

Role nepůvodních druhů během sukcese na opuštěných políčkách Papuy Nové Guineje

The role of alien plants in succession in a shifting agriculture of Papua New Guinea

Kateřina Štajerová¹⁾, Filip Kolář¹⁾, Magdalena Kubešová^{1,2)}, Lukáš Sekerka¹⁾, Kenneth Molem³⁾ & Jan Lepš^{1,4)}

¹⁾ Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta JU, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice; e-mail: katerina.stajerova@prf.jcu.cz, filip.kolar@gmail.com, sagrinae@seznam.cz, suspa@prf.jcu.cz

²⁾ Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta UK, Benátská 2, 128 01 Praha 2; e-mail: KubesovaMagdalena@seznam.cz

³⁾ The New Guinea Binatang Research Center, P.O. Box 604, Madang, Papua New Guinea

⁴⁾ Entomologický ústav, Biologické centrum AV ČR, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice

Abstract

Prominent impact of alien plants (especially invasive ones) can be observed in many tropical habitats, mainly in those influenced by human activity. Typical slash-and-burn shifting cultivation systems in the lowland zone of Papua New Guinea (PNG) provide an ideal opportunity to study patterns and processes of tropical plant invasions. Local fields, so-called 'gardens', are small, short-lived, and often surrounded by primary forest. It is easy to find several successional stages within a small area there. Our study aims to describe temporal changes of species composition in such communities with special attention paid to invasive alien species. We studied abandoned 'gardens' in the lowland rainforest area in NE part of Papua New Guinea, Madang province. Fourteen phytosociological relevés with 321 species of vascular plants were recorded in six different habitats (successional stages) ranging from three-months-old forest clearing to ten-years-old secondary forest and intact primary forest. Our main results are: (1) The compositional similarity to primary forest decreases during early succession as the primary forest seedlings are suppressed by fast growing species typical for early successional stages (including many invasive aliens). (2) Aliens (mostly invasive) represent an important component of abandoned tropical gardens in PNG, as for both the diversity (up to 20% of the total species number, 8.5% in average) and the abundance (up to 63% of the total cover). (3) The proportion of aliens decreases during time. No aliens were found in the primary forest. (4) The role of invasive species with C4-type of photosynthesis is remarkable, particularly in the early successional stages. The most frequent and abundant species far ahead others were two C4-grasses: *Paspalum conjugatum* and *Leptochloa virgata*.

Keywords: agriculture, alien, clearing, invasive, Papua New Guinea, primary forest, secondary forest, succession

Úvod

Invazní rostliny představují vážnou hrozbu nejen pro mnohá temperátní společenstva, ale také pro řadu ekosystémů ostatních biomů světa. Stále více pozornosti je dnes věnováno tropickým oblastem, neboť s rostoucím tlakem na zemědělské a průmyslové využívání tropických ekosystémů (kácení deštných lesů, těžba nerostných surovin) stoupá i počet vhodných volných nik k obsazení nepůvodními druhy (Heywood 1989). Některé tropické nepůvodní druhy jsou v současné době řazeny k nejvážnějším invazním hrozbám vůbec, např. *Imperata cylindrica* (L.) Beauv., *Lantana camara* L., *Mikania micrantha* Kunth, *Mimosa pigra* L. a *Spathodea campanulata* Beauv. (Global Invasive Species Database, <http://www.issg.org/database>). Silně zasažena bývají především sekundární, antropicky narušená společenstva (Heywood 1989, Macdonald et al. 1991, Sax & Brown 2000), například holoseče po těžbě, opuštěné zahrádky a plantáže. Druhovité složení a abundance invazních druhů v takových společenstvech se však může v průběhu sukcese výrazně měnit (např. Ramakrishnan & Vitousek 1989).

Vhodný modelový systém pro studium sukcese (a role invazních druhů) v tropických ekosystémech představuje tradiční stěhovavé zemědělství. Po tisíciletí byl tento typ zemědělství hlavním druhem disturbance v tropech celého světa (Ramakrishnan & Vitousek 1989). Takový způsob hospodaření je v téměř nepozměněné podobě dochovaný i v mnohých nížinných oblastech Papuy Nové Guineje (PNG).

