

EWA SYMONIDES  
Instytut Botaniki PAN  
Kraków

## Grupowe właściwości populacji roślin wyższych Group properties of populations of higher plants

### 1. Wstęp

Z ekologicznego punktu widzenia, populację roślinną stanowią wszystkie osobniki jednego gatunku w obrębie płatu roślinnego (fitocenozy), łącznie z diasporami występującymi w glebie. Indywiduum populacji podlega w równym stopniu wpływowi fizyczno-chemicznych czynników środowiska, co współzamieszkujących z nim pewną przestrzeń innych osobników, tego samego lub różnych gatunków. W szeregu przypadków stwierdzono doświadczalnie, że fakt przebywania w grupie zmienia cały szereg właściwości w stosunku do izolowanej rośliny (Harper 1964), a wskutek wzajemnego oddziaływania osobników na siebie, populacja — jako jednostka zbiorcza — posiada swe własne cechy, różne od cech jej poszczególnych indywiduów. Do najważniejszych zaliczyć można: 1. zagęszczenie, 2. strukturę wiekową i płciową, 3. strukturę przestrzenną, 4. rozrodczość, 5. śmiertelność oraz 6. przyrost „netto”.

Do niedawna ekologowie roślin, względnie fitosocjologowie, rozpatrywali stosunki w zbiorowisku na płaszczyźnie międzygatunkowej, mniej uwagi poświęcając stosunkom wewnątrzgatunkowym. Obecnie, badaniom naturalnych populacji przypisuje się ogromne znaczenie. Według Oduma (1963), Bougheya (1971) i wielu innych autorów, są one zasadniczą częścią nowoczesnej ekologii; stanowią klucz do poznania istoty struktury i funkcji biocenozy oraz wyjaśnienia mechanizmu jej zmian. Z uwagi na ich poważne implikacje, nie tylko teoretyczne, ale także praktyczne, można zaobserwować w ostatnim dwudziestoleciu dynamiczny rozwój badań na populacjami roślinnymi, o czym świadczy choćby wzrastająca z roku na rok liczba publikacji z tego zakresu, w różnych czasopismach ekologicznych.

Badania te nie należą do łatwych. Wzajemne oddziaływanie organizmów na siebie bywa często subtelne i trudne do zmierzenia. W poważnym stopniu utrudniają je ponadto dwie, częściowo związane ze sobą właściwości roślin wyższych: duża plastyczność oraz zdolność do wegetatywnej reprodukcji (Harper 1967). Konsekwencją tych właściwości w badaniach populacyjnych są — odpowiednio — konieczność traktowania, jako odrębnych, populacji tego samego gatunku w różnych układach warunków środowiskowych i ogromne niekiedy trudności w obiektyw-

nym określeniu osobnika populacji. Wiele gatunków roślin (w tym także drzewiastych) pomnaża się, wyłącznie bądź w pewnych tylko warunkach, w sposób wegetatywny. „Potomstwo” nieraz przez długi okres życia wykazuje związek z rośliną macierzystą, tworząc tzw. „polykormon”, ich nadziemne części nie są zatem stricte indywiduami. Dla celów praktycznych R a b o t n o v (1964) proponuje uznać — jako osobnika — każdy przestrzennie odgraniczony pęd nadziemny, posiadający samodzielny system korzeniowy, nawet jeśli wykazuje on związek z innymi osobnikami w swych podziemnych częściach. W przypadkach, gdy nie ma wątpliwości, że grupa „osobników” przedstawia sobą klon, należy rozpatrywać zarówno liczbę klonów, jak też wchodzących w ich skład „osobników”.

Przedstawione w niniejszym artykule uwagi oparte są na ograniczonym materiale, nie wyczerpują zatem ogółu zagadnień związanych z ekologią populacji roślinnej. Niemniej, ze względu na skromne piśmiennictwo polskie z tego zakresu, wydawało się celowe zasygnalizowanie choćby ważniejszych problemów i bardziej interesujących wyników badań, prowadzonych obecnie nad populacjami szeregu gatunków roślin wyższych.

## 2. Zagęszczenie

Pomiar zagęszczenia w badaniach populacyjnych przeprowadza się nie tylko dla określenia wzajemnych stosunków między osobnikami (P o n j a t o v s k a j a 1964), ale także dla oceny wpływu, jaki populacja wywiera na biocenozę i ekosystem (O d u m 1963) oraz uzyskania dobrego wykładnika warunków ekologicznych badanego gatunku (T r a c z y k 1967), na podstawie którego można ustalić ekologiczne optimum populacji (R a b o t n o v 1945, S m i r n o v a 1968).

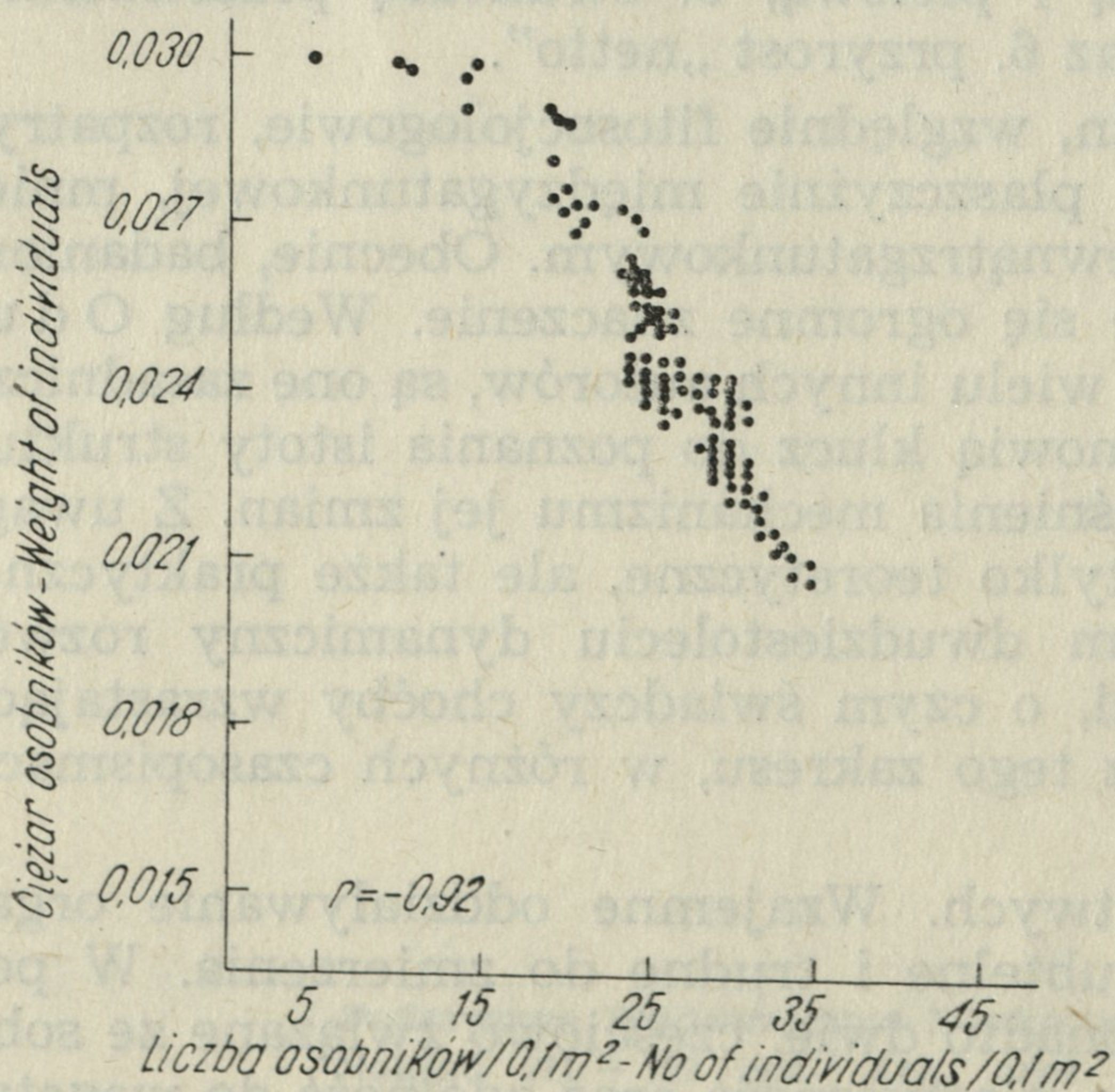


Fig. 1. Zależność między ciężarem i zagęszczeniem w populacji *Spergula vernalis* Willd. (Symonides 1974a)

Relation between weight of an individual and density in a population of *Spergula vernalis* Willd. (Symonides 1974a)

Opracowane są już różne metody pomiaru zagęszczenia, pozwalające na swobodny dobór najodpowiedniejszej dla konkretnego obiektu badań. Zwykle wyraża się je bądź w liczbie osobników (jeżeli ich wielkość jest

stosunkowo wyrównana), bądź też w ich biomacie na jednostkę powierzchni. Przy nieregularnym rozkładzie osobników w przestrzeni dobrze jest dodatkowo korzystać ze wskaźników rozproszenia, z których najczęściej stosowanym jest frekwencja.

Zagęszczenie populacji w wysokim stopniu określa status jej osobników oraz rzutuje na wiele innych cech populacji. Z szeregu badań, przeprowadzonych zarówno w naturalnych, jak też sztucznych populacjach, wynika kilka prawidłowości:

a. W układach jednogatunkowych istnieje odwrotna, liniowa zależność pomiędzy zagęszczeniem osobników a ich ciężarem. Wykazali to m.in. White i Harper (1970) w populacjach *Raphanus sativus* L. i *Brassica napus* L., Putwain i Harper (1970) w populacjach *Rumex acetosa* L. i *Rumex acetosella* L., Palmblad (1968) w populacjach szeregu gatunków chwastów, Symonides (1974a) w populacjach *Spergula vernalis* Willd. (fig. 1).

b. Wraz ze wzrostem zagęszczenia zmniejsza się procent kwitnących i owocujących osobników (Rabotnov 1950, Harper i Ogden 1970).

c. Wraz ze wzrostem zagęszczenia spada produkcja owoców i nasion przez dojrzałe rośliny (fig. 2), a także ich ciężar i zdolność kiełkowania nasion (Salisbury 1942, Knapp 1954, Zarzycki 1965).

d. Zagęszczenie posianych nasion, poza pewną granicą ich liczebności, nie wpływa na maksymalne zagęszczenie populacji dojrzałych osobników (Yoda 1963, za Harperem 1967).

Przegęszczenie ujawnia zatem plastyczność roślin, wywołuje hierarchię wśród osobników, tak iż w silnym zagęszczeniu populacja składa się z niewielkiej liczby dużych i przeważającej liczby bardzo drobnych indywiduów (fig. 3) oraz znacznie zwiększa śmiertelność populacji (Matthews i Westlake 1969 u *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmbg. i *Erigeron canadensis* L.; Hirano i Kira 1965 za Matthews i Westlakem 1969 u *Prunus persica* Sieb. et Zucc.; Ross i Harper 1972 u *Dactylis glomerata* L. itd). Niepośledni wpływ wywiera także na tempo rozwoju osobników. W przeważającej mierze opóźnia przebieg cyklu rozwojowego, powodując, że gatunki z natury dwuletnie odbywają swój cykl rozwojowy w ciągu nawet kilkunastu lat (Rabotnov 1950). W przypadku roślin jednorocznych stwierdzić można odwrotną reakcję, a więc przyspieszenie rozwoju w dużym zagęszczeniu (Sukačev 1941, Symonides 1974b).

