

Univerzita Hradec Králové

Přírodovědecká fakulta

Katedra Biologie

Hmyz na květenství bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) - vliv hustoty porostu, lokality a dalších druhů miříkovitých

Diplomová práce

Autor: Terezie Vojtová
Studijní program: N1501 – Biologie
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie
Vedoucí práce: doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.

Hradec Králové

Leden 2021



Zadání diplomové práce

Autor: Terezie Vojtová

Studium: S15BI013NP

Studijní program: N1501 Biologie

Studijní obor: Systematická biologie a ekologie

Název diplomové práce: **Hmyz na květenství bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) - vliv hustoty porostu, lokality a dalších druhů miříkovitých**

Název diplomové práce AJ: Insects on flowers of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) - influence of density, locality and other species of Apiaceae

Cíl, metody, literatura, předpoklady:

Výzkum bude probíhat především na Karlovarsku, kde bude cílem na lokalitách s různou denzitou porostu bolševníku velkolepého metodou smyku květenství zjistit, které druhy hmyzu se na tomto druhu vyskytují. Spektrum hmyzu bude srovnáno i s tím, které najdeme na květenstvích autochtonního bolševníku obecného.

Mlíkovský J., Stýblo P. 2005: Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. AOPK ČR.

Hansen S. O., Hattendorf J., Wittenberg R., Reznik S. Y., Nielsen C., Ravn H. P., Nentwig W. 2006: Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus. *European Journal of Entomology* 103: 387-395.

Garantující pracoviště: Katedra biologie,
Přírodovědecká fakulta

Vedoucí práce: doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.

Oponent: doc. Ing. Jakub Horák, Ph.D.

Datum zadání závěrečné práce: 6.1.2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Hmyz na květenství bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) - vliv hustoty porostu, lokality a dalších druhů miříkovitých“ vypracovala samostatně a že jsem v seznamu použité literatury uvedla všechny prameny, ze kterých jsem vycházela.

V Hradci Králové dne:

.....
Terezie Vojtová

Poděkování:

V první řadě bych ráda poděkovala vedoucímu mé práce Petru Boguschovi za vstřícné jednání, pomoc a rady, které jsem pro vypracování potřebovala, dál děkuji Mgr. Jiřímu Hadravovi za odbornou pomoc, děkuji i své rodině za její velkou podporu, a nakonec děkuji svému příteli za jeho podporu a trpělivost, kterou se mnou během psaní měl.

Anotace

Vojtová T. (2021): *Hmyz na květenství bolševníku velkolepého (Heracleum mantegazzianum) - vliv hustoty porostu, lokality a dalších druhů miříkovitých*, Diplomová práce na Přírodovědecké fakultě University Hradec Králové. Vedoucí diplomové práce Petr Bogusch, Hradec Králové 75 s.

Abstrakt

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*) byl do Evropy zavlečen z Kavkazu před více než 150 lety a od té doby je nejen v České republice jednou z nejznámějších invazních rostlin, která svým výskytem způsobuje mnoho ekosystémových, ale také ekonomických škod. Přestože vzniká spousta prací věnujících se tématu bolševníku velkolepého, jen málo z nich mapuje interakce opylujícího hmyzu a této invazní rostliny. Proto byl v rámci této práce proveden sběr hmyzu na rostlinách bolševníku velkolepého a na okolních původních rostlinách. Hmyzu determinovaného na rostlinách bolševníku velkolepého bylo kvantitativně víc, největšího zastoupení se těšila včela medonosná a čeleď pestřenkovití. Pestřejší druhová skladba a větší počet ohrožených druhů se ovšem vyskytovaly na okolních rostlinách. Z výsledků tak vyplývá, že ačkoliv je bolševník velkolepý pro svůj vzrůst a nápaditost atraktivní, láká spíše běžné druhy opylovačů, čímž zasahuje do interakcí rostlin a opylujícího hmyzu a ovlivňuje tak chování nejběžnějších opylovačů.

Klíčová slova: *Heracleum mantegazzianum* – bolševník velkolepý – invazní rostliny – hmyz – Slavkovský les – invaze

Annotation

Vojtová T. (2021): *Insects on flowers of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum) - influence of density, locality and other species of Apiaceae*, Diploma thesis at Faculty of Science University of Hradec Králové. Thesis supervisor Petr Bogusch, Hradec Králové 75 p.

Abstract

Giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) was introduced to Europe more than 150 years ago and since then it is one of the most famous alien plants in the Czech Republic and elsewhere. It has a negative impact on ecosystems and it costs a lot of money to deal with this threat. There are many studies focused on the topic of giant hogweed, yet little is known about its interaction with flower visiting insects and the pollination biology of this invader. In order to learn more, the insect visitors on giant hogweed's flowers and visitors on native flora were studied. There were significantly more pollinators on giant hogweed's flowers, most numerous were hoverflies (family Syrphidae) and western honeybee (*Apis mellifera*). On the other hand, more varied species composition and more endangered species were found on native plants. Results show that the large inflorescences of the invader are highly attractive to a broad range of insects; most of them are common Diptera or Hymenoptera. Hence, the invader might have a potential to influence native plant-pollinator interactions due to its association with the pollinators – generalists.

Key words: *Heracleum mantegazzianum* – giant hogweed – alien plants – insect – Slavkov forest – invasion

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Seznámení s bolševníkem velkolepým.....	11
2.1. Historie v České republice	11
2.2. Bolševník velkolepý (<i>Heracleum mantegazzianum</i>).....	12
2.2.1. Biologie	12
2.2.2. Produkce semen	13
2.3. Další invazivní bolševníky	14
2.3.1. Bolševník perský (<i>Heracleum persicum</i>).....	14
2.3.2. Bolševník Sosnowského (<i>Heracleum sosnowskyi</i>).....	14
3. Vliv <i>Heracleum mantegazzianum</i> na biodiverzitu	16
3.1. Definování invazního druhu.....	16
3.2. Vliv <i>Heracleum mantegazzianum</i> na habitat.....	17
3.2.1. Abiotické změny	17
3.2.2. Biotické změny.....	18
3.3. Zdravotní rizika pro člověka	20
3.4. Management zasažených oblastí.....	21
3.4.1. Mechanická likvidace.....	21
3.4.2. Chemická likvidace.....	22
4. Výskyt <i>Heracleum mantegazzianum</i>	23
4.1. Typy invadovaných stanovišť.....	23
4.2. Faktory limitující výskyt <i>Heracleum mantegazzianum</i>	24
4.2.1. Klima jako limitující faktor	24
4.2.2. Lidské zásahy ovlivňující výskyt <i>Heracleum mantegazzianum</i>	25
4.3. Letecké snímkování – možnost včasného odhalení invaze.....	26
4.4. Výskyt v České republice	27
4.5. Výskyt v Evropě	29
5. Interakce mezi <i>Heracleum mantegazzianum</i> a hmyzem	32
5.1. Srovnání hmyzu vyskytujícího se na <i>Heracleum mantegazzianum</i> v původním a invadovaném areálu.....	32
5.2. Hmyz jako možnost biologické kontroly.....	34
5.3. Srovnání hmyzu vyskytujícího se na <i>Heracleum mantegazzianum</i> a původní evropské flóry	37
6. Metodické zpracování.....	40
6.1. Popis lokality.....	40

6.2.	Laboratorní zpracování a statistická analýza.....	44
7.	Výsledky	46
7.1.	Nejpočetnější a ohrožené druhy	47
7.2.	Druhová rozmanitost na studovaných plochách.....	48
7.3.	Druhová dominance na studovaných plochách.....	50
7.4.	Druhy sdílené mezi bolševníky a ostatními rostlinami	52
7.5.	Korelace velikosti pestřenek s velikostí květů rostlin bolševníku.....	53
8.	Diskuze.....	56
9.	Závěr	59
10.	Použitá literatura.....	60
11.	Přílohy	68

1. Úvod

Problematika invazních rostlin přitahuje stále větší pozornost. V rámci invazní biologie jsou nejpestřeji prozkoumané cévnaté rostliny – téměř u 400 rostlin byly provedeny velmi důkladné studie, což odpovídá 44% ze všech studovaných invazních taxonů. Kontinenty, na kterých se tato problematika studuje nejrozsáhleji, jsou Severní Amerika a Evropa, pro kterou už bylo důkladně prozkoumáno více než 80 druhů (Pyšek *et al.*, 2008b). V rámci ucelení informací o invazních rostlinách vznikají napříč státy speciální seznamy (např. Essl *et Rabitsch*, 2002; Reynolds, 2002; Preston *et al.*, 2002), v České republice je to Černý a šedý seznam nepůvodních druhů (Pergl *et al.*, 2013). Problémem invazních druhů je nejen ekologický dopad, kdy mohou snižovat diverzitu vytlačováním původních druhů, ale také ekonomický dopad, jelikož náklady spojené s invazními nepůvodními druhy se v Evropské unii pohybují ročně mezi 40 až 190 miliony Eur (Shine *et al.*, 2010). Mezi nejzávažnější rostlinné druhy v České republice patří ambrosie peřenolistá (*Ambrosia artemisiifolia*), křídlatka japonská (*Reynoutria japonica*), křídlatka sachalinská (*Reynoutria sachalinensis*) a bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*). Právě ten má v Šedém a černém seznamu nepůvodních druhů jako jediný nulovou toleranci výskytu, neboť se velmi intenzivně šíří a jeho následná likvidace by byla finančně neúnosná (Pergl *et al.*, 2013). Kromě ekonomických škod a ekologických problémů je bolševník velkolepý nebezpečný také pro lidské zdraví, neboť ve svých rostlinných šťávách obsahuje furanokumariny, fototoxické látky reagující na světlo a způsobující při potřísnění odhalené nechráněné kůže její popálení (Nielsen *et al.*, 2005). Proč je b. velkolepý tak obtížný soupeř z hlediska biologie vystihuje nejlépe práce Pyška a kol. (2007), ve které autoři b. velkolepý nazývají mistrem všech vlastností (které jsou pro invazivní šíření potřebné, nejsou však nijak speciální). Těmi vlastnostmi jsou extrémně vysoká plodnost, rychlý růst, schopnost samoopylení, prodloužená doba klíčení díky perzistentní semenné bance, vysoká klíčivost a zanedbatelný vliv na fitness způsobený přirozenými nepřáteli (Pyšek *et al.*, 2007). Na boj s b. velkolepým je proto každoročně vynaloženo mnoho úsilí a finančních prostředků, díky čemuž se jeho výskyt v krajině daří více či méně regulovat pomocí osvědčených mechanických i chemických postupů. Invazní rostliny svádí kompetici s původními rostlinami o dostupné zdroje (Levine *et al.*, 2003) díky rozrostlým koloniím, které jsou schopné utvořit, vytlačují původní kompetice neschopné rostliny z areálu a snižují tak biodiverzitu, (Hejda *et al.*, 2009) ztráta biodiverzity pak ohrožuje komplexní systém opylujícího hmyzu. Tato

rovnice ale funguje i opačným směrem – nápadné a na nektar bohaté květy invazních rostlin lákají opylovače, kteří jim dají přednost před původními druhy, díky čemuž původní vegetace trpí nedostatkem opylovačů, což vede ke snížené produkci semen, potažmo ke ztrátě biodiverzity (Chittka *et Chürkens*, 2001). V současné době vzniká mnoho studií zabývajících se hmyzem vyskytujícím se na b. velkolepém, neboť důkladné prozkoumání a srovnání hmyzu v původním a invadovaném areálu by mohlo pomoci odhalit přirozeného nepřítel, který by mohl být nasazen v biologickém boji proti této nepůvodní rostlině (Hansen *et al.*, 2006; Cock *et Seier*, 2007; Reznik *et al.*, 2008; Karsholt *et al.*, 2006). Zároveň nám znalost hmyzu, který b. velkolepý navštěvuje, pomůže lépe porozumět komplexní síti opylujícího hmyzu a také vlivu, který má přítomnost bolševníku velkolepého v nepůvodní krajině na tyto opylovače.

Cíle této práce jsou proto následující:

1. Shrnout dosavadní poznatky o bolševníku velkolepém, a to jak z biologického, tak z ekologického hlediska
2. Shrnout druhy hmyzu, které byly na rostlinách bolševníku velkolepého v dané lokalitě nalezeny
3. Porovnat hmyz nalezený na bolševníku velkolepém a okolních původních rostlinách

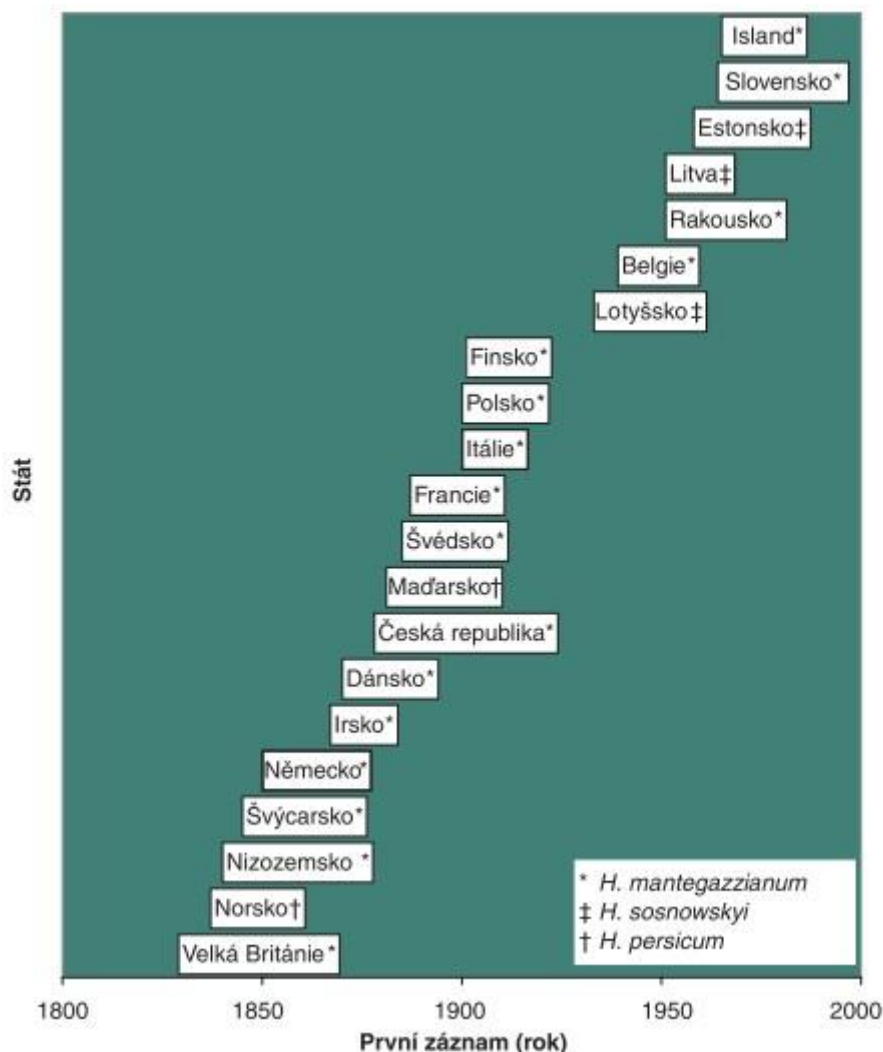
2. Seznámení s bolševníkem velkolepým

Bolševník velkolepý *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Lévier, 1895, (Apiaceae) je vytrvalá monokarpická rostlina z čeledi miříkovitých původně pocházející ze západního Kavkazu (Nielsen *et al.*, 2005). Ve svém přirozeném prostředí tvoří druhově bohatá společenstva při horní hranici lesa, na horských loukách a na lesních mýtinách (Perglová *et al.*, 2007). Podle Nielsena a kol. (2005) byl bolševník velkolepý poprvé vědecky popsán roku 1895, avšak botanické údaje z různých evropských zemí dokládají jeho výskyt v Evropě mnohem dříve. První zmínka jako taková pochází z roku 1817 z Anglie, z botanické zahrady Kew Gardens v Londýně. Odtud zemědělci roznesli semena s okrašlovacím záměrem například do severního Norska v roce 1836 (Pyšek *et al.*, 2010). Jelikož bolševník velkolepý vykazuje mimo své domovské prostředí typické znaky pro invazní rostliny, jako jsou rychlý a včasný růst, velká produkce biomasy, vysoký vzrůst, rozsáhlý pokryv plochy a hojná produkce semen, brzy se rostlina začala volně šířit celou Evropou (viz Obr. 1) a do dvou století se stala jednou z nejagresivnějších invazních rostlin v severní Evropě (Rijal *et al.*, 2015). O první planě rostoucí populaci, konkrétně v hrabství Cambridgeshire v Anglii, existují záznamy už z roku 1828 (Jahodová *et al.*, 2007a).

2.1. Historie v České republice

Do Čech byla semena bolševníku velkolepého pro jeho solitérní bílý květ zanesena kvůli zkrášlení parků a zahrad, nicméně i u nás se rychle dostal do volné přírody (Rybář *et al.*, 1989). Data z České republiky ukazují, že ke vzniku prvních planě rostoucích populací stačila velmi krátká doba, a to 15 let. V ostatních zemích se šířil podobně rychle a dnes ho můžeme nalézt v bezmála 19 evropských zemích (Pyšek *et al.*, 2008a) nebo také v Kanadě a USA (Morton, 1978). Nicméně historicky první výskyt na území České republiky pochází z roku 1862, kdy byl záměrně vysazen v zahradách zámku Kynžvart, odkud byl stále jako okrasná rostlina rozšířen do dalších oblastí, z kterých se posléze začal šířit už samovolně (Nielsen *et al.*, 2005). Podle Pyška (1991) vznikaly první větší populace podél koryt řek, je tedy jasné, že docházelo k přenosu semen vodou. Od 70. let 20. století se populace bolševníku začala masivně šířit krajinou a velké metapopulace se začaly objevovat i mimo koryta řek (Pyšek, 1991). Můžeme tedy tvrdit, že před padesáti lety

překonal bolševník velkolepý počáteční lag fázi a začal se exponenciálně šířit do okolí (Pyšek *et Prach*, 1993).



Obr. 1: První výskyt bolševníku velkolepého a dalších dvou příbuzných invazních druhů (bolševník perský, bolševník Sosnowského) v Evropě (Nielsen *et al.*, 2005).

2.2. Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum*)

2.2.1. Biologie

Bolševník velkolepý je dvouděložná rostlina obvykle kvetoucí mezi třetím až pátým rokem, dosahující výšky 200 cm až 500 cm (Pergl *et al.*, 2006). Před vykvetením se nachází ve formě přízemní růžice (Nielsen *et al.*, 2005). Listy jsou členěné a složené ze tří nebo více částí uspořádaných v řadách podél centrálního žebra listu. Mohou dorůst délky přes 1 m a na zimu vadnou a opadávají. Lodyha je v horní části ochlupená a zbarvená červenofialově, což je jeden z určujících znaků (Nielsen *et al.*, 2005). Květenstvím je

jednoduchý či složený okolík bílé nebo narůžovělé barvy, který může dosahovat až 80 cm v průměru. Jednotlivé okolíky se skládají z menších paprsků – okolíčků, kterých může být 30 až 150 (Holub, 1997). Každá rostlina kvete jen jednou za život, v našich podmínkách od června do srpna (Perglová *et al.*, 2006), dokáže ale vyprodukovat obrovské množství semen. Podle Jehlíka a Lhotské (1970) to může být až 5000 semen na jeden okolík. Jakmile rostlina jednou vykvete a vyprodukuje semena, umírá. Květy (opylované hmyzem) jsou oboupohlavné a protandrické, což znamená, že nejdříve dozrávají tyčinky (samčí pohlavní orgány) a po jejich odkvetení teprve dozrávají blizny (samičí pohlavní orgány). Tyto dvě fáze však nejsou mezi jednotlivými okolíky dokonale oddělené, v rámci jedné rostliny může nastat překrytí obou fází dozrávání a tím pádem může dojít k opylení jiným květem stejné rostliny. Tomu jevu říkáme geitonogamní opylení (Tiley *et al.*, 1996). Rozmnožovací strategii bolševníku můžeme chápat jako kompromis mezi opylením jinou rostlinou (v případě více jedinců) a samosprašností (v případě absence ostatních rostlin), což je výhodné při zakládání nové populace (Nielsen *et al.*, 2005).

2.2.2. Produkce semen

Semena *H. mantegazzianum* se po dozrání na mateřské rostlině uvolňují v blízkosti do půdy, kde vytváří tzv. semennou banku (Krinke *et al.*, 2005) a zřídka jsou větrem zanášená do větších vzdáleností (Pyšek *et al.*, 2007). V některých případech mohou být semena roznášena také vodou a rostliny se pak šíří podél koryt řek, nejvíce ale disperzi semen napomáhá lidská činnost a disturbance, kterou člověk v přírodě způsobuje (Pyšek *et Prach*, 1994). Semena se přirozeně nachází v tzv. morfofyziologickém dormantním stádiu (Perglová *et al.*, 2007) a pro narušení dormantního stavu a následné vyklíčení potřebují projít studenou a vlhkou stratifikací během podzimu a zimy (Baskin *et Baskin*, 1998). Dle Grime a kol. (1985) nikdy nedojde k vyklíčení semen, pokud jsou skladována na suchém místě. Ke klíčení semen dochází brzy zjara (Baskin *et Baskin*, 1998), v podmínkách sledovaných na území České republiky to je zhruba od března do dubna (Krinke *et al.*, 2005).

