

Dlouhodobá dynamika šíření bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*) v krajině: využití leteckých snímků

Long-term dynamics of *Heracleum mantegazzianum* invasion at the landscape scale: the use of aerial photography

Jana Müllerová¹⁾, Petr Pyšek^{1,2)}, Jan Pergl¹⁾ & Vojtěch Jarošík^{2,1)}

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

²⁾ Katedra ekologie, Přírodovědecká fakulta UK, Viničná 7, 128 01 Praha 2; e-mail: jarosik@cesnet.cz

Abstract

Aerial photographs from the Slavkovský les Landscape Protected Area, taken in 10 localities on eight dates between 1947–2002 were used to document the history of spread of *Heracleum mantegazzianum*, quantify the rate of spread, analyse the population dynamics and provide a basis for management. Area covered by *H. mantegazzianum* was digitally measured on 60 ha plots on each locality. This was possible because the species is recognizable on aerial photographs in flowering time due to its distinct large umbels. Local environmental conditions hardly limit the spread of *Heracleum* in later stages of invasion and the rate of spread of *H. mantegazzianum* is comparable with some highly aggressive invasive species elsewhere in the world. The knowledge of the historical dynamics and landscape patterns of invasion gained from aerial photographs can be used by managers to identify the areas at highest risk of immediate invasion. The project continues with the area of interest extended to the whole region of the Slavkovský les and time series including recent photographs from 2006.

Keywords: alien plant, giant hogweed, *Heracleum mantegazzianum*, invasion dynamics, invasion history, land-use

Úvod

Protože invazi nepůvodního rostlinného druhu začne být zpravidla věnována pozornost, až když je značně rozšířen, je možné jen zřídka (např. Lonsdale 1993) určit počátek invaze a rekonstruovat její průběh. Historické letecké snímky, jsou-li dostupné v dostatečně dlouhé časové řadě, mohou sloužit jako pomůcka k podchycení vývoje invaze od samého počátku (Windham & Lathrop 1999). Jelikož z nich lze odhadovat pokryvnosti populací, užívají se jako pomůcka pro kvantitativní zhodnocení rozsahu invaze (Everitt et al. 1995,

McCormick 1999) a dynamiky šíření invadujících druhů (Mast et al. 1997, Costello et al. 2000, Nielsen et al. 2005).

Bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum* Somm. & Lev.) slouží díky svým vlastnostem jako příklad velmi úspěšného invazního druhu (Pyšek et al. 2007b) a patří k nejznámnějším a nejlépe prostudovaným evropským invazním rostlinám (Tiley et al. 1996, Jahodová et al. 2007a, b, Pyšek et al. 2007a). Vzhledem k jeho vzrůstu a výrazným bílým květenstvím ho lze na leteckých snímcích snadno rozlišit. Letecké snímky z let 1947 až 2006 v opakováních přibližně po deseti letech, dokumentující invazi *H. mantegazzianum* v CHKO Slavkovský les od samého počátku, umožnily rekonstruovat průběh invaze, kvantifikovat rychlost šíření druhu a analyzovat jeho populační dynamiku v průběhu invaze na jednotlivých lokalitách (Müllerová et al. 2005). Soubor leteckých snímků ze Slavkovského lesa je v kontextu rostlinných invazí poměrně unikátní, protože (a) snímky byly pořízeny v době květu bolševníku, tudíž bylo možno rozpoznat a změřit plochu, kterou zarůstá, (b) snímky jsou rovnoměrně rozmístěny v celém období invaze a (c) monitorují oblast již před začátkem invaze; tudíž lze určit, kdy přibližně na jednotlivých lokalitách invaze začala (Müllerová et al. 2005).

V projektu GIANT ALIEN (www.giant-alien.dk) 5. rámcového programu EU byly využity snímky do roku 2000 (Müllerová et al. 2005, Nehrbass et al. 2007, Pyšek et al. 2007c). Analýza těchto dat byla zaměřena na podchycení rozsahu a dynamiky invaze, popis parametrů populační dynamiky a jejich změn v průběhu 40 let invaze a vliv stanoviště, struktury krajiny a změn v jejím využívání na průběh a počátek invaze. Podrobnosti jsou uvedeny v práci Müllerová et al. (2005), v tomto článku přinášíme stručné shrnutí nejdůležitějších poznatků a uvedení do kontextu s dalšími probíhajícími studii *H. mantegazzianum* v zájmovém území (Perglová et al. 2006, 2007, Nehrbass et al. 2007, Pergl et al. 2007). Zpracování recentních snímků z r. 2006 ze stávajících lokalit a širšího zájmového území bude součástí návazného probíhajícího projektu „Invaze bolševníku velkolepého (*Heracleum mantegazzianum*), význam prostorového a časového měřítka“ (GA AV ČR, 2008–2011).

