

Biotopy jako zdroje i příjemci nepůvodních druhů rostlin

Každý rostlinný druh je svým výskytem více či méně vázán na určité spektrum biotopů neboli přírodních stanovišť. Tyto vazby významně ovlivňují průběh a výsledek biologických invazí. V původním areálu, kde jsou druhy doma, předurčují biotopy jejich ekologické adaptace. Mnohé z těchto adaptací jsou pak v případě zavlečení druhů mimo původní areál klíčové pro úspěšné zdomácnění v tamních biotopech. Po zavlečení do druhotného areálu se každý druh šíří v biotopech, na které je adaptován, a ty jsou často podobné stanovištím, na nichž rostl v původním areálu. Ale mohou být i zcela odlišné.



Biotopy v původních areálech – zdroje invazních druhů

Základní charakteristiky původních biotopů úspěšných invazních druhů jsou podobné napříč různými klimatickými pásy a velmi rozdílnými biogeografickými oblastmi. Nejčastější zdroj invazních druhů představují narušovaná místa s trvale velkou (tedy alespoň občas) nebo kolísající dostupností základních zdrojů, jako je voda, živiny nebo světlo. Z přirozených, člověkem málo ovlivněných biotopů této charakteristice odpovídá zejména vegetace říčních niv – pobřežní křoviny, bylinné lemy toků, nivní louky a lužní lesy. Řeka opakovaně a s různou intenzitou narušuje své okolí a zároveň při záplavách přináší živiny. Mnoho úspěšných invazních druhů pochází právě z pobřežní vegetace. Např. kyprej vrbice (*Lythrum salicaria*), u nás druh častý v mokřadech a pobřežní vegetaci, se v Severní Americe stal významným invazním druhem s velkým vlivem na tamní rostlinná společen-

stva. V sušších oblastech Jižní Ameriky se podél toků, jež jsou často jen periodické, vyskytuje plejáda rostlin, které patří celosvětově mezi úspěšné invazní druhy. Mnohé z nich lze nalézt zavlečené i v Evropě, zejména ve Středozeří, které se klimaticky částečně podobá semiaridním oblastem Jižní Ameriky, např. lilkovité rostliny (*Solanaceae*) tabák sivý (*Nicotiana glauca*, viz obr. 2) a *Salpichroa origanifolia* (obr. 3) nebo líčidlovitou *Rivina humilis* (*Phytolaccaceae*). Kromě okolí řek existují i další přirozené biotopy, jež jsou často narušované přírodními procesy a představují významný zdroj nepůvodních druhů – erodované svahy, lavinové dráhy nebo vulkanické substráty.

Důležitou roli při utváření zdrojových biotopů úspěšných invazních druhů hraje i člověk. Biotopy pod lidským vlivem bývají zpravidla narušovány v nepravidelných intervalech a obsahují dostatek živin, podobně jako pobřežní křoviny a nivní louky. Adaptace na synantropní niku (tedy

na výskyt v člověkem vytvořených nebo silně ovlivněných biotopech) je z hlediska invaze ve vzdálených oblastech výhodná i proto, že především mimo Evropu dochází k invazím velmi často v návaznosti na narušování původní vegetace člověkem. Toto je typické zejména pro druhy evropského nebo asijského původu, které se na synantropní niku adaptovaly díky mnoha tisícům let soužití s člověkem. Dojde-li v důsledku lidské aktivity k narušení vegetace v nějakém vzdáleném regionu klimaticky podobném některé části Evropy, vytvoří se ideální prostředí pro invazi evropských druhů. Příkladem je invaze druhů evropských luk a pastvin do temperátní travinné vegetace celého světa po odstranění původního rostlinného krytu a nástupu evropského způsobu využívání krajiny, hlavně pastvy ovcí a skotu.

Důležité je ale také to, odkud a kam invaze konkrétního druhu probíhá. Např. druhy zavlečené z Evropy na kontinenty Nového světa pocházejí mnohem častěji právě z travinných společenstev než druhy invadující do Evropy. Naopak druhy travinných společenstev z jiných světadílů to při invazi evropských luk a pastvin nemají jednoduché. Druhy evropských travníků jsou totiž dlouhodobě adaptovány na přítomnost člověka, pastvu dobytka nebo senoseč. Po spasení nebo posečení se evropský travník velmi rychle obnovuje vegetativním rozrůstáním i regenerací ze semen přítomných původních druhů a zdánlivě uvolněná nika se tak rychle zaplní.

