

ZMIANY LICZEBNOŚCI POPULACJI ROŚLIN O RÓŻNYCH STRATEGIACH REPRODUKCYJNYCH W PROCESIE SUKCESJI

Changes of population numbers of plants with different reproduction strategies
in the process of succession

EMILIA BRZOSKO

Summary. Problems concerning population dynamics and ways of solving them have been discussed in a number of papers. It is known from many sources that population dynamics is the main cause of vegetation changes. Dynamics of plant populations and its role in vegetation processes depends on growth form of plants. Another factor determining population dynamics is a mode of reproduction. Clonal plants characterized by two types of reproduction play a main role in the process of succession.

Key words: growth form, type of reproduction, seeds, seedlings

Dr Emilia Brzosko, Zakład Botaniki, Instytut Biologii, Uniwersytet w Białymstoku, ul. Świerkowa 20B, 15–950 Białystok, e-mail: emilka@noc.uwb.edu.pl

WSTĘP

Większość typów zbiorowisk charakteryzuje się ciągłymi zmianami w składzie gatunkowym i obfitości poszczególnych gatunków [16, 31, 34, 39, 77, 89]. U podłoża tych zmian leży dynamika liczebności populacji. Dynamika populacji w procesie sukcesji rozpatrywana jest przynajmniej w dwóch aspektach: 1) zmienności parametrów określających rolę gatunku w zbiorowisku, takich jak: biomasa i pokrycie, 2) demograficznym, uwzględniającym zmiany liczebności populacji, wynikające z podstawowych procesów demograficznych – rozrodczości i śmiertelności.

Zmiany liczebności populacji przebiegać mogą według dwóch głównych modeli: wykładniczego i logistycznego. W warunkach naturalnych zachodzą one najczęściej według modelu logistycznego. W jego obrębie istnieje jednak

duża różnorodność, jeśli chodzi o czas trwania, intensywność oraz tempo przemian. Niemniej prawie zawsze można wyróżnić fazy: wzrostu liczebności, równowagi, spadku liczebności i regresji. W procesie przemian sukcesyjnych u niektórych gatunków kolejne fazy rozwoju populacji zachodzą w całym ciągu sukcesyjnym, u innych pełny cykl rozwojowy populacji ogranicza się do niektórych tylko stadiów sukcesji. Największe znaczenie w procesie sukcesji przypisuje się gatunkom, u których kolejne fazy rozwoju populacji przypadają na kolejne stadia sukcesji [29, 30, 32].

Zmiany liczebności populacji uznawane są za jeden z zasadniczych mechanizmów sukcesji, wyjaśniających przyczyny i skutki wymiany gatunków [33, 43, 65, 73]. Liczebność populacji i sposób zajmowania przez nie przestrzeni decyduje o roli gatunków w przekształcaniu zbiorowisk. Charakter dynamiki liczebności populacji,

wyrażany intensywnością i czasem trwania poszczególnych faz rozwojowych w jej cyklu, zależy przede wszystkim od strategii życia danego gatunku, a zwłaszcza takich cech osobników, jak: długość życia, typ wzrostu, typ reprodukcji oraz od zespołu czynników abiotycznych i biotycznych. Zmiany liczebności zależą również od tego czy dany gatunek zasiedla wolną przestrzeń pozbawioną roślinności (jest pionierem), czy też jego osobniki rozwijają się w wykształconym już układzie [33].

ZMIANY LICZEBNOŚCI POPULACJI GATUNKÓW O RÓŻNYM TYPIE WZROSTU

Jedną z właściwości określających rolę gatunku w procesie sukcesji, ocenianą na podstawie obecności, wielkości i sposobu zajęcia przestrzeni, jest według wielu autorów typ wzrostu [16, 25, 33, 42, 75]. Ze względu na tę właściwość rośliny można podzielić na gatunki klonalne i nieklonalne.

ROŚLINY NIEKLONALNE

Populacje gatunków nieklonalnych, których osobniki charakteryzują się prostą budową (często są jednopędowe), w krótkim czasie osiągają wysoką liczebność, po czym następuje jej spadek. Maksimum liczebności populacji takich gatunków przypada najczęściej na inicjalne stadium sukcesji [16, 22, 29, 30, 93]. U gatunków o prostej budowie zmiany liczebności są wyłącznie wypadkową rozrodczości i śmiertelności. Osobniki tych gatunków nie zwiększają zajętego arealu z powodu bardzo ograniczonych możliwości rozrastania się, a więc mają niewielką szansę na utrzymanie się w jednym miejscu przez dłuższy czas (zważywszy na ich krótki okres życia), przy wzrastającej w procesie sukcesji konkurencji. Efektywność rozmnażania generatywnego ograniczona jest z kolei brakiem dostępnych do kiełkowania miejsc, ponieważ w trakcie sukcesji zwiększa się zwartość pokrywy roślinnej. W związku z tym gatunki o prostej budowie pojawiają się na ogół na krótko, a jeśli nawet ich osobniki obecne są w całym ciągu sukcesyjnym, to zajmują one małą powierzchnię, a więc ich rola w przemianie zbiorowisk jest