Studované území

Území CHKO Slavkovský les bylo pro studii vybráno, jelikož se jedná o místo nejstaršího výskytu *H. mantegazzianum* v českých zemích (Pyšek 1991, Pyšek et al. 2007c). Bolševník byl vysazen v zahradě zámku Kynžvart roku 1862, nejstarší herbářová položka dokumentující spontánní výskyt v blízkém okolí, pochází z roku 1877 (Holub 1997). Oblast prodělala v posledních 50 letech výrazné změny obhospodařování. Následkem poválečného vyhnání sudetských Němců byla téměř vylidněna, v letech 1946–1954 zde byl zřízen vojenský výcvikový prostor Prameny a většina obcí byla zlikvidována. Roku 1954 musela armáda území podstoupit těžbě uranu v Horním Slavkově (která však byla v r. 1956 zrušena). V roce 1957 byly vojenské a zbytky civilních staveb zlikvidovány (Tomíček 2006).

V roce 1973 zde byla vyhlášena CHKO Slavkovský les. Území zůstalo téměř vylidněno, s extenzivním obhospodařováním. Tyto rozsáhlé disturbance krajiny a narušení původního režimu obhospodařování spolu s klimatickými podmínkami podobnými těm v původním areálu (Pyšek 1991, Pergl et al. 2006) a časnou introdukcí druhu jsou pravděpodobně důvodem rychlého rozšíření ve studovaném území, které je nyní silně invadováno (Pyšek & Pyšek 1995, Müllerová et al. 2005).

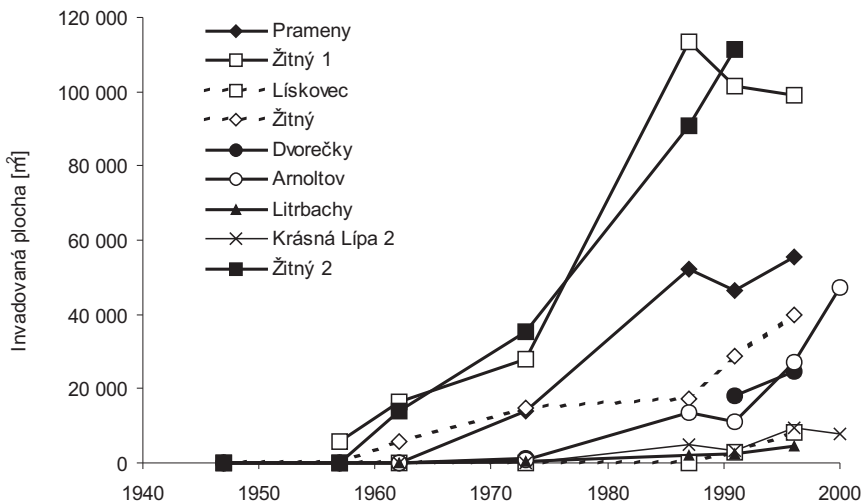
Zpracování leteckých snímků

Průběh invaze bolševníku byl z leteckých snímků rekonstruován na 10 invadovaných lokalitách, nasnímaných osmkrát v letech 1947–2000. Snímky byly různého měřítka, původu i kvality. Byly to snímky panchromatické (tj. černobílé), pocházející z historického archivu VGHMÚ v Dobrušce (r. 1947, 1957, 1962, 1973 a 1991), snímky multispektrální ve čtyřech pásmech z let 1987 a 1996, které pocházejí z archivu AOPK Praha, a ortofota z ČÚZK Praha z r. 2000. Ortofota byla bohužel až na dvě lokality pořízena mimo dobu květu a tudíž se pro většinu lokalit dala využít pouze k ortorektifikaci a mapování změn krajiny.

