

Tartu Ülikool
Bioloogia-Geograafiateaduskond
Botaanika ja ökoloogia instituut

Jaanika Akmentin

INVASIIVSETE TAIMELIIKIDE
ÖKOLOOGIAST

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Phd Mari Moora

Tartu 2006

Sisukord

Sissejuhatus	3
1. Invasioon ja selle etapid	4
2. Invasiivsete liikide omadused.....	7
3. Invasiooni soodustavad tegurid	10
4. Invasioonide mõju looduslikele kooslustele.....	15
Järeldused	18
Kokkuvõte	19
Summary.....	20
Tänuavaldus.....	21
Kasutatud kirjandus	22

Sissejuhatus

Viimastel sajanditel on laiaulatusliku inimtegevuse tõttu (eriti kaubandus ja transport, põllumajandus- ja tööstusettevõtete tegevus ning turism) tunduvalt hoogustunud võõrliikide levik. Elusolendid seavad end sisse paikades, kuhu nad looduslike liikumisviisidega poleks iial jõudnud (Kangur *et al.* 2005). Seetõttu on invasiivsed liigid saanud ülemaailmseks probleemiks, ohustades muu hulgas ka bioloogilist mitmekesisust (Vitousek *et al.* 1997).

Selle töö eesmärgiks on käsitleda invasiivseid taimeliike ja vaadelda, millised omadused muudavad taimed invasiivseks, millised tegurid soodustavad invasiooni ehk mis teeb mõned ökosüsteemid invasioonidele rohkem vastuvõtlikuks kui teised ning millist mõju avaldavad invasiivsed taimed looduslikele kooslustele.

1. Invasioon ja selle etapid

Võõr- ehk tulnukliik on liik (või muu takson), mis on inimese tahtlikul või tahtmatul kaasabil introdutseeritud väljapoole tema looduslikku leviala (Richardson *et al.* 2000). Kui osade tulnuktaimede mõju kohalikule elustikule ja ökosüsteemile on neutraalne või isegi kasulik (nt. põllukultuurid, tolmeldajad), siis teised taksonid saavad invasiivseiks (Puth & Post 2005). Invasiivsed ehk sisse tungivad liigid (edaspidi ka invandid) on sellised võõrliigid, mis inimese tahtlikul või tahtmatul kaasabil kinnistuvad uue levikuala looduslikes või poollooduslikes elupaikades (Kangur *et al.* 2005) ning muudavad seal oluliselt ökosüsteemide struktuuri ja protsesse (Cronk & Fuller 1995).

Invasiooni protsess jagatakse mitmeks etapiks (Cronk & Fuller 2005):

1. Introdutseerimine ehk sissetoomine. Liik satub inimese tahtlikul või tahtmatul kaasabil uude regioonile. Suurem osa introduksioonidest toimuvad juhuslikult, kogemata inimese liikumise tulemusena (Gewin 2005). Paljud introdutseeritud liigid jäävad uues kohas haruldaseks (ing. k. *casual alien plants*), nad võivad küll õitseda ja paljuneda uues kohas, kuid ei moodusta püsivaid populatsioone ning peavad selleks, et uues regioonis püsima jääda, lootma introduksioonide kordumisele (Richardson *et al.* 2000).

2. Naturaliseerumine. Taim peab moodustama uues kohas suuri, püsivaid populatsioone. Richardson *et al.* (2000) on naturaliseerunud taimi defineerinud kui tulnuktaimi, mis paljunevad ja moodustavad populatsioone ilma otsese inimese vahelesegamiseta (või hoolimata inimese vahelesegamisest), tavaliselt lähedal vanemtaimede; sellised taimed ei muutu tingimata invasiivseiks ega levi naaberkasvukohtadesse (kuigi paljud seda teevad). Naturaliseerimine eeldab, et võõrliik suudab uues keskkonnas ellu jääda ja regulaarselt paljuneda.

3. Kohastumine. Naturaliseerunud liik võib jääda uues kohas haruldaseks, kui ta ei suuda uute oludega kohaneda. Tihti võivad seda hõlbustada sobivate tolmeldajate või seemne levitajate introdutseerimised, ökosüsteemi häiringud või kahjurite ja haiguste puudumine. Invasiivsetel liikidel on sageli preadaptatsioonid uuele keskkonnale (Müller-Schärer *et al.* 2004). Näiteks Prinzing *et al.* (2002) vaatlesid Kesk-Euroopast pärit võõrliike kahes Argentiina piirkonnas ja leidsid, et nad olid preadapteerunud Argentiina abiootilistele tingimustele ehk eelistasid Kesk-Euroopas kasvukohti, kus olid soojad, kuivad, valgusküllased ja lämmastikurikkad tingimused.

4. Levik. Selles etapis toimub võõrliigi levimine naaberkasvukohtadesse. Tulnuktaime leviku edukus sõltub nii tema paljunemise võimest ja kasvukiirusest kui ka uue kasvukoha loodusest, kaasa arvatud paljunemiseks sobivate paikade küllaldane olemasolu. Seemnete levitamise efektiivsus on selles etapis oluline määraja, edukal invasiivsel taimel on sageli adaptatsioonid nii lähi- kui kaugleviks.

