



Aldona K. Uziębło

Petasites kablikianus Tausch ex Berchtold
as a pioneer species
and its abilities to colonise initial habitats

Petasites kablikianus Tausch ex Berchtold
jako gatunek pionierski
i jego możliwości kolonizowania siedlisk inicjalnych

***Petasites kablikianus* Tausch ex Berchtold
as a pioneer species
and its abilities to colonise initial habitats**

***Petasites kablikianus* Tausch ex Berchtold
jako gatunek pionierski
i jego możliwości kolonizowania siedlisk inicjalnych**

*Though nothing can bring back the hour
Of splendour in the grass, of glory in the flower;
We will grieve not, rather find
Strength in what remains behind.*

*Choć nic nam nie przywróci tamtej chwili
Traw wyniosłości, chwały, w której kwiat się chyli
Niech przemijanie nas nie smuci
Dziś siłę czerpmy z tego, co nie wróci.*

William Wordsworth (1770—1850), tłum. A.K. Uziębło



NR 2886

Aldona K. Uziębło

***Petasites kablikianus* Tausch ex Berchtold
as a pioneer species
and its abilities to colonise initial habitats**

***Petasites kablikianus* Tausch ex Berchtold
jako gatunek pionierski
i jego możliwości kolonizowania siedlisk inicjalnych**



Redaktor serii: Biologia
Iwona Szarejko

Recenzent
Krystyna Falińska

Contents

Acknowledgements	9
Introduction	11
1. Material and methods	25
1.1. Description of the species	25
1.2. The course of succession on the permanent plots	26
1.3. Phytosociological research	31
1.4. Habitat research	33
1.5. Morphological research	38
1.6. Transplantation experiment	45
2. Characterisation of the species.	48
2.1. Taxonomic description	49
2.2. Biological traits of the species related to its ability to colonise	51
2.3. Habitat spectrum in the entire distribution range	57
2.4. Geographical distribution range including location in Poland	59
3. Results	62
3.1. The role of <i>Petasites kablikianus</i> in the regeneration of plant cover on after flood habitats	62
3.1.1. Characteristics and genesis of the habitats studied	62
3.1.2. The share of particular butterbur developmental phases in the process of overgrowing gravels in relation to habitat conditions	67
3.1.3. The role of <i>Petasites kablikianus</i> in enriching the soil	104
3.1.4. The species accompanying the butterbur in the succession process	109
3.2. Development and changes of phytocoenoses with <i>Petasites kablikianus</i> in sub-alpine and lower montane zones	124
3.3. Ecological spectrum of the species	133
3.3.1. Phytocoenotical spectrum	133
3.3.1.1. Forest phytocoenoses	133
3.3.1.2. Brush phytocoenoses	136
3.3.1.3. Tall herb phytocoenoses	137
3.3.1.3.1. Altitudinal differentiation of the floristic composition of the tall herbs <i>Petasitetum kablikiani</i> Wal. 1933	141
3.3.2. Habitat spectrum	146
3.4. Morphological plasticity	155
3.4.1. Variability of the morphological features in relation to geographical and altitudinal distribution	155
3.4.1.1. Gynodynamic shoots	155
3.4.1.2. The fruits	168

3.4.2. Phenotypic variability as a sign of behavioral adaptation of the species — transplantation experiment	172
4. Discussion and summary of the results	180
4.1. The features of a pioneer species	180
4.2. Proposition of the syntaxonomical position of phytocoenoses of <i>Petasitetum kablikiani</i> Walas 1933	206
4.3. The issues of the protection of <i>Petasites kablikianus</i> and using it practically in the regeneration of habitats after floods	212
5. Conclusions	217
References	219
Резюме	231
Zusammenfassung	233

Spis treści

Podziękowania	9
Wstęp	11
1. Materiał i metody	25
1.1. Opis gatunku	25
1.2. Przebieg sukcesji na stałych powierzchniach badawczych	26
1.3. Badania fitosocjologiczne	31
1.4. Badania siedliskowe	33
1.5. Badania morfologiczne	38
1.6. Eksperyment transplantacji	45
2. Charakterystyka gatunku	48
2.1. Opis taksonomiczny	49
2.2. Cechy biologiczne gatunku a jego możliwości kolonizacyjne	51
2.3. Spektrum siedliskowe w granicach zasięgu gatunku	57
2.4. Zasięg geograficzny wraz z rozmieszczeniem na obszarze Polski	59
3. Wyniki	62
3.1. Rola <i>Petasites kablikianus</i> w regeneracji pokrywy roślinnej na siedliskach powodziowych	62
3.1.1. Cechy wyróżniające i geneza powstania analizowanych siedlisk	62
3.1.2. Udział poszczególnych faz rozwojowych lepieźnika w procesie zarastania żwirowisk a uwarunkowania siedliskowe	67
3.1.3. Siedliskotwórcza rola <i>Petasites kablikianus</i>	104
3.1.4. Gatunki towarzyszące lepieźnikowi w procesie sukcesji	109
3.2. Rozwój i przemiany fitocenozy z dominacją <i>Petasites kablikianus</i> w reglu dolnym i piętrze subalpejskim	124
3.3. Spektrum ekologiczne gatunku	133
3.3.1. Spektrum fitocenotyczne	133
3.3.1.1. Zbiorowiska leśne	133
3.3.1.2. Zbiorowiska zaroślowe	136
3.3.1.3. Zbiorowiska ziołoroślowe	137
3.3.1.3.1. Piętrowe zróżnicowanie składu florystycznego ziołorośli <i>Petasitetum kablikianum</i> Wal. 1933	141
3.3.2. Spektrum siedliskowe	146
3.4. Plastyczność morfologiczna	155
3.4.1. Zmienność cech morfologicznych w aspekcie geograficznym i wysokościowym	155
3.4.1.1. Pędy gynodynamiczne	155
3.4.1.2. Owoce	168

3.4.2. Fenotypowa zmienność jako przejaw adaptacji behawioralnej gatunku — eksperyment transplantacji	172
4. Dyskusja i podsumowanie wyników	180
4.1. Cechy gatunku pionierskiego	180
4.2. Propozycja syntaksonomicznego ujęcia fitocenozy <i>Petasitetum kablikiani</i> Walas 1933	206
4.3. Zagadnienia ochrony gatunku oraz jego praktycznego zastosowania w rege- rowaniu siedlisk zniszczonych przez powódzie	212
5. Wnioski	217
Bibliografia	219
Резюме	231
Zusammenfassung	233

Acknowledgements

I thank prof. Krystyna Falińska for the review and great support, prof. Jan Holeksa and dr Alicja Barć for a “first reading” and a lot of valuable editorial comments, Maryla Palowska and Grażyna Klecz for help in edition of the tables and some figures, Zbigniew Kuc for help in soil analysis, Michele Simmons for proofing English version of the text, the managements and employers of the Babiogórski, Karkonoski, Tatrzański, Gorczański and Bieszczadzki National Parks, for many years of help and for possibility to carry out the field research, prof. Stanisław Wika for his leniency and support, and all people who helped me in time of this study.

Podziękowania

Dziękuję Pani prof. Krystynie Falińskiej za trud sporządzenia recenzji i ogromne wsparcie, a Panu prof. Janowi Holeksie i Pani dr Alicji Barć za „pierwsze czytanie” mojej pracy i wiele cennych uwag redakcyjnych. Z kolei Paniom Maryli Palowskiej i Grażynie Klecz jestem wdzięczna za pomoc w przygotowaniu tabel i niektórych rycin, Panu Zbigniewowi Kucowi zaś za pomoc w analizach glebowych. W końcowej redakcji pracy korzystałam z pomocy Pani Michele Simmons, która dokonała korekty angielskiej wersji tekstu, za co bardzo Jej dziękuję. Szczególne podziękowania za wieloletnią pomoc i możliwość przeprowadzenia badań kieruję na ręce Dyrekcji i pracowników parków narodowych: babiogórskiego, karkonoskiego, tatrzańskiego, gorczańskiego i bieszczadzkiego. Jestem wdzięczna wszystkim, którzy w jakikolwiek sposób przyczynili się do powstania niniejszej monografii, Panu prof. Stanisławowi Wice zaś dziękuję za wyrozumiałość i wsparcie.

