

Barbara Stańko-Bródkowa
Warszawa

Populacyjna struktura fitocenozy łąkowych

Wstęp

W rozwoju badań nad zbiorowiskami roślinnymi zarysowują się pewne etapy i nowe kierunki. Po licznych pracach fitosocjologicznych, polegających głównie na wyróżnianiu, opisie florystycznym i klasyfikacji podstawowych jednostek roślinności, jakimi są zbiorowiska roślinne (fitocenozy), nastąpił rozwój bardziej wszechstronnych badań ekologicznych. Wielokierunkowość podejmowanych zagadnień obejmowała często całe układy biocenotyczne.

Rozwijającym się obecnie kierunkiem, w ramach szeroko rozumianej ekologii, jest nauka o populacjach i populacyjnej strukturze fitocenozy [10, 15, 38]. Coraz powszechniej wprowadzane jest też pojęcie demografii roślin [5].

Nasilające się, często niekorzystne zmiany zachodzące w wieloletnich fitocenozy łąkowych skłaniają do analiz i interpretacji tych zmian nie tylko na poziomie gatunku, jak to czyniono dotychczas, lecz także na poziomie osobników tworzących populacje poszczególnych gatunków. Dlatego też w rozwijającym się kierunku badawczym, jakim jest biologia i ekologia populacji wieloletnich gatunków roślin, pokłada się nadzieję na możliwość lepszego poznania wielu zależności i procesów dotyczących kształtowania się zbiorowisk roślinnych, ich stabilności i kierunku przemian.

1. Cykl życiowy osobnika oraz ocena wieku wieloletnich roślin zielnych

W badaniach nad populacjami roślin punktem wyjścia jest określenie i wyróżnienie osobnika, a także ocena jego wieku. Wyodrębnienie osobnika umożliwia poznanie liczebności populacji, natomiast ocena jego wieku pozwala na określenie struktury wiekowej populacji danego gatunku oraz śledzenie zachodzących w niej procesów demograficznych.

W przypadku wieloletnich roślin zielnych wyróżnienie osobnika, zwłaszcza w warunkach półnaturalnych zbiorowisk łąkowych, następuje jednak wiele trudności.

Wynika to z morfologiczno-rozwojowych właściwości roślin (wiele gatunków tworzy wielopędowe, rozgałęzione skupienia, tzw. polikormony, połączone organami podziemnymi), jak również z powszechnie występującego u roślin wieloletnich rozmnażania wegetatywnego. Problemy te stały się przedmiotem licznych rozważań teoretycznych i metodycznych [6, 15, 30]. W miarę rozwoju badań nad populacjami roślin wprowadzono również wiele nowych pojęć i terminów. Zagadnienia te omawia szczegółowo Falińska [10], proponując dalsze udoskonalenie i ujednoczenie stosowanych określeń i metod badawczych. Podstawową jednak zasadą w wyróżnianiu osobnika powinna być jego samodzielność i odrębność morfologiczna.

Wiek osobnika może być określany w dwojaki sposób – jako wiek kalendarzowy lub wiek biologiczny, oceniany na podstawie zespołu cech morfologiczno-rozwojowych, charakterystycznych dla poszczególnych faz rozwoju osobniczego danego gatunku.

Badania nad cyklem życiowym roślin wieloletnich, w tym wielu gatunków roślin łąkowych, zapoczątkowane przez Rabortnowa [27], zaowocowały licznymi opracowaniami wykonanymi przez jego współpracowników i kontynuatorów. Zebrano bardzo duży materiał dowodowy, dotyczący zmian morfologiczno-rozwojowych zachodzących w cyklu życiowym wielu różnych gatunków roślin wieloletnich występujących w zbiorowiskach łąkowych, stepowych i leśnych. Pozwoliło to na ustalenie w okresie ontogenezy wyraźnie wyróżniających się stanów wiekowych osobnika odpowiadających jego wiekowi biologicznemu.

Poniżej przedstawiono okresy ontogenezy i stany wiekowe osobników (w nawiasach powszechnie stosowane symbole), a także podstawowe kryteria pozwalające na ich wyróżnianie [11, 31].