Wskazane zależności kształtują się różnie u różnych gatunków, przy czym inne jest działanie silnego zagęszczenia w układach jedno- i wielogatunkowych (Harper i McNaughton 1962, Palmblad 1968, White i Harper 1970). W układach dwu- lub wielogatunkowych nie zawsze obserwuje się eliminację jednego gatunku przez drugi, ale dążenie do uzyskania formy ustabilizowanej asocjacji. Przytoczyć tu można, tytułem przykładu, wyniki badań Van der Bergha i De Wita (1960) (cyt. za Harperem 1967) nad wzajemnym oddziaływaniem populacji *Phleum pratense* L. i *Anthoxanthum odoratum* L.: ustalona sztucznie przewaga jednego z gatunków wywołuje natychmiastową reakcję w postaci szybkiego wzrostu liczebności drugiego komponenta. Podobny wynik uzyskał Lieth (1960) w populacjach *Lolium perenne* L. i *Trifolium repens* L. Zróznicowanie niszy tych gatunków było wystarczająco duże, tak że nie wykluczały się one nawzajem (Gause 1934).

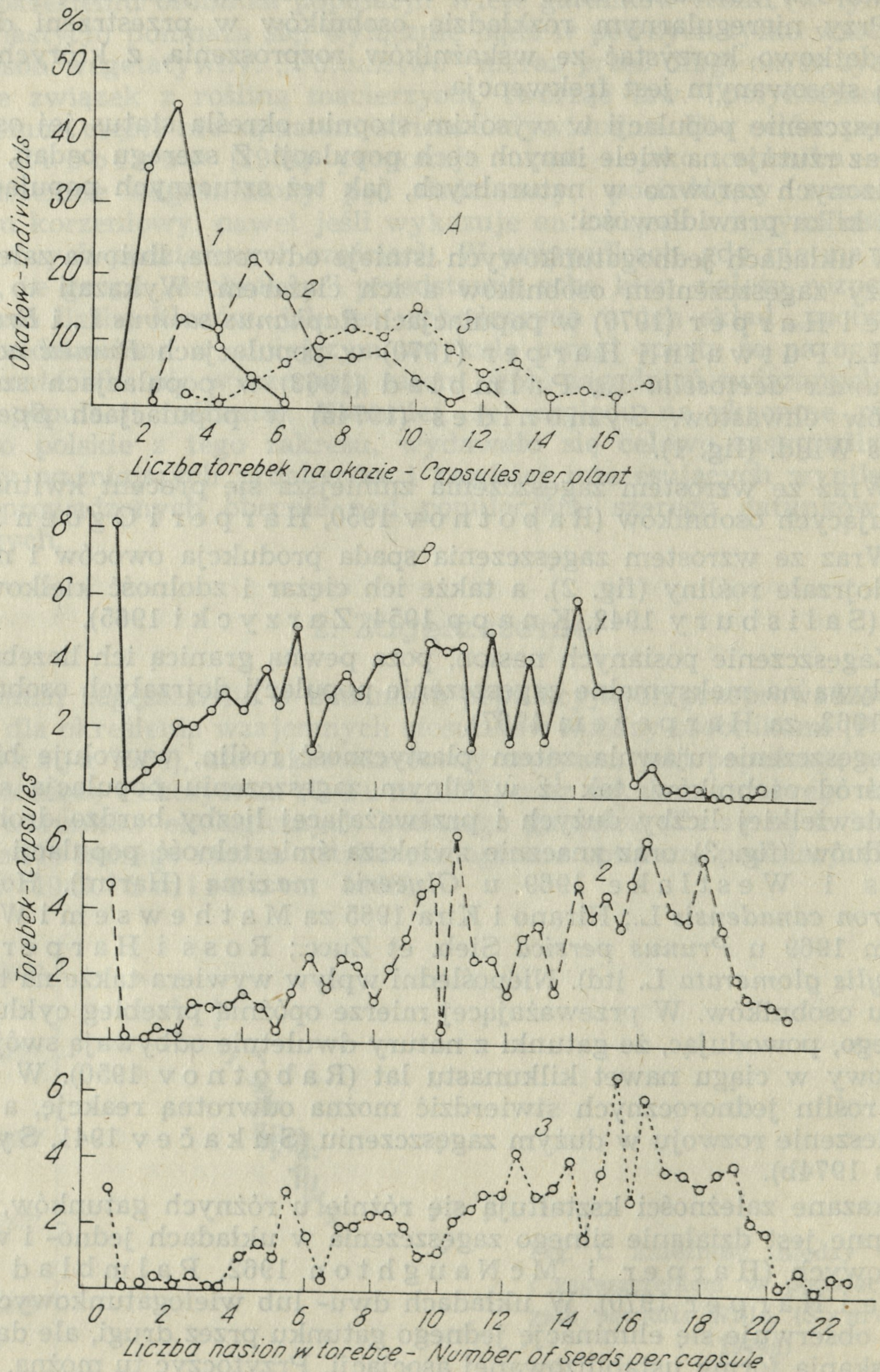


Fig. 2. Liczba torebek na okazie (A) i liczba nasion w torebce (B) u okazów kąkolu (*Agrostemma githago* L.) w zależności od zagęszczenia (Zarzycki 1965)

1 — 900 roślin/m<sup>2</sup>, 2 — 300 roślin/m<sup>2</sup>, 3 — 100 roślin/m<sup>2</sup>

Number of capsules per plant (A) and number of seeds per capsule (B) in specimens of corncockle (*Agrostemma githago* L.) depending on density (Zarzycki 1965)

1 — 900 plants/m<sup>2</sup>, 2 — 300 plants/m<sup>2</sup>, 3 — 100 plants/m<sup>2</sup>

Maksymalne zagęszczenie, jakie w danych warunkach może populacja uzyskać, często zależy od tego, czy zajęła ona wcześniej przestrzeń biologiczną niż ubiegające się o nią populacje innych gatunków. Tu znowu można przytoczyć szereg interesujących eksperymentów, np. przy równoczesnym siewie *Lolium perenne* L. i *Plantago maior* L.—*Lolium* osiągnęło 80% całkowitej suchej masy, jeżeli zaś wysiano ją w trzy ty-

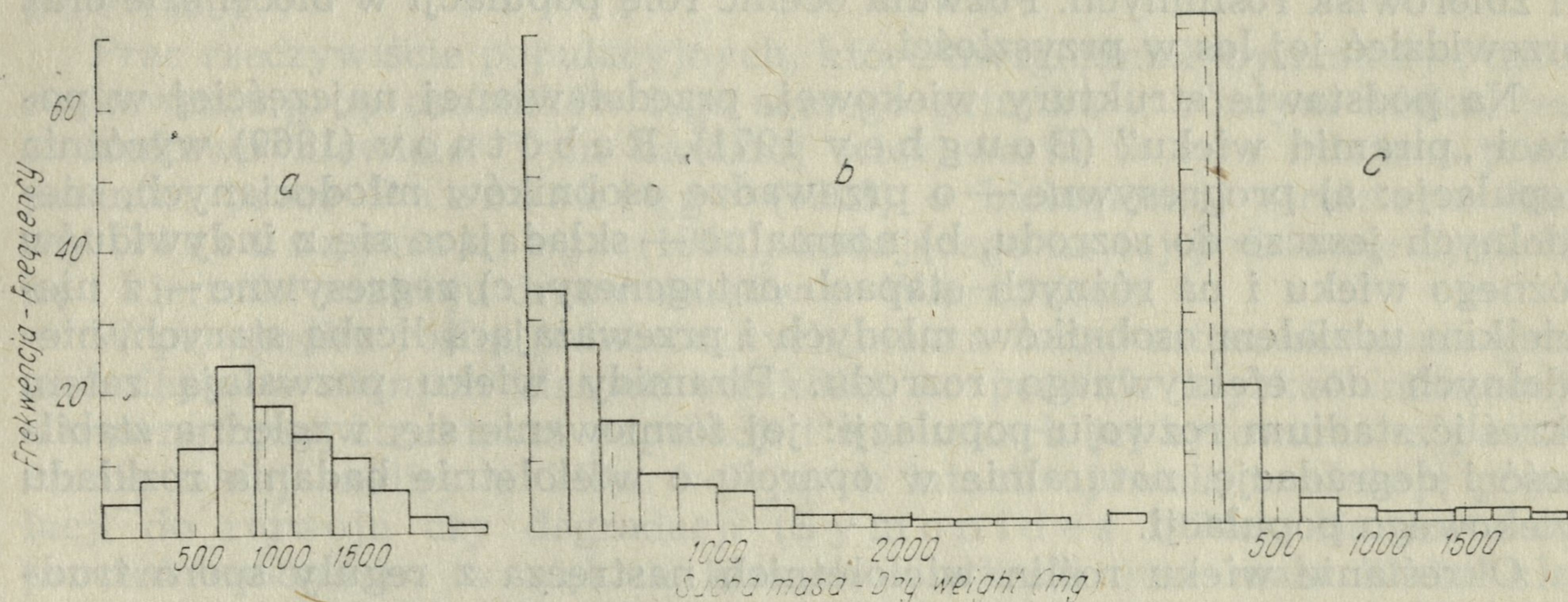


Fig. 3. Frekwencja osobników *Linum usitatissimum* L. o różnym ciężarze przy gęstości siewu (Obeid 1965 za Harperem 1967):

a — 60/m<sup>2</sup>, b — 1440/m<sup>2</sup> i c — 3600/m<sup>2</sup>, ustalona w czasie dojrzewania nasion

Frequency of individuals of *Linum usitatissimum* L. of different weight with sowing density (Obeid 1965 after Harper 1967):

a — 60/m<sup>2</sup>, b — 1440/m<sup>2</sup> and c — 3600/m<sup>2</sup>, determined during maturation of seeds

