

Obcy w natarciu – mechanizmy i ekologiczne skutki inwazji

Tendencja do rozprzestrzeniania się i zasiedlania nowych terytoriów jest wpisana w strategię życiową każdego organizmu. Ten naturalny proces może przekształcić się w inwazję i stać zjawiskiem niepożądanym, gdy występuje u organizmów wsiedlonych przypadkowo lub celowo poza granicami ich naturalnego zasięgu. Inwazja biologiczna to zjawisko polegające na gwałtownym rozprzestrzenianiu się gatunku (zasiedleniu, wydaniu potomstwa, dalszym rozprzestrzenieniu i trwaniu), na terenie położonym poza granicami jego naturalnego występowania i z dala od ewentualnego miejsca introdukcji. Richardson i in. (2000) umownie przyjęli, że jest to rozprzestrzenianie z szybkością większą niż 100 m w ciągu 50 lat.

Współcześnie uważa się, że inwazje biologiczne są jednym z głównych zagrożeń dla różnorodności biologicznej (Thiele i Otte 2008; Thuiller i in. 2008). Jest to zagrożenie nieco mniej istotne niż degradacja i utrata siedlisk, ale dużo istotniejsze niż nadmierna eksploatacja ekosystemów czy zanieczyszczenia środowiska. Inwazje biologiczne powodują w gospodarce światowej straty o wysokości 1, 4 biliona dolarów amerykańskich rocznie (Mack i in. 2000).

Inwazja jest końcowym etapem złożonego procesu transportowego, zaczynającego się od organizmu na naturalnym stanowisku. Spośród olbrzymiej liczby propagul produkowanych przez osobnika macierzystego większość ginie nim dotrze do nowego środowiska (Williamson 1996). Propagule są uśmiercane przez niesprzyjające warunki środowiska w trakcie transportu, pasożyty, drapieżniki, wypadki losowe. Zdarza się też, że podróż trwa dłużej niż trwałość propagul. Po pokonaniu bariery geograficznej gatunek zyskuje status zawleczony. Sądząc po liczbie jednokrotnych stwierdzeń różnych gatunków poza ich naturalnym zasięgiem, poziom lokalnego wymierania imigrantów tuż po ich pojawieniu się jest olbrzymi. Śmiertelność propagul w „nowej ojczyźnie” gatunku jest z reguły bardzo duża, a prawdopodobieństwo wydania potomstwa minimalne. Bardzo niewielka liczba gatunków jest zdolna do pokonania bariery środowiskowej (osiedlenia się) i wydania potomstwa, zwiększania liczebności populacji i przetrwania więcej niż kilka generacji. Takie gatunki są określane mianem efemerofitów lub gatunków przejściowych (okazjonalnych). Są to gatunki obce, które mogą dobrze się rozwijać i nawet okazjonalnie

rozmnażać na danym obszarze, ale nie tworzą odnawiających się populacji i często ich utrzymanie wymaga wielokrotnego wprowadzania.

Po pokonaniu bariery reprodukcyjnej i rozprzestrzeniania gatunek staje się gatunkiem zadomowionym, czyli gatunkiem obcym rozmnażającym się skutecznie bez interwencji człowieka i tworzącym populacje odtwarzające się przez kilka pokoleń na poziomie wystarczającym do zapewnienia jego ciągłego trwania, bez dopływu nowego materiału genetycznego z zewnątrz. Gatunek obcy, który uległ zadomowieniu (naturalizacji) i stanowi lub może stanowić zagrożenie dla różnorodności biologicznej ze względu na zdolność do skutecznego rozmnażania oraz zdolność do rozprzestrzeniania się na dużych obszarach i wypierania elementów rodzimej flory i fauny, jest określany mianem gatunku inwazyjnego (Richardson i in. 2000). Nieodłącznymi cechami gatunków inwazyjnych są:

- Obce pochodzenie geograficzne;
- Zdolność kolonizowania siedlisk synantropijnych, półnaturalnych lub naturalnych;
- Zadomowienie (występowanie populacji spontanicznych, utrzymujących się bez zasilania przez propagule pochodzące z zewnątrz);
- Zdolność do skutecznego rozprzestrzeniania, namnażania się i zwiększania liczby populacji;
- Istnienie puli nieopanowanych dogodnych siedlisk (gatunkiem inwazyjnym jest zasadniczo wyłącznie gatunek będący aktualnie w trakcie ekspansji).