Typický postup domorodých zemědělců v nížinách PNG je následující: nejprve je vykácena část primárního či sekundárního deštného lesa, obvykle o velikosti do 1 ha, vzniklá mýtina je vypálena a na obohaceném substrátu jsou pěstovány tradiční plodiny (především taro, batáty, jamy, maniok, cukrová třtina, banány a papája). Vzniklé „pralesní políčko“ (lidově zvané *garden*, tedy zahrádka) je obhospodařováno poměrně krátkou dobu (ca 1 rok), neboť dochází k rychlému vyčerpání živin. Po uplynutí této doby je údržba políčka (zahrnující většinou pouze sporadické odstraňování hlavních plevelů) omezena na minimum a zahrádka je ponechána samovolnému vývoji (pokud se ještě něco z pěstovaných plodin urodí, je to příležitostně sklizeno). Zároveň nastupuje spontánní sukcese, která nejprve směřuje k vytvoření sekundárního lesa (druhově výrazně chudšího a svým složením značně odlišného od lesa primárního). Jeho složení se za vhodných podmínek (především při dostatečném přísunu diaspor) bude stále více blížit složení primárního lesa (Lepš et al. 2001).

V případě dostatečně nízké hustoty lidského osídlení (což je i případ řady nížinných oblastí) představuje krajina v okolí lidských sídel pestrou mozaiku obdělávaných a opuštěných políček, sekundárního lesa různého stáří (vzniklého sukcesí na těchto políčkách) a lesa primárního. Poměrné zastoupení jednotlivých složek se ale výrazně mění v závislosti na lokální hustotě lidské populace. Zatímco v hustěji osídlených oblastech (např. při pobřeží v blízkosti velkých sídel) je zachovalý primární les vzácností, v odlehlých oblastech vnitrozemí s výrazně podprůměrnou hustotou je mozaika sukcesních stádií zasazena do

poměrně souvislé plochy dobře zachovalého primárního lesa. I tento krajinný systém je však více či méně ovlivňován přítomností nepůvodních (zejména invazních) druhů.

V rámci Papuy Nové Guineje je nejznámějším příkladem úspěšného invazního druhu keřovitý původně středoamerický druh pepře *Piper aduncum* L. (Hartemink 2006). První ověřené lokality tohoto druhu z Nové Guineje jsou z první poloviny dvacátého století. Druh byl však velmi vzácný až do sedmdesátých let, kdy se začal masivně šířit. Dnes je v některých oblastech (např. severní pobřeží v okolí Madangu) nejhojnějším druhem sekundárních lesů. Také na zahrádkách je jedním z nejhojnějších plevelů a bývá dominantou v prvních fázích sukcese. Stejně tak podél cest ho lze nalézt až do nadmořských výšek kolem 2000 m n. m. Do některých vzdálených oblastí Nové Guineje ještě nepronikl, ale jeho šíření lze pozorovat prakticky z roku na rok. Do primárního lesa proniká jen velmi zřídka, a to výhradně na narušené plochy (Lepš et al. 2002).

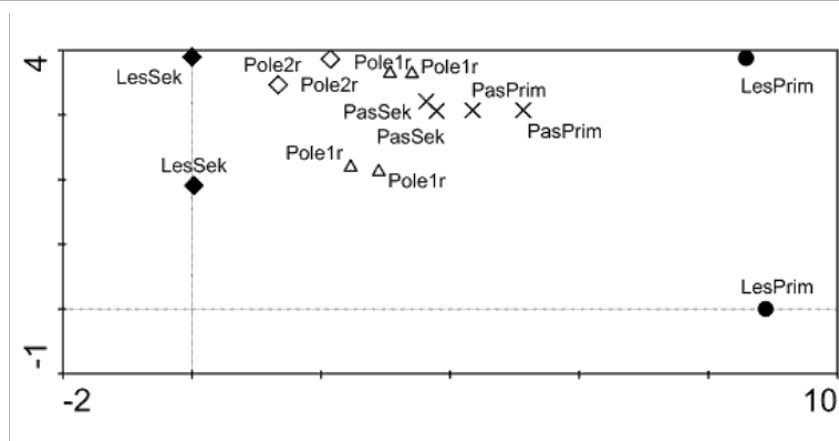
Cílem naší studie bylo zdokumentovat sukcesní vývoj na opuštěných domorodých políčkách v zachovalé oblasti nížinného tropického deštného lesa Papuy Nové Guineje. Zvláštní pozornost jsme věnovali roli nepůvodních (především invazních) druhů ve studovaných společenstvech a sledování změn v jejich zastoupení během sukcesního vývoje.

