

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Bakalářská práce

**Ekosystémové dopady invaze bolševníku velkolepého  
(*Heracleum mantegazzianum*)**

Marek Hladík


školitel: Ing. Jan Pergl, Ph.D.

Praha 2009

28. 4. 2009  
11.2901

### **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracoval zcela sám pouze s pomocí uvedené literatury a konzultací se svým školitelem.

Podepsán..........v Praze dne 28. 4. 2009.....

### **Poděkování:**

Děkuji svému školiteli Honzovi Perglovi za velmi vstřícné konzultace a řešení problémů. Dále děkuji svým rodičům a bratrovi za zajišťování mých životních potřeb a za vytváření příhodného studijního prostředí.

**Abstrakt:**

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*) je významným evropským invazním druhem. Přes množství studií věnovaných jeho ekologii a biologii je stále k dispozici málo informací o skutečném impaktu na invadovaná společenstva a ekosystém. Předložená studie se bude zabývat shrnutím dosavadních znalostí o impaktu bolševníku velkolepého a návrhem metodologického postupu ke studiu změn podmínek prostředí a interakcí mezi druhy v závislosti na invazi.

**Klíčová slova:**

Bolševník velkolepý, *Heracleum mantegazzianum*, impakt, biologická invaze, invazní druh, ekosystémové změny

**Abstract:**

Ecosystem impact of invasion of *Heracleum mantegazzianum*.

*Heracleum mantegazzianum* (giant hogweed) is a prominent invasive species in the Czech Republic and many other European countries. Although there is a wide range of recent studies on its biology, ecology and history of invasion, very little is known on its impact on vegetation and ecosystem. The proposed work aims at summarizing the up-to-date knowledge on impact of *H. mantegazzianum* and at developing a methodology for studying environmental changes and species interactions after invasion.

**Key words:**

Giant hogweed, *Heracleum mantegazzianum*, impact, biological invasion, invasive species, ecosystem changes

# Obsah

<b>I Úvod</b> .....	<b>- 4 -</b>
<b>II Impakt nepůvodních druhů</b> .....	<b>- 5 -</b>
Co je to impakt a jaké jsou náhledy na něj .....	- 5 -
Způsoby studia impaktu nepůvodních druhů .....	- 7 -
Měření a vyjádření impaktu .....	- 9 -
Předpovídání a budoucnost studia impaktu .....	- 13 -
<b>III Impakt bolševníku velkolepého</b> .....	<b>- 15 -</b>
Stručná biologie bolševníku velkolepého .....	- 15 -
Dosavadní znalosti o impaktu bolševníku velkolepého .....	- 18 -
<b>IV Závěrečná diskuse</b> .....	<b>- 21 -</b>
<b>V Návrh navazující diplomové práce</b> .....	<b>- 22 -</b>
Lokalita CHKO Slavkovský les .....	- 23 -
Cíle práce .....	- 23 -
<b>VI Použitá literatura</b> .....	<b>- 25 -</b>

## I Úvod

Studium invazních druhů je odvětvím biologie, které v posledních desetiletích prošlo velmi bouřlivým vývojem (Lockwood et al. 2007). Zvyšující se mezinárodní obchod spojený s transportem zboží umožnil mnoha druhům překonat geografické bariéry, bránící jejich přirozenému šíření. Transport nepůvodních druhů člověkem přes tyto bariéry je na pozadí probíhajících klimatických změn jevem, působícím zájem vědců a obavy společnosti.

Biologické invaze jsou považovány za jeden z nejvýznamnějších činitelů ohrožujících světovou biodiverzitu (Millenium Ecosystem Assesment 2005) a ekonomické odhady nákladů spojených s invazními druhy dosahují až 5 % světového HDP (Pimentel et al. 2002). Nicméně stejně tak jako každý zavlečený druh není invazním (Richardson et al. 2000a, Williamson 1996), tak se liší míra a typ impaktu u různých invazních druhů. Impakt invazních druhů (dle definice Richardson et al. 2000a) se může týkat změn ekosystémových služeb přírodních i člověkem udržovaných ekosystémů a negativního ovlivnění lidského zdraví. Management, likvidace, udržování a prevence tak působí ročně miliardové škody (Pimentel et al. 2002). Biologické invaze mají zároveň i ekologické dopady na domácí biotu, ať už kladné či záporné, a poskytují výhodné podmínky studia nejrůznějších ekologických problémů (Sax et al. 2005). Studium biologických invazí se zaměřuje na biologii invazních druhů, jejich důležité znaky, na znaky ekosystémů, umožňující invazi a chránící před invazí, na zákonitosti invazního procesu, na dopady způsobené biologickými invazemi a jak tyto vědomosti extrapolovat do managementu životního prostředí (Pyšek et al. 2008).

Tato práce se zabývá impaktem (dopadem) zavlečených druhů na invadované ekosystémy. Přestože se impakt nepůvodních druhů, a zejména ten negativní, zmiňuje v invazní ekologii velmi často, důkladnější studie a zhodnocení vlivu zavlečených druhů jsou dostupné až z posledních dvou desetiletí. Nicméně i přes nedávné snahy zobecnit některé aspekty impaktu invazních druhů je stále v této problematice mnoho nejasného, zejména v oblasti měření a vyjádření impaktu (Vilà et al. 2009). To je klíčové především pro potřeby managementu invazních druhů, kdy pro nastavení priorit investice zdrojů je nutno znát, jaké druhy mají větší impakt, jaká společenstva jsou náchylnější k negativním dopadům invazí a jak se případně impakt mění v čase a prostoru. Právě proto je třeba studovat invazní druhy v kontextu společenstva a v něm probíhajících procesů a studovat tak biologické invaze na úrovni ekosystémů (Edwards 1998). Dále porozumění impaktu nepůvodních druhů přináší

možnosti pro obecnou ekologii a pochopení významu jednotlivých druhů ve společenstvu a vztahů mezi nimi (D'Antonio a Hobbie 2005, Richardson et al. 2000b).

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*, giant hogweed) je úspěšný invazní druh Evropy a Severní Ameriky, pocházející z oblasti západního Kavkazu (Pyšek et al. 2007a). Po úmyslném zavlečení jako okrasná rostlina se díky několika vhodným vlastnostem úspěšně začal šířit Evropou. Bolševník je nepřehlédnutelný (je to největší bylina rostoucí v Evropě) a tudíž lehce mapovatelný v krajině; stejně tak v minulosti nebyl přehlížen a tak známe poměrně dobře historii jeho šíření (Pyšek et al. 2007c). Rostliny jsou nebezpečné lidskému zdraví, neboť mohou způsobit popáleniny a navíc populace bolševníku tvoří husté porosty měnící krajinu, indikující potenciální impakt na území. Tato fakta přitahují k bolševníku zraky manažerů životního prostředí a invazních biologů. V letech 2002-2005 se proto uskutečnil projekt Giant Alien, mapující biologii bolševníku a strategii managementu jeho invaze (Nielsen et al. 2005, Perglová et al. 2007). Z bolševníku se tak stal prozkoumaný modelový druh, vhodný pro studium obecnější problematiky biologických invazí. Na téma biologie a ekologie bolševníku bylo již vykonáno mnoho práce, o vlivu invaze bolševníku na stanoviště se však mnoho neví (Pergl et al. 2008). Tato práce a navazující magisterská práce bude plynulým navázáním na tento projekt a výzkum v BÚ AV v Průhonicích a bude se zabývat dopadem invaze bolševníku velkolepého na invadovaný ekosystém a interakcemi mezi invazním a domácím druhem.

V následujících kapitolách práce se budu zabývat obecným souhrnem znalostí o impaktu invazních druhů a jejich přínosem pro mou práci. Dále představím dosavadní znalosti o impaktu bolševníku velkolepého v kontextu návrhu studie (magisterské diplomové práce), zabývající se zkoumáním změn stanovištních podmínek následkem invaze a zkoumáním interakcí mezi bolševníkem a domácími druhy.

## **II Impakt nepůvodních druhů**

### ***Co je to impakt a jaké jsou náhledy na něj***

Každý jedinec či druh organismu má ve společenstvu své postavení, navazuje vazby s ostatními druhy, jedinci a abiotickým prostředím a zároveň zpětnou vazbou ovlivňuje své okolní prostředí a ekosystémové procesy. Nově introdukované druhy pak mohou narušit stávající vztahy mezi jedinci, trofické sítě a v některých případech i výrazně změnit toky látek a režimy disturbancí. Jednou z otázek invazní ekologie je identifikovat role nově

introdukovaných organismů ve stávajících společenstvech a jejich dopady na původní biotu, interakce mezi druhy a na prostředí.

Co se týče terminologie a definice invazního druhu, v invazní biologii jsou přetrvávající rozpory mezi čistě vědeckým přístupem (viz Richardson et al. 2000a) a více prakticky zaměřenými skupinami v ochraně přírody a politice (např. IUCN, CBD článek 8(h)). Podle Richardson et al. (2000a) je invazní druh druhem, který je nepůvodní v daném prostředí a je schopný se šířit v novém prostředí mimo původní stanoviště introdukce a vyrovnávat se s novými abiotickými podmínkami, avšak nutně mu není přisuzován jakýkoli impakt (tuto definici používám v této práci).