Na každé z deseti lokalit byl vybrán výřez o velikosti 60 ha s ohniskem bolševníku ve středu výřezu. V těchto plochách jsme analyzovali výskyt a šíření populací. Snímky pocházejí z doby květu či počátku zralosti plodů (od června do srpna), kdy lze rostliny na leteckých snímcích snadno rozpoznat podle kruhových terminálních okolíků, jež dosahují průměru až 80 cm (Perglová et al. 2006, 2007; viz Müllerová et al. 2005, obr. 1). Detailní terénní informace o populačních charakteristikách druhu, které doplňovaly interpretaci leteckých snímků, umožnily poměrně přesné odhady velikosti populací (Pergl et al. 2007).

Proces fotointerpretace se skládal z několika kroků. Nejprve bylo nutné negativy snímků naskenovat (v rozlišení 800 dpi) a georeferencovat, tj. přiřadit k souřadnicovému systému pomocí ortofot (40–60 GCP, transformace 2. řádu metodou *nearest neighbour*). K vizualizaci bolševníku na snímcích byly použity metody zvýraznění obrazu, jako je roztažení histogramu a filtrace. Na takto připravených snímcích byly porosty bolševníku i jednotlivé rostliny digitalizovány přímo na obrazovce. Kvetoucí rostliny byly v předem definovaných polygonech klasifikovány metodou *histogram slicing* a řízenou klasifikací *parallelepiped*. Popis použitých metod je možno najít např. v učebnicích Lillesand & Kiefer (1999) či Mather (1999).

Na lokalitách jsme zaznamenávali parametry charakterizující rozsah a průběh invaze, intenzitu kvetení, strukturu invadovaného porostu a změny využití krajiny (podíl lesních a nelesních ploch a lineárních krajinných prvků, Müllerová et al. 2005). Získané informace o změnách populace bolševníku, změnách struktury krajiny, potenciální invazibilitě jednotlivých krajinných prvků a o dálkovém šíření semen (*long-distance dispersal*) byly dále využity k tvorbě stochastického prostorově explicitního, individuálně orientovaného modelu (Higgins et al. 2000). Pravidla modelu založená na životní strategii druhu, jejich para-



Obr. 1. – Průběh invaze na studovaných lokalitách ve Slavkovském lese, vyjádřený jako nárůst plochy invadované *Heracleum mantegazzianum* v čase. Velikost snímkaných ploch byla 60 ha.

Fig. 1. – Increase in the area invaded by *Heracleum mantegazzianum* in the 60-ha plots studied, over the period of invasion reconstructed by using aerial photographs.

metrizace a validace jsou popsány v Nehrbass et al. (2006). V modelu (Nehrbass et al. 2007) byly použity tři scénáře: standardní scénář, kdy se měnilo využití krajiny podle historických údajů z leteckých snímků, druhý scénář, kdy byl zohledněn vliv dálkového šíření, a třetí, kdy bylo zachováno využití krajiny z doby počátku invaze.

Analýzy jsme prováděli pomocí softwaru CartaLinx (Clark Labs 1998), Chips (Chips Development Team 1998) a ArcView GIS (Environmental Research Institute 1996).

Vliv využívání krajiny na rozsah invaze

Na studovaných deseti lokalitách se druh objevil v různou dobu (obr. 1). Nejstarší výskyt byl zaznamenán v roce 1957, v roce 1973 se již vyskytoval na sedmi lokalitách. V průměru bylo na přelomu století bolševníkem pokryto 7 % studované plochy, od 0,9 do 18,9 %. Bezlesí (louky, pastviny, lada a pole) je nejnáze invadovatelným typem krajiny; průměrně bylo obsazeno 10,1 % celkové plochy bezlesí, 7,7 % zastavěných ploch a 3 % lesa a křovinných porostů. Podíl bezlesí na celkové invadované ploše byl v průměru 83,4 %, po-

