

neobsahuje mnoho nepůvodních druhů – nejspíš proto, že zde nezůstává velké množství volných zdrojů ještě nevyužitých přírodních rostlinami. Nedávno publikovaná studie Viktorie Wagnerové a kolektivu (2017) však ukázala, že i v evropských lesích se uplatňuje řada zavlečených druhů, přestože jde o sukcesně vyspělá a navíc poměrně stabilní společenstva. Bližší pohled ale ukazuje, že i temperátní lesy se co do invadovanosti liší. Silně zasaženy jsou zpravidla lužní lesy, které bývají často a intenzivně narušovány záplavami. Na opačném pólu stojí např. lesy na minerálně chudém substrátu v blízkosti rašelinišť nebo vysokohorské lesy v drsných klimatických podmínkách, které bývají invadovány minimálně.

Podobnost mezi nejdůležitějšími zdrojovými biotopy v původních areálech zavlečených druhů a neinvadovanějšími biotopy v druhotných areálech má tedy zřejmé ekologické příčiny. Narušované a živinami bohaté prostředí v původních areálech podporuje rostliny schopné šířit se rychle na velké vzdálenosti a účinně využívat množství dostupných zdrojů rychlým růstem a tvorbou biomasy. Tyto druhy se v sekundárních areálech budou šířit do podobných biotopů, v jakých rostly – druh



6 Jedním z nejobtížnějších invazních druhů v Evropě je ambrosie peřenolistá (*Ambrosia artemisiifolia*, viz str. 241–242), původce nepřijemného alergenního pylu. Ve své domovině, východní části Severní Ameriky, osídluje narušené písčité půdy, jako zde u jezera Champlain ve Vermontu. To vysvětluje, proč je tento druh v Evropě častý právě na písčitých půdách a ve šterku podél cest nebo železnic. Foto M. Chytrý

pobřežních křovin, přizpůsobený celoročně vysoké dostupnosti vody, bude jen těžko invadovat v prostředí se suchou křovinatou vegetací a naopak. Při jemnějším členění biotopů se ale vztah mezi biotopy v původním a druhotném areálu jeví jako méně zřejmý. Je prokázáno, že adaptace druhu na širší spektrum podmínek (včetně různých sukcesních stadií) významně zvyšuje pravděpodobnost jeho úspěšné invaze. Takový druh je totiž schopen v druhotném areálu obsadit širší spektrum biotopů, než osídluje doma. Druhy z pobřežních společenstev toků běžně invadují synantropní vegetaci v druhotném areálu, zatímco druhy z lesů se často šíří i v travinné vegetaci.

Závěrem

Dosavadní studie rostlinných invazí v biotopech přesvědčivě ukázaly, že charakter stanovišť jak v původních, tak v druhotných areálech je důležitou charakteristikou invazí. Výskyt v určitých biotopech v původním areálu nám pomáhá odhadnout pravděpodobnost, že daný druh bude invadovat jinde. Znalost biotopů v druhotném areálu zase pomáhá odhadnout, do kterých míst se budou zavlečené druhy nejvíce šířit.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

Martin Hejda, Petr Pyšek

Environmentální a hospodářské důsledky rostlinných invazí

Invaze nepůvodních druhů rostlin v současné době představují jeden z hlavních faktorů působících změny společenstev na velkých územích. Ve střední Evropě jsou navíc jedním z nápadných aspektů krajinných změn, ke kterým dochází zhruba od počátku 20. stol. Na jedné straně se dramaticky snížil podíl obyvatel pracujících v zemědělství, zejména v důsledku jeho intenzifikace a automatizace. Souběžně s tím došlo k masivnímu přesunu obyvatel do měst. Následkem těchto procesů klesl počet lidí pracujících v krajině – méně se pase, kosí, vysekávají a vypalují náletové dřeviny atd. Náhlé snížení exportu biomasy ze společenstev způsobilo rychlé a hlavně plošné navýšení obsahu dostupných živin, především dusíku. Na druhé straně ale došlo, hlavně v 90. letech a po r. 2000, k mohutnému rozvoji suburbie – rozsáhlých příměstských zón, kde se střídají opuštěná zarůstající místa a naopak intenzivně narušované plochy, často zcela zbavené vegetace (např. Sádlo a kol. 2008). Tyto krajinnotvorné procesy, tedy změny v intenzitě a frekvenci disturbancí, samozřejmě způsobují dramatické proměny vegetace.

Rostlinné invaze jako krajinnotvorný činitel: příčina, nebo důsledek změn?

Jedním z nejnápadnějších aspektů těchto změn je zvýšení početnosti druhů adaptovaných na vysoké hladiny živin. Tyto druhy mohou být jak původní – bršlice kozí noha (*Aegopodium podagraria*), největší lékařský (*Petasites hybridus*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*), krablice

zápašná (*Chaerophyllum aromaticum*), srha říznačka (*Dactylis glomerata*) nebo třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*), tak zavlečené – zlatobýl kanadský (*Solidago canadensis*) a z. obrovský (*S. gigantea*, obr. 1), hvězdnice novobelgická (*Aster novi-belgii*), kolotočnický ozdobný (*Telekia speciosa*) nebo křídlatky (*Reynoutria* spp., syn. *Fallopia* spp.).

