

## Motto:

„Roślina od człowieka różni się nie mniej niż społeczeństwo roślinne od społeczeństwa ludzkiego”.

Paczoski 1930, Lasy Białowieży

KRYSTYNA FALIŃSKA

## DEMOGRAFIA ROŚLIN

### PLANT DEMOGRAPHY

#### Zakres i treść

Pojęcie demografii w ekologii populacji roślin pojawiło się stosunkowo niedawno, dopiero w latach siedemdziesiątych. Rodzi się zatem pytanie, czy wcześniej zajmowano się zjawiskami demograficznymi, czy też dziedzina ta w fitoekologii wyodrębniła się w ostatnich latach. Jeśli przyjąć, że demografia jest nauką zajmującą się jakościowymi i ilościowymi badaniami populacji (ludności), jej struktury i rozwoju w określonych warunkach, to oczywiste jest, że takimi właściwościami populacji roślin zajmowano się od dawna.

W zależności od zakresu i celu badań populacyjnych wyróżnia się demografię opisową, porównawczą, analityczną i dynamiczną. Demografia opisowa zajmuje się strukturą populacji, a porównawcza jej zróżnicowaniem w zależności od warunków, w jakich populacje bytują. Natomiast demografia analityczna ustala prawidłowości procesów populacyjnych umożliwiając prognozowanie jej losów. Z dużym zainteresowaniem wśród ekologów spotyka się demografia dynamiczna, ponieważ zajmuje się ona nie tylko strukturą populacji, ale jej zmianami w czasie, a zwłaszcza procesami decydującymi o dynamice liczebności populacji (zgon, urodzenia, migracje). Mimo że w ostatnich latach pojawiło się wiele opracowań z zakresu ekologii

populacji, to tylko nieliczne zawierają pełną charakterystykę demograficzną. W artykułach podnoszących problem dalszego rozwoju demografii roślin zwracano uwagę, że głównym czynnikiem ograniczającym postęp w tej dziedzinie są właściwości morfologiczno-rozwojowe wieloletnich roślin zielnych, a także niektórych gatunków drzew i krzewów [8, 12, 16, 18, 29, 30]. Specyficzny wzrost i rozwój roślin, a także powszechność rozmnażania wegetatywnego sprawia, że w stosunkowo krótkim czasie zanika odrębność osobników w populacji. Zjawisko to w konsekwencji utrudnia ocenę liczebności populacji oraz poznanie przyczyn decydujących o jej zmianach. White [29, 30] podkreśla, że właściwości morfologiczne roślin są główną przyczyną ograniczającą opracowanie tabel życia i struktury wieku populacji roślin wieloletnich, a więc niezbędnych elementów analizy demograficznej. Harper [18] sugeruje, że wzrost u organizmów modułowych jest sam w sobie procesem demograficznym. Przez organizmy modułowe autor ten rozumie osobniki złożone z wielu jednostek podstawowych, (członów), np. moduł stanowi pęd nadziemny z odpowiednim segmentem kłącza. W ontogenezie takich osobników obserwuje się wzrost, stabilizację i spadek liczebności jednostek, z których są one zbudowane, na przykład pędów nadziemnych, rozet liściowych czy też liści [1, 6, 20]. Wówczas o strukturze i dynamice populacji decydują zarówno zmiany liczebności osobników, jak również zmiany liczebności jednostek, z których są one utworzone. Od stopnia poznania tej dwupoziomowej organizacji populacji uzależnione jest zatem zastosowanie teorii demograficznej do wielu gatunków wieloletnich.

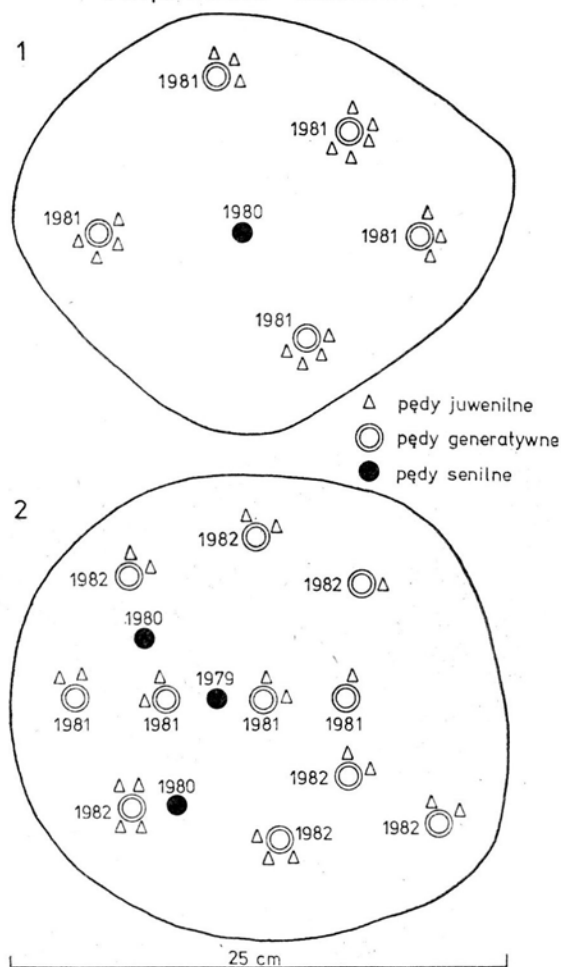
### Rozwój polikormonów i klonów a demografia populacji

Osobniki wieloletnich gatunków w ciągu kilku lub kilkunastu lat życia (lub więcej) rozbudowują znacznie swoje organy podziemne i pomnażają liczbę pędów nadziemnych, tworząc skupienia o różnej wielkości i trwałości. Skupienia te cechuje wewnętrzna dynamika w cyklach sezonowych i wieloletnich, wyrażająca się w ubywaniu i przybywaniu jednostek podstawowych, jak pędy odnawiające, juvenilne i generatywne, tworzących dany osobnik (ryc. 1).

W zależności od wieku osobnika oraz warunków bytowania szybkość wzrostu może przebiegać według modelu wykładniczego lub logistycznego. Gdy osobniki osiągną pewną równowagę we wzroście i rozwoju, to zmiany liczebności pędów nadziemnych (lub innych jednostek) mają z reguły charakter fluktuacji.

Osobniki *Filipendula ulmaria* w pierwszych latach rozwoju (1—5) zwiększają w postępie geometrycznym liczbę pędów nadziemnych i areał osobniczy. Z reguły wzrost polikormonu przebiega według schematu: 1, 2, 4, 9, 21... lub: 0, 4, 11, 23, 41. W warunkach bardzo korzystnych, tj. na żyznej glebie i przy słabej konkurencji innych gatunków w tym samym czasie może się rozwinąć polikormon wiązkówki o 100—150 pędach nadziemnych zajmujący powierzchnię 1—2 m<sup>2</sup> [14]. Jak wynika z obserwacji Fiali [15] z jednego nasienia pałki *Typha latifolia* lub *T. angustifolia* rozwija się w ciągu dwóch sezonów polikormon zajmujący powierzchnię o wielkości 50 m<sup>2</sup>, a jego wzrost przebiega zgodnie z krzywą logistyczną. Przeciętnie w ciągu

## Filipendula ulmaria



Ryc. 1. Rozmieszczenie i wymiana pędów nadziemnych w polikormonie 2-letnim (1) i trzyletnim (2). Przy pędach oznaczono rok pojawiania się (oryg.)

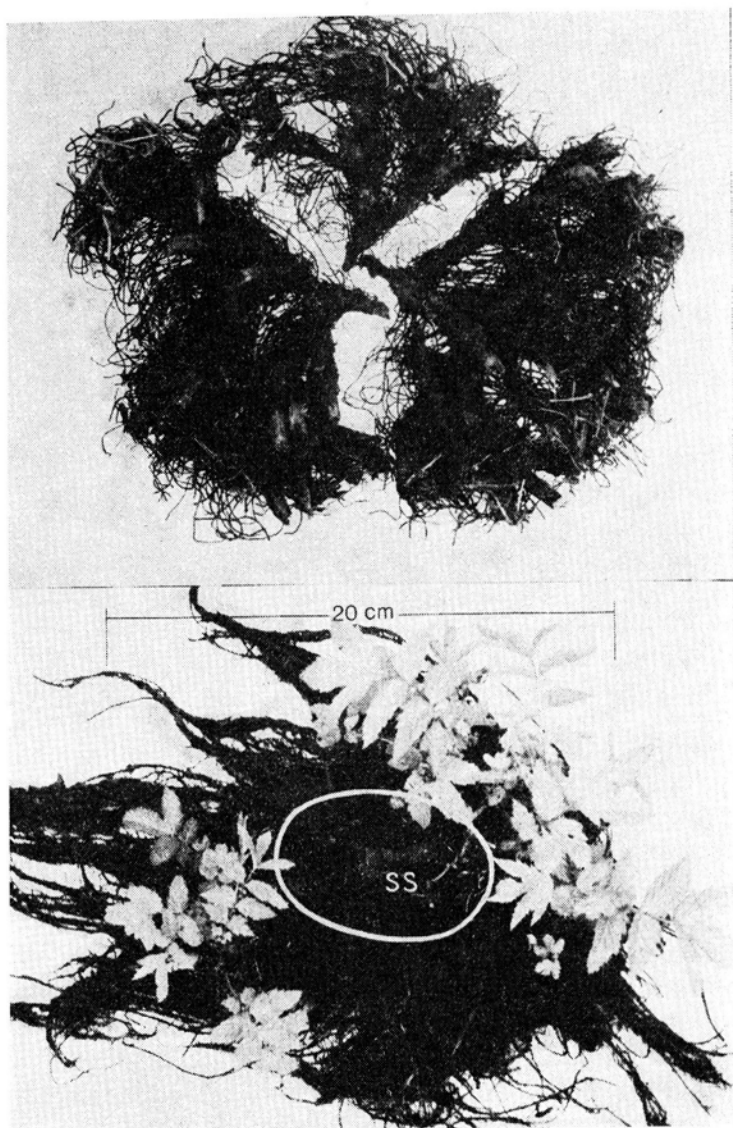
jednego dnia osobniki tego gatunku w hodowli eksperymentalnej wytwarzają od 1 do 3 nowych pędów nadziemnych. Jednoroczny polikormon pałki wąskolistnej i pałki szerokolistnej jest zbudowany z 212—219 pędów nadziemnych, a dwuletni 1082—1390.

W zależności od biologicznych właściwości gatunku stabilizacja we wzroście i rozwoju polikormonu osiągnięta jest w różnym czasie, najczęściej w 5 lub 6 roku życia. W warunkach naturalnych przy działaniu wielu czynników ograniczających obserwowano również zwalnianie tempa wzrostu polikormonów znacznie wcześniej, np. w 3 lub 4 roku życia. [13, 14].

