

Jihočeská universita v Českých Budějovicích  
Biologická fakulta



Bakalářská práce

**Populační a regenerační dynamika druhu  
*Pedicularis sylvatica* L.**

Jana Krčilová

2004

školitel: prof. Jan Lepš

konzultantka: Mgr. Martina Petřů





*Malý princ byl při tom, když vyrašil obrovský pupen. Dobře tušil, že z něho vypučí cosi zázračného, ale květina se ve svém příbytku zkrášlovala nekonečně dlouho. Pečlivě vybírala barvy, do nichž se oblékne, a pomalu jeden po druhém si upravovala okvětní plátky. Nechtěla se ukázat celá pomačkaná jako vlčí mák. Chtěla se objevit až ve své plné kráse. Vskutku to byla parádnice! Její tajemná toaleta trvala mnoho a mnoho dní.*

*Až jednoho rána se dala vidět při východu slunce a řekla zívajíc:*

*„Och, právě jsem se probudila...Promiňte, prosím...Jsem celá rozcuchaná...“*

*Malý princ nedokázal v té chvíli skrýt svůj obdiv: „Jak jste krásná!“*

*„Že ano,“ odpověděla tichounce květina. „A přišla jsem na svět zároveň se sluncem...“*

*Malý princ uhodl, že není právě skromná. Ale byla tak dojemná!*

*„Myslím, že je čas k snídani,“ dodala po chvíli, „byl byste tak hodný a postaral se o mne...“*

*Malý princ, celý zmatený, šel pro konev s čerstvou vodou, aby květinu obsloužil.*

*„Mám strach z průvanu. Nemáte, prosím, nějakou zástěnu?“, dožadovala se ještě.*

*Strach z průvanu...to pro rostlinu není právě šťastné, řekl si malý princ. S touhle květinou jsou jenom potíže...*

*Antoine de Saint – Exupéry*



Krčilová J. (2004): Populační a regenerační dynamika druhu *Pedicularis sylvatica* L. [Population and regeneration dynamic of *Pedicularis sylvatica* L.] – 27 p., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Demography, population and regeneration dynamic of the strict biennial hemiparasitic plant species *Pedicularis sylvatica* L. were studied in an oligotrophic wet meadow. Population structure of adult plants and responses of seedlings to various levels of hemiparasite's seeds and seedlings were investigated. Population structure was varied among years, but the number of adult plants was constant. Different reactions of seedlings to various densities of seeds and seedlings were found.

Tato práce byla podpořena grantem GAČR 206/02/0953.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 6.1. 2004

*Jana Krčilová*  
.....

## Poděkování

Ráda bych poděkovala své konzultantce, Martině Petřů, za její pomoc v terénu, snad nikdy nekončící optimismus, smělé vize a milá a hřejivá slova, kterými mi dodávala sílu do psaní. Šuspovi, mému školiteli, za jeho osobitý smysl pro humor a kontrolu a rady při konečné úpravě této práce. Osazenstvo „tvůrčí dílny“ 116 zaslouží díky za povznesenou atmosféru, kterou mi především v těch posledních dnech vytvářelo a všem lidem, jež v období sepisování museli trpět mé rozmary či mi nějakým způsobem pomohli. Závěrečné „děkuji“ samozřejmě patří mým rodičům.



# Obsah

<b>1. ÚVOD</b> .....	<b>1</b>
<b>2. MATERIÁL A METODIKA</b> .....	<b>4</b>
2.1 POPIS LOKALITY.....	4
2.2 STUDOVANÝ DRUH.....	4
2.3 USPOŘADÁNÍ POKUSŮ.....	5
2.3.1 <i>Prostorová struktura populace</i> .....	5
2.3.2 <i>Hustotně závislá regenerační dynamika</i> .....	5
2.3.3 <i>Ředící pokus</i> .....	6
2.3.4 <i>Klimaboxový a venkovní květníkový pokus</i> .....	6
2.4 STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT.....	6
<b>3. VÝSLEDKY</b> .....	<b>8</b>
3.1 PROSTOROVÁ STRUKTURA.....	8
3.2 REGENERAČNÍ DYNAMIKA.....	16
3.3 ŘEDÍCÍ POKUS.....	19
<b>4. DISKUSE</b> .....	<b>21</b>
4.1 PROSTOROVÁ STRUKTURA.....	21
4.2 REGENERAČNÍ DYNAMIKA.....	22
4.3 ŘEDÍCÍ POKUS.....	23
4.4 KVĚTNÍKOVÝ A KLIMABOXOVÝ POKUS.....	23
<b>5. ZÁVĚR</b> .....	<b>24</b>
<b>6. LITERATURA</b> .....	<b>25</b>



# 1. Úvod

Poloparazitické druhy rostlin se často vyskytují ve společenstvech s nízkou produktivitou, např. oligotrofní horské a podmáčené louky (Chytrý et al. 2001, Dostál 1989). Také poloparazitický *Pedicularis sylvatica* (Scrophulariaceae) je druh vázaný na oligotrofní vlhká stanoviště, jejichž kvalita značně poklesla v průběhu posledních desetiletí. Vlhké louky jsou dnes považovány za ekonomicky nevýhodné. Od jejich údržby se buď zcela upustilo nebo naopak se tyto louky staly předmětem intenzivního přihnojování za účelem zvýšení hospodářské hodnoty (van Duren et al. 1997). Tradiční obhospodařování (kosení a pastva) prakticky zaostalo, což vyústilo v hromadění biomasy, šíření kompetičně silných druhů a zarůstání stromy a keři. Výše zmíněné procesy vedou ke fragmentaci společenstev a postupné degradaci s následným snížením druhové diverzity (Buhler et Schmid 2001).

Jedním z mechanismů poklesu druhové diverzity je pravděpodobně inhibice klíčení, časná mortalita semenáčů a expanze konkurenčně silných druhů. Bylo zjištěno, že klíčení semen a semenáče jsou citlivější ke kompetici než dospělá vegetace (Křenová et Lepš 1996). Pro klíčení a přežívání semenáčů je také často zdůrazňovaná přítomnost tzv. gapů, prostorů zbavených vegetace (Kotorová et Lepš 1999; Bullock et al. 1995; Petrů et Lepš 2000). Regenerační dynamika ovlivňovaná výskytem gapů se promítá do prostorové struktury populací.

Rozmístění individuí v prostoru je důležitým charakterem populace. Individua v populaci mohou být rozmístěna náhodně, shlukovitě a nebo pravidelně. Prostředím podmíněná shlukovitost je pak jedním z typů shlukovitého rozmístění, jejíž příčinou je kolísání pravděpodobnosti nalezení individua vlivem podmínek prostředí. Další příčinou shlukovitosti může být způsob rozmnožování, modifikace prostředí individua či přírodní katastrofy (Lepš 1989).

Rostlinné populace jsou dynamické a často mají velkou variabilitu natality a mortality. Růst velikosti populace je limitován hustotně závislým (tzv. density dependent) poklesem plodnosti (fekundity) nebo hustotně závislým zvýšením mortality (Silvertown et Doust 1993). Při vysokých hustotách jedinců dochází k poklesu natality nebo k samozředování v důsledku hustotně závislé mortality.

Vnitrodruhová kompetice může svým vlivem na natalitu a mortalitu usměřňovat populace ke stabilní hustotě, kdy počet narozených jedinců je roven počtu uhynulých. Tato interakce zásadně ovlivňuje počet jedinců v populaci a může mít dopad i na jedince samotné.



Vliv vnitrodruhové kompetice na jedince je tím větší, čím větší je hustota jedinců. Závislost na hustotě a interakce mezi jedinci spolu velmi těsně souvisí. Kdykoliv se projeví vnitrodruhová kompetice, její vliv na přežití, plodnost či na oboje, je závislý na hustotě (Begon et al. 1997).

Vztah mezi jedinci, který je vyvolán společnou potřebou zdroje, se odehrává v různých rovinách. Asymetrická kompetice (uplatňuje se především o světlo) má významný vliv na jedince: větší jedinci získávají větší podíl z celkového množství dostupného zdroje a potlačují tak růst svých menších sousedů. Naopak kompetice o vodu a minerální živiny je symetrická (zdroj je rozdělen mezi kompetitory proporčně podle jejich velikostí, Schwinning et Weiner 1998).

Některé druhy rostlin využívají vedle autotrofního způsobu výživy i poloparazitismus. Tato strategie napomáhá překonat ztráty způsobené nedostatečnou kompeticí o půdní zdroje. Pro poloparazitické rostliny je typická přítomností haustorií. Haustorium je multifunkční orgán, který rostlině poskytuje mechanickou oporu a po penetraci do kořene hostitelské rostliny vytváří fyziologické spojení (Kuijt 1979). Původ haustoria vysvětluje Atsatt (1973) jako modifikaci kořene způsobenou nahromaděním mutací nebo jako odpověď na mikrobiální parazitismus.

Vztah kořenového poloparazita a hostitelské rostliny je komplikovaný. Jedná se o kombinaci parazitismu a kompetice (Smith 2000). Výsledky těchto interakcí závisí na tom, zda parazitismus vyváží náklady spojené s kompeticí. Na populaci poloparazita může působit negativně na příklad vysoká hustota populace hostitelů, která ho může zastínit (de Hullu 1985). Růst poloparazita závisí na kvalitativním charakteru hostitelských rostlin a množství látek přecházejících z hostitele do poloparazita (Atsatt 1970), přičemž počet potenciálně napadených jedinců je variabilní (Gibson et Watkinson 1989).

