

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



**Julie Sládečková**

Vliv patogenů na invazní rostliny

The effect of pathogens on invasive plants

Bakalářská práce

Školitel:

Mgr. Tomáš Koubek, Ph.D.

Praha, 2023

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3.5.2023

Julie Sládečková

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala své rodině za podporu během psaní práce a hlavně svému školiteli Mgr. Tomáši Koubkovi, Ph.D. za jeho ochotu, trpělivost a za jeho cenné rady a pozitivní motivaci.

**Abstrakt:** Invazní rostliny mohou ničit celé ekosystémy, snižovat biodiverzitu a tím ohrožovat životní prostředí. Invazní druhy přibývají stále rychleji, a proto se zvyšuje i negativní dopad invazí na životní prostředí. Za jejich vznikem mohou stát různé důvody, jedním z nich je například únik od přirozených nepřátel. Díky tomu může být rostlina více konkurenceschopná a může mít větší reprodukční potenciál a lépe se šířit. Pokud však přirozené nepřátele dodáme do nového areálu může dojít k regulaci populací invazních rostlin. Toho využívá biokontrola, což je metoda používaná ke zmírnění rozsáhlosti invazí a jejich následků. Tato metoda téměř nemá negativní dopady na životní prostředí, na rozdíl od chemických a mechanických metod odstraňování rostlin. Biokontrola působí dlouhodobě a díky tomu je také levnější. Avšak při jejím použití existuje určité riziko, že dojde k zasažení necílových druhů rostlin, nebo že nebude dostatečně efektivní. Jako biokontrolní agens se používají i patogeny, protože jsou více specializované než herbivoři, a představují tak menší riziko pro necílové rostliny. Cílem této práce je porovnat biologickou kontrolu s jinými metodami používanými k odstraňování invazních rostlin a shrnout nejvýznamnější pozitiva a negativa použití houbových patogenů v biokontrolě rostlin.

**Klíčová slova:** invaze, invazní rostliny, hypotéza úniku před nepřáteli, biokontrola, houbové patogeny

**Abstract:** Invasive plants can destroy entire ecosystems, reduce biodiversity and thus threaten the environment. Number of invasive species is increasing and so their negative impact on the environment. Various reasons can be behind the emergence of invasions, one of them is, for example, escaping from natural enemies. This can make the plant more competitive, have greater reproductive potential and spread better. However, if natural enemies are added to the new area, the number of invasive plants can be regulated. This is the principle of biocontrol, which is a method used to reducing the magnitude of invasions and their consequences. This method has almost no negative impacts on the environment, unlike chemical and mechanical methods of plant removal. Biocontrol has a long-term effect and therefore is also cheaper. However, when biocontrol is used, there is a certain risk that non-target plant species will be affected or that it will not be effective enough. Pathogens are also used as biocontrol agents because they are more specialized than herbivores, so the risk for non-target plants is lower. The aim of this thesis is to compare biological control with other methods used to removing invasive plants and to summarize the most significant positives and negatives of using fungal pathogens in plant biocontrol.

**Keywords:** invasion, invasive plants, enemy release hypothesis, biocontrol, fungal pathogens

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Invaze.....	2
2.1. Dopady nepůvodních druhů.....	2
2.2. Faktory a hypotézy vysvětlující vznik invazí .....	3
2.3. Průběh invaze.....	7
3. Způsoby regulace populací rostlin.....	8
3.1. Mechanické odstraňování .....	8
3.2. Chemické odstraňování .....	9
4. Patogeny a jejich interakce s rostlinami .....	10
4.1. Rozdělení patogenů.....	10
4.2. Obrana rostliny.....	12
5. Biokontrola.....	12
5.1. Typy biokontroly.....	13
5.2. Biokontrolní agens .....	14
5.3. Pozitiva a negativa klasické biokontroly patogeny.....	20
5.4. Biokontrola v Evropě .....	24
5. Závěr .....	25
6. Zdroje.....	28

# 1. Úvod

V současné době dochází v mnohem větší míře k zavlékání různých organismů na nová území, z toho důvodu dochází častěji i k uchycení rostlin na nových stanovištích a k následným invazím. A protože se počet invazních druhů neustále zvyšuje, zvětšují se i dopady invazí na životní prostředí. Invazní rostliny mohou měnit celé ekosystémy a mohou ohrožovat i ekonomiku a lidské zdraví (Wang et al., 2009). Je proto důležité regulovat rozsáhlost invazí a zabránit vzniku dalších. Studování invazí a jejich vzniku může pomoci při hledání vhodných metod k jejich zmírnění a při vytváření preventivních opatření. Příčiny invazí však mohou být různé, protože vznik invaze může být ovlivněn mnoha faktory. V invazní ekologii, která se biologickými invazemi zabývá, proto vzniklo několik hypotéz, které by mohly tyto příčiny vysvětlit. Jednou z nich může být únik od přirozených nepřátel, kteří usměrňují početnost rostlinného druhu v jeho původním areálu, ale v novém areálu se nevyskytují (Keane & Crawley, 2002).

Na tomto principu stojí jedna z metod používaných ke snížení početnosti invazního druhu a zmírnění jeho negativních dopadů – klasická biologická kontrola. Při ní se do oblasti, kde je rostlinný druh invazní, introdukují někteří z jeho přirozených nepřátel (herbivoři nebo patogeny) z původního areálu výskytu, kteří pak tyto rostliny regulují. Tito nepřátelé mohou být z různých taxonomických skupin (Winston et al., 2017). Jako první se začal používat hmyz a dodnes se používá nejvíce (Schwarzländer et al., 2018). Patogeny se začaly využívat až později, ale dnes je poměrně časté použití houbových patogen (Barton, 2004). Klasická biokontrola se praktikuje ve vyspělých částech světa už poměrně dlouho, avšak v Evropě se začala využívat poměrně nedávno a používá se zde jen zřídka (Lesieur et al., 2023). Biokontrola může být velmi účinná a má mnoho výhod oproti konvenčním metodám využívajícím mechanické či chemické odstraňování rostlin, avšak má také určitá omezení a není úplně bez rizik (Barreto et al., 2012).

Hlavním cílem této práce je porovnat biokontrolu s nejčastěji používanými metodami odstraňování invazních rostlin a shrnout nejvýznamnější pozitiva a negativa, které má použití houbových patogenů v biologické kontrole rostlin. V této práci nejprve rozeberu invaze, jejich nebezpečnost a možné příčiny vzniku. Poté se zaměřím na nečastější způsoby, jakými se proti invazním rostlinám bojuje a ve zbylé části práce se budu věnovat použití živých organismů proti invazním druhům rostlin.

## **2. Invaze**

Biologické invaze, tedy rozšiřování druhů nad jejich normální populační hustoty mimo jejich původní areály výskytu (Richardson et al., 2000), přispívají ke globální změně životního prostředí (Vitousek et al., 1997). Invazní rostliny ničí celé ekosystémy, ohrožují světovou biologickou diverzitu, ekonomiku, a dokonce lidské zdraví (Wang et al., 2009). Největší příčinou jejich vzniku je člověk, jeho činností dochází k zavlékání cizích druhů na nová místa (Seebens et al., 2015; Thompson et al., 1995). K zavlékání druhů ale nedochází jen neúmyslně, často jsou přivezeny záměrně a následně se stanou invazními. K zavlékání nepůvodních druhů začalo docházet dávno v historii například při přesunu lidí, při osidlování nových území, nebo za účelem zvýšení výnosů (Seastedt & Pyšek, 2011). Avšak frekvence zavlékání druhů napříč státy a kontinenty se zvyšovala a dále zvyšuje s rostoucí frekvencí styků mezi zeměmi (Wang et al., 2009). Kvůli zdokonalování transportu a logistiky, se nyní mnohem snadněji přesouvají organismy. Proto se s rozvojem světového trhu a globalizace rozmáhají i invaze různých druhů organismů (Hulme, 2009). Důkazem toho je, že hrubý domácí produkt země koreluje s počtem tamních zavlečených druhů. Jinými slovy čím větší je import zboží, tím více se doveze i propagulí organismů (Hulme, 2009). Počet invazních organismů a závažnost jejich dopadů se proto neustále zvyšuje (Lockwood et al., 2005) a zvyšuje se stále rychleji (Seebens et al., 2015).

### **2.1. Dopady nepůvodních druhů**

Nepůvodní invazní druhy rostlin snižují druhovou bohatost a mění složení společenstev, koloběh živin, energie a vody a tím i chod celého ekosystému (Fried et al., 2014; Radosевич et al., 2003). K roku 2004 bylo v USA 50 000 nepůvodních invazních druhů a jejich počet se stále zvyšoval. Zároveň 42 % ohrožených druhů USA se stalo ohroženými právě kvůli nepůvodním invazním druhům, nebo kvůli změnám ekosystémů, které způsobily. Už v této době byla roční výše škod na životním prostředí 120 miliard dolarů (Pimentel et al., 2005). Na druhou stranu některé nepůvodní druhy se využívají jako užitkové a jsou pro zemědělství a lidstvo zásadní a vysazení nového druhu může mít ekonomické benefity a může obohatit životy lidí (Wang et al., 2009).

Od roku 1986 se kvůli zvyšování ekonomických a ekologických dopadů začalo biologickým invazím věnovat více pozornosti a začalo se provádět více výzkumů na toto téma (Kolar & Lodge, 2001). Hlavním cílem ve výzkumu invazí je zjistit, co způsobuje, že se původně neškodný organismus introdukcí na nové stanoviště stane nebezpečným pro tamní ekosystém,



proč je najednou kompetičně více schopný (Keane & Crawley, 2002). V invazní ekologii proto bylo vytvořeno několik hypotéz, které se snaží vysvětlit jejich vznik.

## **2.2. Faktory a hypotézy vysvětlující vznik invazí**

Příčina invazí je nyní stále diskutována, protože je mnoho faktorů, které mohou vznik invaze ovlivňovat. Proto existuje několik hypotéz vysvětlujících jejich vznik, z nichž zde ty nejdůležitější budu rozebírat.

### ***Vlastnosti invazních druhů***

V roce 1965 Baker jako první navrhl, že invazní rostliny mají určité vlastnosti, které je předurčují k tomu stát se invazními (Wang et al., 2009) a díky kterým jsou oproti původním rostlinám ve výhodě. Identifikace těchto funkčních znaků u konkrétního druhu může pomoci nalézt vhodná preventivní opatření proti jeho invazi. Nebo může pomoci při hledání organismu, který by byl efektivní k regulaci daného druhu, neboli k biokontrolě (Fridley et al., 2022). Baker porovnával vlastnosti invazních a neinvazních rostlin a vytvořil „ideal weed characteristics“, čili soubor vlastností, které by měla mít invazní rostlina (ale nemusí mít všechny dohromady). Těmito vlastnostmi je dlouhá životnost semen, nenáročnost na podmínky prostředí při klíčení; semenáčky rostou velmi rychle, rostliny dosahují rychle reprodukčního věku a začínají kvést co nejdříve; jsou opylovány větrem nebo nespecializovanými opylovači, produkují semena po dlouhou dobu a ve velkém množství a dokáží je produkovat v různých typech prostředí; mají adaptace k šíření na krátké a dlouhé vzdálenosti a pokud jsou vytrvalé, rozmnožují se velmi dobře vegetativně (Baker, 1965, cit. podle Chaney & Baucom, 2012).

Invazní druhy mohou využít i toho, že začínají růst dříve než původní rostliny a opadávají později, mají pak listy s delší životností a delší trvání přírůstku uhlíku. Díky tomu mohou růst na místech, kde je velmi málo světla. S rychlým metabolismem a správným načasováním růstu tak mohly invazní druhy osídlit například spodní patro opadavých lesů Severní Ameriky (Fridley et al., 2022). Roli může hrát i růstová forma rostliny. Vytrvalé oddenkaté rostliny zabírají mnoho místa svou nadzemní biomasou a jsou velkou konkurencí i podzemí, kde jejich zabírají prostor oddenky. Jednoleté rostliny většinou nedokážou pokrýt tak velkou plochu a vytvořit jednolitý porost, tudíž nebývají takovými konkurenty v získávání zdrojů, což však nemusí platit na místech s vysokou mírou disturbance (Fried et al., 2014).

Pravděpodobně nelze najít nějaké univerzální funkční znaky, které by rostlinu předurčovaly k invazivnosti, a to nejspíše kvůli tomu, že k invazi do různých stanovišť se mohou hodit

různé vlastnosti. A proto je úspěšnost invaze dána spíše interakcí funkčních znaků rostliny s novým prostředím (Alpert et al., 2000; Keane & Crawley, 2002). Někdy může záležet například na rychlosti reprodukce (Blackburn et al., 2011) a množství potomstva (Richardson & Pyšek, 2006), jinde třeba zase na rychlosti růstu (Grotkopp et al., 2002), klonalitě (Thompson et al., 1995) nebo výšce rostliny (Fried et al., 2014). Proto je potřeba přemýšlet i nad rolí prostředí ve vzniku invazí.

### ***Role prostředí***

To, jak velké budou dopady invazí, je určeno nejen vlastnostmi invazních druhů, ale také vlastnostmi stanoviště, protože některá mohou být více náchylná než jiná (Catford et al., 2012; Fried et al., 2014). K invazím jsou náchylnější například ostrovy, protože jsou izolované, (Thompson et al., 1995), dále také břehy řek (Alpert et al., 2000) a jiné biotopy s menší hustotou porostu (Fried et al., 2014). Invazibilita prostředí může být také ovlivněna tím, jak ho lidé využívají. Například kvůli zemědělství, výstavbě a rekreaci odstraňují vegetaci a tím uvolňují obsazené niky, což dává šanci zavlečeným rostlinám osídlit tato území (Thompson et al., 1995).

Faktory, které mohou také ovlivňovat invazibilitu daného stanoviště, jsou míra stresu, (například nedostatek zdrojů, přítomnost toxických látek nebo vysoká teplota) (Alpert et al., 2000) a množství živin (na chudých půdách, kde dojde ke zvýšení množství živin, je velmi pravděpodobné uchycení invazních druhů rostlin, naopak původním rostlinám se zde moc nedaří) (Lake & Leishman, 2004). Dalšími faktory jsou množství vody a míra disturbance (místa bez jakékoliv disturbance nebývají cizími druhy tolik zasažena) (Alpert et al., 2000; Lake & Leishman, 2004). Roli hraje i podnebí, záleží, zda je na novém stanovišti pro rostlinu vhodné (Blackburn et al., 2011; Thompson et al., 1995).