Zahamowanie rozwoju i wzrostu osobników wiąże się nie tylko ze środowiskowymi czynnikami ograniczającymi, lecz także z procesem starzenia się roślin. Przejawia się to w spadku produkcji pędów odnawiających, których stosunek do pędów

dojrzałych po upływie kilku lat zbliża się jak 1:1, gdy w pierwszych latach kształtuje się jak 4:1, a nawet jak 10:1. Jeśli w kilkuletnich polikormonach rozpoczyna się intensywne obumieranie najstarszych fragmentów kłączy, to również następuje gwałtowny spadek liczebności pędów. Takie zjawisko na przykład obserwowano u 9 i 10-letnich osobników *Filipendula ulmaria* i *Iris pseudoacorus*. Postępujący proces obumierania w organach podziemnych prowadzi z reguły do rozpadu polikormonu i powstania kilku mniejszych jednostek (ryc. 2) [13, 14].

O funkcjonowaniu osobników w postaci polikormonów decydują zarówno właściwości morfologiczno-rozwojowe roślin wieloletnich, jak też powstające wewnętrzne



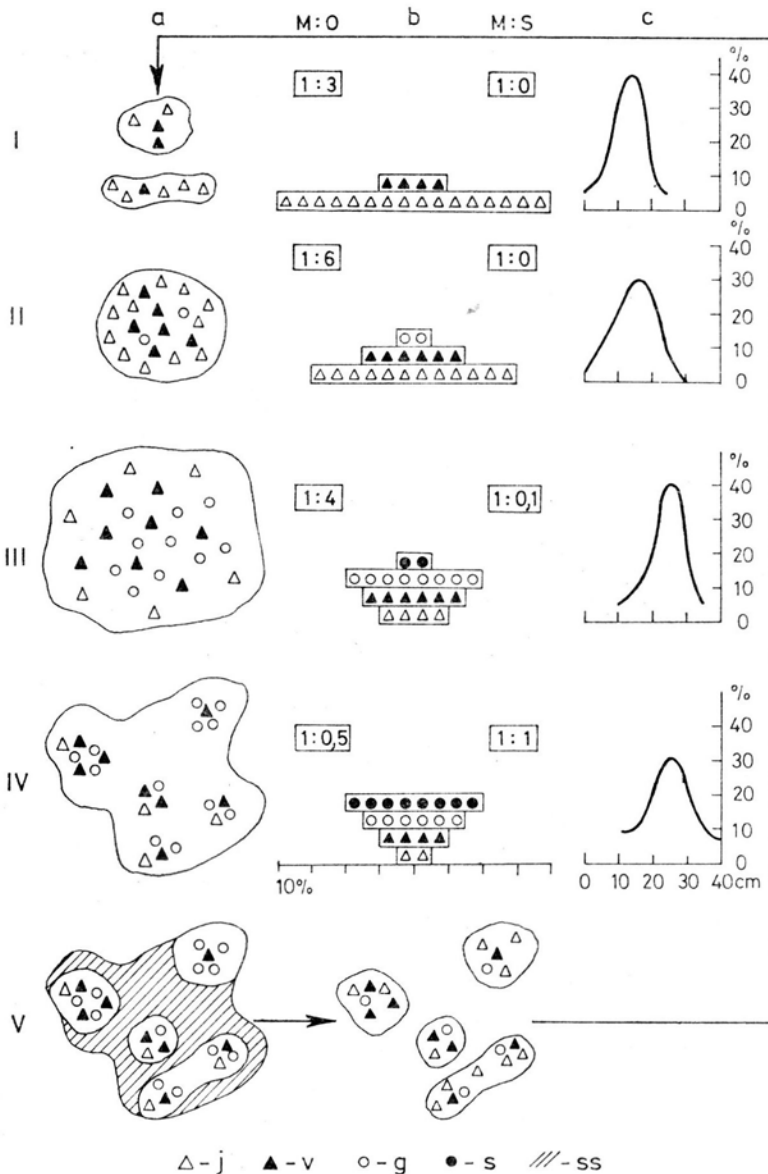
Ryc. 2. Dezintegracja 6-letniego polikormonu *Filipendula ulmaria* (średnica organów podziemnych 52 cm) oraz rozwój nowego osobnika z odłączonego fragmentu kłączy. ss- kłącza senilne i obumierające

struktury w obrębie rozbudowanych organizmów. Polikormony w zależności od biologicznych właściwości gatunku oraz warunków bytowania, a także od wieku tworzą skupienia zróżnicowane pod względem zagęszczenia i rozmieszczenia pędów nadziemnych lub innych jednostek podstawowych. Osobniki wieloletnie w pierwszym okresie życia zajmują niewielki areał i charakteryzują się na ogół monocentryczną budową, przy czym pędy nadziemne są rozmieszczone niemal równomiernie. Polikormony w miarę rozrastania się zmieniają kształt i wielkość, a także zmienia się zagęszczenie pędów w ich obrębie. Z wiekiem budowa polikormonu przybiera często charakter policentryczny. Wtedy w pewnych fragmentach zajmowanego areału osobniczego powstają skupienia złożone z wielu pędów, gdy w innych jest ich brak, zwłaszcza w jego najstarszych częściach (ryc. 3). W ciągu całego sezonu wegetacyjnego w polikormonach rozwijają się pędy o różnej wielkości, które z reguły tworzą dwie lub trzy warstwy. Zróżnicowanie w rozmieszczeniu pędów nadziemnych, jak też tworzenie struktury warstwowej w obrębie polikormonu zapewne sprzyja wspólnej egzystencji kilkudziesięciu lub kilkuset pędów nadziemnych, wyrastających ze wspólnych organów podziemnych [13].

Do właściwości morfologiczno-biologicznych roślin, które decydują o powstaniu i trwałości wielopędowych osobników zaliczyć należy takie procesy jak: rozrastanie, odnawianie i obumieranie organów trwałych [19]. Procesy te w cyklu rozwojowym polikormonu przebiegają niemal równocześnie, lecz z różnym nasileniem w poszczególnych okresach jego życia. Znaczenie tych procesów dla powstania i istnienia wieloletnich osobników jest różne, a mianowicie:

- 1) odnawianie jest to proces polegający na wytwarzaniu pąków odnawiających, z których powstają nowe pędy nadziemne oraz nowe odcinki kłaczy;
- 2) rozrastanie jest to proces prowadzący do rozbudowania organów podziemnych i pomnażania części nadziemnych, co m. in. uzależnione jest od liczby wytwarzanych pąków odnawiających;
- 3) proces obumierania obejmuje przede wszystkim trwałe organy podziemne i nasila się wraz z wiekiem polikormonu.

Dwa pierwsze procesy decydują o intensywnym rozrastaniu się osobnika oraz o jego trwałości w danym miejscu, a jednocześnie zapobiegają starzeniu się wskutek odmładzania organów podziemnych i wymiany pędów nadziemnych. Natomiast trzeci proces prowadzi z czasem do dezintegracji polikormonu, co z kolei umożliwia powstanie nowych samodzielnych jednostek w populacjach gatunków, których osobniki nie wytwarzają specjalnych jednostek propagacji wegetatywnej. Rodzi się wówczas kwestia natury metodycznej: jak oceniać wiek osobników, które powstają wskutek podziału wieloletniego polikormonu, tj. czy liczyć ich lata od zera czy dodawać do wieku osobnika macierzystego. Dotychczasowe obserwacje nad rozwojem osobników pochodzenia wegetatywnego w populacjach *Filipendula ulmaria* i *Iris pseudoacorus* wskazują, że kontynuują one procesy odnawiania i starzenia polikormonu, z którego powstały (ryc. 2). Z kolei stopień zaawansowania rozwoju odłączających się rozet liści (z korzeniami) jest zbliżony do osobników jednorocznych pochodzenia generatywnego. W tym więc przypadku potomstwo wegetatywne w chwili „urodzenia” ma cechy jednorocznego osobnika [12, 14].



Ryc. 3. Model wzrostu i rozwoju polikormonów na przykładzie *Mercurialis perennis* L. Fazy rozwoju: I — inicjalna, II — juvenilna, III — maturalna IV — senilna, V — dezintegracji; a — zmienność kształtu i wielkości arealu osobniczego, rozmieszczenie pędów juvenilnych (j), virginalnych (v), generatywnych (g), senilnych (s) i martwych części (ss); b — piramidy faz rozwojowych pędów nadziemnych; c — struktura wielkości pędów w polikormonie. M:O — stosunek pędów dojrzałych do odnawiających, M:S — stosunek pędów dojrzałych do senilnych [13]

### Charakterystyka demograficzna populacji roślin

Celem demografii jest nie tylko poznanie wielkości populacji, jej struktury (wieku i płci), lecz także określenie zmian liczebności populacji, wynikających z urodzeń, zgonów i migracji. Odniesienie tych danych do poszczególnych grup wiekowych

stanowi podstawę demograficznych prognoz na bliższą i dalszą przyszłość populacji. Również dane te niekiedy pozwalają na odtworzenie historii populacji. Charakterystyka demograficzna opiera się na wskaźnikach urodzeń ( $p$ ), zgonów ( $q$ ) i przyrostu netto ( $p - q$ ) populacji, które uzupełniają dane o przeciętnym wieku osobników, przeżywalności młodzieży, przeciętnej długości życia osobników, itp.

Analiza demograficzna populacji, dla której prowadzi się ewidencję osobników w konkretnych warunkach, na wzór statystycznych spisów ludności nie przedstawia większych trudności. Wówczas znana jest nie tylko wielkość populacji, lecz także takie cechy osobnicze jak: wiek, płeć i płodność. Jednak taką dokumentację sporządza się z reguły dla populacji mało licznych, ginących, endemicznych czy wyspowych, a więc z natury rzeczy wyjątkowych. Jeśli dla roślin chciałoby się przyjąć analogiczny sposób postępowania, jak czyni się to w przypadku populacji ludzi lub zwierząt, to tylko u niewielu gatunków można by zajmować się zjawiskami demograficznymi.

Dla populacji bardzo licznych taką ewidencję prowadzi się na wybranych powierzchniach, spełniających warunek reprezentatywności dla danego zbiorowiska i badanego gatunku. Z reguły na powierzchniach tych obserwuje się osobniki od fazy siewki aż do osiągnięcia przez nie fazy generatywnej, najczęściej w różnych zagęszczeniach [2, 24]. Zakłada się, że zmiany zagęszczenia na tych powierzchniach w sezonowych i wieloletnich cyklach, odzwierciedlają dynamikę liczebności danej populacji (tab. I).