Znalosti o biologii a ekologii ohrožených druhů, jakým je i již zmiňovaný *Pedicularis sylvatica*, mohou napomoci k jejich lepší ochraně a ke zvýšení vitality celých ohrožených populací. Životaschopnost ohrožených druhů je ovlivňována řadou faktorů, které jsou mezi sebou často propojeny (změny v režimu disturbancí a zvýšení úživnosti prostředí vedou k převládnutí silných kompetitorů, zvýšené mortalitě semenáčů a v důsledku až k vyhynutí populací). Detailně studovaná byla regenerační dynamika *P. sylvatica* s ohledem na heterogenitu disturbance (Petrů 1999, Petrů 2002). Některé otázky o životní strategii tohoto poloparazita však nejsou dosud zodpovězeny nebo je třeba je doplnit. Chybí na příklad podrobnější údaje o populační struktuře tohoto druhu a o interakcích mezi semenáči.



Na základě výše zmíněných problémů jsem si v této studii stanovila následující cíle:

- 1) Jaká je prostorová struktura populace poloparazita a její změny během let?
- 2) Ovlivňuje prostorová struktura populace *P. sylvatica* jeho vzcházení a přežívání?
- 3) Ovlivňuje počáteční hustota semenáčů fitness jedinců poloparazita (výšku a velikost zimního pupenu jedince)?



## 2. Materiál a metodika

### 2.1 Popis lokality

Presentované studie probíhaly na lokalitě Ruda, přírodní rezervaci, vzdálené cca 4 km jižně od Veselí nad Lužnicí. Lokalita se nachází v nadmořské výšce 420 m n. m., s průměrnou roční teplotou 7,7 °C, ročními srážkami 610 mm (Meteorologická stanice v Českých Budějovicích) a pH půdy 4,81 (Petrů 1999). Jedná se o oligotrofní podmáčenou louku v blízkosti rašeliniště, pravidelně dvakrát ročně kosenou. Dominantními druhy jsou zde *Nardus stricta*, *Molinia caerulea* a z dalších druhů *Carex nigra*, *Carex echinata*, *Calluna vulgaris*, *Polygala vulgaris*, *Achillea ptarmica*, *Briza media*, *Antoxanthum odoratum*, *Poa palustris*, *Selinum carvifolia*, *Saxifraga granulata*, *Plantago lanceolata*, *Cirsium palustre* aj. Z ohrožených druhů zde roste studovaný *Pedicularis sylvatica* a *Dactylorhiza majalis*. Podle fytoecologické klasifikace můžeme vegetaci této lokality zařadit do svazu *Violion caninae* s některými druhy indikujícími přechod ke svazu *Molinion* (Chytrý et al. 2001).

### 2.2 Studovaný druh

*Pedicularis sylvatica* L. je jedním z rodů s největším počtem druhů v čeledi *Scrophulariaceae* (Weber 1987).

**Rozšíření:** Vývojovým centrem rodu jsou pohoří centrální Asie, odkud se rozšířil do Číny, Tibetu, Himalajské oblasti, Skalistých hor v Severní Americe a do Alp (Weber 1987). *Pedicularis sylvatica* je atlantský a subatlantský druh (Hegi 1975). V Čechách se v současné době vyskytuje velmi roztroušeně. V minulosti byl však mnohem hojnější (Hendrych et Hendrychová 1989). Těžiště výskytu má v suprakolinním a submontánním stupni (Dostál 1989). V jižních Čechách, kde se nachází i studovaná lokalita, je druh poměrně hojný především v nejvyšších polohách Šumavsko-novohradského podhůří a na Šumavě (Chán 1999).

**Ekologie a cenologie:** *Pedicularis sylvatica* je dvouletý hemikryptofyt, přezimující ve formě růžice listů složené v „zimní pupen“ (Hegi 1975). Životní cyklus je striktně dvouletý. V prvním roce semenáče dospějí do stadia juvenilní růžice a přezimují ve formě zimního pupenu. Kvetení a produkce semen probíhá v druhém roce. Druh roste na vlhkých, často zrašelinělých loukách, krátkostébelných smilkových pastvinách a vřesovištích. Preferuje kyselá, živinami chudá půdy. Je to světlomilný a konkurenčně slabý druh. V Čechách je



charakteristický pro svaz *Violion caninae*, ale můžeme ho najít i ve svazu *Caricion fuscae* (Chytrý et al. 2001; Dostál 1989). Jedná se o obligátního nesespecifického kořenového poloparazita s velkým počtem hostitelských druhů (Weber 1976; Kuijt 1979; Gibson et Watkinson 1989), jež napadá hostitele pomocí haustorií. Rostlina může parazitovat i na jedincích svého druhu (Maybrook 1917).

**Ohrožení:** *Pedicularis sylvatica* je řazen k ohroženým taxonům C2 (Holub et. Procházka 2000). Mnoho lokalit zaniklo v důsledku odvodňování, rozorávání luk a regulace vodních toků (Hendrych et Hendrychová 1989; Chán 1999). Budoucí ohrožení druhu spočívá především v zarůstání lokalit vysokostébelnými druhy bylin, trav a lokálním zalesňováním.

## 2.3 Uspořádání pokusů

### 2.3.1 Prostorová struktura populace

Terénní studie jsem zahájila v květnu v roce 2001 v jižní části lokality. K analýze prostorové struktury populace jsem si vytyčila plochu o velikosti 20 x 20 m, kde jsem zjišťovala počet dospělých jedinců na každý 1 m<sup>2</sup>. Pro detailnější analýzu umístění rostlin na pokusné ploše jsem provedla sčítání dospělých rostlin v 1 m<sup>2</sup> čtvercích (tzv. transektový čtverec, viz výsledky) ve dvou středových transektech (délka transektu 20 m a šířka 1 m) s použitím souřadnicového systému a s ohledem na umístění rostliny ve čtverci. Transektový čtverec byl rozdělen drátěným výpletem na 5 x 5 políček velikosti 0,2 m x 0,2m.

Toto pozorování jsem opakovala v letech 2002 a 2003. V důsledku silné disturbance označení plochy divokými prasaty jsem v roce 2002 byla nucena pokusnou plochu označit znovu. Z tohoto důvodu ve výsledcích uvádím porovnání prostorové struktury jedinců jen mezi léty 2002 a 2003.

### 2.3.2 Hustotně závislá regenerační dynamika

Koncem června roku 2001 jsem sebrala semena *P. sylvatica* z lokality Ruda pro výsevový pokus s cílem zjistit, jak regenerační dynamika druhu závisí na hustotě. Semena jsem do výsevu uchovávala v dobře zatěsněné Petriho misce v ledničce při teplotě 6°C. V srpnu téhož roku jsem na lokalitě vytyčila obdélník rozdělený na 3 x 2 čtverců o straně 0,5 m. Čtverce byly rozděleny drátěným výpletem na 0,1 x 0,1 m políčka. Do devíti centrálních políček jsem v srpnu vysela semena tak, že tři čtverce byly osety semeny s hustotou 10 semen na políčko a tři čtverce osety semeny s hustotou 100 semen na políčko. V sezóně 2002 byl



tento pokus zopakován se semeny sebranými koncem června 2002 a vyšetými v hustotách 20 a 200 semen na poličko. Výsev s vysokou hustotou semen simuloval případ, kdy semena po dozrání padají do těsné blízkosti mateřské rostliny a jsou tak nahloučena. Výsev s nízkou hustotou semen napodoboval situaci rozptylování semen při sečení a pastvě. U každého pokusu bylo v následujícím roce od vyšetí sledováno vzcházení a přežívání semenáčů v cca desetidenních intervalech. V roce 2003 byl pro detailnější analýzu přežívání sledován počet rostlin i v měsíci listopadu. Oba experimenty probíhaly v nezávislých plochách, které byly vytyčeny na okraji centrální populace z důvodů eliminace přísunu semen z fertálních rostlin.

### 2.3.3 Ředící pokus

Ke zjištění hustotně závislého vlivu na výšku semenáčů jsem na jaře 2003 v populaci označila 36 náhodných ploch o straně 0,1 m se semenáči *P. sylvatica*. Semenáče jsem protrhala na hustotu 3, 6 a 12 individuí (každá hustota měla 12 opakování). V tomto experimentu jsem sledovala přežívání jedinců a minipásmem jsem měřila výšku semenáčů, posuvným měřítkem pak průměr zimního pupenu. Sběr těchto dat probíhal od konce května do června cca v desetidenních intervalech. Sledování přežívání a měření pupenů proběhlo jedenkrát ještě v měsíci listopadu.

### 2.3.4 Klimaboxový a venkovní květníkový pokus

Pro objasnění odezvy poloparazita na různé hostitele jsem provedla klimaboxový a venkovní květníkový pokus. Poloparazit byl pěstován na dvou hladinách živin s dvěma hustotami hostitelských rostlin (*Nardus stricta* a *Cirsium palustre*). Semena poloparazita jsem uchovávala přes zimu na vlhkém filtračním papíře v Petriho miskách v ledničce při 6°C. Zdánlivě ke klíčení připravená semena jsem na jaře vysévala spolu s hostiteli do květináčů.

Pro neúspěšné klíčení *P. sylvatica* nejsou tyto experimenty dále hodnoceny. Možné příčiny špatného klíčení jsou zmíněny v diskusi.

