

Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity

Magisterská diplomová práce:

Ekofyziologické a morfologické rozdíly mezi domácimi a invazními populacemi

*Lythrum salicaria* L.



Vypracovala: Františka Kašparová

Školitel: RNDr. Stanislav Mihulka, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Dáša Bastlová, Ph.D.

České Budějovice 2011

Kašparová F. (2011): Ekofyziologické a morfologické rozdíly mezi domácími a invazními populacemi *Lythrum salicaria* L. [Ecophysiological and morphological differences between native and invasive populations of *Lythrum salicaria* L. Mgr. Thesis, in Czech] – 23 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Anotace**

Native to Europe and Asia, *Lythrum salicaria* is an invasive element on some other continents. Plants in the invaded areas are more robust, higher, and generally more successful compared to individuals in their original area. Based on my results these characteristics cannot be explained by neither higher photosynthesis, chlorophyll and carotenoid mass, nor specific leaf area.

Prohlášení:

**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, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.**

**V Českých Budějovicích dne 28. 4. 2011**

**Podpis studenta**

### **Poděkování**

Předně děkuji svému školiteli Standovi Mihulkovi a konzultantce Dáše Bastlové. Také děkuji "mistru statistiky" Jirkovi Kubáskovi za velkou pomoc a trpělivost. Dále děkuji Majce Šmilauerové, Tomášovi Hájkovi a Elišce Vicherové za veškeré rady k metodice, Marušce, Verunce a Magdalence Ouškovým za dny (a noci) strávené rovnáním listů na snímání, Vláďovi Půžovi, Jardovi Šounovi, Katce Švehlové, Vaškovi Pouskovi, Jitě Kosňovské, Adamovi Bajgarovi, rodině, přátelům a spolubydlícím za rady, fyzickou pomoc a psychickou podporu. Tato práce byla financována granty MŽP VaV SPII2d1/37/07 a MSM 6007665801.

## Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Charakteristika druhu.....</b>	<b>1</b>
<b>1.2. Rozšíření.....</b>	<b>2</b>
<b>1.3. Invaze.....</b>	<b>2</b>
<b>2. Cíle práce .....</b>	<b>4</b>
<b>3. Metodika .....</b>	<b>5</b>
<b>3.1. Výběr rostlin .....</b>	<b>5</b>
<b>3.2. Zahradní experiment .....</b>	<b>6</b>
<b>3.2.1. Závislost asimilace a vodivosti průduchů na fotosynteticky aktivní ozáření.....</b>	<b>7</b>
<b>3.2.2. Spektrofotometrické stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů v listech.....</b>	<b>8</b>
<b>3.2.3. Specifická listová plocha.....</b>	<b>8</b>
<b>3.2.4. Růst a fenologie.....</b>	<b>9</b>
<b>4. Zpracování.....</b>	<b>9</b>
<b>5. Výsledky .....</b>	<b>9</b>
<b>5.1. Závislost asimilace a vodivosti průduchů na fotosynteticky aktivní ozáření.....</b>	<b>9</b>
<b>5.2. Spektrofotometrické stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů v listech.....</b>	<b>12</b>
<b>5.3. Specifická listová plocha.....</b>	<b>14</b>
<b>5.4. Růst a fenologie.....</b>	<b>15</b>
<b>6. Diskuze .....</b>	<b>17</b>
<b>6.1. Závislost asimilace a vodivosti průduchů na fotosynteticky aktivní ozáření.....</b>	<b>17</b>
<b>6.2. Spektrofotometrické stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů v listech.....</b>	<b>18</b>
<b>6.3. Specifická listová plocha.....</b>	<b>19</b>
<b>6.4. Růst a fenologie.....</b>	<b>19</b>
<b>7. Závěr.....</b>	<b>20</b>
<b>8. Literatura.....</b>	<b>21</b>
<b>Příloha .....</b>	<b>24</b>

## 1. Úvod

Biologické invaze zřejmě představují jedno z největších ohrožení celosvětové biodiverzity (D'Antonio & Vitousek 1992, Mack et al. 2000). Invazní druhy mohou ovlivňovat druhové složení, strukturu i funkce invadovaných ekosystémů (Mack et al. 2000). Celosvětově invazní organismy působí značné ekonomické škody (Pimentel et al. 2000, D'Antonio & Kark 2002).

Z těchto důvodů stojí invazní organismy v popředí zájmu současné ekologie. Klíčovou otázkou je zejména odhalení znaků a mechanismů, které jsou odpovědné za „invaznost“ druhu. Taková znalost by umožnila efektivní prevenci nových invazí a usnadnila by kontrolu těch stávajících.

Jednou z možností, jak hledat vlastnosti rostlin odpovědné za „invaznost“ je srovnávání různých ekofyziologických charakteristik invazních druhů s druhy domácími v novém areálu (Edwards et al. 1998, Nagel & Griffin 2001, Feng et al. 2008, van Kleunen et al. 2010). Další studie pak srovnávají domácí a invazní populace jednotlivých invazních druhů (např., van Kleunen et al. & Schmid 2003, DeWalt et al. 2004, Zou et al. 2007, Caño et al. 2008).

Úspěšnost invaze zavlečených druhů může být ovlivněna například výškou rostliny, růstovou rychlostí, listovou plochou, mírou reprodukce nebo fotosyntézy (Blossey & Nötzold 1995, Leger & Rice 2003, Caño et al. 2008, Feng et al. 2008, Chun et al. 2010). Např. Mozdzer a Zieman (2010) studovali ekofyziologické rozdíly invazních a původních populací *Phragmites australis* v severoamerických pobřežních oblastech. Jejich invazní populace měly průkazně vyšší specifickou listovou plochu, rychlost maximální fotosyntézy a vyšší obsah chlorofylů v listech. Naopak např. DeWalt et al. (2004) neshledali žádné ekofyziologické rozdíly mezi invazními a neinvazními populacemi tropického keře *Clidemia hirta*.

### 1.1. Charakteristika druhu

*Lythrum salicaria* L. (*Lythraceae*) je vytrvalá 0,3 až 2,7 m (Mal et al. 1992) vysoká bylina se silným dřevnatým oddenkem a s jednou (v prvním roce) nebo několika přímými čtyřhrannými lodyhami (Hegi 1925, Thompson et al. 1987). Lodyhy mohou být jednoduché bez větví, nebo se mohou větvit od báze až po střední část (Hegi 1925). Větší počty lodyh a značné větvení způsobují, že tyto rostliny mohou dosahovat šířky až 1,5 m (Thompson et al. 1987). Na lodyze jsou pravidelně rozmístěné uzliny, ze kterých vyrůstají dva protistojné nebo tři v přeslenu přisedlé až poloobjímavé listy. Jsou 3–10 cm dlouhé, vejčité až kopinaté. Rostlina kvete od června do září až října (Shamsi & Whitehead 1974a, Mal et al. 1992), květy tvoří

zkrácené vidlany, poskládané v koncové klasy (Dvořáková 1997), které mohou být až 1 m dlouhé (Thompson et al. 1987). Květy jsou růžové, heterofylní (Dvořáková 1997). Plodem jsou tobolky, zrající postupně od báze květenství, které obsahují přibližně 120 semen na jednu tobolku (Shamsi & Whitehead 1974a).

*L. salicaria* má široké ekologické rozpětí. Objevuje se na kyselých i vápenitých půdách a je tolerantní k nedostatku živin. Obvykle se vyskytuje v níže položených vlhkých či zaplavovaných místech, v pobřežní vegetaci řek a nádrží, vlhkých příkopech a strouhách, mokřadech, mělčinách a rašeliništích, v nadmořské výšce do 600 m (Shamsi & Whitehead 1974a, Thompson et al. 1987, Dvořáková 1997). Je tolerantní i k zastínění. Světelná intenzita i délka dne ovlivňují jeho růst. Mezní fotoperiodou pro růst a kvetení je 13 hodin, naopak krátká fotoperioda (9 hodin) vede k zakrslému růstu (Shamsi et Whitehead 1974b). Teplota je ale více ovlivňujícím faktorem růstu a rozšíření druhu, pod 20° C klíčí velmi málo (Shamsi et Whitehead 1974a).

## 1.2. Rozšíření

*L. salicaria* je původně euroasijský druh (Shamsi et Whitehead 1974a).

V Evropě je severní hranicí výskytu *L. salicaria* 65. rovnoběžka (Thompson et al. 1987). V Evropě se druh nachází hojně v nížinách a pahorkatinách, nevyskytuje se pouze v nejsevernějších částech Skotska, severozápadního Finska, Islandu, Skandinávie, Ruska a ve vysokohorských oblastech (Hegi 1925, Shamsi & Whitehead 1974a). *L. salicaria* se vyskytuje i v oblasti Středozemního moře. Druh byl zaznamenán na severu Afriky (Alžír, Tunis, Maroko), v Etiopii, dále na ostrovech ve Středozemním moři a v Sýrii, Libanonu a Iránu (Mal et al. 1992). Objevuje se i na japonských ostrovech, v Mandžusku, Číně a Koreji (Wangerin & Schröter 1937). Na jižní polokouli byl zavlečen do jihovýchodní Austrálie, Tasmánie a na Nový Zéland (Hegi 1925, Thompson et al. 1987). Hegi (1925) zmiňuje i výskyt v Jižní Americe v Peru.

## 1.3. Invaze

Do Severní Ameriky (USA a Kanada) byl druh zavlečen pravděpodobně v lodním balastu na začátku 19. století a poprvé zde byl tento druh zaznamenán na podmáčených loukách již v roce 1814 (Stuckey 1980). Podle herbářových záznamů se však začal významně šířit směrem na západ až po roce 1930 (Stuckey 1980, Thompson et al. 1987).

Šíření bylo pravděpodobně podpořeno výstavbou kanálů jako vodních cest na konci 19. století. Mezi dalšími možnostmi, které mohly přispět k rozšiřování v invazním areálu, je

udáváno využití druhu ve včelařství, zahradnictví nebo bylinářství (Stuckey 1980, Thompson et al. 1987). Další rozšíření druhu v rámci severoamerické pevniny je spojováno se zemědělstvím, vojenskými aktivitami, výstavbou kanálů, silnic a železnic (Mal et al. 1992).

