

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*): velkolepý modelový druh v invazní ekologii

***Heracleum mantegazzianum*: a model species in invasion ecology**

Jan Pergl¹⁾, Petr Pyšek^{1,2)}, Irena Perglová¹⁾ & Lenka Moravcová¹⁾

¹⁾ Botanický ústav AV ČR, v.v.i., Oddělení ekologie invazí, 252 43 Průhonice;
e-mail: pergl@ibot.cas.cz, pysek@ibot.cas.cz, perglova@ibot.cas.cz,
moravcova@ibot.cas.cz

²⁾ Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta UK, Viničná 7, 128 01 Praha 2

Abstract

Heracleum mantegazzianum (giant hogweed) is a prominent invasive species in the Czech Republic and many other European countries. The history of its invasion in Europe started at the beginning of the 19th century when it was recorded in England; 50 years later it was recorded in the Czech Republic. This paper reviews up-to-date knowledge of the biology, ecology and history of invasion of *H. mantegazzianum* and illustrates that it is a suitable model species for invasion ecology. The majority of studies included in the paper were carried out within the 5 FP EU project GIANT ALIEN aimed at developing a sustainable strategy of the control of giant hogweed.

Key words: *Apiaceae*, Czech Republic, ecology, giant hogweed, invasion, life history

Úvod

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier, giant hogweed) je jedním z nejvýznamnějších invazních druhů Evropy (DAISIE 2008) a stejně tak i České republiky (Pyšek et al. 2002, Mlíkovský & Stýblo 2006). Bolševník se stal téměř prominentním invazním druhem, a to díky svému výjimečnému vzhledu, úctyhodné velikosti a možným dopadům na lidské zdraví. Bolševník vždy lákal botaniky a ekology svým nápadným habitem a později úspěšnou invazí, takže byl velmi často studován (viz citace v pracích Ochsmann 1996, Tiley et al. 1996, Page et al. 2006); navíc je v Evropě velmi rozšířen, což z něj činí vhodný modelový invazní druh. Právě z těchto důvodů byl vybrán jako vzor pro vytvoření trvale udržitelné strategie pro kontrolu invazních druhů v Evropě. V letech 2002–2005 proběhl za podpory 5. rámcového programu Evropské unie projekt (GIANT ALIEN, www.giant-alien.dk), zaměřený na komplexní studii ekologie bolševníku a možnost jeho kontroly. V projektu byly provázány obory zabývající se taxonomickými a biologickými aspekty invaze, klasickými metodami likvidace a studiem patogenů a

parazitů bolševníku ve vztahu k potenciální biologické kontrole. Souhrnné studie jednotlivých okruhů projektu jsou uvedeny v monografii o bolševníku (Pyšek et al. 2007a). Tento příspěvek přináší aktuální informace o ekologii a biologii tohoto druhu, které jsou výsledkem účasti Oddělení ekologie invazí Botanického ústavu AV ČR na projektu GIANT ALIEN. Právě detailní informace o kompletním životním cyklu umožňují zařadit jednotlivé poznatky do celkového kontextu a porozumět úspěšné invazi bolševníku v nepůvodním evropském areálu.