Okres wielkich odkryć geograficznych (przełom XV i XVI w.) rozpoczął erę gwałtownego przyrostu ilości transportowanych towarów, odległości, na jakie są one transportowane i szybkości transportu. Wraz z towarami celowo lub przypadkowo transportowane są również propagule wielu organizmów. Zakres przestrzenny i intensywność przenoszenia organizmów w skali globu w okresie ostatnich 200 lat nie ma żadnego porównywalnego odpowiednika w przeszłości (Mack i in. 2000). W efekcie tempo inwazji rośnie. W Europie w latach 1950-1975 odnotowywano średnio 10 nowych obcych gatunków bezkręgowców rocznie, w latach 2000-2007 średnia ta wzrosła do 19 gatunków rocznie. Przewiduje się, że tempo inwazji biologicznych będzie stopniowo rosło wraz z nasilaniem się zmian klimatycznych (Pearson i Dawson 2005).

Inwazyjnością charakteryzują się wszystkie grupy systematyczne organizmów. Należy przyznać, że zdecydowana większość inwazji jest spowodowana przypadkowym zawleczeniem nowego gatunku. Dotyczy to zwłaszcza mikroorganizmów oraz bezkręgowców, które zasiedlają nowe tereny najczęściej w wyniku inwazji naturalnych lub przez przypadkowe zawleczenie przez człowieka. Tylko nieliczne gatunki mikroorganizmów

(np. drożdże, grzyby mikoryzowe) zostały, ze względu na ich użyteczność, celowo wprowadzone przez człowieka poza ich naturalnym zasięgiem (Mack i in. 2000). Większość wodnych bezkręgowców została rozprzestrzeniona przypadkowo przez transport morski – na burtach statków, a w czasach współczesnych w balaście wodnym, który zapewnia statkom stabilność na wodzie, a który jest wypompowywany w porcie załadunku. Przykładami organizmów wodnych zawleczonych w balaście okrętów są: południowoazjatycki małż racicznica zmienna *Dreissena polymorpha*, opanowująca współcześnie zbiorniki słodkowodne zarówno w Europie jak i w Ameryce Północnej, czy też kilka gatunków ryb z rodzaju *Neogobius* (babka), które pochodzą z Morza Kaspijskiego, a zasiedliły Morze Bałtyckie.

Nieco inaczej przedstawia się charakterystyka inwazji roślinnych i zwierząt kręgowych. W tych grupach systematycznych wiele gatunków zostało celowo uwolnionych przez człowieka do środowiska naturalnego lub wymknęło się spod kontroli w hodowlach zamkniętych. W Polsce możemy do nich zaliczyć np. norkę amerykańską *Neovison vison* – uciekiniera z ferm futrzarskich i czeremchę amerykańską *Padus serotina* sadzoną w polskich lasach jeszcze na przełomie lat 80. i 90. XX wieku jako gatunek domieszkowy przyspieszający rozkład ściółki na ubogich siedliskach.

Liczne analizy charakterystyk gatunków inwazyjnych nie pozwalają na podanie prostego opisu cech predysponujących gatunek do stania się inwazyjnym. Wręcz odwrotnie – zdarza się, że gatunek będący w swoim naturalnym zasięgu geograficznym gatunkiem rzadko występującym lub nawet zagrożonym, uwolniony do środowiska naturalnego w nowej ojczyźnie staje się inwazyjny. Takim gatunkiem okazał się np. europejski kruszczyk szerokolistny *Epipactis helleborine* – gatunek chroniony w naszym kraju (choć o stosunkowo dużej liczbie stanowisk) – w Ameryce Północnej od ponad wieku kolonizuje kolejne tereny (Haber 1998). Do zostania gatunkiem inwazyjnym predysponują m. in. następujące cechy:

- Szeroka skala tolerancji w odniesieniu do warunków życia (u zwierząt również niska wybiórczość pokarmowa);
- Szybki rozwój osobniczy od propaguli do osobnika generatywnego;
- Przystosowanie do rozprzestrzeniania na duże odległości
- Zdolność do zapylenia i zapłodnienia bez udziału innych organizmów (rośliny);
- Produkcja propagul wegetatywnych (rośliny) (Higgins i in. 2003, Pyšek 1997).