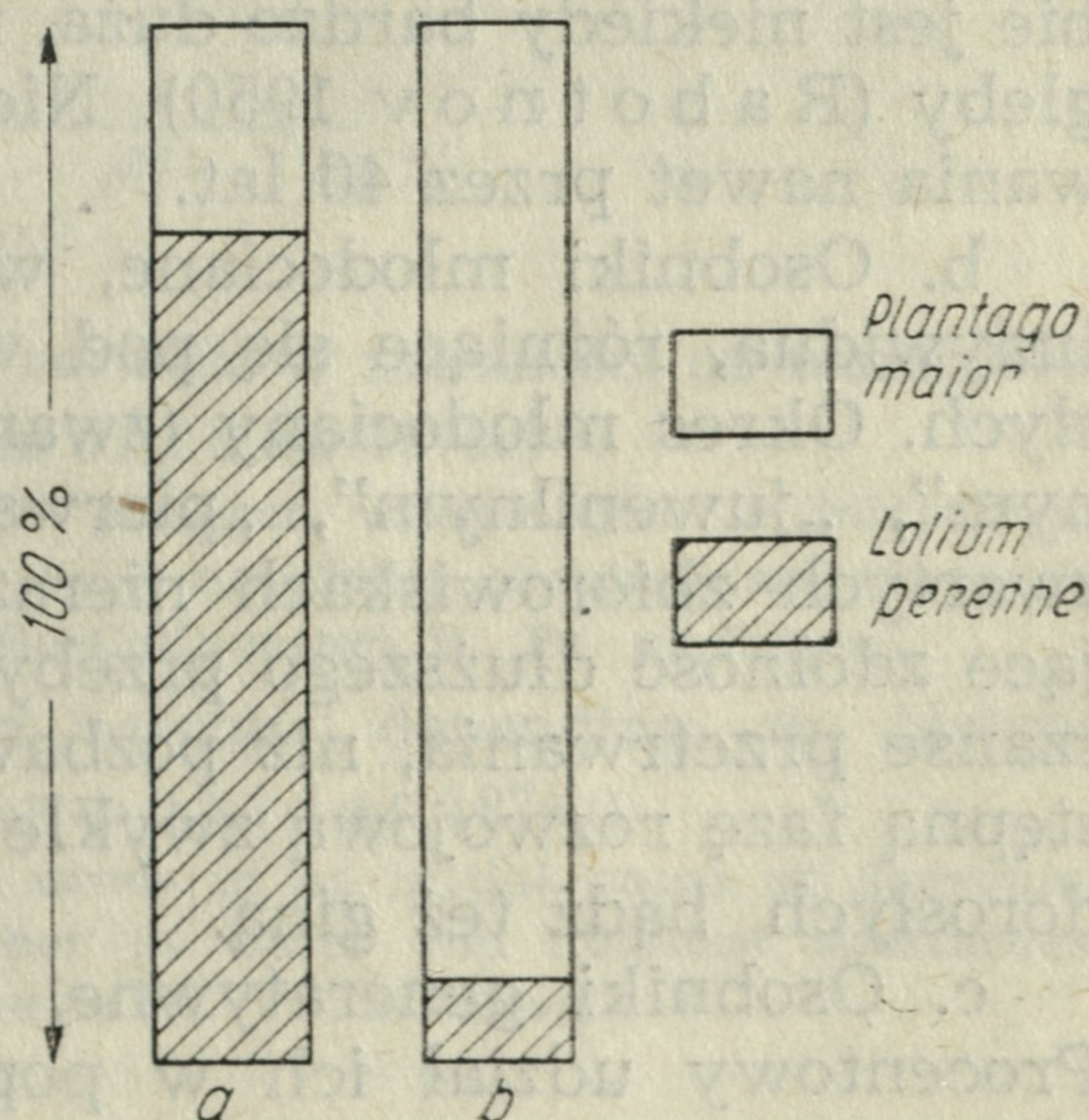
godnie po *Plantago*, udział *Lolium* spadł do 6,4% całkowitego urodzaju (Ross i Harper 1972, fig. 4). Podobnych badań wykonano do tej pory wiele, por. np. Williams (1962) (wg Ross i Harper 1972), Harper (1961).

Fig. 4. Udział w ogólnym urodzaju suchej masy *Plantago maior* L. i *Lolium perenne* L. w mieszanej kulturze obu gatunków (wg danych Rossa i Harpera 1972)

a — *Plantago maior* i *Lolium perenne* wysiane równocześnie, b — *Lolium perenne* wysiane w 3 tygodnie po *Plantago maior*

Participation in total production of dry weight of *Plantago maior* L. and *Lolium perenne* L. in a mixed culture of the two species (after data given by Ross and Harper 1972)

a) — *Plantago maior* and *Lolium perenne* sown simultaneously, b — *Lolium perenne* sown 3 weeks after *Plantago maior*



Wszystkie wskazane zależności związane są z oddziaływaniem konkurencji wewnątrz- i międzypopulacyjnej i mają ogromne znaczenie praktyczne w rolnictwie, leśnictwie itp., między innymi dla ustalenia optymalnej gęstości i terminu siewu.

### 3. Struktura wiekowa i płciowa

W badaniach populacji gatunków wieloletnich konieczne jest określenie jej struktury wiekowej. Chodzi tu o ustalenie, jaki procent ogółu osobników znajduje się w poszczególnych klasach wieku. Ma to pierwszoplanowe znaczenie w badaniach dynamiki populacji i — szerzej — dynamiki zbiorowisk roślinnych. Pozwala ocenić rolę populacji w biocenozie oraz przewidzieć jej los w przyszłości.

Na podstawie struktury wiekowej, przedstawianej najczęściej w postaci „piramid wieku” (B o u g h e y 1971), R a b o t n o v (1969) wyróżnia populacje: a) progresywne — o przewadze osobników młodocianych, niezdolnych jeszcze do rozrodu, b) normalne — składające się z indywidualów różnego wieku i na różnych etapach ontogenezy, c) regresywne — z niewielkim udziałem osobników młodych i przeważającą liczbą starych, niezdolnych do efektywnego rozrodu. Piramidy wieku pozwalają zatem określić stadium rozwoju populacji: jej formowanie się, względną stabilność i degradację, naturalnie w oparciu o wieloletnie badania rozkładu wiekowego populacji.

Określanie wieku roślin wieloletnich następuje z reguły sporo trudności. W szeregu przypadków konieczne są długoletnie obserwacje oznaczonych w tym celu osobników na stałych poletkach, od momentu ich pojawienia się aż do śmierci. Dla wielu jednak gatunków można stosować metodę pośrednią, opartą na różnicach w cechach morfologicznych i anatomicznych, pojawiających się wraz z wiekiem rośliny. Niezwykle cenne są pod tym względem prace R a b o t n o v a (1960a, 1964), zawierające cały szereg wskazówek w posługiwaniu się takimi cechami, w celu określenia wieku trwałych gatunków zielnych. Autor ten proponuje wyróżniać następujące grupy wiekowe w populacjach trwałych gatunków roślin zielnych:

a. Żywe, tj. zdolne do kiełkowania nasiona. Ich znaczenie dla populacji jest tym większe, im dłużej zachowują one zdolność kiełkowania, stanowiąc tym samym rezerwuar osobników. Liczba żywych nasion w glebie jest niekiedy bardzo duża, może sięgać kilkudziesięciu tysięcy na 1 m<sup>2</sup> gleby (R a b o t n o v 1950). Niektóre gatunki zachowują zdolność kiełkowania nawet przez 40 lat.

b. Osobniki młodociane, w skład których wchodzi siewki i młode indywiduala, różniące się pod względem postaci morfologicznej od dorosłych. Okres młodociany (zwany przez różnych autorów także „wirginilnym”, „juwenilnym”, „pierwszym stadium przytwierdzenia”) w silnie zwartych zbiorowiskach nieraz znacznie się wydłuża. Gatunki posiadające zdolność dłuższego przebywania w stanie juwenilnym mają większe szanse przetrwania, niż pozbawione tej zdolności. Przechodzą one w następną fazę rozwojową zwykle po śmierci przygłuszających je osobników dorosłych bądź też giną.

c. Osobniki generatywne, zdolne do zakwitania i produkcji nasion. Procentowy udział ich w populacji, występowanie lub brak rocznych przerw w owocowaniu, potencjalnie zdolnych do corocznego wydawania potomstwa roślin, wielkość produkcji nasion, utrzymywanie lub spadek maksymalnej potęgi reprodukcyjnej — pozwalają ocenić warunki siedliskowe populacji oraz jej wpływ na otaczające środowisko.

d. Osobniki stare. W okresie starzenia się (= senilnym) wyróżnić można dwie fazy: starczego osłabienia generatywnego rozrodu oraz post-

generatywnej wegetacji. Wzrastający z roku na rok udział starych osobników może świadczyć o degradacji populacji.

Długość poszczególnych okresów życia jest różna u gatunków o odmiennych właściwościach biologicznych. W wysokim stopniu zależy też od warunków środowiskowych, przy czym im bardziej są one korzystne, tym szybciej postępuje rozwój rośliny i tym krócej ona żyje (R a b o t n o v 1950).

Prac rzeczywiście populacyjnych, które uwzględniałyby zmiany i ustosunkowanie grup osobników tego samego gatunku w różnym wieku, jest stosunkowo niewiele. Tym bardziej więc warto w tym miejscu przypomnieć pracę P a c z o s k i e g o (1928) o biologicznej strukturze lasu czy G i e r u s z y ń s k i e g o (1961), badającego na tej podstawie dynamikę i kierunki rozwoju drzewostanów w Wierzchlesie.

W przypadku roślin jednorocznych można badać ustosunkowanie grup osobników w różnych klasach wielkości, co pozwala uzyskać informacje o wewnętrznej strukturze populacji i warunkach jej bytowania, a powtarzanie takiej analizy w kilku kolejnych latach ujawnia tendencję populacji do rozwoju czy degradacji (S y m o n i d e s 1974c). Bardzo duży procent osobników w niskich klasach wielkości oraz mała liczba klas świadczą o niekorzystnych warunkach wzrostu; w warunkach korzystniejszych zwiększa się liczba klas, równocześnie większy procent ogółu osobników przypada na osobniki duże (fig. 5).

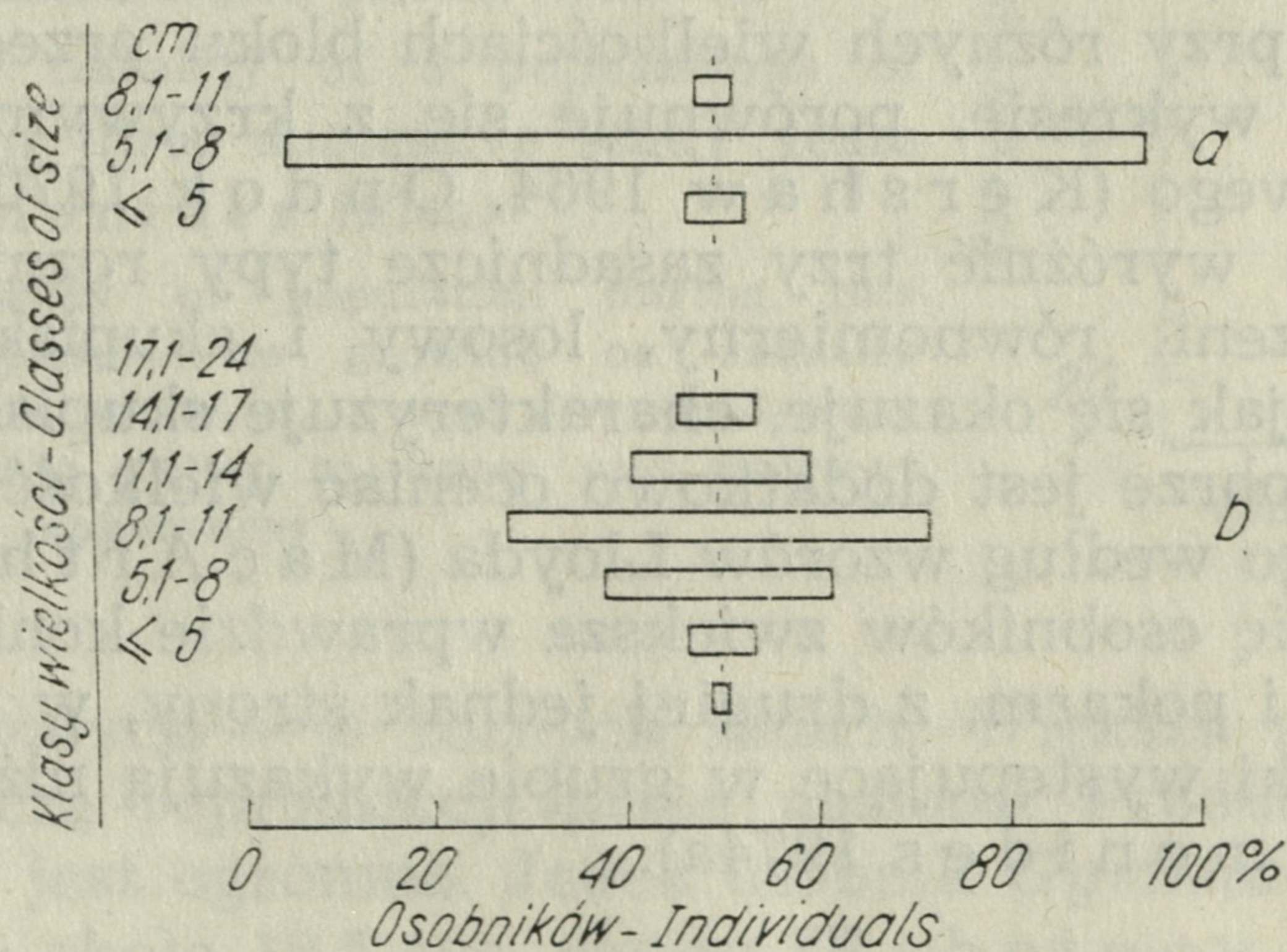


Fig. 5. Wewnętrzna struktura populacji *Spergula vernalis* w zależności od warunków siedliskowych (wg danych S y m o n i d e s 1974c)

a — na wybitnie suchych, skąpo porośniętych, jałowych piaskach wydmowych w inicjalnym płacie *Spergulo-Corynephorum* (Tx. 1928) Libb. 1933, b — na glebie zasobniejszej w wodę i składniki pokarmowe, w płacie *Arctostaphyllo-Callunetum* R. Tx. et Prag.