Historie a průběh invaze

Historie invaze bolševníku velkolepého začala introdukcí z oblasti jeho původního výskytu na Kavkaze. Rod *Heracleum* obsahuje zhruba 65 druhů, centra diverzity má v Číně a na Kavkaze, přičemž na území Evropy se vyskytují tři invazní druhy: *H. mantegazzianum*, *H. sosnowskyi* a *H. persicum* (Jahodová et al. 2007a). Přestože bolševníky byly objektem intenzivního výzkumu, taxonomie jednotlivých druhů je stále nejasná, a to díky historickým aspektům, izolovanosti výzkumu v oblasti původního areálu v Rusku a možné hybridizaci (Jahodová et al. 2007a, b, Jahodová & Pyšek 2008). První záznam o bolševníku velkého vzrůstu v Evropě pochází z Anglie, kde je udáván z botanické zahrady v Kew v Londýně již v roce 1817, avšak pod jménem *H. giganteum*, a nejspíš odpovídá dnešnímu *H. mantegazzianum*. O pouhých jedenáct let později (1828) byl již druh pěstovaný v Kew Gardens zaznamenán zplanělý. Jako výrazná okrasná rostlina pak byl postupně zavlečen do Švýcarska, Německa, Irska, Dánska, České republiky a dalších zemí (Nielsen et al. 2005, Pyšek et al. 2008). Později, zřejmě v průběhu první poloviny 20. století, bolševník velkolepý zdomácněl také ve Spojených státech a Kanadě (první herbářový doklad z Kanady pochází z roku 1949; Page et al. 2006). Z České republiky pochází první údaj z roku 1862, kdy byl bolševník introdukovan do zámecké zahrady Lázní Kynžvart, a opět, obdobně jako v Anglii, již o 15 let později je udáván z tohoto regionu zplanělý (Pyšek et al. 2007c). Vzhledem k tomu, že bolševník byl šířen záměrně a jedná se o nepřehlédnutelný druh, máme o jeho invazi dostatek informací, a to jak v kontinentálním měřítku Evropy (Nielsen et al. 2005), tak pro území České republiky (Pyšek & Pyšek 1994), pomineme-li výše zmíněné taxonomické problémy. Analýza nárůstu počtu lokalit v ČR ukázala, že tzv. lag fáze trvala zhruba 60–70 let a exponenciální fáze invaze začala počátkem 40. let 20. století (Pyšek & Prach 1993). Schopnost *H. mantegazzianum* rychle kolonizovat narušená stanoviště se ukázkově projevila v západních Čechách v oblasti Slavkovského lesa, kde po 2. světové válce došlo k výrazné změně ve využívání krajiny (opuštění tradičního hospodaření, založení vojenského prostoru), což v následujících letech podpořilo dramatický nárůst abundance bolševníku (Müllerová et al. 2005, 2008).

Invaze *H. mantegazzianum* je tedy ukázkovým příkladem invazního procesu úmyslně zavlečeného druhu. Detailní znalost historie šíření nám poskytuje možnost studovat faktory ovlivňující dynamiku šíření na různých škálách, na kterých jsou dobře patrné jednotlivé

fáze invazního procesu – od šíření na větší vzdálenosti způsobeného lidskou činností po dynamiku obsazování invadované plochy v menším měřítku (Pyšek et al. 2008).

Stanoviště v původním a invadovaném areálu

Centrum původního areálu *H. mantegazzianum* leží v oblasti západního Velkého Kavkazu (Jahodová et al. 2007a, Otte et al. 2007). Předpokládá se, že bolševník je součástí přirozených subalpinských vysokobylinných společenstev, roste na vlhkých a humusem bohatých půdách na svazích v pásu horského lesa. V současné době je druh *H. mantegazzianum* na Kavkaze rozšířen od poloh nad hranici lesa až do podhůří, v rozmezí nadmořských výšek od 50 do 2200 m n. m. (podrobnosti viz Otte et al. 2007). Společenstva, ve kterých se bolševník v původním areálu v současnosti vyskytuje, je možné rozdělit do několika skupin podél gradientu nadmořské výšky na: subalpinskou vysokobylinnou vegetaci, ruderalizované subalpinské louky, montánní ruderalizovanou vysokobylinnou vegetaci a nížinnou ruderalní vysokobylinnou vegetaci. Ve vyšších, člověkem méně ovlivněných polohách, se *H. mantegazzianum* v těchto společenstvech vyskytuje spíše s nižší abundancí, na méně přirozených stanovištích však i v původním areálu vytváří dominantu porostů, jak to známe z nepůvodního areálu.

Heraclium mantegazzianum ve střední Evropě invaduje zejména polopřirozená travinná společenstva, dusíkem bohatá vysokobylinná společenstva, lesní lemy a antropogenní stanoviště (Thiele et al. 2007). V ČR jsou nejvíce invadovány narušované plochy s dostatečným obsahem dusíkatých živin, poskytující dobré podmínky pro uchycení a vývoj semenáčků (Pyšek & Pyšek 1995). V nepůvodním areálu za vhodných podmínek vytváří velkoplošné porosty, v nichž dosahuje vysoké pokryvnosti, podél liniových krajinných prvků (cesty, vodní toky) se vyskytují menší populace či jednotlivé rostliny. Rozšíření *H. mantegazzianum* je určováno především vlivem člověka. Vyskytuje se nejčastěji podél cest, na opuštěných a neudržovaných loukách, dále jako důsledek pěstování v zahradách, parcích a jejich okolí (Thiele et al. 2007). Pyšek et al. (1998) analyzovali faktory ovlivňující rozšíření bolševníku na území ČR. Studie ukázala, že rozšíření koreluje s lednovou izotermou a hustotou osídlení – v oblastech s teplou zimou a malým osídlením jedruh méně hojný.