niewielka. Przykładem takiego gatunku jest *Cirsium palustre* [31, 33]. Na koszonych łąkach gatunek ten reprezentowany jest przez niewielką liczbę osobników, ponieważ przypadające na okres kwitnienia koszenie ogranicza rozrodczość. Niewiele osobników osiąga fazę owocowania. Mimo ograniczonego potencjału reprodukcyjnego co roku odbywa się rekrutacja nowych osobników, zapewniająca obecność *C. palustre* na koszonych łąkach. Podobnie jak w przypadku innych gatunków rosnących na użytkowanej łące, zaprzestanie koszenia powoduje znaczne zwiększenie liczebności populacji *C. palustre* poprzez zwiększenie płodności (wiele osobników owocuje) i rozrodczości (po przerwaniu koszenia pojawiają się luki w roślinności, dogodne do kiełkowania nasion). Jednakże, po kilku latach, w miarę postępu sukcesji populacja *C. palustre* znów zmniejsza swoją liczebność. Na skutek wzrastającego udziału gatunków ziołoroślowych rozety *C. palustre* nie osiągają średnicy, przy której osobniki dochodzą do fazy kwitnienia. Zmniejsza się więc szansa zrealizowania pełnego cyklu rozwojowego, a wzrastające zagęszczenie innych roślin przyczynia się do zmniejszenia rozrodczości populacji z powodu braku wolnych miejsc do kiełkowania. Zmiany liczebności populacji *C. palustre* mają różny charakter, w zależności od typu przemian roślinności. Gatunek ten może utrzymywać się dłużej w zbiorowiskach podlegających sukcesji dzięki znacznemu rozrastaniu się rozet i korzeni, co pozwala wydłużyć czas życia osobnika do 4–5 lat, i tym samym znieść konkurencję innych gatunków przez kilka lat [32].

Podobnym wzorcem zmian liczebności charakteryzuje się *Hypochaeris radicata* [22], gatunek występujący we wczesnych stadiach sukcesji na łąkach. Jego najwyższą liczebność obserwowano na łąkach koszonych. Później, w warunkach wysokiego zagęszczenia innych roślin, wzrost rozet jest ograniczony, zmniejsza się również prawdopodobieństwo ich przeżycia, a kiełkowanie nasion jest znacznie utrudnione. W efekcie populacja *H. radicata* ogranicza swoją obecność do wczesnych stadiów sukcesyjnych. Utrzymywanie się przez jakiś czas osobników tego gatunku w niesprzyjających dla nich

warunkach możliwe jest dzięki przeżywaniu w niekorzystnych miejscach palowego systemu korzeniowego. Jest to swoisty mechanizm uśpienia [45], który stwierdzono również u innych gatunków. Np. w miejscach z gęstą pokrywą roślinną wydłuża się czas życia dojrzałych rozet *Hieracium floribundum*, co pozwala oczekiwać na odpowiednie warunki kwitnienia [79, 90]. Ograniczenie wzrostu rozet zaobserwowano też u *H. pilosella* [21].

ROŚLINY KLONALNE

Stały udział pewnych gatunków w sukcesyjnych przemianach roślinności związany jest ze zdolnością rozrastania się ich osobników, charakterystyczną dla roślin klonalnych. Ponieważ zmiany liczebności populacji wiążą się ze zmianą wielkości osobników i sposobem zajęcia przestrzeni, to uzyskanie pełnej informacji o takich relacjach u gatunków o klonalnym typie wzrostu wymaga obserwacji uwzględniających zarówno zmiany liczby osobników, jak również zmiany liczby jednostek, z których te osobniki są zbudowane. W zależności od właściwości morfologicznych roślin jednostkami tymi mogą być zakorzenione pędy, rozety itp. W przypadku gatunków klonalnych przyjęto koncepcję Harpera [44] o dwupoziomowej organizacji populacji. Koncepcja ta zakłada, że sam wzrost organizmów tego typu jest procesem demograficznym, w związku z tym rozpatrywanie dynamiki liczebności osobników i jednostek, z których są one zbudowane, dostarcza pełniejszych informacji o dynamice populacji, jak również lepiej wyjaśnia mechanizmy wymiany gatunków. Dynamika liczebności gatunków klonalnych rozpatrywana jest jako efekt nie tylko rozrodczości i śmiertelności w powszechnym rozumieniu tych pojęć, ale również jako efekt rozrastania się osobników i ich dezintegracji. Gatunki klonalne stanowią bardzo zróżnicowaną grupę pod względem liczby jednostek budujących osobniki, jak również trwałości ich organów podziemnych, warunkujących długotrwałą lub krótkotrwałą wspólnotę pędów. Model dynamiki liczebności populacji gatunków, których osobniki zwiększają liczbę pędów w swoim cyklu życiowym oraz wzorce zmian liczebności populacji

gatunków różniących się morfologicznie przedstawia Falińska [33]. Stosunek liczby osobników do liczby jednostek je budujących może być bardzo zróżnicowany i zależy od właściwości gatunku, ale także od fazy rozwojowej populacji. W inicjalnym stadium rozwoju populacji wynosi 1 lub zbliżony jest do tej wartości, ale później różnice te pogłębiają się. Mogą zaistnieć następujące sytuacje: 1) liczba osobników zwiększa się w znacznie mniejszym tempie niż liczba pędów; 2) liczba osobników nie zmienia się, a zwiększa się liczba pędów; 3) liczba osobników maleje, a liczba pędów w dalszym ciągu rośnie; 4) zmniejszaniu liczby osobników towarzyszy spadek liczby pędów.

U niektórych gatunków klonalnych wzrost liczby osobników przebiega według modelu logistycznego, a wzrost liczby pędów według modelu wykładniczego – na skutek rozrastania się osobników w postępie geometrycznym. Jak różne mogą być relacje między dynamiką pędów i dynamiką genotów ilustruje Kull [60] na przykładzie *Cypripedium calceolus*. Autorka stwierdziła np., że przy zachowaniu tej samej liczby klonów w pierwszym i ostatnim roku obserwacji (27), liczba ramet zwiększyła się ze 154 do 231. Z kolei przy zachowaniu jednakowej liczby ramet (50), liczba klonów zwiększyła się z 14 do 19.

Przykładem gatunków, których osobniki po kilku latach rozrastają się do wielopędowych polikormonów jest *Filipendula ulmaria* [29, 30, 32]. Na koszonych łąkach liczebność populacji *F. ulmaria* jest niska, ale po przerwaniu koszenia następuje gwałtowny wzrost zarówno liczby pędów, jak i osobników. Tempo przybywania osobników i pędów jest zróżnicowane. Najszybszym tempem wzrostu liczebności charakteryzuje się populacja tego gatunku wtedy, gdy jako pierwszy opanowuje on łąkę. Liczebność osobników wzrasta wówczas 10-krotnie, a pędów 50-krotnie. Kiedy zajmowanie nowej powierzchni odbywa się w towarzystwie *Carex acutiformis*, wówczas liczba osobników wzrasta 3-krotnie, a pędów 50-krotnie. Zwiększenie zajętego arealu przez populację *F. ulmaria* jest głównie efektem pomnażania liczby pędów, a w mniejszym stopniu wzrostu liczby osobni-

ków. Powstawanie osobników pochodzenia wegetatywnego na skutek rozrastania się osobników, a później ich dezintegracji, przyczynia się w znacznym stopniu do wzrostu liczebności populacji tego gatunku [29, 30, 32].