Druhý přístup k invazním druhům je označovat takto druhy, které mají nějaký negativní dopad, zejména na lidské aktivity. Richardson et al. (2000a) pro takové druhy, tedy invazní druhy s impaktem, navrhují používat výraz *pest* (škůdce, pro jakýkoli škodící organismus) nebo *weed* (plevel, pro škodící rostlinu). Pro invazní druhy, které výrazně mění povahu ekosystému (fixace dusíku, změna režimu požárů, změna sedimentačního režimu) navrhují označení *transformer*.

Jak jsem v předchozím odstavci uvedl, ne všechny invazní druhy mají nějaký impakt na ekosystém. Alespoň se nám to tak může zdát. Každý druh po introdukci naváže nové vztahy s domácími druhy a proto by nějaký impakt měl mít. Jsou příklady, kdy invaze zjevně žádný impakt nemá, nebo je minimální. Podle pravidla desetiny (Tens Rule – Williamson 1996) by jen přibližně deset procent naturalizovaných druhů mělo mít nějaký impakt. Bruno et al. (2005) uvádějí, že ve své souhrnné práci zaměřené na biotické interakce našli jen 50 % případů, kdy invazní druh měl nějaký impakt; někteří autoři uvádějí, že až 80 % invazních druhů nemá žádný měřitelný efekt (Simberloff 1981 – sekundární citace v Bruno et al. 2005). Ve flóře ČR má negativní dopady 31 druhů z 90 invazních (Křivánek et al. 2004). Je to tím, že invazní druhy žádný efekt opravdu nemají, nebo je to jen z technických důvodů naší neschopnosti jej objevit a nebo proto, že se zatím nestihl projevit (Lockwood et al. 2007)? Další komplikací je, že u většiny introdukcí neznáme stav před invazí a nemůžeme tedy objektivně impakt zhodnotit (Pergl 2008).

Vymezení impaktu je složité už z toho důvodu, že každý se na něj dívá z jiné perspektivy a každý potřebuje jiné zhodnocení lišící se podle zájmové skupiny, a toto vnímání a potřeby se mohou zároveň měnit v čase (Pergl 2008). Lidská společnost je naprosto závislá na introdukovaných druzích, které tvoří významnou část zdrojů naší stravy, léků a materiálů. Nutno neopomenout estetický význam nebo zavádění cizích druhů pro biokontrolu druhů jiných. Všechny tyto druhy jsou vědomě podporovány pro jejich pozitivní efekt v socio-

ekonomických oblastech. Mnoho jiných druhů je naopak vnímáno s negativním ekologickým či ekonomickým impaktem. Hodnoty společnosti, které ovlivňují vnímání impaktu, se však mohou časem měnit a s nimi se může vyvíjet i chování jednotlivých zavlečených druhů v průběhu invazního procesu, což ve výsledku utváří nastavení priorit a přístup společnosti k invazním druhům. Velmi často je pro jednotlivý druh obtížné stanovit, zda celkový impakt je pozitivní či negativní, jelikož ten sestává z mnoha aspektů. V socio-ekonomické sféře se k hodnocení tomu používá tzv. cost-benefit analýza. V následující části budu probírat tuto a další metody ohodnocování impaktu exotických druhů.

### ***Způsoby studia impaktu nepůvodních druhů***

Impakt exotických druhů se dá studovat na pěti úrovních (Parker et al. 1999): 1) genetická, 2) individuální, 3) populační, 4) úroveň společenstva a 5) celého ekosystému; přičemž nižší úrovně ovlivňují ty vyšší a naopak. Například změna reprodukční úspěšnosti a růstu jedince se odrazí v populační dynamice druhu, či nové chování jedince může zapříčinit rozsáhlou ekosystémovou změnu. Pozměnění vlastností ekosystému, které ovlivňují životní podmínky organismů, může ovlivnit jejich populační dynamiky. Změny populační dynamiky více druhů mohou způsobit komplexní přestavbu struktury společenstva, trofických sítí s následnou přeměnou ekosystému. Parker et al. (1999), Mack et al. (2000), Lockwood et al. (2007) a Pergl (2008) uvádějí mnoho příkladů studií impaktu na všech těchto hladinách.

Genetický impakt nepůvodních druhů se může projevit pozměněním selekčních tlaků na domácí druhy a vychýlit tak alelické frekvence, dále pozměněním genetických toků v populacích domácích druhů fragmentací populací a nebo hybridizací (Abbot et al. 2003, Ellstrand a Schierenbeck 2000). Hybridizace může mít za následek jak tvorbu nových úspěšných a invazních hybridů kombinujících dobré vlastnosti rodičovských druhů, tak i zanášení alel invazního druhu do genotypu populací domácího druhu (introgresi) či tvorby sterilních hybridů, kteří pak kompetují s domácími druhy o zdroje nebo o pyl.

Na individuální úrovni je impakt nepůvodních druhů na druhy původní relativně snadno měřitelný a to například jako změny v rychlosti růstu, úspěšnosti rozmnožování, vitality jedinců, změny v morfologii a nebo vyjádřitelný jako změny chování a využívání zdrojů. Impakt na individuální úrovni vlastně ve výsledku určuje, jak se bude vyvíjet populační dynamika v dlouhodobém časovém horizontu a právě studie popisující impakt na populační úrovni patří mezi nejčastější. Interakce mezi původními a zavlečeným druhy (kompetice, herbivorie, predace, parazitizace, atd.) ovlivní a změní jejich populační dynamiky



abundanci, distribuci a strukturu populací, což se nakonec projeví ve změně struktury společenstva (Levine et al. 2003).

Impakt na úrovni společenstva se projevuje jako změna druhového složení, jeho diversity, nebo trofické struktury. Mezi rostlinami je nejčastějším mechanismem kompetice, na vyšších trofických hladinách naopak predace (Levine et al. 2003). U rostlinných druhů dochází k vytěsňování domácích druhů s rostoucí mírou dominance invazního druhu (Pyšek a Pyšek 1995). Predace a herbivorie pak může vést v ostrovních společenstvech až k extinkcím druhů (Mooney a Cleland 2001). Vzájemná facilitace mezi nepůvodními druhy a změny podmínek prostředí pak mohou usnadnit uchycování dalších nepůvodních druhů a tím podpořit další invaze, tzv. "průtrž invazí" (volný překlad z *invasional meltdown* podle Simberloff a Von Holle 1999).

Impakt na úrovni ekosystémových změn je způsoben ovlivněním samotných vlastností ekosystému a jeho procesů, které pak mohou vést až ke změně abiotických podmínek. Takové změny jsou nejčastěji spojeny s těmi invazními druhy, které se vyznačují nějakým novým, pro společenstvo neznámým znakem, nebo se od ostatních v nějakém rozšířeném znaku liší (Dukes a Mooney 2004). Tyto druhy zároveň mají větší šanci, že se ve společenstvu uchytí, protože mohou obsadit volnou niku (Stachovicz a Tilman 2005). Takovým znakem může být vyšší rychlost nebo způsob přijímání zdrojů a vody, nebo změny v jejich dostupnosti pro ostatní druhy, vyšší rychlost fixace dusíku, produkce a akumulace opadu, změna režimu distrubancí (požárů), či zpřeházení trofické struktury společenstva (Vitousek 1990).

Nejobecněji můžeme dopady invazí nepůvodních druhů zhodnotit na globální úrovni. Největší obavy biologů týkající se biologických invazí jsou spojené především s ohrožením biodiversity a možnou celosvětovou homogenizací faun a flor a vymizením specifických endemických druhů. Většinou je invaze doprovázena lokálním zvýšením diversity za vyloučení několika málo druhů (Bruno et al. 2005). Zvýšený transport a introdukce generalistů adaptovaných na antropogenní vlivy, tak sice zvýší lokální diversitu, avšak celosvětová diversity se bude spíše snižovat a místní endemické druhy budou ohroženy extinkcí (Winter et al. 2008). Důkazů o úplném vyhynutí druhu způsobeném exotickým druhem je málo a týkají se především ostrovních a endemických druhů (Mooney a Cleland 2001, Dukes a Mooney 2004, Bruno et al. 2005). Homogenizací vlivem invaze mohou být postiženy i ekosystémy v širším měřítku a to například homogenizací obsahu půdních živin (Dassonville et al. 2008). Nepůvodní druhy zvyšují dostupnost živin v oligotrofních a naopak snižují dostupnost v živinami bohatých ekosytémech. Další hrozbou může být nestrádání důsledků hromadných změn ekosystémů po celém světě. Takovým případem může být např.

nahrazování Amazonského pralesa travinnými společenstvy, které váží méně uhlíku v systému a zároveň mají menší evapotranspiraci, což může vyústit ve zvýšení oxidu uhličitého v atmosféře a změny v průběhu teplot (Mack et al. 2000).

