

# Invaze nepůvodních druhů v rostlinných společenstvech

## Invasions by alien species in plant communities

Milan Chytrý<sup>1)</sup> & Petr Pyšek<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Ústav botaniky a zoologie Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity, Kotlářská 2, 611 37 Brno; e-mail: chytry@sci.muni.cz

<sup>2)</sup> Botanický ústav AV ČR, v.v.i., Oddělení ekologie invazí, 252 43 Průhonice, a Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta UK, Viničná 7, 128 01 Praha 2; e-mail: pysek@ibot.cas.cz

### Abstract

Patterns of invasions by alien plant species in plant communities, habitats and large areas are reviewed. Emphasis is given on the difference between the level of invasion, i.e. actual number or proportion of alien species, which is dependent on habitat properties and propagule pressure, and invasibility, which is dependent on habitat properties only. Differences in the level of invasion between islands and mainlands, New World and Old World, temperate and tropical regions and low and high altitudes are discussed. Then the level of invasion and invasibility of the main European vegetation types are compared, based on the recent studies in the Czech Republic, Catalonia and Great Britain. Finally the relationships between native species richness and invasibility of plant communities are discussed.

**Key words:** biotic resistance, habitat, invasibility, level of invasion, non-native plants

### Úvod

Otázky řešené oborem invazní ekologie lze rozdělit do čtyř základních okruhů: (1) identifikace druhů, které mají předpoklady stát se invazními, a biologických vlastností, které zvyšují pravděpodobnost invazního chování druhů (tzv. invazivnost druhů); (2) studium náchylnosti různých společenstev, biotopů i velkých území k invazím nepůvodními druhy a identifikace vlastností společenstev, které podporují pronikání nepůvodních druhů (tzv. invazibilita společenstev); (3) stanovení důsledků invazí pro biodiverzitu, ekonomiku nebo lidské zdraví; (4) vypracování metodik likvidace těch nepůvodních druhů, jejichž invaze mají negativní dopady (Mack et al. 2000, Rejmánek et al. 2005). V tomto článku se zaměříme na druhý z uvedených čtyř okruhů – invazibilitu společenstev. V posledních deseti letech se invazibilita společenstev stala předmětem intenzivního výzkumu. Získané výsledky výrazně rozšířily a konsolidovaly poměrně kusé poznatky dostupné v devadesá-

tých letech, které shrnuli v češtině Prach & Pyšek (1997). V následujícím textu podáváme rozbor současného stavu poznání vztahu mezi invazemi a rostlinnými společenstvy, založený na rešerši publikovaných studií i výsledcích vlastního výzkumu.

## Invazibilita a invadovanost

Při studiu invazibility společenstev a území narážíme na problém, že dostupná data jsou téměř vždy jen počty nepůvodních druhů nebo podíly nepůvodních druhů z celkové flóry. Pro tuto charakteristiku byl v novější mezinárodní literatuře navržen termín *level of invasion* (Hiero et al. 2005, Chytrý et al. 2005, 2008a, Richardson & Pyšek 2006), pro který navrhuje český ekvivalent *invadovanost*. Z pouhé invadovanosti však nemůžeme jednoznačně odvodit, jak je příslušné společenstvo nebo území náchylné k invazím. I společenstvo relativně odolné vůči pronikání nepůvodních druhů může být poměrně silně invadováno za předpokladu, že se do něj z nějakého důvodu dostává velké množství diaspor nepůvodních druhů. Naopak společenstvo velmi citlivé k invazím může být invadováno málo, pokud se vyskytuje v místě, kde je nepatrný *přísun diaspor* (anglicky *propagule pressure*) nepůvodních druhů. Proto je potřeba invadovanost odlišovat od *invazibility* (anglicky *invasibility*), tedy náchylnosti nebo citlivosti společenstev k invazím. Opakem invazibility je rezistence neboli odolnost vůči invazím.

Na tento problém upozornil Williamson (1996) a zdůraznil, že při studiu invazibility je nutné používat takových statistických modelů, které odstraňují vliv rozdílného přísunu diaspor na různých lokalitách a hodnotí jen čisté rozdíly v invadovanosti mezi společenstvy, jako by přísun diaspor byl všude stejný. Technicky vzato jde o lineární modely, jejichž nezávislou proměnnou jsou typy společenstev a závislou proměnnou jsou rezidua z regrese invadovanosti na přísunu diaspor. Lonsdale (1999) tuto koncepci teoreticky rozpracoval a použil pro srovnání invadovanosti různých území v globálním měřítku. Jeho jednoduchý model předpokládá, že úspěch invaze nepůvodního druhu na určité lokalitě závisí na šíření, uchycení a přežití. Počet nepůvodních druhů vyskytujících se na lokalitě ( $E$ , z anglického *exotic*) závisí na počtu druhů, které se sem rozšířily ( $I$ , z anglického *introduced*), a jejich schopnosti přežít ( $S$ , z anglického *survival*), která je ovlivňována vlastnostmi společenstva:

$$E = I \times S$$

Schopnost nepůvodních druhů přežít v daném společenstvu ( $S$ ) je mírou invazibility společenstva, tedy schopnosti nepůvodních druhů v daném společenstvu přežít. Tato schopnost závisí na konkurenčním tlaku druhů, které již ve společenstvu rostou (tj. zpravidla původních druhů) –  $S_v$ , vlivu býložravců a patogenů –  $S_b$ , náhodných nepříznivých vlivů, jako jsou klimatické extrémů –  $S_c$ , a na špatném přizpůsobení nepůvodního druhu danému společenstvu (např. když se původně lesní druh šíří do travinné vegetace nebo se druh ocitne v klimaticky nevhodných podmínkách) –  $S_m$ . Aby druh úspěšně invadoval

dané společenstvo, musí překonat vlivy všech těchto faktorů a jeho schopnost přežití je dána součinem odolnosti vůči všem z nich (Lonsdale 1999):

$$S = S_v \times S_h \times S_c \times S_m$$

Pro srovnání invazibility jednotlivých společenstev je nutné srovnat jejich hodnotu  $S$ , nikoliv hodnotu  $E$  (ta slouží ke srovnání invadovanosti). Společenstvo je invazibilní, jestliže v něm nepůvodní druhy, které do něj pronikly, dobře přežívají (vysoké  $S$ ), což je nezávislé na počtu zavlečených nepůvodních druhů ( $I$ ).

### Rozdíly v invadovanosti velkých území

Srovnání údajů o zastoupení nepůvodních druhů v regionálních flórách různých částí světa vedlo k formulaci několika klasických obecných tvrzení o rozdílech v invadovanosti různých území. Ačkoliv se tato tvrzení tradují poměrně dlouho, teprve nedávno byla statisticky testována s využitím reprezentativních datových souborů. Zde podáváme podrobnější rozbor některých z nich:

#### Ostrovys jsou invadovány více než pevnina

Tento jev je velmi nápadný a byl jedním z prvních, který invazní ekologie rozeznala (Elton 1958, Rejmánek 1996, Lonsdale 1999, Denslow 2003). Zejména na izolovaných ostrovech a souostrovích, jako jsou Havajské ostrovy nebo Nový Zéland, je dnes počet naturalizovaných nepůvodních druhů rostlin jen asi o třetinu menší než počet původních druhů.

Větší invadovanost ostrovů se zpravidla vysvětluje existencí volných nik. Z teorie ostrovní biogeografie (MacArthur & Wilson 1967) 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 ostrově budou pravděpodobně některé dostupné zdroje nevyužity a některé biotopy neobsazeny, případně obsazeny druhy, které na ně nejsou optimálně přizpůsobeny a přednostně se vyskytují v jiných biotopech dostupných na stejném ostrově. Je proto velmi pravděpodobné, že z množiny 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 ostrovních flór konkurovat mnohým druhům zavlečeným z pevniny (Sax & Brown 2000). Evoluce ostrovních flór probíhala izolovaně od flór pevninských. Z obrovské druhové diverzity existující na rozsáhlých plochách pevnin se během evoluce mohlo v různých oblastech 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, velmi často se nesetkají s druhy konkurenčně silnějšími, protože pravděpodobnost vzniku takových druhů z omezené diverzity výchozích typů ostrovní flóry je relativně malá. Ani druhy ostrovní flóry nejsou přizpůsobeny soužití se silnými konkurenty, protože nikdy ve své evoluční historii nebyly podobné konkurenci vystaveny, a proto se na ni nevyvinuly adaptace. Konkurenčně silné druhy se tak na ostrovech snadno šíří a mohou působit ústup až vymírání některých původních druhů (Sax & Brown 2000). Je však nutno podotknout, že toto vysvětlení se opírá spíše o studie invazí živočichů. Spolehlivé doklady o vymření původního druhu v důsledku invaze druhu nepůvodního existují jen u obratlovců (Blackburn et al. 2004), zatímco v případě rostlin dosud chybějí.