Od roku 1985 je tento druh dokumentován ve všech státech USA a jižních částech Kanady (Thompson et al. 1987) především v mokřadních oblastech. Zde tato rostlina výrazně ovlivňuje strukturu společenstev a je hrozbou pro veškerou, na tato společenstva vázanou, biotu (Blossey et al. 2001).

Ve svém invazním areálu je druh *L. salicaria* velmi úspěšný v mezidruhovém konkurenčním boji (Shamsi & Whitehead 1974b) ve srovnání s rostlinami téhož druhu v domácí oblasti výskytu. To souvisí s jeho morfologickými a fenologickými charakteristikami v novém prostředí. Populace v invazním areálu jsou totiž vyšší, mohutnější – mají obvykle více hlavních větví a kvetou později než v jejich domácím prostředí (Mal et al. 1992, Blossey & Notzold 1995, Edwards 1996, Willis & Blossey 1999, Bastlová 2001).

Existuje několik hypotéz, které navrhují různé příčiny tohoto fenoménu. Podle jedné z nich rostliny díky ztrátě přirozených herbivorů a patogenů netrpí okusem a nemocemi, a proto lépe prosperují. Tento předpoklad dále rozvíjí tzv. EICA hypotéza (Evolution of Increased Competitive Ability) (Blossey & Notzold 1995), která navrhuje, že větší invazivnost může být výsledkem změn rozdělení investic rostliny do růstu a obrany. V prostředí bez biologických nepřátel jsou podle ní selektovány kompetitivnější genotypy, které využily energii k růstu vegetativních orgánů na úkor budování obranných mechanismů.

Alternativní hypotézou je, že invazní populace mohou pocházet z genotypů v původní oblasti, které už byly v konkurenčním boji úspěšné (di Castri et al. 1990). Invazní populace *L. salicaria* také mohou být výsledkem evolučního přizpůsobení těchto populací přírodním podmínkám nového prostředí, vzhledem k tomu že se tento druh začal šířit až sto let po zavlečení (Bastlová 2001).

Původní rostliny *L. salicaria* zavlečené do Severní Ameriky také mohou pocházet z populací zavlečených ze zemí ležících v nízkých zeměpisných šířkách (jižní Evropa). V literatuře lze najít mnoho příkladů, kdy rostliny pocházející v původním areálu z jižních zeměpisných šířek mají často mohutnější růst než rostliny ze severních šířek (např. Weber & Schmid 1998, Bastlová & Květ 2003).

Další důvod může být spojen s praktickým využitím druhu *L. salicaria*. Protože byl využíván jako medonosná, okrasná a léčivá bylina (Stuckey 1980, Thompson et al. 1987), mohly být zapříčiněním člověka stále selektovány rostliny, které byly větší a kvetly později v sezóně, kdy už je málo zdrojů medu (Bastlová 2001).

V neposlední řadě mohou být úspěšnější genotypy výsledkem hybridizace mezi invazními rostlinami a jejich příbuznými druhy v novém areálu (pro invazní druh *L. salicaria* je to domácí *L. alatum*; Strefeler et al. 1996, Mal & Lovett-Doust 1997).

V dosud publikovaných pracích byly u druhu *L. salicaria* měřeny některé fyziologické, morfologické a fenologické charakteristiky. Například Bastlová (2001) nebo Edwards (1996) měřili rozdíly v těchto charakteristikách mezi invazními a domácími populacemi druhu. Rostliny z invazní a domácí oblasti se ve většině charakteristik lišily. Podobné rozdíly lze najít i mezi populacemi uvnitř původního nebo invazního areálu (např. Weber & Schmid 1998, Bastlová & Květ 2003). Tyto rozdíly ukazují na přizpůsobení přírodním podmínkám podél geografických areálů. Bastlová a Květ (2003) našli velké rozdíly ve výšce rostlin, biomase, specifické listové ploše a několika dalších charakteristikách mezi původními populacemi *L. salicaria* v jeho domácím areálu výskytu.

Moje práce se zabývala měřením vybraných ekofyziologických a morfologických znaků původních (evropských a asijských) a invazních (amerických) populací druhu *Lythrum salicaria*. Z každého kontinentu byly srovnávány čtyři populace z různých zemí. Oproti dřívějším pracím (Bastlová & Květ 2003) byly vybrány tak, aby byl z obou areálů pokryt co největší gradient zeměpisných šířek. Rostliny byly pěstovány společně v zahradním experimentu a byla u nich měřena fotosyntetická asimilace, obsah chlorofylů a karotenoidů, specifická listová plocha, výška a doba začátku kvetení.

## 2. Cíle práce

Cílem práce bylo zjistit, zda by fotosyntetická asimilace rostlin, obsah chlorofylů a karotenoidů v listech a specifická listová plocha mohly být klíčem k vysvětlení invazního potenciálu populací *Lythrum salicaria* v Severní Americe. Pracovní hypotézou je, že se populace *L. salicaria* z invazního areálu (Severní Amerika) v ekofyziologických charakteristikách (fotosyntetická asimilace rostlin a obsah chlorofylu a karotenoidů v listech) liší od populací z původního areálu (Evropa a Asie).

Dalším cílem bylo ověřit, že invazní populace *L. salicaria* jsou vyšší a kvetou později, ve srovnání s populacemi domácími. Hypotézou je, že populace *L. salicaria* z invazního areálu (Severní Amerika) se ve vybraných morfologických a fenologických charakteristikách (specifická listová plocha, výška rostlin a doba začátku kvetení) liší od populací z původního areálu (Evropa a Asie).

Posledním cílem bylo zjistit, zda existuje geografický gradient i v dalších dosud z tohoto hlediska nehodnocených charakteristikách (ve fotosyntetické asimilaci, v obsahu



chlorofylu a karotenoidů a ve specifické listové ploše). Hypotézou tedy bylo, že se jednotlivé populace různých zemí z domácího a invazního areálu mezi sebou liší.

### 3. Metodika

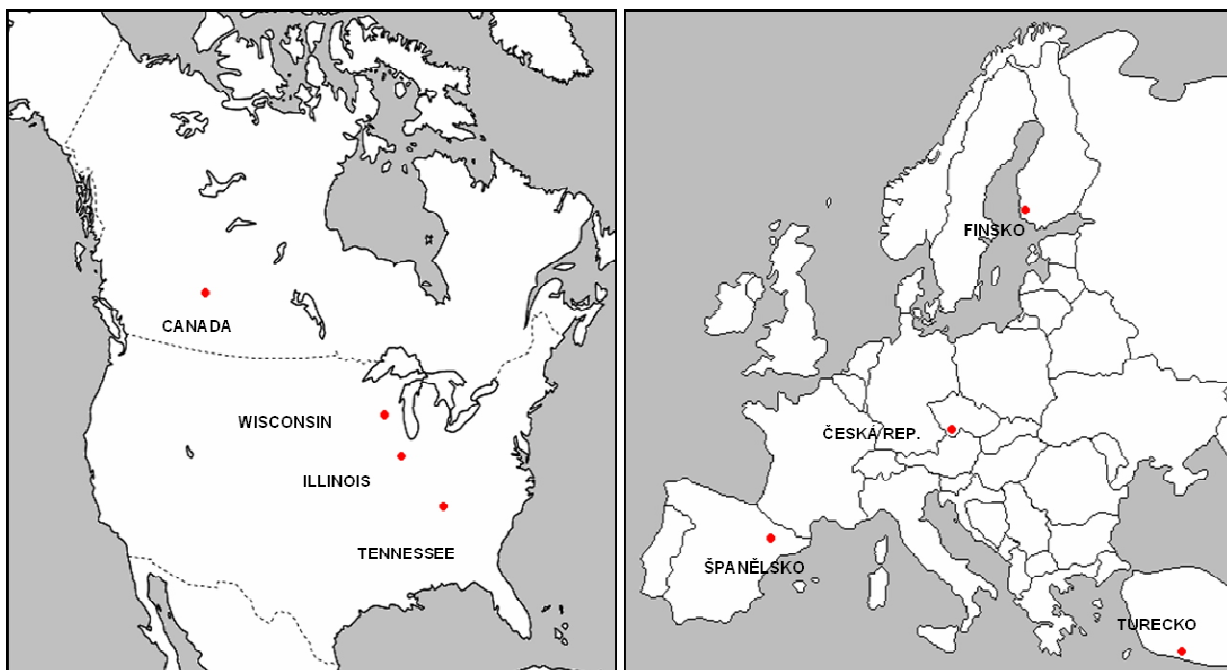
#### 3.1. Výběr rostlin

Na přelomu června a července 2009 byla první orientační měření některých charakteristik provedena na rostlinách z předcházejícího tříletého pokusu v Třeboni. Tyto výsledky nejsou v práci zahrnuty. Vlastní experiment byl založen v Českých Budějovicích v červenci 2009. Byla použita semena nashromážděná k předchozím pokusům v Třeboni, která byla uchovávaná v chladicím boxu.

Pokus byl navržen následovně. První skupina vysévaných semen pocházela z neinvazních rostlin ze čtyř evropských a jedné asijské země – Finska, České republiky, Španělska a Turecka. Druhá skupina semen, z invazních rostlin, pocházela ze Severní Ameriky, ze zemí – Kanada (Alberta) a USA (Illinois, Wisconsin a Tennessee; obr. 1). Důvodem tohoto výběru byla snaha pokud možno reprezentovat gradient zeměpisných šířek areálu kypřeje na obou kontinentech. V Evropě výskyt *L. salicaria* zabíhá severněji (Finsko), tedy i gradient zeměpisných šířek je širší. Zeměpisná šířka a délka míst výběru je uvedena v tabulce 1, a vyznačena na obr. 1. Rostliny každé země byly zastupovány čtyřmi různými mateřskými rostlinami z jedné lokality, a každá z nich měla čtyři opakování.

**Tab. 1: Zeměpisné souřadnice lokalit původu pokusných populací z jednotlivých zemí.**

Země	Zeměpisná délka	Zeměpisná šířka
Finsko	21° 26' v. d.	60° 36' s. š.
Česká rep.	14° 24' v. d.	48° 59' s. š.
Španělsko	00° 37' v. d.	41° 37' s. š.
Turecko	31° 11' v. d.	36° 52' s. š.
Tennessee	85° 37' z. d.	35° 00' s. š.
Illinois	88° 20' z. d.	39° 42' s. š.
Wisconsin	89° 34' z. d.	43° 21' s. š.
Kanada	114° 31' z. d.	53° 33' s. š.



