

DYNAMIKA HUSTOTY POPULÁCIÍ DRUHU *HELIANTHUS TUBEROSUS* V EXPERIMENTÁLNYCH A POĽNÝCH PODMIENKACH

Population density dynamics of *Helianthus tuberosus* in experimental and natural conditions

Končeková, L., Katedra ekológie, Fakulta záhradníctva a krajinného inžinierstva SPU, Mariánska 10, 949 01 Nitra e-mail: koncekov@afnet.uniag.sk

Changes in population density of *Helianthus tuberosus* L. were studied during three growing seasons (1998, 1999, 2000) at three shoot densities in both experimental plots (Dolná Malanta) and natural habitats (Lužianky). We found marked changes in population density only at start and at the end of the vegetation periods. Significant difference between year 2000 and the other evaluated years were recorded in natural habitat. On experimental plots we observed differences between each other years. Every year on experimental plots we observed significant self-thickening in all variants, unlike to natural conditions. In natural habitat density changes had character of one point curve. In experimental conditions we observed expressive ramet mortality in years 1999 and 2000. Smaller shoots lagged in growth and died probably in consequence of resource competition. Mortality of smaller individuals occurred in repeating waves. These results suggest that the stands of *Helianthus tuberosus* exhibited self-thinning.

ÚVOD

Kvantifikáciou jednotlivých demografických parametrov (natalita, mortalita atď.) dokážeme určiť, ktoré procesy sú zodpovedné za fluktuácie počtu jedincov v populáciách WATKINSON (2000).

Z hľadiska závislosti natality na hustote populácie počet potomkov na jedinca klesá so zvyšovaním sa intenzity vnútrodruhovej kompetície. Pri nízkych hustotách je natalita na hustote nezávislá a so zvyšovaním hustoty natalita klesá. Platí to aj v prípade klonálnych rastlín, pri ktorých je natalita výhonkov negatívne závislá na hustote (HARTNETT, BAZZAZ 1985; DE KROON, KWANT 1991). Vo všeobecnosti platí, že zvýšenie hustoty spôsobuje rozvoj hierarchie veľkostí a zvýšenie mortality (HARPER 1977).

Klonálne rastliny majú schopnosť vymieňať si zdroje medzi spojenými rametami (fyziologická integrácia) a rast potlačených jedincov môže byť podporený importom asimilátov z nepotlačených výhonkov (HUTCHINGS 1979; PITEĽKA 1984). Výsledkom takejto spolupráce je zamedzenie produkcie nových výhonkov z bazálnych meristémov pri stúpajúcej hustote.

Helianthus tuberosus patrí medzi klonálne druhy bez perzistujúcich interklonálnych podzemných spojení. Jednotlivé nadzemné výhonky (ramety) odumierajú na konci vegetačného obdobia po vyprodukovaní nových propagúl. Fyzické spojenia medzi výhonkami sa rastom strácajú. V nasledujúcom období každý dormantný meristém, ktorý prezimuje, môže produkovať novú rastlinu (SUZUKI, HUTCHINGS 1997; PIQUERAS, KLIMEŠ 1998).

CIEĽ

Cieľom tohoto príspevku je porovnať údaje o dynamike populačnej hustoty zistené v experimentálnych podmienkach s údajmi zistenými pri invadujúcich populáciách druhu *Helianthus tuberosus* v poľných podmienkach (pri rieke Nitre).

MATERIÁL A METODIKA

Na sledovanie dynamiky hustoty populácií druhu *Helianthus tuberosus* sme založili poľný pokus v Lužiankach (na pravom brehu regulovaného toku rieky Nitry v blízkosti intravilánu obce Lužianky) a v experimentálnych podmienkach na výskumnej báze FAPZ SPU v Nitre na Dolnej

Malante. V poľných podmienkach sme sledovali slnečnicu hľuznatú na troch náhodne vybratých trvalých výskumných plochách v monodominantnom poraste *Helianthus tuberosus*. V experimentálnych podmienkach sme vysadili hľuzy tohoto druhu (blokovou metódou s náhodným usporiadaním pokusných členov v troch opakovaníach), pochádzajúce z invázných populácií, ktoré sme sledovali v pobrežných spoločenstvách rieky Nitry. Sledované TVP boli založené na jar v roku 1998 a majú veľkosť 1 x 1 m. Tieto plochy boli založené a vybraté na základe rôznej hustoty (vysoká - 90, stredná - 45, nízka - 27 jedincov resp. hľúz/m²) sledovaného druhu na danom stanovišti. V pravidelných intervaloch (raz za mesiac) počas vegetačných období rokov 1998, 1999 a 2000 sme sčítavali jedince, t.j. nadzemné výhonky rastlín.

