



Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu

Wydział Biologii

Natalia Jędrzejczak

Alokacja zasobów rośliny wieloletniej

***Ophioglossum vulgatum* L. (Psilotopsida)**

w zróżnicowanych warunkach środowiska

Praca doktorska wykonana
w Zakładzie Botaniki Systematycznej i Środowiskowej, Wydziału Biologii,
Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
pod kierunkiem
dr. hab. Zbigniewa Celki, prof. UAM

Poznań 2023

Na początku dziękuję mojej Śp. Mamie Reginie, za uwrażliwienie na świat roślin, który mnie urzekł i stał się moją pasją.

Szczególne podziękowania kieruję dla mojego promotora Pana prof. UAM dr. hab. Zbigniewa Celki, który wspierał mnie wytrwale na wszystkich etapach pracy.

Ta praca nie powstałaby także gdyby nie rozmowy z Panią prof. dr hab. Marleną Lembicz. Dziękuję!

Jestem wdzięczna także za konsultacje Panu prof. dr. hab. Janowi Kozłowskiemu oraz Panu prof. dr. hab. Marcinowi Czarnołęskiemu.

Za wsparcie w metodach statystycznych i liczne dyskusje w otoczeniu Tatr dziękuję Panu prof. IOP PAN dr. hab. Pawłowi Olejniczakowi.

Panu prof. UAM dr. hab. Piotrowi Szkudlarzowi dziękuję za towarzyszenie w badaniach terenowych.

Panu prof. dr. hab. Bogdanowi Jackowiakowi, kierownikowi Zakładu Botaniki Systematycznej i Środowiskowej, dziękuję za możliwość realizacji pracy w Zakładzie.

Pani prof. UPP dr hab. Marii Drapikowskiej dziękuję za wsparcie w metodach statystycznych.

Pani prof. UAM dr hab. Beacie Messyasz dziękuję za wypożyczenie sprzętu do badania światła.

Mojemu mężowi Maciejowi, dziękuję za piękne towarzyszenie mi w pasji botanicznej. Mojemu Rodzeństwu, Tacie i Teściom dziękuję za wsparcie i pomoc. Cioci Annie i Wujkowi Stanisławowi dziękuję za pomoc w realizacji studiów.

Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Poznaniu (nr zgody WPN-II.6400.35.2014.WC) za zgodę na prowadzenie badań.

Pracę częściowo sfinansowano z funduszy grantu Dziekana Wydziału Biologii UAM w Poznaniu.

Spis treści

Streszczenie	5
Summary	7
1. Wstęp	9
1.1. Teoria historii życia	9
1.2. Zasada alokacji zasobów u roślin wieloletnich	10
1.3. Architektury pędów sporofitów u paproci i jej związek ze strategią życiową	15
1.4. Wpływ warunków środowiskowych na alokację zasobów u roślin wieloletnich	19
2. Cel, hipotezy badawcze i obiekt badań	22
2.1. Cel i hipotezy badawcze	22
2.2. Obiekt badań.....	23
2.2.1. Budowa morfologiczno-anatomiczna i badania molekularne.....	23
2.2.2. Systematyka	26
2.2.3. Rozmieszczenie na świecie i w Polsce	29
2.2.4. Warunki siedliskowe, zagrożenie i ochrona	32
3. Metody badań	33
3.1. Eksperyment terenowy	33
3.1.1. Miejsce badań i powierzchnia badawcza	33
3.1.1.1. Miejsce badań.....	33
3.1.1.2. Powierzchnie badawcze	34
3.1.2. Parametry biotyczne.....	40
3.1.2.1. Pomiary biometryczne.....	40
3.1.2.2. Zagęszczenie ramet <i>Ophioglossum vulgatum</i>	42
3.1.2.3. Rośliny towarzyszące	42
3.1.3. Parametry abiotyczne.....	43
3.1.3.1. Parametry glebowe	43
3.1.3.2. Parametry świetlne	43
3.2. Analiza statystyczna	45
3.3. Nomenklatura	45
4. Wyniki	46
4.1. Analiza warunków środowiskowych.....	47
4.1.1. Parametry glebowe.....	47

4.1.2. Warunki świetlne	54
4.1.3. Rośliny towarzyszące <i>Ophioglossum vulgatum</i>	56
4.2. Alokacja zasobów	62
4.2.1. Alokacja we wzrost i reprodukcję, a wpływ parametrów glebowych	62
4.2.1.1. Powierzchnia blaszki liściowej	62
4.2.1.2. Długość ramety	64
4.2.1.3. Długość części sporofilowej bez ogonka	66
4.2.1.4. Zależności pomiędzy parametrami glebowymi, a cechami biometrycznymi	68
4.2.2. Alokacja zasobów, a konkurencja i dostępność światła	72
4.2.2.1. Powierzchnia blaszki liściowej	72
4.2.2.2 Długość ramety	75
4.2.2.3 Długość części sporofilowej bez ogonka	78
4.2.2.4. Zależności pomiędzy liczbą ramet, a cechami biometrycznymi.....	82
4.2.2.5. Zależności pomiędzy roślinami towarzyszącymi, a cechami biometrycznymi ..	85
4.2.2.6. Zależności pomiędzy warunkami świetlnymi, a cechami biometrycznymi.....	87
4.2.3. Alokacja we wzrost i reprodukcję, a wpływ roślinożerców	89
4.2.3.1. Powierzchnia blaszki liściowej	89
4.2.3.2. Długość ramety	95
4.2.3.3. Długość części sporofilowej bez ogonka	99
4.2.4. Koszty ewolucyjne	101
5. Dyskusja	102
5.1. Hipoteza 1: „dostępne zasoby a inwestycja w zarodnie”	102
5.2. Hipoteza 2: „zagęszczenie roślin towarzyszących a inwestycja w zarodnie”	108
6. Podsumowanie	112
Bibliografia	114

Streszczenie

Problem badawczy

W wyniku doboru naturalnego każdy gatunek posiada dziedziczny i specyficzny dla niego wzorzec historii życia. Dotyczy on podziału energii na podstawowe procesy życiowe, takie jak wzrost, reprodukcja i obrona. Teoria, która mówi, że osobniki pod wpływem ograniczeń i kompromisów dysponują ograniczoną ilością energii i czasu na procesy życiowe nazywana jest zasadą alokacji zasobów. Nasięźrzałowce (rząd Ophioglossales) ze względu na swoją historię ewolucyjną oraz prosty wzorzec budowy morfologicznej (jeden liść podzielony na część asymilacyjną i zarodnionośną) są interesującym obiektem badań na temat alokacji zasobów.

Cel badań

Celem badań było sprawdzenie, jak kształtuje się alokacja zasobów u *Ophioglossum vulgatum* L. (Ophioglossaceae) pod wpływem czynników abiotycznych (warunki glebowe i świetlne) oraz biotycznych (wpływ konkurentów i roślinożerców) i jak czynniki te wpływają na rozkład zasobów u nasięźrzała na dwa istotne procesy, tj. wzrost części asymilacyjnej i rozmnażanie za pomocą zarodników.

Metody badań i pomiary

W ramach pracy doktorskiej przeprowadzono eksperyment na powierzchni badawczej z 10 transektami w kompleksie łąk i torfowisk we wsi Imielenko koło Gniezna. W każdym z transektów wyznaczono 3 kwadraty, a w ramach każdego kwadratu wyznaczono 4 poletka, na których wykonywane były 4 rodzaje zabiegów: (1) ucinane ramet *O. vulgatum* bez koszenia roślin towarzyszących, (2) koszenie roślin towarzyszących bez ucinania ramet *O. vulgatum*, (3) brak koszenia roślin towarzyszących i brak ucinania ramet *O. vulgatum*, (4) koszenie roślin towarzyszących i ramet *O. vulgatum*. Na badanych 10 transektach oznakowano 533 ramety *O. vulgatum*. Analizie poddano następujące parametry biometryczne: (1) liczbę zarodni, (2) długość części sporofilowej bez ogonka, (3) długość części sporofilowej z ogonkiem, (4) długość części trofofilowej, (5) powierzchnię blaszki liściowej, (6) szerokość części trofofilowej mierzoną w najszerszym miejscu, (7) długość całej rośliny mierzoną od powierzchni ziemi. Za miarę alokacji we wzrost uznano powierzchnię blaszki liściowej, a za miarę alokacji w reprodukcję parametry części sporofilowej. Pomiary światła zostały wykonane w okresie pełnego rozwoju ramet *O. vulgatum*. Pobranych zostało także 120 prób glebowych

(z każdego poletka badawczego) ze strefy korzenia się roślin. Oznaczone zostały podstawowe parametry glebowe.

Wyniki

W trakcie badań stwierdzono, że w miejscach o najniższej wilgotności i pod wpływem presji roślinożerców następuje wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zwiększona inwestycja w części asymilacyjne, która powoduje w kolejnym roku spadek wielkości części sporofilowej bez ogonka, a co za tym idzie spadek liczby zarodni. W miejscach o najniższym natężeniu światła dochodzącego odnotowano spadek wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zmniejszoną inwestycję w części asymilacyjne, która powoduje w kolejnym roku wzrost wielkości części sporofilowej bez ogonka, a co za tym idzie wzrost liczby zarodni. Stwierdzono, że obecność dominujących bylin (14 gatunków roślin naczyniowych, w tym m.in. *Carex acutiformis*, *Cirsium arvense* i *Phalaris arundinacea*) jest dodatnio skorelowana z parametrami części trofofilowej lub sporofilowej nasięźrzała. Na wytwarzanie części sporofilowych u ramet *O. vulgatum* nie wpływa zagęszczenie roślin towarzyszących.

Znaczenie wyników

Wykonane badania dostarczają ważnych wyników do poznania ekologii ginącego gatunku paproci, jakim jest *Ophioglossum vulgatum*. W trakcie badań ukazano kondycję populacji nasięźrzała pospolitego w zmieniających się warunkach środowiska. Dokonane obserwacje można wykorzystać w ochronie tego gatunku. Dotychczasowe badania pokazują, że *O. vulgatum* ma szerokie spektrum siedliskowe, jednak w Polsce w większości związany jest z łąkami trzęślicowymi i świeżymi. Siedliska te zanikają w krajobrazie rolniczym Polski, ze względu na presję rolnictwa, spadek poziomu wód oraz wskutek zmian klimatycznych. Zaniechanie koszenia i odwadnianie łąk prowadzi do ich przekształcania i zaniku. Badania, dotyczące alokacji zasobów *O. vulgatum* ukazują reakcję tego gatunku na postępujące zmiany siedliskowe.

Słowa kluczowe: ekologia paproci, historia życia, konkurencja, nasięźrzała pospolita, reprodukcja, roślinożerca, wzrost, warunki glebowe, warunki świetlne

Summary

Research problem

As a result of natural selection, each species has a heritable, specific life history pattern. It concerns also the allocation of energy resources into basic life processes, such as growth, reproduction, and defence. The resource allocation theory proposes that under the influence of limitations and compromises, individuals have to allocate the limited energy and time resources between various life processes. Ferns of the order Ophioglossales, because of their evolutionary history and simple morphological structure (one leaf divided into 2 parts: the photosynthetic trophophore and the spore-bearing sporophore) are interesting subjects of research on resource allocation.

Aims

This study aimed to investigate how the available resources are allocated in *Ophioglossum vulgatum* L. (Ophioglossaceae) under the influence of abiotic factors (soil and light conditions) as well as biotic ones (impact of plant competitors and herbivores) and how these factors affect resource allocation in this species between 2 key processes: growth of the photosynthetic part and reproduction by means of spores.

Methods

In this PhD project, an experiment was conducted in a study area with 10 transects, in a complex of meadows and peatlands in the village of Imielenko near Gniezno (NW Poland). In each transect, 3 squares were delimited, each divided into 4 plots subjected to 4 treatments: (1) cutting of ramets of *O. vulgatum* without cutting the accompanying plants; (2) cutting the accompanying plants without cutting of ramets of *O. vulgatum*; (3) no cutting of the accompanying plants and ramets of *O. vulgatum*; and (4) cutting both the accompanying plants and ramets of *O. vulgatum*. In the 10 studied transects, 533 ramets of *O. vulgatum* were labelled. The following biometric parameters were analysed: (1) number of sporangia; (2) length of the sporophore without the petiole; (3) length of the sporophore with the petiole; (4) length of the trophophore; (5) leaf blade area; (6) width of the trophophore measured in the broadest place; (7) height of the whole plant measured from the ground surface. Leaf blade area was regarded as a measure of allocation into growth, while parameters of the sporophore were measures of allocation into reproduction. Light measurements were performed during full development of the ramets. Besides, 120 soil samples were collected (one from each plot) from the rooting zone of the plants, and major soil parameters were assessed.

Results

This study shows that in places with the lowest soil moisture content and under the influence of cutting (which simulates grazing by herbivores), leaf blade area was higher, i.e. allocation into the photosynthetic part was greater, but in the following year it resulted in a smaller size of the sporophore without the petiole, and consequently a lower number of sporangia. In places with the lowest intensity of incoming light, leaf blade area decreased, i.e. allocation into the photosynthetic part was lower, but in the following year it resulted in a larger size of the sporophore without the petiole, and consequently a larger number of sporangia. The presence of dominant perennials (14 vascular plant species, e.g. *Carex acutiformis*, *Cirsium arvense*, and *Phalaris arundinacea*) is positively correlated with parameters of the trophophore or sporophore of *O. vulgatum*. The density of accompanying plant species did not affect the production of sporophores by ramets of this fern.

Significance of the study

The research has provided important results, enriching our knowledge of ecology of the fern *Ophioglossum vulgatum*, which is vulnerable in Poland. The condition of its local population was assessed in varied environmental conditions. The findings can be used for protection of the species. Earlier studies show that *O. vulgatum* grows in a broad spectrum of habitats but in Poland it is mostly associated with moderately moist meadows and variably moist *Molinia* meadows. These habitats gradually disappear in many rural landscapes in Poland because of agricultural pressure, lower water level, and climate change. Stopping hay making and drainage of meadows leads to their transformation and decline. The results concerning resource allocation of *O. vulgatum* show its response to progressing environmental changes.

Keywords: fern ecology, life history, competition, adder's-tongue, reproduction, herbivore, growth, soil conditions, light conditions

1. Wstęp

1.1. Teoria historii życia

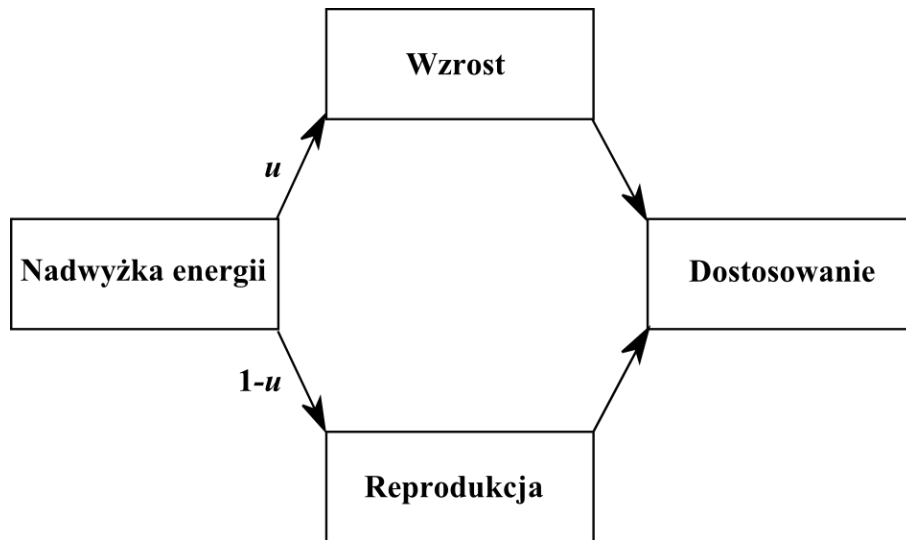
Pierwsza praca Stearns'a (1976) z zakresu historii życiowej, to teoretyczne rozważania, przedstawiające hipotezy dotyczące ewolucji cech historii życia w zależności od określonych warunków środowiskowych. Dotyczą one między innymi liczby epizodów rozrodczych w ciągu życia, przeżywalności osobników młodocianych i starszych w populacji w zależności od dostępnych zasobów, czy liczby potomstwa. Wskazuje ona na potrzebę tworzenia modeli matematycznych, które mają na celu wyjaśnić postawione hipotezy. Po 16 latach opracowana przez Stearns'a (1992) teoria historii życia oparta została na modelach optymalizacyjnych. To właśnie one mają ukazać różnice w wielkości urodzeń, tempie wzrostu, wieku i wielkości w momencie osiągnięcia dojrzałości, liczbie potomstwa i epizodów rozrodczych oraz parametrów śmiertelności i przetrwania organizmu. W pracy tej zostały sformułowane ogólne zasady, które wyjaśniają ewolucję cech historii życia: (i) historie życia kształtowane są przez interakcję czynników zewnętrznych i wewnętrznych, (ii) czynniki zewnętrzne (środowiskowe) wpływają na przetrwanie i reprodukcję, (iii) czynniki wewnętrzne (populacyjne) są pochodną cech historii życia i ograniczeń fizjologicznych specyficznych dla każdego gatunku. Rozważania nad historiami życiowymi rozszerzyły rolę fenotypów w teorii ewolucji, poszerzając zakres przewidywań od wzorców genetycznych do cech całego organizmu bezpośrednio związanych z jego kondycją (Stearns 2000).

Życie każdego osobnika można zobrazować w postaci ciągu wydarzeń, od jego urodzenia, przez wzrost, rozród, aż do śmierci. Wydarzenia te układają się w charakterystyczną dla każdego gatunku historię życia (Stearns 1992). Do najważniejszych cech historii życia należą między innymi: wielkość osobnika, maksymalna długość życia, tempo wzrostu, wiek przystąpienia do reprodukcji, liczba potomstwa, wielkość potomstwa i jedno- (semelparyczność) i wielokrotne (iteroparyczność) przystępowanie do reprodukcji w ciągu życia. Zmienność tych cech decyduje o bogactwie historii życiowych i ma bezpośredni wpływ na sukces ewolucyjny osobników. Są one składnikiem dostosowania, gdzie sukces rozrodczy (R) jest iloczynem prawdopodobieństwa dożycia samicy do wieku rozrodczego (L) i średniej liczby potomstwa, która przeżywa do rozrodu (M). Dziedziczna zmienność cech historii życia podlega optymalizującemu doborowi naturalnemu (Stearns 1992; Falińska 2002; Weiner 2003). Optymalizacja to wybór najlepszy z możliwych w obrębie ograniczeń fizycznych, fizjologicznych i ewolucyjnych, przy konieczności zawierania kompromisów ewolucyjnych

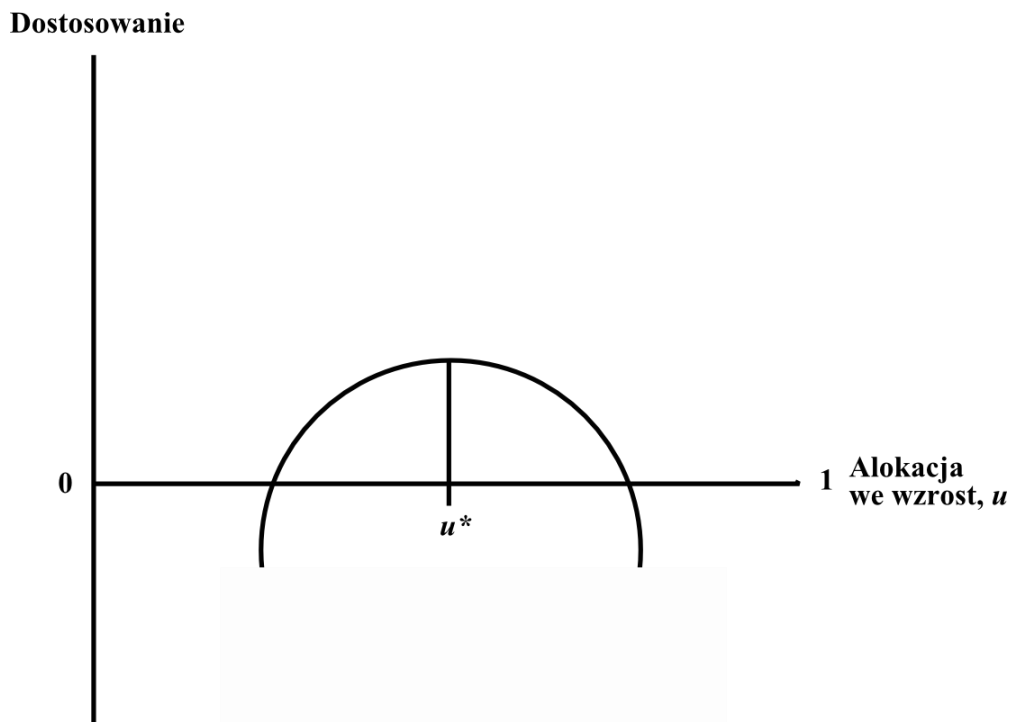
(*trade-off*), jeśli poszczególne cechy mają efekty antagonistyczne. Ewolucja cech prowadzi do wzrostu dostosowania organizmów, a gdyby nie ograniczenia, organizmy mogłyby nieskończenie zwiększać swoje dostosowanie. Kombinacje cech historii życia nie są dowolne i w ramach ograniczeń, przy istnieniu licznych kompromisów układają się w strategię życiowe (Stearns 1992). Są to kompromisy dotyczące podziału energii na trzy podstawowe procesy życiowe: wzrost, rozwój i przetrwanie (Stearns 1992).

1.2. Zasada alokacji zasobów u roślin wieloletnich

W wyniku doboru naturalnego każdy gatunek posiada dziedziczny i specyficzny dla niego wzorzec historii życiowej. Dotyczy on podziału energii na podstawowe procesy życiowe, takie jak wzrost, reprodukcja i obrona (Weiner 2003). Teoria, która mówi, że osobniki pod wpływem ograniczeń i kompromisów dysponują ograniczoną ilością energii i czasu na procesy życiowe nazywana jest zasadą alokacji zasobów (Cody 1966). W świetle teorii optymalnej alokacji zasobów, która silnie zakorzeniona jest w teorii ewolucji, w przyrodzie powinny przeważać takie organizmy, które korzystając ze zdobytych zasobów, pozostawiają po sobie największą liczbę potomstwa. Matematyczne modele optymalizacyjne są narzędziem, dzięki którym badacze starają się znaleźć optymalny sposób gospodarowania zasobami w ciągu życia organizmów, zapewniający im maksymalne dostosowanie (Kozłowski 1992; Olejniczak 2003). Podział zasobów nie jest taki sam dla wszystkich form żywych, ale zmienia się on w zależności od cech biologii gatunku oraz warunków jego życia, np. ryzyka śmierci, bazy pokarmowej. Konieczność podziału ograniczonych zasobów „stawia” organizmy przed różnymi dylematami alokacyjnymi, np. problem wyboru momentu rozpoczęcia rozmnażania. Wszelkie „wybory” dokonywane przez organizmy niosą ze sobą zarówno korzyści, jak i koszty, np. pod silną presją drapieżników, czy pasożytów, organizm rozpoczyna rozmnażanie wcześniej i osiąga stosunkowo niewielkie rozmiary ciała (Stearns 1992; Ejsmond i in. 2010; Müller i in. 2012). Przykładowo model alokacji Sibby i Calow (1986) ukazuje podział nadwyżki energii pomiędzy wzrost i rozmnażanie wegetatywne (Ryc. 1a). Jeżeli wzrasta inwestycja proporcji zasobów we wzrost (u), wówczas następuje przekazanie nadwyżki energii w reprodukcję ($1-u$). Możemy wtedy dowiedzieć się, która wartość „ u ” będzie powodować maksymalizowanie dostosowania (Ryc. 1b). Wykres pokazuje, że optymalny rozkład zasobów we wzrost (u^*) powoduje największe dostosowanie przy istnieniu określonych ograniczeń ewolucyjnych.



a)



b)

Ryc. 1. Przykładowy schemat alokacji zasobów (a) i model alokacji zasobów (b) (wg Sibly, Calow 1986)

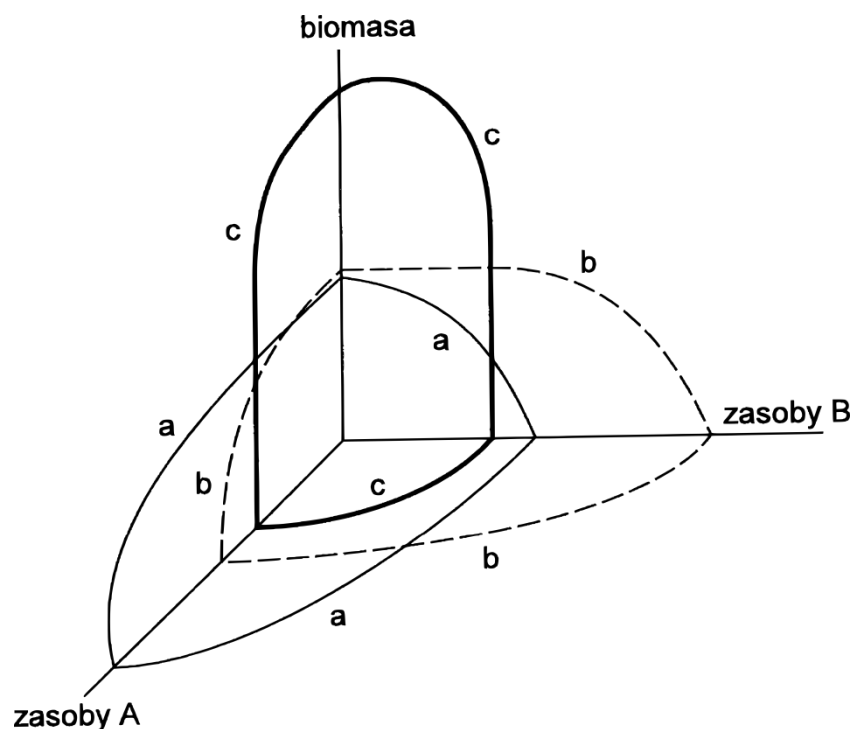
Spotyka się różne rodzaje ograniczeń ewolucyjnych. Ograniczenia filogenetyczne są wynikiem historii ewolucyjnej. W każdej linii fyletycznej utrwalają się cechy, które uniemożliwiają ewolucję cech historii życiowych w dowolnym kierunku. Inne ograniczenia, nazywane ograniczeniami fizjologicznymi i genetycznymi można wykryć, porównując różne

genotypy i fenotypy. To właśnie niektóre z tych ograniczeń są podstawą kompromisów ewolucyjnych, gdzie zmiana jednej wartości cechy zmienia element dostosowania kosztem innego komponentu (Futuyma i in. 2008).

W literaturze znanych jest kilka sposobów wykrywania kompromisów ewolucyjnych (Reznick 1985). Jednym z nich są ujemne korelacje między średnimi wartościami dwóch lub więcej cech mierzonych w różnych populacjach albo u odmiennych gatunków. Ich występowanie wskazuje na istnienie kompromisu ewolucyjnego. Tak udokumentowano przykłady kompromisów pomiędzy liczbą potomków i ich wielkością. Pokazują to między innymi badania Wernera i Plattha (1976), w których to związek między liczbą, a masą nasion wśród gatunków z rodzaju *Solidago* L. pokazuje, że cechy te konkurują o wspólne zasoby. Gatunki kolonizujące ugory produkują mniejsze nasiona, niż gatunki zasiedlające stabilniejsze prairie, gdzie większa konkurencja ze strony innych roślin faworyzuje większe nasiona. Innym przykładem są badania Sonkoly i in. (2016) na europejskich gatunkach storczykowatych, które pokazały, że przedstawiciele rodziny Orchidaceae o kwiatach ze strategią oszukiwania mogą w przeciwieństwie do gatunków nektarodajnych zrekompensować sobie mniejszą produkcję owoców większą liczbą nasion w owocach. Badania te wskazują możliwe sposoby, dzięki którym rośliny mogą zwiększyć swój sukces reprodukcyjny w momencie, gdy nie ma wystarczającej liczby zapylaczy. Korelacje innego rodzaju, mianowicie genetyczne, w obrębie populacji również dają możliwość wykrycia kompromisów ewolucyjnych. Wówczas wzrostowi jednego komponentu dostosowania będzie towarzyszył spadek innego. Przykładem są badania nad *Poa annua* L. (Law 1979). Osobniki hodowane z zachowaniem losowej struktury przestrzennej wytwarzają więcej kwiatów w pierwszym sezonie wegetacyjnym, a w kolejnym tworzą ich mniej, a ich struktury podziemne mają niższy przyrost. Eksperyment ten pokazuje, że koszt reprodukcyjny może mieć podłoże genetyczne (Law 1979).

Z pojęciem kompromisu ewolucyjnego związana jest reguła *trade-off* („coś za coś”), która jest swojego rodzaju wyborem, polegającym na inwestycji osobnika we wzrost lub produkcję potomstwa. Cechy historii życia mogą być skorelowane dodatnio – wówczas pewne kombinacje cech są preferowane w określonych warunkach środowiska lub ujemnie – brak preferencji. To właśnie kombinacje cech historii życia gatunków są efektem długo trwających przystosowań do warunków środowiskowych, które są wynikiem wielu kompromisów, zwanych właśnie regułą *trade-off* (Stearns 1992; Falińska 2002). Najczęściej badane są relacje między wzrostem osobnika a jego reprodukcją – liczbą i jakością potomstwa, np. rozważa się, czy korzystniejsza dla osobnika jest duża produkcja małych nasion, czy mała produkcja dużych nasion. Dodatkowo analizie podlegają reakcje między podziałem biomasy na nadziemną

i podziemną część. Huston i Smith (1987) wskazali, że na zależność w relacji *trade-off* między częściami nadziemnymi i podziemnymi mają wpływ zasobność środowiska i konkurencja. Przy dużym zagęszczeniu osobniki więcej biomasy przeznaczają na części podziemne (Falińska 2002). Dodatkowo Huston i Smith (1987) wspomnieli o klonalności roślin wieloletnich. Zasugerowali, że relacja *trade-off* między biomasa części nadziemnych i podziemnych jest czynnikiem, który integruje ramety w klonie i ma charakter adaptacji do zróżnicowanych zasobów. U organizmów wieloletnich oprócz zawarcia odpowiedniego kompromisu ewolucyjnego, istotny jest optymalny rozkład zasobów. Jeden ze stworzonych modeli alokacji zasobów dla roślin wieloletnich o iteratywnym wzroście zakłada, że strategia prowadząca do maksymalnej reprodukcji w danym sezonie, niekoniecznie jest optymalna dla rośliny. Organizmy wieloletnie powinny przeznaczyć jedną część nadwyżki energii na reprodukcję, a drugą na inwestycje w rozwój wegetatywny. Koszty te mogą zostać spłacone w warunkach niskiej śmiertelności, stąd śmiertelność odgrywa ważną rolę w optymalizacji rozkładu energii (Kozłowski 1992). Austin i Smith (1989) stworzyli model, który pokazuje trzy prawdopodobne typy fizjologicznej reakcji gatunków na dwa różne zasoby (Ryc. 2).



Ryc. 2. Trzy prawdopodobne typy fizjologicznej reakcji gatunków na dwa różne zasoby według reguły *trade-off* (wg Austin, Smith 1989, zmienione Falińska 2012)

Objaśnienia: gatunki, a – wzrost i przeżywalność poniżej wysokiego poziomu zasobów A, ale nie B; b – wzrost i przeżywalność poniżej wysokiego poziomu zasobów B, ale nie A; c – maksymalny wzrost poniżej wysokiego poziomu zasobów, ale brak możliwości przeżycia poniżej niskiego poziomu zasobów A lub B

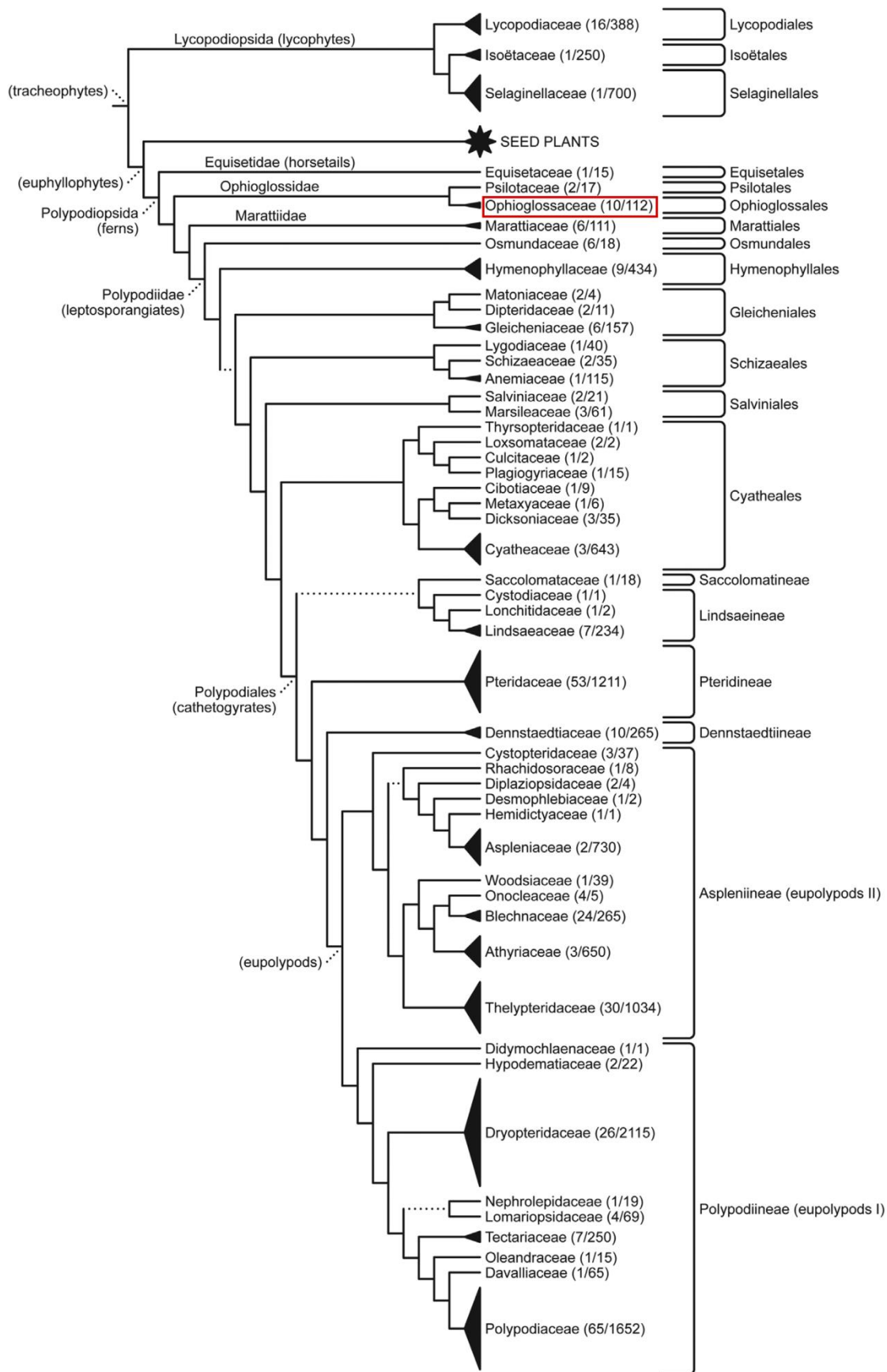
W momencie, gdy w środowisku roślin dwa zasoby są na niskim poziomie, to gdy nie ma pierwszego zasobu rośliny mogą rosnąć i trwać, natomiast w przypadku drugiego, nie jest to możliwe (Ryc. 2, gatunek a – linia ciągła, gatunek b – linia przerywana). Jeśli maksymalny wzrost wiąże się z dużymi zasobami, to niemożliwe jest ich przeżycie przy niskim poziomie, chociażby jednego z nich (Ryc. 2, gatunek c – linia pogrubiona).

Problemy badawcze dotyczące alokacji zasobów u roślin w większości opisują zależności u roślin nasiennych. Mimo, iż zagadnienie to bardzo intensywnie było badane od lat 70. XX wieku, po sformułowaniu przez Cody'ego (1966) zasady alokacji zasobów, problem wciąż jest podejmowany przez wielu ekologów i biologów ewolucyjnych (m.in. van Noordwijk, de Jong 1986; Doust 1989; Reznick, Yang 1993; Boersma 1995; Bazzaz, Grace 1997; Miyazaki i in. 2002; Averill 2014; Mironchenko, Kozłowski 2014; Wiernasz, Cole 2018). W wielu publikacjach za pomocą tej teorii badacze starają się wytłumaczyć przyczynę zmienności cech historii życiowych (liczba potomstwa w epizodzie rozrodczym, wielkość ciała, maksymalna długość życia), zarówno na poziomie międzygatunkowym (m.in. Roff i in. 2006; Stearns 1992), jak i międzypopulacyjnym (np. Reznick i in. 1997; Czarnołęski i in. 2005). Często zestawiając te cechy z warunkami środowiskowymi (Bañuelos, Obeso 2004; Czarnołęski i in. 2013; Daimon i in. 2014). Podkreśla to także w swoim modelu Łomnicki (1978). Zgodnie, z którym środowisko jest tym czynnikiem, który decyduje o liczbie osobników w populacji, ponieważ w każdym środowisku jest ograniczona pula zasobów, wpływająca na losy osobników konkretnego gatunku (Łomnicki 1978).

U roślin zarodnikowych badania z zakresu ekologii ewolucyjnej są rzadkością. Często dotyczą one taksonomii (np. Smith i in. 2006; Brownsey, Perrie 2014; Kirschner i in. 2014), filogenezy (m.in. Dauphin i in. 2014; Feng i in. 2014; Christenhusz, Chase 2014) oraz wpływu warunków środowiskowych na cechy populacji (np. Camacho, Liston 2001; Johnson-Groh, Lee 2002; Mesipuu i in. 2009; Roivainen i in. 2012; Uozumi i in. 2012), ale bez opisanie tego problemu za pomocą modeli matematycznych. Rośliny zarodnikowe, a w szczególności skrzypy, psylotowe i paprocie, ze względu na interesującą historię ewolucyjną, związaną z czasami karbonu oraz prosty i specyficzny wzorzec budowy morfologicznej, są interesującym obiektem badań na temat alokacji zasobów. Tematyce cech historii życia (np. Cousens i in. 1988; Peck i in. 1990; Guo i in. 2003) oraz interakcjom biotycznym poświęcono mniej uwagi (m.in. Hamilton, Lloyd 1991; Chiou, Farrar 1997; Greer, Curry 2004).

1.3. Architektury pędów sporofitów u paproci i jej związek ze strategią życiową

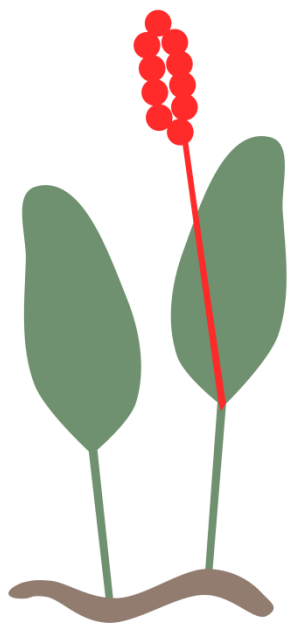
Paprocie (Polypodiopsida) są jedną z trzech linii rozwojowych roślin. Obejmują one 4 istniejące współcześnie podklasy: skrzypy (Equisetidae), nasięźrzałowe (Ophioglossidae), strzelichowe (Marattiidae) i paprocie cienkozarodniowe (Polypodiidae) (PPG I 2016). Grupy te wykazują duże, morfologiczne zróżnicowanie architektury sporofitów i w mniejszym stopniu gametofitów (np. Schneider i in. 2002, 2009; Pryer i in. 2004; PPG I 2016) (Ryc. 3). Wszystkie te taksony, łącznie z widłakami, zaliczane były dawniej do sztucznej grupy, zwanej paprotnikami (Pteridophyta) (Szweykowska, Szweykowski 2003). Pomimo znacznych różnic w modelach budowy, grupy te mają kilka charakterystycznych i wspólnych cech. Należą do nich: cykl życiowy, w którym obydwa pokolenia, haploidalny gametofit i diploidalny sporofit, żyją niezależnie i różnią się zasadniczo swoją budową (Schneider i in. 2002, 2009). Gametofity to proste twory obupłciowe, podczas gdy sporofity posiadają pędy, korzenie i liście. Plan budowy sporofitu paproci jest porównywalny do budowy sporofitu roślin nasiennych, jednak istnieją znaczne różnice, takie jak brak wtórnego przyrostu u paproci, brak zarodka o osi dwubiegunowej i zmienność w rozgałęzieniach pędów (Schneider i in. 2002, 2009). Szczególnymi elementami ewolucji paproci były zmiany w budowie zarodni i struktur zarodnionośnych. Morfologia i rozmieszczenie sporangiów wykazują duże zróżnicowanie w obrębie taksonów. Jest to kluczowe do zrozumienia wartości adaptacyjnej różnych typów architektury sporofitów.