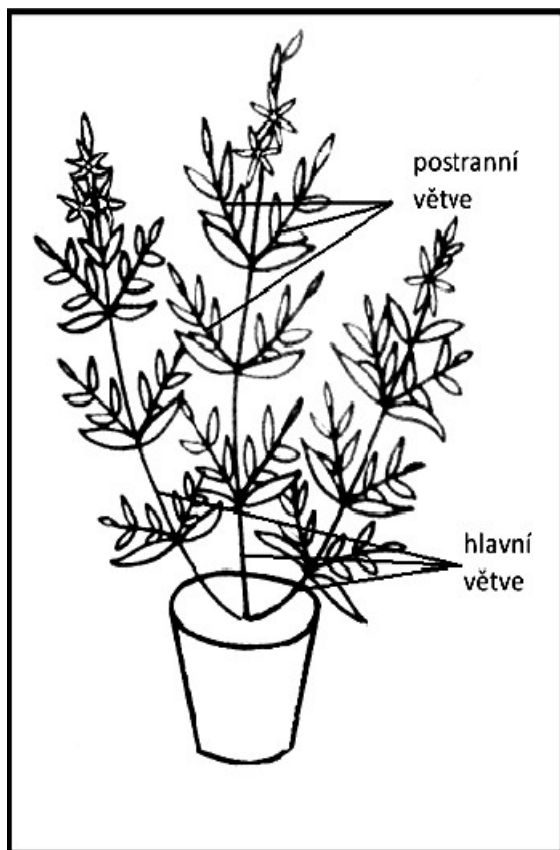
Obr. 1: Vyznačení oblastí původu pokusných populací na mapě.

### 3.2. Zahradní experiment

Semena vybraných rostlin byla vysazena do květináčů o objemu 0,3 l s výsevým zahradnickým substrátem. Z každé populace bylo zasazeno asi dvacet semen. V době, kdy semenáčky dosáhly velikosti přibližně 2 cm, byly z každé populace vybrány 4 vitální semenáčky a každý z nich byl opatrně přesazen do samostatného květináče o objemu 4 l. Tyto květináče byly naplněny pískem, do kterého bylo rozmícháno granulované hnojivo Substral s poměrem N/P/K = 14: 9: 11. Hmotnost hnojiva byla 7 g/litr (tedy 28 g na jeden květináč). Květináče byly náhodně rozestaveny do bazénů, do kterých byla během sezóny pravidelně dolévána voda tak, aby dosahovala přibližně do výšky tří čtvrtin květináče, tedy aby nedocházelo k přelití nebo naopak k vysychání rostlin.

První rok byly rostliny ponechány ve skleníku a nebyly na nich měřeny žádné charakteristiky, protože nestihly vykvést. Na zimu byly ostříhány, vyneseny ven a pokryty suchým listím kvůli ochraně před mrazem. Na začátku března 2010 byly rostliny opatrně přesazeny do květináčů o objemu 10 l s pískem a příslušnou dávkou hnojiva (70 g). Květináče byly znovu náhodně rozmístěny v bazénech, do nichž byla pravidelně dolévána voda stejným způsobem jako v předešlé sezóně. Rostliny byly pěstovány ve venkovních podmínkách na slunci a jednotlivé květináče byly v pravidelných intervalech (jednou za 14 dní) během pokusu přemísťovány.

Protože všechny rostliny byly mohutné a rozrostlé, ke všem pokusům byla vybrána vždy jen jedna z nejvyšších lodyh – hlavních větví (za hlavní větev byla považována každá lodyha rostoucí přímo z kořene; obr. 2), a to celá, včetně postranních větví.



Obr. 2: Rozlišení hlavních a postranních větví.

### 3.2.1. Závislost asimilace a vodivosti průduchů na fotosynteticky aktivní ozářenosti

U rostlin byly na přelomu června a července 2010 měřeny světelné závislosti fotosyntézy na ozářenosti pomocí měření plynové výměny (příjem  $\text{CO}_2$ ) přístrojem LI-6400 (přenosný gasometrický systém, LI-COR, Nebraska, USA).

Na přístroji byly nastaveny tyto hodnoty: koncentrace  $\text{CO}_2 = 375 \mu\text{mol}$ , průtok vzduchu =  $300 \mu\text{mol/s}$ , stabilita CV = 1% (koeficient variace v posledních 30 s). Minimální čas mezi měřeními byl 60 s, a maximální čas, po kterém byla zapsána hodnota (i pokud nebyla splněna stabilita požadovaná parametrem CV) byl 180 s. Vlhkost vzduchu byla udržována kolem 50%. Fotosyntéza byla měřena při těchto fotosynteticky aktivních ozářenostech: 1600, 900, 500, 300, 200, 120, 60, 30 a  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Měření probíhalo vždy v přibližně stejném čase (zhruba od 10 do 14 hodin) a z každé rostliny byl k měření vybírán list z třetí až šesté uzliny shora, který nebyl v zastínění jiných listů.

### **3.2.2. Spektrofotometrické stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů v listech**

Z každé rostliny byl na konci července odebrán jeden nezastíněný list vždy z třetí až šesté uzliny shora. Z něj byly vyseknuty dva kulaté terčíky o průměru 1,2 cm a zváženy na analytických vahách. Aby nedocházelo k degradaci chlorofylu světlem, byla celá následující část experimentu prováděna v laboratoři při zeleném světle a vzorky byly v mezičase uchovávány v ledu. Oba terčíky z listů byly rozetřeny v třecí misce se 3 ml acetonu (80%) a se špetkou korundového prášku a oxidu hořečnatého (MgO, proti degradaci chlorofylu). Po dostatečném rozetření, kdy směs již neobsahovala zřetelné kousky listů, byla směs kvantitativně převedena na 10 ml. Ze vzorku byly odebrány 2 ml do mikrozkušavky typu Eppendorf, v níž byly centrifugovány při 13 400 rpm po dobu 5 min.

Po zcentrifugování byl supernatant odpipetován do skleněné kyvety používané k měření. Měření probíhalo na dvoupráskovém spektrofotometru při těchto vlnových délkách ( $A$ ): 710 nm (reference), 663,2 nm (chlorofyl a), 646,8 nm (chlorofyl b) a 470,0 nm (karotenoidy). Při výpočtu byla nejdříve od všech naměřených hodnot odečtena nulová absorbance (při 710 nm). Obsah chlorofylů a karotenoidů byl vypočítán podle následujících vzorců:

$$C_a = 12,25 A_{663,2} - 2,79 A_{646,8}$$

$$C_b = 21,50 A_{646,8} - 5,10 A_{663,2}$$

$$C_{a+b} = 7,15 A_{663,2} + 18,71 A_{646,8}$$

$$C_{car} = (1000 A_{470} - 1,82 C_a - 85,02 C_b)/198$$

Výsledek ( $\mu\text{g}$  pigmentu na 1 ml) byl přepočítán na celkový objem 10 ml a potom na čerstvou hmotu listu.

### **3.2.3. Specifická listová plocha**

Z každé rostliny (z jedné hlavní osy a jejích bočních větví) byly otrhány všechny listy do nejmenší velikosti listu přibližně 1 cm. Tyto listy byly vyrovnány na sklo a nasnímány na skeneru Epson Perfection TM 4990 Photo odrazovou metodou při rozlišení 300 dpi. Snímky byly uloženy ve formátu JPEG a pomocí programu Adobe® Photoshop® CS4 Extended 11.0.2

(Adobe Systems Incorporated, San Jose, U.S.A.) převedeny na černobílý formát. Z každého snímku byl odečten počet bodů černé barvy. Plocha listů byla vypočítána jako podíl počtu bodů černé barvy a počtu bodů na jeden palec čtverečný. Výsledná hodnota (ve čtverečných palcích) byla ještě vynásobena plochou jednoho palce čtverečného (v  $\text{cm}^2$ ) pro získání výsledné hodnoty v  $\text{cm}^2$ .

Všechny naskenované listy byly sušeny po dobu 24 hodin při  $80^\circ \text{C}$  a následně zváženy s přesností na 0,01 g. Výsledná hodnota specifické listové plochy byla vypočítána jako podíl plochy listů a hmotnosti sušiny.

### **3.2.4. Růst a fenologie**

U všech rostlin byla měřena výška a doba do začátku kvetení. Kontrola rostlin a měření jejich výšky probíhaly jednou týdně. Na každé rostlině byla měřena výška nejvyšší hlavní větve. Počátek měření byl ve stáří rostlin 6 týdnů (17. 5.) a poslední naměřená hodnota se shodovala s dobou vykvetení prvního květu. Během kvetení totiž rostliny nijak významně svou výšku neměnily. Za dobu začátku kvetení byl považován týden, ve kterém se otevřel první květ. Poslední datum měření výšky ještě nevykvetených rostlin bylo 2. 8. Potom byl pokus zrušen, protože většina rostlin se při své mohutnosti z důvodu větru převážila, vyvrátila nebo zlámala.

## **4. Zpracování**

Výsledky byly zpracovávány pomocí programu Microsoft Excel (2007) a STATISTIKA, verze 9 (StatSoft inc, Tulsa, USA). Data k fotosyntéze, obsahu chlorofylu a karotenoidů a k listové ploše byla zpracována pomocí Obecných lineárních modelů (hierarchická ANOVA, země jako náhodný efekt), pro mnohonásobná porovnání byl použit Tukey HSD (Honest Significant Difference) test pro nestejně počty opakování. Pro korelace se zeměpisnými souřadnicemi byl použit Pearsonův párový korelační koeficient.

