

Kam se šíří zavlečené rostliny?

1. Rozdíly v invadovanosti velkých území

Biologické invaze mohou mít závažné důsledky pro biodiverzitu invadovaných území, mohou působit ekonomické škody i negativně ovlivňovat lidské zdraví. Proto se jejich výzkum v posledních 20 letech prudce rozvíjí. Kromě praktických hledisek, jako je stanovení důsledků invazí a vypracování metodik likvidace vybraných invazních druhů, byl učiněn značný pokrok i v teoretickém výzkumu. Ten se tradičně soustředil jednak na invazivnost druhů, jednak na invazibilitu ekosystémů. Při výzkumu invazivnosti druhů se hledají biologické vlastnosti, které zvyšují pravděpodobnost invazního chování. Poznání těchto vlastností by umožnilo vytipovat druhy s větší pravděpodobností invazního šíření, jimž by se měla následně věnovat větší pozornost. V případě invazibility ekosystémů (případně biotopů, společenstev nebo velkých území) se naopak zkoumá, které ekosystémy jsou náchylné k invazím. Zejména výzkum invazibility ekosystémů v posledních letech množství nových poznatků a právě jim je věnován tento seriál.

Invazibilita a invadovanost

Při studiu invazibility nás zajímá, zda je nějaké společenstvo nebo území odolnější vůči šíření nepůvodních druhů než jiné, nebo naopak, proč je některé společenstvo nebo území náchylnější. Základním metodickým problémem přitom je, že pozorované počty nepůvodních druhů nebo jejich podíly z celkové flóry, zaznamenané na jednotlivých lokalitách, mohou ovlivňovat různé faktory. I společenstvo velmi citlivé k invazím může být invadováno málo, pokud se vyskytuje na místě, kde je nepatrný přísun diaspor nepůvodních

druhů. Naopak společenstvo relativně odolné může být silně invadováno za předpokladu, že se do něj dostává velké množství diaspor nepůvodních druhů. Např. vegetace rostoucí v lidských sídlech, jejich blízkém okolí a podél silnic může být více invadována hlavně proto, že na podobná místa člověk zavléká více diaspor nepůvodních druhů. Proto bylo v novější mezinárodní literatuře navrženo rozlišovat termíny invadovanost (level of invasion), vyjadřující pozorované počty nebo podíly nepůvodních druhů na lokalitách, a invazibilita (invasibility), tedy skutečná



náchylnost nebo citlivost společenstev k invazím. Opakem invazibility je rezistence neboli odolnost vůči invazím.

Invazibilita je dána schopností nepůvodních druhů v daném společenstvu přežívat. Tato schopnost závisí na konkurenčním tlaku druhů, které již ve společenstvu rostou (tj. zpravidla původních druhů), na vlivu býložravců a patogenů, na klimatických extrémech a dalších, často náhodných okolnostech, ale také na přizpůsobení nepůvodního druhu danému společenstvu (např. původně lesní druh nemusí být příliš úspěšný, když se šíří do travinné vegetace). Aby druh úspěšně obsadil dané společenstvo, musí překonat vlivy všech těchto faktorů. Společenstvo je invazibilní, jestliže v něm dobře přežívají nepůvodní druhy, které do něj pronikly. Míra jejich přežívání, tedy invazibilita, nezávisí na počtu zavlečených druhů. Naopak invadovanost je výslednicí počtu nepůvodních druhů (nebo jejich jedinců), které se ve společenstvu objevily, a míry jejich přežívání.

1 Starček úzkolistý (*Senecio inaequidens*) pochází z jižní Afriky, kde se vyskytuje na kamenitých místech. Do Evropy byl zavlečen s importovanou vlnou na konci 19. stol. a v druhé polovině 20. stol. se začal masivně šířit v západní části kontinentu. Vyskytuje se hlavně na ruderalních stanovištích, jako jsou okraje silnic a železnic, ale v poslední době proniká i do přirozené nebo polopřirozené vegetace na mělkých půdách, tedy na stanoviště podobná těm v původním areálu (také Živa 2005, 1: 13). V ČR byl poprvé zaznamenán v r. 1997.

2 Ostrovy jsou postiženy invazemi zpravidla více než pevnina. Tato krajina na Severním ostrově Nového Zélandu se podobá severozápadní Evropě nejen svými rozsáhlými pastvinami s hovězím dobytčím, ale také skladbou flóry. V popředí roste evropský pcháč obecný (*Cirsium vulgare*) a na pastvinách zcela převažují další evropské druhy, běžné i na našich pastvinách. Z přibližně 4 000 druhů cévnatých rostlin rostoucích na Novém Zélandu je asi 40 % zavlečených.



O invazibilitě společenstev a regionů se zatím ví poměrně málo, bylo však shromážděno mnoho dat o invadovanosti, která dovolují formulovat některé obecné zákonitosti. V tomto prvním dílu seriálu se budeme zabývat rozdíly v invadovanosti velkých území, zatímco druhý díl bude věnován rozdílům v invadovanosti společenstev a biotopů a třetí díl současným představám o obecných příčinách invazibility společenstev.

3, 4 Kapská floristická oblast má evolučně velmi izolovanou flóru, čímž poněkud připomíná ostrov. Prakticky v ní chybějí původní druhy vysokých stromů, a proto se zde při absenci konkurence snadno šíří zavlečené druhy stromů adaptované na letní suchu. Ve vegetaci druhově bohatých vřdzelených křovin (fynbos, 3) se šíří středomořská borovice přímořská (*Pinus pinaster*) nebo kalifornská borovice montereyská (*P. radiata*). Tyto borovice snadno vytvářejí zapojený porost, ze kterého mizí původní druhy rostlin, často endemity s velmi malým areálem (4).

5, 6 Horské oblasti (5) jsou invazemi nepůvodních druhů postiženy poměrně málo. Zavlečené druhy sice rostou v okolí horských chat a podél cest, avšak jen zřídka dochází k jejich spontánnímu šíření do přirozené vegetace. Naopak ve flóře teplých nížin a pahorkatin (6) je zastoupení nepůvodních druhů daleko větší. Zčásti je to důsledek větší hustoty lidské populace a propojení různých oblastí množstvím dopravních a vodních cest, příčiny však mohou být i jiné.

Dosavadní výzkum vedl k formulaci několika klasických obecných tvrzení o rozdílech v invadovanosti různých území. Ačkoli se tato tvrzení tradují poměrně dlouho, teprve nedávno byla statisticky testována s využitím reprezentativních datových souborů. Zde podáváme podrobnější rozbor některých z nich. Nejprve však ještě upřesníme několik základních pojmů:

- nepůvodní (= zavlečený) druh je druh, který se do daného území dostal ze svého původního areálu vlivem činnosti člověka, anebo se sem rozšířil přirozenou cestou z jiného území, kde je nepůvodní;
- naturalizovaný druh je nepůvodní druh, který se v území pravidelně rozmnožuje po dlouhou dobu a nezávisle na činnosti člověka;
- invazní druh je naturalizovaný druh, který se v území rychle šíří na velké vzdálenosti od mateřské populace.

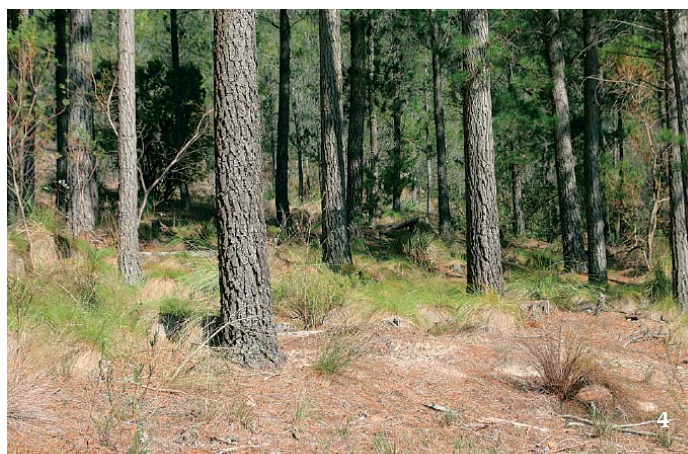
Ostrov jsou invadovány více než pevnina

Tento jev je velmi nápadný a důkladně ho popsal již zakladatel invazní ekologie Charles Elton ve své klasické knize *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (1958). Zejména na geograficky izolovaných ostrovech a souostrovích s taxonomicky izolovanou flórou, jako jsou Havajské ostrovy nebo Nový Zéland, se dnes počet naturalizovaných nepůvodních druhů rostlin blíží počtu původních druhů.

