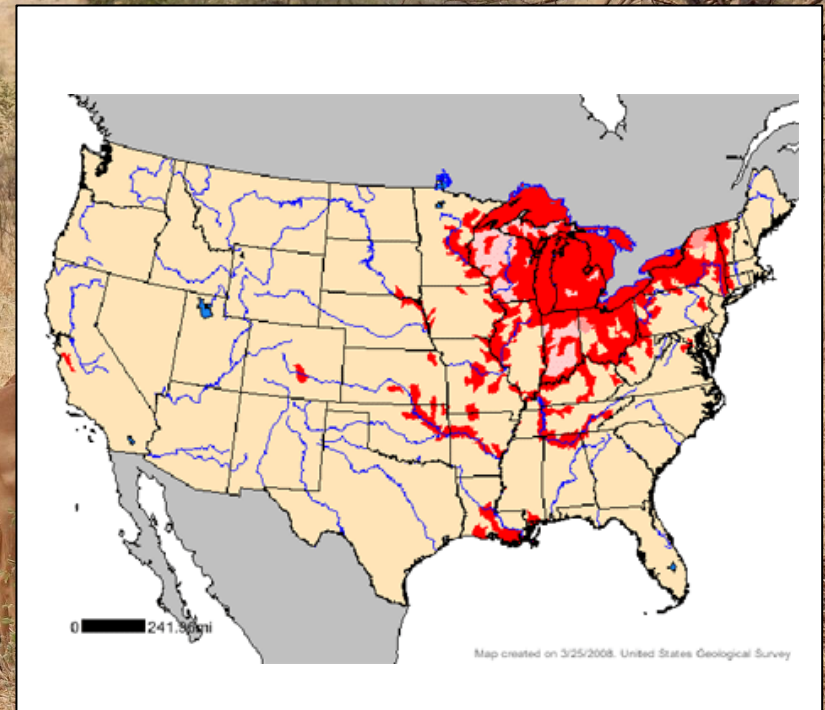
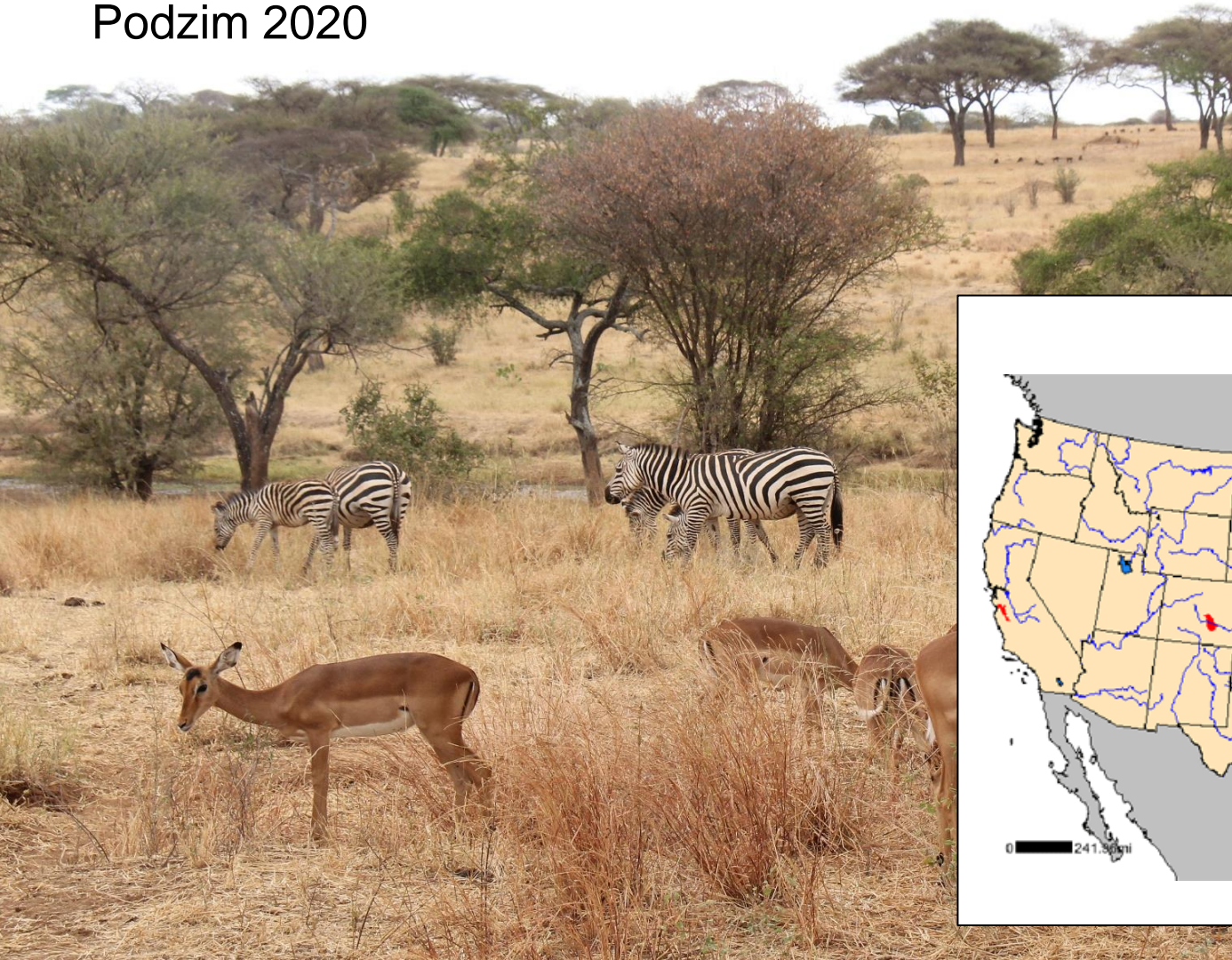


Ekologie společenstev a makroekologie

13. Invaze ve společenstvech

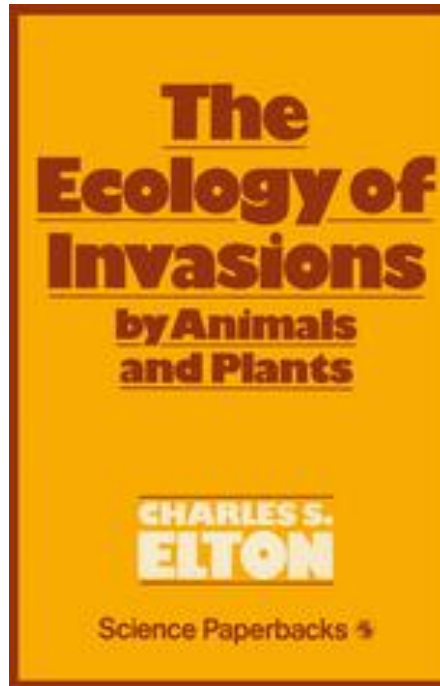
Přednáší: Milan Chytrý, Ústav botaniky a zoologie,
Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity
Podzim 2020



Invazní ekologie



Charles Elton
(1900-1991)

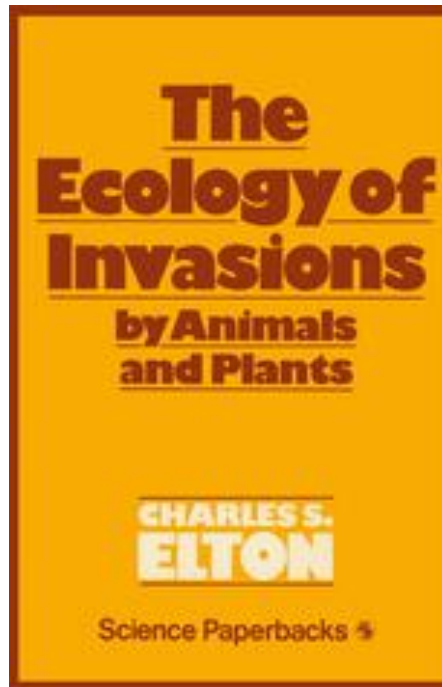


1958

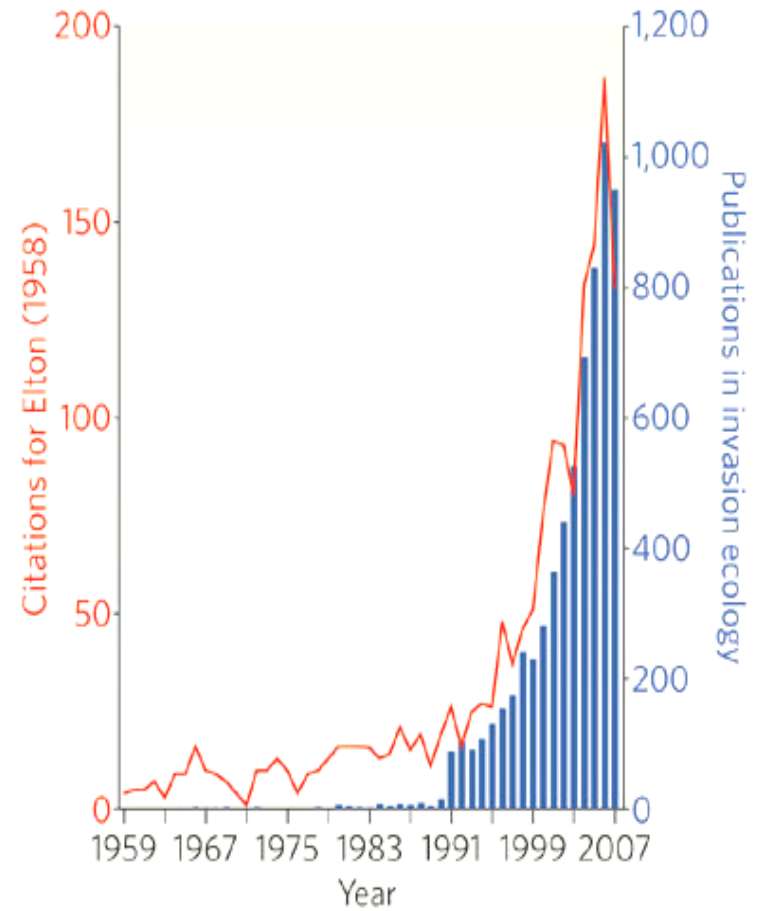
Invazní ekologie



Charles Elton
(1900-1991)



1958



Ricciardi & Maclsaac 2008, *Nature*

Invazní ekologie

Hlavní tématické okruhy

Invazivnost druhů

Jaké vlastnosti druhů ovlivňují jejich invazní chování?

Invazibilita společenstev (biotopů, ekosystémů)

Jaké vlastnosti ekosystémů ovlivňují jejich náchylnost nebo odolnost k invazím?

Impakt

Jak invazní druhy ovlivňují funkce ekosystémů, biodiverzitu, ekonomiku a lidské zdraví?

Management

Jak lze invaze omezovat nebo jim předcházet?

Invazní ekologie

Zavlečený, nepůvodní druh

(alien, non-native, non-indigenous species, exotic)

dostal se do území v důsledku činnosti člověka z území, kde je původní, anebo přirozenou cestou z území, kde je nepůvodní

Invazní ekologie

Průběh invazního procesu

Přechodně zavlečený druh (casual species)
přežívá jen díky opakovanému přísunu nových jedinců
v důsledku lidské činnosti



Zdomácnělý druh (naturalized, established species)
pravidelně se rozmnožuje po dlouhou dobu a nezávisle
na lidské činnosti

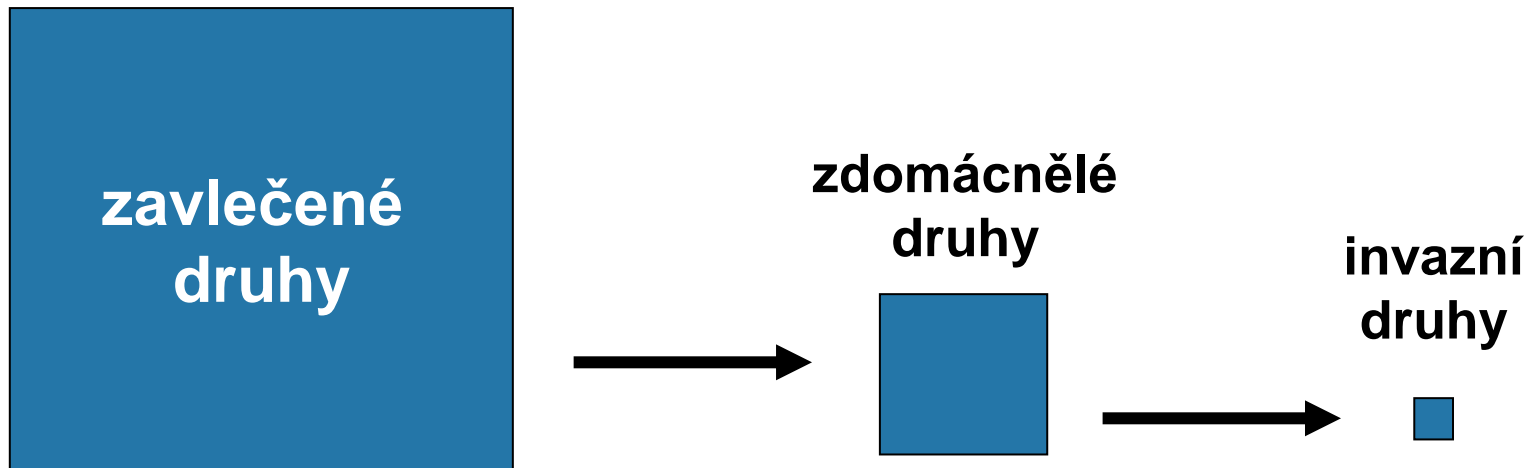


Invazní druh (invasive species)
rychle zvětšují své populace a šíří se na velké vzdálenosti
od mateřské populace

Invazní ekologie

Průběh invazního procesu

Pravidlo desetiny



Invazní ekologie

Archeofyty

do území se dostaly před rokem 1500 (objevení Ameriky), hlavně z Blízkého a Středního východu a Středomoří



