

Ewa Symonides

Zakład Fitosocjologii
i Ekologii Roślin
Instytutu Botaniki
Uniwersytetu Warszawskiego
Al. Ujazdowskie 4
00-478 Warszawa

**Strategia reprodukcyjna terofitów,
mity i fakty**
**I. Teoretyczny model strategii
optymalnej**

Reproductive strategy
of therophytes, myths and facts
I. Theoretical model of
optimal strategy

1. Wstęp

Do najistotniejszych, niekwestionowanych właściwości wszystkich terofitów¹, niezależnie od ich pozycji taksonomicznej, rodzaju zajmowanych siedlisk i rozmieszczenia geograficznego, należą: (1) semelparyczność², a zatem jednorazowa reprodukcja w toku ontogenezy, (2) krótki, ograniczony do dwunastu miesięcy, cykl życiowy oraz (3) wyłącznie generatywny sposób rozrodu, dzięki czemu każdy osobnik w populacjach terofitów stanowi dyskretną jednostkę fizjologiczną i genetyczną.

Ewolucyjną konsekwencją „wyboru” semelparyczności winien być, teoretycznie rzecz biorąc, znacznie większy wkład energii (biomasy) w reprodukcję niż u roślin iteroparycznych, wielokrotnie rozmnażających się w ciągu życia (Hart 1977, Bell 1980). Dobór winien także faworyzować zdolność roślin do wewnętrznego transportu składników odżywczych z organów wegetatywnych do generatywnych, ze względu na krótki cykl życiowy i tym samym ograniczone możliwości pozyskania niezbędnych zasobów ze środowiska (Wilson 1983). Teoretyczne modele optymalnego podziału zasobów u terofitów sugerują ponadto skokowe lub niemal skokowe przejście z fazy wegetatywnej w fazę ge-

¹ Terofity — to jedna z form życiowych roślin wg klasyfikacji Raunkiaera; obejmuje gatunki roślin jednorocznych, przetrzymujące niekorzystny okres klimatyczny (suszę lub zimę) w postaci nasion.

² Polski ekolog przyzwyczajony jest do terminów „monokarpiczne” i „polikarpiczne” na określenie organizmów zdolnych do — odpowiednio — jednorazowej i wielokrotnej reprodukcji w ciągu życia. Oba pojęcia (a ściślej, ich angielskojęzyczne odpowiedniki „monocarpic” i „policarpic”) zostały jednak słusznie skrytykowane jako sugerujące jeden lub wiele typów owoców (Silvertown 1982). W artykule stosuję więc, dość rozpowszechnione ostatnio w literaturze zachodniej, pojęcia „semelparyczne” i „iteroparyczne”. Wydawało się to słuszne tym bardziej, że druga część artykułu poświęcona będzie gatunkom roślin „amfikarpicznych”, wytwarzających dwa typy owoców.

neratywną i to w ściśle określonym momencie cyklu życiowego rośliny — pod koniec sezonu wzrostu (Cohen 1971, 1976, Paltridge i Denholm 1974, Vincent i Pulliam 1980).

Duży wysiłek reprodukcyjny, stosunkowo długotrwały okres wzrostu i równocześnie jego zahamowanie wraz z początkiem fazy generatywnej oraz przemieszczanie się składników pokarmowych z organów wegetatywnych do generatywnych uważane są za podstawowe atrybuty gospodarki zasobami w strategii życiowej terofitów. Istotnym elementem tej strategii jest maksymalna produkcja nasion w stosunku do zasobów środowiska, co automatycznie wiąże się z niskim ciężarem pojedynczej diaspory (Harper 1977, Silvertown 1982).

Wprawdzie z logicznego punktu widzenia zaprezentowanej teorii nic zarzucić nie można, ale wyniki badań ostatnich kilku lat w najlepszym razie podważają jej uniwersalny charakter. Dowodzą one zasadniczych odstępstw od jednego, dwóch lub wszystkich warunków składających się na teoretycznie optymalną strategię. Tym samym świadczą o skuteczności innych, ewolucyjnie ukształtowanych mechanizmów, dzięki którym osobniki różnych gatunków terofitów mają zapewniony sukces reprodukcyjny. Fascynuje przy tym podtrzymywana przez dobór koegzystencja osobników o odmiennym behawiorze reprodukcyjnym (pochodzących z diaspor tej samej rośliny) w ramach jednej kohorty (Van Andel i in. 1986), co więcej — fakt „dwoistej” strategii w ramach jednego osobnika (Cheplick i Quinn 1982).

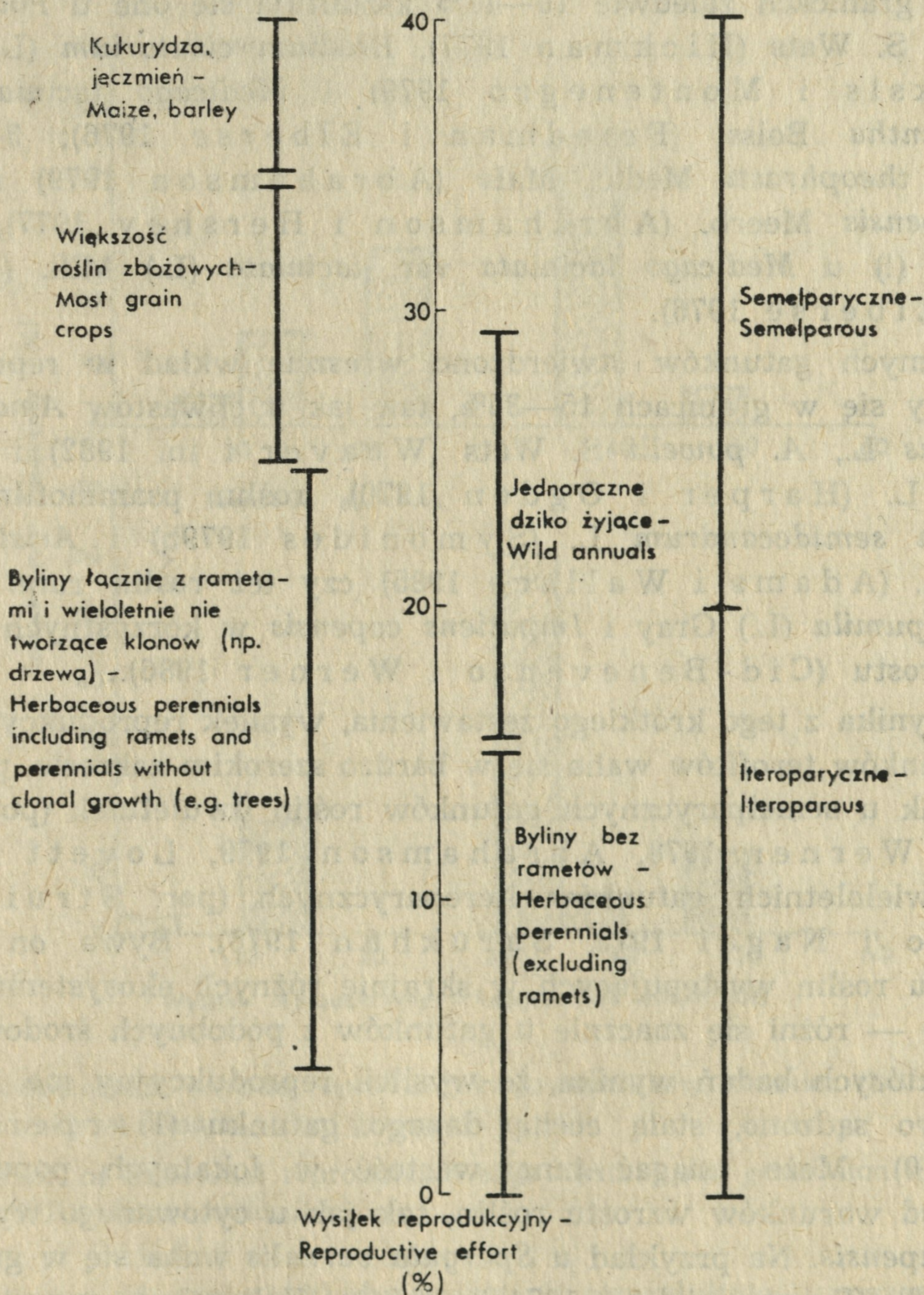
Artykuł składa się z dwóch części. Celem pierwszej jest dyskusja teoretycznych założeń optymalnej strategii reprodukcyjnej terofitów w świetle danych empirycznych. Drugiej — prezentacja strategii odbiegających od teoretycznie optymalnej, ze szczególnym uwzględnieniem tzw. strategii pesymistycznej jako skrajnego jej przeciwieństwa (Cheplick i Quinn 1982).

W rozważaniach teoretycznego modelu „potomstwem” rośliny, a zatem końcowym efektem reprodukcji (= rozmnażania) są nasiona, co nie jest w pełni słuszne. Nie wdając się w szczegółową dyskusję na ten temat, podnoszoną niejednokrotnie w literaturze przedmiotu a wykraczającą poza ramy artykułu, warto jedynie zacytować opinię Harpera i White'a (1974). Według tych autorów „ekwiwalentem urodzeń jest w przypadku roślin kiełkowanie nasion, dopiero wówczas bowiem embrion uwalnia się od tkanek osobnika macierzystego”. Kontynuując tę myśl potomkiem rośliny jest więc siewka, a nie nasienie. Z faktu wydania nasion nie wynika zatem w sposób jednoznaczny fakt osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego, chociaż, rzecz jasna, jest jego podstawowym warunkiem. Z tego względu dyskusję też modelu poszerzono, choć w skromnym zakresie, o niektóre zagadnienia dotyczące kiełkowania nasion.

2. Dyskusja założeń optymalnej strategii

2.1. Wysilek reprodukcyjny

Przeświadczenie o dużych energetycznych kosztach reprodukcji jako immanentnej właściwości terofitów jest dość powszechne (Harper 1977, Levin i Turner 1977). Dość powszechnie także uważa się, iż koszty te są znacznie większe niż u roślin iteroparycznych (rys. 1). Wiele danych istotnie przemawia za słusznością tej tezy. Udział suchej



Rys. 1. Wysilek reprodukcyjny roślin semelparycznych i iteroparycznych (Harper 1977 wg Ogdena 1970, zmienione)

Reproductive effort of semelparous and iteroparous plants (Harper 1977, from Ogden 1970, modified)

masy diaspor w całkowitej biomase osobnika (najczęściej stosowana miara wysiłku reprodukcyjnego roślin) osiąga np. 58,7% u *Spergula vernalis* Willd. (Symonides 1974a), 58% u *Polygonum cascadenense* W. H. Baker (Hickman 1975), 56,4% u *Androsace septentrionalis* L. (Symonides 1979a), 44% u *Phleum arenarium* L. (Ernst 1981), 43% u *Amphicarpum purshii* Kunth (McNamara i Quinn 1977), 41% u *Plantago indica* L. (Symonides 1979b).

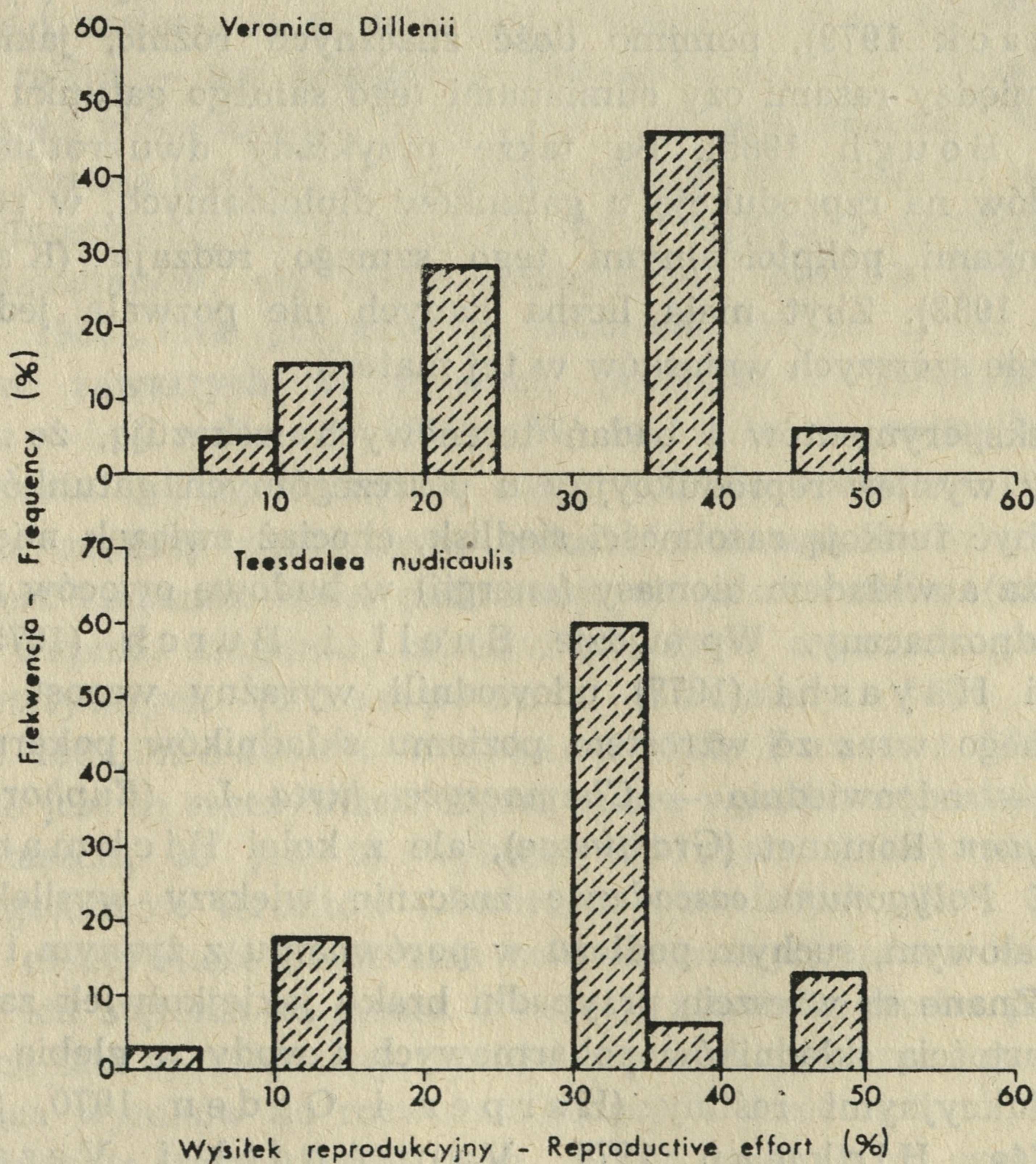
Równie duża liczba danych świadczy jednak o niskich lub bardzo niskich kosztach, jakie terofity ponoszą w związku z rozrodem. Dla przykładu, w granicach zaledwie 10—11% kształtują się one u *Polygonum minimum* S. Wats (Hickman 1977), *Erodium cicutarium* (L.) L'Hérit. (Jaksis i Montenegro 1979) i *Medicago laciniata* var. *brachyacantha* Boiss. (Friedman i Elberse 1976); 3—5% u *Abutilon theophrasti* Medic. Malv (Abrahamson 1979) i *Impatiens capensis* Meerb. (Abrahamson i Hershey 1977), a poniżej 3% (!) u *Medicago laciniata* var. *laciniata* (L.) Mill. (Friedman i Elberse 1976).

