

Ewa Symonides

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

Strategia reprodukcyjna terofitów, mity i fakty

II. Amfikarpia i ewolucja strategii „pesymistycznej”

Reproductive strategy
of therophytes, myths and facts
II. Amphicarpy and evolution
of „pessimistic” strategy

1. Wstęp

Według Darwina (1876), „Natura mówi nam z najwyższą emfazą, że nienawidzi ciągłego samozapłodnienia”. Bez względu jednak na „deklaracje” natury i uczucia towarzyszące ewoluującym gatunkom wiadomo, że samozapylenie i samozapłodnienie jest częstym zjawiskiem we współczesnym świecie roślin okrytozalążkowych. Stebbins (1970) wręcz twierdzi, iż ze wszystkich zmian, jakie dokonały się w toku ich ewolucji, zmiana sposobu zapylania — z krzyżowego na samozapylenie — należy do najpowszechniejszych.

Możliwość wydania potomstwa we własnym zakresie, bez konieczności zapylenia kwiatów obcym pyłkiem, ma szczególnie duże znaczenie w przypadku terofitów — jednorocznych roślin semelparycznych, zdolnych tylko do jednorazowej reprodukcji w toku krótkotrwałej ontogenezy. Nic dziwnego, że właśnie wśród terofitów istnieje wiele gatunków roślin samopłodnych. Skala zjawiska i jego skutki są jednak różne u różnych gatunków i pod tym względem można je podzielić na cztery grupy.

Pierwszą reprezentują rośliny z natury obcopylne, które po samozapyleniu stają się albo bezpłodne, albo zawiązują mniej nasion. Z reguły tworzą one osobne populacje, odizolowane od tych, których członkowie korzystają wzajemnie ze swych usług i zapylają się krzyżowo (Wyatt 1986).

Do drugiej należą gatunki uciekające się do samozapylenia tylko w wyjątkowo niekorzystnych warunkach środowiskowych, ale fakt samozapylenia nie wpływa ujemnie na liczbę i jakość nasion (Symonides 1974, Schlichting i Levin 1984).

W skład trzeciej wchodzi gatunki przystosowane do samozapłodnienia jako jedynej drogi reprodukcji (Kawano i Miyake 1983, Smith 1983). Całkowita rezygnacja z zapylania krzyżowego znajduje niekiedy wyraz w zmienionej budowie kwiatów.

Najbardziej interesującą, czwartą grupę stanowią jednak rośliny amfikarpiczne. Ich wspólną cechą jest „dwoista” strategia, jak trafnie nazwał ją Zeide (1978), całkowicie różna od teoretycznie optymalnej, przedyskutowanej w pierwszej części artykułu (Symonides 1987). „Dwoistość” polega na wytwarzaniu w ramach jednego osobnika kwiatów obco- i samopylnych (nadziemnych lub podziemnych), przy czym — zależnie od gatunku — jedno lub drugie wymagają więcej nakładów energetycznych, rozwijają się wcześniej i pełnią główną rolę w reprodukcji.

Celem drugiej części artykułu jest: (1) prezentacja strategii gatunków amfikarpicznych uporządkowanych według kryterium wzrastającej roli samozapylenia, a równocześnie także hipotetycznych etapów ewolucji tzw. strategii pesymistycznej (Chaplick i Quinn 1982) oraz (2) dyskusja przyczyn i skutków samozapłodnienia u omawianej grupy terofitów.

2. Istota amfikarpii

Amfikarpia, czyli produkcja owoców dwojakiemu rodzaju na tej samej roślinie, jest najbardziej intrygującą właściwością gospodarki zasobami i w swej ekstremalnej postaci pociąga za sobą przebudowę całego systemu nefotosyntetyzujących, wyspecjalizowanych tylko w rozmnażaniu organów (Plitmann 1973, Mattatia 1977a).

Według Lorda (1981) ogólna liczba gatunków roślin, u których występują samopylne kwiaty kleistogamiczne (zamknięte) obok potencjalnie obcopylnych kwiatów chasmogamicznych (otwartych) i — odpowiednio — kleistogamiczne i chasmogamiczne owoce, wynosi 287. Wśród roślin amfikarpicznych są zarówno iteroparyczne (zdolne do wielokrotnej reprodukcji), jak też semelparyczne — wieloletnie, dwuletnie i jednoroczne (Uphof 1938).

Występowanie dwóch rodzajów owoców jako elementu „dwoistej” strategii reprodukcyjnej — to podstawowa, wspólna cecha omawianej grupy roślin. Nie oznacza to jednak, że behavior reprodukcyjny jest w każdym przypadku jednakowy. Jak wykazały badania, udział chasmogamicznego i kleistogamicznego potomstwa w ogólnym sukcesie reprodukcyjnym osobnika może się zasadniczo różnić u różnych gatunków. Jeśli u niektórych amfikarpicznych terofitów główny ciężar odnowienia populacji spada na reprodukcję chasmogamiczną, to u innych stanowi ona tylko niewiele znaczące, w pewnym sensie dodatkowe zabezpieczenie (Koller i Roth 1964, Schemske 1978, Zimmerman i Cook 1985).

Przejawem ukształtowanej w toku ewolucji poszczególnych gatunków, odmiennej roli diaspor kleistogamicznych i chasmogamicznych są m. in.

zróżnicowane koszty, jakie roślina ponosi w związku z ich produkcją oraz innym rozkładem tych kosztów w cyklu życiowym osobnika. Oba zagadnienia, jako ściśle związane z problematyką artykułu, wymagają dokładniejszego omówienia.

3. Strategia gatunków o nadziemnych kwiatach kleistogamicznych

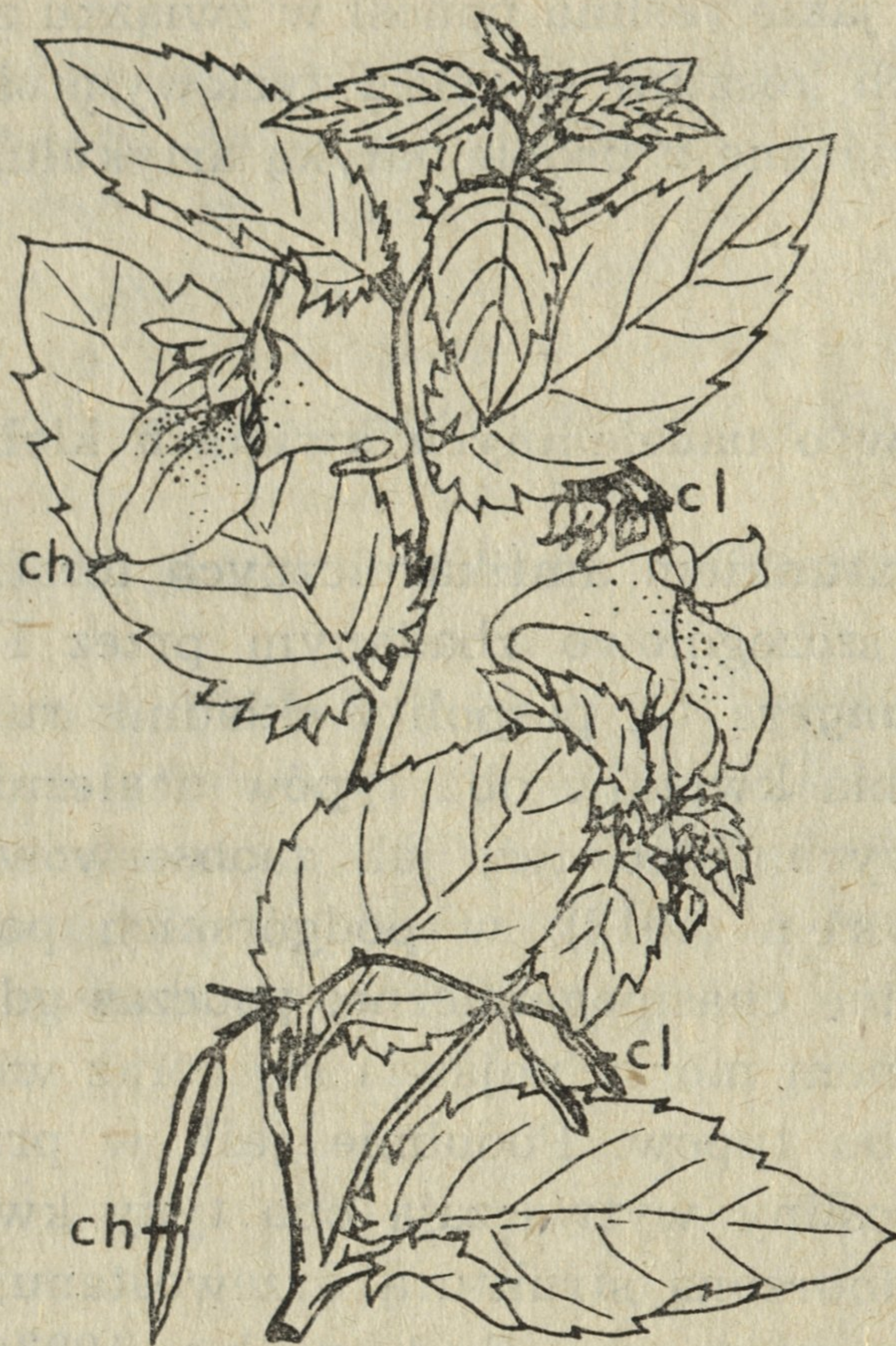
Dobrze znanym gatunkiem amfikarpicznych terofitów we florze Polski, a równocześnie szczegółowo zbadanym przez F a l e n c k ą (1983a) jest *Impatiens noli-tangere* L., pospolity składnik runa grądów i łągów. Zdolny do wytwarzania kwiatów obu typów uzależnia ich produkcję od warunków siedliskowych. Stąd też, jak zaobserwowali K e r n e r v o n M a r i l a u n i H a n s e n (1913), w podgórskich populacjach niecierpka kwiaty są wyłącznie chasmogamiczne, podczas gdy w miarę wzrostu wysokości nad poziomem morza pojawia się coraz większa frakcja osobników z kwiatami obu typów. Podobnie jeśli w prześwietlonych częściach lasu na niżu rośliny wytwarzają oba typy kwiatów, to w silniej ocienionych, z nie zaburzoną strukturą drzewostanu, dominuje produkcja kwiatów kleistogamicznych (F a l e n c k a 1983a).