Příklad: *Centaurea cyanus*

Neofyty

do území se dostaly po roce 1500, hlavně ze Severní Ameriky a Asie



Příklad: *Amaranthus retroflexus*

anglicky také: archaeozoans, neozoans, neobiota

Invadovanost *versus* invazibilita

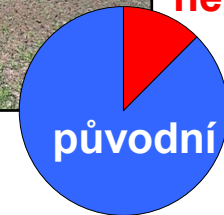
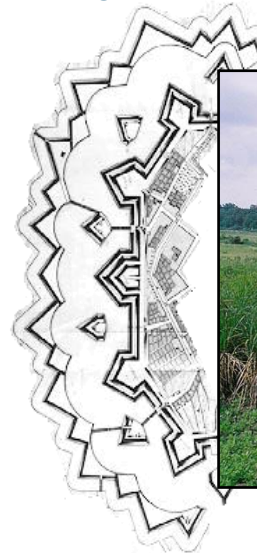
Level of invasion

invasibility

Přísun diaspor
Propagule pressure



Odolnost vůči invazi
Resistance against invasion



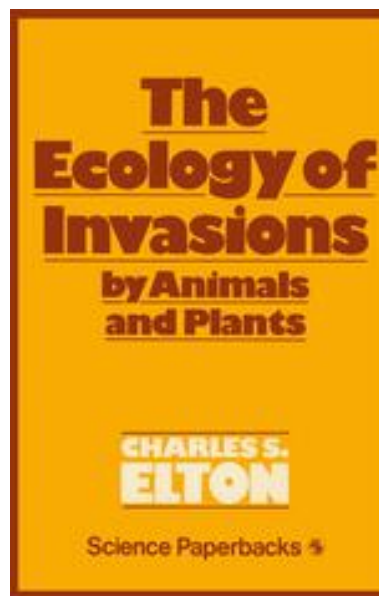
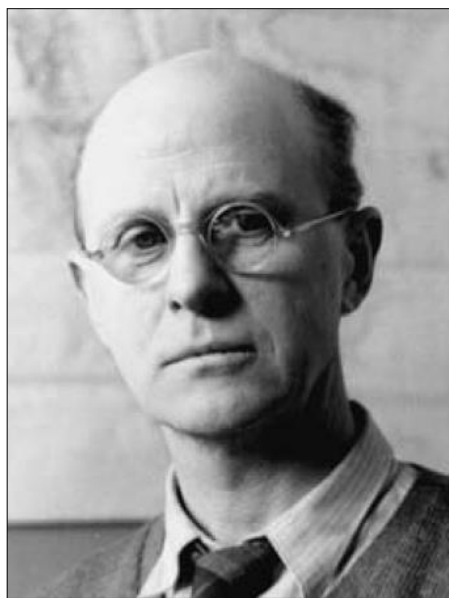
Invadovanost =
pozorovaný počet nebo podíl
nepůvodních druhů ve společenstvu

Invazibilita = náchylnost (citlivost) společenstva k invazi

Teorie biotické rezistence

Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

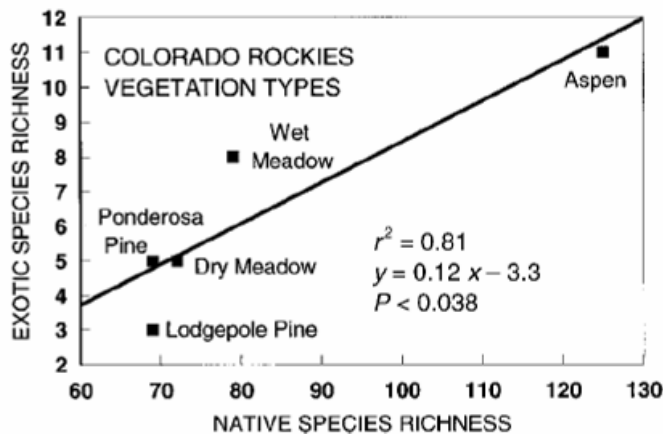
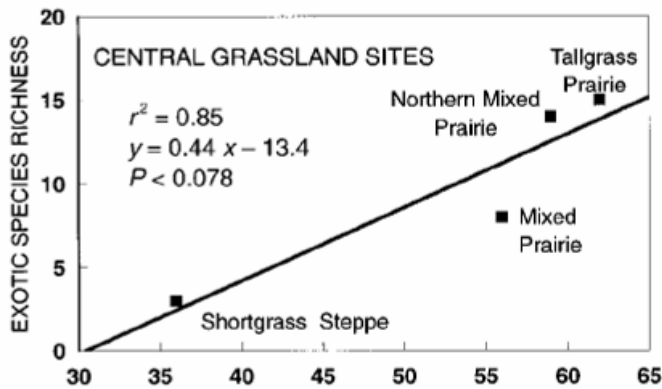
Charles Elton (1958): Ano, jsou, protože v nich je víc volných nik a ty jsou obsazovány nepůvodními druhy



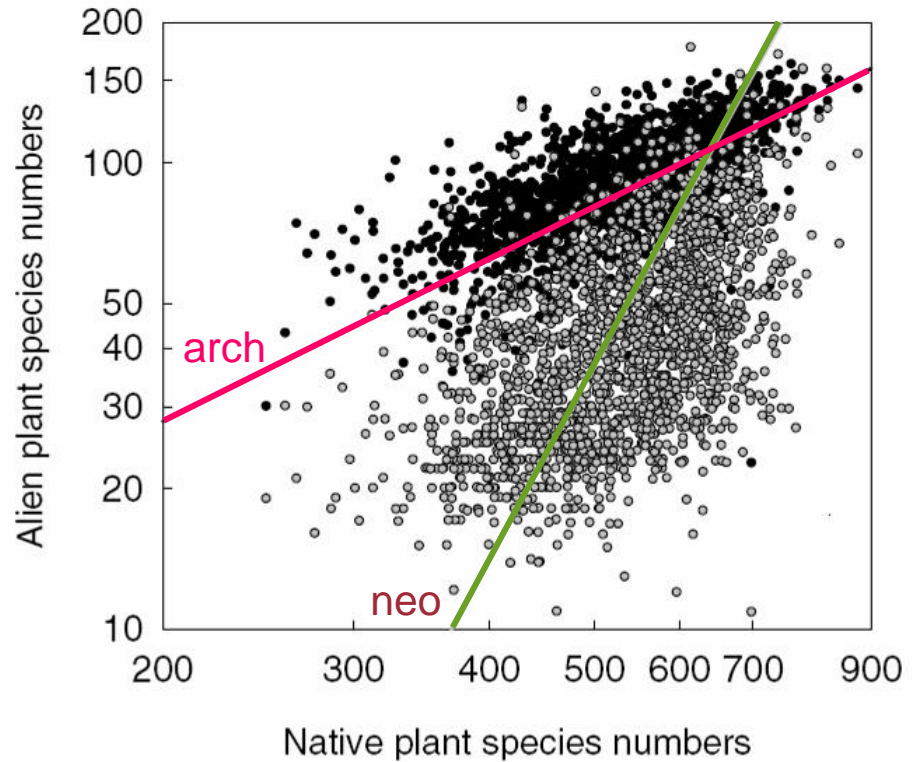
Teorie biotické rezistence

Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

Vnitrozemí USA, cévnaté rostliny ve fytoecenologických snímcích



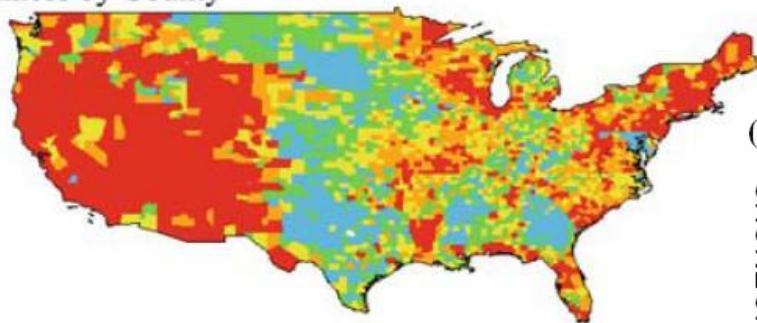
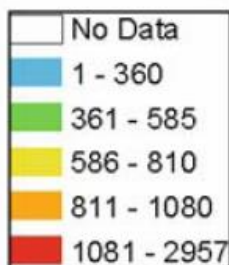
Německo, čtverce síťového mapování flóry



Teorie biotické rezistence

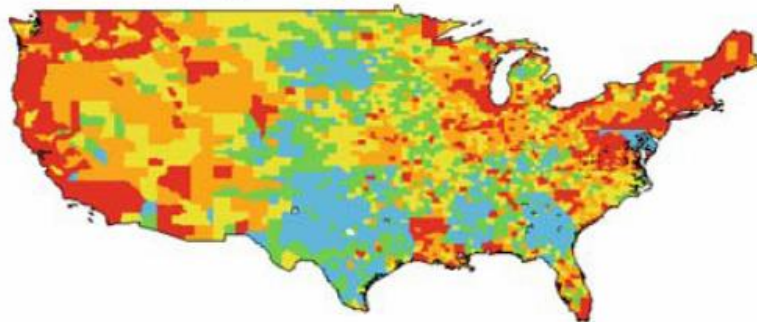
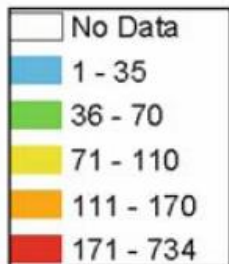
Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

(a) Native Plant Species Richness by County



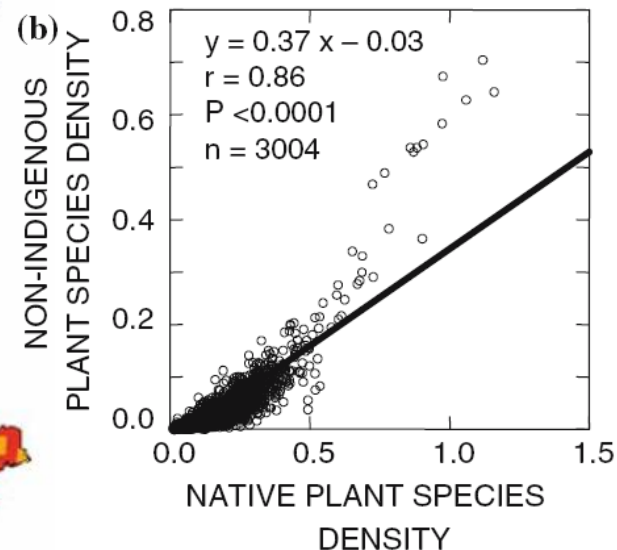
Hawaii

(b) Non-indigenous Plant Species Richness by County



Hawaii

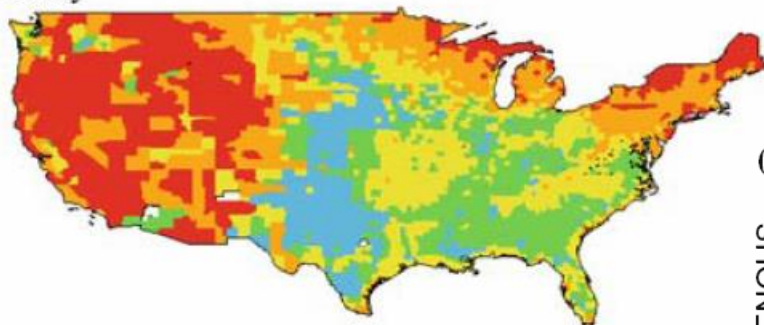
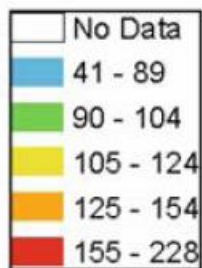
Cévnaté rostliny



Teorie biotické rezistence

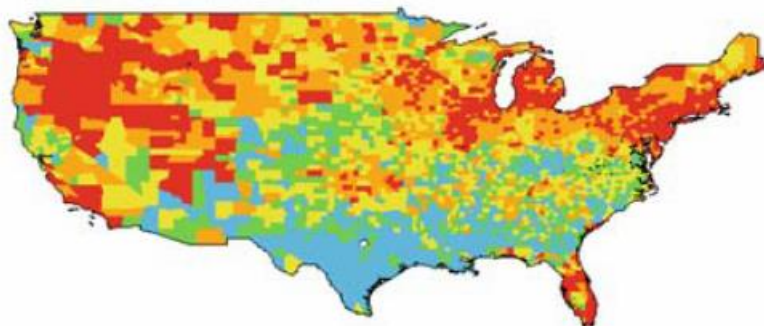
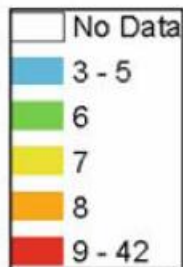
Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