Okres progeneratywny

1. Siewki (p) — kiełkujące nasiona, wykorzystanie substancji zapasowych zgromadzonych w nasieniu i pochodzących z asymilacji rozwijających się pierwszych liści, występowanie związku z nasieniem, obecność struktur zarodkowych (liścieni, korzenia pierwotnego, zawiązków pędu).
2. Juwenilne (j) — utracona więź z nasieniem i związana z tym utrata liścieni, prosta organizacja, nie ukształtowane cechy i właściwości osobnika dojrzałego, występowanie liści o innym kształcie i sposobie rozmieszczenia w porównaniu do liści u osobników dojrzałych, brak rozgałęzienia się pędów, możliwe zapoczątkowanie wykształcania się bardziej złożonego typu systemu korzeniowego.
3. Immaturalne (im) — występowanie właściwości i cech przejściowych między osobnikami juwenilnymi a dojrzałymi, rozwój liści, pędów i systemu korzeniowego typu przejściowego, początek rozgałęziania się pędów.
4. Wirginilne (v) — wzrost i ukształtowanie się liści, pędów i systemu korzeniowego typowych dla formy życiowej gatunku, lecz organy generatywne nie są jeszcze wykształcone.

Okres generatywny

5. Młode generatywne (g_1) — pojawienie się organów generatywnych, przewaga procesów odnawiania (przejawiająca się w różnych formach) nad procesami obumierania, w niektórych przypadkach zakończenie formowania się struktur dorosłych osobników.
6. Dojrzałe generatywne (g_2) — zrównoważenie procesów odnawiania i zamierania, maksymalny roczny przyrost biomasy, maksymalna produkcja nasion.
7. Stare generatywne (g_3) — przewaga procesów obumierania nad procesami odnawiania, wyraźne obniżenie funkcji generatywnej, osłabienie procesów wzrostu i wykształcania się pędów i korzeni, w niektórych przypadkach upraszczanie się form życiowych w wyniku utraty zdolności rozkrzewiania się i rozrastania.

Okres postgeneratywny

8. Subsenilne (ss) — całkowita utrata zdolności wykształcania nasion, powiększająca się znacznie przewaga obumierania nad odnawianiem, upraszczanie się formy życiowej, przejawiające się w utracie zdolności wykształcania nowych pędów i wtórnym pojawianiu się liści typu przejściowego (charakterystycznych dla osobników immaturalnych).
9. Senilne (s) — nagromadzenie obumarłych części roślin, skrajne uproszczenie formy życiowej osobnika, wtórne pojawianie się niektórych cech juvenilnych (forma liści, pędu), w niektórych przypadkach całkowity brak pąków odnawiających.

Czas trwania poszczególnych stanów wiekowych zależy od właściwości morfologiczno-rozwojowych gatunku i jego strategii życiowej oraz w dużym stopniu od warunków środowiska, które mogą wpłynąć zarówno na przyspieszenie wzrostu i rozwoju osobnika, jak i na skrócenie jego cyklu życiowego lub tylko niektórych faz ontogenezy. Długość życia wieloletnich roślin zielnych, zależnie od gatunku i warunków bytowania, może trwać od kilku do kilkudziesięciu lat.

Opracowanie podstawowych kryteriów oceny i wyróżnianie w cyklu życiowym osobnika określonych stanów wiekowych przyczyniło się do rozwoju badań populacji wielu gatunków wieloletnich roślin zielnych, umożliwiając przeprowadzenie oceny struktury wiekowej populacji oraz fazy jej rozwoju. Ze względu jednak na bardzo duże zróżnicowanie modelu rozwojowego roślin wieloletnich są wprowadzane często pewne modyfikacje w ocenie wieku osobników występujących w populacji niektórych gatunków roślin, zwłaszcza u tych gatunków, u których różnice między poszczególnymi stanami wiekowymi nie zaznaczają się tak wyraźnie.

2. Zróżnicowanie osobników tworzących populację, struktura wieku oraz fazy rozwojowe populacji

Pojęcie populacji bywa często różnie rozumiane, jednak najczęściej przykłady definicji populacji oparte są na kryteriach genetycznych i ekologicznych. W badaniach ekologicznych przyjmuje się, że populacja jest to grupa osobników jednego gatunku, zasiedlających pewien obszar przyrodniczy, kompleks roślinny lub wyodrębniające się mikrosiedlisko [10].