Větší invadovanost ostrovů se zpravidla vysvětluje existencí volných nik. Z teorie ostrovní biogeografie vyplývá, že ostrovy mají v průměru méně druhů než stejně velké části pevniny se stejným rozsahem

podmínek prostředí a stejnými zdroji. Kvůli absenci některých druhů na ostrovech jsou pravděpodobně určité dostupné zdroje nevyužity a některé biotopy neobsazeny, případně obsazeny druhy, které na ně nejsou optimálně přizpůsobeny a přednostně se vyskytují v jiných biotopech. Je proto velmi pravděpodobné, že z druhů zavlečených na ostrov budou některé přizpůsobeny právě neobsazeným biotopům nebo biotopům obsazeným těmi původními druhy, které v nich nenacházejí optimální podmínky. Zavlečené druhy se proto ve volných ostrovních biotopech při absenci nebo jen slabé konkurenci původních druhů snadno šíří.

Druhým možným vysvětlením relativně velké invadovanosti ostrovů, které ovšem teorii volných nik neodporuje a spíše ji doplňuje, je slabá schopnost ostrovní květeny konkurovat mnohým druhům zavlečeným z pevniny. Evoluce ostrovních flór probíhala izolovaně od flór pevninských. Z obrovské druhové diverzity existující na rozsáhlých plochách pevnin se během evoluce mohlo v různých oblastech světa vyvinout množství konkurenčně zdatných druhů, schopných využívat velkou část zdrojů dostupných v daném prostředí. Ostatní pevninské druhy se vyvíjely v přímém kontaktu s těmito dominantami a jejich biologické vlastnosti byly selektovány tak, aby vedle nich přežily. Jsou-li tyto konkurenčně zdatné pevninské druhy zavlečeny na ostrov, stěží se setkají s druhy konkurenčně silnějšími, protože pravděpodobnost vzniku takových druhů z omezené diverzity výchozích typů ostrovní květeny je relativně malá. Ani ostrovní druhy nejsou přizpůsobeny soužití se sil-





7



8

nými konkurenty, protože nikdy ve své evoluční historii nebyly podobné konkurenci vystaveny, a proto se u nich nevyvinuly příslušné adaptace. Konkurenčně silné druhy se tak na ostrovech snadno šíří a mohou působit ústup až vymírání některých původních druhů. Je však nutno podotknout, že toto vysvětlení se opírá spíše o studie invazí obratlovců. Spolehlivé doklady o vymření původního druhu v důsledku invaze druhu nepůvodního u rostlin dosud chybějí.

Větší invazibilitu ostrovů však předpokládají i jednoduché neutrální modely, tj. takové modely, které se snaží s minimálním počtem vstupních předpokladů generovat závislosti pozorované v přírodě. Např. Tomáš Herben z Botanického ústavu AV ČR, v. v. i., a katedry botaniky PřF UK ve své nedávné studii (2005) pomocí počítačového modelu ukázal, že pouhá odlišnost v počtech původních druhů v ostrovních a pevninských flórách a mezidruhové rozdíly v rychlosti populačního růstu stačí k tomu, aby ostrovy byly více invadovány než pevnina. Protože pevninské flóry obsahují více původních druhů, je pravděpodobnější, že budou obsahovat i více původních druhů s rychlým populačním růstem; tyto druhy na pevnině rychle obsadí vhodná stanoviště, která by jinak mohla být invadována nepůvodními druhy. U menších ostrovních flór je pravděpodobnost existence takových původních druhů menší z prostého důvodu, že celkově obsahují méně původních druhů. Proto mohou být náhodně zavlečené nepůvodní druhy na ostrovech úspěšnější.

Nový svět je invadován více než Starý svět

Existuje mnoho dokladů o tom, že počty nepůvodních druhů a jejich podíly na celkových počtech druhů současné flóry jsou větší na kontinentech osídlených novověkou evropskou kolonizací než v Eurasii. Např. podíl naturalizovaných nepůvodních druhů cévnatých rostlin na flóře Středomoří dosahuje asi 5 %, zatímco v klimaticky srovnatelných oblastech se středomořským typem podnebí je to mnohem více: v Kalifornii přes 17 % a v jiho-

západní Austrálii přes 26 %. V Kapsku se podobně jako ve Středomoří vyskytuje jen asi 5 % nepůvodních druhů, toto relativně nízké číslo je však dáno extrémně velkou bohatostí původní kapské flóry (Živa 2007, 1–6). Důležitá je také skutečnost, že většina nepůvodních druhů na jiných kontinentech je evropského původu.

Italský ekolog Francesco Di Castri vyslovil na konci 80. let 20. stol. předpoklad, že tento nepoměr je dán vlastnostmi druhů Starého světa, které se dlouhodobě vyvíjely v kontaktu s člověkem, a jsou proto dobře adaptovány na disturbance a šíření na stanovištích ovlivňovaných člověkem. Kromě toho Di Castri předpokládal, že starosvětské druhy během globálních změn klimatu v geologické minulosti více migrovaly mezi různými oblastmi než druhy novosvětské. Tím se během své evoluční historie vystavovaly jedním různorodějším abiotickým podmínkám, jednak konkurenci mnoha jiných druhů, a tak se vyvíjela jejich větší přizpůsobivost a konkurenční schopnost. Další možnou příčinou větší invadovanosti Nového světa je častější zavlékání starosvětských druhů evropskými kolonizátory do Nového světa než obráceným směrem.

Temperátní a boreální zóna je více invadována než tropy

Marcel Rejmánek, americký ekolog českého původu a současný přední světový odborník ve výzkumu invazních rostlin, shromáždil údaje o počtech naturalizovaných zavlečených druhů ve flórách různých území na americkém, evropském a africkém kontinentu. Jejich srovnáním ukázal, že v tropech západní i východní polokoule je podíl naturalizovaných druhů na celkové druhové bohatosti území výrazně menší než mimo tropy; nejvyšší relativní zastoupení naturalizovaných druhů je mezi 40. až 45. stupněm severní šířky. Např. v různých amerických flórách od Mexika po Peru jsou počty nepůvodních druhů převedené na jednotkovou plochu nízké, stejně jako jejich podíly vzhledem ke všem druhům, které zde dosahují méně než 5 %. Naopak na sever od Mexika a na jih od Peru jsou podíly

7, 8 Ne všechny invazní neofyty pocházejí z jiných kontinentů. Např. náprstník červený (*Digitalis purpurea*, 7) je ozdobný západoevropský druh, který byl u nás rozšiřován v 19. stol. s cílem zkrášlení krajiny a také asi zavlékán se sadbou lesních dřevin. Šťovík alpský (*Rumex alpinus*, 8) je původní v evropských vysokohorích a do našich sudetských pohoří byl patrně zavlečen kolonisty z Alp jako užitková rostlina.

nepůvodních druhů vždy vyšší než 10 %, i když absolutní počty v nejsevernějších a nejnižnějších oblastech klesají, stejně jako je relativně chudá původní flóra těchto oblastí.

