

VYSOKÁ ŠKOLA POĽNOHOSPODÁRSKA
v Nitre

Fakulta záhradníctva a
krajinného inžinierstva

Katedra ekológie

POPULAČNÁ EKOLÓGIA RASTLÍN

Habilitačná práca

Nitra, 1996

RNDr. Pavol Eliáš, CSc.

Obsah

1. Úvod 1

Pokrok v populačnej biológii rastlín na Slovensku 2

2. Štruktúra populácií 21

Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest 22

Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach 35

Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: discrete unit approach 49

Size structure and sex ratio of host-tree population of *Loranthus europaeus* mistletoe 64

Kvantitatívna analýza vybraných morfológických znakov slovenskej populácie divozela úhľadného 71

Size inequality in ceenopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. 78

Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual *Impatiens parviflora* DC. on a clearing in SW Slovakia 89

3. Dynamika populácií 104

Fluktuácie v počte kvitnúcich rastlín v populácii *Verbascum speciosum* Schrad. 105

Populačná dynamika monokarpickej byliny *Verbascum speciosum*: výsledky 15-ročného výskumu 116

Population dynamics of a monocarpic perennial (*Verbascum speciosum* Schrader) in Slovakia: fluctuations in number of flowering plants 117

Critical rosette size for flowering in a "biennial" plant species (*Verbascum speciosum* Schrader) 118

Effects of drought on population dynamics of *Melampyrum pratense* L. 128

Population dynamics of *Impatiens glandulifera* Royle in a year without summer flood events 140

Is *Asperugo procumbens* a spring ephemeral? 141

Ecology of *Sambucus ebulus*, a herbaceous plant with clonal growth, in urban areas 142

A metapopulation approach to study mistletoe populations 143

4. Regulačné mechanizmy v populáciách 144

Regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách 145

Samozahusťovanie, samorozvrstvovanie a samozried'ovanie v rastlinných populáciách 160

Self-infilling, self-layering and self-thinning in plant populations 165

Stem fungi disease (*Puccinia komarowii*) on *Impatiens parviflora* in Slovakia: effects on population dynamics and its role in regulation of plant populations 166

5. Využitie poznatkov v praxi 169

Rastlina ako súbor populácií 170

Zásoba semien v ornici a predikcia zaburinenia / Seed bank in top soil and weed infestation 175

Populačná biológia burín / Population biology of weeds 177

Biosozológia-biodiverzita-genofond a botanické záhrady 179

Monitorovanie miestnych populácií ohrozených druhov rastlín / Monitoring of local populations of endangered species of plants 186

Komplexný výskum biológie druhov 188

6. Záver 189

7. Literatúra 192

Predhovor

Populačná ekológia rastlín je moderná biologická disciplína, ktorá študuje populácie rastlín, ich veľkosť, štruktúru a dynamiku, ako aj faktory regulujúce veľkosť a štruktúru populácií.

Ako samostatná, inštitucionalizovaná vedná disciplína sa sformovala po roku 1975, keď vznikla Medzinárodná spoločnosť rastlinnej demografie (*Societas Internationalis De Plantarum Demographia*). Na formovaní populačnej ekológie sa významnou mierou podieľala monografia anglického ekológa J.L. Harpera "Population Biology of Plants", vydaná v roku 1977 (odvtedy vyšlo 8 nezmenených vydaní).

Populácie rastlín dovtedy neboli ani na Slovensku predmetom sústreďeného výskumu a včas sme nezachytili nový trend vo výskume rastlinstva. V roku 1987 autor tejto práce predniesol na pôde Slovenskej botanickej spoločnosti pri SAV prednášku "*Ciele, metódy a aktuálne problémy populačnej biológie rastlín so zreteľom na slovenské populácie*" a následne inicioval založenie pracovnej skupiny populačnej biológie rastlín SBS pri SAV (vznikla v roku 1989). Pracovná skupina organizuje semináre (v roku 1996 to bude v poradí štvrtý seminár) a podporuje tento moderný vedný odbor na Slovensku. V posledných rokoch sme zaznamenali rozvoj štúdia rastlinných populácií aj na Slovensku.

Výskum rastlinných populácií má svoje praktické aspekty - prispieva k poznaniu biológie druhov a ekológie spoločenstiev (ekosystémov), uplatňuje sa pri záchrane ohrozených druhov, monitorovaní bioty, regulácii populačnej hustoty burín v agrofytocenózach, dosahovaní stabilných a vysokých úrod, manažmente a obnove spoločenstiev a populácií ustupujúcich (miznúcich) druhov a pod.

Predkladaná habilitačná práca predstavuje vybraný súbor publikovaných príspevkov, ktoré v priereze reprezentujú populačnú ekológiu rastlín ako modernú vednú disciplínu s

vlastnou teoretickou a poznatkovou bázou a metodikou.

Práca je rozdelená na sedem častí. Úvod tvorí príspevok "Pokrok v populačnej biológii rastlín na Slovensku", v ktorom sú krátko zhrnuté informácie o súčasnom stave a histórii tohoto vedného odboru vo svete a na Slovensku. Súčasťou príspevku je aj bibliografia prác o rastlinných populáciách od slovenských autorov a o rastlinných taxónoch z územia Slovenska. V ostatných častiach sú zaradené vybrané príspevky (5-9) o štruktúre a dynamike rastlinných populácií, ako aj regulačných mechanizmov, ktoré dokumentujú a ilustrujú problematiku viacmenej vo forme prípadových štúdií. Zoznam zaradených príspevkov s úplnými citáciami je uvedený v Literatúre.

Autor sledoval druhy s rôznou životnou stratégiou resp. druhy patriace k rôznym životným formám. Sú to dreviny (stromy *Quercus cerris* a *Q. petraea*), jednoročné (*Impatiens parviflora*, *I. glandulifera*, *I. noli-tangere*) a efemérne rastliny (*Asperugo procumbens*), monokarpické (*Verbascum speciosum*) a trváce byliny (*Sambucus ebulus*), ako aj polocudopasné rastliny (*Loranthus europaeus*, *Melampyrum pratense*), ktoré autor sledoval v podmienkach Slovenska. Ide o druhy rastúce v lesných porastoch, ale aj na stanovištiach zmenených, príp. vytvorených človekom (rumoviskové stanovištia, opusteniská, polia).

V záverečnej časti práce sú v krátkosti zhrnuté najdôležitejšie informácie, ktoré zaradené príspevky reprezentujú vo svojich špeciálnych prístupoch, zohľadňujúc životnú formu a príslušný populačne-ekologický aspekt.

1. Úvod

ELIÁŠ, P., 1994: **Pokrok v populačnej biológii rastlín na Slovensku.**

In: Eliáš, P., (red.), 1994: Populačná biológia rastlín III. Vydav. STU Bratislava, SEKOS, Bratislava, s. 7-25.

\ Pokrok v populačnej biológii rastlín na Slovensku

Pavol ELIÁŠ

Botanický ústav SAV, Dúbravská 14, SK-842 23 Bratislava

ELIÁŠ, P., 1994: Progress in population biology of plants in Slovakia. In: Plant Population Biology III, Ed. Eliáš P., Bratislava, 1994, p. 7-25.

The paper deals with history and progress in population biology of plants in Slovakia. Research, organisation, workshops, education, projects, working place, international cooperation and applications are discussed. Population-biological approaches and quantitative ecological methods appeared in Slovakia before 1975 in study of vegetation and species (census on a plot). The following topics were analysed: i/ variability of individuals in populations (size structure), ii/ spatial arrangement of plants on plots (spatial structure) and iii/ number of individuals and its changes with time (population density and dynamics). In fifties and sixties plant population research was stimulated by several practical problems of agriculture, forestry and environment, namely: a/ density of sowing and amount and quality of harvest, b/ weed control in arable fields (experiments with herbicides), c/ effects / impacts of air pollution (immisions) on natural vegetation. In sixties and seventies productional-ecological and ecosystem research on permanent plots was made within national projects of the International Biological Programme (I.B.P.) (Forest Research Site at Báb, Grassland Research Site at Banská Štiavnica). Later, development of the plant population research in Slovakia was run by two different directions: 1/ vegetation research (phytocoenosis), research in vegetation dynamics; 2/ research in biology of plant species (rare and endangered species, invasive species and ruderals). In 1969 a working group of plant population biology was established at Slovak Botanical Society (working at Slovak Academy of Sciences). The group organised two Czecho-Slovak workshops on plant population biology in Bratislava (1990, 1992) and organisation of third one is running (1994). Some research project have been supported by Grant Agency for Science at Slovak Academy of Science and Ministry of Education and Science of the Slovak Republic. Courses in Plant Population Biology are held at Comenius University at Bratislava and some students are working on their Diploma and Ph.D. Thesis at some universities and institutes of the Academy. However, a Department and / or Unit of Plant Population Biology was not yet established in Slovakia. Bibliography contains 120 references. Papers were published in Slovak and/or international scientific journals (e.g. *Biológia*, *Ecology*, *Bull. Slov. Bot. Spoloč.*) and presented at several national and/or international scientific meetings. Progress in plant population biology in Slovakia is evident.

Key words: population biology, Slovakia, history, progress, bibliography

Populačná biológia rastlín sa sformovala ako moderná biologická veda po roku 1975. V tomto období sa objavila monografia "Population Biology of Plants" (HARPER, 1977), viacero zborníkov a monografií, až po moderné učebnice (SILVERTOWN, LOVETT DOUST, 1993), ktoré predznamovali a svedčia o rozvoji tohoto vedného odboru.

Populačná biológia (ekológia) vyšla z demografie a rozvíjala sa najmä v ekológii živočíchov. Populačná biológia rastlín využíva teoretické poznatky

populačnej ekológie živočíchov (porov. ANDRZEJEWSKI, FALINSKA, 1986; BEGON, MORTIMER, 1986), pričom ich rozvíja a obohacuje, rešpektujúc osobitné vlastnosti rastlín.

V poslednom desaťročí sme svedkami expanzie analytických štúdií populácií, objavujú sa teoretické, experimentálne a terénne štúdie populácií rastlín. V geobotanike a vede o vegetácii tento pohyb súvisí aj s posunom v nazeraní na charakter rastlinného spoločenstva (Gleasonova individualistická koncepcia spoločenstva), s určitou krízou stredoeurópskeho klasifikačného systému. V metodologickej oblasti tento pohyb znamenal prechod na kvantitatívny prístup k štúdiu rastlinných spoločenstiev, na kvantitatívny zber údajov (sampling), využitie štatistických a iných matematických metód. Na tomto pohybe sa iste podieľalo aj zavedenie a rozšírenie počítačov a vstup novej generácie geobotanikov - ekológov.

V populačnej biológii rastlín môžeme rozlíšiť niekoľko škôl (ruská, japonská, anglická, americká) a prinajmenšom dva prístupy: evolučne-genetický, odvodený od neodarwinizmu (HARPER 1967, 1977), a fytoocenotický, vychádzajúci z fytoocenológie (RABOTNOV, 1950; URANOV ai.). V poslednom období sa výrazne rozvíjajú obidva prístupy, pričom sa striedavo navzájom približujú a vzdalujú.

Populácia je súbor jedincov, ktoré patria k rovnakému druhu a rastú na rovnakom mieste. Táto definícia má dve zložky: - genetická zložka sa vzťahuje na jedince patriace k rovnakému druhu, - priestorová zložka sa vzťahuje na jedince rastúce na rovnakej ploche. Populácia má určitú štruktúru - genetickú, priestorovú, vekovú, veľkostnú (a sexuálnu). Zmeny v genetickej štruktúre v priebehu času sú predmetom evolúcie. Zmeny v počte jedincov v priebehu času sú predmetom populačnej dynamiky. Z uvedeného vyplýva, že pochopenie javov na úrovni populácií je možné iba integrovaným prístupom, aký v súčasnosti predstavuje moderná populačná biológia rastlín (SILVERTOWN, LOVETT DOUST, 1993).

V tomto príspevku načrtávam v skrátenej forme zárodok, začiatky a vývoj populačnej biológie rastlín na Slovensku až po súčasnosť. Príspevok si nenárokujeme na úplnosť aj preto, že je obmedzený svojim rozsahom. Je rozdelený do niekoľkých častí, pričom najviac pozornosti venuje prvej časti - výskumu.

Výskum

Populačne biologické prístupy a kvantitatívne ekologické metódy sa uplatnili na Slovensku pri štúdiu vegetácie a druhov (sčítanie jedincov na ploškách) už pred rokom 1975. Vzťahujú sa na: i/ variabilitu jedincov v populáciách (veľkostná štruktúra), ii/ priestorové usporiadanie na plochách (priestorová štruktúra) a iii/ počty jedincov a ich zmeny s časom (populačná hustota a dynamika).

Prvá práca s údajmi o počtoch rastlinných jedincov (populačnej hustote), je spojená s menom slovenského ekológa Fr. Turčeka (pôvodom zoológa), ktorý v roku 1946 publikoval prácu o imelovci v poľesí Kovarce (pohorie Trábeč) (TURČEK, 1946). Je to symbolické, pretože v 1. polovici 20. storočia sa pozornosť rastlinných ekológov sústreďovala na štúdium spoločenstiev (opis, klasifikácia, mapovanie podľa rôznych škôl). Boli to práve živočíšni ekológovia, ktorí študovali populácie (počty jedincov v populáciách jednotlivých druhov). Turček ako predstaviteľ kvantitatívneho smeru v ekológii pracoval s číslami ako samoodchovanec americkej ekologickej školy. V tom období botanici v Európe ignorovali populačné

javy (porovn. ELIÁŠ, 1990).

Výskum populácií druhov rastlín v 50-tych a 60-rokoch na Slovensku je spojený s riešením viacerých praktických problémov. Išlo najmä o tieto otázky: a/ hustota výsevu a úroda / kvalita úrody; b/ účinné spôsoby ničenia burín na poliach (pokusy s herbicídmi); c/ vplyv exhalátov na prirodzenú vegetáciu. V tomto období náš biologický výskum nadväzuje na ruskú či sovietsku ekologickú školu, čo súvisí s novým politickým vplyvom a rýchlym budovaním spoločnosti nového typu.

Na začiatku 50-tych rokov viacerí botanici na Slovensku takmer súčasne sčítavali rastliny v štvorcoch (1x1m). Dokonca sa objavil aj pojem populácia. OPLUŠTILOVÁ (1953) pri štúdiu vzťahov medzi burinou a kultúrnou plodinou pracovala s trvalými štvorcami, pričom konštatuje, že "...počítanie a zakresľovanie porastu vo štvorci je treba robiť aspoň každý mesiac raz". Výsledky z takýchto opakovaných sčítaní a zakresľovaní však neuvádza. KRIPPELOVÁ a KRIPPEL (1955) počítali a zakresľovali (mapovali) rastliny pri štúdiu zmien vegetácie na pieskových dunách na Záhorí. HEJNÝ (1957) študoval biológiu obťažných druhov burín na ryžových poliach južného Slovensku. Termín populácia používa v zmysle Rabotnova (1950) a študuje generácie, vývoj a rast, klíčivosť semien dvoch druhov ježatiek (*Echinochloa* sp.).

V 50-tych rokoch sa zakladali plochy v lesných porastoch v nadväznosti na Zlatníkov geobiocenologický prístup v lesnej typológii (lesný typ ako produkčná jednotka). V tomto období boli založené plochy vo Vysokých Tatrách a v Nízkých Tatrách (Biely Váh, porovn. GREGUŠ, 1980). Súčasne sa riešili otázky prirodzenej a umelej obnovy lesných porastov (ZACHAR). Túto problematiku neskôr rozpracoval KORPEL (1965 a iné) pre jedľu bielu a buk lesný.

V rovnakom období sa pozornosť zameriavala na dosahovanie vysokých úrod a kvality rastlinného produktu. Preto sa robili rôzne pokusy, o.i. aj s rôznou hustotou výsevu. Tu treba spomenúť prácu Luxovej a spol. (LUXOVÁ a spol., 1956), kde sú uvedené podrobné kvantitatívne údaje o vplyve hustoty (plošný výsev, riadkový výsev, hniezdový výsev) na veľkostnú štruktúru populácií ľanu siateho.

Aplikácia nových herbicídov na Slovensku, najmä vo vinohradoch, si vyžadovala experimentálne overovanie. Pri týchto pokusoch sa využili kvantitatívne metódy - počítanie jedincov a stanovenie biomasy rastlín na pokusných ploškách (RÁGALA, 1963). Tento smer sa udržal až do súčasnosti (RÁGALA, 1971; RAJCZYOVÁ, 1984).

Na začiatku 60-tych rokov sa začal sledovať vplyv exhalátov z lokálnych zdrojov na vegetáciu (dôsledky rýchlej industrializácie krajiny). HAJDÚK (1963) publikoval metodiku pre zameriavanie trvalých plôch pri geobotanickom výskume krajiny, pričom vychádza z postupov a skúseností získaných pri výskume vplyvu imisí na vegetáciu. Navrhuje tiež založenie siete TVP v rámci medzinárodnej spolupráce na výskume celých Karpát. Práca publikovaná v nemčine zostala bez domáceho ohlasu.

V druhej polovici 60-rov sa rozbieha produkčne-ekologický a ekosystémový výskum v rámci Medzinárodného biologického programu (I.B.P., 1965-1974). Na Slovensku bol reprezentovaný dvoma projektami. Výskumný projekt Báb na juhozápadnom Slovensku bol zameraný na výskum produkcie lesného ekosystému (JURKO, DUDA, 1970). Pre stanovenie produkcie biomasy bylinnej vrstvy sa tu použila tzv. metóda nepriameho odberu (BRECHTL, KUBÍČEK, 1968; KUBÍČEK,

BRECHTL, 1970). Na pokusných ploškách rovnomerne rozmiestnených na študovanej ploche (1 ha) sa zisťoval počet jedincov zastúpených druhov. V týchto, ale ani v neskorších prácach autorov (napr. KUBÍČEK, ŠIMONOVICH, 1975) sa nepoužíva pojem populácia, ani hustota populácie.

Druhý projekt I.B.P. na Slovensku bol zameraný na štúdium produkcie pasienkových porastov s *Nardus stricta* v okolí Banskej Štiavnice. Výsledky tohoto projektu sú menej známe a boli publikované iba čiastočne (TURČEK, 1980). Sledovala sa štruktúra, disperzia a populačná hustota a produkcia dominanty (*Nardus stricta*) a ďalších druhov (napr. *Pulsatilla grandis*, *Crocus heuffelianus*), produkcia a klíčivosť semien *Nardus stricta* a pod. (TURČEK, 1970; HILBERT, 1971, 1981; HILBERT, MÚDRY, 1976 ai.). Pod vplyvom vedúceho projektu (TURČEK, 1965) sa pritom použili viaceré moderné metódy matematickej štatistiky. Používa sa pojem populácia, disperzia a iné pojmy známe z populačnej resp. kvantitatívnej ekológie živočíchov.

Prakticky orientovaný výskum lúčnych a pasienkových spoločenstiev na Slovensku sledoval vplyv hnojenia na produktivitu a floristické zmeny travovo-bylinných spoločenstiev vo vzťahu k hlavným abiotickým činiteľom. Zistili sa zmeny v počte druhov rastlín (KRAJČOVIČ, 1982), avšak počty jedincov sa väčšinou neurčovali.

V druhej polovici 70-tych rokov nastáva doslova "revolúcia" v populačnej biológii rastlín, dochádza k zmene paradigmi v ekológii. Tento pohyb sa považuje za najvýraznejší prvok v terénnej ekológii 70-tych rokov. Na Slovensku však nenachádza adekvátny odraz HAJDÚK (1970) upozornil na potrebu "... kvantifikácie rastlín vo fytoocenózach", ale tento prístup nebol kompatibilný so smerovaním ekológie vo svete (napr. neuvažuje o populáciách) a ostal aj bez domácej odozvy. Iba sám autor išiel touto cestou, keď na začiatku 70-tych rokov založil veľkú sériu trvalých výskumných plôch pre výskum zmien vegetácie na celom území Slovenska (HAJDÚK, 1989, 1993). Žiaľ, výsledky tejto obrovskej práce neboli doposiaľ súborne publikované a zostávajú v rukopise (HAJDÚK, 1994). V rokoch 1969-1970 uplatnil ELIÁŠ (1971, 1983) metódu trvalého štvorca pri štúdiu sezónnej dynamiky burín vo vinohradoch. Počítal a mapoval rastliny v krátkych, 1-mesačných intervaloch. Výsledky boli publikované iba čiastočne.

80-te roky znamenajú rozvoj evolučnej biológie, fyziologickej ekológie a populačnej ekológie. Rozbehlo sa detailné štúdium populačných javov, snaha po generalizácii priviedla k spoločnej práci populačných ekológov rastlín a živočíchov, rozvoj novej teoretickej ekológie. Na Slovensku sa tento trend ešte dostatočne "neobjavil". Geobotanická a ostatná botanická obec bola príliš zaneprázdnená inými úlohami.

Po roku 1980 sa aj u nás objavujú snahy o cieľavedomé a dlhodobé sledovanie populácie rastlín. V rámci úloh projektu Malé Karpaty výskumného programu "Človek a Biosféra" (MaB) sa začalo štúdium populácií lesných bylín a semenáčikov drevín v lesných porastoch. Sledovali sa v súvislosti s prirodzenou obnovou lesa (dynamika populácií), biológiou druhov v podraсте (vrátane prezimovania) a inváziami cudzích druhov do lesných spoločenstiev (príčiny a podmienky invázie, kompetícia). Výsledky týchto štúdií boli publikované iba čiastočne (ELIÁŠ, 1986, 1987, 1992). V r. 1981-1990 sa uskutočnil na výskumných plochách v ŠPR Mláčik v jedlobučine po holorube široko koncipovaný

ekosystémový výskum, ktorého súčasťou bolo aj štúdium dynamiky populácií bylín (KRIŽOVÁ in ŠÁLY a spol., 1991)

Osobitnou problematikou, ktorej sa na Slovensku venovala pomerne veľká pozornosť, je priestorová štruktúra porastov (spoločenstiev rastlín). Priestorovú štruktúru porastov resp. populácií druhov, ktoré ich tvoria (cenopopulácií), sledovali na výskumnej ploche v Bábe už BISKUPSKÝ a OSZLÁNYI (in JURKO, DUDA, 1970) z lesníckeho hľadiska a neskôr ELIÁŠ (1981, 1984, 1987, 1988) z populačne-biologického hľadiska. Osobitne treba spomenúť uplatnenie tohoto prístupu pre populácie imelovca európskeho - poloparazita drevín (ELIÁŠ, 1981, 1987, 1988, 1989). Neskôr OSZLÁNYI a ELIÁŠ (1992) analyzovali dlhodobé zmeny v priestorovej štruktúre dubovo-hrabového lesa v Bábe. Metodickými problémami inventarizácie lesa sa zaoberal ŠMELKO (1985). Na odkalisku cukrovaru v Trnave MUCINA a ZALIBEROVÁ (1984) sledovali zonáciu vegetácie, pričom sa výsledky spracovali rovnakými modernými numerickými metódami ako v prípade lesného porastu v Bábe (MUCINA a spol., 1988).

Výskum rastlinných populácií na Slovensku sa uskutočňoval v rámci: 1/ výskumu rastlinných spoločenstiev (fytocenóz), výskum dynamiky resp. priestorovej štruktúry vegetácie a 2/ výskumu biológie druhov (biologické flóry, ohrozené druhy). Tieto dva smery vo výskume populácií môžeme rozlíšiť až do súčasnosti. Pretože cieľom týchto prác nebol populačne-biologický výskum v pravom slova zmysle, nachádzame v nich iba čiastkové informácie, napr. o počte jedincov, o reprodukčnej biológii a pod.

Po roku 1990 vystupuje aj na Slovensku populačná biológia rastlín ako samostatný vedný odbor, ktorý má určité organizačné a personálne zázemie. Výskum rastlinných populácií v rámci fytoocenóz sa objavuje najskôr na ornej pôde - sleduje sa banka semien vo vzťahu k nadzemnej burinovej vegetácii (ŠEFFER, 1990, 1991, KVARTKOVÁ a spol., 1992). Využívajú sa pritom skúsenosti získané v predchádzajúcom období (ŠEFFER, JAROLÍMEK, 1988), ale osobitná pozornosť sa venuje faktorom, ktoré určujú presnosť stanovenia zásob semien v pôde (ŠEFFER, 1991). ELIÁŠ (1989, 1991) upozornil na potrebu uplatnenia populačne-biologických prístupov pri výskume burín pre potreby efektívneho riadenia ich populačnej hustoty pod prahom hospodárskej škodlivosti. Neskôr sa pozornosť obracia aj na iné typy vegetácie. Populačná biológia a gradientová analýza sa uplatňujú pri výskume psamofytnej vegetácie na Záhorskej nížine (V. STANOVÁ) a xerothermnej trávovobylinnej vegetácie v Považskom Inovci (M. VESELÁ). Rozsiahly program výskumu populácií sa uskutočňuje v rámci komplexného výskumu lesných fytoocenóz pri Kováčovej (výskumný objekt Ústavu ekológie lesa SAV vo Zvolene). Z týchto populačne-biologických výskumov sa publikovali napr. informácie o adaptácii *Carex pilosa* na zmenené podmienky po hospodárskom zásahu v lesnom poraste (KONTRIŠ, KONTRIŠOVÁ, 1992) alebo o sezónnej dynamike populácií lesných bylín na rúbanisku (KONTRIŠ, KONTRIŠOVÁ, 1994).

Druhý smer - výskum biológie druhov a monitoring populácií ohrozených druhov kveteny Slovenska - sa realizuje v prevažnej väčšine v menších projektoch jednotlivých pracovníkov (často privátneho či poloprívátneho charakteru). P. ELIÁŠ od roku sleduje populačnú dynamiku monokarpickej byliny *Verbascum speciosum* SCHRADER na lokalite pri Pezinku, čo mu umožnilo vyhodnotiť výsledky

15-ročného výskumu (ELIÁŠ, 1991, 1992, 1994). V. FERÁKOVÁ sa zameriava na bioekologickom štúdiu ohrozených druhov vyšších rastlín bratislavskej flóry, najmä na Devínskej Kobyle (v spolupráci s inými botanikmi, v spojitosti s monitoringom najmä s J. Hajdúkom). Ľ. HALADA po úspešnej štúdií o *Ruscus hypoglossum* v Malých Karpatoch, sa venoval druhu *Gagea bohemica* v okolí Nitry (HALADA, 1990). T. KRÁLIK sledoval *Ranunculus pygmaeus* v Tatrách a potom orchideovité v okolí Bratislavy, najmä *Spiranthes spiralis*. Výsledky svojich štúdií doposiaľ nepublikoval, prednášal o nich na pôde Slovenskej botanickej spoločnosti v Bratislave. V. BANÁSOVÁ sledovala populačnú dynamiku a biologické charakteristiky *Scopolia carniolica* (BANÁSOVÁ a spol., 1991). Konečne, druh *Daphne arbuscula* - slovenský endemit - je stredobodom záujmu viacerých botanikov, avšak pre poznanie jeho populačnej biológie najviac priniesli ŠEFFER a STANOVÁ (1993).

Okrem ohrozených a vzácných druhov kveteny Slovenska sa pozornosť zameriavala aj na ruderalne druhy, na dominanty ako je trváci druh *Sambucus ebulus* (ELIÁŠ, 1981, 1992), ale aj druhy s krátkym životným cyklom - *Asperugo procumbens* (ELIÁŠ, 1990) a *Sclerochloa dura* (ELIÁŠ, 1992). Reprodukčnú biológiu *Asclepias syriaca* na Záhorskej nížine sledoval VALACHOVIČ (1988, 1989, 1991). Ďalej sa intenzívne a viac ako 10 rokov skúma biológia invázných druhov - *Impatiens parviflora* a *Impatiens glandulifera* (ELIÁŠ, 1989, 1992, 1993 ai.).

Osobitnú pozornosť si zasluhujú práce o adaptácii populácií rastlín k stresovým účinkom ťažkých kovov (Z. HOLUB), o reakcii populácií druhu *Coronilla varia* L. na kontamináciu prostredia ortuťou a inými polutantami (BANÁSOVÁ, HOLUB, 1993). BANÁSOVÁ (1990) sledovala tiež ekológiu a biológiu *Salsola kali* na haldách niklovej huty.

Populačne-biologický prístup sa uplatnil aj popri štúdiu produkčnej ekológii porastov a rastlín rumančeka kamilkového (ŠALAMON, 1992, 1993). Sledoval sa vplyv hustoty výsevu resp. hustoty porastu na rast a produkciu biomasy a kvalitu drogy liečivej rastliny.

Spomenúť treba práce Sanigu (SANIGA, 1989, 1990a, 1990b), ktorý študuje konkurenčné vzťahy (medzidruhová a vnútrodruhová konkurencia) lesných drevín (buk, smrekovec, smrek) v bukovej mladine z prirodzenej obnovy. Regulačné a kompenzačné mechanizmy v rastlinných populáciách zaujímajú Eliáša (ELIÁŠ, 1986, 1991, 1994). Zaujímavý pokus o uplatnenie populačne-biologického prístupu v ekofyziológii rastlín urobil ELIÁŠ (1983) pri štúdiu vplyvu svetelných škvŕn v podraze lesa na vodný režim lesných bylín.

V posledných dvoch rokoch získava populačne-biologický výskum na Slovensku novú dimenziu v súvislosti s projektom monitorovania životného prostredia SR, s monitorovaním bioty ako tzv. demografický monitoring (ELIÁŠ, 1993). Rozbieha sa dlhodobý výskum vegetácie a rastlinných populácií na trvalých výskumných plochách. Tento prístup sa využíva aj pri výskume vegetácie v záujmovom území výstavby vodných diel na Dunaji (UHERČIKOVÁ, HAJDÚK, 1993). Pri štúdiu "mikroštruktúry vegetácie" sa uplatňuje populačne biologický resp. populačne-ekologický prístup a používa sčítacia metóda na trvalých výskumných plochách (TVP). Tento prístupu bude treba uplatniť aj v nových projektoch pre manažment a obnovu lúčnych a iných spoločenstiev, pri udržiavaní a obnove populácií ohrozených druhov rastlín a pod.

V prehľade som neuviedol práce populačne-genetické, hoci tento smer výskumu populácií rastlín sa u nás s úspechom uplatňuje a rozvíja, najmä pri výskume listnatých a ihličnatých drevín, napr. pri štúdiu genetickej štruktúry karpatských a hercýnskych populácií buka lesného (J. Vyšný, D. Gömöry, L. Paule, B. Comps).

Organizovanosť

Snahy o organizačné podchytenie záujemcov o populačnú biológiu rastlín na Slovensku sa objavili na pôde Slovenskej botanickej spoločnosti pri SAV po roku 1985. Pôdu pre vznik určitej organizačnej štruktúry pripravili odborné prednášky, ktoré odzneli na pôde Spoločnosti v r. 1987 a 1988. Následne sa v máji 1987 vypracoval a predložil návrh na vytvorenie pracovnej skupiny populačnej biológie rastlín SBS pri SAV.

V roku 1989 bola schválená odborná pracovná skupina PBR (ELIÁŠ, 1989). Cieľom pracovnej skupiny je: a/ združovať záujemcov o štúdium rastlinných populácií z rozličných botanických disciplín (demografia, ekológia, fyziológia, genetika, geobotanika, systematika), b/ organizovať a rozvíjať výskum rastlinných populácií na Slovensku, c/ zabezpečovať transfer poznatkov svetovej vedy o populáciách rastlín, d/ udržiavať kontakt s Medzinárodnou spoločnosťou pre rastlinných populačných biológov (ISPB).

Skupina vedie evidenciu členov s ich skutočnou i predpokladanou výskumnou činnosťou. Organizuje odborné semináre k problematike populačnej biológie rastlín (r. 1990, 1992, 1994). Udržiava kontakt s medzinárodnými spoločnosťami a skupinami, ktoré podporujú rozvoj populačnej biológie rastlín ako moderného a perspektívneho vedného odboru.

Semináre

Problematika populačnej biológie rastlín sa v bývalom Česko-Slovensku objavovala sporadicky na vedeckých podujatiach zameraných na biológiu druhov a vegetáciu. Pracovná konferencia ČSBS v roku 1981 v Prahe bola venovaná biológii vybraných druhov ("ekobiológii" sensu J. Holub) so zameraním na potreby druhovej ochrany rastlín a zavádzanie miznúcich druhov do kultúr. V tomto prípade sa populačne-biologické údaje požadujú ako súčasť ekobiologickej monografie.

Prvé samostatné vedecké podujatie zamerané jednoznačne na populačnú biológiu rastlín v Česko-Slovensku bolo až v roku 1990 v Bratislave - 1. vedecký seminár populačnej biológie rastlín. Organizovala ho odborná pracovná skupina populačnej biológie rastlín pri Slovenskej botanickej spoločnosti ako prvé podujatie tohoto druhu (15 prednášok, viac ako 50 účastníkov z celej republiky).

Druhý seminár populačnej biológie rastlín sa konal v Bratislave v roku 1992 (ELIÁŠ, 1992, 1993). Na organizovaní sa podieľala aj formujúca sa sekcia ekológie populácií a autekológie Slovenskej ekologickej spoločnosti pri SAV. Zo seminára vyšiel zborník abstraktov prednesených príspevkov (ELIÁŠ, 1992, ed.). Založila sa tak tradícia seminárov (konferencií) v modernom vednom odbore, ktoré by sa mali organizovať na Slovensku každé dva resp. tri roky.

Tretí seminár populačnej biológie rastlín na Slovensku sa pripravuje na september 1994 v Bratislave.

Semináre si vytvorili okruh záujemcov a sú dôkazom postupného prenikanie tohoto prístupu do práce geobotanikov a ekológov a svedkom rozvoja populačnej biológie na Slovensku.

Výučba

Výučba populačnej biológie resp. ekológie rastlín na Slovensku patrí zrejme medzi najmladšie študijné predmety u nás vôbec. Doposiaľ sa prednášala v rámci všeobecnej ekológie téma "Ekológia populácií", ktorá však vychádzala z poznatkov získaných pri štúdiu populácií živočíchov.

Po roku 1990 sa populačná biológia rastlín sa začala prednášať na vysokých školách ako súčasť ekológie alebo geobotaniky, prípadne ako samostatný predmet (Prírodovedecká fakulta UK Bratislava). Od roku 1992 na Prírodovedeckej fakulte UK v Bratislave bola vypísaná nepovinná prednáška "Populačná biológia rastlín" pre špecializáciu systematická botanika a geobotanika, avšak doposiaľ sa neprednášala. V šk. r. 1993/1994 sa po prvý raz samostatne prednášala "Populačná ekológia rastlín" v letnom semestri v rozsahu 2/0 ako povinný predmet pre študentov 4. ročníka špecializácie ekológia. V šk.r. 1994/95 sa na Fakulte ekológie Technickej univerzity vo Zvolene bude prednášať tento predmet ako voliteľný.

Výchova

Výchova v populačnej biológii sa realizovala na Prírodovedeckej fakulte UK v Bratislave veľmi ojedinele v rámci diplomových prác zameraných na biológiu druhov (HALADA: *Ruscus hypoglossum*) resp. v rámci geobotaniky (UHERČÍKOVÁ: synantropná vegetácia). Výchova špecialistov v oblasti populačnej biológie rastlín sa začína v rámci novej študijnej špecializácie ekológia na PríF UK v Bratislave. Bolo by žiadúce začať s takouto výchovou aj na iných fakultách a univerzitách prírodovedného zamerania na Slovensku.

Ako nový prvok sa objavuje výchova špecialistov ako súčasť výskumno-edukačného projektu "Populačná dynamika a regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách" v rámci nového špecializácie EKOLÓGIA na rovnakej fakulte. V roku 1992 to boli traja študenti (J. KORMANÍKOVÁ, Z. KUDERAVÁ, M. VOSKÁROVÁ) a v roku 1993 dvaja (M. SLÁVIKOVÁ, T. VENETIANER). Na VŠP v Nitre zadané témy pre podporu projektu "Komplexné štúdium kriticky ohrozených druhov dendroflóry Slovenska z aspektu ich ochrany" (KOCIANOVÁ). Pripomeniem iba, že jeden diplomant úspešne ukončil štúdium v Halle s diplomovou prácou zameranou na populačnú biológiu rastlín (S. KVARTEKOVÁ), žiaľ populačnej biológii sa ďalej nevenuje.

Kandidátsku prácu so zameraním na populačnú biológiu rastlín (úplne alebo čiastočne) obhájili nedávno dvaja aspiranti (J. ŠEFFER v roku 1992 so zameraním na banku semien v pôde a I. ŠALAMON v r. 1993 so zameraním na biológiu

liečivej rastliny). V súčasnosti sú na Botanickom ústave SAV v Bratislave dvaja ašpiranti (V. STANOVÁ, M. VESELÁ), ktorí sa orientujú na moderné prístupy v prepojení na modernú ekológiu spoločenských.

Projekty

Samostatné projekty na štúdium populácií rastlín na Slovensku sa objavujú až po roku 1990. Pokus vytvoriť celoštátny (česko-slovenský) projekt na štúdium populačnej biológie druhov kveteny (Česko-)Slovenska získal záujemcov o priamu účasť iba na Slovensku. Projekt "Populačná biológia vybraných druhov kveteny Česko-Slovenska" obsahoval 15 tém výskumu vzácných a ohrozených, invázných a karanténnych druhov kveteny Slovenska. Návrh predpokladal účasť 21 tvorivých pracovníkov z 9 pracovísk zo SAV, vysokých škôl a ich zariadení (botanické záhrady) po celej SR (ELIÁŠ, 1991). Pre administratívne prekážky sa nepodarilo presadiť projekt ako celok. Predpokladaní riešitelia riešili a riešia túto problematiku v samostatných projektoch alebo ako súčasť iných projektov. Na vysokých školách z tém projektu sa vytvorili samostatné projekty. Boli prepojené na štúdium biológie ohrozených a vzácných druhov kveteny Slovenska.

Druhý projekt "Segetálne spoločenstvá vo vzťahu k zásobe semien v pôde" bol zameraný na poznanie zásob semien v obrábaných pôdach Slovenska vo vzťahu k nadzemnej burinovej vegetácii. Na jeho riešenie sa podieľalo 4-5 pracovníkov z dvoch pracovísk na Slovensku (porovn. ELIÁŠ, 1991). Projekt sa riešil ako ústavný na Botanickom ústave SAV v Bratislave. Pre roky 1992-1993 Grantová agentúra SAV prijala projekt "Populačná dynamika a regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách" a následne pre roky 1993-1995 projekt "Priestorové aspekty banky semien a dážď semien". Obidve projekty sa riešia na Botanickom ústave SAV v Bratislave.

V roku 1991 sa na Ústave dendrobiológie začal riešiť projekt "Komplexné štúdium kriticky ohrozených druhov dendroflóry Slovenska z aspektu ich ochrany", ktorý neskôr prešiel na Katedru botaniky VŠP v Nitre. Botanická záhrada VŠP v Nitre sa zameriava na záchranu ohrozených druhov kveteny Slovenska v botanických záhradách. Botanická záhrada UPJŠ v Košiciach rieši projekt "Biológia vybraných ohrozených druhov flóry východoslovenského regiónu". Od roku 1993 sa rieši ďalší projekt podobného charakteru bol aj projekt biológie ohrozených druhov drevín Slovenska (odlišuje sa výberom druhov).

Z uvedených projektov sú na problematiku populačnej biológie zamerané iba dva projekty (na BÚ SAV). Ostatné sa zaujímajú o otázky populačnej biológie rastlín v súvislosti s komplexným štúdiom biológie vybraných druhov. Výskum rastlinných populácií na Slovensku v rámci projektov je poddimenzovaný (malá kapacita riešiteľov).

Pracovisko

Zámer na vytvorenie pracoviska populačnej biológie rastlín na Slovensku vznikol na Ústave experimentálnej biológie a ekológie SAV v Bratislave v roku 1987 Prvý

oficiálny návrh predpokladal vytvorenie oddelenia pri tomto Ústave v Nitre. Opakovane bol upravený návrh predložený v roku 1989 pri príprave novej štruktúry Ústavu a následne v roku 1990 pri návrhu na obnovenie Botanického ústavu SAV. Uvažovalo sa s vytvorením oddelenia BÚ SAV v Nitre a súčasne so zriadením združeného pracoviska populačnej biológie rastlín v Nitre, ktoré mali vytvoriť výskumné pracoviská SAV, vysokých škôl a rezortov sústredených v Nitre resp. v blízkom okolí (povon. ELIÁŠ, 1991). Pretože BÚ SAV zostal v Bratislave, existencia jediného oddelenia ústavu v Nitre bola zamietnutá.

Hoci sa návrh na zriadenie pracoviska populačnej ekológie na Botanickom ústave SAV v Nitre nerealizoval; naďalej však existujú možnosti na vytvorenie pracovnej skupiny populačnej biológie rastlín. Posledný oficiálny návrh bol vypracovaný a prerokovaný na Botanickom ústave SAV v Bratislave v roku 1993. Návrh predpokladal združenie riešiteľov dvoch projektov do jedného oddelenia populačnej biológie. Získal podporu vedeckej rady ústavu i vedúcich pracovníkov ústavu, avšak pri reštrukturalizácii pracoviska sa nerealizoval.

V súčasnosti populačné biológie ako moderný vedný odbor nemá na Slovensku pracovisko, ktoré by zabezpečovalo jeho rozvoj v potrebnom rozsahu.

Medzinárodná spolupráca

Medzinárodná spolupráca v populačnej biológii rastlín je spojená s XII. medzinárodným botanickým kongresom v Leningrade v roku 1975, na ktorom sa sformovala *Societas Internationalis de Plantarum Demographia* (SIPD). V roku 1976 vydala prvý adresár členov. Zabezpečovala aj preklady ruských prác do angličtiny. V roku 1977 sa konalo prvé medzinárodné sympóziu o štruktúre a fungovaní rastlinných populácií (Wageningen), na ktorom sa podieľala SIPD. V roku 1980 sa Spoločnosť premenovala na *International Society of Plant Population Biologists* (ISPPB). V roku 1983 mala 450 členov v rôznych krajinách sveta, Adresár členov z roku 1984 (*An International Directory of Plant Demographers*) obsahuje viac ako 400 adries. V roku 1985 evidovali už viac ako 600 členov v 42 krajinách. Spoločnosť vydávala spravodaj (v roku 1988 vyšlo 8. číslo). Neskôr sa jej činnosť utlmila (finančné a iné problémy).

V súčasnosti sa pozornosť populačných biológov v Európe zameriava skôr na problematiku evolučnej biológie v rámci Európskej spoločnosti evolučnej biológie (porovn. JACQUARD, 1990). Na podporu rozvoja takto orientovaného výskumu sa v rokoch 1990-1993 vytvorila ESF Európska sieť populačnej ekológie a genetiky (*European Network on Population Ecology and Genetics*). V súčasnosti v Európe existuje medzinárodný program na podporu rozvoja populačnej biológie ("Program v populačnej biológii 1994-1998"), ktorý financuje ESF. Program predpokladá výmenu vedeckých pracovníkov a vedecké stretnutia workshopy (tri ročne) v krajinách Európskej únie (porovn. ELIÁŠ, 1994). Cieľom programu je stimulovať syntézy, integráciu a evolučný prístup k ekológii a genetike bez ohľadu na národné hranice v Európe. Program bude bežať päť rokov a bude podporovaný Radami pre výskum a akadémiami vied v Belgicku, Dánsku, Fínsku, Francúzsku, Nemecku, Taliansku, Holandsku, Švédsku, Švajčiarsku a vo Veľkej Británii. Priority budú mať žiadosti o návštevy do a z laboratórií v týchto krajinách.

Uplatnenie v praxi

Populačná biológia rastlín sa vyvinula z podnetov v aplikovanej sfére (sčítania rastlín na ornej pôde, na pasienkoch, v lesných porastoch). V týchto smeroch sa uplatňuje naďalej.

Zásluhou konzervačnej biológie rastlín (ELIÁŠ, 1990) sa využíva v ochrane prírody. Prístupy populačnej biológie rastlín sa doposiaľ nedostatočne aplikovali v praktickej ochrane živej prírody a pri monitorovaní bioty Slovenskej republiky, hoci aplikovaná PBR je základom teórie konzervačnej biológie resp. biosozológie.

Táto skutočnosť by sa mala prejavovať aj pri výchove odborníkov v ochrane prírody a životného prostredia (environmentalistov).

Záver

Populačná biológia rastlín je v súčasnosti na Slovensku akceptovaná ako moderná biologická disciplína s osobitným predmetom výskumu a metodikou, ktorá prináša nové informácie o druhoch a spoločenstvách.

Viacerí slovenskí botanici si uvedomili, že nevedomo pracovali v záujmovej oblasti populačnej biológie rastlín, čo sa odrazilo na prezentácii a interpretácii ich výsledkov (používanie fytoocenologickej terminológie alebo zavádzanie nových, vlastných termínov tam, kde existuje zaužívaná a medzinárodne akceptovaná populačne-biologická terminológia).

Napriek tomu ešte stále prevláda nedostatočné poznanie súčasnej teórie a metodológie populačnej biológie rastlín, čo sa prejavuje v nevyužívaní metodík a modelov, terminológie i súčasnej literatúry. Do určitej miery tejto situácii napomáha skutočnosť, že nemáme doposiaľ učebnicu resp. metodickú príručku populačnej biológie rastlín.

Na Slovensku sa vytvorili podmienky a predpoklady pre rozvoj tohoto moderného vedného odboru. Populačná biológia rastlín sa vyučuje na vysokých školách, vychovávajú sa noví absolventi a aspiranti vo vedných odboroch ekológie a biológia/botanika. Napriek tomu populačná biológia rastlín nemá ešte na Slovensku svoje vlastné výskumné pracovisko.

Populačná biológia rastlín sa uplatní pri monitorovaní bioty, pri záchrane ohrozených druhov, pri regulovaní populačnej hustoty burín, pri dosahovaní stabilných a vysokých úrod, pri manažmente a obnove spoločenstiev a populácií miznúcich / ustupujúcich druhov a pod.

Literatúra

ANDZEJEWSKI, R., FALINSKA, K. (red.), 1986: Populacje roślin i zwierząt. Ekologiczne studium porównawcze. PWN, Warszawa, 442 s.

BANÁSOVÁ, V., 1990: Contribution to the biology and ecology of *Salsola kali* subsp. *ruthenica* Iljin/ Soó, growing on the nickel smelter wastes. Ekológia (ČSFR), 9, 4: 345-352.

BANÁSOVÁ, V., MICHALKO, J., ŠČEPKA, A., 1991: Charakteristiky populácií *Scopolia carnioloca* Jacq. Mag. of papers of Nat. Park Hing Tatra Mts.

BARANEC, T., ELIÁŠ, P., 1992: Populačná biológia ohrozených druhov drevín Slovenska. In: II. seminár populačnej biológie rastlín, Bratislava, ed. P. Eliáš, s. 15.

BEGON, M., MORTIMER, M., 1986: Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 220 s.

BRECHTL, J., KUBÍČEK, F., 1968: Príspevok k meraniu primárnej produkcie bylinnej vrstvy lesných spoločenstiev. Biológia, 23, 4, s. 305-316.

ELIÁŠ, P., 1971: Sezónna dynamika burín vo vinohradoch. Zborn. predn. zjazdu Slov. bot. Spoloč., Tisovec 1970, Bratislava, p. 499-520.

ELIÁŠ, P., 1978: Shoot biomass of the ruderal plant communities of human settlements. Acta Bot. Slovaca Acad. Sci. Slovaca, Ser. A, 3, p. 127-132.

ELIÁŠ, P., 1978: Sezónna dynamika burín vo vinohradoch II. Acta Bot. Slovaca Acad. Sci. Slovaca, Ser. A, 4, s

ELIÁŠ, P., 1981: Kvantitatívno-ekologický rozbor populácie imelovca v dubovo-hrabovom lese. Ms. Ústav exp. biol. Ekol., Bratislava.

ELIÁŠ, P., 1983: Flora and vegetation of the Slovak vineyards. Verh. Ges. Ökologie (Mainz 1981), Göttingen, 10, p. 127-142.

ELIÁŠ, P., 1983: Produkčný potenciál spontánnej vegetácie v kultúrnej krajine. In: Repka, J. (ed.), Produkčný potenciál rastlín a cesty jeho realizácie. Zborn. ref., Nitra, s. 84-93.

ELIÁŠ, P., 1983: Water relations pattern of understory species influenced by sunflecks. Biol. Plant., 25, s. 68-74.

ELIÁŠ, P., 1984: Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest. Ekológia (CSSR), 3, 4, p. 400-412.

ELIÁŠ, P., 1984: Komplexný výskum biológie druhov. Bull. Slov. Bot. Spoloč., 6, 2, s. 10-11.

ELIÁŠ, P., 1985: Critical rosette size for flowering in a "biennial" plant species. In: Int. Symp. on Regulation of Plant Integrity, Abstract Book, Brno, p. 16.

ELIÁŠ, P., 1986: Effects of drought on population dynamics of *Melampyrum pratense* L. Biológia, 41, 1, p. 57-68.

ELIÁŠ, P., 1986: Fluktuácie v počte kvitnúcich rastlín v populácii *Verbascum speciosum* Schrad. Biológia, 41, 5, s. 459-469.

ELIÁŠ, P., 1986: Hmotnosť a klíčivosť semien *Cynodon dactylon* L. Biológia, 41, 1, s. 69-73.

ELIÁŠ, P., 1986: Extrémna fenotypická plasticita *Impatiens parviflora* DC. In: VI. Dni Rastl. Fyziol., Zborn. ref., Košice, s. 148-149.

ELIÁŠ, P., 1986: Rastlina ako súbor populácií. In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 68-72.

ELIÁŠ, P., 1986: Regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách. In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 187-201.

ELIÁŠ, P., 1986: Prezimovanie rastlín v lesných spoločenstvách Malých Karpát. Ms. Ústav experimentálnej biológie a ekológie SAV, Bratislava.

ELIÁŠ, P., 1987: Critical rosette size for flowering in a "biennial" plant species (*Verbascum speciosum* Schrader). Acta Univ. Agric., Brno, Fac. Agronom. 33 (1985), 3, p. 435-444.

ELIÁŠ, P., 1987: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach. Ekológia (CSSR), 6, p. 359-372.

ELIÁŠ, P., 1987: Size inequality in ceonopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. Biológia, 42, p. 881-891.

ELIÁŠ, P., 1988: Is the seed weight determined by plant size in *Verbascum speciosum*? Preslia, 60, 1, p. 89-92.

ELIÁŠ, P., 1988: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: discrete unit approach. Ekológia (CSSR), 7, 1, p. 3-17.

ELIÁŠ, P., 1989: Size structure and sex ratio of host-tree population of *Loranthus europaeus* mistletoe. *Biológia*, 44, p. 855-861.

ELIÁŠ, P., 1989: Size structure and sex ratio of host-tree population of mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.). *The Golden Bough*, 11, s. 5.

ELIÁŠ, P., 1989: Výskum burín na Slovensku: minulosť, súčasnosť, budúcnosť. In: Zborn. predn. IV. zjazdu Slov. Spoloč. Poľnohosp., Lesn., Potravn., Veter. Vedy, A. sekcia Poľnohospod. I.- Rastl. výroba, Košice, s. 187-192, Bratislava.

ELIÁŠ, P., 1989: Populačná biológia rastlín a ochrana fytogenofondu. In: Abstrakty Predn. V. zjazdu Slov. Bot. Spoloč., Tatranská Lomnica, s.

ELIÁŠ, P., 1989: Size hierarchies in woodland populations of three *Impatiens* species. In: Intern. Sem. "Spatial processes in vegetation processes", Liblice.

ELIÁŠ, P., 1989: Invasion of *Impatiens parviflora*, an annual of Central-Asian origin, into forest communities in Central Europe: Biological and ecological causes. In: Int. Symp. IAVS on Forests of the world: diversity and dynamics, Uppsala Univ., August 1989, 4 s.

ELIÁŠ, P., 1989: Konzervačná biológia - nový vedný odbor. *Pamiatky a príroda*, 20, 4, s. 48.

ELIÁŠ, P., 1989: Populačná biológia rastlín - nová pracovná skupina Slovenskej botanickej spoločnosti. *Bull. Slov. Bot. Spoloč.*, 11, s. 78-79.

ELIÁŠ, P., 1990: Host specificity: three ways of estimation. *Haustorium*, 24, p. 3-4.

ELIÁŠ, P., 1990: Výskum vegetácie na trvalých plochách. *Biológia*, 45, 9, s. 749-755.

ELIÁŠ, P., 1991: Is *Asperugo procumbens* a spring ephemeral ?. In: 6. Osterr. Botanikertreffen, Kurz Beitrage. Ed. Haffellner, J.. Graz, s. 13-13.

ELIÁŠ, P., 1991: Seed bank in top soil and weed infestation. Proc. of XII Conf. of plant protection, Prague, p.435-436.

ELIÁŠ, P., 1991: Population biology of weeds. Proc. of XII Conf. of Plant Protection, II, Prague, p.433-434.

ELIÁŠ, P., 1991: Ecological research on ruderal vegetation in towns: results from Slovakia. In: ÖZTÜRK, M.A., ERDEM, Ü., GÖRK, G. (eds.): Urban Ecology, Ege Univ. Press, p.420.

ELIÁŠ, P., 1991: Regulation mechanisms in plant populations. In: Horváth, F. (ed.), Mechanisms in vegetation dynamics. Abstracts of Lectures and Posters. 34th

Symposium of IAVS - Int. Assoc. Vegetation Science, 26-30 August 1991, Eger, p. 17-18.

ELIÁŠ, P., 1991a: Celoštátny seminár "Populačná biológia rastlín" na Slovensku. Bull. Slov. Bot. Spoloč., 13, 79-82.

ELIÁŠ, P., 1991b: Výskum rastlinných populácií na Slovensku. Novosti vedy, techniky a ekológie, 20, 4, 3-5.

ELIÁŠ, P., 1991: Z celoštátneho seminára populačnej biológie rastlín. Novosti vedy, techniky a ekológie, 9/91, s. 17.

ELIÁŠ, P., (red.) 1992: II. seminár populačnej biológie rastlín. Abstratky prednášok. Botanický ústav SAV, Bratislava, 22 s.

ELIÁŠ, P., 1992: Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual *Impatiens parviflora* DC. on a clearing in SW Slovakia. Ekológia (CSFR), 11, No. 3, s. 299-313.

ELIÁŠ, P., 1992: Ecology of *Sambucus ebulus*, a herbaceous plant with clonal growth, in urban areas. In: Clonal growth and biodiversity in severe environments. Abstracts. Krkonoše, s. 7.

ELIÁŠ, P., 1992: Populačná dynamika monokarpickej byliny *Verbascum speciosum*: výsledky 15-ročného výskumu. In: II. seminár populačnej biológie rastlín, Bratislava, ed. P. Eliáš, s. 8.

ELIÁŠ, P., 1992: Populačná dynamika a regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách. In: II. seminár populačnej biológie rastlín, Bratislava, ed. P. Eliáš, s. 13.

ELIÁŠ, P.: Štúdium dynamiky rastu výhonkov (bežného roku) drevín na príklade bazy čiernej (*Sambucus nigra* L.). In: Zborn. zo sympózia Metodológia v produkčnej ekológii, Arborétum Mlyňany, máj 1992, s. 181-182, 1992.

ELIÁŠ, P., 1992: Tráva s krátkym životným cyklom: *Sclerochloa dura*. Zprávy Čs. Bot. Společ., Mater., v tlači.

ELIÁŠ, P., 1993: Príspevok k ekológii a rozšíreniu *Impatiens glandulifera* na Slovensku. Bull. Slov. Bot. Spoloč., 15, s. 26-30.

ELIÁŠ, P., 1993: Plant allometry in populations of annuals with size hierarchy. In: Int. Bot. Congress, Tokyo, Proceedings, s.

ELIÁŠ, P., 1993: Population dynamics of *Impatiens glandulifera* Royle in a year without summer flood events. In: Heiselmayer, P. (Hsg.), 7. Österr. Botanikertreffen, Kurzfr. Beitr.: 69, Salzburg 1993.

- ELIÁŠ, P., 1993: Monitorovanie miestnych populácií ohrozených druhov rastlín. In: Eliáš, P., (red.), Monitoring bioty na území Slovenskej republiky. Abstrakty. SEKOS, Bratislava, s. 51-52.
- ELIÁŠ, P., 1993: Invasive behaviour of alien annuals. In: Int. Workshop on Plant Invasions - Theory and Applications, September 16-19, 1993, Kostelec n. Č. l., Abstracts, p. 7.
- ELIÁŠ, P., 1994: Population dynamics of a monocarpic perennial (*Verbascum speciosum* Schrader) in Slovakia. In: Int. Symp. Community Ecology and Conservation Biology, Abstracts, Bern,
- ELIÁŠ, P., 1994: Program v populačnej biológii rastlín. Správy Slov. Akad. Vied, 30, s.
- GREGUŠ, C., 1980: Výsledky rúbaňového hospodárstva na výskumnej základni Biely Váh. Príroda, Bratislava, 231 s.
- HAJDÚK, J., 1963: Beitrag zur Methode der Vermessung von Daueruntersuchungsflächen bei der geobotanische Forschung der Biologie eines Geländes. Biológia (Bratislava) 17:889-899.
- HAJDÚK, J., 1972: Príspevok ku kvantifikácii rastlín vo fytocenózach. In Magic D. (red.) Zborn. predn. Zjazdu Slov. bot. spol. v Tisovci 1970, ed. Slov. bot. spol., Bratislava, p. 439-445.
- HAJDÚK, J., 1986: Výsledky výskumu zmien vegetácie na trvalých pokusných plochách a ich význam pre riadenie ŠPR Devínska Kobyla. Ochr. Prír., Bratislava, 7:79-105.
- HAJDÚK, J., 1989: Návrh na vypracovanie smerníc na založenie siete trvalých výskumných plôch pri dlhodobom výskume vegetácie. Biológia (Bratislava) 44:883-889.
- HAJDÚK, J., 1994: Výskum zmien vegetácie na trvalých plochách a jeho význam pre monitoring. Rukopis.
- HALADA, L., 198 : Biológia jazýčkovca (*Ruscus hypoglossum* L.) na Slovensku. Dipl. Práca, Prír. Fak. Univ. Komenského, Bratislava, s.
- HALADA, L., 1991: Príspevok k poznaniu populácií druhu *Gagea bohemica* v pohorí Trábeč. Rosalia, Nitra, 7, s. 71.
- HARPER, J.L., 1967: A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol., 55, s. 247-270.
- HARPER, J.L., 1977: Population Biology of Plants. Academic Press, London, 892 s.

- HEJNÝ, S., 1957: Eine Studie über die Ökologie der *Echinochloa*-Arten [Echinochloa crus-galli (L.) P. BEAUV. und Echinochloa coarctata (STEV.) KOSS.]. Biol. Práce SAV, 3/5, 116 s.
- HILBERT, H., 1971: Ekologické vlastnosti biologickej produkcie *Pulsatilla vulgaris* ssp. *grandis*. Biológia, 26, 10, s. 771-775.
- HILBERT, H., 1981: K poznaniu klíčivosti semien *Nardus stricta*. Biológia, 36, 7, s. 509-512.
- HILBERT, H., MÚDRY, P., 1976: Notes on the ecological interrelations between *Crocus heuffelianus* HERB. and *Microtus arvalis* PALLAS. Biológia, 31, 10, s. 751-763.
- JACQUARD, P., 1990: Population biology from an evolutionary perspective. Evolutionary Trends in Plants, 4, 1, p. 11-13.
- JURKO, A., DUDA, M. (eds), 1970: Research Project Báb (IBP), Progress Report I. Bratislava, 240 p.
- KORPEL, Š., 1965: Vplyv druhového zloženia jedľovo-bukových porastov na prirodzenú obnovu jedle. Sborník vedeckých prác Lesníckej fakulty VŠLD vo Zvolene, VII-1: 61-87.
- KRAJČOVIČ, V., 1982: Zmeny pratorcenóz vnútrokarpatských kotlín vplyvom hnojenia a využívania. In: ŠPÁNIKOVÁ, A. (ed.), Vegetácia vnútrokarpatských kotlín. Referáty zo sympózia (24.-30.6.1979). Ústav exp. biol. a ekol., Bratislava, s. 183-193.
- KRIPPELOVÁ, T., KRIPPEL, E., 1956: Vegetačné pomery Záhoria. I. Viate piesky. Vydav. Slov. Akad. Vied, Bratislava, 92 s.
- KUBÍČEK, F., BRECHTL., 1970: Production and phenology of the herb layer in an oak-hornbeam forest. Biológia, 25, 10, s. 651-666.
- KUBÍČEK, F., ŠIMONOVÍČ, V., 1975: Dynamics and phenology of the total biomass of the herbaceous layer in two forest communities. Biológia, 30, 7, s. 505-522.
- LUXOVÁ, M., RABANOVÁ, L., LUX, A., 1956: Vplyv výsevu na vlastnosti ľanu užitkového (*Linum usitatissimum* L.). Biológia, 11, 11, s. 662-671.
- MUCINA, L., ČÍK, V., SLAVKOVSKÝ, P., 1988: Trend surface analysis and splines for pattern determination in plant communities. Coenosis, 3,2, s. 89-105.
- MUCINA, L., ZALIBEROVÁ, M., 1984: A numerical classification approach to

vegetation zonation in a sludge pond. Acta Bot. Slov. Acad. Sci. Slovaceae, Ser. A, Bratislava, Suppl. 1, s. 239-251.

OPLUŠTILOVÁ, T., 1953: Ekológia burín v obilninách. Vydav. Slov. Akad. Vied, Bratislava, s.

OSZLÁNYI, J., ELIÁŠ, P., 1989: Temporal changes in horizontal structure of an oak-hornbeam forest at Báb, SW. Slovakia. In: Intern. Sem. "Spatial processes in vegetation processes", Liblice, Abstract.

RABOTNOV, T.A., 1950: Voprosy izučeniija sostava popul'acij dl'a celej fitocenologii. Probl. Bot. 1.

RÁGALA, P., 1963: Pokusy s koreňovými selektívnymi herbicídmi vo vinohradoch. Pokroky Vinohrad. Vin. Výskumu, Bratislava, s. 144-164.

RÁGALA, P., 1971: Doterajšie skúsenosti s ničením burín vo vinohradoch herbicídmi. Pokroky Vinohrad. Vin. Výskumu, Bratislava, s. 200-209.

RAJCZYOVÁ, M., 1974: Vplyv chemického ničenia burín na fytoceňozu obilnín. Acta Inst. Bot. Acad. Svi. Slovaceae, Ser. A, 1, s. 177-185.

SANIGA, M., 1989: Einfluss der interspezifischen Konkurrenz auf Wachstum der Lärche in den Buchenjungwüchsen. Acta Fac. Forest. Zvolen, 31, s. 85-95.

SANIGA, M., 1990: Medzidruhová a vnútrodruhová konkurencia smreka a buka v rastovej fáze mladiny. Lesn. Čas., 36, 6, s. 553-561.

SANIGA, M., 1990: Vplyv kompetície na výškový rast smreka v bukových mladinách. Lesn. Čas., 36, 1, s. 13-23.

SILVERTOWN, J.W., LOVETT DOUST, J., 1993: Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 210 s.

ŠALAMON, I., 1993: Rumanček kamilkový [*Chamomilla recutita* (L.) RAUSCHERT] a jeho produkčná ekológia. Kand. diz. práca, Trebišov, 248 s.

ŠÁLY, R., KRIŽOVÁ, E., PETRÍK, M., MIHÁLIK, A., 1991: Výsledky ekosystémového štúdia jedľobučiny v ŠPR Mláčik. Vedecké a pedagogické aktuality VŠLD Zvolen 1/1991, 36pp.

ŠEFFER, J., 1990: Distribúcia semien v ornici. Biológia, Bratislava, 45, , I, s. 49-60.

ŠEFFER, J., 1991: Populačne biologické charakteristiky vybraných druhov poľných burín vo vzťahu k banke semien v pôde. Kand. diz. práca. Botanický ústav SAV, Bratislava, s.

ŠEFFER, J., JAROLÍMEK, I., 1988: Iničiálne štádiá banky semien a vegetácie na hrádzach vodnej zdrže Hrušov. *Biológia*, 43, 1, s. 19-26.

ŠEFFER, J., STANOVÁ, V., 1993: Ekotypická diferenciacia druhu *Corynephorus canescens* (L.) BEAUV. *Biológia*, Bratislava, 48, 4, s. 429-433

TURČEK, F., 1946: O imelovci (*Loranthus europaeus* L.) v polesí Kovarce. *Poľana*, 2, 11, s. 5-6.

TURČEK, F.J., 1965: Aplikácie elementárnych metód matematickej štatistiky (biometrie) v biológii. Ms. Ústav biológie krajiny, Práce a materiály 4. Bratislava.

TURČEK, F.J., 1970: Produkcia a klíčivosť semien *Nardus stricta* na Štiavnicku (Príspevok k IBP-PT, Grassland). *Biológia*, 25, 10, 731-734.

TURČEK, F. J., 1980: Príspevky k poznaniu primárnej produkcie a konzumcie na pasienkoch s rozličnou účasťou psice tuhej (*Nardus stricta* L.) v oblasti Banskej Štiavnice. *Acta ecologica SAV*, 8, 21, s. 27-60.

UHERČÍKOVÁ, E., 1984: Synantropná vegetácia juhovýchodnej časti Malých Karpát. Dipl. Práca, Prír. Fak. Univ. Komenského, Bratislava, 139 s.

UHERČÍKOVÁ, E., ELIÁŠ, P., 1987: Standing crop, dominance and species diversity of tall-herb communities in the Malé Karpaty Mts., western Slovakia. *Ekológia (CSSR)*, 6, p. 147-163.

UHERČÍKOVÁ, E., HAJDÚK, J., 1993: Metodika sledovania zmien vegetácie pre potreby biomonitoringu územia dotknutého výstavbou a prevýdkou sústavy vodných diel na Dubnaji. *Biológia*, 48, 1, s. 73-79.

URBANSKA, K.M., 1992: Populationsbiologie der Pflanzen. Grundlagen, Probleme, Perspektive. Gustav Fischer Vrlg., Stuttgart,

VALACHOVIČ, M., 1988: Poznámky k biológii druhu *Asclepias syriaca* na Záhorskej nížine. Zborn.z konf. MVP CBEV SAV, Smolenice, p.58-63

VALACHOVIČ, M., 1989: Reproductive biology of *Asclepias syriaca* populations in the Záhorská nížina lowland. I. Notes on flower biology and fruit production. *Biológia*, Bratislava, 44, s. 37-42

VALACHOVIČ, M. 1991: Reproductive biology of *Asclepias syriaca* populations in Záhorská nížina Lowland. II. Notes on viability seeds germination and seedling development. *Biológia*, Bratislava, 46, s. 399-404.

2. Štruktúra populácií

- ELIÁŠ, P., 1984: Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest. *Ekológia (CSSR)*, 3, 4, p. 400-412.
- ELIÁŠ, P., 1987: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach. *Ekológia (CSSR)*, 6, p. 359-372.
- ELIÁŠ, P., 1988: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: discrete unit approach. *Ekológia (CSSR)*, 7, 1, p. 3-17.
- ELIÁŠ, P., 1989: Size structure and sex ratio of host-tree population of *Loranthus europaeus* mistletoe. *Biológia*, 44, p. 855-861.
- ELIÁŠ, P., 1984: Kvantitatívna analýza vybraných morfológických znakov slovenskej populácie divozela úhľadného. *Biológia*, 39, s. 55-61.
- ELIÁŠ, P., 1987: Size inequality in ceonopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. *Biológia*, 42, p. 881-891.
- ELIÁŠ, P., 1992: Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual *Impatiens parviflora* D C. on a clearing in SW Slovakia. *Ekológia (CSFR)*, 11, No. 3, s. 299-313.

HORIZONTAL STRUCTURE OF THE *QUERCUS*-SPECIES COENOPOPULATIONS IN AN OAK-HORNBEAM FOREST*

PAVOL ELIÁŠ

Institute of Experimental Biology and Ecology of Centre of Biological and Ecological Sciences of the Slovak Academy of Sciences, Obrancov mieru 3, 814 34 Bratislava, Czechoslovakia

Abstract

Eliáš P.: Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest. Ecology (CSSR), Vol. 3, No. 4, 399—411, 1984.

The dispersion of individuals in coenopopulations of *Quercus cerris* and *Q. petraea* was examined in a temperate deciduous forest in SW Slovakia using a rectangular grid pattern analysis. Several statistical and pattern analysis techniques were applied with different results. Frequency distribution of tree density was close to Poisson variate. Measures of aggregation used indicate a randomly dispersion pattern. Estimated ground maps and spatial-arrangement-maps constructed by methods of computer graphics discovered tendency to aggregation, in the *Q. cerris* coenopopulation, along a diagonal of the sampling area. The two species are distributed independently of one another.

Introduction

The horizontal structure of a coenopopulation is considered to be the dispersion (arrangement) of individuals of a species in an area occupied by the same community. It has been usually called spatial pattern of population or pattern of dispersion, and classified as being either random, aggregated (clumped) or regular. In natural populations both random and regular dispersion patterns have been rarely observed.

The methods of dispersion pattern analysis may be divided into two basic groups:

- a) plotless or distance methods, and
- b) plot or quadrat methods.

The former methods, of point pattern analysis, are based on measurements of distances between plants or between random points and the nearest plant (e. g. plant-to-plant or nearest neighbour method, point-to-plant method, Hopkin's method etc., see e.g. Greig-Smith, 1964; Vasilevich, 1969; Pielou, 1969; Lamacraft et al., 1983). The latter ones are based on counting of individuals in sampling plots which are called quadrats. Size and shape of quadrats, sampling

* Dedicated to Doc. RNDr. A. Jurko, D.Sc., on his 60th birthday.

procedures and their effects on the results of the pattern analysis have been frequently discussed (cf. e. g. Greig-Smith, 1964; Pielou, 1969; Kershaw, 1973).

Both distance and quadrat methods of pattern analysis estimate horizontal structure of populations on the basis of the detection of non-randomness in species dispersion by

- a) analysis of statistical distribution of data, and
- b) analysis of dispersion of individuals.

In the former case, frequency distributions of observed data are compared with one of some statistical distributions, e.g. normal, Poisson, binomial, negative binomial ones etc. and departures from those are tested. In latter one, various indices (measures) of aggregation are used, e. g. index of dispersion, index of clumping, Morisita's index, Lloyd's indices of mean crowding and patchiness (for detail see e.g. Greig-Smith, 1964; Vasilevich, 1969; Pielou, 1969, 1977; Kershaw, 1973; Stiteler et Patil, 1971).

In the pattern analysis, using of a large sampling area divided into small quadrats (grid or lattice of quadrats) appears to be more perspective. By counting of individuals or by estimations of plant cover in grid cells we can obtain a picture on actual dispersion of individuals on a study area and construct estimated maps. Greig-Smith (1952, 1964) introduced grids of contiguous quadrats and used a method of analysis of variance to discover shape and size of patches of individuals. Pielou (1969) developed a method for analysis of a two-phase mosaic pattern distinguishing areas occupied by species (patches) from areas free of species (gaps). Using a rectangular (square) grid, the data may be compared with the random pattern simulated by the computer or constructed from tables of random numbers. The number data may be considered as a matrix and analysed by numerical methods. Lyubarski (1976) designated similar ways as an analysis of population field. Stapanian et al. (1982) developed a technique to distinguish patterns of dispersion when a grid has been used in sampling of a coenopopulation.

