

BANK NASION W GLEBIE A DYNAMIKA ROŚLINNOŚCI

The soil seed bank in vegetation dynamics

Krystyna FALIŃSKA*, Małgorzata JANKOWSKA-BŁASZCZUK, Janina SZYDŁOWSKA

Summary. The article aims at discussing some of problems concerning importance of seed soil bank in the basic ecological processes. There are presented views on influence the seed soil bank on fluctuation of communities, regeneration, succession, and regression of vegetation. The role of seed soil bank in dynamic of population has been discussed.

Key words: seed bank in soil, population dynamics, succession, regeneration.

Prof. dr Krystyna Falińska, Instytut Botaniki, Polska Akademia Nauk, ul. Lubicz 46, 31–512 Kraków.*

Dr Małgorzata Jankowska-Błaszczuk, Instytut Biologii, Wyższa Szkoła Pedagogiczna, Kielce, ul. Warszawska 33/35.

Mgr Janina Szydłowska, Białowieża Stacja Geobotaniczna Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Sportowa 19, 17–230 Białowieża

WSTĘP

Bank nasion w glebie jest analizowany przynajmniej z dwu punktów widzenia: ewolucyjnego i ekologicznego. Harper [17] stwierdza, że bank nasion jest rodzajem „pamięci ewolucyjnej” zmagazynowanej w glebie, którą różnorodne zaburzenia wydobywają na powierzchnię, stwarzając warunki do nowych krzyżowań, zabezpieczając tym samym ciągłe zmiany w puli genowej. Z kolei w badaniach ekologicznych zmierza się do poznania roli banku nasion w dynamice populacji i dynamice zbiorowisk roślinnych. Szeroko pojęta ekologia banku nasion w glebie doczekała się przeglądowego opracowania w formie książki [22].

Fakt, że nie wszystkie nasiona kiełkują zaraz po wysianiu oraz że część z nich pozostaje w

glebie zachowując możliwości kiełkowania, nie jest odkryciem ostatnich dziesięcioleci. Jednym z pierwszych biologów, który zaobserwował i opisał bank nasion, nie używając jeszcze tego pojęcia, był Darwin, który w 1859 roku (za Fennerelem [12]) umieścił w filizance małą ilość mulistej gleby (210 g) ze stawu i przez 6 miesięcy obserwował pojawiające się siewki. Z nasion znajdujących się w glebie rozwinęło się 537 siewek. Również wcześniej na zapasy nasion w glebie zwrócili uwagę biolodzy zajmujący się zachowaniem chwastów polnych [27].

Ostatnio pojawiło się wiele opracowań dotyczących wielkości banku nasion w glebie zbiorowisk leśnych, łąkowych, ziołoroślowych i wielu innych [por. 22]. Dyskutowane są w nich takie problemy jak: 1) przyczyny występujących rozbieżności między składem gatunkowym banku nasion a kompozycją florystyczną zbiorowisk, 2) rola banku nasion w dynamice roślinności, zwłaszcza w takich procesach jak fluktuacja, regeneracja i sukcesja, 3) bank nasion a de-

* Adres do korespondencji: Białowieża Stacja Geobotaniczna Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Sportowa 19, 17–230 Białowieża

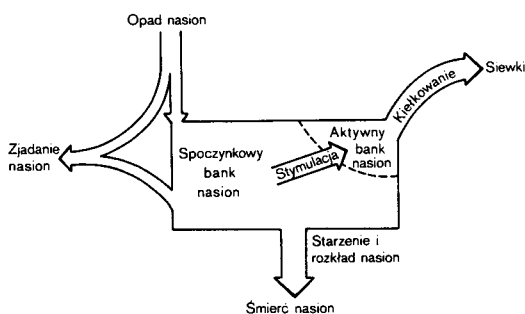
mografia populacji, 4) biologiczne mechanizmy wpływające na liczebność banku, tj. opad nasion, rozsiewanie, fizjologiczne przyczyny ich stanu spoczynkowego itd.

Pojęcie „bank nasion” wprowadził Harper [17]. Kryją się pod nim rezerwy (zasoby) zdolnych do życia nasion obecnych w glebie i na jej powierzchni. Problem długowieczności nasion interesował badaczy już od dawna. W drugiej połowie XIX wieku rozpoczęto pierwsze doświadczenia, których celem było poznanie długości życia nasion [17]. Najbardziej znane są eksperymenty Beala rozpoczęte, w 1879 roku, oraz Duvela trwające 39 lat (1902–1941) (za Fennerem [12]). Beal zakopał w glebie nasiona 20 gatunków roślin umieszczając je w szklanych butelkach wypełnionych wilgotnym piaskiem. Butelki wykopywano co 10 lat i badano zdolność kiełkowania nasion. Opublikowane za okres 90 lat wyniki wykazują, że nasiona *Verbascum thapsus* zachowują żywotność przez 100 lat, a nasiona wiesiołka (*Oenothera biennis*), szczyawiu kędzierzawego (*Rumex crispus*) i dziewanny (*Verbascum blattaria*) przez 80 lat [21].

Przez wiele lat wyniki badań nad długowiecznością i liczbą nasion w glebie traktowano jako ciekawostki przyrodnicze. Obecnie wielu badaczy zajmuje się tymi problemami, starając się wyjaśnić mechanizmy długowieczności nasion, ich rolę w zachowaniu różnorodności zbiorowisk roślinnych [por. 17, 31, 12, 27].

DYNAMIKA BANKU NASION

Wielkość banku nasion w glebie jest efektem opadu nasion, opóźnionej zdolności kiełkowania, zjadania ich przez zwierzęta oraz śmierci nasion (ryc. 1). W glebie zalegają nasiona w różnym wieku, a więc także w różnej fazie spoczynku i gotowości do kiełkowania. Skład ten zmienia się zarówno w ciągu sezonu wegetacyjnego [3] jak i w kolejnych latach wskutek takich procesów jak kiełkowanie, śmierć lub dopływ nowych porcji nasion [17]. Podstawową rolę w tworzeniu banku nasion w glebie odgrywa tzw. „deszcz nasion”. Zasoby nasion powstają wskutek długotrwałego okresu rozsiewania się roślin wchodzących w skład fitocenozy, jak również z



Ryc. 1. Diagram dynamiki nasion w glebie [Harper 1977].

Fig. 1. Diagram for the seed dynamics in soil [Harper 1977].

nasion transportowanych spoza jej granic. Panuje pogląd, że bank nasion jest często bogatszy w gatunki niż pokrywa roślinna [19]. Na przykład skład gatunkowy diaspor w glebie jest ponad 4-krotnie bogatszy niż skład zbiorowiska *Spergulo-Corynephorum* [33]. W przypadku wielowarstwowych i wielogatunkowych zbiorowisk roślinnych, np. leśnych, ta prawidłowość nie zawsze występuje [7, 25]. Zdolność nasion do zachowania żywotności uwarunkowana jest rodzajem ich fizjologicznego spoczynku [36, 18]. Według Rabotnova [28] zależy on od przyczyn biologicznych (endogennych) i ekologicznych (egzogennych). Do przyczyn endogennych spoczynku nasion (Tabela 1) zalicza się czynniki takie jak: niedorozwój zarodka, nieprzepuszczalność dla wody i powietrza łupiny nasienne, oraz zawartość substancji hamujących proces kiełkowania [4].