To, zda bude rostlina schopna invadovat nový areál neovlivňují jenom abiotické faktory, záleží i na interakcích s ostatními organismy, například jak velká je konkurence na daném stanovišti (Alpert et al., 2000) nebo jestli se zde vyskytují mutualisté (Moles et al., 2022) či přirození nepřátelé (Keane & Crawley, 2002).

### ***Novel weapon hypothesis (NWH)***

„Hypotéza nové zbraně“ nabízí potencionální vysvětlení toho, proč jsou invazní rostliny v kompetici s původními druhy tak úspěšné. Vychází z existence koevoluce druhů, jejichž původní areály výskytu se překrývají. Rostliny žijící spolu v jedné oblasti jsou na sebe a na

biochemické látky, které vypouštějí do prostředí, přizpůsobeny. Naproti tomu látky invazního druhu jsou pro ně neznámé a nejsou na ně připravené. Proto je tato nová zbraň pro původní rostliny nebezpečná. Může měnit interakce mezi rostlinami a půdními mikrobiálními organismy nebo působit jako silné alelopatické agens. Tímto mají invazní druhy lepší konkurenční schopnosti, a proto může docházet k rychlé evoluci této zbraně. Například se může tvořit větší množství těchto biochemických látek (Callaway & Aschehoug, 2000; Callaway & Ridenour, 2004).

### ***Enemy release hypothesis (ERH)***

Podle „Enemy release hypothesis“, neboli hypotézy úniku od nepřátel, profituje zavlečená rostlina z toho, že se únikem na nové stanoviště zbaví přirozených nepřátel (herbivorů, bakterií, virů, či houbových patogenů), kteří jsou na ni specializovaní. (Keane & Crawley, 2002). Invazní druh je proto ve výhodě oproti původním druhům, které se musí vypořádávat s útoky svých specializovaných patogenů a herbivorů. Populace invazních rostlin pak nejsou tolik regulovány a protože rostliny nemusí vynakládat tolik na obranu, mohou investovat více energie do rozmnožování a růstu, respektive do své kompetiční zdatnosti (Keane & Crawley, 2002; Moles et al., 2022). Navíc pokud se na místě, kam se rostlina nově dostala, nevyskytují jí blízké příbuzné druhy, může být efekt úniku od nepřátel ještě výraznější. Tamní parazité a patogeny jsou totiž o to méně připraveni tento rostlinný druh využívat, a tak je v růstu a rozmnožování regulován ještě méně. Z těchto důvodů mohou introdukované druhy rostlin prospívat lépe než původní druhy s podobnými ekologickými nároky (Agrawal et al., 2005).

Avšak ERH je pouze jedna z možných hypotéz, vztah mezi viabilitou (nebo abundancí) rostliny a oprostění od nepřátel nemusí být tak jednoduchý a proto ERH nemusí platit vždy (Colautti et al., 2004). Nepůvodní rostliny sice mohou například trpět mnohem méně okusem býložravci, avšak nemusí být tak velký rozdíl mezi tím, zda jsou tyto rostliny invazní nebo neinvazní. Z toho bychom mohli usoudit, že úspěšnost rostlinných invazí nemusí být dána jen únikem od svých původních nepřátel (Lake & Leishman, 2004). Důležitost role patogenů a herbivorů v rostlinných invazích je stále diskutována. Záleží, na jaké úrovni a v jakém časovém a prostorovém měřítku je zkoumána (jestli na populaci, jedinci nebo celé komunitě a jestli z hlediska krátkodobé ekologické dynamiky či dlouhodobé evoluční dynamiky). Dalším důvodem je i fakt, že vztahy mezi jedincem, jeho přirozenými nepřáteli a jeho kompetitory jsou často mnohem komplexnější. Proto se špatně určuje, jaký mají nepřátelé na daný druh přímý vliv (Keane & Crawley, 2002). Navíc stejně jako rostlina přijde při přesunu na nové místo o své nepřátele, přijde i o své mutualisty, což může být velká nevýhoda. Na

nových stanovištích mají introdukované druhy v průměru téměř dvakrát méně druhů, s nimiž mají mutualistický vztah, a důsledkem toho může být snížení jejich fitness. Na druhou stranu mohou přeměrovat energii, kterou vkládaly do mutualismu, jinam, například do svých kompetičních schopností (Moles et al., 2022).

Důkazem pro platnost ERH, by mohl sloužit fakt, že při dodáním přirozených nepřátel invazního druhu rostliny do jejího nepůvodního (sekundárního) areálu výskytu dojde k regulaci daného druhu (Fowler et al., 1996). Tohoto využívá i jedna z technik sloužících k potlačení invazí – biologická kontrola (biokontrola).

Tato hypotéza souvisí také s některými dalšími hypotézami například s hypotézou „Evolution of increase competitive ability“.

### ***Evolution of increased competitive ability (EICA)***

Hypotéza EICA – evoluce zvýšené kompetiční schopnosti, je rozšířením ERH. Podle ní zavlečené druhy po nějaké době začnou ztrácet funkční znaky, které sloužily k obraně před herbivory a patogeny, se kterými se musely vypořádávat na svém původním stanovišti. Na novém je již nepotřebují, protože se tam jejich specializovaní nepřátelé nevyskytují. Mohou tak využít získané zdroje tak, aby měly nějakou kompetiční výhodu vůči ostatním druhům z nového stanoviště. Selektce pak upřednostní tyto zvýhodněné genotypy. Z této myšlenky také vyplývá, že specializovaní herbivoři pocházející z původního areálu výskytu druhu, budou mít silnější efekt na tento druh v novém areálu výskytu, právě kvůli ztrátě specifických obranných funkčních znaků rostlin (Blossey & Notzold, 1995; Bossdorf et al., 2005).

Tato hypotéza také souvisí s NWH. Invazní druhy mohou mít zlepšené kompetiční schopnosti kvůli tomu, že dojde k rychlé evoluci nové zbraně, protože její vlastnění je pro ně velmi výhodné. Bude se tedy například tvořit větší množství těchto alelopatických či antimikrobiálních kořenových exudátů (Callaway & Ridenour, 2004). Lepší konkurenceschopnost nemusí být dána jen rychlou evoluční proměnou zbraní nebo trade-off mezi růstem a obranou, rychlá evoluce probíhá i jinde, proto je důležité zkoumat i evoluční změnu jiných funkčních znaků, které by mohly hrát roli ve vzniku rostlinných invazích (Bossdorf et al., 2005). Hypotézy vysvětlující vznik invazí se vzájemně nemusí vylučovat a mohou spolu i souviset. Aby se však rostlina stala invazní musí vždy překonat nějaké bariéry, a faktory, které ji v tom pomohou už mohou být různé a může jich být i více.

### 2.3. Průběh invaze

Biologická invaze je proces, při kterém musí daný organismus překonat sled biotických a abiotických bariér (Richardson et al., 2000; Richardson & Pyšek, 2006). Můžeme ho rozdělit do čtyř fází (Blackburn et al., 2011). Nepůvodní rostliny pak můžeme rozdělit do kategorií podle toho, které bariéry dokázaly překonat a které už ne (Richardson & Pyšek, 2006). Pokud nedokážou překonat všechny bariéry, nemohou se stát invazními (Richardson et al., 2000; Richardson & Pyšek, 2006).

Celý proces začíná zavlečením organismu či jeho diaspor člověkem na nové místo. Takto druh překonává první zásadní bariéru – geografickou (většinou se jedná o vzdálenost větší než 100 kilometrů). Tím dochází k introdukci, což je fáze, kdy je již rostlina nebo její diaspory (částice generativního nebo vegetativního rozmnožování (Pyšek et al., 2008)) úspěšně rozšířena mimo svůj původní areál výskytu a zakládá zde novou populaci (Richardson et al., 2000).

Po introdukci dochází k etablování. V této fázi rostlina potřebuje překonat dvě bariéry. Musí přežít v podmínkách nového prostředí a musí se zde dokázat rozmnožovat. To, jestli přežije, je otázkou nejen vlastností prostředí, ale i vlastností druhu, stochasticity a jejich kombinace. Rostlina se musí rozmnožovat dostatečně rychle a míra jejího populačního růstu musí být dostatečně vysoká, aby vznikaly životaschopné populace, které se dokážou zachovat dlouhodobě a nevymřou (Blackburn et al., 2011). Pokud toto dokáže a pokud je schopná vytvářet takové populace po dobu alespoň deseti let, spadá rostlina do kategorie naturalizované rostliny. Pokud se ale po introdukci nedokáže v novém prostředí rozmnožovat, nebo vytvářet dostatečně velké životaschopné populace, závisí její výskyt zde jen na opakovaném zavlékání člověkem a je tedy přechodně zavlečená (Richardson & Pyšek, 2006).

Poslední nastává fáze šíření, kdy rostlina překonává environmentální bariéru. To znamená, že musí být schopná rozmnožovat se v různých prostředích, ta se totiž odlišují abiotickými i biotickými faktory tím více, čím se rostlina šíří dál od mateřské populace. Jakmile tuto překážku dokáže překonat a produkovat plodné potomstvo na rozsáhlém území značně daleko od místa introdukce, jedná se o invazní rostlinu (Blackburn et al., 2011; Richardson et al., 2000).

## ***Opatření proti invazím***

Invazím a jejich negativním efektům se můžeme snažit zabránit různými způsoby v různých fázích průběhu (Blackburn et al., 2011; Culliney, 2005). Ještě před samotným započítáním procesu invaze by měla přijít prevence, abychom jejich vzniku předešli. Měli bychom zajistit, aby se při transportu nevědomě nepřevážely i cizí organismy nebo jejich rozmnožovací částice a nemohlo tak dojít ani k introdukci. Při kultivaci exotických rostlin by se mělo zamezit jejich úniku do krajiny a následné introdukci (Blackburn et al., 2011). Pokud žádná preventivní opatření nejsou, nebo pokud selžou, musí se introdukovaný rostlinný druh z jeho sekundárním areálu výskytu odstranit co nejdříve, dokud je to možné (Blackburn et al., 2011; Culliney, 2005). Když dojde u druhu k naturalizaci, je potřeba mu zabránit v šíření a tím i v invazi (Blackburn et al., 2011).

## **3. Způsoby regulace populací rostlin**

Poté co se stane druh invazním bývá (jak z ekologických a ekonomických důvodů, tak z hlediska proveditelnosti) již nemožné ho úplně vymýtit. Avšak rozsáhlost invaze může být pod kontrolou a mohou se alespoň zmírňovat její negativní dopady (Blackburn et al., 2011; Culliney, 2005). Toho se lidé se snaží dosáhnout různými metodami regulace početnosti invazních rostlin. Mezi tyto metody patří mechanické odstraňování porostů lidmi nebo stroji, použití chemických herbicidů, použití biologické kontroly (neboli biokontroly), odstraňování spásáním hospodářskými zvířaty a výjimečně i vypalováním (DiTomaso, 1997; Morin, 2020).

Použití mechanických a chemických technik je nejvyužívanější, avšak je velmi nepraktické v oblastech, které jsou ekonomicky méně hodnotné. Důvodem je náročnost na finance, na energii a na lidskou práci. Navíc v chráněných oblastech tyto techniky nemusí být povoleny (Culliney, 2005). V některých případech ani po opakované aplikaci nemusí být tyto metody účinné (Standish, 2002) a pro velké populace rozprostřené na velkém území nejsou řešením (Bellows & Headrick, 1999). Oba tyto způsoby kontroly invazních rostlin navíc mohou výrazně ovlivňovat životní prostředí (Culliney, 2005).

### **3.1. Mechanické odstraňování**

Mechanické odstraňování způsobuje erozi půdy, mění její vlastnosti a složení. Mnoho z mechanických technik odstraňuje nejen invazní rostlinu, ale s ní i vše ostatní včetně živočichů. Tím, že místa takto prošla velkou mírou disturbance, jsou navíc náchylná k dalšímu zaplavení invazními druhy rostlin (DiTomaso, 1997). Dalším negativním

ekonomickým a environmentálním efektem je také spotřeba paliva používanými stroji a jejich výfukové plyny (Charudattan & Hiebert, 2007; DiTomaso, 1997). Tyto způsoby odstraňování rostlin jsou navíc často neefektivní. Mohou fungovat například jen na jednoleté rostliny a na vytrvalé ne. Přesné načasování aplikace může být důležité, jinak může dojít dokonce k opačnému efektu – ke zvýšení počtu jedinců invazního druhu. Některé z těchto technik mohou také umocňovat rozsáhlou invazi tím, že stimulují růst nových výhonů rostliny, nebo do okolí rozšiřují kusy oddenků či jiných částí, ze kterých pak vyrostě nová rostlina (DiTomaso, 1997). Toto se může dít například s invazními druhy *Cirsium arvense* (DiTomaso, 1997) a *Tradescantia fluminensis* (Dugdale et al., 2015).

### 3.2. Chemické odstraňování

Nejčastější způsob zbavování se plevelů a invazních rostlin je použití chemických herbicidů (DiTomaso, 1997), avšak i to má řadu nevýhod (DiTomaso, 1997; Guske et al., 2004). Kromě cílových organismů totiž herbicidy působí (přímo i nepřímo) na široké spektrum dalších organismů (Guske et al., 2004), mohou proto mít negativní dopad na rostlinnou diverzitu a na potravní řetězce v daném biotopu (Charudattan & Hiebert, 2007; DiTomaso, 1997). Herbicidy mohou navíc kontaminovat povrchové nebo podzemní vody. Ke kontaminaci prostředí dochází zvláště, pokud herbicidy dokáží přetrvat v přírodě déle než jednu sezónu (DiTomaso, 1997; Guske et al., 2004). Jejich toxicita představuje riziko jak pro lidi, kteří s nimi pracují, tak pro zvířata (i přesto že se nyní již využívají méně toxické látky než dříve). Podle Charudattana (2007) existují i obavy, že se zbytky těchto chemických látek mohou vyskytovat i v mléce.

Ani aplikace herbicidů není bezproblémová. Je potřeba aplikovat je při vhodných povětrnostních podmínkách a zvolit vhodný způsob aplikace. Při silných deštích totiž může dojít k odnosu herbicidů vodou, při vyšších teplotách zase dochází k jeho vypařování, a tak může dojít k odnosu par herbicidu větrem (DiTomaso, 1997). To může způsobit zasažení jiných než cílových organismů (DiTomaso, 1997; Standish, 2002). Aby byla chemická látka účinná, je často potřeba aplikovat ji na celou nadzemní část rostliny a kvůli tomu je potřeba větší množství produktu (Charudattan & Hiebert, 2015).