Internal structure of a population of *Spergula vernalis* depending on biotope conditions (after data given by S y m o n i d e s 1974c)

a — on extremely dry, scantily covered, infertile dune sands in an initial patch of *Spergulo-Corynephorum* (Tx. 1928) Libb. 1933, b — on soil richer in water and nutrient substances, in a patch of *Arctostaphyllo-Callunetum* R. Tx. et Prag.

Specyficznym zagadnieniem składu populacji jest udział osobników różnej płci (struktura płciowa) w przypadku roślin dwupiennych. Badania takie przeprowadził P u t w a i n i H a r p e r (1972) nad *Rumex acetosa* i *Rumex acetosella*, w Polsce zaś Z a r z y c k i i R y c h l e w s k i (1972) nad naturalnymi populacjami *Rumex acetosa* i *Rumex thyrsiflorus* Fing.

#### 4. Struktura przestrzenna

Szereg badań dotyczących struktury przestrzennej roślin wyższych wskazuje, że rozrzut osobników w przestrzeni wynika nie tylko z biologicznych właściwości gatunku. Zdaniem Snaydona (1962) jest on funkcją rozmieszczenia składników pokarmowych w glebie. Harper, Williams i Sagar (1965) — w odniesieniu do roślin reprodukcujących się przez nasiona — podkreślają znaczenie mikrotopografii terenu w związku z liczbą „bezpiecznych miejsc do kiełkowania”. Z pewnością rozkład przestrzenny osobników uzależniony jest w poważnym stopniu także od czynnika konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej (Ross i Harper 1972).

Strukturę przestrzenną populacji określa się najczęściej trzema metodami, przy czym wybór metody uzależniony jest od obiektu badań: a) metodą polegającą na mierzeniu odległości między osobnikami oraz zestawieniu pierwiastków z tych odległości na wykresie z frekwencją; kształt powstałego w ten sposób wieloboku jest modelem dyspersji (Clark i Evans 1954, Pielou 1960, 1961, 1962, Vasilevič 1969); b) metodą polegającą na porównaniu grup różnej wielkości (liczebności) z rozkładem Poissona, który charakteryzuje frekwencję analogicznych grup w rozkładzie losowym; odchylenie od teoretycznych proporcji rozkładu losowego sprawdza się zwykle testem  $\chi^2$  (Cole 1946, Greigh-Smith 1962, Perkal 1967, Whittaker 1970); c) metodą „bloków”, w której zmiany wariancji przy różnych wielkościach bloku przedstawione w postaci krzywej na wykresie, porównuje się z krzywymi teoretycznymi dla rozkładu losowego (Kershaw 1964, Ondok 1970).

Ogólnie można wyróżnić trzy zasadnicze typy rozmieszczenia osobników w przestrzeni: równomierny, losowy i skupiskowy. Większość jednak populacji, jak się okazuje, charakteryzuje skupiskowość jej osobników. Stąd też dobrze jest dodatkowo oceniać wielkość „średniego skupienia”, obliczanego według wzorów Lloyd (MacArthur i Connell 1971). Skupianie się osobników zwiększa wprawdzie konkurencję między nimi o przestrzeń i pokarm, z drugiej jednak strony, w niesprzyjających warunkach osobniki występujące w grupie wykazują niższą śmiertelność niż izolowane (Symonides 1974a).

#### 5. Rozrodczość

Przez rozrodczość populacji rozumie się zdolność produkowania w określonym czasie nowych osobników, bez względu na to, w jaki sposób one powstają. Określa się ją bądź w stosunku do jednostki powierzchni, bądź w przeliczeniu na jednego dorosłego osobnika populacji.

W terminologii populacyjnej wyróżnia się pojęcie rozrodczości potencjalnej (= „absolutnej”) i rozrodczości „ekologicznej” (= „rzeczywistej”) lub po prostu „rozrodczości”. Pierwszy termin określa maksymalną liczbę osobników powstałych w idealnych warunkach, bez ujemnego wpływu oporu środowiska; rozrodczość potencjalna jest wartością stałą dla danej populacji, charakteryzującą potencjał biotyczny składających się na nią osobników. W praktyce wartość tę uzyskuje się z dużym przybliżeniem i uznaje za taką najwyższy rozród, spośród stwierdzonych w całym okresie badań (Odum 1963). Rozrodczość ekologiczna odnosi się do rzeczywistego wzrostu populacji, realizującego się w konkretnych



warunkach, a zatem przy udziale środowiskowych czynników ograniczających.

Potęga reprodukcyjna populacji zależy od właściwości biologicznych gatunku, udziału osobników generatywnych, produkcji diaspor, ciężaru nasion i zawartości w nich materiałów zapasowych, zdolności i energii kiełkowania itp. Zwykle rozrodczość populacji maleje wraz ze wzrostem zagęszczenia. Dotyczy to także ograniczającego wpływu silnego zagęszczenia na pomnażanie wegetatywne (Putwain, Machin i Harper 1968 u *Rumex* sp.)

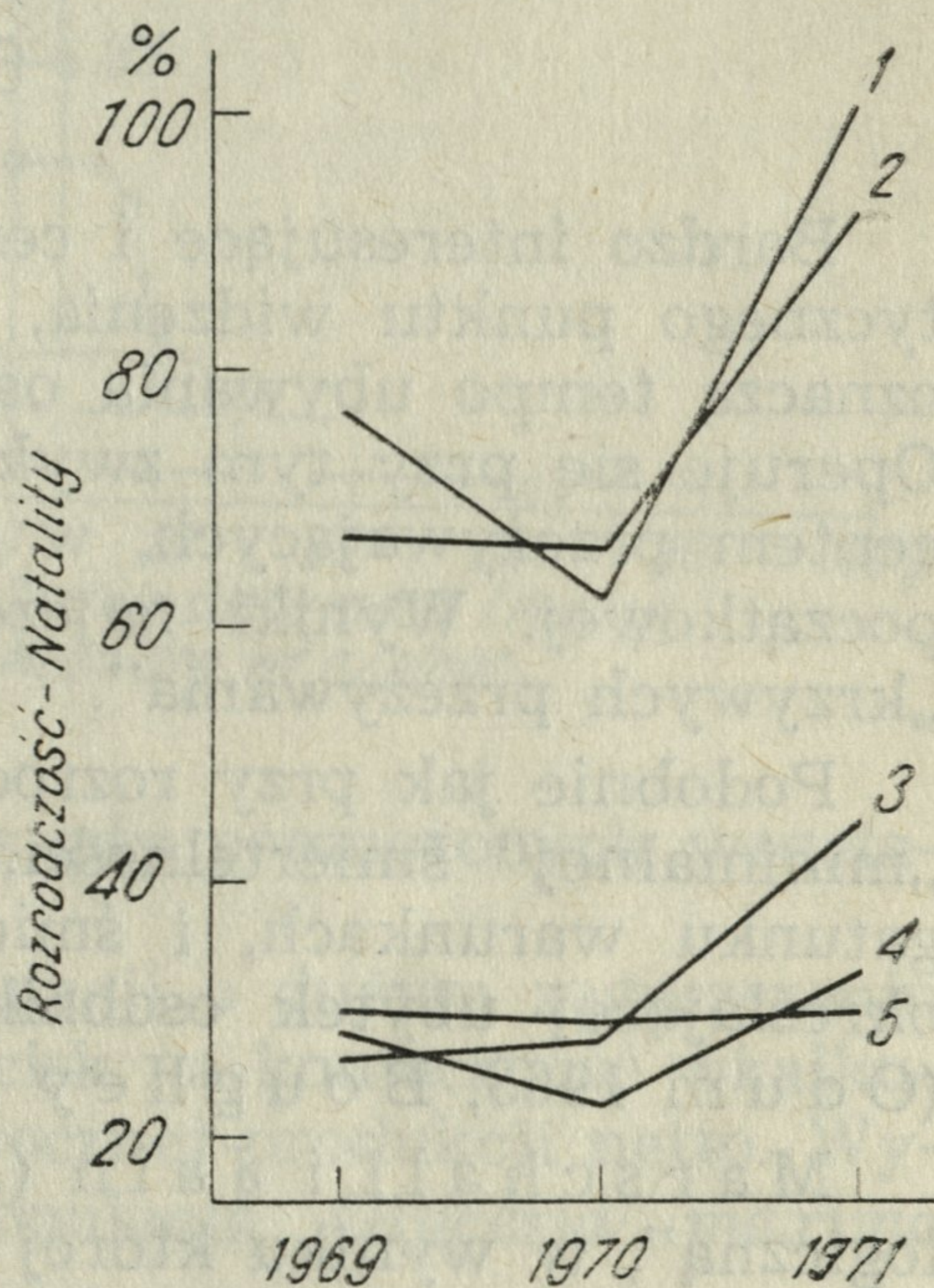
Wielkość reprodukcji różni się ogromnie nie tylko u gatunków o odrębnej biologii, ale także u tego samego gatunku w odmiennych warunkach środowiskowych (fig. 6), a nawet u tego samego osobnika — w przy-

Fig. 6. Porównanie rozrodczości 5 populacji *Spergula vernalis* w trzech kolejnych latach badań (Symonides 1974a)

100% — najwyższa w tym okresie rozrodczość populacji 1; 1 i 2 — populacje zajmujące słabo porośnięte, jałowe piaski wydmowe, 3, 4 i 5 — populacje porastające wilgotniejsze i zasobniejsze piaski wydmowe

Comparison of the natality of 5 populations of *Spergula vernalis* in three successive study years (Symonides 1974a)

100% — maximum natality of population during this period 1; 1 and 2 populations growing on scantily covered, infertile dune sands, 3, 4 and 5 — populations growing on dune sands richer in water and nutrient substances



padku roślin trwałych — w różnych latach. Większe wahania osobnicze i sezonowe dotyczą reprodukcji przez nasiona. Produkcja nasion przez niektóre gatunki jest ogromna. Jeden osobnik *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. produkuje około 18,5 tys. nasion (Rabotnov 1950), a *Chenopodium album* L. — wg danych Harpera (1967) — w korzystnych warunkach aż 100 tys. nasion (w niekorzystnych zaledwie 4 tys.). Ogólnie, jest ona wysoka u roślin zbiorowisk otwartych (Salisbury 1942, Sen 1968, Symonides 1974a), zwłaszcza w zestawieniu z niską produkcją nasion gatunków leśnych (Zarzycki 1964, Kotańska 1967, Falińska 1968, 1969). Interesujące jest, że wahania w produkcji nasion są wyższe u roślin entomogamicznych niż anemogamicznych, co związane jest ze zmienną w poszczególnych latach liczbą zapylających owadów. Cykliczne różnice w liczebności produkowanych nasion są według Salisbury'ego (1942) ważną cechą przystosowawczą roślin, redukującą niejako liczebność naturalnych wrogów, odżywiających się nasionami.