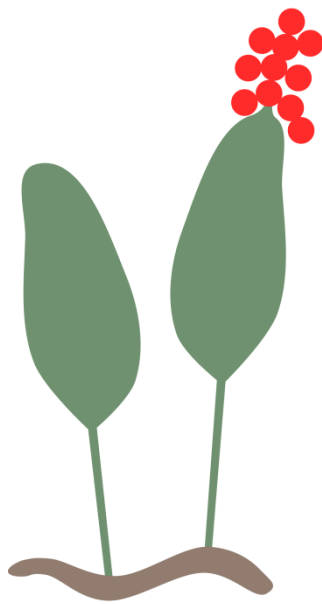
Ryc. 3. Systematyka uwzględniająca powiązania filogenetyczne widłaków i paproci

Objaśnienia: w nawiasach oznaczono liczbę rodzajów oraz liczbę gatunków dla każdej z rodzin (wg PPG I 2016)

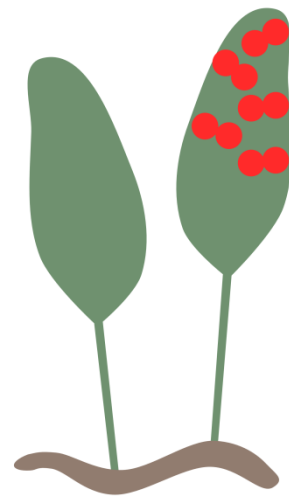
Analizując modele krajowych gatunków paproci, wyodrębniono kilka typów budowy morfologicznej sporofitów, biorąc pod uwagę lokalizację zarodni (Ryc. 4). Najbardziej zaawansowany typ architektury pędów reprezentują paprocie cienkozarodniowe (Ryc. 4c), u których zarodnie znajdują się na spodzie blaszki liściowej i zgromadzone są w oddzielnych strukturach – kupkach. Dodatkowo sporofity występują w postaci rozrastającego się kłącza, tworzącego duże kępy z wieloma liśćmi. W typie reprezentowanym przez rodzaj *Osmunda* L. młoda rozchylająca się blaszka liściowa fakultatywnie różnicuje się szczytowo na odrębną część sporofilową (Ryc. 4b). Kolejny typ obejmuje gatunki, które wykształcają osobny liść asymilacyjny i zarodnionośny. Zdeterminowane już są od fazy pąka kłączowego, np. *Blechnum spicant* (L.) Sm., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod (Ryc. 4d). Osobliwą budową sporofitu charakteryzują się wodno-błotne paprocie różnozarodnikowe, tworzące sporokarpia, np. *Salvinia natans* (L.) All. czy *Marsilea quadrifolia* L. (Ryc. 4e). Najliczniej w Polsce reprezentowane są zaawansowane formy, u których zarodnie kształtują się najpóźniej – na dojrzałym liściu. Ten typ budowy jest najbardziej rozpowszechniony i występuje, np. u *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, czy *Polypodium vulgare* L. (Ryc. 4c). U gatunków mniej zaawansowanych struktury odpowiedzialne za rozmnażanie za pomocą zarodników zawiązują się na wczesnym etapie rozwoju liścia i tak jest u nasięźrzałowatych, gdzie wychodzący z gleby pęd wydzieloną ma już osobną część zarodnionośną (Ryc. 4a). W przeciwieństwie do paproci cienkozarodniowych i strzelichowych zarodnie znajdują na szczycie liścia, a nie na spodniej stronie blaszki liściowej (Schneider i in. 2009). Przedstawiciele nasięźrzałowatych tworzą synangia, czyli połączone ze sobą dwie (*Tmesipteris* sp.) lub trzy zarodnie (*Psilotum* sp.) (Bierhorst 1971, 1977; Schneider i in. 2009). U nasięźrzałowatych z rodzaju *Botrychium* Sw. lub *Helminthostachys* Kaulf. część zarodnionośna jest rozgałęziona, a gatunki z rodzaju *Ophioglossum* L. tworzą pojedynczy kłós (Campbell 1911; Barker, Hauk 2003). Szczególnie ważne z punktu alokacji zasobów jest w przeciwieństwie do paproci zaawansowanych, wykształcanie jednego liścia w ciągu sezonu wegetacyjnego, który wyraźnie dzieli się na część asymilacyjną (trofofil) i zarodnionośną (sporofil). W trakcie sezonu wegetacyjnego mamy u sporofitu do czynienia z „wyborem” wykształcenia u ramety tylko części asymilacyjnej lub ramety z częścią asymilacyjną i zarodnionośną. Jednak zawsze do czynienia będziemy mieć z powstaniem jednego liścia z kłącza. Jest to więc dobry obiekt badań do rozważań dotyczących alokacji zasobów.



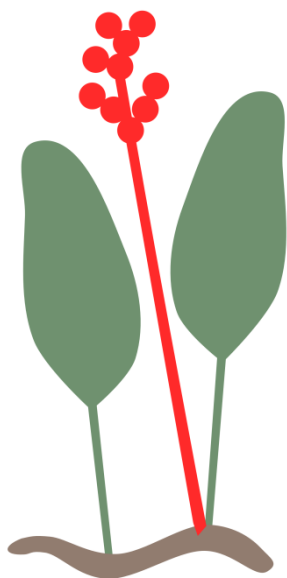
a) typ *Ophioglossum*



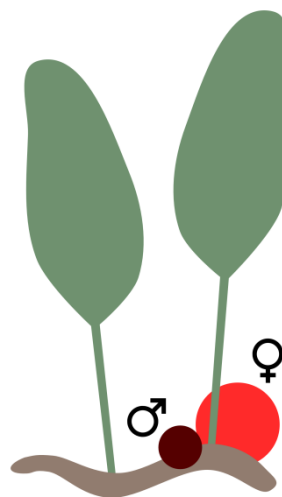
b) typ *Osmunda*



c) typ *Polypodium*



d) typ *Blechnum*



e) typ *Salvinia*

Ryc. 4. Typy sporofitów u krajowych przedstawicieli paproci (opracowanie własne)

1.4. Wpływ warunków środowiskowych na alokację zasobów u roślin wieloletnich

W badaniach wpływu warunków środowiskowych na alokację zasobów analizowanych może być wiele czynników, od warunków glebowych, przez warunki świetlne do wpływu innych organizmów na obiekt badań. Hipotezy dotyczące wpływu warunków siedliskowych i konkurentów na alokację zasobów w większości rozwiązywane są za pomocą badań eksperymentalnych, w laboratorium lub terenie. Istnieją także teoretyczne rozważania oparte na modelowaniu, ale są one mniej popularne (m.in. Kozłowski, Wiegert 1986, 1987; Kozłowski, Janczur 1994; Olejniczak 2003), gdyż wymagają połączenia wiedzy matematycznej z biologiczną.

Podział materii i energii na podstawowe procesy życiowe zależy od warunków środowiskowych oraz formy życiowej (Harper 1977; Thompson, Grime 1979). Bardzo często wraz z pogarszającymi się warunkami bytowania, rośliny znaczną część biomasy przeznaczają na reprodukcję wegetatywną (Stearns 1992). Wielkość biomasy roślin jest ograniczona zasobnością siedliska oraz możliwościami fizjologicznymi asymilacji. Wzorce alokacji ulegają zmianom w zależności od heterogenności środowiska. Wiele gatunków roślin przy wzrastającej konkurencji lub pogarszających się warunkach, odkłada część biomasy w części wegetatywne (Werpachowski 1989). Wykazał to m.in. Olejniczak (2011), prowadząc badania eksperymentalne dotyczące wpływu roślinożerców na alokację zasobów. Ukazują one wpływ motyla niepylaka apollo [*Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758)] na pienińską populację *Sedum maximum* (L.) Suter. Wykazał, że w momencie intensywnego zgryzienia, roślina powinna powstrzymać się od wzmożonego rozmnażania. Dopiero po utracie pąka szczytowego rozchodnik powinien bardziej zainwestować zasoby we wzrost i rozmnażanie. Dzięki rozrostowi biomasy może wyprodukować i zmagazynować w korzeniach więcej substancji zapasowych, które zwiększą tym samym jego dostosowanie. Inne badania, także na populacji górskiej, ale w Himalajach i z uwzględnieniem warunków mikroklimatycznych, dotyczą rzadkiej rośliny z rodziny Apiaceae – *Ferula jaeschkeana* Vatke (Yaqoob, Nawchoo 2017). Badano wpływ siedliska i gradientu wysokości na cechy morfologiczne i reprodukcję. Wraz ze wzrostem wysokości nastąpiło zmniejszenie liczby wytwarzanych pędów kwiatostanowych i organów reprodukcyjnych. Populacje rosnące na niższych wysokościach wykazywały się lepszą żywotnością. Obserwowana była wówczas większa inwestycja w części nadziemne. Yaqoob i Nawchoo (2017) twierdzą, że zmniejszanie wielkości rośliny wraz ze wzrostem wysokości związane jest ze spadającym tempem wzrostu spowodowanym trudnymi warunkami

klimatycznymi, np. niskimi temperaturami lub dłużej zalegającym śniegiem. Takie przystosowanie może okazać się korzystne dla rośliny, ponieważ zmniejszenie lodygi pozwoli uniknąć złamań, np. w wyniku silnego wiatru. Kolejne badania ukazujące wpływ warunków siedliskowych na historię życia osobników, dotyczą dwóch gatunków paproci *Dicranopteris dichotoma* (Thunb.) Bernh. i *Diplopterygium glaucum* (Thunb. ex Houtt.) Nakai. Pokazują one, zmienne wzorce alokacji zasobów względem warunków górskich, takich jak różnica wysokości i związane z nią zmienne warunki temperaturowe (Song i in. 2015). U tych dwóch gatunków paproci biomasa ramet uległa znacznemu zmniejszeniu w miarę wzrostu wysokości, a biomasa i długość wytwarzanych połączeń pomiędzy kłęczami nie zmieniła się. Dane te pokazują brak zmian w alokacji zasobów we wzrost struktur służących do rozmnażania wegetatywnego. Dla przykładu badania nad roślinami nasiennymi, takimi jak gatunki z rodzaju *Epilobium* sp., czy *Potentilla anserina* L., pokazują tendencję odwrotną, ramety przy wzroście wysokości, przeznaczają więcej zasobów na wzrost klonalny niż inwestycję w kwiaty (Trunschke, Stöcklin 1999; Šťastná i in. 2012). De Vries i in. (2017) przy zastosowaniu modelowania, a nie badań empirycznych, odpowiedzieli na pytanie, jak wygląda optymalna alokacja zasobów pod wpływem dwóch czynników – presji roślinożerców i konkurencji o światło z innymi roślinami. Wykorzystano zaawansowane narzędzia do modelowania (m.in. modelowanie FSP), dzięki którym możliwe było ukazanie wpływu oddziaływania czynników w przestrzeni i czasie. Jeden z modeli wskazuje, że istnieje silny związek fizjologiczny między wpływem światła i obroną przed roślinożercami. Niezaburzone docierające do roślin sygnały świetlne sprzyjają uruchamianiu mechanizmów obronnych przez roślinę, natomiast pogarszające się warunki świetlne związane ze zwiększającą się konkurencją, zmniejszają mechanizmy obronne (de Vries i in. 2017). Jest to przykład badań opartych na założeniach teoretycznych, które mogą być podstawą falsyfikowania hipotez w terenie lub laboratorium.

Wiele badań dotyczy także wpływu warunków glebowych na alokację zasobów. Szczególnie interesujące są badania, które łączą wpływa warunków biotycznych i abiotycznych jednocześnie. Zhang i in. (2021) prowadzili badania na murawach w północno-wschodnich Chinach oparte na trzyletnim eksperymencie, który miał za zadanie ocenić, jak skład granulometryczny gleby, na który głównie wpływ mają mrówki, a także plastyczność roślin oraz wypas wpływają na nadziemną biomasa dominującej, wieloletniej trawy *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev. Roślinożercy mieli silny wpływ na alokację zasobów, zmniejszając nadziemną biomasa u *L. chinensis* o 25% w stosunku do poziomu wyjściowego bez bydła i mrówek. W obecności roślinożerców efekt działania parametrów fizycznych na alokację zasobów był na tyle silny, aby w pełni zrównoważyć usuwanie biomasy nadziemnej w wyniku zgryzania.

Wynik ten był konsekwencją plastyczności *L. chinensis* w przenoszeniu wzrostu biomasy podziemnej do nadziemnej, co było związane z pracą mrówek, polepszających skład granulometryczny gleby, a co za tym idzie poprawiona struktura gleby ułatwiała przyswajanie dostępnego azotu w glebie przez roślinę. Wykazano, że polepszone parametry fizyczne gleby zwiększyły zawartość azotu w glebie o 12%, promując tym samym biomasę nadziemną. Sami roślinożercy, bez wpływu mrówek, zwiększyli ilość N w glebie o 13% przez defekację, ale ten wzrost nie zrekompensował ich redukcji biomasy nadziemnej. W połączeniu mrówki i roślinożercy zwiększyli ilość azotu w glebie o 26%. Dodatkowo mrówki polepszają gęstość objętościową gleby, ułatwiając *L. chinensis* przesunięcie alokacji zasobów z biomasy podziemnej do nadziemnej w stopniu wystarczającym, aby w pełni zrównoważyć ograniczenie biomasy nadziemnej przez roślinożerców (Zhang i in. 2021).

2. Cel, hipotezy badawcze i obiekt badań

2.1. Cel i hipotezy badawcze

Celem badań było testowanie, za pomocą eksperymentu w terenie, hipotez opartych na założeniach zasady alokacji zasobów (Stearns 1992): jak kształtuje się alokacja zasobów u *Ophioglossum vulgatum* pod wpływem czynników abiotycznych (warunki glebowe i świetlne) oraz biotycznych (zagęszczenie konkurentów oraz wpływ roślinożerców). Istotne było sprawdzenie, jak czynniki te wpływają na rozkład zasobów u *O. vulgatum* na dwa ważne procesy: wzrost części asymilacyjnej oraz rozmnażanie za pomocą zarodników.

Alokacja zasobów w jedną cechę (np. reprodukcję) powinna mieć negatywne konsekwencje w alokacji w inne cechy (np. wzrost i obronę), dlatego postawiono dwie hipotezy badawcze:

Hipoteza 1: „dostępne zasoby a inwestycja w zarodnie”

Niski poziom wilgotności i zasobów glebowych oraz światła padającego lub zwiększona presja roślinożerców powodują, że proporcja zasobów inwestowanych w części asymilacyjne jest większa, co odbywa się kosztem części zarodnionośnych (ramety wytwarzają mniejszą liczbę zarodni i zarodników).

Hipoteza 2: „zagęszczenie roślin towarzyszących a inwestycja w zarodnie”

Wzrost zagęszczenie roślin towarzyszących powoduje, że zasoby inwestowane są w rozmnażanie dalekodystansowe za pomocą zarodników, w wyniku czego w płacie jest większy udział ramet z częściami zarodnionośnymi.

2.2. Obiekt badań

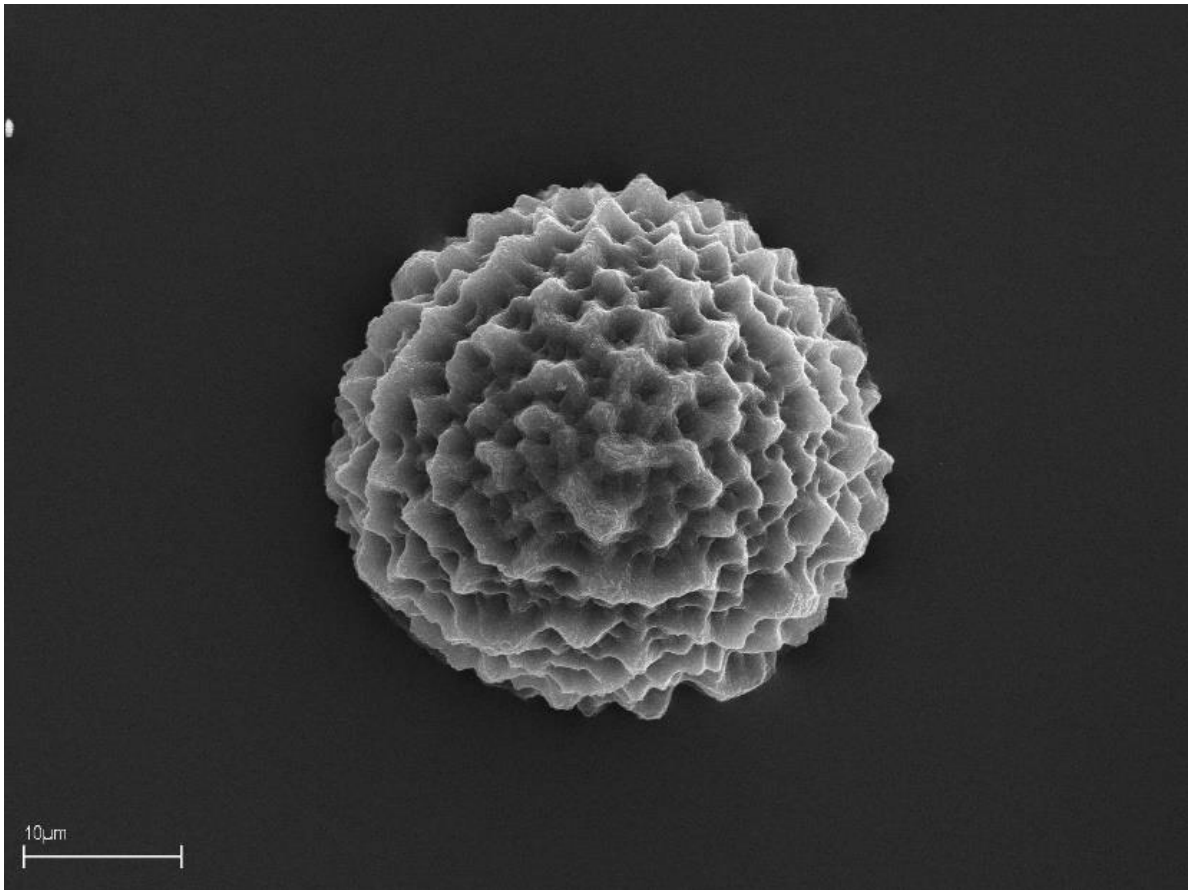
Do badań posłużył gatunek z klasy Polypodiopsida¹: nasięźrzał pospolity *Ophioglossum vulgatum* L. Gatunek wybrano, ponieważ:

- (1) posiada prosty wzorzec budowy;
- (2) jest wieloletnią rośliną zarodnikową;
- (3) tworzy różnej wielkości płaty powstałe w wyniku odpowiedzi na heterogenne siedlisko.

2.2.1. Budowa morfologiczno-anatomiczna i badania molekularne

Sporofit nasięźrzała zbudowany jest z krótkiego, pionowego, podziemnego i rozgałęziającego się kłącza. Podczas każdego okresu wegetacyjnego powstaje tylko jeden liść. Osobniki pozostają także w stanie uśpienia pod ziemią, nie produkując liścia w określonych latach (Johnson-Groh 1998). Błazka liściowa osadzona jest na długim ogonku liściowym. Rozdziela się ona na dwie części: niepodzieloną, owalną o unerwieniu siatkowatym część trofofilową (zwaną też asymilacyjną) oraz część sporofilową (zwaną też zarodniośną), która nie powstaje w każdym roku. Część trofofilowa ma od ok. 2 do 20 cm długości i od 2 do 8 cm szerokości. Część sporofilowa wykształca się w kształcie kłosa, od ok. 2 do 10 cm długości i do 0,5 cm szerokości, gdzie zarodnie ułożone są parami (liczba zarodni od ok. 20 do ok. 100). Cały liść jest jasnozielony, skórzasty i wydłużony. Gdy zarodnie są dojrzałe uwalniane są z nich w dużej ilości zarodniki. Są tetraedryczne (Ryc. 5), w płaszczyźnie polarnej okrągławe o wymiarach od 27 do 51 μm , a w równikowej od 31 do 52 μm (Olejnik i in. 2018).

¹ W tytule pracy doktorskiej *Ophioglossum vulgatum* zaliczono do klasy psylotowych (Psilotopsida). W momencie otwarcia przewodu doktorskiego w roku 2015 badania filogenetyczne wyodrębniły klasę psylotowych (Psilotopsida) z rodzinami Ophioglossaceae i Psilotaceae (Smith i in. 2006).



Ryc. 5. Zdjęcie SEM zarodnika *Ophioglossum vulgatum* (wg Olejnik i in. 2018)

Elementy budowy anatomicznej pędu, czyli walec osiowy, kora i skórka powstają w wyniku tworzenia się tkanki twórczej wykształconej z trójdzielnej komórki wierzchołkowej w wyniku podziałów mających miejsce na szczycie pędu. Walec osiowy występuje w postaci protosteli, syfonosteli lub diktiosteli. W steli tworzą się liczne luki i otwory, poniżej których oddzielają się elementy przewodzące kierujące się do liści. Tworzący ją ksylem różnicuje się na metaksylem zbudowany z siatkowatych cewek i na położony w środku protoksylem. Dodatkowo otoczony jest on od zewnątrz łykiem złożonym zazwyczaj z czterech lub pięciu warstw komórek. Środkowa część steli wypełniona jest jednorodnym rdzeniem. Kora pędu zwykle zbudowana jest na całej grubości z cienkościennych komórek miękiszowych (Podbielkowski i in. 1986). Blaszka liściowa sporofitu zbudowana jest z miękiszu asymilacyjnego gąbczastego, osłoniętego od zewnątrz skórką z aparatami szparkowymi. Zarodniowa część liścia zbudowana jest z tkanki sporogenicznej, wykształconej w postaci dwóch równoległych pasm, w obrębie których tworzą się regularnie rozmieszczone grupy komórek archesporialnych łączące się z tkanką przewodzącą, a oddzielone poprzecznie komórkami płonnymi. Każda z wymienionych grup komórek tworzy pewną liczbę komórek

sporogennych. Właśnie one wykształcają na zewnątrz tapetum. Tkanka płonna buduje natomiast ściankę zarodni. W miarę dojrzewania sporangium wysycha tkanka płonna, która je rozdziela. Konsekwencją tego jest pęknięcie zarodni poprzeczną szczeliną (Podbielkowski i in. 1986).

Gametofity roślin z rodziny nasięźrzałowatych mają strukturę osiową. Rosną one szczytowym merystemem, produkującym wydłużony twór, który w młodości podobny jest do podziemnej łodygi. W hodowli *in vitro* wysiane zarodniki kiełkują w ciemności po około ośmiu tygodniach (Whittier 1981). Bezzieleniowy gametofit żyje pod ziemią i współżyje z grzybami. Ostatnie badania nad bezzieleniowymi gametofitami i sporofitami prezentują duże znaczenie grzybów arbuskularnych (AMF) dla rozwoju nasięźrzałów (Winther, Friedman 2009). Według najnowszych badań węgiel dostarczony przez grzybowych partnerów mykoheterotroficznemu gametofitowi i młodym sporofitom, może zostać „spłacony” w późniejszych etapach rozwoju już dojrzałego sporofitu (Field i in. 2015). Badacze ukazują mutualistyczne relacje w dojrzałych sporofitach. Symbioza ta działa na zasadzie *take-now, pay-later* (Pressel i in. 2016). Obserwujemy złożoną relację od całkowicie mykoheterotroficznego, podziemnego gametofitu, po wczesne stadia również bezzieleniowego sporofitu do asymilującej części trofofilowej sporofitu, która uczestniczy w dwukierunkowej wymianie substancji organicznych z mikoryzowym symbiontem *Glomus macrocarpum* Tul. & C. Tul. (Pressel i in. 2016).

Przedstawiciele rodzaju *Ophioglossum* charakteryzują się wyjątkowo wysoką liczbą chromosomów, które obejmują najwyższą liczbę chromosomów w żywych organizmach. Występuje ona u *Ophioglossum reticulatum* L. i wynosi $2n = 1440$ (Khandelwal 1990). Badania allozymów *Ophioglossum vulgatum* wykazały znaczny chów wsobny w populacjach tego gatunku, czego przyczyną mogą być obupłciowe i podziemne gametofity, które sprzyjają samozapłodnieniu. Badania ośmiu koreańskich populacji wykazały niewielką zmienność w obrębie populacji, a wysoką pomiędzy populacjami. Dodatkowo alternatywne allele utrwalone są w kilku loci, co wskazuje, że liczba i wielkość populacji *O. vulgatum* mogła ulec znacznemu zmniejszeniu, podczas ostatniego zlodowacenia. Badacze twierdzą, że dryf genetyczny i wysoki udział samozapłodnienia odpowiadają za jednakozarodnikowość nasięźrzałów (Chung i in. 2012).

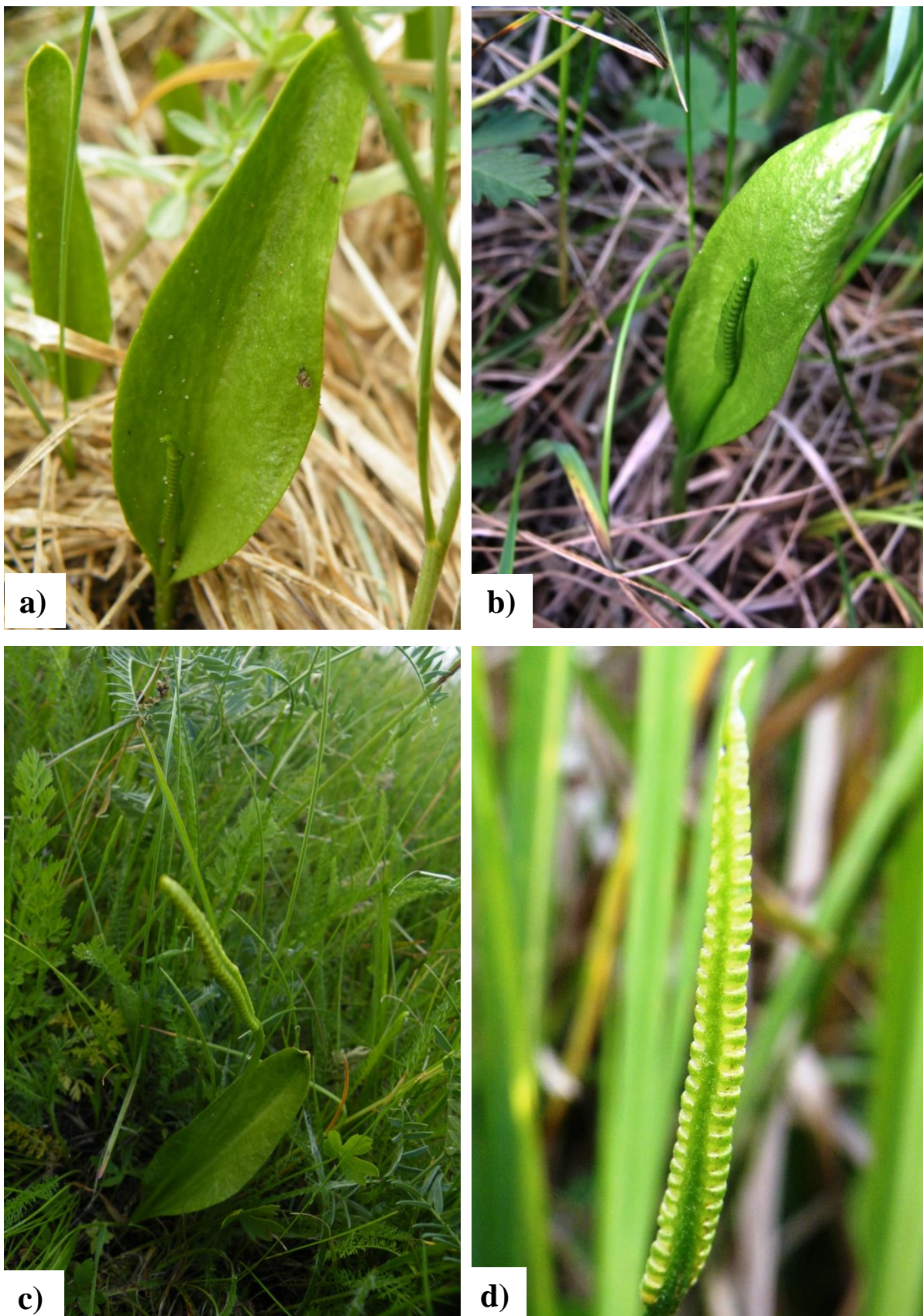
2.2.2. Systematyka

Ophioglossum vulgatum (Ryc. 6) należy do rodziny Ophioglossaceae. Ta niewielka rodzina (112 gatunków) obejmuje jedynie rośliny współcześnie żyjące, należące do podklasy Ophioglossidae, w obrębie której są dwa rzędy Ophioglossales i Psilotales (PPG I 2016). Badania genetyczne i morfologiczne pokazują, że Ophioglossales są grupą siostrzaną dla Psilotales (np. Pryer i in. 2001, 2004; Korall i in. 2006; Smith i in. 2006; PPG I 2016). Przypuszcza się, że te dwie grupy oddzieliły się od pozostałych paproci w późnym okresie dewonu, czyli około 364 milionów lat temu, a Ophioglossales od Psilotales w późnym okresie karbońskim około 306 milionów lat temu (Pryer i in. 2004; Goswami 2023).

Rodzina Ophioglossaceae obejmuje 4 podrodziny (PPG I 2016):

- Helminthostachyoideae C.Presl z rodzajem *Helminthostachys* Kaulf. (1 gatunek, *Helminthostachys zeylanica* (L.) Hook.);
- Mankyuoideae J.R.Grant & B.Dauphin z rodzajem *Mankyua* B.Y.Sun, M.H.Kim & C.H.Kim (1 gatunek, *Mankyua chejuensis* B.Y.Sun, M.H.Kim & C.H.Kim odkryty na wyspie Cheju w Republice Korei Południowej przez zespół Byung-Yun'a Sun'a dopiero w roku 2001);
- Ophioglossoideae z rodzajami *Cheiroglossa* C.Presl (2 gatunki), *Ophioderma* (Blume) Endl. (3 gatunki), *Ophioglossum* L. (41 gatunków), *Rhizoglossum* C.Presl (1 gatunek);
- Botrychioideae C.Presl z rodzajami *Botrychium* Sw. (ok. 35 gatunków), *Botrypus* Michx. (ok. 2 gatunków), *Japanobotrychium* Masam. (1 gatunek) i *Sceptridium* Lyon (ok. 25 gatunków) (PPG I 2016).

Przedstawiciele Ophioglossaceae w Polsce należą do dwóch podrodzin: Ophioglossoideae i Botrychioideae. Do pierwszej z nich należy w naszym kraju tylko 1 rodzaj (*Ophioglossum*) z jednym gatunkiem: *Ophioglossum vulgatum* (Ryc. 6). W skład drugiej podrodziny wchodzi 3 rodzaje i 6 gatunków: *Botrychium* (*B. lunaria* (L.) Sw., *B. lanceolatum* (S.G. Gmel.) Ångstr., *B. matricariifolium* (Retz.) A.Braun ex W.D.J.Koch i *B. simplex* E. Hitchc.), *Botrypus* (*B. virginianus* (L.) Michx.) i *Sceptridium* (*S. multifidum* (S. G. Gmel.) M. Nishida ex Tagawa). Z wymienionych gatunków *B. lanceolatum* i *B. simplex* uważane są za gatunki wymarłe w Polsce (Kaźmierczakowa i in. 2016; Celka i in. 2023) (Ryc. 7).



Ryc. 6. Nasiężrzał pospolity *Ophioglossum vulgatum* (fot. Natalia Jędrzejczak)

Objaśnienia: a-b – rameta w fazie dojrzewania przed wykształceniem części sporofilowej, c – dojrzała rameta, d – część sporofilowa (kłos)



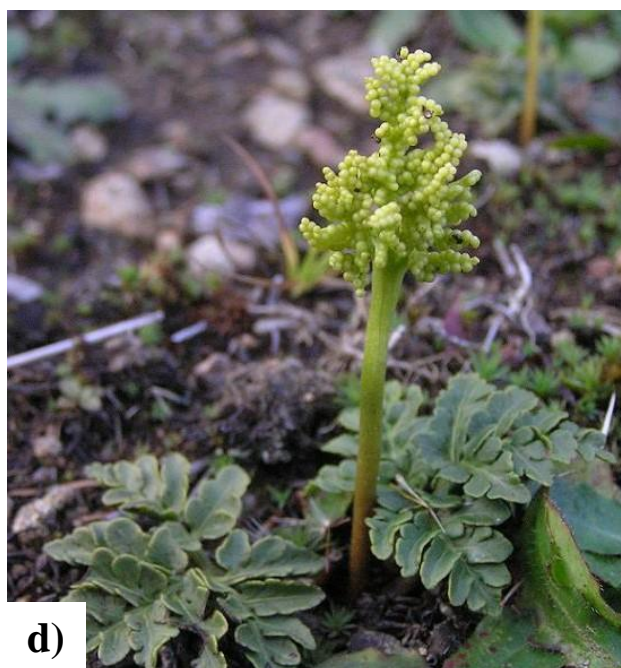
a)



b)



c)



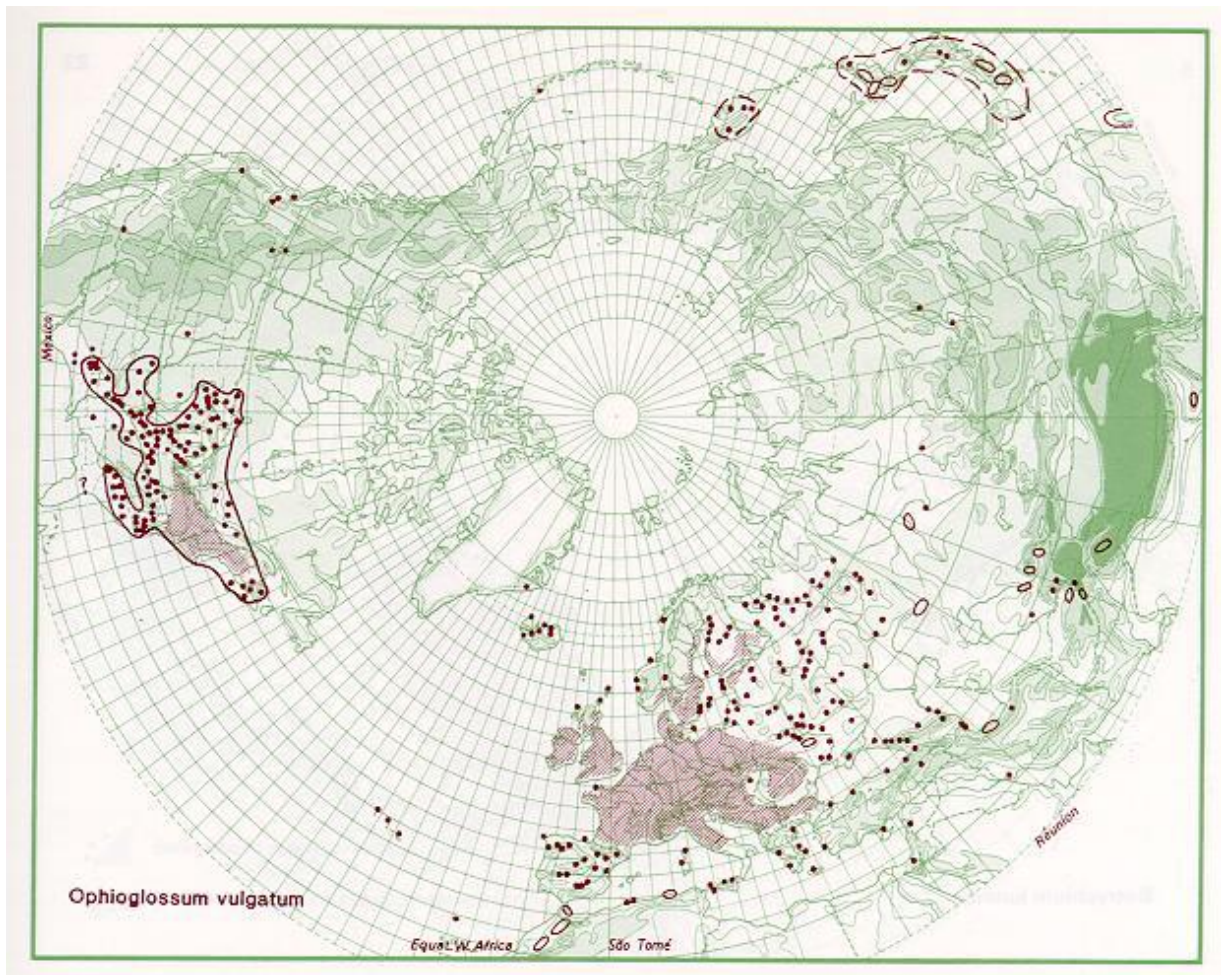
d)

Ryc. 7. Współcześnie występujący w Polsce przedstawiciele podrodziny Botrychioideae

Objaśnienia: a – *Botrychium lunaria* (fot. Natalia Jędrzejczak), b – *Botrychium matricariifolium* (fot. Zbigniew Celka), c – *Botrychium virginianus* (fot. Paweł Pawlikowski), d – *Sceptribidium multifidum* (fot. Natalia Jędrzejczak)

2.2.3. Rozmieszczenie na świecie i w Polsce

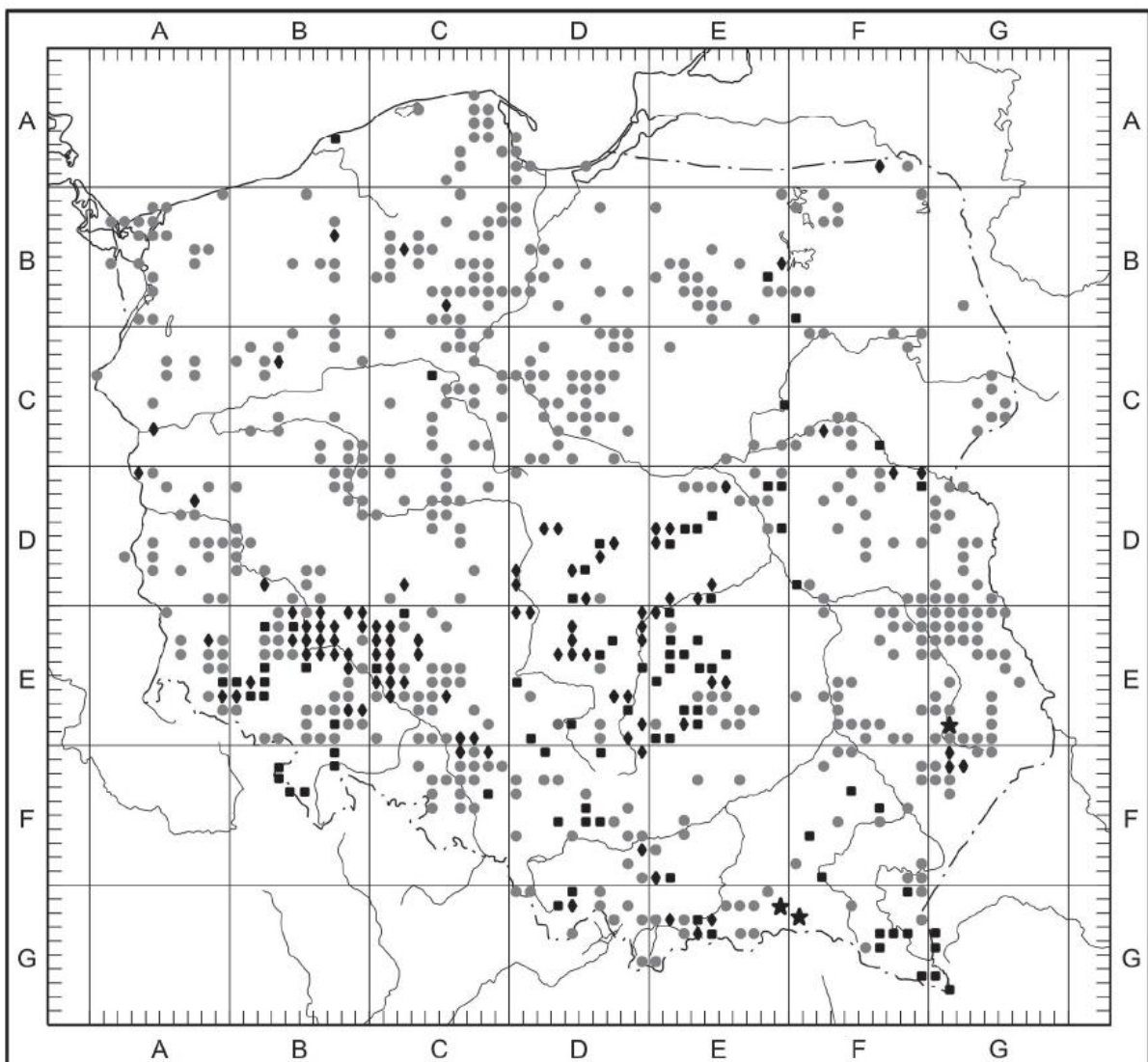
Ophioglossum vulgatum to gatunek cyrkumborealny z grupy cyrkumborealno-oceanicznej (Zajac, Zajac 2009). Swym zasięgiem obejmuje Amerykę Północną (wschodnia część), Amerykę Południową (część południowo-zachodnia), Europę (za wyjątkiem krańców północnych), Azję (rozproszone stanowiska w części zachodniej, północnej i wschodniej), Afrykę (część północna, południowa i południowo-wschodnia), Madagaskar, Reunion (zachodnia część archipelagu Maskarenów), Australię (pojedyncze stanowiska w południowej części kontynentu) i Nową Zelandię. W górach dochodzi do wysokości 1200 m n.p.m. (Meusel 1965; Jalas, Suominen 1972; Hultén, Fries 1986; <https://www.gbif.org/species/2650133>) (Ryc. 8).