Otázkou ale je, zda jsou invaze nepůvodních druhů příčinou plošných změn vegetace, nebo naopak jedním z důsledků rozsáhlých změn na úrovni krajiny, které mají příčiny v socioekonomických změnách společnosti. K expanzi původních nitrofilních druhů pravděpodobně dochází ze stejných důvodů jako k invazím nepůvodních, většinou také nitrofilních druhů (terminologie v tomto případě rozlišuje mezi oběma procesy, kdy termín invaze je vyhrazen pro šíření druhů člověkem, zatímco k expanzi původních druhů může docházet i bez jeho přímého přičinění). Každopádně změny v krajině, invaze neofytů i expanze původních nitrofilních dominantních druhů mívají podobné důsledky – vznik uniformních, druhově chudých společenstev, která často skládají jednotvárnou, víceméně nepůvodnou krajinu. Troufáme si tvrdit, že takový typ krajiny, především pokud převládá na větších územních celcích, je vnímán negativně jak lidmi s přírodovědnou erudicí, tak širokou veřejností.

Přesto má smysl kvantifikovat vliv invazních druhů na malých prostorových škálách v řádu desítek metrů čtverečních, protože taková data vyjadřují vliv invazního druhu na diverzitu a složení konkrétních společenstev, uplatňovaný prostřednictvím přímých interakcí mezi přítomnými populacemi. Stejně tak se ale studuje vliv invazí nepůvodních druhů na flóry velkých územních celků. I zde ale narážíme na zásadní metodologický problém, do jaké míry podobný tomu o příčinách a následcích invazí: jakým způsobem získat data dokumentující důsledky invazí nepůvodních druhů? Nejsnazší je jistě prosté srovnání invadovaných ploch s neinvadovanými, o nichž si myslíme, že se podmínkami podobají těm invadovaným, a tak lze pozorované změny v diverzitě nebo složení

společenstva jednoznačně přičíst na vrub invaze. Toto může být ale někdy naivní předpoklad, protože vliv invaze bývá někdy maskován např. celkovou eutrofizací stanoviště. Určitě tedy není správné srovnávat třeba pravidelně kosenou, a tedy druhově bohatou louku s vegetací na jejím okraji, která v důsledku absence pravidelného kosení zarůstá zlatobýlem kanadským nebo vlčím bobem mnoholistým (*Lupinus polyphyllus*). Naproti tomu srovnání zanedbaného okraje louky zarůstajícího zlatobýlem kanadským s jiným místem téhož okraje louky, kde roste původní třtina křovištní, dává mnohem větší smysl.

Experimenty založené na odstranění invazního druhu a následném srovnání takto ošetřené plochy s invadovanou vegetací se nabízejí jako nejlogičtější alternativa prostého porovnání invadovaných a neinvadovaných ploch. Zásadní problém experimentů založených na odstranění invazního druhu ale spočívá v tom, že samotné odstranění představuje, zejména v případě klonálních druhů s mohutným kořenovým systémem, poměrně drastický zásah do společenstva, který může být patrný mnoho let. Není proto snadné určit, po jaké době lze považovat společenstvo po odstranění invazního druhu za analogické ke společenstvu před invazí. Experimenty založené na výsevu invazního druhu do volné krajiny jsou z etických důvodů nepřipustné. V případě pokusů *ex situ* (např. na zahradě výzkumného ústavu) lze zase polemizovat, nakolik je možné na pokusných pozemcích simulovat poměry v reálných společenstvech. Srovnání invadovaných a neinvadovaných ploch je tedy nakonec nejlepší alternativou. Z hlediska praktické péče o krajinu a ochrany přírody je navíc celkem jedno, jakým směrem kauzalita mezi invazí a pozorovanými důsledky funguje a zda důsledky invaze korelují s jinými faktory. Podstatné je, že šíření a dominance invazních druhů významně souvisí s výrazným poklesem diverzity společenstev.

Data o vlivu invazních druhů na invadovaná společenstva jsou totiž důležitá pro odhad rizika invaze konkrétních druhů a pro rozhodování o prioritách z hlediska případných akcí zaměřených na omezení jejich výskytu. Různé druhy se ve vlivu na společenstva liší a vymezení těch skutečně problémových není zcela triviální. Náš výzkum, který shromáždil terénní data o vlivu téměř dvou desítek invazních druhů v ČR v různých typech invadovaných společenstev, ukázal, že křídlatky, bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*) a šťovík alpský (*Rumex alpinus*) nejvíce potlačují diverzitu původních druhů. Invaze šťovíku alpského je navíc problematická tím, že proniká na druhově pestré horské louky s potenciálem pro výskyt vzácných rostlin. Na druhé straně existují dominantní invazní druhy, jejichž vliv na diverzitu invadovaného společenstva je překvapivě malý – např. netýkavka žláznatá (*Impatiens glandulifera*) nebo slunečnice topinambur (*Helianthus tuberosus*). Pro výsledný efekt invaze je totiž důležitá míra relativní dominance invazního druhu oproti původním dominantům, přítomným v daném společenstvu již před invazí. Pokud nastane situace, kdy



1 Zlatobýl obrovský (*Solidago gigantea*) pochází ze severovýchodních oblastí USA a jihovýchodní Kanady. Do Evropy byl přivezen a vysazen úmyslně jako okrasná rostlina. Začal se ale spontánně šířit a v dnešní době patří, spolu s velmi podobným druhem zlatobýlem kanadským (*S. canadensis*), k běžným invazním druhům. Oba tyto severoamerické zlatobýly najdeme nejčastěji na zanedbaných loukách s nedostatečnou frekvencí kosení či pastvy, i naopak na místech nedávno silně narušených stavebními pracemi nebo těžbou.

