

STRATEGIE ADAPTACYJNE ROŚLIN A SKŁAD GATUNKOWY FITOCENOZ

Adaptation strategies of plants *versus* species composition of phytocoenoses

Bożenna CZARNECKA

Summary. The aim of this article was to review papers on phenotypic, i.e. somatic and physiological polymorphism of seeds and its influence on differentiation of vegetation composition. Many species, especially annuals, produce two or more diaspore morphs which differ in their abilities of dispersal and dormancy. Propagules with morphological structures for dispersal and rather no dormancy may realize escape in space, i.e. colonize new habitats. On the other hand, diaspores with no dispersal structures remain dormant in sites where they were produced and form transient or persistent seed banks. This way they may escape in time. Both somatic and physiological polymorphisms are important properties of adaptation strategy in changing or unpredictable habitats.

Key words: phenotypic polymorphism of seeds, escape in space, escape in time, seed bank, adaptation strategy, species composition of phytocoenoses.

Dr hab. Bożenna Czarnecka, Zakład Ekologii, Instytut Biologii, Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej, ul. Akademicka 19, 20-033 Lublin.

WSTĘP

Istotną cechą strategii adaptacyjnej roślin, rozumianej jako „zespół mechanizmów i cech organizmów wchodzących w skład populacji, zakodowanych genetycznie i ujawniających się w rozmaity sposób w zależności od zmieniającego się losowo środowiska” [35], jest polimorfizm fenotypowy (somatyczny i fizjologiczny) nasion. Ten element strategii pozwala „ominąć” niekorzystne właściwości (opór) siedliska, a równocześnie zapobiega kiełkowaniu wszystkich diaspor „tu i teraz”.

Najbardziej krytycznym momentem w cyklu życiowym osobników roślin jest kiełkowanie nasion i przeżywanie siewek. Za główne czynniki ograniczające nabór nowych osobników uznaje się powszechnie niedostatek nasion i odpowiednich miejsc do kiełkowania.

Całkowity dopływ nasion, zwany także deszczem nasion [13], zależy od płodności osobników w fazie generatywnej, frakcji tych osobni-

ków w populacji, zdolności do jednorazowej lub wielokrotnej reprodukcji, sposobów rozsiewania diaspor i ich żywotności. Dogodne mikrosiedliska, gdzie nasiona znajdują odpowiednie warunki do przetrwania spoczynku i nisze do kiełkowania, zwane bezpiecznymi miejscami kiełkowania [12], to wszelkiego rodzaju zakłębłości, muldy i inne dyslokacje na powierzchni gleby. Kiełkowanie nasion i pojaw siewek w takich miejscach jest wynikiem korzystnego układu szeregu czynników ekologicznych, z których najważniejszymi są: ilość i jakość dostępnego światła, fotoperiod, odpowiednia temperatura, wilgotność i odczyn gleby, obecność jonów azotu i właściwa mikroflora.

W niniejszym artykule pragnę zająć się pierwszą grupą czynników – dostatkami nasion (diaspor) oraz ich somatycznym i funkcjonalnym (inaczej biochemicznym lub fizjologicznym) zróżnicowaniem, a także wpływem tego zróżnicowania na skład gatunkowy fitocenozy.

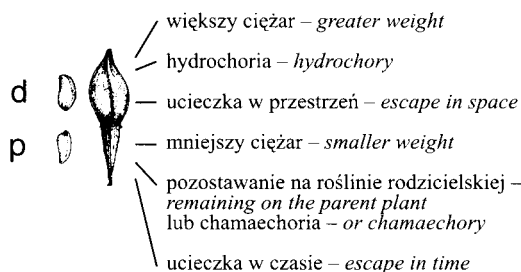
POLIMORFIZM FENOTYPOWY NASION

Polimorfizm somatyczny przejawia się m.in. w kształcie i wielkości nasion, ich barwie, wielkości zarodka, strukturze perykarpu, obecności lub braku aparatu lotnego, zdolności do rozprzestrzeniania i kiełkowania, pojawie i wielkości powstałych siewek oraz ich przeżywalności.

Zróżnicowaniu somatycznemu diaspor towarzyszy zwykle ich polimorfizm funkcjonalny, który decyduje o przyspieszonym lub opóźnionym kiełkowaniu. Nasiona przystosowane do rozprzestrzeniania się na znaczne odległości mają zwykle zdolność szybkiego kiełkowania i często nie przejawiają zdolności do spoczynku. Mogą zatem szybciej kolonizować nowe siedliska. Tę zdolność określa się mianem ucieczki w przestrzeń. Z kolei nasiona pozbawione aparatu lotnego wykazują okres spoczynku i zwolnione tempo kiełkowania. Tworzą także zwykle zapas nasion w glebie (bank nasion) i kiełkują dopiero w sprzyjających warunkach. Realizują zatem tzw. ucieczkę w czasie [4, 20, 26, 27, 33, 43, 44 i inni].

Zróżnicowanie somatyczne diaspor istnieje u wielu gatunków, szczególnie z rodzin: złożonych *Asteraceae* (= *Compositae*), krzyżowych *Brassicaceae* (= *Cruciferae*), traw *Poaceae* (= *Graminae*) i komosowatych *Chenopodiaceae* [11].

