

KRYSTYNA FALIŃSKA

## EKSPERYMENTALNE BADANIA BIOLOGII POPULACJI WIELOLETNICH ROŚLIN ZIELNYCH

W ekologii populacji roślin zaznaczają się dwa nurty rozwoju. Jeden wywodzi się z neodarwinowskiego punktu widzenia; rozwija go Harper (1977), który ze swymi uczniami wychodzi z założenia, że teoria ewolucji jest teorią ekologiczną. W badaniach i pracach teoretycznych koncentruje się na poznaniu sił, które powodują „życie, śmierć i rozród osobników”. Gra jaka toczy się między osobnikami w różnorodnych środowiskach jest w tej sytuacji rozpatrywana poprzez analizę skomplikowanych zależności: genetycznych, populacyjnych, biotopowych i bioce-notycznych. W badaniach bangorskiej szkoły Harpera aspekt genetyczno-ewolu-cyjny wydaje się być pierwszoplanowy.

Drugi nurt w ekologii populacji roślin rozwijany przez Uranova i Rabotnova [11] opiera się na założeniu, że teoria populacji zawiera się w teorii fitocenozy. Badania te koncentrują się na poznaniu roli osobników w cenopopulacji, a tych ostatnich w tworzeniu konkretnej fitocenozy. Niekwestionowanymi osiągnięciami tej szkoły jest wypracowanie teoretycznych i metodycznych podstaw badań popu-lacji gatunków policyklicznych. W przypadku gatunków policyklicznych poszczególne części jednej rośliny mogą się różnić wiekiem. Przedstawiono [11] dla tego typu roślin propozycję wyróżnienia tzw. stanów wiekowych (albo rozwojowych), opracowując równocześnie kryteria ich klasyfikacji (tabl. I).

Szkoły te nie rozwijają się na alternatywnych teoriach, zmierzają jednak do poznania zjawisk populacyjnych z dwu różnych punktów widzenia, różniąc się hierarchią problemów i zakresem stosowanych metod. Harper (1977) przeprowadza analizę zjawisk populacyjnych przede wszystkim na roślinach jednorocznych, mniej zajmując się roślinami wieloletnimi, u których przeważa rozmnażanie wege-tatywne. Mechanizmy populacyjne ocenia na podstawie eksperymentów prowa-dzonych w laboratoriach i salach wegetacyjnych, a w mniejszym stopniu w ich naturalnym miejscu występowania. Większość rozważań Harpera (1977) dotyczy roślin rozwijających się w układach prostych jedno- lub kilkugatunkowych. Z kolei Rabotnov i Uranov [11] przenoszą ciężar badań właściwości populacji na ich egzystencję w fitocenozach wielogatunkowych i tam też przeprowadzają większość eksperymentów.

Klasyfikacja stanów wiekowych w populacjach roślin (wg Smirnowa i in. 1976)

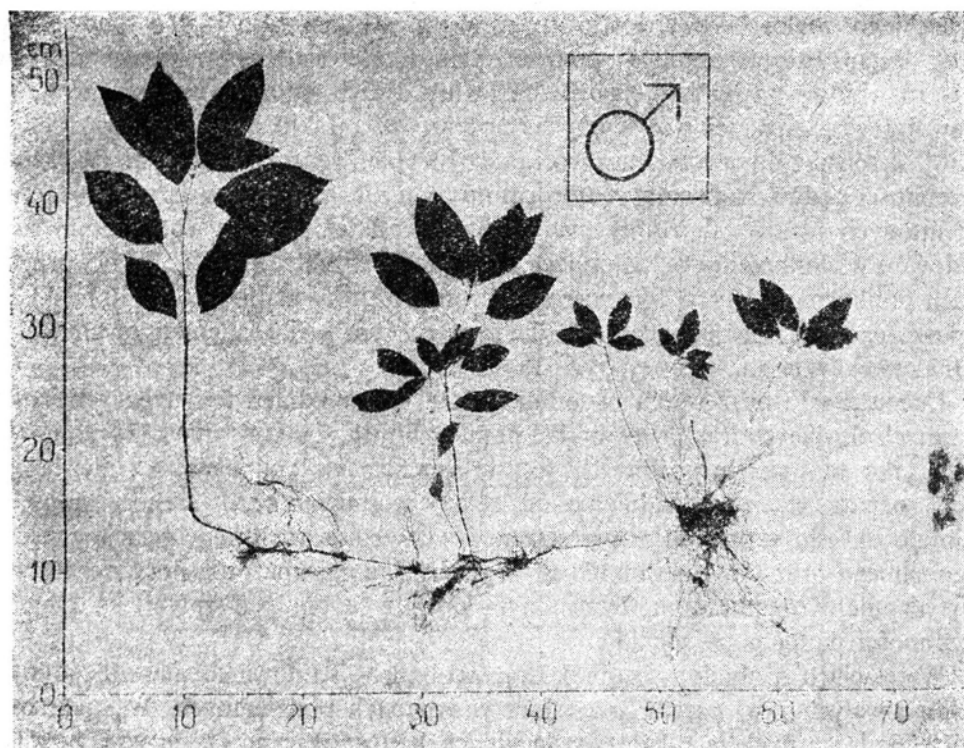
Okres ontogenezy	Stany wiekowe osobników	Indeks stanu wiekowego	Cechy
1	2	3	4
I początkowy spoczynek	nasiona spoczynkowe	se	nasiona niekiełkujące
II progeneratywny	nasiona kiełkujące	p	Nasiona kiełkujące z liścieniami, występowanie związku z nasieniem, obecność struktur zarodkowych: liścieni, początkowego zarodkowego korzenia i pędu.
	siewki juwenilne	j	Przerwanie związku z nasieniem, nieobecność liścieni, prosta organizacja, nieukształtowane cechy i właściwości roślin dojrzałych.
	immaturalne, młode	im	Występowanie właściwości i cech przejściowych od roślin juwenilnych do dojrzałych.
	wirginilne, dojrzałe wegetatywne	v	Pojawienie się podstawowych cech typowych dla formy życiowej gatunku: pędy, liście, itp. Organy generatywne jeszcze nie występują.
III generatywny	młode (wczesne)	g <sub>1</sub>	Pojawienie się organów generatywnych, przewaga procesów odnawiania się (podziałowych) nad obumieraniem, w niektórych wypadkach końcowe formowanie się struktur dorosłych.
	średniodojrzałe	g <sub>2</sub>	Zrównoważenie procesów podziału i obumierania, maksymalny coroczny przyrost biomasy, maksymalna produkcja nasion.
	stare (późne)	g <sub>3</sub>	Wyraźne obniżenie funkcji generatywnej, osłabienie procesów korzenio- i pędotwórczych, przewaga procesów obumierania nad procesami odnawiania (podziałowymi)
IV postgeneratywne (senilne)	subsenilne	ss	Niemożliwość owocowania, przewaga procesów obumierania nad odnawianiem uproszczonej formy życiowej, wtórne pojawienie się liści, typu przejściowego.

1	2	3	4
	senilne	s	Nagromadzenie obumarłych (ograniczających wzrost) części roślin, maksymalne uproszczenie formy życiowej, wtórne pojawienie się niektórych juwenilnych cech organizacji (forma liści, pędu).

Uwaga: im, v — u wielu gatunków nie zaznaczają się wyraźnie i nie są wydzielone.

Przy współwystępowaniu osobników w wielogatunkowych skupieniach mozaikowych na przykład w zbiorowiskach leśnych i łąkowych — badania polowe są niezbędne. Symulacja naturalnej różnorodności w laboratoriach i ogrodach doświadczalnych jest uciążliwa i niezupełnie osiągalna. Ponadto skomplikowane zjawiska populacyjne obserwowane są rzeczy w uproszczonych sytuacjach eksperymentalnych mogą niekiedy mylić co do swego znaczenia.

Z wielu dotychczasowych badań eksperymentalnych wynika, że rośliny wieloletnie często w sali wegetacyjnej nie osiągają wszystkich faz rozwojowych (np. generatywnych) lub ujawniają różnego rodzaju anomalie np. gigantyzm, karłowatość oraz zachwianie proporcji między częściami nadziemną i podziemną [1, 2].



