

EKOLOGIA POPULACJI PAPROTNIKÓW (*PTERIDOPHYTA*)

Ecology of pteridophytes (*Pteridophyta*) populations

Joanna CIESZKO

Summary: This article presents the short review of the problems connected with biology and ecology of *Pteridophyta*: dispersion of spores, gametophytes population, architecture of the sporophyte individual, structure of population of sporophytes, relations between populations and their environment.

The literature of this subject is very narrow and some problems are hardly known. Soil spore bank, ecology of gametophytes are the areas which still need to be investigated.

Key words: *Pteridophyta*, gametophyte, sporophyte, plant architecture, clone, spatial structure

Mgr Joanna Cieszko, Zakład Ekologii, Instytut Biologii, Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej, ul. Akademicka 19, 20–033 Lublin

WSTĘP

Poznanie cech populacji zależy od poznania właściwości, tj. architektury, płodności czy wieku budujących ją osobników [20]. Trudnością, ale również wyzwaniem w badaniach ekologii paprotników jest obecność dwóch silnie ze sobą powiązanych, ale odrębnych morfologicznie i ekologicznie, samodzielnie funkcjonujących stadiów rozwojowych: gametofitu i sporofitu. Bardzo często strategie życiowe obu stadiów rozwojowych są odmienne i wymagają odmiennego traktowania [33].

Ekologia gametofitów (strategia życiowa, dynamika oraz struktura płciowa populacji) jest zbadana w znacznie mniejszym stopniu niż sporofitów. Informacje na ten temat pojawiają się najczęściej na marginesie innych badań, dotyczących np.: banku spor mszaków [19] czy morfologii paprotników i biologii ich rozmnażania [18, 30]. Przedrośle paprotników jest bowiem w porównaniu ze sporofitem rośliną krótkotrwałą (wyjątek stanowi rząd *Lycopodiales*) i drobną, a u paprotników różnozarodnikowych – skrajnie

zredukowaną [39]. Prawdopodobnie z tego względu populacjami przedrośli zainteresowano się dopiero niedawno, a ekologia gametofitów bardzo wielu gatunków ciągle pozostaje niezbadana.

Kolejne rozdziały artykułu odpowiadają kolejności następowania po sobie etapów w cyklu życiowym paprotników, dotyczą więc zarodników i populacji gametofitów, a następnie sporofitów – ich architektury i jej powiązania z procesami zajmowania siedliska i zdobywania zasobów oraz z potencjałem konkurencyjnym organizmu.

ZARODNIK I GAMETOFIT

Grime [21, 22] uważa, że spośród pięciu strategii regeneracyjnych (ekspansja wegetatywna, sezonowa regeneracja w lukach, rozsiewanie diaspor przez wiatr, bank spor, bank osobników juwenilnych) najbardziej charakterystyczne dla paprotników są: rozsiewanie diaspor przez wiatr (W) oraz rekrutacja z banku trwałych osobników juwenilnych (B_j). Inne strategie regenera-

Tabela 1. Wybrane strategie regeneracyjne paprotników. B_j – bank osobników juvenilnych, W – rozsiewanie zarodników przez wiatr, V – ekspansja wegetatywna, B_s – bank spor

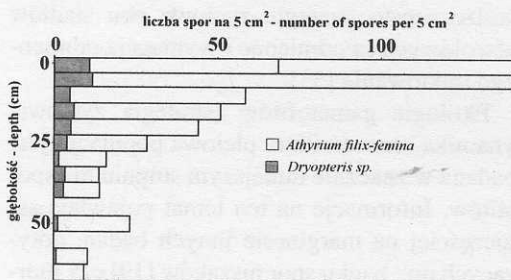
Table 1. Some regenerative strategies of pteridophytes. B_j – persistent juveniles, W – widely dispersed spores, V – vegetative expansion, B_s – spore bank

Strategia Strategy	Gatunek Species	Charakterystyka strategii Strategy characteristic	Źródło Source
B _j	<i>Botrychium sp.</i>	podziemne, trwale gametofity, młodociane, podziemne stadia sporofitów <i>underground persistent gametophytes, young underground stages of sporophytes</i>	[31]
W	<i>Athyrium filix-femina</i> <i>Dryopteris dilatata</i> <i>Dryopteris filix-mas</i> <i>Polystichum aculeatum</i> <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Huperzia selago</i> <i>Lycopodiella inundata</i> <i>Lycopodium annotinum</i>	zarodniki; u <i>Huperzia selago</i> zarodniki i rozmnożki rozsiewane przez wiatr <i>wind dispersed spores; spores and bulbis of Huperzia selago</i>	[48] [62] [62] [48] [21, 35] [27, 33] [14] [10]
V	<i>Pteridium aquilinum</i> <i>Lycopodiella inundata</i> <i>Lycopodium annotinum</i> <i>Diphasiastrum complanatum</i>	ekspansja wegetatywna kłączy lub pędów poziomych <i>vegetative expansion of rhizome system or horizontal shoots</i>	[21, 35] [14] [10] [37]
B _s	<i>Athyrium filix-femina</i> <i>Dryopteris dilatata</i> <i>Dryopteris filix-mas</i>	bank żywych spor <i>alive spore bank</i>	[47] [47] [47]

cyjne paprotników zebrano w Tab. 1. Według Grime'a regeneracja za pomocą spor nie jest efektywna. Ze względu na istnienie stadium gametofitu i powolny wzrost sporofitu, zajęcie siedliska trwa zbyt długo, co nie pozwala paprotnikom konkurować z roślinami nasennymi. Wydaje się jednak, że powyższe słabe strony tej strategii regeneracyjnej są rekompensowane ciągłą obecnością zarodników w glebie, regulacją kiełkowania za pomocą feromonów, a przede wszystkim masową produkcją zarodników [47]. Osobnik *Asplenium ruta-muraria*, o średniej długości liścia zarodnikonośnego 8 cm, wytwarza w ciągu roku 10 milionów zarodników, osobnik *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Polystichum aculeatum* – 75–100 milionów [48]. Wysiłek reprodukcyjny *Lycopodium annotinum* jest niski w stosunku do suchej masy i wynosi ok. 5%, a żywotność zarodników jest równa 4%, produkowana jest jednak bardzo duża liczba spor – na 0,01m² może dochodzić do 1,88 miliona [10]. Trzynastoletni osobnik *Hu-*

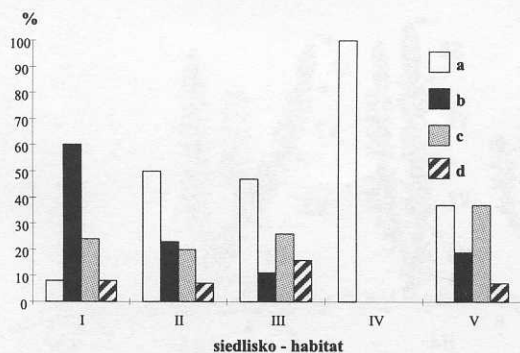
perzia selago może średnio wytworzyć 240 milionów spor o żywotności 6,7% [27].

