

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

# **Diplomová práce**

**2019**

**Bc. Miloslava Prošková**

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

**Uplatnění nepůvodních dřevin na narušených stanovištích: vliv stanovištních a krajinných faktorů**

Diplomová práce

**Bc. Miloslava Prošková**

Školitelka: RNDr. Klára Řehouňková, Ph.D.

Konzultant: Prof. RNDr. Karel Prach, CSc.

České Budějovice 2019

Prošková M. (2019): Uplatnění nepůvodních dřevin na narušených stanovištích: vliv stanovištních a krajinných faktorů.

[Establishment of alien woody species in disturbed sites: effect of local and landscape factors. Mgr. Thesis, in Czech] – p 56., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

### **Anotace**

The effect of local and landscape factors on establishment of alien woody species in various post-industrial sites in the Czech Republic was evaluated. The first part of the thesis was focused on the establishment and survival of late successional and alien woody seedling in differently restored sites (spontaneous succession vs forestry reclamation), each with various successional stages (young, middle, late), This part continued in the topic of Bc. Thesis to detect changes in a period up to three years since the establishment of the experiment. The second part, dealt with the invasive potential of selected alien woody species *Quercus rubra*, was studied in three abandoned post-mining sites represented by sand pits and compared with the species establishment in undisturbed afforested sites dominated by *Pinus sylvestris*. These two parts were conducted in Třeboňsko Protected Landscape Area. The last part evaluated the effect of local site and landscape factors at a broad national scale. For this purpose, the phytosociological relevés from Database of Successional Seres (DaSS) were used.

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. 11/1998 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

databázi kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem  
vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 10. 12. 2019 ..... Miloslava Prošková

## **Poděkování**

Tímto bych ráda poděkovala své školitelce Kláře Řehounkové za nesmírnou ochotu, cenné rady, připomínky, a především neskonalou trpělivost v průběhu zpracování této diplomové práce. Dále mé poděkování patří Karlu Prachovi za cenné rady, Lence Šebelíkové, Kamile Vítovcové, Jitce Krejčíkové a Tomáši Buldrovi za užitečné technické rady a pomoc při práci v terénu, Petru Blažkovi za pomoc při statistickém vyhodnocení. Děkuji také všem, kteří mne podporovali při zpracování této práce. V neposlední řadě mé díky patří rodině, a to především mamince, která při mně stála ve všech situacích.

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Literární přehled .....	3
2.1 Uplatnění nepůvodních dřevin na antropogenních stanovištích .....	3
2.2 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů dřevin na antropogenních stanovištích .....	6
2.3 <i>Quercus rubra</i> – invazní dřevina .....	8
3. Metodika .....	10
3.1 Popis lokality .....	10
3.2 Studované pískovny .....	11
3.3 Sběr dat .....	14
3.3.1 Přežívání semenáčků .....	14
3.3.2 Invazní potenciál druhu <i>Quercus rubra</i> .....	14
3.3.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích .....	15
3.4 Vyhodnocení dat .....	17
3.4.1 Přežívání semenáčků .....	17
3.3.2 Invazní potenciál druhu <i>Quercus rubra</i> .....	17
3.4.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích .....	17
4. Výsledky .....	19
4.1 Přežívání semenáčků dřevin .....	19
4.2 Invazní potenciál druhu <i>Quercus rubra</i> .....	22
5. Diskuze .....	27
5.1 Přežívání semenáčků .....	27

5.2 Invazní potenciál druhu <i>Quercus rubra</i> .....	29
5.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích .....	31
6. Závěr a praktická doporučení.....	34
7. Použitá literatura.....	36

# 1. Úvod

Člověkem vytvořená stanoviště zaujímají více než 50 % evropské krajiny (Lososová 2018). Mezi ně patří např. zemědělská půda, lidská sídla, skládky, okraje komunikací, ale i stanoviště vzniklá těžbou nerostných surovin, která mohou být i plošně rozsáhlejší. Těžební společnosti proto mají zákonnou povinnost těžbou narušená území rekultivovat, aby zmírnily negativní dopady na krajinu. Nejčastěji se jedná o technicky orientovaná opatření, tzv. technické rekultivace, jejichž cílem je návrat těžbou narušených míst k původnímu využití území, tedy zemědělskému nebo lesnickému, a to zejména k produkčním funkcím (Šebelíková et al. 2016). V současné době se pro lesnickou rekultivaci nejčastěji využívá výsadba borovice lesní (*Pinus sylvestris*) (Gremlica et al. 2011). V minulosti byly využívány k zalesňování vytěžených ploch i nepůvodní druhy dřevin a na některých lokalitách jsou vysazovány dodnes (Řehouňková & Řehounek 2013). Narušená stanoviště bývají obecně k invazím náchylnější než přírodní biotopy (Chytrý et al. 2008, Ibáñez et al. 2009). Různé typy těžeben jsou tedy do určité míry kolonizovány nepůvodními druhy rostlin, bez ohledu na stáří či typ těžené nerostné suroviny (Bastl et al. 1997, Hodačová & Prach 2003, Novák & Prach 2003, Řehouňková & Prach 2006, Dvořáková 2011, Šebelíková et al. 2016). Z hlediska vlhkosti stanoviště se nepůvodní druhy obecně častěji uplatňují v terestrických či jen periodicky přeplovovaných stanovištích (Chytrý et al. 2005, Pyšek et al. 2010). U přirozených stanovišť pak představují výjimku zejména nivní louky, lužní lesy či aluvia řek, která patří k nejčastěji invadovaným biotopům (Kalusová 2015, Hejda et al. 2018). V silně antropogenně ovlivněné krajině s řadou liniových dopravních koridorů (řeky, železnice, silnice), které umožňují efektivní šíření diaspor, je vyšší pravděpodobnost rychlejšího a rozsáhlejšího šíření nepůvodních druhů než u přirozených či polopřirozených stanovišť (Richardson et al. 2000, Chytrý et al. 2005, Vilà & Ibáñez 2011, Lososová et al. 2012). Toto tvrzení dokazuje i několik studií zaměřených se na stanoviště, která nepůvodní druhy rostlin preferují, a to v rámci lokálního (Chytrý et al. 2005, Rejmánek et al. 2005, Maskell et al. 2006, Vilà et al. 2007, Medvecká et al. 2014) či světového měřítka (Lonsdale 1999, Chytrý et al. 2008, Kalusová et al. 2014). Většina těchto studií však nerozlišuje jednotlivé typy narušení způsobené lidskou činností (např. těžba, zemědělství atd.) a souhrnně takto stanoviště označuje jako antropogenní.



V návaznosti na bakalářskou práci (Prošková 2017) byl proto v této práci vyhodnocen experiment zaměřený na přežívání vybraných druhů dřevin. Sledovány byly pouze původní druhy dřevin vysazené na třeboňských pískovnách, protože nepůvodní druhy musely být po první vegetační sezóně odstraněny na základě podmínky stanovené Správou chráněné krajinné oblasti (SCHKO) Třeboňsko, aby nedošlo k jejich šíření do okolí.

V bakalářské práci autorka také experimentálně porovnávala uchycení vybraných pozdně sukcesních a nepůvodních druhů dřevin na lesnicky rekultivovaných plochách s výsadbou borovice lesní (*Pinus sylvestris*) s plochami ponechanými spontánní sukcesí v různě starých sukcesních stádiích. Ze studie vycházejí jako všeobecně nejúspěšnější stanoviště pro semenáčky dřevin mladá stádia s nezapojeným porostem. Přes zimu však výrazně poklesly počty semenáčků u většiny pozorovaných druhů kromě invazního dubu červeného (*Quercus rubra*), a to bez ohledu na způsob obnovy či stáří porostu (Prošková 2017). Tento druh byl proto vybrán pro detailnější studium na postindustriálních stanovištích (pískovny) v porovnání se zapojeným lesním porostem.

Důležitým záměrem této práce bylo také vyhodnocení stanovištních a krajinných faktorů, které ovlivňují uplatnění jednotlivých druhů nepůvodních dřevin na nejrůznějších postindustriálních stanovištích v rámci celé ČR. K tomuto účelu budou využita data z vegetačních snímků z databáze sukcesních stadií (DaSS).

Cíle této práce byly následující:

1. Literární přehled o nepůvodních dřevinách na narušených stanovištích.
2. Stanovení úspěšnosti přežívání vybraných druhů dřevin na stanovištích o různém sukcesním stáří a způsobu obnovy v návaznosti na bakalářskou práci.
3. Určení a porovnání invazního potenciálu druhu *Quercus rubra* na těžbou narušených stanovištích a v homogenním zapojeném lesním porostu.
4. Vymezení stanovištních a krajinných faktorů ovlivňujících uplatnění nepůvodních druhů dřevin na stanovištích o různém sukcesním stáří v rámci celé ČR s využitím databáze DaSS.
5. Praktická doporučení pro ekologickou obnovu narušených stanovišť.

## 2. Literární přehled

### 2.1 Uplatnění nepůvodních dřevin na antropogenních stanovištích

Nepůvodní druhy rostlin se dle úspěšnosti přežití, rozmnožování a šíření ve volné přírodě dělí na druhy přechodně zavlečené (*casual*), tvořící populace závislé na činnosti člověka a naturalizované druhy (*naturalized, established*) vytvářející populace, které bez přičinění člověka přežívají i několik životních cyklů. Mezi naturalizované druhy se řadí i tzv. invazní druhy rostlin, které produkují početné a reprodukce schopné potomstvo šířící se na značné vzdálenosti. Dále se nepůvodní druhy dělí podle doby zavlečení, a to na archeofyty (od neolitu po rok 1500 n. l.) a neofyty (po roce 1500 n. l.) (Pyšek et al. 2012).

V České republice bylo pozorováno téměř 1500 nepůvodních druhů rostlin, což představuje 33 % české flóry (Daníhelka et al. 2012). Z tohoto počtu se přibližně 23 % řadí mezi dřeviny. Neofyty reprezentuje 47 druhů, archeofyty 28 druhů a tyto dvě skupiny jsou tedy v rámci dřevin zastoupeny poměrně rovnoměrně (Pyšek et al. 2012).

Většina nepůvodních druhů rostlin se objevuje na člověkem ovlivněných či živinami bohatých stanovištích (Pyšek et al. 2002, Chytrý et al. 2008). Velkou roli hraje také přítomnost zdrojů diaspor, tedy zejména blízkost sídel, komunikací či mateřských stromů (Colautti et al. 2006). Právě města jsou často považována za centra druhové diverzity pěstovaných nepůvodních dřevin (Kowarik et al. 2013). Dochází zde také k vysoké koncentraci různorodých stanovišť (Pyšek & Sádlo 2004, Hansen & Clevengerb 2005, McDonald et al. 2008, Trentanovi et al. 2013). Náchylnost městského prostředí k invazím, doloženou poklesem původních a nárůstem nepůvodních druhů, opakovaně prokázala řada studií (Davis et al. 2000, Chocholoušková & Pyšek 2003, Sukopp 2004, Celesti-Grappo et al. 2006, Chytrý et al. 2008, Trentanovi et al. 2013). Zvýšený výskyt nepůvodních dřevin ovlivňují i některé socioekonomické faktory, jako je např. dostupnost okrasných dřevin na trhu či výběr vhodných druhů pro vybrané terénní úpravy a výsadbu městské zeleně (Kowarik 2011). Velká část nepůvodních druhů dřevin světa se totiž na druhotná stanoviště rozšířila právě ze zahradnických výsadeb (62%), zemědělsky obhospodařovaných ploch (17%) či zásluhou lesnických zásahů (13 %) (Richardson & Rejmánek 2011). Odtud se nepůvodní stromy (43 %) a keře (61 %) šíří do okolní krajiny nejčastěji pomocí ptáků (Richardson & Rejmánek 2011, Møller et al. 2012).

Mezi jednu z nejběžnějších nepůvodních dřevin měst patří pajasan žláznatý (*Ailanthus altissima*), který často využívá obytné nebo naopak zcela opuštěné zóny urbánní krajiny (Kowarik & Böcker 1984, Sudnik-Wójcikowska 1986, Pan & Bassuk 1986, Gutte et al. 1987, Lenzin et al. 2001, Tokarska-Guzik 2005, Tsiotsiou & Christodoulakis 2010, Lososová et al. 2012, Kowarik et al. 2013). V městském prostředí se velmi často vyskytuje i dub červený (*Quercus rubra*), především jako součást parkových výsadeb. Tento druh se ale velmi často objevuje zejména ve volné krajině, kde je úmyslně vysazován a šířen v rámci různých lesnických výsadeb, např. při rekultivaci těžbou narušených stanovišť (Řehounek & Řehounek 2013). Velmi dobře jsou na různá antropogenní stanoviště přizpůsobeny také druhy javor jasanolistý (*Acer negundo*) (Sudnik-Wójcikowska 1986, Kowarik et al. 2013, Marozas et al. 2015) a trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) (Kowarik et al. 2013, Marozas et al. 2015), objevující se od opuštěných míst či nově vzniklých stanovišť ve volné přírodě až po nejruznější městská stanoviště, např. parky či doprovodnou zeleň v obytných zónách. Mezi nejčastější keře obytných zón a parků patří mahonie cesmínolistá (*Mahonia aquifolium*), šerík obecný (*Syringa vulgaris*), pámelník bílý (*Symphoricarpos albus*) (Lososová et al. 2011, Kowarik et al. 2013) či komule Davidova (*Buddleia davidii*), která se velmi často pěstuje v zahradách (Burton 1983, Gilbert 2012).

Změna zemědělského hospodaření v druhé polovině 20. století podpořila homogenizaci krajiny (Rambousková 1990). Následný útlum drobné zemědělské činnosti vedl k opuštění drobnějších, často hůře přístupných polí a jejich postupnému zarůstání dřevinami včetně nepůvodních druhů (Jongepírová & Poková 2006). Na začátku sukcese se na opuštěná pole dostává např. trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) (Sojneková 2008) či ořešák královský (*Juglans regia*) (Sojneková 2008). Postupem času se objevuje také javor jasanolistý (*Acer negundo*) (Maeglin & Ohmann 1973, Medrzycki & Pabjanek 2001). Kolem většiny polí velmi často vznikaly kamenité valy jako odkladiště nežádoucího materiálu z polí. Na valech v teplejších oblastech se z nepůvodních dřevin uchycuje především kustovnice cizí (*Lycium barbarum*) či trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) (Machová et al. 2011). Oba druhy se v těchto oblastech vyskytují poměrně často i na těžbou narušených stanovištích (Řehounek & Prach 2008). Méně hojnými

druhy agrárních valů jsou pámelník bílý (*Symphoricarpos albus*), šerík obecný (*Syringa vulgaris*) či slivoň švestka (*Prunus domestica*) (Machová et al. 2009).

Hustá síť liniových prvků jako jsou silnice, železnice a vodní toky, také velmi přispívá k šíření a průniku invazních druhů do okolního prostředí (Pyšek & Sádlo 2004). Podél cest a následně i silnic docházelo v Čechách již od 14. století k vědomému vysazování jak původních, tak nepůvodních druhů dřevin. Nejoblíbenější vysazovanou nepůvodní dřevinou se v té době stal ořešák královský (*Juglans regia*), následovaný jírovcem maďalem (*Aesculus hippocastanum*) a platanem (*Platanus sp.*). Během 18. století byl do stromořadí vysazován především topol černý (*Populus nigra subsp. italica*), který svým rychlým růstem a tvarem usnadňoval orientaci v krajině (Bulíř 1988). V současné době se kolem silnic cíleně vysazuje např. růže svraskalá (*Rosa rugosa*), netvařec křovištní (*Amorfa fruticosa*), pámelník bílý (*Symphoricarpos albus*) (Prach 2006), dub červený (*Quercus rubra*), trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) či javor jasanolistý (*Acer negundo*) (Tokarska-Guzik 2003). Spontánně se kolem silnic ale i železnic šíří trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) (Kowarik et al. 1995), javor jasanolistý (*Acer negundo*) (Saccone et al. 2013, Marozas et al. 2015) a pajasan žláznatý (*Ailanthus altissima*) (Sudnik-Wójcikowska 1986). Na štěrkovém podkladu se kolem železnic hojně vyskytuje i komule Davidova (*Buddleia davidii*) (Schmitz 1991).