(d) Native Bird Species by County



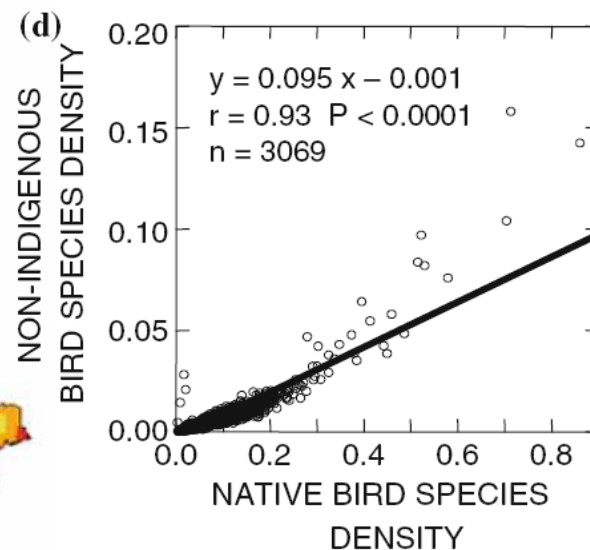
Hawaii

(e) Non-indigenous Bird Species by County



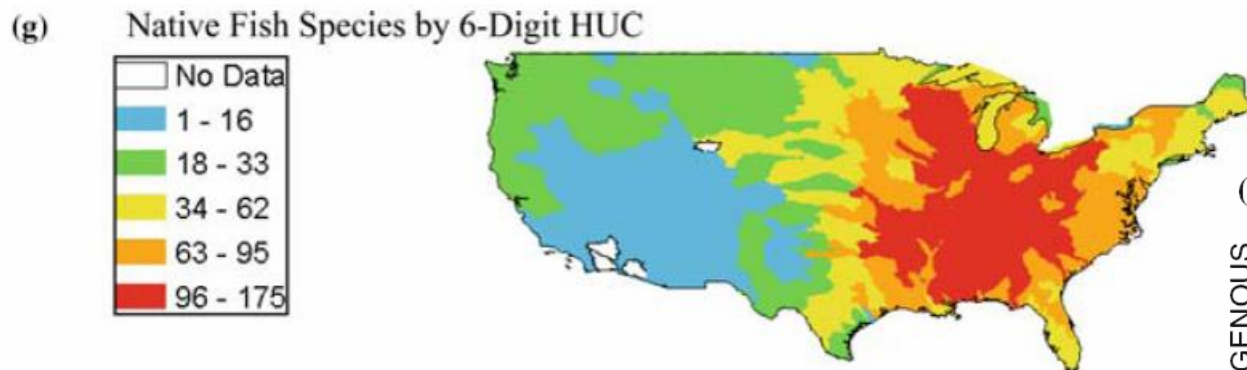
Hawaii

Ptáci

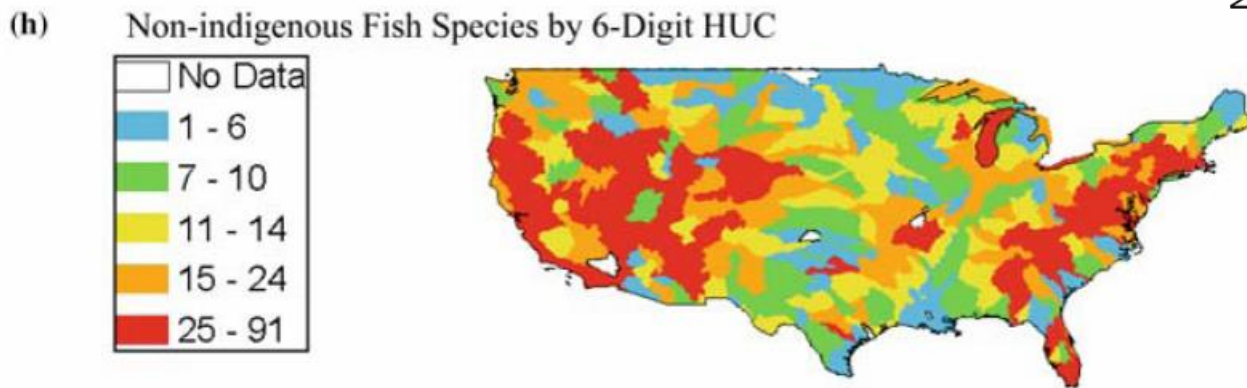


Teorie biotické rezistence

Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

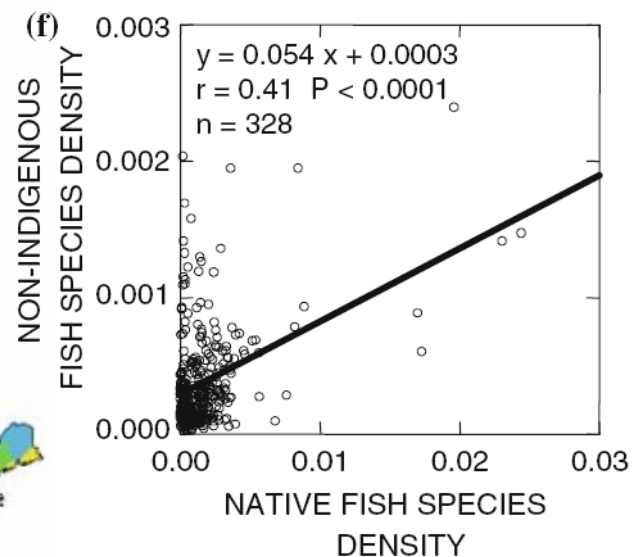


Hawaii



Hawaii

Ryby



Teorie biotické rezistence

Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

Preslia 78: 405–426, 2006

405

Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance

Měřítko studia a rostlinné invaze: teorie biotické akceptance

Thomas J. Stohlgren¹, Catherine Jarnevich¹, Geneva W. Chong²
& Paul H. Evangelista³

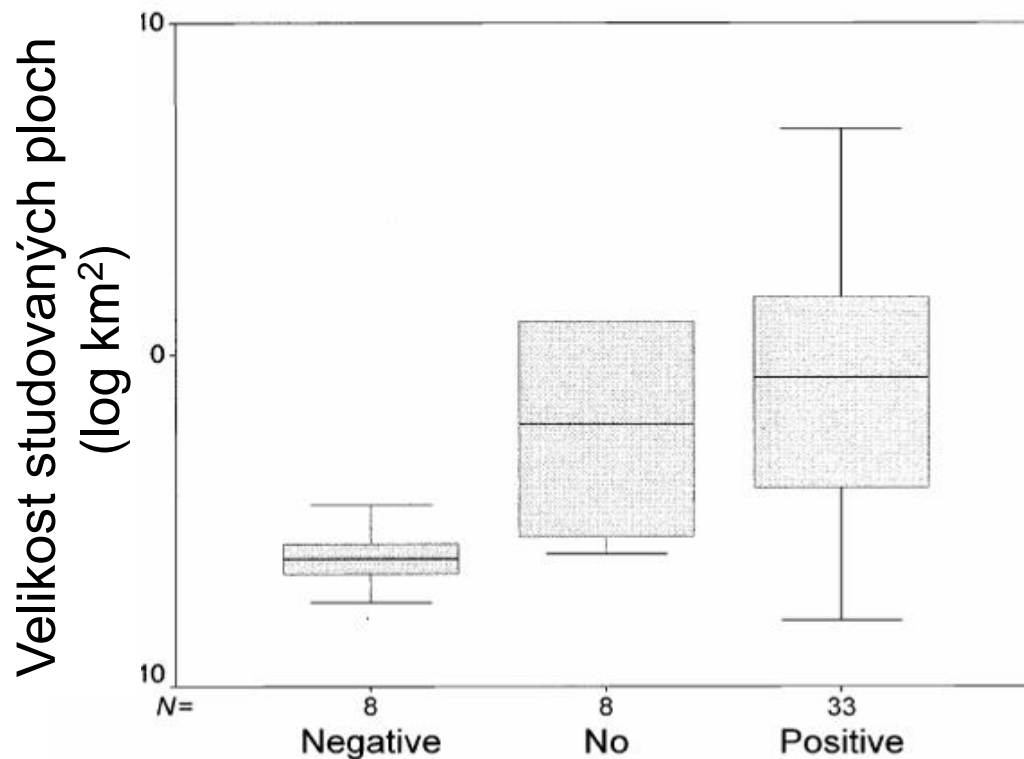
Dedicated to Marcel Rejmánek

¹Fort Collins Science Center, U. S. Geological Survey, 2150 Centre Street, Building C, Fort Collins, CO 80526, USA, e-mail: tom_stohlgren@usgs.gov; ²Northern Rocky Mountain Science Center, U. S. Geological Survey, 675 E Broadway, Jackson, WY 83001, USA; ³Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University, Fort Collins, CO 80523, USA

Teorie biotické rezistence

Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?

Meta-analýza publikovaných studií

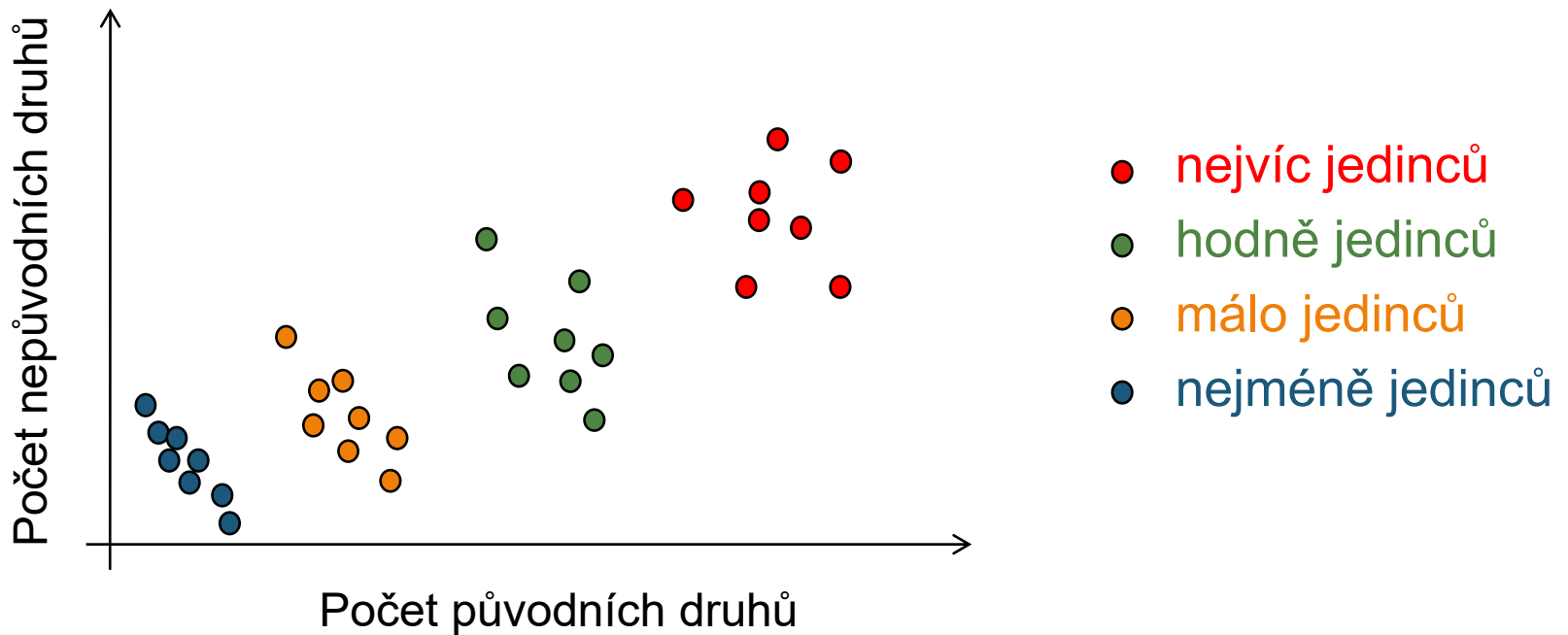


Korelace mezi počtem
původních a zavlečených druhů

Herben et al. 2004,
Ecology

Teorie biotické rezistence

Jsou druhově chudá společenstva invadována více než společenstva druhově bohatá?



Rozdíly v invadovanost velkých území

- Ostrovy jsou invadovány více než pevnina
- Nový svět je invadován více než Starý svět
- Temperátní a boreální zóna je invadována více než tropy
- Nížiny jsou více invadovány než horské oblasti