In this contribution, the results are given of a grid pattern analysis of coenopopulations of two *Quercus* species in a temperate deciduous forest in SW Slovakia.

Study site

The study was conducted in the I. B. P. Forest Research Site at Báb near Nitra town, SW Slovakia, represented by an oak-hornbeam woodland (*Carpinus betulus* L., *Acer campestre* L., *Quercus cerris* L. and *Q. petraea* Liebl.). For details see: Jurko et Duda (1970) and Biskupský (1975).

In the stand, *Carpinus betulus* predominates unambiguously; it forms the core of the stand. Individuals of *Quercus cerris* occur as dominant tress and form the above

canopy. *Q. petraea* may be considered as a canopy level tree. Both shade intolerant *Q.* species are most numerous represented in the first tree classes:

Characteristics of the woody species composition of the stand were shown by Biskupský (1970); more detailed characteristics of the tree species by Oszlányi (1975). In 1972, there were 733 trees in the research area of the size of 10 000 m²: *Carpinus betulus* 411 (56.1 %), *Acer campestre* 123 (16.8 %), *Quercus cerris* 70 (9.6 %), *Q. petraea* 44 (6.0 %). The basal area of the research site was 25.6 m² per 10 000 m². The age of the stand is 80 years in an average; the oldest groups of trees are represented by *Q. cerris* and *Q. petraea*. The degree of the canopy density is 0.872, if only trees of diameter at breast height of 8 cm and more are reckoned with. The variation span of the tree heights of the upper layer oscillates between 7.6 m and 25.8 m; mean heights for *Q. cerris* and *Q. petraea* are 20.7 and 18.1 m, respectively.

Methods

1. **Sampling procedure.** It was used a rectangular grid of small square unit cells which completely cover the area to be studied. The square area 100 × 100 m was carefully divided into sampling plots (quadrats) of 10 × 10 m. The position of each quadrat in the grid is given by coordinate values (*i*, *j*) where *i*=1, 2, ..., 10 and *j*=1, 2, ..., 10.

The number of individual trees of *Q. cerris* and *Q. petraea* in each quadrat was counted. Only tall trees were considered which may be hosts of mistletoes (*Loranthus europaeus* Jacq.); other individuals of the tree species were omitted.

The 100 × 100 m sampling area used in the study has not been ecologically homogeneous. Along one of the diagonals, a cutting area, about ten-years old, was localised with an undergrowth of high density.

2. **Statistical tests on quadrats.** This is the case in which the organisms have a continuum of space that they can occupy (Pielou, 1969).

In the analysis of the statistical distribution of observed data, a Poisson distribution was accepted to fit the expected number of trees per quadrat (cf. Hopkins, 1954; Greig-Smith, 1964; Kershaw, 1973) for two *Quercus* species coenopopulations in the sampling area. *Q. cerris* combined with *Q. petraea* will be designated as "Quercus". Chi-square test of goodness of fit with N-2 degrees of freedom was used to test departure from randomness.

In the analysis of dispersion pattern, we used five measures of aggregation to test the departure from the random dispersion pattern. Index of dispersion and index of clumping were calculated according the formula given by David and Moore (1954). Index of dissonance (Mirkin et Rozenberg, 1978), Morisita's index (cf. Vasilevich, 1969; Stiteler et Patil, 1971), and Lloyd's index of mean crowding (Pielou, 1969; Collier et al., 1973) were also used. Chi-square test, Student test and Fisher-Snedecor test were used to test the significance of differences from the random ($\alpha = 0.05$).

The Greig-Smith's method of contiguous quadrats (Greig-Smith, 1964) was applied. The data from the "basic units" (unit cells) were grouped into blocks of 2, 4, 8, 16 and 32 samples and the total variance between units apportioned by the usual procedure of analysis of variance into amounts derived from the differences between units within blocks of two, between blocks of four, and so on. The results may be represented as graphs of mean squares against block size (see Greig-Smith, 1961, 1964).

A method of iterations usually applied in studies of animal populations was recommended by Vasilevich (1969) for the determination of patches in dispersion patterns of plant populations. We

accepted data (presence/absence only) from the grid considered as transect of 1000 m long with 10-m-segments.

3. **Statistical tests on grids.** For the statistical analysis of data obtained on the grid, we used the method of population-field-analysis (Lyubarski, 1976) and the statistical test for visitation pattern on grids (Stapanian et al., 1982). Lyubarski (1976) defined the population field as a matrix of quantitative data obtained in a fragment of the natural population.

The statistical test for visitation pattern on grids (Stapanian et al., 1982) used the sum of the square distances between all possible pairs of observation points (C) as a measure of clustering and dispersion. Small values of C indicate a clumped dispersion, whereas large ones indicate hyperdispersion. A moderate value is consistent with the hypothesis of random dispersion.

4. **Estimated maps.** The data on stem density of naturally occurring populations were used for constructing of ground maps of actual plant dispersion on a sampling area of 100×100 m. Two types of estimated ground maps were constructed: two-phase, or presence/absence maps and stem density maps. Poisson (simulated) ground maps were constructed for the simulation of a random pattern using sets of data produced by random-number tables for two different frequencies ($K = 25$ and 45).

Spatial-arrangement-maps (or hill maps) of tree density on the study area were constructed by methods of computer graphics (Slavkovský, 1983) in the Computing Centre of the Slovak Academy of Sciences in Bratislava. It was used a set of graphic sub-programmes (in FORTRAN) developed in the Centre (Ďuriš et al., 1980).

5. **Association between the two species.** We used only measures of species associations based on presence/absence data listed in the usual 2×2 contingency table. The null hypothesis has been tested by calculating chi-square with Yate's correction. Six measures of interspecific association were calculated (see Tab. 5). Most of these measures range from 1 (in the case of perfect positive association) to 0 or -1 (in the case of perfect negative association). For details see Goodall (1973).

Results and discussion

1. Frequency distributions

Mean density of populations of *Quercus cerris* and *Q. petraea* was 0.68 and 0.29 per quadrat, respectively. In both coenopopulations, the density ranged from 0 to 3 per quadrat.

Distributions of frequencies of the number of trees in quadrats were close to the random Poisson distribution (Fig. 1). The frequency of quadrats with *Q. cerris* and *Q. petraea* trees was 45 % and 25 %, respectively. But the frequency of quadrats without oak trees was 45 %. High frequencies were found for quadrats without *Quercus* trees and for quadrats with one *Quercus* tree only.

Both differences between observed and expected frequencies as well as chi-square values increased with the number of frequency classes (Tab. 1). The observed (or expected) frequency classes should be much less than 5. In the case of a very small number of frequency classes, the chi-square statistic will be biased and the test will be misleading. Accepting this condition, the calculated chi-square values for *Q. cerris* and *Quercus* were lower, when compared with a chi-square table with $N-2$ degree of freedom at $\alpha = 0.05$ or 0.025 . In the case of *Q. petraea* it was not possible to evaluate the chi-square value because $N-2 = 0$ at two frequency classes.

The observed data are in good agreement with the random distribution. Every sampling unit has the same probability of being occupied by the oak tree, and the presence of the tree does not change the probability of another oak tree being found there.

The oak trees appear to be assigned independently and at random dispersion. The distribution of the observed frequencies of number of trees per quadrat is

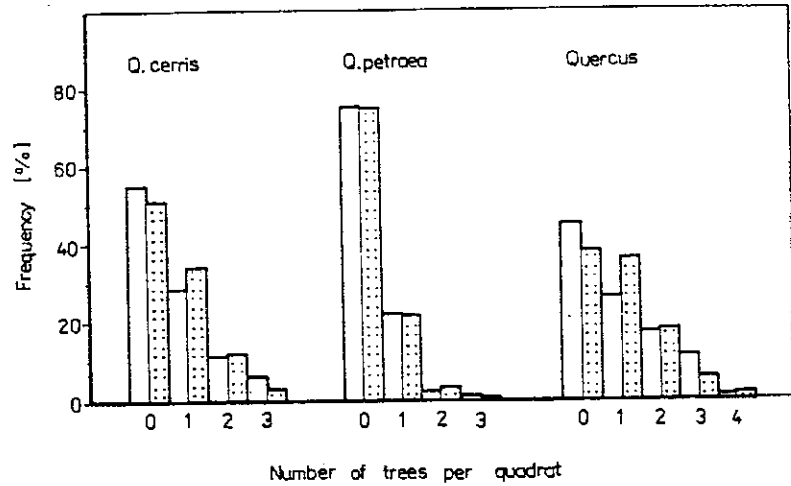


Fig. 1. Distribution of the number of trees per quadrat of *Quercus* species. Open bars: observed. Stippled bars: fitted Poisson distribution.

a Poisson variate but this does not mean in every case that also the dispersion pattern of oak coenopopulations in the study area will be a random one (cf. Greig-Smith, 1964; Mirkin et Rozenberg, 1978). Some difficulties with using the chi-square test for the coenopopulations (two frequency classes only in *Q. petraea*, high frequencies in classes 0 and 1) require further statistical analysis.

2. Measures of aggregation

Index values for six measures of aggregation are given in Tab. 2. The index of dispersion is about equal to the number of observations when the dispersion pattern is random (cf. David et Moore, 1954). The index of clumping for a randomly dispersed population is 0 and increases as clumping increases. The index of dissonance ranges from 0 to 1 and values close to 0 indicates a regular dispersion pattern. Morisita's index values larger than 1 refer to aggregated dispersion pattern.

Index values calculated were somewhat higher than the theoretical ones at the random pattern of dispersion, i. e. $I_D > 0$, $I_C > 100$, $dis > 0$, and $I_s > 1$, but statistical tests used have shown no significant differences from random values.

Mean crowding was defined by Llyod (cf. Pielou, 1969) as the mean number per

Table 1. Results of chi-square test of goodness of fit of the observed and expected distributions of frequencies of number of individuals of *Quercus* species per quadrat in the sampling area. The expected frequencies are based on the Poisson distribution

| Tree species | Degree of freedom ($N-2$) | Observed numbers of quadrats* | Chi-square | Probability |
|----------------------------|--------------------------------|-------------------------------|------------|-------------|
| <i>Quercus cerris</i> | 2 | >5 | 4.127 | <0.01 |
| | 1 | >5 | 1.878 | |
| | 0 | >5 | 0.754 | |
| <i>Quercus petraea</i> | 2 | <5 | 2.014 | |
| | 1 | <5 | 0.068 | |
| | 0 | >5 | 0.002 | |
| <i>Quercus</i> combined | 3 | <5 | 9.381 | 0.05—0.025 |
| | 2 | >5 | 7.241 | |
| | 1 | >5 | 5.015 | |
| | 0 | >5 | 2.136 | |

* in last frequency class

Table 2. Index values, from five measures of aggregation, for *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest

| Name of index | <i>Quercus</i> <i>cerris</i> | <i>Quercus</i> <i>petraea</i> | <i>Quercus</i> combined |
|------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|----------------------------|
| I. of dispersion (I_D) | 117.3 | 105.5 | 118.5 |
| I. of clumping (I_C) | 0.185 | 0.066 | 0.197 |
| I. of dissonance (dis) | 0.570 | 0.216 | 0.812 |
| Morisita's I (I_s) | 1.273 | 1.066 | 1.197 |
| I. of mean crowding (m') | 0.500 | 0.138 | 0.433 |

The data are not statistically different from random ($\alpha=0.05$)

individual of other individuals in a unit; these other individuals may be thought of as co-occupants of the unit with the first individual. The index of mean crowding for *Quercus* species coenopopulations is lower than 0.5 (Tab. 2).

3. Contiguous quadrats

The dependence of mean density, variance and variance to mean ratio on the block size for *Q. cerris* and *Q. petraea* coenopopulations is evident in the oak-hornbeam forest (Tab. 3).

Table 3. The effect of the quadrat size on variance and variance to mean ratio for two *Quercus* species coenopopulations in an oak-hornbeam forest

| Block size | Degree of freedom | \bar{x} | <i>Quercus cerris</i> | | \bar{x} | <i>Quercus petraea</i> | |
|------------|-------------------|-----------|-----------------------|-------------|-----------|------------------------|-------------|
| | | | V | V/\bar{x} | | V | V/\bar{x} |
| 1 | 63 | 0.70 | 1.818 | 2.59* | 0.27 | 0.230 | 0.86 |
| 2 | 31 | 1.41 | 2.055 | 1.46 | 0.53 | 0.386 | 0.73 |
| 4 | 15 | 2.81 | 5.096 | 1.81 | 1.06 | 0.663 | 0.62 |
| 8 | 7 | 5.63 | 9.412 | 1.67 | 2.13 | 0.958 | 0.45 |
| 16 | 3 | 11.25 | 22.917 | 2.04 | 4.25 | 4.417 | 1.04 |
| 32 | 1 | 22.50 | 24.500 | 1.09 | 8.50 | 38.250 | 4.50 |

* statistically different from random ($\alpha = 0.05$)

The expectation for density data with the random distribution is constant variance equal to the mean. A randomly dispersed population will have the same mean square for all block sizes and the mean square will be equal to mean number of individuals per grid unit. Thus, the V/\bar{x} ratio is the unity for the population. If the dispersion of individuals is contagious, the mean square will increase up to a maximum which corresponds to the mean patch size of the coenopopulation (Greig-Smith, 1964).

Mean density and variance increase with block size (Tab. 3). Variance to mean ratio is larger than one in *Q. cerris* and lower than one in *Q. petraea* populations. In *Q. cerris*, V/\bar{x} ratio is large as 95 % confidence upper limit for random distribution at block size 1 (quadrat of 10×10 m) and is close to the upper limit at block size 4 (quadrats of 20×20 m). Other ratios in *Q. cerris* and in *Q. petraea* are within the 95 % confidence limits given in Thompson's table by Greig-Smith (1961).

Oblong blocks consistently give mean squares less than those indicated by the square on either side of them in the sequence of sizes (Pielou, 1969, 1977). Thus, the V/\bar{x} ratio values at block sizes 2 (20×10 m) and 8 (20×40 m) are relatively low.

Using the method of iterations, the significance of differences between the observed number of iterations and the expected number at random pattern was tested by the formula given by Vasilevich (1969). For both *Q. cerris* and *Q. petraea* coenopopulations, t -values were close to -1 . According Terentyev's scale, $t=0$ to ± 2 indicates the random dispersion pattern (cf. Vasilevich, 1969).

4. Estimated maps

Two types of estimated ground maps are compared in Fig. 2. A, B. Presence/absence ground maps show up clearly the arrangement of quadrats occupied by oak trees in the area of 100×100 m (Fig. 2A), neglecting changes in tree density

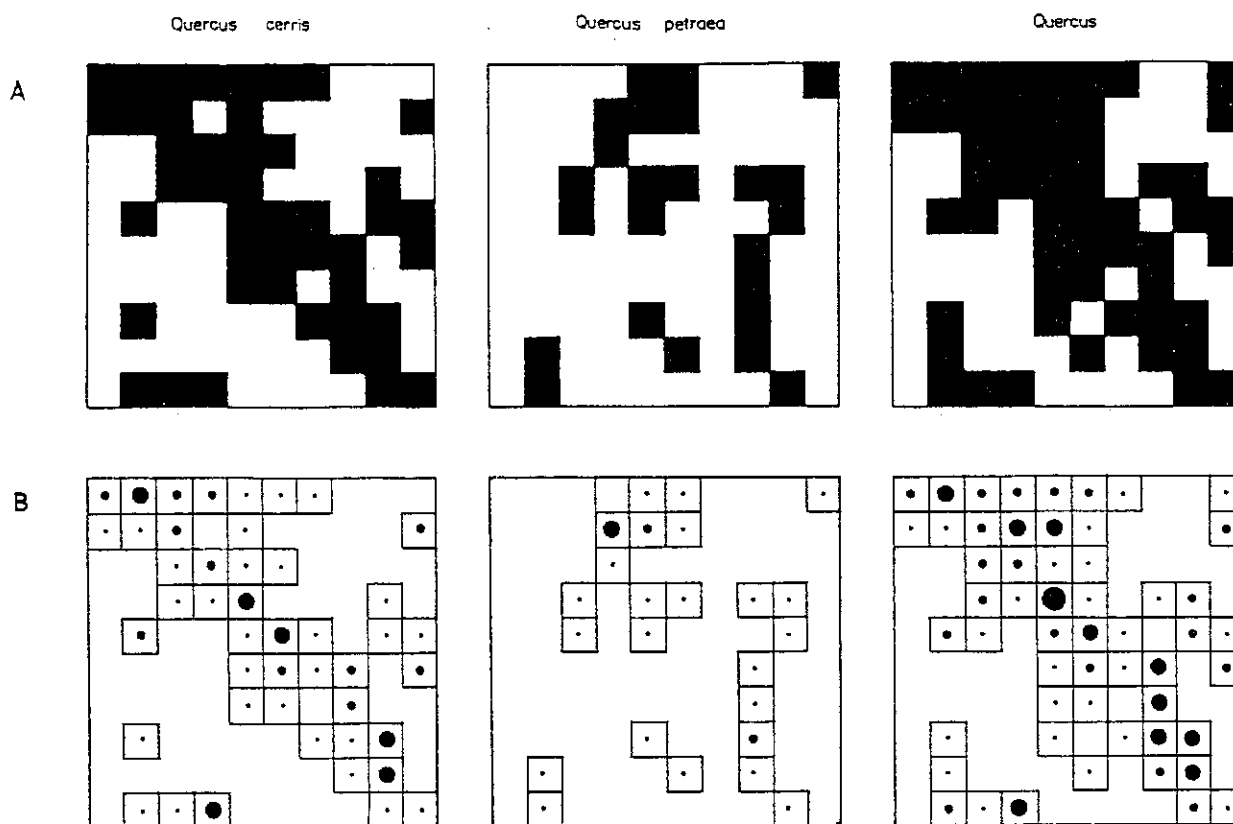


Fig. 2A. Two-phase (presence/absence) estimated maps for *Quercus species* coenopopulations in an oak-hornbeam forest.

Fig. 2B. Tree density estimated maps for *Quercus species* coenopopulations in an oak-hornbeam forest. The small, middle and large circles designate low, middle and large tree density, respectively.

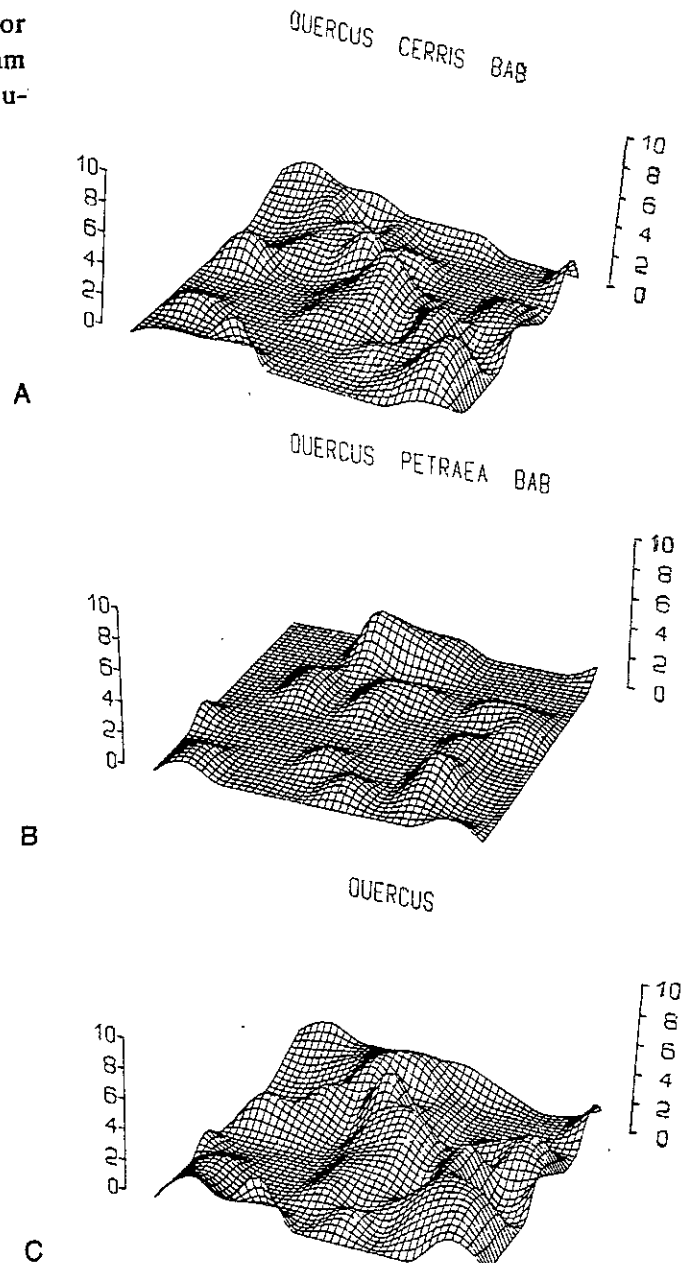
from place to place. However, in *Q. cerris* and *Quercus* the concentration is evident of occupied quadrats along one of the diagonals of the square area. Density-estimated ground maps (Fig. 2B) express also the variation of tree density in the area. In *Q. cerris* and in *Quercus* the quadrats with high tree density are accumulated along the diagonal.

Variations in tree density on the square area were expressed in space by spatial-arrangement-maps (Fig. 3A, 3B, 3C). Hills in the maps refer to quadrats occupied by oak trees, and height of the hills indicates the degree of tree density. Facts found in estimated ground maps and described above are demonstrated in excellent form.

5. Statistical tests on grids

Some general statistical parameters of fragment-population-fields of the two oak coenopopulations are given in Tab. 4. The parameter values are close to those introduced by Lyubarski (1976) for grassland communities.

Fig. 3A, B, C. Spatial pattern of tree density for *Quercus species* populations in an oak-hornbeam forest constructed by methods of computer-graphics.



Relative coefficients of the dislocation of the centroid of field (L_x , L_z) indicate dislocation of the values towards lower ones in the lines, and to higher ones in the columns. This dislocation is more evident in the case of *Q. cerris*. The coefficient of variation is in *Q. petraea* relatively high ($V = 115.4\%$) in comparison with *Q. cerris* ($V = 55.8\%$). The variance to mean ratio (M) is in both species lower than 1 and indicates relatively regular dispersion, predominantly in *Q. cerris* coenopopulation.

The sum-of squares of distances between all possible pairs of observation quadrats (C_1) on the grids 10×10 was close to the values (C_2) found in randomly dispersion of quadrats occupied by the oak trees in the grids (Fig. 5). For example, in *Q. cerris* $C_1 = 16.06$ and $C_2 = 16.9$ to 19.4 , $K = 45$. The C_1 — values calculated from the grids 7×7 were in *Q. cerris* and *Q. petraea* between probability

Table 4. General statistical parameters of fragment population field of two *Quercus* species coenopopulations in an oak-hornbeam forest at Báb

| Species | \bar{x} | \bar{z} | \bar{x}_v | \bar{z}_v | L_x | L_z | L | \bar{y} | s_y | lim y | S_y^2 | S_y | M |
|------------------------|-----------|-----------|-------------|-------------|-------|-------|------|-----------|-------|---------|---------|-------|-------|
| <i>Quercus cerris</i> | 5.5 | 5.5 | 5.6 | 5.0 | 2.15 | -9.1 | 9.3 | 1.36 | 0.076 | 0—3 | 0.576 | 0.759 | 0.424 |
| <i>Quercus petraea</i> | 5.5 | 5.5 | 5.7 | 4.96 | 4.07 | -9.7 | 10.5 | 0.58 | 0.067 | 0—3 | 0.448 | 0.669 | 0.772 |

Table 5. Index values, from six measures of association between two species, for *Quercus cerris* and *Q. petraea* coenopopulations in an oak-hornbeam forest

| Name of coefficient | Value | Name of coefficient | Value |
|---------------------|-------|-------------------------------|-------|
| Iverson coefficient | 0.273 | simple matching coefficient | 0.600 |
| Dice coefficient | 0.429 | point correlation coefficient | 0.055 |
| Forbes coefficient | 1.330 | cole coefficient | 0.466 |

0.100—0.250 and 0.005—0.010, respectively (the data on probability are from Tab. 1 in Stapanian et al. (1982), for cumulative distribution of C_2 for 7×7 grid).

6. Association between the species

In the studied area, both oak species co-occurred together in 15 quadrats only. The highest frequencies were found in quadrats with the lowest number of oak trees (Fig. 4). There were the following combinations of *Q. cerris*/*Q. petraea*: 1/0, 1/1 and 0/1. The absence of quadrats with high tree density of both *Quercus* species is evident. Distribution of frequencies for the oak combinations indicate negligible interactions between the two species.

The chi-square test of goodness fit did not prove the existence of an association between these two species. The chi-square value calculated ($\chi^2 = 2.276$) is lower as the critical value of the theoretical distribution of chi-square with one degree of freedom. It may be concluded that the two species are distributed independently of one another.

It is interesting that association coefficients calculated, which express the degree of association between the species (Tab. 5), did not exclude a certain association between the species in question. In this way, findings of Eliáš (1981) were proved on the low sensitivity of the coefficients used. An exception is the point correlation coefficient only. The calculated value for oaks ($r = 0.055$) indicates a non signifi-

Fig. 4. Frequency distribution of number of *Quercus cerris*/*Q. petraea* density combinations in sampling plots (quadrats) on the sampling area in an oak-horbeam forest.

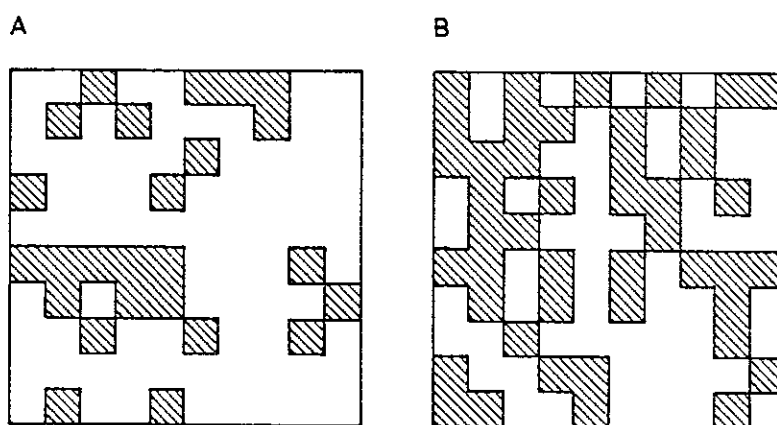
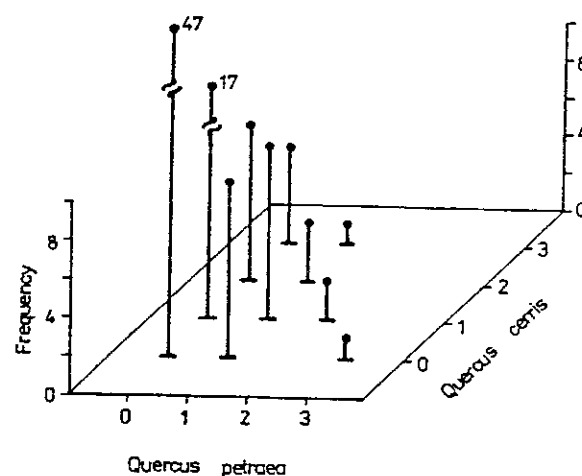


Fig. 5. Two-phase (presence/absence) estimated maps for two theoretical (simulated) populations with random dispersion pattern. Case A: 25 quadrats occupied by trees, case B: 45 quadrats occupied by trees.

cant association. Goodall (1973) found that the Iverson index and the point correlation coefficient are unbiased in general, even with samples of only ten quadrats.

Translated by the author

Acknowledgement

The author is grateful to Dr. P. Slavkovský for his help in construction of spatial maps by computer graphics in Computing Centre of the Slovak Academy of Sciences in Bratislava.

References

- Biskupský, V., 1970: Work in the field of forest research at the Báb research project. In: Jurko, A., Duda M. (eds.), Research Project Báb (IBP), Progress Report I., Bratislava, 71 pp.
- Bonnicksen, T. M., Stone, E. C., 1981: The giant sequoia-mixed conifer forest community characterized through pattern analysis as a mosaic aggregations. Forest Ecol. Manage., 3, p. 307.

- Collier, B. D., Cox, G. W., Johnson, A. W., Miller, P. C., 1973: *Dynamic ecology*. Prentice-Hall, Inc., London, 563 pp.
- David, F. N., Moore, P. G., 1954: Notes on contagious distributions in plant populations. *Ann. Bot.*, 18, 47 pp.
- Ďuriš, P. et al., 1980: Manual for computer users (in Slovak). Computing Centre of Slov. Acad. Sci., Bratislava.
- Eliáš, P., 1981: Quantitative ecological analysis of *Loranthus europaeus* coenopopulation in an oak-hornbeam forest (in Slovak). Inst. of Exp. Biol. and Ecol., Slov. Acad. of Sci., Bratislava, 46 pp.
- Goodall, D. W., 1973: Sample similarity and species correlation. In: Whittaker, R. H. (ed.), *Ordination and classification of communities*. Dr. W. Junk b. v.-Publ., The Hague, 105 pp.
- Greig-Smith, P., 1952: The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Ann. Bot.*, 16, p. 293.
- Greig-Smith, P., 1961: Data on pattern within plant communities I. The analysis of pattern. *J. Ecol.*, 49, p. 695.
- Greig-Smith, P., 1964: *Quantitative plant ecology*. 2d ed. Butterworths. London, 256 pp.
- Hopkins, B., 1954: A new method for determining the type of distribution of plant individuals. *Ann. Bot.*, 18, p. 213.
- Kershaw, K. A., 1973: *Quantitative and dynamic ecology*. 2d ed. E. Arnold (Publ.) Ltd., London.
- Lamacraft, R. R., Friedel, M. H., Chewings, V. H., 1983: Comparison of distance based density estimates for some arid rangeland vegetation. *Aust. J. Ecol.*, 8, p. 181.
- Lyubarski, E. L., 1976: *Coenopopulation and phytocoenosis* (in Russian). Izd. Kazanskogo universiteta, Kazaň, 158 pp.
- Mirkin, B. M., Rozenberg, G. S., 1978: *Phytocoenology. Principles and methods* (in Russian). Moskva.
- Oszlányi, J., 1975: Characteristics of ecological structure of the growing stock at the research site of Báb. In: Biskupský, V. (ed.): *Research Project Báb (IBP), Progress report II*. Veda, Bratislava, 61 pp.
- Pielou, E. C., 1969: *An introduction to mathematical ecology*. J. Wiley et sons, Inc., New York, 286 pp.
- Pielou E. C., 1977: *Mathematical Ecology*. John Wiley et Sons, New York, 385 pp.
- Poole, R. W., 1974: *An introduction to quantitative ecology*. McGraw-Hill Book Co., New York, 532 pp.
- Slavkovský, P., 1983: Hidden line problem in computer graphics (in Slovak). In *Proceed of Symp. Computer graphics, Smolenice 1983*, Bratislava, 171 pp.
- Stapanian, M. A., Higgins, J. J., Smith, Ch. C., 1982: Statistical tests for visitation patterns on grids. *Ecology*, 63, p. 1972.
- Stiteler, W. M., Patil, G. P., 1971: Variance-to mean ratio and Morisita's index as measures of spatial patterns in ecological populations. In: Patil, G. P., Pielou, E. C., Waters, W. E. (eds.), *Spatial patterns and statistical distributions*. The Pennsylvania State Univ. Press, London, 423 pp.
- Vasilevich, V. I., 1969: *Statistical methods in geobotany* (in Russian). Nauka, Leningrad, 232 pp.

Received 14. 3. 1984

Eliáš P.: **Horizontálna štruktúra cenopopulácií dubov v dubovo-hrabovom lese.**

Autor analyzoval rozmiestnenie jedincov v cenopopuláciách duba cerového a duba zimného v opadavom listnatom lese na juhozápadnom Slovensku. Základné údaje získal rozborom pravidelnej mriežky. Aplikoval viacero štatistických metód na stanovenie nenáhodnosti rozptylu (pattern) a dosiahol rôzne výsledky. Rozdelenie početností hustoty stromov v pokusných štvorcoch sa blížilo Poissonovmu rozdeleniu. Použité indexy zoskupovania poukazovali na náhodné rozmiestnenie jedincov. Odhadové plošné mapy a priestorové mapy zostrojené metódami počítačovej grafiky odhalili tendenciu k zoskupovaniu pozdĺž jednej z uhlopriečok pokusnej plochy (v cenopopulácii duba cerového). Skúmané dva druhy stromov sú rozmiestnené nezávisle od seba.

Элияш П.: Горизонтальная структура ценопопуляций дубов в дубово-грабовом лесу.

Автор анализировал размещение индивидуумов в ценопопуляциях дуба французского и дуба зимнего в осыпающемся лиственном лесу в югозападной Словакии. Основные данные были получены с помощью анализа регулярной решетки. Применил несколько статистических методов для установления не-случайности рассеяния (pattern) и было достигнуто разных результатов. Разделение многочисленности плотности деревьев в подопытных квадратах приближалось разделению Пуассона (Poisson). Примененные индексы группировки указывали на случайное размещение индивидуумов. Приблизительно определенные пространственные карты и пространственные карты построенные методами вычислительной графики открыли тенденцию к группировке вдоль одной из диагоналей подопытной площади (в ценопопуляции дуба французского). Исследуемые два вида деревьев размещены независимо друг от друга.

QUANTITATIVE ECOLOGICAL ANALYSIS OF A MISTLETOE (*LORANTHUS EUROPAEUS* JACQ.) POPULATION IN AN OAK—HORNBEAM FOREST: SPACE CONTINUUM APPROACH

PAVOL ELIÁŠ

Institute of Experimental Biology and Ecology of Centre of Biological and Ecological Sciences of the Slovak Academy of Sciences, Obrancov mieru 3, 814 34 Bratislava, Czechoslovakia

Abstract

Eliáš P: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach. Ecology (CSSR), Vol. 6, No. 4, 359—372, 1987.

The dispersion of mistletoe deciduous shrubs in coenopopulation of *Loranthus europaeus* was examined in a temperate hardwood forest in SW Slovakia using rectangular grid pattern analysis. Several statistical techniques were applied with similar results. Frequency distribution of the mistletoe density was close to a negative binomial variate. Six measures of aggregation used also indicated aggregated dispersion pattern. Frequency of infested quadrats was 24 % and mean mistletoe density was 2.16 per 10 m × 10 m quadrat. Mistletoe shrubs occurred only in quadrats with tall oak trees. Association indices discovered absolute association (segregation) between the mistletoe and oak quadrats. The correlation between the mistletoe and host density was not simple. Comparative trend-surface analysis did not confirm such correlation. High infested quadrats were concentrated into three groups located in different positions in the sampled stand. Dispersion and density of fruiting (female) mistletoes were also analysed.

Introduction

Mistletoes are obligate epiphytic parasites of higher plant species (Kuijt, 1969). *Loranthus europaeus* Jacq. is a deciduous dioecious hemiparasitic mistletoe limited by its geographical distribution to the southeastern Europe.

Hemiparasitic mistletoes are autotrophic obligate parasites inhabiting branches of trees. It was hypothesized (Schulze et al., 1984; Ehleringer et al., 1985) that xylem-tapping mistletoes which were parasitic for water were also nutrient parasites, differing in their water use efficiency relative to that of their hosts on the basis of host nitrogen supply in the transpiration stream.

In forest stands heavily infected by the mistletoe (*Loranthus europaeus*), growth losses caused by the hemiparasite were indicated (Lux, 1952; Černý,

1976). The increase of infection of *Quercus* species by mistletoes in the north- and southeastern part of Austria is already alarming (Göstel et al., 1986).

In southwestern Slovakia (Czechoslovakia), several coenopopulations of *Loranthus europaeus* in hardwood temperate forests were analysed by quantitative ecological methods (Eliáš, 1981b). Two different approaches were used: discrete unit and space continuum approach (cf. Pielou, 1969). The discrete unit approach is the case in which the organisms are confined to discrete habitable sites or "units". In a continuum, either an area or a volume, is available to the organisms, and they may be found anywhere throughout it (Pielou, l.c.).

In the case of the tree hemiparasite, the space continuum approach was accepted for two reasons:

1. The sampled stands were formed by closed stands of tall trees, therefore, in each sample plot (quadrat) more than one tree should be occurred. Theoretically, each tree may be used by hemiparasite as a host plant (neglecting host specificity).

2. Spatial dispersion of hemiparasite in a stand (community) is important for study and evaluation of epidemiology and infection spread, and factors modifying the dispersion.

This paper contains data on dispersion of the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) in the sampled stand in relation to the dispersion of host plant species.

Material and methods

The study was conducted in an unequally aged and biosociologically markedly differentiated oak-hornbeam forest at Báb, SW Slovakia. The stands were approx. 90-year-old and 18-m-tall, in average. Five different tree species participated in the forming of main canopy (*Carpinus betulus* L., *Acer campestre* L., *Quercus cerris* L., *Q. petraea* Liebl., and *Sorbus torminalis* Cr.), among them *Carpinus betulus* was a dominant species.

A rectangular grid pattern analysis was used (cf. Eliáš, 1981b, 1984). The sampled stand was a square area of 100 m × 100 m divided into 100 sample plots (quadrats) of 10 m × 10 m. The closed forest stand was considered in this study to be a continuum of space which could be occupied by the mistletoes. All measurements and observations were made in the winter 1977/1978, when leaves fell from the deciduous trees. In each quadrat, the mistletoe shrubs and tall trees were counted.

Sampling procedures, statistical tests on quadrats and on grids, estimated maps, and association between pairs of species were used, constructed, and evaluated, respectively, by the same ways as in the previous paper (Eliáš, 1984). In the analysis of statistical distribution of observed data, a negative binomial distribution was accepted to fit the expected number of mistletoe per quadrat (Bliss and Fisher, 1953; Poole, 1974; Havránek et al., 1981). The constant k , a parameter of the distribution, was obtained by a somewhat tedious iterative method (Bliss and Fisher, l.c.). The following maximum likelihood estimator of k was used

$$N \log e(1 + \bar{x}/k) - \sum (A_x/k + x) = 0,$$

where A_x is the sum of the observed frequencies of units containing more than x individuals. The constant k can be any positive number: very small values of k are associated with a high degree of aggregation, and as $k \rightarrow \infty$ the negative binomial distribution approaches the Poisson's.

The correlation between spatial patterns of the mistletoe and that of oak trees in the sampled stand was assessed by a method of polynomial comparative trend-surface analysis, originally used for quantitative assessments of the similarity between fitted surfaces in physical geography (Mather, 1976). A modified COMPARE, a Fortran IV program (Goodman, 1983) was accepted to calculate polynomial trend surfaces up to the third-order (cubic) for two data sets, and to derive comparative measures.

Table 1. Mistletoe population characteristics for an oak-hornbeam coenopopulation in SW Slovakia. The data are expressed per 10 × 10 m quadrat

| Mistletoe In | Frequency | Density | |
|----------------------------|-----------|---------|-------|
| | [%] | mean | range |
| All quadrats ($n = 100$) | 24 | 2.16 | 0–37 |
| Oak quadrats only | 44 | 3.90 | 0–37 |
| Infested oak quadrats only | 100 | 9.0 | 1–37 |

Results

1. Dispersion of mistletoe in a forest stand

The mean density of mistletoe population in the stand was 2.16 shrubs per quadrat and frequency of the quadrats with mistletoe (“infested quadrats”) was 24 % (Tab. 1). Frequency distribution of number of the mistletoes in quadrats differed from Poisson distribution expected at random dispersion pattern (cf. Eliáš, 1981b; variance to mean ratio = 14.58, chi-square = 434.9, $p < 0.01$) and it was close to the negative binomial distribution (Fig. 1). The parameter k for

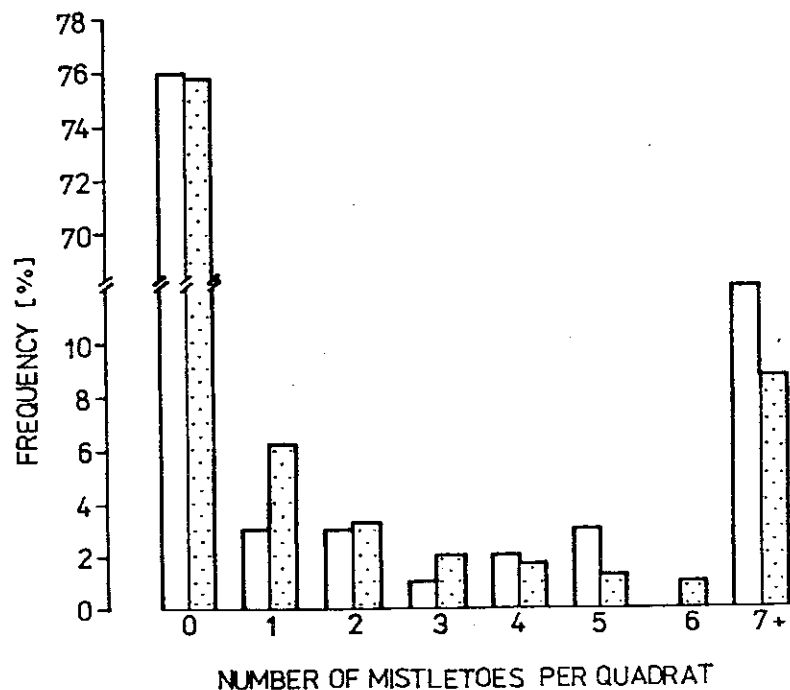


Fig. 1. Distribution of the number of mistletoes per quadrat. Open bars: observed. Stippled bars: fitted negative binomial distribution.

Table 2. Index values, from six measures of aggregation, for mistletoe population in an oak-hornbeam forest. The indices were calculated on the basis of 10 × 10 m quadrats

| Name of index | Value | Name of index | Value |
|----------------------------|--------|-------------------------------------|-------|
| I. of dispersion (I_D) | 147.7 | Morisita's $I. (I_m)$ | 7.166 |
| I. of clumping (I_C) | 13.577 | I. of mean crowding (m^*) | 0.888 |
| I. of dissonance (dis) | 0.933 | Negative binomial parameter (k) | 0.085 |

The data are statistically different from random ($p < 0.01$)

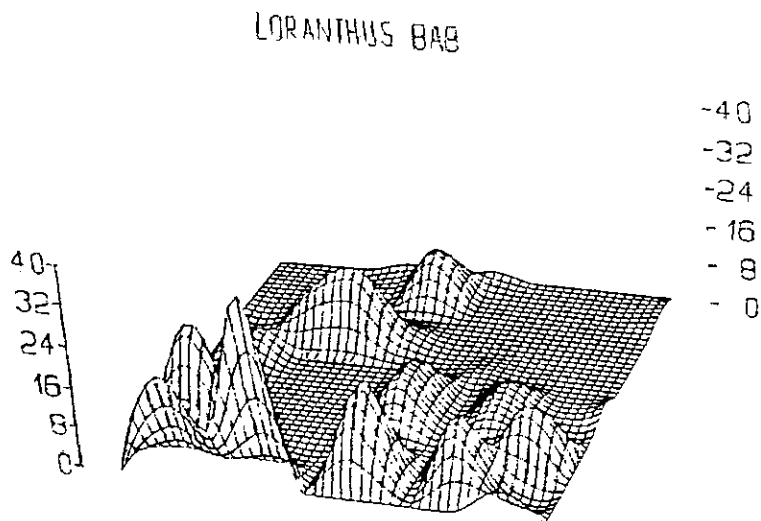


Fig. 2. Spatial pattern of mistletoe density for mistletoe (*Loranthus europaeus*) population in an oak-hornbeam forest constructed by methods of computer graphics.

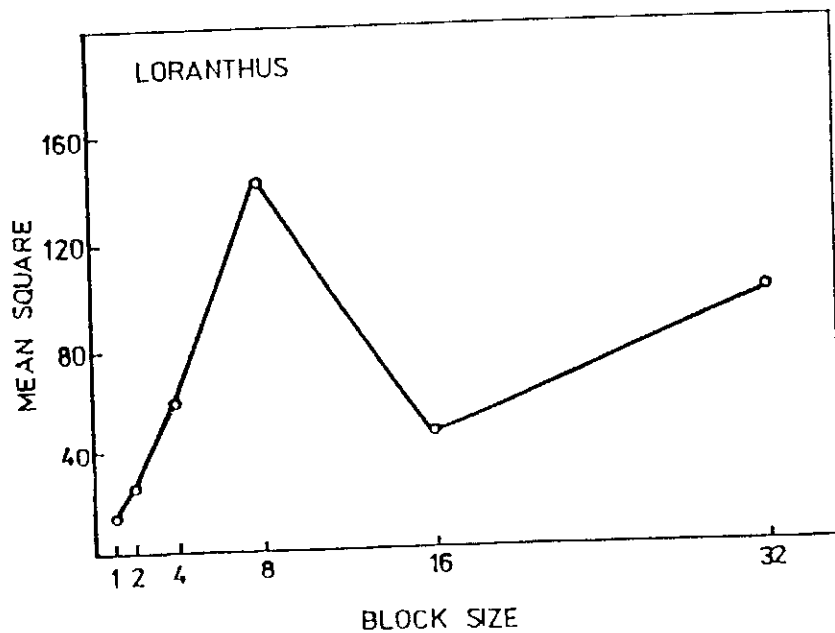


Fig. 3. The effect of quadrat size on variance (mean square) for *Loranthus* population in a model oak-hornbeam stand.

Table 3. Index values, from six measures of association between pairs of species, for *Loranthus europaeus* population in an oak-hornbeam forest. The coefficients were calculated from quadrat data

| Name of coefficient | Association between mistletoe and | | |
|-------------------------------|-----------------------------------|------------------|-------------------|
| | <i>Quercus</i> | <i>Q. cerris</i> | <i>Q. petraea</i> |
| Iversen coefficient | 0.491 | 0.425 | 0.189 |
| Dice coefficient | 0.658 | 0.597 | 0.318 |
| Forbes coefficient | 1.818 | 2.020 | 1.474 |
| Simple matching coefficient | 0.720 | 0.730 | 0.730 |
| Point correlation coefficient | 0.550 | 0.565 | 0.663 |
| Cole coefficient | 1.00 | 0.948 | 0.545 |

oak quadrats only was 0.08458. Several calculated indices also indicate aggregated pattern (Tab. 2).

Spatial pattern of infested quadrats in the model stand is shown in Fig. 2, using spatial arrangement map ("hill map"). Three patches ("hills" or "hill-groups") with high density of infested quadrats may be distinguished. Aggregation of the infested quadrats occurred at block size "8", viz. 800 m² (Fig. 3).

2. Association between mistletoe and tree quadrats

The mistletoe did not occur in all quadrats studied but only in 24 % of the quadrats of the sampled stand. It occurred only in the quadrats with tall oak trees ("oak quadrats"); in other quadrats occupied by different tree species, namely hornbeam and maple, it was absent. Association between infested and oak quadrats was absolute (Tab. 3). However, differences in association were

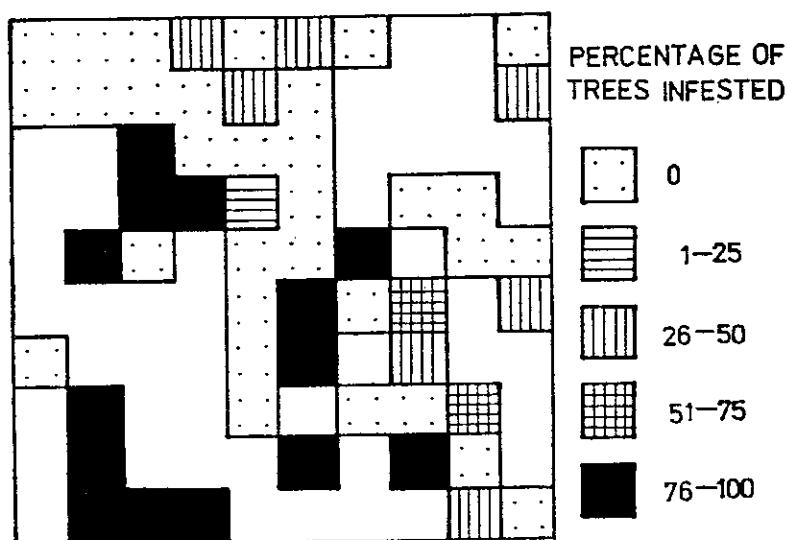


Fig. 4. Estimated map for oak population in the model forest stand, considering degree of tree infestation by the mistletoe.

found between the mistletoe and two oak species occurred in the stand. Chi-square test indicates association only between the mistletoe and *Quercus cerris* (chi-square = 21.7, $p < 0.01$) but not between the mistletoe and *Q. petraea* (chi-square = 1.06). Similarly, association coefficients referred higher association between the mistletoe quadrats and quadrats with *Quercus cerris* (Tab. 3). Cole's coefficient was 0.948 for *Q. cerris* and 0.545 for *Q. petraea*.

Mistletoe did not occur in all quadrats occupied by oak trees (Fig. 4). It infested only 43.6 % quadrats with oak trees, and its population density was 3.9 shrubs per 100 m² (Tab. 1). But local variation in density was large: the variation range was 36. In 50 % of infested quadrats there occurred less than 5 shrubs and in other 20 % of infested quadrats from 6 to 10 mistletoes were presented.

3. Correlation between mistletoe and oak densities

Infested quadrats differed in degree of infestation of oak trees (Fig. 4). The quadrats with 76 to 100 percentage of oak -tree infestation were most frequent. They were concentrated in three different localities within the sampled stand. Frequency distribution of number of quadrats with various density of tall oak trees differed from that of quadrats with infested oak trees (Fig. 5). Analysis of

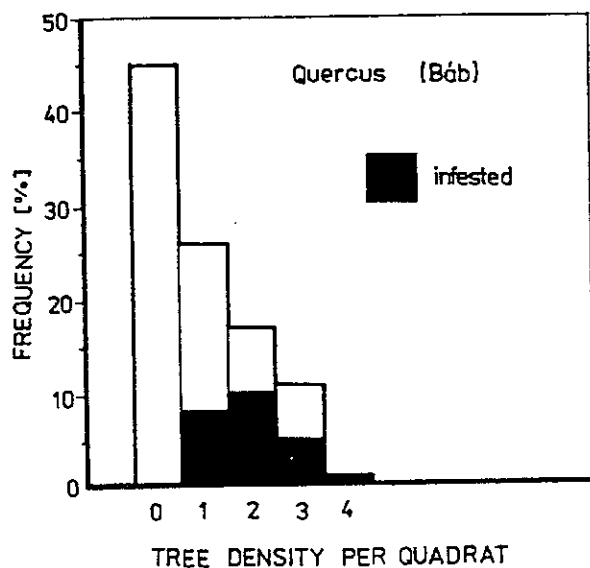


Fig. 5. Frequency distribution of number of oak per quadrat in the model forest stand. Infested quadrats are also given.

frequency distribution of quadrats with different oak density *versus* quadrats with infested oaks (Fig. 6) showed that between the oak-tree density per quadrat and degree of mistletoe infection of oak trees there was no evident correlation. Quadrats with one oak tree were more frequently infested than other oak quadrats with more oaks per quadrat. But this fact is associated with the frequency of the one-oak quadrats in the sampled stand.

Comparative trend-surface analysis did not show any correlation between fitted spatial patterns of infested and oak quadrats in the model stand. Product-moment correlation (PMC) coefficient for predicted Z values was -0.129 , PMC between weighed coefficients was 0.235 and PMC of slope angles was 0.353 . Maximum distortion at a point between standardized surfaces was 2.778 and

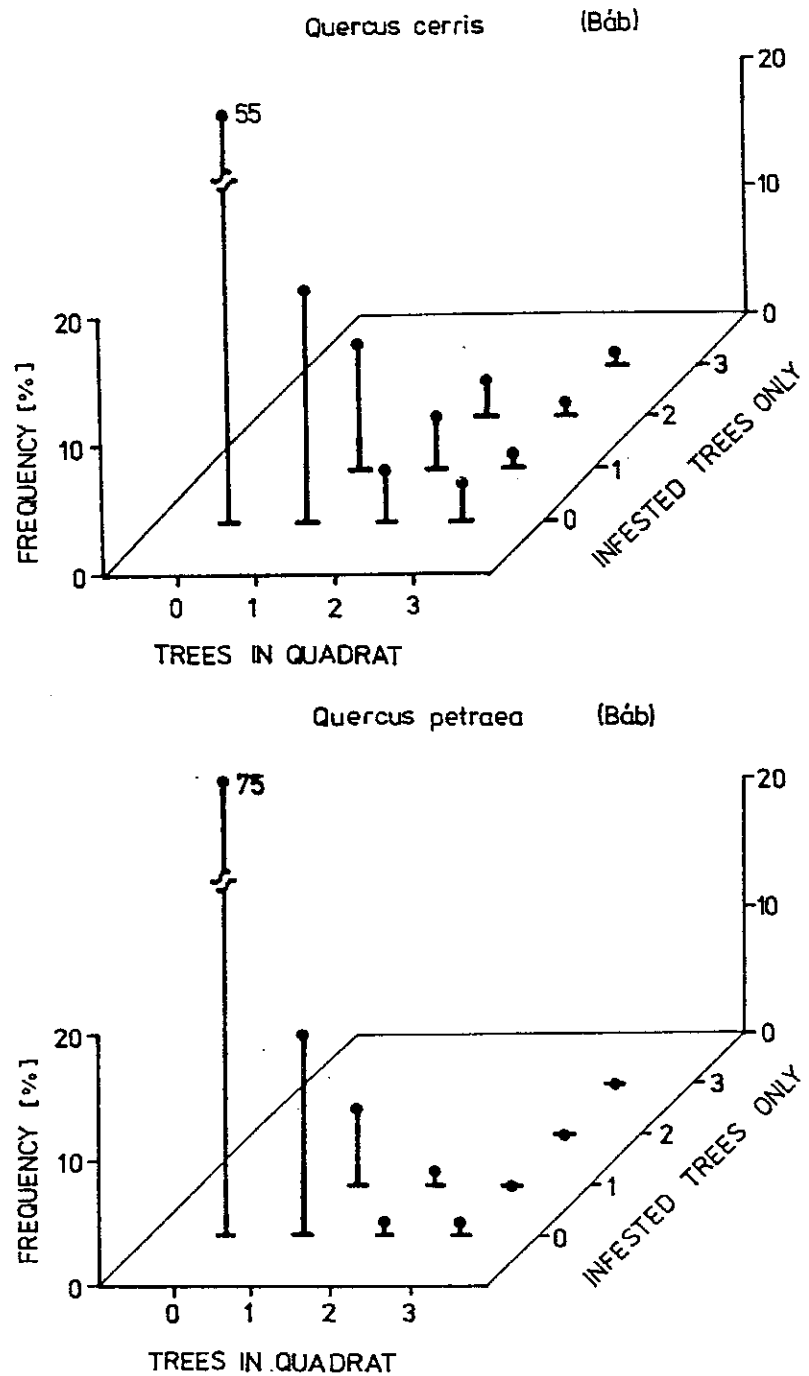


Fig. 6. Frequency distributions of numbers of infested/total oak density combinations in sampling plots (quadrats) in the model oak-hornbeam stand. Upper: *Quercus cerris* population. Bottom: *Quercus petraea* population.

unweighed and weighed taxonomic distance between coefficients (exclusive base) was 9.228 and 4.453, respectively.

4. Dispersion of fruiting mistletoes in the stand

Dispersion of infested quadrats with fruiting mistletoes somewhat differed from the dispersion of all infested quadrats (Fig. 7) but it was similar to that. Frequency of quadrats with fruiting mistletoes was only 17%. The fruiting mistletoes occurred in 70% of infested quadrats with mean density 2.33 shrubs per quadrat (Tab. 4). Sex ratio calculated as fruiting/total infested quadrats was 0.709 for oak-host population.

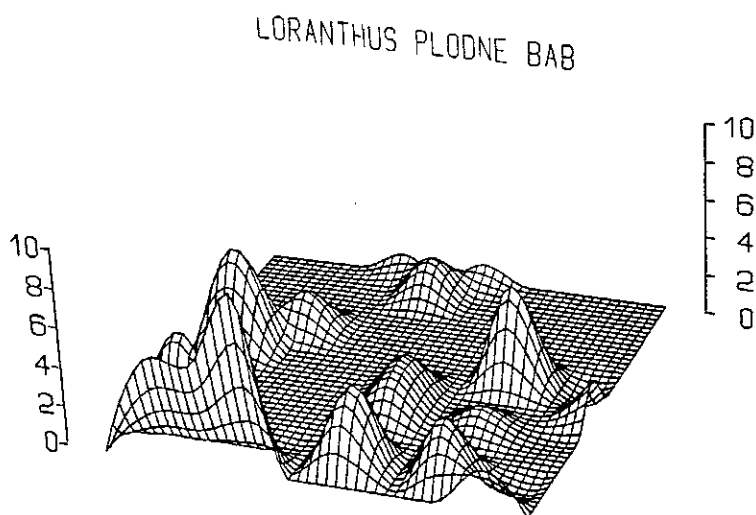


Fig. 7. Spatial pattern of fruiting (female) mistletoe density in the mistletoe population in oak-horn-beam forest constructed by methods of computer graphics.

Table 4. Population characteristics for fruiting (female) mistletoe population in an oak-horn-beam forest in SW Slovakia. The data are expressed per 10 × 10 m quadrat

| Mistletoe In | Frequency | Density | |
|----------------------------|-----------|---------|-------|
| | [%] | mean | range |
| All quadrats (n = 100) | 17 | 0.56 | 0-12 |
| Oak quadrats only | 31 | 1.00 | 0-12 |
| Infested oak quadrats only | 71 | 2.33 | 1-12 |

Discussion

In the introduction we suggested that the mistletoe could use space continuum of the sampled forest stand and that it could potentially occur in all quadrats of the grid. But the mistletoe was found only in 24% of quadrats of

the model stand. It did not occupy all habitable units (quadrats). The potentiality for infestation here is very large: 100 quadrats of 10 m × 10 m in which more than 730 trees occurred, among them 82 dominant and 105 codominant trees.

It was shown that the mistletoe occurred only in quadrats occupied merely by tall oak trees. This absolute association between the mistletoe and oak trees species is known from the territory of Czechoslovakia (Eliáš, 1981a) and also from other countries of southeastern Europe (cf. Tutin et al., 1964). In Austria it was found on oak trees, on *Castanea sativa* Mill., and occasionally also on *Prunus avium* L. and *Carpinus betulus* (Glatzel, 1982). In the sampled stand dominated by *Carpinus betulus*, the dominant tree species was not used by the mistletoe as a host plant. *Loranthus europaeus* is restricted to one or a few related host species and, therefore, can be considered to be host-specialized (Atsatt, 1983). Host specificity may be caused by several physiological, biochemical, morphological, genetical, and some other features of hosts (Tsivion, 1979; Atsatt, 1983; Lynn, 1985; Clay et al., 1985). Thomson and Mahall (1983) found clear geographic differences in specificity on a single host.

In the sampled stand, host specificity of the mistletoe could be correlated with vertical structure or architecture of the stand and with the positions of the trees in the stand. In the forest stand, the oaks, namely *Quercus cerris*, were dominant trees with upper parts of their crowns above the main canopy level, which was formed predominantly by crowns of *Carpinus betulus* and *Acer campestre*. Helio- and thermophilous mistletoe (*Loranthus europaeus*) intolerates the deep shade within the hornbeam and maple canopy and, therefore, inhabites predominantly open, sunny oak crowns (Eliáš, 1981b). Light appeared necessary also for the infection of some host plants by mistletoes. The highest percentage of infection of *Pinus sabiniana* Dougl. by *Arceuthobium occidentale* Engelm. occurred under full and half sunlight. Little infection occurred in the absence of light (Scharpf, 1972).

The mistletoe did not occur in all quadrats with tall oak trees but it infested only 43.6 % of the oak quadrats. The occurrence of the mistletoe in the stand may be explained by stand structure, namely horizontal structure of oak populations, by the mistletoe dispersal or spread of infection, as well as by the time of infection and spread.

Horizontal structure of oak populations in the sampled stand was analysed in detail (Eliáš, 1984). Spatial pattern of *Quercus petraea* trees was random, while that of *Q. cerris* trees aggregated. The occurrence of the *Q. cerris* trees was concentrated along one of the diagonals of the sampled area, and was in relation to the stand regeneration. These two oak species were distributed independently of one another.

In direction of one of the diagonals of the sampled area there was a continuous occurrence of oaks in the quadrats. All quadrats were occupied by tall

oaks. But yet the mistletoe did not occur in all oak quadrats not even in this zone of continuous oak occurrence, where the distance between the oak trees was minimum. The occurrence of the infested quadrats was concentrated into three different local centres. The largest group of totally infested oak quadrats was located in marginal part of the sampled stand, in insulated inland of oak quadrats within continuous *Carpinus* quadrats area. The mistletoe occurred also on oak trees in the vicinity of the sampled stand, close to the infested quadrats. We assume, therefore, that the above mentioned infested quadrat group could be an initial centre of mistletoe infection in the sample stand. In the centre, maximum density of mistletoe (37 shrubs per quadrat) within the stand was found. Two secondary centres of infested oak quadrats occurred in the area of continuous distribution of oaks along the diagonal, at its opposite ends.

Spread of mistletoe infection in the stand from the primary centre of infection is a long-term process, depending on several factors, such as seed production, host density, natural vectors, etc. Seed production and dispersal are very important in this context. The mistletoe is a dioecious shrub and, therefore, fruits are produced only by female shrubs. Sex ratio was calculated as the ratio of fruiting (female) to total infested quadrats. It included only adult female shrubs which were able to produce fruits. Young female mistletoes yet unable to produce fruits were not distinguished from male plants. The sex ratio is, therefore, somewhat underestimated. The generation time from seed, production, infection, and development of a mature fruiting plant of dwarf mistletoes is five years or longer (Scharpf and Parmeter, 1976).

In the model stand, the spatial pattern of infested quadrats with fruiting mistletoes was similar to the spatial pattern of all infested quadrats. There were distinguished three groups of infested quadrats with fruiting mistletoes, similarly located in the stand.

Another factor is the occurrence of natural vectors. Seed-eating birds are the only known vector of mistletoe (Pijl, 1969). In winter, birds of the family *Turdidae* were usually observed in the crowns of host trees, eating the fruits on female mistletoe shrubs. In the context of spread infection, population density, and etology of the avian dispersers were considered as very important (Eliáš, 1985). In the sampled stand, some species of *Turdidae* were found (Ferianc et al., 1970), being winter guests with high percentage and relative regular occurrence. The tallest trees of the stand were chosen by the birds for setting during the visits. Dominant and codominant trees of *Quercus cerris* were 21.4 m and 20.0 m tall in average, respectively. Their crown tops were located some metres above the main canopy of the forest stand.

An important factor determining dispersion of mistletoes in stand is also the time of initial infection. In the case of the sampled stand we did not know either the time of mistletoe introduction by birds or dynamics of its spread.

5 The spread of mistletoe infection may be also limited by the presence of barriers to spread such as a high non-host component in a stand. This factor is very important for autochorous mistletoes such as dwarf mistletoe but in ornitochorous mistletoes non-host barriers did not usually reduce the spread of infection.

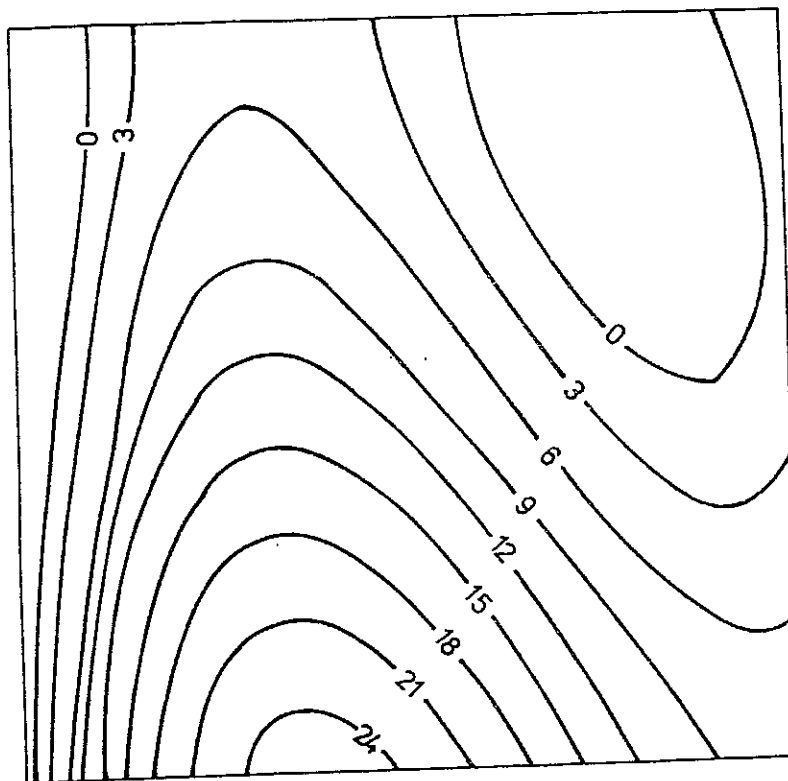


Fig. 8. Third order trend surface fitted to data on population density of *Loranthus europaeus* in the model stand.

Mistletoes did not occur at random on the susceptible plants in a community but they had a clumpy (aggregated) dispersion (Eliáš, 1981b; Alfaro et al., 1985; Hoffmann et al., 1986). Such dispersion type suggests that infection with mistletoe may proceed from a "founding" infected host plant and from there it proceeds more or less centrifugally to the neighbouring hosts (Alfaro et al., 1985). Spread of infection tends to occupation of all habitable units (sites) and, in such a way, to the uniform dispersion in monospecific host stand or to the same (or similar) dispersion of host-species plant in mixed host and non-host species communities. In the sampled stand, there were many unoccupied sites and quadrats with low degree of mistletoe infection of host trees. It was the case, when we did not find correlation between the mistletoe and oak-tree densities as well as between spatial patterns of mistletoes and oak trees, while the comparative trend-surface analysis was used. However, application of the method is limited here because of large dispersion patterns of mistletoes and their host

trees. Fitted dispersion of hosts in the stand was close to actual dispersion but fitted dispersion of mistletoes was inadequate to the aggregated dispersion of the mistletoe population in the stand (Fig. 8). This inadequate fitting was indicated by large percentage of residual sum of squares (RSS) for all three orders of trend surfaces (up to 55.03 % for cubic surface). On the other hand, frequency distribution of the residuals showed an approximately normal distribution.

From the discussion it is evident that for knowledge of the epidemiology of mistletoe infection in a stand it is not possible to applicate a simple model based for example on density and dispersion of the hosts. The investigation must be oriented to the knowledge of large relationships and to the construction of complex simulation models.

Acknowledgement

The author is grateful to Dr. P. Slavkovský for his help in construction of spatial maps by computer graphics and Dr. Čík for modifying application of COMPARE, a Fortran IV program for comparative polynomial trend-surface analysis in Computing Centre of Slovak Academy of Sciences in Bratislava.

Translated by the author

References

- Alfaro, R. I., Bloombery, W. J., Smith, R. B., Thomson, A. J., 1985: Epidemiology of dwarf mistletoe in western hemlock stands in south coastal British Columbia. *Can. J. Forest Res.*, 15, p. 909—913.
- Atsatt, P. R., 1983: Host-parasite interactions in higher plants. In Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, O. B., Ziegler, H. (eds.): *Encyclopedia of plant physiology*. Springer-Verl., Berlin, New Series, 12C, p. 519—536.
- Bliss, C. I., Fischer, R. A., 1953: Fitting the negative binomial distribution to biological data and a note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics*, 9, p. 176—200.
- Černý, A., 1976: Forest phytopathology (in Czech). SZN, Prague.
- Clay, K., Dement, D., Rejmánek, M., 1985: Experimental evidence for host races in mistletoe (*Phoradendron tomentosum*). *Amer. J. Bot.*, 73, 8, p. 1225—1231.
- Ehleringer, J. R., Schulze, F. D., Ziegler, H., Lange, O. L., Farquhar, G. D., Cowan, I. R., 1985: Xylem-taping mistletoes: water or nutrient parasites? *Science*, 273, p. 1479—1481.
- Eliáš, P., 1981a: Host woody plants of mistletoes in Czechoslovakia (in Slovak). *Les*, 37, p. 163—165.
- Eliáš, P., 1981b: Quantitative ecological analysis of *Loranthus europaeus* coenopopulation in an oak-hornbeam forest (in Slovak). *Inst. Exp. Biol. Ecol., Slovak Acad. Sci., Bratislava*, 46 pp.
- Eliáš, P., 1984: Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest. *Ekológia (ČSSR)*, 3, 4, p. 399—411.
- Eliáš, P., 1985: The occurrence of *Loranthaceae* in Slovakia. *Zpr. Čs. Bot. Společ.*, 20, p. 128—132.
- Ferianc, O., Feriancová-Masárová, Z., Brtek, V., 1970: Ornithocenosis of *Querco-Carpinetum* at Báb. *Res. Project Báb, Progr. Rep. I*, p. 229—236.

- Glatzel, G., 1982: Ökophysiologische Untersuchungen zum Mineralstoff- und Wasserhaushalt mistelbefallener Eichenbestände und daraus ableitbare Hinweise für Bekämpfungsmassnahmen. In Mayer, H. (ed.), Die Eichenmistel im Weinviertel. Forschungsbericht Univ. Bodenkultur, Wien, p. 41—87.
- Goodman, A., 1983: COMPARE: a Fortran IV program for the quantitative comparison of polynomial trend surfaces. *Computers et Geosci.*, 9, 3, p. 417—454.
- Göstel, H., Krapfenbauer, A., Buchleitner, E., 1986: Versuche zur Bekämpfung der Eichenmistel (*Loranthus europaeus*) mit Wuchsstoffen. *Centralblatt f. d. Gemaste Forstwesen*, Wien, 103, 2, p. 107—122.
- Havráněk, T., Albrecht, V., Dvořák, I., Jirků, P., Louvar, B., 1981: Mathematics for biological and medicinal sciences. Academia, Prague, 272 pp.
- Hoffmann, A. J., Fuentes, E. R., Cortés, I., Liberona, F., Costa, V., 1986: *Tristerix tetrandrus* (Loranthaceae) and its host-plants in the Chilean matorral: patterns and mechanisms. *Oecologia*, 69, p. 202—206.
- Kuijt, J., 1969: The biology of parasitic flowering plants. Univ. California Press, Berkeley, 246 pp.
- Lux, A., 1952: Evaluation of harmfulness of a mistletoe (in Slovak). *Biol. Sborn. Slov. Akad. Vied.*, 7, 1—2, p. 41—60.
- Lynn, D. G., 1985: The involvement of allelochemicals in the host selection of parasitic angiosperms. In Thompson, A. C. (ed.): The chemistry of allelopathy biochemical interactions among plants, p. 55—81, ACS Symp. Ser. 268.
- Mather, P. M., 1976: Computational methods of multivariate analysis in physical geography. John Wiley et Sons, London, 532 pp.
- Pielou, E. C., 1969: An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York, 286 pp.
- Pijl, van der L., 1969: Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verl., Berlin, 153 pp.
- Poole, R. W., 1974: An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill, New York, 532 pp.
- Scharpf, R. F., 1972: Light affects penetration and infection of pine by dwarf mistletoe. *Phytopathology*, 62, p. 1271—1273.
- Scharpf, R. F., Parmeter, J. R., 1976: Population built-up and vertical spread of dwarf mistletoe on young red and white firs in California. USDA Forest Serv. Res. Paper PSW-122, 9 pp.
- Schulze, E. D., Turner, N. C., Glatzel, G., 1984: Carbon, water, and nutrient relations of two mistletoes and their hosts: a hypothesis. *Plant, Cell, Environm.*, 9, p. 293—299.
- Thomson, V. E., Mahall, B. E., 1983: Host specificity by a mistletoe, *Phoradendron villosun* (Nutt.) Nutt. subsp. *villosun*, on three oak species in California. *Bot. Gaz.*, 144, p. 124—131.
- Tsivion, Y., 1979: Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their hosts — a review. *Israel J. Bot.*, 27, p. 103—121.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A. et al., 1964: *Flora Europaea*. Vol. I, Cambridge, Univ. Press, 464 pp.