Dynamika banku nasion w dużym stopniu jest zależna od fizjologicznej dojrzałości nasion, lub, jak podają Thompson i Grime [36] oraz Hutchings [18], od fizjologicznego spoczynku, który może być trojaki, a więc:

1. głęboki (bezwzględny, wewnętrzny) – charakterystyczny dla nasion, które w momencie rozsiewania się nie osiągnęły dojrzałości fizjologicznej;
2. wymuszony (względny) – charakterystyczny dla nasion dojrzałych fizjologicznie, lecz pozostających w stanie spoczynku wskutek panowania warunków, które uniemożliwiają kiełkowanie;
3. wtórny (indukowany) – stan, w jaki przechodzą uśpione nasiona po ustąpieniu spoczyn-

Tabela 1. Typy i przyczyny stanu spoczynkowego nasion (wg J. M. Baskin i C. C. Baskin 1989).

Table 1. Types, causes and characteristics of seed dormancy (after J. M. Baskin and C. C. Baskin 1989).

Typ	Przyczyna stanu spoczynkowego	Charakterystyka zarodka
Fizjologiczny	Fizjologiczny mechanizm hamujący kiełkowanie, tkwiący w zarodku	W pełni rozwinięty w stanie spoczynku
Fizyczny	Pokrywa nasienna nieprzepuszczalna dla wody	W pełni rozwinięty, nie jest w stanie spoczynku
Mieszany	Nieprzepuszczalna okrywa nasienna, fizjologiczny mechanizm hamujący kiełkowanie, tkwiący w zarodku	W pełni rozwinięty w stanie spoczynku
Morfologiczny	Niedorozwinięty zarodek	Niedorozwinięty zarodek nie jest w stanie spoczynku
Morfofizjologiczny	Niedorozwinięty zarodek, fizjologiczny mechanizm hamujący kiełkowanie, tkwiący w zarodku	Niedorozwinięty zarodek nie jest w stanie spoczynku

ku głębokiego lub wymuszonego. Przyczyną tego są niekorzystne czynniki zewnętrzne, a warunkiem jest odpowiednie uwodnienie nasion.

Czynniki takie jak: nieodpowiednia temperatura, niska wilgotność podłoża, wysoka zawartość soli, stanowią przyczyny egzogenne. Thompson i Grime [36] wyróżniają cztery typy banku nasion, przyjmując jako kryterium czas przebywania nasion w glebie.

Typ I. Krótkotrwały bank nasion obecny jest tylko w okresie lata. Tworzą go gatunki, których nasiona kiełkują jesienią.

Typ II. Krótkotrwały bank nasion obecny jest tylko w zimie. Tworzą go gatunki, których nasiona kiełkują wiosną.

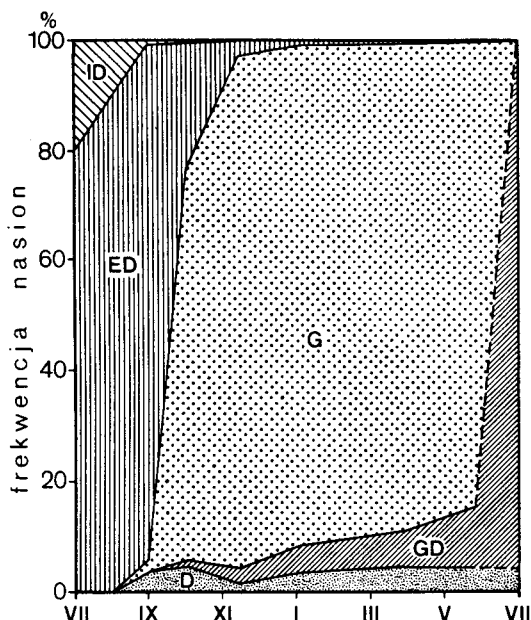
Typ III. Trwały bank nasion, których większość nasion kiełkuje wkrótce po wysianiu, zwykle późnym latem, a pozostałe pozostają w glebie.

Typ IV. Trwały bank nasion tworzą gatunki, których tylko nieliczne nasiona kiełkują zaraz po wysianiu, a większość pozostaje w glebie.

BANK NASION A DYNAMIKA POPULACJI

Pogląd o znaczącej roli banku nasion w dynamice liczebności populacji jest często spotykany. Jednakże wskutek mało poznanej dynamiki banku nasion dla poszczególnych gatunków

[22], ocena związku między wielkością banku nasion a zmianami wielkości populacji wciąż jest bardzo trudna. Częściej takie badania przeprowadzane są dla jednorocznych gatunków ([35] i cytowana tam literatura), u których analizuje się relacje między produkcją nasion, bankiem nasion, a pojawem siewek. Okazało się, że u gatunków jednorocznych, u których bank nasion jest traktowany jako element strategii reprodukcyjnej, niewiele nasion pozostaje w glebie po zakończeniu sezonowego wschodu siewek (ryc. 2). Na przykład stwierdzono, że u *Vulpia fasciculata* z kohorty nasion z danego roku aż 80% kiełkuje, 5% nasion umiera i około 1% jest zjadanych [37]. Tego typu analiza jest możliwa tylko wtedy, gdy zastosuje się znakowanie nasion. W innych przypadkach nie można stwierdzić ile nasion kiełkuje z tegorocznego obsiewu, ile z trwałego banku nasion. Na ogół przeprowadza się ocenę banku nasion jesienią czyli po zakończeniu rozsiewania i powtarza się wiosną następnego roku. Następnie ocenia się liczebność siewek, po czym przeprowadza się bilans: produkcji nasion, banku nasion, liczebności siewek. W takich sytuacjach określa się ile nasion znajdujących się w glebie wiosną osiągnęło fazę siewki w danym sezonie wegetacji. Natomiast nie jest znany wiek nasion, z których się one rozwinęły. Na przykład taką analizę przeprowadzono na łące dla fakultatywnie dwu-



Ryc. 2. Los nasion *Vulpia fasciculata* na wydmach w ciągu 10 miesięcy. G – nasiona kiełkujące (żywe), GD – nasiona obumierające po wykiełkowaniu, D – nasiona martwe, ED – nasiona w spoczynku wymuszonym (względny); ID – nasiona w głębokim spoczynku (bezwzględny) [Watkinson 1978].