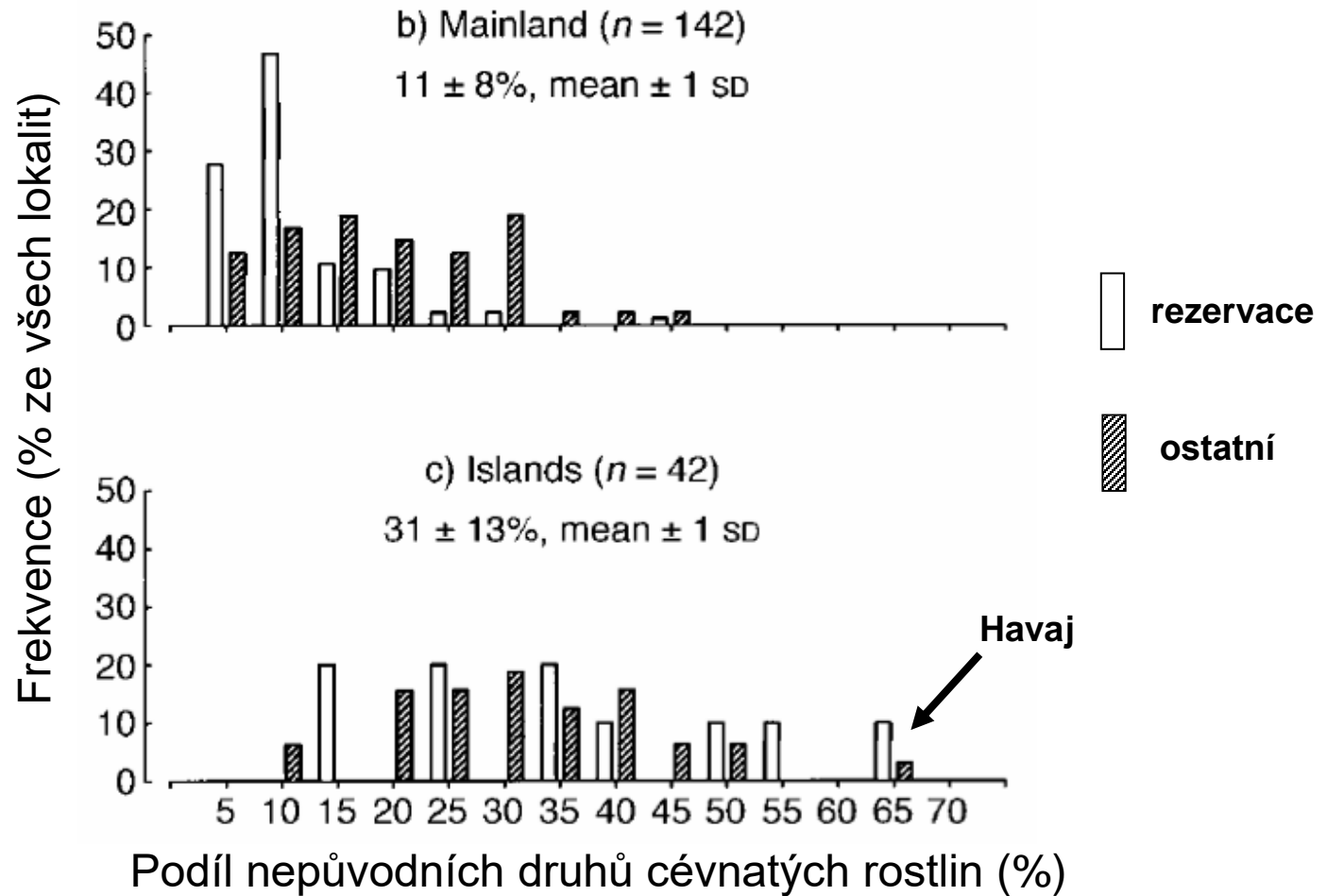
Invadovanost ostrovů vs. pevnin

Nový Zéland



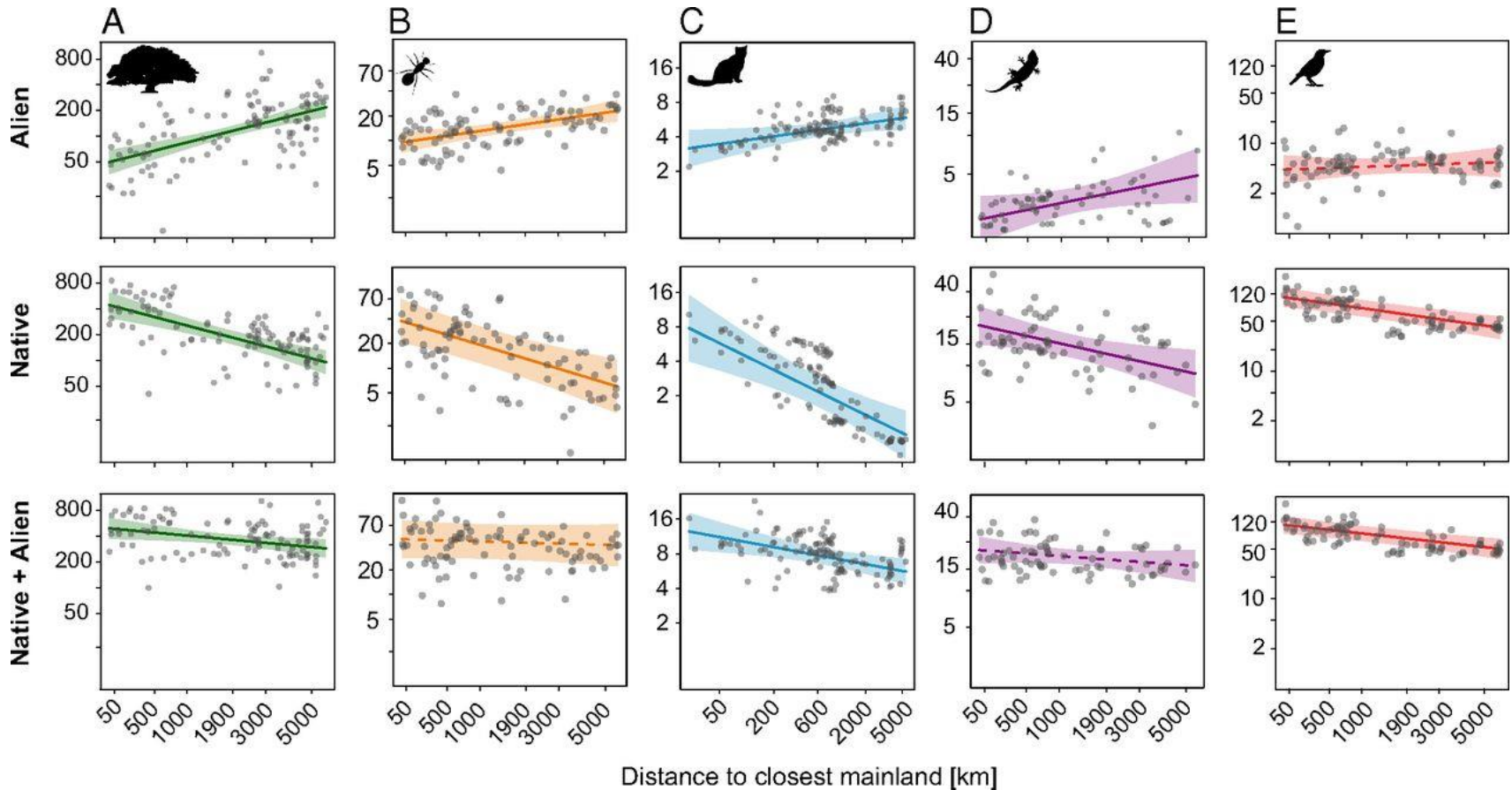
*Cirsium
vulgare*

Invadovanost ostrovů vs. pevnin



Invadovanost ostrovů vs. pevnin

Počet původních a nepůvodních druhů vs vzdálenost od pevniny



Invadovanost ostrovů vs. pevnin

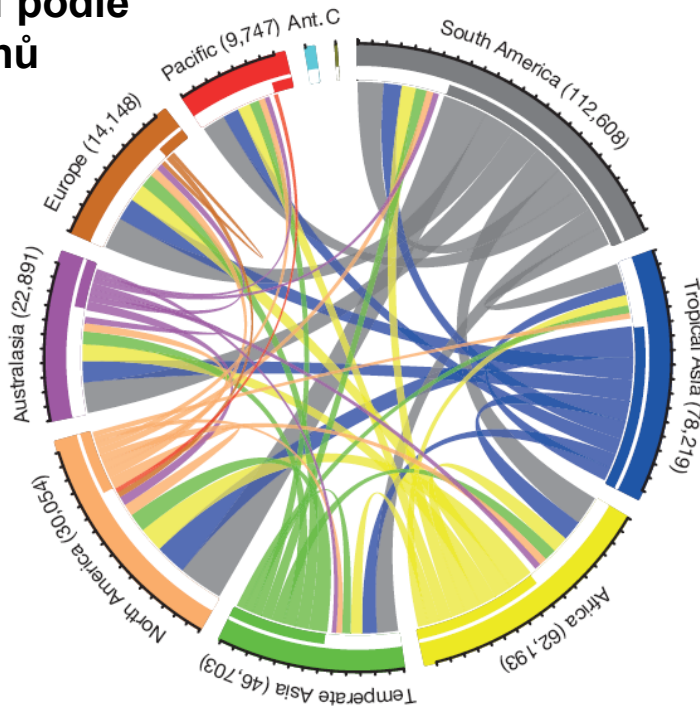
Možná vysvětlení

- Na ostrovech je méně druhů než na pevnině, a proto více volných nik; některé z nich jsou vhodné pro osídlení nepůvodními druhy
- Nepůvodní druhy zavlečené na ostrovy jsou vybírány z obrovských souborů druhů odjinud; je pravděpodobné, že v těchto souborech budou konkurenčně silnější druhy, než jaké se vyvinuly v omezených souborech druhů na ostrově
- Ostrovní biota je evolučně naivní

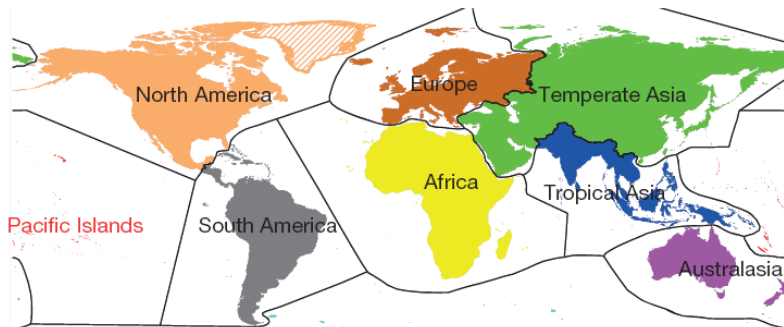
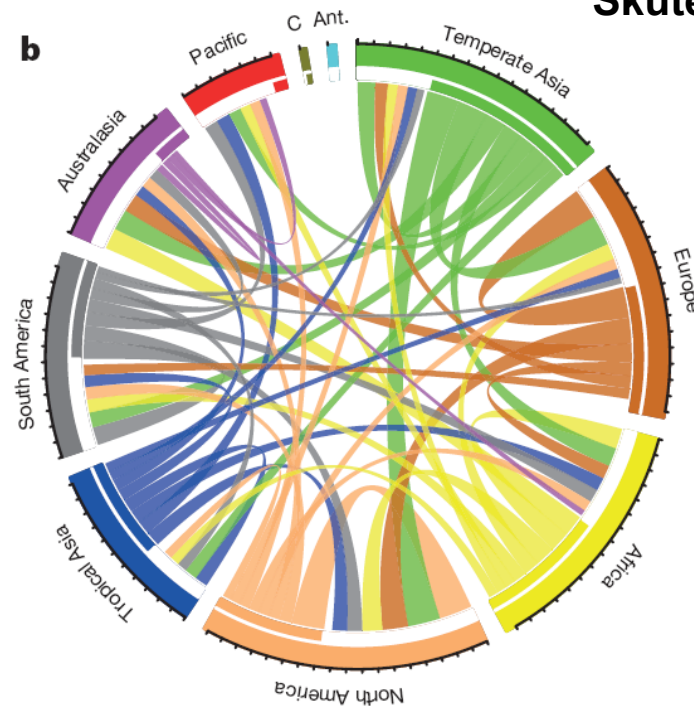
Invadovanost Nového vs. Starého světa