Zarodniki są drobne i bardzo lekkie, potencjalnie mogą więc być przenoszone na duże odległości. Tworzą one w glebie bank spor, będący odpowiednikiem banku nasion roślin nasennych (Ryc. 1). Żywe zarodniki paproci zostały



Ryc. 1. Pionowe rozmieszczenie zarodników w glebie (wg [47], zmienione).

Fig. 1. Distribution of viable spores in soil profile (after [47], modified).



Ryc. 2. Struktura płciowa populacji gametofitów *Dryopteris carthusiana* na różnych siedliskach. Gametofity: a – sterylne, b – męskie, c – żeńskie, d – obupłciowe; I – kora *Alnus glutinosa*, II – odsłonięta gleba obok pnia drzewa, III – przewrócone drzewo (*Alno-Piceetum oxalidosum*), IV – próchniejący pień, V – przewrócone drzewo (*Quercu-Piceetum aegopodiosum*) (wg [33], zmienione).

Fig. 2. Sexual composition of *Dryopteris carthusiana* gametophyte populations in different microhabitats. Gametophytes: a – sterile, b – male, c – female, d – bisexual; I – *Alnus glutinosa* bark, II – rising ground near the trunk, III – wind-fallen tree (*Alno-Piceetum oxalidosum*), IV – rotting stump, V – windfallen tree (*Quercu-Piceetum aegopodiosum*) (after [33], modified).

znalezione w miejscach odległych od stanowisk sporofitów, np. w glebie użytkowanych łąk i pól czy trawników, gdzie oczekiwały na warunki sprzyjające założeniu nowych kolonii [33]. Spory zachowują zdolność kiełkowania przez kilka lat. Wyniesione z głębszych warstw gleby w wyniku zaburzenia, np. erozji gleby, mogą kiełkować i dać początek rozwojowi gametofitów [47]. Jest to więc typowa strategia oczekiwania. Według klasyfikacji Thompsona i Grime'a [58] bank spor paproci można zaliczyć do typu III – większość zarodników kiełkuje zaraz po wysianiu, część z nich zaś pozostaje w glebie tworząc trwałą zapas [19].

Ekologicznym odpowiednikiem banku nasion jest również bank pąków. Pąki mogą pełnić podobne funkcje w zachowaniu genetu przy życiu i jego lokalnej dyspersji, jak spory i nasiona [61]. *Pteridium aquilinum* wytwarza znaczną liczbę uśpionych pąków na podziemnych kłączach, które mogą przejąć funkcję dotychczas aktywnych merystemów w przypadku ich zniszczenia [23]. Pąki takie mogą też służyć do odbudowy organizmu

klonalnego *P. aquilinum* i *Diphasiastrum complanatum* po pożarach leśnych, z pominięciem regeneracji za pomocą zarodników [35, 37].

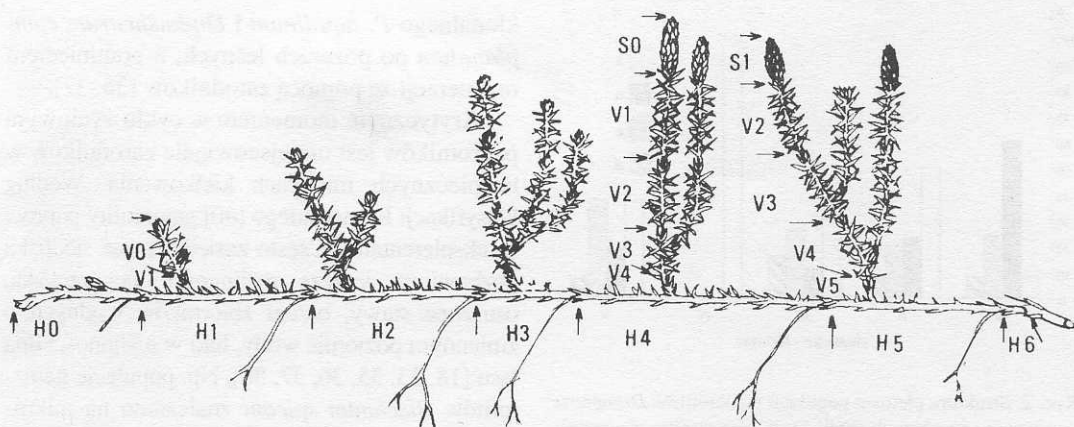
Krytycznym momentem w cyklu życiowym paprotników jest umiejscowienie zarodników w bezpiecznych miejscach kiełkowania. Według klasyfikacji Rameńskiego [40] gametofity paproci są eksplorantami. Często zasiedlają one siedliska pozbawione jeszcze roślinności: pogorzeliska, osuszone stawy, brzegi zbiorników wodnych o zmiennym poziomie wody, luki w roślinności dna lasu [18, 33, 35, 36, 37, 38]. Np. populacje gametofitów *Blechnum spicant* znaleziono na mikrosiedliskach w obrębie roślinności zniszczonej przez zwierzęta – na ziemi zrytej przez łosie i zwierzyne płową, a nawet w zagłębieniach śladów racic [17]. W przeciwieństwie do pionierskich gametofitów paproci, gametofity widłaków to pacjenty. Ich populacje są bardzo stabilne, przy braku zaburzeń mogą przetrwać ponad 10 lat [33].

Wymagania siedliskowe gametofitów są często odmienne niż sporofitów. Gametofity *Phyllitis scolopendrium* rozwijają się w miejscach o grubej warstwie mchów i na spróchniałych pniach drzew. Te mikrosiedliska nie pozwalają jednak na rozwój sporofitów, który odbywa się w glebie nagromadzonej w zagłębieniach rumoszu skalnego. Dla całego cyklu życiowego jęczynika potrzebne jest więc łączne występowanie obydwu mikrosiedlisk [5].