5. Interaktsioonid loomade ja teiste taimedega näitavad, kas tulnuktaim suudab konkureerida kohalike liikidega uues kasvukohas. Mõnedel juhtudel võivad konkurendid tõrjuda tulnukliigi kohtadesse, kus kohalik taimestik ei suuda ekstreemsete keskkonna tingimuste tõttu kasvada. Arvatakse, et invasiivsed liigid on enamasti parema konkurentsivõimega kui kohalikud liigid (Vilà & Weiner 2004).

6. Stabiliseerumine. Selle etapi käigus moodustavad osad invasiivsed liigid üheliigilisi populatsioone. On arvatud, et selline stabiliseerumine on tegelikult ainult näilik, kuna hiljutiste invasioonide puhul võib tegemist olla hoopis suktsessiooni algstaadiumiga ja vananedes muutuvad need populatsioonid vähem dominantseks.

Richardson *et al.* (2000) soovivad invasiivseteks pidada selliseid naturaliseerunud taimeliike, kes toodavad paljunemisvõimelisi järglasi (sageli suurel hulgal) märkimisväärsel kaugusel introductseerimise kohast (ligikaudne skaala: üle 100 m/alla 50 aasta möödunud inroductseerimisest- taksonitele, mis levivad seemnete või teiste levistega; üle 6m/3 aastat- taksonitele, mis levivad juurte, risoomide, stoolonite või roomavate vartega) ja seetõttu omavad potentsiaali levida üle suuremate alade.

Introductseerimise ja naturaliseerumise ning leviku vahel esinevad sageli pikad ajavahemikud ja paljud faktorid mõjutavad, kas ja millises ulatuses võõrliik naturaliseerub või muutub invasiivseks (Richardson 2004). Vahel võib sissetoodud taimeliik näiliselt ohutult kasvada aastaid ja alles seejärel invasiivseks muutuda, ajendatuna keskkonna muutuste poolt (Gewin 2005). Arvatavasti tingivad seda elukäigutunnuste ja kliima muutused või uute, paljunemiseks ja toitumiseks vajalike varude ilmenmine (Kangur *et al.* 2005). Üldine kasvukoha sobivus (võime ellu jääda ja kasvada uutes tingimustes) on invasioonile hädavajalik eeltingimus (Richardson 2004).

Vaatamata tuhandetele uutele võõrliikidele, mis globaalselt igal aastal introductseeritakse, osutuvad neist ainult vähesed tõsiseks probleemiks (Gewin 2005). Enamus introduktsioone nurjuvad (Sax & Brown 2000). Kehtib ligikaudne reegel, et umbes 10% (5-20%)

võõrliikidest jõuab ühest invasiooni etapist teise ehk siis 1/10 sissetoodud liikidest naturaliseerub ja neist omakorda 1/10 muutub invasiivseks (Williamson & Fitter 1996).

2. Invasiivsete liikide omadused

Mitte kõik võõrliigid ei ole invasiivsed ega põhjusta kahju ökosüsteemidele. Üks invasiooniökoloogia põhiülesandeid on välja selgitada, miks ühed taksonid on paremad invandid kui teised (Richardson *et al.* 2000). Liikide invasioonivõime ennustamine on keeruline, kuna sageli on invasiivsed liigid kohalike liikidega väga sarnased (Gewin 2005; Gurvich *et al.* 2005). Lisaks võib sama takson erinevates elupaikades või ökosüsteemides olla nii invasiivne kui mitteinvasiivne (Kangur *et al.* 2005). Ei ole olemas ühte unikaalset invasiivsete taimede omadust, mis teeks kõik liigid edukateks vallutajateks (Gewin 2005; Gurvich *et al.* 2005). On väidetud, et ainuke kindel ennustaja on liigi edu eelnevatel invasioonidel (Rejmanek 1995; Williamson 1999).

Enamik invasiivseid taimi on eluvormilt püsikud, sealjuures kõige edukamad invandid looduslikes ja poollooduslikes kasvukohtades on puud (Cronk & Fuller 1995). Puid ja põõsaid iseloomustab suur kohasus, kiire kasv ja vähe spetsialiseerunud tolmlamine (Kangur *et al.* 2005).

Rejmanek (1995) on leidnud, et mändide invasiivsus on ennustatav väheste omadustega: väikesed seemned, lühike juveniilperiood ja sagedane seemnete tootmine suurendavad mändide invasioonivõimet. Autori sõnul kehtib see ka teiste puuliikide kohta. Väikestel seemnetel on mitmeid eeliseid, nagu suurem seemnete arv, parem levimine, kõrgem idanemisvõime jne.

Üldiselt on invasiivsetel liikidel suurem kasvukiirus (Richardson 2004). Paljud invasiivsed liigid saavad suhteliselt varakult suguküpseks ja toodavad palju seemneid, mis võivad pikka aega säilida seemnepangas (Cronk & Fuller 1995). Näiteks Eesti ohtlikuima invasiivse taime, sosnovski karuputke *Heracleum sosnovskyi* seemned püsivad mullas idanemisvõimelisena kuni seitse, mõningatel andmetel ka kuni kümme aastat (Kangur *et al.* 2005).