W związku z reprodukcją Harper i Ogden (1970) operują pojęciem „strategii reprodukcyjnej” — określonej przez genotyp rośliny i „taktyki reprodukcyjnej”, która jest fenotypową modyfikacją realizowaną na bazie programu genotypowego. Z taktyką i strategią wiąże się kwestia określenia wkładu energii (= „wysiłku reprodukcyjnego”) w re-

produkcję oraz oceny ryzyka przy różnych sposobach rozmnażania się roślin. Wylania się tu cały szereg problemów bardziej szczegółowych, np. czy korzystniejsze jest, z ekologicznego punktu widzenia, produkowanie dużej liczby drobnych nasion, czy też powiększanie ich rozmiaru kosztem zmniejszonej liczebności; czy w warunkach ekstremalnych „opłaca się” roślinie większe wydatkowanie energii w pomnażanie wegetatywne, czy też „tańszy” sposób, choć bardziej ryzykowny, przez nasiona, itp. Publikacji na ten temat jest stosunkowo mało. Instruktywna, bo poruszająca także szereg kwestii teoretycznych z zakresu strategii reprodukcyjnej roślin jest praca Harpera i Ogdena (1970) dotycząca *Senecio vulgaris* L.

## 6. Śmiertelność

Bardzo interesujące i cenne, zarówno z teoretycznego jak też praktycznego punktu widzenia, są badania śmiertelności populacji. Termin oznacza tempo ubywania osobników z populacji w wyniku ich śmierci. Operuje się przy tym zwykle procentem ginących osobników albo procentem przeżywających, w określonym czasie, w stosunku do populacji początkowej. Wyniki najczęściej przedstawia się graficznie w postaci „krzywych przeżywania”.

Podobnie jak przy rozrodczości, wyróżnić można teoretycznie pojęcie „minimalnej” śmiertelności, realizującej się w najkorzystniejszych dla gatunku warunkach, i śmiertelności „ekologicznej” (= „rzeczywistej”), określającej ubytek osobników w konkretnych warunkach środowiska (O d u m 1963, B o u g h e y 1971).

M a r s c h a l l i J a i n (1969) rozróżniają ponadto śmiertelność „biologiczną”, w wyniku której indywidua zamierają, oraz śmiertelność „genetyczną”, przejawiającą się w utracie zdolności do produkowania efektywnych diaspor.

Śmiertelność populacji jest ważnym elementem w regulacji jej liczebności. Liczne badania poświęcone przeżywaniu osobników w populacji wskazują, że największa śmiertelność charakteryzuje wczesne stadia życiowe rośliny; często sięga wówczas 90, a nawet 99% ogólnej liczby siewek. Jako główne przyczyny tak wysokiej śmiertelności siewek wymienia R a b o t n o v (1950): wpływ czynników fizycznych, porażanie i zjadanie przez zwierzęta, mechaniczne niszczenie przez dorosłe rośliny oraz wpływ konkurencji. Oddziaływanie ostatniej dotyczy zarówno zmian fizycznych warunków wzrostu siewek (np. przez zacienianie), jak też odbywa się za pośrednictwem przyżyciowych wydzielin korzeni dorosłych osobników (R a b o t n o v 1970). Niekiedy, przy dłuższym działaniu czynnika niekorzystnego, wysoka śmiertelność cechuje także osobniki dorosłe (S y m o n i d e s 1974a, 1974b).

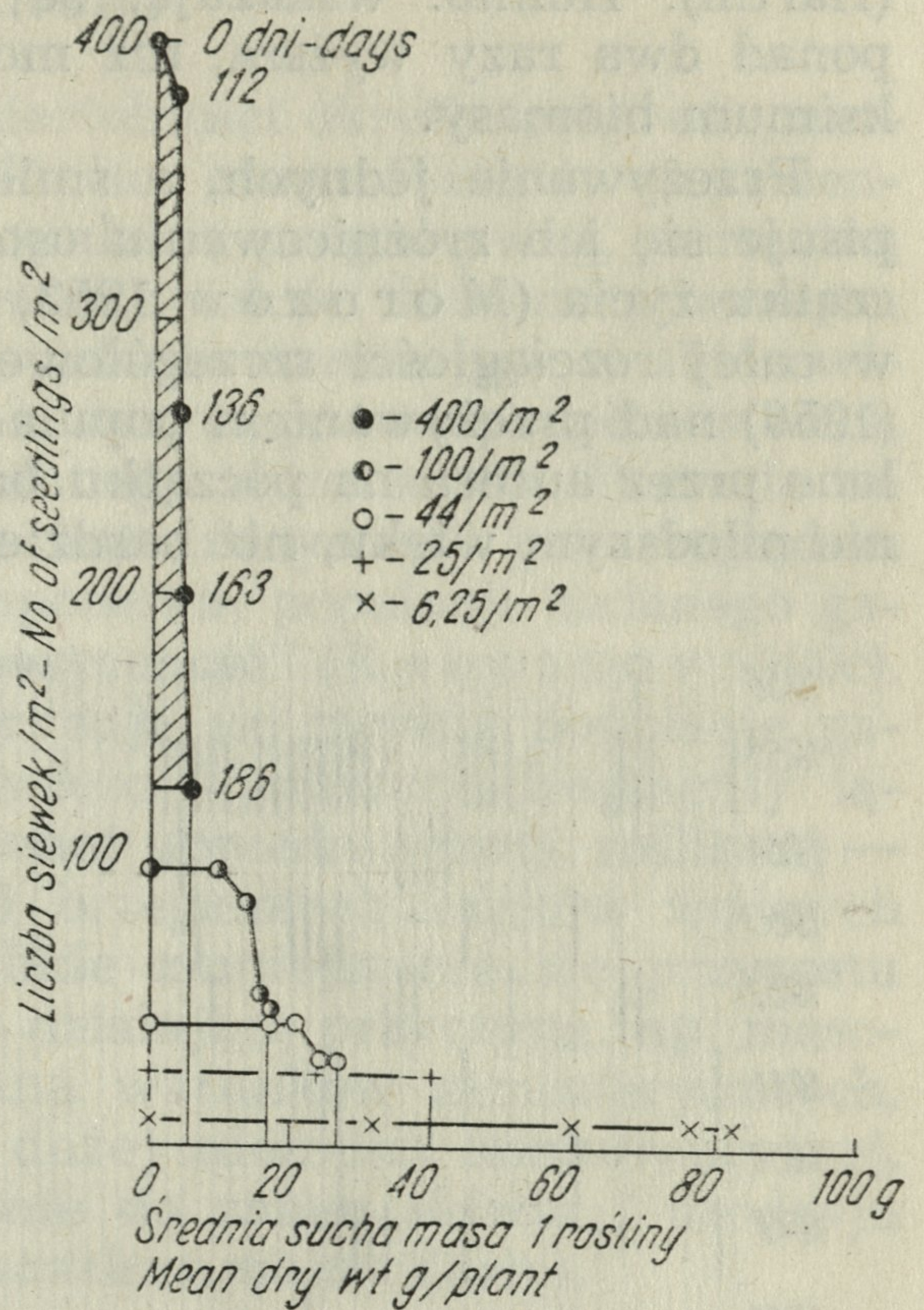
Wiele eksperymentów wskazuje na to, że śmiertelność populacji jest silnie dodatnio skorelowana z jej zagęszczeniem (fig. 7, 8), przy czym reakcja na zagęszczenie może być inna w układach jedno- i wielogatunkowych (M a r s c h a l l i J a i n 1969, 1970, W i l l i a m s 1970). W obrębie tej samej populacji osobniki wyrosłe z nasion cechuje znacznie większa śmiertelność, niż powstałych w drodze wegetatywnego pomnażania. Dla przykładu, u *Libanotis intermedia* Rupr. procent ginących osobni-

Fig. 7. Efekt zagęszczenia siewek na śmiertelność i przeciętny ciężar osobnika 5 populacji *Prunus persica* (L.) Batsch. (Hirano i Kira 1965, za Mathewsem i Westlakem 1969)

Zakreskowane pole pod krzywą populacji o najwyższym początkowym zagęszczeniu oznacza produkcję roślin ginących przed końcem eksperymentu

Effect of density of seedlings on mortality and mean weight of an individual in 5 populations of *Prunus persica* (L.) Batsch. (Hirano and Kira 1965, after Mathews and Westlake 1969)

Shaded area under curve of population with highest initial density indicates production of plants dying before end of experiment



ków powstałych z nasion wynosi 90, podczas gdy pomnożonych wegetatywnie zaledwie 8,3 (R a b o t n o v 1960b).

W związku z wysoką śmiertelnością populacji o dużym zagęszczeniu Mathews i Westlake (1969) kładą nacisk na konieczność wkalkulowania masy ginących osobników w ocenę rocznej produkcji netto. Wyniki badań wymienionych autorów nad populacją *Glyceria maxima*