Počet semen, který je schopná vyprodukovat jedna rostlina, se v uváděných zdrojích liší, vždy se ale jedná o vysoké číslo: od 5000 přes více než 100 000 (Pyšek *et al.*, 1995; Tiley *et al.*, 1996), s nejvyšším údajem 107 984 (Caffrey, 1999). Studie bolševníku velkolepého ve Slavkovském lese odhaduje, že populace vyskytující se na celkové ploše 99 000 m² dokáže za jednu sezónu vyprodukovat až 1,4 miliardy semen (Krinke *et al.*,

2005). Nielsen uvádí, že na podzim obsahuje semenná banka v hustých porostech až 12 000 semen bolševníku na 1 m², ovšem průměrná hodnota činí 6700 semen na 1 m² (Nielsen *et al.*, 2005). Z Pyškových dat vyplývá (Pyšek *et al.*, 2007), že průměrná hustota semen odpovídá 500 – 700/m² s maximem 3700/m². V obou případech výzkumy potvrdily, že v laboratorních podmínkách klíčivost dosahuje až 91% a některá semena jsou schopná setrvat v semenné bance až 5 let, a teprve poté vyklíčit (Pyšek *et al.*, 2007). Moravcová a kol. (2007) ve své práci uvádí, že ne všem semenům stačí projít stratifikací během jedné zimy, naopak v letních měsících vstoupí opět do dormantního stavu a ke zrušení dormance dojde až po několika zimních obdobích. To ukazuje na další výhodu invazních rostlin – i několik let po odstranění populace z biotopu jsou schopné znovu vyklíčit a reinvadovat stanoviště (Moravcová *et al.*, 2007).

2.3. Další invazivní bolševníky

Do rodu bolševníků (čeled' miříkovité) patří kromě *Heracleum mantegazzianum* ještě další dva invazní druhy: *Heracleum persicum* (bolševník perský) a *Heracleum sosnowskyi* (bolševník sosnowského). Ačkoliv nejsou předmětem této studie a v České republice se zatím nenachází (Nielsen *et al.*, 2005), pro evropský kontinent představují stejnou hrozbu a pro úplnost je krátce uvádím.

2.3.1. Bolševník perský (*Heracleum persicum*)

Tento druh bolševníku pochází původně z oblasti Turecka, Íránu a Iráku a do Evropy se dostal ze stejného důvodu jako bolševník velkolepý. Taktéž první záznamy o výskytu *H. persicum* na evropském kontinentě pochází z londýnské botanické zahrady Kew Gardens z roku 1819. Odtud byl zahradníky pro okrasné účely rozšířen do Skandinávie, kde se jako invazivní rostlina nachází dodnes (Pyšek *et al.*, 2010). Vzhledově je rostlina podobná b. velkolepému, jen lodyha bývá na bázi slabší (Nielsen *et al.*, 2005). Na rozdíl od b. velkolepého je tento druh bolševníku polykarpický, kvete tedy několikrát do roka, a navíc je schopný množit se i klonálně (Alm, 2013).

2.3.2. Bolševník Sosnowského (*Heracleum sosnowskyi*)

Tento bolševník byl do Evropy zavlečen z Kavkazu jako zemědělská plodina, jelikož produkuje velké množství biomasy a zemědělci ho tak využívali jako krmivo pro dobytek. Jeho výskyt v Evropě se omezuje na severozápadní Rusko a státy Pobaltí (Nielsen *et al.*, 2005). Stejně jako bolševník velkolepý patří i tento druh mezi monokarpické

rostliny kvetoucí jednou za život. Ačkoliv se od 40. let 20. století začalo od jeho pěstování upouštět, za prvé kvůli jeho výrazné anýzové vůni, po které bylo cítit maso dobytku, za druhé kvůli fototoxickým látkám, které v sobě obsahuje, v severním Rusku ho stále můžeme najít jako zemědělskou plodinu (Jahodová *et al.*, 2007a).

Všechny tři druhy svým dnešním rozmístěním odpovídají historicky původním areálům, kam byly, ať už z jakýchkoliv důvodů, prvotně zaneseny (Jahodová *et al.*, 2007a). Studie zároveň ukazují, že zavlečení bolševníků nebylo jednorázové, naopak šlo o vícečetné vysazování (Jahodová *et al.*, 2007b). Nicméně můžeme pozorovat, že na jihu Evropy, potažmo v teplejších areálech se nevyskytují. Tento jev dobře odráží původní oblast přirozeného výskytu bolševníků, Kavkaz, kde je podnebí chladnější, rostliny potřebují k vyklíčení projít chladovou stratifikací a na teplé podnebí nejsou adaptované (Moravcová *et al.*, 2006).

3. Vliv *Heracleum mantegazzianum* na biodiverzitu

3.1. Definování invazního druhu

Mezi hlavní procesy, které v současné době negativně ovlivňují světovou biodiverzitu, patří změny kvality stanovišť, změny klimatu, znečištění životního prostředí a introdukce nepůvodních druhů (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Právě poslední zmíněný problém je podle úmluvy o biologické rozmanitosti (2001) největší hrozbou, i proto, že ovlivňuje biodiverzitu na všech možných úrovních, od jednotlivých genů po celý ekosystém (Vilà *et al.*, 2011) a způsobuje tak nejen environmentální, ale i ekonomické dopady (Pimentel, 2011). Pro státy Evropské unie byly tyto škody způsobené invazními rostlinami vyčíslené na 12,7 mld. Euro ročně (Kettunen *et al.*, 2008) a v celosvětovém měřítku škody činí asi 5% HDP (Pimentel, 2011).

Než se ať už rostlinný nebo živočišný druh stanou invazními, vede jejich cesta přes několik fází. První fází je introdukce, neboli zavlečení nepůvodního druhu do krajiny. Nepůvodní druh musí překonat bariéru nebo hranici svého přirozeného geografického výskytu, a to se děje převážně díky lidské činnosti (Hulme, 2006). V novém prostředí se tento druh musí dokázat vyvinout alespoň do prvních dospělých jedinců, úkolem je tedy hlavně přežít, ne začít se reprodukovat a šířit. Optimální postup pro šíření se jeví, když několikero přeživších jedinců osídlí vícero stanovišť (Hulme, 2006). Podle Groves (1986) je další fází kolonizace, kdy se druh dokáže adaptovat na nové podmínky, reprodukovat se a zvýšit počet jedinců natolik, aby se stal soběstačnou kolonií. Třetí konečnou fází je naturalizace, tedy stav, ve kterém se soběstačné populace umí zeširoka šířit krajinou a začlenit se mezi původní flóru/faunu (Groves, 1986). Změnu v názvosloví a přehodnocení těchto pojmů navrhuje Richardson a kol. (2000), kteří nenamítají nic proti definici fáze introdukce, poupravují ale další dva pojmy: kolonizaci a naturalizaci slučují do jedné fáze, neboť kolonizace je přirozenou součástí naturalizace, zatím co naturalizace už je spíš definice vysvětlující pojem invazivity (Richardson *et al.*, 2000).

Richardson a kol. (2000) definuje invazní druh takto: „jedná se o druh, 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.“ Zdali bude nepůvodní druh na novém stanovišti invazně úspěšný, záleží na schopnosti kompetice s původními druhy, schopnosti produkce velkého množství potomstva v krátkém časovém úseku a schopnosti rychlého šíření (Newsome *et Noble*, 1986; in Pyšek *et Prach*,

1993). V celosvětové databázi invazních druhů je bolševník velkolepý uveden mezi 100 nejnebezpečnějšími invazními druhy (Lowe *et al.*, 2000). Pro celkový přehled invazních organismů na území Evropské unie vzniklo několik projektů. Projekt DAISIE je databáze čítající v současné době přes 11 000 invazních (nepůvodních) organismů vyskytujících se na území Evropy od roku 1500 do současnosti (DAISIE, 2009). Bolševník velkolepý je na tomto seznamu pochopitelně uveden také. Na doporučení IUCN (Mezinárodní svaz na ochranu přírody) vznikla další podobná databáze, Grey list (šedý seznam) a Black list (černý seznam). Tyto seznamy byly vypracovány pro Českou republiku konkrétně, na šedém seznamu se nachází druhy s nejasným potenciálem, na černém seznamu pak druhy jasně problematické. Oba listy obsahují zároveň návod na prevenci, popřípadě management zasažené krajiny (Pergl *et al.*, 2016). U druhů z obou seznamů by nemělo docházet k úmyslné introdukci, a pokud nedojde k jejich likvidaci, měly by být alespoň monitorovány (Pergl *et al.*, 2013).

Podle Pergla a kol. (2016) je bolševník velkolepý zařazený na Černém seznamu nepůvodních druhů v ČR ve skupině BL1, což je skupina zahrnující neofytní byliny s největší mírou škodlivosti. Z důvodu příliš velké intenzity šíření má bolševník velkolepý doporučenou nulovou toleranci výskytu a prioritní likvidaci odlehlých populací, u kterých hrozí nekontrolovatelné šíření (Pergl *et al.*, 2016).

3.2. Vliv *Heracleum mantegazzianum* na habitat

Zaznamenané porosty bolševníku velkolepého na území České republiky kolísají od jednotlivců vyskytujících se solitérně až po husté zapojené porosty čítající více než 20 jedinců na stejné ploše (Nielsen *et al.*, 2005). Díky rychlosti, kterou se b. velkolepý šíří a výškám, kterých jednotlivé rostliny dosahují, můžeme předpokládat, že porosty b. velkolepého mění abiotické i biotické podmínky na stanovištích a mění i jednotlivé biotopy z dlouhodobého hlediska (Jandová *et al.*, 2013), jeho dopad na sousedící rostlinné organismy je tak nepopíratelný (Pyšek *et al.*, 2007).

3.2.1. Abiotické změny

Jeden z abiotických faktorů, který b. velkolepý v prostředí mění, je množství světla (fotosynteticky aktivního) dopadajícího na určenou plochu. To je dáno jeho velkou listovou plochou a výškou vzrůstu (Nielsen *et al.*, 2005). Zvláště díky své výšce má b. velkolepý v kompetici o světlo velkou konkurenční výhodu a většina rostlin mu tak nedokáže konkurovat a zůstává v zastínění (Pyšek *et al.*, 1995). Jandová a kol. (2013)

ve své práci množství tohoto fotosynteticky aktivního světla měřili a jejich výsledky výše uvedené tvrzení potvrzují. Množství světla dopadajícího na plochu osídlenou populací b. velkolepého bylo oproti kontrolním neinvadovaným stanovištím snižené o 56%. Na druhou stranu nejnižší naměřené světelné hodnoty se sice vyskytovaly u mladých populací v začátcích invaze (do 11 let), čím déle ale populace bolševníku stanoviště obývá, tím vyšší světelné hodnoty se při měření opět objevují (Jandová *et al.*, 2013). To potvrzuje i Dostál a kol. (2013), kteří ve své práci zmiňují klesající tendenci dominance na invadované ploše v průběhu času, v nejstarších populacích (48 let) naměřili pokryv plochy méně než 10 % oproti začátkům invaze. Stejný model pak potvrzuje i Müllerová a kol. (2005), kteří ve své práci uvádí věk, kdy populace b. velkolepého dosahuje vrůstem svého maxima, 20–25 let. V pozdější době dochází opět ke zmenšování rozměrů populace.

Další faktor, který se se vzrůstající populací b. velkolepého na dané ploše mění, je pH půdy. Jandová a kol. (2013) ve své práci sledují vztah mezi pH půdy, biomasou b. velkolepého a druhovou pestrostí. Výsledky potom ukazují, že se vzrůstajícím pokrytím bolševníku na sledované ploše se současně zvyšuje také pH okolní půdy, ale s tím negativně koreluje druhová rozmanitost, která klesá (Jandová *et al.*, 2013). To potvrzuje práce Pyška P. a Pyška A. (1995), kteří stanovili druhovou rozmanitost invadovaného stanoviště o 40,5 % nižší než ve vegetaci bez b. velkolepého (Pyšek *et* Pyšek, 1995).

Nepřímé účinky na okolní prostředí může mít b. velkolepý také tím, že způsobuje erozi půdy. K tomu dochází, když populacím bolševníku na podzim opadá listí a jelikož b. velkolepý nenechává při své expanzi prostor pro ostatní rostliny, veškerá okolní půda zůstane rázem odkrytá okolním vlivům. Deponovaná místa jsou vystavená větru, dešti, a především na prudkých stráních nebo březích řek se může eroze snadno objevit (Dodd *et al.*, 1994).

Pestřeji prozkoumané jsou ekologické změny, které společenstva bolševníku způsobují. Tomu se věnuje další kapitola.

3.2.2. Biotické změny

Jednotlivá rostlinná společenstva se mezi sebou liší v míře invazibility, tedy náchylnosti na pronikání nepůvodních druhů. Nejvíce invazibilní společenstva (jak potvrzují níže uváděné studie) se nachází na často nebo silně disturbovaných plochách, které mohou vznikat sečí, použitím herbicidů nebo sešlapem (Chytrý *et* Pyšek, 2009).

Jak již bylo řečeno, vlivem invaze b. velkolepého se mění složení a zastoupení druhů původních společenstev (Nielsen *et al.*, 2005). Následující studie se pokusila zmapovat, jaká společenstva mohou být invadována s větší pravděpodobností. Pyšek (1994) ve své práci rozdělil běžné habitaty, ve kterých se bolševník vyskytuje, do tří skupin, a následně sledoval četnost výskytu. V první skupině se nachází habitaty umožňující značnou disperzi semen, jako jsou rybníky a mokřady, údolí a břehy řek, příkopy podél cest a okolí železničních tratí. Do druhé skupiny zařadil habitaty vytvořené lidskou činností, podléhající zpravidla značné disturbanci: skládky a jinak znečištěná místa, zahrady, parky a osídlené oblasti. Ve třetí skupině se pak nachází polopřirozená společenstva, jako jsou louky, zatravněné plochy, lesy a jejich okraje. Výsledky této studie ukazují, že b. velkolepý se nejčastěji vyskytuje v prvních dvou zmíněných skupinách, 41,5% studovaných bolševníků se vyskytovalo v člověkem vytvořených lokalitách, 42,8% v lokalitách umožňující transport semen a jen 15,8% v polopřirozených společenstvech (Pyšek, 1994). Z výsledků můžeme odvodit, že b. velkolepý se šíří hlavně díky lidské činnosti a také pomocí hydrochorie, nejen protože vlhké břehy řek poskytují ideální podmínky pro klíčení, ale také pravděpodobně proto, že vymílané břehy řek poskytují relativně volné niky bez konkurenčních rostlin (Thébaud *et Debussche*, 1991). Kromě lidské činnosti a vodních toků nelze tvrdit, že by měl b. velkolepý pro svůj růst nějaké podstatné ekosystémové preference. Na rozdíl od většiny invazních druhů nevyžaduje konkrétní podmínky (Müllerová *et al.*, 2007) a objevuje se v širokém spektru habitatů, které spolu s disturbancí a nedostatečným managementem spojuje také dostatečný obsah živin v půdě (Pyšek *et al.*, 2011; Thiele *et al.*, 2007). Společenstva bolševníků tím pádem nenajdeme na místech pravidelně obhospodařovaných, zastíněných a s nízkým obsahem živin v půdě (Thiele *et Otte*, 2006).

Vliv invazních rostlin na druhovou rozmanitost v invadovaném habitatu dále sledovali Hejda a kol. (2009), když se věnovali třinácti nejvýraznějším invazním druhům v České republice. Kromě b. velkolepého analyzovali například také křídlatku japonskou a křídlatku sachalinskou, netýkavku žláznatou nebo šťovík alpský. A jejich výsledky opět potvrdily, že složení druhové diverzity na invadovaných stanovištích klesá. Stanoviště osídlená populacemi b. velkolepého se svým druhovým složením podobala těm neinvadovaným pouze ze 33% až 36%, což rostlinu řadí mezi invazivní rostliny s největším vlivem na složení okolní flóry (Hejda *et al.*, 2009). Je to dáno její schopností rychle se rozrůstat po okolí, kde pokrývá velkou plochu, a zároveň dosahovat nejvyššího

vzrůstu z okolních rostlin, čímž se bolševník stává v habitatu jasně dominantním (Pyšek *et al.*, 2007). Pro úplnost zmíním ještě třetí, nejmladší studii, která probíhala v západních Čechách, v místě prvotního výskytu b. velkolepého. I v této studii jeho výskyt pozitivně koreloval s nízkým druhovým složením, neboť počet druhů na invadovaných plochách byl výrazně nižší. Zároveň tyto plochy vykazovaly nižší produkci biomasy (Dostál *et al.*, 2013). Jak už jsem ale výše zmínila, čím déle se společenství bolševníku na ploše vyskytuje, tím druhová pestrost opět stoupá. To by mohla vysvětlovat teorie přítomnosti patogenů v půdě, kteří se s postupujícím časem v půdě akumulují, popřípadě zvyšují svoji virulenci a biologicky tak v podstatě kontrolují růst populace b. velkolepého (Dostál *et al.*, 2013).

3.3. Zdravotní rizika pro člověka

Bolševník velkolepý představuje kromě invazní hrozby také zdravotní rizika pro člověka, což je dalším důvodem snahy o kontrolu, popřípadě vymýcení tohoto druhu z biotopů (Pyšek, 1991). Rostliny při poranění vylučují čirou vodnatou látku, která obsahuje fenolické glykosidy, chemické sloučeniny ze skupiny furanokumarinů, což jsou fototoxické látky, které na kůži reagují po kontaktu se slunečním zářením a způsobují kožní dermatitidy, což můžeme laicky chápat jako popálení kůže, a to až do popálenin II. stupně (Drever *et al.*, 1970). Nejvyšší koncentrace furanokumarinů v rostlině byly zjištěny v plodech a kořenech, méně potom v listech a nejméně ve stonku (Murray *et al.*, 1982). První fototoxická reakce se může objevit už po 15 minutách od prvního potřísnění pokožky, přičemž nejvyšší citlivost nastává po zhruba 30 až 120 minutách (Nielsen *et al.*, 2005). Na potřísněných místech vznikají do 24 hodin svědící červenofialové plochy a puchýře, které se pomalu slévají do jednoho, velmi obtížně se hojí a pigmentace na zasaženém místě přetrvává i několik měsíců (AOPK ČR, 2014). Kromě přetrvávající pigmentace se může u zasaženého jedince objevovat i vyšší citlivost na UV záření, a to po dobu i několika let (Nielsen *et al.*, 2005). U citlivějších jedinců (alergici, lidé s nedostatkem pigmentu) může docházet k reakci na tyto látky i po pouhém dotyku s listem, síla reakce může být také umocněná působením vlhkosti (potu) na zasažená místa (Nielsen *et al.*, 2005). Naopak jelikož je odezva na furanokumariny u každého jedince individuální a i koncentrace v rostlinách můžou být různé, může nastat i taková situace, kdy se člověku po kontaktu s těmito látkami nic nestane (Nentwig, 2014).

Obsah těchto látek v rostlině je jedním z jejích obranných mechanismů. Tím druhým mechanismem jsou pak žláznaté trichomy, které svým lepkavým povrchem mohou ztěžovat pohyb drobným herbivorům (Hattendorf *et al.*, 2007). Rostlina se tak brání proti možnému nebezpečí ze strany obratlovců i bezobratlých (Pyšek *et al.*, 2007).

Díky výše popsaným hrozbám je jasné, že se při manipulaci s b. velkolepým musí postupovat více než opatrně. Jelikož všichni pracovníci, kteří provádějí management zasažených oblastí (kde rostliny manuálně, mechanicky odstraňují), mohou přijít do přímého kontaktu s fototoxickými šťávami, musí se patřičně chránit. Je tedy důležité používat ochranné prostředky, zejména rukavice a obličejový štít (respirátor, pokud hrozí vdechnutí rozstříkovaných šťáv), a oblečením zakrýt všechna místa s odhalenou kůží. Jako prevence před fototoxickými dermatitidami může fungovat i osvěta o zdravotním riziku a řádná informovanost osob, které přijdou do kontaktu s bolševníkem velkolepým (Nielsen *et al.*, 2005).

3.4. Management zasažených oblastí

Jako ideální strategie chránící před invazními rostlinami se jeví prevence, tedy zasáhnout pokud možno dříve než se rostliny začnou šířit po krajině. V tomto směru bývá často obtížné odlišit nepůvodní neinvazivní rostliny od těch invazivních (Hulme, 2006). Pokud už se invazivní rostlina dostane do nepůvodního habitatu, ve kterém se naturalizuje a začne šířit, je nutné rychle zareagovat a odpovědět patřičným managementem.