Metodika

Terénní výzkum byl proveden v září 2006 v okolí vesnice Wanang (souřadnice 05°15' j. š., 145°16' v. d., 100 m n.m.) v provincii Madang na severu Papuy Nové Guineje. Wanang se nachází jen mírně zasažené činností člověka v pásmu nížinného deštného lesa s relativně nízkou hustotou lidského osídlení. Lidská aktivita je zde omezena výhradně na tradiční stěhovavé zemědělství (popsané výše), přičemž díky nízkému populačnímu tlaku jsou stávající i různě stará opuštěná políčka obklopena souvislou plochou primárního lesa. Pohyb osob a transport materiálu je v širokém okolí zajišťován pouze pěšky (snahy o vybudování silniční komunikace skončily záhy a neúspěšně). Přisun diaspor nepůvodních druhů usnadněný lidskou činností je tím značně omezen; např. *Piper aduncum* se zde objevil až v posledních (zřejmě 2–5) letech a dosud není hojný.

V rámci naší studie jsme porovnávali několik políček v různě pokročilých stadiích sukcese: nově vykácená mýtina (snímkovány byly mýtiny po vykácení primárního i sekundárního lesa; obě přibližně 3 měsíce staré), jeden a dva roky opuštěná pole, deset let starý sekundární les a také les primární. Na každém studovaném políčku byly pořízeny dva fytoecologické snímky o velikosti 10 × 10 m, celkem jsme zapsali 14 snímků. Pro každou plochu byl pořízen kompletní soupis přítomných druhů a proveden odhad jejich pokryvnosti (%) v jednotlivých patrech. V případě stromového patra primárního lesa byla namísto pokryvnosti využita tzv. *basal area*, tedy součet ploch průřezů kmenů (měřené ve standardní výšce 130 cm) všech jedinců daného druhu přítomných ve studované ploše.

Jako nepůvodní (zavlečené) druhy byly označeny všechny taxony, jejichž přirozený areál prokazatelně nezahrnoval území PNG. Běžně pěstované plodiny nebyly do této kate-



Obr. 1. – Nepřímá ordinační analýza (detrended correspondence analysis, DCA) všech snímků zobrazující podobnost v druhovém složení studovaných ploch. První a druhá osa vysvětlují 15 %, resp. 10 % celkové variability v datech. Vysvětlivky: PasPrim – paseka po primárním lese, PasSek – paseka po sekundárním lese, Pole1r – jeden rok opuštěné pole, Pole2r – dva roky opuštěné pole, LesSek – sekundární les, LesPrim – primární les.

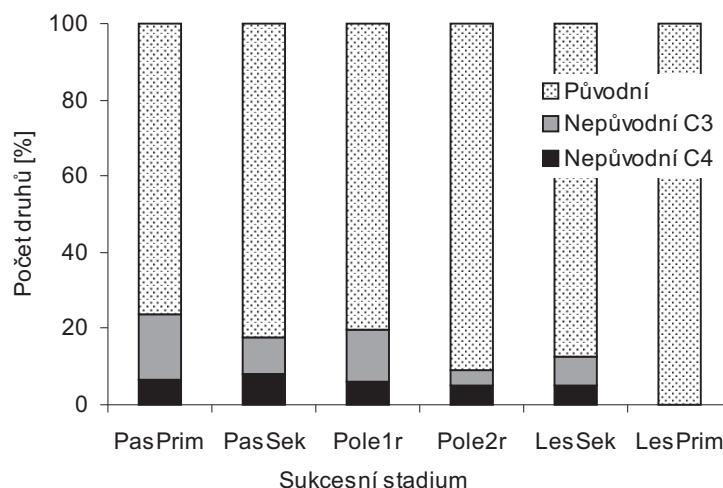
Fig. 1. – Detrended correspondence analysis (DCA) of all relevés. This analysis illustrates compositional similarity of studied successional stages (the first and second ordination axes explain 15% and 10% of variation in the data set, respectively). The first ordination axis corresponds roughly to the successional trend increasing to the left, except the 'final' successional stage, i.e. primary forest. Abbreviations: PasPrim – primary forest clearing, PasSek – secondary forest clearing, Pole1r – one year abandoned garden, Pole2r – two year abandoned garden, LesSek – secondary forest, LesPrim – primary forest.