Ryc. 8. Rozmieszczenie *Ophioglossum vulgatum* na świecie (wg Hultén, Fries 1986)

W Polsce *Ophioglossum vulgatum* jest rozpowszechniony na niżu, na całym obszarze, rzadziej w części północno-wschodniej i południowo-wschodniej kraju oraz w niższych położeniach górskich, sięga po regiel dolny (Zajac, Zajac 2001; Stadnicka-Futoma, Jaźwa

2020) (Ryc. 9). Liczba stanowisk w Wielkopolsce przekracza 160. Co roku odkrywane są w Wielkopolsce nowe stanowiska, np. w okolicach Bonikowa (Celka 2004), Lubiakówka i Rębina (Szyszkiewicz-Golis, Golis 2003), w środkowej Wielkopolsce (Czarna 2009), koło Imielenka (Jędrzejczak, Olejnik 2013), czy też w dolinie Warty (Celka 2022 npbl.). *O. vulgatum* wytwarza niekiedy bardzo liczne populacje. Liczba osobników w populacjach waha się od kilkunastu osobników do kilku tysięcy (Ryc. 10). Najliczniejsze populacje obserwowano w Wielkopolskim Parku Narodowym w Uroczysku Kątnik (Celka 2001 npbl.) oraz w Imielenku (Olejnik, Celka 2012 npbl.).



Ryc. 9. Rozmieszczenie *Ophioglossum vulgatum* w Polsce (wg Zajęc, Zajęc 2001, uzupełnione przez Stadnicka-Futoma, Jaźwa 2020)

Objaśnienia: ★ – nowe stanowiska, opisane przez Stadnicka-Futoma i Jaźwa (2020), ● – stanowiska sprzed 2000 r., ◆ – stanowiska znalezione po 2000 r., ■ – stanowiska nowe w stosunku do mapy zamieszczonej w publikacji Zajęc i Zajęc (2001)



Ryc. 10. Fragment populacji *Ophioglossum vulgatum* w Imielenku (fot. Natalia Jędrzejczak)

2.2.4. Warunki siedliskowe, zagrożenie i ochrona

Ophioglossum vulgatum charakteryzuje się szerokim spektrum siedliskowym. Jest gatunkiem charakterystycznym dla zmiennowilgotnych łąk trzęślicowych ze związku *Molinion caeruleae* W. Koch 1926, rzędu *Molietalia* W. Koch 1926, klasy *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 (Matuszkiewicz 2018). Są to fitocenozy chronione w systemie Natura 2000 jako siedlisko 6410 – zmiennowilgotne łąki trzęślicowe (Interpretation manual EUR27). Zasiedla przede wszystkim wilgotne łąki, szuwały turzycowe, obrzeża torfowisk, rzadziej lasy łąkowe, olsy i bardzo rzadko zasolone łąki z *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult. Spotykany jest także na hałdach pokopalnianych w okolicach Katowic (prof. Jan Holeksa npbl., Z. Celka inf. ustna) oraz na murawach kserotermicznych. Pojawia się w okresie od maja do sierpnia (Celka i in. 2023).

Nasięźrzał pospolity na obszarze Polski jest gatunkiem objętym ochroną ścisłą z wymaganiem ochrony czynnej (Rozporządzenie 2014). Został także uwzględniony na „Polskiej czerwonej liście paprotników i roślin kwiatowych” z kategorią VU – gatunek narażony (Kaźmierczakowa i in. 2016). Na terenie Wielkopolski uznawany za takson zagrożony – kategoria EN (Jackowiak i in. 2007). *O. vulgatum* umieszczono także na Czerwonej Liście Paprotników Europy z kategorią LC (García Criado i in. 2017). Zagrożeniami dla populacji nasięźrzała pospolitego są brak użytkowania łąk, wzrost zacienienia, czy rozrost konkurencyjnych bylin (Celka i in. 2023).

3. Metody badań

3.1. Eksperyment terenowy

3.1.1. Miejsce badań i powierzchnia badawcza

3.1.1.1. Miejsce badań

Badania prowadzone były od czerwca do lipca w latach 2014-2016 w miejscowości Imielenko (ok. 20 km na południowy-zachód od Gniezna) w kompleksie łąk i mokradeł (Ryc. 11). Powierzchnie badawcze zlokalizowane były we wschodniej części kompleksu. Populację *Ophioglossum vulgatum* tworzy kilkadziesiąt płatów o różnym zagęszczeniu rosnących w gradiencie wilgotnościowym, od turzycowisk po łąki świeże. Na wykonanie eksperymentu uzyskano zgodę Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska w Poznaniu (nr zgody WPN-II.6400.35.2014.WC).



Ryc. 11. Kompleks łąk i mokradeł w Imielenku w okolicach Gniezna (fot. Natalia Jędrzejczak)

3.1.1.2. Powierzchnie badawcze

W ramach eksperymentu założono powierzchnię badawczą z 10 transektami rozmieszczonymi na niewielkim wyniesieniu. Prace nad założeniem powierzchni badawczej wykonano w kilku etapach:

1) Wyznaczenie 10 transektów (o numerach 1-10), każdy o długości 8,1 m, szerokości 2,7 m i powierzchni 21,87 m² zlokalizowanych po dwóch stronach wyniesienia, tak aby obejmowały podobne spektrum siedlisk – od wilgotniejszych turzycowisk (transekty 1-6) po mniej wilgotne łąki świeże (transekty 7-10) (Ryc. 12). Wymiary transektu obejmują powierzchnię poletek wraz z marginesem, który umożliwiał dojście do poletek przy najmniejszej ingerencji w siedlisko i ramety *O. vulgatum*. Transekty oznaczano za pomocą rurek PCV o długości 1 metra, wbijając 4 paliki narożne oraz 4 paliki brzeżne co 2,7 metra (Ryc. 13).



Ryc. 12. Rozmieszczenie transektów w terenie (podkład wg google.pl/maps)



Ryc. 13. Transekt wyznaczony w terenie (fot. Natalia Jędrzejczak)

2) W każdym z transektów wyznaczono 3 kwadraty (1, 2 i 3) o boku 2,7 m, które były rozmieszczone w gradiencie wilgotnościowym (Ryc. 14). Oznaczone zostały w terenie za pomocą palików brzeżnych i narożnych transektu.



Ryc. 14. Wyznaczone w terenie dwa kwadraty (fot. Natalia Jędrzejczak)

3) W kwadratach wyznaczono 4 poletka badawcze (o wymiarach 0,8 m × 0,8 m), które oznakowano 5 palikami o długości 50 cm (4 paliki brzeżne i palik środkowy, Ryc. 15). Wykonywane na nich były 4 rodzaje zabiegów:

0/S – ucinanie całych ramet *Ophioglossum vulgatum* bez koszenia roślin towarzyszących,

H/0 – koszenie roślin towarzyszących bez ucinania ramet *Ophioglossum vulgatum*,

0/0 – brak ucinania i koszenia (zarówno ramet *Ophioglossum vulgatum* jak i roślin towarzyszących),

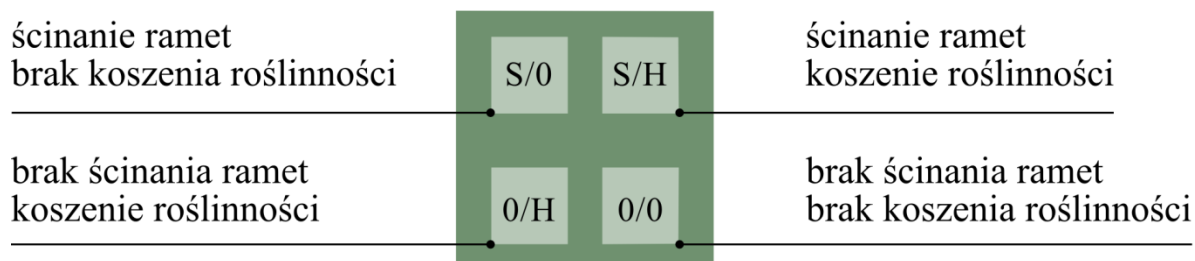
H/S – poletko koszone całkowicie (Ryc. 16).

Zabieg ucinania całych ramet *Ophioglossum vulgatum* interpretowany jest w doświadczeniu przeprowadzonym w pracy jako wpływ roślinożerców (zgryzanie). Ucinanie całych ramet nasięźrzała bez koszenia roślin towarzyszących traktowany jest jako zmiana

zagęszczenia konkurentów, a brak ucinania i koszenia (zarówno ramet *O. vulgatum* jak i roślin towarzyszących) jako brak użytkowania. Poletko koszone całkowicie jest ilustracją użytkowania zgodnego z wytycznymi monitoringu siedlisk łąk świeżych Generalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska (Korzeniak 2012).

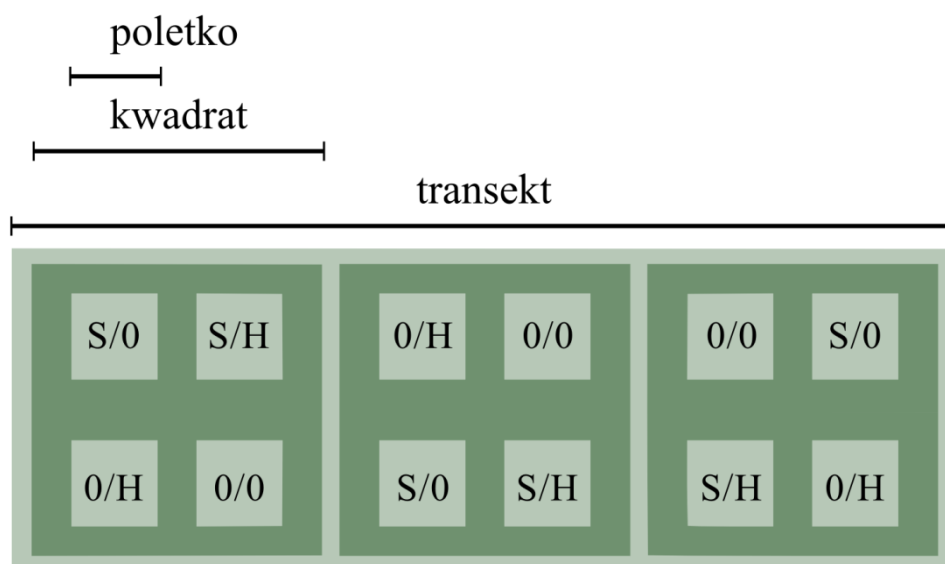


Ryc. 15. Wyznaczone w terenie poletko (fot. Natalia Jędrzejczak)



Ryc. 16. Zabiegi wykonywane w poletku

W każdym z kwadratów warianty poszczególnych zabiegów zostały rozmieszczone w różnej kolejności (Ryc. 17). Rośliny koszone były za pomocą sierpa, a ramety *O. vulgatum* wycinane za pomocą nożyczek. Wycięte i skoszone rośliny zostały zebrane i wyniesione z poletek. Wszystkie zabiegi przeprowadzone zostały po wykonaniu pomiarów biometrycznych ramet w sierpniu 2014 i sierpniu 2015 roku.



Ryc. 17. Schemat transektu z kwadratami i poletkami

Objaśnienia: O/S – ucinanie ramet *Ophioglossum vulgatum*, bez koszenia roślin towarzyszących, H/O – koszenie roślin towarzyszących, bez ucinania ramet *O. vulgatum*, O/O – brak ucinania i koszenia (zarówno ramet *O. vulgatum* jak i roślin towarzyszących), H/S – poletko koszone całkowicie

4) Na powierzchni poletek badawczych oznakowano losowo maksymalnie 20 ramet nasięźrzała pospolitego za pomocą ponumerowanych palików o długości 30 centymetrów (Ryc. 18). Łącznie na 10 transektach oznakowano 533 ramety (Ryc. 19).



Ryc. 18. Oznakowane w terenie ramety *Ophioglossum vulgatum* (fot. Natalia Jędrzejczak)



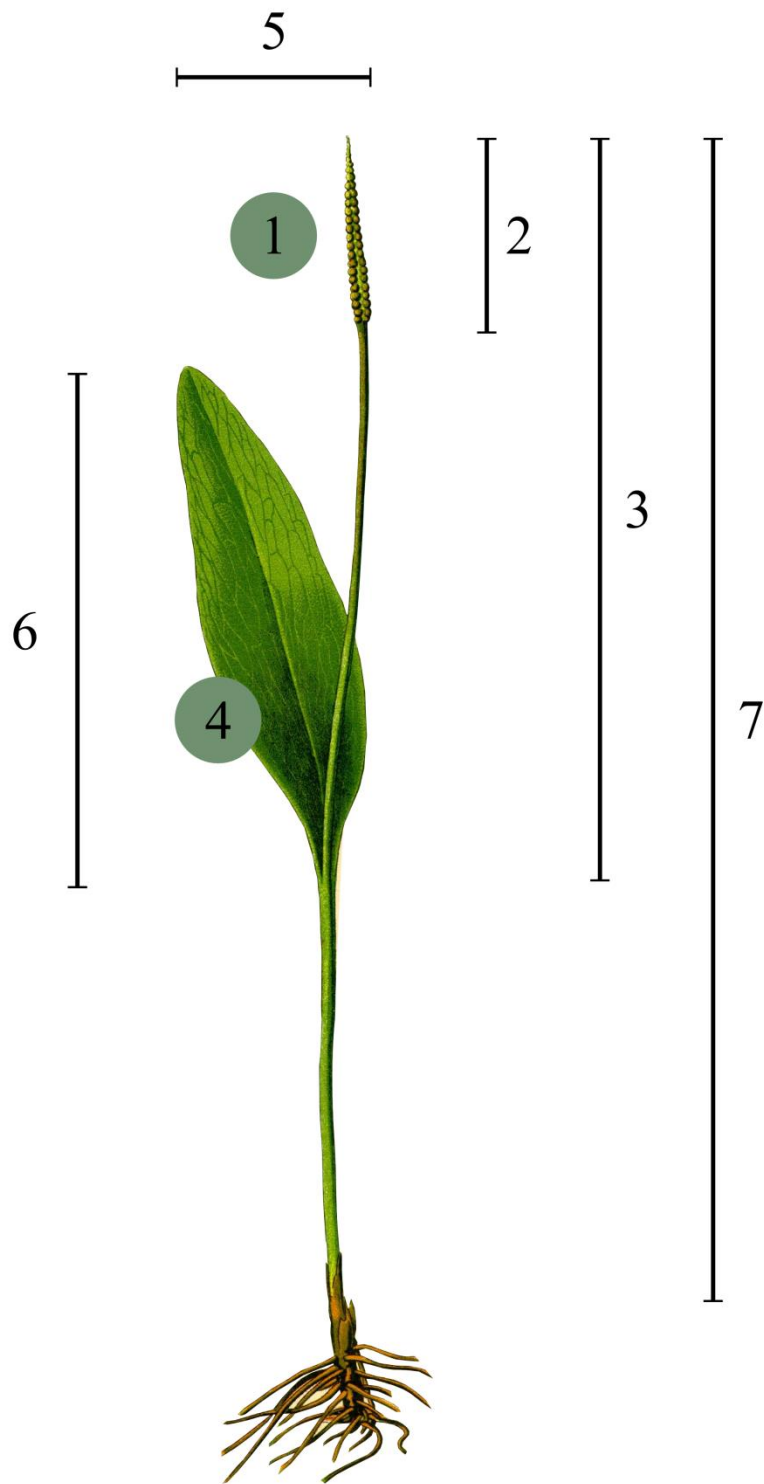
Ryc. 19. Prace terenowe w obrębie poletka badawczego (fot. Maciej Jędrzejczak)

3.1.2. Parametry biotyczne

3.1.2.1. Pomiary biometryczne

Na oznakowanych 533 rametach *Ophioglossum vulgatum* zostały pomierzone następujące cechy biometryczne (Ryc. 20):

- 1) liczba zarodni;
- 2) długość części sporofilowej bez ogonka;
- 3) długość części sporofilowej z ogonkiem;
- 4) powierzchnia blaszki liściowej (liczona z wzoru na pole elipsy wyrażonego wzorem $P=\pi ab$, gdzie a – 1/2 długości części trofofilowej, a b – 1/2 szerokości części trofofilowej);
- 5) szerokość części trofofilowej mierzona w najszerszym miejscu;
- 6) długość części trofofilowej;
- 7) długość całej rośliny mierzona od powierzchni ziemi.



Ryc. 20. Cechy biometryczne *Ophioglossum vulgatum* (objaśnienia na str. 40)

Ramety *Ophioglossum vulgatum* mierzono z dokładnością do 1 mm za pomocą linijki, gdy były w pełni rozwoju, czyli w momencie wykształcenia dojrzałych części sporofilowych. W tym samym czasie mierzono także ramety bez części sporofilowych.

3.1.2.2. Zagęszczenie ramet *Ophioglossum vulgatum*

Na każdy poletku liczono ramety *Ophioglossum vulgatum* i określano ich zagęszczenie przeliczając ich liczbę na jednostkę powierzchni poletka, która wynosiła 0,64 m².

3.1.2.3. Rośliny towarzyszące

Na poletkach wykonano spisy roślin wraz z oceną ilościowości metodą Braun-Blanqueta (1964) w pięciostopniowej skali: 5 – dany gatunek pokrywa 75-100% badanej powierzchni, 4 – dany gatunek pokrywa 50-74% badanej powierzchni, 3 – dany gatunek pokrywa 25-49% badanej powierzchni, 2 – dany gatunek pokrywa 5-24% badanej powierzchni, 1 – dany gatunek pokrywa 1-4% powierzchni, + – dany gatunek występuje poniżej 1% powierzchni. W pracy za gatunki dominujące przyjęto te rośliny zielne (w dużej mierze trawy i turzyce), które na badanych poletkach posiadały powyżej 25% pokrycia.

3.1.3. Parametry abiotyczne

3.1.3.1. Parametry glebowe

Z każdego poletka 14 sierpnia 2014 roku zostały zebrane próby glebowe (po ok. 150 ml) za pomocą laski glebowej Egnera ze strefy korzenia się roślin, łącznie 120 prób. Pobór prób i analizy chemiczne były przeprowadzone według standardowych metod (Ostrowska i in. 1991). Oznaczenia prób zostały wykonane w laboratorium Katedry Ekologii i Ochrony Środowiska, Wydziału Inżynierii Środowiska i Inżynierii Mechnicznej, Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu. W próbkach glebowych oznaczono: azot ogólny (% i w 100 g gleby), azot mineralny mg N-NH₄ w 100 g gleby, azot mineralny mg N-NO₃ w 100 g gleby, fosfor mg P₂O₅ w 100 g gleby, fosfor mg P w 100 g gleby, potas mg K₂O w 100 g gleby, potas mg K w 100 g gleby, węgiel (%C), próchnicę (%), wilgotność gleby (%) oraz pH.

3.1.3.2. Parametry świetlne

Na każdym poletku zmierzono światło padające za pomocą czujnika światła LI-1500 Light Sensor Logger (Ryc. 21, Light Measurement 2015). Pomiary wykonywano w pełni rozwoju *Ophioglossum vulgatum* w słoneczną pogodę przy bezchmurnym niebie, w 2015 roku 17 września, a w 2016 roku 22 lipca. Wykonano następujące pomiary: (1) światło dochodzące, zmierzone na wysokości 1 m, (2) światło odbite, zmierzone na wysokości 1 m, (3) światło dochodzące, pomiar przy osobnikach *Ophioglossum vulgatum* i (4) światło odbite, pomiar przy osobnikach *Ophioglossum vulgatum*.



Ryc. 21. Czujnik światła LI-1500 Light Sensor Logger (wg Light Measurement 2015)

3.2. Analiza statystyczna

Wyniki pomiarów biometrycznych oraz analiz glebowych opracowano statystycznie. Obliczono średnie wartości poszczególnych cech, minimum i maximum, odchylenie standardowe oraz współczynnik zmienności. Do badania różnic pomiędzy rametami w określonych poletkach i kwadratach użyta została dwuczynnikowa analiza wariancji (ANOVA). Poletko, kwadrat i rok były czynnikiem grupującym, a cechy biometryczne ramet traktowane były jako zmienne zależne. Dodatkowo wykonana została statystyka opisowa cech biometrycznych i parametrów siedliskowych (glebowe, świetlne i roślin towarzyszących). Związki między powierzchnią blaszki liściowej (miarą alokacji w części asymilacyjne), a długością części sporofilowej bez ogonka (miara alokacji w reprodukcję) testowane były analiza korelacji. Analizy statystyczne wykonano przy użyciu programu Statistica, version 13 (TIBCO Software Inc. 2017).

W celu przeanalizowania zależności pomiędzy cechami biometrycznymi i parametrami środowiskowymi, zastosowano analizę kanonicznej korespondencji (CCA) (ter Braak 1986). W analizie brane są pod uwagę dwa zbiory zmiennych. Pierwszy składa się z danych uzyskanych z pomiarów morfologicznych (długość całej rośliny mierzona od powierzchni ziemi, długość części sporofilowej bez ogonka, długość części sporofilowej z ogonkiem, długość części trofofilowej, szerokość części trofofilowej mierzona w najszerszym miejscu, powierzchnia blaszki liściowej, liczba zarodni). Na wykresach jest on reprezentowany przez zielone kółka (cechy biometryczne części trofofilowej) i czerwone trójkąty (cechy biometryczne części sporofilowej). Drugi zbiór to parametry środowiskowe (m.in. dane glebowe, świetlne). Na wykresach są one przedstawione jako czarne strzałki (por. Borowiak i in. 2011). Istotność statystyczną zbadano przy pomocy testu permutacji (Monte Carlo). Do obliczeń użyto oprogramowania CANOCO ver. 5.12 (licencja nr c509808; ter Braak, Šmilauer 2018).

3.3. Nomenklatura

Nazwy taksonów z podklasy Ophioglossidae przyjęto za PPG I (2016) i Hassler (2023), nazwy pozostałych roślin naczyniowych wg Mirka i in. (2020), a nie występujących w Polsce za POWO (2023).

4. Wyniki

Łącznie na badanych 10 transektach oznakowano 533 ramety *Ophioglossum vulgatum*. Badając alokację zasobów analizie poddano następujące parametry biometryczne: (1) liczbę zarodni, (2) długość części sporofilowej bez ogonka, (3) długość części sporofilowej z ogonkiem, (4) długość części trofofilowej, (5) powierzchnię blaszki liściowej, (6) szerokość części trofofilowej mierzoną w najszerszym miejscu, (7) długość całej rośliny mierzoną od powierzchni ziemi. Za miarę alokacji we wzrost uznano powierzchnię blaszki liściowej, która jest wynikiem dwóch parametrów: długości części trofofilowej i szerokości części trofofilowej. Miarą alokacji w reprodukcję jest długość części sporofilowej bez ogonka. Pominięto liczbę zarodni w analizach, ponieważ jest ona wysoce i istotnie statystycznie dodatnio skorelowana we wszystkich latach z długością części sporofilowej bez ogonka ($r=0,64$; $p<0,05$). Długość części sporofilowej z ogonkiem uznano za zaburzoną miarę alokacji, gdyż zawarty w niej był ogonek, który morfologicznie dominuje w części sporofilowej i korelacja była znacznie mniejsza i nieistotna statystycznie ($r=0,12$; $p>0,05$).

Analizowano wyniki w latach 2014-2016 na poziomie całej powierzchni badawczej, która obejmowała 10 transektów. Każdy z transektów podzielony był na 3 kwadraty, numerowane od 1 do 3. W terenie oraz w eksperymencie były one odpowiednikiem zmieniających się warunków wilgotnościowych i innych parametrów glebowych. Z kolei poletka numerowane od 1 do 4 podlegały 4 różnym zabiegom:

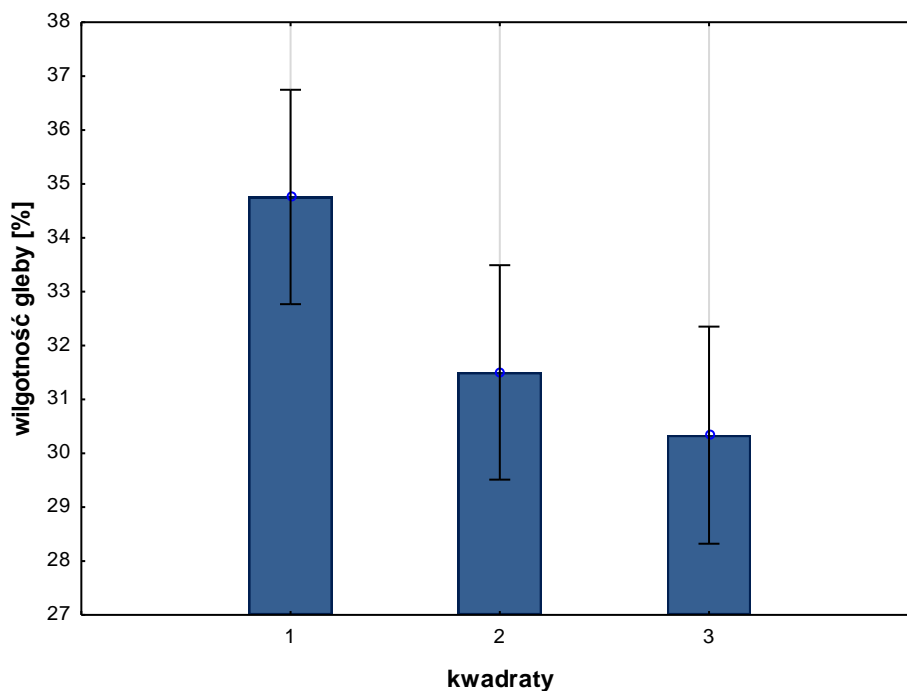
- poletko 1. 0/S – ucinanie ramet *Ophioglossum vulgatum*, bez koszenia roślin towarzyszących – imitacja wpływu roślinożerców;
- poletko 2. H/0 – koszenie roślin towarzyszących, bez ucinania ramet *O. vulgatum* – zmiana zagęszczenia konkurentów;
- poletko 3. 0/0 – brak ucinania i koszenia (zarówno ramet *O. vulgatum* jak i roślin towarzyszących) – brak użytkowania;
- poletko 4. H/S – poletko koszone całkowicie – użytkowanie zgodne z wytycznymi monitoringu siedlisk łąk świeżych (por. rozdz. 3.1.1.2).

Analizy statystyczne prowadzone były na poziomie transektów, kwadratów i poletek. Sformułowanie w „kwadratach pierwszych” oznacza, że do analizy były brane dane, dotyczące określonego parametru z wszystkich pierwszych kwadratów z wszystkich transektów. Tak samo postępowano w przypadku poletek i transektów.

4.1. Analiza warunków środowiskowych

4.1.1. Parametry glebowe

Wilgotność gleby różniła się istotnie statystycznie pomiędzy kwadratami we wszystkich transektach (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 2$, $F = 5,1615$, $p = 0,00712$) (Ryc. 22, Tabela 1). Najbardziej różniły się pomiędzy sobą kwadraty pierwsze ze średnią 34,8% i kwadraty trzecie ze średnią 30,34% (Test Scheffego, $df=1$, MS międzygrupowe = 40,367, $p=0,010100$) (Tabela 1).



Ryc. 22. Wilgotność gleby w kwadratach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

Tabela 1. Parametry glebowe w kwadratach. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych

Parametry glebowe [jednostka]	df	MS	F	Poziom istotności
wilgotność [%]	2	208,4	5,161	p < 0,01
azot ogólny [%]	2	0,02975	2,607	NS
azot mineralny [mg N-NH ₄ /100g gl.]	2	0,01362	0,0646	NS
fosfor [mgP/100g gl.]	2	0,2090	1,0486	NS
potas [mgK/100g gl.]	2	0,497	0,2739	NS
węgiel [%C]	2	2,711	1,496	NS
pH	3	0,065	1,2	NS

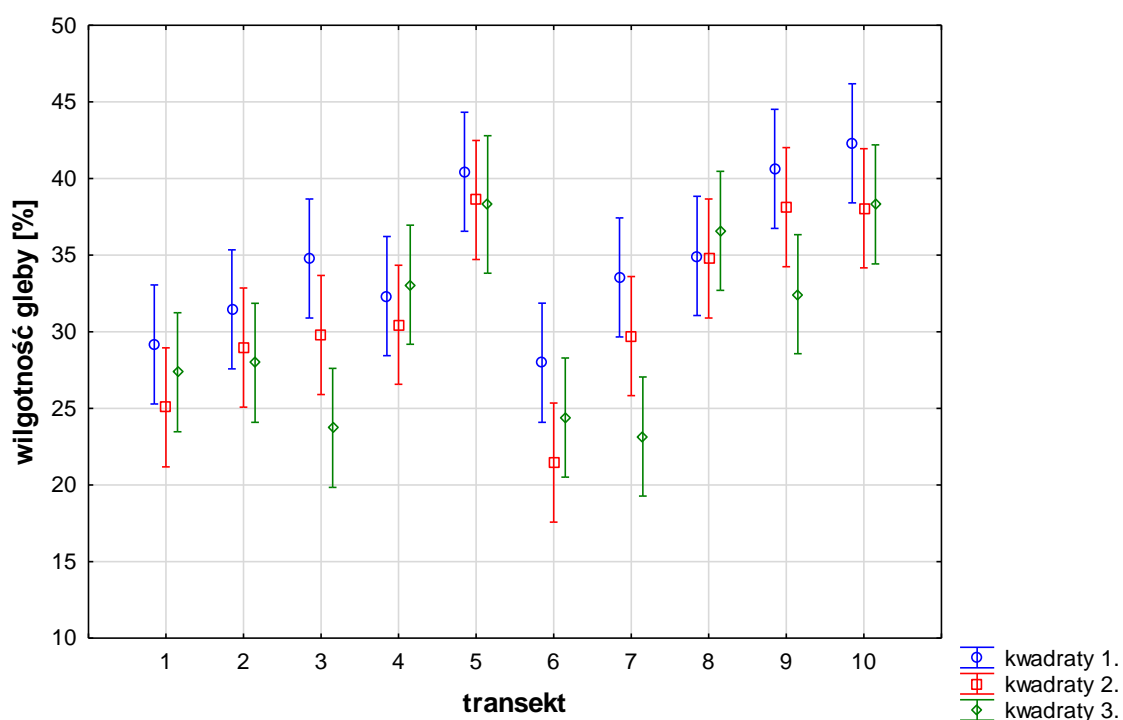
Nie stwierdzono istotnie statystycznie różnic pomiędzy kwadratami pod względem następujących parametrów glebowych: azot ogólny, azot mineralny, fosfor, potas, węgiel i pH (Tabela 2).

Tabela 2. Parametry glebowe w poszczególnych kwadratach

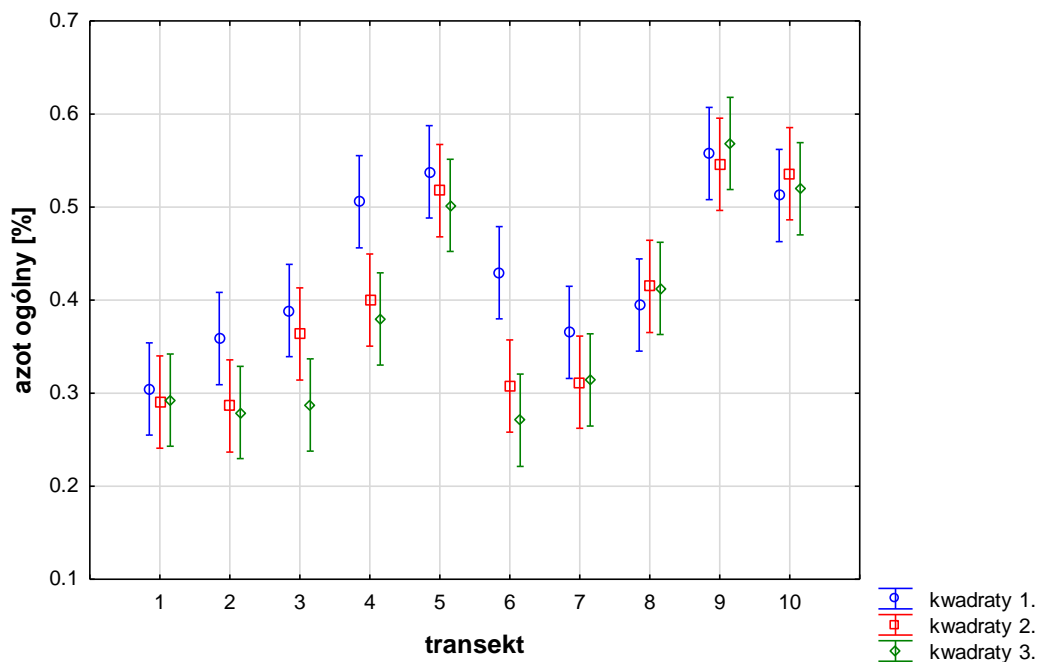
Parametry glebowe	Kwadraty 1.				Kwadraty 2.				Kwadraty 3.			
	Min.	Max.	Śr.	O. s.	Min.	Max.	Śr.	O. s.	Min.	Max.	Śr.	O. s.
wilgotność [%]	24,1	45,2	34,8	5,5	17,86	43,12	31,50	6,64	18,87	40,89	30,34	6,87
azot ogólny [%]	0,26	0,68	0,44	0,10	0,24	0,60	0,39	0,11	0,20	0,61	0,38	0,12
azot mineralny [mg N-NH ₄ /100g gl.]	0,29	4,02	0,83	0,6	0,29	1,74	0,83	0,37	0,34	1,88	0,80	0,36
fosfor [mgP/100g gl.]	0,48	3,14	1,11	0,51	0,43	2,29	0,97	0,37	0,40	2,57	1,02	0,44
potas [mgK/100g gl.]	1,05	7,54	3,09	1,35	1,24	10,1	2,97	1,44	1,04	7,20	2,87	1,24
węgiel [%C]	2,34	7,83	4,93	1,30	2,09	7,98	4,47	1,44	2,72	7,25	4,51	1,38
pH	6,24	7,26	6,70	0,24	5,84	7,32	6,67	0,32	5,89	7,47	6,63	0,36

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, Śr. – średnia, O. s. – odchylenie standardowe

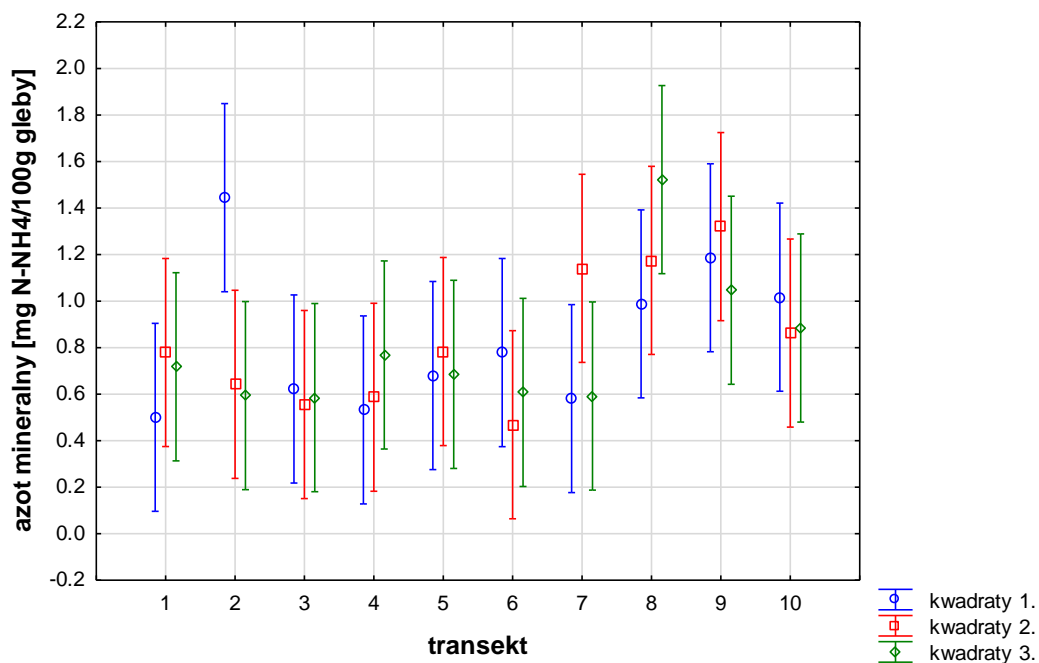
Wykonana analiza sprawdzająca, czy parametry glebowe różnią się w kwadratach pomiędzy transektami, nie wykazała dwuczynnikowego efektu. Osobno różni się wilgotność pomiędzy kwadratami i pomiędzy transektami (ANOVA dla układów czynnikowych; kwadrat: $df = 2$, $F = 12,669$, $p = 0,000014$, transekt: $df = 2$, $F = 20,973$, $p = 0,000000$) (Tabela 3, Ryc. 23). Podobnie jest pod względem innych parametrów glebowych, takich jak: azot mineralny, fosfor, potas i węgiel. Jedynie efekt dwuczynnikowy dotyczący kwadratu i transektu obejmuje parametr azotu ogólnego (ANOVA dla układów czynnikowych; kwadrat*transekt: $df = 18$, $F = 1,864$, $p = 0,029287$) i pH (ANOVA dla układów czynnikowych; kwadrat*transekt: $df = 18$, $F = 2,9$, $p = 0,000528$) (Ryc. 23-29, Tabela 3).