Zavlékání rostlin mezi různými částmi světa

Očekávání podle počtu druhů

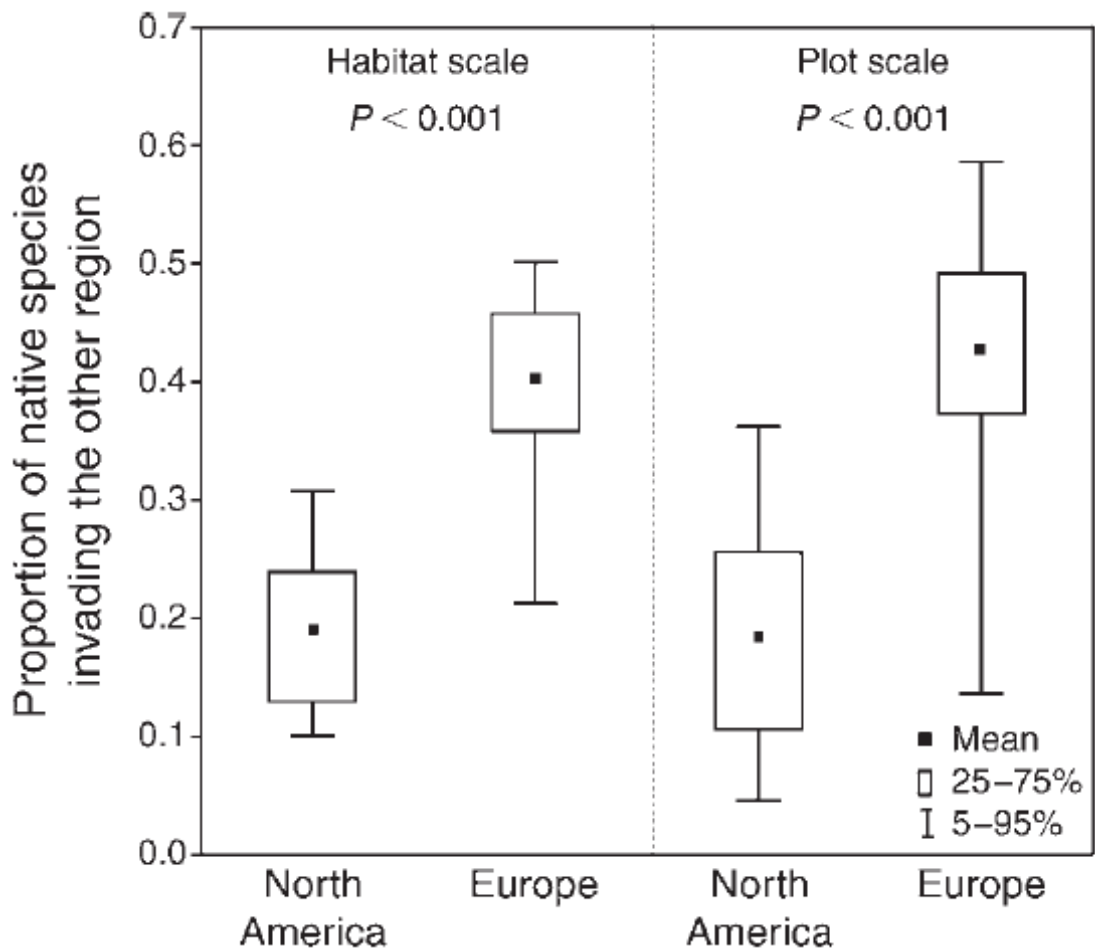


Skutečnost



Invadovanost Nového vs. Starého světa

Invaze ve srovnatelných biotopech Severní Ameriky a Evropy



Invadovanost Nového vs. Starého světa

Možná vysvětlení

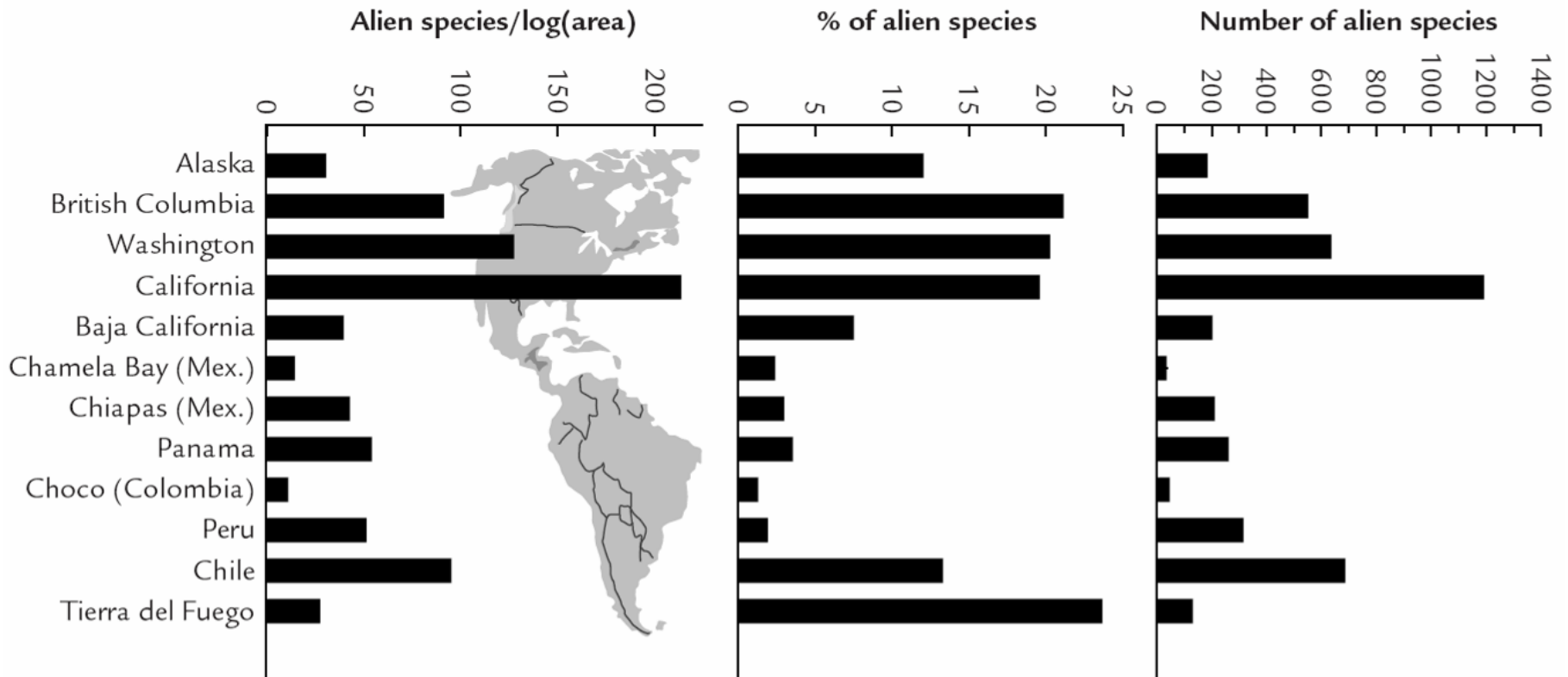
- Zavlékání druhů se zámořskou kolonizací bylo asymetrické (více z Evropy do Nového světa, osadníci s sebou přenášeli svoji kulturu)
- U druhů Starého světa se selektovaly adaptace na soužití s člověkem
- Druhy Starého světa v minulosti více migrovaly a adaptovaly se na konkurenci s mnoha jinými druhy



Birds of Shakespeare

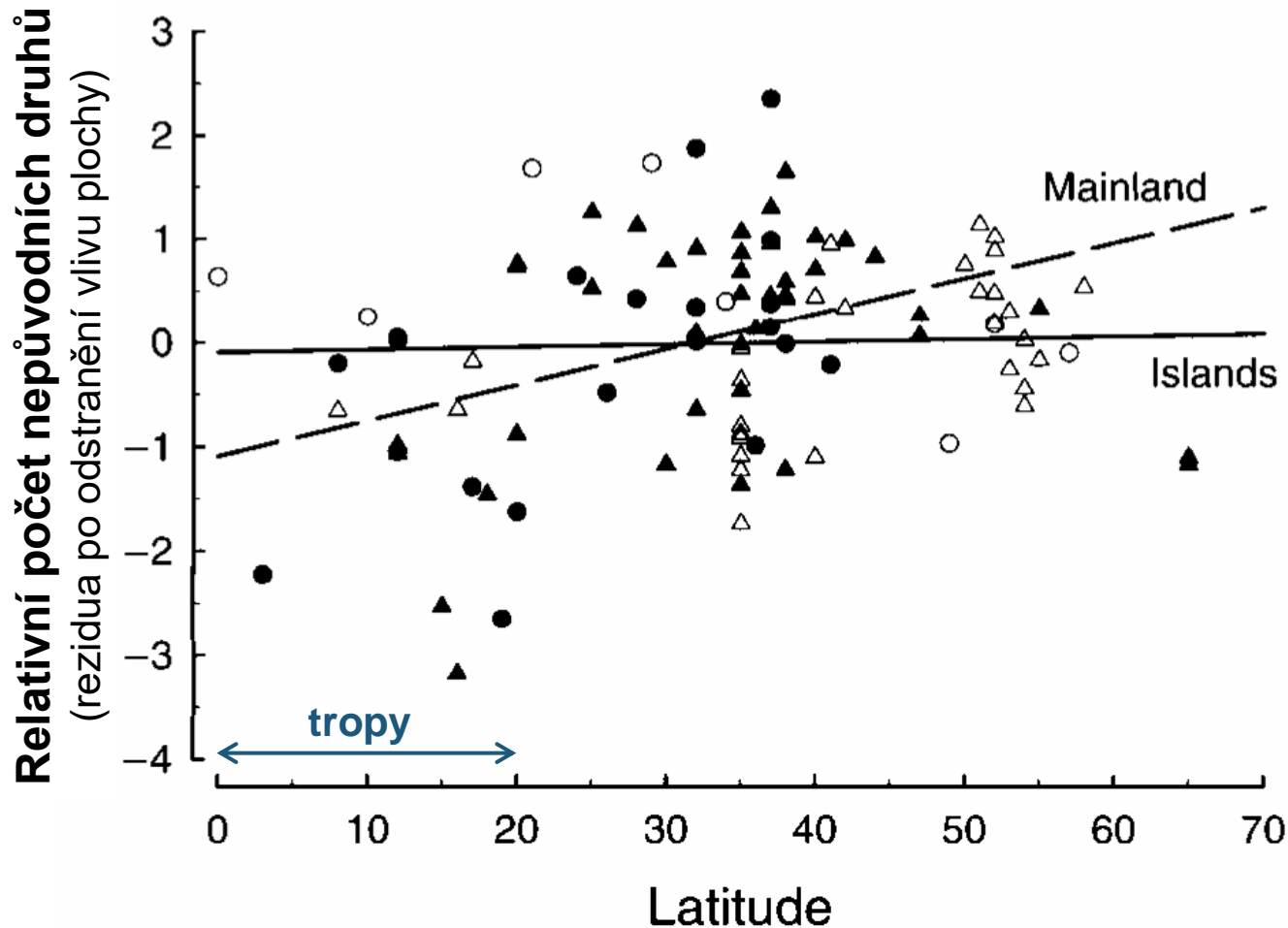
Invadovanost tropů vs. mimotropů

Nepůvodní druhy rostlin na latitudinálním gradientu v Americe



Invadovanost tropů vs. mimotropů

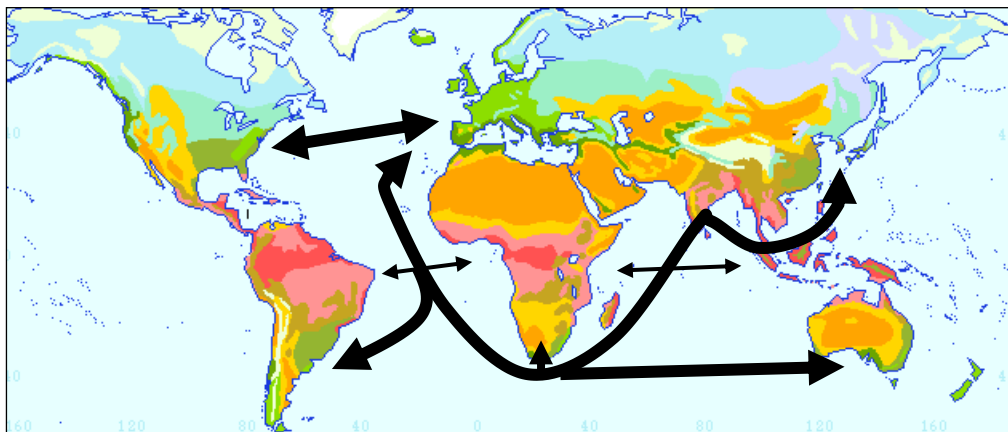
Podíl nepůvodních druhů rostlin podél latitudinálního gradientu



Invadovanost tropů vs. mimotropů

Možná vysvětlení

- Intenzita zámořského obchodu



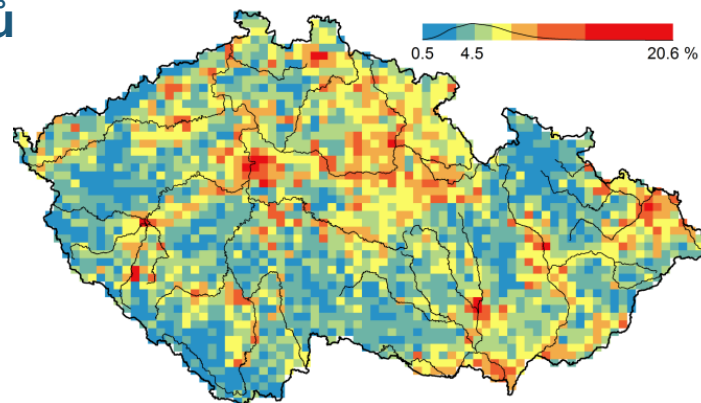
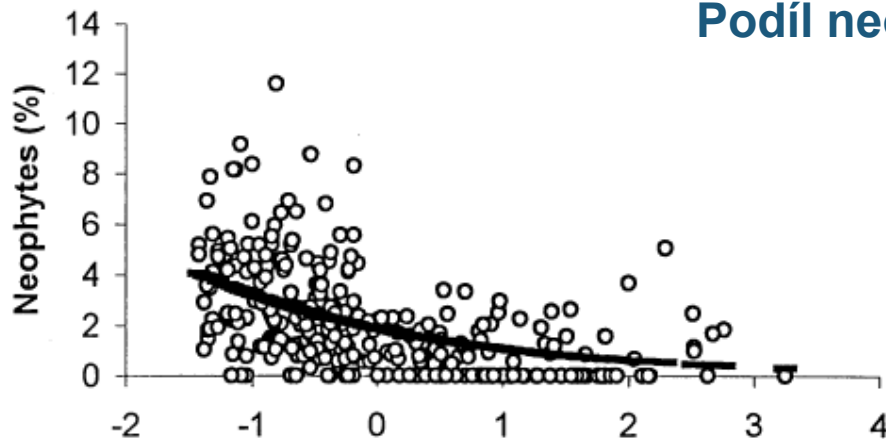
- Velká produktivita a rychlá obnova tropické vegetace po narušení omezuje invaze

Invadovanost nížin vs. horských oblastí

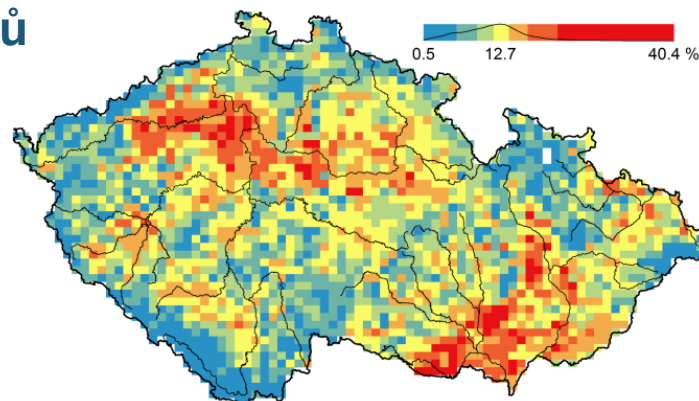
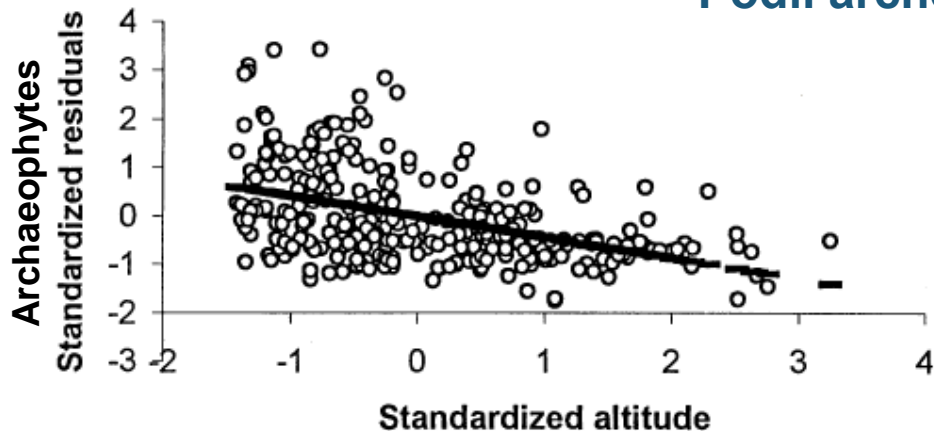
Maloplošná chráněná území ČR