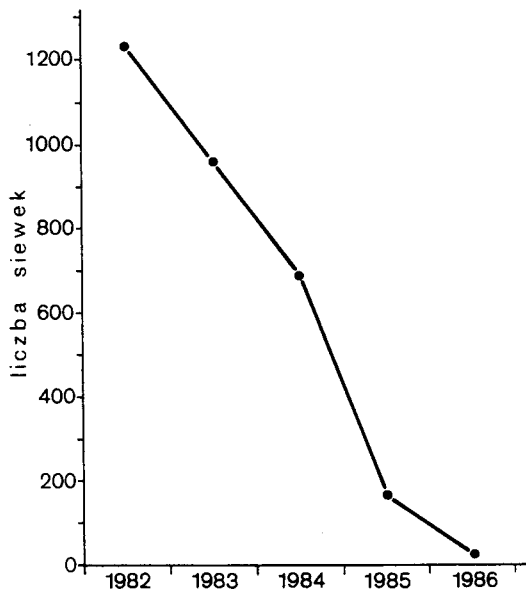
Fig. 2. The fates of seeds of *Vulpia fasciculata* in the field over a 10-month period. G – seeds observed to germinate (alive); GD – individuals that germinated and died; D – fraction of seeds that died; ED – seeds in enforced dormancy; ID – seeds in innate dormancy [Watkinson 1978].

letniego gatunku *Cirsium palustre*. Badania wykonano na powierzchni o wielkości 10 m kw., którą podzielono na kwadraty o boku 1 m. Wyniki przedstawiono w odniesieniu do 10 m kw. Sezonowy opad nasion wynosił 1078 nasion. Wielkość banku nasion na początku wiosny oceniano na 9120. Łączny bank nasion (opad nasion + zapas w glebie) przed pojawem siewek wynosił zatem 10198. W ciągu sezonu pojawiło się na tej powierzchni 581 siewek, czyli 6% nasion z banku wykiełkowało i przeżyło do fazy siewki. Gdy po 3 latach nieobecności tego gatunku na tej samej powierzchni powtórzono badania, to w banku było 156 nasion, a po 5 latach tylko 62 na 10 m kw. Nawet u gatunku wieloletniego np. *Filipendula ulmaria* o dużej produkcji nasion, który uczestniczy w całym procesie sukcesji, wielkość banku nasion istotnie się zmienia. W okre-

sie kolonizacji porzuconych łąk w banku było 186 nasion, w okresie maksymalnej liczebności 612, a w regresji i tworzeniu się zbiorowisk leśnych tylko 96/10 m kw. [9].

Wiadomo, że tylko znikoma część nasion pozostaje w glebie po zakończeniu kiełkowania i że nasiona te charakteryzuje niska zdolność kiełkowania, która z każdym rokiem maleje, a po 5 latach spada niemal do zera [7, 25, 15]. Wobec tego wpływ trwałego banku nasion na liczebność populacji gatunków wieloletnich jest bardzo dyskusyjny. Wszystko wskazuje na to, że nawet u gatunków jednorocznych zapas ten nie zawsze odgrywa znaczącą rolę w dynamice populacji [37]. Na przykład z banku nasion pochodzącego z jednorazowego obsiewu 100 osobników *Impatiens noli-tangere*, w kontrolowanych warunkach ogrodu eksperymentalnego pierwszego roku wykiełkowało 1200, a w 5 roku tylko 5. Z roku na rok pojawiało się coraz mniej siewek (Ryc. 3).

Podobne wyniki w badaniach eksperymentalnych otrzymali dla niektórych gatunków jed-



Ryc. 3. Kiełkowanie nasion *Impatiens noli-tangere* z banku nasion w glebie, pochodzącego z jednorazowego obsiewu 100 osobników rozwijających się w ogrodzie doświadczalnym [Falińska 1990].

Fig. 3. Germination of seeds of *Impatiens noli-tangere* from seed banks founded by one-year dispersal of a 100 individuals in experimental garden [Falińska 1990].

norocznych Roberts i Boddrell [29], którzy wykazali, że w pierwszym roku kiełkuje najwięcej nasion, a w kolejnych latach stopniowo maleje frakcja nasion kiełkujących.

Z wielu badań wynika, że nasiona szeregu gatunków przeżywają w glebie od 3 do 5 lat (por. [7, 17]). Podobną prawidłowość stwierdzono u gatunków zbiorowisk leśnych w Białowieskim Parku Narodowym, a więc stabilnych i nie poddawanych działalności człowieka [25]. Jednakże siewki pojawiają się tutaj nawet w latach nienasiennych, tzw. głuchych, kiedy płodność osobnicza jest bardzo mała. Z badań nad bankiem nasion w zbiorowiskach leśnych wynika, że przy stosunkowo niewielkiej produkcji nasion w runie i dominującej roli rozmnażania wegetatywnego u ziół wieloletnich, niemal każdego roku istnieje szansa pojawiania się osobników pochodzenia generatywnego [7, 8]. Po kolejnych latach niesprzyjających warunków zewnętrznych dla rozmnażania roślin, trwały bank nasion może zahamować regresję niektórych populacji na danym miejscu. Jest to szczególnie ważne dla rzadkich i endemicznych gatunków, które mają wyizolowane populacje [2]. Wobec tego, bank nasion może odgrywać pewną rolę w demografii gatunków pod warunkiem, że nie zostanie przerwane zasilanie tego zapasu przez opad nasion. Mimo podawanej w literaturze [patrz: 23, 17] wręcz astronomicznej długowieczności nasion w glebie (kilka tysięcy lat), dotychczasowe badania nad bankiem nasion poszczególnych gatunków, jak też banku nasion wielogatunkowych zbiorowisk, nie wskazują na to, że nasiona w banku w naturalnych warunkach mogą żyć kilkadziesiąt lub kilkaset lat.

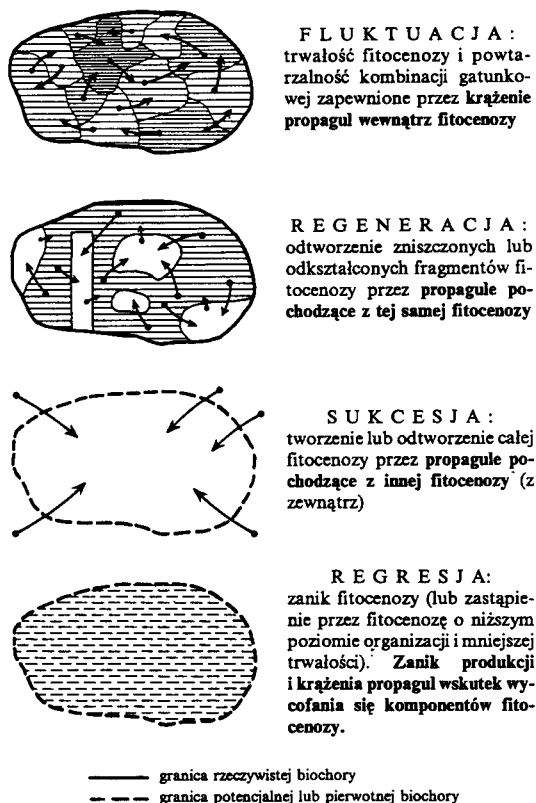
Świadczą o tym przeprowadzone badania nad bankiem nasion w procesie sukcesji na porzuconych łąkach w dolinie rzeki, która została odlesiona przed 200 laty. W banku nasion nie stwierdzono obecności gatunków leśnych, a jedynie łąkowe [9]. Należy sądzić, że pierwsze osobniki gatunków leśnych pochodziły z nasion emigrujących, a nie z trwałego banku nasion zbiorowisk leśnych, zasiedlających wcześniej ten obszar. Z kolei po 15–20 latach niekoszenia łąk w banku nasion wiele gatunków łąkowych było nieobecnych, a pojawiły się na ich miej-