Struktura płciowa populacji gametofitów zależy od warunków siedliskowych. Wskazują na to obserwacje dotyczące następujących gatunków: *Gymnogramme calomelanos* [30], *Dryopteris carthusiana* (Ryc. 2) i *Athyrium filix-femina* [33].

SPOROFIT – ARCHITEKTURA OSOBNIKA

Po zapłodnieniu komórki jajowej powstaje zygota, z której następnie rozwija się sporofit. U wielu gatunków paprotników sporofity mają modułową architekturę. Powstaje ona przez tworzenie kolejnych, identycznych jednostek morfologicznych (modułów) powiązanych ze sobą. Szerszym pojęciem niż moduł jest rameta – jednostka mogąca prowadzić niezależną egzystencję, jeśli zostanie odłączona od organizmu rodzicielskiego [23]. Roślina klonalna może być



Ryc. 3. Architektura sporofitu *Lycopodium annotinum*. Segmenty: H – poziomy, V – pionowy, S – kłos zarodnionośny. Cyfry oznaczają wiek w latach (wg [8], zmienione).

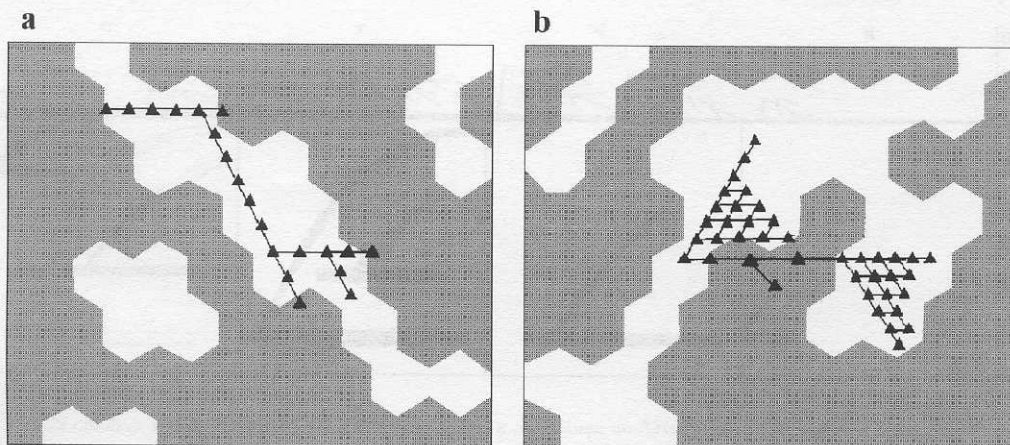
Fig. 3. Architecture of sporophyte of *Lycopodium annotinum*. Segments: H – horizontal, V – vertical, S – strobili. Numbers refer to segment age in years (after [8], modified).

więc traktowana jako metapopulacja modułów – „wspólnota części”, budujących jednorodny genetycznie organizm [61]. Pozwala to na powielanie genetu w sposób najbardziej efektywny i umożliwia eksploatację różnorodnych środowisk w tym samym czasie [3].

Modułową architekturę ma sporofit *L. annotinum* (ryc. 3). Tworzenie bocznych rozgałęzień umożliwia roślinie szybką kolonizację nowych siedlisk. *L. annotinum* może zdobywać wodę, nutrieny i światło w różnych miejscach w tym samym czasie [50], a pobrane zasoby mogą być transportowane do tych obszarów rośliny, gdzie są one najbardziej potrzebne, przede wszystkim do merystemów [8, 12, 25, 26]. Woda w tkankach przewodzących widłaka jałowcowatego porusza się 3,6 razy szybciej i 14,6 razy dalej ku obwodowi rośliny w porównaniu z kierunkiem przeciwnym [25], a ruch nutrienków – fosforanów i azotanów jest w kierunku merystemów 2,8 razy intensywniejszy [26]. Związki mineralne są odzyskiwane z zamierających segmentów i przekazywane do młodszych części klonu. Dzięki temu mechanizmowi zmniejsza się znacznie ilość nutrienków, które roślina musi pobrać z uboższego podłoża [8]. Stopień odzyskiwania fosforu dzięki translokacji jest bardzo wysoki i wynosi odpowiednio: 85% w poziomych odga-

łęzieniach w ciągu 21 lat, 77% w odgałęzieniach pionowych w ciągu 15 lat życia, 32% z kłosów zarodnionośnych w ciągu ośmiu lat po wysypianiu się zarodników [24]. W ten sam sposób większość swego zapotrzebowania na nutrieny (azot – 50–80% i fosfor – 40–60%) zaspokajają osobniki *Huperzia selago* [27].

Wzrost *L. annotinum* opisano za pomocą modelu deterministycznego, sporządzonego na podstawie średnich wartości charakteryzujących ogólne reguły wzrostu, np. kąta tworzenia odgałęzień, odległości pomiędzy odgałęzieniami, ilości i długości nowo tworzonych odgałęzień, liczby korzeni na segment. Otrzymany w ten sposób geometryczny wzór pokazał duże znaczenie dominacji wierzchołkowej, pozwalającej uniknąć narastania na siebie odgałęzień i zapobiegającej konkurencji o zasoby w obrębie jednego klonu. Następnie skonstruowano stochastyczny model architektury *L. annotinum*, biorąc pod uwagę składnik losowy, dlatego jest on bardziej realistyczny niż model deterministyczny. Model stochastyczny pokazał, że klony mogą wykazywać dwie strategie kolonizacji: falangową (kępy) i partyzancką (rozłogi). Obie mogą przejawiać się w obrębie jednego klonu. Minusem modelowania stochastycznego jest to, że każda z branych pod uwagę reguł wzrostu zmie-



Ryc. 4. Wzorce zajmowania przestrzeni przez dwa typy roślin klonalnych: a – dominacja wierzchołkowa, b – taktyka poszukiwacza. Pole jasne – luka, pole ciemne – mikrosiedlisko niekorzystne, trójkąt – rameta (wg [34], zmienione).

Fig. 4. Patterns of space occupation by two growth forms of clonal plants: a – apical dominance, b – foraging tactics. White area – gap sites, dark area – non-gap sites, triangle – ramet (after [34], modified).

nia się niezależnie, nie są więc brane pod uwagę wewnętrzne zależności w roślinie. Zmiany w modelu dzieją się „bez przyczyny”, a więc w oderwaniu od środowiska. Odpowiedzią na te niedogodności ma być model mechanistyczny. Ma on odnieść procesy zachodzące w roślinie do różnych aspektów jej biotycznego i abiotycznego środowiska [11].

