázaných na uvolněná místa v porostu narušeném tímto zásahem. Efekt kosení

3x ročně byl slabší, pravděpodobně kvůli zahájení tohoto zásahu až o rok později. Seznam názvů taxonů zobrazených v diagramu viz **Tab. 4**.



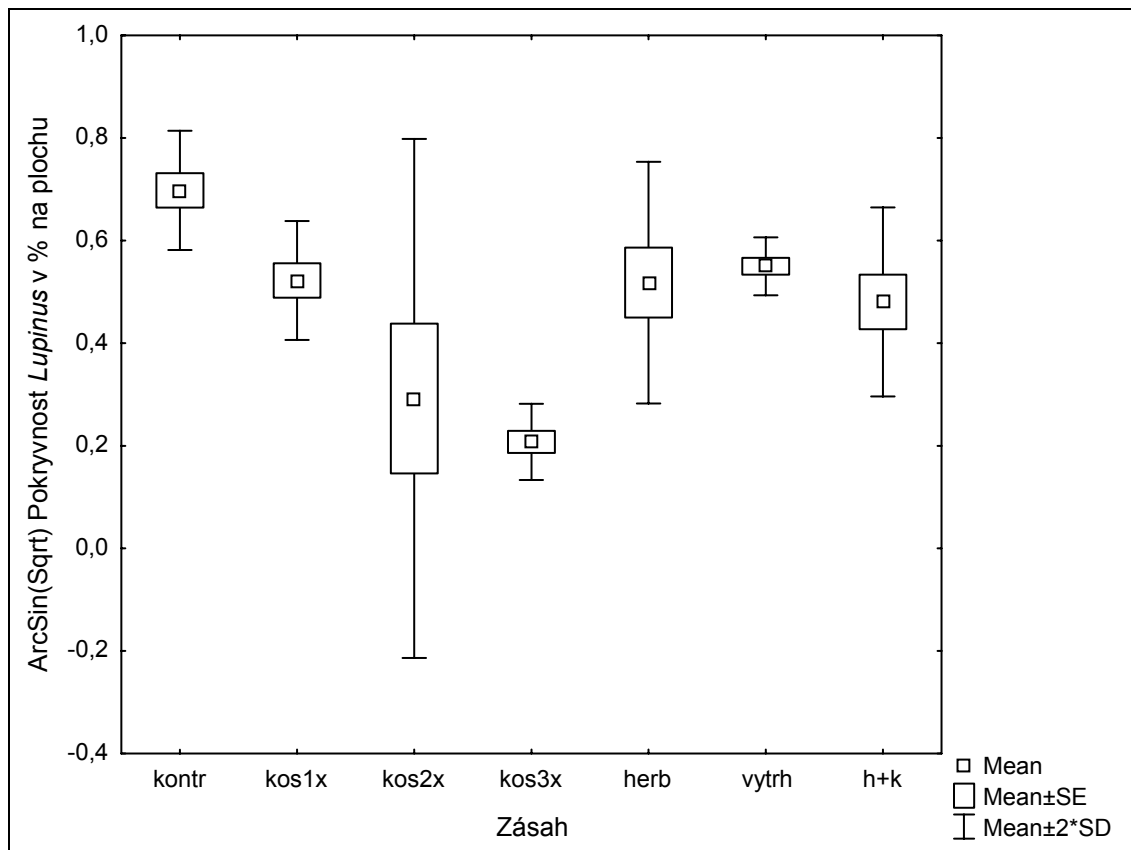
Obr. 2. Změny v druhovém složení v průběhu čtyř let v závislosti na provedených zásazích. Druhy vypsané v pravém horním rohu obrázku náleží ke shluku šipek v pravé horní části diagramu. RDA analýza, první osa vysvětluje 7,6 % variability, druhá osa 3% variability. Lupinus je promítnut jako pasivní druh. Legenda: zásahy kontrola, herbicid, vytrhávání, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos 3x – kosení 3x ročně, herb+kos1x – aplikace herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně; cas* - interakce času s daným zásahem.

Tab. 4. Užívané zkratky a názvy celých taxonů v RDA diagramu.

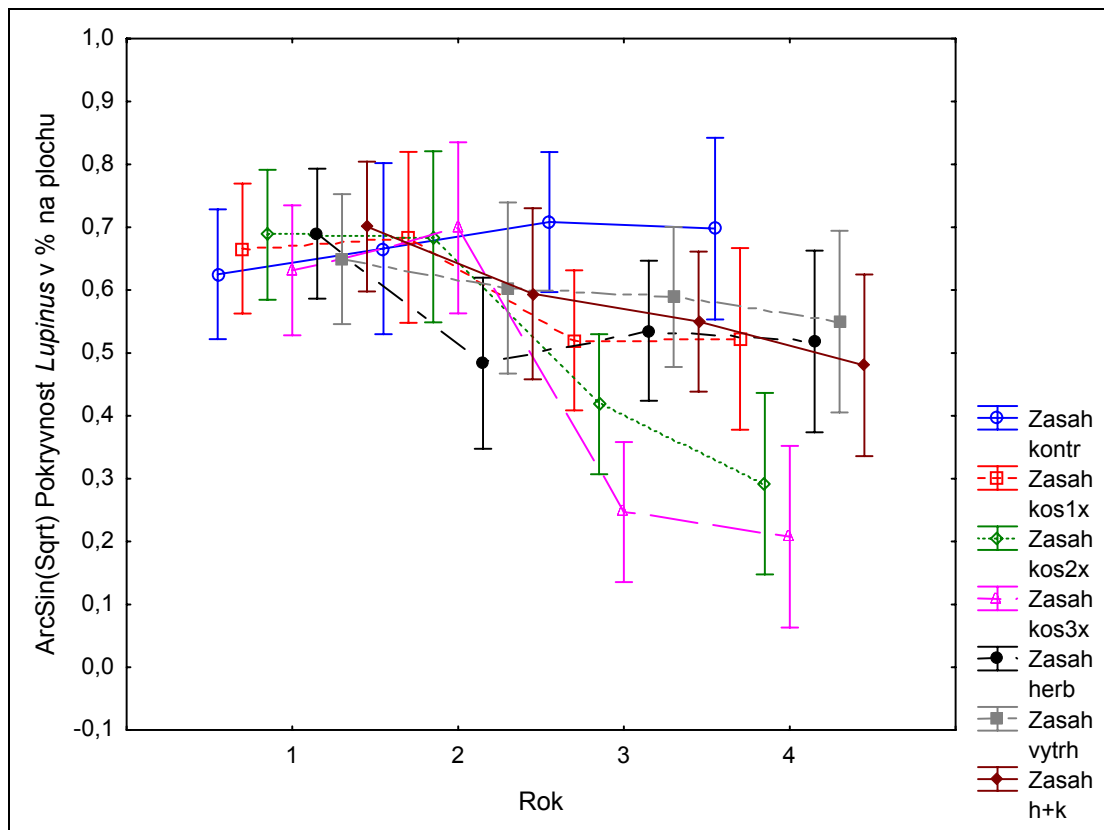
Použitá zkratka	Název celého taxonu
<i>AegoPoda</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>
<i>AlopDeni</i>	<i>Alopecurus geniculatus</i>
<i>BarbVulg</i>	<i>Barbarea vulgaris</i>
<i>CapsBurs</i>	<i>Capsela bursa-pastoris</i>
<i>CeraTriv</i>	<i>Cerastium trivialis</i>
<i>ChenAlbu</i>	<i>Chenopodium album</i>
<i>ConvArve</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>
<i>ElytRepe</i>	<i>Elytrigia repens</i>
<i>GnapSylv</i>	<i>Gnaphalium sylvaticum</i>
<i>FiliUlma</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
<i>JuncBufo</i>	<i>Juncus bufonius</i>
<i>JuncEffu</i>	<i>Juncus effusus</i>
<i>LupiPoly</i>	<i>Lupinus polyphyllus</i>
<i>MatrDisc</i>	<i>Matricaria discoidea</i>
<i>MiliEffu</i>	<i>Milium effusum</i>
<i>MyosPalu</i>	<i>Myosotis palustris</i>
<i>PlanMajo</i>	<i>Plantago major</i>
<i>RumeAcet</i>	<i>Rumex acetosa</i>
<i>SaliAuri</i>	<i>Salix aurita</i>
<i>SperRubr</i>	<i>Spergularia rubra</i>
<i>TanaVulg</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>TaraxaSp</i>	<i>Taraxacum sp.</i>
<i>TrifRepe</i>	<i>Trifolium repens</i>
<i>TuriGlab</i>	<i>Turitis glabra</i>
<i>VeroSerp</i>	<i>Veronica serpyllifolia</i>
<i>ViolTric</i>	<i>Viola tricolor</i>

Změny v pokryvnosti *L. polyphyllus*

Jednotlivé zásahy se v pokryvnosti *L. polyphyllus* průkazně liší bez ohledu na rok zásahu, Repeated measures ANOVA: $F(6, 14)=3,65$, $p=0,021495$, tak i v interakci času a zásahů, $F(18, 42)=4,33$, $p=0,000045$, tedy pokryvnost *L. polyphyllus* má v průběhu let odlišný vývoj podle typu zásahu. Nejvýraznější pokles v pokryvnosti *L. polyphyllus* na studovaných plochách byl zaznamenán po aplikaci zásahu kosení 3x ročně, případně kosení 2x ročně (**Obr. 3**), který se zřetelně projevil až po druhém roce provedení zásahů (**Obr. 4**). Jako zásah s nejmenším vlivem na pokles pokryvnosti *L. polyphyllus* se jeví vytrhávání. Poměrně slabý vliv na pokles pokryvnosti *L. polyphyllus* prokázaly zásahy aplikace herbicidu a kombinace herbicidu s kosením.



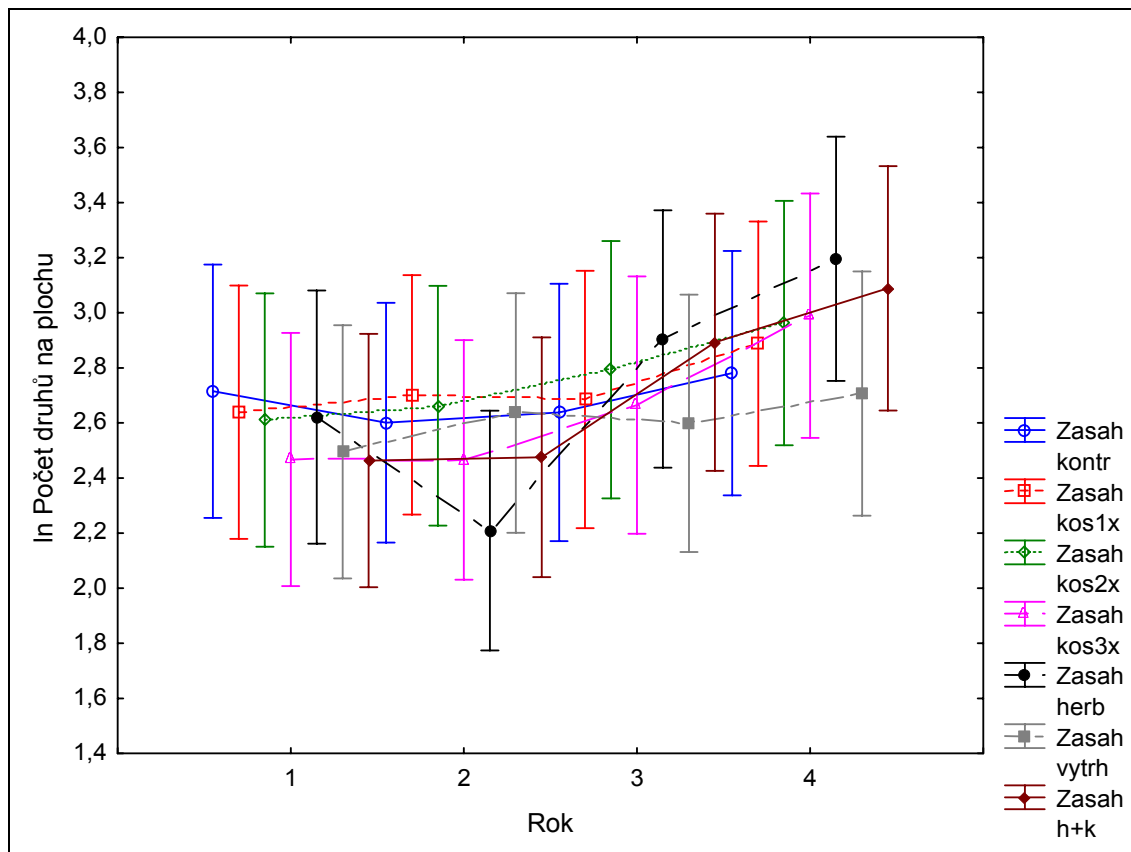
Obr. 3. Srovnání pokryvností invazního druhu *L. polyphyllus* po třetím roce aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.



Obr. 4. Srovnání pokryvnosti invazního druhu *L. polyphyllus* v průběhu čtyř let pravidelné aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.

Změny v druhové bohatosti

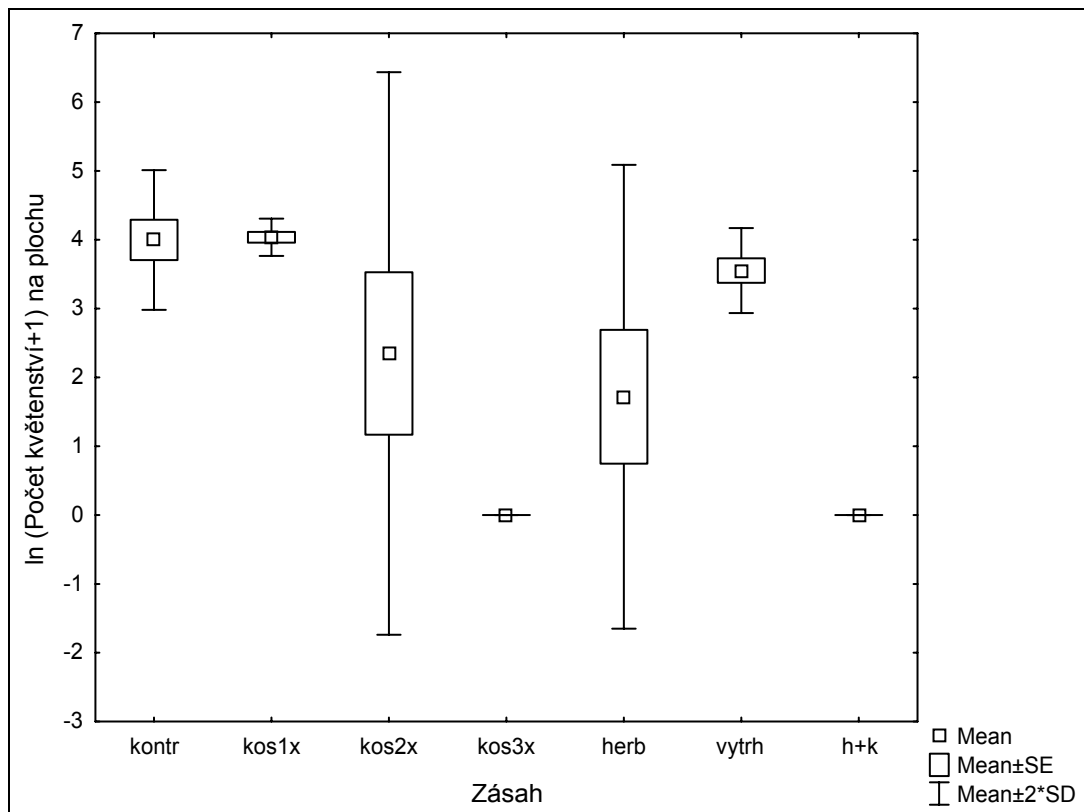
Bylo prokázáno, že jednotlivé zásahy se bez ohledu na rok v druhové bohatosti neliší, Repeated measures ANOVA: $F(6, 14)=0,07$, $p=0,997497$, avšak průkazně se projevila interakce času a zásahů, $F(18, 42)=2,37$, $p=0,010751$, tedy početnost druhů studovaných ploch má odlišný vývoj podle jednotlivých zásahů. Na početnost druhů v průběhu čtyř let pravidelné aplikace jednotlivých zásahů měla největší vliv aplikace herbicidu, případně herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně. Po prvním roce aplikace herbicidu se počet druhů nejprve prudce snížil, avšak v příštích letech zřetelně vzrostl (**Obr. 5**). Druhová bohatost se mírně zvýšila na plochách po aplikaci zásahů kosení 3x ročně a kosení 2x ročně. Naopak téměř žádný vliv neprokázal zásah vytrhávání.