Práce Rejmánka a jeho spolupracovníků tak přinesly přesvědčivý doklad, že tropy jsou invadovány méně než mimotropické oblasti. Platí to však pouze pro pevninu – obdobná analýza dat z 63 oceanických ostrovů neukázala statisticky průkazný rozdíl mezi tropickými a mimotropickými oblastmi. Tropické ostrovy jsou tudíž invadovány do stejné míry jako ostrovy v ostatních částech světa. Rejmánek se kloní k názoru, že menší invadovanost tropické vegetace na pevnině nelze vysvětlit rozdíly v míře a intenzitě disturbance mezi tropickými a mimotropickými oblastmi a mezi ostrovy a pevninou, ani rozdíly v přísunu diaspor nepůvodních druhů, a přičítá ji přirozené odolnosti tropických ekosystémů vůči invazím. Rezistenci však zřejmě nepodmiňuje vysoká druhová diverzita sama o sobě, ale spíše velká biomasa a velmi rychlá obnova vegetačního krytu po narušení. V případě ostrovů však je zřejmě i v tropech jejich obecná náchylnost k invazím důležitější než odolnost rychle rostoucí tropické vegetace.

Nížiny jsou více invadovány než horské oblasti

Mnoho ekologických studií ukázalo, že u nejrůznějších skupin organismů se v horských oblastech zmenšují počty druhů na jednotku plochy s rostoucí nadmořskou výškou, případně že počty druhů mírně stoupají od nížin do středních nadmořských výšek a směrem do velkých nad-



9 Středomoří je méně zasaženo moderními rostlinnými invazemi než jiné oblasti světa s mediteránním typem klimatu. Přesto i zde dochází k šíření druhů z jiných kontinentů, které vyžadují teplé klima a snášejí letní sucho. Např. pajasan žláznatý (*Ailanthus altissima*), původem z Číny, se šíří v mediteránní travinné a křovinné vegetaci na chorvatském pobřeží. Snímky M. Chytrého

příčiny menší invadovanosti horských oblastí. Nepůvodní druhy s potenciální schopností invadovat horské oblasti by měly být přizpůsobeny horskému podnebí, a proto by měly také pocházet z horských oblastí. Aby se horský druh dostal z jedné horské oblasti do jiné, musí se zpravidla šířit přes nížiny, jejichž podnebí není přizpůsoben. Nížiny tak vytvářejí bariéru, která omezuje invaze horských druhů, zatímco pro invaze nížinných druhů žádná podobná bariéra neexistuje. Je však pravdou, že šíření druhů není vždy kontinuální a často dochází k dálkovým výsadbám, které mohou v případě horských druhů snadno překonat tuto bariéru. Dalším možným vysvětlením je, že i horské oblasti, odkud potenciální invazní druhy pocházejí, jsou obvykle řídké osídleny, a proto jsou diaspory horských rostlin mnohem vzácněji zavlékány do nových území.

Rozšířená verze textu včetně přehledu literatury byla publikována v časopise Zprávy České botanické společnosti, Materiály 23: 17–40 (2008).

mořských výšek rychle klesají. Počty nepůvodních druhů se však s rostoucí nadmořskou výškou zmenšují mnohem rychleji než počty původních druhů. Nížiny jsou tedy obvykle silně invadovány, zatímco horské oblasti mají nepůvodních druhů málo. Tento vztah byl zjištěn v horských oblastech různých částí světa, např. v Alpách, chilských Andách a Australských Alpách. V některých oblastech, kde jsou nížiny výrazně sušší než střední nadmořské výšky, např. na Kanárských ostrovech, zaznamenali botanici maximum nepůvodních druhů ve středních nadmořských výškách, i když směrem

do nejvyšších poloh se jejich počty také zmenšují. I v České republice, kde nejsou tak výrazné rozdíly mezi nižšími a vyššími polohami jako ve vysokohorských oblastech, se nápadně projevuje pokles absolutního i relativního zastoupení nepůvodních druhů od nížin do hor.

Příčiny menší invadovanosti horských oblastí ve srovnání s nížinami nejsou zcela jasné. Do značné míry je tento jev způsoben řídkým osídlením a menší intenzitou dopravy v horách, tedy i menším přísunem diaspor nepůvodních druhů, a to i v historickém pohledu (nížiny byly dříve a hustěji osídleny). Jsou však i jiné možné

Kam se šíří zavlečené rostliny? 2. Invadovanost a invazibilita rostlinných společenstev

Dosavadní znalosti o tom, které ekosystémy jsou více invadovány nepůvodními druhy rostlin a které méně, se vztahovaly převážně k velkým územím. Ví se, že ostrovy jsou invadovány více než pevnina, Nový svět více než Starý svět, temperátní a boreální zóna více než tropy a nížiny více než horské oblasti. Znalosti o invadovanosti různých společenstev nebo biotopů však byly až donedávna spíše kusé a nepodložené reprezentativními daty, která by srovnávala větší počet společenstev. Teprve koncem 90. let 20. stol. se objevil vhodný zdroj dat pro hodnocení invadovanosti rostlinných společenstev, a to velké databáze fytoocenologických snímků vytvářené v některých zemích, zejména v Evropě.

Do jaké míry mohou být rostlinná společenstva invadována?

Dřívější studie hodnotily invadovanost společenstev většinou tak, že na základě expertního odhadu přiřadily všechny nepůvodní druhy národní nebo regionální flóry ke společenstvům, v nichž se často vyskytují, a sečetly počty nepůvodních druhů v jednotlivých společenstvech. Tato čísla však nevyovídají zcela přesně o tom, jak jsou invadovány konkrétní porosty jednotlivých společenstev. Společenstvo s malým počtem ekologicky odpovídajících zavlečených druhů v národní flóře může být totiž silně invadováno na většině svých lokalit, zatímco společenstvo, kterému je přizpůsobeno mnoho zavlečených druhů vyskytujících se na území daného státu, může na svých lokalitách obsahovat jen velmi málo z nich. Přesnější odhad invadovanosti jednotlivých porostů lze získat z fytoocenologických snímků,

tedy soupisů druhů z ekologicky relativně homogenních ploch o velikosti několika m² (u lesů až stovek m²). Fytoocenologické snímky tak dávají přesné odhady lokální invadovanosti. Přestože fytoocenologické snímky mají jisté nedostatky způsobené zejména subjektivním výběrem lokalit, z hlediska pokrytí velkých území a mnoha různých rostlinných společenstev neexistují v současné době žádná lepší data.

Pionýrskou studii o invadovanosti rostlinných společenstev, založenou na kvantitativní analýze velkého souboru fytoocenologických snímků z města Berlína, zveřejnil německý ekolog Ingo Kowarik již v r. 1995, teprve nedávno se však objevily studie srovnávající všechna společenstva velkých území. V rámci projektu Evropské unie ALARM, zaměřeného na hodnocení velkoplošných environmentálních rizik v Evropě, jsme na Masarykově univerzitě v Brně a v Botanickém ústavu AV ČR, v. v. i.,

v Průhonicích ve spolupráci se zahraničními kolegy podrobně analyzovali fytoocenologické databáze z České republiky, Velké Británie a španělské Katalánie (viz obr. 2). V nich jsme pro různá rostlinná společenstva hodnotili zvláště zastoupení neofytů (druhů zavlečených po r. 1500) a archeofytů (druhů zavlečených před r. 1500). Archeofyty však nebyly hodnoceny v Katalánii, protože v jižní Evropě se velmi obtížně rozlišují od druhů původních. Výsledky z těchto tří regionů byly podobné. Česká studie, pracující s 32 široce vymezenými typy vegetace, zjistila v 6 nejvíce invadovaných typech průměrně 4,4–9,6 % neofytů z celkového počtu druhů zastoupených ve fytoocenologických snímcích. Průměrné zastoupení neofytů ve všech vegetačních typech bylo 2,3 %. Katalánská studie použila podobnou klasifikaci s 34 vegetačními typy a rovněž zjistila poměrně malý podíl neofytů (méně než 9,0 % v nejvíce invadovaných typech a méně než 2,0 % v průměru všech vegetačních typů). Největší podíly neofytů byly zaznamenány v britských snímcích, kde dosahovaly 10,0 až 24,8 % ve třech nejvíce invadovaných z 19 hodnocených vegetačních typů. Uvedená čísla vyjadřují průměrné podíly: v evropské krajině se však běžně vyskytuje i vegetace s absolutní převahou neofytů, nebo vegetace složená výhradně z původních druhů.