Received 19. I. 1987

Eliáš P.: Kvantitatívne ekologický rozbor populácie imelovca (*Loranthus europaeus* Jacq.) v dubovo hrabovom lese: priestorovo kontinuálny prístup.

Autor analyzoval rozmiestnenie kríkov v populácii imelovca európskeho (*Loranthus europaeus*) v opadávom listnatom lese na juhozápadnom Slovensku, pričom pri zbere údajov použil metódu pravidelnej mriežky. Aplikoval viacero štatistických metód na stanovenie nenáhodnosti rozptylu (pattern) s podobnými výsledkami. Rozdelenie frekvencií hustoty imelovca bolo blízke k negativne-

mu binomickému rozdeleniu. Šesť použitých indexov zoskupovania tiež naznačovalo skupinové rozmiestnenie kríkov v populácii. Frekvencia napadnutých štvorcov bola 24 % a priemerná hustota imelovca 2.16, pri použití štvorcov o veľkosti 10 × 10 m. Imelovcové kríky sa vyskytovali iba vo štvorcoch s vysokými dubmi. Asociačné indexy odhalili absolútnu asociáciu (segregáciu) medzi štvorcami s imelovcom a tými s dubmi. Korelácia medzi hustotami imelovca a jeho hostiteľov nebola jednoznačná. Porovnávací analyza povrchových trendov takúto koreláciu nepotvrdila. Silne napadnuté štvorce sa koncentrovali do troch skupín na rôznych miestach v sledovanom poraste. Autor analyzoval tiež rozmiestnenie a hustotu plodných (samičích) kríkov v populácii.

Элияш П.: Количественно экологический анализ популяции омелы (*Loranthus europaeus* Jacq.) в дубово грабовом лесу: пространственно континуальный подход.

Автор анализировал размещение кустов в популяции *Loranthus europaeus* в осыпающемся лесу в Югозападной Словакии, причем при сборе данных пользовался методом регулярной сетки. Он применял много статистических методов для установления неслучайности структуры узора (pattern) с подобными результатами. Разделение частот плотности омелы было близкое к негативному биномическому разделению. Шесть примененных индексов группировки тоже намекали на группированное размещение кустов в популяции. Частота затронутых квадратов была 24 % и средняя плотность омелы 2.16, при применении квадратов величиной в 10 × 10 м. Кусты омелы встречались только в квадратах с высокими дубами. Ассоциативные индексы открыли абсолютную ассоциацию (сегрегацию) между квадратами с кустами омелы и между теми с дубами. Корреляция между плотностями омелы и ее хозяев не была однозначительной. Сопоставляющий анализ поверхностных трендов такой корреляции не подтвердил. Сильно затронутые квадраты концентрировались в три группы на разных местах в исследуемой поросли. Автор анализировал также размещение и плотность плодовых (женских) кустов в популяции.

QUANTITATIVE ECOLOGICAL ANALYSIS OF A MISTLETOE (*Loranthus europaeus* Jacq.) POPULATION IN AN OAK-HORNBEAM FOREST: DISCRETE UNIT APPROACH

PAVOL ELIÁŠ

Institute of Experimental Biology and Ecology of Centre of Biological and Ecological Sciences of
the Slovak Academy of Sciences, Obrancov mieru 3, 814 34 Bratislava, Czechoslovakia

Abstract

Eliáš P.: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: discrete unit approach. Ecology (CSSR), Vol. 7, No. 1, 3—17, 1988.

The population of the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.), a deciduous shrub of southeastern-European distribution, inhabiting oaks was examined in a temperate hardwood forest in SW Slovakia. The mistletoe infected 34 % of oaks (38 % of *Quercus cerris* and 24 % of *Q. petraea*) with mean density of 2.23 shrubs per tree (range from 0 to 20). The dispersion pattern of the mistletoe on habitable units (trees) was aggregated. The negative binomial distribution performed a good fit of the distribution of the number of shrubs on trees. Within the coenopopulation, only 25.9 % of the shrubs were fruiting with mean density of 1.70 fruiting shrubs per infested tree. Shrub size varied between 10 and 80 cm in diameter. The shrubs were predominantly observed at the heights above 16 m (on the canopy surface and higher), inhabiting host twigs thinner than 5 cm. Hypertrophied host branches (swellings) and end-death of the infected host branch distal to the hemiparasite were found in 21.2 % of infested trees. Dry phytomass and surface of the mistletoe shrubs was 1.41 kg per host in average (or 1.62 kg with "tumor"), and 7.96 m² per host (leaf area — both sides — was 6.54 m² per host), respectively. Reproductive effort was close to 10 % in average but it might exceed 17 % in large fruiting shrubs. Standing crop of leaf-blade chlorophylls was about 2.7 g per host tree.

Introduction

Loranthus europaeus Jacq. is a deciduous hemiparasitic shrub inhabited branches of deciduous oaks in southeastern Europe. The mistletoe is an autotrophic obligate parasite (sensu Tsivion, 1979) which photosynthesizes and draws no assimilate from its hosts. The xylem vessels of the mistletoe are directly (without any interruptions) connected with the xylem vessels of the host (Lux, 1952; Buchleitner and Krapfenbauer, 1986). The direct structural connection enables highly effective transport of xylem solution from the host tissue to the

tissue of the mistletoe. At similar conditions, the mistletoe had higher rates of transpiration and leaf conductance, and lower leaf water potentials than its hosts (Eliáš and Huzulák, 1978; Glatzel, 1983; Schulze et al., 1984). High transpiration rates caused large accumulation of number of mineral elements in mistletoes. This results from the lack of any translocation of minerals from the parasite back to its host in contrast to the retranslocation possible within the host. Schulze et al. (1984) suggested that the high rates of transpiration might be necessary for the parasites to take up sufficient nitrogen from the xylem of the host for production of biomass (leaves, fruits, and stems). Thus, *Loranthus europaeus* is considered as water and nutrient parasite.

Loranthus europaeus is dioecious in that male and female flowers are born on separate plants. The female shrubs in time produce seeds. Reproductive effort of the mistletoe population was close to 10 % in average (Eliáš, 1983). The number of fruits per shrub varies from 100 to 4000 in old shrubs (Petrlik, 1982, cf. Buchleitner and Krapfenbauer, 1986). The fruits were considered as synzoochorous bird diaspores. The edible berries, similarly of *Viscum album* (cf. Pijl, 1969), carried in the beak, in which the viscid seed is immediately re-deposited when the bird whets its bill on branches. Some bird species of family *Turdidae* are specialized to some degree on the mistletoe fruits. However, most of the seeds is just regurgitated from the gizzard or passes completely through the animal (endozoochory). Germination of seeds, seedling establishment, and growth of the mistletoe are known very poor. The mistletoe is host-specialized (Eliáš, 1987), parasiting on deciduous oaks, but the nature of the host specificity is unknown.

The mistletoe induced abnormal growth or hypertrophy of the host branches concerned. Such apparent branch swellings were observed on infested oak in forest stands as well as on soliters (cf. Lux, 1952; Eliáš, 1981a). Another type of growth disturbances which was observed was end-death of the infested host branches distal to the parasite. In such way, *Loranthus europaeus* caused losses in growth and wood quality of hosts and of heavily infested forest stands and it was able to impoverish of forest soils through large accumulation of nutrients. But the losses were not yet exactly determined.

In a previous paper (Eliáš, 1987) we found that *Loranthus europaeus* population occurred in an oak-hornbeam stand was host-specified, inhabiting only oak trees. We analysed in detail the dispersion pattern of the mistletoe population, considering the forest stand as a space continuum. This paper, which is second in a series on quantitative ecological analysis of the mistletoe population in an oak-hornbeam forest in SW Slovakia, deals with the dispersion pattern, dry phytomass, surface, and chlorophyll content in *Loranthus europaeus* Jacq., considering discrete habitable units.

An oak-hornbeam stand infested by the mistletoe (*Loranthus europaeus*) in Báb, SW Slovakia, was chosen for the study. The stand was dominated by *Carpinus betulus* L. Two oak species, namely *Quercus cerris* L. and *Q. petraea* Liebl., were present. The stand was approx. 18 m tall and about 80-year-old in average. Means of height and age of *Q. cerris* and *Q. petraea* trees were 20.5 m and 90 years, and 15 m and 75 years, respectively.

In the forest, a 1 ha model stand area was used for pattern analysis (Eliáš, 1981b, 1987). In the winter 1977/1978 all oak trees taller than 5 m were counted and infested and uninfested trees were distinguished. On each infested tree, number of mistletoes, approx. shrub size, and its position in the crown (height above the ground surface, diameter of infested host branches) were recorded. Fruiting and non-fruiting mistletoes were also distinguished.

The field data were used for calculation of frequency and population density per all and infested oaks. The *Quercus*, *Q. cerris* and *Q. petraea* host populations of the mistletoe were separately analysed.

Dispersion pattern of the mistletoe populations was evaluated using frequency distribution of number of mistletoe shrubs per host and indices of aggregation. Two theoretical distributions, namely Poisson and negative binomial distribution, were used. The agreement between the observed and expected (theoretical) frequencies in a given distribution was tested by Pearson's chi-square test. Bliss and Fisher (1953) did not recommend the use of chi-square test, because chance irregularities could distort the chi-square statistic. Bliss (1971) recommended the Pearson's chi-square with $N - 1 - Q$ degrees of freedom, where N is number of ratios that are summed and Q is the number of estimated parameters of the distribution under consideration. The variance: mean ratio and Lloyd's indices of mean crowding and patchiness were calculated following the formulae given by Greig-Smith (1964) and Pielou (1969). The parameter k of the negative binomial distribution was estimated using the maximum likelihood procedure (Bliss and Fisher, 1953; cf. Eliáš, 1987).

Dry phytomass of the mistletoe was estimated by destructive, harvest method (Eliáš, 1983). In the summer 1978 (July 17 and August 28) several mistletoe shrubs different in age and size (40 to 100 cm in diameter), sexes, and position within host crowns (from 16 to 18 m above the ground, usually in southern exposition) were sampled together with hypertrophied host branches ("tumors"). The sample shrubs were separated into leaves, young (green), and old twigs or branches, reproductive organs (flowers, fruits) and "tumor". Number of shrub parts was counted and their surface was estimated. Leaf area was measured with Hayashi—Denko automatic photoplanimeter. All leaves of sample shrubs were used. Surface of twigs and branches was calculated from the diameter and length of segments. Dry mass, determined after drying-up at 105°C, and surfaces were expressed in kg and m², respectively, per host and per mistletoe coenopopulation (1 ha).

Chlorophyll a, b, and a + b contents in leaves of *Loranthus europaeus* were determined directly in acetone extract according to Vernon (1960). A spectrophotometer UNICAM SP 800 was used for measurements of absorption spectra of the extracts (cf. Eliáš and Masarovičová, 1980). Chlorophyll content was expressed in units of fresh mass, dry mass and leaf area.

The standing crop of mistletoe leaf-blade chlorophylls was calculated by multiplying the data per phytomass unit by the leaf mass of mistletoe (method A) and by multiplying the data per leaf area unit by leaf area size of the mistletoe (method B) (cf. Eliáš and Masarovičová, 1985). The standing crop of chlorophylls was expressed in g per host and in g per mistletoe coenopopulation (1 ha).

Table 1. Population characteristics for the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population inhabiting oak trees in an oak-hornbeam forest in SW Slovakia. Mean densities (\bar{x}) per host trees and their standard errors ($s_{\bar{x}}$) are given

| Mistletoe on | Frequency [%] | \bar{x} | Density $s_{\bar{x}}$ | range |
|-------------------|---------------|-----------|-----------------------|-------|
| <i>Quercus</i> | 34.02 | 2.23 | 0.417 | 0—20 |
| <i>Q. cerris</i> | 38.23 | 2.44 | 0.546 | 0—20 |
| <i>Q. petraea</i> | 24.13 | 1.93 | 0.825 | 0—18 |

Results

1. Association between mistletoe and oak populations

The mistletoe was found only on oak trees in the oak-hornbeam stand (cf. Eliáš, 1981b, 1987). The association between the mistletoe and oak populations was absolute. However, the mistletoe population was closely associated with *Q. cerris* population than with *Q. petraea* population, as indicated association coefficients calculated separately for two host species.

2. Dispersion of mistletoe population

The mistletoe infected 34 % of all oak trees presented in the oak-hornbeam community (Tab. 1) with mean density 2.23 shrubs per tree. Frequency and density of the mistletoe in the *Q. cerris* population were higher than in the *Q. petraea* population (Tab. 1). Mistletoe density ranged from 0 (“uninfected tree”) to 20 shrubs per host.

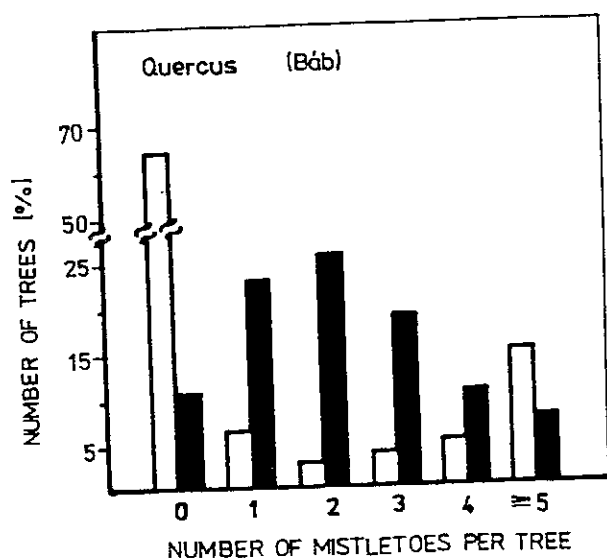


Fig. 1. The distribution of the number of mistletoes (*Loranthus europaeus* Jacq.) shrubs per oak tree. Open: observed, full: fitted Poisson distribution.

Table 2. Aggregation indices calculated for the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oaks in an oak-hornbeam forest in SW Slovakia. The variance: mean ratio and Lloyd's indices of mean crowding and patchiness are given

| Mistletoe on | V/\bar{x} | Lloyd's index of | |
|-------------------|-------------|------------------|------------|
| | | mean crowding | patchiness |
| <i>Quercus</i> | 7.61 | 8.84 | 3.96 |
| <i>Q. cerris</i> | 8.33 | 9.77 | 4.00 |
| <i>Q. petraea</i> | 10.25 | 11.18 | 5.79 |

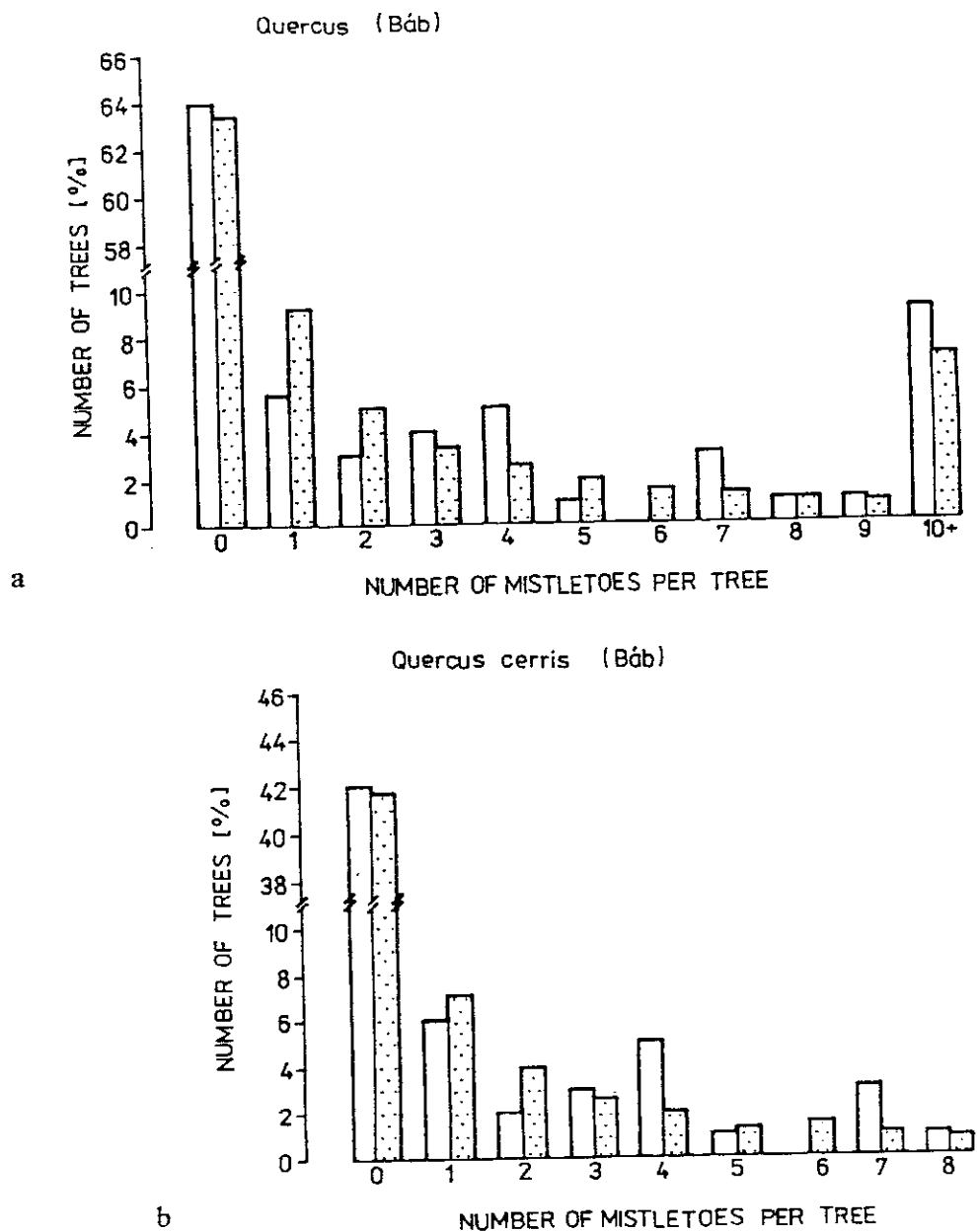


Fig. 2. The distribution of the number of mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) shrubs per oak tree. Open: observed, stippled: fitted negative binomial distribution. a — for *Quercus* host population, b — for *Q. cerris* host population.

Table 3. Population characteristics for the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oaks in an oak-hornbeam forest in SW Slovakia. Numbers of total and fruiting shrubs per infested oaks as well as sex ratios (femal/total) are given

| Mistletoe on | Density | | | | Sex ratio (F:T) |
|-------------------|------------|-------------|---------------|----------------|-----------------|
| | total mean | total range | fruiting mean | fruiting range | |
| <i>Quercus</i> | 6.55 | 1—20 | 1.70 | 0—5 | 0.259 |
| <i>Q. cerris</i> | 6.15 | 1—20 | 1.96 | 0—5 | 0.319 |
| <i>Q. petraea</i> | 8.00 | 1—18 | 0.71 | 0—4 | 0.089 |

The dispersion of the mistletoe population was statistically different from random pattern (Fig. 1, Tab. 2). Pearson's chi-square for agreement with the Poisson distribution was 331.59 ($p < 0.001$). The variance exceeds the mean indicating an aggregated spatial pattern. The distribution of the number of mistletoe shrubs in crowns of tall trees may be effectively fitted by negative binomial distribution (Fig. 2a, 2b; chi-square = 9.69 for *Quercus*, $df = 7$,

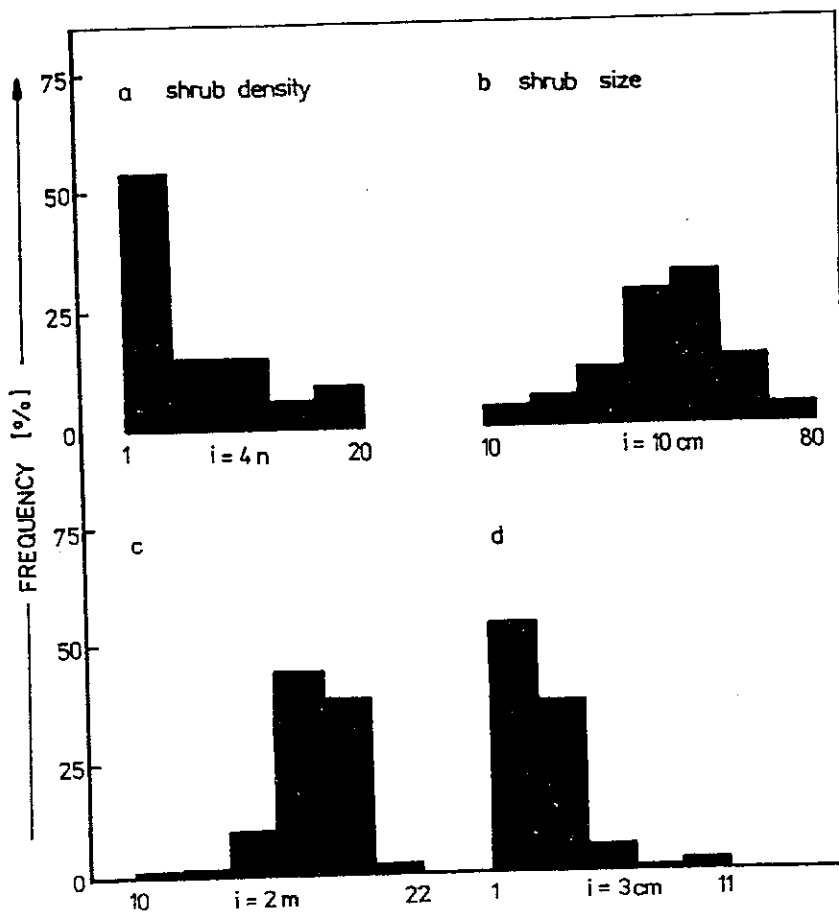


Fig. 3. Frequency histograms for selected characteristics of the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oaks in an oak-hornbeam forest in SW Slovakia. a — shrub density per infested tree, b — shrub size (diameter), c — shrub position in crown of host tree (height above the ground), d — natural diameter of host branch inhabited by the mistletoe.

$p < 0.01$). The parameter k , calculated by the maximum likelihood procedure, was 0.1555 and 0.1832 for *Quercus* and *Q. cerris* host population, respectively.

Number of mistletoes in crowns varied from tree to tree (cf. mean crowding in Tab. 2) and mean mistletoe density on infected oaks was 6.55 shrubs per host (Tab. 3). The mean density was higher in the *Q. petraea* host population, viz. 8 shrubs per tree (Tab. 3), than in the *Q. cerris* host population.

In the populations, host trees with relatively low number of mistletoe shrubs per crown were most frequent (Fig. 3a). Infested oaks with one to two and with three to four shrubs per host occurred with frequency 27.3 % (summed percentage was 54.6 %). More than 10 shrubs per host were found only in 1 % of infested tree, with maximum density of 20 mistletoes per host.

3. Fruiting mistletoe population and sex ratio

Within the mistletoe coenopopulation only 25.9 % of the shrubs were fruiting, at the time of counting (cf. Eliáš, 1983), with the mean density of 1.70 fruiting shrubs per infested tree (Tab. 3). The overall sex ratio was significantly different from the expected 0.5 ratio (Tab. 3, chi-square test, $p < 0.001$). The host species populations differed in both mean density of fruiting shrubs and sex ratio. Frequency and density of fruiting shrubs as well as sex ratio were very low in the *Q. petraea* host population of the mistletoe (Tab. 3).

4. Size structure of the population and mistletoe occurrence in tree crowns

Shrub size varied between 10 and 80 cm in diameter. Mistletoes with diameter of 40—50 cm (28.0 %) and of 50—60 cm (32.4 %) prevailed (Fig. 3b). In the size classes with intervals between 30 and 70 cm occurred 86.4 % of the mistletoe shrubs. Fruiting shrubs were usually larger than non-fruiting mistletoes.

The mistletoe shrubs were predominantly observed in the heights more than 16 m above the ground (86.1 %), viz. in upper parts of tree-leaf canopy, on the canopy surface or higher. Only 3.2 % of the mistletoes were found in heights lower than 15 m above the ground (Fig. 3c).

In some trees, mistletoe shrubs grew on distal parts of branches, terminated them and formed, therefore, crown top of the trees. These end-death disturbances of tree branches were found in 21.2 % of infested oaks, namely in 19.2 % of *Quercus cerris* and 28.2 % of *Q. petraea* trees. The host plants were characterized by high mistletoe density (from 8 to 20 shrubs per tree) and by occurrence of large branch swellings. In one oak, heavily infested by the mistletoe, distal parts of terminal branch was evidently drying. The mistletoe shrubs on heavily infested hosts were large and participated in large amount to abnormal host-branch growth or hypertrophy.

Table 4. Dry phytomass of the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oaks in an oak-hornbeam forest. The data are given per an infested oak and per stand area of 10 000 m² (= 1 ha)

| Shrub parts | Dry mass kg per | | Relative | |
|---------------------|-----------------|-------|----------|-------|
| | host | 1 ha | a | b |
| Leaves | 0.321 | 10.59 | 22.9 | 19.8 |
| Young (green) twigs | 0.097 | 3.21 | 6.9 | 6.0 |
| Old twigs | 0.848 | 27.98 | 60.6 | 52.4 |
| Flowers, fruits | 0.134 | 4.43 | 9.6 | 8.3 |
| Shrub total | 1.40 | 46.20 | 100.0 | |
| "Tumor" | 0.219 | 7.22 | | 13.5 |
| Total | 1.619 | 53.42 | | 100.0 |

Hypertrophied host branches (swellings or "tumors") were found in 21.2 % of infested oaks and their size varied between 4 and 15 cm in diameter. The response of the hosts to the infection was induced by large and, therefore, old mistletoe shrubs.

The mistletoe inhabited the host twigs thinner than 5 cm (90.9 %) but the most shrubs were found on twigs with 2 to 3 (40.4 %) and 3 to 4 cm (24.3 %) in diameter (Fig. 3d). In one case only a shrub on the trunk with 15 cm in diameter was observed.

5. Dry mass and surface of mistletoe population

Dry phytomass of the mistletoe coenopopulation was estimated to 46.2 kg ha⁻¹ and together with hypertrophied host branches ("tumors") it was 53.4 kg ha⁻¹ (Tab. 4). Old mistletoe twigs formed more than 50 % of the phytomass and young twigs with green surface participated by about 20 % of the mass. Reproductive effort was close to 10 %, in average, but in large fruiting mistletoe shrubs it might be even 17 % and more.

Dry phytomass of the mistletoe shrubs varied from host to host, and it was 1.41 kg per tree, in average (Tab. 4). The maximum of dry phytomass per tree was estimated near 4.3 kg or 5.0 kg (with "tumor") per tree with 20 shrubs.

Surface of the mistletoe coenopopulation was estimated to 262.8 m² ha⁻¹ (Tab. 5). Leaf area participated by more than 80 % and it was 215.8 m² ha⁻¹; leaf area index of the mistletoe population was only 0.0108. Differences in surface between shrubs and host-tree populations of the mistletoe were large. In average, the mistletoe surface was 7.96 m² per host and leaf area was 6.54 m² host⁻¹ (Tab. 5).

Table 5. Surface of leaves and twigs or branches of the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oaks in an oak-hornbeam forest

| Shrub parts | Mistletoe surface [m ²] | | |
|---------------------|-------------------------------------|--------------|--------|
| | host | per relative | 1 ha |
| Leaves (both sides) | 6.54 | 82.2 | 215.84 |
| Young (green) twigs | 0.37 | 4.6 | 12.17 |
| Old twigs | 1.05 | 13.2 | 34.79 |
| Total | 7.96 | 100.0 | 262.80 |

Table 6. Chlorophyll content in leaves of mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) sampled from upper and lower crown parts of host oak tree (*Quercus cerris* L.) in an oak-hornbeam forest at Báb, SW Slovakia

| Host crown part | Chlorophyll content | | | |
|-----------------|--------------------------|--------------------------|-------------------|---------------|
| | g kg ⁻¹ f. m. | g kg ⁻¹ d. m. | g m ⁻² | |
| Upper | a | 1.759 ± 0.073 | 6.142 ± 0.210 | 0.644 ± 0.032 |
| | b | 0.520 ± 0.015 | 1.614 ± 0.153 | 0.172 ± 0.029 |
| | a + b | 2.279 ± 0.084 | 7.756 ± 0.168 | 0.816 ± 0.046 |
| | a/b | 3.383 ± 0.098 | | |
| Lower | a | 1.599 ± 0.040 | 6.976 ± 0.204 | 0.595 ± 0.039 |
| | b | 0.507 ± 0.033 | 2.875 ± 0.718 | 0.236 ± 0.037 |
| | a + b | 2.106 ± 0.073 | 9.852 ± 0.892 | 0.832 ± 0.022 |
| | a/b | 3.165 ± 0.126 | | |

Table 7. Standing crop of leaf-blade chlorophylls in the mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oaks in an oak-hornbeam forest. Two different ways of calculation were used

| Chlorophyll | Standing crop [g] | | | | |
|---------------|-------------------|-------|--------------------------------------|-------|--|
| | host | | per mistletoe coenopopulation (1 ha) | | |
| | A | B | A | B | |
| a | 2.085 | 2.028 | 69.43 | 66.91 | |
| b | 0.720 | 0.667 | 23.76 | 22.01 | |
| total (a + b) | 2.823 | 2.695 | 93.15 | 88.92 | |

A — calculated on dry matter basis, B — calculated on leaf area basis

6. Standing crop of leaf-blade chlorophylls of mistletoe population

Chlorophyll content and chlorophyll a : b ratio in leaves of the mistletoe were higher in shrubs growing on branches in lower layers of host crowns than in

shrubs growing in upper, top layers of the host (Tab. 6). The reference unit partially affects the observed differences. They were largest among values expressed on dry matter basis.

Standing crop of leaf-blade chlorophylls in the mistletoe coenopopulation was about 90 g ha^{-1} or about 2.7 g per host (Tab. 7). The values obtained by two different ways of calculation were similar.

Discussion

In the oak-hornbeam stand *Loranthus europaeus* Jacq. inhabited only tall oak trees. This absolute association (segregation) between the mistletoe and oaks confirmed extreme host-specificity of the shoot parasite (Eliáš, 1987). Other tree species in the stand, namely *Carpinus betulus* and *Acer campestre*, were not infected by the mistletoe and, therefore, they could be considered as resistant to mistletoe infection. Resistance mechanisms may include bark characteristics, e.g. wash-off ability, bark exfoliation, and formation of a cork barrier in response to penetration (Felix, 1971), crown architecture and position of the crown in a stand, heights and age of trees, determining e.g. effective crown area or target area (Wicker and Shaw, 1967), and some physiological, biochemical and genetical factors (cf. Atsatt, 1983; Tsvion, 1979). Crowns of the hornbeam and the maple with many leaves and many small twigs, forming main canopy, are not attractive for avian dispersers of the mistletoe. They are unstable in wind. The crown microenvironment is probably not suitable for germination and seedling establishment and growth of the mistletoe. Larger and open crowns of the oaks with large branches, located above the main canopy level, are more attractive for birds inhabiting and visiting the stand (Ferianc et al., 1970). The oak crowns are more stable in wind. And then, the crown microenvironment is also more suitable for the seedling establishment and growth of the heliophilous and thermophilous mistletoe (Eliáš, 1987). The mistletoe shrubs were predominantly observed in sunny top and marginal parts of the oak crowns. Light is a very important environmental factor limiting physiological activity of the autotrophic parasite.

However, we found differences in degree of infestation between two oak species occurred in the stand. More than 38 % of *Q. cerris* trees presented were infested, while the mistletoe occurred only on 24 % of *Q. petraea* trees. But mean density of mistletoe on infested trees was higher on *Q. petraea* trees than on *Q. cerris* trees. This host specificity maybe is physiological and biochemical in nature. The mistletoes exhibit racial variation corresponding to variations in host (Thomson and Mahall, 1983; Clay et al., 1985). Several special forms (*formae speciales*) were distinguished in *Viscum album* each of which parasitizes

hosts selectively (cf. Atsatt, 1983). Populations of *Phoradendron* sp. are genetically differentiated such that early seedling development is greatest when there is correspondence between maternal and seedling host species (Clay et al., 1985). Germination of the mistletoe seeds was relatively insensitive to their substrate. But, in contrast, seedling establishment was more specific, entailing physiological integration with the host. We propose that within the mistletoe (*Loranthus europaeus*) population studied two physiological races may occur: first adapted to *Q. cerris* host and second adapted to *Q. petraea* host. Differences in bark and wood chemistry, mineral content of the xylem solution, and in physiology could be participated in the host specificity. This racial variation determined spread of the mistletoe infection in host populations and in the oak-hornbeam stand. Probability for seedling establishment and growth is high for the seeds originated from the same host species.

The dispersion pattern of the mistletoe population on oaks was aggregated. The occurrence of the mistletoe shrubs was concentrated into several discrete habitable units, viz. oak trees. The aggregated dispersion of mistletoes evolved from dispersal of fruits. In ballistochorous *Arceuthobium* species the number of infections in the source trees increases by self-infection (Wicker and Shaw, 1967). In ornitochorous mistletoes, edible yellow berries in crown of tall trees act as attractive for some seeds-eating birds and, therefore, the host trees are frequently visited by birds. The seeds are redeposited when birds whet their bills on branches. Host trees with male, non-fruiting shrubs as well as uninfected trees are visited more rarely and thus the probability of secondary or primary infection, respectively, is very low. But the birds maybe recognize at first tumors in the crowns of tall trees. Then the probability of mistletoe infection could be similar in both hosts with fruiting shrubs and hosts without fruiting shrubs.

The female: male ratios in the mistletoe population deviated from expected 1:1 adult sex ratio. The overall as well as within host-species population ratios were male-biased ratios. Fruiting (= female) shrubs formed only 26 % of all mistletoe shrubs. Young, non-fruiting shrubs were not considered (cf. Eliáš, 1987) in the sex ratios. Nixon and Todzia (1985) found in *Phoradendron tomentosum* populations a female-biased sex ratio (males/total) with overall value 0.360. They observed no significant association between size of host tree (as measured by dbh) and within-tree sex ratio. A general trend of increasing within-tree female bias was associated with higher number of mistletoe per tree. The deviations of the sex ratios from expected ratio may be caused by preestablishment, establishment, and postestablishment factors (cf. Nixon and Todzia, 1985). But we have no data for exact evaluation of the causes which changed expected sex ratio. It is only evident that birds visit female shrubs, a source of edible fruits, more frequently and, therefore, secondary infection of the host plant has higher probability, in comparison with hosts inhabited by male

shrubs only. High proportion of male shrubs in the mistletoe population may be a limiting factor of infection spread in the stand.

Loranthus europaeus is an autotrophic obligate parasite with green, deciduous leaves. The chlorophyll content in the leaves is comparable to that of foliage from its hosts. The values obtained lie within the range for chlorophyll content of oak species in an oak-hornbeam forest at Báb (cf. Eliáš and Masarovičová, 1980). Similarly, Hull and Leonard (1964) found the chlorophyll content in leaves of *Phoradendron* equal to or only slightly less than that of the foliage of its hosts. But content of chlorophylls in *Arceuthobium* was only about 1/4 of that found in the leaves of its hosts. High chlorophyll content in *Loranthus*, *Phoradendron* and in other autotrophic hemiparasitic angiosperms indicate the ability of the mistletoes to satisfy their own energy requirements. Chloroplasts of the mistletoes are similarly developed as in other autotrophic plants, having well developed thylakoid systems (Dodge and Lawes, 1974; Harpe et al., 1980; Hudák and Lux, 1986). At comparable conditions, *Loranthus europaeus* and its host (*Quercus petraea*) had similar rates of CO₂ assimilation (Schulze et al., 1984). It is evident that the mistletoe is only water and nutrient parasite.

However, growth disturbances of trees heavily infected by the mistletoe, such as branch swellings and end-death, were found. The responses of the hosts to infection by mistletoe are caused by an abnormal activity of the host cambium (Kuijt, 1969), induced by haustorial growth in host tissue. The hypertrophie of the host tissue was considered to be actually advantageous to the parasite (Smith, 1981). We do not know the amount of growth losses of the oaks infested by the mistletoe in the forest stand. Our data show phytomass contribution of the hemiparasitic shrub population to total phytomass of the community and amount of mass of hypertrophied host branches. This contribution is low because of low population density of the mistletoe in the stand. But in heavily infested stands the contribution may be large. Glatzel (1983) found in a coppice with *Quercus petraea* standards heavily infested with *Loranthus europaeus* (80 oaks per hectare, 100-years old) 800 kg ha⁻¹ leaf dry matter, and 660 kg ha⁻¹ dry matter of flowers and fruits as well as 7.050 m² ha⁻¹ leaf area. The data may be also expressed per host oak: 10 kg leaf dry matter, 8.25 kg dry matter of reproductive organs and 0.0088 m² of leaf area. Note that the oaks were frequently inhabited by more than 100 mistletoes per oak.

The mistletoe may uptake high amounts of mineral nutrients from transpiration stream of its host. Total mineral nutrient incorporation into leaves, seeds and new twigs of *Loranthus europaeus* was following (in kg ha⁻¹): 22.0 N, 31.12 P, 55.2 K, 296.0 Ca, and 3.60 Mg (Glatzel, 1983). The overall incorporation of N, P, K, Ca, and Mg was 113.52 kg ha⁻¹ or about 1.419 kg per host tree. During the growth of 100 kg of dry mass of the mistletoe accumulated 3.229 kg

of mineral nutrients in the shrub (Nováček, 1985). The data confirm a hypothesis that hemiparasitic xylem-taping mistletoes are nutrient parasites.

Translated by the author

Acknowledgement

The author is grateful to Miss Mária Zagibová for technical assistance in chlorophyll content determination.

References

- Atsatt, P. R., 1983: Host-parasite interactions in higher plants. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, O. B., Ziegler, H. (eds): *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, 12C*, Springer-Verlag, Berlin, p. 519—536.
- Bliss, C. I., 1971: The aggregation of species within spatial units. In: Patil, G. P., Pielou, E. C., Waters, W. E. (eds), *Statistical ecology. Vol. I. Spatial patterns and statistical distributions*. T Pennsylvania State Univ. Press, University Park-London, p. 311—335.
- Bliss, C. I., Fisher, R. A., 1953: Fitting the negative binomial distribution to biological data and a note on the efficient fitting of the negative binomial. *Biometrics*, 9, p. 176—200.
- Buchleitner, E., Krapfenbauer, A., 1986: Untersuchungen zur Keimung der Eichenmistel (*Loranthus europaeus*) und zur Anatomie des Haustoriums. *Die Bodenkultur*, 37, 3, p. 195—216.
- Clay, K., Dement, D., Rejmánek, M., 1985: Experimental evidence for host races in mistletoe (*Phoradendron tomentosum*). *Amer. J. Bot.*, 72, 8, p. 1225—1231.
- Dodge, J. D., Lawes, G. B., 1974: Plastid ultrastructure in some parasitic and semi-parasitic plants. *Cytobiologie*, 9, p. 1—9.
- Eliáš, P., 1981a: Host woody plants of mistletoes in Czechoslovakia (in Slovak). *Les*, 37, p. 163—165.
- Eliáš, P., 1981b: Quantitative ecological analysis of *Loranthus europaeus* coenopopulation in an oak-hornbeam forest (in Slovak). *Inst. Exp. Biol. Ecol., Slovak Acad. Sci., Bratislava*, 46 pp.
- Eliáš, P., 1983: Biomass estimation of *Loranthus europaeus* coenopopulation in an oak-hornbeam forest. In Auclair, D. (ed.), *Mesures des biomasses et des accroissements forestiers*. Orléans, INRA Publ. (Les Colloques de l'INRA, no. 19), p. 321—322.
- Eliáš, P., 1987: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach. *Ekológia (ČSSR)*, 6, p. 359—372.
- Eliáš, P., Huzulák, J., 1978: A contribution to the study of water relationships between hemiparasite (*Loranthus europaeus*) and its host (*Quercus cerris*). *Acta Bot. Slov. Acad. Sci. Slovaca, Ser. A, Bratislava*, 4, p. 265—276.
- Eliáš, P., Masarovičová, E., 1980: Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 3. Tree species. *Photosynthetica*, 14, p. 604—610.
- Eliáš, P., Masarovičová, E., 1985: Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 4. Amounts per stand area unit. *Photosynthetica*, 19, p. 49—55.
- Felix, L. S., 1971: Resistance of *Libocedrus decurrens* to *Phoradendron bolleanum* subspecies *pauciflorum*. *Phytopathology*, 61, 7, p. 875—876.
- Ferianc, O., Feriancová-Masárová, Z., Brtek, V., 1970: Ornithocenosis of *Quercus-Carpinetum* at Báb. *Res. Project Báb, Progr. Rep. I*, p. 229—236.

- Ferianc, O., Feriancová-Masárová, Z., Peterka, V., 1971: Einfluss langen Winters 1969—1970 auf die Quantität der sedentären Nidifikanten in der Eichen-Hainbuchenwaldung bei Báb. *Biológia* (Bratislava), 26, 2, p. 99—114.
- Glatzel, G., 1983: Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning. Experiments with *Loranthus europaeus* on *Quercus petraea* and *Quercus robur*. *Oecologia*, Berlin, 56, p. 193—201.
- Greig-Smith, P., 1964: Quantitative plant ecology. 2nd ed. Butterworths, London, 256 pp.
- Harpe, De la A. C., Grobbelaar, N., Visser, J. H., 1980: The ultrastructure of the chloroplast and the chlorophyll content of various South African parasitic flowering plants. *Z. Pflanzenphysiol.*, 100, p. 85—90.
- Hudák, J., Lux, A., 1986: Chloroplast ultrastructure of semiparasitic *Viscum album* L. *Photosynthetica*, 20, 2, p. 223—224.
- Hull, R. J., Leonard, O. A., 1964: Physiological aspects of parasitisms in mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). II. The photosynthetic capacity of mistletoe. *Plant Physiol.*, 39, p. 1008—1017.
- Kuijt, J., 1969: The biology of parasitic flowering plants. Univ. California Press, Berkeley, 246 pp.
- Lux, A., 1952: Abschätzung der Schädlichkeit der Eichenmistel. *Biol. Sborn. Slov. Akad. Vied. Umení*, Bratislava, 7, 1—2, p. 41—60.
- Nixon, K. C., Todzia, C. A., 1985: Within-population, within-host species and within-host tree sex ratio in mistletoe (*Phoradendron tomentosum*) in Central Texas. *Amer. Midl. Naturalist*, 114, p. 304—310.
- Nováček, F., 1985: Mineral deficiency in forest woody plants caused by giant mistletoes (*Loranthus europaeus* Jacq.) and European mistletoe (*Viscum laxum* Boiss, et. Reut.). *Lesnictví*, 31, 2, p. 145—154.
- Pielou, E. C., 1969: An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York, 286 pp.
- Pijl, van der L., 1969: Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin, 153 pp.
- Smith, P. L., 1981: The growth and establishment of mistletoe, *Viscum album*. *Proceed. Bristol Naturalists' Soc.*, 41, p. 15—20.
- Schulze, E. D., Turner, N. C., Glatzel, G., 1984: Carbon, water and nutrient relations of two mistletoes and their hosts: a hypothesis. *Plant, Cell and Environment*, 7, p. 293—299.
- Thomson, V. E., Mahall, B. E., 1983: Host specificity by a mistletoe, *Phoradendron villosum* (Nutt.) Nutt. subsp. *villosum*, on three oak species in California. *Bot. Gaz.*, 144, p. 124—131.
- Tsivion, Y., 1979: Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their hosts — a review. *Israel J. Bot.*, 27, p. 103—121.
- Vernon, L. P., 1960: Spectrophotometric determination of chlorophylls and phaeophytins in plant extracts. *Anal. Chem.*, 32, p. 1144—1150.
- Wicker, E. F., Shaw, C. G., 1967: Target area as a klendusic factor in dwarf mistletoes infections. *Phytopathology*, 57, 11, p. 1161—1163.

Received 30. 1. 1987

Eliáš P.: Kvantitatívne ekologický rozbor populácie imelovca (*Loranthus europaeus* Jacq.) v dubovo-hrabovom lese: diskrétno jednotkový prístup.

Autor analyzoval populáciu imelovca európskeho, opadavého kríka juhovýchodoeurópskeho rozšírenia osídľujúceho duby, v opadavom listnatom lese na juhozápadnom Slovensku. Imelovec infikoval 34 % dubov (38 % dubov cerových a 24 % dubov zimných) s priemernou hustotou

2,23 kríkov na strom (rozsah od 0 do 20). Rozmiestnenie imelovca na obývateľných jednotkách (stromoch) bolo skupinové. Negatívne binomické rozdelenie dobre odhadovalo rozdelenie počtu kríkov na strom. V populácii bolo iba 25,9 % plodných kríkov s priemernou hustotou 1,7 plodného kríka na napadnutý strom. Veľkosť kríkov kolísala od 10 do 80 cm (priemer kríka). Kríky sa vyskytovali vo výške nad 16 m (na povrchu porastu), pričom osídľovali konáriky hostiteľa tenšie ako 5 cm. Zhrubnutie konárov („nádory“) a odumieranie konárov hostiteľa sa zistilo na 21,2 % napadnutých stromov. Suchá hmotnosť kríkov bola 1,41 kg na strom (alebo 1,62 kg s nádormi) a povrch kríkov 7,96 m² na strom (obojsmerná listová plocha bolo 6,54 m²). Reprodukčné úsilie sa blížilo k 10 % (v priemere), ale môže presahovať 17 % pri veľkých plodných kríkoch. Množstvo chlorofylov v listoch imelovca bolo ca 2,7 g na hostiteľský strom.

Елияш П.: Количественно экологический анализ популяции омелы (*Loranthus europaeus* Jacq.) в дубово грабовом лесу: дискретно единичный подход.

Автор анализировал популяцию омелы, осыпавшегося куста юговосточноевропейского распространения, заселяющего дубы, в осыпавшемся лиственном лесу в Югозападной Словакии. Этот куст инфицировал 34 % дубов (38 % французского дуба и 24 % зимнего дуба) с плотностью в среднем 2,23 куста на одно дерево (диапазон от 0 до 20). Размещение омелы на единицах (деревьях) пригодных для жилья, было группированное. Негативное биномическое разделение хорошо приблизительно оценивало разделение количества кустов на одно дерево. В популяции было только 25,9 % плодоносных кустов с плотностью в среднем 1,7 плодоносного куста на одно затронутое дерево. Величина кустов колебалась от 10 до 80 см (среднее). Кусты находились на высоте свыше 16 м (на поверхности поросли), причем заселяли веточки хозяина тоньше чем 5 см. Утолщение ветвей («опухоли») и отмирание ветвей хозяина было обнаружено на 21,2 % затронутых деревьев. Сухая масса кустов составляла 1,41 кг на дерево (или же 1,62 кг вместе с опухолями) и поверхность кустов 7,96 м² на дерево (двусторонняя площадь листьев была 6,54 м²). Стремление к репродукции приближалось к 10 % (в среднем), а может превышать 17 % у больших плодоносных кустов. Количество хлорофиллов в листьях омелы было приблизительно 2,7 г на одно дерево-хозяина.

SIZE STRUCTURE AND SEX RATIO OF A HOST-TREE POPULATION
OF LORANTHUS EUROPAEUS MISTLETOE

Pavol Eliáš

*Institute of Experimental Biology and Ecology, CBES, Slov. Acad. Sci.,
Obrancov mieru 3, 814 34 Bratislava, Czechoslovakia*

Eliáš, P., Size structure and sex ratio of a host-tree population of *Loranthus europaeus* mistletoe. *Biológia (Bratislava)* 44, 855—861, 1989.

In the crown of a 23 m tall oak tree (*Quercus cerris* L.) growing in an oak-hornbeam woodland in western Slovakia, a host-tree population of *Loranthus europaeus* Jacq. mistletoe was analysed. The population consisted of 61 living shrubs of different age, inhabiting 29 twigs on three main limbs (mean density 1.9 ± 0.214 mistletoes per twig). Young (juvenile) shrubs formed 14.8 % of living shrubs and dead shrubs made up 4.8 % of the whole mistletoe population. Overall within-host-tree sex ratio (male:total) was 0.69 ± 0.117 . Size of mistletoe plants ranged from 0.02 to 1.25 m ($C_v = 58.4$ %) with a mean of 0.457 ± 0.03 m; size distribution of adults was close to normal distribution. The size of more than 40 % of all shrubs was from 0.31 to 0.50 m.

Key words: *Loranthus europaeus*, mistletoe, size, sex ratio.

Introduction

In previous papers (Eliáš, 1987, 1988), a woodland population of the mistletoes (*Loranthus europaeus* Jacq.) was analysed in detail. This contribution deals with size and sex variations of the hemiparasitic deciduous shrub in a crown of tall oak tree (*Quercus cerris* L.), growing in an oak-hornbeam forest at Báb, SW Slovakia.

Material and methods

The host tree was 23-m-tall *Quercus cerris* tree (dbh = 0.462 m), heavily infested by *Loranthus europaeus*. The host tree grown in the oak-hornbeam stand in distance ca 100 m from the sample area which was used for analysis of the woodland population of the mistletoe (cf. Eliáš, 1981, 1987). In the vicinity of the tree, tall trees of *Quercus petraea* Liebl., *Acer campestre* L., and *Carpinus betulus* L. were grown. The host tree was a dominant according to its position within the stand. Its trunk was 9.3 m tall and it ramificated into three main branches (limbs), forming different crown aspects. The length of the crown was about 13.0 m.

20-m-tall steel tower was built up around the host tree to make possible the measu-

rements and collections of the mistletoe plants directly in the crown. In June and July 1987 all mistletoe plants, occurred in the crown of the host tree, were counted and measured to the closest cm, accepting main tree limbs. The length of the longest branch of the mistletoe shrub was measured from the site of attaching to the branch apexes. This measure of the shrub size appears to be better one than the shrub diameter; *Loranthus europaeus* is not regular, globular shrub with globule centre in the site of attaching to host branch. It has sympodial branching habit with usually one main, bifurcated branch.

In the host-tree population, young, adult and dead mistletoe plants were distinguished. Young shrubs did not form inflorescences and they were usually smaller than 0.1 m. They represent all age states of pre-reproductive (juvenile) period *sensu* Uranov (see Gatsuk et al., 1980, for details). Adult plants (= all age states of reproductive period *sensu* Uranov) produced male and female inflorescences in separate individuals. *Loranthus europaeus* is dioecious species. Sex determinations of flowering individuals were easy because of distinctive morphology of the inflorescences (for female inflorescence, see figure in Kuijt, 1981). Dead (= dry without leaves) mistletoes presented yet in the crown were distinguished. Partially dead or drying individuals were also observed. Autoparasitism was found in one large shrub only.

The quantitative data obtained by measurements of plants directly in the host crown were used for statistical analysis. Means, standard errors and variation coefficients were calculated. Two statistical tests, namely t-test and χ^2 -test, were used for evaluations of statistically significant differences between variants, and deviation from expected sex ratios, respectively.

Results and discussion

1. Population size and density

The host-tree population of the mistletoe consists of 61 living shrubs, including 9 young ones; 3 shrubs were found dead (tab. 1). The population size is much higher than that found in host trees in the sample area of the oak-hornbeam

Table 1

Variations in shrub density per branch, twig, and host tree and in sex ratios for mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population on oak tree (*Quercus cerris* L.)

| Branch infested | Branch exposition | Number of twigs infested | Number of shrubs | | | | | Mean density per twigs | | Sex ratios | |
|-----------------|-------------------|--------------------------|------------------|------|---------|------|-------|------------------------|-------|------------|------|
| | | | young | male | fe-male | dead | total | \bar{x} | range | M:F | M:T |
| 1 | N | 6 | 1 | 4 | 5 | 0 | 10 | 1.33 ± 0.219 | 1-2 | 0.80 | 0.44 |
| 2 | W | 9 | 0 | 17 | 3 | 3 | 20 | 2.33 ± 0.386 | 1-5 | 5.67 | 0.85 |
| 3 | S | 14 | 8 | 15 | 8 | 0 | 31 | 1.86 ± 0.274 | 1-4 | 1.88 | 0.65 |
| Host total | | 29 | 9 | 36 | 16 | 3 | 61 | 1.89 | 1-5 | 2.25 | 0.69 |

stand (cf. Eliáš, 1988). But in heavily infested trees also more mistletoe plants were frequently found; e. g. on solitary *Quercus petraea* trees in Bratislava-Patrónka we observed about 120 shrubs per host tree. In a coppice with a stand of standard *Quercus petraea* heavily infested with *Loranthus europaeus*, in the Weinviertel north of Vienna, there were frequently more than 100 mistletoes per oak (Glatzel, 1983). Sizes of host-tree population of hemiparasites appear to be a function of host size, but the relationship is more complex. Potentiality for higher sizes of host-tree population evidently increase with tree size.

The density of the mistletoe varied between 1 and 5 plants per infested twig or branch of the host tree (tab. 1). The densities of 1 (26.4 % of all cases) and 2 (18.9 %) prevailed. Mean density of the host-tree population was 1.9 ± 0.214 mistletoe plants per infested twig. It is evident that the dispersion of the mistletoe population in the host-tree crown is neither random nor regular. The mistletoes occurred only in the height of 13 m and more above the forest floor; at the height ca. 11 m one dry (dead) host branch with „tumor“ (product of previous mistletoe infection) was found. Light intensity in the host crown (better in the forest stand) at the level of 13 m and lower may limited now the occurrence of the mistletoe. But crown architecture of the host-tree participated in the lower limit of the mistletoe dispersion.

2. Sex ratio

Male plants prevailed in the host-tree population of the mistletoe: they formed 69.2 % of all living plants. Overall within-host tree sex ratio was significantly different from the expected 1:1 ratio (tab. 1, chi-square test, $\chi^2 = 22.6$, $p < 0.001$). This male-biased sex ratio is in relation with the woodland population of the mistletoe (cf. Eliáš, 1988).

We have any other comparative data on sex ratios for *Loranthus europaeus*. *Viscum album* have strongly female-biased sex ratios in natural populations, but in other European and Asian species of *Viscum* sex ratios not differing from 1:1 have been found (Barlow et al., 1978). Sex ratios were at unity in most dioecious African species of *Viscum*, but female-biased ratios as low as 0.52 and male-biased ratios as high as 1.40 may occur in some species (Wiens, Barlow, 1979). A female-biased sex ratios were found over all populations of *Phoradendron tomentosum* in Central Texas (Nixon, Todzia, 1985). Sex ratio of mistletoes appears to be related not only to a species but also to the „locality“ (but see Nixon, Todzia, 1985). Biological and ecological causes of the variations in sex ratios in mistletoe populations are not yet known. In dioecious species of *Viscum*, males are normally heterozygous for sex-associated chromosomal translocations, and in *V. album* male plants usually form a ring of eight or ten chromosomes at meiosis (Wiens, Barlow, 1979).

Nixon and Todzia (1985) found that only trees with one mistletoe exhibited a class ratio near 1:1. Trees with two or more mistletoes generally showed female-biased ratios. The authors suggested that a general trend of increased within-tree female bias is associated with higher numbers of mistletoe per tree. *Loranthus europaeus* showed similar sex ratios in both the woodland and within-tree host populations.

3. Size structure

Shrub size varied extremely from 0.02 to 1.25 m (tab. 2, fig. 1). Mean size of the mistletoe plants was 0.457 ± 0.03 m and coefficient of variation was 58.4 %.

Table 2

Shrub size variation in host-tree population of mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) according to branches, age and sexes. The length of the longest branch of the mistletoe shrub was used as a measure of the shrub size. Means (in cm), their standard errors (s_x) and size ranges are given

| Branch infested | Branch exposition | Shrub size | | | | | | | |
|-----------------|-------------------|-------------------|--------|--------------------|-------|-------------------|--------|-------------------|---------|
| | | young | | female | | male | | host total | |
| | | \bar{x} | range | \bar{x} | range | \bar{x} | range | \bar{x} | range |
| 1 | N | (10.0) | — | 54.0 ± 8.7 | 30—80 | 60.5 ± 4.9 | 47—70 | 52.2 ± 6.6 | 10—80 |
| 2 | W | | 0 | 44.3 ± 11.9 | 30—68 | 63.3 ± 6.1 | 20—125 | 60.5 ± 5.6 | 20—125 |
| 3 | S | 4.2 ± 1.4 | 0.2—10 | 52.1 ± 4.1 | 30—70 | 41.6 ± 5.6 | 15—100 | 34.0 ± 4.4 | 0.2—100 |
| Host total | | 4.82 ± 1.4 | 0.2—10 | 50.0 ± 4.0 | 30—80 | 53.9 ± 4.1 | 15—125 | 45.7 ± 3.4 | 0.2—125 |

The distribution of sizes of adults was close to the normal distribution. Mistletoes with the longest branch of 0.31 to 0.40 m (18.9 %) and 0.41 to 0.50 m (21.6 %) prevailed. In the size classes between 0.31 and 0.80 m occurred 75 % of the adults (fig. 1). These findings are in good agreement with our previous data for the woodland population of *Loranthus europaeus* (Eliáš, 1988).

Differences between mean sizes of male and female plants were not statistically significant, however mean size of male plants was larger than that of females (53.9 cm versus 50.0 cm). Frequency distributions of the plant sizes were bimodal or polymodal ones. In males larger range of sizes was found, in comparison with females (tab. 2).

Young mistletoes (= small plants not-produced inflorescences) participated by 14.8 % to all living plants. Mean size of the shrubs was 0.0482 ± 0.0137 m and range size was 0.02—0.1 m. (tab. 2).

Dead plants formed 4.8 % of all individuals of the population, but their size cannot be measured; habit of the shrubs was disturbed.

There were large differences in shrub size among three main -branches sub-populations; the largest individual inhabited branch with western orientation (tab. 2).

We have yet any comparative data on size structure of mistletoe population from other geographical region. Size structure of a mistletoe population expresses also age structure of the population. In the mistletoe population, a plant with the longest branch of 0.36 and 1.2 m was ca. 6 and 16 years old, respectively

(Eliáš, unpublished). Barlow (1981) suggested that the loranthaceous mistletoes are probably short-lived plants (perhaps normally less than 15 years) with correspondingly high replacement rate. In many communities appear to be more susceptible to climatic extremes than their hosts, so that local populations may come and go in relatively short cycles (Barlow, 1983). This hypothesis may be supported by study of population dynamics of mistletoe species in natural habitats. In the other hand, the mistletoes have a relatively

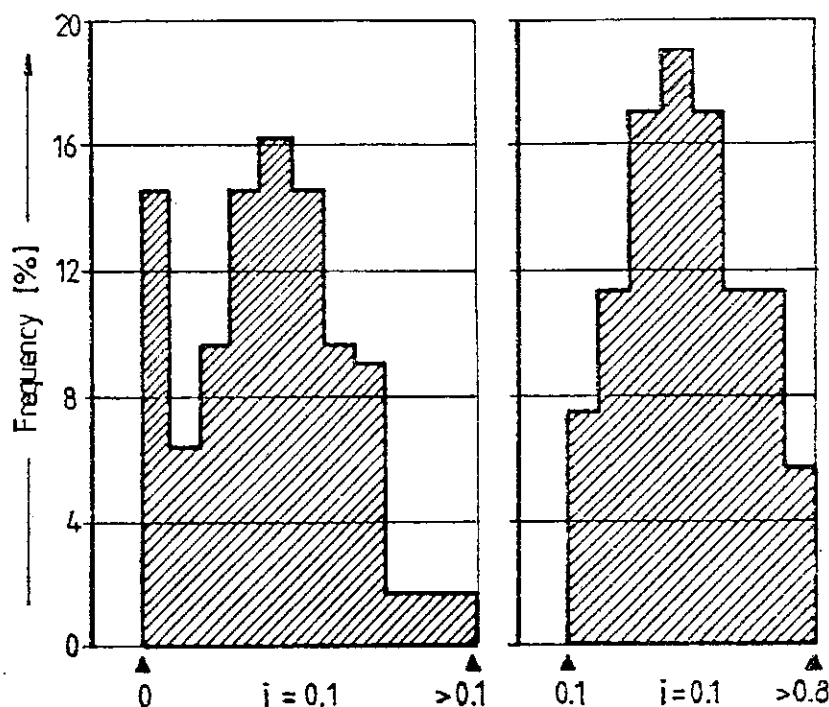


Fig. 1. Size structure of host-tree population of mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.). Left: all living plants, Right: adults only. Class interval was 0.1 m in both cases.

long life cycle compared to most tree pathogens. Pre-reproductive (juvenile) period may last some years. In dwarf mistletoe it typically takes 5 to 6 years or more from the time of infection to the production of mature fruits (Scharpf, Parameter, 1976; Hawksworth, Shaw III, 1984). In *Loranthus europaeus* the juvenile period appears to be much shorter. In the host-tree population males of size of 0.2 m and some smaller (about 0.15 or 0.18 m) produced inflorescences; female plants were larger (0.3 m and more).

Translated by author

References

- BARLOW, B. A., 1981: The loranthaceous mistletoes in Australia. In: Keast, A. (ed.), Ecological biogeography of Australia. Dr. W. Junk Publ., The Hague, p. 557—574.
 BARLOW, B. A., 1983: Biogeography of Loranthaceae and Viscaceae. In: Calder, D. M., Bernhardt, P. (eds.), The biology of mistletoes, Academic Press, Sydney, p. 19—46.

- BARLOW, B. A., WIENS, D., WIENS, C., BUSBY, W. H., BRIGHTON, C., 1978: Permanent translocation heterozygosity in *Viscum album* and *V. cruciatum* sex association, balanced lethals, sex ratios. *Heredity*, 40, p. 33—38.
- CALDER, D. M., BERNHARDT, P., (eds.), 1983: The biology of mistletoes. Academic Press Australia, Sydney, 250 pp.
- ELIÁŠ, P., 1981: Quantitative ecological analysis of *Loranthus europaeus* coenopopulation in an oak-hornbeam forest (in Slovak). *Inst. exp. Biol. Ecol., Slovak Acad. Sci., Bratislava*, 46 pp.
- ELIÁŠ, P., 1987: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach. *Ekológia [ČSSR]*, 6, p. 359—372.
- ELIÁŠ, P., 1988: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: discrete unit approach. *Ekológia [ČSSR]*, 7, p. 3—17.
- GATSUK, L. E., SMIRNOVA, O. V., VORONTZOVA, L. T., ZAUGOLNOVA, L. B., ZHUKOVA, L. A., 1980: Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.*, 68, p. 675—696.
- GLATZEL, G., 1983: Mineral nutrition and water relations of hemiparasitic mistletoes: a question of partitioning. Experiments with *Loranthus europaeus* on *Quercus petraea* and *Quercus robur*. *Oecologia [Berlin]*, 56, 193—201.
- HAWKSWORTH, F. G., SHAW III, Ch. G., 1984: Damage and loss caused by dwarf mistletoe in coniferous forests of western North America. In: Woods, R. K. S., Jellis, G. J., (eds.), *Plant diseases: infection, damage and loss*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, p. 285—297.
- KUIJT, J., 1981: Inflorescence morphology of Loranthaceae — an evolutionary synthesis. *Blumea*, 27, p. 1—73.
- NIXON, K. C., TODZIA, C. A., Within-population, within-host species, and within-host tree sex ratios in mistletoe (*Phoradendron tomentosum*) in Central Texas. *Amer. mid. Natur*, 114, p. 304—310.
- SCHARPF, R. F., PARMETER, J. R., 1976: Population buildup and vertical spread of dwarf mistletoe on young red and white firs in California. *USDA Forest Serv. Res. Paper PSW — 122*, Berkeley, 9 pp.
- WIENS, D., BARLOW, B. A., 1979: Translocation heterozygosity and the origin of dioecy in *Viscum*. *Heredity*, 42, p. 201—222.

VEĽKOSTNÁ ŠTRUKTÚRA A POMER POHLAVÍ POPULÁCIE IMELOVCA (*LORANTHUS EUROPAEUS*) NA HOSTITEĽSKOM STROME

Pavol Eliáš

Autor analyzoval populáciu imelovca európskeho (*Loranthus europaeus* Jacq.) v korune duba cerového, (*Quercus cerris* L.), vysokého 23 m, ktorý rástol v dubovo-hrabovom lese na západnom Slovensku. Nerovnovážnu populáciu tvorilo 61 žijúcich kríkov, ktoré osídľili 29 konárov na troch hlavných konároch koruny cera (priemerná hustota bola $1,9 \pm 0,214$ imelovcov na konárik). Mladé juvenilné kríky tvorili 14,8 % zo žijúcich a odumreté 4,8 % zo všetkých kríkov populácie imelovca. Pomer pohlaví bol posunutý smerom k mužskému pohlaviu, alebo bol blízky 1,0. Veľkosť kríkov varíovala od 0,2 do 1,25 m ($C_v = 58,4$ %); priemerná veľkosť bola $0,457 \pm 0,03$ m a distribúcia veľkostí dospelých kríkov sa blížila k normálnemu rozdeleniu. Viac než 40 % všetkých kríkov malo veľkosť medzi 0,31 a 0,50 m. O týchto výsledkoch sa v práci podrobne hovorí.

Došlo 6. 7. 1988

СТРУКТУРА ПО ВЕЛИЧИНЕ И СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ ПОПУЛЯЦИИ
LORANTHUS EUROPAEUS НА РАСТЕНИИ-ХОЗЯИНЕ

Павол Э л и я ш

Автор анализировал популяцию *Loranthus europaeus* Jacq. в кроне *Quercus cerris* L. высотой в 23 м, который рос в дубово-грабовом лесу на Западной Словакии. Популяцию разного возраста создавали 61 живущих кустарников, которые заселили 29 ветвей на трех главных ветвях кроны *Quercus cerris* L. (средняя плотность была $1,9 \pm 0,214$ омел на 1 ветку). Молодые (ювенильные) кустарники создавали 14,8 % из живущих и отмершие 4,8 % из всех кустарников популяции омелы. Соотношение полов было продвинуто в направлении к мужскому полу или же было близко 1,0. Величина кустарников колебалась от 0,02 до 1,25 м ($C_v = 58,4$ %); средняя величина была $0,457 \pm 0,03$ м и распределение величин взрослых кустарников приближалось к нормальному распределению. Больше чем 40 % всех кустарников имело величину между 0,31 и 0,50 м. Эти результаты подробно представляются и дискутируются в настоящей работе.

KVANTITATÍVNA ANALÝZA VYBRANÝCH MORFOLOGICKÝCH
ZNAKOV SLOVENSKEJ POPULÁCIE DIVOZELA ÚHĽADNÉHO

Pavol Eliáš

*Ústav experimentálnej biológie a ekológie Slov. akad. vied, CBEV,
814 34 Bratislava, ČSSR*

Eliáš, P., Quantitative analysis of selected morphological features in Slovak populations of *Verbascum speciosum* Schrader. *Biológia (Bratislava)* 39, 55—61, 1984.

The author study the biology of a threatened species of the Czechoslovak flora which is restricted by its occurrence to the Pannonian xerothermic region (W Slovakia, S Moravia). In this paper he analysed the largest local population of the species in SW Slovakia (Pezinok near Bratislava). Mean value of plant height, stem height, long and width of the inflorescence, and numer of inflorescence branches was 167.5, 98.4, 69.5, 28.7 and 33.8, respectively. At certain morphological features, the observed frequency distribution of individuals in the plant population was disruptive one, usually bimodial distribution. Typical architecture of the plant species is determined by linear positive correlations of morphological features, namely between plant height and inflorescence longevity, and between longevity and width of the inflorescence.

Poznanie biológie vzácných a ohrozených druhov je základný predpoklad na uchovanie ich genofondu (porov. Eliáš, 1977—1978), najmä však na záchranu kriticky ohrozených druhov vo forme génových bánk (Eliáš, 1978, 1980). Výskum biológie takýchto druhov našej flóry je veľmi neuspokojivý; lepšia situácia nie je ani v ostatných skupinách druhov (porov. Kolektív, 1981).

Divozel úhľadný (*Verbascum speciosum* Schrader) je vzácny a ohrozený taxón československej kveteny (Eliáš, 1981b). Výskyt tohto orientálneho druhu sa u nás obmedzuje iba na oblasť panónskej xerothermnej kveteny (Eliáš, 1981a); vyskytuje sa v Podunajskej nížine a v údolí rieky Dyje.

Biológiu divozela úhľadného sledujeme na viacerých významnejších lokalitách na západnom Slovensku. V tomto príspevku predkladáme prvé informácie o variabilite vybraných morfológických znakov druhu a ich vzájomných korelácií v jeho slovenskej populácii.

Materiál a metódy

Lokálne populácie divozela úhľadného na juhozápadnom Slovensku sa líšia svojou veľkosťou, populačnou hustotou a obsadenou plochou. Vyskytujú sa najčastejšie na

prírodných stanovištiach zasiahnutých ľudskou činnosťou (svahy železničných tratí a ciest a ich okolie a pod.). Stabilizované populácie strednej veľkosti sa vyskytujú v okolí Pezinka (Myslenice, Limbach), Šenkvic, Horných Orešian, Dvorov nad Žitavou. Našou najrozsiahlejšou a najpočetnejšou je populácia v okolí železničnej trate medzi Pezinkom a Šenkvicami [krátka charakteristika je v práci Eliáša, 1981b]. Veľkosť tejto populácie sa mení z roka na rok, a to aj počet generatívnych jedincov (divozel úhľadný je dvojročná bylina!). Tak v rokoch 1978—1981 sme tu zistili od 44 do 184 generatívnych jedincov. V roku 1981, keď sme túto populáciu podrobili analýze, mala iba 44 plodných jedincov a 700 prízemných listových ružíc rôznej veľkosti (počítané na konci vegetačného obdobia).

Sledovali sme tieto kvantitatívne morfológické znaky: výška rastliny, dĺžka stonky po súkvetie, dĺžka a šírka súkvetia, počet konárov súkvetia a dĺžka najkratšieho a najdlhšieho konára súkvetia. Merania sme urobili na všetkých jedincoch v generatívnej fáze. Pri analýze sme vylúčili jednu rastlinu so súkvetím vyrastajúcim hneď z listovej ružice, takže počet prípadov $n = 43$. Merania sme urobili v septembri — októbri 1981, pretože až do odkvitnutia, resp. vytvorenia semien súkvetia rastú. Napríklad rovnaká rastlina 13. júna bola vysoká 152 cm (dĺžka stonky po súkvetie bola 90 cm), kým v októbri už 172 cm (dĺžka stonky 92 cm). Súkvetie sa predĺžilo o 20 cm (z pôvodných 62 na 80 cm). Počet konárov súkvetia sa prakticky nezmenil.