Introduction

Petasites kablikianus is a species which quite frequently occurs in botanical studies of Carpathian montane flora (HADAČ 1948; PAWŁOWSKI 1956; GRODZIŃSKA, PANCER-KOTEJOWA 1960; JASIEWICZ 1965; TOMAN, SÝKORA 1968; TOMAN, PROCHÁZKA 1979; STOJKO et al. 1982; TOMAN, KRAHULEC 1990; MIREK 1993b; ZEMANEK, WINNICKI 1999) and vegetation of montane regions in Poland (SZAFFER et al. 1925, 1926; PAWŁOWSKI et al. 1928; PAWŁOWSKI 1948; CELIŃSKI, WOJTERSKI 1961, 1963; ZARZYCKI 1964; KORNAŚ, MEDWECKA-KORNAŚ 1967; STUCHLIK 1968; DENISIUK 1985, 2003; BRZEG 1989; MIREK 1993a; KORNAŚ et al. 1995; MIREK, PIĘKOŚ-MIRKOWA 1995a, b; WILCZEK 1995), Czech Republic and Slovakia (HADAČ 1956; 1962; 1969; HADAČ, ŠMARD 1960; ŠMARD 1963; MAGIC et al. 1966; ŠMARD, RAUŠER 1966; HADAČ, VARIA 1968; UNAR et al. 1985; HADAČ 2008), Romania (BORZA, BOSCAIU 1965; SANDA et al. 1986) and Ukraine (MALINOVSKY, TSARIK 1995). In these papers *Petasites* is the most frequently treated as very common along mountain streams, rarely occurred in sub-alpine zone, creating poor in species monolithic phytocoenoses or as a component of the herb layer in the riparian alder forest. Taxonomically and phytogeographically it was broadly investigated by botanists from former Republic of Czechoslovakia (TOMAN 1966, 1972; TOMAN, STARÝ 1965, 1966). The issues of its occurring on stream gravels in relation to montane species migrations were studied by WALAS (1938), PACYNA et al. (1966) and KOCZUR (1999). Some information concerning its share in following succession stages are in papers of SILLINGER (1933), PAWŁOWSKI and WALAS

Wstęp

Petasites kablikianus to gatunek pojawiający się dość często w opracowaniach botanicznych opisujących górską florę Karpat (HADAČ 1948; PAWŁOWSKI 1956; GRODZIŃSKA, PANCER-KOTEJOWA 1960; JASIEWICZ 1965; TOMAN, SÝKORA 1968; TOMAN, PROCHÁZKA 1979; STOJKO et al. 1982; TOMAN, KRAHULEC 1990; MIREK 1993b; ZEMANEK, WINNICKI 1999) oraz szatę roślinną górskich obszarów Polski (SZAFFER et al. 1925, 1926; PAWŁOWSKI et al. 1928; PAWŁOWSKI 1948; CELIŃSKI, WOJTERSKI 1961, 1963; ZARZYCKI 1964; KORNAŚ, MEDWECKA-KORNAŚ 1967; STUCHLIK 1968; DENISIUK 1985, 2003; BRZEG 1989; MIREK 1993a; KORNAŚ et al. 1995; MIREK, PIĘKOŚ-MIRKOWA 1995a, b; WILCZEK 1995), Czech i Słowacji (HADAČ 1956; 1962; 1969; HADAČ, ŠMARD 1960; ŠMARD 1963; MAGIC et al. 1966; ŠMARD, RAUŠER 1966; HADAČ, VARIA 1968; UNAR et al. 1985; HADAČ 2008), Rumunii (BORZA, BOSCAIU 1965; SANDA et al. 1986) oraz Ukrainy (MALINOVSKY, TSARIK 1995). W pracach tych jest najczęściej traktowany jako gatunek pospolity nad ciekami górskimi, rzadko spotykany w piętrze subalpejskim, tworzący monolityczne, ubogie gatunkowo fitocenozy lub element runa olszynki karpackiej. Od strony taksonomicznej i fitogeograficznej został kompleksowo zbadany przez botaników z byłej Czechosłowacji (TOMAN 1966, 1972; TOMAN, STARÝ 1965, 1966). Zagadnieniami jego pojawiania się na przypotokowych żwirowiskach w kontekście migracji gatunków górskich zajmowali się WALAS (1938), PACYNA et al. (1966) oraz KOCZUR (1999). Pewnych informacji dotyczących udziału tego gatunku w kolejnych stadiach sukcesji na aluwjach potoków górskich dostarczają prace SILLINGERA

(1949), ZARZYCKI (1955, 1956) and MALYNOWSKI (2002). Its phytocoenoses from the lower montane zone are usually considered to be degeneration stages after alder forests have been cut (SZAFER et al. 1925), or as an effect of species invasion on the habitats formed after forests that have been destroyed (SILLINGER 1933), or as the initial stages of the succession to riparian alder forest (ZARZYCKI 1956; PAWŁOWSKI, WALAS 1949; MALYNOWSKI 2002). The species so widely studied by botanists has not received any mention about the important role it plays in the environment. The observations made during the studies of ecological conditions of the discontinuity in altitudinal distribution of *Petasitetum kablikiani* Wal. 1933 patches on the northern slopes of the Babia Góra massif (UZIĘBŁO 1997, 2007) made the author to set the hypothesis that *Petasites kablikianus* is a pioneer species that initiates the succession in specific habitats in the subalpine zone as well as in the montane deciduous and mixed forest zone.

Actually on the basis of numerous succession researches an aggregation of the traits characterise a pioneer species may be mentioned. The study of glabrous butterbur abilities to colonise initial habitats allowed the hypothesis to be verified and to state whether in relation to *Petasites kablikianus* a designation — pioneer species, may be used.

Pioneer species are species that **begin the process of colonising new areas. Owing to their special features, they significantly determine the initial stages of primary or secondary succession, but usually retire when the ecological structure reaches some stability** (FALIŃSKA 2004). Moreover, **they are the species that use extreme environmental conditions to realise their life functions, and they have the ability to modify these conditions into conditions that are optimal** for single organisms, populations, or for the entire biocoenoses (FALIŃSKA 2004). Examples of initial habitats that may become colonised areas can be spaces with no vegetation, i.e. barren rocks in subalpine zone in the mountains, areas exposed to geomorphological processes, glacier

(1933), PAWŁOWSKIEGO i WALASA (1949), ZARZYCKIEGO (1955, 1956) i MALYNOWSKIEGO (2002). Jego dolnoregłowe fitocenozy są zazwyczaj traktowane jako: stadium degeneracyjne po wycięciu olszynki karpackiej (SZAFER et al. 1925), efekt wkraczania gatunku na siedliska powstałe po zniszczeniu lasów (SILLINGER 1933) lub też wstępny etap w sukcesji w kierunku olszynki karpackiej (ZARZYCKI 1956; PAWŁOWSKI, WALAS 1949; MALYNOWSKI 2002). Tak szeroko opisywany w literaturze botanicznej gatunek nie doczekał się jednak opracowania poświęconego roli, jaką odgrywa w swym środowisku przyrodniczym. Obserwacje prowadzone podczas badań nad ekologicznymi uwarunkowaniami dysjunktywnego rozmieszczenia płatów zespołu *Petasitetum kablikiani* Wal. 1933 na północnych zboczach Babiej Góry (UZIĘBŁO 1997, 2007) skłoniły autorkę do wysunięcia hipotezy, że *Petasites kablikianus* jest gatunkiem pionierskim, inicjującym sukcesję na specyficznych typach siedlisk, zarówno w piętrze subalpejskim, jak i w reglu dolnym.

Na podstawie wyników wielu badań nad sukcesją roślinności można dziś określić pewien zestaw cech, którymi odznaczają się gatunki pionierskie. Poznanie właściwości lepiężnika włośniowego umożliwiających mu kolonizowanie siedlisk inicjalnych pozwoliło na weryfikację hipotezy badawczej, czyli stwierdzenie, czy *Petasites kablikianus* można określić mianem gatunku pionierskiego.