VÝSLEDKY A DISKUSIA

Hodnotením populácií na experimentálnej báze na Dolnej Malante sme zistili, že hustota sa vo všetkých variantoch (A - najväčšia počiatočná hustota, B - stredná počiatočná hustota, C - najmenšia počiatočná hustota) štatisticky preukazne zvyšovala od roku 1998 do roku 2000. V rokoch 1998 a 1999 sme zistili štatisticky vysoko preukazné rozdiely medzi jednotlivými variantmi z hľadiska počtu jedincov na jednotku plochy (najmenšiu hustotu sme zistili vo variante C a najväčšiu vo variante A). V roku 2000 boli rozdiely medzi variantmi štatisticky preukazné, pričom preukazne najmenšiu hustotu sme zistili vo variante C a najväčšiu vo variante A.

V roku 1998 sme nezaznamenali v žiadnom variante štatisticky preukazné rozdiely medzi jednotlivými cenzusmi uskutočnenými počas vegetačného obdobia v počte jedincov na jednotku plochy. Túto skutočnosť si vysvetľujeme tým, že porast bol novo založený - rastliny sa prispôbovali podmienkam prostredia (výrazne suchšie podmienky oproti poľnému pokusu v Lužiankach, nedostatok zrážok - rok 1998 bol mimoriadne suchý a zároveň s vysokými teplotami počas vegetačného obdobia, pravdepodobný stres po prenesení hľúz na nové stanovište a následné oneskorenie vegetačného rastu), príp. na rast a vývin jedincov druhu *Helianthus tuberosus* vplývala predplodina.

V roku 1999 došlo k výraznému - štatisticky preukaznému - zahusteniu populácií oproti roku 1998 vo všetkých variantoch.

Percentuálnym vyhodnotením počtu jedincov na jednotku plochy v jednotlivých rokoch pri 5. cenzuse (ktorého hodnota bola priemerným počtom ramet v troch opakovaníach na jednotlivých trvalých pokusných ploškách) sme dospeli k nasledovným výsledkom :

- vo variante A sme v roku 1999 zistili medziročné zvýšenie počtu výhonkov o 457 % a v roku 2000 o 141 %;
- vo variante B sa v roku 1999 medziročne zvýšila hustota o 701 % a v roku 2000 o 156 %;
- vo variante C sa v roku 1999 medziročne zvýšila hustota o 847 % a v nasledujúcom roku o 186 %.

Zahustenie mohlo byť spôsobené lepšou regeneráciou z podzemkových hľúz (porov. SWANTON, CAVERS, 1988; KONVALINKOVÁ, 2002), ktoré už v tomto roku boli prispôbené na dané podmienky stanovišťa resp. pozitívnym vplyvom mechanickej regulácie zaburinenosti, a tým znížením konkurenčného vplyvu burín. V tomto roku sme vo všetkých troch variantoch zaznamenali najvyššiu mortalitu výhonkov, pričom najväčší pokles počtu výhonkov sme zistili medzi predposledným a posledným meraním. Zmeny v hustote výhonkov na začiatku vegetácie si môžeme vysvetliť teplým a suchým počasím a výrazný pokles medzi predposledným a posledným meraním bol pravdepodobne spôsobený tým, že september bol mimoriadne suchý a veľmi teplý.

V roku 2000 sme zistili ďalšie, menej výrazné, ale v porovnaní s rokom 1999 štatisticky preukazné zväčšenie hustoty opäť vo všetkých variantoch. Najvýraznejšie sa hustota zvýšila medzi prvým a druhým cenzusom (18. apríl - 18. máj). Toto zvýšenie hustoty si môžeme vysvetliť veľmi teplým počasím v apríli a dostatkom zrážok v marci (marec bol mimoriadne vlhký). Z výsledkov vyplýva, že populácie *Helianthus tuberosus* na relatívne suchých stanovištiach (stresové podmienky) majú tendenciu vytvárať viac ramet.

BAILLARGE (1942) tvrdí, že *Helianthus tuberosus* je odolnejší voči suchu než iné plodiny a naopak je citlivejší k nadbytku vody.

