

ujmuje się w tabelę i nanosi na wykresie. Na osi X zaznacza się temperatury, a na osi Y liczbę pobytów mącznika w danej temperaturze. W miejscu najczęstszych pobytów jest temperatura preferowana przez zwierzę, czyli właściwe termopreferendum. Podobny eksperyment można przeprowadzić także na organizmach wodnych (por. cytowany powyżej skrypt).

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P., 1958: Zasady ekologii zwierząt. t. I, II. PWN Warszawa.
2. Demel K., 1967: Zwierzę i jego środowisko. PWN, Warszawa.
3. Harmata W., 1981: Termopreferendum. Ćwiczenia z etologii doświadczalnej. Skrypt Uniwersytetu Jagiellońskiego nr 404, str. 5–78.
4. Kreeb K. H., 1979: Ekofizjologia roślin. PWN, Warszawa.
5. Odum E. P., 1982: Podstawy ekologii. PWRiL, Warszawa.
6. Starzecki W., 1953: Wpływ mikroklimatu jaskiń na zmiany morfologiczne, anatomiczne i fizjologiczne u *Asplenium trichomanes* i *A. ruta-muraria*. Acta Soc. Bot. Pol., 27: 209–238. Warszawa.
7. Trojan P., 1975: Ekologia ogólna. PWN Warszawa.

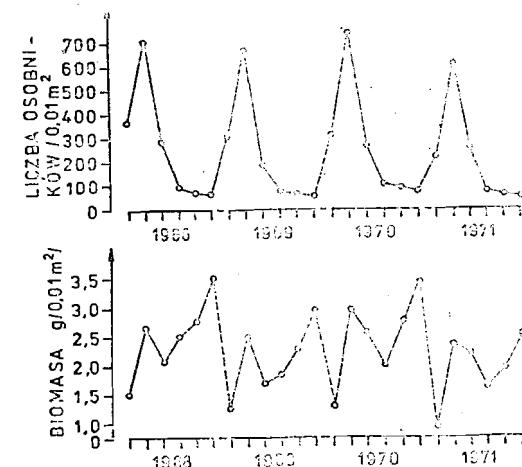
2. Ekologia populacji

2.1. METODY OCENY ZAGĘSZCZENIA, BIOMASY ORAZ PROJEKTYWNEGO POKRYCIA ROŚLIN

Helena TRZCŃSKA-TACIK, Małgorzata KOTAŃSKA

Badając organizmy żywe po uzyskaniu odpowiedzi na pytanie o ich przynależność gatunkową zadajemy następne: ile jest osobników tego gatunku i jaką rolę odgrywa on w przyrodzie. W populacjach roślin próbujemy odpowiedzieć na te pytania badając liczbę osobników, biomasę lub projektywne pokrycie, czyli procent badanej powierzchni zajęty przez rzut poziomy części nadziemnych wszystkich osobników danej populacji. To, które z powyżej wymienionych cech populacji będziemy badać zależy od celu, jaki sobie stawiamy. W pracach nad procesami

i strukturą populacji badamy zwykle liczbę osobników, pomocniczo traktując dane o biomasie i projektywnym pokryciu. Gdy chcemy poznać udział populacji danego gatunku w roślinności lub stosunki pomiędzy gatunkami, określamy raczej projektywne pokrycie, mniej uwagi poświęcając biomasie i liczbie osobników. Chcąc natomiast mieć dokładny obraz danej populacji powinniśmy zbadać zarówno liczbę osobników jaki i ich biomasę i projektywne pokrycie. Jeśli bowiem liczymy tylko osobniki, to popełniamy błąd wynikający z trudności w określeniu co to jest osobnik oraz ignorujemy różnice w rozmiarach osobników (ryc. 2.1.1.). Jeśli ograniczymy się do biomasy populacji, to nie uwzględniamy liczby osobników, która może mieć znaczenie w procesach regulacji zagęszczenia. Jeśli u-



Ryc. 2.1.1. Szezonowa i wieloletnia dynamika liczebności i biomasy populacji rogownicy pięcioprecikowej *Cerastium semidecandrum*.

względniemy tylko projektywne pokrycie, to znów zgubimy liczbę osobników, chociaż znamy udział populacji na danej powierzchni w stosunku do innych komponentów. Biomasę jest zwykle wprost proporcjonalna do projektywnego pokrycia (Tab. 2.1.1), jednakże przeliczania tych wartości nie praktykuje się.