Invasiivsetel taimedel on kohastumused nii lähi- kui kaugleviks ja levitajateks on sageli linnud (Cronk & Fuller 1995) või selgroogsed (Richard & Dean 1998). Rejmanek (1995)

on leidnud, et paljude invasiivsete puuliikide seemned levivad selgroogsetega, seda nii häiritud kui häirimata kasvukohtades.

Paljud olulised invasiivsed taimeliigid suudavad paljuneda ka vegetatiivselt, kuigi suurem enamus siiski paljuneb suguliselt. Enamik invante on võimelised isetolmlemiseks. Võõrliigid saavad tavaliselt uude regiooni vähesel arvul ja võivad kohata palju takistusi sugulisele paljunemisele uues keskkonnas, nt. õietolmu vähesus või sobivate tolmeldajate puudumine (Richardson 2004).

Parimad invandid on ruderaalse elustrateegiaga (Rejmànek 1995; Prinzing *et al.* 2002), mis ei ole üllatav, kuna enamus bioloogilistest invasioonidest toimub inimese poolt ja/või looduslikult häiritud kasvukohtades (Rejmànek 1995). Need invasiivsed liigid, kes levivad metsakooslustes, omavad sageli nii varases suktsessioonis (suur seemnete produktsioon, kiire kasv) kui ka hilises suktsessioonis edukust tagavaid tunnuseid (hea konkurentsivõime, varjutaluvus) (Cronk & Fuller 1995).

Fülogeneetiline kaugus kohalikest liikidest võib samuti olla oluline. Liigid, kes on pärismaistest liikidest fülogeneetiliselt erinevamad, võivad uues elukohas olla edukad invandid, kas siis sellepärast, et nad on sobimatud kohalikele kiskjatele ja patogeenidele või seetõttu, et nad kasutavad ressursse, mis kohalike taimede poolt on hõivamata või ainult vähesel määral hõivatud (Richard & Dean 1998).

Reeglina on liikidel, kes looduslikus kasvukohas on laia geograafilise ulatusega, suurem tõenäosus võõras regioonis invasiivseks saada (Rejmànek 1995; Prinzing *et al.* 2002). Mõned liigid on võimelised levima laias ulatuses kliimatsioonides või kasvukohtades, näiteks *Lantana camara*, mis levib troopilises, subtroopilises ja sooja temperatuuriga kasvukohtades (Cronk & Fuller 1995).

Samuti on paljud uurijad vaadelnud ja püüdnud teha üldistusi, millistesse taksonoomilistesse rühmitustesse invasiivsed taimed kuuluvad. Weber (1997) leiab, et Euroopa eksootilised taimeliigid on esindatud 113 sugukonnaga, enamus neist pärineb Põhja-Ameerikast ja Aasiast ning arvukamalt esindatud on kõrreliste, korvõieliste ja roosõieliste sugukonnad. Cronk & Fuller (1995) on väitnud, et kõige rohkem invasiivseid taimi on liblikõieliste sugukonnas. Liblikõieliste taimede lammastiku fikseerimise võime

võib aidata neil levida lämmastikuaestesse kasvukohtadesse. Paljud liblikõielised invasiivsed liigid on kiiresti kasvavad puud või põõsad, toodavad hulgaliselt seemneid, millel on võime jääda puhkeseisundisse ja mis levivad efektiivselt lindude/loomade või veega.

Gurvich *et al.* (2005) on väitnud, et taimeinvasioonid häirimata ökosüsteemides võivad sõltuda ainult ühest või vähestest taime omadustest – nn. võtmeomadustest (ing. k. *triggering attribute*). See omadus lubab liikidel kasutada ressursse, mis on kohaliku taimekoosluse poolt ajutiselt või püsivalt kasutamata. Selleks, et vaba ressursi kasutada, peab võõrliigi fenotüüp mingil viisil erineva sissetungitava koosluse liikmete omadest. Need erinevused võivad olla morfoloogilised, funktsionaalsed ja/või evolutsioonilised, see tunnus võib olla väga erineva loomusega, seotud kas paljunemisega, toitainete või vee kasutamisega jne. Kõik sõltub tunnustest, mis on juba selle koosluse liikmetel esindatud. Autorid toovad näiteks kaks invasiivset puittaime *Ligustrum lucidum* ja *Pyracantha angustifolia*, mis on Kesk-Argentiinas levinud looduslikesse taimekooslusesse. Mõlemad liigid pärinevad Kagu-Aasiast ja introducteeriti Kesk-Argentiinasse ilutaimedena 19. saj alguses. Autorid võrdlesid nende võõrliikide ja 15 kohaliku kõige levinuma puuliigi tunnuseid. Taime omadused, mis valiti uuringuks, olid lehe eripind, puidu tihedus, taime kõrgus, seemne mass, viljade fenoloogia ja seemnete levimise viis. Võõrliigid erinesid kohalikest ainult viljade fenoloogia ja seemnete levimise viisi poolest, muud omadused olid sarnased. Lihavate viljade levimine lindudega oli selles koosluses tavaline, kuid ainult soojal aastaajal. Nende võõrliikide seemned aga levisid efektiivselt lindudega ka sügisel ja talvel, mis andis neile võimaluse ära kasutada ressursi (levimine lindudega), mida kohalikud liigid parajasti ei kasutanud. See näitab, et erinevus kasvõi ühes ainsas tunnuses on piisav, et võimaldada võõrliikidel levida ja saada invasiivseks.