Ekologie: klíčení, kvetení, reprodukce a populační dynamika

Protože bolševník přitahoval a stále přitahuje mnoho pozornosti, dochází často k přebírání některých tvrzení, aniž by si autoři ověřili, odkud zmíněné údaje pochází a zda jsou skutečně podloženy daty. To se projevuje například u nejčastěji zmiňované vlastnosti – počtu plodů, které je jediná rostlina schopna vytvořit; tento údaj se často používá ke zdůraznění úspěšnosti bolševníku. Plodem *H. mantegazzianum* je poltivá dvounažka, která se v době zralosti rozpadá na dvě plochá a křídlatá merikarpia (pro zjednodušení budeme v textu jed-

notlivá merikarpia označovat termínem „semeno“). Opakovaně se citují údaje o enormní produkci semen, přes 100 000 na rostlinu (viz např. citace v Tiley et al. 1996). Pečlivé prověření způsobu, jakým byly získány v literatuře udávané počty, ukázalo, že se jedná o údaje nereálné či značně extrémní; terénní studie založená na odhadu plodnosti 100 rostlin pak ukázala, že bolševník v průměru tvoří asi 20 tis. semen, s maximem okolo 50 tis. (Perglová et al. 2007).

Jako zástupce čeledi *Apiaceae* (okoličnaté) má *H. mantegazzianum* květy uspořádané ve složených okolících, které bývají obvykle až čtyř řádů. Jednotlivé okolíky sestávají z okolíčků, složených z drobných oboupohlavných nebo samčích květů. Počet samčích květů vzrůstá v okolících vyšších řádů a směrem do středu okolíčků; terminální okolík obsahuje jen květy oboupohlavné. To se odráží v produkci semen – téměř polovina z nich (44,6 %) se tvoří právě v terminálních (primárních) okolících, terciální okolíky už nesou jen něco málo přes 3 % semen (Perglová et al. 2006). Okolíky bolševníku rozkvétají postupně, od terminálního, který začíná v oblasti Slavkovského lesa kvést v druhé polovině června, až po okolíky vyšších řádů umístěné na větvích. Kvetení trvá v průměru 36 dnů; v druhé polovině srpna je už zralá většina plodů a dochází k jejich uvolňování z mateřských rostlin (Perglová et al. 2006).

Pro časový průběh kvetení je charakteristická protandrie, která je však úplná pouze na úrovni jednotlivých květů – v rámci okolíku může občas docházet k časovému překryvu samčí a samičí fáze kvetení, mezi jednotlivými okolíky byl tento jev pozorován poměrně často (Perglová et al. 2006). Ačkoliv načasování kvetení jednotlivých okolíků podporuje outcrossing, příležitost pro geitonogamické samoopylení, spolu s úplnou selfkompatibilitou, může hrát velkou roli při úspěšné invazi, zejména v situaci, kdy jediná izolovaná rostlina kolonizuje novou lokalitu (Perglová et al. 2007).

Heracleum mantegazzianum je monokarpická rostlina a pokud není nijak omezovaná, kvete v České republice ve 3. až 5. roce; dosavadní terénní pozorování a experimenty nasvědčují, že se chová jako téměř striktně monokarpická rostlina (Pergl et al. 2006, Perglová et al. 2007). Pouze v extrémních podmínkách (rostliny pěstované v květináčích) byla pozorována aktivace adventivních pupenů (J. Pergl et al., nepublikováno). Zmiňovaná schopnost kvést opakovaně v několika po sobě následujících letech, k čemuž údajně dochází při zabránění reprodukci či poškození v době kvetení, nebyla v našich studiích potvrzena (Pyšek et al. 2007d). Na nepříznivých stanovištích, kde nashromáždění zdrojů potřebných k reprodukci trvá déle, je rostlina schopna odložit kvetení až do 12. roku věku (Pergl et al. 2006). Srovnávací studie stáří kvetoucích rostlin *H. mantegazzianum* v původním a nepůvodním areálu prokázala, že na Kavkaze bolševník kvete zhruba o 2–3 roky později než v České republice, a stejně tak dochází i ke zpoždění kvetení na pasených stanovištích (Pergl et al. 2006).