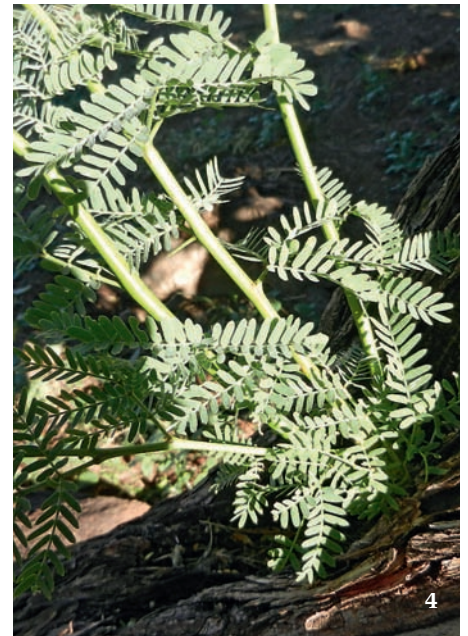
2 Při invazi druhu *Psidium cattleianum* z čeledi myrtovitých (*Myrtaceae*), původem z amerických tropů, na Havajských ostrovech pravděpodobně hrála roli konzumace plodů původními druhy ptáků i jiných živočichů a následné roznášení semen.

výrazně dominantní druh invaduje společenstvo bez výrazných původních dominant (např. bolševník velkolepý na podhorské louce nebo šťovík alpský na horské louce), je dopad na původní druhy velmi silný, protože nejsou adaptovány na přítomnost konkurenčně silné dominanty. Naproti tomu invaze do společenstva s výraznými původními dominantami nemusí mít drastické následky, protože původní druhy bývají adaptovány na soužití s konkurenčně zdatnou dominantou – to je právě případ zmíněné netýkavky žláznaté nebo slunečnice topinamburu na březích toků (Hejda a kol. 2009).

Invazní rostliny mají ale také potenciál změnit krajinu a společenstva na velkých prostorových škálách, v řádu jednotek až desítek kilometrů čtverečních. V krajním případě si lze představit „postzemědělskou“ krajinu jako neprůchodnou mozaiku křovin a porostů vysokých nitrofilních bylin, původních (třtina křovištní, maliník – *Rubus idaeus*, kopřiva dvoudomá) i nepůvodních (křídlatky, třapatka dřípená – *Rudbeckia laciniata*, zlatobýly). Je pravděpodobné, že tento typ krajiny má potenciál se značně rozšířit, třeba proto, že rozsáhlé suburbie

se svými nepravidelnými disturbancemi (např. stavební činnost, terénní úpravy, vznik komerčních zón), a s tím souvisejícími vysokými hladinami živin, poskytují tomuto typu vegetace velký prostor. Vegetace tvořená dominantními invazními druhy (ale i původními nitrofilními dominantami) poskytuje velmi omezený prostor pro výskyt dalších domácích druhů. Naše rozsáhlá terénní studie ukázala, že v porostech křídlatek bývá až o 80 % méně původních druhů než ve srovnatelně neinvadované vegetaci, v porostech bolševníku velkolepého o 60 % méně. Další naše invazní druhy, jako zmíněný šťovík alpský nebo třapatka dřípená, snižují druhovou pestrost invadovaných společenstev o více než polovinu. Plošné šíření invazních druhů by proto mohlo vytvořit biologicky homogenizovanou krajinu s několika málo převažujícími typy vegetace a s velmi omezenou garniturou běžných původních druhů, většinou bez specifických nároků na podmínky prostředí. Nejde jen o to, že taková rostlinná společenstva bývají chudá v lokálním měřítku, také by v tomto případě došlo k homogenizaci vegetace a flóry





na rozsáhlých územích, s omezeným výběrem neustále se opakujících druhů. Tato situace je v zásadním rozporu s moderně pojatou ochranou přírody, jež naopak podporuje pestrou krajinu s prostorově i časově dynamickou mozaikou typů prostředí vhodných pro množství různých druhů. Je třeba si ale uvědomit, že samotný fakt, že se krajina mění a člověk tyto změny zásadním způsobem ovlivňuje, nepředstavuje nic nového a nemusí nutně znamenat katastrofu.

Evropa versus svět: invaze na ostrovech a evoluční naivita původních druhů

I ve světovém měřítku je užitečné vnímat invaze jako součást rozsáhlých krajinných změn způsobených člověkem. Zajímavým příkladem jsou invaze do travinných společenstev. Ve střední Evropě často souvisejí s ukončením režimu pravidelného kosení – např. invaze zlatobýlů, vlčího bobu mnoholistého, šťovíku alpského nebo všedobru zahradního (*Peucedanum ostruthium*). Naproti tomu invaze eurasijských druhů do travinných společenstev ve světě souvisí především s narušením původní vegetace a importem „evropského“ způsobu využívání, založeného na seči a pastvě dobytka dovezeného z Evropy (Seastedt a Pyšek 2011).

Je třeba říci, že i když se ve (střední) Evropě vyskytují invazní rostliny s výrazně negativním vlivem na původní druhy a invadovaná společenstva, celkový rozsah důsledků invazí nepůvodních druhů je zde nižší než ve zbytku světa. V tomto ohledu Evropa (nebo spíše Eurasie) historicky působila spíše jako zdroj invazních druhů s rozsáhlými následky než jako jejich příjemce – není bez zajímavosti, že v posledním zhruba půlstoletí se tento trend začal obracet (Seebens a kol. 2012). Publikovaná data nicméně ukazují, že invazní druhy eurasijského původu mají v Severní Americe podstatně větší negativní vliv na diverzitu původních druhů než srovnatelně dominantní severoamerické druhy v Evropě. Je tedy zřejmé, že výsledný vliv invaze souvisí také s tím, odkud a kam invaze probíhá. Extrémním příkladem může být diametrálně odlišný vliv původem severoamerického vlčího

bobu mnoholistého na původní druhy Nového Zélandu a Evropy. Zatímco novozélandské druhy nejsou schopny v dominantních porostech této rostliny existovat, značná část původních druhů v Evropě v nich přežívá. Novozélandské druhy zjevně vykazují v konfrontaci s invazním vlčím bobem známky tzv. evoluční naivity, tedy snížené schopnosti přežít s nepůvodní, konkurenčně silnou dominantou, herbivorem nebo predátorem, s nimiž dotčený organismus nemá evoluční zkušenost. Pravděpodobně příčiny vysoké konkurenční zdatnosti eurasijských druhů spočívají v dlouhodobé koexistenci s člověkem a vystavení jeho intenzivnímu vlivu v kombinaci s rozsáhlými migracemi eurasijských druhů, které souvisely se změnami klimatu po skončení posledního glaciálu a díky kterým bylo množství eurasijských druhů konfrontováno s různými životními formami a ekologickými strategiemi.