Z badań cytowanych autorów wynika, że osobniki wytwarzające wyłącznie kwiaty kleistogamiczne są najczęściej mniejsze, słabiej rozgałęzione i słabiej ulistnione. Zwykle też produkują one znacznie mniej nasion (nawet o 50%) niż osobniki o kwiatach wyłącznie chasmogamicznych lub z kwiatami obu typów.

Owoce i nasiona rozwijające się z kwiatów chasmogamicznych są większe niż te pochodzenia kleistogamicznego (rys. 1). Produkcja pierwszych odbywa się kosztem aż 2—3-krotnie większego nakładu energii niż drugich (S c h e m s k e 1978). Tym niemniej F a l e n c k a (1983a) wykazała, że zdolność kiełkowania nasion pochodzenia kleistogamicznego jest wyższa (o 12% w populacji grądowej i aż o 64% w populacji łąkowej) w porównaniu z nasionami pochodzenia chasmogamicznego.

Interesujący jest także fakt zróżnicowanej wielkości siewek (długości i szerokości liścieni) niezależnie od tego, z jakich diaspor wyrosły, chociaż frakcja dużych siewek jest istotnie większa w przypadku nasion chasmogamicznych. Warto w tym miejscu zaznaczyć, że różnice między osobnikami późniejszych stadiów rozwojowych mogą — zależnie od warunków — utrzymać się lub z czasem całkowicie zaniknąć. Z reguły jednak wśród roślin pochodzenia chasmogamicznego frakcja kwitnących jest istotnie wyższa niż wśród roślin pochodzenia kleistogamicznego (F a l e n c k a 1983a, 1983b).

W przeciwieństwie do *Impatiens noli-tangere* u jego północnoamerykańskiego wikarianta *Impatiens capensis* Meerb. oba typy kwiatów za-



Rys. 1. *Impatiens noli-tangere*, kwiat i owoc chasmogamiczny (ch) i kleistogamiczny (cl)

Impatiens noli-tangere, chasmogamic (ch) and cleistogamic (cl) flower and fruit

wiązują się bez względu na warunki siedliskowe i liczebność populacji zapylających owadów. W korzystnych warunkach, np. oświetlenia, wzrasta jedynie udział kwiatów i owoców chasmogamicznych (Rust 1977, Schemske 1978).

Wysiłek reprodukcyjny osobników *I. capensis* jest stały, proporcjonalny do ich biomasy (Abrahamson i Hershey 1977, Waller 1980). Tym niemniej w ramach ogólnej puli zasobów przeznaczonych na reprodukcję stała ilość biomasy przypada jedynie na kwiaty kleistogamiczne, podczas gdy nakłady na produkcję kwiatów chasmogamicznych są bardzo zmienne, tym większe im większa jest biomasa rośliny (Waller 1980).

Kwiaty obcopylne, chasmogamiczne, zawiązują się znacznie wcześniej niż samopylne, kleistogamiczne. Te pierwsze są duże, barwne, wydzielają nektar bogaty w cukry i aminokwasy. Każdy kwiat wędnie już po jednym lub dwóch dniach, ale faza męska trwa pięciokrotnie dłużej niż żeńska, przy czym kwiaty są silnie przedprątne (Schemske 1978, Zimmerman i Cook 1985). Powstałe z nich nasiona są także większe i żywotniejsze niż nasiona pochodzenia kleistogamicznego. Podobnie jak u *I. noli-tangere* koszt produkcji jednej diaspory chasmoga-

micznej jest dwu—trzykrotnie większy niż kleistogamicznej (R u s t 1977, W a l l e r 1979).

Zarówno u *I. noli-tangere*, jak też u *I. capensis*, w skrajnie niekorzystnych warunkach siedliskowych osobniki mogą wytwarzać wyłącznie kwiaty kleistogamiczne.

4. Ewolucyjne i ekologiczne przyczyny reprodukcji kleistogamicznej

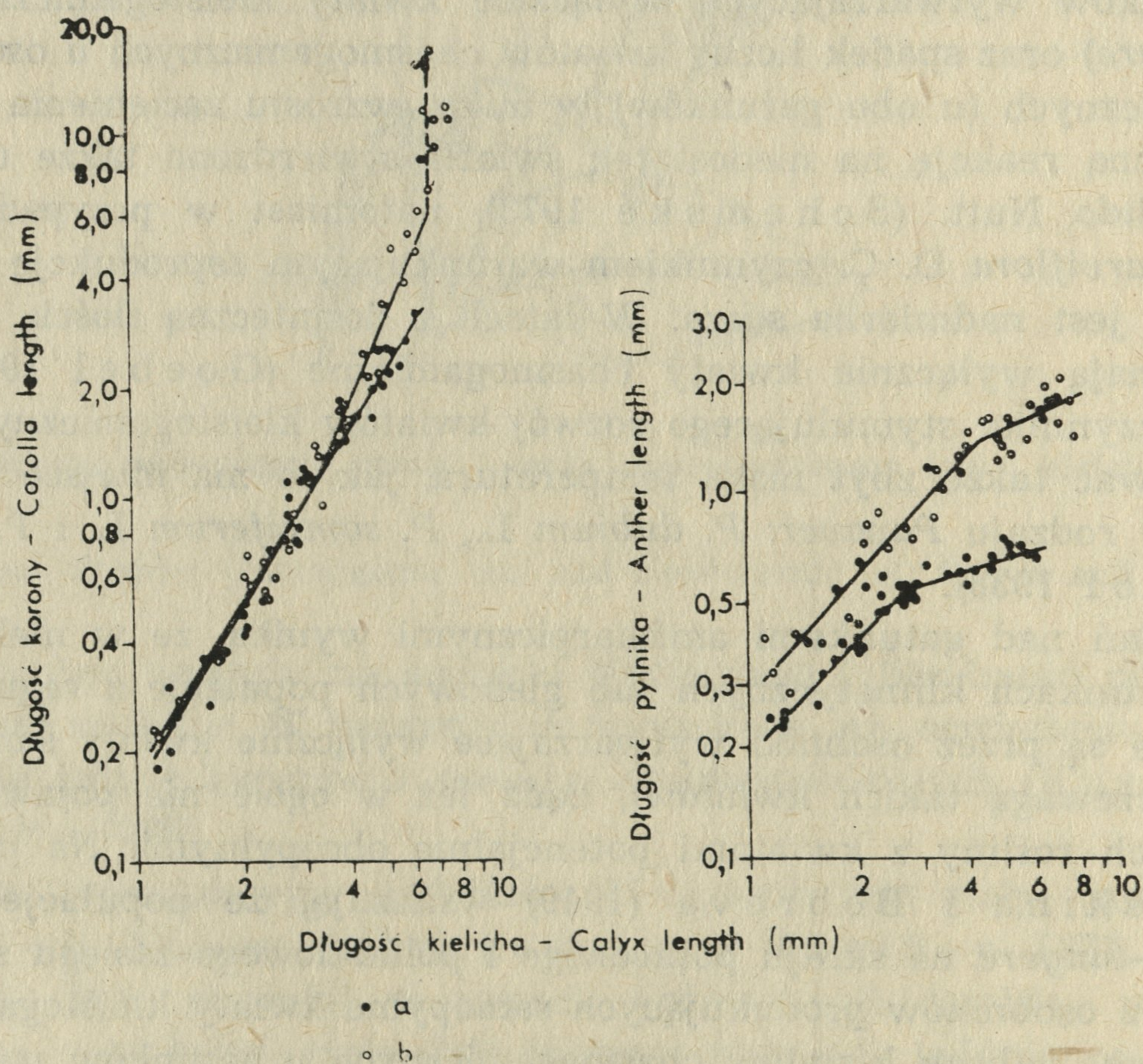
Pewne dane wskazują, iż ewolucyjną przyczynę amfikarpii u obu gatunków *Impatiens* można wiązać z przystosowaniem się do życia w silnie zacienionych zbiorowiskach leśnych. Wskazuje na to wzrost udziału osobników wytwarzających wyłącznie kwiaty kleistogamiczne (u *I. noli-tangere*) oraz spadek liczby kwiatów chasmogamicznych u osobników amfikarpicznych (u obu gatunków) w miarę wzrostu zacienienia dna lasu. Podobną reakcję na niedostatek światła stwierdzono także u *Impatiens pallida* Nutt. (S c h e m s k e 1978), natomiast w przypadku *Impatiens parviflora* D. C. czynnikiem warunkującym reprodukcję kleistogamiczną jest nadmierna susza. W latach z dostateczną ilością opadów rośliny mają wyłącznie kwiaty chasmogamiczne (G o e b e l 1904).

Rolę czynnika stymulującego rozwój kwiatów kleistogamicznych może odgrywać także zbyt niska temperatura, jak to ma miejsce u kilku gatunków rodzaju *Papaver*: *P. dubium* L., *P. somniferum* L. i *P. rhoeas* L. (U p h o f 1938).

Z badań nad gatunkami amfikarpicznymi wynika, że w niekorzystnych warunkach klimatycznych lub glebowych populacje z reguły zdominowane są przez osobniki wytwarzające wyłącznie kwiaty samopylne (lub z przewagą takich kwiatów), bądź też w ogóle nie pojawiają się wśród nich rośliny z kwiatami potencjalnie obcopylnymi. Na przykład dane Š i š k i n a i B o b r o v a (1949) wskazują, że populacje *Impatiens noil-tangere* na skraju północnego i południowego zasięgu składają się tylko z osobników produkujących samopylne kwiaty kleistogamiczne.

Możliwe, iż brak kwiatów chasmogamicznych u gatunków potencjalnie zdolnych do amfikarpii, występujący w skrajnie niekorzystnych środowiskach, wiąże się ze znacznie większym kosztem ich produkcji, a zatem także z większym nakładem energii, o którą w takich warunkach jest szczególnie trudno. Możliwe także, iż „rezygnacja” z zapylania krzyżowego wynika — w populacjach brzeżnych — z braku zapylających owadów. Z drugiej strony zdolność wytwarzania kwiatów i owoców nie wymagających dużych nakładów niewątpliwie zwiększa zakres środowisk dostępnych dla gatunków amfikarpicznych. Poza skrajnymi przypadkami główny ciężar reprodukcji spada jednak na kwiaty obcopylne, zaś kleistogamia jest tylko pewnym zabezpieczeniem przed nagłą, niekorzystną zmianą warunków siedliskowych (J o u r e t 1976).