gorie zařazeny. Většinu nepůvodních rostlin bylo možné považovat zároveň za druhy invazní vzhledem k jejich vysoce pravděpodobnému spontánnímu způsobu šíření a tvorbě početných populací na řadě míst (vlastní pozorování). Takřka všechny nejvíce zastoupené nepůvodní druhy byly také zahrnuty v seznamu nejvýznamnějších plevelů PNG (Henty & Pritchard 1988). Informace o fotosyntetickém typu (C3 nebo C4) těchto druhů byla získána z práce Sage (2004).

Data o druhovém složení byla analyzována nepřímou ordinační metodou (detrended correspondence analysis, DCA) v programu Canoco 4.5 (Lepš & Šmilauer 2003), ostatní analýzy zahrnovaly běžné jednorozměrné metody (užit program Statistica 6.0).

Výsledky

Na všech studovaných plochách jsme celkem zaznamenali 321 druhů (včetně 13 pěstovaných plodin). Nejvíce druhů (77) se vyskytovalo ve snímcích pořizovaných v primárním lese. Nemalý počet druhů (přes 50) jsme zaznamenali i na mýtinách. Naopak sekundární

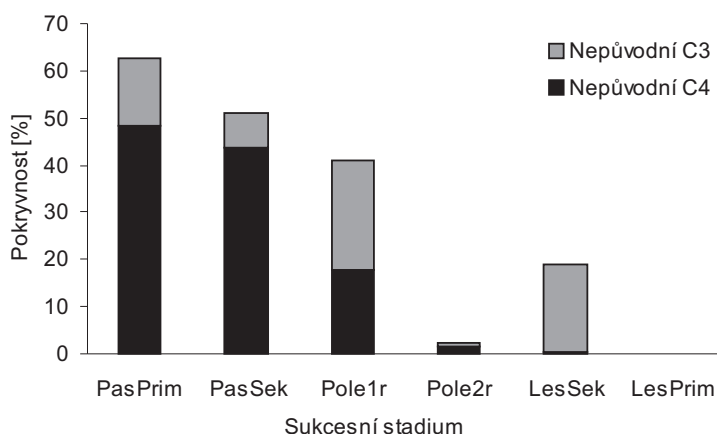


Obr. 2. – Změny v podílu nepůvodních druhů na celkové diverzitě jednotlivých sukcesních stadií. Nepůvodní druhy jsou rozděleny do dvou kategorií podle typu fotosyntézy (C3 nebo C4). Vysvětlivky viz obr. 1.
 Fig. 2. – The changes in relative contribution of alien species to the total diversity of particular successional stages. Alien species are further divided into two categories according to their photosynthesis type (C3 vs. C4). For abbreviations see Fig. 1.

les byl poměrně chudý (39 druhů), jeho druhová bohatost ve srovnání s lesem primárním byla přibližně poloviční.

Změny v druhovém složení během sukcese znázorňuje ordinační diagram na obr. 1. První ordinační osa DCA koresponduje se sukcesním trendem v časných fázích sukcese, směr sukcese běží zprava doleva. V rozporu s tímto trendem je zcela opačná pozice snímků „klimaxového“ primárního lesa, které jsou v diagramu nejdále vpravo.

Ve zkoumaných biotopech jsme našli celkem 27 druhů (8,4 % z celkového počtu), které jsou pro území PNG nepůvodní. Žádný z těchto druhů nebyl zaznamenán v primárním lese. Naopak největší zastoupení měly nepůvodní druhy na mýtině po vykácení primárního a sekundárního lesa, ale i na jeden rok opuštěné zahrádce, kde tvořily přibližně 20 % celkové diverzity (obr. 2). Mnohem výraznější byla abundance nepůvodních druhů vyjádřená jako celková pokryvnost, která v těchto sukcesních stadiích přesahovala 60 %. Nicméně ani v sekundárním lese nebyla pokryvnost zavlečených druhů zanedbatelná (cca 20 %; obr. 3). Nejčastější nepůvodní druhy (z hlediska frekvence jejich výskytu a pokryvnosti) shrnuje tabulka 1. Téměř všechny nalezené nepůvodní druhy patřily mezi byli-



Obr. 3. – Změny v součtu absolutní pokryvnosti nepůvodních druhů v průběhu sukcese. Nepůvodní druhy jsou rozděleny do dvou kategorií podle typu fotosyntézy (C3 nebo C4). Vysvětlivky viz obr. 1.