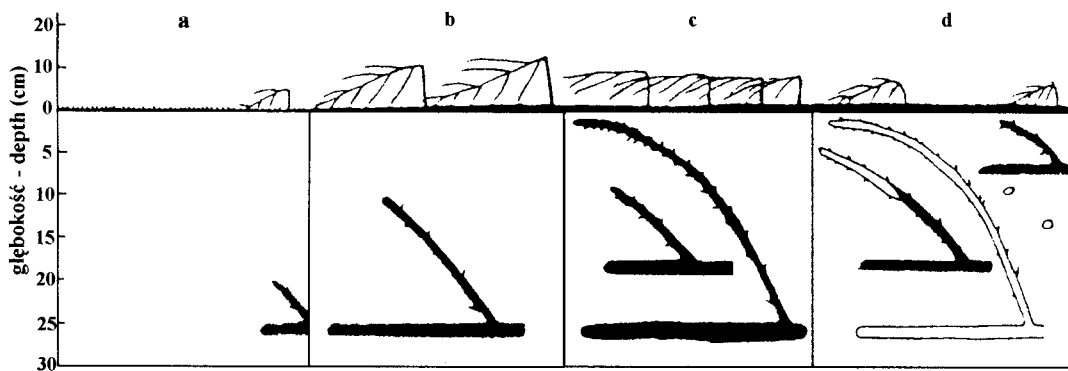
Struktura rośliny klonalnej według Oborny [34] może być określona za pomocą dwóch zmiennych: długości międzywęźli i prawdopodobieństwa tworzenia odgałęzień. W każdym węźle rozwija się rameta, posiadająca merystem apikalny i merystem boczny. Rozgałęzienia powstają tylko w obrębie ramet. Dominacja wierzchołkowa przejawia się hamowaniem funkcjonowania merystemów bocznych przez merystem wierzchołkowy. Zniszczenie merystemu wierzchołkowego (np. kiedy znajdzie się on w niekorzystnym mikrosiedlisku) powoduje uaktywnienie najbliższego merystemu bocznego (Ryc. 4). Konsekwencją tego u *L. annotinum* jest zmiana kierunku wzrostu o około 60° i unikanie niekorzystnych mikrosiedłisk [9]. Jest to tak zwana ucieczka oportunistyczna [10, 52].

Inną z taktów przypisywaną *L. annotinum* jest „taktyka poszukiwacza” [10]. Według Sutherlanda i Stillmana [49] produkcja długich

międzywęźli w niekorzystnych mikrosiedliskach zwiększa prawdopodobieństwo, że kolejna rameta zostanie umieszczona w korzystnym miejscu, zaś wysoka intensywność rozgałęzienia w miejscach korzystnych pozwala na lepsze ich wykorzystanie (Ryc. 4). Svensson [51] zaobserwowała, że częstość rozgałęzień *L. annotinum* wzrasta znacznie, gdy widłak rośnie w towarzystwie *Nephroma arcticum*, porostu asymilującego azot.

Badania morfologii kłączy *Pteridium esculentum* pozwoliły na wyróżnienie dwóch faz wzrostu genetu: fazy brzegowej, o regularnym układzie kłączy i liściach o długości do 45 cm, oraz fazy centralnej, o liściach do 100 cm i gęstym, nieregularnym układzie kłączy. Bardzo rzadko była tu obserwowana faza degeneracji. Liście były wtedy nieliczne, niewielkich rozmiarów, rozpoczynał się już proces rozkładu kłączy [13]. W podobny sposób Watt [59] wyróżnił cztery strefy u *P. aquilinum*: pionierską, rozbudowywania systemu kłączy, dojrzałości i fazę degeneracji (Ryc. 5).

Idealnym gatunkiem modelowym do analizy architektury kłączy jest *Salvinia molesta* [41, 42, 43, 44]. Paproć ta nie rozmnaża się generatywnie, więc przyrost populacji jest jedynie efektem dobudowywania kolejnych ramet. Pączek



Ryc. 5. Kolonizacja wrzosowiska przez *Pteridium aquilinum*, a – faza pionierska, b – rozbudowywanie systemu kłączy, c – faza dojrzałości, d – faza degeneracji (wg [59], zmienione).

Fig. 5. Colonisation of heath by *Pteridium aquilinum*, a – pioneer phase, b – building phase, c – mature phase, d – degenerate phase (after [59], modified).

szczytowy, rozwijający się w gałąź główną i pączki boczne I, II i III rzędu dają potencjalną możliwość rozwoju dalszych ramet, gdy ich rameta rodzicielska osiągnie wiek odpowiednio 3, 4 i 5 generacji. Odgaślenia powstają pod kątem ok. 30° , oś główna rośnie raz w jedną, raz w drugą stronę, dlatego ma ona kształt zygzakowaty. Na podstawie reguł wzrostu, określających mechanizm dobudowywania kolejnych ramet do kolonii, Room [41] skonstruował model, który pozwala przewidzieć liczebność populacji *S. molesta*. Na zmniejszenie w naturze przewidywanego na jego podstawie wyniku wpływa jednak niższe od 1 prawdopodobieństwo, że boczne pąki rozwiną się, a pąki wierzchołkowe bocznych odgaśleń dadzą początek nowym rametom. Takie wartości prawdopodobieństwa, kalkulowane na podstawie obserwacji, mogą być interpretowane jako przejaw dominacji wierzchołkowej.

W kolonii *S. molesta*, podobnie jak w obrębie klonu *L. annotinum*, obserwuje się spadek zawartości azotu i fosforu w najstarszych rametach, co jest najprawdopodobniej związane z translokacją nutrientów do najmłodszych ramet [44].

JEDNOSTKA DEMOGRAFICZNA W BADANIACH POPULACJI PAPROTNIKÓW

Klonalna architektura osobnika pozwala roślinie na pobieranie wody i soli mineralnych z

miejsz, które byłyby niedostępne dla rośliny ukorzenionej tylko w jednym punkcie [23], dla badacza jest zaś przyczyną trudności w doborze jednostki odpowiedniej dla badań demograficznych. Populacje paprotników, podobnie jak roślin nasiennych, można opisywać w dwóch aspektach. Pierwszy z nich to liczba osobników reprezentujących oryginalne zygoty, drugi przedstawia liczbę jednostek budujących genet, czyli ramet (modułów). Genet jest więc wynikiem wzrostu zygoty, rameta zaś odrębną, wegetatywną jego częścią [23]. Każdy genet jest złożony z ciągle wzrastającej liczby ramet [3].