K velmi rychlému šíření nepůvodních druhů dochází také podél vodních toků, které jsou v poslední době značně ovlivňovány činností člověka. Největší koncentrace nepůvodních druhů byla zaznamenána v úsecích protékajících kolem velkých měst či průmyslových oblastí (Vymyslický 2004, Vrhovšek & Korže 2008). Jedná se především o trnovník akát (*Robinia pseudacacia*), který kolonizuje břehy toků v řadě zemí (Planty-Tabacchi 1997, Vymyslický 2004, Miyawaki & Washitami 2004, Asaeda et al. 2011). V břehových porostech byl také častěji zaznamenán javor jasanolistý (*Acer negundo*), který zastíňuje hladiny toků a vytlačuje původní vodní vegetaci (Matějček 2009, Saccone et al. 2013, Marozas et al. 2015, Morgenrotha 2016) a na říčních náplavech také komule Davidova (*Buddleia davidii*) (Planty-Tabacchi 1997).

Nepůvodní dřeviny se také velmi dobře uplatňují na dalších postindustriálních stanovištích, mezi která patří např. vytěžená rašeliniště, pískovny, kamenolomy, uhelné

výsypky apod. Nejběžnější nepůvodní dřevinou se zde stal trnovník akát (*Robinia pseudacacia*), následován javorem jasanolistým (*Acer negundo*), dubem červeným (*Quercus rubra*), modřín opadavý (*Larix decidua*) a pajasanem žláznatým (*Ailanthus altissima*) (Bastl et al 1997, Novák & Prach 2003, Hodačová & Prach 2003, Dvořáková 2011, Šebelíková et al. 2016, Řehouňková et al 2018). Méně často se na těchto lokalitách uchycuje topol kanadský (*Populus x canadensis*), slivoň obecná (*Prunus insititia*) a střemcha pozdní (*Prunus serotina*) ((Řehouňková & Prach 2006, Dvořáková 2011).

Součástí bakalářské práce autorky (Prošková 2017) byl podrobný literární přehled zaměřený zejména na druhovou skladbu dřevin na těžbou narušených stanovištích. Jedna z kapitol byla zaměřena na nepůvodní druhy dřevin a jejich šíření na postindustriální stanoviště, proto je v diplomové práci tato tematika shrnuta jen stručně.

## 2.2 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů dřevin na antropogenních stanovištích

Uplatnění nepůvodních dřevin na antropogenních stanovištích je výrazně ovlivňováno klimatickými podmínkami. Rozhodující jsou zejména průměrné srážky a teploty v nejteplejším měsíci v roce (Ibáñez et al. 2009). Většina nepůvodních dřevin totiž dokáže tolerovat dlouhá období sucha a přímé sluneční záření (Bassuk et al. 2003, Lorenzo et al. 2010). Průměrná teplota vzduchu a množství srážek je silně závislá na nadmořské výšce. Vyšší nadmořská výška bývá pro nepůvodní dřeviny méně příznivá především kvůli krátké vegetační době, vysoké intenzitě slunečního záření, silnému větru a malému množství živin (Quiroz et al. 2011). Přesto jsou nepůvodní dřeviny schopné úspěšně kolonizovat a přežít i na stanovištích ve vysoké nadmořské výšce. Khuroo et al. (2011) zaznamenal výrazný pokles jejich početnosti v Himalájích až okolo 2000 m. n. m. Výskyt nepůvodních dřevin v nadmořské výšce nesouvisí jen s klimatickými charakteristikami, ale také s mírou ovlivnění krajiny lidskou činností. Nížiny jsou obecně daleko náchylnější k šíření nepůvodních dřevin než horské oblasti především kvůli vysoké míře osídlení, výrazným změnám krajiny a jejímu narušení a dobré dopravní dostupnosti. Liniové dopravní stavby představují vhodné koridory pro přísun diaspor nepůvodních dřevin (Becker et al. 2005). V poslední době jsou však nepůvodní dřeviny stále častěji zaznamenávány i v horských oblastech a to především

kvůli nejružnějším antropogenním narušením krajiny. Nejčastěji se jedná o rozvoj sídel a nejružnějších rekreačních zařízení, rozšiřování dopravních sítí, odlesňováním a intenzivní pastvou (Nogués-Bravo et al. 2008).

Na výskyt a šíření nepůvodních dřevin na různá stanoviště má vliv i celkový charakter krajiny. Přítomnost městských a intenzivně obhospodařovaných ploch zvyšuje pravděpodobnost výskytu nepůvodních dřevin. Také dopravní koridory rozdělují souvislá stanoviště na menší izolované části a výrazně usnadňují rozšiřování nepůvodních dřevin do krajiny (Chytrý et al. 2005, Ibáñez et al. 2009, Vilà et Ibáñez 2011). Především kolem silnic často dochází k záměrné výsadbě nepůvodních druhů, zejména kvůli vysoké toleranci extrémních podmínek, např. silnému zasolení či vysychání půdy (Bulír 1988). Další koridor představují vodní toky, které spolu s ostatními liniovými prvky umožňují efektivní šíření nepůvodních dřevin na často živinami bohatá a narušovaná stanoviště v jejich blízkosti (Chytrý et al. 2005). Změna dynamiky řek výstavbou hrází přispěla k vytvoření prostoru pro nepůvodní dřeviny (Müller & Okunda 1998). Nezapojené břehové porosty podél řek představují příhodná stanoviště pro uchycení nepůvodních dřevin a jejich následného rychlý transport mezi lidskými sídly (Morgenrotha 2016).

Úspěšnost nepůvodních dřevin je ovlivňována nejen stanovištními faktory, ale také vlastnostmi daného druhu. Dostupnost diaspor (Rejmánek 1989), ale i jejich množství (Bazzaz 1979, Rejmánek & Richardson 1996) a životnost (Von Holle & Simberloff 2005, Colautti et al. 2006) jsou významnými činiteli ovlivňující úspěšnost nepůvodních dřevin na antropogenních stanovištích. Některé invazní dřeviny např. trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) mají schopnost uchovat v půdě životaschopná semena i několik desetiletí, což jim zajistí možnost šíření v době příznivých podmínek (Martin et. al 2009, Lockwood et al. 2005, Gilbert 2012, Zimmermann et al. 2016). Procento vyklíčených semen může snižovat i konkurenční tlak okolních rostlin (Rejmánek 1989, Fine 2002), které přispívají ke zvýšenému zástínu nepůvodních dřevin či silná vrstva opadu (Cavers & Harper 1967, Crawley 1987). Opad působí především jako fyzická bariéra, bránící semenům dostat se k povrchu půdy, kde by mohla vyklíčit. Následně také omezuje semenáčky v růstu (Rotundo & Aguiar 2005, West et al. 2014).

Na sušších lokalitách však může vrstva vylepšit vlhkostní podmínky stanoviště a napomáhat vyklíčení semen (Xiong & Nilsson 1999, Warren et al. 2012).

### 2.3 *Quercus rubra* – invazní dřevina

Původním areálem dubu červeného (*Quercus rubra*) je Severní Amerika (Pyšek et al. 2012). Do Evropy byl poprvé dovezen roku 1691. První zmínka o pěstování dubu červeného (*Quercus rubra*) v Čechách je z roku 1852 ze Sychrovského zámeckého parku (Mlíkovský & Stýblo 2006). Druh je klasifikován jako invazní neofyt (Pyšek et al. 2012). Z hlediska vztahu k městskému prostředí je zařazen jako mírný urbanofob (Klotz & Kühn 2002), ačkoli je v městském prostředí častovysazován a úspěšně mnohá stanoviště kolonizuje (Lososová et al. 2012). Tento druh se na počátku kolonizace prosazuje velmi pomalu. Začíná plodit až po 25. roce svého života, což ho výrazně znevýhodňuje vůči jiným invazním dřevinám, jako např. stromka pozdní (*Prunus serotina*) plodící již sedmým rokem (Kowarik et al. 1995). Šíří se převážně samovolně (autochorie) a také přes trávící trakt živočichů (endozoochorie) (Pladías 2019). Druh toleruje široké spektrum podmínek, proto roste na rozmanitých stanovištích. Dokáže se přizpůsobit širokému rozptylu průměrných hodnot. Na severu běžně roste v místech s průměrnou roční teplotou 4 °C, na jihu mu nečiní problém růst v lokalitách s průměrnou roční teplotou, až 16 °C. Nejlépe se mu daří na minerálně bohatých půdách, toleruje však i chudé a kyselé substráty (Hejný & Slavík 1990).

V lesních nejčastěji borových a modřínových kulturách, kde je pěstován již několik posledních desetiletí, preferuje kyselé půdy písčité až jílovité (Mlíkovský & Stýblo 2006, Pladías 2019). Dle Heckera (2013) může růst dub červený (*Quercus rubra*) na jakémkoliv podkladu, který neobsahuje vápník a dokáže poskytnout dostatek vláhy. S tím zřejmě souvisí i vyšší tolerance k zastínění vzrostlých stromů, než je tomu u původních druhů dubů. Semenače jsou naopak méně tolerantní vůči zastínění. Nedojde-li ke včasnému prosvětlení porostu, semenače dubu červeného velmi často odumírají (Mlíkovský & Stýblo 2006, Major et al. 2013).

V současnosti se tento invazní druh intenzivně šíří krajinou. V České republice je ceněn jako okrasný strom, proto ho lze velmi často nalézt v městském prostředí. Jeho tvrdé a trvanlivé dřevo nachází uplatnění zejména v nábytkářství a ve stavebnictví. Používá se ale také pro opakované zalesňování, a to kvůli své vysoké přizpůsobivosti a

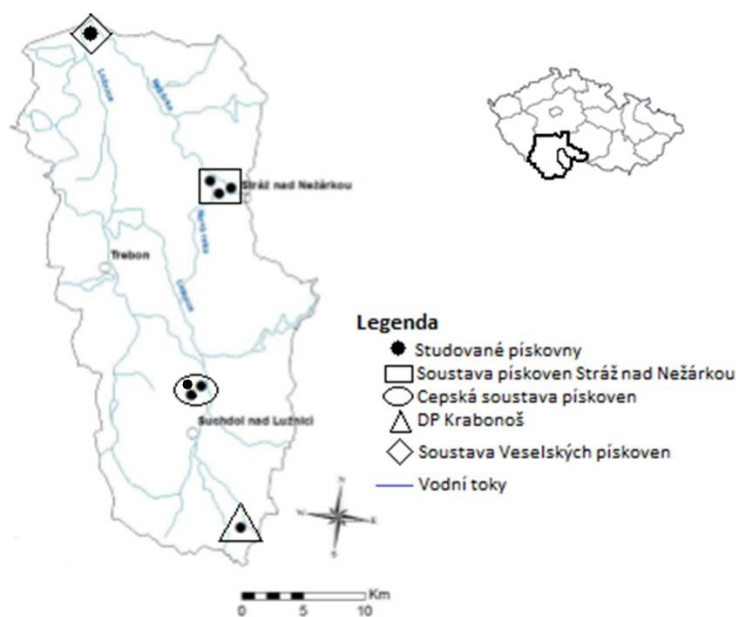
rychlejšímu růstu. Hojně je využíván i do břehových a doprovodných porostů při revitalizacích říčních toků. Vzhledem ke své odolnosti vůči exhalátům, býval považován za vhodnou dřevinu k zalesňování průmyslových oblastí (Kender 2000). V rekultivačních plánech nejrůznějších narušených ploch se objevuje jako vhodná rekultivační dřevina dodnes (Lipský 2006, Řehounek et al. 2015), přestože je doložena jeho schopnost samovolně se šířit do okolní krajiny. Proniknutí dubu červeného (*Quercus rubra*) na nově vzniklá stanoviště bylo doloženo z řady antropogenních stanovišť, např. pískoven (Řehounek et al. 2015, Šebelíková et al. 2016), uhelných výsypek (Hodačová & Prach 2003, Dvořáková 2011, Frouz et al. 2015), odkališť (Řehounek et al. 2015) vytěžených rašelinišť (Bastl et al. 1997) či silničních okrajů (Tokarska-Guzik 2003). Dle Woziwoda et al. (2014) přítomnost dubu červeného (*Quercus rubra*) negativně ovlivňuje bohatost a hojnost původního podrostu, a to jak v přirozených, tak i na antropogenních stanovištích. Nepříznivé podmínky pro uchycení dalších druhů představuje kromě zastínění také těžko rozložitelný opad, který okyseluje půdu (Matějček 2005). Po poškození velmi dobře regeneruje výmladky, proto je nutné při jeho likvidaci využít jak mechanické, tak chemické metody (Pergl et al. 2014).



## 3. Metodika

### 3.1 Popis lokality

Všechny soustavy studovaných pískoven se nachází v chráněné krajinné oblasti (CHKO) Třeboňsko, která leží v Třeboňské pánvi mezi městy Veselí nad Lužnicí a Českými Velenicemi na území Jihočeského kraje (Albrecht 2003). Jedná se o oblast s mírně teplou a mírně vlhkou zimou (MIG – ESP, 2018). Průměrná roční teplota se pohybuje okolo 8 °C a průměrné roční úhrny srážek dosahují až 700 mm (Hátle 2008). Třeboňsko bylo v roce 1977 zařazeno do sítě biosférických oblastí UNESCO, a následně vyhlášeno chráněnou krajinnou oblastí. Tato oblast má mezinárodní význam, což dokládá i její zařazení do soustavy chráněných území NATURA 2000 a mezi mokřady mezinárodního významu chráněné Ramsarskou úmluvou. Třeboňsko také patří mezi významná ptačí území IBA (*Important Bird Area*) (Hátle 2008).



**Obr. 1:** Poloha studovaných pískoven v CHKO Třeboňsko. Soustava pískoven Stráž nad Nežárkou: Novosedly nad Nežárkou, Plavsko – Na Planinkách, Pístina a Stráž nad Nežárkou. Cepská soustava pískoven: Cep – pískovna LČR (Lesy České republiky), Cep I a II. Soustava Veselských pískoven: Veselí, Veselí I, Vlkovská pískovna, Horusice I a Horusice II. Mapa vpravo nahoře znázorňuje polohu CHKO Třeboňsko v rámci České republiky.

## 3.2 Studované pískovny

**Cep – pískovna LČR** leží východně od rybníku Nový u Cepu a jihozápadně od silnice Třeboň – Suchdol nad Lužnicí. Pískovna se rozkládá na ploše cca 2,25 ha. Jedná se o ložisko písčité technické zeminy, které je těženo společností Lesy ČR. Vytěžený písek je určen především na úpravu lesních cest. Těžba písku zde probíhá od roku 1987, ale v současnosti se těží pouze lokálně a omezeně. Od 80. let minulého století se do údržby posttěžebních míst zapojila Správa CHKO Třeboňsko, která zabránila provedení lesnické rekultivace a napomáhá vzniku velmi cenných mokřadních biotopů. Postupně se zde vytváří mozaika tůní, rašelinišť a suchých i vlhkých písčin. Oblast však zarůstá i náletovými dřevinami, např. dubem červeným (*Quercus rubra*). Z ohrožených druhů se zde hojně vyskytuje plavuňka zaplavovaná (*Lycopodiella inundata*), rosnatka okrouhlostá (*Drosera rotundifolia*) a třezalka rozprostřená (*Hypericum humifusum*). Pískovna je bohatá i na obojživelníky a rozmanitý vodní hmyz (Calla 2018).

Soustava **Cepských pískoven (Dobývací prostor (DP) Cep, Cep I a II)** se nachází v nadmořské výšce 443 m. n. m. mezi obcemi Suchdol nad Lužnicí (jih) a Majdalena (sever). Západní část DP je ohraničená obcí Cep, východní část lemuje řeka Lužnice. Jezero Cep I je propojeno kanálem s jezerem Cep. Komplex pískoven Cep I a II představuje rozsáhlou oblast, v jejímž okolí se nachází hospodářský les s podrostem brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*). Dále budou zmíněny pouze pískovny, kde se nacházejí studované plochy (Cep I a II).

*DP Cep I* byl stanoven v roce 1981 (ČBÚ 2018), vlastní těžba zde začala až o dva roky později (Suchá 2002). *DP Cep I* se v současné době rozkládá na 124 ha (ČBÚ 2018). Do této rozlohy spadá i těžbou vyhloubená vodní nádrž s rozlohou 40 ha (Suchá & Chobotská 2005). V této části těžebny vzniklo, ve spolupráci se SCHKO Třeboňsko a firmou Českomoravský štěrk a. s., biocentrum s oligotrofními mokřady a otevřenou písčinou. Jedná se o sukcesní plochu s rozlohou 6 ha (Schmidtmayerová 2013).

