

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 přežít. Tato schopnost závisí na konkurenčním tlaku druhů, které již ve společenstvu rostou (tj. zpravidla původních druhů), na vlivu býložravců a patogenů, na klimatických extrémních 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-





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 zřejmé 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 řídko 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).

odtěžené rašeliniště nabízí nový prostor pro druhy trpící konkurencí v zapojených porostech. Bezprostředně po ukončení těžby se zde uchytilo jen málo rostlinných druhů. Mezi ně patřil např. bezkolonec modrý (*Molinia caerulea*), ostřice šedavá (*Carex canescens*), bříza pýřitá (*Betula pubescens*), suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*) a suchopýr úzkolistý, který časem dosáhl největší pokryvnosti.

Pro suchopýr úzkolistý je příznačná schopnost vytvářet nové dceřiné vegetativní výhony (ramety). Těmi se rostlina dokáže paprscitě šířit v prostoru (obr. 2). Starší rodičovské ramety postupně odumírají a hromadí se stařina. Rostlina expanduje do prostředí bez konkurence jiných druhů ve formě zeleného prstence, který obklopuje prostor starších uhynulých jedinců. Expanze je umožněna tím, že dochází k přerušování spojů mezi staršími rametami na jedné straně a tvorbě nových ramet na straně opačné. Celek (zde jej nazýváme pracovním termínem koláč) se šíří neustálým a poměrně rychlým růstem do prostoru obnažené rašeliny, přičemž na okraji stále dorůstá a směrem dovnitř odumírá (obr. 1). V současné době lze na lokalitě zaznamenat kolem 50 takových útvarů, které se nacházejí v různé fázi vývoje od malých po větší s dobře vyvinutou středovou a okrajovou částí.

Průměrný koláč suchopýru má velikost asi 4,5 m, ale občas najdeme i koláče s průměrem 12 m. Dynamika jejich růstu je fascinující. U těch největších bylo možno naměřit schopnost šíření až 1,2 m za rok.

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

Vojtěch Lanta

Zvláštní způsob růstu suchopýru úzkolistého

Suchopýr úzkolistý (*Eriophorum angustifolium*) je klonální rostlina, která dovede rychle vytvářet své vegetativní repliky (klony). Na odtěženém rašeliništi Soumarský most se projevuje atypickým způsobem růstu. Schopnost jejího rychlého klonálního šíření na takto specifickém stanovišti již od začátku ovlivňuje nastartovaný průběh sukcese.

Odtěžené rašeliniště Soumarský most na Volarsku bývalo kdysi kontinentální horské rašeliniště s převažující vegetací blatkových borů (*Pino rotundatae-Sphagnetum*, třída *Oxycocco-Sphagnetea*). Zaujímá plochu přibližně 90 ha a leží v nadmořské výšce 650 m. Poloha uprostřed šumavské přírody se odráží především ve vyšších srážkách (1 000 mm za rok). V minulých dvou stoletích bylo rašeliniště těženo tradičním borkováním, v letech 1958–99 pak i použitím drastičtější metody strojového povrchového frézování. V té době bylo

zcela odvodněno pomocí zbudované sítě kanálů. V 90. letech se od těžby rašeliny postupně upouštělo, až v r. 1999 definitivně skončila. Od té doby dochází k samovolnému zarůstání rašeliniště. Nově navozené podmínky na odtěženém černém půdním substrátu byly pro sukcesí rostlin velmi nepříznivé. Obnažená plocha rašeliniště se totiž vyznačuje zvýšeným výparem v létě a střídavým zmrzáním a roztáváním vrchní rašelinné vrstvy v zimě, což vede k soustavnému narušování kořenů. Na druhou stranu takto