Według Harpera [23] dynamika części rośliny może być w niektórych przypadkach bardziej użyteczna niż dynamika genet. Rośliny bowiem charakteryzują się dużą plastycznością, której przyczyną leży niemal wyłącznie w liczbie ich części, zaś klonalny wzrost często uniemożliwia policzenie genetycznych jednostek. Sposób wyróżniania jednostki demograficznej zależy więc od specyfiki gatunku i celu badań. Zróżnicowane podejście do tego problemu przedstawia Tab. 2.

ORGANIZACJA PRZESTRZENNA POPULACJI SPOROFITÓW

Morfologiczne cechy osobnika i wegetatywne rozmnażanie się to najczęściej spotykane

Tabela 2. Jednostki demograficzne wyróżniane w badaniach paprotników

Table 2. Demographic units in ecology of pteridophytes

Jednostka demograficzna <i>Demographic unit</i>		Jednostka systematyczna <i>Systematic unit</i>	Źródło <i>Source</i>
GENET <i>GENET</i>		<i>Botrychium paradoxum</i>	[31]
		<i>Botrychium hesperium</i>	[31]
		<i>Botrychium x watertonese</i>	[31]
		<i>Botrychium matricariifolium</i>	[32]
		<i>Athyrium sp.</i>	[33]
		<i>Polypodium sp.</i>	[33]
		<i>Phyllitis scolopendrium</i>	[4, 5, 6, 7]
		<i>Pteridium aquilinum</i>	[35, 36, 38]
		<i>Lycopodium complanatum</i>	[37, 38]
		<i>Lycopodium annotinum</i>	[38]
		<i>Lycopodium clavatum</i>	[38]
		<i>Isoetes lacustris</i>	[54, 55, 56, 57]
MODUŁ <i>MODUL</i>	liść <i>leaf</i>	<i>Ophioglossaceae</i>	[33]
		<i>Dennstaedtia punctilobula</i>	[16]
		<i>Thelypteris noveboracensis</i>	[16]
		<i>Pteridium aquilinum</i>	[1, 2]
	rozeta liści <i>crown</i>	<i>Dryopteris dilatata</i>	[16, 33, 62]
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	[16, 33, 62]
	pęd zarodnionośny <i>fertile shoot</i>	<i>Lycopodium annotinum</i>	[28]
		<i>Lycopodium clavatum</i>	[28]
	wyodrębniony fragment pędu lub kłącza <i>part of shoot or rhizome</i>	<i>Salvinia molesta</i>	[41, 42, 43, 44]
		<i>Equisetum sp.</i>	[33]
		<i>Lycopodium annotinum</i>	[11, 53]

przyczyny skupiskowej struktury przestrzennej populacji sporofitów. Tak jest u *Dryopteris dilatata* [60, 62] *D. filix-mas* [62], *Pteridium aquilinum* [1, 2], *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum* [28], *Lycopodiella inundata* (Cieszek npbl.), *Equisetum sp.* [33], *Salvinia molesta* [41, 42, 43, 44]. W populacji *P. aquilinum* obserwowano trzy skale skupiskowości. Najmniejsza z nich jest wynikiem produkcji liści na końcowych odgałęzieniach i tworzenia przez nie skupień, pośrednia ilustruje średnią długość krótkich odgałęzień bocznych gałęzi kłącza. Największa skala odpowiada całkowitej długości kłącza [2].

Skupienia tworzą także *Polypodium vulgare* [33] i *Phyllitis scolopendrium* [4, 5, 6, 7], ale budujące je osobniki to wyłącznie genety. Tworzenie agregacji *P. vulgare* umożliwia zatrzymywanie wilgoci, zmniejszenie amplitudy temperatur w skupieniu, zapewnia też ochronę młodym osobnikom [33]. W przypadku jęczynika wykazano wysoki dodatni związek pomiędzy rozmieszczeniem osobników a stopniem pokrycia podłoża rumoszem skalnym, a więc czynnikiem kształtującym tu strukturę populacji jest heterogeniczność siedliska.

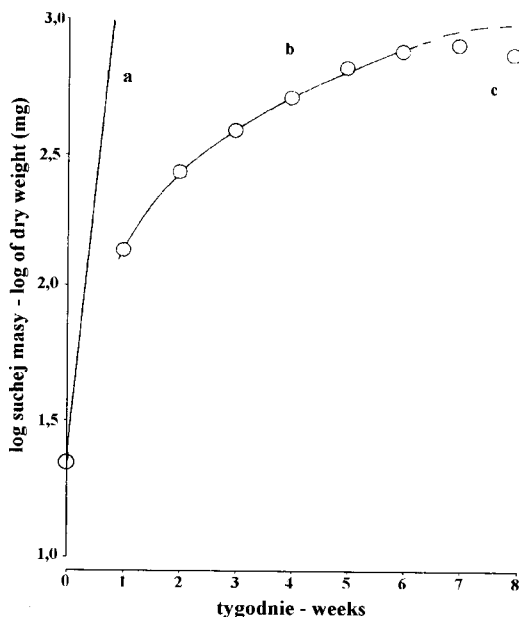
Warunki siedliskowe decydują także o roz-

mieszczeniu osobników *Isoetes lacustris*. Poryblin jeziorny tworzy luźne, ale stabilne skupienia [54]. W oligotroficznym jeziorze Mardalsvatn (Norwegia) rośnie na głębokości od 0,7 do 2,5 metra poniżej średniego poziomu wody. Najważniejszym czynnikiem kontrolującym przeżywanie osobników jest tu światło. Przeżywalność poryblinu (F) zależy od biomasy (BIM), większe osobniki mają większą szansę na przeżycie:

$$F = 1.04 - 0.11 \ln(BIM), r^2 = 93\%$$

Biomasa *I. lacustris* jest zależna od nasłonecznienia. Spadek dziennego nasłonecznienia poniżej granicznej wartości 2 mole/m² powoduje gwałtowne obniżenie biomasy. Dolną granicę występowania *I. lacustris* wyznacza nasłonecznienie, wynoszące 8–10% światła padającego na powierzchnię jeziora. Wartość taka jest osiągnięta na głębokości 3,2 m względem średniego poziomu lustra wody [45]. Rozmieszczenie makrofitów zależy również od ciśnienia wody i intensywności falowania [46]. W najpłytszej strefie jezior, powyżej górnej granicy występowania *I. lacustris*, warunki są również niekorzystne. Obserwowano, że osiedlały się tu młode osobniki, tworząc skupienia, które jednak nie przetrwały nigdzie dłużej niż rok. Strefa ta jest ciągle zaburzana, przyczyną zaburzeń jest falowanie i zmiany poziomu wody w jeziorze [54]. W izolowanej hodowli *Salvinia natans* zasobem o ograniczonej dostępności także było światło i był to najważniejszy czynnik regulujący liczebność i zagęszczenie populacji (Ryc. 6).

