

Zaglądnienie pod listek figowy w ekologii*

Profesor Zarzycki z właściwym sobie wdziękiem i kokieterią zechciał z niżej podpisanym dokonać wymiany doświadczeń i wyobrażeń seksualnych. Aby nie narażać czytelnika na niezdrowy niepokój towarzyszący

² Pragnę zwrócić uwagę, że na s. 341 wiersz 3 od dołu wkradła się zwoźnicza pomyłka; jest „...an inceased proportion of females”, a powinno być „males”. W wykazie literatury brak cytowanej w tekście na s. 329 rozprawy Rodkiewicza (1974).

* W odpowiedzi Profesorowi Kazimierzowi Zarzyckiemu.

sprawom seksu, z góry uprzedzam, że chodzi o seks u roślin, ściślej: o strukturę płciową populacji.

Podkreślić pragnę na wstępie, że w pracy mej (Faliński 1980a) nie dociekałem ani natury dziedziczenia, ani zmiany płci osobnika, lecz zajmowałem się wyłącznie modyfikacją środowiskową struktury płciowej populacji drzewiastych gatunków dwupiennych, w związku ze zmianą warunków ich bytowania w kolejnych fazach sukcesji wtórnej na nieużytkach porolnych. Gatunkom dwupiennym przypada szczególna rola w przebiegu sukcesji, a zjawisko dwupienności należy do najważniejszych właściwości pionierskich gatunków drzewiastych (Faliński 1980b).

Praca, która stała się przedmiotem dyskusji, jest zatem nie z pogranicza ekologii i genetyki populacji, a raczej z pogranicza nauki o sukcesji (ekologii dynamicznej) i ekologii populacji. Zdaję sobie jednak sprawę, że ze względu na ogólniejszy charakter wyprowadzanych przeze mnie wniosków przedstawiona kwestia bardzo by zyskała, gdyby znalazła należytą podbudowę w badaniach genetycznych. Podkreślam wyraźnie: w gruntownych badaniach genetycznych, a nie w powierzchownej interpretacji genetycznej. Niżej jednak wykażę, jak wielkie pole do działania ma tu jeszcze sama ekologia i inne dyscypliny z drugiej strony jej pogranicza. Podjęcie interesującej mnie kwestii z tej właśnie strony spowodowało ze strony Recenzenta zarzut jednostronności. Został on zresztą sformułowany szerzej, tj. w odniesieniu do całości badań w dziedzinie ekologii populacji roślinnych w Polsce. Uwaga ta wydaje się w znacznym stopniu słuszna, choć zarzut jednostronności można także sformułować wobec prac populacyjnych, pomijających wpływ środowiska.

Wypowiedź prof. Zarzyckiego daje jednak okazję do rozwinięcia kilku kwestii ogólniejszych, w tym stosunku ekologii do innych dyscyplin, zwłaszcza genetyki. Pominięcie w mojej pracy rozważań nad genetycznym podłożem płci i struktury płciowej nie wynikało — jak zaznaczyłem wyżej — z niedoceniań roli tej dyscypliny w wyjaśnianiu tak podstawowych zjawisk, lecz ze świadomości, że jest to dyscyplina, którą należy traktować na serio, a nie posługiwać się nią jako remedium, gdy zawodzą inne środki i możliwości objaśnienia natury zjawisk. Kiedy przysłuchuję się dyskusjom ekologów korzystających z pojęć i dorobku nauki o dziedziczności do interpretacji zjawisk ekologicznych, nie mogę się niekiedy oprzeć wrażeniu, że ich bogobojna wiara we wszechmoc genetyki bierze się z płytkiej wiedzy o rzeczywistych problemach i trudnościach, z jakimi spotyka się ta dziedzina wiedzy. Owe bezradne sięganie do innych dziedzin nauki tylko w części bierze się z przekonania, że problem pograniczny należy rozwiązywać stosując koncepcje i metody dwu lub więcej dyscyplin. Decyduje tu często „elegancja wyników” (jak mawiają fizycy) w ich uogólnionej postaci oraz

powierzchnowa znajomość warsztatu badawczego drugiej dyscypliny. Zresztą próba łagodzenia niedostatków własnej dyscypliny przez zapożyczenie gotowych rozwiązań i interpretacji z innych dziedzin jest dość powszechna, w pewnych przypadkach niezbędna i pożyteczna, choć niekiedy prowadzi do zwulgaryzowania nauki. Podejrzewam, że i dziś, jak w sławnych czasach „nowej biologii”, pod hasłem integracji nauki próbuje się niekiedy to samo czynić z dorobkiem współczesnej genetyki i ekologii. W moim przekonaniu zasady genetyki i teorii ewolucji, jako podstawowych dyscyplin biologicznych, w większym stopniu winny być częścią naszej świadomości naukowej niż codziennych deklaracji. To raczej filozofia niż „klucz francuski” ekologa.