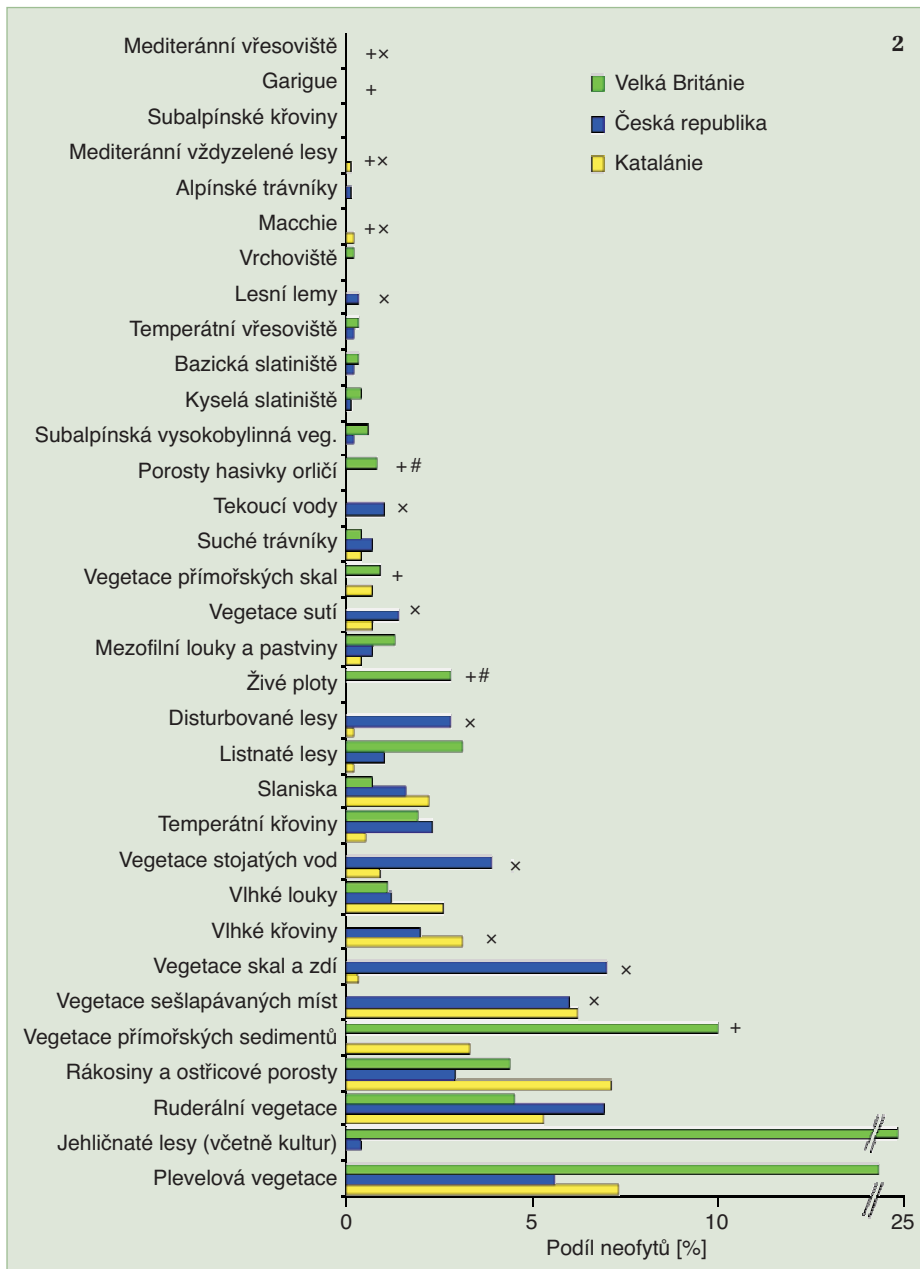
Mimo Evropu provedl nejrozsáhlejší studie zastoupení nepůvodních druhů rostlin (neofytů) tým Toma Stohlgrena z U. S. Geological Survey na plochách o velikosti 1–1 000 m² rozmístěných v 37 typech přirozené vegetace střední části Spojených států. U několika z těchto vegetačních typů podíl neofytů výrazně přesáhl 10 %. Při srovnání s evropskými studiemi je nápadné, že podíl nepůvodních druhů v přirozené vegetaci Spojených států je často mnohem větší než ve vegetaci člověkem vytvořených nebo silně ovlivňovaných biotopů v Evropě. To zřetelně odráží rozdíl v invadovanosti Starého a Nového světa zmíněný v minulém dílu našeho seriálu.

Která společenstva jsou nejvíce a nejméně invadována?

Tři evropské regiony s reprezentativními daty, Česká republika, Velká Británie a Katalánie, se výrazně liší klimatem, biogeografickou historií, současným i minulým vlivem člověka na přírodu a historií politických a obchodních styků s oblastmi, odkud byly zavlečeny nepůvodní druhy. Až na několik málo výjimek jsou ve všech těchto regionech stejná společenstva invadována s přibližně stejnou intenzitou, a to přesto, že se soubory nepůvodních druhů těchto tří regionů velmi liší. Z celkového počtu 317 druhů neofytů zaznamenaných ve fytoocenologických snímcích se ve všech třech regionech vyskytovalo pouhých sedm, společných pro Británii a Českou republiku bylo 28, pro Británii a Katalánii pět a pro Českou republiku a Katalánii 23 druhů;

1 Vegetace středomořských vřdyzelečných nízkých keřů a keřů (garigue nebo frygana) je v průměru málo invadována nepůvodními druhy. Zejména v okolí lidských sídel se v ní ale často vyskytují zavlečené kaktusy nopály (*Opuntia*).





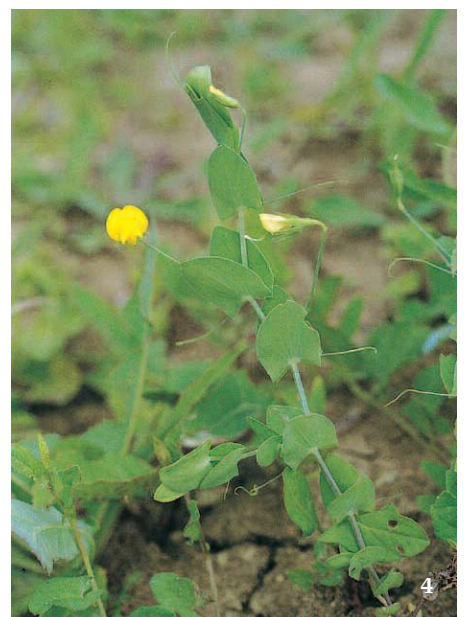
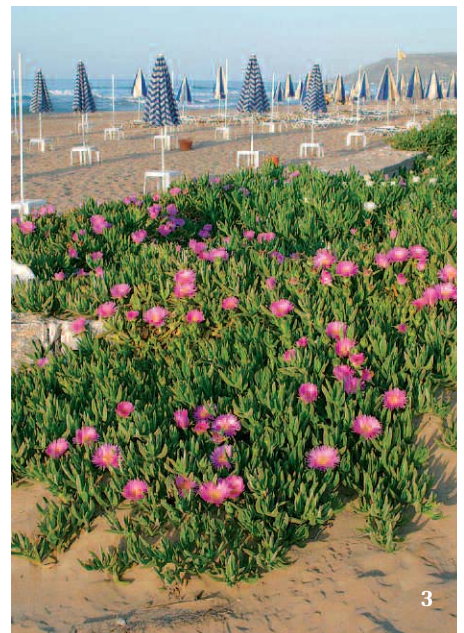
2 Průměrný počet neofytů (druhů zavlečených po r. 1500) v různých biotopech vyjádřený v procentech z celkového počtu druhů zastoupených ve fytoocenologických snímcích ze tří evropských regionů. Symbole označují biotopy, které chybějí nebo nebyly studovány ve Velké Británii (x), České republice (+) nebo Katalánii (#). Upraveno podle M. Chytrého a kol. (2008)

ostatní druhy se vyskytovaly ve snímcích jen z jednoho regionu. Z podobné invadovanosti stejných rostlinných společenstev v různých regionech lze usuzovat, že jednotlivá společenstva mohou mít specifické vlastnosti, které buď usnadňují, nebo omezují invaze nepůvodních druhů, a tyto vlastnosti jsou do značné míry nezávislé na geografické oblasti a skladbě nepůvodní flóry.

