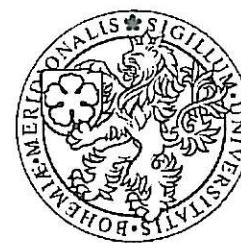


JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
BIOLOGICKÁ FAKULTA



**EKOLOGICKÉ VLASTNOSTI SEMEN
HERACLEUM MANTEGAZZIANUM V ZÁVISLOSTI NA ARCHITEKTUŘE
ROSTLIN**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE



Hana Urbanová
Vedoucí práce: Mgr. Stanislav Mihulka
2000

Urbanová, H. 2000. Ekologické vlastnosti semen *Heracleum mantegazzianum* v závislosti na architektuře rostliny, [Ecological characteristics of seeds of *Heracleum mantegazzianum* depends on architecture of plants], University of South Bohemia, Fakulty of Biological Sciences, České Budějovice, Czech Republic, p. 27.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím citované literatury.

25. srpna 2000

Katerina Urbánková

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především svému školiteli Standovi Mihulkovi za cenné rady, připomínky, poskytnutí literatury a pomoc při zpracování dat a terénních pracích. Dále bych chtěla poděkovat všem studentům, kteří se mi pomáhali v terénnu a v mé nepřítomnosti starali o mé pokusy, zvláště Janě Martínkové, Kepymu, Romanu Kuchtovi a Alešovi Tomčalovi. Dále chci poděkovat Aleně Zíkové, za optimismus při diskuzích o této práci.

Dík patří i mé rodině za podporu a hlavně trpělivost

1. ÚVOD	1
1.1 INVAZE.....	1
1.2 ČELED <i>Apiaceae</i>	2
1.3 ROD <i>Heracleum</i>	2
1.3.1 Zástupci rodu <i>Heracleum</i> u nás.....	2
1.3.2 Charakteristika druhu <i>H. mantegazzianum</i>	3
1.3.3 Invaze druhu <i>Heracleum mantegazzianum</i>	3
1.3.4 Fenologie	4
1.3.5 Produkce semen u bolševníku.....	5
1.3.6 Rozšiřování semen	6
1.4 SEMENNÁ DORMANCE	7
1.4.1 Typy dormance	7
1.4.2 Dormance u <i>Apiaceae</i>	8
1.5 KLÍČIVOST SEMEN U RODU <i>Heracleum</i>	8
1.5.1 Životnost semen	9
2. CÍLE PRÁCE	10
3. METODIKA	11
3.1 SBĚR SEMEN A PŘEHLED LOKALIT.....	11
3.2 POKUSNÝ POZEMEK.....	11
3.3 TEST KLÍČIVOSTI SEMEN <i>HERACLEUM MANTEGAZZIANUM</i>	12
3.3.1 Zákládání pokusu.....	12
3.3.2 Přehled klíčních pokusů	12
3.4 TEST ŽIVOTNOSTI SEMEN.....	13
3.5 VÁHOVÁ VARIABILITA V ZÁVISLOSTI NA ARCHITEKTUŘE ROSTLINY	13
3.6 PARAZITICKÉ HOUBY	14
3.7 ZPRACOVÁNÍ VÝSLEDKŮ	14
4. VÝSLEDKY	15
4.1 POKUSNÝ POZEMEK	15
4.2 Ověřování klíčních podmínek.....	15
4.3 SEMENA S PARAZITICKÝMI HOUBAMI.....	15
4.4 VÁHOVÁ VARIABILITA SEMEN	17
4.5 TEST KLÍČIVOSTI SEMEN V ZÁVISLOSTI NA ARCHITEKTUŘE ROSTLINY.....	17
4.6 TEST ŽIVOTNOSTI SEMEN.....	19
5. DISKUSE	20
6. ZÁVĚR	24
7. POUŽITÁ LITERATURA	25
Přílohy	

1. Úvod

1.1 INVAZE

Ekologickým invazím je v poslední době věnována značná pozornost. Tento zájem roste snad proto, že důsledky způsobené invazemi, at' už botanickými či zoologickými, mají někdy až katastrofální dopad. Dále jsou i důležitou součástí teoretické ekologie.

K pronikání nových druhů na určité území dochází tehdy, jakmile se pro ně otevře nová migrační cesta. Zlom v šíření druhů nastal po objevení Nového světa a pokračoval s dalším rozvojem námořnictví. At' už se rostliny dostaly na nová místa náhodně nebo si je dovezl s sebou člověk pro okrasu či jako novou zemědělskou plodinu, je důležité, jakou roli bude mít rostlina v novém prostředí. Rostlina může později začít zplaňovat. O chování nových druhů na novém stanovišti ve své práci pojednává např. Kowarik (1995). Zabývá se poměrem mezi introdukovanými, uchycenými a invadujícími druhy, který je přibližně 10 : 2 : 1, tj. že asi 10% introdukovaných druhů je schopno se uchytit na silně narušených místech, 2% z nich kolonizují méně narušená stanoviště a asi 1% se začne vleňovat do přirozeného prostředí.

Který druh vlastně považujeme za invazní? Vlastních definic existuje celá řada, Pyšek (1995) jich uvádí 13. Dnes je obecně přijímán přístup Binggeliho (BINGGELI 1994), kdy považujeme druh cizího původu za invazní, pokud je schopen v nové oblasti výskytu formovat nové populace, perzistovat v nich a posléze se šířit na nová stanoviště.

V průběhu invazi Kornaš (1990) rozlišuje 4 fáze, kterých může invazní druh postupně dosáhnout. Nejdříve jsou na danou lokalitu introdukovány diaspora a první jedinci se snaží zformovat první populaci, schopnou samostatné regenerace (1). V další fázi se druh začne uchycovat na stanovištích, která jsou silně narušená např. člověkem (2), pak se začne šířit na lokality, které jsou narušeny daleko méně (3) a nakonec se druh může začlenit do nenarušené vegetace (4).

Na základě konečného osudu invadujícího druhu Newsome a Noble (1986) rozlišují čtyři typy invaze. Druh se uchytí na stanovišti, které souvisí s lidským osídlením, a tam nadále setrvává (1) nebo zaujme nové a neobsazené niky v krajině (2). Dále druh může pronikat do polopřirozeného prostředí, kde tvoří (3) dočasné (druh existuje jen za určitých podmínek a při jejich změně mizí) nebo (4) trvalé populace, kdy často dochází k úplnému potlačování původní vegetace vlivem silné konkurence.

1.2 ČELED' *Apiaceae*

Čeled' *Apiaceae* obsahuje asi 270 rodů, které jsou zastoupeny přibližně 2850 druhy. Patří sem jak jednoleté, tak i vytrvalé bylinky se střídavými listy, které jsou většinou dělené a vícekrát složené (2x-3x). Lodyha je dutá a může být rýhovaná nebo hladká, lysá nebo pokrytá jednoduchými chlupy. Květenství je jednoduchý či složený okolík nebo strboul. Květy jsou většinou oboupohlavné, jednopohlavnost je vzácná - např. u rodu *Trinia*. Květní obaly jsou pravidelné, jen okrajové květy mohou být souměrné až nepravidelné. Semeník je spodní, ze dvou plodolistů (SLAVÍK a kol. 1997). Plodem je nažka, rozpadající se v době zralosti na dvě merokarpia, která zůstávají spojená karpoforem, ale opadávají samostatně. Někdy mohou být semena opatřena háčky, např. u *Daucus carota*, *Torilis* (KLÁN 1947).

Ve všech vegetativních částech rostliny jsou obsaženy sekreční buňky a nádržky. U *Apiaceae* je vysoký obsah eterických olejů, kumarinů, acetylenů a saponinů (SLAVÍK a kol. 1997). Produkované silice jsou často silně aromatické, a proto podle vůně můžeme určit některé druhy. Některé chemické látky mohou způsobovat i alergenní reakce, např. fotosenzibilní psoralen u *Heracleum mantegazzianum* (MUSAJO 1962). Na merokarpiu jsou umístěny sekreční kanálky. Kanálky vznikají schizogeně, tvoří se u všech mladých rostlin, ale v dospělosti mohou vymizet. Jejich velikost se pohybuje okolo 50 – 700 µm, největší jsou u rodu *Heracleum*. Kanálky jsou vyplněny jemně zrnitou hmotou nebo olejem. Při vnějším pohledu se jeví jako kapky stékající směrem k vrcholu plodu. Jejich umístění, počet a velikost je důležitým morfologickým znakem při určování druhů této čeledi (KLÁN 1947).

1.3 ROD *Heracleum*

Rod *Heracleum* L. - bolševník obsahuje asi 60-70 druhů. Těžiště výskytu je v horách Evropy, v jihozápadní Asii a v Himalájích. Rod je rozšířen v mírném pásmu severní polokoule, na jih zasahuje do severní a východní Afriky, jižní Indie a na Sumatru. V Severní Americe se vyskytuje jen jeden původní druh (SLAVÍK a kol. 1997).

1.3.1 Zástupci rodu *Heracleum* u nás

V Čechách se vyskytují dva zástupci rodu: původní *Heracleum sphondylium* a invazní *Heracleum mantegazzianum*. Oba druhy se mezi sebou mohou křížit. V západních Čechách, kde oba druhy rostou pohromadě, se pravděpodobně vyskytuje i jejich kříženec, který byl poprvé popsán v Anglii a podrobně jej popisuje Ochsmann (1996). Dále se u nás pěstovaly

pro okrasné účely druhy *H. palmatum*, *H. persicum* a *H. lanatum* (KOBYLKA 1977), které mohly později zplaňovat.

1.3.2 Charakteristika druhu *H. mantegazzianum*

H. mantegazzianum je bylina dosahující výšky 3-5m, úměrně této velikosti odpovídají i ostatní části rostliny. Listy jsou 3x zpeřené a spodní listy mají v průměru i více než 1 m. Průměr primárního okolíku je okolo 75 cm, průměr lodyhy nesoucí okolík je 8-10 cm. Rostlina preferuje vlhčí stanoviště s jílovitou půdou a s vysokým obsahem živin, zvláště dusíku, pH okolo 7-8 (CLEGG 1974). Není známa mykorhiza (HARLEY 1987). *Heracleum* často roste v polostínu, při okraji lesů, pastvin atd. Patří mezi rostliny s C až CR strategií a ve střední Evropě se nejčastěji vyskytuje ve společenstvech třídy *Artemisietea* (Pyšek 1997).