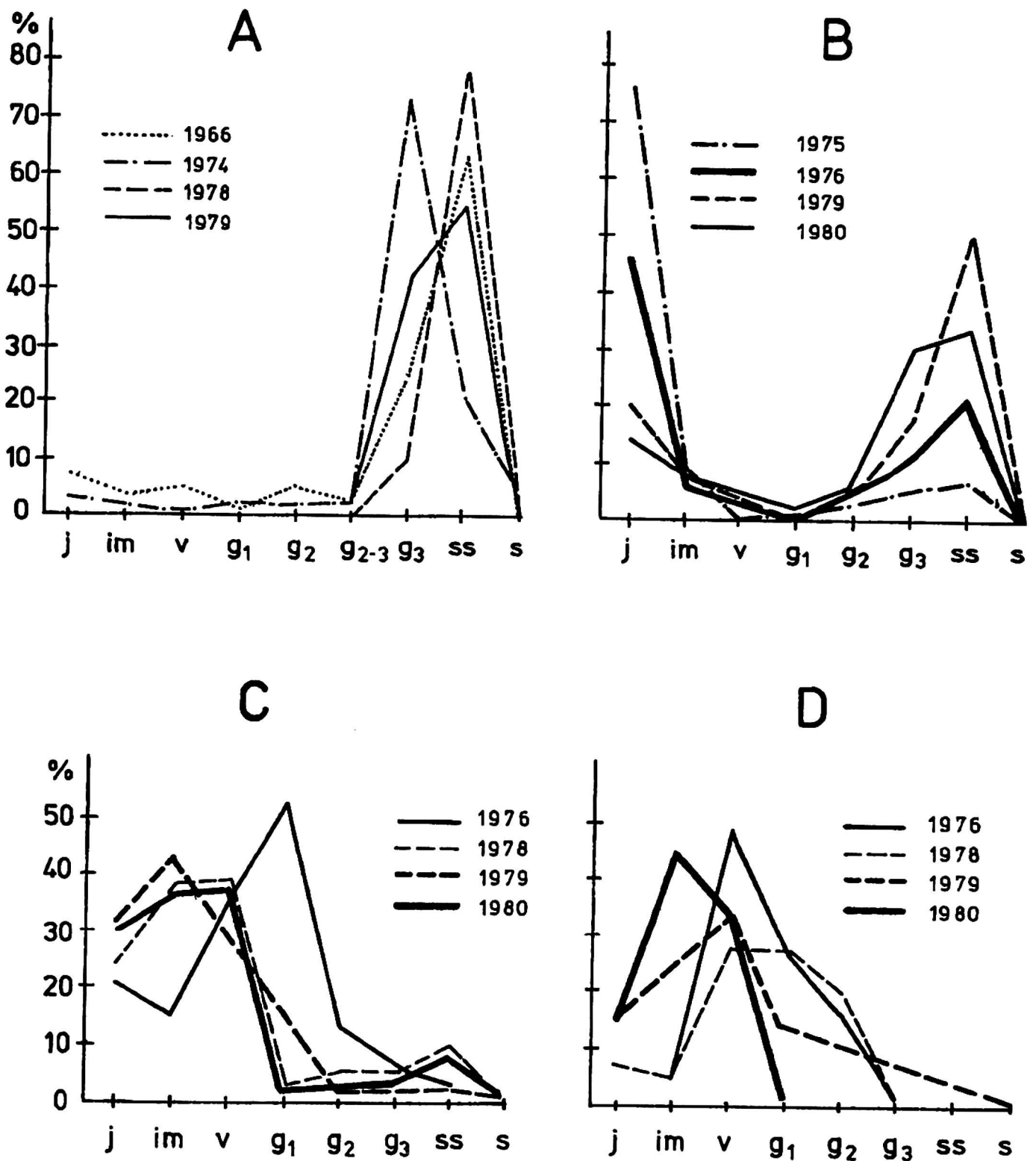
W badaniach dotyczących określonych zbiorowisk roślinnych wprowadzono także pojęcie cenopopulacji lub populacji cenotycznej [28]. Populację cenotyczną stanowią wszystkie osobniki jednego gatunku wchodzące w skład danej fitocenozy. Populacja cenotyczna jest więc formą istnienia gatunku w fitocenozie, formą jego przystosowania do życia w danym zbiorowisku. Taka koncepcja populacji odnosząca się do konkretnych zbiorowisk roślinnych pozwala dokładniej określić zasięg przestrzenny danej populacji, warunki środowiskowe jej bytowania, a także wzajemne oddziaływanie współwystępujących na tym samym obszarze populacji różnych gatunków roślin.

Poznanie ekologii populacji, jej dynamiki i rozwoju możliwe jest tylko przez poznanie tworzących ją osobników, ich pochodzenia, wieku, płci, a także warunków wzrostu, rozwoju i bytowania. Osobniki występujące w populacji, zwłaszcza wieloletnich gatunków roślin zielnych, różnią się między sobą nie tylko wiekiem i związanymi z tym cechami morfologiczno-rozwojowymi, ale także wieloma innymi cechami uwarunkowanymi zarówno zmiennością genetyczną, jak i modyfikującymi wpływami środowiska. Znajduje to swoje odzwierciedlenie w wielkości osobników, ich biomacie, sposobie rozmieszczania przestrzennego organów nadziemnych i podziemnych (architekturze osobnika), płodności, odporności na niesprzyjające warunki środowiska oraz w przebiegu i czasie trwania cyklu życiowego.

