

Inwazje roślinne – podstawy ekologiczne, modelowanie i zapobieganie

Plant invasions – ecological background, modelling and management

TOMASZ H. SZYMURA, MAGDALENA SZYMURA

T.H. Szymura, Uniwersytet Wrocławski, Katedra Ekologii Biogeochemii i Ochrony Środowiska, pl. M. Borna 9, 50–328 Wrocław; e-mail: tomasz.szymura@uwr.edu.pl

M. Szymura, Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, Katedra Kształtowania Agroekosystemów i Terenów Zieleni, pl. Grunwaldzki 24a, 50–363 Wrocław; e-mail: magdalena.szymura@up.wroc.pl

ABSTRACT: Plant invasions are considered as an enormously complex process, nonetheless, they can be understood using simplified models. In Polish scientific literature articles linking theoretical background of ecology of plant invasion with the practical approach are relatively scarce. It results in a lack of Polish nomenclature concerning ecology of invasion. We present essential concepts of invasion ecology as: invasion level, range infilling, invasibility, propagule pressure. Mechanism driving distribution of invasive plant species, including landscape level, and environmental variables used for modelling of plant invasions were described. Foundations of biological invasion management and post-invasion ecosystem restoration were also reviewed.

KEY WORDS: biological invasions, habitat restoration, invasion modeling, landscape ecology, plant invasion, theoretical framework.

Wstęp

Inwazje roślinne są wyjątkowo złożonym zjawiskiem przyrodniczym (Santos i in. 2011). Na przebieg inwazji mają wpływ zarówno biologia gatunku inwazyjnego, jak również liczne, współdziałające z sobą, czynniki ekologiczne włączając w to warunki abiotyczne, aktywność ludzką oraz oddziaływania biotyczne np. konkurencja lub/i interakcje z mikroorganizmami glebowymi. Procesy wpływające na inwazję zachodzą w wielu różnych skalach prze-

Szymura T.H., Szymura M. 2016. Inwazje roślinne – podstawy ekologiczne, modelowanie i zapobieganie. *Acta Botanica Silesiaca* **12**: 5–24.

strzennych (Kumar i in. 2006; Catford i in. 2009; Milbau i in. 2009; Vicente i in. 2010; González-Moreno i in. 2014; Vicente i in. 2014). Wszystkie wymienione czynniki są współzależne od siebie, czyli siła efektu wywieranego przez jeden czynnik jest zależna od oddziaływania innych (Chamberlain i in. 2014). Takie złożone współzależności, których końcowy efekt jest w praktyce często trudny do przewidzenia, określa się mianem kontyngencji ekologicznej (ang. *ecological contingency*). Pomimo całej swojej złożoności i dużej roli procesów o charakterze losowym inwazje roślinne mogą być jednak opisane i lepiej zrozumiane przy wykorzystaniu różnego rodzaju uproszczonych modeli.

W Polsce obecność gatunków obcych jest rejestrowana w bazie danych „Gatunki obce w Polsce” (IOP 2016). Istnieje także opracowanie „Rośliny obcego pochodzenia w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych” (Tokarska-Guzik i in. 2012), będące przewodnikiem po obcych gatunkach roślin we florze Polski. Przedstawia ono także ogólne omówienie zjawiska rozprzestrzeniania się gatunków obcego pochodzenia oraz terminologię i klasyfikację gatunków obcych, ujednolicając nazewnictwo polskie z terminologią używaną w literaturze angielskojęzycznej (Tokarska-Guzik i in. 2012). Dla niektórych regionów Polski aktualne rozmieszczenie gatunków obcych zostało zmapowane (Zajac, Zajac 2015). Niestety, prace dotyczące roślin inwazyjnych przeprowadzone w Polsce i łączące podstawy teoretyczne z aspektami praktycznymi są stosunkowo nieliczne (Tokarska-Guzik i in. 2014). Inwazje roślinne wywierające silny wpływ na środowisko są zjawiskiem względnie nowym, więc procesy ekologiczne leżące u ich podstaw zasadniczo nie są opisywane w polskich podręcznikach ekologii i często brak jest polskich odpowiedników angielskich terminów stosowanych do opisu procesów związanych z inwazjami roślinnymi. Dlatego celem niniejszego artykułu jest przegląd podstawowych mechanizmów ekologicznych i związanych z nimi teorii, które tłumaczą przebieg inwazji roślinnych, umożliwiają ich modelowanie i stanowią podstawy teoretyczne dla podejmowania działalności zaradczej.

1. Poziom inwazji roślinnych

Określenie poziom inwazji (ang. *invasion level*) odnosi się do rozmiaru lub dotkliwości inwazji obcych gatunków w danym ekosystemie (Chytrý i in. 2008). Dobrymi miarami poziomu inwazji jest stosunek liczby gatunków obcych do liczby gatunków rodzimych lub stosunek ilościowości gatunków obcych (np. sumarycznego pokrycia powierzchni) do ilościowości gatunków rodzimych (Catford i in. 2012b). Miara poziomu inwazji może być także wypełnienie zasięgu (ang. *range infilling*), czyli stopień w jakim zwarte populacje gatunku obcego wypełniają obszar jego nowego zasięgu (Warren i in. 2013). Niestety, wypełnienie

zasięgu jest w praktyce trudne do określenia (Warren i in. 2013; Müllerova i in. 2005; Jones i in. 2011; Müllerova i in. 2015; Szymura i in. 2016). Możliwe jest wykorzystanie zdjęć lotniczych lub satelitarnych, lecz metoda ta może mieć zastosowanie jedynie w przypadku dużych drzew tworzących warstwę koron lub dominujących gatunków zielnych w warunkach stepowych i preriowych (Drake 2000; Bradley, Mustard 2006; Huang, Asner 2009). W przypadku konieczności określenia powierzchni pokrytej przez gatunki inwazyjne w złożonym krajobrazie, jak np. w Europie Środkowej lub w przypadku gatunków, które nie są dominantami, metody te zawodzą i są stosowane tylko na stosunkowo niewielkich obszarach, wynoszących 400-600 km² (Müllerova i in. 2005; Jones i in. 2011).

Obserwowane przestrzenne zróżnicowanie poziomów inwazji wynika z: (1) podatności na inwazję danego ekosystemu lub obszaru oraz (2) presji diaspor. Podatność na inwazję (ang. *invasibility*) jest to wrażliwość danego siedliska i związanego z nim zgrupowania organizmów na inwazję gatunków obcych (Alpert i in. 2000; Catford i in. 2012b). Z kolei presja diaspor (ang. *propagule pressure*) jest miarą ilości diaspor obcego gatunku, które dostały się na dany teren (Carlton 1996). Presja diaspor odzwierciedla potencjalne, lecz niekoniecznie zrealizowane, wprowadzanie obcego gatunku na dany obszar (Carlton 1996). Ponieważ obserwowany poziom inwazji na danym siedlisku może wynikać zarówno z presji diaspor, jak i podatności na inwazję danego siedliska, w praktyce rozdzielenie tych dwóch czynników jest trudne (Chytrý i in. 2008). Jednak analizy prowadzone na podstawie danych z Czech umożliwiły oddzielenie wpływu presji diaspor i opracowanie listy siedlisk najbardziej narażonych na inwazje w Europie Środkowej (Chytrý i in. 2008).