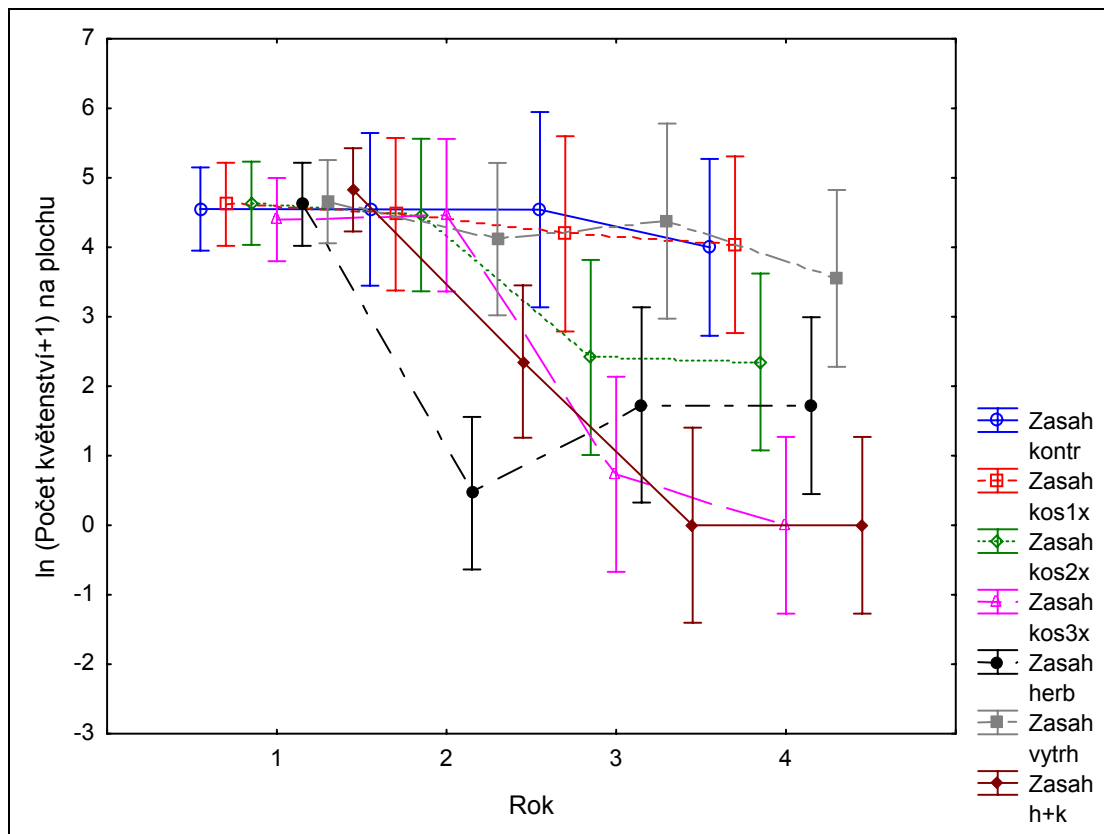
Obr. 5. Srovnání počtů druhů na studovaných plochách v průběhu čtyř let pravidelné aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.

Změny v početnosti květenství *L. polyphyllus*

Bylo zjištěno, že jednotlivé zásahy se v početnosti květenství invazního druhu na studovaných plochách bez ohledu na rok průkazně liší, Repeated measures ANOVA: $F(6, 14)=9,87$, $p=0,000233$, stejně tak v interakci času a zásahů, $F(18, 42)=6,45$, $p<10^{-6}$, tedy početnost květenství *Lupinus* má odlišný vývoj podle typu zásahu. Nejvýraznější pokles v počtu květenství byl zaznamenán na plochách po aplikaci herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně, a to již po prvním roce provedení zásahu, a po zásahu kosení 3x ročně, ale až po druhém roce provedení zásahů. Mírný pokles projeví plochy po aplikaci herbicidu a kosení 2x ročně a opět naopak téměř žádný vliv na počet květenství *Lupinus* nezanechal zásah vytrhávání (**Obr. 6, 7**).



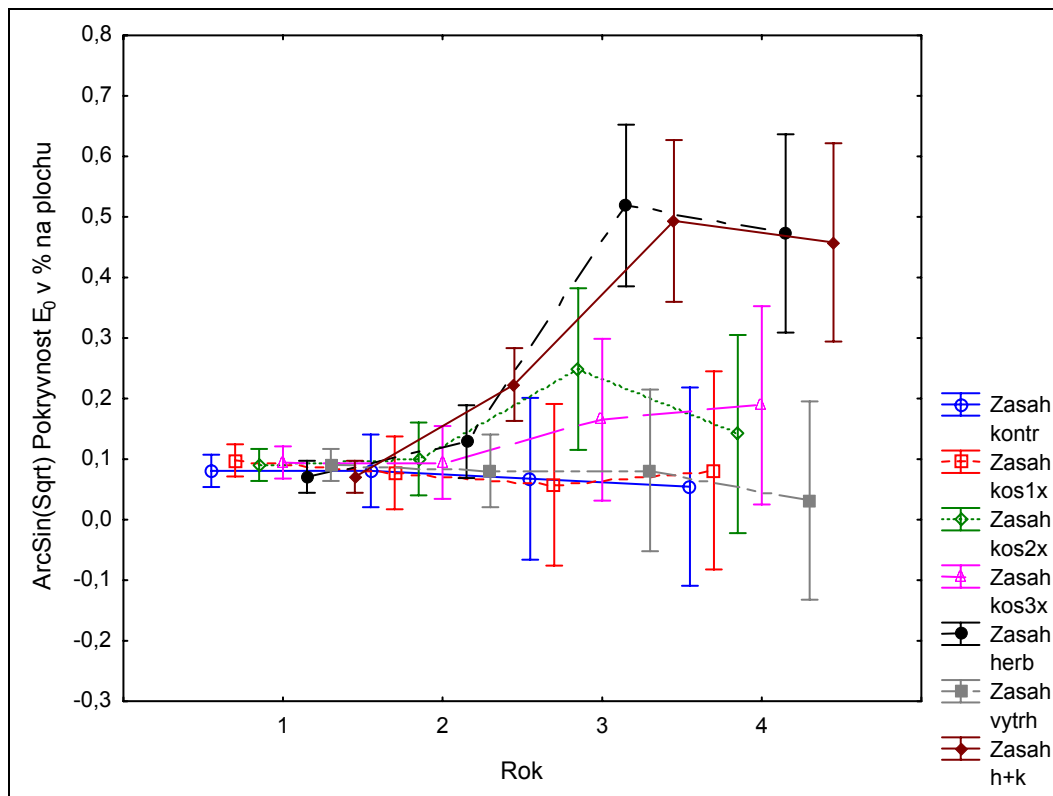
Obr. 6. Srovnání počtů květenství invazního druhu *L. polyphyllus* po třetím roce aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.



Obr. 7. Srovnání počtů květenství invazního druhu *L. polyphyllus* na studovaných plochách v průběhu čtyř let pravidelné aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.

Změny v pokryvnosti mechového patra

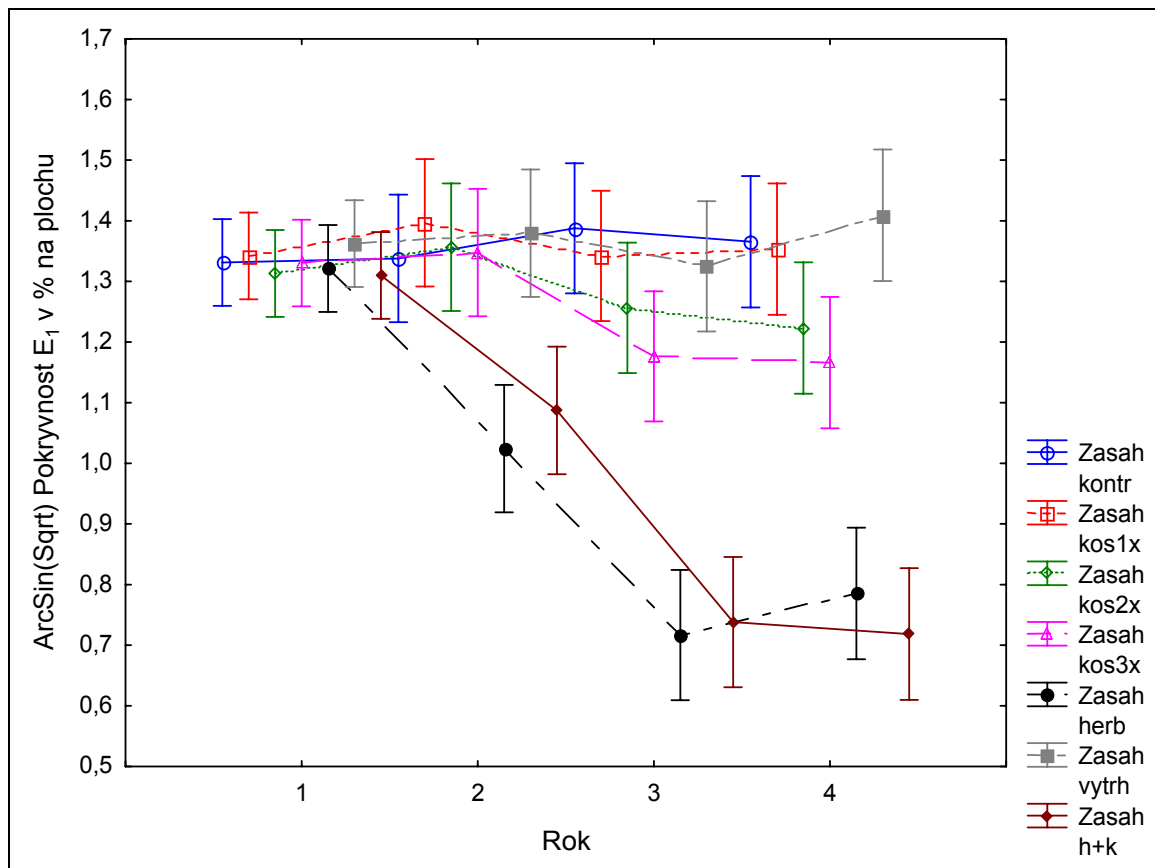
Bylo zjištěno, že jednotlivé zásahy se v pokryvnosti mechového patra E_0 na studovaných plochách bez ohledu na rok průkazně liší, Repeated measures ANOVA: $F(6, 14)=8,54$, $p=0,000498$, stejně tak v interakci času a zásahů, $F(18, 42)=5,98$, $p=0,000001$, tedy pokryvnost mechového patra má odlišný vývoj podle jednotlivých zásahů. Po prvním roce aplikace zásahů se pokryvnost mechového patra výrazně neměnila, avšak po druhém a třetím roce aplikace zásahů zřetelně vzrostla pokryvnost mechového patra na plochách po aplikaci herbicidu a po aplikaci herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně (**Obr. 8**). Mírně vzrostla pokryvnost mechového patra po aplikaci zásahu kosení 2x ročně a kosení 3x ročně. Po zásahu vytrhávání opět téměř žádné změny nebyly zaznamenány.



Obr. 8. Srovnání pokryvností mechového patra E_0 na studovaných plochách v průběhu čtyř let pravidelné aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.

Změny v pokryvnosti bylinného patra

Bylo zjištěno, že jednotlivé zásahy se v pokryvnosti bylinného patra E_1 na studovaných plochách bez ohledu na rok průkazně liší, Repeated measures ANOVA: $F(6, 14)=71,55$, $p<10^{-6}$, stejně tak v interakci času a zásahů, $F(18, 42)=7,94$, $p<10^{-6}$, tedy tedy pokryvnost bylinného patra má odlišný vývoj podle jednotlivých zásahů. Současně se vzrůstem pokryvnosti mechového patra nejvýraznější pokles v pokryvnosti bylinného patra projeví plochy po aplikaci herbicidu a po aplikaci herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně hned po prvním roce provedení zásahů. Kosení 3x ročně a kosení 2x ročně mírně snížilo pokryvnost bylinného patra (**Obr. 9**).



Obr. 9. Srovnání pokryvností bylinného patra E₁ na studovaných plochách v průběhu čtyř let pravidelné aplikace jednotlivých zásahů. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: kontr – kontrola, kos1x – kosení 1x ročně, kos2x – kosení 2x ročně, kos3x – kosení 3x ročně, herb – herbicid, vytrh – vytrhávání, h+k – herbicid a kosení 1x ročně.

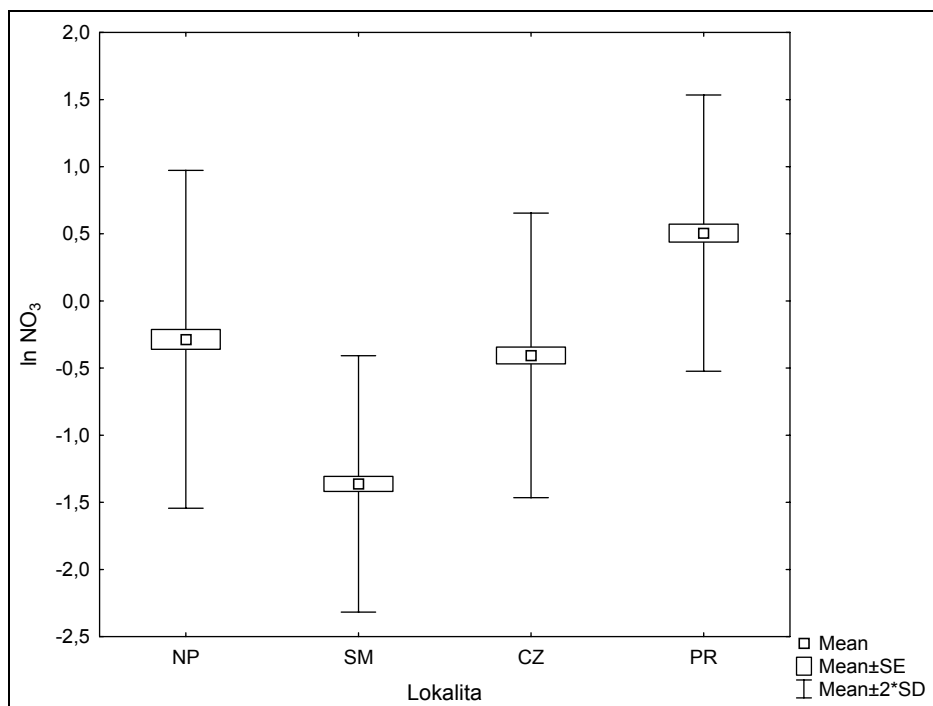
3.2 SLEDOVÁNÍ ROLE FIXOVANÉHO DUSÍKU V TÉTO INVAZI

Z půdních vzorků byly stanoveny hodnoty obsahu dusíku ve formách NH₄ a NO₃ a fosforu ve formě PO₄. Absolutní naměřené hodnoty obsahu NH₄ formy dusíku se pohybovaly přibližně mezi 1,2 až 76,1 mg/kg, u NO₃ formy mezi 0,2 až 5,3 mg/kg a u fosforu mezi 0,05 až 0,22 mg/kg. Byly porovnávány rozdíly mezi lokalitami, mezi typy porostu (uvnitř porostu *L. polyphyllus*/mimo porost *L. polyphyllus*) v rámci lokality, mezi jednotlivými typy stanovišť (uprostřed porostu/na okraji porostu/mimo porost *L. polyphyllus*) v rámci lokality a byly porovnávány tyto hodnoty v průběhu času (vegetační sezóny). Výsledky byly vyhodnoceny hierarchickou ANOVOU ve Zobecněných lineárních modelech a jsou souhrnně uvedeny v tabulce (**Tab. 5**). Tučně vyznačené hodnoty jsou průkazné.