Kolejnym czynnikiem kształtującym strukturę przestrzenną populacji są interakcje ze współwystępującymi gatunkami. Ujemne i dodatnie zależności pomiędzy gatunkami mają swoją przyczynę najprawdopodobniej w podobnych wymaganiach środowiskowych [29]. Młode osobniki *Dryopteris filix-mas* i *D. dilatata* rosną na siedliskach pokrytych mszakami. Nie jest to przypadkowa zbieżność, gdyż mszaki pokrywają tylko nieznaczną część badanych powierzchni – niewielkie wzniesienia, gdzie nie gromadzi się ściółka. Grube pokłady ściółki w obniżeniach stanowią najważniejszy czynnik ograniczający wzrost młodych paproci [62].

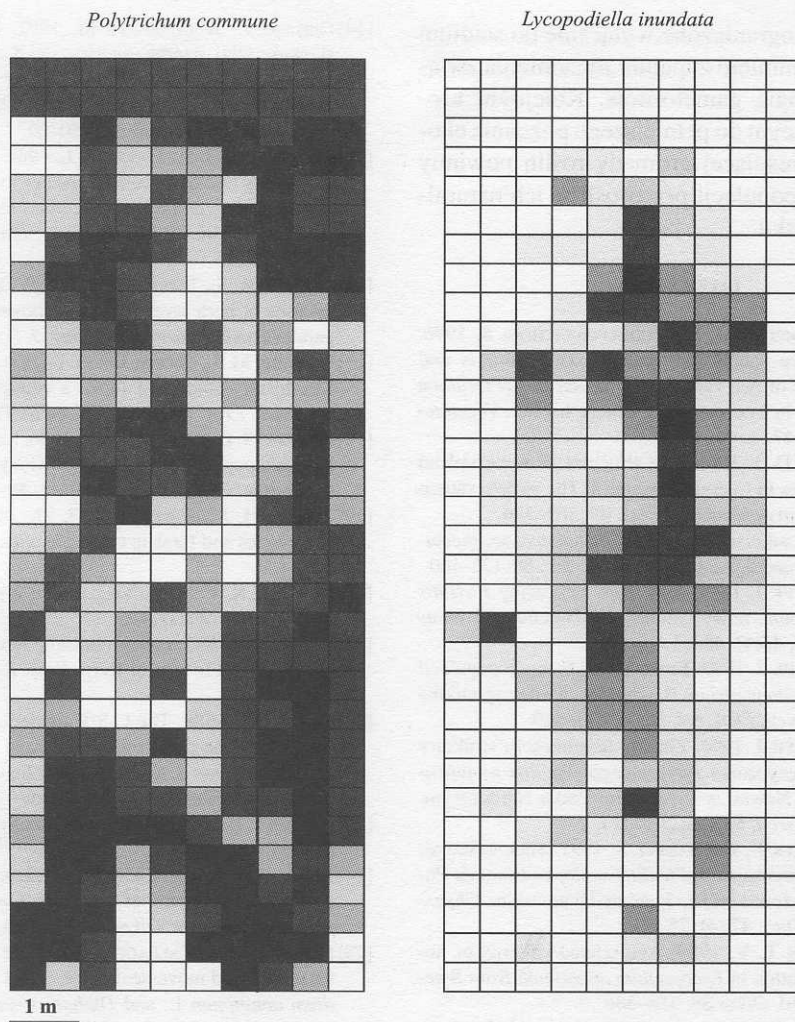


Ryc. 6. Przyrost suchej masy w izolowanej populacji *Salvinia natans*: a – przyrost wykładniczy, b – przyrost arytmetyczny, c – spadek suchej masy (wg [15], zmienione).

Fig. 6. The growth of dry weight in population of *Salvinia natans* in self-crowding pure cultures: a – exponential increase, b – arithmetic increase, c – decrease of dry weight (after [15], modified).

Zacienienie *I. lacustris* przez *Sphagnum auriculatum* powoduje zmniejszenie rozmiarów i obniżenie płodności poryblinu. Z drugiej jednak strony torfowce nie pozwalają na przenoszenie spor poza obszar najkorzystniejszych warunków wzrostu i rozwoju. Rozkładające się pędy torfowców uwalniają znaczne ilości CO₂, stanowiącego źródło węgla dla *I. lacustris* [54].

W borealnym lesie, gdzie gatunkiem dominującym jest luźno rosnąca *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*, *Lycopodium annotinum* najlepiej rozwija się w towarzystwie *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus* i *Cladonia* sp., porastając wilgotne obniżenia terenu. Nie spotyka się osobników tego gatunku na wzniesieniach porośniętych wiecznie zielonymi, zwartymi krzewinkami (*V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*), o wysokim potencjale konkurencyjnym [53]. Najważniejszym czynnikiem limitującym rozwój młodych sporofitów widłaków jest gruba



Ryc. 7. Rozmieszczenie *Polytrichum commune* i *Lycopodiella inundata* na powierzchni badawczej. Ciemniejszy szraf oznacza kwadrat o wyższym pokryciu badanego gatunku (wg [14], zmienione).

Fig. 7. Distribution of *Polytrichum commune* and *Lycopodiella inundata* on the plot. The darker square the higher cover of the species (after [14], modified).

warstwa mchów [33]. Pomiędzy *Polytrichum commune* a *Lycopodiella inundata*, gatunkami porastającymi dno niektórych nieczynnych kopalni piasku, zaobserwowano wyraźną zależność ujemną, $r = -0,46$, $p < 0,001$ (ryc. 7).