Wracam do zarzutu jednostronności badań w dziedzinie ekologii populacji. Związek tej problematyki z genetyką populacji jest niewątpliwy. Pozwolę sobie jednak przytoczyć kilka zagadnień związanych z dyskutowanym tematem, tj. strukturą płciową populacji, mającą przecież źródło poza współczesnymi warunkami bytowania roślin, a możliwych do rozwiązania przez ekologię bardziej we współdziałaniu z klasyczną biologią roślin, siedliskoznawstwem, biogeografią, aerobiologią itd. niż genetyką: (1) jakie musi być prawdopodobieństwo zdarzeń, by losowy obsiew diasporami dwupiennych gatunków zapewnił realizację pierwotnego sex ratio 1:1; (2) jakie czynniki środowiskowe i jakie ich gradienty występujące w kolejnych fazach sukcesji mogą oddziaływać modyfikująco na zmianę struktury płciowej populacji; (3) w jakim stopniu wyjściowa sytuacja w siedlisku, czyli warunki w momencie inicjacji sukcesji mogą ograniczać lub preferować udział jednej lub drugiej płci; (4) jaka jest rola osobników (lepiej: grupy osobników) danej płci w przeobrażaniu siedliska i wykorzystaniu przestrzeni; która płeć skuteczniej zapewnia trwałość układu na poziomie fitocenozy, biocenozy i ekosystemu; (5) w jakim stopniu ograniczenie reprodukcji generatywnej w populacjach pionierskich gatunków może być zrekompensowane przez reprodukcję wegetatywną osobników określonej płci; (6) jakie czynniki klimatyczne (na poziomie mezo- i makroklimatu) mogą zmieniać przestrzenny obraz struktury płciowej populacji zdeterminowany np. przez biologię rozsiewania, ale już wstępnie zmodyfikowany przez czynniki lokalno-siedliskowe; (7) czy może istnieć selektywne oddziaływanie na osobniki obu płci (w konsekwencji na strukturę płciową populacji) konsumentów i pasożytów (grzyby, owady), a także zwierząt występujących w roli czynników przeobrażających lokalnie siedlisko i środowisko, a dających o sobie znać w różnym stopniu w kolejnych fazach sukcesji itd.

Przechodzę do zagadnień szczegółowych, podniesionych przez Recenzenta. Prof. Zarzycki nie kwestionuje wiarygodności przedstawionych materiałów, tylko ich interpretację, a zwłaszcza próbę uogólnienia uzyskanych wyników, zawartą w schemacie na rysunku 14. pt. „Przypuszczalne zmiany sex ratio w populacjach pionierskich gatunków

drzewiastych w toku sukcesji roślinności” (podkreślenie moje — J.B.F.). Schemat ten opiera się zarówno na wynikach podstawowych badań szczegółowo przedstawionych w omawianej rozprawie, tj. badań nad zmianami struktury płciowej populacji jałowca *Juniperus communis* L. jak i badań fragmentarycznych (*Salix caprea* L., *S. cinerea* L., *S. aurita* L.), bądź jeszcze będących w toku (*Populus tremula* L.), których wyniki mogły jednak posłużyć w sformułowaniu pewnych uogólnień. Te ostatnie obserwacje zreferowano dopiero w części dyskusyjnej pracy. Uogólnienie moje ma zatem charakter hipotezy roboczej do dalszych badań empirycznych. Istota zagadnienia sprowadza się jednak do kwestii, czy warunki środowiska, a zwłaszcza ich stopniowa zmiana, mogą oddziaływać na strukturę płciową populacji danego gatunku, a jeśli tak, to jak to może się odbywać.

Pierwotna struktura płciowa jest uwarunkowana przez czynniki genetyczne, a w konkretnej sytuacji już na wstępie jest jakoś zmodyfikowana przez losowy transport i rozsianie diaspor, w przypadku jałowca na drodze ornitochorii, w przypadku wierzby i osiki przez anemochorię. Dalsze czynniki oddziaływające na strukturę płciową to: śmiertelność w fazie kiełkowania i śmiertelność do czasu osiągnięcia fazy kwitnienia. W bezpośrednich badaniach ekologicznych dostępna była autorowi zatem wtórna struktura płciowa, niejako kolejne jej stany z roku na rok. Stany te autor rozpatrywał w związku z ogólnym przebiegiem sukcesji roślinności. Datowanie procesu i wieku populacji metodą dendrochronologiczną i równoległe wieloletnie obserwacje na stałych powierzchniach umożliwiły pewne wnikięcie w naturę zjawisk. Pozwoliły też na dokonanie pełnej synchronizacji rozwoju populacji *Juniperus communis* z przebiegiem sukcesji roślinności.