Gatunki pionierskie to gatunki, które **rozpoczynają proces zasiedlania** nowych obszarów. Dzięki określonym właściwościom **znacząco wpływają na tempo i kierunek przebiegu inicjalnych faz sukcesji pierwotnej lub wtórnej, jednak zazwyczaj ustępują, gdy powstała fitocenoza osiągnie już względną stabilność** (FALIŃSKA 2004). Ponadto gatunki te, realizując swe funkcje życiowe, **wykorzystują skrajne warunki środowiskowe, a także są zdolne do modyfikowania ich na warunki optymalne** dla życia pojedynczych organizmów, populacji czy całych biocenoz (FALIŃSKA 2004). Siedliskiem inicjalnym, które staje się terenem kolonizowanym, mogą być obszary dotychczas pozbawione jakiegokolwiek okrywy roślinnej, np. nagie skały

forefields or industrial waste heaps. We call these examples of primary succession. Lichenes and bryophytes are the most frequently the pioneer species in extreme habitat and climatic conditions. Vascular plants are also participants in this process in milder climatic conditions. A secondary succession phenomenon is often connected with the soil becoming uncovered through the destruction of former vegetation cover by natural (soil sliding, flood damage) or anthropogenic factors. It may also be the result of a disturbance of the ecological balance in a plant community (logging, cessation of agricultural use of meadows, grasslands, etc.). There are different types of succession depending on the etiology of beginning of the process: (1) creative succession (when conditions allow a community different than the one that had existed on the area before the disturbance to be formed), (2) recreative (FALIŃSKI 1986) or (3) regenerative succession (VAN DER MAAREL 1980b) when the former plant community is recreated. In an area where destructive factors occur regularly and reconstructed vegetation does not reach the subsequent developmental stages and often does not go beyond the initial phase, the process is called cyclical succession (KNAPP 1974, quoted by FALIŃSKA 2004; PIOTROWSKA 1988). Many groups of vascular plants, herbs and trees may participate in this type of natural phenomenon. **The species that occur during the initial phase of succession are called the pioneer species in all of these cases.**

The ability to play the role of promoters in the processes of creating or restoration of the plant cover in different habitat and climatic conditions depends on specific complex of biological traits and the ability to adapt to conditions in which most plants would not be able to exist over a long period of time.

High photosynthetic and transpiration rates, a high adaptation potential, the ability to compress environmental extremes, fast resource acquisition rates and a high biomass allocation flexibility are considered to be the physiological traits of plants that are typical for early stages of succession (BAZZAZ 1979). Moreover, among traits typical for species starting the colonisation

w piętrze alpejskim, w górach lub na przedpolu lodowca czy też zwałowiska odpadów przemysłowych. W takim przypadku mamy do czynienia z sukcesją pierwotną. W ekstremalnych warunkach siedliskowo-klimatycznych gatunkami pionierskimi są najczęściej porosty i mszaki. W warunkach klimatycznie łagodniejszych w procesie tym uczestniczą również gatunki roślin naczyniowych. Zjawisko sukcesji wtórnej związane jest najczęściej z całkowitym odsłonięciem podłoża w rezultacie zniszczenia dotychczasowej pokrywy roślinnej w wyniku oddziaływania czynników naturalnych (osuwisko, zniszczenia popowodziowe) bądź antropogenicznych. Może też być efektem zaburzenia równowagi biologicznej w zbiorowisku roślinnym (wycinka drzewostanu, zaniechanie użytkowania łąk kośnych itp.). W zależności od etiologii procesu sukcesji wyróżnia się jej następujące typy: (1) sukcesja kreatywna (jeśli warunki prowadzą do utworzenia zbiorowiska innego niż występujące na danym terenie przed zaburzeniem) lub (2) sukcesja rekreacyjna (FALIŃSKI 1986) czy też (3) sukcesja regeneracyjna (VAN DER MAAREL 1980b), kiedy dochodzi do odtworzenia dawnego zbiorowiska. W sytuacji gdy czynniki destrukcyjne pojawiają się z pewną regularnością i odtwarzająca się roślinność nie osiąga późniejszych stadiów rozwojowych, nie wykraczając często poza stadium inicjalne, mówimy o sukcesji cyklicznej (KNAPP 1974, cyt. za: FALIŃSKA 2004; PIOTROWSKA 1988). W tego rodzaju zjawiskach może już uczestniczyć o wiele liczniejsza grupa roślin wyższych, zarówno zielnych, jak i drzewiastych. **We wszystkich przypadkach gatunki pojawiające się w stadium inicjalnym procesu sukcesji nazywamy gatunkami pionierskimi.**

Zdolność objęcia roli promotorów w procesie tworzenia czy też odtwarzania pokrywy roślinnej w różnych warunkach siedliskowo-klimatycznych wiąże się z występowaniem określonego zespołu cech biologicznych oraz możliwości adaptacyjnych do warunków, w których większość roślin nie mogłaby funkcjonować przez dłuższy czas.

Do cech fizjologicznych roślin typowych dla wczesnych stadiów sukcesji należą: wysokie tempo fotosyntezy i transpiracji, wysoki poten-

process on open areas, BAZZAZ (1979) also mentioned: a long period of the seed dispersal and their long germination period, and also germination stimulated by light, a day and night's fluctuating temperatures along with a high concentration of nitrates and a low concentration of carbon dioxide.

Since terrestrial initial habitats are frequently exposed to full insolation, the main ecological feature of a pioneer species is that it is **photophilous** (IVERSEN 1973). Initial habitats are often characterised by extreme environmental conditions, therefore a **high tolerance of climatic and soil conditions** is necessary (IVERSEN 1973).

Pioneer plants achieve rapid colonisation success through different life strategies. On the basis of early succession studies, it was stated that the **r-strategy** (MACARTHUR, WILSON 1967, quoted by FALIŃSKA 2004; PIANKA 1970; GADGIL, SOLBRIG 1972; GRIME 1979) is the most characteristic to pioneer species. It is typical for small plants with a short life cycle, very early and single reproduction, high fertility and variable abundance (CZARNECKA 1995; FALIŃSKA 2004). The plants representing this type of strategy, during the development of succession processes, make room for long-lived plants that have late reproduction and undergo vegetative reproduction, **K-strategists** (KNAPP 1974, quoted by FALIŃSKA 2004), plants typical for stable phytocoenoses (FALIŃSKA 2004). However, further studies on different habitats revealed that most of the species in developing communities display mixed features of both strategies. GRIME'S research expanded the theory of life strategies (1977, 1979). He distinguished three types: **C** — for species resistant to interspecific competition, **R** — **for pioneer species occurring on disturbed habitats** and **S** — for plants resistant to stress factors, such as: lack of water, light or habitat resources. The diversity of habitat conditions and other factors that have an influence on plants in early succession stages create the need for compound strategies, which make the plant's reactions better described (GRIME 1979). According to this theory, the C-R strategy characterises plants which are resistant

cjał przystosowawczy, zdolność do kompenso-
wania ekstremalnych zmian w środowisku, wy-
sokie tempo wykorzystywania zasobności
podłoża oraz szybka zdolność do zmian w alo-
kacji biomasy (BAZZAZ 1979). Ponadto wśród
cech typowych dla gatunków rozpoczynających
kolonizowanie otwartych przestrzeni BAZZAZ
(1979) wymienia także: długi okres rozsiewu
nasion, długo zachowaną zdolność ich kiełko-
wania, dodatkowo stymulowanego przez świa-
tło, dobowe wahania temperatury oraz wysoką
koncentrację azotanów i niską dwutlenku węgla.

Jako że siedliska inicjalne najczęściej wysta-
wione są na pełną insolację, podstawową cechą
ekologiczną gatunku pionierskiego jest **świa-
tłolubność** (IVERSEN 1973). Ze względu na czę-
sto charakteryzującą siedliska inicjalne surowość
warunków środowiskowych niezbędna jest rów-
nież **wysoka tolerancja na czynniki klimatycz-
ne i warunki glebowe** (IVERSEN 1973).

Szybki sukces kolonizacyjny rośliny pionier-
skie osiągają przez realizowanie rozmaitych stra-
tegií życiowych. Według wczesnych badań nad
sukcesją, najbardziej typowa dla roślin pionier-
skich jest **strategia typu r** (MACARTHUR,
WILSON 1967, cyt. za: FALIŃSKA 2004; PIANKA
1970; GADGIL, SOLBRIG 1972; GRIME 1979). Wy-
kazują ją niewielkie rośliny o krótkim cyklu ży-
ciowym, bardzo wczesnej, jednorazowej repro-
dukcji, wysokiej płodności oraz zmiennej liczeb-
ności (CZARNECKA 1995; FALIŃSKA 2004).
W miarę trwania sukcesji rośliny reprezentujące
ten typ strategii ustępują miejsca roślinom dłu-
gowiecznym, o opóźnionej reprodukcji, prefe-
rującym wegetatywny rodzaj wzrostu, czyli stra-
tegom typu **K** (KNAPP 1974, cyt. za: FALIŃSKA
2004), charakterystycznym dla fitocenozy ustabi-
lizowanych (FALIŃSKA 2004). Dalsze badania na
zróznicowanych siedliskach wykazały jednak, że
większość gatunków kształtujących się fitocenozy
charakteryzują mieszane właściwości obu strate-
gii. Rozwinięcie teorii strategii życiowych roślin
przyniosły opracowania GRIME'A (1977, 1979),
który wyróżnił trzy ich typy: **C** — dla gatunków
odpornych na konkurencję międzygatunkową,
R — **dla gatunków pionierskich występu-
jących na siedliskach często zaburzanych** oraz
S — dla gatunków odpornych na czynniki stre-

to competition when it is limited by repeated disturbances with low level of stress; the S-R strategy is typical for extreme habitat plants that are periodically disturbed; the C-S strategy is for plants in habitats with a measured mean level of stress and disturbances but with clear competition from the influence of other species; and the C-S-R strategy where all of the selection factors have a moderate intensity (GRIME 1979; FALIŃSKA 2004). Each of the types of life strategy mentioned above comprises plants with specific morphology traits, life cycle and physiology.