Mnoho herbicidů se ani nedokáže dostat až ke kořenům klonálně se rozmnožujících rostlin, které jim slouží k přežití (například u *Cirsium arvense*) (Guske et al., 2004). Navíc v některých případech by bylo potřeba provádět postřiky několik let, aby se redukoval počet semen druhu v semenné bance (Barton, 2012). Velkou nevýhodou herbicidů je také vznik

rezistence u rostlin (Guske et al., 2004). Jejich neustálé plošné používání (hlavně těch se stejným účinkem) zrychluje selekci odolnějších genotypů, na něž pak herbicidy přestanou účinkovat, a musí se tak stále vyvíjet nové herbicidy (DiTomaso, 1997).

Z důvodu nevýhod výše zmíněných technik a neustále se zvyšujícího počtu invazních druhů rostlin (McEvoy & Coombs, 1999) se stále pracuje na rozvoji jiných přístupů. Jedním z nich je biokontrola, při které se k regulaci rostlin používají živé organismy.

## **4. Patogeny a jejich interakce s rostlinami**

Stejně jako jiné organismy, mohou být v biologické kontrole rostlin používány patogeny díky tomu, že způsobují snížení fitness svým hostitelům. Toho dosahují buď skrze oslabení jejich konkurenceschopnosti, snížením plodnosti nebo rovnou jejich zabitím (Gilbert, 2002; Peterson et al., 2005). Toto působení na jedince ovlivňuje i celou populaci a může vést k jejímu zmenšení, někdy až k velmi radikálnímu. Z toho důvodu jsou patogeny schopné výrazně změnit celé rostlinné společenstvo (Burdon & Laine, 2019; Gilbert, 2002).

Interakce mezi hostitelem a patogenem je poměrně složitá, hraje zde roli i prostředí, které tento vztah do různé míry ovlivňuje. Důkazem toho jsou (někdy i extrémní) meziroční fluktuace ve velikostech hostitelských populací. V některých obdobích nebo letech jsou podmínky pro patogeny příznivější a ty pak více potlačí růst hostitelské populace, jindy jsou zase nepříznivé pro patogeny a rostlinám se daří (Burdon, 1993).

### **4.1. Rozdělení patogenů**

Každá rostlina má celou řadu patogenů, které mohou ovlivňovat její fitness. Mohou napadat různé části rostlinného těla, v různých stádiích vývoje rostliny (Burdon, 1991). Podle toho, jakým způsobem patogeny nejvíce snižují rostlině fitness je Burdon (1991) rozdělil do tří kategorií. Do jedné kategorie patří patogeny, které zabijí hostitelskou rostlinu velmi rychle. Smrt jedince způsobují utlumením klíčení semene a utváření semenáčku, nebo narušením vodního režimu mladých nebo dospělých rostlin. Další kategorií jsou takzvaní kastrátoři, kteří sterilizací hostitele sníží jeho fitness na nulu. Někdy může docházet zároveň k poklesu konkurenceschopnosti a životaschopnosti rostliny. V jiných případech mohou ale rostliny mít větší krátkodobou ekologickou fitness – zvýšenou viabilitu (Bradshaw, 1959; Burdon, 1991). Protože se rostliny mohou rozmnožovat i vegetativně, mohou růst i přesto, že jim patogen zabránil v sexuálním rozmnožování. Investují pak více do klonálního růstu, čímž je patogenu umožněno zvýšení jeho fitness, navíc sterilizací hostitele zabraňuje tomu, aby vznikaly



rezistentní genotypy hostitelského druhu (Clay, 1991). V poslední kategorii jsou patogeny, které vytváří jednotlivá ložiska infekce a kumulativním efektem všech těchto ložisek ovlivňují fitness hostitele (Burdon, 1991). Závažnost následků choroby záleží na tom, v jaké fázi života rostliny nebo v jakém ročním období dojde ke styku rostliny s patogenem. V některých fázích či obdobích mohou být rostliny zranitelnější než jindy (Paul & Ayres, 1986). Do této kategorie patří mnoho nekrotrofních listových patogenů a většina padlí a rzí (Burdon, 1991).

Podle životní strategie můžeme patogeny rozdělit do dvou skupin – systemické a nesystemické (Burdon, 1993). Systemické patogeny nezůstávají jen v místě infekce, ale hyfami se šíří skrze rostlinné tělo a prostupují celou rostlinou (Clay & Kover, 1996). Systemické infekce mohou mít na rostlinu závažné efekty, mohou zabraňovat její reprodukci a/nebo výrazně zvyšovat její mortalitu. Některé systemické patogeny ale mohou být i mutualistické (Alexander & Burdon, 1984; Clay & Kover, 1996; Jarosz & Davelos, 1995), jejich efekt na přežití hostitele je minimální, avšak mohou narušovat jeho správný vývoj. U systemických patogenů často platí, že jen jeden nebo několik málo genotypů jednoho druhu dokáže infikovat hostitele. Přenos semeny u nich bývá častý, ale k šíření nákazy mezi ostatní rostliny dochází poměrně málo, a proto jen málokdy dojde k epidemii. Nesystemické patogeny způsobují jen velmi lokalizovaná ložiska choroby v místech dopadu spor. Infekce je pouze sezónní, ale může hostiteli způsobit značné škody. Sice se tyto patogeny většinou nepřenášejí semeny, ale mají krátkou generační dobu a hostitele dokáže nakazit mnoho genotypů konkrétního druhu patogenu. Nákaza se velmi dobře šíří na další hostitelské rostliny, a tak velmi často zapříčiňují epidemie (Clay & Kover, 1996).

Poté, co se patogeny dostanou ke svému hostiteli, využívají různé strategie, jak od něj získat živiny. Podle způsobu života a výživy proto můžeme patogeny rozdělit do tří skupin – biotrofové, nekrotrofové a hemibiotrofové (Divon & Fluhr, 2007). Nekrotrofové získávají živiny z odumřelého materiálu, proto svého hostitele zabíjí velmi rychle. Biotrofní patogeny potřebují ke svému životu rostlinu živou (Mendgen & Hahn, 2002; Thomma et al., 2001). Získávají z ní živiny, a i na ní za jejího života sporulují (Divon & Fluhr, 2007). Houbové patogeny s touto strategií mají různá uzpůsobení k tomu, aby při infekci, způsobovaly hostiteli co nejmenší poškození (Mendgen & Hahn, 2002; Thomma et al., 2001). Třetí skupinou jsou hemibiotrofové, kteří prochází nejprve biotrofní fází života a poté přechází na nekrotrofní fázi, ve které dochází ke sporulaci (Divon & Fluhr, 2007; Thomma et al., 2001). Nejvíce agresivní jsou nekrotrofní patogeny (Jarosz & Davelos, 1995; Précigout et al., 2020). Je u nich nejkratší latentní fáze a jejich útok na rostlinu je rychlý a ničivý. Kdežto hemibiotrofní

a biotrofní patogeny buď poškozují rostlinu až po delší době, někdy dokonce vůbec (Précigout et al., 2020).

## **4.2. Obrana rostliny**

Rostlina se za svůj život setká s mnoha patogeny, ale náchylná je jen k malé části z nich (Heath, 1997). Rostlina využívá různé způsoby obrany, jedním z nich je strategie tolerance, kdy sice neomezuje samotnou infekci, ale snižuje či kompenzuje její dopady na fitness (Roy & Kirchner, 2000), nebo se může proti patogenním organismům bránit pomocí imunitní odpovědi, jejímž výsledkem jsou dva typy rezistence (Dodds & Rathjen, 2010; Gill et al., 2015). „Non-host“ rezistence je reakce rostliny na přítomnost patogenu, která není specifická a odehrává se při interakci patogenu s rostlinou, jež je mimo jeho hostitelské spektrum (Heath, 1977). Tato forma rezistence je rostlinami používána proti většině potenciálně patogenních organismů (Mysore & Ryu, 2004). Díky hostitelské rezistenci dokáže rostlina rozeznat specifické patogeny podle některých specifických faktorů virulence a podle toho na ně pak reagovat. Patogeny se zase snaží zmanipulovat tuto obrannou odpověď rostliny pomocí efektorových molekul virulence (Dodds & Rathjen, 2010). Když je patogen kompatibilní s rostlinou – dokáže překonat její obranné mechanismy, nastávají mezi těmito dvěma druhy „závody ve zbrojení“. Rostlinný druh si proti patogenu vytváří nové obranné mechanismy a patogen si vytváří nové způsoby, jak je překonat (Heath, 1997). Tento typ rezistence pak může být vykazován i jenom některými genotypy druhu rostliny (Heath, 2003).

I ostatní přirození nepřátelé regulují početnost druhu. To mohou činit buď přímo tím, že poškozují části rostlinných těl, čímž snižují schopnost reprodukce rostliny, či způsobují její smrt. Nebo to činí nepřímo tím, že ji dělají náchylnější vůči saprotrofům a patogenům, nebo jí způsobují stres, což ji dělá méně konkurenceschopnou vůči ostatním rostlinám (Bellows & Headrick, 1999; Peterson et al., 2005). V biokontrolě se proto používají různí přirození nepřátelé.

## **5. Biokontrola**

Biologická kontrola je použití živých organismů ke snížení početnosti konkrétního druhu nebo jeho negativních dopadů (Eilenberg et al., 2001; Winston et al., 2017). Účelem biokontroly je tedy snížení fitness konkrétního druhu rostliny (a tím i jeho velikosti populací) tak, aby již nebyl z ekologického a ekonomického hlediska problematický (Peterson et al.,

2005). Organismy se v biokontrolě mohou uplatňovat několika způsoby, existují dva hlavní přístupy – klasická biokontrola a inundativní biokontrola (Morin, 2020).

## 5.1. Typy biokontroly

Inundativní biokontrola („inundative biological control“, nebo také bioherbicidní přístup), znamená, že se vypustí velké množství kontrolního agens a efekt nastane poměrně rychle poté (Eilenberg et al., 2001). V tomto přístupu jsou často cílovými rostlinami i původní druhy plevelných rostlin, kontrolním agens je jakýkoliv vhodně zvolený patogen, nejčastěji to jsou nekrotrofní houbové patogeny, které se dají ve velkém pěstovat *in vitro* (Barreto et al., 2012). U tohoto způsobu biokontroly nepřežije použitý patogen v prostředí déle než jednu sezónu (Te Beest et al., 1992). Do tohoto přístupu zahrnujeme i bioherbicide (případně mykoherbicide když se jedná o houbové agens), které se používají a aplikují podobně jako chemické herbicide (Bailey, 2014; Culliney, 2005). Někteří autoři jako například Thakore (2006) považují za bioherbicide nejen živé organismy ale i produkty, které jsou z jakýchkoliv přírodních látek z živých organismů. Některé z těchto bioherbicidů budu rozebírat v následující podkapitole.

Druhým přístupem, který je používán častěji, je klasická biokontrola (McFadyen, 1998). Stojí na principu ERH, jakožto důvodu vzniku invazí. Téměř každá nepůvodní rostlina je introdukována na nové stanoviště bez „svých“ herbivorů a patogenů, mezi nimiž došlo s rostlinou ke koevoluci (Messing & Wright, 2006). Klasická biologická kontrola je tedy úmyslné zavlčení patogenu či herbivora z původního areálu konkrétní rostliny do jejího sekundárního areálu výskytu. Tam následně musí dojít k trvalému etablování tohoto biokontrolního agens a tím k dlouhodobé kontrole rostlinného druhu. Nastane tedy obnovení vztahu hostitel-přirozený nepřítel, díky kterému je regulováno množství jedinců tohoto druhu i v jeho původním areálu (Eilenberg et al., 2001). Dalším rozdílem v tomto přístupu je, že biokontrolní agens je aplikováno jen na malou část areálu, zasaženého invazní rostlinou, a ne na celý (Müller-Schärer & Scheepens, 1997). Agens se aplikuje inokulativním způsobem, neopakovaně (tzn. v následujících sezónách už se nemusí aplikovat) (Culliney, 2005) a k hubení invazního druhu pak dochází postupně (Eilenberg et al., 2001). Velikost populace biokontrolního agens v klasickém přístupu se musí přizpůsobovat a měnit se podle velikosti a změn populace hostitele, aby byla biokontrola efektivní (Huffaker, 1964, cit. podle Culliney, 2005). Klasická biokontrola původně cílila na nepůvodní invazní druhy, ale podobná strategie byla několikrát využita už i na původní druhy (Eilenberg et al., 2001) V těchto případech se

stále jedná o klasickou biokontrolu, respektive její podkategorii, kterou Eilenberg (2001) pro přehlednost nazval „neo-classical biological control“.

Typy biokontroly jsou někdy různými autory popisovány nebo rozdělovány jinak, avšak popis klasické biologické kontroly, kterou se ve své práci budu zabývat nejvíce, se u autorů shoduje.

## 5.2. Biokontrolní agens

Jako biokontrolní agens se používají organismy z různých taxonomických skupin, používají se či zkoumají především různé druhy hmyzu, roztočů, hlístic, hub, bakterií a virů (Bailey, 2014; Winston et al., 2017). Na jeden druh se může použít i více biokontrolních agens z různých taxonomických skupin, protože se mohou doplňovat a společně oslabovat rostliny více (Cullen, 2012) a tím zvyšovat spolehlivost biokontroly (Guetsky et al., 2001). Pro úspěšnost klasické biokontroly je zásadní etablování biokontrolního agens, jeho efektivita a jeho bezpečnost (Den Breeyen et al., 2022). Hlavní vlastností biokontrolního agens je schopnost dostatečně poškozovat cílový druh – snižovat fitness rostlin a zmenšovat její populace, toho mohou dosahovat různými způsoby (Peterson et al., 2005). Mohou cílit na listy, stonky, kořeny, květy a/nebo semena. Organismy, jejichž cílem jsou kořeny, stonky a/nebo listy jsou většinou účinnější na monokarpické rostliny, naopak ty, které cílí na květy a/nebo semena, jsou účinnější spíše na víceleté (polykarpické) (Winston et al., 2017). Některé přechody v životním cyklu rostliny jsou pro její populační růst důležitější než jiné, proto je nejvýhodnější v biologické kontrole cílit právě na ně. Modelováním populační dynamiky se dají takové přechody nalézt a díky těmto modelům můžeme také predikovat, jaký účinek bude mít potenciální biokontrolní agens na populaci cílové rostliny (McEvoy & Coombs, 1999)

Ke klasické biokontrolě se používají agens s úzkou hostitelskou specifitou, avšak záleží také na tom, jaké rostliny se v oblasti, kam chceme biokontrolní agens aplikovat, vyskytují (Barreto et al., 2012). Například při výběru vhodného patogenu pro biokontrolu invazního druhu *Tradescantia fluminensis* na Novém Zélandu, nemusely být požadavky na hostitelskou specifitu tak vysoké a zvažovaly se i biokontrolní agens, které měly mezi svými hostiteli i další rostliny ze stejné čeledi. Důvodem bylo, že na Novém Zélandu nejsou z této čeledi žádné původní druhy, jen druhy introdukované a potenciálně nebezpečné, proto by naopak mohlo být výhodou, kdyby kontrolní agens regulovalo i je (Barreto et al., 2012; Fowler et al., 2013).