Wśród inwazyjnych roślin sukces osiągnęły przede wszystkim gatunki, które posiadają następujące cechy:

- Są atrakcyjne dekoracyjnie – co zwiększa szansę rozprzestrzenienia przez człowieka;
- Posiadają wysoką zmienność genetyczną – co wpływa na zdolność przystosowywania się do różnorodnych warunków środowiskowych;
- Są uzbrojone w kolce – co broni je przed zjadaniem;
- Mają właściwości toksyczne i allelopatyczne;
- Są przystosowane do szerokiego zakresu warunków klimatycznych i siedliskowych;
- Łatwo regenerują się po uszkodzeniach;
- Obficie rozmnażają się zarówno wegetatywnie jak generatywnie.

Ekologiczne skutki inwazji biologicznych pojawiają się na wszystkich poziomach organizacji życia: od zmian w genetyce populacji, po zmiany w funkcjonowaniu ekosystemów (Paker i in. 1999). Na poziomie osobniczym gatunki inwazyjne mogą redukować szybkości przyrostu i rozmiary osobników gatunków rodzimych. Taki wpływ ma w naszym kraju np. minowanie liści lipy *Tilia* sp. przez larwy inwazyjnego motyla *Phyllonorycter issicki*. Redukcja powierzchni asymilacyjnej liści przekłada się na przyrost drzew (Šefrová 2002). W świecie zwierząt inwazyjne organizmy pasożytnicze powodują obniżenie zdrowotności i zwiększoną śmiertelność gospodarzy. Krwiopijny nicien *Ashworthius sidemii*, pasożytujący w warunkach naturalnych na azjatyckich jeleniowatych *Cervidae*, poprzez rodzimego jelenia szlachetnego *Cervus elaphus* przeszedł w Puszczy Białowieskiej na nowego gospodarza – żubra *Bison bonasus*. Pierwszy przypadek ashwortiozy u żubra stwierdzono w 2000 roku, a już w cztery lata później wszystkie badane żubry były nosicielami tego pasożyta (Osińska i in. 2010). Bardzo intensywny rozrost populacji gatunku inwazyjnego może ograniczać możliwości rozrostu i wpływać np. na głębokość ukorzeniania się roślin. Taki efekt wywołuje w Puszczy Białowieskiej np. inwazyjna turzyca drżączkowata *Carex brizoides*, której rozłogi w przypowierzchniowej warstwie gleby są tak gęsto rozmieszczone, że poważnie utrudniają ukorzenianie się innym roślinom.

Inwazje mogą wywoływać bardzo poważne zmiany również na poziomie genetycznym rodzimych populacji. Jednym z głównych mechanizmów powodujących zagrożenie jest w tym przypadku proces hybrydyzacji, który może prowadzić do zaniku rzadko występujących gatunków (Rhymer i Simberloff 1996) jak też do pojawiania się nowych mieszańców o podwyższonej inwazyjności (np. *Spartina anglica* w Wielkiej

Brytanii; Thompson 1991). Mieszanie pomiędzy gatunkami inwazyjnymi a rodzimymi mogą ułatwiać przechodzenie pasożytów z jednego gatunku rodzicielskiego na drugi („hybrid bridge hypothesis”; Floate i Whitham 1993). Poważne skutki może mieć też ewolucja gatunku inwazyjnego w nowym środowisku, która pozwala mu na zasiedlanie np. stref klimatycznych, w których wcześniej nie miałby szans się utrzymać. Tak stało się z pacyficznym glonem *Caulerpa taxifolia*, który na tyle przystosował się do umiarkowanego klimatu w akwariach jednego z europejskich ogrodów zoologicznych, że obecnie zajmuje olbrzymie połacie dna morskiego u wybrzeży Francji (Meinesz 1999). Pojawienie się gatunku inwazyjnego w środowisku może też spowodować ewolucję gatunków rodzimych. Preferencje pokarmowe występującej w Północnej Ameryce przeplatki editha w ciągu 10 lat zmieniły się na tyle, że obecnie jej larwy rozwijają się głównie na inwazyjnej babce lancetowatej *Plantago lanceolata*, podczas gdy wcześniej były to różne gatunki z rodzajów *Castilleja*, *Penstemon*, *Pedicularis*, *Orthocarpus*, *Collinsia* (Singer i in. 1994).