Ve všech třech regionech byla nejvíce invadována společenstva ovlivňovaná disturbancemi (narušováním) způsobenými člověkem nebo mechanickými vlivy vodního proudu a příboje, společenstva s dobrou dostupností živin a společenstva vyskytující se v oblastech s větším přísunem diaspor nepůvodních druhů. Neofyty byly nejvíce zastoupeny na orné půdě,

v ruderální vegetaci a také na písčitéch a jiných sedimentech mořského pobřeží. Největší invadovanost byla zjištěna u britských společenstev, a to v jehličnatých lesích (v průměru 24,8 % neofytů), na orné půdě (14,3 %) a na pobřežních sedimentech (10,0 %). Jehličnaté lesy však byly silně invadovány jen v Británii, kde jde většinou o kultury nepůvodních dřevin, zatímco přirozené jehličnaté lesy a dokonce i výsadby nepůvodních jehličnanů v České republice a Katalánii obsahovaly velmi malá procenta neofytů.

Podíly archeofytů na celkovém počtu druhů různých společenstev jsou mnohem větší než podíly neofytů. Archeofyty dosahují v České republice průměrného zastoupení 55,5 % na orné půdě, 35,5 % v ruderální vegetaci a 21,8 % na sešlapávaných místech. V Británii jsou zastoupeny 16,2 % druhů na orné půdě. Britská společenstva obecně obsahují menší podíly archeofytů než česká společenstva, což je patrně důsledkem rozdílu v celkovém počtu archeofytů ve flórách obou zemí. Většina archeofytů pochází z Blízkého východu a Středomoří, tedy oblastí, které jsou geograficky bližší a přírodními podmínkami



3 Pobřežní sedimenty, jako jsou písčité pláže a duny, patří k nejvíce invadovaným biotopům. Přispívají k tomu přirozené i umělé disturbance, větší intenzita dopravy a hustší lidské osídlení na pobřežích. Jihoafrické kosmatcovníky (*Carpobrotus*) se šíří na pobřežních dunách ve Středomoří i v dalších přímořských oblastech světa, zejména těch, které mají podnebí podobné středomořskému.

4 Plevelová vegetace je velmi bohatá na archeofyty (druhy zavlečené před r. 1500), které tvoří zejména v kulturách obilnin v nižších nadmořských výškách zpravidla hodně přes 50 % ze všech druhů plevelů. Není to nijak překvapivé vzhledem k tomu, že jak většina obilnin, tak velká část archeofytních plevelů pochází z Blízkého východu. Spolu s plodinami se z kolébky zemědělství šířily do střední a západní Evropy i plevele. Mnohé plevelné archeofyty se chovají invazně i dnes, jiné však v posledních desetiletích tak silně ustoupily, že jsou dokonce řazeny mezi kriticky ohrožené druhy – k nim patří např. hrachor pačočkový (*Lathyrus aphaca*).

o něco podobnější střední Evropě než Britským ostrovům. To je možným důvodem, proč se do střední Evropy rozšířilo více archeofytů.

Nejmenší podíly nepůvodních druhů, archeofytů i neofytů, byly ve všech třech srovnávaných evropských regionech zaznamenány ve společenstvech s omezenou dostupností zdrojů (např. živin nebo vody) a společenstvech vyskytujících se v chladnějších oblastech. Velmi málo invadované jsou především alpské a subalpské trávníky a křoviny, živinami chudá vřesoviště, různé typy středomořské vegetace adaptované na suchu (vždyzelené lesy, vyšší vždyzelené křoviny – macchie a nižší vždyzelené křoviny – garigue), rašeliniště, ale i jehličnaté lesy s výjimkou britských jehličnatých kultur.

Tato srovnání odpovídají i četným pozorováním, že v průběhu sukcese podíl nepůvodních druhů postupně klesá. Rostlinná společenstva typická pro raná sukcesní stadia jsou invadována silně, zatímco společenstva odpovídající pozdním sukcesním stadiím mají zpravidla malé zastoupení nepůvodních druhů.

Rozdíly v invadovanosti společenstev archeofytů a neofytů

Česká i britská data jednoznačně ukázala, že společenstva s velkým podílem archeofytů mají zpravidla také velký podíl neofytů a naopak. Tato závislost se potvrdila i v různých studiích založených na datech z větších území, než jsou plochy fytoecologických snímků, např. z českých přírodních rezervací nebo čtverců síťového mapování flóry v Německu. Skutečnost, že tyto dvě odlišné skupiny druhů silněji invadují stejná společenstva, poukazuje na velký význam vlastností společenstev pro úspěšnost rostlinných invazí. Vlastnosti společenstev jsou v tomto kontextu mnohem významnější než vlastnosti druhů. Tento poznatek lze využít i v praxi při sledování a prevenci šíření invazních neofytů, protože jejich šíření lze s větší pravděpodobností očekávat na těch místech, kde dnes roste více archeofytů.

Přesto však existují určité odchylky v invadovanosti společenstev těmito dvěma skupinami nepůvodních druhů. Archeofyty se v České republice i Británii relativně častěji vyskytují v nelesní vegetaci na suchých až mezických půdách, zatímco neofyty se častěji nacházejí v lesích, disturbance dřevinné vegetaci, na vlhkých místech i přímo ve vodním prostředí. I když uvažujeme samostatně pouze plevelová společenstva na orné půdě v České republice, tedy ekosystém s největším podílem nepůvodních druhů u nás, jasně se ukazuje, že archeofyty jsou vůči neofytům relativně hojnější v klimaticky sušších oblastech nebo na sušších půdách, jako jsou černozemě a rendziny.

Rozdíly ve vazbě archeofytů a neofytů na různá společenstva v jejich druhovém areálu lze jednoduše vysvětlit odlišnostmi podnebí a společenstev v původním areálu. Jak už jsme uvedli, většina archeofytů se do střední a západní Evropy dostala z Blízkého východu a Středomoří, tedy z oblastí se suchým klimatem a velkým podílem nelesní vegetace. Proto i v nově osídleném území upřednostňují sušší sta-



noviště a nelesní vegetaci. Navíc až do raného středověku člověk obýval převážně teplé a suché oblasti a právě zde svou činností podporoval šíření archeofytů. Naproti tomu velká část našich neofytů pochází z biomu opadavých listnatých lesů Severní Ameriky a Asie, a proto jsou mnohé z nich dobře přizpůsobeny lesnímu prostředí nebo vlhkým, mokřadním i vodním stanovištím.

Srovnání invazibility společenstev

Výše uvedené údaje vypovídají o invadovanosti společenstev, která však může být do značné míry důsledkem rozdílů v přísunu diaspor nepůvodních druhů na lokality jednotlivých společenstev. Aby bylo možné porovnat společenstva z hlediska invazibility, tedy jejich vlastností umožňujících invazi nepůvodních druhů, provedli jsme statistickou analýzu souboru 20 468 fytoecologických snímků z České národní fytoecologické databáze. V analýze jsme zohlednili faktory, které s největší pravděpodobností ovlivňují přísun diaspor nepůvodních druhů. Tyto faktory zahrnovaly např. plošný podíl zemědělské půdy a zástavby v širším okolí každého snímku a hustotu lidského osídlení v oblasti, kde byl snímek pořízen. Statistickými modely jsme pak hodnotili relativní

5 Jedním z nejvíce invadovaných biotopů jsou ruderalní místa ve městech, vesnicích, podél silnic a železnic. Na nich se vyskytuje mnoho archeofytů i neofytů (zde např. severoamerický turan roční – *Erigeron annuus*), které svými počty druhů i celkovou biomasou často výrazně převažují nad původními druhy.