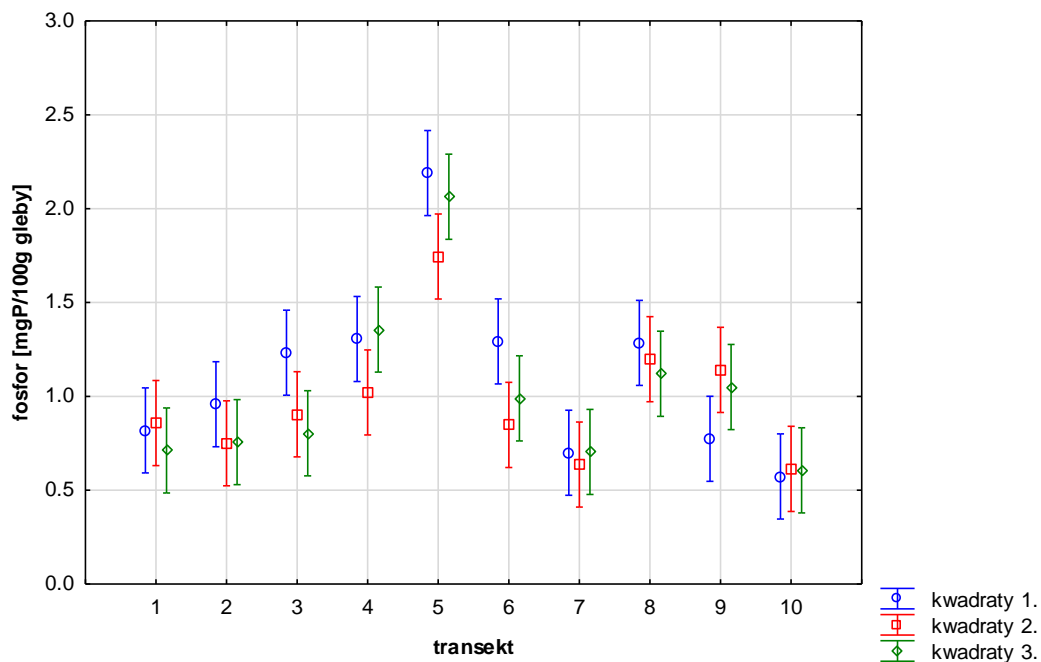
Ryc. 23. Wilgotność gleby w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy



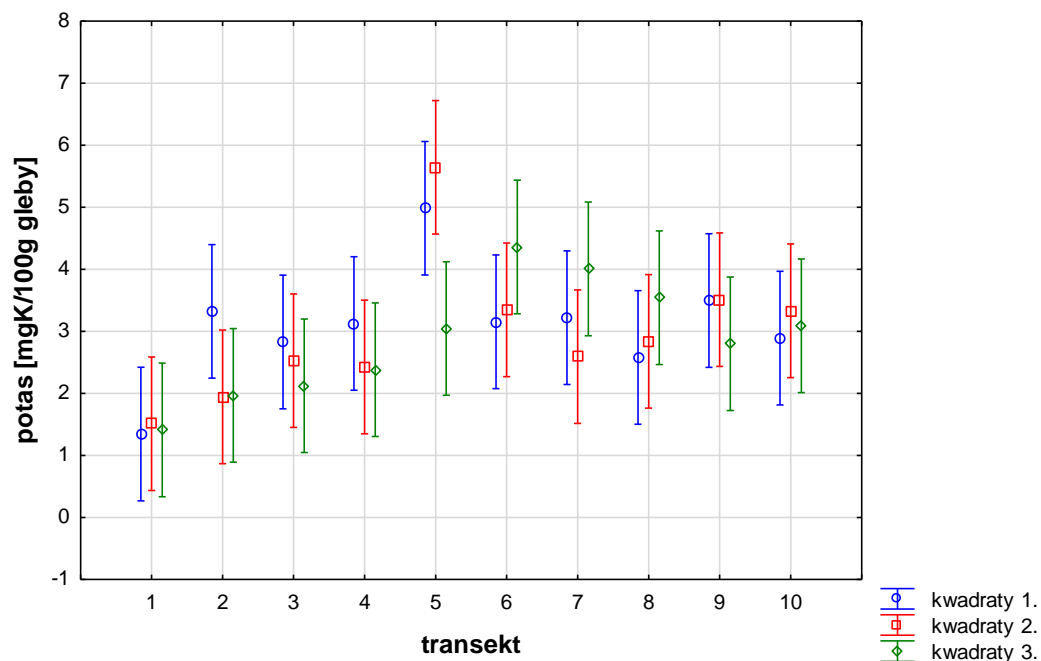
Ryc. 24. Azot ogólny w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy



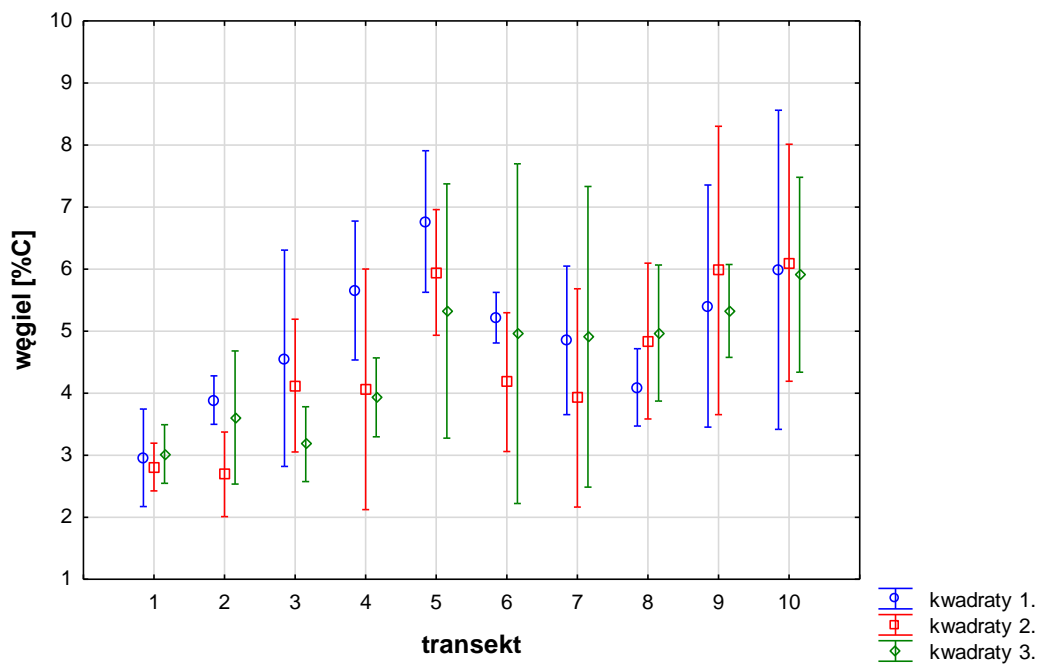
Ryc. 25. Azot mineralny w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy



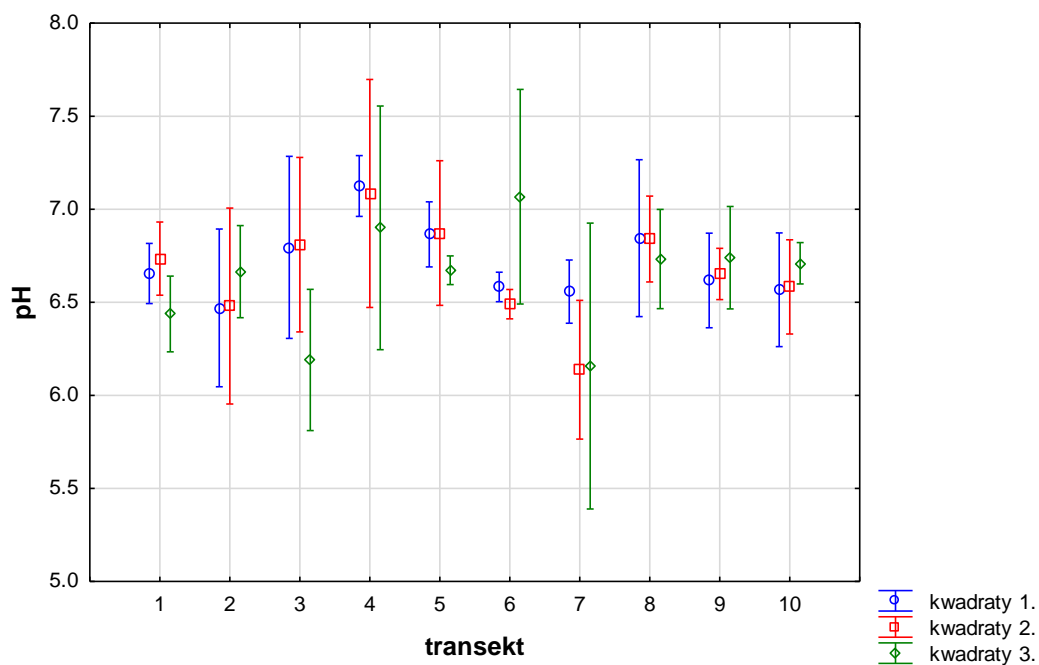
Ryc. 26. Fosfor w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy



Ryc. 27. Potas w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy



Ryc. 28. Węgiew w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy



Ryc. 29. Odczyn gleby w kwadratach i transektach w roku 2015. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

Tabela 3. Parametry glebowe w transektach. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych

Parametry glebowe [jednostka]	df	MS	F	Poziom istotności
wilgotność [%]	9	320,9	20,973	p < 0,000001
azot ogólny [%]	9	0,11420	45,862	p < 0,000001
azot mineralny [mg N-NH ₄ /100 g gl.]	9	1,31472	24,2109	p < 0,000001
fosfor [mgP/100 g gl]	9	1,8932	36,365	p < 0,000001
potas [mgK/100 g gl.]	9	8,247	7,0173	p < 0,000001
węgiel [%C]	9	18,95	15,101	p < 0,000001
pH	9	0,467	8,9	p < 0,000001

4.1.2. Warunki świetlne

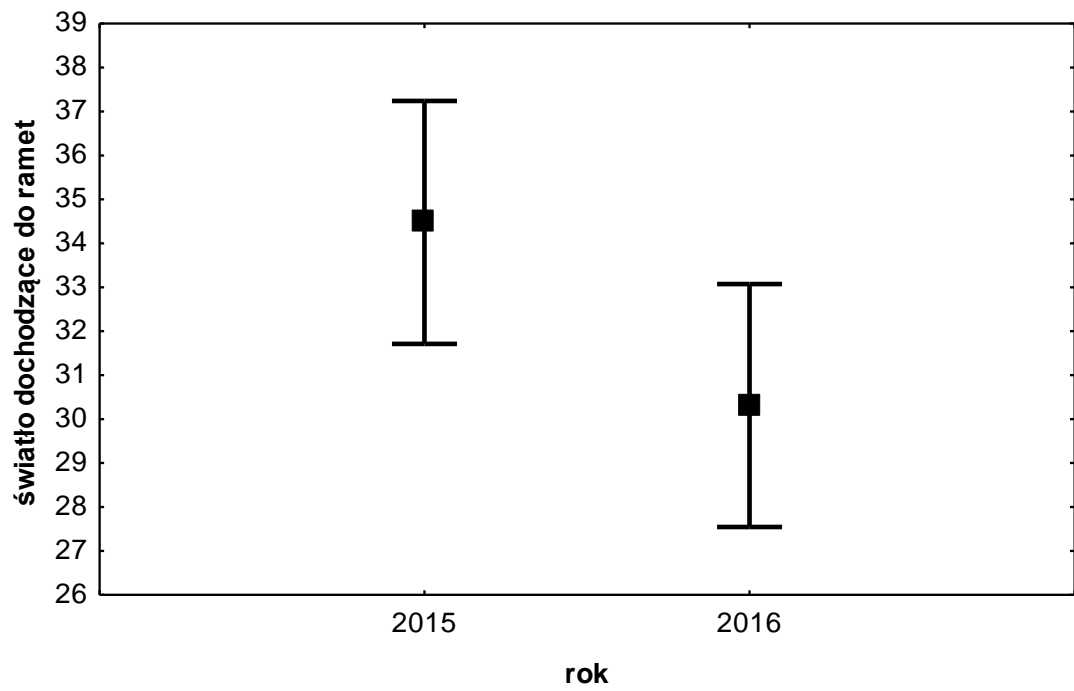
W roku 2015 nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic w natężeniu światła odbitego mierzonego na wysokości 1 m nad dominantami (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 0,637$, $p = 0,592494$), w natężeniu światła dochodzącego mierzonego przy ramecie *Ophioglossum vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 0,225$, $p = 0,878800$) i natężeniu światła odbitego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 0,45053$, $p = 0,717422$). W roku 2016 również nie odnotowano istotnie statystycznych różnic w natężeniu światła odbitego mierzonego na wysokości 1 m nad dominantami (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 0,21007$, $p = 0,889247$), w natężeniu światła dochodzącego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 0,3788$, $p = 0,768499$) i natężeniu światła odbitego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 0,56227$, $p = 0,641014$).

Analizując natężenie światła między rokiem 2015 i 2016 (Tabela 4) nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic między poletkami w świetle odbitym mierzonym 1 m nad dominantami *O. vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; poletko*rok: $df = 3$, $F = 0,2871$, $p = 0,834725$), ale stwierdzono istotne statystycznie różnice między samymi latami (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 3$, $F = 61,9400$, $p = 0,000000$). W natężeniu światła dochodzącego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 4,334$, $p = 0,038489$) (Ryc. 30) i natężeniu światła odbitego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum* (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 3$, $F = 31,144910$, $p = 0,000000$) między samymi latami także stwierdzono istotne statystyczne różnice.

Tabela 4. Natężenie światła dochodzącego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum* w poletkach w latach 2015-2016

	Rok 2015				Rok 2016			
	Min.	Max.	Śr.	O. s.	Min.	Max.	Śr.	O. s.
Poletka 1	8,4	46,0	34,4	7,8	2,2	68,9	35,0	19,1
Poletka 2	10,8	81,4	35,2	12,5	1,9	70,5	31,6	21,7
Poletka 3	8,4	66,1	33,2	9,4	0,9	63,0	27,1	16,9
Poletka 4	5,8	64,3	35,0	10,7	4,0	68,2	31,4	17,9

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, Śr. – średnia, O. s. – odchylenie standardowe



Ryc. 30. Natężenie światła dochodzącego mierzonego przy ramecie *O. vulgatum*. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

4.1.3. Rośliny towarzyszące *Ophioglossum vulgatum*

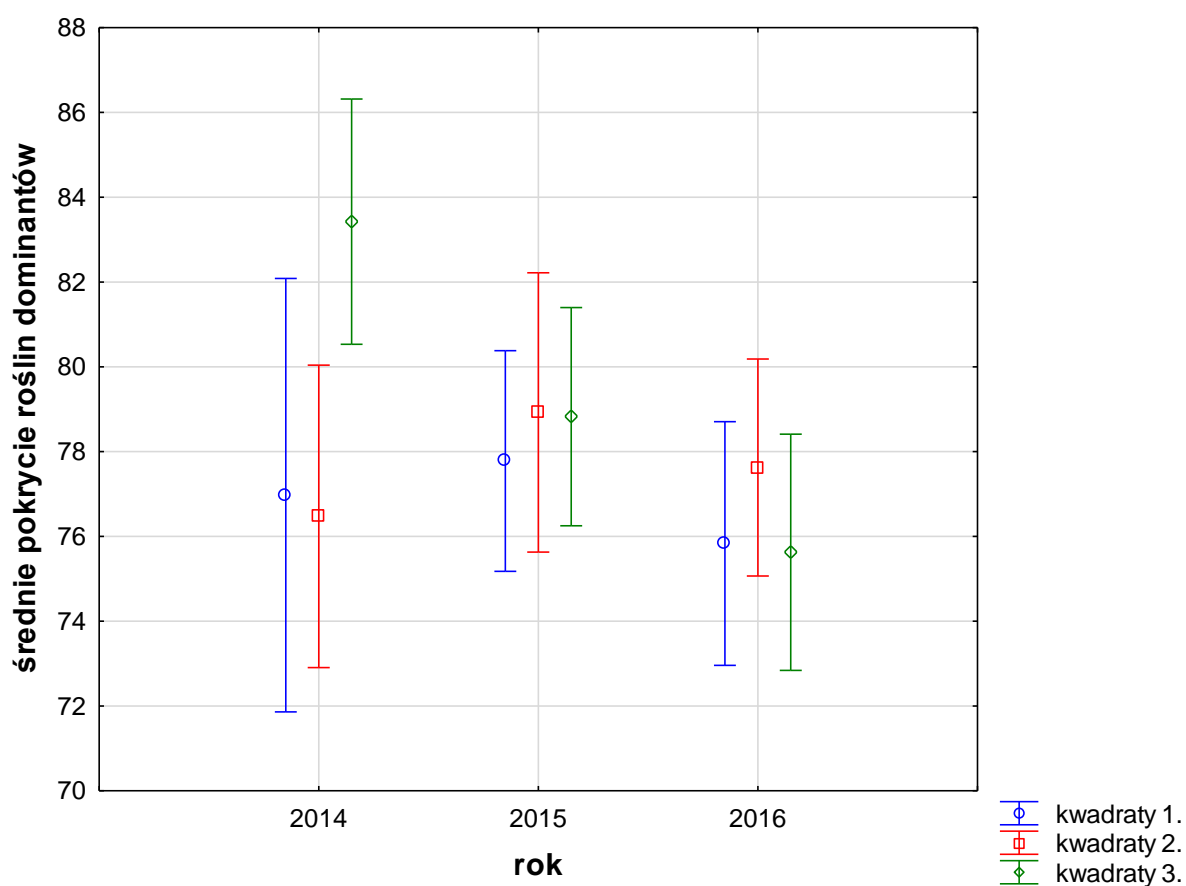
Różnorodność roślin towarzyszących populacji *Ophioglossum vulgatum* w obrębie wszystkich transektów w poszczególnych latach wynosiła: w 2014 roku – 65 gatunków, w 2015 roku – 52 gatunki i w roku 2016 – 58 gatunków (Tabela 5). Wśród gatunków dominujących zanotowano: *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv., *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Carex acutiformis* Ehrh., *Carex hirta* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv., *Equisetum palustre* L., *Festuca rubra* L. s. s., *Galium verum* L., *Holcus lanatus* L., *Phalaris arundinacea* L., *Phleum pratense* L. i *Vicia cracca* L.

Tabela 5. Wykaz gatunków roślin notowanych w obrębie badanych transektów w latach 2014-2016 (pogrubioną czcionką oznaczono gatunki dominujące)

Rok	Gatunki roślin
2014	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Anthoxanthum odoratum</i> L., <i>Arctium</i> sp., <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl, <i>Artemisia vulgaris</i> L., <i>Avenula pubescens</i> (Huds.) Dumort., <i>Briza media</i> L., <i>Carex acutiformis</i> L. , <i>Carex hirta</i> L. , <i>Carex pairae</i> F.W.Schultz, <i>Carex panicea</i> L., <i>Carex vulpina</i> L., <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. , <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B., <i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn., <i>Epilobium hirsutum</i> L., <i>Equisetum palustre</i> L. , <i>Festuca arundinacea</i> Schreb., <i>Festuca pratensis</i> Huds., <i>Galeopsis</i> sp., <i>Galium aparine</i> L., <i>Galium mollugo</i> L., <i>Galium uliginosum</i> L., <i>Galium verum</i> L. , <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Holcus lanatus</i> L. , <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Hypochoeris radicata</i> L., <i>Juncus articulatus</i> L., <i>Juncus effusus</i> L., <i>Juncus inflexus</i> L., <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Lotus uliginosus</i> L., <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej., <i>Lychnis flos-cuculi</i> (L.) Greuter & Burdet, <i>Lycopus europaeus</i> L., <i>Lysimachia vulgaris</i> L., <i>Lythrum salicaria</i> L., <i>Mentha aquatica</i> L., <i>Myosotis palustris</i> L., <i>Ophioglossum vulgatum</i> L., <i>Phalaris arundinacea</i> L. , <i>Phleum pratense</i> L. , <i>Pimpinella major</i> L. Huds., <i>Poa pratensis</i> L., <i>Polygonum amphibium</i> (L.) Delarbre, <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Potentilla reptans</i> L., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Rumex acetosa</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Scutellaria galericulata</i> L., <i>Selinum carvifolia</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Trifolium pratense</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Vicia angustifolia</i> L., <i>Vicia cracca</i> L. , <i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray, <i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.
2015	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Agrostis capillaris</i> L., <i>Agrostis gigantea</i> Roth, <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Anthoxanthum odoratum</i> L., <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl, <i>Avenula pubescens</i> (Huds.) Dumort., <i>Briza media</i> L., <i>Carex acutiformis</i> L. , <i>Carex hirta</i> L. , <i>Carex panicea</i> L., <i>Carex vulpina</i> L., <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. , <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop., <i>Cirsium vulgare</i> (Savi.) Ten., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B. , <i>Equisetum palustre</i> L., <i>Festuca rubra</i> L. , <i>Galeopsis tetrahit</i> L., <i>Galium mollugo</i> L., <i>Galium uliginosum</i> L., <i>Galium verum</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Holcus lanatus</i> L., <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Hypochoeris radicata</i> L., <i>Juncus effusus</i> L., <i>Juncus inflexus</i> L., <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Lychnis flos-cuculi</i> (L.) Greuter & Burdet, <i>Lycopus europaeus</i> L., <i>Lysimachia vulgaris</i> L., <i>Lythrum salicaria</i> L., <i>Mentha aquatica</i> L., <i>Ophioglossum vulgatum</i> L., <i>Phalaris arundinacea</i> L., <i>Phleum pratense</i> L., <i>Pimpinella major</i> L. Huds., <i>Poa palustris</i> L., <i>Polygonum amphibium</i> (L.) Delarbre, <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Potentilla reptans</i> L., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus repens</i> L., <i>Rumex acetosa</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Vicia cracca</i> L., <i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.
2016	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Agrostis gigantea</i> L., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Anthoxanthum odoratum</i> L., <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. & C. Presl. , <i>Avenula pubescens</i> (Huds.) Dumort. , <i>Briza media</i> L., <i>Carex acutiformis</i> L. , <i>Carex hirta</i> L. , <i>Carex pairae</i> F.W.Schultz, <i>Cerastium holosteoides</i> Fr. em. Hyl., <i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. , <i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop., <i>Cirsium vulgare</i> Savi.) Ten., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B. , <i>Equisetum palustre</i>

	<i>L.</i> , <i>Festuca rubra</i> L., <i>Galium mollugo</i> L., <i>Galium palustre</i> L., <i>Galium uliginosum</i> L., <i>Galium verum</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Holcus lanatus</i> L., <i>Hypericum perforatum</i> L., <i>Juncus effusus</i> L., <i>Juncus inflexus</i> L., <i>Lathyrus pratensis</i> L., <i>Leontodon hispidus</i> L., <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej., <i>Lychnis flos-cuculi</i> (L.) Greuter & Burdet, <i>Lycopus europaeus</i> L., <i>Lysimachia vulgaris</i> L., <i>Lythrum salicaria</i> L., <i>Mentha aquatica</i> L., <i>Mentha arvensis</i> L., <i>Ophioglossum vulgatum</i> L., <i>Phalaris arundinacea</i> L. , <i>Phleum pratense</i> L., <i>Pimpinella major</i> L. Huds., <i>Pimpinella saxifraga</i> L., <i>Plantago lanceolata</i> L., <i>Poa palustris</i> L., <i>Poa pratensis</i> L., <i>Polygonum amphibium</i> L.) Delarbre, <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Potentilla reptans</i> L., <i>Ranunculus acris</i> L., <i>Ranunculus repens</i> L., <i>Rumex acetosa</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Taraxacum officinale</i> L., <i>Tragopogon pratensis</i> L., <i>Trifolium medium</i> L., <i>Urtica dioica</i> L., <i>Veronica chamaedrys</i> L., <i>Vicia cracca</i> L., <i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray
--	--

Średnie pokrycie roślin dominujących nie różni się pomiędzy poletkami w latach 2014-2016 (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 6$, $F = 0,43$, $p = 0,859746$). Stwierdzono istotnie statystyczne różnice w średnim pokryciu roślin dominujących w latach 2014-2016 między kwadratami (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 4$, $F = 2,47$, $p = 0,044422$) (Ryc. 31). W roku 2014 najwyższą średnią wartość ma pokrycie roślin dominujących w kwadratach trzecich i wynosi ono 83,4%, w roku 2015 i 2016 w kwadratach drugich (kolejno 78,9%, 77,6%) (Tabela 6).



Ryc. 31. Średnie pokrycie roślin dominujących w kwadratach w latach 2014-2016. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

Tabela 6. Średnie pokrycie roślin dominujących w kwadratach w latach 2014-2016 wyrażone w procentach

	Rok 2014				Rok 2015				Rok 2016			
	Min.	Max.	Śr.	O. s.	Min.	Max.	Śr.	O. s.	Min.	Max.	Śr.	O. s.
Kwadraty 1.	25,0	98,0	77,0	15,1	65,0	95,0	77,9	7,7	65,0	90,0	75,8	8,5
Kwadraty 2.	50,0	90,0	76,5	10,5	65,0	99,0	78,9	10,3	65,0	90,0	77,6	8,0
Kwadraty 3.	65,0	100,0	83,4	9,0	65,0	90,0	78,8	8,0	60,0	90,0	75,6	8,7

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, Śr. – średnia, O. s. – odchylenie standardowe

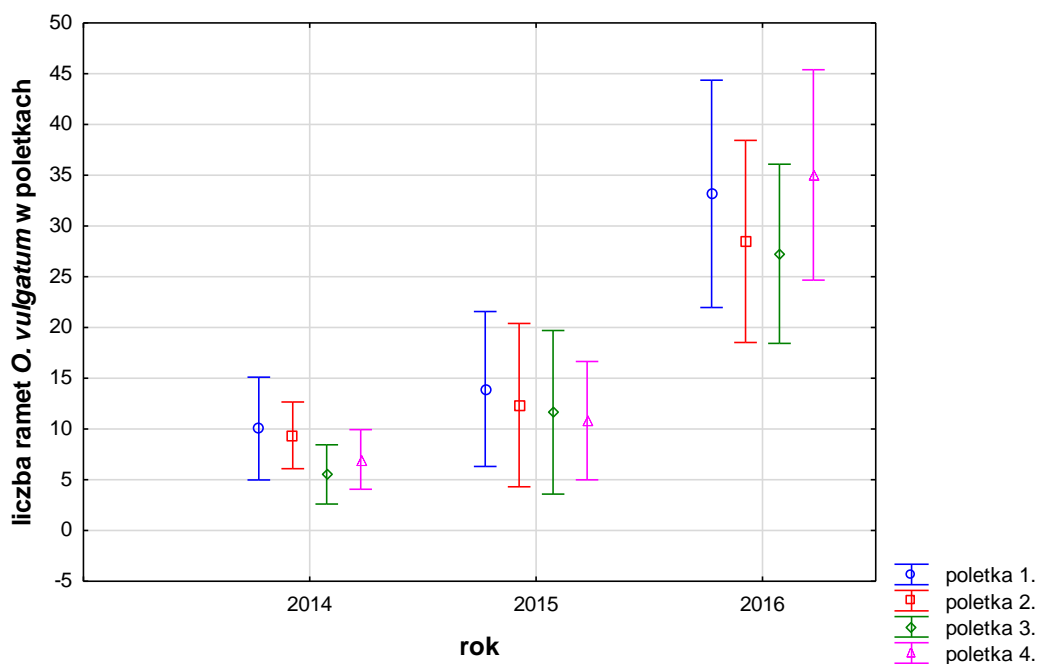
4.1.4. Liczba ramet *Ophioglossum vulgatum*

Najwięcej ramet w poletkach odnotowano w roku 2016 i wartość wahała się od 712 ramet w poletkach drugich do 1016 ramet w poletkach czwartych łącznie w czterech poletkach we wszystkich transektach było 3259 ramet. Najmniej było ramet w roku 2014, łącznie 567 (Tabela 7). Liczba ramet pomiędzy poletkami w poszczególnych latach nie różniła się istotnie statystycznie (ANOVA dla układów czynnikowych; poletko 1: $df = 3$, $F = 0,5337$, $p = 0,659606$) (Tabela 7, Ryc. 32). Liczba ramet różniła się istotnie statystycznie pomiędzy latami we wszystkich poletkach (ANOVA dla układów czynnikowych; poletko 1: $df = 2$, $F = 9,13871$, $p = 0,000343$; poletko 2: $df = 2$, $F = 6,65173$, $p = 0,002587$; poletko 3: $df = 2$, $F = 9,27965$, $p = 0,000319$; poletko 4: $df = 2$, $F = 13,42857$, $p = 0,000016$).

Tabela 7. Liczba ramet w poletkach w latach 2014-2016

Rok	2014				2015				2016			
Poletka	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.	1.	2.	3.	4.
Min.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
Max.	44	21	20	18	53	53	65	40	97	80	72	89
Śr.	10	9	6	7	14	12	12	11	33	28	27	35
Odch. st.	11	6	5	5	15	16	16	11	26	24	22	27
Suma poletka	211	150	94	112	251	210	198	184	796	712	735	1016
Suma w roku	567				843				3259			

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, Śr. – średnia, O. s. – odchylenie standardowe



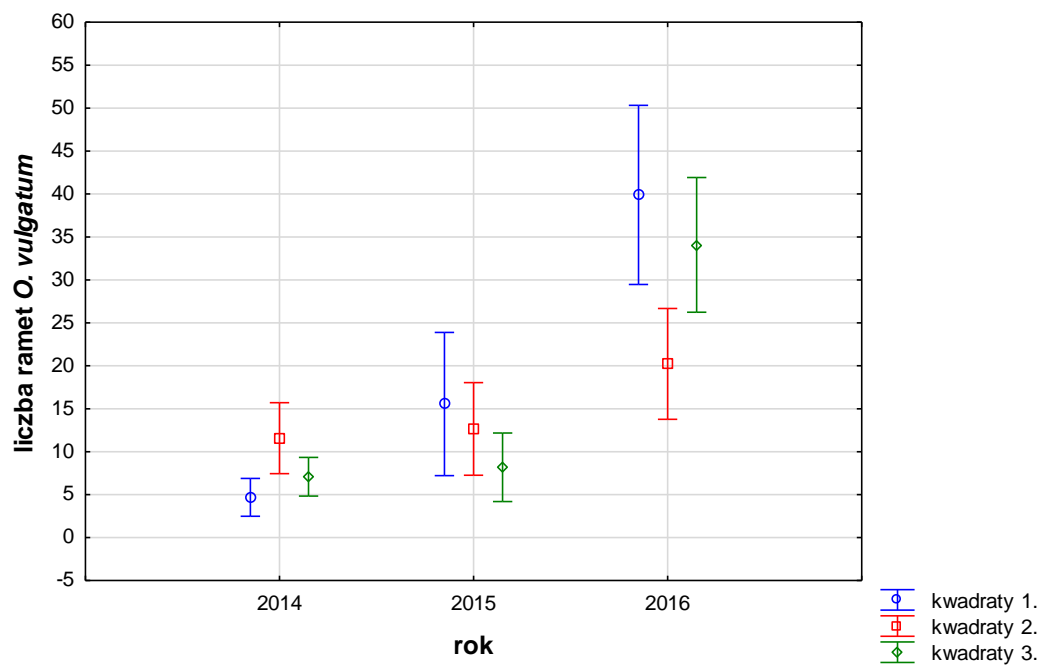
Ryc. 32. Liczba ramet w poletkach w latach 2014-2016. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

Liczba ramet różniła się istotnie statystycznie pomiędzy latami w kwadratach (ANOVA dla układów czynnikowych; $df = 4$, $F = 10,5400$, $p = 0,000000$; poletko 2: $df = 2$). Najwięcej ramet w kwadratach odnotowano w roku 2016 i wartość wahała się od 728 ramet w kwadratach drugich do 1295 ramet w kwadratach trzecich. Najmniej było ramet w kwadratach pierwszych roku 2014, łącznie 89 (Tabela 8, Ryc. 33).

Tabela 8. Liczba ramet w kwadratach w latach 2014-2016

Rok	2014			2015			2016		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
Min.	1	1	1	1	1	1	2	1	1
Max.	21	44	19	65	53	31	97	62	87
Śr.	5	12	7	16	13	8	40	20	34
Odch. st.	5	10	5	19	13	9	28	19	24
Suma w kwadratach	89	301	177	342	329	172	1237	728	1295
Suma w roku	567			843			3259		

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, Śr. – średnia, O. s. – odchylenie standardowe



Ryc. 33. Liczba ramet w kwadratach w latach 2014-2016. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

4.2. Alokacja zasobów

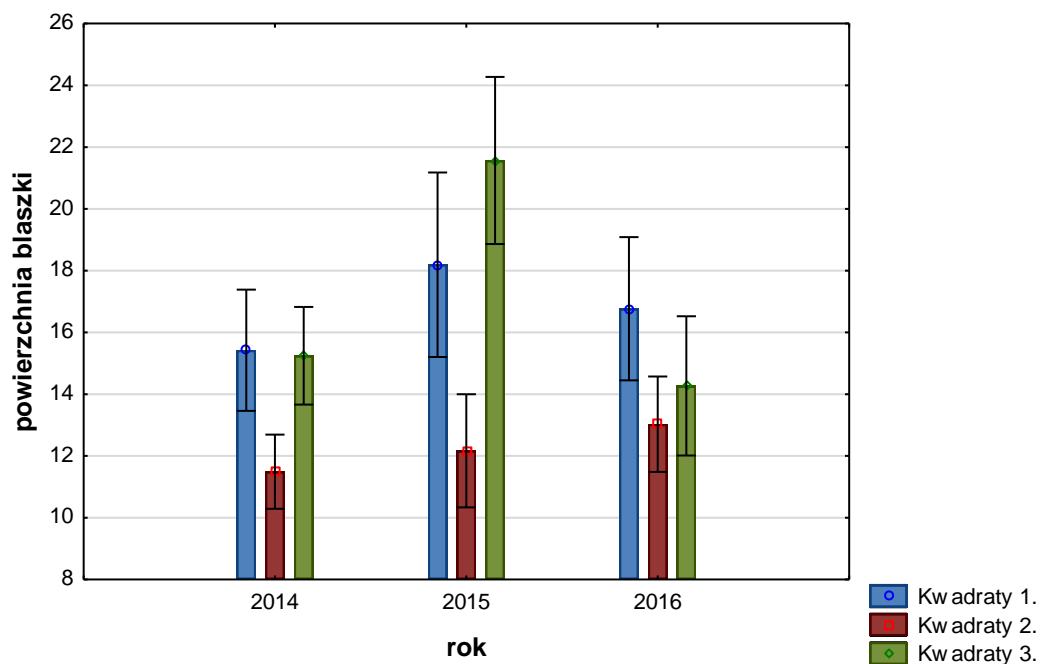
4.2.1. Alokacja we wzrost i reprodukcję, a wpływ parametrów glebowych

4.2.1.1. Powierzchnia blaszki liściowej

Każdy z kwadratów różni się istotnie statystycznie pod względem wilgotności, o czym wspomniano w poprzednim rozdziale (por. rozdz. 4.1.1). Stwierdzono istotnie statystyczne różnice w wielkości powierzchni blaszki liściowej pomiędzy latami w poszczególnych kwadratach (Tabela 9). W roku 2015 zaobserwowano największą powierzchnię blaszki liściowej w dwóch kwadratach transektów. W kwadratach pierwszych wszystkich transektów średnia powierzchnia wynosiła 18,2 cm², a w trzecich 19,5 cm². W roku 2014 średnie powierzchni blaszki liściowej w trzech kwadratach były niższe i wynosiły w kwadratach pierwszych 15,4 cm², drugich 11,5 cm² i w trzecich 15,2 cm². W roku 2016 tendencja była podobna – średnie powierzchnie blaszki liściowej w kwadratach były niższe niż w roku 2014 i wynosiły w kwadratach pierwszych 16,8 cm² i w trzecich 14,3 cm². Jedynie w kwadratach drugich średnia była wyższa niż w roku 2015 (Ryc. 34, Tabela 10). Zaobserwowano także, że w kwadratach drugich średnie wielkości powierzchni blaszki liściowej były najniższe we wszystkich latach i wahały się od 11,5 cm² do 13 cm², w kwadratach pierwszych i trzecich były najwyższe (Ryc. 34, Tabela 10).

Tabela 9. Wpływ pochodzenia subpopulacji ramet (kwadraty, zróżnicowane pod względem warunków siedliskowych) i roku na powierzchnię blaszki liściowej. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	2580,2	6,792	p < 0,01
Kwadrat	2	9437,9	24,842	p < 0,001
Rok × kwadrat	4	1384,6	3,645	p < 0,01
Błąd	978	379,9	-	-



Ryc. 34. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w poszczególnych kwadratach i w poszczególnych latach. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

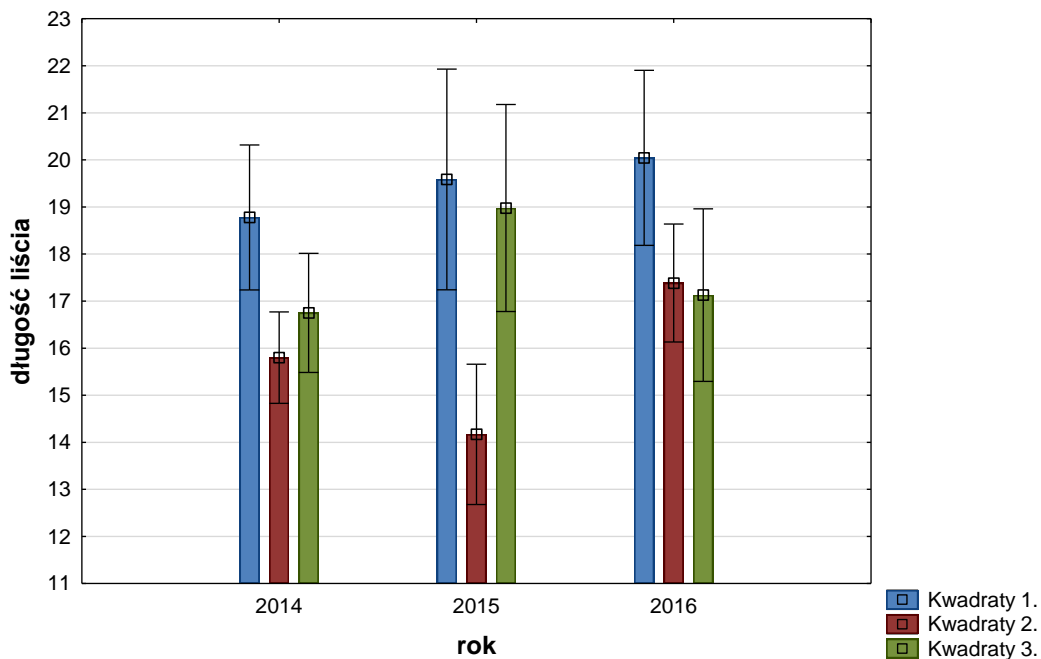
Tabela 10. Wielkość powierzchni blaszki liściowej w latach 2014-2016 w poszczególnych kwadratach (w cm²)

Rok	2014			2015			2016		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
Min.	1,3	1,5	1,4	3,1	2,5	6,6	3,7	1,6	1,5
Max.	92,3	39,1	41,3	43,5	47,9	54,3	61,5	45,8	40,1
Średnia	15,4	11,5	15,2	18,2	12,2	19,5	16,8	13,0	14,3
O. s.	12,3	6,7	8,5	9,7	7,8	10,9	11,1	7,4	9,1
N ważnych	95	253	146	41	109	50	68	153	72

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

4.2.1.2. Długość ramety

Stwierdzono, że długość ramety *Ophioglossum vulgatum* różni się istotnie statystycznie pomiędzy kwadratami. Nie zaobserwowano natomiast istotnych statystycznie różnic pomiędzy latami (Ryc. 35, Tabela 11). We wszystkich latach największe ramety stwierdzono w kwadratach pierwszych, gdzie średnia długość wynosi od 18,8 cm do 19,8 cm. Kolejne pod względem średniej długości są ramety z kwadratów trzecich – od 16,8 cm do 19,1 cm. Najmniejsze ramety obecne były w kwadratach drugich z długością od 14,2 cm do 17,4 cm (Tabela 12).



Ryc. 35. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w poszczególnych kwadratach i latach. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

Tabela 11. Wpływ pochodzenia subpopulacji ramet (kwadraty, zróżnicowane pod względem warunków siedliskowych) na długość ramety w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	95,1	3747,853	NS
Kwadraty	2	967,0	1,515	p < 0,001
Rok × kwadrat	4	147,5	15,399	NS
Błąd	999	62,8	2,349	-

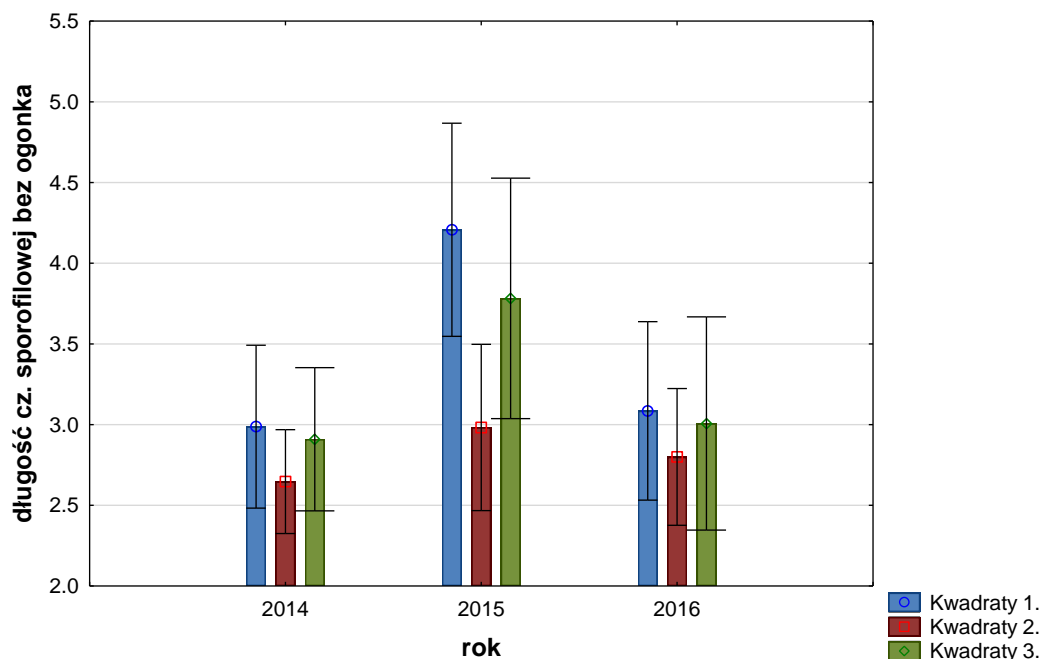
Tabela 12. Długość ramety w latach 2014-2016 w poszczególnych kwadratach (w cm²)

Rok	2014			2015			2016		
Kwadraty	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
Min.	6,5	4,5	1,6	3,1	4,3	6,2	8,7	7,4	6,8
Max.	43,9	37,0	38,8	54,4	34,5	45,1	40,2	39,2	41,9
Średnia	18,8	15,8	16,8	19,6	14,2	19,0	19,8	17,4	17,1
O. s.	9,1	7,5	7,4	10,8	7,5	9,2	8,4	6,9	7,5
N ważnych	102	256	151	44	109	50	68	154	72

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

4.2.1.3. Długość części sporofilowej bez ogonka

Średnia długość części sporofilowej bez ogonka różni się istotnie statystycznie pomiędzy latami oraz w kwadratach (Ryc. 36, Tabela 13). Największa jest w kwadratach pierwszych i waha się od 2,6 cm do 4,0 cm. Najmniejsza jest w kwadratach drugich i wynosi od 2,6 cm do 3,0 cm (Tabela 14).