Osobniki tworzące populację danego gatunku różnią się także pochodzeniem, tj. sposobem powstawania, gdyż większość gatunków roślin wieloletnich rozmnaża się zarówno generatywnie, jak i wegetatywnie. Różnice w sposobie powstawania zaznaczają się wyraźnie w zmienności genetycznej osobników, co ma swoje dalsze konsekwencje w następnych pokoleniach i procesie ewolucji.

Struktura wieku populacji, zwłaszcza gatunków występujących w wielogatunkowych i wieloletnich zbiorowiskach łąkowych, jest układem dynamicznym, ulegającym zmianom pod wpływem wielu różnorodnych czynników. Utrzymująca się nawet przez dłuższy czas pewna stabilność tej struktury wynika z złożonych procesów stale zachodzących wewnątrz populacji, związanych z rozrodczością, rozwojem i śmiertelnością tworzących ją osobników.

W warunkach wieloletnich zbiorowisk łąkowych nieliczne tylko osobniki mają szansę przeżycia pełnego cyklu rozwojowego od siewki do stanu senilnego. Najwięcej



Rysunek 1. Spektrum wiekowe populacji niektórych gatunków roślin łąkowych oraz zmiany zachodzące w poszczególnych latach [3]: A – *Festuca pratensis*, B – *Geranium pratense*, C – *Taraxacum officinale*, D – *Heracleum sibiricum*. Stany wiekowe osobników: j – juwenilne, im – immaturalne, v – wirginilne, g₁ – młode generatywne, g₂ – dojrzałe generatywne, g₃ – stare generatywne, ss – subsenilne, s – senilne

osobników ginie w fazie siewki i wczesnych fazach rozwoju [2, 7]. Większe szanse przeżycia w porównaniu z osobnikami rozwijającymi się z nasion mają osobniki pochodzenia wegetatywnego, gdyż w okresie usamodzielniania się znajdują się w bardziej zaawansowanej fazie wzrostu i rozwoju [4].

W wyniku wieloletnich badań populacji kilku gatunków roślin występujących w zbiorowisku łąkowym, w warunkach siedliskowych względnie ustabilizowanych, stwierdzono, że struktura wieku populacji każdego z tych gatunków była inna (rys. 1), a utrzymywanie się ich w fitocenozie realizowane było w różny sposób [3]. Populacja *Festuca pratensis* charakteryzowała się dużym udziałem długowiecznych osobników starych generatywnych i subsenilnych i w niewielkim tylko stopniu była uzupełniana przez osobniki młode. Dłuższe utrzymywanie się takiej struktury wieku populacji może spowodować w przyszłości stopniowe ustępowanie jej ze zbiorowiska. Populacje *Geranium pratense* i *Geranium palustre* charakteryzowały się z kolei dużym udziałem osobników juvenilnych i immaturalnych, z których tylko nieliczne osiągały dalsze fazy rozwoju. Natomiast największe zmiany w strukturze wieku populacji w poszczególnych latach stwierdzono u gatunków *Taraxacum officinale* i *Heracleum sibiricum*, które wyróżniały się również dużą produkcją nasion.

Struktura wieku oraz rozmieszczenie przestrzenne populacji ulega zmianie pod wpływem zmieniających się warunków siedliskowych. Przykładem są wyniki badań populacji *Nardus stricta* i *Festuca rubra* subsp. *commutata* w zespole roślinnym *Hieracio-Nardetum strictae* w Gorcach [17]. Powierzchnie nawożone przez koszarzenie owiec zostały opanowane przez kostrzewę czerwoną, która szybko powiększała zajmowaną powierzchnię. Pod wpływem koszarzenia nastąpiło wyraźne zwiększenie liczby siewek. Zmieniona struktura wieku populacji sprzyjała szybkiemu, ekspansywnemu rozwojowi *Festuca rubra* na powierzchni koszarzonej oraz osiągnięciu przez większość osobników pełnego cyklu życiowego.

W badaniach nad strukturą wieku populacji *Cirsium rivulare* i *Cirsium oleraceum* w zbiorowiskach łąkowych stwierdzono różny udział grup wiekowych w populacji w zależności od warunków środowiskowych i użytkowania łąk oraz w czasie sezonu wegetacyjnego. Uzyskane wyniki pozwoliły na wskazanie dalszych tendencji rozwojowych tych populacji w określonych warunkach [18].