sce nasiona gatunków leśnych, zwłaszcza zielnych.

BANK NASION A PROCESY EKOLOGICZNE

Rolę banku nasion można rozpatrywać przy najmniej w czterech procesach ekologicznych, a mianowicie w: 1) fluktuacji zbiorowisk, tj. utrzymaniu trwałości kompozycji florystycznej, 2) regeneracji, tj. w odtworzeniu zniszczonych lub odkształconych fragmentów fitocenozy, oraz w 3) sukcesji, tj. w tworzeniu lub odtworzeniu całej fitocenozy, 4) regresji, tj. zaniku fitocenozy (Ryc. 4).

Najtrudniejsza do udowodnienia jest teza, że bank nasion stoi na straży stabilności i różnorodności gatunkowej zbiorowisk roślinnych [14]. W wielu badaniach nad relacją między składem gatunkowym zbiorowisk leśnych a składem ga-



Ryc. 4. Model procesów ekologicznych [Faliński, dane niepublikowane].

Fig. 4. Model of ecological processes [Faliński, preprint].

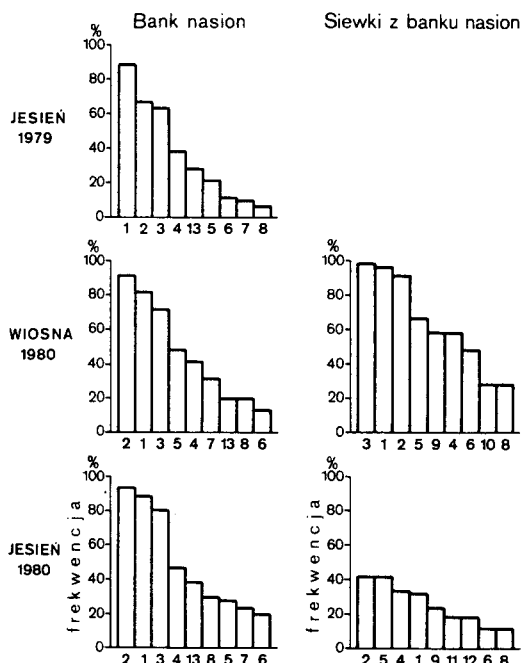
tunkowym banku nasion wskazywano na znikomy procent (np. ok. 5%) wspólnych gatunków [16, 7, 9, 26]. Dotychczasowe badania w stabilnych i bogatych florystycznie fitocenozach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego wykazywały, że zapasy nasion w glebie w tych zbiorowiskach są niewielkie. Liczba nasion w glebie na 1 m kw. waha się od 3988 ± 789 do 8115 ± 1964 [25]. Mimo że skład gatunkowy banku nasion jest zbliżony do ich składu florystycznego, to o wielkości banku decydują nasiona kilku gatunków (od 3 do 5), a pozostałe są reprezentowane przez znikomą liczbę nasion. Często 50–70% banku nasion stanowią gatunki, które nie odgrywają istotnej roli w strukturze

zbiorowisk, np. w grądach dużą frekwencją i liczebnością wyróżniają się takie rośliny jak: *Betula*, *Rubus idaeus*, obok znaczącego gatunku jakim jest *Carpinus betulus* (ryc. 5).

W olsach, charakteryzujących się mozaikową strukturą roślinności, bank nasion różni się składem gatunkowym na kępach i dolinkach. Największy zapas nasion w glebie dolinek mają takie gatunki jak: *Cardamine amara*, *Caltha palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Chrysosplenium alternifolium*. W tym przypadku stwierdzono korelację między składem gatunkowym banku a kompozycją florystyczną zbiorowisk. Z kolei w glebie kęp dominują nasiona drzew np. *Alnus glutinosa* i gatunku jednorocznego *Impatiens noli-tangere*, a spośród bylin *Oxalis acetosella*. W dolinkach na 1 m kw. przypada ok. 3000 nasion a na kępach ok. 1000 (ryc. 6).