I když pravděpodobně známky evoluční naivity vykazovaly i severoamerické druhy po rozšíření eurasijských invazních dominant, extrémním příkladem tohoto jevu bývají právě původní druhy ostrovů (Nový Zéland, Galapágy, Havajské ostrovy – viz Pyšek a kol. 2012), případně izolovaných, geograficky dlouhodobě oddělených kontinentů, jako je Austrálie. Právě invaze konkurenčně zdatných kontinentálních druhů, s rozsáhlými původními areály, na ostrovy nebo do geograficky izolovaných oblastí mává nejhorší důsledky pro diverzitu původních druhů. Příkladem úspěšné invaze kontinentálního druhu na ostrovy je americký tropický strom chinovník *Cinchona pubescens* (mořenovitě – *Rubiaceae*) na galapážském ostrově Santa Cruz. Rozšířil se na značné části ostrova, což mělo neblahé následky pro místní biotu, která zahrnuje velké množství endemických druhů. Povzbudivě ale je, že po odstranění této invazní dřeviny došlo k poměrně rychlé obnově původních společenstev s dominancí kapradin. Havajské souostroví představuje další příklad geograficky izolované oblasti s vysokým stupněm endemismu, která je značně přeměněna invazními druhy. Dřeviny rodu *Albizia* (především albízie růžová – *A. ju-*

3 Původem asijské dekorativní stromy albízie *Albizia julibrissin* a *A. saman* na Havajských ostrovech porůstají obrovské plochy, kde zásadním způsobem mění vegetaci.

4 *Prosopis pallida* – dřevina z čeledi bobovitých (*Fabaceae*), pocházející z Jižní Ameriky, se značně rozšířila v sušších oblastech Havajských ostrovů. V důsledku invaze došlo k podstatnému omezení výskytu původních dřevin a vznikly rozsáhlé porosty s výraznou dominancí *P. pallida*.

5 Vodní rostlina tokozelka nadmutá (*Eichhornia crassipes*) z tropické Ameriky invadovala tropické a některé subtropické oblasti celého světa. Zatímco ve své domovině vytváří spíše menší porosty a nechová se jako výrazná dominanta, v invadovaných areálech vznikají rozsáhlé husté porosty a její invaze má negativní vliv jak na místní faunu a flóru, tak na životy obyvatel. Porosty znemožňují rybolov a lodní dopravu, která je např. v oblasti afrických jezer klíčová. Případ tokozelky tak patří k invazím se silným negativním vlivem nejen na původní druhy, ale i na hospodářství postižených oblastí. Na snímku invaze na Havajských ostrovech

librissin a *A. saman*, obr. 3; bobovité – *Fabaceae*) zásadním způsobem změnilo vegetaci velkých částí tohoto přírodovědně unikátního souostroví. Rovněž jihoamerický strom *Prosopis pallida* (obr. 4, také bobovité) ovlivnil rozsáhlé oblasti Havajského souostroví a značně potlačil výskyt původních druhů. Tato dřevina se totiž stala dominantou v lesích sušších oblastí souostroví, zatímco z původních dominant tohoto typu vegetace (tomel *Diospyros sandwicensis*, jednoděložná *Pleomele hawaiiensis* z čeledi chřestovitých – *Asparagaceae*) se staly vzácné druhy. Středoamerický jasan *Fraxinus uhdei* zase dlouhodobě poznamenal Havajské ostrovy hromaděním těžko rozložitelného listového opadu. Množství mrtvé biomasy, která se v podmínkách invadovaného areálu špatně rozkládá, je častým mechanismem, jak invazní rostliny dlouhodobě sníží diverzitu původních

druhů. Tento jev je pravděpodobně jednou z příčin velkého vlivu invaze křídlatek a borovice vejmutovky (*Pinus strobus*) v ČR, stejně jako v případě invaze sverepu střešního (*Bromus tectorum*) do oblasti Intermountain West na západě USA (viz dále v textu a v článku na str. 210).

Symptomy evoluční naivity ve velké míře vykazuje i fauna a flóra Austrálie v konfrontaci s invazními rostlinami, jako jsou opuncie (především o. mexická – *Opuntia ficus-indica*), nebo s živočichy (kočka domácí – *Felis catus*, králík divoký – *Oryctolagus cuniculus*, ropucha obrovská – *Rhinella marina*; viz str. 246–248 této Živy); z pohledu invazní biogeografie totiž představuje i Austrálie ostrov. Ostrovní efekty vlivu invazních druhů a evoluční naivity původních druhů ostrovů je snad ještě patrnější v případě invazí živočichů, zejména predátorů, kteří na ostrovech decimují endemické původní druhy ptáků, plazů a obojživelníků. Novozélandští ptáci nejsou adaptováni na predaci a většinou hnízdí na zemi. Proto jejich hnízda ničí invazní australský vačnatec kusu liščí (*Trichosurus vulpecula*). V tomto případě kusu představuje zdatný kontinentální druh, zatímco ptáci evolučně naivní, zranitelné druhy. Naproti tomu kočka domácí je zdatným predátorem původních druhů (hlavně ptáků) jak v Austrálii, tak na Novém Zélandu.