6 Štavel kapský (*Oxalis pes-caprae*) je jedním z nejhojnějších invazních druhů ve Středomoří. Populace v původním jihoafrickém areálu mají tři typy květů, které se liší poměrem délky tyčinek a čnělky, čímž se zajišťuje cizosprašnost. V Evropě však převažují populace s krátkými čnělkami a dlouhými tyčinkami, čímž je omezeno opylování a pohlavní rozmnožování. Druh se přesto velmi úspěšně šíří, a to pomocí nepohlavních rozmnožovacích cibulek.

vliv tří skupin faktorů na podíl nepůvodních druhů v jednotlivých snímcích: (1) typu a vlastností společenstva, (2) faktorů souvisejících s intenzitou přísunu diaspor nepůvodních druhů a (3) klimatu.

Modely ukázaly, že typ společenstva je zdaleka nejvýznamnějším faktorem, který ovlivňuje invadovanost dané lokality. Variabilitu mezi jednotlivými lokalitami v invadovanosti archeofyty bylo možné



vysvětlit z 86,4 %, z čehož 77,3 % připadlo na typ a vlastnosti společenstva, 4,6 % na přísun diaspor a 4,5 % na rozdíl v klimatu. V případě neofytů model vysvětlil jen 28,3 % variability mezi lokalitami; 19,3 % vysvětlil typ a vlastnosti společenstva, 3,1 % přísun diaspor a 5,9 % klima. Těsnější vztah mezi zastoupením archeofytů a typy společenstev je patrně odrazem skutečnosti, že archeofyty se během delšího pobytu na našem území (v řádu tisíciletí) lépe začlenily do společenstev, která jim z ekologického hlediska vyhovují. Naopak neofyty jsou na našem území kratší dobu, nanejvýš několik století, a proto je jejich zastoupení ve společenstvech zatím mnohem méně vyhraněné – tomu odpovídá i menší procento vysvětlené variability. Důležité však je, že pro zastoupení jak archeofytů, tak neofytů na lokalitě je typ společenstva mnohem významnějším faktorem než přísun diaspor. Lze tedy obecně říct, že rozdíl v invadovanosti mezi široce vymezenými vegetačními typy České republiky jsou do značné míry dány jejich různou invazibilitou a mnohem méně rozdíly v přísunu diaspor mezi lokalitami (i když při srovnání v rámci úzce vymezeného společenstva může být vliv přísunu diaspor na invadovanost rozhodující). Z invadovanosti lze

tedy do značné míry usuzovat na invazibilitu, i když existují určité odchylky.

Tyto odchylky jsme analyzovali v sérii dalších statistických modelů, ve kterých jsme samostatně modelovali invadovanost a invazibilitu. Ukázalo se, že nejvíce invadovaná společenstva (např. plevelová a ruderalní vegetace) jsou také nejvíce invazibilní. Invadovanost mnohých středně invadovaných společenstev je způsobena zejména jejich výskytem v oblastech s velkým přísunem diaspor nepůvodních druhů, ve skutečnosti však jsou tato společenstva vůči invazím poměrně odolná. Jde např. o suché, vlhké a slané trávníky, bazická slatiniště a přirozené listnaté lesy.

Zahrnutí faktorů ovlivňujících přísun diaspor a klimatických charakteristik do modelů umožnilo mj. vytvořit jednoduché předpovědi, jak vypadají málo a hodně invadované lokality v ČR. Např. absenci nebo jen velmi malý podíl neofytů lze s největší pravděpodobností očekávat v různých typech přirozené a polopřirozené vegetace ve středních a vyšších nadmořských výškách, zatímco největší podíly neofytů (kolem 20 % i více) se nacházejí na lokalitách nezapojené antropogenní bylinné nebo narušené dřevinné vegetace v nížinách a pahorkatinách, které mají ve svém okolí do 300 m velký podíl zastavěných ploch.

7 Některé nepůvodní druhy jsou pěstovány pro okrasu, místy zplaňují, ale invazně se nešíří a v dnešní době se zdá, že nejsou ničím nebezpečné. K takovým druhům u nás patří původem jihoevropská dymnivka žlutá (*Corydalis lutea*).

8 Měkké vrbotopolové luhy v nivách nížinných řek jsou jedním z nejvíce invadovaných rostlinných společenstev ve střední Evropě. Přispívá k tomu narušování vegetace vodním proudem, přísun živin v usazených povodňových kalech a šíření semen a plodů vodou. V měkkých luzích jsou časté zejména neofyty, např. křídlatka japonská (*Reynoutria japonica*) nebo křídlatka česká (*R. xbohemica*), zatímco archeofyty jsou vzácnější.

9 Mnohé archeofyty, např. světep střešní (*Bromus tectorum*) a mák vlčí (*Papaver rhoeas*), se do střední Evropy rozšířily již v neolitu. Velká část archeofytů dává přednost spíše teplým a suchým stanovištím.

10 Čerstvé skrývky zeminy a jiná silně narušovaná stanoviště jsou kolonizována jednoletými druhy rostlin schopnými rychlého šíření. Flóra těchto raných sukcesních stadií má zpravidla velký podíl nepůvodních druhů. Ve starších sukcesních stadiích však jejich podíl postupně klesá. Snímky M. Chytrého

Kam se šíří zavlečené rostliny?

3. Obecné příčiny invazibility společenstev

Rostlinná společenstva se mezi sebou liší v invadovanosti (zastoupení nepůvodních druhů rostlin) a v invazibilitě (náchylnosti k pronikání nepůvodních druhů). Nedávné výzkumy ukázaly, že stejné typy společenstev jsou v různých částech Evropy invadovány přibližně stejnou měrou. Konzistentní výsledky studií z území s různými přírodními podmínkami, různou skladbou flóry a různou historií vlivu člověka na přírodu dávají tušit, že invazibilita rostlinných společenstev není jevem náhodným, ale je do značné míry řízena obecnými zákonitostmi. Pokusme se nahlédnout obrysy obecné teorie invazibility rostlinných společenstev, která se postupně vynořuje z plejády nahromaděných dat a případových studií.

Vlastnosti invazibilních a rezistentních společenstev

V minulém dílu seriálu jsme ukázali, která konkrétní rostlinná společenstva jsou odolnější nebo naopak náchylnější k invazím. Znalosti ekologie těchto společenstev umožňují formulovat několik obecných tvrzení o faktorech, které mohou souviset s invazibilitou:

- Nejvíce invazibilní společenstva jsou silně nebo často disturbována (narušována). Např. na orné půdě je nejméně jednou ročně zcela odstraněna veškerá vegetace;

na ruderálních stanovištích je vegetace narušována sešlapem, sečí, herbicidy apod.; paseky vznikly odstraněním stromového patra původního lesa; pobřežní vegetaci narušují účinky vodního proudu nebo vlnobití.

- V mnohých invazibilních společenstvech způsobuje narušení přechodný přebytek volných zdrojů, které nejsou zbývající vegetací plně využity. Např. po odstranění stromového patra lesa zůstává v půdě na pasece velké množství nevyužitých živin; po odstranění stromového nebo keřového

patra je pro přizemní vegetaci náhle k dispozici také velké množství světla, které bylo předtím limitujícím zdrojem; v půdě ruderálního trávníku, který byl nedávno ošetřen herbicidem, může být hodně živin, ale narušený bylinný porost je přechodně nevyužívá.

- V jiných invazibilních společenstvech jsou krátkodobě k dispozici volné zdroje, které jsou dodávány z okolí rychleji, než je původní vegetace stačí spotřebovat. Jde např. o hnojení nebo zavlažování orné půdy, přísun živin s povodňovými kaly po záplavách nebo obohacení půdy dusíkem z atmosférického spadu. Nejvíce invazibilní společenstva jsou ta, která jsou současně narušována a obohacována o živiny z vnějších zdrojů (např. orná půda a ruderální vegetace). Toto tvrzení není založeno na pouhých pozorováních, ale podporují je i výsledky experimentů prováděných na trvalých plochách v Anglii (Burke a Grime 1996).

- Naproti tomu nejméně invazibilní společenstva jsou zpravidla málo narušována a současně trvale omezena nedostatkem některého zdroje. Nikdy se v nich neprojevuje výrazné krátkodobé zvýšení dostupnosti volných zdrojů.