Při preventivních opatřeních proti bolševníku velkolepému je důležité zaměřit se na oblasti, ve kterých se vyskytují stanoviště vhodná pro invazi bolševníku, tj. disturbovaná stanoviště i třeba v blízkosti již vzniklých populací (Nielsen *et al.*, 2005). Prevence tkví v mapování již existujících populací, ve vytipování stanovišť náchylných k invazi, v identifikaci zdrojů semen a možných cest jejich zavlečení a hlavně ve vypracování strategie a návodu na management vyskytujících se rostlin (Nielsen *et al.*, 2005). Pokud preventivní opatření selžou, musí se přistoupit k jejich likvidaci, Pergl a kol. (2013) doporučují v rámci managementu úplnou eradikaci, likvidaci ukončených kultur, odstranění veškeré biomasy z habitatu a zabránění výsadbám.

3.4.1. Mechanická likvidace

V rozrostlých koloniích se doporučuje opakovaná pastva s pravidelným odstraňováním květenství. Je důležité květy odstraňovat před tvorbou semen, aby se

zamezilo výsevu do okolí a vzniku semenné banky (Moravcová *et al.*, 2007), ideálně je hned na dané lokalitě spálit. S pastvou se musí začít brzy, dokud jsou rostliny měkké, zároveň musí probíhat opakovaně, protože b. velkolepý po první pastvě / seči regeneruje přizemní růžice s krátkým stvolem a malým květenstvím (Andersen, 1994). Tento druh managementu rostliny ale zcela nezahubí, jen prodlouží věk, ve kterém vykvetou, popřípadě zpomalí růst kolonie (Pergl *et al.*, 2016). Na malých plochách, kde mohou být rostliny jednotlivě ničené, je nejefektivnější přeseknutí kořene v hloubce 10-15 cm pod povrchem (Pergl *et Perglová*, 2006) a následné odstranění biomasy z plochy, protože semena mohou dozrávat i v časné pokácených rostlinách. To na rozdíl od pastvy bezpečně zabráni regeneraci rostliny (Dodd *et al.*, 1994). Podobné přesekávání kořenů je tzv. „jarní vykopávání“, které se provádí v období března / dubna, kdy jsou rostliny ještě malé, jejich odstranění je snazší a navíc se snižuje riziko potřísnění fototoxickými látkami (Pergl *et al.*, 2016).

3.4.2. Chemická likvidace

Bolševník velkolepý je rostlina citlivá na široké spektrum herbicidů a likvidace pomocí nich je velmi efektivní. Nejpoužívanějšími herbicidy jsou ty ze skupiny glyfosfátů (u nás známý herbicid pod jménem Roundup) a triclopyrů (Garlon) (Pergl *et Perglová*, 2006). Nejlepší doba pro aplikaci je v květnu, kdy jsou dobře vyvinuté listové růžice, ale rostliny ještě nejsou tak vysoké, takže se člověk snadno dostane do středu porostů (Tiley *et Philip*, 1994). Postřik se aplikuje na listy, ideálně ještě před vytvořením květu. Některé herbicidy jsou schopné na rostliny působit natolik, že po jejich aplikaci nedojde vůbec k vytvoření semen (Pergl *et al.*, 2016). Chemická likvidace je z finančních důvodů přijatelná jen u menších populací nebo jednotlivců (Pergl *et Perglová*, 2006), použití herbicidů není vhodné ani na lokalitách v režimu ekologického zemědělství.

Plochy, na kterých byl proveden zásah, a na kterých byly rostliny odstraněny, se musí i tak nadále monitorovat (Nielsen a kol. (2005) doporučují kontrolu po dobu minimálně pěti let (Nielsen *et al.*, 2005), popřípadě z ploch opakovaně odstraňovat květy / semena regenerujících rostlin (Perglová *et al.*, 2007)).

4. Výskyt *Heracleum mantegazzianum*

4.1. Typy invadovaných stanovišť

Přirozeným stanovištěm, ve kterém se bolševník velkolepý vyskytuje, jsou vysokohorská vysoko-bylinná společenstva, kde jeho kolonie nedosahují takových rozměrů jako v Evropě a nevykazují dominanci, vegetační pokryv většinou nepřesahuje 25% (Otte *et al.*, 2007). Geograficky pochází z jihozápadního Kavkazu a severovýchodního Turecka, kde osidluje horské louky pod horní hranicí lesa, alpské a subalpské trávničky, okraje lesních stanovišť a mýtiny (Pergl *et* Perglová, 2006), kde se průměrné zimní teploty pohybují pod bodem mrazu a průměrné letní teploty dosahují 20°C (Mayer, 2000). Charakteristice nepůvodních stanovišť, kde se b. velkolepý chová invazně, se věnuje mnoho prací (např. Thiele *et* Otte, 2006; Pyšek *et* Pyšek, 1995; Thiele *et al.*, 2007). Obecně je b. velkolepý schopný osídlit široké spektrum stanovišť. Ukazuje se, že na složení invadované vegetace pravděpodobně záleží jen v začátcích invaze, když se b. velkolepý vyskytuje teprve na lokální úrovni (Pyšek *et* Pyšek, 1995). Pokud už se ale dostane do krajiny, začne se šířit exponenciálně bez ohledu na charakter invadovaného habitatu a okolní rostliny nejsou schopné konkurenčně zareagovat (Pyšek, 1994). Pozorován byl na mezofilních loukách a pastvinách, březích řek, v příkopech podél cest, na okrajích lesů, v mladých lesních porostech, ve kterých nedochází k zastínění, a mýtinách (Thiele *et* Otte, 2006; Pergl *et* Perglová, 2006; Nehrbass *et al.*, 2007). Velkou mírou k jeho šíření přispívá člověk svou aktivitou, protože bolševníku se dobře daří na stanovištích nepravidelně narušovaných lidskou činností, jako jsou skládky, zahrady (kde býval v minulosti pěstovaný pro okrasné účely (Bárta, 1998)), městské oblasti (Pyšek, 1994), okolí budov a silnic a železniční koridory (Moravcová *et al.*, 2007). V rámci rozdělení vegetace do tříd se b. velkolepý nejčastěji vyskytuje ve třídě *Molinio-Arrhenatheretea* (louky a mezofilní pastviny), pro kterou je sice charakteristické spásání a podobná zemědělská činnost, rostliny bolševníku se ale častěji vyskytují tam, kde pravidelný management chybí, tedy na opuštěných zemědělských loukách a bývalých pastvinách (Thiele *et al.*, 2007). Další třídou, ve které nalezneme společenstva b. velkolepého, je *Galio-Urticetea* (ruderalní a polopřirozená nitrofilní vytrvalá vegetace vlhkých míst), v rámci této třídy se bolševník velkolepý vyskytuje zejména ve svazu *Aegopodion-podagrariae* (nitrofilní ruderalní vegetace vytrvalých širokolistých bylin), pro který jsou typická společenstva s bršlicí kozí nohou (ze stejné čeledi miříkovitých jako b. velkolepý) a kopřivou dvoudomou (Thiele *et*

al., 2007). V městských oblastech b. velkolepý osidluje často svaz *Sisymbrium officinalis* (ruderalní vegetace ozimých terofytních trav) ze třídy *Stellarietea mediae* (jednoletá vegetace polních plevelů a ruderalních stanovišť) (Sauerwein, 2004). Z pobřežních vegetací, ve kterých nalezneme b. velkolepý, je první třídou *Carpino-Fagetea* (mezofilní a vlhké opadavé listnaté lesy), z které je nejčastěji zasažený svaz *Alnion incanae* (údolní jasanovo-olšové luhy a tvrdé luhy nížinných řek) a druhou třídou *Salicetea purpureae* (poříční vrbové křoviny a vrbotopolové luhy), se svazem *Salicion eleagni* (křoviny štěrkových lavic divočících řek) (Thiele *et al.*, 2007). V pobřežních vysokobylinných vegetacích se b. velkolepý nachází zejména na místech, která bývají sezónně sporadicky zaplavovaná, s dostatečně provzdušněnou horní vrstvou půdy (Ochsmann, 1996).

Na těchto příkladech můžeme vidět, že bolševník velkolepý osidluje širokou škálu habitatů, proto se několikero prací pokusilo charakterizovat jeho výskyt nikoliv podle typu habitatů, ale podle klimatických nebo jiných podmínek panujících na invadovaném stanovišti. Například zmíněné klimatické podmínky jsou totiž určujícím faktorem pro šíření mnoha invazních rostlin na regionální úrovni (Beerling, 1993; Wilson *et al.*, 1992).

4.2. Faktory limitující výskyt *Heracleum mantegazzianum*

4.2.1. Klima jako limitující faktor

Klima hraje opravdu podle mnoha studií roli v rozmístění bolševníku velkolepého v krajině. Pyšek a kol. (1998) sledovali průměrné lednové a červnové teploty a výsledky porovnávali s četností výskytu b. velkolepého. Na základě této studie vyšlo najevo, že v místech s vyššími teplotami v zimních měsících četnost bolševníku klesá, mnohem pravděpodobněji se tedy vyskytuje v místech, kde panují chladnější zimy (Pyšek *et al.*, 1998). Ostatně mnoho rostlin z čeledi *Apiaceae* má podobné chladové nároky, což koresponduje s jejich požadavky na zimní dormanci a chladovou stratifikaci (Grime *et al.*, 1981). Další Pyškova studie (1991) sledující vliv klimatu na výskyt b. velkolepého byla rozdělena do dvou fází, první je raná fáze (1862–1970), tedy od prvního výskytu b. velkolepého na území České republiky do konce tzv. „lag fáze“, a druhá je současná fáze (1971–1995), tedy období, ve kterém se b. velkolepý masivně šířil po krajině a prudce narůstaly lokality invadované tímto druhem. A protože výsledky získané v této studii se v čase neměnily a klima hrálo v obou časových periodách významnou roli (tedy upřednostnění míst s chladnějšími zimami), můžeme tvrdit, že to je jeden z určujících

faktorů výskytu bolševníku velkolepého v lokalitě (Pyšek *et al.*, 1998). Tomuto tvrzení odpovídají také nálezy b. velkolepého v různých nadmořských výškách, je schopen osidlovat oblasti od 150 m.n.m. výše, jeho výskyt byl zaznamenaný ale i v horských lokalitách vyskytujících se nad 1000 m.n.m. (Pyšek, 1991). Dlouhodobý výzkum Pyška (1994) sledoval také výskyt b. velkolepého v nadmořských výškách. Ze začátku exponenciální fáze (1970) se téměř třetina sledovaných lokalit nacházela výše jak 600 m.n.m., po dvaceti letech se v té samé nadmořské výšce nacházelo jen 15% lokalit. Z výsledků tak vyplývá, že na začátcích invaze se b. velkolepý objevoval ve vyšších nadmořských výškách, současných populací se toto tvrzení už netýká (Pyšek, 1994). Vliv klimatických podmínek pozitivně koreluje s rozmístěním bolševníku velkolepého i na kontinentální úrovni – zatímco na severu Evropy v chladnějších oblastech se mu daří, v jižní části kontinentu (Maďarsko, Bulharsko) ho najdeme spíše vzácně (Pyšek, 1991; Tiley *et al.*, 1996).

4.2.2. Lidské zásahy ovlivňující výskyt *Heracleum mantegazzianum*

Člověk svou činností (ať už úmyslně nebo neúmyslně) často mění stanovištní podmínky, čímž ulehčuje mnohým nepůvodním rostlinám proniknout do nových habitatů a stát se případně v daném habitatu invazními. To je zjednodušeně i případ bolševníku velkolepého, který se po prvotním úmyslném zavlečení do české krajiny začal šířit samovolně, ale za přispění lidské aktivity. Ta může být přímá, kdy se jedná o přenos půdy kontaminované semeny nebo o manipulaci s usušeným květenstvím, které se hojně využívalo na okrasu a z kterého tímto vypadávala semena, nebo nepřímá, kterou uvádím níže (Pyšek *et al.*, 2002).

Většina oblastí, ve kterých se bolševník velkolepý šíří, mají společnou následující historii: kdysi v nich došlo k určitému typu disturbance, například odlesnění, odstranění přirozeného zástínu, od té doby ale pravidelný management chybí a tak b. velkolepému nebrání nic v šíření (Thiele *et al.*, 2006). Thiele a Otte (2008) mapovali výskyt b. velkolepého v Německu a procentuálně nejčastější výskyt zaznamenali na opuštěných loukách, na okrajích luk a polí a ve vysokobylinných vegetacích (tedy kdysi na narušovaných, dnes opuštěných lokalitách), druhý nejvyšší výskyt zaznamenali na březích řek. V těchto habitatech dosahovala společenstva bolševníku zároveň největší dominance (Thiele *et al.*, 2008). Thiele a kol. (2007) ve své práci charakterizují typy

disturbancí jako kácení stromů a vysekávání křovin, odstraňování a vykopávání drnů, ukládání organického a anorganického materiálu a důlní těžbu (Thiele *et al.*, 2007). Typickým jevem masivního rozšíření bolševníku velkolepého je poválečná doba, mezi 50. a 70. léty. Tehdy došlo k opuštění mnoha zemědělských stavení, díky čemuž začal v krajině chybět pravidelný management pastvy a seče, což pozitivně ovlivnilo výskyt kolonií b. velkolepého (Baldock *et al.*, 1996). Není ovšem pravda, že na pravidelně obhospodařovaných lokalitách by se b. velkolepý nevyskytoval vůbec. Vyskytuje, ale díky managementu pouze v nízkých hustotách, popřípadě jako jednotlivé bodově umístěné rostliny (Thiele *et al.*, 2006).

Všechny typy popsanych disturbancí zjednodušeně vytváří ve vegetaci otevřená volná místa, která b. velkolepý dokáže velmi rychle obsadit (Thiele *et al.*, 2006). Pokud se na lokalitě setkají vhodné invazní podmínky, kromě disturbance také dostatek světla a vyhovující klima, bolševník velkolepý zde zaujme své místo a díky výšce, které dorůstá, a zástinu, který vytváří, mu sousedící vegetace nedokáže konkurovat (Pyšek *et al.*, 1995). Rozšíření bolševníku velkolepého je tedy v České republice limitováno hlavně faktory spojenými s jeho růstem a rozmnožováním, oproti tomu složení původní vegetace má efekt na jeho šíření minimální (Pyšek *et al.*, 1998).

4.3. Letecké snímkování – možnost včasného odhalení invaze

Letecké snímkování je metoda hojně používaná v dálkových průzkumech, díky které je člověk schopný monitorovat složení rostlinné populace, a tím pádem i detekovat výskyt invazních rostlin v habitatu (McCormick, 1999; Higgins *et al.*, 1999). Kromě leteckých snímků lze k monitoringu používat i další metody jako satelitní snímky, drony a materiál z geografického informačního systému (GIS) (Motyka *et al.*, 2016). Bolševník velkolepý je díky svým rozměrům poměrně snadno detekovatelný z výšky pomocí těchto typů snímání, a to hlavně od června do srpna, kdy rostlina kvete a vytváří semena. Na černobílých snímcích se rostliny b. velkolepého (resp. jeho květenství) dají rozeznat jako bílé tečky a lze touto metodou odhalit i jednotlivé solitérní rostliny (Müllerová *et al.*, 2005). Pokud se porovnávají historické snímky s těmi současnými, je možné určit začátek invaze, ohnisko, z kterého se rostliny nejpravděpodobněji šíří, a lze také určit možný směr šíření do budoucna (Pyšek *et al.*, 2008a). Na základě získaných informací je možné pomocí matematických modelů dokonce určit, s jakou pravděpodobností bude zvolené zkoumané místo invadováno (Thiele *et al.*, 2006).

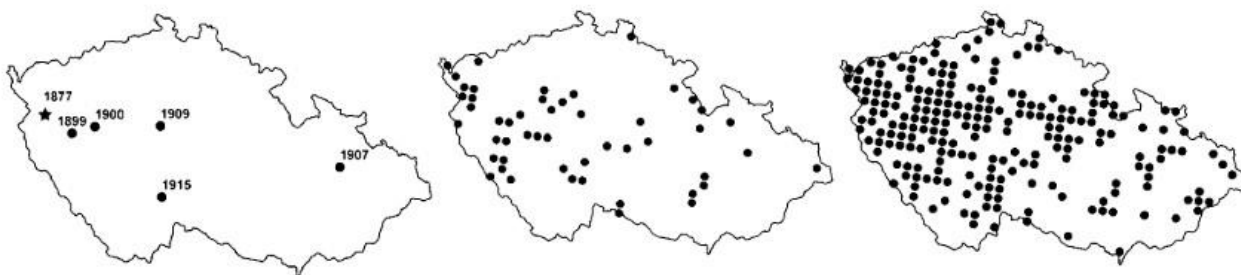
2012). Letecké snímkování je ve spojení s dostupnými informacemi o biologii bolševníku velkolepého a informacemi o složení a zranitelnosti habitatu další vhodnou formou, jak preventivně předcházet šíření b. velkolepého v habitatu, popřípadě nám tato forma získávání informací pomůže ve zlepšení efektivity managementu invadované oblasti (Müllerová *et al.*, 2005).

4.4. Výskyt v České republice

Z historického hlediska se dá výskyt bolševníku velkolepého v České republice rozdělit podle Pyška (1994) do tří fází. Prvotní fáze, která trvala zhruba 80 let a zahrnuje období od první introdukce v roce 1862 do 40. let 20. století. V tomto období byl b. velkolepý pěstován jako okrasná rostlina a jeho výskyt byl omezen jen na zámecké parky a zahrady. Tyto lokality můžeme považovat za první ohniska budoucího šíření. Druhá fáze trvala zhruba 30 let a během ní se začal b. velkolepý poprvé šířit bez lidského přispění, hlavně podél říčních koryt. Jedná se o počátky invaze a tento druh byl invazně úspěšný převážně ve vyšších nadmořských výškách a v oblastech s chladnějším klimatem. Třetí fáze začala na konci 60. let 20. století a trvá dodnes. Je to doba, ve které se b. velkolepý začal šířit exponenciálně, bez ohledu na nadmořskou výšku. Přestal se také šířit primárně podél řek, neboť už pronikl do široké krajiny, ve které invaduje převážně člověkem narušené habitaty a polopřirozené vegetace jako jsou louky, křoviny a okraje lesů (Pyšek, 1994).

Výskyt a šíření b. velkolepého můžeme charakterizovat také podle geografického měřítka do tří úrovní, a to na lokální, regionální a kontinentální míru invaze. Na lokální úrovni se b. velkolepý šíří ve vhodném habitatu svépomocí, tedy podle svých ekologických a biologických potřeb. Životní cyklus je na lokální úrovni hlavní vlastností rostliny rozhodujícím o kolonizaci nového území. Na regionální a kontinentální úrovni hraje velkou roli přispění člověka, který, jak je zmíněno výše, šířil rostlinu jako okrasnou a založil tak mnoho centrálních ohnisek šíření. (Pyšek *et al.*, 2008). Několikero prací sledovalo rychlost šíření b. velkolepého na těchto úrovních (Pyšek, 1991; Müllerová *et al.*, 2005; Williamson *et al.*, 2005) a výsledky studií ukazují, že rychlost šíření na regionální úrovni je stejná jako na lokální úrovni a že omezení šíření dané charakterem krajiny a dostupností vhodných habitatů je na obou úrovních taktéž stejné (Pyšek *et al.*, 2007). Z historického hlediska je výskyt b. velkolepého na českém území dobře mapován (Pyšek, 1991; Pyšek 1994) a díky tomu máme k dispozici přes 150 let trvajících shromažďovaných

údaje (Pyšek *et al.*, 2007). Poprvé se rostlina objevila v lokalitě Slavkovského lesa, na zámku Kynžvart, v západních Čechách (Kratzmann, 1862 in Pyšek, 1991). Než se odborná veřejnost shodla na jednotném názvu *Heracleum mantegazzianum*, byl bolševník nazýván mnoha jmény, jako například *H. speciosum* (Weinm.), *H. persicum* (Desv.), *H. elegans* (Cr.) a *H. giganteum* (Hornem.) (Pyšek *et al.*, 1991). Dnes už ale díky molekulárním studiím víme přesně, že jde o jednu a tu samou rostlinu (Jahodová *et al.*, 2007b). Do 50. let minulého století bylo známo jen pár lokalit, kde se b. velkolepý vyskytoval, z toho výskyt například v Olomouckém a Moravskoslezském kraji je jistě výsledkem člověkem zaviněné výsadby (Pyšek, 1991). Od 50. let se začal samovolně šířit mimo místa původního výsevu a klesající koncentrace rostlin ze západních Čech na východ je důkazem o západních Čechách jako prvotním místě introdukce (Pyšek *et al.*, 2007). Zároveň můžeme v Pyškově studii (1991) vidět, že rozmístění v té době nově vzniklých populací kopíruje rozmístění hlavních velkých řek České republiky, což je jasný důkaz o šíření na delší vzdálenosti pomocí vodních toků (Pyšek, 1991). Od té doby začal počet invadovaných lokalit exponenciálně narůstat – 89 postižených lokalit v roce 1975, 267 v roce 1985, 472 v roce 1990 (Pyšek, 1991). Od 90. let se b. velkolepý vyskytoval často v blízkosti městských částí a lineárních habitatů (silnice, cesty a vlakové koridory), jak ukazují Pyšek a kol. (2007) ve své studii. V dnešní době nalezneme populace b. velkolepého ve všech krajích ČR, nicméně mimo západní Čechy tvoří spíše menší populace, a například v suchých a teplých nížinách ho nalezneme jen vzácně (Pyšek *et al.*, 2012), jak můžeme vidět v případě jižních Čech a Moravy (viz Obr. 2), neboť jak již bylo řečeno, rostlina pro svůj výskyt preferuje nižší teploty v zimních měsících (Pyšek *et al.*, 1998).



