MONOGRAPHIAE BOTANICAE
Vol. 88, 2000

MAŁGORZATA JANKOWSKA-BŁASZCZUK

# ZRÓŻNICOWANIE BANKÓW NASION W NATURALNYCH I ANTROPOGENICZNIE PRZEKSZTAŁCONYCH ZBIOROWISKACH LEŚNYCH

## DIVERSITY OF SOIL SEED BANKS IN NATURAL AND MAN-MODIFIED FOREST COMMUNITIES

Redaktor – Editor-in-Chief
Krystyna Czyżewska

Łódź

Wydano z pomocą finansową
Komitetu Badań Naukowych
i Akademii Świętokrzyskiej
w Kielcach

Edited with financial support of the Polish
Committee for Scientific Research (KBN)
and Świętokrzyska Academy in Kielce

REDAKCJA – EDITORIAL BOARD
Krystyna CZYŻEWSKA (Editor-in-Chief), Małgorzata RUSZKIEWICZ (Secretary)

RADA REDAKCYJNA – EDITORIAL COUNCIL
Stanisław CIEŚLIŃSKI (Kielce), Krystyna CZYŻEWSKA (Łódź), Władysław MATUSZKIEWICZ (Warszawa), Romuald OLACZEK (Łódź) – Przewodniczący (President), Krzysztof ROSTAŃSKI (Katowice), Waldemar ŻUKOWSKI (Poznań)

ADRES REDAKCJI – EDITORIAL OFFICE

Katedra Botaniki
Uniwersytetu Łódzkiego
ul. Banacha 12/16
90-237 Łódź

Chair of Algology and Mykology
University of Łódź
Banacha 12/16
PL-90-237 Łódź

OKŁADKĘ PROJEKTOWAŁ – COVER DESIGN BY

Zdzisław WALTER

INDEXED IN BIOLOGICAL ABSTRACTS AND ZOOLOGICAL RECORD

© Copyright by Polskie Towarzystwo Botaniczne, Warszawa 2000

Printed in Poland
Issued: 2000

ISSN 0077-0655
ISBN 83-86292-18-0

SPIS TREŚCI

1. Wstęp, cel badań . . . . . 5
1.1. Ewolucyjny i ekologiczny aspekt badań nad bankami nasion . . . . . 5
1.2. Perspektywy badań nad bankami nasion . . . . . 8
1.3. Cel badań, główne hipotezy badawcze . . . . . 9
2. Miejsca i metody badań banków nasion . . . . . 11
2.1. Przegląd najczęściej stosowanych metod . . . . . 11
2.2. Miejsce i metody badań własnych . . . . . 12
3. Banki nasion jako przedmiot badań – założenia teoretyczne . . . . . 19
3.1. Adaptacja do naturalnych zaburzeń w zbiorowisku leśnym . . . . . 19
3.2. Strategia skumulowanego i rozłożonego w czasie ryzyka wschodów . . . . . 21
3.3. Wymagania świetlne gatunków tworzących banki nasion . . . . . 22
3.4. Weryfikacja hipotez dotyczących wpływu naturalnych zaburzeń na bank nasion lasu – na podstawie badań własnych . . . . . 22
3.4.1. Funkcjonalne typy banków nasion w pierwotnym lesie liściastym . . . . . 23
3.4.2. Wschody siewek w lukach runa lasu grądowego a bank nasion . . . . . 29
3.4.3. Tolerancja na zacienienie gatunków tworzących banki nasion . . . . . 38
4. Ekofizjologiczne uwarunkowania związane z tworzeniem trwałego banku nasion w glebie – założenia teoretyczne . . . . . 46
4.1. Różnorodność stanów spoczynkowych . . . . . 46
4.2. Polimorfizm spoczynkowy i zmienność stanów spoczynkowych . . . . . 47
4.3. Indukcja wtórnego stanu spoczynkowego . . . . . 49
4.4. Weryfikacja hipotezy o wpływie dalekiej podczerwieni na stan spoczynkowy nasion – na podstawie badań własnych . . . . . 50
5. Ekologiczne znaczenie trwałości banków nasion – założenia teoretyczne . . . . . 52
5.1. Czynniki wpływające na trwałość nasion w glebie . . . . . 52
5.1.1. Długowieczność nasion . . . . . 52
5.1.2. Typ ekosystemu . . . . . 54
5.1.3. Właściwości biologiczne gatunku . . . . . 55
5.1.4. Wielkość i kształt nasion a głębokość zalegania w glebie . . . . . 56
5.1.5. Organizacja przestrzenna banków nasion . . . . . 57
5.2. Weryfikacja hipotezy o związku między masą nasion i głębokością ich zalegania w glebie a trwałością banku – na podstawie badań własnych . . . . . 58
6. Modele funkcjonowania banków nasion . . . . . 61
6.1. Bilans „zysków i strat" . . . . . 61
6.2. Stan dynamiczny zbiorowiska . . . . . 62
6.3. Funkcjonalne grupy gatunków . . . . . 68
7. Charakterystyka banków nasion naturalnych zbiorowisk lasów liściastych . . . . . 70
7.1. Banki nasion naturalnych lasów liściastych – weryfikacja głównych hipotez na podstawie badań własnych w Puszczy Białowieskiej oraz danych literaturowych . . . . . 70
7.1.1. Zagęszczenie i struktura gatunkowa . . . . . 71
7.1.2. Relacje bank nasion-runo . . . . . 79
7.1.3. Zmienność zagęszczenia i struktury gatunkowej banku nasion grądu . . . . . 84
7.1.4. Relacje między frekwencją gatunków w runie a opadem nasion i bankiem nasion 92
7.1.5. Dynamika wschodów siewek z banku nasion . . . . . 95
8. Klasyfikacja banków nasion – założenia teoretyczne . . . . . 102
8.1. Typy banków nasion w naturalnym lesie grądowym – zastosowanie klasyfikacji BAKKERA i in. (1996) na podstawie wyników badań własnych . . . . . 104

9. Banki nasion zbiorowisk leśnych podlegających silnym zaburzeniom o zróżnicowanym stopniu naturalności – założenia teoretyczne . . . . . 114
9.1. Banki nasion naturalnych zbiorowisk leśnych w różnych fazach regeneracji po zrębie oraz po spaleniu – weryfikacja hipotez na podstawie wyników badań własnych i literatury 114
9.2. Badania nad bankami nasion plantacji leśnych i lasów odroślowych . . . . . 122
9.2.1. Zagęszczenie banku nasion a rotacja drzewostanu plantacji . . . . . 124
9.2.2. Wzorzec przeżywalności nasion w glebie . . . . . 125
9.2.3. Rozmieszczenie banków nasion . . . . . 126
9.2.4. Utrzymanie różnorodności gatunkowej runa lasów odroślowych . . . . . 127
10. Podsumowanie i wnioski: Banki nasion w funkcjonowaniu zbiorowisk leśnych o różnym stopniu naturalności . . . . . 129
11. Literatura . . . . . 134
12. Diversity of soil seed banks in natural and man-modified forest communities (Summary) 142

---

## ABSTRACT

Małgorzata JANKOWSKA-BŁASZCZUK. *Diversity of soil seed banks in natural and man-modified forest communities.* Monogr. Bot., Vol. 88, 147 pp.