Dotychczas pełniejsze charakterystyki demograficzne są opracowane dla gatunków jednorocznych, co wynika z łatwości wyróżnienia osobników oraz śledzenia ich losów od urodzenia (siewki) aż do śmierci [2, 5, 17, 27, 28, 31]. Również śmieiej na gatunki te przenosi się terminologię demograficzną. Warto zwrócić uwagę, że w piśmiennictwie polskim w przeciwieństwie do anglosaskiego z reguły nie stosuje się wskaźników demograficznych, takich jak zgony i urodzenia. Dla opisanie tych procesów sięga się raczej do pojęć z zakresu ekologii populacji. Wilkoń-Michałska [31] porównując liczebność siewek tegorocznych z liczebnością ubiegłorocznych okazów macierzystych określa ekologiczną rozrodcość populacji, a liczbę nasion proponuje przyjąć jako miarę rozrodcości maksymalnej.

Jeśli w ekologii populacji zwierząt za miarę rozrodcości uznaje się liczbę urodzonego potomstwa w określonym czasie, to u roślin za podstawę tej oceny należałoby uznać liczbę siewek, a także diaspor wegetatywnych, a nie nasion. Liczba nasion stanowi bowiem co najwyżej potencjał reprodukcyjny populacji, z którego w odpowiednich warunkach może być zrealizowana tylko jego część.

W ekologii populacji roślinnych do oceny rozrodcości stosuje się bardzo różnorodne wskaźniki: m. in. liczbę siewek (lub nasion) przelicza się na jednostkę powierzchni lub na jednego osobnika, a także wyraża się go poprzez stosunek liczby siewek do liczby wszystkich osobników w populacji lub tylko owocujących. Na uwagę zasługuje fakt, że w fitoekologii termin „rozrodcość” stosuje się bardzo rzadko. Częściej cały proces począwszy od fazy kwitnienia i owocowania poprzez liczbę wyprodukowanych nasion, (ich żywotność i zdolność kiełkowania) aż do pojawienia się siewek omawia się pod pojęciem „reprodukcja”. Z kolei w charakteryzowaniu

TABELA I

Charakterystyka demograficzna populacji *Ranunculus repens* [24]

|                                                                                        | poletka 1 m <sup>2</sup> |      |      |      |      |      |      |      |
|----------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                                                                        | A1                       | A2   | A3   | B1   | B2   | C1   | C2   | C3   |
| (a) Liczba osobników/m <sup>2</sup> kwiecień 1969 r.                                   | 385                      | 283  | 201  | 117  | 38   | 148  | 199  | 60   |
| (b) Liczba osobników/m <sup>2</sup> kwiecień 1971 r.                                   | 157                      | 155  | 126  | 139  | 63   | 222  | 246  | 87   |
| (c) Reszta netto (b - a)                                                               | -228                     | -128 | -75  | +22  | +25  | +74  | +47  | +27  |
| (d) Współczynnik wzrostu (b/a)                                                         | 0,41                     | 0,55 | 0,63 | 1,19 | 1,66 | 1,50 | 1,24 | 1,45 |
| (e) Przybyło osobników między IV 1969 r. a IV 1971 r.                                  | 344                      | 288  | 257  | 244  | 138  | 466  | 499  | 128  |
| (f) Ubyło osobników między IV 1969 r. a IV 1971 r.                                     | 577                      | 416  | 332  | 222  | 113  | 390  | 458  | 101  |
| (g) Liczba osobników obecnych w IV 1969 r. i żywych w IV 1971 r.                       | 25                       | 25   | 12   | 13   | 3    | 11   | 12   | 8    |
| (h) Procent osobników przeżyjących (g/a × 100)                                         | 6,5                      | 8,8  | 6,0  | 11,1 | 7,9  | 7,4  | 6,0  | 13,3 |
| (i) $\frac{2}{100} \frac{f}{h} \times 100$ ; oczekiwany czas pełnej wymiany (w latach) | 2,14                     | 2,19 | 2,13 | 2,25 | 2,17 | 2,16 | 2,13 | 2,31 |
| (j) Całkowita liczba osobników w ciągu 2 lat                                           | 729                      | 571  | 458  | 361  | 176  | 612  | 698  | 188  |
| (k) Śmiertelność (%) $\left( \frac{f}{j} \times 100 \right)$                           | 79,1                     | 72,8 | 72,5 | 61,5 | 64,2 | 63,7 | 65,6 | 57,3 |



śmiertelności populacji dużo uwagi poświęca się najmłodszej grupie osobników, ponieważ wielokrotnie wykazano, że na etapie nasiona-siewki najsilniej działają czynniki regulujące wielkość populacji [17]. W populacjach roślin zielnych wieloletnich ocenę tego procesu przeprowadza się przede wszystkim dla siewek i osobników juwenilnych [2, 11, 24, 26]. Wynika to z trudności jednoznacznego stwierdzenia śmierci u dojrzałych osobników, u których proces rozrastania, obumierania i rozmnażania wegetatywnego (dezintegracji) przebiega równocześnie i na ogół w organach podziemnych.

W demografii roślin dużo opracowań dotyczy relacji liczbowej nasiona — siewki, ponieważ na tym etapie z reguły kształtuje się liczebność populacji, zwłaszcza u gatunków reprodukujących się tylko generatywnie [17]. Poszukuje się również odpowiednich wskaźników dla prawidłowej oceny tej relacji, ponieważ tylko z niewielkiej części wyprodukowanych nasion rozwijają się siewki. Przeważnie nie wiadomo, co dzieje się z pozostałymi nasionami. Istnieje potrzeba opracowania takich metod, które pozwolą wyjaśnić, a) w jakim stopniu frakcja nasion rozwijających się w siewki zależy od warunków bytowania populacji, a w jakim od takich właściwości nasion jak żywotność i zdolność kiełkowania, b) jaki jest los nasion, z których nie powstały siewki: czy pozostają one w banku nasion, czy są zjadane przez zwierzęta, czy też są wyniesione poza areal populacji; c) jak długo nasiona przebywają w glebie i po jakim czasie mogą jeszcze odgrywać istotną rolę w kształtowaniu liczebności populacji, zwłaszcza w latach o niskiej produkcji nasion.

Wiadomo, że nawet u gatunków jednorocznych, których nasiona charakteryzują się wysoką zdolnością kiełkowania (do 100%), nie z wszystkich rozwijają się siewki, a także niewiele z nich trafia do banku nasion. Watkinson [28] przedstawia następujące dane dla populacji gatunku rosnącego na wydmach — *Vulpia fasciculata*: na 1 m<sup>2</sup> rośnie około 1800 osobników, które produkują łącznie 4000 nasion; mimo wysokiej zdolności kiełkowania (90—99%) i niskiej śmiertelności nasion w stadium embrionalnym (5%) tylko z 50% nasion powstają siewki, a w glebie na 1 m<sup>2</sup> stwierdzono obecność około 22 sztuk.

Na przykład w populacjach soliroda *Salicornia patula* procent nasion, z których powstają siewki rzadko przekracza 10 [31], a w populacjach *Impatiens noli-tangere* wartość ta sięga 20—50% [11]. Falencka (dane nieopublikowane) wykazała, że w populacjach niecierpka *Impatiens noli-tangere* od 12 do 50% wyprodukowanych nasion może być zjadanych przez faunę glebową. U innych gatunków obserwowano, że nasiona są zjadane przed fazą rozsiania, na przykład w populacjach *Hepatica nobilis* około 1/3 nasion nie trafia do gleby [10].

Zależność między liczebnością nasion i siewek nie zawsze ma charakter prosty. Oznacza to, że wysoka produkcja nasion może nie zapewniać dużej rozrodczości, a z kolei wysoka rozrodczość (liczba siewek) niekoniecznie prowadzi do wzrostu liczebności populacji.

Problem autoregulacji w populacjach roślin, zwłaszcza jednorocznych, jest często podnoszony w literaturze. Chodzi tutaj zwłaszcza o kwestie, czy wysoka rozrodczość jest redukowana przez wysoką śmiertelność, czy też czynniki regulujące działają wcześniej, ograniczając rozrodczość. Problem ten zilustruję na przykładzie

trzech gatunków jednorocznych, u których wykazano, że rola tych dwu procesów populacyjnych w kształtowaniu liczebności populacji jest zróżnicowana.

Symonides [25] dla populacji *Spergula vernalis* stwierdziła, że o liczebności populacji decyduje przede wszystkim śmiertelność w stadium nasion i siewek. Natomiast produkcja nasion jest dodatkowo skorelowana z zagęszczeniem roślin, a więc na tym etapie nie działają czynniki istotnie ograniczające rozrodczość.

Z kolei Watkinson i Harper [27] wykazali, że w populacjach *Vulpia fasciculata* — również gatunku wydmowego — czynnikiem regulującym reprodukcję jest zagęszczenie populacji, z którym ujemnie jest skorelowana liczba wytwarzanych kwiatów, owoców i nasion. Śmiertelność siewek (potomstwa) w tych populacjach jest stosunkowo niska i waha się w granicach 14—22%. Rozrodczość populacji jest ograniczona już w fazie kwitnienia i owocowania osobników macierzystych, a tylko w niewielkim stopniu przez śmiertelność potomstwa (siewek). Ten typ regulacji liczebności populacji opisywano wielokrotnie również u zielnych gatunków wieloletnich. Wskazywano wówczas, że niska liczebność potomstwa (siewek) jest wynikiem znacznego ograniczenia frakcji osobników (5—10%) kwitnących i owocujących w populacji. [11]

Z badań Wilkoń-Michalskiej [27] wynika, że w różnych populacjach *Salicornia patula* przedstawia się odmiennie rola rozrodczości i śmiertelności w kształtowaniu liczebności populacji. Przy wysokim wskaźniku rozrodczości jedna z populacji wyróżniała się niskim wskaźnikiem wzrostu, a obserwowana od kilku lat stabilizacja liczebności wynikała z nasilonej śmiertelności potomstwa. Na przykład w 1965 roku z 5570 siewek fazę dojrzałości osiągnęło tylko 305. Natomiast w innej populacji *Salicornia patula* przy podobnym wskaźniku rozrodczości obserwowano w tym samym czasie wzrost liczebności z 244 osobników do 892, co wynikało z kolei z obniżonej śmiertelności siewek (tab. II).