- Některá z málo invazibilních společenstev mohou být i pravidelně narušována, ale nedochází u nich kvůli tomu ke zvýšení dostupnosti nevyužitých zdrojů. Invazibilita zřejmě není nutně důsledkem jakéhokoli narušení, ale spíše důsledkem odchylek od režimu typického pro dané společenstvo. Invazibilitu může zvýšit dokonce i omezení dřívě pravidelných disturbancí. Např. luční rostliny po seči rychle vegetativně regenerují a půdní živiny plynule odčerpává dorůstající porost. Pravidelně obhospodařované louky proto nejsou příliš invazibilní, přestože jsou narušovány sečí. Pokud však dojde na louce k neobvyklé a silné disturbanci, jako je např. rozorání, uvolní se živiny a zpravidla se začnou šířit nepůvodní druhy. I při omezení pravidelné seče dojde ke hromadění živin, které se dřívě odvážely se senem, a opuštěné louky jsou proto náchylnější k invazi než louky pravidelně obhospodařované.

Teorie fluktuace dostupnosti zdrojů

Všechny výše uvedené jevy jsou v souladu s teorií fluktuace dostupnosti zdrojů, kterou v r. 2000 formuloval americký ekolog Mark Davis ve spolupráci s Philem Grime a Kenem Thompsonem z univerzity v Sheffieldu ve Velké Británii. Tato teorie vysvětluje invazibilitu společenstev náhlým zvýšením dostupnosti volných zdrojů,

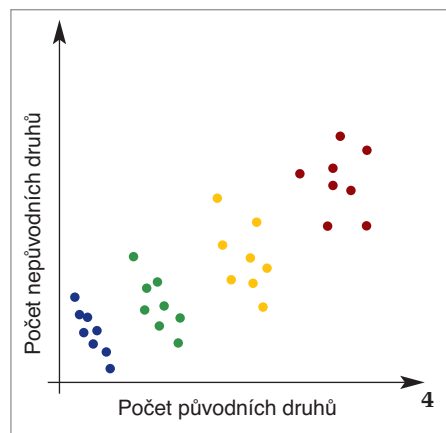
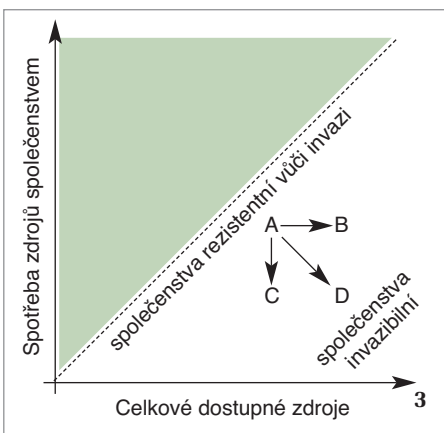
1 Mnohé subtropické ekosystémy jsou limitovány suchem alespoň po část vegetačního období. Nepůvodní druhy zde nacházejí vhodné podmínky na stanovištích, kde je dlouhodobé sucho přerušováno krátkými obdobími dostupnosti vody, např. v korytech periodických potoků. Jedním z invazivních druhů takových míst je vysoká tráva trst' rákosovitá (*Arundo donax*), která pochází pravděpodobně z Indie a Středního východu, zatímco ve Středomoří je považována za archeofyt. Dnes se šíří v subtropích a teplých oblastech temperátní zóny celého světa.





2 Nivy, břehy a čerstvé náplavy řek jsou zpravidla více postiženy rostlinnými invazemi než okolní krajina. Jednou příčinou je šíření semen a plodů nepůvodních druhů vodou. Druhou pak periodické zvětšování dostupnosti volných zdrojů, v tomto případě zejména živin. Záplavy přinášejí živinami bohaté sedimenty a současně narušují vegetaci, která má poté určitou dobu menší spotřebu živin. Tím vzniká prostředí příhodné pro uchycení nových druhů rostlin.

3 Závislost invazibility společenstva na spotřebě dostupných zdrojů (např. živin v půdě). Čárkovaná čára uprostřed grafu představuje mezní situaci, kdy všechny dostupné zdroje jsou společenstvem okamžitě spotřebovávány. Každé společenstvo se nachází v prostoru pod touto čarou (nikoli v zeleném prostoru), protože nemůže spotřebovat více zdrojů, než které jsou mu dostupné. Společenstva, jež bezprostředně spotřebovávají většinu dostupných zdrojů (ležící těsně pod čárkovanou čarou), jsou rezistentní vůči invazi, protože neponechávají volné zdroje pro potenciální nové příchozí druhy. Naproti tomu společenstva, která mají hodně dostupných zdrojů a bezprostředně je nespotřebovávají (ležící dále od čárkované čáry), jsou invazibilní. Rezistentní společenstvo (bod A) se může stát invazibilním, pokud se náhle zvýší objem dostupných zdrojů (např. pohnojením), ale původní druhy nezvyšují jejich spotřebu (posun do bodu B). Může se stát invazibilním i tehdy, když dostupné zdroje zůstanou stejné, ale omezí se jejich využívání původní vegetací (např. po disturbancech společenstva; posun do bodu C). Nejvíce invazibilní jsou společenstva, v nichž se současně zvýší objem zdrojů a omezí se jejich využívání (posun do bodu D). Upraveno podle: M. A. Davis a kol. (2000)



např. živin nebo vody (obr. 3). Pokud dostupnost zdrojů výrazně nekolísá (ať už je jejich celkový objem nízký, nebo vysoký), jsou plynule spotřebovávány původními druhy společenstva a nezbyývají pro rostliny, které by se mohly dostat do společenstva odjinud. Situace se však změní, pokud dojde k rychlému a výraznému zvýšení dostupnosti některého zdroje, ať už jeho přísunem z okolí nebo v důsledku narušení, po kterém se existující zdroje přestanou spotřebovávat zničenou vegetací. Volný zdroj mohou využívat původní druhy společenstva, ale pokud jej nejsou schopny spotřebovat rychle, mohou jej začít využívat druhy šířící se na danou lokalitu z okolí. Do jisté míry může být otázkou náhody, které druhy to budou – některé z nich mohou být původní v domácí flóře, jiné mohou být nepůvodní. V každém případě náhlé zvýšení dostupnosti volných zdrojů otevírá možnost i pro šíření druhů nepůvodních, což je patrně hlavní příčina invazibility společenstev.

Jsou druhově chudá společenstva náchylnější k invazi?

Jedním z často citovaných obecných tvrzení o invazích rostlin i živočichů je hypotéza zakladatele invazní ekologie Charlese Eltona, že druhově chudá společenstva jsou náchylnější k šíření nepůvodních druhů než společenstva druhově bohatá. Tato tzv. teorie biotické rezistence ovlivňovala i politické diskuse o ochraně biodiverzity. Jestliže by větší biodiverzita

omezovala šíření nepůvodních druhů, přispívala by ke stabilitě ekosystémů – a lze si představit pádnější argument pro podporu ochrany biodiverzity? Až do 90. let 20. stol. o pravdivosti této teorie téměř nikdo nepochyboval. Navíc pro ni existovala i dobrá opora v představě volných nik, které existují v druhově chudších společenstvech a jsou otevřené pro nové příchozí druhy. Elton svoji teorii odvodil zobecněním poznatků o invazích na ostrovech, které mají zpravidla méně původních druhů než srovnatelně velké úseky pevniny a zároveň jsou více invadovány. Jak jsme však uvedli v prvním dílu našeho seriálu, invaze na ostrovech se řídí poněkud specifickými zákonitostmi a mají i jiné příčiny než existenci volných nik.