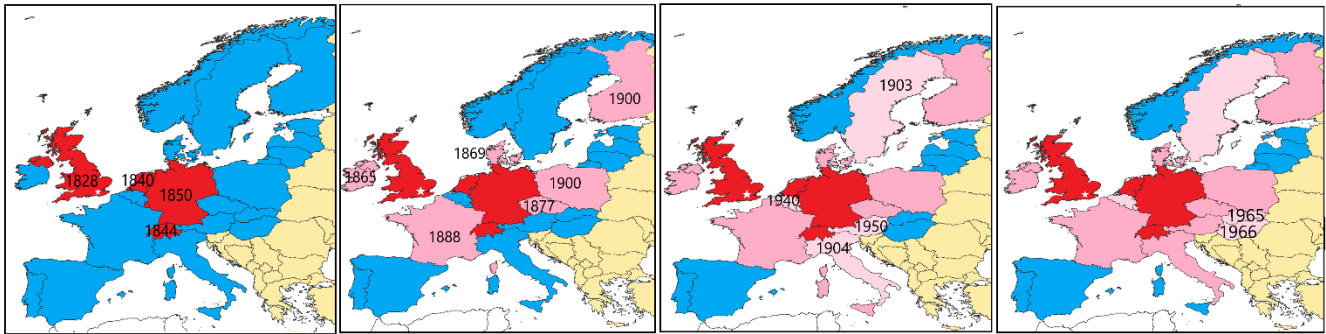
Obr. 2: Mapa výskytu bolševníku velkolepého pro roky 1920, 1970 a 2000. Hvězdičkou je označená lokalita počáteční introdukce, letopočty pak ukazují prvně zaznamenaná napadená místa (Pyšek *et al.*, 2008a).

4.5. Výskyt v Evropě

Podle Pyška (1994) se invaze bolševníku velkolepého v Evropě dá zařadit do podobných časových fází jako v České republice: první fází jsou nově vzniklé (resp. úmyslně založené) populace ve 40. letech 20. století, kdy se b. velkolepý vyskytoval pouze v zahradách a parcích, a vzhledem k tomu, že se nijak agresivně nešířil mimo své původní stanoviště, nebyl v té době považován za ekologickou hrozbu. Druhá fáze je datovaná do období mezi 40. a 60. léty, tehdy začaly počty rostlin exponenciálně narůstat, a to hlavně díky šíření podél vodních toků. Na konci této fáze už byly populace b. velkolepého na pobřežních stanovištích natolik stabilní, že nadále nepotřebovaly vodní toky jako vektor semen a mohly začít expandovat do terestrických stanovišť. V poslední fázi, která trvá dodnes, začal bolševník velkolepý, podobně jako u nás, osidlovat slunná místa s nepravidelným až chybějícím managementem, tedy louky, mýtiny a okraje lesů (Pyšek, 1994) (viz Obr. 3). Vázaný je také často na osídlené oblasti, jelikož blízkost člověka znamená vyšší pravděpodobnost disturbance, kterou b. velkolepý ke své expanzi potřebuje (Thompson, 1994; Pyšek *et al.*, 1998). Kvůli problematice bolševníku velkolepého se semklo více než 40 vědců ze 7 evropských zemí ve společném projektu „Giant Alien“, který financovala Evropská unie. Tento projekt trval mezi lety 2002 a 2005 a kladl si za cíl vypracovat účinnou strategii managementu nepůvodních invazních bolševníků v Evropě (bolševník velkolepý v první řadě, opatření jsou ale uplatnitelná i na bolševník perský a bolševník Sosnowského) (Nielsen *et al.*, 2005). Stanoveného cíle bylo dosaženo pomocí získaných komplexních informací, jakými jsou poznatky o biologii, ekologii, genetice a taxonomii, modelování případných invazí, zkoumán byl také vliv herbicidů, herbivorů a patogenů na rostliny b. velkolepého. Výsledkem tohoto projektu je

příručka v osmi jazykových mutacích, která nabízí návod, jak postupovat při prevenci, kontrole nebo eradikaci bolševníku velkolepého v krajině (Nielsen *et al.*, 2005).

Pro představu invaze bolševníku velkolepého v Evropě dále uvádím příklady ze tří evropských zemí. Dobře mapovaný je výskyt b. velkolepého ve Velké Británii, kde se vyskytuje od konce 19. století (Clegg *et Grace*, 1974). Jak výzkum Pyška (1991) ukazuje, při srovnání 50 let trvající expanze v Čechách a ve Velké Británii jsou konečné výsledky srovnatelné neboli b. velkolepý se šíří i chová v obou zemích podobně (Pyšek, 1991). V Dánsku je b. velkolepý problémem hlavně proto, že často invaduje stanoviště spadající pod ochranu přírody, například solné louky a pěnovecová prameniště (Lundström *et al.*, 1984). Současné výzkumy v Dánsku ukazují, že při expanzi již nehraje významnou roli přenos semen na dálku, zásadní je ale přenos ze sousedních stanovišť, tedy že i zde se invaze bolševníku velkolepého dostala do třetí fáze (Nielsen *et al.*, 2008a). A v Německu je bolševník velkolepý aktuální invazní hrozbou pro 15 % okresů, jako potenciální nebezpečí je ale uváděn až ve dvou třetinách z celého Německa (Thiele *et Otte*, 2008). Vyskytuje se hlavně v západní části Německa, v hornatých oblastech, kde jeho invaze dosahuje nejvyšší intenzity, a také v blízkosti Berlína, což opět odkazuje na výskyt v blízkosti lidských obydlí (Thiele *et Otte*, 2008). Populace bolševníku velkolepého nalezneme zkrátka po celé Evropě, s výjimkou jižních států (Španělsko, Itálie, Bulharsko), protože jak jsem již uvedla výše, klima je jeden z určujících faktorů výskytu b. velkolepého (Pyšek, 1991; Tiley *et al.*, 1996). Vzhledem k tomu, že většina evropských invazních rostlin pochází z klimaticky teplejších regionů a jejich expanze je limitovaná hlavně nízkými teplotami (Pyšek *et al.*, 1995; Beerling, 1993), je v tomto ohledu bolševník velkolepý spíše výjimkou.



Obr. 3: Invaze bolševníku velkolepého v Evropě. Zobrazena jsou čtyři období: počáteční invaze v 50. letech 19. stol., období 1850 – 1900, 1900 – 1950 a 1950 po současnost. Tmavší odstín červené ukazuje dřívější výskyt b. velkolepého. Modře jsou vyznačené státy, kde se invaze zatím neobjevila nebo data chybí (upraveno podle Pyšek *et al.*, 2008; Pyšek *et al.*, 2010).

5. Interakce mezi *Heracleum mantegazzianum* a hmyzem

Ačkoliv existuje několik mechanismů nepohlavního rozmnožování rostlin, pro dlouhodobou udržitelnost populace je nezbytné pohlavní rozmnožování, tedy opylení neboli přenos samčích gamet (Wilcock *et* Neiland, 2002). Kevan a kol. (1975) ve své práci uvádí, že evoluční a ekologická predispozice k šíření spór pomocí hmyzu existuje už od devonu. Pyl byl pravděpodobně první potravní odměnou za přenos gamet, vektory tehdy mohli být chvostoskoci nebo pavoukovci (Kevan *et al.*, 1975). Opylující hmyz ovlivňuje opylování květin v závislosti na svém chování, velikosti a četnosti návštěv. Nejefektivnějšího opylení rostlina dosáhne podle Stebbinse (1970) v momentě, kdy se evolučně vyvine tak, aby vyhovovala požadavkům nejčastějšího a nejefektivnějšího opylovače v biotopu. Tuto myšlenku Stebbins charakterizoval jako „Princip nejúčinnějšího opylovače“ (Stebbins, 1970). Rostliny také musí umět dobře vyvážit poměr mezi přijímaným pylem (samičí fitness) a odevzdávaným pylem (samčí fitness). Počet opylovačů navštěvující rostlinu stejně jako množství pylu, který je jednotlivý opylovač schopný odnést, jsou faktory vedoucí k optimálnímu opylení. Tyto dva faktory ve své práci charakterizoval Herrera (1987; 1989) jako kvantitativní a kvalitativní složky opylování. Ačkoliv opylovačem se může stát široká škála zvířat, jako například ptáci, netopýři nebo drobní savci (Buchmann *et* Nabhan, 1997), nejčastěji tuto úlohu zastává hmyz, který se zároveň krmí na rostlinném pylu a nektaru (Richards, 1997).

5.1. Srovnání hmyzu vyskytujícího se na *Heracleum mantegazzianum* v původním a invadovaném areálu

Díky změnám ve využívání půdy a globálnímu oteplování se stále častěji potýkáme s invazními rostlinami (Vitoušek *et al.*, 1996). Tyto druhy pak v místě invaze soupeří s původními druhy a často na ně působí negativně, například snižují diverzitu (Hejda *et al.*, 2009) nebo ovlivňují tok živin v přilehlém prostředí (Ehrenfeld, 2003), tím pádem přeneseně mění fungování celého ekosystému. Vedle těchto abiotických změn mají nepůvodní rostliny vliv také na druhové interakce jako je opylování (Tylianakis *et al.*, 2008), protože komplexní síť opylovačů je často závislá na druhové biodiverzitě a její pokles ohrožuje tento fungující systém opylujícího hmyzu (Moron *et al.*, 2009). Invazní rostliny mohou být samosprašné nebo bez požadavků na specializované opylovače, a v tom případě se považují za invazivnější (Baker, 1991), na druhou stranu tedy můžeme předpokládat, že rostliny vyžadující ve svém původním prostředí specializované

opylovače by v novém prostředí neměly být tak úspěšné. Přesto, případů, ve kterých nedostatek specializovaných opylovačů limituje úspěšné šíření invazní rostliny je jen málo (Richardson *et al.*, 2000) a naopak, některé studie dokazují, že invazní rostliny se mohou šířit v nepůvodním prostředí i bez přispění specializovaných opylovačů (Rodger *et al.*, 2010). Tento jev může být způsobený tím, že invazní rostliny mají často velká a nápadná květenství, která jsou právě svou velikostí lákavá pro opylující hmyz, a tomu původní přirozená vegetace často nemůže konkurovat (Campbell, 1989; Ohara *et al.*, 1994; Conner *et al.*, 1996). Na druhou stranu, přítomnost velkých lákavých květů může zvýšit celkovou dostupnost zdrojů pro opylující hmyz, tedy i koncentraci opylovačů v okolí, a tak podpořit i opylování okolních původních druhů (Moragues *et al.*, 2005). Vymýcení invazního druhu z prostředí by pak mohlo mít negativní dopady na okolní rostlinné populace (Richardson *et al.*, 2000). Bolševník velkolepý má nespécializované květy a může tak být opylován širokým spektrem opylovačů (Grace *et al.*, 1981), díky čemuž lze předpokládat, že by jeho přítomnost v ekosystému mohla opylovače ovlivňovat (Mosquin, 1971).

Hansen a kol. (2006) se věnovali opylujícímu hmyzu na bolševníku velkolepém a srovnávali druhy vyskytující se v přirozeném a invazním prostředí. Hmyz rozdělili podle potravních preferencí do tří skupin, polyfágní hmyz (potravní generalisté), oligofágní hmyz (vyskytující se pouze na čeledi miříkovitých) a monofágní hmyz (vyskytující se pouze na rodu bolševníku). Téměř čtyři pětiny nalezeného hmyzu byly polyfágní nebo neměly jasnou potravní preferenci, zbylá pětina hmyzu odpovídala definici oligofágního nebo monofágního hmyzu, který patřil do řádů polokřídlí (Hemiptera), brouci (Coleoptera), motýli (Lepidoptera) a dvoukřídlí (Diptera). Podíváme-li se blíže na skupinu oligofágního a monofágního hmyzu, dvě třetiny nalezených druhů patřily do řádů brouků a polokřídlích, monofágní druhy se objevily pouze v řádech polokřídlí a dvoukřídlí. Žádný druh nebyl přímo vázaný pouze na bolševník velkolepý (Hansen *et al.*, 2006). Finální porovnání hmyzu na bolševníkách v původním a invazním prostředí v této studii ukazuje, že prokazatelně větší množství potravních specialistů se vyskytuje na rostlinách v původním prostředí, zatím co v invadovaném prostředí se na rostlinách bolševníku častěji nachází potravní generalisté (Hansen *et al.*, 2006). Tyto výsledky tak podporují práci Stronga a kol. (1984), ve které se uvádí, že na nových, v areálu nepůvodních rostlinách se rychle hromadí velké množství původního hmyzu a hmyz kolonizující tyto rostliny je nejčastěji polyfágní (Strong *et al.*, 1984). O specializovaných opylovačích

v původním areálu výskytu svědčí například práce Karsholta a kol. (2006), ve které byl popsán nový druh můry z čeledi Agonopterix, jehož larvy a kukly byly nalezeny na kvetoucích okolicích bolševníku velkolepého v roce 2003. Tento nový druh se nachází na jediné lokalitě v ruském Kavkazu, a proto je pojmenován *Agonopterix caucasiella* (Karsholt *et al.*, 2006). Jiný, nedávno popsáný druh, který stejně jako předchozí *A. caucasiella* prohází všemi stádii vývoje taktéž na bolševníku velkolepém, je *Melanagromyza heracleana*, zástupce čeledi vrtalkovití z řádu dvoukřídlí (Zlobin, 2005). Jak Hansen a kol. (2006), Karsholt a kol. (2006) a Zlobin (2005) ve své práci uvádějí, v kavkazské oblasti bylo na bolševníku velkolepém v nedávné době nalezeno několik druhů hmyzu s doposud neprobádanou hostitelskou specializací nebo byly popsány druhy zcela nové. Vzhledem k tomu, že někteří jejich příbuzní zástupci ze stejných rodů jsou monofágní, nabízí se druhy vázané na bolševník velkolepý blíže prozkoumat z hlediska jejich potravní specializace a v případě, že budou na fitness rostliny působit negativně, mohly by se stát předmětem budoucího zkoumání z hlediska biologické kontroly (Hansen *et al.*, 2006), která se v boji s invazními rostlinami jeví jako nejúčinnější a zároveň nejšetrnější k životnímu prostředí (Goeden *et Andres*, 1999).

5.2. Hmyz jako možnost biologické kontroly

Proces invaze exotických rostlin vysvětluje několik hypotéz. Mezi ty nejznámější patří „enemy release hypothesis“ (ERH), která vysvětluje větší rozměry, početnější populace a agresivnější růst nepůvodních rostlin v invadovaném areálu ve srovnání s původním místem výskytu jako důsledek chybějících přirozených nepřátel (Keane *et Crawley*, 2002). Tato hypotéza předpokládá v místě introdukce menší počet predátorů, parazitů nebo patogenů, kteří by rostlině snižovali fitness tak, jak je tomu v přirozeném prostředí. Navíc jsou tak invazní rostliny v jisté výhodě proti původní vegetaci, která své přirozené nepřátele má (Keane *et Crawley*, 2002; Colautti *et al.*, 2004). Hypotéza se tak zakládá na třech logických argumentech: 1. přirození nepřátelé jsou cenění regulátoři rostlinných populací, 2. přirození nepřátelé mají větší vliv na původní populace než nepůvodní, 3. rostliny umí pozitivně reagovat na snížený počet nepřátel zvýšeným populačním růstem (Keane *et Crawley*, 2002). Několik vědeckých prací se pokusilo tuto hypotézu testovat. Memmott a kol. (2000) odhalili vyšší výskyt potravních specialistů v původním areálu rostlin než v jejich invadovaném prostředí. Wolfe (2002) dospěl ke stejnému závěru při zkoumání herbivorů a patogenů nacházejících se na silence široolisté

bílé, rostlině z čeledi hvozdíkovitých. A konečně Hansen a kol. (2006) tuto hypotézu potvrdili výzkumem, který je zmiňovaný výše, přímo na bolševníku velkolepém. Vzhledem k tomu, že každý rostlinný druh má i svého evolučně vyvinutého býložravého nepřítele, který mu snižuje fitness, vyvinuly si rostliny několik způsobů obranných mechanismů. K fyzické obraně slouží trny, trichomy a sklerofylní listy (Valverde *et al.*, 2001; Gulan *et Cranston*, 2000), což je případ i bolševníku velkolepého (Hattendorf *et al.*, 2007). Další obranou jsou nízké hodnoty živin a vody (Strong *et al.*, 1984) nebo obsah škodlivých fytochemikálií, které mohou ztěžovat trávení nebo být jedovaté (Berenbaum *et Zangerl*, 1994). I takové obrany využívá bolševník velkolepý, který ve svých rostlinných orgánech obsahuje furanokumariny (Hattendorf *et al.*, 2007). Posledními obrannými mechanismy jsou kryptický vzhled či snížená nápadnost (Karban *et Baldwin*, 1997) a nepřímá obrana, které rostlina dosáhne tím, že na sebe láká parazity nebo predátory (Pallini *et al.*, 1998).

Co se s rostlinami stane v invadovaném areálu, ve kterém najednou postrádají přirozené nepřátele a škůdce, vysvětluje další teorie „evolution of increased competitive ability“ (EICA) (Blossey *et Nötzold*, 1995). V přirozeném prostředí rostliny musí investovat značné zdroje do obranných mechanismů shrnutých výše, při absenci škůdců ale mohou vynaloženou energii přeměrovat do rychlejšího růstu a vyšší fitness (Pyšek, 1994; Pyšek *et Pyšek*, 1995). Müller – Schärer a kol. (2004) tuto hypotézu později lehce pozměnili, když specifikovali, že k relokaci zdrojů dochází pouze u kvantitativní složky obrany (ligniny a taniny), zatímco kvalitativní složka obrany (toxiny, například alkaloidy) zůstává nedotčená, v některých případech se dokonce může vyvinout opačným směrem než EICA předpokládá, tedy zesílit (Müller – Schärer *et al.*, 2004). Hypotéza EICA stojí na dvou předpokladech: 1. při stejných růstových podmínkách dosáhne větší biomasy rostlina rostoucí na invadovaném stanovišti než na původním, 2. specializovaní herbivoři (potenciální kandidáti pro biologickou kontrolu) se v invadovaném prostředí zaměří na rostliny pocházející z oblasti, odkud byli zavlečeni (Blossey *et Nötzold*, 1995). Mitchell a Power (2003) ve své práci demonstrovali, že invaze rostlin je přímo spojená s absencí patogenů z původního areálu výskytu a tím hypotézu EICA potvrdili (Mitchell *et Power*, 2003). Výsledky Hansena a kol. (2006) hypotézu také potvrzují, a zároveň dokládají, že ačkoliv je poškození bolševníku velkolepého způsobené herbivory velmi malé, v původním kavkazském areálu dosahuje o něco větších rozměrů, kvůli čemuž má b. velkolepý v původním areálu rozvinutější obranné mechanismy, což nepřímo dokazuje

vyšší výskyt herbivorních nepřátel v původním areálu výskytu (Hansen *et al.*, 2006). Obě hypotézy, ERH i EICA, jsou tak založené na předpokladu, že existuje menší počet specializovaných herbivorních druhů a že jejich výskyt v invadovaném areálu není příliš vysoký (Memmott *et al.*, 2000).