2. Czynniki i mechanizmy sterujące rozprzestrzenieniem się gatunków obcych w różnych skalach przestrzennych

Ponieważ większość procesów i zależności ważnych dla rozmieszczenia gatunków i różnorodności biologicznej jest zależna od skali przestrzennej (Levin 1992), również w przypadku inwazji roślinnych czynniki wpływające na podatność na inwazję oddziałują w różnych skalach przestrzennych (Milbau i in. 2009). Transkontynentalną migrację roślin umożliwił człowiek, stąd zamierzony lub przypadkowy transport przez człowieka jest podstawowym mechanizmem inwazji biologicznych. Jednakże w mniejszych skalach przestrzennych inne mechanizmy kształtują rozprzestrzenianie się gatunków obcych (Warren i in. 2013). Zasadniczo procesy sterujące rozprzestrzenianiem się rodzimych i obcych gatunków, z uwzględnieniem pewnych wyjątków np. hipotezy ucieczki od wrogów, są takie same. Dlatego też teorie związane z np. sukcesją ekologiczną są użyteczne

do wyjaśniania procesów inwazji roślinnych (Funk i in. 2008; Milbau i in. 2009; Catford i in. 2012a). Przegląd czynników najsilniej kształtujących inwazje roślinne w różnych, ogólnie przyjętych skalach przestrzennych przedstawia tabela 1.

W dużych skalach przestrzennych (skala kontynentalna, regionalna) najważniejszym pojedynczym czynnikiem wpływającym na ryzyko inwazji jest klimat (Thuiller i in. 2005; Milbau i in. 2009), z tego powodu do modelowania potencjalnych nowych zasięgów geograficznych różnych gatunków inwazyjnych używa się modeli klimatycznych (np. Weber 2001; Zhu i in. 2007). W mniejszej skali przestrzennej (np. skala regionalna, krajobrazu) klimat również może odgrywać ważną rolę, np. w przypadku dużego zróżnicowania wysokościowego analizowanego obszaru (Pauchard, Alaback 2004). Istotna może być również budowa geologiczna, warunkująca typ wykształcających się gleb i żyzność siedlisk (Blumenthal i in. 2009; Nielsen i in. 2015). Na ryzyko inwazji może wpływać także zróżnicowanie topografii terenu, np. zmienność topograficznego indeksu wilgotności (ang. *topographic wetness index*), ekspozycja i nachylenie zbocza. Czynniki te zarówno w skali lokalnej, jak i w skali stanowiska modyfikują oddziaływanie klimatu (Huebner, Tobin 2006; Kakembo i in. 2007). W mniejszych skalach przestrzennych, gdzie warunki klimatyczne są zasadniczo takie same (np. skala regionalna, krajobrazu, lokalna), obserwuje się znaczne zróżnicowanie w poziomie inwazji pomiędzy różnymi typami siedlisk, szeroko definiowanymi jako formy użytkowania/pokrycia terenu czy typy zbiorowisk roślinnych (Chytrý i in. 2005; Chytrý i in. 2009; González-Moreno i in. 2014).

Obserwacje wskazują, że środowiska charakteryzujące się znaczną zmiennością dostępności zasobów są bardziej podatne na inwazje, niż siedliska gdzie dostępność zasobów jest stabilna (Rejmánek 1989; Davies i in. 2000; Kulmatiski i in. 2006). Dostępność ta wynika z okresowego wzbogacania przez dostawę z zewnątrz (np. zalewy rzeczne, spływ powierzchniowy) albo jest skutkiem zniszczenia miejscowej roślinności, która do tej pory wykorzystywała zasoby (np. pożar, porzucenie upraw rolnych, przekopanie terenu). Obserwacje te doprowadziły do sformułowania ogólnej hipotezy zmieniających się zasobów (ang. *fluctuating resource hypothesis*), która mówi że płat roślinności jest bardziej podatny na inwazję, kiedy następuje w nim zwiększenie ilości niewykorzystanych zasobów środowiskowych (Davies i in. 2000). Z hipotezy tej wynika, że czynniki prowadzące do uwolnienia zasobów środowiskowych np. dostępności światła, wody, substancji odżywczych, będą zwiększać podatność siedliska na inwazję. W efekcie siedliska w początkowych fazach sukcesji ekologicznej, gdzie dostępne są niewykorzystane zasoby i istnieje wolna przestrzeń do kolonizacji, są bardzo podatne na inwazje roślinne (Catford i in. 2012a).

Zróżnicowanie procesów oddziaływujących w różnych skalach przestrzennych tłumaczy także istnienie tak zwanego „paradoksu inwazji”. Polega on na stwierdzeniu, zarówno pozytywnych, jak i negatywnych korelacji pomiędzy liczbą

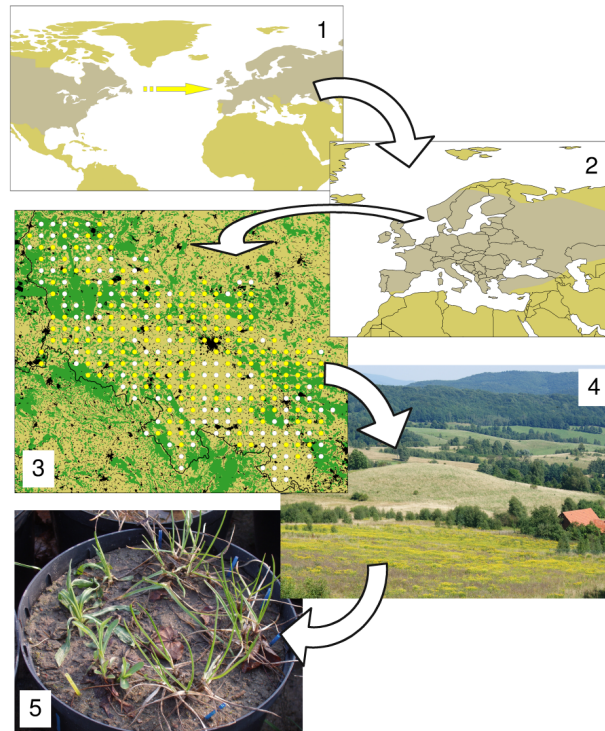
Tabela 1. Czynniki wpływające na inwazje roślinne oddziałujące w poszczególnych skalach przestrzennych (za Milbau i in. 2009, zmienione)

Objaśnienia: LU/LC – użytkowanie/pokrycie terenu.

Table 1. Agents affecting plant invasions acting at different spatial scales (after Milbau et al. 2009, changed)

Explanations: LU/LC – land use/land cover.