The objective of the study was to reveal diversity in species composition and size of soil seed banks derived from forest communities undergoing different intensity of human impact as well as to show the seed bank strategy as an adaptation of species to many kinds of disturbances occurring in natural deciduous forests. On the basis of the study of soil seed bank in natural, stabilised deciduous forest communities in Białowieża National Park and taking into account data from literature it was found that: (1) Densities of seed banks of fertile, undisturbed deciduous forest vary from three to eight thousand seeds per one $m^2$. The majority of these seeds (60–80%) come from the herb layer. Persistance of such banks do not exceed a few years. Species which are dominant in seed bank of such forest are characterized by mean light requirements. The impulses which break their secondary dormancy are slight disturbances in the herb layer. (2) Species structure of seed bank derived from such forest does not reflect floristic composition of the herb layer because this layer is dominated by species whose survival strategy is connected with vegetative propagation. (3) In seed banks of even very stable forest communities there are species which are absent from the herb layer of the forest. The species need light gaps in trees canopy for establishment. They are very light demanding and persistent in soil. Percentage of these species in soil seed banks grows with the intensity of human impact on forest communities. These species dominate also in seed banks of relatively natural forests but small and surrounded by meadows and fields. Seedlings of these species occur spontanously during the first phase of regeneration of forest gaps. After the canopy close-up, the species disappear from cover vegetation but their numerous and very persistant seeds wait in soil seed bank for the next disturbance.

*Key words*: *soil seed bank*; *primaeval deciduous forest; disturbance*; *herb layer*; *regeneration*; *secondary succession*; *types of seed banks*; *gaps*; *light-requirements*; *seed mass*; *copicewood*; *Białowieża National Park*; *E Poland.*

# 1. WSTĘP, CEL BADAŃ

## 1.1. Ewolucyjny i ekologiczny aspekt badań nad bankami nasion

Zdolność roślin do tworzenia w warunkach naturalnych długotrwałego zapasu żywych nasion w glebie była obserwowana i rejestrowana przez badaczy już w połowie XIX w. (DARWIN 1859 za FENNEREM 1985). Sam fenomen długowieczności nasion wzbudza zainteresowanie zarówno fizjologów jak i ekologów. Badania fizjologiczne dotyczą głównie mechanizmów wzbudzania i przerywania stanu spoczynkowego nasion (BEWLEY, BLACK 1994), natomiast ekolodzy interesują się bankami nasion opisując to zjawisko jako typ strategii przetrwania gatunku w warunkach niedostatku bezpiecznych miejsc do kiełkowania (HARPER 1977; GRIME 1979; FENNER 1992). W ewolucyjnym nurcie prac ekologicznych analizuje się, jakie właściwości nasion sprzyjają długotrwałemu magazynowaniu ich w glebie i w jakich typach środowisk naturalna selekcja faworyzowała rośliny o tym typie strategii reprodukcyjnej (BAKER 1972; SALISBURY 1974; SILVERTOWN 1981; WILLSON 1983; SIBLY, CALOW 1985 i inni).

Oba te kierunki badań są zbieżne, bowiem takie a nie inne właściwości nasion są zawsze efektem długotrwałego procesu dostosowywania się do panujących w danym miejscu warunków środowiska. Na podstawowe, jak się wydaje pytanie, czy istnieje określony typ warunków środowiskowych, w których naturalna selekcja wyraźnie promuje populacje zdolne wytwarzać długotrwałe zapasy nasion, badania z zakresu ekologii i ekofizjologii roślin odpowiadają wyraźnie twierdząco (GRIME 1979; FENNER 1985; SILVERTOWN, LOVETT DOUST 1993; THOMPSON i inni 1997). Generalnie szeroko akceptowana jest teza, że tworzenie długotrwałych banków nasion jest przejawem adaptacji do warunków charakteryzujących się wysokim poziomem często nieregularnych zaburzeń. Skoro występowanie, jakość i częstość zaburzeń jest główną przyczyną zaprogramowania w nasionach możliwości długotrwałego oczekiwania na pojawienie się sprzyjających warunków do kiełkowania, to oczywiście niezmiernie ważną tu sprawą jest określenie jaki jest zakres znaczeniowy pojęcia zaburzenie.

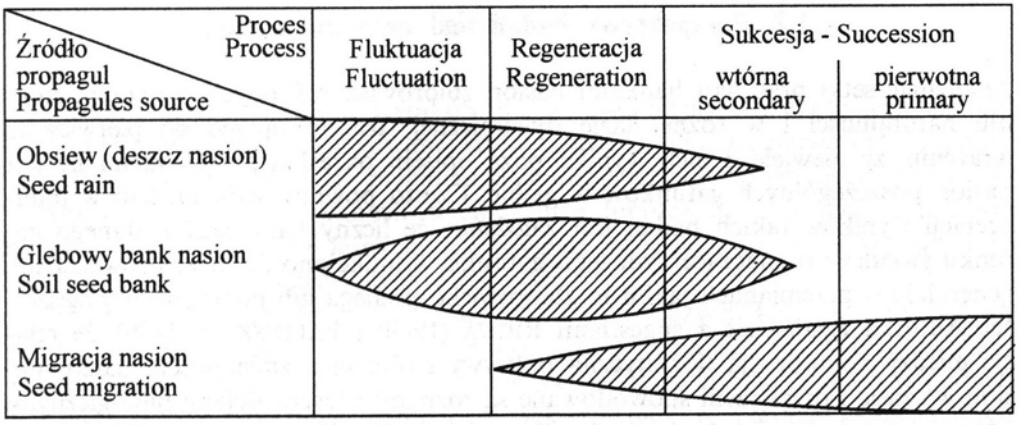
W latach osiemdziesiątych w ekologii roślin pojawiło się wiele, czasem bardzo do siebie zbliżonych definicji, a nawet prac monograficznych poświęconych *ekologii zaburzeń* (PICKETT, WHITE 1985). W tej pracy analizując banki nasion w zbiorowiskach leśnych podlegających zróżnicowanej intensywności zaburzeń, począwszy od naturalnych, będących nieodłącznym elementem funkcjonowania zbiorowiska roślinnego, aż po zaburzenia pochodzenia antropogenicznego niszczące całkowicie strukturę roślinności, przyjęto definicję PICKETTA i WHITE'A (1985). Według tych autorów przez *zaburzenie* uznaje się każde względnie dyskretne wydarzenie w czasie, które zakłóca strukturę zbiorowiska oraz zmienia jego zasoby naturalne i środowisko fizyczne.

