

# Známe odpověď na Darwinovu naturalizační hádanku?

**Proč jsou některá společenstva náchylnější k invazi než jiná? Kdybychom byli schopni předpovědět, které druhy budou potenciálně nebezpečné pro jednotlivá společenstva, mohli bychom budoucím invazím účinněji bránit. Ačkoli jednoznačnou odpověď ekologové dosud neznají, je pozoruhodné, že o obecné vysvětlení se pokusil už Charles Darwin, a to ve své zásadní knize *O původu druhů* (1859). Jedním z aktuálních výzkumných témat současné invazní biologie je proto zjistit, která společenstva jsou náchylnější k invazi nepůvodních druhů a která méně – tuto vlastnost společenstev označujeme termínem **invazibilita**.**

Abychom pochopili obecné vztahy mezi strukturou společenstva a jeho invazibilitou, studujeme funkční strukturu společenstva, tedy spektrum biologických vlastností jeho druhů, a jeho fylogenetickou strukturu, tedy nakolik jsou si společně se vyskytující druhy příbuzné. Cílem je zjistit, zda budou k invazi náchylnější společenstva funkčně a fylogeneticky homogenní, v nichž všechny druhy mají podobné vlastnosti a současně jsou si navzájem příbuzné, takže využívají zdroje na stanovišti stejně, nebo zda budou více invadována společenstva funkčně a fylogeneticky pestrá. Homogenní společenstva se vyvíjejí zpravidla na stanovištích se silným tlakem prostředí. Typickým příkladem jsou rostlinná společenstva slaných půd. Nepůvodní druhy invadující tuto vegetaci musejí mít preadaptace, které jim umožní přežít ve specifických podmínkách, v tomto případě při vysokém obsahu solí. Naopak funkčně a fylogeneticky heterogenní společenstva představují v České republice např. teplomilné doubravy. Rostliny v nich pocházejí z mnoha různých vývojových větví (např. různých čeledí) a mají různé strategie využívání zdrojů na stanovišti.

Otázkou je, zda jsou náchylná k invazi, a pokud ano, jaký bude vztah mezi původními a nepůvodními druhy.

Pochopení funkčního vztahu mezi původními a nepůvodními druhy a toho, jak ho ovlivňuje vzájemná příbuznost, je jednou z nejstarších otázek invazní biologie. V literatuře existují dvě hlavní alternativní hypotézy vysvětlující úspěšnost nepůvodního druhu ve společenstvu původních druhů, ale dosavadní studie částečně podporují jednu, částečně druhou (obr. 1). První hypotéza vychází z teorie environmentálního filtrování a předpokládá, že ve společenstvu se uplatní jen druhy, které mají podobné vlastnosti a podobná přízpůsobení k danému prostředí, často tedy druhy příbuzné. Původní a nepůvodní druhy spolu potom sdílejí stejné niky i za cenu větší konkurence. Z opačného pohledu vychází Darwinova naturalizační hypotéza. Ta předpokládá, že nepůvodní druh bude na stanovišti úspěšný, pokud nebude s původními druhy příbuzný. Takový druh bude mít pravděpodobně vlastnosti ve společenstvu nové, a ty mu umožní čerpat zdroje, které původní druhy nepotřebují nebo nemají využít. Může být také odolný vůči

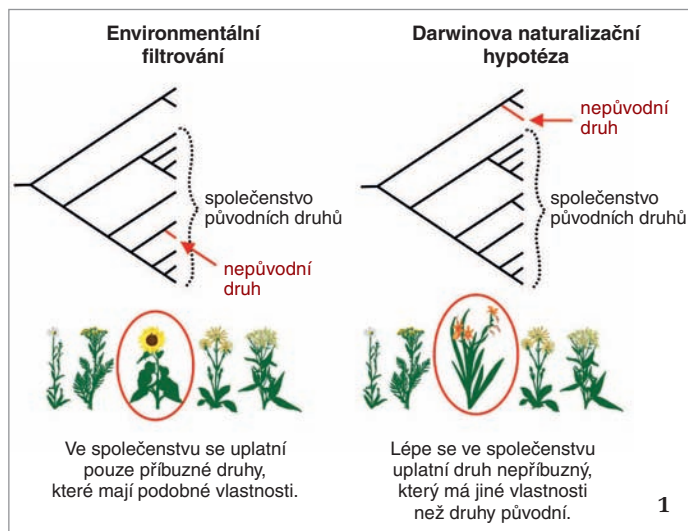
lokálním parazitům a predátorům. Naopak blíže příbuzné druhy budou mít vlastnosti zděděné po společných předcích, a budou si tak více konkurovat při využívání zdrojů. Pro oba úhly pohledu existuje řada podpůrných studií a v literatuře se často mluví o Darwinově naturalizační hádance (Darwin's naturalization conundrum).