Ryc. 1. Dwuletni polikormon *Mercurialis perennis* L. w kulturze ogrodowej (fot. J. J. Faliński)

Nawet nieliczne gatunki jednoroczne, pochodzące ze złożonych ekosystemów leśnych nie osiągają pełnego rozwoju w warunkach ogrodu doświadczalnego i sali wegetacyjnej. Ten typ reakcji ujawniły osobniki *Impatiens noli-tangere* [2]. Trudność, o której mowa sprawia, że większość poznanych mechanizmów decydujących o liczebności populacji wywodzi się z eksperymentów prowadzonych na jednorocznych chwastach lub roślinach uprawnych. O ich wyborze decydowała m. in. duża produkcja nasion oraz krótki, dwu-, trzymiesięczny cykl rozwojowy. Brano także pod uwagę łatwość adoptowania się roślin do warunków laboratoryjnych. Dotychczasowe próby równoczesnego prowadzenia badań nad populacjami tego samego gatunku w warunkach naturalnych, laboratoryjnych i ogrodach doświadczalnych wskazują, że droga ta pozwala na pełniejsze poznanie właściwości grupowych roślin na różnych poziomach organizacji biologicznej: osobnik — populacja — fitocenoza [2].

### Pojęcie osobnika

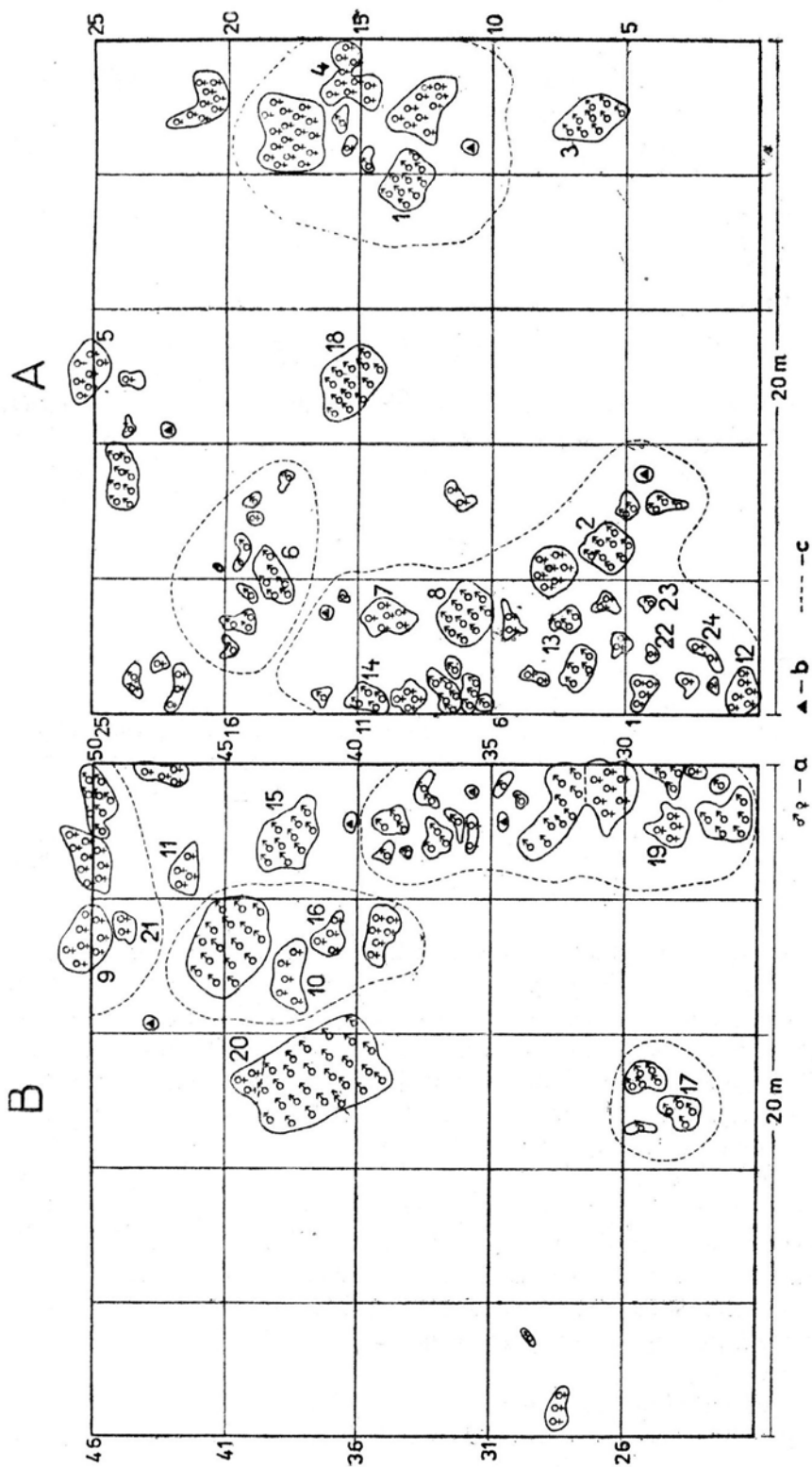
Istotą badań populacyjnych jest poznanie wzajemnych relacji między osobnikami i skutków tych oddziaływań, a więc kształtowanie się cech wynikających z grupowego współwystępowania roślin.

Jedną z głównych przyczyn hamujących poznanie właściwości ekologicznych populacji roślin zielnych wieloletnich jest trudność w wyróżnianiu osobnika oraz ocena jego wieku. Właściwością bylin jest krótkotrwałość pędów nadziemnych przy długotrwałości organów podziemnych. Części nadziemne przechodzą swój cykl rozwojowy na ogół w ciągu jednego lub dwóch sezonów wegetacyjnych, gdy rozwój i wzrost części podziemnych może trwać od kilku do kilkudziesięciu lat [7, 8]. Z rocznymi przyrostami części podziemnych związane jest częste zwiększanie liczebności pędów nadziemnych. Procesom tym nie zawsze towarzyszy odłączanie się młodych pędów od rośliny macierzystej. Stąd też spotyka się osobniki wielopędowe i wielokorzeniowe, zajmujące znaczne przestrzenie (ryc. 1, 2). Na przykład jeden polikormon *Mercurialis perennis* L. może zajmować przestrzeń 10 m<sup>2</sup> [3, 11], a poszczególne części jednego osobnika są w różnym wieku kalendarzowym i w niejednakowej fazie rozwojowej (ryc. 3).

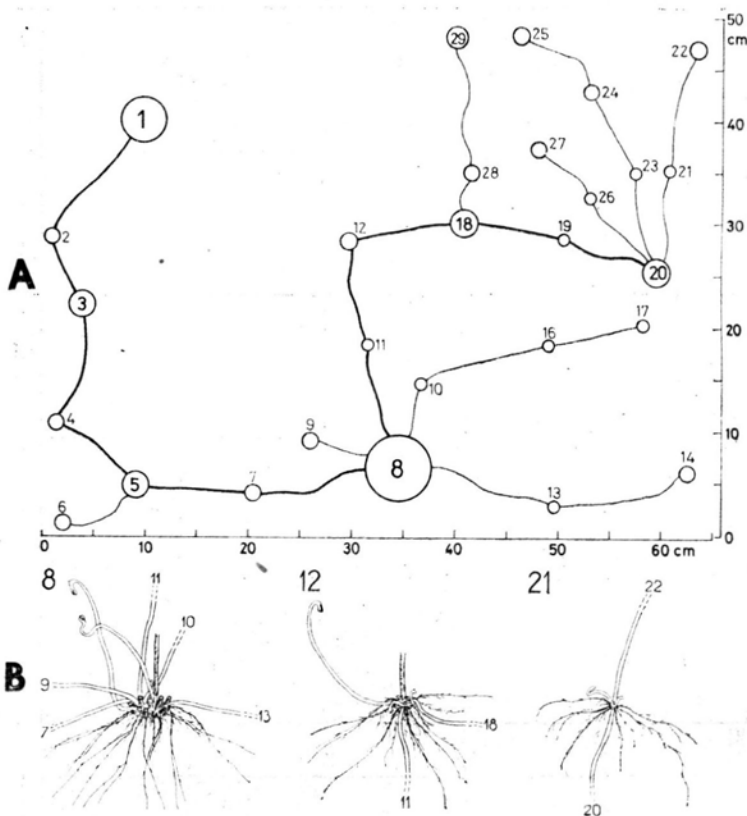
Ocena arealu oraz wieku osobnika należą do zagadnień teoretycznych i metodycznych tkwiących u podstaw badań populacyjnych. Traktowanie każdego nowego pędu jako samodzielnej jednostki jest w aspekcie biologii osobnika niewłaściwe. Gdy rozpatrywać to zagadnienie od strony populacji każdy zakorzeniony pęd zajmuje określone miejsce w przestrzeni i wchodzi w wielorakie relacje z pędami tego samego oraz innych osobników. Wytwarzając nasiona i diaspory wegetatywne partycypuje w rozmnażaniu. Tym samym każdy z osobna pęd wpływa na dynamikę liczebności danej populacji [3].