Analysis of the results of many researches on plant reactions to various selection factors proves that it is impossible to apply one, simple model of life strategy to most plants. It is caused by numerous adaptation mechanisms that the plants have and that allow them to succeed in changing conditions along the development of phytocoenosis. This is clearly seen in the case of perennial, clonal plants.

Clonal growth is the ability to spread naturally through the multiplication of potentially independent sprouts (ramets), which (excluding a somatic mutations) are identical to parental specimens (genets) and potentially are able to exist independently (COOK 1985; PITELKA, ASHMUN 1985; HUTCHINGS, BRADBURY 1986; PRICE, MARSHALL 1999; FALIŃSKA 2004). Almost 67% of species representing Central European flora are clonal species (KLIMEŠ et al. 1997). In the high mountains such as the Himalayas, these species comprise 30% of the flora though their percentage declines with an increase in altitude above sea level (KLIMEŠ 2003). OBORNY et al. (2000) define the physiological integration of genets as “sharing the risk of genet mortality among interconnected ramets”, whereas in the case of autonomous ramets, all of the risks involved in the acquisition of habitat resources are incurred individually. Individual ageing means that a genet is able to split, which leads to a different spatial distribution of the ramets. That also allows approachable habitat conditions to be exploited more effectively. On the other hand, physiological integration enables gap-filling or “avoidance” when microhabitats be-

sowe, jak: niedobór wody, światła czy zasobów pokarmowych. Różnorodność warunków siedliskowych i czynników oddziałujących na rośliny we wstępnych etapach sukcesji wymusiła niejako wyróżnienie strategii mieszanych, lepiej oddających rzeczywiste reakcje roślin (GRIME 1979). I tak, strategia C-R charakteryzuje rośliny odporne na konkurencję ograniczaną przez powtarzające się zaburzenia, przy niskim poziomie stresu; S-R to strategia typowa dla roślin siedlisk ekstremalnych, okresowo zaburzanych; C-S — strategia właściwa roślinom występującym na siedliskach o umiarkowanym poziomie stresu i zaburzeń, natomiast o wyraźnym wpływie konkurencji innych gatunków, oraz strategia C-S-R, w której wszystkie czynniki selekcyjne odznaczają się miernym natężeniem (GRIME 1979; FALIŃSKA 2004). Każdy z trzech wspomnianych typów strategii obejmuje rośliny o określonych właściwościach dotyczących morfologii, cyklu życiowego i fizjologii.

Analiza wyników wielu badań nad reakcjami roślin na zróżnicowane czynniki selekcyjne dowodzi, że do większości z nich nie sposób przypisać jednego, prostego modelu strategii. Rośliny wykazują bowiem wiele mechanizmów adaptacyjnych, które pozwalają im osiągnąć sukces przetrwania w zmieniających się, w miarę kształtowania się fitocenozy, warunkach. Bardzo dobrze jest to widoczne w przypadku wieloletnich roślin klonalnych.

Klonalny typ wzrostu charakteryzuje się zdolnością rośliny do naturalnego rozrastania się przez pomnażanie potencjalnie niezależnych pędów (ramet), które (pomijając mutacje somatyczne) są identyczne z osobnikami macierzystymi (genetami) i potencjalnie mogą funkcjonować niezależnie (COOK 1985; PITELKA, ASHMUN 1985; HUTCHINGS, BRADBURY 1986; PRICE, MARSHALL 1999; FALIŃSKA 2004). Prawie 67% gatunków flory Europy Centralnej to gatunki klonalne (KLIMEŠ et al. 1997). W wysokich górach, takich jak Himalaje, gatunki te stanowią 30% flory, choć udział ich znacząco maleje wraz ze wzrostem wysokości nad poziomem morza (KLIMEŠ 2003). OBORNY et al. (2000) definiują fizjologiczną integrację genetów jako „dzielenie się ryzykiem śmiertelności genetów po-

come unfavourable. Both strategies of colonising habitats (splitting of genets and intensive vegetative spreading with retained integration of ramets), over a longer period of time and on naturally diverse habitats, may coexist (OBORNY et al. 2000). Populations of the same species, occurring on different types of sites, may realise various scenarios of the life cycle and be characterised by different traits (KIK et al. 1990; PENNINGS, CALLAWAY 2000). Some species of riparian habitats (frequently disturbed) reveal clear differences among plant architecture, share of generative phase, vegetative growth intensity and spatial distribution (smaller clones, but growing at a higher density), (KIK et al. 1990).

The issue of the physiology of the clonal organisms that frequently occur on extensive areas is very interesting particularly, the distribution of water and photosynthesis assimilates has been the subject of many studies (ASHMUN et al. 1982; HARTNETT, BAZZAZ 1983; ABRAHAMSON et al. 1991; CHAPMAN et al. 1992; LANDA et al. 1992; ALPERT, STUEFER 1997 and others). It was stated, on the example of one species with ephemeral connections between modules, that water is transported from parental shoots to offspring, and that vascular bundles in parental stems were twice as abundant as those in inter-ramet connections. The intensity of this process depends on the growth stage of the ramets (pre- or post-rooting stages) (MATLAGA, DA STENBERG 2009). However, the conviction that clonal growth consistently favours the maintenance of the life functions of all modules in a genet and could be beneficial, i.e. for damaged ramets, was deceptive in relation to results of investigations on *Linaria vulgaris* (HELLSTRÖM et al. 2006). The authors proved the competition between particular ramets and that support through the allocation of resources refers to young ramets and those for which the acquisition of nutrients is profitable for the entire clone. Allocation of assimilates to damaged ramets, which are “less efficient”, declines significantly (HELLSTRÖM et al. 2006). Yet, most previous studies prove that clonal growth affords more profits than costs, especially in conditions that are more severe than the ecological optimum

między zintegrowanymi rametami”, podczas gdy w przypadku ramet autonomicznych całe ryzyko korzystania z dostępnych warunków siedliskowych ponoszą one indywidualnie. W miarę starzenia się osobnika może dochodzić do podziału genetu, prowadzącego do zróżnicowanego przestrzennego rozmieszczenia ramet. Pozwala to lepiej wykorzystać warunki siedliskowe, jednak zachowanie integracji ramet umożliwia wypełnianie luk czy „omijanie” miejsc niesprzyjających vegetacji. W naturalnie zróżnicowanych siedliskach, w dłuższym okresie, oba typy strategii zasiedlania siedliska (dezintegracja genotów i intensywny rozrost vegetatywny przy zachowanej integracji ramet) mogą współwystępować (OBORNY et al. 2000). Populacje tego samego gatunku rosnące na różnych typach siedlisk mogą realizować różne scenariusze cyklu życiowego i odznaczać się odmiennymi cechami (KIK et al. 1990; PENNINGS, CALLAWAY 2000). Niektóre gatunki siedlisk zalewowych (często zaburzanych) wykazują wyraźne różnice: w architekturze roślin, udziale fazy generatywnej, intensyfikacji wzrostu vegetatywnego oraz przestrzennego rozmieszczenia (więcej mniejszych klonów, ale rosnących w większym zagęszczeniu), (KIK et al. 1990).

Interesujące są również zagadnienia fizjologii funkcjonowania organizmów klonalnych, niejednokrotnie porastających rozległe przestrzenie, a szczególnie dystrybucja wody i asymilatów, która stała się przedmiotem zainteresowań wielu badaczy (ASHMUN et al. 1982; HARTNETT, BAZZAZ 1983; ABRAHAMSON et al. 1991; CHAPMAN et al. 1992; LANDA et al. 1992; ALPERT, STUEFER 1997 i in.). I tak, na przykładzie jednego z badanych gatunków, odznaczającego się efemerycznymi połączeniami między modułami, można stwierdzić, że transport odbywa się przede wszystkim w kierunku od pędów macierzystych do ramet potomnych, a liczba wiązek przewodzących w kłączach macierzystych jest dwukrotnie wyższa niż w pędach łączących ramety. Intensywność tego procesu uzależniona jest od stadium rozwojowego ramety potomnej (przed lub po ukorzeniu) (MATLAGA, DA STENBERG 2009). Jednakże przekonanie, że klonalny wzrost równomiernie sprzyja podtrzymy-

(MAGYAR et al. 2007). Clonal plants, through physiological integration between ramets, may intensively spread even in very heterogeneous habitats according to resources. DONG MING (1996) compares this phenomenon to the foraging behavior characteristic for animals.