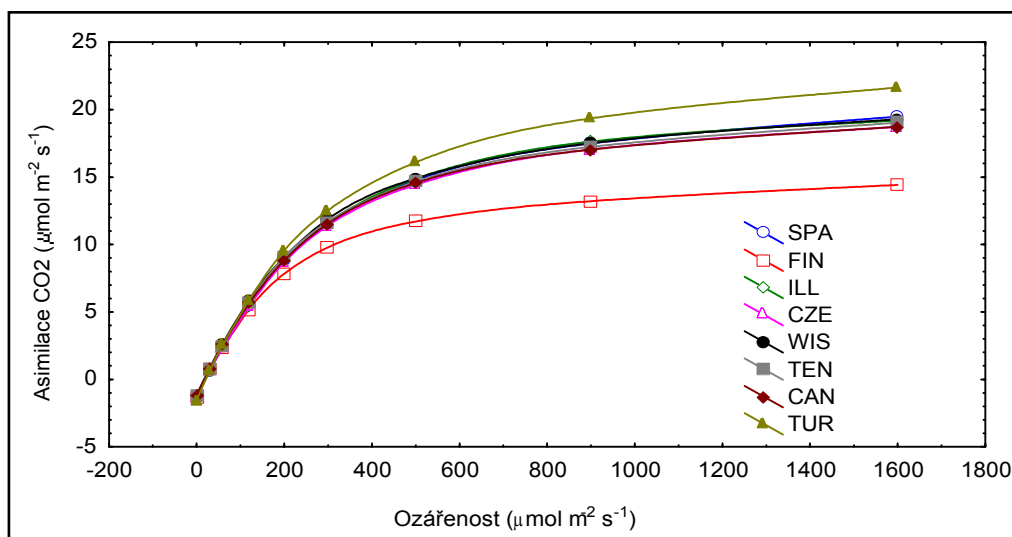
## **5. Výsledky**

### **5.1. Závislost asimilace a vodivosti průduchů na fotosynteticky aktivní ozářenosti**

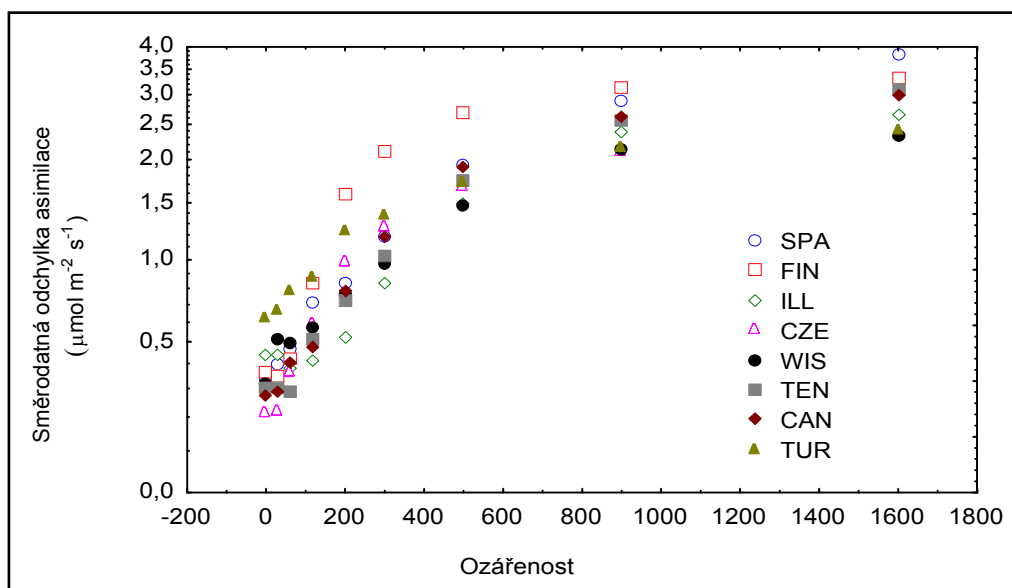
Invazní a neinvazní populace rostlin se od sebe v asimilaci a vodivosti průduchů průkazně nelišily ( $p > 0,01$ ). Populace z jednotlivých zemí se ale v některých případech lišily. Na obrázku 3 jsou průměrné hodnoty závislosti asimilace  $\text{CO}_2$  na fotosynteticky aktivní ozářenosti pro jednotlivé populace. Z důvodu přehlednosti jsou směrodatné odchylky zobrazeny na samostatném obrázku (obr. 4). Průkazné rozdíly v maximální asimilaci (Tukey

post-hoc test) byly nalezeny jen pro dvojice Turecko x Finsko ( $p < 0,001$ ) a Španělsko x Finsko ( $p = 0,029$ ).

Temnostní respirace se pohybovala v rozmezí od  $-1,19$  do  $-1,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , kvantový výtěžek asimilace  $\text{CO}_2$  v závislosti na základě dopadající ozáření od  $0,064$  do  $0,073$  a kompenzační ozáření od  $17$  do  $22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Tyto hodnoty byly stanoveny lineární regresí počáteční části křivek (tři hodnoty ozáření).



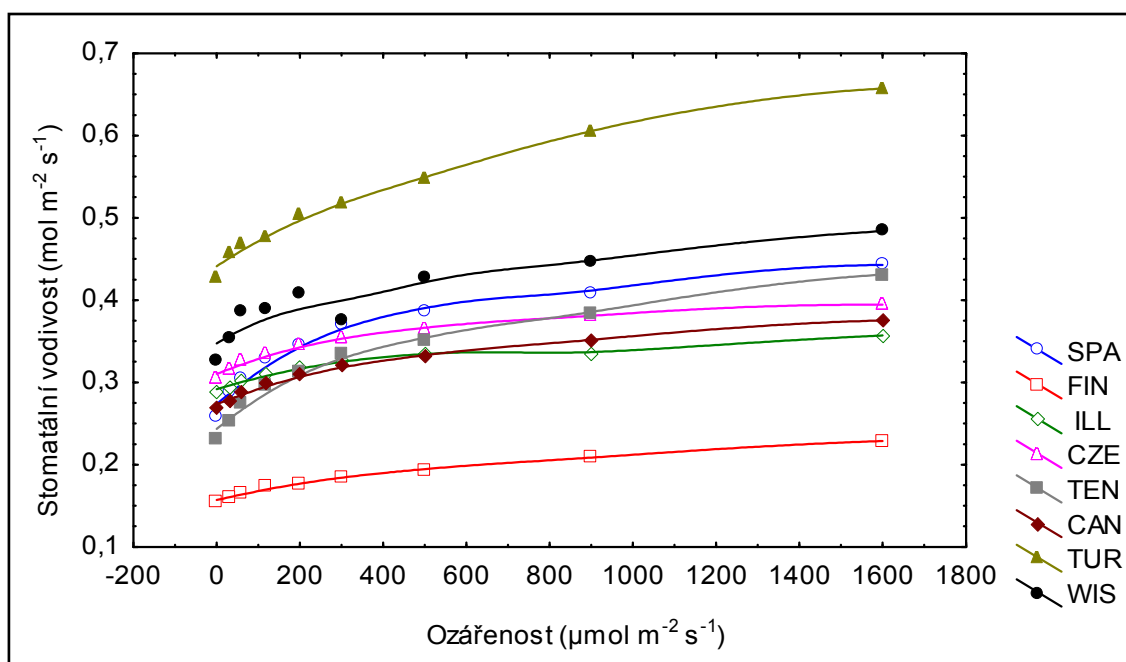
**Obr. 3: Závislost asimilace  $\text{CO}_2$  na ozáření pro jednotlivé populace z obou sledovaných areálů (invazního a původního).** Hodnoty pro každou populaci byly spočítané jako průměr hodnot pro jednotlivé rostliny. Vysvětlivky: FIN – Finsko, CZE – Česká rep., SPA – Španělsko, TUR – Turecko, CAN – Kanada, WIS – Wisconsin, ILL – Illinois, TEN – Tennessee.



**Obr. 4: Směrodatné odchylky závislosti asimilace  $\text{CO}_2$  na ozáření pro jednotlivé populace (logaritmičká osa y).**

Pokud rozdělíme populace podle invazního a přirozeného výskytu, hierarchická ANOVA neukáže průkazné odlišnosti průměrů mezi těmito dvěma skupinami ani ve vodivosti průduchů v závislosti na ozáření. Jak ukazuje obr. 5 na změnu ozáření reagují i populace z jednotlivých zemí relativně stejně.

Maximální hodnoty vodivosti průduchů se ale liší u populací z jednotlivých zemí mnohem více, než je tomu u maximální asimilace. Přes vysokou variabilitu je průkaznost rozdílů vysoká (tab. 2).



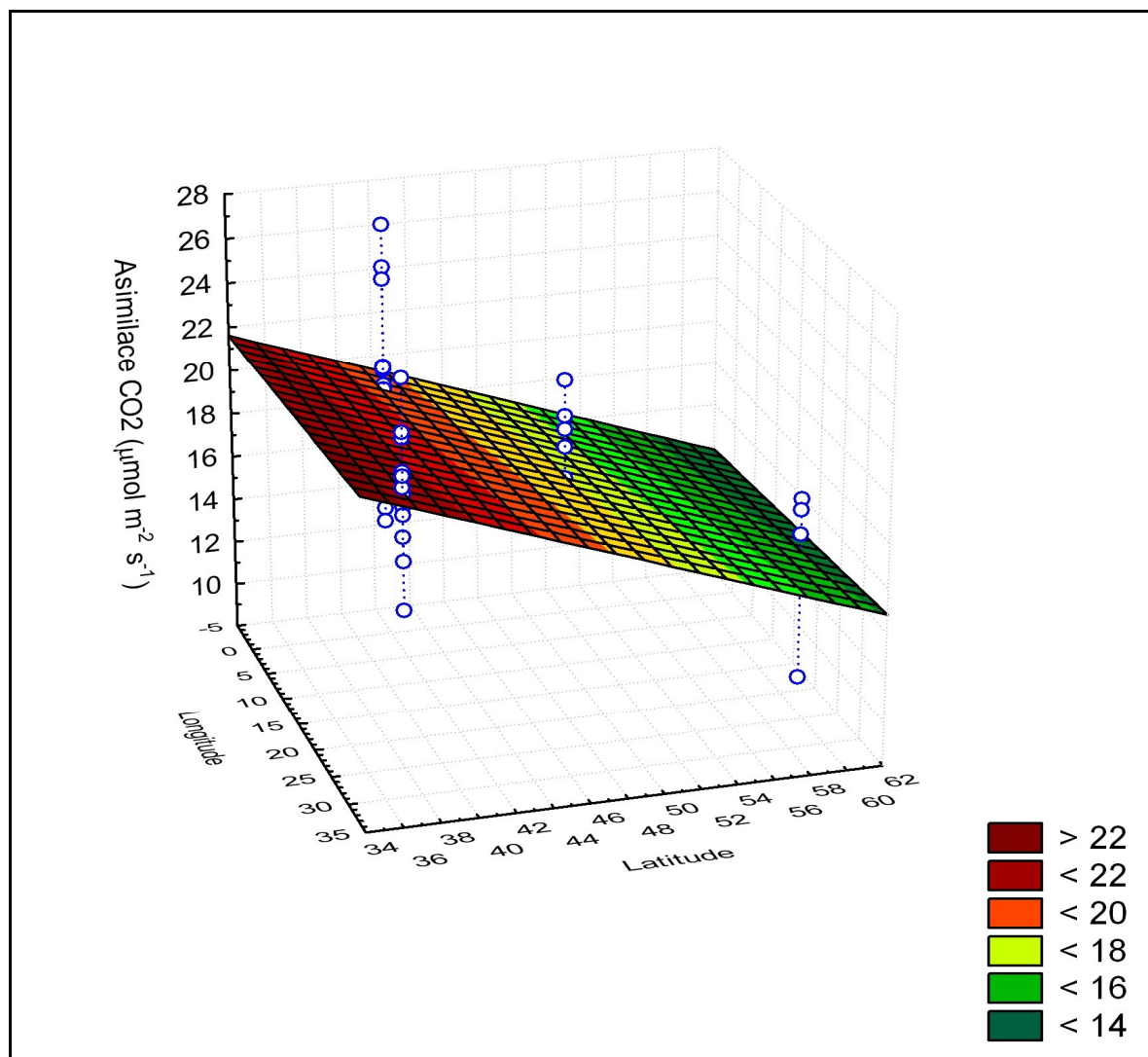
**Obr. 5: Vodivost průduchů v závislosti na ozáření pro jednotlivé populace z obou sledovaných areálů.** Hodnoty pro každou populaci byly spočítané jako průměr hodnot pro jednotlivé rostliny.