Inny typ dynamiki liczebności w procesie sukcesji, charakteryzujący się dwoma szczytami, reprezentuje *Vaccinium myrtillus* [3]. Jest to przykład gatunków, które występują w wielu stadiach sukcesji pomimo zmieniających się warunków siedliskowych, a swoją obecność zawdzięczają dużym możliwościom adaptacyjnym. Obserwowano populację *V. myrtillus* w pięciu stadiach sukcesyjnych na siedlisku boru świeżego [3]. Liczba pędów nadziemnych charakteryzowała się największymi zmianami w ciągu sukcesyjnym i wahała się od 0,53 do 386,7 pędów/m². W pierwszych latach sukcesji po zrzebie zupełnym i przeoraniu gleby pozostała niewielka liczba pędów, z których w następnych latach rozwinęły się nowe klony. Najbardziej sprzyjające warunki dla rozwoju borówki panowały w 6-letniej i 120-letniej uprawie sosny. W tych stadiach borówka występowała w niewielkich skupieniach, ale na całej powierzchni płatu. W uprawie 12 i 24-letniej, w warunkach największego zacienienia, rośliny tworzyły większe skupienia, ale tylko w miejscach, gdzie drzewostan sosnowy był przerzedzony [3].

Właściwości biologiczne gatunków klonalnych (rozrastanie się i dezintegracja) pozwalają osiągać ich populacjom znaczącą rolę w przemianach zbiorowisk. Przy braku rekrutacji, np. z powodu braku dostępnych do kiełkowania miejsc, populacja może utrzymywać przez długi czas taki sam poziom liczebności. W przypadku gatunków klonalnych nie oznacza to jednak stagnacji przede wszystkim dlatego, że areał zajęty przez poszczególne osobniki zmienia się. Dzięki przybywaniu nowych jednostek, osobnik po kilku latach rozrasta się i zajmuje znacznie większą powierzchnię, a populacja może stać się dominantem w zbiorowisku, np. w przypadku rozłogowych gatunków turzyc. Takie gatunki jak *Carex acutiformis*, *C. rostrata*, *C. arenaria* w szybkim tempie mogą opanować znaczną przestrzeń dzięki wzrostowi wegetatywnemu, polegającemu na wytworzeniu nowych pędów

w postępie geometrycznym [33, 86, 87, 88]. Salonen i in. [80] stwierdzili, że przy niezmienniejącej się, niewielkiej na początku liczbie genotów *C. rostrata*, gwałtownie zwiększyła się zajęta przez nie przestrzeń w wyniku wegetatywnego rozrastania, a więc zwiększenia się liczby pędów. Rozłogowe trawy, np. z rodzaju *Calamagrostis*, dzięki takiemu mechanizmowi w krótkim czasie opanowują olbrzymie przestrzenie [83]. Podobnie w istotny sposób zmienia się powierzchnia zajęta przez niezmienniejącą się liczbę osobników w przypadku kępowych gatunków traw lub turzyc. Np. jedno- lub kilkupędowe osobniki *Carex cespitosa* mają na początku średnicę 1–2 cm, ale z wielokrotnianiem z roku na rok liczby pędów powoduje po kilku latach zwiększenie średnicy do kilkudziesięciu cm [6, 7, 8, 9]. Rozrastanie się kęp *Molinia coerulea* przyczynia się w znacznej mierze do zwiększenia pokrycia tego gatunku w ciągu 24-letniej sukcesji wrzosowisk [25, 40, 41].

Przedstawione przykłady w pełni potwierdzają opinię, że gatunki długowieczne, o dużych możliwościach rozrastania się osobników, odgrywają większą rolę niż gatunki nieklonalne w przebiegu sukcesji. Dzięki swoim właściwościom skuteczniej opanowują przestrzeń, zasiedlając ogromne obszary i utrzymując się na nich przez szereg lat [18, 26, 27, 33]. Dwie podstawowe właściwości związane z klonalnym typem wzrostu: rozrastanie się i dezintegracja osobników, dają gatunkom tego typu przewagę nad innymi w osiąganiu sukcesu osobniczego i populacji. Procesy te rekompensują brak lub ograniczenie z jakiegoś powodu rekrutacji siewek [12, 14, 25, 52] i przyczyniają się do zwiększenia prawdopodobieństwa przeżycia genotypu, wydłużenia jego życia i do skutecznego przeciwstawiania się konkurencji [13, 50, 53, 76, 84].

ZMIANY LICZEBNOŚCI POPULACJI GATUNKÓW O RÓŻNYM TYPIE REPRODUKCJI

Inną właściwością, od której zależą zmiany liczebności populacji, jest typ strategii reprodukcyjnej, wyznaczający rolę populacji w przekształcaniu zbiorowisk roślinnych. Dynamika

liczebności populacji pewnych gatunków kształtowana jest wyłącznie lub przeważnie przez reprodukcję generatywną, u innych decydującą rolę odgrywa reprodukcja wegetatywna, a część gatunków uzależniona jest od obu typów reprodukcji. Populacje ostatniej grupy gatunków, reprezentujących strategię mieszaną, wykorzystują oba typy reprodukcji w różnym stopniu. Zależy to od właściwości gatunku, fazy rozwojowej populacji, a także warunków w jakich się ona rozwija. Prawie wszystkie gatunki zdolne są do rozmnażania generatywnego. Ale tylko u części z nich pojawiła się możliwość reprodukcji wegetatywnej. Zdolność do rozmnażania wegetatywnego stwierdzono w 69 ze 163 rodzin roślin naczyniowych [64, 91]. W Wielkiej Brytanii 2/3 z 260 pospolitych gatunków roślin reprodukuje się wegetatywnie [81].