Na poziomie populacyjnym inwazje mogą prowadzić do wymierania całych populacji lub ich dużych części. W Europie inwazja patogenicznego grzyba *Ophiostoma ulmi* spowodowała w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat redukcję populacji wiązków *Ulmus* spp. o ponad 90%. Miało to oczywiście również wpływ na strukturę, skład gatunkowy i funkcjonowanie ekosystemów leśnych, których wiązki były uprzednio istotnym składnikiem. Współcześnie w USA 400 spośród 958 gatunków zagrożonych, jest zagrożonych wyginięciem ze względu na drapieżnictwo, konkurencję i inne oddziaływania z organizmami inwazyjnymi (Stein i in. 2000). W wyniku konkurencji o pokarm i agresywnych interakcji z inwazyjną wiewiórką szarą *Sciurus carolinensis*, wiewiórka pospolita *Sciurus vulgaris* stała się w Wielkiej Brytanii gatunkiem zagrożonym, występującym jedynie na niewielu rozproszonych stanowiskach. Oddziaływania konkurencyjne gatunków obcych z gatunkami rodzimymi o podobnych wymaganiach środowiskowych mogą prowadzić do poważnej redukcji różnorodności biologicznej całych ekosystemów. Inwazja mrówek ognistych *Solenopsis invicta* w Teksasie (USA) spowodowała spadek różnorodności gatunkowej rodzimych mrówek o 70%, a ich liczebności o 90%. Nastąpił również spadek różnorodności gatunkowej innych stawonogów o 30% i ich liczebności o 70% (Porter i Savignano 1990).

Problem inwazji biologicznych jest bardzo poważny, gdyż prowadzą one nieuchronnie do spadku różnorodności biologicznej zespołów ekologicznych. Lokalnie i w krótkim okresie czasu inwazje mogą prowadzić do wzrostu różnorodności gatunkowej. W przypadku roślin w wielu krajach obce gatunki inwazyjne stanowią już ponad 20% ich flory. Jednak w dłuższej perspektywie czasowej i w skali globalnej, według najbardziej pesymistycznej prognozy,

równoznacznej z całkowitym zanikiem barier geograficznych pomiędzy zasięgami gatunków, inwazje mogą doprowadzić do redukcji różnorodności gatunkowej ssaków o 67,5%, ptaków o 47,6%, motyli o 35%, roślin okrytozalążkowych o 70,5% (Brown 1995).

Masowe występowanie gatunków inwazyjnych prowadzi nieuchronnie do niszczenia i zmian zależności troficznych w ekosystemach. Zastąpienie wielogatunkowej łąki przez prawie jednogatunkowy łąn inwazyjnych nawłoci *Solidago* spp. nie tylko uniemożliwia odnawianie się i rozrost roślin rodzimych gatunków, ale wpływa również na zespół zwierząt roślinożernych, edafon, zespół zapylaczy i wszystkie inne składniki ekosystemu. Zastąpienie naturalnych zespołów roślinnych gatunkami obcymi prowadzi z reguły do spadku produkcji biologicznej, zmiany ilości pochłanianego dwutlenku węgla i produkowanego tlenu oraz do zmian w obiegu pierwiastków w ekosystemie oraz w jego charakterystykach hydrologicznych i częstotliwości występowania zaburzeń naturalnych (Mack i in. 2000).

Oprócz skutków ekologicznych inwazje gatunków obcych pociągają za sobą również straty ekonomiczne. Niestety wysokość wielu strat nie jest możliwa do oszacowania w jednostkach monetarnych (np. utrata lub zmniejszenie usług ekosystemowych: produkcji tlenu, wiązania dwutlenku węgla, filtrowania wody, itp.). Mierzalnym efektem, oszacowanym w USA na 27 mld dolarów rocznie, są straty w plonach rolniczych powodowane przez obce gatunki. Straty te sięgają 10% wartości plonów. Dodatkowo amerykańscy rolnicy wydają ok. 6 mld dolarów rocznie na zwalczanie obcych gatunków w uprawach (Mack i in. 2000).