W rodzinie *Brassicaceae* dymorfizm diaspor stwierdzono m.in. u rodzaju *Cakile*, w tym u występującego w naszej florze gatunku *Cakile maritima* oraz u *C. edentula*, ważnego składnika roślinności wybrzeży morskich i słodkowodnych Ameryki Pn [18, 19, 47]. Oba gatunki są terofitami, czasem roślinami dwuletnimi. Ich owoce – łuszczyzny, składają się ze zróżnicowanych segmentów: dystalnych i proksymalnych (Ryc. 1). Segmenty dystalne utrzymują się na roślinie macierzystej bardzo krótko, szybko odpadają i ta adaptacja pozwala im rozprzestrzeniać się i kolonizować nowe obszary. Zwykle rukwiel występuje na tzw. wydmie przedniej, a dzięki temu przystosowaniu może zasiedlać także wydmy białą, zwiększając różnorodność gatunkową zbiorowisk. Segmenty proksymalne pozostają na stałe na roślinie rodzicielskiej, co zapewnia

Cakile edentula

Ryc. 1. Cechy diaspor dystalnych (d) i proksymalnych (p) u północnoamerykańskiego gatunku rukwieli *Cakile edentula* (orig.); na podstawie danych Maun [18] oraz Maun i Payne [19].

Fig. 1. Properties of distal (d) and proximal (p) diaspores in northern American species *Cakile edentula* (orig.); based on data of Maun [18] and Maun and Payne [19].

rukwieli rozwój potomstwa w miejscu już wcześniej zajęтым przez populację. Te diaspory są bardziej podatne na zasypywanie i tworzenie banku nasion w glebie. Niekiedy jednakże rośliny rosnące blisko linii brzegowej mogą zostać wyrwane przez wiatr i przetransportowane w głąb łądu w postaci toczących się kul. W takich przypadkach także proksymalne segmenty owocu zostają przeniesione w nowe siedliska. Mamy tu zatem do czynienia ze zróżnicowaniem sposobu rozprzestrzeniania się diaspor. Diaspory dystalne rozsiewane są przez wodę (hydrochoria), a dokładniej – reprezentują jeszcze bardziej wyspecjalizowany sposób transportu związany z działaniem prądów morskich – talassochorię. Natomiast diaspory proksymalne są wiatrosiewne (anemochoryczne), gdyż razem z całymi roślinami mogą być toczone po podłożu (chamaechory, czyli biegacze). Ponadto zróżnicowanie segmentów owocu pod względem ciężaru sprawia, że dzięki temu w inny sposób uczestniczą one w kiełkowaniu i pojawie siewek z nasion zasypanych piaskiem. Nasiona dystalne jako cięższe, mają większe szanse na wytworzenie silniejszego kielka, który przebiję się przez grubszą warstwę piasku.

Inny gatunek siedlisk zasolonych, terofit soliród zielny *Salicornia europaea* z rodziny *Che-*

nopodiaceae, posiada również 2 typy nasion: (1) większe i zabarwione jaśniej, o dużej zdolności utrzymywania się w wodzie, zdolne do rozprzestrzeniania; (2) ciemniejsze i mniejsze oraz o niskiej zdolności do utrzymywania się w wodzie, a zatem niezdolne do dalekiego transportu [1]. Równocześnie oba typy diaspor wykazują odmienne przystosowania fizjologiczne. Diaspory zdolne do rozsiewania kiełkują szybko, mają niską trwałość, ale mogą kiełkować w szerokim gradiencie zasolenia. Tymczasem nasiona pozbawione zdolności do rozsiewania mogą kiełkować tylko przy niskim stężeniu soli, mają natomiast opóźnione kiełkowanie i długą żywotność, tworzą zatem bank nasion. Takie przystosowania u *Salicornia europaea* wpływają na jej odmienny udział w różnych zbiorowiskach roślinnych, wykazujących charakterystyczną dla siedlisk zasolonych zonację [46].

W obrębie rodziny *Asteraceae* dymorfizm nasion jest najbardziej rozpowszechniony u roślin jednorocznych, występujących zwykle w siedliskach zaburzanych. Najczęściej dotyczy to rodzajów: *Senecio*, *Carduus*, *Chrysanthemum*, *Centaurea*, *Picris* oraz nie występujących w naszej florze *Dimorphotheca*, *Heterotheca* i *Gymnarrhena* [por. 4, 11, 20, 26, 27, 43, 44 i inni].

Zróżnicowanie morfologiczne nasion u tych roślin również idzie w parze ze zróżnicowaniem fizjologicznym. I tak, najczęściej tworzą się diaspory dwojakiego rodzaju: (1) ułożone wewnątrz koszyczka – niełupki opatrzone puchem kielichowym (*pappus*), anemochoryczne, przystosowane do unoszenia się w powietrzu (meteorochoria), o zdolnościach szybkiego kiełkowania i nie przejawiające zdolności do spoczynku, co daje im możliwość szybkiego kolonizowania nowych miejsc; (2) zewnętrzne – pozbawione aparatu lotnego, wykazujące okres spoczynku i zwolnione tempo kiełkowania, tj. mogące przetrwać niesprzyjający okres w banku nasion.