Wielu autorów podkreśla fakt, że reprodukcja generatywna ma większe znaczenie w początkowych etapach procesu sukcesji, kiedy gatunek zasiedla nowe miejsce. Wraz z postępem sukcesji większego znaczenia nabiera reprodukcja wegetatywna, a więc wzrasta udział gatunków rozmnażających się w ten sposób [33]. Dlatego też wiele gatunków zdolnych wyłącznie do rozmnażania generatywnego obecnych jest tylko na początku sukcesji, a potem ich populacje wycofują się lub obniżają liczebność [16, 32, 49, 75]. Niektóre gatunki, np. *Gentiana pneumonanthe* czy *Plantago maritima*, z powodzeniem uczestniczą we wszystkich stadiach rozwoju roślinności, mimo wyłącznie generatywnego rozmnażania [51, 69].

W przypadku gatunków zdolnych do obydwu typów rozmnażania mogą zaistnieć dwie możliwości: 1) osobniki w populacji rozmnażają się za pomocą nasion tylko w fazie zasiedlania; 2) rekrutacja osobników z nasion odbywa się ciągle, mimo zachodzącej reprodukcji wegetatywnej, ale z różną częstością i intensywnością [24, 31].

Spśród 68 gatunków roślin klonalnych u 40% stwierdzono powtarzającą się rekrutację siewek [24], z tym że właściwością tą charakteryzuje się: a) mniej gatunków późniejszych stadiów sukcesyjnych niż gatunków wczesnosukcesyjnych, b) mniej gatunków wytwarzających

podziemne organy wegetatywnego wzrostu, w porównaniu z gatunkami wytwarzającymi organy nadziemne, oraz c) mniej gatunków produkujących nasiona rozprzestrzeniające się na duże odległości, w porównaniu z gatunkami o nasionach rozprzestrzeniających się na małe odległości.

W pierwszym przypadku wystarczy, że z nasion obecnych w glebie, czy przybywających, rozwinię się tylko kilka siewek, które dadzą początek nowym genetom, a później populacja rozwija się dzięki intensywnemu rozrastaniu się genetów i ich podziałowi. Coffin i Lanenroth [15] twierdzą, że dotyczy to większości bylin i takie gatunki jak *Carex heliophila*, *Buchloe dactyloides* oraz *Sphaeralcea coccinea* zawdzięczają swoją obecność w zbiorowisku właśnie takim właściwościom. Mac Donald i Liefer [62] stwierdzili, że pierwsze okazy *Calamagrostis canadensis* pojawiające się na zaburzonych miejscach pochodzą z siewek. Rozwój drzew i zacienienie, które rośliny odbierają jako stres, oraz zwiększająca się konkurencja powodują, że w późniejszych stadiach sukcesyjnych populacja *C. canadensis* utrzymywana jest dzięki reprodukcji wegetatywnej. Wspomniani autorzy stwierdzili, że reprodukcja generatywna w początkowych stadiach sukcesji, a wegetatywna w późniejszych etapach, pozwala na obecność *C. canadensis* w całym ciągu sukcesyjnym. Znaczenie reprodukcji wegetatywnej dla rozwoju populacji *C. canescens* podkreśla Soukupova [83], która dodaje ponadto, że inicjalna liczebność genetów nie ma wpływu na zagęszczenie ramet potomnych w procesie sukcesji; podobne obserwacje mają w przypadku *Brachypodium pinnatum* i *Carex flacca* Kroon i Kwant [23]. Kilka zaledwie genetów *Calamagrostis canescens* rozrasta się tak bardzo, że pierwotne zbiorowisko ulega dezintegracji po 5–6 latach od ich osiedlenia się. Po kilku latach przy niezmienionej lub nieznacznie zmienionej liczbie genetów populacja może zajmować znacznie większą przestrzeń, tak jak to zaobserwowali Salonen i in. u *Carex rostrata* [80].

Rozwój populacji niektórych gatunków uwarunkowany jest równoczesną reprodukcją wegetatywną i generatywną. Haris i Davy [46,

47] stwierdzili, obserwując gwałtowne zwiększenie liczebności populacji *Elymus farctus*, że nasiona i fragmenty rizomów miały podobne znaczenie jako propagule w tworzeniu nowych skupień, a ponadto podobnie wpływały na rozmieszczenie osobników w populacji. Jednak u wielu gatunków charakteryzujących się dwoma typami reprodukcji, zmienia się w toku sukcesji udział osobników pochodzenia wegetatywnego i generatywnego w kształtowaniu liczebności populacji. Taki typ wzorca reprezentuje *Iris pseudacorus* [28].

Gatunkiem o dwóch sposobach reprodukcji jest *Hypochaeris radicata* [22]. W początkowej fazie rozwoju populacji i sukcesji większe znaczenie odgrywa reprodukcja generatywna. W miarę upływu czasu rola reprodukcji generatywnej jest ograniczana, a wraz ze zwiększającym się zadarnieniem bardziej znacząca staje się reprodukcja wegetatywna. Rozety *H. radicata* po przekwitnięciu obumierają, lecz powstające rozety boczne rekompensują ubytek rozet macierzystych. Rozety boczne po pewnym czasie dochodzą do fazy kwitnienia, dzięki czemu możliwa jest reprodukcja generatywna. Autorzy podkreślają, że obecność populacji *H. radicata* w początkowych stadiach sukcesji możliwa jest dzięki swoistej równowadze między dwoma typami reprodukcji.