W toku ewolucji gatunków amfikarpicznych kwiaty kleistogamiczne prawdopodobnie powstały z chasmogamicznych. Statycznym obrazem takich ewolucyjnych przemian może być przykład *Collomia grandiflora* Dougl. ex Lindl. (*Polemoniaceae*). W ramach jednego osobnika tego gatunku kwiaty wykazują stopniowe przejście od całkowicie otwartych, obcopylnych, do całkowicie zamkniętych, samopylnych (Wilken 1982, Minter i Lord 1983a). Udział tych ostatnich wyraźnie jednak wzrasta wraz ze spadkiem wilgotności i żyzności podłoża. Kwiaty chasmogamiczne (korona, kielich, pylniki itd.) są znacznie większe niż kleistogamiczne (rys. 2), liczba powstałych nasion w owocach obu typów jest



Rys. 2. Zależność między długością kielicha a długością korony i pylnika w rozwoju kwiatów kleistogamicznych (a) i chasmogamicznych (b) u *Collomia grandiflora* (wg Mintera i Lorda 1983b)

Relationship between calyx length and the length of corolla and anther in the development of cleistogamic (a) and chasmogamic (b) flowers in *Collomia grandiflora* (after Minter and Lord 1983b)

jednak bardzo podobna (Minter i Lord 1983b). Warto w tym miejscu zaznaczyć, iż kwiaty chasmogamiczne są — podobnie jak kleistogamiczne — samopłodne, natomiast poziom zapylenia krzyżowego uzależniony jest od warunków życia rośliny (Wilken 1982).

5. Amfigeokarpia jako szczególny przypadek amfikarpii

5.1. Istota geokarpii i skala tego zjawiska

Geokarpia, czyli formowanie owoców z zamkniętych (kleistogamicznych), samopylnych kwiatów rozwijających się pod powierzchnią gleby związana jest ze zmianą geotropizmu szypulek kwiatowych — z ujemnego na wybitnie dodatni. U ewoluujących w tym kierunku gatunków wymagała zatem przebudowy całego systemu organów rozrodczych (Plitmann 1973, Mattatia 1977a). Jest więc skrajną postacią zjawiska amfikarpii i przykładem szczególnej adaptacji roślin do niekorzystnych, zmieniających się w sposób nieprzewidywalny warunków (Koller i Roth 1964, Weiss 1980).

Z punktu widzenia tematyki artykułu naistotniejszą właściwością większości amfigeokarpicznych terofitów jest swoista, skrajnie odbiegająca od optymalnego modelu, gospodarka zasobami. Chodzi tu przede wszystkim o równoczesne przekazywanie energii na procesy wzrostu i rozrodu, bardzo wczesne — jak tylko jest to możliwe w konkretnych warunkach siedliskowych — formowanie kwiatów i owoców oraz bardzo duży wkład energii właśnie w produkcję fenologicznie wcześniejszych owoców podziemnych w porównaniu z nadziemnymi (por. Cohen 1971, 1976, Paltridge i Denholm 1974, Vincent i Pulliam 1980). Klasyczną postać takiej strategii Cheplick i Quinn (1982) trafnie nazwali „pesymistyczną”, zakłada ona bowiem co najwyżej nikłe szanse na pomyślny rozwój owoców nadziemnych i równie nikłe szanse na pomyślny los powstałych w nich nasion¹.

Trudno na podstawie dostępnych danych podać liczbę amfigeokarpicznych gatunków terofitów. Z całą pewnością jednak nie są to przypadki jednostkowe i nie odnoszą się do roślin należących tylko do określonej jednostki taksonomicznej lub też występujących wyłącznie w ściśle określonym środowisku.

Zjawisko amfigeokarpii sygnalizowali lub opisywali m. in.: Maheshwari i Bahadur (1934), Uphof (1938) oraz Budd i in. (1979) u *Commelina benghalensis* L., a Burck (1906) u *C. virginiana* L. (*Commelinaceae*); Evenari (1963), Koller i Roth (1964) oraz Zeide (1978) u *Gymnarrhena micrantha* Desf., a Plitmann (1973) i Mattatia (1977a) u *Catananche lutea* L. (*Compositae*); Lindman (1900) i Cheplick (1983) u *Cardamine chenopodifolia* Pers., zaś Shaw (1965) u *Geococcus pusillus* J. Drumm (*Cruciferae*);

¹ Ekolodzy anglosascy nazywają kleistogamiczne kwiaty, owoce i nasiona „podziemnymi”, zaś chasmogamiczne — odpowiednio — „powietrznymi”. Te skrótowe określenia będą także stosowane w tym artykule, chociaż niewątpliwie „powietrzny owoc” nie brzmi najlepiej.

Mattatia (1977a, 1977b) u *Lathyrus ciliolatus* Sam. ex Rech. f. i *Pisum fulvum* var. *amphicarpum* Werb. i Eig, Plitmann (1973) u *Vicia sativa* subsp. *amphicarpa* (Dorth.) Aschers. i Graebn, a Parker (1985, 1986) u *Amphicarpaea bracteata* L. (*Papilionaceae*); McNamara i Quinn (1977) oraz Cheplick i Quinn (1982) u *Amphicarpum purshii* Kunth (*Gramineae*); Gleason i Cronquist (1963) u *Polygala polygama* Walt. (*Polygalaceae*); Evenari i in. (1977) oraz Weiss (1980) u *Emex spinosa* (L.) Campd. (*Polygonaceae*); Haines i Lye (1977) u *Trianoptiles solitaria* C. B. Clarke (*Cyperaceae*) oraz inni.

5.2. Strategia gatunków o nadziemnych i podziemnych kwiatach kleistogamicznych

Jeśli w dotychczas opisywanych przypadkach amfikarpii kwiaty i owoce kleistogamiczne wyrastały wyłącznie na pędach nadziemnych rośliny, to *Amphicarpaea bracteata* (*Papilionaceae*) jest przykładem terofita, u którego kwiaty i owoce kleistogamiczne wyrastają zarówno nad, jak też pod powierzchnią gleby. Wbrew swojej nazwie ma więc trzy, a nie dwa rodzaje kwiatów: obcopylne chasmogamiczne, samopylne, nadziemne kleistogamiczne i samopylne, podziemne kleistogamiczne.

W kleistogamicznych owocach podziemnych powstają dużo większe nasiona niż w nadziemnych, przy czym rośliny wyrosłe z dużych nasion charakteryzuje szybszy wzrost, wyższa przeżywalność i wyższa płodność w porównaniu z roślinami pochodzącymi z kleistogamicznych nasion powietrznych. Najdrobniejsze są nasiona chasmogamiczne, z których w dodatku tylko w wyjątkowo korzystnych warunkach rozwijają się siewki. Najważniejszą rolę w reprodukcji rośliny odgrywają zatem podziemne kwiaty kleistogamiczne, znacznie mniejszą — tego samego typu, ale powstałe na pędach nadziemnych, zaś chasmogamiczne organy rozrodcze praktycznie nie biorą udziału w odnawianiu składu populacji (Parker 1985, 1986). W sumie strategia reprodukcyjna *A. bracteata* stanowi przejściowe ogniwo między typowymi amfikarpicznymi a typowymi amfigeokarpicznymi roślinami o „dwoistej” strategii reprodukcyjnej.

5.3. Strategia gatunków o podziemnych kwiatach kleistogamicznych

U przeważającej liczby gatunków amfigeokarpicznych kwiaty i owoce kleistogamiczne tworzą się wyłącznie pod ziemią, przy czym wkład biomasy w produkcję podziemnych i powietrznych owoców i nasion, a także fenologia ich rozwoju różnią się u różnych gatunków. Z reguły częstsze jest zjawisko wcześniejszego formowania podziemnych organów rozrodczych w stosunku do nadziemnych, a także większa jest rola diaspor podziemnych, w porównaniu z nadziemnymi, w reprodukcji osobnika. Wyjątki od tej zasady są nieliczne.

I tak Cheplick (1983) stwierdził, że aż 73% całkowitej liczby osobników w populacji *Cardamine chenopodifolia* pochodzi z nasion powietrznych, zaś produkcja owoców kleistogamicznych stanowi tylko dodatkowe zabezpieczenie sukcesu reprodukcyjnego. Interesujące jest to, że wprawdzie nasiona podziemne są aż sześciokrotnie cięższe niż powietrzne, a rośliny pochodzenia geokarpicznego rosną znacznie intensywniej i wcześniej osiągają dojrzałość rozrodczą niż pochodzenia chasmogamicznego, lecz jednak przeznaczają one większość biomasy na produkcję obcopylnych kwiatów chasmogamicznych. Niestety, dane te uzyskano w wyniku eksperymentów przeprowadzonych w szklarni, nie wiadomo zatem, czy behavior reprodukcyjny rośliny w warunkach naturalnych byłby podobny.

Nieco wyższy wkład energii w produkcję kwiatów i owoców chasmogamicznych w porównaniu z kleistogamicznymi ma miejsce u niektórych geokarpicznych gatunków z rodziny *Cyperaceae* (Haines i Lye 1977). Podobne znaczenie obu typów diaspor stwierdził natomiast Burk (1906) u *Commelina benghalensis*. Autor wykazał ponadto, iż zawsze większej produkcji diaspor kleistogamicznych towarzyszy obniżona produkcja diaspor chasmogamicznych i — na odwrót — jeśli warunki umożliwiają intensywny rozwój powietrznych organów rozrodczych, to pod ziemią pojawia się ich odpowiednio mniej. Prawdopodobnie zatem wysiłek reprodukcyjny rośliny jest identyczny niezależnie od warunków, natomiast podział nakładów na jeden lub drugi typ kwiatów i owoców zdeterminowany jest konkretną sytuacją przyrodniczą.

Przykładem gatunku o równoczesnym pojawie kwiatów kleistogamicznych i chasmogamicznych, a nawet niekiedy opóźnionego kwitnienia pod w stosunku do kwitnienia nad powierzchnią gleby jest *Vicia sativa* subsp. *amphicarpa*. Niezależnie od miejsca kwitnienia — kwiaty są zazwyczaj samopylne; do zapylenia krzyżowego dochodzi bardzo rzadko (Plitmann 1973).