## ***Obratlovci***

K biokontrolě se většinou používají mikroorganismy nebo hmyz, avšak jsou snahy uplatnit i obratlovce, například amura bílého k regulaci invazní přeslenice vodní (*Hydrilla verticillata*) (DiTomaso, 1997). Bohužel amur se živí různými vodními rostlinami, a tak při jeho vysazení dochází k úbytku i ostatních vodních druhů rostlin (Hanlon et al., 2000). Vodní ekosystémy mění i nepřímo svými exkrementy, které obsahují mnoho živin (Pípalová et al., 2009), to totiž může ovlivňovat kvalitu vody a způsobovat zvýšení množství fytoplanktonu, což zase ovlivňuje vodní živočichy (Cudmore & Mandrak, 2004; Lembi et al., 1978). V USA a v Kanadě byl tento druh vysazen za účelem biokontroly, avšak unikl z akvakultury do přírody a začal ovlivňovat tamější vodní ekosystémy (Cudmore & Mandrak, 2004).

Použití vyšších obratlovců (jako například domestikovaných zvířat či ptáků) není pro klasickou biologickou kontrolu vhodné, protože velikost jejich populací je uměle regulována člověkem, a tudíž se nemůže přizpůsobovat velikost populací cílové rostliny. Proto je jejich regulace podobná spíše mechanickému odstraňování plevelů a invazních rostlin (Huffaker, 1964, cit. podle Culliney, 2005).

## ***Členovci a hlístice***

Většina schválených biokontrolních agens pochází ze třídy hmyz, hlavně z řádů *Coleoptera*, *Lepidoptera* a *Diptera* (Winston et al., 2017); živočichové z těchto tří hmyzích řádů tvoří 79,9 % ze všech druhů použitých k biokontrolě rostlin do roku 2018 (Schwarzländer et al., 2018). U biokontroly hmyzem členovci je důležité aplikovat biokontrolní agens bez jeho přirozených nepřátel, jinak by biokontrola rostliny nebyla efektivní (Dodd, 1940) a introdukovalo by se zbytečně více cizích organismů.

Asi nejznámější biokontrolou je úspěšná biokontrola opuncie (*Opuntia stricta*) v Austrálii ve dvacátých letech dvacátého století, kde byl biokontrolním agens mol *Cactoblastis cactorum*. Jeho larvy vyžírají celý vnitřek rostliny kromě vodivých pletiv, až nakonec z rostliny zbyde jen hnilý hmot (Dodd, 1940). Tento mol byl za účelem biokontroly introdukována také do Karibiku (Simmonds & Bennett, 1966) odkud se ale šířil a dnes je invazní v Severní Americe (Pérez-De la O et al., 2020). U hmyzích biokontrolních agens je nevýhodou, že mohou být napadáni místními predátory a parazity (například ptáky a hmyzem), tak tomu bylo i u *C. cactorum* (Dodd, 1940).

Z ostatních členovců se využívá i několik druhů roztočů (Cullen, 2012; Smith et al., 2010; Winston et al., 2017). Roztoči z čeledi *Eryophyidae* mají pro biokontrolu vysoký potenciál (Cromroy, 1978; Rosenthal, 1996; Smith et al., 2010), protože mají vysokou hostitelskou specifitu, rozšiřují se větrem a mohou být snadno využíváni v kombinaci s jinými agens. Svoji výživou na rostlině ji oslabují a vyvolávají vznik hálek (Cromroy, 1978), kromě toho také fungují jako vektory rostlinných virů (Whitmoyer et al., 1972). Bohužel tím, že jsou kvůli rozptylu větrem velmi mobilní, a že je jejich generační doba krátká a rychlost růstu populace vysoká, mohou u nich rychle nastávat evoluční změny. Tudíž by při použití v biokontrolě mohlo být vyšší riziko, že se roztoči adaptují se na nové hostitele a budou parazitovat i na necílových druzích (Hufbauer & Roderick, 2005; Smith et al., 2010). Navíc účinnost roztočů jako biokontrolních agens může být snížena nepříznivými abiotickými podmínkami, přirozenými nepřáteli a také obranou rostliny (Smith et al., 2010; Weyl et al., 2019).

Využití hlístic v biokontrolě rostlin je poměrně malé. Jejich výzkum i použití se soustředí na druhy vytvářející háčky na listech a způsobující malformace květů (Parker, 1991). Avšak několikrát bylo u potenciálního agens zjištěno, že mají širší hostitelské spektrum, než vyplývalo z předchozích testování (Pantone, 1987; Pantone & Womersley, 1986; Parker, 1991). U některých hlístic je také infekce rostliny závislá na vlhkosti (Robinson et al., 1978) a v některých oblastech by také nemusely přežít letní sucha (Wapshere, 1988)

### ***Viry a bakterie***

O použití virů a bakterií se dlouho neuvažovalo, protože se předpokládalo, že by byly problémy s jejich genetickou stabilitou a bezpečností, s potřebou vektoru a nakonec že by nastaly problémy i při „výrobě“ a registraci těchto agens (Barreto et al., 2012; Wapshere et al., 1989). Avšak viry i bakterie se mohou do rostliny dostat mechanicky skrze poranění (Charudattan & Hiebert, 2015; Imaizumi et al., 1997). Bakterie i viry se ale uplatňují hlavně v inundativní biologické kontrole (Bailey, 2019).

V minulosti se využívala bakterie *Xanthomonas campestris* pv. *poae* k biokontrolě lipnice *Poa annua* v trávnicích. Bioherbicide se musel aplikovat po posekání trávníku, aby se skrz poranění mohly bakterie dostat do rostlin, následně způsobovaly vadnutí a úhyn. Přípravek ale nevydržel dlouho uskladněn, nebo musel být uskladňován zmražený, což bylo nákladné (Bailey, 2019; Imaizumi et al., 1997).

Od roku 2010 je používán bioherbicide, který využívá bakterie mléčného kvašení (některé druhy *Lactococcus* a *Lactobacillus*). Ty vylučují kyselinu citronovou a kyselinu mléčnou,

které při aplikaci na rostliny zjednodušují díky nízkému pH průnik do jejich buněk a poté dochází k nekrotickým a k potlačení růstu rostlin. Tento produkt se používá k udržování trávníků, například proti jetelům (*Trifolium* spp.), šťavelu (*Oxalis acetosella* L.) a tolici (*Medicago lupulina* L.) (Bailey, 2019; PMRA, 2010). Jelikož jsou tyto bakterie v přírodě hojně rozšířené (vyskytují se například i v trávicím ústrojí lidí a zvířat) a v produktu je jich poměrně málo, nejsou zde žádná rizika spojená s životním prostředím či zbytkovým množstvím bioherbicidu ve vodě a potravinách. Kyseliny z něj jsou v prostředí následně zpracovány živými organismy (Bailey, 2014; PMRA, 2010).

Příkladem bioherbicidu, který neobsahuje samotný organismus ale pouze látky z něj, může být produkt využívající fyto toxin z bakterie *Streptomyces acidiscabies* (Bailey, 2019; EPA, 2012). Ten rostlinám způsobuje nekrózy a zabraňuje jim v syntéze buněčné stěny a dělení buněk, což zastavuje růst nadzemních i podzemních částí rostliny (EPA, 2012; Loria et al., 2006). Tento herbicid se používá na mnoho druhů rostlin. Z trav například na *Bromus tectorum*, *Poa annua*, *Echinochloa colona*; z dvouděložných třeba na *Brassica* spp., *Capsella bursa-pastoris* nebo *Polygonum aviculare* (EPA, 2012).

Podobně jako u konvenčních herbicidů, je i u těchto bioherbicidů potřeba dodržet správný postup. Důležité je načasování – aplikovat bioherbicid při vhodném počasí, aby nezasáhl jiné než cílové rostliny, a v určité fázi vývoje cílových rostlin, aby byl efektivní. Je také nutné použít vhodný ochranný oděv a vybavení při aplikaci (EPA, 2012; PMRA, 2010). Při špatném zacházení s některými bioherbicidy může také dojít ke kontaminaci vod (EPA, 2012). To, že se bioherbicid skládá z přírodní látky, produkované nějakým živým organismem, nemusí znamenat, že je environmentálně nezávadný a bezpečný pro ostatní organismy a lidi (Duke et al., 2000).

Z virů se používá virus TMGMV (tobacco mild green mosaic virus) proti *Solanum viarum*, což je invazní rostlina v USA (Morin, 2020). Virus rostlině nejprve způsobuje vadnutí, následně nekrózy a poté dojde k úhynu celé rostliny (Charudattan & Hiebert, 2015), zabíjí 83-97 % rostlin (Charudattan et al., 2004). Bioherbicid se snadno vyrábí díky tomu, že se virus získává z rostlin tabáku, také ho stačí aplikovat pouze na pár listů rostliny, avšak k aplikaci je nutné mít upravené vybavení, které se používá k aplikaci konvenčních herbicidů (Charudattan & Hiebert, 2007). Působí na různě staré rostoucí rostliny, a tak může být aplikován téměř kdykoliv. Navíc aplikace není tolik vázaná na počasí, infekčnost viru jím není nijak ovlivněna a vznik choroby nepotřebuje žádné specifické podmínky (Charudattan & Hiebert, 2015). Výhodou oproti chemickým prostředkům je i to, že virus je pouze rostlinný a pro živočichy

toxikologicky nezávadný, a proto je nemůže nijak ohrozit (Charudattan, 2005b; Charudattan & Hiebert, 2007).

Na rozdíl od ostatních RNA virů je tento virus geneticky stabilní (Rodríguez-Cerezo et al., 1991). Tím, že virus nemá žádné vektory, které by ho šířily dále, a nepřenáší se semeny ani pylem, nemůže dojít k sekundárnímu rozšíření viru. (Charudattan, 2005b; Charudattan & Hiebert, 2015). A protože smrt rostliny nastane poměrně rychle po aplikaci, nestihne v ní vzniknout velké množství virových částic. Bioherbicide je navíc schválen jen v zemích, kde se virus přirozeně vyskytuje (Charudattan, 2005b).

K viru mohou být náchylné i některé další rostliny z čeledi *Solanaceae*, nejvíce ohroženy jsou tabák (*Nicotiana* spp.) a paprika (*Capsicum* spp.) (Charudattan & Hiebert, 2015), proto tento bioherbicide nemůže být používán na místech, kde se tyto rostliny pěstují (Charudattan & Hiebert, 2007). Ze všech testovaných ale jediný druh *Capsicum annuum* vykazoval podobnou hypersenzitivní reakci jako *S. viarum* (Charudattan et al., 2004), jiné druhy nemají tak závažné projevy (Charudattan & Hiebert, 2015). Některé kultivary těchto rostlin jsou dokonce imunní nebo rezistentní, navíc k nákaze může dojít pouze pokud by byly tyto rostliny při aplikaci přímo zasaženy, nebo by se dostaly do kontaktu s nakaženými rostlinami, či byly poraněny kontaminovaným náčiním (Charudattan, 2005b).

Využitím tohoto viru, potažmo bioherbicide, v biokontrolě se moc autorů nezabývá. Zabývali a zabývají se jím hlavně vědci, kteří si nechali jeho použití k biokontrolě rostlin patentovat (Charudattan et al., 2009) a vynalezli komerční bioherbicide produkt SolviNix (Charudattan & Hiebert, 2007; EPA, 2014).

### ***Oomycety***

Organismy využívané v biokontrolě mohou být i z kmene *Oomycota*. Například z *Phytophthora palmivora* se vyrábí bioherbicide proti druhu *Morrenia odorata* (Morin, 2020). Přípravek obsahuje živé chlamydozpy (Morin, 2020) a způsobuje hnilobu kořenů rostliny. Tento organismus zajišťuje dlouhodobější kontrolu *M. odorata*, protože může nějakou dobu přežít v půdě, ale špatně snáší sucho (Ridings, 1986). V laboratorním testování docházelo k infekcím i u některých kultivarů melounu, dýně, brambor, rajčat nebo hrachu (Ridings et al., 1976). Pro klasickou biokontrolu nejsou oomycety vhodné, protože jsou většinou polyfágní a proto by jako biokontrolní agens nemusely být bezpečné (Barreto et al., 2012).



## **Houby**

Z patogenů se jako biokontrolní agens v klasické biokontrolě nejvíce používají houbové patogeny (Wapshere et al., 1989). První houbový patogen byl ke klasické biokontrolě použit v roce 1971 (Barton, 2004). Od té doby do roku 2020 bylo za tímto účelem celkem použito dalších 35 druhů hub (Morin, 2020). Díky své vysoké hostitelské specifitě se v klasické biokontrolě většinou využívají patogeny biotrofní (Morin et al., 2006), které nezabíjejí hostitele rovnou ale postupně tím, že ho negativně ovlivňují úbytkem energie (Charudattan, 2005a). Používají se nejvíce listové patogeny, protože v porovnání s půdními patogeny jsou více hostitelsky specifictí a snadněji se šíří větrem a dopadajícími dešťovými kapkami (McCartney & Fitt, 1998; Morin et al., 2006). Houby používané v biokontrolě musí být autoecické, což znamená, že celý jejich životní cyklus probíhá na jednom hostiteli. Druhy, které k dokončení potřebují druhého hostitele, se v biologické kontrole většinou nepoužívají, protože testování hostitelské specifity by muselo zahrnovat příbuzné druhy obou hostitelů a bylo by tak velmi složité. Jednou výjimkou je rez *Uromyces pisi* f. sp. *europaei*, použitá na Havaji ke kontrole *Ulex europaeus*, jejím druhým hostitelem je totiž druh *Euphorbia cyparissias*, který je tam také nepůvodní (Morin et al., 2006).