Súhrnne vo variante A sme počas trvania pokusu zistili najväčšiu hustotu, naopak vo variante C sme takmer pri všetkých cenzusoch zistili najmenšiu hustotu.

V rokoch 1999 a 2000 sme zaznamenali oproti roku 1998 výraznejšiu mortalitu výhonkov. V porastoch sa vyskytovali malé jedince (v závislosti od celkovej výšky porastu približne od 20 do 70 mm), ktoré výrazne zaostávali v raste a hynuli pravdepodobne v dôsledku kompetície o zdroje. Kolísanie počtu jedincov na jednotlivých TVP síce nebolo veľmi výrazné, ale prebiehalo v pravidelných ustálených cykloch.

Súhrnne môžeme konštatovať, že trendy v dynamike hustoty populácií vo všetkých variantoch v jednotlivých vegetačných obdobiach boli viac menej zhodné. Na základe výsledkov pokusu nemôžeme úplne súhlasiť s návrhom DE KROONA (DE KROON, 1993), že pri klonálnych rastlinách dochádza k sezónnemu odumieraniu výhonkov po dosiahnutí horného limitu veľkosti výhonkov.

MC LAURIN ET AL. (1999) zaznamenali, že výhonky *Helianthus tuberosus* počas prvých šiestich týždňov od vzídenia dosiahli maximálny počet a potom ich počet klesol približne o 30 % do konca vegetačného obdobia, čo bolo zjavne spôsobené zatienením, pričom počas vegetačného obdobia dochádzalo k cyklickému kolísaniu počtu jedincov.

V našich pokusoch úhyn dominantných jedincov, ktoré mali výraznú prevahu a vytvárali takmer jednoliaty porast na jednotlivých TVP sme zaznamenali iba na konci vegetačného obdobia.

Na základe týchto zistení môžeme usudzovať, že pri klonálnych druhoch bez perzistujúcich interklonálnych spojení (na rozdiel od klonálnych druhov so stálymi spojeniami) nedochádza k zabráneniu nadprodukcii výhonov alebo spätnej podpore malých tienených výhonov alebo častí rastlín podliehajúcich iným stresovým faktorom (porov. STUEFER ET AL., 1996; DE KROON, VAN GROENENDAEL, 1997; ALPERT, 1999).

V poľných podmienkach na trvalých výskumných ploškách na lokalite Lužianky sme v rokoch 1998 a 1999 zaznamenali štatisticky vysoko preukazné rozdiely medzi jednotlivými variantmi z hľadiska hustoty (najmenšiu hustotu sme zistili vo variante C a najväčšiu vo variante A). V roku 2000 boli rozdiely medzi variantmi v hustote štatisticky preukazné, pričom preukazne najmenšia hustota bola vo variante C a najväčšia vo variante B.

V roku 1998 kolísali hustoty jedincov podobne ako v experimentálnych podmienkach len veľmi nevýrazne.

V roku 1999 sme vo variante A zaznamenali zníženie hustoty a vo variantoch B a C zvýšenie hustoty. V tomto roku bola dynamika populačnej hustoty ovplyvnená záplavami, ktoré sa na lokalite vyskytli dvakrát - v marci a v júni. Následkom marcových záplav sa na povrchu pôdy vytvorila približne 0,2 m hrubá vrstva nánosového kalu. Cez túto vrstvu naplavenín *Helianthus tuberosus* v počiatočných fázach vegetačného obdobia ťažšie prerastal na povrch. Spolu s naplaveninami sa do tohoto priestoru dostali aj semená iných druhov rastlín vrátane nitrofilných R -stratégov, ktoré tým, že boli bližšie k povrchu pôdy aj skôr vykličili a vytvorili tak aspoň čiastočnú bariéru pre rast jedincov topinamburu. Júnové záplavy ovplyvnili populácie *Helianthus tuberosus* tým, že sa podporilo poľahnutie jedincov v okrajových častiach porastu, ale aj v strednej časti porastu, vo väčšom rozsahu sa vyskytovali rôzne poškodenia (zlomené byle, poškodené listy, uchytenie nánosového materiálu na povrchu listov) a znížili sa hustoty populácií. Od tohoto okamihu populačná hustota v tomto roku klesala (až na nepatrný nárast počtu - o 10 jedincov - medzi štvrtým a piatym meraním vo variante A), kým výška jedincov sa zvyšovala. Pravdepodobne sa podporila aj tvorba nových hľúz (v priemere sa z jednej hľuzy vytvorí 8 nových, na experimentálnej báze na Dolnej Malante sme zistili pri solitérnych jedincoch tvorbu až 115 nových hľúz), ktoré sa vytvárali v časti pôdneho profilu bohatšieho na živiny.