UWAGI KOŃCOWE

Badania ekologii paprotników mają wieloletnią tradycję – najstarsza z cytowanych przeze

mnie prac pochodzi z 1961 roku [2], a badania nad *Pteridium aquilinum* były prowadzone przez Boodle'a na początku naszego wieku [59] – ciągle jednak trudno mówić o pełnej charakterystyce tej gromady roślin. Dobrze poznane są niektóre zagadnienia ekologii kilku zaledwie gatunków: *Lycopodium annotinum* [m.in. 8, 10, 28, 50], *Pteridium aquilinum* [m.in. 2, 35], *Phyllitis scolopendrium* [4, 5, 6, 7], czy *Salvinia molesta* [41, 42, 43, 44]. Jednak badania tych ga-

tunków były ograniczone wyłącznie do stadium sporofitu, pominięto zupełnie zagadnienia związane z ekologią gametofitów. Kolejnym krokiem zbliżającym do pełniejszego poznania ekologii tej interesującej gromady roślin powinny być badania populacji przedrośli w ich naturalnym środowisku.

LITERATURA

- [1] ALONSO-AMELOT M. E., RODULFOBAECHLER S. 1996. Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum*) in a neotropical montane habitat. *Vegetatio* **125**: 137–147.
- [2] ANDERSON D. J. 1961. The structure of some upland communities in Caernarvonshire. I. The pattern shown by *Pteridium aquilinum*. *J. Ecol.* **49**: 369–376.
- [3] BELL A., TOMLINSON P. B. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Bot. J. Linn. Soc.* **80**: 125–160.
- [4] BODZIARCZYK J. 1989. Jęczyznik zwyczajny *Phyllitis scolopendrium*, nowy gatunek dla Górców. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* **45**(4): 40–51.
- [5] BODZIARCZYK J. 1992. Struktura wybranych populacji *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. na tle czynników ekologicznych. *Ekol. pol.* **40**(3): 439–460.
- [6] BODZIARCZYK J. 1994. Zmiany liczebności i struktury populacji jęczyznika zwyczajnego *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. w Pienińskim Parku Narodowym. *Przegl. Przyrod.* **5** (3/4): 201–217.
- [7] BODZIARCZYK J., KUCHARZYK S. 1991. Stanowisko jęczyznika zwyczajnego *Phyllitis scolopendrium* na Pogórzu Strzyżowskim i na Pogórzu Dynowskim. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* **47** (4): 75–80.
- [8] CALLAGHAN T. V. 1980. Age related patterns of nutrient allocation in *Lycopodium annotinum* from Swedish Lapland. *Oikos* **35**: 373–386.
- [9] CALLAGHAN T. V., HEADLEY A. D., SVENSSON B. M., LILIXIAN, LEE J. A., LINDLEY D. K. 1986. Modular growth and function in the vascular cryptogam *Lycopodium annotinum*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **228**: 195–206.
- [10] CALLAGHAN T. V., SVENSSON B. M., HEADLEY A. D. 1986. The modular growth of *Lycopodium annotinum*. *Fern Gaz.* **13**: 65–76.
- [11] CALLAGHAN T. V., SVENSSON B. M., BOWMAN H., LINDLEY D. K., CARLSSON B. A. 1990. Models of clonal plant growth based on population dynamics and architecture. *Oikos* **57**: 257–269.
- [12] CARLSSON B. A., JÓNSDÓTTIR I. S., SVENSSON B. M., CALLAGHAN T. V. 1990. Aspects of clonality in the arctic: a comparison between *Lycopodium annotinum* and *Carex bigelowii*. W: VAN GROENENDAEL J., DE KROON H. (red.), *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, s. 131–151.
- [13] CARTLEDGE O., CARNAHAN J. A. 1971. Studies of austral bracken (*Pteridium esculentum*) in the vicinity of Canberra. *New Phytol.* **70**: 619–626.
- [14] CIESZKO J., KUCHARCZYK M. 1997. Nieczynne piaskownie jako wtórne siedliska widłaczka torfowego (*Lycopodiella inundata* (L.) Holub). W: WIKI S. (red.), *Roślinność obszarów piaszczystych*. US, ZIPK, Katowice – Dąbrowa Górnicza, s. 50–60.
- [15] CLATWORTHY J. N., HARPER J. L. 1962. The comparative biology of closely related species living in the same area. V. Inter and intraspecific interference within cultures of *Lemna* ssp. and *Salvinia natans*. *J. Exp. Bot.* **13**: 307–324.
- [16] COLLINS B. S., PICKETT T. A. 1988. Demographic responses of herb layer species to experimental canopy gaps in a northern hardwoods forest. *J. Ecol.* **76**: 437–450.
- [17] COUSENS M. I., GRIMM LACEY D., KELLY E. M. 1985. Life-history studies of ferns: a consideration of perspectives. *Proc. R. Soc. Edinb.* **86 B**: 371–380.
- [18] DUCKETT J. G., DUCKETT A. R. 1980. Reproductive biology and population dynamics of wild gametophytes of *Equisetum*. *Bot. J. Linn. Soc.* **80**: 1–40.
- [19] DURING H. J., HORST B. 1983. The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia* **9**: 57–64.
- [20] FAŁIŃSKA K. 1996. Ekologia roślin. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- [21] GRIME J. P. 1985. Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora. *Proc. R. Soc. Edinb.* **86 B**: 403–421.
- [22] GRIME J. P. 1988. The C-S-R model of primary plant strategies – origins, implications and tests. W: GOTTLIEB L. D., JAIN S. K. (red.), *Plant Evolutionary Biology*. Chapman and Hall, London-New York, s. 371–393.
- [23] HARPER J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- [24] HEADLEY A. D., CALLAGHAN T. V., LEE J. A. 1985. The phosphorus economy of evergreen tundra plant *Lycopodium annotinum*. *Oikos* **45**: 235–245.
- [25] HEADLEY A. D., CALLAGHAN T. V., LEE J. A. 1988. Water uptake and movement in the clonal plants, *Lycopodium annotinum* L. and *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub. *New Phytol.* **110**: 497–502.
- [26] HEADLEY A. D., CALLAGHAN T. V., LEE J. A. 1988. Phosphate and nitrate movement in the clonal plants *Lycopodium annotinum* L. and *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub. *New Phytol.* **110**: 487–495.
- [27] HEADLEY A. D., CALLAGHAN T. V. 1990. Modular growth of *Huperzia selago* (Lycopodiaceae: Pteridophyta). *Fern Gaz.* **13**(7): 361–372.
- [28] JUCHACZ A., LEMBIK M., ZATEK W. S. 1993. Stan populacji *Lycopodium annotinum* L. i *Lycopodium clavatum* L. w Wielkopolskim Parku Narodowym w latach 1992–1993. W: BIDERMAN A., WIŚNIEWSKI B. (red.), *Utrzymanie i restytucja ginących gatunków roślin i zwierząt w parkach narodowych i rezerwach przyrody*, s. 71–76.
- [29] KERSHAW K. A. 1978. Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin. PWN.
- [30] KLEKOWSKI E. J. Jr. 1969. Reproductive biology of *Pteridophyta*. II. Theoretical considerations. *Bot. J. Linn. Soc.* **62** (3): 347–359.
- [31] LESICA P., AHLENSLAGER K. 1996. Demography and li-