U licznych gatunków stwierdzono wreszcie wkład w reprodukcję mieszczący się w granicach 15—35%, tak jak u chwastów *Amaranthus retroflexus* L., *A. powelli* S. Wats (Weaver i in. 1982) i *Senecio vulgaris* L. (Harper i Ogden 1970), roślin psammofilnych — *Cerastium semidecandrum* L. (Symonides 1979b) i *Aristida oligantha* L. (Adams i Wallace 1985) czy też roślin runa leśnego — *Pilea pumila* (L.) Gray i *Impatiens capensis* w korzystnych warunkach wzrostu (Cid-Benevento i Werner 1986).

Jak wynika z tego krótkiego zestawienia, wysiłek reprodukcyjny różnych gatunków terofitów waha się w bardzo szerokim zakresie, podobnie zresztą jak u semelparycznych gatunków roślin dwuletnich (por. Caswell i Werner 1978, Abrahamson 1979, Lovett Doust 1980) i wieloletnich gatunków iteroparycznych (por. Struik 1965, Kawano i Nagai 1975, Sarukhán 1976). Bywa on bardzo podobny u roślin występujących w skrajnie różnych ekosystemach i — odwrotnie — różni się znacznie u gatunków z podobnych środowisk.

Z niektórych badań wynika, że wysiłek reprodukcyjny nie jest, jak początkowo sądzono, stałą cechą danego gatunku (Harper i Ogden 1970). Może osiągać inną wartość w lokalnych populacjach, zależnie od warunków wzrostu roślin, tak jak u cytowanego wyżej *Impatiens capensis*. Na przykład u *Spergula vernalis* waha się w granicach 41,4—58,7% (Symonides 1974a), zaś u *Helianthus annuus* L. w jeszcze szerszych, bo 14—40% (Kawano 1975). Mogą też wystąpić różnice w kolejnych generacjach tej samej populacji, tak jak u *Androsace septentrionalis*, u której sięgają 10—12% (Symonides 1979a). Co więcej, są dowody na to, że w ramach jednej generacji mogą wystą-

pić formy istotnie zróżnicowane pod względem nakładów energetycznych ponoszonych na rozród. To ostatnie zjawisko najdokładniej opisano u *Erophila verna* (L.) C. A. M. (Van Andel i in. 1986), choć Ernst (1983a) sygnalizował je także u *Phleum arenarium* i *Erodium glutinosum* Dum. w przypadku szczególnie niekorzystnych warunków glebowych. U *Erophila verna* mogą wreszcie wystąpić duże różnice w wysiłku reprodukcyjnym między osobnikami tej samej formy, w ramach jednej generacji, podobnie jak u *Veronica Dillenii* Cr. i *Teesdalea nudicaulis* (L.) R. Br. (rys. 2).



Rys. 2. Zróżnicowanie wysiłku reprodukcyjnego osobników *Veronica Dillenii* i *Teesdalea nudicaulis* w ramach jednej generacji (oryg.)

Differentiation of individual reproductive effort within one generation in *Veronica Dillenii* and *Teesdalea nudicaulis* (orig.)

Niezależnie od oceny wkładu energii w reprodukcję u poszczególnych gatunków (lub w ich lokalnych populacjach) próbowano także porównać przeciętny wysiłek reprodukcyjny roślin semelparycznych i iteroparycznych współwystępujących w tym samym zbiorowisku. Publikacji poświęconych tego typu analizie jest wprawdzie niewiele, tym niemniej

pozwalają one odrzucić tezę o istotnych różnicach między obiema grupami gatunków. Chociaż Struik (1965) w dwóch zbiorowiskach (murawowym i leśnym) stwierdził różnice rzędu 16—18% na korzyść terofitów, to wg Abrahamsona (1979) w zbiorowiskach dziko rosnących gatunków ekosystemów rolniczych nie przekraczają one 8%, zaś z badań Symonides (1979a, 1979b) wynika, że wśród roślinności wydm śródlądowych nie ma ich praktycznie w ogóle.

Pewne dane sugerują, że rośliny jednoroczne charakteryzuje większy wysiłek reprodukcyjny niż wieloletnie należące do tej samej rodziny (np. *Compositae*, Levin i Turner 1977) lub rodzaju (np. *Plantago*, Primack 1979), pomimo dość znacznych różnic, jakie mogą wystąpić pomiędzy rasami czy odmianami tego samego gatunku terofita (Cavers i Bough 1985). Są także przykłady dwukrotnie większych nakładów na reprodukcję u gatunków diploidalnych, w porównaniu z gatunkami poliploidalnymi tego samego rodzaju (Kawano i Miyake 1983). Zbyt mała liczba danych nie pozwala jednak na wyprowadzenie szerszych wniosków w tej materii.

Wyniki eksperymentów i badań terenowych wskazują, że większy lub mniejszy wysiłek reprodukcyjny u poszczególnych gatunków terofitów może być funkcją zasobności siedlisk, chociaż związek między jakością podłoża a wkładem biomasy (energii) w budowę owoców i nasion nie jest jednoznaczny. Wprawdzie Snell i Burch (1975) oraz Kawano i Hayashi (1977) udowodnili wyraźny wzrost wysiłku reprodukcyjnego wraz ze wzrostem poziomu składników pokarmowych w glebie u — odpowiednio — *Chamaesyce hirta* L. (*Euphorbiaceae*) i *Coix Ma-yuen* Romanet (*Gramineae*), ale z kolei Hickman (1975) stwierdził u *Polygonum cascadense* znacznie większy wysiłek (58%) właśnie na jałowym, suchym podłożu w porównaniu z żyznym i wilgotnym (38%). Znane są wreszcie przypadki braku jakiegokolwiek zależności między zawartością składników pokarmowych i wody w glebie a kosztami reprodukcyjnymi rośliny (Harper i Ogden 1970, Symonides 1974a, Hickman 1977, Van Andel i Vera 1977, Ernst 1981, Fenner 1986 i inni).

Okazało się także, iż terofity mogą zmieniać nakład na reprodukcję zależnie od warunków świetlnych panujących w środowisku, przy czym reakcja na wzrost intensywności światła jest różna u gatunków światłolubnych w porównaniu z ceniolubnymi. Na przykład z badań Cid-Benevento i Werner (1986) wynika, że rośliny zasiedlające ugory — *Chenopodium album* L. i *Polygonum pensylvanicum* L. zwiększają wysiłek reprodukcyjny, podczas gdy rośliny runa leśnego — *Acalypha rhomboidea* Raf., *Pilea pumila* i *Impatiens capensis* — wręcz ograniczają nakłady na reprodukcję w miarę wzrostu oświetlenia.

Na tle przytoczonych faktów zrozumiała staje się także zróżnicowana u różnych gatunków reakcja na przegęszczenie populacji. Może ono spowodować istotną redukcję wysiłku reprodukcyjnego, tak jak to wykazali Snell i Burch (1975) u *Chamaesyce hirta* czy Clay i Levin (1986) u *Phlox drummondii* Hook, może jednak nie wywierać znaczącego wpływu na jego wartość, jak to ma miejsce w przypadku *Senecio vulgaris* (Harper i Ogden 1970), *Spergula vernalis* (Symonides 1974a) czy *Plantago indica* (Symonides 1979b).

W zakończeniu rozważań na temat wysiłku reprodukcyjnego terofitów jeszcze kilka uwag natury ogólnej. Wkład biomasy lub (i) energii w owoce i nasiona — powszechnie stosowana miara wysiłku reprodukcyjnego roślin — jest ostatnio krytykowana — jako daleka od doskonałości. Część zlokalizowanych w tych organach biomasy, niekiedy dość znaczna, zostaje bowiem wytworzona niejako we własnym zakresie, dzięki fotosyntetycznej aktywności nie tylko zielonych elementów kwiatów czy kwiatostanów, ale także niedojrzałych owoców (Fenner 1986, Kelly 1986). Na przykład u *Ambrosia trifida* L. aż 50% węglowodanów zawartych w owocach pochodzi z „produkcji własnej” (Bazzaz i Carlson 1979). W tej sytuacji pojawiły się próby zastosowania innego kryterium oceny wkładu rośliny w reprodukcję.

Coraz częściej stosowanym wskaźnikiem wysiłku reprodukcyjnego roślin jest stosunek ilości podstawowych pierwiastków (azotu, fosforu, potasu, wapnia, magnezu, żelaza i siarki) w organach generatywnych i wegetatywnych (Thompson i Stewart 1981, Williams i Bell 1981, Adams i Wallace 1985, Fenner 1986). Prawdopodobnie jest to rzeczywiście lepsza miara wysiłku reprodukcyjnego roślin, zwłaszcza że jak to wykazał Tilman (1986) na przykładzie dwóch gatunków terofitów (*Ambrosia artemisiifolia* L. i *Chenopodium album*), efektywność pobierania soli mineralnych przez roślinę nie jest funkcją ich stężenia w glebie. Niestety, niewielka liczba prac uwzględniających taki sposób oceny wysiłku reprodukcyjnego uniemożliwiła włączenie ich wyników do rozważań będących przedmiotem tego artykułu. Można zresztą zaryzykować tezę, iż nie zmieniłyby one zasadniczego obrazu kosztów reprodukcyjnych u roślin jednorocznych w porównaniu z wieloletnimi; organy rozrodcze tych ostatnich mogą bowiem asymilować podobnie, jak organy rozrodcze terofitów.

W literaturze przedmiotu podkreślany jest także inny mankament ocen wysiłku reprodukcyjnego, rozważanego w kontekście strategii gatunków. Oceny te, z reguły oparte na badaniach przeprowadzonych w warunkach naturalnych, są zazwyczaj zniekształcone wskutek działania abiotycznych i biotycznych czynników ograniczających potencjalne, ukształtowane w toku ewolucji możliwości rośliny w pokrywaniu kosztów reprodukcji. Na przykładzie *Ehrythronium japonicum* (L.) DECNE

japońscy ekolodzy Kawano i Nagai (1982) wykazali, że o wkładzie tej rośliny w budowę diaspor decyduje m. in. liczebność populacji owadów zapylających kwiaty. Przy niskiej liczebności owadów z dużej frakcji nie zapylonych kwiatów nie rozwijają się owoce, a zatem energia, którą roślina mogłaby przeznaczyć na reprodukcję, pozostaje zmagazynowana w jej organach wegetatywnych. Przy sztucznym zapyleniu każdego kwiatu *E. japonicum* uprawianej w szklarni koszty reprodukcyjne wyraźnie wzrosły. Kawano i Nagai (1982), a także Bierzychudek (1981) uważają, że wysiłek reprodukcyjny jako cechę gatunku powinno się oceniać wyłącznie w optymalnych warunkach wzrostu, tylko wtedy można także porównywać strategie reprodukcyjne różnych gatunków. W układach naturalnych można natomiast ustalić, do jakiego stopnia wysiłek ten jest redukowany i co jest przyczyną redukcji.

Istotne wątpliwości co do wartości wysiłku reprodukcyjnego jako wskaźnika określonej strategii reprodukcyjnej gatunków pojawiają się jednak w świetle najnowszych wyników badań, cytowanych już wcześniej autorów Cid-Benevento i Werner (1986). Stwierdzili oni w przypadku trzech gatunków leśnych terofitów — *Acalypha rhomboidea*, *Pilea pumila* i *Impatiens capensis* (na ogólną liczbę pięciu gatunków uwzględnionych w badaniach) brak istotnej na poziomie 5% ryzyka błędu korelacji między biomasą organów rozrodczych a biomasą wegetatywnych części rośliny. Nie wiadomo, niestety, czy wymienione gatunki należą pod tym względem do wyjątków, czy też jest to zjawisko powszechne. W drugim przypadku mniemanie o stałym, proporcjonalnym do biomasy całego osobnika udziale biomasy jednostek propagacji byłoby kolejnym mitem.

2.2. Gospodarka zasobami w czasie

Terofity zazwyczaj kolonizują obszary, na których skrajne warunki siedliskowe lub powtarzające się w środowisku zakłócenia całkowicie hamują rozwój zwartej pokrywy roślinnej (na wydmach, pustyniach), bądź też, rzadziej, na których egzystencja silniejszych konkurencyjnie roślin trwałych ograniczona jest do ściśle określonej pory roku (w lasach umiarkowanej strefy klimatycznej). W obu przypadkach warunkiem wydania potomstwa (i przetrwania gatunku) jest zamknięcie cyklu w stosunkowo krótkim czasie. W przeciwnym razie takie czynniki, jak susza, zbyt wysoka lub zbyt niska temperatura powietrza i gleby, presja konkurencyjna bylin, uniemożliwiłyby lub znacznie ograniczyły ich kwitnienie i owocowanie (Pemadasa i Lovell 1975, 1976, Grubb 1977, 1982, Harper 1977, Grime 1979, Grubb i in. 1982). Wprawdzie nie-liczne gatunki wybitnie ekspansywnych terofitów przystosowały się do życia w silnie zwartej roślinności, tak jak *Soliva pterosperma* (Juss.) Less

i *S. valdiviana* Phil. (*Compositae*) występujące na gęstych, strzyżonych trawnikach, ale utrzymują się w takich układach tylko dzięki systematycznemu koszeniu, a więc i niszczeniu traw (Maxwell i in. 1986).