Badania demograficzne roślin, opierające się głównie na analizie struktury wieku populacji i jej liczebności, pozwalają nie tylko określić aktualny stan populacji, ale także umożliwiają ocenę fazy rozwoju populacji oraz przewidywać jej dalsze losy. W wielogatunkowym zbiorowisku łąkowym pozwala to na dokładniejsze określenie pozycji danego gatunku w zbiorowisku, tzn. możliwości zachowania jego dotychczasowego udziału, ustępowania lub dalszego rozwoju.

W rozwoju populacji wyróżniono trzy zasadnicze fazy: zasiedlania i wzrostu liczebności, względnej równowagi liczebności oraz spadku liczebności osobników i wycofywania się populacji [10, 28, 37].

Faza zasiedlania i wzrostu liczebności (inicjalna lub inwazyjna) jest fazą wnikania gatunku w strukturę fitocenozy przez migrację nasion lub kiełkowanie nasion znajdujących się w glebie. W rozwijającej się populacji dominują osobniki młode będące w okresie rozwoju wegetatywnego. Faza ta trwa do czasu osiągnięcia przez osobniki dojrzałości i wydania nasion zdolnych do kiełkowania.

Faza względnej równowagi liczebności populacji, zwykle długo utrzymująca się, charakteryzuje populacje występujące w ustabilizowanych fitocenozach. W skład populacji wchodzi osobniki należące do różnych grup wiekowych, a procesy zamierania równoważone są skutecznym rozmnażaniem generatywnym i wegetatywnym.

Faza spadku liczebności i wycofywania się populacji (faza regresji) jest okresem, w którym w strukturze wieku populacji przeważają osobniki senilne, niezdolne do rozmnażania generatywnego i wegetatywnego. Faza ta występuje w przypadku długotrwałych i dużych przeobrażeń warunków bytowania populacji. Jednak ponowna korzystna zmiana tych warunków może spowodować odnowienie się populacji.

Liczebność populacji oraz udział w niej różnych grup wiekowych, nawet w ustabilizowanych zbiorowiskach roślinnych, ulega ciągłym okresowym zmianom w czasie sezonu wegetacyjnego w poszczególnych latach [1, 2, 29]. Natomiast rozprzestrzenianie się populacji i zajmowanie przez nią nowych arealów jest związane w dużym stopniu z modelem wzrostu osobników, formą rozgałęziania się oraz dostępnością dogodnego miejsca do wzrostu i rozwoju [16, 21]. O roli i znaczeniu gatunku w kształtowaniu się zbiorowiska i jego przemianach decydują przede wszystkim liczebność osobników, sposób zajmowania przez nie przestrzeni oraz sposób oddziaływania na otoczenie [33–36].

3. Fitocenoza – wielopopulacyjny układ ekologiczny

W ekosystemach łąkowych w nizinnej części kraju występuje około 350 gatunków roślin naczyniowych. W przeważającej mierze są to gatunki wieloletnie, zróżnicowane zarówno pod względem cech morfologiczno-rozwojowych, jak i wymagań ekologicznych.

Ukształtowane zbiorowiska łąkowe, a także różnorodne warunki siedliskowe zostały w większości opisane i ujęte w stosowanym systemie klasyfikacji fitytosocjologicznej opartej na kryteriach florystycznych [12, 19, 20, 22], jak i klasyfikacji siedlisk według podziału typologicznego łąk [13, 14, 24, 25, 26].

Liczba gatunków w określonych zbiorowiskach czy zespołach roślinnych może wynosić od kilku do kilkudziesięciu. Z zestawień 2000 zdjęć fitytosocjologicznych, wykonanych przez różnych autorów, wynika, że w większości systematycznie użytkowanych zbiorowisk roślinnych łąk i pastwisk występuje od 15 do 35 gatunków roślin naczyniowych [32].

Występowanie poszczególnych gatunków w określonych fitocenozach nie jest przypadkowe, lecz uwarunkowane czynnikami siedliska oraz wzajemną współzależnością między gatunkami tworzącymi fitocenozę, prowadzącą do wykształcenia się odpowiedniej struktury przestrzennej zbiorowiska [23, 28]. Współzależność i wzajemne oddziaływanie między populacjami poszczególnych gatunków, przejawiające się w zdolnościach przystosowawczych i konkurencyjnych, określają dynamiczne zrównoważenie zbiorowiska i jego względną stabilność albo kierunki zachodzących przemian.