The trait of iterative growth, which is typical for clonal plants, seems to facilitate the colonisation of a wide variety of different types of sites (VAN GROENENDAEL et al. 1996). They successively settle habitats that have been disturbed by natural factors and those changed by anthropopression as well (PRACH, PYŠEK 1994). Clonality has a great influence on habitats with an overabundance of some substances (i.e. strongly salted), heterogeneous according to nutrients and devoided of competition from other species (PENNINGS, CALLAWAY 2000). Lack of competition is the feature that undoubtedly favours the colonisation of initial habitats. Integration of the particular modules of the genet (ramets) allows the organism as a whole to compensate for difficulties encountered when growing inside a micro-habitat mosaic.

Colonisation in the interpretation of LEWONTIN (1965) is the appearance of a species in an ecological or geographical space where it did not occur before. Many species, in addition to clonal growth, possess many other traits, which support their settlement in a new habitat, such as: tubers, tillers, stolons or plant fragmentation (MOGIE, HUTCHINS 1990; VAN GROENENDAEL et al. 1996; KLIMEŠ et al. 1997; PRICE, MARSHALL 1999). It has been found that the way of spreading, which has been realised by a plant at particular stages of its life, is dependent on habitat conditions in which it grows (GRACE 1993). Plant fragmentation, which leads to the disintegration of genets, the most frequently occurs through mortification of the internal specimen shoots while the external shoots of the aged genets continue to grow. It often leads to the formation of free areas in the central part of the genet, which may be colonised by a new species (FALIŃSKA 2004). HARPER (1980) proved that plants score fitness success when two scenarios are realised: 1) attaining the largest size, which supports them in the competition for sunlight,

waniu funkcji życiowych wszystkich modułów w obrębie genetu i może okazać się zbawienny, na przykład we wspieraniu ramet uszkodzonych, okazało się złudne wobec wyników badań nad *Linaria vulgaris* (HELLSTRÖM et al. 2006). Dowiodły one istnienia wewnętrznej konkurencji między rametami, a także tego, że wspomaganie przez alokację zasobów pokarmowych zachodzi głównie w młodych rametach potomnych oraz tych, w przypadku których korzystanie z dostępnych zasobów przyniesie korzyść całemu klonowi. Alokcja asymilatów w kierunku ramet uszkodzonych, a więc „mniej wydajnych”, znacząco maleje (HELLSTRÖM et al. 2006). Większość dotychczasowych badań potwierdza jednak, że klonalny rodzaj wzrostu niesie z sobą więcej zysków niż kosztów, szczególnie w warunkach surowszych niż ekologiczne optimum (MAGYAR et al. 2007). Rośliny klonalne bowiem, dzięki zachowanej fizjologicznej ciągłości między poszczególnymi rametami, mogą intensywnie rozrastać się nawet w bardzo zróżnicowanym pod względem zasobności siedlisku. DONG MING (1996) porównuje to zjawisko do behawioru przemieszczania się w poszukiwaniu pokarmu, typowego dla świata zwierząt.

Cecha iteratywnego wzrostu, charakterystycznego dla roślin klonalnych, wydaje się ułatwiać im kolonizowanie bardzo zróżnicowanych siedlisk (VAN GROENENDAEL et al. 1996). Z powodzeniem zasiedlają one siedliska zarówno zaburzone przez czynniki naturalne, jak i zmienione w wyniku antropopresji (PRACH, PYŠEK 1994). Klonalność ma największe znaczenie na siedliskach obciążonych nadmiarem pewnych substancji (np. silnie zasolonych), heterogenicznych pod względem zasobności w składniki pokarmowe oraz pozbawionych konkurencji innych gatunków (PENNINGS, CALLAWAY 2000), co niewątpliwie jest cechą sprzyjającą kolonizowaniu siedlisk inicjalnych. Integracja poszczególnych pędów genetu (ramet) pozwala całemu organizmowi na kompensowanie trudności w funkcjonowaniu w obrębie mozaiki mikrosiedlisk.

Kolonizacja, według LEWONTINA (1965), to rozwój gatunku w ekologicznej lub geograficznej przestrzeni, której wcześniej nie zajmował. Sporo gatunków, oprócz rozwoju klonalnego, ma wiele

2) colonising the largest area in order to acquire the most resources and water. Both patterns are very important to pioneer species, because they initiate the formation of new phytocoenoses. These are supported by **intensive vegetative growth, phenotypic plasticity** (PRACH, PYŠEK 1999; FALIŃSKA 2004) and the **ability to disperse numerous light, anemochoric seeds annually** (IVERSEN 1973; BAZZAZ 1979; PRACH, PYŠEK 1999). All of these features increase the probability of settlement on an extensive area devoid of interspecific competition.

The phenotypic plasticity of a species is an expression of its potential ability to colonise areas diverse in relation to numerous habitat factors. A plant's response to environmental conditions may include morphological variability, physiological reactions, reproductive ability or lability of life cycles (FALIŃSKA 1974).

The growth of leaves and rhizomes of perennials, growing on rich in nutrients habitats, is modified through their use of the total potential of the habitat, which changes under the influence of other species which are vying for its resources. On poor habitats, plasticity of plants appears mainly as reversible physiological changes. It allows the vitality of leaves and rhizomes to be retained in the long life cycle of plants and supports changing acquisition of nutrients, characteristic of poor habitats. Environmental stress enhances the reproduction of therophytes in poor habitats. Stress limits the reproduction of perennials on stabilised habitats, but enhances changes in biomass allocation, which increases the chances of the survival of the parent plant (GRIME et al. 1986). It may be said that plant plasticity reflects the stability and abundance of habitat (DE KROON et al. 2005, 2009; YUE et al. 2005). Plant reactions to small, transitory environmental changes are behavioral; their reactions to larger and prolonged changes is genetically conditioned (FALIŃSKA 1974). A rapid plant reaction to changing environmental conditions may be expressed as the production of secondary metabolites. These are able to biochemically modify the growth of rhizomes, which are a plant's defence against pathogens or to regulate mutualistic relationships in

innych cech, wspomagających osiedlanie się na nowym siedlisku, takich jak: tworzenie bulwek, rozłogów czy fragmentacji pędów (MOGIE, HUTCHINS 1990; VAN GROENENDAEL et al. 1996; KLIMEŠ et al. 1997; PRICE, MARSHALL 1999). W przypadku niektórych z nich stwierdzono, że sposób rozprzestrzeniania się, jaki realizuje roślina na danym etapie życia, zależy od warunków siedliska, w jakim przyszło jej funkcjonować (GRACE 1993). Fragmentacja pędów, prowadząca do dezintegracji genotów, najczęściej odbywa się w wyniku obumierania wewnętrznych pędów osobnika, podczas gdy ich odnawianie się zachodzi w częściach peryferycznych genetu. Prowadzi to często do powstawania w centralnej części starszych genotów wolnych areałów, które mogą być zasiedlane przez kolejne gatunki (FALIŃSKA 2004). HARPER (1980) dowodzi, że rośliny osiągają sukces osobniczy, realizując dwa scenariusze: 1) osiągając jak największe rozmiary, co pozwala im wygrać konkurencję o światło, 2) zasiedlając jak największą przestrzeń, maksymalnie wykorzystując dostępne nutrieny i wodę. Obu tendencjom, niezwykle istotnym dla gatunków pionierskich, rozpoczynających kształtowanie się przyszłej fitocenozy, zwłaszcza na siedliskach inicjalnych, sprzyja **intensywny wzrost vegetatywny, plastyczność fenotypowa** (PRACH, PYŠEK 1999; FALIŃSKA 2004) oraz **możliwość corocznego, obfitego obsiewu lekkich, anemochorycznych nasion** (IVERSEN 1973; BAZZAZ 1979; PRACH, PYŠEK 1999), zwiększająca prawdopodobieństwo szybkiego zasiedlenia znacznej przestrzeni, pozbawionej konkurencji innych gatunków.

Fenotypowa plastyczność gatunku jest wyrazem jego potencjalnych możliwości kolonizowania obszarów różniących się pod względem wielu cech siedliska. Reakcja roślin na warunki środowiska może przejawiać się w zmienności morfologicznej, reakcjach fizjologicznych, możliwościach reprodukcyjnych czy labilności cykli rozwojowych (FALIŃSKA 1974).