1.3.3 Invaze druhu *Heracleum mantegazzianum*

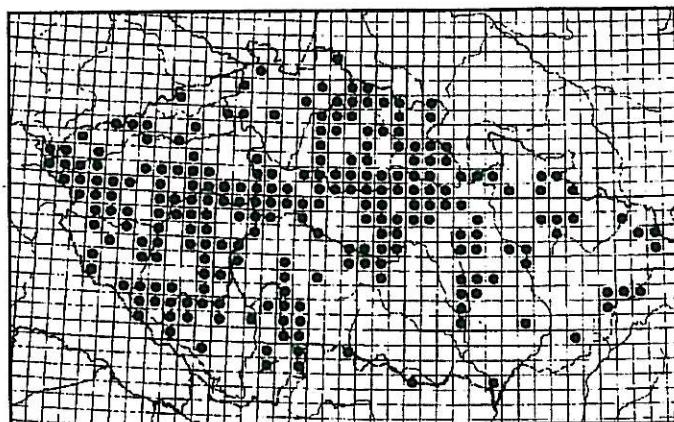
H. mantegazzianum pochází z jižních svahů západního Kavkazu (PYŠEK 1997). Do Evropy se druhotně rozšířil přes centrální Rusko ve 2. polovině 19. století. Dnes tato rostlina působí problémy v mnoha evropských zemích, např. v Německu (OCHSMANN 1996), Velké Británii (TILEY 1996). Mimo Evropu se udává druhotný výskyt v Kanadě (PYŠEK 1997).

Do České republiky byl tento druh poprvé zavlečen r. 1862 jako okrasná solitéra do parku v Lázních Kynžvart. Od této doby byla velmi často tato rostlina nabízena jako okrasný druh a mimo to se často vysazovala do bažantnic, kde sloužila ptákům jako úkryt před dravci (SLAVÍK a kol. 1997). V r. 1950 bylo známo jen 8 lokalit, v r. 1960 se počet zvýšil na 15 a v r. 1970 už na 67, kdy začalo masivní šíření tohoto invazního druhu, už bez vazby na vodní toky a nezávisle na stupni narušení prostředí (PYŠEK 1997). Je překvapivé, že ještě v r. 1977 se objevuje článek, který tvrdí, že *Heracleum* je jedna z mála rostlin vhodná pro pěstování u zahradních tůněk, jako solitéra, ale především se hodí i pro osazování větších ploch a všem čtenářům je zde vřele doporučována (KOBYLKA 1977). Od 70. let se rostlina začala velmi rychle šířit podél vodních toků, železničních náspů a zplaňovat z opuštěných zahrad a parků. V r. 1990 (obr. 1) je zaznamenáno již 472 lokalit (PYŠEK 1994). Nejvíce zasaženou oblastí jsou západní Čechy - oblast Slavkovského lesa, kde jsou rozsáhlé plochy jsou např. v obci Prameny (PYŠEK 1990).

Heracelum je úspěšnější ve společenstvech, která byla před invazí složená především z druhů s C a CR strategií, zatímco vyšší podíl druhů s CS strategií zřejmě zvyšuje odolnost proti invazi. Ukazuje se, že *Heracleum* úspěšněji invaduje do společenstev s podobnými vlastnostmi a strategií jaké má on sám, a je schopen své konkurenty eliminovat díky své

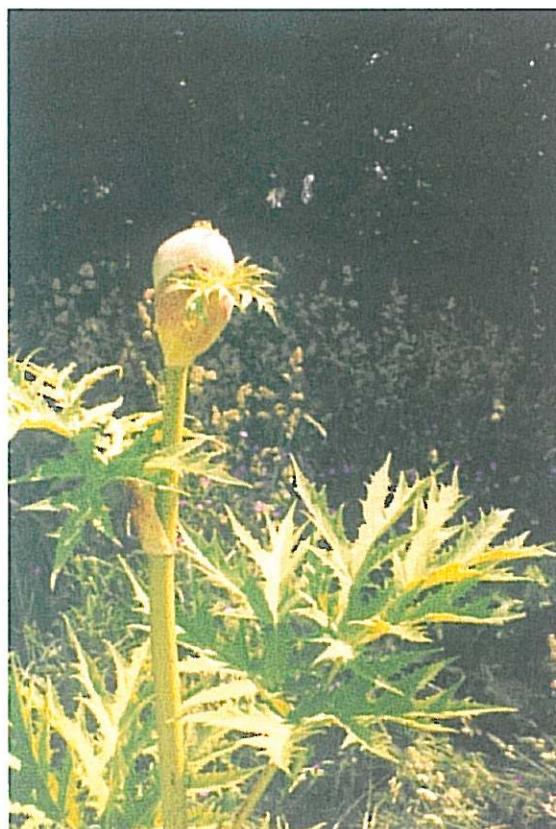
intenzivnímu růstu a vysoké produkci semen (PYŠEK 1997). K úspěšnému šíření druhu přispívá i vegetační charakter růžic, které jsou schopné vytrvat i několik let.

V Čechách se kromě bolševníku podobným způsobem šíří i další zástupce této čeledi, a to *Archangelica sylvestris*. Její invaze je teprve v počáteční fázi, ale už dnes způsobuje značné problémy podél vodních toků, např. na Labi (SLAVÍK 1996).



Obr. 1: Současné rozšíření *H. mantegazzianum* v Čechách (PYŠEK 1994)

1.3.4 Fenologie



První rok po vyklíčení semen je růst semenáčků velmi pomalý, semenáčky během dosahují sezóny velikosti 15-20 cm. Ve druhém roce dochází k rychlému rozvoji listů o délce 1-2 m. Po jejich plném vyvinutí mohou ostatní rostliny s bolševníkem jen těžko konkurovat o světlo. *Heracleum* je schopen pohltit 80% dopadajícího světla (OCHSMANN 1996), proto jsou plochy s bolševníkem druhově velmi chudé (KLAUCK 1988). Pokud má rostlina dostatek zásobních živin v kořenech, může dojít na konci května k prodlužování lodyhy a rozkvětu okolíků (obr. 2). Rostliny často kvetou třetí rok, ale mohou vytrvat ve sterilním stavu i několik let. Pokud dojde k vyklíčení semen na podzim, dochází ke květu už druhý rok, protože rostlina má za sebou dvě chladné periody (TILEY 1996).

Obr. 2: Rozkvétající *Heracleum* (experimentální pozemek Na Sádkách, 5.6.1998)



Obr. 3: Regenerace lodyhy po jednom pokosení

Pokosením rostlin, které neměly možnost odkvést, se vytvoří větší množství postranních lodyh (2-8). Jejich délka je redukována asi na 1-1,5 m a velikost primárních a sekundárních okolíků je přibližně stejně velká.

Květy jsou opylovány nejvíce hmyzem z řádu *Hymenoptera* (TREPL 1990). Po odkvětu celá rostlina usychá, a pokud semena plně dozrála na mateřské rostlině zanikají i kořeny.

1.3.5 Produkce semen u bolševníku

U této rostliny není známé vegetativní rozmnožování. *H. mantegazzianum* je typická monokarpická rostlina, která se specializuje na vysokou jednorázovou produkci semen. Jednotlivé okolíky se mohou výrazně lišit průměrem, velikostí a počtem semen. Tiley (1996) dělí okolíky do 4 kategorií, ale v této práci je z praktických důvodů akceptováno dělení podle Hendrixe (1984), který dělí okolíky u blízce příbuzného druhu *Pastinaca sativa* jen do tří řádů - primární, sekundární a terciární (příloha: obr. 1).

Primární okolík u bolševníku může vytvořit až 120 paprsků, každý může mít 40-90 květů v okolíčku. Pokud k tomu započítáme sekundární a terciální okolíky (těch je asi 20-30), zjistíme, že rostlina tak může vytvořit až 80 000 květů, což představuje teoreticky 160 000 semen. Všechny květy však nejsou schopny díky herbivorům či opadu vytvořit plně zralé plody. V Irsku byla nalezena rostlina se 108 000 semeny (TILEY 1996).

Jednotlivé řady okolíků rozkvétají po dvou dnech a dozrávají postupně v rozmezí 1 - 2 týdnů (HENDRIX 1984). Časové rozpětí může dosahovat i 5 týdnů (OCHSMANN 1996).

Apikální dominance zajišťuje, že rostliny investují zejména do rozvoje a dozrání především primárního a sekundárních okolíků. Rozvoj dalších okolíků bývá regulován nepříznivými faktory prostředí (suché léto, nedostatek živin, herbivorie či infekce). V těchto případech vyšší řády okolíků vůbec nerozkvetají a pokud ano, semena nedozrají. Oslabení rostliny (obr. 4) herbivory nebo kosením má za následek snížení hmotnosti semen (BASKIN 1990).

Pro srovnání je přiložená fotografie nenarušeného porostu (obr.5)



Obr. 4: Rostliny oslabené nedostatkem vody, výška rostliny je silně redukována



Obr. 5: Normální porost *H. mantegazzianum*.

1.3.6 Rozšiřování semen

Zralá semena opadávají hlavně pod mateřskou rostlinu. Někdy se při silném větru mohou dostat i dále od mateřské rostliny, ale tato vzdálenost nebývá větší než 10 m (OCHSMANN 1996). Avšak roli větru na šíření semen nemůžeme zcela zanedbat, protože umožňuje šíření semen po sněhu na velké vzdálenosti. U bolševníku nejsou známy případy ornitochorie. Nejdůležitější roli při distribuci semen hraje voda, semena jsou schopná plavat na vodní hladině až 3 dny. Dále se semena úspěšně šíří díky oleji v semenných kanálcích. Pokud se olej smíchá s vodou, vytvoří se směs, která značně zvyšuje přilnavost semen k podkladu a semena se snadněji uchytí na různé materiály. Takto se semena šíří podél železničních náspů, protože snadno se uchytí na kolem jedoucím vlaku (OCHSMANN 1996).