### ***Měření a vyjádření impaktu***

Měření a vyjádření impaktu určitého invazního druhu, ale především vytvoření univerzálnějšího vzorce pro ohodnocení impaktu invazních druhů, je komplikovaný problém. Vzhledem k tomu, že impakt nepůvodních druhů pokrývá širokou škálu biologických interakcí, je potřeba jej vyjádřit ve standardních jednotkách. Především pro potřeby rozhodování a nastavování priorit při managementu a pro přiblížení problematiky široké veřejnosti je nejvhodnější použití míry impaktu v monetárních jednotkách (Perrings et al. 2000, Lockwood et al. 2007). Pro odhady socio-ekonomických nákladů spojených s přírodními statky se jako nejvhodnější ukázaly metody tzv. cost-benefit analysis (analýza nákladů a přínosů). Vyčíslení zahrnuje záporné položky spojené s výskytem invazního druhu: škody na ekosystémových službách poskytovaných přírodou lidstvu, ekonomické ztráty poškozením lidského hospodaření, ekologické škody na biotě, škody na lidském zdraví, estetické škody a prostředky vynaložené na kontrolu a likvidaci, rekultivaci a prevenci. Zároveň se však zahrnují i přínosy invazního druhu v těchto kategoriích. Pokud do výpočtu zahrneme i zisky a ztráty spojené s kontrolou, můžeme vyčíslit odhad celkových nákladů a výnosů spojených s invazí a kvalifikovaně rozhodnout, jaký management invaze je ekonomicky nejvýhodnější.

Zavaleta (2000) provedla konzervativní socio-ekonomické ohodnocení invaze tamaryšku (*Tamarix* sp.) v západních Spojených státech a ceny její likvidace. Negativní dopady tamaryšku jsou spojené s jeho zvýšeným příjmem vody, jeho husté porosty kolem říčních koryt zvyšují sedimentaci a mění morfologii toků. V důsledku toho dochází ke škodám v zemědělství a výrobě vodní energie, k možnému nedostatku vody pro domácnosti, ke zvýšenému riziku záplav a zhoršení rekreačních podmínek. Na druhou stranu tamaryšek snižuje sedimentaci v přehradách a má pozitivní dopad na myslivost. V následujících 55 letech by jeho invaze mohla vygenerovat škody čítající 7–16 mld. dolarů; pokud by se zlikvidovala, čistý zisk by čítal 4–11 mld. dolarů. Pimentel et al. (2002) provedli sumarizaci odhadů škod způsobených invazními druhy v Austrálii, Brazílii, na Britských ostrovech, v Indii, na Novém Zélandu, v Jižní Africe a USA a extrapolovali získaná data na globální úroveň. Celkové globální škody invazních druhů pak odhadli na závratnou částku 1,4 bilionu dolarů. Reinhardt et al. 2003 ve své studii zhodnocují ekonomické dopady dvaceti škodlivých

invazních druhů v Německu, mezi nimi i bolševníku velkolepého, a zároveň doplňují návrhem efektivního managementu invazních druhů v Německu. Celkové roční ekonomické škody způsobené studovanými druhy čítají 197 milionů eur s limity 100–265 milionů. K této částce nejvíce přispívají druhy *Ambrosia artemisiifolia*, *Prunus serotina* a druhy rodu *Fallopia*.

I když jsou tyto analýzy ekonomické odhady, přinášejí důležité doplňující informace o účincích invazí a působí jako ospravedlnění k jejich eliminaci. Vyhodnocení ekologického impaktu určitého druhu spolu s ekonomickou analýzou dávají úplnou informaci o invazi. Co se týče oceňování ekosystémových služeb a škod, způsobených na původních společenstvech, nelze úplně napasovat lidské hodnoty na hodnoty přírody a oceňovat neocenitelné. Cost-benefit analysis je však velmi cenným nástrojem managementu biologických invazí.

Ekologickým impaktem rozumíme změny v interakcích mezi zavlečenými a původními druhy spolu s jejich prostředím. Výsledkem nových interakcí pak je, zda-li exotický druh bude nebo nebude kompetovat s druhy domácími, zda-li bude mít nějaký významný znak, schopný ovlivnit chod ekosystému, nebo zda-li dosáhne potřebné abundance, aby jakkoli do dění mohl zasáhnout. Impakt nepůvodních druhů se dá klasifikovat na pěti hierarchických úrovních, od nejnižší genetické po nejkompexnější ekosystémovou.

Pro studium ekologického impaktu v terénu jsou možné dva přístupy, jež předvedu na případových studiích, které budou zároveň jako příklady studia impaktu invazních druhů na různých úrovních. První možností je uspořádat pokusy jako umělé manipulativní experimenty, kdy se jedinci invazního druhu přidávají nebo odebírají z výzkumných ploch a pozorují se změny oproti kontrolním plochám. To s sebou v některých případech nese těžkosti s navozením podmínek, co nejpodobnějších přirozeným, a etické obavy spojené s úmyslnou introdukcí invazního druhu do přirozených stanovišť (Hejda a Pyšek 2006). Manipulativní experimenty použili Callaway a Aschehoug (2000) ve své studii kompetice invazního druhu chrpy rozkladité (*Centaurea diffusa*) se třemi druhy trav z původního areálu a třemi druhy trav z nového areálu v severní Americe. Do květináčků vysázeli osamocené kontrolní jedince od každého druhu a zároveň páry chrpa-tráva, po dvaceti květináčích na jeden druh nebo kombinaci. Do poloviny květináčů z každé skupiny přidali aktivní uhlík, který měl vyloučit všechny případné látky vyloučené kořeny, schopné škodit ostatním. Zároveň byl proveden experiment, který sledoval působení aktivního uhlíku na produkci biomasy studovaných trav. Každý druh byl vysazen do písku s uhlíkem a bez něj, vždy po 7–9 opakováních. Všechny květináčky byly stejné a obsahovaly stejné poměry půdy, písku, kamínků a aktivního uhlíku. Chrpa byla kompetičně výrazně silnější v porovnání se severo-

americkými druhy trav. Naopak evropské druhy nebyly tak postiženy a také částečně redukovali biomasu chrpy. Přidáním aktivního uhlíku se naopak posílila kompetiční schopnost amerických druhů a snížila kompetiční schopnost evropských druhů, což autoři brali jako důkaz alelopatie.

Další možností je využití observačních dat založených na srovnání stavu před a po invazi, nebo srovnání invadovaných a neinvadovaných ploch. Samozřejmostí je, že srovnávané plochy by měly být co nejpodobnější a stanoviště by se neměla lišit v podmínkách, které panovaly před invazí, abychom mohli pozorovat čistý vliv invaze (Hejda et al. 2009, Hejda a Pyšek 2006). Jako příklad uvádím studii zkoumající modifikaci ekosystému následkem invaze voskovníku makaronéského (*Morella faya*, dříve *Myrica faya*) na Havajských ostrovech (Vitousek et al. 1987). Voskovník je díky aktinorhizální symbióze schopen výrazně zvyšovat množství biologicky dostupného dusíku v půdě, což může značně ovlivnit vývoj sukcese na chudých sopečných půdách. Dusík je limitujícím prvkem tamního ekosystému a dříve se tam žádná podobná rostlina nevyskytovala. Autoři měřili množství fixovaného dusíku na gram kořenové hlízky, hmotnost hlízek na jednu rostlinu různých velikostí a distribuci populace a velikostí jedinců. Hodnoty měřili na třech typech stanovišť: nestíněné porosty voskovníku na vulkanickém popelu, porosty voskovníku v otevřeném lese a porosty pod uzavřeným deštným pralesem. Schopnost asimilovat dusík se lišila jen málo, podíl biomasy hlízek nebyl ovlivněn typem stanoviště. Dále porovnávali vklad dusíku do invazí zasažených a nezasažených otevřených lesních porostů. Vklady za celý rok se lišily až čtyřikrát. Množství dostupného organického a anorganického dusíku měřili na těžce zasažených plochách pod jedinci voskovníku a původního dominantního druhu stromu. Dostupnost pod jedinci voskovníku byla signifikantně větší.

Ideální je zkombinovat oba přístupy dohromady. Příkladem může být studie zkoumající impakt netýkavky žláznaté (*Impatiens glandulifera*) na společenstva tekoucích vod (Hejda a Pyšek 2006). Autoři snímkovali (počty druhů a jejich pokryvnosti) 60 ploch 4x4 m v šesti říčních korytech v ČR. Polovina ploch neobsahovala netýkavku, polovina byla hustě obsazena a plochy byly vybrány s co nejpodobnějšími stanovištními podmínkami. Dále na počátku vegetační sezóny vytyčili 10 experimentálních ploch 1x2 m. Každou plochu rozdělili na dvě podjednotky 1x1 m a z jedné podjednotky odstranili všechny jedince netýkavky a v průběhu sezóny bránili přístupu jejích jedinců. Druhá podjednotka byla ponechána jako kontrolní. Všechny plochy byly opět osnímkovány na konci července. Rozdílná velikost snímkaných ploch mezi oběma částmi studie nevádí, protože se spolu přímo neporovnávají. Pozorovací část měla zachytit změny v kompozici společenstva následkem invaze, experiment

měl ukázat schopnost společenstva zotavit se z následků invaze po jejím odstranění. Studie ukazuje na velmi malý, pokud vůbec nějaký, impakt invaze netýkavky žláznaté na diversitu společenstva.