Możliwość wydania potomstwa w ciągu zaledwie kilku tygodni lub kilku miesięcy należy do podstawowych korzyści związanych z ewolucyjnym wyborem strategii właściwej terofitom i z tego punktu widzenia są one lepiej przystosowane do zmiennych warunków środowiska niż semelparyczne rośliny dwu- i wieloletnie (Silvertown 1984). Niemniej jednak uwieńczenie sukcesem rozrodczym krótkiego cyklu wymaga zgromadzenia odpowiedniej ilości zasobów w odpowiednio krótkim czasie podczas fazy wzrostu, a także — dostosowanego do długotrwałości ontogenezy i do puli dostępnych zasobów — terminu zapoczątkowania fazy generatywnej.

Modele optymalnej strategii reprodukcyjnej, jak wspomniano we wstępie artykułu, zakładają całkowite wstrzymanie procesów wzrostu w momencie „przestawienia się” rośliny na rozmnażanie, które powinno — teoretycznie rzecz biorąc — nastąpić tak późno, jak pozwalają na to konkretne warunki środowiska (Denholm 1975, Cohen 1976, Vincent i Pulliam 1980, Kermit 1983). Ten ostatni warunek, według teoretyków, nie tylko umożliwia osiągnięcie maksymalnej w danych warunkach produkcji nasion, ale ma także istotne znaczenie dla dalszego losu potencjalnego potomstwa. Przy zbyt wczesnym owocowaniu i rozsiewaniu wzrasta ryzyko śmierci nasion „oczekujących” na odpowiednie warunki kiełkowania (Livdahl 1979, Schall i Leverich 1981, Jong i Klinkhamer 1986).

Z przeprowadzonych dotychczas badań wynika, że u wielu gatunków terofitów termin zakwitania zakodowany jest genetycznie i może podlegać szybkiemu, kierunkowemu doborowi (McNeilly i Antonovics 1968). Należą do nich m. in. *Thlaspi arvense* L. (McIntyre i Best 1978), *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heyn. (Jones 1970), *Linanthus androsaceus* (Benth.) Greene (Schmitt 1983) i *Zea mays* L. (Paterniani 1969). Nieznacznie tylko zmieniającą się datę pojawu kwiatów obserwuje się także u tych gatunków jednorocznych chwastów, które towarzyszą uprawom zbóż i roślin okopowych (Harper 1977).

Nieliczne dane wskazują, że u gatunków z genetycznie zdeterminowaną datą kwitnienia zachodzi zjawisko całkowitego wstrzymania wzrostu wegetatywnego i skokowego przestawienia się rośliny na procesy reprodukcji, tak jak to przewiduje teoretyczny model optymalnej strategii terofitów. Dla przykładu można tu wymienić terofity kalifornijskich muraw — *Plantago erecta* Morris i *Clarkia rubicunda* (Lindl.) H. i M. Lewis (King i Roughgarden 1983), wilgotnych, nadrzecznych lasów i zarośli Ameryki Północnej — *Echinocystis lobata* (Michx) T. i G.

(Silvertown 1985), wydm — *Aira caryophyllea* L. (Rozijn i Van der Werf 1986) lub pustyn — *Lesquerella gordonii* S. Wats. (Delph 1986). Warto w tym miejscu zaznaczyć, że przerwanie procesów wzrostu i pojaw pierwszych kwiatów jest u terofitów niezależny od biomasy osobnika. Pod tym względem różnią się one zasadniczo od dwuletnich gatunków roślin semelparycznych, u których warunkiem wejścia w fazę generatywną jest wcześniejsze osiągnięcie odpowiednio dużej biomasy wegetatywnych części rośliny (por. Schmitt 1983 oraz Holt 1972 i Werner 1975).

Znane są także przykłady stopniowego przejścia rośliny z jednej fazy do drugiej i znacznego osłabienia intensywności wzrostu w okresie pełni kwitnienia i owocowania, tak jak to ma miejsce u *Erophila verna* (Symonides 1983a, 1983b, Van Andel i in. 1986) i *Spergula vernalis* (Symonides 1974b, 1974c).

Liczne terofity zachowują się jednak w sposób całkowicie odbiegający zarówno od teoretycznego modelu, jak też od fenologicznego behavioru wymienionych powyżej gatunków. Równocześnie przebiegające procesy wzrostu i rozwoju, a zatem wczesny podział zasobów na organy wegetatywne i generatywne, jest niekiedy wyrazem przystosowania się gatunku do zmiennych, w sposób nieprzewidywalny, warunków środowiska. Klasycznym przykładem takiej gospodarki zasobami są chwasty ogródków, rabatek kwiatowych i trawników, np. *Poa annua* L., *Senecio vulgaris*, liczne gatunki z rodzaju *Veronica* czy też wymienione już wcześniej *Soliva pterosperma* i *S. valdiviana* (Harper 1977, Maxwell i in. 1986). Częste zabiegi pielęgnacyjne, zwłaszcza zaś pielenie i koszenie, uniemożliwiłyby im wydanie choćby minimalnej liczby nasion, gdyby zakwitły one dopiero po zakończonej fazie wzrostu.

Nakładanie się fazy wegetatywnej i generatywnej zachodzi także u roślin naturalnych ekosystemów i to niezależnie od żyzności siedlisk, np. u *Datura discolor* Bernh. (O'Dowd i Hay 1980), *Lesquerella gordonii* (Delph 1986), *Aira caryophyllea* (Rozijn i Van der Werf 1986), *Urtica urens* L. (Boot i in. 1986).

Odmienna gospodarka zasobami w czasie może charakteryzować nawet blisko spokrewnione gatunki występujące w tej samej fitocenozie, tak jak *Aira praecox* L. i *A. caryophyllea* — jednorocznych, zimujących roślin wydmowych. Z ostatnich badań Rozijn i Van der Werfa (1986) wynika, że wykształcił się u nich całkowicie różny behavior fenologiczny, wskutek czego w całkowicie różny sposób są także przystosowane do okresów suszy. U *A. praecox* faza wzrostu wyprzedza w czasie zakwitanie, przy czym na suszę roślina reaguje natychmiastowym przerwaniem fazy wegetatywnej i przekazywaniem wcześniej zgromadzonych zasobów do zaczątków organów generatywnych. U *A. caryophyllea* wzrost odbywa się praktycznie w ciągu całego cyklu życiowego,

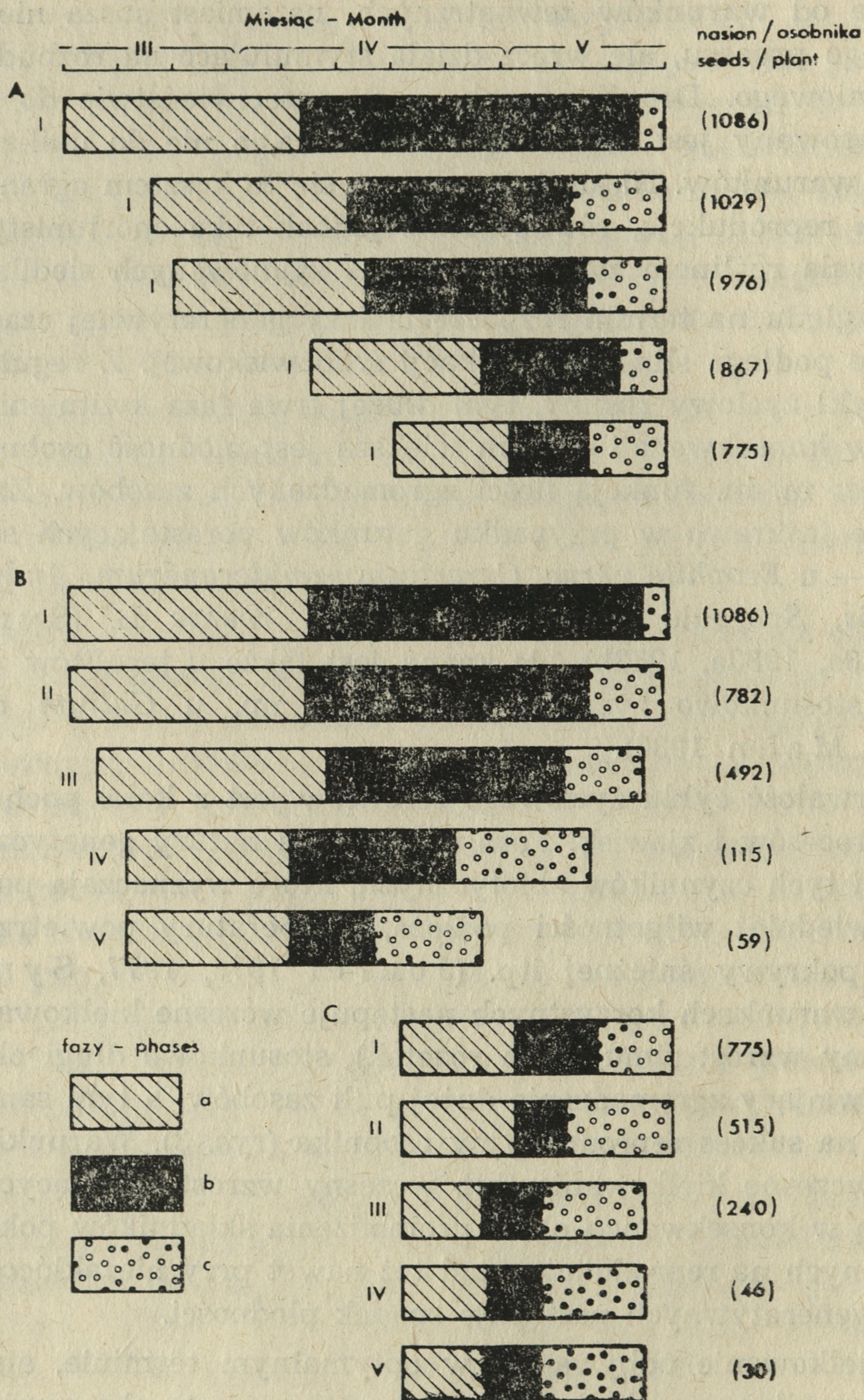
niezależnie od warunków zewnętrznych, natomiast susza nie tylko nie hamuje tego procesu, ale wręcz działa stymulująco na rozbudowę systemu korzeniowego. Drugi gatunek — w przeciwieństwie do pierwszego — przystosowany jest zatem do tolerowania, a nie do unikania, niekorzystnych warunków. Naturalnie odbywa się to kosztem ograniczenia nakładów na reprodukcję, równocześnie jednak taka oportunistyczna strategia pozwala roślinom zwiększyć zakres zajmowanych siedlisk.

Bez względu na termin rozpoczęcia fazy generatywnej czas jej trwania zwykle podlega silnej modyfikacji środowiskowej. Z reguły im dłuższy jest cykl życiowy rośliny, tym dłużej trwa faza kwitnienia i owocowania, a w konsekwencji — tym większa jest płodność osobnika. Zależność ta jest m. in. funkcją ilości zgromadzonych zasobów. Zaznacza się szczególnie jaskrawo w przypadku gatunków porastających suche, jałowe gleby — u *Erophila verna*, *Cerastium semidecandrum*, *Androsace septentrionalis*, *Spergula vernalis*, *Trifolium arvense* L. (Symonides 1974c, 1978a, 1983a, 1983b), ale znana jest także u terofitów występujących na stosunkowo żyznym podłożu — np. u *Galium aparine* L. (Groll i Mahn 1986).

Długotrwałość cyklu życiowego terofitów jest z kolei pochodną kilku różnych procesów i zjawisk. Poza czynnikami natury genetycznej podlega kontroli tych czynników abiotycznych, które wyznaczają początek cyklu: odpowiedniej wilgotności podłoża, temperatury powietrza i gleby, zanikania pokrywy śnieżnej itp. (Jouret 1976, 1977, Symonides 1978a). W warunkach korzystnych następuje wczesne kiełkowanie nasion (lub wczesny wzrost zimujących rozetek), stosunkowo długi okres wzrostu umożliwiający zgromadzenie dużej puli zasobów, a tym samym wzrasta szansa na sukces reprodukcyjny osobnika (rys. 3). Warunki uniemożliwiające wczesne kiełkowanie (lub wczesny wzrost zimujących rozetek) ograniczają w konsekwencji okres gromadzenia składników pokarmowych przeznaczonych na reprodukcję, stąd też nawet przy niezakłóconym przebiegu faz generatywnych następuje spadek płodności.

Jeśli kiełkowanie odbywa się w optymalnym terminie, ale warunki wzrostu juwenilnego osobnika są niekorzystne, często obserwuje się skrócenie fazy wegetatywnej, przyspieszenie kwitnienia i owocowania i wcześniejsze zamieranie rośliny. Zawsze w takich przypadkach roślina osiąga mniejszą biomasę, skutkiem czego mniejsza jest także płodność. Obniżenie nakładów na reprodukcję odbywa się w takiej sytuacji zarówno u roślin wstrzymujących procesy wzrostu w momencie zapoczątkowania fazy generatywnej, jak też u roślin charakteryzujących się równoległym przebiegiem wzrostu i rozwoju.

Skrócenie cyklu i przyspieszenie kwitnienia jako reakcję rośliny na niekorzystne warunki wzrostu wielokrotnie opisywano w literaturze przedmiotu. Znana jest u gatunków naturalnych i półnaturalnych eko-



Rys. 3. Wpływ długotrwałości cyklu życiowego i faz generatywnych na płodność przeciętnego osobnika *Erophila verna*

A — w różnych latach, podobne zagęszczenie populacji, B i C — w tych samych latach przy — odpowiednio — wczesnym i późnym sezonowym rozwoju populacji i różnym zagęszczeniu; fazy: a — wzrost wegetatywny, b — kwitnienie i owocowanie, c — rozsiewanie nasion; zagęszczenie populacji: I — 1—2, II — 5—10, III — 15—35, IV — 45—55, V — > 55 osobników na 0,01 m² (wg Symonides 1983a, 1983b)

Effect of longevity of life cycle and generative phases on average individual fecundity of *Erophila verna*

A — in different years at similar population density, B and C — in the same year

systemów, np. u *Floerkea proserpinacoides* Willd. (Smith 1983b), *Linanthus androsaceus* (Schmitt 1983), *Phleum arenarium* i *Veronica arvensis* L. (Ernst 1983b), jak też u gatunków charakterystycznych dla ekosystemów całkowicie ukształtowanych przez człowieka, np. u *Linum grandiflorum* Desf. var. *rubrum* (Fowler 1984). Według Ernsta (1983b) zjawisko to nie zachodzi jedynie u gatunków ze stosunkowo głębokim systemem korzeniowym.