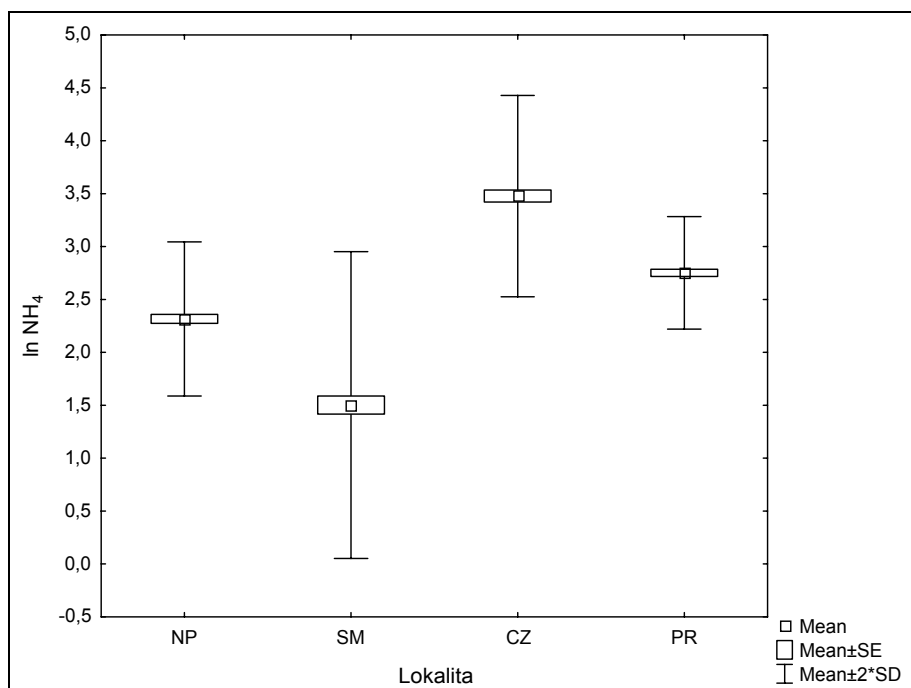
Tab. 5. Hodnoty testových kritérií (výsledky analýz hierarchické ANOVY ve Zobecněných lineárních modelech pro kategoriální (lokalita, stanoviště, porost) a kontinuální (měsíc) proměnnou).

		Lokalita	Stanoviště	Porost	Lokalita * Porost	Měsíc
NH₄	Stupně volnosti	3	1	1	3	1
	Chi-Square	235,53	11,04	4,42	15,17	52,91
	p	<10 ⁻⁶	0,000888	0,035456	0,001672	<10 ⁻⁶
NO₃	Stupně volnosti	3	1	1	3	1
	Chi-Square	153,38	47,3	74,82	7,87	28,86
	p	<10 ⁻⁶	<10 ⁻⁶	<10 ⁻⁶	0,048593	<10 ⁻⁶
PO₄	Stupně volnosti	3	1	1	3	1
	Chi-Square	30,67	0,00091	3,43	49,66	7,06
	p	0,000001	0,975949	0,063648	<10 ⁻⁶	0,00788

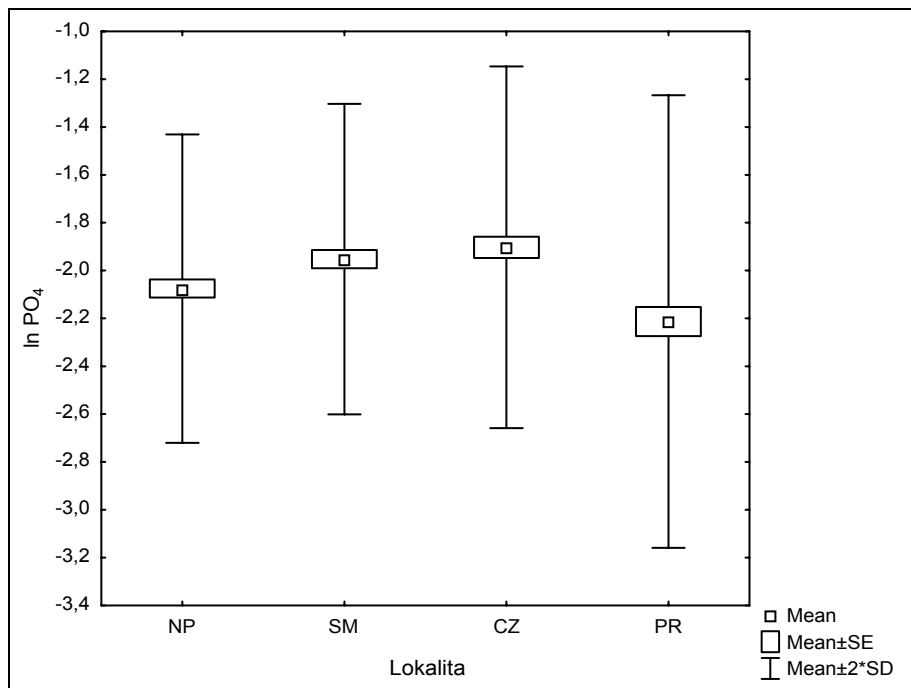
Byla zjištěna poměrně velká variabilita mezi jednotlivými lokalitami, jak v relativním rozdílu v obsahu studovaných živin mezi jednotlivými stanovišti, tak v jejich absolutních hodnotách. Pro přehlednost a rychlé porovnání celkových průměrných absolutních hodnot studovaných živin mezi jednotlivými lokalitami jsou uvedeny obrázky 10, 11, 12. Nejnižší absolutní hodnoty obsahu dusíku obou forem v půdě (**Obr. 10, 11**) a také nejmenší rozdíly mezi nimi na jednotlivých stanovištích byly naměřeny na lokalitě Soumarský most. Při porovnání jednotlivých lokalit výrazně vyšší obsah NO₃ formy byl zaznamenán na lokalitě Prášily (**Obr. 10**) a výrazně vyšší obsah NH₄ formy byl naměřen na lokalitě České Žleby (**Obr. 11**). Co se týká obsahu fosforu v půdě, tak vyšší hodnoty byly zaznamenány na lokalitě České Žleby, naopak poněkud nižší hodnoty byly naměřeny na lokalitě Prášily. (**Obr. 12**)



Obr. 10. Srovnání průměrných hodnot obsahu NO₃ formy dusíku v půdě na jednotlivých lokalitách. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášíly.

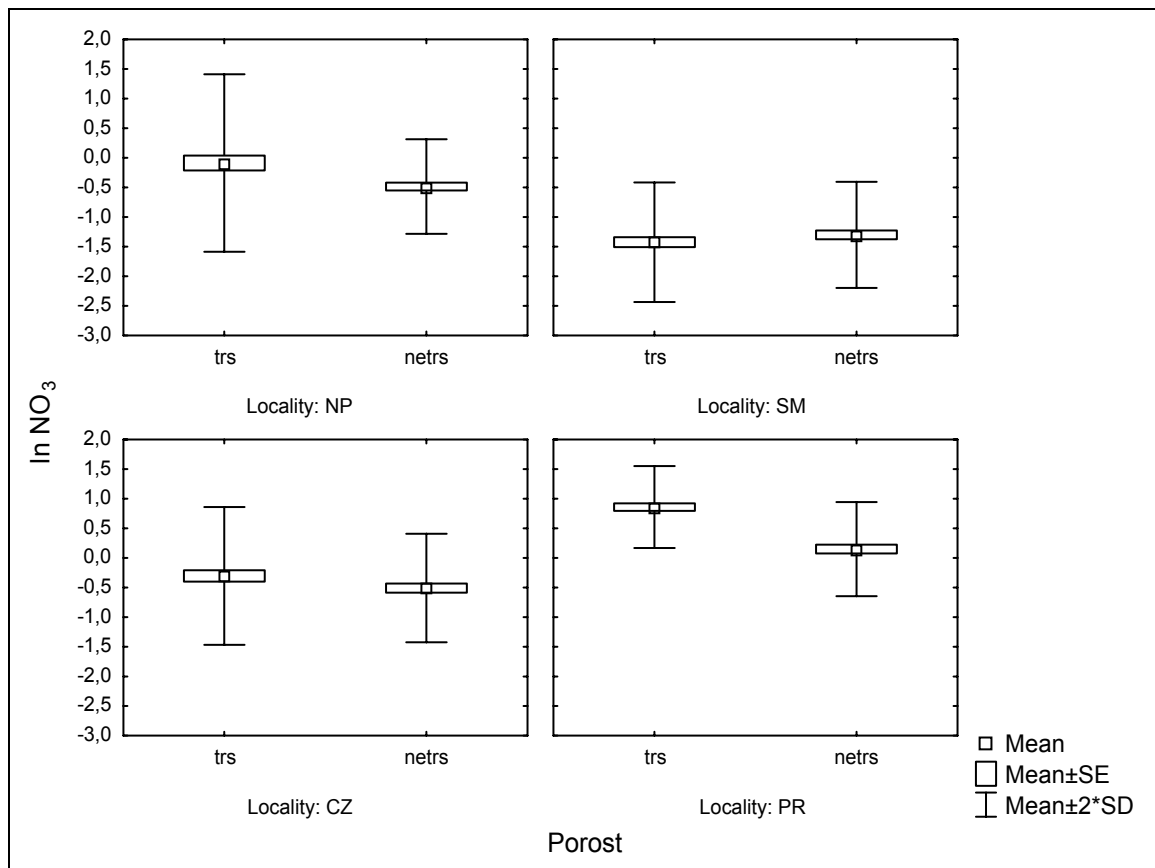


Obr. 11. Srovnání průměrných hodnot obsahu NH₄ formy dusíku v půdě na jednotlivých lokalitách. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášíly.

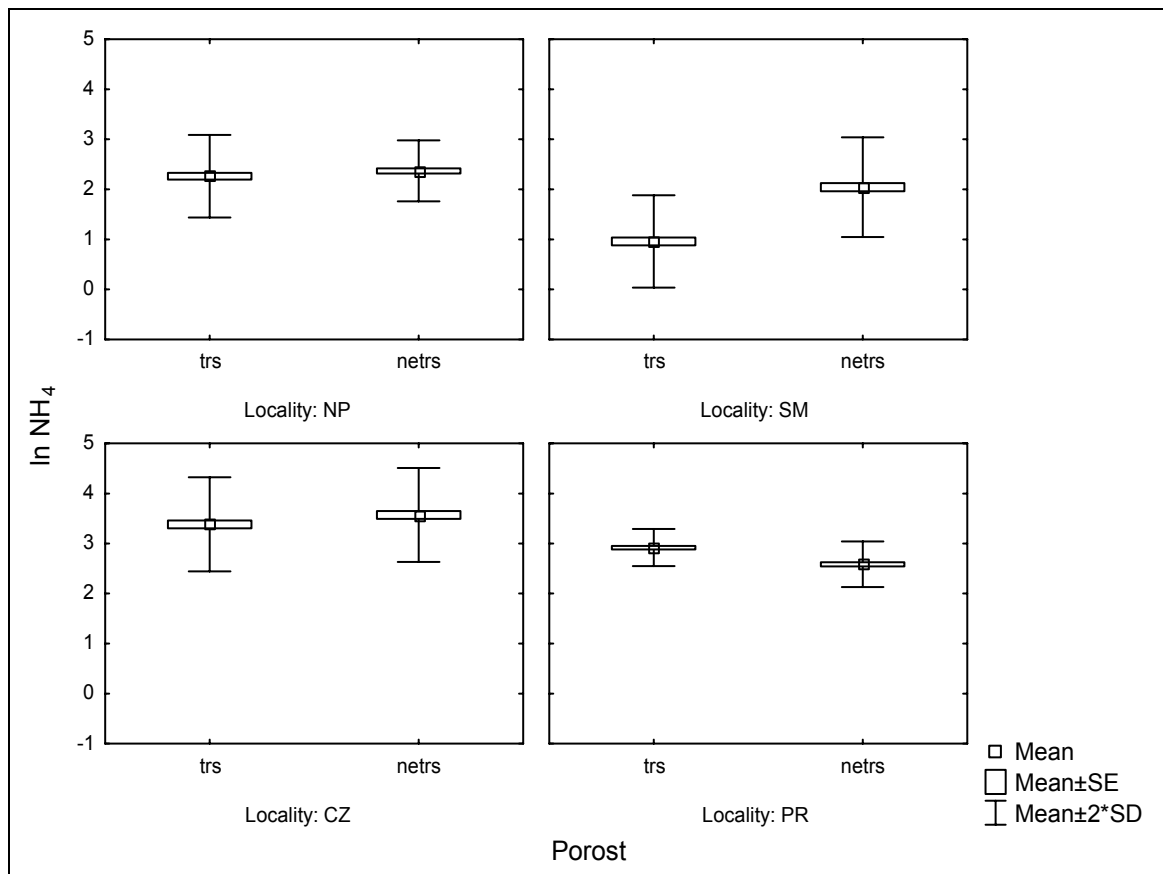


Obr. 12. Srovnání průměrných hodnot obsahu fosforu v půdě na jednotlivých lokalitách. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášily.

Bylo zjištěno, že naměřené hodnoty NH_4 a NO_3 forem dusíku v půdě se podle typu porostu průkazně liší, zatímco v obsahu fosforu v půdě rozdíly mezi typy porostu prokazatelné nejsou. V případě NO_3 formy dusíku byly s výjimkou lokality Soumarský most zaznamenány vyšší hodnoty uvnitř porostu *L. polyphyllus* (**Obr. 13**). V případě NH_4 formy nebyl tento trend jednoznačný, ba dokonce pro lokalitu Soumarský most se jeví opačný, tedy vyšší hodnoty byly zaznamenány mimo porost *L. polyphyllus* (**Obr. 14**).

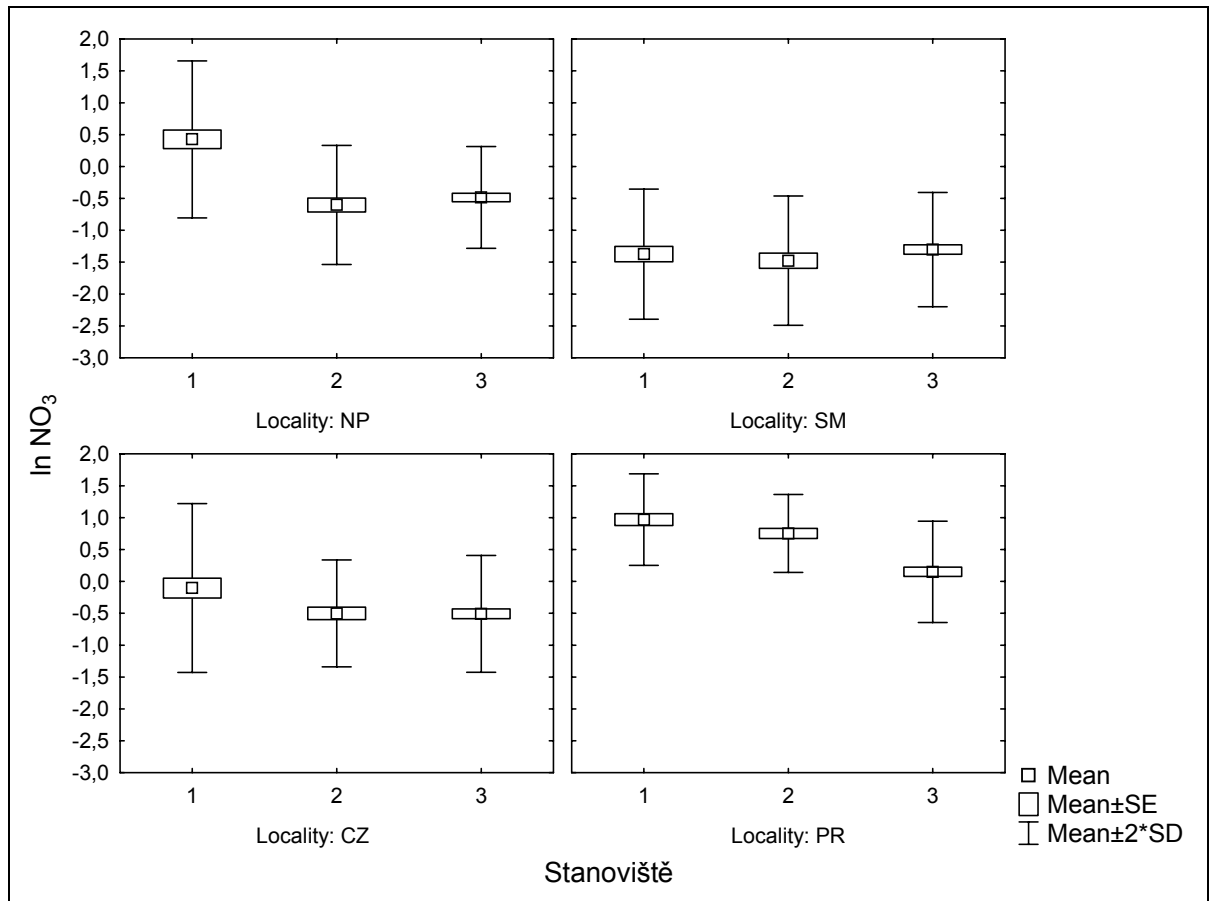


Obr. 13. Srovnání hodnot obsahu NO_3 formy dusíku v půdě ve dvou typech porostu v porovnání se všemi lokalitami. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: trs – uvnitř porostu *L. polyphyllus*, netrs – mimo porost *L. polyphyllus*, NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášíly.