W relacjach osobnik — osobnik oraz osobnik — środowisko siła oddziaływania roślin trwałych tkwi przede wszystkim w organach podziemnych. W wielu badaniach ekologicznych, a także populacyjnych koncentrowano się przede wszystkim na pędach nadziemnych, przyjmując umownie za Rabortnovem [10], że każdy





Ryc. 2. Struktura przestrzenna polikormonów *Mercurialis perennis* L. w zbiorowisku *Tilio-Carpinetum* w Białowieckim Parku Narodowym. a) polikormony w fazie generatywnej, b) polikormony juwenilne, c) polikormony w okresie zanikania granic arealów (integracji)



Ryc. 3. Areal części podziemnej policentrycznego polikormonu *Mercurialis perennis* L. A) plan rozmieszczenia skupisk pędów nadziemnych połączonych wspólnymi kłączami; B) schemat wybranych skupisk w różnym wieku: — trzyletniego [8], — dwuletniego [12], — jednorocznego [21]

zakorzeniony pęd to osobnik. Z badań Łukasiewicza [7, 8] wynika, że rodzaj organów trwałych, ich wielkość oraz trwałość w czasie i przestrzeni decyduje o roli osobnika w populacji i zbiorowisku roślinnym. Paczoski (1925) podkreślał, że „tym większe znaczenie ma roślina w układzie asocjacji im więcej części zachowuje ona stale”. Poznanie roli osobnika w populacji i fitocenozie jest zatem związane z określeniem czasu trwania organów nadziemnych i podziemnych, sposobu obumierania i odnawiania organów trwałych oraz sposobu wegetatywnego rozrzedzenia się i pomnażania.

Metody oceny morfologiczno-rozwojowych przemian osobników różnych typów biologicznych roślin zostały opracowane przez Łukasiewicza [7, 8]. Wyniki tych badań próbowano zastosować do analizowania zjawisk populacyjnych przyjmując, że „osobnik stanowi morfologicznie cały i fizycznie nieprzerwany organizm będący jednostką ontogenetyczną, którą można uznać za elementarne źródło fitogennego pola” [11].

W populacjach roślin zielnych wieloletnich wielkość i trwałość organów podziemnych kształtuje wiele właściwości populacji m. in. strukturę przestrzenną,

strukturę wielkości, a w szczególnych przypadkach także strukturę płci (ryc. 2). Dalsze badania nad ekologią populacji wieloletnich roślin zielnych związane są zatem z udoskonaleniem metodyki. Chodzi zwłaszcza o:

- Wyodrębnienie całego morfologicznie osobnika; określenie jego arealu podziemnego i nadziemnego; poznanie procesów decydujących o dezintegracji i integracji osobników, zwłaszcza przy strukturze łanowo-skupiskowej; oceny relacji między pędami w obrębie jednego osobnika, a między całymi osobnikami np. polikormonami oraz roślinami luźno- i zwartokępkowymi.
- Oddzielne traktowanie procesów odnawiania, rozmnażania wegetatywnego oraz rozrastania się osobników wskutek corocznych przyrostów organów podziemnych.
- Ocenę populacyjnej funkcji osobników pochodzenia wegetatywnego i generatywnego.
- Określenie zakresu modyfikacji stosunku reprodukcji generatywnej do wegetatywnej; przyczyn i skutków tego zjawiska.

Do rozwiązywania tych zagadnień stosowano metody m. in.:

- a) kartograficzne — przy ocenie sezonowej i wieloletniej dynamiki arealów osobniczych (ryc. 2)
- b) fenologiczne — do określenia faz rozwojowych całego osobnika, jak też jego nierównocześnie powstających części;
- c) eksperymentalne w warunkach naturalnych i w kulturze ogrodowej — w celu poznania przebiegu rozwoju osobników rozwijających się z diaspor generatywnych i wegetatywnych; ustalenia kryteriów do oceny zjawisk odnawiania, rozrastania i rozmnażania się osobnika;
- d) laboratoryjne — do określenia ciężaru i wielkości roślin w różnym wieku i pędów w niejednakowej fazie rozwoju; efektywności diaspor wegetatywnych i generatywnych.

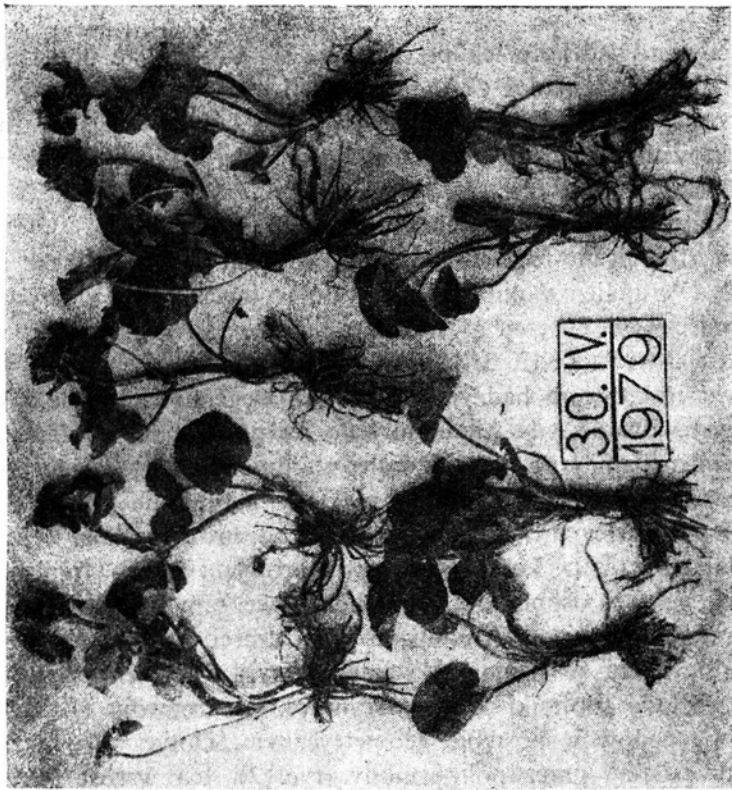
Rośliny zielne wieloletnie wymagające równoczesnego prowadzenia eksperymentów w warunkach naturalnych i kulturze ogrodowej były uwzględniane w literaturze ekologicznej w stopniu niewielkim. Tytułem przykładu w niniejszym opracowaniu omówiono badania eksperymentalne nad arealem osobniczym roślin, wiekiem osobnika, efektywnością reprodukcji generatywnej i wegetatywnej oraz konsekwencjami dominacji jednego typu rozmnażania dla populacji.