## **2.4 Statistické zpracování dat**

Analýzu dat jsem provedla pomocí programů Statistica v. 5.5. a Microsoft Excel 97. Prostorové uspořádání dospělých jedinců z let 2002 a 2003 jsem graficky znázornila v Corel DRAW. Hodnocení prostorové struktury populace dospělých jedinců (kvadrát 20 x 20 m) jsem provedla pomocí jednoduché lineární regrese. Při zjišťování rozmístění individuí na

ploše jsem se zaměřila především na dvě charakteristiky; intenzitu shlukovitosti dospělých jedinců a velikost shluků. Pro vyjádření míry shlukovitosti jsem použila Lloydův index (Li):

$$Li = \frac{\frac{s^2}{\bar{x}} - 1}{\bar{x}} + 1$$

kde  $s^2$  je variance a  $\bar{x}$  je průměrný počet dospělých jedinců na vymezenou zkusnou jednotku. Při náhodném rozmístění jedinců v populaci index nabývá hodnoty 1. Jestliže jedinci v populaci vymírají náhodně, tedy nezávisle na tom, kolik je ve zkusné jednotce individuí (hustotně nezávislá mortalita), hodnota Lloydova indexu se v čase nemění. Pokud individua z jednotek obsazených více individui vymírají rychleji, jeho hodnota klesá (hustotně závislá mortalita) (Lepš 1996). Dle Lepše (1989) jsem pro analýzu velikosti shluků slučovala jednotlivá políčka transektových čtverců do různě velkých bloků. Velikost bloku odpovídající vrcholům křivky v grafu lze pak interpretovat jako velikosti shluků. Distribuci rostlin jsem dále porovnávala s Poissonovým rozmístěním, neboť tohoto typu rozmístění se v ekologických studiích často užívá jako „srovnávacího bodu“ (Lepš 1989).

Pro vyhodnocení změn regenerační dynamiky jedinců v čase jsem použila analýzu variance (ANOVA) pro opakovaná měření. V pokusech jsem zjišťovala vzcházení a přežívání juvenilních jedinců v závislosti na počáteční hustotě semenáčů a výšku juvenilních jedinců v závislosti na hustotě semenáčů. Procentuální zastoupení z počtu vyšetých semen jsem vyjádřila jako vzcházení. Maximálnímu vzcházení odpovídá počtu zaznamenaných jedinců při prvním pozorování, protože v té době byl jejich počet vždy nejvyšší. Za míru variability je zde brána směrodatná odchylka.

Vzcházení jsem vyhodnocovala jako:

$$\% \text{ vzcházení} = (\text{počet vzešlých jedinců} / \text{počet vyšetých semen}) * 100$$

Přežívání jsem vyhodnocovala jako:

$$\% \text{ přežívání} = (\text{finální počet přežívání} / \text{maximální vzcházení}) * 100$$

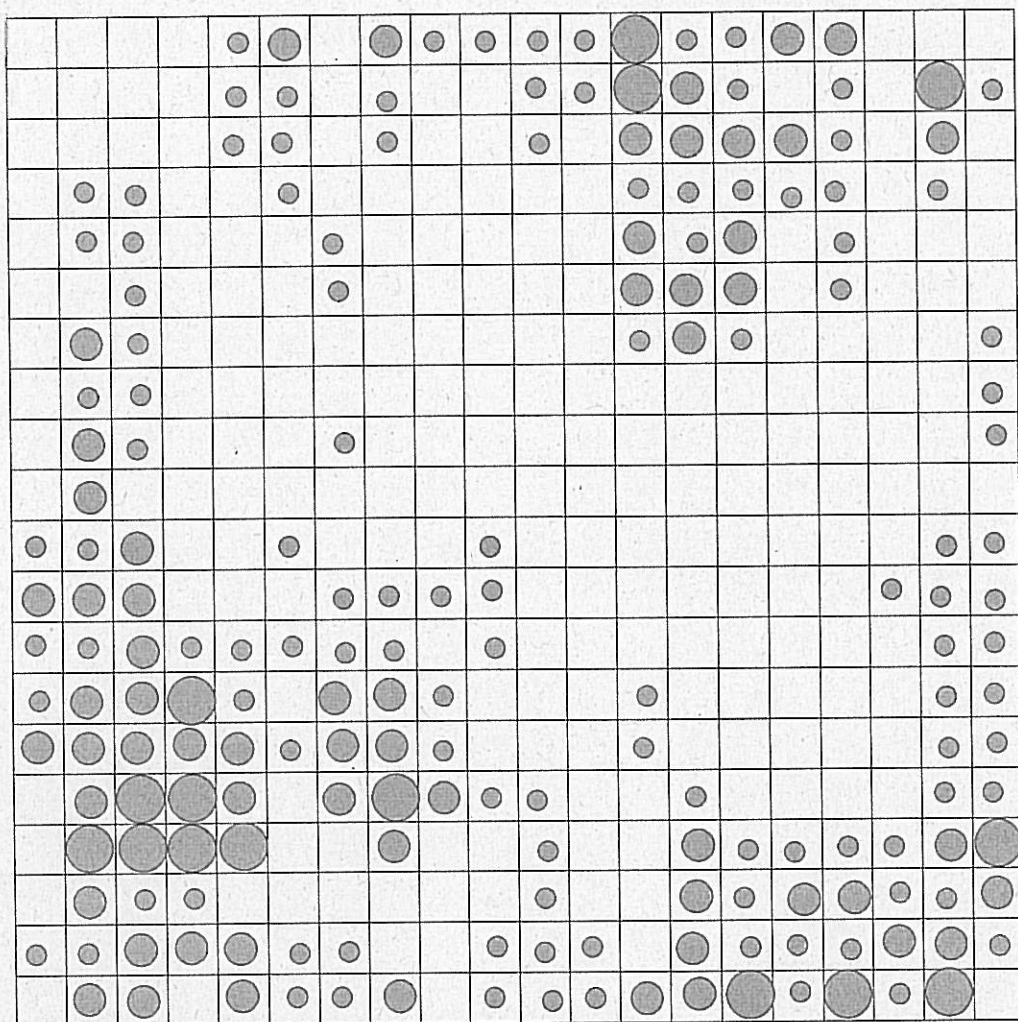
Průměr pupene juvenilních růžic v závislosti na počáteční hustotě semenáčů jsem hodnotila jednocestnou analýzou variance. Hodnoty testové statistiky jsem považovala za průkazné na hladině významnosti 5 %.



## 3. Výsledky

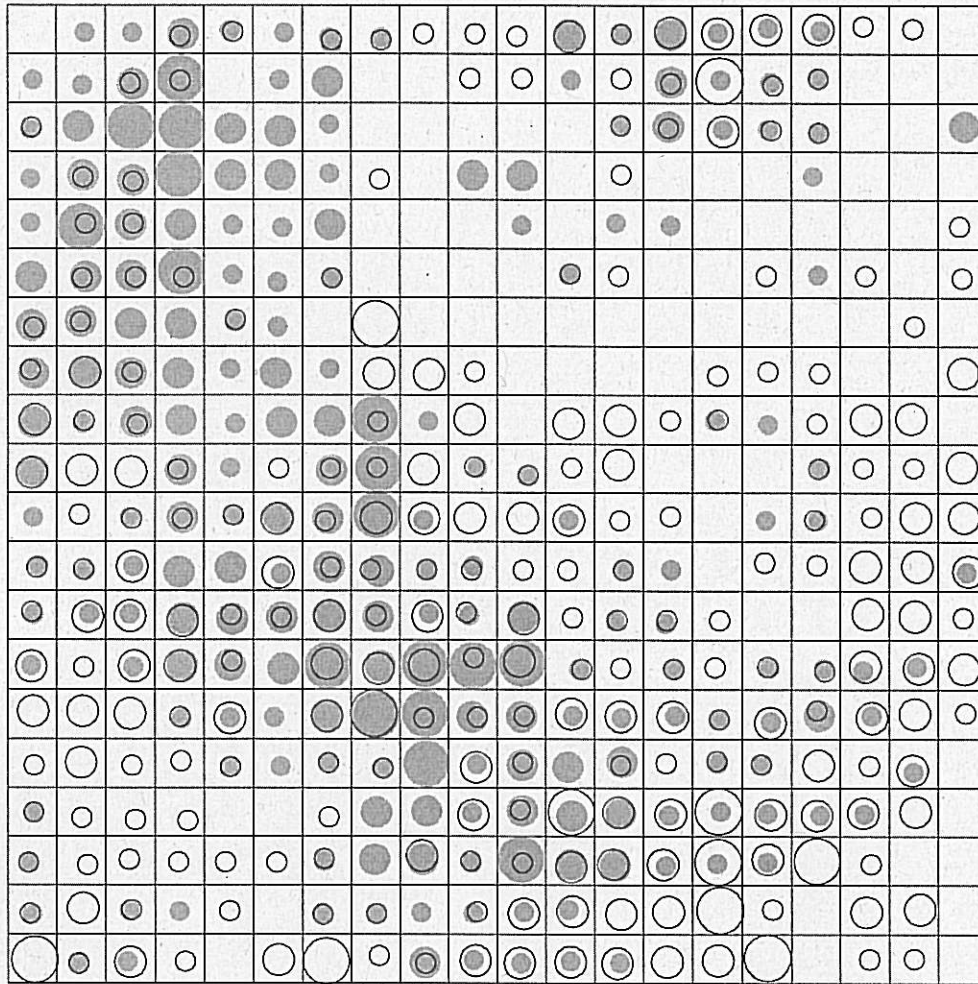
### 3.1 Prostorová struktura

Mezi lety 2002 a 2003 nedošlo k výrazné změně počtu dospělých individuí ve studované ploše. V roce 2002 jsem na pokusné ploše 20 x 20 m ve 400 kvadrátech, každý o 1 m<sup>2</sup>, zaznamenala 1175 dospělých jedinců, v 2003 to bylo 1401 rostlin a v 2001 1175 (tento rok nelze porovnávat s 02 a 03, neboť vymezení studované plochy bylo posunuto (viz Metodika 2.3.1). Ve všech letech tvořili jedinci shlukovité rozmístění o rozdílném počtu jedinců. Tento počet jsem rozdělila do tří velikostních kategorií hustoty jedinců (Obr. 3.1 – 3.2). Zastoupení těchto kategorií bylo v každém roce přibližně stejné (velká hustota 6%, střední hustota 34%, malá hustota 60%). Obr. 3.2 vykresluje prostorovou strukturu populací studovaného druhu v letech 2002 a 2003. Dochází zde k přemísťování jednotlivých shluků během let a k jejich zmenšování či rozrůstání .