2.1.1. Metody badania liczby osobników

Mozemy badać liczebność tj. całkowitą liczbę osobników w danej populacji lub zagęszczenie (gęstość) czyli liczbę osobników na określonej powierzchni. Liczebność badamy rzadziej, wtedy jeśli granice populacji są wyraźne, osobników jest niezbyt wiele, a populacja z jakiegoś powodu interesująca (np. całkowita liczebność dziewięciśiłu popłocholistnego *Carlina onopordifolia* w Polsce — gatunku rzadkiego, ginącego, chronionego).

Znacznie częściej badamy zagęszczenie, stosując do tego celu metody powierzchniowe i bezpowierzchniowe.

Metody powierzchniowe polegają na pobraniu pewnej liczby próbek o znanej powierzchni lub objętości, przeliczeniu występujących w każdej próbce osobników i obliczeniu średniego zagęszczenia (patrz Dodatek 1). Próbkę pobiera się przy pomocy ramki ograniczającej powierzchnię lub urządzeń pobierających określoną objętość wody lub gleby. Kształt ramki okazuje się mało istotny, byle był to kształt zwarty tak, by stosunek obwodu do powierzchni był mały. Z tego względu polecane są koła, gdyż wtedy najmniejszy jest tzw. błąd brzeżny, wynikający z przecięcia sku-

Tabela 2.1.1

Porównanie danych uzyskanych podczas badania runa w lesie grądowym na Pogórzu Wielickim (Kolanów k/Bochni) różnymi metodami w roku 1973 w maksymalnym stanie rozwoju (wg Towpasz, Tumidajowicz, 1979). Projekttywne pokrycie określone na podstawie zdjęcia fytosocjologicznego wykonanego na powierzchni 350 m², pozostałe dane na podstawie analizy 25 próbek, każda o powierzchni 0,0625 m². Zagęszczenie 100% oznacza 1483 pędy na 1 m² wszystkich gatunków łącznie. Całkowita biomasa wszystkich gatunków (100%) wynosiła 118,62 g/m² (maksymalny stan biomasy części nadziemnych w maju 1973 r.).

Gatunek	Ilościowość wg skali Braun- Blanqueta	Procent projektyw- nego po- krycia	Zagęszcze- nie w pro- centach	Biomasa w procent- tach
<i>Galeobdolon luteum</i>	5	75—100	37,1	56,5
<i>Anemone nemorosa</i> *	4	50— 75	31,5	11,5
<i>Milium effusum</i>	3	25— 50	6,7	14,7
<i>Majanthemum bifolium</i>	2	10— 25	3,7	1,4
<i>Stellaria holostea</i>	2	10— 25	8,8	9,0
<i>Oxalis acetosella</i>	1	5— 10	8,2	1,3
<i>Carex brizoides</i>	1	5— 10	2,1	1,6
<i>Hedera helix</i>	+		0,3	1,9
<i>Galium verum</i>	+		0,5	0,3
<i>Viola silvestris</i>	+	poniżej 5	0,1	0,0
<i>Luzula pilosa</i>	+		0,9	1,8
<i>Melica nutans</i>	+		—	—

* Gatunek wczesnowiosenny, w okresie badań już po optimum rozwoju, stąd jego biomasa ma wartość zaniżoną.

pień roślin przez brzeg ramki. Mogą być używane jednak także kwadraty lub trójkąty równoboczne. Bardzo ważne natomiast są: wielkość powierzchni próbki, ich liczba, sposób rozmieszczenia oraz czas i częstotliwość pobierania. Wielkość powierzchni próbki powinna być dostosowana do wielkości badanych organizmów. Można ją określić pobierając wstępnie 2—3 serie próbek o różnych powierzchniach (w obrębie każdej serii powierzchnia próbek jest jednakowa). Po obliczeniu średniego zagęszczenia, wariancji, odchylenia standardowego i błędu statystycznego z każdej serii (Dod. 1) przyjmujemy taką powierzchnię, przy której błąd statystyczny jest najmniejszy. Dotąd używano następujących powierzchni: 0,01 m² dla

zbiorowisk piaskowych i halofilnych, 0,0625, 0,125 i 0,1 m² dla zbiorowisk łąkowych i runa leśnego.