Invaze dřevin

Invaze nepůvodních dřevin, v naprosté většině případů započaté úmyslnou introdukcí a alespoň v počáteční fázi podporované lesnickým pěstováním, znamenají skutečně závažný environmentální problém. Zjednodušeně lze říci, že to, co v České republice na relativně malých plochách působí křídlatky, bolševník velkolepý nebo šťovík alpský, dělají invazní dřeviny

na mnohem větších škálách a mnohem ničivěji. Dřeviny, zejména stromy, často navíc plní roli ekosystémových edifikátorů, které určují podmínky pro existenci naprostě většiny ostatních druhů daného společenstva. Nahrazení původních dominantních dřevin invazními proto zásadně mění celý ekosystém.

Na území dnešní ČR byl především na počátku 20. stol. plošně vysazován severoamerický trnovník akát (*Robinia pseudo-acacia*, viz také článek na str. 238–241). Výsadba byla zčásti motivována praktickými důvody, protože akát celkem dobře roste i na suchých kamenitých svazích, kde ostatní dřeviny příliš neprosplívají. Navíc je i v těchto podmínkách schopen produkovat komerčně využitelné dřevo, nezanedbatelná je také schopnost stabilizovat kamenité svahy. Akát byl ale vysazován i z ideologických důvodů – ve snaze zalesnit převážně bezlesou krajinu, která převládala na konci 19. a začátku 20. stol. Jakkoli nám to dnes připadá absurdní, porosty nepůvodního akátu byly tehdy vnímány jako vhodná analogie původní lesnaté „divočiny“. Důsledky tohoto uvažování jsou dodnes patrné např. na hoře Říp, ještě v 19. stol. zcela bezlesé, která byla počátkem 20. stol. uměle zalesněna akátem. Je smutným paradoxem, že zatímco skalnaté bezlesí často hostí vzácné druhy rostlin i živočichů, akátiny na Řípu i jinde jsou spíše druhově chudé (např. Živa 2015, 5: 249–252), z rostlin se v nich navíc vyskytují hlavně běžné ruderalní druhy. Tendence akátu zarůstat právě bezlesé skalnaté plochy se vzácnými druhy představuje zásadní ochranný problém. Na druhé straně je ale třeba zdůraznit, že ne všude a ne za všech okolností je akát nežádoucí. Vyniká schopností prosperovat i v prašném a znečištěném městském prostředí, proto tvoří smysluplnou součást městské zeleně.

V intenzivně využívané zemědělské krajině navíc představují ostrůvky akátu důležitá refugia pro ptáky, hmyz a někdy i pro vzácné rostliny. Zatímco většina akátin hostí zejména nitrofilní ruderalní druhy, jako je vlašovičník větší (*Chelidonium majus*), kopřiva dvoudomá nebo svízel přítulá (*Galium aparine*), lze zvláště na Moravě najít akátiny s dominantním sverepem jalovým (*B. sterilis*) a příležitostným výskytem vzácných druhů – křivatce lučního (*Gagea pratensis*) i k. rolního (*G. villosa*), modřenců (*Muscari* spp.) a snědků (*Ornithogallum* spp.).

Podobně jako v případě bylinných druhů jsou i důsledky invazí dřevin ve světě mnohem horší než v Evropě. Borovice evropského původu – b. kleč (*P. mugo*), b. černá (*P. nigra*), b. přímořská (*P. pinaster*), b. lesní (*P. sylvestris*), i severoamerického původu – b. pokroucená (*P. contorta*), *P. muricata*, b. těžká (*P. ponderosa*) nebo b. montereyská (*P. radiata*) působí značné škody v Austrálii, Jižní Africe a na Novém Zélandu. Naproti tomu australský strom přesličník přesličkolistý (*Casuarina equisetifolia*) ve velké míře invaduje jihovýchodní část USA a jeho šíření je velkým problémem hlavně na Floridě. Australské akácie (*Acacia cyclops*, *A. melanoxylon*, *A. saligna*, *A. stricta*) způsobily degradaci rozsáhlých území na jihu Afriky a jejich invaze vážně ohrožuje nejen původní druhy, ale i místní obyvatelstvo. Dřeviny navíc často kořeny vylučují různé látky, které nepříznivě ovlivňují růst ostatních druhů (tzv. alelopatie).

Hospodářské důsledky

Je třeba si uvědomit, že skutečně rozsáhlé invaze nepůvodních druhů nejen ohrožují diverzitu původních druhů a degradují společenstva na velkých plochách, ale velmi často působí i značné hospodářské škody. Jak již bylo řečeno, velké množství druhů pocházejících z eurasijských travinných společenstev bylo introdukováno a následně invadovalo travinná společenstva po celém světě. Ačkoli invaze eurasijských lučních a stepních druhů představuje hrozbu pro původní druhy, často zároveň zvyšuje hospodářskou hodnotu pastvin, protože jde mnohdy o nutričně hodnotné a dobytkem preferované rostliny. Zároveň ale došlo k plošným invazím eurasijských trnitých nebo jinak nepoživatelných druhů, což naopak možnost využití travinných společenstev jako pastvin zásadně omezuje. V jihoamerických pampách se rozšířil artyčok kardový (*Cynara cardunculus*), což při svých cestách zaznamenal již Charles Darwin. Také severoamerické prerie východně od Skalnatých hor byly invadovány celou garniturou eurasijských druhů, z nichž některé znemožňují pastvu. Běžný polní a luční plevel pcháč oset (*Cirsium arvense*) pokrývá obrovské plochy, zejména v severní části středozápadu USA. Jihozápad USA zase ve velké míře invadovaly trnité chrpy mediteránního původu, jako chrpa sikavice (*Centaurea calcitrapa*) nebo ch. žlutá (*C. solstitialis*). V Austrálii byla velkým problémem invaze amerických kaktusů rodu *Opuntia*. Jiné invazní druhy travinných společenstev sice nemají trny, ale dobytek se jim vyhýbá – jsou tuhé, nechutné, případně obsahují



draždivé látky; příkladem může být chrpa rozkladitá (*C. diffusa*), kopretina bílá (*Leucanthemum vulgare* agg.) nebo třezalka tečkovaná (*Hypericum perforatum*). Pro někoho, kdo zná tyto druhy ze střední Evropy, může být těžké si je představit jako výrazné dominanty na obrovských plochách, jenže přesně tak se v invadovaném areálu chovají.