Kwiaty chasmogamiczne wytwarzają większe ziarna pyłku niż kleistogamiczne i są wrażliwsze na niekorzystne warunki środowiska. Pomimo ich wcześniejszego lub równoczesnego kwitnienia z kleistogamicznymi owoce rozwijają się niemal w tym samym czasie, ale znowu proces dojrzewania nasion przebiega intensywniej w owocach nadziemnych.

Owoce *V. sativa* subsp. *amphicarpa* różnią się wielkością. Strąki powietrzne są duże (przeciętnie osiągają 4,5 cm długości) i wielonasienne (od 3 do 12 nasion); podziemne — małe (do 1 cm długości) i zawierają co najwyżej trzy nasiona, zazwyczaj tylko jedno. Ciężar nasienia podziemnego jest jednak ponad dwukrotnie większy niż nasienia powietrznego (Plitmann 1973).

Jeśli opisane wyżej gatunki geokarpicznych terofitów „nastawione” są głównie na reprodukcję chasmogamiczną, to u *Emex spinosa* (L.) Campd. (rozdzielnopłciowej, jednopiennej rośliny z rodziny *Polygonaceae*)

obydwa sposoby rozmnażania są tak samo ważne, pomimo różnic w kosztach produkcji kwiatów i owoców nadziemnych i podziemnych, oraz różnej — zależnie od warunków — skuteczności diaspor obu typów w reprodukcji osobnika. Odmienna jest także ekologiczna rola diaspor pochodzenia kleistogamicznego i chasmogamicznego: podczas gdy pierwsze przyczyniają się do utrzymania populacji w ramach zajmowanego areału i stałej liczebności w kolejnych generacjach, drugie służą przede wszystkim kolonizacji nowych siedlisk (Evenari i in. 1977, Weiss 1980).

Emex spinosa jest niewielką rośliną pustyń, półpustyń i stepów. W jej rozwoju wyraźnie zaznaczają się dwa okresy kwitnienia, z których wcześniejszy odbywa się w glebie i przebiega równoległe z procesami wzrostu wegetatywnych części rośliny. Pierwsze kwiaty podziemne powstają już wówczas, gdy roślina ma postać maleńkiej rozetki!

Nasiona geokarpiczne są nieliczne (na ogół 3—4 w przeliczeniu na jednego osobnika), ale stosunkowo duże i mało zmienne co do ciężaru (przeciętnie 0,07 g). Eksperymentalnie ustalona zdolność kiełkowania nie przekracza 30%, jednak siewki wymierają już tylko w znikomym procencie. Oznacza to, że jedna roślina macierzysta wydaje na ogół zaledwie jednego „geokarpicznego potomka”, który w dodatku niemal dokładnie zajmuje jej miejsce.

Zakwitanie kwiatów nadziemnych, obcopylnych, odbywa się znacznie później niż podziemnych, ale w owocach powietrznych rozwija się od 100 do 500 razy więcej wysoce zmiennych co do wielkości nasion. Każde nasienie jest co najmniej trzykrotnie lżejsze od nasienia podziemnego (0,02—0,002 g). Ogólny wkład energetyczny rośliny w reprodukcję chasmogamiczną jest — jak wynika z przytoczonych danych — wielokrotnie większy niż w kleistogamiczną.

Nasiona powietrzne kiełkują zaledwie w 10—15% i to wyłącznie w lokalnych zagłębieniach terenu, w których przy dostatecznej ilości opadów utrzymuje się wyższa niż na wyniesieniach wilgotność podłoża. W latach suszy populacja *E. spinosa* składa się więc niemal wyłącznie z roślin pochodzenia kleistogamicznego, wskutek czego jej liczebność jest stosunkowo niska. W latach obfitujących w deszcze — liczebność populacji gwałtownie wzrasta, właśnie dzięki masowemu pojawowi osobników pochodzenia chasmogamicznego (Evenari i in. 1977).

Interesujące, chociaż nie do końca wyjaśnione zjawisko zaobserwował w swoich doświadczeniach laboratoryjnych Weiss (1980). Okazało się, że jeśli nasiona podziemne kiełkowały w osobnych szalkach niż powietrzne — procent kiełkowania był zbliżony i wynosił — odpowiednio — 93 i 87. Jeśli natomiast nasiona kiełkowały w mieszaninie — procent kiełków kleistogamicznych wzrósł do 100, podczas gdy chasmogamicznych — spadł do 56. Wynika z tego, że kiełkujące nasiona chasmogamicz-

ne przegrywają w konkurencji z kleistogamicznymi lub że kleistogamiczne wydzielają nieznane bliżej substancje hamujące kiełkowanie nasion chasmogamicznych.

Ten sam autor wykazał eksperymentalnie stały wysiłek reprodukcyjny u *E. spinosa*, niezależnie od żyzności podłoża. Tym niemniej jeśli na żyznym podłożu wkład biomasy w reprodukcję kleistogamiczną jest ok. 12 razy większy niż w chasmogamiczną, to na jałowym odwrotnie — koszty produkcji podziemnych organów rozrodczych są ok. 4 razy wyższe w porównaniu z nadziemnymi.

Korzystny wpływ opadów atmosferycznych na kiełkowanie diaspor powietrznych w warunkach naturalnych nie oznacza bynajmniej, że równie korzystne byłoby oddziaływanie stale wilgotnej gleby na produkcję diaspor. W doświadczalnych, nawadnianych kulturach *E. spinosa* Evenari i in. (1977) stwierdzili bowiem stymulujący wpływ pełnego zaopatrzenia rośliny w wodę na wzrost jej wegetatywnych organów, podczas gdy wysiłek reprodukcyjny w takiej sytuacji ulegał znaczącej redukcji. Niektóre osobniki ztracały przy tym całkowicie swój amfikarpiczny charakter, ograniczając się wyłącznie do zawiązywania potencjalnie obcopylnych kwiatów chasmogamicznych.

Wyniki tych doświadczeń wskazują na geokarpię jako wynik przystosowania się *E. spinosa* do życia w klimacie suchym. Wskazują ponadto, że czynniki oddziałujące niekorzystnie na ogólną płodność osobnika (w tym przypadku nadmierna w stosunku do wymagań rośliny wilgotność podłoża) mogą całkowicie zahamować reprodukcję kleistogamiczną, a nie chasmogamiczną, jak u większości gatunków amfikarpicznych produkujących organy rozrodcze obu typów nad powierzchnią gleby. Warto jednak dodać, że na skrajnie jałowym i suchym podłożu, w warunkach naturalnych, populacja *E. spinosa* składa się prawie wyłącznie z karłowatych osobników, które w takiej sytuacji przeznaczają niemal w całości zasoby na produkcję podziemnych kwiatów i owoców, pozbawioną praktycznie jakiegokolwiek ryzyka (Weiss 1980).

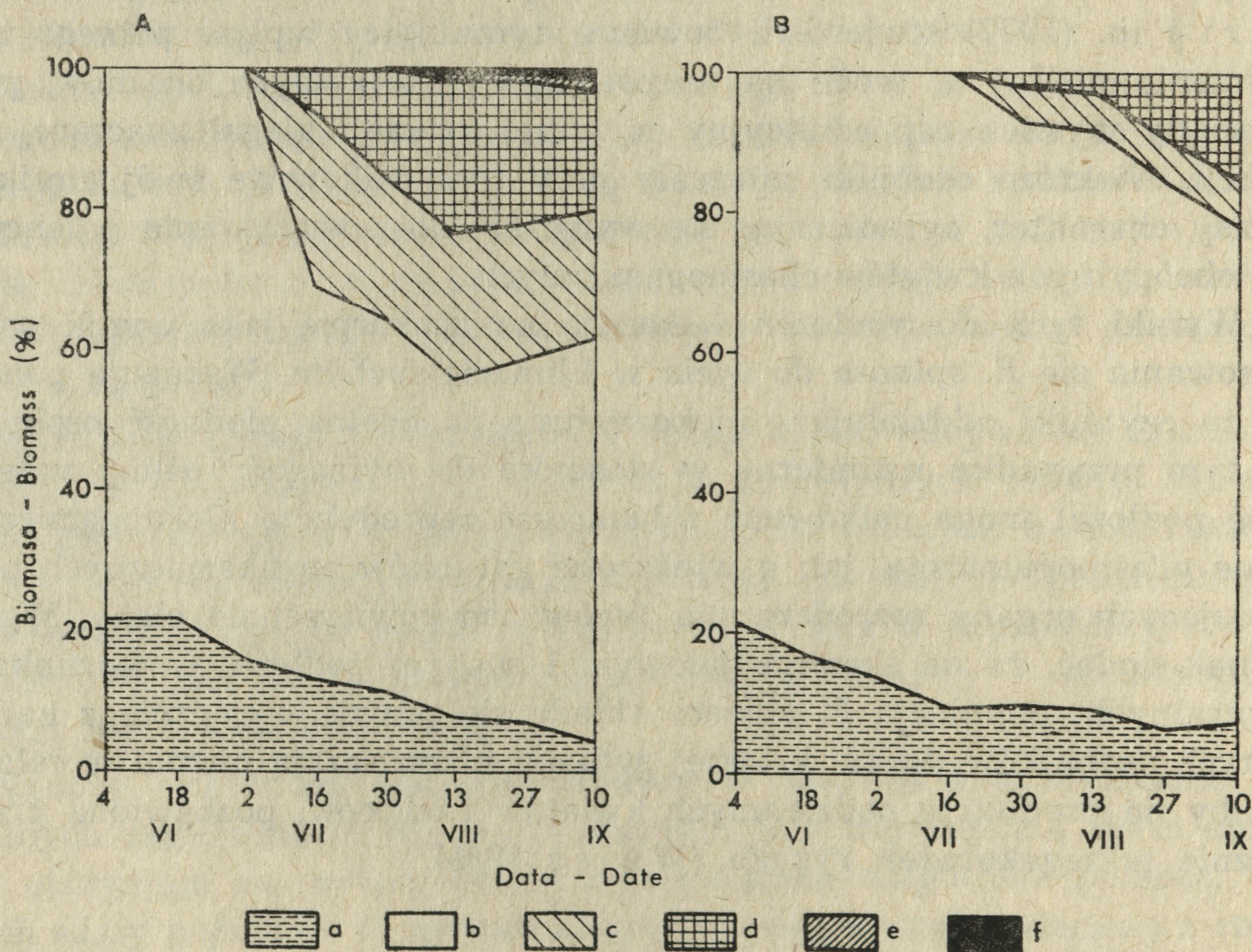
5.4. „Pesymistyczna” strategia reprodukcyjna

W klasycznej formie „pesymistyczna” strategia reprodukcyjna występuje u *Amphicarpum purshii* i *Gymnarrhena micrantha*, u których — podobnie jak u *Emex spinosa* — rozwój kwiatów i owoców podziemnych znacznie wyprzedza rozwój kwiatów i owoców powietrznych, ale w przeciwieństwie do poprzednio opisanego gatunku obie rośliny przeznaczają gros nakładów energetycznych na reprodukcję kleistogamiczną, niezależnie od warunków wzrostu (Evenari i in. 1963, Koller i Roth 1964, McNamara i Quinn 1977, Cheplick i Quinn 1982).