1.4 SEMENNÁ DORMANCE

Semenná dormance je jev, kdy semena nejsou schopná vyklíčit bezprostředně po jejich odloučení od mateřské rostliny i přesto, že je vystavíme vnějším podmínkám, které by za normálních okolností umožnily jejich klíčení. Příčinou dormance mohou být např. tvrdé obaly (*Fabaceae*) nebo nedovyvinutá embrya (*Apiaceae*). Nejčastěji je způsobena vysokým obsahem látek inhibiční povahy – kzs. Abscisová (ABA), deriváty kyselin benzoové, skořicové, jasmonové a kumarinu (PROCHÁZKA a kol. 1998).

K odstranění těchto látek se používá tzv. stratifikace. Semena se uchovávají několik týdnů při teplotě 2-8°C. Chlad musí vždy působit na zbotnalá semena, nikoli na suchá. U některých druhů není potřeba pro proběhnutí těchto procesů voda (BASKIN 1989). Během stratifikace dochází k odbourávání ABA a k růstu hladiny giberelinů. Ztráta klíčivosti semen během skladování je dána poruchami transkripce a translace nukleových kyselin, což způsobuje poruchy enzymatické aktivity. K tomuto dochází často u semen, která během sklizně nebyla dostatečně vyzrálá nebo byla skladována ve špatných podmínkách (PROCHÁZKA a kol. 1998)

1.4.1 Typy dormance

Hlavní kritéria při dělení semen podle dormance jsou (BASKIN 1989):

- 1) propustnost a nepropustnost semenných obalů pro vodu
- 2) stadium vyvinutí embrya v době zralosti semen
- 3) přítomnost fyziologické dormance

BASKIN (1998) uvádí (Tab. 1) tyto typy dormance:

Tab. 1

typ dormance		příčina	odstranění	příklad čeledi
Endogenní	fyziologická	embryo je plně vyvinuté, je způsobena fyziologickým mechanismem	teplou nebo chladnou stratifikací	<i>Solanaceae</i> <i>Chenopodiaceae</i>
	morfologická	nedovyvinuté embryo	po ukončení jeho růstu jsou semena schopná vykliknout	<i>Magnoliaceae</i> <i>Winteraceae</i>
	morfofyziologická	nedovyvinuté embryo v době opadu z mateřské rostliny	pro plné vykliknout a růst embrya jsou třeba další podmínky: světlo/tma, chlad/teplo	<i>Fumariaceae</i> <i>Liliaceae,</i> <i>Papaveraceae</i> <i>Apiaceae</i>
Exogenní	fyzikální	semenné obaly nejsou propustné pro vodu	mechanické narušení	<i>Tiliaceae</i> <i>Geraniaceae</i>
	chemická	vysoká hladina inhibičních látek v perikarpu	promývání vodou	<i>Rosaceae</i> <i>Chenopodiaceae</i>
	Mechanická	pevné obaly okolo semene zabraní růstu	stratifikace teplo/ chlad	<i>Juglandaceae</i> <i>Oleaceae</i>

1.4.2 Dormance u *Apiaceae*

U této čeledi převládá morfofyziologická dormance, ale u některých druhů se vyskytuje i dormance morfologická. Embryo není v době opadu z mateřské rostliny úplně vyvinuté, je velmi malé a dorůstá až během následujících měsíců (ROBINSON 1954). Jeho růst závisí na teplotě při jaké jsou semena skladována. Embrya se lépe vyvíjejí při nižších teplotách. Stokes (1952a) se podrobně zabývá rozvojem embrya u *H. sphodylum*. Při teplotě 2°C se za 9 týdnů embryo zvětšilo 4x, suchá váha 25x, ale při teplotě 15°C se váha za stejnou dobu jen zdvojnásobí.

1.5 KLÍČIVOST SEMEN U RODU *Heracleum*

Zástupci čeledi *Apiaceae* mají v laboratorních podmínkách obvykle nízkou klíčivost (ROBINSON 1954). U rodu *Heracleum* se udávají velmi rozporné hodnoty, klíčivost se pohybuje mezi 1% (CWILINSKI 1973) až 80% (STOKES 1952b). Při stratifikaci se semena uchovávají v suchu při teplotě 5°C (HENDRIX 1984; TILEY 1996) nebo za vlhka při téže teplotě (BASKIN 1998).

Druhy rody *Heracleum* klíčí při slabé vlhkosti a neklíčí při mokru a suchu (OCHSMANN 1996). Z hlediska světelných podmínek *H. mantegazzianum* neklíčí ve stínu a v polostínu je jeho klíčivost velmi nízká. Semena při slabém světle sice vykličí, ale mladé rostlinky brzy odumírají. Nejlepší klíční podmínky byly zjištěny pro kombinaci slabá vlhkost + přímé slunce. Při těchto podmínkách bylo dosaženo až 63% klíčivosti (OCHSMANN 1996). Vogt Andersen (1996) ve své práci testovala vliv mrazu na klíčivost semen. Semena byla zmražena na 2 týdny při -18°C . Procentuální klíčivost zmrazených a nezmrazených semen se nelišila, rozdíl byl v nástupu klíčení, kdy zmrazená semena klíčila rychleji.

1.5.1 Životnost semen

Životnost semen se testuje pomocí roztoku 2, 3, 5 - trifenyltetrazolium chloridu (TTC) (VAN WAES 1986). Test je založen na oxidačně-redukční reakci, kdy po jejím proběhnutí se živá tkáň semene zbarví do červena. Vogt Andersen (1996) udává délku životnosti semen *Heracleum mantegazzianum* kratší než 7 let, naopak (Lundstrom 1994) udává životnost po dobu více jak 15 let. Při testování semen TTC metodou se udává životnost semen 87 % (VOGT ANDERSEN 1996).

2. Cíle práce

Cílem této práce bylo podrobněji zkoumat semena *H. mantegazzianum* pomocí:

- testování klíčivosti semen v různých kličních podmínkách a v závislosti na architektuře rostliny
- testování životnosti semen v závislosti na pozici semen v architektuře rostliny
- zjištění váhové variability, opět v závislosti na pozici semen na mateřské rostlině

3. Metodika

3.1 SBĚR SEMEN A PŘEHLED LOKALIT

Během let 1998 - 1999 jsem navštívila 15 lokalit (v okolí Mariánských Lázní, Plzně, Českých Buděovic), kde byly souvislé porosty bolševníku. Pro tuto práci bylo použito 9 z nich. Tyto lokality jsou zakresleny na přiložených mapách 1-3 (příloha: obr. 3, 4, 5). Lokality byly použity pro sběr semen nebo pro získání rostlin pro experimentální pozemek. Semena byla sbírána vždy za sucha, byla přebrána a ukládána do papírových sáčků pro další použití.

Chronologický přehled práce v terénu:

duben 1998 - byla sebrána semena, která neopadala z okolíků a zůstala přes zimu na mateřské rostlině. Z každé z 5ti lokalit v okolí Mariánských Lázní (mapa 1; lokality A-E) jsem sebrala semena z 5ti rostlin. Na všech 5ti lokalitách byly také vykopány růžice rostlin (na každé 5), které byly pěsazeny na pokusný pozemek Na Sádkách, České Budějovice.

srpen 1998 - semena byla sebrána na lokalitě Lišov (mapa 3; lokalita F), neroztríďená semena byla použita pro předběžný pokus za účelem ověření klíčních podmínek.

srpen 1999 - semena byla sebrána na třech lokalitách v západních Čechách (mapy 3, 2; lokality C, G, H). Z každé lokality byla sbírána semena ze tří rostlin. Přímo v terénu bylo provedeno předběžné rozdělení semen. Sesbíraná semena byla roztríďena podle řádu okolíku a jejich umístění v okolíku. Každý okolík byl rozdělen na tři části, merokarpia byla odebrána jen ze středové a okrajové části. (příloha: obr. 2). Semena byla sbírána postupně v rozmezí jednoho týdne v druhé polovině srpna roku 1999, vzhledem k postupnému dozrávání semen jednotlivých řádů okolíků. Za „zralá“ semena byla považována ta, která právě začínala opadat ze zralých mateřských rostlin. Část semen byla uskladněna v suchu v lednici v papírových sáčcích po dobu 14 týdnů při teplotě 5°C. Tato semena byla použita pro jarní klíčení a pro test životnosti semen. Druhá část vzorků byla použita na test klíčivosti hned po sběru.

3.2 POKUSNÝ POZEMEK

Růžice rostlin o průměru 30-50 cm byly vykopány na lokalitách A – E a převezeny na experimentální plochu Na Sádkách, České Budějovice. Rostliny byly zasazeny na pozemku 10 x 10 m, ve kterém bylo vyznačeno 9 čtverců o rozměrech 2 x 2 m. Do každého z nich bylo zasazeno 5 náhodně vybraných rostlin, vzdálenost rostlin byla

minimálně 70 cm, což přibližně odpovídá jejich rozmístění v zapojeném porostu bolševníku (vlastní pozorování). Rostliny byly během sezóny pravidelně zavlažovány a byla sledována jejich reakce na stres vyvolaný narušeným kořenovým systémem při přesazování, sníženým obsahem živin a nižší vlhkostí půdy, než jaká je většinou na invadovaných stanovištích.. Oslabené rostliny byly napadnuty několika herbivory. Nalezené druhy hmyzu byly určeny na ENTÚ, AV ČR.

3.3 TEST KLÍČIVOSTI SEMEN *HERACLEUM MANTEGAZZIANUM*

3.3.1 Zakládání pokusu

Semena byla vyseta na Petriho misku (o průměru 9 cm). Jako podklad byl použit nejdříve dvojitý filtrační papír, ale později byla používána buničina, protože lépe udržuje stálou vlhkost a nevysychá tak rychle jako filtrační papír. Na každou misku bylo vyseto jen 25 semen, tak aby se nepřekrývala, protože jinak začala rychle plesnivět. Misky byly umístěny podle pokusu buď do klimaboxu nebo skleníku. Ve skleníku se denní teploty pohybovaly průměrně okolo 25°C a noční 12°C

3.3.2 Přehled klíčních pokusů

3.3.2.1 Ověřování klíčních podmínek

a) směs nasbíraných semen z lokalit A-E jsem použila pro testování vhodných klíčních podmínek bolševníku. Semena byla vyseta na Petriho misky, které byly umístěny do klimaboxu - jaro 98.

b) směs semen z primárních a sekundárních okolíků z lokality Lišov (F) byla vyseta na Petriho misky, které byly umístěny do skleníku. Klíční podmínky jsou uvedeny v tab. 2. Roztok živin roztok živin (N, P, K) rovněž snížil pH o jednotku do zásaditého prostředí, což odpovídá pH půdy s nejčastějším výskytem bolševníku. Od každé kombinace uvedené v tabulce jsem provedla 3 opakování. Klíčení bylo provedeno v září 98 a v dubnu 99.