Dalším známým případem invaze nepůvodního druhu s obrovskými environmentálními i hospodářskými následky jsou mediteránní tamarisky (zejména *Tamarix ramosissima*) na jihozápadě USA, kde se rozšířily na více než půl milionu hektarů. Tamarisky vytvářejí husté porosty omezující výskyt původních druhů rostlin i živočichů, ovlivňují záplavový režim řek, takže ubývá pravidelných, relativně mírných záplav a přibývá katastrofických povodní. V neposlední řadě ničí půdu – hlubokými kořeny a intenzivní evapotranspirací způsobují v aridních podmínkách jihozápadu USA zasolování půdy. S touto invazí tamarisků je spojeno také první kvantitativní vyjádření způsobených škod, zahrnující jak hospodářské, tak i čistě environmentální aspekty – výsledek na přelomu tisíciletí překvapil nejen celkovou částkou okolo 10 miliard amerických dolarů v příštích 50 letech, ale i tím, že realizovat nákladné eradikace na tak rozsáhlých plochách by se stále vyplatilo a zisky by dvojnásobně převyšily náklady (Zavaletta 2000).

Znáмым příkladem invaze se značnými socioekonomickými důsledky je vodní druh tokozelka nadmutá (*Eichhornia crassipes*, obr. 5), která se rozšířila do tropických a subtropických vodních ekosystémů v Africe a Asii. Je zajímavé, že v původním areálu, tedy v tropické Americe, nikterak nedominovala, v invadovaném areálu však vytváří husté porosty a zarůstá rozsáhlé vodní plochy. Kromě toho, že zásadním způsobem ovlivňuje vodní společenstva (v první řadě eliminací ostatních vodních makrofytů a zastíněním hladiny), působí značné hospodářské škody. Např. v afrických jezerech znemožňuje rybolov a lodní dopravu – obě tyto aktivity jsou přitom pro místní obyvatelstvo klíčovými zdroji obživy. Je ale pravda, že v asijských tropech se tokozelka celkem úspěšně používá jako krmivo a navíc je příkladem druhu, s nímž se poji časté aplikace biologické kontroly invazních rostlin – několik druhů škůdců bylo vypuštěno ve více než 20 zemích světa; tokozelku dokážou omezit, nejúčinnější prevencí je však snížení obsahu živin a zabránění šíření. Další invaze obrovského rozsahu – udává se, že od konce 19. stol.



proběhla na území pokrývajícím přes dva miliony čtverečních kilometrů – se týká již zmiňované eurasijské trávy sveřepu střešního na západě USA. Sveřep se rozšířil především v oblasti Intermountain West – území ohraničeného Skalnatými horami na východě a pásmem pobřežních pohoří (Cascades) na západě. Sveřepu vyhovuje suché a teplé klima celé této oblasti s výraznou kontinentalitou. Přestože jde o jednoletou rostlinu, postupně vytlačil původní americké druhy, převážně víceleté trsnaté trávy. Příčinou je současná introdukce skotu, protože původní trávy nejsou na rozdíl od sveřepu adaptovány na intenzivní pastvu. K úspěchu invaze přispívá i hromadění odumřelé biomasy sveřepu, která zřejmě omezuje klíčení a růst původních druhů, a časně jarní vzházení, díky němuž dosáhnou kořeny rychle k podzemní vodě. Je také prokázán vliv sveřepu na požárový režim invadovaných společenstev, převážně suchých préríí s roztroušenými keři – pelyňkem trojklaným (*Artemisia tridentata*), zlatokeřem *Chrysothamnus nauseosus* (hvězdicovitě – *Asteraceae*) a *Eriogonum umbellatum* (rdesnovitě – *Polygonaceae*), kde došlo k řádovému zvýšení frekvence požárů.

Co vlastně víme o dopadech invazí?

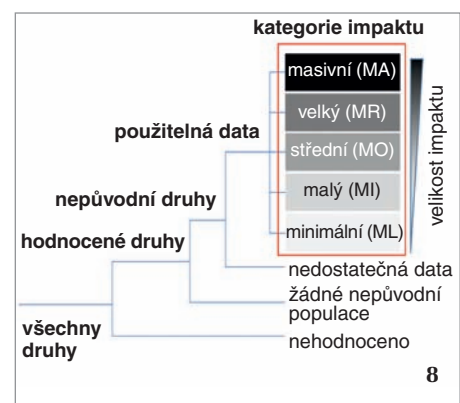
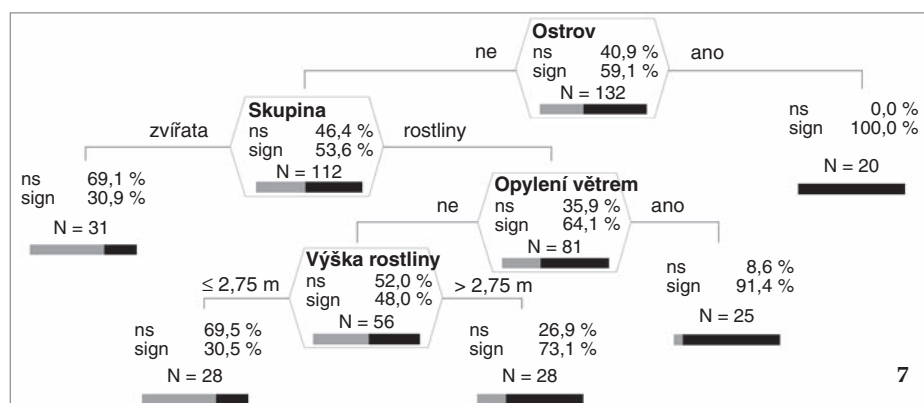
Věda zabývající se impaktem je – jak o tom svědčí i tento článek – stále do určité míry „narativní“, založená spíše na jednotlivostech než na obecně platných principech, i když množství případových studií z celé-