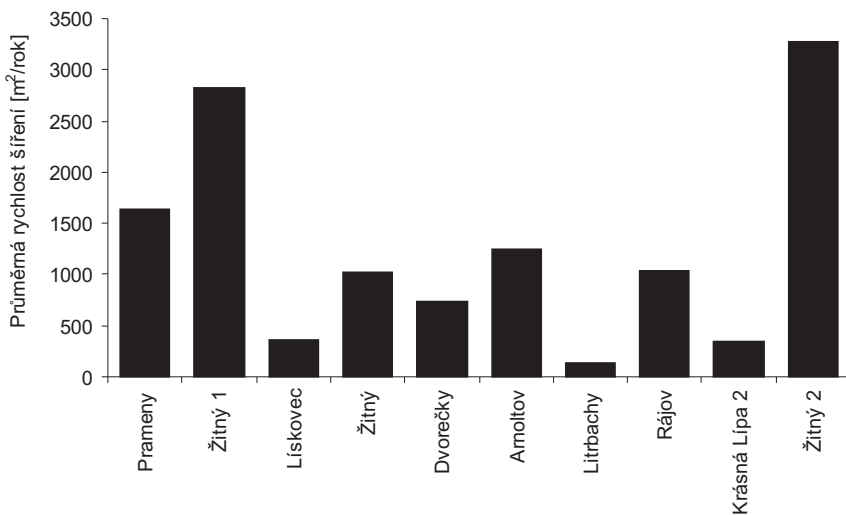
Tab. 1. – Plocha obsazená *Heracleum mantegazzianum* v jednotlivých typech využití krajiny (v době největší velikosti populace na sledovaných plochách). Pro každou lokalitu je uvedeno, jak velká část krajinného typu byla invadována bolševníkem, a kolik činil podíl populací invadujících krajinný na celkové velikosti populace. Upraveno podle Müllerová et al. (2005).

Table 1. – Proportion of land-use types invaded by *Heracleum mantegazzianum* in the study area. Adapted from Müllerová et al. (2005).

Lokalita	Rok maximální velikosti populace	Invaze krajinného typu [%]			Podíl krajinného typu na invadované ploše [%]		
		Les	Bezlesí	Zástavba	Les	Bezlesí	Zástavba
Arnoltov	2000	1,9	11,7	1,5	9,3	90,5	0,2
Dvorečky	1996	1,9	7,8	1,1	27,8	71,6	0,6
Krásná Lípa II	1996	0,8	2,1	0,0	15,6	83,1	1,3
Liskovec	1996	0,0	1,9	0,0	0,7	99,2	0,1
Litrbachy	1996	0,9	0,8	0,0	17,2	82,7	0,0
Potok	1996	4,6	12,4	1,6	50,7	49,0	0,3
Prameny	1996	8,9	9,4	7,7	8,0	86,7	5,3
Rájov	1996	0,0	1,0	0,0	0,0	100,0	0,0
Žitný I	1987	5,8	24,9	32,7	10,1	86,0	3,9
Žitný II	1991	5,1	28,8	32,2	12,0	84,9	3,1
Průměr		3,0	10,1	7,7	15,5	83,2	1,3
S. D.		3,0	9,9	13,2	15,6	30,1	1,9

díl zalesněných ploch 15,1 % a podíl zastavěných ploch 1,6 % (tab. 1). Výsledky této analýzy leteckých snímků (Müllerová et al. 2005) a terénní průzkum prokázaly (stejně jako předchozí studie – Pyšek & Pyšek 1995), že zalesněné plochy, zejména smrkové monokultury, účinně brání šíření bolševníku. Ten sice obsazuje křovinné porosty a okraje lesa, ale v zapojeném porostu se v podstatě nevyskytuje.

Lineární krajinné prvky, jako jsou vodní toky, cesty, silnice a železnice, sloužící jako migrační koridory v krajině, usnadňují šíření semen člověkem a vodou (Pyšek & Prach 1993, Hansen & Clevenger 2005). Tato stanoviště hostila v průměru 46 % populace bolševníku. Podíl invadované plochy do vzdálenosti 20 m od vodních toků, cest, silnic a železnic se v průběhu invaze významně snižoval, jak se bolševník šířil z blízkosti těchto prvků do vzdálenějšího okolí. Ve studovaném území se tedy lineární struktury ukázaly být významným faktorem, usnadňujícím šíření druhu v počátečních fázích invaze. V pozděj-



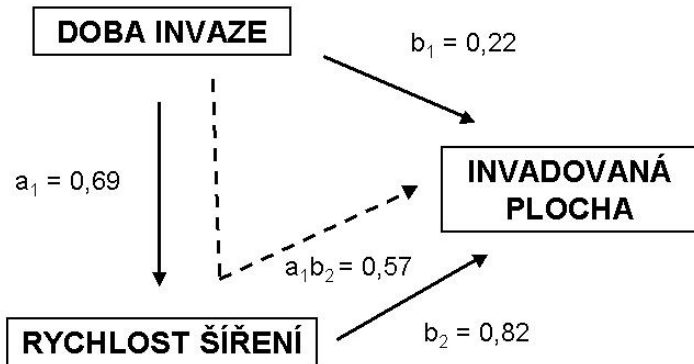
Obr. 2. – Rychlost prostorového šíření *Heracleum mantegazzianum* na jednotlivých lokalitách ve Slavkovském lese, vyjádřená jako celková invadovaná plocha / doba trvání invaze.