Podstawowy wskaźnik opisujący wtórną strukturę płciową populacji jałowca, tj. udział osobników biorących rzeczywisty udział w reprodukcji generatywnej (ściślej: manifestującej płęć przez kwitnienie, pylenie lub owocowanie itd.) zmienia się oczywiście z upływem czasu. Po systematycznym wzroście w miarę dochodzenia do dojrzałości płciowej grupy pionierskich osobników, ulega on dość gwałtownemu obniżeniu w momencie, gdy pojawia się drugie pokolenie osobników. Wyraźny wpływ czynników zewnętrznych na ten wskaźnik zaznacza się, gdy dochodzi do przegęszczenia populacji i zmiany struktury fitocenozy wywołanej wkroczeniem innych komponentów krzewiastych i drzewiastych. Przynosi to opóźnienie wieku dochodzenia do reprodukcji generatywnej części osobników lub nawet trwałe wyeliminowanie części z nich z udziału w tym procesie (rys. 9 i 10 w dyskutowanej pracy).

Istota zmiany drugiego wskaźnika, tj. wtórnego sex ratio w populacji *Juniperus communis*, począwszy od fazy zamanifestowania płci poprzez fazę stabilizacji i propagacji do faz przegęszczenia i regresji

sprowadza się do zmiany we względnym udziale obu płci. Zaobserwowano mianowicie, że wśród osobników, które pierwsze przystąpiły do reprodukcji, przeważają osobniki męskie. Z upływem czasu dochodzi jednak w fazie stabilizacji do wyrównania udziału obu płci, a więc wskaźnik sex ratio jest równy $\text{♂}:\text{♀} = 1:1$. Stan ten utrzymuje się przez okres ok. 20 lat. W najstarszych populacjach obserwuje się niewielką, ale powtarzalną przewagę osobników żeńskich.

Względna przewaga osobników męskich w młodych populacjach ma częściowe źródło we wcześniejszym ich zakwitaniu. Gdyby to było jedyne źródło, powinno dojść do wyrównania rozkładu wiekowego obu płci w starszych klasach. Nie da się tego jednak zauważyć na piramidach płci i wieku (rys. 6 w dyskutowanej pracy), które zachowują stałą asymetrię. Nawet jeśli uwzględnimy wpływ nieuniknionego błędu obserwacji na ostateczny obraz piramidy, zwłaszcza w jej dolnej części, to widoczne jest odmienne zróżnicowanie wiekowe grupy osobników męskich i żeńskich w starszych klasach wieku.

Opisywany proces rozkłada się na czas ok. 60—70 lat. W okresie tym głównie za sprawą i przy udziale jałowca skąpa roślinność ugoru porolnego spontanicznie zmienia się, początkowo w murawę, później w zarośla jałowcowe, zapusty jałowcowo-osikowe i wreszcie w młody las sosnowy z udziałem świerka.

Nakreślony tu z wielkim uproszczeniem, w stosunku do oryginalnej pracy, przebieg zjawiska wydaje się prof. Zarzyckiemu nie przekonujący — jak domyślam się — z kilku powodów. Po pierwsze: nie znamy pierwotnej struktury płciowej, a autor przyjął założenie, że genetycznie udział obu płci jest zdeterminowany na $\text{♂}:\text{♀} = 1:1$. Jestem od samego początku przekonany, że jest to bardzo poważny niedostatek mej pracy. Po drugie — płeć osobników jest zdeterminowana od początku, a tylko my dowiadujemy się o niej w momencie ich zakwitania. Jest to oczywiste, ale moment ten jest przede wszystkim bardzo ważny dla utrzymania się populacji na nowo zdobytym obszarze, zwłaszcza w trudnych warunkach pionierskich. Musimy go ocenić zatem w aspekcie możliwości powstania na miejscu z pierwszego pokolenia, tj. pokolenia allochtonicznego, drugiej i kolejnych generacji osobników, a więc generacji autochtonicznych. Dochodzi do tego w momencie, gdy siedlisko i fitocenoza są praktycznie niedostępne dla osobników z obsiewu allochtonicznego. Wejście tego drugiego i kolejnych autochtonicznych pokoleń gwałtownie przyspiesza proces sukcesji, prowadzi do nieodwracalnych zmian w siedlisku i biocenozie, i w końcu zmusza głównego sprawcę i uczestnika sukcesji do ograniczenia swej roli i wycofania się. Zatem, choć płeć osobników jest „z góry dana”, ważne jest w końcu, jak będą mogły one realizować swój program w warunkach, które zmieniają się kierunkowo z roku na rok.