Do doby kvetení bolševník přežívá ve formě vegetativních růžic s velkými, až 2,5 m dlouhými trojlaločnatými ostře zubatými listy. Načasování kvetení a mortalita jsou v přírodních podmínkách závislé na množství nashromážděných zdrojů, na kterém závisí

velikost jedinců v roce předcházejícím kvetení, ale nejsou ovlivněny hustotou jedinců v populaci (Pergl et al. 2007). V pokusných podmínkách, kdy byly rostliny pěstovány ve dvou výrazně odlišných režimech, se však vliv hustoty populace a kompetice s ostatními druhy na mortalitu a načasování kvetení bolševníku ukázal zřetelně (J. Pergl et al., nepublikováno).

Do stadia vegetativní růžice přežívá jen malé procento vzešlých semenáčků, mortalita během prvního vegetačního období je vysoká a průměrná hustota vegetativních rostlin se pohybuje okolo 5–7 jedinců/m², přičemž hustota kvetoucích rostlin v zapojených porostech obvykle dosahuje 0,5–1,0 kvetoucích jedinců/m² (Pergl et al. 2007). Maximální zjištěné hodnoty hustoty rostlin starších jednoho roku dosahují pro populace z ČR hodnot až 20 jedinců/m², v Německu obdobná studie uvádí až 31 jedinců/m² (Pergl et al. 2007). Semenáčky bolševníku vzcházejí velmi brzy na jaře, první děložní lístky se objevují záhy po tání sněhu, během dvou týdnů pak množství semenáčků dosahuje maximálních hodnot (v průměru 700–1700 semenáčků/m²) a o měsíc později již dochází k jejich výraznému zastínění vegetativními růžicemi (Pergl et al. 2007). Z pozorování vzházení semenáčků a trendu jejich přežívání je patrné, že etablované porosty bolševníku s narušeným půdním krytem poskytují příhodné podmínky pro uchycování nových jedinců. Výrazně hůře se již semenáče bolševníku uchycují a přežívají v zapojeném travním porostu. Potenciál růstu semenáčků bolševníku byl hodnocen pomocí relativní růstové rychlosti (RGR) v laboratorních podmínkách. RGR semen z terminálních okoliků se v průměru pohybovala okolo hodnoty 0,186 g/g/den (Pergl et al. 2007). Ve srovnání s hodnotami RGR běžných druhů (Grime & Hunt 1975) dosahuje *H. mantegazzianum* obdobných hodnot jako *Dactylis glomerata*, *Galium aparine*, *Poa trivialis* či *Alopecurus pratensis*, avšak jen zhruba poloviční rychlosti než *Urtica dioica*. V ČR původní *Heracleum sphondylium* dosahuje poloviční hodnoty RGR než *H. mantegazzianum*.

Klíčivost semen bolševníku je velmi vysoká a ve vhodných podmínkách v laboratoři dosahovala až 93 % (Moravcová et al. 2007). Před samotným klíčením semena bolševníku musí projít chladnou a vlhkou stratifikací, která odbourá tzv. morfofyziologickou dormanci – k vyklíčení musí zárodek dostatečně vyrůst a zárovek musí být odstraněn fyziologický blok uvnitř zárodku, který brání klíčení. Potřebná délka stratifikace závisí na podmínkách prostředí; při konstantní teplotě 5 °C trvá zhruba dva měsíce. Při srovnání různých teplotních režimů použitých pro klíčení stratifikovaných semen nejlépe klíčila semena ve střídavém (12 h den/12 h noc) režimu teplot 20/5 °C (93 %) a při konstantní teplotě 6 °C (88 %) (Moravcová et al. 2006, 2007). Naopak nejhůře klíčila semena při konstantní teplotě 22 °C (30 %), což indikuje preferenci bolševníku ke klíčení brzy na jaře. Pozdější zbrzdění klíčení je způsobeno trvale vyššími teplotami v průběhu léta (Moravcová et al. 2007). Pouze malá část semen na jaře nevyklíčí; ta tvoří krátkodobě vytrvávající půdní semennou banku (*short-term persistent seed bank* sensu Thompson et al. 1997); po prvním roce zůstává v půdě zhruba 9 %, po druhém roce 3 %, po třetím roce 1 % a po pěti letech jen 0,5 % nevyklíčených semen (L. Moravcová et al., nepublikováno). V průběhu vegetační sezóny se

mění zastoupení semen v půdní bance: v létě (před dozráním semen) podstatnou část semen v půdě tvoří mrtvá semena s malým množstvím dormantních semen, na podzim (po opadu semen) převládají dormantní semena a na jaře (před klíčením) výrazně klesá zastoupení dormantních semen a vzrůstá množství nedormantních, klíčivých semen (Krinke et al. 2005, Moravcová et al. 2007).