Wzrost liści i korzeni roślin wieloletnich rosnących na siedliskach zasobnych w substancje pokarmowe jest modelowany w taki sposób, by w pełni wykorzystać potencjał siedliska, mozaikowo zmieniający się pod wpływem innych

allelochemical way (METLEN et al. 2009). The phenotypic plasticity of clonal plants, which occurs in various environmental conditions contains not only the information coded in genotype, in opinion of DE KROON et al. (2005), but a property of particular meristems that are located in leaves, shoots and rhizomes, and influenced by local habitat conditions as well. The physiological connections of particular modules in a clonal plant may enhance or limit the reaction of the ramet to environmental parameters. It should be stated that the phenotypic response of the whole plant to habitat conditions is the sum of a particular ramet's reactions to the microdifferentiation of the habitat and the interactions between them (DE KROON et al. 2005, 2009). The probability of phenotypic differentiation of clonal plant shoots increases with an age of plant. Long-lived plants, which realise mostly vegetative reproduction rather than generative reproduction, display a higher frequency of mutated ramets and genetic disturbances in cells of their apical meristems in the earliest growth phases (KLEKOWSKI 1988; KLEKOWSKI, GODFREY 1989). The interaction of bio- and abiotic factors on plants with an iterative type of growth may be concluded at the level of the organism that has been built by the colony of ramets, not only one parent module (HAGEMAN 2003). According to the randomness of mutations the phenotypically revealing and unquestionable influence of habitat conditions, it may be accepted that particular types of plant responses, i.e. transcription of an environmental signal to a physiological and morphological reaction, may be treated as evolving traits targeted by natural selection (DE KROON et al. 2005, 2009). However, plants do not exhibit the entire range of their responses to environmental variation in natural habitats. This is because their reactions are limited by numerous external factors (i.e. interactions with other habitat competitors) and by internal mechanisms that control the plant reactions as well (WALTER, SCHURR 2005; VALLADARES et al. 2007; MONSHAUSEN, GILROY 2009).

Modification of morphological features of above ground shoots as a sign of environmental

gatunków konkurujących o jego zasoby. Na siedliskach ubogich plastyczność roślin przejawia się głównie w odwracalnych zmianach fizjologicznych. Pozwala to na utrzymanie żywotności liści i korzeni w długim cyklu życiowym roślin i ułatwia korzystanie z okresowo zmieniającej się dostępności nutrientów, charakterystycznej dla siedlisk ubogich. W przypadku jednorocznych roślin występujących na ubogich siedliskach stres środowiskowy wzmagają ich reprodukcję, a w przypadku roślin wieloletnich, rosnących na siedliskach ustabilizowanych — ogranicza reprodukcję, wzmagają zaś plastyczne zmiany w alokacji biomasy, co ma zwiększyć szanse przeżycia rośliny macierzystej (GRIME et al. 1986). Plastyczność roślin odzwierciedla zatem również stabilność i zasobność siedliska (DE KROON et al. 2005, 2009; YUE et al. 2005). Na niewielkie, krótkotrwałe zmiany w środowisku rośliny reagują behawioralnie, natomiast w przypadku jakościowo większych i długotrwałych wahań czynników środowiskowych reakcja roślin uwarunkowana jest genetycznie (FALIŃSKA 1974). Szybka reakcja roślin na zmieniające się warunki środowiska może być na przykład produkcja wtórnych metabolitów, pozwalających biochemicznie modyfikować między innymi wzrost korzeni, obronę roślin przed patogenami czy wywieranie wpływu na konkurencyjne gatunki roślin na drodze oddziaływań allelopatycznych (METLEN et al. 2009). Plastyczność fenotypowa roślin klonalnych ujawniana w zróżnicowanych warunkach środowiskowych jest według DE KROON i in. (2005) przejawem nie tylko cech zapisanych w genotypie, ale również właściwością poszczególnych merystemów zlokalizowanych w liściach, pędach i korzeniach, wyzwalaną przez lokalne warunki siedliskowe. Fizjologiczne połączenie poszczególnych modułów w roślinie klonalnej może wzmacniać lub osłabiać reakcję pojedynczych ramet na parametry środowiska. Należy zatem przyjąć, że fenotypowa odpowiedź na warunki siedliska całej rośliny jest sumą reakcji poszczególnych ramet na mikrozmiany siedliska oraz oddziaływań między rametami (DE KROON et al. 2005, 2009). Możliwość fenotypowego zróżnicowania pędów w obrębie rośliny klonal-

adaptation the most frequently does not reveal in the structure of generative organs. The modified traits may be the number or dimension of flowers (FALIŃSKA 1976; WERPACHOWSKI 1989; CZARNECKA 1995), but morphological features of seeds, mainly the microstructure of epidermal layer, were admitted to be relatively stable and are less significantly affected by environmental influences, than vegetative organs (LATOWSKI 2003). Therefore the initial decision of whether the morphological differentiation of populations existing in distant and diverse habitats has a genetic, ecotypic character, or whether there is only a manifestation of the species ability to adapt, which is one of the typical pioneer species traits, may be made through an analysis of the persistence of these features and of the sculpture of the seed surface. But the final answer to such question may be given only on basis of results received after the genetic analysis of populations studied.

The statement about pioneer species that create and modify the environment in an early phase of succession is found in the classical succession theory developed by CLEMENTS (1936) and EGLERS (1954), as well as in CONNELL'S and SLAYTER'S (1977) „facilitation model” (FALIŃSKA 2004). However, these models have been later on criticised by numerous authors (PICKETT et al. 1987; WALKER, CHAPIN 1987; OSBORNOVÁ et al. 1990; FALIŃSKA 1991; quoted by FALIŃSKA 2004), who stated that this is true in the case of initial sites, in other words, in open areas without interspecific competition. “Promoters of succession” is a designation for species which start the succession in forming phytocoenoses, but their role in the creation of habitat conditions is more controversial (FALIŃSKA 2004).

The remaining threats of pioneer species are the following: a **tendency to play the role of dominant in phytocoenoses** (PRACH, PYŠEK 1999), **rapid growth in early life phase, early florescence and fructification** (IVERSEN 1973; BAZZAZ 1979), proanthia (florescence before foliation) and dioecium (dioecious plants) (FALIŃSKI 1980a, b). These refer mostly to phanerophytes such as: junipers, willows and

nej roślinie wraz z jej wiekiem. Rośliny wieloletnie, u których zdecydowanie przeważa rozmnażanie wegetatywne nad generatywnym, wykazują wyższą frekwencję zmutowanych ramet i zaburzeń genetycznych zachodzących w komórkach merystemów apikalnych w najwcześniejszych fazach wzrostu pędów (KLEKOWSKI 1988; KLEKOWSKI, GODFREY 1989). W przypadku roślin o iteratywnym typie wzrostu o wzajemnym oddziaływaniu czynników bio- i abiotycznych na roślinę można wnioskować dopiero na poziomie organizmu złożonego z kolonii ramet, a nie na podstawie tylko macierzystego modułu (HAGEMAN 2003). Biorąc pod uwagę losowość mutacji ujawniających się fenotypowo oraz niewątpliwy wpływ warunków siedliskowych, można przyjąć, że poszczególne typy reakcji, czyli przełożenie sygnału ze strony środowiska na reakcję fizjologiczną i morfologiczną, należy traktować jak cechy ewoluujące i ukierunkowane przez naturalną selekcję (DE KROON et al. 2005, 2009). W zajmowanych przez siebie siedliskach rośliny jednak nie ujawniają zazwyczaj pełnego zakresu plastycznej reakcji na warunki środowiskowe, ulega ona bowiem ograniczeniu nie tylko przez wiele czynników zewnętrznych (jak chociażby interakcje z innymi gatunkami konkurującymi o siedlisko), ale również wewnętrznym mechanizmem limitującym reakcję (WALTER, SCHURR 2005; VALLADARES et al. 2007; MONSHAUSEN, GILROY 2009).

Modyfikowanie morfologicznych cech pędów nadziemnych jako wyraz adaptacji do danych parametrów środowiska, w którym roślina funkcjonuje, najczęściej nie ujawnia się w budowie organów generatywnych. Modyfikowaną cechą może być liczba lub wielkość kwiatów (FALIŃSKA 1976; WERPACHOWSKI 1989; CZARNECKA 1995), natomiast cechy morfologiczne nasion, głównie mikrostruktury warstwy epidermalnej, uznano za względnie trwałe i podlegające znacznie mniejszym wpływom środowiska, w porównaniu z cechami organów wegetatywnych (LATOWSKI 2003). A zatem wstępnego rozstrzygnięcia, czy cechy morfologiczne różniące populacje bytujące w znacząco zróżnicowanych warunkach siedliskowych mogą mieć charakter ekotypowy, utrwalone genetycznie, czy też są

poplars, but it is worth trying to answer the question of whether they are more universal.