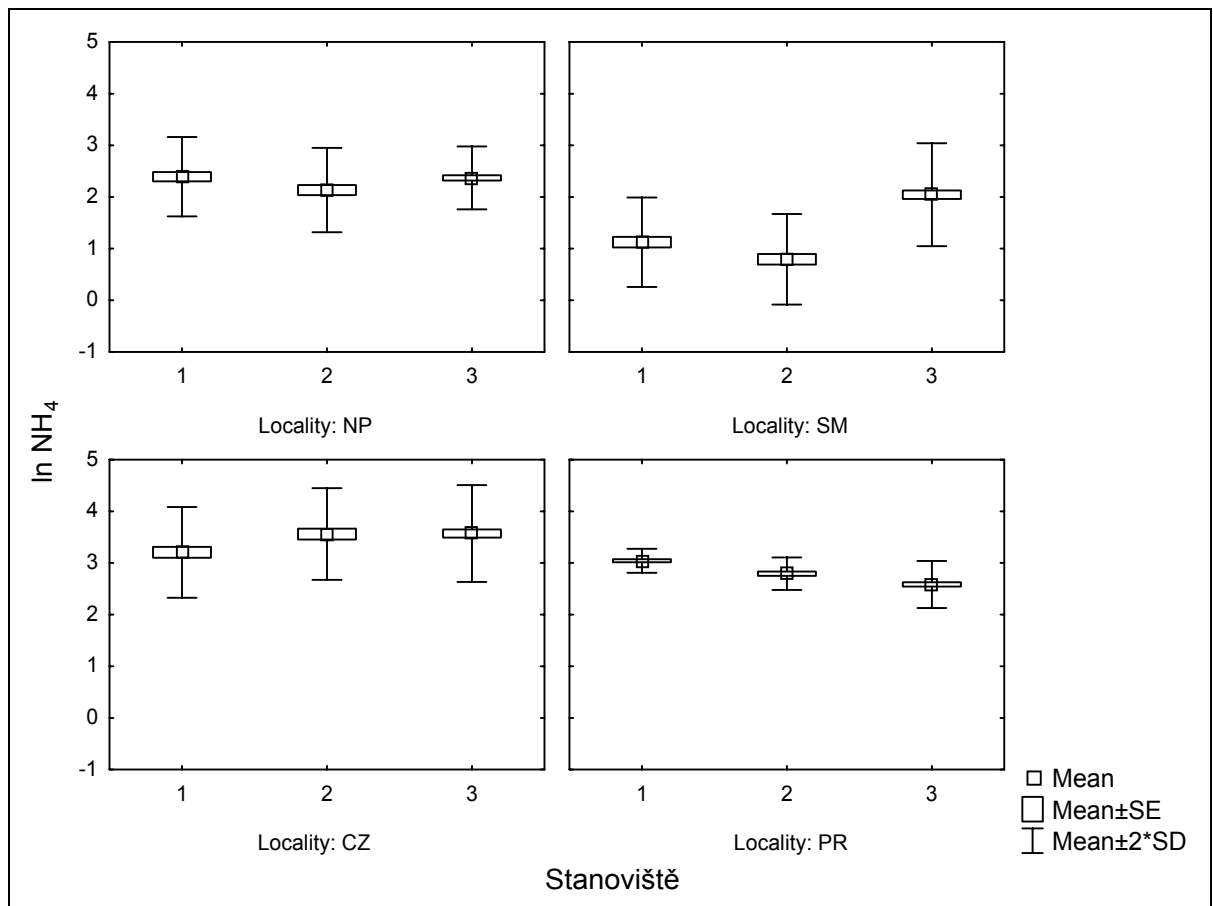


Obr. 14. Srovnání hodnot obsahu NH_4 formy dusíku v půdě ve dvou typech porostu v porovnání se všemi lokalitami. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: trs - uvnitř porostu *L. polyphyllus*, netrs - mimo porost *L. polyphyllus*, NP - Nová Pec, SM - Soumarský most, CZ - České Žleby, PR - Prášily.

To samé, ale s rozlišením na jednotlivá stanoviště znázorňují obrázky 15 a 16. Bylo prokázáno, že naměřené hodnoty NH_4 a NO_3 forem dusíku v půdě se na jednotlivých typech stanovišť průkazně liší, zatímco v obsahu fosforu v půdě rozdíly mezi jednotlivými stanovišti prokazatelné nejsou. Nejvyšší hodnoty obsahu dusíku v půdě ve formě NO_3 odpovídají stanovištím uprostřed porostu *L. polyphyllus* v podstatě na všech lokalitách s výjimkou Soumarského mostu, jak již bylo výše uvedeno, kde se jednotlivá stanoviště v obsahu studovaných živin liší jen nepatrně (**Obr. 15**). V případě hodnot obsahu NH_4 formy dusíku se jednotlivá stanoviště liší pokaždé jiným způsobem (**Obr. 16**) a nelze tedy vyvodit jednotný závěr, přesto se jeví častěji vyšší na stanovištích mimo porost *L. polyphyllus*.

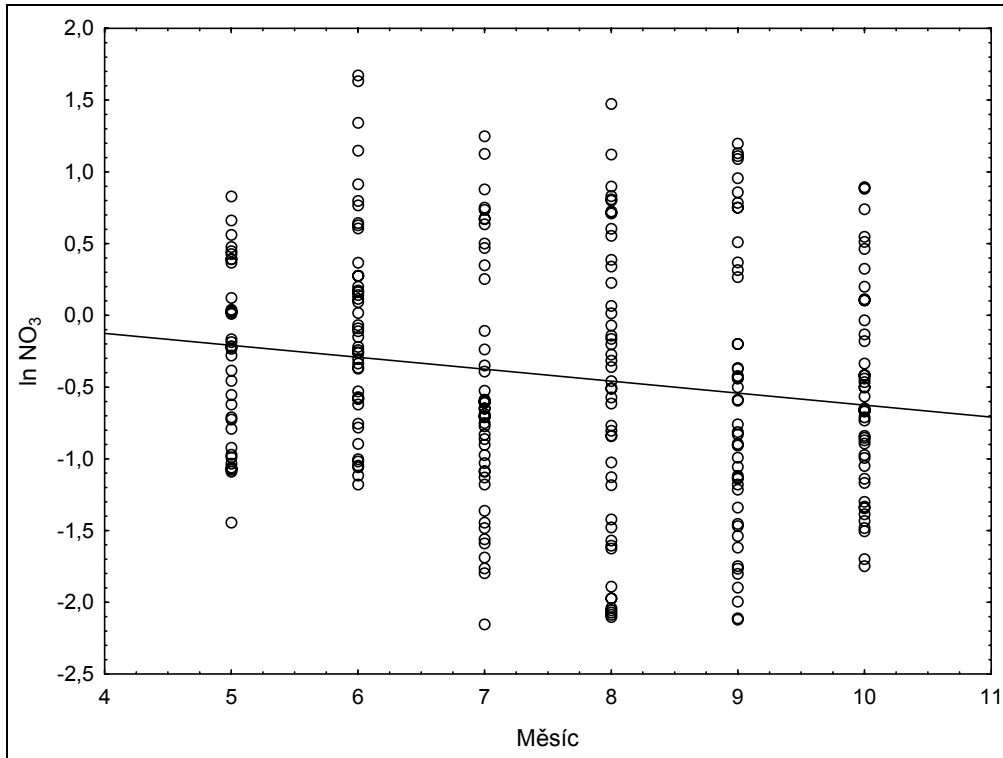


Obr. 15. Srovnání hodnot obsahu NO_3 formy dusíku v půdě na jednotlivých stanovištích v porovnání se všemi lokalitami. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: 1 – uprostřed porostu, 2 - na okraji porostu; 3 – mimo porost *L. polyphyllus*, NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášíly.

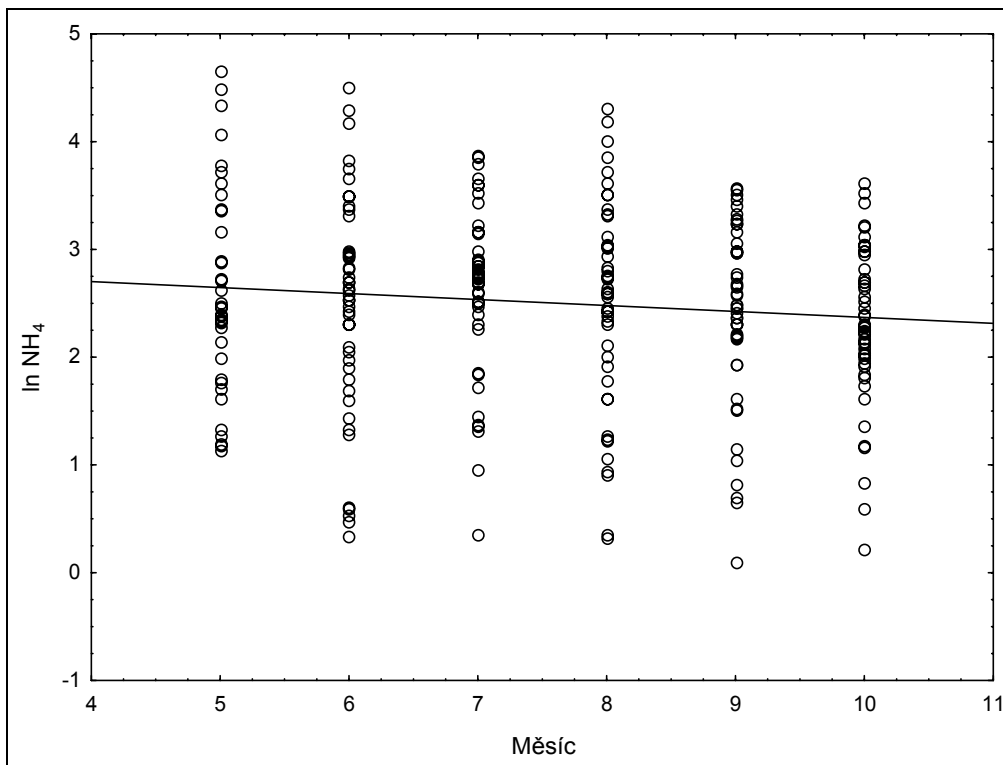


Obr. 16. Srovnání hodnot obsahu NH_4 formy dusíku v půdě na jednotlivých stanovištích v porovnání se všemi lokalitami. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: 1 – uprostřed porostu, 2 - na okraji porostu; 3 – mimo porost *L. polyphyllus*, NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášily.

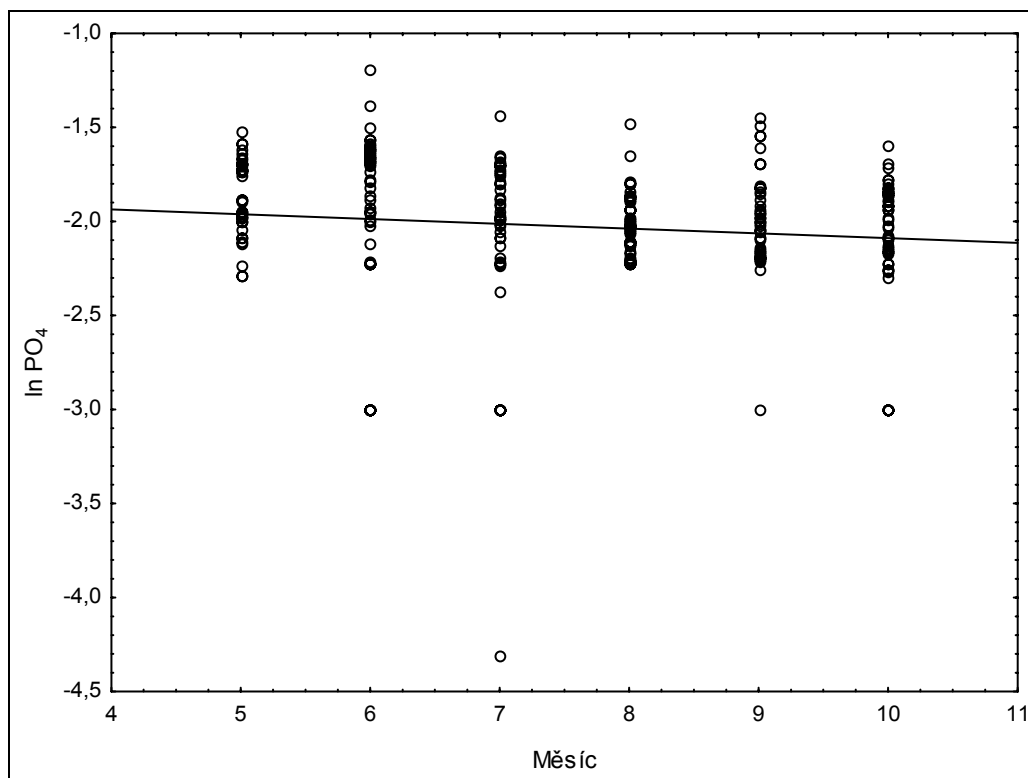
Dále bylo ověřeno, že v průběhu vegetační sezóny (tj od května do října) se hodnoty obsahu obou forem dusíku i fosforu průkazně mění – mírně klesají (**Obr. 17, 18, 19**).



Obr. 17. Srovnání hodnot obsahu NO_3 formy dusíku v půdě v jednotlivých měsících v průběhu vegetační sezóny (čísla 5 – 10 označují měsíce květen – říjen).



Obr. 18. Srovnání hodnot obsahu NH_4 formy dusíku v půdě v jednotlivých měsících v průběhu vegetační sezóny (čísla 5 – 10 označují měsíce květen – říjen).



Obr. 19. Srovnání hodnot obsahu fosforu v půdě v jednotlivých měsících v průběhu vegetační sezóny (čísla 5 – 10 označují měsíce květen – říjen).