Veškerá flóra ČR

Podíl neofytů



Podíl archeofytů



Pyšek et al. 2002, *Biological Conservation*

Chytrý et al. 2021, *Preslia*

Invadovanost nížin vs. horských oblastí

Možná vysvětlení

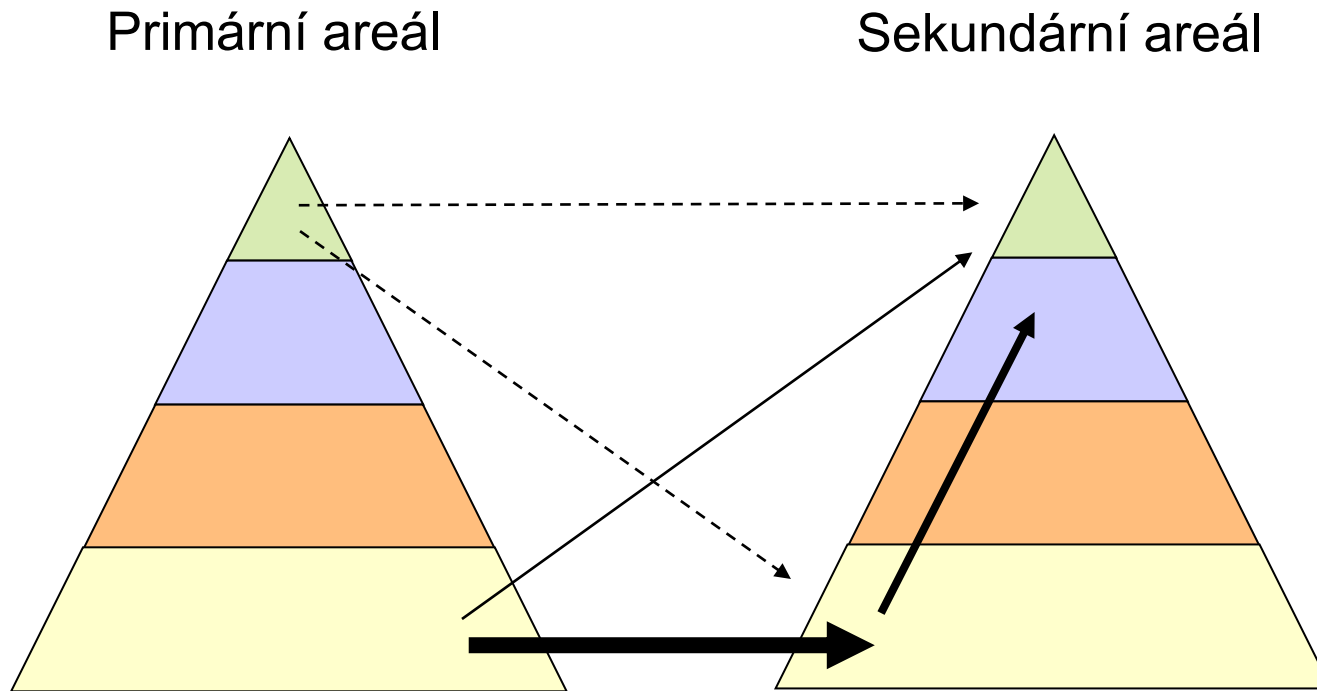
- méně antropogenních disturbancí
- menší zavlékání diaspor
- omezená konektivita horské krajiny



Invadovanost nížin vs. horských oblastí

Možná vysvětlení

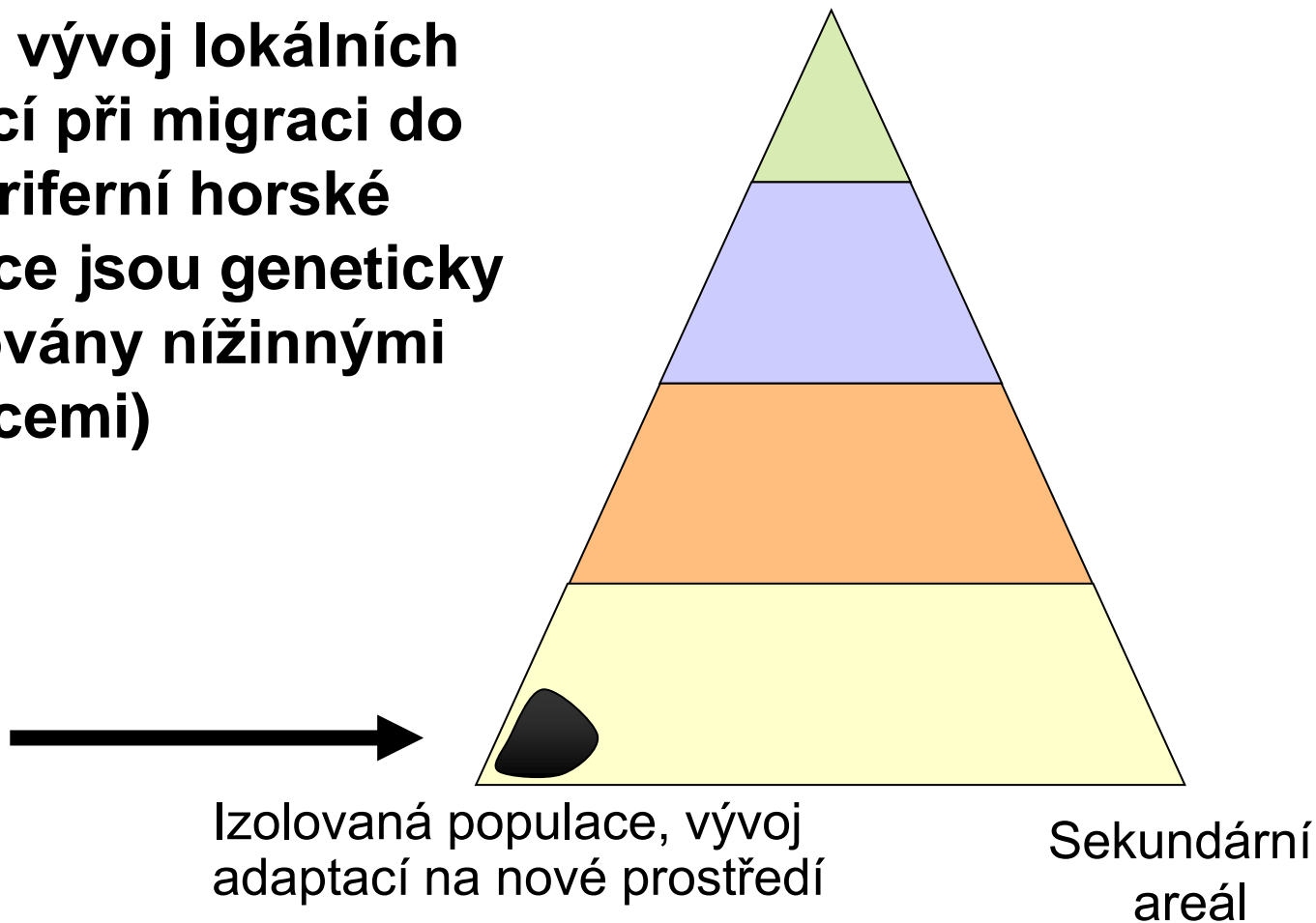
Migrační filtr v nížinách



Invadovanost nížin vs. horských oblastí

Možná vysvětlení

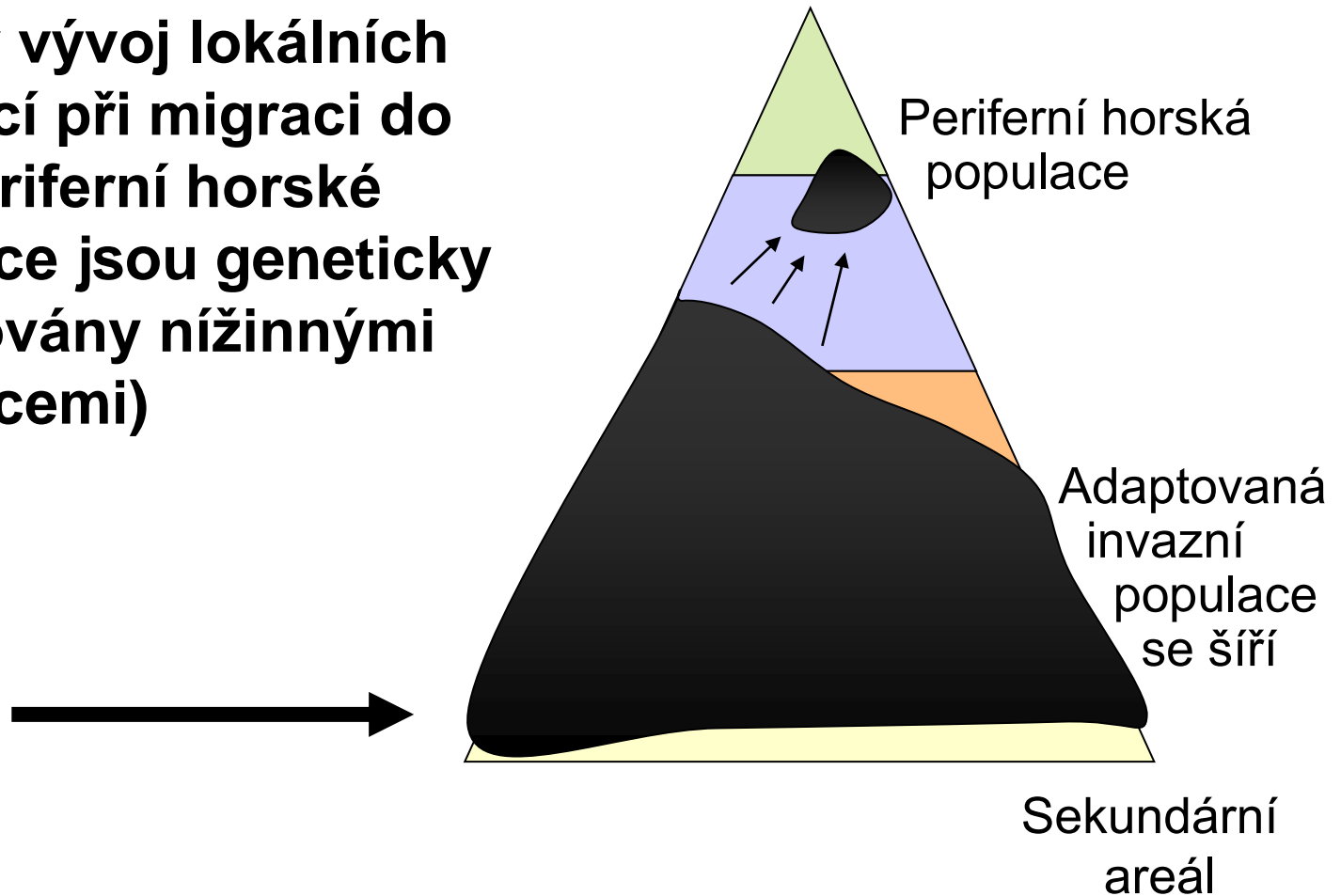
Ztížený vývoj lokálních adaptací při migraci do hor (periferní horské populace jsou geneticky ovlivňovány nížinnými populacemi)



Invadovanost nížin vs. horských oblastí

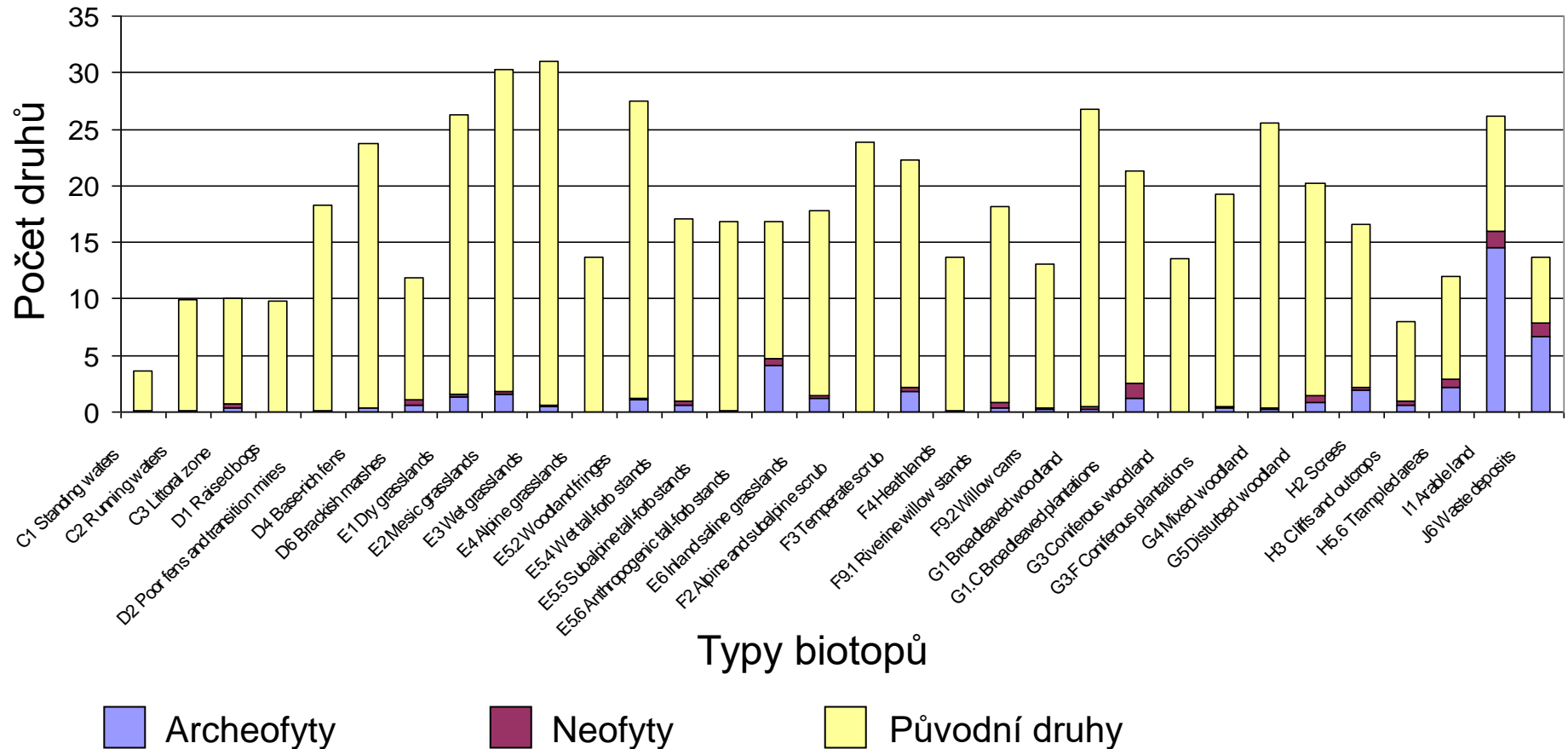
Možná vysvětlení

Ztížený vývoj lokálních adaptací při migraci do hor (periferní horské populace jsou geneticky ovlivňovány nížinnými populacemi)