Populacja *Amphicarpum purshii*, jednorocznej trawy porastającej zwydmione, zaburzone tereny we wschodniej części Ameryki Północnej,

składa się zazwyczaj z dwojakiego rodzaju osobników: pochodzenia kleistogamicznego — wyrosłych z diaspor podziemnych i pochodzenia chasmogamicznego — powstałych z diaspor nadziemnych. Pierwsze zdecydowanie dominują w populacji, drugie stanowią jedynie nieliczną domieszkę.

Roślina pochodzenia geokarpicznego (kleistogamicznego) przeznaczająca na reprodukcję ok. 40% biomasy, z tym że oprócz owoców podziemnych wytwarza także owoce powietrzne, rozwijające się z obcopylnych kwiatów chasmogamicznych. Faza owocowania w glebie przebiega o miesiąc wcześniej niż nad powierzchnią, przy czym pod względem wymaganych nakładów energetycznych stanowi ona proces konkurencyjny w stosunku do procesu wzrostu wegetatywnych części rośliny (rys. 3). Koszt pro-



Rys. 3. Przemieszczanie się składników pokarmowych z organów wegetatywnych do generatywnych podczas cyklu życiowego *Amphicarpum purshii*
 A — roślina pochodzenia kleistogamicznego, B — roślina pochodzenia chasmogamicznego, a — korzenie, b — ulistnione źdźbła, c — podziemne pędy kwiatostanonośne, d — podziemne kłoski, e — nadziemne pędy kwiatostanonośne, f — nadziemne kłoski (wg Cheplicka i Quinna 1982)

Nutrient translocation from vegetative to generative organs during life cycle of *Amphicarpum purshii*

A — cleistogamic plant, B — chasmogamic plant, a — roots, b — shoots, c — subterranean culms, d — subterranean spikelets, e — aerial culms, f — aerial spikelets (after Cheplick and Quinn 1982)

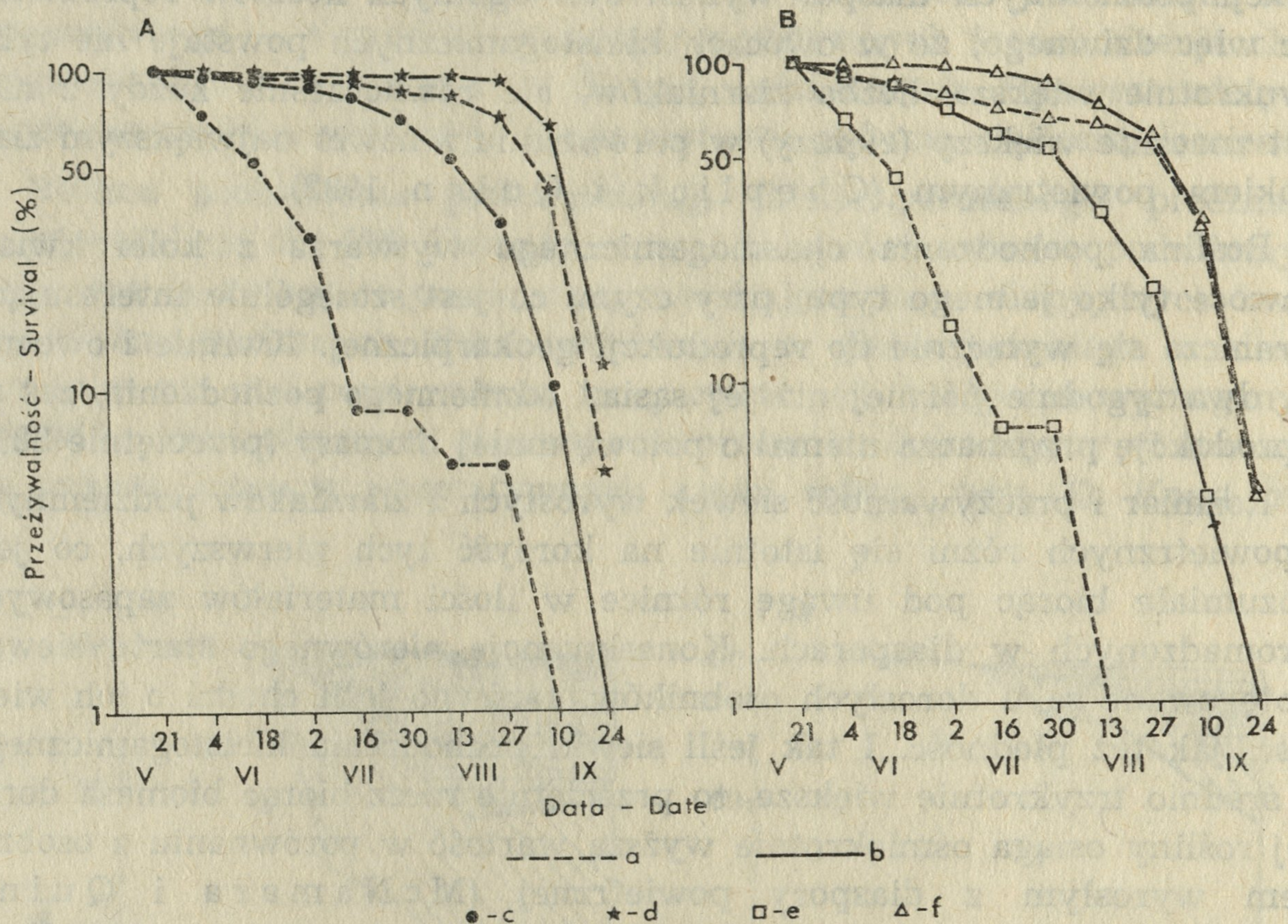
dukcji podziemnych diaspor wynosi 97% ogólnych kosztów reprodukcji, nic więc dziwnego, że w owocach kleistogamicznych powstaje nie tylko dwukrotnie większa liczba ziarniaków, ale równocześnie każdy z nich jest znacznie większy (cięższy) w porównaniu z nawet największym ziarniakiem powietrznym (Cheplick i Quinn 1982).

Roślina pochodzenia chasmogamicznego wytwarza z kolei kwiaty i owoce tylko jednego typu, przy czym, co jest szczególnie interesujące, ogranicza się wyłącznie do reprodukcji geokarpicznej. Kwitnie i owocuje ok. dwa tygodnie później niż jej sąsiad odmiennego pochodzenia, zaś na reprodukcję przeznaczają niemal o połowę mniej biomasy (przeciętnie 22%).

Rozmiar i przeżywalność siewek wyrosłych z ziarniaków podziemnych i powietrznych różni się istotnie na korzyść tych pierwszych, co jest zrozumiałe biorąc pod uwagę różnice w ilości materiałów zapasowych zgromadzonych w diasporach. Konsekwencje nierównego startu siewek spotęgowane są u dorosłych osobników, zarówno jeśli chodzi o ich wielkość, jak też płodność. I tak jeśli siewki pochodzenia kleistogamicznego są średnio trzykrotnie większe, to przeciętnie rzecz biorąc biomasa dorosłej rośliny osiąga ośmiokrotnie wyższą wartość w porównaniu z osobnikiem wyrosłym z diaspor powietrznej (McNamara i Quinn 1977). Zarówno różnice w rozmiarze osobników, jak też w przeżywalności kohort różnego pochodzenia są szczególnie duże na suchym podłożu i w warunkach niskiego (!) zagęszczenia populacji (rys. 4).

Warto zwrócić uwagę na niezwykle ostrożny sposób rozprzestrzeniania się i kolonizowania siedlisk przez osobniki *A. purshii*. Jeśli lekkim diasporom chasmogamicznym uda się wykiełkować z dala od osobnika macierzystego, to wyrosłe z nich rośliny nie ryzykują reprodukcji chasmogamicznej, „starają się” natomiast utrzymać na zajętych pozycjach poprzez wytwarzanie wyłącznie kwiatów i diaspor podziemnych, kiełkujących tuż obok. Dopiero rośliny drugiego pokolenia mogą znowu produkować diasporę dwojakiemu rodzajowi i te chasmogamicznego pochodzenia mogą rozprzestrzeniać się na większe odległości.

Skrajna postać „pesymistycznej” strategii reprodukcyjnej występuje u *Gymnarrhena micrantha*, niewielkiej rośliny z rodziny *Compositae*, porastającej pustynne rejony Izraela. W przeciwieństwie do *A. purshii*, populacje *G. micrantha* bardzo często składają się z osobników pochodzenia kleistogamicznego, które z kolei bardzo często wytwarzają wyłącznie podziemne kwiaty kleistogamiczne. Przyczyną takiej sytuacji jest zazwyczaj długotrwała susza, która na obszarach występowania tego gatunku nie jest jednak zjawiskiem rzadkim. Jedynie w latach stosunkowo obfitych opadów osobniki *G. micrantha* zdolne są także do produkcji kwiatów i owoców nadziemnych, obok powietrznych, zaś populacja w takich warunkach może zawierać chociaż niewielką frakcję osobników pochodzących z kwiatów obcopylnych (Evenari i in. 1977).