Obě uvedená vysvětlení invazibility ostrovů předpokládají, že geograficky izolovanější ostrovy s chudší a taxonomicky izolovanější flórou budou invadovány více. Na srovnání čtyř tichomořských ostrovů ukázal Daehler (2006), že tomu tak opravdu může být, je však třeba kvantifikovat izolovanost nějakou biologicky smysluplnou mírou, jako je například počet původních neendemických druhů. Pouhá vzdálenost od pevniny jako míra izolovanosti selhává, protože biologická izolovanost je určována také intenzitou přepravy lidí a zboží, směrem mořských proudů, migračních cest ptáků a dalšími faktory.

Větší invazibilitu ostrovů s menším počtem původních druhů však předpokládají i jednodušší neutrální modely, které jsou schopny s minimálním počtem vstupních předpokladů generovat závislost pozorovanou v přírodě. Herben (2005) ukázal, že pouhá odlišnost v celkových počtech původních druhů v ostrovních a pevninských flórách a rozdíly mezi druhy 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 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 celá ostrovní flóra obsahuje méně původních druhů. Proto mohou být náhodně zavlečené nepůvodní druhy na ostrovech úspěšnější (Herben 2005).

## Nový svět je invadován více než Starý svět

Počty nepůvodních druhů a jejich podíly na celkových počtech druhů současné flóry jsou větší na kontinentech osídlených novověkou evropskou kolonizací než v Eurasii (di Castri 1989). Například podíl nepůvodních druhů cévnatých rostlin na celkové flóře Středomoří dosahuje přibližně 5 %, zatímco v klimaticky srovnatelné Kalifornii je to téměř 20 % (di Castri 1989). Rovněž kvantitativní srovnání několika území Starého světa a Severní Ameriky (Lonsdale 1999) ukázalo, že podíl nepůvodních druhů je v amerických územích větší. Navíc většina nepůvodních druhů na jiných kontinentech je evropského původu (Pyšek 1998).

Di Castri (1989) vysvětluje tento nepoměr vlastnostmi druhů Starého světa, které se dlouhodobě vyvíjely v kontaktu s člověkem, a jsou proto dobře adaptovány na disturbance a šíření na člověkem ovlivňovaných stanovištích. Kromě toho předpokládá, 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 jednak různorodějšímu spektru abiotických podmínek, jednak konkurenci mnoha jiných druhů, a tak se vyvíjela jejich větší konkurenční schopnost. Jinou možnou příčinou větší invadovanosti Nového světa je častější zavlékání starosvětských druhů evropskými kolonizátory do Nového světa než obráceným směrem (di Castri 1989, Lonsdale 1999).

### Temperátní a boreální zóna je více invadována než tropy

Rejmánek (1996) srovnal počty naturalizovaných druhů v 38 amerických a 14 evropských a afrických kontinentálních flórách a zjistil, že v tropických flórách západní i východní polokoule je podíl naturalizovaných druhů na celkové druhové bohatosti území výrazně menší než ve flórách mimotropických; největší relativní zastoupení naturalizovaných druhů je mezi 40. až 45. stupněm severní šířky. Například v různých amerických flórách od Mexika po Peru jsou počty nepůvodních druhů převedené na jednotkovou plochu nízké, stejně jako podíly nepůvodních druhů vzhledem ke všem druhům, které zde dosahují méně než 5 %. Naopak na sever od Mexika a na jih od Peru jsou podíly nepůvodních druhů vždy vyšší než 10 %, i když absolutní počty nepůvodních druhů v nejsevernějších a nejižnějších oblastech klesají, stejně jako je celá flóra těchto oblastí relativně chudá (Rejmánek et al. 2005).

Rejmánkovy práce tak přinesly přesvědčivý doklad, že tropy jsou invadovány méně než mimotropické oblasti. Platí to však pouze pro pevninu – obdobná analýza dat z 63 oceánických ostrovů neukázala statisticky průkazný rozdíl mezi tropickými a mimotropickými oblastmi; tropické ostrovy jsou tudíž stejně invadovány jako ostrovy v ostatních částech světa. Rejmánek (1996) předpokládá, že nižší invadovanost tropické vegetace na pevnině nelze vysvětlit rozdíly v míře a intenzitě disturbancí mezi tropickými a mimotropickými oblastmi a mezi ostrovy a pevninou, ani rozdíly v přísunu diaspor nepůvodních druhů, a přičítá ji přirozené rezistenci tropických ekosystémů vůči invazím. Tuto rezistenci však zřejmě nepodmiňuje vysoká druhová diverzita sama o sobě, ale spíše velká biomasa a extrémně rychlá obnova vegetačního krytu po narušení (Rejmánek 1996). Rejmánkovy závěry potvrdil při srovnání 184 různých území z celého světa i Lonsdale (1999). U tropických ostrovů je zřejmě obecně vysoká náchylnost ostrovních ekosystémů k invazím důležitějším faktorem než samotná odolnost rychle rostoucí vegetace (Rejmánek 1996).

### Nížiny jsou více invadovány než horské oblasti

Množství ekologických studií ukázalo, že u nejrůznějších skupin organismů se v horských oblastech zmenšují počty druhů na jednotku plochy s rostoucí nadmořskou výškou, pří-

padně že počty druhů mírně rostou od nížin do středních nadmořských výšek a dále rychle klesají (Rahbek 1995). Počty nepůvodních druhů se však s nadmořskou výškou zmenšují mnohem rychleji než počty původních druhů, proto jsou nížiny obvykle silně invadovány, zatímco horské oblasti mají nepůvodních druhů málo. Tento vztah byl zjištěn v horských oblastech různých částí světa, např. v Alpách (Becker et al. 2005), chilských Andách (Pauchard & Alaback 2004) a Australských Alpách (McDougall et al. 2005). V některých oblastech, kde jsou nížiny výrazně sušší než střední nadmořské výšky, např. na Kanárských ostrovech, bylo zaznamenáno maximum nepůvodních druhů ve středních nadmořských výškách, i když směrem do nejvyšších poloh se jejich počty také zmenšují (Arévalo et al. 2005). I v České republice, kde nejsou tak výrazné rozdíly mezi nižšími a vyššími polohami jako ve vysokohorských oblastech, se nápadně projevuje pokles zastoupení nepůvodních druhů od nížin do hor (Mihulka 1998, Pyšek et al. 2002a, Chytrý et al. 2008a), a to i v rámci jednotlivých společenstev, jako je např. vegetace polních plevelů (Lososová et al. 2004, Pyšek et al. 2005) nebo ruderální vegetace (Simonová & Lososová 2008).

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 teoretické důvody předpokládat, že by horské oblasti byly méně invadovány, i pokud by se do nich šířilo stejné množství diaspor jako v nížinách. Nepůvodní druhy s potenciální schopností invadovat horské oblasti by měly být přizpůsobeny horskému podnebí, a proto by měly pocházet také z horských oblastí. Aby se horský druh dostal z jedné horské oblasti do jiné, musí se zpravidla šířit přes nížiny, na jejichž podnebí není přizpůsoben. Nížiny tak vytvářejí bariéru, která omezuje invaze horských druhů, zatímco žádná podobná bariéra neexistuje pro invaze nížinných druhů (Becker et al. 2005). Je však pravdou, že šíření druhů není vždy kontinuální a často dochází k dálkovým výsadbám, které mohou v případě horských druhů snadno překonat bariéru nížin. Další možností je, že i horské oblasti, odkud potenciální invazní druhy pocházejí, jsou obvykle řídko osídleny, a proto jsou diaspory rostlin z těchto oblastí mnohem vzácněji zavlékány do nových území.