Získané súbory údajov o skúmaných morfológických znakoch sme spracovali matematicko-štatistickými metódami ako základné, resp. výberové štatistické súbory (porov. Šmeľko, Wolf, 1977). Pre každý súbor sme vypočítali tieto základné štatistické charakteristiky: aritmetický priemer (\bar{x}), variačné rozpätie ($R = x_{\max} - x_{\min}$), smerodajnú odchýlku (s) a variačný koeficient ($s. \%$).

Na grafické vyjadrenie variability jednotlivých znakov sme použili stĺpcové diagrany (histogramy). Prvotné kvantitatívne údaje sme usporiadali do tried, čím sme získali rad skupinového rozdelenia početnosti. Veľkosť (dĺžku) triedneho intervalu (i) a počet tried (m) sme určili v závislosti od rozsahu súboru (n) podľa vzorcov

$$i = \frac{x_{\max} - x_{\min}}{K} \text{ a } K = 1 \div 3,32 \log n.$$
 Počet tried (K) bol zvyčajne sedem a dĺžka triedneho intervalu kolísala od 5 do 13. Dolnú hranicu prvej triedy sme vypočítali podľa vzorca $l = x_{\min} - i/2$. Početnosti (frekvencie) v triedach sme vyjadrili ako relatívne početnosti, t. j. v percentách.

Vzhľadom na osobitnú architektóniku rastlín divozela úhľadného sme pomocou korelačnej a regresnej analýzy hodnotili aj štatistickú závislosť medzi týmito kvantitatívnymi znakmi: výška rastliny—dĺžka súkvetia, dĺžka stonky po súkvetie—dĺžka súkvetia, dĺžka súkvetia—šírka súkvetia, dĺžka súkvetia—počet konárov súkvetia, počet konárov súkvetia—šírka súkvetia a výška rastliny—pomer dĺžka súkvetia: šírka súkvetia. Typ korelačnej závislosti medzi jednotlivými znakmi sme zistili zostrojením bodových diagramov. Rovnica regresných priamok tvaru $y = a + b_{yx} \cdot x$ sme určili metódou najmenších štvorcov. Stupeň korelačnej závislosti sme vyjadrili korelačným koeficientom (r_{yx}) a koeficientom determinácie (r^2_{xy}) (porov. napr. Lakin, 1980).

Výsledky a diskusia

1. Variabilita znakov

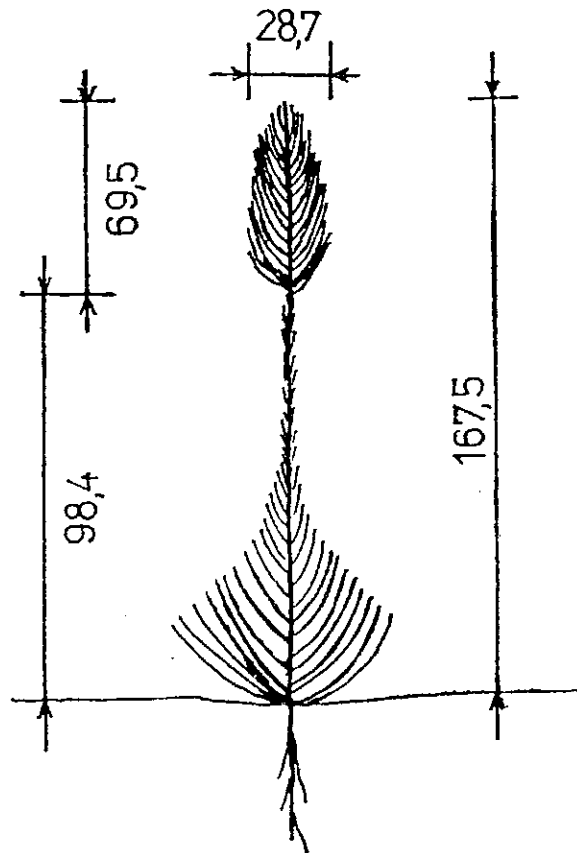
Divozel úhľadný je statná priama bylina, ktorá dorastá do výšky 2—2,5 m. Priama stonka je v dolnej tretine husto oľštená. Bazálne listy dorastajú do dĺžky až 50 cm. Listy na stonke smerom hore sa postupne zmenšujú. Byl je v hornej tretine rozkonárená do bohatého metlinovitého súkvetia.

Priemerná rastlina populácie pri Pezinku r. 1981 je schematicky znázornená na obr. 1. Základné štatistické charakteristiky vybraných morfológických zna-

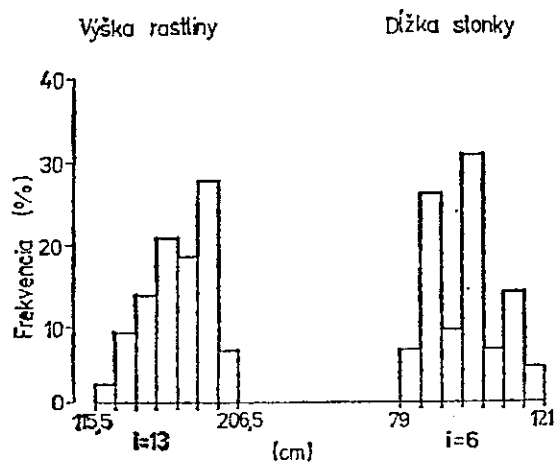
Tabuľka 1

Základné štatistické charakteristiky vybraných morfológických znakov rastlín divozela úhľadného (Verbascum speciosum Schrad.) pre populáciu pri Pezinku r. 1981

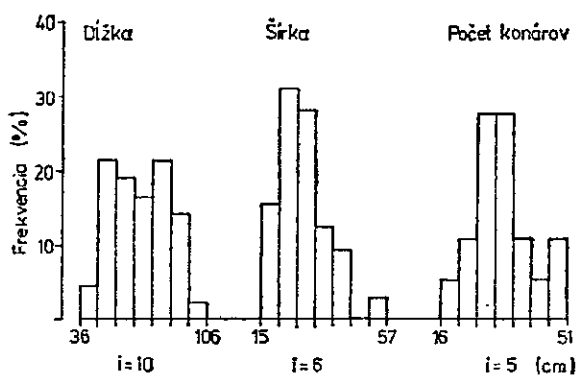
| Kvantitatívny znak | Priemer \bar{x} | Rozsah $[x_{max} - x_{min}]$ | Variačné rozpätie [R] | Smerodajná odchýlka [s] | Variačný koeficient [s %] | Počet prípadov [n] |
|----------------------------------|-------------------|------------------------------|-----------------------|-------------------------|---------------------------|--------------------|
| 1. Výška rastliny (cm) | 167,5 | 122—205 | 83 | 13,75 | 8,2 | 42 |
| 2. Dĺžka stonky po súkvetie (cm) | 98,4 | 82—120 | 38 | 20,45 | 20,8 | 43 |
| 3. Dĺžka súkvetia (cm) | 69,5 | 41—103 | 62 | 15,86 | 22,8 | 42 |
| 4. Šírka súkvetia (cm) | 28,7 | 18—54 | 36 | 8,14 | 28,4 | 32 |
| 5. Počet konárov súkvetia | 33,8 | 19—51 | 32 | 8,62 | 25,5 | 36 |



Obr. 1. Priemerná rastlina divozela úhľadného v populácii pri Pezinku r. 1981.



Obr. 2. Histogramy početnosti jedincov v populácii divozela úhľadného pri Pezinku v jednotlivých triedach výšky rastlín (vľavo) a dĺžky stonky po súkvetie (vpravo). [i = interval triedy.]



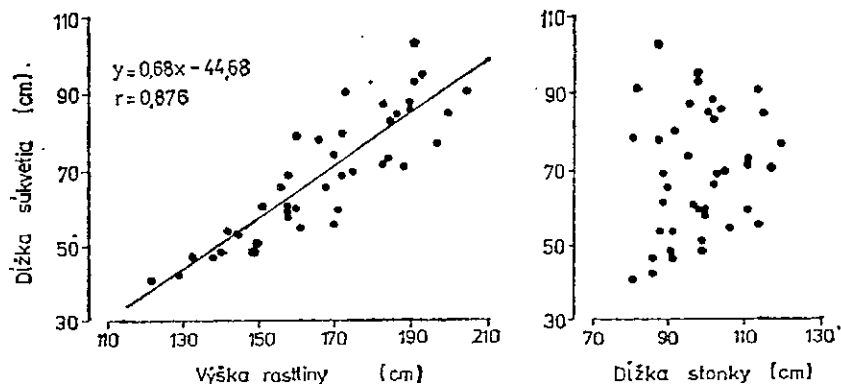
Obr. 3. Histogramy početností jedincov populácie divozela úhľadného pri Pezinku v jednotlivých triedach dĺžky (vľavo) a šírky (v strede) súkvetia a počtu konárov súkvetia (vpravo).

kov sú v tab. 1. Výška rastliny sa pohybovala od 122 do 205 cm, pričom najväčší počet jedincov (viac ako 60 %) mal výšku 150—190 cm (obr. 2). Dĺžka stonky varírovala medzi 82—120 cm, ale najviac jedincov bolo zastúpených v triede 97—103 cm (takmer 31 %).

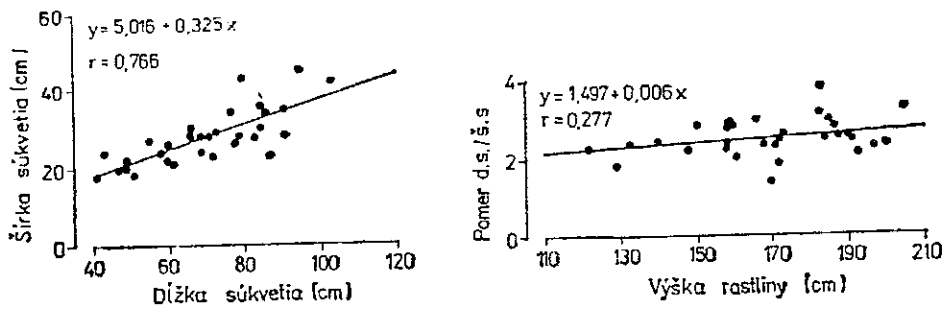
Aj analyzované znaky súkvetia významne varírovali (porovnaj variačné koeficienty v tab. 1). Dĺžka súkvetia sa pohybovala od 41 do 103 cm, pričom v štyroch triedach medzi 47 a 86 cm bola frekvencia vyššia ako 15 % (obr. 3). Naproti tomu šírka súkvetia bola sústredená do dvoch tried (medzi

22—23 cm bolo až 59 % jedincov), pri celkovom rozsahu od 18 do 54 cm. Podobne počet konárov súkvetia mal najvyššiu frekvenciu v dvoch triedach (medzi 27—36 bola 55 %), pri rozsahu 19—51 cm (obr. 3).

Relatívne početnosti v triedach významne varírovali pri väčšine sledovaných znakov, pričom najmä pri dĺžke stonky po súkvetie rozdelenie početností malo výrazne disruptívny charakter. Tento disruptívny typ rozdelenia bolo dvoj- a viacvrcholové rozdelenie početností, t. j. vyskytovali sa dva alebo tri vrcholy (maximálne početnosti). Tento jav bol veľmi závislý od voľby počtu tried a dĺžky triedneho intervalu. Pri postupnom zväčšovaní triedneho intervalu bolo možné dosiahnuť súmerné, „normálne“ alebo jemu blízke rozdelenie početností. Pravda, to sa dialo na úkor výpovednej hodnoty histogramov. Disruptívne rozdelenie početností sa zistilo v poslednom období pri populáciách viacerých jednoročných druhov (napr. Ford, 1975; Prach, 1982) a bolo aj predmetom matematického modelovania (napr. Gates, 1978; Diggle, 1976; Aikman, Watkinson, 1980).



Obr. 4. Grafické vyjadrenie korelačnej závislosti medzi výškou rastliny a dĺžkou súkvetia (vľavo) a medzi dĺžkou stonky po súkvetie a dĺžkou súkvetia (vpravo). Vypočítaná regresná priamka, jej rovnica a korelačný koeficient sú uvedené v grafe.



Obr. 5. Grafické vyjadrenie korelačnej závislosti medzi dĺžkou súkvetia a šírkou súkvetia (vľavo) a medzi výškou rastliny a pomerom dĺžky súkvetia k šírke súkvetia (vpravo) pre populáciu divozela úhľadného pri Pezinku.

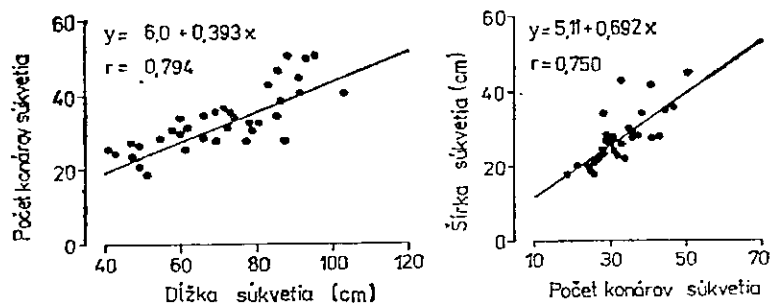
2. Korelačné závislosti medzi znakmi

Štatistická analýza potvrdila korelačné závislosti medzi sledovanými morfológickými znakmi (obr. 4, 5, 6), s výnimkou vzťahu dĺžka stonky—dĺžka súkvetia (obr. 4).

Dĺžka súkvetia sa zväčšuje s narastajúcou výškou rastliny, pričom tento vzťah má lineárny charakter (obr. 4). Medzi dĺžkou stonky po súkvetie a dĺžkou súkvetia sa nezistila preukazná korelácia ($r = 0,277$). Rozptyl hodnôt je príliš vysoký (obr. 4). Z toho možno usudzovať, že výšku rastlín divozela úhľadného určuje v skutočnosti dĺžka súkvetia. Tento fakt sme mohli dokázať aj meraniami rastlín v období kvitnutia (resp. na začiatku kvitnutia) a po odkvitnutí. Dĺžka stonky po súkvetie sa zmenila relatívne málo (resp. zostala konštantná), kým výška rastliny vzrástla zásluhou predĺženia sa súkvetia.

Porovnanie pomeru týchto znakov ukázalo, že výška rastliny je priemerne 2,5-krát väčšia ako dĺžka súkvetia. Pomer výšky rastliny:dĺžka rastliny sa pohyboval medzi 1,85—3,03 (priemer 2,48). Ďalej, dĺžka stonky po súkvetie je priemerne 1,48-krát väčšia ako dĺžka súkvetia (rozsah pomeru bol 0,85—2,03).

Medzi dĺžkou súkvetia a šírkou súkvetia existuje vysoko preukazná pozitívna korelácia (obr. 5). Pomer týchto dvoch znakov sa pohyboval medzi 1,37 a 3,78, pričom priemer bol 2,51. To značí, že súkvetie divozela úhľadného je priemerne 2,5-krát dlhšie ako široké. Tento vzťah sa s výškou rastliny mení iba málo (obr. 5). Korelačný koeficient je nepreukazný ($r = 0,277$).



Obr. 6. Grafické vyjadrenie korelačnej závislosti medzi dĺžkou súkvetia a počtom konárov súkvetia (vľavo) a počtom konárov súkvetia a šírkou súkvetia (vpravo) rastlín divozela úhľadného v populácii pri Pezinku.

Zaujímavé bolo porovnanie počtu konárov súkvetia s jeho dĺžkou a šírkou (obr. 6). Vysoko preukazná pozitívna korelácia je medzi dĺžkou súkvetia a počtom konárov súkvetia, t. j. dlhšie súkvetia majú aj väčší počet konárov. Šírka súkvetia zasa závisí od počtu konárov súkvetia. Korelácia má pozitívny charakter a korelačný koeficient ($r = 0,750$) je vysoko preukazný (obr. 6).

Uvedené výsledky ukazujú, že napriek značnej variabilite sledovaných morfológických znakov sa základné črty architektóniky rastliny zachovávajú. Ide najmä o vzťah výšky rastliny a dĺžky súkvetia a relatívne stály pomer dĺžky a šírky súkvetia.

S ú h r n

Autor sleduje biológiu ohrozeného druhu československej flóry, ktorého výskyt je obmedzený na oblasť panónskej xerothermnej kveteny (juhozápadné Slovensko, južná Morava). V príspevku analyzuje vybrané morfológické znaky našej najväčšej lokálnej populácie pri Pezinku. Priemerné hodnoty sledovaných znakov boli tieto: výška rastliny $167,5 \pm 13,75$ cm, dĺžka stonky po súkvetie $98 \pm 20,45$ cm, dĺžka súkvetia $69,5 \pm 15,86$ cm, šírka súkvetia $28,7 \pm 8,14$ cm a počet konárov súkvetia $33,8 \pm 8,62$. Pri niektorých morfológických znakoch pozorované distribúcie početností jedincov v populácii mali disruptívny charakter (dvoj- či trojvrcholový). Typickú architektóniku rastliny určujú lineárne pozitívne korelácie morfológických znakov, najmä medzi výškou rastliny a dĺžkou súkvetia a medzi šírkou a dĺžkou súkvetia.

Došlo 17. 12. 1982:

L i t e r a t ú r a

- AIKMAN, D. P., WATKINSON, A. R., 1980: A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. *Ann. Bot.*, 45, p. 419—427.
- DIGGLE, P. J., 1976: A spatial stochastic model of inter-plant competition. *J. appl. Prob.*, 13, p. 662—671.
- ELIÁŠ, P., 1977/78: Otázky druhovej ochrany rastlín vo vyučovaní botaniky. *Přir. Vědy ve Škol.*, 29, p. 122—125, p. 162—164, p. 324—326.
- ELIÁŠ, P., 1978: Záchrana ohrozených taxónov v botanických záhradách. *Památ. a Přir.*, p. 236—239.
- ELIÁŠ, P., 1980: Niektoré aspekty záchrany ohrozených taxónov v botanických záhradách. In: *Sbor. ref. Chráněné rostliny v botanických zahradách, jejich pěstování, zakládání sbírek a využívání v kulturně výchovné činnosti*. Praha, p. 111—118.
- ELIÁŠ, P., 1981a: Biológia *Verbascum speciosum* Schrader. In: *Sbor. ref. Biologie vybraných druhů*, Praha.
- ELIÁŠ, P., 1981b: Divozel úhľadný — vzácny druh československej kveteny. *Živa*, 29, 175 pp.
- FORD, E. D., 1975: Competition and stand structure in some evenaged plant monocultures. *J. Ecol.*, 63, p. 311—333.
- GATES, D. J., 1978: Bimodality in even-aged plant monocultures. *J. theor. Biol.*, 71, p. 525—540.
- KOLEKTÍV, 1981: Biologie vybraných druhů. Koncepty prednášok z pracovnej konferencie Čs. bot. Společ., Praha, november 1981.

- LAKIN, G. F., 1980: Biometrija. Vyd. Vysšaja škola, Moskva, 293. pp.
- PRACH, K., 1982: Samozředovací procesy u vybraných populací ruderálních druhů. Preslia, 54, p. 271—275.
- ŠMELKO, S., WOLF, J., 1977: Štatistické metódy v lesníctve. Vyd. Príroda, Bratislava, 330 pp.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ИЗБРАННЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЛОВАЦКОЙ ПОПУЛЯЦИИ КОРОВЯКА (*VERBASCUM SPECIOSUM* SCHRADER)

Павол Э л и а ш

Автор следит за биологией в угрожающем состоянии находящегося вида чехословацкой флоры, встречаемость которого ограничена на области панонской ксеротермической флоры (югозападная Словакия, южная Моравия). В предложенной статье анализирует избранные морфологические признаки наибольшей нашей локальной популяции у Пезинка, (Pezinok). Средние величины обследованных признаков были следующие: высота растения $167,5 \pm 13,75$ см, длина стебля до соцветия $98,4 \pm 20,45$ см, длина соцветия $69,5 \pm 15,86$ см, ширина соцветия $28,7 \pm 8,14$ см и количество ветвей соцветия $33,8 \pm 8,62$ см. У некоторых морфологических признаков наблюдаемые распределения количеств индивидуумов в популяции имели разрушающий характер (дву-, или трехверхушечный). Типичная архитектоника растения определяется линейными положительными корреляциями морфологических признаков, именно между высотой растения и длиной соцветия, и между шириной и длиной соцветия.

SIZE INEQUALITY IN COENOPOPULATIONS OF A WOODLAND
ANNUAL *IMPATIENS NOLI-TANGERE* L.

Pavol Eliáš

*Institute of Experimental Biology and Ecology, CBES, Slov. Acad. Sci.,
Dúbravská 14, 814 34 Bratislava, Czechoslovakia*

Eliáš, P., Size inequality in coenopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. *Biológia* [Bratislava] 42, 881—891, 1987.

Variability in plant size was analysed in two woodland populations of *Impatiens noli-tangere* L., an erect annual, in Malé Karpaty Mts., western Slovakia. In summer, an alderwood population (C1), growing in high soil fertility and better light conditions, was thinner and it was formed by taller and heavier plants in average. An ashwood population (C2), growing in lower soil fertility and lower light-intensity conditions, was denser and it was formed by smaller and lightier plants. In the C1 and C2 populations dominance-suppression hierarchy [an L-shaped distribution of masses of plant individuals and bimodal height distribution] and more uniform distribution of plant heights, respectively, was usually found. Size inequality, expressed by Lorenz curves and Gini coefficients, was similar or equal in both C1 and C2 populations. However, coefficient of variation indicated larger variations in C1 than in C2 population. Size inequality was larger in individual phytomasses than in plant heights. Sources of the variations within and the differences between the populations are discussed.

The variation in sizes of individuals is a general phenomenon found in natural and experimental populations of living organisms. Even in even-aged monocultures size hierarchies, i. e. a frequency distribution of individual plant sizes in which relative few individuals contribute most of the population's biomass and most individual are relatively small (Weiner, Solbrig, 1984), were frequently observed. They may be caused by internal (genetic, metabolic) or external (abiotic, biotic) factors. The relative importance of each of these factors is not known for any population, and these factors may interact with each other (Weiner, 1985).

Size variability plays an important role in population and evolutionary biology. Most of the population features are size-dependent ones. The size is correlated with fitness, fecundity and survivorship in plants (cf. Harper, 1977; Silvertown, 1982).

Many researchers have analysed skewness of size distributions. However, Weiner and Solbrig (1984) proposed studying size variability in terms of measures of size inequality using the Lorenz curve and Gini coefficient rather than skewness. The skewness is insensitive to absolute differences in plant size.

Size inequality was analysed in experimental, even-aged populations of cultivated or wild plant species. In this contribution I will analyse size inequality in two woodland coenopopulations of *Impatiens noli-tangere* L., differed in density, phytomass and size of plants.

Material and methods

Plant material

Impatiens noli-tangere L. [Yellow balsam] is an erect summer annual, native to subcontinental Eurasia, frequently found in woodlands in streambanks and floodplains. It was considered to be a vicariant species of *Impatiens capensis* Meerb., a nord-American species, from the synecological point of view [Jouret, 1977]. Yellow balsam is more sciophilous and more hydrophilous among *Impatiens* species. The hemisciophyte and hemi-nitrophyte (nitrophyte) frequently forms monodominant ground canopies in floodplain forests and in alderwoods (alliance *Aino-Ulmion*) and it also occurs in other mesophilous deciduous forests (order *Fagetalia*). It occupies habitats with a rich nutrient supply, especially nitrogen, fresh to moist, little acid to neutral soils. It has been used as a good indicator of soil moisture and suitable conditions for rapid nitrification in soils.

In „open“, sunny habitats *Impatiens noli-tangere* frequently forms larger chasmogamous (CH) flowers, in more shady habitats it produces only cleistogamous (CL) flowers.

Two coenopopulations of the species were chosen for analysis of the size inequality: an alderwood population (C1) and an ashwood population, differed in population density, structure and phytomass.

Research sites

The woodland populations of *Impatiens noli-tangere* were analysed in the MaB Project Research Sites in the Malé Karpaty Mts., western Slovakia. The alderwood is situated in western marginal part of the mountains, whereas the ashwood is situated in central part of the mountains. Main characteristics of the research sites and the communities are given in tab. 1. In general, the alderwood may be classified, on the basis of trophic profile of the ecotope, as the eutrophic habitat, while the ashwood as the mesotrophic one. For more detail informations on the research sites see Jurko and Kontriš (1981), Koreň (1985) and Šimonovičová (1987).

Methods of sampling and data analysis

Plant material was collected in summer 1981, 1982 and 1984 in the alder and the ash woodlands from 50 x 50 cm or 100 x 100 cm sample plots. In both the C1 and C2 populations, all individuals of *Impatiens noli-tangere* occurred in the sample plots were harvested, measured and their above-ground phytomass was determined by drying at 80 °C for 48 h.

The data recorded in each of the populations and in the same date were classified into 10 or less groupings (classes) and frequency distribution diagrams (histograms) were constructed. Both untransformed, raw data as well as transformed (\log_{10}) data were used. Size intervals often differed between the populations as well as among the sampling date.

In size distributions of phytomasses and of heights, the deviations from normality was

Table 1

Main characteristics for two woodland stands where the *Impatiens noli-tangere* populations were studied. Data from summer of 1981 to 1984 were used.

| Feature | Alderwood | Ashwood |
|---|-----------------------------------|-------------------------------------|
| MaB Project Research Site No. | I/9 | I/6 |
| Locality | Lozorno | Malý Javorník |
| Altitude (m above the sea) | ca. 200 | ca. 500 |
| Community type | <i>Stellario- -Alnetum</i> | <i>Alno-Fraxinetum</i> |
| Tree layer | | |
| — cover (%) | 70 | 85 |
| — dominant species | <i>Alnus glutinosa</i> | <i>Fraxinus excelsior</i> |
| Herb (ground) layer | | |
| — cover (%) | 100 | 85 |
| — dominant species | <i>Impatiens noli-tangere</i> | <i>Impatiens noli- -tangere</i> |
| — species richness | 50 | 30 |
| — density ($i\ m^{-2}$) | 584 | 988 |
| — dry phytomass ($g\ m^{-2}$) | 75.9 | 35.0 |
| Soil features | | |
| — type ⁺ | Gley riverside soil | Semi-gley brown soil |
| — humus form ⁺ | Mull moder | Fenmull |
| — reaction | neutral | slightly acid |
| — CaCO ₃ content ⁺⁺ | high | 1 % |
| — nutrient supply | high | moderate |
| — moisture content | wet to fresh | drying in summer |
| Decomposition processes ⁺⁺ | | |
| — cellulose decomposition rate | very rapid | rapid |
| — ammonization rate | high | low |
| — nitrification rate | high | very low |
| Relative light intensity I/I ₀ | | |
| — in the understorey | ca. 2 % and more | 1.5 % and less |
| Trophic type of habitat | eutrophic | mesotrophic |

⁺by Koreň (1985), ⁺⁺by Šimonovičová (1987).

indicated by the standardized measure of skewness based upon the third moment around the mean (s^3), viz. g_1 given by the following formula:

$$g_1 = n \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^3 / (n-1) (n-2) s^3,$$

where n is number individuals, x_i is a size of individual i and \bar{x} is the arithmetic mean.

The coefficient of variance (C_v) of plant mass or plant height was used for a measure of size variability. The coefficient is given as

$$C_v = \sqrt{s^2} / \bar{x} \quad (2)$$

where \bar{x} is the mean and s^2 is the variance of x .

Size inequality was assessed in the populations by computing the Lorenz curve and Gini coefficient, which provide a useful quantification of inequality and allow to compare populations (Weiner, Solbrig, 1984). In the Lorenz curve, individuals

Table 2

Variations in plant mass and plant height for two coenopopulations of *Impatiens noli-tangere* L., growing in woodlands of the Malé Karpaty Mts., Western Slovakia. In each population, plants occurred in sample plots of 1x1 m were harvested in 15 August 1984

| Population Feature | Alderwood (C1) | Ashwood (C2) |
|---|----------------|--------------|
| Population density (i m ⁻²) | 29 | 127 |
| Population phytomass (g m ⁻²) | 27.9 | 12.1 |
| Height (cm) \bar{x} | 57.9 | 28.2 |
| $s_{\bar{x}}$ | 4.190 | 0.877 |
| range | 16.5—93.0 | 9.3—46.0 |
| C_v | 0.39 | 0.35 |
| Dry phytomass (g) \bar{x} | 0.997 | 0.108 |
| $s_{\bar{x}}$ | 0.169 | 0.012 |
| range | 0.036—3.26 | 0.0075—0.398 |
| C_v | 0.90 | 0.84 |

are ranked according to biomass [height] from the smallest to the largest and the cumulative percentage of biomass [height] is plotted against the cumulative percentage of the population. Perfect equality will result in a diagonal line from the origin to the upper right corner. Any inequality results in curve below the diagonal. The fraction of the area below the diagonal that is between the curve and the diagonal is the Gini coefficient, a measure of inequality. It has a minimum of 0 and a theoretical maximum of 1.0. The Gini coefficient is equal to one-half of the relative mean difference, i. e., the arithmetic average of the differences between all pairs of individuals:

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |x_i - x_j|}{(2n^2 \bar{x})}, \quad (3)$$

where x_i represents the size of individual i . Calculated G values were multiplied by $n(n-1)$ to give unbiased values (G').

Hara (1986) used the coefficient of variation (C_v) for a measure of size variability instead of the Gini coefficient because of the high correlation between them. Skewness gives an indication of the shape of size distributions and g_1 is really a measure of the degree of asymmetry in a distributions while C_v gives the relative degree of size inequality (Hara, l. c.). Therefore, we used both C_v and skewness to understand size variability more deeply.

Results

Population density and phytomass

The alderwood population (C1) showed lower population density and higher total phytomass than the ashwood population (C2) (tab. 2). In both C1 and C2 populations, spatial variations of density were observed, in relation to soil moisture content, light penetration to the understorey, and the presence or absence of cooccurring species.

Mean sizes of individuals

Individual plants in the C1 population were taller and heavier in average than the individuals from the C2 population (tab. 2). The differences in plant sizes between the C1 and C2 populations were more evident in summer. In the C1 population, large plants with many twigs on main stem were frequently found and they formed upper herbaceous layer in the alderwood. Similar results on the mean plant sizes in the populations were obtained by both plot sampling and by randomly sampling of individuals.

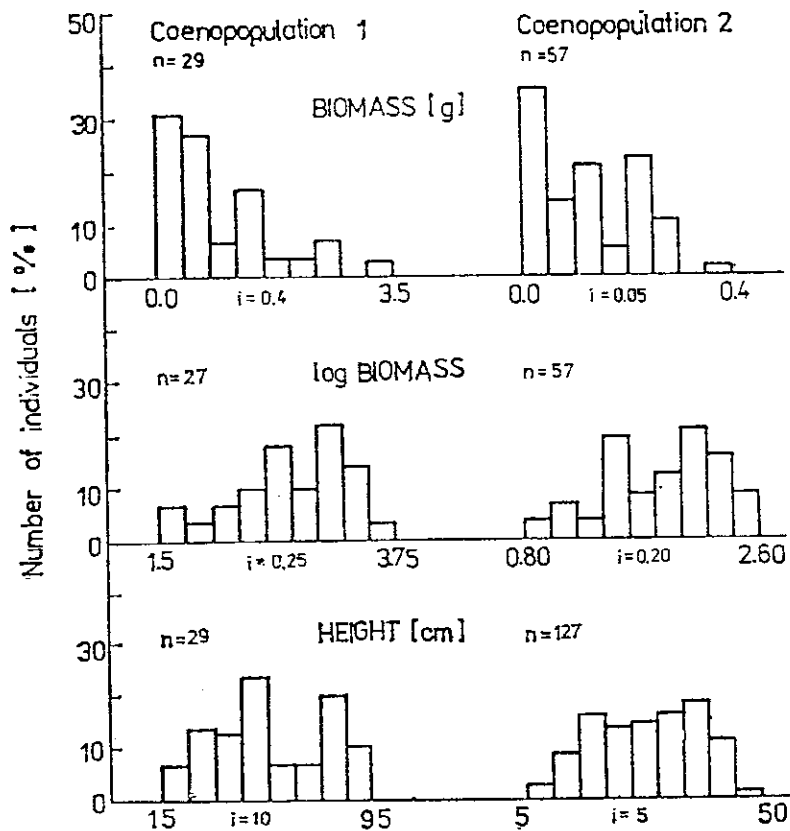


Fig. 1 Histograms for dry masses (upper), for \log_{10} dry masses (middle) and for heights of plants (bottom) in two woodland coenopopulations of *Impatiens noli-tangere* L. Data were collected in 15 August 1984 in the alder (C1) and ash (C2) woodland situated in the Malé Karpaty Mts. Sample size (n), ranges of values and class-intervals (i) are given.

Size population structure

Phytomass distributions for the C1 and C2 populations indicate positive skewness (g_1 for C1 was 0.92) and L-shaped distributions of phytomasses (fig. 1). If the transformed, \log_{10} values were used, the negative skewed distributions were found (fig. 1).

Height distributions differed between the C1 and C2 populations. In alderwood population the bimodality was evident, whereas in the ashwood popula-

tion high frequencies were found in most of the height classes (fig. 1). This last type of distributions is close to the platycurtic distribution with low kurtosis. In summer 1982, similar distributions of plant heights were found in the C2 populations (fig. 2). The distributions were unimodal, if the larger height-class interval was used ($i = 5.0$ versus 2.5 cm).

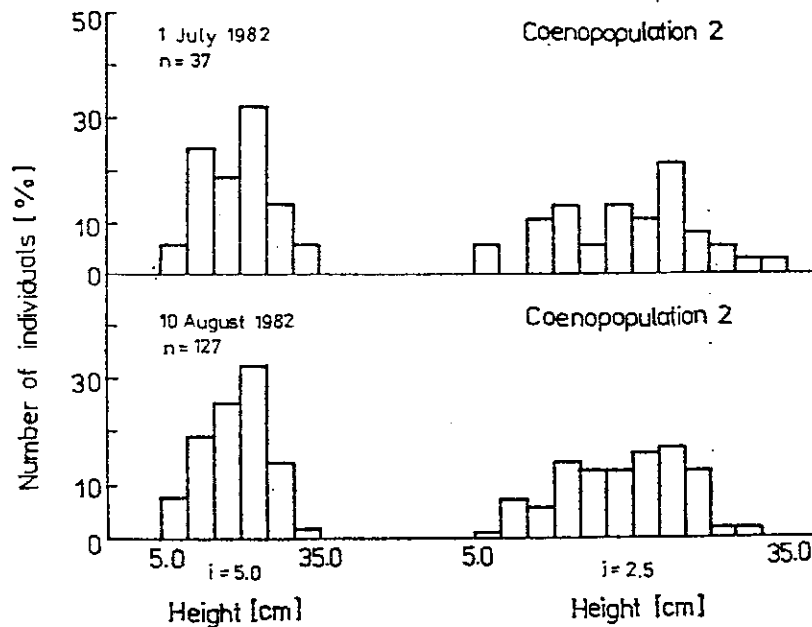


Fig. 2 Histograms for heights of plants in the ashwood population (C2) of *Impatiens noli-tangere* L. sampled in July and August 1982. Two size class-intervals were used: interval of 5.0 cm (left) and of 2.5 cm (right).

Plant mass versus plant height

The relation between dry mass of individual plants of *Impatiens noli-tangere* and their height was curvilinear (fig. 3) with rapid changes in masses of plants per height unit in taller plants. The relation may be expressed by quadratic function $w = a + bH + cH^2$ or by logarithmic function $\ln w = -a + b \ln H$. Data from both C1 and C2 populations formed one curve.

Size inequality

Size inequality assessed by the Lorenz curve and the Gini coefficient was very similar or equal in both C1 and C2 populations (fig. 4). G' was near 0.266 for phytomass and 0.123 for height. However, the coefficient of variation was somewhat lower in the C2 population than in the C1 (tab. 2).

The Lorenz curves were more concave for phytomass data than for height data (fig. 4), and G' and C_v were significantly lower for heights of plants than for dry masses of plants. Thus, the inequality in plant heights was lower than the inequality in plant masses.

Fig. 3 The relation between plant height and dry mass of individual plants for coenopopulations of *Impatiens noli-tangere* L. C1 — the alderwood, C2 — the ashwood population.

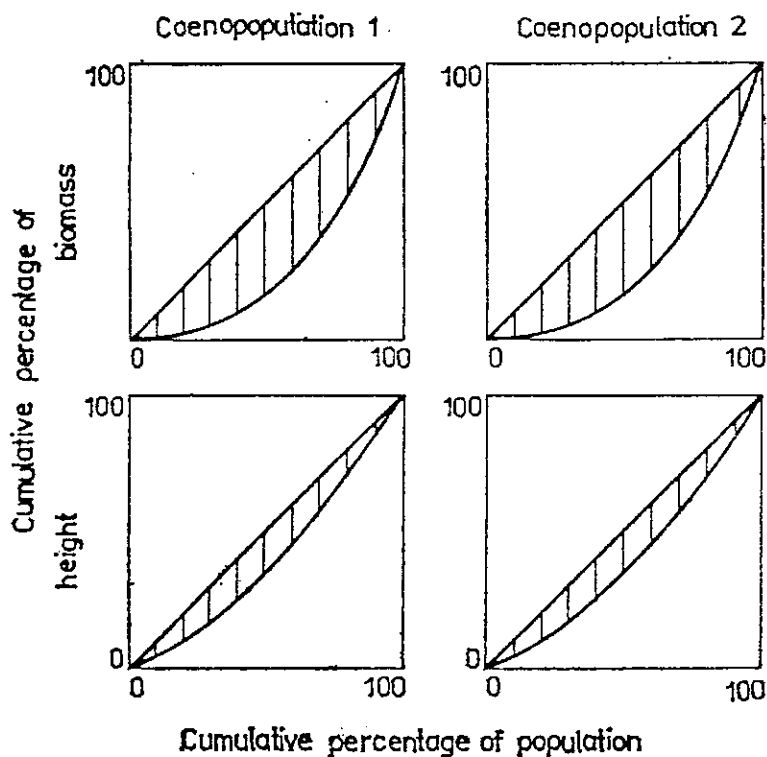
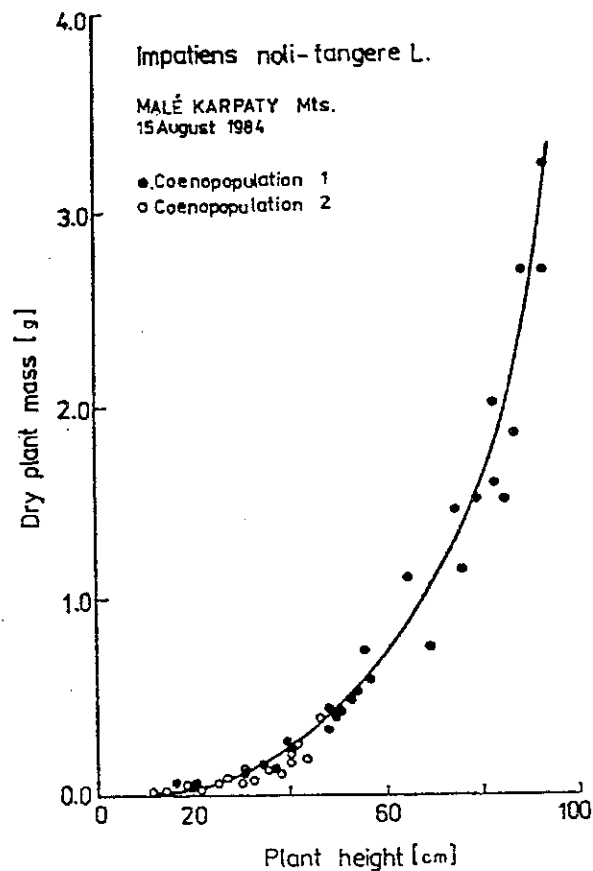


Fig. 4 The Lorenz curves for two coenopopulations of *Impatiens noli-tangere* L. from the Malé Karpaty Mts. (C1 — alderwood population, C2 — ashwood population). Data for plant dry masses (upper) and heights (lower) were used for calculations from the harvest in 15 August 1984.

Discussion

Our results on variability in sizes of mature plants in coenopopulations of *Impatiens noli-tangere* L. may be discussed in the relation to density-dependent and density-independent regulation factors operating in plant populations (cf. Eliáš, 1986).

Plants in the denser population (C2) were smaller, shorter and lighter in average than the plants in the thinner population (C1). This founding corresponds with the relation between mean plant mass and density of survivors in plant populations found by many researchers (Harper, 1977). Mean plant mass was lower in the denser population and it was higher in the thinner population of the same species. The relation resulted from regulation and compensation mechanisms in plant populations during growth and development of a stand, namely from self-thickening, self-layering and self-thinning (Eliáš, 1986).

The population of adults in the alderwood, growing on fertile soils and in better light and soil moisture conditions, was thinner, containing only 29 individuals per m^2 , in comparison with the population in the ashwood (127 m^{-2}). This is in agreement with the „Sukatschew effect“ (Harper, 1977), i. e. that self-thinning was most intense on the high fertility habitats. In August, height distribution of survived adults of *Impatiens noli-tangere* in the alder population was bimodal and this type of size distribution was found in intensively self-thinning plant populations (Ford, 1975).

The self-thinning should be used only as one of possible explanations of the differences found in the woodland coenopopulations of *Impatiens noli-tangere*. But the self-thinning or the successive decrease in plant density due to competitive interactions among individuals in a population (Hozumi, 1977) operates in even-aged plant populations in the absence of crowding-independent mortality (Westoby, 1984). However, both the C1 and C2 populations were far from monocultures: they grown in phytocoenoses together with other cooccurring herbaceous species and tree seedlings, differing in abundance and population density. And then, mortality induced by environmental stresses (cf. Eliáš, 1984), mainly by soil droughts in C1, operated here as external density-independent regulation factors.

Size differences among individuals in plant populations may be caused either directly or throughout variation in growth rates due to age differences, genetic variation, heterogeneity of resources or other environmental factors, competition or the effects of herbivores, parasites or pathogens (Weiner, Solbrig, 1984; Weiner, 1985). In each of the coenopopulations studied most of the factors interacted by different ways and produced different size distribution patterns.

Bimodality in the C1 population may be explained by larger genetic diversity of the population where both cleistogamous (CL) and chasmogamous (CH) flowers are usually produced. In more shady habitat of the ashwood, plants of the C2 population produced only CL, self-pollinated flowers. CL flowers remain closed and are structurally modified for autogamy. It is evident that production of CH or CL flowers depend on the habitat conditions. Waller (1980) found that drought, deep shade or injury often restricted *Impatiens*

capensis to producing only CL flowers. The dry populations produced the shortest plants and were the first to wilt. Similarly, Schemske (1978) shown that all plants under dense shade were predominantly cleistogamous. Chasmogam production was greatest at „open“ sites receiving the most light and lowest at the shaded sites.

Seeds or fruits from C1 flowers may differ from seeds or fruits from CH flowers in size, viability, and timing and range of dispersal. Seeds from CH flowers of *Impatiens capensis* were significantly larger and heavier than CL seeds (Schemske, 1978; Howell, 1981; Waller, 1982). Larger seeds tended to germinate sooner, as did seeds derived from CH flowers (Howell, 1981; Waller, 1985) and earlier seedlings with larger cotyledons growing at the lowest density grew into the largest plants (Howell, 1981; Waller, 1984, 1985). CH seedlings out performed CL seedlings, and their advantage was expressed during most phases of growth (Waller, 1985). Both intrinsic differences in growth rate, and competitive dominance and suppression fuel the establishment of size hierarchies.

According to Hara's diffusion model for the growth and size distributions in plant populations (Hara, 1984), size inequality (C_v of plant mass) increases with increasing density if the one-sided competition (for light) occur, and it decreases with increasing density, if the two-sided competition (competition for nutrient) occur (cf. Hara, 1986). In experimental annual populations of Weiner (1985), size inequality always increased with increased density. In the woodland populations of *Impatiens noli-tangere* with extremely different density, both Lorenz curves and Gini coefficients indicated the same inequality. Only coefficient of variation (C_v) indicated some differences in size inequality, viz. lower inequality in C2 than in C1. However, all measures of inequality indicated lower inequality for heights than for masses.

Size distributions differed when plant mass and plant height was used as measures of size. In general, in populations of adults the distribution of individual mass is expected to be L-shaped while that of height is expected to be J-shaped (Koyoma, Kira, 1956). This difference result from no-linear relationships between plant mass and plant height.

Demographic studies of plant populations growing under controlled and natural conditions discovered typical changes in size distributions during the growth and development of plant stands. As a stand of plants grows and develops, the size distribution of individuals changes from an approximately normal shape to an increasingly positively skewed, sometime lognormal, pattern (Koyoma, Kira, 1956; cf. Harper, 1977; Silvertown, 1982). In field experiment with *Impatiens balsamina* L., plant height, stem diameter and individual plant mass had their specific size-dependent growth pattern, and shown almost normal, positively skewed and more positively skewed size distribution, respectively (Hara, 1984).

In general, frequency distribution of sizes in the same coenopopulation of *Impatiens noli-tangere* may be either normal, bimodal or skewed, depending on severity of inter-species and intrapopulation competition, changed during the growing period (development of stand) and from year to year (wet vrs dry, hot vrs cold etc.).

Translated by the author

References

- ELIÁŠ, P., 1984: Adaptations of understorey species to exist in temperate deciduous forests. In Margaris, N. S., Arionoutsou-Farragitaki, M., Oechel, W. C. (eds.). *Being Alive on Land*. Dr. W. Junk Publ., The Hague, p. 158—165.
- ELIÁŠ, P., 1986: Regulation mechanisms in plant populations. In Repka, J. (ed.) *Production ecology of cultivated plants. Proceed. XI. semin., Nitra*, p. 115—129.
- FORD, E. D., 1975: Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *J. Ecol.*, 63, p. 311—333.
- HARA, T., 1984: A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *J. theor. Biol.*, 109, p. 173—190.
- HARA, T., 1986: Effects of density and extinction coefficient on size variability in plant populations. *Ann. Bot.*, 57, p. 885—892.
- HARPER, J. L., 1977: *Population biology of plants*. Academic Press, London, 892 pp.
- HOWELL, N., 1981: The effect of seed size and relative emergence time on fitness in a natural population of *Impatiens capensis* Meerb. (Balsaminaceae). *Amer. Midl. Natur.*, 105, p. 312—320.
- HOZUMI, K., 1977: Ecological and mathematical considerations on self-thinning in even-aged pure stands. I. Mean plant weight-density trajectory during the course of self-thinning. *Bot. Mag.*, (Tokyo), 90, p. 165—179.
- JOURET, M.-F., 1977: Relation entre la dormance séminale et la chorologie de diverses espèces du genre *Impatiens* L. *Bull. Soc. roy. bot. Belg.*, 110, p. 119—128.
- JURKO, A., KONTRIŠ, J., 1981: Ecological profiles of forest biocoenoses in Malé Karpaty Mts. *Acta Ecol.*, 9, 24, p. 7—63.
- KOREŇ, M., 1985: Soil conditions in ecological types of forests in Malé Karpaty Mts. *Acta Ecol.*, (in press).
- KOYOMA, H., KIRA, T., 1956: Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. *J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., ser. D*, 7, p. 73—94.
- SCHEMSKE, D. W., 1978: Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. *Ecology*, 59, p. 596—613.
- SILVERTOWN, J. W., 1982: *Introduction to population biology of plants*. London.
- ŠIMONOVIČOVÁ, A., 1987: Celulolytická aktivita pôdnych mikromycét v niektorých lesných pôdach. *Biológia (Bratislava)*, 42, p. 469—475.
- WALLER, D. M., 1980: Environmental determinants of outcrossing in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *Evolution*, 34, p. 747—761.
- WALLER, D. M., 1982: Factors influencing seed weight in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *Amer. J. Bot.*, 69, p. 1470—1475.
- WALLER, D. M., 1984: Differences in fitness between seedling derived from cleistogamous and chasmogamous flowers in *Impatiens capensis*. *Evolution*, 38, p. 427—440.
- WALLER, D. M., 1985: The genesis of size hierarchies in seedling population of *Impatiens capensis* Meerb. *New Phytol.*, 100, p. 243—260.
- WEINER, J., 1985: Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, 66, p. 743—752.
- WEINER, J., SOLBRIG, O. T., 1984: The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia, Berlin*, 61, p. 334—336.
- WESTOBY, M., 1984: The self-thinning rule. *Adv. ecol. Res.*, 14, p. 167—225.

NEROVNOST' VELKOSTI RASTLIN V CENOPOPULACIACH LESNEJ JEDNOROČNEJ RASTLINY IMPATIENS NOLI-TANGERE L.

Pavol Eliáš

V dvoch lesných populáciách *Impatiens noli-tangere* L., vzpriamenej jednoročnej rastliny, rastúcich v Malých Karpatoch (západné Slovensko), autor analyzoval premenlivosť vo veľkosti rastlín. V letnom období populácia v jelšovom lese (C1), rastúca na úrodnejšej pôde a v lepších svetelných podmienkach, bola redšia a tvorili ju v priemere vyššie a ťažšie rastliny. Naproti tomu populácia v jaseňovom lese (C2), ktorá rástla na menej úrodnej pôde a v podmienkach menšej svetelnej intenzity, bola bohatšia a tvorili ju menšie a ľahšie rastliny. V populácii C1 sa zistila hierarchia dominujúcich a potlačených rastlín, konkrétne rozdelenie hmotností jednotlivých rastlín tvaru L a bimodálne rozdelenie výšok rastlín, kým v populácii C2 bolo rozdelenie výšok rastlín uniformnejšie. Nerovnosť veľkostí, vyjadrená pomocou Lorenzových kriviek a Giniho koeficientov, bola v oboch populáciách podobná alebo rovnaká. Varičný koeficient však naznačoval väčšiu premenlivosť v populácii C1 ako v populácii C2. Nerovnosť veľkostí bola pritom väčšia, ak sa použili hmotnosti jedincov (v porovnaní s výškami rastlín). O zdrojoch premenlivosti vo vnútri populácií, ako aj o rozdieloch medzi populáciami sa diskutuje.

Došlo 28. 10 1986

НЕОДНООБРАЗНЫЕ РАЗМЕРЫ РАСТЕНИЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ЛЕСНОГО ОДНОЛЕТНЕГО РАСТЕНИЯ IMPATIENS NOLI-TANGERE L.

Павол Элияш

В двух лесных популяциях *Impatiens noli-tangere* L., выпрямленного однолетнего растения, растущего в Малых Карпатах (Западная Словакия), автор анализировал изменчивость размеров растений. В летнее время, популяция в ольшанишках (C1), растущая на более плодородной почве и в лучших световых условиях, была более редкой и создавала ее в среднем высшие и тяжелые растения. С другой стороны, популяция в ясеневом лесу (C2), растущая на менее плодородной почве и в условиях меньшей световой интенсивности, была более плотной и ее создавали меньшие и более легкие растения. В популяции C1 была обнаружена иерархия доминирующих и подавленных растений, конкретное распределение массы отдельных растений формы буквы „L“ и бимодальное разделение высот растений, пока в популяции C2 было распределение высот растений более единообразным. Неровномерность выражена при помощи кривых Лоренца (Lorenz) и коэффициентов Джини (Gini), была в обеих популяциях похожая, или же одинаковая. Вариационный коэффициент, правда, указывал на большую изменчивость в популяции C1 при сравнении с популяцией C2. Размерные различия показали притом в более широком масштабе, если были использованы массы индивидуумов (при сопоставлении с высотами растений). Источники изменчивости внутри популяций и также различия между популяциями обсуждаются.

VERTICAL STRUCTURE, BIOMASS ALLOCATION AND SIZE INEQUALITY IN AN ECOTONAL COMMUNITY OF AN INVASIVE ANNUAL (*Impatiens parviflora* D C.) ON A CLEARING IN SW SLOVAKIA*

PAVOL ELIÁŠ

Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Dúbravská 14, 842 23 Bratislava, Czechoslovakia

Abstract

Eliáš P.: Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual (*Impatiens parviflora* D C.) on a clearing in SW Slovakia. Ecology (CSFR), Vol. 11, No. 3, 299 – 313, 1992.

Populations of *Impatiens parviflora* D C., an erect annual invaded forest communities in Europe, have been studied in the Malé Karpaty Mts., SW Slovakia, since 1981. The largest plants were found in ecotones along forest margins (near roads) and in clearings (few years after cutting). A monospecific stand (stand height, density and biomass were 1.24 m, 23 i m⁻² and 1100 g m⁻², respectively) growing along a forest edge on clear-cutted area at Bratislava-Železná Studienka was chosen for a detail analysis of size and biomass structure in the stage of peak standing crop (July 1985). Three distinct groups of the plants were distinguished and characterized: a) suppressed (0.0 – 0.50 m), b) codominant (0.60 – 1.05 m) and c) dominant (1.06 – 1.25 m) plants. Differences in plant habit (plant architecture), resource allocation and reproductive effort, leaf area and size inequality were markedly large among the plant groups. In the understorey of the *Impatiens* stand, small plants have survived up to the period of peak standing crop; their habit was close to the plants growing in understorey of neighbouring forest communities. The suppressed individuals presented in the population sample strongly affected so called "mean characteristics" calculated for the whole stand (MSC). In the case using of the MSC should give a falsed picture of the population forming monospecific stand. Size variation analysis and more detailed structural analysis of such stands are needed.

Introduction

Ecotones, transition zones between adjacent ecological systems (cf. operational definition of M. M. Holland in di Castri et al., 1988) are often considered as sources of high biotic diversity. They are postulated to contain greater biomass, resources and biodiversity than the patches they separate (Forman, Godron, 1986). A tendency for communities to be denser and often more diverse in ecotonal situations is known as

*The paper is based on the author's lecture "Variability of plant species populations in ecotones" presented at Czecho-Slovak conference on ecotones (České Budějovice, October 14 - 15, 1990).

the edge effect (Leopold, 1933; Odum, 1971). The population behaviour in the ecotone is therefore an important feature of the ecotone concept.

This paper deals with populations of *Impatiens parviflora* D C. which have been studied in the Malé Karpaty Mts., SW Slovakia, since 1981. The species is an erect annual originating in Central Asia and introduced into Europe in 19th century (cf. Coombe, 1956; Trepl, 1984); it now invades forest communities and colonized opened and semi-shaded habitats in woodland landscape of Central Europe (Eliáš, 1985, 1989a). It has been considered as a shade-tolerant plant (Coombe, 1956, 1966; Hughes, 1965) or facultative sun plant (Rackham, 1966). Extreme phenotypic plasticity of the invader was pointed out by Eliáš (1986a, 1989a). Largest plants were found in ecotones along forest margins (near roads) and in clearings few years after tree cutting (cf. also Coombe, 1956).

In this paper I present data on a detailed analysis of size and biomass structure of a monospecific stand of *Impatiens parviflora* occurred in ecotonal situation in the Malé Karpaty Mts, SW Slovakia. It is a contribution to the explanation of the behaviour of plant populations in ecotones.

Material and methods

In July 1985 a monospecific stand of *Impatiens parviflora* on a clearing at Bratislava-Železná Studienka (the first year after tree-cutting; trees were cut in winter 1984/1985), situated along a forest edge, was chosen for the analysis. The stand was not damaged before the harvest term because individual plants were not measured during the stand development.

At the harvest date, at the stage of the peak standing crop (see Fig. 1), 1-meter-square plots were sampled for dry weight shoot biomass, vertical and size structure, and leaf area determination. Live standing shoots, including green and senescent leaves, were separated by plant individuals, counted, weighed, and measured for height, hypocotyl diameter etc. Plant height was measured from the stem base to the terminal apical meristem, while hypocotyl diameter was measured with callipers at base and at the midpoint of the hypocotyl to the nearest 0.1 cm. In ramificated plants the number of lateral branches (1st, 2nd and 3rd order) was counted and the branch (twig) length was measured.

In the following analysis individual plants were separated into three size groups according plant habit, height, hypocotyl diameter and ramification degree. Then in each size group, the plants were divided into 30-cm vertical layers and stems, leaves flowers (flower buds) and fruits were counted, weighed and measured. Fresh mass and dry mass (at 75 °C) were determined in the institute laboratory in Bratislava. Roots were washed by distilled water before drying.

Leaf area was estimated by a leaf copies method. Leaves collected from each vertical layer and each size group were used for the leaf area estimation.

Dry mass and leaf area data were used for calculations of standing crop (g m^{-2}), vertical distribution of phytomass and leaf area index (LAI), biomass allocation and several plant and stand growth characteristics.

Resource (biomass) allocation to vegetative and reproductive organs is given in absolute (g) and relative (% of total or above-ground biomass) values. Reproductive allocation or reproductive effort (RE) was calculated as the proportion of inflorescence (seed, involucre bracts, peduncles and scapes) mass to above-ground biomass of reproductive plant (see Thompson, Stewart, 1981; Bazzaz, Reekie, 1985; Lovett Doust, Lovett Doust, 1988, for further information).

The following plant and stand growth characteristics were calculated (assuming an active growth interval of 100 days): relative growth rate (RGR, $\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1}$), crop growth rate (CGR, $\text{g m}^{-2} \text{day}^{-1}$), net assimilation

rate (NAR, $\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), leaf area ratio (LAR, $\text{dm}^2 \text{ g}^{-1}$) and its components, leaf weight ratio (LAR) and specific leaf area (SLA). For the calculations see Evans (1972), Hunt (1978, 1982), Hardwick (1984), Warren Wilson et al. (1986).

Coefficient of energy conversion efficiency (η , %) was calculated for the global radiation of 100-day interval. A conversion unit was 4.48 kcal (= 18.75 kJ) per 1 g of ash-free dry mass.

Size variation of plants in the monospecific stand (the population) was analysed by frequency distribution diagrams, Lorenz curves, coefficient of variation (C_v , %) and Gini coefficient (G') (see Eliáš, 1987 for detail information). The relationships between C_v and G' is linear (Fig. 2) as was pointed out by e. g. Hara (1984) and Benjamin, Hardwick (1986).

For a more detailed analysis of plant architecture and biomass allocation, a tallest plant of the monospecific stand (the population) of *Impatiens parviflora* was separately harvested, measured and sketched.

Allometric relationships between selected plant size characteristics were estimated and equations of curves were calculated.

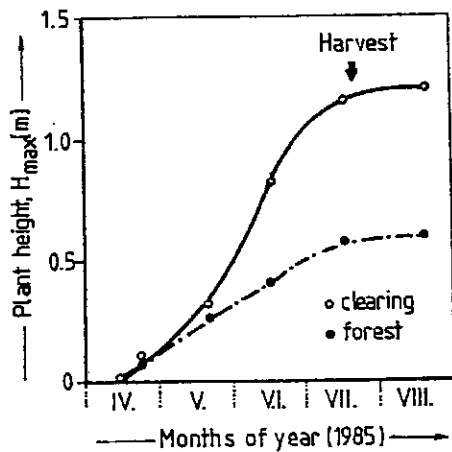


Fig. 1. Seasonal changes in height of *Impatiens parviflora* D C. plants growing in an ecotonal community (on clearing) and in forest understorey of the neighbouring forest communities.

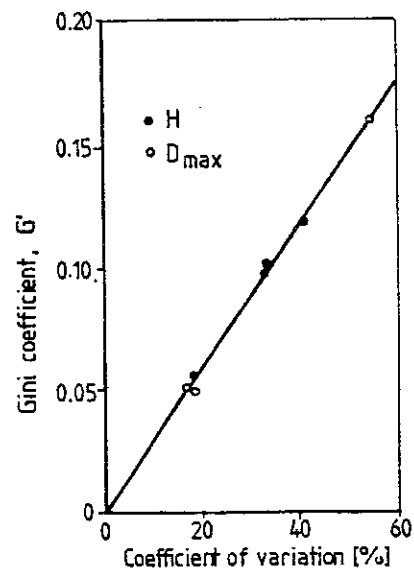


Fig. 2. The relationships between coefficient of variation (C_v) and Gini coefficient (G') calculated from the same size data collected in the *Impatiens parviflora* ecotonal population on clearing. H - plant height, D_{\max} - maximum hypocotyl diameter.

Results and discussion

1. Standing crop

Dry mass of shoots (stems + leaves + fruits and flowers) of *Impatiens parviflora* in the 1.24 m tall monospecific stand was ca 110 g m^{-2} and that of roots was ca 15 g m^{-2} (Table 1).

Fresh mass of the stand was much more higher due to high water content in the tissues of the plant species. Fresh weight to dry weight ratio was close to 100. Fresh mass of the shoots was close to 1.1 kg m^{-2} . Uherčíková, Eliáš (1987) reported similar

Table 1. Above-ground and root biomass of *Impatiens parviflora* stand growing along forest margin in clear-cut area, the Malé Karpaty Mts., SW Slovakia (July 1985)

| Plant parts | Stand dry mass | |
|--------------------|--------------------------------|--------------|
| | absolute [g m^{-2}] | relative [%] |
| Phytomass | | |
| Stems | 63.0 | 57.3 |
| Leaves | 36.7 | 33.4 |
| Fruits + flowers | 10.2 | 9.3 |
| Above-ground total | 109.9 | 100 |
| Roots | 14.6 | 11.7 |
| Stand total | 124.4 | 100 |
| Root : shoot ratio | 1.33 | |

data for dry and fresh mass of *Impatiens parviflora* stand ("fringal communities") along forest roads in the Malé Karpaty Mts.

For a 100-day interval, relative growth rate (RGR) was ca $48 \text{ mg g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ and crop growth rate (CGR) averaged $1.12 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (shoots only) or $1.24 \text{ g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (shoot and roots). Effectivity of utilization of solar energy (η) was 1.2 %.

2. Vertical distribution of biomass

An inverse pyramidal arrangement of the dry phytomass was found in the monospecific stand of *Impatiens parviflora* (Fig. 3A): shoot biomass increased from the bottom layer to the uppermost one, but the differences between neighbouring layers

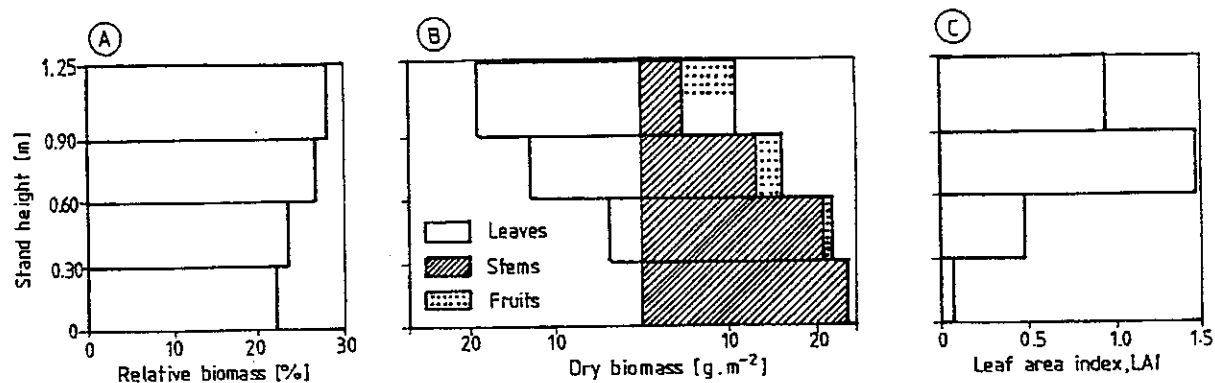


Fig. 3. Vertical distribution of relative biomass (A), absolute dry mass (B) and leaf area index (C) in the monospecific stand of *Impatiens parviflora* at Bratislava-Železná Studienka (July 17, 1985). In B stems, leaves and reproductive structures (flowers and fruits) are distinguished.

were relatively small. The difference between the bottom layers and uppermost layer in absolute values was ca 6 g m^{-2} . Stand space occupied by the *Impatiens parviflora* plants was relatively uniformly filled up by the phytomass.

Stems, leaves and reproductive organs (flowers and fruits) occurred in all vertical layers (Fig. 3B) but the proportion of individual organs in the biomass of vertical layers was evidently different. Proportion of stems decreased and proportion of leaves increased from the bottom layer to the uppermost layer (Table 2).

Table 2. Biomass allocation to vegetative organs (stems and leaves) and to reproductive organs (flowers and fruits) in a monospecific stand of *Impatiens parviflora*, situated along forest edge in a clearing, the Malé Karpaty Mts., SW Slovakia (July 17, 1985)

| Vertical stand layer | Biomass allocation to | | | |
|----------------------|-----------------------|--------|--------|-------|
| | stems | leaves | fruits | total |
| 0.0 - 0.3 | 97.86 | 2.05 | 0.07 | 100 |
| 0.3 - 0.6 | 82.40 | 14.83 | 0.28 | 100 |
| 0.6 - 0.9 | 45.13 | 44.52 | 10.38 | 100 |
| 0.9 - 1.24 | 15.63 | 63.56 | 20.81 | 100 |

3. Biomass allocation

More than 50 per cent and ca 30 per cent of the shoot biomass of the stand was allocated to stems and to the leaves, respectively (Table 2, Fig. 3B). Reproductive effort (flowers + fruits + supported organs) was near 10 per cent of the shoot biomass. Biomass allocated to roots was 11.7 per cent of the total stand biomass (Table 1).

4. Leaf area of the stand

Leaf area index (LAI, one side only) of the monospecific stand of *Impatiens parviflora* was estimated to 2.95.

Vertical distribution of LAI in the stand showed a concave arrangement with the maximum accumulation of leaf area in the layer 0.61 – 0.90 m (Fig. 3C). However, the leaves have occurred in all stand layers distinguished at harvest, including the bottom layer too.

Size of individual leaves varied extremely among plants but also within a plant individuum. At an individual plant leaves inserted on the main stem were the largest ones: the area of the leaf was usually more than 100 cm^2 . Leaves attached on the lateral branches were smaller (about 35 cm^2), most of them were smaller than 50 cm^2 .

Effects of the canopy position on leaf size were evident, too. Area of the leaves in two lower layers was close to 35 cm^2 per one leaf (Fig. 4). In the stand the specific leaf

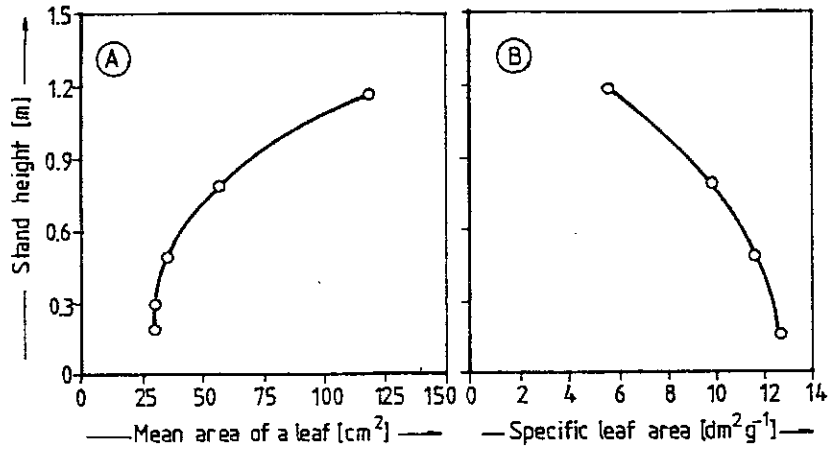


Fig. 4. Variations in mean area of individual leaf (A) and in specific leaf area (B) with position in the *Impatiens parviflora* canopy. Ecotonal community at Bratislava-Železná Studienka, July 17, 1985.

area decreased from $12.7 \text{ dm}^2 \text{ g}^{-1}$ in the bottom layer to $4.8 \text{ dm}^2 \text{ g}^{-1}$ in the uppermost layer (Fig. 4).

5. Plant size inequality in the stand

Variation in plant size within the monospecific stand of *Impatiens parviflora* is shown in Fig. 5 and Table 3 by frequency distribution diagrams (Fig. 5A), Lorenz curves (Fig. 5B), coefficient of variation (C_v), and Gini coefficient (G') (Table 3).

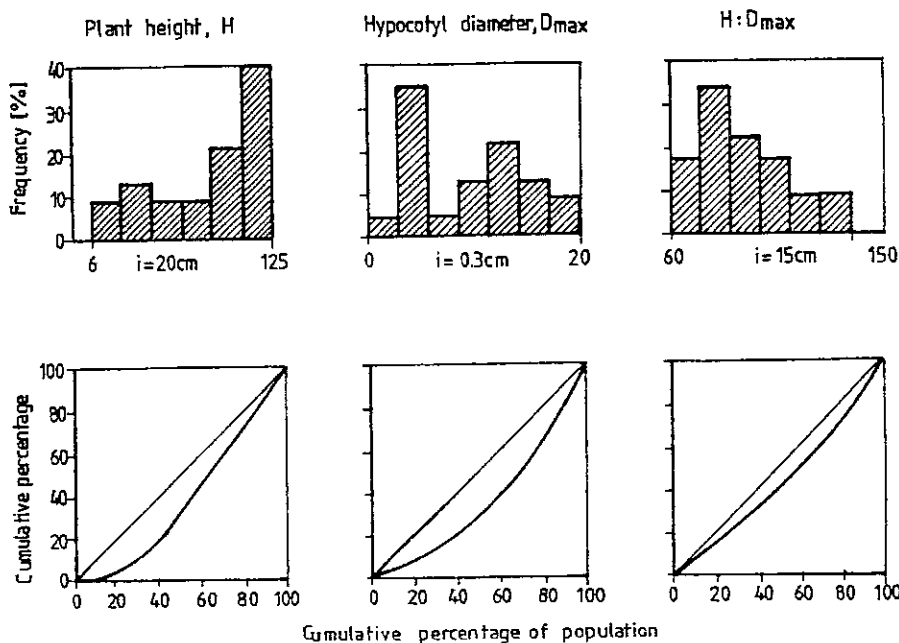


Fig. 5. Frequency distribution diagrams (upper) and Lorenz curves (bottom) for plant height (A), hypocotyl diameter (B) and plant height: stem diameter ratio (C) in the ecotonal population of *Impatiens parviflora* (Bratislava-Železná Studienka, July 1985).