Dobře se dá sledovat impakt na společenstvo pomocí mnohocestných analýz, které by dávaly dohromady informace o průměrné změně abundance domácích druhů, kolik druhů bylo významně zasaženo a změnu celkové biomasy nativního společenstva, následkem invaze (Parker 1999) a dále sledovat změny v druhové bohatosti, diversity ( $H'$ ), Shannonově indexu vyváženosti (evenness,  $J$ ) a Sørensenova indexu podobnosti stanovišť. Příkladem takových studií jsou uvedená studie Hejda a Pyšek 2006 a Hejda a Pyšek 2008, kteří studovali impakt kejklířky skvrnitě (*Mimulus guttatus*) na společenstva břehů tekoucích vod.

Další navrhovanou možností je sledování populací bioindikačních druhů, které indikují probíhající změny v celém společenstvu, nebo sledování biotické integrity před a po invazi (Parker et al. 1999). Biotická integrita je vyjádřena jako několik vybraných charakteristik domácích druhů; porovnává se stav těchto hodnot před a po invazi. Původní použití bioindikátorů a biotické integrity bylo k ohodnocení vlivu znečištění na společenstva organismů.

Problémem studia impaktu je, že se průběh invaze mění v prostoru i v čase a těžko tento efekt odfiltrovat. Před propuknutím invaze je vždy fáze lagu, kdy se druh vyrovnává s novým prostředím a populace nedosahuje takových densit, aby mohla započít exponenciální fáze růstu (Mack et al. 2000). Invazí se začneme zabývat většinou až když už propukla, nemůžeme tedy porovnat nový stav s původním a říct, jak moc se změnilo. I dále v invazním procesu se dopady mohou měnit a stejně tak mezi různými stanovišti. Studie by se měly provádět pokud možno na větším časovém a prostorovém měřítku (Parker et al. 1999). Maloplošné studie nemusejí zachytit variabilitu zkoumané proměnné v prostoru a čase, velkoplošné mohou být zase ovlivněny variabilitou prostředí zanášenou vnějšími vlivy, jako jsou znečištění, globální změny, management.

K vyjádření impaktu invazních druhů bylo v poslední době vytvořeno několik matematických vzorců, které by mohly pomoci jednoduše impakt vyjadřovat a porovnávat impakty mezi sebou. Parker et al. (1999) navrhli model zahrnující rozsah invadovaného území  $R$  ( $m^2$ ), abundanci  $A$  (jednotka odrážející biomasu na  $m^2$ ) exotického druhu a samotný impakt vyjádřený na jedno individuum/jednotku biomasy  $E$ . Celkový impakt ( $I$ ) pak je  $I = R * A * E$ . Rozsah invaze sám o sobě nemusí ukazovat míru impaktu; i když bude jeden druh invadovat malé území, jeho vysoká abundance může zapříčinit velký impakt. Abundance samotná se zase špatně dá porovnávat mezi zcela rozdílnými taxony, např. mezi houbou a savcem. Efekt

je špatně vyjádřitelný a studuje se právě na výše uvedených pěti úrovních a to umělými experimenty přidáváním a odebráním invazního druhu, nebo porovnávacími studiemi. Tento přístup se dá použít pouze pro prostudované druhy, u kterých známe údaje o abundanci a rozšíření.

Ricciardi (2003) nabízí jiný vzorec, zahrnující abundanci  $A$  exotického druhu, funkci  $F$  exotického druhu ve společenstvu a kompozici  $C$  invadovaného společenstva:  $I = A * F * C$ . Stejně jako Parker et al. (1999) hodnotí abundanci jako důležitou pro generování impaktu. Funkce cizího druhu se může mezi společenstvy lišit a to především v intenzitě a generovat jiný impakt. Funkce i abundance jsou přímo ovlivňovány složením invadovaného společenstva a to jak kladně, tak záporně. Všechny tyto parametry se liší mezi stanovišti; působí na nich odlišné biotické a abiotické faktory a proto k nějakému závěru můžeme dojít až porovnáním více stanovišť.

Nevýhodou těchto vzorců je, že použité veličiny jsou často obtížně měřitelné a vztahy mezi veličinami, jak sami autoři přiznávají, nebudou lineární. Proto Lockwood et al. (2007) navrhli tzv. cross-stage model, který postihuje nelinearity a postihuje impakt v průběhu invazního procesu. V každém stadiu invaze jsou klíčové jiné znaky exotického druhu a invadovaného prostředí, které podmiňují, jakých densit exotický druh dosáhne a jaký impakt bude mít. Model používá vzorec  $I = E * Fi$ , kde impakt  $I$  jednoho jedince invazního druhu je roven efektu  $E$  jednoho jedince invazního druhu, násobenému faktorem  $Fi$ . Tento faktor se počítá pro každé stadium invaze  $i$  a je rozdělen na složky  $Ft$ ,  $Fe$  a  $Fs$ , které vyjadřují úspěch invaze jmenovitě při transportu, uchycení a šíření. Můžeme tak vyjádřit impakt na jakékoli úrovni; model může mít například podobu  $I = Ft * Fe * Fs(Ft) * E(Ft)$ , kde efekt a faktor šíření jsou funkcemi podmínek, za kterých probíhal transport invazního druhu (Lockwood et al. 2007).

Snahy vytvořit univerzální vzorec, vhodný ke komplexnímu vyjádření impaktu exotických druhů ještě nekončí. Dosavadní modely, ač v zásadě jednoduché a neúplné, nám mohou pomoci ve vyvozování obecnějších závěrů a předpovědí a jsou finančně nenáročné a nepracné (Ricciardi 2003).

### ***Předpovídání a budoucnost studia impaktu***

Umět předpovědět invaze nepůvodních druhů a jejich impakt, je velkou přetrvávající otázkou invazní ekologie (Ricciardi 2003). Pokud bychom věděli, jaký bude mít introdukovaný druh impakt v nepůvodním areálu a jak se liší mezi různými typy stanovišť, mohli bychom

vytipovat a chránit zranitelná společenstva. Při propuknutí nové invaze bychom mohli přiřadit prioritu v jejím managementu na základě míry impaktu, který je schopna způsobit. Analýza předpovědi impaktu by tak měla být samozřejmou součástí rozhodování při úmyslných introdukcích nových nepůvodních druhů.

Pokud to shrneme, je jasné, že největší impakt by měli mít druhy s vysokou abundancí, širokým invadovaným areálem a velkým efektem na ekosystém, který pravděpodobně bude mít druh s nějakým pro společenstvo novým znakem (Parker et al. 1999). Druhovému složení cílového společenstva však může ovlivňovat abundanci i efekt exotického druhu (Ricciardi 2003). Všechny tyto faktory závisí na environmentálních charakteristikách stanoviště. Pokud propojíme modely vztahující impakt k abundanci invadera a jeho abundanci k charakteristikám stanoviště, a tyto modely budeme porovnávat mezi různými stanovišti, můžeme předpovědět, která společenstva mohou utrpět nejvíce. Předvídat impakt invaze druhu můžeme také sledováním historie jeho impaktu v jiných stanovištích; kde historii neznáme, můžeme někdy použít historii hodně podobného druhu (Ricciardi 2003).

Jako příklad, Huston 2004 zvolil jako důležité charakteristiky habitatu produktivitu a režim disturbancí. Tyto vlastnosti se liší napříč habitaty a určují, zda-li se druh stane invazním a dosáhne takové abundance (dominance), aby způsobil impakt. Velká šance introdukce je v málo produktivních a nedisturbovaných společenstvech, nebo v těch hodně produktivních, ale disturbovaných. Velký impakt bude druh mít s největší pravděpodobností v produktivních společenstvech, kde se může stát dominantou. V málo produktivních nejspíš bude mít malou pokryvnost, v nedisturbovaných produktivních je těžké se uchytit. Změna v režimu disturbancí může mít opačné vyústění v systémech s rozdílnou produktivitou.

Do budoucna bude potřeba objasnit několik otázek a to (Parker et al. 1999): Jak moc se odrážejí dopady na individua a populace domácích druhů do změn na úrovni společenstva a tedy, existují bioindikátory invaze? Jak moc jsou spojeny změny na úrovni společenstva se změnami na úrovni ekosystému a naopak? Dosahují opravdu druhy s velkým efektem na jedno individuum zároveň velkých abundancí a rozsahů invaze? Jak s tím korelují ekonomické dopady? Další otázky ohledně mechanismů, probíhajících při biologických invazích si klade Levine et al. 2003. Navrhují, aby byl další výzkum zaměřen na znaky, určující rezistenci k invazi a to studiem společenstev, kde invaze vyvolala malý impakt a porovnáním invazí jednoho exotického druhu v několika společenstvech. Jsou mechanismy impaktu rozdílné v různých společenstvech? Dále, jaký je vztah mezi tím, co ovlivňuje invazi, a co impakt? Může impakt dále posilovat invazi? Některé studie to potvrzují; kdyby tomu tak bylo, mohli bychom proti takovým druhům zakročit účelověji.