Z hub jsou nejvíce uplatňovány rzi, díky jejich vysoké hostitelské specifitě (Barreto et al., 2012), vysoké virulenci a dobrému šíření jak na krátké tak dlouhé vzdálenosti (Barton, 2012). To, že se některé houby dokáží šířit větrem, je z ekonomického a praktického hlediska v klasické biokontrolě výhodné. Jejich spory se totiž dostanou i na těžko přístupná místa a rozšíří se do velké vzdálenosti (Barton, 2012), a tak není potřeba jejich rozsáhlá aplikace po celém areálu zasaženém invazním druhem. Kromě rzi se využívají i některé houby ze skupin *Dothideomycetes*, *Sordariomycetes*, *Agaricomycetes*, *Lethiomycetes* a *Exobasidiomycetes* (*iBiocontrol*, n.d.).

První biokontrola využívající houby (a zároveň první využívající patogeny) se uskutečnila v roce 1971 v Austrálii a byla velmi úspěšná (Cullen et al., 1973). Rez *Puccinia chondrillina* byla introdukována do Austrálie k regulaci populací invazního druhu *Chondrilla juncea*, který velmi výrazně snižoval zemědělské výnosy a byl považován za jeden z nejhorších plevelů (Cullen, 2012). Kmen rzi dovezený z Itálie zabíjel konkrétní genotyp rostliny nebo mu způsoboval vážná poškození, zapříčiněná ložisky s uredosporami vyskytujícími se na nadzemních částech rostliny, a redukoval množství semen a zásob živin v kořenech (Hasan, 1972). Tato biokontrola byla velmi úspěšná. Již po pár letech od aplikace došlo k dramatickému snížení početnosti rostliny, i přesto že rez působila efektivně jen na jeden

genotyp *C. juncea*. Ten byl však nejrozšířenější, výskyt dalších dvou genotypů navíc nebyl nikdy tak závažný jako tohoto (Cullen, 2012).

### **5.3. Pozitiva a negativa klasické biokontroly patogeny**

Biokontrola patogenními houbami i jinými biokontrolními agens může být velmi efektivní, avšak nemusí vyjít ve všech případech, což může být dáno mnoha důvody. Biokontrola také není bez rizik a aby tato rizika byla co nejmenší, je potřeba vybrat vhodné agens a náležitě ho otestovat, což může být dlouhý a složitý proces.

#### ***Omezená platnost ERH***

Biokontrola vychází z toho, že se rostlina stane invazní kvůli tomu, že unikne od svých přirozených nepřátel, kteří regulují její početnost v původním areálu výskytu (enemy release hypothesis). Pro vznik invazí ale existuje více možných vysvětlení, protože může hrát roli více faktorů a v různých případech se mohou uplatňovat faktory různé (Hierro & Callaway, 2003; McEvoy & Coombs, 1999; Zedler & Kercher, 2004). Toto může být důvodem, proč některé biokontroly nevyjdou tak, jak by měly. Navíc to, že nám kontrolní metoda ERH (kterou může biokontrola představovat) vychází, nemusí přímo znamenat, že za vznikem invazí stojí nepřítomnost regulačních prostředků (Keane & Crawley, 2002). Podle Keanea a Crawleyho (2002) by se dala biokontrola přirovnat k herbicidům, které také regulují množství rostlin, ale jejich absence není příčinou invazí. Z toho vyplývá, že účinnost biokontroly nemusí přímo dokazovat pravdivost ERH.

#### ***Interakce s ostatními organismy a prostředím***

Jelikož prostředí ovlivňuje interakci rostlina-patogen, může tím pádem ovlivňovat úspěšnost biokontroly. Kromě virulence patogenu a hustoty hostitelské populace je pro úspěšnost biokontroly důležité i klima v oblasti aplikace (Cullen et al., 1973). Patogennímu agens musí klimatické podmínky sekundárního areálu rostliny vyhovovat. Patogeny totiž většinou potřebují specifické podmínky k tomu, aby mohly produkovat spory, aby jejich spory mohly klíčit a aby byly schopné infikovat hostitele. Tyto podmínky tak mohou určovat, jaký bude efekt patogenu na rostlinu a na populaci a tudíž i to, jak bude účinná biokontrola (Ellison et al., 2006; Morin et al., 2006). Může být proto vhodné například aplikovat houbové agens po dešti, kdy je vysoká vlhkost, která napomáhá klíčení a penetraci buněk hostitele. V některých oblastech může být potřeba, aby byl patogen schopný přezimovat, aby mohl zajistit dlouhodobou a tudíž efektivní biokontrolu (Ellison et al., 2020). U některých rzí bylo ale

zjištěno, že se dokáží na jiné podmínky adaptovat a díky selekci tvořit kmeny, které budou schopné hostitele infikovat i v těchto podmínkách (Prakash & Heather, 1986). Toto může platit pravděpodobně i u jiných skupin houbových patogenů, nejen u rzi (Morin et al., 2006).

Dalším příkladem, kdy mají faktory prostředí vliv na průběh biokontroly, může být použití biokontroly ve vodních ekosystémech, ve kterých dochází k eutrofizaci vody. Když se ve vodě nachází hodně fosforu a dusíku, může rostlina díky nim velmi rychle narůstat a biokontrolní agens pak nemusí být dostatečně účinné (Brudvig et al., 2008). Je proto nejprve potřeba vyřešit hlavní příčinu problému, kterou je znečištění (Barreto et al., 2012).

Biokontrolu mohou narušit hyperparazité, protože mohou snižovat závažnost choroby a její četnost v populaci rostliny (Den Breeyen et al., 2022; Newcombe, 2004). Například *Puccinia chondrillina* může být napadána mykoparazitem *Eudarlucacaricis*. Což bylo jedním z faktorů, kvůli kterým nebyla biokontrola druhu *Chondrilla juncea* v Severní Americe příliš úspěšná (Parsons et al., 2008). Mutualističtí endofyté mohou také snižovat úspěšnost biokontroly, (Den Breeyen et al., 2022), protože mohou působit antagonisticky vůči použitému agens a snižovat tím jeho negativní dopady na rostlinu (Currie et al., 2019).

### ***Selekce rezistence u cílových rostlin***

Efektivita biokontroly může být snížena také výskytem rezistentních genotypů hostitele. Důsledkem „závodů ve zbrojení“ totiž může být stav, kdy si některé genotypy hostitelského druhu úspěšně vytvořily rezistenci vůči některým kmenům konkrétního druhu patogenu (Heath, 1997). Selekcí jsou pak upřednostňovány tyto rezistentní genotypy (Charudattan & Dinoor, 2000; Clay & Kover, 1996). Z toho vyplývá, že pokud biokontrolní agens působí jen na některé genotypy hostitele, tak po zredukování jejich početnosti mohou vzniklou volnou niku zaplnit jeho rezistentní genotypy (Burdon, 1991; Hasan, 1985). Na ně se musí najít jiný kmen patogenu, na který rezistentní nebudou (Charudattan & Dinoor, 2000).

### ***Složitost výběru patogenu***

Výběr vhodného patogenu (ale i jiného organismu) není jednoduchý a může být časově náročný, avšak pro bezpečnost a efektivitu biokontroly je klíčový (Morin et al., 2006). Nejprve je potřeba prostudovat taxonomii hostitele a identifikovat jeho genotypy, dále pomocí hledání v literatuře zjistit, jaké patogeny jsou u tohoto druhu známy. Poté musí dojít k terénním průzkumům v původním a introdukovaném areálu a k rozhodnutí, které patogeny mají největší potenciál a bude se s nimi dále pracovat. Po nalezení vhodného houbového

agens se hledají jeho různé kmeny, aby bylo možné zjistit, které z nich dokáží infikovat daný genotyp invazního druhu. Dále je potřeba určit, jestli je jejich efekt na hostitele dostatečný a je nutné objasnit jejich životní cyklus (pokud není znám) a jejich fylogenetické vztahy. Po všech těchto krocích následuje ještě testování hostitelské specifity (Morin et al., 2006).

Životní cyklus může někdy komplikovat použití rzí v biokontrolě, protože u některých druhů může být poměrně složitý. Může zahrnovat až pět různých typů spor, z nichž některé mohou navíc přecházet do dormantního stavu, ze kterého může být těžké je dostat a použít v testování. Je nezbytné znát životní cyklus biokontrolního agens celý, jinak se nedá určit, jak moc by bylo jeho použití rizikové pro ostatní druhy rostlin (Anderson et al., 2011; Newcombe, 2004). U rzí a u dalších vysoce specializovaných patogenů je zásadní nalezení patotypu příslušného (geneticky kompatibilního) k danému genotypu invazní rostliny, na který chceme cílit (Barreto et al., 2012; Hasan, 1985). Při výběru patogenního agens je proto potřeba nejprve zjistit, odkud invazní rostliny daného druhu pocházejí. V sekundárních oblastech výskytu se totiž často nacházejí jen některé genotypy, kdežto v původním areálu bývá velká genetická variabilita rostlinného druhu (a tudíž i patogenního druhu). Porovnáváním genotypů z původních a nepůvodních areálů můžeme zjistit místo původu a tam hledat patotypy příslušné k invazním genotypům rostliny, které jsou na ně nejúčinnější (Ellison et al., 2004).

Hledání vhodného biokontrolního agens může být zkomplikováno, když je invazní rostlina ve svém původním areálu výskytu ohrožená. Může totiž dojít k jejímu vymizení dříve, než se stihnou najít její přirození nepřátelé, kteří by se dali použít k její regulaci v sekundárním areálu (Barreto et al., 2012).

Vhodné agens musí dostatečně poškozovat rostlinu, aby byla biokontrola účinná. Avšak stanovení jeho efektivnosti mohou ztěžovat faktory prostředí. Růst u jednoletých rostlin se mění v závislosti na mnoha okolnostech, mohou ho ovlivňovat abiotické faktory jako je třeba množství živin nebo typ půdy, ale může záležet i na stínění ostatními rostlinami. To způsobuje velkou variabilitu mezi jedinci (Tanner et al., 2014) a z toho důvodů je těžké stanovit, jaký účinek má patogen v přirozených podmínkách. Kvůli tomu se musíme spoléhat na výsledky testů z experimentálních podmínek (Ellison et al., 2020; Pollard et al., 2022).

### ***Rizika pro necílové organismy***

Obecně introdukce biokontrolního agens představuje určité riziko pro necílové organismy, protože všechny biologické interakce jsou do nějaké míry nepředvídatelné (Evans, 2000).

A čím více nových organismů je zaváděno na nová místa, tím více se zvyšuje riziko, že budou negativně ovlivněny původní druhy (McEvoy & Coombs, 1999). Navíc jakmile je jednou patogen vypuštěn, může být nemožné ho odstranit v případě, že biokontrola nevyjde, jak má (McFadyen, 1998). Tato rizika jsou však nízká, protože biokontrolní programy používají jako agens hostitelsky specifické druhy, u biokontroly rostlin je riziko dokonce velmi malé. Provádí se totiž testování hostitelské specifity („pre-release host-range testing“), které je ověřené a spolehlivé (Delfosse, 2005). Podle něj se určuje, jak velké riziko představuje biokontrolní organismus pro ostatní druhy rostlin. Pokud by se toto testování nedělalo, mohla by biokontrola být kontraproduktivní a problémy s invazemi ještě prohlubovat (Cullen & Briese, 2001).

K rozšíření hostitelského spektra může dojít, když se patogen dostane do styku s novými druhy rostlin, k čemuž dochází právě při jeho introdukci (Panstruga & Moscou, 2020). Hostitelské spektrum se s největší pravděpodobností rozšíří o druhy, které jsou původnímu hostiteli nejpříbuznější (Carnegie & Lidbetter, 2012), protože na ně může platit stejný mechanismus překonání rezistence, jako platí na původního hostitele (Thines, 2019). Z toho důvodu se používá metoda testování založená na fylogenetických vztazích cílové rostliny („centrifugal phylogenetic host-range testing“) (Wapshere, 1974) vymyšlená Wapsherem v roce 1974, při níž se testuje postupně od nejpříbuznějších druhů k těm méně příbuzným. Tato metoda se navíc díky rozvoji molekulární fylogenetiky zdokonalila (například Berner, 2010).

Avšak může se stát i to, že se patogenu podaří kolonizovat i nepřibuzného hostitele. Když se totiž dostane na nového potenciálního hostitele, může v důsledku genetických změn vytvořit nový genotyp, který bude na tento rostlinný druh specializovaný. Takové změny hostitelů se nazývají „host-jumps“ (Thines, 2019). Tyto přeskoky mezi nepřibuznými hostiteli vedou k diverzifikaci a jsou proto v evoluci patogenu zásadní (Thines, 2019). Myslelo se, že se tento proces děje hlavně u nekrotrofů, ale ukázalo se, že i u biotrofních patogenů hraje v diverzifikaci významnou roli (Ploch et al., 2022; Thines, 2019). Tento proces je poměrně rychlý, ale i tak trvá v řádu stovek až tisíců let (Thines, 2019). Kvůli tomu možná tyto přeskoky mezi hostiteli nejsou v souvislosti s biokontrolou tolik diskutovány.

Biokontrola patogeny je díky přesným výsledkům testů a vysoké hostitelské specifitě patogenních agens bezpečná. Po 30 letech jejího používání bylo biokontrolními houbovými patogeny infikováno pouze 6 necílových druhů, dva z nich pouze při venkovních testech. Všechny tyto případy navíc byly předvídané (Barton, 2012). V některých případech totiž

může být agens aplikováno, i když hrozí nějaké zasažení necílových druhů, ale pozitiva plynoucí z daného biokontrolního programu převažují nad negativy (Barton, 2012). K zasažení necílového druhu došlo například u *Phragmidium violaceum* na Novém Zélandu. Což bylo způsobeno tím, že byla tato rez ještě před výsledky testování nelegálně introdukována do australského státu Victoria za účelem regulace *Rubus fruticosus* (Bruzzeze & Field, 1985) odkud se po šesti letech dostala přes moře na Nový Zéland a napadla původní druhy ostružiníku (Mckenzie, 1998). Tento případ ukazuje, jak důležité je testování před samotnou aplikací agens, určování, do jaké vzdálenosti se může rozšířit a v jakém okruhu se vyskytují druhy, které by mohly být zasaženy.