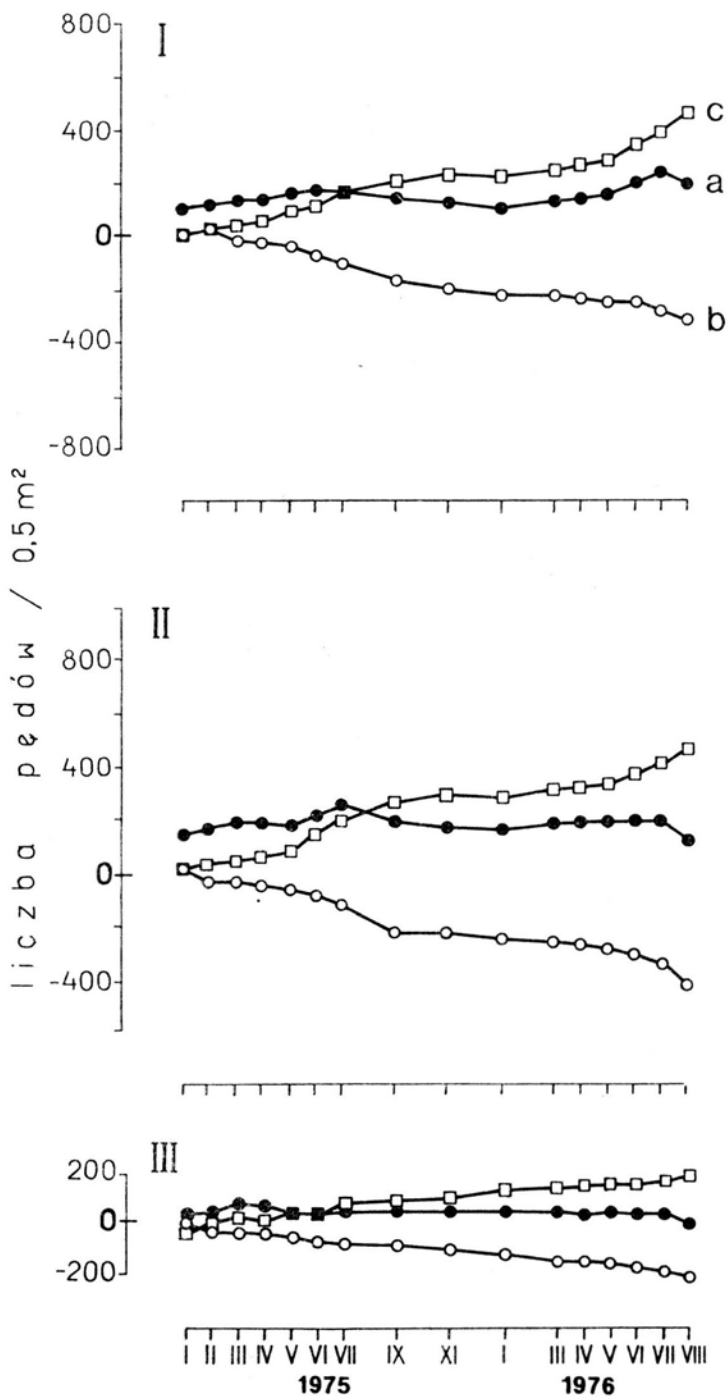
Faktem jest, że u gatunków jednorocznych i niektórych wieloletnich na podstawie analizy rozrodczości i śmiertelności oraz zmian liczebności w cyklach wieloletnich można nie tylko określić aktualną fazę populacji, lecz także prognozować jej przyszłość. Podstawowe wskaźniki demograficzne opracowane dla ludzi i zwierząt okazały się jednakże niewystarczające dla charakterystyki dynamiki populacji wielu gatunków roślin zielnych. Chodzi tu zwłaszcza o te gatunki, których osobniki utworzone są z wielu zakorzenionych pędów nadziemnych i rozet liściowych oraz rozmnażają się zarówno generatywnie jak i wegetatywnie. Dynamikę liczebności populacji ocenia się wówczas bardzo niejednolicie. Na przykład Noble, Bell i Harper [20] analizując dynamikę populacji *Carex arenaria* przyjęli za jednostkę demograficzną zakorzeniony pęd nadziemny. Wskaźniki urodzeń i zgonów, a także migrujących jednostek z powierzchni badawczych, obliczano wówczas w oparciu o przybywające i ubywające pędy w ciągu dwu sezonów wegetacyjnych, ponieważ ich cykl życiowy trwa dwa lata. Warto zwrócić uwagę, że za pomocą tak wyróżnionych jednostek demograficznych stwierdzono podobne prawidłowości w zjawiskach populacyjnych, jak w przypadku innych gatunków, u których analizę tę przeprowadzono na osobnikach w znaczeniu biologicznym. Na przykład wykazano, że popu-

TABELA II

Porównanie liczebności, produkcji nasion, wskaźnika rozrodczości i wskaźnika wzrostu netto populacji, w trzech subpopulacjach *Salicornia patula* [31], zmienne

| Subpopulacje       | 1964          |                                    |                           |                           | 1965          |                                    |                           |                           | Procentowy wskaźnik rozrodczości netto na osobnika |      |
|--------------------|---------------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------|------------------------------------|---------------------------|---------------------------|----------------------------------------------------|------|
|                    | Liczba siewek | Liczba osobników pod koniec sezonu | Liczba nasion na osobnika | Liczba nasion na osobnika | Liczba siewek | Liczba osobników pod koniec sezonu | Liczba nasion na osobnika | Liczba nasion na osobnika |                                                    |      |
|                    | Typowych      | ++                                 | 283                       | 61 200                    | 220           | 5 570                              | 305                       | 73 505                    |                                                    | 244  |
| Karłowatych        | 3 901         | 635                                | 38 182                    | 60                        | 5 200         | 1 520                              | 36 486                    | 24                        | 8,1                                                | +1,4 |
| O długich kłóskach | 3 940         | 244                                | 97 800                    | 400                       | 4 747         | 892                                | 53 520                    | 60                        | 19,5                                               | +2,6 |

\* Wskaźnik rozrodczości obliczono jako stosunek siewek (1965 rok) do liczby osobników na poletkach (1964 rok) pod koniec sezonu; poletka o wielkości 400 cm<sup>2</sup>.



Ryc. 4. Zmiany liczby pędów nadziemnych w populacjach *Carex arenaria* w fazie: dojrzałości (I), senilnej (II) i zastoju (III). a — dynamika liczebności (netto), b — skumulowane zgony, c — skumulowane urodzenia [20]

lacje w różnych fazach rozwoju cechuje odmienna dynamika liczebności pędów oraz zróżnicowane wskaźniki urodzeń i zgonów (ryc. 4).

Stopień trudności w badaniach populacyjnych roślin jest przede wszystkim uzależniony od właściwości morfologiczno-rozwojowych osobników danego gatunku. Populacje większości wieloletnich gatunków zielnych cechuje skupiskowa struktura przestrzenna. Stosunkowo łatwa, przynajmniej metodycznie, byłaby ocena dynamiki liczebności, gdyby każde skupisko przedstawiało jednego osobnika. Jednak nawet w jednej populacji poszczególne skupiska mogą być zbiorem osobników rozwijających się z nasion oraz grupą osobników pochodzenia wegetatywnego (klonem), a także rozrośniętym, wieloczłonowym organizmem, który powstał z jednej diaspory.

W takich przypadkach zbiór danych do przeprowadzenia analizy demograficznej populacji jest bardzo trudny, ponieważ w warunkach naturalnych, o ile nie śledzono formowania się skupisk od początku, przeważnie nie jest możliwe określenie ich pochodzenia.

W badaniach dynamiki populacji gatunków charakteryzujących się takimi właściwościami biologicznymi poszukuje się odpowiedzi na następujące pytania:

1) Jaki jest stosunek reprodukcji generatywnej do wegetatywnej, tj. ile powstaje osobników z nasion i diaspor wegetatywnych w danej populacji?

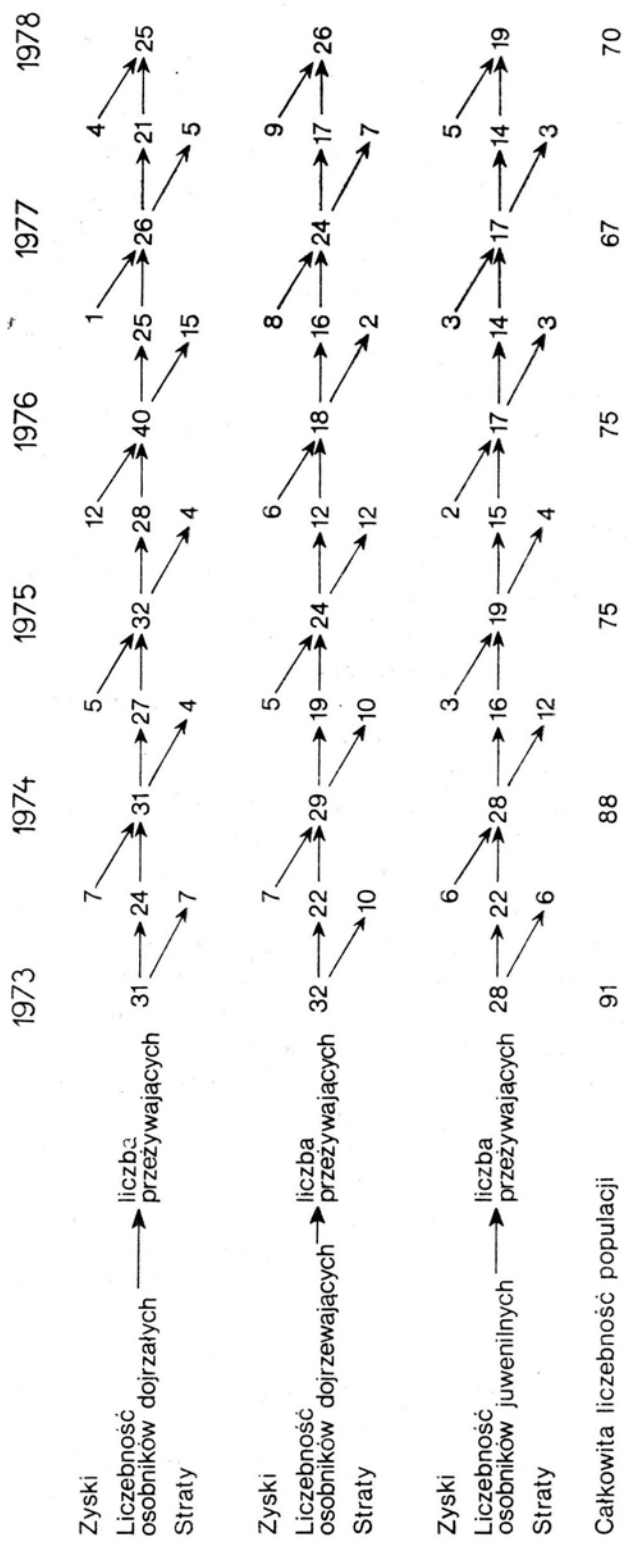
2) Jak kształtuje się śmiertelność osobników o różnym pochodzeniu?

3) Jaka jest rola reprodukcji generatywnej i wegetatywnej w wymianie osobników w danej populacji, a więc w kształtowaniu jej liczebności?

4) W jaki sposób charakter skupisk, tj. czy są one rozwiniętymi osobnikami, czy też są zbiorem osobników, wpływa na rozrodczość i śmiertelność populacji?