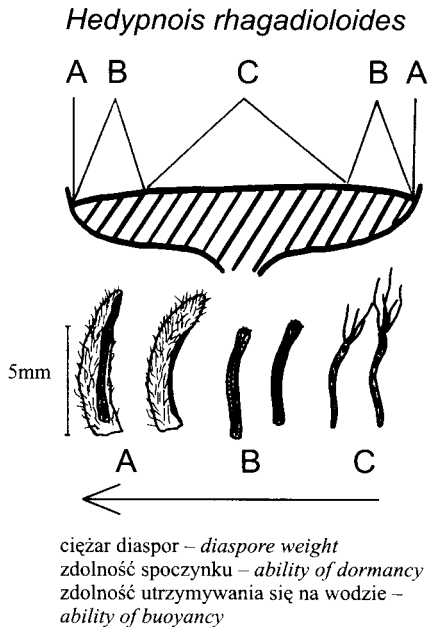
Na przykład u dwóch jednorocznych gatunków *Carduus* – *C. pycnocephalus* i *C. tenuiflorus*, występujących w obszarze śródziemnomorskim, a także w Australii i Kalifornii na zaburzanych obszarach pastwiskowych [27], diaspory lotne (wewnętrzne) przy odpowiednim pozio-

mie wilgotności podłoża są zdolne do kiełkowania już w ciągu 2 dni. Dzięki temu kolonizują nowy teren i zwiększają różnorodność gatunkową roślinności. Diaspory „nielotne” (zewnętrzne), które pozostają w danym miejscu, mają zróżnicowany okres spoczynku. Część może również kiełkować w ciągu 2 dni, co oznacza, że wykazują one dojrzałość fizjologiczną i nie wymagają spoczynku głębokiego, czyli pierwotnego lub bezwzględniego [15, 40], ale zdecydowana ich większość pozostaje uśpiona nawet do 3 lat.

Jeszcze większe zróżnicowanie diaspor obserwował Kigel [16] u efemerycznego gatunku obszarów śródziemnomorskich *Hedypnois rhagadioloides*. Gatunek ten wytwarza aż trzy typy diaspor, różniących się wielkością, strukturą i zdolnościami do rozsiewania: (1) wewnętrzne – z 4–6 długimi, cienkimi, ościstymi pałeczkami puchu kielichowego; (2) środkowe – z bardzo zredukowanym, krótkim, kubeczkowatym puchem; (3) najbardziej zewnętrzne, powstałe z marginalnego rzędu kwiatów, częściowo otoczone przez zdrewniały listek okrywy kwiatowej, pokryty małymi włoskami (Ryc. 2)

Dwie pierwsze kategorie diaspor, odpowiednio o 52% i 77% lżejsze niż diaspory marginalne, są meteorochoryczne, podczas gdy najcięższe diaspory – marginalne – pozostają na roślinach w zupełnie suchych koszyczkach do końca okresu wegetacyjnego. Dzięki włoskom na okrywie mogą przyczepiać się do ciała zwierząt, najczęściej małych ssaków (gryzoni), rozsiewane są zatem zoochorycznie (epizoochoria). W porze zimowych deszczy zdrewniałe listki okrywy obumierają i diaspory są rozsiewane przy udziale wody (ombrochoria). Wewnętrzne tkaniki otaczającego nasienie listka okrywy mają strukturę gąbczastą, która zwiększa zdolność do utrzymywania się diaspor na powierzchni wody. Dla porównania – „nagie”, ale zdolne do lotu diaspory toną po kilku minutach, zaś diaspory otoczone gąbczastym listkiem okrywy utrzymują się na powierzchni nawet do 13 godzin, co sprawia, że mogą one być rozprzestrzeniane przez wodę na większe odległości niż diaspory lotne.

Istnieją także zróżnicowane przystosowania fizjologiczne u omówionych typów diaspor,



Ryc. 2. Zróżnicowanie cech diaspor u śródziemnomorskiego gatunku *Hedypnois rhagadioloides* (oryg.); na podstawie danych Kigela [16].

Fig. 2. Differentiation of diaspore properties in mediterranean species *Hedypnois rhagadioloides* (orig.); based on Kigel's [16] data.

przy czym największe różnice notowano między diasporami z puchem długim i ze zredukowanym. Pierwsze wykazują mniejszą zdolność do spoczynku, mogą więc kolonizować nowe siedliska, podczas gdy drugie – o większej zdolności do spoczynku – utrzymują zajęte wcześniej siedliska. Jest to zgodne ze stanowiskiem Venable i Lawlor [43], którzy stwierdzili ujemną korelację między zdolnością diaspor do pokonywania dalekich odległości a ich zdolnością do długotrwałego zalegania w glebie.

Według Kigela [16] strategia adaptacyjna populacji *Hedypnois rhagadioloides* jest następująca: w miarę wzrostu stopnia arydzacji (pustynnienia) obszar zmniejsza się udział „potomstwa” z grupy wysokiego ryzyka, czyli diaspor małych, niespoczynkujących i przystosowanych do dalekiego transportu, na rzecz „potomstwa” z grupy niskiego ryzyka, tj. diaspor większych, spoczynkujących, o mniejszych

zdolnościach do rozprzestrzeniania się. Inaczej mówiąc – „nie ma sensu” wydawanie dużej liczby takich nasion, które nie znajdują możliwości do wykiełkowania w pustynnym terenie. Nie jest jednakże dostatecznie jasne czy międzypopulacyjna zmienność proporcji różnych postaci diaspor wynika z modyfikacji plastyczności fenotypowej, spowodowanej zmiennością środowiska, czy też ze zróżnicowania genetycznego [16].

BANK NASION W GLEBIE

Polimorfizm fizjologiczny (spoczynkowy) nasion, zwłaszcza u gatunków jednorocznych i dwuletnich, sprzyja ich gromadzeniu w glebie. Wszystkie żywe diaspyry zalegające w glebie, a pochodzące z lokalnego źródła, tj. produkowane przez rośliny żyjące w danym zbiorowisku, jak i transportowane różnymi drogami z bliskiego i dalszego sąsiedztwa, tworzą bank nasion danego zbiorowiska [11]. Bank nasion nie jest jednakże cechą wyłączną gatunków przejawiających polimorfizm nasion. Zagadnienia związane z bankiem nasion w glebie mają ogromną literaturę światową. W ostatnich latach również w Polsce ukazało się kilka pozycji z tej dziedziny [np. 7, 28, 37, 38, 39].