Funkční podobnost mezi druhy studujeme srovnáním jejich vlastností. U rostlinných společenstev můžeme vlastnosti měřit přímo na živých rostlinách v terénu, ale často je získáváme z různých databází. Představme si louku tvořenou druhy s víceméně podobnými vlastnostmi. Rostliny mají přibližně stejnou výšku, podobná semena i vlastnosti listů. Ptáme se, zda nepůvodní druh, který bude schopen se uplatnit v tomto porostu, bude mít podobné vlastnosti jako druhy původní, nebo naopak přinese něco nového – např. bude mít tenčí a širší krátkověké listy, což mu umožní využívat světlo, vodu nebo dostupné živiny jiným způsobem.

Problém je, že ne vždy lze dopředu stanovit, které vlastnosti mohou být důležité pro ekologickou funkci daného společenstva. Na naší louce jsme uvažovali výšku rostlin, vlastnosti semen a listů. Pro rostliny ale může být také důležité, jak jsou schopny se vegetativně šířit, zda závisejí na mykorrhize apod. Údaje o těchto vlastnostech nemusejí být snadno dostupné. Proto se jako alternativa funkční analýzy někdy používá analýza fylogenetické struktury společenstva. Příbuzné druhy zdědily stejný soubor vlastností od svého společného předka a často se vyvinuly ve stejné oblasti nebo biotopu. V průběhu evoluce mezi nimi vznikly jisté odlišnosti, ty ale bývají zpravidla menší než mezi vzdáleně příbuznými druhy. V invazní biologii nás bude zajímat, do jaké míry je nepůvodní druh příbuzný druhům, které jsou v invadovaném

**1** Schematické srovnání dvou hlavních hypotéz vysvětlujících úspěšnost nepůvodního druhu ve společenstvu původních druhů – environmentálního filtrování a Darwinovy naturalizační hypotézy. Blíže v textu. Orig. R. Boškova, upraveno podle: W. Thuiller a kol. (2010)

**2** Mezi silně invadovaná společenstva patří vegetace polních plevelů. Současně jde o společenstva funkčně a fylogeneticky poměrně homogenní. Foto Z. Losos



**Tab. 1** Příklady fylogeneticky homogenních a fylogeneticky pestrých společenstev v ČR a počet nepůvodních druhů, které se v nich vyskytují. Převzato z práce J. Sádla a kol. (2007, počty druhů), a Z. Lososové a kol. (2015, údaje o struktuře společenstev)

Fylogeneticky homogenní společenstva	Počet nepůvodních druhů
Jednoletá vegetace obdělávaných polí	252
Jednoletá ruderalní vegetace	359
Výtrvalá teplomilná ruderalní vegetace	329
Mezofilní ovsíkové louky	82
Subkontinentální širokolisté suché trávníky	51
<b>Fylogeneticky pestrá společenstva</b>	
Subkontinentální teplomilné doubravy	22
Mokřadní olšiny	9
Vápnomilné bučiny	6
Mezotrofní vegetace bahnitých substrátů	4

společenstvu původní. Výhoda fylogenetické analýzy spočívá v tom, že nemusíme předem stanovit, které vlastnosti mohou být důležité. Nevýhodou je, že ne všechny vlastnosti zůstávají v evoluci zachovány v nezměněné podobě, a proto někdy může dojít k výrazným rozdílům ve funkční a fylogenetické podobnosti. Je tedy vhodné kombinovat výsledky funkční a fylogenetické analýzy a mít na paměti, že každý z těchto přístupů přináší jinou informaci.

### Vztah mezi invazibilitou rostlinných společenstev v České republice a jejich funkční a fylogenetickou strukturou

V našem výzkumu jsme se soustředili na rostlinná společenstva v ČR. Nejprve nás zajímalo, zda budou k invazi náchylnější společenstva fylogeneticky diverzifikovaná než ta spíše homogenní. Dále jsme se ptali, o která společenstva jde a jaký je v nich fylogenetický vztah mezi původními a nepůvodními druhy.

Pracovali jsme s daty dvojího typu. Prvním byly soubory druhů vyskytujících se v jednotlivých vegetačních typech. Všechny tyto druhy mají vlastnosti vhodné pro růst v daném vegetačním typu, ale nemusejí se vždy setkat na stejné malé ploše. Není tedy nutné uvažovat možnou konkurenci mezi nimi. Druhý typ dat tvořily záznamy druhového složení z většího množství malých ploch (fytocenologických snímků). Druhy na malých plochách musejí jednak sdílet přízpusobením na společné stanoviště, jednak se musejí uplatnit v konkurenci ostatních. Je zřejmé, že v každém z těchto datových souborů bude fylogenetický vztah mezi původními a nepůvodními druhy jiný, protože ho ovlivňují jiné procesy. U druhových souborů hraje roli jen vliv prostředí, zatímco u jednotlivých ploch k tomu přistupuje mezidruhová konkurence.