Istotą badań nad bankami nasion w ujęciu ewolucyjnym jest poszukiwanie z jednej strony określonych czynników, które w przeciągu długiego czasu wpływały na długowieczność nasion, a z drugiej strony bada się jak intensywna musi być zmiana warunków siedliskowych i na czym ma polegać aby wyprowadzić nasiona ze stanu uśpienia. Takie ekofizjologiczne badania analizują wpływ temperatury, światła i wilgotności w konkretnych zbiorowiskach roślinnych na długość i typ stanów spoczynkowych nasion (SILVERTOWN 1980; MURDOCH, ELLIS 1992; PONS 1992, 1984; PROBERT 1992 i inni).

Żywe nasiona znajdowane w glebie są również przedmiotem wielu analiz porównawczych. Szczególnie dużo uwagi poświęca się ostatnio znalezieniu tych cech morfologicznych nasion, które są silnie skorelowane z długowiecznością. W związku z kłopotami natury metodycznej w określaniu maksymalnej żywotności nasion w glebie ostatnio coraz częściej poszukuje się cech diagnostycznych w odniesieniu do cechy długowieczności nasion danego gatunku (THOMPSON i in.1993). Wiele prac jest poświęconych zjawisku *trade-offs* między takimi właściwościami nasion jak: masa, kształt, przystosowania do określonego czynnika dyspersji lub wymagań świetlnych do kiełkowania (BAKKER i in. 1996; HODKINSON i in. 1997, KELLY 1996). Próbuje się znaleźć zależności między poszczególnymi cechami nasion a strategią życia gatunku. Typowe prace z tej grupy zagadnień poszukują korelacji między wielkością nasion a ich długowiecznością, osobno u roślin zielnych, jednorocznych i wieloletnich oraz u krzewow i drzew (WESTOBY i in.1992).

Obok ewolucyjnego aspektu badań nad bankami nasion, w pracach ekologicznych już na początku XX w. znajdujemy hipotezy dotyczące wpływu gatunków tworzących trwałe zapasy propagul w glebie na dynamikę i strukturę zbiorowiska roślinnego, głównie w odniesieniu do łąk i pól uprawnych (DUVEL 1902; BRENCHLEY 1918; BRENCHLEY, WARINGTON 1930). Te pierwsze badania dały początek rozwijającemu się szczególnie dynamicznie w latach 70. i 80. XX w. kierunkowi badań nad rolą banku nasion w funkcjonowaniu i dynamice zbiorowisk roślinnych (LECK i in.1989). Badania te prowadzono niemal we wszystkich typach ekosystemów w zbiorowiskach leśnych, łąkowych, zaroślowych i murawowych o różnym stopniu naturalności i faz przemian sukcesyjnych. Najwięcej danych o bankach nasion pochodzi ze zbiorowisk segetalnych i murawowych, a stosunkowo niewiele jest danych z naturalnych zbiorowisk leśnych (VYVEY 1989a, b; THOMPSON i in. 1997).

Wyniki badań ostatnich trzydziestu lat dostarczyły ogromnej liczby informacji dotyczących głównie wielkości i składu gatunkowego banków nasion określonych fitocenoz, podobieństwa między kompozycją florystyczną pokrywy roślinnej a strukturą gatunkową banku, rozmieszczenia poziomego i pionowego nasion w glebie, relacji między wielkością opadu (deszczu) nasion a ich zagęszczeniem w glebie. Wyniki niektórych prac posłużyły do skonstruowania modeli przedstawiających funkcjonowanie banku nasion w określonych typach ekosystemów (por. VAN DER VALK, DAVIS 1978), jak również uniwersalnych modeli i klasyfikacji banków nasion, w których metodami pośrednimi grupuje się gatunki na podstawie kryterium trwałości ich nasion w glebie (SIMPSON i in. 1989).




Ryc. 1. Źródła propagul oddziałujących na przebieg procesów ekologicznych w zbiorowiskach roślinnych (wg FALIŃSKIEGO 2000)

Fig. 1. Sources of diaspores affecting the course of ecological processes in plant communities (acc. to FALIŃSKI 2000)

Pomimo tak wielu publikacji dotyczących banków nasion zbiorowisk roślinnych o różnym stopniu naturalności i w różnych fazach przemian dynamicznych, brak jest jednoznacznej odpowiedzi na pytanie w jakim stopniu trwałe banki nasion w poszczególnych typach ekosystemów są źródłem propagul w rekrutacji nowych osobników w stabilnych i klimaksowych zbiorowiskach. Ponadto w jakim stopniu trwałe banki nasion są wykorzystywane w procesie regeneracji do odtwarzania zniszczonej struktury roślinności, a w jakim w procesach sukcesji wtórnej. Przyjęte w tej pracy za FALIŃSKIM (1991) definicje poszczególnych procesów ekologicznych, takich jak fluktuacja (odnosząca się do zbiorowisk późnosukcesyjnych), regeneracja lub sukcesja wtórna, zakładają wyraźne zróżnicowanie udziału w tych przemianach nasion pochodzących z trzech głównych źródeł: obsiewu (deszcz nasion), glebowego banku nasion, obsiewu z zewnątrz, czyli migracji nasion (Ryc. 1). Analizując model przedstawiony przez FALIŃSKIEGO (2000), widzimy z całą wyrazistością, że podstawowym problemem przy określaniu roli jaką pełni bank nasion w procesach ekologicznych jest kwestia rozróżnienia tych trzech źródeł propagul znajdowanych w glebie. Zakłada się największy udział banku nasion w procesach regeneracji, która polega na odbudowywaniu struktury zbiorowiska głównie siłami własnych propagul. W tym przypadku podstawowy problem to rozróżnienie nasion pochodzących z bezpośredniego obsiewu od składowanych w glebie od wielu lat, a więc w istocie sprowadza się on do wydzielenia trwałych i nietrwałych banków nasion, bowiem trzecie źródło, tzn. nasiona migrujące z zewnątrz, można rozpoznać na podstawie obecności gatunku w pokrywie roślinnej. W stabilnych zbiorowiskach w procesach fluktuacji, bezpośredni obsiew jest uzupełniany przez glebowy bank nasion, w tym przypadku również oba te źródła są trudne w praktyce do oddzielenia od siebie. Z modelu FALIŃSKIEGO (2000) wynika, że w procesie sukcesji wtórnej udział banku nasion jest znacznie bardziej ograniczony i wraz z postępem tego procesu zmniejsza się rola bezpośredniego obsiewu, jak i glebowego banku nasion na korzyść nasion migrujących z zewnątrz.