Toho bychom měli dosáhnout komplexním studiem impaktu invazních druhů na více hladinách a srovnávat studie mezi sebou a hledat trendy a obecnosti. K hledání společných "měn" pro predikování impaktu je vhodné použít matematických modelů (Parker et al. 1999). K zefektivnění zmírňování dopadů invazních druhů je důležité zlepšit informovanost veřejnosti a vytvořit důkladné cost-benefit analýzy, porovnávající invaze na globální škále (Mack et al. 2000).

### **III Impakt bolševníku velkolepého**

#### ***Stručná biologie bolševníku velkolepého***

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier) je statná bylina z čeledi *Apiaceae*. Ve fázi kvetení je její lodyha 2–5 m vysoká, brázditě žebernatá, štětinatá, dutá, pokrytá fialovými tečkami a na bázi má až 10 cm v průměru (Tiley et al. 1996). Hlavní kořen světle žlutý, 45–60 cm dlouhý, boční kořeny se oddělují víceméně horizontálně. Listy v přízemní růžici 2,5–3 m dlouhé, hluboce vykrajované, s okraji dvojité pilovitými; směrem k vrcholu se listy výrazně zmenšují. Květy jsou bílé, oboupohlavné nebo jen samčí, uspořádané do složeného okolíku. Okolíky deštníkovitého tvaru mají v průměru až 80 cm, terminální okolík je největší a vždy oboupohlavný, okolíky vyšších řádů mají větší podíl samčích květů (Perglová et al. 2007). Plodem je poltivá dvounažka, která se rozpadá na dvě okřídlená hnědá merikarpia (semena) s tmavými olejovými kanálky (Moravcová et al. 2006, 2007). Pletiva rostliny vylučují vodnatou látku obsahující furanokumariny, které po potřísnění pokožky reakcí s UV paprsky mohou způsobit záněty pokožky, fotodermatitidy doprovázené tvorbou puchýřů a hyperpigmentace (Nielsen et al. 2005).

Bolševník velkolepý je původní v oblasti západního Velkého Kavkazu, kde je ve svém přirozeném areálu součástí druhově bohatých vysokobylinných společenstev, ve kterých dosahuje spíše nižších abundancí (Otte et al. 2007). V Evropě, ale i v podhůří Kavkazu, na člověkem výrazně ovlivněných stanovištích je však schopen vytvářet dominantní porosty (Thiele et al. 2007). Bolševník v nepůvodním areálu obsazuje především bezlesí, antropogenní stanoviště a okraje lesů. Vyhýbá se kyselejším stanovištím, jako jsou březové a jedlové lesy a rašeliniště. Jinak je druhem, schopným obsazovat široké rozmezí stanovišť (Pyšek a Pyšek 1995). Lesní porost brání jeho šíření, dobře se šíří podél linií, jako jsou cesty a kolejiště, což mělo význam především v počátcích invaze (Müllerová et al. 2008). Bolševník velkolepý je považován v Evropě i severní Americe za druh invazní s výrazným



impaktem (Pyšek et al. 2007b, Křivánek et al. 2004). Prominentní invazní druh z něj činí i jeho již zmíněná schopnost ohrožovat lidské zdraví.

Bolševník je monokarpická rostlina. Kvete jednou za život a doba kvetení je načasována ihned po dosažení potřebného množství zásob a tedy se liší mezi stanovišti (Pergl et al. 2007). Kvete nejdříve druhým rokem života a to jen za nejpříznivějších podmínek, v nepůvodním areálu v České republice kvete ve 3. až 5. roce, v původním areálu na Kavkaze až o 2–3 roky později (Pergl et al. 2006). Při nepříznivých podmínkách může odložit kvetení až do 12. roku věku.

Kvést začíná v České republice v polovině června a plody dozrávají v druhé polovině srpna. Nejprve rozkvétá terminální okolík a následují ho okolíky vyšších řádů. Terminální okolík je také nejplodnější; tvoří se na něm téměř polovina všech semen. Pro bolševník je charakteristická protandrie, která je však dokonalá pouze na úrovni květu (Perglová et al. 2007). Mezi jednotlivými květy i okolíky může docházet k překryvům samčí a samičí fáze kvetení. Jelikož je rostlina bolševníku schopna samooplození, které se kvalitativně neliší od oplození jinou rostlinou, nabízí se možnost kolonizace nového stanoviště pouhou jednou rostlinou.

Bolševník velkolepý je velmi plodný druh a spoléhá se na šíření semen; není schopen se rozmnožovat vegetativně. Množství semen (merikarpíí), vyprodukovaných jednou rostlinou, se pohybuje okolo 20 tis. s maximem okolo 50 tis (Perglová et al. 2007). Většina semen dopadne v okolí rodičovské rostliny a tvoří semennou banku, pouze 0,1–4 % semen se náhodně rozšíří na větší vzdálenosti, což však bolševníku k šíření stačí. K tomu, aby semena vyklíčila, potřebují překonat dormantní stav (Moravcová et al. 2007). Zárodek musí dostatečně vyrůst a je třeba překonat fyziologické zábrany působením nízkých teplot (okolo 5 °C) a vlhkosti v průběhu podzimu a zimy. Klíčivost je vysoká, v laboratorních podmínkách až 93 %. Semena, která nepřekonají dormanci, přetrvávají v půdě do dalších let avšak jejich množství strmě ubývá; po prvním roce jich přetrvává 9 %, po pěti letech pouhých 0,5 %. Tato semena jsou vhodná pro načasování klíčení ve chvíli, kdy nastanou příhodnější podmínky.

Klíčení semen začíná brzy z jara za nízkých teplot. Vzhledem k vysoké hustotě semen v půdě a rychlému růstu semenáčků, dokáže bolševník rychle zarůst volné plochy, již dříve bolševníkem obsazené, a zabránit tak ostatním druhům ve zpětné kolonizaci. Mimo etablované porosty se semenáčkům daří hůře. Počáteční hustoty semenáčků dosahují 700–1700 jedinců na m<sup>2</sup>, samozředováním se po prvním vegetačním období ustaví hustota okolo 5–7 jedinců na m<sup>2</sup> (Pergl et al. 2007). Takto přetrvává bolševník v podobě vegetativní listové růžice až do období kvetení, kdy hustoty dosahují 0,5–1 jedinec na m<sup>2</sup>.

První údaj o výskytu bolševníku velkolepého v České republice pochází z roku 1862. Z analýzy historických údajů a leteckých snímků je patrné, že lag fáze, kdy se populace viditelně nezvyšuje, trvala 60–70 let a exponenciální fáze nárůstu populace začala ve 40. letech 20. století (Pyšek et al. 2007c). Rychlost šíření bolševníku je průměrně 10,8 m za rok a zasažená plocha se zvětšuje o 1261 m<sup>2</sup> za rok, což převyšuje ostatní naše známé invazní druhy (Pyšek et al. 2007c, Müllerová et al. 2008).

Ačkoli biologie bolševníku velkolepého, historie jeho invaze a různé způsoby jeho kontroly a likvidace jsou důkladně prozkoumány (Pyšek et al. 2007a), o dopadech jeho invaze zatím mnoho vyzkoumáno nebylo (Pergl et al. 2008).

Můžeme vyzdvihnout několik vlastností bolševníku velkolepého, které mohou být spojeny s impaktem na původní druhy a společenstva. Především je nutné zdůraznit jeho schopnost tvořit husté, vysoké porosty, které mohou měnit mikroklimatické podmínky stanoviště a tím i ovlivňovat vzcházení a růst původních druhů rostlin v podrostu, pravděpodobně kompetičně (Pyšek a Pyšek 1995), nebo alelopaticky. Rostliny v otevřených porostech jsou sice menšího vzrůstu, avšak rostou a plodí rychleji a v raném stadiu vývoje dokáží účinně zastíňovat okolní rostliny (Hülls et al. 2007). V hustých porostech je kompetice o světlo ještě větší, a životní podmínky pro ostatní rostliny by mohly být výrazně pozměněné, což může ovlivnit nejen jejich přežívání a růst, ale také rekolonizaci stanoviště. Velká semenná banka, rychlý růst semenáčků a vysoká produkce semen podporuje udržení hustých porostu a obsazování dalších stanovišť. Velké množství lehce rozložitelné biomasy bolševníku také může zvyšovat množství živin v půdě (Pyšek a Pyšek 1995). Jeho invaze tak může zasáhnout do kompozice a diversity původního společenstva. Další vlastností, která může významně ovlivňovat okolní druhy, je produkce velkého množství výrazných květenství. Květenství bolševníku jsou velká a nápadná, nejsou specializovaná na nějakou skupinu opylovačů a tak je velmi pravděpodobné, že bolševník nějakým způsobem ovlivňuje chování opylovačů v jeho blízkosti. Proto se nabízí možnost, že by bolševník mohl ovlivňovat, ať už pozitivně či negativně, množství opylovačů, sedajících na okolní rostliny, a tedy fitness těchto rostlin (Bjerknes et al. 2007).