Fig. 3. – The changes in cover of alien species during succession. Alien species are divided into two categories according to their photosynthesis type (C3 vs. C4). The role of C4-invaders in the early successional stages is more prominent mainly because of high cover of two C4-grass species – *Paspalum conjugatum* and *Leptochloa virgata*. For abbreviations see Fig. 1.

ny, jedinou výjimkou byly dva (velmi vzácně zastoupené) dřevnatějící druhy – *Mimosa pigra* a *Piper aduncum*.

Celkem 9 nalezených druhů C4 rostlin představuje plnou třetinu z celkového počtu nepůvodních druhů. Mnohem výraznější je podíl C4 rostlin na celkové pokryvnosti všech zavlečených druhů, který se ve všech nelesních stanovištích (tj. mýtina až dvouleté políčko) pohyboval mezi 40 a 85 %. Také absolutní pokryvnost nepůvodních C4 druhů byla ve většině nelesních sukcesních stadií vysoká, na mýtinách dokonce přesahovala 50 % z celkové plochy (obr. 3). Naopak v již zapojeném sekundárním lese byl podíl pokryvnosti „světlo-milných“ C4 druhů zcela mizivý (1,5 % celkové pokryvnosti nepůvodních druhů), přestože celková abundance nepůvodních druhů v tomto biotopu byla celkem vysoká (přibližně 1/5 plochy).

Zastoupení nepůvodních druhů jsme vyjádřili jako jejich podíl na celkovém počtu druhů a jako jejich celkovou pokryvnost (obr. 2 a 3). Během sukcese nápadně klesá především absolutní pokryvnost zavlečených druhů. Toto snížení je však zčásti důsledkem celkového poklesu pokryvnosti bylinného patra. Podíl nepůvodních druhů na celkové diverzitě plo-

Tab. 1. – Pět nejčastějších nepůvodních druhů, tj. druhů, které byly nalezeny v největším procentu snímků nebo které vykazovaly nejvyšší pokryvnost.

Table 1. – Five alien species with highest frequency, highest mean cover and maximum cover in our relevés.

Druh	Čeleď	Typ fotosyntézy	% snímků, v nichž byl druh zaznamenán	Průměrná pokryvnost	Maximální pokryvnost (%)
<i>Paspalum conjugatum</i> Berg	Poaceae	C4	86	9,4	40
<i>Leptochloa virgata</i> (L.) Beauv.	Poaceae	C4	71	1,4	40
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Asteraceae	C3	57	1,7	10
<i>Piper umbellatum</i> L.	Piperaceae	C3	57	1,9	15
<i>Sphaerostephanus unitus</i> (L.) Holttum.	Thelypteridaceae	C3	57	3,2	35
<i>Crassocephalum crepidioides</i> (Benth.) S. Moore	Asteraceae	C3	57	3	25

chy klesá se vzrůstající pokryvností stromového a keřového patra (regrese: $F_{1,4}= 14,69$, $p=0,02$, $R^2=0,79$) a monotónně klesá směrem k primárnímu lesu.

Diskuse

Rychlost a směr sekundární sukcese na opuštěné pralesní zahrádce je závislý na mnoha faktorech, např. na velikosti založené zahrádky, či na množství dostupných diaspor v půdě (Ramakrishnan & Vitousek 1989). Sukcesní vývoj může být následně ovlivněn také intenzitou využívání dané zahrádky, ale i mírou odstraňování plevelů místními obyvateli. Na druhé straně sukcesní změny, včetně invaze nepůvodních druhů, na opuštěných pralesních zahrádkách ovlivňují mnoho dalších jevů souvisejících s těmito změnami jako strukturu rostlinného společenstva, cyklus půdních prvků, ale i hydrologii dané lokality (Levine et al. 2003).