Rys. 4. Przeżywalność roślin pochodzenia chasmogamicznego (a) i kleistogamicznego (b) w różnych warunkach siedliskowych (A) i różnym zagęszczeniu populacji (B) u *Amphicarpum purshii*

Rodzaj podłoża: c — wilgotne, d — suche; zagęszczenie populacji: e — wysokie, f — niskie (wg Cheplicka i Quinna 1982)

Survival of chasmogamic (a) and cleistogamic (b) plants under different habitat conditions (A) and at different population density (B) in *Amphicarpum purshii*
Substrate: c — wet, d — dry; population density: e — high, f — low (after Cheplick and Quinn 1982)

Podobnie jak u poprzednio opisanego gatunku, roślina *G. micrantha* kwitnie i owocuje już wówczas, gdy wzrost organów wegetatywnych daleki jest od zakończenia. Gospodarka zasobami jest tu niezwykle oszczędna. Roślina wytwarza zaledwie 1—3 podziemne owocostany; w każdym rozwijają się zaledwie 1—2 duże niełupki (jednonasienne owoce), pozbawione zbędnych w tym przypadku aparatów lotnych. Przeciętny ciężar podziemnej niełupki wynosi 6,5 mg. Biorąc pod uwagę śmiertelność siewek okazuje się, iż miejsce rośliny macierzystej zajmuje tylko jeden jej potomek (Zeide 1978).

Jeśli warunki siedliskowe są korzystne, zwłaszcza pod względem zasobności i wilgotności podłoża (co zdarza się jednak bardzo rzadko), roślina „decyduje się” na pewne ryzyko i zamyka cykl życiowy produkcją nadziemnych owocostanów, w których rozwijają się liczne, bardzo drobne niełupki, wyposażone w pappus (aparat lotny służący do rozsiewania

diaspor). Ciężar przeciętnej niełupki powietrznej wynosi zaledwie 0,37 mg, jest więc niemal 18 razy mniejszy niż podziemnej. Nic dziwnego, że przeżywalność kohorty siewek pochodzenia chasmogamicznego nawet w korzystnych układach osiąga trzykrotnie niższą wartość w porównaniu z przeżywalnością kohorty siewek pochodzenia kleistogamicznego (Koller i Roth 1964).

Z przytoczonych danych wynika, że reprodukcja typu chasmogamicznego u *G. micrantha* stanowi pewien luksus, na który roślina „decyduje się” tylko w wyjątkowo korzystnych warunkach. Główny ciężar spoczywa jednak na reprodukcji kleistogamicznej, kosztownej energetycznie, ale z ogromnymi szansami sukcesu.

5.5. Ekologiczne konsekwencje amfigeokarpji

Wszystkie geokarpiczne terofity występują na siedliskach skrajnych, zwłaszcza pod względem wilgotności i żyzności podłoża, lub też w środowiskach zaburzonych, o częstych, nieprzewidywalnych i niekorzystnych zmianach warunków wzrostu. Teoretycznie krótko żyjące rośliny semelparyczne powinny w takich układach podlegać doborowi w kierunku wczesnego przekazywania zasobów na produkcję dużej liczby drobnych nasion (Salisbury 1942, Gadgil i Solbrig 1972, Grime 1979). Dlaczego zatem dobór faworyzował inny podział zasobów — na niewielką liczbę dużych, podziemnych nasion i jakie są ekologiczne konsekwencje takiej gospodarki?

Z cytowanych, a także innych prac wynika, że swoista strategia reprodukcyjna amfigeokarpicznych terofitów jest optymalna w warunkach, w jakich one żyją. Przemawia za tym kilka następujących argumentów.

1. Bardzo oszczędna gospodarka zasobami, zapewniająca obrót dużej części materii zainwestowanej w podziemne diaspory, minimalizująca zatem straty materii i energii.

2. Niemal stuprocentowa szansa osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego, a więc pozostawienia choćby jednego potomka w sytuacji bardzo niskiej zasobności siedliska albo uszkodzenia czy zniszczenia rośliny przed zakończoną fazą wzrostu wegetatywnego (np. przez roślinożercę).

3. Gwarancja niezakłóconego przebiegu fazy generatywnej pod powierzchnią gleby, bez względu na ewentualne katastrofy, jakie mogą się zdarzyć ponad jej powierzchnią (np. pożar lub silna presja roślinożerców).

4. Kiełkowanie diaspor podziemnych w pewnym, bo „sprawdzonym” przez roślinę macierzystą miejscu.

5. Duży rozmiar siewki wyrosłej z ciężkiej, zawierającej odpowiednią ilość materiałów zapasowych diaspory podziemnej; w konsekwencji duża tolerancja siewek na niekorzystne czynniki abiotyczne i presję konkurencyjną, a więc i wysoka ich przeżywalność.

6. Niezwykle skuteczny mechanizm utrzymania stałego poziomu liczebności populacji, dostosowanej do zasobności siedliska; miejsce osobnika macierzystego zajmuje z reguły tylko jeden organizm potomny.

7. Możliwość zwiększenia liczebności, zmienności genetycznej, a także areалу populacji w korzystnych warunkach wzrostu — dzięki reprodukcji chasmogamicznej.

6. Hipotetyczna ewolucja „pesymistycznej” strategii reprodukcyjnej

W artykule nie przedstawiono wszystkich możliwych typów „dwoistej” strategii, ani też nie wyczerpano ogółu zagadnień związanych z reprodukcją amfikarpicznych terofitów. Zaprezentowano jedynie kilka przykładów w celu zilustrowania podstawowych modeli takiej strategii w sekwencji wzrastającego udziału samozapyłania oraz jej najważniejsze ze względu na problematykę artykułu składowe, tj. podział zasobów przeznaczonych na reprodukcję i gospodarę zasobami w czasie. Wydaje się jednak, że na podstawie tak dobranych przykładów można sobie wyrobić pogląd na ewolucję obecnie żyjących terofitów, reprezentujących skrajną postać „dwoistej” strategii — strategię „pesymistyczną”.

Prawdopodobnie więc praprzodkowie tych gatunków zasiedlali wilgotne, żyzne siedliska, rozmnażali się zazwyczaj drogą zapłodnienia krzyżowego i tylko w wyjątkowo niekorzystnych warunkach uciekali się do samopylności (jak u *Impatiens noli-tangere*). Populacje takich gatunków składały się więc głównie z osobników zapyłających się krzyżowo z niewielką frakcją samopylnych i obcopylnych równocześnie.

Z sukcesem rozrodczym osobników o kwiatach dwojakiemu rodzaju wiązała się możliwość skutecznego zwiększenia zakresu dostępnych siedlisk i zwiększenia ogólnego zasięgu gatunku, wykraczającego poza granice populacji zapyłających owadów. Dobór faworyzował odtąd jednoczesną produkcję kwiatów chasmogamicznych i kleistogamicznych (jak u *Impatiens capensis* i *Collomia grandiflora*), chociaż nadal te drugie stanowiły tylko dodatkowe zabezpieczenie sukcesu reprodukcyjnego.

Kolejnym, bardzo ważnym etapem ewolucji „pesymistycznej” strategii terofitów było wytwarzanie niektórych kwiatów samopylnych zarówno nad — jak też pod powierzchnią gleby (jak u *Amphicarpaea bracteata*), co automatycznie zwiększało szansę reprodukcji niezależnie od ewentualnych katastrof w środowisku (pożaru, suszy, silnej presji roślinożerców).

Utrwalenie, w drodze doboru, geokarpia obok nadziemnego owocowania było istotnym elementem umożliwiającym roślinom opanowanie obszarów podlegających nagłym, nieprzewidywalnym, zmianom warunków środowiska. Stopniowo ewoluowała gospodarka zasobami: od niewielkiego wkładu w podziemne organy rozrodcze (jak u *Cardamine chenopo-*

difolia lub *Viccia sativa* subsp. *amphicarpa*), poprzez mniej więcej równy udział kosztów związanych z produkcją kwiatów i owoców obu typów (jak u *Commelina benghalensis*), aż do zdecydowanie większego wysiłku wkładanego w reprodukcję kleistogamiczną (jak u *Amphicarpum purshii* i *Gymnarrhena micrantha*). Równocześnie zmianom ulegała gospodarka zasobami w toku ontogenezy: od wcześniejszego wkładu energii w rozwój kwiatów i owoców chasmogamicznych (jak u *V. sativa* subsp. *amphicarpa*) do znacznie wcześniejszej produkcji kwiatów i owoców kleistogamicznych (jak u *Emex spinosa*, *A. purshii* i *G. micrantha*).

Rośliny z silnie wyrażoną geokarpia były w stanie zasiedlać półpustynie i pustynie, gdzie ze względu na skrajne warunki siedliskowe dobór faworyzował wczesne inwestowanie jak największej ilości zasobów na produkcję skąponasiennych owoców podziemnych, a więc tylko minimalne ryzyko reprodukcji chasmogamicznej. Przykład *Gymnarrhena micrantha* wskazuje, że w skrajnych warunkach rośliny zatracają swój amfikarpiczny charakter i reprodukują się wyłącznie dzięki podziemnym kwiatom i owocom. Niewykluczone, iż w toku dalszej ewolucji ich „pessimizm” jeszcze się pogłębi i całkowicie zrezygnują z reprodukcji chasmogamicznej.

7. Zmiana sposobu zapylania jako punkt wyjścia ewolucji amfikarpii i „dwoistej” strategii reprodukcyjnej

Niezależnie od tego czy ewolucja amfikarpii i „dwoistej” strategii reprodukcyjnej terofitów przebiegała zgodnie z zaprezentowaną wyżej koncepcją, czy też miała inny przebieg, nie ulega wątpliwości, że najważniejszym jej momentem była zmiana sposobu zapylania niektórych kwiatów — z krzyżowego na samozapylanie. Od czasu Darwina ani teoria, ani wyniki badań empirycznych nie posunęły jednak naprzód kwestii zrozumienia przyczyn zmian sposobu zapylania, której skutki są tak powszechne we współczesnym świecie roślin.

Najczęściej w literaturze przedmiotu wymieniane są dwie podstawowe przyczyny ewolucji samozapylania: (1) zapewnienie reprodukcji niezależnie od warunków środowiska i (2) podtrzymanie wysokiej, lokalnej adaptacji (Stebbins 1957, 1970, Jain 1976). W późniejszych latach wypracowano teoretyczne modele analizujące korzyści i straty jako konsekwencje zmiany sposobu zapylania i wskazujące na wiele źródeł ewolucji samopylności, a nie jedno (Lloyd 1979, Wells 1979).