Oczywiście nadal pozostaje kwestia, co by było, gdyby do fazy reprodukcji doszły wszystkie osobniki. Byłoby to niezwykle interesujące, ale raczej tylko z genetycznego punktu widzenia. W naturze do takiej sytuacji nigdy nie dochodzi i w związku z tym w analizie wtórnego sex ratio niektórzy badacze (Freeman, Klikoff i Harper 1976) w ogóle pomijają udział osobników nie reprodukujących się.

Następną kwestią podniesioną przez prof. Zarzyckiego jest możliwość zmiany struktury płciowej w populacjach *Populus tremula*, w których próby z powierzchni 1000 m² wykazały na ogół niemal absolutną przewagę drzew męskich bądź żeńskich. Jak słusznie przypuszcza Recenzent, drzewa w omawianej próbie należały do jednego lub niewielu klonów. Nie były więc to osobniki w sensie genetycznym. Gwoli ścisłości przypomnieć jednak muszę, że te wstępne dane, ilustrowane pojedynczymi przykładami, opublikowano w części dyskusyjnej pracy, głównie w celu zobrazowania problemu i ukazania stopnia trudności, z jakimi spotyka się badacz podejmujący podobne zagadnienia. Dałem temu wyraz w podpisach do rysunków 12 i 13 i w tekście na s. 352. Z dalszych bieżących obserwacji (dane nie publ.), widoczny jest podział przestrzeni na porzuconych polach między klony męskie i żeńskie, przy czym żeńskie drzewa zakwitły obficie kilka lat później niż męskie. Wegetatywny rozrost i rozmnażanie się, i w efekcie wkraczanie na nie zajęte dotąd powierzchnie, nastąpiło u osiki dopiero po inicjacji kwitnienia.

Zachowanie się jednak „plamistej struktury”, tj. posadowienia klonów żeńskich wewnątrz znacznie rozleglejszych klonów męskich, nie daje nam bezpośredniej odpowiedzi, w jaki sposób z przewagi osobników męskich, nawet na dużej powierzchni, może dojść do wyrównania sex ratio obserwowanych w warunkach leśnych na 1:1. Wtórne sex ratio obserwowane w kolejnych latach na powierzchni badawczej o wielkości 2 ha wynosiło:

1977 ♂:♀ = 1 : 0,01

1978 ♂:♀ = 1 : 0,03

1979 ♂:♀ = 1 : 0,04

1980 ♂:♀ = 1 : 0,28

Oznacza to, że w ciągu 4 lat udział kwitnących drzew żeńskich od mniej niż 1 na 100 kwitnących męskich wzrósł do 28 drzew żeńskich na 100 męskich (przy końcowej sumie drzew kwitnących 1860). Mechanizmy prowadzące w końcu do ukształtowania się wtórnego sex ratio na 1:1, mimo wegetatywnego pochodzenia części drzew, mają swoje źródło — jak się wydaje — w powtarzalnych oddziaływaniach środowiskowych. Z czynników zaobserwowanych w obiekcie badań jest to w pierwszym rzędzie stopień opanowania drzew obu płci przez szkodnika rzemlika osinowca (*Saperda populnea* L.), żerującego w szyjce korzeniowej drzew. Wydaje się, że powoduje on większą śmiertelność

drzew męskich. Drugi czynnik to przymrozki wiosenne, a nawet mrozy. W roku 1981 obserwowano, że przymrozki przypadające na okres rozwijających się wcześniej kotek męskich osiki, wierzby iwy (*Salix caprea*) i wierzby uszatej (*Salix aurita*) doprowadziły do ich zniszczenia przed pyleniem. Los ten ominął późniejsze z natury kotki żeńskie, ale większość z nich nie została zapylona i drzewa nie zaowocowały. Gałęzie osiki i iwy, na których występowały kwiatostany, całkowicie zamarały i nie wypuściły liści. W końcu maja już były suche. W przypadku starszych drzew, obficie i równomierniej pokrytych kotkami, ich wczesny rozwój naraził je na zniszczenie prawie całej korony. Dalsze obserwacje odpowiedzą na pytanie, czy przymrozki mogą być czynnikiem zewnętrznym, permanentnie ograniczającym udział w populacji drzew męskich. W każdym razie w warunkach pionierskich oddziaływanie tego czynnika klimatycznego musi być brane pod uwagę, zwłaszcza gdy położenie najwrażliwszych części roślin (kwitnących koron, 3—5 m od gruntu) wypada w strefie inwersji temperatur.