Náš předpoklad, že se bude druhové složení v průběhu sukcese přibližovat složení primárního lesa nám analýza DCA nepotvrdila. Tento rozpor je pravděpodobně způsoben přítomností semenáčků mnoha dřevin primárního lesa v plochách raně sukcesních stadií. Zejména se jedná o čerstvě vykáčené mýtiny poskytující vhodné podmínky k vyklíčení velkého množství diaspor, které se sem snadno šíří z těsně sousedícího primárního lesa. V

průběhu sukcese jsou však tyto semenáčky postupně vytlačovány (pravděpodobně i kvůli vysoké abundanci nepůvodních a invazních druhů) a druhy primárního lesa se mohou opět prosadit až ve starších stádiích sekundárního lesa, která však již naše průzkumy nezachytily. Je však obecně známo, že se pozdně sukcesní až klimaxové druhy prosazují spíše v méně disturbovaných deštných lesích. Zde jako pomalu rostoucí semenáčky čekají v podrostu, až se prostor nad nimi uvolní (např. v důsledku pádu velkého stromu) (Holl 2007). Druhým vysvětlením může být i množství zmlazujících primárních druhů („resprouting“) v plochách raně sukcesních stadií, které jsme při snímkování v menší míře také zaznamenali. Dle Yih et al. (1991) je tento způsob bližší právě druhům primárního lesa.

Vysoké zastoupení bylenných invazních druhů v námi studovaných počátečních sukcesních stadiích je běžným jevem i v jiných tropických oblastech (např. v Indii, Ramakrishnan & Vitousek 1989) a námi zaznamenanou úplnou absencí invazních druhů v primárním lese potvrzuje například Heywood (1989). Takové ekosystémy jako primární les považuje za nejméně náchylné vůči potencionální invazi, nicméně dodává, že nepůvodní druhy jsou schopny invadovat i do lesa primárního.

Nízké zastoupení amerického pepřovníku *Piper aduncum* si vysvětlujeme tím, že do této lokality dorazil zcela recentně (v širším okolí Wanangu se nevyskytuje déle než pět let, na jednotlivých námi sledovaných lokalitách je pravděpodobně zcela nový, vlastní pozorování). Lokalita je nyní na přední „frontě“ jeho postupu. Nejprve se vytváří drobné satelitní populace, podobně jako u řady jiných invazních druhů, které poté poskytnou základ pro rychlé a masové rozšíření a následnou invazi (Pyšek & Hulme 2005). Na políčku u lokální komunikace, vzdálené méně než 10 km od Wanangu (tuto cestu lze považovat za biokoridor jeho šíření), jsme tento druh zaznamenali již v pozici dominantního druhu porostu tak, jak tomu bývá v oblastech, kam pronikl před deseti až třiceti lety (Lepš et al. 2002).

V tropických nelesních ekosystémech jsou časté rostlinné druhy s C4 typem fotosyntézy. Tyto rostliny sice vyžadují vyšší přísun sluneční energie, ale pokud je tato podmínka splněna, jsou schopny výkonnější fotosyntézy a efektivnějšího hospodaření s vodou než C3 rostliny (Schulze et al. 2002). To znamená, že v oblastech s vysokým příkonem sluneční energie (např. v otevřených tropických formacích) lze předpokládat kompetiční zvýhodnění C4 druhů. Také naše výsledky podporují tento předpoklad. Vysoká pokrývnost nepůvodních C4 druhů a také jejich vysoký podíl na celkové abundanci nepůvodních druhů zůstává poměrně neměnný v raných (nelesních) sukcesních stadiích, avšak s nástupem stromů prudce klesá. Tento pokles je možné vysvětlit vyššími světelnými nároky C4 rostlin, ale i postupným vyčerpáním živin v půdě. Vysoké zastoupení C4 druhů mezi přistěhovanci lze také v našem případě vysvětlit vysokou abundancí dvou nejčastějších nepůvodních druhů *Paspalum conjugatum* a *Leptochloa virgata*, ostatní C4 druhy (z čeledí *Poaceae*, *Cyperaceae* a *Euphorbiaceae*) již nebyly zastoupeny tak výrazně. Na druhé

straně v některých případech, např. studie Saxena & Ramakrishnana (1984), mohou mít změny v zastoupení příslušníků obou fotosyntetických typů zcela opačný trend – v časných stádiích sekundární sukcese převažují C3 nad C4 druhy. V těchto případech však může hrát významnou roli silná srážková sezonalita klimatu ve studované oblasti (zmiňovaná studie pochází ze severovýchodní Indie).