## **Rozdíly v invadovanosti a invazibilitě rostlinných společenstev**

Na rozdíl od znalostí o invazibilitě a invadovanosti velkých území byly znalosti o invadovanosti různých společenstev nebo biotopů až donedávna spíše kusé a nepodložené reprezentativními daty, která by srovnávala větší počet společenstev. V klasické práci o invadovanosti britských rostlinných společenstev použil Crawley (1987) jednoduchý přístup, ve kterém přiřadil jednotlivé nepůvodní druhy britské flóry k různým společenstvům, v nichž se často vyskytují, a sečetl počty nepůvodních druhů v jednotlivých společenstvech. Kvůli nedostatku lepších dat byla podobná srovnání prováděna i v jiných zemích (např. Pyšek et al. 1998, 2002b, Walter et al. 2005) a revidovaná data tohoto typu byla nově zveřejněna i pro Českou republiku (Sádlo et al. 2007). Tyto počty však nevypo-

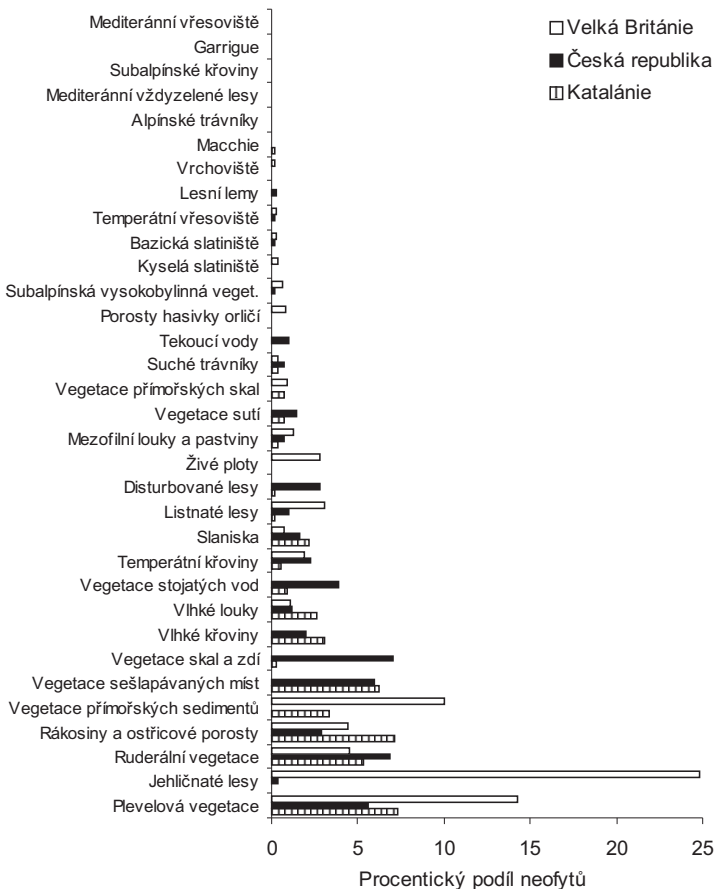
vidají o tom, jak je které společenstvo lokálně invadováno. Společenstvo s malým počtem ekologicky odpovídajících druhů v národní flóře může být totiž silně invadováno na větší než svých lokalit a naopak.

Vhodným zdrojem pro hodnocení invadovanosti rostlinných společenstev jsou velké databáze fytoecologických snímků, které jsou od devadesátých let 20. století postupně vytvářeny v některých zemích, zejména v Evropě (Hennekens & Schaminée 2001). Přestože fytoecologické snímky mají jisté nevýhody, dané subjektivním výběrem jejich lokalit (Lájer 2007, Roleček et al. 2007), z hlediska pokrytí velkých území a širokého rozpětí 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 Kowarik (1995). Teprve nedávno se objevily studie srovnávající všechna společenstva velkých území, a to pro Českou republiku (Chytrý et al. 2005), Velkou Británii (Maskell et al. 2006) a španělskou Katalánii (Vilà et al. 2007). Tyto studie hodnotily zvlášť zastoupení neofytů (druhů zavlečených po roce 1500) a archeofytů (druhů zavlečených před rokem 1500; tyto druhy však nebyly hodnoceny v Katalánii, protože v jižní Evropě je velmi obtížné odlišit archeofyty od původních druhů). Rovněž pro některá území Spojených států byla získána data o zastoupení neofytů ve větším množství různých společenstev, která umožnila provést podobná srovnání (Stohlgren et al. 1999, 2006b, Spyreas et al. 2004). Odjinud zatím nejsou odpovídající studie k dispozici vzhledem k nedostatku dat. Existuje však více studií zaměřených na rozdíly v invadovanosti v rámci jednoho nebo několika málo společenstev, které doplňují a zpřesňují základní obraz rozdílů mezi široce vymezenými vegetačními typy (např. DeFerrari & Naiman 1994, Planty-Tabacchi et al. 1996, Sobrino et al. 2002, Brown & Peet 2003, Campos et al. 2004, Gilbert & Lechowicz 2005, Pyšek et al. 2005, Simonová & Lososová 2008).

Do jaké míry mohou být rostlinná společenstva invadována?

Evropské studie založené na analýze velkých souborů fytoecologických snímků z rozsáhlých území dospěly k podobným výsledkům. Česká studie (Chytrý et al. 2005), pracující s 32 široce vymezenými typy vegetace, zjistila v šesti nejvíce invadovaných typech průměrně 4,4–9,6 % neofytů z celkového počtu druhů ve fytoecologických snímcích. Průměrné zastoupení neofytů ve všech vegetačních typech bylo 2,3 %. Katalánská studie (Vilà et al. 2007) 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 10,0–24,8 % ve třech nejvíce invadovaných z 19 vegetačních typů (Chytrý et al. 2008b). Kromě těchto základních přehledů existují v Evropě také různé regionální studie, které uvádějí podíly neofytů vyšší než 10 %, což je ale v důsledku záměrného výběru silně invadovaných rostlinných společenstev, jako je pobřežní



Obr. 1. – Průměrný počet druhů neofytů vyjádřený v procentech z celkového počtu druhů zastoupených ve fytoocenologických snímcích ze tří evropských regionů. Upraveno podle práce Chytrý et al. (2008b).

Fig. 1. – Average proportional contribution (% of the total number of species) of neophytes in phytosociological relevés from three European regions. Based on Chytrý et al. (2008b).

vegetace řek (Planty-Tabacchi et al. 1996, Sobrino et al. 2002) nebo moří (Campos et al. 2004).

Lokálně se samozřejmě může vyskytovat vegetace, ve které neofyty zcela převažují, taková vegetace však není v evropské krajině běžná.



Mimo Evropu byly nejrozsáhlejší studie zastoupení nepůvodních druhů provedeny v plochách o velikosti 1–1000 m<sup>2</sup> rozmístěných v 37 typech přirozené vegetace střední části Spojených států (Stohlgren et al. 1999, 2006b). V několika z těchto vegetačních typů podíl nepůvodních druhů (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 výše diskutovaný rozdíl v invadovanosti Starého a Nového světa a souvisí s globálními historickými okolnostmi zavlékání rostlinných druhů.

### Která společenstva jsou nejvíce a nejméně invadována?

Tři evropské regiony s reprezentativními daty, Česká republika, Velká Británie a Katalánie, se výrazně liší klimatickými podmínkami, biogeografickou historií, současným i minulým vlivem člověka na přírodu a historií politických a obchodních styků s oblastmi, odkud byly zavlékány nepůvodní druhy. Srovnávací studie těchto regionů (Chytrý et al. 2008b) však ukázala, že až na několik málo výjimek jsou ve všech těchto oblastech stejná společenstva invadována s přibližně stejnou intenzitou (obr. 1). Toto zjištění je o to zajímavější, že soubory nepůvodních druhů těchto tří regionů se velmi liší. Z celkového počtu 317 druhů neofytů zaznamenaných ve fytoecologických snímcích se ve všech 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; ostatní druhy se vyskytovaly ve snímcích jen z jednoho regionu. Z toho lze usuzovat, že různá rostlinná společenstva skutečně mohou mít 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 (1) společenstva ovlivňovaná disturbancemi (narušováním) způsobenými člověkem nebo mechanickými vlivy vodního proudu a vlnobití, (2) společenstva s dobrou dostupností živin a (3) společenstva vyskytující se v oblastech s větším přísunem diaspor nepůvodních druhů. Neofyty byly nejvíce zastoupeny na orné půdě, v ruderální vegetaci a také na písčítých a jiných sedimentech mořského pobřeží. Největší invadovanost neofytů byla zjištěna u britských společenstev, a to u jehličnatých lesů (v průměru 24,8 % neofytů), orné půdy (14,3 %) a pobřežních sedimentů (10,0 %; Chytrý et al. 2008b). Při jemnějším členění české antropogenní vegetace dva její typy také obsahovaly v průměru 17–22 % neofytů (Simonová & Lososová 2008). Jehličnaté lesy však byly silně invadovány jen v Británii, kde většina z nich jsou kultury nepůvodních dřevin, zatímco přirozené jehličnaté lesy a dokonce nepůvodní výsadby 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 průměrného zastoupení 55,5 %, 35,5 % a 21,8 % na orné půdě, v ruderální vegetaci a na sešlapávaných místech v České republice a 16,2 %

na orné půdě v Británii. Britská společenstva obecně obsahují menší podíly archeofytů než česká společenstva, což je patrně důsledkem rozdílu v celkovém počtu archeofytů ve flórách obou zemí (Sádlo et al. 2007, Chytrý et al. 2008b). Většina archeofytů pochází z Předního Východu a Mediteránu, tedy oblastí, které jsou geograficky bližší a přírodními podmínkami 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 (vřezelové lesy, macchie a garrigue), 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 (Rejmánek 1989, 1996, Prach et al. 2008). Rostlinná společenstva typická pro raná sukcesní stadia jsou totiž invadována silně, zatímco společenstva odpovídající pozdním sukcesním stadiím mají zpravidla malé zastoupení nepůvodních druhů.