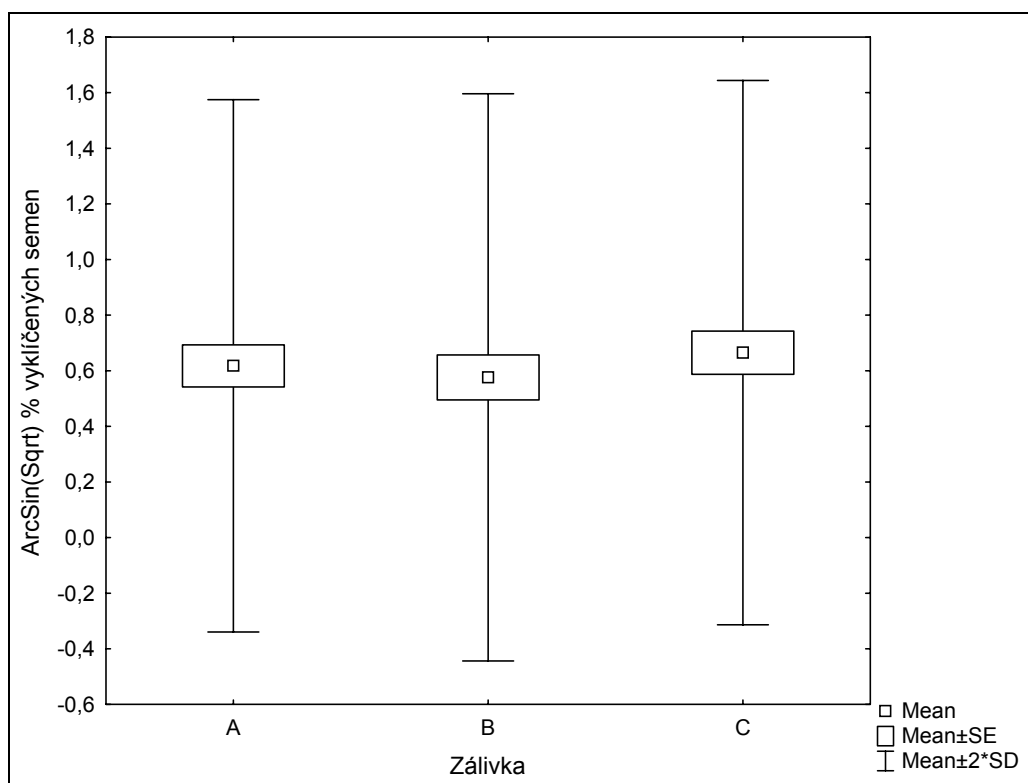
3.3 ZJIŠTĚNÍ VLIVU ALELOPATICKÉHO VÝLUHU INVAZNÍHO DRUHU *L. POLYPHYLLUS* NA KOEXISTUJÍCÍ PŮVODNÍ DRUHY

Po dobu šesti týdnů byly pravidelně zaznamenávány počty klíčících semen. Získaná data byla vyhodnocena faktoriální ANOVOU.

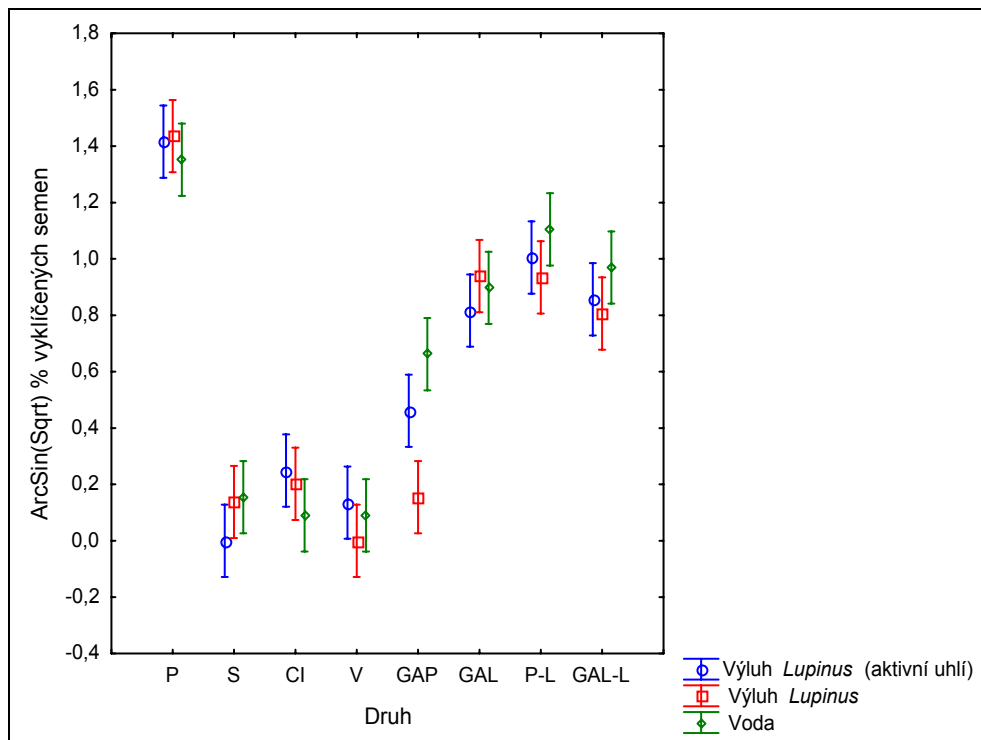
Vliv výluhu invazního druhu *L. polyphyllus* na klíčivost semen původních druhů

Test faktoriální ANOVY s výsledky $F(2, 96)=3,78$ a $p=0,026151$ ověřil, že klíčivost semen se průkazně liší v závislosti na typu závlivky. Semena zalévána pouze vodou dosáhla nepatrně vyšší klíčivosti než semena zalévána výluhem z invazního druhu *L. polyphyllus* a tedy byl zaznamenán negativní vliv výluhu invazního *L. polyphyllus* na klíčivost semen vybraných původních druhů (**Obr. 20**). Avšak nepodařilo se prokázat odlišnost v klíčivosti semen mezi závlivkou A a závlivkou B, tedy nepodařilo se prokázat pravý alelopatický efekt oddělený přidavkem aktivního uhlí: faktoriální ANOVA $F(1, 64)=1,65$, $p=0,203165$.

Také bylo zjištěno, že i jednotlivé druhy se mezi sebou v klíčivosti výrazně liší, faktoriální ANOVA: $F(14, 96)=3,02$, $p=0,000701$. Druhy *Phleum pratense* a *Galium album* dosahovaly podstatně vyších počtů vyklíčených semen oproti druhům *Stellaria graminea*, *Cirsium arvense* či *Vicia sepium*. Jako názorný příklad oddělení vlivu jednotlivých záливок se však projevil druh *Galium aparine*, kde výrazně nižší klíčivosti bylo dosaženo po zalévání výluhem *L. polyphyllus* ve srovnání se zaléváním pouze vodou, přičemž nejmenší procento vyklíčených semen bylo zaznamenáno po zalévání výluhem *L. polyphyllus* nepřefiltrovaným přes aktivní uhlí, což naznačuje pravý alelopatický efekt invazního druhu *L. polyphyllus* (**Obr. 21**).



Obr. 20. Srovnání klíčivosti semen podle typu zálivky. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: A – výluh *L. polyphyllus* přefiltrovaný přes aktivní uhlí, B – výluh *L. polyphyllus*, C – voda.



Obr. 21. Srovnání klíčivosti jednotlivých druhů podle typu zálivky. Zobrazeny jsou průměry a 95 %-tní konfidenční intervaly. Legenda: P – *Phleum pratense*, S – *Stellaria graminea*, CI – *Cirsium arvense*, V – *Vicia sepium*, GAP – *Galium aparine*, GAL – *Galium album*, P-L – *Phleum pratense* z populace *L. polyphyllus*, GAL-L – *Galium album* z populace *L. polyphyllus*.

Ověření adaptace v klíčivosti původních druhů na negativní účinky výluhu z invazního druhu *L. polyphyllus*

Bylo zjištěno, že klíčivost semen druhů *Phleum pratense* a *Galium album* z lokalit s rozsáhlým porostem invazního druhu a bez výskytu invazního druhu se podle typu zálivky neliší, faktoriální ANOVA: $F(2, 48)=3,02$ $p=0,058097$ a tedy nebyla ověřena adaptace v klíčivosti původních druhů invadovaného prostředí na negativní efekt invazního druhu *L. polyphyllus*.

4 DISKUZE

4.1 ZJIŠTĚNÍ VLIVU MANAGEMENTOVÝCH ZÁSAHŮ NA INVADOVANÁ SPOLEČENSTVA

Ačkoliv invazní druh *L. polyphyllus* může mít i pozitivní efekt pro hmyz shromažďující pyl, jeho nekontrolované šíření představuje skutečnou hrozbu pro mnoho druhů rostlin luk a pastvin (Valtonen et al. 2006). Abychom omezili tyto negativní dopady nepůvodních druhů, je nutná eradikace, pokud je to možné, nebo alespoň trvalá kontrola invazního druhu na tolerované úrovni (Mack et al. 2000).

V této práci byl prokázán evidentní vliv managementových zásahů na rostlinná společenstva zasažená druhem *L. polyphyllus*. Jako nejefektivnější zásah potlačující tento invazní druh se projevilo opakované kosení (3x ročně) během vegetační sezóny současně s odstraňováním pokosené biomasy, což způsobilo výrazný pokles jeho pokryvnosti i počtu květenství na studovaných plochách. Podobně jako při kontrole keřového druhu *Lupinus arboreus* se jako účinná metoda jeví jeho mechanické vymýcení spolu s odstraňováním opadu (Valtonen et al. 2006). Fremstad (2006) navrhuje v případě druhu *L. polyphyllus* kosení 2x ročně v době před kvetením a následně o dva měsíce později po dobu třech až pěti let. Poté by mohlo být kosení omezeno pouze na jednorocní v době před kvetením nebo alespoň před dozráním semen, aby se zabránilo dalšímu šíření druhu (Fremstad 2006). Otte et al. (2002) dodává, že po kosení může následovat eventuální pastva. Podobných výsledků dosáhla i práce Valtonen et al. (2006), kde jako vhodnou kontrolu tohoto druhu navrhují kosení uprostřed léta a v pozdním létě k zamezení opakovaného kvetení během vegetační sezóny současně s odstraňováním biomasy k omezení dalšího obohacování půdy živinami. Z těchto výsledků je patrné, že druh *L. polyphyllus* není dobře adaptován na kosení, tedy na opakovanou ztrátu velkého množství biomasy, a posléze začne ustupovat. Navíc pravidelné kosení také předchází expanzi jiných druhů dorůstajících do větších výšek na nově uvolněném prostoru (Valtonen et al. 2006).

Ovšem na největších změnách ve vegetaci studovaných ploch se podílel zásah aplikace herbicidu s následným kosením 1x ročně. Tento zásah nejvíce ovlivnil druhové složení vegetace, kde podporoval poměrně bohatou specifickou

garnituru druhů (např. *Convolvulus arvensis*, *Plantago major*, *Veronica serpyllifolia*, *Capsella bursa pastoris* a další) pravděpodobně vázaných na nově uvolněný prostor a daných semennou bankou v půdě, čímž také nejvíce zvyšoval druhovou bohatost vegetace studovaných ploch. Druh *L. polyphyllus* je poměrně vysoká rostlina, která dorůstá do výšky kolísající mezi 50 až 150 cm, což jí umožňuje na invadovaných stanovištích vyplnit nevyužitý prostor nad druhy původní vegetace dorůstajících zpravidla do nižších výšek, čímž je především v důsledku zastínění vytlačí a způsobí tak značný pokles v druhové bohatosti (Valtonen et al. 2006). Aplikace herbicidu či herbicidu v kombinaci s kosením a současně s odstraněním pokosené biomasy opět uvolnila prostor pro další druhy a to především druhy dorůstající nižších výšek. Podobného efektu ve zvýšení druhové bohatosti studovaných ploch, avšak v menší míře, dosáhl zásah kosení 3x ročně, neboť opakované kosení rovněž podporuje nižší rostlinné druhy, které jsou na opakované kosení lépe adaptovány (Grime 2001). Tyto změny v druhové bohatosti se ovšem projevily až po druhém či třetím roce aplikace zásahů. Dále zásah herbicidu v kombinaci s kosením také nejvýrazněji omezil počet květenství invazního druhu v průběhu čtyřech let sledovaného pokusu, což účinně předchází dalšímu šíření, avšak ve výsledku se neprojevil efektivní ve snižování pokryvnosti *L. polyphyllus*. Toto zjištění neznamená, že by použitý herbicid nepotlačil invazní rostlinu, na kterou byl aplikován, ale pravděpodobně se nově uvolněným prostorem odhalila velmi rozsáhlá semenná banka invazního druhu. Životnost semen je údajně přes 50 let (Otte et al. 2002). Pravděpodobně tato zásoba semen pak v příštím jaře způsobila téměř pokrytí celé studované plochy drobnými lístky druhu *L. polyphyllus*. Tento problém byl však patrný i v případě zásahu opakovaného kosení po detailním prohlédnutí vegetace, kde byly každý rok nově klíčící rostlinky *L. polyphyllus* také zaznamenány. Domácí druhy trav či *Carex brizoides* je však dokázaly potlačit (viz fotodokumentace **Příloha 4**). Z výše uvedeného tedy vyplývá, že v případě druhu *L. polyphyllus* semenná banka značně komplikuje jeho účinnou a trvalou kontrolu.

K nejvýraznějším změnám v pokryvnosti bylinného a mechového patra došlo na plochách se zásahy herbicid či herbicid v kombinaci s kosením, které během měsíce po jejich aplikaci způsobily v podstatě naprosté „spálení“ vegetace a tím obnažení půdy studovaných ploch, která pak měla tendenci rychle zarůstat druhy mechového patra. A jako všeobecně nejméně efektivní zásah se projevilo

vytrhávání invazního druhu, což bylo pravděpodobně způsobeno obtížnou technickou proveditelností a nedokonalým odstraněním kořenů rostliny.

Výše uvedená zjištění nás nakonec přivádí k velmi složité otázce výběru nejvhodnějšího managementu, obzvláště jedná-li se o chráněné území. Valtonen et al (2006) navrhuje v případě kontroly v místech, kde se vyskytují vzácné či ohrožené druhy, ruční odstraňování invazního druhu. Avšak to lze provádět pouze na omezeném prostoru. Kontrola tímto způsobem na příklad na území NP Šumava, kde invazní druh tvoří místy rozsáhlé porosty, je prakticky neproveditelná. Při výběru z dalších způsobů kontroly pro chráněné území je nutné uvážit i průběh vývoje vegetace během aplikace zásahů. V případě používání herbicidu došlo k rapidnímu klíčení invazního druhu v důsledku bohaté semenné banky, což následně vedlo k téměř plošnému rozstříku herbicidu s výsledným až hrozivě vypadajícím plošným „spálením“ vegetace (viz fotodokumentace **Příloha 4**) Na druhou stranu obnažená půda v příštích měsících poměrně rychle zarůstala mechy a dalšími druhy. Avšak příští jaro se celý sled událostí opakoval znovu. Z výše uvedeného se tedy zdá asi nejvhodnější a pro chráněné území i nejšetrnější metodou opakované kosení alespoň 2x ročně, přičemž první kosení by mělo proběhnout nejpozději před dozráním semen a pokosená biomasa by měla být odstraňována. Nicméně řešení tohoto problému je diskutabilní a značně zkomplikováno semennou bankou invazního druhu. Tyto závěry jsou výsledky aplikace zásahů pouze po dobu tří let, což je minimální doba požadovaná v případě kontroly dominantní vytrvalé byliny na loukách a pastvinách (Meyer et Schmid 1999) a i tyto první závěry mohou být ještě předčasné a zavádějící, proto by bylo jistě užitečné sledovat vývoj vegetace během aplikace zásahů po řadu dalších let.

4.2 SLEDOVÁNÍ ROLE FIXOVANÉHO DUSÍKU V TÉTO INVAZI

Mnoho studií naznačuje, že nepůvodní druhy ovlivňují biotické i abiotické vlastnosti půdy (McLean et Parkinson 1997) a mnoho studií navrhuje, že změny vlastností půdy by mohly ovlivnit proces invaze nepůvodními druhy (Ehrenfeld 2003). Avšak v důsledku velké komplikovanosti půdního systému a v důsledku omezených experimentálních metod nebyl zatím experimentální důkaz, který by tuto teorii potvrdil (Xingjun et al. 2005).

Vklad dusíku do půdy živinově chudého prostředí v důsledku fixace dusíku nepůvodním druhem může značně měnit růst a dynamiku rostlinných společenstev (Tilman et Lehman 2001) vedoucí k potlačování původních druhů rostlin a tím ke snížení druhové diverzity (Suding et al. 2005). Změny v celkovém obsahu dusíku v půdě na místech s výskytem dusík-fixujícího druhu také odráží změny v koncentraci dostupného (anorganického, ve formě NH_4 a NO_3) dusíku pro rostliny (Myrold et Huss-Danell 2003).