Bank nasion jest klasyfikowany według różnych kryteriów. Przyjmując kryterium pionowego rozmieszczenia w glebie, czyli głębokości zalegania diaspor, można wyróżnić za Rabotnovem [29]:

- bank aktywny, tj. złożony z nasion znajdujących się na powierzchni gleby lub w jej górnej warstwie (zwykle do głębokości 4 lub 5 cm). Według tego autora w zbiorowiskach trawiastych największe zapasy żywych nasion gromadzą się w powierzchniowej warstwie gleby, w lasach – w ściółce i tuż pod nią, co wskazuje na rolę ściółki w gromadzeniu banku;
- bank potencjalny, czyli złożony z nasion znajdujących się w głębszych warstwach gleby. Główną przyczyną przemieszczania się diaspor w głąb gleby jest działalność zwierząt ryjących i kopytnych oraz wpłukiwanie nasion wraz z wodą opadową. Szansa na ich wykiełkowanie istnieje dopiero wtedy, gdy zostaną przeniesione w

powierzchniowe warstwy gleby, chociaż niektóre nasiona mogą kiełkować także pod warstwą gleby, ale ich kiełki nie są zdolne do przebiccia się na powierzchnię.

Ze względu na czas zalegania nasion w glebie Harper [11] wyróżnia:

- bank trwały, gdy nasiona kiełkują w czasie dłuższym niż 1 rok;
- bank nietrwały, inaczej przejściowy, gdy nasiona kiełkują w czasie krótszym niż 1 rok.

Jeszcze inny podział – według czasu trwania i dynamiki kiełkowania nasion – zaproponowali Thompson i Grime [40]:

Typ I – bank przejściowy, obecny tylko w okresie lata, który tworzą np. gatunki pospolitych traw: *Arrhenatherum elatius*, *Bromus erectus*, *B. hordeaceus*, *B. sterilis*, *Hordeum murinum*, *Dactylis glomerata*, *Festuca rubra*, *Lolium perenne*, *Briza media*, *Festuca ovina*;

Typ II – bank przejściowy obecny także zimą, jak np. u *Mercurialis perennis*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *P. saxifraga*;

Typ III – bank trwały, nawiązujący do typu I, z maksimum kiełkowania w miesiącach letnich i częścią nasion utrzymującą się przez cały czas, np. u *Poa annua*, *P. trivialis*, *Epilobium hirsutum*, *Chamaenerion angustifolium*;

Typ IV – bank trwały z bardzo niewielką liczbą nasion kiełkujących zaraz po rozsianiu, utrzymujący się z nieznacznymi zmianami przez kolejne lata (jego wielkość zależy od corocznej produkcji nasion); występuje m.in. u *Calluna vulgaris*, *Juncus effusus*, *Milium effusum*, *Oriگانum vulgare*.

Trwałość nasion znajdujących się w glebie ekosystemów ustabilizowanych zwykle oscyluje wokół 1 roku [9, 10, 17, 28, 40 i inni]. Na siedliskach zaburzanych żywotność nasion jest znacznie wyższa – z reguły wynosi od 1–2 do kilku-kilkunastu lat [m.in. 2, 9, 30, 32, 42]. Znałe są jednakże udokumentowane przypadki żywotności nasion gatunków zielnych, sięgającej kilkudziesięciu, a nawet kilkuset lat [17, 21]. Dotyczy to jednak diaspor głęboko zalegających w glebie.

Powszechnie uważa się, że bank nasion jest największy w zbiorowiskach ruderalnych o często i drastycznie zaburzanej strukturze, a także

w zbiorowiskach otwartych muraw, na porzuconych polach, ugorach, znacznie mniejszy zaś – w ustabilizowanych fitocenozach leśnych. Na przykład, w agrocenozach na 1 m² przypada 38000–70000 nasion [Brenchley i Warington 1930, 1945, cyt. za 38], w murawach psamofilnych na wydmach śródlądowych 38000–48000 nasion [37], a na gruntach porolnych w toku sukcesji wtórnej od 30000–45000 w trzeciej fazie sukcesji, tj. w 6 lat po zaprzestaniu uprawy, do około 12000–21000 nasion w szóstej fazie sukcesji, tj. w 26 lat po zaprzestaniu uprawy [38]. Zapas nasion w glebie kurczy się zatem w toku przemian sukcesyjnych.

W warunkach ustabilizowanego grądu *Tilio-Carpinetum* w Puszczy Białowieskiej liczba diaspor na 1 m² wynosi zależnie od sezonu od 4000 do 8000 [28], a w olsie *Carici elongatae-Alnetum* średnio niewiele ponad 2000, przy czym wielkość ta na kępkach dochodzi prawie do 3000, gdy w dolinkach spada do 1100–1200 diaspor/1 m² [6, 7].

Bank nasion w lasach osiąga podobny rząd wielkości w różnych rejonach naszej strefy klimatycznej. Na przykład w lasach liściastych Dąbni, które nie mają pierwotnego charakteru jak Puszcza Białowieska, liczebność banku wynosi najczęściej 4000–5000, a maksymalnie dochodzi do 7000 nasion/1 m² [17]. Jednakże między wymienionymi obiektami zaznaczają się różnice jakościowe. W Puszczy Białowieskiej najliczniej reprezentowane są gatunki drzewiaste (*Carpinus betulus* i *Betula* ssp.), a z gatunków zielnych – *Rubus idaeus*, charakterystyczny dla wczesnych faz sukcesji. Jednocześnie bank zawiera stosunkowo dużo nasion gatunków leśnych właściwych temu zbiorowisku [28]. Natomiast w lasach duńskich, zbliżonych do grądów, czasami łęgów, z dominującymi w runie: *Deschampsia flexuosa*, *Polygonatum multiflorum*, *Ficaria verna*, *Galium odoratum*, *Galeobdolon luteum* i *Mercurialis perennis*, około 1/2 do 2/3 stanowią nasiona *Juncus effusus*, gatunku charakterystycznego dla zrębów leśnych, który w warstwie zielnej występuje w niewielkich ilościach. Przyczynę dużego udziału situ w banku nasion upatruje się m.in. w długiej żywotności nasion tego gatunku, a także niezwyklej płodno-

ści osobniczej; jedna roślina może wytworzyć bowiem w ciągu roku do 3 milionów nasion [31].