Stosunkowo najwięcej dotychczas przeprowadzonych badań, a także rozważań teoretycznych, dotyczyło ewolucji samopylności roślin owadopylnych, przy czym powstanie ras i gatunków samozapylających się z rodziców o zapylaniu krzyżowym jest najlepiej udokumentowane w pra-

cach Rollinsa (1963), Lloyda (1965), Solbriga (1972) oraz Solbriga i Rollinsa (1977), poświęconych kilku gatunkom terofitów z rodzaju *Leavenworthia*. Autorzy ci wykazali, że samopylność *L. crassa* Rollins i *L. alabamica* Rollins była wynikiem doboru prowadzącego do produkcji nasion mimo braku owadów w okresie kwitnienia. Rośliny obu gatunków zmuszone były zakwitać przed nadejściem letniej suszy i równocześnie przed pojawieniem się zapylaczy. Według Solbriga (1976) korzyści wynikające z możliwości reprodukcji przeważały w obu przypadkach nad negatywnymi skutkami w postaci obniżonej liczby nasion i ich gorszej jakości. Arroyo (1973, 1975) sugeruje ponadto, że okresowe susze mogą powodować zanik owadów zapylających kwiaty, stąd też i w takich przypadkach dobór będzie faworyzował samozapylanie.

Schoen (1982a, 1982b) próbował wyjaśnić wyższy stopień samopylności w populacjach jednorocznej *Gillia achilleifolia* Lindl. na granicy północnego zasięgu tego endemicznego gatunku kalifornijskich wzgórz i kanionów. Być może, jak sugeruje autor, zmiana sposobu zapylania powstała w trakcie wczesnych stadiów wędrówki gatunku na północ, która to migracja rozszerzyła jego zasięg poza zasięg zapylających owadów. Ten sam autor stwierdził niezwykle wysoki stopień dopasowania potomstwa powstałego drogą samozapylania w populacji złożonej z osobników o zapyleniu krzyżowym (Schoen 1983). Nie wiadomo jednak, dlaczego formy samozapylające się powstały wyłącznie w północnej części zasięgu *G. achilleifolia*.

W opinii wielu autorów samozapylające się formy różnych gatunków wyewoluowały na suchych, brzeżnych (krańcowych) siedliskach jako skutek całkowitego lub okresowego braku zapylających owadów (Baker 1955, Lloyd 1965, Moore i Levis 1965, Arroyo 1973, 1975 i inni). Okazuje się jednak, że brak owadów zapylających nie był jedyną przyczyną ewolucji samozapylania, a suche siedliska i krańcowe populacje nie jedynym jej miejscem. Jak wynika z ostatnich wyników badań Wyattta (1986) nad populacjami jednorocznej *Arenaria uniflora* (Walt.) Muhl., samopylność mogła się utrwalić w toku ewolucji nawet wówczas, gdy liczebność populacji zapylaczy gwarantowała pełen sukces, a populacja żyła w warunkach dostatecznej wilgotności podłoża, w samym centrum zasięgu gatunku.

W ciągu kilkuletnich badań Wyattt (1984a, 1984b, 1984c, 1984d) wykazał, że osobniki wszystkich populacji *A. uniflora* są samopłodne, natomiast zależnie od warunków siedliskowych tworzą populacje złożone albo wyłącznie z roślin samopylnych, albo wyłącznie z roślin obcopylnych. Interesujące jest jednak to, że formy samozapylające się zasiedlają właśnie wilgotne, a nie suche stanowiska. Według autora bodźcem w

ewolucji samopylności była w tym przypadku konkurencja o owady zapylające z innym gatunkiem *Arenaria* — *A. glabra* J. Holub, przywiązanej do wilgotnych siedlisk. Konkurent wyposażony w znacznie większe, powabne kwiaty skuteczniej zwabia owady, stąd też w warunkach współwystępowania obu gatunków jedyną szansą na sukces reprodukcyjny dla *A. uniflora* było przestawienie się na samopylność. Tym samym Wyatt (1986) dowiódł, że nie brak owadów, jak dotychczas sądzono, ale konkurencja o nie może być równie skutecznym motorem ewolucji samozapylania.

Z tego krótkiego zestawienia wynika, że przyczyn zmiany sposobów zapylania w toku ewolucji poszczególnych gatunków terofitów było wiele. Dlaczego jednak pewne gatunki wybrały tę drogę, podczas gdy inne na podobnych siedliskach zachowały „konserwatywną” postawę — nie wiadomo. Można zaryzykować tezę, że w warunkach postępującej destabilizacji układów biocenotycznych (w tym relacji roślina i jej naturalni zapylacze) samopylność — jako pewniejszy sposób osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego — obejmie jeszcze większą liczbę gatunków niż obecnie.

8. Wnioski końcowe

Intencją artykułu było ukazanie ogromnej plastyczności behawioru rozrodczego roślin jednorocznych i wielości ewolucyjnie ukształtowanych dróg osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego. Terofity zarówno pod względem wysiłku reprodukcyjnego, jak też produkcji, rozmiaru czy żywotności nasion nie odbiegają od roślin wieloletnich i tak samo jak rośliny wieloletnie są silnie zróżnicowane. Doszukiwanie się korelacji pomiędzy długością cyklu życiowego a płodnością osobnika danego gatunku i żywotnością jego nasion, jak się okazuje, nie ma większego sensu. Gatunki o tak samo długim (czy raczej krótkim) cyklu może charakteryzować bardzo duża i bardzo mała płodność, ogromny i znikomy wysiłek reprodukcyjny, wysoka i niska przeżywalność nasion. Możliwe iż dalsze badania pozwolą wskazać cechy rzeczywiście odróżniające strategię terofitów od strategii gatunków iteroparycznych i długo żyjących. Na pozór wydaje się, że brak zdolności do pomnażania wegetatywnego jest wspólną cechą roślin jednorocznych, odróżniających je od roślin wieloletnich. Czyż jednak geotropiczny potomek *Emex spinosa* lub *Gymnarrhena micrantha* nie jest w istocie wegetatywną rozmnożką osobnika macierzystego?

Wbrew podręcznikowym stwierdzeniom biologia terofitów w dalszym ciągu pozostaje tylko częściowo zapisaną kartą i w dalszym ciągu kryje wiele tajemnic.

Piśmiennictwo

- Abrahamson W. G., Hershey B. J. 1977 — Resource allocation and growth of *Impatiens capensis* (Balsaminaceae) in two habitats — Bull. Torrey Bot. Club, 104: 160—164.
- Arroyo M. T. K., de, 1973 — Chiasma frequency evidence on the evolution of autogamy in *Limnanthes floccosa* (Limnanthaceae) — Evolution, 27: 679—688.
- Arroyo M. T. K., de, 1975 — Electrophoretic studies of genetic variation in natural population of allogamous *Limnanthes alba* and autogamous *Limnanthes floccosa* (Limnanthaceae) — Heredity, 35: 153—164.
- Baker H. G. 1955 — Self-compatibility and establishment after “longdistance” dispersal — Evolution, 9: 347—348.
- Budd G. D., Thomas P. E. L., Allison J. C. S. 1979 — Vegetative regeneration and seed dormancy in *Commelina benghalensis* L. — Rhod. J. Agric. Res. 17: 151—153.
- Burck W. 1906 — Die Mutation als Ursache der Kleistogamie — Rec. Trav. Bot. Néerl. 2: 37—164.
- Cheplick G. P. 1983 — Differences between plants arising from aerial and subterranean seeds in the amphicarpic annual *Cardamine chenopodifolia* (Cruciferae) — Bull. Torrey Bot. Club, 110: 442—448.
- Cheplick G. P., Quinn J. A. 1982 — *Amphicarpum purshii* and the “pessimistic strategy” in amphicarpic annuals with subterranean fruit — Oecologia (Berl.), 52: 327—332.
- Cohen D. 1971 — Maximizing final yields when growth is limited by time or by limiting resources — J. theor. Ecol. 33: 299—307.
- Cohen D. 1976 — The optimal timing of reproduction — Am. Nat. 110: 801—807.
- Darwin C. 1876 — The effects of cross- and self-fertilisation in the vegetable kingdom — Murray, London, ss. XV + 496.
- Evenari M. 1963 — Zur Keimungsökologie zweier Wüstenpflanzen — Mitt. Florist. Soziol. ArbeitsGem. 10: 70—81.
- Evenari M. 1963 — Zur Keimungsökologie zweier Wüstenpflanzen — Mitt. Florogations on the amphicarpy of *Emex spinosa* (L.) Campd. — Flora, 166: 223—238.
- Falencka M. 1983a — Struktura i dynamika populacji *Impatiens noli-tangere* L. w różnych warunkach ekologicznych — Praca doktorska, UW, Białowieża, ss. 109.
- Falencka M. 1983b — The effect of the size of cotyledons on the development of individuals in *Impatiens noli-tangere* L. populations — Ecol. pol. 31: 123—143.
- Gadgil M., Solbrig O. T. 1972 — The concept of *r*- and *K*-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations — Am. Nat. 106: 14—31.
- Gleason H. A., Cronquist A. 1963 — Manual of vascular plants of Northeastern United States and Adjacent Canada — D. Van Nostrand Company, Inc., Princeton, New Jersey, Toronto, New York, London, ss. 810.
- Goebel K. 1904 — Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien — Biol. Zentralbl. 24: 673—697.
- Grime J. P. 1979 — Plant strategies and vegetation processes — J. Wiley and Sons, New York, ss. 222.
- Haines R. W., Lye K. A. 1977 — Studies in African Cyperaceae. XV. Amphicarphy and spikelet structure in *Trianoptiles solitaria* — Bot. Not. 130: 235—240.
- Jain S. K. 1976 — The evolution of inbreeding in plants — Annu. Rev. Ecol. Syst. 7: 469—495.
- 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.