U biokontroly sice existuje riziko zasažení jiných než cílových organismů, ale jiné techniky odstraňování invazních rostlin (potažmo plevelů) nejsou zase vůbec druhově specifické a mají negativní efekt na mnoho necílových druhů. Na rozdíl od nich se biokontrola dá použít na místech, kde se vyskytují ekologicky hodnotné (především původní) druhy. Navíc u patogenů je hostitelská specifita vysoká a díky tomu působí jen na rostlinu, kterou chceme biokontrolou regulovat (Barton, 2012). Podle některých autorů je v určitých případech biologická kontrola z ekologického a ekonomického hlediska jediným použitelným nástrojem proti invazním druhům (Barreto et al., 2012).

#### **5.4. Biokontrola v Evropě**

I přes všechny výhody je v Evropě biokontrola poměrně málo využívána. Nejvíce je studována a používána v Austrálii, Severní Americe, Jižní Africe, Havaji a na Novém Zélandu. Přes 61 % všech aplikací různých biokontrolních agens se odehrálo právě v těchto zemích (Schwarzländer et al., 2018). V porovnání s vyspělými zeměmi Evropa v biologické kontrole značně zaostává (Lesieur et al., 2023), přestože v některých evropských zemích je až třetina rostlin nepůvodní (Shaw et al., 2011). Biokontrola se ve státech Evropské unie začala využívat až v roce 2010 (Shaw et al., 2018) a k prvnímu použití patogenu v biokontrole rostlin došlo až v roce 2014 (Ellison et al., 2020). To, že se evropské země biokontrole příliš nevěnují může být způsobeno politiky a jejich neznalostí a strachem z potenciálních rizik biokontroly a nízkým povědomím veřejnosti (Lesieur et al., 2023; Shaw et al., 2011). Proto jsou v těchto zemích i problémy s legislativou a regulatorními procesy týkajícími se použití biologické kontroly a s financováním biokontrolních programů. Avšak s přibývajícemi úspěšnými biokontrolními programy investice stoupají, vzniká více legislativních

a regulačních dokumentů a biokontrola přestává být vnímána negativně (Lesieur et al., 2023).

V Evropě zatím jen pět biokontrolních programů vedlo k introdukci nějakého biokontrolního agens. Jednalo se o biokontrolu druhu *Acacia longifolia* v Portugalsku a Nizozemsku a druhů *Impatiens glandulifera*, *Reynoutria japonica*, *Hydrocotyle ranunculoides* a *Crassula helmsii* ve Velké Británii (Lesieur et al., 2023; Shaw et al., 2018). Tyto programy mohou být inspirativní pro ostatní Země v Evropě a mohou usnadnit vznik dalších biokontrolních programů (Shaw et al., 2011).

Prvním patogenem použitým k biokontrolě v Evropě byla *Puccinia komarovii* var. *glanduliferae*. V roce 2014 byl jeden její kmen z Indie aplikován na invazní rostliny *Impatiens glandulifera* v Anglii. Kvůli rezistenci některých populací byl o dva roky později aplikován kmen rzi z Pákistánu (Ellison et al., 2020). Tato rez způsobuje jedním typem spor infekce semenáčků a jiným typem listové infekce na dospělých rostlinách. U semenáčků způsobuje 80% mortalitu, nakažené dospělé rostliny vytvářejí méně květů a semen a mají tak snížený reprodukční potenciál, avšak viabilitu semen není ovlivněna. Rostliny vytvářejí i méně listů a celkově tak mají méně biomasy (Pollard et al., 2022). Použité kmene se ale neetablovaly všude v Anglii (Currie et al., 2019), a tak, aby byla biokontrola efektivní, je potřeba aplikovat další kmene, které budou účinné i na genotypy, na které kmene z Indie a Pákistánu účinné nebyly (Ellison et al., 2020).

Podle závažnosti dopadů invaze, proveditelnosti biokontroly, úsilí potřebnému k jejímu provedení a pravděpodobnosti úspěšnosti určil Lesieur a kolektiv (2023) v Evropě 16 invazních druhů ohrožujících životní prostředí, u kterých má biokontrola vysoký potenciál. U třech z nich, by se daly k biokontrolě využít i patogeny. Nejvíce realizovatelná, by mohla být biologická kontrola na druhu *Pontederia crassipes*, dále na *Pistia stratiotes* a *Acacia saligna*. U dalších 14 druhů určili mírný potenciál (Lesieur et al., 2023), avšak i u nich může mít biokontrola smysl a může být úspěšná, jako tomu je u *Impatiens glandulifera* v Anglii (Pollard et al., 2022). Toto ukazuje, že i v Evropě použití biologické kontroly význam rozhodně má a je tedy na místě se jí zde více zabývat.

## 5. Závěr

Invazní rostliny ohrožují rostlinnou diverzitu, čímž mohou ničit celé ekosystémy a ohrožovat životní prostředí. Počet invazních druhů a rozsáhlosti jejich dopadů se neustále zvyšuje, je

proto potřeba bránit vzniku invazí preventivními opatřeními či včasnými zásahy. Invazní druh z jeho sekundárního areálu výskytu odstranit již nelze, ale pomocí biologické kontroly můžeme snížit počet jedinců na úroveň, kdy již nebudou problematické. Oproti mechanickým a chemickým metodám odstraňování rostlin biokontrola téměř nemá negativní dopady na životní prostředí, neznečišťuje ho a v naprosté většině případů působí pouze na cílové druhy, může proto být použita i v chráněných oblastech.

Počáteční náklady na biokontrolu jsou poměrně vysoké (Morin, 2019), avšak ve výsledku je biokontrola levnější než konvenční techniky odstraňování rostlin, které se musí aplikovat opakovaně (Lesieur et al., 2023). Po aplikaci se totiž biokontrola sama udržuje, protože množství biokontrolního agens se přizpůsobuje množství hostitelských jedinců, díky tomu působí dlouhodobě a bez potřeby dalších aplikací v následujících sezónách. Biologická kontrola není tak rychlá jako jiné techniky odstraňování, takže ji nelze použít v naléhavých situacích, ale tím, že působí postupně, by mohla snižovat pravděpodobnost vzniku sekundárních invazí na uvolněných stanovištích. Avšak rozdílností vzniku sekundárních invazí po použití různých metod k odstranění invazní rostliny se výzkum příliš nezabývá a je potřeba toto téma dále studovat (Shen et al., 2023).

Při použití biokontroly je bohužel riziko, že nebude efektivní, protože účinek biokontrolního agens může být různými faktory ovlivněn, nebo že dojde k zasažení necílových druhů. Avšak tomu se biokontrolní programy snaží předejít dostatečným zvážením potenciálních rizik a výhod plynoucích z dané biokontroly a samozřejmě výběrem vhodného agens a jeho rozsáhlým testováním (Morin, 2019). Tyto postupy se za dobu praktikování biologické kontroly zdokonalovaly a díky moderním technologiím navíc mohou být nyní ještě přesnější.

Pro houbové patogeny je testování velmi účinné, protože metoda centrifugálního testování příbuzných druhů je dosti spolehlivá, jelikož přeskok na nepříbuzné hostitele u specializovaných houbových patogenů není tolik pravděpodobný. V 75 % biokontrol, které využívaly houbové patogenní agens, se patogen úspěšně etabloval (Morin, 2020). V ostatních případech měl nízký efekt, nebo žádný (Den Breeyen et al., 2022). Avšak i nízkého efektu může být využito, pokud se k biokontrolě určitého druhu použije více biokontrolních agens, které se doplňují a jejich společný efekt na rostlinu je tak dostatečný. Použití patogenů v biokontrolě je výhodné, protože je u nich větší specifita, zvláště pak u rzí. Díky tomu je i menší riziko zasažení jiných než cílových organismů. V biologické kontrole patogeny došlo k negativním efektům pouze u 6 necílových druhů a se všemi těmito případy se navíc předem počítalo.



Překážkou v použití houbových patogenů v biologické kontrole může být neznalost životního cyklu houby. Ten musí nejprve objasněn, aby následně bylo možné vyhodnotit, zda by byl jako biokontrolní agens vhodný. Kdyby například obsahoval více hostitelů, nemohl by být použit. Překážkou může být i klima sekundárního areálu výskytu rostliny, avšak to platí i pro jiná biokontrolní agens. To ale nemusí být překážkou pro některé druhy rzí, které se dokáží podmínkám prostředí přizpůsobit (Prakash & Heather, 1986). Úspěšnosti biokontroly může také bránit rezistence rostlin. Pokud má cílový druh některé genotypy rezistentní vůči použitému patotypu, je potřeba dohledat další patotypy a použít takové, které budou na tyto genotypy účinné.

Pro větší využití biokontroly v Evropě je potřeba ji více přiblížit veřejnosti a zvýšit její informovanost. Kvůli nedostatečné informovanosti je totiž biokontrola někdy vnímána jako velmi riskantní a tudíž nebezpečná. Informace musí být více dostupné i pro nevědeckou veřejnost. Je také potřeba více ukázat, že patogeny nemusí být vždy „zlé“ a mohou sloužit i v náš prospěch.

## 6. Zdroje

- Agrawal, A. A., Kotanen, P. M., Mitchell, C. E., Power, A. G., Godsoe, W., & Klironomos, J. (2005). Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above- and belowground enemies. *Ecology*, *86*(11), 2979–2989. <https://doi.org/10.1890/05-0219>
- Alexander, H. M., & Burdon, J. J. (1984). The effect of disease induced by *Albugo candida* (white rust) and *Peronospora parasitica* (downy mildew) on the survival and reproduction of *Capsella burna-pastoris* (shepherd's purse). *Oecologia*, *64*(3), 314–318. <https://doi.org/10.1007/BF00379127>
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *3*(1), 52–66. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00004>
- Anderson, F. E., Díaz, M. L., Barton, J., Flemmer, A. C., Hansen, P. V., & McLaren, D. A. (2011). Exploring the life cycles of three South American rusts that have potential as biocontrol agents of the stipoid grass *Nassella neesiana* in Australasia. *Fungal Biology*, *115*(4–5), 370–380. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.01.008>
- Bailey, K. L. (2014). The bioherbicide approach to weed control using plant pathogens. In *Integrated pest management* (Issue 1977, pp. 245–266). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398529-3.00014-2>
- Bailey, K. L. (2019). Navigating the bioherbicide success pathway. In H. L. Hinz, M.-C. Bon, G. Bourdôt, M. Cristofaro, G. Desurmont, D. Kurose, H. Müller-Schärer, M. Rafter, U. Schaffner, M. Seier, R. F. H. Sforza, L. Smith, S. Stutz, S. Thomas, P. Weyl, & R. Winston (Eds.), *Proceedings of the XV international symposium on biological control of weeds* (Vol. 15, pp. 87–90).
- Barreto, R. W., Ellison, C. A., Seier, M. K., & Evans, H. C. (2012). Biological control of weeds with plant pathogens: four decades on. In *Integrated pest management: principles and practice* (pp. 299–350). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781845938086.0299>
- Barton, J. (2004). How good are we at predicting the field host-range of fungal pathogens used for classical biological control of weeds? *Biological Control*, *31*(1), 99–122. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2004.04.008>
- Barton, J. (2012). Predictability of pathogen host range in classical biological control of weeds: an update. *BioControl*, *57*(2), 289–305. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9401-7>
- Bellows, T. S., & Headrick, D. H. (1999). Arthropods and vertebrates in biological control of plants. In *Handbook of Biological Control* (pp. 505–516). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012257305-7/50064-3>
- Berner, D. K. (2010). BLUP, a new paradigm in host-range determination. *Biological Control*, *53*(2), 143–152. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.01.011>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, *26*(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blossey, B., & Notzold, R. (1995). Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *The Journal of Ecology*, *83*(5), 887. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W. E., Siemann, E., & Prati, D. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, *144*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0070-z>
- Bradshaw, A. D. (1959). Population Differentiation in *Agrostis Tenuis*. *Populations in Varied Environments*, 92–103.
- Brudvig, R., Hill, M. P., Robertson, M., & Byrne, M. J. (2008). Are nutrients limiting the successful biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa? In M. H. Julien, R. Sforza, M. C. Bon, H. C. Evans, P. E. Hatcher, H. L. Hinz, & B. G. Rector (Eds.), *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds* (p. 632). CABI. <http://centaur.reading.ac.uk/9828/>
- Bruzzese, E., & Field, R. P. (1985). Occurrence and spread of *Phragmidium violaceum* on blackberry (*Rubus fruticosus*) in Victoria, Australia. In E. S. Delfosse (Ed.), *Proceedings of the IV international symposium on biological control of weeds* (pp. 609–612). Agriculture Canada.
- Burdon, J. J. (1991). Fungal pathogens as selective forces in plant populations and communities. *Austral Ecology*, *16*(4), 423–432. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1991.tb01072.x>
- Burdon, J. J. (1993). The Structure of Pathogen Populations in Natural Plant Communities. *Annual Review of Phytopathology*, *31*(1), 305–323. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.31.090193.001513>
- Burdon, J. J., & Laine, A. L. (2019). Evolutionary dynamics of plant-pathogen interactions. In *Evolutionary Dynamics of*