Co se týče socio-ekonomického zhodnocení invaze bolševníku, náklady spojené s invazí bolševníku jsou spojené s jeho nebezpečností pro lidské zdraví, omezením přístupnosti krajiny, ztrátou estetické hodnoty invadované krajiny a impaktem na původní společenstva. Jako kladná položka by se dalo přičíst využití bolševníku jako krmivo pro dobytek a medonosná rostlina. Souhrn dosavadních znalostí o bolševníku a jejich zhodnocení uvádím v následující části práce.

### ***Dosavadní znalosti o impaktu bolševníku velkolepého***

Na nejnižší úrovni měření impaktu nepůvodních druhů tak jak je dělí Parket et al. (1999) jsou o bolševníku k dispozici údaje o hybridizaci s původním evropským druhem *H. sphondylium* (bolševník obecný). Tyto dva příbuzné druhy se občas v nepůvodním areálu vyskytují spolu a často byli pozorováni jejich domnělí hybridy. Stewart a Grace (1984) ukázali, že vypěstovat hybridní rostliny *H. mantegazzianum* x *H. sphondylium* v umělých podmínkách není složité a že se opravdu mohou v přírodě vyskytovat. Autoři sledovali úspěšnost vnitrodruhového a mezidruhového opylení a přežívání vzešlých rostlin. Pokud byla mateřskou rostlinou rostlina *H. sphondylium*, vzešlo až 23 % semen, v opačném případě nebyla hybridizace úspěšná. Hybridní semena klíčila dobře a semenáčky také vzházely dobře. Měřené znaky hybridů byly intermediární, hybridy rostli rychleji, avšak často byli strukturně nestabilní, měli sklony zůstat více let ve vegetativním stadiu a po vykvetení nezemřeli; jejich květy byly větší ale většinou neplodné, rozmnožovací orgány špatně vyvinuté. Introgrese alel bolševníku velkolepého do populací bolševníku obecného by tedy byla možná (naopak však ne), avšak pozorovaný výskyt hybridních jedinců ve smíšených populacích studovaných druhů je velmi malý, pouze 0–1% (Grace a Nelson 1981). Je to způsobeno patrně vybíravostí hmyzích opylovačů. Květy rostlin rodu *Heracleum* jsou nesespecializované a jsou opylovány širokým spektrem hmyzích řádů (Grace a Nelson 1981). Avšak uvedená studie ukázala, že studované druhy navštěvovalo pouze 23 společných druhů hmyzu, z nichž pouze 5 přenášelo signifikantní množství pylu. Rostliny bolševníku velkolepého jsou zřejmě moc vysoké a aerodynamické podmínky jsou pro malý hmyz nepříznivé. Dále to může souviset s návyky vyhledávání potravy u hmyzu, který prošel koevolucí s nižším bolševníkem obecným. Kvůli občasnému výskytu hybridních jedinců je tedy vyloučeno jakékoli jejich možné kompetiční působení, ve spojení s nízkou plodností není očekáván, ani na první pohled pozorován, žádný genetický tok mezi populacemi uvažovaných bolševníků.

Studium vlivu invazních druhů na síť opylovačů a důsledky změn jejich chování na reprodukci původních rostlin je jednou z oblastí studia impaktu invazí na individuální úroveň. Ukazuje se, že invazní druh může, pokud má nápadné a lákavé květy, ovlivnit chování opylovačů a to v závislosti na druhu (Bjerknes et al. 2007). To může ústít ve vyšší nebo nižší návštěvnost květů původních druhů, následně ve zvýšení nebo snížení produkce semen, nebo také ke změně cílů a frekvencí mezidruhových opylení. Výsledky studií vykazují pozitivní i negativní impakt, často se však žádný neprokáže. Zároveň výskyt invazního druhu může podporovat vyšší diversitu nebo větší populace opylovačů a jeho vymýcení by na tyto populace mohlo mít negativní dopady (Richardson et al. 2000b).

Nielsen et al. (2008) sledovali vliv bolševníku velkolepého na charakteristiky opylování jiného invazního druhu, kejklířky skvrnité (*Mimulus guttatus*), na opuštěných vlhkých travinách v Dánsku. Kejklířka se na lokalitě původně nevyskytovala a její jedinci byly do porostů bolševníku vkládány v květináčích. Autoři prováděli sledování návštěvnosti květů u obou druhů a odchyt hmyzích opylovačů do pastí a dále spočetli množství semen vyprodukovaných kejklířkou, vše v několika vzdálenostech od porostů bolševníku. Dále porovnávali produkce semen květů kejklířky po odstranění samčích orgánů s kontrolními, aby ozřejmili vliv autogamie kejklířky na množství vyprodukovaných semen. Ukázalo se, že bolševník hostí obvyklé množství druhů hmyzích opylovačů pro danou oblast Dánska, což je více, než by se dalo očekávat v druhově chudé zamokřené travině. Počet chycených druhů se však nesnižoval se vzdáleností od porostu bolševníku. Navzdory cílenému výběru kejklířky z důvodu sdílení mnoha druhů opylovačů s bolševníkem se ukázalo, že oba druhy měli společné pouze menší množství minoritních opylovačů. Pozorovacími pokusy se ukázalo, že květy kejklířky v bezprostřední blízkosti porostu bolševníku navštívilo více jedinců opylovačů, než květy vzdálenější. Celkově však byla kejklířka ve všech vzdálenostech navštěvována méně než bolševníky. Avšak žádná facilitace se neobjevila v produkci semen kejklířky. Ani zvýšená návštěvnost květů ani možnost autogamie u neošetřených květů nezvýšila produkci semen. Autoři se domnívají, že projev facilitace byl malý právě kvůli malému počtu sdílených opylovačů. Květy bolševníku jsou také výrazně atraktivnější a patrně také produktivnější a vyplatí se žít na nich. Umělý experiment, kdy byl na květy kejklířky přenesen pyl bolševníku při ponechání kontrolních květů, ukázal, že pyl bolševníku může snižovat plodnost kejklířky. V terénních pozorováních se toto však neprojevovalo, patrně také kvůli malému počtu sdílených opylovačů.

Ačkoli jsou bolševníku velkolepému přisuzovány mnohé negativní dopady v nepůvodním areálu, ukazuje se, že může mít pozitivní vliv na populace opylovačů, především v málo diversifikovaných společenstvech. Z předložených výsledků je vidět, že vliv bolševníku na opylování kejklířky je spíše pozitivní, ale nelze to zobecňovat, zvláště pokud by se projevil negativní vliv heterospecifického opylení, pozorovaný v umělém experimentu. Pokusy byly prováděny pouze po dobu dvou let a efekt se mezi roky lišil. To, že nebyl zjištěn žádný markantnější efekt na reprodukci modelového druhu, však není nic neobvyklého (Bjerknes et al. 2007). Pokusy na větší časové a prostorové škále, zahrnující více modelových druhů, by mohly vnést do problému více světla.

Jiné studie hodnotící impakt bolševníku na růst, přežívání a reprodukci původních druhů a jejich populací nejsou. Ani možné alelopatické působení zatím nebylo studováno.

Na úrovni společenstev je však k dispozici komparativní studie zaměřená na 13 významných invazních druhů České republiky, mimo jiné i bolševníku velkolepého, a jejich vliv na diversitu a kompozici invadovaných společenstev (Hejda et al. 2009). Autoři pomocí párového srovnání fytoocenologických snímků invadované a neinvadované vegetace hodnotili změny ve složení společenstev. Ukázalo se, že impakt různých invazních druhů se liší a také závisí na složení společenstva, tzn. na tom, jak se liší pokryvnosti a výšky invazního a dominantního druhu. Míra impaktu obecně stoupá s mírou dominance invazního druhu (Pyšek a Pyšek 1995). Největší impakt, vyjádřený Sørensenovým indexem podobnosti stanovišť (čím nižší hodnota indexu tím nižší podobnost a tedy vyšší impakt), měly druhy rodu *Fallopia* a bolševník velkolepý, které dosahovali pokryvností 70–100 % a 90–100 % a nejmenší druhy *Impatiens glandulifera* a *Mimulus guttatus*, které nedosahují takových pokryvností a hustot populací. Celkový impakt bolševníku, byl jedním z pěti nejvyšších, hodnota Sørensenova indexu se rovnala 0,33. Hejda et al. (2009) na základě své studie uvádí, že bolševník na našem území invaduje druhově bohatá společenstva s kompetičně slabšími druhy, neschopnými konkurovat tak velké rostlině. Invaze bolševníku velkolepého tak může znamenat snížení druhové bohatosti na lokální i regionální úrovni o více než 50 %. Z 91 druhů nalezených na plochách bez bolševníku zbylo pouze 40 druhů na zasažených plochách (Hejda et al. 2009).