Biotopy v druhotných areálech – příjemci nepůvodních druhů

I po zavlečení do nového území každý rostlinný druh osídluje jen některé biotopy – ty, na něž je adaptován. Některé biotopy druhotných areálů jsou invadovány více, jiné méně. Pochopení rozdílů v invadovanosti má i praktický význam – umožňuje odhadnout, jaké krajinné procesy s invazí souvisejí a v jakých typech krajiny lze očekávat největší problémy. Není to ale vždy tak jednoduché, protože podíl zavlečených druhů v konkrétním typu prostředí nezávisí jen na vlastnostech biotopů, ale i na pravděpodobnosti, zda na místo doputují propagule (diaspory) těchto druhů, tedy jejich semena, spory nebo vegetativní rozmnožovací částice.

Obecně lze říct, že invadovanost biotopů v druhotných areálech souvisí se zdrojovými biotopy v původních areálech, které poskytují nejvíce druhů schopných úspěšné invaze. Mezi celosvětově nejinvadovanější biotopy proto patří pobřežní křoviny, nivní louky a synantropní vegetace, což můžeme dobře pozorovat i v České republice (obr. 1 a viz také články na str. 233–235 a 243–245 této Živy). Velký počet nepůvodních a invazních druhů v nich má spojitost nejen s adaptacemi mnoha konkurenčně schopných a dobře se šířících druhů na tyto biotopy, ale také s velkým přísunem jejich propagulí. V případě pobřežních společenstev záplavy roznesou propagule nepůvodních druhů během krátké doby i na velmi vzdálená místa. U synantropní vegetace zase napomáhá šíření člověk – ať už záměrnými introdukcemi okrasných a užitkových rostlin, nebo nechtěným šířením propagulí

1 Břehové porosty toků jsou významným zdrojem invazních druhů i jejich příjmem v druhotných areálech. Zápavy narušují břehovou vegetaci a zároven zajišťují přísun úživného substrátu. Navíc přenášejí semena nebo jiné propagule invazních druhů. Na snímku invaze severoamerické třapatky dřipené (*Rudbeckia laciniata*) na loukách v okolí řeky Smědé v severních Čechách. Meandry toku jsou chráněny v rámci přírodní rezervace Meandry Smědé, invaze třapatky ale výrazně přeměnila podstatnou část této rezervace.

2 Jihoamerický tabák sivý (*Nicotiana glauca*) se ve svém původním areálu vyskytuje především v okolí toků, včetně tzv. rio muerto, což jsou koryta řek vyschlá po většinu roku. Ve Středozeří, na Kanárských ostrovech i jinde je tento druh invazní a lze ho nalézt v širokém spektru biotopů – kromě okolí toků se s oblibou vyskytuje i na různých synantropních stanovištích, včetně suchých míst.

3 Druh *Salpichroa organifolia* (lilkovité – *Solanaceae*) se ve svém původním areálu, Jižní Americe, vyskytuje především v okolí toků a v synantropních biotopech s velkým obsahem živin – např. na shromaždištích dobytka. Sekundárně ho najdeme ve Středozeří i v jiných klimaticky podobných oblastech, opět nejčastěji na člověkem ovlivněných místech a živinami (zejména dusíkem) bohatých půdách.

4 Kolotočník ozdobný (*Telekia speciosa*) v břehovém porostu horského toku ve svém původním areálu v rumunských Karpatech. I břehy horských toků mohou sloužit jako zdrojový biotop úspěšných invazních druhů. V České republice se kolotočník rozšířil zejména na vlhkých nívních loukách a v údolních olšinách ve srážkově bohatých oblastech, jako jsou např. Jizerské hory nebo Slavkovský les. Spektrum invadovaných biotopů je ale pravděpodobně širší než rozsah biotopů, v nichž druh roste v Karpatech. U nás kolotočník najdeme i na člověkem narušených místech v oblastech s odlišným klimatem než v jeho původním areálu. Snímky M. Hejdy, není-li uvedeno jinak