Na podstawie badań Kjellsson [17] można prześledzić pewną prawidłowość w wielkości banku nasion w glebie lasów liściastych. Zapas nasion jest większy:

- w zbiorowiskach o bogatym runie złożonym z gatunków dwuliściennych niż w fitocenozach o runie trawiastym;

- w glebach z próchnicą słodką typu mull niż próchnicą kwaśną typu mor;

- pod drzewostanem młodym, noszącym ślady cięcia i w zbiorowiskach o zakłóconej strukturze niż w fitocenozach bardziej ustabilizowanych. Zaznacza się więc tutaj podobna tendencja jak w przypadku sukcesji na gruntach porolnych.

Ponieważ podstawową rolę w tworzeniu banku nasion odgrywa wspomniany wcześniej deszcz nasion [13], warto w tym miejscu podać przykłady produkcji nasion poszczególnych gatunków różnych siedlisk. I tak np. produkcja diaspor u *Tussilago farfara* może wynosić od 10000 na gruntach porolnych, przez 12000 na polach uprawnych do 23000–24000/1 m² na bindudze [25]. Spośród gatunków grądowych np. *Anemone nemorosa* produkuje w *Tilio-Carpinetum* 1100000 nasion/ha [5 – dane z Puszczy Białowieskiej] lub 1800000–4600000 w lasach Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej [41], zaś *Milium effusum* – 6750000 [41]. Z reguły wartości te wynoszą od kilku do kilkudziesięciu tysięcy nasion/ha, ale są również gatunki, które bardzo rzadko albo wcale nie produkują diaspor generatywnych.

Ze względu na zróżnicowaną produkcję diaspor, sposoby ich rozsiewania oraz żywotność i dynamikę kiełkowania, bank nasion w glebie nie zawsze odzwierciedla skład gatunkowy zbiorowisk roślinnych. Na przykład w glebie zbiorowisk alpejskich, występujących na podłożu krystalicznym i wapiennym, Diemer i Prock [3] zidentyfikowali diasporę odpowiednio tylko 45% i 27% gatunków roślin tworzących pokrywę roślinną. W przypadku zbiorowisk związanych z podłożem krystalicznym nie zaobserwowano pojawu siewek takich gatunków o wysokiej frekwencji (ponad 50%), jak *Poa laxa*, *Salix herbacea*, *Gentiana bavarica*, *Saxifraga moschata*,

Androsace obtusifolia i *Phyteuma hemisphaericum*. W zbiorowiskach nawapiennych brak w banku m.in. diaspor *Agrostis alpina*, *Gentiana clusii*, *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris* i *Primula auricula*, które to gatunki wykazywały frekwencję w granicach 50–94%. Równocześnie w obu typach siedlisk alpejskich nie stwierdzono pojawu siewek gatunków spoza danego zbiorowiska.

Skład gatunkowy banku nasion w glebie napiaskowego zespołu *Spergulo-Corynephorum* jest czterokrotnie bogatszy niż skład roślinności [37]. Jak wynika z badań Milberga i współpracowników [22, 23, 24], w różnych zbiorowiskach trawiastych w południowej Szwecji różnice są także znaczne – od kilku do kilkunastu i więcej procent składu gatunkowego banku różni się od składu roślinności. W murawach nawapiennych wśród znajdowanych w banku nasion 89 gatunków roślin było 18 (tj. 20%) gatunków nie występujących w warstwie zielnej, głównie zaś *Draba incana*, *Juncus articulatus*, *J. bufonius*, *Polygala* sp., *Saxifraga granulata*, *S. tri-dactylites* i *Veronica serpyllifolia*. Są to pozostałości z okresu, gdy zbiorowiska te były zaburzane wskutek intensywnego wypasu. Z drugiej strony – 21 z 89 gatunków (24%) nigdy nie tworzy banku nasion pomimo dużej produkcji diaspor. Są wśród nich takie pospolite rośliny o długim okresie życia, jak *Inula salicina*, *Filipendula vulgaris* lub *Geranium sanguineum* [23]. Stwierdzono również istotne różnice frekwencji form życiowych roślin reprezentowanych w banku (Tabela 1).

Relacje pomiędzy liczbą wspólnych gatunków w pokrywie roślinnej, banku nasion i banku siewek zmieniają się również znacznie w toku sukcesji, tak np. na ugorach porolnych [38], jak i na porzuconych łąkach [7].

Interesującą tendencję zróżnicowania wielkości i składu banku nasion można zaobserwować analizując dane z kilku plantacji leśnych w SW Anglii, powstałych głównie na wrzosowiskach, na glebach bielicowych, kwaśnych, o pH 4,0–5,5 [45]. Można stwierdzić m.in., że:

- liczba gatunków w banku jest niewielka – w zależności od stanowiska 2–22 gatunki, gdy na glebach zasadowych wynosi 24–40 gatunków;

Tabela 1. Zróżnicowanie występowania form życiowych gatunków (test χ^2 , $P < 0,01$) w różnych kategoriach banku nasion w murawie nawapiennej [24, nieco zmienione].Table 1. Differentiation in occurrence of species life forms (χ^2 test, $P > 0,01$) in different seed bank categories in a limestone grassland [24, slightly changed].