These studies, on the one hand were focused on analysing which theoretical features of pioneer species refer to *Petasites kablikianus*, in order to confirm the initial hypothesis, and on the other, to present this poorly (in an ecological aspect) investigated species. This would determine the possibility of using the species as a model object for detailed research on the dynamics and directions of succession processes on subalpine and riparian habitats, or on behavioral adaptations to various habitat conditions. Former studies carried out on populations of *Petasites kablikianus* originating from the Babia Góra massif and the Giant Mts. proved that gynodynamic ramets revealed morphological differentiation in habitats, both in geographical and altitudinal aspects (UZIĘBŁO 1997, 2004).

Thus, it was decided to widen the analysis and make an attempt to answer the following questions:

1. Is there morphological differentiation of specimens in a geographical aspect in the entire distribution range of species in Poland?
2. Is there morphological differentiation of populations in an altitudinal aspect, but on a smaller scale, on the area of the Western Carpathians in the abutted altitudinal zones of foothills and the lower montane zone?
3. Whether populations transplanted or migrating along river valleys save the morphological "continuity" with parent populations that occur in higher parts of streams or in a different altitudinal zone?

The relative constancy of the morphological traits of seeds stated in carpological research (LATOWSKI 2003) allowed this feature to be used to confirm the plasticity of the species. Owing to scanning electron microscopy, analysis of many traits of morphological structure of seeds and fruits, including epidermal patterns of fruit surface of pericarp is possible (KARCZ et al. 2000; PASTOR, FERNÁNDEZ 2000; ÖZCAN 2004). These features are used among others to ascertain phylogenetic connections between taxa (SPALIK 1997; DECRAENE et al. 2000). Only data

tylko przejawem możliwości adaptacyjnych gatunku, co jest jedną z cech typowych dla gatunków pionierskich, można dokonać, analizując trwałość tych cech oraz skulpturę powierzchni nasion. Jednak ostatecznej odpowiedzi na to pytanie można udzielić dopiero po analizie genetycznej badanych populacji.

W klasycznej teorii sukcesji, zarówno w modelu CLEMENTSA (1936), EGLERA (1954), jak i „modelu ułatwiania” (FALIŃSKA 2004) CONNELA i SLAYTERA (1977), pojawiło się stwierdzenie o siedliskotwórczym i modyfikującym siedlisko znaczeniu gatunków pionierskich. Modele te zostały wprowadzone później przez wielu badaczy skrytykowane (PICKETT et al. 1987; WALKER, CHAPIN 1987; OSBORNOVÁ et al. 1990; FALIŃSKA 1991, cyt. za: FALIŃSKA 2004), jednak uznano, że mogą mieć zastosowanie do siedlisk inicjalnych, czyli odsłoniętego podłoża pozbawionego silnej konkurencji międzygatunkowej. Dla gatunków rozpoczynających sukcesję w ukształtowanej już fitocenozie zaproponowano określenie „promotorzy sukcesji”, lecz ich rola siedliskotwórcza jest o wiele bardziej dyskusyjna (FALIŃSKA 2004).

Pozostałe cechy, które przypisuje się gatunkom pionierskim, to: **tendencja do przejmowania roli dominanta w fitocenozie** (PRACH, PYŠEK 1999), **szybki wzrost w młodości, wczesne zakwitanie i owocowanie** (IVERSEN 1973; BAZZAZ 1979), **proanthia** (kwitnienie przed ulistnieniem) i **dioecja** (dwupiennosc) (FALIŃSKI 1980a, b). Dotyczą one wprowadzone w większości fanerofitów, takich jak: jałowce, wierzby i topole, warto jednak odpowiedzieć na pytanie, czy ich zastosowanie nie jest bardziej uniwersalne.

Przeprowadzone badania miały zatem z jednej strony prześledzić występowanie wybranych, teoretycznych właściwości gatunków pionierskich, na przykładzie *Petasites kablikianus*, w celu weryfikacji wstępnej hipotezy badawczej o jego pionierskim charakterze. Z drugiej zaś strony miały zaprezentować słabo poznany ekologicznie gatunek w sposób, który wskazałby możliwości zastosowania go jako modelowy obiekt do prowadzenia szczegółowych badań nad tempem i kierunkami sukcesji na siedliskach zalewowych lub osuwiskach strefy subal-

related to the general morphology of the seeds (dimensions, shape, colour, sculpture of surface) has been presented in papers related to systematics of *Petasites* Mill. genera to date (TUTIN et al. 1976; HEGI 1987; WALAS 1971). The authors did not mention however about any microstructural features of the fruit surface. SEM analysis allowed the gap to be filled.

The information mentioned above allows to state that recognition the species as a pioneer is connected with numerous traits appearing at many levels — i.e. phytocoenotic, morphological and biology of the species. Consequently, the main aim of this paper was evidence of the thesis about the pioneer character of the species, through an examination of its biological traits, definition of ecological spectrum, and its ability to colonise different types of initial habitats, through:

- 6 years of observations of its contribution in the recreation of plant cover on permanent plots, including after the flooding of initial habitats in a lower montane zone in the area of the Żywiecki Beskid Mts. and the Gorce Mts. (the Western Carpathians) and observations of the dynamics of the development of phytocoenoses in the subalpine zone of the Babia Góra massif (the Żywiecki Beskid Mts.) over a 14-year period;
- collecting the information about the biological traits that enable species colonisation of initial habitats in the entire distribution range in Poland;
- examination of the phytocoenotic and habitat conditions in which the species occurs (phytosociological tables of relevés from different types of phytocoenoses of whole distribution range and analysis of chosen soil parameters representative of phytocoenotic spectrum samples);
- analysis of the variability of the chosen morphological features of gynodynamic shoots, leaves, rhizomes and fruits originating from different mountain ranges and different altitudinal zones, as an expression of phenotypic plasticity.

Additional tasks realised during these researches were:

pejskiej, czy też nad behawioralnymi adaptacjami do zróżnicowanych warunków siedliskowych. Wcześniejsze badania przeprowadzone na populacjach *Petasites kablikianus* pochodzących z Babiej Góry i Karkonoszy wykazały, że nadziemne organy pędów gynodynamicznych wykazują zróżnicowanie morfologiczne zarówno w aspekcie siedliskowym, jak i wysokościowo-geograficznym (UZIEBŁO 1997, 2004).

Postanowiono zatem rozszerzyć zakres analizy i odpowiedzieć na następujące pytania:

1. Czy istnieje morfologiczne zróżnicowanie osobników w aspekcie geograficznym w skali całego zasięgu na terenie Polski?
2. Czy istnieje morfologiczne zróżnicowanie populacji w aspekcie wysokościowym, lecz na mniejszą skalę, w obrębie głównego trzonu Karpat Zachodnich, w sąsiadujących z sobą piętrach pogórza i regla dolnego?
3. Czy populacje przeniesione w inne obszary lub migrujące wzdłuż dolin rzecznych zachowują „ciągłość” morfologiczną z populacjami macierzystymi, występującymi w górnych odciinkach cieków lub w innym piętrze wysokościowym?

Stwierdzona w badaniach karpologicznych względna trwałość cech morfologicznych nasion (LATOWSKI 2003) pozwoliła wykorzystać tę ich cechę do potwierdzenia tezy o plastyczności gatunku. Dzięki możliwościom elektronicznej mikroskopii skaningowej można przeanalizować wiele danych struktury morfologicznej nasion i owoców (KARCZ et al. 2000; PASTOR, FERNÁNDES 2000; ÖZCAN 2004), w tym wzory epidermalne powierzchni łupin nasiennych lub perykarpu owoców, z których to cech korzysta się między innymi ustalając filogenetyczne powiązania w obrębie taksonów (SPALIK 1997; DECRAENE et al. 2000). Jako że w literaturze systematycznej rodzaju *Petasites* Mill. znaleźć można jedynie dane dotyczące ogólnej morfologii nasion (wielkość, kształt, barwa, urzeźbienie powierzchni), nieuwzględniające cech mikrostrukturalnych powierzchni owocni (TUTIN et al. 1976; HEGI 1987; WALAS 1971), analiza taka umożliwiła jednocześnie uzupełnienie tej luki.