Wieloletnie i wielogatunkowe zbiorowisko łąkowe jest układem ekologicznym o złożonej strukturze przejawiającej się w:

- składzie gatunkowym, liczbie i udziale ilościowym gatunków,
- strukturze wieku populacji,
- zróżnicowaniu rytmiki wzrostu i rozwoju poszczególnych gatunków w czasie sezonu wegetacyjnego,
- sposobie rozmieszczenia gatunków na określonej powierzchni i wielkości zajmowanych przez nie arealów,
- zagęszczeniu roślin,
- przestrzennym rozmieszczeniu organów i biomasy roślin,
- stosunku biomasy podziemnej do nadziemnej.

Jest to jednak układ dynamiczny i nawet we względnie ustabilizowanych warunkach siedliskowych podlega ciągłym zmianom okresowym, cyklicznym i fluktuacyjnym. Natomiast dłużej trwające, duże zmiany warunków środowiska, sposobu i częstości użytkowania, poziomu nawożenia i innych czynników prowadzą do przekształceń zbiorowiska i dalszych jego przemian. Zakres tych zmian może być różny; mogą one prowadzić do ukształtowania się fitocenz o dużej produktywności i wartości gospodarczej, a także mogą spowodować niekorzystne zaburzenia w strukturze zbiorowiska i dominację gatunków niepożądanych. Zagadnienia te, dotyczące struktury, stabilności i degradacji zbiorowisk łąkowych przedstawiono w szerszym opracowaniu [32].

Należy jednak podkreślić, że zbiorowiska roślinne łąk i pastwisk istnieją przede wszystkim dzięki stałemu ich użytkowaniu. Zaniechanie użytkowania, tj. systematycznego koszenia lub wypasu, powoduje zmiany sukcesyjne prowadzące do wykształcenia się zbiorowisk zaroślowych i leśnych, które stanowią potencjalną roślinność naturalną naszej strefy klimatycznej.

Kształtowanie się fitocenz, ich fluktuacyjna i cykliczna zmienność, a także wyraźne zmiany prowadzące w kierunku wymiany gatunków w toku sukcesji są skutkiem przemian zachodzących w populacjach poszczególnych gatunków oraz wzajemnych relacji między różnymi populacjami [8, 9].

W przeprowadzanych dotychczas licznych badaniach florystycznych i fitosocjologicznych, rejestrujących i opisujących zbiorowiska roślinne łąk i pastwisk, zajmowano się jednak głównie gatunkiem jako całością, nie wyróżniając tworzących go

osobników ani faz rozwojowych populacji. Dlatego też dalszy rozwój badań dotyczących biologii i ekologii populacji wieloletnich roślin łąkowych pozwoliłby na bliższe poznanie dynamiki fitocenozy, prognozowanie ich dalszych losów, a także na przeciwdziałanie postępującym procesom degradacji.

4. Problemy i kierunki dalszych badań

Nasilające się procesy degradacyjne dotyczące siedlisk i roślinności łąk i pastwisk spowodowały nie tylko zmniejszenie ich produktywności, ale także zanikanie poszczególnych gatunków, a nawet całych fitocenozy.

Obecnie, po okresie nadmiernej intensyfikacji produkcji rolnej, w wielu krajach europejskich wyraźnie zaznacza się tendencja powrotu do półnaturalnych, wieloletnich i wielogatunkowych zbiorowisk roślinnych łąk i pastwisk. W krajobrazie rolniczym nie tylko lasy, ale i wyróżniające się bogactwem gatunkowym ekosystemy łąkowe muszą zachować swoje miejsce i znaczenie ekologiczne. Zagadnienia te były przedstawiane i podkreślane na dwóch ostatnich generalnych konferencjach Europejskiej Federacji Łąkarskiej, które odbyły się w Finlandii i Holandii w 1992 i 1994 roku.

Dlatego też w badaniach ekologicznych i łąkarskich zaistniała potrzeba, większego niż dotychczas, zwrócenia uwagi na biologiczne uwarunkowania zachowania trwałości i bioróżnorodności wieloletnich zbiorowisk łąkowych, poprzez poznanie przemian zachodzących wewnątrz populacji poszczególnych gatunków tworzących fitocenozę. Taki sposób podejścia ma nie tylko znaczenie poznawcze, ale może służyć również realizacji praktycznych zadań, takich jak:

- przeciwdziałanie upraszczaniu się (ubożeniu) składu gatunkowego zbiorowiska przez zachowanie warunków umożliwiających ciągłość generatywnego i wegetatywnego odnawiania się licznych populacji oraz osiągnięcie przez rozwijające się osobniki pełnego cyklu życiowego,
- określanie granic odporności na stres i dłużej trwające zmiany warunków siedliska z uwzględnieniem oceny żywotności nasion oraz strategii adaptacyjnych na różnych etapach ontogenezy; odmienna reakcja osobników znajdujących się w różnych stanach wiekowych sprzyja przetrwaniu gatunku w zbiorowisku,
- prognozowanie kierunku przemian fitocenozy przez wyróżnianie populacji inwazyjnych i regresywnych,
- ochrona gatunków rzadkich oraz objętych ochroną gatunkową; poznanie struktury wiekowej i fazy rozwojowej populacji tych gatunków umożliwia ocenę stanu ich zagrożenia w danych warunkach siedliskowych.