Możliwość przerwania wzrostu wegetatywnego i niejako przedwczesnego rozwoju organów rozrodczych stanowi ważną, ale nie jedyną, właściwość gospodarki zasobami krótko żyjących organizmów semelparycznych, dzięki której mogą one egzystować w niekorzystnych, zmiennych warunkach środowiska. Okazuje się, że u terofitów wykształciły się także pewne mechanizmy zabezpieczające wydanie potomstwa pomimo nagłych zmian czynników zewnętrznych w fazach generatywnych.

W najprostszym przypadku polegają one na stopniowym, rozłożonym w czasie, rozwoju poszczególnych kwiatów i owoców w ramach jednego osobnika, wskutek czego wzrasta szansa na produkcję nasion przynajmniej w nielicznych owocach (Schmitt 1983). Niekiedy, jak u *Geranium carolinianum* L., zależnie od terminu dojrzewania stopniowo pojawiających się kwiatów i owoców istotnie (o 46%) różni się ciężar nasion, a także okres ich spoczynku, co w sumie zwiększa dostosowania gatunku do zmiennych warunków środowiska (Roach 1986).

Nierównoczesny pojaw kwiatów jest przede wszystkim wyrazem „oszczędnej” gospodarki zasobami, może mieć jednak inne źródło i inne znaczenie. Na przykład u roślin owadopylnych stopniowy pojaw kwiatów jest rezultatem doboru prowadzącego do wzrostu atrakcyjności rośliny dla zapylaczy i tym samym efektywniejszego wykorzystania naturalnych sprzymierzeńców (Thompson 1980).

Niezależnie od właściwości charakteryzujących fenologię osobnika (wstrzymanie wzrostu i gwałtowne przejście w fazę generatywną, stopniowy rozwój kwiatów i owoców, lub — na odwrót — równoczesny przebieg faz wegetatywnych i generatywnych) w populacjach wielu gatunków terofitów występuje zróżnicowanie osobników pod względem ich fenologicznego behawioru, zaznaczające się już w momencie kiełkowania nasion (Arthur i in. 1973, Hakansson 1983, Mack i Pyke 1984). Jest ono efektem produkcji diaspor o zróżnicowanym okresie spoczynku, nawet w tym samym owocu. Zależnie od terminu kiełkowania (wiosna, lato, jesień) poszczególne osobniki i ich kohorty żyją w różnych warunkach, mają zróżnicowane możliwości gromadzenia zasobów, na

at early and late seasonal population development and different density, respectively; phases: a — vegetative growth, b — flowering and fruiting, c — seed dispersal; population density: I — 1—2, II — 5—10, III — 15—35, IV — 45—55, V — > 55 individuals per 0.01 m² (after Symonides 1983a, 1983b)

różne okresy przypada także oddziaływanie czynników niekorzystnych, co w sumie także różnicuje ich płodność, ale z drugiej strony jest warunkiem przetrwania populacji (gatunku).

2.3. Transport składników pokarmowych z organów wegetatywnych do generatywnych

Trzeci warunek optymalnej strategii reprodukcyjnej terofitów — przemieszczanie się składników pokarmowych z organów wegetatywnych do generatywnych — udokumentowany jest słabo, choć uważa się, iż jest zjawiskiem powszechnym u terofitów w warunkach niskiej zasobności biotopu (Chapin 1980). Na ogół zgodne są opinie co do różnej efektywności wewnętrznego transportu składników pokarmowych u różnych gatunków, nawet jeśli występują one na tym samym siedlisku. Efektywność ta jest nie tylko funkcją potencjału reprodukcyjnego rośliny, ale także jej ogólnej fizjologicznej sprawności oraz obecności lub braku mikoryzy (Harper 1977, Ernst 1983a).

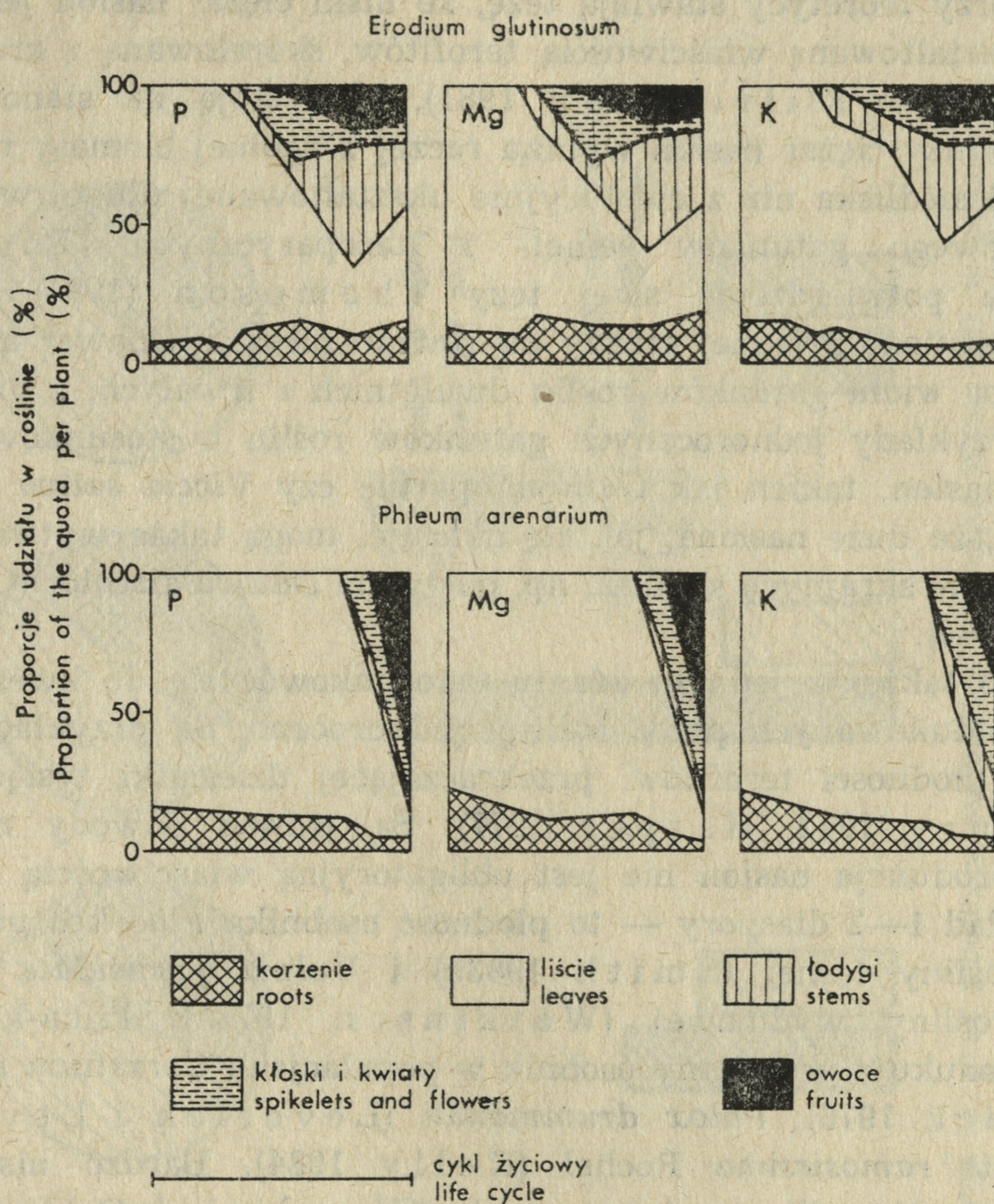
Z konkretnych przykładów podawanych w literaturze można tu wymienić aktywny transport azotu, fosforu i potasu — z liści do rozwijających się nasion — u *Aristida oligantha*, rośliny zaburzonych siedlisk i wczesnych stadiów sukcesji na ugorach (Adams i Wallace 1985) oraz azotu i fosforu u kilku gatunków nietrwałych muraw: *Bromus mollis* L., *B. diandrus* Roth. i *Vulpia megalura* Nutt. (Woodmansee i Duncan 1980).

Przemieszczanie się składników pokarmowych może także mieć miejsce wówczas, gdy z powodu nagłej zmiany warunków wzrostu następuje skrócenie fazy wegetatywnej i przyspieszenie kwitnienia, tak jak u *Phleum arenarium* i *Erodium glutinosum* Dum. w przypadku suszy (Ernst 1983a). Zmagazynowane w różnych organach wegetatywnych składniki pokarmowe, zwłaszcza zaś azot i fosfor w młodych liściach, są wówczas błyskawicznie kierowane do zawiązków kwiatów (rys. 4).

W literaturze można znaleźć jednak dowody na to, że dopływ składników pokarmowych z organów wegetatywnych do generatywnych nie jest obligatoryjną właściwością wszystkich terofitów. Zjawiska tego nie stwierdzono np. u *Cassia fasciculata* Michx. (Kelly 1986), a prawdopodobnie nie zachodzi ono także u tych gatunków terofitów, które porastają żyzne gleby i charakteryzują się równoczesnym przebiegiem faz generatywnych i wegetatywnych.

2.4. Ciężar i liczba nasion

Dla większości gatunków roślin jednorocznych charakterystyczny jest niski ciężar nasienia, a więc niewielki wkład biomasy (energii) w produkcję jednej diaspory i równocześnie stosunkowo duża liczba diaspor



Rys. 4. Przemieszczanie się składników pokarmowych z organów wegetatywnych do organów generatywnych *Erodium glutinosum* i *Phleum arenarium* podczas ich cyklu życiowego (wg Ernst a 1983a, zmienione)

Nutrient translocation from vegetative to generative organs in *Erodium glutinosum* and *Phleum arenarium* during their life cycle (after Ernst 1983a, modified)

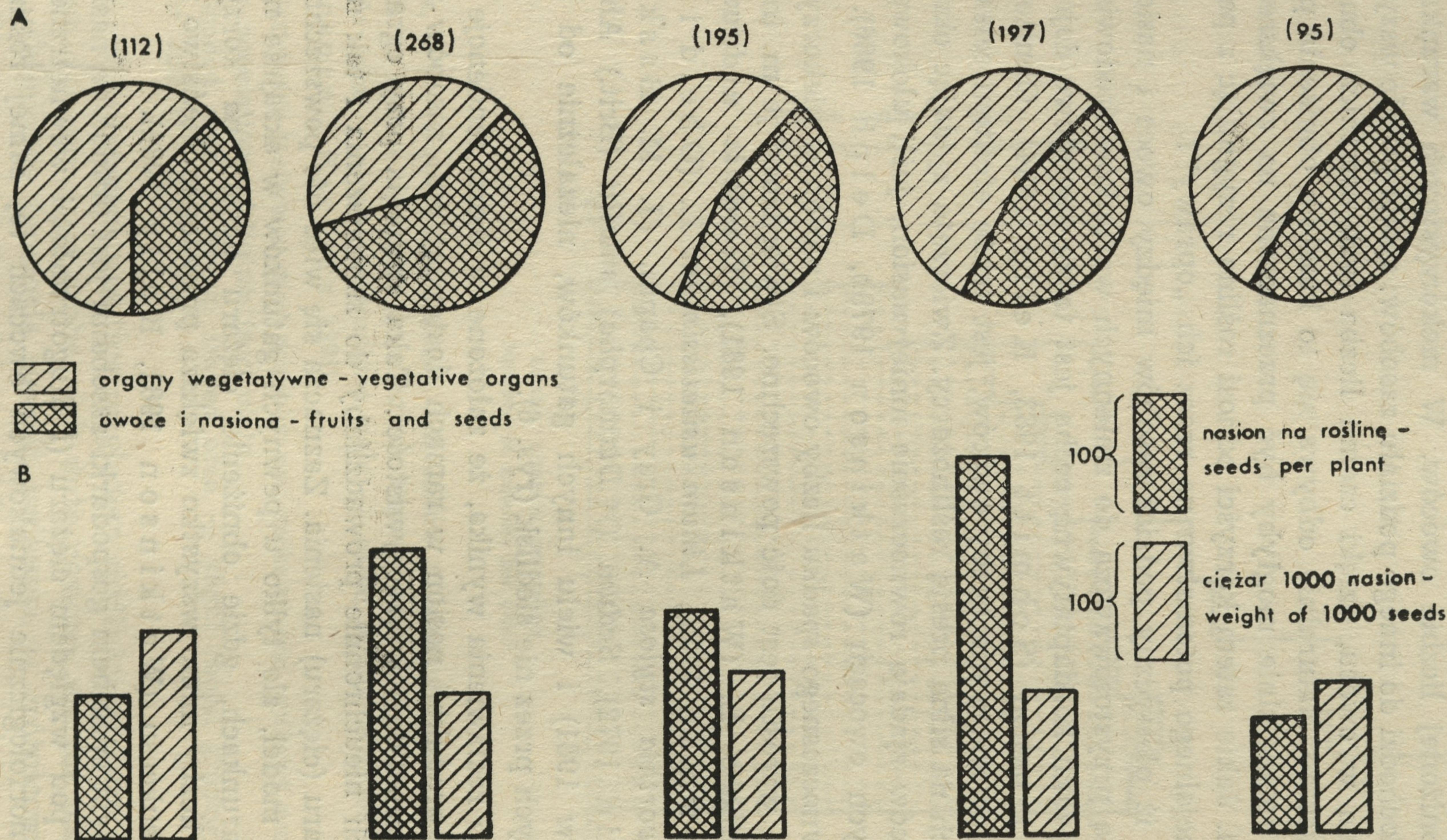
wytwarzanych przez osobnika. Baker (1974), Harper (1977) i Rabinowitz (1978) podkreślają, że taki podział zasobów przeznaczonych na reprodukcję jest w przypadku krótko żyjących organizmów semelparycznych optymalny. Stwarza diasporom największą szansę kolonizacji niewielkich luk w zwartej pokrywie roślin trwałych lub też znalezienia się w „bezpiecznym” miejscu do kiełkowania na siedliskach skrajnych. W opinii niektórych autorów drobne diaspory łatwiej wnika do gleby tworząc tzw. bank, co w powiązaniu z dużą liczbą jednostek propagacji stanowi warunek wydania potomstwa i tym samym przetrwania jednorazowo tylko rozmnażających się gatunków roślin w mało stabilnym środowisku (Cohen 1966, Roberts i Feast 1973, Grime 1979).