- 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.
- Kerner von Marilaun A., Hansen A. 1913 — *Pflanzenleben*, 2 — Bibliographische Institut, Lipsk, Vien, ss. 896.
- Koller D., Roth N. 1964 — Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpny in *Gymnarrhena micrantha* (Compositae) — *Am. J. Bot.* 51: 26—35.
- Lindman C. A. M. 1900 — Einige amphicarpe Pflanzen der Südbrasilianische Flora — *Ofversigt Kongl. Vetenskaps Akad. Förhandl.* 8: 939—946.
- Lloyd D. G. 1965 — Evolution of self-compatibility and racial differentiation in *Leavenworthia* (Cruciferae) — *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* 195: 3—134.
- Lloyd D. G. 1979 — Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants — *Am. Nat.* 113: 67—79.
- Lord E. M. 1981 — Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution — *Bot. Rev.* 47: 421—449.
- Maheshwari P., Bahadur S. 1934 — A preliminary note on the morphology of the aerial and underground flowers of *Commelina benghalensis* Lin. — *Curr. Sci.* 3: 158—160.
- Mattatia J. 1977a — The amphicarpic species *Lathyrus ciliolatus* — *Bot. Not.* 129: 437—444.
- Mattatia J. 1977b — Amphicarpny and variability in *Pisum fulvum* — *Bot. Not.* 130: 27—34.
- McNamara J., Quinn J. A. 1977 — Resource allocation and reproduction in populations of *Amphicarpum purshii* (Gramineae) — *Am. J. Bot.* 64: 17—23.
- Minter T. C., Lord E. M. 1983a — Effect of water stress, abscisic acid and gibberellic acid on flower production and differentiation in the cleistogamous species *Collomia grandiflora* Dougl. ex Lindl. (Polemoniaceae) — *Am. J. Bot.* 70: 618—624.
- Minter T. C., Lord E. M. 1983b — A comparison of cleistogamous and chasmogamous floral development in *Collomia grandiflora* Dougl. ex Lindl. (Polemoniaceae) — *Am. J. Bot.* 70: 1499—1508.
- Moore D. M., Levis H. 1965 — The evolution of self-pollination in *Clarkia xanthiana* — *Evolution*, 19: 104—114.
- Paltridge G. W., Denholm J. V. 1974 — Plant yield and the switch from vegetative to reproductive growth — *J. theor. Biol.* 44: 23—34.
- Parker M. A. 1985 — Local population differentiation for compatibility in an annual legume and its host-specific fungal pathogen — *Evolution*, 39: 713—723.
- Parker M. A. 1986 — Individual variation in pathogen attack and differential reproductive success in the annual legume, *Amphicarpaea bracteata* — *Oecologia* (Berl.), 69: 253—259.
- Plitmann U. 1973 — Biological flora of Israel. 4. *Viccia sativa* subsp. *amphicarpa* (Dorth.) Aschers and Graebn. — *Isr. J. Bot.* 22: 178—194.
- Rollins R. C. 1963 — The evolution and systematics of *Leavenworthia* (Cruciferae) — *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* 192: 3—198.
- Rust R. W. 1977 — Pollination in *Impatiens capensis* and *Impatiens pallida* (Balsaminaceae) — *Bull. Torrey Bot. Club*, 104: 361—367.
- Salisbury E. J. 1942 — The reproductive capacity of plant. Studies in quantitative biology — G. Bell and Sons, L. T. D., London, ss. 304.
- Schemske D. W. 1978 — Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens*

- (*Balsaminaceae*): the significance of cleistogamy and chasmogamy — *Ecology*, 59: 596—613.
- Schlichting C. D., Levin D. A. 1984 — Phenotypic plasticity of annual *Phlox*. Tests of some hypotheses — *Am. J. Bot.* 71: 252—260.
- Schoen D. J. 1982a — The breeding system of *Gilia achilleifolia*: variation in floral characteristics and outcrossing rate — *Evolution*, 36: 352—360.
- Schoen D. J. 1982b — Genetic variation and the breeding system of *Gilia achilleifolia* — *Evolution*, 36: 361—370.
- Schoen D. J. 1983 — Relative fitnesses of selfed and outcrossed progeny in *Gilia achilleifolia* (*Polemoniaceae*) — *Evolution*, 37: 292—301.
- Shaw E. A. 1965 — Taxonomic revision of some Australian endemic genera of *Cruciferae* — *Trans. R. Soc. S. Aust.* 89: 145—253.
- Šiškin B. K., Bobrov E. G. (Red.) 1949 — *Flora SSSR*. F. 14 — *Izd. Akademii Nauk SSSR, Moskva, Leningrad*, ss. XXIV + 790.
- Smith B. H. 1983 — Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. II. Density-dependent reproduction — *J. Ecol.* 71: 405—412.
- Solbrig O. T. 1972 — Breeding system and genetic variation in *Leavenworthia* — *Evolution*, 26: 155—160.
- Solbrig O. T. 1976 — On the relative advantages of cross- and self-fertilization — *Ann. Mo. Bot. Gard.* 63: 262—276.
- Solbrig O. T., Rollins R. C. 1977 — The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia* — *Evolution*, 31: 265—281.
- Stebbins G. L. 1957 — Self-fertilization and population variability in the higher plants — *Am. Nat.* 41: 337—354.
- Stebbins G. L. 1970 — Adaptive radiation in angiosperms. I. Pollination mechanisms — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307—326.
- Symonides E. 1974 — Populations of *Spergula vernalis* Willd. from different dune biotopes of the Toruń Basin — *Ekol. pol.* 22: 417—440.
- Symonides E. 1987 — Strategia reprodukcyjna terofitów, mity i fakty. I. Teoretyczny model strategii optymalnej — *Wiad. ekol.* 33: 103—135.
- Uphof J. C. Th. 1938 — Cleistogamic flowers — *Bot. Rev.* 4: 21—49.
- Vincent T. L., Pulliam H. R. 1980 — Evolution of life history strategies for an asexual plant model — *Theor. Popul. Biol.* 17: 215—231.
- Waller D. M. 1979 — The relative costs of self- and cross-fertilized seeds in *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*) — *Am. J. Bot.* 66: 313—320.
- Waller D. M. 1980 — Environmental determinants of outcrossing in *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*) — *Evolution*, 34: 747—769.
- Weiss P. W. 1980 — Germination, reproduction and interference in the amphicarpic annual *Emex spinosa* (L.) Campd. — *Oecologia (Berl.)*, 244—251.
- Wells H. 1979 — Self-fertilization: advantageous or deleterious? — *Evolution*, 33: 252—255.
- Wilken D. H. 1982 — The balance between chasmogamy and cleistogamy in *Colomia grandiflora* (*Polemoniaceae*) — *Am. J. Bot.* 69: 1326—1333.
- Wyatt R. 1984a — The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (*Caryophyllaceae*). I. Morphological correlates — *Evolution*, 38: 804—816.
- Wyatt R. 1984b — Intraspecific variation in seed morphology of *Arenaria uniflora* (*Caryophyllaceae*) — *Syst. Bot.* 9: 423—431.
- Wyatt R. 1984c — Evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (*Caryophyllaceae*). III. Reproductive effort and pollen-ovule ratios — *Syst. Bot.* 9: 432—440.

Wyatt R. 1984d — The evolution of self-pollination in granite outcrop species of *Arenaria* (*Caryophyllaceae*). IV. Correlated changes in the gynoeceum — *Am. J. Bot.* 71: 1006—1014.

Wyatt R. 1986 — Ecology and evolution of self-pollination in *Arenaria uniflora* (*Caryophyllaceae*) — *J. Ecol.* 74: 403—418.

Zeide B. 1978 — Reproductive behaviour of plants in time — *Am. Nat.* 112: 636—639.

Zimmerman M., Cook S. 1985 — Pollinator foraging, experimental nectar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis* — *Am. Midl. Nat.* 113: 84—92.

Summary

In the paper some examples of the "double" reproductive strategy of therophytes are presented in the rising order of self-pollination. Three essential elements of this strategy are analysed: (1) a division of resources between the production of chasmogamic (cross-pollinated) flowers and fruits and that of cleistogamic (self-pollinated) ones, (2) a phenology of development of both kinds of generative organs and (3) a role of chasmogamic and cleistogamic seeds in the reproduction of an individual.

Reproductive strategy of amphicarpic species is diversified in spite of the one common feature i.e. production of two types of flowers and fruits. In some of them (*Impatiens noli-tangere*) cleistogamy occurs only under unfavourable habitat conditions and constitutes merely additional guarantee of the reproductive success (Schemske 1978, Falencka 1983a). Energy contribution into production of cross-pollinated flowers is much higher than into that of self-pollinated flowers, moreover the former usually develop quicker. In *Impatiens capensis* the development of both types of flowers (and fruits) does not depend on the habitat conditions, however nutrient allocation is similar to that in *I. noli-tangere* (Rust 1977, Waller 1979, 1980, Zimmerman and Cook 1985).

Numerous amphicarpic species of therophytes produce cleistogamic flowers and fruits under the ground. Some species such as *Cardamine chenopodifolia* and *Emex spinosa* allocate more nutrients to chasmogamous reproduction, in others such as *Commelina benghalensis* production costs of both types of flowers and fruits are similar (Burck 1906). On the other hand, there are a few species (e.g. *Amphicarpum purshii* and *Gymnarrhena micrantha*) that represent a classical form of "pessimistic" strategy: allocate the majority of their expenditure to a very early production of large subterranean diaspores, whereas, and only under exceptionally favourable conditions a small percentage of nutrients go to a chasmogamous reproduction (Evenari et al. 1963, Koller and Roth 1964, McNamara and Quinn 1977, Cheplick and Quinn 1982).

"Double" reproductive strategy of amphicarpic species increases the chance of producing an offspring even under unfavourable and highly unpredictable conditions. Thus, the species with a "pessimistic" strategy are especially well adapted to extreme habitat conditions and unpredictable rapid changes in abiotic or biotic factors. In these situations such a strategy can be considered as optimal. It is supported by some arguments:

1. A very economical nutrient use that ensures a turnover of the large part of matter invested into subterranean diaspores;

2. A guarantee of the undisturbed course of the generative phase under the ground in spite of possible disasters that may happen above it (e.g. fire or strong herbivore pressure);

3. Germination of subterranean diaspores in a safe, "checked" by a parent, site;
4. The opportunity to increase the size, genetical variability and neighbourhood of a population under favourable growth conditions — due to the chasmogamous reproduction.

It seems that in the course of further evolution some species may lose their amphicarpic nature and give up the production of cross-pollinated chasmogamic flowers.