Závěr

V průběhu sukcese se na sledovaných opuštěných tropických políčkách druhové složení výrazně mění. V raných stádiích (ca do 10 let) se stále vzdaluje složení klimaxového stadia – primárního lesa. Výrazným prvkem flóry časných sukcesních stádií, jak z hlediska diversity (až 20 % celkového počtu druhů), tak i abundance (pokryvnost až 60% plochy), jsou nepůvodní a většinou zároveň také invazní druhy. Zastoupení těchto druhů však s postupem času klesá; žádný z těchto druhů nebyl zaznamenán v primárním lese. Nejhojnější složkou adventivní flóry opuštěných políček jsou invazní trávy s C4 typem fotosyntézy z rodů *Paspalum* a *Leptochloa*.

Poděkování

Náš velký dík patří především V. Novotnému za organizační zajištění celé exkurze na Papuu Novou Guineu a Biologické fakultě v Českých Budějovicích, zejména P. Šmilauerovi za finanční zabezpečení. Rádi bychom také poděkovali obyvatelům vesnice Wanang a zaměstnancům The New Guinea Binatang Research Center za poskytnutí dobrého zázemí a pomoc v průběhu terénních prací. Výzkum byl podpořen granty MSM6007665801 Ministerstva školství České republiky, LC06073 Centra pro výzkum biodiverzity, Z50070508 Entomologického ústavu Akademie věd ČR a SGA2007/010 Přírodovědecké fakulty v Českých Budějovicích.

Literatura

- Hartemink A. E. (2006): Invasion of *Piper aduncum* in the shifting cultivation systems of Papua New Guinea. – ISRIC. World Soil Information, Wageningen.
- Henty E. E. & Pritchard G. H. (1988): Weeds of Papua New Guinea and their control. Ed. 4. – Botany Bulletin 7: 1–185.
- Heywood V. H. (1989): Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Capri F., Gross R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. & Williamson M. [eds], Biological invasions: a global perspective, p. 31–60, John Wiley & Sons, Chichester.
- Holl K. D. (2007): Old field succession in Neotropics. – In: Cramer V. A. & Hobbs R. J. [eds], Old fields: dynamics and restoration of abandoned farmland, p. 93–118, Island Press, Washington.
- Lepš J., Novotný V. & Basset Y. (2001): Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. – J. Ecol. 89: 186–199.
- Lepš J., Novotný V., Čížek L., Molem K., Isua B., Boen W., Kutil R., Auga J., Kasbal M., Manumbor M. & Hiuk S. (2002): Successful invasion of the neotropical species *Piper aduncum* in rain forests in Papua New Guinea. – Appl. Veg. Sci. 5: 255–262.

- Lepš J. & Šmilauer P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Levine M. J., Vilà M., D'Antonio C. M., Dukes J. S., Grigulis K. & Lavorel S. (2003): Mechanism underlying the impacts of exotics plant invasions. – *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, 270: 775–781.
- Macdonald I. A. W., Thebaud C., Strahm W. A. & Strasberg D. (1991): Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on la Reunion (Mascarene-islands, Indian-ocean). – *Environ. Conserv.* 18: 51–61.
- Pyšek P. & Hulme P. E. (2005): Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process. – *Ecoscience* 12: 302–315.
- Ramakrishnan P. S. & Vitousek P. M. (1989): Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Capri F., Gross R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. & Williamson M. [eds], *Biological invasions: a global perspective*, p. 281–300, John Wiley & Sons, Chichester.
- Sage R. F. (2004): The evolution of C4 photosynthesis. – *New Phyt.* 161: 341–370.
- Sax D. F. & Brown J. H. (2000): The paradox of invasion. – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 363–371.
- Saxena K. G. & Ramakrishnan P. S. (1984): C3/C4 species distribution among successional herbs following slash and burn agriculture (jhum) in north-eastern India. – *Acta Oecol.* 3: 335–346.
- Schulze E.-D., Beck E. & Muller-Hohenstein K. (2002): *Plant ecology*. – Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg.
- Yih K., Boucher D. H., Vandermeer J. H. & Zamora N. (1991): Recovery of the rain forest of Southeastern Nicaragua after destruction by hurricane Joan. – *Biotropica* 23: 106 – 113.