3. Invasiooni soodustavad tegurid

Väga oluline on ka küsimus, miks invasiivsed liigid suudavad mõnedesse kooslustesse tungida ja teistesse mitte ning mis teeb mõned ökosüsteemid invasioonidele rohkem vastuvõtlikuks kui teised. Sax & Brown (2000) on kokku võtnud, et invasiooni soodustavad:

1. Looduslike häiringute või inimtegevuse kõrge tase.

Paljud uurijad on märganud, et invasiivsed liigid on eriti edukad häiritud kasvukohtades, eriti neis, mis on inimtegevusega muudetud (Sax & Brown 2000). Enamus bioloogilistest invasioonidest toimub inimese poolt ja/või looduslikult häiritud kasvukohtades (Rejmanek 1995). Võõrliikide hulgas on palju umbrohtusid, kes kasvavad põllumaadel, teepervedel või asulate ümbruses. Kõige edukamad invasiivsed liigid on inimkaaslejad. Nad on järgnenud inimasustusele ja saanud ülemaailmseks, näiteks toakärbes *Musca domestica*, harilik prussakas *Periplaneta americana*, koduvarblane *Passer domesticus*, koduhiir *Mus musculus*. Nende liikide edu põhjendatakse sellega, et nad on pikka aega olnud seotud inimesega ja inimese muudetud ökosüsteemidega ning seetõttu on nad neis keskkondades kohalikest liikidest edukamad (Sax & Brown 2000). Liikidevaheline konkurents on üks olulisemaid protsesse, mis määrab taimeinvasioonide tõenäosuse. Selles on häiringutel oluline roll, kuna häiringud vähendavad konkurentsi ja seeläbi suurendavad invasiooni tõenäosust (Vilà & Weiner 2004).

2. Geograafiline ja ajalooline eraldatus.

Saared on invasioonidele üldiselt vastuvõtlikumad kui mandri ökosüsteemid (Sax & Brown 2000; Williamson 1999; Cronk & Fuller 1995). Mõnel saarel moodustavad võõrliigid poole (või isegi enam) kohalikust floorast (Vitousek *et al.* 1997). Cronk & Fuller (1995) pakuvad järgmisi seletusi ookeanisaarte suuremale vastuvõtlikkusele invasioonidele:

* Liikide vähesus. See on seotud saarte kaugusega mandri elustikust, mis teeb nad suhteliselt liigivaesemaks. Liikide vähesus välistab tugeva konkurentsi liikide vahel, kuna on väiksem võimalus, et kaks liiki nõuavad identseid või väga sarnaseid tingimusi.

* Evolutsioon isolatsioonis. Kaugete saarte flora ja fauna on arenenud isolatsioonis, sageli ilma adaptatsioonideta tugevale konkurentsile, imetajatest herbivooridele või regulaarsetele põlengutele. Imetajate puudumine (v.a. nahkhiired) on ookeanisaartele iseloomulik ja

tüüpiliselt puuduvad taimedel kohastumised karjatamisele, nagu ogad, okkad, kibedad lehekemikaalid jne.

* Varajane asustamine. Saared olid eurooplaste esimesed kolooniad ja sageli olles mandritevaheliste kaubateede ristumiskohtadeks, on talunud peamist koloniaaltegevusest. Saared olid sageli maadeuurijate esimesed maabumiskohad ja on olnud kauem häiritud kui paljud mandriregioonid. Samuti on saartel pikk inimese poolt tahtlikult sisse toodud põllukultuuride ja ilutaimede ajalugu.

* Väike geograafiline suurus põhjustab seda, et introductseeritud taimed saavad levida küllalt kiiresti üle kogu saare, jättes invasioonist raskema mulje, kui invasioon mandril. Distsid erinevate koosluste vahel on sageli väikesed, järelt võib introductseeritud takson kergemini levida parimasse kasvukohta. Näiteks Atlandi ookeani saarel, St. Helenal on poolkõrbe ja pilvemetsa vahel 3-4 km, kuid mandritel eraldavad selliseid erinevaid kooslusi tavaliselt suuremad vahemaad.

* Tulnukliigid tulevad saarele vabana looduslikest kahjuritest ja haigustest ning nii omavad nad eelist kohaliku taimestiku ees. Eriti märgatav on see saartel, kus on liigivaene fauna ja seetõttu vähe putukaid jt herbivoore, kes tulnukliike ohustaks. Kui herbivoorid saarele introductseeritakse, on tulnukliigid neile tõenäoliselt resistentsamad kui pärismaised liigid.