5 Jihoevropský sveřep načervenalý (*Bromus rubens*) – jednoletá tráva, která byla zavlečena do pouštních oblastí na jihozápadě Severní Ameriky. V původním areálu se vyskytuje na suchých místech narušovaných lidskou činností, často ve



městech. V Mohavské poušti invaduje volnou půdu mezi osamoceně rostoucími velkými původními rostlinami, jako zde na úpatí žulových skalních výchozů v národním parku Joshua Tree. Hromadí se tak suchá stařina a způsobuje časté požáry, které byly pro ekosystém s původními druhy netypické. Foto M. Chytrý

třeba při transportu zboží. Diverzita nepůvodních druhů proto bývá velká v okolí nádraží, přístavů a překladišť (viz Živa 2005, 1: 13–15).

Silně invadované biotopy v druhotných areálech se hlavním zdrojovým biotopům v původních areálech podobají režimem nepravidelného narušování a vysokou nebo kolísající hladinou zdrojů. Toto pozorování odpovídá tzv. teorii kolísání dostupnosti zdrojů, navržené americkým ekologem

Markem Davisem a jeho britskými kolegy v r. 2000. Podle ní je invadovanost rostlinných společenstev největší tam, kde se v určitých intervalech náhle zvětšuje množství volných zdrojů využitelných zavlečenými druhy. Tato situace nastává nejen při přísunu zdrojů z okolí, např. při pohnojení nebo zavlažení suchých oblastí, ale i po silném narušení porostu, kdy se spotřeba živin sníží v důsledku odstranění vegetace.

Je zajímavé, že ve střední Evropě se míra invadovanosti různých typů biotopů liší i podle toho, jak dlouho je nepůvodní druh v oblasti přítomen. Velká část archeofytů, tedy druhů zavlečených před r. 1500 (viz str. 210–213), preferuje spíše sušší biotopy, např. suché trávníky nebo polní kultury v teplých oblastech. Výskyt archeofytů v sušších biotopech odráží skutečnost, že ve většině případů jde o druhy zavlečené k nám se zemědělstvím, nejčastěji tedy z kolébky zemědělství v suchých oblastech Blízkého východu nebo jižní Evropy. Naopak neofyty, zavlečené až v novověku, často upřednostňují vlhčí místa, i když se nevyhýbají ani suchým stanovištím.

K šíření nepůvodních druhů přispívá také nadměrné zásobení ekosystémů živinami – eutrofizace. Plošná eutrofizace krajiny může mít mnoho příčin – od depozic atmosférického dusíku až po změny způsobu hospodaření, kdy biomasa není z ekosystémů odebírána, jako se to dělo dříve. Ukončení pastvy a pravidelné seče travních porostů působí nárůst obsahu živin, zejména dusíku. Taková vegetace se stává, v souladu s teorií kolísání dostupnosti zdrojů, ideálním prostředím pro invazi nepůvodních druhů. Invazi je proto třeba chápat nikoli jako izolovaný jev, ale jako součást širších změn probíhajících v krajině. Ty zahrnují kromě eutrofizace i bezprecedentní změny v disturbančních režimech. Na jedné straně jsme svědky úpadku tradičního využívání krajiny, především zmíněného opouštění pastvin a luk, na druhé straně dochází na řadě míst k rozsáhlému narušování vegetace a obnažování holé půdy, což vytváří prostor pro kolonizaci nepůvodními druhy.

Existují ale také biotopy, které jsou zdrojem i příjemcem nepůvodních druhů jen velmi zřídka. Na některých z nich brání invazím nedostatek zdrojů, např. v alpských trávnících nebo rašeliníštích s omezeným obsahem minerálních živin v půdě. Také sukcesně vyspělá vegetace většinou



neobsahuje mnoho nepůvodních druhů – nejspíš proto, že zde nezůstává velké množství volných zdrojů ještě nevyužitých přítomnými 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 rašeliníšť 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 zřejmě 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 nepříjemného 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 Živý.

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 krajinotvorné procesy, tedy změny v intenzitě a frekvenci disturbancí, samozřejmě způsobují dramatické proměny vegetace.

Rostlinné invaze jako krajinotvorný 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*), devětsil 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*), kolotočník 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 expanzím 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