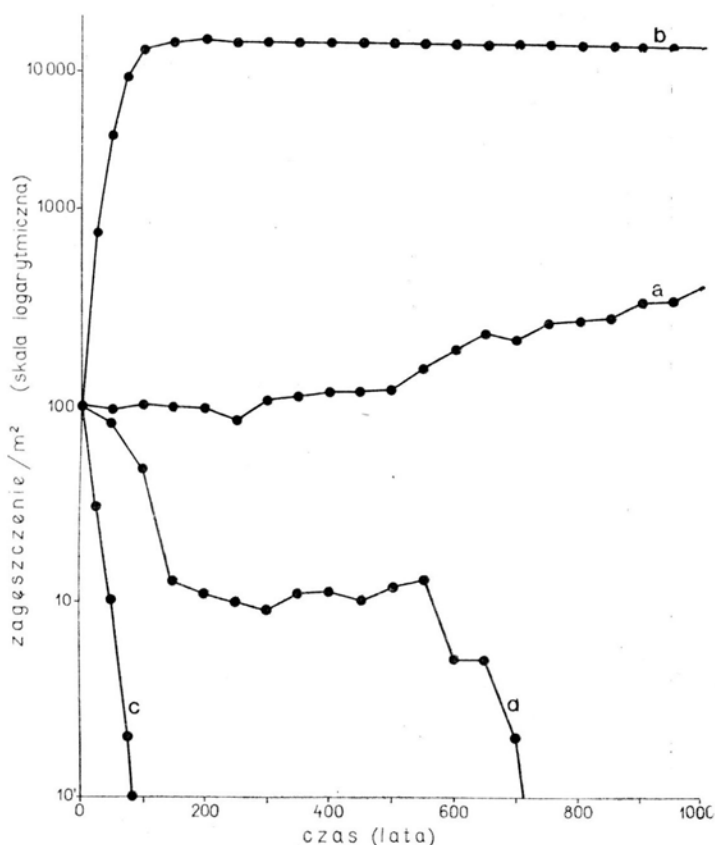
Na te i na wiele innych pytań odpowiedział Barkham [2, 3] w badaniach nad dynamiką populacji *Narcissus pseudonarcissus*, rozwijających się na otwartej przestrzeni i pod okapem drzew. W ciągu 10-letnich obserwacji autor ten zebrał różnorodne dane, które posłużyły do opracowania demografii tego gatunku (ryc. 5). W tym celu objęto badaniami następujące cechy: a) liczbę nasion i liczbę potomstwa wegetatywnego produkowaną przez jednego osobnika w ciągu roku, b) zdolność kiełkowania nasion oraz przeżywalność siewek, a także możliwość osiągnięcia przez nie fazy generatywnej, c) liczbę produkowanych cebul, d) przeżywalność osobników w różnych fazach rozwoju. Ponadto prowadzono obserwacje nad liczbą i wielkością skupień narcyza, liczbą pędów generatywnych w skupieniach i na powierzchniach badawczych oraz liczbą kwiatów i nasion wytwarzanych w kolejnych sezonach w różnych warunkach bytowania populacji. Dane te posłużyły do skonstruowania matematycznego modelu wzrostu populacji *Narcissus pseudonarcissus* oraz do opracowania demograficznej prognozy na 1000 lat dla populacji bytujących w różnych warunkach (ryc. 6).

Wieloletnie badania nad dynamiką i strukturą populacji żywca *Dentaria glandulosa* prowadzone przez Tumidajowicz (dane niepublikowane) z kolei pozwoliły na zebranie odpowiednich danych do opracowania na drodze symulacji modelu wzrostu. Dąbski i Tumidajowicz [7] posłużyli się w konstruowaniu modelu wzrostu populacji danymi uzyskanymi z analizy trwałych, wieloletnich organów podziemnych, mających postać kłącza o wieloczłonowej budowie (tab. III). Na



Ryc. 5. Diagram strat i zysków osobników w różnych fazach rozwoju w populacji *Narcissus pseudonarcissus* [2] uproszczony.

podstawie zebranego materiału obliczono prawdopodobieństwo odrostu odcinków (na najmłodszych odcinkach i starszych niż jeden rok), a także prawdopodobieństwo ich zniszczenia: losowego, wskutek fragmentacji kłącza, uszkodzenia młodych odcinków oraz obumierania w zależności od wieku. Ponadto badano produkcję



|    | a     | b     | c     | d     |
|----|-------|-------|-------|-------|
| pm | 0,038 | 0,038 | 0,056 | 0,056 |
| pv | 0,045 | 0,167 | 0,015 | 0,059 |
| ps | 0,005 | 0,005 | 0,001 | 0,001 |

Ryc. 6. Symulowany model zmian wielkości populacji *Narcissus pseudonarcissus* przy zróżnicowanej rozrodności i śmiertelności (a — c). Wskaźniki: pm — prawdopodobieństwo śmierci osobnika dojrzałego, pv — prawdopodobieństwo powstania osobnika dojrzałego pochodzenia wegetatywnego, z cebul, ps — prawdopodobieństwo powstania dojrzałego osobnika z nasion [4].

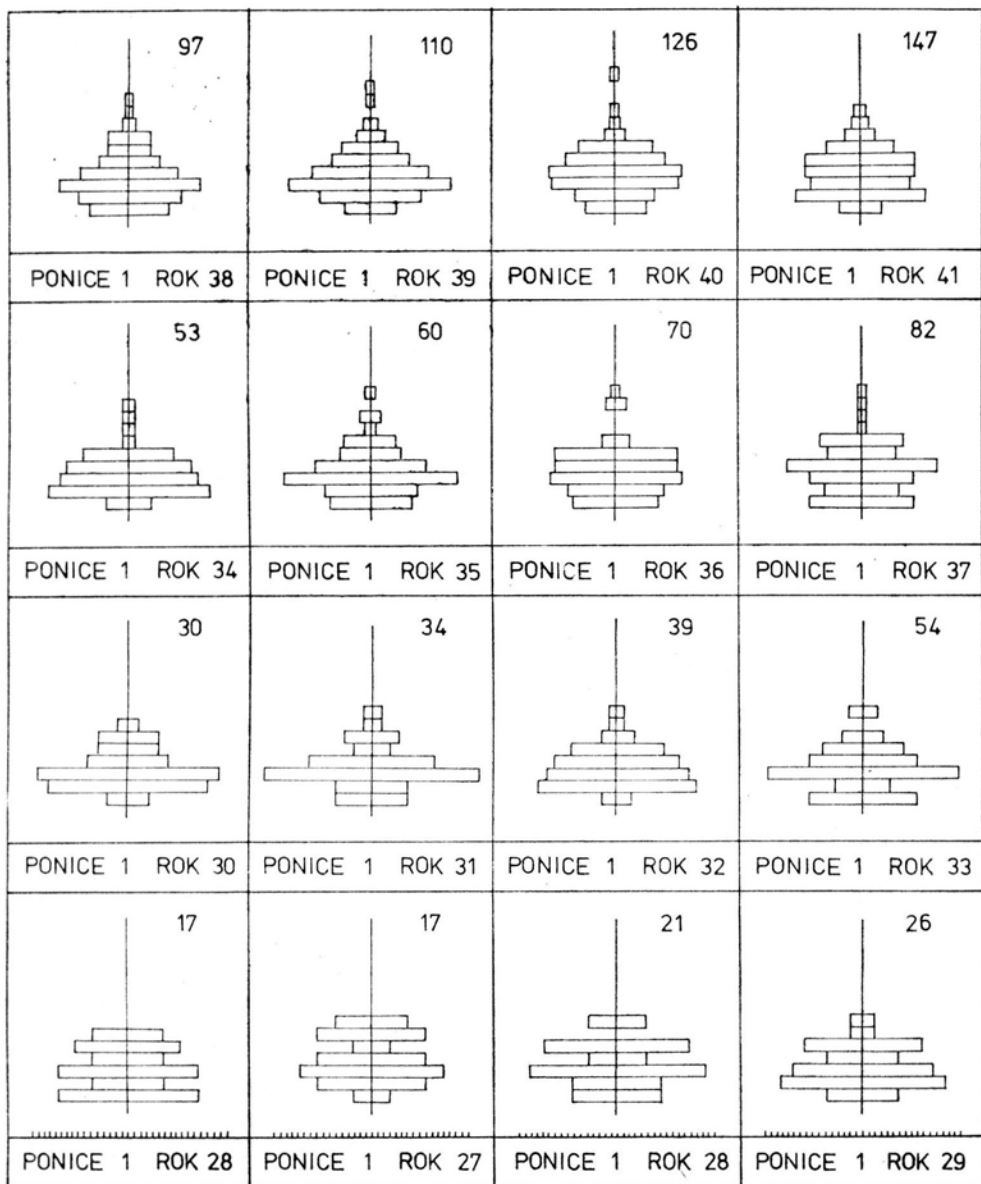
nasion, zdolność ich kiełkowania oraz pojawienie się siewek i ich przeżywalność w warunkach naturalnego występowania populacji. Okazało się, że graniczną wartością, od której rozpoczyna się nieprzerwany rozwój populacji *Dentaria glandulosa* jest 400 nasion. Na drodze symulacji wzrostu populacji uzyskano odpowiedź na następujące pytania: 1) Jak przebiega w ujęciu ilościowym proces wzrostu populacji; 2) Po ilu latach populacja inicjująca swój rozwój od stadium kiełkowania nasion osiągnie N osobników (ryc. 7).

Tabela III

Symulowany rozwój i wzrost populacji *Dentaria glandulosa* w Ponicach (Tumidajowicz, Dąbbski; dane niepublikowane)

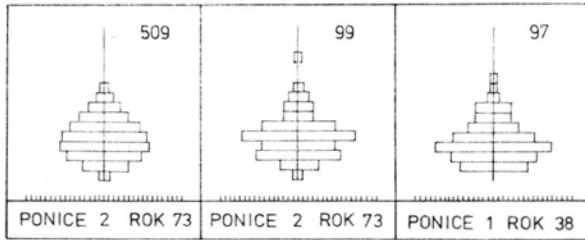
| Rok | liczba osobników, siewki * — osobniki juwenilne pochodzenia generatywnego | liczba odcinków kłaczy |
|-----|---------------------------------------------------------------------------|------------------------|
| 1   |                                                                           |                        |
| 2   | 28 *                                                                      | 28                     |
| 3   | 7 *                                                                       | 14                     |
| 4   | 4 *                                                                       | 12                     |
| 5   | 1 *                                                                       | 4                      |
| 6   | 2                                                                         | 5                      |
| 7   | 2                                                                         | 7                      |
| 8   | 2                                                                         | 8                      |
| 9   | 2                                                                         | 10                     |
| 10  | 2                                                                         | 12                     |
| 11  | 2                                                                         | 13                     |
| 12  | 2                                                                         | 14                     |
| 13  | 2                                                                         | 15                     |
| 14  | 2                                                                         | 18                     |
| 15  | 2                                                                         | 20                     |
| 16  | 2                                                                         | 23                     |
| 17  | 4                                                                         | 24                     |
| 18  | 4                                                                         | 28                     |
| 19  | 6                                                                         | 31                     |
| 20  | 6                                                                         | 36                     |
| 21  | 10                                                                        | 40                     |
| 22  | 11                                                                        | 47                     |
| 23  | 12                                                                        | 52                     |
| 24  | 13                                                                        | 59                     |
| 25  | 13                                                                        | 67                     |
| 26  | 17                                                                        | 76                     |
| 27  | 17                                                                        | 93                     |
| 28  | 21                                                                        | 114                    |
| 29  | 26                                                                        | 124                    |
| 30  | 30                                                                        | 142                    |
| 31  | 34                                                                        | 166                    |
| 32  | 39                                                                        | 189                    |
| 33  | 45                                                                        | 217                    |
| 34  | 53                                                                        | 259                    |
| 35  | 60                                                                        | 308                    |
| 36  | 70                                                                        | 366                    |
| 37  | 82                                                                        | 442                    |
| 38  | 97                                                                        | 522                    |
| 39  | 110                                                                       | 617                    |
| 40  | 126                                                                       | 717                    |
| 41  | 147                                                                       | 845                    |