Błąd statystyczny zmniejsza się przy zwiększaniu liczby próbek. Zazwyczaj jednak interesuje nas, jaką najmniejszą liczbę próbek trzeba pobrać, by wynik był prawdziwy w granicach założonego błędu, a opracowanie próbek możliwe do wykonania. Liczbę próbek możemy obliczyć pobierając wstępną ich serię korzystając ze wzoru:

$$n = S^2 t^2 / \bar{x}^2 d^2 \quad (1)$$

gdzie: n — wymagana liczba próbek, S^2 — wariancja (patrz Dodatek 1), $\bar{x}$ — średnie zagęszczenie we wstępnej serii, d — maksymalna wielkość błędu oceny zagęszczenia wyrażona jako ułamek jednośc (np. przy błędzie 10%, $d=0,1$), a t odczytujemy z tablic rozkładu Studenta przy liczbie stopni swobody równej liczbie próbek serii wstępnej pomniejszonej o 1 (test dwustronny). Wskaźnik α to poziom ufności, zwykle, przyjmujemy poziom 0,95, tzn. że w 95 przypadkach na 100 błąd nie przekroczy zakładanej wartości.

Prześledźmy wyliczanie koniecznej liczby prób na przykładzie. W lesie liściastym koło Biertowic (Pogórze Karpackie) badano zagęszczenie zawilca gajowego (*Anemone nemorosa*) w płacie o powierzchni 10×10 m. Rzucano losowo kółko o powierzchni 0,0625 m² i otrzymano następujące wyniki:

nr próbki	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
liczba okazów	55	66	28	14	1	9	28	46	17	35
	225	436	784	196			216	2116	289	1225

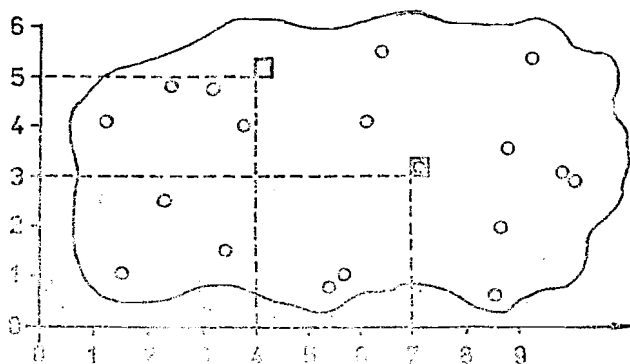
Dla 10 próbek czyli 9 stopni swobody, wartość t wynosi 2,821 przy poziomie ufności 0,95. Wartość średnia dla przedstawionych danych wynosi 29,9, a wariancja 435,2. Jeśli chcemy zatem otrzymać ocenę zagęszczenia obciążoną błędem nie przekraczającym 20% powinniśmy pobrać co najmniej

$$n = 435,2 \times 2,821^2 / 29,9^2 \times 0,2^2 = 97 \text{ próbek}$$

Sposób rozmieszczenia miejsc pobierania próbek może być losowy, systematyczny (równomierny), losowo-systematyczny lub systematyczno-losowy. Sposób losowy polega albo na rzucaniu ramką w obrębie płatu albo na wprowadzeniu dwóch osi i losowaniu punktu pobrania próbki przez wybieranie współrzędnych z tabel liczb losowych (ryc. 2.1.2). Losowe pobieranie próbek pozwala na zastosowanie dowolnych metod statystycznych do opracowania wyników. Próby rozmieszczone systematycznie mogą być ułożone wzdłuż transektu, który zwykle wybiera się tak, by przechodził przez pewien gradient środowiska, albo też są one ułożone w sieć lub kratę Grieg-Smitha (ryc. 2.1.3). Istotne