Komplexní pohled na jednotlivé fáze životního cyklu umožňují například maticové modely, které studují výsledný efekt všech jeho složek na populační dynamiku. Na území Slavkovského lesa je na vybraných trvalých plochách od roku 2002 sledována populační dynamika *H. mantegazzianum*. Analýza přechodových matic z let 2002–2005, stejně jako analýza obdobných dat z německých populací, neodhalila v přechodech mezi jednotlivými fázemi životního cyklu kritické období, ve kterém by byla populace zranitelná (Pergl et al. 2007). Ve všech studovaných případech se rychlost populačního růstu (λ) pohybovala pod či mírně okolo 1, což ukazuje, že studované populace dosáhly optimální hustoty a v rámci těchto porostů nedochází k výrazným změnám v populační dynamice (Hüls 2005, Pergl et al. 2007).

Šíření na různých prostorových škálách

Jak uvádíme výše, historie šíření *H. mantegazzianum* je relativně velmi dobře podchycena na různých škálách, od hrubší na kontinentální úrovni, přes jemnější na úrovni ČR, po detailní na úrovni krajiny (Slavkovského lesa). Je zřejmé, že šíření na nejvyšších úrovních je ovlivněno zejména přímým vlivem člověka a na lokální úrovni spíše vlivem vlastností druhu a místních podmínek prostředí (Pyšek et al. 2008). Invaze bolševníku ve Slavkovském lese nabízí dokonalý modelový systém, kdy lze sledovat dynamiku šíření v krajinném měřítku, a studovat roli náhodných událostí při šíření. Právě informace o šíření jednotlivých druhů jsou velmi často nejasné, a to nejen u nepůvodních druhů. Relativně dobře je popsán mechanismus rozšiřování na krátkou vzdálenost (*short-distance dispersal*), ale málo víme o náhodném rozšiřování na větší vzdálenosti (*long-distance dispersal*), které hraje důležitou roli v populační dynamice na krajinné úrovni (Higgins & Richardson 1999, Cain et al. 2000). Ve studovaném systému využíváme několika vlastností: (i) kvetoucí rostliny bolševníku lze rozpoznat na leteckých snímcích, (ii) pro oblast Slavkovského lesa existuje série leteckých snímků pokrývající období 1947–2006 ve zhruba desetiletých intervalech, (iii) máme detailní informace o populační dynamice na malé škále. Kombinací skutečné dynamiky šíření bolševníku odvozené z leteckých snímků a simulací založených na populační dynamice na malé škále jsme schopni odhadnout, jaký je příspěvek náhodných jednotlivých případů, kdy semena neskončí v okolí mateřské rostliny, ale jsou zanesena do relativně velké vzdálenosti (Nehrbass et al. 2006, 2007). Analýza založená na IBM (tzv. *individual based model*) (Nehrbass et al. 2007) a maticových modelech (J. Pergl et al., nepublikováno) ukázala, že počet náhodně šířených semen se na jednotlivých lokalitách pohybuje mezi 0,1 a 4 %.

Samotná analýza dynamiky šíření, založená na datech z leteckých snímků, ukázala, že bolševník dosahuje průměrné rychlosti šíření 10,8 m/rok, obsazená plocha v šedesátihektarových sledovaných plochách narůstala o 1261 m²/rok, což odpovídá např. rychlosti invaze druhů rodu *Tamarix* na jihozápadě USA (Müllerová et al. 2005, 2008, Pyšek & Hulme 2005, Pyšek et al. 2007c). Při srovnání nárůstu lokalit v exponenciální fázi invaze bolševník vykazuje rychlejší šíření než *Impatiens glandulifera*, *Fallopia sachalinensis* a *F. japonica* (Pyšek et al. 2007c).