Fig. 2. – Rate of aerial spread of *Heracleum mantegazzianum* in the localities studied in the Slavkovský les region, expressed as the total invaded area / time since the beginning of invasion.

ších fázích svou roli ztrácely, celkový vliv na intenzitu invaze nebyl tedy statisticky významný. Neprokázali jsme ani statisticky významný vliv charakteristik prostředí, jako je podíl lesa/bezlesí/sídel a fragmentace krajiny (počet a velikost plošek) na parametry invaze (maximální invadovaná plocha, rychlost a délka trvání invaze) (Müllerová et al. 2005).

Rychlost invaze a její trvání určují rozsah invadované plochy

Informace získané z leteckých snímků umožnily odhadnout rychlost šíření na jednotlivých šedesátihektarových plochách. Průměrná rychlost prostorového šíření (tedy nárůst velikosti plochy invadované bolševníkem) byla $1261 \text{ m}^2 \cdot \text{rok}^{-1}$, maximum 3275) (obr. 2), lineárně (měřeno jako vzdálenost mezi okrajem populace v předchozím období a nejvzdálenějším bodem, ve kterém byly rostliny zaznamenány při následném snímkování) se rostliny šířily rychlostí $10,8 \text{ m} \cdot \text{rok}^{-1}$ (Müllerová et al. 2005). Zjištěné hodnoty rychlosti lineárního šíření *H. mantegazzianum* jsou srovnatelné s rychlostí šíření nejagresivnějších druhů, např. *Mimosa pigra* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Rhamnus frangula* L., *Spartina*



Obr. 3. – Vztah mezi invadovanou plochou, rychlostí šíření a dobou trvání invaze (path analýza). Přímý vliv rychlosti šíření na velikost invadované plochy (b_2) je výrazně vyšší než přímý vliv doby trvání invaze (b_1), při zohlednění vlivu nepřímého ($b_1 + a_1 b_2$) – akcelerace rychlosti šíření v průběhu invazí – je však vliv obou faktorů téměř stejný. Upraveno podle Müllerová et al. (2005).

Fig. 3. – Path analysis describing the relation between the invaded area, rate of spread and time since the beginning of invasion. Path coefficients are shown. Adapted from Müllerová et al. (2005).

anglica C. E. Hubbard či *Impatiens glandulifera* Royle (data viz Pyšek & Hulme 2005). Rychlost prostorového šíření je těžké srovnávat s údaji udávanými v literatuře vzhledem k různým velikostem sledované plochy a původní zdrojové populace (Pyšek & Hulme 2005). Při srovnání s údaji z celé ČR byly průběh a rychlost šíření velmi obdobné, rozdíly mezi oběma křivkami byly statisticky neprůkazné (Pyšek et al. 2007c).

Invaze na lokalitě může být charakterizována třemi proměnnými – dobou, po kterou invaze probíhá, velikostí invadované plochy a rychlostí šíření. Data poskytují výbornou příležitost ke studiu vztahu mezi těmito třemi proměnnými, které jsou navzájem korelovány. Path analýza (Sokal & Rohlf 1995), použitá ke zhodnocení relativního vlivu obou vysvětlujících proměnných na velikost invadované plochy ukázala, že přímý vliv rychlosti šíření na velikost invadované plochy byl téměř čtyřikrát vyšší než přímý vliv doby trvání invaze. Protože však doba invaze ovlivňuje i její rychlost, která je vyšší v pozdějších fázích invaze, je celkový vliv doby invaze (sečteme-li vliv přímý i nepřímý) přibližně stejný jako celkový vliv rychlosti šíření (obr. 3, Müllerová et al. 2005). Význam rychlosti šíření je pro průběh invaze považován za zásadní (Forcella 1985), naše výsledky však naznačují,

že doba trvání invaze je stejně důležitá. Její význam zmiňují například Castro et al. (2005) a Richardson & Pyšek (2006).