## Rozdíly v invadovanosti společenstev archeofyty a neofyty

Česká i britská data jednoznačně ukázala, že společenstva s velkým podílem archeofytů mají zpravidla také velký podíl neofytů a naopak (Chytrý et al. 2008b). Tato závislost se potvrdila i ve studiích založených na datech z větších území, než jsou fytoecologické snímky, např. z českých přírodních rezervací (Pyšek et al. 2002a) nebo čtverců síťového mapování flóry ve středním Německu (Deutschewitz et al. 2003). 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 už 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, disturbované dřevinné vegetaci, na vlhkých místech i přímo ve vodním prostředí (Chytrý et al. 2008b). I samostatné srovnání těchto dvou skupin druhů pouze na orné půdě v České republice (Pyšek et al. 2005) ukázalo, že archeofyty jsou relativně více zastoupeny v klimaticky sušších oblastech nebo na sušších půdách, jako jsou černozemě a rendziny, přestože i neofyty jsou zde hojně.

Rozdíly ve vazbě archeofytů a neofytů na společenstva v jejich druhotném areálu lze jednoduše vysvětlit odlišnostmi podnebí a společenstev v jejich původním areálu. Většina archeofytů se do střední a západní Evropy dostala z Blízkého Východu a Mediteránu (di Castri 1989, Pyšek & Jarošík 2005), tedy z oblastí se suchým klimatem a velkým podílem nelesní vegetace. Proto i v nově osídleném území upřednostňují sušší stanoviště a nelesní vegetaci. 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 rozdílů v přísunu diaspor nepůvodních druhů na lokality jednotlivých společenstev. Aby bylo možné porovnat společenstva z hlediska jejich invazibility, tj. vlastností umožňujících invazi nepůvodních druhů, provedli jsme statistickou analýzu souboru 20468 fytoecologických snímků z České národní fytoecologické databáze (Chytrý & Rafajová 2003), ve které jsme zohlednili faktory, které s největší pravděpodobností ovlivňují přísun diaspor nepůvodních druhů (Chytrý et al. 2008a). Tyto faktory zahrnovaly například plošný podíl zemědělské půdy a zástavby v širším okolí každého snímku a hustotu lidského osídlení v oblasti, kde byl snímek pořízen. Statistickou metodou regresních stromů (Breiman et al. 1984) jsme pak hodnotili relativní 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 včetně nadmořské výšky jako souhrnné proměnné reprezentující současně několik klimatických faktorů.

Modely ukázaly, že typ společenstva je zdaleka nejvýznamnějším faktorem, který ovlivňuje invadovanost dané lokality. Variabilitu mezi lokalitami v jejich invadovanosti archeofyty bylo možné vysvětlit z 86,4 %, a to ze 77,3 % typem a vlastnostmi společenstva, ze 4,6 % přísunem diaspor a ze 4,5 % klimatem. Pro invadovanost neofyty bylo možné vysvětlit jen 28,3 % variability mezi lokalitami, a to 19,3 % typem a vlastnostmi společenstva, 3,1 % přísunem diaspor a 5,9 % klimatem. Srovnání mezi archeofyty a neofyty ukazuje, že díky delší době od zavlečení na naše území se archeofyty zřejmě dobře začlenily do společenstev, která jim z ekologického hlediska vyhovují. Typy společenstev proto vysvětlují převážnou většinu variability v zastoupení této skupiny nepůvodních druhů. Naopak neofyty jsou na našem území kratší dobu, 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

Tab. 1. – Středoevropské vegetační typy řazené podle invadovanosti a invazibility, s obecnými charakteristikami disturbancí a dostupnosti živin. Pokud v závorce není uvedena skupina nepůvodních druhů (archofyty nebo neofyty), platí daná charakteristika pro obě skupiny. Tabulka je sestavena na základě zobecnění kvantitativních analýz uvedených v pracích Chytrý et al. (2005, 2008a, 2008b).

Table 1. – Central European vegetation types ranked according to the level of invasion and invasibility. Based on Chytrý et al. (2005, 2008a, 2008b).

Vegetační typ	Disturbance	Dostupnost živin
<b>Vysoká invadovanost, velmi vysoká invazibilita</b>		
Plevelová vegetace polních kultur	časté, silné	velká, časté a silné dotace z vnějších zdrojů
<b>Vysoká invadovanost, vysoká invazibilita</b>		
Jednoletá ruderalní vegetace	časté, silné	velká, náhlé dotace z vnějších zdrojů
Sešlapávaná vegetace	časté, silné	velká, náhlé dotace z vnějších zdrojů
Vytrvalá ruderalní vegetace	časté	velká, náhlé dotace z vnějších zdrojů
Listnaté lesní kultury (neofyty)	silné při založení porostů	velká, silně zvýšená při založení porostů
<b>Střední invadovanost, střední invazibilita</b>		
Jehličnaté lesní kultury (archofyty)	silné při založení porostů	silně zvýšená při založení porostů
Listnaté lesní kultury (archofyty)	silné při založení porostů	velká, silně zvýšená při založení porostů
Disturbované lesní porosty	silné	velká, náhle zvýšená po disturbanci
Sutě	časté	malá, příležitostně kolísá
Pobřežní křoviny	časté	velká, často kolísá
Tekoucí vody (neofyty)	časté	střední, vzácně kolísá
Porosty vysokých ostřic	občasné	velká, příležitostně kolísá
Stojaté vody (neofyty)	občasné	velká, příležitostně kolísá
Vlhká vysokobylinná vegetace	občasné	velká a vyrovnaná
Mezofilní křoviny	občasné	střední až velká, vzácně kolísá
Bazická slatiniště (neofyty)	občasné	malá, příležitostně kolísá
Skály a zdi	občasné	malá, příležitostně kolísá

Tab. 1. – pokračování

Table 1. – continued

Vegetační typ	Disturbance	Dostupnost živin
Vlhké louky (neofyty)	občasné, prediktabilní	velká, příležitostně kolísá
Mokřadní vrbiny	vzácné	malá a vyrovnaná
Smíšené lesy (neofyty)	vzácné	velká a vyrovnaná
<b>Střední invadovanost, malá invazibilita</b>		
Slané rákosiny	občasné	střední a vyrovnaná
Suché trávníky	občasné, prediktabilní	malá a vyrovnaná
Lesní lemy	vzácné	malá a vyrovnaná
Mezofilní louky a pastviny	občasné, prediktabilní	velká, příležitostně kolísá
Vlhké louky (archofyty)	občasné, prediktabilní	velká a vyrovnaná
Trávníky slanisk	občasné, prediktabilní	střední a vyrovnaná
Bazická slatiniště (archofyty)	občasné, prediktabilní	malá, příležitostně kolísá
Opadavé lesy	vzácné	velká a vyrovnaná
<b>Malá invadovanost, pravděpodobně malá invazibilita</b>		
Jehličnaté lesní kultury (neofyty)	silně při založení porostů	silně zvýšená při založení porostů
Tekoucí vody (archofyty)	časté	střední a vyrovnaná
Stojaté vody (archofyty)	občasné	velká, příležitostně kolísá
Subalpínské křoviny	občasné	velká, příležitostně kolísá
Subalpínská vysokobylinná vegetace	občasné	velká, příležitostně kolísá
Vřesoviště	občasné	velká, příležitostně kolísá
Smíšené lesy (archofyty)	vzácné	velká a vyrovnaná
Alpínské trávníky	vzácné	malá a vyrovnaná
Vrchoviště	vzácné	malá a vyrovnaná
Jehličnaté lesy	vzácné	malá a vyrovnaná
Kyselá slatiniště	vzácné	malá a vyrovnaná

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 nejprve seřadili jednotlivá společenstva podle invadovanosti, tedy podílu nepůvodních druhů na celkovém počtu druhů, a poté jsme je seřadili znovu podle invazibility, tedy té části variability v invadovanosti, kterou lze vysvětlit pouze vlivem typu společenstva (za předpokladu, že přísun diaspor a klima jsou všude stejné). Při porovnání těchto dvou pořadí se ukázalo, že nejinvadovanější společenstva (např. plevelová a ruderální vegetace) jsou také nejvíce invazibilní. Jiná společenstva byla sice řazena mezi středně invadovaná, ale část jejich invadovanosti vysvětlitelná typem společenstva byla relativně nízká. To ukazuje, že jejich invadovanost je dána zejména tím, že se vyskytují v oblastech s velkým přísunem diaspor nepůvodních druhů, ve skutečnosti jsou ale vůči invazím poměrně odolná. Jde například o suché, vlhké a slané trávníky, bazická slatiniště a přirozené listnaté lesy. Shrnutí invadovanosti a invazibility společenstev založené na těchto analýzách podává tab. 1.