Wieloletnie i wielogatunkowe zbiorowiska roślinne łąk i pastwisk są bardzo złożonym wielopopulacyjnym układem ekologicznym. Wielokrotnie podejmowano próby określania optymalnych warunków wzrostu i rozwoju gatunku w fitocenozie, określając jego optima fizjologiczne, ekologiczne i fitocenotyczne. Rozszerzenie tych

badania o demografię roślin, tj. poznanie struktury wiekowej, faz rozwojowych, liczebności i dynamiki populacji licznych gatunków roślin łąkowych w naturalnych warunkach ich występowania, w określonych zbiorowiskach łąkowych (a nie w izolacji), przyczyni się do lepszego poznania i zachowania wielu gatunków, zespołów i zbiorowisk roślinnych.

Literatura

- [1] Andrzejewska L., Symonides E. 1986. Dynamika liczebności populacji. W: Populacje roślin i zwierząt (red. Andrzejewski R., Falińska K.) PWN, Warszawa, 288–334.
- [2] Czarnicka B. 1995. Biologia i ekologia izolowanych populacji *Senecio rivularis* (Waldst. et Kit.) DC. i *Senecio umbrosus* Waldst. et Kit. Rozprawy Habil. UMCS, Lublin.
- [3] Ermakova I. M., Sugorkina N. S. 1985. Dinamičnost i ustojčivost vidovyh cenopopulacij na estestvennyh lugah Kalużskoj oblasti. W: Dinamika cenopopulacij rastenij. (red. Serebrjakova T. I.), Nauka, Moskwa, 63–82.
- [4] Falińska K. 1981. Eksperymentalne badania biologii populacji wieloletnich roślin zielnych. *Wiad. Bot.* 25(3): 209–230.
- [5] Falińska K. 1984. Demografia roślin. *Wiad. Bot.* 28(2): 105–130.
- [6] Falińska K. 1986. Pojęcie osobnika w demografii roślin. *Wiad. Ekol.* 32(4): 361–380.
- [7] Falińska K. 1986 (1987). Demography of *Iris pseudoacorus* L. populations in abandoned meadows. *Ekol. Pol.* 34(4): 583–613.
- [8] Falińska K. 1989. Plant population processes in the course of forest succession in abandoned meadows. I. Variability and diversity of floristic compositions, and biological mechanisms of species turnover. *Acta Soc. Bot. Pol.* 58(3): 439–465.
- [9] Falińska K. 1989. Plant population processes in the course of forest succession in abandoned meadows. II. Demography of succesion promoters. *Acta Soc. Bot. Pol.* 58(3): 467–491.
- [10] Falińska K. 1990. Osobnik, populacja, fitocenoza. PWN, Warszawa.
- [11] Gatsuk L. E., Smirnova O. V., Vorontzova L. I., Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.* 68(2): 675–696.
- [12] Grynia M. 1974. Gatunki traw i zbiorowiska łąkowe jako wskaźniki siedliska. W: Trawy uprawne i dziko rosnące (red. Falkowski M.), PWRiL, Warszawa, 446–490.
- [13] Grzyb S. 1987. Podział i znaczenie łąk łąkowych w Polsce. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 308: 13–51.
- [14] Grzyb S. 1993 (1994). Łąki łąkowe w polskim rolnictwie i w środowisku przyrodniczym. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 412: 41–50.
- [15] Harper J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London-New York-San Francisco.
- [16] Harper J. L. 1986. Biologia populacyjna i ewolucja organizmów klonalnych. Moduły i rozgałęzienia a pobieranie składników pokarmowych. *Wiad. Ekol.* 32(4): 327–359.
- [17] Kotańska M. 1983 (1985). Reakcja populacji *Nardus stricta* L. i *Festuca rubra* L. subsp. *commutata* (Gaudin) St.-Yves. na koszarzenie. *Fragm. Flor. Geobot.* 29(2): 297–335.
- [18] Kotańska M. 1986–1987. Współwystępowanie populacji *Cirsium rivulare* (Jacq.) All. i *C. oleraceum* (L.) Scop. w dolinie Wierzbanówki na Pogórzu Wielickim. II. Cykl życiowy i struktura wiekowa. *Fragm. Flor. Geobot.* 31–32(3–4): 423–442.
- [19] Matuszkiewicz W. 1984. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. PWN, Warszawa.