Přestože *H. mantegazzianum* představuje mimořádně úspěšný invazní druh, vzhledem k významným rozdílům v rychlosti šíření na jednotlivých lokalitách lze usuzovat, že určitá omezení lokálními podmínkami prostředí existují (Müllerová et al. 2005). Jak ale naznačuje zjištěný významný vliv délky trvání invaze na rozsah invadované plochy, týkají se především počátečních fází invaze.

Struktura populací v průběhu invaze

Informace získané z leteckých snímků byly dostatečně podrobné, takže umožnily rozlišit jednotlivé porosty a analyzovat strukturu populací *H. mantegazzianum* v průběhu invaze. V počátečních 10–15 letech invaze se počet izolovaných ploch bolševníku (byly uvažovány plochy o velikosti minimálně 3 m) snižoval a narůstala jejich průměrná velikost. Izolované malé plošky (tvořené porosty i jednotlivými jedinci) se postupně zvětšovaly a spojovaly do větších ploch, porost se zahušťoval a stával zapojenějším. Po přibližně 20–25 letech začal počet plošek znovu narůstat, jak byla kolonizována místa vzdálenější od původního ohniska invaze. Zároveň s tím se začala opět snižovat velikost plošek, což ukazuje na dynamické šíření rostliny spojené s vytvářením velkého množství malých kolonií. Průměrná velikost jednotlivých plošek bolševníkových porostů byla nejvyšší 20–25 let od počátku invaze (Müllerová et al. 2005).

Intenzita kvetení, vyjádřená jako podíl kvetoucích rostlin na celkové invadované ploše, se v průběhu invaze měnila (30–70 % invadované plochy tvořily kvetoucí rostliny), ale nevykazovala žádný průkazný trend (Müllerová et al. 2005). Stablní podíl kvetoucích rostlin v jednotlivých letech byl zjištěn i z terénních dat na trvalých plochách (Pergl et al. 2007), což ukazuje, že studovaná oblast má pro druh vhodné klimatické podmínky, umožňující každoroční kvetení (Müllerová et al. 2005, Pergl et al. 2006, 2008).

Možnosti využití výsledků z leteckých snímků k predikci dalšího šíření

Při studiu dynamiky jednotlivých druhů i společenstev se stále více používají metapopulační modely (Hanski & Gilpin 1997). Potřeba postihnout komplexitu skutečné krajiny a vzájemné interakce populací v ní vede k používání prostorově explicitních modelů, které se snaží přinést realističtější pohled na šíření druhů (Higgins et al. 2000).

Individuálně orientovaný prostorově explicitní model, zatím zpracovaný jen pro jednu z lokalit ve Slavkovském lese, na kterých byla analyzována historická dynamika šíření, se soustředil na úlohu dálkového (náhodného) šíření semen v regionální dynamice invaze a vliv změn využití krajiny na průběh invaze. Simulace ukázaly, že již malý podíl semen účastnících se procesu dálkového šíření má zásadní vliv na šíření druhu. Při 2,5 % podílu

dálkově šířených semen model nejlépe odpovídá časové dynamice šíření bolševníku, zaznamenané na leteckých snímcích (Nehrbass et al. 2007). Význam dálkového šíření se zřetelně ukázal právě v uvedené studii, kdy model uvažující pouze lokální šíření druhu *H. mantegazzianum* predikoval obsazení jen 14 % skutečně invadované plochy. Způsob šíření semen je považován za klíčový pro pochopení a predikci ekologických procesů souvisejících s populační dynamikou (Nathan & Muller-Landau 2000). Z hlediska ochrany přírody je zásadní měřítko, v němž šíření semen probíhá, jelikož šíření na krátkou vzdálenost slouží především k doplňování a zvětšování místní populace druhu, kdežto dálkové šíření hraje významnou roli při kolonizaci nových ploch a má zásadní význam při modelování dynamiky rostlinných metapopulací (Cain et al. 2000) a při predikci rychlosti invaze (Higgins & Richardson 1999).