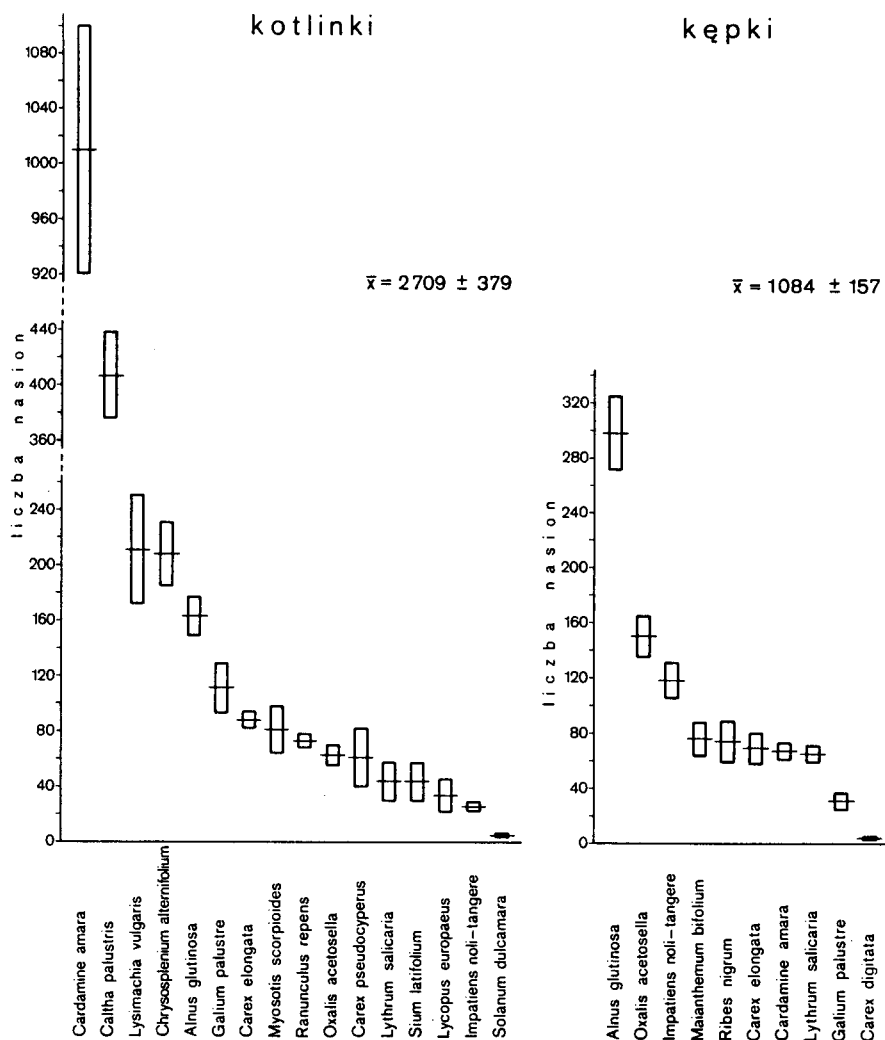
Z badań eksperymentalnych wynika, że prawdopodobieństwo wykiełkowania nasion w fitocenozie olsu po upływie 3 lat od momentu dostania się do gleby zbliża się do zera [7]. Z danych tych wynika, że utrzymanie różnorodności i równowagi dynamicznej zbiorowisk leśnych zależy bardziej od efektywności reprodukcji wegetatywnej niż generatywnej. Wszystko wskazuje na to, że w zbiorowiskach wielogatunkowych, wielowarstwowych, a więc o złożonej strukturze przestrzennej, rozwinęły się alternatywne strategie w stosunku do banku nasion traktowanego jako element strategii reprodukcyjnej roślin. Harper [17] podkreśla, że w zbiorowiskach zbudowanych z roślin wieloletnich powstają banki pąków odnawiających, bulwek i cebulek. Ponadto stabilność tych zbiorowisk jest utrzymywana wskutek wydłużenia życia roślin juwenilnych oraz dojrzałych [9]. Dlatego też w rozważaniach nad rolą nasion w dynamice roślinności często uwzględnia się bank propagul wegetatywnych [32].

Z dotychczasowych badań wynika, że znaczącą rolę może odgrywać bank nasion w regeneracji zniszczonych fragmentów fitocenozy. Jednak jego rola zależy od stopnia zniszczenia danego fragmentu fitocenozy. Pirożnikow [25] w eksperymentalnych badaniach wykazała, że usunięcie roślin runa z 50 m kw. spowodowało w następnym sezonie dwukrotnie zwiększenie



Ryc. 5. Frekwencja diaspor gatunków dominujących w banku nasion. 1 – *Carpinus betulus*, 2 – *Betula* sp., 3 – *Oxalis acetosella*, 4 – *Moehringia trinervia*, 5 – *Rubus idaeus*, 6 – *Impatiens noli-tangere*, 7 – *Acer platanoides*, 8 – *Urtica dioica*, 9 – *Carex pilosa*, 10 – *C. digitata*, 11 – *Milium effusum*, 12 – *C. remota*, 13 – nasiona nieoznaczone [Pirożnikow 1983].

Fig. 5. Frequency of diaspores of species dominant in the seed bank. 1 – *Carpinus betulus*, 2 – *Betula* sp., 3 – *Oxalis acetosella*, 4 – *Moehringia trinervia*, 5 – *Rubus idaeus*, 6 – *Impatiens noli-tangere*, 7 – *Acer platanoides*, 8 – *Urtica dioica*, 9 – *Carex pilosa*, 10 – *C. digitata*, 11 – *Milium effusum*, 12 – *C. remota*, 13 – unidentified species [Pirożnikow 1983].



Ryc. 6. Zmienność zagęszczenia nasion w glebie w zbiorowisku olsu *Carici elongatae-Alnetum* [Falińska, orig.].

Fig. 6. Changes in the density of the seeds in soil *Carici elongatae-Alnetum* [Falińska, orig.].

zagęszczenia siewek oraz ich składu gatunkowego. Spośród 43 gatunków budujących zbiorowiska łąkowe tylko 25–29 było reprezentowanych przez siewki w płatach o nienaruszonej strukturze. Na poletkach eksperymentalnych (o naruszonej strukturze) w ciągu czteroletniego eksperymentu przynajmniej raz pojawiły się siewki wszystkich gatunków łąki. Niewątpliwie siewki pojawiające się w następnym sezonie (przed kolejnym rozsianiem), po usunięciu pokrywy roślinnej, pochodzą z zapasu nasion w glebie. W kolejnych latach mogą rozwijać się również z sezonowego obsiewu. Po czterech la-

tach na poletkach, gdzie symulowano zniszczenie fragmentu fitocenozy, zostaje odtworzona struktura gatunkowa i przestrzenna roślinności łąki. Ten optymistyczny obraz regeneracji zniszczonego eksperymentalnie fragmentu fitocenozy łąki dotyczy jednak tych przypadków, w których zniszczenie nie obejmuje warstwy powierzchniowej gleby. Gdy podobne obserwacje przeprowadzono w fragmentach fitocenozy łąki, w których zniszczenia dokonywały buchtujące dziki, to regeneracja przebiegała znacznie wolniej. W takich sytuacjach pojawiło się 6-krotnie mniej siewek niż na powierzchniach

kontrolnych, gdzie zachowano pokrywę roślinności a 12-krotnie w stosunku do powierzchni eksperymentalnych, tj. po usunięciu pokryw roślinnej. Zwłaszcza udział siewek drzew w ogólnej liczbie siewek był kilkakrotnie niższy. Natomiast udział siewek jednorocznego gatunku *Impatiens noli-tangere* wynosił w banku aż 50%. Buchtowanie i żerowanie dzików w fitocenozach grądowych znacznie narusza powierzchniową warstwę gleby, co z kolei powoduje przemieszczanie nasion w głąb gleby. Wielokrotnie stwierdzono, że większość nasion tj. ok. 70% znajduje się w warstwie do 4 cm, a znacznie mniej do głębokości 20 cm [22].

Prawdopodobnie w sytuacji kiedy naruszenie struktury fitocenozy jest nieduże, to przemieszczenie nasion w powierzchniowej warstwie gleby sprzyja zwiększonej zdolności kiełkowania nasion. Natomiast przemieszczenie się nasion w czasie buchtowania przez dziki w głąb gleby znacznie ogranicza nie tylko pojaw siewek, lecz także rozwój nowych roślin z propaguł wegetatywnych, a tym samym znacznie opóźnia regenerację zniszczonych płatów [11].