Tab. 2

podmínky	1	2	3	4
světlo	Ano	ano	ne	ne
živiny	Ano	ne	ano	ne
vlhkost ml / 3 dny)	10 nebo 5	10 nebo 5	10 nebo 5	10 nebo 5

3.3.2.2 *Test klíčivosti semen v závislosti na architektuře rostliny*

Pro každou rostlinu jsem vysela do misky ve třech opakování semena z okrajové (OK) a středové (ST) části primárních (I) a sekundárních (II) okolíků (OK I, OK II, ST I a ST II). Terciární okolíky nebyly použity, protože se pravděpodobně vlivem suchého léta nebo nedostatku živin nevyvinuly. Během pokusu byla v miskách udržována stálá vlhkost. Pokus probíhal září - říjen 99 a leden - březen 2000. Pro podzimní klíčení byla použita semena hned po sběru rostlin, pro jarní klíčení byla použita semena po stratifikaci při 5°C po doby 14ti týdnů. Semena použitá pro podzimní klíčení byla po skončení pokusu ponechána v miskách ve skleníku. Semena nebyla zavlažována a skleník nebyl vytápěn, ale pouze temperován na 0°C.

3.3.2.3 *Testování semen napadnutých mšicemi*

Semena napadnutá mšicemi na pozemku Na Sádkách byla po dozrání uskladněna v suchu při teplotě asi 5°C a při pokojové teplotě. Po třech měsících (leden 99) byla vyseta na Petriho misku a umístěna do klimaboxu s následujícím režimem: světlo 16h, tma 8h, denní teplota 25, noční 15.

3.4 TEST ŽIVOTNOSTI SEMEN

Životnost semen byla testována tetrazoliumchloridovým testem. Trifenyltetrazoliumchlorid (TTC) je živými buňkami embrya redukován na červený formazan. Od každé kombinace OK I, OK II, ST I, ST II bylo ze všech rostlin náhodně vybráno 100 semen a ta byla ponořena na 30 minut do vody. Poté byla podélně nakrájena a ponořena do čerstvě připraveného 1% roztoku TTC. Takto ošetřená semena byla ponechána 4 hodiny ve tmě. Po proběhnutí oxidačně-redukční reakce se živá tkáň zbarvila do červena. Semena byla prohlížena pod binolupou.

3.5 VÁHOVÁ VARIABILITA V ZÁVISLOSTI NA ARCHITEKTUŘE ROSTLINY

Z každé rostliny bylo náhodně vybráno 100 semen – v kombinacích OK I, OK II, ST I, ST II, která byla následně zvažena po 10 kusech na analytických váhách (přesnost vah 0,001g).

3.6 PARAZITICKÉ HOUBY

Na lokalitě B byla sebrána semena, na kterých bylo možno pozorovat černá stromata parazitické houby. Houba byla izolována na agarové médium pro následné určení, kultury určovala Dr. Lepšová a Dr. Nováková.

3.7 ZPRACOVÁNÍ VÝSLEDKŮ

Při zpracování dat byly použity programy Excel 97 a Statistika for Windows verze 5.0 (ANON 1998). Pro vyhodnocení výsledků váhové variability byla použita hierarchická ANOVA (LEPŠ 1996). Časový průběh klíčení semen z primárních a sekundárních okolíků byl testován pomocí SURVIVAL ANALYSES. Pro vyhodnocení dalších výsledků a tvorbu grafů byl použit Excel 97.

Fisherův test ?

4. Výsledky

4.1 POKUSNÝ POZEMEK

Z celkového počtu 45 rostlin jich vykvetlo 22. Žádná z nich nedosáhla normální velikost, která se udává v průměru 3 m (např. TILEY 1996). Nejvyšší rostlina měřila 195 cm. Průměr lodyhy byl menší než obvykle, pohyboval se v rozpětí od 4-10 cm. Růst rostlin byla pravděpodobně ovlivněn jarním přesazením růžic. U dvou rostlin došlo ke zlomení primárních okolíků, lodyha zřejmě neunesla váhu rozkvetlého okolíku. U 20 % rostlin došlo k poškození semen housenkami motýla *Depressaria pastinacella*. 24% rostlin bylo napadeno několika druhy mšic, které se vyskytovaly převážně na semenech. Poškození jednotlivých okolíků bylo v rozmezí 15-20%.

Semena sesbíraná z těchto rostlin byla vyseta do misek. Po umístění do klimaboxu se potáhla asi 0,5 mm silným zelenošedým povlakem. Pravděpodobně se jednalo o saprofytické houby na exkrementech mšic. Tato semena byla neživotaschopná a ani přes opakování pokusy se nepodařilo dosáhnout jejich klíčení.

4.2 OVĚŘOVÁNÍ KLÍČNÍCH PODMÍNEK

Několikanásobné opakování pokusu ve skleníku a v klimaboxu ukázalo, že semena méně plesniví ve skleníku. Pravděpodobně je to způsobeno kolísáním teplot (rozdíl noční a denní v průměru 13°C). Semena sebraná na jaře na lokalitách okolo M. Lázní vůbec neklíčila. Semena sebraná na lokalitě Lišov měla na podzim nulovou klíčivost, ale na jaře byla 1% pro podmínky č. 2 – světlo, nízká vlhkost a bez přidání roztoku.

CHMÍČÍ VÝHODNOCENI
Tab 2

4.3 SEMENA S PARAZITICKÝMI HOUBAMI

Na semenech sebraných v okolí M. Lázní bylo možno pozorovat dobře vyvinutá stromata (obr. 6). Houba byla určena pouze do rodu. Jednalo se o *Alternaria (Deuteromycetes)*, který se normálně vyskytuje na odumírajících rostlinách. Semena byla o polovinu menší než je obvyklá velikost semen u *H. mantagazzianum*. Všechna semena byla sterilní (Po podélném rozříznutí byla semena prázdná). Dále bylo na rostlinách zaznamenáno padlí z řádu *Erysiphales* (obr. 7).



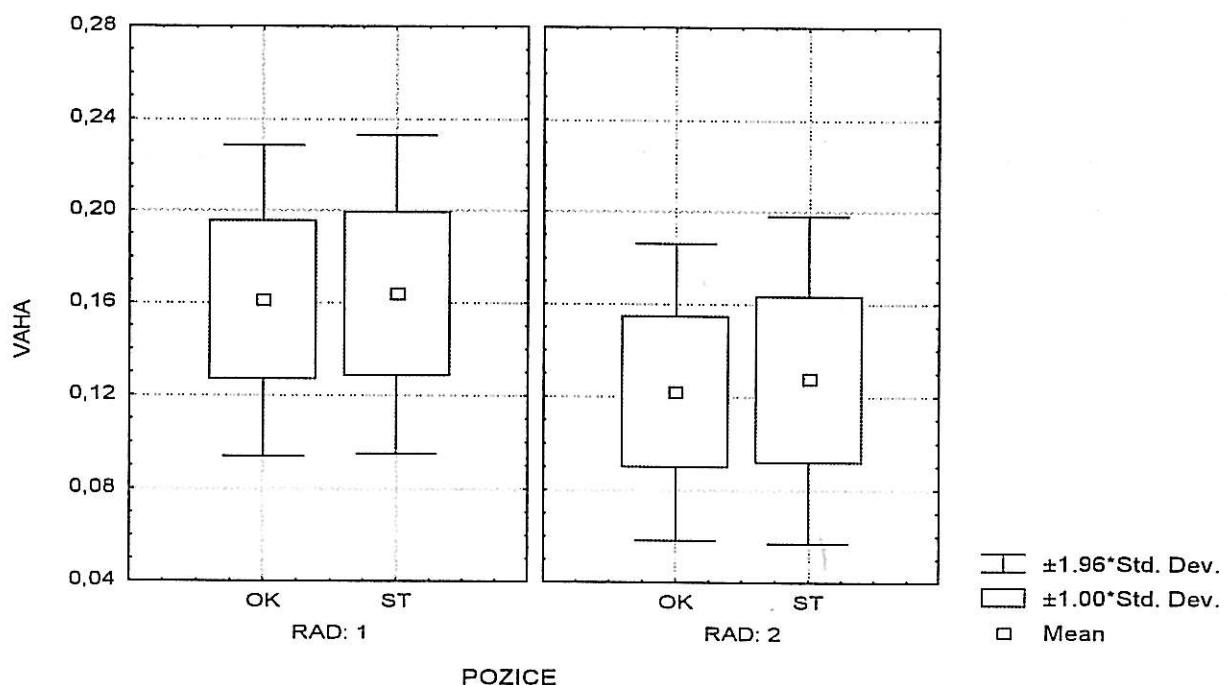
Obr. 6: Semena napadená houbou rodu *Altemaria* (vlevo) ve srovnání se zdravými semeny (vpravo), zvětšeno 2x



Obr. 7. : Semena napadená *Erysiphales*, zvětšeno 2x

4.4 VÁHOVÁ VARIABILITA SEMEN

Po vyhodnocení výsledků (graf 1) nebyly prokázány váhové rozdíly mezi středovou částí a okrajovou částí okolíku. Váha semen jednotlivých řádů okolíků se průkazně liší ($p=0,0336$). Semena ze sekundárních okolíků dosahovala 60% váhy semen z primárních okolíků.