Na základě těchto hypotéz vznikají studie zkoumající patogenní hmyz na bolševníku velkolepém v jeho původním areálu jako potenciální faktor biologické kontroly. Takovou studií je například práce Hattendorfa a kol. (2006), ve které byli zkoumáni zástupci rodu nosatců a čeledi vrtalkovití (Diptera) jakožto endofágní hmyz s fytofágními larvami. Nejčastěji vyskytující se zástupci nosatců byli *Nastus fausti* a *Otiorhynchus tatarchani* (jejichž larvy napadají kořeny), *Lixus iridis* (jehož larvy se nachází uvnitř dutého stonku) a z čeledi vrtalkovití na stoncích se krmí *Melanagromyza heracleana*. Ačkoliv Hattendorf a kol. (2006) pozorovali pro každý druh jiné hostitelské preference, například *L. iridis* preferuje pro své larvy mladší jedince s měkčími stonky, naopak *M. heracleana* preferuje starší, vzrostlejší rostliny s lákavými květy, celkové škody napáchané zkoumaným hmyzem byly minimální a neměly vliv na fitness rostliny. Výsledkem této studie je proto spíše doklad o možné existenci oligofágního hmyzu na bolševníku velkolepém a důkaz, že dospělé rostliny b. velkolepého jsou k herbivorii poměrně tolerantní a dokáží překonat i rozsáhlejší napadení hmyzem (Hattendorf *et al.*, 2006). Druh *Nastus fausti* z čeledi nosatcovití zkoumali také Reznik a kol. (2008). Tento druh je pro Kavkaz endemický, výzkum však prokázal, že se nejedná o monofágní, ale oligofágní druh, který se vyskytuje na velkém množství miříkovitých rostlin. Ve větším množství (3 až 4 starší larvální stádia na rostlinu) jeho larvy sice dokáží snížit fitness rostliny, jenže kvůli oligofágnímu způsobu života hrozí napadení zemědělských plodin z čeledi miříkovitých jako je pastinák setý nebo mrkev obecná, a z toho důvodu se pro biologickou kontrolu nehodí (Reznik *et al.*, 2008). Optimistické vyhlídky pro nalezení hostitelsky specifického patogenu nenabízí ani práce Cocka a Seiera (2007). Ti se zabývali stejnými zástupci, jakých se týká studie zmiňovaná výše, a ačkoliv u některých druhů z čeledi vrtalkovití můžeme mluvit o hostitelské specifitě, tedy nachází se striktně na bolševníku velkolepém, poškození rostlin nikdy není tak markantní, aby se dalo o těchto dvoukřídlých uvažovat jako o biologické obraně. Podle Cocka a Seiera (2007) zbývá možnost uvažovat o mykoherbicidní obraně. Například mykoherbicid *Sclerotinia sclerotiorum* nebo *Phomopsis sp.*, patogen nalezený na b. velkolepém v jeho původním kavkazském areálu, by mohli být do budoucna odpovědí na hledání specifického patogenu

u bolševníku velkolepého (Cock *et* Seier, 2007). Toto pole výzkumu je stále málo probádané, a abychom mohli s jistotou tvrdit, že neexistuje žádný přirozený patogen vhodný pro biologickou kontrolu bolševníku velkolepého, je zapotřebí provést další studie.

5.3. Srovnání hmyzu vyskytujícího se na *Heracleum mantegazzianum* a původní evropské flóry

Invazní rostliny svou přítomností v nepůvodních areálech sice snižují omezení zdrojů pro opylovače (Chittka *et* Schürkens, 2001), zároveň ale působí na vztah původních rostlin s opylovači, a to dvěma způsoby: ovlivňují populaci opylovačů v rámci hustoty, a také ovlivňují samotné chování opylovačů (Bjerknes *et al.*, 2007). Jak ve své práci uvádí Graves a Shapiro (2003), zvýšením nabídky potravních zdrojů dochází i ke zvýšení populace opylovačů, což může mít pozitivní následky pro původní rostliny, které díky frekventovanějšímu opylování mohou docílit posílení vlastních populací. To je jeden z pozitivních vlivů, které mohou invazní rostliny mít na původní populace rostlin, neboť touto cestou může dojít k zachování rostlinných populací, které by jinak vlivem různých příčin klesaly (Graves *et* Shapiro, 2003). Podobně pozitivní efekt může nastat, pokud invazní a původní rostliny kvetou v různou roční dobu. Kveteli invazní rostlina brzy zjara (jako je tomu u bolševníku velkolepého), přiláká do okolí velké množství opylovačů, kteří pak mohou plynule pokračovat v opylování později kvetoucích původních rostlin (Waser *et* Real, 1979). Existuje ale také negativní strana přítomnosti invazních rostlin, jak doložili Cox a Elmqvist (2000): invaze nepůvodních druhů může snižovat druhovou rozmanitost původních rostlin, čímž dochází k omezení potravních zdrojů a tím pádem úměrně ke snížení diverzity a hustoty opylujícího hmyzu. Naproti tomu chování opylovačů je ovlivňováno dvěma způsoby, kladným, kdy dostatek potravních zdrojů na ploše láká opylující hmyz, který intenzivně navštěvuje jak invazní, tak původní rostliny, a obě kategorie bohatě opyluje, tedy i u původních rostlin dochází k hojné tvorbě semen (Moragues *et* Traveset, 2005), a záporným, kdy je hmyz přitahován z větší míry invazními rostlinami, původním se nedostává patřičného opylení a klesá produkce semen, tedy postupně klesá i populace původních rostlin (Chittka *et* Schürkens, 2001). Všechny tyto vztahy jsou například důkladně prozkoumané na netýkavce žláznaté (*Impatiens glandulifera*), invazní rostlině původně pocházející z Asie, jejíž studie proto pro představu uvádím. Květy této rostliny jsou nápadně aromatické a bohaté na nektar, díky nimž

rostlina láká opylující hmyz, který dává n. žláznaté přednost před původními rostlinami (Chittka *et* Chürkens, 2001). Jak Chittka a Chürkens (2001) ve své práci uvádějí, přítomnost n. žláznaté v invadovaném areálu má silně negativní vliv na fitness původních rostlin. Lopezaraiza-Mikel a kol. (2007) se věnovali stejnému výzkumu, dosáhli však opačných výsledků. Podle jejich práce přítomnost n. žláznaté v areálu zvyšuje návštěvnost květů okolních původních rostlin, nedochází tedy ke kompetici o opylovače, ale naopak o příklad mutualistického vztahu. Tyto rozdílné výsledky může vysvětlovat rozdíl v saturaci opylujícího hmyzu v obou výzkumech (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007). Autoři poslední zmíněné studie se také věnovali rozboru skupin hmyzu, které se na invazní netýkavce žláznaté a okolních rostlinách nacházely. Nejhojnější skupinou opylovačů byli jednoznačně Hymenoptera a Diptera, v těchto dvou řádech se nacházelo také nejvíc generalistů, kteří raději navštěvovali právě invazní n. žláznatou. Autoři proto usuzují, že opylovači – generalisté mohou představovat cestu pro integraci nepůvodních rostlin mezi ty původní a usnadňují tím začlenění do komplexní sítě opylovačů. Tím také usnadňují šíření do přilehlých oblastí, nejen netýkavce žláznaté, ale přeneseně všem invazních rostlinám (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007).

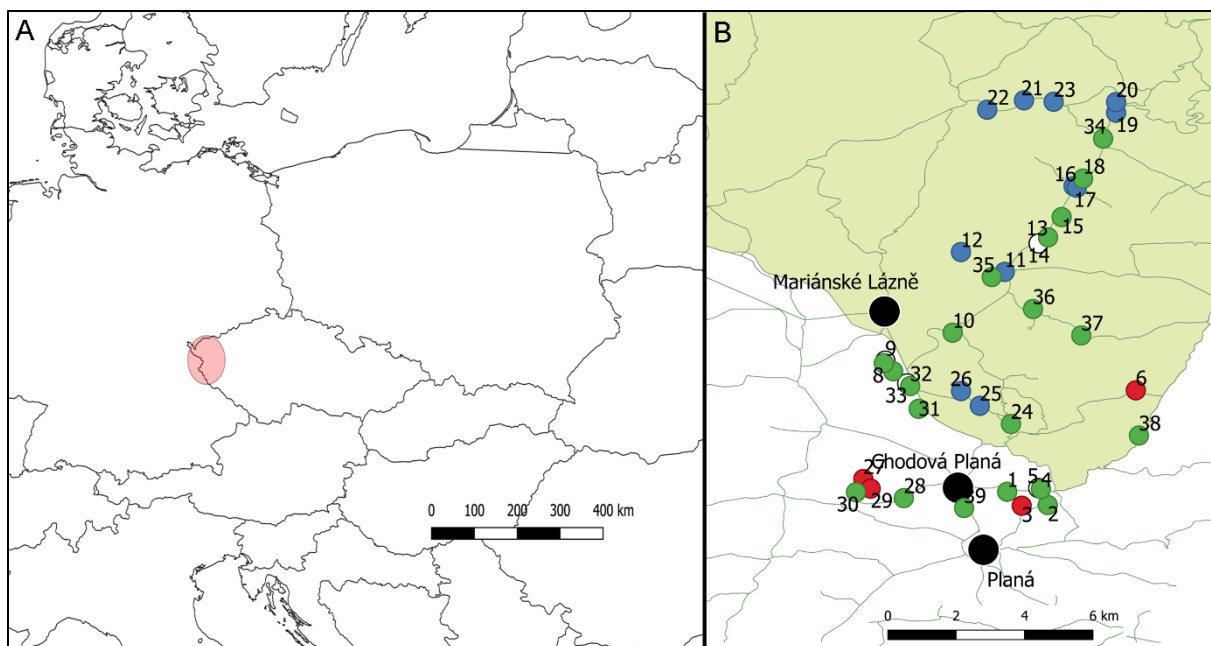
Srovnání hmyzu na bolševníku velkolepém a okolních rostlinách se věnoval Ulrich Zumkier (2011). Ve své práci sledoval kompetici b. velkolepého s původním bolševníkem obecným (*Heracleum sphondylium*). Dle výsledků návštěvnost hmyzu na invazním b. velkolepém vysoce převyšovala nad b. obecným. Nejvíce rozdílná byla aktivita včely medonosné (*Apis mellifera*), která tvořila 56% veškerého hmyzu chyceného na b. velkolepém, zatím co na b. obecném se vyskytovala zřídka. Nejpočetnějším řádem opylovačů však byli Diptera, kteří jsou spjatí s celou čeledí miříkovitých (Larson *et al.*, 2001), konkrétně z řádu dvoukřídlých se jednalo o rod *Lucilia*, bzučivky. Ty se však díky nízkým dávkám pylu neřadily mezi nejvýkonnější opylovače. Srovnával-li Zumkier (2011) aktivitu hmyzu na invadovaných plochách a plochách čistě osídlených původními rostlinami, pak se pestřenky a včely vyskytovaly na obou místech s velmi podobnou frekvencí. Rody jako čmeláci, solitérní včely nebo řád motýlů na přítomnost b. velkolepého nereagovaly vůbec a vyskytovaly se pouze na původní vegetaci. Zato pestřenky (Syrphidae), vosy (Vespidae) a brouci (Coleoptera) se v místech původní vegetace vyskytovali okrajově, na invadovaných plochách se jejich výskyt rapidně zvýšil, ovšem jejich pozornost patřila převážně b. velkolepému. Při srovnání objemu pylu byla v. medonosná významným druhem, jelikož právě u toho druhu byly nalezeny největší dávky

přenášeného pylu, pro srovnání například čeled' Vespidae se jeví jako nejméně efektivní skupina opylovačů, u které byly nalezeny nejnižší dávky přenášeného pylu. Bolševník obecný nejčastěji navštěvovala čeled' Syrphidae, česky pestřenky, nicméně jejich aktivita na b. obecném zdaleka nepřevyšovala ostatní hmyz tak, jako tomu bylo u včely medonosné v případě b. velkolepého. Ve srovnání s v. medonosnou nejsou navíc pestřenky ani stejně efektivní opylovači, jelikož dávky přenášeného pylu byly zřetelně nižší (Zumkier, 2011). Důležitost včely medonosné jako opylovače dokládají i ostatní práce (Zych *et* Jakubiec, 2006; Nielsen *et al.*, 2008b). I Nielsen a kol. (2008b) sledovali aktivitu hmyzu na bolševníku velkolepém a sousedící kejklírce skvrnitě (*Mimulus guttatus*). A opět potvrdili údaje, které v této práci zazněly doposud, tedy že nejpočetnějším řádem navštěvující a opylující b. velkolepý jsou Diptera, dvoukřídlí, a nejpočetnějším druhem je pak včela medonosná z řádu blanokřídlých, která se na kejklírce skvrnitě nevyskytovala vůbec, stejně jako tomu bylo ve výše zmíněném případě s bolševníkem obecným. Této velké pozornosti často převyšující sousedící rostliny se může bolševník velkolepý těšit díky svým nápadným rozměrným květenstvím (Nielsen *et al.*, 2008b).

6. Metodika

6.1. Popis lokality

Výzkum v terénu probíhal v první polovině července 2020, tedy zhruba v druhé polovině kvetoucí fáze rostlin (Perglová *et al.*, 2006). Pro výzkum byla zvolená oblast v okolí Mariánských Lázní, tedy místo, ve kterém se bolševník velkolepý objevil poprvé a kde jsou v současnosti nejpočetnější populace v České republice (Nielsen *et al.*, 2005) (viz. Obr. 5). Vybráno bylo dvacet lokalit ruderalního charakteru v okolí Mariánských Lázní a Plané (Obr. 4, Tab. 1). Původně byly vytipovány lokality na základě dat z mapování bolševníku velkolepého v této oblasti (data poskytl Mgr. Přemysl Tájek, Ph.D. ze Správy CHKO Slavkovský les), na některých lokalitách byl však bolševník zlikvidován nebo čerstvě posekán, jiné lokality zase byly velmi blízko jiným nebo mezi nimi nebyla ostrá hranice. Na Obr. 4 jsou vyznačeny všechny lokality v mapě studované oblasti a odlišeny barvami podle toho, jestli na nich byl hmyz na květenstvích b. velkolepého studován. Na studovaných lokalitách byl vždy proveden jeden sběr hmyzu na rostlinách bolševníku velkolepého a druhý sběr na okolních rostlinách. Z každé jedné lokality jsem tak získala dva soubory sebraného hmyzu. Hmyz byl sbírán metodou smýkání, usmrcen ponořením do ethanolu a poté umístěn do sběrných lahvíček. Smyk na každé lokalitě trval maximálně 30 minut, pokud do této doby nebyly osmýkány všechny kvetoucí okolíky bolševníku velkolepého a/nebo květy ostatních rostlin.



Obr. 4: Mapa vytipovaných lokalit pro sběr hmyzu. Zeleně jsou označené navštívené lokality; modře navštívené lokality, na kterých se ale b. velkolepý nevyskytoval; červeně lokality, které nebyly navštíveny vůbec, bíle lokality, které jsou velmi blízko studovaných lokalit, a nebylo možné je od nich odlišit. Mapa převzata z programu QGIS 3.6.

Tab. 1: Soupis navštívených lokalit včetně jejich GPS souřadnic.

Číslo lokality	Název	Souřadnice	Číslo lokality	Název	Souřadnice
1	Chodová Planá 1	12.7496406E; 49.8916131N	28	Mýtný rybník	12.7076344E; 49.8890447N
2	Výškov 1	12.7661547E; 49.8862386N	30	Podhájský rybník	12.6881939E; 49.8914225N
4 - 5	Výškov 2	12.7633761E; 49.8927081N	31	Skláře	12.7136533E; 49.9253208N
7	Stanoviště 1	12.7033000E; 49.9405969N	32 - 33	Vysoká Pec	12.7102522E; 49.9345819N
8	Stanoviště 2	12.6995019E; 49.9438350N	34	Mnichov	12.7886525E; 50.0351247N
10	Úšovice	12.7274719E; 49.9562617N	35	Závišín	12.7433983E; 49.9788689N
13 - 14	Rájov 1	12.7662675E; 49.9950108N	36	Milhostov	12.7797850E; 49.9658689N
15	Rájov 2	12.7718036E; 50.0032317N	37	Ovesné Kladruby	12.7797850E; 49.9551569N
18	Sítiny	12.7804939E; 50.0188692N	38	Boněnov	12.8032275E; 49.9144892N
24	Holubín	12.7512042E; 49.9191658N	39	Chodová Planá 2	12.7321492E; 49.8850286N

Kvetoucí rostliny, na kterých proběhl smyk hmyzu, byly determinovány, a určena jejich dominance podle Braun – Blanquetovy stupnice fytoecologického snímkování (Tab. 2). Na lokalitách, které jsem navštívila, se podle Braun–Blanquetovy stupnice vyskytovaly nejčastěji tyto rostlinné druhy: bršlice kozí noha (*Aegopodium podagraria*), hrachor luční (*Lathyrus pratensis*), řebříček obecný (*Achillea millefolium*) a pcháč oset (*Cirsium arvense*). Tyto druhy jsou zároveň diagnostickými druhy, charakterizující třídy, které se na studovaných plochách nacházely: *Stellarietea mediae* (Jednoletá vegetace polních plevelů a ruderálních stanovišť), *Molinio-Arrhenatheretea* (Louky a mezofilní pastviny) a *Galio-Urticetea* (Ruderální a polopřirozená nitrofilní vytrvalá vegetace vlhkých míst). Kromě bršlice kozí nohy se v biotopu nacházely také následující miříkovité rostliny: kerblík lesní (*Anthriscus sylvestris*), bolševník obecný (*Heracleum sphondylium*) a krabilice zápašná (*Chaerophyllum aromaticum*), jedná se tedy o rostliny příbuzné bolševníku velkolepému pocházející ze stejné čeledi Apiaceae.

Tab. 2: Soupis všech rostlin vyskytujících se na studovaných lokalitách a jejich vyhodnocení podle Braun-Blanquetovy stupnice.

Druh	Čeď'	1	2	4-5	7	8	10	13-14	15	18	24	28	30	31	32-33	34	35	36	37	38	39	Cellkem
<i>Aegopodium podagraria</i>	Apiaceae			2				2									1	1	2			6
<i>Achillea millefolium</i>	Asteraceae	1	1		+	+	r	r	+							+				2	r	10
<i>Angelica sylvestris</i>	Apiaceae																		r			1
<i>Anthriscus sylvestris</i>	Apiaceae			1			1	1	+	1												5
<i>Campanula persicifolia</i>	Campanulaceae			+																		1
<i>Campanula rotundifolia</i>	Campanulaceae		+													2			+			3
<i>Centaurea arvensis</i>	Asteraceae																				1	1
<i>Cirsium arvense</i>	Asteraceae	1	+	+	+	1		+	1	2	1	2	1	2	+	1	+	+			2	14
<i>Cirsium palustre</i>	Asteraceae			+				1	+	1			+					1	1			7
<i>Coronilla varia</i>	Fabaceae						1															1
<i>Crepis biennis</i>	Asteraceae	+	1	2	2			+	3							3	1					7
<i>Daucus carota</i>	Apiaceae	1																				1
<i>Filipendula ulmaria</i>	Rosaceae					2									3							2
<i>Galium molugo</i>	Rubiaceae					1	1	1	1					2			1					6
<i>Heracleum sphondylium</i>	Apiaceae				+										+	+						3
<i>Hieracium sp.</i>	Asteraceae		1																			1
<i>Hypericum perforatum</i>	Hypericaceae	r	1	+	2	+	+					+	1				2				+	10
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	Apiaceae						1												1			2
<i>Chamaerion angustifolium</i>	Onagraceae																r			r		2
<i>Chrysanthemum vulgare</i>	Asteraceae				1																	1
<i>Knautia arvensis</i>	Dipsacaceae						+	1	r	r				1								5
<i>Lathyrus pratensis</i>	Fabaceae	+			+	+	+	+			+	1		1							+	9
<i>Lathyrus tuberosus</i>	Fabaceae						r		r													2
<i>Lysimachia punctata</i>	Primulaceae																r					1
<i>Matricaria chamomilla</i>	Asteraceae	+	+									1	2								2	5
<i>Pisum sativum</i>	Fabaceae											+										1
<i>Rubus sp.</i>	Rosaceae											+										1
<i>Senecio jacobaeae</i>	Asteraceae																			+		1
<i>Silene latifolia</i>	Caryophyllaceae		+																			1
<i>Stellaria longifolia</i>	Caryophyllaceae			1						2												2
<i>Symphytum officinale</i>	Boraginaceae											+	1				2					3
<i>Thymus serpyllum</i>	Lamiaceae						+															1
<i>Trifolium medium</i>	Fabaceae						1															1
<i>Trifolium pratense</i>	Fabaceae	+	+					+													+	4
<i>Trifolium repens</i>	Fabaceae		+					+													1	3
<i>Tripleurospermum inodorum</i>	Asteraceae											+										2
<i>Vicia cracca</i>	Fabaceae											1										1
<i>Vicia tenuifolia</i>	Fabaceae	+			1		+		r		+	1	1	1		2		1			+	10

6.2. Laboratorní zpracování a statistická analýza

Hmyz byl roztříděn podle lokalit a podle toho, zda byl sebrán z b. velkolepého nebo z okolních rostlin. Dále byl hmyz rozdělený do následujících řádů: Diptera, Coleoptera, Hymenoptera a Lepidoptera. Všechny druhy byly určeny a spočítány, v případě některých obtížně determinovatelných skupin dvoukřídlých a brouků nebyla determinace možná přímo do druhu, ale do morfotypů v rámci rodu nebo čeledi (druhy označené „sp. X“). Na determinacích se podílel vedoucí práce a Mgr. Jiří Hadrava z Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze (pestřenky). Drobní zástupci řádu Diptera a ostatní hmyz, který má na opylování rostlin minimální vliv, nebyl determinován a zahrnut do statistických výpočtů. Pro srovnání druhové početnosti hmyzu na bolševnicích a ostatních rostlinách byly následně použity tyto výpočty: α – diverzitu určující estimátor druhové bohatosti Chao-1 index, dále estimátory míry heterogenity Simpsonův index a Shannon – Wienerův index, které zdůrazňují dominanci hmyzu na zkoumané ploše. Pro vyjádření β – diverzity byl použit Sørensenův index podobnosti, který porovnává sdílené druhy podle relativního množství. Pro jednotlivé řády byla také vytvořena rarefakční křivka. Kromě toho byly okomentovány samostatně významné druhy, které byly nalezeny na studovaných lokalitách (především druhy z červeného seznamu). Na závěr byla samostatně srovnána ve výzkumu nejrozsáhlejší čeleď pestřenkovitých, u kterých byla zkoumaná velikost těla korelující pozitivně s velikostí navštěvovaných květů. Pro vizualizaci tohoto jevu byl vytvořen krabicový graf a pro statistické ověření provedeny Mann-Whitneyův test a dvouvýběrový t-test. Na vyhodnocení byly použity programy PAST 3.0 a Estimates 2.0, grafy byly vytvořeny v programu Sigma plot 10.0, mapa v QGIS 3.6.