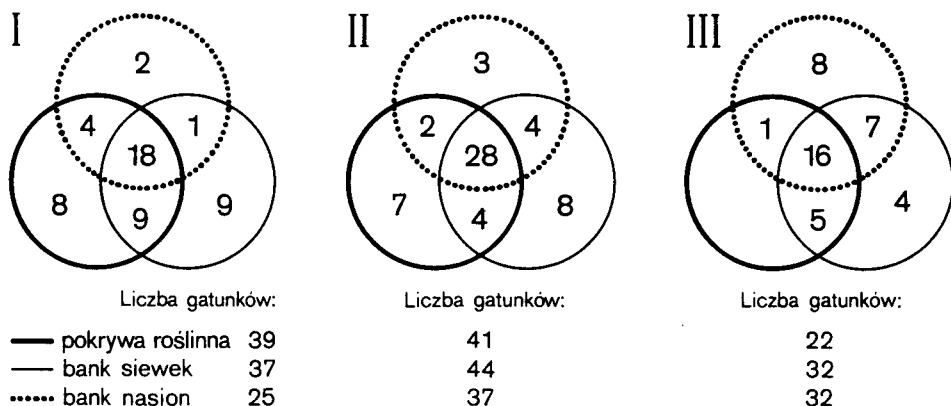
Liczba nasion w warstwie powierzchniowej gleby oraz ich rozmieszczenie w profilu glebowym nie jest stałe. Ulega ona dużym zmianom w zależności od czasu, rodzaju gleby, typów fitocenozy, działalności zwierząt ryjących i kopytnych. Woda również jest czynnikiem kształ-

tującym rozmieszczenie nasion w glebie, ponieważ wsiąkają one w głąb gleby wraz z wodą opadową. Przemieszczenie się nasion w głąb gleby nawet na bardzo małą głębokość, pozbawia je z reguły możliwości wykiełkowania. Z tego też względu zasoby żywych nasion dzielą się na:

1. aktywne, złożone z nasion znajdujących się na powierzchni lub na nieznacznej głębokości (do 20 cm), a więc w miejscach korzystnych dla ich kiełkowania;

2. potencjalne, złożone z nasion znajdujących się w głębszych warstwach gleby, a więc w warunkach mniej korzystnych dla ich kiełkowania.

Pojaw siewek w wielu zbiorowiskach roślinnych jest zależny od ujawnienia się luk w roślinności. Z wielu badań wynika, że uaktywnienie się banku nasion zachodzi wówczas kiedy zostanie naruszona struktura roślinności [17, 14, 13, 12 i wielu innych]. Grubb [15] na podstawie reakcji banku nasion na zmiany w strukturze zbiorowisk wyróżnia pięć typów zależności między pojawem siewek różnych gatunków a rodzajem zaburzeń w strukturze roślinności, a mianowicie: 1) pojawianie się siewek jest stymulowane przez różnego rodzaju zaburzenia, np. wykroty, wydeptywanie, oddziaływanie zwierząt itd., 2) siewki pojawiają się po kilku latach od zaistnienia zaburzeń, 3) pojaw siewek jest ograniczony tylko do części cyklu regeneracyjnego roślinno-



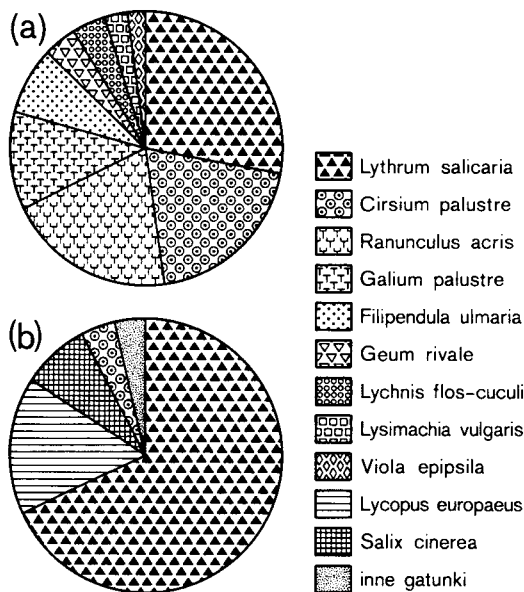
Ryc. 7. Relacje między liczbą wspólnych gatunków w pokrywie roślinnej, banku siewek oraz banku nasion w kolejnych fazach sukcesji [Szydlowska, orig.].

Fig. 7. Relations between number of species common for the vegetation cover, the seed bank and the seedlings banks in the consecutive phases of succession [Szydlowska, orig.].

ści (np. gatunki tolerujące zacienienie drzew i krzewów, 4) pojaw siewek jest uzależniony od ciągłych zaburzeń np. wypasanie łąk i muraw, 5) pojaw siewek nie jest związany z cyklem regeneracyjnym roślinności.

W rozważaniach nad rolą banku nasion w dynamice roślinności należy odpowiedzieć na dwa podstawowe pytania, a mianowicie: 1) czy stabilne zbiorowiska charakteryzuje stabilny bank nasion oraz 2) czy dynamiczne układy znamionuje dynamiczny bank nasion. Z badań Pirożnikow [25] prowadzonych w stabilnej fitocenozie grądu Białowieskiego Parku Narodowego wynika, że mimo wahań produkcji nasion z roku na rok, bank nasion wykazywał względną stałość. Z kolei odstonięcie gleby na poletkach eksperymentalnych spowodowało gwałtowny wzrost liczebności banku nasion i wzbogacenie listy gatunkowej. Jednakże po czterech latach na tych poletkach została odtworzona struktura gatunkowa i przestrzenna runa grądu oraz pierwotny charakter banku nasion.