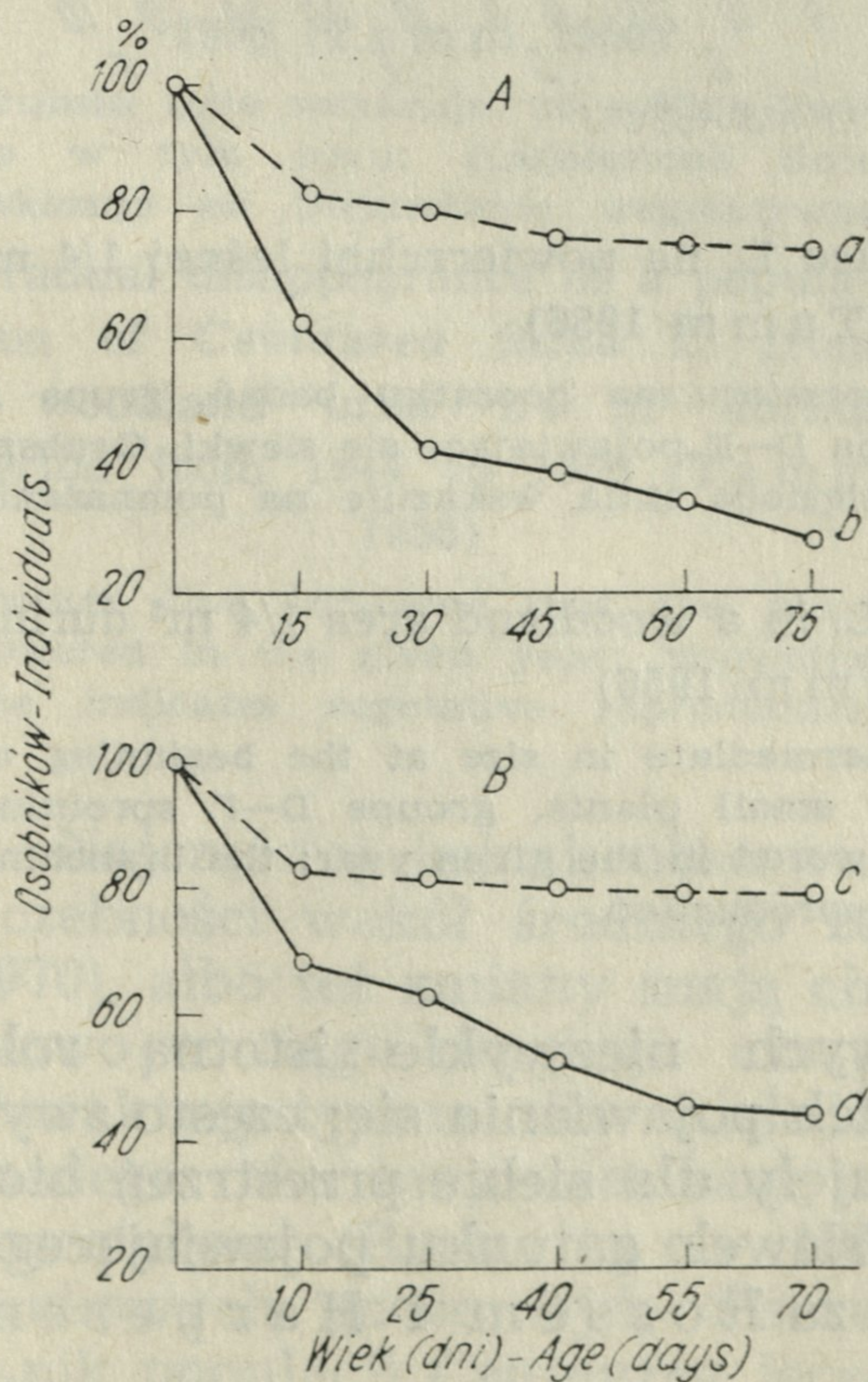


Fig. 8. Krzywe przeżywania populacji *Cerastium semidecandrum* L. (A) i *Androsace septentrionalis* L. (B) przy różnym zagęszczeniu populacji początkowej (Symonides — dane niepublikowane)

Liczba siewek na 0,1 m<sup>2</sup>: a — 24, b — 86, c — 28, d — 121

Survivorship curves of a population of *Cerastium semidecandrum* L. (A) and *Androsace septentrionalis* L. (B) with different density of initial population (Symonides — unpublished data)

Number of seedlings per 0.1 m<sup>2</sup>: a — 24, b — 86, c — 28, d — 121

(Hartm). Holmb. wskazują, że całkowita roczna produkcja netto jest ponad dwa razy wyższa, niż można by sądzić z oceny sezonowego maksimum biomasy.

Przeżywanie jednych, a śmierć innych jednostek w populacji przypisuje się ich zróżnicowaniu osobniczemu na silniejsze i słabsze od początku życia (Morozow 1953, Sukačev 1953). Tezę tę potwierdzają w całej rozciągłości szczegółowe, kilkunastoletnie obserwacje Tamm (1956) nad przeżywaniem populacji *Sanicula europaea* L. Osobniki określone przez autora na początku badań jako drobne, małe, ginęły w znacznie młodszym wieku, niż bardziej dorodne (fig. 9).

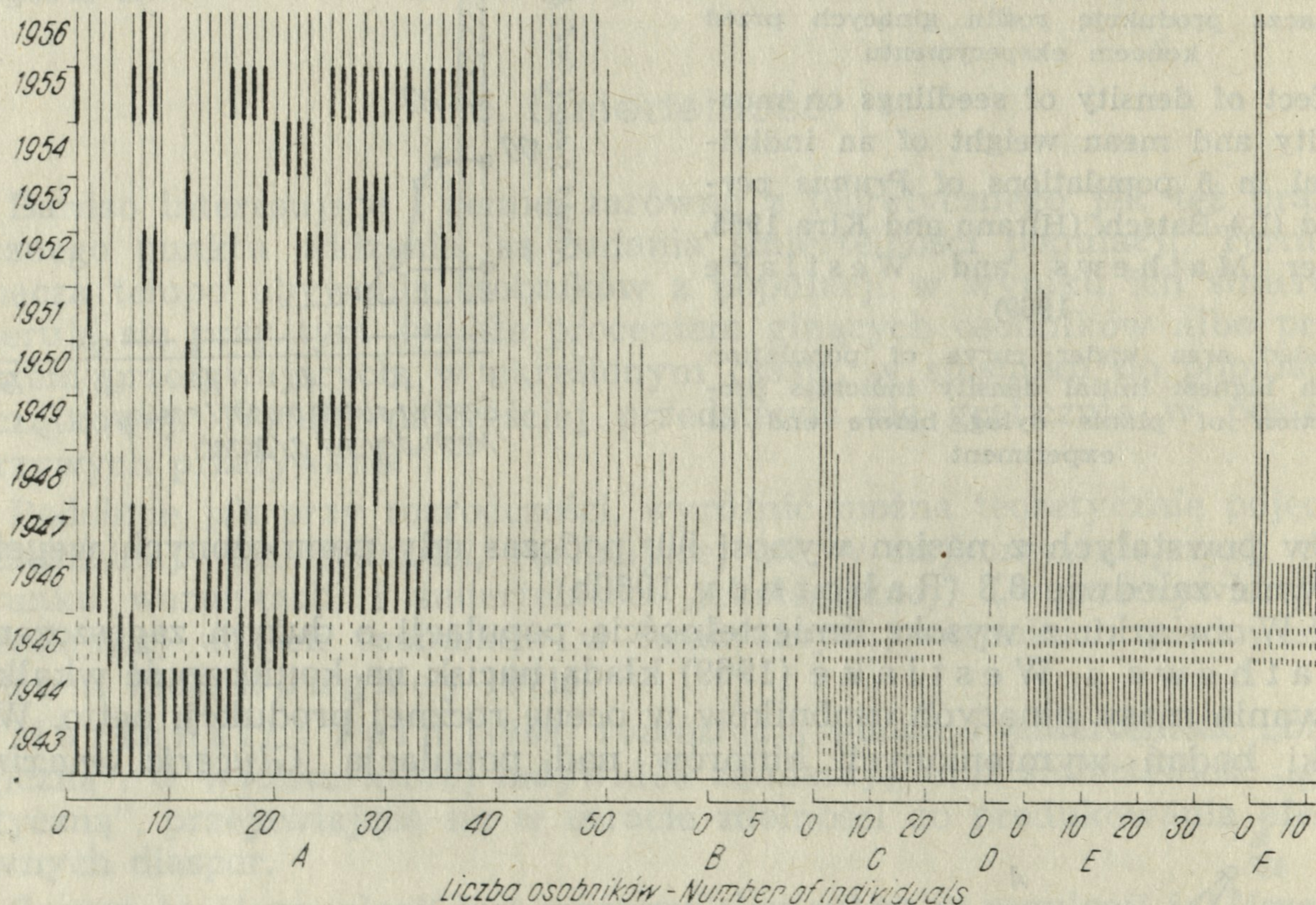


Fig. 9. Zachowanie się populacji *Sanicula europaea* L. na powierzchni leśnej  $1/4 \text{ m}^2$  w latach od 1943 do 1956 (Tamm 1956)

Grupa A obejmuje osobniki dużego lub średniego rozmiaru na początku badań, grupa B raczej małe rośliny, grupa C bardzo małe rośliny, grupa D—F pojawiające się siewki. Grubsza linia wskazuje, że roślina kwitła w tym roku; rozgałęziona linia wskazuje na pomnażanie wegetatywne

Behaviour of a population of *Sanicula europaea* L. in a woodland area  $1/4 \text{ m}^2$  during period 1943 to 1956 (Tamm 1956)

Group A included specimens that were large or intermediate in size at the beginning of the studies, group B smaller plants, group C very small plants, groups D—F sprouting seedlings. The thicker line indicates that the plant flowered in the given year; the branching line indicates vegetative reproduction

W układach dwu- lub wielogatunkowych niezwykle istotną rolę w dalszym losie siewek odgrywa termin ich pojawiania się; często zwycięża gatunek, którego siewki wcześniej zajęły dla siebie przestrzeń biologiczną, powodując szybkie obumieranie siewek gatunku pojawiającego się później (Sagar 1962, Williams 1962 cyt. za Rossem i Harperem 1972).

## 7. Przyrost „netto”

Ostateczny rezultat rozrodczości i śmiertelności określa przyrost „netto” populacji, dodatni lub ujemny, w jednostce czasu. Pozwala on zorientować się, czy mamy do czynienia z populacją progresywną, normalną czy regresywną; czy jej rola w kształtowaniu całości biocenozy wzrasta, czy maleje. W przypadku, gdy jest to populacja dominująca w zbiorowisku, wartość przyrostu „netto” pozwala, z dużym prawdopodobieństwem, przewidzieć kierunek i tempo sukcesji danego zbiorowiska. Pozwala on wreszcie stwierdzić, czy dana biocenoza jest „nasycona” pod względem udziału w niej, jako strukturalnego komponenta, populacji badanego gatunku, czy też aktualnie przejawia „nienasyconosc” (R a b o t n o v 1960c).

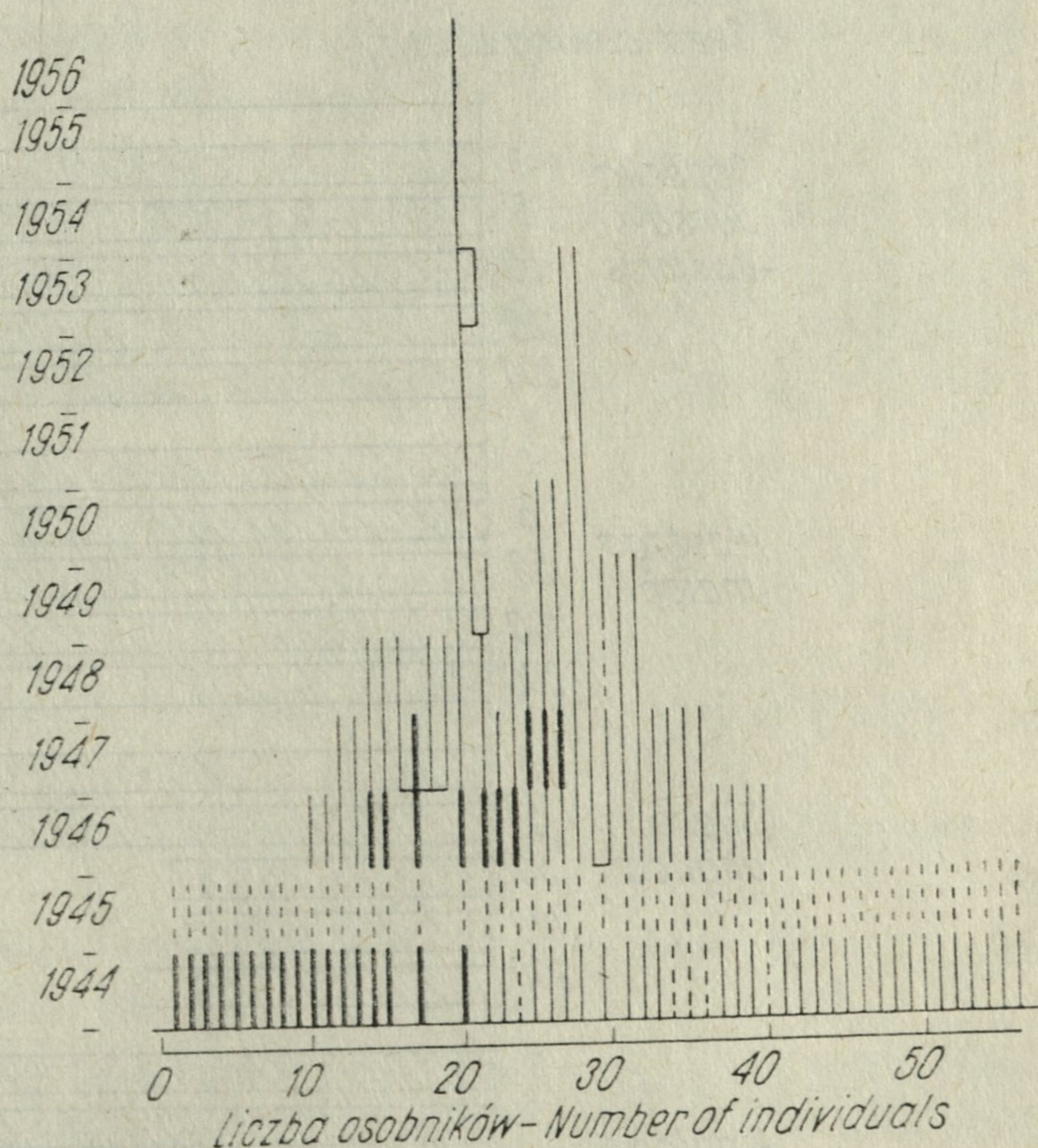
Wysokim przyrostem netto charakteryzują się zwykle populacje gatunków pionierskich, zasiedlające np. świeżo wynurzone fragmenty łądów bądź wkraczające na tereny zniszczonej uprzednio szaty roślinnej — po wycięciu lasu, na pożarzyskach, nad brzegami zbiorników wodnych z nagle obniżonym lustrem wody. Szybkie zmniejszanie się przyrostu netto wywołane jest zwykle gwałtownie działającą przyczyną, np. masowym pojawem szkodników, nagłą zmianą warunków atmosferycznych, wkroczeniem bardzo ekspansywnego, o dużej zdolności konkurencyjnej, gatunku (por. R a b o t n o v 1959 odnośnie do zmian składu i urodzaju roślinności łąkowej po wkroczeniu *Rhynanthus major* Ehrh.).