Inwazjom biologicznym można przeciwdziałać, o ile biologia gatunku inwazyjnego i zakres przestrzenny inwazji umożliwiają podjęcie skutecznych działań. Ponieważ jednorazowe akcje nie przynoszą trwałego efektu, zwalczanie gatunków inwazyjnych musi mieć zapewnione stałe i długoterminowe finansowanie oraz akceptację wszystkich stron, zainteresowanych terenem przyszłych działań. Najlepsze efekty daje zapobieganie wprowadzaniu obcych gatunków do środowiska: zapobieganie wwozowi gatunków znanych z inwazyjności, kwarantanna gatunków podejrzanych o inwazyjność oraz stały monitoring stanu ekosystemów, pozwalający na szybkie rozpoznawanie zagrożeń i skuteczne im przeciwdziałanie.

Walka z gatunkami inwazyjnymi ma bardzo silny kontekst społeczny. Wiele inwazji nie jest przez społeczeństwo postrzegana jako problem, gdyż nie powodują one łatwych do zauważenia strat ekonomicznych lub uciążliwości, a skutki niektórych są uważane nawet za pozytywne (np. poprawa estetyki krajobrazu dzięki rozprzestrzenieniu się dekoracyjnych roślin). Na zwalczanie części gatunków inwazyjnych nie ma społecznego przyzwolenia, np. próby ograniczania liczebności dziczejących kotów i psów często wzbudzają kontrowersje i

protesty. Niektóre grupy zawodowe są zainteresowane minimalizacją kontroli nad obrotem gatunkami obcymi (np. właściciele sklepów zoologicznych czy ogrodniczych), a inne są zwolennikami wprowadzania obcych gatunków do przyrody (np. architekci krajobrazu, myśliwi, leśnicy).

W Polsce kwestia inwazji biologicznych jest w dużym stopniu bagatelizowana zarówno przez decydentów jak i przez społeczeństwo. Tylko w wyjątkowych, można powiedzieć spektakularnych, przypadkach podejmowane są działania mające na celu minimalizację skutków inwazji, tak jak w przypadku szrotówka kasztanowiaczka *Cameraria ohridella*, który poważnie uszkadza kasztanowce *Aesculus* sp. Pierwszy polski akt prawny regulujący status wybranych gatunków obcych: rozporządzenie Ministra Środowiska w sprawie roślin, zwierząt i grzybów gatunków obcych, które w przypadku uwolnienia do środowiska przyrodniczego mogą zagrozić gatunkom rodzimym lub siedliskom przyrodniczym, jest od miesiąca nadal jedynie projektem.

Program badawczy DAISIE (Delivering Alien Species Inventories for Europe) wykazał na terenie Europy ponad 11000 taksonów inwazyjnych organizmów, z czego około 2/3 stanowią rośliny. W prowadzonej przez Instytut Ochrony Przyrody PAN bazie danych polskich gatunków obcych jest zarejestrowanych 761 gatunków, jednak jest to niewątpliwie liczba mocno zaniżona. Według IOP PAN najgroźniejszymi gatunkami inwazyjnymi na terenie Polski są wśród roślin: barszcz Sosnowskiego *Heracleum sosnowskyi*, barszcz Mantegazziego *H. mantegazzianum*, rdestowiec ostrokończysty *Reynoutria japonica*, rdestowiec sachaliński *R. sachalinensis*, rdestowiec czeski *Reynoutria x bohemica*, klon jesionolistny *Acer negundo*, kolczurka klapowana *Echinocystis lobata*, nawłóć kanadyjska *Solidago canadensis*, nawłóć późna *S. gigantea*, niecierpek drobnokwiatowy *Impatiens parviflora* (Fot. 1), niecierpek gruczołowaty *I. glandulifera*, czeremcha amerykańska *Prunus serotina*, i róża pomarszczona *Rosa rugosa*. Wśród zwierząt za najgroźniejsze gatunki inwazyjne w Polsce uważa się babkę byczą *Neogobius melanostomus*, babkę szczupłą *N. fluviatilis*, babkę łysą *N. gymnotrachelus*, jenota *Nyctereutes procyonoides*, norkę amerykańską *Neovison vison*, wioślarkę kaspijską *Cercopagis pengoi*, racicznice zmienną *Dreissena polymorpha*, raka sygnałowego *Pacifastacus lenisculus* i raka pręgowanego *Orconectes limosus*.