## 1.2. Perspektywy badań nad bankami nasion

Analizując setki prac nad bankami nasion zbiorowisk roślinnych o różnym stopniu naturalności i w różnej fazie dynamicznej, trudno oprzeć się pierwszemu wrażeniu, że niewiele z nich wynika poza opisem określonego fenomenu ile jest nasion poszczególnych gatunków w glebie. Często powtarzanym błędem w interpretacji wyników takich badań jest założenie, że liczny bank nasion danego gatunku świadczy o znaczącej roli tego gatunku w funkcjonowaniu zbiorowiska lub generalnie w przemianach jakim to zbiorowisko podlega lub podlegało w przeszłości. Autorka zgadza się z sugestiami RICE'A (1989) i FALIŃSKIEJ (1999), że relacje między kompozycją florystyczną pokrywy roślinnej a zmiennością banku nasion w czasie i przestrzeni spowodowane są różnymi właściwościami biologicznymi poszczególnych grup gatunków. A zatem, jak podkreślają HARPER (1977), REES (1997) lub BEKKER (1998), forma życiowa i związana z nią strategia życia gatunku wraz ze stopniem zmienności warunków ich środowiska, determinują zdolności do formowania trwałych banków nasion. Dowodem prawdziwości takiego podejścia jest fakt wystepowania gatunków, których nasiona są obecne nawet bardzo licznie w bankach nasion prawie wszystkich zbiorowisk Europy przy jednocześnie niskiej lub zerowej frekwencji w pokrywie roślinnej. Zdarza się, że znaczna część banków nasion, zarówno zbiorowisk leśnych jak i łąkowych, jest podobna do siebie tylko ze względu na fakt, że np. od 70 do 90% znajdowanych nasion w banku stanowi któryś z gatunków rodzaju *Juncus*, np. *Jucus effusus* lub *J. bufonius*.

Wydaje się z ewolucyjnego punktu widzenia, że najistotniejsze jest określenie czy zdolność do tworzenia długotrwałych banków nasion jest cechą charakterysytyczną w jednakowym stopniu dla wszystkich populacji danego gatunku, czy ulega ona zmianom wraz z modyfikacją warunków środowiska w obrębie zasięgu jego występowania. Zbiorcze analizy przeprowadzone przez THOMPSONA i in. (1997) wskazują raczej na duże zróżnicowanie tej cechy między populacjami. Problemu tego jednak nie rozwiąże się metodami porównań liczby nasion w glebie i frekwencji w pokrywie roślinnej.

Następnym horyzontem badawczym są ekofizjologiczne studia nad czynnikami wpływającymi na wzbudzanie i długość stanu spoczynkowego nasion gatunków charakterystycznych dla określonych typów fitocenoz. Takie badania mogą wiele wnieść do weryfikacji hipotez o istotnym wpływie zaburzeń na kształtowanie się cech długowieczności nasion.

Badania nad bankami nasion powinny być częścią każdych badań poświęconych mechanizmom funkcjonowania zbiorowisk roślinnych w kolejnych fazach ich dynamicznych przemian. Trzeba podkreślić, że oprócz realizacji składanych coraz częściej postulatów ujednolicenia metod badań i standaryzacji powierzchni pobieranych prób, bez wyraźnego postępu w technice określania wieku kiełkujących nasion i ich znakowania, celem prześledzenia źródeł ich pochodzenia, nie jesteśmy w stanie wyjść poza mniej lub bardziej hipotetyczne rozważania na temat roli banków nasion w przemianach roślinności.

## 1.3. Cel badań, główne hipotezy badawcze

Powyższa praca jest syntezą wyników badań ewolucyjnych i ekologicznych nad bankami nasion lasów umiarkowanej strefy klimatycznej o zróżnicowanym stopniu naturalności i w różnej fazie przemian dynamicznych. Głównym celem pracy jest weryfikacja szeroko cytowanych w literaturze hipotez dotyczących właściwości banków nasion fitocenoz leśnych, jak również ich znaczenia w funkcjonowaniu i przemianach późnosukcesyjnych zbiorowisk.

Podstawą do charakterystyki banków nasion dużych kompleksów leśnych pierwotnego pochodzenia były szczegółowe, sześcioletnie badania własne w rezerwacie ścisłym Białowieskiego Parku Narodowego. Bank nasion badano w płatach o nienaruszonej strukturze roślinności, jak również w płatach podlegających od kilkudziesięciu lat spontanicznej regeneracji – obiekt badawczy *Dziedzinka*, (FALIŃSKI i in. 1988).

Prowadzono również badania nad bankami nasion na obrzeżach Puszczy Białowieskiej, na obszarach podlegających sukcesji wtórnej na porzuconych ugorach, pożarzyskach oraz w miejscach niespalonych – obiekt badawczy *Jelonka* (FALIŃSKI 1998).

Praca została napisana na podstawie publikowanych i niepublikowanych wyników badań autorki oraz danych literaturowych dotyczących banków nasion zbiorowisk leśnych, głównie umiarkowanej strefy klimatycznej.