*DP Cep II* byl vyhlášen báňským úřadem v roce 1979 (ČBÚ 2018). Těžba štěrkopísku začala probíhat o rok později a trvá do současnosti (Řehouňková et al. 2018). *DP* se rozkládá na ploše o rozloze 101 ha (ČBÚ 2018), z čehož vodní nádrž tvoří 29 ha (Řehouňková et al. 2018). Po ukončení těžby v západním úseku *DP* byla příbřežní zóna

podél vodní plochy ponechána samovolnému vývoji (Řehouňková & Řehounek 2013). Za pomoci SCHKO Třeboňsko byly břehy jezera vymodelovány do mělkých zátocin a tůní. Strmé svahy byly zalesněny borovicí lesní (*Pinus sylvestris*) a doplněny o dub letní (*Quercus robur*) (Řehouňková et al. 2018). V těžebně se nacházejí mimo lesnický rekultivovaných míst také spontánně zarostlé plochy v různých sukcesních stádiích. Na území se tak vytváří pestrá mozaika různě vlhkých stanovišť (Řehouňková et al. 2018).

**DP Krabonoš** (pískovna Halámky) leží východně od silnice první třídy I/24 ve směru Třeboň – Halámky, přibližně 1 km severně od hraničního přechodu do Rakouska. Severozápad DP ohraničuje obec Halámky, z jihozápadu na DP přiléhá obec Nová Ves nad Lužnicí. Těžba živců a šterkopísku zde probíhá od roku 1968, ukončena by měla být roku 2030 (Charouzek 2012). V současné době se DP rozkládá na ploše 193 ha (ČBÚ 2018). Na odtěžených plochách byla využita vodní rekultivace, jejímž výsledkem je 120 ha rozsáhlá vodní plocha. Kromě hydrické rekultivace zde byla prováděna také lesnická rekultivace, především výsadba borovice lesní (*Pinus sylvestris*). Spontánnímu vývoji byla ponechána přibližně 2 % plochy, Jedná se o několik mokřadních biotopů (Charouzek 2012). Do budoucna plán rekultivace počítá s větším využitím přírodě blízké obnovy, a to až na 20 % prostoru (Charouzek 2012).

Soustava čtyř dobývacích prostorů Novosedly nad Nežárkou, Plavsko – Na Planinkách, Pístina a Stráž nad Nežárkou se nachází na sever od silnice II. třídy v úseku Třeboň – Jindřichův Hradec mezi obcemi Stráž nad Nežárkou a Mláka. DP Stráž nad Nežárkou a DP Pístina jsou odděleny závěrným svahem. Společně tvoří vyhrazené ložisko Stráž nad Nežárkou. Na východě je tento malý komplex oddělen řekou Nežárkou od DP Plavsko – Na Planinkách. Západně je ohraničen Novou řekou, která tento prostor odděluje od DP Novosedly nad Nežárkou (Bubák 2007).

**DP Novosedly nad Nežárkou** se rozkládá na 24,7 ha (ČÚZK 2018). V letech 1989–1991 zde probíhala těžba šterkopísku, bezprostředně po ní následovala lesnická rekultivace s výsadbou borovice lesní (*Pinus sylvestris*) (Schmidtmayerová 2013). V roce 1999 byl změněn plán rekultivace tak, aby malá část prostoru byla ponechána spontánní sukcesi (Schmidtmayerová 2013).

**DP Plavsko – Na Planinkách** je již dotěžené nevyhrazené ložisko štěrkopísku s rozlohou 13 ha. Těžba zde byla zahájena v roce 1997 a ukončena o 13 let později. Pod vedením SCHKO Třeboňsko zde bylo v rámci rekultivace vytvořeno rozsáhlejší vodní dílo s mnoha nestejně hlubokými tůněmi a depresemi. Okolí těchto vodních ploch bylo ponecháno samovolnému vývoji (Calla 2018a), což napomohlo zvýšení diverzity prostředí a vytvoření vhodných stanovišť pro cílové organismy (Šebelíková et al. 2016).

V **DP Pístina** se těží již od roku 1968. V současné době se rozkládá na ploše o 33 ha (ČBÚ 2018), s nimiž se do budoucna počítá pro těžbu štěrkopísku. Do roku 2010 na části plochy probíhala suchá těžba a následně bylo vytěžené území zalesněno borovicí lesní (*Pinus sylvestris*) (UBS 2005).

**DP Stráž nad Nežárkou** o rozloze 12,6 ha byl stanovený v roce 1990 a plynule navazuje na DP Pístina (ČBÚ 2018). Vlastní těžba začala teprve roku 2010. Ukončení je plánováno na rok 2027. Podle rekultivačního plánu se zde vytvoří několik menších vodních ploch a dvě velká těžební jezera. Pláže a navazující zatravněné plochy budou po ukončení těžby vyhrazeny k rekreaci. Část plochy, která nebude určena pro odpočinek návštěvníků, se podle plánu ponechá samovolnému vývoji. V další fázi se počítá také s vybudováním mokřadů, litorálních pásem a uměle zbudovaných strmých stěn pro hnízdění břehule říční. Na plochách, kde nebude možné provést tyto zásahy, je plánována lesnická rekultivace (Bubák 2007).

**Veselská soustava pískoven** leží jižně od města Veselí nad Lužnicí, mezi obcí Vlkov a Horusickým rybníkem. Těžba štěrkopísku zde probíhala v letech 1952–1986 (AOPK 2018). V současné době se soustava pískoven rozkládá přibližně na 108 ha (ČBÚ 2018). Do komplexu spadá pět vodních děl vytvořených těžbou (Veselí, Veselí I, Vlkovská pískovna, Horusice I a Horusice II). Ochranařsky nejcennější stanoviště se však vytvořila v malých bočních pískovnách. Částečně z iniciativy SCHKO Třeboňsko a z části spontánní sukcesí vznikly v těchto místech tůňky a mokřady s množstvím vzácných rostlin, obojživelníků a vodního hmyzu. Velmi cenná jsou i společenstva vlhkých písčin s množstvím ohrožených druhů, mezi které patří např. plavuňka zaplavovaná (*Lycopodiella inundata*), rosnatka okrouhlolistá (*Drosera rotundifolia*) či třezalka rozprostřená (*Hypericum humifusum*) (Calla 2018b).

## 3.3 Sběr dat

### 3.3.1 Přežívání semenáčků

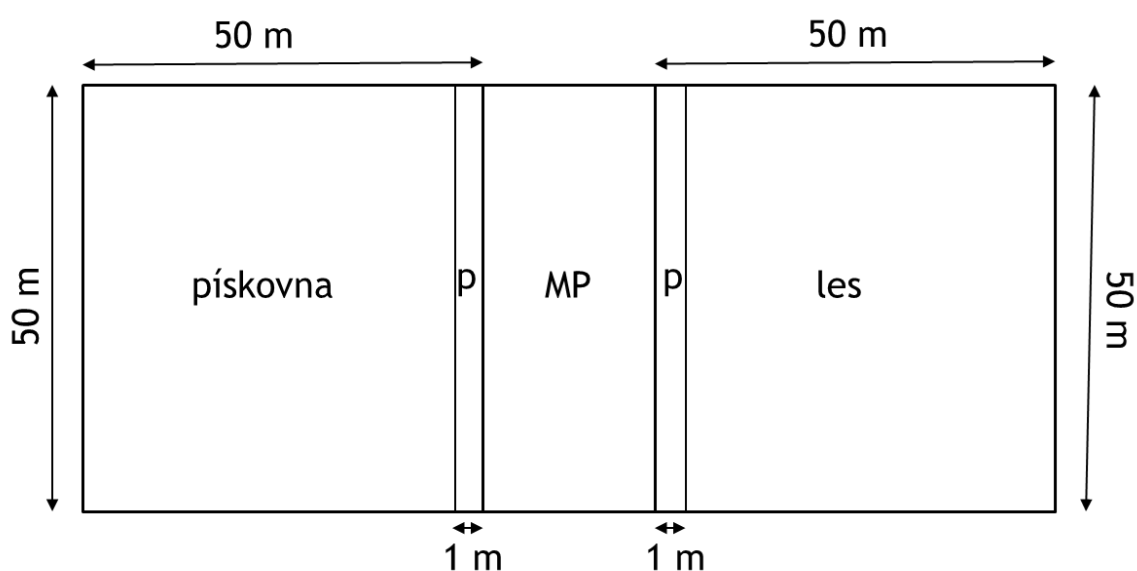
V návaznosti na bakalářskou práci (Prošková 2017) byl vyhodnocován experiment zaměřený na přežívání vybraných druhů dřevin, který byl založen v dubnu 2016. Na experimentálních plochách byly odečítány počty semenáčků následujících pozdně sukcesních dřevin – buk lesní (*Fagus sylvatica*) (Fs) dále jen „buk“, smrk ztepilý (*Picea abies*) (Pa) dále jen „smrk“, dub letní (*Quercus robur*) (Qn) dále jen „dub letní“ a nepůvodních druhů dřevin – modřín opadavý (*Larix decidua*) (Ld) dále jen „modřín“, trnovník akát (*Robinia pseudacacia*) (Rh – hydrolyzovaná semena, Rp – nehydrolyzovaná semena) dále jen „akát“ a dub červený (*Quercus rubra*) (Qr) dále jen „dub červený“. Po první vegetační sezóně (roku 2017) byly odstraněny semenáčky nepůvodních dřevin, a to na základě podmínky stanovené SCHKO Třeboňsko, aby nedošlo k jejich šíření do okolí. Během následujících sběrů dat byly plošky sledovány a případné semenáčky nepůvodních druhů odstraněny. Počty vyklíčených semenáčků byly odečítány vždy v srpnu v roce 2017, 2018 a 2019.

Experiment probíhal ve třech komplexech třeboňských pískoven. V každé z těžeben byly vybrány plochy se dvěma odlišnými způsoby obnovy (spontánní sukcese vs lesnická rekultivace), a to vždy ve třech věkových stádiích – mladé (2–3 roky), střední (8–11 let) a starší (20–25 let). Stáří porostu bylo určeno podle doby od ukončení těžby na jednotlivých lokalitách. Na každém z těchto 18 míst byla vytyčena jedna experimentální plocha, každá o rozloze 25 m<sup>2</sup>. Plochy byly vybrány vždy uprostřed reprezentativního homogenního porostu bez dodatečného narušování (např. mimo stezky, průseky apod.) Uvnitř každé velké plochy bylo vymezeno 28 dílčích plošek (0,5 x 0,5 m) tak, aby okolo každé plošky zůstal ochranný pás o šířce 0,4 m.

### 3.3.2 Invazní potenciál druhu *Quercus rubra*

Pro porovnání úspěšnosti uplatnění dubu červeného na postindustriálních stanovištích (pískovna) a na plochách s homogenním porostem (les) borovice lesní (*Pinus sylvestris*) dále jen „borovice“ byly vybrány tři pískovny (Cep – pískovna LČR, DP Veselí nad Lužnicí, DP Cep), které splňovaly následující kritérium. Pískovna bezprostředně navazovala na porost mateřských stromů dubu červeného, který byl

z druhé strany obklopen lesem tvořeným borovicí lesní. Údaje o počtu semenáčků byly zaznamenány v období od března do srpna 2018 pomocí GPS (Trimble Juno 5B). Plochy pro odečty semenáčků byly vymezeny na území 50x50 m od mateřského porostu, jedna vždy směrem do pískovny a druhá směrem do lesa. Semenáčky dubu červeného byly odečítány až do 50 m od porostu mateřských stromů, a to vždy v dílčích pásech o rozměrech 1x50 m (Obr. 2). Pouze na Veselské pískovně v části „les“ musela být plocha snížena na 50x33m, protože zbytek rozlohy zabíralo parkoviště. Chybějící data byla následně dopočítána přímou úměrou.



**Obr. 2:** Schema: Rozložení zkoumaných ploch. Použité zkratky: MP - porost mateřského porostu, p – dílčí pás 1x50 m, pískovna – těžbou narušená plocha ponechaná spontánní sukcesi, les – homogenní porost borovice.

### 3.3.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích

Vegetační snímky, umožňující porovnání zastoupení nepůvodních druhů dřevin na nejrůznějších antropogenních stanovištích, byly převzaty z databáze sukcesních sérií (DaSS -*Database of Successional Series* Prach et al. 2014). Ta v současné době obsahuje téměř 4 000 fytoecologických snímků vegetace z 22 typů člověkem narušených stanovišť v rámci celé České republiky, a to v různě starých sukcesních stádiích (časná 0 - 10 let, střední 11 – 25 let, pozdní 26 – 40 let, stará 41 a více let). Snímkované plochy, ze kterých je databáze složena, mají nejčastěji velikost 5 x 5 m. U nižšího počtu

snímků se velikost pohybuje v rozsahu  $2 \times 2$  až  $20 \times 20$  m. Prach et al. (2014) však prokázali, že velikost snímků neměla průkazný vliv na počet zjištěných druhů. Faktory prostředí určovali autoři prostřednictvím Ellenbergových indikačních hodnot (Ellenberg et al. 1991). Informace o klimatických faktorech, geologickém podloží, charakteru okolní krajiny apod. byly autory databáze vypsány z dostupných zdrojů, map, publikací či databází (Prach et al. 2018).

Botanická nomenklatura byla sjednocena podle Kubáta et al. (2002).

## 3.4 Vyhodnocení dat

### 3.4.1 Přežívání semenáčků

Pro vyhodnocení počtu semenáčků jednotlivých dřevin po prvním (původní i nepůvodní druhy) a třetím roce (jen původní pozdně sukcesní druhy) ve třech sukcesních stádiích na různě obnovených plochách (lesnická rekultivace/spontánní sukcese) byla zvolena dvoucestná analýza variance (ANOVA) v návaznosti na bakalářskou práci (Prošková 2017). V bakalářské práci (Prošková 2017) však byla vyhodnocována jen data z prvního roku pokusu. Tato analýza mohla být použita, protože pokus zahrnoval dostatečné množství pozorování, aby nedošlo k narušení předpokladů pro jeho použití a následná transformace dat přirozeným logaritmem s přičtením hodnoty 1 ( $\ln(x+1)$ ) snížila narušení normality dat (Lepš & Šmilauer, 2016). Jako závislá proměnná byl zadán počet vyklíčených semenáčků v odečítaných letech. Jako kategoriální proměnné byly zadány typ obnovy a stáří porostu (tj. věk sukcesního stádia). Ve středních a starších sukcesních stádiích bylo odečteno pouze malé množství semenáčků, a to u všech sledovaných druhů, proto nebyly tyto hodnoty statisticky vyhodnocovány. Velmi malé množství semenáčků bylo také odečteno u nepůvodního akátu, jehož semena nebyla před založením pokusu hydrolyzována ( $R_p$ ), proto nebyly tyto hodnoty statisticky vyhodnocovány. Data byla analyzována v programu Statistica 13 (StatSoft 2013).

### 3.3.2 Invazní potenciál druhu *Quercus rubra*

Pro porovnání úspěšnosti uplatnění dubu červeného na narušených stanovištích a na stanovištích s homogenním porostem borovice byla využita lineární regrese. Pro porovnání typu stanoviště v závislosti na vzdálenosti semenáčků dubu červeného byla využita analýza kovariance (ANCOVA). Data byla transformována dekadickým logaritmem a přičtena hodnota 1 ( $\log(x+1)$ ), čímž se snížilo narušení normality dat (Lepš & Šmilauer, 2016). Data byla analyzována v programu Statistica 13 (StatSoft 2013).

### 3.4.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích

Data byla zpracována mnohorozměrnými metodami v programu Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 2012). Délka gradientu v DCA analýze (*Detrended Correspondence*



*Analysis*) byla 12,4 SD jednotek. Vzhledem k velmi dlouhému gradientu byl vliv environmentálních faktorů následně testován pomocí omezené analýzy CCA (*Canonical Correspondence Analysis*) (Šmilauer & Lepš 2014). Výsledky CCA i DCA analýzy ukazovaly podobný trend, proto byly zobrazeny jen DCA grafy, kde byly proměnné prostředí promítnuty jen pasivně. Vysvětlujícími proměnnými v analýzách byly faktory prostředí, a to průměrné roční srážky a teploty, nadmořská výška, zásaditost, blízkost různých typů prostředí – zemědělská plocha, která byla rozdělena na ornou půdu a ostatní zemědělskou plochu, vodní, urbánní, mokřadní plochy, železnice a silnice. Při analýze byly jako kovariáty použity jednotlivé typy těžeben a jejich sukcesní stáří.