ho světa již určitá zobecnění umožňují. Jeden dobrý příklad sice mnohdy vydá za mnoho čísel, ale invazní biologové dnes už začínají mít poměrně dobrou představu o kvantitativních poměrech. V jedné z našich studií, která zahrnovala téměř 170 invazních druhů z celého světa, pro něž existují údaje o rigorózně měřeném impaktu, jsme zjistili, že invazní rostliny působí měřitelný, statisticky průkazný impakt ve dvou třetinách testovaných případů. Ukázalo se, že zatímco charakteristiky původních populací a společenstev, jako je přežívání, reprodukce či druhová diverzita, po invazi ve většině případů klesají, půdní charakteristiky častěji vzrůstají, typickým důsledkem je obohacení živinami. Asi nejzajímavější výsledek přinesla analýza impaktu na druhovou bohatost a diverzitu původních společenstev (obr. 7). Zatímco na ostrovech mají invazní rostliny vždy průkazný vliv, jak na společenstva původních rostlin, tak zvířat, na pevnině už záleží na typu impaktu. Druho-

6 *Arundina graminifolia* – invazní druh z čeledi vstavačovitých (*Orchidaceae*), pocházející z jihovýchodní Asie. Orchideje jsou kosmopolitně rozšířené čeledi, ačkoli téměř nikde nepatří mezi běžné druhy. Výjimku představují druhy s invazními tendencemi – jihoasijské *A. graminifolia* a *Spathoglottis plicata*, které najdeme v tropických a některých subtropických oblastech celého světa. Je zřejmé, že jejich invaze souvisí s narušováním původní vegetace, jako u jiných druhů invadujících oblasti s krátkou historií intenzivní kolonizace. Snímky M. Hejdy

7 Klasifikační strom popisující pravděpodobnost, že rostlinné invaze budou mít statisticky průkazný (sign, černý pruh) nebo neprůkazný (ns, šedý pruh) vliv na místní druhovou diverzitu. Na oceánických ostrovech je diverzita vždy průkazně redukována, na pevnině záleží na vlastnostech invadujícího druhu a na tom, zda je měřítkem diverzity rostlin či živočichů. Upraveno podle: P. Pyšek a kol. (2012)

8 Dopady invazí jsou podle systému přijatého Mezinárodním svazem ochrany přírody (IUCN) pro každý mechanismus (např. kompetici, hybridizaci, predaci) hodnoceny prostřednictvím semikvantitativní stupnice (od minimálních až po masivní, zkratky odvozeny od anglických termínů). Schéma umožňuje začlenit i druhy, které nebyly dosud zkoumány nebo nemají žádné nepůvodní populace či pro ně neexistuje dostatek dat. Upraveno podle: T. M. Blackburn a kol. (2014)



vá diverzita zvířat je průkazně ovlivněna pouze ve třetině případů, a to bez ohledu na biom, stanoviště, životní formu a vlastnosti invadujícího druhu. Při míře ovlivnění bohatosti rostlinných společenstev už hrají roli vlastnosti invadujících druhů – průkazný impact lze očekávat zejména u invazních druhů opylovaných větrem nebo v případě stromu či keře. Význam opylení větrem není úplně snadné vysvětlit, jednou z možností by mohlo být, že plodnost takových rostlin nezávisí na dostupnosti opylovačů, mohou tudíž snadno vytvořit vysokou pokryvnost, která je pro silný vliv invazního druhu nezbytná (Pyšek a kol. 2012).

Standardizace hodnocení impactu – oficiální nástroj IUCN

Zůstává jediné – co se s tím vším dá dělat? Snaha předcházet a bránit změnám vyvolaným invazemi nepůvodních organismů odčerpává značnou část už tak dosti omezených prostředků plynoucích do ochra-

ny přírody. Klíčem ke zlepšení je tudíž popsat a předpovědět, které invazní druhy jsou – nebo s velkou pravděpodobností budou – z hlediska ekologického impactu neškodlivější, nebo které mají naopak vliv minimální, a na základě toho vymezit, na které je třeba přednostně soustředit pozornost. To by umožnilo efektivnější využívání finančních zdrojů v programech zaměřených na včasnou a rychlou eradikaci začínajících invazí i na dlouhodobou kontrolu invazních druhů. Jako zásadní problém se nicméně jeví volba vhodného způsobu vzájemného porovnávání rozmanité škály impactů mnoha skupin organismů působících na mnoha úrovních ekologické complexity a na různých časoprostorových škálách.

Řešením by mohl být hodnotící systém nedávno navržený mezinárodním týmem ekologů (Blackburn a kol. 2014), jenž různé typy impactu klasifikuje pomocí pětičlenné stupnice, přičemž v každém následujícím vyšším stupni je impact řádově

vyšší – od dopadu na jedince přes populace, druhy, společenstva až po ekosystémy. To pak umožňuje standardizovaným způsobem porovnat impacty vyvolané různými mechanismy, např. kompeticí, predací, parazitismem nebo hybridizací. Druh hodnocený vyšším stupněm má negativnější dopad na určitý aspekt prostředí, v němž je nepůvodní, než druh zařazený do kategorie nižší (obr. 8). Schéma tedy umožňuje řadit rostlinné a živočišné nepůvodní druhy podle míry jejich dopadu na prostředí a před dvěma lety bylo přijato jako oficiální nástroj Mezinárodního svazu ochrany přírody (IUCN). Podobně jako Červený seznam ohrožených druhů IUCN může být využito ke stanovení priorit pro management, což je jeden z důležitých předpokladů mezinárodní strategie boje s invazními druhy.