	Nie odnaleziono w pokrywie roślinnej <i>Not detected in the vegetation</i>	Częstsze w banku nasion <i>More common in the seed bank</i>	Częstsze w pokrywie roślinnej <i>More common in the vegetation</i>	Nie odnaleziono w banku nasion <i>Not detected in the seed bank</i>	Ogółem <i>Total</i>
Terofity <i>Therophytes</i>	4	6	1	0	11
Hemikryptofity <i>Hemicryptophytes</i>	11	19	20	12	62
Chamefity <i>Chamaephytes</i>	1	2	1	0	4
Geofity <i>Geophytes</i>	0	1	1	2	4
Fenerofity <i>Phanerophytes</i>	1	0	0	7	8
Ogółem <i>Total</i>	17	28	23	21	89

– wielkość banku nasion nie różni się zasadniczo pod drzewostanem liściastym i iglastym w podobnym wieku (Ryc. 3), a jego skład jest uwarunkowany raczej historią zbiorowiska;

– liczebność banku nasion spada w miarę wzrostu wieku drzewostanu nawet kilkunastokrotnie (Ryc. 3). Prawidłowość ta nie jest jednak powszechna. Podobną tendencję wzmiankowali Hill i Stevens [14] dla plantacji *Picea sitchensis* na wyżynnych pastwiskach Walii, ale takiego trendu nie obserwowano np. pod plantacjami *Picea abies* na odlesionych wrzosowiskach w Szwecji [8];

– zmienia się skład jakościowy banku w miarę wzrostu wieku drzewostanu; nasiona gatunków obecnych w dużych ilościach pod młodym drzewostanem (*Juncus effusus* i *Calluna vulgaris*) są mało liczne pod drzewostanem starszym (Ryc. 4);

– gatunki obecne w banku nasion to gatunki nie znoszące zacienienia (*Juncus*, *Hypericum*, *Poa*, *Ulex*, *Rumex*, *Calluna*, *Digitalis*, *Carex*, *Rubus*);

– na ogół pospolite w banku gatunki mają małe nasiona, z wyjątkiem *Rubus fruticosus* i *Ulex gallii*.

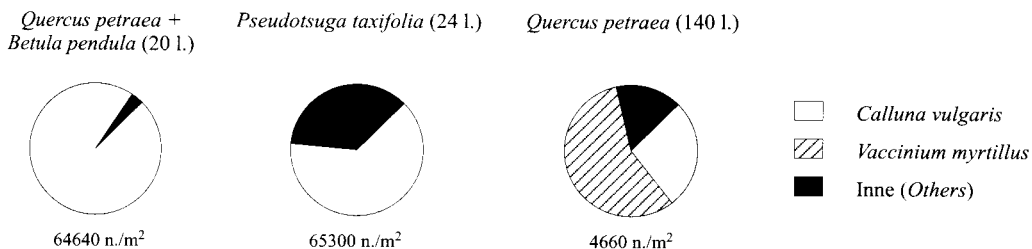
We wspomnianym już wcześniej grądzie *Tilio-Carpinetum* z Białowieży [28], w warstwie

runa stwierdzono natomiast 36 gatunków roślin nasiennych (w tym 30 zielnych), a w glebie reprezentowane były 32 gatunki roślin, w tym 27 zielnych. Spośród gatunków obecnych w warstwie zielnej, nie odnotowano w banku: *Maianthemum bifolium*, *Stellaria nemorum*, *Circaea alpina*, *Ficaria verna*. Z drugiej strony – znajdowano w banku nieliczne diaspory gatunków nieobecnych w warstwie zielnej, np. *Taraxacum officinale*, *Carex remota*, *C. sylvatica*, *Deschampsia caespitosa*, *Solanum dulcamara* i *Festuca rubra*.

Jak wynika z przedstawionych przykładów, poszczególne typy zbiorowisk roślinnych różnią się między sobą pod względem wielkości banku nasion w glebie, jego składu gatunkowego, dynamiki liczebności i dynamiki kiełkowania nasion oraz relacji między składem ilościowym i jakościowym banku a składem pokrywy roślinnej. To zróżnicowanie jest wynikiem wielu czynników, m.in.:

(1) warunków decydujących o produkcji nasion i płodności osobniczej poszczególnych gatunków;

(2) polimorfizmu fenotypowego, tj. somaty-



Ryc. 3. Bank nasion w glebie pod drzewostanem liściastym i iglastym w podobnym wieku oraz transformacja jakościowa i ilościowa banku nasion w glebie w zależności od wieku drzewostanu liściastego (oryg.); na podstawie danych Warr i in. [45].