- fe story of three sympatric species of *Botrychium* subg. *Botrychium* in Waterton Lakes National Park, Alberta. *Can. J. Bot.* **74** (4): 538–543.
- [32] MULLER S. 1993. Population dynamics in *Botrychium matricarifolium* in Bitcherland (Northern Vosges Mountains, France). *Belg. J. Bot.* **126**: 13–19.
- [33] NAUJALIS J. R., 1996. Sporiniai induočiai kaip agalu bendrijų komponentai (Pteridophytes as components of plant communities). Vilnius.
- [34] OBORN B. 1994. Growth rules in clonal plants and environmental predictability – a simulation study. *J. Ecol.* **82**: 341–351.
- [35] OINONEN E. 1967. Sporal regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) in Finland in the light of the dimensions and the age of its clones. *Acta Forest. Fenn.* **83**(1): 1–96.
- [36] OINONEN E. 1967. The correlation between the size of Finnish bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) clones and certain periods of site history. *Acta Forest. Fenn.* **83**(2): 1–51.
- [37] OINONEN E. 1967. Sporal regeneration of ground pine (*Lycopodium complanatum* L.) in southern Finland in the light of the dimensions and the age of its clones. *Acta Forest. Fenn.* **83** (30): 1–85.
- [38] OINONEN E. 1968. The size of *Lycopodium clavatum* L. and *Lycopodium annotinum* L. stands as compared to that of *Lycopodium complanatum* L. and *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. stands, the age of the tree stands and the dates of fire on the site. *Acta Forest. Fenn.* **87**: 1–53.
- [39] PODBIELKOWSKI Z. 1990. Rozmnażanie się roślin. WSiP, Warszawa.
- [40] RABOTNOW T. A. 1985. Fitocenologia. Ekologia zbiorowisk roślinnych. PWN, Warszawa.
- [41] ROOM P. M. 1983. Falling apart as a lifestyle: the rhizome architecture and population growth of *Salvinia molesta*. *J. Ecol.* **71**: 349–365.
- [42] ROOM P. M. 1988. Effects of temperature, nutrient and beetle on branch architecture of the floating weed *Salvinia molesta* and simulations of biological control. *J. Ecol.* **76**(3): 826–848.
- [43] ROOM P. M., THOMAS P. A. 1986. Population growth of the floating weed *Salvinia molesta*: field observations and global model based on temperature and nitrogen. *J. Appl. Ecol.* **23**: 1013–1028.
- [44] ROOM P. M., THOMAS P. A. 1986. Nitrogen, phosphorus and potassium in *Salvinia molesta* in the field: effects of weather, insect damage, fertilizers and age. *Aquat. Bot.* **24**: 213–232.
- [45] ROSLETT S. W., JOHANSEN S. W. 1995. Dynamic response of the submerged macrophyte, *Isoetes lacustris*, to the alternating light under field conditions. *Aquat. Bot.* **51**(3–4): 223–242.
- [46] SAND-JENSEN K. 1978. Metabolic adaptation and vertical zonation of *Litorea uniflora* (L.) Aschers. and *Isoetes lacustris* L. *Aquat. Bot.* **4**: 1–10.
- [47] SCHNELLER J. J. 1988. Spore bank, dark germination and gender determination in *Athyrium* and *Dryopteris*. Results and implications for population biology of *Pteridophyta*. *Bot. Helv.* **98**(1): 77–86.
- [48] SCHNELLER J. J. 1995. Aspects of spore release of *Asplenium ruta-muraria* with reference to some other woodland ferns *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas* and *Polystichum aculeatum*. *Bot. Helv.* **105**(2): 187–197.
- [49] SUTHERLAND W. J., STILLMAN R. A. 1988. The foraging tactics of plants. *Oikos* **52**: 239–244.
- [50] SVENSSON B. M. 1987. Studies of the metapopulation dynamics of *Lycopodium annotinum* and its environment. Ph. D. Thesis, Univ. of Lund, Sweden.
- [51] SVENSSON B. M., CALLAGHAN T. V. 1987. An architectural model of *Lycopodium annotinum*. W: SVENSSON B. M. *Studies of the metapopulation dynamics of Lycopodium annotinum and its environment*. Ph. D. Thesis, Univ. of Lund, Sweden, s. 61–73.
- [52] SVENSSON B. M., CALLAGHAN T. V. 1988. Apical dominance and the simulations of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos* **51**: 331–342.
- [53] SVENSSON B. M., CALLAGHAN T. V. 1988. Small-scale vegetation pattern related to the growth of *Lycopodium annotinum* and variations in its environment. *Vegetatio* **76**: 167–177.
- [54] SZMEJA J. 1992. Struktura, organizacja przestrzenna i demografia populacji isoetydów. Studium ekologiczne roślin podwodnych. Uniwersytet Gdański, Rozprawy i monografie **175**, Gdańsk.
- [55] SZMEJA J. 1994. An individuals status in populations of isoetid. *Aquatic Bot.* **48**: 203–224.
- [56] SZMEJA J. 1994. Effect of disturbances and interspecific competition in isoetid populations. *Aquat. Bot.* **48**: 225–238.
- [57] SZMEJA J. 1994. Dynamics of the abundance and spatial organisation of isoetid populations in an oligotrophic lake. *Aquat. Bot.* **49**: 19–32.
- [58] THOMPSON K. GRIME J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893–921.
- [59] WATT A. S. 1976. The ecological status of bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* **73**: 217–239.
- [60] WĘGLARSKI K. 1991. Amplitudy ekologiczne narecznicy szerokolistnej [*Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Grey] na obszarze Wielkopolskiego Parku Narodowego. *Prace Ogródu Botanicznego PAN* **1**: 95–100.
- [61] WHITE J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 109–145.
- [62] WILLMONT A. 1985. Population dynamics of woodland *Dryopteris* in Britain. *Proc. R. Soc. Edinb.* **86B**: 307–313.