Použitou literaturu uvádíme na webových stránkách Živý.

To ale rozhodně neznamená, že rákosiny představují biologickou poušť – tento významný habitat využívá mnoho specializovaných druhů obratlovců a bezobratlých. Je rovněž ekonomicky významný a má řadu využití – v současnosti především jako součást uměle vytvořených kořenových čistíren odpadních vod, biomasa s vysokým obsahem celulózy nalézá uplatnění v energetice či papírenství, stébla sloužila v minulosti jako tradiční střešní krytina. Z obilí lze uvařit kaši, po naříznutí stonků je možné jíst sladkou šťávu, mladé oddenky se dají uvařit a pražené použít jako náhražka kávy.

Severní Amerika – invaze na úrovni genotypů

Je doloženo, že člověk využíval rákos od pradávna, podle dostupných údajů minimálně od poslední doby ledové. Celé rostliny i jejich části byly přemísťovány na různé vzdálenosti např. pro zpevnění břehů plavebních kanálů z nejbližšího mokřadu, ale i tisíce kilometrů mezi jednotlivými kontinenty. Přesný mechanismus dálkového šíření není zdokumentován, velmi pravděpodobně ale byl rákos transportován hlavně nevědomky s balastním materiálem, jako je bahno, kameny a voda, který lodě potřebují pro udržení stability po vyladení užitečného nákladu. Protože balastní zátěž zaoceánské lodě nabírají v blízkosti přístavišť, často situovaných v ústí velkých řek s hojným výskytem rákosu, nabíraný materiál byl nejspíš kontaminován ohromným množstvím diaspor. Ať už to bylo jakkoli, rákos cizích proveniencí je v současnosti doložen po celém světě. Tam, kde rákos dříve nerostl, např. v Brazílii, byla identifikace procesu invaze jednoduchá, do flóry oblasti přibyl nový druh. Složitější to bylo např. v Severní Americe, kde se vyskytoval jak rákos původní, tak zavlečený. Rozlišení obou genotypů na základě vzhledu je obtížné, navíc dochází k vnitrodruhovému křížení, což situaci ještě více komplikuje. O probíhající kryptické (skryté) invazi ovšem svědčilo několik indicií. Šlo především o značný nárůst velikosti

Jan Čuda, Petr Pyšek

Rákos obecný – příklad invaze na vnitrodruhové úrovni

Invaze rákosu obecného (*Phragmites australis*) je zajímavá ze dvou důvodů – v Severní Americe, kde se vyskytuje jak původní, tak z Evropy zavlečené populace, umožňuje studovat invazi na úrovni jednotlivých genotypů. Druhým poměrně unikátním rysem je, že invazní populace rákosu obecného mají ve srovnání s původními menší obsah jaderné DNA, což vede k urychlení některých biologických procesů podporujících invazi.

Rákos obecný z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*) je původním druhem naší flóry s kosmopolitním rozšířením, který se vyskytuje na 6 kontinentech s výjimkou Antarktidy (Packer a kol. 2017). Druh snáší extrémně široké rozmezí podmínek prostředí, roste od vyložené chladných oblastí (70° severní šířky a 43° jižní šířky) až k rovníku. Přes obecné povědomí, že je hlavně rostlinou mokřadů, se vyskytuje i v aridních oblastech – rákos lze nalézt např. v oázách severní Afriky, v Austrálii nebo v poušti Taklamakan ve Střední Asii. Ve sbírce využívané v Botanickém ústavu Akademie věd ČR pro experimentální účely máme i rostlinu sebranou v kalifornském Death Valley, tedy na nejteplejším místě světa. Ekologické optimum se v našich podmínkách nachází v mokřadech, na březích stojatých nebo pomalu tekoucích vod a na místech s vysokou hladinou podzemní vody, jako jsou podmačená luka a pole.

Důležitou vlastností rákosu je schopnost prorůst hladinou vody výsokou několik desítek centimetrů, v extrémním případě i několik metrů, v závislosti na průhlednosti

vody, která určuje dostupnost světla. Tato strategie je velmi výhodná při obsazování nových stanovišť bez vegetace, kde se rákos vegetativně šíří oddenky do mělké vody, v níž jiné mokřadní druhy nemohou klíčit. Podzemní oddenky (rhizomy) mohou být delší než 10 m a každý může propojovat až několik desítek stébel. Rákos je kompetičně silný, nad zemí dorůstá výšky až 5 m (je to naše nejvyšší tráva), do 20–50 cm pod povrchem oddenky tvoří v podzemí hustou síť – „matraci“. Ovlivňuje tak ostatní vegetaci především zvýšením zástínu na stanovišti (ztěžuje klíčení ostatních druhů). Silná vrstva rhizomů také téměř znemožňuje klíčení a vegetativní prorůstání jiných rostlin, podobný účinek má mohutná vrstva těžce rozložitelného opadu. V případě nepříznivých podmínek, jako je pokles vlhkosti půdy či zvýšený zástín, tato vytrvalá tráva dokáže přežít i několik let díky velkým energetickým rezervám, skrytým v rhizomech.

Vše výše uvedené velmi znesnadňuje uchycení jiných druhů rostlin, proto rákos tvoří často monodominantní porosty, kde je diverzita ostatních druhů zpravidla nízká.