Graf 1 - Variabilita váhy semen podle řádu okolíku pozice semen uvnitř okolíku

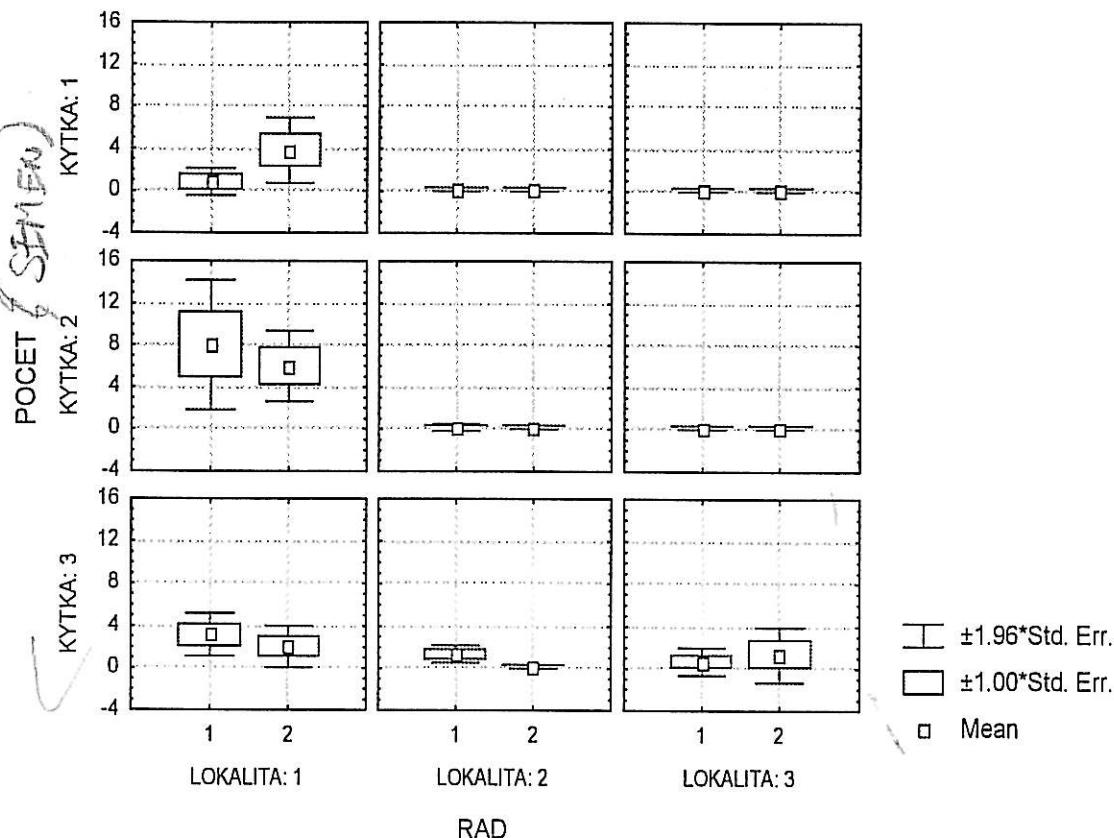
OK- okrajová část okolíku RAD 1- primární okolík
ST- středová část okolíku RAD 2- sekundární okolík

4.5 TEST KLÍČIVOSTI SEMEN V ZÁVISLOSTI NA ARCHITEKTUŘE ROSTLINY

Test klíčivosti semen byl proveden ve dvou fázích - podzimní a jarní klíčení. Výsledky byly zpracovány hierarchickou Anovou (graf 2). Test prokázal, že klíčivost semen není závislá na architektuře rostlin. Klíčivost semen se neliší podle řádu okolíku ani podle pozice semen uvnitř okolíku ($p > 0,05$). Časový průběh podzimního klíčení semen z primárních a sekundárních okolíků ukazuje graf 4.

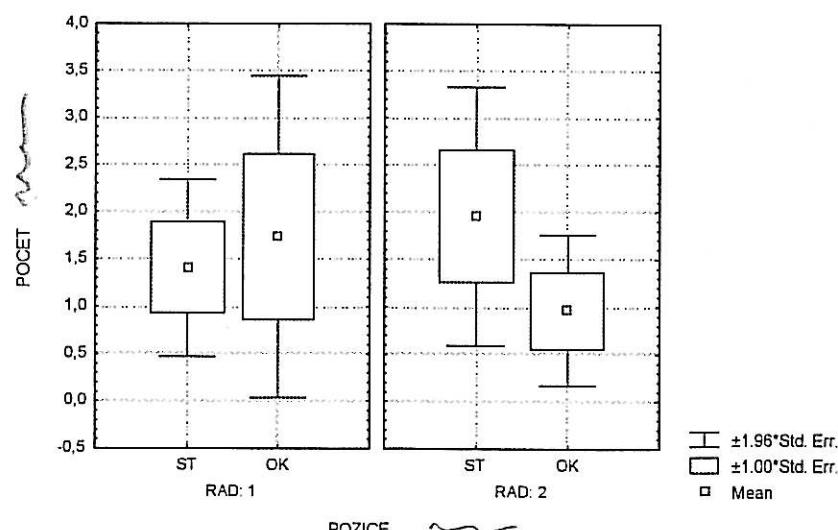
Nejvíce klíčila semena z lokality Stanoviště (B). Porovnání počtu vyklíčených semen z této lokality ukazuje graf 3. Výsledky klíčení semen z této lokality byly zpracovány také Survival Analyses. Výsledky Survival Analyses neprokázaly rozdíly v časovém průběhu klíčení semen z okrajové a středové části primárních okolíků ($p = 0,9323$). Celkem vyklíčilo 16,33 % semen z primárních okolíků. Naopak u semen ze sekundárních okolíků byly průkazné rozdíly v časovém průběhu klíčení semen z okrajové a středové části okolíku

($p = 0.0465$). Z celkového počtu vyklíčilo 16,67 % semen ze sekundárních okolíků. Vzhledem k ostatním lokalitám klíčivost semen není závislá na architektuře rostliny. U ostatních lokalit semena klíčila velmi špatně, pravděpodobně to bylo způsobeno rozdílem nadmořské výšky daných lokalit. Přestože se semena zdála dostatečně zralá, neklíčila jako semena z lokality Stanoviště.



Graf 2: Srovnání klíčivosti semen podle závislosti na řádu okolíku

1- primární okolík 2 – sekundární okolík

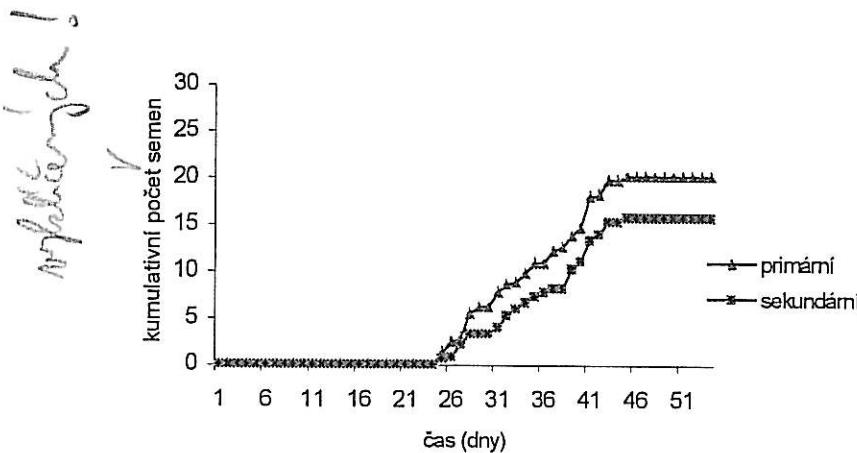


Graf 3: Srovnání klíčivosti semen z lokality Stanoviště

ST - středová část OK - okrajová část

Výsledky hierarchické ANOVY podzimního klíčení nebyly srovnány s výsledky jarního klíčení uskladněných semen, protože procento všech vyklíčených semen po stratifikaci bylo nižší než 0,1 %.

Na jaře vyklíčila pouze semena zanechaná v Petriho miskách po podzimním klíčení. V únoru během dvou dnů došlo k rychlému vyklíčení 23 % primárních a 14 % sekundárních semen, ale později již další neklíčila. U semen nebyla rozlišována poloha semene v okolíku. Výsledky jarního klíčení nebyly porovnány s výsledky podzimního klíčení, protože semena byla jinak uchována během zimy a také byla jinak roztríděna. K pokusům byla použita pouze semena z letní sezony, není teda jasné zda semena nebudu klíčit dalším rokem.

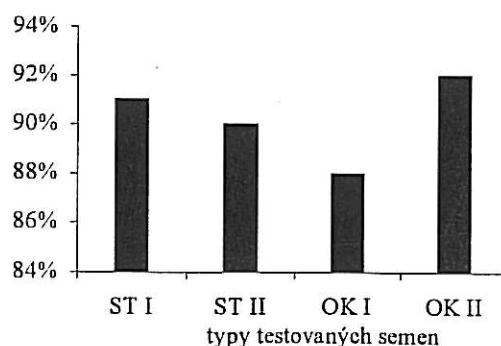


Graf.4 - Srovnání časového průběhu podzimního klíčení semen z primárních a sekundárních okolíků

Všechny lokality

4.6 TEST ŽIVOTNOSTI SEMEN

Z celkového počtu 400 semen se jich obarvilo 364 (91 %). U semen z primárních okolíků byl odstín červené barvy trochu tmavší, ale jinak nebyly mezi barvenými semeny žádné rozdíly. Graf 6. ukazuje hodnoty pro jednotlivé typy náhodně vybraných semen podle rozdělení - I OK, I ST, II OK, II ST. Vy Fischerova exaktního testu prokázaly, že životnost semen není závislá na rádu okolíku ani na pozici semen uvnitř okolíku ($p=0,7571$).



Graf. 6: Výsledky TTC testu - procenta životných semen

5. Diskuse

Většina prací týkajících se druhu *Heracleum mantegazzianum* je zaměřena na obsah chemických látek, způsobu likvidace rostlin, historii invaze a rozšíření rostliny v dané oblasti. Jen málo prací se podrobněji zabývá fyziologií druhu (dormance, klíčení, životnost semen, embryologie). Většinou se jedná o útržkovité informace v rozsáhlých studiích (TILEY 1996; OCHSMANN 1998), které se podrobně zabývají tímto druhem z několika hledisek (morphologie, ekologie, fyziologie, genetiky, demografie). V této práci jsem se zaměřila hlavně na klíčivost, životnost a váhovou variabilitu semen. Okrajově jsem se zabývala i mykologií a herbivorií na semenech.