Skala przestrzenna/ Spatial scale					
Kontynentalna/ continental 2.000–10.000 km	Regionalna/ regional 200–2.000 km	Krajobrazu/ landscape 10–200 km	Lokalna/ local 1–10 km	Stanowisko/ site 10–1.000 m	Mikro/ micro > 10 m
klimat presja diaspor	klimat budowa geologiczna topografia LU/LC presja diaspor	klimat budowa geologiczna topografia LU/LC presja diaspor	topografia LU/LC presja diaspor typ gleby zaburzenia oddziaływania biotyczne	topografia presja diaspor typ gleby zaburzenia oddziaływania biotyczne mikroklimat	presja diaspor zaburzenia oddziaływania biotyczne mikroklimat



Ryc. 1. Hierarchicznie zagnieżdżone w różnych skalach przestrzennych czynniki, które wpływają na inwazję dwóch gatunków nawłoci (*Solidago canadensis* i *S. gigantea*) w Europie. Objaśnienia: (1) – celowe przeniesienie przez człowieka z Ameryki Północnej do Europy jako rośliny ozdobnej w XIX wieku i następnie celowa dystrybucja do ogrodów i arboretów (Guzikowa, Maycock 1986), (2) potencjalny zasięg nawłoci w skali całej Europy jest ograniczony przez klimat (Weber 2001), (3) w Europie Środkowej, w skali regionalnej, nawłocie preferują zróżnicowane krajobrazy z dużym zagęszczeniem dróg, rzadziej pojawiając się na obszarach leśnych i intensywnego rolnictwa (Szymura i in. 2016, żółte punkty – stanowiska zasiedlone przez nawłocie, białe – stanowiska niezasiedlone), (4) w skali krajobrazu preferują siedliska, gdzie doszło do zmiany dostępności zasobów, takie jak opuszczone pola (Szymura, Szymura 2016a), (5) – w skali mikro sukces inwazyjnych nawłoci jest związany z dużą konkurencyjnością, która pozwala im wypierać niektóre rodzime gatunki roślin (Szymura, Szymura 2016b).

Fig. 1. Factors hierarchically nested at different spatial scales influencing invasion of two goldenrod species (*Solidago canadensis* and *S. gigantea*) in Europe

Explanations: (1) intentional introduction from North America to Europe as ornamental plants in 19th century and further distribution to botanical gardens (Guzikowa, Maycock 1986), (2) potential distribution in scale of Europe is limited by climate (Weber 2001), (3) in Central Europe, at regional scale, the goldenrods prefer diversified landscapes with dense roads network while occur seldom in forested areas and landscapes dominated by intense agriculture (Szymura et al. 2016, yellow points – sites invaded by alien goldenrods, white point – sites uninvaded), (4) at landscape scale, they prefer habitats with fluctuating resource level as abandoned fields (Szymura, Szymura 2016a), (5) at micro-scale success of invasive goldenrods is connected with high competitiveness allowing them displace some native plant species (Szymura, Szymura 2016b).

gatunków roślin naczyniowych rodzimych a inwazyjnych. W dużych skalach przestrzennych obserwuje się pozytywną zależność – tzn. obszary z dużą liczbą rodzimych gatunków odznaczają się też dużą liczbą gatunków inwazyjnych, podczas gdy w małej skali (ca. $<10 \text{ m}^2$) obserwuje się zależność negatywną (Fridley i in. 2007). Można zidentyfikować wiele różnych procesów, które tłumaczą zależność pozytywną, jest to np. duże zróżnicowanie warunków siedliskowych, które potencjalnie powoduje zróżnicowanie nisz siedliskowych – stąd wysoka liczba zarówno gatunków rodzimych, jak i obcych w większych skalach przestrzennych. Natomiast procesy wyjaśniające korelacje negatywne to np. oddziaływania konkurencyjne. Nie istnieje jednak jedno wyjaśnienie, które potrafi wytłumaczyć obie te zależności jednocześnie – tak więc najprawdopodobniej nie ma jednoznacznej zależności pomiędzy różnorodnością biologiczną a inwazyjnością (Fridley i in. 2007).

2.1. Inwazje w skali krajobrazu

Procesy introdukcji gatunku obcego, ewentualnego wzrostu wielkości jego populacji (wypełnienia zasięgu) i dalszego rozprzestrzeniania się zachodzą w skali krajobrazu (Theoharides, Dukes 2007; Vilf, Ibáñez 2011). Krajobraz oddziałuje na dwóch poziomach. Po pierwsze, w konkretnych krajobrazach może występować duża ilość siedlisk, dla których poziom inwazji może być wysoki np. krajobrazy silnie zmienione przez człowieka z dużą ilością siedlisk zaburzonych, nadmiernie żyznych i z dużym dostępem światła. Po drugie, struktura przestrzenna krajobrazu (np. obecność korytarzy ekologicznych, stref ekotonowych) oddziałuje pośrednio na inwazję zmieniając możliwości migracji gatunków oraz presję diaspor (Vilf, Ibáñez 2011). Często oba te czynniki, czyli zarówno presja diaspor, jak i wysoka podatność na inwazję nakładają się na siebie. Przykładem są przydroża czy brzegi cieków wodnych jako siedliska sprzyjające osiedlaniu gatunków inwazyjnych. Charakteryzują się one dostępnością światła, dopływem nutrientów, okresowymi zaburzeniami, a jednocześnie są korytarzami umożliwiającymi migrację diaspor gatunków obcych (Zajac i in. 2011; Szymura i in. 2016). Podobnie, granice różnego typu siedlisk, stanowiące ekotony (np. brzegi pól, skraje lasów) często stanowią siedliska podatne na inwazję (Pauchard, Alaback 2006; Watling, Orrock 2010).

Zmiennymi, które są pomocne w modelowaniu procesów inwazji są także dane socjo- ekonomiczne takie, jak zagęszczenie populacji ludzkiej, stopień zurbanizowania terenu, różne miary zamożności społeczeństwa oraz natężenie transportu (Pino i in. 2005; Thiele i in. 2009; Hulme 2009; Pyšek i in. 2010). Dodatni związek pomiędzy wysokim poziomem inwazji biologicznych a różnymi miarami aktywności ludzkiej wynika z dwóch zasadniczych przyczyn: (1) zwiększony poziom transportu i komunikacji zwiększa presję diaspor

i prawdopodobieństwo zawleczenia nowych gatunków obcych, (2) aktywność ludzka przyczynia się do powstawania siedlisk zaburzonych i przeżyźnionych, a więc podatnych na inwazję (Hulme 2009). Stąd zakłada się, że w skali globalnej rozwój ekonomiczny i wzrost powiązań pomiędzy różnymi krajami i kontynentami są ważnymi czynnikami zwiększającymi prawdopodobieństwo inwazji biologicznych (Hulme 2009; Essl i in. 2011; Pyšek i in. 2010). Zależność pomiędzy poziomem inwazji a stopniem urbanizacji terenu najprawdopodobniej nie jest jednak liniowa. Wiadomo, że liczba gatunków roślin spada na terenach najsilniej zurbanizowanych jakimi są np. ścisłe centra wielkich aglomeracji miejskich (McKinney 2008). Możliwe, że na podobnej zasadzie spadać będzie także ilościowość i liczba gatunków obcych. Z wysokim poziomem urbanizacji związane jest zagęszczenie populacji ludzkiej. Duże zagęszczenie w mniejszej skali przestrzennej jest zazwyczaj związane negatywnie z liczbą gatunków, podczas gdy w większej skali (np. regionu lub kraju), jest związane pozytywnie (Pautasso 2007).

W praktyce jako przybliżonej miary presji diaspor w skali krajobrazu często używa się długości elementów liniowych takich, jak drogi, linie kolejowe czy ciekі wodne oraz zagęszczenia populacji ludzkiej lub miar bogactwa społeczeństwa. Do modelowania inwazji roślinnych używa się również często: odległości do terenu zurbanizowanego, użytkowanego rolniczo lub linii komunikacyjnej, a także zagęszczenia dróg, intensywności użytkowania dróg, odległości do brzegu (krawędzi) siedliska, stopnia łączności pomiędzy siedliskami oraz procentowego udziału różnych form użytkowania/pokrycia terenu (Vilf, Ibáñez 2011). Tabela 2 przedstawia zmienne, które są najczęściej używane do modelowania inwazji roślinnych w skali krajobrazu.