Fig. 10. Powolny zanik populacji *Centaurea jacea* L. z powierzchni leśnej 1/4 m<sup>2</sup> w latach od 1944 do 1956 (T a m m 1956)

Grubsza linia wskazuje, że roślina kwitła w tym roku; rozgałęziona linia wskazuje na pomnażanie wegetatywne

Gradual disappearance of a population of *Centaurea jacea* L. from a woodland area 1/4 m<sup>2</sup> during period from 1944 to 1956 (T a m m 1956)

Thicker line indicates that the plant flowered in the given year; branching line indicates vegetative reproduction



Najczęściej jednak obserwuje się w naturze albo niewielkie wahania liczebności wokół średniego zagęszczenia, typu oscylacji (V a s i l e v i č 1970), albo też zmiany mają charakter kierunkowy, ale przebiegają stopniowo w ciągu długiego czasu. Cykliczne zmiany liczebności są np. charakterystyczne dla wielodominantnych zbiorowisk łąkowych, gdzie każdego roku inny dominant uzyskuje względną przewagę ilościową nad pozostałymi (R a b o t n o v 1965). Przykładem stopniowych zmian kierunkowych może być, obserwowany przez T a m m a (1956), powolny zanik populacji *Centaurea jacea* L. (fig. 10).

Populacje niektórych trwałych gatunków zielnych, np. w zbiorowiskach łąkowych czy pastwiskowych, zachowują przez wiele lat tę samą liczebność, co jednak nie świadczy o ich absolutnej stabilności. Można się o tym przekonać śledząc przez szereg lat z rzędu los poszczególnych osobników. Okazuje się przy tym, że nawet w populacji o nie zmienionej w kolejnych latach ogólnej liczebności, zachodzi stała rotacja jej osobników, stała wymiana jednych przez drugie. Tempo tej wymiany uzależnione jest przede wszystkim od biologicznych właściwości gatunku, a także od warunków środowiskowych, rzutuujących na długość cyklu rozwojowego. Przytoczyć tu można wyniki badań Williamsa (1970) nad dwugatunkowym układem populacji *Danthonia caespitosa* Gaudich i *Chloris acicularis* Lindl.: pierwszy gatunek wykazał znacznie intensywniejszą rotację osobników w populacji niż drugi. Interesujące są pod tym względem zwłaszcza wyniki badań R a b o t n o v a (1965) nad dynamiką szeregu

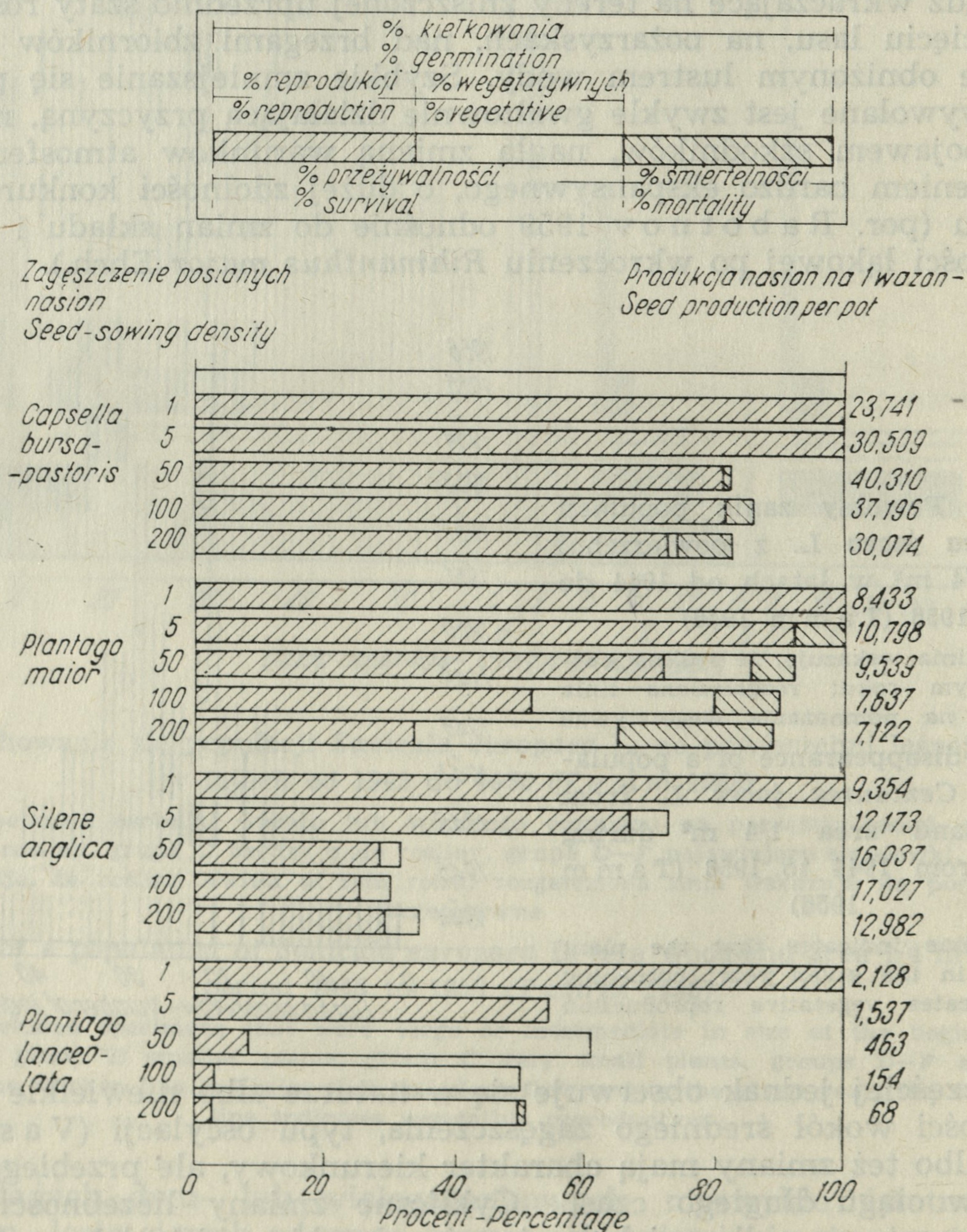


Fig. 11. Mechanizmy regulujące liczebność populacji kilku gatunków chwastów (Palmbiad 1968)

Mechanisms controlling population numbers of several weed species (Palmbiad 1968)

gatunków łąkowych, wskazujące na pozorną tylko stałość składu i liczebności populacji zbiorowisk łąkowych.

W związku z przyrostem populacji netto wyłania się ważna kwestia określenia mechanizmów regulujących wielkość populacji. W najbardziej nawet optymalnych warunkach, wzrost populacji nie może odbywać się w nieskończoność. U różnych gatunków i w różnych warunkach sprawa ta przedstawia się odmiennie. Potwierdzeniem tego są wyniki badań P a l m b l a d a (1968) nad kilkoma gatunkami chwastów: *Bromus inermis* Leyss., *Bromus tectorum* L., *Capsella bursa pastoris* (L.) Med., *Senecio viscosus* L., *Plantago maior* L., *Plantago lanceolata* L., *Silene anglica* L. W populacjach wymienionych gatunków, powyżej pewnego zagęszczenia autor stwierdził albo obniżenie liczby generatywnych osobników w stosunku do ogólnej liczebności populacji, albo obniżenie produkcji nasion przez jednego osobnika, albo obniżenie procentu kiełkowania nasion bądź też zwiększoną znacznie śmiertelność siewek (fig. 11). Przykładem wpływu warunków siedliskowych na wielkość wskaźnika przyrostu są wyniki badań H o l t a (1972) nad populacjami *Daucus carota* L.

## 8. Uwagi końcowe

Przedstawione uwagi o charakterze teoretycznym oraz konkretne wyniki badań z pewnością nie wyczerpują szerokiego wachlarza problematyki ekologii populacji roślin wyższych. Niektóre zagadnienia są jeszcze niedostatecznie opracowane. Nie wszystkie prawidłowości stwierdzone na poletkach doświadczalnych można przenieść na stosunki panujące w warunkach naturalnych. Wydaje się jednak, że populacyjne podejście do gatunku pozwoli wzbogacić wiedzę nie tylko o nim samym. Traktowanie asocjacji roślinnej jako zgrupowania populacji wielu gatunków daje szansę głębszego wniknięcia w stosunki panujące w zbiorowisku, lepszego zrozumienia jego wewnętrznej dynamiki, tendencji i procesów rozwojowych.

## Piśmiennictwo

- B o u g h e y A.S. 1971 — Ecology of populations — London, 135 pp.
- C l a r k P.J., E v a n s F.C. 1954 — Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships — Ecology, 35: 445—453.
- C o l e L.C. 1946 — A theory for analyzing contagiously distributed populations — Ecology, 27: 229—341.
- F a l i Ń s k a K. 1968 — Preliminary studies on production in the herb layer of the *Quercus-Carpinetum* association — Ekol. Pol. A, 16: 395—409.
- F a l i Ń s k a K. 1969 — Produkcja nasion wybranych gatunków runa różnych postaci grądu (*Quercus-Carpinetum*) w Białowieskim Parku Narodowym — Acta Soc. Bot. Pol. 38: 195—203.
- G a u s e G.F. 1934 — Experimental analysis Vito Volterra's mathematical theory the struggle for existence — Science, 79: 16—17.
- G i e r u s z y Ń s k i T. 1961 — Struktura i dynamika rozwojowa drzewostanów rezerwatu cisowego w Wierzchlesie — Ochr. Przyr. 27: 41—90.
- G r e i g h - S m i t h P. 1962 — Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities — J. Ecol. 40: 316—330.
- H a r p e r J.L. 1961 — Approaches to the study of plant competition (Mechanism in biological competition) — Symp. Soc. exp. Biol. 15: 1—39.