Celem pracy jest przedstawienie:

- strategii przeżycia gatunku, związanej z tworzeniem trwałego banku nasion jako sposobu adaptacji do różnego typu zaburzeń w zbiorowiskach lasów liściastych;
- ekofizjologicznych uwarunkowań związanych z tworzeniem trwałego zapasu nasion w glebie;
- ekologicznego znaczenia trwałości banków nasion;
- modeli funkcjonowania banków nasion;
- charakterystyki banków nasion (ich zagęszczenia, struktury gatunkowej, zmienności w czasie i przestrzeni, trwałości) w naturalnych, późnosukcesyjnych zbiorowiskach lasów liściastych strefy umiarkowanej w warunkach zróżnicowanego poziomu zaburzeń;
- klasyfikacji banków nasion;
- charakterystyki banków nasion zbiorowisk leśnych podlegających silnym zaburzeniom o zróżnicowanym stopniu naturalności;
- stanu wiedzy dotyczącej funkcjonowania banków nasion w zbiorowiskach leśnych o zróżnicowanym poziomie przekształceń antropogenicznych.

**Główne hipotezy badawcze weryfikowane na podstawie badań własnych.** Pierwsza grupa hipotez, dotycząca wpływu różnej intensywności zaburzeń na właściwości banków nasion zbiorowisk leśnych:

1. Gatunki obecne w trwałych bankach nasion mają wysokie wymagania świetlne i kiełkują pod wpływem zmian warunków mikrosiedliskowych wywołanych tworzeniem luk w pokrywie roślinnej (LECK i in. 1989).

2. W banku nasion pierwotnego lasu liściastego występują dwie grupy gatunków, jedna – których wschody i pojawienie się w runie jest uzależnione od wystąpienia silnego zaburzenia związanego z wystąpieniem luki w warstwie drzewostanu, druga – których nasiona kiełkują pod zwartym okapem drzew, a do wschodów potrzebują jedynie drobnych naruszeń w warstwie runa (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).
3. Gatunki występujące w banku nasion naturalnego lasu liściastego, które do wschodów potrzebują luki świetlnej w warstwie drzewostanu, tworzą trwałe banki i często są nieobecne w warstwie runa lasu (THOMPSON 1992).
4. W zupełnie różnych pod względem warunków świetlnych typach zbiorowisk leśnych (cienisty grąd i świetlista dąbrowa), niezależnie od wymagań świetlnych gatunków występujących w runie, w banku nasion będą dominować gatunki światłożądne (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998).
5. Indukowanie stanu spoczynkowego u niektórych gatunków runa grądu, obecnych również w banku nasion, jest spowodowane niskim natężeniem padającego światła i zmianami w składzie spektralnym (wysokim udziałem fal dalekiej czerwieni światła przechodzącego przez okap liści (PONS 1992).
6. Głębokość zalegania nasion w glebie jest związana z ich rozmiarami i długowiecznością, a zatem z trwałością banku nasion (BEKKER i in. 1998).

Druga grupa hipotez dotyczy charakterystyki oraz zmienności banków nasion zbiorowisk leśnych podlegających różnym procesom ekologicznym (fluktuacji, regeneracji, sukcesji wtórnej):

1. Zasobność banków nasion (liczba diaspor) w zbiorowiskach klimaksowych podlegających procesom fluktuacji jest znacznie mniejsza, niż w zbiorowiskach przejściowych danej serii sukcesyjnej, a zatem lasy liściaste umiarkowanej strefy klimatycznej charakteryzują się niskim zagęszczeniem nasion w glebie (GRIME, HILLIER 1992).
2. Skład gatunkowy banków nasion zbiorowisk leśnych jest ubogi, znacznie różni się od składu florystycznego pokrywy roślinnej i zawiera głównie gatunki wcześniejszych faz sukcesyjnych (LECK i in.1989).
3. Bank nasion płatów lasu podlegającego od kilkudziesięciu lat spontanicznej regeneracji, wyróżnia się w stosunku do banku otaczającej biochory jedynie wyższym udziałem gatunków nieobecnych w runie lasu (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998).
4. Trwałe zbiorowisko lasu grądowego charakteryzuje się stabilnym bankiem nasion (FALIŃSKA 1996).
5. Tempo wschodów siewek z banku nasion generalnie wykazuje tendencję spadkową, ale jest niejednakowe u poszczególnych grup gatunków (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).
6. W trwałym banku nasion stabilnego i żyznego lasu liściastego dominują gatunki anemochoryczne (KJELLSON 1992).
7. Długotrwałe banki nasion naturalnych i żyznych lasów grądowych zawierają nasiona pochodzące z dwu źródeł: z obsiewu osobników, które pojawiły się po

wystąpieniu lokalnego zaburzenia w warstwie koron drzew (luka świetlna) oraz nasiona gatunków ruderalnych i segetalnych, migrujących z sąsiednich zbiorowisk (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998).

8. Krótkotrwałe i nietrwałe banki nasion dominują w glebie urodzajnych lasów liściastych, a nasiona tam składowane pochodzą z obsiewu runa (STAAF i in. 1987).
9. Banki nasion późnosukcesyjnych gatunków drzew są nietrwałe (THOMPSON 1992).
10. Zagęszczenie i bogactwo gatunkowe banku nasion maleje wraz z przebiegiem sukcesji na nieużytkach porolnych w serii borowej *Peucedano-Pinetum* (SYMONIDES 1986).
11. Bank nasion zapustów jałowcowo-osikowych (terminalne stadium sukcesji wtórnej w serii borowej *Peucedano-Pinetum*) jest ubogi gatunkowo i budowany głównie przez gatunki formujące trwałe banki nasion. Oddziaływanie silnego zaburzenia (pożar) zwiększa istotnie zagęszczenie banku i nie wpływa na wzrost różnorodności gatunkowej (MORGAN, NEUENSCHWANDER 1987).

Podziękowania: Prof. dr hab. Krystynie FALIŃSKIEJ i Prof. dr. hab. Januszowi FALIŃSKIEMU dziękuję za liczne konsultacje, za pomoc merytoryczną i techniczną w prowadzeniu badań oraz za udział w seminariach naukowych organizowanych w Białowieskiej Stacji Geobotanicznej Uniwersytetu Warszawskiego. Prof. dr. hab. Stanisławowi CIEŚLIŃSKIEMU dziękuję za wspieranie wszystkich moich poczynań naukowych. Dr. Peterowi GRUBBOWI dziękuję za współpracę i umożliwienie przeprowadzenia eksperymentów nad kiełkowaniem nasion w laboratorium Botany School Uniwersytetu w Cambridge. Pani Alicji WIKTORUK dziekuję za pomoc w obserwacjach terenowych w Białowieskim Parku Narodowym oraz w szklarni, a Pani Oldze KALIŃSKIEJ i Panu Adamowi KRUSZELNICKIEMU – za komputerowe opracowanie tabel i rycin oraz Pani Małgorzacie SZYSZCE – za pomoc w pracach laboratoryjnych. Mojej rodzinie, Andrzejowi, Krzysztofowi i Rodzicom – za pomoc i duchowe wsparcie.