3. Wpływ kontyngencji ekologicznej na inwazje biologiczne

W języku polskim słowo „kontyngencja” używane jest przez matematyków i oznacza współzależność pewnych zmiennych, która występuje tylko w określonych warunkach (np. tablice kontyngencji). W filozofii natomiast określa ono brak konieczności zajścia jakiegoś wydarzenia (Słownik Języka Polskiego), co bywa luźno tłumaczone jako przypadkowość. W języku angielskim określenie *contingency* oznacza jakieś wydarzenie, które może, lecz nie musi zajść (Merriam-Webster Dictionary). Kontyngencja ekologiczna (przypadkowość, niekonieczność) jest pojęciem stosowanym w ekologii do opisywania zjawisk, które są wynikiem współdziałania wielu zmiennych, często zależnych od siebie. Innymi słowy dane wydarzenie lub proces może zajść, tylko kiedy spełnione są określone warunki początkowe. Przy braku danych warunków wejściowych, procesy mogą zachodzić inaczej. Pojęcie kontyngencji ekologicznej było

Tabela 2. Zmienne używane do modelowania poziomu lub prawdopodobieństwa inwazji wraz z przykładami badań
 Table 2. Variables used for modeling of invasion level or invasion probability and examples of the studies

Zmienne/Variables	Mechanizm wyjaśniający zastosowanie zmiennej/ Explanations of applying of a variable
<i>Zmienne socjo-ekonomiczne:</i>	
miary bogactwa społeczeństwa	przybliżona miara presji diaspor oraz udziału siedlisk
zagęszczenie populacji ludzkiej	zmienionych przez człowieka ¹⁻⁴
<i>Metryki krajobrazowe:</i>	
<i>typy użytkowania terenu i miary pochodne</i>	
udział terenów zurbanizowanych	przybliżenie presji diaspor i udziału siedlisk zmienionych przez człowieka ⁽¹⁻⁴⁾
udział terenów rolniczych	tereny rolnicze jako bariera dla inwazji ⁵⁻⁷ lub obszary podatne na inwazję ⁽⁸⁻⁹⁾
udział terenów leśnych	miara oddziaływania antropogenicznego (przyjmuje się, że w lasach jest niższe) ^(7, 9)
miary zróżnicowania krajobrazu (np. liczba pól, liczba LULC, współczynnik różnorodności długość (zagęszczenie) ekotonów krajobrazu)	duże zróżnicowanie krajobrazu, skorelowane z dużą ilością ekotonów jako potencjalnych dróg dyspersji zazwyczaj łączy się z wysokim poziomem inwazji roślinnych ^(5, 10-11)
kontekst przestrzenny (położenie danego płatu w stosunku do innych)	sąsiedztwo danego płatu modyfikuje poziom inwazji ⁽⁸⁻⁹⁾
wielkość i kształt danego płatu	płaty większe mogą utrzymywać większą liczbę gatunków obcych, płaty o złożonym kształcie (wysokim stosunku obwodu do powierzchni) są bardziej podatne na inwazję ^(9, 12, 13)
<i>elementy liniowe w krajobrazie</i>	
długość (zagęszczenie) dróg i/lub linii kolejowych, alternatywnie odległość stanowiska od dróg/linii kolejowych	przybliżona miara presji diaspora i udziału siedlisk zniekształconych przez człowieka ⁽¹⁻³⁾ , przydroża są typowym siedliskiem dla gatunków inwazyjnych ^(11, 14-16)
długość (zagęszczenie) cieków wodnych, alternatywnie odległość stanowiska od dróg/linii kolejowych	siedliska nadbrzeżne są relatywnie podatne na inwazję ⁽¹⁷⁻¹⁸⁾ , przybliżona miara presji diaspor ^(2, 19)
suma długości elementów liniowych (drogi, ciek wodne, linie kolejowe) w krajobrazie	przybliżona miara presji diaspor ^(2, 14)

Objaśnienia/ Explanations: 1 – Westphal i in. 2008; 2 – Hulme 2009; 3 – Pyšek i in. 2010; 4 – Santos i in. 2011; 5 – Deutschewitz i in. 2003; 6 – Wania i in. 2006; 7 – Szymura i in. 2016; 8 – Gonzáles-Moreno i in. 2013; 9 – Basnou i in. 2015; 10 – Pino i in. 2005; 11 – Kumar i in. 2006; 12 – Cilliers i in. 2008; 13 – Vilf, Ibáñez 2011; 14 – Pauchard, Alaback 2004; 15 – Hansen, Clevenger 2005; 16 – Otto i in. 2014; 17 – Weber 2000; 18 – Weber, Jakobs 2005; 19 – Pauchard, Shea 2006.

początkowo stosowane głównie do opisu wpływu zmian klimatycznych na roślinność w wyższych położeniach górskich (Harrison i in. 2010).

Specyficzną formą kontyngencji ekologicznej (ang. *ecological contingency*) jest tzw. efekt pierwszeństwa (ang. *priority effect*) (Shulman i in. 1983). Polega on na tym, że gatunek, który pierwszy zasiedlił dane siedlisko ma istotny wpływ na skład gatunkowy danego zbiorowiska mogąc nie dopuścić do pojawienia się innego gatunku. Efekt pierwszeństwa jest silny, gdy: oddziałujące gatunki wykorzystują podobny typ i ilości zasobów siedliskowych, gatunek, który wcześniej zajął siedlisko silnie oddziałuje na środowisko (np. przez ocienianie) lub kolejny gatunek wnikający do danego zbiorowiska roślinnego ma duże wymagania co do zasobów siedliska (Vannette, Fukami 2014). Efekt pierwszeństwa jest jedną z tak zwanych zaszczości historycznych (ang. *historical legacy*). Historia danego ekosystemu, krajobrazu, siedliska, stanowiska, płatu roślinności (zależnie od kontekstu badań) ma wpływ również na obserwowany obecnie poziom inwazji. Wiadomo, że płaty takiego samego typu siedliska, lecz różniące się historią mogą również różnić się poziomem inwazji i składem gatunków obcych (Basnou i in. 2015). Przykładowo, w krajobrazie, który jest aktualnie całkowicie zurbanizowany mogą występować płaty z większą lub mniejszą liczbą gatunków obcych. Płaty z mniejszą ilością gatunków obcych to te, które jeszcze w latach 50 dwudziestego wieku były otoczone przez, nieistniejące obecnie, pola uprawne (Basnou i in. 2015).

Mechanizmy kształtujące procesy inwazji biologicznych są zależne od kontekstu ich oddziaływania (ang. *context dependent*) (Milbau i in. 2009; González-Moreno i in. 2014). Przykładowo, tereny rolnicze w skali przestrzennej Europy (skala kontynentalna), jako poddane dużej presji człowieka, są uważane za obszary o stosunkowo wysokim poziomie inwazji biologicznej (González-Moreno i in. 2013, González-Moreno i in. 2014). Jednak w mniejszej skali przestrzennej, regionalnej lub krajobrazowej, tereny rolnicze mogą odznaczać się relatywnie niskim poziomem inwazji roślinnych w porównaniu z terenami zabudowanymi. Obserwuje się to w gęsto zaludnionych obszarach Europy o zaznaczonej homogenizacji krajobrazu powodowanej przez intensywne wysokoprodukcyjne rolnictwo, używające dużej ilości herbicydów (Deutschewitz i in. 2003; Wania i in. 2006; Basnou i in. 2015; Szymura i in. 2016). Podobnie płaty tego samego typu siedliska mogą różnić się poziomem inwazji w zależności od tego, czy sąsiadują z obszarami o wysokim czy niskim poziomie inwazji (González-Moreno i in. 2013; Basnou i in. 2015).