- Harper J.L. 1964 — The individual in the population — *J. Ecol. Suppl.* 52: 149—158.
- Harper J.L. 1967 — A Darwinian approach to plant ecology — *J. Ecol.* 55: 247—270.
- Harper J.L., McNaughton I.H. 1962 — The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of *Papaver* species — *New Phytol.* 61: 175—188.
- 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., Williams J.T., Sagar G.R. 1965 — The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seeds — *J. Ecol.* 53: 273—286.
- Holt B.R. 1972 — Effect of arrival time on recruitment, mortality and reproduction in successional plant populations — *Ecology*, 53: 668—673.
- Kershaw K.A. 1964 — Quantitative and dynamic ecology — New York, 96 pp.
- Knapp R. 1954 — Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen — Stuttgart (Ludwigsburg), 202 pp.
- Kotańska M. 1967 — Biomass dynamics of underground plant organs in some grassland communities of the Ojców National Park — *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 15: 625—631.
- Lieth H. 1960 — Patterns of change within grassland communities — *The Biology of Weeds*: 27—29.
- MacArthur R., Connell J. 1971 — *Biologia populacji* — Warszawa, 232 pp.
- Marschall D.R., Jain S.K. 1969 — Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata* — *J. Ecol.* 57: 251—270.
- Marschall D.R., Jain S.K. 1970 — Seed predation and dormancy in the population dynamics of *Avena fatua* and *A. barbata* — *Ecology*, 51: 886—891.
- Mathews C.P., Westlake D.F. 1969 — Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality — *Oikos*, 20: 1956—1960.
- Morozow G. 1953 — *Nauka o lesie* — Warszawa, 364 pp.
- Odum E.G. 1963 — *Podstawy ekologii* — Warszawa, 560 pp.
- Ondok J.P. 1970 — The horizontal structure of reed stands (*Phragmites communis*) and its relation to productivity — *Preslia*, 42: 256—261.
- Paczoski J. 1928 — *Biologiczna struktura lasu* — *Sylvan*, 46: 3—5.
- Palmblad I.G. 1968 — Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size — *Ecology*, 49: 26—34.
- Perkal J. 1967 — *Matematyka dla przyrodników i rolników* — Warszawa, 358 pp.
- Pielou E.C. 1960 — A single mechanism to account for regular, random and aggregated populations — *J. Ecol.* 48: 575—584.
- Pielou E.C. 1961 — Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbour relationships — *J. Ecol.* 49: 255—263.
- Pielou E.C. 1962 — The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition — *J. Ecol.* 50: 357—367.
- Ponjatovskaja V.M. 1964 — Učet obilija i osobennosti vidov v estestvennyh rastitelnyh soobščestvach (Polevaja geobotanika. Ed. E.M. Lavrenko, A.A. Korcagin) — Moskva: 209—299.
- Putwain P.D., Harper J.L. 1970 — Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *Rumex acetosella* L. in grassland — *J. Ecol.* 58: 251—264.
- Putwain P.D., Harper J.L. 1972 — Studies in the dynamics of plant populations. V. Mechanism governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *Rumex acetosella* — *J. Ecol.* 60: 113—127.



- Putwain P.D., Machin D., Harper J.L. 1968 — Studies in the dynamics of plant populations. II. Components and regulation of a natural population of *Rumex acetosella* L. — J. Ecol. 56: 421—431.
- Rabotnov T.A. 1945 — Biologičeskie nabludenija na subalpijskich lugach Severnogo Kavkaza — Bot. Ž. 30: 167—177.
- Rabotnov T.A. 1950 — Žiznennyj cikl mnogoletnich travjanstich rastenii v lugovyh cenzach — Geobotanika, 3: 7—204.
- Rabotnov T.A. 1959 — Vlijanie pogrenka (*Rhinanthus major* Ehrh.) na urožai i sostav travjistaja poimennogo luga — Bjull. Obšč. Isp. Prirody, Otd. Biol. 64: 105—107.
- Rabotnov T.A. 1960a — Metody opredelenija vozrasta i dlitelnosti žizni u travjanistych rastenii — Polevaja Geobotanika, 2: 249—262.
- Rabotnov T.A. 1960b — K biologii poreznika promyežutočnogo (*Libanotis intermedia* Rupr.) — Trudy Mosk. Obšč. Isp. Prirody, 3: 221—228.
- Rabotnov T.A. 1960c — O florističeskoj i cenotičeskoj pelnočlennosti cenzov — Dokl. AN SSSR, 130: 671—673.
- Rabotnov T.A. 1964 — Opredelenie vozrastnogo sostava populacii vidov v soobščestve — Polevaja Geobotanika, 3: 132—167.
- Rabotnov T.A. 1965 — O dinamičnosti struktury polidominantnych lugovyh cenzov — Bot. Ž. 50: 1396—1408.
- Rabotnov T.A. 1969 — On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses — Vegetatio, 19: 87—95.
- Rabotnov T.A. 1970 — Značenie konsortnych svjazei v opredelenii vzaimnyh otnošenij rastenii v fitocenzach — Bjull. Mosk. Obšč. Isp. Prirody, 2: 68—75.
- Ross M.A., Harper J.L. 1972 — Occupation of biological space during seedling establishment — J. Ecol. 60: 77—88.
- Salisbury E.J. 1942 — The reproductive capacity of plant. Studies in quantitative biology — London, 244 pp.
- Sen D.N. 1968 — Ecology of desert plants and observations on their seedlings. II. Germination behaviour of seed in *Asclepiadaceae* — Österr. bot. Z. 115: 6—17.
- Smirnova O.V. 1968 — Čislennost i vozrastnoi sostav populjacii nekotoryh komponentov travjanogo pokrova dubrav (Voprosy morfogeneza cvetkovykh rastenii i stroenija ich populjacii. Ed. A. A. Uranov) — Moskva: 155—182.
- Snaydon V.B. 1962 — Micro-distribution of *Trifolium repens* L. and its relation to soil factors — J. Ecol. 50: 133—143.
- Sukačev V. 1941 — Über den Einfluss der Intensität des Kampfes ums Dasein zwischen den Pflanzen auf deren Entwicklung — Comp. rend. Acad. Sci RSUU, 30: 757—760.
- Sukačev V. 1953 — O vnutrividovyh i mežvidovyh vzaimootnosenijach sredi rastenii — Bot. Ž. 38: 57—96.
- Symonides E. 1974a — Populations of *Spergula vernalis* Willd. on dunes in the Toruń Basin — Ecol. Pol. 22.
- Symonides E. 1974b — The phenology of *Spergula vernalis* Willd. in relation to microclimatic conditions — Ecol. Pol. 22.
- Symonides E. 1974c — Morphological variability of *Spergula vernalis* Willd. from different dune biotopes of the Toruń Basin — Ecol. Pol. 22.
- Tamm C.C. 1956 — Further observations on the survival and flowering of some perennial herbs. I. — Oikos, 7: 273—292.
- Traczyk T. 1967 — Studies on herb layer production estimate and the size of plant fall — Ecol. Pol. A, 15: 837—867.
- Vasilevič V.I. 1969 — Statističeskie metody v geobotanike — Leningrad, 230 pp.

- Vasilevič V. 1970 — Metod avtokorelacii pri izučeni dinamiki rastičnosti — Trudy Mosk. Obšč. Ispit. Prirody, 38: 17—23.
- White J., Harper J.L. 1970 — Correlated changes in plant size and number in plant populations — J. Ecol. 58: 467—485.
- Whittaker R.H. 1970 — Communities and ecosystems — London, 162 pp.
- Williams E.J. 1962 — The analysis of competition experiments — Aust. J. biol. Sci. 15: 509—525.
- Williams O.B. 1970 — Population dynamics of two perennial grasses in Australian semi-arid grassland — J. Ecol. 58: 869—875.
- Zarzycki K. 1964 — Biological and ecological studies in Carpathian beechwood — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 12: 15—21.
- Zarzycki K. 1965 — Obecny stan badań nad konkurencją (współzawodnictwem) roślin wyższych. I. — Ekol. Pol. B, 11: 107—123.
- Zarzycki K., Rychlewski J. 1972 — Sex ratios in Polish natural populations and in seedling samples of *Rumex acetosa* L. and *R. thyrsiflorus* Fing. — Acta Biol. Cracov. Ser. bot. 15: 135—151.

## Summary

This article presents the more important problems and results of studies on the ecology of populations of higher plants. The scope of these studies covers: density, age-class composition and sex structure, spatial structure, natality, mortality and net increase.

Density is usually expressed in the number of individuals or their biomass per unit of area, and is a good exponential of the ecological conditions of a species, on the basis of which it is possible to determine the ecological optimum of a population (Rabotnov 1945, Smirnova 1968). It has been found in a large number of studies that increase in population density causes: a) decrease in the average weight of an individual (Putwain and Harper 1970, Palmblad 1968, Fig. 1); b) decrease in the percentage of flowering and fruiting individuals (Rabotnov 1950, Harper and Ogden 1970); c) reduction in production of fruits and also in the weight and germination capacity of seeds (Knapp 1954, Zarzycki 1965, Fig. 2); d) increased mortality (Fig. 7, 8); e) delay — with the exception of annual species — in the development cycle of plants.

Age structure defines what percentage of individuals comes within the various age classes: a) in the form of seeds capable of germination, b) juvenile individuals, c) generative individuals, d) old individuals (Rabotnov 1960a). The percentages formed by these groups in a population, the amount of seed production, maintenance of decrease in maximum reproductive power permit of estimating the development stage of a population and the latter's influence on the surrounding habitat.

The spatial structure of a population is conditioned by: a) the biological properties of a species, b) distribution of nutrient substances in the soil (Snaydon 1962), c) microtopography of the area in relation to the number of "safe places for germination of seeds" (Harper, Williams and Sagar 1965), d) the factor of intra- and inter-population competition. A large number of studies have shown that the type of distribution of individuals in space is most often the clumped type: uniform or random distribution is far less often encountered.

The natality of a population is defined in relation to a unit of area or calculated for one adult individual of a population in a defined time. Its value depends on the biological properties of a species, the participation of generative individuals in the population, production of diaspores etc. Natality decreases with an increase in

density, in the case of vegetative reproduction also (Putwain, Machin and Harper 1968); seasonal fluctuations are higher in plants reproducing by seeds. Studies on natality include the interesting question of definition of amount of energy involved in reproduction and estimation of risk in the various ways in which plants reproduce (Harper and Ogden 1970).

The mortality of a population defines the rate of disappearance of individuals due to their death, and is an important element controlling population numbers. The highest mortality rate is found in the early stages of the life of plants (Rabotnov 1950), particularly those grown from seeds. The survival of some, and death of other individuals is considered to be due to their individual differentiation into stronger or weaker individuals from the very start of life (Morozow 1953, Tamm 1956, Fig. 9). In communities of many species the time at which seedlings appear is of prime importance (Sagar 1962 after Ross and Harper 1972). The mortality of a population is closely correlated in a positive way with density (Mathews and Westlake 1969).

"Net" increase, positive or negative, is the final effect of a population's natality and mortality, and it describes the direction and rate of variations in population numbers. The question of defining mechanism controlling population size is connected with it. The results of Palmblad's studies (1968) show that after a certain level of density is reached there is either decrease in the number of generative individuals in relation to total population numbers, or reduction in seed production per individual, or reduction in the percentage of germinating seeds or increased mortality among seedlings (Fig. 11).