są przy tym odległości między miejscami pobrania próbek — jeśli są one zbyt duże istnieje niebezpieczeństwo pomijania pewnych typów siedliska. Odległości te trzeba ustalić przez pobranie i zanalizowanie wstępnej serii próbek rozmieszczonych w różnych odległościach, rozpoczynając od odległości porównywalnych z wielkością osobnika badanej populacji. W przypadku kraty Grieg-Smitha próbki są pobierane z całej badanej powierzchni i sąsiadują ze sobą. Także i w tej metodzie wielkość próbek powinna być dostosowana do wielkości badanych organizmów; na przykład dla solireda zielnego *Solicornia herbacea* o wielkości osobników 2–20 cm używano kraty o powierzchni próbek 25×25 cm.

Przy rozmieszczeniu prób losowo-systematycznym, losowo wybierane jest miejsce założenia transektu lub kraty, a pobieranie próbek jest systematyczne. Przy schemacie systematyczno-losowym wybiera się po-

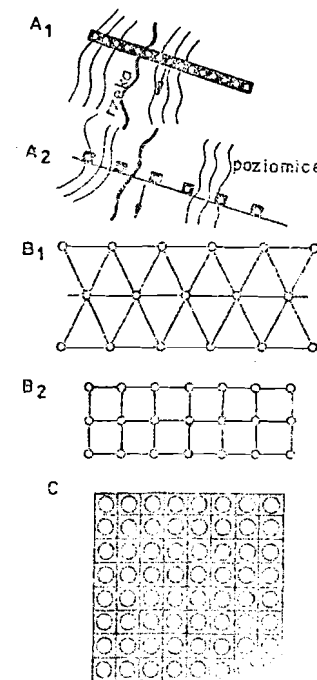


Ryc. 2.1.2. Schemat pobierania próbek w układzie losowym. Kółka oznaczają osobniki. Wylosowano współrzędne (7,3) i (4,5).

wierzchnię w sposób systematyczny, a w jej obrębie próbki pobiera się losowo. Sposób równomierny (systematyczny) pobierania próbek daje często szybciej (tzn. przy mniejszej liczbie próbek) lepsze wyniki, ponieważ z założenia opuszcza się tereny, gdzie dany gatunek nie może występować. Ponadto próby rozmieszczone równomiernie lepiej reprezentują całą powierzchnię. Z drugiej strony niektóre metody statystyczne wymagają losowego rozmieszczenia prób. Ponadto trudno jest zwiększyć liczbę prób rozmieszczonych równomiernie, gdy dojdziemy do wniosku, że jest to potrzebne.

Czas pobierania próbek ma istotne znaczenie. Na ogół pobieramy próbki w okresie optymalnego rozwoju roślin, tj. pod koniec kwitnienia i na początku owocowania. Jednak ograniczając się tylko do tego

terminu musimy zdawać sobie sprawę, że uzyskujemy wtedy dane dotyczące tylko osobników, które przeżyły do czasu kwitnienia; liczba osobników które zginęły wcześniej może być niekiedy bardzo znaczna (por. ryc. 2.1.1). Chcąc poznać dynamikę zagęszczenia, częstotliwość pobierania próbek trzeba dostosować do badanego obiektu. Jeśli rozwój fenologiczny jest szybki i cały cykl życiowy krótki (np. u *Cerastium semidecandrum* 36–42 dni od kiełkowania do wydania nasion), to próbki należy pobierać w krótkich 2–3 dniowych odstępach; jeśli rozwój jest wolniejszy, to w odstępach dłuższych, np. co kilka tygodni. W przypadku drzew wystarczy pobierać próby w pierwszych 3 latach dwa do trzech razy na rok, potem raz na rok lub rzadziej.



Ryc. 2.1.3. Schemat systematycznego (równomiernego) rozmieszczenia miejsc pobierania próbek. A₁ i A₂ — transekty, B₁ i B₂ — sieci, C — krata Grieg-Smitha (próby przylegają do siebie). Kółka oznaczają miejsca pobierania próbek.