Vo všetkých variantoch sme v roku 2000 zaznamenali veľmi výrazné a štatisticky preukazné zväčšenie hustoty. Tieto zistenia nepotvrdzujú konštatovanie FEHÉRA (FEHÉR 1998), ktorý pri druhu *Aster lanceolatus* zistil, že poliehanie rastlín spôsobuje v nasledujúcom roku zníženie hustoty populácií rovnako ani konštatovanie UHERČÍKOVEJ a HAJDÚKA (UHERČÍKOVÁ, HAJDÚK 1997), ktorí zaznamenali pri rovnakom druhu pokles priemernej hustoty populácií v roku nasledujúcom po silných letných záplavách.

Preukazné zväčšenie hustoty v prípade nami zistených výsledkov si vysvetľujeme mimoriadne vlhkým marcom a veľmi teplým aprílom v roku 2000, pravdepodobným zvýšením počtu propagúl a zvýšením obsahu živín v pôde po záplavách v roku 1999. Zároveň pri takomto zahutnení vo variante, kde bola najnižšia počiatková hustota (C) bol úhyn jedincov v priemere najväčší, pretože dominantné jedince výrazne prevyšovali ostatné jedince, vytvárali zapojenú vrchnú časť porastu, čím došlo k výraznému zatieneniu potlačených jedincov. Na trvalých výskumných ploškách, kde bola najväčšia počiatková hustota (A) bola výška jedincov vyrovnanejšia.

Od druhého merania sa až do posledného merania výrazne znižovala hustota populácií. Príčinou mohlo byť dosiahnutie „kritickej hustoty“ (500, resp. 636 jedincov na jednotku plochy) a následné samozriedenie porastu. Ďalšou príčinou mohol byť priebeh počasia - mimoriadne vlhký marec, suchý a veľmi teplý apríl, suchý máj, mimoriadne suchý jún a veľmi suchý a veľmi teplý august. Vzhľadom na lokalizáciu porastu na brehu rieky predpokladáme, že rozdelenie zrážok (ich deficit) neovplyvňovalo zásadne dynamiku populácií. Túto skutočnosť potvrdzuje aj rovnaký, resp. intenzívnejší rast výhonov v zrážkovo deficitných mesiacoch roka 2000 a v rokoch 1998 a 1999.

SCHITTENHELM (1991) uvádza, že vodný stres redukuje nadzemný a podzemný rast jedincov *Helianthus tuberosus*.

Celkovo môžeme konštatovať, že v poľných podmienkach Lužianok sme v rokoch 1998 a 1999 nezistili preukazné zmeny v počte ramet medzi jednotlivými meraniami. Naopak v roku 2000 došlo medzi prvým a druhým meraním k výraznému zvýšeniu počtu ramet, ale od druhého merania neustále dochádzalo k znižovaniu hustoty (počet ramet v roku 2000 charakterizuje jednovrcholová krivka).

Súhrnne môžeme konštatovať rovnaký trend v dynamike populačnej hustoty vo všetkých variantoch v jednotlivých rokoch trvania pokusu. V poľných podmienkach Lužianok sme zistili v porovnaní s experimentálnymi podmienkami Dolnej Malanty heterogénnejšiu výškovú štruktúru populácií.

ZÁVER

Na základe hodnotenia populačnej dynamiky druhu *Helianthus tuberosus* sme zistili, že v porastoch na začiatku vegetačného obdobia dochádzalo k zahusťovaniu. V ďalšom období - po zapojení porastu bol tento tvorený dominantnými jedincami a potlačenými jedincami, pričom počet novovytvorených jedincov v porovnaní s celkovou hustotou populácie bol v čase merania relatívne malý (približne 10 %). V poraste sme zaznamenali len úhyn potlačených jedincov.