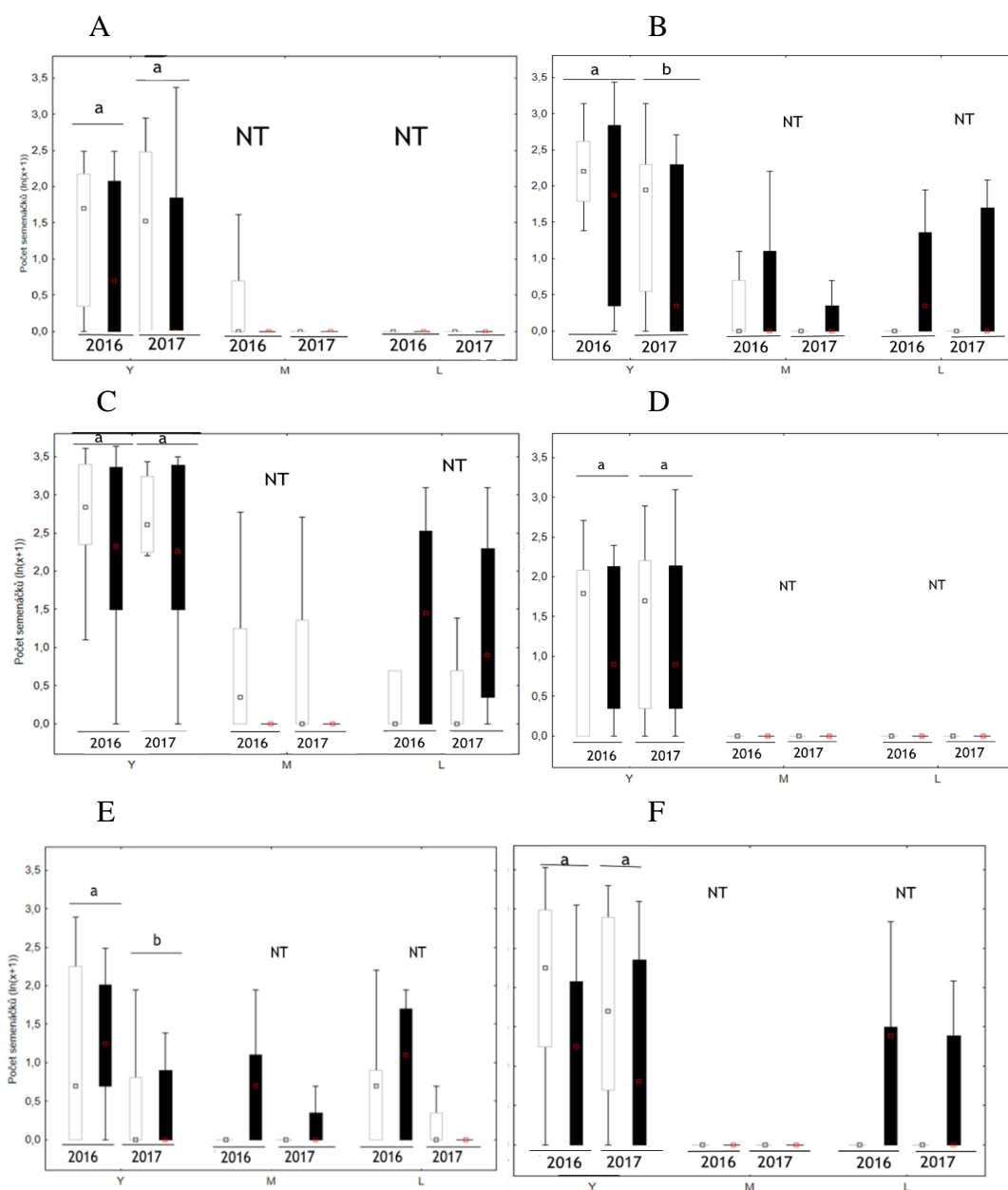
## 4. Výsledky

### 4.1 Přežívání semenáčků dřevin

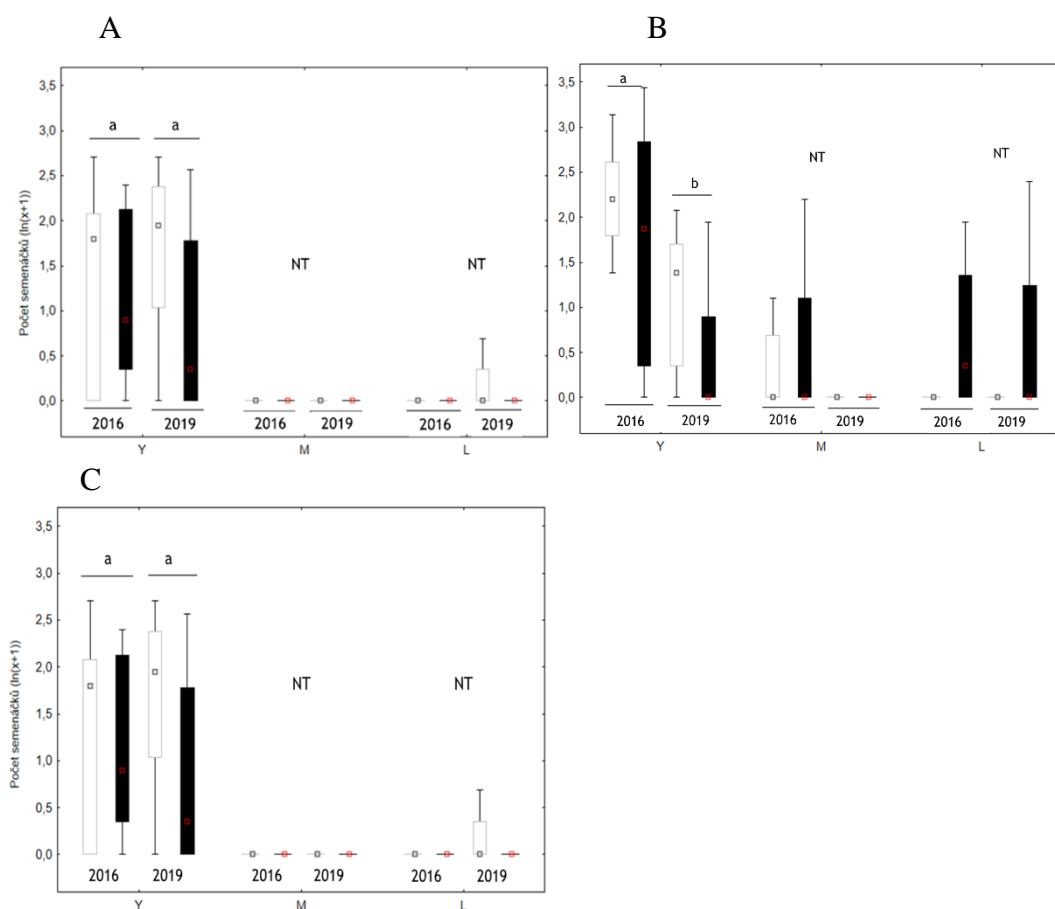
Úspěšnost přežívání jednotlivých druhů dřevin se na dvou odlišně obnovených plochách po těžbě šterkopísku, tj. technicky rekultivovaných a ponechaných spontánní sukcesi v mladých stádiích sukcese nelišila ( $P < 0,01$ ). Statisticky průkazné rozdíly v přežívání živých semenáčků nepůvodních (akát, modřín, dub červený) a pozdně sukcesních (buk, smrk, dub letní) druhů dřevin nebyly po jednom roce zaznamenány (Obr. 3). Rozdíly se neprokázaly ani po třech letech u skupiny pozdně sukcesních dřevin (Obr. 4). Pro nepůvodní dřeviny nejsou výsledky známy, protože tyto druhy musely být z experimentálních ploch na základě podmínek v povolení SCHKO Třeboňsko odstraněny po první sezóně.

Nejvyšší počty semenáčků byly zaznamenány v mladých sukcesních stádiích, bez ohledu na typ obnovy, zatímco ve středních a starších stádiích se semenáčky výrazněji uchytily v rekultivacích. Data ze středních a starších stádií však nebyla analyzována z důvodu velmi nízkého přežívání semenáčků.

Po prvním roce se na sukcesně mladých plochách průkazně snížil počet semenáčků nepůvodního akátu (hyd) ( $F = 8,2$ ;  $p < 0,01$ ) (Obr. 3) a také původního smrku ( $F = 4,7$ ;  $p < 0,05$ ) (Obr. 3), u něhož počet semenáčků průkazně poklesl i po třech letech ( $F = 15,6$ ;  $p < 0,01$ ) (Obr. 4).



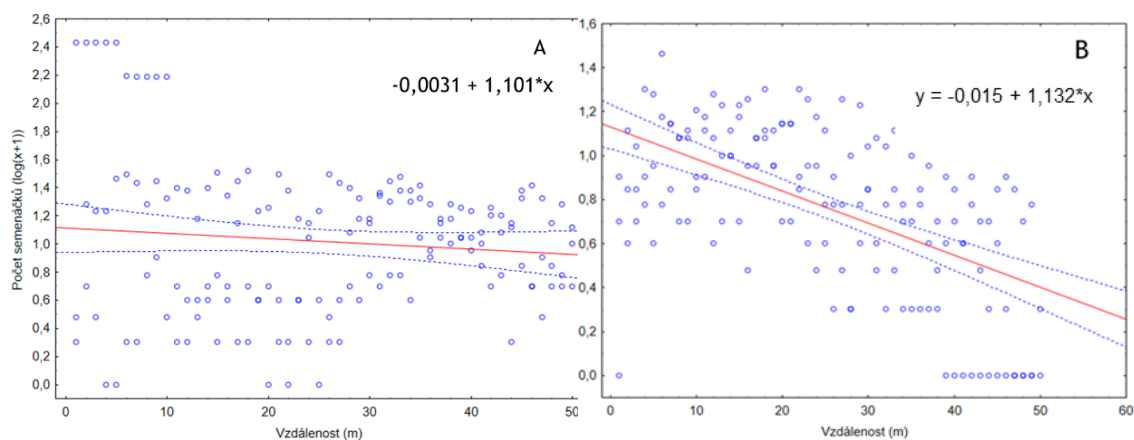
**Obr. 3:** Počet semenáčků vybraných dřevin po prvním roce v jednotlivých sukcesních stádiích ve dvou typech odlišně obnovených ploch. Na ose Y jsou vyneseny počty semenáčků transformovány přirozeným logaritmem ( $\ln(x+1)$ ). Dřeviny: (A) modřín (B) smrk (C) dub červený (D) dub letní (E) akát (hyd.) (F) buk. Sukcesní stádia: Y – mladé, M – střední, L – starší. Způsoby obnovy: lesnická rekultivace (černá), spontánní sukcese (bílá). Boxy zobrazují 25% a 75% kvantily a úsečky maximální a minimální neodlehle (*non-outliers*) rozsahy hodnot. Čtvercem je zobrazen medián hodnot. Pomocí malých písmen (a, b) jsou zobrazeny průkazné rozdíly mezi jednotlivými odečítanými roky v iniciálních stádiích. Netestované hodnoty jsou označeny „NT“.



**Obr. 4:** Počet semenáčků pozdně sukcesních dřevin po třech letech v jednotlivých sukcesních stádiích ve dvou typech odlišně obnovených ploch. Na ose Y jsou vyneseny počty semenáčků transformovány přirozeným logaritmem ( $\ln(x+1)$ ). Dřeviny: (A) buk (B) smrk (C) dub letní. Sukcesní stádia: Y – mladá, M – střední, L – starší. Způsoby obnovy: lesnická rekultivace (černá), spontánní sukcese (bílá). Počty semenáčků byly transformovány přirozeným logaritmem ( $\ln(x+1)$ ). Boxy zobrazují 25% a 75% kvantily a úsečky maximální a minimální neodlehle (*non-outliers*) rozsahy hodnot. Čtvercem je zobrazen medián hodnot. Pomocí malých písmen (a, b) jsou zobrazeny průkazné rozdíly mezi jednotlivými odečítanými roky v iniciálních stádiích. Netestované hodnoty jsou označeny „NT“.

## 4.2 Invazní potenciál druhu *Quercus rubra*

Při porovnání úspěšnosti uplatnění dubu červeného na narušených stanovištích v pískovně a v nenarušeném homogenním porostu borovice nebyl prokázán vliv typu prostředí (pískovna/les) na množství odečtených semenáčků ( $F_{1,1} = 0,1$ ;  $p > 0,05$ ). Závislost počtu semenáčků na vzdálenosti od mateřského porostu se však v různých typech prostředí (pískovna/les) lišila ( $F_{1,1} = 10,2$ ;  $p < 0,05$ ). V homogenním porostu lesa (Obr. 5B) se výrazně snižují počty semenáčků se vzrůstající vzdáleností od mateřského stromu ( $F_{1,148} = 69,5$ ;  $p < 0,001$ ). Nejvyšší průměrná hodnota semenáčků ze tří lokalit byla odečtena v šesti metrech od mateřského stromu. Na rozdíl od antropogenně narušeného heterogenního porostu pískovny (Obr. 5A), kde byl pokles semenáčků se vzrůstající vzdáleností od mateřského stromu neprůkazný a hodnoty zaznamenaných semenáčků byly až do vzdálenosti 50 m od mateřského stromu poměrně vysoké. ( $F_{1,148} = 1,1$ ;  $p > 0,05$ ). Nejvyšší průměrná hodnota semenáčků ze tří lokalit byla odečtena ve čtyřech metrech od mateřského stromu.



**Obr. 5:** Zlogaritmovaný počet ( $\log(x+1)$ ) semenáčků dubu červeného v závislosti na vzdálenosti (m) od mateřského stromu (A) na pískovně ( $_{Adj}R^2 = 0,001$ ) a (B) v lese ( $_{Adj}R^2 = 0,315$ ). Přerušované čáry vyznačují 95 % konfidenční interval.

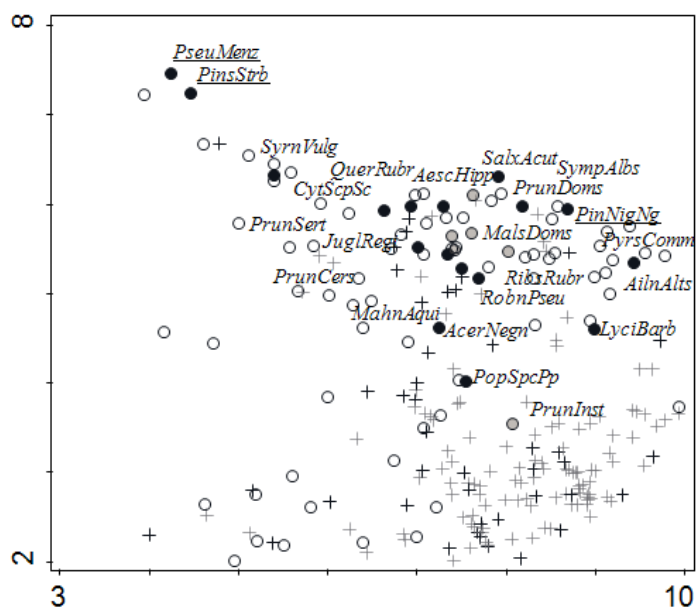
### 4.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích

Výsledky přímé gradientové analýzy CCA, v níž bylo stáří plochy a příslušnosti k sukcesní sérii zařazeny mezi kovariáty, ukázaly, že největší vliv na uplatnění druhů na antropogenních stanovištích má nadmořská výška, která může prokazatelně vysvětlit 0,3 % celkové variability dat ( $F = 10,1$ ;  $p < 0,01$ ). K dalším průkazným faktorům patřili průměrná roční teplota ( $F = 6,3$ ;  $p < 0,01$ ) a zastoupení orné půdy ( $F = 5,4$ ;  $p < 0,01$ ). Společně s ostatními krajinnými faktory model vysvětlí 1,4 % variability dat (Tab. 1). Malé procento variability bylo ovlivněno zařazením proměnné „stáří plochy“ mezi kovariáty. Z důvodu odfiltrování vlivu této signifikantně významné proměnné.