Model se zabýval také vlivem změn využití krajiny na vývoj populace. Vliv těchto změn na simulovaný průběh invaze závisel na aktuálním podílu stanovišť vhodných k invazi. Byl tedy vyšší u populací, které již obsadily většinu vhodných stanovišť a nižší tam, kde byla invaze na počátku. Reakce simulovaných populací na změny krajiny (tj. změny v dostupnosti lokalit) závisela na aktuálním obsazení lokalit, které bylo naopak ovlivněno dálkovým šířením druhu. Dokud byla obsazena jen malá část vhodných stanovišť, otevírání nových stanovišť změnou managementu krajiny mělo jen malý význam. Ten ale postupně narůstal s postupující saturací území (Nehrbass et al. 2007).

Doporučení pro management

Letecké snímky představují výborný zdroj informací o invazi *H. mantegazzianum* v krajině, jelikož rostlina je na leteckých snímcích v době květu a na počátku zrání semen (červen až pozdní srpen) snadno zaznamatelná. Letecké snímky tedy mohou být využity pro lokalizaci nově kolonizujících jedinců a včasný zásah. Na počátku invaze hrají významnou úlohu lineární krajinné struktury, které slouží jako koridory pro šíření druhu. Vzhledem k tomu, že podle výsledků našich studií tuto svoji úlohu v pozdějších fázích invaze ztrácejí, měly by se na ně kontrolní zásahy soustředit především v počátečních fázích invaze.

Zejména v pozdějších fázích invaze je bolševník velkolepý jen slabě omezován místními podmínkami. Tento fakt bychom měli brát jako varování, že do ochranných programů je nutno zahrnout celé území, včetně stanovišť, která jsou v současnosti považována za méně náchylná k invazi.

Poděkování

Výzkum byl financován projektem GIANT ALIEN (EVK2-CT-2001-00128) 5. rámcového programu EU a grantem IAA600050811 GA AV ČR, a podpořen výzkumnými záměry č. AV0Z60050516 (AV ČR) a 0021620828 (MŠMT ČR) a Centrem pro výzkum biodiverzity č. LC06073 (MŠMT ČR).

Literatura

- Cain M. L., Milligan B. G. & Strand A. E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. – *Amer. J. Bot.* 87: 1217–1227.
- Castro S. A., Figueroa J. A., Muñoz-Schick M. & Jaksic F. M. (2005): Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. – *Diversity Distrib.* 11: 183–191.
- Clark Labs (1998): CartaLinX 1.04, the spatial data builder. – Clark Univ., Worcester.
- Costello D. A., Lunt I. A. & Williams J. E. (2000): Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia* ssp. on plant composition of coastal grasslands in south-eastern Australia. – *Biol. Conserv.* 96: 113–121.
- Environmental Research Institute (1996): ArcView GIS. – Environmental Research Institute, Redlands.
- Everitt J. H., Anderson G. L., Escobar D. E., Davis M. R., Spencer N. R. & Andraschik R. J. (1995): Use of remote sensing for detecting and mapping leafy spurge (*Euphorbia esula*). – *Weed Technol.* 9: 599–609.
- Forcella F. (1985): Final distribution is related to rate of spread in alien species. – *Weed Res.* 25: 181–189.
- Hansen M. J. & Clevenger A. P. (2005): The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. – *Biol. Conserv.* 125: 249–259.
- Hanski I. & Gilpin M. E. [eds] (1997): *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. – Academic Press, San Diego.
- Higgins S. I. & Richardson D. M. (1999): Predicting plant migration rates in a changing world: the role of long-distance dispersal. – *Amer. Natur.* 153: 464–475.
- Higgins S. I., Richardson D. M. & Cowling R. M. (2000): Using a dynamic landscape model for planning the management of alien plant invasions. – *Ecol. Appl.* 10: 1833–1848.
- Holub J. (1997): *Heracleum* – boľševník. – In: Slavík B. [ed.], *Květena České republiky* 5: 386–395, Academia, Praha.
- Chips Development Team (1998): Chips 4.3, the Copenhagen Image Processing System. – Univ. Copenhagen, Copenhagen.
- Jahodová Š., Fröberg L., Pyšek P., Geltman D., Trybush S. & Karp A. (2007a): Taxonomy, identification, genetic relationships and distribution of large *Heracleum* species in Europe. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 1–19, CAB International, Wallingford.
- Jahodová Š., Trybush S., Pyšek P., Wade M. & Karp A. (2007b): Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. – *Diversity Distrib.* 13: 99–114.
- Lillesand T. M. & Kiefer R. W. (1999): *Remote sensing and image interpretation*. Ed. 3. – John Wiley & Sons, New York.
- Lonsdale W. M. (1993): Rates of spread of an invading species: *Mimosa pigra* in Northern Australia. – *J. Ecol.* 81: 513–521.
- Mast J. N., Veblen T. T. & Hodgson M. E. (1997): Tree invasion within a pine/grassland ecotone: an approach with historic aerial photography and GIS modelling. – *For. Ecol. Manage.* 93: 181–194.
- Mather P. M. (1999): *Computer processing of remotely-sensed images: an introduction*. – John Wiley & Sons, Chichester.
- McCormick C. M. (1999): Mapping exotic vegetation in the Everglades from large-scale aerial photographs. – *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 65: 179–184.
- Müllerová J., Pyšek P., Jarošík V. & Pergl J. (2005): Aerial photographs as a tool for assessing the regional dynamics of an invasive plant species *Heracleum mantegazzianum*. – *J. Appl. Ecol.* 42: 1042–1053.
- Nathan R. & Muller-Landau H. C. (2000): Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. – *Trends Ecol. Evol.* 15: 278–285.