**Tab. 2: Rozdíly v průduchové vodivosti mezi populacemi z obou sledovaných areálů.** Tukey HSD (Honest Significant Difference) test.

SPA	0.000032	0.879188	1.000000	0.285411	0.833689	0.000032	0.761898
FIN	0.000032	0.000168	0.000034	0.000032	0.000082	0.000032	0.000319
ILL	0.879188	0.000168	0.967729	0.031234	1.000000	0.000032	0.999999
CZE	1.000000	0.000034	0.967729	0.476222	0.958346	0.000032	0.921699
WIS	0.285411	0.000032	0.031234	0.476222	0.016874	0.000035	0.015649
TEN	0.833689	0.000082	1.000000	0.958346	0.016874	0.000032	0.999999
TUR	0.000032	0.000032	0.000032	0.000032	0.000035	0.000032	0.000032
CAN	0.761898	0.000319	0.999999	0.921699	0.015649	0.999999	0.000032

Závislost maximální hodnoty asimilace na zeměpisných souřadnicích zemí byla prokázána pouze u domácích populací. Vícenásobná regrese ukázala, že na hodnotu maximální asimilace má zeměpisná délka neprůkazný vliv a zeměpisná šířka silně průkazný vliv ( $P < 0,001$ ; obr. 6).

Velmi podobná závislost a korelační koeficient ( $r = 0,53$ ) byla nalezena i pro vodivosti průduchů u domácích populací. Pro invazní populace byla tato korelace neprůkazná.

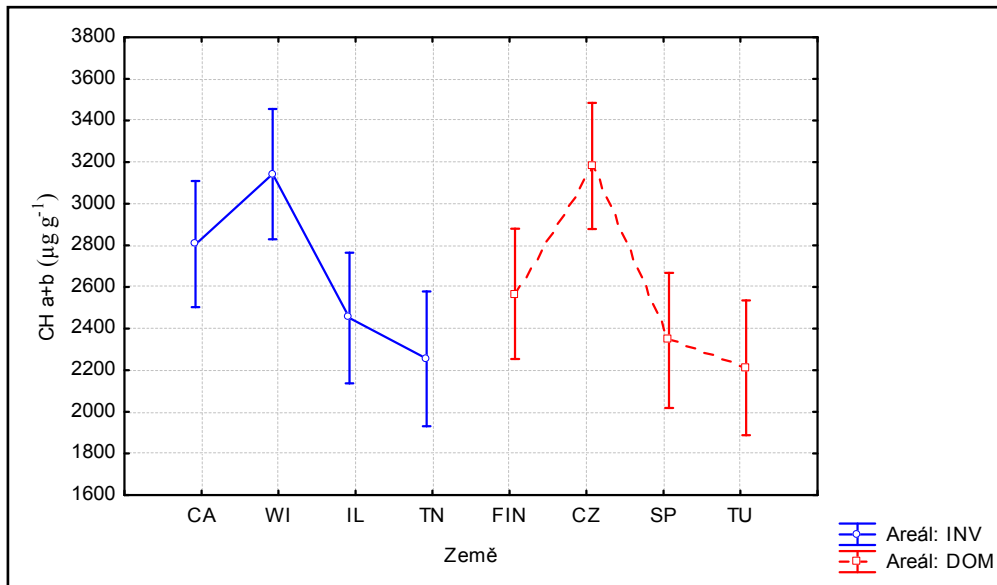


Obr. 6: Závislost maximální hodnoty asimilace na zeměpisných souřadnicích u domácích populací. (Photo =  $31,1532 + 0,0251 * \text{longitude} - 0,2772 * \text{latitude}$ ; Multiple R = 0,5797;  $p=0,0003$ ).

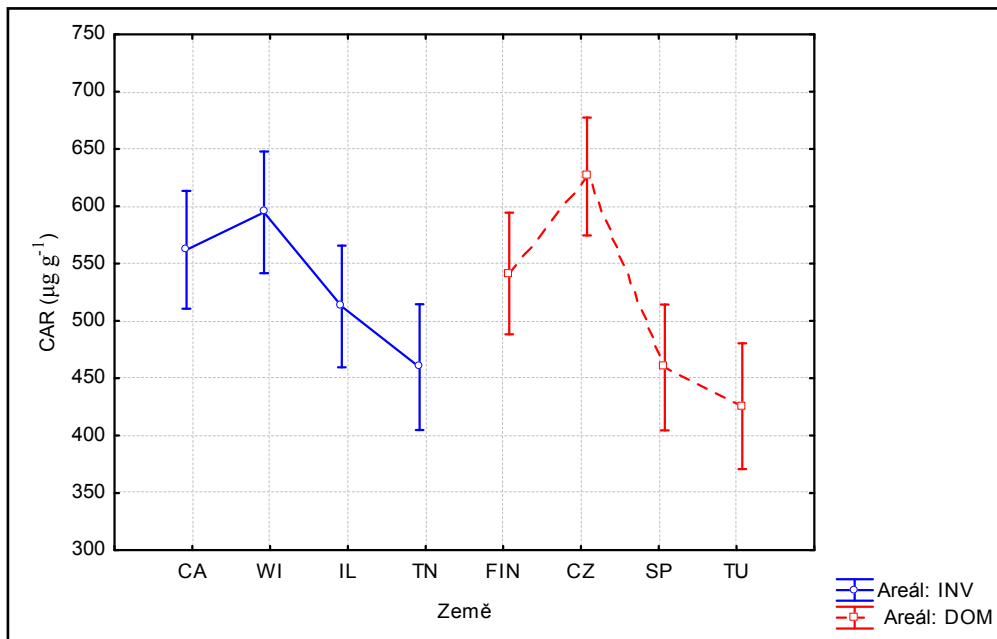
## 5.2. Spektrofotometrické stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů v listech

V obsahu chlorofylu a karotenoidů se populace invazní od domácích nelišily, neprůkazně ale měly invazní populace obsahy obou barviv vyšší. V poměru chlorofylu a a b nebyl mezi oběma areály (invazní/původní) téměř žádný rozdíl. Průkazné rozdíly ve všech kategoriích byly naměřeny mezi jednotlivými populacemi obou kontinentů. (obr. 7, 8, 9). Závislost maximální fotosyntézy a obsahu chlorofylu také nebyla prokázána.

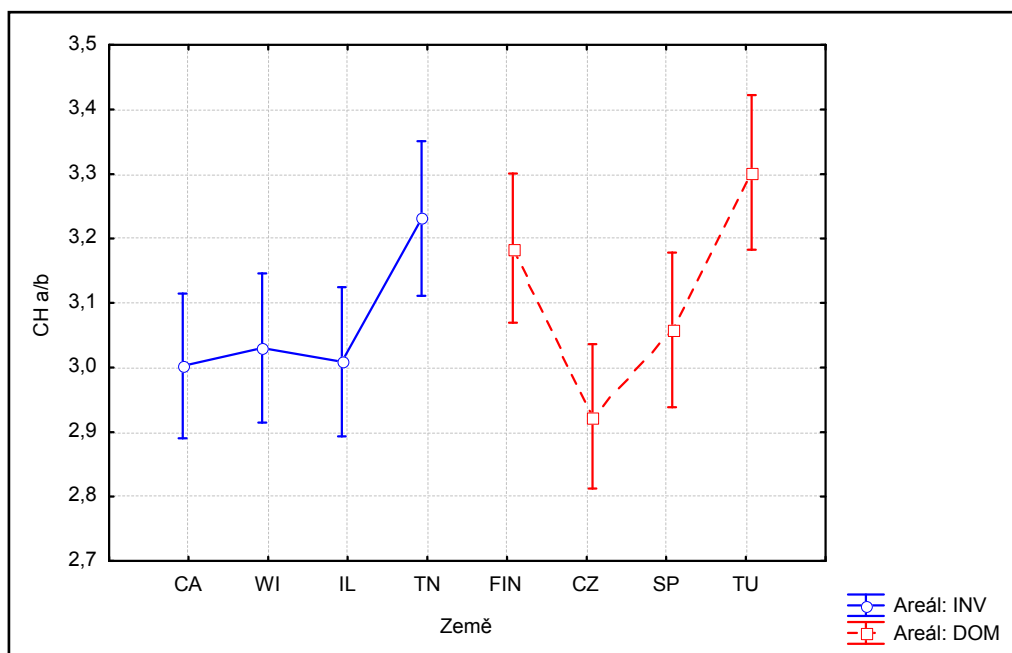




**Obr. 7: Obsah chlorofylu (a+b) pro jednotlivé populace z invazního a domácího areálu.** Země v obou oblastech výskytu jsou srovnány podle zeměpisné šířky (od severu k jihu). Pro větší názornost rozdílů jsou v grafu ponechány spojnice mezi jednotlivými populacemi. ( $F_{6, 111} = 6,79$ ,  $p < 0,001$ ).