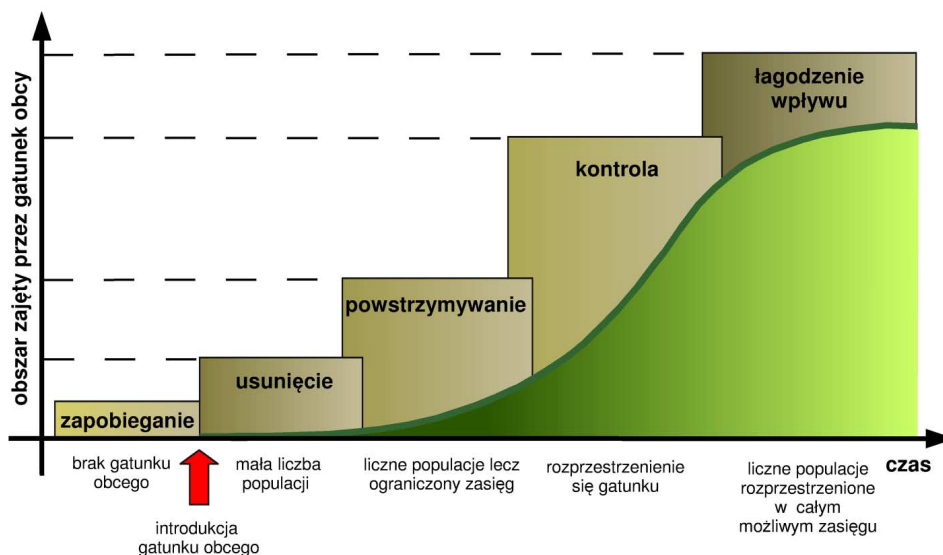
Jednym z typów kontyngencji historycznej jest efekt tzw. długu inwazji (ang. *invasion debt*) (Essl i in. 2011; Rouget i in. 2015). Większość najgroźniejszych obecnie gatunków roślin inwazyjnych zostało sprowadzonych na nowe miejsca wiele dekad temu, tak więc obserwowany obecnie wzorec rozmieszczenia gatunków obcych odzwierciedla raczej historyczny, a nie współczesny poziom aktywności ludzkiej (Essl i in. 2011). Można się spodziewać, że poziom inwazji

biologicznych w przyszłości wzrośnie wskutek zdomowienia się i rozprzestrzeniania się gatunków, które już zostały sprowadzone w wyniku gwałtownego wzrostu wymiany międzykontynentalnej i międzynarodowej (Rouget i in. 2015).

4. Działania zaradcze w stosunku do gatunków inwazyjnych

Z uwagi na wpływ inwazji roślinnych na środowisko podejmuje się różnego rodzaju działania zaradcze mające na celu ochronę rodzimych krajobrazów i ekosystemów (Tokarska-Guzik i in. 2012). W wielu przypadkach, po inwazji gatunku silnie zmieniającego środowisko, istnieje konieczność odtwarzania ekosystemu (ang. *ecosystem restoration*) (D'Antonio, Meyerson 2002).

Różnym etapom inwazji odpowiadają różne typy działań zaradczych (Hulme 2006) (ryc. 2). Prostą zasadą jest niedopuszczanie do wprowadzania gatunków obcych (Hulme 2006), co odbywa się na zasadzie ograniczania handlu i introdukcji gatunków obcych (np. Heywood, Brunel 2008; Anonim 2014). Jeżeli jednak jakiś gatunek obcy zdomowił się na danym terenie, to ostrożność nakazuje,



Ryc. 2. Różne typy działań zaradczych podejmowanych na różnych poziomach krzywej inwazji (za: Hulme 2006; AgricultureVictoria 2016, zmienione)

Fig. 2. Different types of management actions undertaken at different levels of invasion curve (after: Hulme 2006; AgricultureVictoria 2016, changed)

że powinien on być usunięty tak szybko, jak to możliwe, mimo że jego wpływ na środowisko i potencjalne możliwości rozprzestrzenienia nie zostały jeszcze poznane (Wittenberg, Cock 2001). Jeżeli gatunku nie udało się usunąć, to powinno próbować się go powstrzymywać (ang. *contain*) przed rozprzestrzenianiem. Polega to na utrzymywaniu ograniczonego zasięgu gatunku obcego na obszarze już zainfekowanym i usuwanie go z obszarów jeszcze „czystych”. Strategia ta sprawdza się jednak tylko w przypadku gatunków wolno rozprzestrzeniających się (Hulme 2006). Im większy obszar zajmuje gatunek obcy, tym trudniej go usunąć. Większość skutecznych działań prowadzących do usunięcia gatunku obcego odnotowano w przypadku wysp lub prób podjętych zaraz po zdomowieniu gatunku, kiedy występował on jeszcze na ograniczonym obszarze (Myers i in. 2000). Jeżeli zasięg gatunku obcego na nowym obszarze wynosi 1-1000 ha, prawdopodobieństwo skutecznego usunięcia nie przekracza 25%, a koszty gwałtownie rosną. Jeżeli nowy zasięg przekracza 1000 ha, usunięcie gatunku obcego jest zasadniczo niemożliwe (Rejmánek, Pitcairn 2002). Sukces zarówno usuwania, jak i powstrzymywania gatunku obcego zależy więc od wczesnego wykrywania jego nowych stanowisk (Hulme 2006; Pluess i in. 2012). Kluczowa wydaje się być zasada szybkiego reagowania (ang. *rapid response*) (Hulme 2006; Tokarska-Guzik i in. 2012; Regulation EU No. 1143/2014).

Ponieważ środki finansowe przeznaczone na działania zaradcze w stosunku do gatunków inwazyjnych są zawsze ograniczone, należy zadecydować, które populacje usuwać. Można usuwać małe populacje brzeżne, pozostawiając dużą populację centralną gatunku obcego zakładając, że niewielkie, ale liczne populacje brzeżne mają większy udział w rozprzestrzenianiu się gatunku (Moody, Mack 1988). Zgodnie jednak z teorią metapopulacji, to populacja centralna jest głównym źródłem diaspor prowadzących do powstawania i utrzymywania się populacji brzeżnych. W takim wypadku działania powinny koncentrować się na zlikwidowaniu głównej populacji centralnej (Wadsworth i in. 2000; Hulme 2003).