- [20] Medwecka-Kornaś A., Kornaś J., Pawłowski B., Zarzycki K. 1972. Przegląd zbiorowisk roślinnych łąkowych i słodkowodnych. W: Szata roślinna Polski t.I (red. Szafer W., Zarzycki K.) PWN, Warszawa: 237–501.
- [21] Noble J. C., Bell A. D., Harper J. L. 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.* **67**(3): 983–1008.
- [22] Nowiński M. 1967. Polskie zbiorowiska trawiaste i turzycowe. PWRiL, Warszawa.
- [23] Paczoski J. 1951. Szkice fitosocjologiczne. W: Dzieła wybrane. PWRiL, Warszawa: 3–111.
- [24] Prończuk J. 1961. Zasady przeprowadzania inwentaryzacji trwałych użytków zielonych metodą typologiczną. *Wiad. IMUZ* **2**(3): 9–51.
- [25] Prończuk J. 1962. Typologiczne zasady różnicowania trwałych użytków zielonych na przykładzie wydzielonych typów florystycznych w dolinach rzek na niżu. *Bibl. Wiad. IMUZ* **5**: 65–191.
- [26] Prończuk J. 1970. Metody określania jakości siedlisk oraz wartości gospodarczej łąk. W: Łąkarstwo t. I. Łąkoznaństwo (red. Falkowski M.), PWRiL, Warszawa: 293–335.
- [27] Rabotnov T. A. 1950. Žiznennyj cikl mnogoletnih travjanistyh rastenij v lugovyh cenozah. *Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR, ser. III, Geobotanika* **6**: 7–204.
- [28] Rabotnov T. A. 1985. Fitocenologia. Ekologia zbiorowisk roślinnych. PWN, Warszawa.
- [29] Serebrjakova T. I. (red.) 1985. Dinamika cenopopuljacji rastenij. Nauka, Moskwa.
- [30] Smirnova O. V., Zaugolnova L. B., Ermakova I. M. (red.) 1976. Cenopopuljacji rastenij (osnovnye ponjatija i struktura). Nauka, Moskva.
- [31] Smirnova O. V., Zaugolnova L. B., Toropova N. A., Falikov L. D. 1976. Kriterii vydelenija vozrastnyh sostojanij i osobennosti hoda ontogeneza u rastenij različnyh biomorf. W: Cenopopuljacji rastenij (osnovnye ponjatija i struktura) Smirnova O. V., Zaugolnova L. B., Ermakova I. M. (red.), Nauka, Moskva: 14–43.
- [32] Stańko-Bródkowa B. 1989. Struktura, stabilność i degradacja zbiorowisk roślinnych łąk i pastwisk. *Rozprawy Nauk. i Monogr. SGGW-AR*, Warszawa.
- [33] Symonides E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. I. Populations of initial stages. *Ekol. Pol.* **27**(1): 3–37.
- [34] Symonides E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations. *Ekol. Pol.* **27**(2): 191–234.
- [35] Symonides E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities. *Ekol. Pol.* **27**(2): 235–257.
- [36] Symonides E. 1979. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. IV. Population phenomena as a phytocenose forming factor (a summing up discussion). *Ekol. Pol.* **27**(2): 259–281.
- [37] Uranov A. A., Smirnova O. V. 1969. Klassifikacija i osnovnye čerty razvitija populjacji mnogoletnih rastenij. *Bjull. Moskov. Obšč. Ispyt. Prirody, Biol.* **74**(1): 119–134.
- [38] Zaugolnova L. B., Žukova A. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. 1988. Cenopopuljacji rastenij (očerki populjacionnoj biologii). Nauka, Moskva.

Population structure of meadow phytocenoses

Summary

Population ecology is a currently developing direction of studies in plant ecology. The paper presents the state of the art in research on the population of meadow plants. Distinguishing of an individual and evaluation of its age creates many methodical challenges in the case of perennial herbaceous plants. Progress in population studies of many species of perennial plants occurred when criteria allowing determination of the age of an individual and the distinguishing of age states in its life cycle were adopted. Age structure, dynamics of abundance and developmental phases of the population embracing many species of plants in meadow phytocenoses have been studied. The shaping of phytocenoses, their fluctuations and cyclic variability, as well as exchange of species in the course of succession results from transformation within populations, mutual relations between populations of different species and changes in environmental conditions.