Początkowo zakładano, że ekosystemy naturalne, takie jak np. Puszcza Białowieska, są ze swej natury odporne na inwazje (Faliński 1968). Rzeczywiście cała Polska północno-wschodnia, a zwłaszcza region Puszczy Białowieskiej nadal charakteryzuje się stosunkowo małym zaawansowaniem inwazji biologicznych (Faliński 1968; Wołkowycki 2000; Tokarska-

Guzik 2005). Jednak nawet Puszcza stała się już domem dla ponad 160 taksonów obcych gatunków drzewiastych (Adamowski i in. 2002), a liczba obcych taksonów roślin zielnych, zwierząt i grzybów, zdolnych do spontanicznego występowania jest jeszcze nieznana. Większość obcych gatunków występuje w Puszczy Białowieskiej bardzo lokalnie w niewielkiej liczbie egzemplarzy i nie wykazuje skłonności do zachowań inwazyjnych. Są jednak gatunki, które są bardzo ekspansywne: dąb czerwony *Quercus rubra* (Fot. 2), dziki bez koralowy *Sambucus racemosa*, jawor *Acer pseudoplatanus*, klon jesionolistny *Acer negundo*, niecierpek drobnokwiatowy *Impatiens parviflora*, świdośliwa Lamarcka *Amelanchier lamarckii*, turzyca drżączkowata *Carex brizoides*, winobluszcz zaroślowy *Partenocissus inserta*. Gatunki te uważa się za duże zagrożenie dla swoistości ekosystemów Puszczy Białowieskiej (Wołkowycki 2010). Spośród inwazyjnych gatunków zwierząt największe zagrożenie stwarza obecnie norka amerykańska *Neovison vison*, która przyczynia się do redukcji liczebności populacji zwierząt stanowiących jej pokarm: karczownika *Arvicola terrestris* i ptaków wodnych oraz konkurującego z nią o pokarm gronostaja *Mustela erminea* (Kowalczyk i in. 2010).

Mimo stosunkowo małego zaawansowania inwazji biologicznych na terenie Puszczy Białowieskiej, szanse na uchronienie nawet jej najcenniejszych, chronionych w Białowieskim Parku Narodowym, ekosystemów przed narastającą presją gatunków inwazyjnych są nikłe. Główne źródła propagul organizmów inwazyjnych znajdują się poza granicami obszarów chronionych, a Puszcza nie posiada opracowanej strategii kontroli i monitoringu gatunków obcych. Powstanie takiego wspólnego dla Parku Narodowego i Lasów Państwowych dokumentu, opracowanego przy współdziałaniu lokalnych samorządów pozwoliłoby na zabezpieczenie unikalnego stanu zachowania ekosystemów leśnych tego terenu. Strategia ta oprócz działań związanych z eliminacją istniejących ognisk gatunków inwazyjnych powinna przewidywać podjęcie działań edukacyjnych mających na celu uświadomienie społeczeństwa o rozmiarach szkód, które mogą wyrządzić gatunki obce wprowadzane bez głębokiego namysłu do naszych ogrodów oraz pokazanie, że piękne i oryginalne ogrody można tworzyć również w oparciu o rodzime gatunki roślin.

Piśmiennictwo:

1. Adamowski W., Dvorak L., Ramanjuk I. 2002. Atlas of alien woody species of the Białowieża Primeval Forest. – Phytocoenosis (N.S.) 14. Suppl. Cartogr. Geobot. 14: 1–304.
2. Brown J.H. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