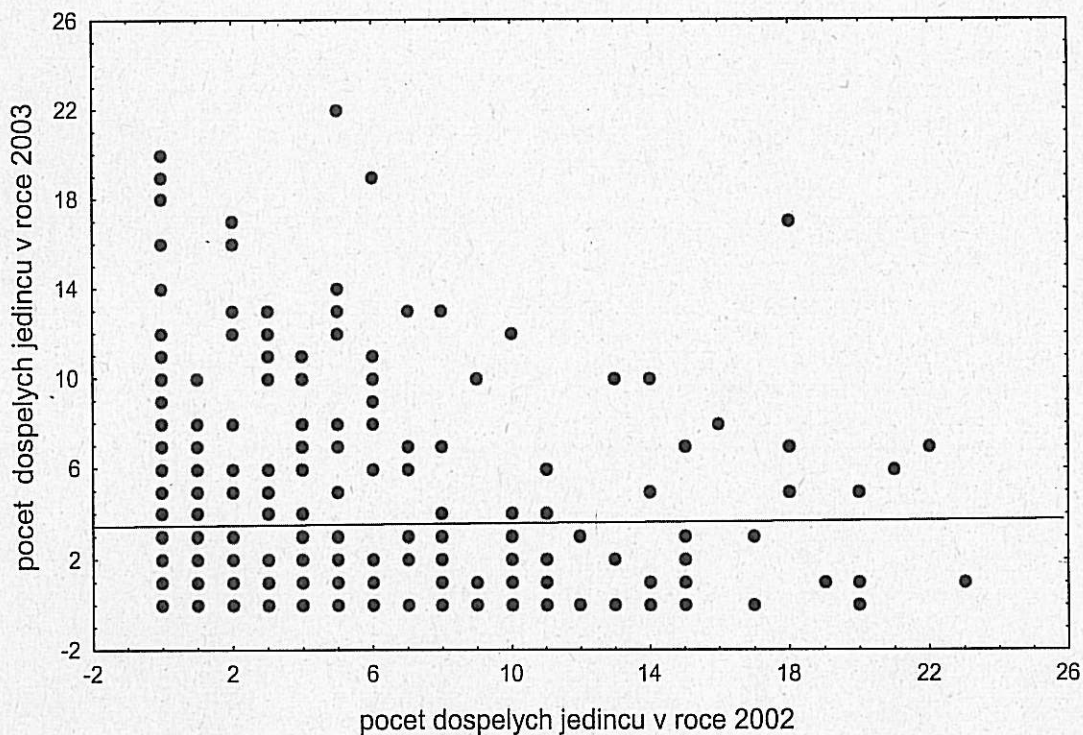
**Obr. 3.1:** Prostorová struktura dospělých jedinců v roce 2001; velikost kruhu představuje různou hustotu jedinců ve čtvercích (velká = 16 a více jedinců, střední = 6 - 15 jedinců, malá = 1 - 5 jedinců).





**Obr. 3.2:** Prostorová struktura dospělých jedinců v roce 2002 (šedivě vyplněné kruhy bez ohraničení), v roce 2003 (kruhy bez výplně s černým ohraničením); velikosti kruhů viz obr. 3.1.

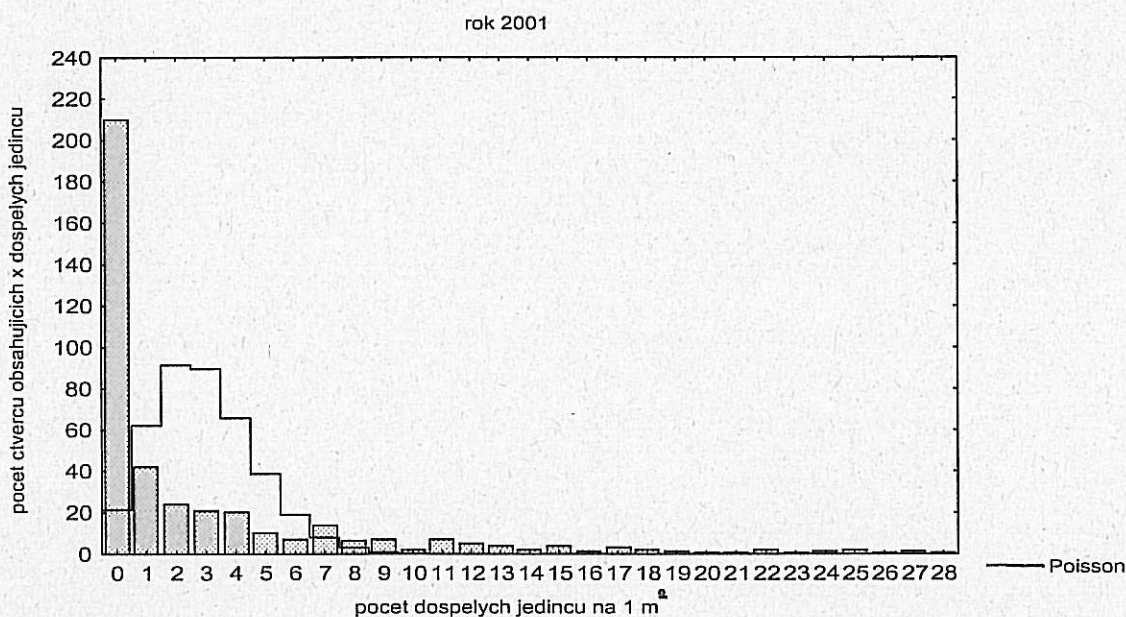
Rozmístění dospělých jedinců v roce 2002 nepredikovalo jejich rozmístění v roce 2003; jednoduchá lineární regrese ( $p = 0,79$ ), Obr.3.3.



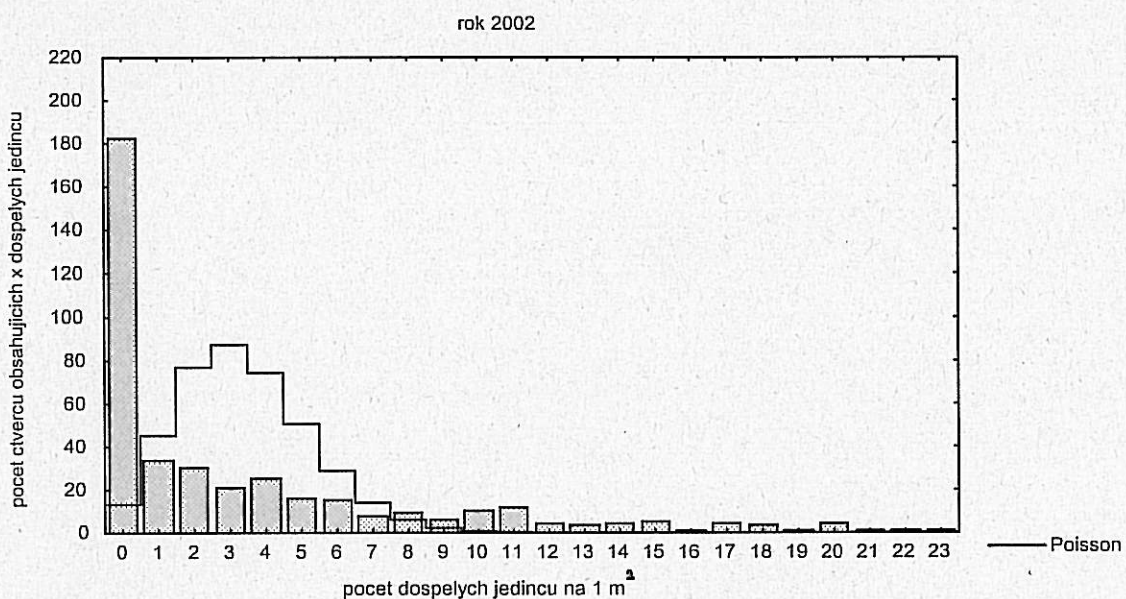
**Obr.3.3:** Závislost rozmístění dospělých jedinců v roce 2003 na rozmístění dospělých jedinců v roce 2002 ( $F = 0,0692$ ;  $df = 1,398$ ;  $p = 0,79$ ; korelační koeficient  $r = 0,09$ ).



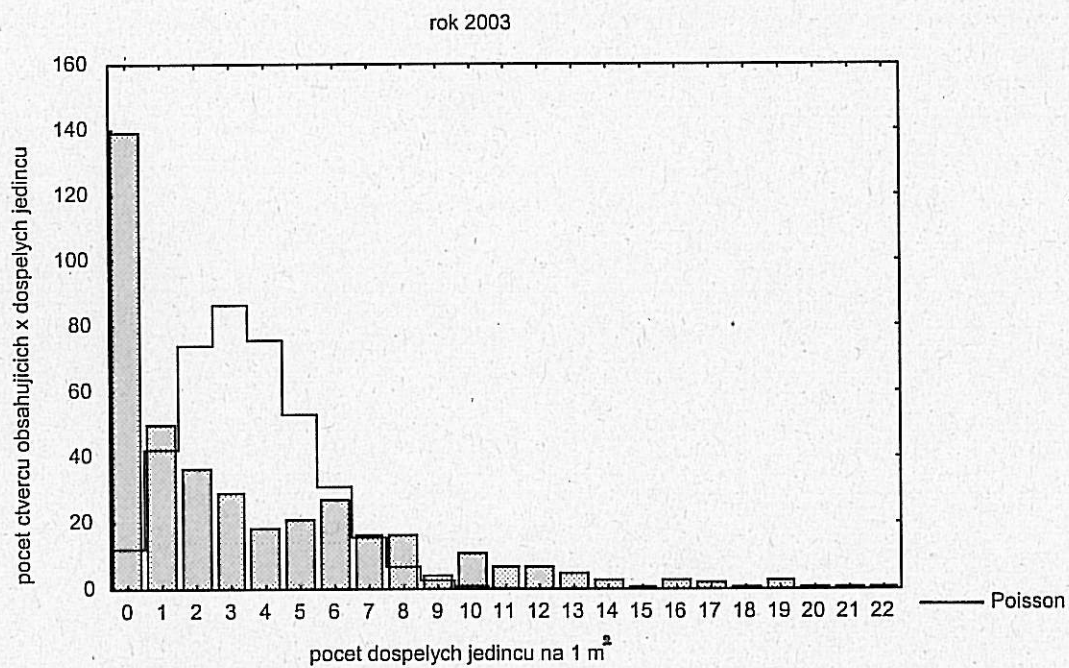
Rozmístění dospělých jedinců populace na ploše 20 x 20 m v letech 2001-2003 nebylo náhodné, neodpovídalo tedy Poissonově distribuci, jak ukazují obr. 3.4 – 3.6. Také porovnání variance a průměru (tab. 3.1) vyvrací Poissonovo rozmístění .