Od konce 90. let byla zveřejněna řada studií, jejichž výsledky byly v přímém rozporu s teorií biotické rezistence. Téměř ve všech analýzách dat o počtech druhů z velkých území (např. administrativních regionů, ostrovů, přírodních rezervací nebo čtverců síťového mapování flóry) se ukázalo, že více nepůvodních druhů roste v oblastech s bohatší původní flórou. Je zřejmé, že jak původní, tak nepůvodní druhy jsou početnější v krajinách, které obsahují více různých stanovišť i společenstev, a proto pojmu více druhů. Pozitivní korelace mezi počtem původních a nepůvodních druhů je tedy spíše důsledkem vazby každé skupiny druhů na heterogenitu stanovišť než přímé závislosti jedné z těchto skupin na druhé. Avšak i pozorování na

4 Vztah mezi počtem původních a nepůvodních druhů ve společenstvu. Každý bod představuje lokalitu a každý shluk bodů je společenstvo s různým počtem jedinců: shluky více vlevo mají méně jedinců, shluky více vpravo mají více jedinců. Počet jedinců je přímo úměrný velikosti ploch, na kterých společenstvo zkoumáme, proto lze shluky zleva doprava interpretovat také jako datové soubory z postupně se zvětšujících ploch. Na malých plochách (s malým počtem jedinců) je málo druhů a počet nepůvodních druhů klesá s rostoucím počtem původních druhů, aniž by se přitom musela uplatňovat mezidruhová konkurence (modrý shluk). Na větších plochách (s velkým počtem jedinců) je druhů více a negativní závislost mezi počtem původních a nepůvodních druhů je stále slabší, až na velkých plochách může zcela zmizet (červený shluk). V observačních studiích jsou obvykle společně hodnoceny vzorky s různým počtem jedinců (což může být dáno rozdíly ve velikosti ploch, ale také rozdíly v produktivitě nebo intenzitě disturbancech mezi plochami); v tom případě jsou všechny shluky chápány jako jediný datový soubor, který vykazuje pozitivní korelaci mezi počtem původních a nepůvodních druhů. Podle: K. Shea, P. Chesson (2002), T. Herben a kol. (2004)



malých, relativně homogenních plochách o velikosti do desítek až stovek m² ukázala kromě negativní korelace mezi počtem původních druhů a invazibilitou velmi často také pozitivní, případně žádnou korelaci. To je i případ vegetačních typů České republiky hodnocených pomocí fytoocenologických snímků, ve kterých jsme zjistili převahu pozitivních nebo žádných korelací. Pod dojmem hromadících se dokladů o tom, že invazní druhy častěji pronikají do druhově bohatých společenstev nebo území, navrhl americký ekolog Tom Stohlgren nahradit klasickou Eltonovu teorii biotické rezistence alternativní teorií biotické akceptace – tendence druhově bohatých společenstev přijímat více nových druhů.

Vztah mezi počtem původních a nepůvodních druhů však může být určován i přímými závislostmi, nejen nezávislou odpovědí každé z těchto skupin druhů na různorodost prostředí. Platí to zejména na malých plochách, ve kterých se spíše než vnitřní heterogenita stanovišť projevují interakce mezi rostlinami. V tom případě se může uplatňovat mechanismus předpokládaný Eltonem, že druhově bohatá společenstva jsou méně invadována, protože větší množství původních druhů lépe využívá dostupné zdroje, a tak nezbytvají přebytky potenciálně využitelné druhy šířícími se z okolí. Menší invazibilitu druhově bohatších společenstev ukázaly zejména výsledky experimentálních studií prováděných na homogenních plochách o velikosti v řádu m², i když observační studie provedené ve stejném měřítku často ukazují opak.

Rozdíl mezi observačním a experimentálním přístupem demonstroval Jonathan M. Levine (2000), který studoval počty původních a nepůvodních druhů rostoucích ve velkých trsech kalifornské ostrice *Carex nudata*. Pozorováním v přírodě zjistil, že trsy, v nichž roste větší počet původních druhů, obsahují i více druhů nepůvodních. Když však experimentálně vysel semena nepůvodních druhů do trsů, v nichž vytrháním některých druhů upravil celkový počet původních druhů, prokázal menší klíčivost a omezené přežívání nepůvodních druhů v trsech s větším množ-

stvím původních druhů. Tímto srovnáním ukázal, že počet nepůvodních druhů ve společenstvech současně ovlivňují dva faktory: větší heterogenita a počet původních druhů. Větší heterogenita umožňuje výskyt více druhů jak původních, tak nepůvodních, větší počet původních druhů však omezuje šíření těch nepůvodních.

Observační studie poměrně jednoznačně ukazují, že negativní závislost mezi počty původních a nepůvodních druhů je častá, pokud pracujeme na malých plochách. Naopak pozitivní závislost platí téměř univerzálně na plochách o velikosti desítek čtverečních metrů a větších. Změna této závislosti s velikostí zkoumaných ploch (obr. 4) se tradičně vysvětluje vlivem konkurence mezi původními a nepůvodními druhy na malých plochách a zvětšováním počtu druhů v každé z těchto dvou skupin díky rostoucí heterogenitě prostředí na velkých plochách. Ve skutečnosti však tuto závislost mohou generovat i jednoduché neutrální modely, tedy počítačové simulace rostlinných společenstev, které záměrně předpokládají u všech druhů stejné vlastnosti, neuvažují žádný mechanismus konkurence mezi druhy a mění pouze počet jedinců ve společenstvu, což odpovídá změně velikosti plochy (protože větší plocha pojme více jedinců). Tyto modely, které vytvořila např. americká skupina Jasona Fridleyho nebo česká skupina Tomáše Herbena, generují při malém počtu jedinců (a tedy i malém počtu druhů) negativní závislost mezi původními a nepůvodními druhy, při velkém počtu jedinců (a tedy i velkém počtu druhů) zpravidla žádnou závislost a při variabilním počtu jedinců (tj. při současném hodnocení společenstev bohatých a chudých na původní druhy) pozitivní závislost. Je tedy možné, že změna závislosti mezi počty původních a nepůvodních druhů z negativní na pozitivní při zvětšení velikosti studovaných ploch nemusí být jen důsledkem konkurence na malých plochách; minimálně zčásti může jít o prostý artefakt vznikající v důsledku stochastických (náhodných) nebiologických procesů projevujících se na malých plochách s malým počtem rostlinných jedinců.

5, 6 Negativní vliv na biodiverzitu mají především ty invazní druhy, které vytvářejí husté porosty, čímž úplně mění původní biotopy a způsobují ústup konkurenčně slabších druhů. Jedním z takových konkurenčně silných druhů je kustovnice cizí (*Lycium barbarum*), asijský druh, který se u nás šíří na suchých stanovištích v teplých oblastech, zejména na mezích podél polních cest. Všechny snímky M. Chytrého

Výhled

Poznání invadovanosti ekosystémů a jejich příčin se ještě před 15 lety opíralo o několik většinou netestovaných hypotéz a roztroušené studie, často založené na málo reprezentativních datech. Dynamický rozvoj oboru ekologie invazí přispěl k tomu, že dnes máme k dispozici srovnávací studie založené na rozsáhlých souborech dat, výsledky důmyslných experimentů i matematické modely invazibility. Porovnáním a syntézou těchto poznatků začíná postupně vznikat obecná teorie invazibility. V mozaice našich znalostí je však stále ještě mnoho neznámých. Existující data pocházejí většinou z velkých regionů, zatímco mimo Evropu a USA stále chybějí podrobnější studie, které by srovnávaly zastoupení nepůvodních druhů na malých plochách ve větším počtu různých biotopů. Většina studií se zaměřuje na invadovanou oblast a její nepůvodní flóru, a přitom pro většinu nepůvodních druhů existují jen nedostatečné informace o jejich chování v původním areálu. Invadovanost může do značné míry záviset i na tom, že druhy některých původních biotopů se šíří snáze a častěji než druhy jiných biotopů, a tyto druhy potom v invadovaném areálu pronikají na podobná stanoviště, v nichž se vyskytovaly doma. Ekology čeká ještě mnoho práce, než na tyto a podobné otázky najdou uspokojivou odpověď. Obecná teorie invazibility však může mít velký význam jak pro ekologickou teorii, tak pro praxi. Umožní např. předvídat, kde a za jakých okolností vznikne největší riziko invazí, což by ve spojení s efektivním ochrannářským managementem mohlo vést k jejich účinnému předcházení nebo omezování.