# 2. MIEJSCA I METODY BADAŃ BANKÓW NASION

## 2.1. Przegląd najczęściej stosowanych metod

Jedną z przyczyn trudności w przedstawieniu prawidłowości związanych z funkcjonowaniem banków nasion w różnych typach ekosystemów jest duża różnorodność metod oceny wielkości i składu gatunkowego banku nasion (THOMPSON i in. 1997). Generalnie, oprócz różnego typu metod pośrednich, można wyróżnić trzy najczęściej stosowane:

- Zagęszczenie banku nasion określane na podstawie liczby siewek wschodzących z prób glebowych, pobranych w warunkach naturalnych. Trudności z porównywaniem wyników z tak przeprowadzonych badań wynikają na ogół ze zróżnicowanej głębokości, na której pobierane są próby. Szczególnie duży wpływ

na ocenę zagęszczenia banku nasion w lasach liściastych ma pomijanie warstwy ścioły liściowej, w której często znajduje się wiele nasion. Następną przyczyną może być różny czas obserwacji prób – od kilku tygodni do kilku lat, a także różnorodne warunki, w których wschodzą siewki – niejednakowa intensywność naświetlania, temperatura, częstość i głębokość wzruszania powierzchni prób. Według THOMPSONA i in. (1997) ta metoda jest stosowana najczęściej, przy czym otrzymywane w ten sposób dane mogą być nieco zaniżone ze względu na trudności w dobraniu optymalnych warunków i czasu obserwacji oraz na małą powierzchnię sumaryczną prób – najczęściej 20–50 prób o powierzchni 25–100 $cm^2$ (JOHNSON 1975; FALIŃSKA 1998).

- Ocena wielkości banku nasion na podstawie liczby nasion wyjętych z prób gleby. Ekstrakcja nasion odbywa się przez przesiewanie gleby na sitach bądź wymywanie i ręczne wybieranie nasion z małych prób spod binokularu. W tej niezmiernie pracochłonnej metodzie głównym źródłem trudności w porównywaniu wyników różnych autorów są niejednakowe metody oceny żywotności wyekstrahowanych nasion. W niektórych pracach autorzy zakładają, że wszystkie nieuszkodzone nasiona wyjęte z gleby tworzą bank nasion. W takich przypadkach różnice w ocenie zagęszczenia banków nasion tego samego zbiorowiska przy użyciu metod pierwszej i drugiej, mogą być ponad stukrotne (THOMPSON i in. 1997).
- Obserwacje wschodów siewek w warunkach naturalnych na przygotowanych uprzednio stałych poletkach (wierzchnia warstwa gleby przekopana na znanej głębokości). Podstawową zaletą tej metody jest zachowanie maksimum naturalnych warunków, w jakich dochodzi do uaktywnienia banku nasion. Dużą jej wadą jest konieczność liczenia się z bezpośrednim obsiewem nasion z zewnątrz. Dodatkową przyczyną zróżnicowania wyników w tej metodzie jest częstość i głębokość wzruszania powierzchni gleby.

## 2.2. Miejsce i metody badań własnych

**Obiekt badawczy „Dziedzinka" – badania nad bankami nasion naturalnego lasu liściastego o różnym stopniu zaburzeń.** Charakterystykę banków nasion naturalnej fitocenozy grądowej przeprowadzono w latach 1992–1997, w oddziale 316 Białowieskiego Parku Narodowego, na podstawie wyników badań uzyskanych równocześnie każdą z trzech wyżej wymienianych metod. Badania nad bankiem nasion naturalnego lasu grądowego w miejscach o zróżnicowanym gradiencie zaburzeń wymagało znalezienia odpowiedniego obiektu. Wybrano taki, w którym obok miejsc z naturalnymi zaburzeniami runa (wydeptane przez zwierzęta, buchtowane przez dziki), w granicach tej samej biochory pierwotnej fitocenozy grądowej, występowały płaty lasu z drzewostanem pierwotnego pochodzenia oraz pochodzenia wtórnego. Wtórny drzewostan był wynikiem spontanicznego procesu regeneracji nie zakłóconej późniejszymi działaniami antropogenicznymi. Ważnym było również

aby podlegający regeneracji płat lasu był wystarczająco stary, a także żeby różnice między lasem pierwotnego i wtórnego pochodzenia zaznaczały się głównie w warstwie drzewostanu, a nie runa. Powyższe warunki spełnia opisany przez FALIŃSKIEGO i in. (1988) fragment grądu w Białowieskim Parku Narodowym z trzema kulisami porębowymi pochodzącymi z 1910 r. Były one otoczone lasem pierwotnym i rozdzielone pasmami takiego lasu.

Stałe powierzchnie, na których określano frekwencje gatunków w runie, tempo wschodów siewek w warunkach naturalnych oraz pobierano próby gleby do oceny banku nasion, usytuowano w założonym przez FALIŃSKIEGO i in. (1988) transekcie północnym, który przecinał prostopadle pasy lasu drzewostanem z pierwotnym i wtórnym (Ryc. 2).

| | Drzewostan – Treestand | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Pierwwotny – Primary | | | | | | Wtórny – Secondary | | | | | Pierowtny – Primary | | | | | |
| 20 m | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 ** | 28 ** | 29 | 30 | 31 * | 32 ** | 33 ** | 34 * | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 |

20 m

Ryc. 2. Schemat transektu północnego przecinającego płaty lasu z pierwotnym i wtórnym drzewostanem (wg FALIŃSKIEGO i in. 1988)

Plan rozmieszczenia poletek: (**) – kwadraty z poletkami (2 m × 2 m, n = 10); (*) – kwadraty z poletkami (2 m × 2 m, n = 5). Z każdego z pięćdziesięciu poletek o wymiarach 2 m × 2 m przez trzy kolejne lata (1993, 1994, 1995) pobierano: (a) po jednym monolicie glebowym o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm. Próby pobierane w kolejnych latach obserwowano do końca 1996 roku. Łącznie pobrano 150 monolitów glebowych każdy o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm; (b) po 5 prób gleby cylindrem Kopeckiego o pojemności 100 ml, z głębokości 0–5 cm. Łącznie pobrano 750 prób po 100 ml gleby. Dla każdego z pięćdziesięciu poletek określano trzykrotnie w kolejnych latach frekwencję i pokrycie wszystkich gatunków roślin naczyniowych oraz obecność i liczbę ich pędów generatywnych