**Obr. 3.4:** Porovnání rozmístění dospělých jedinců v roce 2001 (histogramy) s Poissonovou distribucí (černá linka); chí-kvadrát: 2082,011, df = 7,  $p < 10^{-6}$ .



**Obr. 3.5:** Porovnání rozmístění dospělých jedinců v roce 2003 (histogramy) s Poissonovou distribucí (černá linka); chí-kvadrát: 1724,453, df = 7,  $p < 10^{-6}$ .



**Obr. 3.6:** Porovnání rozmístění dospělých jedinců v roce 2003 (histogramy) s Poissonovou distribucí (černá linka); chí-kvadrát: 1724,453,  $df = 7$ ,  $p < 10^{-6}$ .

Dospělí jedinci byli rozmístěni shlukovitě ve všech studovaných letech 2001-2003 (tabulka 3.1).

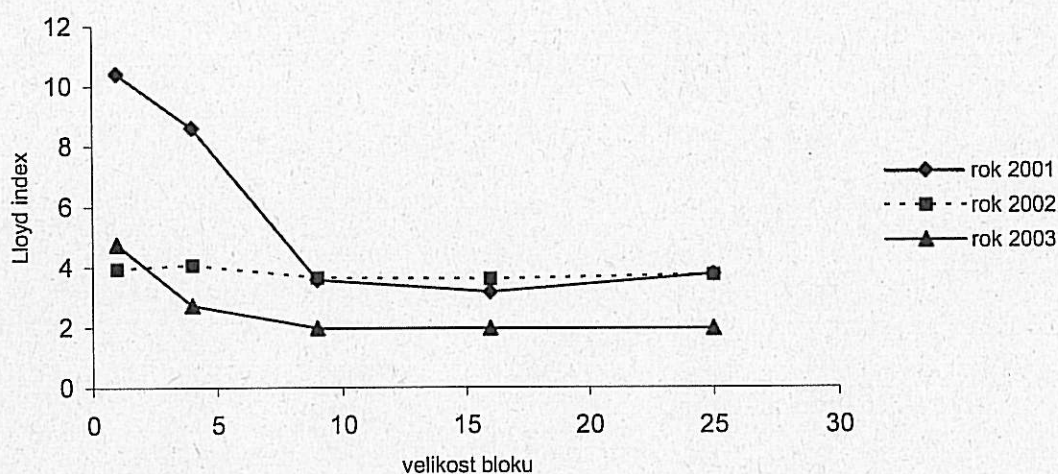
**Tabulka 3.1:** Shlukovitost populace vyjádřená Lloydovým indexem.

rok	průměrný počet jedinců na 1 m <sup>2</sup>	variance	Lloyd index
2001*	2,94	29,74	4,1
2002	3,5	18,77	2,25
2003	3,4	24,42	2,81

\* posunutý "rok"



Lloydův index má tendenci klesat (kromě roku 2002) s velikostí bloku transektového čtverce (Obr.3.7). Z důvodu slučování jednotlivých políček čtverce do odlišně velkých bloků nemohla být vyhodnocena všechna políčka čtverce. V roce 2001 a 2003 byla největší shlukovitost u nejmenšího bloku (0,2 x 0,2 m) transektového čtverce. Lze to tedy interpretovat tak, že nejintenzivnější shluky tvořil poloparazit při velikosti bloku 0,2 x 0,2 m. Naproti tomu, v roce 2002 dospělí jedinci tvořili nejintenzivnější shluky na úrovni bloku 0,4 x 0,4 m. Míra shlukovitosti v jednotlivých blocích během let je uvedena v tabulce 3.2.



**Obr. 3.7:** Míra shlukovitosti v závislosti na velikosti bloku transektového čtverce (základní jednotka velikosti bloku je 0,2 x 0,2 m).

Přehledné shrnutí obr. 3.7 ukazuje tabulka 3.2.

**Tabulka 3.2:** Prostorové uspořádání dospělých jedinců v blocích transektového čtverce v jednotlivých letech. Shlukovitost je vyjádřena Lloydovým indexem. Velikost bloku 1 x 1 odpovídá rozměru 0,2 x 0,2 m; 2 x 2 = 0,4 x 0,4 m; 3 x 3 = 0,6 x 0,6 m; 4 x 4 = 0,8 x 0,8 m a 5 x 5 = 1 x 1 m. Chí-kvadrát odpovídá testu shody s náhodným rozmístěním individuí.

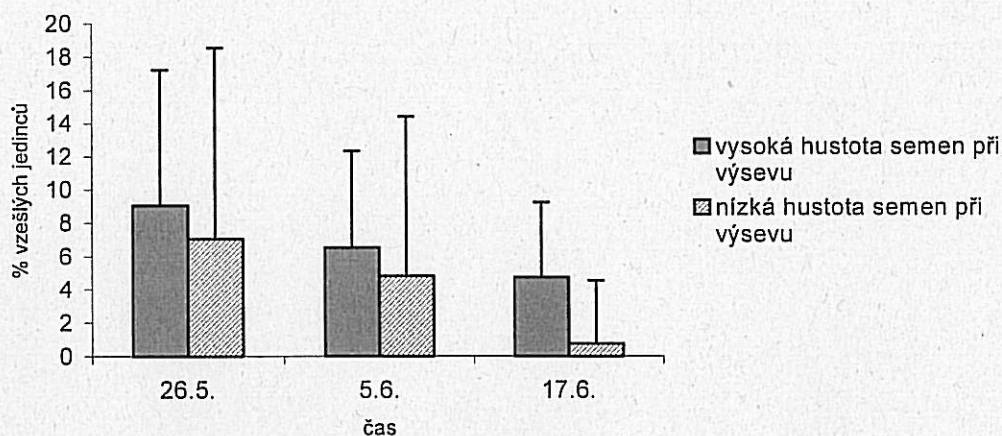
rok	velikost bloku	1x1	2x2	3x3	4x4	5x5
2001	průměr	0,03	0,16	0,45	0,65	0,85
	variance	0,04	0,36	0,97	1,57	2,85
	Lloyd	10,42	8,61	3,58	3,17	3,77
	chí-kvadrát*	1318,94	355,54	84,22	94,00	130,71
2002	průměr	0,17	0,81	2,08	3,25	4,00
	variance	0,26	2,85	13,51	30,76	47,95
	Lloyd	3,95	4,08	3,66	3,60	3,75
	chí-kvadrát*	1500,59	556,77	253,87	369,08	467,50
2003	průměr	0,16	0,78	1,88	3,10	4,10
	variance	0,27	1,81	5,29	12,30	20,14
	Lloyd	4,77	2,72	1,97	1,96	1,95
	chí-kvadrát*	1616,49	371,48	110,07	154,71	191,61

\*  $p < 10^{-4}$

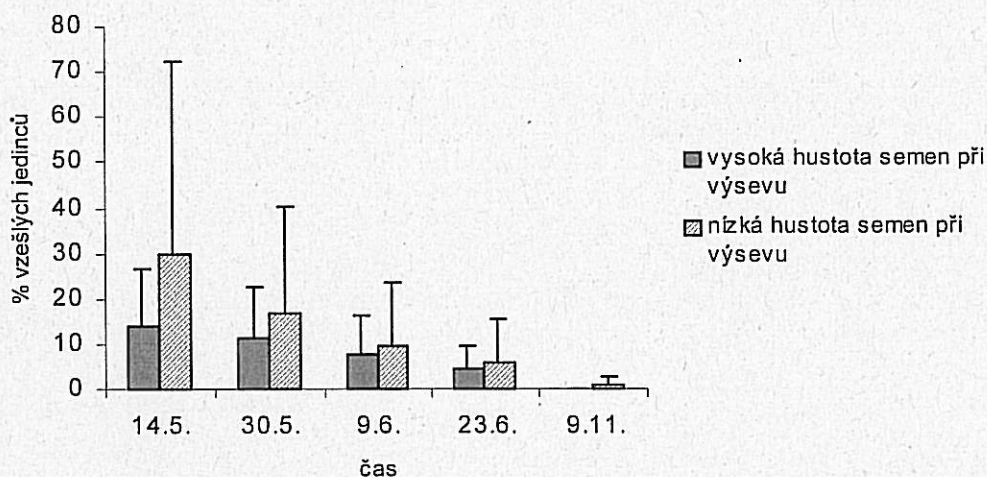


### 3.2 Regenerační dynamika

Obr. 3.8 a 3.9 ukazují celkové porovnání vzcházení jedinců při různých hustotách v daných časových intervalech. V roce 2002 byl podíl vzešlých juvenilních jedinců (procentuální zastoupení jedinců z počtu vyšetřovaných semen) z políček osetých vysokou hustotou semen vyšší než z políček s nízkou osevní hustotou. Na proti tomu v roce 2003 byl podíl vzešlých klíčících jedinců z políček osetých vysokou hustotou semen nižší než z políček osetých nízkou hustotou semen. V obou studovaných letech procento vzešlých jedinců klesalo během sezóny (implikující mortalitu), ANOVA pro opakovaná měření.