Invadovanost biotopů v lokálním měřítku

Invadovanost českých biotopů nepůvodními druhy rostlin



Invadovanost biotopů v lokálním měřítku

Málo invadované biotopy



Rašeliniště



Alpínská a subalpínská vegetace



Vřesoviště na chudých půdách (temperátní i mediteránní)

Invadovanost biotopů v lokálním měřítku

Malá invadovanost

- živinami chudé půdy
- málo narušovaná stanoviště
- dostupnost limitujících zdrojů (např. živiny, voda, světlo) vyrovnaná v čase

Velká invadovanost

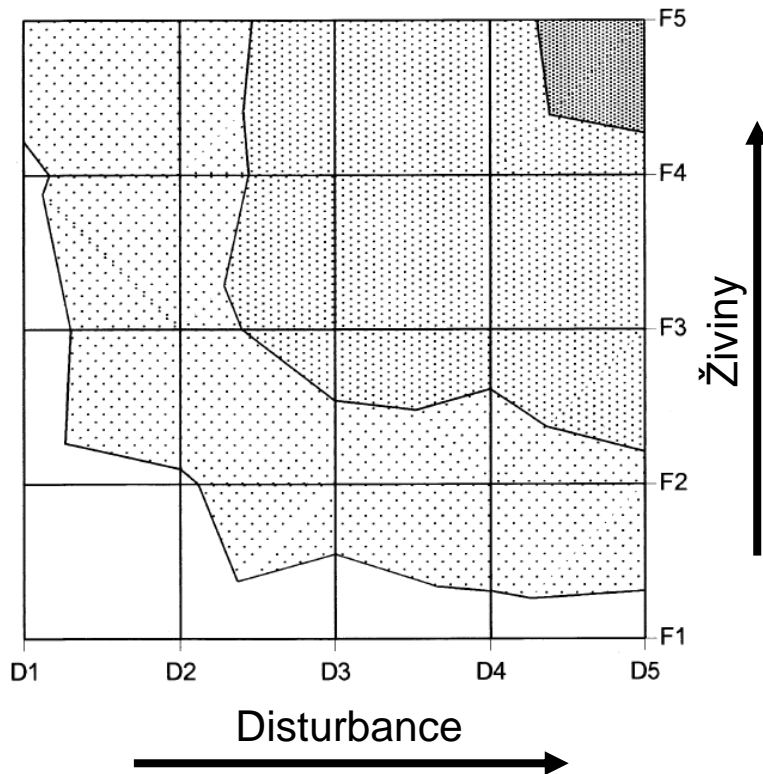
- živinami bohaté půdy
- často a silně narušovaná stanoviště
- fluktuace dostupnosti limitujících zdrojů

Invadovanost biotopů v lokálním měřítku

Teorie fluktuace dostupnosti zdrojů

Experiment

šíření nepůvodních druhů
(F1 – málo, F5 – hodně)

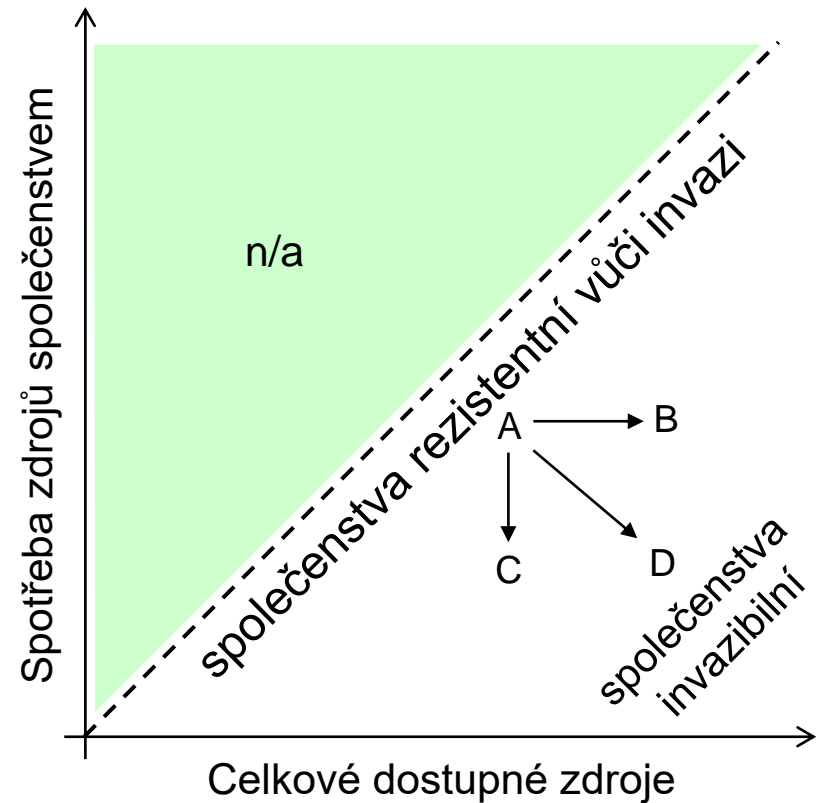
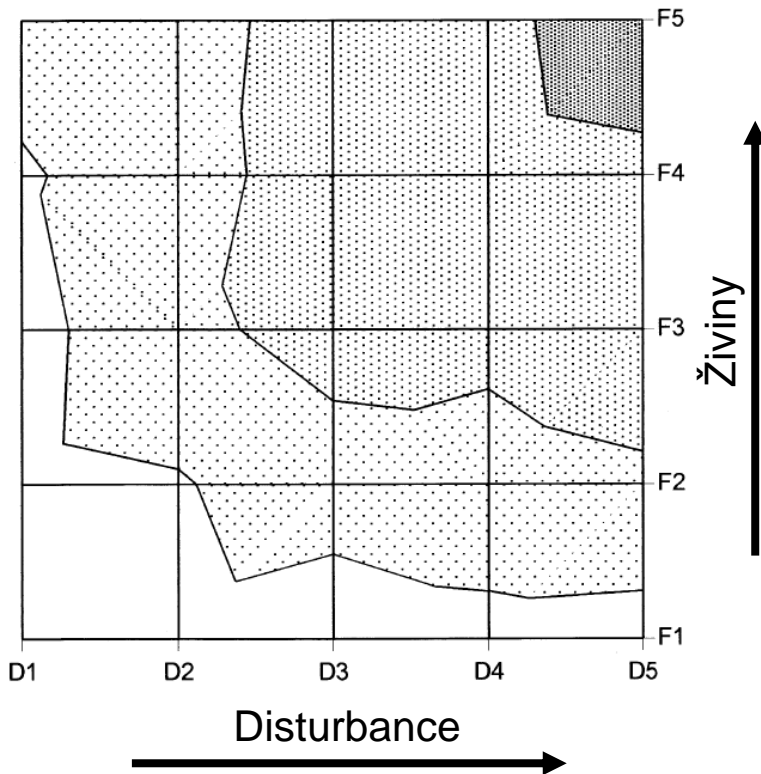


Invadovanost biotopů v lokálním měřítku

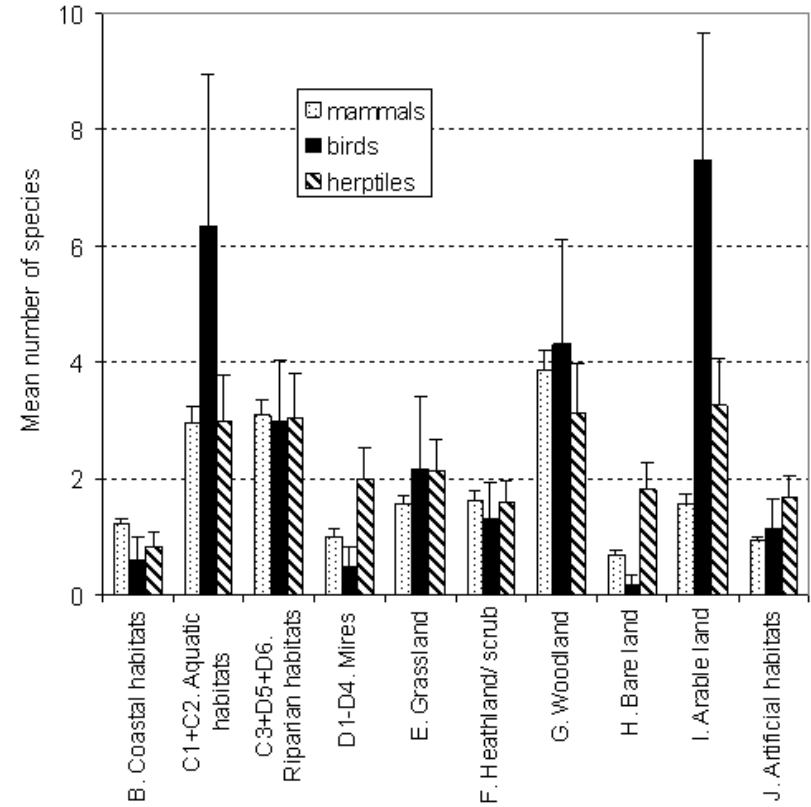
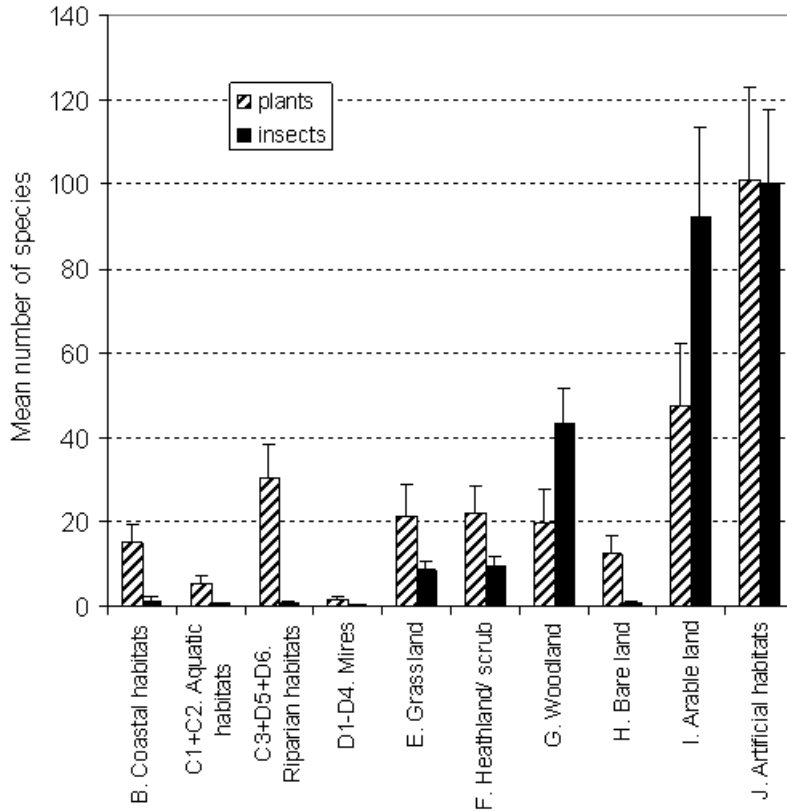
Teorie fluktuace dostupnosti zdrojů

Experiment

šíření nepůvodních druhů
(F1 – málo, F5 – hodně)



Invadovanost biotopů v lokálním měřítku



Darwinova hypotéza zdomácnění

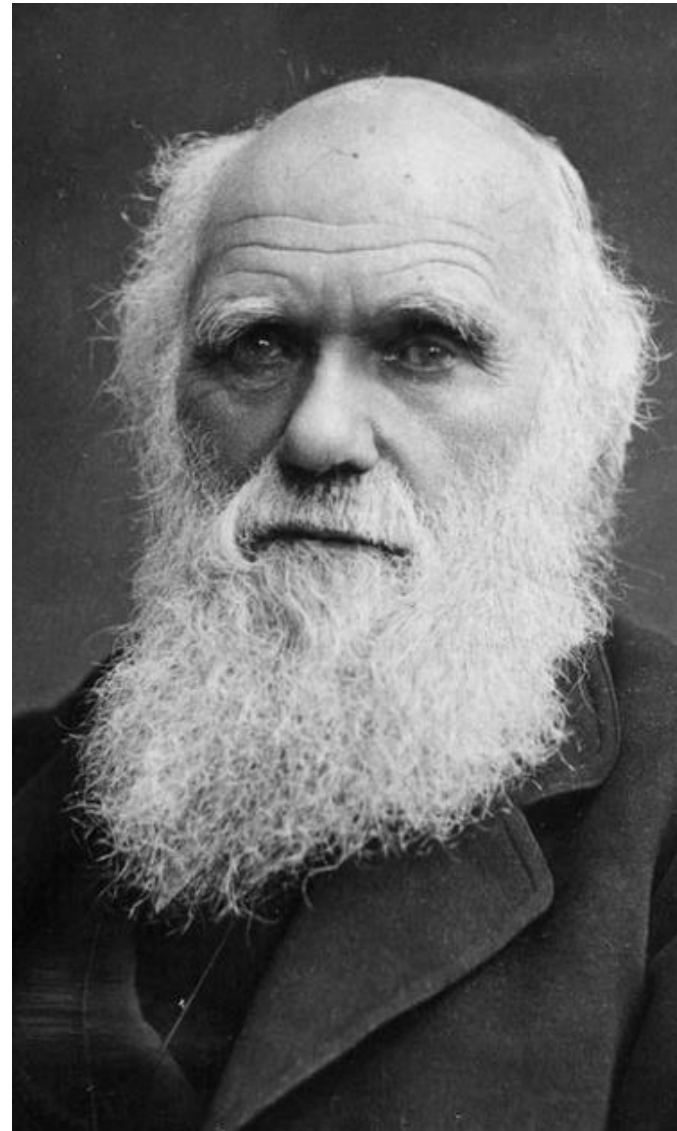
Darwin's Naturalization Hypothesis, Darwin 1859, Daehler 2001, *American Naturalist*