3. Kohalike liikide madal mitmekesisus.

Palju on uuritud seost koosluste liigirikkuse ja nende invasioonidele vastuvõtlikkuse vahel. Kõige levinum arvamus on, et mitmekesisemad kooslused on suurema vastupanuvõimega, kuna need kooslused kasutavad ressursse paremini, jättes vähem ressursse potentsiaalsete invariantide jaoks. Samas on mitmed autorid leidnud, et kõige mitmekesisemad looduslikud kooslused sisaldavad sageli suurimat arvu võõrliike, mis näitab, et liigirikkad kooslused on siiski ka invasioonidele vastuvõtlikud (Levine *et al.* 2004). Mitmekesisemad kooslused avaldavad suuremat biotilist resistentsust invasiivsetele taksonitele ja vähendavad vastuvõtlikkust invasioonidele. Biotiline resistentsus kirjeldab kohalike liikide võimet vähendada invasioonide edukust. Kooslused võivad sissetungijatele vastu hakata läbi biotiliste interaktsioonide nagu kisklus, konkurents, herbivooria ja haigused (Sax & Brown 2000; Levine *et al.* 2004). Levine *et al.* (2004) leidsid, et konkurents ja herbivooria kohalike liikide poolt ning konkurentide mitmekesisus vähendavad märgatavalt tulnuktaimede naturaliseerumist ja arvukust. Samas ei usu nad, et biotiline resistentsus võimaldaks kooslustel invasioone takistada, pigem piiravad kohalike liikide interaktsioonid võõrliikidega viimaste arvukust ja levikut, kui nad on juba edukalt koosluses

naturaliseerunud. Biootilist resistentsust on täheldatud troopilistes metsades, kus kohalike herbivoorsete putukate rünnak on korduvalt takistanud majanduslikult oluliste puuperekondade introductseerimist (Müller-Schärer *et al.* 2004).

4. Koos evolutsioneerunud vaenlaste (konkurendid, kiskjad, herbivoorid, parasiidid ja haigused) puudumine.

Tavaliselt vabanevad võõrliigid oma looduslikest vaenlastest kui jõuavad uude regiooni. Samuti on neil uues kasvukohas eelis võrreldes kohalikega, keda pärsvivad arvukad koevolutsioneerunud konkurendid, herbivoorid, parasiidid ja haigused (Sax & Brown 2000). Tulnuktaimi rünnatakse uues kasvukohas üldiselt vähem herbivooride ja patogeenide poolt kui nende liikide looduslikus levialas, kuna uues regioonis puuduvad tavaliselt spetsialiseerunud herbivoorid (Müller-Schärer *et al.* 2004). Mitchell & Power (2003) leidsid, et uues levialas nakatab taimeliike keskmiselt 84% vähem seenpatogeene ja 24% vähem viiruseid kui nende taimede looduslikus levialas.

On väidetud, et invasiivsed taimed võivad uues kasvukohas läbi teha kiire evolutsioonilise muutuse (Blair & Wolfe 2004; Müller-Schärer *et al.* 2004). Blair & Wolfe (2004) uurisid umbrohuliiki *Silene latifolia*, mis oli paarsada aastat tagasi Euroopast Põhja-Ameerikasse introductseeritud ja arvasid, et evolutsioonilised muutused võivad seletada selle taime invasiooni edukust. Nad võrdlesid omavahel Euroopa ja Põhja-Ameerika populatsioonidest kogutud seemnetest kasvatatud isendite tunnuseid. Autorid leidsid märgatavaid geneetilisi erinevusi kasvu, paljunemise ja kaitsega seotud omadustes, samas morfoloogilised tunnused ja konkurentsivõime olid sarnased. Põhja-Ameerika taimed idanesid varem, kasvasid kiiremini ja produtseerisid rohkem õisi, olid suurema ellujäämusega (elasid külma hooaja paremini üle) ning investeerisid vähem kaitsetunnustesse (nt. moodustasid vähem trihhoome) kui nende Euroopa liigikaaslased. Autorid arvasid, et kuna *Silene latifolia* oli uues kasvukohas vabanenud spetsialiseerunud vaenlastest, eelistas looduslik valik isendeid, kes olid umbrohtsemad, s.t. olid kiirema kasvu ja paljunemisega ning investeerisid vähem energiat kaitseesse vaenlaste vastu.

Invasiivsed võõrliigid on ülemaailmne probleem ja ükski ökosüsteem Maal pole vaba invasioonihust (Gewin 2005). Siiski on erinevad elupaigad vastupanuvõimelt erinevad.

Troopilise ja subtroopilise kliimaga regioonides, nt. Austraalia, Uus-Meremaa, Lõuna-Aafrika ja Vaikse ookeani saared, on märgatavalt suurem arv invasiivseid liike kui teistel aladel. Vähe invasioone toimub aladel, kus on ekstreemsed kliimatilised või keskkonnatingimused - nagu liiga kuiv (kõrb) või külm (polaaralad). Mõõdukate tingimustega kasvukohad on invasioonidele vastuvõtlikumad (Cronk & Fuller 1995).

Antarktika on vaba invasiivsetest taimedest, kuid kuna Antarktikas on ainult kaks pärismaist soontaimeliiki, ei ole invariantide puudumine seal ka eriti üllatav. Peamisteks bioloogilise invasiooni ohuks Antarktikas on seened, algloomad ja bakterid (Cronk & Fuller 1995).