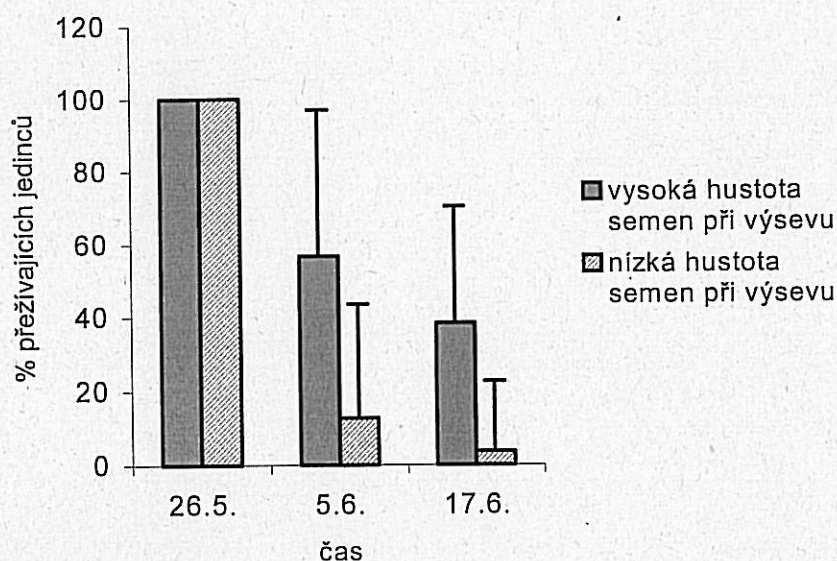


**Obr. :3.8:** Vliv hustoty semen na vzcházení jedinců v roce 2002. Vzcházení bylo nezávislé na hustotě vyšetřovaných semen a také na hustotě při interakci s časem; interakce času a hustoty: ( $F(2,104)=0,67$ ;  $p=0,51$ ); hustota: ( $F(1,52)=2,18$ ;  $p=0,15$ ).

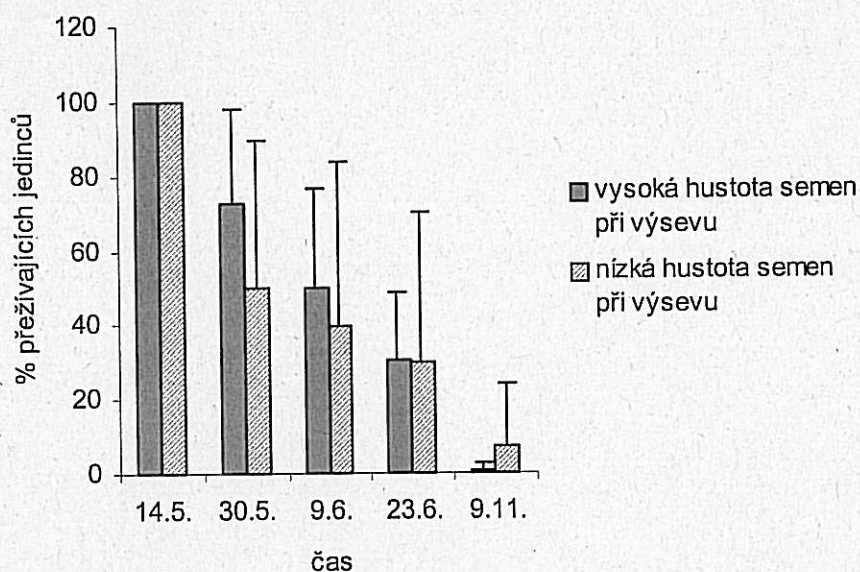


**Obr. 3.9:** Vliv hustoty semen na vzcházení jedinců v roce 2003. Nebyla potvrzena závislost vzcházení jedinců na hustotě semen ve výsevu, ale při interakci s časem byla potvrzena; interakce času a hustoty: ( $F(4,208)=3,39$ ;  $p=0,01$ ); hustota: ( $F(1,52)=2,02$ ;  $p=0,16$ ).

Přežívání juvenilních jedinců v roce 2002 a 2003 bylo vždy vyšší z políček s vysokou hustotou výsevu než z políček s hustotně nízkým osevem (obr. 3.10 a 3.11), ANOVA pro opakovaná měření.



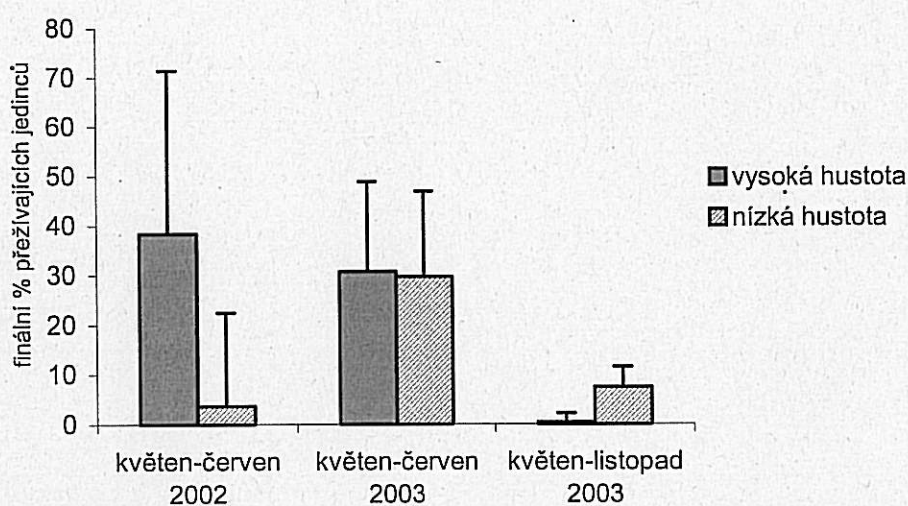
**Obr. 3.10:** Vliv hustoty semen na přežívání jedinců v roce 2002. Hustota semen ve výsevu ovlivnila podíl přežívajících jedinců v roce 2002; interakce času a hustoty: ( $F(2,106)=16,37$ ;  $p<10^{-4}$ ); hustota: ( $F(1,52)$ ;  $p<10^{-4}$ ).



**Obr. 3.11:** Vliv hustoty na přežívání jedinců v roce 2003. Rozdílná hustota výsevu semen ovlivnila přežívání jedinců v roce 2003; interakce času a hustoty: ( $F(4,208)=3,01$ ;  $p=0,02$ ); hustota: ( $F(1,52)=1,52$ ;  $p=0,23$ ).



Konečné procento přežívajících jedinců z vysokých hustot výsevu bylo signifikantně vyšší v roce 2002 než u nízkých hustot a bylo také vyšší v porovnání s květnem a červnem 2003. V květnu až listopadu 2003 bylo finální přežívání jedinců téměř shodné do konce června, ale v listopadu 2003 byla podstatně vyšší mortalita z plošek s větší hustotou (obr. 3.12), ANOVA pro opakovaná měření.

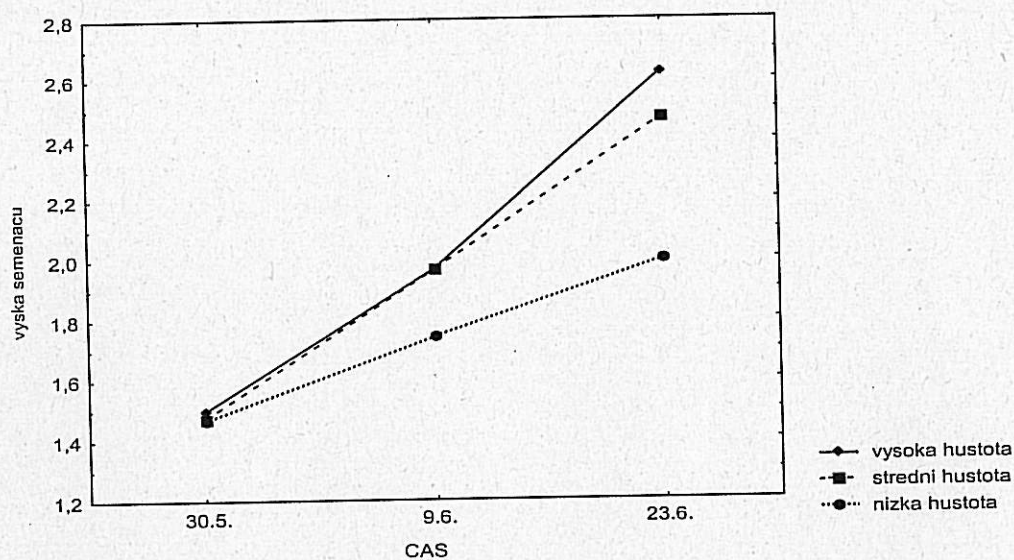


**Obr. 3.12:** Finální přežívání jedinců v jednotlivých letech. Hustota semen ovlivnila přežívání jedinců; interakce času a hustoty: ( $F(2,13)=32,7$ ;  $p<10^{-4}$ ); hustota: ( $F(1,52)$ ;  $p<10^{-4}$ ).

### 3.3 Ředící pokus

Vliv hustoty na výšku a přežívání juvenilního jedince byl průkazný (obr. 3.13 a 3.14), ANOVA pro opakovaná měření.