Ryc. 36. Długość części sporofilowej bez ogonka *Ophioglossum vulgatum* w poszczególnych kwadratach i latach. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy

Tabela 13. Wpływ pochodzenia subpopulacji ramet (kwadraty, zróżnicowane pod względem warunków siedliskowych) i roku na długość części sporofilowej bez ogonka. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	10,293	6,549	NS
Kwadrat	2	7,503	4,774	p < 0,001
Rok × kwadrat	4	1,478	0,941	p < 0,01
Błąd	221	1,572	-	-

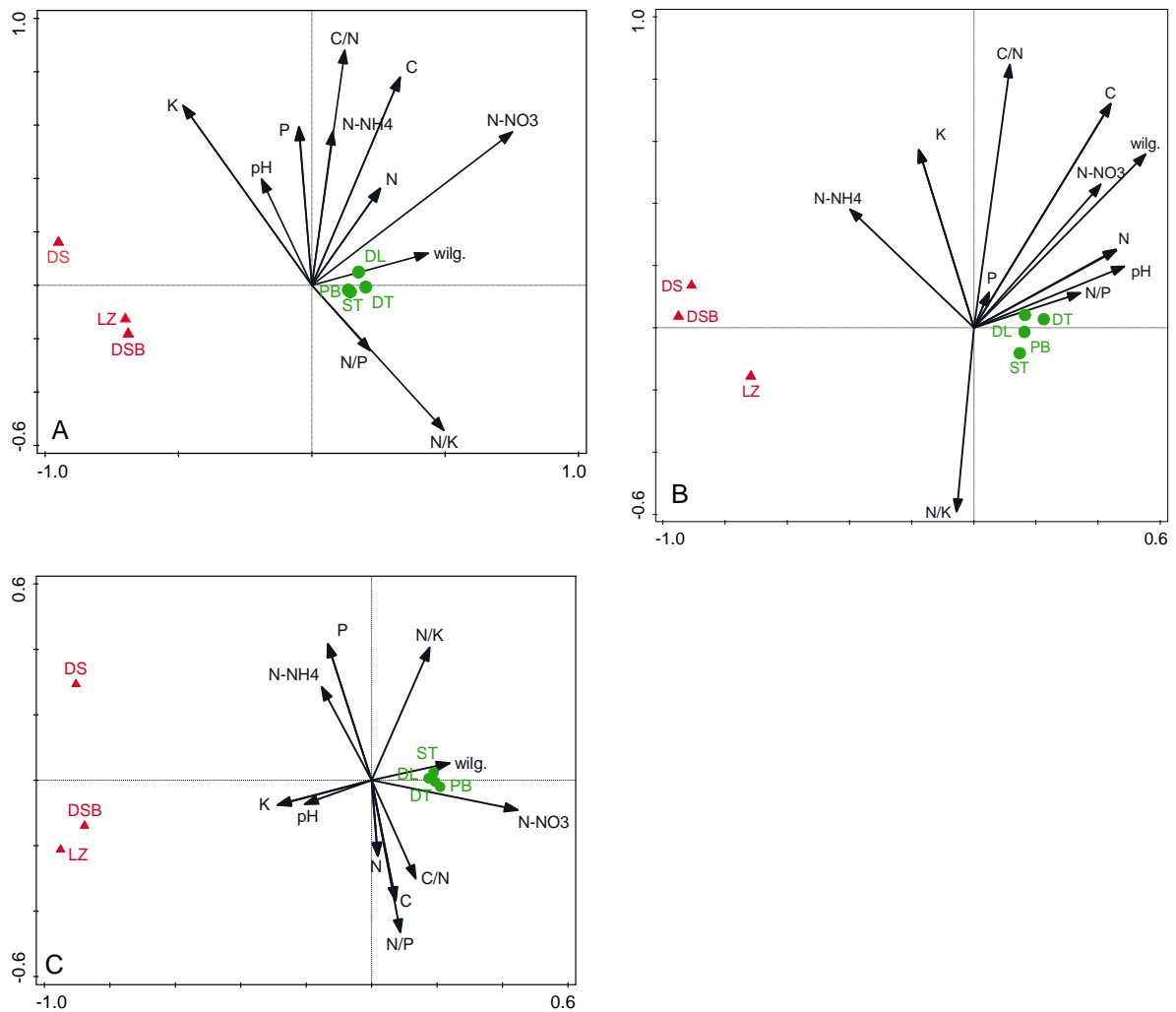
Tabela 14. Długość części sporofilowej bez ogonka w latach 2014-2016 w poszczególnych kwadratach (w cm)

Rok	2014			2015			2016		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
Min.	0,8	0,8	0,7	1,8	1,4	1,1	1,0	1,1	0,9
Max.	4,6	5,2	6,1	7,3	6,0	9,3	5,3	5,5	5,1
Średnia	3,0	2,6	2,9	4,2	3,0	3,4	3,1	2,8	3,0
O. s.	1,2	1,1	1,4	1,4	1,2	2,2	1,1	1,0	1,3
N ważnych	24	59	31	14	23	11	18	34	14

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

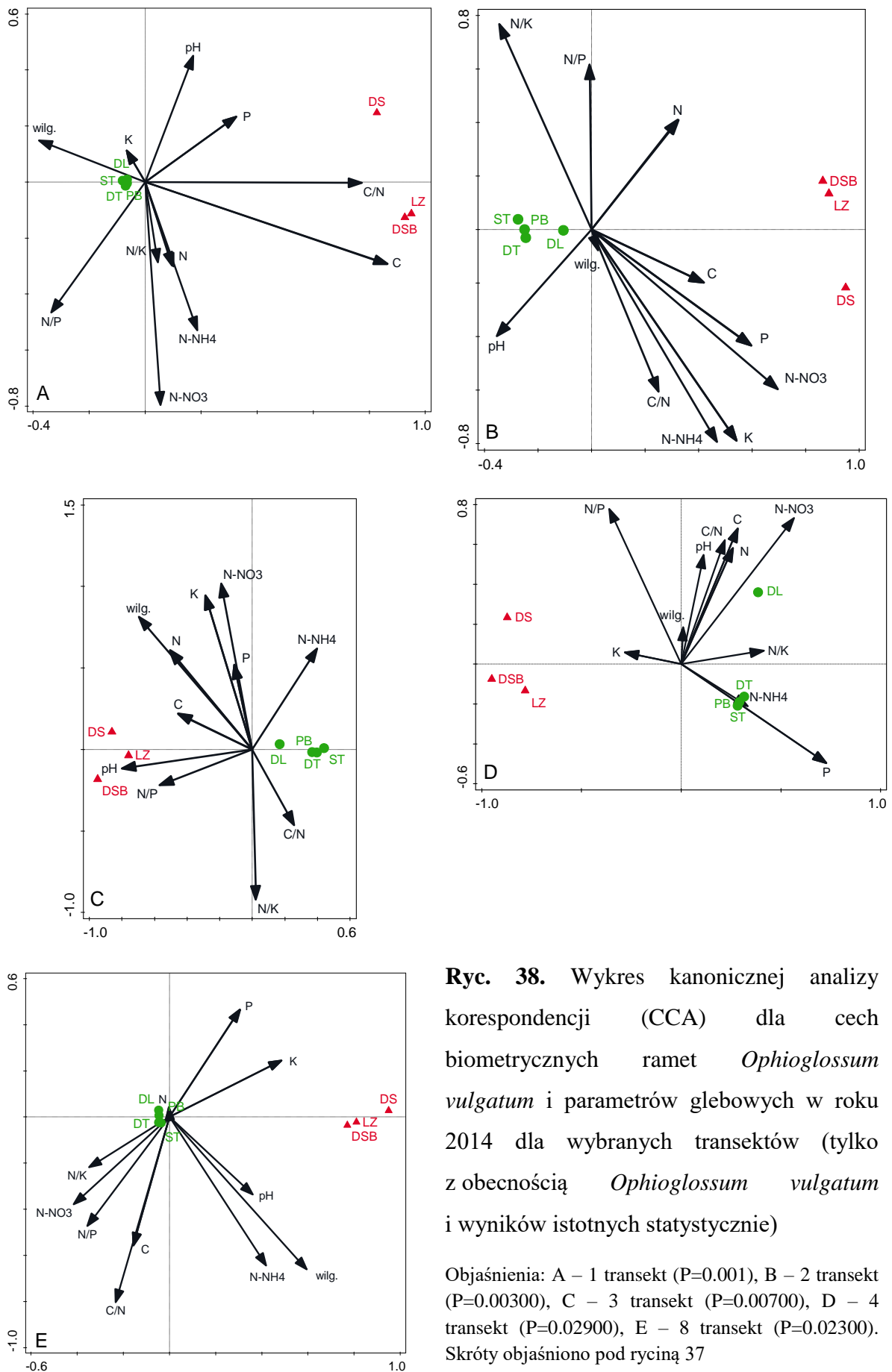
4.2.1.4. Zależności pomiędzy parametrami glebowymi, a cechami biometrycznymi

Analiza kanonicznej korespondencji (CCA) wykazała szereg korelacji pomiędzy parametrami glebowymi, a cechami biometrycznymi, będącymi miarami alokacji. Z elementami części trofofilowej (długość i szerokość części trofofilowej, powierzchnia blaszki, długość całej rośliny) najczęściej dodatnio skorelowane są następujące parametry glebowe: wilgotność, azot azotanowy i azot ogólny, a także stosunek azotu do fosforu oraz stosunek azotu do potasu (Ryc. 37-39). Dodatnie korelacje względem części sporofilowej najczęściej zanotowano z potasem, fosforem, węglem i azotem amonowym (Ryc. 37-39).



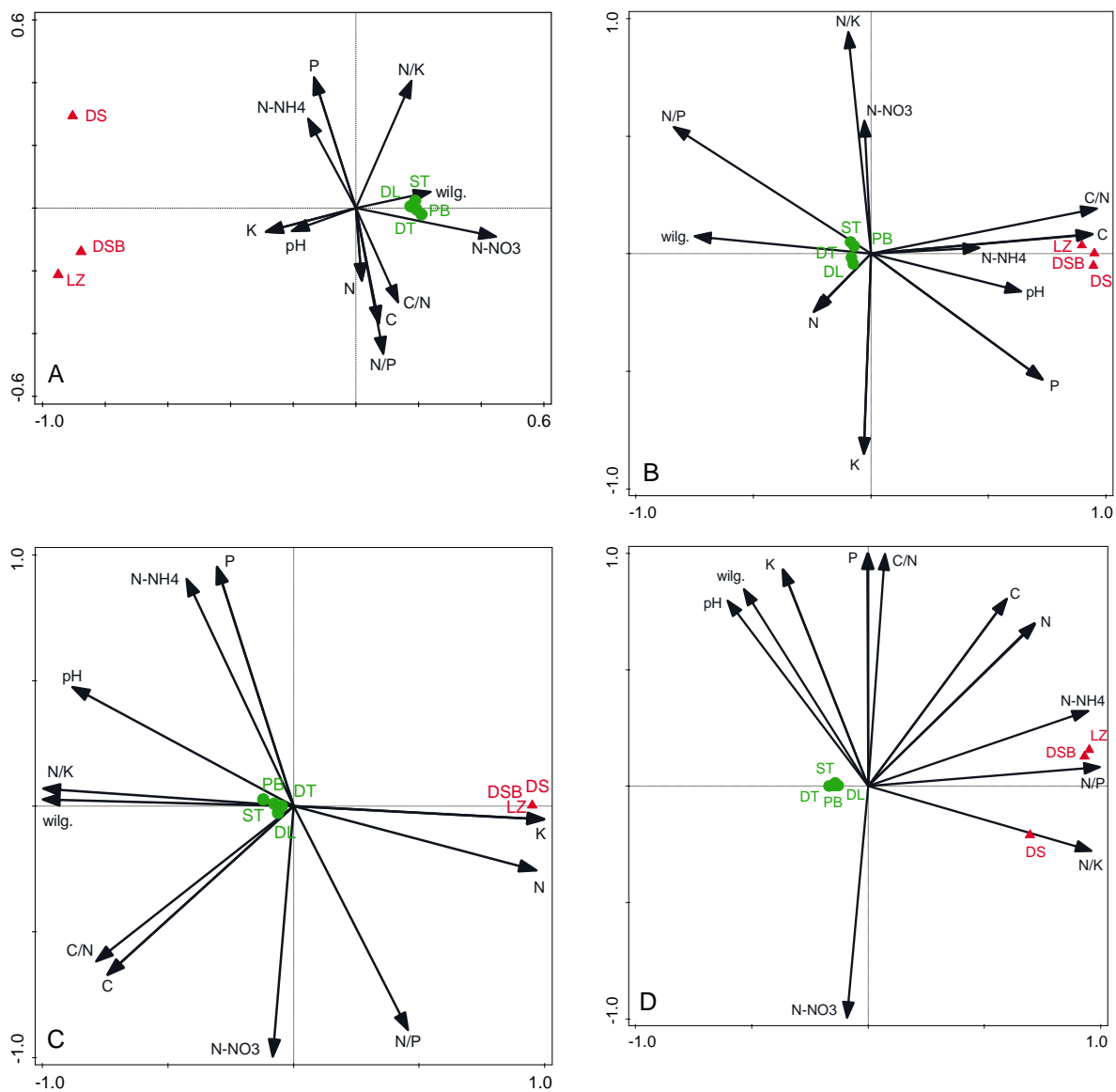
Ryc. 37. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i parametrów glebowych w latach 2014-2016

Objaśnienia: A – 2014 ($P = 0,001$), B – 2015 ($P = 0,02$), C – 2016 ($P = 0,002$). Cechy biometryczne części sporofilowej, DS – długość części sporofilowej z ogonkiem, DSB – długość części sporofilowej bez ogonka, LZ – liczba zarodni; cechy biometryczne części trofofilowej, DL – długość całej rośliny mierzona od powierzchni ziemi, DT – długość części trofofilowej, PB – powierzchnia blaszki liściowej, ST – szerokość części trofofilowej mierzona w najszerszym miejscu. Parametry glebowe, C – węgiel w %, C/N – stosunek węgla do azotu, K – potas w mg w 100 g gleby, N – azot ogólny w 100 g gleby, N-NH₄ – azot mineralny, mg N-NH₄ w 100 g gleby, N-NO₃ – azot mineralny, mg N-NO₃ w 100 g gleby, N/K – stosunek azotu do potasu, N/P – stosunek azotu do fosforu, pH – ilościowa skala kwasowości i zasadowości gleby, P – fosfor w mg w 100 g gleby, wilg. – wilgotność gleby w %



Ryc. 38. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i parametrów glebowych w roku 2014 dla wybranych transektów (tylko z obecnością *Ophioglossum vulgatum* i wyników istotnych statystycznie)

Objaśnienia: A – 1 transekt (P=0.001), B – 2 transekt (P=0.00300), C – 3 transekt (P=0.00700), D – 4 transekt (P=0.02900), E – 8 transekt (P=0.02300). Skróty objaśniono pod ryciną 37



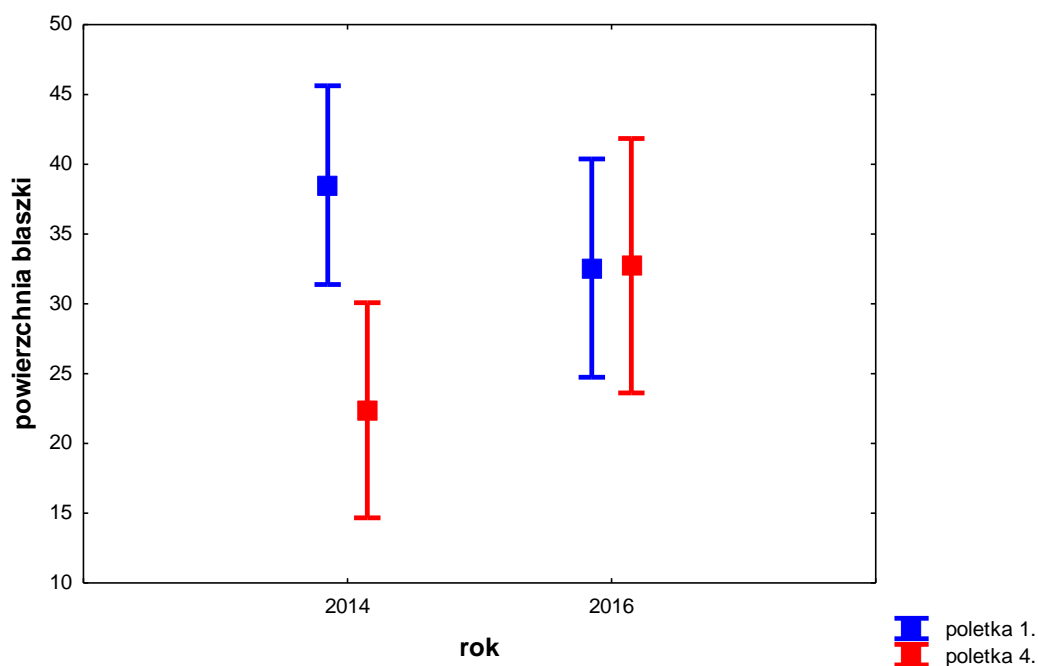
Ryc. 39. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i parametrów glebowych w latach 2014-2016 dla wybranych kwadratów (tylko z obecnością *O. vulgatum* i wyników istotnych statystycznie)

Objaśnienia: A – kwadrat 1B (2014) ($P=0.00200$), B – kwadrat 1C (2014) ($P=0.0010$), C – kwadrat 2C (2014) ($P=0.0010$), D – kwadrat 7B (2015) ($P=0.011$). Skróty objaśniono pod ryciną 37

4.2.2. Alokacja zasobów, a konkurencja i dostępność światła

4.2.2.1. Powierzchnia blaszki liściowej

W poletkach, gdzie koszone konkurentów *Ophioglossum vulgatum* nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic w powierzchni blaszki liściowej w ramach poletek we wszystkich kwadratach w latach 2014-2016 (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 1,685$, $p = 0,186489$; poletko: $df = 1$, $F = 0,105$, $p = 0,746589$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 1,585$, $p = 0,205926$). Analizując dane z pojedynczych kwadratów, również nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic w powierzchni blaszki liściowej w latach 2014-2016 w kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 0,4272$, $p = 0,653083$; poletko: $df = 1$, $F = 1,9303$, $p = 0,166615$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 2,9468$, $p = 0,055296$), w kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 3,0776$, $p = 0,048006$; poletko: $df = 1$, $F = 0,0043$, $p = 0,947992$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 0,9313$, $p = 0,395531$) i kwadratach trzecich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 3,0024$, $p = 0,048006$; poletko: $df = 1$, $F = 0,0082$, $p = 0,928167$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 0,2888$, $p = 0,749680$). Porównując powierzchnię blaszki liściowej przed zabiegiem koszenia konkurentów w roku 2014 i po dwóch zabiegach (wykonanych wcześniej w roku 2014 i 2015) w roku 2016 w kwadratach pierwszych, wykazano istotny statystycznie spadek w wielkości powierzchni blaszki liściowej. W poletkach kontrolnych, gdzie nie wykonywano zabiegu zaobserwowano wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej (Ryc. 40, Tabele 15-16).



Ryc. 40. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach pierwszych w latach 2014-2016 a wpływ konkurentów. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletko: 1 – poletko, gdzie usuwano konkurentów, 4 – poletko kontrolne

Tabela 15. Wpływ zabiegu koszenia konkurentów na powierzchnię blaszki liściowej w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty pierwsze

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	1	158,9	0,2992	NS
Poletka	1	2081,6	3,9196	p < 0,05
Rok × poletko	1	2171,7	4,0888	p < 0,05
Błąd	131	531,1	-	-

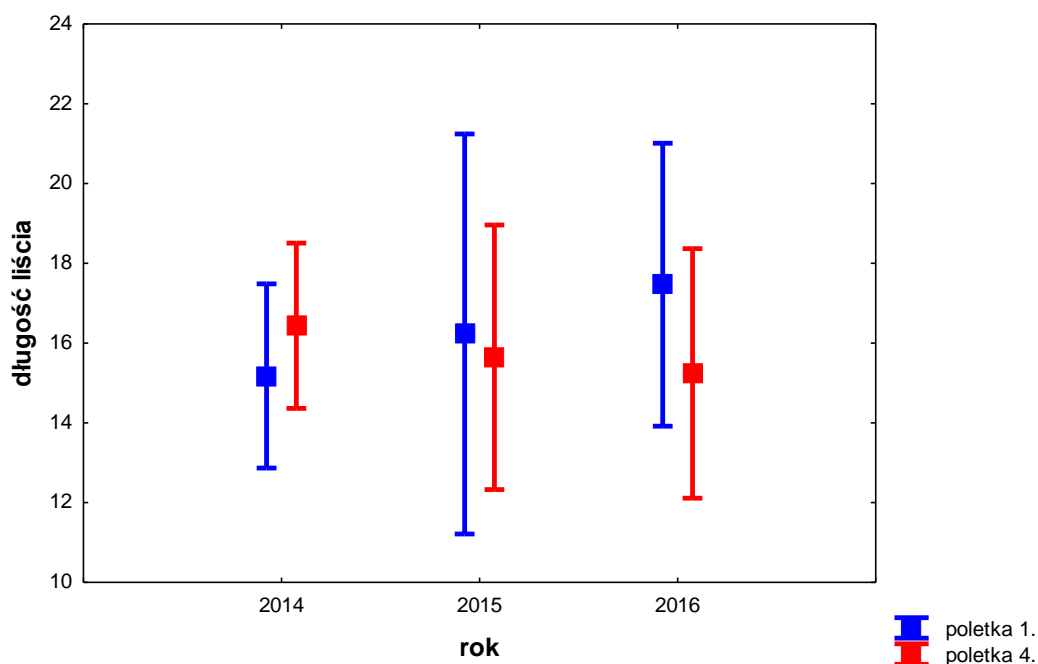
Tabela 16. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach pierwszych w poletkach pierwszych (koszenie konkurentów) i czwartych (poletka kontrolne) w cm²

Rok	2014		2015		2016	
Poletka	1.	4.	1.	4.	1.	4.
Min.	6,1	2,3	9,5	3,1	1,0	5,9
Max.	56,7	44,0	54,9	72,2	69,2	64,4
Średnia	38,5	22,4	33,9	35,0	32,6	32,7
O. s.	32,2	12,2	14,1	21,3	17,9	22,3
N ważnych	41	35	19	16	34	25

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

4.2.2.2 Długość ramety

Analizując wpływ koszenia konkurentów na długość ramety w latach 2014-2016 we wszystkich kwadratach nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 1,218$, $p = 0,296581$; poletko: $df = 1$, $F = 0,626$, $p = 0,429271$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 0,002$, $p = 0,998440$). Nie odnotowano również istotnie statystycznych różnic, biorąc pod uwagę ramety tylko z kwadratów pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 0,1878$, $p = 0,828915$; poletko: $df = 1$, $F = 0,0097$, $p = 0,921854$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 1,2330$, $p = 0,293923$) i kwadratów drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 1,2276$, $p = 0,294936$; poletko: $df = 1$, $F = 2,8651$, $p = 0,09187$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 0,8515$, $p = 0,428152$). W kwadratach trzecich w poletkach gdzie koszone konkurentów zaobserwowano istotnie statystycznie wzrost długości ramety. Średnia wartość wynosiła od 15,2 cm do 17,5 cm (Ryc. 41, Tabele 17-18).



Ryc. 41. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w latach 2014-2016, a wpływ konkurentów. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 1. – poletka, w których usuwano konkurentów, 4. – poletka kontrolne

Tabela 17. Wpływ zabiegu koszenia konkurentów na powierzchnię blaszki liściowej w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA dla układów czynnikowych, kwadraty pierwsze

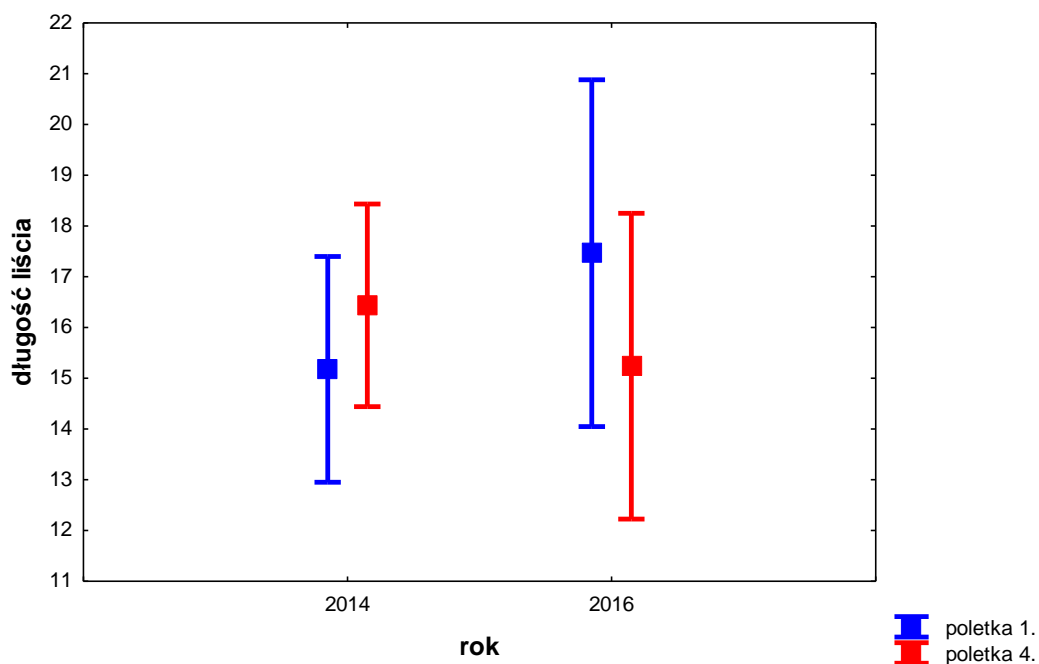
Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	44,55	0,6022	NS
Poletka	1	998,39	13,4936	p < 0,001
Rok × poletko	2	87,86	1,1875	NS
Błąd	140	73,99	-	-

Tabela 18. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach trzecich w poletkach pierwszych (koszenie konkurentów) i czwartych (poletka kontrolne) w cm

Rok	2014		2015		2016	
	1.	4.	1.	4.	1.	4.
Min.	4,1	6,0	6,2	7,6	8,5	7,6
Max.	33,6	38,8	32,8	34,6	31,0	30,2
Średnia	15,2	16,4	16,2	15,6	17,5	15,2
Odch. stand.	5,5	7,2	9,3	7,2	6,8	5,9
N ważnych	33	41	7	16	14	18

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

Badając długość ramety po stosowaniu przez dwa lata zabiegu usuwania konkurentów nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic pomiędzy latami 2014 i 2016 w kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,4148, p = 0,520622; poletko: df = 1, F = 1,2438, p = 0,266670; rok × poletko: df = 1, F = 0,5726 p = 0,450502) i kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,1578, p = 0,692042; poletko: df = 1, F = 0,1234, p = 0,726137; rok × poletko: df = 1, F = 1,6165 p = 0,207166). W kwadratach trzecich odnotowano istotnie statystyczną różnicę w długości ramety (Ryc. 42, Tabela 19).



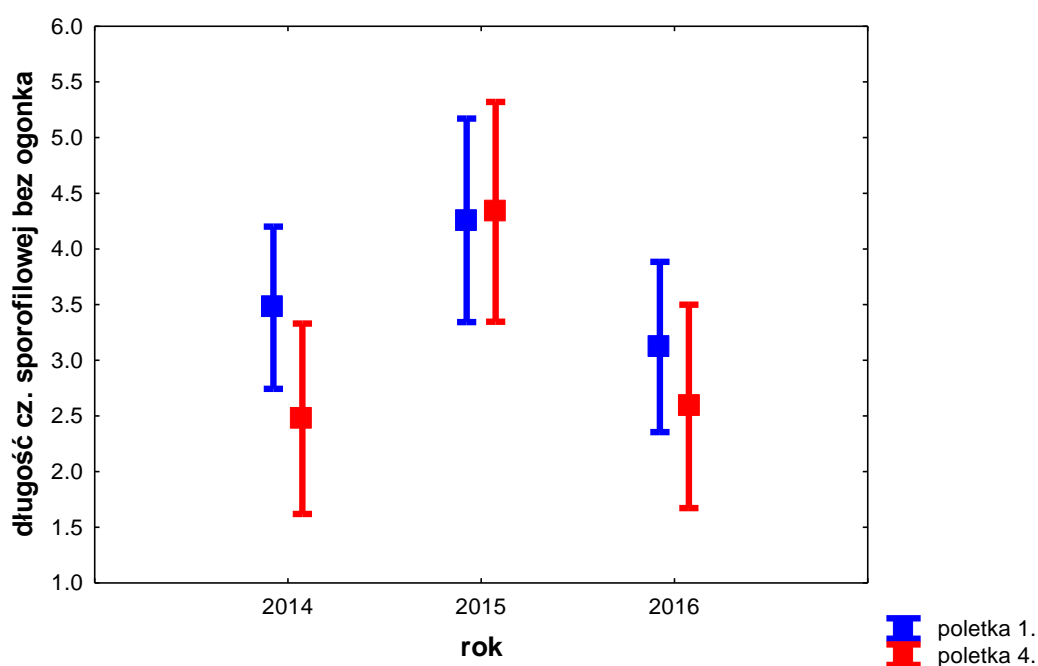
Ryc. 42. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w roku 2014 i 2016, a wpływ konkurentów. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 1. – poletka, w których usuwano konkurentów, 4. – poletka kontrolne

Tabela 19. Wpływ zabiegu koszenia konkurentów na długość ramety w roku 2014 i 2016. Wyniki testu ANOVA dla układów czynnikowych, kwadraty trzecie

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	1	60,27	1,1845	NS
Poletka	1	354,16	6,9607	p < 0,01
Rok × poletko	1	5,89	0,1157	NS
Błąd	191	50,88	-	-

4.2.2.3 Długość części sporofilowej bez ogonka

Stwierdzono istotnie statystycznie różnice w długości części sporofilowej bez ogonka w kwadratach pierwszych pomiędzy poletkami, gdzie zabieg usuwania konkurentów został przeprowadzony i poletkach kontrolnych. Średnia długość części sporofilowej bez ogonka wynosi od 1,8 cm do 2,8 cm (Ryc. 43, Tabele 20-21). Nie zanotowano istotnych statystycznie różnic w kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 0,5288$, $p = 0,592768$; poletko: $df = 1$, $F = 0,1990$, $p = 0,657580$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 2,4335$, $p = 0,098710$) i kwadratach trzecich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 1,02302$, $p = 0,374659$; poletko: $df = 1$, $F = 0,08972$, $p = 0,767109$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 1,21501$, $p = 0,314316$).



Ryc. 43. Długość części sporofilowej bez ogonka *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach pierwszych w latach 2014-2016, a wpływ konkurentów. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 1. – poletka, w których usuwano konkurentów, 4. – poletka kontrolne

Tabela 20. Wpływ zabiegu koszenia konkurentów na długość części sporofilowej bez ogonka w latach 2014-2016 po dwóch latach koszenia. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty pierwsze

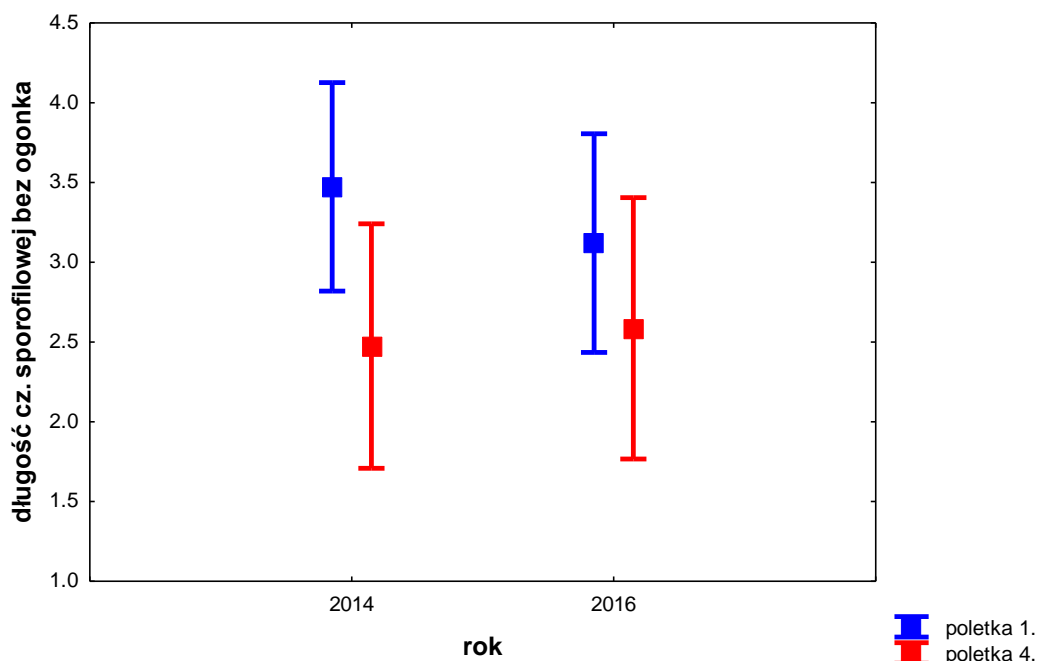
Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	9,0289	6,2830	p < 0,01
Poletka	1	2,7586	1,9197	NS
Rok × poletko	2	1,0981	0,7642	NS
Błąd	43	1,4370	-	-

Tabela 21. Długość części sporofilowej bez ogonka *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach pierwszych w poletkach pierwszych (koszenie konkurentów) i czwartych (poletka kontrolne) w cm

Rok	2014		2015		2016	
	1.	4.	1.	4.	1.	4.
Min.	0,7	1,1	1,4	1,1	0,9	2,2
Max.	2,4	4,5	9,3	3,9	4,8	2,9
Średnia	1,8	2,9	4,2	2,8	2,8	2,5
O. s.	0,9	1,1	4,4	1,2	1,5	0,4
N ważnych	30	12	31	42	54	30

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

Analiza długości części sporofilowej bez ogonka pomiędzy rokiem 2014 i 2016 wykazała, że długość części sporofilowej w poletkach jest mniejsza po dwóch latach stosowania zabiegu w kwadratach pierwszych (Ryc. 44, Tabela 22). Nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic w kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,2890, p = 0,593740; poletko: df = 1, F = 1,2873, p = 0,263140; rok × poletko: df = 1, F = 0,2966, p = 0,584944) i kwadracie trzecim (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,30566, p = 0,586800; poletko: df = 1, F = 0,49800, p = 0,488942; rok × poletko: df = 1, F = 1,89593, p = 0,184544).

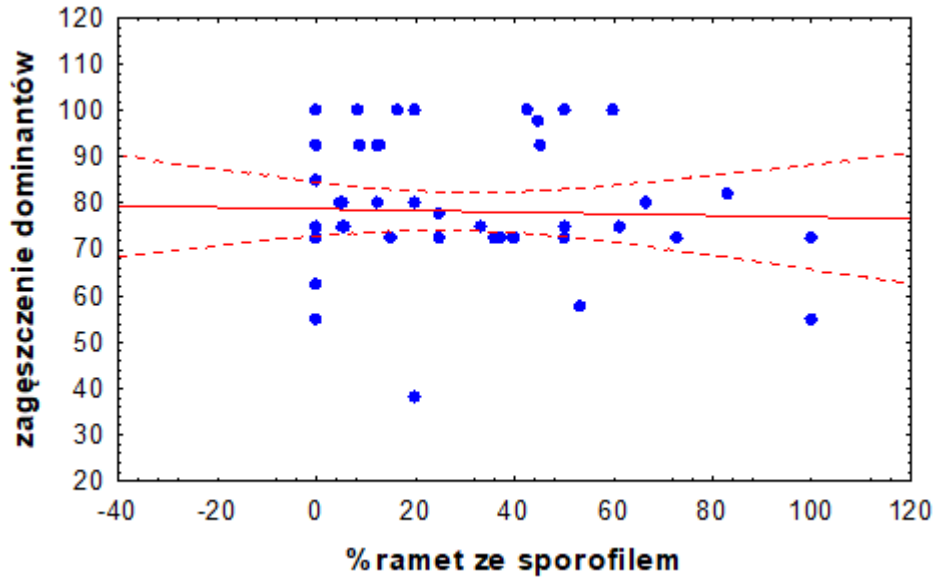


Ryc. 44. Długość części sporofilowej bez ogonka *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach pierwszych w latach 2014 i 2016, a wpływ konkurentów. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 1. – poletka, w których usuwano konkurentów, 4. – poletka kontrolne

Tabela 22. Wpływ zabiegu koszenia konkurentów na długość części sporofilowej bez ogonka w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA dla układów czynnikowych, kwadraty pierwsze

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	1	0,1277	0,1127	NS
Poletka	1.	5,1160	4,5173	p < 0,05
Rok × poletko	1	0,4682	0,4134	NS
Błąd	32	1,1325	-	-

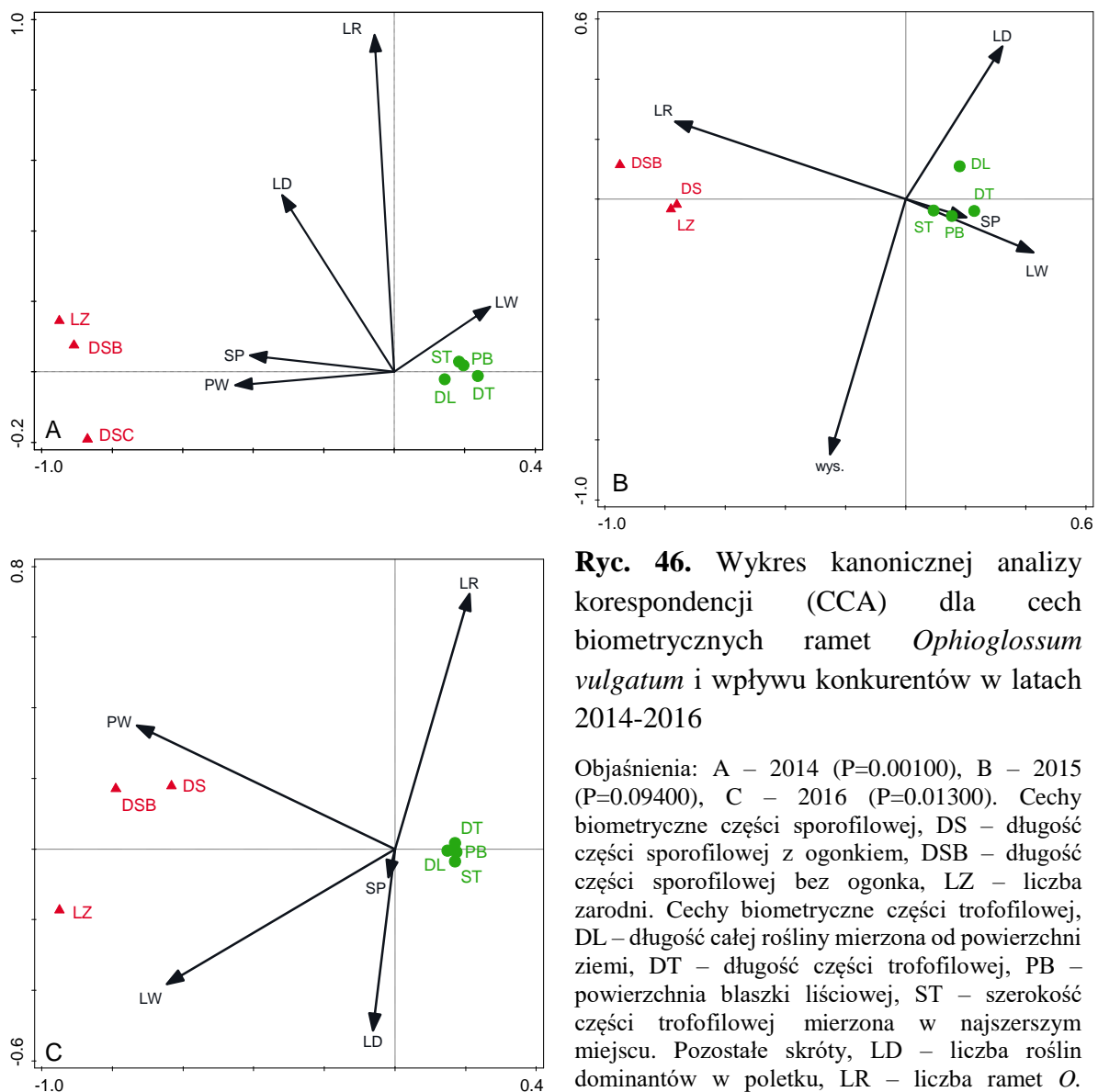
Sprawdzono także, czy na wytwarzanie części sporofilowych u ramet *Ophioglossum vulgatum* wpływa zagęszczenie roślin towarzyszących. Wykazano, że ich obecność nie wpływa na wytwarzanie części z zarodnikami. Współczynnik korelacji Pearsona nie był istotny statystycznie (współczynnik korelacji = - 0,0342, p = 0,816). Średnie zagęszczenie roślin dominujących wynosiło 78%, a proporcja części sporofilowych do wszystkich ramet w poletku wynosiła średnio 28% (Ryc. 45).