Na ekosystémové úrovni byla provedena jediná studie, sledující impakt na půdní podmínky. Dassonville et al. (2008) studovali vliv sedmi evropských invazních druhů na obsah živin v půdě. Mezi studovanými druhy byl i bolševník velkolepý a autoři porovnávali plochy s původní vegetací a plochy výrazně zasažené invazním druhem v širokém rozmezí stanovištních typů s různými stupni trofie. Obsahy živin v invadovaných plochách byly značně variabilní a výsledný impakt závisel na počáteční trofii stanoviště. Se zvyšující se trofii na původním stanovišti se snižoval příbytek živin následkem invaze, na eutrofních stanovištích byl zaznamenán úbytek. Navíc rozsahy koncentrací a obsahů látek byly menší na invadovaných plochách, což je pochopitelné, jestliže invazní druhy často tvoří víceméně homogenní porosty v kontrastu s variabilitou původní vegetace. Na invadovaných plochách bylo naměřeno obecně větší množství nadzemní biomasy, která měla celkově vyšší obsah měřených živin, což může přispívat k obohacování půdy rozkladem opadu. Hodnoty pro bolševník nikterak nevybočovaly z obecného trendu, který byl shodný pro všechny studované druhy (Dassonville et al. 2008). Autoři navrhují několik vysvětlení těchto trendů. V případě bolševníku, jeho schopnost akumulovat velké množství biomasy zvyšuje obrat uhlíku a dusíku v půdě. Také jeho hluboké kořeny, často hlubší, než u okolních rostlin, mohou

odebírat živiny z většího objemu půdy. Přes zimní měsíce však po jeho porostech zůstane pouze holá plocha, což podporuje únik živin, narozdíl od původní vegetace a může ústít ve zmenšení obsahu živin na eutrofních stanovištích..

Co se týče sumarizace soci-ekonomických nebo alespoň samotných ekonomických nákladů spojených s invazí bolševníku v České republice, žádná studie zabývající se náklady dosud nebyla provedena (Pergl et al. 2008). Nicméně pro Německo Reinhardt et al. (2003) provedli rozsáhlou analýzu nákladů spojených s invazními druhy zahrnující i bolševník velkolepý. Studie byla založena pouze na přímých ekonomických škodách způsobených invazí, prostředky vynaloženými na ochranu přírodních společenstev a prostředky vynaložené na kontrolu a likvidaci invaze. Celkové odhady nákladů přičítané bolševníku byly složeny z nákladů na léčebné procesy spojené s fotodermatitidami, z nákladů správ ochrany přírody, výdajů na vymýcení okrajů železnic a cest a z výdajů úřadů na likvidaci invaze a zlepšování povědomí veřejnosti. Celkové roční výdaje pro bolševník tak autoři odhadli na 12,3 milionu eur, s možným rozmezím od 6 do 21 milionů.

#### **IV Závěrečná diskuse**

Jak vyplývá z výše uvedených příkladů je studium impaktu invazních druhů velmi komplexní záležitostí a podat kompletní přehled o impaktu jednoho druhu na tolika úrovních je nemožné. Přestože se o biologii a ekologii bolševníku ví velmi mnoho (Pyšek et al. 2007a) a dokonce se v posledních letech již objevily studie zaměřené na jeho impakt, stále zůstává zejména v oblasti jeho vlivu na ekosystém mnoho neznámého. Proto se pokusím doplnit mozaiku znalostí o další aspekty invaze bolševníku.

Ve své navazující práci budu využívat jak observačních pokusů tak i experimentů, které budou probíhat na území Slavkovského lesa, které poskytuje ideální podmínky pro výzkum invaze bolševníku. Invaze je zde již dávno v plném proudu, proto případné rozdíly v pozorováních budou výsledkem různých podmínek v průběhu roku a ne důsledkem vývoje invazního procesu.

V určitých částech roku může invaze bolševníku způsobit kritickou změnu životních podmínek, což může mít dopad na přežívání okolních druhů. Ve vegetační sezóně mohou husté porosty bolševníku měnit mikroklima, v zimních měsících v těchto místech zůstává jen holá půda. Tyto změny životních podmínek by bylo vhodné celoročně zaznamenávat. Vysévacími pokusy vybraných modelových druhů by se mohla sledovat odpověď těchto

druhů na takto změněné podmínky. Sledovat vývoj jedinců v průběhu roku a dívat se, jak na změny reagují by nám mohlo pomoci objasnit, jak dochází k vytěsňování původních druhů rostlin (Hejda et al. 2009).

Nielsen et al. (2008) našli pouze slabou facilitaci opylení přítomností rostlin bolševníku u modelového druhu kejklířky. Pokud by se studovalo druhů několik, navíc s odlišnými typy květů, míra ovlivnění by se mohla lišit. Bolševník velkolepý má nespecializované květy, které mohou být opylovány širokým spektrem opylovačů (Grace a Nelson 1981). Vybrané druhy by mohli mít různě specializované typy květů s různou mírou podobnosti s bolševníkem. Mohla by se také zohlednit různá hustota porostu bolševníku. Může například soliterní rostlina nebo okraj porostu facilitovat opylení okolních rostlin a hustý porost naopak opylovače od okolních rostlin odlákávat? Tyto vlivy by se mohly projevit v počtu vyprodukovaných semen studovanými rostlinami.

Analýza ekonomických důsledků invaze bolševníku by byla vůbec první v ČR. Ve srovnání s německou studií (Reinhardt et al. 2003) by byla detailněji zaměřena na bolševník a na škody i výnosy, spojené s jeho invazí. Zajímavý by mohl být průzkum veřejného mínění, jak obyvatelé bolševník a jeho invazi vnímají.

Rešerše literatury o invazní biologii mi ukázala, že studium biologických invazí není pouhým projevem xenofobie vůči cizímu a výsledkem snah zabránit šíření a uchycení ekonomicky a zdravotně škodlivých druhů. Biologické invaze poskytují ideální, ale především přirozené, podmínky pro studium ekologických a evolučních procesů přímo v jejich průběhu, nezkrácených mnoha lety koevoluce. To v minulosti dalo možnost vnést světlo do mnoha ekologických problémů a v budoucnosti ještě pravděpodobně takovou možnost dá (Sax et al. 2005). Obor biologických invazí je a pravděpodobně i zůstane dynamicky se rozvíjejícím oborem. To samé se však dá předpokládat i u předmětu jeho studia, samotných biologických invazí.

## **V Návrh navazující diplomové práce**

Navazující diplomová práce vyplní mezery ve vědomostech o impaktu bolševníku velkolepého. Přípravné práce a předpěstování modelových rostlin bude probíhat v experimentální zahradě BÚ AV v Průhonících u Prahy, terénní pokusy budou provedeny v CHKO Slavkovský les v západních Čechách. Tato kapitola bakalářské práce představuje základní cíle mé práce a nastiňuje v hrubých rysech její metodiku.

### ***Lokalita CHKO Slavkovský les***

CHKO Slavkovský les leží na západě České republiky mezi Karlovými Vary, Sokolovem a Mariánskými Lázněmi, 49°54′–50°14′ N, 12°32′–12°59′ E. Je umístěna v nadmořské výšce průměrně 600 m.n.m. (s nejvyšším vrcholem Lesný 983 m.n.m.), klima je středně vlhké s průměrnými ročními teplotami 5–6 °C a ročními srážkami 600–800 mm. Krajina je převážně lesnatá, v jihozápadní části území se vyskytují vrchoviště.

Území bylo prvním místem introdukce bolševníku velkolepého v ČR a to v Lázních Kynžvart v roce 1862 a je zároveň územím s největším výskytem bolševníku v ČR. V druhé polovině 20. stol. prošla oblast výraznými změnami obhospodařování (Müllerová et al. 2008). Po II. Světové válce se následkem odsunu sudetských Němců vylidnila. V letech 1946–1954 se stala vojenským prostorem, poté bylo území postoupeno těžbě uranu. V roce 1973 se na území zřídila CHKO Slavkovský les, která přetrvává dodnes. Všechny vojenské i civilní budovy byly zlikvidovány, oblast je řídce osídlena a využívána extenzivně pro pastvu a lesnictví. Ačkoliv je dnes území chráněno, člověkem způsobené disturbance a bolševníku příhodné klimatické podmínky pomohly v rapidním šíření invaze.

### ***Cíle práce***

Navazující diplomová práce si bude klást následující otázky:

- Jak invaze bolševníku ovlivňuje stanovištní podmínky?
- Jaký je impakt bolševníku velkolepého na individuální úrovni? Má přítomnost bolševníku vliv na opylování okolních druhů? Mění nějak růst a přežívání jedinců okolních rostlin?
- Jaké jsou ekonomické aspekty invaze bolševníku v CHKO Slavkovský les?

Pro zodpovězení předložených otázek budu sledovat: 1) změny mikroklimatu na invadovaných stanovištích, 2) přežívání a růst modelových rostlin, vysazovaných do porostů bolševníku, 3) změny v produkci semen vybraných modelových druhů v závislosti na přítomnosti či nepřítomnosti bolševníku v blízkém okolí a 4) provedu analýzu ekonomických aspektů invaze.