Zdolność do reprodukcji zarówno generatywnej, jak i wegetatywnej umożliwia niektórym gatunkom szybkie dostosowanie się do zaistniałych w zbiorowisku warunków. Coffin i Lanenroth [15] twierdzą, że *Bouteloa gracilis* rozmnaża się poprzez rozłogi wtedy, gdy dostępna przestrzeń jest niewielka, natomiast gdy powstająca w zbiorowisku luka jest większa, wówczas ma miejsce osiedlanie się siewek.

W literaturze odnotowano również przykłady zmian liczebności, będące wyłącznie efektem reprodukcji wegetatywnej. Dotyczy to m. in. rozłogowych gatunków turzyc. Noble i in. [67], opracowując demografię *Carex arenaria* na podstawie urodzeń i zgonów ramet stwierdzili, że rozrodczość i śmiertelność ramet w populacji tego gatunku pozostaje w ścisłej zależności, a mianowicie wzrost rozrodczości pociąga za sobą wzrost śmiertelności.

Odpowiedni potencjał reprodukcyjny to pierwszy z niezbędnych warunków, które muszą być spełnione aby populacja mogła się rozwijać. U wielu gatunków uczestniczących w procesie sukcesji potencjał reprodukcyjny, którego miarą jest liczba osobników przystępujących do reprodukcji, liczba pędów kwitnących i owocujących oraz liczba produkowanych diaspory, jest bardzo zróżnicowany w czasie [3, 20, 33, 36, 58, 92]. Niejednokrotnie obserwowano zmniejszanie się potencjału reprodukcyjnego wraz z postępem sukcesji. Np. kępa *Carex cespitosa* wytwarza w przejściowych stadiach sukcesji, w miejscach gdzie populacja tego gatunku dominuje, ponad 90 pędów kwitnących i nieco ponad 30 owocujących, podczas gdy w końcowych stadiach sukcesji (zarośla wierzbowe) wytwarza odpowiednio 37 i 5 pędów [7, 8, 9, 10]. Zwiększające się w procesie sukcesji zacieńnienie powoduje spadek kwitnienia osobników *Calluna vulgaris* [48]. U *Narcissus pseudonarcissus*, gatunku zdolnego do reprodukcji generatywnej i wegetatywnej, intensywność obu typów reprodukcji zmniejsza się w późniejszych fazach sukcesji [4, 5]. Na otwartej przestrzeni, w korzystniejszych warunkach świetlnych, osobniki tego gatunku wytwarzały 100 kwiatów/1m² i 16,7/10m² osobników pochodzenia wegetatywnego, podczas gdy pod okapem drzew odpowiednio 4/m² i 5,9/10m². Związek produkcji i rozprzestrzeniania się nasion w zależności od fazy sukcesji stwierdził także Kolman [57]. Najobfitszy deszcz nasion dla badanych gatunków odnotował on w dojrzałej fazie zarośli, a najniższy na łące. Jednak najwięcej siewek pojawiło się w pośredniej fazie rozwoju zarośli (w tej fazie sukcesji deszcz nasion był mniejszy niż w dojrzałej fazie, ale śmiertelność siewek z powodu mniejszego zacieńnienia i niższej konsumpcji przez zwierzęta była niższa).

Następnym warunkiem zmian liczebności populacji jest odpowiedni poziom rekrutacji. Zależy on od wielu czynników zarówno abiotycznych, jak i biotycznych. Jednym z nich jest dostępność wolnej przestrzeni. Wolne do kiełkowania miejsca, określane przez Harpera [42] „bezpiecznymi miejscami do kiełkowania”, a przez Grubba [38] „niszą regeneracyjną”,

ograniczają pojawianie się siewek szczególnie w zwartych zbiorowiskach [17, 19, 35, 37, 56, 61, 68]. Peart [70, 71, 72] stwierdził, że sukces kolonizacyjny *Anthoxanthum odoratum* i *Holcus lanatus* wzrastał nawet 2500 razy w przypadku powstawania luk, a Silvertown i Smith [82] wykazali, że znacznie więcej siewek *Cirsium vulgare* pojawiło się w lukach o średnicy 10–20 cm, niż w lukach 5 cm, czy na poletkach kontrolnych bez luk. Luki w roślinności zwiększają prawdopodobieństwo pojawiania się siewek *Prosopis glandulosa* [1, 2]. Istnienie luk w roślinności odgrywa istotną rolę w rekrutacji nowych osobników do populacji *Carex cespitosa*. Świadczy o tym chociażby intensywniejsze pojawianie się siewek tego gatunku w eksperymencie z usuwaniem roślin. Na odświeżonych poletkach może pojawić się nawet 50-krotnie więcej siewek tego gatunku niż w układzie nieurnazowanym [9].

Poziom rekrutacji związany jest z przeżywalnością siewek. Przeżywanie siewek jest najbardziej krytycznym okresem w historii życia osobnika i zależy od właściwości biologicznych gatunków. U roślin wieloletnich śmiertelność siewek jest szczególnie wysoka [31, 42, 85, 94]. Na przeżywalność siewek wpływają czynniki abiotyczne, takie jak: wilgotność, światło czy mikrostruktura gleby. Ukorzenianiu się i przeżywaniu siewek sprzyja odpowiednia wilgotność gleby, ponieważ młode rośliny są bardziej wrażliwe na niesprzyjające warunki wilgotnościowe [42, 54, 63, 74, 78]. Burdon i in. [11] oraz Klemov i Raynal [55] stwierdzili różne typy krzywych wymierania dla różnych kohort siewek jednego gatunku, co związane jest z liczbą opadów w czasie ich pojawiania się. Zagęszczenie i przeżywanie siewek zmniejsza się w związku ze zmniejszającą się penetracją światła, np. w miarę rozwoju zarośli [59].

Wobec powyższych uwarunkowań, ograniczających lub czasem uniemożliwiających reprodukcję generatywną, możliwość rozmnażania wegetatywnego w przypadku wielu gatunków roślin daje im przewagę nad innymi w procesie sukcesji ponieważ: 1) jest w pewnych warunkach jedynym sposobem powiększenia zajętego arealu; 2) pozwala utrzymać lub nawet

zwiększyć liczebność populacji; 3) przyczynia się do przedłużenia życia genotów, a tym samym przedłużenia życia populacji i często jej odmłodzenia.