Ryc. 45. Zależność między udziałem ramet ze sporofilami w stosunku do wszystkich ramet a zagęszczeniem dominantów dla ramet w roku 2014

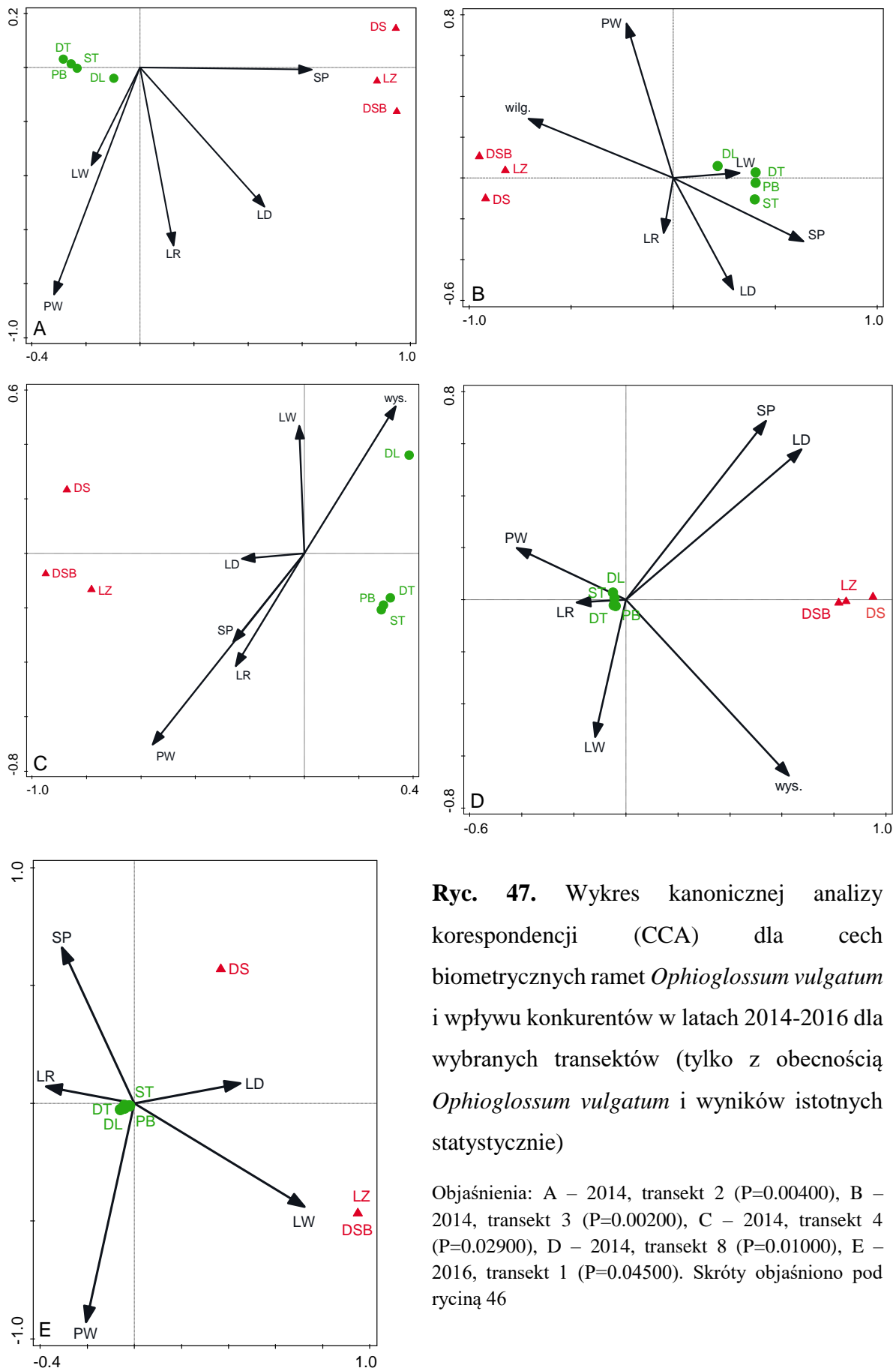
4.2.2.4. Zależności pomiędzy liczbą ramet, a cechami biometrycznymi

Na podstawie analizy kanonicznej korespondencji (CCA) stwierdzono dodatnie korelacje między parametrami części trofofilowej a liczbą ramet (Ryc. 46-48), liczbą wszystkich gatunków (Ryc. 47), oraz pokryciem wszystkich gatunków w poletku (Ryc. 47-48). Parametry części sporofilowej z kolei są wyraźnie dodatnio skorelowane ze średnim pokryciem dominantów, pokryciem wszystkich gatunków, średnią wysokością gatunków i liczbą dominantów (Ryc. 46-48)



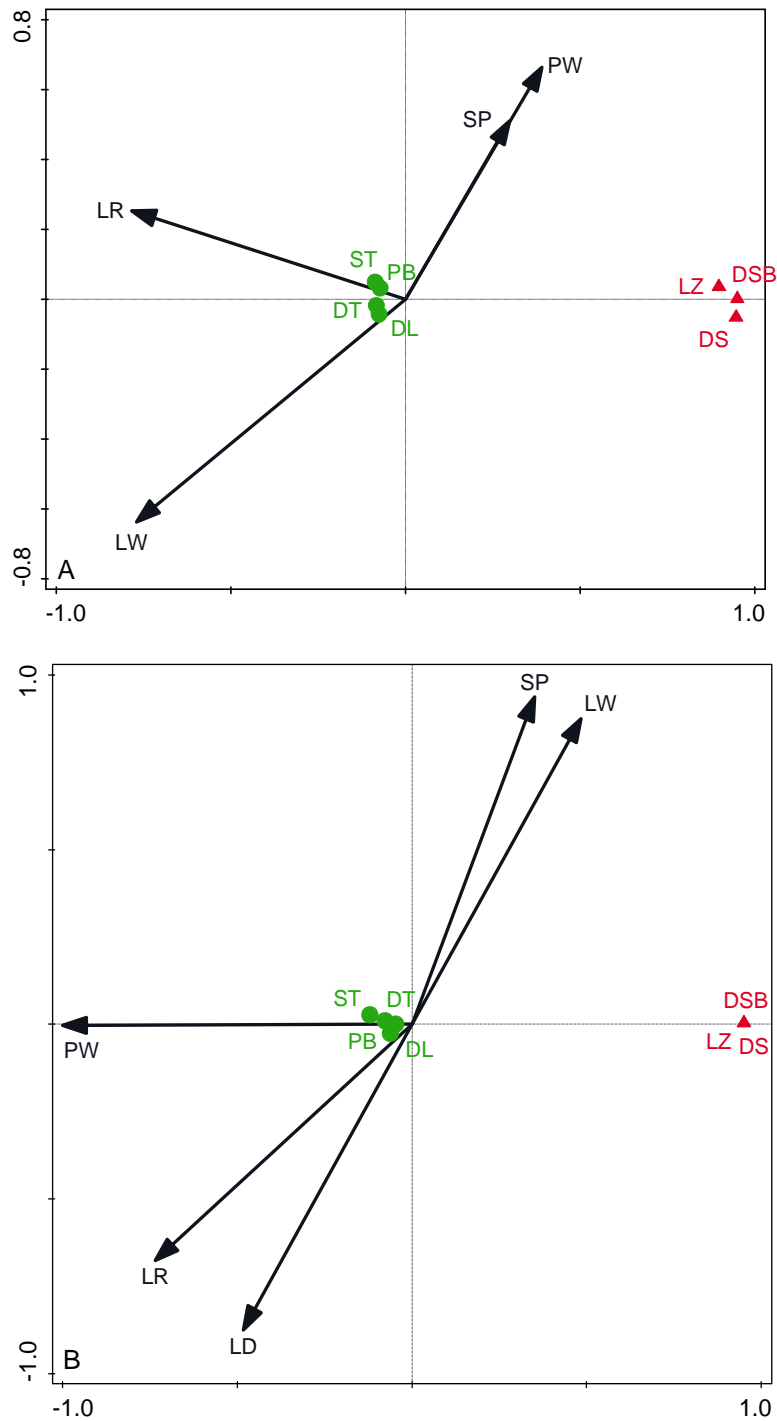
Ryc. 46. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i wpływu konkurentów w latach 2014-2016

Objaśnienia: A – 2014 ($P=0.00100$), B – 2015 ($P=0.09400$), C – 2016 ($P=0.01300$). Cechy biometryczne części sporofilowej, DS – długość części sporofilowej z ogonkiem, DSB – długość części sporofilowej bez ogonka, LZ – liczba zarodni. Cechy biometryczne części trofofilowej, DL – długość całej rośliny mierzona od powierzchni ziemi, DT – długość części trofofilowej, PB – powierzchnia blaszki liściowej, ST – szerokość części trofofilowej mierzona w najszerszym miejscu. Pozostałe skróty, LD – liczba roślin dominantów w poletku, LR – liczba ramet *O. vulgatum* w poletku, LW – liczba wszystkich gatunków w poletku, PW – pokrycie wszystkich gatunków, SP – średnie pokrycie roślin dominantów, wys. – wysokość



Ryc. 47. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i wpływu konkurentów w latach 2014-2016 dla wybranych transektów (tylko z obecnością *Ophioglossum vulgatum* i wyników istotnych statystycznie)

Objaśnienia: A – 2014, transekt 2 (P=0.00400), B – 2014, transekt 3 (P=0.00200), C – 2014, transekt 4 (P=0.02900), D – 2014, transekt 8 (P=0.01000), E – 2016, transekt 1 (P=0.04500). Skróty objaśniono pod ryciną 46

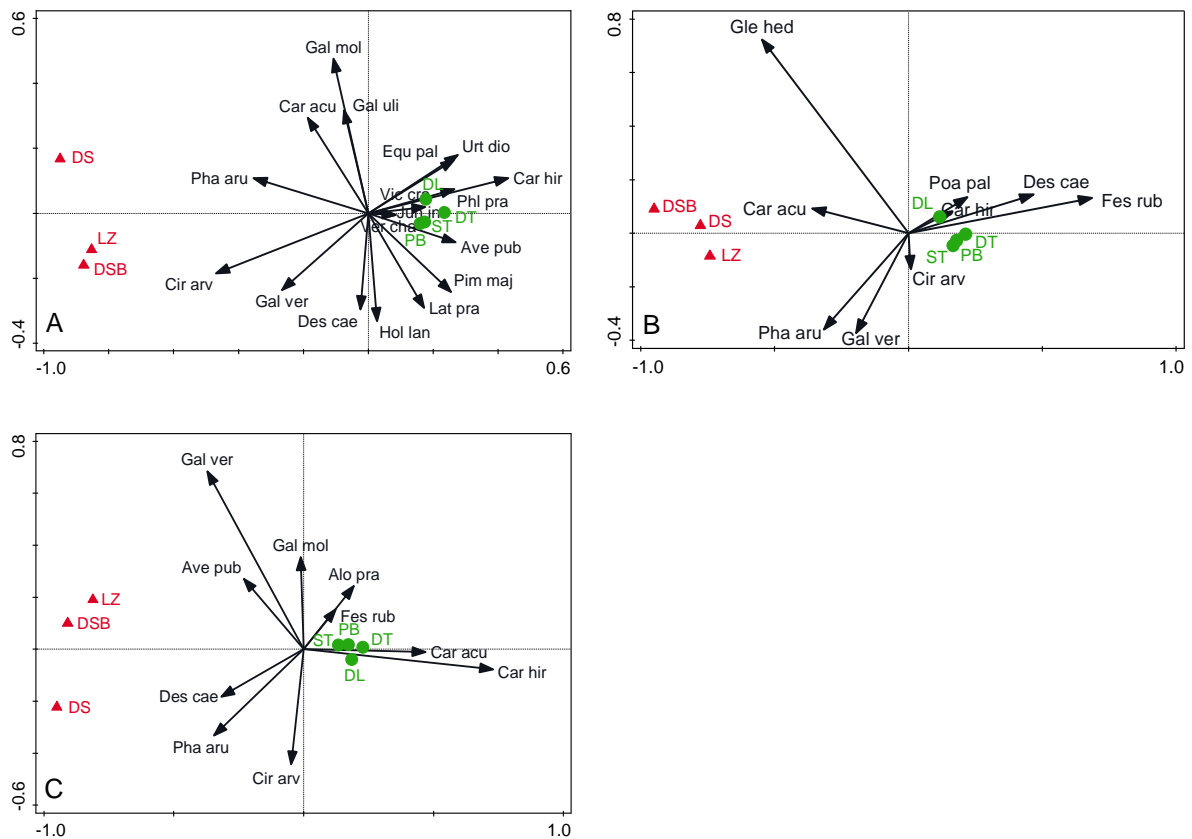


Ryc. 48. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i wpływu konkurentów w roku 2014 dla wybranych kwadratów (tylko z obecnością *Ophioglossum vulgatum* i wyników istotnych statystycznie)

Objaśnienia: A – kwadrat 1C (P=0.00100), B – kwadrat 2C (P=0.00100). Skróty objaśniono pod ryciną 46

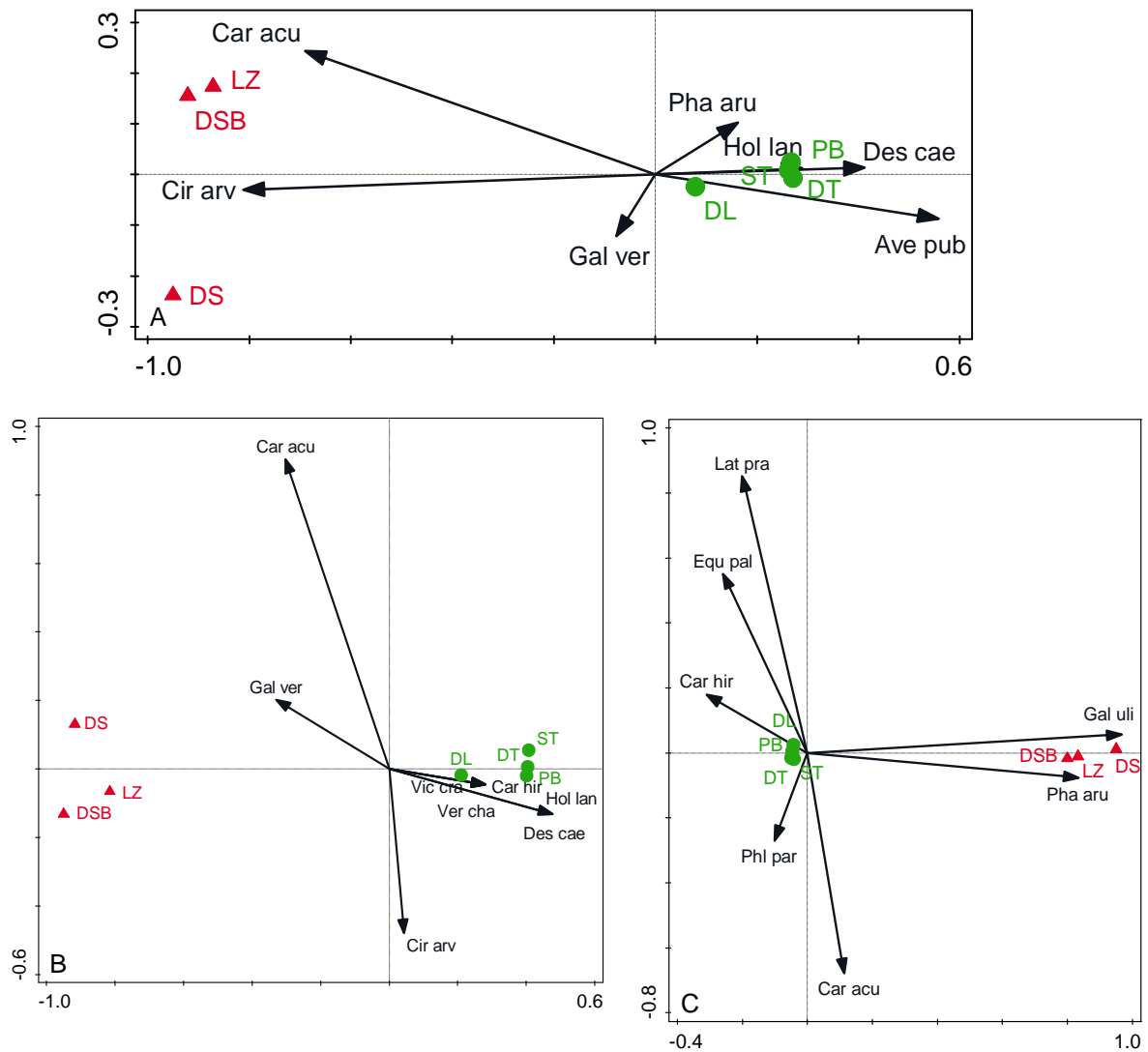
4.2.2.5. Zależności pomiędzy roślinami towarzyszącymi, a cechami biometrycznymi

Analiza kanonicznej korespondencji (CCA) pokazała powtarzające się dodatnie korelacje między parametrami części trofofilowej, a występowaniem takich gatunków, jak *Carex hirta*, *Deschampsia caespitosa*, *Avenastrum pubescens*, *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Urtica dioica* i *Vicia cracca* (Ryc. 49-50). Parametry części sporofilowej z kolei są wyraźnie dodatnio skorelowane z *Galium verum*, *Carex acutiformis*, *Phalaris arundinacea*, *Cirsium arvense* i *Galium uliginosum* (Ryc. 49-50).



Ryc. 49. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i dominujących gatunków konkurentów w latach 2014-2016

Objaśnienia: A – 2014 (P = 0.001), B – 2015 (P = 0.01), C – 2016 (P = 0.014). Cechy biometryczne części sporofilowej, DS – długość części sporofilowej z ogonkiem, DSB – długość części sporofilowej bez ogonka, LZ – liczba zarodni. Cechy biometryczne części trofofilowej, DL – długość całej rośliny mierzona od powierzchni ziemi, DT – długość części trofofilowej, PB – powierzchnia blaszki liściowej, ST – szerokość części trofofilowej mierzona w najszerszym miejscu. Skróty nazw gatunkowych, Alo pra – *Alopecurus pratensis*, Ave pub – *Avena pubescens*, Car acu – *Carex acutiformis*, Car hir – *Carex hirta*, Cir arv – *Cirsium arvense*, Dac glo – *Dactylis glomerata*, Des cae – *Deschampsia caespitosa*, Equ pal – *Equisetum palustre*, Fes rub – *Festuca rubra*, Gal mol – *Galium mollugo*, Gal uli – *Galium uliginosum*, Gal ver – *Galium verum*, Gle hed – *Glechoma hederacea*, Hol lan – *Holcus lanatus*, Jun inf – *Juncus inflexus*, Lat pra – *Lathyrus pratensis*, Lys vul – *Lysimachia vulgaris*, Pha aru – *Phalaris arundinacea*, Phe pra – *Phleum pratense*, Pim maj – *Pimpinella major*, Poa pal – *Poa palustris*, Urt dio – *Urtica dioica*, Ver cha – *Veronica chamaedrys*, Vic cra – *Vicia cracca*

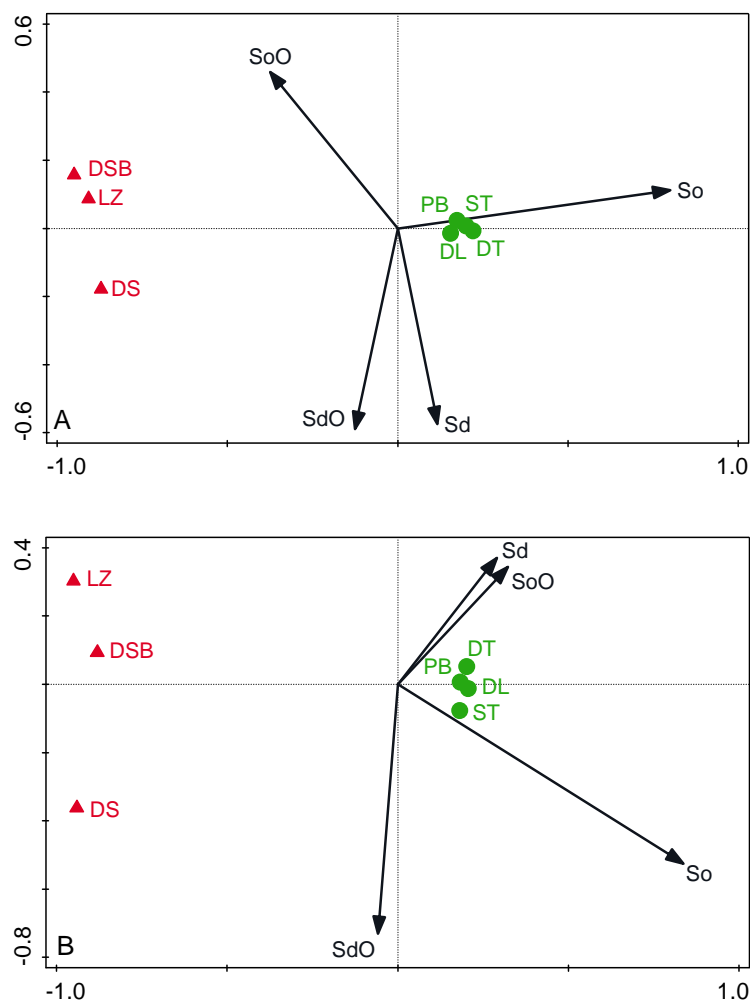


Ryc. 50. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i dominujących gatunków konkurentów w roku 2014 dla wybranych transektów (tylko z obecnością *Ophioglossum vulgatum* i wyników istotnych statystycznie)

Objaśnienia: A – transekt 2 (P=0,00600), B – transekt 3 (P=0,00200), C – transekt 4 (P=0,00400). Skróty objaśniono pod ryciną 49

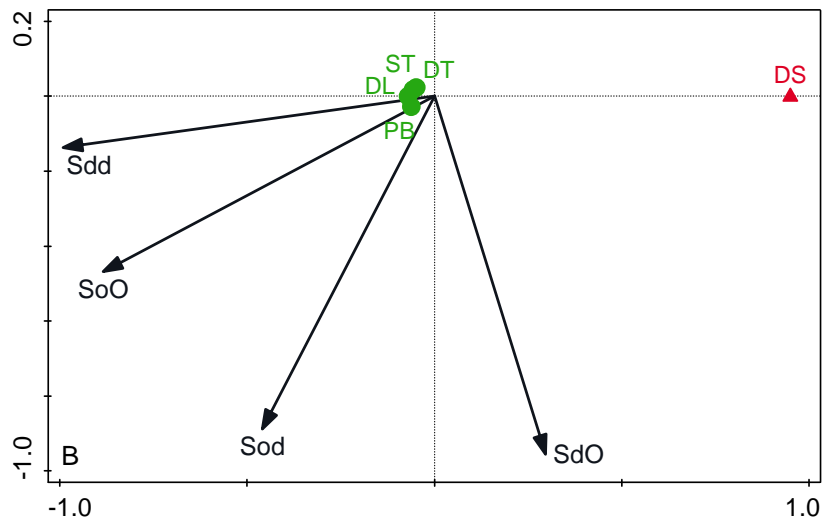
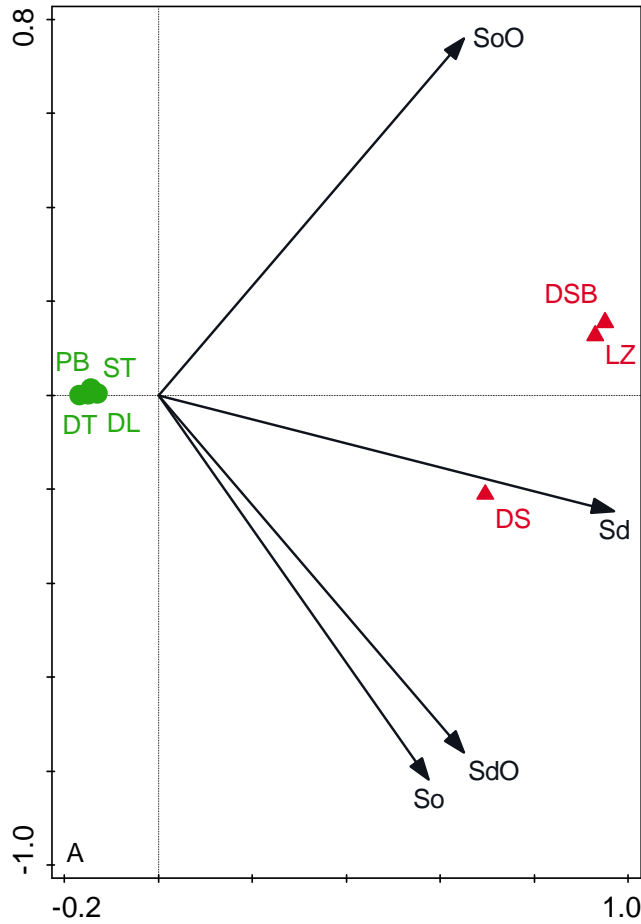
4.2.2.6. Zależności pomiędzy warunkami świetlnymi, a cechami biometrycznymi

Analiza kanonicznej korespondencji (CCA) wykazała dodatnią korelację parametrów części trofofilowej ze światłem odbitym mierzonym na wysokości 1 m (Ryc. 51) oraz ujemne korelacje ze światłem dochodzącym na wysokości 1 m (Ryc. 51). Parametry części sporofilowej są natomiast ujemnie skorelowane ze światłem odbitym, mierzonym na wysokości 1 m (Ryc. 52), a dodatnio skorelowane ze światłem dochodzącym na wysokości 1 m i światłem dochodzącym zmierzonym przy rametach *Ophioglossum vulgatum* (Ryc. 52).



Ryc. 51. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i warunków świetlnych w latach 2015-2016

Objaśnienia: A – 2015 (P=0.005), B – 2016 (P=0.03). Cechy biometryczne części sporofilowej, DS – długość części sporofilowej z ogonkiem, DSB – długość części sporofilowej bez ogonka, LZ – liczba zarodni. Cechy biometryczne części trofofilowej, DL – długość całej rośliny mierzona od powierzchni ziemi, DT – długość części trofofilowej, PB – powierzchnia blaszki liściowej, ST – szerokość części trofofilowej mierzona w najszerszym miejscu. Pozostałe skróty, Sd – światło dochodzące, zmierzone na wysokości 1 m (czyli nad dominantami), So – światło odbite, zmierzone na wysokości 1 m (czyli nad dominantami), SdO – światło dochodzące, pomiar wykonany przy rametach *Ophioglossum vulgatum*, SoO – światło odbite, pomiar wykonany przy rametach *Ophioglossum vulgatum*



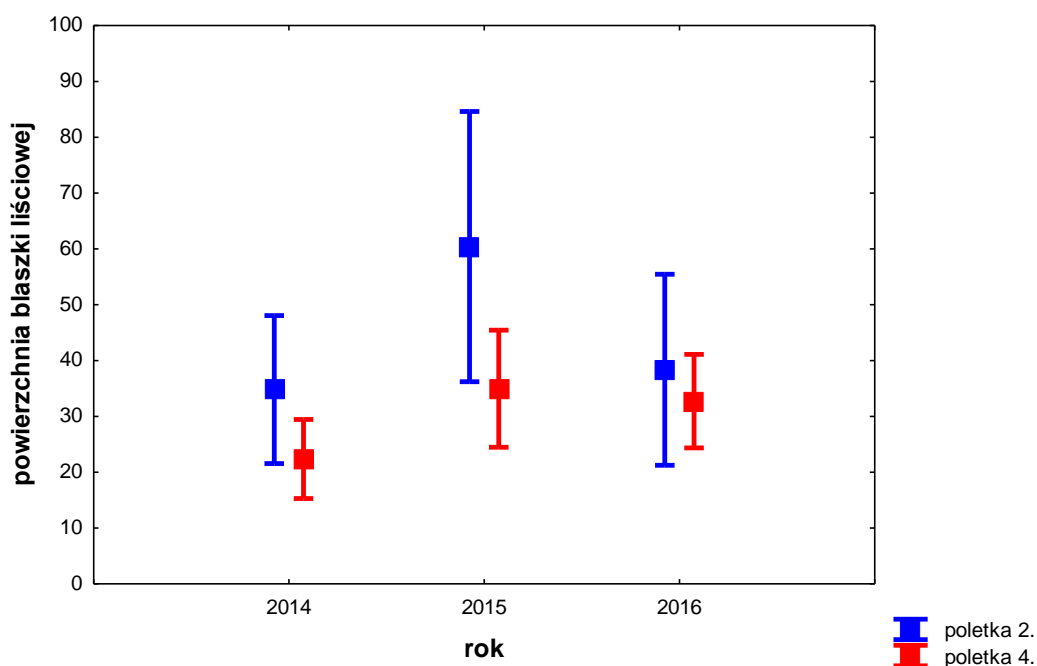
Ryc. 52. Wykres kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla cech biometrycznych ramet *Ophioglossum vulgatum* i warunków świetlnych w latach 2015-2016 dla wybranych kwadratów (tylko z obecnością *Ophioglossum vulgatum* i wyników istotnych statystycznie)

Objaśnienia: A – 2015 kwadrat 7B (P=0,01100), B – 2016 kwadrat 1B (P=0,00100). Skróty objaśniono pod ryciną 51

4.2.3. Alokacja we wzrost i reprodukcję, a wpływ roślinożerców

4.2.3.1. Powierzchnia blaszki liściowej

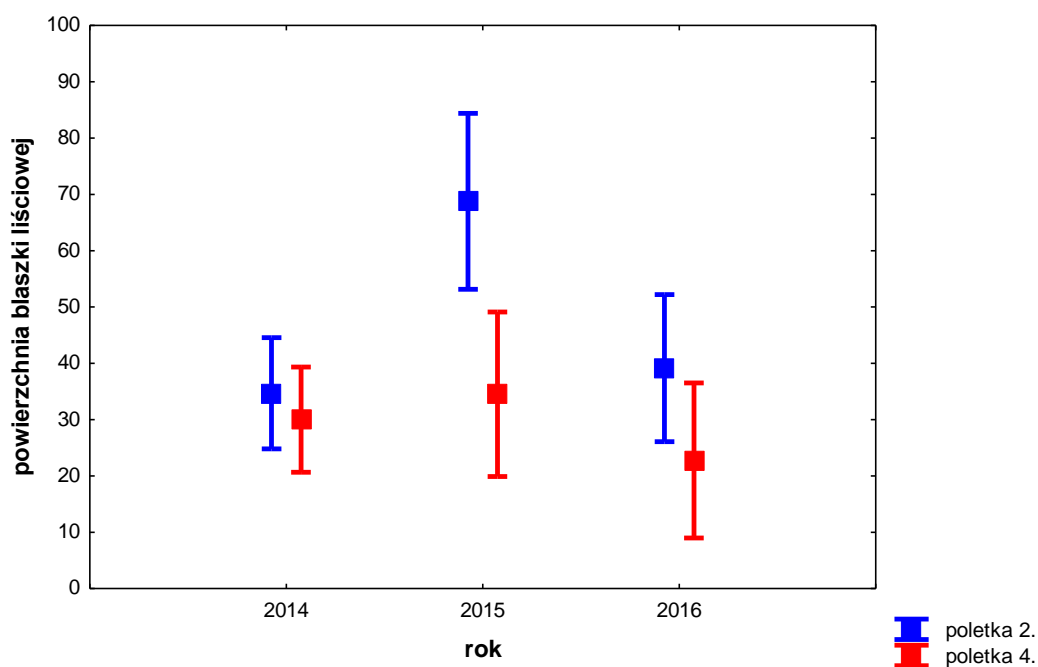
Odnotowano istotnie statystycznie zmiany w wielkości powierzchni blaszki liściowej pomiędzy latami pod wpływem roślinożerców na poletkach w kwadratach pierwszych. W roku 2015 zaobserwowano wzrost, następnie w roku 2016 spadek powierzchni blaszki liściowej pod wpływem roślinożerców (Ryc. 53, Tabele 23-24). Średnia powierzchnia blaszki liściowej waha się od 11,2 cm (rok 2014) do 30,3 cm (rok 2016). Nie zaobserwowano wpływu roślinożerców na powierzchnię blaszki liściowej w latach w kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 3,1338$, $p = 0,065104$; poletko: $df = 1$, $F = 2,6255$, $p = 0,106304$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 1,5693$, $p = 0,210039$). Wpływ zaobserwowano natomiast w kwadratach trzecich. Tendencja zmian wielkości powierzchni blaszki liściowej jest podobna do kwadratów pierwszych. W roku 2015 obserwujemy wzrost powierzchni, a w 2016 jej spadek. Średnia powierzchnia blaszki wynosi od 11,4 cm (rok 2016) do 26,9 cm (rok 2015) (Ryc. 54, Tabele 25-26).



Ryc. 53. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach pierwszych w latach 2014-2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 23. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na powierzchnię blaszki liściowej w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty pierwsze

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	1423,62	3,1987	p < 0,05
Poletka	1	2589,287	5,8178	p < 0,01
Rok × poletko	2	326,27	0,7331	NS
Błąd	89	512,0	-	-



Ryc. 54. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w latach 2014-2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 24. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 we wszystkich kwadratach, poletkach drugich (ucinianie ramet) i czwartych (poletka kontrolne) w cm²

Rok	2014		2015		2016	
	2.	4.	2.	4.	2.	4.
Min.	1,2	1,4	14,3	3,1	4,5	3,0
Max.	31,8	22,0	43,6	36,1	61,5	47,2
Średnia	17,4	11,2	30,2	17,5	19,2	16,4
O. s.	10,8	6,1	14,8	10,6	21,5	11,4
N ważnych	10	35	3	16	6	25

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

Tabela 25. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na powierzchnię blaszki liściowej w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty trzecie

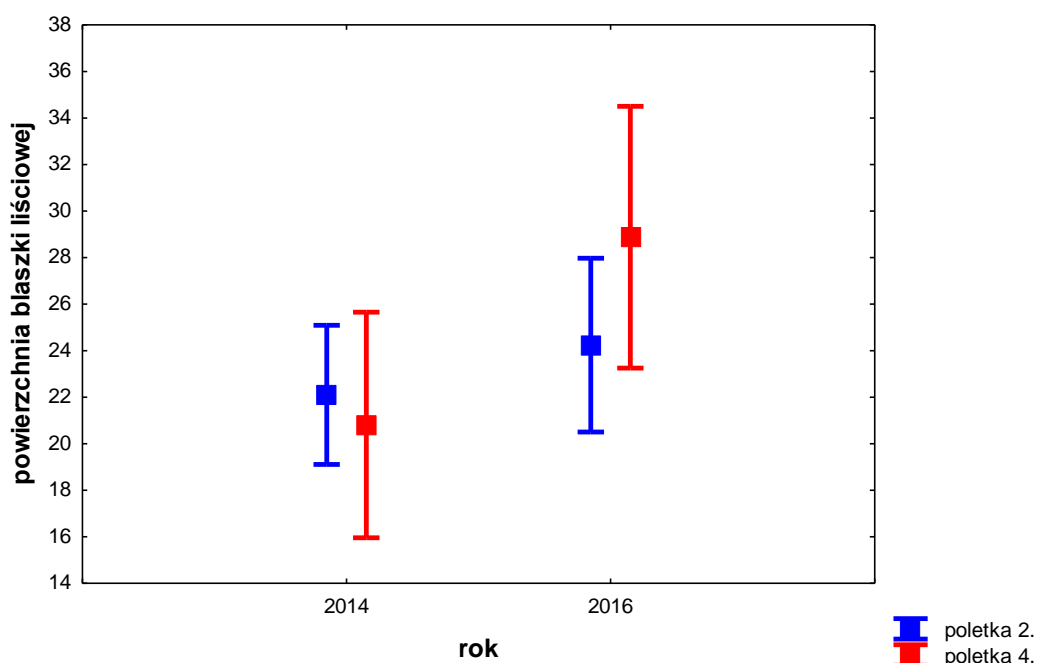
Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	4629,5	5,3046	p < 0,01
Poletka	1	10429,4	11,9503	p < 0,001
Rok × poletko	2	2361,9	2,7064	NS
Błąd	136	512,0	-	-

Tabela 26. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 we wszystkich kwadratach, poletkach drugich (ucinianie ramet) i czwartych (poletka kontrolne) w cm²

Rok	2014		2015		2016	
	2.	4.	2.	4.	2.	4.
Min.	1,4	14,3	6,6	7,9	5,7	2,9
Max.	41,3	31,3	54,3	42,7	41,0	30,3
Średnia	17,3	15,0	26,9	17,3	19,6	11,4
O. s.	11,3	7,4	16,2	8,1	10,8	6,9
N ważnych	35	39	14	16	6	25

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

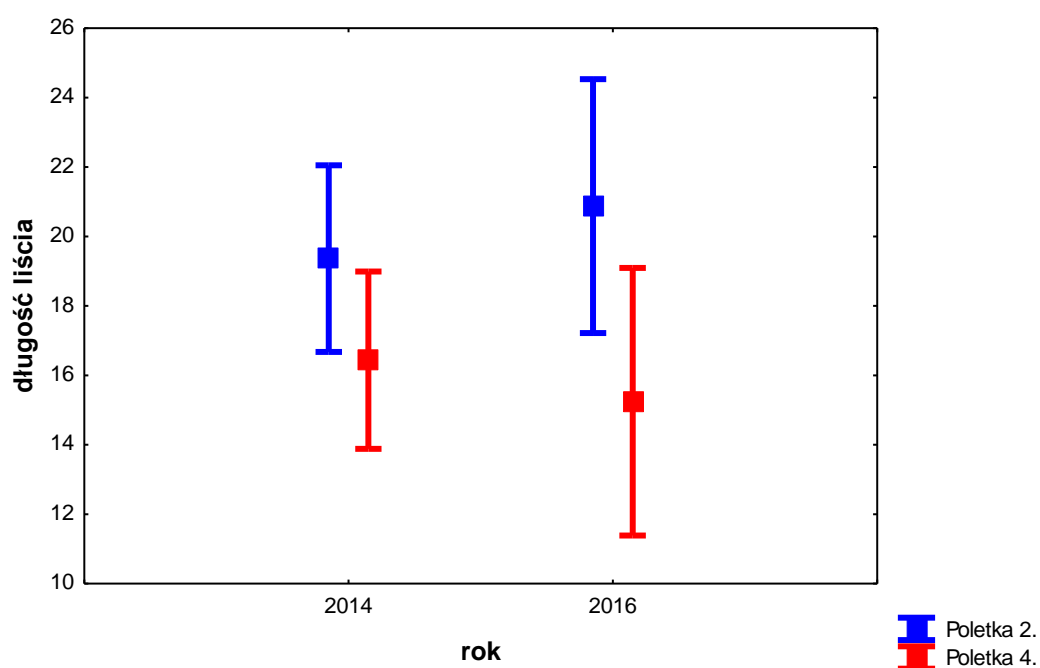
Analizując wpływ roślinożerców na powierzchnię blaszki liściowej po dwóch latach oddziaływania roślinożerców (ucinanie ramet), stwierdzono istotny statystycznie wzrost powierzchni blaszki liściowej w kwadratach drugich pomiędzy rokiem 2014 i 2016. W poletkach kontrolnych również odnotowano wzrost (Ryc. 55, Tabela 27). W kwadratach trzecich odnotowano istotnie statystycznie wzrost wielkości blaszki liściowej dla poletek, gdzie ucinano ramety. W poletkach kontrolnych odnotowano istotnie statystycznie spadek powierzchni blaszki liściowej (Ryc. 56, Tabela 28). W kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 1$, $F = 1,3353$, $p = 0,251678$; poletko: $df = 1$, $F = 2,2555$, $p = 0,137513$; rok \times poletko: $df = 1$, $F = 0,3214$, $p = 0,572557$).



