



Milan Chytrý, Petr Pyšek

## 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 přízemní 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 dříve pravidelných disturbancí. Např. luční rostliny po seči rychle vegetativně regenerují a půdní živiny plynule odčerpávají 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 dříve odvážely se senem, a opuštěné louky jsou proto náchylnější k invazi než louky pravidelně obhospodařované.

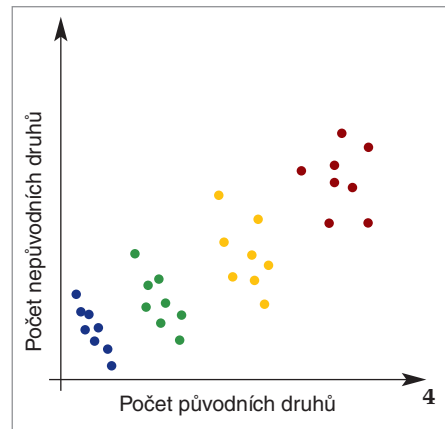
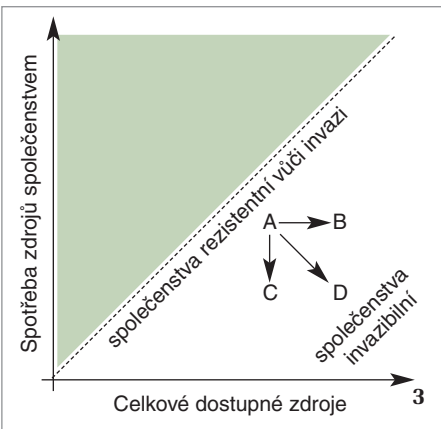
#### Teorie fluktuace dostupnosti zdrojů

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 Grimem 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 invazních druhů takových míst je vysoká tráva trst rakošovitá (*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.







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 nezbyvají 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 nově přichozí 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 čtvrců 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 heterogenní stanovišť než přímé závislosti jedné z těchto skupin na druhé. Avšak i po-

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. Zápavy přinášejí živinami bohaté sedimenty a současně narušují vegetaci, která má poté určitou dobu menší spotřeby 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 spotřebovávat 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 nově přichozí 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 nezvýší 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 disturbanci 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)

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 disturbancí 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)







zorování na malých, relativně homogenních plochách o velikosti do desítek až stovek m<sup>2</sup> 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 fytoecologických 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 nezbyvají 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 m<sup>2</sup>, i když observační studie provedené ve stejném měřítku často ukazují opak.

Rozdíly mezi observačním a experimentálním přístupem demonstroval Jonathan M. Levine (2000), který studoval počty původních a nepůvodních druhů rostoucích ve velkých trsech kalifornské ostřice *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 omezení.