- 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. – *Biol. Invas.* 9: 383–395.
- Nehrbass N., Winkler E., Pergl J., Perglová I. & Pyšek P. (2006): Empirical and virtual investigation of the population dynamics of an alien plant under the constraints of local carrying capacity: *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic. – *Persp. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 7: 253–262.
- Nielsen C., Ravn H. P., Cock M. J. W. & Nentwig W. [eds] (2005): The giant hogweed best practice manual. Guidelines for the management and control of an invasive alien weed in Europe. – *Forest and Landscape Denmark, Hoersholm.*
- Pergl J., Eckstein L., Hüls J., Perglová I., Pyšek P. & Otte A. (2007): Population dynamics of *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 92–111, CAB International, Wallingford.
- Pergl J., Perglová I., Pyšek P. & Dietz H. (2006): Population age structure and reproductive behaviour of the monocarpic perennial *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in its native and invaded distribution ranges. – *Amer. J. Bot.* 93: 1018–1028.
- Pergl J., Pyšek P., Perglová I. & Moravcová L. (2008): *Bolševník velkolepý (Heracleum mantegazzianum)* – velkolepý modelový druh v invazní ekologii. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 43, Mater. 23: 81–90.
- Perglová I., Pergl J. & Pyšek P. (2006): Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant *Heracleum mantegazzianum*. – *Preslia* 78: 265–285.
- Perglová I., Pergl J. & Pyšek P. (2007): Reproductive ecology of *Heracleum mantegazzianum*. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 55–73, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P. (1991): *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: the dynamics of spreading from the historical perspective. – *Folia Geobot. Phytotax.* 26: 439–454.
- Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds] (2007a): *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*. – CAB International, Wallingford.
- Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. (2007b): Master of all traits: Can we successfully fight giant hogweed? – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 297–312, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P. & Hulme P. E. (2005): Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking patterns to processes. – *Écoscience* 12: 289–302.
- Pyšek P., Müllerová J. & Jarošík V. (2007c): Historical dynamics of *Heracleum mantegazzianum* invasion on regional and local scales. – In: Pyšek P., Cock M. J. W., Nentwig W. & Ravn H. P. [eds], *Ecology and management of giant hogweed (Heracleum mantegazzianum)*, p. 42–54, CAB International, Wallingford.
- Pyšek P. & Prach K. (1993): Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. – *J. Biogeogr.* 20: 413–420.
- Pyšek P. & Pyšek A. (1995) Invasion by *Heracleum mantegazzianum* in different habitats in the Czech Republic. – *J. Veg. Sci.* 6: 711–718.
- Richardson D. M. & Pyšek P. (2006): Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. – *Progr. Phys. Geogr.* 30: 409–431.
- Sokal R. & Rohlf F. J. (1995): *Biometry*. – Freeman, New York.
- Tiley G. E. D., Dodd F. S. & Wade P. M. (1996): *Biological flora of the British Isles*. 190. *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier. – *J. Ecol.* 84: 297–319.
- Tomiček R. (2006): *Historie vojenského újezdu Prameny aneb Chlapci z Opičích hor*. – Krajské muzeum, Sokolov.

Windham L. & Lathrop G. (1999): Effects of *Phragmites australis* (common reed) invasion on aboveground biomass and soil properties in brackish tidal marsh of the Mullica river, New Jersey. – *Estuaries* 22: 927–935.