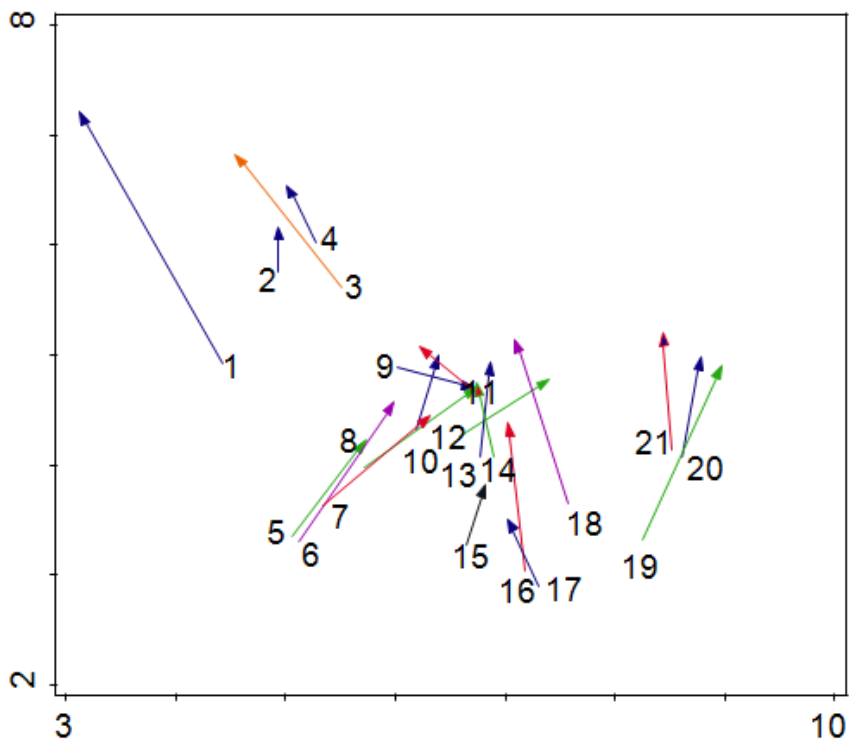
**Tab. 1:** Vliv faktorů prostředí na uplatnění druhů na antropogenních stanovištích.

faktory prostředí	podíl vysvětlené variability (%)	podíl z vysvětlené variability (%)	F	P
nadmořská výška	0.3	21,0	10,1	<0.01
průměrné roční teploty	0.2	13,2	6,3	<0.01
orná půda	0.2	11,1	5,4	<0.01
zemědělská plocha	0.1	9,8	4,7	<0.01
zásaditost	0.1	7,0	3,4	<0.01
vodní plochy	0.1	7,0	3,4	<0.01
průměrné roční srážky	<0.1	6,7	3,2	<0.01
urbánní plochy	<0.1	6,3	3,0	<0.01
silnice	<0.1	5,5	2,6	<0.01
železnice	<0.1	5,1	2,1	<0.01
humidní plochy	<0.1	4,9	2,1	<0.01

Z ordinačních diagramů neomezené analýzy DCA (Obr. 6, 7), kde osa X znázorňuje spojený gradient vlhkosti a pH a osa Y věkový gradient (Prach et al. 2018), je dále patrné, že všechny nepůvodní a většina původních druhů dřevin se uplatňuje ve středních až starších sukcesních stádiích, a to převážně na sušších až mezických stanovištích. Naproti tomu původní a nepůvodní byliny se koncentrují zejména v mezických sukcesně mladších stádiích.



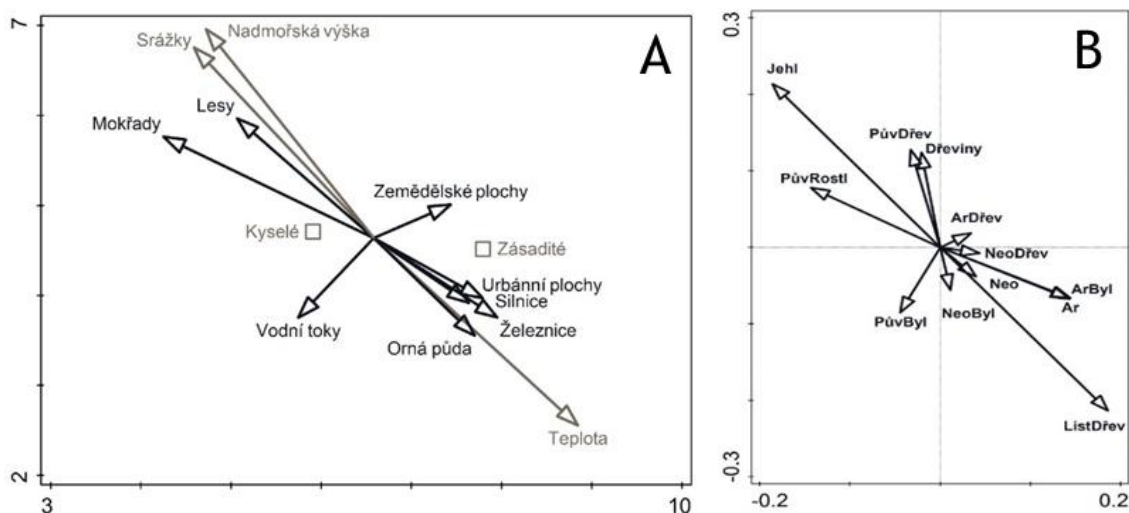
**Obr. 6:** Ordinační diagram neomezené analýzy DCA se zobrazenými druhy. Neofyty jsou znázorněny černou barvou, archeofyty šedou barvou, původní dřeviny symbolem s prázdným tj. bílým středem. Kruh představuje dřeviny, kříž byliny. Podtržením jsou znázorněny jehličnaté dřeviny. Zkratkami jsou označeny nepůvodní druhy dřevin. Zkratky nepůvodních druhů: AcerNegu - *Acer negundo*, AescHipp - *Aesculus hippocastanum*, AilaAlti - *Ailanthus altissima*, CytiScop - *Cytisus scoparius* subsp. *Scoparius*, JuglRegi - *Juglans regia*, LyciBarb - *Lycium barbarum*, MahoAqui - *Mahonia aquifolium*, MaluDome - *Malus domestica*, PinuNigr - *Pinus nigra* subsp. *nigra*, PinuStro - *Pinus strobus*, PopuSpec - *Populus species*, *Populus x canadensis*, PrunCera - *Prunus cerasifera*, PrunDome - *Prunus domestica*, PrunInsi - *Prunus insititia*, PrunSero - *Prunus serotina*, PseuMenz - *Pseudotsuga menziesii*, PyruComm - *Pyrus communis*, QuerRubr - *Quercus rubra*, RibeRubr - *Ribes rubrum*, RobiPseu - *Robinia pseudoacacia*, SaliAcut - *Salix acutifolia*, SympAlbu - *Symphoricarpos albus*, SyriVulg - *Syringa vulgaris*.



**Obr. 7:** Ordinační diagram neomezené analýzy DCA snímků. Šipky spojují centroidy mladých (0 – 10 let) a starých stádií (41 a více let) příslušných sérií a znázorňují směr sukcese od iniciálních stádií po sukcesně pokročilejší stádia. Sukcesní série: 1. těžená rašeliniště, 2. imisní holiny, 3. průseky po železné oponě, 4. spáleniště, 5. rybníční ostrůvky a deponie, 6. obnažená dna, 7. pískovny, 8. odkaliště, 9. paseky, 10. kyselé lomy, 11. výsypky po těžbě uranu, 12. výsypky po těžbě černého uhlí, 13. výsypky po těžbě hnědého uhlí Sokolovsko, 14. silniční okraje, 15. říční náplavy, 16. výsypky po těžbě hnědého uhlí Mostecko, 17. městská vegetace, 18. výsypky po těžbě černého uhlí Ostravsko, 19. opuštěná pole, 20. čedičové lomy, 21. vápencové lomy.



Nepůvodní druhy se uplatňují spíše v teplejších a sušších nížinách, kde je vyšší zastoupení antropogenně narušených ploch spolu s liniovými prvky, které slouží jako dopravní koridory (Obr. 8). Naopak počet původních dřevin se zvyšuje s vyšším podílem lesní a méně antropogenně narušené krajiny (Obr. 8).



**Obr. 8:** Ordinance neomezené analýzy DCA stanovištních a krajinných faktorů (A) a skupin druhů (B). Skupiny druh: Dřeviny = celkový počet původních i nepůvodních dřevin, PuvRostl = celkový počet původních rostlin (dřevin i bylin), PuvByl = počet původních bylin, PuvDřev = počet původní dřevin, Neo = celkový počet neofytů, NeoByl = počet bylin – neofytů, NeoDřev = počet dřevin – neofytů, Ar = celkový počet archeofytů, ArByl = počet bylin – archeofytů, ArDřev = počet dřevin – archeofytů, ListDřev = počet listnatých dřevin, Jehl = počet jehličnatých dřevin.

## 5. Diskuze

### 5.1 Přežívání semenáčků

Výsledky naznačují, že nejvhodnějšími stanovišti pro přežívání semenáčků původních pozdně sukcesních i nepůvodních dřevin jsou iniciální stádia sukcese, a to bez ohledu na způsob obnovy (lesnická rekultivace / spontánní sukcese). Mladá sukcesní stádia na narušených místech jsou také častěji kolonizována nepůvodními druhy (Rejmánek 1989, Hobbs & Heunneke 1992). Na těchto stanovištích má na přežívání semenáčků pozitivní vliv dostatek světla (Glenn-Lewin, Veblen & Peet 1992), nízký konkurenční tlak (Connell 1978, Laštůvka 1986) či téměř nulová vrstva opadu (Sydes & Grime 1981). V rozporu s těmito předpoklady jsou však výsledky studie Frouze et al. (2008) z hnědouhelných výsypek, kde semenáčky pozdně sukcesních dřevin preferují zarostlejší středně stará stádia (25 – 35 let). Na druhou stranu, v méně se ve výrazně zapojených lesnicko rekultivovaných plochách se semenáčky uchycovaly prokazatelně méně.

Na základě výsledku experimentálního výsevu patřila střední a starších sukcesní stádia k méně příznivým stanovištím pro přežívání semenáčků dřevin. U dřevin se semeny sloužícími jako potrava pro zvířata nedošlo na těchto plochách ani k jejich vyklíčení, zřejmě z důvodu herbivorie (Prošková 2017). Další snížení počtu přeživších semenáčků mohl způsobit i výrazný okus herbivory, který semenáčky oslabil a vedl k jejich uhynutí (Lichter 2000, Laborde et al 2013). Dalling & Hubbell (2002) uvádějí, jako možné příčiny úhynu semenáčků dřevin v zapojenějším porostu jejich sešlap spárkatou zvěří a také vytrhávání savci. Zapojenější porost totiž nabízí drobným savcům větší množství úkrytů před predátory. Důvodem nízkého počtu semenáčků v zapojeném porostu středních a starších sukcesních stádií může být také nízká dostupnost světla (Niinemets & Valladares 2006, Dyderski & Jagodziński 2018).

Naopak studie Bastla et al. (1997), zaměřená na nepůvodní dřeviny, vyhodnotila střední stádia sukcese (kolem 10. roku) jako nejvhodnější stanoviště pro přežívání semenáčků dřevin. Podobně Prach & Pyšek (1994) udávají jako optimální plochy pro přežívání pozdně sukcesních dřevin stádia ponechaná 10 – 15 let spontánní sukcesí, která jsou spojována se stálejšími podmínkami prostředí, jako např. menšími výkyvy teplot

a půdní vlhkosti, v zapojeném vegetačním krytu a vyšší vrstvou organické hmoty na půdním povrchu (Lichter 2000).

Po prvním roce klesl výrazně počet semenáčků pouze u nepůvodního akátu a pozdně sukcesního smrku. U smrku se počet semenáčků snížil i po třetím roce zkoumání. U akátu nemohl být tento trend posouzen, protože nepůvodní druhy musely být z ploch odstraněny na základě podmínek stanovených SCHKO Třeboňsko. Studie zaměřená na přežívání semenáčků jak původních, tak i nepůvodních dřevin v temperátním lese však ukazuje, že po prvním roce přežívaly lépe semenáčky nepůvodních dřevin (Dyderski & Jagodziński 2019). Pro přežití semenáčků je kritický první rok po vyklíčení. Pokud početnost neklesne, další roky již nedochází k výraznému uhynutí semenáčků (Baraloto et al. 2005), což se shoduje s výsledky této práce.

Počet přeživších semenáčků akátu po jednom roce výrazně klesl, což se shoduje i se studií Dyderskiho & Jagodzińskiho (2019). Je to však překvapující vzhledem k vysoké schopnosti šíření tohoto druhu (Cierjacks et al. 2013, Vítková et al. 2017). Dyderski & Jagodziński (2018) na studovaných plochách zaznamenali u téměř poloviny jedinců vznik z kořenových výmladků. To naznačuje, že vegetativní rozmnožování hraje u tohoto druhu pravděpodobně důležitější roli než přežívání většího množství semenáčků, a to jak v lesních porostech, tak v otevřenějším porostu (Cierjacks et al. 2013, Vítková 2014).

K nápadnému snížení počtu přeživších semenáčků smrku po prvním a třetím roce mohlo dojít se zvyšující se konkurencí ostatních nízkých rostlin během postupného zarůstání mladých stádií. To může vést k vysoké úmrtnosti mladých generací smrku až do stáří 4 – 5 let od vyklíčení (Vacek & Podrázský 2003, Jonášová & Prach 2004). Výrazné snížení počtu semenáčků může být způsobeno také poškozením semenáčků zvěří, případně jejich úhynem vlivem mrazu (Vacek & Podrázský 2003).

U buku a dubu letního nedošlo k výraznému úhynu semenáčků v mladých stádiích po prvním ani po třetím roce, podobně jako ve studii Frouze et al. (2015). Ve středních a starších stádiích sukcese přežilo jen minimální množství semenáčků, které neumožnilo provedení analýz. Ke stejným výsledkům dospěli i Harmer et al. (2005), kteří zaznamenali, až 50 % pokles počtu přeživších semenáčků dubu i buku, a to každoročně

po dobu pěti let. Podobné výsledky uvádí i Kelly (2002) pro semenáčky dubu zimního (*Quercus petraea*).

Počet semenáčků nepůvodního modřínu výrazně neklesl v iniciálních stádiích po roce pozorování. Úspěšnost přežití semenáčků závisí především na dostupnosti světla (Chen & Klinka 1998), která je v mladých stádiích zajištěna.

Početnost semenáčků nepůvodního druhu dubu červeného se po prvním roce pozorování v iniciálních stádiích sukcese výrazně nesnížila. To je ve shodě se studií Myczka et al. (2014), kteří pozorovali snížení počtu semenáčků až od druhého roku po vyklíčení. V této práci však nemohl být víceletý trend posouzen, protože nepůvodní druhy musely být z ploch odstraněny. Schopnost semenáčků velmi dobře přežívat po dobu jednoho roku může být dána velkým obsahem uhlohydrátů obsažených v semenech, které pravděpodobně umožňují první rok přežívání semenáčků i ve velmi nevhodných podmínkách, jako je nízká dostupnost světla (pod 2 %) či velmi malé množství živin v půdě (Ziegenhagen & Kausch 1995). Ve středních a starších stádiích sukcese by měli mít semenáčky také větší šanci na přežití kvůli silnější vrstvě mechových polštářů, které udržují vyšší vlhkost a chrání mladé semenáčky před dopady nepříznivých abiotických podmínek (Sander 1990, García et al. 2002, García & Houle 2005, Briggs et al. 2009, Zwolak & Crone 2012). Herbivorie v zapojeném porostu je však také značná a má výrazně negativní vliv na přežívání mladých semenáčků (Curran & Webb 2000, Kolmann 2000, Rey et al. 2002). Z výsledků této práce vyplývá, že na těchto plochách převládá negativní biotický tlak nad pozitivním vlivem stanovištních podmínek. Také jiné studie uvádějí, že pro roční semenáčky je výraznějším limitujícím faktorem okus než stanovištní podmínky (Kolb et al. 1990, Crow 1992, Ashton & Larson 1996, Walters & Reich 1996).

## 5.2 Invazní potenciál druhu *Quercus rubra*

Na těžbou narušených stanovištích nebyl pozorován výrazný rozdíl v počtu odečtených semenáčků dubu červeného v porovnání s jejich počtem v zapojeném lesním porostu. To odpovídá i výsledkům z první části této diplomové práce, ve které autorka uvádí, že počet uchycených a přeživších semenáčků se na písčově a na lesnický rekultivovaných plochách s výsadbou borovice nelišil (Obr.). Vysoká úspěšnost uchycení semenáčků dubu červeného na těžbou narušených místech (Kočár et al. 1997, Dvořáková

2011) stejně jako v zapojeném porostu s borovicí lesní byla doložena v několika studiích (Jagodziński et al. 2018, Woziwoda et al. 2018), však zatím neporovnávala počty uchycených semenáčků a šíření od mateřského porostu v těchto dvou typech stanovišť.