Fig. 2. Scheme of the northern transect crossing forest patches with primary and secondary treestand (acc. to FALIŃSKI et al. 1988)

The plan of plots distribution: (**) – squares with plots (2 m × 2 m, n = 10); (*) – squares with plots (2 m × 2 m, n = 5). From each of 50 plots (size 2 m × 2 m) during three consecutive years (1993, 1994, 1995) there were collected: (a) one soil monolith 0,1 $m^2$ in area, 5 cm deep. The samples taken in consecutive years were observed until the end of 1996. Altogether 150 soil monoliths were collected; (b) 5 soil samples, 100 ml in volume each, taken with Kopecki's cylinder from the depth of 0–5 cm. Altogether 750 such soil samples were collected. The frequency and cover of vegetation on each of 50 plots were recorded three times in each year. The presence and number of generative shoots were noted as well

**Wschody siewek z prób glebowych przetrzymywanych w warunkach nieogrzewanej szklarni.** Raz w roku, w latach 1993–1995, z pięćdziesięciu stałych poletek o wymiarach 2 × 2 m (Ryc. 2), pobierano wczesną wiosną, przed rozpoczęciem sezonu wegetacyjnego, po jednej próbie glebowej w formie monolitu o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm. W ciągu trzech lat pobrano łącznie 150 prób gleby o łącznej powierzchni 15 $m^2$. Wszystkie próby umieszczono w plastikowych kuwetach i obserwowano je do końca 1996 r. w nieogrzewanej szklarni. Pierwszą serię pięćdziesięciu prób, pobranych w roku 1993, obserwowano przez cztery lata, drugą serię, pobraną w roku 1994 – przez trzy lata, a ostatnią, z 1995 r. – przez dwa lata (Ryc. 2).

Bezpośrednio po pobraniu prób usuwano z gleby trwałe części podziemne (kłącza, rozłogi, cebule). Próby podlewano i co 10 dni przez cały sezon wegetacyjny notowano wschodzące siewki. Zidentyfikowane siewki usuwano a powierzchnie prób wzruszano każdorazowo po zakończeniu obserwacji. Wyniki obserwacji poszczególnych serii prób posłużyły do:

1. Oceny zagęszczenia naturalnego i pierwotnego lasu grądowego w miejscach o różnym stopniu zaburzeń w warstwie runa. Badania przeprowadzono na podstawie danych z czteroletnich obserwacji 25 prób, pobranych z płatu lasu o pierwotnych drzewostanie (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998).
2. Przedstawienia zmienności zagęszczenia i struktury gatunkowej banku nasion pierwotnego lasu grądowego. Porównano wyniki uzyskane z dwuletnich obserwacji trzech serii prób, pobranych w latach 1993 – 1995 (łącznie 75 prób). W celu określenia istotności różnic między kolejnymi latami w średnim zagęszczeniu banku nasion grądu, przeprowadzono test Fishera-Snedecora o równości wariancji rozkładu liczby siewek wschodzących z banku nasion w próbach. Ze względu na niespełnienie warunku o jednorodności wariancji, istotność różnic w średnim zagęszczeniu testowano na podstawie statystyki Cochrana-Coxa.
3. Przybliżonej oceny trwałości banków nasion poszczególnych gatunków. Wzięto pod uwagę dane o wschodach siewek z 50 prób, pobranych w roku 1993 z pierwotnego i wtórnego płatu fitocenozy grądowej. Uwzględniono również próby obserwowane przez cztery lata w warunkach szklarniowych, a także dane z trzech dwuletnich serii prób pozyskanych w kolejnych latach (łącznie 15 $m^2$ prób glebowych spod pierwotnego i wtórnego drzewostanu grądu). Ocenę typu banku nasion poszczególnych gatunków (wg klasyfikacji BAKKERA i in.1996) przeprowadzono na podstawie:
   - analizy porównawczej liczebności i frekwencji wschodów siewek z prób pochodzących spod drzewostanu pierwotnego i wtórnego,
   - frekwencji gatunku w pokrywie roślinnej i banku nasion,
   - tempa wschodów siewek z banku nasion (brano pod uwagę przede wszystkim obecność gatunku w trzecim i czwartym roku),
   - danych z literatury, na podstawie których obliczono indeks długowieczności nasion poszczególnych gatunków. Wskaźnik ten obliczono korzystając z zestawienia większości wyników dotyczących banków nasion w Europie Północno-Zachodniej (THOMPSON i in. 1997; BEKKER i in. 1998). Dla każdego gatunku dane te przedstawiono w formie cyfrowej, osobno dla każdego doniesienia. Typ 1 – nietrwały bank nasion (żywotność nasion nie przekracza jednego roku). Typ 2 – krótkotrwały bank nasion (żywotność nasion w glebie jest większa niż jeden rok, ale mniejsza niż pięć lat). Typ 3 – długotrwały bank nasion (nasiona pozostają żywe w glebie powyżej 4 lat). Indeks długowieczności nasion danego gatunku obliczono jako iloraz sumy doniesień, określających trwałość nasion gatunku w typie 2 i 3 do sumy wszystkich doniesień: $\Sigma(typ2+typ3)/\Sigma(typ1+typ2+typ3)$. Wartości wskaźnika wahają się między 0 (brak danych o trwałym banku nasion) a 1 (wszystkie doniesienia dotyczą trwałych banków nasion).

4. Porównania zagęszczenia i struktury gatunkowej banków nasion pierwotnego i wtórnego płatu fitocenozy grądowej (por. pkt. 2 i 3). Różnorodność gatunkową banków nasion określano na podstawie równania Shannona-Wienera (KREBS 1996): $H' = -\Sigma \ln p_i p_i$, gdzie $p_i = n_i/n$, a $n_i$ – liczba siewek gatunku i, n – suma siewek z banku nasion w danym roku.
5. Określenia struktury dominacji gatunków o różnym stopniu światłożądności (na podstawie wskaźnika wymagań świetlnych (L) ELLENBERGA i LINDACHERA (1995) w banku nasion cienistego zbiorowiska grądowego *Tilio-Carpinetum typicum* i świetlistej dąbrowy *Potentillo albae-Quercetum* (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in.1998)

Metodą wschodów siewek oceniano również rozmieszczenie pionowe banku nasion w płatach grądu z pierwotnym i wtórnym drzewostanem. Ze stałych powierzchni, usytuowanych w tych płatach pobrano losowo 120 prób gleby o pojemności 100 ml. Z każdego płatu pobrano po 60 prób łącznie po trzydzieści na głębokości 0–5 cm oraz po trzydzieści na głębokości 5–10 cm. Próby gleby, pobrane z tego samego płatu fitocenozy oraz na tej samej głębokości, zsypano razem do jednej kuwety i tak obserwowano wschody siewek w czterech kuwetach przez dwa lata w warunkach nie ogrzewanej szklarni. Próby gleby pobrano wiosną 1995 r. (procedura obserwacji jak wyżej).