Zahrnutí faktorů ovlivňujících přísun diaspor a klimatických charakteristik do regresních stromů umožnilo mimo jiné vytvořit jednoduché předpovědi, jak vypadají málo a hodně invadované lokality v České republice. Například 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 nejvyšší podíly neofytů (kolem 20 % i více) se nacházejí na lokalitách nezapojené antropogenní bylinné nebo narušené dřevinné vegetace v nížinách a pahorkatinách, které ve svém okolí do 300 m obsahují velký podíl zastavěných ploch (Chytrý et al. 2008a).

## Obecné příčiny invazibility společenstev

Zjištěné rozdíly v invazibilitě společenstev (tab. 1) lze shrnout takto:

(1) Nejvíce invazibilní společenstva jsou silně nebo často disturbována. Například na orné půdě je nejméně jednou ročně zcela odstraněna veškerá vegetace; na ruderálních stanovištích je vegetace narušována sešlapem, sečí, herbicidováním apod.; paseky vznikly odstraněním stromového patra původního lesa; pobřežní vegetace je narušována účinky vodního proudu nebo vlnobití.

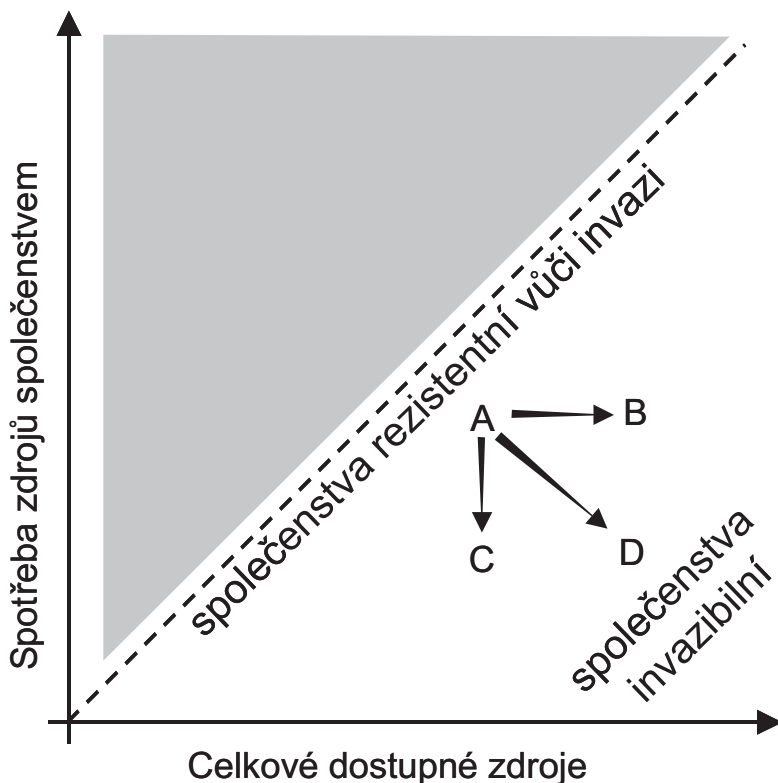
(2) Disturbance v invazibilních společenstvech způsobuje přechodný přebytek volných zdrojů, které nejsou plně využity disturbovanou vegetací. Například po odstranění stromového patra zůstává v půdě na pasece velké množství nevyužitých živin; v půdě na sešlapávaném stanovišti může být hodně živin, ale nízký a mezerovitý porost narušovaný sešlapem je nemůže plně využít; po odstranění keřového nebo bylinného patra je pro přízemní vegetaci náhle k dispozici velké množství světla, které bylo předtím limitujícím zdrojem.

(3) V jiných invazibilních společenstvech jsou krátkodobě k dispozici volné zdroje, které jsou dodávány z okolí rychleji, než je původní vegetace stačí spotřebovat. Jde například o hnojení nebo zavlažování orné půdy, přísun živin s povodňovými kaly po záplavách nebo obohacení půdy dusíkem z atmosférického spadu. Nejvíce invazibilní společenstva jsou ta, která jsou současně disturbována a obohacována o živiny z externích zdrojů (např. orná půda a ruderalní vegetace), což podporují i výsledky experimentálních studií (Burke & Grime 1996, Davis et al. 2000).

(4) Naproti tomu nejméně invazibilní společenstva jsou zpravidla málo disturbována a současně jsou trvale limitována nedostatkem některého zdroje. Nikdy se v nich neprojeví je krátkodobé zvýšení dostupnosti volných zdrojů.

(5) Některá z málo invazibilních společenstev mohou být i pravidelně disturbována, ale nedochází u nich v důsledku toho ke zvýšení dostupnosti zdrojů. Alpert et al. (2000) ukázali, že invazibilita není nutně důsledkem jakékoliv disturbance, ale spíše důsledkem odchylek od režimu disturbance typického pro dané společenstvo; potvrdili tak princip formulovaný v práci Hobbs & Huenneke (1992). Dokonce omezení dřívě pravidelných disturbance může zvýšit invazibilitu. Například luční rostliny po seči rychle vegetativně regenerují a půdní živiny jsou plynule odčerpávány dorůstajícím porostem. Pravidelně obhospodařované louky proto nejsou příliš invazibilní, přestože jsou disturbovány sečí. Pokud však dojde na louce k neobvyklé a silné disturbance, jako je např. rozorání, začnou se do ní zpravidla šířit nepůvodní druhy. Naopak při omezení pravidelné seče dojde ke hromadění živin, které byly dřívě odváženy se senem, a opuštěné louky jsou více invazibilní než louky pravidelně obhospodařované.

Všechny tyto pozorované jevy jsou v souladu s *teorií fluktuace dostupnosti zdrojů* (Davis et al. 2000). Tato teorie vysvětluje invazibilitu společenstev náhlým zvýšením dostupnosti volných zdrojů, např. živin nebo vody (obr. 2). Pokud dostupnost zdrojů výrazně nekolísá (ať už je celkový objem zdrojů nízký nebo vysoký), jsou tyto zdroje plynule spotřebovávány původními druhy společenstva. Tak nezůstávají zdroje pro rostliny, které by se mohly dostat do společenstva odjinud. Situace se však změní, pokud dojde k rychlému a výraznému zvýšení dostupnosti některého zdroje, ať už jeho přísunem z okolí nebo v důsledku disturbance, po které se existující zdroje přestanou spotřebovávat zničenou vegetací. Volný zdroj mohou využívat původní druhy společenstva, ale pokud jej nejsou schopny rychle využít, mohou jej začít využívat druhy šířící se na danou lokalitu z okolí. Do jisté míry může být otázkou náhody, které druhy to budou – některé z nich mohou být původní v domácí flóře, jiné mohou být nepůvodní. V každém případě náhlé zvýšení dostupnosti volných zdrojů otevírá možnost pro šíření i druhů nepůvodních, což je patrně hlavní příčina invazibility společenstev. K velmi podobným závěrům o příčinách invazibility společenstev dospěli na základě kritické rešerše různých dílčích studií také Alpert et al. (2000) a na základě teoretických úvah o struktuře společenstev Shea & Chesson (2002). Teorie fluktuace dostupnosti zdrojů byla podpořena také experimentálně (Davis & Pelsor 2001).



Obr. 2. – Schéma závislosti invazibility společenstva na spotřebě dostupných zdrojů (např. živin v půdě). Čárkovaná čára uprostřed grafu představuje mezní situaci, kdy všechny dostupné zdroje jsou společenstvem okamžitě spotřebovávány. Každé společenstvo se nachází v nešrafovaném prostoru pod touto čárou, protože nemůže spotřebovávat více zdrojů, než které jsou mu dostupné. Společenstva, která bezprostředně spotřebovávají většinu dostupných zdrojů (ležící těsně pod čárkovanou čárou), jsou rezistentní vůči invazi, protože neponechávají volné zdroje pro potenciální nově příchozí druhy. Naproti tomu společenstva, která mají hodně dostupných zdrojů a bezprostředně je nespotebovávají (ležící dále od čárkované čáry), jsou invazibilní. Rezistentní společenstvo (bod A) se může stát invazibilním, pokud se náhle zvýší objem dostupných zdrojů (např. pohnožením), ale původní druhy nezvýší jejich spotřebu (posun do bodu B). Může se stát invazibilním i tehdy, když dostupné zdroje zůstanou stejné, ale omezí se jejich využívání původní vegetací (např. po disturbanci společenstva; posun do bodu C). Nejvíce invazibilní jsou společenstva, v nichž se současně zvýší objem zdrojů a omezí se jejich využívání (posun do bodu D). Upraveno podle práce Davis et al. (2000).