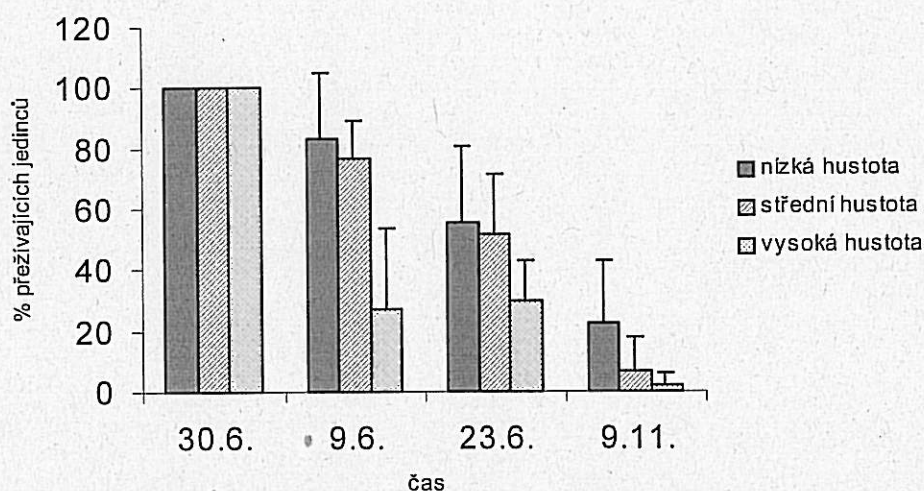
U počáteční vysoké hustoty (12) semenáčů byli jedinci nejvyšší, při střední hustotě (6) semenáčů výška jedinců dosahovala hodnot blízkých se hodnotám výšek jedinců z vysokých hustot. Jedinci s nízkou hustotou semenáčů (3) vyrostly nejméně (obr.3.13).



**Obr. 3.13:** Závislost výšky juvenilních jedinců na třech hladinách hustot semenáčů; interakce času a hustoty : $(F(4,64)=5,83; p<,0005)$ ; hustota:  $(F(2,13)=2,47; p=0,13)$ .



V ředícím pokusu byla mortalita jedinců nejvyšší při vysokých hustotách.



**Obr. 3.14:** Závislost přežívání jedinců na počáteční hustotě protrhaných semenáčů; interakce času a hustoty ( $F(4,13)=7,17$ ;  $p<10^{-4}$ ); hustota ( $F(2,33)$ ;  $p<10^{-4}$ ). Hladiny hustot viz tabulka 3.3.

Vliv hustoty na velikost zimního pupenu se ukázal být průkazný. Průměr pupenů byl největší u jedinců z nízké hustoty semenáčů, následně u jedinců ze středních hustot a nejmenší průměr pupenů byl zaznamenán u jedinců z vysokých hustot (tab. 3.3), jednocestná ANOVA.

**Tabulka 3.3:** Vliv hustoty semenáčů na velikost zimního pupenu, ( $F(2,13) = 7,17$ ;  $p<10^{-2}$ ).

hustota semenáčů	průměr pupene	variance	směrodatná odchylka
vysoká (12)	0,39	0,009	0,96
střední (6)	0,6	0,123	0,12
nízká (3)	0,63	0,007	0,08

## 4. Diskuse

### 4.1 Prostorová struktura

*Pedicularis sylvatica* má striktní dvouletý cyklus. Kvete vždy v druhém roce, kdy také nastává produkce semen. Petruš (2002) zaznamenala v rozmezí čtyř let oscilaci v populační struktuře tohoto druhu. Populace se skládala ze dvou překrývajících se kohort (semenáčů a dospělých jedinců). V letech, kdy populace měla vysoký počet semenáčů, počet dospělých jedinců byl nízký a naopak. V této studii jsem se zaměřila na sledování změn populační struktury jen u dospělých jedinců s důrazem na prostorové změny. Oproti výsledkům Petruš lze konstatovat, že průměrný počet dospělých jedinců se na studované ploše během dvou let výrazně neměnil ( $3,45 \pm 0,5$  na  $1 \text{ m}^2$  z celkové plochy  $400 \text{ m}^2$ ) a rozmístění dospělých jedinců v roce 2002 nepredikovalo rozmístění jedinců v roce 2003 (tedy kohorta dospělých jedinců roku 2002 pravděpodobně neovlivnila kohortu semenáčů z téhož roku).

Dospělí jedinci měli na lokalitě shlukovité rozmístění. Shlukovité uspořádání je vlastní mnoha rostlinným druhům (Begon et al. 1997). Studovaná populace na lokalitě tvořila v jednotlivých letech více jak z 50% především malé shluky (1 - 5 jedinců na shluk). Na distribuci rostlin mohlo v minulosti působit několik faktorů. Je to iniciální rozmístění semen, vliv heterogenity prostředí na klíčení a přežívání semenáčů, vnitrodruhová a mezidruhová konkurence (Lepš 1989). V této studii je shlukovité rozmístění dospělých jedinců podmíněno spíše iniciálním rozmístěním semen než environmentálními faktory. *P. sylvatica* totiž tvoří nízkou přizemní růžici a zralá semena vypadávají z tobolek do její těsné blízkosti (Krčilová - vlastní pozorování). Heterogenita prostředí ale nebyla do této studie zahrnuta.

Poloparazit tvořil v transektech shluky s rozdílnou intenzitou shlukovitosti a velikosti ve všech studovaných letech (v roce 2001 a 2003 to byly shluky na úrovni  $0,04 \text{ m}^2$  a v roce 2002 na úrovni  $0,16 \text{ m}^2$ ). Variabilita shluků může být ovlivněna tím, že: *Pedicularis* často vytváří haustoriální spojení s mnoha různými hostitelskými druhy najednou a druhová skladba hostitelských rostlin může ovlivnit jeho populační strukturu a vývoj. Podle Joshi et al. (2000) úspěšné začleňování mladých rostlin do společenstva louky a jejich růst a přežívání se zvyšuje s rostoucí diversitou hostitelských rostlin. Pozorovala jsem i přemísťování jednotlivých shluků během let. Tento jev může podporovat metapopulační dynamiku, která je v současné době často diskutována (např. Krumbiegel 1999, Keymer et al. 2000, Nachman 2000).



## 4.2 Regenerační dynamika

Vzcházení semenáčů z jednotlivých osevních hustot bylo velmi variabilní v plochách i mezi lety. Očekávala jsem větší vzcházení semenáčů z vysokých osevních hustot. V roce 2002 byl podíl vzešlých juvenilních jedinců ze čtverců osetých vysokou hustotou semen vyšší než ze čtverců s nízkou osevní hustotou. V roce 2003 nastala inverzní situace. Podíl vzešlých jedinců ze čtverců osetých vysokou hustotou semen byl nižší než ze čtverců osetých nízkou hustotou semen. Nestejnorodost výsledků může být zapříčiněna velkou mikroprostorovou heterogenitou, protože pokusy z obou let na sobě byly prostorově nezávislé. Možná se mohly projevit i alelopatické jevy. Nelze vyloučit ani ztráty semen z podzimního výsevu ke kterým mohlo dojít během zimy (např. do půdní zásoby živočichů). K největšímu vzcházení semenáčů docházelo vždy na začátku pozorování, a to v květnu, u obou vysévacích hustot i let. Regenerace rostlin ze semen je ovlivňovaná okolní vegetací kompeticí o světlo (Kotorová et Lepš 1999). U *P. sylvatica* začíná dříve než u okolní vegetace a tím je poloparazit zvýhodněn před budoucími kompetitory.

U většiny rostlin je přežívání semenáčů při vysokých hustotách silně redukováno samozředováním (Puntieri 1993). Hustota semen ve výsevu ovlivnila přežívání juvenilních jedinců. Přežívání v květnu a červnu bylo vyšší ve vysoké hustotě výsevu semen než v nízké hustotě výsevu. Tento výsledek je ale v rozporu s výše uvedenou teorií samozředování. Studie Matthiese (2003) poukazuje na možné vzájemné pozitivní působení mezi semenáči. Snížení mortality při vysokých hustotách předpokládá v mechanismu rozdělování zdrojů mezi haustoriálně propojené semenáče. Svou roli zde mohlo hrát i mikroklima, kdy zapojenější porost semenáčů udržoval větší vlhlost substrátu a bránil tak vysychání a následnému úhynu jedinců. Důležitá se ukázala být časová závislost přežívání. Mortalita juvenilních jedinců se zvyšovala s časem a to v obou hladinách hustot výsevů v roce 2002 i 2003. Tato skutečnost poukazuje na vnitrodruhové interakce mezi jedinci během vegetační sezóny. Důležitým zjištěním je také finální přežívání jedinců, které pak ovlivňuje vývoj populace v následujícím roce. Toto přežívání se ukázalo být velice variabilní jak mezi jednotlivými roky tak i mezi jednotlivými vysévacími hustotami. V červnu 2002 přežívali více jedinci z vyšších hustot výsevů, v červnu 2003 bylo přežívání téměř shodné z vysokých i nízkých hustot. Velmi významným poznatkem je však podzimní přežívání jedinců v roce 2003, kdy došlo k hustotně závislému zvýšení mortality. Jedinci z nízkých hustot přežívali výrazně lépe než z vysokých. Na přežívání u poloparazitických druhů se také může podílet hustota a rozmístění hostitelských druhů (Smith 2000).

### 4.3 Ředící pokus

Vliv hustoty na výšku juvenilních jedinců a na jejich přežívání byl signifikantně průkazný. Při vysoké hustotě semenáčů byli měření jedinci nejvyšší, nejnižší výšku měli při nízké hustotě. Ve střední hustotě se velikosti juvenilních jedinců výrazně nelišily od jedinců z vysokých hustot. Při vysokých hustotách, kde byla silná vnitrodruhová kompetice, došlo i k výrazné kompetici o světlo, a proto pravděpodobně juvenilní jedinci investovali více energie do růstu do výšky. Při nízké hustotě se výše jmenované jevy tolik neprojevovaly, a jedinci mohly růst spíše do šířky (Silvertown et Doust 1993). Jedinci přežívali lépe z hustot s nízkým počtem semenáčů než s vysokým počtem. Potvrdila se tedy density dependentní mortalita.