### Areal osobnika

Przestrzeń objęta zasięgiem oddziaływania nadziemnych i podziemnych części osobnika na inne rośliny oraz środowisko abiotyczne stanowi jego areal. Wieloletnie rośliny zielne powiększają corocznie areal przez zwiększenie długości i grubości części trwałych, bądź wskutek wytwarzania pąków odnawiających, z których powstają nowe części nadziemne i podziemne na miejscu senilnych fragmentów osobnika (ryc. 4). Również, choć rzadziej, zwiększanie arealu odbywa się poprzez zakorzenianie się diaspor wegetatywnych w bliskim sąsiedztwie rośliny macierzy-



Ryc. 4. Areal nadziemny i podziemny 6-letniego polikormonu *Filipendula ulmaria* (w owalu część senilna).  
fot. J. J. Faliński



Ryc. 5. Trzyletni klon *Caltha palustris* L. rozwijający się w kulturze ogrodowej z diaspyry wegetatywnej (fot. J. Holeksa)

stej, co niekiedy prowadzi do ich przerastania się, stwarzając pozornie morfologiczną całość jak na przykład u *Caltha palustris* L. Pojęcie osobnika w odniesieniu do tak utworzonego skupiska jest dyskusyjne, gdyż jest to właściwie „mini-klon”. Wówczas traktowanie każdego zakorzonego pędu jako osobnika wydaje się merytorycznie uzasadnione (ryc. 5).

Jednak w przypadku roślin wieloletnich, charakteryzujących się innymi właściwościami morfologiczno-rozwojowymi zastosowanie tej metody nie jest sprawą prostą (ryc. 4). W analizowaniu zjawisk populacyjnych roślin zielnych zwracano uwagę na konieczność odrębnego traktowania procesu odnawiania, rozrastania i rozmnażania się osobnika [2, 5, 10]. W wielu opracowaniach każdy nowo pojawiający się pęd traktowano bądź jako diasporę wegetatywną bądź jako nowego osobnika, nawet wówczas gdy wiadomo było, że posiada on wspólną część podziemną z innymi pędami (ryc. 1, 3). Z kolei w odniesieniu do całego polikormonu np. *Mercurialis perennis* L. odnoszono niekiedy niesłusznie pojęcie klonu [14].

Nowe osobniki szczyru powstają głównie na drodze rozmnażania wegetatywnego. Pędy odnawiające wraz z korzeniami przybyszowymi pełnią funkcję diasporę, dając początek nowym osobnikom. Również nowe samodzielne jednostki mogą powstawać przez podział polikormonu na kilka części. W obu przypadkach usamodzielnienie się roślin związane jest z intensywnym rozwojem części nadziemnej i podziemnej. Młode osobniki w pierwszym okresie rozwoju (1—3 lata) mogą zwiększać liczbę pędów w postępie geometrycznym. Dotyczy to także wielkości zajmowanej przestrzeni przez polikormony (ryc. 2). Ich wzrost zależy w dużej mierze od sytuacji początkowej, tj. od liczby pędów odnawiających, długości kłączy i korzeni przybyszowych (ryc. 1, 3).

W swym rozwoju polikormon *Mercurialis perennis* osiąga następujące fazy: powstania, dojrzewania i starzenia. a) Pierwszy etap dotyczy zakorzenia się „wędrujących” fragmentów roślin oraz wytworzenia pierwszych pędów nadziemnych. Polikormon ma wówczas prawie kulisty kształt i składa się z kilku lub kilkunastu pędów, przeważnie juvenilnych lub wirginilnych. b) W drugim etapie polikormony zwiokrotniają liczbę pędów oraz znacznie powiększają swój areal. Często w tym właśnie okresie zatracają one monocentryczny charakter w budowie (ryc. 3). Wokół macierzystej rośliny powstaje kilka mniejszych skupisk, które są połączone wspólnymi organami podziemnymi (ryc. 3). c) W trzeciej fazie rozwoju przeważnie następuje obumieranie centralnej — najstarszej części polikormonu, co zapoczątkowuje jego podział na kilka samodzielnych jednostek. Nowe osobniki rozpoczynają intensywny wzrost. W rezultacie powiększania arealów dochodzi do zatracenia granic między nimi (ryc. 2). Wówczas powstaje struktura łańcowo-skupiskowa populacji *Mercurialis perennis*. W populacji rozwijającej się około 10 lat granice polikormonów szczyru, nawet po wykopaniu części podziemnych, są bardzo trudne do określenia.

Z kolei arealy osobników *Filipendula ulmaria* wyodrębniają się wyraźnie z wyjątkiem populacji pionierskiej. Jednak już w trzecim roku od masowego pojawu siewek zaznaczają się granice poszczególnych osobników. Najczęściej strukturę przestrzenną populacji ocenia się w okresie, gdy większość osobników osiąga



fazy generatywne. W tym czasie strukturę populacji wiązków oceniano jako łańcuchową oraz łańcuchowo-skupiskową. Gdy ocenę tę przeprowadzano w okresie jesieni, kiedy pędy generatywne osiągnęły fazę spoczynku to stwierdzono strukturę wybitnie skupiskową. Tylko w tym okresie można równocześnie oznaczyć liczbę i rozmieszczenie pędów tegorocznych, senilnych z lat ubiegłych oraz juvenilnych powstających jesienią. Szczególnie te ostatnie, rozwijając się intensywnie w brzeźnych fragmentach osobnika, bardzo wyraźnie określają granice polikormonu.

Areały kilkuletnich osobników *Filipendula ulmaria* wahają się w granicach 0,50—2,5 m<sup>2</sup>. U osobników o większych areałach niż 2 m<sup>2</sup> obserwowano proces



Ryc. 6. Części podziemne różnowiekowych polikormonów *Filipendula ulmaria* L.

dezintegracji na 2—4 części. Po wykopaniu ich organów podziemnych stwierdzono, że podział ten rozpoczyna się od części senilnych (ryc. 4). Jednak, gdy czynniki ograniczające — na przykład konkurencja innych gatunków — nie pozwalają na rozrastanie się kłączy, to wówczas rozwijają się one piętrowo (ryc. 6). Osobniki w takiej sytuacji przez wiele lat nie zmieniają swych areałów. Takie zjawisko obserwowano w populacjach ustabilizowanych w fitocenozach wielogatunkowych. Wtedy areały osobnicze wyróżniają się bardzo wyraźnie, gdyż osobniki tworzą niemal kuliste skupiska wśród runi łąkowej lub runa leśnego.

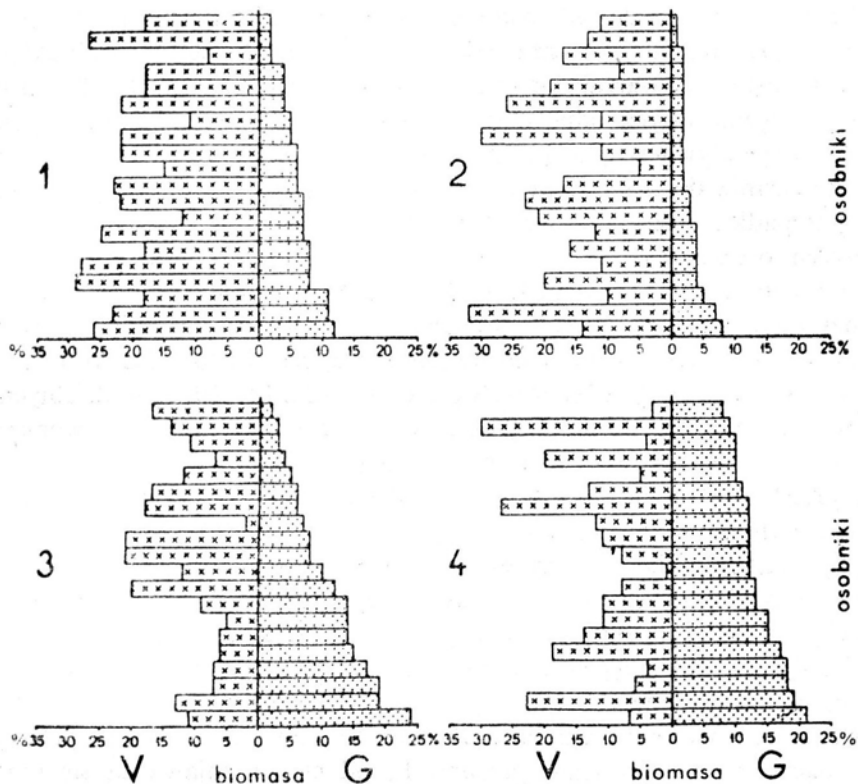
Wśród roślin zjawisko zachodzenia na siebie areałów osobników w różnym wieku jest dość częste. Siewki i osobniki juwenilne rozwijają się głównie pod okapem rośliny macierzystej. Charakterystycznie przebiega to zjawisko u *Filipendula ulmaria*. Na kłączach, które przestają wytwarzać pędy odnawiające osiedlają się siewki. W ciągu 2—3 lat siewki osiągną fazę juwenilną. Gdy senilne kłącza rozkładają się i powstają wolne miejsca to rozwijają się wówczas nowe osobniki.