Ryc. 55. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach drugich w latach 2014 i 2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 27. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na powierzchnię blaszki liściowej w latach 2014 i 2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty drugie

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	1	1099,38	5,1919	$p < 0,05$
Poletka	1	117,68	0,5557	NS
Rok × poletko	1	371,35	1,7537	NS
Błąd	208	211,75	-	-



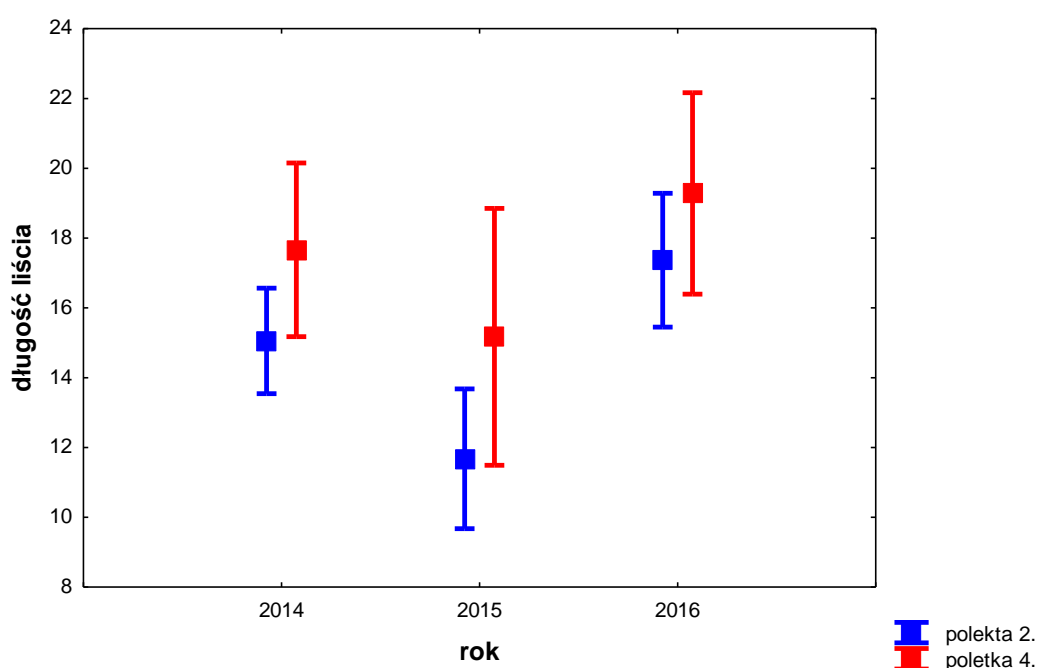
Ryc. 56. Powierzchnia blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w latach 2014 i 2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 28. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na powierzchnię blaszki liściowej w latach 2014 i 2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty trzecie

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	1	48,9	0,1399	NS
Poletka	1	2780,8	7,9504	p < 0,01
Rok × poletko	1	859,8	2,4581	NS
Błąd	208	349,8	-	-

4.2.3.2. Długość ramety

Nie stwierdzono istotnie statystycznego wpływu roślinożerców na długość ramet *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 1$, $F = 2,1180$, $p = 0,126102$; poletko: $df = 1$, $F = 0,6583$, $p = 0,419272$; rok \times poletko: $df = 2$, $F = 0,6933$, $p = 0,502509$). Zaobserwowano zmienną długość ramet w kwadratach drugich. Średnia długość ramety w roku 2015 spadła, następnie w 2016 wzrosła i wahała się od 15,1 cm (rok 2014) do 19,3 cm (rok 2016) (Ryc. 57, Tabele 29-30). W kwadratach trzecich długość ramety w roku 2015 wzrasta, a w roku 2016 maleje. Wynosi od 15,1 cm do 17,4 cm (Ryc. 58, Tabela 31-32).



Ryc. 57. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach drugich w latach 2014-2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

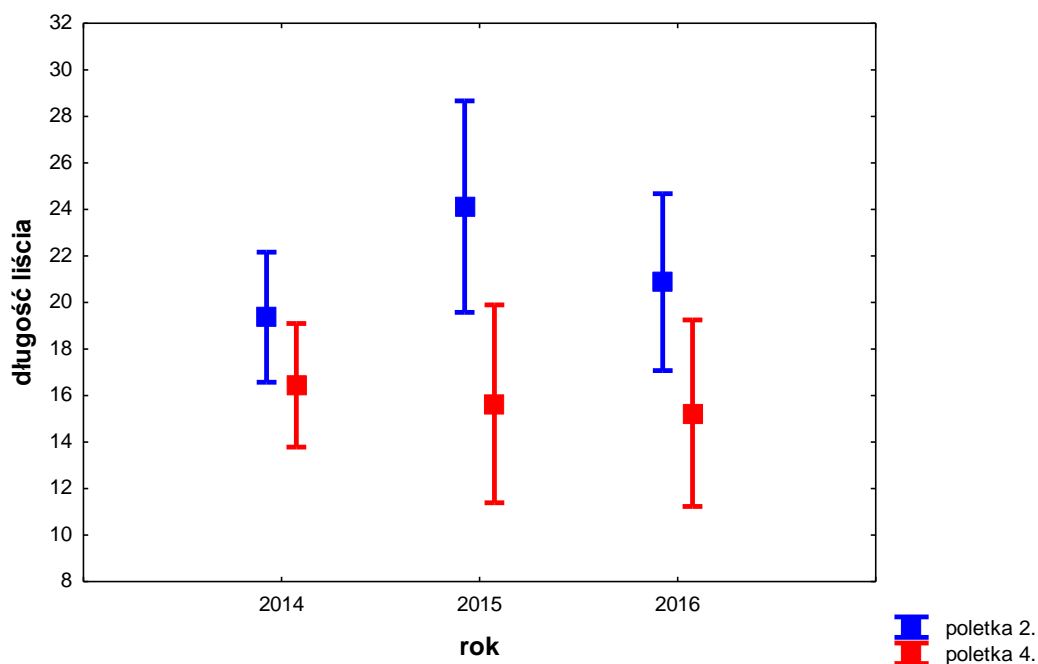
Tabela 29. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na długość ramety w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty drugie

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	352,28	6,2985	$p < 0,01$
Poletka	1	366,24	6,5482	$p < 0,01$
Rok \times poletko	2	9,17	0,1640	NS
Błąd	279	55,93	-	-

Tabela 30. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach drugich, poletkach drugich (ucinianie ramet) i czwartych (poletka kontrolne) w cm

Rok	2014		2015		2016	
	2.	4.	2.	4.	2.	4.
Min.	6,2	5,9	4,3	8,4	8,5	7,4
Max.	36,7	37	34,5	33,8	37,2	39,2
Średnia	15,1	17,7	11,7	15,2	17,4	19,3
O. s.	7,5	9,0	6,8	0,8	7,0	7,8
N ważnych	95	35	54	16	59	26

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe



Ryc. 58. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w latach 2014-2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 31. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na długość ramety w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty trzecie

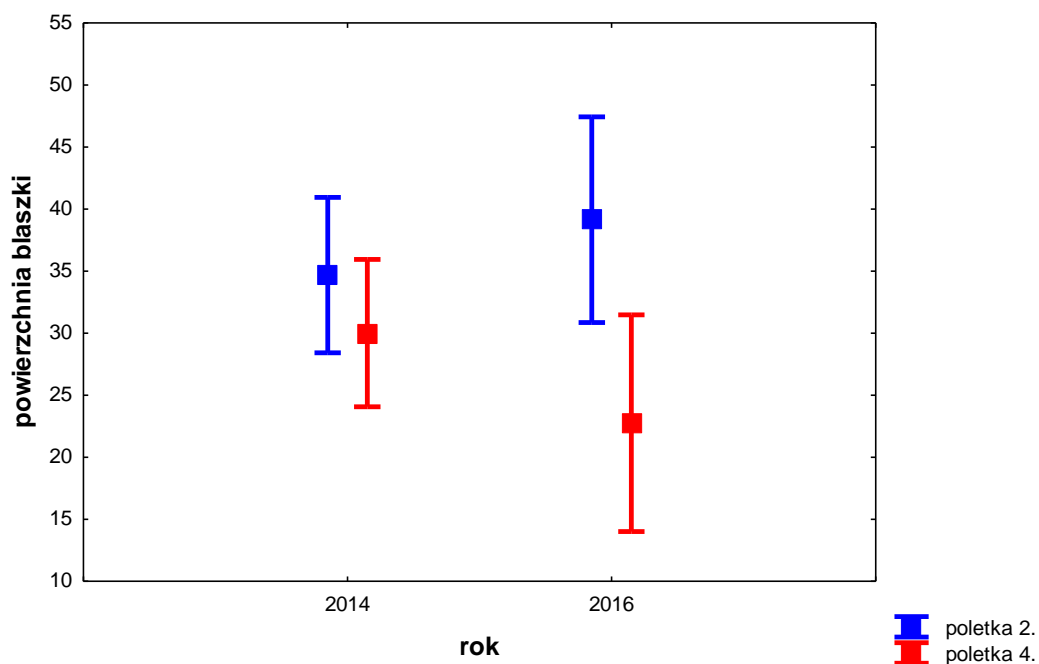
Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	44,55	0,6022	NS
Poletka	1	998,39	13,4936	p < 0,001
Rok × poletko	2	87,56	1,1875	NS
Błąd	140	73,99	-	-

Tabela 32. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach trzecich, poletkach drugich (ucinianie ramet) i czwartych (poletka kontrolne) w cm

Rok	2014		2015		2016	
	2.	4.	2.	4.	2.	4.
Min.	7,5	6	11,8	7,6	6,8	7,6
Max.	38,8	38,8	45,1	34,6	41,9	30,2
Średnia	19,4	16,4	24,1	15,6	20,9	15,2
O. s.	9,2	7,2	12,3	7,2	10,0	5,9
N ważnych	37	41	14	16	20	18

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

Analiza długości ramet po dwóch latach stosowania zabiegu ucinania ramet, wykazała brak istotnie statystycznych różnic pomiędzy latami 2014 i 2016 w kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,5061, p = 0,479044; poletko: df = 1, F = 0,0265, p = 0,871083; rok × poletko: df = 1, F = 0,0331, p = 0,856021) i w kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 2,7847, p = 0,096651; poletko: df = 1, F = 3,6933, p = 0,055978; rok × poletko: df = 1, F = 0,0881, p = 0,766839). W kwadratach trzecich stwierdzono istotnie statystycznie wzrost długości ramet pod wpływem działalności roślinożerców. W poletkach kontrolnych odnotowano spadek długości ramet (Ryc. 59, Tabela 33).



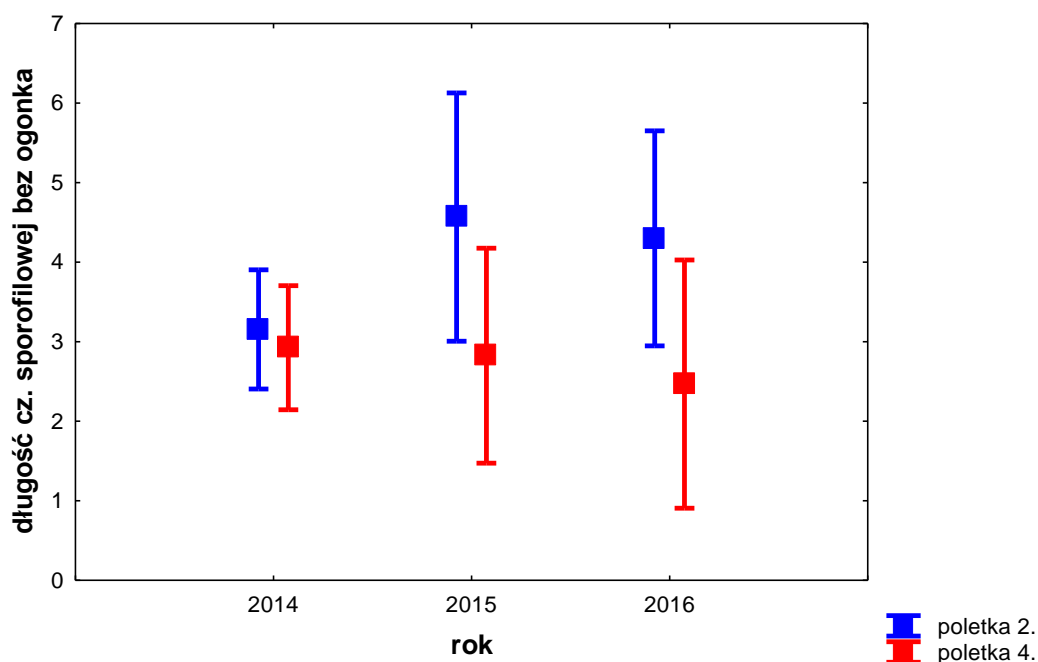
Ryc. 59. Długość ramety *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w latach 2014 i 2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 33. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na długość ramety w latach 2014 i 2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty trzecie

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	1	0,62	0,0091	NS
Poletka	1	467,27	6,8605	p < 0,05
Rok × poletko	1	46,71	0,6858	NS
Błąd	112	68,11	-	-

4.2.3.3. Długość części sporofilowej bez ogonka

Nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic w długości części sporofilowej bez ogonka u ramet, które zostały poddane presji roślinożerców w latach 2014-2016 w kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 0,54667$, $p = 0,587281$; poletko: $df = 1$, $F = 0,24225$, $p = 0,627945$; rok \times poletko: $df = 1$, $F = 1,22553$, $p = 0,314726$), i w kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: $df = 2$, $F = 0,9384$, $p = 0,397204$; poletko: $df = 1$, $F = 0,1670$, $p = 0,684312$; rok \times poletko: $df = 1$, $F = 0,0139$, $p = 0,986198$). W kwadratach trzecich stwierdzono istotnie statystyczne zmiany w długości części sporofilowej bez ogonka (Ryc. 60, Tabela 34-35).



Ryc. 60. Długość części sporofilowej bez ogonka *Ophioglossum vulgatum* w kwadratach trzecich w latach 2014-2016, a wpływ roślinożerców. Oznaczono wartości średnie i błąd standardowy. Poletka: 2. – ucinanie ramet (imitacja wpływu roślinożerców), 4. – poletka kontrolne

Tabela 34. Wpływ zabiegu ucinania ramet (imitacja wpływu roślinożerców) na długość części sporofilowej bez ogonka w latach 2014-2016. Wyniki testu ANOVA, dla układów czynnikowych, kwadraty trzecie

Źródło zmienności	df	MS	F	Poziom istotności
Rok	2	1,2745	0,7220	NS
Poletka	1	10,9044	6,1770	p < 0,05
Rok × poletko	2	2,6915	1,5246	NS
Błąd	33	1,7653	-	-

Tabela 35. Długość części sporofilowej bez ogonka *Ophioglossum vulgatum* w latach 2014-2016 w kwadratach trzecich, poletkach drugich (ucinięcie ramet) i czwartych (poletka kontrolne) w cm

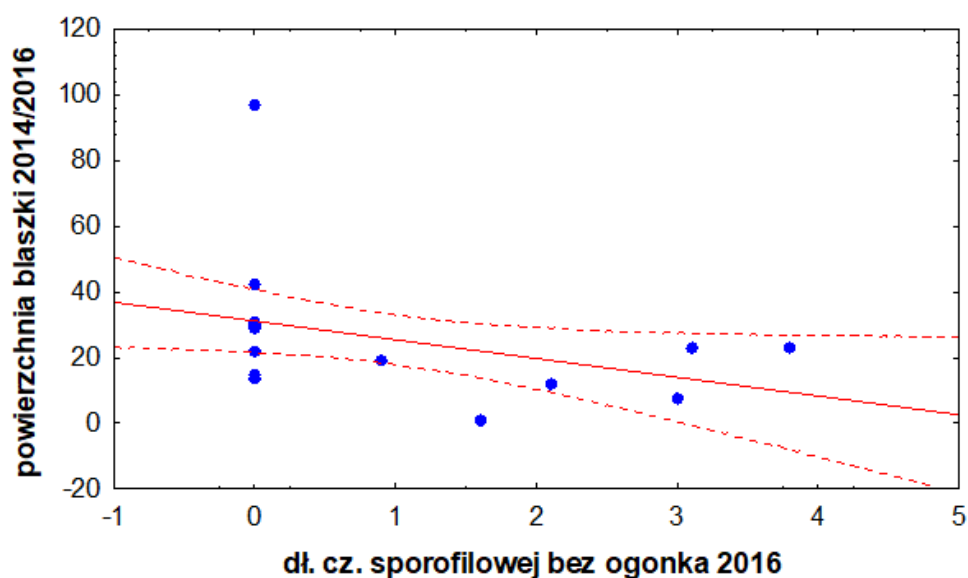
Rok	2014		2015		2016	
	2.	4.	2.	4.	2.	4.
Min.	0,9	1,1	3,1	1,1	3,3	2,2
Max.	6,1	4,5	5,3	3,9	5,1	2,9
Średnia	3,2	2,9	4,6	2,8	4,3	2,5
O. s.	1,7	1,1	1,3	1,2	0,74	0,4
N ważnych	13	12	3	4	4	3

Objaśnienia: Min. – wartość minimalna, Max. – wartość maksymalna, O. s. – odchylenie standardowe

Istotnie statystycznie nie różniły się także długość części sporofilowej bez ogonka ramet pomiędzy rokiem 2014 i 2016 w kwadratach pierwszych (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,48609, p = 0,496343; poletko: df = 1, F = 2,38603, p = 0,143257; rok × poletko: df = 1, F = 0,29643, p = 0,594130), kwadratach drugich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,0275, p = 0,4868890; poletko: df = 1, F = 0,1403, p = 0,709625; rok × poletko: df = 1, F = 0,0252, p = 0,874460) i kwadratach trzecich (ANOVA dla układów czynnikowych; rok: df = 1, F = 0,3515, p = 0,558024; poletko: df = 1, F = 3,1596, p = 0,086348; rok × poletko: df = 1, F = 1,9127, p = 0,177593).

4.2.4. Koszty ewolucyjne

Wynik korelacji spadku powierzchni blaszki liściowej z 2014 do 2016 r. z reprodukcją w postaci wytwarzania części z zarodnikami (długość części sporofilowej w 2016 r.) był istotny statystycznie (Ryc. 61). Spadek powierzchni części asymilacyjnej powodował spadek długości części sporofilowej, a co za tym idzie wytwarzanych zarodni i produkowanych zarodni (analiza korelacji, $r = -0,36$, $z p < 0,05$).



Ryc. 61. Zależność między spadkiem powierzchni blaszki liściowej *Ophioglossum vulgatum*, a długością części sporofilowej w roku 2016

5. Dyskusja

5.1. Hipoteza 1: „dostępne zasoby a inwestycja w zarodnie”

Poddając weryfikacji pierwszą hipotezę wykazano, że w miejscach o najniższej wilgotności odnotowano wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zwiększoną inwestycję w części asymilacyjne, która powoduje w kolejnym roku spadek wielkości części sporofilowej liścia bez ogonka, a co za tym idzie liczby zarodni. Ramety *Ophioglossum vulgatum* przy pogarszających się warunkach wilgotnościowych oraz przy presji roślinożerców (w badaniach zastępowaną przez ucinanie nożyczkami części trofofilowej liścia nasięźrzała) inwestują energię w części trofofilowe (=asymilacyjne), które u nasięźrzała są jedną z dwóch części liścia. W pracy badano wpływ warunków środowiskowych na rozkład zasobów. Warto uwzględnić na podstawie dotychczasowych badań uwarunkowania, związane z biologią i budową gatunków paproci. Kompromis pomiędzy fotosyntezą i reprodukcją u roślin, dyktowany jest przez ograniczenia wynikające z rozkładu składników odżywczych oraz pochodzenie organów wegetatywnych oraz rozrodczych (Waller 1988). W przypadku nasięźrzała pospolitego i innych gatunków paproci organy te mają wspólne pochodzenie strukturalne (Dani, Kodandaramaiah 2017). Liście u paproci odpowiedzialne są zarówno za fotosyntezę, jak i rozmnażanie. U większości gatunków paproci (ok. 80%), zwanych monomorficznymi, zarodnie będące miejscem powstawania haploidalnych zarodników produkowanych w setkach sztuk, zlokalizowane są w kupkach na spodniej powierzchni liścia. Pozostałe gatunki, takie jak *Matteuccia struthiopteris*, *Blechnum spicant* czy *Ophioglossum vulgatum* wytwarzają osobne struktury zarodnionośne. To zróżnicowanie, a w przypadku nasięźrzałowatych uproszczenie modelu budowy, może mieć wpływ na wzorzec rozkładu zasobów. Paprocie wytwarzają głównie po kilka, kilkanaście liści co sezon (Britton, Watkins 2016). Zupełnie inna jest sytuacja u nasięźrzałowatych. Wzorzec budowy jest uproszczony, gdyż co sezon, jeśli mamy do czynienia z wykształceniem liścia, może pojawić się tylko część trofofilowa bez części sporofilowej lub wykształcają się obydwie części. Nigdy dotychczas nie zaobserwowano wykształcenia się tylko części sporofilowej (Celka i in. 2023). Badania Dani i in. (2021) pokazały, że u paproci monomorficznych wzrost zdolności fotosyntetycznej, objawiający się większą powierzchnią liści wiąże się ze wzrostem płodności, aż do osiągnięcia optymalnego poziomu powierzchni fotosyntetycznej, po przekroczeniu której reprodukcja spadała, bądź zanikała całkowicie. Z kolei u badanych dimorficznych paproci (*Anemia rotundifolia* Schrad., *Tectaria zeilanica* (Houtt.) Sledge, *Pteris ensiformis* Burm., *Leptochilus*

thwaitesianus Fée) następuje maksymalizowanie reprodukcji i powierzchni fotosyntetycznej, które badacze tłumaczą fizycznym rozdzieleniem procesu fotosyntezy i reprodukcji za pomocą zarodników (Dani i in. 2021). Powyższe badania wykonane były w warunkach szklarniowych w trakcie jednego sezonu badawczego, bez obserwacji kilkuletnich na stałych osobnikach. Dostarczyły danych, jak wzorzec budowy morfologicznej u różnych gatunków paproci wpływa na alokację w powierzchnię asymilacyjną i reprodukcję. Wykazały też, że rozdzielenie funkcjonalne tych struktur niewątpliwie wpływa na strategię życia paproci, a sam wzorzec budowy morfologicznej ma uwarunkowania genetyczne (Dani i in. 2021). Podział u paproci na część płodną (sporofilową) i płoną (trofofilową) ewoluował wielokrotnie, mimo widocznych kosztów fizjologicznych związanych z redukcją powierzchni aktywnych fotosyntetycznie. Koszty te mogą być zrównoważone przez zwiększenie potencjalnego dystansu rozprzestrzeniania się zarodników lub zwiększenia produkcji zarodników, co wpływa na ekologię gatunków paproci (Britton, Watkins 2016). W przypadku przedmiotowych badań nad nasięźrzalem pospolitym odnotowano wraz ze wzrostem wielkości powierzchni asymilacyjnej spadek reprodukcji. Ważne w tym kontekście jest poznanie, co może uzyskać populacja w wyniku zwiększenia reprodukcji. Przypuszcza się, że produkcja zarodników u *O. vulgatum* waha się między $7,5 \times 10^5$, a $7,5 \times 10^9$ zarodników na jeden kłos zarodnikonośny (Page 1979). Zarodniki, kiedy opadną na glebę i dotrą do głębszych warstw stabilnego podłoża (Wagner i in. 1985) zaczynają kiełkować od razu lub zimują i pozostają uspięne przez kilka lat (Goswami, Stillman 1987). Dają one początek pokoleniu płciowemu, jakim są gametofity. Sądzić można byłoby, że dzięki nim populacje, mają szansę na zwiększenie różnorodności genetycznej, która zwiększa ochronę przed czynnikami zewnętrznymi, dzięki czemu zapewnia trwanie populacji. Badania molekularne na jednej z koreańskich populacji pokazują, że u *O. vulgatum* bardzo często dochodzi do samozapłodnienia (Soltis, Soltis 1986; Watano, Sahashi 1992; Hauk, Haufler 1999; Camacho, Liston 2001; Chung i in. 2010, 2012). Wykryto homozygotyczne genotypy dla alternatywnych alleli w kilku loci, co sugeruje występowanie zapłodnienia w obrębie jednego gametofitu. Wykazano, że populacje charakteryzują się niską zmiennością. To sugeruje, że liczba i wielkość populacji *O. vulgatum* mogła zostać poważnie ograniczona podczas ostatniego zlodowacenia z powodu jego trwania w małych, izolowanych refugiach. Przypuszcza się, że to właśnie efekty silnego losowego dryfu genetycznego i wysoki poziom wsobności są prawdopodobnie odpowiedzialne za strukturę genetyczną populacji *O. vulgatum*, która jest na niskim poziomie (Soltis, Soltis 1986; Watano, Sahashi 1992; Hauk, Haufler 1999; Camacho, Liston 2001; Chung i in. 2010, 2012). Ważnym aspektem przy analizie alokacji zasobów jest biomasa podziemna w postaci kłączy u paproci. Proces rozrastania się kłącza

i tworzenie pąków przybyszowych na kłęczach u paproci z rodziny Ophioglossaceae był często opisywany (Petry 1915; Bold 1967; Bierhorst 1971; Kato i in. 1988). Analiza poszczególnych tkanek wykazuje, że wzrost wielkości komórek kłęczy jest stopniowy i powolny w ciągu życia rośliny. W korzeniach u innych roślin o porównywalnym statusie morfologicznym, poziom ten jest znacznie mniejszy (Hee 1993), stąd przy ocenie biomasy kłęczy pomiędzy sezonami wegetacyjnymi notowane są niewielkie różnice.

Dotychczasowe prace, dotyczące warunków siedliskowych gatunków z rodziny Ophioglossaceae nie dostarczały informacji o parametrach glebowych, które preferuje *O. vulgatum* oraz inni przedstawiciele tej grupy roślin. Badane stanowisko w Imielenku cechowało się następującymi średnimi parametrami glebowymi: wilgotność = 32%, azot ogólny = 0,4%, azot mineralny = 0,8 mg N-NH₄/100 g gl., fosfor = 1,0 mgP/100 g gl., potas = 3 mgK/100 g gl., węgiel = 4,6%, pH = 6,6. Gleby na badanym stanowisku cechują się średnią zawartością fosforu. Związki fosforu łatwo gromadzą się w glebie, stąd ich zawartość zwiększa się zazwyczaj w wyniku postępującego procesu mineralizacji substancji organicznej gleb, zachodzącego, np. po odwodnieniu torfowiska, jak również pod wpływem systematycznego nawożenia łąk nawozami fosforowymi (Gotkiewicz, Sapek 1988; Okruszko i in. 1993). Badania wykazały, że parametry części sporofilowej *O. vulgatum* są dodatnio skorelowane właśnie z zawartością między innymi fosforu. Podobne wyniki (dodatnia korelacja pomiędzy liczbą zarodni, a zawartością fosforu w glebie) uzyskano w badaniach nad innym gatunkiem z rodziny Ophioglossaceae: *Botrychium lunaria* (Olejnik, Celka 2015). Utrzymanie właściwego stężenia ortofosforanu nieorganicznego w tkankach roślin jest konieczna dla prawidłowego wzrostu i metabolizmu. Pierwiastek ten wchodzi w skład większości związków organicznych, bierze udział w przenoszeniu energii, jest także regulatorem wielu reakcji enzymatycznych. Spadek zawartości fosforu u roślin nasiennych powoduje w pierwszej fazie zmiany we wzroście oraz zmiany metabolizmu, które mogą prowadzić do niekorzystnych i nieodwracalnych zmian opóźniających kwitnienie roślin i obniżających owocowanie (Marschner 1986). Podobne zależności mogą zachodzić u roślin zarodnikowych. Na badanym stanowisku w Imielenku odnotowano także dość wysoką zawartość potasu, z którym dodatnio skorelowane są również parametry części sporofilowej (por. Ryc. 37-39). Jest to makroelement, występujący w glebie, który szczególnie wpływa na reprodukcję roślin. Potas odgrywa istotną rolę w podnoszeniu jakości plonów. Wysoki poziom dostępnego potasu poprawia ponadto strukturę fizyczną, odporność na choroby oraz trwałość owoców u roślin nasiennych (Wang i in. 2013).

Założony w terenie w Imielenku eksperyment polegający na ucinaniu części trofofilowej liścia nasięźrzała miał za zadanie sprawdzić także, jak wpływają na populację

O. vulgatum roślinożercy. Wielokrotnie w trakcie obserwacji terenowych odnotowywano zgryzanie ramet w całości lub częściowo (Ryc. 62).



Ryc. 62. Zgryziona część asymilacyjna *Ophioglossum vulgatum* na stanowisku w okolicach Skorzęcina w Wielkopolsce (Fot. Zbigniew Celka)

Zaobserwowano, że przy zwiększonej presji roślinożerców odnotowano wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zwiększoną inwestycję w części asymilacyjne, która powoduje w kolejnych latach wzrost wielkości części sporofilowej bez ogonka, a co za tym idzie liczby zarodni. Na poletkach, gdzie nie ucinano ramet odnotowano spadek tych parametrów liścia. Warto przybliżyć teoretyczne założenia ewolucji obrony roślin przed roślinożercami. Część badaczy sugeruje, że stopień odporności roślin na zgryzanie odzwierciedla kompromis pomiędzy korzyściami płynącymi z uniknięcia roślinożerców i kosztami przekierowania zasobów z innych funkcji życiowych na odporność (Janzen 1973; McKey 1974; Feeny 1976; Futuyma 1983; Rhoades 1983; Coley i in. 1985; Falińska 2002). Powyższe badania ukazują poziom odporności cechujący daną populację roślin, jak również

zróźnicowanie między populacjami, a gatunkami w zakresie jakości i rodzaju odporności. Jego słuszność opiera się jednak na założeniu, że zarówno roślinożerność, jak i odporność są kosztowne dla roślin. Istnieją także badania, które potwierdzały jednoznacznie, że roślinożerność znacznie obniża kondycję roślin (Reardon i in. 1972; Dyer, Bokhari 1976; Owen, Wiegert 1976; Stenseth 1978; Belsky 1986). Spora część dowodów wskazuje, że w większości przypadków roślinożerność zmniejsza kondycję roślin. Interesujące z punktu widzenia pracy są badania mówiące o zjawisku nadkompensacji u rozchodnika wielkiego *Sedum maximum* (Olejniczak 2011). Do czasu opublikowania badań przez Olejniczaka (2011) pozytywny wpływ roślinożerców na rozmnażanie roślin został zaobserwowany głównie u roślin jednorocznych. Przycięte rośliny wykazały się zwiększoną suchą masą owoców i nasion w porównaniu do kontroli, bez wpływu na inne aspekty reprodukcji. Z kolei usuwanie pąków wierzchołkowych miało również pozytywny wpływ na wzrost suchej masy korzeni. Wyniki te wskazywały na pełną nadkompensację w odpowiedzi na stymulowaną roślinożerność. Olejniczak (2011) sugerował również, że zgodnie z modelem zwiększona reprodukcja roślin w wyniku działania roślinożerców prawdopodobnie utrzyma się w kolejnych latach. W przypadku nasięźrzała pospolitego również doszło do zjawiska nadkompensacji, gdyż powierzchnia asymilacyjna oraz reprodukcja nie zmalały w kolejnych latach, podczas gdy ramety bez manipulacji ucinania nie zwiększały swoich rozmiarów. Aspekt wpływu roślinożerców na kondycję paproci i ich trwanie jest interesujący ze względu na szereg mechanizmów, które wykształciły w obronie. Szczególnie ważny jest kontekst ewolucyjny. Paprocie miały swój początek w sylurze (Testo, Sundue 2016). Wówczas były bardzo narażone na ataki owadów, ponieważ one również wyewoluowały w dewonie (Wiens i in. 2015). Podobnie, jak u okrytozalążkowych, średnie uszkodzenie liści w wyniku żerowania zwierząt u paproci waha się w granicach 5-15% (Mehltreter 2010). Ponad 800 gatunków owadów na całym świecie, zwłaszcza z takich grup, jak Coleoptera, Lepidoptera i Hemiptera, znanych jest z tego, że żerują, wydobywają lub drążą łodygi (kłącza) i korzenie paproci, wysysając ksylem lub łyko, albo żywiąc się zarodnikami paproci (Fuentes-Jacques i in. 2022). W związku z tym, paprocie rozwinęły we wczesnym stadium rozwoju ewolucyjnego wiele rodzajów mechanizmów obronnych przed roślinożercami, zwłaszcza owadami. Do adaptacji tych należą między innymi wysoka zawartość włókien i garbników (Mehltreter i in. 2022), które zapewniają niektórym gatunkom paproci pośrednią obronę. Tego mechanizmu nie posiada nasięźrzała pospolity, jego liście są miękkie i bezwłókniste. Kolejne przystosowanie paproci to obrona biochemiczna, składają się głównie ze związków organicznych, które są syntetyzowane przez rośliny, ale mogą to być również składniki nieorganiczne, które są absorbowane z gleby,

np. metale (Huang i in. 2019). Większość mechanizmów obronnych roślinożerców nie działa indywidualnie, ale w kombinacji (Farias i in. 2020), tak więc gatunki paproci posiadające obronę mechaniczną i różne formy obrony biochemicznej, są lepiej chronione. Udana próba pozyskiwania insektycydów z dwóch gatunków paproci: *Dicksonia sellowiana* (C. Presl) Hook. i *Nephrolepis cordifolia* (L.) C.Presl są dowodem na celowaną obronę przed owadami (Souza i in. 2020). W eksperymencie ekstrakty po około 2-3. tygodniach od zastosowania powodowały co najmniej pięćdziesiąt procentową śmiertelność larw *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae, Hemiptera) (Souza i in. 2020). Do głównych substancji obronnych paproci przed roślinożercami należą: fitoecdysteroidy, flawonoidy, tiaminaza, glikozydy cyjanogenne oraz alkaloidy (Castrejón-Varela i in. 2022). Pierwsze z nich, czyli fitoecdysteroidy, są uznane za najbardziej skuteczne. Należą do triterpenoidów, które są analogami hormonów rozrodczych owadów (ecdysteroidów). Fitoecdysteroidy występują we wszystkich częściach paproci i roślin nasiennych w stężeniu 0,001-3% suchej masy (Chaubey 2018) i działają na owady o szerokim spektrum pokarmowym (Dinan 2001; Das i in. 2021). Fitoecdysteroidy występują w około 100. rodzajach roślin, a w przypadku paproci u 227 gatunków z co najmniej 29 rodzin. Dotychczas nie wykazano ich u Ophioglossaceae, Marattiaceae, Hymenophyllaceae, Lindsaeaceae oraz większości Dennstaedtiaceae (Chaubey 2018; Lafont i in. 2019). Jest to szczególnie ważny aspekt w kontekście badań w poniższej pracy. Być może między innymi brak tak skutecznej substancji obronnej wpłynął na ewolucję uproszczonego modelu budowy przy jednoczesnym umniejszeniu roli kłącza. Model ten w przypadku silnej presji roślinożerców umożliwia szybką odbudowę biomasy nadziemnej. Zagadnienie to wraz z analizą warunków środowiska jest przyszłościowym problemem badawczym, który może dostarczyć cennych informacji na temat ewolucji modelu budowy, trwania go i dopasowywania się do zmieniających się warunków środowiska w kontekście postępujących zmian antropogenicznych, w tym zmian klimatu.

5.2. Hipoteza 2: „zagęszczenie roślin towarzyszących a inwestycja w zarodnie”

Badania nie wykazały istotnego wpływu zagęszczenia roślin towarzyszących na proporcje inwestowanych zasobów w części sporofilowe, jednak analiza parametrów roślin towarzyszących *Ophioglossum vulgatum* pokazała szereg zależności międzygatunkowych, które mogą mieć decydujący wpływ na kondycję populacji nasięźrzała pospolitego. Do gatunków dominujących towarzyszących *O. vulgatum* należą głównie gatunki traw (Poaceae) i turzyc (Cyperaceae): *Arrhenatherum elatius*, *Avenula pubescens*, *Carex acutiformis*, *Carex hirta*, *Cirsium arvense*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Phalaris arundinacea* czy *Phleum pratense*. Słabiej reprezentowaną grupą są rośliny dwuliścienne: *Galium uliginosum*, *Galium verum* i *Vicia cracca* i skrzypy: *Equisetum palustre*. Analizy kanoniczne pokazały, że na wielkość części sporofilowej dodatnio wpływa pokrycie *Phalaris arundinacea*, *Carex acutiformis* i *Cirsium arvense*. Są to wysokie byliny, z którymi o światło konkurują ramety *O. vulgatum*. Badania pokazały, że w poletkach, gdzie dominowały powyższe gatunki, maksymalna długość ramety osiągała nawet 54,4 cm. Jest to wielkość ramet, która wyraźnie odbiega od średnich wielkości, które możemy zaobserwować w innych populacjach, waha się ona z reguły od 10 do 20 cm (McMaster 1994). Niniejsza praca wykazała wpływ konkurentów na parametry rozmnażania za pomocą zarodników. Nie znamy wpływu roślin towarzyszących na rozwój gametofitów i udział rozmnażania płciowego. Z dotychczasowych badań wiemy, że zapłodnienie u *O. vulgatum* może odbywać się: (1) wewnątrz jednego gametofitu, (2) między gametofitami pochodzącymi od tego samego sporofitu (zapłodnienie krzyżowe), (3) między gametofitami, pochodzącymi od różnych sporofitów (zapłodnienie krzyżowe między gametofitami) (Wagner i in. 1985). U Ophioglossaceae gametofit jest zwykle podziemny, nefotosyntetyzujący i zależny od grzybów (Wagner i in. 1985; Goswami 1987; Harley, Harley 1987; Zhang i in. 2004). Pierwszy typ rozmnażania płciowego może być preferowany wśród przedstawicieli z rodzaju *Ophioglossum*, ponieważ jest mało prawdopodobne, aby dwa zarodniki różnych sporofitów znalazły się wystarczająco blisko siebie, aby doszło do zapłodnienia krzyżowego, ponadto cząsteczki gleby mogą utrudniać ruch plemników (Klekowski, Baker 1966; Tryon, Tryon 1982; Peck i in. 1990). Istotnym aspektem w rozmnażaniu *O. vulgatum* za pomocą zarodników i kiełkowaniu gametofitów jest wolna od roślin przestrzeń, gdzie zarodnik musi upaść na glebę, aby później w ciemności przejść etap kiełkowania w stadium gametofitu, zapłodnienia i wytworzenia młodego sporofitu (Goswami, Stillman 1987). Wagner i współautorzy (1985)

w swoich badaniach z ujęciem roli zwierząt w rozmnażaniu *O. vulgatum* zaobserwowali ponadto, że roślinożerzy znajdują miejsca z licznie obsypanymi zarodnikami. Wyszuli także hipotezę, iż zarodniki *O. vulgatum* mogą być odporne na procesy trawienne, przez co deponowane są w odchodach i dzięki temu mogą kiełkować w skupiskach (Wagner i in. 1985). Z punktu widzenia ochrony populacji tego gatunku istotne jest, więc takie użytkowanie siedlisk, które umożliwi powstanie lekko odkrytych fragmentów podłoża, dzięki któremu możliwa będzie propagacja zarodników.

Głównym zbiorowiskiem, w którym występuje nasięźrzał pospolity w Polsce i zarazem uznawany jest dla niego za jego gatunek diagnostyczny, są łąki zmiennowilgotne (All. *Molinion caeruleae*, Cl. *Molinio-Arrhenatheretea*). Ponadto notowany jest w turzycowiskach (*O. Magno-Caricetalia*), rzadziej w olsach (All. *Alnion glutinosae*, Cl. *Alnetea glutinosae*), zaroślach i lasach łągowych (All. *Alnion incanae*) oraz grądowych (All. *Carpinion betuli*, Cl. *Carpino-Fagetea*) (Kącki 1998; Øllgaard, Tind 1993; Page 1997; Swacha i in. 2013). Badania populacji światowych pokazują, że populacje *O. vulgatum* występują także na torfowiskach, na wilgotnych piaskach, wzdłuż potoków w ziołoroślach, czy nawet na piaszczystych plażach i zboczach wzgórz, a rozwój gametofitu pod ziemią może być uznawany za adaptację do pożarów (Clausen 1938; Wagner i in. 1985). Badania pokazują, że *O. vulgatum* faworyzuje wczesne stanowiska sukcesyjne (Coddington, Field 1978; Tryon, Tryon 1982), a jego występowanie często wydaje się być związane z zakłóceniami, takimi jak naruszenia gleby przez pasące się zwierzęta roślinożerne. W Polsce znane są stanowiska o charakterze pionierskim, przykładowo z przedpola Gór Świętokrzyskich (m.in. z Garbu Gielniowskiego) ze zrobów pokopalnianych, gdzie występują wtórne gleby industrioziemne, bogate w składniki gliniasto-ilaste, z wysoką zawartością przyswajalnych form potasu i magnezu, często z węglanem wapnia (Podgórska 2007, 2019) (Ryc. 63). Badania wyraźnie pokazują, że populacje *O. vulgatum* na siedliskach, gdzie występowały zakłócenia, czy zabiegi, które zmniejszyły konkurencję ze strony krzewów, małych drzew i kępiastych, ekspansywnych bylin, cechują się dobrą kondycją. Przykładowo stanowiska z USA (stan Massachusetts) poddane były następującym oddziaływaniom: działalność bobrów na siedliskach leśnych, przycinanie drzew przy liniach energetycznych, koszenie regularne ze zbiorem biomasy. Na wyżej wymienionych stanowiskach populacje trwały, gdyż podłoże przy stosowanych zabiegach było odpowiednio wilgotne przez większość sezonu wegetacyjnego (McMaster 1994).