Fig. 2. – A scheme of community invasibility based on the Theory of Fluctuating Resource Availability (Davis et al. 2000, adapted).

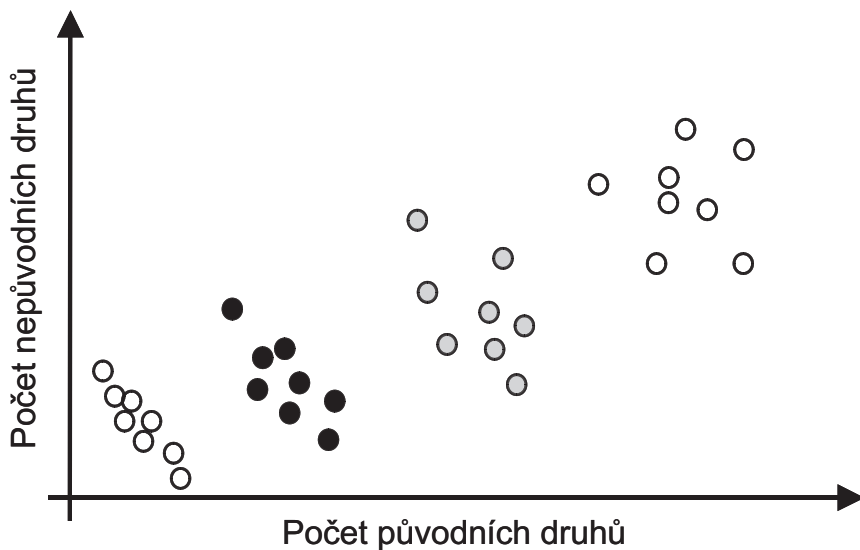


## Jsou druhově chudá společenstva náchylnější k invazi?

Předpoklad zakladatele invazní ekologie Charlese Eltona, že druhově chudá společenstva jsou více invazibilní než společenstva druhově bohatá (Elton 1958), byl považován za základní součást teorie invazní ekologie až do devadesátých let (Richardson & Pyšek 2008). Tato takzvaná *teorie biotické rezistence* měla oporu v představě volných nik, které existují v druhově chudších společenstvech a jsou otevřené pro nově příchozí druhy. Elton ji odvodil zobecněním poznatků o invazích na ostrovech, které mají zpravidla méně původních druhů než srovnatelně velké úseky pevniny, a zároveň jsou více invadovány. Jak jsme však zmínili výše, invaze na ostrovech se řídí poněkud specifickými zákonitostmi a mají i jiné příčiny než existenci volných nik.

Od konce devadesátých let byla publikována řada studií, které přesvědčivě ukázaly pravý opak, tedy že počty nepůvodních druhů jsou větší v oblastech s bohatší původní flórou. Tento vztah byl doložen téměř ve všech analýzách dat o počtech druhů z velkých území, například administrativních regionů, ostrovů, přírodních rezervací nebo čtvrců síťového mapování flóry (Planty-Tabacchi et al. 1996, Lonsdale 1999, Pyšek et al. 2002b, Deuschewitz et al. 2003, Kühn et al. 2003, Dark 2004, Espinosa-García et al. 2004, Pino et al. 2005, Stohlgren et al. 2005, 2006a). Podrobnější přehled těchto studií uvádějí např. Herben et al. (2004). Je zřejmé, že jak původní, tak nepůvodní druhy jsou početnější v heterogennějších krajinách, které obsahují více různých stanovišť, a proto pojmu více druhů. Pozitivní vztah mezi počtem původních a nepůvodních druhů je tedy spíše důsledkem vazby každé skupiny druhů na heterogenní stanoviště než přímé závislosti jedné z těchto skupin na druhé (Shea & Chesson 2002, Davies et al. 2005). Stohlgren et al. (2006b) na základě těchto studií dokonce navrhli náhradu klasické teorie biotické rezistence teorií biotické akceptance, tedy tendence druhově bohatých společenstev přijímat více nových druhů.

Korelace mezi počtem původních a nepůvodních druhů však mohou být určovány i přímými závislostmi, pokud je studujeme na malých plochách, ve kterých se spíše než vnitřní heterogenita stanovišť projevují interakce mezi organismy. V tom případě se může uplatňovat mechanismus předpokládaný Eltonem, že druhově bohatá společenstva jsou méně invadována, protože větší množství původních druhů lépe využívá dostupné zdroje a nezbytvají přebytky potenciálně využitelné druhy šířícími se z okolí. Menší invazibilitu druhově bohatších společenstev ukázaly zejména výsledky různých experimentů na malých homogenních plochách (např. Tilman 1997, Knops et al. 1999, Kennedy et al. 2002, Von Holle & Simberloff 2005). Naopak observační studie provedené na malých plochách ukázaly pozitivní i negativní, případně žádnou závislost mezi počtem původních druhů a invazibilitou (např. Stohlgren et al. 1999, 2006b, Sax 2002, Brown & Peet 2003, Fridley et al. 2004, Gilbert & Lechowicz 2005). To je i případ fytoecologických snímků z České republiky (Chytrý et al. 2005), ve kterých převažovaly pozitivní nebo žádné závislosti.



Obr. 3. – Obecné schéma vztahu mezi počtem původních a nepůvodních druhů ve společenstvu. Každý shluk bodů reprezentuje společenstvo s různým počtem jedinců: shluky více vlevo mají méně jedinců, shluky více vpravo mají více jedinců. Počet jedinců je přímo závislý na velikosti ploch, na kterých společenstvo zkoumáme, proto lze rozdíly mezi shluky zleva doprava interpretovat také jako data z postupně se zvětšujících ploch. Na malých plochách (s malým počtem jedinců) je málo druhů a počet nepůvodních druhů klesá s rostoucím počtem původních druhů, aniž by se přitom musela uplatňovat mezidruhová konkurence (shluk vlevo dole). Na větších plochách (s velkým počtem jedinců) je druhů více a negativní závislost mezi počtem původních a nepůvodních druhů je stále slabší, až na velkých plochách může zcela zmizet (shluk vpravo nahoře). V observačních studiích jsou zpravidla společně hodnoceny vzorky s různým počtem jedinců (což může být dáno rozdíly ve velikosti ploch, ale také rozdíly v produktivitě nebo intenzitě disturbancí mezi plochami), a v tom případě jsou všechny shluky chápány jako jediný datový soubor, který vykazuje pozitivní korelaci mezi počtem původních a nepůvodních druhů. Upraveno podle prací Shea & Chesson (2002) a Herben et al. (2004).

Fig. 3. – A general scheme of the relationship between the numbers of alien and native species in plant communities, taking into account the effect of scale. Adapted from Shea & Chesson (2002) and Herben et al. (2004).

Rozdíly mezi observačním a experimentálním přístupem demonstroval Levine (2000), který studoval počty původních a nepůvodních druhů v trsech kalifornské ostřice *Carex nudata*. Observačním přístupem zjistil, že trsy s větším počtem původních druhů obsahují i více druhů nepůvodních. Naopak když experimentálně vysel semena nepůvodních druhů do trsů, v nichž uměle manipuloval počet původních druhů, prokázal nižší klíčivost a

přežívání nepůvodních druhů v trsech s větším množstvím původních druhů. Toto srovnání oddělilo vliv vnitřní heterogenity studovaných ploch, která zvyšuje počty jak původních, tak nepůvodních druhů, od čistého vlivu počtu původních druhů na počet invadujících nepůvodních druhů.

I samotné observační studie však poměrně jednoznačně ukazují, že negativní závislost mezi počty původních a nepůvodních druhů je častá při studiu malých ploch, zatímco pozitivní závislost platí téměř univerzálně na velkých plochách (Shea & Chesson 2002, Brown & Peet 2003, Fridley et al. 2004, Herben et al. 2004). Rešerše literatury k tomuto tématu (Herben et al. 2004) nenašla žádnou studii provedenou na plochách větších než 30 m<sup>2</sup>, která by zjistila negativní závislost; na menších plochách však často negativní závislost zjištěna byla.