Table 3. Morphological characteristics of the three main groups of plants forming a monospecific stand of *Impatiens parviflora* D C. along forest edge on a clearing, the Malé Karpaty Mts., SW Slovakia (July 1985). Means, standard errors, minimum and maximum values, coefficients of variation (C_v) and Gini coefficient (G') are given

| Plant size group [m] | Stem height $H \pm s_H$ [cm] | | Stem diameter $D_{max} \pm sD_{max}$ [cm] | | Plant height : stem diameter ratio $H : D_{max}$ | Branches | Particioning in the stand [%] by | | | |
|-----------------------------|------------------------------|------------|---|----------|--|----------|----------------------------------|--------|-------|-------|
| | H_{min} , H_{max} | C_v G' | min, C_v | max G' | | | number of individuals | shoots | roots | total |
| Suppressed (0.00 - 0.05) | 34.2 ± 4.8 | | 0.36 ± 0.02 | | 93.5 ± 8.5 | 0 | 26.1 | 1.24 | 1.21 | 1.24 |
| | 19.0, 49.0 | | 0.29, 0.45 | | 65.5, 108.9 | (1) | | | | |
| | 34.2 | 0.105 | 17.0 | 0.051 | 20.4 | | | | | |
| Codominant (0.51 - 1.05) | 86.0 ± 5.6 | | 0.81 ± 0.10 | | 112.7 ± 8.1 | 1 - 5 | 34.7 | 14.1 | 16.0 | 14.3 |
| | 63.0, 105.0 | | 0.49, 1.20 | | 87.5, 146.0 | | | | | |
| | 18.5 | 0.056 | 35.4 | 0.105 | 20.3 | | | | | |
| Dominant (1.06 - 1.25) | 118.2 ± 1.3 | | 1.53 ± 0.09 | | 78.9 ± 3.6 | 3 - 5 | 39.1 | 83.5 | 82.8 | 83.4 |
| | 112.0, 124.0 | | 1.20, 2.00 | | 61.5, 93.3 | | | | | |
| | 3.4 | 0.002 | 18.5 | 0.055 | 13.6 | | | | | |
| Stand (0.00 - 1.25) | 85.1 ± 7.4 | | 0.98 ± 0.11 | | 94.5 ± 4.7 | 0 - 5 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| | 19.0, 1.24 | | 0.29, 2.00 | | 61.5, 146.0 | | | | | |
| | 42.0 | 0.119 | 56.0 | 0.161 | 24.0 | | | | | |

Plant height varied from 0.19 to 1.24 m but plants taller than 0.85 m prevailed (Fig. 5A); they formed ca 60 % of all plants in the stand. J-type of frequency distribution is typical of the plant height distribution (Fig. 5A). The frequency peak (39.4 %) was presented in a size class of 1.06 to 1.25 m. Coefficient of variation was 42.0 % and Gini coefficient 0.119 (Table 3).

Hypocotyl diameter (D_{max}) varied from 0.29 to 2.0 cm and the frequency distribution diagram showed two peaks of frequency, 34.8 % and 21.7 %, in the diameter classes from 0.3 to 0.5 cm and 1.2 to 1.4 cm, respectively (Fig. 5A). Coefficient of variation was higher (56 %) in comparison with plant height (Table 3).

Plant height: stem diameter ratio ($H : D_{max}$) varied from ca 61 to 146 and the frequency distribution diagram was negatively skewed with a peak frequency in the size class of 76 to 90 (Fig. 5A). Coefficient of variation was relatively lower (24.0 %, see Table 3).

"Extremely" high size inequality, resulted from regulation and compensation processes during stand development, needs a more detail analysis of the plants forming the monospecific stand.

6. Dominant, codominant and suppressed plants in the stand

Plants forming the monospecific stand were grouped into dominants, codominants and suppressed plants. Morphological characteristics of the plant size groups are given in Table 3.

Dominants are the tallest plants forming the canopy, with thicker stems, long and ramificated lateral branches (3 – 5 branches of the first order) and the lowest plant height: hypocotyl diameter ratio. They participated in the stand formation by 39.1 % and ca 83 % by number of individuals and dry mass, respectively.

The group called "suppressed plants" consists of smallest plants forming the understorey of the stand up to a height of 0.5 m above the ground; they occurred in two lower vertical layers of the stand (0.0 – 0.3 and 0.31 – 0.60 m). The plants exhibit thinner stems without lateral branches (one plant was an exception only). Their habit was very similar to the plants growing in deep shade of the understorey of neighbouring forest communities (cf. Eliáš, 1986a, 1989a).

Codominants are plants of an intermediate size with a higher height: hypocotyl diameter ratio than either very small (suppressed) and very large (dominant) plants. They exhibit short lateral branches (1 – 5 branches of the first order) but 37.5 % of the plants was without any lateral branches.

The three groups differed in portion on the stand formation. In the suppressed and the codominant plants the portion by number of individuals was higher than by dry mass. In general, the group portion increased from the suppressed to the dominant plants but the dominants participated by more than 80 % in the dry mass of the stand (Table 3).

The size groups distinguished in the stand differed also in the size inequality, expressed by C_v and G (Table 3). Stem height variation decreased from the suppressed to the dominant plants, in other characteristics this tendency was absent (Table 3).

It is evident from Table 3 that the characteristics of the stand differ from the characteristics of the size groups being the closest to the intermediate group (except $H : D_{max}$ ratio). Differences in the growth characteristics among the size groups can be illustrated by RGR : 0.003 (suppressed), 0.028 (codominant) and 0.046 (dominant) $g g^{-1} day^{-1}$.

7. "Mean plant" and the tallest plant in the stand

Morphological characteristics of the calculated "mean plant" for each size group in the stand (Table 3) are added by biomass allocation characteristics and leaf area in Table 4.

Absolute biomass allocation is related to the plant height and position in the stand. Relative biomass allocation showed the following patterns (tendencies): from the

Table 4. Biomass allocation to vegetative and reproductive organs and leaf area for "mean plant" of each of the plant size groups forming the monospecific stand of *Impatiens parviflora* D C.

| Plant organs | Suppressed | | Codominant | | Dominant | | Stand | |
|------------------------------|------------|----------|------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | abs. [g] | rel. [%] | abs. [g] | rel. [%] | abs. [g] | rel. [%] | abs. [g] | rel. [%] |
| Stems | 0.105 | 46.2 | 1.01 | 52.1 | 6.03 | 59.2 | 2.74 | 57.3 |
| Leaves | 0.108 | 47.5 | 0.785 | 40.5 | 3.21 | 31.5 | 1.60 | 33.5 |
| Fruits + flowers | 0.014 | 6.2 | 0.144 | 7.4 | 0.96 | 9.4 | 0.44 | 9.2 |
| Shoots total | 0.227 | 100 | 1.94 | 100 | 10.2 | 100 | 4.78 | 100 |
| Roots | 0.029 | 11.4 | 0.292 | 13.1 | 1.342 | 11.64 | 0.64 | |
| Root : shoot ratio | 1.29 | | 1.503 | | 1.393 | | 1.34 | |
| Plant total | 0.257 | 100 | 2.231 | 100 | 11.53 | 100 | 5.41 | |
| Leaf area [cm ²] | 137.4 | | 834.1 | | 2334.2 | | 1282.8 | |

suppressed to the dominant plants, allocation to stems and to reproductive organs increased and to leaves decreased. Dominant plants allocated ca 60 % of shoot biomass to stems, ca 30 % to leaves and ca 10 % to reproductive organs. Suppressed plants allocated similar amount of biomass to stems and leaves (46.2 % versus 47.5 %) but only 6.2 % to flowers and fruits (Table 4).

The data have supported the opinion of Samson, Werk (1986) and Herndon (1987) on the size-dependent effects on the resource allocation and reproductive effort in plants. In the monospecific stand, the variation in resource allocation and reproductive intensity within a single population of *Impatiens parviflora* was high, depending on the plant size and plant position in the stand.

The root: shoot ratio varied among the size groups being the lowest in the suppressed plants (Table 4). The ratio changed during the stand development (Eliáš, 1991b).

The differences in leaf area per plant among the size groups were large (Table 4). The suppressed plants have only few leaves attached on the main stem, while the dominant plants exhibit lot of leaves on lateral branches of 1st to 3rd order.

More detail characteristics are given in Table 5 and Fig. 6 for the tallest plant of the monospecific stand, which was analysed separately. Shoot architecture of the dominant individuum was the same as a habit very typical for sun-grown plants of *Impatiens parviflora* (cf. Eliáš, 1986a, 1989a). The plant was 1.36 m tall with D_{\max} 1.9 cm and exhibited 24 internodes, five lateral branches of the first order (their total length was 3.1 m), about 20 leaves attached on the main stem and about 150 leaves on the lateral branches. Coombe (1956) reported that the largest *Impatiens parviflora* plant seen, growing in a woodland clearing, was 1.46 m high, $D_{\max} = 2.2$ cm, and exhibited 76 branches thicker than 1.0 cm (36.4 m long). The tallest plant found in the clearing at Bratislava-Železná Studienka exhibited in July about 70 flowers and/or flower buds and about 100 fruits. Daumann (1967) counted in the 0.8-m-high stand

of *Impatiens parviflora* (stand density 23 i m⁻²) in August 108 inflorescences and 864 flowers per plant.

Biomass allocation to vegetative and reproductive organs of the tallest plant was similar to the dominants. In the plant differences were between resource allocation to the main stem and allocation to the branches of the first order (Table 5).

T a b l e 5. Biomass allocation to vegetative and reproductive organs for the tallest plant of *Impatiens parviflora* DC. found in the monospecific stand along forest margins at Bratislava-Železná Studienka, SW Slovakia (July 1985). For shoot architecture see Fig. 6

| Plant organs | Main stem | Lateral branches of the first order (from plant base) | | | | | | Shoot total | | |
|------------------|-----------|---|----------|----------|----------|------------|----------|-------------|----------|-------|
| | | 1st pair | | 2nd pair | | 3rd branch | | abs. [g] | rel. [%] | |
| | | abs. [g] | rel. [%] | abs. [g] | rel. [%] | abs. [g] | rel. [%] | | | |
| Stems | 4.491 | 64.8 | 0.218 | 63.4 | 1.602 | 49.8 | 1.362 | 51.07 | 7.67 | 57.03 |
| Leaves | 1.701 | 24.5 | 0.112 | 32.6 | 1.254 | 38.98 | 0.947 | 35.5 | 4.31 | 32.03 |
| Flowers + fruits | 0.740 | 10.7 | 0.014 | 4.07 | 0.361 | 11.2 | 0.358 | 13.4 | 1.47 | 7.43 |
| Sum | 6.932 | 100 | 0.344 | 100 | 3.217 | 100 | 2.667 | 100 | 13.46 | 100 |

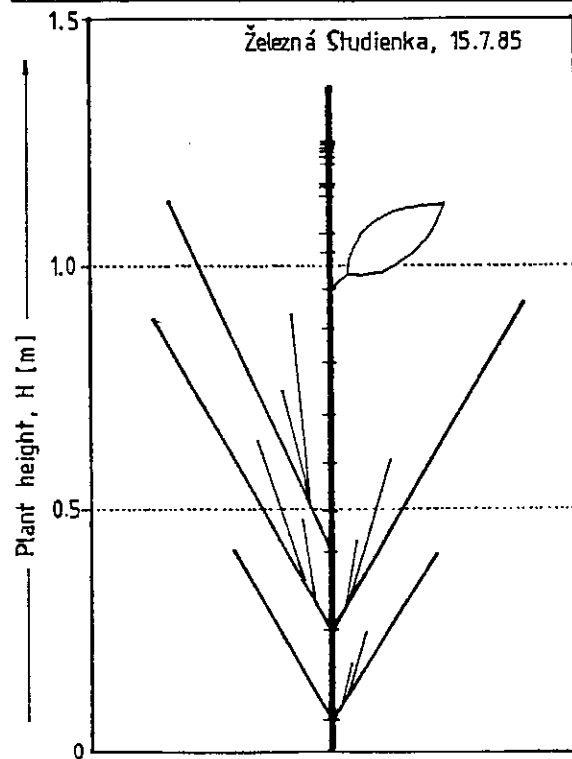


Fig. 6. The shoot architecture of the tallest plant of *Impatiens parviflora* growing in an ecotonal community in SW Slovakia. Number of internodes of the main stem, number, length and slopes (angles) of lateral branches of the first and second-order are shown.

8. Allometric relationships in the stand

The relationships between the plant height (length of stem) and stem base diameter (= hypocotyl diameter) for plants of the monospecific stand is curvilinear (Fig. 7, left); it may be fitted by an exponential equation $H = a D_{\max}^{-b}$.

Fig. 7 (right) shows differences in the allometry among the plants of the three plant size groups forming the monospecific stand. The allometric relationships between H and D_{\max} for each group of the plants may be expressed by a linear curve $H = a + b D_{\max}$. However, the curves differ in their slopes, i. e. in the rate of change of plant height with the unit of hypocotyl diameter. The suppressed, codominant and dominant plants exhibited the following differences in the $\Delta H/0.1 \text{ cm } D_{\max}$: 19.0, 4.7 and 1.2 cm, respectively.

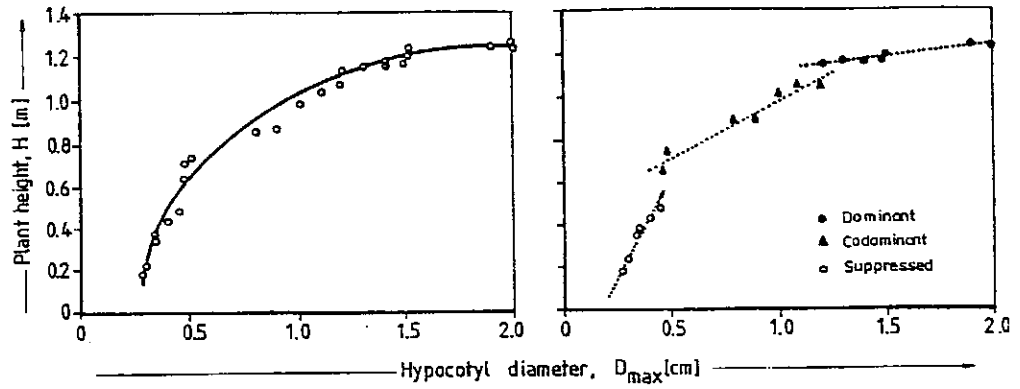


Fig. 7. The relationships between plant height (H) and hypocotyl diameter (D_{max}) of *Impatiens parviflora* plants growing in an ecotonal community in SW Slovakia. In right dominant, codominant and suppressed individuals of the population are distinguished.

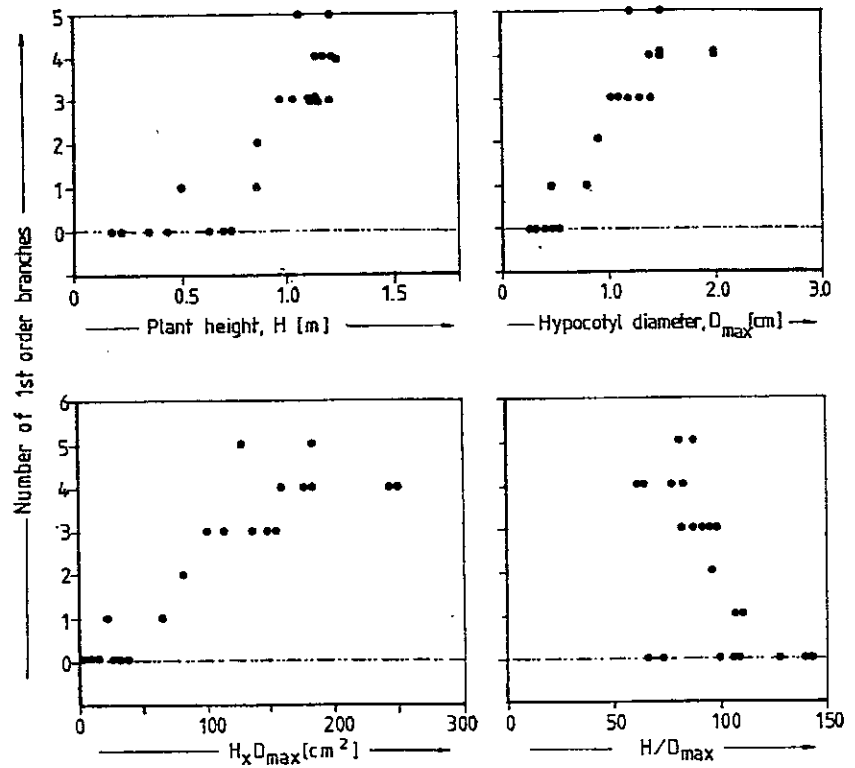


Fig. 8. The relationships between the number of first order branches and selected quantitative plant (stem) characteristics and their products.

In Fig. 8 the relationships between the number of 1st order branches and selected quantitative plant characteristics is analysed. Plants taller than 1.0 m and thicker (D_{max}) than 1 cm exhibited more than 2 branches of 1st order (usually 3 and more). Products of $H \times D_{max}$ and H/D_{max} did not give better (closer) relationships.

Discussion and conclusions

The behaviour of plant populations in ecotones was compared by Falińska (1979) with pioneer populations and/or with populations living under extreme conditions. Populations of *Impatiens parviflora* in ecotonal situations (forest margins, clear-cut areas) have formed physiognomically conspicuous stands dominated by tall and robust individuals. The distinct character of the ecotonal populations was documented by data in the paper.

The ecotonal populations of *Impatiens parviflora* in the "mature" stage are size-hierarchized into three groups of plants - dominant, codominant (intermediate) and suppressed plants - exhibited different plant habit (architecture) and quantitative characteristics. Codominant plants of intermediate size have high plant height : stem base diameter ratios than dominant and suppressed plants. Thomas, Weiner (1989) showed such data for populations of *Impatiens pallida* growing in different stand density.

Tall, intermediate and small plants of the ecotonal population show different biomass allocation patterns. Dominant plants allocated more dry mass to stems (lot of branches and twigs) than to leaves. And they contain more "woody" elements in the stems forming supported systems of the tall plants. Small plants allocated similar amounts of dry mass to stems and to leaves.

Several authors found no differences in overall allocation strategy among several distinct populations growing under different conditions. E. g. Abrahamson, Hershey (1977) stated that although the growth of *Impatiens capensis* was environmentally controlled, resource allocation was not. Waller (1980) showed that the allocation of above-ground biomass to stems increased slightly with increasing total plant weight, but this trend was not significant.

Biomass allocation to reproductive organs is frequently considered as an important life strategy characteristics (Harper, 1967) and it was reported to be a constant for a given plant species. However, the reproductive effort (RE) in plants depends on the methods of determination (Thompson, Stewart, 1981; Bazzaz, Reekie, 1985) and on the stage of plant growth (Reekie, Bazzaz, 1987). Samson, Werk (1986), on the contrary, discussed the role of differing plant sizes in natural populations on variability in observed resource allocation to reproduction (reproductive effort). They concluded that the size-dependent variation in RE appeared to be a common phenomenon in many plant species. In the ecotonal *Impatiens parviflora* populations tall plants allocated to reproductive organs more dry mass than small plants. Tall plants invest also more dry mass to build up the supported organs - petioles and inflorescences parts which are large and long and yield more large flowers and fruits. On the other hand, an increase in reproductive effort (%) in a woodland annual *Impatiens capensis* was not correlated with an increase in overall plant size (Cid-Benevento, Werner, 1986). It increased with absolute reproductive biomass or with a decrease in relative allocation of biomass to vegetative parts or both. Differences in shoot and root architecture,

rather, than percentage of biomass allocation, appeared more likely to explain the restricted distribution of the woodland annual.

Small plants of *Impatiens parviflora* have survived in the understorey of the monospecific stand, at low light intensity conditions under (deep) shade of the canopy (dominant) plants, up to a period of peak standing crop. Due to shade tolerance and extremely high phenotypic plasticity, they have survived and produced flowers and fruits. Their plant form (shoot architecture) was similar as a habit of *Impatiens parviflora* plant growing in the understorey of neighbouring forest communities. The portion of small plants in the stand density and stand biomass (standing crop) was relatively very low, although they have participated in the population density (number of plants per 1-m-square) by more than 25 %. On the contrary, they may affect several stand (or population) characteristics calculated on the basis of number of plants and plant dry mass. These effects were documented in the case of the monospecific stand of *Impatiens parviflora* at Bratislava-Železná Studienka. The presence of small survivors in a population may affect density-biomass relationships and trajectory of mean plant mass-log density during (stand) population development (cf. Eliáš, 1986b, 1991a).

Our detail analysis of size and biomass structure of the ecotonal population of *Impatiens parviflora* showed that the so-called "mean stand characteristics" calculated as average values on the basis of number of individuals may false actual relationships between neighbourous plants and competition in the stand. There are need, therefore, more detail analyses of the size structure of populations and stands in productional-ecological and populational-ecological studies. "Mean values" are not real values as they are affected by proportion of individuals presented in distinct size classes.

Translated by the author

References

- Abrahamson, W. G., Hershey, G. J., 1977: Resource allocation and growth of *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*) in two habitats. *Bull. Torrey Bot. Club*, 104, p. 160 – 164.
- Bazzaz, F. A., Reekie, E. G., 1985: The meaning and measurement of reproductive effort in plants. In *Studies on plant demography: A festschrift for John L. Harper*, Academic Press, London, p. 373 – 387.
- Benjamin, L. R., Hardwick, R. C., 1986: Sources of variation and measures of variability in even-aged stands of plants. *Ann. Bot.*, 58, p. 757 – 778.
- Cid-Benevento, C. R., Werner, P. A., 1986: Local distributions of old-field and woodland annual plant species: demography, physiological tolerances and allocation of biomass of five species grown in experimental light and soil-moisture gradients. *J. Ecol.*, 74, p. 857 – 880.
- Coombe, D. E., 1956: Biological flora of the British Isles: *Impatiens parviflora* D C. *J. Ecol.*, 44 p. 701 – 713.
- Coombe, D. E., 1966: The seasonal light climate and plant growth in a Cambridgeshire wood. In Bainbridge, R., Evans G. C., Rackham, O. (eds): *Light as an ecological factor*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, p. 148 – 166.
- Daumann, E., 1967: Zur Bestäubungs- und Verbreitungsökologie dreier *Impatiens*-Arten. *Preslia*, 39, p. 43 – 58.
- di Castri, F., Hansen, A. J., Holland, M. M. (eds), 1988: A new look at ecotones: Emerging international projects on Landscape boundaries. *Biology International, Special Issue*, 17, 163 pp.

- Eliáš, P., 1985: Biological and ecological suppositions to invade forest communities (in Slovak). The Czecho-Slovak conference on Ecology of biological invasions - data from CSFR, České Budějovice, October 1985, 15 pp.
- Eliáš, P., 1986a: Extreme phenotypic plasticity of *Impatiens parviflora* D C. (in Slovak). In Plant Physiology Days, Košice, 4, p. 148 – 149.
- Eliáš, P., 1986b: Regulation mechanisms in plant populations (in Slovak). In Repka, J. (ed.): Production ecology of plants, Nitra, 11, p. 187 – 201.
- Eliáš, P., 1987: Size inequality in coenopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. Biológia (Bratislava), 42, p. 881 – 891.
- Eliáš, P., 1989a: Invasion of *Impatiens parviflora*, an annual of Central-Asian origin, into forest communities in Central Europe: Biological and ecological causes. In 32nd Int. Symp. IAVS on Forests of the world: diversity and dynamics, Uppsala Univ., August 1989, 4 pp.
- Eliáš, P., 1989b: Size hierarchies in woodland populations of three *Impatiens* species. In Int. Seminar on Spatial processes in plant communities, Liblice, October 1989, 16 pp.
- Eliáš, P., 1991a: Regulation mechanisms in plant populations. In Horváth, F. (ed.): Mechanisms in vegetation dynamics. 34th Symp. IAVS Abstracts, Eger, p. 17 – 18.
- Eliáš, P., 1991b: Root : shoot ratios of shade- and sun-adapted populations of *Impatiens parviflora* D C. in SW Slovakia. In 3rd ISRR Symp. on "Root ecology and its practical application", Abstract, Vienna, 50 pp.
- Evans, G. C., 1972: The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 734 pp.
- Falińska, K., 1979: Modifications of plant populations in forest ecosystems and their ecotones. Pol. Ecol. Stud., 5, p. 89 – 150.
- Forman, R. T. T., Godron, M., 1986: Landscape ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Hara, T., 1984: Dynamics of stand structure in plant monocultures. J. Theoret. Biol., 110, p. 223 – 239.
- Hardwick, R. C., 1984: Some recent developments in growth analysis - a review. Ann. Bot., 54, p. 807 – 812.
- Harper, J. L., 1967: A Darwinian approach to plant ecology, J. Ecol., 55, p. 247 – 270.
- Herndon, A., 1987: Variation in resource allocation and reproductive effort within a single population of *Liatris laevigata* Nutall (*Asteraceae*). Amer. Midl. Natur., 118, p. 406 – 413.
- Hughes, A. P., 1965: Plant growth and the aeral environment. IX. A synopsis of the autecology of *Impatiens parviflora*. New Phytol., 64, p. 399 – 413.
- Hunt, R., 1978: Plant growth analysis. Edward Arnold Publ., London, 67.
- Hunt, R., 1982: Plant growth curves: The functional approach to plant growth analysis. Edward Arnold Publ., London, 248 pp.
- Leopold, A., 1933: Game management. Scriber, New York, New York.
- Lovett Doust, J., Lovett Doust, F. A. (eds), 1988: Plant reproductive ecology: patterns and strategies. Oxford Univ. press, New York.
- Odum, E. P., 1971: Fundamentals of ecology. Third edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 733 pp.
- Rackham, O., 1966: Radiation, transpiration and growth in a woodland annual. In Bainbridge, R., Evans, G. C., Rackham, O. (eds): Light as an ecological factor. Blackwell Sci. Publ., Oxford, p. 167 – 185.
- Reekie, E. G., Bazzaz, F. A., 1987: Reproductive effort in plants. I., II., III., Amer. Natur., 129, p. 876 – 919.
- Samson, D. A., Werk, K. S., 1986: Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. Amer. Natur., 127, p. 667 – 680.
- Thomas, S. C., Weiner, J., 1989: Growth, death and size distribution change in an *Impatiens pallida* population. J. Ecol., 77, p. 524 – 536.
- Thompson, K., Stewart, A. J. A., 1981: The measurement and meaning of reproductive effort in plants. Amer. Natur., 117, p. 205 – 211.
- Trepl, L., 1984: Über *Impatiens parviflora* D C. als Agriophyt in Mitteleuropa. Diss. Bot., 73, p. 1 – 400, J. Cramer, Vaduz.
- Uherčková, E., Eliáš, P., 1987: Standing crop, dominance, and species diversity of tall-herb communities in the Malé Karpaty Mts., western Slovakia. Ekológia (ČSSR), 6, p. 147 – 163.
- Waller, D. M., 1980: Environmental determinants of outcrossing in *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*). Evolution, 34, p. 160 – 164, p. 747 – 761.

- Warren Wilson, J., Hunt, R., Hand, D. W., 1986: Philosophical aspects of measurements, equations and interferences in plant growth studies. *Ann. Bot.*, 58, p. 73 – 80.
- Weiner, J., Thomas, S. C., 1986: Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 47, p. 211 – 222.

Received 24. 3. 1992

Eliáš P.: Vertikálna štruktúra, ukladanie biomasy a nevyrovnanosť veľkostí v ekotonovom spoločenstve invázneho druhu (*Impatiens parviflora* D C.) na rúbanisku, jz. Slovensko.

Populácie netýkavky malokvetej (*Impatiens parviflora* D C.), jednoročnej vzpriamenej byliny prenikajúcej v Európe do lesných spoločenstiev, v Malých Karpatoch (jz Slovensko) sme skúmali od roku 1981. Pozorovali sme extrémnu fenotypickú plasticitu, pričom najväčšie rastliny sme zistili v ekotonoch pozdĺž lesných okrajov (blízko ciest) a na rúbaniskách (niekoľko málo rokov po vyrúbaní). Aby sme zhodnotili správanie sa populácie tohto druhu v ekotone, vybrali sme na rúbanisku v Bratislave-Železnej Studienke monodominantný porast netýkavky (výška 1,24 m, hustota 23 m^{-2} , suchá biomasa 110 g m^{-2}) a urobili sme detailnú analýzu veľkostnej štruktúry a biomasy v období sezónneho maxima biomasy (júl 1985). Porast (populácia netýkavky) mal výrazne hierarchickú štruktúru veľkostí jedincov, preto sme mohli rozlíšiť a charakterizovať tri rozdielne skupiny rastlín: a) potlačené (0,0 – 0,50 m), b) úrovňové (0,60 – 1,05 m) a c) nadúrovňové (1,06 – 1,25) rastliny. Tieto skupiny sa v architektúre rastlín, v ukladaní zdrojov (biomasy) a v reprodukčnom úsilí, listovej ploche a v nevyrovnanosti veľkostí jedincov výrazne odlišovali. Malé rastliny prežívajú v podraсте porastu netýkavky až do obdobia sezónneho maxima biomasy, kvitnú a prinášajú semená; ich vzhľad je veľmi podobný rastlinám, ktoré rastú v podraسته susediacich lesných spoločenstiev. Tieto potlačené rastliny, ak sa vyskytujú v populačnej vzorke, veľmi ovplyvňujú tzv. "priemerné charakteristiky" vypočítané pre celý porast (PCHP). V takomto prípade by použitie iba PCHP mohlo skresliť obraz o populácii formujúcej porast. Preto je potrebná analýza veľkostnej premenlivosti a podrobnejšia analýza štruktúry takéhoto porastu.

3. Dynamika populácií

- ELIÁŠ, P., 1986: **Fluktuácie v počte kvitnúcich rastlín v populácii *Verbascum speciosum* Schrad.** *Biológia*, 41, 5, s. 459-469.
- ELIÁŠ, P., 1992: **Populačná dynamika monokarpickej byliny *Verbascum speciosum*: výsledky 15-ročného výskumu.** In: Eliáš, P. (ed.), 2. seminár populačnej biológie rastlín, abstrakty, Bratislava, p.
- ELIÁŠ, P., 1994: **Population dynamics of a monocarpic perennial (*Verbascum speciosum* Schrader) in Slovakia: fluctuations in number of flowering plants.** In: Symposium on Community Ecology and Conservation Biology, Proceedings, Bern, s. 1.
- ELIÁŠ, P., 1987: **Critical rosette size for flowering in a "biennial" plant species (*Verbascum speciosum* Schrader).** *Acta Univ. Agric., Brno, Fac. Agronom.* 33 (1985), 3, p. 435-444.
- ELIÁŠ, P., 1986: **Effects of drought on population dynamics of *Melampyrum pratense* L.** *Biológia*, 41, 1, p. 57-68.
- ELIÁŠ, P., 1993: **Population dynamics of *Impatiens glandulifera* Royle in a year without summer flood events.** In: Heiselmayer, P. (Hsg.), 7. Österr. Botanikertreffen, Kurzf. Beitr.: 69, Salzburg 1993.
- ELIÁŠ, P., 1991: **Is *Asperugo procumbens* a spring ephemeral ?** In: 6. Osterr. Botanikertreffen, Kurz Beitrage. Ed. Haffellner, J.. Graz, s. 13-13.
- ELIÁŠ, P., 1992: **Ecology of *Sambucus ebulus*, a herbaceous plant with clonal growth, in urban areas.** In: Clonal growth and biodiversity in severe environments. Abstracts. Krkonoše, s. 7.
- ELIÁŠ, P., 1995: **A metapopulation approach to study mistletoe populations.** In: EUROECO —95 - 7th European Ecological Congress, Abstracts, p. 120.

FLUKTUÁCIE V POČTE KVITNÚCICH RASTLÍN V POPULÁCI
VERBASCUM SPECIOSUM SCHRAD.

Pavol Eliáš

*Ústav experimentálnej biológie a ekológie Slov. akad. vied, CBEV,
814 34 Bratislava, ČSSR*

Eliáš, P., Fluctuations in number of flowering plants in *Verbascum speciosum* Schrad. population, *Biológia* [Bratislava] 41, 459—469, 1986.

Local population of *Verbascum speciosum* Schrad., a threatened species of Czechoslovak flora, near Pezinok was investigated by the author throughout seven years. The population occupied an area about 1.200 m² along 1 km of railway. Mean population size was 185 ± 54 flowering plants per year, ranged from 44 to 475 among years, and mean population density was 0.156 ± 0.045 i m⁻² (range 0.037 to 0.396). The coefficient of variation was 76 %. The largest population size as well as population density were in hot and dry year (1983). Disperzion of flowering plants in the population was aggregated. Distribution of flowering plants into years and population segments was not random. According the analysis of variance (ANOVA), the years are the most important source of variance. The fluctuations in number of flowering plants in the population were determined by environmental variables, number rosettes in previous years as well as some anthropogenic factors (disturbances, fire).

Divozel úhľadný (*Verbascum speciosum* Schrad.) je vzácny a ohrozený taxón československej kveteny, ktorého výskyt u nás sa obmedzuje na oblasť panónskej xerothermnej kveteny (Eliáš, 1981a). Niekoľko rokov sledujeme vybrané lokálne populácie tohto druhu na juhozápadnom Slovensku. V predchádzajúcom príspevku sme urobili kvantitatívnu analýzu vybraných morfológických znakov kvitnúcich rastlín a určili tie znaky a ich korelácie, ktoré rozhodujú o charakteristickej architektúre rastliny (Eliáš, 1984b). V tomto príspevku predkladáme prvé informácie o populačnej dynamike *Verbascum speciosum* na základe analýzy lokálnej populácie pri Pezinku. Vyhodnotenie sa týka kvitnúcich rastlín.

Materiál a metódy

Sledovali sme lokálnu populáciu *Verbascum speciosum* Schrad., pri Pezinku. Krátka charakteristika lokality je v práci Eliáša (Eliáš, 1981a). Územie, v ktorom sa populácia vyskytuje, je ohraničené z jednej strany intenzívne obrábanou ornou pôdou (pole), z druhej strany kosievanými a spásanými trávnyimi porastmi. Stredom územia prechádza železničná trať Bratislava-Trnava. Takto ohraničené územie má plochu

ca 3200 m² a tiahne sa pozdĺž železničnej trate takmer 1 km. Striedajú sa tu trávne porasty, kroviny a pásy vysokých stromov.

Na analýzu lokálnej populácie sme použili dva 800-metrové transekty, každý z jednej strany trate. Šírka transektov sa pohybovala približne od 5–6 m v I. transekte do ca 10 m v II. transekte, podľa skutočného charakteru reliéfu terénu a železničného telesa. Každý z transektov sme rozdelili na 50-metrové úseky (segmenty), v ktorých sme pravidelne zisťovali počet jedincov (ružice, kvitnúce rastliny, semenáčky). Plochu zaujatú populáciou sme určili priamym meraním meracím pásmom.

Kvitnúce rastliny sme počítali v jednotlivých segmentoch r. 1978–1984 obyčajne v septembri alebo októbri, vo viacerých rokoch aj niekoľkokrát. Za kvitnúceho jedinca sme považovali každú stonku so súkvetím. Viac ako 95 % populácie kvitnúcich rastlín vyrastalo z koreňa jednotlivo. Zvyšok stoniek vyrastal z jedného podzemného orgánu v počte 2–4. Napr. r. 1983 až 4,5 % rastlín malo viac kvitnúcich bylí, z toho 58,3 % dve, 33,3 % tri a 8,3 % štyri stonky vyrastajúce z jedného koreňa. Do počítania sme samozrejme zaradili aj poškodené alebo odlomené či odrezané stonky, ktorých počet v bežnom roku dosahoval približne 10 %. Tak napr. r. 1982 to bolo 12,9 % a r. 1983 9,3 % všetkých kvitnúcich rastlín.

Veľkosť populácie vyjadrujeme ako počet kvitnúcich jedincov na celej ploche zaujatej lokálnou populáciou. Hustotu populácie uvádzame v počte kvitnúcich jedincov na plochu 1 m². Počty kvitnúcich jedincov aj hustotu populácie uvádzame aj pre 200-metrové segmenty. Základné údaje získané v teréne sme spracovali štatisticky tak, že uvádzame aritmetický priemer (\bar{x}), strednú chybu aritmetického priemeru (s_x), variačné rozpätie ako x_{\min} a x_{\max} a koeficient variácie vypočítaný podľa vzorca

$$C_v = \frac{s}{\bar{x}} \cdot 100 (\%). \quad (1)$$

Horizontálnu štruktúru populácie sme určili metódou najbližšieho suseda. Na určenie významnosti odchýlky od náhodného rozmiestnenia smerom k zoskupovaniu alebo pravidelnosti sme použili disperzný index (R) podľa Clarka a Evansa [Clark, Evans, 1954]:

$$R = \frac{\bar{r}_a}{E(r)}, \quad (2)$$

kde \bar{r}_a vyjadruje priemernú pozorovanú (meranú) vzdialenosť medzi najbližšími susedmi ($\sum r_a/n$) a $E(r)$ je priemerná očakávaná vzdialenosť najbližších susedov pri predpoklade náhodného rozmiestnenia, vypočítaná podľa vzorca:

$$E(r) = \frac{1}{2p^{1/2}}, \quad (3)$$

kde p je hustota populácie vyjadrená ako počet jedincov na jednotku plochy. Pri náhodnom rozmiestnení $R = 1$, pri skupinovitom rozmiestnení $0 < R < 1$ (čím viac sa R blíži k 0, tým je zoskupovanie väčšie) a pri pravidelnom (regulárnom) rozmiestnení $1 < R < 2$. 1496.

Horizontálnu štruktúru populácie sme ďalej analyzovali metódou iterácií (porov. Vasilievič, 1969; Eliáš, 1984a). Použili sme 50-metrové úseky v rámci I. i II. transektu. Rozdiel od náhodného rozmiestnenia sme testovali pomocou t-testu. Hodnota t sa vypočítala podľa vzorca:

$$t = \frac{\left(r - \frac{2n_1n_2}{n_1 + n_2} + 1 \right)}{\sqrt{\frac{2n_1n_2(2n_1n_2 - n_1 - n_2)}{(n_1 + n_2)^2(n_1 + n_2 - 1)}}}, \quad (4)$$

kde r je počet iterácií, n_1 je počet segmentov, v ktorých sa vyskytovali kvitnúce rastliny a n_2 je počet segmentov bez kvitnúcich rastlín. Ak hodnota t je od 0 do ± 2 , je rozmiestnenie náhodné, ak $t < -2$ kontagiózne a ak $t > 2$ pravidelné.

Variabilitu v počtoch kvitnúcich rastlín (veľkosť a hustota celej populácie aj jednotlivých 200-metrových úsekov) sme hodnotili pomocou variačného koeficienta vypočítaného podľa vzorca (1).

Náhodnosť, resp. nenáhodnosť rozdelenia počtov kvitnúcich rastlín do rokov a úsekov sme testovali dvoma spôsobmi. Chi-kvadrát-test sme použili na zistenie, či sa rozdelenie počtov kvitnúcich rastlín v jednotlivých úsekoch a rokoch odchyľuje, alebo neodchyľuje od Poissonovho rozdelenia, ktoré sa očakáva, ak sú rozdelené náhodne. Súčasne sme vypočítali index disperzie ako pomer medzi varianciou a priemerným (V/\bar{x}) počtom kvitnúcich rastlín v jednotlivých úsekoch v rozdielnych rokoch. Odchýlka smerom k pravidelnosti alebo zoskupovaniu (agregácii) sa určovala porovnaním vypočítanej hodnoty s 95 % konfidenčným intervalom pre tento parameter (Greig-Smith, 1961).

Na vyhodnotenie zdrojov premenlivosti v počtoch kvitnúcich rastlín v lokálnej populácii sme použili analýzu variancie (ANOVA). Vypočítali sme priemerné štvorce smerodajných odchýlok (variancie) a hodnoty F-testu (v menovateli bola vždy zvyšková variancia), ktoré sme porovnávali s tabuľkovými hodnotami.

V ý s l e d k y

1. Veľkosť a hustota populácie

Lokálna populácia *Verbascum speciosum* pri Pezinku sa vyskytuje na ploche ca 1200 m², pozdĺž železničnej trate medzi km 21.9 a 22.7. V rokoch 1978—1984 bola priemerná veľkosť populácie 185 \pm 54 kvitnúcich rastlín ročne, v rozsahu od 44 do 475 rastlín ročne. Variačný koeficient bol 76 %.

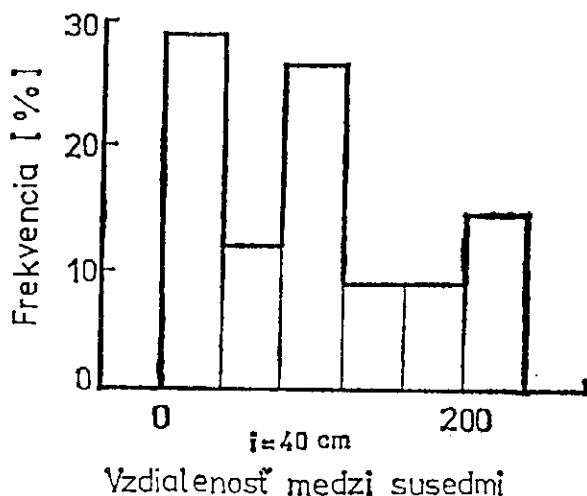
Priemerná hustota celej populácie v rovnakom období bola 0,156 \pm 0,045, v rozsahu od 0,037 do 0,369 kvitnúcich jedincov na 1 m². Variačný koeficient bol rovnaký ako v prípade celkovej veľkosti populácie (76 %).

2. Horizontálna štruktúra populácie

Rozmiestnenie kvitnúcich rastlín na ploche zaujatej populáciou je skupinové (kontagiózne). Naznačujú to aj indexy disperzie (R) podľa Clarka a Evansa, určené v troch rôznych úsekoch dvoch transektov prechádzajúcich populáciou (tab. 1). Index vypočítaný zo všetkých údajov získaných z populácie r. 1983 bol 0,9298.

Priemerná vzdialenosť medzi najbližšími kvitnúcimi rastlinami (susedmi) bola blízko 1 m, v rozsahu od 0,07 do 8,00 m (tab. 1). Do vzdialenosti 0,4 m sa vyskytovalo až 29 % jedincov a vo vzdialenosti 0,8—1,2 m 26,4 % jedincov (obr. 1).

Hodnoty t vypočítané pomocou metódy iterácie pre 50-metrové dlhé segmenty v I. a II. transekte (tab. 2) sú prevažne v intervale od 0 do ± 2 , čo indikuje náhodné rozmiestnenie kvitnúcich rastlín v 50-metrových segmentoch. Výnimkou je iba I. transekt r. 1984, pre ktorý je hodnota $t < -2$, teda preukazuje odchylnú od náhodného rozmiestnenia a indikuje skupinové rozmiestnenie.



Obr. 1. Frekvencia vzdialeností medzi najbližšími kvitnúcimi rastlinami (susedmi) *Verbascum speciosum* Schrad. v lokálnej populácii pri Pezinku (1983).

3. Fluktuácie medzi rokmi

Celková veľkosť lokálnej populácie *Verbascum speciosum* sa v sledovaných rokoch výrazne menila. Malý počet kvitnúcich rastlín sme zistili r. 1979, 1980 a 1981, vysoký počet r. 1978, 1982 a 1984 a extrémne vysoký r. 1983.

Na obr. 2 sú fluktuácie v počte kvitnúcich rastlín v analyzovanej populácii v období 1978–1984 znázornené podľa dvoch transektov. V I. transekte bolo viac kvitnúcich rastlín ako v II. transekte r. 1979 a 1982, kým obrátený pomer bol r. 1978, 1980 a 1984. Približne rovnaký počet kvitnúcich rastlín v oboch transektoch bol pri najmenej a najväčšej celkovej veľkosti populácie r. 1981 a 1983.

V sledovanom období sa striedali roky s veľkým a malým počtom kvitnúcich rastlín. Túto tendenciu narušil rok 1983, keď po roku s veľkým počtom kvitnúcich jedincov (1982) prišiel znova rok s extrémne veľkým počtom jedincov. Prvý transekt sa odlišoval od tejto celopopulačnej tendencie tým, že r. 1978 až 1981 veľkosť populácie postupne klesala a potom stúpala (obr. 2).

Tabuľka 1.

Vzdialenosť medzi najbližšími susedmi a jej variabilita (\bar{x} , s_x a C_v) vo vybraných skupinách a, b, c) *Verbascum speciosum* Schrad., hustota populácie (p) a index disperzie podľa Clarka a Evansa (R) v lokálnej populácii pri Pezinku

| Skupina | \bar{x} | s_x | Rozsah | C_v | p | R |
|---------|-----------|-------|-----------|-------|-------|-------|
| a | 1,034 | 0,455 | 0,18—4,55 | 132,0 | 0,208 | 0,940 |
| b | 1,918 | 0,910 | 0,10—8,00 | 134,4 | 0,123 | 1,345 |
| c | 1,051 | 0,165 | 0,07—2,60 | 64,6 | 0,094 | 0,645 |
| spolu | 1,251 | 0,255 | 0,07—8,00 | 119,2 | 0,138 | 0,930 |

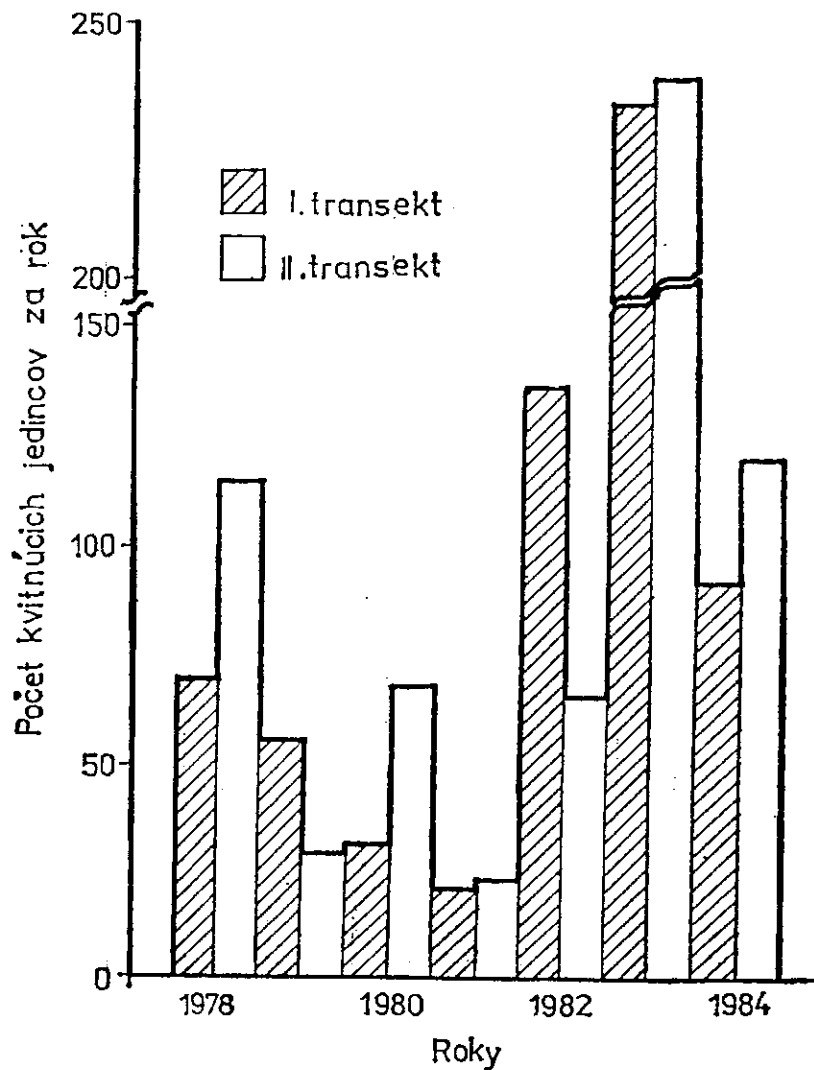
Vzdialenosť medzi jedincami je v metroch a hustota v počtoch kvitnúcich rastlín na m^2 .

Tabuľka 2

Výsledky t-testu vypočítané podľa metódy iterácii (bližšie vysvetlenie pozri v texte)

| Transekt | Roky | |
|----------|--------|---------|
| | 1983 | 1984 |
| I | -1,885 | -2,226* |
| II | 0,714 | 0,349 |
| Obidva | -0,833 | -1,068 |

* Preukazný rozdiel pri úrovni významnosti $\alpha = 0,05$.

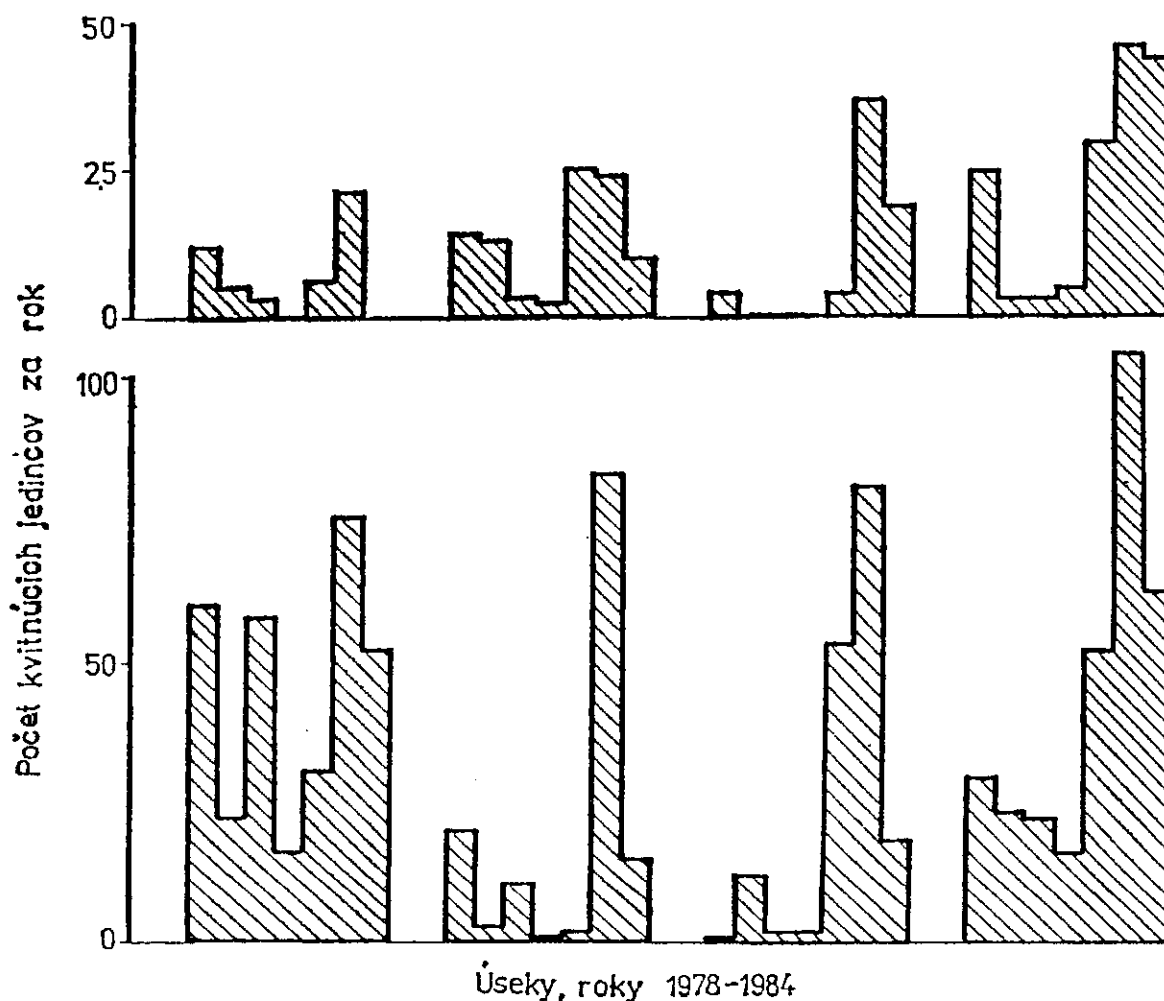


Obr. 2. Fluktuácie v počte kvitnúcich jedincov v lokálnej populácii *Verbascum speciosum* Schrad. et Sm. pri Pezinku. Uvedené sú údaje pre každý z dvoch transektov prechádzajúcich populáciou v dĺžke 800 metrov.

4. Fluktuácie podľa úsekov

Fluktuácie v počte kvitnúcich jedincov podľa jednotlivých rokov v ôsmich 200-metrových úsekoch sú znázornené na obr. 3. Tendencia je približne rovnaká v úsekoch s malou aj veľkou hustotou jedincov a odpovedá fluktuáciám vo veľkosti celej populácie. Najmenší počet kvitnúcich rastlín bol vo všetkých úsekoch r. 1981, najväčší r. 1983. Variačný koeficient bol medzi 47,9 % a 153,2 %, pričom väčšia variabilita bola v úsekoch s malou hustotou jedincov (tab. 3).

Premenlivosť v počtoch kvitnúcich jedincov v 200-metrových úsekoch je vyhodnotená pre každý rok osobitne v tab. 4. Najväčšia variabilita bola v rokoch s malým počtom jedincov (1980, 1981), najmenšia v roku s extrémne vysokým počtom jedincov (1983).



Obr. 3. Fluktuácie v počte kvitnúcich jedincov v lokálnej populácii *Verbascum speciosum* Schrader pri Pezinku v rokoch 1978—1984. Údaje sú uvedené pre osem 200-metrových segmentov, na ktoré bola populácia rozdelená. (Hore = úseky s nízkou hustotou kvitnúcich rastlín, dole = úseky s vysokou hustotou.)

Tabuľka 3

Vyhodnotenie variability v počtoch kvitnúcich rastlín v jednotlivých rokoch v lokálnej populácii *Verbascum speciosum* Schrad. pri Pezinku podľa 200-metrových segmentov

| Segment | \bar{x} | s_x | Rozsah | C_v |
|---------|-----------|-------|--------|-------|
| A | 24,4 | 11,7 | 1—81 | 126,5 |
| B | 6,7 | 2,8 | 0—21 | 112,0 |
| C | 44,6 | 11,7 | 17—104 | 69,5 |
| D | 13,0 | 3,4 | 2—25 | 69,9 |
| E | 9,1 | 5,3 | 0—37 | 153,2 |
| F | 22,3 | 7,1 | 3—46 | 84,8 |
| G | 45,1 | 8,2 | 17—75 | 47,9 |
| H | 19,6 | 11,0 | 1—85 | 148,1 |

5. Zdroje premenlivosti

Rozdelenie počtov kvitnúcich jedincov do rokov a úsekov nie je náhodné. Index disperzie, vypočítaný z pomeru variácie a priemeru [V/\bar{x}], je 324,25, a chí-kvadrát-test potvrdil odklon od Poissonovho rozdelenia.

Analýza variancie (ANOVA) potvrdila vysoko preukaznú významnosť rokov a preukaznú významnosť úsekov ako zdrojov premenlivosti v počtoch kvitnúcich rastlín lokálnej populácie *Verbascum speciosum* pri Pezinku r. 1978—1984 (tab. 5). Hodnoty F-testu prevyšovali tabuľkové hodnoty.

Diskusia

Kvitnúce jedince v populácii *Verbascum speciosum* sú rozmiestnené skupinovito. V populácii je niekoľko skupín s väčším počtom jedincov, v prvom transekte dve a v druhom tri, medzi ktorými sú veľké vzdialenosti či už bez kvitnúcich rastlín, s jednotlivými kvitnúcimi rastlinami alebo s málopočetný-

Tabuľka 4

Vyhodnotenie premenlivosti v počtoch kvitnúcich rastlín v ôsmich 200-metrových úsekoch v lokálnej populácii *Verbascum speciosum* Schrad. pri Pezinku podľa rokov

| Rok | \bar{x} | s_x | Rozsah | C_v |
|------|-----------|-------|--------|-------|
| 1978 | 20,9 | 6,6 | 1—60 | 89,4 |
| 1979 | 10,5 | 3,3 | 0—24 | 88,5 |
| 1980 | 12,9 | 7,0 | 0—58 | 153,1 |
| 1981 | 5,5 | 2,6 | 0—17 | 132,2 |
| 1982 | 25,4 | 7,2 | 2—53 | 80,3 |
| 1983 | 58,9 | 10,9 | 24—104 | 52,4 |
| 1984 | 27,8 | 7,8 | 0—62 | 79,4 |

Tabuľka 5

Vyhodnotenie významnosti zdrojov premenlivosti v počtoch kvitnúcich rastlín *Verbascum speciosum* Schrad. v lokálnej populácii pri Pezinku (ANOVA)

| Zdroj premenlivosti | Počet stupňov voľnosti | Priemerný štvorec (V) | F |
|---------------------|------------------------|-----------------------|------|
| Roky | 6 | 3583,8 | 21,3 |
| Úseky | 7 | 802,3 | 4,8 |
| Zvyšok | 42 | 168,0 | |

mi skupinkami. Index disperzie (R) potom vyjadruje skôr stupeň zoskupenia jedincov v skupine ako rozmiestnenie jedincov v celej populácii.

Ani priemerná hustota kvitnúcich jedincov v populácii nevyjadruje skutočnú hustotu v skupinách, ktorá je niekoľkonásobne vyššia. Nie je neobmedzená, pretože aj na úplne obnaženej ploche s vysokou hustotou semenáčikov sa uplatnia iba niektoré, najväčšie ružice v dôsledku vnútrodruhovej kompetície.

Skupinové rozmiestnenie jedincov v populácii sa prejavuje aj v značnej variabilite v počtoch kvitnúcich jedincov medzi jednotlivými analyzovanými úsekmi. Úseky s malou hustotou jedincov sú charakterizované výskytom hustých trávnych porastov, na niektorých úsekoch pravidelne kosovaných, a výskytom krovín, ktoré najmä v druhom transekte takmer úplne porastajú plochu niektorých úsekov. Naproti tomu úseky s vysokou hustotou kvitnúcich rastlín obsahujú obnažené plochy či plôšky, teda vhodné mikrostanovišťa na rast semenáčikov a ružíc *Verbascum speciosum*.

Skupinové rozmiestnenie jedincov v populácii podmieňuje jednak distribúcia vhodných mikrostanovišť na ploche zaujatej lokálnou populáciou, jednak reprodukčná stratégia, spôsobom rozširovania a rozmnožovania druhu. Vysoké dvojročné divozely nemajú žiadne špecializované mechanizmy na uvoľňovanie a rozširovanie semien vetrom alebo živočíchmi. Produkujú veľké množstvo semien, ktorých rozširovanie v priestore je silne obmedzené (Salisbury, 1961). Gross a Werner (1978) uvádzajú, že semená *Verbascum thapsus* sa rozširujú najďalej do vzdialenosti 11 metrov, hoci 93 % z nich padá do vzdialenosti 5 m, 75 % do 1 m od materskej rastliny. Semená však môžu vytrvávajúť dlhý čas v pôde bez straty klíčivosti. Napr. semená *V. thapsus* si uchovávajú klíčivosť asi 35 rokov a *V. blattaria* najmenej 90 rokov (Salisbury, 1961; Gross, Werner, 1978). Tieto druhy sú síce pomalé pri obsadzovaní nových obývaných miest (obnažené pôdy), ale vo forme pôdnej banky vyčkávajú na vhodné podmienky, aby sa mohli znova vrátiť (Harper, 1977). Preto pred odumretím produkujú veľké množstvo semien v tzv. „big bang“ reprodukcií.

Týmto môžeme vysvetľovať ich náhle objavenie sa, napr. na pôvodne trávnatých lokalitách po odstránení vrstvy drnu alebo jeho značnom narušení. V takýchto podmienkach sa rýchlo vyvíja spoločenstvo divozelov, ktoré rovnako ustupuje v sukcesii (porov. Eliáš, 1981b). Populácia *V. thapsus* môže zaberat plochu niekoľkých hektárov alebo niekoľkých kilometrov pozdĺž no-

vých ciest. Na rúbanisku, dva roky po vyrúbaní lesa, môže dosahovať hustotu až 5,2 kvitnúcich rastlín na m^2 (Salisbury, 1942).

Divozely sa považujú za kolonizačné druhy, ktoré sa vyskytujú na občas narušovaných stanovištiach [každoročné narušovanie je však pre nich letálne]. Sú, pravda, vylučované z neskorších fáz sukcesie, pretože majú malé semená a semenáčky, ktoré vyžadujú na svoj úspešný rast priame svetlo (neznášajú zatienenie), a len tak vyrastajú do ružíc (Harper, 1977). Populácia divozela sa objaví, reprodukuje a lokálne vymizne (v zmysle nadzemnej populácie) v priebehu 2–3 rokov po narušení (Salisbury, 1942; Gross, Werner, 1978). Na opustenom poli (úhor) sa kvitnúce rastliny *V. thapsus* objavujú obyčajne v druhom roku po opustení. V 3-ročnom úhore boli rastliny rozmiestnené náhodne pri hustote 1 $l\ m^{-2}$, ale v 12-ročnom úhore bola hustota iba 0,17 $l\ m^{-2}$ (Gross, Werner, 1978).

Lokálna populácia *Verbascum speciosum* pri Pezinku sa udržuje takmer 60 rokov (porov. Eliáš, 1981a). Je to možné preto, že plocha zaujatá populáciou sa z času na čas narušuje. Je to viac-menej pravidelné vypaľovanie trávnych porastov a krovín na svahu (svahoch) železničnej trate a následná erózia vetrom a dažďom. Druhým faktorom je pravidelná kultivácia ornej pôdy v priamom dotyku lokality, nepravidelná údržba trate, napr. čistenie priekop, narušenie lokality v súvislosti s elektrifikáciou trate Bratislava-Trnava a pod. Všetky tieto zásahy zvyšujú frekvenciu plôch a plôšok bez vegetácie, ktoré sú vhodné na klíčenie semien a rast semenáčikov divozela. Semenná banka v pôde, ktorá sa vytvárala v priebehu dlhej existencie populácie a každoročne sa doplňuje, musí byť neobyčajne početná.

Fluktuácia vo veľkosti populácií, najmä počtu kvitnúcich rastlín, je známy jav (Borg, 1979). Pozorovala sa aj pri viacerých trvácich druhoch (napr. *Anthyllis vulneraria*, *Anacamptis pyramidalis*), pričom sa príčiny hľadajú v ekologických podmienkach. Divozely sa považujú za tzv. dvojročné rastliny. V prvom roku vytvárajú vegetatívnu rastlinu (prízemnú ružicu), v druhom roku kvitnúcu rastlinu, ktorá po odkvitnutí odumiera (monokarpická rastlina). Pre fluktuáciu v počtoch kvitnúcich rastlín *Verbascum speciosum* bude preto dôležitý počet vegetatívnych ružíc v predchádzajúcom roku. Pri kvitnutí takýchto druhov sú rozhodujúce sezónny stimul (napr. vernalizácia alebo foto-periodická indukcia) a veľkosť ružice (tzv. kritická alebo minimálna), ktorú musí rastlina dosiahnuť skôr, ako vytvorí kvitnúcu stonku so súkvetím. Napr. ružice *V. thapsus* menšie ako 9 cm v priemere nekvitnú. Pravdepodobnosť kvitnutia sa zvyšuje s narastajúcou veľkosťou ružice a všetky ružice väčšie ako 41 cm v priemere kvitnú v nasledujúcom roku (Gross, 1981). Preto je termín „dvojročná rastlina“ pre tieto rastliny klamlivý. Vek, v ktorom jedinec kvitne, závisí od počtu vegetačných období, počas ktorých dosiahne kritickú veľkosť na kvitnutie. Viaceré výskumy ukazujú, že mnohé „dvojročné“ rastliny ukončujú svoj životný cyklus neskôr, t. j. v treťom alebo až v štvrtom roku života (napr. Werner, 1975; Gross, 1981; Hirose, Kachi, 1982). Naše výskumy na lokalite aj transplantačné pokusy ukazujú, že rastliny *Verbascum speciosum* kvitnú zvyčajne v treťom a štvrtom roku života (Eliáš, nepublikované). Možno teda zhodne s Harperom (Harper, 1977) konštatovať, že ide o rastlinu trvácú monokarpickú s potenciálom pre kompletizáciu životného cyklu v 2 rokoch.

Naše predbežné porovnanie naznačujú vzťah medzi počtom ružíc v populácii

cíi v predchádzajúcom roku (rokoch) a počtom kvitnúcich rastlín v nasledujúcom roku. Tento vzťah však nie je taký jednoduchý, najmä v dôsledku vysokej mortality semenáčikov a malých ružíc. Veľký počet ružíc v predchádzajúcom roku je však potenciálom pre veľký počet kvitnúcich rastlín v nasledujúcom roku (rokoch). Pri malom počte ružíc nemôžeme očakávať ani veľký počet kvitnúcich rastlín.

Tendencia poklesu v počtoch kvitnúcich rastlín v prvom transekte od r. 1978 k r. 1981 je dôsledkom postupného zatrávňovania a zarastania svahov trate krovínami. Jarné vypaľovanie r. 1980 (1981) viedlo ku klíčeniu väčšieho počtu semien a k vytvoreniu ružíc, ktoré vyrastali v konkurencii tráv. Pritom rezistencia dvoj- a viacročných ružíc *V. speciosum* voči vypaľovaniu je veľká: Oheň spáli staré a odumierajúce listy na povrchu pôdy a čiastočne poškodzuje aj mladšie listy (apikálne časti, niekedy až do polovice čepele), ktoré však čiastočne regenerujú, ochránia puk, z ktorého vyrastajú nové listy aj kvitnúca stonka.

Osobitnú zmienku si zasluhuje r. 1983, keď sme v populácii zaznačili rekordný počet kvitnúcich rastlín. Viedli k tomu jednak vysoký potenciál ružíc vyrastených v predchádzajúcich rokoch, jednak osobitné klimatické podmienky r. 1983. Vysoké teploty už na jar 1983 vyvolali rýchly rast ružíc, ktoré vytvorili dostatočný počet listov na tvorbu biomasy na vytvorenie kvitnúcej stonky. Vysoké teploty a sucho vyvolali, že sa do generatívnej fázy dostali jedince, ktoré by sa za iných klimatických podmienok (chladnejší a vlhkejší rok) dostali až v nasledujúcom roku. Vytvorili kvitnúcu stonku už v treťom, príp. v druhom roku života.

V závere možno konštatovať, že pri interpretácii fluktuácií vo veľkosti populácie *Verbascum speciosum* je nevyhnutné uvažovať o ekologických podmienkach lokality (stanovišťa), počte ružíc v predchádzajúcich rokoch a antropogénnych faktoroch (vypaľovanie, mechanické narušovanie, ich frekvencia a intenzita).

Došlo 6. 5. 1985

Literatúra

- BORG TER, S. J., 1979: Some topics of plant population biology. In Werger, M. J. A. (ed.), The study of vegetation. Dr. W. Junk Publ., The Hague, p. 13—55.
- CLARK, P. J., EVANS, F. C., 1954: Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35, p. 445—453.
- ELIÁŠ, P., 1981a: Divozel úhľadný — vzácny druh československej kveteny. *Živa*, 29, p. 175.
- ELIÁŠ, P., 1981b: Nové spoločenstvo liečivých rastlín. *Naše liečivé rastliny*, 18, p. 167—171.
- ELIÁŠ, P., 1984a: Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest. *Ekológia (ČSSR)*, 3, p. 399—411.
- ELIÁŠ, P., 1984b: Kvantitatívna analýza vybraných morfológických znakov slovenskej populácie divozela úhľadného. *Biológia (Bratislava)*, 39, p. 55—61.
- ELIÁŠ, P., 1985: Critical rosette size for flowering in a „biennial“ plant species. *Acta Univ. Agric., Brno, fac. agron.*, in press.
- GREIG-SMITH, P., 1961: Data on pattern within plant communities. I. The analysis of pattern. *J. Ecol.*, 49, p. 695—702.

- GROSS, K. L., 1980: Colonization by *Verbascum thapsus* (mullein) of an old-field in Michigan: experiments on the effects of vegetation. *J. Ecol.*, 68, p. 919—927.
- GROSS, K. L., 1981: Predictions of fate from rosette size in four „biennial“ plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, and *Tragopogon dubius*. *Oecologia* (Berlin), 48, p. 209—213.
- GROSS, K. L., WERNER, P. A., 1978: The biology of Canadian weeds. 28. *Verbascum thapsus* L. and *V. blattaria* L. *Can. J. Plant Sci.*, 58, p. 401—413.
- HARPER, J. L., 1977: Population biology of plants. Academic Press, London.
- HIROSE, T., KACHI, N., 1982: Critical plant size for flowering in biennials with special reference to their distribution in a sand dune system. *Oecologia* (Berlin), 55, p. 281—284.
- POOLE, R. W., 1974: An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill, New York.
- SALISBURY, E. J., 1942: The reproductive capacity of plants. Bell et Sons, London.
- SALISBURY, E. J., 1961: Weeds and aliens. Collins, London.
- VASILIEVIČ, V. I., 1969: Statističeskije metody v geobotanike. Izdat. Nauka, Leningrad.
- WERNER, P. A., 1975: Predictions of fate from rosette size in teasel. *Oecologia* (Berlin), 20, p. 197—201.

ФЛУКТУАЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ЦВЕТУЩИХ РАСТЕНИЙ В ПОПУЛЯЦИИ *VERBASCUM SPECIOSUM* SCHRAD.

Павол Э л я ш

На протяжении 7 лет автор изучал локальную популяцию *Verbascum speciosum* Schrad., угрожаемого вида флоры Чехословакии, около города Пезинка (Pezinok). Популяция встречается на площади приблизительно 1200 м² вдоль железнодорожной линии длиной в 1 км. Средняя величина популяции (только цветущие растения) представляла 185±54 индивидуумов, причем изменялась от 44 до 475 (вариационный коэффициент был 76 %). Средняя плотность целой популяции изменялась между годами от 0,037 до 0,396 индивидуумов на 1 м² (среднее 0,156±0,045). Наибольшая величина популяции и также наибольшая плотность цветущих растений была в горячем и сухом году (1983). Размещение индивидуумов в популяции было контагиозным. Дистрибуция цветущих растений в отдельные годы и популяционные сегменты не была случайной. По анализу вариации Аноа (Аноа) годы являются решающим источником изменчивости. Флуктуацию в численности цветущих индивидуумов определяют экологические факторы, количество розеток в предыдущем году и также некоторые антропогенные факторы (выжигание, нарушение).

2. seminár populačnej biológie rastlín
Bratislava, 29. september 1992

POPULAČNÁ DYNAMIKA MONOKARPICKEJ BYLINY VERBASCUM SPECIOSUM:
VÝSLEDKY 15-ROČNÉHO VÝSKUMU

Pavol Eliáš
Botanický ústav SAV, Dúbravská cesta 14, 842 23 Bratislava

Divozely (druhy rodu *Verbascum*) sa všeobecne považujú za tzv. dvojročné rastliny, ktoré v prvom roku vytvoria ružicu listov a v druhom roku kvitnúcu stonku a po dozretí plodov odumierajú. Demografické štúdie však ukázali, že mnohé druhy považované za dvojročné vytvárajú kvitnúcu stonku neskôr ako v druhom roku (až po dosiahnutí tzv. kritickej veľkosti rastliny) a v skutočnosti sú to monokarpické rastliny, ktoré kvitnú raz za svoj život. Naše niekoľkoročné pozorovania divozela úhľadného (*Verbascum speciosum* Schrader) na lokalitách juhozápadného Slovenska tiež ukazujú, že ide o monokarpickú rastlinu, ktorá vytvára kvitnúcu stonku najskôr v treťom roku života. Pri hodnotení kritickej veľkosti ružíc je potrebné uvažovať nielen veľkosť (priemer) ružice, ale aj počet listov v ružici. Prechod rastliny z vegetatívneho do generatívneho štádia je v úzkej korelácii s energetickým obsahom zásobných látok v podzemných orgánoch rastliny.