Regenerační schopnost bolševníku a její důsledky pro kontrolu

Klíčovou otázkou je, jak lze využít získaných znalostí o biologii *H. mantegazzianum* k účinné kontrole tohoto invazního druhu a zda existují nějaké možnosti biologické kontroly. Biologická kontrola je v oblastech s výrazným negativním vlivem nepůvodních druhů (Austrálie, Jižní Afrika, USA) běžně používaným postupem a často jediným, který přináší účinné řešení. Důležitou součástí projektu GIANT ALIEN bylo prozkoumat možnosti biologické kontroly *H. mantegazzianum* v Evropě, kde se tato metoda zatím příliš nevyužívá. V průběhu projektu nebyli bohužel v původním areálu na Kavkaze nalezeni dostatečně specifické potenciální činitele biologické kontroly; testované druhy herbivorů a patogenů navíc neměly dostatečný negativní vliv, který by potenciálně mohl omezit výskyt bolševníku (Cock & Seier 2007).

Pokud se tedy zaměříme na klasické metody likvidace invazních druhů, máme k dispozici mechanické metody, s možným využitím pasení, a metody chemické, za použití herbicidů. Účinnost kontrolní metody závisí na regenerační schopnosti daného druhu. Dosud bylo publikováno devět studií, zabývajících se regenerační schopností *H. mantegazzianum*, které používaly různé typy zásahů (odstraňování okolíků, listů, celých rostlin nad zemí, přesekávání kořenů v různé hloubce atd.). Zhodnocení vlivu těchto zásahů na vegetativní růst a regeneraci, plodnost, kvalitu semen, mortalitu a případné opakované kvetení, jakož i jejich načasování v průběhu vegetační sezóny (Pyšek et al. 2007d) ukázalo, že z hlediska účinnosti a efektivity zásahů je klíčové načasování zásahů, životní stádium a měřítko, na kterém zásah probíhá. Regenerační schopnost bolševníku je vysoká; jediným zásahem způsobujícím okamžitou smrt rostliny je přeseknutí kořene v hloubce ca 15 cm pod zemí, pouhé odstranění nadzemní biomasy většinou jen oddaluje dobu nutnou k vykvetení. Pokud je biomasa odstraněna příliš brzy, rostlina během velmi krátké doby obnoví nadzemní orgány a znovu vykvete. Pečlivé sledování regenerujících rostlin a opakování zásahu je proto nezbytné. Pokud jsou opakovaně odstraňovány květy, je třeba vzít v potaz, že i nezralá semena na useknutých a na místě zanechaných okolících jsou schopna v průběhu sezóny dozrát a posléze i vyklíčit (Pyšek et al. 2007d). Pokud jde o chemickou kontrolu, je bolševník ve všech vývojových stádiích citlivý na herbicidy s účinnou složkou glyfosát i pyclor (Nielsen et al. 2005).

Závěr

O druhu *H. mantegazzianum* je v současné době dostupné velké množství informací; mnoho chybějících znalostí bylo doplněno a některé tradované zavádějící údaje opraveny v průběhu projektu GIANT ALIEN. Pokrytí celého spektra biologie a ekologie *H. mantegazzianum* a následné propojení získaných znalostí z něj činí vhodný modelový druh, pomocí kterého lze testovat obecné hypotézy invazní ale i obecné ekologie. Příkladem je srovnání strategií načasování reprodukce bolševníku v původním a nepůvodním areálu (viz Pergl et al. 2006), studium dynamiky populací bolševníku pomocí simulačních modelů založených na reálných datech a roli náhodného šíření na větší vzdálenosti (Nehrbass et al. 2007), srovnání dynamiky invaze na různých škálách (Pyšek et al. 2008) či studium interakcí mezi herbivory v původním a nepůvodním areálu a změn v alokaci zdrojů do obranných mechanismů bolševníku (Hattendorf et al. 2007).