- Callaway, R. M., & Aschehoug, E. T. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, *290*(5491), 521–523. <https://doi.org/10.1126/science.290.5491.521>
- Callaway, R. M., & Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. In *Frontiers in Ecology and the Environment* (Vol. 2, Issue 8, pp. 436–443). [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0436:NWISAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2)
- Carnegie, A. J., & Lidbetter, J. R. (2012). Rapidly expanding host range for *Puccinia psidii* sensu lato in Australia. *Australasian Plant Pathology*, *41*(1), 13–29. <https://doi.org/10.1007/s13313-011-0082-6>
- Catford, J. A., Vesk, P. A., Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2012). Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invasional ecosystems. *Global Change Biology*, *18*(1), 44–62. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02549.x>
- Chaney, L., & Baucom, R. S. (2012). The evolutionary potential of Baker's weediness traits in the common morning glory, *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, *99*(9), 1524–1530. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200096>
- Charudattan, R. (2005a). Ecological, practical, and political inputs into selection of weed targets: What makes a good biological control target? *Biological Control*, *35*(3 SPEC. ISS.), 183–196. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.07.009>
- Charudattan, R. (2005b). Use of plant pathogens as bioherbicides to manage weeds in horticultural crops. *Proceedings of the Florida State Horticultural Society*, *4*(118), 208–214.
- Charudattan, R., & Dinooor, A. (2000). Biological control of weeds using plant pathogens: Accomplishments and limitations. *Crop Protection*, *19*(8–10), 691–695. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(00\)00092-2](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(00)00092-2)
- Charudattan, R., Elliott, M., Devalerio, J. T., Hiebert, E., & Pettersen, M. E. (2004). Tobacco mild green mosaic virus: a virus-based bioherbicide. In J. M. Cullen, D. T. Briese, D. J. Kriticos, W. M. Lonsdale, L. Morin, & J. K. Scott (Eds.), *Proceedings of the XI international symposium on biological control of weeds* (pp. 63–63). CSIRO Entomology.
- Charudattan, R., & Hiebert, E. (2007). A plant virus as a bioherbicide for tropical soda apple, *Solanum viarum*. *Outlooks on Pest Management*, *18*(4), 167–171. <https://doi.org/10.1564/18aug07>
- Charudattan, R., & Hiebert, E. (2015). New bioherbicide composed of a plant virus. *International Pest Control*, *57*(2), 85–87. [https://www.researchgate.net/publication/305427156\\_New\\_bioherbicide\\_composed\\_of\\_a\\_plant\\_virus](https://www.researchgate.net/publication/305427156_New_bioherbicide_composed_of_a_plant_virus)
- Charudattan, R., Pettersen, M. S., & Hiebert, E. (2009). *Use of tobacco mild green mosaic virus (TMGMV) mediated lethal hypersensitive response (HR) as a novel method of weed control*. Patent no.: US 7.494.955 B2. <https://patents.google.com/patent/US7494955B2/en>
- Clay, K. (1991). Parasitic castration of plants by fungi. *Trends in Ecology and Evolution*, *6*(5), 162–166. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90058-6](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90058-6)
- Clay, K., & Kover, P. (1996). Evolution and stasis in plant-pathogen associations. *Ecology*, *77*(4), 997–1003. <https://doi.org/10.2307/2265570>
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, *7*(8), 721–733. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x>
- Cromroy, H. L. (1978). The potential use of eriophyoid mites for control of weeds. In T. E. Freeman (Ed.), *Proceedings of the IV international symposium on biological control of weeds* (pp. 294–296). Univ. Florida.
- Cudmore, B., & Mandrak, N. E. (2004). Biological synopsis of grass carp (*Ctenopharyngodon idella*). *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1–44.
- Cullen, J. (2012). *Chondrilla juncea* L. - skeleton weed. In Mi. Julien, R. McFadyen, & J. Cullen (Eds.), *Biological control of weeds in Australia* (pp. 150–161). CSIRO PUBLISHING. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20123111745>
- Cullen, J. M., & Briese, D. T. (2001). Host plant susceptibility to eriophyid mites used for weed biological control. In R. B. Halliday, D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton, & M. J. Colloff (Eds.), *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress* (pp. 341–341). CSIRO Publishing.
- Cullen, J. M., Kable, P. F., & Catt, M. (1973). Epidemic spread of a rust imported for biological control. *Nature*, *244*(8), 462–464. <https://doi.org/10.1038/244462a0>
- Culliney, T. W. (2005). Benefits of classical biological control for managing invasive plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *24*(2), 131–150. <https://doi.org/10.1080/07352680590961649>

- Currie, A. F., Gange, A. C., Ab Razak, N., Ellison, C. A., Maczey, N., & Wood, S. V. (2019). Endophytic fungi in the invasive weed *Impatiens glandulifera*: a barrier to classical biological control? *Weed Research*, *60*(1), 50–59. <https://doi.org/10.1111/wre.12396>
- Delfosse, E. S. (2005). Risk and ethics in biological control. *Biological Control*, *35*(3 SPEC. ISS.), 319–329. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.09.009>
- Den Breeyen, A., Lange, C., & Fowler, S. V. (2022). Plant pathogens as introduced weed biological control agents: Could antagonistic fungi be important factors determining agent success or failure? *Frontiers in Fungal Biology*, *3*(July), 1–11. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2022.959753>
- DiTomaso, J. M. (1997). Risk analysis of various weed control methods. *1997 Cal-IPC Symposium Proceedings*, *10*, 1–6. <https://www.semanticscholar.org/paper/Risk-Analysis-of-Variou-Weed-Control-Methods-Ditomaso/003ec38f50d5cb6681a6ffe3f94014e6d2818cd6>
- Divon, H. H., & Fluhr, R. (2007). Nutrition acquisition strategies during fungal infection of plants. *FEMS Microbiology Letters*, *266*(1), 65–74. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2006.00504.x>
- Dodd, A. P. (1940). *The biological campaign against prickly-pear* (A. H. Tucker (Ed.)). Government Printer.
- Dodds, P. N., & Rathjen, J. P. (2010). Plant immunity: towards an integrated view of plant–pathogen interactions. *Nature Reviews Genetics*, *11*(8), 539–548. <https://doi.org/10.1038/nrg2812>
- Dugdale, T., McLaren, D., & Conran, J. (2015). The biology of Australian weeds 65. “*Tradescantia fluminensis*” Vell. *Plant Protection Quarterly*, *30*(4), 116.
- Duke, S. O., Dayan, F., Romagni, J. G., & Rimando, A. M. (2000). Natural products as sources of herbicides: current status and future trends. *Weed Research*, *40*(1), 99–111. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2000.00161.x>
- Eilenberg, J., Hajek, A., & Lomer, C. (2001). Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl*, *46*(4), 387–400. <https://doi.org/10.1023/A:1014193329979>
- Ellison, C. A., Evans, H. C., & Ineson, J. (2004). The significance of intraspecies pathogenicity in the selection of a rust pathotype for the classical biological control of *Mikania micrantha* (mile-a-minute weed) in Southeast Asia. *Proceedings of the XI International Symposium on Biological Control of Weeds*, pp 102–107.
- Ellison, C. A., Pereira, J. M., Thomas, S. E., Barreto, R. W., & Evans, H. C. (2006). Studies on the rust *Prospodium tuberculatum*, a new classical biological control agent released against the invasive alien weed *Lantana camara* in Australia. 1. Life-cycle and infection parameters. *Australasian Plant Pathology*, *35*(3), 309–319. <https://doi.org/10.1071/AP06022>
- Ellison, C. A., Pollard, K. M., & Varia, S. (2020). Potential of a coevolved rust fungus for the management of Himalayan balsam in the British Isles: first field releases. *Weed Research*, *60*(1), 37–49. <https://doi.org/10.1111/wre.12403>
- EPA. (2012). *MBI-005 EP. Marrone Bio Innovations* (p. 41). U.S. Environmental protection agency. [https://www3.epa.gov/pesticides/chem\\_search/ppls/084059-00012-20120426.pdf](https://www3.epa.gov/pesticides/chem_search/ppls/084059-00012-20120426.pdf)
- EPA. (2014). *SolviNix® LC. BioProdex, Inc.* (p. 17). U.S. Environmental protection agency. [https://www3.epa.gov/pesticides/chem\\_search/ppls/081179-00003-20141211.pdf](https://www3.epa.gov/pesticides/chem_search/ppls/081179-00003-20141211.pdf)
- Evans, H. C. (2000). Evaluating plant pathogens for biological control of weeds: An alternative view of pest risk assessment. *Australasian Plant Pathology*, *29*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1071/ap00001>
- Fowler, S. V., Harman, H. M., Memmott, J., Paynter, Q., Shaw, R., Sheppard, A. W., & Syrett, P. (1996). Comparing the population dynamics of broom, *Cytisus scoparius*, as a native plant in the United Kingdom and France, and as an invasive alien weed in Australia and New Zealand. In V. C. Moran & J. H. Hoffmann (Eds.), *Proceedings of the IX international symposium on biological control of weeds* (pp. 19–26). University of Cape Town.
- Fowler, S. V., Barreto, R., Dodd, S., Macedo, D. M., Paynter, Q., Pedrosa-Macedo, J. H., Pereira, O. L., Peterson, P., Smith, L., Waipara, N., Winks, C. J., & Forrester, G. (2013). *Tradescantia fluminensis*, an exotic weed affecting native forest regeneration in New Zealand: Ecological surveys, safety tests and releases of four biocontrol agents from Brazil. *Biological Control*, *64*(3), 323–329. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.11.013>
- Fridley, J. D., Bauerle, T. L., Craddock, A., Ebert, A. R., Frank, D. A., Heberling, J. M., Hinman, E. D., Jo, I., Martinez, K. A., Smith, M. S., Woolhiser, L. J., & Yin, J. (2022). Fast but steady: An integrated leaf-stem-root trait syndrome for woody forest invaders. *Ecology Letters*, *25*(4), 900–912. <https://doi.org/10.1111/ele.13967>
- Fried, G., Laitung, B., Pierre, C., Chagué, N., & Panetta, F. D. (2014). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: Disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. *Biological Invasions*, *16*(8), 1639–1658. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0597-6>
- Gilbert, G. S. (2002). Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, *40*(1),

- 13–43. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.021202.110417>
- Gill, U. S., Lee, S., & Mysore, K. S. (2015). Host versus nonhost resistance: Distinct wars with similar arsenals. *Phytopathology*, *105*(5), 580–587. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-14-0298-RVW>
- Grotkopp, E., Rejmánek, M., & Rost, T. L. (2002). Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist*, *159*(4), 396–419. <https://doi.org/10.1086/338995>
- Guetsky, R., Shtienberg, D., Elad, Y., & Dinooor, A. (2001). Combining biocontrol agents to reduce the variability of biological control. *Phytopathology*, *91*(7), 621–627. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2001.91.7.621>
- Guske, S., Schulz, B., & Boyle, C. (2004). Biocontrol options for *Cirsium arvense* with indigenous fungal pathogens. *Weed Research*, *44*(2), 107–116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2003.00378.x>
- Hanlon, S. G., Hoyer, M. V., Cichra, C. E., & Canfield, D. E. (2000). Evaluation of macrophyte control in 38 florida lakes using triploid grass carp. *Journal of Aquatic Plant Management*, *38*(1), 48–54.
- Hasan, S. (1972). Specificity and host specialization of *Puccinia chondrillina*. *Annals of Applied Biology*, *72*(3), 257–263. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1972.tb01292.x>
- Hasan, S. (1985). Search in Greece and Turkey for *Puccinia chondrillina* strains suitable to australian forms of skeleton weed. In E. S. Delfosse (Ed.), *Proceedings of the VI International Symposium on Biological Control of Weeds* (pp. 625–632). Agriculture Canada.
- Heath, M. C. (1977). A comparative study of non-host interactions with rust fungi. *Physiological Plant Pathology*, *10*(1), 73–88. [https://doi.org/10.1016/0048-4059\(77\)90009-1](https://doi.org/10.1016/0048-4059(77)90009-1)
- Heath, M. C. (1997). Evolution of plant resistance and susceptibility to fungal parasites. In G. C. Carroll & P. Tudzynski (Eds.), *Plant Relationships Part B* (pp. 257–276). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-60647-2\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-60647-2_16)
- Heath, M. C. (2003). Nonhost resistance in plants to microbial pathogens. In R. A. B. Ezekowitz & J. A. Hoffmann (Eds.), *Innate Immunity. Infectious Disease* (pp. 47–57). Humana Press. <https://doi.org/10.1385/1-59259-320-8:47>
- Hierro, J. L., & Callaway, R. M. (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, *256*(1), 29–39. <https://doi.org/10.1023/A:1026208327014>
- Hufbauer, R. A., & Roderick, G. K. (2005). Microevolution in biological control: Mechanisms, patterns, and processes. *Biological Control*, *35*(3 SPEC. ISS.), 227–239. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2005.04.004>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, *46*(1), 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- iBiocontrol* [website]. (n.d.). <https://www.ibiocontrol.org/catalog/index.cfm> [cit. 2023-05-03]
- Imaizumi, S., Nishino, T., Miyabe, K., Fujimori, T., & Yamada, M. (1997). Biological control of annual bluegrass (*Poa annua* L.) with a Japanese isolate of *Xanthomonas campestris* pv. *poae* (JT-P482). *Biological Control*, *8*(1), 7–14. <https://doi.org/10.1006/bcon.1996.0475>
- Jarosz, A. M., & Davelos, A. L. (1995). Effects of disease in wild plant populations and the evolution of pathogen aggressiveness. *New Phytologist*, *129*(3), 371–387. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb04308.x>
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, *17*(4), 164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*(4), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- Lake, J. C., & Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, *117*(2), 215–226. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00294-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00294-5)
- Lembi, C. A., Ritenour, B. G., Iverson, E. M., & Forss, E. C. (1978). The effects of vegetation removal by grass carp on water chemistry and phytoplankton in Indiana ponds. *Transactions of the American Fisheries Society*, *107*(1), 161–171. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1978\)107<161:teovrb>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1978)107<161:teovrb>2.0.co;2)
- Lesieur, V., Sforza, R. F. H., Sheppard, A. W., & Shaw, R. H. (2023). Prioritising environmental invasive weeds of European concern for classical biological control: A reanalysis. *Weed Research*, *December 2022*, 1–14. <https://doi.org/10.1111/wre.12582>
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends*