Metody bezpowierzchniowe polegają na mierzeniu odległości bądź to między określonym punktem a najbliższym osobnikiem, bądź też między samymi osobnikami w populacji. Na tej podstawie określa się średni areal jednego osobnika, który jest odwrotnością średniego zagęszczenia. Metody te są stosowane głównie przez badaczy amerykańskich. Zestawiają je Kwiatkowska i Symonides (1978). Tutaj przedstawiamy dwie tytułem przykładu.

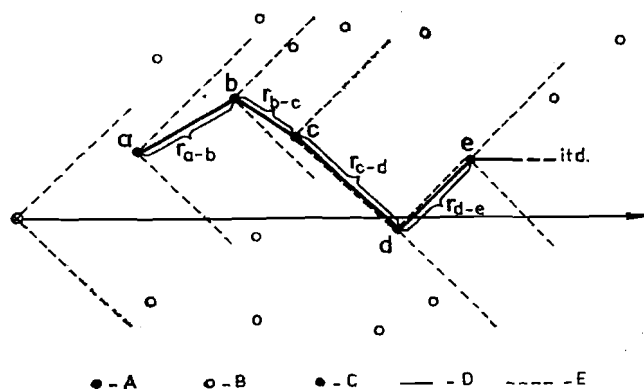
Metoda najbliższego sąsiada polega na zmierzeniu odległości między każdym osobnikiem danej populacji a jego najbliższym sąsiadem. Jeśli

osobników jest wiele, wtedy losowo wybieramy osobniki i mierzymy odległość między nimi i ich najbliższymi sąsiadami. Średni areal ($\bar{M}$) czyli powierzchnię przypadającą na jednego osobnika obliczamy ze wzoru:

$$\bar{M} = r^2 / 0,36$$

gdzie r oznacza średnią odległość między osobnikami, a 0,36 jest empirycznie ustalonym współczynnikiem. Zagęszczenie (D) jest odwrotnością średniego areалу.

W metodzie wędrującego kąta w sposób dowolny wytyczamy kierunek, w którym się posuwamy, a w sposób losowy punkt początkowy. W wylosowanym punkcie umieszczamy wierzchołek kąta prostego tak, aby jego dwusieczna była równoległa do obranego kierunku. Wyszukujemy osobnika leżącego w obrębie ramion kąta najbliżej wierzchołka (osobnik a , ryc. 2.1.4). Następnie wierzchołek kąta umieszczamy w miejscu osobnika a i wyszukiujemy osobnika b leżącego najbliżej a w obrębie ramion kąta. Mierzmy odległość między tymi osobnikami, wartość notujemy i przesuwamy wierzchołek kąta tam, gdzie jest osobnik b



Ryc. 2.1.4. Sposób mierzenia odległości między osobnikami przy metodzie wędrującego kąta. A — wylosowany punkt, początek osi głównej, B — osobniki: a: — osobnik początkowy, najbliższy punktu A w obrębie ramion kąta, b, c, d, e, — kolejne osobniki najbliższe, do których przenosi się wierzchołek kąta, C — osobniki między którymi mierzy się odległość, D — pomierzone odległości, E — ramię kąta, r_{a-b} oznacza odległość między osobnikami a i b.

i powtarzamy całą procedurę. Takich pomiarów należy wykonać co najmniej 40, cały czas uważając, aby dwusieczna kąta była równoległa do obranego kierunku. Średni areal ($\bar{M}$) i zagęszczenie (D) wyliczamy z tych samych wzorów co przy metodzie najbliższego sąsiada.

2.1.2. Metody oznaczania biomasy

Oznaczanie biomasy wykonujemy albo metodą plonu (zwaną też metodą żniwną, albo metodą Oduma) lub metodą Traczyka (Traczyk, 1967). Metody te różnią się w zasadzie podejściem do badanego materiału.