V homogenním porostu tvořeném borovicí lesní se počty semenáčků dubu červeného výrazně snížily se vzdáleností od mateřského stromu. Tento závěr se shoduje s jinými studiemi, které také zaznamenaly pokles počtu semenáčků ve směru od zdrojového stromu a také s klesající dostupností světla (Riepšas & Straigytė 2008, Drda 2009, Straigytė & Žalkauskas 2012, Major et al. 2013, Jagodziński et al. 2017, Dyderski & Jagodziński 2018, Woziwoda et al. 2018). Rozptyl těžkých semen a následné uchycení semenáčků dubu červeného závisí především na gravitaci a odnosu semen zvířaty (Kollmann & Schill 1996, Straigytė & Žalkauskas 2012). V zapojeném porostu zprostředkovávají transport semen převážně menší hlodavci, kteří přenášejí semena jen několik jednotek až desítek metrů od mateřského stromu (Kiviniemi & Telenius 1998). Žaludy jsou většinou nahromaděny v daleko větším počtu, než je nutné pro přežití hlodavce, proto většina z nich vyklíčí v semenáček (Steele et al. 2004). Ke zvýšení rozptylu semen může docházet pouze omezeně, a to postupným vzájemným odcizováním zásob žaludů jednotlivými jedinci hlodavců a jejich přenášením dále od mateřského porostu (Waite & Reeve 1992, Perea et al 2011, Wang et al. 2014, Lichti et al. 2017). Hlodavci většinou semena ukrývají na místa, kde je nízké riziko herbivorie, což s příznivými stanovištními podmínkami zvyšuje pravděpodobnost vyklíčení a přežívání semenáčků (Bossema 1979). Dle Riepšase & Straigytého (2008) však také záleží na množství živin v půdě. Na vlhčích a živinami dostatečně bohatých místech se semena šíří jen na malé vzdálenosti (do 10 m). Podobných vzdáleností však dosahují semena i v sušších a živinami chudších porostech borovice (Woziwoda et al 2018). Tento závěr souhlasí se zjištěnou vzdáleností od mateřského stromu (6 m) v lesním porostu, v níž se nacházelo nejvíce semenáčků (Obr. 5B) Podobně malé vzdálenosti s nejvyšším počtem semenáčků dubu červeného v lesním porostu byly naměřeny i v dalších studiích, a to 12,5 m (Drda 2009) a také do 15 m od mateřských stromů (Sork 1984, Woziwoda et al. 2018).

Počty semenáčků dubu červeného výrazně neklesly se zvyšující se vzdáleností od mateřského stromu v heterogenním území narušeném těžbou šterkopísku. Na plochách narušených těžbou dochází k velkému množství disturbancí náhodně rozptýlených po

celé ploše písčiny, které vytvářejí vhodné podmínky pro klíčení semen (Hobbs & Huenneke 1992). V otevřenějším prostoru dochází k rozptýlení semen pomocí menších savců, ale také sojek, které mohou šířit semena do vzdálenosti v řádu stovek až tisíců metrů od mateřského stromu (Riepsas et al. 2002). Ptáci zřejmě navíc využívají krajinu náhodným způsobem, což přispívá k nahodilému ukládání semen v prostoru (Rodríguez-Pieréz et al. 2012, Pesendorfer et al. 2016). Stejně jako menší savci se však sojky snaží ukládat semena tak, aby byla chráněna před ostatními herbivory, což umožňuje semenům lépe vyklíčit (Bossema 1979, Moran – Lopez et al. 2015, Steele et al. 2014, Wang & Corlett 2017). Riepsas et al. (2002) uvádí, že se semena dubu červeného mohou dostat do vzdálenosti 500 – 1 500 m od mateřského stromu. Na narušených plochách je dle Drdy (2009) nejvhodnější vzdálenost od mateřského stromu pro semenáčky 2,5 m. Vzdálenost stanovená v této studii přesáhla tuto hodnotu jen o několik metrů (4 m) (Obr. 5A).

### 5.3 Faktory ovlivňující uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích

Z výsledků této práce vyplývá, že se nepůvodní druhy uplatňují spíše v antropogenně silně pozměněných nížinách, pro které jsou charakteristické vyšší teploty a vysoká hustota liniových dopravních prvků. Dopravní koridory usnadňují nepůvodním druhům kolonizaci nových stanovišť (Vilà & Ibáñez 2011, Lososová et al. 2012). Naopak v chladnějších a vlhčích oblastech s vyšší nadmořskou výškou, kde je antropogenní tlak nižší a převažuje lesní krajina, jsou nepůvodní druhy zastoupeny jen málo a dominují původní druhy. V souladu s výsledky této diplomové práce jsou také závěry studie Chytrého & Pyška (2009), kteří potvrdili, že původní druhy jsou ve vyšších polohách zastoupeny ve větší míře než nepůvodní druhy. Oblasti ve vyšších polohách jsou izolovanější, vzdálenost od osídlení i dopravních koridorů je větší, a proto i kolonizace nepůvodními druhy je nižší (Pauchard & Alaback 2004, Becker et al. 2005).

Naopak nepůvodní druhy často nacházejí optimální podmínky v teplejších nížinách, kde také úspěšněji kolonizují nejrůznější stanoviště (Pyšek et al. 2012). K podobným výsledkům dospěli také další autoři např. Hobbs (2000) a Pauchard & Alaback (2002). Se zvyšující se hustotou silnic a železnic se zvyšuje také rozmanitost

nepůvodních druhů v okolí (Tyser & Worley 1992, Parendes & Jones 2000, Gelbard & Belnap 2003).

S nadmořskou výškou je obecně negativně korelována průměrná roční teplota (Tranguillini 1979, Körner 1999, Rupp et al. 2001), která byla v této diplomové zaznamenána jako druhý nejvýznamnější činitel ovlivňující rostlinné druhy na antropogenních stanovištích. Podobné výsledky doložila také Lososová et al. (2012) pro městské prostředí. Dle Ibáñezové et al. (2009) jsou pro úspěšné přežívání a růst zejména nepůvodních dřevin podstatnější průměrné teploty v nejteplejším měsíci v roce než průměrné roční teploty. Pyšek (1993) dokonce tvrdí, že průměrné roční teploty mají zanedbatelný vliv na růst rostlin.

V souladu s touto diplomovou prací je i několik studií, které tvrdí, že s rostoucí rozlohou urbánních ploch se zvyšuje i počet nepůvodních druhů v okolní krajině (Tyser & Worley 1992, Hobbs 2000, Parendes & Jones 2000, Borgmann & Rodewald 2005, Bartuszevige et al. 2006, Maheu – Giroux & de Blois 2007). Ibáñez et al. (2009) upřesňují, že je třeba rozlišovat antropogenní plochy s rozvolněnou zástavbou, např. zahrádkářské kolonie či výsadbu městské zeleně, které umožňují snadné šíření diaspor nepůvodních druhů do volné krajiny (Cilliers et al. 2008, Sullivan et al. 2009, Čeplová et al. 2017) a hustě zastavěné oblasti, jako např. centra měst, která představují nižší riziko (Vidra & Shear 2008, Westermann et al. 2011).

Výsledky této diplomové práce ukazují, že výskyt orné půdy v okolí sledovaných ploch má výrazný pozitivní vliv na uplatnění nepůvodních druhů na antropogenních stanovištích. To je v souladu se studií Herbena et al. 2016, která uvádí ornou půdu a sešlapávaná místa jako nejrizikovější stanoviště k šíření nepůvodních druhů do okolí. Ostatní typy zemědělských ploch (vinice, ovocné sady, pastviny a různorodé zemědělské plochy) neměli vliv na uplatnění dřevin. Řada studií tvrdí (např. Tyser & Worley 1992, Hobbs 2000, Parendes & Jones 2002, Bartuszevige et al. 2006, Ohlemüller et al. 2006), že zemědělské plochy jsou výrazným zdrojem diaspor nepůvodních druhů, které se následně velmi dobře šíří do okolí. Tyto studie však zemědělskou plochu dále nedělily na jednotlivé typy. Naopak Honnay et al. (2003) tvrdí, že zemědělská krajina je málo

rozmanitá, a proto se zde uplatňuje jen omezené množství rostlin, které se mohou šířit do okolí.

Výsledky této práce se shodují s obecným tvrzením, že v mladých sukcesních stádiích se uplatňují spíše byliny s některými pionýrskými dřevinami, které vytvářejí podmínky pro postupný nástup pozdně sukcesních a případně také nepůvodních dřevin, které se výrazněji prosazují až ve středních až starších stádiích sukcese (Walker & del Moral 2003). Dle Řehouňkové & Pracha (2010) tvoří dřeviny na posttěžebních lokalitách souvislý pokryv přibližně po dvaceti letech po ukončení těžby. Záleží však také na vlhkostních podmínkách stanoviště (Prach & Pyšek 1994). Většina dřevin na antropogenních místech je přizpůsobena na sušší až mezické podmínky (Kalusová et al. 2017) a extrémním stanovištím se vyhýbá (Řehouňková et al. 2018), což ukázaly také výsledky této práce.



## 6. Závěr a praktická doporučení

Z výsledků práce zaměřené na uplatnění nepůvodních a pozdně sukcesních dřevin vyplynulo několik dílčích závěrů.

Mladá sukcesní stádia s nezapojeným porostem jsou nejvhodnějšími stanovišti pro přežívání semenáčků pozdně sukcesních i nepůvodních druhů dřevin, a to bez ohledu na způsob obnovy, tedy spontánní sukcesi či lesnickou rekultivaci. Střední a starší stádia byla pro přežívání semenáčků dřevin nepříznivá pravděpodobně kvůli vyšší koncentraci živočichů, kteří narušovali mladé semenáčky okusem nebo je i vytrhávali. Po prvním roce od vyklíčení nedošlo k výraznému poklesu počtu semenáčků s výjimkou smrku ztepilého a trnovníku akátu. Pro další část práce zaměřené na uplatnění semenáčků nepůvodních druhů byl vybrán dub červený, z důvodu největšího počtu přeživších semenáčků.

Celkový počet semenáčků dubu červeného se nelišil v různých typech prostředí, tedy v písčově tvořené různými sukcesními stádii a v homogenním porostu borovice. V heterogenním porostu uvnitř písčovny výrazně neklesly počty semenáčků dubu červeného se zvyšující se vzdáleností od mateřského stromu na rozdíl od homogenního lesního porostu, kde počet semenáčků průkazně poklesl s rostoucí vzdáleností od mateřského porostu dubu červeného. Rozdílné rozložení semenáčků v prostoru zřejmě souvisí s množstvím vhodných mikrostanovišť, ve kterých se semenáčky mohou zachytit a vyklíčit a pravděpodobně i se zvířaty šířící semena dřevin využívající tato dvě prostředí odlišným způsobem.

Z výsledků této práce také vyplývá, že nepůvodní druhy upřednostňují teplejší a sušší nížiny s vyšším zastoupením urbánních ploch včetně různých dopravních koridorů, která slouží jako zdroj jejich diaspor a usnadňují jejich šíření do volné krajiny. Naopak původní dřeviny jsou vázány na vyšší, chladnější a vlhčí oblasti s výrazným podílem lesní a menším zastoupením antropogenní krajiny. Z hlediska stanovištních podmínek se většina původních i nepůvodních dřevin uplatňuje ve středních až starších stádiích sukcese, a to převážně na sušších až mezických stanovištích. Naopak řada bylinných druhů upřednostňuje spíše mladší sukcesní stádia, kde se nemusí vyrovnávat s příliš velkým konkurenčním tlakem.

Z hlediska ochrany krajiny jsou důležité poznatky především o uplatnění nepůvodních, zejména invazních druhů (trnovník akát, dub červený). Z výsledků vyplývá, že oba druhy velmi dobře kolonizují především mladá stádia sukcese, bez ohledu na způsob obnovy (ponechání spontánnímu vývoji vs lesnické rekultivaci). Zdá se tedy, že pouhá výsadba homogenního porostu nezabrání těmto druhům v šíření se na narušené plochy. Velká část vyklíčených semenáčků trnovníku akátu po prvním roce odumírá, a to na obou typech stanovišť. Existuje však vysoká pravděpodobnost vegetativního rozmnožování kořenovými výmladky u přeživších semenáčků. Bylo by také vhodné odstranit mateřské stromy v okolí, a to ideálně do vzdálenosti 100 m od okraje těžebny, jak uvádějí Řehouňková & Prach 2008. Počet semenáčků dubu červeného výrazně neklesl po prvním roce, proto nelze očekávat samovolný úhyn semenáčů. Doporučila bych proto jejich včasné odstranění z těžebny a zejména pak eliminaci plodných stromů v blízkém okolí nejlépe do vzdálenosti 50 m od okraje těžebny.

Z výsledků není zcela jednoznačné, zda kvůli zabránění šíření nepůvodních druhů dřevin upřednostnit obnovu technickou rekultivací či spontánní sukcesí. Mnoho studií však dokládá zvýšenou diverzitu v místech ponechaných spontánní sukcesí, včetně nálezů řady ohrožených rostlin a živočichů (Tschardt et al. 2011, Doležalová et al. 2012, Tropek & Řehounek 2012, Heneberg et al. 2013, Šebelíková et al. 2016, Řehouňková et al. 2016, Řehouňková et al. 2020). Proto bych se přiklonila na zatím nerekulitovaných místech k obnově řízenou sukcesí, v rámci níž by se odstranily nepůvodní druhy dřevin jak v těžebně, tak v jejím blízkém okolí. Poté bych ponechala vývoj spontánní sukcesí a občas kontrolovala, zda nedochází k šíření nepůvodních dřevin do těžeben.

## 7. Použitá literatura

Agentura ochrany přírody a krajiny (2018): Naučná stezka Veselské pískovny. Dostupné z: <http://trebonsko.ochranaprirody.cz/informace-pro-navstevniky/naucne-stezky/naucna-stezka-veselske-piskovny/> (20. 4. 2018).

Albrecht J. (ed.) (2003): Třeboňsko, Českobudějovicko. Chráněné území ČR, svazek VIII., AOPK ČR a Ekocentrum Brno. Praha.

Asaeda T., Gomes P.I.A., Sakamoto K. & Rashid M.H. (2011): Tree colonization trends on a sediment bar after a major flood. *River Research and Applications* 27: 976-984.

Ashton M.S. & Larson B.C. (1996): Germination and seedling growth of *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed deciduous forest of southern New England, USA. *Forest Ecology and Management* 80: 81–94.

Baraloto C., Goldberg D.E. & Bonal D. (2005): Performance trade-offs among tropical tree seedlings in contrasting micro-habitats. *Ecology* 86: 2461–2472.

Bartuszevige A.M., Gorchoy D.L. & Raab L. (2006): The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography* 29: 213–222.

Bassuk N., Curtis D.F., Marranca B. & Neal B. (eds.) (2003): Recommended Urban Trees: Site Assessment and Tree Selection for Stress Tolerance. Urban Horticulture Institute, Ithaca, NY.

Bastl M., Kočár P., Prach K. & Pyšek P. (1997): The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man-made sites: an experimental approach. In: Brock J. H., Wade M., Pyšek P., Green D. (eds.) (1997): *Plant invasions: Studies from North America and Europe*. Backhuys Publishers. Leiden 191–201.

Bazzaz F.A. (1979): Physiological ecology of plant succession. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 10: 351–371.

Becker T., Dietz H., Billeter R., Bush M.B., Buschmann H. & Edwards P.J. (2005): Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7:173–183

- Borgmann K.L. & Rodewald A.D. (2005): Forest restoration in urbanizing landscapes: interactions between land-uses and exotic shrubs. *Restoration Ecology* 13: 334–340.
- Bossema I. (1979): Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1–117.
- Briggs J.S., Vander Wall S.B. & Jenkins S.H. (2009): Forest rodents provide directed dispersal of Jeffrey pine seeds. *Ecology* 90: 675–687.
- Brunzel S., Fischer S.F., Schneider J., Jetzkowitz J. & Brandl R. (2009): Neo-and archaeophytes respond more strongly than natives to socio-economic mobility and disturbance patterns along an urban–rural gradient. *Journal of Biogeography* 36: 835–844.
- Bubák D. (2007): Dokumentace: Hornická činnost v dobývacím prostoru Stráž nad Nežárkou. GET s.r.o. Praha.
- Bulř P. (1988): Vegetační doprovody silnic. Praha. *Novinář* 198.
- Burton R.M. (1983): *Flora of the London Area*. London Natural History Society, London.
- Calla (2018): Lokalita „Cep – pískovna LČR“. Dostupné z: <https://calla.cz/piskovny/lokalita.php?id=49> (10. 2. 2018).
- Calla (2018a): Lokalita „Plavsko“. Dostupné z: <http://www.calla.cz/piskovny/lokalita.php?id=53> (20. 4. 2018).
- Calla (2018b): Lokalita „Veselské pískovny“. Dostupné z: <https://calla.cz/piskovny/lokalita.php?id=65> (20. 4. 2018).
- Cavers P.B. & Harper J.L. (1967): Studies in the dynamics of plant populations. I. The fate of seed transplants into various habitats. *Journal of Ecology* 55: 59–71.
- Celesti-Grapow L., Pyšek P., Jarošík V. & Blasi C. (2006): Determinants of native and alien species richness in the urban flora of Rome. *Diversity and Distributions* 12: 490–501.
- Cierjacks A., Kowarik I., Joshi J., Hempel S., Ristow M., von der Lippe M. & Weber E. (2013): Biological Flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia*. *Journal of Ecology*. 101: 1623–1640.