Ryc. 7. Symulacja zmian struktury wieku populacji *Dentaria glandulosa* w kolejnych latach (26—41). Cyfry w prawym narożniku oznaczają liczbę okazów (Tumidajowicz, Dąbmski, dane niepublikowane)

Ponadto postawiono sobie pytanie natury metodycznej: w jakim stosunku pozostają do siebie populacja empiryczna i symulowana, a także czy parametry decydujące o przebiegu symulacji zostały wybrane prawidłowo. Za poglądem, że parametry charakteryzujące dynamikę populacji *Dentaria glandulosa* zostały wybrane prawidłowo, świadczy duże podobieństwo struktury wieku populacji symulowanej oraz empirycznej (ryc. 8).



Ryc. 8. Porównanie struktury wieku populacji *Dentaria glandulosa* empirycznej (509, 99 osobników) i symulowanej (97 osobników) [7].

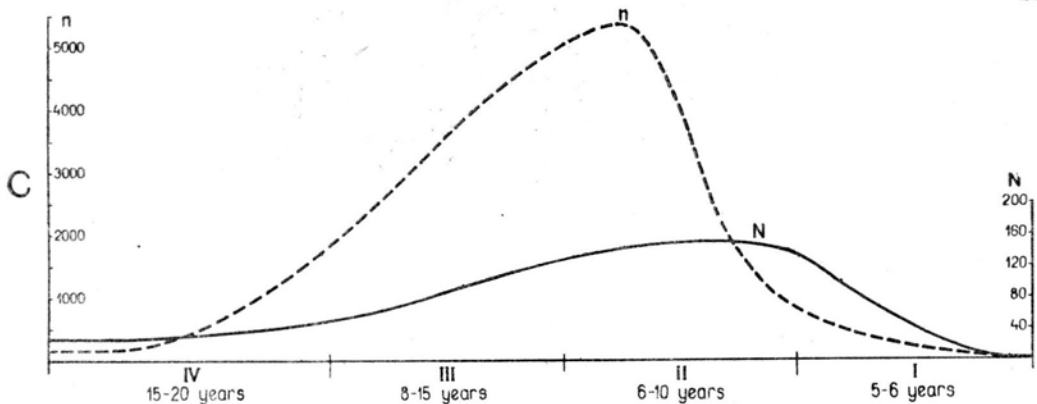
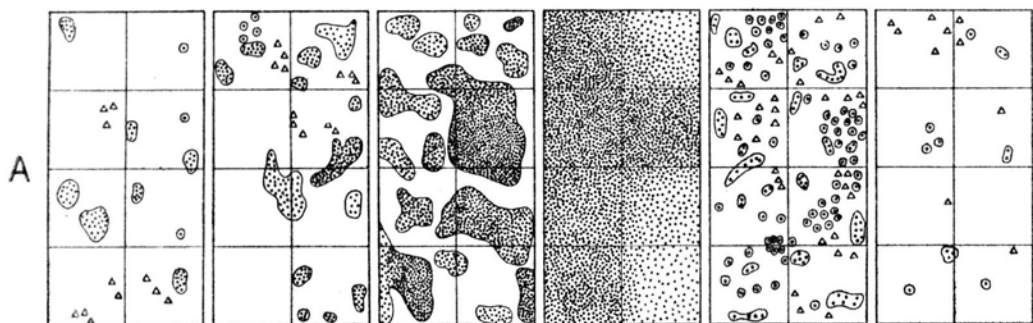
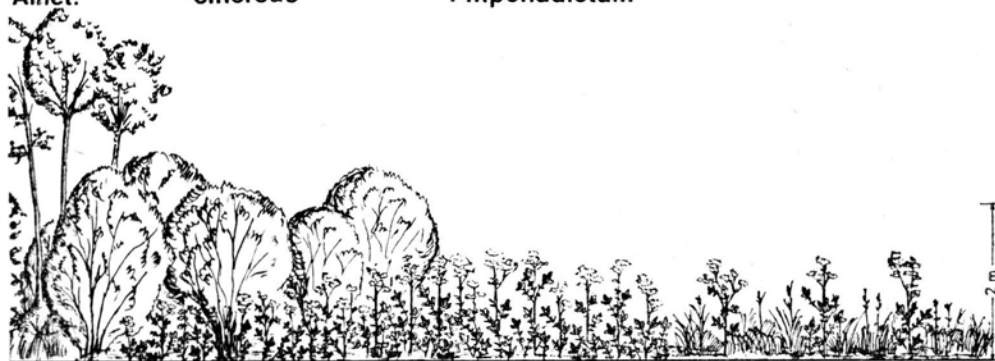
### Podstawy teoretyczne i metodyczne demografii roślin

Trudności metodyczne w wyróżnianiu osobników w populacjach wieloletnich roślin zielnych sprawiają, że w analizach demograficznych stosuje się często pojęcie „umownego osobnika”. Rabotnov [23] proponuje, aby przy rozwiązywaniu niektórych problemów populacyjnych za osobnika uznać każdy zakorzeniony pęd lub inną dobrze wyodrębniającą się część wieloletniego organizmu. Z kolei Harper [17] dla określenia jednostek, z których jest zbudowany wieloletni osobnik, wprowadza takie pojęcia jak „moduł” i „ramet”. Wówczas zbiór takich jednostek traktuje się jako klon lub jako subpopulację, a nie używa się pojęcia osobnika.

Połowicznym rezultatem poszukiwań praktyczniejszych rozwiązań, które by umożliwiły zastosowanie teorii demograficznej do populacji roślin jest niespójny aparat pojęciowy. Wielopędowy osobnik, który powstaje z jednej zygoty określa się — a w rezultacie z wszystkimi konsekwencjami traktuje — jako klon albo subpopulację. Są to pojęcia o różnej randze i w naukach biologicznych mają określone znaczenie. Z kolei pojęcie osobnika odnosi się do jego wybranych części, na przykład do liści, rozet i pędów, które odgrywają różną rolę tak w życiu organizmu jak i w strukturze populacji. Jeśli w badaniach populacyjnych nie rozstrzyga się, czy jednostki demograficzne mają wspólne, czy te odrębne organy podziemne, to również nie rozróżnia się osobnika od klonu. Tym samym dwa różne procesy biologiczne, a więc rozmnażanie wegetatywne oraz rozwój i wzrost osobniczy traktuje się równorzędnie. Efekty obu tych procesów opisuje się pod wspólnym pojęciem „rozwój klonalny” [20]. Chociaż z genetycznego punktu widzenia jest to poprawne, ponieważ oba procesy prowadzą do pomnożenia określonego genotypu, to z punktu widzenia demografii roślin nie wydaje się to słuszne. Ten sposób podejścia prowadzi bowiem do pomijania w badaniach populacyjnych tych cech wieloletnich osobników, które je zasadniczo różnią od jednorocznych — trwałość i złożoność (wieloczłonowość). Z kolei te cechy osobnicze kształtują w znacznym stopniu wiele właściwości populacyjnych, na przykład strukturę przestrzenną i strukturę wieku (ryc. 9).

Poznanie zależności między wzrostem osobniczym a rozwojem populacji wymaga spełnienia wielu warunków. Chodzi przede wszystkim o to, aby w badaniach demograficznych konsekwentnie rozgraniczać procesy zachodzące na poziomie osobni-

Car. el-  
-Alnet.      Salicetum pentandro-  
-cinereae      Lysimachio vulgaris-  
-Filipenduletum      Cirsietum rivularis

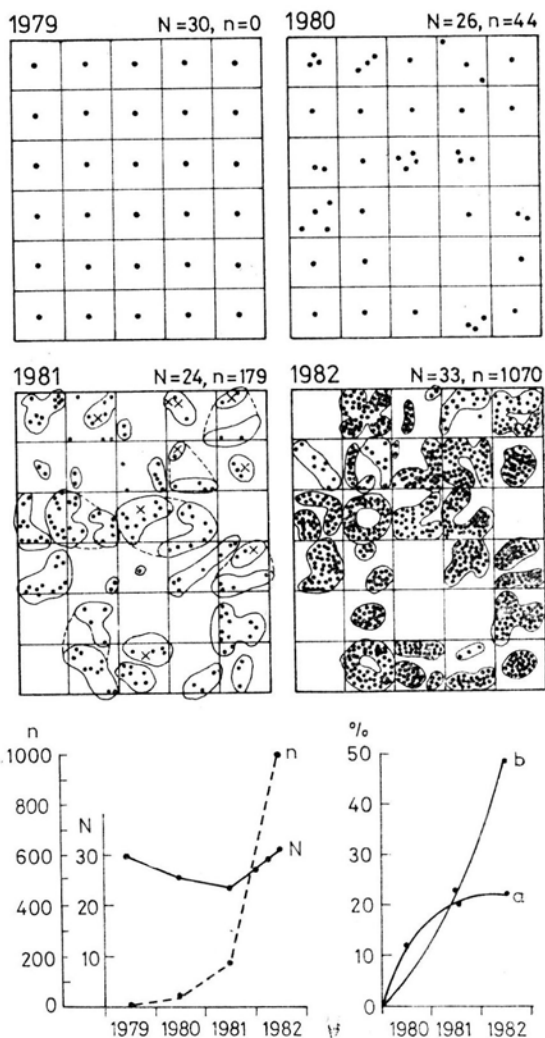


(A)  $\Delta$ -j     $\ominus$ -m     $\textcircled{\text{a}}$ -b     $\text{■}$ -c

Ryc. 9. Schemat rozwoju populacji *Filipendula ulmaria* na tle przemian roślinności w toku sukcesji regeneracyjnej lasu. A — zmiany struktury przestrzennej populacji na powierzchniach o wielkości 200 m<sup>2</sup>, j — osobniki juvenilne, m — osobniki dojrzałe 1—2 — pędowe, a — granice osobników wielopędowych, b — pędy generatywne, c — zanik granic między osobnikami. B — piramidy wieku z zaznaczeniem faz rozwoju osobników: j — juvenilna, m — maturalna, ms — senilna, ss — obumierania. C — Dynamika liczebności populacji: N—liczba osobników, n — liczba pędów. I — IV — fazy populacji. (oryg.)

czym (rozrastanie, obumieranie i odnawianie) od ich skutków ujawniających się na poziomie populacji. Trudność rozłącznego traktowania tych zjawisk w warunkach naturalnych tkwi w tym, że wiele procesów osobniczych zachodzi w organach podziemnych. Ponadto osobniki rozrastające się w polikormony wykazują pewne właściwości grupowe, a więc mają określoną strukturę przestrzenną oraz charakteryzują się wewnętrzną dynamiką, tj. wymianą jednostek, z których są utworzone (ryc. 1, 3, 10).