Na podstawie przeprowadzonych eksperymentów w ogrodzie doświadczalnym oraz obserwacji znakowanych osobników w warunkach naturalnych można stwierdzić, że proces rozrastania i odnawiania *Filipendula ulmaria* prowadzi do powstania nowych osobników — bądź przez ich dezintegrację, bądź wskutek odłączania się pędów odnawiających od rośliny macierzystej. Ponadto proces ten umożliwia powstawanie nowych osobników pochodzenia generatywnego przez osiedlenie się ich na senilnych kłączach. W runi łąkowej przy dużej konkurencji międzygatunkowej siewki nie miałyby szansy przeżycia.

### **Efektywność rozmnażania w populacjach roślin zielnych**

O efektywności rozmnażania roślin decydują zarówno właściwości biologiczne danego gatunku jak też warunki bytowania populacji. W badaniach nad dynamiką liczebności populacji wieloletnich roślin zielnych wielokrotnie wskazywano na wysoką efektywność rozmnażania wegetatywnego a niską generatywnego. Modyfikacja reprodukcji w populacjach układów złożonych rozpoczyna się już na etapie kwitnienia i trwa do fazy siewek następnego pokolenia. Spośród siewek pojawiających się w populacjach roślin zielnych w zbiorowiskach łąkowych i leśnych tylko niewielka część osiąga fazę generatywną. W badaniach eksperymentalnych nad poznaniem efektywności rozmnażania wegetatywnego i generatywnego koncentrowano się na rozwiązywaniu następujących zagadnień: a) jaki procent osobników może partycypować w reprodukcji po wykluczeniu czynników ograniczających; b) jaka jest płodność roślin wieloletnich tj. ile jeden osobnik może wytworzyć efektywnych diaspor; z ilu nasion powstaną nowe osobniki, a jaki zapas diaspor pozostanie w glebie w tzw. „banku nasion”; jak długo zachowują zdolność kiełkowania nasiona znajdujące się w glebie danego zbiorowiska [1, 2, 3].

U gatunków o dwu sposobach rozmnażania przewaga osobników pochodzenia wegetatywnego wiąże się nie tyle z większą liczbą diaspor wegetatywnych co z ich wysoką efektywnością. W warunkach kontrolowanych zdolność kiełkowania na-



Ryc. 7. Udział biomasy przypadającej na propagację wegetatywną (V) i generatywną (G) u osobników *Caltha palustris* L. w kulturze ogrodowej: 1) osobniki z populacji łąkowej; 2) źródłiskowej; 3) łąkowej; 4) olsowej. (Falińska 1979)

sion często sięga 50—70%, a przeżywalność siewek waha się w granicach 5—30%. Z kolei diaspory wegetatywne w sprzyjających warunkach przeżywają w 80—100%. Zagadnienie efektywności rozmnażania jest coraz częściej rozpatrywane w świetle koncepcji „wysiłku reprodukcyjnego” [5]. Chodzi wówczas o poznanie ilości biomasy i energii skierowanej w czasie rozwoju osobnika, na wytworzenie jednostek propagacji. Rozważa się także w jakim stopniu wyższa efektywność diaspor wiąże się z większymi nakładami energii na ich produkcję. Gdy osobniki rozmnażają się wegetatywnie i generatywnie ocenia się również jak kształtuje się podział biomasy między oba typy jednostek propagacji (ryc. 7).

### Efektywność reprodukcji wegetatywnej

Właściwością rozmnażania wegetatywnego jest wysoka efektywność. Wegetatywne diaspory lub fragmenty roślin pełniące tę funkcję łatwo zakorzeniają się i szybko osiągają fazę generatywną. Na przykład w populacji *Caltha palustris* L. z osobników pochodzenia wegetatywnego do fazy kwitnienia przeżywa 70—80%, gdy rozwijających się z nasion: 30—50%. Te ostatnie fazę generatywną osiągają

w 2—3 roku życia, podczas gdy osobniki z diaspor wegetatywnych już w pierwszym lub drugim sezonie od momentu zakorzenienia się. Dwuletnie osobniki rozwijające się z nasion wytwarzają przeważnie 1—2 owocostany i 30—50 nasion, gdy z diaspor wegetatywnych odpowiednio: 1—6 oraz 50—300. Osobniki generatywnego oraz wegetatywnego pochodzenia różnią się znacznie wielkością i intensywnością rozmnażania do 3—4 roku życia, potem różnice te stopniowo zanikają [2].

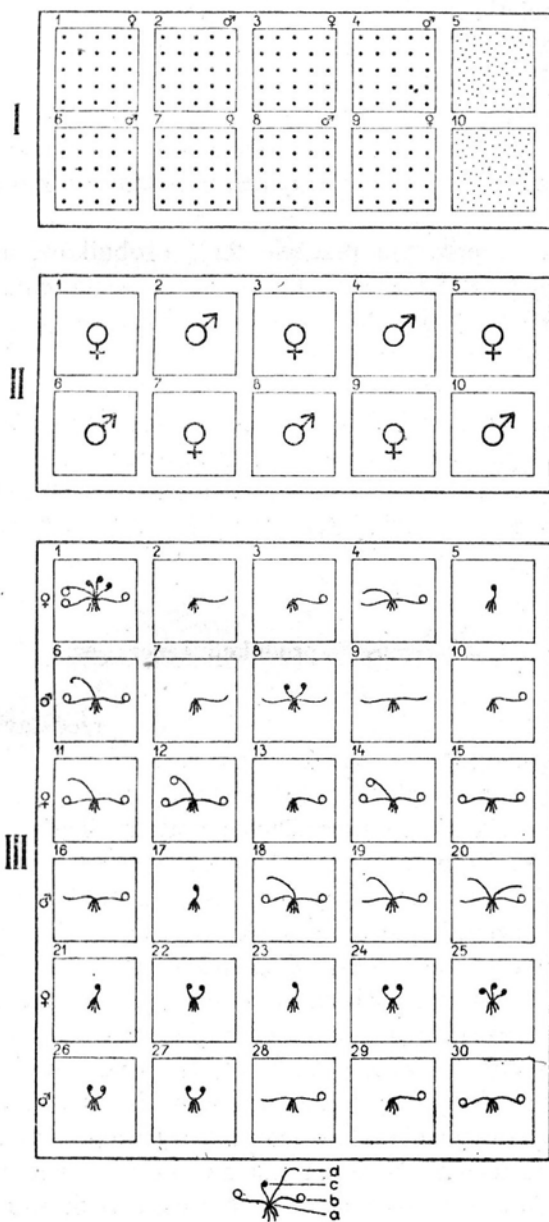
W przypadku roślin nie wytwarzających diaspor wegetatywnych pojawienie się nowych osobników jest w większym stopniu uzależnione od intensywności procesu rozrastania i odnawiania. W konsekwencji powiększania arealu osobnika dochodzi z czasem do jego dezintegracji (ryc. 3, 4). Rozrastanie o typie monocentrycznym prowadzi do starzenia się środkowej części osobnika, która to rozkładając się powoduje rozpad brzeżnych części na kilka [2—10] samodzielnych jednostek. Gdy kłącze przyrasta na długość tylko w jednym kierunku nie tworząc rozgałęzień, to dezintegracja osobnika może nastąpić w każdym dowolnym odcinku jeszcze przed fazą senilną; bądź wskutek działalności zwierząt i roślin, bądź pod wpływem czynników abiotycznych. Przy policentrycznym typie rozrastania, nowo powstające centra stają się z czasem samodzielnymi jednostkami (ryc. 3). W tym jednak przypadku obserwowano także proces odwrotny: samodzielne skupiska rozrastając się tworzyły sieć przerastających się ze sobą kłączy. Odniesienie pojęcia osobnika do tak powstającej zintegrowanej jednostki wydaje się również nieprawidłowe. Wyodrębnienie osobników jest bardzo trudne, gdy nie prowadzi się obserwacji nad rozwojem roślin od diaspor aż do momentu powstania polikormonu. Obserwując rozwój *Mercurialis perennis* L. od chwili pojawienia się pierwszych pędów w runie można było stwierdzić, że do 4—5 roku każdy polikormon ma wyraźne granice. W 6—7 roku badań zauważono zanikanie granic między niektórymi polikormonami (ryc. 2).