Niektórzy teoretycy stawiają tezę, że niski ciężar nasion jest ewolucyjnie ukształtowaną właściwością terofitów, skorelowaną z krótkim cyklem życiowym (Silvertown 1981). Inni stoją na stanowisku, iż mały lub duży ciężar nasion wynika raczej z ogólnej biomasy rośliny i z zasobności siedliska niż z ewolucyjnie ukształtowanej długości cyklu życiowego gatunków semel- i iteroparycznych (Thompson 1984). Na potwierdzenie swej tezy Thompson (1984) przytacza dane wskazujące z jednej strony na równie niski lub nawet niższy ciężar diaspor wielu gatunków roślin dwuletних i trwałych, z drugiej zaś podaje przykłady jednorocznych gatunków roślin o stosunkowo dużym ciężarze nasion, takich jak *Galium aparine* czy *Viccia sativa* L. Warto zaznaczyć, że duże nasiona, jak się okazuje, mogą także wytwarzać rośliny wybitnie skrajnych siedlisk, np. pustynna *Datura discolor* (O'Dowd i Hay 1980).

Trudno także w jednym zdaniu ustosunkować się do kwestii liczby nasion produkowanych przez rośliny jednoroczne. Są przykłady bardzo wysokiej płodności terofitów, przekraczającej dziesiątki tysięcy nasion (Salisbury 1942, Harper 1977). Są jednak dowody na to, że wysoka produkcja nasion nie jest obligatoryjną właściwością terofitów. Na przykład 1—2 diaspor — to płodność osobnika *Floerkea proserpinacoides*, rośliny leśnej (Smith 1983b) i *Vulpia fasciculata* (Forskål) Samp., rośliny wydmowej (Watkinson 1978a); kilka-kilkanaście nasion produkuje przeciętny osobnik w populacjach *Cerastium atrovirens* Bab. (Mack 1976), *Phlox drummondii* (Leverich i Levin 1979) i *Myosotis ramosissima* Rochel (Kelly 1984). Bardzo niska bywa także płodność roślin geokarpicznych (Cheplick i Quinn 1982).

Z powyższych danych wynika, że podział ogólnej puli zasobów przeznaczonych na reprodukcję — na dużą lub małą liczbę nasion — nie jest cechą, którą można przypisać terofitom jako takim. Wiele danych natomiast wskazuje, że płodność rośliny jednorocznej, mierzona liczbą produkowanych przez nią diaspor, waha się niekiedy w bardzo szerokim zakresie u tego samego gatunku. Pośrednio świadczy to o zmiennym wysiłku reprodukcyjnym, ale także o stosunkowo stałym ciężarze diaspor (Harper 1977).

Na przykład u *Salicornia europaea* L. produkcja diaspor w przeliczeniu na jednego osobnika osiąga wartość 36—936 (Jefferies i in. 1981), u *Polygonum cascadense*: 21—221 (Hickman 1975), a w jeszcze szerszym zakresie, bo 24—1675, waha się u *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schultz (Klemow i Raynal 1983). Z reguły produkcja nasion wyraźnie spada wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji, tak jak u *Erophila verna* (Symonides 1983b) czy u *Vulpia fasciculata* (Watkinson i Harper 1978), chociaż można podać przykład braku takiej zależności, jak u sąsiada *E. verna* — *Spergula vernalis* (rys. 5).



Rys. 5. Porównanie wysiłku reprodukcyjnego (A) oraz płodności osobników i ciężaru nasion (B) w pięciu lokalnych populacjach *Spergula vernalis* o zróżnicowanym zagęszczeniu
 W nawiasach podano liczbę osobników na 1 m² (wg Symonides 1974a)
 Comparison between reproductive effort (A) and fecundity, as well as seeds weight (B) in five local populations of *Spergula vernalis* at their different density Individual number per 1 m² in brackets (after Symonides 1974a)

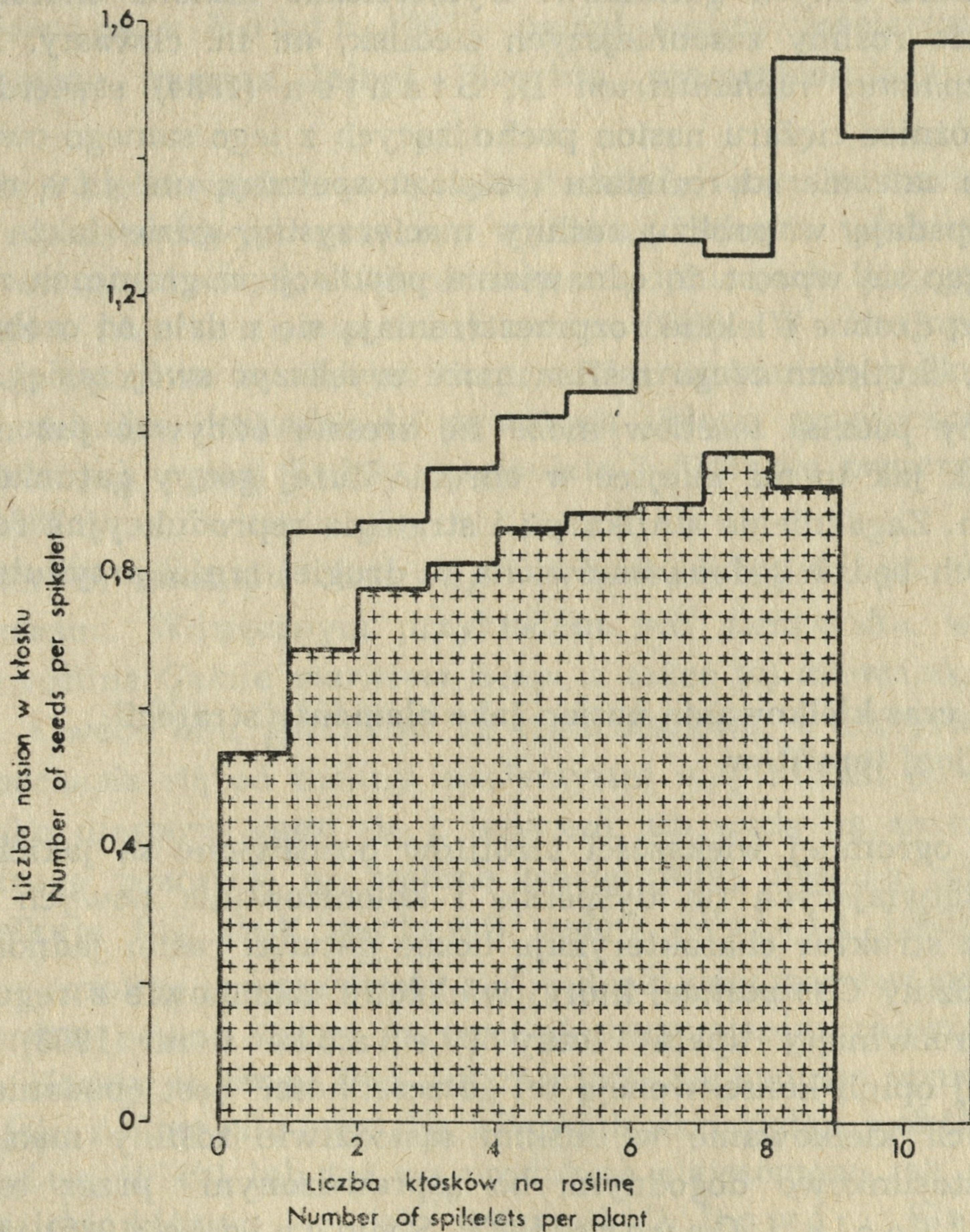
Nie zawsze także liczba nasion wytworzonych w owocu jest wielkością stałą, jak u *Phlox drummondii*, a spadek płodności osobnika spowodowany brakiem odpowiedniej ilości zasobów znajduje odzwierciedlenie nie tylko w obniżonej liczbie owoców. W niekorzystnych warunkach wzrostu często dochodzi do innego podziału zasobów: spada przede wszystkim liczba nasion w owocu, dzięki czemu liczba tych ostatnich obniża się mniej drastycznie. Naturalnie odbywa się to kosztem obniżenia puli zasobów, które potencjalnie mogłyby być przeznaczone na zwiększenie produkcji nasion. Jakie zatem korzyści odnosi roślina rezygnując z pewnej liczby potencjalnego potomstwa na rzecz ich „oprawy”?

Okazuje się, iż plastyczny podział zasobów między owoce i nasiona jest ważną cechą przystosowawczą do zmiennych warunków środowiska i w takim przypadku koadaptatywną cechą jest także stopniowe dojrzewanie owoców i nasion (Schmitt 1983, Kelly 1984). Obniżenie liczby nasion w owocu, a nie liczby owoców, jest także efektem selekcji roślin narażonych na silną presję roślinożercy. Zwierzęta zjadając określoną liczbę owoców zjadają równocześnie mniej nasion, jeśli ulokowane są w liczniejszych owocach (Watkinson 1978b, Delph 1986).

Zjawisko równoczesnego spadku liczby owoców i nasion w niekorzystnych warunkach wzrostu jest dość powszechne. Stwierdzono je m. in. u *Agrostemma githago* L. (Watkinson 1981), *Teesdalia nudicaulis* (L.) R. Br. (Newman 1965), *Linum usitatissimum* L. (Obeid i in. 1967), *Leavenworthia stylosa* A. Gray i Chapm. (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1972), *Sedum* (= *Diamorpha*) *smallii* (Brit.) Ahles (Clay i Shaw 1981) i wielu innych gatunków, niezależnie od rodzaju zajmowanych przez nie siedlisk (rys. 6).

Z powyższego zestawienia wynika, że założone w teorii tendencje do jak największej produkcji nasion w ramach dostępnej puli zasobów nie znajdują odzwierciedlenia w rzeczywistości. Taka strategia przy ograniczonych zasobach nieuchronnie prowadziłaby do zmniejszenia i tak niewielkiego rozmiaru (ciężaru) nasienia. Zaznacza się więc nie powszechnie, jak to sugeruje model, ale tylko u pewnych gatunków w skrajnie niekorzystnych warunkach, gdzie obniżenie ciężaru nasion na korzyść zwiększenia ich liczby mimo wszystko zwiększa prawdopodobieństwo reprodukcyjnego sukcesu (Watkinson 1981, Kelly 1984).

Wyrafinowanym sposobem gospodarki zasobami jest produkcja nasion zróżnicowanych pod względem ciężaru (i długotrwałości wewnętrznego spoczynku) w morfologicznie jednakowych owocach tej samej rośliny. Somatyczny polimorfizm nasion charakteryzuje np. *Salicornia europaea*. W jej owocach rozwijają się zarówno duże, jak też małe nasiona. Pierwsze kiełkują wczesną wiosną, są nietrwałe, ale odporne na wysokie stężenie soli w glebie. Drugie kiełkują późną wiosną i w ciągu lata, utrzymują się długo w glebie, natomiast nie tolerują zbyt wysokiego zasole-



Rys. 6. Zależność między liczbą ziarniaków w kłosku i liczbą kłosek przypadających na roślinę w dwóch populacjach *Vulpia fasciculata* białe pola — silne, zaciemnione pola — słabe zgryzanie przez króliki (wg Watkinsona i Harpera 1978)

Relationship between seed number per spikelet and spikelet number per plant in two populations of *Vulpia fasciculata* unshaded area — strong, shaded area — slight rabbit grazing (after Watkinson and Harper 1978)

nia. W zmiennym pod tym względem siedlisku większe prawdopodobieństwo sukcesu mają drobne lub duże nasiona, nie zaś wszystkie lub żadne. Odmienna fenologia siewek, związana ze zróżnicowanym terminem kiełkowania nasion, zwiększa także szansę pełniejszego wykorzystania zasobów z gleby (Philipupillai i Ungar 1984).

Polimorfizm nasion jest prawdopodobnie powszechnym zjawiskiem wśród jednorocznych halofitów, sygnalizowali je bowiem lub opisywali także Wilkoń-Michalska (1976) i Okusanya i Ungar

(1984) u kilku innych gatunków. Dymorficzne nasiona charakteryzują jednak także rośliny zasobniejszych siedlisk, m. in. chwasty. Na przykład u *Raphanus raphanistrum* L. Stanton (1984) stwierdził sześciokrotne różnice ciężaru nasion pochodzących z tego samego owocu. Według autora zależnie od rozmiaru i ciężaru spełniają one inną rolę: duże i ciężkie opadają w pobliżu rośliny macierzystej, gdzie także kiełkują przyczyniając się wprost do odnawiania populacji w granicach zajmowanego areału; drobne i lekkie rozprzestrzeniają się z dala od osobnika macierzystego, skutkiem czego roślina może zwiększyć swój zasięg.

Nierówny podział zasobów może się zresztą odbywać już na etapie owoców, tak jak to ma miejsce w obrębie dużej grupy gatunków amfikarpicznych. Zagadnienie amfikarpii i strategia reprodukcyjna roślin amfikarpicznych będzie jednak omówiona w drugiej części artykułu.

3. Miejsce i czas kiełkowania nasion jako elementy strategii reprodukcyjnej terofitów

Nasiona ogromnej większości terofitów pozbawione są jakichkolwiek struktur ułatwiających im dyspersję i kolonizowanie nowych siedlisk. Brak takich struktur charakteryzuje liczne gatunki roślin jednorocznych nawet z rodziny *Compositae*, której wieloletni członkowie z reguły mają doskonale rozwinięty aparat lotny (Venable i in. 1983). Wbrew powszechnej opinii konsekwencją tej „oszczędności” jest opadanie nasion, a później ich kiełkowanie w bliskim sąsiedztwie rośliny macierzystej, zatem w stosunkowo dogodnym, bo „sprawdzonym” przez tę roślinę miejscu (O’Toole i Cavers 1983, Symonides 1985). Dla roślin semelparycznych taki sposób rozsiewania ma istotne znaczenie, ponieważ ryzyko trafienia diaspor na podłoże uniemożliwiające im kiełkowanie, więc także ryzyko strat energii zainwestowanej w nasiona ograniczone jest w ten sposób do minimum (Klinkhamer i in. 1983).