Na invadovaných a neinvadovaných plochách budu v průběhu roku po dobu několika let zaznamenávat průběhy teplot a vlhkosti a naměřené řady budu porovnávat mezi sebou. Ke sledování veličin použiji dataloggery umístěné na zhruba 50 lokalitách.



Vliv kompetice na vzcházení a přežívání okolních rostlin budu analyzovat pomocí vysévacích experimentů, kdy budu semena vysévat do bolševníkem invadovaných a neinvadovaných ploch. U semen a semáčků budu sledovat klíčivost, růst a přežívání a porovnávat výsledky mezi typy ploch a naměřenými chody teplot a vlhkostí.

Roli bolševníku na funkci opylovačů ve společenstvu budu studovat na modelových druzích silenka nadmutá (*Silene vulgaris*), kerblík lesní (*Anthriscus sylvestris*) a čičorka pestrá (*Coronilla varia*). Předpěstované rostliny modelových druhů budu v květináčích vkládat do různých typů porostů bolševníku. Plochy budou podle hustoty porostů bolševníku dělené na čtyři typy: kontrolní plocha bez bolševníku, solitérní jedinec, okraj zapojeného porostu, zapojený porost. Jako míru impaktu budu brát počet vyprodukovaných semen modelovými rostlinami. Počty semen budu porovnávat mezi všemi typy ploch a mezi jednotlivými modelovými rostlinami.

Poslední částí která by uzavřela studium impaktu by bylo detailní zhodnocení socio-ekonomických aspektů invaze bolševníku ve Slavkovském lese. Analýza by byla zaměřena na území CHKO Slavkovský les a jeho okolí. Pro přesnou kvantifikaci nákladů bude nutné kvalifikovaně (ve spolupráci s odborníkem na socioekonomii) stanovit skupiny nákladů a výnosů a ošetřit nefinanční náklady a výnosy spojené s invazí.

## VI Použitá literatura

- Abbott R.J., James J.K., Milne R.I., Gillies A.C.M. 2003. Plant introductions, hybridization and gene flow. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 358:1123–1132.
- Bjerknes A-L., Totland Ø., Hegland S.J., Nielsen A. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological conservation*, 138:1-12.
- Bruno J.F., Friedley J.D., Bromberg K.D., Bertness M.D. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. – In: Sax D.F., Stachowicz J.J., Gaines S.D. [eds.], 2005a. *Species Invasions: Insights into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Callaway R.M., Aschehoug E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 290:521-523.
- D'Antonio C.M., Hobbie S.E. 2005. Plant species effects on ecosystem processes: Insights from invasive species. – In: Sax D.F., Stachowicz J.J., Gaines S.D. [eds.], 2005a. *Species Invasions: Insights into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Dassonville N., Vanderhoeven S., Vanparys V., Hayez M., Gruber W., Meerts P. 2008. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe. *Oecologia*, 157:131-140.
- Dukes J.S., Mooney H.A. 2004. Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species. *Rev. Chil. Hist. Natur.*, 77:411–437.
- Edwards K. R. 1998. A critique of the general approach to invasive plant species. - In: *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*, p. 85-94. Backhuys publishers, Leiden.
- Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 97:7043–7050.
- Grace J., Nelson M. 1981. Insects and their pollen loads at a hybrid heracleum site. *New Phytologist*, Vol. 87, 2:413-423.
- Hejda H., Pyšek P., Jarošík V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97: 393-403.
- Hejda M., Pyšek P. 2006. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biological conservation*, 132:143-152.
- Hejda M., Pyšek P. 2008. Estimating the community-level impact of the riparian alien species *Mimulus guttatus* by using a replicated BACI field experiment. - In: Rabitsch W., Essl F. & Klingenstein F. [eds.], *Biological Invasions – from Ecology to Conservation*. *Neobiota*, 7:250-257.
- Hüls J., Otte A., Eckstein R.L. 2007. Population life-cycle and stand structure in dense and open stands of the introduced tall herb *Heracleum mantegazzianum*. *Biol. Invasions*, 9:799–811.
- Huston M.A. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions*, 10:167-178.

- Křivánek M., Sádlo J., Bímová K. 2004. Odstraňování invazních druhů rostlin. – In: Háková A. [ed.]. Zásady péče o nelesní biotopy v rámci soustavy Natura 2000, p. 23–27, Planeta XII/8, MŽP ČR, Praha.
- Levine J.M., Vila` M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K., Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 270:775–781
- Lockwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M.P. [eds.], 2007. *Invasion ecology*. Blackwell, Oxford.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M., Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, Vol. 10, 3:689-710.
- Mooney H.A., Cleland E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 98:5446–5451.
- 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., Perglová I., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. 2006. Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species *Heracleum mantegazzianum*. *Preslia*, 78: 287–301.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island Press. Washington, DC.
- Müllerová J., Pyšek P., Pergl J., Jarošík V. 2008. Dlouhodobá dynamika šíření bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) v krajině: využití leteckých snímků. *Zprávy Čes. Bot. Společ.*, 23:73–80, roč. 43., Praha.
- Nielsen C., Heimes C., Kollmann J. 2008. Little evidence for negative effects of an invasive alien plant on pollinator services. *Biol. Invasions*, 10:1353–1363.
- Nielsen C., Ravn H.P., Nentwig W., Wade M. [eds.], 2005. *Bolševník velkolepý: Praktická příručka o biologii a kontrole invazního druhu*. Forest & Landscape Denmark, Hoersholm, 44 pp.
- 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.
- Parker I.M., Simberloff D., Lonsdale W.M., Goodell K., Wonham M., Kareiva P.M., Williamson M.H., Von Holle B., Moyle P.B., Byers J.E., Goldwasser L. 1999. Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.
- 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.
- 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. 2008. Co víme o vlivu zavlečených druhů? Zprávy Čes. Bot. Společ., 23: 183-192, roč. 43., Praha.
- Pergl J., Pyšek P., Perglová I., Moravcová L. 2008. Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*): velkolepý modelový druh v invazní ekologii. Zprávy Čes. Bot. Společ., 23:81–90, roč. 43., Praha.
- 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.
- Perglová I., Pergl J., Pyšek P., Moravcová L. 2007. Bolševník velkolepý - mýty a fakta o ekologii invazního druhu. Živa 4/2007.
- Perrings C., Williamson M., Dalmazzone S. [eds.] 2000. The economics of biological invasions. Edward Elgard, Cheltenham UK.
- Pimentel D. [ed.] 2002. Biological invasions: Economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. CRC press.
- Pyšek P., Pyšek A. 1995. Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech republic. Journal of Vegetation Science, Vol. 6, 5:711-718.
- Pyšek P., Sádlo J., Mandák B. 2003. Alien flora of the Czech republic, its composition, structure and history. - In: Plant invasions: Ecological threats and management solutions, p. 113-130. Backhuys publishers, Leiden.
- 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., 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., Chytrý M., Prach K. 2008. Dvanáct let výzkumu rostlinných invazí v České republice a ve světě. Zprávy Čes. Bot. Společ., 23: 3–15, roč. 43., Praha.
- Reinhardt F., Herle M., Bastiansen F., Streit B. 2003. Economic Impact of the Spread of Alien Species in Germany. Report No. UBA-FB. Biological and Computer Sciences Division; Dept. of Ecology and Evolution, Frankfurt am Main, Germany
- Ricciardi A. 2003. Predicting impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions. Freshwater Biology, 48:972-981.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.D., Panetta F.D., West C.J. 2000a. Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions Diversity and Distributions, 6:93-107. Blackwell Publishing.

- Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M., Milton S.J., Rejmánek M. 2000b. Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75:65–93.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Gaines S.D. [eds.], 2005. *Species Invasions: Insights into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Simberloff D., Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1: 21–32.
- Stachowicz J.J., Tilman D. 2005. Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation, and ecosystem. – In: Sax D.F., Stachowicz J.J., Gaines S.D. [eds.] 2005a. *Species Invasions: Insights into ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Stewart F., Grace J. 1984. An experimental study of hybridization between *Heracleum mantegazzianum* Somm.&Levier and *H. sphondylium* L. subsp. *sphondylium* (Umbelliferae). *Watsonia*, 15:73-83.
- 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.
- Tiley G.E.D., Dodd F.S., Wade P.M. 1996. *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier. *Journal of Ecology*, Vol. 84, 2:297-319.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P.E., DAISIE. 2009. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* (in press).
- Vitousek P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem process-towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57:57:7-13.
- Vitousek P.M., Walker L., Whitaker L., Mueller-Dombois D., Matson P. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802-804.
- Williamson M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Winter M. 2008. Aspects of biotic homogenization – from regional to global scales. PhD. thesis, depon. in: Zoologisches Institut der Universität Bern.
- Zavaleta E. 2000. Valuing ecosystem services lost to Tamarix invasion. – In: Mooney H. A., Hobbs R.J. [eds.], *Invasive species in a changing world*, p. 261–300, Island Press, Washington DC.