Přes veškeré úsilí věnované studiu biologie *H. mantegazzianum* nebylo nalezeno „slabé místo“ v jeho životním cyklu, které by bylo možno využít k případnému omezení invazních populací. Schopnost samoopylení, rychlý růst, vysoká produkce semen i klíčivost, plasticita v načasování kvetení, regenerační potenciál – to jsou charakteristiky, ve kterých se bolševník neliší od mnoha jiných invazních druhů. Zdá se tedy, že úspěch *H. mantegazzianum* nezávisí na jediné nebo několika málo vlastnostech, ale je výsledkem úspěšné kombinace mnoha různých vlastností a schopnosti uplatnit se na člověkem narušovaných stanovištích v současné krajině (Pyšek et al. 2007b). Stále však v biologii a ekologii bolševníku zůstávají oblasti, které jsou nepodchycené, a mohou nám ještě lépe pomoci pochopit úspěch tohoto zajímavého druhu. Stále nevíme nic nebo jen málo o možném alelopatickém působení, ekosystémových dopadech a o klíčovém aspektu hodnocení invaze – dosud nemáme komplexní studii o ekonomických důsledcích invaze bolševníku.

Poděkování

Za připomínky k rukopisu děkujeme K. Prachovi. Za spolupráci ve Slavkovském lese děkujeme V. Procházkovi a J. Schlossarovi ze Správy CHKO Slavkovský les, dále děkujeme za vstřícný přístup k našemu studiu místním vlastníkům půdy. Náš dík patří týmu projektu GIANT ALIEN (koordinátor H. P. Ravn) a ruskému podpůrnému týmu. Za spolupráci na jednotlivých experimentech a studiích děkujeme Vojtěchu Jarošíkovi, Šárce Jahodové, Janě Müllerové, Lukáši Krinkemu, Zuzaně Sixtové, Michalu Pyškovi, Ivanovi Ostrému a Vendule Havlíčkové. Studie, z nichž příspěvek vychází, byly podpořeny projekty GIANT ALIEN (EVK2-CT-2001-00128), ALARM (GOCE-CT-2003-506675) a GA AV ČR č. IAA600050811, Centrem pro výzkum biodiverzity (LC06073 MŠMT ČR) a výzkumnými záměry č. AV0Z60050516 (AV ČR) a 0021620828 (MŠMT ČR).

Literatura

- Cain M. L., Milligan B. G. & Strand A. E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. – *Amer. J. Bot.* 87: 1217–1227.
- Cock M. J. W. & Seier M. (2007) The scope for biological control of giant hogweed, *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and*

- management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*), p. 255–271, CAB International, Wallingford.
- DAISIE (2008): The handbook of alien species in Europe. – Springer-Verlag, Berlin.
- Grime J. P. & Hunt R. (1975): Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. – *J. Ecol.* 63: 393–422.
- Hattendorf J., Hansen S. O. & Nentwig W. (2007): Defence systems of *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*), p. 209–225, CAB International, Wallingford.
- Higgins S. I. & Richardson D. M. (1999): Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. – *Amer. Natur.* 153: 464–475.
- Hüls J. (2005): Populationsbiologische Untersuchung von *Heracleum mantegazzianum* Somm. & Lev. in Subpopulationen unterschiedlicher Individuendichte. – Ms. [Dis. pr.; depon in: Justus-Liebig University Giessen, Germany]
- Jahodová Š., Fröberg L., Pyšek P., Geltman D., Trybush S. & Karp A. (2007a): Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*), p. 1–19, CAB International, Wallingford.
- Jahodová Š. & Pyšek P. (2008): Invazní druhy rodu *Heracleum* v Evropě: genetická příbuznost a struktura populací. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 43, Mater. 23: 73–80.
- Jahodová Š., Trybush S., Pyšek P., Wade M., & Karp A. (2007b): Invasive species of *Heracleum* in Europe. an insight into genetic relationships and invasion history. – *Diversity Distrib.* 13: 99–114.
- Krinke L., Moravcová L., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. & Perglová I. (2005): Seed bank of an invasive alien, *Heracleum mantegazzianum*, and its seasonal dynamics. – *Seed Sci. Res.* 15: 239–248.
- Mlíkovský J. & Stýblo P. [eds] (2006): Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. – ČSOP, Praha.
- Moravcová L., Pyšek P., Krinke L., Pergl J., Perglová I. & Thompson K. (2007): Seed germination, dispersal and seed bank in *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*), p. 74–91, CAB International, Wallingford.
- Moravcová L., Pyšek P., Pergl J., Perglová I. & Jarošík V. (2006): Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species *Heracleum mantegazzianum*. – *Preslia* 78: 287–301.
- Müllerová J., Pyšek P., Jarošík V. & Pergl J. (2005): Aerial photographs as a tool for assessing the regional dynamics of the invasive plant species *Heracleum mantegazzianum*. – *J. Appl. Ecol.* 42: 1042–1053.
- Müllerová J., Pyšek P., Pergl J. & Jarošík V. (2008): Dlouhodobá dynamika šíření boševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) v krajině: využití leteckých snímků. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 43, Mater. 23: 91–102.
- Nehrbass N., Winkler E., Müllerová J., Pergl J., Pyšek P. & Perglová I. (2007): A simulation model of plant invasion: long-distance dispersal determines the pattern of invasion. – *Biol. Invas.* 9: 383–395.
- Nehrbass N., Winkler E., Pergl J., Perglová I. & Pyšek P. (2006): Empirical and virtual investigation of the population dynamics of an alien plant under the constraints of local carrying capacity: *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic. – *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 7: 253–262.
- Nielsen C., Ravn H. P., Cock M. J. W. & Nentwig W. [eds] (2005): The giant hogweed best practice manual. Guidelines for the management and control of an invasive alien weed in Europe. – Forest and Landscape Denmark, Hoersholm.
- Ochsmann J. (1996): *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Apiaceae) in Deutschland. Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie. – *Feddes Repert.* 107: 557–595.
- Otte A., Eckstein R. L. & Thiele J. (2007): *Heracleum mantegazzianum* in its primary distribution range of the Western Greater Caucasus. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], Ecology and management of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*), p. 20–41, CAB International, Wallingford.