Mandritel asuvad häirimata looduslikud troopilised vihmametsad on invasioonidele küllaltki resistentsed. Samas on sekundaarsed vihmametsad ja saarte vihmametsad invasioonidele vastuvõtlikud. Seda näitab suur võõrliikide arv Havail, Mauriitsiusel ja Austraalias (Cronk & Fuller 1995).

Kuigi invasiivseid liike on ka Euroopas, on invariantide mõjud rohkem silmatorkavad mujal maailmas. Suurimad alad, kus invasiivsed liigid domineerivad, on Põhja- ja Lõuna-Ameerikas ja Austraalias, samuti veel Aafrikas, Indias ja mitmetel saartel (Williamson 1999). Tahtlikult sisse toodud liikide arv (ilutaimed, põllukultuurid) on Euroopas kõrgem kui teistel mandritel. Euroopa siseselt on kõrgelt häiritud ja muudetud Vahemere piirkond rohkem haavatav taimeinvasioonidele, samas parasvöötme metsad on invasioonidele resistentsamad (Weber 1997).

Jaheda temperatuuriga aladel on invasiivsete liikide arv madalam võrreldes soojema temperatuuriga aladega. Cronk & Fuller (1995) pakuvad selle fenomeni seletamiseks kolm võimalikku põhjust:

- 1) mõned jaheda temperatuuri regioonid, nagu Põhja- ja Kesk-Euroopa, on kaua olnud inimeste poolt mõjutatud. Palju looduslikust taimestikust on hävitatud ja asendatud invasiooniresistentse sekundaarset tüüpi taimestikuga. Vana-Maailma rohttaimed olid kohanenud karjatamisele ja trampimisele kontrastina Uue-Maailma ja Austraalia rohttaimedele (Weber 1997);
- 2) paljud jaheda temperatuuriga regioonidest olid jääaegade ajal jääga kaetud ja korduv häiring jäätumise poolt on teinud taimestiku invasiooniresistentsemaks;

3) kliimaatilised äärmused (nt. pakane, sesoonsus ja sellest tingitud lühem kasvuperiood) võivad takistada invasiivsete võõrliikide levikut.

4. Invasioonide mõju looduslikele kooslustele

Võõrliikide introductseerimine ja levik on saanud globaalseks probleemiks, kuna invasiivsed organismid muudavad järjest enam kooslusi ja ökosüsteeme üle maailma (Gurevitch & Padilla 2004). Invasiivsed liigid võivad ohustada looduslike liikide areaali ja arvukust, senist koosluste struktuuri ja tasakaalu ning ainete- ja energiaringete liikumisi toiduahelas. Nad sisenevad kohalikku toiduahelasse ja konkureerivad kohalike liikidega nii elupaiga kui ka toiduressursside pärast. Invasiivsed liigid võivad olla kohalikele liikidele mürgised, võõrliikide seas leidub patogeene ja parasiite, kelle vastu pole kohalikel liikidel välja kujunenud kaitsemehhanisme. Paratamatult keskkonda muutes soodustab iga uue liigi sissetulek uute võõrliikide invasiooni (Kangur *et al.* 2005).

Invasiivsed taimed võivad muuta looduslikke või poollooduslikke kasvukohti, näiteks tõrjudes välja kohalikke liike ja sellega vähendada looduslikku mitmekesisust, muutes koosluste eluvormilist koosseisu, muutes kasvukoha vee- või põlengurežiimi, muutes mulla ja huumuse toitainete staatust, eemaldades toiduallika või sisse tuues toiduallika sinna, kus seda varem ei esinenud või muutes sadestumisprotsesse. Sellistel muutustel võivad olla väga tugevad mõjud nii selle regiooni floora kui ka fauna koostisele ning maastikule tervikuna (Cronk & Fuller 1995).

On laialt teada, et häiringud soodustavad invasioone, kuid ka vastupidi, invasiivsed liigid võivad põhjustada muutusi häiringute režiimis. Inimtegevus on muutnud ökosüsteemi häiringute sagedust ja tugevust sageli koos suurte mõjudega maastike struktuurile. Üks viis, kuidas inimesed on muutnud häiringute režiime, on läbi invasiivsete võõrliikide sisse toomise, kes on võimelised kas kutsuma esile, võimendada või alla suruma häiringuid, näiteks muutes põlengute sagedust uues kasvukohas (Mack & D'Antonio 1998).

Näiteid ohtudest, mida invasiivsed taimed võivad avaldada looduslikele ökosüsteemidele:

* Võõrliik tõrjub kohalikud liigid välja. Nt. Mauriitsiusel ja Havail on invasiivne puuliik *Psidium cattleianum* levinud sellises ulatuses, et domineerib suurel osal niisketes igihaljastes metsades ja palju kohalikust taimestikust on asendunud võõra, kiiresti paljuneva taimestikuga (Cronk & Fuller 1995).