Bardzo słabe rozprzestrzenianie się nasion stwierdzono zarówno u terofitów otwartych siedlisk, jak też zamkniętych ekosystemów leśnych. Na przykład większość nasion wydmowej *Vulpia fasciculata* opada w odległości zaledwie kilku centymetrów od rośliny macierzystej, nigdy natomiast ta odległość nie przekracza 70 cm (Watkinson 1978b). Nasiona porastającej jałowe murawy *Phlox drummondii* pomimo aktywnych mechanizmów rozsiewania nie pokonują odległości większej niż 4 m, przy czym na ogół padają na powierzchnię gleby w promieniu 1,3 m od osobnika macierzystego (Levin i Clay 1984). Nasiona *Euphrasia stricta* Host w stosunkowo zwartych, nakredowych zbiorowiskach trawiastych rozprzestrzeniają się na odległość nie większą niż 40—70 cm (During i in. 1985). Ziarniaki chwastu na polach ornych, *Panicum*

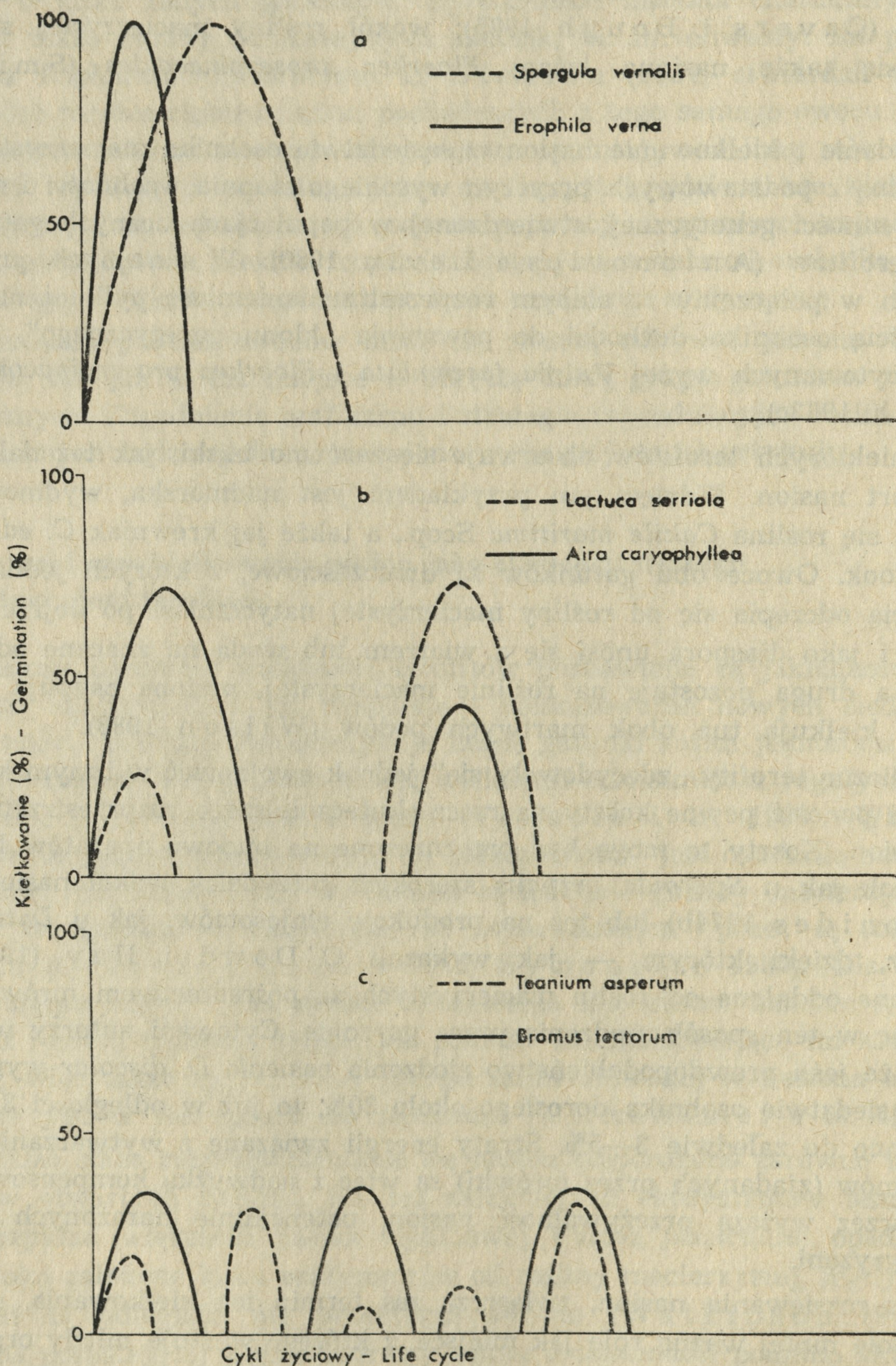
milliaceum L., nie wykraczają poza 1 m odległości od produkującej je rośliny (Cavers i Bough 1985); wokół rośliny macierzystej skupiają się także nasiona leśnej *Floerkea proserpinacoides* (Smith 1983b).

Opadanie i kiełkowanie nasion w sąsiedztwie osobnika macierzystego jest jedną z podstawowych przyczyn wysokiego stopnia wsobności i małej zmienności genetycznej, stwierdzonej w populacjach licznych gatunków terofitów (Antonovics i Levin 1980). W skrajnych przypadkach w połączeniu ze słabym rozprzestrzenianiem się pyłku i niską płodnością osobnika dochodzi do powstania „klonu genetycznego”, tak jak u cytowanych wyżej *Vulpia fasciculata* i *Floerkea proserpinacoides* (Smith 1983c).

U niektórych terofitów obserwuje się zarówno bliski, jak też daleki transport nasion. Wdzięcznym przykładem jest nadmorska, wydmowa, płożąca się roślina *Cakile maritima* Scop., a także jej krewniak *C. edentata* Hook. Owoce obu gatunków są dwuczęściowe, z których jedna z łatwością odczepia się od rośliny macierzystej natychmiast po dojrzaniu nasion i jako diaspora unosi się z wiatrem lub wodą na znaczne odległości, a druga pozostaje na roślinie macierzystej, nasiona osypują się więc i kiełkują tuż obok martwych pędów (Wilson 1983).

Nieliczne terofity „zdecydowały się” jednak ewoluować w innym kierunku i ponosić pewne koszty na rzecz skuteczniejszego rozprzestrzeniania nasion. Koszty te mogą być przeznaczone na budowę aparatów lotnych, tak jak u *Spergula vernalis* szerokich skrzydełek wokół nasienia (Symonides 1974b) lub też na produkcję elajosomów, jak u *Datura discolor*, dzięki którym — jak wykazali O'Dowd i Hay (1980) — są one oddalane od roślin macierzystych za pośrednictwem mrówek, unikając w ten sposób zjedzenia przez gryzone. Cytowani autorzy wykazali, że jeśli prawdopodobieństwo zjedzenia nasienia *D. discolor* wynosi w sąsiedztwie osobnika dorosłego około 30%, to już w odległości 3 m spada ono do zaledwie 3—5%. Straty energii związane z wytwarzaniem elajosomów (zjadanych przez mrówki) są więc z nadwyżką kompensowane poprzez wyższą przeżywalność nasion, potencjalnie narażonych na presję gryzoni.

Czas rozsiewania nasion, zwłaszcza zaś termin ich kiełkowania, odgrywa nie mniej ważną rolę jak miejsce, z którego startuje młody organizm. Jak wiadomo, większość terofitów kończy cykl życiowy tuż przed nadejściem niekorzystnej pory roku: upału, suszy, silnych wiatrów czy też ulewnych deszczów. Kiełkowanie w takich warunkach z góry przekreślałoby szansę siewek na przeżycie. Nic też dziwnego, że nasiona terofitów są w najrozmaitszy sposób „chronione” przed podjęciem takiego ryzyka.



Rys. 7. Schematyczny przebieg kiełkowania nasion u kilku gatunków terofitów; 100% — ogólna liczba skielkowanych nasion
 a — równoczesne kiełkowanie (wg Symonides 1974a, 1983a), b — dwa szczyty kiełkowania (wg Marksa i Prince'a 1981 oraz Rozijn i Van der Werfa 1986), c — rozłożone w czasie kiełkowanie, prowadzące do powstania kilku kohort siewek (wg Bartolome 1979 oraz Macka i Pyke'a 1984)

W najprostszym przypadku obserwuje się opóźnione rozsiewanie dia-spor, które pomimo pełnej dojrzałości pozostają „uwięzione” w owocach rośliny macierzystej na cały niekorzystny okres: suszy — jak np. u *Sedum acre* L. (Ernst 1983a) czy zbyt ulewnych deszczów — jak np. u *Sedum smallii* (Sharitz i McCormick 1973). Zostają uwolnione i natychmiast kiełkują dopiero po krytycznym okresie, niezależnie od jego długości.

U znacznie większej liczby gatunków wykształciły się jednak biochemiczne lub fizjologiczne mechanizmy zapobiegające przedwczesnemu z uwagi na warunki zewnętrzne kiełkowaniu nasion lub też różnicujące długość ich spoczynku. Dla przykładu nasiona roślin pustynnych zawierają inhibitory kiełkowania, dzięki którym pozostają w spoczynku w ciągu pory bezdeszczowej. Pierwsze intensywne opady deszczu wypłukują inhibitory, nasiona natychmiast kiełkują, zaś siewki mają stosunkowo korzystne warunki wzrostu (Went 1973, Freas i Kemp 1983, Spera i Wagner 1983). Z kolei w środowiskach o zmieniających się w sposób nieprzewidywalny warunkach dość powszechnym zjawiskiem jest zróżnicowany termin dojrzewania nasion pochodzących nawet z tego samego owocu. Skutkiem tego nasiona kiełkują niejednocześnie, tworząc np. jesienną i wiosenną kohortę, jak u *Erucastrum gallicum* (Klemow i Reynal 1983), *Papaver dubium* L. (Arthur i in. 1973) czy *Lactuca serriola* L. (Marks i Prince 1981), albo też kilka kohort w sezonie wegetacyjnym, jak u *Bromus tectorum* L. (rys. 7). W zmiennych warunkach środowiska nierównoczesne kiełkowanie zwiększa szansę pomyślnego rozwoju potomstwa, nic dziwnego więc, że jest ono podtrzymywane przez dobór.

U dużej liczby gatunków terofitów wykształciły się wreszcie swoiste przystosowania, dzięki którym nasiona tego samego osobnika tkwią w tzw. banku w glebie i kiełkują stopniowo w ciągu kilku, kilkunastu lub nawet kilkudziesięciu lat, chociaż co roku w tym samym okresie. Żywotność nasion niektórych terofitów jest zdumiewająca. Spera i Wagner (1983) stwierdzili np., że nasiona *Melilotus indicus* All. Fl. i *Chenopodium album* nie tracą zdolności kiełkowania nawet po 183 latach, *Medicago hispida* Gaertn. nawet po 200 latach od momentu rozsiewania.

Według niektórych autorów budowanie trwałego banku nasion i rozłożone w czasie, stopniowe kiełkowanie jest powszechną właściwością te-

Schematic course of seed germination in some therophyte species; 100% — total number of germinated seeds

a — simultaneous germination (after Symonides 1974a, 1983a), b — bimodal germination (after Marks and Prince 1981, as well as Rozijn and Vander Werf 1986), c — germination in time leading to several seedling cohorts (after Bartolome 1979, as well as Mack and Pyke 1984)

rofitów i podstawowym elementem ich strategii życiowej; odstępstwa od tej reguły należą do wyjątków (Harper 1977). Venable i Lawlor (1980) podkreślają przy tym, iż tendencja do długotrwałego spoczynku nasion wzrasta, jeśli maleje ich zdolność do rozprzestrzeniania. Ci sami autorzy stawiają ponadto tezę, iż długotrwały spoczynek nasion charakteryzuje przede wszystkim te gatunki, u których jest mało efektywny spoczynek indukowany. Wszyscy zgodni są co do tego, że stopniowe kiełkowanie nasion zapobiega szybkiemu, kierunkowemu doborowi, działa zatem stabilizująco na pulę genową populacji.

A co mówią fakty? Wielu autorów, prowadzących badania w różnych ekosystemach, istotnie stwierdziło długotrwały spoczynek i stopniowe kiełkowanie nasion u licznej grupy terofitów (m. in. Arthur i in. 1973, Friedman i Elberse 1976, Pollard 1982, Reynolds 1984, Maillette 1985). Można jednak przytoczyć co najmniej tyle samo danych na temat braku trwałego banku nasion u terofitów, niezależnie od ich płodności i rodzaju zajmowanych siedlisk (m. in. Marshall i Jain 1967, Bartholomew i in. 1973, Pemadasa i Lovell 1975, Mack 1976, Leverich i Levin 1979, J. M. Baskin i C. C. Baskin 1983, Freas i Kemp 1983, Smith 1983c, Symonides 1984, Maxwell i in. 1986).

Fakty nie potwierdzają także tezy Venable i Lawlor (1980). Wystarczy wskazać, że *Spergula vernalis* — pomimo łatwego rozprzestrzeniania — buduje trwały bank nasion, zaś występująca tuż obok *Erophila verna* pozbawiona jest zarówno struktur ułatwiających rozsiewanie nasion, jak też zdolności do długotrwałego przebywania ich w glebie bez utraty żywotności (Symonides 1978b, 1984). Okazuje się także, iż u niektórych gatunków terofitów długotrwały spoczynek nasion może wystąpić oprócz, a nie zamiast spoczynku indukowanego, jak np. u *Ambrosia artemisiifolia* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1980).

4. Optymalna strategia reprodukcyjna a ogólna strategia życiowa gatunków. Uwagi końcowe

Przedyskutowany w artykule teoretyczny model optymalnej strategii reprodukcyjnej terofitów ma dwa podstawowe braki. Po pierwsze całkowicie ignoruje kwestię kosztów związanych z męską funkcją rozrodczą, nie rozpatruje zatem także podziału zasobów na funkcje obu płci. Tymczasem jak wskazują dane empiryczne (niestety, bardzo skromne), nakłady na produkcję pyłku mogą być wprawdzie znacznie niższe niż ogół nakładów związanych z żeńską funkcją rozrodczą, bywa jednak, iż są niemal dokładnie takie same (Lemen 1980).

Po drugie, jak już zaznaczono we wstępie, model w zasadzie jest zbiorem założeń rozpatrujących problem maksymalizacji produkcji nasion

(płodność osobnika) w stosunku do zasobów środowiska, a nie optymalnej strategii reprodukcyjnej i z takim zastrzeżeniem powinien być weryfikowany.

Z przytoczonych w artykule, z konieczności nielicznych przykładów ilustrujących poszczególne tezy teoretycznego modelu można wyprowadzić trzy następujące podstawowe wnioski.

1. Nie ma gatunku, którego strategia reprodukcyjna byłaby zgodna we wszystkich punktach z teoretycznie optymalną.

2. Nie istnieje jakakolwiek inna strategia — jako alternatywa w stosunku do teoretycznie optymalnej — która byłaby wspólna, jeśli nie dla wszystkich, to przynajmniej dla znaczącej liczby gatunków.