Gdy dane te porównano z wynikami badań



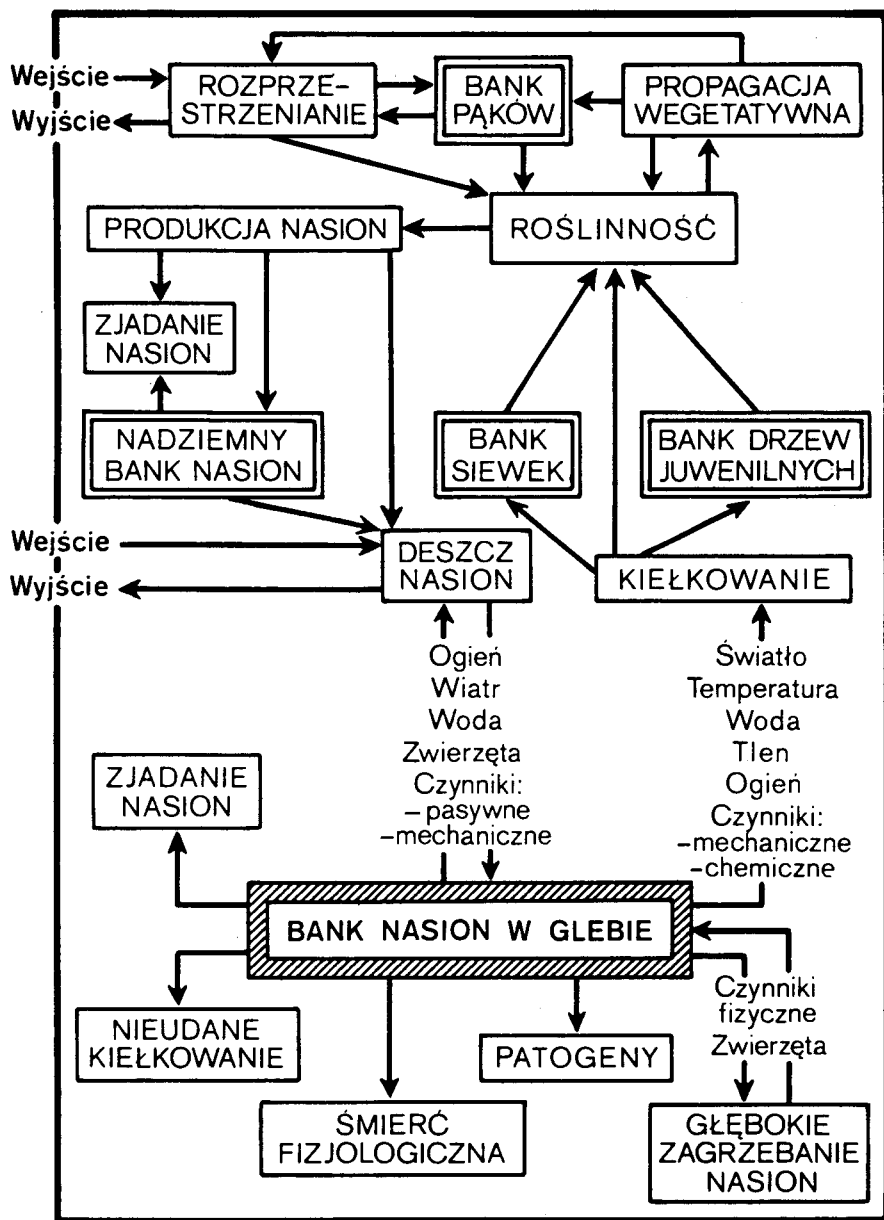
Ryc. 8. Zróznicowanie udziału gatunków łąkowych i leśnych w banku nasion w inicjalnej (a) i przejściowej (b) fazie sukcesji na porzuconych łąkach [Szydłowska, oryg.].

Fig. 8. Differentiation between meadow and forest species in the seed bank during (a) initial and transient phases (b) of succession on the abandoned meadows [Szydłowska, orig.].

prowadzonych nad bankiem nasion w toku sukcesji na ugorach porolnych [34] i na porzuconych łąkach [9], to okazało się, że w obu przypadkach dynamika banku nasion odzwierciedla charakter przemian roślinności po zaprzestaniu działalności człowieka. Jednakże w tych dwóch sytuacjach stwierdzono nieco inne prawidłowości w dynamice banku nasion. Na przykład, w toku sukcesji na ugorach zapas kurczy się, a liczba gatunków reprezentowanych w banku nasion wyraźnie maleje, jednak zawsze jest wyższa niż w zbiorowisku roślinnym [34]. Z kolei w toku sukcesji na porzuconych bogatych florystycznie łąkach najbogatsza lista gatunkowa banku nasion jest w II fazie sukcesji, tj. przejściowej, gdy fitocenozę tworzą jeszcze nieliczne gatunki łąkowe, liczne ziołoroślowe oraz pojawiające się już gatunki leśne (Ryc. 7). Jednakże liczebność nasion w banku jest w II fazie sukcesji znacznie niższa niż w banku nasion łąki (I faza sukcesji) i w okresie tworzenia zbiorowiska zaroślowego (III faza sukcesji). W III fazie sukcesji odnotowano najuboższą listę gatunkową i duży zapas nasion. W I i II fazie sukcesji lista gatunkowa zbiorowisk roślinnych jest bogatsza niż w banku nasion, co wynika z faktu, że dużo gatunków łąkowych charakteryzuje wysoka reprodukcja wegetatywna a niska generatywna, tj. znikoma produkcja nasion. W przeciwieństwie do banku nasion na ugorach, gdzie lista gatunków dominujących w banku nasion zmienia się nieznacznie w toku sukcesji, to na porzuconych łąkach zmienia się istotnie i tylko jeden gatunek o bardzo wysokiej płodności i dużej frekwencji w całym procesie sukcesji utrzymuje dominację banku nasion, jest to *Lythrum salicaria* (Ryc. 8). Często podkreślano, że nie ma jednego uniwersalnego modelu sukcesji [31]. Można to stwierdzenie odnieść również do modelu dynamiki banku nasion.

PERSPEKTYWY BADAŃ ROLI BANKU NASION W DYNAMICE ROŚLINNOŚCI

Fenomen długowieczności nasion jest od dawna znany, lecz dopiero od niedawna zmierza się do poznania konsekwencji tego zjawiska



Ryc. 9. Generalny model banku nasion a dynamika roślinności [Simpson i in. 1989].

Fig. 9. General model of seed bank and vegetation dynamics [Simpson et al. 1989].

w demografii roślin oraz dynamice roślinności [17, 31, 22, 9].

Rola banku nasion w dynamice populacji i dynamice zbiorowisk roślinnych była wielokrotnie dyskutowana. Jednak brak jest wciąż empirycznych dowodów, że zróżnicowana długość życia nasion ma znaczący wpływ na li-

czebność populacji roślin, a tym samym na stabilność i dynamikę zbiorowisk roślinnych. Są jednak dane pośrednie, które wskazują, że poliformizm spoczynkowy nasion wpływa na wzrost zróżnicowania osobników, co z kolei zapewne przyczynia się do stabilności populacji. Jeśli nasiona wyprodukowane przez jednego

osobnika kiełkują przez cały sezon i w ciągu kilku lat, to niewątpliwie zjawisko to może odgrywać istotną rolę w regulacji liczebności populacji, ponieważ wielokrotnie wykazywano, że przeżywalność sezonowych kohort jest bardzo zróżnicowana [10, 20, 30]. Konsekwencją poliformizmu spoczynkowego nasion jest zróżnicowanie osobników w populacji pod względem takich cech jak wielkość, płodność i przeżywalność [1, 6]. Niewątpliwie długowieczność nasion w glebie zapewnia w zmiennym i zróżnicowanym środowisku większy sukces reprodukcyjny roślinom niż nasiona krótkożyjące. Poliformizm spoczynkowy nasion jest często traktowany jako adaptacja do zmiennych i zróżnicowanych warunków życia roślin [5]. Wynika to z następujących faktów: 1) w efekcie nierównoczesnego pojawu osobników zmienia się zagęszczenie osobników w populacji w kolejnych sezonach; 2) zapas nasion w glebie umożliwia populacji przetrwanie niekorzystnych warunków, a tym samym zabezpiecza obecność poszczególnych gatunków w danej fitocenozie i wpływa na jej stabilność; 3) trwały bank nasion odgrywa różną rolę w kolejnych fazach sukcesji oraz cyklu regeneracyjnym roślinności.