Obr. 5: Porost b. velkolepého na jedné z navštívených lokalit. Závišín, č. 35.
Foto vlastní.

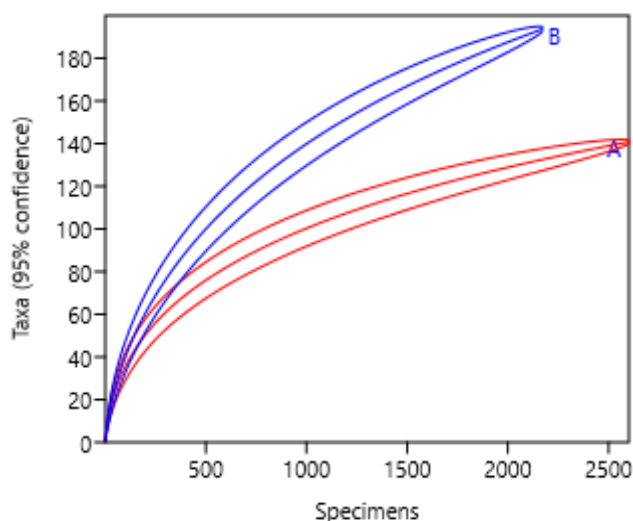
7. Výsledky

Celkově bylo nalezeno 2611 jedinců hmyzu ze 141 taxonů na bolševníku velkolepém a 2181 jedinců hmyzu ze 194 taxonů na okolních rostlinách. Podle estimátoru druhové bohatosti – indexu Chao-1 můžeme vidět, že teoretický počet taxonů může být ještě vyšší, a to $204,6 \pm 20,45$ taxonů pro rostliny bolševníku velkolepého a $286,5 \pm 25,6$ pro ostatní rostliny. Simpsonův index pro zobrazení míry heterogenity nám s hodnotou 0,9431 ukazuje početní převahu některých druhů na rostlinách bolševníku, čímž se tyto druhy stávají dominantními. To stejné potvrzuje i Shannon – Wienerův index s hodnotou 3,529, diverzita hmyzu tedy nebyla na rostlinách bolševníku rovnoměrně vyrovnaná. Stejně tak pro ostatní rostliny jsou hodnoty obou indexů podobné, podle Simpsonova indexu je hodnota 0,9406 a podle Shannon – Wienerova indexu 3,725. Ze 141 taxonů nalezených na rostlinách b. velkolepého a 194 taxonů nalezených na ostatních rostlinách bylo společných 81 taxonů. Sørensenův index podobnosti z těchto údajů stanovuje hodnotu 0,484, což ukazuje na přibližně polovinu sdílených druhů. Vše je shrnuto v tabulce č. 2.

Tab. 2: Počet druhů, jedinců, Simpsonův a Shannon – Wienerův index a estimátor druhové rozmanitosti Chao – 1 index se směrodatnou odchylkou.

	Bolševníky	Ostatní rostliny
Počet druhů	141	194
Počet jedinců	2611	2181
Simpson_1-D	0,9431	0,9406
Shannon_H	3,529	3,725
Chao-1	204,6 ± 20,45	286,5 ± 25,6

Jako poslední byla stanovena rarefakční křivka (viz Obr. 6), která zobrazuje průměr mnoha řazení opakovaně promíchaných taxonů. V grafu tak můžeme pozorovat, že hmyzu na bolševníku velkolepém bylo sice více, co se týká počtu jedinců, ovšem počty druhů jsou vyšší na okolních rostlinách, hmyz na ostatních rostlinách byl tedy druhově rozmanitější.



Obr. 6: Křivka rarefakce zobrazující počet jedinců na ose x a počet čeledí na ose y. Křivka A zobrazuje případ bolševníku velkolepého, B zobrazuje ostatní rostliny.

7.1. Nejpočetnější a ohrožené druhy

Nejvíce nalezených druhů pocházelo z řádu dvoukřídlých, 64 druhů se nacházelo na rostlinách b. velkolepého, 73 druhů na ostatních rostlinách, přičemž nejpočetnější skupinou byla na bolševnicích i ostatních rostlinách čeleď pestřenkovitých, která tvořila 38% nalezeného dvoukřídlého hmyzu na bolševnicích a dokonce 57% nalezeného dvoukřídlého hmyzu na ostatních rostlinách. Z této čeledi pocházelo také několik ohrožených jedinců vyskytujících se na Červeném seznamu IUCN: pestřenka *Chrysogaster coemiteriorum*, druh vázaný na ohrožené mokřadní biotopy údolních bažinatých luk a močálů zařazený do kategorie VU, tedy zranitelný. Ze stejné kategorie ochrany (s hodnocením VU) to dál byly pestřenky *Parhelophilus frutetorum*, *Parhelophilus versicolor*, *Xylota tarda* (jejíž dospělce nalezneme nejčastěji v lesích a lesních lemech) a *Leiogaster tarsata*. Jeden nalezený druh měl dokonce o stupeň vyšší ochranu, spadal do kategorie EN - ohrožený, a tím byla pestřenka žlutopásá (*Chrysotoxum elegans*).

Druhým nejpočetnějším řádem byli blanokřídlí, z nichž se na rostlinách bolševníku vyskytovalo 53 druhů a na ostatních rostlinách 58 druhů. Nejpočetnější čeledí byli Apidae, včelovití, a to hlavně díky vysokému počtu jedinců včely medonosné, která tvořila podíl 43% ze všech nalezených blanokřídlých na rostlinách bolševníku a 49% z blanokřídlých nalezených na ostatních rostlinách. Mezi blanokřídlými se také vyskytovalo několik ohrožených druhů, například pískorypka zvonková (*Andrena pandellei*) s nejnižším stupněm ochrany NT, tedy téměř ohrožený druh. Z kategorie ochrany VU, zranitelní, to byli zebřík pětipruhý (*Gorytes quinquecinctus*, druh čeledi kutilkovití, vyskytující se

převážně na okrajích lesů a lesostepích v nižších a středních polohách), ploskočelka pohostinná (*Lasioglossum tricinctum*, vzácný a teplomilný druh samotářské včely) a vosa norská (*Dolichovespula norwegica*). Mezi ohrožené druhy z kategorie EN patřila hrncířka zední (*Symmorphus murarius*) a mezi nalezeným blanokřídlým hmyzem byl i jeden kriticky ohrožený druh, zebřík čtyřpásý (*Gorytes quadrifasciatus*, hodně vzácný, jednotlivě nalézáný druh z čeledi kutilkovití).

Třetím řádem byli brouci, u kterých se vyskytovalo 20 druhů na rostlinách bolševníku a 45 druhů na ostatních rostlinách. Ohroženým druhem z tohoto řádu byl jediný zástupce, *Galeruca dahlii*, kriticky ohrožený druh brouka z čeledi mandelinkovití, nejpočetnějším druhem byl páteříček žlutý, který tvořil 54% ze všech nalezených brouků na rostlinách bolševníku a 32% ze všech brouků nalezených na ostatních rostlinách.

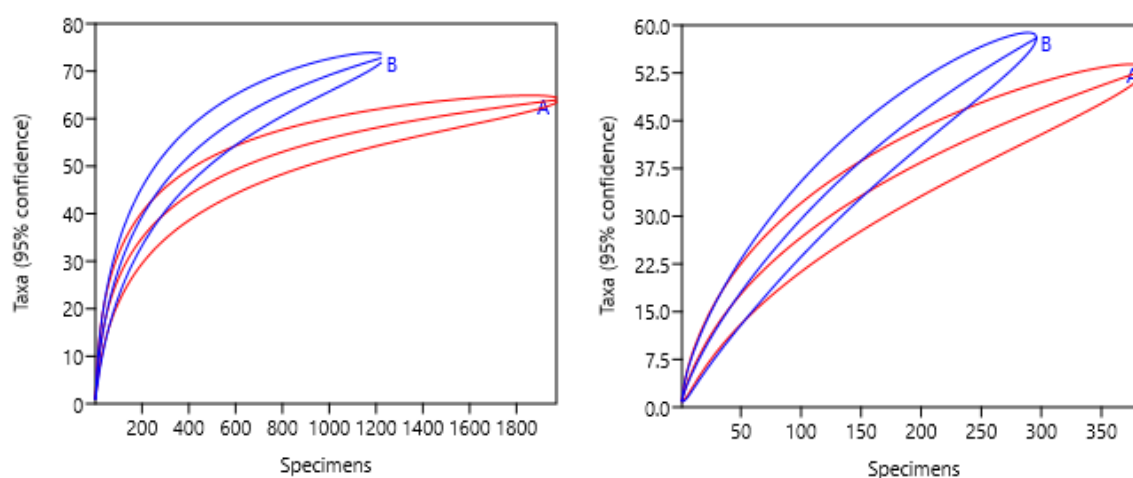
Nejméně početným řádem byli motýli, u kterých se vyskytovaly 4 druhy na rostlinách bolševníku a 18 druhů na ostatních rostlinách, z toho dva druhy spadaly do kategorie NT, téměř ohrožený druh: ostruháček jilmový (*Satyrium w-album*, druh vázaný na přítomnost jilmů (*Ulmus* spp.)) a hnědásek jitrocelový (*Melitaea athalia*, druh obývající lesní okraje, lesní louky a světliny, ale také mokřadní biotopy a rašeliniště). Kriticky ohroženým nalezeným druhem pak byla vřetenuška chrastavcová (*Zygaena osterodensis*, druh preferující slunná místa lesních cest a pasek, za jehož úbytkem stojí zejména mizení přirozených stanovišť).

7.2. Druhá rozmanitost na studovaných plochách

Chao – 1 neboli estimátor druhové bohatosti udává teoretický počet druhů a v této práci je pro rostliny bolševníku onen počet vždy o něco menší než pro ostatní rostliny, ty by tak podle Chao – 1 mohly být teoreticky druhově pestřejší. Dokazují to následující výsledky: pro řád Diptera, u kterého bylo na rostlinách bolševníku nalezeno fyzicky 64 druhů, odhaduje Chao – 1 výskyt $77,2 \pm 9,22$ druhů, na ostatních rostlinách je odhadovaný výskyt $90 \pm 11,43$ druhů oproti reálně nalezeným 73 druhům (Tab. 3). U řádu Hymenoptera jsou odhady nejvyšší: $90,5 \pm 15,66$ odhadovaných druhů na rostlinách bolševníku vzhledem k 53 nalezeným druhům a $103,1 \pm 23,7$ odhadovaných druhů na ostatních rostlinách vzhledem k 58 nalezeným druhům (Tab. 4). U řádu Coleoptera odhaduje Chao – 1 jen $24,2 \pm 8,45$ druhů vyskytujících se na rostlinách bolševníku vzhledem k 20 skutečně nalezeným druhům, avšak pro ostatní rostliny činí tento odhad $66,38 \pm 13,9$ druhů vzhledem k 45 nalezeným druhům (Tab. 5). A konečně u řádu

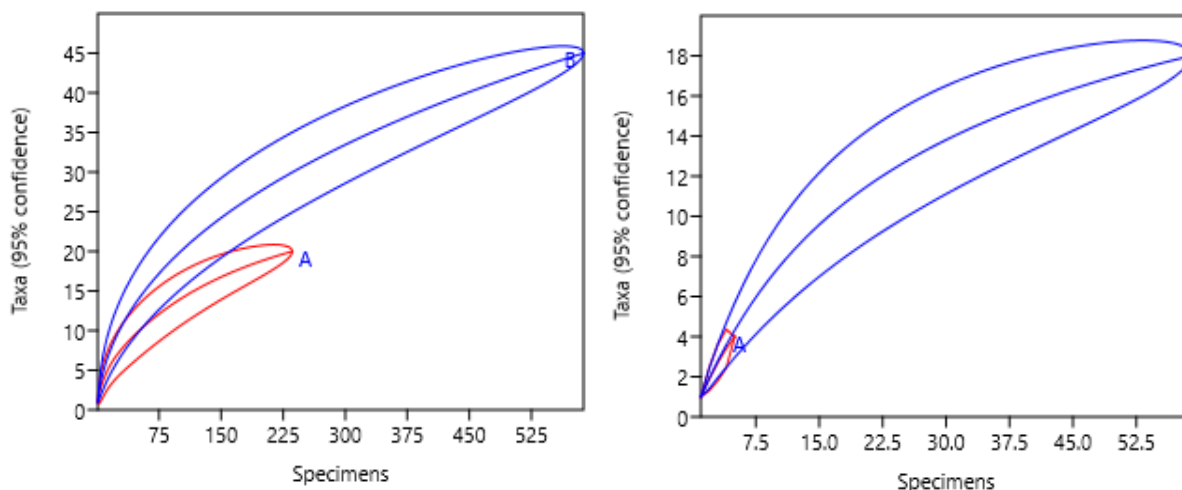
Lepidoptera byly na rostlinách bolševníku nalezeny 4 druhy, z čehož Chao – 1 udává odhadovaný výskyt $5,5 \pm 1,75$ druhů, na ostatních rostlinách bylo nalezeno 18 druhů, což odpovídá teoreticky $21 \pm 6,84$ druhům daných indexem Chao – 1 (Tab. 6).

Křivky rarefakce, které byly vytvořeny pro každý řád zvlášť, dokazují ve skrze podobný výsledek, jaký zobrazuje rarefakční křivka vytvořená pro celkový přehled nalezeného hmyzu výše, a to hlavně pro řády Diptera a Hymenoptera. Hmyz nalezený na rostlinách bolševníku je sice početnější v rámci nalezených jedinců, nicméně je zároveň druhově chudší, a pestřejší druhovou rozmanitost naopak nalézáme na ostatních rostlinách. Viz obrázky 7 a 8.



Obr. 7 a 8: Graf vlevo zobrazuje rarefakční křivku pro řád Diptera, dvoukřídlí / graf vpravo zobrazuje rarefakční křivku pro řád Hymenoptera, blanokřídlí. Křivka A zobrazuje hodnoty pro rostliny bolševníku, křivka B hodnoty pro ostatní rostliny. Osa x udává počet jedinců, osa y udává počet druhů.

Rarefakční křivky vynesené pro řády Coleoptera a Lepidoptera mají odlišný charakter. Vzhledem k tomu, že na ostatních rostlinách bylo v obou případech nalezeno větší množství jedinců a zároveň větší množství druhů, odkazuje křivka odpovídající hodnotám nalezeného hmyzu na rostlinách bolševníku na velmi chudé nálezy a v případě řádu Lepidoptera jsou tyto nálezy téměř zanedbatelné. Viz obrázky 9 a 10.



Obr. 9 a 10: Graf vlevo zobrazuje rarefakční křivku pro řád Coleoptera, brouci / graf vpravo zobrazuje rarefakční křivku pro řád Lepidoptera, motýli. Křivka A zobrazuje hodnoty pro rostliny bolševníku, křivka B hodnoty pro ostatní rostliny. Osa x udává počet jedinců, osa y udává počet druhů.

7.3. Druhová dominance na studovaných plochách

Simpsonův index diverzity a Shannon - Wienerův index diverzity byly také vytvořeny pro každý řád samostatně. Pro řád dvoukřídlí jsou hodnoty Simpsonova indexu 0,9139 a Shannon - Wienerova indexu 2,997 pro hmyz nalezený na rostlinách bolševníku a hodnoty Simpsonova indexu 0,87 a Shannon - Wienerova indexu 2,897 pro hmyz nalezený na ostatních rostlinách. Z toho je evidentní, že dvoukřídlý hmyz nebyl ani v jednom případě rovnoměrně rozmístěn a některé druhy byly naopak dominantnější než druhy jiné. Na rostlinách bolševníku výrazným způsobem dominovaly pestřenky druhu *Eristalis pertinax* a také zástupci čeledi kuklicovití, konkrétně druh *Gonia ornata*. Na ostatních rostlinách opět výrazně převažovaly pestřenky, ale tentokrát druh *Sphaerophoria scripta* (pestřenka psaná) a stejně tak zástupce čeledi kuklicovití, druh *Dexia rustica* (kuklice chroustí).

Pro řád blanokřídlí hodnoty obou indexů vychází stále podobně, ačkoliv už ne tak vysoké. Pro blanokřídlý hmyz na rostlinách bolševníku vykazuje Simpsonův index hodnoty 0,792 a Shannon - Wienerův index hodnoty 2,541, zatím co pro hmyz na ostatních rostlinách vykazuje Simpsonův index hodnoty 0,741 a Shannon - Wienerův index hodnoty 2,442. Tyto hodnoty ukazují na jistou dominanci některých druhů, avšak už ne tak silnou jako tomu bylo v případě dvoukřídlých. V případě bolševníků dominovala na rozdíl od ostatních rostlin na jeho rostlinách *Dolichovespula sylvestris* (vosa lesní), v opačném

případě byla nejpočetnější na rozdíl od bolševníků na ostatních rostlinách samotářská včela *Colletes similis* (hedvábnice podobná). V obou případech byl ovšem nejpočetnější druh *Apis mellifera* (včela medonosná), následovaný druhem *Lasioglossum pauxillum* (ploskočelka malá). Oba indexy pro řády Diptera a Hymenoptera jsou shrnuty v tabulkách 3 a 4.

Tab. 3 a 4: Počet druhů, jedinců, Simpsonův a Shannon – Wienerův index a estimátor druhové rozmanitosti Chao – 1 index se směrodatnou odchylkou pro řády Diptera a Hymenoptera.

Diptera	Bolševníky	Ostatní rostliny	Hymenoptera	Bolševníky	Ostatní rostliny
Počet druhů	64	73	Počet druhů	53	58
Počet jedinců	1983	1238	Počet jedinců	387	296
Simpson_1-D	0,9139	0,87	Simpson_1-D	0,792	0,741
Shannon_H	2,997	2,897	Shannon_H	2,541	2,442
Chao-1	77,2 ± 9,22	90 ± 11,43	Chao-1	90,5 ± 15,66	103,1 ± 23,7

Nejnižší hodnoty Simpsonova indexu byly stanoveny pro řád Coleoptera, brouky nalezené na rostlinách bolševníku. Tato hodnota je 0,6729 a svědčí o vyrovnanějším výskytu druhů, stejně tak Shannon – Wienerův index s hodnotou 1,69 vypovídá o jiné situaci, než tomu bylo u doposud zmíněných řádů. Na rostlinách bolševníku se tak vyskytovaly sice lehce dominantní druhy jako *Oedemera femorata* (zástupce čeledi stehenačovití) nebo *Oxythyrea funesta* (zlatohlávek tmavý), jejich počty nedosahovaly ale tak vysokých hodnot jako u jiných dominantních druhů předchozích řádů. Nicméně u druhů nalezených na ostatních rostlinách hodnota Simpsonova indexu opět stoupá, dosahuje hodnoty 0,8256 a Shannon – Wienerův index dosahuje hodnoty 2,355 (Tab. 5). To ukazuje na větší výskyt dominantních druhů, jimiž byli *Oedemera femorata* a *Stenurella melanura* (tesařík černošpičkový), u obou skupin se navíc v hojném počtu vyskytoval druh *Rhagonycha fulva* (páteříček žlutý).

U posledního řádu Lepidoptera stanovuje Simpsonův index hodnotu 0,72 a Shannon – Wienerův index hodnotu 1,332 pro motýly nalezené na rostlinách bolševníku, což sice odkazuje na dominantní převahu některých druhů, tento údaj je však zkreslený příliš malým vzorkem. Na rozdíl od ostatních jedinců byl alespoň *Melanargia galathea*

(okáč bojínkový) nalezen v počtu 2ks, byl tedy nejhojnějším druhem pro tuto skupinu. Pro motýly nalezené na ostatních rostlinách jsou hodnoty Simpsonova indexu 0,9101, což je jedna z nejvyšších hodnot, Shannon – Wienerův index zde odpovídá hodnotě 2,611 (tab. 6). Nejpočetnějšími druhy byli *Maniola jurtina* (okáč luční) a *Aphantopus hyperanthus* (okáč prosíčekový).

Tab. 5 a 6: Počet druhů, jedinců, Simpsonův a Shannon – Wienerův index a estimátor druhové rozmanitosti Chao – 1 index se směrodatnou odchylkou pro řády Coleoptera a Lepidoptera.