Proč je tato rostlina tak úspěšná ve svém šíření? Díky své nadměrné produktivitě semen je schopná zajistit udržení a rozširování populace i při nízké klíčivosti. Domnívám se, že populace *Heracleum mantegazzianum* by byla schopna se snadno udržet a rozširovat jen s 1% klíčivostí semen. Část semen se v půdě udrží po dobu několika let, ale většina z nich se za jeden rok rozloží (OCHSMANN 1998). Někteří autoři uvádí životnost semen kratší než 7 let (VOGT ANDERSEN 1996), ALE NAOPAK LUNDSTROM (1994), udává životnost semen více jak 15 let. Pokud by byla životnost semen tak vysoká, vytvořila by se v půdě semenná banka s extrémně vysokým počtem semen. Ochsman (1998) zaznamenal v porostu bolševníku 2500 semen/m². Dále jsou semena uspůsobena k hydrochorii. Tímto způsobem se semena snadno šíří na velké vzdálenosti podél vodních toků. Příkladem může být naše řeka Ohře.

Jednou z hlavních charakteristik u semen je jejich klíčivost. U autorů, kteří testovali klíčivost semen jsou rozporné údaje při skladování semen během stratifikace. Semena byla uskladněna za sucha nebo byla před uskladněním ponořena na několik hodin do vody. Zvolila jsem postup podle Tileyho (TILEY 1996), který semena uchovával v suchu, protože Ochsman (1998) uvádí, že se semena za vlhka rychle rozkládají. Domnívám se, že ani jeden z uváděných postupů není zcela vhodný. Semena, která na podzim klíčila po stratifikaci v suchu během jara vůbec neklíčila. Naopak semena ponechaná nejdříve měsíc ve vlhkém a pak ponechána v suchu, vyklíčila (23% semen z primárních okolíků a 14% ze sekundárních okolíků). Vlhkost pravděpodobně umožní postupné odbourávání kys. abscisové a následné klíčení.

Ochsman se podrobněji zabýval klíčními podmínkami bolševníku. Jeho práce uvádí, že *Heracleum mantegazzianum* neklíčí ve stínu nebo polostínu. Toto potvrdily i mé pokusy při ověřování klíčních podmínek. Sice bylo celkově dosaženo jen 1 % klíčivosti, ale ve

stejných klíčných podmínkách, které uváděl Ochsmann jako nejlepší pro klíčení bolševníku. Tyto výsledky ale kladou otázku jak se udržují populace rostoucí ve stínu při okrajích lesa nebo přímo v něm, kde je nedostatek světla.

Všechny práce se ale shodují v tom, že semena mají být uskladněna v chladu v rozmezí teplot 2-5°C. Během ní by mělo embryo dokončit svůj růst a semena by měla být schopna klíčit. Vzhledem k typu dormance (morfofyziologická) se předpokládá, že hlavní roli by pro rostlinu mělo jarní klíčení, tzn. po dokončení růstu embrya. Přesto je procento semen vyklíčených na podzim poměrně vysoké. Cwiklinski (1973) dosáhl podzimním klíčením 30 % klíčivosti, ale na jaře klíčivost stejných semen byla nulová. Podobného výsledku bylo dosaženo i v této práci. Semena při podzimním klíčení měla 20% klíčivost u semen z primárních okolíků a 15% klíčivost u semen ze sekundárních okolíků. Během jarního klíčení semena začínají klíčit po 2 týdnech a většinou je dosaženo asi 60 % klíčivosti (Kowarik, úst. sdělení). Během jarního pokusu semena po stratifikaci (sucho, 5°C) nezačala klíčit ani po 6 týdnech. Přestože Ochsmann (1998) píše, že semena se za vlhka rychle rozkládají, myslím, že kromě doby sběru právě vlhkost během stratifikace má hlavní vliv na jarní klíčení semen. Protože v práci uvádím pouze výsledky z jedné sezóny, nemohu říci zda semena nebudou klíčit během dalších let.

Test životnosti semen po stratifikaci (březen 2000) sice prokázal životnost u 91 % semen, ale semena nebyla schopna vyklíčit, přestože klíčila na podzim. Vogt Andersen (1996) prokázala pomocí TTC testu 87% životnost semen. TTC test prokazuje životnost semen, ale nevhodou tohoto testu je to, že nerozlišuje zda jsou semen schopná vyklíčit nebo ne. Obarví totiž veškerou tkáň, ve které probíhají enzymatické procesy. Může to být i hyfa houby, která prorůstá semeno. Pokud není endosperm dostatečně vyvinutý, tak semena nejsou schopna vyklíčit, ale TTC test je ukáže jako životná. Použití tohoto testu je tedy jen orientační. Protože jsem měla vzorky pouze jednoroční semena, nemohu dostatečně posoudit, zda tato semena budou v příští sezóně životná nebo ne.

Často se stává, že semena v průběhu skladování ztrácí schopnost klíčit. Domnívám se, že pokud je embryo příliš malé, během v době sběru nedoroste, ani během uskladnění při nízké teplotě. Jaká je ale nejmenší možná velikost embrya u *H. mantegazzianum*, aby bylo schopno dorůst, je zatím otázkou. Stokes (1952a, 1952b, 1954) se podrobně zabýval embryologií *Heracleum sphondylium*. U tohoto druhu je dosahováno běžně 80-90 % klíčivosti (STEWARD, GRACE 1984). Ochsmann (1998) se na základě svých pozorování domnívá, že *H. mantegazzianum* má podobnou stavbu semen a stejný princip růstu embrya. Přesto na rozdíl od *H. sphondylium* v laboratorních podmínkách špatně klíčí.

Proč se vlastně tato práce zabývala rozdíly v podzimním a jarním klíčení? Aby tato rostlina odumřela je potřeba dosáhnout plné zralosti semen. Ale právě dozrání semen se snaží většina lidí zabránit, aby se neobnovovala semenná banka. Pokud by rostlina investovala hlavně do jarního klíčení, mohla by se semena nechat na mateřské rostlině do doby než začnou odumírat kořeny a pak by se odstranily celé okolíky. Část semen spadlých na zem by se rozložila během podzimu, pokud by neklíčila. Tím by se stávající populace mohly alespoň částečně redukovat, protože rostliny by odumíraly a semenná banka by se neobnovovala v tak velké míře. Ze spadlých semen se část rozloží vlhkostí, některá nevyklíčí a některá mohou být poškozeny herbivory. Tyto faktory mohou značně snížit počet semenáčků v dalším roce. Pokud by bylo hlavní podzimní klíčení, bylo by pro redukci populace účinější použít jiných prostředků, protože semena spadlá na zem by začala hned klíčit. Např. vysoce účinná metoda pro omezení populace je pastva (ANDERSON 1996).

Domnívám se, že pro semena je výhodnější podzimní klíčení, i přes nižší procento semen vyklíčených než na jaře. Při podzimním klíčení se populace rychleji rozšiřuje, protože na jaře jsou semenáčky v konkurenci úspěšnější, vytvoří se rychle růžice, které mohou v dobrých podmínkách už další rok kvést. Tiley (1996) uvádí, že nejvíce rostlin kvete třetí rok, ale Ochsmann (1998) uvádí, že naopak 80% rostlin kvete už druhý rok. V této práci ale není uvedeno zda rostliny pochází z právě dozrálých semen nebo ze semen starších. Na pozemku Na Sádkách vykvetlo první rok 48 %^{PRÉVÁZENÝCH} rostlin, stáří růžic nebylo možné přesně určit, proto se tedy nemohu přiklonit ani k jedné hypotéze.

V rámci jedné rostliny existuje značná variabilita semen, váhová i morfologická (OCHSMANN 1998). Při testování váhové variability semen v závislosti na architektuře rostliny, jsem výsledky porovnávala s prací Hendrixe (1984), který studoval semena *Pastinaca sativa*. Semena ze sekundárních okolíků *P. sativa* dosahovala 73% váhy semen z primárních okolíků a z terciárních dosahovala jen 50% váhy semen z primárních okolíků. U *Heracleum mantegazzianum* semena ze sek. okolíků dosahují 60% váhy semen z prim.okolíků. Váha semen v okolíku se průkazně neliší, i když největší semena bývají při okraji okolíku (vlastní pozorování). Rozdíly semen jsou patrné hlavně mezi semeny z prim. a sek. okolíků. Podle řádu okolíku se neliší jen váha semen, ale mohla by se lišit i jejich schopnost klíčit, podobně jako u příbuzného *Pastinaca sativa*. Podle Hendrixe (1984) během podzimního klíčení nezáleží na řádu okolíku, ale při jarním klíčení hlavně klíčí semena z primárních a sekundárních okolíků. U *P. sativa* rychlosť klíčení nezáleží na velikosti semen. U *H.mantegazzianum* při podzimním klíčení nebyly nalezeny rozdíly v klíčivosti semen z primárních a sekundárních okolíků.

H. mantegazzianum patří mezi rostliny které jen těžko hledají konkurenty mezi okolními rostlinami. Častěji jsou napadeny herbivory, plísňemi nebo jinými patogeny (Sampson 1990). Nejčastěji je *Heracleum* napadeno *Erysiphale heraclei*. Padlí jsem nacházela na plochách *H. mantegazzianum* v západních Čechách, ale v jižních Čechách jsem padlí nacházela převážně na *H. sphondylium*. Kromě padlí byla nalezena *Alternaria* (*Deuteromycetes*). Doposud jsem v dostupné literatuře nenašla zmínku o této houbě, která pravděpodobně *o houbě* zabránil semenům se plně vyvinout. Po konzultaci s Dr. Lepšovou se domnívám, že po přenesení této houby na jinou lokalitu, by tato houba byla schopna opětovně napadat a ničit semena. Tato její vlastnost by se mohla využít v boji proti bolševníku, protože tím by se zabránilo produkci semen za současného odumření rostliny. Na *H. mantegazzianum* jsem v jižních Čechách nacházela převážně mšice a housenky *Depresaria pastinacela*. Housenky požírají semena a tím také snižují produkci semen bolševníku.

Všechny moje domněnky by bylo třeba potvrdit dalšími pokusy nejen v laboratoři, ale i v terénu.

6.Závěr

Cílem této práce bylo pokusit se alespoň částečně objasnit, která semena se nejvíce podílí na šíření druhu a pokusit se je charakterizovat.