Ryc. 63. Obficie zarodnikujące ramety *Ophioglossum vulgatum* na terenie pokopalnianym, na obrzeżu stawu użytkowanego do płukania rudy na Wyżynie Śląskiej (Fot. Zbigniew Celka)

Badania pokazują, że koszenie bylin wpływa „motywująco” na alokację zasobów w rozmnażanie za pomocą zarodników, natomiast odnotowany jest spadek powierzchni blaszki liściowej. Nie wiadomo, do jakiego momentu taki stan może się utrzymywać. Z historii użytkowania łąk i turzycowisk na stanowisku badawczym, wiemy, że rok przed rozpoczęciem badań stanowisko było regularnie koszone, następnie użytkowanie zostało zarzucone w wyniku komplikacji związanych z dzierzawą gruntów. Porzucenie użytkowania może mieć konsekwencje w alokacji zasobów w latach późniejszych, gdy ilość wojłoku będzie przyrastać, a dominacja ekspansywnych bylin będzie ograniczająca dla wzrostu ramet. Obserwacja populacji przez kilka sezonów wegetacyjnych sugeruje, że w miejscach, gdzie całkowicie brakuje warstwy krzewów, dominują agresywne gatunki traw oraz turzyce, a liczebność populacji nasięźrzała drastycznie spada (Müller 2000). Badania Müllera (2000) pokazują ponadto, że warstwa krzewów może pomóc w kontrolowaniu konkurencji ze strony tych gatunków, ale pod warunkiem, gdy będzie wykaszana lub odpowiednio zalewana. Badania te wskazują, że *O. vulgatum* jest gatunkiem umiarkowanie znoszącym zacienienie, a zaprzestanie

gospodarki leśnej na jego stanowiskach może doprowadzić do znacznego spadku populacji. Tutaj może okazać się pomocna symbioza z grzybami, dzięki czemu *O. vulgatum* może dłużej utrzymywać się na stanowiskach zacienionych (Surendirakumar i in. 2023). Dotychczasowe badania pokazują, że *O. vulgatum* ma szerokie spektrum siedliskowe, jednak w Polsce w większości łąki trzęślicowe i świeże stanowią jego główną ostoję. Siedliska te zanikają jednak w krajobrazie rolniczym Polski, nie tylko ze względu na presję rolnictwa, ale także w wyniku zmian klimatycznych, które powodują spadek poziomu wód (Brzeg, Wojterska 2001; Swacha i in. 2013). Stwierdzonym głównym zagrożeniem dla kondycji populacji *O. vulgatum* jest zanikanie siedlisk, a w szczególności łąk. Następuje to na skutek zaniechania koszenia, w wyniku odwadniania, które prowadzi do osuszenia terenu (Drobnik, Fiedor 2006) lub zaorywania całkowitego i przekształcania łąk na pola uprawne. Badania Swacha i in. (2013) pokazują, że najmniej zagrożone są stanowiska nasiężrzała, znajdujące się na terenie obszarów chronionych, w których prowadzona jest ochrona czynna tego gatunku.

6. Podsumowanie

Ophioglossum vulgatum (Ophioglossaceae) rośnie w wilgotnych i zmiennowilgotnych łąkach, utrzymuje się także w zaroślach i lasach powstałych po zaprzestaniu użytkowania łąk. Jest gatunkiem diagnostycznym dla łąk zmiennowilgotnych (All. *Molinion caeruleae*, Cl. *Molinio-Arrhenatheretea*). W ramach przeprowadzonego eksperymentu badano jak kształtuje się u niego alokacja zasobów (we wzrost części asymilacyjnej i rozmnażanie za pomocą zarodników) pod wpływem czynników abiotycznych (warunki glebowe i świetlne) i biotycznych (wpływ konkurentów i roślinożerców). W wyniku zrealizowanego eksperymentu stwierdzono, że:

- w miejscach o najniższej wilgotności następuje wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zwiększona inwestycja w części asymilacyjne, która powoduje w kolejnym roku spadek wielkości części sporofilowej bez ogonka, a co za tym idzie liczby zarodni (m.in. wzrost średniej wartości powierzchni asymilacyjnej w roku 2015 w stosunku do 2014 o 4,3 cm spowodował spadek w roku 2016 średniej wielkości części sporofilowej bez ogonka o 0,4 cm w stosunku do roku 2015);

- wyznaczone transekty i kwadraty wykazują się zróżnicowanymi parametrami glebowymi. Pod względem wilgotności najbardziej różniły się pomiędzy sobą kwadraty pierwsze ze średnią 34,8% i kwadraty trzecie ze średnią 30,34%. Kolejnymi parametrami, które różnią się w kwadratach były azot ogólny i pH;

- z elementami części trofofilowej najczęściej dodatnio skorelowane są następujące parametry glebowe: wilgotność, azot amonowy, azot azotanowy oraz azot ogólny;

- dodatnie korelacje względem części sporofilowej najczęściej zanotowano z potasem, fosforem, węglem oraz próchnicą;

- w miejscach o najniższym natężeniu światła dochodzącego odnotowuje się spadek wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zmniejszoną inwestycję w części asymilacyjne, która powoduje w kolejnym roku wzrost wielkości części sporofilowej bez ogonka, a co za tym idzie liczby zarodni (spadek średniej wartości powierzchni asymilacyjnej w roku 2015 w stosunku do 2014 o 7,6 cm spowodował wzrost w roku 2016 średniej wielkości części sporofilowej bez ogonka o 0,7 cm w stosunku do roku 2015).

- presja roślinożerców powoduje wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej, czyli zwiększoną inwestycję w części asymilacyjne, która sprawia, że w kolejnym roku następuje spadek wielkości części sporofilowej bez ogonka, a co za tym idzie liczby zarodni (wzrost średniej wartości powierzchni asymilacyjnej w roku 2015 w stosunku do 2014 o 12,8 cm

spowodował wzrost w roku 2016 średniej wielkości części sporofilowej bez ogonka o 0,9 cm w stosunku do roku 2014, podczas gdy na poletkach kontrolnych zaobserwowano spadek wielkości części trofofilowej i sporofilowej);

- na wytwarzanie części sporofilowych u ramet *O. vulgatum* nie wpływa zagęszczenie roślin towarzyszących (współczynnik korelacji Pearsona nie był istotny statystycznie, współczynnik korelacji = -0,0342, $p = 0,816$). Średnie zagęszczenie roślin dominujących wynosiło 78%, a proporcja części sporofilowych do wszystkich ramet w poletku wynosiła średnio 28%;

- do gatunków dominujących towarzyszących *O. vulgatum* należą: *Arrhenatherum elatius*, *Avenula pubescens*, *Carex acutiformis*, *C. hirta*, *Cirsium arvense*, *Deschampsia caespitosa*, *Equisetum palustre*, *Festuca rubra*, *Galium uliginosum*, *G. verum*, *Holcus lanatus*, *Phalaris arundinacea*, *Phleum pratense* i *Vicia cracca*, których obecność jest dodatnio skorelowana z parametrami części trofofilowej lub sporofilowej nasięźrzała;

- najwięcej ramet w poletkach odnotowano w roku 2016 i liczba ich wahała się od 712 ramet w poletkach pierwszych do 1016 ramet w poletkach czwartych. Łącznie we wszystkich poletkach we wszystkich transektach zanotowano 3259 ramet. Najmniej ramet obserwowano w roku 2014, łącznie 567;

- porównując powierzchnię blaszki liściowej przed zabiegiem koszenia konkurentów w roku 2014 i po dwóch zabiegach (w 2014 i 2015 roku) wykazano w roku 2016 spadek wielkości powierzchni blaszki liściowej. W poletkach kontrolnych, gdzie nie wykonywano zabiegu zaobserwowano wzrost wielkości powierzchni blaszki liściowej.

Osiągnięte wyniki dają podstawę do stwierdzenia, że alokacja zasobów u *Ophioglossum vulgatum* umożliwia przystosowanie się rośliny do zmieniających się warunków środowiskowych (w tym presji konkurentów i roślinożerców). Proces ten może jednak zostać zatrzymany na skutek szybkości i głębokości antropogenicznych przemian środowiska (m.in. osuszania, zaorywania i zarastania łąk).

Bibliografia

- AUSTIN M. P., SMITH T. M. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.
- AVERILL C. 2014. Divergence in plant and microbial allocation strategies explains continental patterns in microbial allocation and biogeochemical fluxes. *Ecology letters* 17(10): 1202-1210.
- BAÑUELOS M. J., OBESO J. R. 2004. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction. *Evolutionary Ecology Research* 6(3): 397-413.
- BARKER M. S., HAUK W. D. 2003. An evaluation of *Sceptridium dissectum* (Ophioglossaceae) with ISSR markers: implications for *Sceptridium* systematics. *American Fern Journal* 93(1): 1-19.
- BAZZAZ F. A., GRACE J. 1997. Plant resource allocation. 303 pp. Academic Press, London.
- BELSKY A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127(6): 870-892.
- BIERHORST D. W. 1971. Morphology and anatomy of new species of *Schizaea* and *Actinostachys*. *American Journal of Botany*: 58(7): 634-648.
- BIERHORST D. W. 1977. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filiclean ferns. *American Journal of Botany* 64(2): 125-152.
- BOERSMA M. 1995. The allocation of resources to reproduction in *Daphnia galeata*: against the odds? *Ecology* 76(4): 1251-1261.
- BOLD H. C. 1967. A laboratory manual for plant morphology. 123 pp. Harper & Row, New York.
- BOROWIAK K., ZBIERSKA J., JUSIK S. 2011. Canonical correspondence analysis(cca) as a tool for interpretation of bioindicator plant response to ambient air pollution. *Fresenius Environmental Bulletin* 20(9): 2264-2270.
- BRAUN-BLANQUET J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 866 pp. 3rd ed. Springer, Wien, New York.
- BRITTON M. R., WATKINS J. E. 2016. The economy of reproduction in dimorphic ferns. *Annals of Botany* 118: 1139-1149.
- BROWNSEY P. J., PERRIE L. R. 2014. Taxonomic notes on the New Zealand flora: types in the fern family Psilotaceae. *New Zealand Journal of Botany* 52(2): 267-269.
- BRZEG A., WOJTERSKA M. 2001. Zespoły roślinne Wielkopolski, ich stan poznania i zagrożenie. W: M. WOJTERSKA (red.). Szata roślinna Wielkopolski i Pojezierza

- Południowopomorskiego, s. 39-110. Przewodnik sesji terenowych 52. Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego, 24-28 września 2001 r. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań.
- CAMACHO F. J., LISTON A. 2001. Population structure and genetic diversity of *Botrychium pumicola* (Ophioglossaceae) based on inter-simple sequence repeats (ISSR). *American Journal of Botany* 88(6): 1065-1070.
- CAMPBELL D. H. 1911. The Eusporangiatae; the comparative morphology of the Ophioglossaceae and Marattiaceae. 550 pp. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- CASTREJÓN-VARELA A., PÉREZ-GARCÍA B., GUERRERO-ANALCO J. A., MEHLTRETER K. 2022. A Brief Review of Phytochemical Defenses of Ferns against Herbivores. *American Fern Journal* 112(4): 233-250.
- CELKA Z. 2001. (npbl.). Materiały z badań terenowych w Wielkopolskim Parku Narodowym w 2001 r.
- CELKA Z. 2004. Distribution Atlas of Vascular Plants on the Earthworks of Wielkopolska. Publications of the Department of Plant Taxonomy of Adam Mickiewicz University in Poznań 13: 1-447. Bogucki Wyd. Nauk., Poznań.
- CELKA Z. 2022. (npbl.). Materiały z badań terenowych w dolinie Warty w 2022 r.
- CELKA Z., JĘDRZEJCZAK N., SZCZĘŚNIAK E. 2023 (w druku). Podklasa Ophioglossidae Klinge. W: E. SZCZĘŚNIAK, E. GOLA, E. ZENKTELER (red.). *Flora Polonica 2. Monographiae Botanicae*.
- CHAUBEY M. K. 2018. Role of phytoecdysteroids in insect pest management: a review. *Journal of Agronomy* 17: 1-10.
- CHIOU W. L., FARRAR D. R. 1997. Antheridiogen production and response in Polypodiaceae species. *American Journal of Botany* 84(5): 633-640.
- CHRISTENHUSZ M. J., CHASE M. W. 2014. Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany* 113(4): 571-594.
- CHUNG M. Y., LÓPEZ-PUJOL J., CHUNG J. M., MOON M. O., CHUNG M. G. 2012. Genetic diversity in the homosporous fern *Ophioglossum vulgatum* (Ophioglossaceae) from South Korea: inference of mating system and population history. *Journal of Heredity* 104(2): 263-272.
- CLAUSEN R. T. 1938. A monograph of the Ophioglossaceae. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 19(2): 1-177.

- CODDINGTON J. A., FIELD K. G. 1978. Rare and endangered vascular plant species in Massachusetts. 62 pp. Office of Endangered Species: US Fish and Wildlife Service Newton Center, MA.
- CODY M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20(2): 174-184.
- COLEY P. D., BRYANT J. P., F. S. CHAPIN III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science (Wash., D.C.)* 230: 895-899
- COUSENS M. I., LACEY D. G., SCHELLER J. M. 1988. Safe sites and the ecological life history of *Lorinseria areolata*. *American Journal of Botany* 75(1): 797-807.
- CZARNA A. 2009. Rośliny naczyniowe środkowej Wielkopolski. 184 pp. Wyd. Uniw. Przyr., Poznań.
- CZARNOŁĘSKI M., KOZŁOWSKI J., LEWANDOWSKI K., MIKOŁAJCZYK M., MÜLLER T., STAŃCZYKOWSKA A. 2005. Optimal resource allocation explains changes in the zebra mussel growth pattern through time. *Evolutionary Ecology Research* 7(6): 821-835.
- CZARNOŁĘSKI M., OLEJNICZAK P., GÓRZYŃSKA K., KOZŁOWSKI J., LEMBICZ M. 2013. Altered allocation to roots and shoots in the endophyte infected seedlings of *Puccinellia distans* (Poaceae). *Plant Biology* 15(2): 264-273.
- DAIMON N., MIURA R., TOMINAGA T. 2014. Growth and reproductive success of the seed-derived plants of *Sagittaria trifolia* emerging at different times. *Weed biology and management* 14(3): 178-185.
- DANI K. G. S., KODANDARAMAIAH U. 2017. Plant and animal reproductive strategies: lessons from offspring size and number tradeoffs. *Frontiers in Ecology and Evolution* 5: 38.
- DANI K. S., MATHEW J., NILA-MOHAN T. M., ANTONY R., SURESH S., KODANDARAMAIAH U. 2021. Competition between photosynthesis and reproduction is constrained by leaf mass per unit area (LMA) in ferns. *Biological Journal of the Linnean Society* 132(2): 346-358.
- DAS N., MISHRA S. K., BISHAYEE A., ALI E. S., BISHAYEE A. 2021. The phytochemical, biological, and medicinal attributes of phytoecdysteroids: An updated review. *Acta Pharmaceutica Sinica B* 11:1740-1766.
- DAUPHIN B., VIEU J., GRANT J. R. 2014. Molecular phylogenetics supports widespread cryptic species in moonworts (*Botrychium* ss, Ophioglossaceae). *American Journal of Botany* 101(1): 128-140.
- DE VRIES J., EVERS J. B., POELMAN E. H. 2017. Dynamic plant-plant-herbivore interactions govern plant growth-defence integration. *Trends in Plant Science* 22(4): 329-337.
- DINAN L. 2001. Phytoecdysteroids: biological aspects. *Phytochemistry* 57:325-339.

- DOUST J. L. 1989. Plant reproductive strategies and resource allocation. *Trends in Ecology and Evolution* 4(8): 230-234.
- DROBNIK J., FIEDOR M. 2006. Nowe stanowisko *Ophioglossum vulgatum* [Ophioglossaceae] w Kotlinie Żywieckiej. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 13(1): 222-224.
- DYER M. I., BOKHARI U. G. 1976. Plant-animal interactions: studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecology* 57(4): 762-772.
- EJSMOND M. J., CZARNOŁĘSKI M., KAPUSTKA F., KOZŁOWSKI J. 2010. How to time growth and reproduction during the vegetative season: an evolutionary choice for indeterminate growers in seasonal environments. *The American Naturalist* 175(5): 551-563.
- FALIŃSKA K. 2002. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. 588 pp. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- FALIŃSKA K. 2012. Ekologia roślin. 512 pp. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- FEENY P. P. 1975. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: L. E. GILBERT, P. H. RAVEN (eds.). *Coevolution of animals and plants*, pp. 3-19. University of Texas Press, Austin.
- FENG Z., SU T., YANG J. Y., CHEN Y. X., WEI H. B., DAI J., GUO Y., LIU Y. R., DING, J. H. 2014. Evidence for insect-mediated skeletonization on an extant fern family from the Upper Triassic of China. *Geology* 42(5): 407-410.
- FIELD K. J., LEAKE J. R., TILLE S., ALLINSON K. E., RIMINGTON W. R., BIDARTONDO M. I., BEERLING D. J., CAMERON D. D. 2015. From mycoheterotrophy to mutualism: mycorrhizal specificity and functioning in *Ophioglossum vulgatum* sporophytes. *New Phytologist* 205(4): 1492-1502.
- FUENTES-JACQUES L. J., HANSON-SNORTUM P., HERNÁNDEZ-ORTIZ V., DIAZ-CASTELAZO C., MEHLTRETER K. 2022. A global review and network analysis of phytophagous insect interactions with ferns and lycophytes. *Plant Ecology* 223: 27-40.
- FUTUYMA D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: D. J. FUTUYMA, M. SLATKIN (eds.). *Coevolution*, pp. 207-231. Sinauer, Sunderland, Mass.
- FUTUYMA D. J., EDWARDS S. V., TRUE J. R. 2008. Ewolucja. 841 pp. Wyd. Uniw. Warszaw., Warszawa.
- GARCÍA CRIADO M., VÄRE H., NIETO A., BENTO ELIAS R., DYER R., IVANENKO Y., IVANOVA D., LANSDOWN R., MOLINA J.A., ROUHAN G., RUMSEY F., TROIA A., VRBA J., CHRISTENHUSZ M.J.M. 2017. European Red List of Lycopods and Ferns. iv + 59 pp. Brussels, Belgium, IUCN.

- GOSWAMI H. K. 2023. Changing trends in pteridology: I. A reference to *Ophioglossum* L. The Journal of Indian Botanical Society 103(2): 100-108.
- GOSWAMI D., STILLMAN P. R. 1987. Reclaiming the classroom: Teacher research as an agency for change. Boynton/Cook Publishers, Inc., PO Box 860, 52 Upper Montclair Plaza, Upper Montclair, NJ 07043.
- GOTKIEWICZ J., SAPEK A. 1988. Wpływ sposobu użytkowania i nawożenia na zawartość składników mineralnych w warstwie powierzchniowej gleb torfowych. Roczniki Nauk Rolniczych Seria F 80(2-4): 237-260.
- GREER G. K., CURRY D. 2004. Pheromonal interactions among cordate gametophytes of the lady fern, *Athyrium filix-femina*. American Fern Journal 94(1): 1-8.
- GUO Q., KATO M., RICKLEFS R. E. 2003. Life history, diversity and distribution: a study of Japanese pteridophytes. Ecography 26(2): 129-138.
- HAMILTON R. G., LLOYD R. M. 1991. Antheridiogen in the wild: the development of fern gametophyte communities. Functional Ecology 5: 804-809.
- HARLEY J. L., HARLEY, E. L. 1987. A check-list of mycorrhiza in the British flora. The New Phytologist 105(2): 1-102.
- HARPER J. L. 1977. Population biology of plants. 892 pp. Academic Press, London.
- HASSLER M. 2023. World Ferns. Synonymic Checklist and Distribution of Ferns and Lycophytes of the World. Version 16.3; last update Aug. 5th, 2023. - www.worldplants.de/ferns/. Last accessed 06/08/2023.
- HAUK W. D., HAUFLE C. H. 1999. Isozyme variability among cryptic species of Botrychium subgenus Botrychium (Ophioglossaceae). American Journal of Botany 86(5): 614-633.
- HEE H. J., SOH W. Y. 1993. Vascular anatomy of the subterranean organ of *Ophioglossum vulgatum* L. Plant Morphology 5(2): 69-82.
<https://www.gbif.org/species/2650133> Dostęp: 24.01.2020
- HUANG, Y. M., CHANG, Y. H., CHIOU, W. L. 2019. Edible ferns and lycophytes in Asia. Fern Gazette 21: 45-68.
- HULTÉN E., FRIES M. 1986. Atlas of North European vascular plants. North of the Tropic of Cancer. I-III. xvi+1172 pp. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- HUSTON M., SMITH T. 1987. Plant succession: life history and competition. The American Naturalist 130(2): 168-198.
- INTERPERETATION MANUAL EUR27. Interpretation Manual of European Union Habitats EUR27 July 2007. European Commission DG Environment. Nature and Biodiversity. https://www.bfn.de/sites/default/files/2021-06/2007_07_im.pdf

- JACKOWIAK B., CELKA Z., CHMIEL J., LATOWSKI K., ŻUKOWSKI W. 2007. Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland). *Biodiversity: Research and Conservation* 5(8): 95-127.
- JALAS J., SUOMINEN J. 1972. *Atlas Florae Europaeae*, 1-10. 200 pp. Helsinki University Printing House, Helsinki.
- JANZEN D. H. 1973. Comments on host-specificity of tropical herbivores and its relevance to species richness. *Systematics Association Special Volumes* 5: 201-211
- JĘDRZEJCZAK M., OLEJNIK N. 2013. Refuges of native flora in agricultural landscape: a case study of central Wielkopolska (Poland). *Biodiversity: Research and Conservation* 31: 97-108.
- JOHNSON-GROH C. L. 1998. Population demographics, underground ecology and phenology of *Botrychium mormo*. In: N. BERLIN, P. MILLER, J. BOROVSANSKY, U. S. SEAL & O. BYERS (eds.). Population and habitat viability assessment (PHVA) for the goblin fern (*Botrychium mormo*), Final Report, pp. 103-108. Conservation Biology Specialist Group, Apple Valley, Minnesota, USA.
- JOHNSON-GROH C. L., LEE J. M. 2002. Phenology and demography of two species of *Botrychium* (Ophioglossaceae). *American Journal of Botany* 89(10): 1624-1633.
- KATO M. 1988. Taxonomic studies of Pteridophytes of Ambon and Seram (Moluccas) Collected by Indonesian-Japanese Botanical Expeditions: I. Fern-allies. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 39(4-6): 133-146.
- KAŹMIERCZAKOWA R., BLOCH-ORŁOWSKA J., CELKA Z., CWENER A., DAJDOK Z., MICHALSKA-HEJDUK D., PAWLIKOWSKI P., SZCZĘŚNIAK E., ZIARNEK K. 2016. Polska Czerwona Lista Paprotników i Roślin Kwiatowych. 44 pp. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków.
- KĄCKI Z. 1998. Rozmieszczenie *Ophioglossum vulgatum* L. na Dolnym Śląsku i jego udział w zbiorowiskach roślinnych. *Materiały konferencyjne* 51. Zjazdu PTB w Gdańsku.
- KHANDELWAL S. 1990. Chromosome evolution in the genus *Ophioglossum* L. *Botanical Journal of the Linnean Society* 102(3): 205-217.
- KIRSCHNER R., LIU L. C. 2014. Mycosphaerellaceous fungi and new species of *Venustosynnema* and *Zasmidium* on ferns and fern allies in Taiwan. *Phytotaxa* 176(1): 309-323.
- KLEKOWSKI JR. E. J., BAKER H. G. 1966. Evolutionary significance of polyploidy in the Pteridophyta. *Science* 153(3733): 305-307.
- KORALL P., PRYER K. M., METZGAR J. S., SCHNEIDER H., CONANT D. S. 2006. Tree ferns: monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39(3): 830-845.

- KORZENIAK J. 2012. 6510 Ekstensywnie użytkowane niżowe łąki świeże (*Arrhenatherion*). W: W. MRÓZ (red.). Monitoring siedlisk przyrodniczych. Przewodnik metodyczny. Część III, s. 79-94. Biblioteka Monitoringu Środowiska, GIOŚ, Warszawa.
- KOZŁOWSKI J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends Ecology Evolution* 7(1): 15-19.
- KOZŁOWSKI J., JANCZUR M. 1994. Density-dependent regulation of population number and life-history evolution: optimization of age at maturity in a simple allocation model for annuals and biennials. *Ecological modelling* 73(1-2): 81-96.
- KOZŁOWSKI J., WIEGERT R. G. 1986. Optimal allocation of energy to growth and reproduction. *Theoretical Population Biology* 29(1): 16-37.
- KOZŁOWSKI J., WIEGERT R. G. 1987. Optimal age and size at maturity in annuals and perennials with determinate growth. *Evolutionary Ecology* 1(3): 231-244.
- LAFONT R. J., HARMATHA F., MARION-POLL L., DINAN I., WILSON D. 2019. The ecdysone handbook, 3rd edition, on-line, <http://ecdybase.org>
- LAW R. 1979. The dynamics of a colonizing population of *Poa annua*. *Ecology* 62(5): 1267-1277.
- LIGHT MEASUREMENT 2015. LI-COR Distributor Network. <https://www.licor.com/env/products/light/quantum.html>
- ŁOMNICKI A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology* 47(2): 461-475.
- MARSCHNER H. 1986. Areas where future research on uptake and translocation of iron should be focussed. *Journal of plant nutrition* 9(3-7): 1071-1076.
- MATUSZKIEWICZ W. 2018. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Vol. 3. Wydaw. Nauk. PWN, Warszawa.
- McKey D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist* 108: 305-320.
- MCMASTER R. T. 1994. Ecology, reproductive biology and population genetics of *Ophioglossum vulgatum* (Ophioglossaceae) in Massachusetts. *Rhodora* 259-286.
- MEHLTRETER K. 2010. Interactions of ferns with fungi and animals. In: K. MEHLTRETER, L. R. WALKER, J. M. SHARPE (eds.). *Fern ecology*, pp. 220-254. Cambridge University Press, Cambridge.
- MEHLTRETER K., TENHAKEN R., JANSEN S. 2022. Nectaries in ferns: their taxonomic distribution, structure, function, and sugar composition. *American Journal of Botany* 109: 1-12.

- MESIPUU M., SHEFFERSON R. P., KULL T. 2009. Weather and herbivores influence fertility in the endangered fern *Botrychium multifidum* (SG Gmel.) Rupr. *Plant Ecology* 203(1): 23.
- MEUSEL H. 1965. Die Reliktvegetation der Kanarischen Inseln in ihren Beziehungen zur sud- und mitteleuropäischen Flora. *Gesammelte Vorträge über moderne Probleme der Abstammungslehre* 1: 117-136.
- MIREK Z., PIĘKOŚ-MIRKOWA H., ZAJĄC A., ZAJĄC M. 2020. *Vascular Plants of Poland: An Annotated Checklist*. 526 pp. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- MIRONCHENKO A., KOZŁOWSKI J. 2014. Optimal allocation patterns and optimal seed mass of a perennial plant. *Journal of theoretical biology* 354: 12-24.
- MIYAZAKI Y., HIURA T., KATO E., FUNADA R. 2002. Allocation of resources to reproduction in *Styrax obassia* in a masting year. *Annals of Botany* 89(6): 767-772.
- MÜLLER C. 2000. Mehr Komfort im Fern- und Nahverkehr. *Fahrzeugentwicklungen. Internationales Verkehrswesen*: 52(778).
- MÜLLER T., CZARNOŁĘSKI M., ŁABĘCKA A. 2012. Po co kontynuować wzrost po osiągnięciu dojrzałości płciowej – czyli czego możemy się nauczyć od małży z rodziny Unionidae. *Kosmos* 2(61): 271-280.
- OKRUSZKO H., GOTKIEWICZ J., SZUNIEWICZ J. 1993. Zmiany zawartości mineralnych składników gleby torfowej pod wpływem wieloletniego użytkowania łąkowego. *Wiadomości Instytutu Melioracji i Użytków Zielonych* 17(3): 139-152.
- OLEJNICZAK P. 2003. Optimal allocation to vegetative and sexual reproduction in plants: the effect of ramet density. *Evolutionary Ecology* 17(3): 265-275.
- OLEJNICZAK P. 2011. Overcompensation in response to simulated herbivory in the perennial herb *Sedum maximum*. *Plant Ecology* 212(11): 1927-1935.
- OLEJNICZAK P. 2011. Overcompensation in response to simulated herbivory in the perennial herb *Sedum maximum*. *Plant Ecology* 212(11), 1927-1935.
- OLEJNIK N., CELKA Z. 2012 (npbl.). *Materiały z badań terenowych w okolicach Imielenka w 2012 r.*
- OLEJNIK N., CELKA Z., SZKUDLARZ P., SHEVERA M. V. 2018. Taxonomic significance of morphological characters of spores in the family Ophioglossaceae (Psilotopsida). *Review of Palaeobotany and Palynology* 252: 77-85.
- OLEJNIK N., CELKA Z. 2015. The Growth Pattern of Ophioglossoid Ferns: A Case Study of *Botrychium lunaria* (L.) Sw. *American Fern Journal* 105(3): 199-210.

- ØLLGAARD B., TIND K. 1993. Scandinavian ferns: a natural history of the ferns, clubmosses, quillworts, and horsetails of Denmark, Norway and Sweden [keys]. Rhodos.
- OSTROWSKA A., GAWLIŃSKI S., SZCZUBIAŁKA Z. 1991. Metody analizy i oceny właściwości gleb i roślin. Katalog. Ss. 334. Instytut Ochrony Środowiska, Warszawa.
- OWEN D. F., WIEGERT R. G. 1976. Do consumers maximize plant fitness. *Oikos* 27: 488-492.
- PAGE C. N. 1979. The diversity of ferns: an ecological perspective. In: A. F. DYER (ed.). *The experimental biology of ferns*. Academic Press, London.
- PAGE C. N. 1997. *The ferns of Britain and Ireland*. Cambridge University Press.
- PECK J. H., PECK C. J., FARRAR D. R. 1990. Influences of life history attributes on formation of local and distant fern populations. *American Fern Journal* 80(4): 126-142.
- PETRY L. C. 1915. Branching in the Ophioglossaceae. *Botanical Gazette* 59(5), 345-365.
- PODBIELKOWSKI Z., REJMENT-GROCHOWSKA, SKIRGIEŁŁO A. 1986. *Rośliny zarodnikowe*. 858 pp. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- PODGÓRSKA M. 2007. Chronione, zagrożone oraz rzadkie gatunki flory naczyniowej Garbu Gielniowskiego (Wyżyna Małopolska). *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 14(1): 61-74.
- PODGÓRSKA M. 2019. The forest flora and vegetation on post-mining mounds in the northern foreland of the Świętokrzyskie Mountains. The vascular plant species as indicators of former iron ore mining areas. 207 pp. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- POWO 2023. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/> Retrieved 05 August 2023.
- PPG I 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 563-603.
- PRESSEL S., BIDARTONDO M., FIELD K., RIMINGTON W. & DUCKETT J. 2016. Pteridophyte fungal associations: Current knowledge and future perspectives. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 666-678.
- PRYER K. M., SCHNEIDER H., SMITH A. R., CRANFILL R., WOLF P. G., HUNT J. S., SIPES S. D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409 (6820): 618.
- PRYER K. M., SCHUETTPELZ E., WOLF P. G., SCHNEIDER H., SMITH A. R., CRANFILL R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91(10): 1582-1598.

- REARDON J. P., O'REAR J. G., GRIFFITH J. R. 1972. Preparation and Wetting Characteristics of Some Poly (fluorinated aromatic glycidyl ethers). *Industrial & Engineering Chemistry Product Research and Development*, 11(3): 365-367.
- REZNICK D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44(2): 257-267.
- REZNICK D. N., SHAW F. H., RODD F. H., SHAW R. G. 1997. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275(5308): 1934-1937.
- REZNICK D., YANG A. P. 1993. The influence of fluctuating resources on life history: patterns of allocation and plasticity in female guppies. *Ecology* 74(7): 2011-2019.
- RHOADES 1983. Herbivore population dynamics and plant chemistry. In: R. F. DENNO, M. S. MCCLURE (eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*, 155-220 pp. Academic Press, London.
- ROFF D. A., HEIBO E., VØLLESTAD L. A. 2006. The importance of growth and mortality costs in the evolution of the optimal life history. *Journal of Evolutionary Biology* 19(6): 1920-1930.
- ROIIVAINEN P., MAKKONEN S., HOLOPAINEN T., JUUTILAINEN J. 2012. Element interactions and soil properties affecting the soil-to-plant transfer of six elements relevant to radioactive waste in boreal forest. *Radiation and Environmental Biophysics* 51(1): 69-78.
- ROZPORZĄDZENIE Ministra Środowiska z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin. *Dziennik Ustaw Rzeczypospolitej Polskiej*.
- RÜNK K., ZOBEL K. 2007. Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) species on an experimental light-availability gradient. *Plant Ecology* 193: 85-99.
- SCHNEIDER H., SMITH A. R., CRANFILL R., HAUFLER C. H., RANKER T. A., HILDEBRAND T. 2002. *Gymnogrammitis dareiformis* is a polygrammoid fern (*Polypodiaceae*) – Resolving an apparent conflict between morphological and molecular data. *Plant Systematics and Evolution* 234(1-4): 121-136.
- SCHNEIDER H., SMITH A. R., PRYER K. M. 2009. Is morphology really at odds with molecules in estimating fern phylogeny? *Systematic Botany* 34(3): 455-475.
- SIBLY R. M., CALOW P. 1986. *Physiological ecology of animals*. 179 pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SMITH A. R., PRYER K. M., SCHUETTPELZ E., KORALL P., SCHNEIDER H., WOLF P. G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705-731.
- SOLTIS D. E., SOLTIS P. S. 1986. Electrophoretic evidence for inbreeding in the fern *Botrychium virginianum* (*Ophioglossaceae*). *American Journal of Botany* 73(4): 588-592.

- SONG Y., CHEN L. Y., XIONG W., DAI W. H., LI W. B., DONG M. 2015. Variation of functional clonal traits along elevation in two fern species. *Pakistan Journal of Botany* 47(1): 247-253.
- SONKOLY J. E., VOJTKÓ A., TÖKÖLYI J., TÖRÖK P., SRAMKÓ G., ILLYÉS Z., MOLNÁR V. A. 2016. Higher seed number compensates for lower fruit set in deceptive orchids. *Journal of Ecology* 104(2): 343-351.
- STADNICKA-FUTOMA A., JAŻWA M. 2020. Rozmieszczenie *Ophioglossum vulgatum* (Ophioglossaceae) w Polsce oraz jego nowe stanowiska. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 27(2): 547-565.
- ŠŤASTNÁ P., KLIMEŠOVÁ J., DOLEŽAL J. 2012. Altitudinal changes in the growth and allometry of *Rumex alpinus*. *Alpine Botany* 122(1): 35-44.
- STEARNS S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51(1): 3-47.
- STEARNS S. C. 1992. *The evolution of life histories*. xii+249 pp. Oxford University Press, London.
- STEARNS S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations and prospects. *Naturwissenschaften* 87(11): 476-486.
- STENSETH N. C. 1978. Demographic strategies in fluctuating populations of small rodents. *Oecologia* 33: 149-172.
- SUN B. Y., KIM M. H., KIM C. H., PARK C. W. 2001. *Mankyua* (Ophioglossaceae): a new fern genus from Cheju Island, Korea. *Taxon* 50(4): 1019-1024.
- SURENDIRAKUMAR K., PANDEY R. R., PALANIAPPAN P., SATHISH M. 2023. Role of Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis in Different Land-Use Systems of North East India: A Review. In: J. E. DARRELL (ed.). *Endophytic and Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Their Role in Sustainable Agriculture*. Publisher Nova Science Publishers, Inc., USA.
- SWACHA G., CZARNIECKA M., KAČKI Z. 2013. Rozmieszczenie, kategoria zagrożenia oraz udział w zbiorowiskach roślinnych *Ophioglossum vulgatum* L. na terenie Dolnego Śląska. *Acta Botanica Silesiaca* 9: 75-96.
- SZWEYKOWSKA A., SZWEYKOWSKI J. 2003. *Botanika. Systematyka*. 344 pp. PWN Warszawa.
- SZYSZKIEWICZ-GOLIS M., GOLIS A. 2003. Nowe stanowiska rzadkich i zagrożonych gatunków roślin we wschodniej części zlewni Rowu Wysoć na Pojezierzu Leszczyńskim. *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią, Seria B-Botanika*, 52: 125-133.
- TER BRAAK C. J. F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67(5): 1167-1179.

- TER BRAAK C. J. F., ŠMILAUER P. 2018. Canoco Reference Manual and User`s Guide. Software for Ordination (version 5.10). 536 pp. Biometrics, Wageningen and České Budějovice.
- TESTO W., SUNDUE M. 2016. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105: 200-211.
- THOMPSON K., GRIME J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology* 67: 893-921.
- TIBCO Software Inc. (2017). Statistica (data analysis software system), version 13. <http://statistica.io>
- TRUNSCHKE J., STÖCKLIN J. 2017. Plasticity of flower longevity in alpine plants is increased in populations from high elevation compared to low elevation populations. *Alpine Botany* 127(1): 41-51.
- TRYON R., TRYON A. F. 1982. Additional taxonomic and nomenclatural notes on ferns. *Rhodora* 84(837): 125-130.
- UOZUMI Y., YAMADA S., MASUNAGA T., HIOKI Y., FUJIYAMA H. 2012. Adaptive strategy of six native herbaceous species growing over the whole region of Mt. Daisen: characteristics of N, P, K, Ca, and Mg accumulation in leaves. *Soil Science and Plant Nutrition* 58(5): 583-594.
- VAN NOORDWIJK A. J., DE JONG G. 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *The American Naturalist* 128(1): 137-142.
- VASCO A., MORAN R. C., AMBROSE B. A. 2013. The evolution, morphology, and development of fern leaves. *Frontiers in Plant Science* 4: 345.
- WAGNER F. S. 1985. Bilateral spores in new world grammitid ferns. *American Fern Journal* 75(1): 6-11.
- WAGNER W. H., Wagner F. S., Beital J. M. 1985. Evidence for interspecific hybridization in pteridophytes with subterranean mycoparasitic gametophytes. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 86B: 273-281.
- WALLER DM. 1988. Plant morphology and reproduction. In: J. LOVETT-DOUST, L. LOVETT-DOUST (eds.). *Plant reproductive ecology*, 203-227 pp. New York, Oxford University Press.
- WANG M., ZHENG Q., SHEN Q., GUO, S. 2013. The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences* 14(4): 7370-7390.
- WATANO Y., SAHASHI N. 1992. Predominant inbreeding and its genetic consequences in a homosporous fern genus, *Sceptridium* (Ophioglossaceae). *Systematic Botany* 17(3): 486-502.
- WEINER J. 2003. *Życie i ewolucja biosfery*. 610 pp. Wydaw. Nauk PWN, Warszawa.

- WERNER P. A., PLATT W. J. 1976. Ecological relationships of co-occurring goldenrods (*Solidago*: Compositae). *The American Naturalist* 110(976): 959-971.
- WERPACHOWSKI C. 1989. Reproductive strategies of *Caltha palustris* L. under various living conditions. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 58(3): 423-437.
- WHITTIER P. 1981. Spore germination and young gametophyte development of *Botrychium* and *Ophioglossum* in axenic culture. *American Fern Journal* 71(1): 13-19.
- WIENS J. J., LAPOINT R. T., WHITEMAN N. K. 2015. Herbivory increases diversification across insect clades. *Nature Communications* 6: 1-7.
- WIERNASZ D. C., COLE B. J. 2018. Offspring size and reproductive allocation in harvester ants. *The American Naturalist* 191(1): 120-134.
- WINTHER J. L., FRIEDMAN W. E. 2009. Phylogenetic affinity of arbuscular mycorrhizal symbionts in *Psilotum nudum*. *Journal of Plant Research* 122(5): 485-496.
- YAQOUB U., NAWCHOO I. A. 2017. Impact of habitat variability and altitude on growth dynamics and reproductive allocation in *Ferula jaeschkeana* Vatke. *Journal of King Saud University-Science* 29(1): 19-27.
- ZAJĄC A., ZAJĄC M. (eds.). 2001. *Distribution Atlas of Vascular Plants in Poland*. xii+714 pp. Edited by Laboratory of Computer Chorology, Institute of Botany, Jagiellonian University, Cracow.
- ZAJĄC M., ZAJĄC A. 2009. *The geographical elements of native flora of Poland*. 94 pp. Edited by Laboratory of Computer Chorology, Institute of Botany, Jagiellonian University, Kraków.
- ZHANG J., SHEN X., MU B., SHI Y., YANG Y., WU X., WANG J. 2021. Moderately prolonged dry intervals between precipitation events promote production in *Leymus chinensis* in a semi-arid grassland of Northeast China. *BMC Plant Biology* 21: 1-11.
- ZHANG W., CAI, Y., DOWNUM K. R., MA L. Q. 2004. Thiol synthesis and arsenic hyperaccumulation in *Pteris vittata* (Chinese brake fern). *Environmental Pollution* 131(3): 337-345.
- ZHONG Z., LI X., SANDERS D., LIU Y., WANG L., ORTEGA Y. K., WANG, D. 2021. Soil engineering by ants facilitates plant compensation for large herbivore removal of aboveground biomass. *Ecology* 102(5): e03312.