Jak wynika z przytoczonych informacji, fakt uznania rośliny za gatunek pionierski związany

- the proposal of a synthaxonomical classification of particular development phases with the participation of butterbur on the basis of the genesis and dynamics of the formation of phytocoenoses with the species domination,
- examination of threats appearing as the result of its specific habitat requirements,
- indicating the possibilities of practical utilisation of the species in the bioengineering techniques of regeneration after damaging floods in montane regions.

jest z wieloma jej cechami przejawiającymi się na kilku poziomach, między innymi: fitocenozytycznym, morfologicznym i biologii gatunku. Głównym celem niniejszej pracy było zatem udowodnienie tezy o pionierskim charakterze gatunku przez przegląd jego cech biologicznych, określenie spektrum ekologicznego oraz możliwości kolonizacyjnych i adaptacyjnych do różnych typów siedlisk inicjalnych na podstawie:

- 6-letnich obserwacji jego udziału w odtwarzaniu pokrywy roślinnej na stałych powierzchniach, obejmujących popowodziowe siedliska inicjalne w reglu dolnym na obszarze Beskidu Żywieckiego i Gorców (Karpaty Zachodnie), oraz obserwacji dynamiki rozwoju fitocenoz w piętrze subalpejskim Babciej Góry (Beskid Żywiecki) na przestrzeni 14 lat;
- zbioru informacji o cechach biologicznych, umożliwiających mu kolonizowanie siedlisk inicjalnych w całym zasięgu występowania gatunku w Polsce;
- określenia warunków fitocenozytycznych i siedliskowych, w jakich gatunek się pojawia (zdjęcia fitosocjologiczne w różnych typach fitocenoz w obrębie całego zasięgu i reprezentatywna dla nich analiza wybranych parametrów gleby);
- analizy zmienności fenotypowej organów nadziemnych i nasion pochodzących z różnych obszarów geograficznych oraz różnych pięter klimatyczno-roślinnych jako przejawu plastyczności gatunku.

Zadania, jakie dodatkowo zrealizowano w trakcie prowadzenia zaplanowanych badań, to:

- propozycja syntaksonomicznej klasyfikacji poszczególnych faz rozwojowych fitocenoz z udziałem lepieźnika wyłysiałego na podstawie danych o genezie i dynamice powstawania fitocenoz z jego udziałem,
- określenie zagrożeń wynikających z jego specyficznych wymagań siedliskowych,
- wskazanie na możliwości praktycznego zastosowania gatunku w technice bioinżynierijnej łagodzenia skutków powodzi na obszarach górskich.

Альдона К. Узембло

***Petasites kablikianus* как вид-пионер
и его возможности колонизации инициальных ареалов**

Резюме

В ботанической литературе *Petasites kablikianus* приводится обычно как обыкновенный вид, характерный для горных областей, преимущественно входящий в состав растительных ассоциаций, которые порастают аллювии горных потоков. До сих пор этому виду не уделялось особое внимание — проводились лишь таксономические и фитосоциологические исследования. В настоящей работе анализируется роль, которую он играет в природе как вид-пионер. Базируясь на доступной литературе, рассматриваются черты, приписываемые типичным видам-пионерам, в частности: светолюбивость, двудомность, раннее цветение и развитие цветков быстрее листьев, произведение значительного числа легких, анемохорических семян, прорастание семян в том же сезоне, значительные размеры, быстрый клональный вегетативный рост, большая способность к быстрому распространению, морфологическая пластичность, высокая толерантность по отношению к климату и почве, предопределение развития инициальных фаз преемственности и исчезновение после достижения фитоценозом относительной стабильности. На основании наблюдений на определенной территории, результатов, собранных в течение 6 лет, на 6 стабильных исследовательских поверхностях, размещенных в Бабьегорском и Горчанском национальных парках, а кроме того, опираясь на биометрические показатели более десяти популяций вида, обитающего на всей территории Польши, а также на богатый фитосоциологический материал, доказана предварительная гипотеза о пионерском характере вида. Сверх того, определен генезис появления фитоценоза с участием рассматриваемого вида как в субальпийском поясе, так и на нижнем уровне. Исходя из этого, предложено разграничение двух высотных форм ассоциации *Petasitetum kablikiani* — субальпийской и нижеуровневой, а также подчеркнута необходимость охвата формой правовой защиты инициальных стадий преемственности с участием вида, учитывая антропогенные угрозы. На основании выявленных черт, которые позволяют быстро колонизовать инициальные места обитания, указывается на возможность использования вида для уменьшения последствий наводнений на горных территориях, что способствовало бы сохранению его прежнего, находящегося сегодня под угрозой давления регуляции русел горных потоков, ареала.

Aldona K. Uziębło

***Petasites kablikianus* als eine Pioniergattung und deren Möglichkeiten, initiale Biotope zu kolonisieren**

Z u s a m m e n f a s s u n g

In der botanischen Fachliteratur ist *Petasites kablikianus* meist als eine auf Berggebieten gewöhnlich vorkommende Gattung bezeichnet, die zu den die Alluvionen an Gebirgsbächen bewachsenden Pflanzengemeinschaften gehört. Taxonomische und phytosoziologische Untersuchungen ausgenommen hat man der Gattung bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt. In vorliegender Monografie konzentriert sich die Verfasserin auf die Rolle, welche *Petasites kablikianus* als eine Pioniergattung in der Naturwelt spielen. Mit Hilfe zugänglicher Fachliteratur bespricht sie die den Pioniergattungen zugeschriebenen typischen Eigenschaften, u.a.: Lichtbedürftigkeit, Diözie, frühes Erblühen und Proanthia, Produktion von mehreren leichten anemochorischen Samen, saisonales Samenkeimen, großer Ausmaß, schnelles vegetatives klonales Wachstum, schnelle Verbreitungsfähigkeit, morphologische Plastizität, hohe Toleranz gegenüber den Klima- u. Bodenverhältnissen, Entscheidung über den Verlauf von initialen Sukzessionsphasen und Rücktritt nachdem die Phytozönose eine relative Stabilität erreicht. Aufgrund der Feldforschungen, die innerhalb von 6 Jahren auf 6 festen in dem Nationalpark Gorce und Babia Góra gelegenen Forschungsgebieten durchgeführt wurden, infolge biometrischer Messungen von einigen zehn, aus der ganzen Reichweite der Gattung in Polen stammenden Populationen, als auch anhand des umfangreichen phytosoziologischen Stoffes wurde eine Vorhypothese über den Pioniercharakter der genannten Pflanzengattung nachgewiesen. Außerdem wurde die Genese von den die Gattung *Petasites kablikianus* enthaltenen Pflanzengemeinschaften sowohl in der Subalpenstufe, wie auch im Unterhochwald bestimmt. Auf der Grundlage unterschied man zwei Höhenformen der *Petasites kablikianus*-Gruppe: die subalpine Form und Unterhochwaldform. Es wurde auch betont, dass es notwendig ist, die initialen Sukzessionsstadien mit der genannten Pflanzengattung wegen anthropogener Bedrohungen rechtlich zu schützen. Da man schon die Eigenschaften erkannt hat, welche eine schnelle Kolonisierung von initialen Biotopen möglich machen, konnte man auf die Möglichkeit hinweisen, diese Gattung bei der Entschärfung von Überflutungsfolgen auf Berggebieten anzuwenden. Das würde wahrscheinlich dazu beitragen, dass die bisherige durch Gebirgsbachregelung gefährdete Fläche der Gattung *Petasites kablikianus* könnte erhalten geblieben werden.

Redaktor: Barbara Todos-Burny
Aranżacja graficzna okładki i korektor: Małgorzata Pleśniar
Redaktor techniczny: Barbara Arenhövel

Copyright © 2011 by
Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego
Wszelkie prawa zastrzeżone

ISSN 0208-6336
ISBN 978-83-226-2046-5 (wersja drukowana)
ISBN 978-83-8012-475-2 (wersja elektroniczna)

Wydawca
Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego
ul. Bankowa 12B, 40-007 Katowice
www.wydawnictwo.us.edu.pl
e-mail: wydawus@us.edu.pl

Wydanie I. Ark. druk. 29,5. Ark. wyd. 23,5.
Papier offset. kl. III, 90 g Cena 32 zł (+ VAT)

Łamanie: Pracownia Składu Komputerowego
Wydawnictwa Uniwersytetu Śląskiego
Druk i oprawa: PPHU TOTEM s.c.
M. Rejnowski, J. Zamiara
ul. Jacewska 89, 88-100 Inowrocław

Aldona K. Uziębło

Petasites kablikianus Tausch ex Berchtold as a pioneer species...
Petasites kablikianus Tausch ex Berchtold jako gatunek pionierski...

Cena 32 zł
(+ VAT)



ISSN 0208-6336