- Page N. A., Wall R. E., Darbyshire S. J. & Mulligan G. A. (2006): The biology of invasive alien plants in Canada. 4. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier. – *Can. J. Pl. Sci.* 86: 569–589.
- Pergl J., Eckstein L., Hüls J., Perglová I., Pyšek P. & Otte A. (2007): Population dynamics of *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 92–111, CAB International, Wallingford.
- Pergl J., Perglová I., Pyšek P. & Dietz H. (2006): Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges. – *Amer. J. Bot.* 93: 1018–1028.
- Perglová I., Pergl J. & Pyšek P. (2006): Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant *Heracleum mantegazzianum*. – *Preslia* 78: 265–285.
- Perglová I., Pergl J. & Pyšek P. (2007): Reproductive ecology of *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 55–73, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds] (2007a): *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. – CAB International, Wallingford.
- Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. (2007b): Master of all traits: Can we successfully fight giant hogweed? – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 297–312, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P. & Hulme P. E. (2005): Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process. – *Ecoscience* 12: 302–315.
- Pyšek P., Jarošík V., Müllerová J., Pergl J. & Wild J. (2008): Comparing the rate of invasion by *Heracleum mantegazzianum* at continental, regional, and local scales. – *Diversity Distrib.* 14: 355–363.
- Pyšek P., Kopecký M., Jarošík V. & Kotková P. (1998): The role of human density and climate in the spread of *Heracleum mantegazzianum* in the Central European landscape. – *Diversity Distrib.* 4: 9–16.
- Pyšek P., Müllerová J. & Jarošík V. (2007c) Historical dynamics of *Heracleum mantegazzianum* invasion at a regional and local scales. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 42–54, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P., Perglová I., Krinke L., Jarošík V., Pergl J. & Moravcová L. (2007d): Regeneration ability of *Heracleum mantegazzianum* and implications for control. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 112–125, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P. & Prach K. (1993): Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. – *J. Biogeogr.* 20: 413–420.
- Pyšek P. & Pyšek A. (1994): Současný výskyt druhu *Heracleum mantegazzianum* v České republice a přehled jeho lokalit. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 27 (1992): 17–30.
- Pyšek P. & Pyšek A. (1995): Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. – *J. Veg. Sci.* 6: 711–718.
- Pyšek P., Sádlo J. & Mandák B. (2002): Catalogue of alien plants of the Czech Republic. – *Preslia* 74: 97–186.
- Thiele J., Otte A. & Eckstein R. L. (2007): Ecological needs, habitat preferences and plant communities invaded by *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 126–143, CAB International, Wallingford.
- Thompson K., Bakker J. P. & Bekker R. M. (1997): The soil seed bank of North West Europe: Methodology, density and longevity. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Tiley G. E. D., Dodd F. S. & Wade P. M. (1996): *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier. – *J. Ecol.* 84: 297–319.