Rozważając rolę typu reprodukcji w zmianach liczebności populacji, a w konsekwencji w dynamice roślinności, nie sposób pominąć innego aspektu wynikającego z typu strategii reprodukcyjnej, a mianowicie czy korzystniejsze jest dla populacji/gatunku zwiększenie zajmowanej przestrzeni, czy zwiększenie różnorodności genetycznej. Korzyści i straty wynikające z dwóch głównych typów rozmnażania przedstawili m. in. Silander [81] oraz Callaghan i in. [14] – są one następujące. Rośliny reprodukcujące się generatywnie mogą rozprzestrzeniać się na znaczne odległości, natomiast rozmnażające się wegetatywnie w skali lokalnej. Z kolei tempo opanowywania przestrzeni jest wyższe w przypadku roślin o wegetatywnym typie rozmnażania. Prawdopodobieństwo osiedlenia się nowych roślin z nasion jest mniejsze w porównaniu z roślinami wytwarzających propagule wegetatywne, szczególnie w zwartych zbiorowiskach. Rośliny reprezentujące wegetatywny sposób rozmnażania charakteryzuje niższy koszt reprodukcji w stosunku do roślin rozmnażających się generatywnie. Zróżnicowanie genetyczne w populacjach roślin o generatywnym typie reprodukcji jest większe niż w populacjach roślin rozmnażających się wegetatywnie, ponieważ u tych ostatnich dochodzi do replikacji genotypu. Rośliny reprodukcujące się wegetatywnie uważane są za potencjalnie nieśmiertelne, co zapewnia utrzymywanie się populacji przez długi czas. Jednakże w przypadku drastycznych zmian w środowisku, czy zaistnienia niesprzyjających warunków może dojść do zniknięcia populacji. Wiele gatunków roślin rozmnażających się generatywnie wykształciło mechanizm, który umożliwia przetrwanie niesprzyjającego okresu. Wytwarzają one nasiona, które mogą przebywać w stanie spoczynku w glebie, a w korzystnych warunkach wykiełkować, co jest jednoznaczne z odnowieniem populacji. Tak więc z rozważań Silandera [81] i Callaghana i in. [14] wynika, że optymalna strategia sprowadza się do wykształcenia dwóch typów

reprodukcji. Potwierdzają to m. in. obserwacje Falińskiej [32, 33] – właśnie populacje gatunków charakteryzujących się taką właściwością mają największe znaczenie w procesie sukcesji.

PODZIĘKOWANIA. Serdecznie dziękuję Pani Profesor Krystynie Falińskiej za cenne uwagi w trakcie przygotowywania pracy.

LITERATURA

- [1] AUKEN O. W., VAN BUSH J. K. 1987. Influence of plant density on the growth of *Prosopis glandulosa* var. *glandulosa* and *Buchloe dactyloides*. *Bull. Torrey Bot. Club.* **114**(4): 393–401.
- [2] AUKEN O. W., VAN BUSH J. K. 1990. Importance of grass density and time of planting on *Prosopis glandulosa* seedling growth. *South-west. Nat.* **35**(4): 411–415.
- [3] BARCIKOWSKI A. 1994. Teoria sukcesji roślinności jako teoria adaptacyjna. Wydawnictwo Uniwersytetu Mikołaja Kopernika. Toruń.
- [4] BARKHAM J. P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). I. Clonal growth, seed reproduction, mortality and the effects of density. *J. Ecology* **68**: 607–633.
- [5] BARKHAM J. P. 1980. Population dynamics of the wild daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*). II. Changes in number of shoots and flowers, the effect of bulb depth on growth and reproduction. *J. Ecology* **68**: 635–664.
- [6] BRZOSKO E. 1991. Spatial structure of population *Carex caespitosa* L. with respect to transformations of vegetation in the course of forest regenerative succession. *Ekol. Pol.* **39**: 135–151.
- [7] BRZOSKO E. 1999. The life history of *Carex caespitosa*: Consequences for population dynamics and vegetation succession. I. Tussock development in *Carex caespitosa*. *Polish Bot. Stud.* **14**: 3–14.
- [8] BRZOSKO E. 1999. The life history of *Carex caespitosa*: Consequences for population dynamics and vegetation succession. II. Population structure of *Carex caespitosa* during the course of succession. *Polish Bot. Stud.* **14**: 15–34.
- [9] BRZOSKO E. 1999. The life history of *Carex caespitosa*: Consequences for population dynamics and vegetation succession. III. Reproduction of the *Carex caespitosa* population. *Polish Bot. Stud.* **14**: 35–44.
- [10] BRZOSKO E. 1999. The life history of *Carex caespitosa*: Consequences for population dynamics and vegetation succession. IV. Population dynamics of *Carex caespitosa* in process of succession. *Polish Bot. Stud.* **14**: 45–51.
- [11] BURDON J. J., MARSHALL D. R., BROWN A. H. 1983. Demographic and genetic changes in populations of *Echium plantagineum*. *J. Ecology* **3**: 667–679.
- [12] CALLAGHAN T. V., EMANUELSSON U. 1985. Population structure and processes of tundra plants and vegetation. W: J. WHITE (red.), *The population structure of vegetation*. Junk, ss. 399–439.
- [13] CALLAGHAN T. V., SVENSSON B. M., BOWMAN H., LINDLEY D. K., CARLSSON B. L. 1990. Models of clonal plant growth based on population dynamics and architecture. *Oikos* **57**: 257–269.
- [14] CALLAGHAN T. V., CARLSSON B. L., JÓNSDÓTTIR I. S., SVENSSON B. M., JONASSON S. 1992. Clonal plant and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos* **63**: 341–347.
- [15] COFFIN D. P., LAUENROTH W. K. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology* **69**(5): 1609–1617.
- [16] CONNELL J. H. & SLATYER R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* **110**: 1119–1144.
- [17] COOK R. E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. W: O. T. SOLBRIG., S. JAIN., G. B. JOHNSON., P. H. RAVEN (red.), *Topics in plant population biology*. Macmillan Press. London. s. 207–231.
- [18] COOK R. E. 1983. Clonal plant populations. *Am. Nat.* **71**: 244–253.
- [19] COOK R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. W: J. B. C. JACKSON., L. B. BUSS., R. E. COOK. (red.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, s. 259–296.
- [20] CZARNECKA B. 1995. Biologia i ekologia izolowanych populacji *Senecio rivularis* (Waldst. et Kit.) DC. i *Senecio umbrosus* Waldst. Et Kit. Wydawnictwo UMCS, Lublin.
- [21] DAVY A. J., BISHOP G. F. 1984. Responses of *Hieracium pilosella* in breckland grass-heat to inorganic nutrients. *J. Ecology* **72**: 319–330.
- [22] DEKROON H., PLAISIER A., GROENANDEL J., VAN. 1987. Density dependent simulation of the population dynamics of a perennial grassland species, *Hypochaeris radicata*. *Oikos* **50**: 3–12.
- [23] DEKROON H., KWANT R. 1991. Density-dependent growth responses in two clonal herbs: regulation of shoots density. *Oecologia* **86**: 298–304.
- [24] ERIKSSON O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* **55**: 231–238.
- [25] ERIKSSON O. 1992. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. *Oikos* **63**: 439–448.
- [26] ERIKSSON O., JERLING L. 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. W: J. VAN GROENANDEL., H. DE KROON. (red.), *Clonal growth in plants: regulation and function*. S. P. B. Acad. Publ. The Hague, s. 79–94.
- [27] FAGERSTRÖM T. 1992. The meristem-meristem cycle as a basis for defining fitness in clonal plants. *Oikos* **64**: 449–453.
- [28] FALIŃSKA K. 1986. Demography of *Iris pseudoacorus* L. populations in abandoned meadows. *Ekol. pol.* **34**: 583–613.
- [29] FALIŃSKA K. 1989. Plant population processes in the course of forest succession in abandoned meadows. I. Variability and diversity of floristic compositions, and