V této práci byla zjištěna poměrně velká variabilita mezi studovanými lokalitami, jak v relativním rozdílu obsahu studovaných živin (NH_4 , NO_3 a PO_4) v půdě mezi jednotlivými typy stanovišť, tak v jejich absolutních hodnotách. Rozdíl v absolutních hodnotách obsahu studovaných živin může být ovlivněn danými vlastnostmi prostředí konkrétní lokality, jako je na příklad pH, zamokření půdy a s tím související dostupnost kyslíku v půdě, což může vést k ovlivnění procesů nitrifikace (přeměna NH_4 formy na NO_3 formu) či denitrifikace (přeměna NO_3 formy na N_2 či N_2O uvolňovaný do atmosféry) (Haystead 1983). Dále je možným vysvětlením i velký vliv mikrostanovištních a klimatických faktorů na okamžitou hodnotu obsahu dusíku či fosforu v půdě. Nejnižší hodnoty obsahu dusíku v obou formách (NH_4 i NO_3) byly zaznamenány na lokalitě Soumarský most, pravděpodobně v důsledku zrašelinění. Relativně nižší hodnoty obsahu NO_3 , současně s poměrně vysokými hodnotami obsahu NH_4 na lokalitě České Žleby, lze vysvětlit potlačením procesu nitrifikace zároveň s podpořením denitrifikace v důsledku většího zamokření dané lokality.

Průkazné rozdíly mezi hodnotami obsahu NH_4 a NO_3 formy dusíku na jednotlivých typech stanovišť (uprostřed/na okraji/mimo porost *L. polyphyllus*) naznačují, že obsah dostupného dusíku v půdě je druhem *L. polyphyllus* významně ovlivňován. Nejvyšší hodnoty obsahu NO_3 odpovídají stanovištím „uprostřed porostu *L. polyphyllus*“. Je možné, že dusík-fixující *L. polyphyllus* díky schopnosti využití molekulárního dusíku z atmosféry neodčerpává zdroje dusíku z půdy a tím udržuje vyšší hladinu dostupného dusíku v půdě, případně následným rozkladem odumřelých rostlin půdu navíc obohacuje o dusík fixovaný z atmosféry či přímo vylučuje organické dusíkaté sloučeniny ve formě aminokyselin do půdy. Organicky vázaný dusík je následně v procesu mineralizace přeměněn na NH_4 a NO_3 , tedy na dostupné formy dusíku pro další rostliny (Haystead 1983). Pálmason et al. (1992) zjistili, že na Islandu *Lupinus*

angustifolius získává z procesu fixace dusíku 86 až 97% dusíku, což indikuje velký potenciál procesu fixace dusíku pro zvýšení koncentrace dusíku v půdě (Myrold et Huss-Danell 2003). Pro druh *Lupinus albus* rostoucí na Aljašce byl odhadnut roční vklad dusíku do půdy z procesu fixace dusíku až na 162 kg dusíku na jeden hektar (Sparrow et al. 1995). Další důkazy pro změny v dostupnosti dusíku pro rostliny dosáhla práce Haubensak et al. (2004), kde byla zaznamenána až trojnásobná mineralizace na místech invadovaných druhy *Genista monspessulana* a *Cytisus scoparius* z čeledi *Fabaceae* na pastvinách východního pobřeží Severní Ameriky.

Na rozdíl od dusíku, v případě obsahu fosforu v půdě v této práci nebyly zjištěny průkazné rozdíly mezi jednotlivými stanovišti a tedy obsah fosforu (ve formě PO_4) v půdě nemusí být druhem *L. polyphyllus* tak významně ovlivňován. Avšak je nutné brát v úvahu nestálost, rychlé vyvazování a spotřebování této sloučeniny v půdě. Ovšem jak již bylo uvedeno v kapitole **1 Úvod**, dostatek dostupného fosforu v půdě hraje důležitou roli v procesu fixace dusíku a jelikož rod *Lupinus* je typickým příkladem rostliny s vyvinutými proteokořeny, můžeme i v případě *L. polyphyllus* uvažovat o této adaptaci na nízkou hladinu dostupného fosforu v prostředí právě díky schopnosti uvolnění fosforu organickými kyselinami vylučovanými proteokořeny, čímž se zvyšuje intenzita fixace dusíku. Z výše popsaného lze tedy předpokládat, že tím studovaný invazní druh může ještě zvyšovat svoji invazivnost v invadovaném prostředí, především jedná-li se o živinami chudé stanoviště. K tomuto předpokladu mohou vést i výsledky práce Schulze et al. (2006), kde bylo zjištěno, že zvýšená tvorba hlíz v oblasti proteokořenů a s tím zvýšená potenciální produkce organických kyselin u druhu *Lupinus albus* přispívá k adaptaci na nedostatek dostupného fosforu v půdě.

Dále bylo zjištěno, že v průběhu vegetační sezóny (zde to je od května do října) hodnoty obsahu obou forem dusíku i fosforu mírně klesají, což může znamenat, že obsah studovaných živin v půdě koreluje s růstem rostliny a tím i s intenzitou fixace dusíku. Na jaře a počátkem léta (květen, červen) se fixace dusíku jeví nejintenzivnější.

Některé druhy rodu *Lupinus* jsou běžně využívány k procesům zúrodňování půdy, avšak problémem je jejich prudký růst a zvýšená dostupnost dusíku pro jiné rychle rostoucí druhy, které se pak často stávají dominantními druhy porostu (Bradshaw 2000). Bylo prokázáno, že *Lupinus albus* má schopnost obohacovat

půdu dusíkem (Weisskopf et al. 2009) nebo že více než 20 let pěstování *Lupinus nootkatensis* v severním Švédsku zanechalo trvalý dopad na zvýšený celkový stav dusíku v půdě (Myrold et Huss-Danell 2003). Studie Maron et Connors (1996) zase poukazuje na sníženou druhovou diverzitu a na mnoho nepůvodních druhů uchycených na místech dříve zasažených invazím druhem *Lupinus arboreus* na pobřežních prériích střední Kalifornie právě v důsledku zvýšené hladiny koncentrace NH_4 a NO_3 v půdě. V porovnání s druhově bohatými stanovišti s původními vytrvalými druhy trav a jednoletými dvouděložnými druhy v této oblasti zde příští vegetační sezónu rostlo o 57% původních druhů méně. Z výše popsaného je vidět, že přestože je populace invazního druhu úspěšně kontrolována, půda nadále zůstává obohacená živinami, což vede ke změnám ve druhovém složení společenstva (Maron et Jefferies 2001).

Z praktického hlediska tyto dopady představují značné komplikace při následné obnově původních společenstev. Jako nejefektivnější obecné řešení se nabízí vypalování daného stanoviště, které v sobě spojuje jednak výhodu odstranění biomasy ale také výhodu redukce semenné banky a snížení celkového obsahu dusíku v horní vrstvě půdy až o 40% (Haubensak et al. 2004). Takový zásah však není vždy vhodným řešením (na příklad v případě chráněného území či výskytu vzácných a ohrožených druhů) a v tom případě se nabízí kosení či vytrhávání s následným dodáním zdroje uhlíku (např. piliny), což může podpořit aktivitu mikroorganismů v půdě a tím urychlit odbourávání zdroje dusíku v půdě (Haubensak et al. 2004).

Na závěr této kapitoly bylo zajímavé zjištění, že na lokalitě Soumarský most byly zaznamenány nejen nejnižší absolutní hodnoty obsahu dusíku obou forem, ale také nejmenší rozdíly mezi jednotlivými typy stanovišť. To naznačuje, že zrašelinělý substrát možná potlačuje projev eutrofizace prostředí invazním *L. polyphyllus*, jak dokazuje i odlišné druhové zastoupení této lokality, kde v porovnání se zbývajících třemi studovanými lokalitami zde bylo zaznamenáno podstatně menší či žádné procento pokryvnosti nitrofilních druhů, jako je na příklad *Urtica dioica* či *Aegopodium podagraria* (viz fytoocenologické snímky v **Příloze 3**). Také porost invazního *L. polyphyllus* se na této lokalitě jevil poměrně řídký a jednotlivé rostliny dorůstaly do poměrně nižších výšek. Zde je možné uvažovat pravděpodobně o velmi nízkém pH prostředí či o možné nedostupnosti fosforu pro rostlinu v důsledku zrašelinění půdy, což může vést ke

snížení intenzity fixace dusíku. Každopádně se zde nabízí možný budoucí výzkum z ochrannářského hlediska pro NP Šumava.

4.3 ZJIŠTĚNÍ VLIVU ALELOPATICKÉHO VÝLUHU INVAZNÍHO DRUHU *L. POLYPHYLLUS* NA KOEXISTUJÍCÍ PŮVODNÍ DRUHY

Předpokládá se, že alelopatie je důležitý mechanismus zvyšující kompetitivní schopnost invazního druhu (Langenheim 1994) a tím ovlivňující průběh invaze, neboť nedostatečná koevoluce tolerance místní vegetace k novým chemickým látkám produkovaných invazním druhem by mohly umožnit těmto nepůvodním druhům převládat v přirozených rostlinných společenstvech (Hierro et Callaway 2003).

Jak bylo zjištěno z výsledků této práce, je patrný negativní vliv látek výluhu z listů invazního druhu *L. polyphyllus* (alelopatie v širším slova smyslu), nepodařilo se však prokázat pravý alelopatický efekt hydrofobních organických molekul oddělený přidavkem aktivního uhlí. Stejně tak jako většina prací studujících alelopatický efekt (Tauro 1996) byl i tento experiment založen pouze na testu klíčivosti semen v laboratorních podmínkách a v této fázi pokus také končí. Avšak Dongre et al. (2010) poukazují na to, že k potvrzení alelopatie je důležité sledovat účinky alelopatických látek v průběhu celého období růstu rostliny, protože podle nich je v mnoha případech počáteční inhibice klíčivosti následována stimulací růstu a tak tyto počáteční závěry mohou být zavádějící. Jejich studie ukázala, jak může výluh z listů vybraných plevelů (*Ageratum conyzoides*, *Anagalis arvensis*, *Chenopodium album*, *Parthenium hysterophorus* a *Rumex dentatus*) ovlivnit růst a vývoj pěstované plodiny *Vigna radiata*. Extrakty z těchto druhů inhibovaly různé atributy růstu: délku a hmotnost biomasy kořenů a nadzemních výhonů, počet plodů a hmotnost semen, čistou primární produkci a relativní růstovou rychlost v průběhu růstového období (Dongre et al. 2010).

Vlastní alelopatické účinky druhu *L. polyphyllus* byly testovány skrze výluh z listů (sušených/zmražených) invazní rostliny, stejně jako většina alelopatii zkoumajících studií, které jsou zaměřeny především na výměšky kořenů, na půdu z oblasti kořenů, na výluhy z listů a nadzemních výhonů či jejich extrakty (Zhang et al. 2009). Potom se ale nabízí zajímavá otázka, jaké účinky by projevil extrakty i z dalších částí studovaného invazního druhu. Zhang et al. (2009) ve své

práci porovnávali účinky vodných extraktů listů a reprodukčních orgánů (květů a plodů) invazního druhu *Lantana camara* na klíčivost, růst semenáčků a hmotnost sušiny druhů *Raphanus sativus* a *Lactuca sativa*. Načež získali zajímavé výsledky, že účinky extraktů z rozdílných částí invazního druhu se liší, stejně tak jako je důležitá koncentrace daného výluhu. Účinky extraktů reprodukčních i vegetativních částí invazní rostliny při nízkých koncentracích (1%) klíčivost stimulovaly, zatímco při vyšších koncentracích (5 – 20%) klíčivost inhibovaly, přičemž s rostoucí koncentrací extraktu se inhibice zvyšovala (Zhang et al. 2009). Extrakty z listů i květů podle koncentrace projevily stimulační i inhibiční efekt, zatímco extrakty z plodů převážně stimulační efekt. A jelikož *L. camara* při vhodných podmínkách kvete a produkuje velké množství semen a plodů po celý rok, alelochemické látky zde možná opět přispívají k invaznímu úspěchu (Zhang et al. 2009).

Adaptace původních koexistujících druhů na zjištěné negativní účinky výluhu v případě invazního druhu *L. polyphyllus* nebyla v této práci ověřena, avšak výsledek byl pravděpodobně také silně ovlivněn nedostatkem dat, kdy byla porovnávána klíčivost pouze u dvou původních druhů v závislosti na tom, zda byla semena sebrána na lokalitě bez nebo s výskytem invazního *L. polyphyllus*. Podle práce Hierro et Callaway (2003) je obecně pro ověřování adaptace na potenciální alelopatické látky vhodné zaměřit snahy budoucího výzkumu na druhy, které se s daným invazním druhem běžně setkávají v jeho přirozeném prostředí a srovnávat pak jejich odpovědi na alelopatické účinky v porovnání s invadovaným prostředím.

A na závěr co lze obecně vyvodit z problematiky alelopatie pro praktické řešení problému rostlinné invaze? Jestliže invazní druhy uspějí z důvodu neobvyklé schopnosti kompetice o zdroje v invadovaném prostředí, pak jsou na místě (a měly by být účinné) klasické způsoby kontroly invazního druhu (herbicid, pastva, kosení a jiné metody redukce biomasy invazního druhu). Avšak je-li v procesu invaze zahrnut i alelopatický efekt, lze počítat s mnohem menšími účinky snižování biomasy invazního druhu výše jmenovanými způsoby kontroly (Hierro et Callaway 2003), z čehož můžeme očekávat jen další komplikace při kontrole invazního *L. polyphyllus*. Navíc ve skutečnosti vyvoláním „protiherbivorních“ obranných mechanismů u invazního druhu můžeme ještě zvýšit alelopatický efekt daného invazního druhu, jak ukázala práce Siemens et

al. (2002) na druhu *Brassica rapa*. Avšak na druhou stranu současný výzkum předpokládá, že sama alelopatie může být i jednou z možných strategií biologické kontroly invazního druhu (Duke et al. 2000). Příkladem je využití alelopatických účinků druhu *Sonneratia apetala* (nepůvodní druh mangrove v Číně) ke kontrole invazního druhu *Spartina alternifolia* v Číně (Li et al. 2010).

Výhledy do budoucna a doporučený management pro NP Šumava

Přestože je *Lupinus polyphyllus* impozantní okrasná rostlina, je nutné varovat veřejnost před jejím záměrným šířením (Valtonen et al. 2006), neboť máme před sebou značně komplikovaný invazní druh, jehož invazivnost je možná ještě podpořena i alelopatickými účinky (i když v této práci nebyl prokázán pravý alelopatický efekt), jehož kontrola je značně zkomplikována jeho rozsáhlou semennou bankou a případná obnova dříve zasažených míst tímto druhem je velmi ztížena obohacením půdy dusíkatými látkami.

V případě území NP Šumava lze očekávat další šíření tohoto invazního druhu podél cest i pronikání do polopřirozených společenstev. Z praktického hlediska z výsledků této práce usuzují, že pravděpodobně jako nejvhodnější kontrola se nabízí opakované kosení (alespoň 2x ročně) během vegetační sezóny s následným odstraněním pokosené biomasy, přičemž první kosení by mělo proběhnout nejpozději před dozráním semen. Po kosení může následovat pastva.

5 ZÁVĚR

Výsledky této práce lze shrnout do následujících závěrů:

1. Byl prokázán vliv managementových zásahů na invadovaná společenstva v terénním experimentu. Druhové složení invadovaných společenstev nejvíce ovlivňuje zásah herbicid v kombinaci s kosením 1x ročně, který podporuje relativně bohatou specifickou garnituru druhů pravděpodobně vázaných na nově uvolněná místa.

Invazní *Lupinus* pravděpodobně nejvíce potlačuje opakované kosení během vegetační sezóny, které nejvýrazněji snížilo pokryvnost *L. polyphyllus*. Počet květenství *L. polyphyllus* nejvíce omezil opět zásah herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně a stejně tak se jevil jako nejefektivnější zásah podporující druhovou bohatost invadovaných společenstev.

Aplikace herbicidu či aplikace herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně nejvýrazněji omezuje pokryvnost bylinného patra a způsobuje intenzivní rozvoj mechového patra.

Zásah vytrhávání se kvůli obtížné proveditelnosti jeví jako nejméně efektivní management. (Tyto výstupy jsou určeny pro možné využití Správou NP a CHKO Šumava).

2. Naměřené hodnoty NH_4 a NO_3 forem dusíku v půdě se na jednotlivých typech stanovišť průkazně liší, což naznačuje, že obsah dusíku v půdě je druhem *L. polyphyllus* významně ovlivňován, zatímco v obsahu fosforu v půdě rozdíly mezi jednotlivými stanovišti prokazatelné nejsou, tedy obsah fosforu v půdě nemusí být druhem *L. polyphyllus* tak významně ovlivňován.