Metoda plonu polega na pobraniu próbek w terenie przy pomocy ramki, wycięciu i wykopaniu całej roślinności do głębokości sięgania korzeni i innych organów podziemnych, przynajmniej głównej ich masy. Następnie materiał rozdzielamy na gatunki, w obrębie gatunku na okazy i ich fragmenty, w obrębie okazów na części nadziemne i podziemne. Po odpowiednim zaetykietowaniu, materiał suszymy i ważymy. Jeśli rozdzieliliśmy materiał jednego gatunku na okazy, to możemy poznać średnią biomasa jednego osobnika. Jeśli nie, znamy tylko biomasa gatunku w badanej próbce. Liczbę i wielkość próbek ustalamy zgodnie z zaleceniami podanymi przy określaniu zagęszczenia metodą powierzchniową.

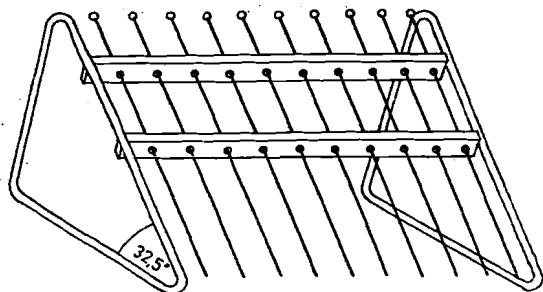
Metoda Traczyka polega na analizie zagęszczenia poszczególnych gatunków ocenionego poprzez 100 rzutów kołem o powierzchni 0,1 m². Następnie zbiera się reprezentatywną liczbę osobników kilkakrotnie w okresie pomiędzy kwitnieniem a owocowaniem.

Zebrałe osobniki suszymy i ważymy. Uzyskujemy w ten sposób ciężar osobnika dla fazy pomiędzy kwitnieniem a owocowaniem, a mnożąc go przez zagęszczenie otrzymujemy biomasa populacji. Popełniamy jednak pewien błąd, gdyż w wielu zbiorowiskach znaczna część osobników pozostaje płonna, a więc ma mniejsze niż przyjęto rozmiary ciała. Po zsumowaniu danych dla poszczególnych gatunków otrzymujemy biomasa całego zbiorowiska.

2.1.3. Metody oznaczania projektywnego pokrycia

Projektywne pokrycie, czyli rzut poziomy części nadziemnych roślin na badaną powierzchnię, jest często stosowanym sposobem określania udziału populacji danego gatunku w zbiorowisku roślinnym. Oceniając projektywne pokrycie nie uwzględniamy liczby osobników traktując je łącznie. Uśrednia to rozmiary osobników i pokazuje rolę, jaką spełnia dany gatunek w zbiorowisku. Ponieważ poszczególne gatunki różnią się wysokością i części roślin na siebie zachodzą, suma projektywnych pokryć dla wszystkich gatunków może przekraczać 100%.

Najczęściej używane są dwie metody oceny projektywnego pokrycia — metoda punktowa i szacunkowa. Metoda punktowa polega na losowym umieszczeniu przyrządu Levy'ego (tzw. koziółka) o obrębie badanego płatu. Przyrząd ten to ramka z 10 drutami nachylonymi pod kątem 32,5° do powierzchni poziomej (ryc. 2.1.5). Umieściwszy ramkę w danym miejscu, w otwory ramki wkładamy kolejne druty (szpilki)



Ryc. 2.1.5. Przyrząd Levy'ego (koziołek).

i notujemy jakie gatunki, ile razy i w jakiej kolejności zostały dotknięte przez każdy drut. Po wykonaniu na przykład dziesięciu pomiarów dysponujemy danymi ze stu punktów. Procent powierzchni zajmowany przez dany gatunek (B) obliczamy ze wzoru:

$$B = (A/n) \times 100\% \quad (3)$$

gdzie A — liczba przypadków, gdy osobnik danego gatunku był dotknięty przez drut jako pierwszy, n — liczba pomiarów, x — liczba szpil w przyrządzie

Można także obliczyć procentowy udział poszczególnych gatunków w biomacie (E) za pomocą wzoru:

$$E = (C/e) \times 100\%$$

gdzie: C — suma wszystkich dotknięć danego gatunku na 100 punktów, e — suma dotknięć wszystkich gatunków.