- biological mechanisms of species turnover. *Acta Soc. Bot. Pol.* **3**: 439–465.
- [30] FALIŃSKA K. 1989. Plant population processes in the course of forest succession in abandoned meadows. II. Demography of succession promoters. *Acta Soc. Bot. Pol.* **3**: 467–491.
- [31] FALIŃSKA K. 1990. Osobnik, populacja, fitocenoza. PWN, Warszawa.
- [32] FALIŃSKA K. 1991. Plant demography in vegetation succession. *Task for Vegetation Science* **26**: 1–210. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- [33] FALIŃSKA K. 1996. Ekologia roślin. PWN, Warszawa.
- [34] FALIŃSKI J. B. 1986. Vegetations dynamics in temperate lowland primeval forest. Ecological studies in Białowieża forest. *Geobotany* **8**. Dr W. Junk Publishers.
- [35] FENNER M. 1978. A comparison of the abilities of colonizers and closed-turf species to establish from seed in artificial swards. *J. Ecology* **66**: 953–963.
- [36] GRIME J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley and Son, Chichester.
- [37] GROSS K. L., WERNER P. A. 1982. Colonizing abilities of four „biennial” plant species in various vegetation patch types: implications for distributions in a successional sere. *Ecology* **63**: 921–931.
- [38] GRUBB P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities; the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* **52**: 107–145.
- [39] GRUBB P. J., KELLY D., MITCHLEY J. 1982. The control of relative abundance in communities of herbaceous plants. W: E. NEWMAN (red.), *The plant community as a working mechanism*. Blackwell, Oxford, s. 79–97.
- [40] HANSEN K., JENSEN J., MOGENSEN G. S. 1978. Botanical studies in Gammelose 1960–1977. Vegetation and ecology. *Bot. Tidsskr.* **73**: 1–19.
- [41] HANSEN K., MADSEN K. J. 1984. Vegetation changes of a Danish mire 1957–1981. *Nordic J. Botany* **4**: 481–490.
- [42] HARPER J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- [43] HARPER J. L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* **35**: 244–254.
- [44] HARPER J. L. 1986. Biologia populacyjna i ewolucja organizmów klonalnych. Moduły i rozgałęzienia a pobieranie składników pokarmowych. *Wiad. Ekol.* **32**(4): 327–359.
- [45] HARPER J. L., WHITE J. 1970. The dynamics of plant populations. Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul., s. 41–63.
- [46] HARRIS D., DAVY A. J. 1986. Strandline colonization by *Elymus farctus* in relation to sand mobility and rabbit grazing. *J. Ecology* **74**: 1045–1056.
- [47] HARRIS D., DAVY A. J. 1986. Regenerative potential of *Elymus farctus* from rhizome fragments and seeds. *J. Ecology* **74**: 1057–1067.
- [48] HESTER A. J., GIMINGHAM C. H., MILES J. 1991. Succession from heather moorland to birch woodland. III. Seed availability, germination and early growth. *J. Ecology* **79**: 329–344.
- [49] HUSTON M., SMITH T. 1987. Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* **130**: 168–198.
- [50] HUTCHINGS M. J., BRADBURY I. K. 1986. Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *BioScience* **36**: 178–182.
- [51] JERLING L. 1988. Clone dynamics, population dynamics and vegetation patterns of *Glaux maritima* on a Baltic sea shore meadows. *Vegetatio* **74**: 171–185.
- [52] JONASSON S. 1992. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos* **63**: 420–429.
- [53] KEDDY P. 1991. Plant competition and resources in old fields. *TREE* **6**(8): 235–237.
- [54] KERSHAW K. A. 1978. Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin. PWN, Warszawa.
- [55] KLEMOW K. M., RAYNAL D. J. 1983. Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. *J. Ecology* **71**: 691–703.
- [56] KLING T. J. 1975. Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastrium holosteoides*. *New Phytol.* **75**: 87–90.
- [57] KOLLMAN J. 1995. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Écoscience* **2**: 213–222.
- [58] KOLLMAN J., PIRL M. 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecologica* **16**(3): 313–329.
- [59] KOLLMAN J., REINER S. A. 1996. Light demands of shrubs seedlings and their establishment within scrublands. *Flora* **191**: 191–200.
- [60] KULL T. 1995. Genet and ramet dynamics of *Cypripedium calceolus* in different habitats. *Absr. Bot.* **19**: 95–104.
- [61] LIDDLE M. J., BUDD C. S. J., HUTCHINGS M. J. 1982. Population dynamics and neighbourhood effects in establishing swards *Festuca rubra*. *Oikos* **38**: 52–59.
- [62] MACDONALD S. L., LIEFFERS V. J. 1991. Population variation, outcrossing, and colonization of disturbed areas by *Calamagrostis canadensis*: evidence from allozyme analysis. *Am. J. Bot.* **78**(8): 1123–1129.
- [63] MITHEN R., HARPER J. L., WEINER J. 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of available area. *Oecologia* **62**: 57–60.
- [64] MOGIE M., HUTCHINGS M. J. 1990. Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. W: J. VAN GROENENANDEL, H. De KROON (red.), *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB Academic Publishing, The Hague, s. 3–22.
- [65] MORTIMER A. M. 1987. Contributions of plant population dynamics to understanding early succession. W: A. J. GRAY, M. J. CRAWLEY, P. J. EDWARDS (red.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, s. 57–80.
- [66] 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. Ecology* **67**: 983–1008.
- [67] OLSON B. E., RICHARDS J. H. 1989. Crested wheatgrass growth and replacement following fertilization, thinning, and neighbour plant removal. *J. Range Manage.* **43**: 93–97.