Změna této závislosti s velikostí zkoumaných ploch se tradičně vysvětluje vlivem konkurence mezi původními a nepůvodními druhy na malých plochách a zvětšováním počtu druhů v každé z těchto dvou skupin při rostoucí heterogenitě prostředí na velkých plochách. Ve skutečnosti však tuto závislost mohou generovat i jednoduché neutrální modely, které předpokládají u všech druhů stejné vlastnosti, neuvažují žádný mechanismus konkurence mezi druhy a mění pouze počet jedinců ve společenstvu, což odpovídá změně velikosti plochy (protože větší plochy pojmu více jedinců). Tyto modely (Fridley et al. 2004, Herben et al. 2004) generují při malém počtu jedinců (a tedy i malém počtu druhů) negativní závislost mezi původními a nepůvodními druhy, při velkém počtu jedinců (a tedy i velkém počtu druhů) zpravidla žádnou závislost a při variabilním počtu jedinců (tj. při současném hodnocení společenstev bohatých a chudých na původní druhy) pozitivní závislost (obr. 3). Je tedy možné, že změna závislosti mezi počty původních a nepůvodních druhů z negativní na pozitivní při zvětšení velikosti studovaných ploch nemusí být vůbec důsledkem konkurence na malých plochách, nýbrž (minimálně zčásti) prostým artefaktem vznikajícím v důsledku náhodných nebiologických procesů projevujících se na malých plochách s malým počtem rostlinných jedinců.

## Závěry

(1) Při studiu invazí nepůvodních druhů v rostlinných společenstvech je důležité rozlišovat invadovanost (tj. počet nebo podíl nepůvodních druhů zastoupených ve společenstvu) od invazibility (tj. náchylnosti společenstva k šíření nepůvodních druhů). Zatímco invazibilita je způsobena vlastnostmi společenstva, na invadovanosti se navíc podílí také intenzita přísunu diaspor nepůvodních druhů.

(2) Existují některé nápadné odlišnosti v invadovanosti různých území, které byly potvrzeny kvantitativními analýzami: ostrovy jsou více invadovány než pevnina, Nový svět je více invadován než Starý svět, pevninské oblasti temperátní a boreální zóny jsou více invadovány než pevninské oblasti tropů a nížiny jsou více invadovány než horské oblasti.

(3) Z evropských rostlinných společenstev je nejvíce invadována plevelová a ruderalní vegetace, silně jsou invadována také společenstva na pobřeží řek a moří. Velmi málo invadována je alpská a subalpínská travinná a křovinná vegetace, rašeliniště a vřesoviště. Lesy a většina typů travinné vegetace jsou invadovány středně. Tyto rozdíly v invadovanosti společenstev jsou víceméně shodné v severozápadní, jižní i střední Evropě.

(4) Většina invadovaných společenstev v temperátní Evropě obsahuje více archeofytů než neofytů. Do společenstev invadovaných více archeofyty zpravidla proniká i více neofytů. Přes tuto dominantní závislost však archeofyty vykazují výraznější vazbu na sušší stanoviště než neofyty.

(5) Rozdíly v invadovanosti široce vymezených vegetačních typů jsou jen v omezené míře způsobeny dostupností diaspor nepůvodních druhů. Hlavním faktorem určujícím invadovanost je vegetační typ, a proto je invazibilita vegetačních typů do značné míry korelována s invadovaností. Přesto se zdá, že některé vegetační typy České republiky, zejména různá společenstva travinné vegetace a listnaté lesy, jsou rezistentnější k invazím než typy jiné.

(6) Obecně nejvíce invadovaná jsou společenstva často nebo silně disturbovaná, případně společenstva, do nichž se občas dostávají živiny nebo jiné zdroje z okolí rychleji, než je stačí původní vegetace spotřebovat. Volné zdroje umožňují šíření druhů z okolí, z nichž některé patří k nepůvodní flóře. Tato pozorování jsou v souladu s teorií fluktuace dostupnosti zdrojů.

(7) Při srovnání velkých ploch a území se téměř vždy ukazuje, že více nepůvodních druhů se vyskytuje tam, kde je více druhů původních. Na malých homogenních plochách však mohou být druhově bohatá společenstva více odolná vůči invazím než společenstva druhově chudá, protože lépe využívají volné zdroje a silněji odolávají konkurenci invadujících druhů. V souladu s tím byla na malých plochách často zjištěna negativní závislost mezi počtem původních a nepůvodních druhů, která se při zvětšování studovaných ploch mění na závislost pozitivní. Neutrální modely však ukazují, že tyto pozorované závislosti mohou být, alespoň zčásti, i triviálním důsledkem náhodných nebiologických procesů, které nemají nic společného s využíváním zdrojů nebo konkurencí.

## Poděkování

Náš výzkum invazibility rostlinných společenstev byl podpořen 6. rámcovým programem Evropské unie v rámci projektu ALARM (GOCE-CT-2003-506675) a výzkumnými záměry č. AV0Z60050516 (AV ČR), 0021620828 (MŠMT ČR) a 0021622416 (MŠMT ČR). Spolu s námi se na něm podíleli zejména Jiří Danihelka, Xavier Font, Ondřej Hájek, Vojtěch Jarošík, Ilona Knollová, Lindsay Maskell, Joan Pino, Simon Smart, Lubomír Tichý, Montserrat Vilá a Jan Wild.

## Literatura

Alpert P., Bone E. & Holzapfel C. (2000): Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. – *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 3: 52–66.

- Arévalo J. R., Delgado J. D., Otto R., Naranjo A., Salas M. & Fernández-Palacios J. M. (2005): Distribution of alien vs. native plant species in roadside communities along an altitudinal gradient in Tenerife and Gran Canaria (Canary Islands). – *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 7: 185–202.
- Becker T., Dietz H., Billeter R., Buschmann H. & Edwards P. J. (2005): Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. – *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 7: 173–183.
- Blackburn T. M., Cassey P., Duncan R. P., Evans K. L. & Gaston K. J. (2004): Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. – *Science* 305: 1955–1958.
- Breiman L., Friedman J. H., Olshen R. A. & Stone C. G. (1984): Classification and regression trees. – Wadsworth International Group, Belmont, California.
- Brown R. L. & Peet R. K. (2003): Diversity and invasibility of southern Appalachian plant communities. – *Ecology* 84: 32–39.
- Burke M. J. W. & Grime J. P. (1996): An experimental study of plant community invasibility. – *Ecology* 77: 776–790.
- Campos J. A., Herrera M., Biurrun I. & Loidi J. (2004): The role of alien plants in the natural coastal vegetation in central northern Spain. – *Biodiv. Conserv.* 13: 2275–2293.
- Crawley M. J. (1987): What makes a community invisable? – In: Gray A. J., Crawley M. J. & Edwards P. J. [eds], *Colonization, succession and stability*, p. 429–453, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Daehler C. C. (2006): Invasibility of tropical islands by introduced plants: partitioning the influence of isolation and propagule pressure. – *Preslia* 78: 389–404.
- Dark S. (2004): The biogeography of invasive alien plants in California: an application of GIS and spatial regression analysis. – *Divers. Distrib.* 10: 1–9.
- Davies K. F., Chesson P., Harrison S., Inouye B. D., Melbourne B. A. & Rice K. J. (2005): Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. – *Ecology* 86: 1602–1610.
- Davis M. A., Grime J. P. & Thompson K. (2000): Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. – *J. Ecol.* 88: 528–534.
- Davis M. A. & Pelsor M. (2001): Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. – *Ecol. Lett.* 4: 421–428.
- DeFerrari C. M. & Naiman R. J. (1994): A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. – *J. Veg. Sci.* 5: 247–258.
- Denslow J. S. (2003): Weeds in paradise: thoughts on the invasibility of tropical islands. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90: 119–127.
- Deutschewitz K., Lausch A., Kühn I. & Klotz S. (2003): Native and alien plant species richness in relation to spatial heterogeneity on a regional scale in Germany. – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12: 299–311.
- di Castri F. (1989): History of biological invasions with special emphasis on the Old World. – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. & Williamson M. [eds], *Biological invasions: a global perspective*, p. 1–30, John Wiley and Sons, Chichester.
- Elton C. S. (1958): *The ecology of invasions by animals and plants*. – Methuen, London.
- Espinosa-García F. J., Villasenor J. L. & Vibrans H. (2004): The rich generally get richer, but there are exceptions: correlations between species richness of native plant species and alien weeds in Mexico. – *Divers. Distrib.* 10: 399–407.
- Fridley J. D., Brown R. L. & Bruno J. E. (2004): Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness. – *Ecology* 85: 3215–3222.
- Gilbert B. & Lechowicz M. J. (2005): Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. – *Ecology* 86: 1848–1855.
- Hennekens S. M. & Schaminée J. H. J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. – *J. Veg. Sci.* 12: 589–591.