W badaniach populacji gatunków, których osobniki wyróżniają się takimi właściwościami, czyni się próby zmierzające do określenia typu wspólnoty, jaki reprezentują dane polikormony, a więc: jaki stopień zależności morfologicznej i fizjologicznej

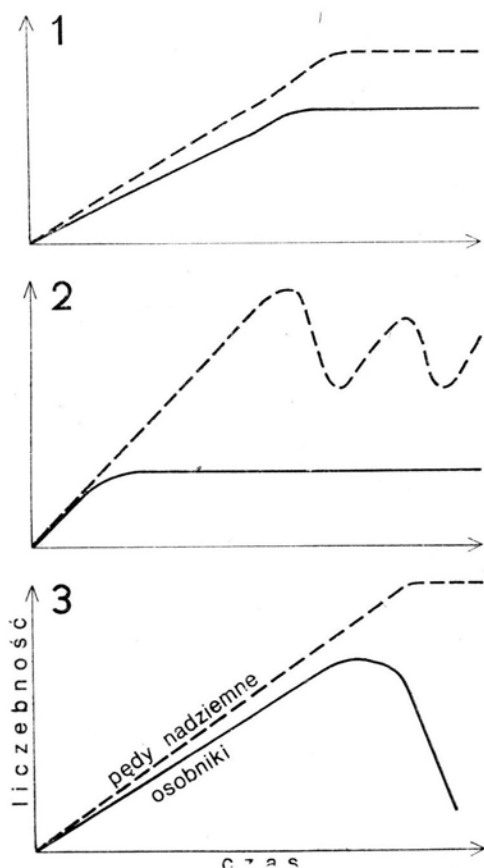


Ryc. 10. Tempo wzrostu i rozwoju oraz dezintegracji polikormonów *Mercurialis perennis* w kulturze ogrodowej, n — dynamika liczebności pędów nadziemnych, N — dynamika liczebności polikormonów, a — wskaźnik zgonów, b — wskaźnik urodzeń, x — siewki z obsiewu nasion osobników rozwijających się w ogrodzie, kropki — pędy nadziemne w polikormonach [14].

łączy jednostki tworzące polikormon; czy są one połączone trwałymi organami podziemnymi czy też okresowymi; czy poszczególne jednostki po odłączeniu się pełnią funkcję diaspory wegetatywnej, czy też mogą egzystować jako samodzielne dojrzałe osobniki.

U podstaw badań demograficznych roślin wieloletnich, zwłaszcza zielnych, leży konsekwentne rozróżnianie jednostek o niejednakowej randze biologicznej, które tworzą daną populację. Zgromadzenie zaś wielu danych o przebiegu cyklu rozwojowego osobników różnych gatunków może okazać się pomocne w rozstrzygnięciu następujących kwestii: a) czy w analizach demograficznych „umownym osobnikom”, którymi z reguły są krótkotrwałe części złożonego organizmu, można nadawać rangę osobników w znaczeniu biologicznym, b) czy rozwój polikormonu, a więc jednostki ontogenetycznej, można w badaniach populacyjnych traktować równorzędnie z rozwojem klonu, tj. powstaniem zbioru osobników pochodzenia wegetatywnego.

Dotychczasowe badania nad dynamiką populacji, w których śledzono losy



Ryc. 11. Modele wzrostu populacji gatunków zielnych wieloletnich, których osobniki rozwijają się w polikormony (opis w tekście) [14].

osobnicze w całym cyklu życiowym, skłaniają do wyrażenia poglądu, że w demografii roślin warto by przyjąć następujące założenia teoretyczne i metodyczne.

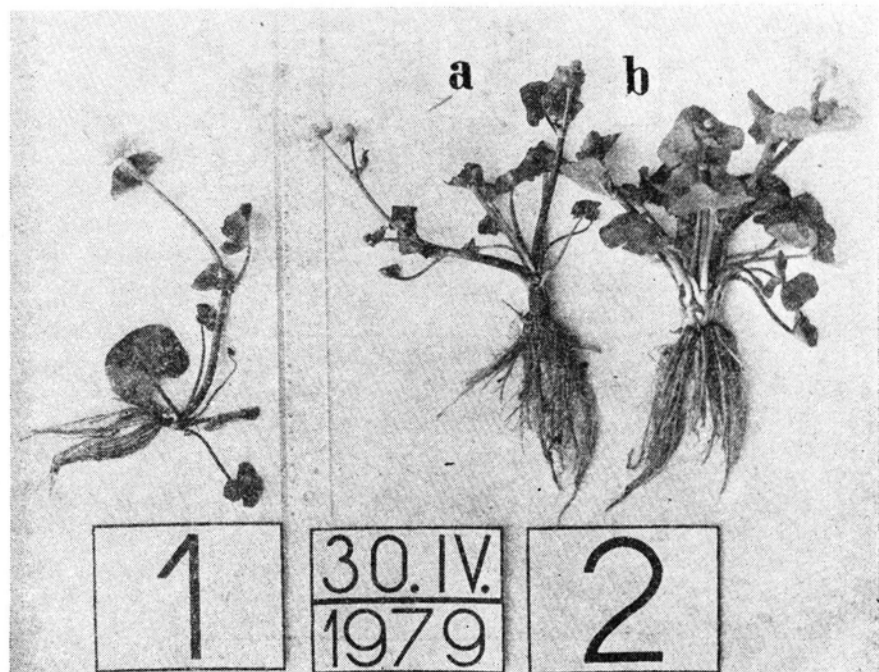
1. Osobnik stanowi morfologicznie i fizjologicznie nieprzerwany organizm niezależnie z ilu jednostek podstawowych (modułów) jest utworzony. Jest jednostką ontogenetyczną, która powstała z jednej diaspory.

2. Dla osobnika wielopędowego i wielokorzeniowego należałoby przyjąć pojęcie polikormonu, w celu podkreślenia jego wielocłonowej budowy. W piśmiennictwie botanicznym pojęcie polikormonu jest stosowane przy opisywaniu specyficznego rozrastania się roślin. Penzes [21, 22] rozumie polikormon jako „kolonię pędów”.

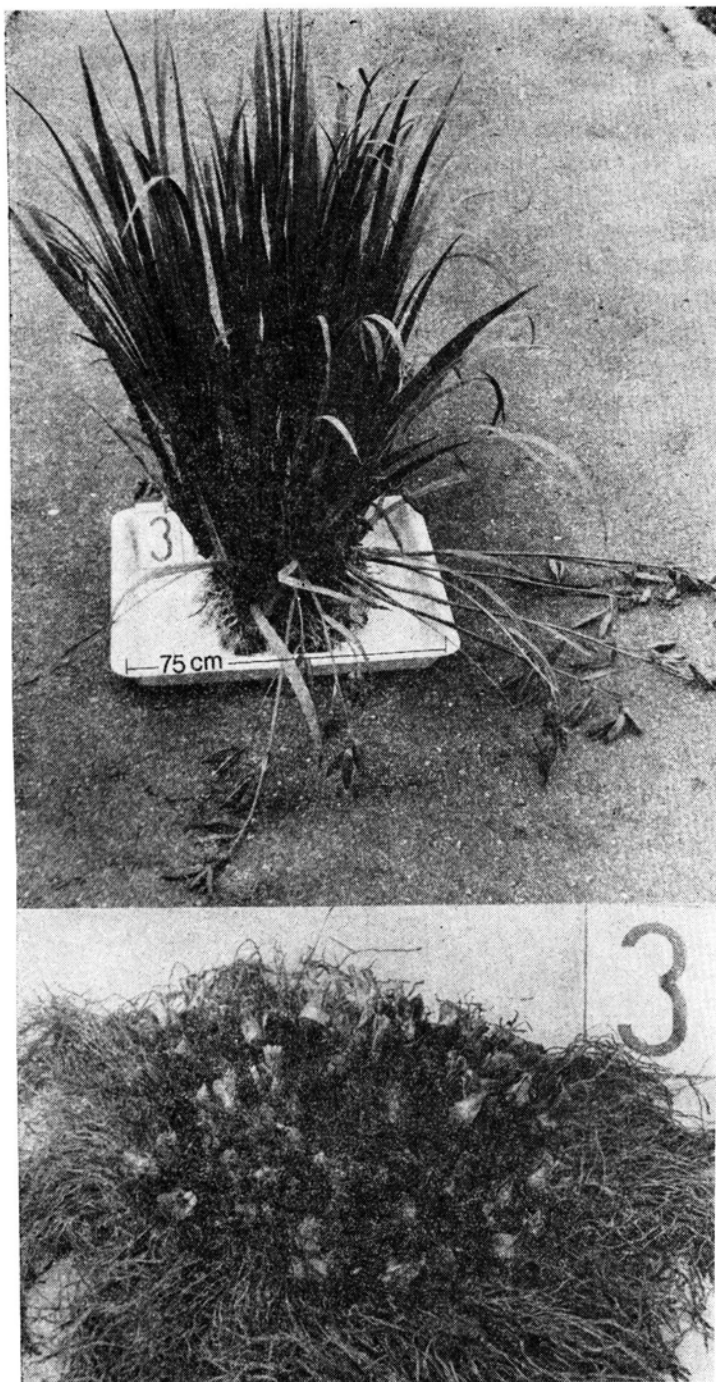
3. Pojęcie „umowny osobnik” może mieć zastosowanie tylko wówczas, kiedy polikormon nie tworzy dostatecznie wyodrębniającej się integralnej całości, a poszczególne jego jednostki rosną w pewnej odległości od siebie i dobrze się wyróżniają. Wybór umownych osobników powinien być poprzedzony badaniami, które pozwolą na określenie stopnia ich odrębności i samodzielności.

4. Pojęcie klonu, zgodnie z dotychczasową definicją należałoby zachować dla zbioru osobników, które rozwinęły się z cebul, bulw, rozmnóżek oraz wskutek fragmentacji roślin. Przerwanie więzi morfologicznej między nowo powstającymi jednostkami a organizmem macierzystym powinno stanowić kryterium wyróżnienia osobników pochodzenia wegetatywnego.