Zavlečené druhy se snáz uchytí ve společenstvech nepříbuzných druhů (*limiting similarity*)

- nepříbuzné druhy mají odlišné vlastnosti a obsazují jiné niky, proto jim zavlečený druh často nekonkuruje
- nemusí čelit stejným predátorům nebo patogenům
- platí spíše na malých plochách, kde se může uplatnit přímá konkurence

Může to ale být i naopak (*environmental filtering*)

- příbuzné druhy mají podobné ekologické nároky zděděné od společných předků (*niche conservatism*)
- proto osídlují stejná stanoviště
- platí spíše pro větší území

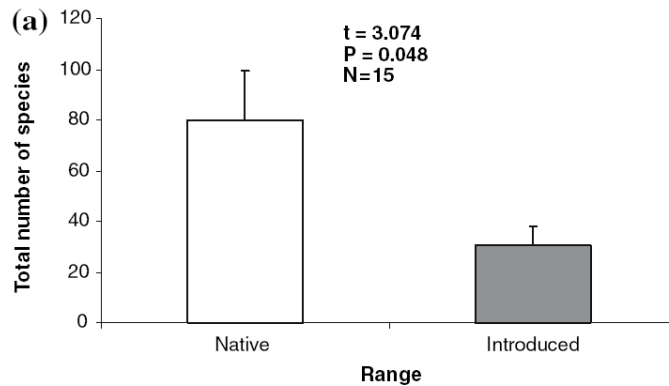


Hypotéza úniku před nepřáteli

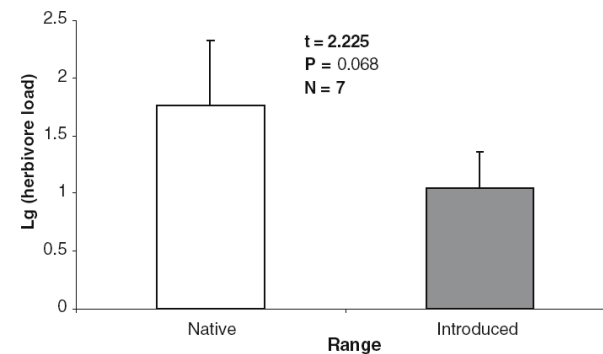
ERH – Enemy Release Hypothesis (Keane & Crawley 2002, *Trends in Ecology and Evolution*)

Zavlečené druhy se v novém areálu šíří rychle, protože jsou osvobozeny od specializovaných nepřátel (parazitů, predátorů), kteří se s nimi vyvinuli v průběhu evoluce

Počet hmyzích herbivorů na stejném druhu rostliny v primárním a sekundárním areálu (shrnutí výsledků 15 studií)



Rozsah poškození stejného druhu rostliny hmyzí herbivorií v primárním a sekundárním areálu (shrnutí výsledků 7 studií)



Evolve větší konkurenční schopnosti

EICA – Evolution of Increased Competitive Ability (Blossey & Nötzold 1995, *Journal of Ecology*)

Pozorování

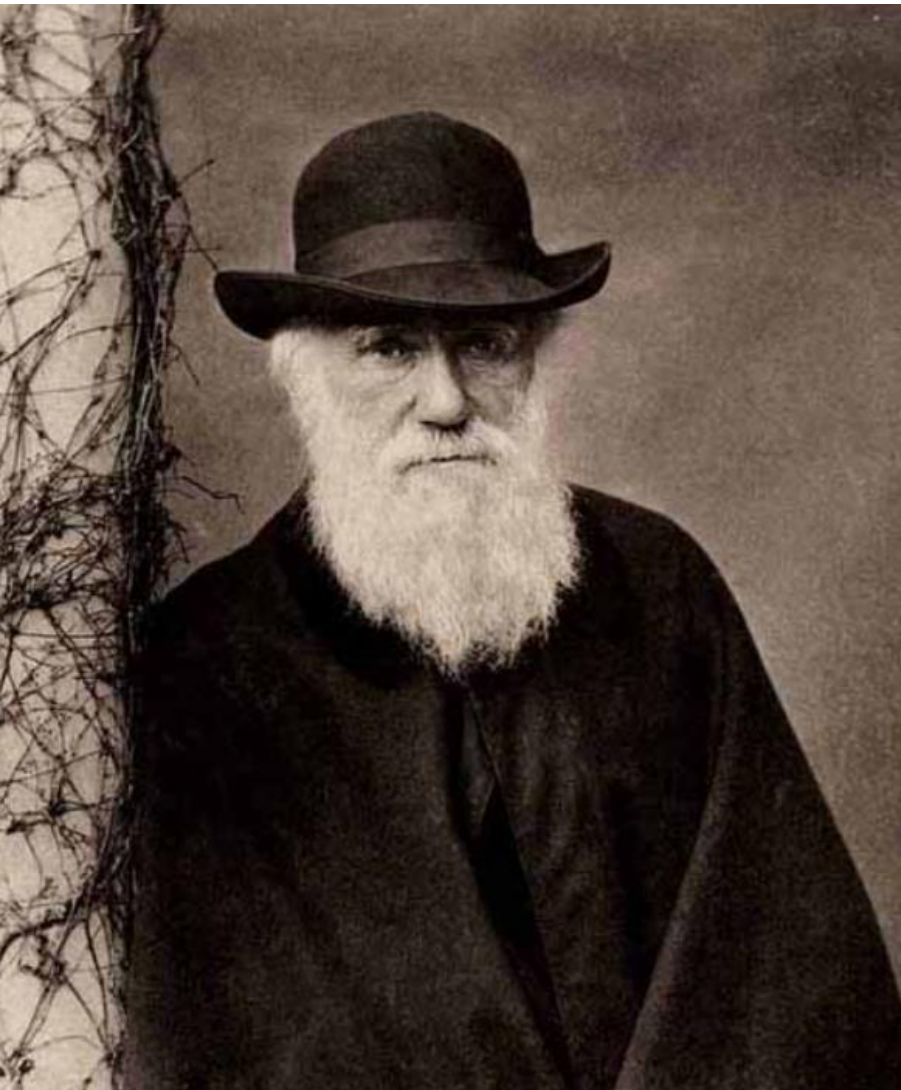
- zavlečený druh se zpravidla po zavlečení dlouho nešíří (lag fáze), invaze začíná často náhle po delší době přítomnosti druhu v novém území
- invazní druhy rostlin často mají větší vzrůst v sekundárním areálu než v původním areálu

Možné vysvětlení

- populace projdou po zavlečení evolučními změnami, které jim umožní přesunout energii nutnou pro obranu před nepřáteli do posílení vlastností výhodných pro konkurenci
- výsledkem může být rychlejší nebo mohutnější růst
- u rostlin to mohou být kořenové výměšky s toxickými (alelopatickými) účinky na jiné rostliny (Novel Weapons Hypothesis, Callaway & Ridenour 2004, *Frontiers in Ecology and the Environment*)

Hypotéza evoluční nevyrovnanosti

EIH – Evolutionary Imbalance Hypothesis (Fridley & Sax 2014, *Global Ecology and Biogeography*)



Darwin (1859):

‘natural selection acts by competition, it adapts the inhabitants of each country only in relation to the degree of perfection of their associates’

‘we need feel no surprise at the inhabitants of any one country, although ... adapted for that country, being beaten and supplanted by the naturalised productions from another land’

[species from larger regions, represented by more individuals, have] ‘consequently been advanced through natural selection and competition to a higher stage of perfection or dominating power’

Hypotéza evoluční nevyrovnanosti

EIH – Evolutionary Imbalance Hypothesis (Fridley & Sax 2014, Global Ecology and Biogeography)

Východiska

- míra ekologické optimalizace druhů závisí na počtu nových fenotypů ("evolučních experimentů") a intenzitě konkurence
 - druhy obývající velká území mají větší populace a mohou vytvořit více nových fenotypů
 - druhy žijící v bohatých společenstvech jsou selekcí lépe adaptovány na různé typy konkurence
- podobné biotopy (soubory ekologických podmínek) se vyskytují na různých místech na světě

Důsledek

- jsou-li promíchány původně geograficky oddělené bioty, v biotě většího území se spíš najdou dominantní konkurenti pro daný biotop

Hypotéza evoluční nevyrovnanosti

EIH – *Evolutionary Imbalance Hypothesis* (Fridley & Sax 2014, *Global Ecology and Biogeography*)

Příklady

- jehličnany ze severní polokoule (např. smrk *Picea engelmannii*) mají větší toleranci k chladu než stromy jižní polokoule, proto se šíří v horách Nového Zélandu
- jihoafrický kosmatec třpytivý (*Mesembryanthemum crystallinum*) má velkou toleranci k zasolení, proto se šíří na mořském pobřeží jižní Evropy a Kalifornie
- původem maloasijský mravenec *Lasius neglectus* tvoří superkolonie propojených hnízd s mnoha královnami, proto v Evropě vytlačuje původní mravence obecné (*L. niger*), kteří netolerují jedince z jiných hnízd, což je omezuje v expanzi



Mesembryanthemum crystallinum



Lasius neglectus

Invasional meltdown

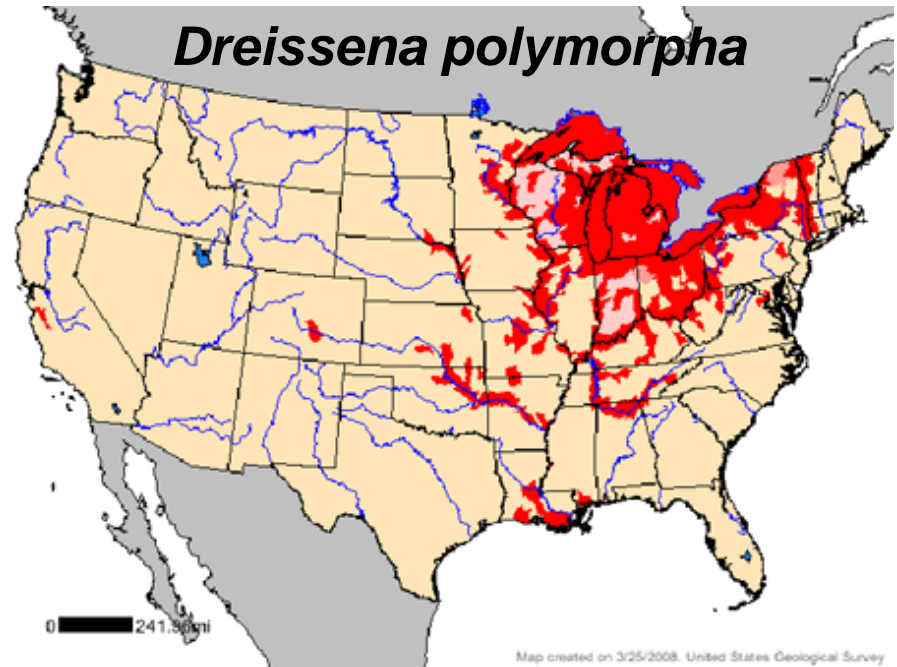
Simberloff & Von Holle 1999, *Biological Invasions*

Invaze jedněch druhů nepůvodních organismů podporují další invaze prostřednictvím mutualistických interakcí

Příklad: ponto-kaspické invaze ve Velkých jezerech



alarmproject.net.ufz.de



oklahomainvasivespecies.okstate.edu

Invasional meltdown

Simberloff & Von Holle 1999, *Biological Invasions*

Příklad: ponto-kaspické invaze ve Velkých jezerech

Vytvoření ponto-kaspické potravní sítě ve Velkých jezerech



Dreissena polymorpha

detritus
z kolonií
mušlí



Echinogammarus ischnus

predace
mladými
hlaváči



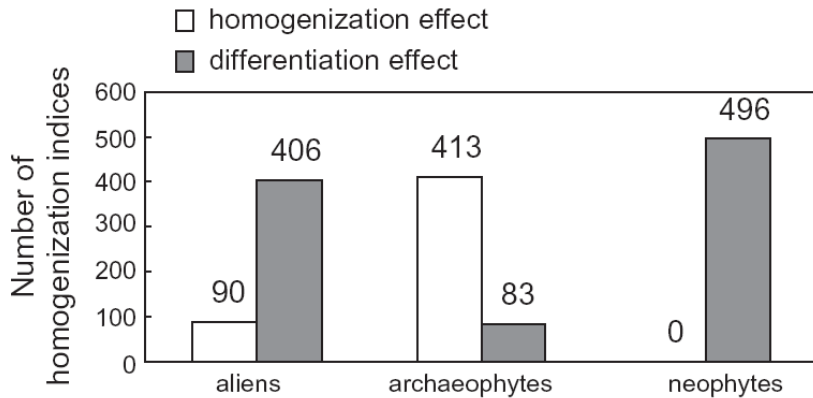
hlaváč černotlamý
(*Neogobius melanostomus*)

Biotická homogenizace

„Mcdonaldizace světové bioty“ 

- Zavlečené druhy mohou obohatit biotu území, do nichž jsou zavlečeny
- V měřítku malých území mohou dokonce zvýšit geografickou rozrůzněnost (beta diverzitu) biot
- Mohou však způsobit i ústup původních druhů, zvláště v měřítku malých území
- V měřítku velkých území se ale rozrůzněnost snižuje, dochází k homogenizaci biot

Biotická homogenizace



Ve středoevropských městech:

- **Neofyty** způsobují diferenciaci flór
- **Archeofyty** způsobují homogenizaci flór
- Z toho plyne, že invaze zpočátku způsobují diferenciaci, ale později vedou k homogenizaci