Populačná dynamika divozela úhľadného sa sleduje na lokalite pri Pezinku od roku 1978 (ide o jednu z najväčších lokalít tohoto ohrozeného druhu na Slovensku). Populácia je viazaná na úzku plochu so zvyškami prirodzenej vegetácie po obidvoch stranách železničnej trate v dĺžke ca 800 m. Pre ohraničenie a členenie pokusných plôch sa využilo značenie vzdialeností pri železničnej trati (po 100 resp. 50 m). Počet ružíc a počet kvitnúcich rastlín v populácii veľmi kolíše medzi jej jednotlivými časťami (segmentami) a medzi rokmi pozorovaní. Príspevok dokumentuje, charakterizuje a kauzálne interpretuje tieto fluktuácie v počtoch kvitnúcich rastlín v sledovanej populácii pri Pezinku.

POPULATION DYNAMICS OF A MONOCARPIC PERENNIAL
(*Verbascum speciosum* Schrader) IN SLOVAKIA:
FLUCTUATIONS IN NUMBER OF FLOWERING PLANTS

P. ELIAS

Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences,
SK-842 23 Bratislava, Slovakia

The occurrence of *Verbascum speciosum* Schrader, a mullein of south-eastern European distribution, in Slovakia is restricted to few permanent localities in south-western part of the country, where some local populations of various sizes occurred (Eliáš, 1981). The localities represent northern limit of its geographical distribution in Central Europe.

It was found that *Verbascum speciosum*, reported from southern Europe to be biennial, is monocarpic perennial in Slovakia with flower stalk in 3-4 years after seed germination. Rosettes with diameter larger than 60 cm and consisted more than 30 leaves at the beginning of the growing season usually form flowering stalk in a current year (Eliáš 1985).

Long-term studies on population size and structure dynamics have been made since 1978 in a large local population of the species in Slovakia. Two parallel 800-meters-long transects, segmented into 50 m parts, on embankments along railway double track at Pezinok were used. In each year, number of rosettes and flowering plants were counted in each of the segments. The results were evaluated by ANOVA and other statistical procedures and models. Number of flowering plants extremely varied from year to year. In the studied fifteen years period (1978-1992) it varied more than twenty times (from 44 to more than 900).

The fluctuations in number of flowering plants in the population were determined by environmental variables, number of rosettes in previous years, as well as some anthropogenic features (disturbance, fire).

CRITICAL ROSETTE SIZE FOR FLOWERING IN A „BIENNIAL“ PLANT
SPECIES (*Verbascum speciosum* SCHRADER)

PAVOL ELIÁŠ

Inst. of Experimental Biology and Ecology, Slovak Academy of
Sciences, Dúbravská 14, CS — 814 34 Bratislava, Czechoslovakia

ABSTRACT

Eliáš, P.: *Critical rosette size for flowering in a "biennial" plant species (Verbascum speciosum Schrader)*. Acta univ. agric. (Brno), fac. agron., XXXIII, 1985, No 3, p. 435—444.

Population biology of a south-eastern European mullein was studied in a largest local population in SW Slovakia, Czechoslovakia, over 7 years. For forming a flowering stalk appears to be important not only rosette diameter but mainly sufficient number of leaves in the rosette. Rosettes exhibit more than 30 leaves and with diameter larger as 60 cm at the beginning of growing period will form flowering stalk in the current year. Height of flowering stalk and number of branches in inflorescence are in correlations with stalk base diameter and number of leaves in rosette. These findings support the concept of the integrated physiological units in a plant.

Biennials, Flowering; critical rosette size; number of leaves; a measure of plant size.

Biennials require a seasonal stimulus (vernalization and/or photoperiodic induction) before they will flower but there may also be a critical size that must be achieved before flower initiation will occur (Harper 1977). In fact, many biennials have a critical plant size for flowering, and the length of the vegetative growth period varies with the environmental conditions (Hirose and Kachi 1982). Some biennials remain vegetative for several years when the environment is unfavorable, and some flower within a year under favorable conditions. A group of so-called biennials, therefore, may be best described as perennial monocarpic species with the potential for completing the life cycle in two growth seasons (Harper 1977).

Several characteristics have been used as a measure of plant size: dry mass, plant height, rosette diameter, root crown diameter, and number of leaves per plant. Flowering in biennials is frequently correlated with rosette size, namely rosette diameter and/or root crown diameter (Werner 1975, Gross 1981).

In this contribution there are presented data from 7-year-studies of population biology of *Verbascum speciosum*, a "biennial" plant species, in SW Slovakia. We will suggest that number of leaves in rosette and not only rosette diameter or rosette dry mass may be best measure of critical plant size for flowering in biennials.

MATERIAL AND METHODS

Verbascum speciosum Schrader is a south-eastern European mullein, a threatened species of the Czechoslovak flora. It is restricted by its occurrence to the Pannonian xerothermic region (SW Slovakia, S. Moravia). In 3—4 growing season it forms tall flowering stalk with many (20—50) branches in the inflorescence (Fig. 1, Eliáš 1984a).

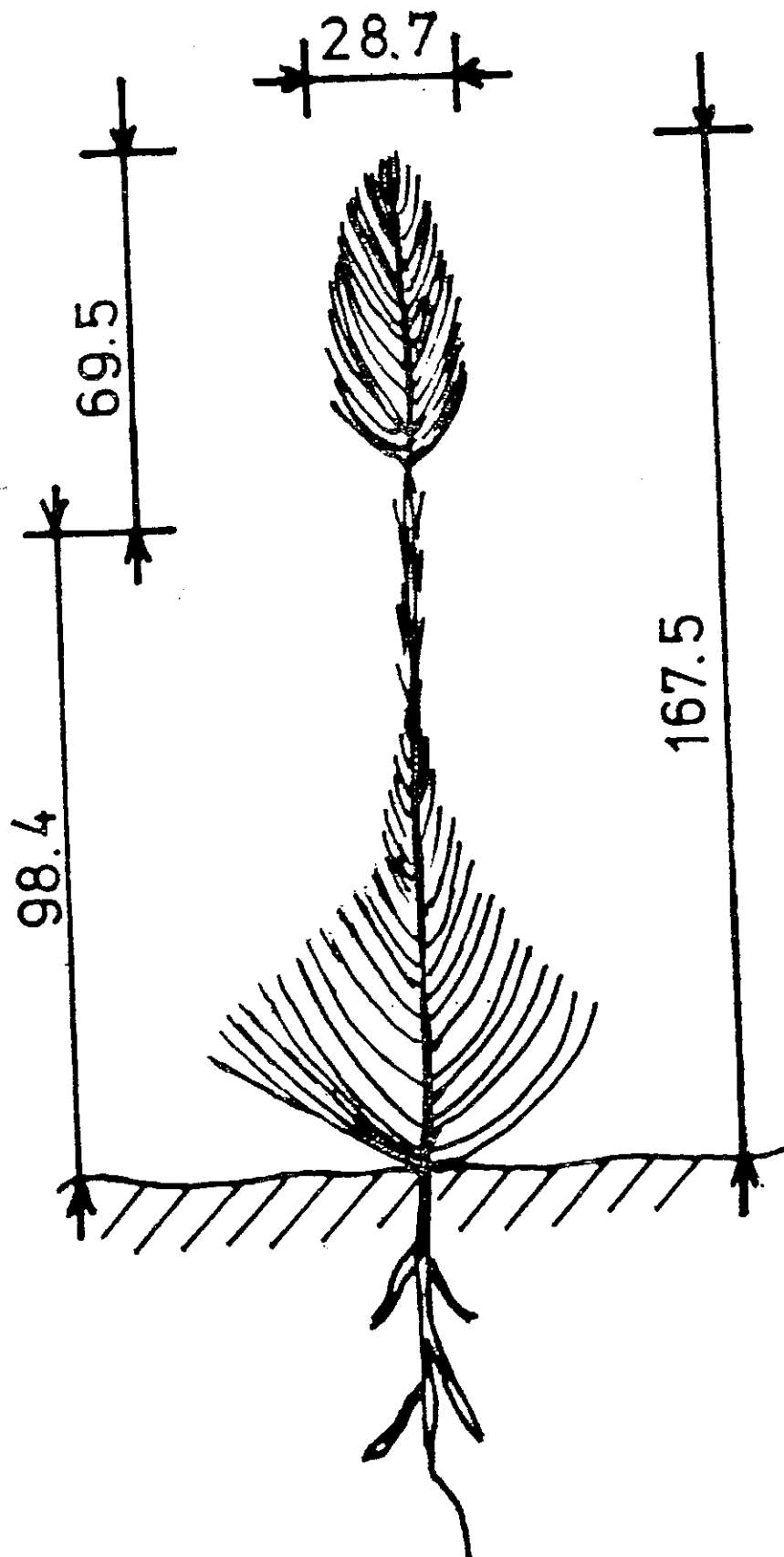


Fig. 1. Mean flowering plant of *Verbascum speciosum* Schrad. in local population near Pezinok (1981).

The mullein was studied in a local population near Pezinok, SW Slovakia, a largest local population of *V. speciosum* in Czechoslovakia (see Eliáš 1981), in 1978–1985. Population size (number of rosettes and flowering plants) and plant size structure (stem height, rosette diameter etc) were determined for each year. Many plants (rosettes) differing in diameter and number of leaves were designated in the natural population for long — term investigations and determination of critical rosette size for flowering. Some plants were also transplanted into gardens in Bratislava where they were planted up to flowering and dying. At the beginning of a growing period, rosettes of different size were sampled for determination of dry mass and energy content. Samples were over dried at 85° C by 48 hours. Total amount of stored energy in roots was determined by adiabatic calorimeter IKA C 400 according Lieth (1978). Four repetitions were used.

RESULTS AND DISCUSSION

In the locality near Pezinok, it was found large space, size and time heterogeneity of the local population of the species. In the studied period, population size fluctuated between 44 and 475 flowering plants per year (Fig. 2) and mean population size in 1978–1984 was 185 ± 54 flowering plants per year (Eliáš 1985). Plant size and other quantitative morphological features of the species varied markedly in the population (Eliáš 1984b). There were year-to-year differences in means, ranges and frequency distributions of some phenotypic data which were confirmed by statistical tests. In tab. 1 data for height of flowering plants are given for illustration (see also Fig. 3).

Such large fluctuations in number of flowering plants between years and variations in plant size structure of the local population of *V. speciosum* may be explained by the study of vegetative individuals (rosettes). In the former case, number of rosettes of critical size for flowering, in later one variation of rosette size in relation to size of flowering plants, will be very important.

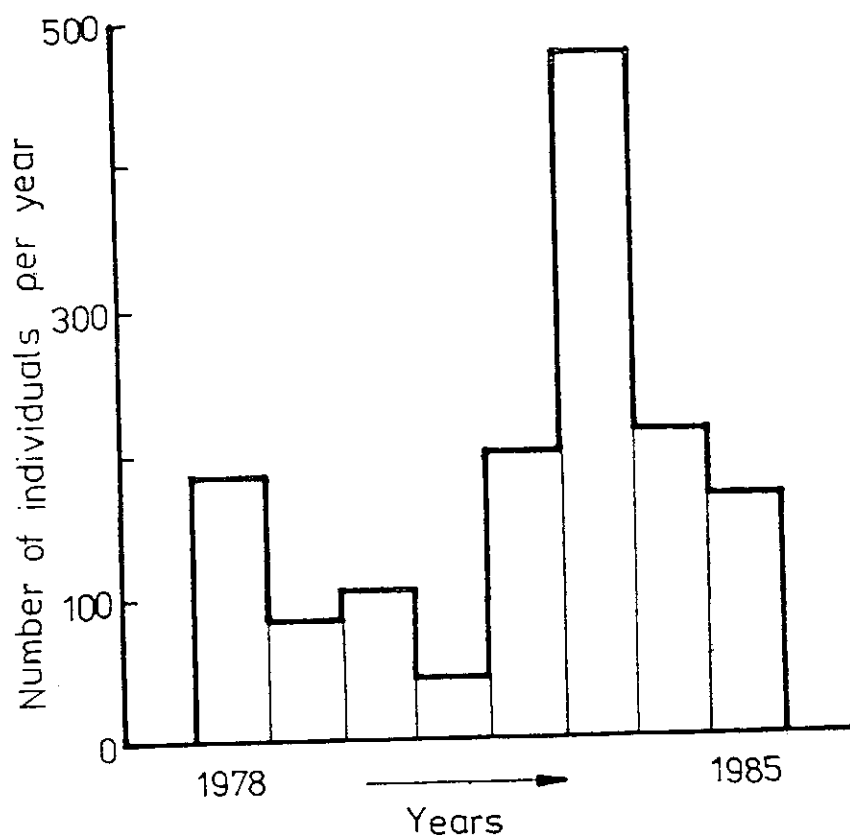
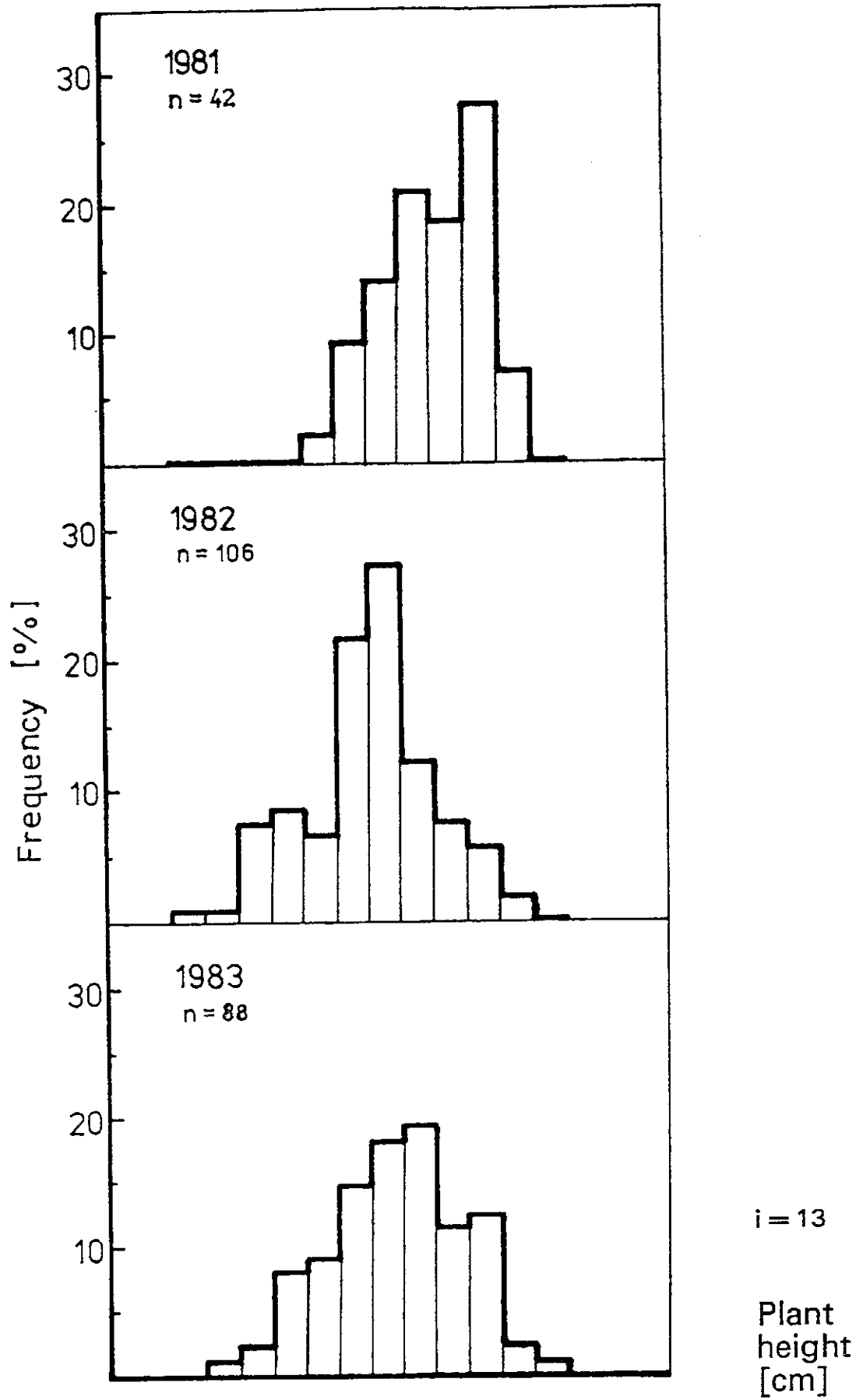


Fig. 2. Fluctuations in number of flowering plants in local population of *V. speciosum* near Pezinok in the period 1978–1985 (8 years).



i = 13

Plant height [cm]

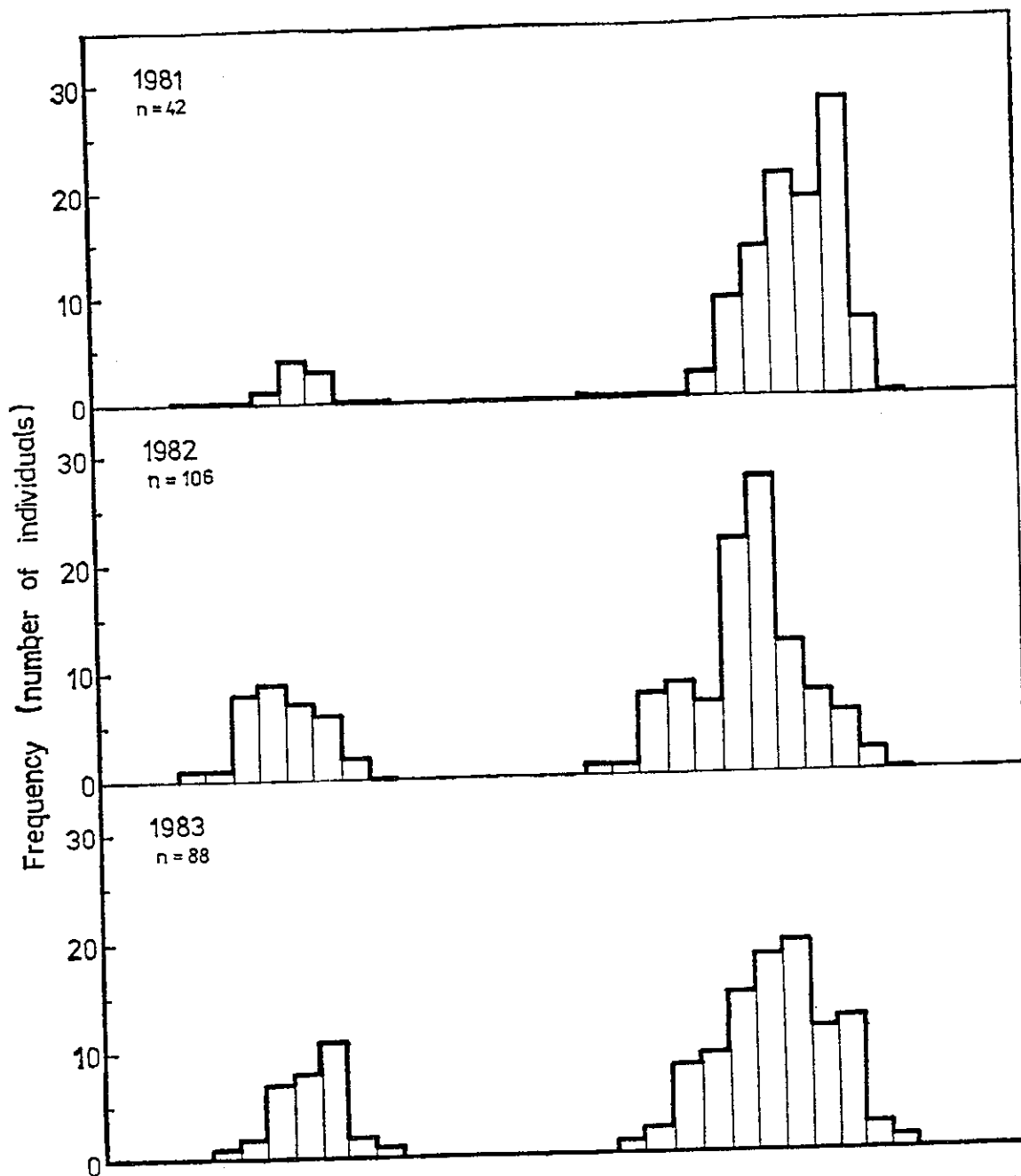


Fig. 3. Variations in plant height of flowering plants of *V. speciosum* in local population in SW Slovakia in three successive years. Absolute (left) and relative (right) values were used.

Population size of rosettes per year also fluctuated in the study period (Fig. 4) but there are differences from fluctuations in number of flowering plants. High population sizes of rosettes were found in years with some disturbances in the locality near Pezinok (1982, 1984). There were large differences in mullein rosette size in the population. In spring of 1983, for example, rosettes with diameter 25–35 cm and 75–85 cm were the most frequent (Fig. 5). Rosettes with lower diameter usually formed 50 to 70 % of the population.

Rosette size of plants which formed flowering stalk in the current year also evidently varied. In 1984, rosettes with diameter between 46 and 190 cm formed flowering stalk; the highest frequency was found in size class 106–116 cm (Fig. 6). These differences in diameter among rosettes may explain variation in plant size of flowering individuals. However, correlation between rosette diameter and height of flowering stalk is open (Fig. 7), because flowering plants differ also in stem base diameter, number of branches in inflorescence as well as in length and width of inflorescence (cf. Eliáš 1984a). Diameter of stem base is in correlation, mainly, with number



Fig. 4. Fluctuations in number of rosettes of *V. speciosum* in the local population in SW Slovakia through 7 years.

Table 1. Year-to-year variation in height of flowering plants of *Verbascum speciosum* Schrader in local population near Pezinok, SW Slovakia

| Year | n | \bar{x} | $x_{\min} - x_{\max}$ | Variation range | s | Cv % |
|------|-----|-----------|-----------------------|-----------------|------|------|
| 1981 | 42 | 167.5 | 122-205 | 83 | 13.8 | 8.2 |
| 1982 | 106 | 153.9 | 83-212 | 129 | 25.6 | 16.6 |
| 1983 | 88 | 163.6 | 100-229 | 129 | 26.9 | 16.4 |

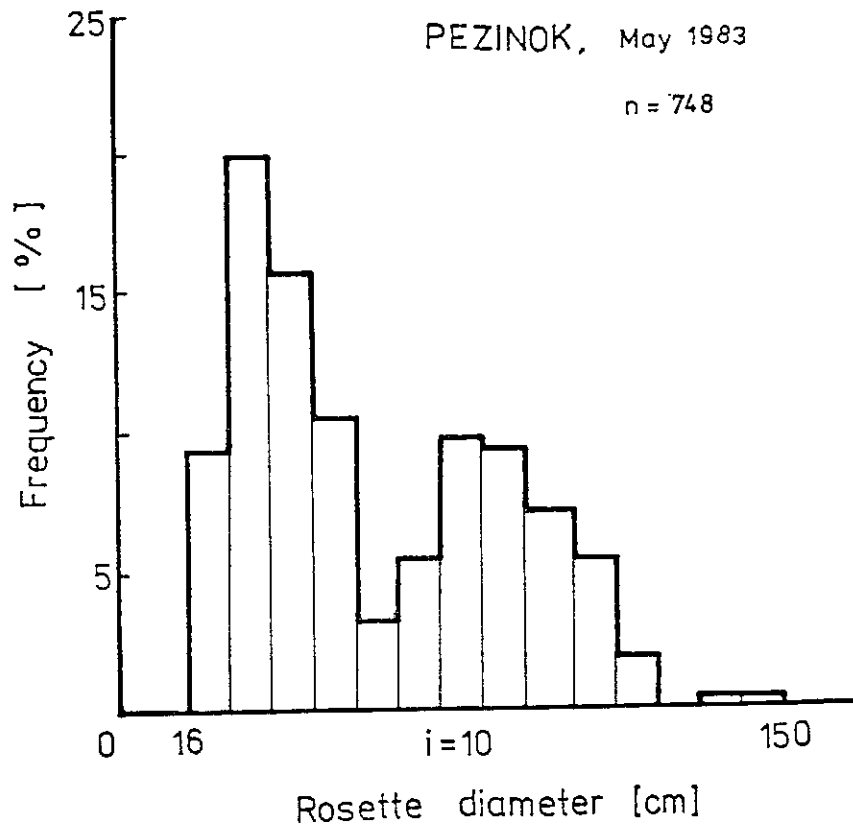


Fig. 5. Population size structure of rosettes of *V. speciosum* in the local population near Pezinok in the beginning of a growing period. Rosette diameter is given as a measure of plants size.

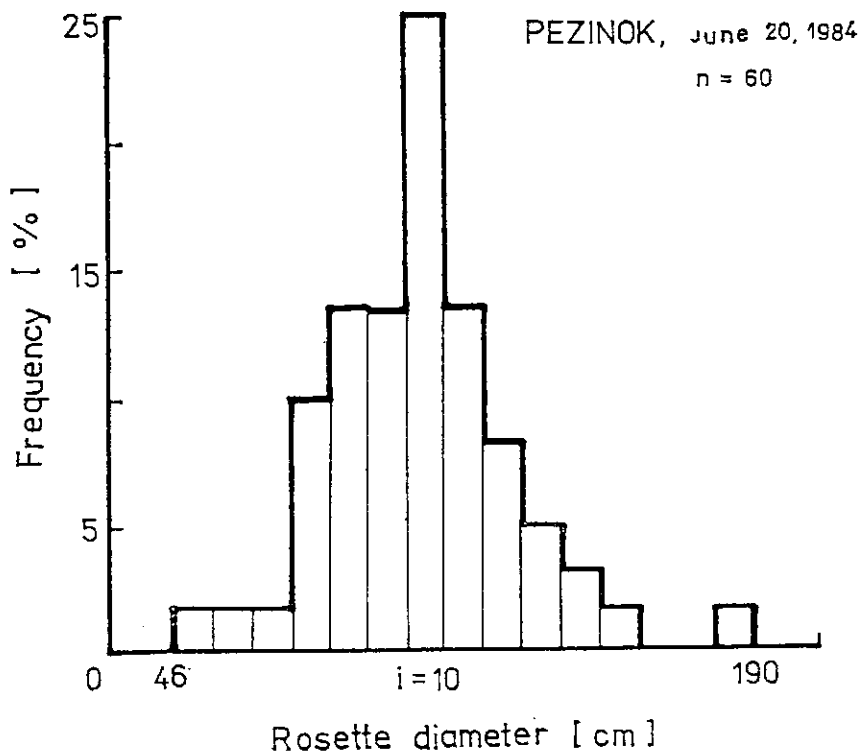


Fig. 6. Variation in rosette diameter of flowering plants in local population of *V. speciosum* near Pezinok.

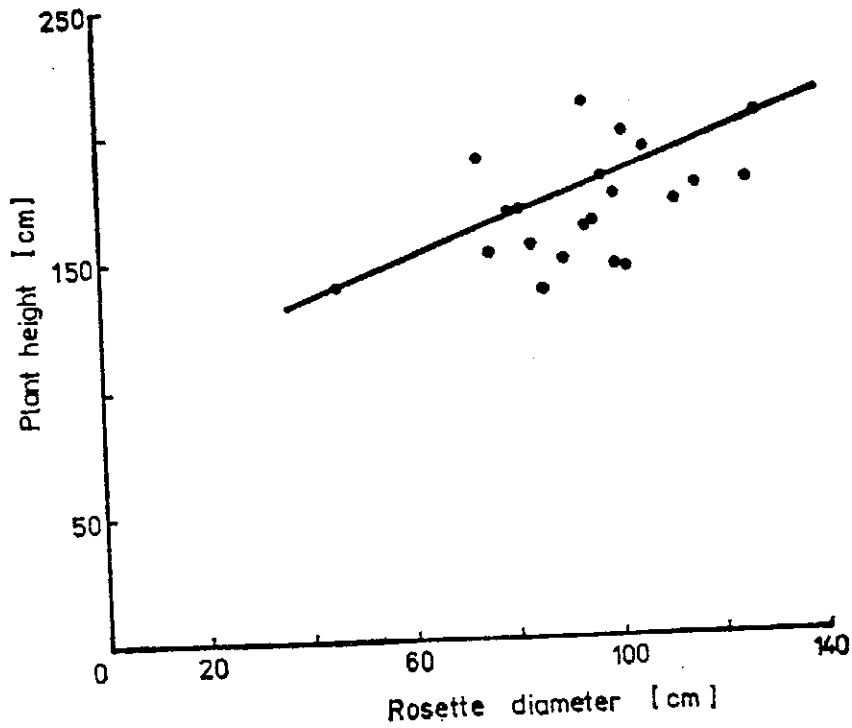


Fig. 7. Correlation between rosette diameter and height of flowering stalk of *V. speciosum* growing in SW Slovakia.

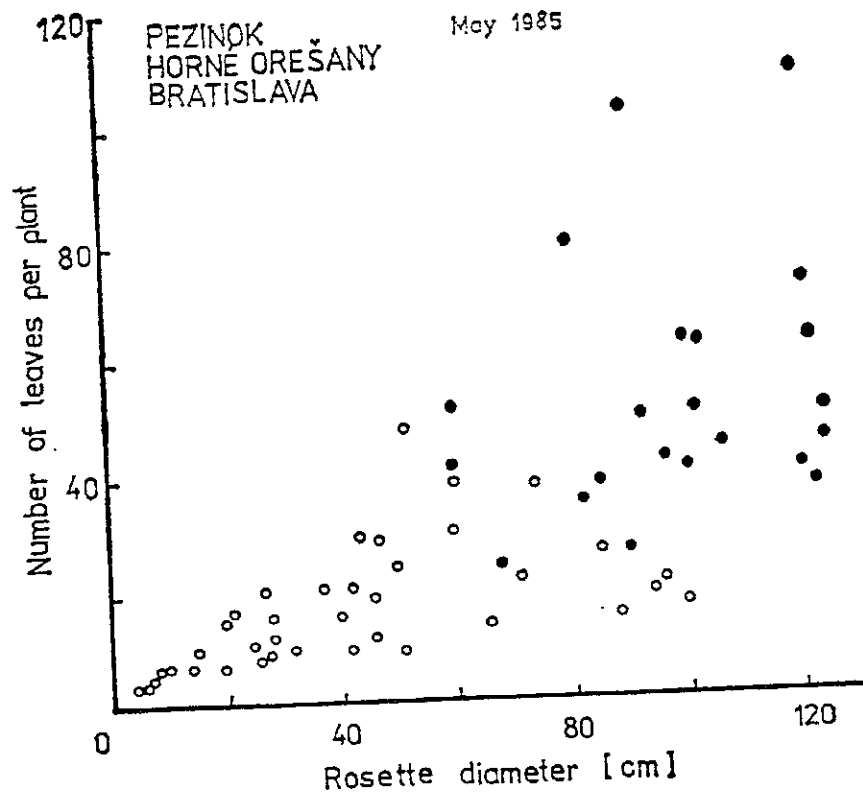


Fig. 8. Correlation between rosette diameter and number of leaves per plant of *V. speciosum* in local population near Pezinok. Plant forming flowering stalk are distinguished from vegetative ones (open circles).

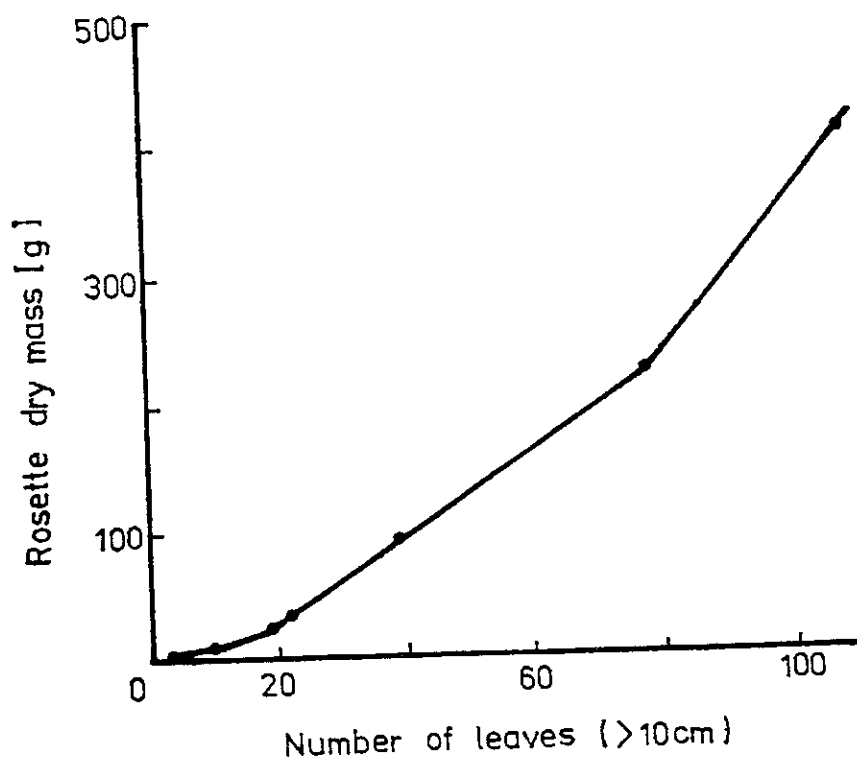
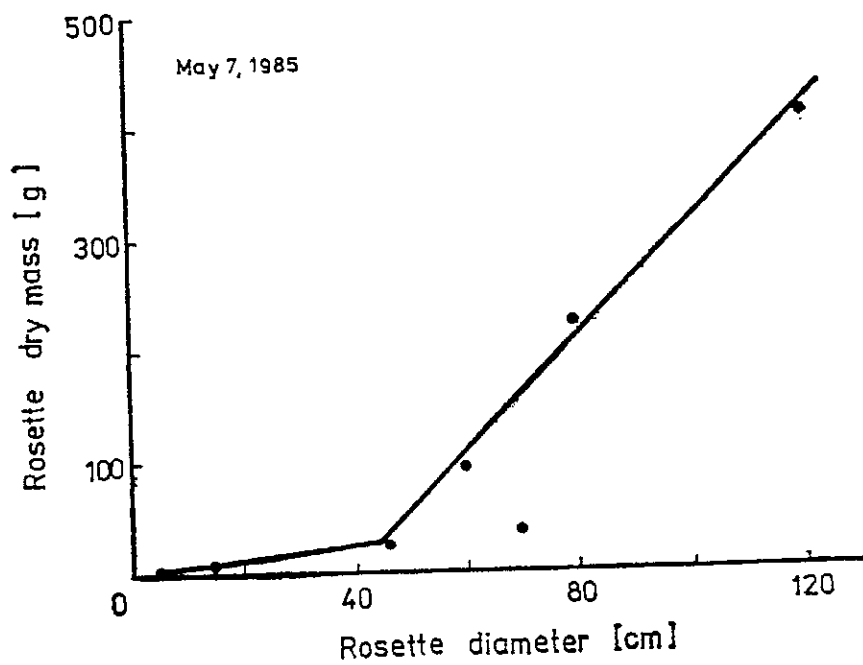


Fig. 9. Correlation between rosette diameter (a) and rosette dry mass and number of leaves (b) and rosetted dry mass in local population of *V. speciosum* near Pezinok.

of branches in inflorescence: plants with the largest stem base diameter have also the largest inflorescence. We found that plants with stem base diameter larger as 3 cm formed inflorescence with more than 50 branches. In the other hand, correlation between diameter of stem base and stem height was also open. High plants may exhibit thinner stems — then they were developed from smaller rosettes and they exhibit also inflorescence with few branches only.

The rosettes differ not only in diameter but also in number of leaves. It is evident, that rosettes with large diameter (large leaves) may exhibit only few leaves, mainly if they grow in favorable environment. And in the other hand, rosettes with small diameter may exhibit lot of leaves, if they grow in infarouvable environment. Therefore, it is not close correlation between rosette diameter and number of leaves and age of plants. (Fig. 8). Rosette diameter appears, therefore, to be not the best measure of plant size. Number of leaves per plant was in closer relation to rosette dry mass, in comparison with rosette diameter (Fig. 9 a, b).

In Fig. 8 we distinguished rosettes forming flowering stalk from rosettes persistent in vegetative stage. It is evident from the figure that the rosettes with more than 30 leaves and with larger diameter as 60 cm will form with high probability ($p = 0.95$) flowering stalk in the current year. Such rosettes have stored more than 18000 J g^{-1} dry mass in roots; the root dry mass contains lower than 5 % of ashes (Tab. 2).

Table 2. Some characteristics of rosettes of *Verbascum speciosum* Schrader differing in diameter and in number of leaves (May 1985)

| Rosette diameter (cm) | Number of leaves (>10 cm) | Length of the largest leaf (cm) | Dry mass (g) | | | Root crown diameter (mm) | Stored energy in root dry mass J g^{-1} | | Proportion of ashes in dry mass (%) |
|-----------------------|---------------------------|---------------------------------|--------------|-------|--------|--------------------------|--|---------|-------------------------------------|
| | | | leaves | roots | total | | A* | B* | |
| 5 | (4) | 2,3 | 0,024 | 0,003 | 0,027 | 1,1 | ND | ND | ND |
| 15 | (10) | 7 | 0,160 | 0,284 | 0,444 | 4,4 | 16320,9 | 18666,3 | 12,6 |
| 46 | 19 | 23,5 | 12,79 | 7,98 | 22,497 | 11,8 | 17415,4 | 18853,0 | 7,6 |
| 71 | 22 | 35,5 | 25,9 | 8,21 | 37,79 | 13,0 | 17296,1 | 18847,5 | 8,2 |
| 60 | 39 | 31,0 | 36,48 | 40,55 | 88,67 | 22,5 | 17981,5 | 18704,9 | 3,9 |
| 80 | 79 | 40,4 | 250,6 | 62,39 | 260,1 | 32,0 | 18272,5 | 19182,7 | 4,7 |
| 120** | 108 | 59,5 | 234,5 | 91,13 | 420,2 | 40,0 | 17317,0 | 18931,0 | 8,5 |

ND = not determined

*A = per dry mass, B = per ashe-free dry mass

** plant forming flowering stalk

Foundings presented in the paper support the concepts of modular structure of plants and integrated physiological units (IPUs) in a plant (Watson and Casper 1984). Flowering of biennials as well as branch diversity of inflorescence of the mullein are viewed from the point of differentiation of metamers. The development of sufficient number of leaves will be important for forming the flowering stalk as well as for differentiation of a inflorescence into branches.

Acknowledgements: The author is grateful to Dr. Božena Vooková from Institute of Experimental Biology and Ecology, Bratislava, for her help with measurement of caloric values of the mullein roots.

REFERENCES

- ELIÁŠ, P.: "Živa" 29, 1981: 175.
 ELIÁŠ, P.: "Biológia" 39, 1984a: 55–61.
 ELIÁŠ, P.: In: Phenotypic and genotypic variation within and between plant populations: Abstracts. Wageningen, The Netherlands, 1984.
 ELIÁŠ, P.: "Biológia" 41, 1985: in press.
 GROSS, K. L.: "Oecologia" 48, 1981: 209–213.
 HARPER, J. L.: Population biology of plants. London, Academic Press, 1977.
 HIROSE, T. - KACHI, N.: "Oecologia" 55, 1982: 281–284.
 LIETH, H.: In: Primary productivity of the biosphere. Ed. H. Lieth and R. H. Whittaker. Berlin—Heidelberg—New York, Springer—Verlag, 1978: p. 126–129.
 WATSON, M. A. - CASPER, B. B.: "Ann. Rev. Ecol. Syst." 15, 1984: 233–258.
 WERNER, P. A.: "Oecologia" 20, 1975: 197–201.

EFFECTS OF DROUGHT ON POPULATION DYNAMICS
OF MELAMPYRUM PRATENSE L.

Pavol Eliáš

*Institute of Experimental Biology and Ecology, CBES Slov. Acad. Sci.,
814 34 Bratislava, Czechoslovakia*

Eliáš, P., Effects of drought on population dynamics of *Melampyrum pratense* L. *Biológia* (Bratislava) 41, 57—68, 1986.

Density of seedlings and mature plants, its variations throughout the growing period, were studied in *M. pratense* L. (*Rhinanthoideae*), an annual hemiparasite of woody plants, growing in a subxerophilous oak forest in Malé Karpaty Mts., SW. Slovakia. Density of adult plants usually exceeded 50 or 100 individuals per m², excepting last year. Spring mortality was close to 30 per cent. Summer mortality in dry and hot year (1983) reached to 70 %. Population density of mature plants in next year (1984) was only about 10—20 % of the previous year. Population dynamics of the species was strongly affected by climatological conditions (temperature, humidity), mainly by summer drought.

Melampyrum pratense L. (*Rhinanthoideae*, *Scrophulariaceae*) is an annual chlorophyllous parasite which parasitizes exclusively woody plants (Hartl, 1974). Their hosts are various species of *Fagales*, coniferous and some *Ericaceae*. Sometimes, two different subspecies of *M. pratense* have been distinguished: subsp. *vulgatum* occurs only on *Fagales*, while subsp. *pratense* in the other woody plants (cf. Hartl, 1974). *M. pratense* is restricted to open woods, edges of woodlands, hedgerows and wooded roadsides, usually on poor and acid soils. In Czechoslovakia, it occurs predominantly in acidophilous and subxerophilous oak forests.

Mature plants of *M. pratense* start flowering in June and die in late summer and autumn. Flowers are visited by several species of *Bombus* which act as nototribic and stenotribic pollinators (Kwák, 1977). A pollen collecting behaviour different from the normal way resulting in pollination of European species is mentioned by Meidell (1944) for bees and bumblebees on *M. pratense*. The average number of seeds per flower was found to range from 2.2 to 3.1 (Kwák, 1979), the low values prevailing in late in the growing season. One plant may produce 40—50 flowers throughout summer and therefore about 100—150 seeds. However, in most populations the number of seeds per plant was much lower, viz. 40—75 seeds, of which 20—60 may germinate, the others being viable but dormant (Masselink, 1980). Seeds are shed from July to early September. The seeds are large (3—6x1—2 mm) and newly shed, they become dispersed by ants (*Formicidae*), because they have an

elaiosome, containing a fatty substance that is attractive to them (Hartl, 1974). Germination take place from late September until November. A root systems with haustoria, exhibited a smooth surface and root hairs (Weber, 1975), develops during winter and seedlings emerge in March (Masselink, 1980).

Germination in *M. pratense* is of long standing and comprises three stages. It occurs at low temperatures. Masselink (1980) found optimal temperatures for radicle germination (7.5 to 10 °C), breakdown of epicotyl dormancy (5 °C) and subsequent seedling emergence (10 to 15 °C). The duration of the whole germination process under optimal temperatures is close to 3—4 months (as a minimum of the duration). In the field the germination response changes with time and appears to be related to macroclimatic changes, especially in temperature.

Primary and secondary dormancy may be induced by warm and dry weather. Masselink (1980) found a positive correlation between percentage of non-germinating seeds at 10 °C and average daily temperature, calculated over the period during which the seeds develop.

In this contribution we introduced results on population dynamics of *Melampyrum pratense* in a subxerophilous oak forest in Malé Karpaty Mts. near Bratislava city. The paper illustrates effects of severe drought on population density and dynamics of seedlings and mature plants of the species.

Material and methods

1. Study site

Investigations were made in a subxerophilous oak woodland in Malé Karpaty Mts., SW Slovakia. The woodland formed a study area No. 1/3 of the Man and Biosphere Project (Subproject No. 90). It was situated on a slope (15—20 °, SSW, 310 m alt.) near Bratislava-Rača town part. In the stand, *Quercus petraea* (age 60—100 years, height 12—16 m, cover 85—90 %) is dominant, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Pinus sylvestris*, and locally also *Tilia cordata* are sparsely present in the tree layer. The shrub layer includes only young individuals of *Castanea sativa*, *Fagus sylvatica* and *Tilia cordata*; its cover was very low (5—10 %). In the herb layer, more than 50 plant species occur; some acidophytic and thermophytic species were present. In 1982, the following plant species were the most abundant: *Melampyrum pratense* L. (a dominant plant species), *Poa nemoralis* L., *Melica uniflora* L., *Hieracium sylvaticum* (L.) L., *Galium mollugo* L., *Luzula albida* (Hoffm.) DC., *Convallaria majalis* L. and *Campanula persicifolia* L.

2. Sample procedure

The coenopopulation of *Melampyrum pratense* L. was sampled by using sample plots of 0.5x0.5 m and 0.25x0.25 m, which were randomly placed in the understorey of the forest stand within the area of 50x20 m. In 1983 and 1984, the population density was estimated regularly, from March—April to October—November, usually more than one time per a month. Number of plants, plant height, phenological stage were determined in each sample plot, and number of individuals or shoots of cooccurring species only in selected squares.

The field data were used for calculations of dynamic life tables (for details,

see Silvertown, 1981] and the data from the tables were used for construction of figures. Relative mortality is used for expression of population losses during an interval in relation to the stage at the start of the interval of observations [population density at the start time of each interval = 100 %]. Actual mortality was determined by counting of living and dying plants in the same sample plot.

Association between *Melampyrum pratense* and the other plant species in the plant community was evaluated by using chi-square-test and a point correlation coefficient [cf. Goodall, 1973].

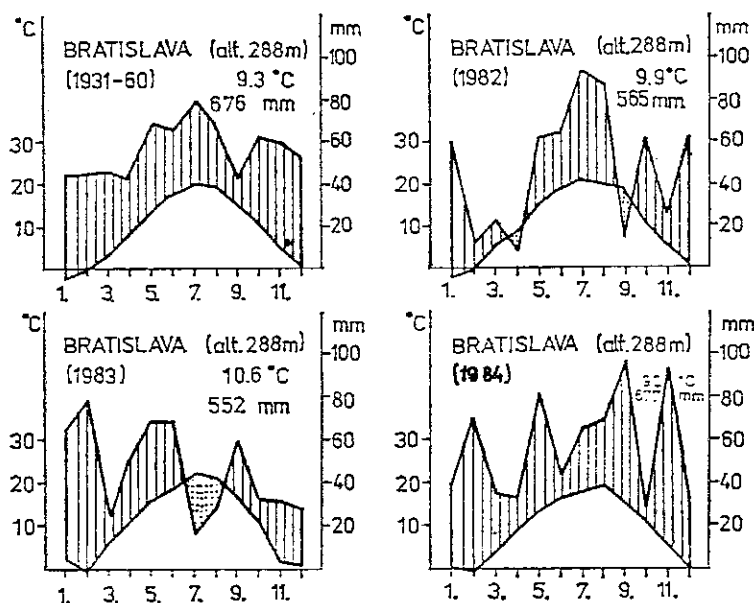


Fig. 1. Climadiagrams for meteorological station Bratislava-Koliba situated in southern slope of Malé Karpaty Mts.

In July 1982, above ground biomass of the herb layer of the subxerophilous oak forest was estimated. Sample plots of 0.5x0.5 m for harvest were selected in the layer according to the occurrence of *Melampyrum pratense*. The plant samples were dried up at 105 °C.

3. Environmental conditions in the study years

Investigations were made in the period of 1982—1984. The years differed by climatological conditions; their climate differed also from long-term means of standard climatological characteristics (fig. 1). In 1982 spring was dry, summer was wet [large amounts of rainfall in July and August] and autumn was drier as usually. Winter 1982/1983 was relatively warm: month mean of air temperature decreased below 0 °C only in February. In 1983 the climate was hot and dry: in 55 days daily maximum of air temperature increased above 25 °C and in 26 days it reached 30 °C and more [= tropical days]. The summer was extremely dry and hot. The distribution of the tropical days was following: June —1, July —17 and August —8. Winter 1983/1984 was dry and relatively warm. In 1984, the climate was wetter and colder, in comparison with the previous years.

Soil water content in the upper layer [0—10 cm], in the period before summer droughts [June] have been usually close to 14 %. The maximum values reached up

Table 1

Frequency of herbaceous species cooccurring with *Melampyrum pratense* L. in the subxerophilous oak forest in Malé Karpaty Mts., SW Slovakia. Sixty three sample plots of 0.25x0.25 m were used in growing period of 1983

| Species | F (%) | Species | F (%) |
|---|-------|--|-------|
| <i>Melampyrum pratense</i> L. | 100 | <i>Poa nemoralis</i> L. | 4.8 |
| <i>Asperula odorata</i> L. | 20.6 | <i>Genista tinctoria</i> L. | 4.8 |
| <i>Galium mollugo</i> L. | 20.6 | <i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin. | 3.2 |
| <i>Luzula albida</i> (Hoffm.) DC. | 25.4 | <i>Anthericum ramosum</i> L. | 1.6 |
| <i>Melica uniflora</i> L. | 14.3 | <i>Dactylis polygama</i> | |
| <i>Convallaria majalis</i> L. | 14.3 | Horvátovszky | 1.6 |
| <i>Ajuga reptans</i> L. | 7.9 | <i>Campanula persicifolia</i> L. | 1.6 |
| <i>Hieracium lachenalii</i> C. C. Gmel. | 6.3 | <i>Mercurialis perennis</i> L. | |
| <i>Veronica chamaedrys</i> L. | 6.3 | <i>Carpinus betulus</i> L. | 1.6 |
| <i>Hieracium sylvaticum</i> (L.) L. | 4.8 | <i>Acer campestre</i> L. | 1.6 |
| <i>Solidago virgaurea</i> L. | 4.8 | | |

to 23 % (e. g. in September 1984). In the second half of July 1983, the soil moisture decreased below 7 % and in the beginning of September 1983 it decreased to 5 % (!). In the lower layer (11—20 cm), the soil moisture was lower in each sampling time in comparison with the upper horizon, and in the beginning of September 1983 it was close to 4.55 %. These data indicate extreme soil drought in summer 1983.

Results

1. Cooccurring species

The sample plots of 0.25x0.25 were used to determine of the species which the most frequently cooccurring with *Melampyrum pratense*. In 1983, in more than 60 squares, where *Melampyrum pratense* was present, we found more than 20 plant species (flowering plants were only considered, mosses were omitted). Five species belong to the grasses and two to the tree seedlings (tab. 1). The most frequent cooccurring species were *Luzula albida*, *Galium mollugo*, *Asperula odorata*, *Melica uniflora* and *Convallaria majalis*. In a sample plot only 3 plant species usually occurred; the highest number was 6. In 1984, we obtained similar results. Within 20 plant species the most frequent cooccurrences were *Galium mollugo*, *Ajuga reptans*, *Asperula odorata* and *Veronica chamaedrys*.

The association between *Melampyrum pratense* and the cooccurring species was not confirmed. Chi-square-test was not significant and the point correlation coefficient was lower than 0.1 in all species.

2. Phenology and plant growth

Seedlings have emerged on the soil surface in the end of March and in the beginning of April. Young plants grew intensively up to the end of July or

Table 2

Population density ($i\ m^{-2}$) of *Melampyrum pratense* plants in the subxerophilous oak forest in a period before summer drought (June).

| Year | 1978 | 1982 | 1983 | 1984 |
|---------------|--------|---------|--------|-----------|
| Datum | 6/5 | 6/16 | 6/10 | 6/20 |
| \bar{x} | 75 | 246 | 157 | 13 |
| $s_{\bar{x}}$ | 12.5 | 34.5 | 28.2 | 3.0 |
| Range | 42—112 | 132—444 | 64—208 | 0—32—(96) |
| C_v (%) | 33.6 | 56.2 | 54.1 | 92.3 |

June (fig. 2). Cotyledons were observed on (mature) plants still in June, when the plants formed lateral branches.

First flowers were observed on the plants in June, but the optimum for flowering occurred in the summer period (July—August). In 1984, first flowers were observed in July, the plants were in flowers in August and rarely they flowered also in the end of September. Fruits have ripened successively from July to September (October).

Dying mature plants („black plants“) we observed seldom in the end of June, and in high amounts in the end of the growing season, viz. in October. In the summer period their occurrence differed among years, depending on weather conditions.

3. Population density and dry biomass

Population density of *Melampyrum pratense* in the habitat have varied among years and also within a growing season. In the period before summer droughts (in June), the mean population density ranged 75 to 246 plants per m^2 , except 1984 (tab. 2). Variation in the values within the population was large, at the same time: coefficient of variation ranged from 30 to 90 %.

Standing crop of the herb layer of the subxerophilous oak woodland is illustrated by data from 1982 (tab. 3). Mean dry biomass of the layer was $67.5\ g\ m^{-2}$, at plant density $435\ i\ m^{-2}$; from the total dry mass, the biomass of *Melampyrum pratense* contained 53.2 % (range from 33 to 74 %) at mean plant density $246\ i\ m^{-2}$.

Kubíček et al. (1980) estimated dry mass of the herb layer using sample plots of $1 \times 1\ m$ (five replications). In the same stand, the dry mass was $54.0\ g\ m^{-2}$, at plant density $417.2\ i\ m^{-2}$ (year 1978). The biomass of *Melampyrum pratense* was $16.0\ g\ m^{-2}$ (29,6 %) and mean plant density was $75\ i\ m^{-2}$ (17.9 %).

4. Population dynamics

Population dynamics of *Melampyrum pratense* in the oak forest we will illustrate by 1983 and 1984, as an example (fig. 3). The former year was very

Table 3

Above ground biomass of herb layer in the subxerophilous oak forest near Bratislava-Rača [Malé Karpaty Mts.]. June 16, 1982

| Sample plot (0.5×0.5 m) | | 1 | 2 | 3 | 4 | Total (g m ⁻²) |
|-----------------------------------|---|-------|-------|-------|-------|-------------------------------|
| Herbs | | | | | | 246 |
| <i>Melampyrum pratense</i> L. | N | 58 | 33 | 111 | 44 | 246 |
| | W | 9.20 | 6.54 | 12.7 | 6.14 | 34.57 |
| <i>Hieracium lachenalii</i> | N | 2 | 4 | 1 | 1 | 8 |
| C. C. Gmel | W | 0.08 | 0.10 | 0.02 | 0.06 | 0.26 |
| <i>Hieracium sylvaticum</i> | N | 1 | 1 | 1 | 3 | 6 |
| (L.) L. | W | 0.16 | 0.27 | 0.10 | 0.67 | 1.21 |
| <i>Luzula albida</i> | N | 24 | | 3 | 5 | 32 |
| (Hoffm.) DC. | W | 2.93 | | 0.20 | 0.61 | 3.74 |
| <i>Galium mollugo</i> L. | N | | 12 | 4 | 1 | 36 |
| | W | | 0.91 | 0.20 | 1.31 | 2.41 |
| <i>Ajuga reptans</i> L. | N | | 5 | | 11 | 16 |
| | W | | 1.07 | | 1.29 | 2.36 |
| <i>Veronica chamaedrys</i> L. | N | | 2 | | 9 | 11 |
| | W | | 0.10 | | 1.87 | 1.97 |
| <i>Digitalis grandiflora</i> | N | | 1 | | | 1 |
| Mill. | W | | 0.5 | | | 0.05 |
| <i>Verbascum nigrum</i> L. | N | | | 1 | | 1 |
| | W | | | 0.59 | | 0.59 |
| <i>Impatiens parviflora</i> | N | | | 1 | | 1 |
| D. C. | W | | | 0.01 | | 0.01 |
| <i>Campanula persicifolia</i> L. | N | | | | 4 | 4 |
| | W | | | | 0.70 | 0.70 |
| <i>Solidago virgaurea</i> L. | N | | | | 3 | 3 |
| | W | | | | 1.11 | 1.11 |
| <i>Lapsana communis</i> L. | N | | | | 3 | 3 |
| | W | | | | 0.07 | 0.07 |
| <i>Anthericum ramosum</i> L. | N | | | | 1 | 1 |
| | W | | | | 0.55 | 0.55 |
| Grasses | | | | | | |
| <i>Dactylis polygama</i> | N | | 2 | | 1 | 3 |
| Horvátovszky | W | | 0.36 | | 0.20 | 0.38 |
| <i>Poa nemoralis</i> L. | N | | 37 | | 44 | 81 |
| | W | | 1.51 | | 2.40 | 3.92 |
| <i>Festuca ovina</i> L. | N | | 4+ | | | 4+ |
| | W | | 10.32 | | | 10.32 |
| <i>Deschampsia flexuosa</i> | N | | | | 5+ | 5+ |
| (L.) Trin. | W | | | | 2.92 | 2.92 |
| Tree seedlings | | | | | | |
| <i>Quercus petraea</i> | N | | | 1 | | 1 |
| (Matt.) Liebl. | W | | | 0.16 | | 0.16 |
| <i>Carpinus betulus</i> L. | N | | | | 1 | 1 |
| | W | | | | 0.02 | 0.02 |
| Number of species per plot | | 4 | 110 | 8 | 15 | 20 |
| Number of individuals per plot | | 85 | 65 | 165 | 120 | 435 |
| Dry matter per plot | | 12.37 | 19.79 | 18.44 | 16.84 | 67.44 |

N = number of individuals or shoots per plot, W = dry matter of the species per plot [in grams], +mats.

hot with extremely dry and hot summer. The latter one was richer in rainfalls and lower air temperatures [fig. 1].

In 1983, the population exhibited high density of seedlings and young plants, in average up to 230 i m^{-2} in April, locally up to 62 individuals per $0.25 \times 0.25 \text{ m}$. Then, the population density have decreased up to the end of October,

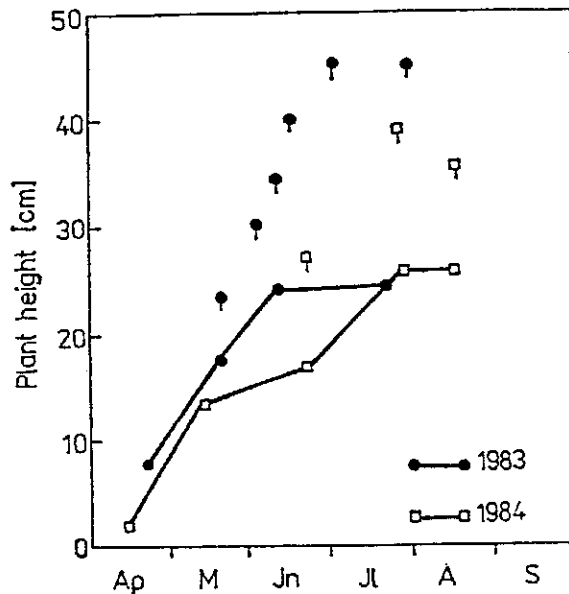


Fig. 2. Height growth of *Melampyrum pratense* L. plants in two different years in a subxerophilous oak forest near Bratislava-Rača. Mean and maximum values are given.

when it reached null value. In 1984, the population exhibited, as opposed to the previous year, very low plant density during the whole growing season. In spring, the density of seedlings or young plants was only 18 i m^{-2} and the decline to the end of growing period was not such marked as in the previous year.

In 1983 the population losses have two maxima: first in May and the second in July—August. In the former period maximum, the population losses were the highest due to dying of lot of seedlings and/or young plants. In 1984, there was only one evident summer maximum [fig. 3B], although, we recorded losses also between May and June.

Relative mortality exhibited three maxima: first maximum in the spring period (April—May), second one in the summer period (July—August), and third in the end of a growing period [fig. 4] with the following values: more than 30 %, to the 70 % and 100 %, respectively. Actual mortality was somewhat higher. In 1983, it was about 48 % in average in July (range 12 to 75 %) and 85 % in the beginning of September (range 64 to 100 %). In 1984, it was about 55 % in average in September (range 22—100 %). Higher values of actual mortality in comparison with the values calculated from dynamic life tables, maybe resulted from counting of dying plants (plants died in the previous period may be included).

Survivorship curves [fig. 5] differ according to years. In 1983, number of survived mature plants have successively decreased, in 1984 the population

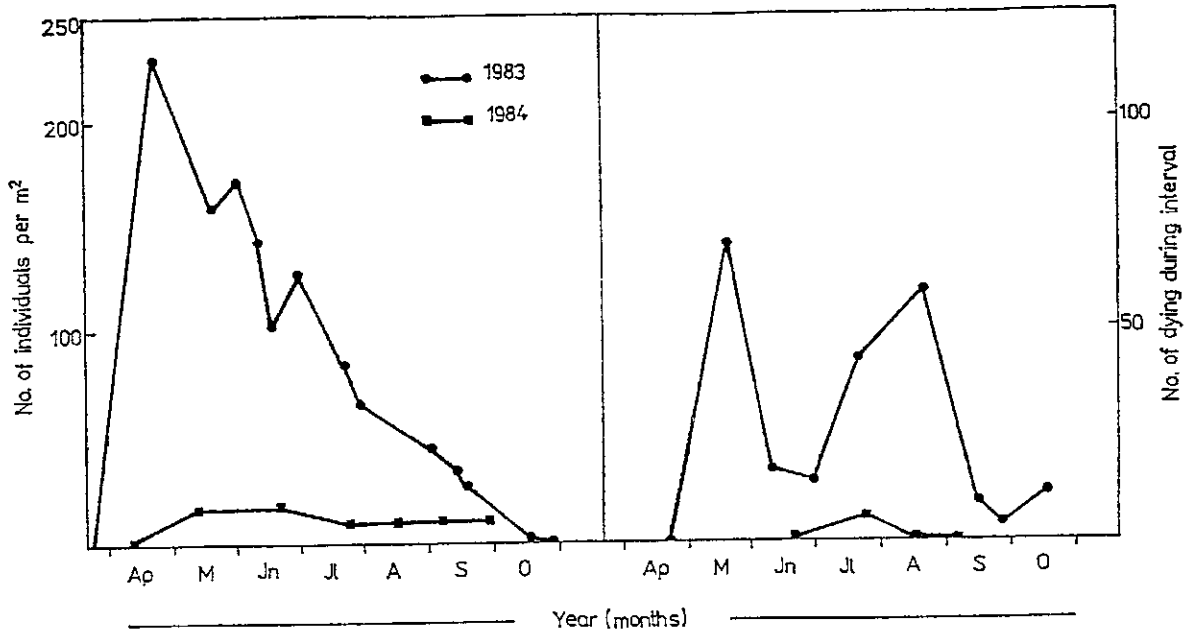


Fig. 3. Seasonal changes in population density (left) and actual number of dyings during intervals (right) for *Melampyrum pratense* population growing in a subxerophilous oak forest.

density was stabilized approximately to one level, in the period July—September. In the latter year, last surviving plants were killed by frosts in the beginning of November.

Discussion

Fluctuations in population density, mainly in the number of flowering plants in a population, from year to year are known (cf. Harper, 1977; Borg, 1979; Silvertown, 1981) and have been explained by environmental variables as well as by biotic factors.

In annuals, seed banks is an important part of the population dynamics (Harper, 1977). These species have, dependent on seed longevity, to buffer their populations against environmental unpredictabilities.

Forest herbaceous species are represented predominantly by perennials with underground organs with storage reserves which play an important role in stress avoidance and stress tolerance of the species (cf. Eliáš, 1984). Annuals are relatively rare in forest herb communities (Bierzychudek, 1982). In Wisconsin forests (USA), only 5.6 % of forest species were annuals (Struik, 1965). In woodlands of Czechoslovakia, annuals are presented in 4—6 % of forest species (Eliáš, unpublished). Most of the annuals belong to heliophytes and to species growing in wet or moisture habitats.

The critical elements of population biology of forest herbs are seed production, seed dispersal and seed storage in the soil, germination rate, and seedling and adult survival (Solbrig et al., 1980). Death risks of these elements are not constant and varied markedly with life-cycle stage and habitat. Smith

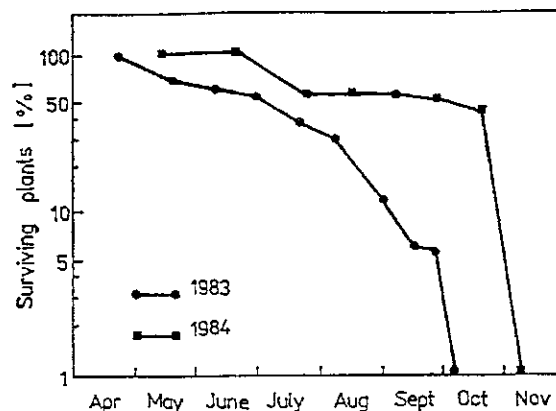
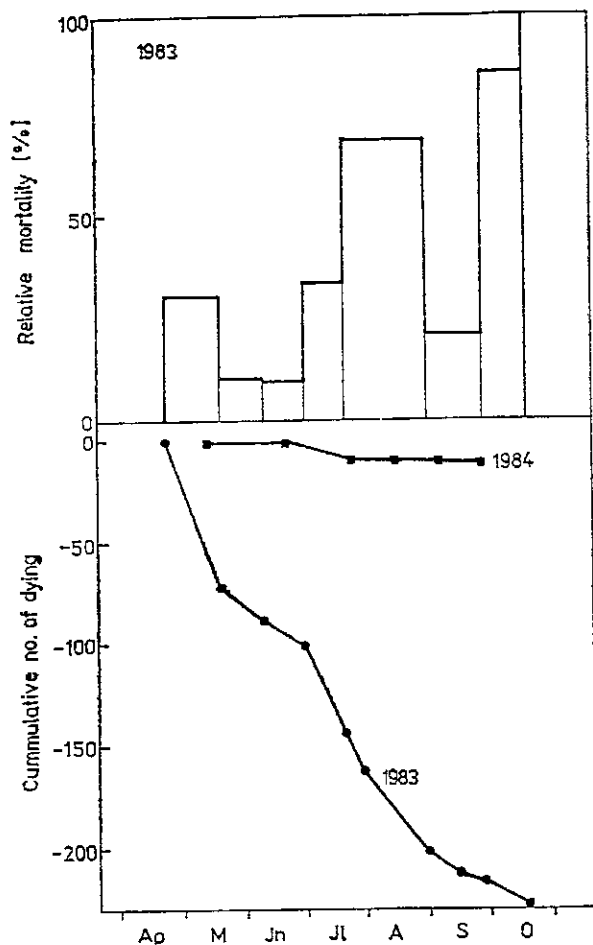


Fig. 4. Relative mortality (i. e. in relations to states on the beginning of intervals) and cumulative losses of *Melampyrum pratense* coenopopulation.

Fig. 5. Survivorship curves for population of *Melampyrum pratense* L. growing in a subxerophilous oak forest in Malé Karpaty Mts., SW Slovakia.

(1983) found, in a forest-floor annual species, that mortality risks vary with life-cycle stage and that different environmental factors influenced mortality rates at different stages. Plant survivorship in *Impatiens pallida* and *I. biflora* populations growing in different forest communities varied markedly between sites and was affected by abiotic agents such as drought and flooding, and occasional heavy damage from host-specific herbivores (Schemske, 1978).

Melampyrum pratense is a special case of forest-floor annuals: it is a hemiparasite of woody plants. Some hemiparasites, e.g. *Rhinanthus*, are capable of autotrophic existence but their growth is stimulated enormously after attachment to the roots of a host plant by means of haustoria (Klarén, 1975). This fact may be decisive for life of the plants in poor habitats as well as for surviving in exposure to the stresses.

Fluctuation in density of mature plants of *Melampyrum pratense* in the subxerophilous oak forest may be interpreted by using the life table made up by Masselink (1980) on the basis of the studies of seed population dynamics of the species in Holland. He considered seeds produced in the current year as well as hibernated seeds. Seeds attacked by insect larvae (*Phytozoma*) and by fungi form 20–25 % and losses of seeds caused by herbivory of small mammals (*Mus musculus*, *Sylvaeumus sylvestris*) reach up to 64 %. Seed dormancy and epicotyl dormancy are induced and broken by environmental factors

[temperature, soil moisture]. Germination occur at temperatures below 15 °C (Oesa u, 1975; Masselink, 1980). The seeds produced in current year may usually participate in the population dynamics during next two growing seasons.

Fluctuations in density of the mature plants of *Melampyrum pratense* in SW Slovakia may be explained by changes in environmental factors. High plant density in 1983 resulted from the previous year, namely autumn and winter. In 1982, we can assume high production of seeds, considering high density of flowering plants as well as favourable moisture conditions. Theoretically, seed production may reached up to 10 000 seeds per m² from which about one half could germinated. Habitat conditions for germination in autumn 1982 were favourable. In October rains were frequent (total amounts of precipitations was 60 mm) and air temperature fluctuated close to 10 °C. Air temperature decreased successively, fluently and slowly (month mean of air temperature for November was 5.0 °C). Warm winter with low frequency of frosts permitted the roots from haustorial connections at a time in which the epicotyl was still resting. Favourable environmental condition during the period of long standing germination resulted in high density of seedlings in the spring of 1983 (it reached locally up to 990 i m⁻², in April).

Spring mortality, which means population losses during the period April—June, reached up about 30 %, in 1983, and included mainly seedlings and young plants. It was may be induced by high population density or it may be connected with the process of attachment on host roots. It was observed also in 1984, then at low population density, and it reached 27 %. Masselink (1980) found, in Holland population of *Melampyrum pratense*, the mortality between March and April was 32.4 %.

High mortality of mature plants of *Melampyrum pratense* in 1983 was caused by extreme dry and hot weather which induced high water stresses in soil and plants. High water stress reached lethal values in many plants of the forest stand. The weather drastically reduced of the population in the study forest. High population losses of the hemiparasite in the summer period we also considered in connection with hosts stressed by unusuall drought. Summer martality of mature plants of *Melampyrum pratense* occurred also in 1984 but in evidently lower extent.

Extreme drought, in such way, reduced seed production in *Melampyrum pratense* because it started still in the end of June and high mortality hit flowering plants as well as plants with flower buds. Hot and dry weather induced also primary dormancy of fresh seeds (cf. Masselink, 1980). High temperatures and low rainfalls persisted up to the end of September and inhibited germination of fresh and hibernated seeds. In October, rainfalls were low abundant (month amount of precipitations was only 31.3 mm) and it was only 10 days with air temperature below 9 °C. During the last ten days of November air temperatures rapidly decreased below 0 °C: month mean of air temperature in November was only 2.2 °C. The unfavourable environmental conditions during the period of long standing germination of seeds of *Melampyrum pratense* in 1983 resulted into low population density of seedlings in the spring of 1984 (only 18 i m⁻² in average).

Our results show that the major death risk of adult plants of *Melampyrum pratense* occured during summer months when survivors are exposed to dry

and hot environment. Summer mortality caused that the survivorship curve of the species in 1983 differs from Deevey I type which is usually considered as typical for annuals (cf. Harper, 1977; Silvertown, 1981). In 1984, the year which may be designated as favourable one for studied plant species, the survivorship curve approaches theoretical one.