Za przyjęciem tych założeń przemawiają zwłaszcza krzywe dynamiki liczebności. Okazało się, że nie zawsze przebieg zmian liczby osobników jest skorelowany ze



Ryc. 12. Jednoroczny (1) i dwuletni (2) osobniki *Caltha palustris* L. pochodzenia generatywnego (a) i wegetatywnego (b).



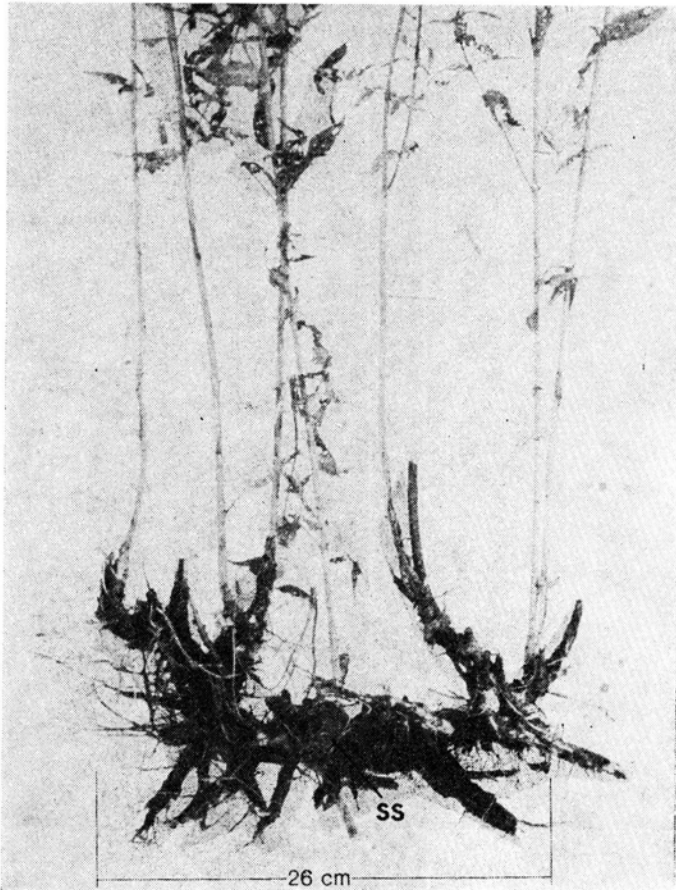
Ryc. 13. Trzyletni osobnik *Iris pseudoacorus* z rozbudowanymi organami podziemnymi, których wzrost przebiega w postępie geometrycznym.

zmianami liczby zakorzenionych pędów. W wielu populacjach roślin zielnych obserwowano, że wzrost liczby osobników przebiega według modelu logistycznego, gdy liczby pędów — według wykładniczego (ryc. 9). Z reguły postępującej stabilizacji liczebności populacji towarzyszy gwałtowny wzrost liczby pędów. U wielu gatunków zjawisko to jest efektem intensywnego rozrastania się kilkuletnich polikormonów, które stanowią najliczniejszą grupę, gdy populacja osiąga fazę równowagi liczebności, po zasiedleniu nowego miejsca.

Na podstawie badań demograficznych gatunków w zbiorowiskach leśnych i łąkowych [13, 14], w których brano pod uwagę zarówno zmiany liczebności osobników, jak i pędów nadziemnych wyróżniono trzy typy wzrostu populacji (ryc. 11):

1) Jeśli osobniki wytwarzają niewielką liczbę pędów nadziemnych (3—10), a stabilizację we wzroście osiągają w 2 lub 3 roku życia, to w populacji występuje duża zgodność w przebiegu zmian liczebności pędów i osobników; na przykład w populacjach *Lythrum salicaria*, *Caltha palustris* i *Crisium rivulare*.

2) Jeśli osobniki cechuje znaczne tempo wzrostu i po 5—6 latach osiągają one



Ryc. 14. Pięcioletni osobnik *Lythrum salicaria* L., w którym część centralna osiągnęła fazę senilną (brak odnowienia), a pędy nadziemne wytwarzane są tylko we fragmentach peryferyjnych.



postać wielopędowych polikormonów, to w populacji występuje stosunkowo szybka stabilizacja liczby osobników przy stałym wzroście liczby pędów nadziemnych, trwającym przez kilka lub kilkanaście lat; w takich populacjach liczba osobników utrzymuje się na niskim poziomie przy wysokiej i zmiennej liczbie pędów nadziemnych, np. u *Filipendula ulmaria* i *Iris pseudoacorus*.

3) Jeśli osobniki w stosunkowo krótkim czasie (5—6 lat) przyjmują postać wielkopowierzchniowych polikormonów (kilkanaście lub kilkadziesiąt m<sup>2</sup>), to w pierwszym okresie zasiedlania przebieg wzrostu liczby pędów nadziemnych i osobników wykazuje dużą zgodność. Natomiast po upływie kilku lat następuje znaczny spadek liczby osobników, czemu z reguły towarzyszy wzrost liczby pędów nadziemnych, np. w populacjach *Mercurialis perennis*.

Dotychczasowe wiadomości o biologii polikormonów [13, 14, 15] wskazują, że u gatunków, których osobniki utworzone są z wielu jednostek podstawowych, należałoby charakterystykę dynamiki populacji przeprowadzić zarówno na podstawie liczby osobników (N), jak i jednostek, z których są one zbudowane (n). Przybywanie i ubywanie tych jednostek może wskazywać na warunki życia osobników, ich wiek, a także tempo i sposób zajmowania przestrzeni przez populację. Natomiast dane o urodzeniach i zgonach osobników w znaczeniu biologicznym pozwoliłyby określić zarówno tempo ich wymiany, jak również mechanizmy regulujące liczebność populacji.

Gatunki, których osobniki przyjmują postać polikormonów nie tworzą jednolitej grupy (ryc. 12, 13, 14). Różnorodność morfologiczna i funkcjonalna jednostek podstawowych w polikormonach sprawia, że niemal dla każdego gatunku ustala się odrębne kryteria wyróżniania osobników i potomstwa w populacji. Niewykluczone, że dalsze badania, a zwłaszcza eksperymentalne wykażą, że opis zjawisk populacyjnych roślin wymaga wzbogacenia aparatu pojęciowego i wskaźników zaczerpniętych z demografii — nauki o ludności.

#### LITERATURA

- [1] Aulak W., 1976. Rozwój i produkcja runa w zespole *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962 jako jednego z elementów podstawowego poziomu troficznego w ekosystemach leśnych. Rozprawy Naukowe Nr. 60. Zeszyty naukowe SGGW AR w Warszawie. pp. 5—151.
- [2] Barkham J. P., 1980a. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effects of density. *J. Ecol.* 68:607—633.
- [3] Barkham J. P., 1980b. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). II Changes in number of shoots and flowers and the effect of bulb depth on growth and reproduction. *J. Ecol.* 68:635—664.
- [4] Barkham J. P., Hance C. E., 1982. Population dynamics of the wild daffodil *Narcissus pseudonarcissus*. III. Implications of a computer model of 1000 years of population change. *J. Ecol.* 70: 433—455.
- [5] Begon M., Mortimer M., 1982. Population ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford London 200 pp.
- [6] Bernard J. M., 1976. The life history and population dynamics of shoots of *Carex rostrata*. *J. Ecol.* 64:1045—1048.

- [7] Dąbbski M., Tumidajowicz D., 1983. A discrete model of the population of the plant species *Dentaria glandulosa*. Proceedings of the First I. A. S. T. E. D. Symposium on Applied Informatics Lille France Vol. III:149—191.
- [8] Dzwonko Z., 1981. Modelowanie wzrostu i dynamiki populacji za pomocą macierzy. Wiad. Bot. 27:263—274.
- [9] Ernst W. H. O., 1979. Population biology of *Allium ursinum* in northern Germany. J. Ecol. 67:347—362.
- [10] Falińska K., 1971. An estimate of diaspore production in the ecosystem of a mixed oak-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Białowieża National Park. Ekol. Pol. 19:525—561.
- [11] Falińska K., 1979. Modifications of plant populations in forest ecosystems and their ecotones. Pol. ecol. Stud. 5 (1):89—150.
- [12] Falińska K., 1981. Eksperymentalne badania biologii populacji wieloletnich roślin zielnych. Wiad. Bot. 25:209—230.
- [13] Falińska K., 1982. The biology of *Mercurialis perennis* L. polycormones, Acta Soc. Bot. Pol. 51: 127—148.
- [14] Falińska K., 1984. Forest herbs. In: White J. and Beefing J. (ed). Population structure of vegetation. Handbook of Veg. Sc. 3.
- [15] Fiala K., 1978. Underground organs of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia*, their growth, propagation and production. Acta Sc. Nat. Brno. 12:1—43.
- [16] Harper J. L., White J., 1970. The dynamics of plant populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers popul. (Oosterbeek):41—63.
- [17] Harper J. L., 1977. Population biology of plants. Academic Press. London — New York — San Francisco, 896 pp.
- [18] Harper J. L., 1980. Plant demography and ecological theory — Oikos 35:244—254.
- [19] Łukasiewicz A., 1962. Morfologiczno-rozwojowe typy bylin. Prace Komisji Biologicznej PTPN. T. XXVII z. 1. Poznań p. 398.
- [20] Noble J. C., Bell A. D., Harper J. L., 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. J. Ecol. 67:983—1008.
- [21] Penzes A., 1958. Survival of stoloniferous plant colonies (poly cormons) of a relict character. Biologia (Bratislava) 13:253—264.
- [22] Penzes A., 1961. Über Morphologie und zöologische Rolle der Sprosskolonienbildenden Pflanzen (Polycormone). Fragm. Flor. et Geob. 6:501—515.
- [23] Rabotnov T. A., 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plant in natural coenoses. Vegetatio. 19:87—95.
- [24] Sarukhán J., Harper J. L., 1973. Studies of Plant Demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population Flux and Survivorship. J. Ecol. 61:675—715.
- [25] Symonides E., 1974. Population of *Spergula vernalis* Willd. on dunes in the Toruń Basin. Ekol. Pol. 25:635—651.
- [26] Symonides E., 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities. Ekol. pol. 27:235—257.
- [27] Watkinson A. R., Harper J. L., 1978. The demography of a sand annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations. J. Ecol. 66:15—33.
- [28] Watkinson A. R., 1978. The demography of a sand annual: *Vulpia fasciculata*. II. The dynamics of seed populations. J. Ecol. 66:35—44.
- [29] White J., 1979. The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10:109—145.
- [30] White J., 1980. Demographic Factors in Populations of Plants (Chapter 2). In: Demography and Evolution in Plant Populations. O. T. Solbrig (ed). Oxford: Blackwells Scientific Publications: 21—48.
- [31] Wilkoń-Michalska J., 1976. Struktura i dynamika populacji *Salicornia patula* Duval-Jouve. Uniwersytet Mikołaja Kopernika. Rozprawy. Toruń. 156 p.