W przypadku kiedy gatunek obcy rozprzestrzenił się na duży obszar można już tylko podjąć działania mające na celu ograniczanie wielkości jego populacji aż do akceptowalnego poziomu (Hulme 2006), co nazywane jest kontrolą gatunku obcego (ang. *control of invasive species*). Odpowiednie działania zaradcze wymagają nie tylko zmniejszenia zagęszczenia gatunku obcego. Konieczna jest także analiza długoterminowych perspektyw obejmujących cały zainfekowany ekosystem, w tym jego odpowiedzi na likwidację gatunku obcego i możliwego powrotu do stanu poprzedniego (Hulme 2006). Samo usunięcie gatunku obcego, bez zaplanowania odpowiedniego sposobu późniejszego gospodarowania terenem, jest zasadniczo bezcelowe z uwagi na duże prawdopodobieństwo ponownej inwazji tego samego lub innego gatunku obcego (Zavaleta i in. 2001; Funk i in. 2008; Flory, Clay 2009). Kluczowe jest stworzenie lub odtworzenie zbiorowiska roślinnego, które byłoby odporne na wnikanie gatunków obcych (Funk i in. 2008). Ekologia zbiorowisk roślinnych (ang. *vegetation ecology*)

pozwała przewidzieć, że prawdopodobieństwo zdomowienia się gatunku obcego w danym zbiorowisku jest małe, jeżeli są w nim obecne gatunki o podobnych cechach biologicznych (np. wysokość roślin, fenologia, wykorzystanie zasobów, dynamika wzrostu) lub kiedy dostępne nisze siedliskowe są już zajęte. Zatem, aby skutecznie odtworzyć dane siedlisko, powinno się wprowadzić lub odtworzyć populacje rodzimych gatunków o cechach podobnych do potencjalnych gatunków inwazyjnych. Pożądane jest także możliwie duże zróżnicowanie cech funkcjonalnych roślin tworzących odtworzone zbiorowisko, tak aby zmniejszyć prawdopodobieństwo zdomowienia się innych gatunków obcych w przyszłości (Funk i in. 2008).

Większość prac poświęconych zapobieganiu i kontroli inwazji biologicznych jest prowadzona w skali lokalnej, a wpływ dynamiki zmian użytkowania terenów jest stosunkowo rzadko analizowany. Wydaje się jednak, że skuteczne strategie zmniejszania liczebności populacji gatunków obcych powinny być połączone z szerszym rozumianym zarządzaniem strukturą krajobrazu, która determinuje presję diaspor gatunków obcych i może zmniejszać podatność ekosystemów na inwazję (Vilf, Ibáñez 2011). Do takiego zarządzania na poziomie regionalnym z uwzględnieniem struktury krajobrazu użyteczne są modele tłumaczące rozmieszczenie obcych gatunków inwazyjnych. Mogą one wskazywać, gdzie i na jakich elementach powinien koncentrować się wysiłek poświęcony kontroli gatunku obcego (Szymura i in. 2016). W Europie Środkowej w niektórych wypadkach, jak na przykład masowe inwazje na porzuconych gruntach uprawnych lub nieużytkowanych działkach na terenach zurbanizowanych, inwazje roślinne powinny być traktowane nie tylko jako problem sam w sobie, lecz jako symptom zmian socjalno-ekonomicznych. Odwrócenie takich społecznych trendów wymaga jednak wdrożenia polityki zapobiegającej porzucaniu gruntów (Stoate i in. 2009; Navarro, Pereira 2012; Szymura i in. 2016). Ważne implikacje praktyczne wypływają także z „paradoksu inwazji”. Ekosystemy z dużą liczbą gatunków rodzimych mogą być traktowane jako „gorące punkty inwazji” czyli miejsca, gdzie można się spodziewać także dużej liczby gatunków inwazyjnych – obszary takie powinny być więc chronione przed inwazjami. Z drugiej strony, siedliska, w których liczba gatunków rodzimych została zubożona, są potencjalnie miejscem inwazji roślinnych, dlatego powinno się starać zachować i ewentualnie odtwarzać różnorodność gatunkową na takich miejscach (Fridley i in. 2007).

Podziękowania

Autorzy dziękują dwóm anonimowym recenzentom oraz redaktorowi, których uwagi pomogły w poprawie pracy. Praca została sfinansowana z środków na działalność statutową Uniwersytetu Wrocławskiego i Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu.

Literatura

- Agriculture Victoria 2016. Protecting Victoria from pest animals and weeds. – [<http://agriculture.vic.gov.au>, dostęp 04.05.2016].
- ANONIM 2014. Kodeks dobrych praktyk. Ogrodnictwo wobec roślin obcego pochodzenia. - Generalna Dyrekcja Ochrony Środowiska, Warszawa.
- ALPERT P., BONE E., HOLZAPFEL C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. – *Perspec. Plant Ecol. Evol. System.* **3**(1): 52–66.
- BASNOU C., IGUZQUIZA J., PINO J. 2015. Examining the role of landscape structure and dynamics in alien plant invasion from urban Mediterranean coastal habitats. – *Landscape Urban Plan.* **136**: 156–164.
- BLUMENTHAL D., MITCHELL C. E., PYŠEK P., JAROŠÍK V. 2009. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion. – *P. Natl. Acad. Sci.* **106**(19): 7899–7904.
- BRADLEY B.A., MUSTARD J.F. 2006. Characterizing the landscape dynamics of an invasive plant and risk of invasion using remote sensing. – *Ecol. Appl.* **16**: 1132–1147.
- CARLTON J.T. 1996. Biological invasions and cryptogenic species. – *Ecology* **77**: 1653–1655.
- CATFORD J.A., JANSSON R., NILSSON C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. – *Divers Distrib.* **15**: 22–40.
- CATFORD J.A., CURTIS C., DAEHLER H., MURPHY T., SHEPPARD A.W., HARDESTY B.D., WESTCOTT D.A., REJMÁNEK M. 2012a. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. – *Perspec. Plant Ecol. Evol. System.* **14**(3): 231–241.
- CATFORD J.A., VESK P.A., RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P. 2012b. Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invisable ecosystems. – *Glob. Chan. Biol.* **18**(1): 44–62.
- CHAMBERLAIN S.A., BRONSTEIN J.L., RUDGERS J.A. 2014. How context dependent are species interactions? – *Ecol. Lett.* **17**: 881–890.
- CHYTRÝ M., JAROŠÍK V., PYŠEK P., HAJEK O., KNOLLOVÁ I., TICHÝ L., DANIHELKA J. 2008. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. – *Ecology* **89**(6): 1541–1553.
- 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., PYŠEK P., WILD J., PINO J., MASKELL L.C., VILŘ M. 2009. European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats. – *Divers. Distrib.* **15**: 98–107.
- CILLIERS, S., WILLIAMS, N.G., BARNARD, F. 2008. Patterns of exotic plant invasions in fragmented urban and rural grasslands across continents. – *Landscape Ecol.* **23**: 1243–1256.