3. Faliński J. B. 1968. Stan i prognoza neofityzmu w szacie roślinnej Puszczy Białowieskiej. Materiały Zakładu Fitosocjologii Stosowanej Uniwersytetu Warszawskiego 25: 175–216.
4. Floate K. D., Whitham T. G. 1993. The hybrid bridge hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *Am. Nat.* 141: 651–662.
5. Haber E. 1998. Impact of invasive plants on species and habitats at risk in Canada. National Botanical Services, Ottawa.
6. Higgins C. M., Dukes J. S., Grigulis K., Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. – *Proc. R. Soc. Lon. B* 270: 775–781.
7. Kowalczyk R., Borowik T., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Niedziałkowska M., Ruczyński I., Schmidt K., Zalewski A., Zub K. 2010. Operat ochrony fauny Białowieskiego Parku Narodowego. Ssaki (bez żubra). Maszynopis.
8. Mack R. N., Simberloff D. S., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M., Bazzaz F. A. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10:689–710.
9. Meinesz A. 1999. Killer algae. University of Chicago Press, Chicago and London.
10. Osińska B., Demiaszkiewicz A. W., Lachowicz J. 2010. Pathological lesions in European bison (*Bison bonasus*) with infestation by *Ashworthius sidemi* (Nematoda, *Trichostrongylidae*). *Pol. J. Vet. Sci.* 13: 63–67.
11. Parker I. M., Simberloff D., Lonsdale W. M., Goodell K., Wohnam M., Kareiva P. M., Williamson M. H., Von Holle B., Moyle P. B., Byers J. E., Goldwasser L. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions* 1 (1): 3–19.
12. Pearson R. G., Dawson T. P. 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biol. Cons.* 123(3): 389–401.
13. Porter S. D., Savignano D. A. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095–2106.
14. Pyšek P. 1997. *Compositae* as invaders: better than the others? *Preslia*, Praha 69: 9–22.
15. Richardson D. M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Div. Distrib.* 6: 93–107.
16. Rhymer J. M., Simberloff D. S. 1996. Genetic extinction through hybridization and introgression. *Ann. Rev. Ecol. System.* 27: 83–109.
17. Singer M. C., Thomas C. D., Billington H. L., Parmesan C. 1994. Correlates of speed of evolution of host preference in set of twelve populations of the butterfly *Euphydryas editha*. *Ecoscience* 1(2): 107–114.
18. Stein B. A., Kutner L. S., Adams J. S. (Red.) 2000. *Precious Heritage: The Status of Biodiversity in the United States*. Oxford University Press, USA.
19. Šefrová, H. 2002. *Phyllonorycter issikii* (Kumata, 1963) – Bionomics, Ecological Impact and Spread in Europe (Lepidoptera, Gracillariidae). *Act Univ. Agric. et Silvic. Mendel. Brun.* 50(3), 99–104.

20. Thiele J., Otte A. 2008. Invasion patterns of *Heracleum mantegazzianum* in Germany on the regional and landscape scales. *J. Nat. Conserv.* 16(2): 61–71.
21. Thompson J. D. 1991. The biology of invasive plant: What makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience* 41: 393–401.
22. Thuiller W., Albert C., Araújo M. B., Berry P. M., Guisan A., Hickler T., Midgley G. F., Paterson J., Schurr F.M., Sykes M.T., Zimmermann N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives Plant Ecol. Evolut. Syst.* 9(3–4): 137–152.
23. Tokarska-Guzik B. 2005. The establishment and spread of alien plant species (kenophytes) in the flora of Poland. Wyd. Uniw. Śląskiego, Katowice.
24. Williamson M. 1996. Biological invasions. Chapman-Hall, London.
25. Wołkowycki D. 2000. Różnicowanie się i ujednocianie flor ruderalnych w warunkach izolacji środowiskowej. *Mon. Bot.* 87: 1–163.
26. Wołkowycki D. 2010. Operat zagrożeń Białowieskiego Parku Narodowego ze strony flory inwazyjnej. Maszynopis.

Podpisy do rycin:

Fot. 1. Niecierpek drobnokwiatowy *Impatiens parviflora* – jeden z najbardziej ekspansywnych gatunków roślin inwazyjnych. Fot. A. Bołbot.

Fot. 2. Spontaniczne odnowienie dębu czerwonego w naturalnym ekosystemie gładowym Puszczy Białowieskiej. Fot. I. Sondej.

Dr Bogdan Jaroszewicz
Uniwersytet Warszawski,
Wydział Biologii, Białowieska Stacja Geobotaniczna

Wykład wygłoszony w 2010 r.