* Invasioon, mis viib liikide väljasuremisteni. Tihtipeale on täheldatud, et invasiivsed liigid aitavad kaasa kohalike liikide väljasuremisele. Kohalike liikide kadumised või väljasuremised toimuvad sageli samaaegselt ja samas kohas, kus toimub võõrliikide invasioon, viies paljud uurijad arvamusele, et invasioonid ja väljasuremised on omavahel tihedalt seotud. Näiteks tõsine kasvukoha muutus (nt. metsade hävitamine), kohalike taimede arvukuse langus või väljasuremine ja tulnuktaimede arvukuse järsk kasv ilmnevad sageli koos. Sellisel juhul on raske öelda, kas võõrtaimed põhjustavad kohalike arvukuse langust või on kohalike liikide arvukuse langus ja võõrliikide arvukuse järsk kasv mõlemad kasvukoha muutumise tulemus (Gurevitch & Padilla 2004). Siiski võib mõned väljasuremised ookeanisaartel pidada peaaegu täielikult invasioonide süüks. Näiteks Mauriitsiusel välja surnud endemne perekond *Astiria*, mis oli esindatud ühe liigiga *Astiria rosea*. Viimati teadaolev selle liigi leiukoht on nüüd võõrliikide tihnik ja suure tõenäosusega on invasiivsed taimed selle väljasuremise põhjuseks. Paljud liigid levivad aladele, kus on endeemsed, haruldased või ohustatud liigid, ja võivad kaasa aidata nende väljasuremisele (Cronk & Fuller 1995).

* Invasiivsed taimed võivad avaldada otsest ohtu kohalikule faunale, näiteks ohustades nende pesitsuskohti. Nt. Invasiivne puuliik *Casuarina equisetifolia* on levinud USA rannikualadel Floridas ja mujal sellises ulatuses, et segavad pesitsevaid merikilpkonni *Caretta caretta* ja ameerika krokodille *Crocodylus acutus* (Cronk & Fuller 1995).

* Mullakeemia muutmine. Invasiivne õhulämmastikku fikseeriv puuliik *Myrica faya* rikastab Havai noorte vulkaaniliste muldade toitainete sisaldust. Sellel võivad olla tõsised tagajärjed looduslikult lämmastikuvaesele ökosüsteemile, kuna võib soodustada teiste võõrliikide invasiooni, kes varem poleks toitainete madala taseme tõttu selleks võimelised olnud (Vitousek *et al.* 1987).

* Põlengurežiimi muutmine. Invasiivsed taimed võivad muuta nii põlengute toimumise sagedust kui ka põlengu intensiivsust (Cronk & Fuller 1995). Nt. rohttaim *Bromus tectorum* on lääne USA-s muutnud põlengurežiimi: kui varem toimusid põlengud seal regioonis ainult iga 60-100 aasta tagant, siis nüüd toimuvad iga 3-4 aasta järel (Gewin 2005). Invasiivsed taimed võivad põlenguid nii võimendada kui maha suruda. Nt. puude invasioon vähendab põleva ainese hulka ja tule levikut rohumaadel ja avatud metsamaadel, samas rohttaimede invasioon ökosüsteemidesse, kus varem puudus suur rohtne komponent, võib suurendada tule sagedust ja ulatust (Mack & D'Antonio 1998).

* Geomorfoloogiliste protsesside muutmine. Rohttaime *Spartina angelica* invasioon on muutnud sedimentatsiooniprotsesse mitmes kohas Uus-Meremaal (Cronk & Fuller 1995).

Sissetoodud taimed võivad muuta, kas siis suurendada või vähendada, pinnase stabiilsust ja mõjutada erosiooniprotsesse. Puud võivad suurendada vooluveekogude kallaste varinguid. Ulatusliku juuresüsteemiga rohttaimed võivad siduda ja stabiliseerida häiritud kasvukohti ja liivaluhteid (Mack & D'Antonio 1998).

* Hüdroloogia muutmine. Havail domineerib invasiivne rohttaim *Andropogon virginicus* aladel, kus muidu peaks olema troopiline vihmamets. Nendel aladel on suurenenud vee äravool ja seetõttu kiirenenud mulla erosioon (Cronk & Fuller 1995).

* Invandid, kes mõjutavad häiringute tagajärgi. Invasiivsed taimed võivad muuta koosluse vastuvõtlikkust häiringutele. Nt. on okaste, ogade või keemilise kaitsega invasiivsed taimeliigid vähendanud kariloomade mõju süsteemile ja viinud karjamaade hülgamiseni (Mack & D'Antonio 1998).

Järeldused

Olles uurinud erinevaid kirjandusallikaid, võib järeldada, et võõrliikide invasioonid on globaalne probleem ning invasiivsed taimed avaldavad otsest kahjulikku mõju ökosüsteemide funktsioneerimisele ning looduslikele ja/või poollooduslikele kooslustele. Seetõttu on oluline osata ära tunda potentsiaalseid invante. Taimeliikide invasiivsuse ennustamine on keeruline, kuna võõrliigid on sageli kohalike liikidega väga sarnased ning ei ole olemas ühte unikaalset tunnust, mis muudaks taime invasiivseks. Siiski võib üldistada, et edukamad vallutajad on hea konkurentsivõimega, eluvormilt püsikud, kiire kasvu ja paljunemisega ning toodavad rohkelt seemneid, mis võivad aastaid püsida mullas idanemisvõimelisena. Samuti on elupaigad vastupanuvõimelt erinavad. Inimese poolt ja/või looduslikult häiritud kasvukohad on reeglina invasioonidele vastuvõtlikumad.