Fitness rostliny je ovlivňována velikostí zimního pupenu, který se vyvíjí v předešlém roce životního cyklu rostliny (Ter Borg 1979). Měření zimních pupenů ukázalo, že počáteční nízká hustota semenáčů měla pozitivní vliv na průměr zimního pupenu, jehož velikost ovlivňuje přežití jedince. Se zvyšujícím se průměrem pupenu roste i pravděpodobnost přežití jedince (Petru 1999). Jak zmiňuje Gross (1981), průměr růžice u některých rostlin pozitivně koreluje s velikostí a počtem květů rostliny. Z výsledků této studie lze tedy usoudit, že přežití rostliny do dospělosti by mělo být ovlivněno hustotou. Matthies (2003) pro jednoletý poloparazitický druh *Rhinanthus atectorolophus* však uvádí opačné tvrzení.

### 4.4 Květníkový a klimaboxový pokus

Růžička (1999) tvrdí, že semena druhů *Pedicularis* klíčí velmi dobře a hromadně se splněním určitých požadavků. Především je nutné semena po sklizni vysévat na vlhkou zeminu a přes zimu uložit ve venkovních podmínkách za přístupu světla či je možné je také uchovávat v ledničce.

I přes vystavení semen poloparazita chladnějším podmínkám v ledničce nedošlo v příštím roce po vysetí k jejich klíčení, a proto nemohl být proveden květníkový a klimaboxový pokus. Nedostatečná vlhkost v Petriho miskách asi zapříčinila vyschnutí semen s následným velmi výrazným snížením klíčivosti.



## 5. Závěr

Populace dospělých jedinců striktně dvouletého poloparazitického druhu *Pedicularis sylvatica* měla shlukovité uspořádání, které se ve studovaných letech měnilo. Počet dospělých jedinců však zůstával konstantní, i když dvouletá studie nemusí zachytit případnou proměnlivost populace. Stabilita početnosti dospělých jedinců je významná pro kontinuální zásobování semeny do přechodné banky semen, který tento druh má (Thompson et al. 1997). Při větší fluktuaci by mohlo dojít k snížení zásob semenné banky s následnou redukcí velikosti populace a případnou lokální extinkcí.

Shlukovité uspořádání dospělých jedinců může indikovat lepší přežívání juvenilních jedinců při vysokých hustotách, což potvrdily výsledky vysévacího pokusu z května a června. Ředící experiment a přežívání jedinců v listopadu však toto tvrzení vyvrací. Vycházení semenáčů nastávalo nejvíce v květnu, ale jeho frekvence se lišila mezi vysévanými hustotami a mezi roky. Hustota semenáčů také ovlivňovala parametry rostliny. Velikost zimního pupenu byla průkazně vyšší u nízkých hustot. S hustotou semenáčů také stoupal růst juvenilních jedinců do výšky.

Kosení a pastva zapříčiňující rozptyl semen, tedy nízkou hustotu výsevu v této studii, víceméně podporují lepší přežívání jedinců. Opuštění tohoto tradičního obhospodařování, vyloučení disturbance vegetace, může mít za následky nedostatečný rozptyl semen, šíření kompetičně silných druhů a malé množství vhodných míst pro uchycení semenáčů, která jsou pro *P. sylvatica* kritické.

## 6. Literatura

- Atsatt P. R. (1970): The population biology of annual grassland hemiparasites. I. The host environment. – *Evolution* 24: 278 - 291.
- Atsatt P. R. (1973): Parasitic flowering plants: how did they evolve? – *The American Naturalist* 107: 502 - 510.
- Begon M., Harper J. L. et Townsend C.R. (1997): Ekologie – jedinci, populace a společenstva. – Vydavatelství University Palackého, Olomouc.
- Buhler C. et Schmid B. (2001): The influence of management regime and altitude on the population structure of *Succisa pratensis*: implications for vegetation monitoring. – *Journal of Applied Ecology* 38: 689 - 698.
- Bullock J. M., Hill B. C., Silvertown J. et Sutton M. (1995): Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. – *Oikos* 72: 273 - 282.
- Dostál J. (1989): Nová květena ČSSR 2. – Academia, Praha.
- van Duren I.C., Pegtel D.M., Aerts B.A. et Inberg J.A. (1997): Nutrient supply in undrained and drained *Calthion* meadows. – *Journal of Vegetation Science* 8: 829 - 838.
- Gibson C. C. et Watkinson A. R. (1998): The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. – *Oecologia* 78: 401 - 406.
- 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* 48: 209 - 213.
- Hegi G. (1975): *Pedicularis* L., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* VI (1): 261 - 315 – Parey, Berlin.
- Hendrych R. et Hendrychová H. (1989): Die *Pedicularis*-Arten der Tschechoslowakei, früher und jetzt. – *Acta Universitatis Carolinae - Biologica* 32: 403 - 456.
- Holub J. et Procházka F. (2000): Red list of vascular plants of the Czech Republic - 2000. – *Preslia* 72: 187 - 230.
- de Hullu E. (1985): The influence of sward density on the population dynamics of *Rhinanthus angustifolius* in a grassland succession. – *Acta Botanica Neerlandica* 34: 23 - 32.
- Chán V. [ed.] (1999): Komentovaný Červený seznam květeny jižní části Čech. – *Příroda*, Praha, 16: 1 - 284.



- Chytrý M., Kučera T. et Kočí M. [eds.] (2001): Katalog biotopů České republiky. – Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Joshi J., Matthies D. et Schmid B. (2000): Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. – *Journal of Ecology* 88: 634 - 644.
- Keymer J. E., Marquet P. A., Velasco-Hernandez J. X. et Levin S. A. (2000): Extinction thresholds and metapopulation persistence in dynamic landscapes. – *The American Naturalist* 156: 478 - 494.
- Kotorová I. et Lepš J. (1999): Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. – *Journal of Vegetation Science* 7: 107 - 112.
- Krumbiegel A. (1999): Growth forms of biennial vascular plant in central Europe. – *Nordic Journal of Botany* 19: 217 - 226.
- Křenová Z. et Lepš J. (1996): Regeneration of a *Gentiana pneumonanthe* population in an oligotrophic wet meadow. – *Journal of Vegetation Science* 7: 107 - 112.
- Kuijt J. (1979): Host selection by parasitic angiosperm. – *Symposia Botanica Uppsala* XXII:4: 194 - 199, Uppsala.
- Lepš J. (1989): Metody studia populací. In: Dykyjová D. [ed.]: *Metody studia ekosystémů*: pp. 230 - 302. – Academia, Praha.
- Lepš J. (1996): *Biostatistika*. – Jihočeská universita, České Budějovice.
- Matthies D. (2003): Positive and negative interactions among individuals of a root hemiparasite. – *Plant Biology* 5: 79 - 84.
- Maybrook A. C. (1917): On the haustoria of *Pedicularis vulgaris* Tournef. – *Annals of Botany* 31: 499 - 511.
- Nachman G. (2000): Effects of demographic parameters on metapopulation size and persistence: an analytical stochastic model. – *Oikos* 91: 51 - 65.
- Petrů M. (1999): Inter – and intraspecific interactions in populations of *Pedicularis palustris* and *Pedicularis sylvatica*, two rare species of wet grasslands. – Ms. [Bakalářská práce, Biologická fakulta Jihočeské university; depon. in: Společná knihovna biologických pracovišť AV ČR a BF JU, České Budějovice].
- Petrů M. et Lepš J. (2000): Regeneration dynamics in population of two hemiparasitic species in wet grassland. In: White P. S., Mucina L., Lepš J. [eds.]: *Vegetation science in retrospect and perspective. Proceedings of IAVS Symposium*, pp. 329-333. – Opulus Press, Uppsala.

- Petrů M. (2002): Effects of experimental disturbances on microsites and plant demography. – Ms. [Magisterská práce, Biologická fakulta Jihočeské university; depon. in: Společná knihovna biologických pracovišť AV ČR a BF JU, České Budějovice].
- Puntieri J.G. (1993): The self-thinning rule: bibliography revision. – *Preslia* 65: 243 - 267.
- Růžička V. (1999): Podmínky pro klíčení semen rodu *Pedicularis*. – *Příroda* 15: 135 - 139.
- Schwinning S. et Weiner J. (1998): Mechanism determining the degree of size asymmetry in competition among plants. – *Oecologia* 113: 447 - 455.
- Silvertown J. W. et Doust J.L. 1993 : Introduction to plant population biology. – Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Smith D. (2000): The population dynamics and community ecology of root hemiparasitic plants. – *The American Naturalist* 155: 13 - 23.
- Ter Borg S. J. (1979): Some topics in plant population biology. In: Werger M. J. [eds.]: *The Study of Vegetation*, pp. 250-286 – Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London.
- Thompson K., Bakker J. P. et Bekker M. (1997): Soil seed banks of North West Europe: Methodology, density and longevity: – Cambridge University Press, Cambridge.
- Weber, H. C. (1976): Über Wirtspflanzen und Parazitismus einiger mitteleuropäischer *Rhinanthoideae* (Scrophulariaceae). – *Plant Systematics and Evolution* 125: 97 - 107.
- Weber H. Chr. (1987): *Pedicularis groenlandica* Retz. and *Pedicularis rosea* Wulf. Two hemiparasit members of the *Scrophulariaceae*. In: Weber H. Chr. et Forstreuter W. [eds.] *Proceedings of the 4<sup>th</sup> ISPF*, pp. 200 - 391. – Philipps-Universität, Marburg.