- Herben T. (2005): Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects. – *Ecol. Lett.* 8: 909–917.
- Herben T., Mandák B., Bimová K. & Münzbergová Z. (2004): Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data. – *Ecology* 85: 3223–3233.
- Hierro J. L., Maron J. L. & Callaway R. M. (2005): A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. – *J. Ecol.* 93: 5–15.
- Hobbs R. J. & Huenneke L. F. (1992): Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. – *Conserv. Biol.* 6: 324–337.
- Chytrý M., Jarošík V., Pyšek P., Hájek O., Knollová I., Tichý L. & Danihelka J. (2008a): Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. – *Ecology* 89: 1541–1553.
- Chytrý M., Maskell L. C., Pino J., Pyšek P., Vilà M., Font X. & Smart S. M. (2008b): Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. – *J. Appl. Ecol.* 45: 448–458.
- Chytrý M., Pyšek P., Tichý L., Knollová I. & Danihelka J. (2005): Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. – *Preslia* 77: 339–354.
- Chytrý M. & Rafajová M. (2003): Czech National Phytosociological Database: basic statistics of the available vegetation-plot data. – *Preslia* 75: 1–15.
- Kennedy T. A., Naeem S., Howe K. M., Knops J. M. H., Tilman D. & Reich P. (2002): Biodiversity as a barrier to ecological invasion. – *Nature* 417: 636–638.
- Knops J. M. H., Tilman D., Haddad N. M., Naeem S., Mitchell C. E., Haarstad J., Ritchie M. E., Howe K. M., Reich P. B., Siemann E. & Groth J. (1999): Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundance and diversity. – *Ecol. Lett.* 2: 286–293.
- Kowarik I. (1995): On the role of alien species in urban flora and vegetation. – In: Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade P. M. [eds], *Plant invasions: general aspects and special problems*, p. 85–103, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Kühn I., Brandl R., May R. & Klotz S. (2003): Plant distribution patterns in Germany: will aliens match natives? – *Feddes Repert.* 114: 559–573.
- Lájer K. (2007): Statistical tests as inappropriate tools for data analysis performed on non-random samples of plant communities. – *Folia Geobot.* 42: 115–122.
- Levine J. M. (2000): Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. – *Science* 288: 852–854.
- Lonsdale W. M. (1999): Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. – *Ecology* 80: 1522–1536.
- Lososová Z., Chytrý M., Cimalová Š., Kropáč Z., Otýpková Z., Pyšek P. & Tichý L. (2004): Weed vegetation of arable land in Central Europe: gradients of diversity and species composition. – *J. Veg. Sci.* 15: 415–422.
- MacArthur R. H. & Wilson E. O. (1967): *The theory of island biogeography*. – Princeton University Press, Princeton.
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M. & Bazzaz F. A. (2000): Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. – *Ecol. Appl.* 10: 689–710.
- Maskell L. C., Firbank L. G., Thompson K., Bullock J. M. & Smart S. M. (2006): Interactions between non-native plant species and the floristic composition of common habitats. – *J. Ecol.* 94: 1052–1060.
- McDougall K. L., Morgan J. W., Walsh N. G. & Williams R. J. (2005): Plant invasions in treeless vegetation of the Australian Alps. – *Pers. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 7: 159–171.
- Mihulka S. (1998): The effect of altitude on the pattern of plant invasions: a field test. – In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I. & Williamson M. [eds], *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*, p. 313–320, Backhuys, Leiden.

- Pauchard A. & Alaback P. B. (2004): Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. – *Conserv. Biol.* 18: 238–248.
- Pino J., Font X., Carbó J., Jové M. & Pallares L. (2005): Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). – *Biol. Conserv.* 122: 339–350.
- Planty-Tabacchi A., Tabacchi E., Naiman R., Deferrari C. & Décamps H. (1996): Invasibility of species-rich communities in riparian zones. – *Conserv. Biol.* 10: 598–607.
- Prach K. & Pyšek P. (1997): Invazibilita společenstev a ekosystémů. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 32, Mater. 14: 1–6.
- Prach K., Řehounková K., Konvalinková P. & Trnková R. (2008): Invaze a sukcese. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 43, Mater. 23: 41–49.
- Pyšek P. (1998): Is there a taxonomic pattern to plant invasions? – *Oikos* 82: 282–294.
- Pyšek P. & Jarošík V. (2005): Residence time determines the distribution of alien plants. – In: Inderjit [ed.], *Invasive plants: ecological and agricultural aspects*, p. 77–96, Birkhäuser Verlag-AG, Basel.
- Pyšek P., Jarošík V., Chytrý M., Kropáč Z., Tichý L. & Wild J. (2005): Alien plants in temperate weed communities: prehistoric and recent invaders occupy different habitats. – *Ecology* 86: 772–785.
- Pyšek P., Jarošík V. & Kučera T. (2002a): Patterns of invasion in temperate nature reserves. – *Biol. Conserv.* 104: 13–24.
- Pyšek P., Prach K. & Mandák B. (1998): Invasions of alien plants into habitats of Central European landscape: an historical pattern. – In: Starfinger U., Edwards K., Kowarik I. & Williamson M. [eds], *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*, p. 23–32, Backhuys, Leiden.
- Pyšek P., Sádlo J. & Mandák B. (2002b): Catalogue of alien plants of the Czech Republic. – *Preslia* 74: 97–186.
- Rahbek C. (1995): The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? – *Ecography* 18: 200–205.
- Rejmánek M. (1989): Invasibility of plant communities. – In: Drake J. A., Mooney H. A., di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M. & Williamson M. [eds], *Biological invasions: a global perspective*, p. 369–388, John Wiley and Sons, Chichester.
- Rejmánek M. (1996): Species richness and resistance to invasions. – In: Orians G. H., Dirzo R. & Cushman J. H. [eds], *Diversity and processes in tropical forest ecosystems*, p. 153–172, Springer-Verlag, Berlin.
- Rejmánek M., Richardson D. M. & Pyšek P. (2005): Plant invasions and invasibility of plant communities. – In: van der Maarel E. [ed.], *Vegetation ecology*, p. 332–355, Blackwell Science, Oxford.
- Richardson D. M. & Pyšek P. (2006): Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. – *Progr. Phys. Geogr.* 30: 409–431.
- Richardson D. M. & Pyšek P. (2008): Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton. – *Divers. Distrib.* 14: 161–168.
- Roleček J., Chytrý M., Hájek M., Lvončík S. & Tichý L. (2007): Sampling design in large-scale vegetation studies: do not sacrifice ecological thinking to statistical purism! – *Folia Geobot.* 42: 199–208.
- Sádlo J., Chytrý M. & Pyšek P. (2007): Regional species pools of vascular plants in habitats of the Czech Republic. – *Preslia* 79: 303–321.
- Sax D. F. (2002): Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. – *Divers. Distrib.* 8: 193–210.
- Sax D. F. & Brown J. H. (2000): The paradox of invasion. – *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9: 363–371.
- Shea K. & Chesson P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. – *Trends Ecol. Evol.* 17: 170–176.
- Simonová D. & Lososová Z. (2008): Which factors determine plant invasions in man-made habitats in the Czech Republic? – *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 10: 89–100.

- Sobrinho E., Sanz-Elorza M., Dana E. D. & González-Moreno A. (2002): Invasibility of a coastal strip in NE Spain by alien plants. – *J. Veg. Sci.* 13: 585–594.
- Spyreas G., Ellis J., Carrol C. & Molano-Flores B. (2004): Non-native plant commonness and dominance in the forests, wetlands, and grasslands of Illinois, USA. – *Nat. Areas J.* 24: 290–299.
- Stohlgren T. J., Barnett D., Flather C., Fuller P., Peterjohn B., Kartesz J. & Master L. L. (2006a): Species richness and patterns of invasion in plants, birds, and fishes in the United States. – *Biol. Invas.* 8: 427–447.
- Stohlgren T. J., Barnett D., Flather C., Kartesz J. & Peterjohn B. (2005): Plant species invasions along the latitudinal gradient in the United States. – *Ecology* 86: 2298–2309.
- Stohlgren T. J., Binkley D., Chong G. W., Kalkhan M. A., Schell L. D., Bull K. A., Otsuki Y., Newman G., Bashkin M. & Son Y. (1999): Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. – *Ecol. Monogr.* 69: 25–46.
- Stohlgren T. J., Jarnevich C., Chong G. W. & Evangelista P. H. (2006b): Scale and plant invasions: A theory of biotic acceptance. – *Preslia* 78: 405–426.
- Tilman D. (1997): Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. – *Ecology* 78: 81–92.
- Vilà M., Pino J. & Font X. (2007): Regional assessment of plant invasions across different habitat types. – *J. Veg. Sci.* 18: 35–42.
- Von Holle B. & Simberloff D. (2005): Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. – *Ecology* 86: 3212–3218.
- Walter J., Essl F., Englisch T. & Kiehn M. (2005): Neophytes in Austria: habitat preferences and ecological effects. – *Neobiota* 6: 13–25.
- Williamson M. (1996): *Biological invasions*. – Chapman and Hall, London.