Kokkuvõte

Invasiivsed ehk sisse tungivad liigid (ka invandid) on sellised võõrliigid, mis inimese tahtlikul või tahtmatul kaasabil kinnistuvad uue levikuala looduslikes ja/või poollooduslikes elupaikades ning muudavad oluliselt ökosüsteemide struktuuri ja protsesse.

Selle töö eesmärgiks oli kirjeldada taimeinvasioone ja neid soodustavaid tegureid, vaadelda, millised omadused muudavad ühed taimeliigid invasiivsemaks kui teised ning analüüsida, millist mõju avaldab invasiivsete taimeliikide sissetung looduslikele kooslustele.

Mitte kõik introducteeritud võõrliigid ei saa invasiivseks ega põhjusta kahju ökosüsteemidele. Üks invasiooniökoloogia põhiülesandeid on selgitada, miks ühed liigid on edukamad vallutajad kui teised. Teine sama oluline küsimus on, mis muudab ühed ökosüsteemid invasioonidele resistentsemaks kui teised. Siiani ei ole leitud universaalseid omadusi, mis muudaks taimeliigi invasiivseks või elupaiga invasioonidele vastuvõtlikuks. On väidetud, et ainuke kindel ennustaja on selle liigi edukus teistes maades ning edukamalt tungivad võõrliigid häiritud ökosüsteemidesse.

Summary

Invasive species are these alien species that spread, with accidental or intentional assistance of people, to natural and/or semi natural habitats and change significantly the structure or processes of the ecosystem.

The purpose of this work was to describe the process of plant invasion and determine the factors contribute most to the invasion process. Find out what attributes make some species more invasive than others and to analyse the impacts of invasive plants on natural ecosystems.

Not all introduced species become invasive or cause harm to ecosystems. One of the major goal in invasion ecology is to find out why some species are better invaders than others. The other important question is what makes some ecosystems more susceptible to invasions than others. Many traits have been attributed to invasive species and invaded ecosystems but none of them are universal. So far the best predictor of invasiveness seems to be whether or not the species has been invasive in somewhere else and the most vulnerable ecosystems to the plant invasions considered to be the disturbed ecosystems.

Tänuavaldus

Soovin tänada oma juhendajat Mari Moorat abi eest selle töö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Blair, A.C. & Wolfe, L.M. (2004) The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology*, **85**, 3035-3042.
- Cronk, Q.C.B. & Fuller, J.L. (1995) *Plant invaders. The threat to natural ecosystems*. Chapman & Hall, London.
- Gewin, V. (2005) Eco-Defence against Invasions. *PloS Biology*, **3**, 2066-2071.
- Gurevitch, J. & Padilla, D.K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *TRENDS in Ecology and Evolution*, **19**, 470-474.
- Gurvich, D.E., Tecco, P.A. & Dias, S. (2005) Plant invasions in undisturbed ecosystems: The triggering attribute approach. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 723-728.
- Kangur, M., Kotta, J., Kukk, T., Kull, T., Lilleleht, V., Luig, J., Ojaveer, H., Paaver, T. & Vetemaa, M. (2005) *Invasiivsed võõrliigid Eestis*. Keskkonnaministeerium, Tallinn.
- Levine, M.J., Adler, P.B. & Yelenik, S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, **7**, 975-989.
- Mack, M.C. & D'Antonio, M. (1998) Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *TREE*, **13**, 195-198.
- Mitchell, C.E. & Power, A.G. (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, **421**, 625-627.
- Müller-Schärer, H., Schaffner, U. & Steigner, T. (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *TRENDS in Ecology and Evolution*, **19**, 417-422.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S. & Brandl, R. (2002) Which species become aliens? *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 385-405.

- Puth, L.M. & Post, D.M. (2005) Studying invasion: have we missed the boat? *Ecology Letters*, **8**, 715-721.
- Rejmànek, M. (1995) What makes a species invasive? *Plant invasions: General aspects and special problems* (ed. by P.Pyšek, K. Prach, M. Rejmànek & M. Wade), pp. 3-13. SPB, Amsterdam.
- Richard, W. & Dean, J. (1998) Space invaders: modelling the distribution, impacts and control of alien organisms. *TREE*, **13**, 256-258.
- Richardson, D.M. (2004) Plant invasion ecology – dispatches from the front line. *Diversity and Distributions*, **10**, 315-319.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmànek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, **6**, 93-107.
- Sax, D.F. & Brown, J.H. (2000) The paradox of invasion. *Global Ecology & Biogeography*, **9**, 363-371.
- Vilà, M. & Weiner, J. (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, **105**, 229-238.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmànek, M. & Westbrooks, R. (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 1-16.
- Vitousek, P.M., Walker, L.R., Whittaker, L.D., Mueller-Dombois, D. & Matson, P.A. (1987) Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, **238**, 433-441.
- Weber, E.F. (1997) The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 565-572.

Williamson, M. (1999) Invasions. *Ecography*, **22**, 5-12.

Williamson, M. & Fitter, A. (1996) The varying success of invaders. *Ecology*, **77**, 1661-1666.