- in *Ecology and Evolution*, 20(5), 223–228. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.004>
- Loria, R., Kers, J., & Joshi, M. (2006). Evolution of plant pathogenicity in *Streptomyces*. *Annual Review of Phytopathology*, 44, 469–487. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.032905.091147>
- McCartney, H. A., & Fitt, B. D. L. (1998). Dispersal of foliar fungal plant pathogens: mechanisms, gradients and spatial patterns. In D. Gareth Jones (Ed.), *The Epidemiology of Plant Diseases* (pp. 138–160). Kluwer Publishers. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3302-1\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3302-1_7)
- McEvoy, P. B., & Coombs, E. M. (1999). Biological control of plant invaders: Regional patterns, field experiments, and structured population models. *Ecological Applications*, 9(2), 387–401. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1999\)009\[0387:BCOPIR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1999)009[0387:BCOPIR]2.0.CO;2)
- McFadyen, R. E. C. (1998). Biological control of weeds. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 369–393. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.43.1.369>
- Mckenzie, E. H. C. (1998). Rust fungi of New Zealand—An introduction, and list of recorded species. *New Zealand Journal of Botany*, 36(2), 233–271. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512564>
- Mendgen, K., & Hahn, M. (2002). Plant infection and the establishment of fungal biotrophy. *Trends in Plant Science*, 7(8), 352–356. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02297-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02297-5)
- Messing, R. H., & Wright, M. G. (2006). Biological control of invasive species: Solution or pollution? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(3), 132–140. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0132:BCOISS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0132:BCOISS]2.0.CO;2)
- Moles, A. T., Dalrymple, R. L., Raghu, S., Bonser, S. P., & Ollerton, J. (2022). Advancing the missed mutualist hypothesis, the under-appreciated twin of the enemy release hypothesis. In *Biology Letters* (Vol. 18, Issue 10, p. 20220220). NLM (Medline). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0220>
- Morin, L. (2019). Prioritizing weed targets and agents for biological control: Are we getting better at it? In H. L. Hinz, M.-C. Bon, G. Bourdôt, M. Cristofaro, G. Desurmont, D. Kurose, H. Müller-Schärer, M. Rafter, U. Schaffner, M. Seier, R. F. H. Sforza, L. Smith, S. Stutz, S. Thomas, P. Weyl, & R. Winston (Eds.), *Proceedings of the XV international symposium on biological control of weeds* (Vol. 15, p. 5).
- Morin, L. (2020). Progress in Biological Control of Weeds with Plant Pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 58(1), 201–223. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-010820-012823>
- Morin, L., Evans, K. J., & Sheppard, A. W. (2006). Selection of pathogen agents in weed biological control: Critical issues and peculiarities in relation to arthropod agents. *Australian Journal of Entomology*, 45(4), 349–365. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2006.00562.x>
- Müller-Schärer, H., & Scheepens, P. C. (1997). Biological control of weeds in crops: A coordinated European research programme (COST-816). *Integrated Pest Management Reviews*, 2(2), 45–50. <https://doi.org/10.1023/A:1018428412868>
- Mysore, K. S., & Ryu, C.-M. (2004). Nonhost resistance: how much do we know? *Trends in Plant Science*, 9(2), 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2003.12.005>
- Newcombe, G. (2004). Rust diseases. In J. Burley, J. Evans, & J. A. Youngquist (Eds.), *Encyclopedia of Forest Sciences* (Issue 1, pp. 785–792). Elsevier. [https://doi.org/10.1007/0-306-48380-7\\_3730](https://doi.org/10.1007/0-306-48380-7_3730)
- Panstruga, R., & Moscou, M. J. (2020). What is the molecular basis of nonhost resistance? *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 33(11), 1253–1264. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-20-0161-CR>
- Pantone, D. J. (1987). Host range of *Anguina amsinckiae* within the genus *Amsinckia*. *Revue de Nématologie*, 10(1), 117–119.
- Pantone, D. J., & Womersley, C. (1986). The distribution of flower galls caused by *Anguina amsinckiae* on the weed, common fiddleneck, *Amsinckia intermedia*. *Revue de Nématologie*, 9(2), 185–189.
- Parker, P. E. (1991). Nematodes as biological control agents of weeds. In D. O. Te Beest (Ed.), *Microbial Control of Weeds* (pp. 58–68). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9680-6\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-9680-6_3)
- Parsons, L. K., Collinson, L. M., Milan, J. D., Harmon, B. L., Newcombe, G., Gaskin, J., & Schwarzlander, M. (2008). Were ineffective agents selected for the biological control of skeletonweed in North America? A post-release analysis. In M. H. Julien, R. Sforza, M. C. Bon, H. C. Evans, P. E. Hatcher, H. L. Hinz, & B. G. Rector (Eds.), *Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds* (p. 640). CABI.
- Paul, N. D., & Ayres, P. G. (1986). The Impact of a Pathogen (*Puccinia Lagenophorae*) on Populations of Groundsel (*Senecio Vulgaris*) Overwintering in the Field: II. Reproduction. *The Journal of Ecology*, 74(4), 1085. <https://doi.org/10.2307/2260235>

- Pérez-De la O, N. B., Espinosa-Zaragoza, S., López-Martínez, V., D. Hight, S., & Varone, L. (2020). Ecological niche modeling to calculate ideal sites to introduce a natural enemy: the case of *apanteles opuntiarum* (Hymenoptera: Braconidae) to control *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae) in North America. *Insects*, *11*(7), 454. <https://doi.org/10.3390/insects11070454>
- Peterson, R. K. D., Sing, S. E., & Weaver, D. K. (2005). Differential physiological responses of Dalmatian toadflax, *Linaria dalmatica* L. Miller, to injury from two insect biological control agents: Implications for decision-making in biological control. *Environmental Entomology*, *34*(4), 899–905. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-34.4.899>
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, *52*(3 SPEC. ISS.), 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Pípalová, I., Květ, J., & Adámek, Z. (2009). Limnological changes in a pond ecosystem caused by grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) low stocking density. *Czech Journal of Animal Science*, *54*(1), 31–45. <https://doi.org/10.17221/1737-CJAS>
- Ploch, S., Kruse, J., Choi, Y. J., Thiel, H., & Thines, M. (2022). Ancestral state reconstruction in *Peronospora* provides further evidence for host jumping as a key element in the diversification of obligate parasites. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *166*(October 2021), 107321. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107321>
- PMRA. (2010). *Registration Decision for Lactobacillus casei strain LPT-111, Lactobacillus rhamnosus strain LPT-21, Lactococcus lactis ssp. lactis strain LL64/CSL, Lactococcus lactis ssp. lactis strains LL102/CSL and Lactococcus lactis ssp. cremoris strain M11/CSL* (p. 26). <https://publications.gc.ca/site/eng/9.567317/publication.html>
- Pollard, K. M., Gange, A. C., Seier, M. K., & Ellison, C. A. (2022). A semi-natural evaluation of the potential of the rust fungus *Puccinia komarovii* var. *glanduliferae* as a biocontrol agent of *Impatiens glandulifera*. *Biological Control*, *165*(1), 104786. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104786>
- Prakash, C. S., & Heather, W. A. (1986). Adaptation of *Melampsora medusae* to increasing temperature and light intensities on a clone of *Populus deltoides*. *Canadian Journal of Botany*, *64*(4), 834–841. <https://doi.org/10.1139/b86-108>
- Précigout, P.-A., Claessen, D., Makowski, D., & Robert, C. (2020). Does the latent period of leaf fungal pathogens reflect their trophic type? A meta-analysis of biotrophs, hemibiotrophs, and necrotrophs. *Phytopathology*, *110*(2), 345–361. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-19-0144-R>
- Pyšek, P., Chytrý, M., Moravcová, L., Pergl, J., Perglová, I., Prach, K., & Skálová, H. (2008). Návrh české terminologie vztahující se k rostlinným invazím. *Zprávy České Botanické Společnosti*, *43*(Mater. 23), 219–222.
- Radosevich, S. R., Stubbs, M. M., & Ghera, C. M. (2003). Plant invasions—process and patterns. *Weed Science*, *51*(2), 254–259. [https://doi.org/https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2003\)051\[0254:PIPAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1614/0043-1745(2003)051[0254:PIPAP]2.0.CO;2)
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. In *Progress in Physical Geography* (Vol. 30, Issue 3, pp. 409–431). SAGE Publications Ltd. <https://doi.org/10.1191/0309133306pp490pr>
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Dane Panetta, F., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, *6*(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- Ridings, W. H. (1986). Biological control of stranglervine in citrus—a researcher's view. *Weed Science*, *34*(S1), 31–32. <https://doi.org/10.1017/S004317450006834X>
- Ridings, W. H., Mitchell, D. J., Schoulties, C. L., & El-Gholl, N. E. (1976). Biological control of milkweed vine in Florida citrus groves with a pathotype of *Phytophthora citrophthora*. In T. E. Freeman (Ed.), *Proceedings of the IV International Symposium on Biological Control of Weeds* (pp. 224–240). Univ. Florida.
- Robinson, a F., Orr, C. C., & Abernathy, J. R. (1978). Distribution of *Nothanguina phyllobia* and its potential as a biological control agent for silver-leaf nightshade. *Journal of Nematology*, *10*(4), 362–366.
- Rodríguez-Cerezo, E., Elena, S. F., Moya, A., & García-Arenal, F. (1991). High genetic stability in natural populations of the plant RNA virus tobacco mild green mosaic virus. *Journal of Molecular Evolution*, *32*(4), 328–332. <https://doi.org/10.1007/BF02102191>
- Rosenthal, S. S. (1996). *Aceria*, *epitrimerus* and *Aculus* species and biological control of weeds. In E. E. Lindquist, M. W. Sabelis, & J. Bruin (Eds.), *Eriophyoid Mites Their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests* (Vol. 6, Issue 1, pp. 729–739). Elsevier Science. [https://doi.org/10.1016/S1572-4379\(96\)80049-2](https://doi.org/10.1016/S1572-4379(96)80049-2)
- Roy, B. A., & Kirchner, J. W. (2000). Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution*, *54*(1), 51–63. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00007.x>

- Schwarzländer, M., Hinz, H. L., Winston, R. L., & Day, M. D. (2018). Biological control of weeds: an analysis of introductions, rates of establishment and estimates of success, worldwide. *BioControl*, 63(3), 319–331. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9890-8>
- Seastedt, T. R., & Pyšek, P. (2011). Mechanisms of Plant Invasions of North American and European Grasslands. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 133–153. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145057>
- Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J., Pyšek, P., van Kleunen, M., Weber, E., Winter, M., & Blasius, B. (2015). Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, 21(11), 4128–4140. <https://doi.org/10.1111/gcb.13021>
- Shaw, R. H., Ellison, C. A., Marchante, H., Pratt, C. F., Schaffner, U., Sforza, R. F. H., & Deltoro, V. (2018). Weed biological control in the European Union: from serendipity to strategy. *BioControl*, 63(3), 333–347. <https://doi.org/10.1007/s10526-017-9844-6>
- Shaw, R. H., Tanner, R., Djeddour, D., & Cortat, G. (2011). Classical biological control of Fallopia japonica in the United Kingdom - lessons for Europe. *Weed Research*, 51(6), 552–558. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00880.x>
- Shen, C., Chen, P., Zhang, K., He, M., Wan, J., Wang, Y., Tao, Z., Huang, W., & Siemann, E. (2023). Dynamics and mechanisms of secondary invasion following biological control of an invasive plant. *New Phytologist*, 1–13. <https://doi.org/10.1111/nph.18878>
- Simmonds, F. J., & Bennett, F. D. (1966). Biological control of opuntia spp. by Cactoblastis cactorum in the Leeward islands (West Indies). *Entomophaga*, 11(2), 183–189. <https://doi.org/10.1007/BF02372940>
- Smith, L., de Lillo, E., & Amrine, J. W. (2010). Effectiveness of eriophyid mites for biological control of weedy plants and challenges for future research. *Experimental and Applied Acarology*, 51(1–3), 115–149. <https://doi.org/10.1007/s10493-009-9299-2>
- Standish, R. J. (2002). Experimenting with methods to control Tradescantia fluminensis, an invasive weed of native forest remnants in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*, 26(2), 161–170.
- Tanner, R. A., Jin, L., Shaw, R., Murphy, S. T., & Gange, A. C. (2014). An ecological comparison of Impatiens glandulifera Royle in the native and introduced range. *Plant Ecology*, 215(8), 833–843. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0335-x>
- Te Beest, D. O., Yang, X. B., & Cisar, C. R. (1992). The status of biological control of weeds with fungal pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 30(1), 637–657. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.30.090192.003225>
- Thakore, Y. (2006). The biopesticide market for global agricultural use. *Industrial Biotechnology*, 2(3), 194–208. <https://doi.org/10.1089/ind.2006.2.194>
- Thines, M. (2019). An evolutionary framework for host shifts – jumping ships for survival. *New Phytologist*, 224(2), 605–617. <https://doi.org/10.1111/nph.16092>
- Thomma, B. P. H. J., Penninckx, I. A. M. A., Broekaert, W. F., & Cammue, B. P. A. (2001). The complexity of disease signaling in Arabidopsis. *Current Opinion in Immunology*, 13(1), 63–68. [https://doi.org/10.1016/S0952-7915\(00\)00183-7](https://doi.org/10.1016/S0952-7915(00)00183-7)
- Thompson, K., Hodgson, J. G., & Rich, T. C. G. (1995). Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 18(4), 390–402. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00142.x>
- Wang, Q., Jin, S., & Ruan, X. (2009). Ecological explanations for successful invasion of exotic plants. *Frontiers of Biology in China*, 4(3), 271–281. <https://doi.org/10.1007/s11515-009-0032-7>
- Wapshere, A. H. (1988). Prospects for the biological control of silver-leaf nightshade, Solanum elaeagnifolium, in Australia. *Australian Journal of Agricultural Research*, 39(2), 187–197. <https://doi.org/10.1071/AR9880187>
- Wapshere, A. J. (1974). A strategy for evaluating the safety of organisms for biological weed control. *Annals of Applied Biology*, 77(2), 201–211. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1974.tb06886.x>
- Wapshere, A. J., Delfosse, E. S., & Cullen, J. M. (1989). Recent developments in biological control of weeds. *Crop Protection*, 8(4), 227–250. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(89\)90009-4](https://doi.org/10.1016/0261-2194(89)90009-4)
- Weyl, P., Cristofaro, M., Smith, L., Schaffner, U., Vidović, B., Petanović, R., Marini, F., Asadi, G. A., & Sonja, S. (2019). Eriophyid mites and weed biological control: Does every silver lining have a cloud? In H. L. Hinz, M.-C. Bon, G. Bourdôt, M. Cristofaro, G. Desurmont, D. Daisuke Kurose, H. Müller-Schärer, M. Rafter, U. Schaffner, M. Seier, R. F. H. Sforza, L. Smith, S. Stutz, S. Thomas, P. Weyl, & R. Winston (Eds.), *Proceedings of the XV international symposium on biological control of weeds* (Vol. 15, pp. 9–11). <http://centaur.reading.ac.uk/9828/>
- Whitmoyer, R. E., Nault, L. R., & Bradfute, O. E. (1972). Fine structure of Aceria tulipae (Acarina: Eriophyidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 65(1), 201–215. <https://doi.org/10.1093/aesa/65.1.201>



Winston, R. L., Randall, C. B., Blossey, B., Tipping, P. W., Lake, E. C., & Hough-goldstein, J. (2017). Field guide for the biological control of weeds in eastern North America. In *US department of agriculture* (Issue April). USDA Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team.

Zedler, J. B., & Kercher, S. (2004). Causes and consequences of invasive plants in wetlands: Opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(5), 431–452. <https://doi.org/10.1080/07352680490514673>