Jeśli przewaga osobników męskich manifestujących płęć we wczesnych fazach rozwoju populacji przynajmniej niektórych gatunków pionierskich jak: *Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Salix pentandra*, jest faktem bez względu na genezę zjawiska, należało by zapytać, czemu to służy. Odpowiedź nasuwa się jedna: zapewnia ona skuteczniejsze zapylenie osobników żeńskich przy niewielkiej liczbie tych ostatnich i niskim ogólnym zagęszczeniu populacji.

Ostatnia interesująca kwestia to sprawa odmiennych nisz ekologicznych zajmowanych przez osobniki męskie i żeńskie. W odniesieniu do głównego obiektu moich badań, tj. jałowca, mam tylko spostrzeżenie fragmentaryczne, ale wiarygodne wydają się streszczone w mojej pracy obserwacje Freemana, Klikoffa i Harpera (1976) oraz własne obserwacje nad populacjami wierzby: łozy i iwy (*Salix cinerea* i *Salix caprea*). We wczesnej fazie kolonizacji nie użytkowanych wilgotnych łąk osobniki męskie *Salix cinerea* zjawiają się obficie niż żeńskie w głębszych, a więc dłużej podtopionych nieckach. Wykorzystanie głębszych niecek przez osobniki męskie i płytszych przez żeńskie obserwuje się także w ustabilizowanych populacjach, rozprzestrzeniających się na drodze wegetatywnej.

Populacja *Salix caprea* występująca wzdłuż linii kolejowej biegnącej przez Puszcę Białowieską, przy ogólnej przewadze osobników żeńskich ($\text{♂}:\text{♀} = 1:3$), charakteryzuje się zwiększonym udziałem tych ostatnich w położeniach klimatycznie korzystniejszych, tj. na ścianie lasu o ekspozycji południowej (sex ratio $\text{♂}:\text{♀} = 1:3,8$ przy ekspozycji S oraz $\text{♂}:\text{♀} = 1:2,7$ przy ekspozycji N).

W dociekaniach nad odmiennością nisz ekologicznych zajmowanych przez osobniki męskie i żeńskie chodzi o swoisty determinizm ekologiczny. Należy go rozumieć nie w ten sposób, że osobniki męskie wybierają

bardziej skrajne warunki bytowania (np. siedliska najsuchsze, bardziej zasolone, dłużej podtapiane), tylko że stanowią w tych miejscach pozostałość grupy osobników męskich i żeńskich pochodzących z losowego obsiewu, a z której większość tych ostatnich została wyeliminowana we wczesnych fazach rozwoju, np. kiełkowania. Byłoby to równoważne z przyjęciem hipotezy o mniejszej odporności osobników żeńskich we wczesnej fazie rozwoju na stresowe warunki środowiska. Zatem możliwość obfitszego pojawienia się osobników żeńskich występuje dopiero wówczas, gdy w efekcie sukcesji złagodnieją warunki bytowania.

Kończąc te uwagi pragnę podziękować prof. Zarzyckiemu za wnikliwą krytykę i kilka szczegółowych uwag. Zachęciły mnie one do rozwinięcia niektórych myśli, a także zmusiły do innego spojrzenia na niektóre kwestie. Myślę, że gdybyśmy po tej wymianie poglądów podjęli z prof. Zarzyckim wspólne badania i zaprosili jeszcze do nich wytrawnego genetyka, pewnie byśmy razem zdołali podglądać trochę więcej z tego, co kryje listek figowy. Obawiam się jednak, że pojawią się nowe niespodzianki, jako że i figa jest drzewem dwupiennym.

Faliński J. B. 1980a — Changes in the sex- and age-ratio in populations of pioneer dioecious woody species (*Juniperus*, *Populus*, *Salix*) in connection with the course of vegetation succession in abandoned farmlands — *Ekol. pol.* 28: 327—365.

Faliński J. B. 1980b — Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants — *Vegetatio*, 43: 23—38.

Freeman D. C., Klikoff L. G., Harper K. T. 1976 — Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants — *Science*, N. Y. 193: 597—599.

Janusz Bogdan Faliński (Białowieża)