- D'ANTONIO C., MEYERSON L.A. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. – *Restor. Ecol.* **10**(4): 703–713.
- DAVIS M.A., GRIME J. P., THOMPSON K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. – *J. Ecol.* **88**(3): 528–534.
- 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. – *Global Ecol. Biogeogr.* **12**: 299–311.
- DRAKE S.E. 2000. Climate-correlative Modeling of Phytogeography at the Watershed Scale. – University of Arizona, Tucson, USA.
- ESSL F., DULLINGER S., RABITSCH W., HULME P.E., HÜLBER K., JAROŠÍK V., KLEINBAUER, I., KRAUSMANN F., KÜHN I., NENTWIG W., VILR M. 2011. Socioeconomic legacy yields an invasion debt. – *P. Natl. Acad. Sci.* **108**(1): 203–207.
- FLORY S.L., CLAY, K. 2009. Invasive plant removal method determines native plant community responses. – *J. Appl. Ecol.* **46**(2): 434–442.
- FRIDLEY J.D., STACHOWICZ J.J., NAEEM S., SAX D.F., SEABLOOM E.W., SMITH M.D., STOHLGREN T.J., TILMAN D., HOLLE B.V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. – *Ecology* **88**(1): 3–17.
- FUNK J.L., CLELAND E.E., SUDING K.N., ZAVALETA E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. – *Trends Ecol. Evol.* **23**: 695–703.
- GONZÁLEZ-MORENO P., DIEZ J.M., IBÁÑEZ I., FONT X., VILR M. 2014. Plant invasions are context-dependent: multiscale effects of climate, human activity and habitat. – *Divers. Distrib.* **20**: 720–731.
- GONZÁLEZ-MORENO P., PINO J., CARRERAS D., BASNOU C., FERNÁNDEZ-REBOLLAR I., VILA M. 2013. Quantifying the landscape influence on plant invasions in Mediterranean coastal habitats. – *Landscape Ecol.* **28**: 891–903.
- GUZIKOWA M., MAYCOCK P.F. 1986. The invasion and expansion of three North American species of goldenrod (*Solidago canadensis* L. *sensu lato*, *S. gigantea* Ait. and *S. graminifolia* (L.) Salisb.) in Poland. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **55**: 367–384.
- HANSEN M.J., CLEVINGER A.P. 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. – *Biol. Conserv.* **125**: 249–259.
- HARRISON S., DAMSCHEN E.I., GRACE, J.B. 2010. Ecological contingency in the effects of climatic warming on forest herb communities. – *P. Natl. Acad. Sci.* **107**(45): 19362–19367.
- HEYWOOD V., BRUNEL S. 2008. Kodeks postępowania w zakresie ogrodnictwa i inwazyjnych roślin obcych. – *Przyroda i środowisko* **55**. Publikacje Rady Europy.
- HUANG C.Y., ASNER G.P. 2009. Applications of remote sensing to alien invasive plant studies. – *Sensors* **9**: 4869–4889.
- HUEBNER C.D., TOBIN P.C. 2006. Invasibility of mature and 15-year-old deciduous forests by exotic plants. – *Plant Ecology* **186**(1): 57–68.
- HULME P.E. 2003. Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? – *Oryx* **37**: 178–193.
- HULME P.E. 2006. Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. – *J. Appl. Ecol.* **43**(5): 835–847.

- HULME P.E. 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization – J. Appl. Ecol. **46**: 10–18.
- IOP. 2016. Gatunki obce w Polsce. Baza danych. - Instytut Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk, Kraków [<http://www.iop.krakow.pl/ias/projekt>, dostęp 04.05.2016].
- JONES D., PIKE S., THOMAS M., MURPHY D. 2011. Object-based image analysis for detection of Japanese knotweed s.l. taxa (Polygonaceae) in Wales (UK). – Remote Sensing **3**: 319–342.
- KAKEMBO V., ROWNTREE K., PALMER A.R. 2007. Topographic controls on the invasion of *Pteronia incana* (Blue bush) onto hillslopes in Ngqushwa (formerly Peddie) district, Eastern Cape, South Africa. – Catena **70**(2): 185–199.
- KULMATISKI A., BEARD K.H., STARK J.M. 2006. Soil history as a primary control on plant invasion in abandoned agricultural fields. – J. Appl. Ecol. **43**(5): 868–876.
- KUMAR S., STOHLGREN T.J., CHONG G.W. 2006. Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness. – Ecology **87**: 3186–3199.
- LEVIN S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. – Ecology **73**(6): 1943–1967.
- McKINNEY M.L. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. – Urban Ecosystems **11**(2): 161–176.
- MILBAU A., STOUT J.C., GRAAE B.J., NIJS I. 2009. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. – Biol. Invasions **11**(4): 941–950.
- MERRIAM-WEBSTER DICTIONARY [<http://www.merriam-webster.com/dictionary/contingency>, dostęp 11.08.2016].
- MOODY M.E., MACK R.N. 1988. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. – J. Appl. Ecol. **25**: 1009–1021.
- MÜLLEROVA J., PYŠEK P., JAROŠÍK V., PERGL J. 2005. Aerial photographs as a tool for assessing the regional dynamics of the invasive plant species *Heracleum mantegazzianum*. – J. Appl. Ecol. **42**: 1042–1053.
- MÜLLEROVA J., BRŮNA J., DVOŘÁK P., PYŠEK P. 2015. Remote sensing in invasive ecology? Detection, monitoring and control of alien plant species – W: CHYTRÝ M., ZELENÝ D., HETTENBERGEROVÁ E. (red.), 58th Annual Symposium of the International Association for Vegetation Science: Understanding broad-scale vegetation patterns. – Masaryk University, Brno, s. 268.
- MYERS J.H., SIMBERLOFF D., KURIS A.M., CAREY J.R. 2000. Eradication revisited: dealing with non-indigenous species. – Trends Ecol. Evol. **15**: 316–320.
- NAVARRO L.M., PEREIRA H.M. 2012. Rewilding abandoned landscapes in Europe. – Ecosystems **15**: 900–912.
- NIELSEN J.A., WHIGHAM P.A., FREW R.D., CALLAWAY R.M., DICKINSON K.J.M. 2015. Thyme and space invasion: *Thymus vulgaris* decreases exotic plant species diversity in Central Otago, New Zealand. – Biol. Invasions **17**(8): 2261–2274.
- OTTO R., ARTEAGA M.A., DELGADO J.D., ARÉVALO J.R., BLANDINO C., FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 2014. Road edge effect and elevation patterns of native and alien plants on an oceanic island (Tenerife, Canary Islands). – Folia Geobot. **49**: 65–82.
- 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.