Fig. 3. The soil seed bank under a deciduous and coniferous tree stands of similar age and qualitative and quantitative transformation of the bank in dependence on the age of a deciduous tree stand (orig.); based on data of Warr et al. [45].

cznego i fizjologicznego nasion, który pozwala na ucieczkę w przestrzeni i w czasie;

(3) sposobów rozsiewania się roślin, w tym możliwości wynoszenia nasion poza obręb danej populacji i możliwości transportu diaspor z zewnątrz;

(4) długowieczności nasion, która jest cechą biologiczną gatunków, ale zależy także od właściwości środowiska, w jakim znalazły się diaspory;

(5) aktualnego składu florystycznego i relacji ilościowych między poszczególnymi komponentami zbiorowiska;

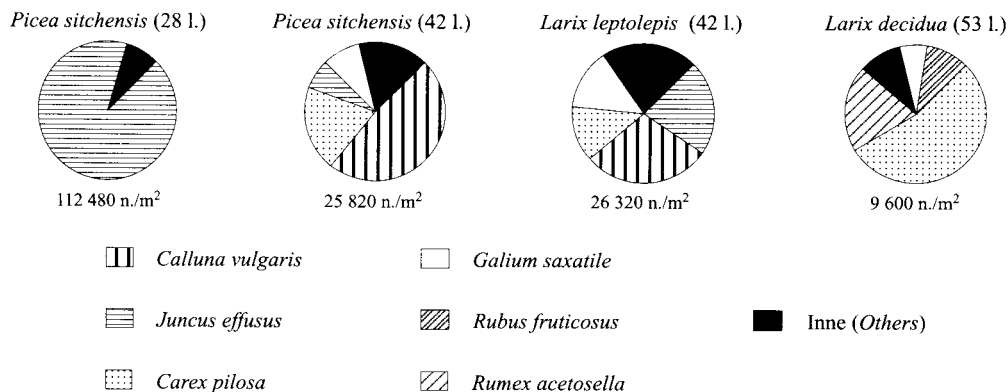
(6) różnic w historii poszczególnych zbiorowisk, obecności lub braku diaspor gatunków, które tworzyły je w przeszłości;

(7) działalności zookomponentów, wpływających na los nasion poprzez rozsiewanie, zjadanie, wdeptywanie, zagrzebywanie, wciąganie w głąb gleby itp.

UWAGI KOŃCOWE

Do głównych czynników kształtujących dynamikę populacji roślin rozmnażających się generatywnie należy zaliczyć produkcję nasion i ich właściwości biologiczne, w tym polimorfizm fenotypowy, tj. somatyczny i funkcjonalny.

Produkcja różnych typów nasion oraz ich zróżnicowane proporcje mogą zmieniać zdolności kolonizacyjne gatunku. Zdaniem Olivieri



Ryc. 4. Transformacja jakościowa i ilościowa banku nasion w glebie w zależności od wieku drzewostanu iglastego (oryg.); na podstawie danych Warr i in. [45].

Fig. 4. Qualitative and quantitative transformation of the soil seed bank in dependence on the age of a coniferous tree stand (orig.); based on data of Warr et al. [45].

i Berger [26] dla kolonizatorów założenie populacji wiąże się z mniejszą jej liczebnością, a zatem – z większym prawdopodobieństwem (niebezpieczeństwem) samopłodności. W momencie, gdy gatunek staje się samopłodny, selekcja działa prawdopodobnie na rzecz faworyzowania zmiennego spoczynku nasion. W większości przypadków nie ma natomiast selekcji w kierunku spoczynku u nasion dalekiego transportu, ponieważ to one przede wszystkim zajmują nowe siedliska. Wysoka plastyczność roślin pochodzących z nasion tego typu, nie wymagających szczególnych warunków do kiełkowania, pozwala na szybką odpowiedź na zmieniające się warunki środowiskowe.

Polimorfizm nasion, dzięki któremu rośliny mogą przełamywać opór środowiska zarówno przez ucieczkę w czasie, jak i przestrzeni, jest ważną cechą strategii adaptacyjnej gatunków. Znacznie zwiększa on zdolności gatunku do życia w wysoce zmiennym lub nieprzewidywalnym środowisku [34, 36], z drugiej zaś strony – wpływa na zróżnicowanie składu gatunkowego zbiorowisk roślinnych.