- 1) **váha semen nezávisí na pozici semen v okolíku, ale závisí na řádu okolíku; semena ze sekundárních okolíků dosahují 60% váhy semen z okolíků primárních**
- 2) *Heracleum mantegazzianum* klíčí při slabé vlhkosti a při dostatečném osvětlení; **klíčivost semen není závislá na řádu okolíku ani na pozici semen v okolíku**
- 3) **životnost semen nezávisí na architektuře rostlin; ve všech kombinacích řádu a pozice je počet živých semen téměř stejný**

7. Použitá literatura

- Vogt Andersen, U. V., Clov, B.** 1996. Long-term effect of sheep grazing on Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*). *Hydrobiologia* 340: 277-284. 1996.
- Anon.** 1998. STATISTIKA for Windows. [Computer program manual]. Statsoft, Tulsa.
- Baskin, C. C., Baskin, M. J.** 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology in: *Ecology of soil seed banks*, Academic Press.
~~~~~ editori?
- Baskin, C. C., Baskin, M. J.** 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic press, San Diego.
- Binggeli, P.** 1994. The misuse of terminology and anthropometric concepts in the description of introduced species. *Bulletin British Ecology Society*, 25(1): 10-13.
- Clegg, L. M., Grace, J.** 1974. The distribution of *Heracleum mantegazzianum* near Edinburgh. *Transaction of the Botanical Society of Edinburgh*, 42, 223-229.
- Cwiklinski, E.** 1973. *Heracleum mantegazzianum* – Rostlina malo znana (Doneisienie). *Zesz. Nauk. Akad. Roliczejw Szczecinie*, 39: 54-60.
- Harley, J. A., Harley, E. L.** 1987. A check list of mycorrhiza in the British Flora. *New Phytologist*, 105, 1-102.
- Hendrix, S.D.** 1984. Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). *American Journal of Botany*. 71: 795-802.
- Klán, Z.** 1947. Srovnávací anatomie plodů rostlin okoličnatých. Academie věd a umění, Praha.
- Klauck, E., J.** 1988. Das Urtico - Heracleetum mantegazzianii. Eine neue Pflanzengesellschaften, *Teuxenia*, 8: 263-267.
- Kobylka, B.** 1977. Solitérní boševníky a baroty, *Živa*: 134-135.
- Kornaś, J.** 1990. Plant invasions in Central Europe: historical and ecological aspects. In: F. di Castri, A. J. and M. Debussche (eds.), *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, pp 19-36, Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Kowarik, I.** (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek and M. Wade (eds.), *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, pp. 15-38. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Lepš, J. Š.** 1996. Biostatistika. Jihočeská univerzita, České Budějovice.

- Lundstrom, H., Darby, E., 1994.** The *Heracleum mantegazzianum* (Giant Hogweed) problem in Sweden: Sugestion for its managements and control (eds.L. C. de Waal, L.E. Child, P.M.Wade, J.H. Brock), Ecology and managemenst of invasive riverside plants, pp:93-100, Wiley, Chichester
- Musajo, L., Rodighiero, G. 1962.** The skin fotosensitizing furocoumarins. Experientia, 18: 153-161.
- Newsome, A. E. et Noble, I. R. 1986.** Ecological and physiological characters of invading species. In: R. H. Groves and J.J. Burdon (eds.), Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective, pp. 1-20. Australian Academy of Sciences. Canberra.
- Ochsmann, J. 1996.** *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier (*Apiaceae*) in Deutschland Untersuchunden zur Biologie, Verbreitung, Morphologie und Taxonomie. Feddes Repertorium 107: 557-595.