- Cilliers S.S., Williams N.S.G. & Barnard F.J. (2008): Patterns of exotic plant invasions in fragmented urban, and rural grasslands across continents. *Landscape Ecology* 23: 1243–1256.
- Colautti R. I., Grigorovich I. A. MacIsaac H. J. (2006): Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological invasions* 8: 1023–1037.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1310.
- Crawley M.J. (1987): *What makes a community invisable? Colonization, Succession and Stability* Blackwell Scientific, Oxford. 429–454.
- Crow T.R. (1992): Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia* 91: 192–200.
- Curran L. & Webb C. O. (2000): Experimental tests of the spatiotemporal scale of seed predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* 70: 129-148.
- Čeplová N., Lososová Z. & Kalusová V. (2017): Urban ornamental trees: a source of current invaders; a case study from a European City. *Urban Ecosystems* 20: 1135-1140.
- Český báňský úřad (2018): Přehled dobývacích prostorů. Dostupné z: <http://www.cbusbs.cz/index.php/menu-types.html> (6. 2. 2018).
- Český úřad zeměměřický a katastrální (2018): Státní správa zeměměřičství a katastru, k.ú.: 707007 - Novosedly nad Nežárkou – podrobné informace. Dostupné z: [http://www.cuzk.cz/Dokument.aspx?AKCE=META:SESTAVA:MDR002\\_XSLT:WEB\\_CUZZK\\_ID:707007](http://www.cuzk.cz/Dokument.aspx?AKCE=META:SESTAVA:MDR002_XSLT:WEB_CUZZK_ID:707007) (20. 4. 2018).
- Dalling W. & Hubbell S. P. (2002): Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557–568.
- Danihelka J., Chrtěk J. Jr. & Kaplan Z. (2012): Checklist of vascular plants of the Czech Republic. *Preslia* 84: 647–811.

- Davis M. A., Grime P. J. & Thompson K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.
- Doležalová J., Vojar J., Smolová D., Solský M. & Kopecký O. (2012): Technical reclamation and spontaneous succession produce different water habitats: a case study from Czech post-mining sites. *Ecological Engineering* 43: 5–12.
- Drda V. (2009): Šíření invazního druhu *Quercus rubra* L. na Třeboňsku a Českobudějovicku. Ms. Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Dvořáková H. (2011): Vliv okolní vegetace na průběh sukcese na kladenských haldách. Mgr. práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. České Budějovice.
- Dyderski M. K. & Jagodziński A. M. (2019): Seedling survival of *Prunus serotina* Ehrh., *Quercus rubra* L. and *Robinia pseudoacacia* L. in temperate forests of Western Poland. *Forest Ecology and Management*, 450, 117498.
- Dyderski M.K. & Jagodziński A.M. (2018): Drivers of invasive tree and shrub natural regeneration in temperate forests. *Biology Invasions*. <http://dx.doi.org/10.1007/s105018-1706-3>.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. & Paulißen D. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- Fine P.V.A. (2002): The invasibility of tropical forests by exotic plants. *Journal of Tropical Ecology* 18: 687-705
- Frouz J., Prach K., Pižl V., Háněl L., Starý J., Tajovský K., Materna J., Balík V., Kalčík J. & Řehouňková K. (2008): Interactions between soil development, vegetation and soil fauna during spontaneous succession in post mining sites. *European journal of soil biology* 44: 109–121.
- Frouz J., Vobořilová V., Janoušová I., Kadochová Š. & Matějčík L. (2015): Spontaneous establishment of late successional tree species English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) at reclaimed alder plantation and unreclaimed post mining sites. *Ecological Engineering* 77: 1–8.

- García D. & Houle G. (2005): Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): what matters most, abiotic or biotic factors? *Ecoscience* 12: 223–235.
- García D., Bañuelos M.-J. & Houle, G. (2002): Differential effects of acorn burial and litter cover on *Quercus rubra* recruitment at the limit of its range in eastern North America. *Canadian Journal of Botany* 80: 1115-1120.
- Gelbard J.L. & Belnap J. (2003): Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology* 17: 420–432.
- Gilbert O. (ed.) (2012): *The ecology of urban habitats*. Springer Science & Business Media, New York NY.
- Glenn-Lewin D. C., Veblen T. T. & Peet R. K. (eds.) (1992): *Plant succession: theory and prediction*. Population and community biology series. Chapman and Hall. London.
- Godefroid S. & Koedam N. (2007): Urban plant species patterns are highly driven by density and function of built-up areas. *Landscape Ecology* 22: 1227-1239.
- Gremlica T., Cílek V., Vrabec V., Zavadil V. & Lepšová A. (2011): Využívání přirozené a usměrňované ekologické sukcese při rekultivacích území dotčených těžbou nerostných surovin. Ústav pro ekopolitiku s.r.o., Praha.
- Gutte P., Klotz S., Lahr C. & Trefflich A. (1987): *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Eine vergleichend pflanzengeographische Studie. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 22: 241–262
- Hansen M.J. & Clevengerb A.P. (2005): The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation* 2: 249-259.
- Harmer R., Boswell R. & Robertson M. (2005): Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *Forestry* 78: 21-32.
- Hátle M. (2008): *Zásady sanace a rekultivace těžeben šterkopísku z hlediska ochrany přírody na území CHKO Třeboňsko (příloha Plánu péče CHKO Třeboňsko na roky 2008–2017)*. AOPK ČR – Správa CHKO Třeboňsko, Třeboň.

- Hecker U. (2013): Určování podle 3 znaků: Stromy a keře (4. vydání), REBO productions, Praha.
- Hejda M., Chytrý M., & Pyšek P. (2018): Biotopy jako zdroje i příjemci nepůvodních druhů rostlin. *Živa* 5: 218 – 220.
- Hejný S. & Slavík B. (eds.) (1990): Květena České republiky 2. Academia. Praha.
- Heneberg P., Bogusch P. & Řehounek J. (2013): Sandpits provide critical refuge for bees and wasps (Hymenoptera: Apocrita). *Journal of insect conservation*. 17: 473–490.
- Herben T., Chytrý M. & Klimešová J. (2016): A quest for species-level indicator values for disturbance. *Journal of Vegetation Science* 27: 628-636.
- Hobbs R. J. (ed.) (2000): Land use changes and invasions. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington.
- Hobbs, R. J. & Huenneke, L. F. (1992): Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- Hodačová D. & Prach K. (2003): Spoil heaps from brown coal mining: technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restoration ecology* 11: 385–391.
- Honnay O., Piessens K., Van Landuyt W., Hermy M. & Gulinck H. (2003): Satellite based land use and landscape complexity indices as predictors for regional plant species diversity. *Landscape and urban planning* 63: 241-250.
- Charouzek J. (2007): Hodnocení projektu zeleného mostu 2007, Halámky. Dostupné z: <http://tezebni-unie.cz/index.php/akce-tu/zeleny-most/zeleny-most-2007-hodnoceni> (18. 7. 2016).
- Charouzek J. (2012): Souhrnný plán sanace a rekultivace výhradního ložiska živcových a stavebních písků Halámky (B3 142300) v dobývacím prostoru Krabonoš (600324). GET s.r.o., Praha.
- Chen H. Y. & Klinka, K. (1998): Survival, growth, and allometry of planted *Larix occidentalis* seedlings in relation to light availability. *Forest Ecology and Management* 106: 169-179.



Chocholoušková Z. & Pyšek P. (2003): Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 198: 366-376.

Chytrý M. & Pyšek P. (2009): Kam se šíří zavlečené rostliny?: 3. Obecné příčiny invazibility společenstev. *Živa* 3: 110 – 112.

Chytrý M., Pyšek P., Tichý L., Knollová I. & Danihelka J. 2005: Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. *Preslia* 77: 339–354.

Ibáñez I., Silander Jr. J.A., Wilson A.M., LaFleur N., Tanaka N. & Tsuyama I. (2009): Multivariate forecasts of potential distributions of invasive plant species. *Ecological applications* 19: 359-375.

Jagodziński A.M., Dyderski M.K., Horodecki P. & Rawlik K. (2018): Limited dispersal prevents *Quercus rubra* invasion in a 14-species common garden experiment. *Diversity and Distributions* 24: 403–414.

Jonášová M. & Prach K. (2004): Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23: 15-27.

Jongepierová I. & Poková H. (2006): Obnova travních porostů regionální směsí; metodická příručka pro ochranu přírody a zemědělskou praxi. ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou.

Kalusová V. (2015): Alien plant invasions in habitats: intercontinental comparisons. Disert. práce. Masarykova univerzita v Brně.

Kalusová V., Čeplová N., & Lososová Z. (2017): Which traits influence the frequency of plant species occurrence in urban habitat types? *Urban ecosystems* 20: 65-75.

Kalusová V., Chytrý M., Peet R.K. & Wentworth T.R. (2014): Alien species pool influences the level of habitat invasion in intercontinental exchange of alien species. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1366–1375.

Kelly D.L. (2002): The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: a 25-year experimental study. *Forest Ecology and Management* 166: 207 –226.

- Kender J. (2000): Teoretické a praktické aspekty ekologie krajiny. MŽP ČR, Praha.
- Khuroo A.A., Weber E., Malik A.H., Reshi Z.A., & Dar G.H. (2011): Altitudinal distribution patterns of the native and alien woody flora in Kashmir Himalaya, India. *Environmental research* 111: 967-977.
- Kiviniemi K. & Telenius A. (1998): Experiments on adhesive dispersal by wood mouse: seed shadows and dispersal distances of 13 plant species from cultivated areas in southern Sweden. *Ecography* 21: 108–116.
- Klotz S. & Kühn I. (2002): Indikatoren des anthropogenen Einflusses auf die Vegetation. In: Klotz S., Kühn I. & Durka W. *BIOLFLOR: Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland*. Schriftenr. Vegetationsk. 38: 241–246.
- Kočár P., Bastl M. & Prach K. (1997): Invaze neofytů do různě starých sukcesních stádií: experimentální přístup. In: Pyšek P. & Prach K. (1997): *Invazní rostliny v české flóře*. Zprávy České botanické společnosti. Praha. Materiály 14: 125–130.
- Kolb T. E., Steiner K.C., McCormick L.H. & Bowersox T.W. (1990): Growth response of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management* 38: 65-78.
- Kollmann J. & Schill H. P. (1996): Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193–205.
- Kollmann J. (2000): Dispersal of fleshy-fruited species: A matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 29-51.
- Körner, C. (1999): *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kowarik I. & Böcker R. (1984): Zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Einbürgerung des Götterbaumes (*Ailanthus altissima* [Mili.] Swingle) in Mitteleuropa. *Tuexenia* 4: 9-29.

- Kowarik I. (2011): Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environmental pollution*, 159: 1974-1983.
- Kowarik I., Lippe M., & Cierjacks A. (2013): Prevalence of alien versus native species of woody plants in Berlin differs between habitats and at different scales. *Preslia*, 85(2), 113-132.
- Kowarik I., Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (1995): Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M., Wade M. (eds.): *Plant invasions: general aspects and special problems*, p. 15–38.
- Laborde J., Thompson K. & Adler P. (2013): Colonization of limestone grasslands by woody plants: the role of seed limitation and herbivory by vertebrates. *Journal of Vegetation Science* 24: 307–319.
- Laštůvka Z. (1986): *Koakce a kompetice vyšších rostlin*. Academia. Praha
- Lenzin H., Kohl J., Muehlethaler R., Odiet M., Baumann N. & Nagel, P. (2001): Verbreitung, Abundanz und Standorte ausgewählter Neophyten in der Stadt Basel (Schweiz). *Bauhinia* 15: 39–56.
- Lepš J. & Šmilauer P. 2016. *Biostatistika*. Episteme, nakladatelství JČU. České Budějovice.
- Lichter J. (2000): Colonization constraints during primary succession on coastal Lake Michigan sand dunes. *Journal of ecology* 88: 825–839.
- Lichti N.I., Steele M.A. & Swihart R.K. (2017): Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biological Reviews* 92: 474–504.
- Lipský Z. (2006): Transformation of the Kopistská Dump to Regional Biocentre, *Životné prostredie* 40: 200-205.
- Lockwood J.L., Cassey P. & Blackburn T. (2005): The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223–228.

- Lonsdale M. (1999): Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80: 1522–1536.
- Lorimer C.G., Chapman J.W. & Lambert W D. (1994): Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of ecology* 227-237.
- Lorenzo P., Gonzalez L. & Reigosa M. (2010): The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Annals of Forest Science* 67: 101–112.
- Lososová Z. (2018): Diverzita rostlinných společenstev evropských míst. *Zprávy České Botanické Společnosti*. 53: 207–216.
- Lososová Z., Horsák M., Chytrý M., Čejka, T., Danihelka J., Fajmon K., Hájek O., Juříčková L., Kintrová K., Láníková D., Otýpková Z., Řehořek V. & Tichý L. (2011): Diversity of Central European urban biota: effects of human-made habitat types on plants and land snails. *Journal of Biogeography* 38: 1152-1163
- Lososová Z., Chytrý M., Tichý L., Danihelka J., Fajmon K., Hájek O., Kintrová K., Kühn I., Láníková D., Otýpková Z. & Řehořek V. (2012): Native and alien floras in urban habitats: a comparison across 32 cities of central Europe. *Global Ecology and Biogeography* 21: 545-555.
- Maeglin R.R., & Ohmann L.F. (1973): Boxelder (*Acer negundo*): a review and commentary. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 357-363.
- Maheu-Giroux M. & de Blois S. (2007): Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology* 22: 285–301.
- Machová I., Kubát K., Česká J. & Synek, V. (2009): Vyhodnocení výskytu cévnatých rostlin z agrárních valů a teras z úpatí vrchu Oblíku v Českém středohoří. *Příroda* 28: 185-202.
- Machová I., Kubát K., Elznicová J., Riezner J. & Kovář, P. (2011): Význam agrárních valů v krajině a možnosti jejich využití při hospodaření. *UJEP Ústí nad Labem*.

- Major K.C., Nosko P., Kuehne C., Campbell D. & Bauhus J. (2013): Regeneration dynamics of non-native northern red oak (*Quercus rubra* L.) populations as influenced by environmental factors: a case study in managed hardwood forests of southwestern Germany. *Forest ecology and management* 291: 144–153.
- Marozas V., Cekstere G., Laivins M. & Straigyte L. (2015): Comparison of neophyte communities of *Robinia pseudoacacia* L. and *Acer negundo* L. in the eastern Baltic Sea region cities of Riga and Kaunas. *Urban Forestry & Urban Greening* 14: 826-834.
- Martin P.H. & Marks P.L. (2006): Intact forests provide only weak resistance to a shade-tolerant invasive Norway maple (*Acer platanoides* L.). *Journal of ecology* 94: 1070-1079.
- Maskell L.C., Bullock J.M., Smart S.M., Thompson K. & Hulme P.E. (2006): The distribution and habitat associations of non-native plant species in urban riparian habitats. *Journal of Vegetation Science*: 17: 499–508.
- Matějček T. (2009): Rozšíření invazních neofytů v břehové vegetaci vodních toků. Disert. práce. Univerzita Karlova Praha
- McDonald R.I., Motzkin G. & Foster D.R. (2008): Assessing the influence of historical factors, contemporary processes and environmental conditions on the distribution of invasive species. *Journal of Torrey Botanical Society* 135: 260–271.
- Mędrzycki P. & Pabjanek P. (2001): Linking land use and invading species features: a case study of *Acer negundo* in Białowieża village (NE Poland). In: Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L., & Wade M. (eds.): *Plant invasions: species ecology and ecosystem management*, p. 123-132.
- Medvecká J., Jarolímek I., Senko D. & Svitok M. (2014): Fifty years of plant invasion dynamics in Slovakia along 2,500 m altitudinal gradient. *Biological Invasions* 16: 1627–1638.
- Mihulka S. (1998): The effect of altitude on the pattern of plant invasions: a field test. *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*: 313-320.

- Miyawaki S. & Washitani I. (2004): Invasive alien species in riparian areas of Japan: the contribution of agricultural weeds, revegetation species and aquacultural species. *Global Environmental Research* 8: 89–101.
- Mlíkovský J. & Stýblo P. (eds.) (2006): *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. Český svaz ochránců přírody*. Praha.
- Møller L.A., Skou A.M.T. & Kollmann J. (2012): Dispersal limitation at the expanding range margin of an evergreen tree in urban habitats?. *Urban forestry & urban greening* 11: 59-64.
- Moran-Lopez T., Alonso C.A. & Mario Díaz M. (2015): Landscape effects on jay foraging behavior decrease acorn dispersal services in dehesas. *Acta Oecologica* 69: 52–64.
- Morgenrotha J., Östberg J., Konijnendijk C., Nielsenc A.B., Hauerd R., Sjömanb H., Chene W. & Janssonb M. (2016): Urban tree diversity—taking stock and looking ahead. *Urban Forestry & Urban Greening* 15: 1–5.
- Müller N. & Okuda S. (1998): Invasion of alien plants in floodplains—a comparison of Europe and Japan. In: Starfinger U. (ed.): *Plant Invasions: Ecological Mechanism and Human Response*, p. 321-332.
- Myczko Ł., Dylewski Ł., Zduniak P., Sparks T.H. & Tryjanowski P. (2014): Predation and (Pedunculate Oak *Quercus robur*) and an introduced oak species (Northern Red Oak *Quercus rubra*) in Europe. *Forest Ecology and Management* 331: 35–39.
- Niinemets Ü. & Valladares F (2006): Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs* 76: 521–547.
- Nogués-Bravo D., Araújo M.B., Romdal T. & Rahbek C. (2008): Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature* 453: 216-219.
- Novák J. & Prach K. (2003): Vegetation succession in basalt quarries: pattern on a landscape scale. *Applied vegetation science* 6: 111–116.