**Obr. 8: Obsah karotenoidů pro jednotlivé populace z invazního a domácího areálu.** ( $F_{6, 111} = 7,98$ ,  $p < 0,001$ ).



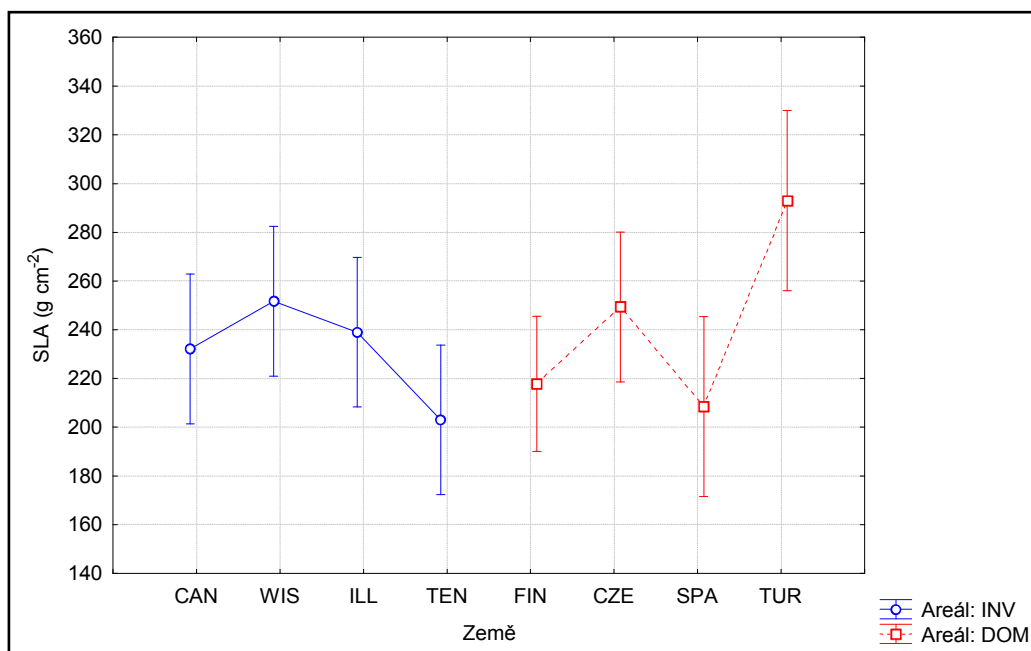
**Obr. 9.** Poměr chlorofylu a a b pro jednotlivé populace z invazního a domácího areálu. ( $F_{6, 111} = 5,56$ ,  $p < 0,001$ ).

**Tab. 3:** Průkazné rozdíly v obsahu chlorofylu a+b, karotenoidů a v poměru chlorofylů mezi jednotlivými populacemi podle Tukey HSD testu.

	Rozdíly v rámci invazních populací	Rozdíly v rámci domácích populací	Rozdíly mezi invazními a domácími populacemi
<b>Chlorofyl a+b</b>	WIS - ILL, WIS - TEN	CZE - SPA, CZE - TUR	WIS - TUR, ILL - CZE, TEN - CZE, SPA - WIS
<b>Karotenoidy</b>	WIS - TEN	CZE - SPA, CZE - TUR	CAN - TUR, WIS - SPA, WIS - TUR, TEN - CZE
<b>Chlorofyl a/b</b>	x	CZE - FIN, CZE - TUR	CAN - TUR, WIS - TUR, ILL - TUR, TEN - CZE

### 5.3. Specifická listová plocha

Invazní populace se od domácích průkazně nelišily ani ve specifické listové ploše. Nebyla prokázána ani závislost maximální fotosyntézy a specifické listové plochy. Jednotlivé populace z obou areálů výskytu (invazní a původní) se ve specifické listové ploše lišily (obr. 10).



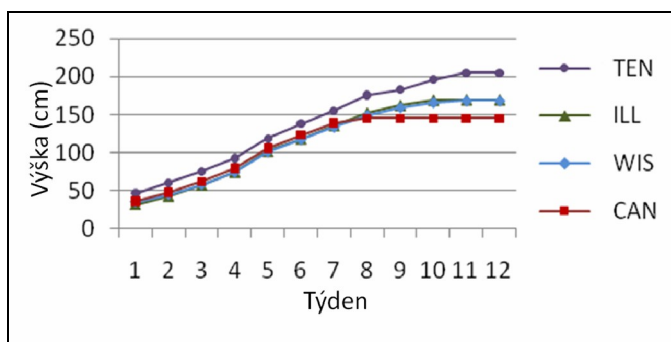
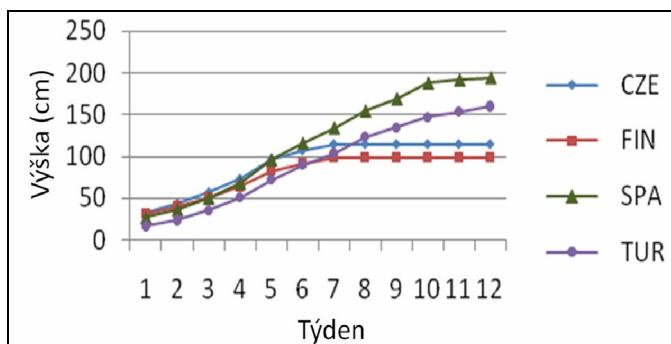
**Obr. 10: Rozdíly ve specifické listové ploše mezi jednotlivými populacemi z invazního a domácího areálu** ( $F_{6,91} = 3,20$ ,  $p < 0,01$ ).

#### 5.4. Růst a fenologie

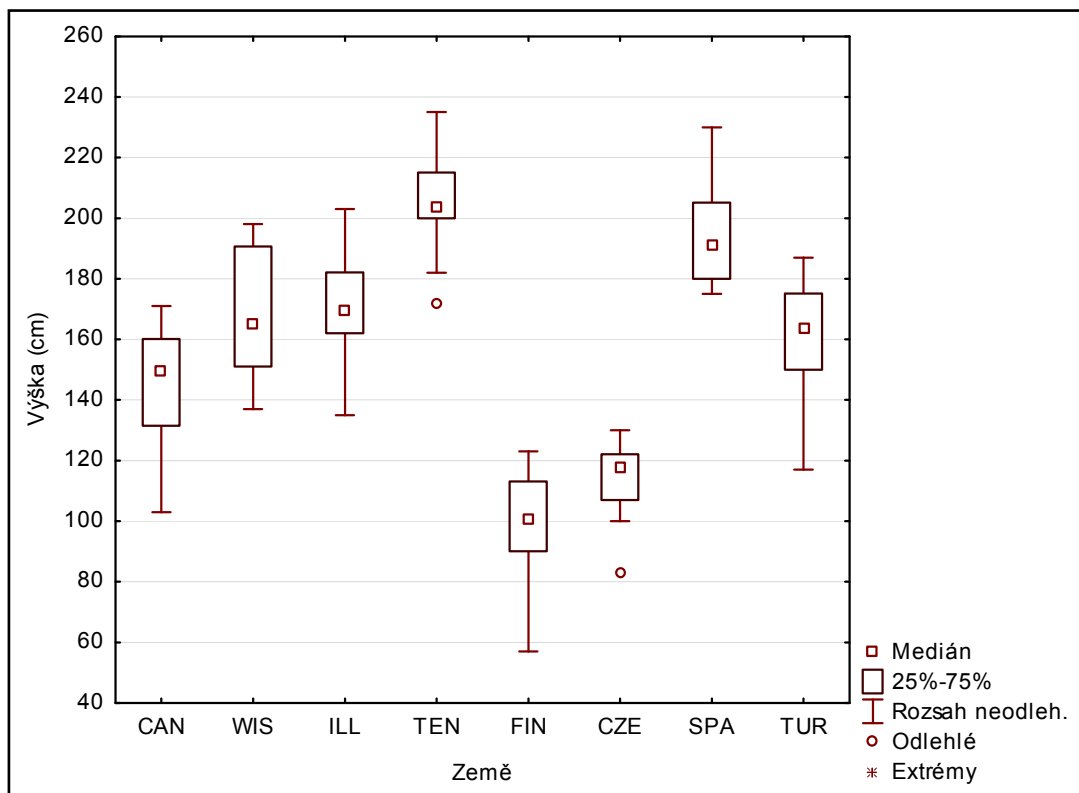
Rozdíly ve výšce a v době do začátku kvetení mezi invazními a domácími populacemi nebyly na 5% hladině významnosti průkazné. Ale je zde patrný trend invazních populací k větší výšce ( $F_{1,6} = 1,44$ ;  $p = 0,27$ ) a pozdějšímu kvetení ( $F_{1,6} = 0,03$ ;  $p = 0,6$ ).

Jednotlivé populace se mezi sebou v těchto charakteristikách lišily průkazně. Z původní oblasti výskytu rostliny ze dvou populací z nižších zeměpisných šířek (Španělsko, Turecko) kvetly výrazně později (Španělsko) nebo vůbec nestihly vykvést (Turecko). Také dosahovaly největších výšek. Naopak populace severnější (ČR, Finsko) kvetly jako první a také dosahovaly mnohem menších výšek.