LITERATURA

- [1] BERGER A. 1985. Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula*. *Vegetatio* **61**: 137–143.
- [2] BOSTOCK S. J. 1978. Seed germination strategies of five perennial weeds. *Oecologia* **36**: 113–126.
- [3] DIEMER M., PROCK S. 1993. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic communities. *Arctic and Alpine Res.* **25**: 194–200.
- [4] ELLNER S. P., SHMIDA A. 1984. Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (Compositae) in mediterranean and arid regions. *Israel J. Botany* **33**: 25–39.
- [5] FALIŃSKA K. 1969. Produkcja nasion wybranych gatunków runa różnych postaci grądu (*Quercus-Carpinetum*) w Białowieskim Parku Narodowym. *Acta Soc. Bot. Pol.* **38**: 195–203.
- [6] FALIŃSKA K. 1981. Eksperymentalne badania biologii populacji wieloletnich roślin zielnych. *Wiad. Bot.* **25**: 209–230.
- [7] FALIŃSKA K., JANKOWSKA-BŁASZCZUK M., SZYDŁOWSKA J. 1994. Bank nasion w glebie. *Wiad. Bot.* **38**: 35–46.
- [8] GRANSTRÖM A. 1988. Seed banks at six open and afforested heathland sites in southern Sweden. *J. Appl. Ecol.* **25**: 297–306.
- [9] GRIME J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley and Sons, New York, ss. 222.
- [10] GRIME J. P., MASON G., CURTIS A. V., RODMAN J., BAND S. R., MOWFORTH M. A. G., NEAL A. M., SHAW S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* **69**: 1017–1059.
- [11] HARPER J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, ss. 857.
- [12] HARPER J. L., SAGAR G. R. 1953. Some aspects of the ecology of buttercups in permanent grassland. *Proc. Br. Weed. Conf.* **1958**: 256–265.
- [13] HARPER J. L., WHITE J. 1970. The dynamics of plant populations. *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* Oosterbeek, s. 41–63.
- [14] HILL M. O., STEVENS P. A. 1981. The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. *J. Ecol.* **69**: 693–709.
- [15] HUTCHINGS M. L. 1986. *Plant population biology*. W: P. D. MOORE, S. B. CHAPMAN (red.), *Methods in Plant Ecology*, Blackwell, Oxford, s. 377–437.
- [16] KIGEL J. 1992. Diaspore heteromorphism and germination in population of the ephemeral *Hedynois rhagioides* (L.) F. W. Schmidt (Asteraceae) inhabiting a geographic range of increasing aridity. *Acta Oecol.* **13**: 45–53.
- [17] KJELLSSON G. 1992. Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. *Ecography* **15**: 86–100.
- [18] MAUN M. A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio* **111**: 59–70.
- [19] MAUN M. A., PAYNE A. M. 1989. Fruit and seed polymorphism and its relation to seedling growth in the genus *Cakile*. *Can. J. Bot.* **67**: 2743–2750.
- [20] MC EVOY P. B. 1984. Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort *Senecio jacobaea* L. (Compositae). *Oecologia* **61**: 160–168.
- [21] MILBERG P. 1990. Hur länge kan ett frö leva? (What is the maximum longevity of seeds?). *Sven. Bot. Tidskr.* **84**: 323–352.
- [22] MILBERG P. 1992. Seed bank in a 35-year-old experiment treatments of a semi-natural grassland. *Acta Oecol.* **13**: 743–752.
- [23] MILBERG P., HANSSON M. L. 1994. Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. *J. Veg. Sci.* **5**: 35–42.
- [24] MILBERG P., PERSSON T. S. 1994. Soil seed bank and species recruitment in road verge grassland vegetation. *Ann. Bot. Fennici* **31**: 155–162.
- [25] NAMURA-OCHALSKA A. 1987. Production and germination of *Tussilaga farfara* L. diaspores. *Acta Soc. Bot. Pol.* **56**: 527–542.
- [26] OLIVIERI I., BERGER A. 1985. Seed dimorphism for dispersal: physiological, genetic and demographical aspects. W: P. Jacquard et al. (red.), *NATO ASI series, G5, Genetic Differentiation and Dispersal in Plants*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 413–429.
- [27] OLIVIERI I., SWAN M., GOUYON P. H. 1983. Reproductive system and colonizing strategy of two species of *Carduus* (Compositae). *Oecologia* **60**: 114–117.
- [28] PIROZNIKOW E. 1983. Seed bank in the soil of stabilized

- ecosystem of a deciduous forest *Tilio-Carpinetum* in the Białowieża National Park. *Ekol. pol.* **31**: 144–172.
- [29] RABOTNOW T. A. 1985. Fitocenologia. Ekologia zbiorowisk roślinnych. PWN, Warszawa, ss. 574.
- [30] ROBERTS H. A., CHANCELLOR R. J. 1979. Periodicity of seedling emergence and achene survival in some species of *Carduus*, *Cirsium* and *Onopordum*. *J. Appl. Ecol.* **16**: 641–647.
- [31] SALISBURY E. J. 1976. Seed output and the efficacy of dispersal by wind. *Proc. Royal Soc. London, Ser. B* **192**: 323–329.
- [32] SCHMID B. 1986. Colonizing plants with persistent seeds and persistent seedlings *Carex flava* group. *Bot. Helv.* **96**: 19–26.
- [33] SHELDON J. C., BURROWS F. M. 1973. The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected *Compositae* in steady winds with convection. *New Phytol.* **72**: 665–675.
- [34] SILVERTOWN J. W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behaviour: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *Am Nat.* **124**: 1–16.
- [35] STACE C. A. 1993. Taksonomia roślin i biosystematyka. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa, ss. 340.
- [36] STEBBINS G. L. 1974. Flowering plants: evolution above the species level. Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- [37] SYMONIDES E. 1978. Numbers, distribution and specific composition of diaspores in the soils of plant association *Spergulo-Corynephorretum*. *Ekol. pol.* **27**: 111–122.
- [38] SYMONIDES E. 1986. Seed bank in old-field successional ecosystems. *Ekol. pol.* **34**: 2–29.
- [39] SYMONIDES E. 1989. Bank nasion jako element strategii reprodukcyjnej terofitów. *Wiad. Ekol.* **35**: 107–144.
- [40] THOMPSON K., GRIME J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893–922.
- [41] TUMIDAJOWICZ D. 1977. Effectiveness of generative reproduction of some forest plants from chosen communities of Southern Poland. *Bull. de L'Acad. Polon. Sci. Cl. II*, **25**: 27–34.
- [42] VAN BREEMEN A. M. M., VAN LEEUWEN B. H. 1983. The seed bank of three short-lived monocarpic species, *Cirsium vulgare* (*Compositae*), *Echium vulgare* and *Cynoglossum officinale* (*Boraginaceae*). *Acta Bot. Neerland.* **32**: 245–246.
- [43] VENABLE D. L., LAWLOR L. 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* **46**: 272–282.
- [44] VENABLE D. L., LEVIN D. A. 1983. Morphological dispersal structures in relation to growth habitat in the *Compositae*. *Plant. Syst. Evol.* **143**: 1–16.
- [45] WARR S. J., KENT M., THOMPSON K. 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *J. Biogeogr.* **21**: 151–168.
- [46] WILKON-MICHALSKA J. 1976. Struktura i dynamika populacji *Salicornia patula* Duval-Jouve. Rozprawy UMK, Toruń, ss. 156.
- [47] ZHANG J., MAUN M. A. 1992. Effect of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*. *Ecography* **15**: 296–302.