References

- BIERCYCHUDEK, P., 1982: Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytol.*, 90, p. 757—776.
- BORGER, S. J., 1979: Some topics in plant population biology. In: Werger, M. J. A., *The study of vegetation*. Dr. W. Junk bv Pub., The Hague, p. 13—55.
- ELIÁŠ, P., 1984: Adaptations of understory species to exist in temperate deciduous forests. In: Margaritis, N. S., Arianoustou-Farragitaki, M. and Oechel, W. C. (eds.), *Being alive on land. Tasks for Veg. Sci.*, 13, p. 157—165.
- GOODALL, D. W., 1973: Sample similarity and species correlation. In: Whittaker, R. H. (ed.), *Ordination and classification of communities. Handbook of Veg. Sci.*, 5, p. 107—156.
- HARTL, D., 1974: Scrophulariaceae. In: Hegi, G. (ed.), *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*, VI. 1. Carl Hanser Verlag, München, p. 421—432.
- KLAREN, C. H., 1975: On the physiology of the hemiparasite *Rhinanthus serotinus*. *Acta bot. neerl.*, 24, p. 244.
- KUBÍČEK, F., ŠIMONVIČ, Š., VOOKOVÁ, V., EGED, Š., 1980: Produktivita bylinnej a krovínnej vrstvy v lesných ekosystémoch Malých Karpát. *Záv. Správa čiastk. úlohy. Ústav exp. biol. a ekol. SAV, Bratislava*, 107 p.
- KWAK, M., 1977: Pollination ecology of live hemiparasitic, large-flowered *Rhinanthoideae* with special reference to the pollination behaviour of nectar-theiving, short-tongued bumblebees. *Acta bot. neerl.*, 26, p. 97—107.
- KWAK, M. M., 1979: Effects of bumblebee visits on the seed set of *Pedicularis*, *Rhinanthus* and *Melampyrum* (Scrophulariaceae) in the Netherlands. *Acta bot. neerl.*, 28, p. 177—195.
- MASSELINK, A. K., 1980: Germination and seed population dynamics in *Melampyrum pratense* L. *Acta bot. neerl.*, 29, p. 451—468.
- MEIDELL, O., 1944: Notes on the pollination of *Melampyrum pratense* and the „honey stealing“ of bumblebees and bees. *Bergens Mus. Arb.*, 11, p. 5—11.
- OESAU, A., 1975: Untersuchungen zur Keimung und Entwicklung des Wurzelsystems in der Gattung *Melampyrum* L. (Scrophulariaceae). *Beitr. Biol. Pfl.*, 51, p. 121—147.
- RABOTNOV, T. A., 1969: On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio*, 19, p. 87—95.
- SILVERTOWN, J. W., 1981: *Introduction to population biology of plants*. London.
- SCHEMSKE, D. W., 1978: Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. *Ecology*, 59, p. 596—613.
- SMITH, B. H., 1983: Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. III. Dynamics of seed and seedling populations. *J. Ecol.*, 71, p. 413—425.
- SOLBRIG, O. T., NEWELL, S. J., KINCAID, D. T., 1980: The population biology of the genus *Viola*. I. The demography of *Viola sororia*. *J. Ecol.*, 68, p. 521—546.
- STRUİK, G. J., 1965: Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin. *Ecology*, 46, p. 401—420.

ÚČINKY SUCHA NA POPULAČNÚ DYNAMIKU MELAMPYRUM PRATENSE L.

Pavol Eliáš

U *Melampyrum pratense* L. (*Rhinanthoideae*), jednoročnej poloparazitickéj byliny lesných drevín (sa sledovala hustota semenáčikov a dospelých rastlín a ich variabilita počas vegetačného obdobia v subxerofilnom dubovom lese v Malých Karpatoch (juhozápadné Slovensko). Hustota dospelých rastlín obyčajne prevyšovala 50 alebo 100 jedincov na m², s výnimkou posledného roka. Jarná mortalita bola blízka k 30 %. Letná mortalita v suchom a horúcom roku (1983) dosiahla až 70 %. Populačná hustota dospelých rastlín v nasledujúcom roku (1984) bola iba asi 10–20 % z predchádzajúceho roka. Populačnú dynamiku *M. pratense* silne ovplyvňovali klimatické podmienky (teplota, vlhkosť, najmä letné sucho).

Došlo 17. 12. 1984

ДЕЙСТВИЕ СУХА НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ ДИНАМИКУ MELAMPYRUM PRATENSE L.

Павол Элиаш

У *Melampyrum pratense* L. (*Rhinanthoideae*), однолетнего полупаразитического травянистого растения лесных древесных пород, была исследована плотность сеянцев и взрослых растений и их изменчивость во время вегетационного периода в субксерофильном дубовом лесу в Малых Карпатах, Югозападная Словакия. Плотность взрослых растений обычно превышала 50 или 100 индивидуумов на м², при исключении последнего года. Весенняя смертность была близкая к 30 %-ам. Летная смертность в сухом и горячем году (1983) достигла даже 70 %-ов. Популяционная плотность взрослых растений в следующем году (1984) была только около 10–20 процентов предыдущего года. Популяционная динамика *M. pratense* находилась под сильным влиянием климатических условий (температура, влажность) именно летней засухи.

POPULATION DYNAMICS OF *IMPATIENS GLANDULIFERA* ROYLE IN A YEAR WITHOUT SUMMER FLOOD EVENTS

by

Pavol ELIÁŠ

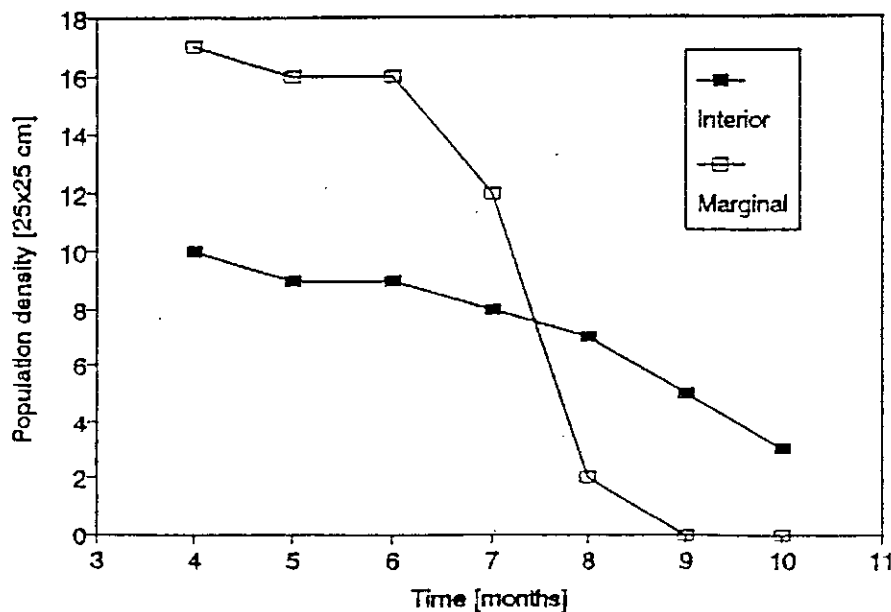
Slovak Academy of Sciences, Bratislava

Impatiens glandulifera Royle, a tall erect annual, native in West Himalayas, has been naturalized in Slovakia (Central Europe) and invaded flood-plain forests at the Danube river.

Seasonal changes in population density and size structure were studied during the growing period of 1988, a year without summer flood events. Permanent plots were established in forest understory and along forest margins at Kráľovská lúka (Gabčíkovo), SW Slovakia.

First seedlings were observed in the beginning of April and the seedlings density at the end of April varied from 150 to 450 m^{-2} and above 220 m^{-2} in forest interior and forest margins, respectively. Population density has changed very slowly up to June but then it has declined in both forest interior and forest margins populations. The decline was very rapid in the forest margins population, caused by strong competition among *Impatiens* plants for limited light and water resources. See Fig. 1, for details.

Impatiens glandulifera Royle Gabčíkovo, SW Slovakia, 1988



Is Asperugo procumbens a spring ephemeral ?

by Pavol ELIÁŠ

Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences,
Dúbravská 14, CS-842 23 Bratislava, Czecho-Slovakia

Asperugo procumbens L., an annual epizoochoric archeophyte, is usually considered as a spring ephemeral. It forms dense stands belongs to the spring ephemeral nitrophilous plant communities, distributed over regions of warm and dry climate. The stands occurring in western Slovakia were classified within the association Bromo sterilis - Asperugetum procumbentis ELIÁŠ 1981 (alliance Bromo-Hordeion murini). Its growing period is very short with optimal development stage in late spring ; in early summer the stands usually dried out. The seeds germinate in first half of April, the seedlings rapidly grow and the mature plants are in flower in May.

During the period 1985-1987 populations of Asperugo procumbens were studied on humus heaps in the Institute's garden at Bratislava - Patrónka. Population density, plant size, mortality, vegetative growth, dry biomass, seed production and dispersal were estimated throughout the study period, including winter. In 1985 population dynamics of the species was typical for spring ephemeral. The seedlings emerged in April and maximal population density was found at the end of April (more than 1500 i m⁻²). In the following period population density decreased up to 200 i m⁻² (dry plants in middle of June). Overall seed rain was 18 550 s m⁻². In summer 1986 the humus heaps were disturbed by gardeners. Then unexpected emergence of Asperugo seedlings was observed on bare soil surface. The plants grown and flowered in autumn and some of them survived to next spring. In such way in 1986 and 1987 several cohorts have been distinguished in the population. It is evident that Asperugo procumbens is a short-lived plant, an ephemeral (life cycle about two months). In Central Europe it usually behaves as spring ephemeral, but seeds can germinate from seed bank (in certain conditions) and plants grow in autumn to.

ECOLOGY OF SAMBUCUS EBULUS, A HERBACEOUS PLANT WITH CLONAL GROWTH, IN URBAN AREAS

P. Eliáš

Slovak Academy of Sciences, Bratislava

The Common Elder (*Sambucus nigra* L.) is a woody plant species common in European urban areas. In the other hand, the Dwarf Elder (*Sambucus ebulus* L.) is perennial, rhizomateous herb with clonal growth, occurring on cut-tree areas (clearings) in forested landscape and on embankment and abandoned-areas habitats in cultural landscape. In those habitats it forms dense stands frequently classified within an association called "Sambucetum ebuli". What are the possibilities of the perennial herb to meet with success in urban areas ? In SW Slovakia, long-term ecological research on ecology, viz population, production and physiological ecology, phenology, plant growth of *Sambucus ebulus*, was carried out in two towns: in Bratislava - the capital of the Slovak Republic, and in Trnava - the oldest royal town of Slovakia. The herbaceous elder was found in embankment and in abandoned-areas in industrial parts and in railway areas where its tall-stem stands persisted for many years. Plant height and population density varied between 1.5 and 1.8 m, and 12 and 32 m^{-2} , respectively. Above-ground dry phytomass ranged from 0.5 to 1.3 (and more) kg m^{-2} , depending on the stand height and density. "Root": shoot ratio was close to 1.4. It was found that the Dwarf Elder, as a competitive ruderal with large underground system of ramificated polycormons, is able to form a tall-herb stands, to persist on the same site (place) for many years and to tolerate disturbance of above-ground parts.

A metapopulation approach to study population dynamics in mistletoes

Eliás, P.

Slovak Acad. Sci., Bratislava, Slovakia

The application of the metapopulation concept to mistletoe population dynamics studies is analysed and discussed. Mistletoes are shrubby obligate parasites which growth attached to tree branches. Mistletoe populations are spatially structured (aggregated) and they have been distinguished by localities, host stands and communities (coenopopulations), host species, host trees and branches (*cf.* Eliás 1981, 1983, 1987, 1988, 1989). A metapopulation of mistletoes could be defined as the collection of local populations on individual trees. However, the delimitation of a local population is often subjective, e.g. in a forest stand. Levin's original metapopulation model is very limited and it must be modified to be successfully used in mistletoe population studies, namely by including: (1) host specificity and tree resistance in colonisation process, (2) dioecy and sex ratio in local populations, (3) dispersal behaviour (usually of birds) in dispersal within and among host trees, (4) host-tree size and quality, (5) host-tree age structure and mortality, and (6) spatial structure of host-tree populations.

The cyclic dynamics of lemmings along the arctic tundra

Erlinge, S., Frodin, P., Hasselquist, D., Nilsson, P. & Svensson, M.

Dept. Ecology, Lund Univ., Lund, Sweden

The between-year cyclic pattern of arctic lemmings was examined during a Russian-Swedish expedition along the Eurasian tundra in the summer of 1994. The phase of the cycle, in which local populations of the Siberian lemming (*Lemmus sibiricus*) and the Collared lemming (*Dicrostonyx torquatus*) were ascertained by a standardized snap-trapping program (the "small quadrat method") and from demographic analyses concerning age-structure and reproductive effort of captured animals at the different sites. Densities in the majority of the studied populations were high and considered to be in the peak phase. On two sites the lemming populations were in the increase phase characterised by moderate densities but extremely high reproductive rate with young individuals also being reproductively active. On one site the lemming populations had crashed; no lemmings were caught but the densities in preceding winter had been high as evidenced from the high number of winter nests and faeces. A population in a probably declining phase (based on density data and the predominance of older cohorts in the population) occurred in one site. Predation impact from weasels on the lemming population on that site probably was high. This might have caused a decline. Thus, over extensive areas in the tundra the lemming populations were in synchrony with each other but considering the total Eurasian tundra the cyclic pattern was asynchronous. The causes of the cyclicality will be briefly discussed in the light of available information from other projects of the expedition permitting an analysis of interactions between organisms of different trophic levels in the tundra ecosystems, i.e. between lemmings, their food plants and their predators.

4. Regulačné mechanizmy v populáciách

- ELIÁŠ, P., 1986: **Regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách.** In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 187-201.
- ELIÁŠ, P., 1994: **Samozahusťovanie, samorozvrstvovanie a samozried'ovanie v rastlinných populáciách.** In: Eliáš, P., (red.), 1994: Populačná biológia rastlín III. Vydav. STU Bratislava, SEKOS, Bratislava, s. 29-33.
- ELIAS, P., 1994: **Self-infilling, self-layering and self-thinning in plant populations.** In: Tallis, J.H., Norman, H.J., Begon, R.A. (eds.), Progress to meet the Challenge of Environmental Change. Proceedings of the VI. International Congress of Ecology, 21 to 26 August 1994, Manchester, s. 10.
- ELIÁŠ, P., 1995: **Stem fungi disease (*Puccinia komarowii*) on *Impatiens parviflora* in Slovakia: effects on population dynamics and its role in regulation of plant populations.** CARINTHIA II, 53, p. 14-16.

REGULAČNÉ MECHANIZMY V RASTLINNÝCH POPULÁCIÁCH

Pavol ELIÁŠ

Ústav experimentálnej biológie a ekológie CBEV SAV, Dúbravská
14, 814 34 Bratislava

Rastlinné populácie ako súbory rastlín jedného druhu rastúce na určitej ploche považujeme za základné evolučné a ekologické organizačné jednotky. Prírodný výber je totiž demografickým procesom.

Veľkosť populácie určujú vnútorné a vonkajšie faktory, t.j. faktory vo vnútri populácie samotnej a faktory stojace mimo nej /faktory jej prostredia/. Pri neobmedzenom raste je rast populácie exponenciálny, závislý len na počiatočnej veľkosti populácie N_0 , špecifickej rýchlosti rastu populácie r a čase t /porov. Obr. 1/. Tak je tomu pri dostatku živín i priestoru pre rast všetkých rastlín v populácii. V skutočnosti je však rast populácie limitovaný jej prostredím, nedostatkom živín, nedostatkom priestoru i vplyvmi susednej populácie. Preto má rast veľkosti populácie charakter logistickej krivky, ktorej horná asymptota predstavuje hornú medzu početnosti, K , tzv. únosnosť alebo nosnú kapacitu prostredia /porov. S-krivku na Obr. 1/. Populácie majú tendenciu udržiavať svoju veľkosť okolo určitej hodnoty a pri jej priblížení sa zapínajú vnútorné riadiace mechanizmy, ktoré zahŕňame pod pojem vnútrodruhovú /intrašpecifickú/ kompetícia. Je preto celkom zrejmé, že K nezávisí len na vlastnostiach prostredia, ale aj na druhu rastliny.

Veľkosť jednotlivých rastlín, ich priemerná fytomasa, ale rovnako tak celková fytomasa populácie /úroda/ sú výsledkom pôsobenia vnútorných a vonkajších riadiacich i kompenzačných mechanizmov. Ako príklad uvádzame niektoré výsledky štúdia populácie jednoročnej trávy /Tab. 1/. Pri samostatne rastúcom trse je jeho biomasa a ďalšie znaky limitovaná len geneticky podmienenými rastovými schopnosťami druhu. Pri zošlapovanom poraste rast populácie je limitovaný vonkajšími, ekologickými podmienkami, najmä mechanickým poškodzovaním pletív a

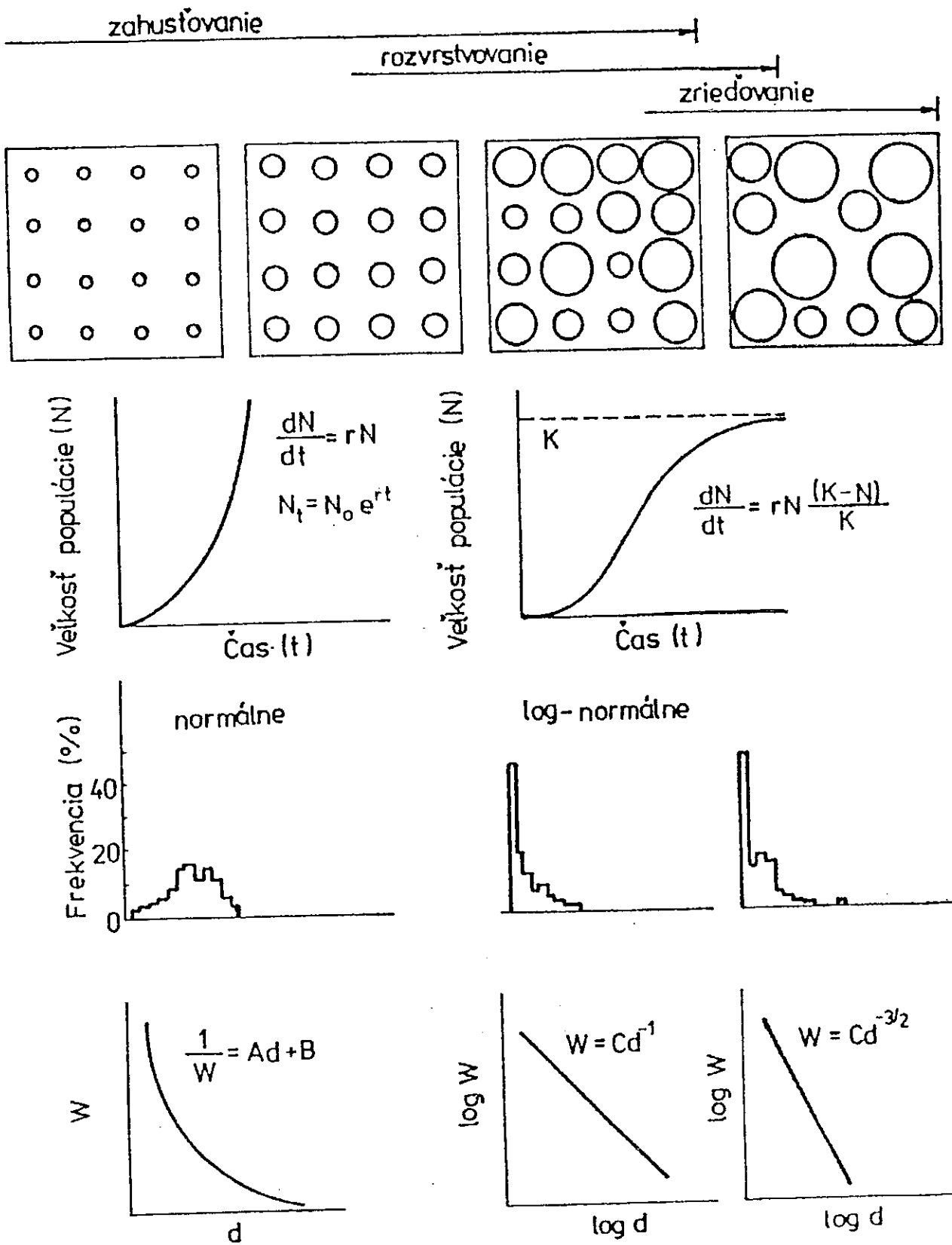
T a b u l k a 1

Variabilita veľkosti a hmotnosti trsov a ich častí pre jedno-ročnú trávu /*Sclerochloa dura* L./, rastúcu pri rôznych ekolo-gických podmienkach. Údaje sú z júna 1985 /Trnava/.

| Druh porastu | Voľne rastúci trs | Zošlapovaný porast | Hustý porast |
|--------------------------------|-------------------|--------------------|--------------|
| Hustota / 1 m^{-2} / | 1 | 220 | 49000 |
| Pomerná veľkosť trsu | 1 | 0.75 | 0.50 |
| Odnože v trse | | | |
| - počet | 117 | 4-30 | 1-8 |
| - dĺžka | 3,4-18,7 | 1,9-5,0 | 3,7-17,4 |
| Klasy v trse | | | |
| - počet | 108 | 4-30 | 1-6 |
| - dĺžka | 2,4-3,6 | - 1,9 | 0,7-3,0 |
| - hmotnosť | 0,01-0,23 | 0,007-0,04 | 0,006-0,21 |
| Klásky v klase | | | |
| - počet | 14-40 | 10-13 | 8-30 |
| - dĺžka | 0,9-1,9 | | |

a zhoršenými fyzikálnymi vlastnosťami ^{trsy} pod vplyvom zošlapu. V hustom poraste je limitom vnútrodruhovú kompetíciu o priestor a zdroje prostredia, ktorá sa prejavuje jednak v plastických odpovediach /malé rastliny/ a jednak úhynom /mortalitou/ rastlín.

V nasledujúcom texte sa obmedzíme len na rovnoveké populácie jedného druhu rastliny, čím sa vyhneme otázkam vyplývajú-cích z medzidruhovej kompetície a veľkej genotypovej hetero-genity prírodných populácií. Na druhej strane sa tak stotož-níme s porastami kultúrnych rastlín, ktoré vlastne predstavu-jú takéto modelové populácie. Sú vysievané alebo vysádzané v jednom čase a predstavujú geneticky pomerne vyrovnaný mate-riál /čisté línie a pod./. Budeme sa pritom orientovať najmä na tie riadiace a kompenzačné mechanizmy, ktoré operujú v rastlinných populáciách počas vývoja porastu.



Obr. 1 Súborná schéma najdôležitejších demografických procesov a javov /bližšie pozri v texte/.

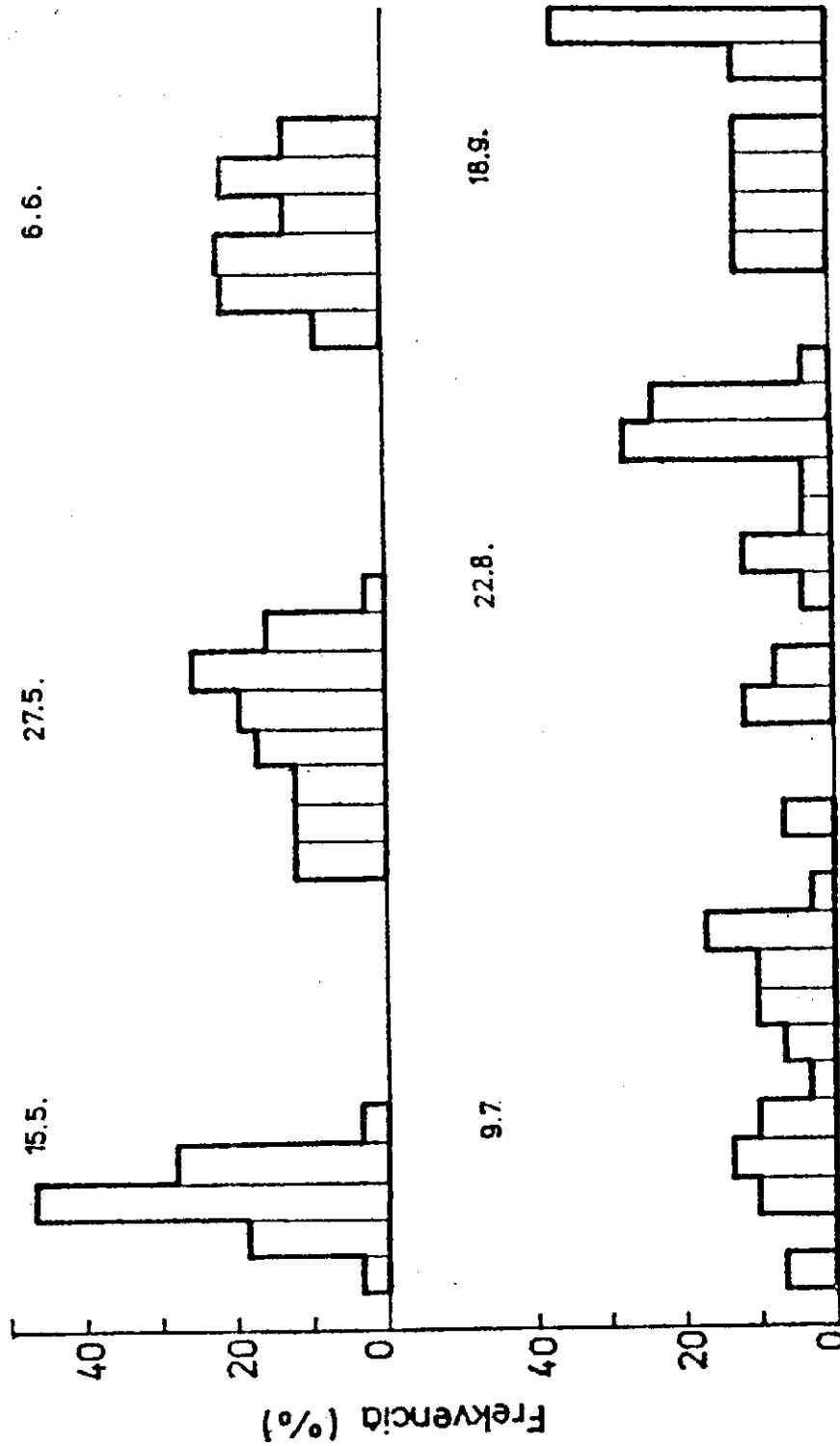
Vývoj porastu

Vývoj porastu po vzídení závisí na raste rastlín, ktoré ho tvoria. Rast jednotlivých rastlín určuje rýchlosť zväčšovania výšky porastu /výškový rast/ a rýchlosť zahusťovania, presnejšie vyplňania porastu /zväčšovanie počtu a plochy listov, rast bočných konárov/. Rýchlosť akou sa porast vyplňa závisí tiež na morfolologickej štruktúre /architektúre/ druhu rastliny, ktorá určuje o.i. aj maximálnu plochu /priestor/, ktorú daný jedinec môže zaujať vo voľnom priestore, t.j. priestore neobsadenom inými rastlinami.

Rast jednotlivých rastlín v poraste vedie postupne k zahusťovaniu porastu, t.j. k vyplňaniu vnútorného priestoru zaujatého porastom, ktoré je spojené s interferenciou a efektom zoskupovania ako javmi vnútrodruhovej kompetície /Obr. 1/. V zahusťujúcom sa poraste sa jednotlivé rastliny vzájomne ovplyvňujú, pričom intenzita interferencie postupne narastá. Pri zahusťovaní sa zvyšuje celková pokryvnosť porastu a postupne sa blíži k 100 %; táto pokryvnosť sa dosiahne skôr či neskôr v závislosti na počiatočnej hustote /hustote vysiatia či vzídenia/ a na rýchlosti rastu celkovej plochy listov. V zapojenom poraste dosahuje intenzita interferencie najväčšiu hodnotu.

Jednotlivé rastliny reagujú na zahustenie porastu jednak zmenšením rýchlosti rastu a zmenou ukladania či distribúcie asimilátov do jednotlivých orgánov, teda zmenou tvaru a formy /tzv. plastické odpovede/, a jednak odumieraním najskôr jednotlivých orgánov /listov/ a potom i celých rastlín /tzv. úhynové odpovede/. Rastliny odumierajú v dôsledku ^{nedostatku} zdrojov pre ďalší život, a to vyčerpaním rastom rastlín resp. obmedzením prístupu k zdrojom /napr. tienení susedmi/.

Odpovede jednotlivých rastlín na zahustenie /nerovnaká veľkosť rastlín/ sa na úrovni porastu prejavujú v rozvrstvení porastu podľa veľkosti rastlín /výška, fyto-masa/ i podľa distribúcie aktívneho asimilačného aparátu /plocha zelených listov/. Často sa vytvára vrstva dominujúcich, prevládajúcich veľkých rastlín a vrstva potlačených malých rastlín /Obr. 1 a 2/. Tento proces samorozvrstvenia porastu je obvyk-



Obr. 2 Zmena distribúcie početností výšok rastlín v populácii jednoročného druhu *Impatiens noli-tangere* L. / v priebehu vegetačného obdobia. Zmena od normálneho cez binomické rozdelenie až k rozdeleniu nesúmernému /J-typ/ je celkom zrejmä.

le spojený tiež s odumieraním listov v nižších vrstvách porastu /a to aj listov veľkých dominujúcich rastlín/ a odumieraním malých rastlín. Súvisí to so zhoršením svetelných podmienok v poraste, inými slovami s vnútrodruhovou kompetíciou o svetlo.

V zahustenom poraste zväčšujúca sa hustota populácií listov a konárov v dôsledku pokračujúceho rastu jednotlivých rastlín zosilňuje vnútrodruhová kompetícia o zdroje prostredia, zvyšuje počet rastlín, ktoré odumierajú v dôsledku nadmernej hustoty. Dochádza k zriedovaniu porastu, t.j. k postupnému poklesu počtu jedincov na plochu zaujatú porastom. Toto zriedovanie však neznamená, že sa znižuje aj celková pokryvnosť porastu, pretože tu fungujú kompenzačné mechanizmy. Odumretím slabších jedincov sa vytvára viac priestoru pre väčšie prežívajúce rastliny, ktoré ho vyplňajú vlastným rastom.

Vo vyvíjajúcom sa poraste prebiehajú teda tri základné procesy - samozahusťovanie, samorozvrstvovanie a samozriedovanie -, z ktorých najmä samozriedovanie má rozhodujúci samoriadiaci účinok /porov. Obr. 1/.

Samozahusťovanie porastu

Samozahusťovanie porastu predstavuje vyplňovanie priestoru zaujatého populáciou /porastom/ rastom jednotlivých rastlín, ich rozkonárovaním /odnožovaním pri trávach/ a najmä zväčšovaním počtu a plochy listov, teda zvyšovaním hustoty rastlinných častí, hustoty populácií častí rastlín v poraste. Navonok sa prejavuje vo zväčšovaní celkovej pokryvnosti porastu s časom.

Najlepším vyjadrením vyplnenia priestoru rastlinami je ich objem v jednotke objemu porastu. Z hľadiska interferencie v nadzemnej časti porastu, najmä pokiaľ ide o kompetíciu o svetlo, je asi lepšie použiť projekčnú plochu listov a ostatných orgánov. V určitom slova zmysle to môžu byť jednak listová pokryvnosť /LAI/ a jednak priestorové olistenie /LAD/, hoci aj tieto niekedy môžu skreslovať skutočné pomery v porastoch. Priestor totiž môže byť vyplnený jednak početnými konármi s malými listami, rovnako tak aj malým počtom koná-

rov s veľkými listami. Porasty tvorené rastlinami s plochými horizontálnymi listami sa budú zrejme zahusťovať rýchlejšie a jav interferencie sa objaví skôr /rastliny sa budú vzájomne ovplyvňovať skôr/ ako v porastoch tvorených rastlinami s úzkymi a vzpriamenými listami.

Pri zahusťovaní porastov sme doposiaľ uvažovali zahusťovanie nadzemnej časti, kde sú rozhodujúce tie charakteristiky rastliny a porastu, ktoré sa prejavujú v kompetícii o svetelné zdroje, svetlo, teda tie podmieňujúce vzájomné tienenie rastlín a efektívne využívanie svetla. K zahusťovaniu však dochádza aj v podzemnej časti, v koreňovej sfére, kde si rastliny konkurujú v odnímaní vody a živín.

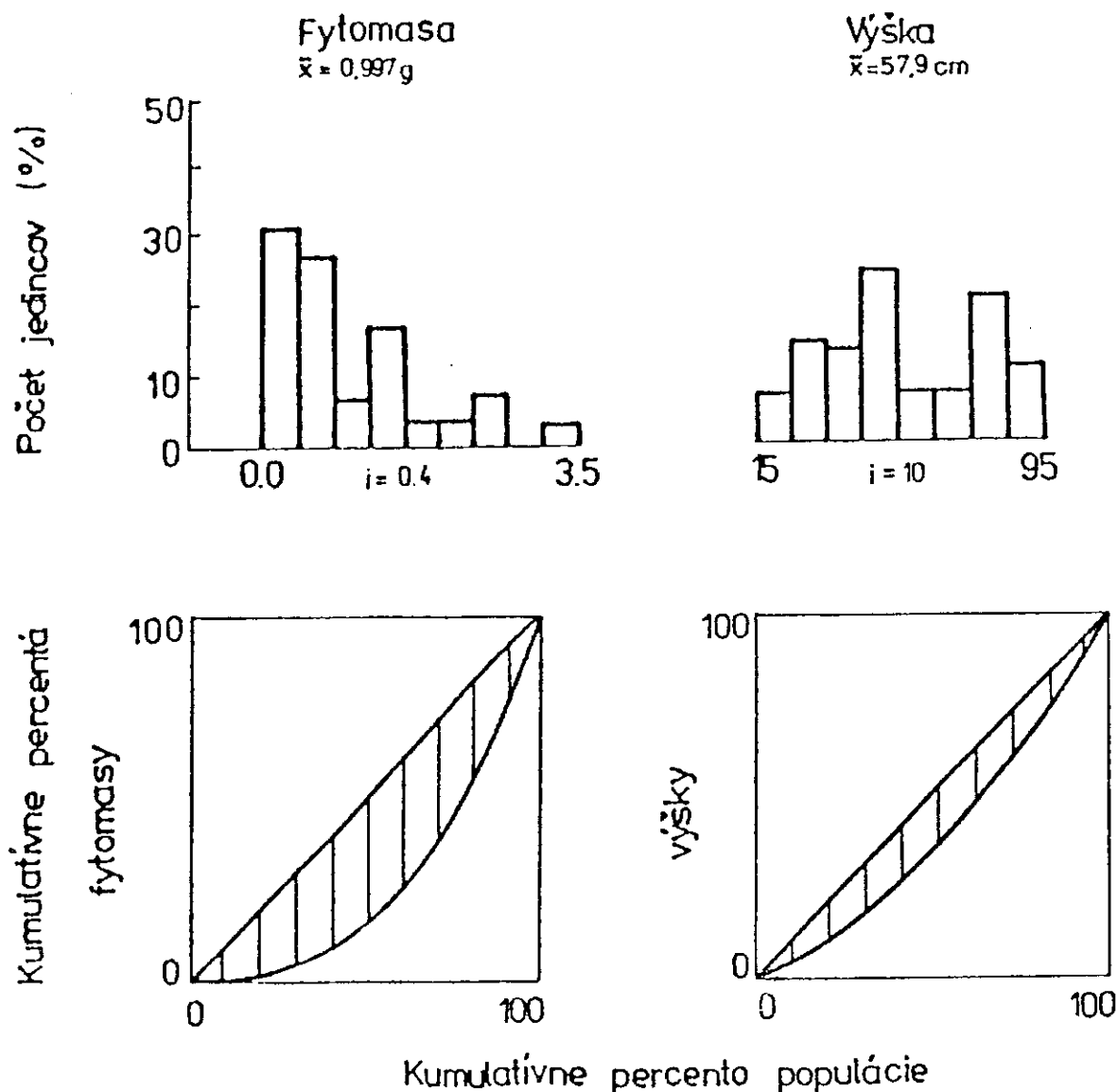
Samozahusťovanie porastu nie je neobmedzené, pretože maximálna /povedali by sme potenciálna/ veľkosť rastliny a jej architektúra sú dané geneticky a modifikované skutočnými podmienkami prostredia. Množstvo dostupných zdrojov a veľkosť "voľného" /nikým neobsadeného/ priestoru určujú do akej miery sa realizuje či nerealizuje genetický potenciál druhu.

Rýchlosť a stupeň samozahusťovania konkrétneho porastu je podmienený aj počiatočnou /iniciálnou/ hustotou porastu. Pri tom obvykle platí, že čím je počiatočná hustota vyššia, tým sa porast rýchlejšie zahusťuje až k úrovni, kedy prebieha jeho samozriedovanie. Pri nízkych počiatočných hustotách sa úroveň samozriedovania nemusí ani dosiahnuť. Tak je tomu pri kultúrnych porastoch s optimalizovanou štruktúrou pre maximálnu úrodu.

Od samozahusťovania porastu rastom rastlín odlišujeme zväčšovanie hustoty populácie jej rastom, t.j. zvyšovanie počtu jedincov na jednotku plochy. Pri samozahusťovaní porastu sa zvyšuje hustota populácií častí rastlín, pričom počet rastlín na jednotku povrchu pôdy /hustota populácie rastliny/ sa podstatne nemení, aspoň od vzídenia až po fázu samozriedovania.

Samorozvrstvovanie porastu

V priebehu vývoja porastu, jeho samozahusťovania, dochádza postupne k jeho samorozvrstvovaniu do dvoch či viacerých vrstiev podľa veľkosti /hmotnosti, výšky/ rastlín /Obr. 1 a 2/.



Obr. 3 Rozdelenie početností suchej hmotnosti a výšky rastlín a Lorenzove krivky pre hmotnosti a výšky rastlín v ceno-populácii netýkavky nedotklivej /*Impatiens noli-tangere* L./ rastúcej v jelšine pri Lozorne.

V hustých porastoch je tento proces sprevádzaný a podporovaný samozriedaním, ktoré obvykle operuje v dolných vrstvách porastu a zasahuje menšie rastliny s obmedzeným prístupom k zdrojom. Rozdelenie výšok a hmotností jednotlivých rastlín v poraste je najskôr normálne, neskôr sa stáva nesúmerným, typu L-nesúmernosti pri hmotnosti /tiež označované za log-normálne, pretože hodnoty transformované do logaritmov majú normálne rozdelenie/ a typu J-nesúmernosti pri výškach /Obr. 2/,

pričom sa niekedy objavuje bimodálne rozdelenie ako výsledok jednostrannej kompetície /o svetlo/ /porov. Obr. 3/. Rozdiely medzi distribúciami hmotnosti a výšok v rovnakej populácii ukazujú, že aspon niektoré z početných jedincov s malou hmotnosťou v hustej populácii sa usilujú udržať si výšku a tým aj postavenie v hornej vrstve, ktorú vytvárajú málopočetné veľké rastliny /Harper 1977/.

Rozvrstvovanie porastu v rovnovekých populáciách rastlín môže byť výsledkom rozdielných rýchlostí rastu jednotlivých jedincov v poraste, ktoré sú podmienené geneticky, alebo sú vyvolané interferenciou. Prvú predstavu /model 1/ predložili Koyama a Kira /1956/ a predpokladajú, že variancia relatívnych rýchlostí rastu je rozhodujúcou silou, ktorá vedie k zmene v tvare distribúcie početností a že interferencia medzi susedmi len urýchľuje resp. umocňuje nesúmernosť, ale ju nezapríčiňuje. Príčinou je najskôr polymorfizmus vo veľkosti semien a ich genotypoch, ktorý sa môže prejaviť v rýchlosti klíčenia a rastu semenáčikov. Väčšie semená majú obvykle aj vyššiu klíčivosť a vytvárajú väčšie semenáčky, ktoré sú takto zvýhodnené oproti ostatným v prístupe k zdrojom prostredia /svetlo, živiny, voda/. V nerovnovekých porastoch sú skôr klíčiace resp. vzchádzajúce semenáčky v rozhodujúcej výhode oproti neskôr vzchádzajúcim. Oneskorenie len o niekoľko dní v počiatočných fázach vývoja porastu môže mať rozhodujúci, osudový význam pre ďalší život rastliny, jej úspešnosť v kompetícii so susedmi. Tento model platí za predpokladu, že rast rastlín je exponenciálny, že existuje premenlivosť v rastových rýchlostiach a že kompetícia ju redukuje.

Druhá predstava /model 2, hierarchia dominancie a potlačenia/ vysvetľuje rozdiely vo veľkosti rastlín v porastoch tak, že veľké rastliny uzurpujú zdroje a rastú na úkor malých rastlín; hierarchia veľkostí reprezentuje tak hierarchiu exploatacie /Harper 1977/. Populácia je tvorená veľkým počtom malých jedincov a relatívne malým počtom veľkých jedincov. Veľké rastliny prijímajú neúmerne väčšie množstvo dostupnej energie /svetla/ ako menšie rastliny, ktoré sú tienené veľkými. Toto neúmerné využívanie zdrojov medzi rastlinami /tzv. jednostranná kompetícia/ vedie k tomu, že veľké rastliny rastú

viac, kým malé rastliny rastú pomaly, čo vedie k nerovnomernej distribúcií veľkostí. Keď priemerná veľkosť rastliny v poraste dosiahne úroveň samozriedovania, menšie rastliny odumierajú. Podľa druhej verzie modelu dominancie a potlačania interferencia vedie k bimodálnemu rozdeleniu výšok s rozlíšiteľnými dominantnými a potlačenými triedami /Ford 1975, Ford a Diggle 1981/.

Nebudeme sa tu zaoberať ťažkosťami pri používaní vyššie uvedených modelov. Upozorníme len na skutočnosť, že dnes nie je celkom jasné ako správne ohodnotiť hierarchiu veľkostí rastlín v populáciách. Doposiaľ sa používali rozličné miery nesúmernosti na kvantifikovanie odklonu distribúcie početností od normálneho rozdelenia. Weiner a Solbrig /1984/ kritizovali takýto postup s tým, že nesúmernosť a hierarchia veľkostí sa líšia svojim chápaním; hierarchia veľkostí je synonymom nerovnocennosti veľkostí alebo koncentrácie a navrhol používať metódy vyvinuté v ekonómii, Lorenzovu krivku a Giniho koeficient /Obr. 3/.

Samozriedovanie porastu

Zriedovanie označuje úhyn rastlín v poraste a termín samozriedovanie sa používa na označenie úhynu /mortality/ rastlín v poraste vyvolaného ním samotným. Vyjadruje postupné zmenšovanie hustoty porastu v dôsledku kompetitívnych interakcií medzi jedincami v populácii. Považuje sa za jeden z najvýznamnejších demografických procesov.

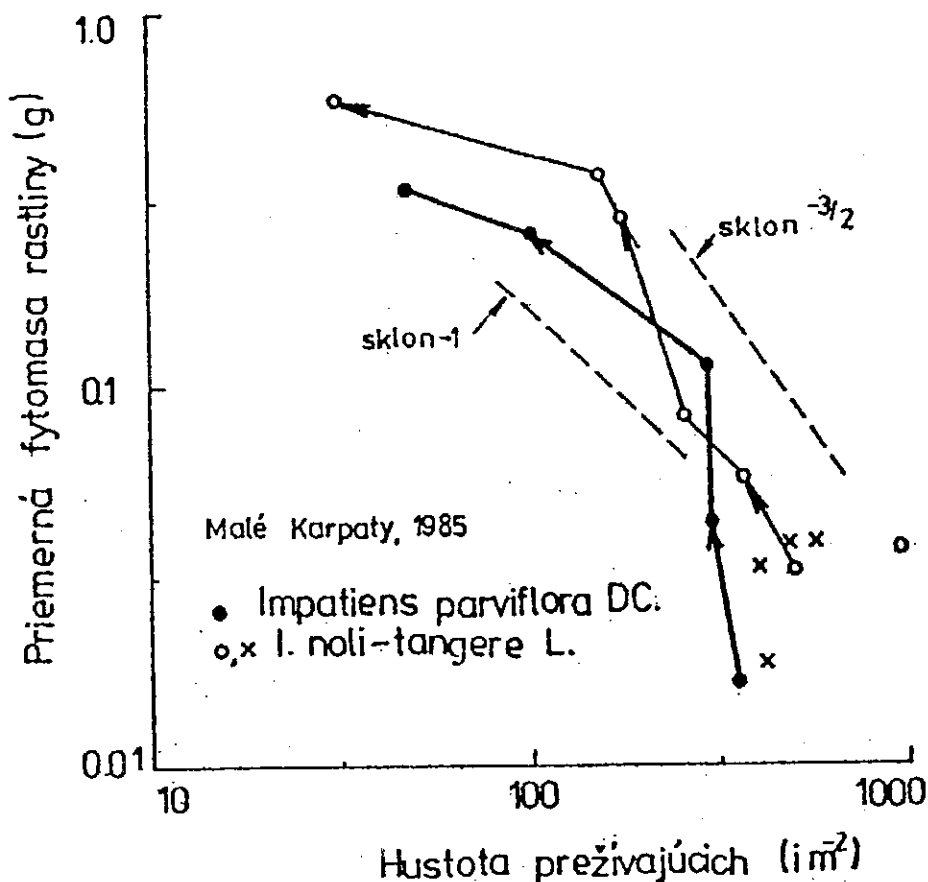
Samozriedovanie je významný riadiaci mechanizmus vo vnútri populácií rastlín, obdobný ako je v živočíšnych populáciách mortalita závislá na hustote /zvyšovanie rizika smrti spojeného so zvyšovaním hustoty populácie/. Reguluje hustotu populácie okolo hodnoty dosť pod hornú asymptotu alebo únosnosť, ktorú by mohla dosiahnuť, keby sa využili všetky zdroje energie i priestor.

Samozriedovanie opisuje "záporný trojpolovinový ^{mocninový} zákon samozriedovania" /Yoda et al. 1963/

$$w = C p^{-3/2}$$

/1/

kde w je priemerná hmotnosť rastliny v poraste, kde je úhyn



Obr. 4 Trajektorie, ktoré sledovali viacmenej rovnoveké porasty jednorokých bylín počas vývoja v bukovom /o/, jelšovom /o/ a jaseňovom /x/ lese.

rastlín vyvolaný jeho vysokou hustotou, p je hustota porastu /počet prežívajúcich rastlín na jednotku plochy/ a C je druhovo špecifická konštanta.

Samozrieďovací zákon opisuje úhyn rastlín v dôsledku kompetície v hustých rovnovekých porastoch jedného druhu. Opisuje vlastne trajektóriu, ktorú sleduje ten istý porast od okamihu, keď sa objaví úhyn rastlín v dôsledku samozahustenia /Obr. 1 a 4/. Sklon $-3/2$ znamená, že kým počet jedincov prítomných v populácii sa znižuje, hmotnosť populácie ako celku sa zvyšuje. Rýchlosť rastu jedincov teda viac než kompenzuje /a pravdepodobne aj zodpovedá za/ pokles v počtoch.

Hoci je zákon empirickej povahy, jeho platnosť potvrdilo veľa autorov /porov. White 1980, Westoby 1984/. $-3/2$ samozrieďovacia čiara ohraničuje horný limit priemernej hmotnosti rastlín v populáciách určitej hustoty. Tento sklon bol odvo-

T a b u l k a 2

Zmenšenie počiatkovej vysokej hustoty populácie vybraných druhov rastlín v dôsledku regulačných mechanizmov /údaje zo začiatku a strednej časti vegetačného obdobia/.

| Druh | Počiatková hustota /i m ⁻² / | Konečná hustota | Redukcia na %/ |
|---|--|-----------------|----------------|
| <i>Coryza canadensis</i> | 22000 | 100 | 0,45 |
| <i>Asperugo procumbens</i> | 17800 | 170 | 0,96 |
| <i>Atriplex acuminata</i> | 7700 | 92 | 1,2 |
| <i>Impatiens parviflora</i> | 368 | 48 | 13,0 |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> | 957 | 181 | 18,9 |
| <i>Sclerochloa dura</i> ^x | 14700 | 6700 | 46,0 |
| <i>Polygonum aviculare</i> ^x | 7300 | 2800 | 38,4 |
| <i>Sambucus ebulus</i> | 37 | 26 | 70,3 |

^x populácie rástli spolu v jednom spoločenstve

dený z jednoduchého geometrického modelu, ktorý vzťahuje hmotnosť rastlín k obsadenej ploche /pozri Yoda et al. 1963/. Odráža skôr kompetíciu o svetlo /tienenie/ v poraste, ako kompetíciu koreňov o vodu a živiny. Indikuje to aj sklon čiary blízko -1 pre netýkavku v zapojenom bukovom poraste /Obr. 4/.

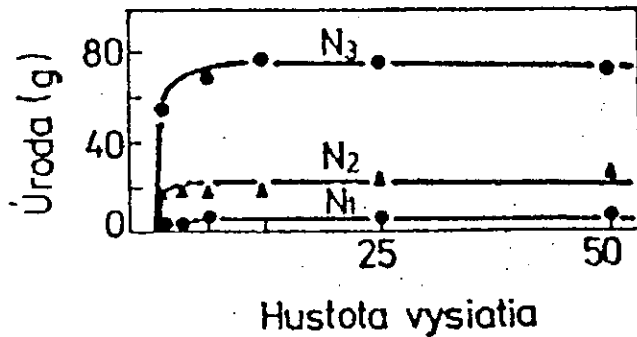
V obecnej podobe možno samozriedavací zákon napísať nasledovne /White 1980/

$$W = C d^{-a} \quad /2/$$

kde W je hmotnosť, d je hustota a C a a sú konštanty; a je sklon čiary v grafe log/log hustoty a priemernej hmotnosti rastliny a log C je priesečník čiary na ordináte

$$\log W = \log C - a \log d \quad /3/$$

Konštanta C má limitný rozsah hodnôt medzi 3,5 a 4,3 /White 1980/ a a má často hodnotu - 1,5 /Yoda et al. 1963/, keď ide o porast, v ktorom je úhyn rastlín vyvolaný vysokou hustotou /a vnútrodruhovou kompetíciou z nej vyplývajúcou/. V redších



Obr. 5 Vzťah medzi výnosom /suchou hmotnosťou na jednotku plochy/ a hustotou výsevu stoklasa *Bromus unioloides* pri troch úrovniach dusíkatej výživy /Donald 1951/.

porastoch je sklon priamky blízky -1 , čo znamená, že priemerná hmotnosť jednej rastliny v populácii je tým menšia čím je hustota populácie vyššia.

Samozriedovanie ovplyvňujú aj vonjakšie faktory, napríklad hlboký tieň alebo chudobné pôdy, tým, že oslabujú alebo zosilňujú jeho pôsobenie. V porastoch rastúcich v tieni sklon trajektorie obvykle nedosahuje hodnotu $-1,5$, ale sa pohybuje okolo hodnoty -1 /Westoby 1984/. Na druhej strane sa ukazuje, že samozriedovanie je intenzívnejšie na úrodnejších pôdach. Toto zovšeobecnenie označil Harper /1977/ za "Sukačevov efekt", pretože vychádza z pozorovaní tohoto ruského vedca. Pri rovnakej hustote populácií je väčší úhyn rastlín na úrodnejších pôdach. Prežívajúce rastliny sú pritom väčšie a podriadené rastliny sú úplne eliminované.

Stupeň redukcie počtu jedincov v populáciách v priebehu rastového /vegetačného/ obdobia je rôzny a závisí na druhu rastliny, počiatkovej hustote i vlastnostiach stanovišťa /Tab. 2/.

Hustota porastu a výnos

Závislosť medzi hustotou vysiatia a celkovou hmotnosťou populácie vyjadruje "zákon o konštantnom konečnom výnose porastu" /Kira, Ogawa et Shinozaki 1953//Obr. 5/. Ukazuje, že so zvyšujúcou sa hustotou výsevu výnos porastu narastá len do určitej, tzv. kritickkej hustoty a po jej prekročení sa už ďalej nezvyšuje /zostáva konštantný/.

Zákon potvrdzuje existenciu kompenzačných mechanizmov v populáciách. V nezriedovaných porastoch /teda v porastoch s hustotou pod úrovňou samozriedovania/ interferencia medzi jedincami vedie k zmenšovaniu priemernej fytohmoty jedinca, avšak táto je kompenzovaná vyššou hustotou populácie, takže celková biomasa populácie /t.j. výnos/ zostáva nezmenaná. V nezriedovaných porastoch teda výnos nezávisí na hustote čo možno vyjadriť vzťahom $Y = \text{konšt.}$ V zriedovaných porastoch dochádza tiež ku čiastočnej kompenzácii, ktorá vedie k tomu, že so znižujúcou sa hustotou porastu /v dôsledku samozriedovania/ sa zväčšuje celková biomasa populácie. Vzťah medzi výnosom a hustotou možno vyjadriť vzťahom $Y = Cd^{-1/2}$.

Výnos v nezriedovaných porastoch po dosiahnutí tzv. kritického hustoty výsevu je určený podmienkami prostredia, v rovnakých podmienkach sa nemení bez ohľadu na počet jedincov, ktoré porast tvoria. Nezávisí na hustote populácie. Rovnaký výnos sa môže dosiahnuť menším počtom veľkých rastlín, alebo veľkým počtom malých rastlín. Premennivosť v hustote výsevu je v širokom rozsahu kompenzovaná premenlivosťou v rýchlosti rastu jednotlivých rastlín.

Závislosť priemernej hmotnosti jedinca rastliny na hustote výsevu v období konečného výnosu je hyperbolická /Obr. 1/ So zvyšujúcou sa hustotou sa znižuje priemerná hmotnosť jedinca. Tento vzťah opisuje v lineárnej forme rovnica recipročnej úrody

$$1/w = A d + B \quad /4/$$

čo je vzťah medzi obrátenou /reciprokou/ hodnotou priemernej hmotnosti jedinca $1/w$ a počiatočnou hustotou populácie h . Tento vzťah je tak obecný, že bol označený za "zákon recipročnej úrody" /Shinozaki a Kira 1956/.

Vyššie uvedené zákonitosti poukazujú na to ako veľmi sú dôležité vývinové dôsledky hustoty v porastoch, vrátane porastov kultúrnych plodín. Súčasne poukazujú na skutočnosť, že optimálna hustota pre výnos porastu /t.j. pre produkciu celkovej suchej fytohmoty/ sa môže odlišovať od optimálnej hustoty pre osobitný produkt /napr. semená, zásobné korene alebo cukor/.

Medzi celkovou hmotnosťou rastliny a hmotnosťou jej časti existuje dobre definovaný vzťah, ktorý v logaritmicko-trans- formácii má lineárny charakter /Kira et al. 1953/

$$\log w_{\text{celková}} = \log K + \mathcal{L} \log w_{\text{časť}} \quad /5/$$

kde \mathcal{L} a K sú konštanty. Z tohoto vzťahu vyplýva, že optimálna hustota pre časť rastliny je nižšia ako optimálna hustota pre celkový výnos porastu. Ak rovnicu recipročnej úrody napíšeme v obecnnejšom tvare

$$w^{-a} = A d + B \quad /6/$$

potom exponent $a = 1$ pre celkový výnos a $a < 1$ pre časť rast- liny. Pritom $a_{\text{časť}} = a_{\text{celok}} \times \mathcal{L}$.

Súhrn

V rastlinných populáciách operujú riadiace a kompenzačné mechanizmy, ktoré rozhodujú o celkovej biomase populácie a priemernej veľkosti rastliny, ktoré ju tvoria, ako aj o vzťa- hu medzi hustotou a uvedenými populačnými charakteristikami. Vo vyvíjajúcom sa poraste operujú tri procesy - samozahusťo- vanie rastom rastlín, samorozvrstvovanie a samozriedovanie -, z nich posledný má rozhodujúci samoregulačný charakter. Vzťahy medzi hustotou a výnosom porastu ako aj medzi husto- tou a priemernou veľkosťou rastliny v populácii majú exakt- ný charakter a boli formulované do matematických modelov /rovníc/. Tieto vzťahy je potrebné rešpektovať pri optimali- zovaní štruktúry a architektúry porastu s cieľom dosiahnuť maximálny výnos, či úrodu želateľného produktu.

Samozahusťovanie, samorozvrstvovanie a samozried'ovanie v rastlinných populáciách

Pavol ELIÁŠ

Botanický ústav SAV, Dúbravská 14, SK-842 23 Bratislava

ELIÁŠ, P., 1994: Self-thickening, self-layering and self-thinning in plant populations. In: *Plant Population Biology III*, Ed. Eliáš, P., Bratislava, p. 29-33.

Tree different regulation and compensation processes (mechanisms) in plant populations are considered: self-infilling, self-layering and self-thinning (cf. ELIÁŠ 1986). The concept integrates demographic, production-ecological and eco-physiological phenomena which occur in a stand during its development; it also integrates dynamic and topographic approaches to the study of plant population dynamics. The term self-thickening and self-layering were introduced by ELIÁŠ (1986) to describe of changes in plant populations during growth and developmet of a stand. Self-thickening describe infilling of space occupied by a stand by growth of individual plants, including increasing in population density of leaves, branches, and other organs. Self-layering describes the process of vertical stratification of a stand during self-thickening. It includes size hierarchy and size inequality. It was found (cf. ELIÁŠ, 1992, 1993) that intrapopulation static allometric relationships in dense (crowded) populations can be fitted by curve but the curve may be divided into linear segments according size groups of individuals [dominant, subdominant (intermediate) and suppressed plants].

Keywords: regulation mechanisms, population dynamics, self-thickening, self-layering, self-thinning

V rastlinných populáciách operujú riadiace a kompenzačné mechanizmy, ktoré rozhodujú o hustote a celkovej biomase populácie, o priemernej veľkosti rastliny v populácii, ako aj o vzťahoch medzi hustotou a uvedenými ďalšími populačnými charakteristikami.

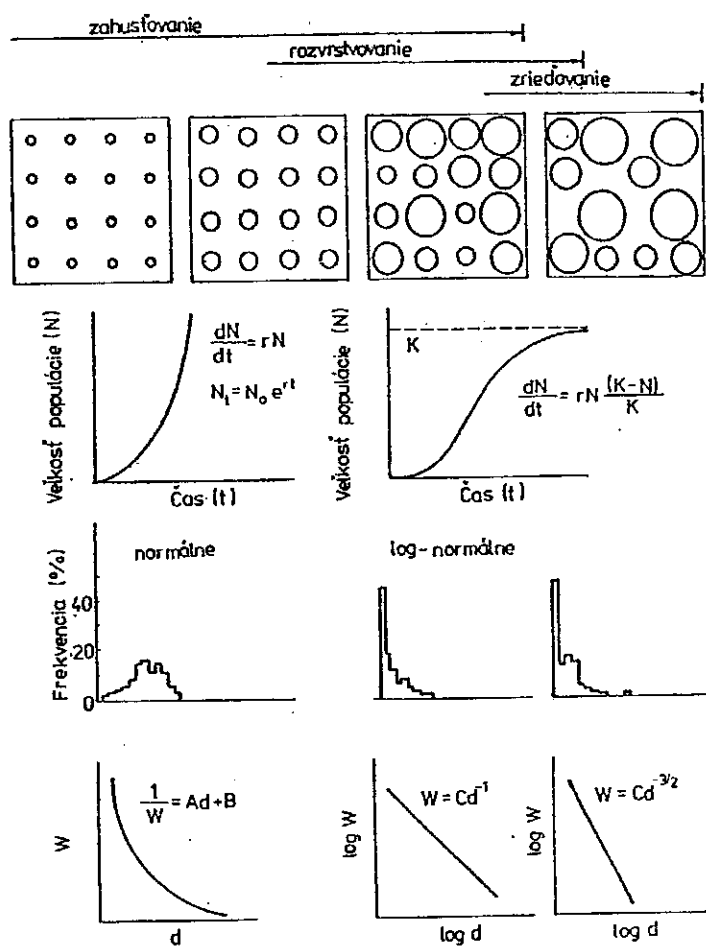
Vo vyvíjajúcom sa poraste operujú tri procesy - samozahusťovanie rastom rastlín, samorozvrstvovanie a samozried'ovanie (ELIÁŠ, 1986, 1991, 1992). Priebeh týchto procesov, ich povaha a vzájomný vzťah je schématicky znázornený na Obr. 1.

Samozahusťovanie porastu

Samozahusťovanie porastu predstavuje vyplňovanie priestoru zaujatého populáciou (porastom) rastom jednotlivých rastlín, ich rozkonárovaním (odnožovaním pri trávach) a najmä zväčšovaním počtu a plochy listov, teda zvyšovaním hustoty rastlinných častí (modulov), hustoty populácií častí rastlín v poraste. Navonok sa prejavuje vo zväčšovaní celkovej pokryvnosti porastu s časom.

Jednotlivé rastliny reagujú na zahustenie porastu jednak zmenšením rýchlosti rastu a zmenou ukladania či distribúcie asimilátov do jednotlivých orgánov, teda zmenou tvaru a formy (tzv. plastické odpovede), a jednak odumieraním, najskôr

jednotlivých orgánov (listov) a potom i celých rastlín (tzv. úhynové odpovede). Rastliny odumierajú v hustých porastoch v dôsledku nedostatku zdrojov pre ďalší život, a to ich vyčerpaním rastom rastlín resp. obmedzením prístupu k zdrojom (napr. tienení susedmi).



Obr. 1. Schéma troch regulačných a kompenzačných procesov, operujúcich v rastlinných populáciách počas vývoja porastu (ELIÁŠ, 1986).

Samorozvrstvovanie porastu

Odpovede jednotlivých rastlín na zahustenie (nerovnaká veľkosť rastlín) sa na úrovni porastu prejavujú v rozvrstvení porastu podľa veľkostí rastlín (výška, fytomasa) i podľa distribúcie aktívneho asimilačného aparátu (plocha zelených listov) do dvoch či viacerých vrstiev. Často sa vytvára vrstva dominujúcich, veľkých rastlín a vrstva potlačených, malých rastlín. Hierarchia veľkostí

Samozried'ovanie porastu

V zahustenom poraste zväčšujúca sa hustota populácií listov a konárov v dôsledku pokračujúceho rastu jednotlivých rastlín zosilňuje vnútrodruhovú kompetíciu o zdroje prostredia, zvyšuje počet rastlín, ktoré odumierajú v dôsledku nadmernej hustoty. Dochádza k zried'ovaniu porastu, t.j. k postupnému poklesu počtu jedincov na plochu zaujatú porastom.

Samozried'ovanie označuje úhyn (mortalitu) rastlín v poraste, ktorý je vyvolaný samotným porastom (jeho hustotou). Vyjadruje postupné znižovanie hustoty porastu v dôsledku kompetitívnych interakcií medzi jedincami v populácií. Považuje sa za jeden z najvýznamnejších demografických procesov.

Samozried'ovanie reguluje hustotu populácie okolo hodnoty dosť pod hornú asymptotu (alebo únosnosť), ktorú by mohla populácia dosiahnuť, keby sa využili všetky zdroje energie a priestor.

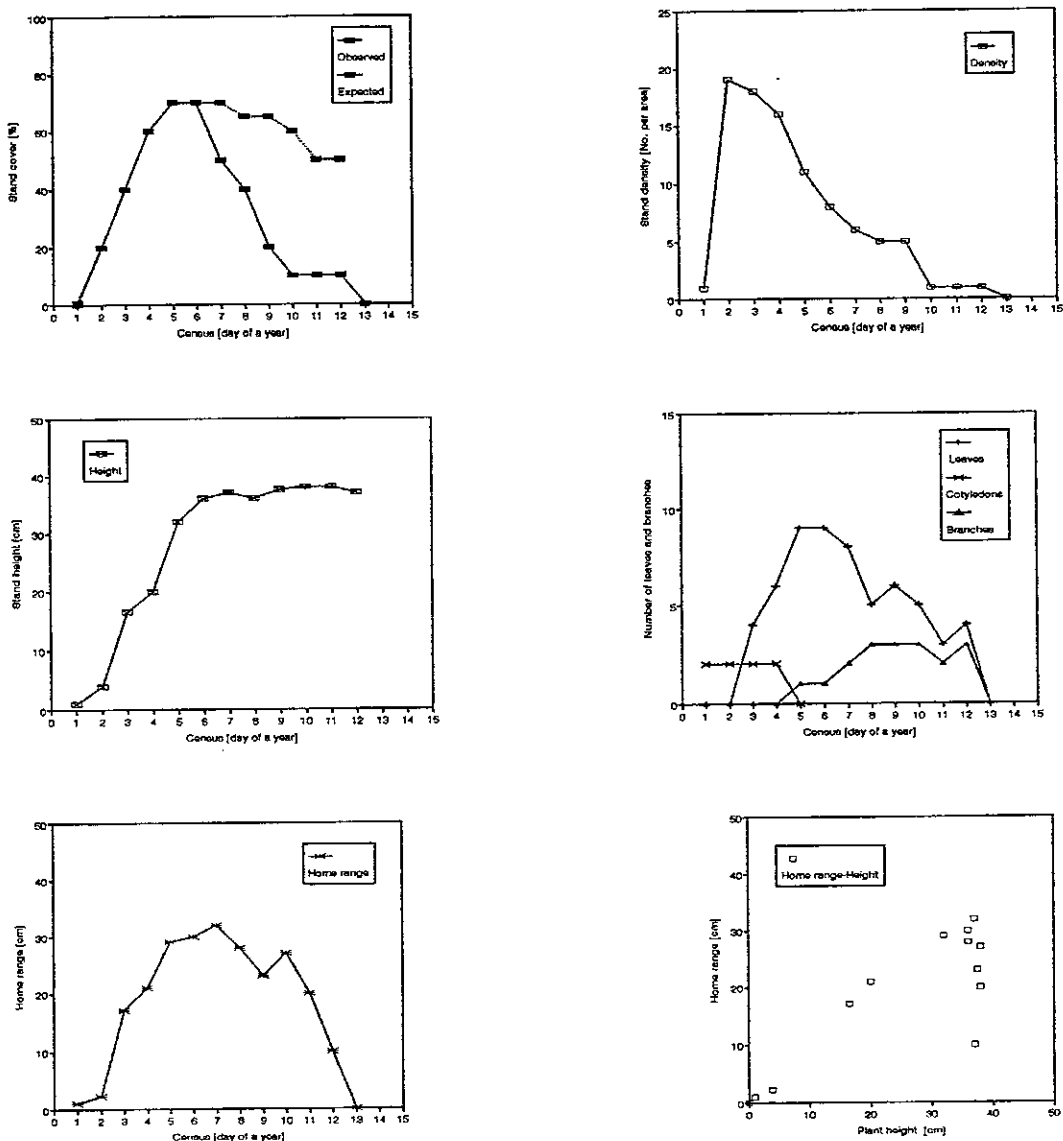
Uvedenú predstavu som testoval na populáciách jednoročných rastlín v lesných porastoch a na rúbaniskách (ELIÁŠ, 1987, 1992, 1993), ale aj v hustých porastoch jednoročných a trvácich ruderálnych druhov (ELIÁŠ, 1991, 1992). Na Obr. 2 sú znázornené výsledky zo štúdia populácie *Impatiens parviflora* v Bratislave-Železnej Studienke. Dobre demonštrujú fungovanie všetkých troch spomínaných procesov/mechanizmov v rastlinných populáciách. Tieto pozorovania potvrdzujú tiež, že proces zried'ovania populácie prebieha rýchlejšie v hustejších populáciách a úhyn jedincov začína najmenšími jedincami v populácii, kým najväčšie (najvyššie) jedince obvykle hynú ako posledné (Eliáš 1992).

Výsledky z terénneho výskumu *Impatiens glandulifera* Royle na lokalite Kráľovská lúka pri Dunaji (Gabčíkovo) (ELIÁŠ, 1993) ukazujú, že populácie na okraji lesa majú vyššiu hustotu a vykazujú väčší úhyn rastlín počas vývoja populácie (porastu), v porovnaní s populáciami v lesnom poraste (menšia hustota, menší úhyn). Toto pozorovanie potvrdzuje a dopĺňa výsledky dosiahnuté v predchádzajúcich rokoch v populáciách *Impatiens parviflora* DC. v Bratislave-Železnej Studienke, o procese zried'ovania populácie.

Zaujímavé výsledky sa získali pri štúdiu vertikálnej štruktúry, biomasy, veľkostnej štruktúry a allometrii populácie *Impatiens parviflora* DC. na ekotonovom stanovišti na lokalite Bratislava-Železná Studienka (ELIÁŠ, 1992). Detailne som analyzoval tri skupiny jedincov: nadúrovňové, úrovňové a potlačené. Príspevok nezávisle dopĺňa a rozvíja allometrický model (modely), ktorý publikovali Weiner a Thomas (*Ecology* 73, 2, 648-656, 1992). Ukazuje, že vnútropopulačné statické allometrické vzťahy v hustejších populáciách vyjadruje síce krivka, ktorú však možno rozdeliť na lineárne úseky podľa veľkostných skupín jedincov. Tento fakt sa doposiaľ pri štúdiu populácií a pri modelovaní populačných procesov

nepredpokladal (predpokladali sa lineárne vzťahy).

Doterajšie skúsenosti ukazujú, že predstavu o samozahusťovaní, samorozvrstvovaní a samozriedňovaní (ELIÁŠ, 1986) v rastlinných populáciách, ktorá bola aplikovaná najskôr na monodominantné porasty jednodruhových populácií jednorokých druhov, je možné rozšíriť



Obr. 2 Zmena populačných a rastových charakteristík *Impatiens parviflora* DC. počas vývoja (apríl-september, 14-dňové intervaly) v podraste dubovo-hrabového lesa pri Bratislave.

aj na populácie trvácich druhov, na zmes populácií viacerých druhov, vrátane spoločenstiev. Zdá sa, že koncepcia má univerzálnu platnosť, pretože ju možno aplikovať nielen na vývoj porastu, ale aj na sukcesiu rastlinných spoločenstiev.

Literatúra

- ELIÁŠ, P., 1986: Regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách. In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 187-201.
- ELIÁŠ, P., 1987: Size inequality in ceonopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. *Biológia*, 42, p. 881-891.
- ELIÁŠ, P., 1991: Is *Asperugo procumbens* a spring ephemeral?. In: 6. Osterr. Botanikertreffen, Kurz Beitrage. Ed. Haffellner, J.. Graz, s. 13-13.
- ELIÁŠ, P., 1991: Regulation mechanisms in plant populations. In: Horváth, F. (ed.), Mechanisms in vegetation dynamics. Abstracts of Lectures and Posters. 34th Symposium of IAVS - Int. Assoc. Vegetation Science, 26-30 August 1991, Eger, p. 17-18.
- ELIÁŠ, P., 1992: Ecology of *Sambucus ebulus*, a herbaceous plant with clonal growth, in urban areas. In: Clonal growth and biodiversity in severe environments. Abstracts. Krkonoše, s. 7-7.
- ELIÁŠ, P., 1992: Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual *Impatiens parviflora* D C. on a clearing in SW Slovakia. *Ekológia (CSFR)*, 11, No. 3, s. 299-313.
- ELIÁŠ, P., 1992: Populačná dynamika a regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách. In: II. seminár populačnej biológie rastlín, Bratislava, ed. P. Eliáš, s. 13, abstrakt
- ELIÁŠ, P., 1993: Príspevok k ekológii a rozšíreniu *Impatiens glandulifera* na Slovensku. *Bull. Slov. Bot. Spoloč.*, 15, s. 26-30.
- ELIÁŠ, P., 1993: Plant allometry in populations of annuals with size hierarchy. In: Int. Bot. Congress, Tokyo, Proceedings, s.
- ELIÁŠ, P., 1993: Population dynamics of *Impatiens glandulifera* ROYLE in a year without summer flood events. In: Heiselmayer, P. (Hsg.), 7. Österr. Botanikertreffen, Kurzf. Beitr.: 69, Salzburg 1993.

Symposium 1C

Plant Growth and Competition

Li, B & Watkinson, A R (Norwich, UK).
WEED-CROP COMPETITION.

The effects of both intraspecific competition in monocultures of carrots and interspecific competition between carrots and a range of weed species are described in this paper. Size hierarchy development in monocultures of carrots is described and it is shown that small differences in emergence time over a three day period have a strong influence on plant performance. Variation in the relative growth rate of cohorts is discussed in relation to asymmetric and symmetric competition. In mixtures of weeds and carrots a neighbourhood approach was used to investigate the competitive effects of eight weed species on the performance of target plants of carrot. The relationship between the performance of target carrot plants and the density of neighbours was strongly non-linear. A new index of competitive effect is outlined which allows the competitive hierarchy of plant species to be quantified. It is shown that the competitive effect of the eight weed species is related primarily to the absolute growth rates of the weed species grown in isolation.