Gdy odłącza się część kłącza z kilkoma pędami juvenilnymi to w 3—4 roku życia roślina może osiągnąć areal i wielkość osobnika macierzystego. Inaczej przebiega rozwój, kiedy od rośliny oddziela się niewielka część kłącza z pędami odnawiającymi.

W kulturze ogrodowej i warunkach naturalnych prześledzono powstawanie i rozwój osobników *Mercurialis perennis* L. Gatunek ten w Puszczy Białowieskiej wchodzi w skład runa zbiorowisk grądowych i łęgowych. Osobniki szczyru charakteryzują się niewielką produkcją nasion oraz niską zdolnością (1—5%) kiełkowania [1, 2]. Jednak w ciągu trwających badań od roku 1972 do chwili obecnej (1980) obserwowano pojawienie się szczyru na nowych powierzchniach oddalonych od najbliższego miejsca zasiedlania 1—2 km. Niektóre z nich w ciągu 4—6 lat zostały przezeń całkowicie opanowane, gdy na innych udział tego gatunku w budowie runa zwiększył się nieznacznie.

Na podstawie badań struktury i dynamiki populacji *Mercurialis perennis* L. wydawało się, że w opanowywaniu runa przez szczyr równorzędną rolę odgrywa zróżnicowanie ekologiczne samego zbiorowiska jak i właściwy temu gatunkowi sposób zasiedlania nowych miejsc [2]. W ogrodzie przeprowadzono zatem następujące doświadczenia (ryc. 8):

I. Z populacji naturalnej pobrano po 100 juvenilnych pędów z polikormonów męskich i żeńskich i zasadzono po 25 sztuk na 8 poletkach o wielkości  $0,5 \times 0,5$  m. Każdy pęd miał wyodrębniony areal o powierzchni  $100 \text{ cm}^2$ , podob-



Ryc. 8. Schemat doświadczenia nad rozwojem osobników *Mercurialis perennis* L. w kulturze ogrodowej na poletkach z glebą grądową o wielkości  $0,50 \times 0,50$  m I — rozwój polikormonów z pojedynczych pędów juvenilnych zasadzonych wiosną; rozwój osobników z nasion — poletko nr 5 i 10. II — rozwój polikormonów z kłaczy dwuletnich osobników męskich i żeńskich. III — rozwój roślin z fragmentów kłaczy z pąkami odnawiającymi: a) miejsce zakorzenienia rośliny, b) pąk odnawiający, c) pęd odnawiający z pierwszymi liśćmi, d) biały pęd odnawiający

nie jak to ma miejsce w populacji naturalnej. Przez trzy sezony liczono pędy na poletkach, obserwując tempo ich zarastania. Na dwu poletkach (nr 5 i 10) wysiano po 100 nasion zebranych w populacjach naturalnych.

II. W celu obserwowania tempa rozwoju polikormonów męskich i żeńskich zasadzono na 10 poletkach kłącza 5 polikormonów męskich i 5 żeńskich. W doświadczeniu uwzględniono polikormony dwuletnie, ponieważ dopiero wówczas osiagają one fazę kwitnienia.

III. Na 30 poletkach posadzono części roślin z osobników męskich i żeńskich. Celem tego doświadczenia była ocena efektywności rozmnażania w zależności od wielkości i stanu rozwojowego fragmentu rośliny, z którego powstają nowe osobniki szczyru.

W doświadczeniu pierwszym przeżyło 92% osobników, a wzrost liczebności pędów nadziemnych kształtował się jak 3:1. W doświadczeniu drugim do następnego sezonu przeżyły wszystkie polikormony, zwiększając liczebność pędów w postępie geometrycznym. W doświadczeniu trzecim przeżyło tylko 38% osobników, a wzrost liczebności pędów przedstawił się jak 0,2:1.

Z przeprowadzonych doświadczeń wynika, że sukces przeżycia i rozwoju osobnika pochodzenia wegetatywnego zależy w dużym stopniu od: liczby pąków i pędów odnawiających oraz stopnia zaawansowania ich rozwoju, a także — choć w mniejszym stopniu — od długości kłącza i liczby zakorzenień odłączającego się fragmentu rośliny.

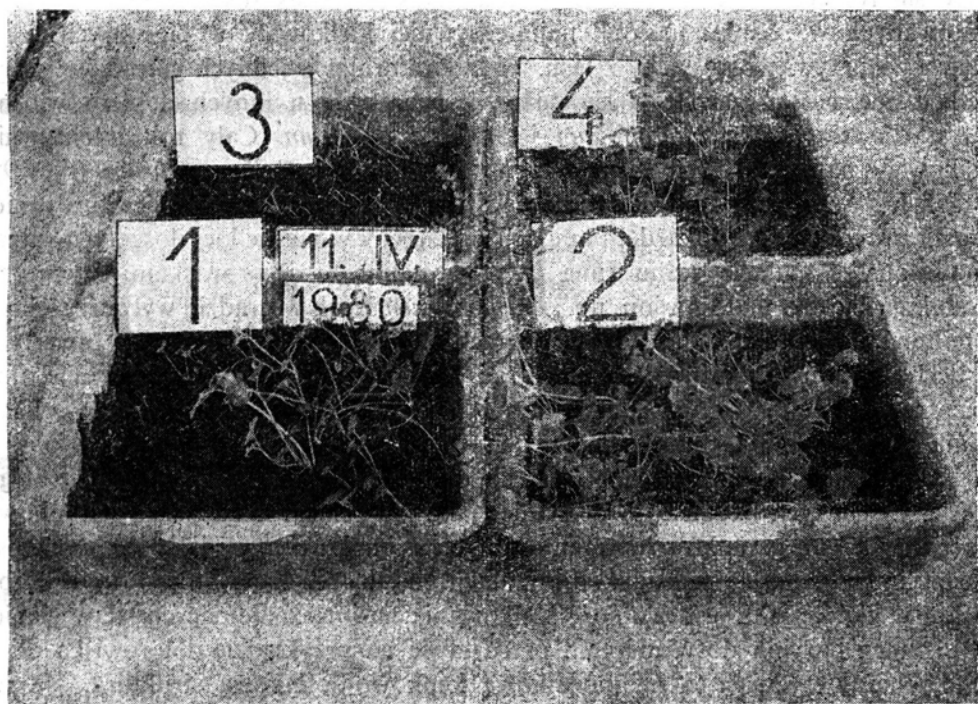
### Efektywność reprodukcji generatywnej

W tej wypowiedzi w mniejszym stopniu będą przedstawione eksperymenty nad czynnikami ograniczającymi kiełkowanie nasion, którymi mogą być: temperatura, wilgotność, światło, głębokość i gęstość siewu, gdyż tym zagadnieniom poświęca się dużo miejsca w monografiach i podręcznikach ekologicznych i ekofizjologicznych [5, 6]. Wybrano zatem badania eksperymentalne, nad tymi właściwościami populacji, które decydują o sukcesie reprodukcji generatywnej, a w rezultacie zapewniają obecność danego gatunku w różnych zbiorowiskach roślinnych.