Do określenia projektywnego pokrycia można używać także skali szacunkowej. Ocena przy pomocy takiej skali jest subiektywna, jednak w obrębie danych zbieranych przez tę samą osobę w pełni porównywalna. Jeśli chodzi o różne prace i różnych autorów, to zdarzają się nieznaczne różnice, zwykle mniejsze niż się to wydaje, zawsze bowiem stopień pokrycia odnosimy do badanej powierzchni, którą przyjmujemy za 100%. Metoda ta jest stosunkowo szybka, pozwala na ocenę roli gatunku w zbiorowisku w danej chwili. Ocenę taką można powtarzać (np. co roku), co daje obraz dynamiki gatunków występujących w badanym płacie. Stosuje się różne skale. W Polsce używa się zwykle skali ilościowości Braun-Blanqueta:

Gatunek pokrywa powyżej 75% powierzchni — 5

Gatunek pokrywa pomiędzy 50—75% powierzchni — 4

Gatunek pokrywa pomiędzy 25—50% powierzchni — 3

Gatunek pokrywa poniżej 25% powierzchni

ale jest bardzo liczny — 2

Gatunek jest liczny, ale pokrywa mały procent powierzchni — 1

Gatunek nieliczny — +

Gatunek bardzo nieliczny, często o obniżonej żywotności — r

Skali ilościowej Braun-Blanqueta używa się zwykle w połączeniu ze skalą tzw. towarzyskości, czyli stopnia skupiania się roślin. Skali tych używa się przy wykonywaniu zdjęć fitosocjologicznych, tj. dokładnych spisów gatunków roślin na danej powierzchni z określeniem zarówno procentu pokrycia każdego gatunku (ilościowości) jak i towarzyskości, z dodaniem charakterystyki siedliska danej powierzchni. Metoda wykonywania zdjęć fitosocjologicznych opisana jest w „Szacie Roślinnej Polski” (patrz też rozdz. 4.2).

PROPONOWANE ĆWICZENIA

1. Należy wyznaczyć powierzchnię 10×10 m w lesie liściastym i zbadać zagęszczenie np. zawilca gajowego *Anemone nemorosa* lub kopytnika *Asarum europaeum* metodą próbek i metodą najbliższego sąsiada. W przypadku kopytnika należy na wstępie ustalić miejsce, które będzie oznaczać nam osobnika np. nasada pędu nadziemnego albo pączek szczytowy. Porównać dane otrzymane oboma metodami. Podobne ćwiczenie można przeprowadzić na nieco wydeptanym trawniku w mieście określając zagęszczenie np. babki większej, *Plantago major*.

2. Używając kuwet z posiadanymi roślinami opisanych w rozdziale 2.3 można zbadać zagęszczenie metodą kraty Grieg-Smitha oraz metodą wędrującego kąta. Należy wykonać obliczenia dla próbek o różnej powierzchni i wyniki porównać ze sobą zwracając uwagę na zmiany wariancji w zależności od wielkości próbki.

3. Zamieszczone w rozdziale 2.3 plansze można potraktować jako powierzchnie badane i określić np. zagęszczenie wszystkich i kwitnących okazów pierwszoklasowej *Primula officinalis* przy pomocy metody próbek i metody wędrującego kąta. Na końcu ćwiczenia trzeba porównać uzyskane każdą z metod z liczbą wszystkich okazów umieszczonych na planszy.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Kershaw K. A., 1978: Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin. PWN, Warszawa.
2. Kwiatkowska A. J., Symonides S., 1978: Metody pomiaru zagęszczenia populacji roślin wyższych. Wiadomości Ekologiczne 24(2): 127—143.
3. Szata Roślinna Polski, 1972. (red. Szafer W., Zarzycki K.) T. I i II. PWN, Warszawa.
4. Towpasz K., Tumidajowicz D., 1979: Dynamika sezonowa i produkcja runa oraz ściółki w grądzie (Tilio-Carpinetum) na Pogórzu Wielickim (południowa Polska). Fragm. Flor. et Geobot. 25: 145—185.
5. Traczyk T., 1967: Studies on the herb layer production estimate and the size of plant fall. Ecol. Pol. A 15: 837—867.