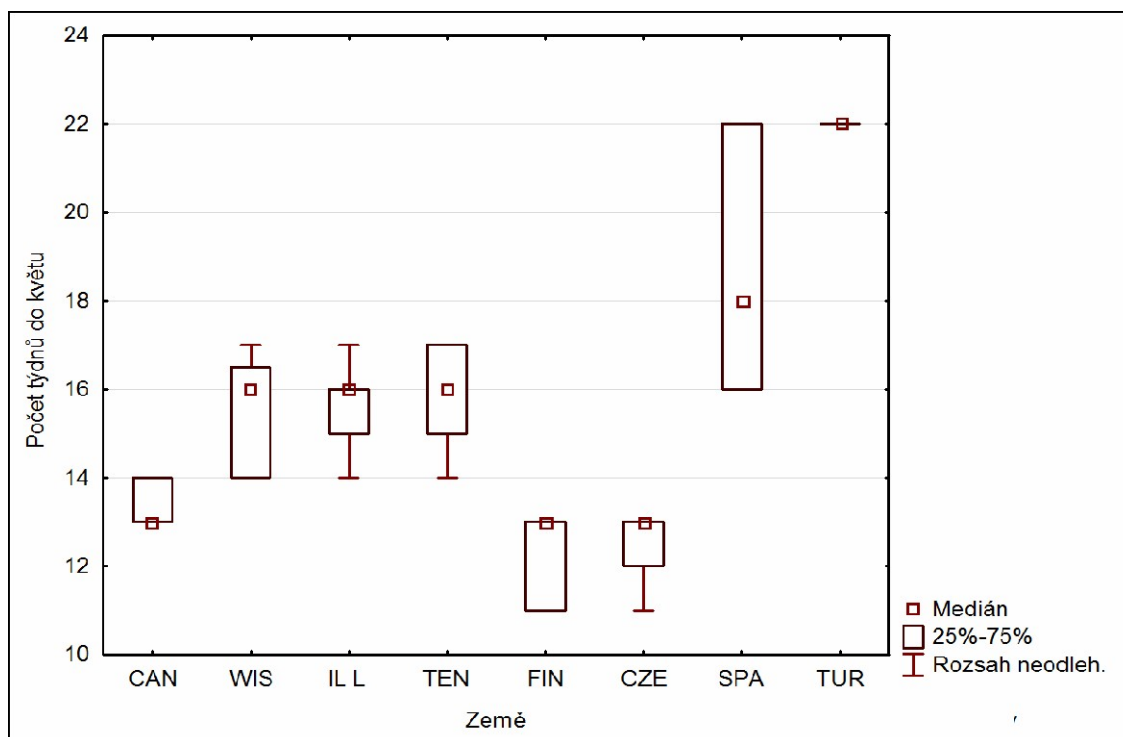
Invazní populace se ve výšce a době kvetení lišily méně (obr. 11, 12 a 13). V době začátku kvetení se lišila průkazně pouze populace z nejsevernější zeměpisné šířky (Kanada), rostliny z této populace kvetly dříve. Ostatní tři populace (Wisconsin, Illinois, Tennessee) vykvetly přibližně ve stejné době. Ve výšce rostlin v době kvetení se průkazně lišila naopak populace nejjihnější (Tennessee), rostliny byly průkazně vyšší.



**Obr. 11: Křivky průměrných týdenních přírůstků u domácích a invazních populací z obou sledovaných areálů.** Poslední (12.) týden měření končil 2. 8. 2010. Z domácích populací do tohoto dne nestihly rostliny z Turecka a část rostlin ze Španělska vůbec vykvést.



**Obr. 12: Rozdíly ve výšce rostlin na začátku kvetení u jednotlivých populací z invazního a domácího areálu.** Pro část rostlin ze Španělska a všechny turecké byla použita hodnota z 2. 8. 2010 (poslední měření), protože tyto rostliny nevykvetly.



**Obr. 13: Rozdíly v době začátku kvetení u jednotlivých populací.** Znázorněn je počet týdnů od začátku růstové sezóny. Z důvodu jasného znázornění do grafu byla nevykvetlým rostlinám (část španělských a všechny turecké) přiřazena doba o dva týdny delší, než u poslední vykvetlé rostliny.

## 6. Diskuze

### 6.1. Závislost asimilace a vodivosti průduchů na fotosynteticky aktivní ozáření

Že se mohou invazní a původní populace lišit ve fotosyntetické asimilaci ukázali ve své studii Mozdzer a Zieman (2010) na příkladu rákosu (*Phragmites australis*). Invazní populace této rostliny vykazovaly průkazně vyšší rychlost maximální fotosyntézy. Stejně tak i invazní populace druhu *Sapium sebiferum* (Zou et al. 2007) měly vyšší maximální fotosyntézu, než domácí populace. Naopak, u *L. salicaria* se takový rozdíl dosud nepodařilo prokázat (Bastlová & Květ 2002). Moje práce, ve které bylo měřeno větší množství populací z míst s různou zeměpisnou šířkou tento negativní výsledek potvrzuje.

V době měření (červen a červenec 2010) všechny rostliny z Finska téměř odkvétaly a naopak turecké neměly ani nasazená poupata. Naměřené hodnoty byly tedy pravděpodobně ovlivněny fenologií, stárnutím listů a přechodem k reprodukční fázi. Pokud by byly rostliny z jednotlivých zemí měřeny ve stejném fenologickém stádiu, je možné, že by se invazní a domácí populace lišily. Kdyby ale byla fotosyntéza měřena u některých rostlin dříve a u jiných později, mohlo by dojít k chybě měření, způsobené nestejnými podmínkami (změny teploty a ozáření).

Na hodnotách asimilace domácích populací *L. salicaria* byl pozoruhodný téměř naprosto stejný průběh světelných křivek asimilace pro většinu populací. Rozdíly v intenzitě asimilace byly patrné zejména mezi populacemi z nejodlišnějších zeměpisných šířek (nejvyšší Turecko x nejnižší Finsko). Maximální vodivost průduchů se u mnou sledovaných populací lišila mnohem silněji, avšak ve svých extrémech sledovala stejný trend (finská populace nejnižší, turecká nejvyšší). Zdá se, že tedy jak maximální asimilaci, tak vodivost průduchů u domácích populací průkazně ovlivňuje zeměpisná šířka. Bastlová et al. (2003) srovnávali různé ekofyziologické charakteristiky euroasijských populací *L. salicaria* pocházejících z oblastí s různou zeměpisnou šířkou. Z výsledků vyplynulo, že mnoho z těchto znaků sleduje severojižní gradient. To podle autorů pravděpodobně vyplývá z dlouhodobé adaptace těchto populací na lokální podmínky různých lokalit, z nichž nejdůležitější je patrně fotoperioda.

Moje práce ukazuje, že maximální asimilace i maximální vodivost průduchů patří rovněž mezi znaky, sledující severojižní gradient. U invazních populací však žádná taková závislost nebyla ale zjištěna. Tento rozdíl může být způsoben tím, že mezi populacemi z invazního areálu byl gradient zeměpisných šířek užší.

## 6.2. Spektrofotometrické stanovení obsahu chlorofylu a karotenoidů v listech

Autorky Farnsworth a Meyerson (2003) srovnávaly ekofyziologické vlastnosti invazních druhů s různou mírou invaze. Jejich výsledky naznačují, že se stoupajícím obsahem chlorofylů stoupá i invazivita druhu. K podobnému výsledku došli i Mozdzer a Zieman (2010), jejichž invazní populace druhu *Phragmites australis* měly více než dvojnásobně vyšší obsah chlorofylů, než původní populace tohoto druhu. V mé práci nebyl mezi sledovanými populacemi rozdíl průkazný, přesto ale invazní populace druhu *Lythrum salicaria* měly obsah chlorofylu a+b také vyšší, než populace původní. V poměru chlorofylu a a b nebyly mezi invazními a původními populacemi druhu *L. salicaria* nalezeny žádné signifikantní rozdíly, stejně jako v práci Mozdzera a Ziemana (2010).

Závislost obsahu chlorofylu a maximální fotosyntézy u populací *L. salicaria* také nebyla průkazná, můžeme tedy předpokládat, že vyšší maximální fotosyntéza u některých populací není způsobena rozdíly v obsahu chlorofylu a karotenoidů.

Mezi jednotlivými populacemi v obou sledovaných areálech byly v obsahu chlorofylu a karotenoidů nalezeny průkazné rozdíly. Trend v celkovém obsahu těchto barviv sleduje severojižní směr původu, takže rostliny z nejnižších zeměpisných šířek (Turecko a Tennessee) mají nejnižší obsah chlorofylu a karotenoidů. Tato závislost by se dala vysvětlit tím, že v jižnějších zeměpisných šířkách je vyšší sluneční ozáření a tedy populacím z těchto zemí

stačí menší obsah chlorofylu v listech. Protože karotenoidy jsou zároveň světlosběrné a zároveň ochranné pigmenty nedají se přesně určit závislosti v jejich obsahu. Práce by musela zahrnovat i rozlišení jednotlivých karotenoidů. Výjimku v závislosti chlorofylu a karotenoidů na zeměpisné šířce tvoří u obou areálů populace z nejsevernějších zemí (Kanada a Finsko). Tento výsledek by mohl být stejně jako u stanovení fotosyntézy ovlivněn fenologickým stádiem těchto rostlin. Obě populace v době měření téměř odkvétaly a jejich listy mohly být fyziologicky starší, než listy z rostlin ostatních populací. Celkový obsah karotenoidů kopíruje velmi přesně obsah chlorofylu, a proto se ani poměr karotenoidů a chlorofylů průkazně neliší.

### 6.3. Specifická listová plocha

Ve většině studií je vyšší specifická listová plocha (SLA) udávána jako důležitý znak invazních rostlin (Rejmánek & Richardson 1996, Williamson & Fitter 1996, Mozdzer & Zieman 2010). Bylo také například prokázáno, že SLA je odpovědná za vyšší relativní růstovou rychlost invazních borovic oproti neinvazním (Grotkopp et al. 2002).

Oproti předpokladům ale nebyl v této práci nalezen žádný významný rozdíl v tomto parametru mezi invazními a domácími populacemi *L. salicaria*. Podobný výsledek udávají DeWalt et al. (2004), kteří nezaznamenali žádné rozdíly v celkové i specifické listové ploše mezi domácími a invazními populacemi keře *Clidemia hirta*. Bastlová a Květ (2002) však při srovnání udávají dokonce nižší SLA u invazních *L. salicaria* oproti domácím populacím.

Zdá se tedy, že specifická listová plocha nevysvětluje pozorovaný vyšší růst a mohutnost invazních populací *L. salicaria* v nepůvodních oblastech. Protože nabyl nalezen žádný vztah ani mezi fotosyntézou a specifickou listovou plochou, vyšší max. fotosyntéza u některých populací tedy není způsobena rozdíly ve specifické listové ploše.