Z vysokých rozdielov v hustote populácií ramet zistených najmä v experimentálnych podmienkach na Dolnej Malante vyplývajú podľa nášho názoru dva možné závery: 1) populácie (obzvlášť na suchých stanovištiach - v stresových podmienkach) po prekonaní počiatkovej fázy prispôbovania sa majú tendenciu vytvárať viac ramet, ktoré by v konečnom dôsledku mohli vytvoriť aj viac podzemkových hlúz a/alebo 2) populácie majú tendenciu zvyšovať hustotu ramet v dôsledku prirodzeného kolonizácie stanovišť. Na základe uvedeného usudzujeme, že pri druhu *Helianthus tuberosus* pravdepodobne nedochádza k zabráneniu nadprodukcie výhonkov alebo spätnej podpore malých tiených výhonkov. Nadprodukcia výhonkov môže napomáhať úspešnejšej konkurencii s inými druhmi rastlín o priestor a zdroje živín, zabezpečeniu prežívania na danom stanovišti ako aj kolonizácii susedných stanovišť.

LITERATÚRA

- ALPERT, P., 1999: Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia* 120, p. 69-76.
- BAILLARGE, E., 1942: Le Topinambour. Ses Usages, sa Culture, Flammarion, Paris
- In: Denoroy, P., 1996: The crop physiology of *Helianthus tuberosus* L.: a model orientated view. *Biomass and Bioenergy*, 11, p. 11-32.
- De KROON, H., 1993: Competition between shoots in stands of clonal plants. *Plant Species Biology*, 8, p. 85-94.
- De KROON, H. - KWANT, R., 1991: Density – dependent growth responses in two clonal herbs: regulation of shoot density. *Oecologia*, 80, p. 298-304.
- De KROON, H. - VAN GROENENDAEL, J. (eds.), 1997: The ecology and evolution of clonal plants, Backhuys Publishers, Leiden, p. 453.
- FEHÉR, A., 1998: Populačno-ekologické aspekty poliehania *Aster lanceolatus* Willd. In: Eliáš, P. (ed.) *Populačná biológia rastlín V. SEKOS*, Bratislava-Nitra, s. 102-108.
- HARPER, J. L., 1977: *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, 892 p.
- HARTNETT, D. C. - BAZZAZ, F. A., 1985: Integration of neighborhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. *J.Ecol.*, 73, p.415-427.
- HUTCHINGS, M. J., 1979: Weight density relationships in ramet populations of clonal herbs, with special reference to the $-3/2$ power law. *Journal of Ecology*, 67, p. 21-213.
- KONVALINKOVÁ, P., 2002: A contribution to ecology of an invasive alien plant *Helianthus tuberosus* L. In: *Metapopulation dynamics and landscape fragmentation*, 15th annual meeting of the Section Plant Population Biology of the Society for Ecology of Germany, Switzerland and Austria (conference abstracts) - poster, 9-12 May 2002, Průhonice/Praha <http://www.natur.cuni.cz/pop2002/program2.doc>
- MC LAURIN, W. J et al., 1999: Jerusalem Artichoke growth, development, and field storage. I. Numerical assessment of plant part development and dry matter acquisition and allocation. *Journal of plant nutrition*, 22(8), p. 1303-1313.
- PIQUERAS, J. - KLIMES, L., 1998: Clonal growth and population dynamics in the pseudoannual plant *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology*, 136, p. 213-227.
- PITELKA, L. F., 1984: Application of the $-3/2$ power law to clonal herbs. *Am. Nat.*, 123, p. 442-449.
- SCHITTELHELM, S., 1991: Productivity of *Helianthus tuberosus* under low versus high input condition. Topinambour (Jerusalem Artichoke), Proc. 2nd EEC Workshop on Jerusalem Artichoke, EEC Report EUR, p. 13405
- STUEFER, J. F. et al., 1996: Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Funct. Ecology*, 10, p. 328-334.
- SUZUKI, J.-I. - HUTCHINGS, M.J., 1997: Interactions between shoots in clonal plants and the effects of stored resources on the structure of shoot populations. In: de Kroon, H. - van Groenendael, J. (eds.) *The ecology and evolution of clonal plants*, Backhuys Publishers, Leiden, p. 311-329.
- SWANTON, C. J. - CAVERS, P. B., 1988: Regenerative capacity of rhizomes and tubers from two populations of *Helianthus tuberosus* L. (Jerusalem artichoke). *Weed Research* , 28, p. 339-345.
- UHERČIKOVÁ, E. - HAJDÚK, J., 1997: Vplyv povodne v lete 1997 na vegetáciu v nive rieky Morava. *Životné prostredie*, 31 (6), s. 305-309.
- WATKINSON, A. R., 2000: Plant population dynamics. In: Crawley, M. J. (ed.), 2000: *Plant Ecology*. Blackwell Science, p. 359-400.