Coleoptera	Bolševníky	Ostatní rostliny	Lepidoptera	Bolševníky	Ostatní rostliny
Počet druhů	20	45	Počet druhů	4	18
Počet jedinců	236	588	Počet jedinců	5	59
Simpson_1-D	0,6729	0,8256	Simpson_1-D	0,72	0,9101
Shannon_H	1,69	2,355	Shannon_H	1,332	2,611
Chao-1	24,2 ± 8,45	66,38 ± 13,9	Chao-1	5,5 ± 1,75	21 ± 6,84

7.4. Druhy sdílené mezi bolševníky a ostatními rostlinami

Poslední sledovanou hodnotou u těchto čtyř řádů byl Sørensenův index podobnosti, který sleduje sdílené společné druhy. Nejvyšší hodnoty se nachází u řádu Diptera, což značí v tomto konkrétním případě víc jako polovinu sdílených druhů mezi rostlinami bolševníku a ostatními rostlinami. U řádu Hymenoptera stanovená hodnota odkazuje naopak na méně než polovinu sdílených druhů, a u zbylých dvou řádů Sørensenův index dál klesá. U řádu Coleoptera došlo ke sdílení pouhé třetiny druhů mezi bolševníky a ostatními rostlinami, a konečně u řádu Lepidoptera je hodnota Sørensenova indexu 0,182, což ukazuje na méně než pětinu sdílených druhů. Shrnutí v tabulce 7.

Tab. 7: Sørensenův index podobnosti vyjadřující jednotlivé sdílené řády mezi rostlinami bolševníku a ostatními rostlinami.

Diptera		Hymenoptera	
Bolševníky	64	Bolševníky	53
Ostatní rostliny	73	Ostatní rostliny	58
Společné	44	Společné	24
Sørensen	0.642	Sørensen	0.432
Coleoptera		Lepidoptera	
Bolševníky	20	Bolševníky	4
Ostatní rostliny	45	Ostatní rostliny	18
Společné	11	Společné	2
Sørensen	0.338	Sørensen	0.182

7.5. Korelace velikosti pestřenek s velikostí květů rostlin bolševníku

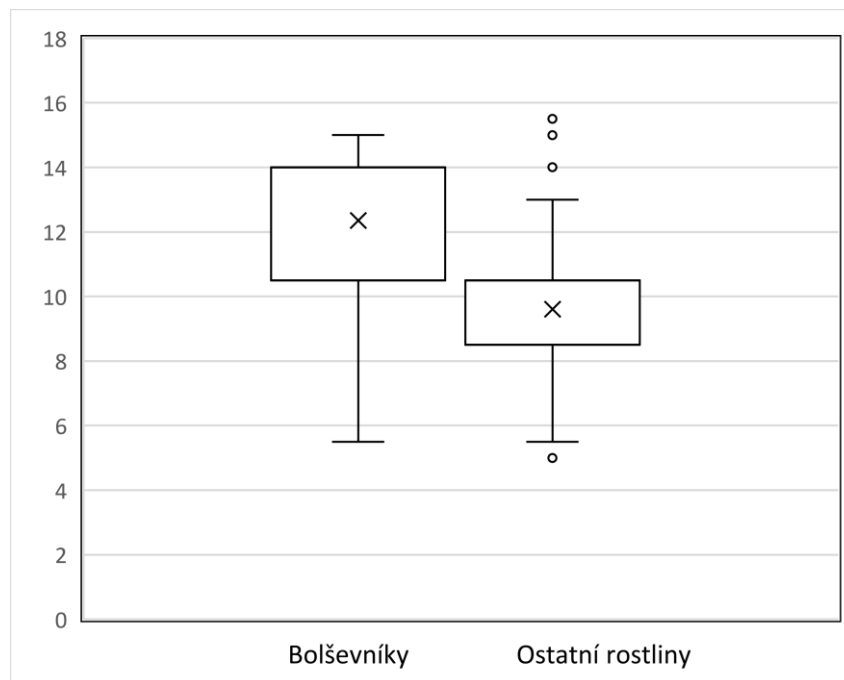
Jelikož byla čeleď pestřenkovití z řádu dvoukřídlých ze všech čeledí druhově nejpočetnější, pozornost byla věnována speciálně i jim. Druhy pestřenek vyskytující se na rostlinách bolševníku a na ostatních rostlinách byly srovnány podle velikosti, dále byl zjištěn jejich velikostní průměr, medián (tabulka 8) a z těchto hodnot byl pak vytvořen dvouvýběrový t-test a také Mann-Whitneyův pořadový test (tabulka 9). Jelikož průměrná velikost pestřenek nalezených na rostlinách bolševníku byla 12,353mm, průměrná velikost pestřenek nalezených na ostatních rostlinách byla 9,599mm a výstupní hodnoty obou testů odpovídají p hodnotě < 0.001, můžeme s jistotou tvrdit, že velikost pestřenek pozitivně koreluje s velikostí květu, tedy že na velkých květech bolševníku se vyskytují rozměrově větší pestřenky, zatímco na menších květech se vyskytují rozměrově menší druhy pestřenek. Pro shrnutí této korelace byl vytvořen krabicový graf - viz obrázek č. 11.

Tab. 8: Velikostní hodnoty pro pestřenky nalezené na rostlinách bolševníku a na ostatních rostlinách.

	Bolševníky	Ostatní rostliny
Počet jedinců	750	704
Min. velikost	5,5	5
Max. velikost	15	15,5
Průměr	12,35333	9,599432
Medián	14	10,5
25 percentil	10,5	8,5
75 percentil	14	10,5

Tab. 9: Výsledky dvouvýběrového t-testu a Mann-Whitneyova testu.

	Bolševníky	Ostatní rostliny
Počet	750	704
Průměr	12,353	9,5994
Odchylka	5,2955	3,3436
t-test	$3,09 \times 10^{-116}$	
Mann-Whitney test	$1,37 \times 10^{-105}$	
	$p < 0.001$	



Obr. 11: Krabicový graf zobrazující pozitivní korelaci mezi velikostí pestřenek a rozměry navštěvovaných květů.

8. Diskuze

Celkově bylo na studované lokalitě nalezeno 141 druhů (2611 jedinců) hmyzu na rostlinách bolševníku velkolepého a 194 druhů (2181 jedinců) hmyzu na okolních rostlinách ze čtyř řádů: nejpočetnějším řádem byli dvoukřídlí, v četnosti následovaní řádem blanokřídlých. Dalším řádem byli brouci a nejméně početným řádem byli motýli. Hansen a kol. (2006) a Strong a kol. (1984) se ve svých pracích shodují, že v invadovaných prostředích se na rostlinách bolševníku velkolepého (potažmo všech invazních rostlinách) nejčastěji nachází potravní generalisté, tedy původní polyfágní hmyz. Stejných výsledků bylo dosaženo i v této studii: celých 46% blanokřídlého hmyzu nalezeného na všech lokalitách tvořila včela medonosná a téměř 48% dvoukřídlého hmyzu, který bývá obecně spojován s čeledí miříkovitých (Larson *et al.*, 2001), tvořila čeleď pestřenkovití. Mezi dvoukřídlými dominovaly běžné druhy, které nejsou specializované na biotop ani na rostliny, na jejichž květy létají. Typicky spjatý s miříkovitými rostlinami je ale i druh *Rhagozycha fulva* (páteříček žlutý) (Rodwell *et al.*, 2018), a tak není divu, že z řádu brouků dominoval na studovaných lokalitách právě on. Že jsou tyto nejpočetnější druhy zároveň velmi aktivními polyfágními opylovači, potvrzuje i Zumkier (2011), v jehož práci hraje včela medonosná nejvýznamnější roli nejenom v počtu opylujících jedinců, ale také v efektivitě opylování. Z výsledků prezentovaných v této práci je tedy evidentní, že blanokřídlý hmyz je tak hojně zastoupený jen díky včele medonosné, která jako jediný zástupce přesáhla svým počtem hranici 100 jedinců v celkovém součtu všech ploch jak u rostlin bolševníku velkolepého, tak u ostatních rostlin. Podobně početná je čeleď pestřenkovitých z řádu dvoukřídlých, která dokonce přesáhla hranici 700 jedinců v celkovém součtu všech ploch. Pro rostliny vyskytující se v blízkosti bolševníku velkolepého tak pravděpodobně platí vztah popsany Gravesem a Shapirem (2003), kdy velké nápadné květy (nebo květenství) lákají opylovače na dostatek potravních zdrojů, z čehož mají prospěch i okolní menší rostliny, u kterých může dojít k intenzivnějšímu opylování, než by tomu bylo na ploše bez b. velkolepého (Graves *et Shapiro*, 2003). Stejně tak může být pravděpodobně platné tvrzení Wasera a Reala (1979), podle kterých raně kvetoucí invazní rostliny přilákají opylující hmyz, který na lokalitě setrvává i po odkvetení a opyluje další, později kvetoucí rostliny. Tuto teorii jsem ale nemohla nijak ověřit, zůstává proto jenom hypotetickým tvrzením. Nejmenšího počtu dosáhl řád motýlů, u něhož bylo nalezeno pouhých 5 jedinců na rostlinách bolševníku velkolepého a 59 jedinců na ostatních rostlinách, což sice může poukazovat na preferenci jiných rostlin než

invazního bolševníku velkolepého, výsledek je ale spíše zkreslený ztíženými odchyťovými podmínkami na rostlinách bolševníku díky jeho vysokému vzrůstu nebo plachostí některých druhů.

V rámci odchyťeného hmyzu bylo také determinováno několik jedinců zapsaných na Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky a ti jsou tak zařazeni do některé z kategorií ohroženosti. Pozoruhodný je přirozený výskyt těchto druhů, který se u mnohých nachází spíše v jižní části Čech nebo na Moravě (Hejda *et al.*, 2017). Fakt, že byly tyto druhy najednou nalezeny i v západních Čechách může poukazovat na zvyšující se globální teplotu a přesun teplomilných druhů do severnějších – dříve chladnějších poloh, nebo na nedostatečnou prozkoumanost některých oblastí.

Odhady druhové rozmanitosti jsou v této práci vyšší vždy pro hmyz nalezený na ostatních rostlinách než na rostlinách bolševníku velkolepého. Podobné výsledky prezentoval i Zumkier (2011), jelikož zmíněné pestřenky nebo včely se jako generalisté sice vyskytují na všech plochách v podobném rozložení, nicméně solitérní včely, čmeláky nebo řád motýlů Zumkier na bolševnících nenalezl vůbec, ti se vyskytovali pouze na původních rostlinách, které tak byly druhově pestřejší, stejně jako původní rostliny sledované v této práci. Na mých vybraných lokalitách se sice několik zástupců čmeláků nebo motýlů na bolševnících vyskytovalo, to může být dáno ale nedostatečným oddělením studovaných ploch a malou vzdáleností mezi rostlinami bolševníku a ostatními rostlinami, docházelo tak pravděpodobně mnohem častěji ke sdílení druhů. Pro přesnější nebo spíše nezkrácené výsledky by bylo tedy vhodnější další výzkumy provádět na lépe oddělených lokalitách (s větší vzdáleností mezi rostlinami bolševníku a ostatními rostlinami), díky čemuž by například Sørensenův index udávající poměr sdílených druhů mohl nabýt jiných (nižších) hodnot. Odlišně by mohlo vypadat například i vyjádření míry heterogenity, pokud by se kromě lepšího oddělení studovaných ploch také navýšil jejich počet, případně by se sběr hmyzu prováděl opakovaně během vegetační sezóny nebo by výzkum probíhal rovnou v rámci více let (Zumkier, 2011). V případě této studie se na rostlinách bolševníků vyskytovalo více jedinců, mezi nimiž dominovaly hlavně generalistické druhy, a zároveň dvoukřídlí a blanokřídlí navštěvovali tyto rostliny mnohem častěji než brouci a motýli. Ti se naopak ve větší míře vyskytovali na ostatních rostlinách, avšak jejich poměry byly rovnoměrněji rozložené a tak žádný druh nevykazoval silnou dominanci. Stejně výsledky ukazující na dominanci generalistických

druhů na invazních rostlinách prezentovali např. i Lopezaraiza-Mikel a kol. nebo Hansen a kol. (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007; Hansen *et al.*, 2006).

9. Závěr

Tématu bolševníku velkolepého se věnuje mnoho vědeckých prací z důvodu jeho agresivní invazivnosti již desítky let. První práce psané na toto téma se zabývaly hlavně rostlinou samotnou, jejím popisem a šířením. Poté následovalo období, ve kterém se vědecká veřejnost zaměřovala na ekologii tohoto druhu a jeho interakce s okolním prostředím, jak v původním areálu, tak v invadovaném. V současné době už bylo napsáno mnohé o interakcích b. velkolepého s okolními rostlinami, a tak se studie ubírají směrem k interakcím b. velkolepého s hmyzem. To byla ostatně náplň i této práce.

V červenci 2020 proběhl sběr hmyzu vyskytujícího se na rostlinách bolševníku velkolepého a okolních susedících rostlinách v oblasti Slavkovského lesa, v místě, kde je zaznamenaný nejvyšší výskyt této invazní rostliny. Nalezený hmyz se řadil mezi řády Diptera, Hymenoptera, Coleoptera a Lepidoptera, takto jsou řády zároveň seřazené podle četnosti. Nejpočetnější zastoupení měl polyfágní hmyz bez potravní specializace, jako jsou včela medonosná, čeleď ploskočelkovití, pestřenkovití, kuklicovití, páteříčkovití a stehenačovití. Naopak mezi nalezeným hmyzem bylo i několik ohrožených druhů, které se více vyskytovaly na okolních rostlinách než na bolševníku velkolepém. Přítomnost hmyzu na bolševníku velkolepém můžeme proto v této práci shrnout do následujícího závěru: bolševník velkolepý má sice nápadná květenství, která jsou lákavá pro opylující hmyz, ten se ale v zásadě řadí mezi potravní generalisty a mnoho vzácných nebo výjimečných druhů tak na b. velkolepém nenajdeme. Na druhou stranu, naše původní flóra sice nemůže s rozměry svého květenství b. velkolepému konkurovat, přesto je složení hmyzu navštěvující tyto rostliny druhově bohatší a rozmanitější. Dodatečně byla pro čeleď pestřenek zjištěna pozitivní korelace ve velikosti těl pestřenek s velikostí navštěvovaných květů. Toto objektivní srovnání bylo umožněno díky obrovskému počtu odchycených zástupců čeledi pestřenekovití.

Tato práce svými výsledky přispívá k dalším, v současné době, vznikajícím studiím zabývajícím se interakcemi hmyzu s invazními rostlinami obecně. Takové znalosti doplňují nejen veškeré dostupné informace o bolševníku velkolepém, ale zároveň pomáhají pochopit komplexní propojení rostlin v ekosystému, díky čemuž mají všichni ekologové a biologové nakročeno o kus vpřed v boji s invazními druhy a v záchraně druhové a ekosystémové diverzity.

10. Použitá literatura

1. ALM, T. 2013: Ethnobotany of *Heracleum persicum* Desf. ex Fisch., an invasive species in Norway, or how plant names, uses, and other traditions evolve. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* **9**: 42.
2. ANDERSEN, U.V. 1994: *Sheep grazing as a method of controlling Heracleum mantegazzianum*. pp 77-91. In: DE WAAL, L.C., CHILD, L.E., WADE, M.P., BROCK, J.H. (ed.): *Ecology and management of invasive riverside plants*. Wiley, New Jersey, 232 pp.
3. BAKER, H. 1991: The Continuing Evolution of Weeds. *Economic Botany* **45**: 445-449.
4. BALDOCK, D., BEAUFOY, G., BROUWER, F.M. 1996: *Farming at the Margins: Abandonment or Redeployment of Agricultural Land in Europe*. Agricultural economics research institute, Hague, 202 pp.
5. BÁRTA, F. 1998: Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum* Somm. Et Lev.) v CHKO Železné hory a redukce jeho početnosti, *Východočeský sborník přírodovědný: práce a studie* **6**: 93-98.
6. BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M. 1998: *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, Cambridge, 666 pp.
7. BEERLING, D.J. 1993: The impact of temperature on the northern distribution limits of the introduced species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera* in north-west Europe. *Journal of Biogeography* **20**: 45-53.
8. BERENBAUM, M.R. & ZANGERL, A.R. 1994: Costs of Inducible Defense: Protein Limitation, Growth, and Detoxification in Parsnip Webworms. *Ecology* **75**: 2311-2317.
9. 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.
10. BLOSSEY, B. & NOTZOLD, R. 1995: Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* **83**: 887-889.
11. BUCHMANN, S.L. & NABHAN, G.P. 2012: *The forgotten pollinators*. Island Press, Washington, DC, 312 pp.
12. CAFFREY, J.M. 1999: *Phenology and long-term control of Heracleum mantegazzianum*. pp. 223-228. In: CAFFREY J., BARRETT P.R.F., FERREIRA M.T., MOREIRA I.S., MURPHY K.J., WADE P.M. (ed.): *Biology, Ecology and Management of Aquatic Plants. Developments in Hydrobiology*, Springer, Dordrecht, 341 pp.
13. CAMPBELL, D.R. 1989: Inflorescence size: test of the male function hypothesis. *American Journal of Botany* **76**: 730-738.
14. CHITTKA, L. & SCHÜRKENS, S. 2001: Successful invasion of a floral market. *Nature* **411**: 653.
15. CHYTRÝ M. & PYŠEK P. 2009: Kam se šíří zavlečené rostliny? 1. Rozdíly v invadovanosti velkých území. *Živa* **1**: 11-14.
16. CLEGG, L.M. & GRACE, J. 1974: The Distribution of *Heracleum mantegazzianum* (Somm. & Levier) near Edinburgh. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* **42**: 223-229.
17. COCK, M.J. & SEIER, M.K. 2007: *The scope for biological control of giant hogweed, Heracleum mantegazzianum*. pp. 255-271. In COCK, M.J., NENTWIG, W., RAVN, H.P., WADE, M. (ed.): *Ecology and Management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, CABI, Wallingford, 324 pp.
18. COLAUTTI, R.I., RICCIARDI, A., GRIGOROVICH, I.A., & MACISAAC, H.J. 2004: Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecology letters* **7**: 721-733.
19. CONNER, J.K. & RUSH, S. 1996: Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* **105**: 509-516.

20. CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY 2001: *Invasive alien species: status, impacts and trends of alien species that threaten ecosystems, habitats and species*. United Nations Environment Programme and Convention on Biological Diversity, Montreal, 66 pp.
21. COX, P.A. & ELMQVIST, T. 2000: Pollinator extinction in the Pacific Islands. *Conservation Biology* **14**: 1237-1239.
22. DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) 2009: *Handbook of alien species in Europe*. Springer, Dordrecht, 399 pp.
23. DODD, F.S., DE WAAL, L.C., WADE, P.M., & TILEY, G.E. 1994: *Control and management of Heracleum mantegazzianum (Giant Hogweed)*. pp. 111-126. In WAAL, L.C., CHILD, L.E., WADE, P.M., and BROCK, J.H. (ed.): *Ecology and Management of Invasive Riverside Plants*. Wiley, West Sussex, 232 pp.
24. DOSTÁL, P., MÜLLEROVÁ, J., PYŠEK, P., PERGL, J., KLINEROVÁ, T. 2013: The impact of an invasive plant changes over time. *Ecology letters* **16**: 1277-1284.
25. DREVER, J.C. & HUNTER, J.A. 1970: Hazards of giant hogweed. *British medical journal* **3**(5714): 109.
26. EHRENFELD, J.G. 2003: Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* **6**: 503-523.
27. ESSL, F., RABITSCH, W., BREUSS, O. 2002: *Neobiota in Österreich*. Umweltbundesamt, Wien, 432 pp.
28. GOEDEN, R.D. & ANDRES, L.A. 1999: *Biological control of weeds in terrestrial and aquatic environments*. pp. 871-890. In: BELLOWS, T.S. & FISHER, T.W. (ed.): *Handbook of Biological Control*. Academic Press, San Diego, 1047 pp.
29. GRACE, J. & NELSON, M. 1981: Insects and their pollen loads at a hybrid *Heracleum* site. *New Phytologist* **87**: 413-423.
30. GRAVES, S.D. & SHAPIRO, A.M. 2003: Exotics as host plants of the California butterfly fauna. *Biological Conservation* **110**: 413-433.
31. GRIME, J.P., MASON, G., CURTIS, A.V., RODMAN, J., BAND, S.R. 1981: A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* **69**: 1017-1059.
32. GROVES, R.H. 1986: *Invasion of Mediterranean ecosystems by weeds*. pp. 129-145. In: DELL, B., HOPKINS, A.J.M., LAMONT, B.B. (ed.): *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*. Springer, Dordrecht, 167 pp.
33. GULLAND, P.J. & CRANSTON, P.S. 2000: *The insect: an outline of entomology. 2nd edition*. Blackwell Science Ltd., Oxford, 624 pp.
34. HANSEN, S.O., HATTENDORF, J., WITTENBERG, R., & REZNIK, S.Y. 2006: Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus. *European Journal of Entomology* **103**: 387-395.
35. HATTENDORF, J., HANSEN, S.O., NENTWIG, W. 2007: *Defence systems of Heracleum mantegazzianum*. pp. 209-225. In: PYŠEK, P., COCK, M.J.W., NENTWIG, W., RAVN, H.P. (ed.): *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. CABI, Wallingford, 324 pp.
36. HATTENDORF, J., HANSEN, S.O., REZNIK, S.Y., & NENTWIG, W. 2006: Herbivore impact versus host size preference: endophagous insects on *Heracleum mantegazzianum* in its native range. *Environmental entomology* **35**: 1013-1020.
37. HEJDA, M., 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.
38. HEJDA, R., FARKAČ, J., CHOBOT, K. 2017: Červený seznam ohrožených druhů České republiky. *Bezobratlí. Příroda* **36**: 1-612.