Podle Bastlové et al. (2003) vykazovaly severnější populace *L. salicaria* vyšší SLA. V mé práci byl tento severojižní gradient částečně patrný pouze u invazních populací (s výjimkou kanadské populace), zatímco u populací domácích se žádný zjevný trend nevyskytoval, hodnoty SLA u těchto populací byly značně variabilní.

### 6.4. Růst a fenologie

Bastlová et al. (2003) srovnávali různé ekofyziologické charakteristiky eurasijských populací *L. salicaria* pocházejících z oblastí s různou zeměpisnou šířkou. Z výsledků vyplynulo, že mnoho z těchto znaků sleduje severojižní gradient. To podle autorů pravděpodobně vyplývá z dlouhodobé adaptace těchto populací na lokální podmínky různých lokalit, z nichž nejdůležitější je patrně fotoperioda.

Podle Bastlové et al. (2003) stoupala výška rostlin s klesající zeměpisnou šířkou původu populace. Sledování výšky rostlin v mé práci v zásadě těmito výsledkům odpovídá, neboť výška rostliny negativně korelovala se zeměpisnou šířkou a to jak u populací domácích tak u invazních. Naopak, nepodařilo se průkazně doložit vyšší vzrůst invazních amerických populací oproti populacím domácím.

Bastlová a Květ (2002) a Chun et al. (2007, 2010) shodně uvádí, že domácí evropské populace *L. salicaria* při srovnávacím pokusu vykvetly zhruba o dva týdny dříve, než invazní populace americké. V mé práci se ukázalo, že čas začátku kvetení rovněž negativně koreloval se zeměpisnou šířkou a to jak u populací domácích tak u invazních. Příčinou tohoto rozdílu je pravděpodobně fakt, že v dřívějších pracích byly použity populace z jedné zeměpisné šířky z každého kontinentu. Bastlová a Květ (2002) použili americké populace ze 42° s. š., a domácí české ze 48° s. š., Chun et al. (2007, 2010) pak populace ze 42° s. š. a 52° s. š. I v těchto pracích tedy dříve kvetly rostliny ze severnějších oblastí. Pozdější kvetení amerických rostlin v těchto pracích je tedy pravděpodobně zapříčiněno spíše geografickým původem populací, než jejich invazností. Podobná závislost na zeměpisné šířce byla například pozorována u *Impatiens glandulifera* (Kollmann & Bañuelos 2004). Zde bylo rovněž pozorováno zvětšování velikosti a zpoždění doby kvetení u jižních populací.

## 7. Závěr

Mezi populacemi *L. salicaria* z invazního areálu a populacemi domácími nebyl nalezen signifikantní rozdíl ve fotosyntetické asimilaci, obsahu chlorofylu a karotenoidů a ani ve specifické listové ploše. Podle výsledků mé práce tedy morfologické rozdíly z předcházejících studií, například větší výška nebo mohutnější růst invazních populací *L. salicaria* nemohou být vysvětlovány těmito fyziologickými charakteristikami.

Ve specifické listové ploše se invazní a domácí populace nelišily. Ve výšce a kvetení se invazní a domácí populace nelišily, ale neprůkazně byly invazní populace vyšší a kvetly později.

V některých charakteristikách (maximální fotosyntéza, doba kvetení, výška a obsah chlorofylu a karotenoidů) byly nalezeny rozdíly mezi jednotlivými populacemi jak v rámci původního tak invazního areálu. Tyto rozdíly mohou být vysvětlovány gradienty zeměpisných šířek.



## 8. Literatura

- Bastlová D. (2001): Comparison of native and invasive *Lythrum Salicaria* L. populations: an experimental approach. – PhD thesis, University of South Bohemia, České Budějovice.
- Bastlová D., Čížková H., Bastl M. & Květ J. (2004): Growth of *Lythrum salicaria* and *Phragmites australis* plant originating from a wide geographical area: response to nutrient and water supply. – *Global Ecology and Biogeography* 13: 259–271.
- Bastlová D. & Květ J. (2003): Phenotypic variability in populations of *Lythrum salicaria* L. across geographical gradient: between- and within-populations differences. – In: Child L., Brock J. H., Brundu G., Prach K., Wade M. & Williamson M. (eds), *Plant Invasions: Ecological Threats and Management solutions*, p. 237–246, Backhuys Publ., Leiden.
- Blossey B. & Nötzold R. (1995): Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. – *Journal of Ecology* 83: 887–889.
- Blossey B., Skinner L. C. & Taylor J. (2001): Impact and management of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. – *Biodiversity and Conservation* 10: 1787–1807.
- Bossdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W. E., Siemann E. & Prati D. (2005): Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. – *Oecologia* 144: 1–11.
- Caño L., Escarré J., Fleck I., Blanco-Moreno J. M. & Sans F. X. (2008): Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. – *Journal of Ecology* 96: 468–476.
- Chun Y. J., Collyer M. L., Moloney K. A. & Nason J. D. (2007): Phenotypic plasticity of native vs. invasive purple loosestrife: a two state multivariate approach. – *Ecology* 88: 1499–1512.
- Chun Y. J., Kim C.-G. & Moloney K. A. (2010): Comparison of life history traits between invasive and native populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) using nonlinear mixed effects model. – *Aquatic Botany* 93: 221–226.
- D'Antonio C. M. & Kark S. (2002): Impacts and extent of biotic invasions in terrestrial ecosystems. – *Trends in Ecology and Evolution* 17: 202–204.
- D'Antonio C. M. & Vitousek P. M. (1992): Biological invasions by exotic grasses, the grass-fire cycle, and global change. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63–87.
- DeWalt S. J., Denslow J. S. & Hamrick L. J. (2004): Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. – *Oecologia* 138: 521–531.
- di Castri F., Hansen A. J. & Debussche M. (eds) (1990): *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Dvořáková M. (1997): *Lythraceae* J. St.-Hil. – kyprejovité. – In: Slavík B., Chrtěk J. jun. & Tomšovic P. (eds), *Květena České republiky* 5, p. 52–61, Academia, Praha.
- Edwards K. R. (1996): Comparative study of native European and invasive North American populations of *Lythrum salicaria* L. – PhD thesis, University of Wisconsin, Madison.

- Edwards K. R., Květ J. & Adams M. S. (1998): Comparison of the demographics of native and invasive populations of *Lythrum salicaria* L. – *Applied Vegetation Science* 1: 267–280.
- Feng Y.-L., Fu G.-L. & Zheng Y.-L. (2008): Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. – *Planta* 228: 383–390.
- Grotkopp E., Rejmánek M. & Rost T. L. (2002): Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. – *American Naturalist* 159: 396–419.
- Hegi G. (1925): *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Band V, 2 Teil. – J. F. Lehmanns Verlag, München.
- Kollmann J. & Bañuelos M. J. (2004): Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (*Balsaminaceae*). – *Diversity and Distributions* 10: 377–385.
- Leger E. A. & Rice K. J. (2003): Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. – *Ecology Letters* 6: 257–264.
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M. & Bazzaz F. (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. – *Ecological Applications* 10: 689–710.
- Mal T. K., Lovett-Doust J., Lovett-Doust L. & Mulligan F. A. (1992): The biology of Canadian weeds. 100. *Lythrum salicaria*. – *Canadian Journal of Plant Science* 72: 1305–1330.
- Mal T. K., Lovett-Doust J. & Lovett-Doust L. (1997): Time-dependent competitive displacement of *Typha angustifolia* by *Lythrum salicaria*. – *Oikos* 79: 26–33.
- Mozdzer T. J. & Zieman J. C. (2010): Ecophysiological differences between genetic lineages facilitate the invasion of non-native *Phragmites australis* in North American Atlantic Coast wetlands. – *Journal of Ecology* 98: 451–458.
- Nagel J. M. & Griffin K. L. (2001): Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*) with co-occurring native species along pond banks. – *American Journal of Botany* 88: 2252–2258.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D. (2000): Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. – *Bioscience* 50: 53–65.
- Ray P. M. & Alexander W. E. (1966): Photoperiodic adaptation to latitude in *Xanthium strumarium*. – *American Journal of Botany* 53: 806–816.
- Rejmánek M. & Richardson D. M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? – *Ecology* 77: 1655–1661.
- Shamsi S. R. A. & Whitehead F. H. (1974a): Comparative eco-physiology of *Epilobium hirsutum* L. and *Lythrum salicaria* L. I. General biology, distribution, and germination. – *Journal of Ecology* 62: 279–290.

- Shamsi S. R. A. & Whitehead F. H. (1974b): Comparative eco-physiology of *Epilobium hirsutum* L. and *Lythrum salicaria* L. II. Growth and development in relation to light. – *Journal of Ecology* 62: 631–645.
- Strefeler M. S., Darmo E., Becker R. L. & E. J. Katovich. (1996): Isozyme characterization of genetic diversity in Minnesota populations of purple loosestrife, *Lythrum salicaria* (*Lythraceae*). – *American Journal of Botany* 83: 265–273.
- Stuckey R. L. (1980): Distributional history of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) in North America. – *Bartonia* 47: 3–20.
- Thompson D. Q., Stuckey R. L. & Thompson E. B. (1987): Spread, impact, and control of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North American wetlands. – United States Fish and Wildlife Service, Fish and Wildlife Research No. 2, United States Department of the Interior, Washington, D. C.
- van Kleunen M. & Schmid B. (2003): No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. – *Ecology* 83: 2816–2823.
- van Kleunen M., Weber E. & Fischer M. (2010): A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. – *Ecology Letters* 13: 235–245.
- Wangerin W. & Schröter C. (1937): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Band III, 5. Abteilung, Bogen 1-8: *Lythraceae*. – Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Weber E. & Schmid B. (1998): Latitudinal populations differentiation in two species of *Solidago* (*Asteraceae*) introduced into Europe. – *American Journal of Botany* 85: 110–121.
- Willis A. J. & Blossey B. (1999): Benign environments do not explain the increased vigour of non-indigenous plants: a cross-continental transplant experiment. – *Biocontrol Science and Technology* 9: 567–577.
- Zou J., Rogers W. E. & Siemann E. (2007): Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. – *Functional Ecology* 21: 721–730.

**Příloha:** Uspořádání zahradních pokusů na příkladu z Třeboně.