Wśród roślin runa leśnego większość gatunków rozmnaża się przede wszystkim wegetatywnie, choć wytwarza nasiona. W wieloletnich badaniach populacji roślin obserwowano sezony wegetacyjne, w których nie pojawiały się siewki z wyjątkiem jednorocznego gatunku *Impatiens noli-tangere* oraz wieloletniego *Geranium robertianum*, rozmnażającego się tylko generatywnie. Boddiszek wyróżnia się interesującą fenologią kwitnienia i owocowania; trwająca niemal pół roku faza generatywna w populacjach bodziszka jest związana — jak wynika z obserwacji w ogrodzie doświadczalnym — z nierównoczesnym kiełkowaniem nasion. Siewki pojawiają się przez cały sezon: od maja do września. Stąd też w każdym miesiącu sezonu wegetacyjnego dochodzą do fazy generatywnej nowe osobniki, a rozsiewanie trwa kilka miesięcy. Zjawisko to obserwowano w eksperymencie przepro-



wadzonym w ogrodzie doświadczalnym i na znakowanych osobnikach w zbiorowisku łąkowym. Nasiona zebrano w populacji naturalnej w okresie intensywnego rozsiewania. Wysiano je na 12 poletkach, każde o wielkości  $0,50 \times 0,50$  m, po 100 sztuk nasion na poszczególnych działkach. Na 6 poletkach wysiano nasiona zebrane w lipcu, a na następnych 6-ciu nasiona z września. W obu przypadkach nasiona wykłkowały w następnym sezonie wegetacyjnym. Z nasion zebranych wcześniej rozwijały się siewki w maju i w czerwcu, zaś zebranych jesienią — w lipcu i sierpniu. Z przeprowadzonych badań wynika, że nasiona bodziszka kiełkują w następnym



Ryc. 9. Siewki „banku nasion” gleby olsowej ( $1 \times 1 \times 0,15$  m) umieszczonej w sali wegetacyjnej (patrz metoda ryc. 10). fot. J. Holeksa

sezonie, niezależnie czy dojrzały latem czy jesienią. Natomiast znacznie się różnią zdolnością kiełkowania w zależności od okresu dojrzewania owoców. Najwięcej nasion kiełkowało (60—80%), kiedy zebrano je na przełomie czerwca i lipca, a najmniej gdy dojrzewają we wrześniu (10—30%). Długotrwałej fazie owocowania i rozsiewania nie zawsze towarzyszy długotrwałe pojawianie się siewek w populacji. W kulturze ogrodowej obserwowano niemal równoczesne kiełkowanie nasion, które zostały zebrane w czerwcu oraz sierpniu z osobników *Impatiens noli-tangere*. W warunkach naturalnych w jednych populacjach niecierpka pojawiają się siewki w ciągu 2—3 tygodni, gdy w innych niemal przez cały sezon [2]. Jednak fazę generatywną osiągną tylko te osobniki, które rozpoczęły rozwój w pierwszych (2—3) tygodniach kiełkowania nasion.

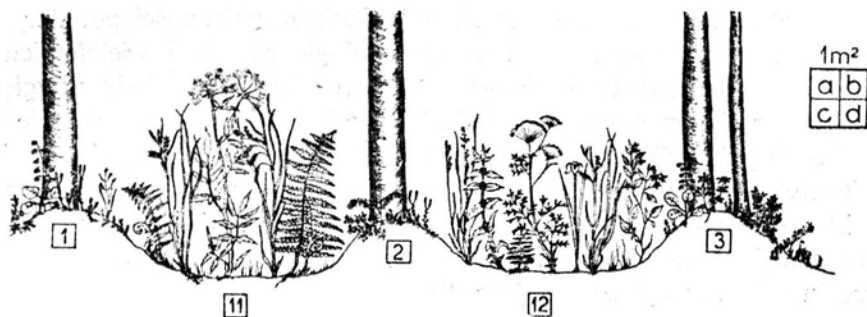
## Bank nasion

Zjawisko nierównoczesnego pojawiania się siewek w populacji danego gatunku obserwowano w czasie badań nad bankiem nasion zbiorowisk leśnych. Nasiona, znajdujące się w glebie olsu, kiełkowały w laboratorium niemal przez cały rok. W każdej kuwecie, po upływie 2—3 miesięcy od pobrania gleby do doświadczenia, były obecne siewki różniące się stopniem zaawansowania rozwoju i wzrostu (ryc. 9). Między gatunkami, których siewki rozwinęły się w tym eksperymencie, zaznaczyły się różnice w fenologii kiełkowania. Nasiona większości gatunków reprezentowanych w „banku nasion” najintensywniej kiełkowały w pierwszych tygodniach po przywiezieniu gleby z lasu. W laboratorium u jednych gatunków szczyt kiełkowania nasion zaznaczył się późną jesienią, gdy u innych dopiero wiosną np. u *Chrysosplenium alternifolium* i *Stellaria nemorum*. Cały rok intensywnie kiełkowały nasiona *Urtica dioica*, *Cardamine amara* i *Galium palustre* (ryc. 9).

Jak już wcześniej podkreślano nie w każdym roku pojawiają się siewki w runie. Jednak prawie zawsze w każdej populacji są, choćby w niewielkiej ilości, wytwarzane nasiona. Populacje roślin runa w porównaniu ze zbiorowiskami otwartymi produkują bardzo mało nasion np. *Anemone nemorosa* w grądzie wytwarza około 1 miliona nasion na 1 ha, gdy w przypadku chwastów i zbiorowisk otwartych tę liczbę nasion odnotowuje się na 1 m<sup>2</sup>. Jednak w przypadku zniszczenia runa np. przez dziki siewki pojawiają się licznie jeszcze przed osiągnięciem fazy owocowania przez osobniki gatunków danej fitocenozy [1].

Bank nasion badano w glebie trzech ekosystemów leśnych: w grądzie, łągu i olsie. Celem tych badań było poznanie: jaka jest relacja między listą gatunkową fitocenozy a listą gatunków reprezentowanych w banku nasion; jaka jest zależność między intensywnością reprodukcji populacji budujących daną fitocenozę, a liczbą nasion w glebie; jaka jest zdolność kiełkowania nasion, znajdujących się w glebie.

Przebieg i wynik doświadczenia przedstawię na przykładzie zbiorowiska olsowego, charakteryzującego się mozaikową kępkowo-dolinkową strukturą. Na reprezentatywnej powierzchni w olsie przeprowadzono trzy pasowe transekty o długości 30—50 m. Na transektach ponumerowano kępy i dolinki, zakładając na każdej z nich poletko o wielkości 1 m<sup>2</sup>. Następnie usunięto gatunki runa oraz pobrano glebę wg schematu (ryc. 10). wysuszoną glebę z wariantu „a” poddano analizie laboratoryjnej, pod lupą i mikroskopem. Wybrane nasiona z gleby oznaczono przez porównanie z wcześniej zebranymi nasionami gatunków budujących runo oraz na podstawie odpowiednich opracowań. Następnie sprawdzono ich zdolność kiełkowania. Glebę z wariantu „b” wykorzystano do obserwacji fenologii kiełkowania nasion. W sali hodowlanej umieszczono glebę z dolinek i kęp w 20 kuwetach obserwując pojawianie się siewek (ryc. 9). Pozostałą glebę przechowywano bez podlewania w temperaturze pokojowej (wariant „c”) oraz w ogrodzie doświadczalnym (wariant „d”). Na wiosnę następnego sezonu glebę tę (c, d) umieszczono w kuwetach i podlewano regularnie, obserwując pojawienie się siewek. Glebę pobierano dwukrotnie: pierwszy raz po zakończeniu fazy owocowania w runie; drugi raz na wiosnę po zniknięciu pokrywy śniegu.