3. Każdą strategię reprodukcyjną można uznać za „optymalną”, skoro gatunki realizujące jej program wydają potomstwo.

Brak jednej, uniwersalnej strategii reprodukcyjnej pomimo wspólnej, niejako nadrzędnej właściwości, jaką jest semelparyczność w powiązaniu z krótkim cyklem życiowym, nie zaskakuje zważywszy na duże zróżnicowanie środowisk opanowanych przez terofity. Według *Rabotnova* (1978) przodkowie obecnie żyjących gatunków zasiedlali wyłącznie obszary suche z luźną roślinnością i stałym deficytem wody w glebie; możliwe także, iż charakteryzowała je podobna strategia reprodukcyjna. Zrozumiałe jest jednak, że w ich historycznej wędrówce i stopniowym zasiedlaniu innych biotopów pierwotny wzorzec nie mógł być powielany. Bardziej natomiast fascynuje właśnie zbliżona strategia niektórych gatunków z całkowicie różnych środowisk, np. leśnej *Floerkea proserpinacoides* i wydmowej *Vulpia fasciculata*.

Rośliny obu gatunków charakteryzuje nie tylko brak trwałego banku nasion, bardzo niska produkcja nasion, słabe rozprzestrzenianie się diaspor i podobna, stosunkowo wysoka zdolność kiełkowania, ale także wysoka przeżywalność potomstwa, podobna reakcja na przegęszczenie populacji, podobne mechanizmy regulacji liczebności w cyklu wieloletnim (*Watkinson* 1978a, 1978b, *Watkinson* i *Harper* 1978, *Smith* 1983a, 1983b, 1983c). Wiele wspólnych cech obu gatunków ma charakter adaptacyjny, chociaż do zgoła innych warunków.

Z drugiej strony przytoczone w artykule dane wskazują na zróżnicowaną strategię gatunków występujących nawet w tej samej fitocenozie. Przypomnę w tym miejscu dla przykładu niektóre właściwości *Spergula vernalis* i *Erophila verna* — pary gatunków współwystępujących w luźnych murawach na wydmach śródlądowych. Pierwszy charakteryzuje się płodnością niezależną od zagęszczenia populacji, trwałym bankiem nasion wyposażonych w aparat lotny i nakładającym się na dwa sezony (zimę i wiosnę) cyklem życiowym (jednoroczny gatunek zimujący), drugi — płodnością zależną od zagęszczenia populacji, nietrwałymi, pozbawionymi aparatów lotnych nasionami i wybitnie krótkim, ograniczonym do kilku

wiosennych tygodni cyklem życiowym (Symonides 1974a, 1978b, 1983a, 1983b, 1984, Symonides i in. 1986). Możliwe, iż ewolucja tych gatunków nie przebiegała równocześnie. Niewykluczone też, że w sumie ich zróżnicowane cechy okazały się w danych warunkach środowiska tak samo korzystne, zostały zatem utrwalone przez dobór.

Analiza poszczególnych elementów składających się na ostateczny efekt reprodukcji wskazuje na ich ogromną plastyczność, przy czym reakcje roślin różnych gatunków na czynniki niekorzystne prowadzące do niskiej efektywności rozrodu nie zawsze są zrozumiałe. Trudno jednak behavior reprodukcyjny osobników jakiegokolwiek gatunku rozpatrywać w oderwaniu od ogólnej strategii życiowej, na którą składa się także suma przystosowań zwiększających szansę przeżycia potomstwa do okresu dojrzałości rozrodczej. Dopiero uwzględnienie obu składowych dopasowania pozwala na wyprowadzenie pewnych uogólnień. Okazuje się np., iż w stabilnych środowiskach niskiej produkcji krótkotrwałych nasion towarzyszy wysoka przeżywalność stadiów młodocianych, zaś z wysoką płodnością i długotrwałą żywotnością nasion wiąże się wysoka śmiertelność siewek. Chciałoby się dodać „na ogół” lub „często”, aby następne badania nie wykazały, że jest to jeszcze jeden mit.

Piśmiennictwo

- Abrahamson W. G. 1979 — Patterns of resource allocation in wild-flower populations of fields and woods — *Am. J. Bot.* 66: 71—79.
- Abrahamson W. G., Hershey B. J. 1977 — Resource allocation and growth in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats — *Bull. Torrey Bot. Club*, 104: 160—164.
- Adams D. E., Wallace L. L. 1985 — Nutrient and biomass allocation in five grass species in a Oklahoma Tallgrass prairie — *Am. Midl. Nat.* 113: 170—181.
- Antonovics J., Levin D. A. 1980 — The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411—455.
- Arthur A. E., Gale J. S., Lawrence K. J. 1973 — Variation in wild populations of *Papaver dubium*: VII. Germination time — *Heredity*, 30: 189—197.
- Baker H. G. 1974 — The evolution of weeds — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1—24.
- Bartholomew B., Eaton L. C., Raven P. H. 1973 — *Clarkia rubicunda*: a model of plant evolution in semi-arid regions — *Evolution*, 27: 505—517.
- Bartolome J. W. 1979 — Germination and seedling establishment in California annual grassland — *J. Ecol.* 67: 273—281.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1972 — Influence of germination date on survival and seed production of *Leavenworthia stylosa* — *Am. Midl. Nat.* 88: 318—323.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1980 — Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia* — *Ecology*, 61: 475—480.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1983 — Germination ecology of *Collinsia verna* (Watt.), a winter annual of rich deciduous woodlands — *Bull. Torrey Bot. Club*, 110: 311—315.
- Bazzaz F. A., Carlson R. W. 1979 — Photosynthetic contribution of flowers and seeds to reproductive effort of an annual colonizer — *New. Phytol.* 82: 223—232.

- Bell G. 1980 — The costs of reproduction and their consequences — *Am. Nat.* 116: 45—76.
- Bierzychudek P. 1981 — Pollinator limitation of plant reproductive effort — *Am. Nat.* 117: 838—840.
- Boot R., Raynal D. J., Grime J. P. 1986 — A comparative study of the influence of drought stress on flowering in *Urtica dioica* and *U. urens* — *J. Ecol.* 74: 485—495.
- Caswell H., Werner P. A. 1978 — Transient behaviour and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.) — *Ecology*, 59: 53—66.
- Cavers P. B., Bough M. A. 1985 — Proso millet (*Panicum miliaceum* L.) a crop and a weed (W: Studies on plant demography. Red. J. White) — Academic Press, Orlando, Florida, 143—155.
- Chapin F. S. 1980 — The mineral nutrition of wild plants — *ARES*, 11: 233—260.
- Cheplick G. P., Quinn J. A. 1982 — *Amphicarpum purshii* and the "pessimistic strategy" in amphicarpic annuals with subterranean fruit — *Oecologia (Berl.)*, 52: 327—332.
- Cid-Benevento C. R., Werner P. A. 1986 — Local distributions of old-field and woodland annual plant species: demography, physiological tolerances and allocation of biomass of five species grown in experimental light and soil-moisture gradients — *J. Ecol.* 74: 857—880.
- Clay K., Levin D. A. 1986 — Environment-dependent intraspecific composition in *Phlox drummondii* — *Ecology*, 67: 37—45.
- Clay K., Shaw R. 1981 — An experimental demonstration of density-dependent reproduction in natural population of *Diamorpha smalii*, a rare annual — *Oecologia (Berl.)*, 51: 1—6.
- Cohen D. 1966 — Optimizing reproduction in a randomly varying environment — *J. theor. Biol.* 12: 119—129.
- Cohen D. 1971 — Maximizing final yield when growth is limited by limiting resources — *J. theor. Ecol.* 33: 299—307.
- Cohen D. 1976 — The optimal timing of reproduction — *Am. Nat.* 110: 801—807.
- Delph L. F. 1986 — Factors regulating fruit and seed production in the desert annual *Lesquerella gordonii* — *Oecologia (Berl.)*, 69: 471—476.
- Denholm J. V. 1975 — Necessary condition for maximum yield in a senescing two-phase plant — *J. theor. Biol.* 52: 251—254.
- During H. J., Schenkeveld A. J., Verkaar H. J., Willems J. H. 1985 — Demography of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure (W: The population structure of vegetation. Red. J. White) — Junk, Dordrecht, Boston, Lancaster, 341—370.
- Ernst W. H. O. 1981 — Ecological implication of fruit variability in *Phleum arena-rium* L., an annual dune grass — *Flora*, 171: 387—398.
- Ernst W. H. O. 1983a — Mineral nutrition of two contrasting dune annuals, *Phleum arena-rium* and *Erodium glutinosum* — *J. Ecol.* 71: 197—209.
- Ernst W. H. O. 1983b — Anpassungsstrategien einjähriger Dünenpflanzen — *Verh. Ges. Ökologie*, 10: 485—495.
- Fenner M. 1986 — The allocation of minerals to seeds in *Senecio vulgaris* plants subjected to nutrient shortage — *J. Ecol.* 74: 385—392.
- Fowler N. L. 1984 — The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interactions in *Linum* — *J. Ecol.* 72: 307—318.
- Freas K. E., Kemp P. R. 1983 — Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants — *J. Ecol.* 71: 211—217.
- Friedman J., Elberse W. Th. 1976 — Competition between two desert va-

- rietes of *Medicago laciniata* (L.) Mill. under controlled conditions — *Oecologia* (Berl.), 22: 321—339.
- Grime J. P. 1979 — Plant strategies and vegetation processes — Willey, New York, ss. 257.
- Groll U., Mahn E.-G. 1986 — Zur Entwicklung ausgewählter Populationen des Kletten-Labkrautes (*Galium aparine* L.) — *Flora*, 176: 93—110.
- Grubb P. J. 1977 — The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche — *Biol. Rev.* 52: 107—145.
- Grubb P. J. 1982 — An experimental approach to understanding the control of relative abundance in roadside *Arrhenatheretum* — *J. Ecol.* 70: 845—863.
- Grubb P. J., Kelly D., Mitchley J. 1982 — The control of relative abundance in communities of herbaceous plants (W: The plant community as a working mechanism. Red. E. I. Newman) — Blackwell, Oxford, 79—97.
- Håkansson S. 1983 — Seasonal variation in the emergence of annual of weeds. An introductory investigation in Sweden — *Weed Res.* 23: 313—324.
- Harper J. L. 1977 — Population biology of plants — Academic Press, New York, ss. 892.
- Harper J. L., Ogden J. 1970 — The reproductive strategy of higher plants. I: The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. — *J. Ecol.* 58: 681—698.
- Harper J. L., White J. 1974 — The demography of plants — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419—463.
- Hart R. 1977 — Why are biennials so few? — *Am. Nat.* 111: 792—799.
- Hickman J. C. 1975 — Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (*Polygonaceae*) — *J. Ecol.* 63: 689—701.
- Hickman J. C. 1977 — Energy allocation and niche differentiation in four co-existing annual species of *Polygonum* in western North America — *J. Ecol.* 65: 317—326.
- Holt B. R. 1972 — Effect of arrival time on recruitment, mortality and reproduction in successional plant populations — *Ecology*, 53: 668—673.
- Jaksis F. M., Montenegro G. 1979 — Resource allocation of Chilean herbs in response to climatic and microclimatic factors — *Oecologia* (Berl.), 40: 81—89.
- Jefferies R. L., Davy A. J., Rudmik T. 1981 — Population biology of the salt marsh annual *Salicornia europaea* agg. — *J. Ecol.* 69: 17—31.
- Jones M. E. 1971 — The population genetics of *Arabidopsis thaliana*. II: Population structure — *Heredity*, 27: 51—58.
- Jong de T. J., Klinkhamer P. 1986 — Population ecology of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale*: an experimental and theoretical approach — Drukkerij Elinkwijk BV, Utrecht, ss. 236.
- Jouret M.-F. 1976 — Écologie de la dormance séminale et de la germination chez diverses espèces du genre *Impatiens* L. — *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* 109: 213—225.
- Jouret M.-F. 1977 — Relation entre la dormance séminale et la chorologie de diverses espèces du genre *Impatiens* L. — *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* 110: 119—128.
- Kawano S. 1975 — The productive and reproductive biology of flowering plants. II. The concept of life history strategy of plants — *J. Coll. Liberal Arts, Toyama Univ.* 8: 51—86.
- Kawano S., Hayashi S. 1977 — Plasticity in growth and reproductive energy allocation of *Coix Ma-yuen* Roman. cultivated at varying densities and nitrogen levels — *J. Coll. Liberal Arts, Toyama Univ.* 10: 61—92.
- Kawano S., Miyake S. 1983 — The productive and reproductive biology of flowering plants. X. Reproductive energy allocation and propagule output of five

- congeners of the genus *Setaria* (Gramineae) — *Oecologia* (Berl.), 57: 6—13.
- Kawano S., Nagai Y. 1975 — The productive and reproductive biology of flowering plants. I. Life history strategies of three *Allium* species in Japan — *Bot. Mag. Tokyo*, 88: 281—318.
- Kawano S., Nagai Y. 1982 — Further observations on the reproductive biology of *Erythronium japonicum* (L.) DECNE (Liliaceae) — *J. Phyto. Tax.* 30: 90—97.
- Kelly C. A. 1986 — Extrafloral nectaries, ants herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata* — *Oecologia* (Berl.), 69: 600—605.
- Kelly D. 1984 — Seeds per fruit as a function of fruits per plant in "depauperate" annuals and biennials — *New Phytol.* 96: 103—114.
- Kermit R. 1983 — The joint evolution of seed dormancy and flowering time in annual plants living in variable environments — *Theor. Popul. Biol.* 24: 213—243.
- King D., Roughgarden J. 1983 — Energy allocation patterns of the California grassland annuals *Plantago erecta* and *Clarkia rubicunda* — *Ecology*, 64: 16—24.
- Klemow K. M., Raynal D. J. 1983 — Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat — *J. Ecol.* 71: 691—703.
- Klinhamer P. G. L., de Jong T., Metz I. A. J. 1983 — An explanation for low dispersal rates: a simulation experiment — *Neth. J. Zool.* 34: 532—541.
- Lemen T. D. 1980 — Allocation of reproductive effect to the male and female strategies in wind pollinated plants — *Oecologia* (Berl.), 45: 156—159.
- Leverich W. J., Levin D. A. 1979 — Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii* — *Am. Nat.* 113: 881—903.
- Levin D. A., Clay K. 1984 — Dynamics of synthetic *Phlox drummondii* populations at the species margin — *Am. J. Bot.* 71: 1040—1050.
- Levin D. A., Turner B. L. 1977 — Clutch size in the *Compositae* (W: Evolutionary ecology. Red. B. Stonehouse i C. Perrins) — University Park Press, Baltimore, 215—222.
- Livdahl T. P. 1979 — Environmental uncertainty and selection for life-cycle delays in opportunistic species — *Am Nat.* 113: 835—842.
- Lovett Doust J. 1980 — A comparative study of life history and resource allocation in selected *Umbelliferae* — *Biol. J. Linn. Soc.* 13: 139—154.
- Mack R. N. 1976 — Survivorship of *Cerastium atrovirens* at Aberffraw, Aglesy — *J. Ecol.* 64: 309—312.
- Mack R. N., Pyke D. A. 1984 — The demography of *Bromus tectorum*: the role of microclimatical, grazing and discare — *J. Ecol.* 72: 731—748.
- Maillette L. 1985 — Modular demography and growth patterns of two annual weeds (*Chenopodium album* L. and *Spergula arvensis* L.) in relation to flowering (W: Studies on plant demography. Red. J. White) — Academic Press, Orlando, Florida, 239—255.
- Marks M., Prince S. 1981 — Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola* — *Oikos*, 36: 326—330.
- Marshall D. R., Jain S. K. 1967 — Cohabitation and relative abundance of two species of wild oats — *Ecology*, 48: 656—659.
- Maxwell Ch. D., Jacob N., Bollard S., Lovell P. 1986 — Factors affecting establishment and survival of *Soliva* (Onehung weed) at Auckland, New Zeland — *N. Z. J. Bot.* 24: 79—87.
- McIntyre G. I., Best K. F. 1978 — Studies on the flowering of *Thlaspi arvense* L. Genetic and ecological differences between early- and late-flowering strains — *Bot. Gaz.* 139: 190—195.
- McNamara J., Quinn J. A. 1977 — Resource allocation and reproduction in population of *Amphicarpum purshii* (Gramineae) — *Am. J. Bot.* 64: 17—23.