- PAUCHARD A., ALABACK P.B. 2006. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges. – *Forest Ecol. Manage.* **223**(1): 327–335.
- PAUCHARD A., SHEA K. 2006. Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. – *Biol. Invasions* **8**: 399–413.
- PAUTASSO M. 2007. Scale dependence of the correlation between human population presence and vertebrate and plant species richness. – *Ecol. Lett.* **10**(1): 16–24.
- PINO J., FONT X., CARBO J., JOVÉ M., PALLARES L. 2005. Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). *Biol. Conserv.* **122**(2): 339–350.
- PLUESS T., CANNON R., JAROŠÍK V., PERGL J., PYŠEK P., BACHER S. 2012. When are eradication campaigns successful? A test of common assumptions. – *Biol. Invasions* **14**(7): 1365–1378.
- PYŠEK P., JAROŠÍK V., HULME P.E., KÜHN I., WILD J., ARIANOUTSOU M., BACHER S., CHIRON F., DIDŽIULIS V., ESSL F., GENOVESI P. 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. – *P. Natl. Acad. Sci.* **107**(27): 12157–12162.
- Regulation EU No. 1143/2014 - Regulation of the European Parliament and of the Council on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. 2014. Brussels.
- REJMANEK M. 1989. Invasibility of plant communities. – W: DRAKE J.A., DI CASTRI F., GROVES R.H., KRUGER F.J., MOONEY H.A., REJMANEK M., WILLIAMSON M.H. (red.), *Ecology of Biological Invasion: a Global Perspective*. Wiley & Sons, New York, s. 369–388.
- REJMANEK M., PITCAIRN M.J. 2002. When is eradication of exotic pest plants a realistic goal. – W: VEITCH C.R., CLOUT M.N. (red.), *Turning the tide: the eradication of invasive species*. – IUCN SSC Invasive Species Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, s. 249–253.
- ROUGET M., ROBERTSON M.P., WILSON J.R., HUI C., ESSL F., RENTERIA J.L., RICHARDSON D.M. 2015. Invasion debt—quantifying future biological invasions. – *Divers. Distrib.* **22**(4): 445–456.
- SANTOS M., FREITAS R., CRESPI A.L., HUGHES S.J., CABRAL J.A. 2011. Predicting trends of invasive plants richness using local socio-economic data: an application in North Portugal. – *Environmental Res.* **111**: 960–966.
- SHULMAN M.J., OGDEN J.C., EBERSOLE J.P., MCFARLAND W.N., MILLER S.L., WOLF N.G. 1983. Priority effects in the recruitment of juvenile coral reef fishes. – *Ecology* **64**(6): 1508–1513.
- SŁOWNIK JĘZYKA POLSKIEGO [http://sjp.pl/kontyngencja, dostęp 11.08.2016].
- STOATE C., BÁLDI A., BEJA P., BOATMAN N.D., HERZON I., VAN DOORN A., DE SNOO G.R., RAKOSY L., RAMWELL C. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - a review. – *J. Environ. Manage.* **91**: 22–46.
- SZYMURA M., SZYMURA T.H. 2016a. Historical contingency and spatial processes rather than ecological niche differentiation explain the distribution of invasive goldenrods (*Solidago* and *Euthamia*). – *Plant Ecology* **217**: 565–582.
- SZYMURA M., SZYMURA T.H. 2016b. Interactions between alien goldenrods (*Solidago* and *Euthamia* species) and comparison with native species in Central Europe. – *Flora* **218**: 51–65.

- SZYMURA M., SZYMURA T.H., ŚWIERSZCZ S. 2016. Do the landscape structure and socio-economic variables explain alien *Solidago* invasion? – *Folia Geobot.* **51**(1): 13–25.
- THEOHARIDES K.A., DUKES J.S. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. – *New Phytol.* **176**: 256–273.
- THIELE J., KOLLMANN J., ANDERSEN R.U. 2009. Ecological and socio-economic correlates of plant invasions in Denmark - the utility of environmental assessment data. – *Ambio* **38**(2): 89–94.
- THUILLER W., RICHARDSON D.M., PYŠEK P., MIDGLEY G.F., HUGHES G.O., ROUGET M. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. – *Glob. Chan. Biol.* **11**: 2234–2250.
- TOKARSKA-GUZIŁ B., BZDEGA K., NOWAK T., LEWANDOWSKA A., GANCAREK M., FRELICH, M. 2014. Alien plants in Poland: research directions and putting the results into practice. – *Biodiv. Res. Conserv.* **35**(1): 57–74.
- TOKARSKA-GUZIŁ B., DAJDOK Z., ZAJĄC M., ZAJĄC A., URBISZ A. and DANIELEWICZ W. 2012. Rośliny obcego pochodzenia w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych. Warszawa, Generalna Dyrekcja Ochrony Środowiska, 106 ss.
- VANNETTE R.L., FUKAMI T. 2014. Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions. – *Ecol. Lett.* **17**(1): 115–124.
- VICENTE J., ALVES P., RANDIN C., GUIŠAN A., HONRADO J. 2010. What drives invasibility? A multi-model inference test and spatial modelling of alien plant species richness patterns in northern Portugal. – *Ecography* **33**: 1081–1092.
- VICENTE JR., PEREIRA HM., RANDIN CF., GONCALVES J., LOMBA A., ALVES P., METZGER J., CEZAR M., GUIŠAN A., HONRADO J. 2014. Environment and dispersal paths override life strategies and residence time in determining regional patterns of invasion by alien plants. – *Perspect. – Plant. Ecol.* **16**: 1–10.
- VILR M., IBÁÑEZ I. 2011. Plant invasions in the landscape. – *Landscape Ecol.* **26**(4): 461–472.
- WANIA A., KÜHN I., KLOTZ S. 2006. Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany - spatial gradients of species richness. – *Landscape Urban Plan.* **75**: 97–110.
- WARREN R.J., URSELL T., KEISER A.D., BRADFORD M.A. 2013. Habitat, dispersal and propagule pressure control exotic plant infilling within an invaded range. – *Ecosphere* **4**(2): art26.
- WATLING J.I., ORROCK J.L. 2010. Measuring edge contrast using biotic criteria helps define edge effects on the density of an invasive plant. – *Landscape Ecol.* **25**(1): 69–78.
- WADSWORTH R.A., COLLINGHAM Y.C., WILLIS S.G., HUNTLEY B. & HULME P.E. 2000. Simulating the spread and management of alien riparian weeds: are they out of control? – *J. Appl. Ecol.* **37**(1): 28–38.
- WEBER E. 2000. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. – *Flora* **195**: 123–134.

- WEBER E. 2001. Current and potential ranges of three exotic goldenrods (*Solidago*) in Europe. – *Conserv. Biol.* **15**:122–128.
- WEBER E., JAKOBS G. 2005. Biological flora of central Europe: *Solidago gigantea* Aiton. – *Flora* **200**: 109–118.
- WESTPHAL M.I., BROWNE M., MACKINNON K., NOBLE I. 2008. The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. – *Biol. Invasions* **10**: 391–398.
- WITTENBERG R., COCK M.J.W. 2001. *Invasive Alien Species: A Toolkit for Best Prevention and Management Practices*. – CAB International, Wallingford, UK.
- ZAJĄC A., TOKARSKA-GUZIŁ B., ZAJĄC M. 2011. The role of rivers and streams in the migration of alien plants into the Polish Carpathians. – *Biodivers.: Research Conserv.* **23**: 43–56.
- ZAJĄC A., ZAJĄC M. (red.) 2015. Rozmieszczenie kenofitów w Karpatach polskich i na ich przedpolu. – Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków, 304 ss.
- ZAVALETA E., HOBBS R., MOONEY H.A. 2001. – Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. – *Trends Ecol. Evol.* **16**: 454–459.
- ZHU L., SUN O.J., SANG W., LI Z., MA K. 2007. Predicting the spatial distribution of an invasive plant species (*Eupatorium adenophorum*) in China. – *Landscape Ecol.* **22**(8): 1143–1154.

Summary

Plant invasions are extremely complex process driven by biology of the invader, as well as interacting environmental factors. Results of the interaction are highly contingent and depend on their context. However, the biological invasions still can be better understand using simplified models. Generally, the level of invasion depends on both: habitat invasibility, as well as propagule pressure. The effect of these two factors is difficult to separate. Different drivers, operating at multiple hierarchically nested spatial scales limit the distribution of invasive species. The drivers include climate, topography, land use/land cover, soil properties, disturbance, biotic interactions, and microclimate. Generally, habitats where the level of available resources fluctuates, are considered as prone to invasion. The invasion can be successfully modeled using a different proxy of propagule pressure as socio-economic variables, the density of traffic route as well as landscape metrics. Different types of invasion management can be applied depending on the stage of invasion of target species. The actions include prevention, eradication, containment, control and mitigation of invaders environmental effect. The invaded ecosystems have to be restored: the eradication of invasive species without further appropriate management is pointless due to the high probability of a new invasion by the same or another alien species.