- [69] OOSTERMEIJER J. G. B., VEE R. VAN'T NIJS J. C. M. Den. 1994. Population structure of the rare, long-lived perennial *Gentiana pneumonanthe* in relation to vegetation and management in the Netherlands. *J. Appl. Ecol.* **31**: 428–438.
- [70] PEART D. R. 1989. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *J. Ecology* **77**: 236–251.
- [71] PEART D. R. 1989. Species interactions in a successional grassland. II. Colonization of vegetated sites. *J. Ecology* **77**: 252–266.
- [72] PEART D. R. 1989. Species interactions in a successional grassland. III. Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *J. Ecology* **77**: 267–289.
- [73] PEET R. K., CHRISTENSEN N. L. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* **43**: 131–140.
- [74] PETERSEN P. M. 1981. Variation of the population structure of *Polygonum viviparum* L. in relation to certain environmental conditions. *Meddelelser Gronland Biosci.* **4**: 2–19.
- [75] PICKETT S. T. A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* **110**: 107–119.
- [76] PITELKA L. F., ASHMUN J. W. 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants. W: J. B. C. JACKSON., L. B. BUSS., R. E. COOK (red.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, s. 399–435.
- [77] RABOTNOV T. A. 1985. Fitocenologia. Ekologia zbiorowisk roślinnych. PWN, Warszawa.
- [78] RAPP J. K., RABINOWITZ D. 1985. Colonization and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. I. Dynamics of forb and graminoid seedlings and shoots. *Am. J. Bot.* **72**(10): 1618–1628.
- [79] READER R. J., THOMAS A. G. 1977. Stochastic simulation of patch formation by *Hieracium floribundum* (Compositae) in abandoned pasture. *Can. J. Bot.* **55**: 3075–3079.
- [80] SALONEN V., PENTTINEN A., SÄRKKÄ A. 1992. Plant colonization of a bare peat surface: population changes and spatial patterns. *J. Veg. Sci.* **3**: 113–118.
- [81] SILANDER J. A. 1985. Microevolution in clonal plants. W: J. B. C. JACKSON., L. B. BUSS., R. E. COOK (red.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, s. 107–152.
- [82] SILVERTOWN J. W., SMITH B. 1989. Germination and population structure of spear thistle *Cirsium vulgare* in relation to experimentally controlled sheep grazing. *Oecologia* **89**: 369–373.
- [83] SOUKUPOVÁ L. 1992. *Calamagrostis canescens*: population biology of clonal grass invading wetlands. *Oikos* **63**: 395–401.
- [84] SVENSSON B. M., CALLAGHAN T. V. 1988. Apical dominance and simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos* **51**: 331–342.
- [85] SYMONIDES E. 1977. Mortality of seedlings in natural psammophyte populations. *Ekol. Pol.* **25**: 635–651.
- [86] SYMONIDES E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. I. Populations of initial stages. *Ekol. Pol.* **27**: 3–37.
- [87] SYMONIDES E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations. *Ekol. Pol.* **27**: 191–234.
- [88] SYMONIDES E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophytes communities. *Ekol. Pol.* **27**: 235–257.
- [89] TAMM C. O. 1956. Further observations of the survival and flowering of some perennial herbs. I. *Oikos* **7**: 273–292.
- [90] THOMAS A. G., DALE H. M. 1975. The role of seed production in the dynamics of established populations of *Hieracium floribundum* and a comparison with that of vegetative reproduction. *Can. J. Bot.* **53**: 3022–3031.
- [91] TIFFNEY B. H., NICKLAS K. J. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. W: J. B. C. JACKSON., L. B. BUSS., R. E. COOK (red.), *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, ss. 35–66.
- [92] VAN ANDEL J., BAKKER J. P., GROOTJANS A. P. 1993. Mechanisms of vegetation succession: A review of concepts and perspectives. *Acta Bot. Neerl.* **42**(4): 413–433.
- [93] WERNER P. A. 1977. Ecology of plant populations in successional environments. *Syst. Bot.* **1**: 246–268.
- [94] ZAUGOLNOVA L. B., ZHUKOVA A. A., KOMAROVA A. S., SMIRNOVA O. W. 1988. Cenopopulacjii rastenij. Nauka, Moskva.