U druhových souborů vegetačních typů jsme zjistili, že náchylnější k invazi jsou spíše společenstva fylogeneticky homogenní, zatímco diverzifikovanější společenstva vykazují větší odolnost (tab. 1). Nejinvadovanější jsou v našich podmínkách společenstva polních plevelů (obr. 2), ru-



derální vegetace, rozličné typy trávníků a mokřadní vegetace; tyto vegetační typy patří právě mezi fylogeneticky poměrně homogenní. Většina druhů adaptovaných k životu na těchto stanovištích pochází jen z několika fylogenetických linií. Na opačné straně spektra stojí fylogeneticky pestrá společenstva lesů, která jsou invadována jen několika málo druhy.

Zajímavé bylo zjištění, že i přes výrazně větší invadovanost fylogeneticky homogenních společenstev nepůvodní druhy nijak nezvyšují jejich fylogenetickou diverzitu, protože pocházejí většinou ze stejných linií jako druhy původní. Mají tedy podobné vlastnosti, jež jim umožňují vyrovnat se podobným způsobem s podmínkami prostředí na stanovišti. Naopak ve fylogeneticky diverzifikovaných vegetačních typech je invadovanost omezená, ale pokud se zde nějaký druh uplatní, je často nepřibuzný původním druhům a zvyšuje fylogenetickou diverzitu. Takový druh má nezřídka zcela jiné vlastnosti než domácí rostliny, a proto může využít dostupné zdroje novým způsobem, tedy osídlit dosud neobsazenou niku.

Příkladem nepůvodního druhu, který u nás invaduje fylogeneticky pestrá společenstva doubrav a dubohabřin, je netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*, obr. 4), z čeledi netýkavkovitých (*Balsaminaceae*). Pro doubravy a dubohabřiny je rostlina z této čeledi netypická; náš jediný původní zástupce čeledi – netýkavka nedůtklivá (*I. noli-tangere*), vyhledává spíše vlhčí stanoviště. Netýkavka malokvětá má fenologické optimum v plném létě, kdy velká část našich původních lesních druhů už odkvetla. Umí tedy využít podmínky prostředí jinak než domácí rostliny.

U jednotlivých ploch, kde vedle lokálních podmínek prostředí hraje významnou roli také konkurence o zdroje na stanovišti, byly naše výsledky poněkud odlišné. Zjistili jsme, že v rámci jednoho vegetačního typu jsou invadovaná společenstva fylogeneticky méně pestrá než ta neinvadovaná. Ve všech vegetačních typech se prosadí spíše příbuzné nepůvodní druhy s podobnými strategiemi, jako mají druhy původní, případně může nepůvodní druh nahradit některou z původních rostlin. Ani u jednotlivých ploch jsme neprokázali, že by nepůvodní druhy zvyšovaly fylogenetickou diverzitu společenstva.

**3** Přestože jsou subkontinentální širokolisté suchomilné trávníky druhově pestré, představují spíše funkčně a fylogeneticky homogenní vegetační typy. Jsou náchylné k invazi nepůvodních druhů, zejména archeofytů, které sem pronikají zpravidla z okolních polí. Na snímku u nás původní kosatec různobarvý (*Iris variegata*) na lokalitě Hovoranské louky na Hodonínsku. Foto Z. Lososová

**4** V České republice nepůvodní netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*) využívá zcela odlišnou niku než většina původních druhů našich listnatých lesů. Foto M. Chytrý

### Shrnutí

Jaká je tedy odpověď na Darwinovu hádanku? Naše data spíše podporují hypotézu environmentálního filtrování a popírají Darwinovu naturalizační hypotézu. Je však zřejmé, jak ostatně víme i z literatury, že se výsledky liší podle kontextu. Darwinovu naturalizační hypotézu jsme potvrdili jen pro fylogeneticky různorodá společenstva při použití seznamů druhů typických pro společenstvo, nikoli při použití jednotlivých malých ploch. V ostatních případech jsou naše výsledky v souladu s hypotézou environmentálního filtrování. Nepůvodní druhy se tedy většinou šíří do společenstev složených z původních druhů, které jsou jim funkčně podobné nebo příbuzné.

Článek vznikl za přispění Grantové agentury České republiky, projektu GA 18-027738.

Použitá literatura je uvedena na webové stránce Živy.