Nejvyšší hodnoty obsahu dusíku v půdě ve formě NO_3 odpovídají stanovištím uprostřed porostu *L. polyphyllus*. Díky schopnosti fixovat dusík

Lupinus z půdy zdroje dusíku pravděpodobně neodčerpává v takové míře a udržuje tím vyšší hladinu živin v půdě, případně následným rozkladem odumřelých rostlin půdu navíc obohacuje o dusík fixovaný z atmosféry či přímo vylučuje organické dusíkaté sloučeniny ve formě aminokyselin do půdy, což vede k následnému zvýšení koncentrace dostupného dusíku pro rostliny, čímž dochází ke změně složení rostlinných společenstev.

V průběhu vegetační sezóny (zde to je od května do října) hodnoty obsahu obou forem dusíku i fosforu mírně klesají, obsah studovaných živin v půdě tedy může korelovat s růstem rostliny. Na jaře a počátkem léta (květen, červen) se fixace dusíku jeví nejintenzivnější.

Je možné, že zrašelinělý substrát pravděpodobně potlačuje projev eutrofizace prostředí invazním *L. polyphyllus* (možný budoucí význam z ochranářského hlediska pro NP Šumava).

3. Výsledky naznačují negativní vliv výluhu z listů *L. polyphyllus* na klíčivost vybraných koexistujících původních druhů (alelopatie v širším slova smyslu), avšak nepodařilo se v tomto pokusu prokázat pravý alelopatický efekt oddělený přidavkem aktivního uhlí.

Z dosavadních dat zatím nebyla ověřena adaptace koexistujících původních druhů v invadovaném prostředí na tyto negativní účinky výluhu z *L. polyphyllus*.

6 LITERATURA

- Anonymus** (2009): Statistica for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Tulsa.
- Benefield C. B., DiTomaso J. M., Kyser G. B., Orloff S. B., Churches K. R., Marcum D. B. et Nader G. A.** (1999): Success of mowing to control yellow starthistle depends on timing and plant's branching form. – *California Agriculture* 53: 17 – 21.
- Bradshaw A.** (2000): The use of natural processes in reclamation – advantages and difficulties. – *Landscape and Urban Planning* 51: 89 – 100.
- Callaway R. M.** (2002): The detection of neighbors by plants. – *Trends in Ecology & Evolution* 17: 104 – 105.
- Callaway R. M. et Aschehoug E. T.** (2000): Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. – *Science* 290: 521 – 523.
- Callaway R. M., Thelen G. C. et Rodriguez A.** (2004): Soil biota and exotic plant invasion. – *Nature* 427: 731 – 733.
- Culliney T. W.** (2005): Benefits of classical biological control for managing invasive plants. – *Critical Reviews in Plant Science* 24: 131 – 150.
- DiTomaso J. M.** (1998): Risk Analysis of various weed control methods. – In: Kelly M., Wagner E. et Warner P.[eds.], *Proceedings: California Exotic Pest Plant Council Symposium, 1997*, p. 34 – 39, California Exotic Pest Plant Council.
- DiTomaso J. M.** (2000): Invasive weeds in rangelands: Species, impacts, and management. – *Weed Science* 48: 255 – 265.
- Dongre P. N., Chaubey K. S. et Singh A. K.** (2010): Effects of leaf extracts of weeds on growth and yield of green gram. – *Allelopathy Journal* 25: 213 – 220.
- Drevon J. J. et Hartwig U. A.** (1997): Phosphorus deficiency increases the argon-induced decline of nodule nitrogenase activity in soybean and alfalfa. – *Planta* 200: 463 – 469.
- Duke S. O., Dayan F. E., Romagni J. G. et Rimando A. M.** (2000): Natural products as sources of herbicides, current status and future trends. – *Weed Research* 40: 99 – 111.
- Ehrenfeld J. G.** (2003): Effect of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. – *Ecosystems* 6: 503 – 523.

- Ekrt L.** (2006): Lupina mnoholistá – invazní kráska nejen okrajů šumavských cest. – Šumava 11: 20 - 21, Správa NP a CHKO Šumava.
- Elven R. et Fremstad E.** (2000): Fremmede planter i Norge. Flerårige arter av slekten lupin *Lupinus* L. – Blyttia 58: 10 – 22.
- Evans R. D., Rimer R., Sperry L. et Belnap J.** (2001): Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. – Ecological Applications 11: 1301 – 1310.
- Fremstad E.** (2006): NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Lupinus polyphyllus*. Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species, www.nobanis.org.
- Grime J. P.** (2001): Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. – 2nd ed. Wiley, Chichester.
- Gudžinskas Z.** (2005): Fecundity of *Lupinus polyphyllus* in relation to habitats and age of individuals. – International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions, Poland.
- Hardarson G.** (1993): Methods for enhancing symbiotic nitrogen fixation. – Plant and Soil, Kluwer Academic Publishers 152: 1 – 17.
- Haubensak K. A., D'Antonio C. M. et Alexander J.** (2004): Effects of nitrogen-fixing shrubs in Washington and coastal California. – Weed Technology 18: 1475 – 1479.
- Haystead A.** (1983): Transfer of biologically fixed nitrogen to the non-legume component of mixed pastures. – In: Nuclear techniques in improving pasture management, International Atomic Energy Agency, Vienna.
- Hierro J. L. et Callaway R. M.** (2003): Allelopathy and exotic plant invasion. – Plant and Soil 256: 29 – 39.
- Hodde M. S.** (2004): Restoring balance: Using exotic species to control invasive exotic species. – Conservation Biology 18: 38 – 49.
- Hurtová J.** (2007): Populačně - ekologická studie invazního druhu *Lupinus polyphyllus* v oblasti Šumavy. Bc. Thesis. - Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- Hylander N.** (1971): Prima loca plantarum vascularium sueciae. Plantae subspontaneae vel in tempore recentiore adventitiae. – Svensk botanisk Tidskrift 64.

- Chytrý M., Pyšek P., Tichý L., Knollová I. et Danihelka J.** (2005): Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. – *Preslia* 77: 339 – 354.
- Inderjit et Weiner J.** (2001): Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 3 – 12.
- Keane R. M. et Crawley M. J.** (2002): Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. – *Trends in Ecology & Evolution* 17: 164 – 170.
- Kennett G. A. et Lacey J. R., Butt C. A., Olson-Rutz K. M. et Haferkamp F. R.** (1992): Effect of defoliation, shading and competition on spotted knapweed and bluebunch wheatgrass. – *Journal of Range Management* 45: 363 – 369.
- Kořínková D., Sádlo J. et Mandák B.** (2006): *Lupinus polyphyllus* L. – In: Mlíkovský J. et Stýblo P. [eds.], *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky, ČSOP, Praha*.
- Krausch H.-D.** (2003): *Kaiserkron und Päonien rot... Entdeckung und Einführung unserer Gartenblumen.* – Dölling und Galitz Verlag, Hamburg.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. et Štěpánek J.** [eds.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky.* - Academia, Praha.
- Kurlovich B. S., Tikhonovich A., Kartuzova L. T., Heinänen J., Kozhemykov A. P., Tchetkova S. A., Cheremisov B. M. et Emeljanecko T. A.** (2002): Nitrogen fixation. – In: Kurlovich B. S. [eds.], *Lupins: Geography, Classification, Genetic Resources and Breeding*, p. 465.
- Lambers H., Chapin F. S.III et Pons T. L.** (1998): *Plant Physiological Ecology.* Springer, Berlin.
- Lamont B. B.** (2003): Structure, ecology and physiology of root clusters – a review. – *Plant and Soil* 248:1 – 9.
- Langenheim J. H.** (1994): Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. – *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223 – 1280.
- Letourneau D. et Heggeness H. G.** (1957): Germination and growth inhibitors in leafy spurge foliage and quackgrass rhizomes. – *Weeds* 5: 12 – 19.
- Levine L. M., Vila M., D'Antonio C. M., Dukes J. S., Grigulis K. et Lavelle S.** (2003): Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. – *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 775 – 781.

- Li J., Peng S., Chen L., Wang R. et Ni G.** (2010): Use of *Sonneratia apetala* allelopathy to control *Spartina alternifolia* weed. – *Allelopathy Journal* 25: 123 – 132.
- Louda S. M. et Stiling P.** (2004): The double-edged sword of biological control in conservation and restoration. – *Conservation Biology* 18: 50 – 53.
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H. et Clout M., Bazzaz F. A.** (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. – *Ecological Applications* 10: 689 – 710.
- Maron J. L. et Connors P. G.** (1996): A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. – *Oecologia* 105: 302 – 312.
- Maron J. L. et Jefferies R. L.** (1999): Bush lupine mortality, altered resource availability, and alternative vegetation states. – *Ecology* 80: 443 – 454.
- Maron J. L. et Jefferies R. L.** (2001): Restoring enriched grasslands: effect of moving on species richness, productivity, and nitrogen retention. – *Ecological applications* 11: 1088 – 1100.
- Mayers J. H. et Bazely D. R.** (2003): *Ecology and control of introduced plants.* – Cambridge University Press.
- McLean M. A. et Parkinson D.** (1997): Changes in structure, organic matter and microbial activity in pine forest soil following the introduction of *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta Lumbricidae). – *Soil Biology and Biochemistry* 29: 537 – 540.
- Meyer A. H. et Schmid B.** (1999): Experimental demography of the old-field perennial *Solidago altissima*: the dynamics of the shoot population. – *Journal of Ecology* 87: 17 – 27.
- Monaco T. L., Weller S. C. et Ashton F. M.** (2002): *Weed Science: Principles and Practices*, 4th ed., New York.
- Müller-Schärer H. et Schaffner U.** (2008): Classical biological control: exploiting enemy escape to manage plant invasions. – *Biological Invasions* 10: 859 – 874.
- Myrold D. D. et Huss-Danell K.** (2003): Alder and lupine enhance nitrogen cycling in a degraded forest soil in Northern Sweden. – *Plant and Soil* 254: 47 – 56.
- Neumann G. et Martinoia E.** (2002): Cluster roots – an underground adaptation for survival in extreme environments. – *Trends in Plant Science* 7: 162 – 167.
- Otte A., Obert S., Volz H. et Weigand E.** (2002): Effekte von Beweidung auf *Lupinus polyphyllus* Lindl. in Bergwiesen des Biosphärenreservates Rhön. – *Neobiota* 1: 101 – 133.

- Pálmason F., Danso S. K. A. et Hardarson G.** (1992): Nitrogen accumulation in sole and mixed stands of sweet-blue lupin (*Lupinus angustifolius* L.), ryegrass and oats. – *Plant and Soil* 142: 135 – 142.
- Paul E. A. et Clark F. E.** (1996): *Soil microbiology and biochemistry*, second edition, Academic Press, Inc., p. 215 – 244, San Diego, California.
- Paynter Q., Csurhes S. M., Heard T. A., Ireson J., Julien M. H., Lloid J., Lonsdale W. M., Palmer W. A., Sheppard A. W. et Van Klinken R. D.** (2003): Worth the risk? Introduction of legumes can cause more harm than good: an Australian perspective. – *Australian Systematic Botany* 16: 81 – 88.
- Plaxton W. C.** (2004): Plant response to stress: biochemical adaptations to phosphate deficiency. – In: Goodman R. [eds.], *Encyclopedia of plant and crop science*, p. 976 – 980, New York.
- Pyšek P., Sádlo J. et Mandák B.** (2002): Catalogue of alien plants of the Czech Republic. – *Preslia* 74: 97 – 186.
- Pyšek P., Sádlo J. et Mandák B.** (2003): Alien flora of the Czech Republic, its composition structure and history. - In: Child L. E., Brock J. H., Brundu G., Prach K., Pyšek P., Wade P. M. et Williamson M. [eds.], *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*, Backhuys Publishers, p. 113 - 130, Leiden.
- Rahman M. K., Kabir S. M., Mohsin G. B. et Alam M. D.** (2006): Interaction of arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and phosphorus on growth and nutrient uptake of maize plants grown under different soil conditions. – *Bang. Journal of Botany* 35: 1 – 7.
- Reichard S. E.** (1997): Prevention of invasive plant introductions on national and local levels. – In: Luken J. O. et Thieret J. W. [eds.], *Assessment and Management of Plant Invasions*, Springer-Verlag, p. 215 – 227, New York.
- Rejmánek M.** (1989): Invasibility of plant communities. – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. et Williamson M. [eds.], *Biological Invasions: a Global Perspective*, p. 369 – 388, Chichester.
- Rejmánek M.** (1995): What makes a species invasive? – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. et Wade M. [eds.], *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, SPB Academic Publishing, p. 3 – 13, Amsterdam.
- Rejmánek M. et Richardson D. M.** (1996): What attributes make some plant species more invasive? – *Ecology* 77: 1655 – 1661.

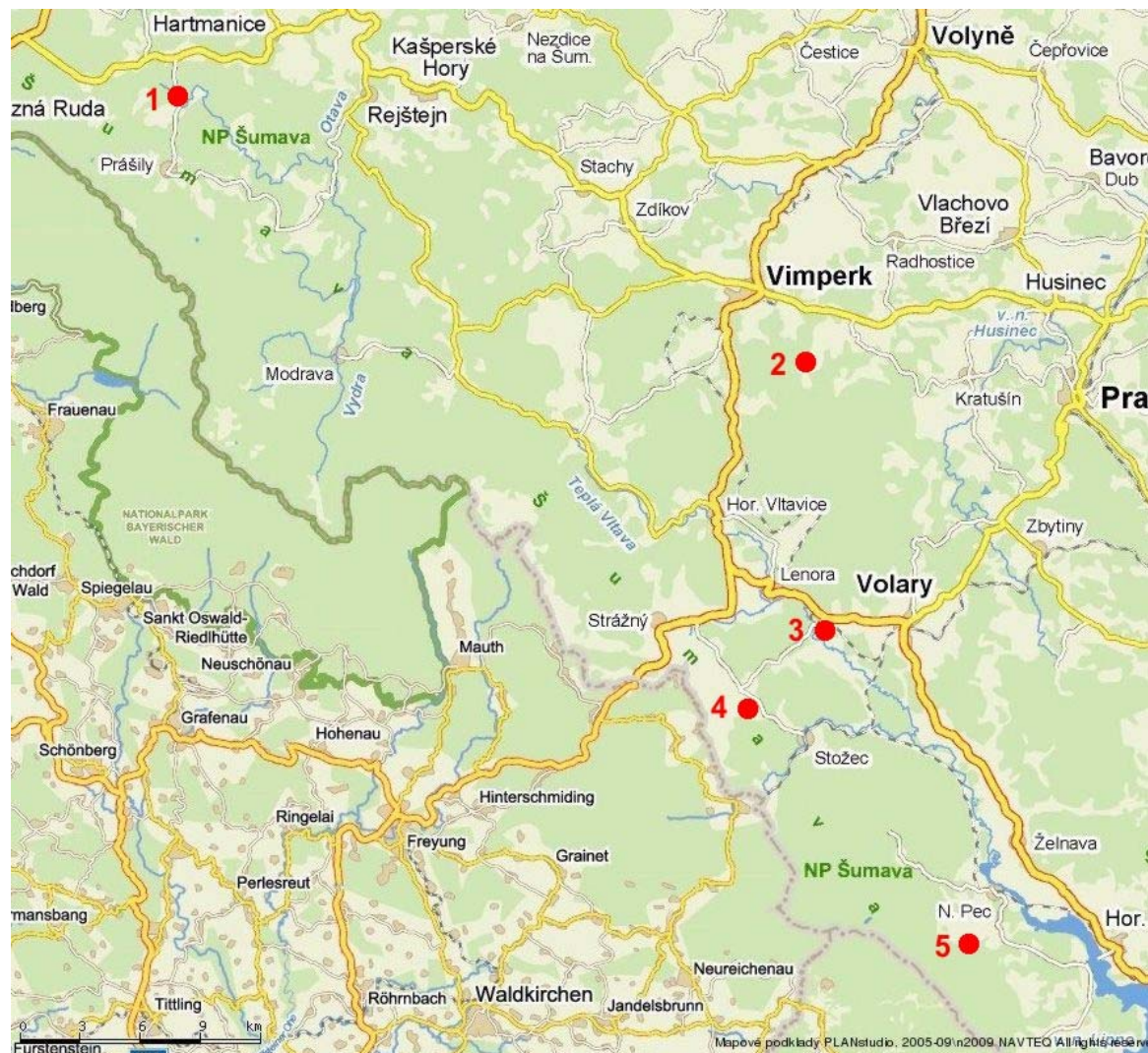
- Rice E. L.** (1964): Inhibition of nitrogen-fixing and nitrifying bacteria by seed plants. – *Ecology* 45: 824 – 837.
- Rice E. L.** (1984): *Allelopathy*. – Academic Press, Orlando.
- Rice S. K., Westerman B. et Federici R.** (2004): Impacts of the exotic, nitrogen-fixing black locust (*Robinia pseudoacacia*) on nitrogen-cycling in a pine-oak ecosystem. – *Plant Ecology* 174: 97 – 107.
- Ridenour W. M. et Callaway R. M.** (2001): The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on native bunchgrass. – *Oecologia* 126: 444 – 450.
- Richardson D. M. et Kluge R. L.** (2008): Seed banks of invasive Australian *Acacia* species in South Africa: Role in invasiveness and options for management. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolutions and Systematics* 10: 161 – 177.
- Rosendahl L., Vance C. P. et Pedersen W. B.** (1990): Products of dark CO₂ fixation in pea root nodules support bacteriod metabolism. – *Plant Physiology* 93: 12 – 19.
- Siemens D. H., Garner S. H., Mitchell-Olds T. et Callaway R. M.** (2002): Cost of defense in the context of plant competition: *Brassica rapa* may grow and defend. – *Ecology* 83: 505 – 517.
- Sheley R. J., Jacobs J. C. et Carpinelli M. F.** (1998): Distribution, biology, and management of diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) and spotted knapweed (*Centaurea maculosa*). – *Weed Technology* 12: 353 – 362.
- Sheley R. L., Kedzie-Webb S. et Maxwell B. D.** (1999): Integrated weed management on rangeland. – In: Sheley R. L. et Petroff J. K. [eds.], *Biology and management of noxious rangeland weeds*, Oregon State University Press, p. 57 – 68.
- Schlesinger W. H.** (1997): *Biogeochemistry: an analysis of global change*. – Academic Press, 2nd edition, New York.
- Schulze J., Adgo E. et Merbach W.** (1999): Carbon costs associated with N₂ fixation in *Vicia faba* L. and *Pisum sativum* L. over a 14-day period. – *Plant Biology* 1: 625 – 631.
- Schulze J., Temple G., Temple S. J., Beschow H. et Vance C. P.** (2006): Nitrogen fixation by lupin under phosphorus deficiency. – *Annals of Botany* 98: 731 – 740.
- Sigg J.** (1998): The role of herbicides in preserving biodiversity. – *Fremontia* 26: 65 – 67.
- Sparrow S. D., Cochran V. L. et Sparrow E. B.** (1995): Dinitrogen fixation by seven legume crops in Alaska. – *Agronomy Journal* 87: 34 – 41.