- Otte, A., Franke, Giessen, R. 1998.** The ecology of the Caucasian herbaceous perennial *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev.(Giant Hogweed) in cultural ecosystems of Central Europe. Phytocenologia, 28(2):205-235.
- Procházka, S., a kol. 1998.** Fyziologie rostlin. Academia, Praha.
- Pyšek, P. 1995.** On terminology used in plant invasion studies. In: P.Pyšek, K.Prach, M. Rejmánek and W. Wadw (eds.), Plant Invasions: General Aspects and Special Problems, pp: 223-236. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek, P. 1991.** *Heracleum mantegazzianum* in the Czech Republic: dynamics of spreading from the historical perspective. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 26:439-454.
- Pyšek, P. Pyšek, A. 1994.** Současný výskyt druhu *Heracleum mantegazzianum* v České republice a přehled jeho lokalit. Zprávy České Botanické Společnosti. Praha, 27:17-30.
- Pyšek, P. 1997.** Bolševník velkolepý-trifid naší flóry. Živa. 1:6-8.
- Robinson, W. R. 1954.** Seed germination problems in the Umbelliferae. Botanical Review, 9: 531-550.
- Sampson, C. 1994.** Cost and impact of current control methods used against *Heracleum mantegazzianum* (Giant Hogweed) and the case for instigating a biological control programme. Ecology And Management of Invasive Riverside Plants (eds.L. C. de Waal, L.E. Child, P.M.Wade, J.H. Brock), pp: 55-65.Wiley, Chichester.
- Slavík, B. 1996.** Andělka lékařská: Úspěšná invazní rostlina na Labi. Živa, 1996, 2:62-64.

**Slavík, B. a kol.** 1997. Květena České republiky 5 Academia, Praha.

**Steward, F., Grace, J.** 1984. An experimental study of hybridization between *H. mantegazzianum* and *H. sphondylium*. Watsonia, 15: 75-83.

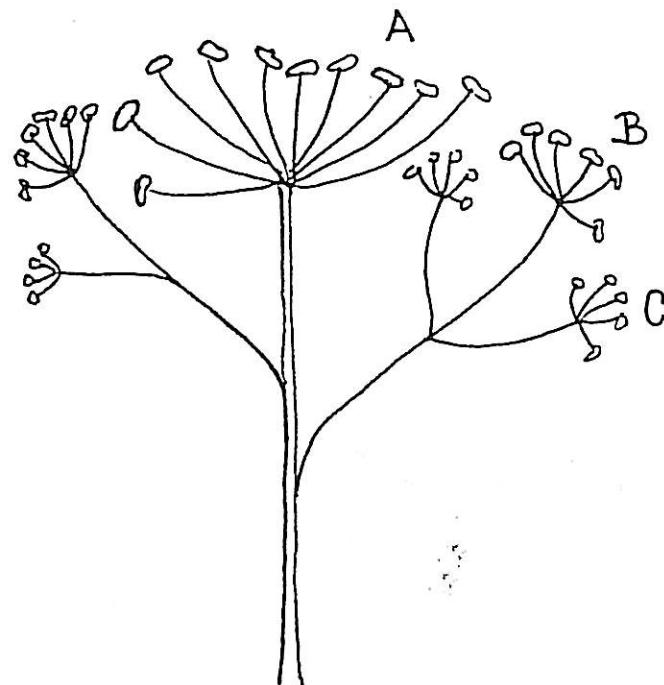
**Stokes, P.** 1952a. Physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium*, I. The effect of temperature on embryo development. Annals of Botany, 63: 441-447.

**Stokes, P.** 1952b. Physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium*, II. The effect of temperature on After- ripening, Annals of Botany, 64: 571-576.

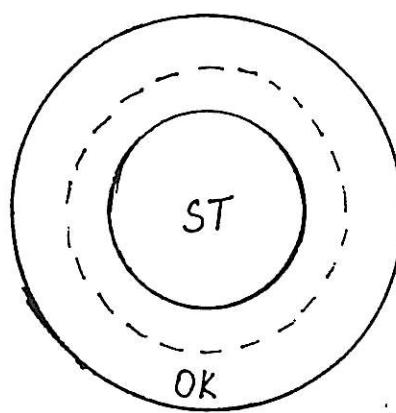
**Stokes, P.** 1954. Physiological study of embryo development in *Heracleum sphondylium* III. The effect of temperature on metabolism, Annals of Botany, 65: 157-173.

**Tiley, G.E.D., Dod, F.S., Wade, P.M.** 1996. *Heracleum mantegazziaum* Sommier et Levier. Journal of Ecology, 84: 297-319.

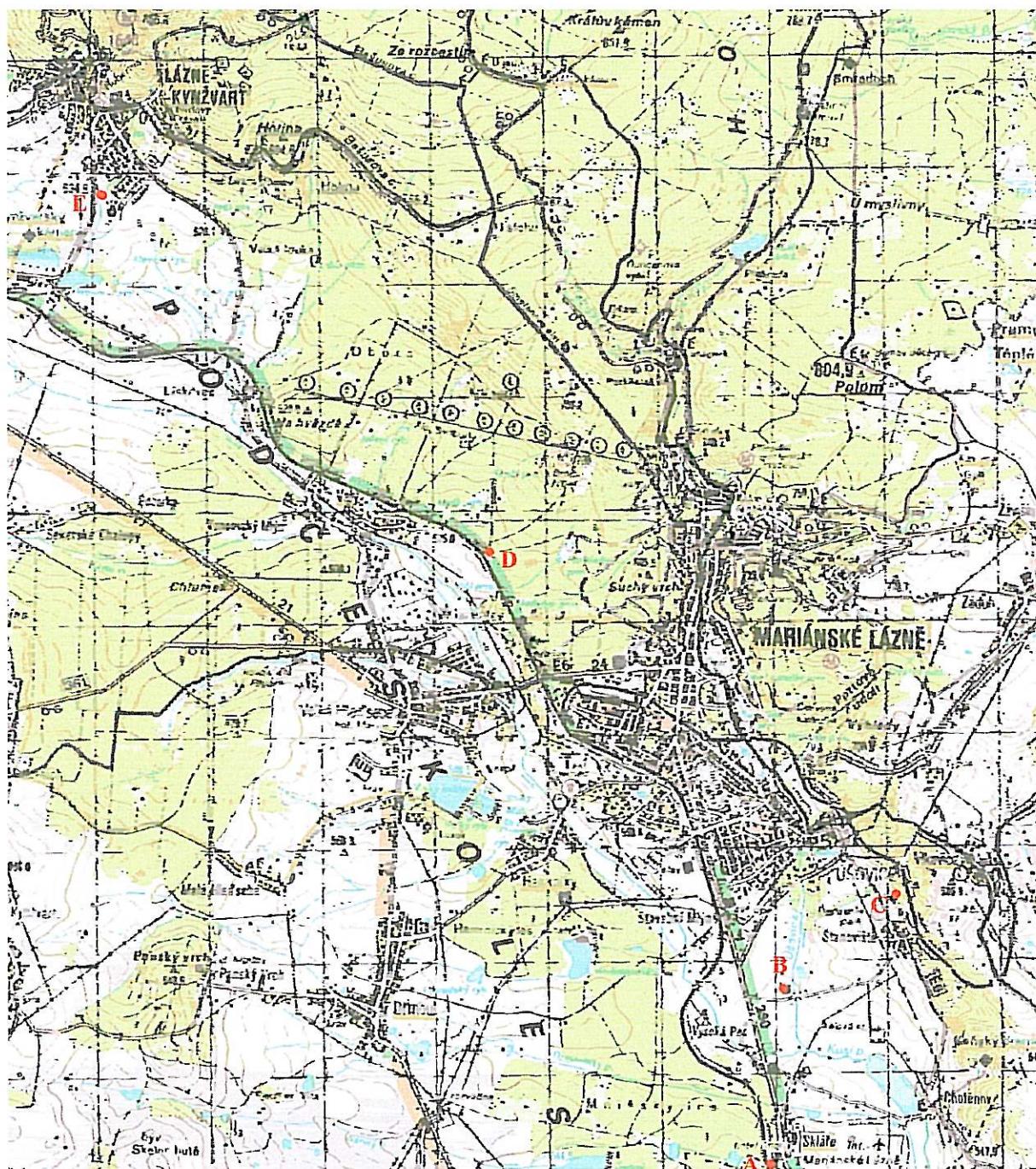
# PŘÍLOHY



Obr. 1: Stonková architektura rostlin *H. mamtegazzianum*, zakresleny jsou tři řady okolíků – primární (A), sekundární (B) a terciární (C)



Obr. 2: Rozdělení okolíku při sběru rostlin na okrajovou (OK) a středovou (ST) část



mapa 1: lokality A-E

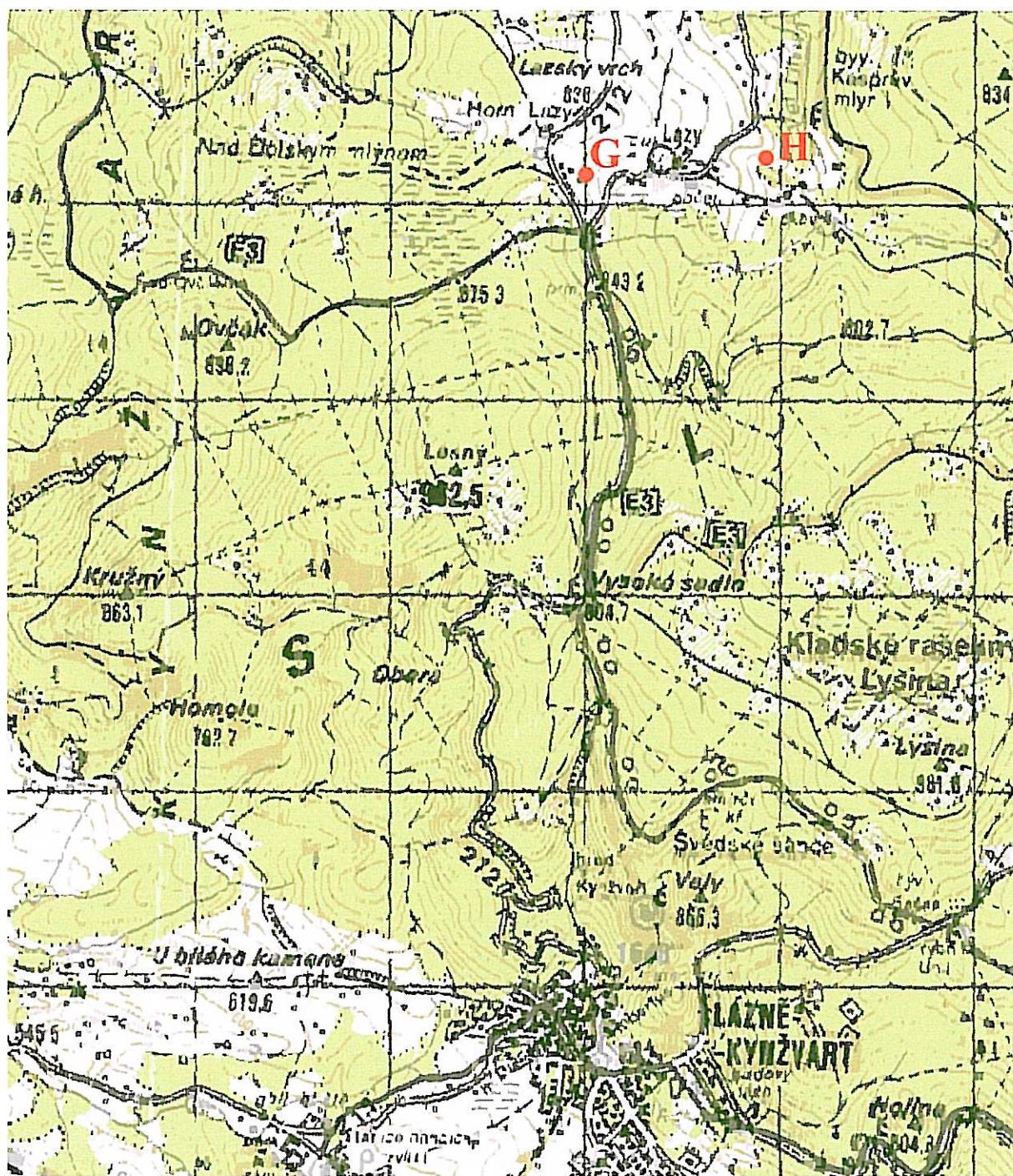
lokalita A - 40 m za obcí Skláře, opuštěná zahrada, kamenitá půda s příměsí píska, 20 m od rybníku

lokalita B - podél silnice a potoka a na neobdělávaném poli, hlinitopísčitá půda

lokalita C - opuštěná zahrada, okraj lesa, vpravo potok, hlinitopísčitá půda

lokalita D - podél potoka a okraje lesa, jílovitá půda

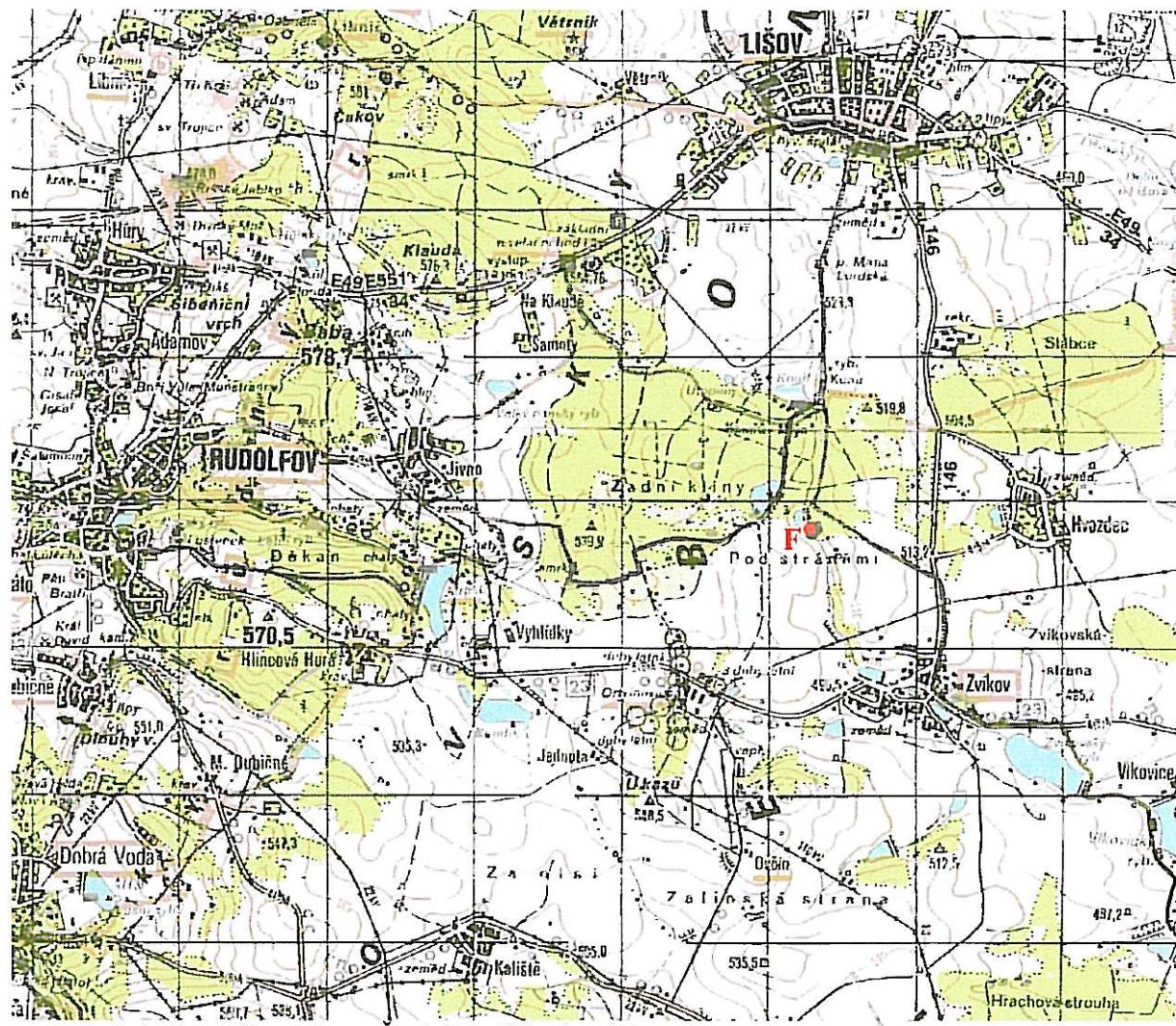
lokalita E - areál čističky odpadních vod v Lázních Kynžvart, kamenitá půda



mapa 2: lokalita G, H;

lokalita G - neobdělávané pole, okraj lesa, písčitá půda

lokalita H - louka 1 km od obce Lazy, středem protéká potok, hlinitopísčitá půda



mapa 3: lokalita Lišov, okres České Budějovice (F)

lokalita F - jílovitá půda, hráz rybníku, 1 km od obce Zvíkov po modré do Lišova