

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 fytoecologických 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 fytoecologických snímků,

tedy soupisů druhů z ekologicky relativně homogenních ploch o velikosti několik m² (u lesů až stovek m²). Fytoecologické snímky tak dávají přesné odhady lokální invadovanosti. Přestože fytoecologické 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 studií o invadovanosti rostlinných společenstev, založenou na kvantitativní analýze velkého souboru fytoecologických 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 Průhoncích ve spolupráci se zahraničními kolegy podrobně analyzovali fytoecologické 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 fytoecologických 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.

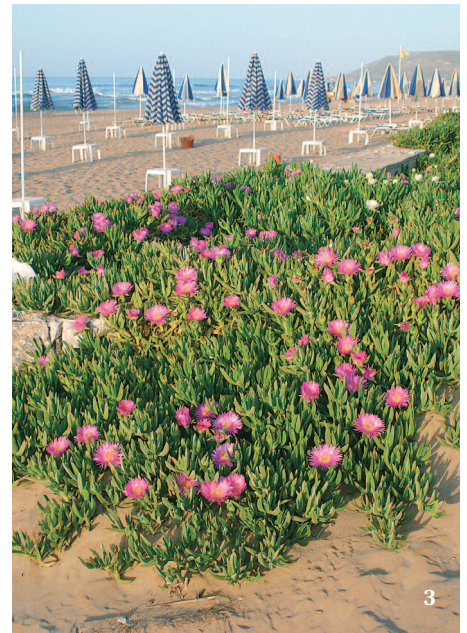
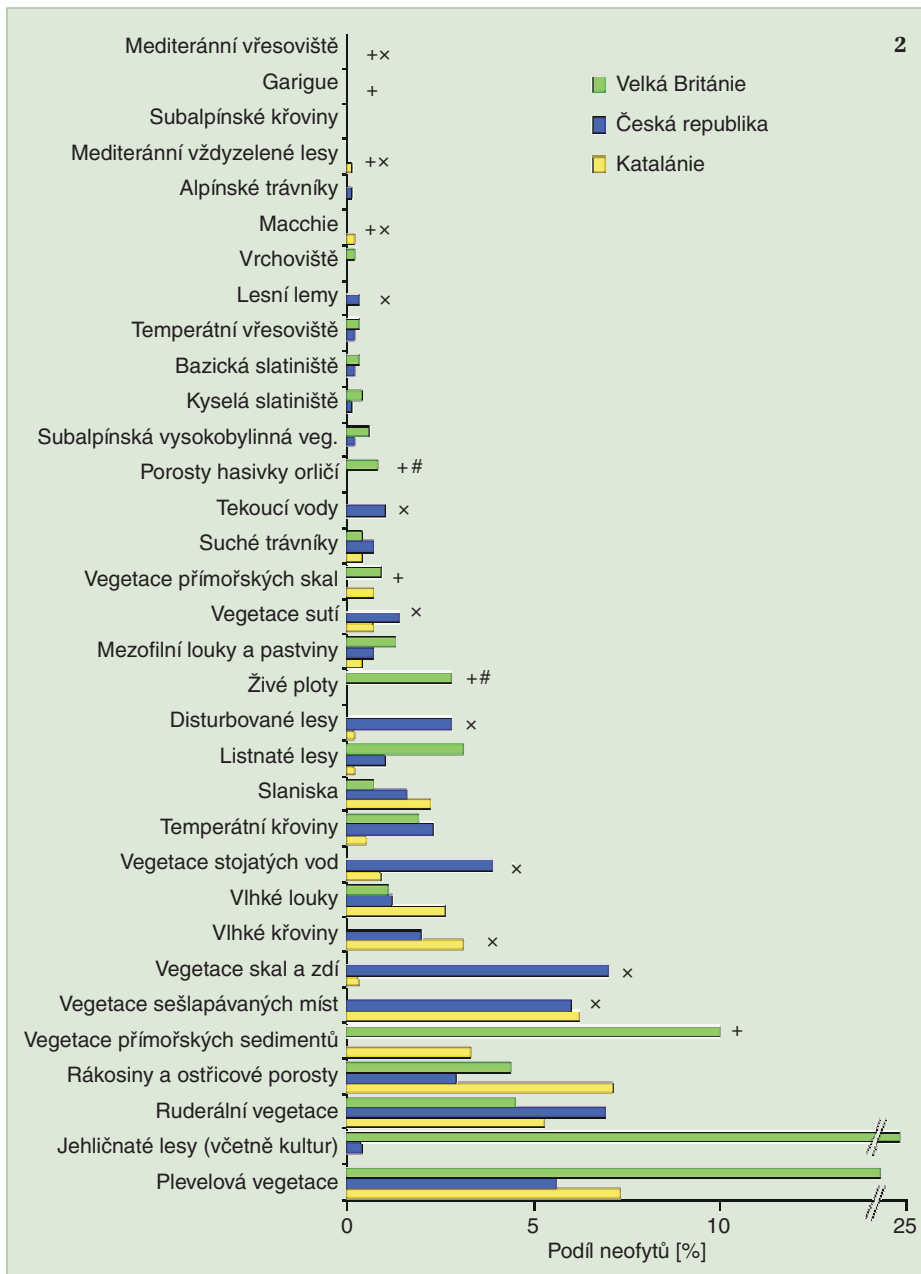
Mimo Evropu provedl nejrozsáhlejší studie zastoupení nepůvodních druhů rostlin (neofytů) tým Toma Stohlgrena z U. S. Geological Survey na plochách o velikosti 1–1 000 m² rozmístěných v 37 typech přirozené vegetace střední části Spojených států. U několika z těchto vegetačních typů podíl neofytů výrazně 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 zavlečány 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 fytoecologických 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 keříků (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. Symboly 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 například 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 druhotném 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 rozdílu 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 nejojnějších 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 archeofytů 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 rozdíly 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. sveřep 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