- Ohlemüller R., Walker S., Wilson J.B. (2006): Local vs. regional factors as determinants of the invasibility of indigenous forest fragments by alien plant species. *Oikos* 112: 493–501.
- Pan E. & Bassuk N. (1986): Establishment and distribution of *Ailanthus altissima* in the urban environment. *Journal of Environmental Horticulture* 4: 1-4.
- Parendes L.A. & Jones J.A. (2000): Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H.J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* 14: 64–75.
- Pauchard A. & Alaback P. (2002): La amenaza de plantas invasoras. *Chile Forestal* 289: 13–15.
- Pauchard A., & Alaback, P.B. (2004): Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South Central Chile. *Conservation Biology* 18: 238-248.
- Perea R., San Miguel A. & Gil L. (2011). Acorn dispersal by rodents: the importance of redispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology* 12: 432–439.
- Pergl J., Sádlo J., Petrušek A. & Pyšek P. (2014): Nepůvodní druhy živočichů a rostlin v ČR: návrh seznamů druhů vyžadujících zvláštní přístup (černý a šedý seznam). Academy of Sciences of the Czech Republic, Průhonice.
- Pesendorfer M.B., Sillett T.S., Koenig W.D. & Morrison S.A. (2016): Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: a review on a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *The Condor* 118: 215–237.
- Pladias (2019): *Quercus rubra* - dub červený. Databáze české flóry a vegetace. Dostupné z: <https://pladias.cz/taxon/data/Quercus%20rubra/> (20. 8. 2019).
- Planty-Tabacchi A. M. (1997): Invasions des corridors fluviaux du Sud-Ouest par des espèces végétales exotiques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 344-345: 427-439.

Prach K. & Pyšek P. (1994): Spontaneous establishment of woody plants in central European derelict sites and their potential for reclamation. *Restoration ecology* 2: 190–197.

Prach K. (2006): Příroda pracuje zadarmo. Technická nebo přírodní rekultivace? *Vesmír* 85: 272–277.

Prach K., Řehouňková K., Lencová K., Jírová A., Konvalinková P., Mudrák O., Študent V., Vaněček Z., Tich, L., Petřík P., Šmilauer P. & Pyšek, P. 2014. Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. *Applied Vegetation Science* 17: 193–200.

Prach K., Vítovcová K., Řehouňková K. & Tichý L. 2018. Co obecného zatím vyplynulo z porovnání sukcesních sérií na antropogenních stanovištích v České republice? *Zprávy České Botanické Společnosti* 53: 321–326.

Prošková M. (2017): Uchycení vybraných pozdně sukcesních a nepůvodních druhů dřevin na lesnicky rekultivovaných a spontánních posttěžebních stanovištích. *Bak. Práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.*

Pyšek P., & Sádlo J. (2004). Zavlečené rostliny – jak je to u nás doma. *Zelení cizinci a nové krajiny. Vesmír* 83(2): 80–85.

Pyšek P., Bacher S., Chytrý M., Jarošík V., Wild J., Celesti-Grappo L., Gassó N., Kenis M., Nentwig W., Pergl J., Roques A., Sádlo J., Solarz W., Vilà M. & Hulme P. E. (2010): Contrasting patterns in the invasions of European terrestrial and freshwater habitats by alien plants, insects and vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 19: 317–331.

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

Pyšek P., Sádlo J. & Mandák B. (2002): *Catalogue of alien plants of the Czech Republic. Preslia* 74: 97–86.



- Pyšek, P. (1993): Factors affecting the diversity of flora and vegetation in central European settlements. *Vegetatio* 106: 89-100.
- Quiroz C.L., Cavieres L.A. & Pauchard A. (2011): Assessing the importance of disturbance, site conditions, and the biotic barrier for dandelion invasion in an Alpine habitat. *Biological invasions* 13: 2889-2899.
- Rambousková H. (1990): Abandoned fields in the landscape. pp. 148-151. In: Osbornová J., Kovárová M., Leps J. & Prach K. (eds.): *Succession in Abandoned Fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Rejmánek M. & Richardson D. M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 2655–1661.
- Rejmánek M., Richardson D.M. & Pyšek P. (2005): Plant invasions and invasibility of plant communities. In: van der Maarel E. (ed.): *Vegetation ecology*, p. 332–355.
- Rejmánek, M. (1989): Invasibility of plant communities. In: Drake J. A., Mooney H. A., Castri R. H., Groves R. H., Krunger F. J., Rejmánek M. & Williamson (eds.): *Biological invasions*, p. 369–388.
- Rey P. J., Garrido J.L., Alcántara J.M., Ramírez J.M., Aguilera A., García L., Manzaneda A.J. & Fernández R. (2002): Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate dispersed seeds. *Functional Ecology* 16: 773-781.
- Riepšas E., Karazija S. & Prūsaitis R. (2002): Influential factors of natural regeneration of oak stands. Informational edition of Lithuanian Agricultural and Kaunas Technological Universities: *Forest, Wood, Technologies, Standardization* 2: 3-7.
- Riepšas, E. & Straigytė L. (2008): Invasiveness and ecological effects of red oak (*Quercus rubra* L.) in Lithuanian Forests. *Baltic Forestry* 14: 122–130.
- Richardson D. M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D. & West C.J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.
- Richardson M.D.M. & Rejmánek M. (2011): Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Diversity and distributions* 17: 788–809.

- Rodríguez-Pérez J., Wiegand T. & Santamaria L. (2012): Frugivore behaviour determines plant distribution: a spatially-explicit analysis of a plant–disperser interaction. *Ecography* 35: 113–123.
- Rotundo J.L. & Aguiar M.R. (2005): Litter effects on plant regeneration in arid lands: a complex balance between seed retention, longevity and soil–seed-contact. *Journal of Ecology* 93: 829–838
- Rupp T.S., Chapin III F.S. & Starfield, A.M. (2001): Modeling the influence of topographic barriers on treeline advance at the forest-tundra ecotone in northwestern Alaska. *Climatic Change* 48: 399–416.
- Řehounek J., Řehouňková K., Tropek R. & Prach K. (2015): Ekologická obnova území narušených těžbou nerostných surovin a průmyslovými deponiemi. Calla, České Budějovice.
- Řehouňková K. & Prach K. (2006): Spontaneous vegetation succession in disused gravelsand pits: Role of local site and landscape factors. *Journal of vegetation science* 17: 583–590.
- Řehouňková K. & Prach K. (2008): Spontaneous vegetation succession in gravel–sand pits: a potential for restoration. *Restoration ecology* 16: 305–312.
- Řehouňková K. & Prach K. (2010): Life-history traits and habitat preferences of colonizing plant species in long-term spontaneous succession in abandoned gravel-sand pits. *Basic and Applied Ecology* 11: 45–53.
- Řehouňková K. & Řehounek J. (2013): Pískovna pro biodiverzitu. *Veronica* 5: 24–27.
- Řehouňková K., Čížek L., Řehounek J., Šebelíková L., Tropek R., Lencová K., Bogusch P., Marhoul P. & Máca J. (2016): Additional disturbances as a beneficial tool for restoration of post-mining sites: a multi-taxa approach. *Environmental science and pollution research* 23: 13745–13753.
- Řehouňková K., Lencová K. & Prach K. (2018): Spontaneous establishment of woodland during succession in variety of central European disturbed sites. *Ecological Engineering* 111: 94–99.

Řehouňková K., Vítovcová K. & Prach, K. (2020): Threatened vascular plant species in spontaneously revegetated post-mining sites. *Restoration Ecology*. <https://doi.org/10.1111/rec.13027>.

Saccone P., Brun J.J. & Michalet R. (2010): Challenging growth–survival trade-off: a key for *Acer negundo* invasion in European floodplains? *Canadian Journal of Forest Research* 40: 1879-1886.

Sander I. (1990): *Quercus rubra* L. northern red oak. *Silvics of North America* 2: 727–733.

Schmidtmayerová L. (2013): Spontánní sukcese vs. technická rekultivace na třeboňských pískovnách. Mgr. práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. České Budějovice.

Schmitz J. (1991): Vorkommen und Soziologie neophytischer Sträucher im Raum Aachen. *Decheniana* 144: 22–38.

Sojneková M. (2008): Sekundární sukcese na opuštěných polích pod Děvínem v Pavlovských vrších. Bak. Práce. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta.

Sork, V.L. (1984). Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology* 65: 1020-1022.

StatSoft, Inc: (2013): TIBCO STATISTICA (data analysis software system), version 13.5.

Steele M., Smallwood P., Terzaghi W.B., Carlson J.E. & McEuen A. (2004): Oak Dispersal Syndromes: Do Red and White Oaks Exhibit Different Dispersal Strategies? Gen. Tech. Rep. SRS-73. Asheville, NC: US Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station 72-77.

Straigytė, L. & Žalkauskas, R. (2012): Effect of climate variability on *Quercus rubra* phenotype and spread in Lithuanian forests. *Dendrobiology* 67: 79–85.

Sudnik-Wójcikowska B. (1986): Distribution of some vascular plants and anthropopressure zones in Warsaw. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 55: 481-496.

Suchá O. (2002): Stav litorálních porostů jako hnízdního prostředí pro ptáky na nádržích po těžbě štěrkopísku v nivě Lužnice. Mgr. práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. České Budějovice.

Suchá O. (2002): Stav litorálních porostů jako hnízdního prostředí pro ptáky na nádržích po těžbě štěrkopísku v nivě Lužnice. Mgr. práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. České Budějovice.

Sukopp H. (2004): Human-caused impact on preserved vegetation. *Landscape and Urban planning* 68: 347-355.

Sullivan J.J., Williams P.A., Timmins S.M. & Smale M.C. (2009): Distribution and spread of environmental weeds along New Zealand roadsides. *New Zealand Journal of Ecology* 33: 190–204.

Sydes C. & Grime J. P. (1981): Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: I. Field investigations. *The Journal of Ecology* 69: 237–248.

Šebelíková L., Řehouňková K. & Prach K. (2016): Spontaneous revegetation vs. Forestry reclamation in post-mining sand pits. *Environmental Science and Pollution Research* 23: 13598–13605.

Šmilauer, P. & Lepš, J. 2014: *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge University Press.

ter Braak, C. J. F. & Šmilauer, P. 2012: *Canoco 5, trial version* (<http://www.canoco5.com/>).

Tokarska-Guzik B. (2003): The expansion of some alien plant species (neophytes) in Poland. In: Child L. & Brock J. H. (eds.): *Plant invasions: Ecological Threats and Management Solutions*, p. 147-167.

Tokarska-Guzik, B. (2005): *The Establishment and Spread of Alien Plant Species (Kenophytes) in the Flora of Poland*. Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.

Tranquillini W. (1979): *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, New York.

- Trentanovi G., von der Lippe M., Sitzia T., Ziechmann U., Kowarik I., & Cierjacks A. (2013): Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions* 19: 738-748.
- Tropek R. & Řehounek J. (ed.) (2012): Bezobratlí postindustriálních stanovišť: význam, ochrana a management. České Budějovice, Entomologický ústav AV ČR.
- Tscharntke T., Batáry P. & Dormann C.F. (2011): Set-aside management: How succession, sowing patterns and Landscape context affect biodiversity? *Agricultural, Ecosystem and Environment*. Elsevier 143: 37–44.
- Tsiotsiou V. & Christodoulakis D. (2010): Woody plants in urban biotopes: studies in Patras (Greece). *Fresenius Environmental Bulletin* 19: 2958–2965.
- Tyser R.W. & Worley C.A. (1992): Alien flora in grasslands adjacent to road and trail corridors in Glacier National Park, Montana (U.S.A.). *Conservation Biology* 6: 253–262.
- Urbanistické středisko Brno s.r.o. (2005): Pístina: Územní plán obce, Brno.
- Vacek S. & Podrazský V. (2003): Forest ecosystems of the Šumava Mountains and their management. *Journal of Forest Science* 49: 291-301.
- Vidra R.L. & Shear T.H. (2008): Thinking locally for urban forest restoration: a simple method links exotic species invasion to local landscape structure. *Restoration Ecology* 16: 217–220.
- Vilà M. & Ibáñez I. (2011): Plant invasions in the landscape. *Landscape Ecology* 26: 461-472.
- Vilà M., Pino J. & Font X. (2007): Regional assessment of plant invasions across different habitat types. *Journal of Vegetation Science* 18: 35–42.
- Vítková M. (2014): Management of Black Locust Stands. *Životné prostredie* 48: 81–87.
- Vítková M., Müllerová J., Sádlo J., Pergl J. & Pyšek P. (2017): Black locusta (*Robinia pseudacacia*) beloved and despised: a story of an invasive tree in Central Europe. *Forest Ecology and Management* 38: 287–302.

- Von Holle B. & Simberloff D. (2005): Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology* 86: 3212–3218.
- Vrhovšek D. & Korže A.V. (2008): Ekoremediacije kanaliziranih vodotokov. *Limnos d. o. o. & Univerza v Mariboru, Filozofska fakulteta, Mednarodni center za ekoremediacije, Ljubljana & Maribor*, 219 s.
- Vymyslický T. & Grulich V. (2004): *Chorisporea tenella* and *Corispermum canescens* found in South Moravia. *Zprávy České Botanické Společnosti* 39: 167–170.
- Waite T.A. & Reeve J.D. (1992): Caching behaviour in the Gray Jay and the source-departure decision for rate maximizing scatter hoarders. *Behaviour* 120: 51–68.
- Walker L.R. & Del Moral R. (eds.) (2003): Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge university press, Cambridge.
- Wang B. & Corlett R.T. (2017): Scatter-hoarding rodents select different caching habitats for seeds with different traits. *Ecosphere* 8: e01774.
- Wang B., Chen J. & Corlett R.T. (2014): Factors influencing repeated seed movements by scatter-hoarding rodents in an alpine forest. *Scientific Reports* 4: 1–6.
- Warren R.J., Bahn V. & Bradford M.A. (2012): The interaction between propagule pressure, habitat suitability and density-dependent reproduction in species invasion. *Oikos* 121: 874–881
- West N.M., Matlaga D.P. & Davis A.S. (2014): Quantifying targets to manage invasion risk: light gradients dominate the early regeneration niche of naturalized and pre-commercial *Miscanthus* populations. *Biological Invasions* 16: 1991–2001
- Westermann J.R., von der Lippe M. & Kowarik I. (2011): Seed traits, landscape and environmental parameters as predictors of species occurrence in fragmented urban railway habitats. *Basic and Applied Ecology* 12: 29–37.
- Woziwoda B., Kopec D. & Witkowski J. (2014): The negative impact of intentionally introduced *Quercus rubra* L. on a forest community. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 83: 39–49.

- Woziwoda B., Krzyżanowska A., Dyderski M.K., Jagodziński A.M. & Stefańska-Krzaczek E. (2018): Propagule pressure, presence of roads, and microsite variability influence dispersal of introduced *Quercus rubra* in temperate *Pinus sylvestris* forest. *Forest Ecology and Management* 428: 35-45.
- Xiong S.J. & Nilsson C. (1999): The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984–994
- Zefferman E., Stevens J.T., Charles G.K., Dunbar-Irwin M., Emam T., Fick S., Morales S.V., Wolf K.M., Young D.J.N. & Young T.P. (2015): Plant communities in harsh sites are less invaded: a summary of observations and proposed explanations. *AoB PLANTS* 7: plv056.
- Ziegenhagen B. & Kausch W. (1995): Productivity of young shaded oaks (*Quercus robur* L.) as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management* 72: 97–108.
- Zimmermann T.G., Andrade A.C. & Richardson D.M. (2017): Abiotic barriers limit tree invasion but do not hamper native shrub recruitment in invaded stands. *Biological Invasions* 19: 109-129.
- Zwolak R. & Crone E.E. (2012): Quantifying the outcome of plant–granivore interactions. *Oikos* 121: 20–27.