- McNeilly T., Antonovics J. 1968 — Evolution in closely adjacent populations. IV. Barriers to gene flow — *Heredity*, 23: 205—218.
- Newman E. I. 1965 — Factors affecting the seed production of *Teesdalia nudicaulis*. II. Soil moisture in spring — *J. Ecol.* 53: 211—232.
- Obeid M., Machin D., Harper J. L. 1967 — Influence of density on plant to plant variations in fiber flax, *Linum usitatissimum* — *Crop Sci.* 7: 471—473.
- O'Dowd D. J., Hay M. E. 1980 — Mutualism between harvests ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents — *Ecology*, 61: 531—540.
- Okusanya O. T., Ungar I. A. 1984 — Physiological polymorphic termination in *Spergularia marina* — *Bot. Soc. Am., Abstracts*, ss. 84.
- O'Toole J. J., Cavers P. B. 1983 — Input to seed banks of proso millet (*Panicum miliaceum*) in southern Ontario — *Can. J. Plant Sci.* 63: 1023—1033.
- Paltridge G. W., Denholm J. V. 1974 — Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth — *J. theor. Biol.* 44: 23—34.
- Paterniani E. 1969 — Selection for reproductive isolation between two populations of maize, *Zea mays* L. — *Evolution*, 23: 534—547.
- Pemadasa M. A., Lovell P. H. 1975 — Factors controlling germination of some dune annuals — *J. Ecol.* 63: 41—59.
- Pemadasa M. A., Lovell P. H. 1976 — Effects of the timing of the life-cycle on the vegetative growth of some dune annuals — *J. Ecol.* 64: 213—222.
- Philipupillai J., Ungar I. A. 1984 — The effect of seed dimorphism on the germination and survival of *Salicornia europaea* L. populations — *Am. J. Bot.* 71: 542—549.
- Pollard F. 1982 — Light induced dormancy in *Bromus sterilis* — *J. appl. Ecol.* 19: 563—568.
- Primack R. B. 1979 — Reproductive effort in annual and perennial species of *Plantago* (*Plantaginaceae*) — *Am. Nat.* 114: 51—62.
- Rabinowitz D. 1978 — Abundance and diaspore weight in rare and common prairie grasses — *Oecologia (Berl.)*, 37: 213—219.
- Rabotnov T. A. 1978 — On coenopopulations of plants reproducing by seeds (W: Structure and functioning of plant populations. Red. A. H. J. Freyssen i J. W. Woldendorp) — North Holland Publ. Comp., Amsterdam, Oxford, New York, 1—26.
- Reynolds D. N. 1984 — Population dynamics of three annual species of alpine plants in the Rocky mountains — *Oecologia (Berl.)*, 62: 250—255.
- Roach D. A. 1986 — Timing of seed production and dispersal in *Geranium carolinianum* — effects on fitness — *Ecology*, 67: 572—576.
- Roberts H. A., Feast P. M. 1973 — Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil — *J. appl. Ecol.* 10: 133—143.
- Rozijn N. A. M. G., Van der Werf D. C. 1986 — Effect of drought during different stages in the life-cycle on the growth and biomass allocation of two *Aira* species — *J. Ecol.* 74: 507—523.
- Salisbury E. J. 1942 — The reproductive capacity of plants. Studies in quantitative biology — G. Bell and Sons, L. T. D., London, ss. 304.
- Sarukhán J. 1976 — On selective pressures and energy allocation in populations of *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L., and *R. acris* — *Ann. Mo. Bot. Gard.* 63: 250—308.
- Schall B. A., Leverich W. J. 1981 — The demographic consequences of two-stage life cycles: survivorship and time of reproduction — *Am. Nat.* 118: 135—138.
- Schmitt J. 1983 — Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual — *Oecologia (Berl.)*, 59: 135—140.

- Sharitz R. R., McCormick J. F. 1973 — Population dynamics of two competing annual plant species — *Ecology*, 54: 723—740.
- Silvertown J. 1981 — Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history — *Am. Nat.* 117: 860—864.
- Silvertown J. 1982 — Introduction to plant population ecology — Harlow, Longman, ss. 209.
- Silvertown J. 1984 — Death of the elusive biennial — *Nature*, 310: 271—271.
- Silvertown J. 1985 — Survival, fecundity and growth of wild cucumber, *Echinocystis lobata* — *J. Ecol.* 73: 841—849.
- Smith B. H. 1983a — Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. I. Density-dependent growth and mortality — *J. Ecol.* 71: 391—404.
- Smith B. H. 1983b — Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. II. Density-dependent reproduction — *J. Ecol.* 71: 405—412.
- Smith B. H. 1983c — Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. III. Dynamics of seed and seedling populations — *J. Ecol.* 71: 413—425.
- Snell T. W., Burch D. G. 1975 — The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (*Euphorbiaceae*) — *Ecology*, 56: 742—746.
- Spira T. P., Wagner L. K. 1983 — Variability of seeds up to 211 years old extracted from adobe brick buildings of California and Northern Mexico — *Am. J. Bot.* 70: 303—307.
- Stanton M. L. 1984 — Developmental and genetic sources of seed weight variation in *Raphanus raphanistrum* L. (*Brassicaceae*) — *Am. J. Bot.* 71: 1090—1098.
- Struik G. J. 1965 — Growth patterns of some native annual and perennial herbs in southern Wisconsin — *Ecology*, 46: 401—420.
- Symonides E. 1974a — Populations of *Spergula vernalis* Willd. from different dune biotopes of the Toruń Basin — *Ekol. pol.* 22: 417—440.
- Symonides E. 1974b — Morphological variability of *Spergula vernalis* Willd. from different dune biotopes of the Toruń Basin — *Ekol. pol.* 22: 417—440.
- Symonides E. 1974c — The phenology of *Spergula vernalis* Willd. in relation to microclimatic conditions — *Ekol. pol.* 22: 441—456.
- Symonides E. 1978a — Effect of population density on the phenological development of individuals of annual plant species — *Ekol. pol.* 26: 273—286.
- Symonides E. 1978b — Number, distribution and specific composition of diaspores in the soil of the plant association *Spergulo-Corynephorretum* — *Ekol. pol.* 26: 111—122.
- Symonides E. 1979a — The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations — *Ekol. pol.* 27: 191—234.
- Symonides E. 1979b — The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities — *Ekol. pol.* 27: 235—257.
- Symonides E. 1983a — Population size regulation as a result of intra-population interactions. I. Effect of density on survival and development of individuals of *Erophila verna* (L.) C. A. M. — *Ekol. pol.* 31: 839—882.
- Symonides E. 1983b — Population size regulation as a result of intra-population interactions. II. Effect of density on the growth rate, morphological diversity and fecundity of *Erophila verna* (L.) C. A. M. individuals — *Ekol. pol.* 31: 883—912.
- Symonides E. 1984 — Population size regulation as a result of intra-population interactions. III. Effect of *Erophila verna* (L.) C. A. M. population density on the abundance of the new generation of seedlings. Summing-up conclusions — *Ekol. pol.* 32: 557—580.

- Symonides E. 1985 — Population structure of psammophyte vegetation (W: The population structure of vegetation. Red. J. White) — Junk, Dordrecht, Boston, Lancaster, 265—291.
- Symonides E., Silvertown J., Andreassen V. 1986 — Population cycles caused by overcompensating density-dependence in an annual plant — *Oecologia* (Berl.), 71:156—158.
- Thompson J. D. 1980 — Skewed flowering distribution and pollinator attraction — *Ecology*, 61: 572—579.
- Thompson K. 1984 — Why biennials are not as few as they ought to be — *Am. Nat.* 123: 854—861.
- Thompson K., Stewart A. J. A. 1981 — The measurement and meaning of reproductive effort in plants — *Am. Nat.* 117: 205—211.
- Tilman D. 1986 — Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages — *Ecology*, 67: 555—563.
- Van Andel J., Rozijn N. A. M. G., Ernst W. H. O., Wellissen H. J. M. 1986 — Variability in growth and reproduction in F_1 families of an *Erophila verna* population — *Oecologia* (Berl.), 69: 79—85.
- Van Andel J., Vera F. 1977 — Reproductive allocation in *Senecio sylvaticus* and *Chamaenerion angustifolium* in relative to mineral nutrition — *J. Ecol.* 65: 747—758.
- Venable D. L., Lawlor L. 1980 — Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time — *Oecologia* (Berl.), 46: 272—282.
- Venable D. L., Lawrence D., Levin D. A. 1983 — Morphological dispersal structures in relation to growth habitat in the *Compositae* — *Plant Syst. Evol.* 143: 1—16.
- Vincent T. L., Pulliam H. R. 1980 — Evolution of life history strategies for an asexual plant model — *Theor. Popul. Biol.* 17: 215—231.
- Watkinson A. R. 1978a — The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. II. The dynamics of seed populations — *J. Ecol.* 66: 35—44.
- Watkinson A. R. 1978b — The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. III. The dispersal of seeds — *J. Ecol.* 66: 483—498.
- Watkinson A. R. 1981 — Interference in pure and mixed populations of *Agrostemma githago* — *J. appl. Ecol.* 18: 967—976.
- Watkinson A. R., Harper J. L. 1978 — The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations — *J. Ecol.* 66: 15—33.
- Weaver S. E., Warwick S. I., Thompson B. K. 1982 — Comparative growth and atrazine response of resistant and susceptible populations of *Amaranthus* from Southern Ontario — *J. appl. Ecol.* 19: 611—620.
- Went F. W. 1973 — Competition among plants — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70: 585—590.
- Werner P. A. 1975 — Predictions of fate from rosette size in Teasel (*Dipsacus fullonum* L.) — *Oecologia* (Berl.), 20: 197—201.
- Wilkoń-Michalska J. 1976 — Struktura i dynamika populacji *Salicornia patula* Duval-Jouve — UMK, Rozpr., Toruń, ss. 156.
- Williams R. B., Bell K. L. 1981 — Nitrogen allocation in Mojave Desert winter annuals — *Oecologia* (Berl.), 48: 145—150.
- Wilson M. F. 1983 — Plant reproductive ecology — J. Willey and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, ss. 282.
- Woodmansee R. G., Duncan D. A. 1980 — Nitrogen and phosphorus dynamics and budgets in annual grassland — *Ecology*, 61: 893—904.

Summary

The paper discusses conditions of the model of optimal reproductive strategy of therophytes as a consequence of their semelparity and short life cycle. Theoretically optimal strategy assumes: (1) a high reproductive effort (Hart 1977, Bell 1980), (2) a flash from a vegetative into reproductive phase, that should occur at the end of a cycle (Cohen 1976, Vincent and Pulliam 1980), (3) an inner transport of nutrients from vegetative to generative organs (Chapin 1980, Wilson 1983) and (4) a maximum — in relation to the habitat capacity — seed production (Harper 1977, Silvertown 1982).

The results of the empirical studies show that neither of the characters mentioned above constitutes the strategy of therophytes as a whole. Individual species are characterized by: a high (e. g. Symonides 1974a, Hickman 1975, Ernst 1981) or a low reproductive effort (e. g. Friedman and Elberse 1976, Abrahamson 1979, Jaksis and Montenegro 1979); a flash from vegetative to reproductive phase (King and Roughgarden 1983, Silvertown 1985, Rozijn and Van der Werf 1986), or the phase overlapping nearly from the beginning of the cycle (O'Dowd and Hay 1980, Boot et al. 1986, Delph 1986); the ability to actively transport nutrients from leaves and stems to generative organs (Woodmansee and Duncan 1980, Ernst 1983a, Adams and Wallace 1985), or a complete lack of such a transport (Kelly 1986); a high (Salisbury 1942) or low seed production (Watkinson 1978a, Levin and Clay 1984).

It also appears that individual species of therophytes differ in seed behaviour. In few species seeds are easily disperseable (Symonides 1974b), though in the majority they gather and germinate in the vicinity of parent plant due to the lack of structures enabling them a further transport (Watkinson 1978b, Symonides 1983b, During et al. 1985). Some of them are subject to induced dormancy only and do not build seed bank (Bartholomew et al. 1973, Mack 1976, Smith 1983c), whereas others may stay germinateable in soil for tens of years (Pollard 1982, Spira and Wagner 1983, Maillette 1985).

Summing-up, in the therophyte world not only is there strategy optimal from the theoretical point of view, but also no other alternative strategy, common to all species, does exist. The facts prove that the reproductive success in the majority of therophytes derivates from enormous plasticity of their behaviour at all stages of their seed-to-seed cycle. The data also indicate the effectiveness of the behaviour that extremely differs from the optimal, theoretical model. The total of these exceptions compose "pessimistic reproductive strategy" realized by a number of therophytes (Cheplick and Quinn 1982) — a subject of the second part of this paper.