- Stachon W. J. et Zimdahl R. L.** (1980): Allelopathic activity of Canada thistle (*Cirsium arvense*) in Colorado. – Weed Science 28: 83 – 86.
- Suding K. N., Collins S. L., Gough L., Clark C., Cleland E. E., Gross K. L., Milchunas D. G. et Pennings S.** (2005): Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. - Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 102: 4387 – 4392.
- Šmilauer P.** (2005): Canoco reference manual and CanoDraw for Windows user's guide [Software for canonical community ordination]. – Microcomputer Power, Ithaca.
- Tauro P.** (1996): Whither allelopathy. – In: Narwal S. S. et Tauro P. [eds.], Allelopathy: Field observations and methodology, Scientific publisher, p. 129 – 137, Jodhpur, India.
- Ter Braak C. J. F. et Šmilauer P.** (2006): CANOCO for Windows [Software for canonical community ordination]. – Microcomputer Power, Ithaca.
- Tilman D. et Lehman C.** (2001): Human-caused environmental change: impacts on plant diversity and evolution. – Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 98: 5433 – 5440.
- Tomšovic P. et Bělohlávková R.** (1995): *Lupinus* L. – In: Slavík B. [eds.], Květena České republiky 4, Academia, p. 357 - 360, Praha.
- Valtonen A., Jantunen J. et Saarinen K.** (2006): Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. – Biological Conservation 133: 389 – 396.
- Višňák R.** (1997): Invazní neofyty v severní části České republiky. – In: Pyšek P. et Prach K. [eds.], Invazní rostliny v české flóře, Zpr. Čs. Bot. Společ. 14: 105 – 115.
- Watkinson A. R.** (1998): Reply from A. R. Watkinson. – Trends in Ecology and Evolution 13: 407.
- Weber E.** (2003): Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds. – CABI Publishig, Wallingford, Oxon.
- Weisskopf L., Akkelo P., Milleret R., Khan Z. R., Schulthess F., Gobat J.-M. et Le Bayon R.-C.** (2009): White lupin leads to increased maize yield through a soil fertility-independent mechanism: a new candidate for fighting *Striga hermonthica* infestation? – Plant and Soil 319: 101 – 114.
- Welbank P. J.** (1960): Toxin production from *Agropyron repens*. – In: J. L. Harper, The Biology of Weeds [eds.], p. 158 – 164, Blackwell, Oxford.

- Williams J. R.** (1954): The biological control of weeds. – In: Report of the Sixth Commonwealth Entomological Congress, p. 95 – 98, London.
- Williamson G. B.** (1990): Allelopathy, Koch's postulates, and the neck riddle. – In: Grace J. B. et Tilman D. [eds.], Perspectives on Plant Competition, Academic Press, Inc., p. 143 – 162, San Diego.
- Williamson M.** (1996): Biological invasions. – Chapman et Hall, London.
- Witkowski E. T. F.** (1991): Effects of alien Acacias on nutrient cycling in coastal lowlands of the Cape Fynbos. – Journal of Applied Ecology 28: 1 – 15.
- Xingjun Y., Dan Y., Zhijun L. et Keping M.** (2005): A new mechanism of invader success: Exotic plant inhibits natural vegetation restoration by changing soil microbe community. – Chinese Science Bulletin 50: 1105 – 1112.
- Zhang Q., Peng S. et Zhang Y.** (2009): Allelopathic potential of reproductive organs of exotic weed *Lantana camara*. – Allelopathy Journal 23: 213 – 220.

PŘÍLOHY

Příloha 1. Orientační mapa.



Obr. Orientační mapa části Šumavy se všemi lokalitami. Legenda: 1 – Prášily, 2 – Veselka, 3 – Soumarský most, 4 – České Žleby, 5 – Nová Pec.

Příloha 2. Lokalizace.

Tab. 6. Poloha, nadmořská výška a zeměpisné souřadnice všech uvedených lokalit.

Název lokality	Poloha	Nadmořská výška [m]	Zeměpisné souřadnice
Prášily	ca 2,1 km JJV od bývalé obce Skelná	825	49°08' s. š., 13°38' v. d.
České Žleby	ca 2 km JV od centra obce České Žleby	805	48°51' s. š., 13°47' v. d.
Nová Pec	ca 2,5 km JJZ od centra obce Nová Pec	845	48°46' s. š., 13°56' v. d.
Soumarský most	za železniční zastávkou	750	48°54' s. š., 13°49' v. d.
Veselka	přílehlé louky a meze JZ od bývalé osady Veselka	920	49°01' s. š., 13°48' v. d.

Tab. 7. Označení a zeměpisné souřadnice všech trvalých ploch pro managementové experimenty.

Lokalita	Trvalá plocha	Zásah	Barevné označení trvalé plochy	Zeměpisné souřadnice
Prášily	1	bez zásahu - kontrola	bez barvy	49°08'16,3'' s. š., 13°23'26,4'' v. d.
	2	kosení 1x ročně	hnědá	49°08'16,1'' s. š., 13°23'26,8'' v. d.
	3	kosení 2x ročně	žlutá	49°08'15,9'' s. š., 13°23'27,1'' v. d.
	4	kosení 3x ročně	červená	49°08'16,1'' s. š., 13°23'27,3'' v. d.
	5	herbicide	bílá	49°08'16,0'' s. š., 13°23'27,8'' v. d.
	6	vytrhávání	zelené proužky	49°08'15,8'' s. š., 13°23'29,1'' v. d.
	7	herbicide + kosení	černá	49°08'15,6'' s. š., 13°23'29,6'' v. d.
České Žleby	1	bez zásahu - kontrola	bez barvy	48°51'58,6'' s. š., 13°47'42,7'' v. d.
	2	kosení 1x ročně	hnědá	48°51'58,5'' s. š., 13°47'42,3'' v. d.
	3	kosení 2x ročně	žlutá	48°51'57,9'' s. š., 13°47'42,1'' v. d.
	4	kosení 3x ročně	červená	48°51'58,1'' s. š., 13°47'42,4'' v. d.
	5	herbicide	bílá	48°51'58,1'' s. š., 13°47'41,8'' v. d.
	6	vytrhávání	zelené proužky	48°51'58,2'' s. š., 13°47'42,7'' v. d.
	7	herbicide + kosení	černá	48°51'58,0'' s. š., 13°47'41,7'' v. d.
Nová Pec	1	bez zásahu - kontrola	bez barvy	48°46'13,2'' s. š., 13°56'32,1'' v. d.
	2	kosení 1x ročně	hnědá	48°46'12,9'' s. š., 13°56'32,1'' v. d.
	3	kosení 2x ročně	žlutá	48°46'12,6'' s. š., 13°56'32,4'' v. d.
	4	kosení 3x ročně	červená	48°46'12,3'' s. š., 13°56'32,3'' v. d.
	5	herbicide	bílá	48°46'12,6'' s. š., 13°56'32,2'' v. d.
	6	vytrhávání	zelené proužky	48°46'13,4'' s. š., 13°56'31,9'' v. d.
	7	herbicide + kosení	černá	48°46'13,0'' s. š., 13°56'32,6'' v. d.

Poznámka: V roce 2006 nebyl proveden zásah „kosení 3x ročně“, trvalá plocha 4 byla pouze vytyčena a byl proveden fytoecologický snímek.

Příloha 2. Lokalizace.

Tab. 8. Zeměpisné souřadnice všech stanovišť jednotlivých lokalit pro odběr půdních vzorků.

Lokalita	Stanoviště	Zeměpisné souřadnice
Prášíly	uprostřed porostu <i>L. polyphyllus</i>	49°08'16,2'' s. š., 13°23'28,8'' v. d.
	na okraji porostu <i>L. polyphyllus</i>	49°08'15,9'' s. š., 13°23'26,2'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 1	49°08'15,4'' s. š., 13°23'26,8'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 2	49°08'15,2'' s. š., 13°23'26,5'' v. d.
České Žleby	uprostřed porostu <i>L. polyphyllus</i>	48°51'57,9'' s. š., 13°47'40,6'' v. d.
	na okraji porostu <i>L. polyphyllus</i>	48°51'56,6'' s. š., 13°47'37,8'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 1	48°51'56,0'' s. š., 13°47'36,7'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 2	48°51'55,9'' s. š., 13°47'37,4'' v. d.
Nová Pec	uprostřed porostu <i>L. polyphyllus</i>	48°46'13,0'' s. š., 13°56'32,3'' v. d.
	na okraji porostu <i>L. polyphyllus</i>	48°46'13,6'' s. š., 13°56'32,9'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 1	48°46'14,4'' s. š., 13°56'33,4'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 2	48°46'14,5'' s. š., 13°56'33,0'' v. d.
Soumarský most	uprostřed porostu <i>L. polyphyllus</i>	48°54'27,2'' s. š., 13°49'49,5'' v. d.
	na okraji porostu <i>L. polyphyllus</i>	48°54'27,7'' s. š., 13°49'51,8'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 1	48°54'26,0'' s. š., 13°49'47,4'' v. d.
	mimo porost <i>L. polyphyllus</i> 2	48°54'25,7'' s. š., 13°49'48,0'' v. d.

Příloha 3. Fytocenologické snímky charakterizující vegetaci uprostřed porostu *L. polyphyllus* na jednotlivých lokalitách pro odběr půdních vzorků. Pokryvnosti jsou uvedeny v procentech. Legenda: NP – Nová Pec, SM – Soumarský most, CZ – České Žleby, PR – Prášíly.

Vegetační patro	Druh	NP	CZ	SM	PR
E0		0,1	1	0,5	0,1
E1	<i>Aegopodium podagraria</i>	3	20	---	0,1
	<i>Agrostis capillaris</i>	---	---	30	---
	<i>Achillea millefolium</i>	---	---	15	---
	<i>Alnus glutinosa</i> juv.	---	---	0,5	---
	<i>Alopecurus pratensis</i>	20	25	---	25
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	10	---	1	0,5
	<i>Artemisia vulgaris</i>	---	---	1	---
	<i>Bistorta major</i>	---	---	---	0,5
	<i>Campanula patula</i>	---	---	1	---
	<i>Carex brizoides</i>	10	37	---	40
	<i>Carex pallescens</i>	---	---	0,5	---
	<i>Cerastium triviale</i>	---	---	0,5	---
	<i>Cirsium arvense</i>	---	---	0,1	1
	<i>Cirsium heterophyllum</i>	5	3	---	1
	<i>Dactylis glomerata</i>	4	1	4	6
	<i>Epilobium angustifolium</i>	---	---	0,5	0
	<i>Filipendula ulmaria</i>	---	---	---	0,5
	<i>Galeopsis bifida</i>	---	6	---	7
	<i>Galium album</i>	2	---	2	---
	<i>Galium aparine</i>	1	1	---	---
	<i>Heracleum sphondylium</i>	3	---	---	---
	<i>Hypericum maculatum</i>	---	---	15	0,5
	<i>Juncus conglomeratus</i>	---	---	2	---
	<i>Lathyrus pratensis</i>	0,5	---	5	5
	<i>Lotus corniculatus</i>	---	---	1	---
	<i>Lupinus polyphyllus</i>	45	45	35	37
	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	---	---	1	---
	<i>Pimpinella major</i>	---	---	1	---
	<i>Poa pratensis</i>	---	1	15	1
	<i>Ranunculus acris</i>	---	---	0,1	---
	<i>Ranunculus lanuginosus</i>	---	---	---	0,5
	<i>Ranunculus repens</i>	0,1	---	3	---
	<i>Rubus idaeus</i>	---	---	1	---
	<i>Rumex arifolius</i>	2	---	---	0,5
	<i>Symphytum officinale</i>	---	---	0,5	---
	<i>Taraxacum</i> sp.	---	---	3	---
	<i>Trifolium pratense</i>	---	---	1	---
	<i>Urtica dioica</i>	18	12	---	5
	<i>Veronica chamaedris</i>	---	---	---	0,5
	<i>Vicia cracca</i>	2	---	0,5	8
	<i>Vicia sepium</i>	1	---	---	---
	<i>Viola tricolor</i>	---	---	0,1	---

Příloha 4. Fotodokumentace (autor: J. Hurtová).



Obr 22. Lokalita Nová Pec. Vegetace zasažená invazním druhem *L. polyphyllus*.



Obr 23. Září 2008. Lokalita České Žleby. Po druhém roce provedení zásahu kosení 3x ročně.

Příloha 4. Fotodokumentace (autor: J. Hurtová).



Obr 24. Červen 2008. Lokalita Nová pec. Třetí rok aplikace zásahů. Před provedením zásahu herbicid v kombinaci s kosením 1x ročně.



Obr 25. Září 2008. Lokalita Nová Pec. Třetí rok aplikace zásahů. Tři měsíce po provedení zásahu herbicid v kombinaci s kosením 1x ročně.

Příloha 4. Fotodokumentace (autor: J. Hurtová).



Obr 26. Zář 2008. Lokalita České Žleby. Po třetím roce aplikace herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně.



Obr 27. Zář 2008. Lokalita Nová Pec. Po třetím roce aplikace herbicidu.

Příloha 4. Fotodokumentace (autor: J. Hurtová).



Obr 28. Červen 2008. Lokalita Nová Pec. Detail vegetace po druhém roce aplikace zásahu herbicid v kombinaci s kosením 1x ročně.



Obr 29. Září 2008. Lokalita České Žleby. Detail vegetace po třetím roce aplikace herbicidu v kombinaci s kosením 1x ročně.

Příloha 4. Fotodokumentace (autor: J. Hurtová).



Obr 30. Červen 2008. Lokalita Soumarský most.



Obr 31. Proteokořeny u druhu *Lupinus albus* (foto zdroj: www.tau.ac.il/.../cluster_roots.htm).