Jednakże pełne poznanie roli banku nasion w dynamice roślinności natrafia wciąż na duże trudności, zwłaszcza metodologiczne. O ile ogólna teoria banku nasion nie jest wciąż gotowa, to jej fundamenty są dobrze przygotowane. Badania w przyszłości, które połączą dane empiryczne i eksperymentalne oraz modelowanie, zapewne dostarczą właściwego podejścia do wyjaśnienia roli banku nasion w dynamice roślinności (Ryc. 9).

LITERATURA

- [1] ANTONOVICS J., LEVIN D. A. 1980. The ecological and genetic consequences of density – dependent regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 411–452.
- [2] BASKIN J. M., BASKIN C. C. 1985. Life cycle ecology of annual plant species of cedar glades of Southeastern United States. W: J. WHITE, (red.), *The Population Structure of Vegetation*, ss. 373–398. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster
- [3] BASKIN J. M., BASKIN C. C. 1985. Seasonal changes in the germination responses of buried witch grass (*Panicum capillare*) seeds. *Weed. Sci.* **34**: 22–24.
- [4] BASKIN J. M., BASKIN C. C. 1989. Physiology of Dormancy and Germination in Relation to Seed Bank Ecology. W: M. A. LECK i in. (red.), *Ecology of Soil Seed Banks*, ss. 53–66. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- [5] COOPER W. S., KAPLAN R. H. 1982. Adaptive „coin-flipping”: a decision theoretic examination of natural selection for random individual variation. *J. Theor. Biol.* **94**: 135–151.
- [6] DOLAN R. W., SHARITZ R. R. 1984. Population dynamics of *Ludwigia leptocarpa* (*Onagraceae*) and some factors affecting size hierarchies in a natural population. *J. Ecol.* **72**: 1031–1041.
- [7] FALIŃSKA K. 1981. Eksperymentalne badania biologii populacji wieloletnich roślin zielnych. *Wiad. Bot.* **25**(3): 209–230.
- [8] FALIŃSKA K. 1990. Osobnik, populacja, fitocenoza. PWN, Warszawa, ss. 310.
- [9] FALIŃSKA K. 1991. Plant Demography in Vegetation Succession. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, ss. 210.
- [10] FALIŃSKA K., PIROZNIKOW E. 1983. Ecological Structure of *Geranium robertianum* L. Populations under Natural Conditions and in the Garden. *Ekol. pol.* **31**(1): 93–121.
- [11] FALIŃSKI J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Geobotany* **8**: 1–537. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht/Boston/Lancaster.
- [12] FENNER M. 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall, London, New York, ss. 151.
- [13] GRIME J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. J. Wiley Sons, Chichester, ss. XI + 222.
- [14] GRUBB P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* **52**: 107–145.
- [15] GRUBB P. J. 1988. The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales. *Ann. Zool. Fennici* **25**: 23–36.
- [16] HALL J. B., SWAINE M. D. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. *Biotropica* **12**: 256–263.
- [17] HARPER J. L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York, ss. 896.
- [18] HUTCHINGS M. L. 1986. Plant population biology. W: P. D. MOORE, S. B. CHAPMAN (red.), *Methods in Plant Ecology*, ss. 377–435. Blackwell, Oxford.
- [19] KARPOV V. G. 1969. Eksperymentalnaja fitosociologija tiemnochvojnoj tajgi. Izd. Nauka, Leningrad, ss. 230.
- [20] KELLY D. 1989. Demography of short lived plants in chalk grassland. 1. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *J. Ecol.* **77**: 747–769.
- [21] KIVILAAN A., BANDURSKI R. S. 1981. The one hundred-year period for Dr Beal's seed viability experiment. *Am. J. Bot.* **68**: 1290–1292.
- [22] LECK M. A., PARKER V. T., SIMPSON R. L. (red.) 1989. Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press, Inc. San Diego, California, ss. 462.
- [23] ODUM S. 1965. Germination of ancient seeds. Floristi-

- cal observations and experiments with archaeologically dated soil samples. *Dan. Bot. Ark.* **24**: 1–70.
- [24] OLMSTEAD N. W., CURTIS J. D. 1947. Seeds of the forest floor. *Ecology* **28**: 49–52.
- [25] PIROZNIKOW E. 1983. Seed bank in the soil of stabilized ecosystem of a deciduous (*Tilio-Carpinetum*) in the Białowieża National Park. *Ekol. pol.* **31**(1): 145–172.
- [26] PRATT D. W., BLACK R. A., ZAMORA B. A. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Can. J. Bot.* **62**: 44–52.
- [27] RABOTNOV T. A. 1985. Fitocenologia. Ekologia zbiorowisk roślinnych. PWN, Warszawa, ss. 574.
- [28] RABOTNOV T. A. 1985. Dynamics of plant coenotic populations. W: J. WHITE (red.), *The Population Structure of Vegetation*, ss. 121–142. Dr W. Junk Publishers Dordrecht, Boston, Lancaster.
- [29] ROBERTS H., BODDRELL J. E. 1983. Seed survival and periodicity of seedling emergence in the species of annual weeds. *Ann. Appl. Biol.* **102**: 523–532.
- [30] SCHENKEVELD A. J. M., VERKAAR H. J. P. A., 1984. On the ecology of short-lived forbs in chalk, grasslands. Utrecht, ss. 180.
- [31] SILVERTOWN J. W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London, ss. 229.
- [32] SIMPSON R. L., LECK M. A., PARKER V. T. 1989. Seed Banks: General Concepts and Methodological Issues. W: LECK M. A. et al. (red.), *Ecology of Soil Seed Banks*, ss. 3–8. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- [33] SYMONIDES E. 1978. Numbers, distribution and specific composition of diaspores in the soils of plant association *Spergulo-Corynephorretum*. *Ekol. pol.* **27**: 111–122.
- [34] SYMONIDES E. 1986. Seed bank in old-field successional ecosystems. *Ekol. pol.* **34**(1): 3–29.
- [35] SYMONIDES E. 1989. Bank nasion jako element strategii reprodukcyjnej terofitów. *Wiad. Ekol.* **35**(2): 107–144.
- [36] THOMPSON K., GRIME J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893–921.
- [37] WATKINSON A. R. 1978. The demography of a sand annual *Vulpia fasciculata*. II. The dynamics of seed population. *J. Ecol.* **66**: 35–44.