Ryc. 10. Fragment transektu w zbiorowisku olsowym; 1, 2, 3, 11, 12—numery poletki o wielkości 1 m<sup>2</sup>; a — gleba pobierana do opracowania laboratoryjnego, b — gleba pobierana do fenologii kiełkowania banku nasion, c — gleba przechowywana w temperaturze pokojowej, d — gleba przechowywana przez okres zimy w ogrodzie doświadczalnym

W glebie olsu stwierdzono obecność nasion 28 gatunków na 37 występujących na badanej powierzchni. Nasiona gatunków z innych fitocenoz spotykano sporadycznie z wyjątkiem *Urtica dioica* i *Rubus ideus*, które występowały licznie. Średnie zagęszczenie nasiona na 1 m<sup>2</sup> wynosi 2051 ± 727, przy czym jest większe na kępkach (2937) niż w dolinkach (1166). Tylko z 15 gatunków wykiełkowały nasiona na szalkach Petriego. Najwyższą zdolnością kiełkowania charakteryzowały się nasiona *Cardamine amara*, *Urtica dioica*, *Caltha palustris*, *Galium palustre* i *Chrysosplenium ulternifolium* (50—70%), a niższą *Solanum dulcamara*, *Ranunculus repens*, *Carex remota*, *Poa nomaralis* i *Poa remota* (10—30%). Nie wykiełkowały, choć były obecne w glebie nasiona *Majanthemum bifolium*, *Lycopus europaea*, *Lysymachia vulgaris*, *Circaea alpina*.

Gdy przeprowadzono doświadczenie na zdolność kiełkowania nasion w glebie przechowywanej w różnych warunkach (patrz wariant „c”, „d”) to lista gatunków z 15 została zredukowana do 8. Po trzech latach przechowywania gleby w ogrodzie i laboratorium w pojemnikach bez podlewania, liczba gatunków, których nasiona kiełkowały, ograniczyła się do trzech, tj. *Urtica dioica*, *Cardamine amara* i *Galium palustre*.

Badania nad bankiem nasion wykazują, że przy stosunkowo niewielkiej produkcji nasion w runie i dominującej roli rozmnażania wegetatywnego u ziół wieloletnich, niemal każdego roku istnieje szansa pojawienia się osobników pochodzenia generatywnego. Nawet w przypadku takich gatunków jak: *Anemone nemorosa* i *Mercurialis perennis*, których nasiona kiełkują w niewielkim procencie (1—5%), spotykano siewki, choć nie w każdym sezonie. Z badań eksperymentalnych wynika, że po upływie 3 lat od momentu dostania się nasion do gleby prawdopodobieństwo wykiełkowania nasion zbliża się do zera i to niemal u wszystkich badanych gatunków.

#### Uwagi końcowe

Zagadnienie zmienności i przystosowania roślin do warunków bytowania to problemy z pogranicza przynajmniej czterech dyscyplin: genetyki, taksonomii, ekofizjologii i ekologii populacyjnej. W jednym artykule nie sposób dokonać

pełnego przeglądu metod stosowanych w badaniach zmienności populacji roślin. W niniejszym opracowaniu rozpatrywano biologię populacji wieloletnich roślin zielnych, które dotychczas w eksperymentalnych badaniach były uwzględnione w znacznie mniejszym stopniu niż jednoroczne i dwuletnie. Ograniczenie to wynikało, jak to już podkreślano z trudności wykonania zadowalającej transplantacji roślin leśnych w warunkach ogrodu doświadczalnego i sali wegetacyjnej. W badaniach, których wyniki tutaj przedstawiono, przyjęto zasadę równoległości obserwacji populacji w warunkach naturalnych i kontrolowanych: w ogrodzie (ryc. 11), laboratorium i sali wegetacyjnej (ryc. 9).



Ryc. 11. Badania w ogrodzie doświadczalnym Białowieckiej Stacji Geobotanicznej UW (fot. J. J. Fałiński): A — nad strukturą wieku populacji *Caltha palustris* L., B — nad rozwojem *Iris pseudoacorus* L. w zależności od wieku rośliny, z którego pobrano fragment kłącza, C — nad rozwojem osobników pochodzenia wegetatywnego i generatywnego *Filipendula ulmaria*, D — nad odnawianiem polikormonów *Filipendula ulmaria* w zależności od ich wieku

Prezentowane eksperymenty nawiązywały zarówno do metodyki badań poświęconych poznaniu zmienności populacji w kulturze ogrodowej [12] jak i eksperymentów w warunkach naturalnych. Zwłaszcza pomocne były prace, przedstawiające wyniki eksperymentalnych badań nad siłą konkurencyjną gatunków [13, 15, 16] oraz nad mechanizmami zasiedlania nagich powierzchni poprzez wprowadzenie do względnie ustabilizowanych ekosystemów leśnych obcych substratów w miejsca górnych horyzontów gleby [4].

Jak przedstawiono, żadna pojedynczo stosowana metoda nie jest w stanie wyjaśnić procesów populacyjnych. Jednak jest to możliwe poprzez synchroniczne stosowanie metod: polowych, ogrodowych i laboratoryjnych, przy jednoczesnym jak najszerszym wachlarzu analiz zmienności osobniczej i populacyjnej. Takie podejście może się okazać owocne w rozwiązywaniu postawionego przez Paczosińskiego [9] problemu mechanizmów formowania się powtarzalnych kombinacji gatunków.

## LITERATURA

- [1] Falińska K., 1977. Strategia i taktyka reprodukcyjna populacji roślin. *Wiad. ekol.* 23: 229—258.
- [2] Falińska K., 1979. Modifications of plant populations in forest ecosystems and their ecotones. *Pol. ecol. Stud.* 5(1): 89—150.
- [3] Falińska K., 1981. Właściwości polikormonów *Mercurialis perennis* L. w zbiorowiskach leśnych i kulturze ogrodowej (w druku).
- [4] Faliński J. B., 1975. Sukzession auf fremden, in den Bodeneingeführtem Substraten im Eichen-Hainbuchenwald. In: *Sukzessionsforschung. Ber. der Int. Symp. der Int. Vereinigung für Vegetationskunde, Rinteln 1973: 447—497.*
- [5] Harper J. L., 1977. *Population biology of plant* — Academic Press, Londyn 8 92pp.
- [6] Kreeb K., 1979. *Ekofizjologia roślin.* PWN, 213 pp.
- [7] Łukasiewicz A., 1962. Morfologiczno-rozwojowe typy bylin. *Prace Komisji Biologicznej PTPN, t. XXVII z. 1. Poznań, 398 p.*
- [8] Łukasiewicz A., 1976. Wyróżnianie rocznych przyrostów w nadziemnych i podziemnych częściach bylin. *Badania Fizjograf. nad Polską Zachodnią T. XXIX. Seria B. Poznań, 147—178.*
- [9] Paczosiński J., 1951. Szkice fitosocjologiczne. In: *Dzieła wybrane.* Warszawa. PWRiL: 3—111.
- [10] Rabotnov T. A., 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio.* 19: 87—95.
- [11] Smirnova O. W., Zaugolonova L. B., Ermakova I. M., 1976. *Cenopopulacii rastenij „Nauka”, Moskwa, 217 pp.*
- [12] Sulma T., Tokarz H., Wierzchowska-Renke K., 1967. Zmienność morfologiczna marzanki wonnej (*Asperula odorata*) pochodzącej z różnych zbiorowisk roślinnych w uprawie ogrodowej. *Acta biol. med. Soc. Gedan., 11: 321—340.*
- [13] Titov J. V., 1978. *Effekt grupy u rastenij. „Nauka”, Leningrad. 151 p.*
- [14] Toropova H. A., 1977. Rozwicie zarli prolsnika *Mercurialis perennis* L. (*Euphorbiaceae*). *Bot. Ż.* 62: 1433—1441.
- [15] Wilkoń-Michalska J., 1976. Struktura i dynamika populacji *Salicornia patula*. *Rozpr. UMK. Toruń, 156 pp.*
- [16] Zarzycki K., 1968. Eksperymentalne badania zdolności konkurencyjnej roślin leśnych. *Acta Soc. Bot. Pol.* 37: 393—411.