Puntieri, J G & Pysek, P (Bariloche, Argentina).
BRANCH PRODUCTION AND SIZE HIERARCHIES IN EXPERIMENTAL POPULATIONS OF *GALIUM APARINE*.

We tested the following hypothesis: the development of size hierarchies in *Galium aparine* populations is delayed because of the basipetal development of branches characteristic of this species. An experiment involving a branch-clipping treatment and a control for low density (one plant per pot) and high density (about 40 plants per pot) with 20 replicates was carried out. All branches longer than 2mm were clipped in the treated plants. Two non-destructive measurements of labelled plants and a harvest of above-ground and below-ground organs were carried out. The clipping treatment affected the biomass at harvest only in the case of isolated plants. The higher co-efficient of variation of the relative growth rate for the clipped plants and the higher number of shifts in the position of individual plants within the ranking of sizes among the untreated plants indicate that a more pronounced level of dominance and then suppression was taking place among the treated plants. The results support the hypothesis proposed. By placing their main branches at a low level in the canopy, the dominant individuals may have a high probability of losing their position in the hierarchy of sizes of the population.



Elias, P (Bratislava, Slovakia).
SELF-INFILLING, SELF-LAYERING AND SELF-THINNING IN PLANT POPULATIONS.

Population dynamics and structure of annuals were studied in monospecific populations during the development of a stand. Three different phenomena and/or regulation mechanisms were observed/distinguished: (1) Self-infilling or self-thickening operates predominantly at beginning of stand development at lower densities. It is an in-filling of an area/space which is occupied by a population (a stand) due to growth of individual plants. It is limited by gene-potential of a plant, ie maximal plant size and architecture of a plant. Its rate and degree is determined by initial density of a stand (sowing density, density of seedlings). (2) Self-layering operates at moderate densities. It is a differentiation of the stand into vertical layers (strata) due to "plastic responses" of individuals. Increasing in size variability in a population, asymmetry/skewness of plant size distributions or bimodality in the distributions and "size hierarchies", viz. dominant (large) and suppressed (smaller) individuals, can be observed. (3) Self-thinning operates at higher densities, at limited availability of resources. It is a decreasing in density of a population (a stand) due to loss of modules and individuals ("mortality responses"). It is considered as a density-dependent intraspecific competition, an important driving force for natural populations. It was described and modelled by "-1.5th power law of self-thinning".

Takada, T (Hokkaido, Japan).
THE OPTIMAL ALLOCATION MODEL FOR SEED AND VEGETATIVE REPRODUCTION IN PERENNIAL PLANTS.

Most of herbaceous perennial plants reproduce both sexually and asexually, namely they regenerate through seeds and vegetative propagules. Therefore, the evolutionary significance of vegetative reproduction is an important subject in order to understand the life history of plants comprehensively. In the present paper, the optimal allocation to both seed and vegetative reproduction is analysed in terms of the density-dependent Lefkovich matrix model, which describes a density-dependent population dynamics with a stage specific pattern of reproduction and mortality. The obtained results are (1) The ESS of the allocation to two kinds of reproduction depends on the shape of the trade-off curve between the number of seeds and of vegetative propagules, but does not depend on the emergence rate of seeds and the survival rate at seedling stage. (2) In the habitat where the survival rate at the juvenile and flowering stages are low due to the harshness or herbivory in the environment, perennial plants with more seed reproduction are favoured. On the contrary, perennial plants with more vegetative reproduction are favoured in the favourable environment.

Stem fungi disease (*Puccinia komarowii*) on *Impatiens parviflora* in Slovakia: effects on population dynamics and its role in regulation of plant populations

Pavol ELIÁŠ

Institut of Botany, Slovak Academy of Sciences,
SK-842 23 Bratislava, Slovakia

Abstract: Since 1985 population dynamics of *Impatiens parviflora* DC., an invasive annual of Central-Asiatic origin, have been studied in several localities in western Slovakia (Malé Karpaty Mts.). A stem disease on *Impatiens* was observed first time in 1987 in the populations at Bratislava-Železná Studienka; it was determined as *Puccinia komarowii* (ELIÁŠ 1994). Since that time number of infected plants has progressively increased from a year to year and spreading of the disease was evident. In April 1994 65–99% of plants in the forest populations was infected by the stem disease. The infected plants have survived only some weeks and they were among the first plants died during next months (predominantly in May). Extremely high mortality of infected plants (close to 100%) resulted in lower population density and in reduction of fruit production in the population. The infection of *I. parviflora* by the pathogenic fungi has a strong impact on its population biology.

Introduction

Fungal parasites can attack agricultural plants and can reduced harvest. There are several reports on the occurrence of significant levels of disease in wild populations (cf. SILVERTOWN and LOVETT DOUST 1993) The fungi may influence the population dynamics of a plant population (HARPER 1977, BURDON 1987).

Puccinia komarowii TRANZSCH. 1903 was described on *Impatiens parviflora* DC. and *I. amphorata* EDGEW. in Central Asia and northern Himalayas. Since 1st world war it spread on western direction up to Switzerland and northern France. In Eastern Europe (Ukraine) it was found in 1921, in Switzerland in 1938 (MAJEWSKI 1979) on *Impatiens parviflora*.

Puccinia komarowii attacks the stem of young *I. parviflora* plants in closed deciduous stands of *Carpinus betulus* and *Quercus petraea* (Quercus-Carpinetum) and in beech forests (Asperulo-Fagetum). It forms ecies on stems and stalks of young plants. In Slovakia it infects hypocotyls and stalk of cotyledons of *Impatiens parviflora* in their dense stands. Up to 90% of plants/stems may be attacked per 1 m².

The main goal of the project was to study role of a disease in regulation of population dynamics and/or effects of the disease on mortality of plants during the development of the stand/population.

Material and methods

In an oak-hornbeam forest at Bratislava Železná Studienka population dynamics and regulation mechanisms in *Impatiens parviflora* DC. population have been studied since 1985. Permanent quadrats (square plots) were selected and fixed in forest understorey and in neighbouring cutted-areas. Since seedlings emergence the plants were counted and measured in 14-days intervals. Healthy status was analysed in field populations and diseased and healthy stems were distinguished (healthy and infected plants). In 1993 and 1994 permanent plots were also situated in such stands of *I. parviflora* where the stems were attacked by fungi. Effects of the fungi on stem/plants morphology was studied in both infected and healthy populations.

Results and discussion

A stem disease on *Impatiens* was observed first time in 1987 in the populations at Bratislava-Železná Studienka; it was determined as *Puccinia komarowii* (ELIÁŠ 1994). Since that time number of infected plants has progressively increased from a year to year and spreading of the disease was evident. In April 1994 65–99% of plants in the forest populations was infected by the stem disease.

HARPER (1977) noted in crops pathogens persist in the soil (as a slow-growing or resting mycelium, and long-lived spores) it seems probable that an entirely similar disease accumulations occurs in the soil, under more natural vegetation, but there has been little serious study of this possibility. Our results show, that such disease accumulation actually has occurred in *Impatiens* population.

In 1993 *Puccinia komarowii* affected directly more than 30 percent of individuals in the population and caused death of young plants during May and June.

Field observations, performed in different populations in April to May 1994, showed infection percentages of 0 to 90%. High percentages of infection were found in dense populations. In strongly infected populations the mean percentage of disease appeared to be about 70%. It is known also from other populations than dense plant stands are particularly susceptible to fungal disease (BURDON 1987).

Puccinia komarowii affects morphology of *Impatiens* plants. It stimulates the elongation of the hypocotyls and shoots, so that shoots with an infection by *Puccinia komarowii* surmount all other plants up to 5–7 cm.

Heavily infected stems died after one-two months of infection. High mortality in parasitised plots has observed in May and June. During hot and drought period only healthy plants have survived.

In the field, the majority of the infected plants die before flowering and/or seed formation and set. It means that the fungi disease affects reproduction of *Impatiens* by decreasing production of seeds in natural populations.

It is evident that *Puccinia komarowii* caused high mortality in *Impatiens* populations in spring and has important role in regulation of population density of the species.

The disease actually affected population dynamics and reproduction of *Impatiens parviflora* DC. and it must be, therefore, considered as an important regulation factor also in the invasive species (anthropophytes).

REFERENCES

- BURDON, J. J. (1987): *Disease and Plant Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ELIAŠ, P. (1992): Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual *Impatiens parviflora* DC. on a clearing in SW Slovakia. *Ekológia (CSFR)*, 11:299–313.
- (1994): Population dynamics and regulation mechanisms in plant populations. In: Institute of Botany Annual Report for 1993. Slovak Academy of Sciences, Bratislava, p. 19–20.
- ERNST, W. H. O. (1983): Population biology and mineral nutrition of *Anemone nemorosa* with emphasis on its parasitic fungi. *Flora*, 173:335–348.
- HARPER, J. L. (1977): *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, 892 p.
- MAJEWSKI, T. (1979) *Grzyby (Mycota)*. Tom XI: Podstczaki (Basidiomycetes), Rdzawnikowe (Uredinales) II. Wydaw., Warszawa, 464 p.

Zur Gattung *Pritzelago* in den Ostalpen

Von Thorsten ENGLISCH

Für die kritische „Flora von Österreich“ wurde die Gattung *Pritzelago* O. KUNTZE (= *Hutchinsia* R. BR.) mit der nun einzigen Art *P. alpina* (L.) O. KUNTZE im Ostalpenraum einer kritischen Revision unterzogen. Anstoß dazu lieferte die Publikation von TRPIN (1974), die aus dem Gebiet der Julischen Alpen eine neue Sippe als *Hutchinsia alpina* subsp. *austroalpina* beschrieb und damit erneut das Augenmerk auf die schon lange bekannten und mit vielen Namen belegten „Übergangsformen“ zwischen *P. alpina* subsp. *alpina* und subsp. *brevicaulis* lenkte. Diese „Übergangsformen“ waren auch der Grund, daß diese beiden Sippen wiederholt ihren Status – vom Rang einer Art zur Unterart bzw. umgekehrt – wechselten.

Die Unterscheidung der subsp. *brevicaulis* von subsp. *alpina* wurde durch SPRENGEL bereits 1825 (unter dem Namen *Hutchinsia brevicaulis*) durchgeführt, bekannt wurde sie vor allem durch HOPPE, der zahlreiche Belege in seinem Umfeld verteilte. MELCHERS (1932) führte ausgehend von der Problemstellung des „Kalk-Urgesteins-Vikariismus“ eingehende Studien über Merkmale und Areal der beiden Sippen durch, wobei er bemüht war, Varietäten früherer Autoren (z. B. GLAAB 1894) möglichst auszuschalten. Dennoch mußte er auch abweichende Formen anerkennen, darunter als auffallendste jene Pflanzen aus dem Bachertal in den Sextener Dolomiten, die er als „Dolomiten-Sippe“ bezeichnete und die von MARKGRAF (1962) als *Hutchinsia brevicaulis* var. *drexlerae* benannt wurde.

Eigene Aufsammlungen in den Jahren 1993 und 1994 in Teilen der Südalpen und eine eingehende Merkmalsanalyse nach Herbarmaterial brachte nun aufschlußreiche Ergebnisse. Neben der früher vielbeachteten Form der Kronblät-

5. Využitie poznatkov v praxi

ELIÁŠ, P., 1986: **Rastlina ako súbor populácií.** In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 68-72.

ELIÁŠ, P.: **Zásoba semien v ornici a predikcia zaburinenia / Seed bank in top soil and weed infestation.** Proc. of XII Conf. of plant protection, Prague, 1991, p.435-436.

ELIÁŠ, P.: **Populačná biológia burín / Population biology of weeds.** Proc. of XII Conf. of Plant Protection, II, Prague, 1991, p.433-434.

ELIÁŠ, P., 1992: **Biosozológia-biodiverzita-genofond a botanické záhrady.** Zpravodaj botanických záhrad, Praha, 41, p. 15-21.

ELIÁŠ, P., 1993: **Monitorovanie miestnych populácií ohrozených druhov rastlín.** In: Eliáš, P.,(red.), Monitoring bioty na území Slovenskej republiky. Abstrakty. SEKOS, Bratislava, s. 51-52.

ELIÁŠ, P., 1984: **Komplexný výskum biológie druhov.** Bull. Slov. Bot. Spoloč., 6, 2, s. 10-11.

RASTLINA AKO SÚBOR POPULÁCIÍ

Pavol ELIÁŠ

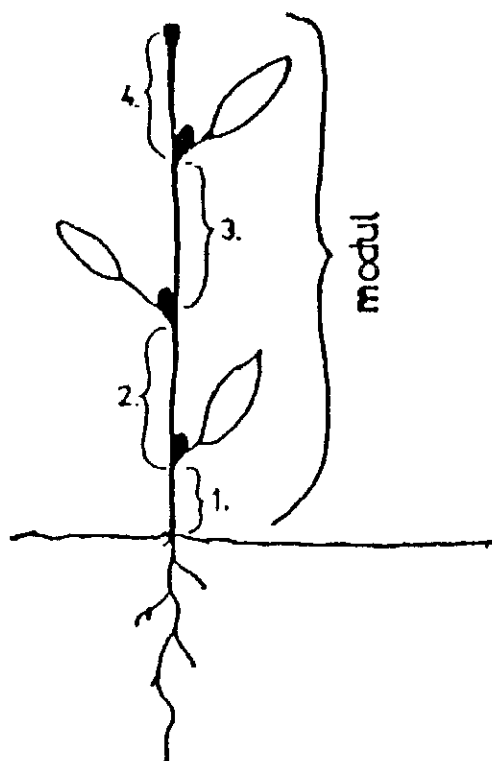
Ústav experimentálnej biológie a ekológie ČBEV SAV, Dúbravská
14, 814 34 Bratislava

Na každú rastlinu sa môžeme pozerat ako na populáciu častí /jednotiek/, ktoré sú navzájom spojené a tvoria jeden organizačný celok /Harper 1977/. Táto predstava vychádza z princípu klasickej morfológie, podľa ktorého vyššiu rastlinu tvorí opakovaný rozkonárený systém jednotiek, pričom každá z nich obsahuje segment stonky, listu a jej axilárneho púčika /porov. napr. Arbor 1950/.

Modulárna štruktúra rastliny

Súčasná morfológia chápe rastlinu ako zoskupenie metamér /Hallé a Oldeman 1978/, z ktorých každá obsahuje internódový komplex tvorený úsekom stonky s jeho listami alebo listami a s nimi asociovanými bočnými /t.j. axilárnymi/ meristémami /Prévost 1967/. Rast rastliny je výsledkom viacnásobne opakovanej tvorby metamér meristémami. Metaméry sa môžu zoskupovať do skupinových úrovní morfologickej organizácie, medzi nimi do modulu a konára /Obr. 1/. **M o d u l** je agregát metamér vytvorený jediným apikálnym meristémom /Harper a White 1974, Hallé a Oldeman 1978, Prévost 1978/. Je to morfologický termín označujúci vývinovú jednotku, produkt jedného apikálneho meristému. Modulom je aj konár vytvorený delením bočného meristému, pretože aj tento je pri diferenciácii vytvorený novým rastovým vrcholom /apexom/. Vegetatívne konáre sa tvoria viacnásobným opakovaním /reiteráciou/ základnej metamerickej jednotky, zatiaľ čo kvety a súkvetia sa tvoria reiteráciou metamér, súc pritom modifikovanými listami. Agregát konárov, jeden alebo ich komplex, tvorí rozlíšiteľné telo rastliny alebo modelovú jednotku, architektonický model /Harper 1984/.

1.-4. metaméry



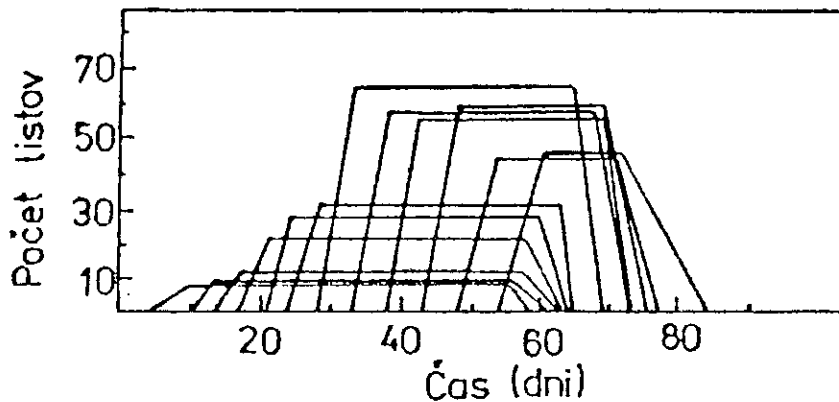
Obr. 1 Schématické znázornenie predstavy o modulárnej štruktúre rastliny.

Rastlina ako metapopulácia

Populácia sa definuje ako súbor geneticky blízkych organizmov alebo volnejšie ako súbor rastlín jedného druhu /taxónu/ rastúcich na určitej ploche /uzemí/. Pre obdobný prístup ku štúdiu rastliny navrhol White /1979/ termín metapopulácia čím súčasne naznačil, že rastlina je vlastne súborom populácií častí alebo modulov rôzneho druhu /listy, konáre, korene atď./. Termín definuje ako podielové elementy, ktoré vytvárajú morfológickú štruktúru genetického jedinca bez toho, že by tieto elementy boli bližšie definované.

Fyziologické dôsledky modulárnej štruktúry rastlín

Rastliny sú tvorené nielen morfológickými /pod/jednotkami, ale tiež fyziologickými podjednotkami. Metaméry samotné sa považujú za relatívne autonómne jednotky, pokiaľ ide o ich hospodárenie s uhlíkom /napr. tzv. nutričné jednotky pri fazuli, rozlíšené Adamsom, 1967/. Takéto jednotky Watson a Casper /1984/ nazvali integrované fyziologické jednotky /IPUs/



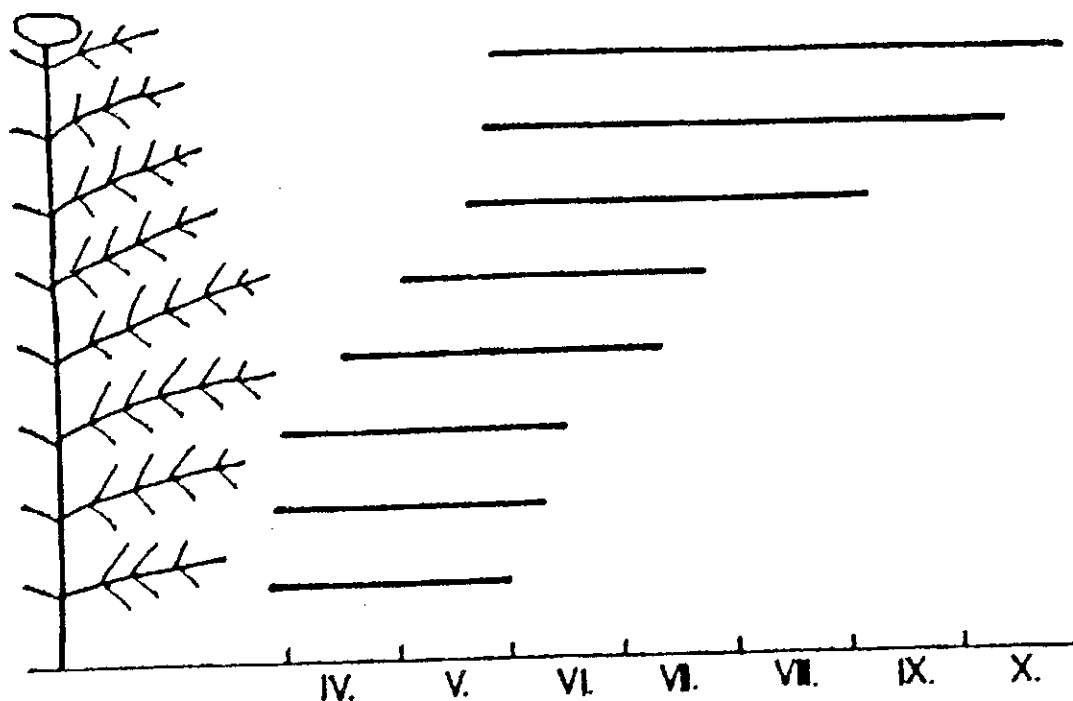
Obr. 2 Veková štruktúra listov ľanu /*Linum usitatissimum*/. Populácia listov je znázornená ako súčasnne kohorty, ktoré sa vyvíjajú počas trojdňových intervalov . Podľa Bazzaz-a a Harper-a /1977/.

a predpokladajú, že sú vytvorené identifikovateľnými radmi morfológických podjednotiek, ktoré spolu fungujú ako relatívne autonómne štruktúry s ohľadom na asimiláciu, distribúciu, užitú uhlíka.

Dôkazov na podporu takejto predstavy je zatiaľ pomerne málo, pretože fyziológovia doteraz len zriedkavo analyzovali rastliny v metamerickej terminológii /White 1984/. Avšak aj doposiaľ publikované údaje naznačujú, že vo vnútri alebo medzi určitými morfológickými jednotkami existujú obmedzenia dotýkajúce sa fyziologických javov. Jednak sa ukazuje, že bilancia uhlíka vo vnútri určitej metaméry alebo konára je regulovaná samostatne, a ďalej, že tieto obmedzenia sa dotýkajú aj dráhy pohybu asimilátov v rastline. Ukazuje sa, že stupeň obmedzenia je čiastočne funkciou rastového štádia. Pritom však je zrejmé, že tieto obmedzenia nie sú zapríčinené nedostatočnou "priepustnosťou" vodivého pletiva per se.

Pohyb asimilátov v rastline je sektorový, čo je v protiklade s predstavou o uniformnej distribúcii, podľa ktorej je v rastline kapacita pre translokáciu asimilátov do všetkých orgánov rastliny s rovnakou plynulosťou. V skutočnosti však je pohyb asimilátov v rastline obmedzený do špecifických sektorov modulov, konárov alebo ramét. Tento sektorový transport asimilátov je podmienený anatomicky. Zdá sa, že konkrétne prípady odrážajú fylotaxiu, čo je geometrické usporiadanie

Sambucus ebulus (Trnava, 1983)



Obr. 3 Životné cykly jednotlivých párov listov bazy chabzdy /*Sambucus ebulus* L./ v podmienkach západného Slovenska. Dĺžka čiar odpovedá dĺžke života listov.

listov na stonke /Murray, Mauk a Noodén 1982/. Rozhodujúci význam sa prikladá vaskulárnej architektúre /Gifford a Evans 1981/.

Vzhľadom na značnú premenlivosť rastlín v rozdelení na časti, rastliny existujú kdesi na kontinuu od úplnej integrácie k vysoko lokalizovanej sektorizácii. Úroveň morfolologickej komplexnosti, na ktorej sa vyskytuje fyziologická integrácia, definuje semi-autonómnu, integrovanú fyziologickú jednotku /IPU/. Počet IUPs v rámci jedného taxónu závisí na vaskulárnej organizácii taxónu a štádiu dospelosti jedinca. Pritom počet IPUs by mohol korešpondovať s počtom vaskulárnych sympodií /t.j. listových ortostichov/.

Význam štúdia rastlinných častí ako populácií

Listy, bočné výhonky, kvety v súkvetiach a plody v súplodiach atď. Tento prístup umožňuje detailnejšiu analýzu dynamiky

ky rastlinných častí, ich vznikanía, rastu a odumierania, teda javov, ktoré pri celostnom pohľade na rastlinu unikajú alebo môžu unikáť pozornosti.

Najviac pozornosti sa doteraz venovalo demografickému štúdiu listov. Štúdium populácie listov na jednej rastline ukázalo na rozdielne životné cykly listov vytváraných na rastline v priebehu jej vege tačného /rastového/ obdobia. Príkladom môže byť veková štruktúra listov ľanu /Obr. 2/ alebo bazy chabzdy /Obr. 3/. V druhom prípade odumieranie listových párov v dolnej tretine rastliny je vyvolané zapojením /uzatvorením/ porastu, ich tienením vyššie postavenými listami a teda nedostatkom svetla.

Výhodné je využiť populačno-biologický prístup pri štúdiu súkvetí rastlín, pričom súkvetie sa chápe ako jedna populácia kvetov.

Demografické štúdium rastlinných častí má aj svoje praktické využitie. Demografia výhonkov a púčikov tvorí ekonomický základ pre obhospodarovanie čajových plantáží. Demografia nódov, pukov, konárov alebo kvetov je rozhodujúca pre úrodu bavlníka, sóje, fazule a mnohých iných plodín. Demografia metamér resp. modulov tvorí dynamický model formovania porastov a úrody.

Literatúra

- White, J., 1979: The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, 109-145.
- White, J., 1984: Plant metamerism. In: Dirzo R., Sarukhán J. /eds./, *Perspectives on plant population ecology*. Pp. 15 to 47. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland.
- Harper, J.L., 1977: *Population Biology of Plants*. Acad. Press, London, 892 p.

ZÁSoba SEMIEN V ORNICI A PREDIKCIA ZABURINENIA

SEED BANK IN TOP SOIL AND WEED INFESTATION

Eliáš, P.

Slovenska akadémia vied, Botanický ústav, Dúbravska cesta 14,
842 23 Bratislava, Czecho-Slovakia

Zásoba semien (alebo banka semien) predstavuje rezervoár semien a ako taká je na orných pôdach rozhodujúcim zdrojom aktuálneho zaburinenia porastov. Vytvára sa v priebehu mnohých sezón a z nej sa každoročne obnovuje aktuálne zaburinenie kultúrnych porastov. Preto sa zásobe semien burín v pôde všeobecne venuje veľká pozornosť, aj v súvislosti so snahou predpovedať aktuálne zaburinenie porastov na najbližšie vegetačné obdobie.

Obsah semien burín v ornici, t.j. počet semien na jednotku plochy, resp. objemu, sa stanovuje jednak priamo, mokrým preosiatím pôdnych vzoriek cez sústavu sít, jednak dlhodobým kľúčnym testom. V tabuľke 1 sú zhrnuté údaje (priemerné hodnoty) o zásobe semien burín v orných pôdach v Československu, ktoré získali rôzni autori v rôznych časových obdobiach a za rôznych podmienok.

Tabuľka 1 Zásoba semien burín v ornici (0 - 30 cm) v ČSFR
Table 1 Weed seed bank in arable soil layer (0.0 - 0.3 m) in
CSFR

| Locality | Number of seeds per sq. meter | Reference |
|---------------------------------|-------------------------------|------------------------|
| Čechy / Bohemia | | |
| Ruzyně u Prahy | 19.900 | Kropáč 1966 |
| Kašnice u Podbořan | 70.300 | " " |
| Morava / Moravia | | |
| Hrušovany u Brna | 79.830 | Dvořák et Krejčíř 1974 |
| " " " | 56.000 - 93.000 | Dvořák et Krejčíř 1980 |
| Žabčice | 14.700 - 33.400 | Dvořák 1987 |
| Slovensko/Slovakia | | |
| Kamenica ⁿ /Cirochou | 1.900 | Frídaecký et Demo 1966 |
| Ondrochov | 8.400 | " |
| Levice | 11.300 | " |
| Malanča | 64.500 | " |
| Malanča | 42.295 | Šeffler 1990 |

Obsah semien burín v ornici je rozdielny nielen medzi lokalitami, ale sa výrazne mení z roka na rok i v priebehu jedného roka, pričom závisí na striedaní plodín, agrotechnike (frekvencia, obdobie a hĺbka kultivácie pôdy) a používaní herbicídov.

Medzi aktuálnym zaburinením a obsahom semien burín v pôdnej zásobe nie je jednoduchý vzťah. Hoci kvalitatívne zloženie burinovej vegetácie v zásade zodpovedá druhovej skladbe semien v pôdnej zásobe, z kvantitatívneho hľadiska sa zistili významné rozdiely (porovn. Kohout et Zimová 1973, Dvořák et Krejčíř 1973). Podiel jednotlivých druhov na aktuálnom zaburinení môže byť mnohonásobne vyšší, približne rovnaký alebo podstatne nižší (vo väčšine prípadov), než je ich podiel v pôdnej zásobe. Preto predikcia zaburinenia kultúrnych porastov na základe jednorázového stanovenia obsahu semien burín v ornici nie je možná. Popri doteraz prevládajúcom statickom prístupe (odbery pôdnych vzoriek raz za rok) je treba uplatniť populačne-biologický, najmä demografický prístup k štúdiu populácií burín na obrábaných pôdach.

Banka semien v pôde má svoju štruktúru, ktorá vyjadruje nielen vertikálne a horizontálne rozmiestnenie (uloženie) burín v pôdnych vrstvách, ale najmä fyziologický a "zdravotný" stav semien (dormancia, klíčivosť, životaschopnosť, vek, úhyn). V štruktúre celkovej populácie semien v pôde rozlišujeme frakcie banky semien (aktívna a dormantná b. s.), straty a úhyn semien (predátor, patogén, staroba, klíčenie a vzhádzanie) a tvorbu a doplňovanie banky s. (tzv. dážď semien). Dynamiku banky semien v pôde môžeme opísať pomocou modelov (napr. Cohenov model).

Survey of the data on weed seed bank (average numbers of seeds per sq. meter) in arable soils of Czecho-Slovakia, collected by several authors in different time periods and by different approaches, is given in Table 1. The relationships between weed seed bank and weed infestation are complex and, therefore, simple predictions of weed infestation for next growing seasons (from the content of seeds in soil sample) are not feasible. Population-biological, namely demographic approaches must be used in such studies.

Literatúra

ELIÁŠ, P., 1990: Populačná biológia burín (Population biology of Weeds). Ms. Prednáška na celoštátnom seminári populačnej biológie rastlín. Bratislava.

POPULAČNÁ BIOLÓGIA BURÍN
POPULATION BIOLOGY OF WEEDS

Elliáš, P.

Slovenská akadémia vied, Botanický ústav, Dúbravska cesta 14,
842 23 Bratislava, Czecho-Slovakia

Poznatky o biológii burín sú tradične dôležitým zdrojom informácií pre tzv. boj proti burinám. Česko-slovenská agrobotanika (herbológia), osobitne však herbologické pracovisko na Vysokej škole zemédskej v Prahe - Suchdole, významnou mierou prispela k tomuto poznaniu. Vývoj v západných krajinách smeroval k podrobnému štúdiu populačnej dynamiky burín na obrábaných pôdach, k populačne-biologickému resp. populačne-ekologickému štúdiu burín. Študuje sa dynamika hustoty populácií a hľadajú sa faktory a regulačné mechanizmy kontrolujúce populačnú hustotu burín. Poznatky populačnej biológie burín sa uplatňujú pri vypracovávaní stratégie biologickej kontroly burín ako súčasť systému integrovanej ochrany kultúrnych rastlín. V podmienkach nášho štátu tento trend sa uplatnil len okrajovo, preto dnes nemáme k dispozícii kompletnú populačno-biologickú štúdiu ani jedného z druhov burín.

Populačná biológia rastlín študuje živelné prejavy rastlín počas životného cyklu na populačnej úrovni. Osobitne si všíma (a) semená uložené v pôde a na jej povrchu, označované ako banka semien resp. zásoba semien, a ich vitalitu, dormanciu, klíčivosť a strany požerom, chorobami a úhynom v dôsledku poškodenia a staroby, (b) klíčencov resp. vzídcov na povrchu pôdy, ich vzchádzavosť, prežívanie i úhyn, (c) dospievajúce a dospelé rastliny, prežívanie a úhyn rastlín v dôsledku vnútrodruhovej (a medzidruhovej) interferencie (kompetície) a vonkajších faktorov prostredia, (d) tvorbu (reprodukcia, reprodukčná kapacita) a rozširovanie semien. Základnou populačne biologickou charakteristikou je hustota semien, klíčencov, rastlín, t.j. počet jedincov na jednotku povrchu pôdy (najčastejšie sa vyjadruje ako $l\ m^{-2}$). Táto kvantitatívna (t.j. exaktná) charakteristika sa s úspechom využíva pri hodnotení a modelovaní populačnej dynamiky burín v porastoch kultúrnych rastlín i v monocenózach. Je súčasťou modelov interferencie medzi rastlinami

navzájom (napr. kompetícia) i s inými organizmami (napr. predátormi). Spolu s biomasou jedincov resp. populácie je súčasťou modelov interakcie burín s kultúrnymi rastlinami a modelov samozriedovania.

Nastávajúcu etapu rozvoje herbológie v Česko-Slovensku vidíme v aplikácii populačne-biologických (demografických, populačne-ekologických) prístupov pri štúdiu burín na obrábaných pôdach (a na pokusných pozemkoch). To nám umožní získať poznatky potrebné pre vypracovanie stratégie biologickej kontroly burín v konkrétnych plodinách resp. v určitom rotačnom cykle.

Czecho-Slovak agrobotany has evidently contributed to the knowledge of the biology of weed species growing on arable soils. Agricultural universities in our country, namely herbological working-place of the Agricultural University in Prague - Suchdol, have been very active in the studies. However, in other developed countries a trend towards to the population-biological study of weeds appeared and now is often used in the study of population dynamics of weeds and / or in the studies of factors and mechanisms which regulate population density in arable soils. Results of such studies are used to device the strategy of biologi-control of weeds as an important part of integrated protection of cultivated plants. On the other hand, Czecho-Slovak agrobotany has almost omitted the demographic and / or populational-ecological approach to the study of weed species on arable soils. This paper is an appeal to accept the modern trend in weed research and education in Czecho-Slovakia.

Literatúra

- ELIÁŠ, P., 1988: Some population biological aspects of weed biology. Ms. Lecture at Agricultural University, Gödöllő.
- ELIÁŠ, P., 1990: Populačná biológia burín (Population biology of weeds). Ms. Prednáška na celoštátnom seminári populačnej biológie rastlín. Bratislava.
- HARPER, J. L., 1977: Population biology of plants. Academic press, London.

Miznutie rastlinných a živočíšnych druhov v posledných desaťročiach presiahlo rámec regiónov (ostrovy, kontinenty) a charakter vymierania endemických taxónov. Zmenšovanie biologickej rozmanitosti má dnes už charakter globálneho, tj. celoplanetárneho javu a zaraďuje sa spolu s otepľovaním, vysušovaním, narúšaním ozónovej vrstvy a toxifikáciou medzi globálne zmeny. Štúdium tohoto procesu sa stáva súčasťou dlhodobého medzinárodného programu IGBP - International Geosphere-Biosphere Programme: A Study of Global Change. Úlohou tohoto významného "Medzinárodného programu geosféra-biosféra: štúdium globálnych zmien" je opísať a pochopiť fyzikálne, chemické a biologické procesy, ktoré regulujú celý systém Zeme, zmeny prebiehajúce v tomto systéme a ich ovplyvňovanie ľudskou činnosťou.

Miznutie či vymieranie druhov, napriek svojmu globálnemu charakteru, prebieha ako lokálny proces spojený s deštrukciou alebo fragmentáciou biotopov, s následnou inzularizáciou (insula = ostrov) a zmenami v miestnych populáciách, ktoré môžu viesť (a v mnohých prípadoch aj skutočne vedú) k zmenšeniu životaschopnosti na hranicu prežitia a konečne k vymiznutiu (vymretiu). Vymieranie miestnych populácií vedie postupne k ústupu druhu z lokality, regiónu (oblasti, územia, krajiny, kontinentu) až k vymretiu druhu ako takého. Preto sa poznanie tohoto lokálneho procesu považuje za kľúčové pri záchrane ohrozených a vzácnych taxónov, pri obmedzení zmenšovania biodiverzity a zabránení ďalšieho vymierania druhov na Zemi. Žiaľ, aj v tomto prípade (ako pri väčšine problémov životného prostredia) teoretické poznanie javu a procesu zaostáva za potrebami praxe - praktickej ochrany živej prírody. Kritická situácia vedie k hľadaniu riešení v oboch smeroch.

Teoretické základy ochrany živej prírody (biosozológia) nie sú dostatočne rozpracované. Praktická ochrana prírody vždy vychádzala viac z emócií a entuziazmu ako z vedeckých poznatkov a teoretických základov biologických vedných disciplín. Tento nedostatok si uvedomovali vedúce osobnosti organizovaného ochranárskeho hnutia v Európe od tridsiatych rokov tohoto storočia (Procházka, Wodiczko, Goetel, Šapošnikov), navrhujúco pomenovanie (fyziotaktika, sozológia, soziokológia, ekosozológia ai.) a obsah samostatnej vedy o ochrane prírody. S týmito nedostatkami zápasíme dodnes, keď ochrana živej prírody sa pomaly

stráca v širokom hnutí tvorby a ochrany životného prostredia človeka (environmentalistika). V tomto hnutí sa takmer vytráca biologická podstata živého, ochrana živej prírody a do popredia sa dostávajú krajino-ekologické, geografické a urbanistické predstavy o premene a využívaní krajiny (geocentrizmus, antropocentrizmus). Svedčí o tom napr. tzv. územný systém ekologickej stability (USES) pretlačený do zákona do pozemkových úprav a pretláčaný aj do zákona o ochrane prírody (neboďaj aj krajiny?!) pod heslom ekologizácie hospodárenia v krajine. Zástancovia USES-u, pri kritike teoretickej plytkosti koncepcie, argumentujú pragmatickými dôvodmi - snahou zachovať zvyšky prirodzenej prírody pred tlakom hospodárskej a ostatnej činnosti človeka. Iste, prax nemôže čakať na vedecké rozpracovanie teoretických základov ochrany živej prírody. Je celkom prirodzené, že hľadá pragmatické riešenia, vychádzajúce často zo skúseností, rutiny a nezriedka i intuície.

V západnom rozvinutom svete sa na konci sedemdesiatych a od osemdesiatych rokov objavil a rozvíjal nový prístup k ochrane živej prírody na biologických základoch - tzv. konzervačná biológia (porovn. Eliáš 1989). V súčasnosti je reprezentovaný časopisom "Conservation Biology" (vychádza od roku 1987) a vedeckou spoločnosťou "The Society for Conservation Biology" (vznikla v roku 1987 a dnes má okolo 2000 členov). Cieľom spoločnosti je pomôcť vyvinúť vedecké a technické postupy (spôsoby) ochrany, udržania a obnovy života na tejto planéte - jeho druhov, jeho ekologických a evolučných procesov a jeho osobitného a celkového životného prostredia. Konzervačná biológia ako veda o vzácnosti a rozmanitosti živého má jasné aplikačné zameranie: pokúša sa zadržiavať stratu biologickej rozmanitosti a prinajmenšom pomôcť zmierniť nepriaznivé účinky klesajúcej diverzity (druhov, génov, stanovišť). Niekedy je označovaná za aplikovanú populačnú biológiu, ktorá skutočne tvorí jadro problémov riešených vedeckými postupmi (terénny výskum, modelovanie) na odpovedajúcej teoretickej i metodologickej úrovni. Tomuto novému smeru (v ruskej literatúre ho pomenovali ako biológia ochrany prírody) a jeho výsledkom musíme aj u nás venovať zvýšenú pozornosť. Rozbiehajúci sa monitoring miestnych populácií ohrozených druhov v rôznych regiónoch Slovenska (napr. aj v rámci MONTAN-u vo Vysokých Tatrách) musí rešpektovať súčasné poznatky a metodické skúsenosti populačnej biológie rastlín, konzervačnej biológie (prípadne genetiky a iných biologických, resp. ekologických disciplín), ak má priniesť výsledky využiteľné v ochrane živej prí-

rody a ak má mať teda zmysel.

Základné otázky, ktoré je potrebné pri ochrane živej prírody riešiť, môžeme zoskupiť do nasledujúcich okruhov (Eliáš 1990):

- (1) Genofondová koncepcia druhu
- (2) Koncepcia metapopulácií
- (3) Koncepcia vzácnosti druhov
- (4) Vymieranie druhov
- (5) Teória ostrovnej biogeografie (ekológia)
- (6) Koncepcia minimálnej veľkosti životaschopnej populácie
- (7) Zásady budovania rezervácií
(veľkosť, počet a tvar chránených území).

Na tomto mieste sa nebudeme podrobnejšie zaoberať jednotlivými problémami. Odkazujeme na predhádzajúce práce (Eliáš 1989, 1990, 1991, 1992). Z riešenia uvedených okruhov vyplynú závery pre praktickú ochranu živej prírody - od kategorizácie ohrozenosti (vyčlenenie stupňov ohrozenosti) a evidencie ohrozených druhov, cez analýzu príčin ohrozenosti až po formy (spôsoby) ochrany či záchrany ohrozených druhov (porovn. Eliáš 1977/78). V poslednom období sme zaznamenali rozvoj koncepcie metapopulácií a jej uplatnenie v konzervačnej biológii.

Medzinárodná ochranárska organizácia (IUCN) a praktická ochrana prírody sa snažili upozorňovať a riešiť vznikajúcu situáciu od sedemdesiatych rokov. Spočiatku sporadické a zriedkavé registrovanie či evidencia ústupu druhov z lokalít a území ("prvé varovné hlasy") sa prepracovalo k systematickému a periodickému hodnoteniu ohrozenosti druhov vo forme tzv. červených kníh a červených zoznamov. Hoci sa tieto kritické zoznamy stali veľmi obľúbenými a populárnymi aktivitami nielen na úrovni štátov a regiónov, ale aj na úrovni malých území, ich uplatnenie v ochranárskej praxi a v legislatíve ochrany prírody postupuje veľmi pomaly. Iste by bolo chybou si myslieť, že samotné vypracovanie červeného zoznamu či vydanie červenej knihy je aktom ochrany taxónov. Bola by to veľmi nebezpečná ilúzia, ktorá by mohla veľmi nepríjemne prekvapiť jej zástancov. Dokonca si myslím, že ani stav ochrany prírody, resp. druhov v tej-ktorej krajine nemožno hodnotiť len na základe toho, či vydali červený zoznam alebo červenú knihu. Od tohoto činu k praktickej ochrane konkrétnych taxónov môže byť ešte veľmi dlhá cesta. Naša krajina je dobrým príkladom tejto nepriaznivej skutočnosti.

Rovnako "populárne" sú aj koncepcie na ochranu druhov. Práve na takýchto koncepciách, ktoré vytyčujú rozhodujúce úlohy pri ochrane druhov na najbližšie obdobie, môžeme sledovať vývoj predstáv o druhej ochrane. Správnosť týchto predstáv vždy overuje prax. Účinnosť legislatívnych a ostatných opatrení je zrejmá pri porovnaní so situáciou vo voľnej prírode. Ako je to u nás svedčia niekoľkoročné snahy o novelizáciu vyhlášok na ochranu druhov, príprava nového zákona o ochrane prírody a pod.

Medzinárodná únia ochrany prírody a prírodných zdrojov (IUCN) vydala v roku 1980 Svetovú stratégiu ochrany prírody (World Conservation Strategy: Living Resources Conservation for Sustainable Development), ktorá vychádzala z aktuálneho zhodnotenia stavu a úloh ochrany prírody našej planéty. O. i. jednoznačne formulovala požiadavku na zachovanie genetickej rozmanitosti ako jednu z priorít trvalého rozvoja. Nedávno pripravená stratégia "Staráme sa o Zem: Stratégia trvalo udržateľného života", ktorú by malo prijať reprezentatívne fórum členských štátov SOSN v Brazílii v júni t.r., zdôrazňuje túto požiadavku a kladie ju ešte do širších súvislostí: hovorí o ochrane vitality a diverzity Zeme, čo v praktických termínoch znamená:

- ochranu život podporujúcich systémov, ktoré príroda poskytuje,
- ochranu rozmanitosti života na Zemi,
- zabezpečenie trvalo udržateľného využívania obnoviteľných zdrojov.

Využívanie poznatkov biológie (vrátane ekológie) v ochrane prírody, zvlášť potom populačnej biológie v druhej ochrane, ako aj formulovanie nových úloh ochrany prírody v citovaných stratégiách, viedli k posunom aj v oblasti terminológie. Pri ich vzájomnom porovnaní môžeme rozlíšiť tri skupiny termínov. Biologická rozmanitosť (biodiverzita) je široko chápaný termín, ktorý vyjadruje premenlivosť génov (genetická diverzita), druhov (druhovú diverzitu), spoločenstiev a ekosystémov. Obvykle sa dáva do vzťahu k stabilite biologických a ekologických systémov, dokonca celej biosféry. Biodiverzita je základná vlastnosť každého živého systému, je výrazom jeho premenlivosti. Termín sa používa veľmi často v biologickej (ekologickej), ochranárskej literatúre na celom svete.

Druhá skupina termínov vychádza z koncepcie prírodných zdrojov a používa sa v súvislosti s ochranou a racionálnym využívaním obnoviteľných prírodných zdrojov. Možno hovoriť napr. o prírodných zdrojoch liečivých rastlín, medonosných rastlín atď. Najčastejšie sa používa

termín genetické zdroje, najmä v súvislosti so šľachtením nových kultivarov pestovaných rastlín. Organizácia Spojených národov pre výživu a poľnohospodárstvo (FAO) a jej špeciálne komisie realizujú program na vyhľadávanie a ochranu divorastúcich predkov kultúrnych rastlín, starých a zanikajúcich odrôd miestnych plodín a ovocných drevín atď. Tento termín má antropocentrický charakter a má zmysel len v súvislosti s využívaním prírodného bohatstva človekom pre uspokojovanie jeho potrieb.

Druhej skupine sú veľmi blízke termíny fytogenofond, cenofond, fond ekosystémov atď., ktoré vyjadrujú fond živej prírody pre jej možné využitie ako prírodného zdroja (prípadne inou formou) ľudskou spoločnosťou. V tomto zmysle je blízky označeniu druhové bohatstvo prírody (krajiny). U nás sa najviac uplatnil termín fytofenofond, ktorý je však chápaný často dosť rozdielne: raz ako genetický zdroj (v prípade tzv. kultúrneho genofondu), inokedy zasa ako súbor organizmov, populácií, druhov, spoločenstiev i ekosystémov (v prípade tzv. autochtónneho genofondu). V tomto druhom prípade je prakticky totožný s termínom biodiverzita. Termín genofond, fytogenofond je veľmi populárny v Česko-Slovensku. Nemá však "rodisko" v ČSFR.

Větvička (1987) označil za autora termínu Čecha, ing. Věroslava Samka, CSc. V januári 1991 som sa obrátil listami na obidvoch autorov o poskytnutie originálnej literatúry, resp. citácií, ktoré by dokazovali tento fakt. Odpoveď som nedostal (Ing. Samek medzitým zomrel). Termín genofond sa používa v ruskej literatúre najmenej od prvých prekladov anglickej genetickej literatúry. Termín sa uplatnil v genofondovej koncepcii druhu. Dobzhansky (1950) zaviedol pojem "obeoný genofond" a Grant (1981) uvažuje "... biologické druhy ako populácie, disponujúce rozsiahlymi genofondami, ktoré sú prístupné pre všetky jedince daného druhu". Termín je známy aj z ruskej ochranárskej literatúry a je použitý aj v prvej Červenej knihe ZSSR (Tachtadžjan 1975) pripravenej pre XV. medzinárodný botanický kongres v Leningrade. Použil ho aj Eliáš (1976) v príspevku o zachovaní druhového bohatstva.

Úloha botanických záhrad pri záchrane fytogenofondu sa diskutuje v odbornej botanickej a ochranárskej literatúre a veľká pozornosť sa jej venuje aj medzi odbornými pracovníkmi botanických záhrad (porovn. Eliáš 1978, Mach 1980 ai.), najmä v súvislosti s ochranou "in situ" a "ex situ". Stratégia ochranárskej činnosti botanických záhrad požaduje rovnováhu medzi ochranou "in situ" a "ex situ". Pri-

tom upozorňuje, že "... formy záchrany "ex situ" majú zreteľne obmedzenú hodnotu, ale nesmú sa podceňovať, pretože v mnohých prípadoch to je jediný možný spôsob, ktorý zabránil úplnému vyhynutiu".

Aj citovaná stratégia "Staráme sa o Zem" sa prihovára za kombináciu ochrany "in situ" a "ex situ" pre zachovanie druhov a genetických zdrojov. Priznáva najväčšiu prioritu pri ochrane biologickej diverzity "in situ" ochrane druhov na ich prirodzených stanovištiach. Uznáva však súčasne, že za určitých okolností by súhrnný program genetickej ochrany daného druhu mal obsahovať tak prvky ochrany "in situ" ako aj "ex situ", pričom prvky druhej by sa mali uplatniť skôr ako populácia dosiahne kriticky nízku veľkosť. Za "určité okolnosti" sa považujú degradácia stanovišťa alebo pokles veľkosti populácií na takú nízku úroveň, že nie je možné zaručiť prežitie určitého druhu vo voľnej prírode. Uvažuje sa o nasledujúcich postupoch:

- úzka integrácia medzi "ex situ" a "in situ" záchrannými programami, pričom by sa programy ochrany druhu vo voľnej prírode podporili pestovaním a množením (propagáciou) v záhrade, čím by sa získali jedince pre reintrodukciu v tých prípadoch, keď je to vhodné,
- management pestovaných populácií takým spôsobom, že sa zaručí ich genetická a demografická životaschopnosť do takej miery, že nevyžadujú nepretržité dopĺňanie jedincami z voľnej prírody,
- management pestovaných populácií spoločnou spoluprácou viacerých inštitúcií do takej miery, aby sa maximalizovala demografická bezpečnosť - záruka a genetická diverzita,
- dôraz v pestovateľských programoch ohrozených druhov na prospech takýchto druhov a vyhnutie sa komerčným transakciám (obchodným roko- vaniam).

Pravda, stratégia formuluje úlohy tak pre zoológické ako aj pre botanické záhrady, ktoré majú kľúčovú úlohu pri udržiavaní populácií živočíchov a rastlín "ex situ". Pri čítaní načrtnutých úloh si musíme uvedomiť rozdiely medzi živočíšnymi a rastlinnými populáciami. Avšak všetky botanické záhrady by mali prispievať k realizácii ochrannárskej stratégie botanických záhrad (Botanic Gardens Conservation Strategy) a spojiť sa so sekretariátom botanických záhrad pre ochranu prírody (Botanic Gardens Conservation Secretariat).

Stratégia "Staráme sa o Zem" pamätá aj na zbierky v súkromných rukách, kde sa často nachádzajú významné populácie globálne ohrozených

druhov. Požaduje od štátov, aby upravili svoje zákony tak, že zabránia súkromným osobám držať medzinárodne ohrozené druhy, alebo budú prísne regulovať zaobchádzanie s nimi.

Stratégia ďalej potvrdzuje významnú úlohu ochrane "in situ" a "ex situ" pre divorastúcich príbuzných pestovaných rastlín a pre miestne odrody pestovaných plodín a ovocných drevín, ktoré sú v nebezpečenstve vymiznutia. Úloha botanických záhrad v tomto smere je jednoznačná: mali by byť súčasťou systémov národných genetických zdrojov rastlín.

Koncepcia ochrany fytogenofondu SR uvažovala s vybudovaním národnej botanickej záhrady (Benčať 1990). Preceňovala však úlohu a význam tzv. genetických bánk (genobánk), vrátane zbierok živých rastlín, pri ochrane genofondu divorastúcich rastlín na Slovensku. Nezohľadňovala riziká i ekonomickú náročnosť takého foriem ochrany, resp. zachrany ohrozených druhov rastlín. Na druhej verzii koncepcie pracovala subkomisia pre genofond Komisie Predsedníctva SAV pre životné prostredie od roku 1990. Koncepcia mala jednoznačne rozlíšiť prirodzený (autochtónny) genofond od kultúrneho genofondu a súčasne mala vo väčšej miere akceptovať zmenu stratégie druhovej ochrany, najmä jej posun k ochrane genotypov a miestnych populácií druhov, pri uplatnení poznatkov populačnej biológie rastlín (porovn. Eliáš 1991). Výsledok práce subkomisie publikoval Maglocký (1992) ako koncepciu poznávania, ochrany a racionálneho využívania genofondu mikroorganizmov, rastlín a živočíchov Slovenska.

Záverom možno konštatovať, že aj keď sme v propagácii ochrany fytogenofondu i populačne-biologického prístupu k ochrane druhov značne pokročili, stále sme ešte len na začiatku praktického riešenia druhovej ochrany rastlín na Slovensku. V spolupráci so Slovenskou komisiou pre životné prostredie by sme v najbližších dvoch rokoch mohli urobiť prvý výrazný krok dopredu. Prispieť k tomu môže aj aktualizovaný projekt "GENOFOND" (v súčasnosti orientovaný na mapovanie biotopov Slovenska) a ďalšie pripravované projekty "MONITORING - BIOTA" a Informačný systém ochrany prírody (ISOP).

Monitorovanie miestnych populácií ohrozených druhov rastlín

Pavol ELIÁŠ

Botanický ústav SAV, Dúbravská cesta 14, 842 23 Bratislava

Monitorovanie druhov sa robí vo veľkoplošnom (large-scale) a v maloplošnom (small-scale) rozsahu. Prvý postup má tradíciu v mapovaní rozšírenia druhov. Opakované mapovanie aktuálneho rozšírenia druhov (výskyt druhu na lokalite) poskytuje informácie pre hodnotenie stavu vzácnosti a ohrozenosti druhu, ako aj tendencie ústupu, stagnácie a šírenia sa v území. Druhý prístup poskytuje informácie o veľkosti a početnosti populácií druhu na konkrétnej lokalite a môže slúžiť ako podklad pre hodnotenie životaschopnosti populácie a na predpovede prežitia resp. pravdepodobnosti vymiznutia populácie na lokalite.

Monitoring miestnych populácií ohrozených druhov by mal mať charakter tzv. demografického monitoringu (Palmer 1986, 1987, Menges 1986, Owen a Resentreter 1992). V prípade veľmi vzácných a kriticky ohrozených druhov by sa mali sledovať nielen veľkosť a hustota miestnej populácie, ale aj jej štruktúra (veľkosť rastlín, vekové zloženie resp. zastúpenie rastových štádií, pomer pohlaví a pod.), reprodukčná biológia a ďalšie znaky jednotlivých rastlín v málopočetných populáciách. Takéto údaje sú nevyhnutné pre vedecky podložené opatrenia v starostlivosti (managemente) o miestne populácie a pre racionálne usmernenú obnovu ohrozených druhov. Osobitné režimy ochrany (ORO) kriticky ohrozených druhov, ktoré sa na Slovensku spracovávajú, sa bez takýchto údajov nezaobídu.

Pri plánovaní jednotného monitoringu životného prostredia Slovenskej republiky bude treba prihliadať na charakter výskytu vzácných a ohrozených druhov a monitorovacie plochy voliť podľa výskytu druhov, ktoré sa majú monitorovať. Je zrejmé, že takéto plochy sa budú musieť často vyberať aj mimo základnej monitorovacej siete.

Monitoring local populations of endangered species of plants

Pavol ELIÁŠ

Institute of Botany, Slovak Academy of Sciences, Bratisla

In monitoring species both large-scale and small-scale approaches has been applied. First approach has a tradition in mapping of species geographical distribution. Repeated mapping of actual distribution of species (presence/absence of species on a locality) provides informations for evaluation of current status and rarity and endangerment of a species as well as on tendencies of diminishing, stagnation or spreading (expansion) in a territory. Second approach provides data on size and abundance of species population in certain locality and can be used as a basis for evaluation/estimation of population viability and for prediction of survival or probability of population extinction in the locality.

Monitoring of local populations of endangered species should be made as demographic monitoring (Palmer 1986, 1987, Menges 1986, Owen a Resentreter 1992). In the case of rare and critically endangered species, not only population size and density but also population structure (plant size, age and/or growth stage structure, sex ratio etc.), reproduction biology and other characteristics of individual plants (in small populations) should be sampled. Such data are asked for scientifically based measures in local population management and for rationally directed recovery of endangered species. Particular conservancy regimes (ORO), which have been elaborated in Slovakia for many critically endangered plant species, should be based on those informations.

In unified concept of environmental monitoring in the Slovak Republic it must be considered distribution character of rare and endangered species; monitoring plots should be selected according to distribution/occurrence of the species to be monitored. It is evident that such plots must often be choosen also outof fundamental monitoring network.

Komplexný výskum biológie druhov

V súčasnej etape poznania života rastlín ďalší pokrok prinesie komplexný biologický výskum druhov, dôležitý nielen z teoretického, ale tiež z praktického hľadiska. Vo viacerých krajinách sa pracuje na biologických florach, ako nadstavby klasických flor. Na XII. Medzinárodnom botanickom kongrese v Leningrade v r. 1975 bola založená Medzinárodná spoločnosť demografie rastlín /Societas Internationalis de Plantarum Demographia/, ktorá má dnes cez 600 členov zo 42 krajín a nesie názov Medzinárodná spoločnosť rastlinných populačných biológov /International Society of Plant Population Biologists/. Vo vedeckých časopisoch sa publikovali články o biológii viacerých divorastúcich druhov /napr. známa séria v časopise Journal of Ecology/, vyšli viaceré monografie /napr. Harper 1977, Grime 1979/ a niekoľko zborníkov zo sympozíí. Spomínaná spoločnosť organizovala v r. 1984 už druhý medzinárodný kongres "Structure and Functioning of Plant Populations" vo Wageningene /Holandsko/ a na rok 1987 pripravuje stretnutie na XVI. Medzinárodnom botanickom kongrese v Berlíne.

Výskum biológie divorastúcich druhov flory Slovenska nie je v súčasnosti zabezpečený štátnym plánom základného výskumu a nemá komplexný charakter. Na pracovnej konferencii ČSBS v Prahe v r. 1981 na tému "Biologie vybraných druhů" sa prezentovali informácie o výskume biológie *Cynodon dactylon*, *Sambucus ebulus* a *Verbascum speciosum* na Slovensku a dve prednášky všeobecného charakteru /o využití embryologie a trvalých plôch pri výskume biológie druhov/.

Komplexný výskum biológie druhov vyžaduje tímovú prácu špecialistov v rôznych oblastiach botanickej /ale nielen botanickej/ vedy. Takýto výskum môže v našich podmienkach najlepšie sprostredkovať botanická spoločnosť, pretože združuje odborní-

kov rozličného zamerania pracujúcich na rôznych pracoviskách. V návrhoch štátneho plánu základného výskumu na 8. päťročnicu sa počíta s výskumom biológie druhov, preto v nastávajúcej etape treba sformovať aktívne tvorivé pracovné tímy.

P. Eliáš

6. Záver

1. *Populačná ekológia rastlín* ako moderný biologický vedný odbor prináša nové informácie o rastlinstve, charakterizuje správanie sa druhových populácií, ich priestorové rozmiestnenie, vekovú, veľkostnú a pohlavnú štruktúru, zmeny uvedených znakov a charakteristík populácií s časom, ako aj usiluje o objasnenie mechanizmov, ktoré regulujú veľkosť populácií a ich štruktúru. Tento vedný odbor v poslednom období potvrdil svoje dominantné postavenie medzi biologickými disciplínami, pretože priamo prepája problémy evolúcie a tvorby druhov (speciácia) s ekológiou, správaním sa druhových populácií v poľných podmienkach. Uplatnenie poznatkov populačne-ekologického výskumu v rozličných praktických oblastiach činnosti človeka posunulo populačnú ekológiu do polohy najrýchlejšie sa rozvíjajúceho ekologického odboru v súčasnosti. Zaostávanie rozvoja populačnej biológie na Slovensku za okolitými krajinami sa v posledných rokoch spomaluje. Pochopením významu a postavenia tohoto vedného odboru širokou botanicou resp. ekologickou obcou a výchovou mladých ekológov sa môžeme v krátkom čase vyrovnáť s touto situáciou.

2. *Priestorová štruktúra* sledovaných populácií je náhodná alebo skupinovitá. Na príklade populácií dubov (*Quercus cerris* a *Q. petraea*) v lesnom poraste sa testovali možnosti využitia rôznych metód a štatistických postupov pri analýze, mapovaní a interpretácii disperzie rastlinných populácií. Ukázalo sa, že skúmané druhy sú rozmiestnené nezávisle od seba. Na tieto štúdie nadväzuje rozbor populácií imelovca (*Loranthus europaeus*) v rovnakom lesnom poraste. Asociačné indexy potvrdili absolútnu asociáciu (segregáciu) medzi imelovcom a dubmi. Rozmiestnenie imelovca na obývatel'ných jednotkách (stromoch) bolo skupinovité. Distribúcia veľkostí dospelých kríkov sa blížila k normálnemu rozdeleniu. Pomer pohlaví bol posunutý smerom k mužskému pohlaviu alebo bol blízky 1,0.

Veľkostná štruktúra populácií sa analyzovala na rôznych stanovištiach a v priebehu vývoja populácií a potvrdila sa závislosť na spoločenstve, použitej kvantitatívnej charakteristike veľkosti a spôsobe vyjadrenia (biomasa versus výška rastlín, variačný koeficient a Gini koeficient a pod.). Hustejšie porasty jednoročných rastlín (*Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *I. glandulifera*) mali výrazne hierarchickú štruktúru veľkostí jedincov, pričom bolo možné rozlíšiť a charakterizovať dve resp. tri rozdielne skupiny rastlín: potlačené a dominujúce resp. potlačené, úrovňové a nadúrovňové.

3. *Dynamika populácií* rastlín je závislá na životnej forme a životnej stratégii. Viac ako 15-ročné výsledky výskumu dynamiky populácií divozela úhl'adného (*Verbascum speciosum*) na západnom Slovensku ukazujú na veľkú fluktuáciu v počte kvitnúcich rastlín medzi rokmi, čo možno považovať za charakteristickú črtu monokarpických rastlín. Táto medziročná fluktuácia bola podmienená podmienkami prostredia, počtom ružíc v predchádzajúcom roku a niektorými antropickými faktormi (narušenia, oheň). Jednoročné netýkavky (*Impatiens spec. div.*), na základe 10-ročného výskumu v lesných porastoch a na rúbaniskách v Malých Karpatoch, vykazujú pokles populačnej hustoty od vzídenia semenáčikov na jar až do leta resp. jesene. Prežívanie semenáčikov je podmienené faktormi vo vnútri populácie (vysoká hustota, choroby), ale aj mimo populácie (najmä sucho). Populačnú dynamiku *Melampyrum pratense*, jednoročnej polocudzopasnej byliny lesných drevín, silne ovplyvňovali klimatické podmienky roka (teplota, vlhkosť, letné sucho). Najmä sucho v letnom období spôsobuje veľký úhyn jedincov. U efemérnej rastliny *Asperugo procumbens* sa môže vyskytovať (za určitých podmienok) niekoľko generácií v priebehu jedného roka. Trváce byliny s klonálnym rastom (napr. *Sambucus ebulus*) majú podobnú dynamiku ramet ako druhy s kratším životným cyklom, ale genety sú pravdepodobne stabilnejšie. Populácie poloparazitického kríka imelovca (*Loranthus europaeus*) v lesnom poraste by sa mohli chápať ako metapopulácie, avšak použitie Levinovho pôvodného modelu metapopulácie pre štúdium dynamiky tejto rastliny by bolo veľkým zjednodušením problému. Preto sa navrhlo niekoľko úprav, aby model vyjadroval skutočnosť v teréne.

4. *Regulačné mechnizmy* v populáciách rastlín (ako organizmov s obmedzenou pohyblivosťou, tzv. sesilita) majú niektoré spoločné črty s populáciami pohyblivých živočíchov, avšak aj viacero odlišností. Hustota populácie ovplyvňuje veľkosť i architektúru rastlín (napr. *Sclerochloa dura* či *Impatiens parviflora*). Počas vývoja populácie (porastu) môžeme rozlíšiť tri procesy: samozahusťovanie, samorozvrstvovanie a samozriedovanie. Pracovná hypotéza o regulačných a kompenzačných mechanizmoch v rastlinných populáciách, ktorú autor formuloval, bola potvrdená pre študované monodominantné porasty jednodruhových populácií jednoročných rastlín, ale pravdepodobne bude mať všeobecnejšiu platnosť (bude platiť aj pre populácie trvácich druhov či zmes populácií viacerých druhov) a bude sa dať využiť pri štúdiu sukcesie a ekológie rastlinných spoločenstiev. Pri štúdiu populácie *Impatiens parviflora* pri Bratislave sa ukázalo, že tu fungujú nielen vnútorné, ale aj vonkajšie regulačné mechanizmy. Hubová choroba, ktorá napáda stonky mladých rastlín na jar, môže spôsobiť extrémne vysoký úhyn napadnutých rastlín, znižovať populačnú hustotu a produkciu semien v populácii.

5. *Uplatnenie poznatkov* populačnej ekológie rastlín je veľmi široké. Uplatňuje sa (s dlhšou tradíciou) pri predikcii zaburinenia poľných porastov, ako aj v stratégiách biologickej kontroly burín v konkrétnych plodinách resp. v určitom rotačnom cykle. Obvykle sa stanovuje zásoba semien burín v pôde, hoci dnes vieme, že medzi aktuálnym zaburinením a obsahom semien burín v pôdnej zásobe nie je jednoduchý vzťah. V poslednom desaťročí populačne-biologický prístup k ochrane druhov značne pokročil, modeluje sa minimálna veľkosť životaschopnej populácie pre ohrozené druhy a rozbieha sa monitoring miestnych populácií ohrozených druhov rastlín. Niekedy je vhodné sa na rastlinu pozeráť ako na populáciu častí (jednotiek), ktoré sú navzájom spojené a tvoria jeden organický celok. Demografické štúdium rastlinných častí sa s úspechom uplatnilo v poľnohospodárstve, najmä v ovocinárstve.

6. Literatúra

- ELIÁŠ, P., 1984: Horizontal structure of the *Quercus*-species coenopopulations in an oak-hornbeam forest. *Ekológia (CSSR)*, 3, 4, p. 400-412.
- ELIÁŠ, P., 1984: Kvantitatívna analýza vybraných morfológických znakov slovenskej populácie divozela úhľadného. *Biológia*, 39, s. 55-61.
- ELIÁŠ, P., 1984: Komplexný výskum biológie druhov. *Bull. Slov. Bot. Spoloč.*, 6, 2, s. 10-11.
- ELIÁŠ, P., 1986: Effects of drought on population dynamics of *Melampyrum pratense* L. *Biológia*, 41, 1, p. 57-68.
- ELIÁŠ, P., 1986: Fluktuácie v počte kvitnúcich rastlín v populácii *Verbascum speciosum* Schrad. *Biológia*, 41, 5, s. 459-469.
- ELIÁŠ, P., 1986: Rastlina ako súbor populácií. In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 68-72.
- ELIÁŠ, P., 1986: Regulačné mechanizmy v rastlinných populáciách. In: Repka, J. (ed.), Štruktúrna, funkčná a faktorová podmienenosť produktivity rastlín. Zborn. ref., Smolenice, s. 187-201.
- ELIÁŠ, P., 1987: Critical rosette size for flowering in a "biennial" plant species (*Verbascum speciosum* Schrader). *Acta Univ. Agric., Brno, Fac. Agronom.* 33 (1985), 3, p. 435-444.
- ELIÁŠ, P., 1987: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: space continuum approach. *Ekológia (CSSR)*, 6, p. 359-372.
- ELIÁŠ, P., 1987: Size inequality in ceonopopulations of a woodland annual *Impatiens noli-tangere* L. *Biológia*, 42, p. 881-891.
- ELIÁŠ, P., 1988: Quantitative ecological analysis of a mistletoe (*Loranthus europaeus* Jacq.) population in an oak-hornbeam forest: discrete unit approach. *Ekológia (CSSR)*, 7, 1, p. 3-17.
- ELIÁŠ, P., 1989: Size structure and sex ratio of host-tree population of *Loranthus europaeus* mistletoe. *Biológia*, 44, p. 855-861.

- ELIÁŠ, P., 1991: Is *Asperugo procumbens* a spring ephemeral ? In: 6. Osterr. Botanikertreffen, Kurz Beitrage. Ed. Haffellner, J.. Graz, s. 13.
- ELIÁŠ, P., 1991: Zásoba semien v ornici a predikcia zaburinenia / Seed bank in top soil and weed infestation. Proc. of XII Conf. of plant protection, Prague, 1991, p.435-436.
- ELIÁŠ, P., 1991: Populačná biológia burín / Population biology of weeds. Proc. of XII Conf. of Plant Protection, II, Prague, 1991, p.433-434.
- ELIÁŠ, P., 1992: Biosozológia-biodiverzita-genofond a botanické záhrady. Zpravodaj botanických záhrad, Praha, 41, p. 15-21.
- ELIÁŠ, P., 1992: Ecology of *Sambucus ebulus*, a herbaceous plant with clonal growth, in urban areas. In: Clonal growth and biodiversity in severe environments. Abstracts. Krkonoše, s. 7.
- ELIÁŠ, P., 1992: Populačná dynamika monokarpickej byliny *Verbascum speciosum*: výsledky 15-ročného výskumu. In: Eliáš, P. (ed.), 2. seminár populačnej biológie rastlín, abstratky, Bratislava, p.
- ELIÁŠ, P., 1992: Vertical structure, biomass allocation and size inequality in an ecotonal community of an invasive annual *Impatiens parviflora* D C. on a clearing in SW Slovakia. *Ekológia (CSFR)*, 11, No. 3, s. 299-313.
- ELIÁŠ, P., 1993: Monitorovanie miestnych populácií ohrozených druhov rastlín. In: Eliáš, P., (red.), Monitoring bioty na území Slovenskej republiky. Abstrakty. SEKOS, Bratislava, s. 51-52.
- ELIÁŠ, P., 1993: Population dynamics of *Impatiens glandulifera* Royle in a year without summer flood events. In: Heiselmayer, P. (Hsg.), 7. Österr. Botanikertreffen, Kurzf. Beitr.: 69, Salzburg 1993.
- ELIÁŠ, P., 1994: Population dynamics of a monocarpic perennial (*Verbascum speciosum* Schrader) in Slovakia: fluctuations in number of flowering plants. In: Symposium on Community Ecology and Conservation Biology, Proceedings, Bern, s. 1
- ELIÁŠ, P., 1994: Samozahusťovanie, samorozvrstvovanie a samozriedovanie v rastlinných populáciách. In: Eliáš, P., (red.), 1994: Populačná biológia rastlín III. Vydav. STU Bratislava, SEKOS, Bratislava, s. 29-33.
- ELIAS, P., 1994: Self-infilling, self-layering and self-thinning in plant populations. In: Tallis, J.H., Norman, H.J., Begon, R.A. (eds.), Progress to meet the Challenge of Environmental

Change. Proceedings of the VI. International Congress of Ecology, 21 to 26 August 1994, Manchester, s. 10.

ELIÁŠ, P., 1994: Pokrok v populačnej biológii rastlín na Slovensku. In: Eliáš, P., (red.), 1994: Populačná biológia rastlín III. Vydav. STU Bratislava, SEKOS, Bratislava, s. 7-25.

ELIÁŠ, P., 1995: A metapopulation approach to study mistletoe populations. In: EUROECO —95 - 7th European Ecological Congress, Abstracts, p. 120.

ELIÁŠ, P., 1995: Stem fungi disease (*Puccinia komarowii*) on *Impatiens parviflora* in Slovakia: effects on population dynamics and its role in regulation of plant populations. *CARINTHIA II*, 53, p. 14-16.