39. HERRERA, C.M. 1987: Components of Pollinator „Quality”: Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage. *Oikos* **50**: 79-90.
40. HERRERA, C.M. 1989: Pollinator abundance, morphology, and flower visitation rate: analysis of the “quantity” component in a plant-pollinator system. *Oecologia* **80**: 241-248.
41. HIGGINS, S.I. & RICHARDSON, D.M. 1999: Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. *American Naturalist* **153**: 464-475.
42. HOLUB, J. 1997: *Heracleum–boševník*. pp. 386-395. In: SLAVÍK, B., CHRTEK, J.Jr, TOMŠOVIC, P. (ed) *Květena České republiky*, Academia, Praha, 568 pp.
43. HULME, P.E. 2006: Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* **43**: 835-847.
44. 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*. pp. 1-19. In: PYŠEK, P., COCK, M.J.W., NENTWIG, W., RAVN, H.P. (ed.): *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. CABI, Wallingford, 324 pp.
45. 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 and Distributions* **13**: 99-114.
46. JANDOVÁ, K., KLINEROVÁ, T., MÜLLEROVÁ, J., PYŠEK, P., PERGL, J., CAJTHAML, T., DOSTÁL, P. 2014: Long-term impact of *Heracleum mantegazzianum* invasion on soil chemical and biological characteristics. *Soil Biology and Biochemistry* **68**: 270-278.
47. JEHLIK, V. & LHOTSKÁ, M. 1970: Příspěvek k rozšíření a karpobiologii některých synantropních rostlin z Průhonického parku, Průhonic a z údolí Botiče. *Stud. ČSAV* **7**: 45–95.
48. KARBAN, R. & BALDWIN, I.T. 1997: *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago, 330 pp.
49. KARSHOLT, O., LVOVSKY, A.L., NIELSEN, C.A 2006: A new species of Agonopterix feeding on giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) in the Caucasus, with a discussion of the nomenclature of *A. heracliana* (Linnaeus)(Depressariidae). *Nota lepidoptera* **28**: 177-192.
50. KEANE, R.M. & CRAWLEY, M.J. 2002: Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in ecology & evolution* **17**: 164-170.
51. KETTUNEN, M., GENOVESI, P., GOLLASCH, S., PAGAD, S., STARFINGER, U., TEN BRINK, P., SHINE, C. 2008: *Technical support to EU strategy on invasive alien species (IAS)*. Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU, Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, 44 pp.
52. KEVAN, P.G.; CHALONER, W.G.; SAVILE, D. 1975: Interrelationships or early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology* **18**: 391-417.
53. KRATZMANN, E. 1862: *Flora von Marienbad. Der Curort Marienbad und seine Umgebungen*, Praha, 430 pp.
54. 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 science research* **15**: 239-248.
55. LAMBON, P., PYŠEK, P., BASNOU, C., HEJDA, M., ARIANOUTSOU, M., ESSL, F., JAROŠÍK, V., PERGL, J., WINTER, M., ANASTASIU, P., ADRIOPOULOS, P., BAZOS, I., BRUNDU, G., CELESTIGRAPOW, L., CHASSOT, P., DELIPETROU, P., JOSEFSSON, M., KARK, S., KLOTZ, S., KOKKORIS, Y., KÜHN, I., MARCHANTE, H., PERGLOVÁ, I., PINO, J., VILA, M., ZIKOS, A., ROY, D., HULME, P.E. 2008: Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia* **80**: 101-149

56. LARSON, B.M.H., KEVAN, P. G., INOUE, D.W. 2001: Flies and flowers: taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. *Canadian Entomologist* **133**: 439-465.
57. LEVINE, J.M., VILA, M., ANTONIO, C.M.D., DUKES, J.S., GRIGULIS, K., LAVOREL, S. 2003: Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**: 775-781.
58. LOPEZARAIZA-MIKEL, M.E., HAYES, R.B., WHALLEY, M.R., MEMMOTT, J. 2007: The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology letters* **10**: 539-550.
59. LOWE, S., BROWNE, M., BOUDJELAS, S., DE POORTER, M. 2000: *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database* (Vol. 12). The Invasive Species Specialist Group, Auckland, 12 pp.
60. LUNDSTRÖM, H. 1984: *Giant hogweed, Heracleum mantegazzianum, a threat to the Swedish countryside*. pp. 191-200. In: *Weeds and weed control*. 25th Swedish Weed Conference, 2. 2. 1984. Vol. 1. Reports. Uppsala.
61. MAYER, L.K. 2000: Comparison of Management Techniques for *Heracleum mantegazzianum* in North and Central Europe. *Student On-Line Journal* **6**(4): 1-9.
62. MCCORMICK, C.M. 1999: Mapping exotic vegetation in the Everglades from large-scale aerial photographs. *Photogrammetric engineering and remote sensing* **65**: 179-184.
63. MEMMOTT, J., FOWLER, S.V., PAYNTER, Q., SHEPPARD, A.W., & SYRETT, P. 2000: The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecologica* **21**: 213-222.
64. MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. 2005: *Ecosystems and human well-being*. Island press, Washington, DC, 563 pp.
65. MITCHELL, C.E. & POWER, A.G. 2003: Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**: 625-627.
66. MORAGUES, E. & TRAVESET, A. 2005: Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* **122**: 611-619.
67. 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.
68. MORON, D., LENDA, M., SKÓRKA, P., SZENTGYÖRGYI, H., SETTELE, J., WOYCIECHOWSKI, M. 2009: Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biological Conservation* **142**: 1322-1332.
69. MORTON, J.K., 1975: Distribution of giant cow parsnip (*Heracleum mantegazzianum*) in Canada. *Canadian Field-Naturalist* **92**: 182-185.
70. MOSQUIN, T. 1971: Competition for pollinators as a stimulus for the evolution of flowering time. *Oikos* **22**: 398-402.
71. 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*. *Journal of Applied Ecology* **42**: 1042-1053.
72. MÜLLER-SCHÄRER, H., SCHAFFNER, U., STEINGER, T. 2004: Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in ecology & evolution* **19**: 417-422.
73. MURRAY, R.D.H., MÉNDEZ, J., BROWN, S.A. 1982: *The Natural Coumarins: Occurrence, Chemistry and Biochemistry*. Wiley, Chichester, 702 pp.
74. 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 spread. *Biological Invasions* **9**: 383-395.
75. NENTWIG, W. 2014: *Nevítaní vetřelci, invazní rostliny a živočichové v Evropě*. Nakladatelství Academia, Praha, 248 pp.

76. NEWSOME, A.E., & NOBLE, I.R. 1986: *Ecological and physiological characters of invading species*. pp. 1-20. In R.H. GROVES & J.J. BURDEN (ed.): *Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective*, Australian Academy of Science, Canberra, 166 pp.
77. NIELSEN, C., HARTVIG, P., KOLLMANN, J. 2008a: Predicting the distribution of the invasive alien *Heracleum mantegazzianum* at two different spatial scales. *Diversity and Distributions* **14**: 307-317.
78. NIELSEN, C., HEIMES, C., KOLLMANN, J. 2008b: Little evidence for negative effects of an invasive alien plant on pollinator services. *Biological Invasions* **10**: 1353-1363.
79. NIELSEN, C., RAVN, H.P., NENTWIG, W., WADE, M. 2005: *The Giant Hogweed. Best Practice Manual. Guidelines for the management and control of an invasive weed in Europe*. Forest and Landscape Denmark, Hoersholm, 44 pp.
80. OCHSMANN, J. 1996: *Heracleum mantegazzianum* SOMMIER & LEVIER (Apiaceae) in Deutschland Untersuchungen zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie. *Feddes Repertorium* **107**: 557-595.
81. OHARA, M. & HIGASHI, S. 1994: Effects of inflorescence size on visits from pollinators and seed set of *Corydalis ambigua* (Papaveraceae). *Oecologia* **98**: 25-30.
82. OTTE, A., ECKESTEIN, R.L., THIELE, J. 2007: *Heracleum mantegazzianum* in its primary distribution range of the Western Greater Caucasus. pp. 20-41. In COCK, M.J., NENTWIG, W., RAVN, H.P., WADE, M. (ed.): *Ecology and Management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, CABI, Wallingford, 324 pp.
83. PALLINI, A., JANSSEN, A., SABELIS, M. W. 1998: Predators induce interspecific herbivore competition for food in refuge space. *Ecology Letters* **1**: 171-177.
84. PERGL, J., PERGLOVÁ, I., PYŠEK, P., DIETZ, H. 2006: Population age structure and reproductive behavior of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges. *American Journal of Botany* **93**: 1018-1028.
85. PERGL, J., PERGLOVÁ, I., VÍTKOVÁ, M., POCOVÁ, L., JANATA, T., ŠÍMA, J. 2016: *Likvidace vybraných invazních druhů rostlin. Standardy péče o přírodu a krajinu*. AOPK ČR & Botanický ústav AV ČR, Praha, 22 pp.
86. PERGL, J., SÁDLO, J., PETRUSEK, A., LAŠTŮVKA, Z., MUSIL, J., PERGLOVÁ, I., ŠANDA, R., ŠEFROVÁ, H., ŠÍMA, J., VOHRALÍK, V., PYŠEK, P. 2016: Black, Grey and Watch Lists of alien species in the Czech Republic based on environmental impacts and management strategy. *NeoBiota* **28**: 1-37.
87. PERGL, J., SÁDLO, J., PETRUSEK, A., PYŠEK, P. 2013: *Nepůvodní druhy živočichů a rostlin v ČR: návrh seznamů druhů vyžadujících zvláštní přístup (černý a šedý seznam)*, Botanický ústav AV ČR, Praha, 25 pp.
88. PERGLOVÁ, I., PERGL, J., PYŠEK, P. 2006: Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant *Heracleum mantegazzianum*. *Preslia* **78**: 265-285.
89. PERGLOVÁ, I., PERGL, J., PYŠEK, P., MORAVCOVÁ, L. 2007: Bolševník velkolepý-mýty a fakta o ekologii invazního druhu. *Živa* **4**: 153-157.
90. PIMENTEL, D. 2002: *Introduction: non-native species in the world*. pp. 3-8. In PIMENTEL, D. (ed.): *Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*, CRC Press, Florida, 449 pp.
91. PRESTON, C.D., PEARMAN, D., DINES, T.D. 2002: *New atlas of the British & Irish flora*. Oxford University Press, Oxford, 922 pp.
92. PYŠEK, P. & PRACH, K. 1993: *Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe*. pp. 254-263. In: SAMSON, F.B. & KNOPF, F.L. (ed.): *Ecosystem Management*. Springer, New York, 462 pp.

93. PYŠEK, P. & PRACH, K. 1994: *How important are rivers for supporting plant invasions?* pp. 19-26. In: DE WAAL, L.C., CHILD, E.L., WADE, P.M., BROCK J.H. (ed): *Ecology and management of invasive riverside plants*, Wiley, Chichester, 217 pp.
94. PYŠEK, P. & PYŠEK, A. 1995: Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. *Journal of vegetation science* **6**: 711-718.
95. PYŠEK, P. 1991: *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: dynamics of spreading from the historical perspective. *Folia geobotanica et phytotaxonomica* **26**: 439-454.
96. PYŠEK, P. 1994: *Ecological aspects of invasion by Heracleum mantegazzianum in the Czech Republic*. pp. 45-54. In: DE WAAL, L.C., CHILD, E.L., WADE, P.M., BROCK J.H. (ed): *Ecology and management of invasive riverside plants*, Wiley, Chichester, 217 pp.
97. PYŠEK, P., CHYTRÝ, M., PERGL, J., SÁDLO, J., WILD, J. 2012: Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. *Preslia* **84**: 575-629.
98. PYŠEK, P., COCK, M.J., NENTWIG, W., RAVN, H.P. 2007: *Master of all traits: can we successfully fight giant hogweed*. pp. 297-312. In COCK, M.J., NENTWIG, W., RAVN, H.P., WADE, M. (ed.): *Ecology and Management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, CABI, Wallingford, 324 pp.
99. PYŠEK, P., JAROŠÍK, V., KUČERA, T. 2002: Patterns of invasion in temperate nature reserves. *Biological Conservation* **104**: 13-24.
100. PYŠEK, P., JAROŠÍK, V., MÜLLEROVÁ, J., PERGL, J., WILD, J. 2008a: Comparing the rate of invasion by *Heracleum mantegazzianum* at continental, regional, and local scales. *Diversity and Distributions* **14**: 355-363.
101. 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 and Distributions* **4**: 9-16.
102. PYŠEK, P., KUČERA, T., PUNTIERI, J., MANDÁK, B. 1995: Regeneration in *Heracleum mantegazzianum*-response to removal of vegetative and generative parts. *Preslia Praha* **67**: 161-172.
103. PYŠEK, P., PERGL, J., JAHODOVÁ, Š., MORAVCOVÁ, L., MÜLLEROVÁ, J., PERGLOVÁ, I., WILD, J. 2010: *The hogweed story: invasion of Europe by large Heracleum species*. pp. 150-151. In: PENEV, L., GEORGIEV, T., GRABAUM, R., GROBELNIK, V., HAMMEN, V., KLOTZ, S., KOTARAC, M., KUHN, I. (ed.): *Atlas of Biodiversity Risk*, Pensoft Publishers, Sofia, 300 pp.
104. PYŠEK, P., PRACH, K., ŠMILAUER, P. 1995: *Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora*. pp. 39-60. In: PYŠEK, P., PRACH, K., REJMÁNEK, M., WADE, M. (ed): *Plant invasions: general aspects and special problems*, Workshop held at Kostelec nad Černými lesy, 16.-19. září 1993, SPB Academic Publishing, 263 pp.
105. PYŠEK, P., RICHARDSON, D.M., PERGL, J., JAROŠÍK, V., SIXTOVÁ, Z., WEBER, E. 2008b: Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in ecology & evolution* **23**: 237-244.
106. PYŠEK, P.; MÜLLEROVÁ, J.; JAROŠÍK, V. 2007: *Historical dynamics of Heracleum mantegazzianum invasion at regional and local scales*. pp. 42-54 In: PYŠEK, P., COCK, M.J.W., NENTWIG, W., RAVN, H.P. (ed.): *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. CABI, Wallingford, 324 pp.
107. REYNOLDS, S.C.P. 2002: *A catalogue of alien plants in Ireland*, National Botanic Gardens, Dublin, 414 pp.
108. REZNIK, S.Y., DOLGOVSKAYA, M.Y., ZAITZEV, V.F., DAVIDYAN, G.E., NENTWIG, W. 2008: Evaluation of *Nastus fausti* Reitter (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae: Nastini) for biological control of invasive giant hogweeds (*Heracleum* spp.). *Entomological review* **88**: 640-650.

109. RICHARDS, A.J. 1997: *Plant breeding systems*. Garland Science, New York, 529 pp.
110. RICHARDSON, D.M., ALLSOPP, N., D'ANTONIO, C.M., MILTON, S.J., REJMÁNEK, M. 2000: Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* **75**: 65-93.
111. RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D., WEST, C.J. 2000: Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* **6**: 93-107.
112. RIJAL, D.P., ALM, T., JAHODOVÁ, Š., STENOIEN, H.K., ALSOS, I.G. 2015: Reconstructing the invasion history of *Heracleum persicum* (Apiaceae) into Europe. *Molecular ecology* **24**: 5522-5543.
113. RODGER, J.G., VAN KLEUNEN, M., JOHNSON, S.D. 2010: Does specialized pollination impede plant invasions?. *International Journal of Plant Sciences* **171**: 382-391.
114. RODWELL, L.E., DAY, J.J., FOSTER, C.W., HOLLOWAY, G.J. 2018: Daily survival and dispersal of adult *Rhagonycha fulva* (Coleoptera: Cantharidae) in a wooded agricultural landscape. *European Journal of Entomology* **115**: 432-436.
115. RYBÁŘ, P. 1989: *Přírodou od Krkonoš po Vysočinu: Regionální encyklopedie*. Kruh, Praha, 392 pp.
116. SAUERWEIN, B. 2004: *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev., eine auffällige Apiaceae bracher Säume und Versaumungen. *Philippia* **11**: 281-319.
117. SHINE, C., KETTUNEN, M., GENOVESI, P., ESSL, F., GOLLASCH, S., RABITSCH, W., SCALERA, R., STARTFINGER, U., BRINK, P. 2010: *Assessment to support continued development of the EU Strategy to combat invasive alien species*. Final Report for EC, Institute for European Environmental Policy (IEEP), Brussels, 298 pp.
118. SOMOL, V. 2014: Bolševníky mezi námi. A co s nimi? *Veronica*. **2**: 7-9,
119. STEBBINS, G.L. 1970: Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 307-326.
120. STRONG, D.R., LAWTON, J.H., SOUTHWOOD, T.R.E. 1984: *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 313 pp.
121. THÉBAUD, C. & DEBUSSCHE, M. 1991: Rapid invasion of *Fraxinus ornus* L. along the Hérault River system in southern France: the importance of seed dispersal by water. *Journal of Biogeography* **18**: 7-12.
122. THIELE, J. & MARKUSSEN, B. 2012: Modelling invasion probability of giant hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) with logistic GLMM. *CAB Reviews* **7**(018): 1-12.
123. THIELE, J. & OTTE, A. 2006: Analysis of habitats and communities invaded by *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in Germany. *Phytocoenologia* **36**: 281-320.
124. THIELE, J. & OTTE, A. 2008: Invasion patterns of *Heracleum mantegazzianum* in Germany on the regional and landscape scales. *Journal for Nature Conservation* **16**: 61-71.
125. THIELE, J., OTTE, A., ECKSTEIN, R. L. 2007: *Ecological needs, habitats preferences and plant communities invaded by Heracleum mantegazzianum*. pp. 126-143. In COCK, M.J., NENTWIG, W., RAVN, H.P., WADE, M. (ed.): *Ecology and Management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, CABI, Wallingford, 324 pp.
126. THOMPSON, K. 1994: *Predicting the fate of temperate species in response to human disturbance and global change*. pp. 61-76. In: BOYLE, T.J.B. & BOYLE, C.E.B. *Biodiversity, temperate ecosystems, and global change*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, 456 pp.
127. TILEY, G.E. & PHILP, B. 1994: *Heracleum mantegazzianum* (Giant Hogweed) and its control in Scotland. pp. 101-109. In: DE WAAL, L.C., CHILD, L.E., WADE, M.P., BROCK, J.H. (ed.): *Ecology and management of invasive riverside plants*. Wiley, New Jersey, 232 pp.

128. TILEY, G.E.D., DODD, F.S., WADE, P.M. 1996: *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier. *Journal of Ecology* **84**: 297-319.
129. TYLIANAKIS, J.M., DIDHAM, R.K., BASCOMPTE, J., WARDLE, D.A. 2008: Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters* **11**: 1351-1363.
130. VALVERDE, P.L., FORNONI, J., NÚÑEZ-FARFÁN, J. 2001: Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* **14**: 424-432.
131. VILÀ M., ESPINAR J.L., HEJDA M., HULME P.E., JAROŠÍK V., MARON J.L., PERGL J., SCHAFFNER U., SUN Y., PYŠEK P. 2011: Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters* **14**, 702-708.
132. VITOUŠEK P.M., D'ANTONIO C., LOOPE L., WESTBROOKS R. 1996: Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**: 468-478.
133. WASER, N.M. & REAL, L.A. 1979: Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* **281**: 670-672.
134. WILCOCK, C. & NEILAND, R. 2002: Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in plant science* **7**: 270-277.
135. WILLIAMSON, M., PYŠEK, P., JAROŠÍK, V., PRACH, K. 2005: On the rates and patterns of spread of alien plants in the Czech Republic, Britain, and Ireland. *Ecoscience* **12**: 424-433.
136. WILSON, J.B., RAPSON, G.L., SYKES, M.T., WATKINS, A.J., & WILLIAMS, P.A. 1992: Distributions and climatic correlations of some exotic species along roadsides in South Island, New Zealand. *Journal of Biogeography* **19**: 183-193.
137. WOLFE, L.M. 2002: Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist* **160**: 705-711.
138. ZLOBIN, V. V. 2005: A new species of *Melanagromyza* feeding on giant hogweed in the Caucasus (Diptera: Agromyzidae). *Zoosystematica Rossica* **14**: 173-177.
139. ZUMKIER, U. 2012: Impacts of the invasive alien *Heracleum mantegazzianum* on native plant-pollinator interactions. Katedra biologie, Univerzita Bielefeld, diplomová práce, 116 pp. (nepublikovaný manuskript)
140. ZYCH, M. & JAKUBIEC, A. 2006: How much is bee worth? Economic aspects of pollination of selected crops in Poland. *Acta Agrobotanica* **59**: 289-299.

11. Přílohy



Příloha č.1: Přirozená populace bolševníku velkolepého ve svém původním prostředí, na Kavkaze (Karsholt *et al.*, 2006).



Příloha č. 2: Bolševníkové monokultury v oblasti Slavkovského lesa. Foto Petr Bogusch.



Příloha č. 3: Rostliny bolševníku velkolepého na ruderálním stanovišti. Foto Petr Bogusch.