**Zapas nasion w glebie oceniony na podstawie liczby propagul wyjętych z gleby**. Z tych samych pięćdziesięciu poletek o wymiarach 2 × 2 m, z których pozyskano monolity gleby do oceny banku nasion, pobierano również każdego roku, wczesną wiosną przed rozpoczęciem sezonu wegetacyjnego – po pięć prób o pojemności 100 ml z głębokości 5 cm. Nasiona były z próbek wymywane, a następnie wybierane pod binokularem. Łącznie w latach 1993–1995 przebadano 750 prób gleby (3 × 125 prób pobrano pod pierwotnym drzewostanem oraz 3 × 125 prób pod drzewostanem wtórnym). Otrzymane tą metodą wyniki nazwano zapasem, a nie bankiem nasion, ponieważ nie sprawdzano ich żywotności. Zapas nasion, osobno dla płatów lasu pierwotnego i wtórnego, porównano w kolejnych latach z bankami nasion ocenionymi metodą wschodów siewek (Tab. 1).

**Wschody siewek w sztucznych lukach runa lasu grądowego**. Obserwacje wschodów siewek w sztucznie utworzonych lukach przeprowadzono na tych samych powierzchniach z pierwotnym i wtórnym drzewostanem, z których pobrano próby gleby do oceny banku nasion. W obu płatach lasu na dwunastu poletkach o wymiarach 0,5 × 0,5 m, notowano wschody siewek, które usuwano, a następnie lekko wzruszano powierzchnię gleby do głębokości 2–3 cm. Wszystkie rośliny, również części podziemne bylin, usunięto z poletek, a wschody siewek obserwowano przynajmniej pięciokrotnie w ciągu sezonu wegetacyjnego przez cztery kolejne lata, tzn. od 1994 do 1997. Nie notowano siewek gatunków, które pojawiły się zaraz po opadzie nasion. Wokół poletek, w promieniu jednego metra od ich środka, usuwano z runa wszystkie pędy generatywne, zmniejszając w ten sposób

Tabela 1 – Table 1

Porównanie dwu metod oceny zagęszczenia banków nasion (oryg.)
Comparison of two methods which are used for the estimation of densities of soil seed banks (orig.)

| Typ metody<br>Type of method | 1993 | | 1994 | | 1995 | | Liczba gatunków<br>Number of species |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | P | W | P | W | P | W | |
| Nasiona/m²<br>(A) Seeds/m² | 11132 | 23744 | 14400 | 26004 | 24747 | 29348 | |
| Siewki/m²<br>(B) Seedlings/m² | 2867 | 3261 | 4897 | 3639 | 3381 | 2317 | |
| Liczba gatunków nasion<br>(A) No. of seed species | 16 | 22 | 31 | 31 | 24 | 20 | 36 |
| Liczba gatunków siewek<br>(B) No. of seedling species | 39 | 42 | 46 | 43 | 48 | 36 | 68 |

Metoda (A) – zagęszczenie oceniono na podstawie liczby wyjętych z gleby propagul z 750 prób × 100 ml gleby, pobranej z lasu grądowego z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem
Metoda (B) – zagęszczenie oceniono na podstawie liczby wzeszłych siewek w monolitach glebowych 3 × 50 × 0,1 m² × 5 cm, pobieranych w tym samym czasie i z tych samych powierzchni badawczych
Method (A) – the density was calculated on the basis of seeds number taken from soil hornbeam forest (n = 750 samples × 100 ml of soil) with primary treestand (P) and secondary treestand (W)
Method (B) – the density was calculated on the basis of numbers of emerging seedlings growing in soil monoliths 3 × 50 × 0,1 m² × 5 cm, which were collected at the same time and from the same study area

prawdopodobieństwo bezpośredniego obsiewu. Połowę poletek usytuowano w miejscach silnie zacienionych o niskim pokryciu runem, nie przekraczającym 10% powierzchni, a połowę – w miejscach o wyraźnie lepszych warunkach świetlnych, głównie usytuowanych pod prześwetleniem koron – pokrycie warstwą runa w takich miejscach wynosiło od 100 do 200%.

Wyniki eksperymentu posłużyły do analizy porównawczej zagęszczenia i struktury gatunkowej całego banku nasion zbiorowiska grądu (ocenionego metodą wschodów siewek w szklarni) z tą częścią banku nasion, która ujawnia się w warunkach naturalnych. Na poletkach eksperymentalnych siewki wschodziły w warunkach obniżonego poziomu konkurencji korzeniowej oraz konkurencji o światło w obrębie warstwy runa, przy nie zmienionym natężeniu zacienienia koronami drzew. Porównywano:

1) wzajemne relacje między zagęszczeniem banków nasion poszczególnych gatunków w płatach z pierwotnym i wtórnym drzewostanem z relacjami między liczebnością siewek tych gatunków wzeszłych w lukach runa umieszczonych na tych samych powierzchniach w grądzie;
2) liczbę gatunków oraz liczebność siewek poszczególnych grup gatunków wzeszłych w lukach usytuowanych w miejscach o pierwotnie niskim i wysokim pokryciu runa.

**Struktura gatunkowa runa a opad i bank nasion.** Frekwencję gatunków w runie badano trzykrotnie w ciągu każdego sezonu wegetacyjnego w latach 1993–1995 na pięćdziesięciu stałych poletkach o łącznej powierzchni 200 $m^2$, usytuowanych w tym samym płacie grądu, z którego pobierano próby gleby do oceny banku nasion. Podobieństwo między strukturą gatunkową runa a bankiem nasion określano na podstawie współczynnika podobieństwa P, Jaccarda-Steinhausa (KREBS 1996) biorąc pod uwagę cechy jakościowe (obecność gatunku) oraz ilościowe (jego frekwencję). Korzystano ze wzoru: $P = 2c/a + b$, c – liczba gatunków wspólnych dla banku i warstwy runa w danym roku, a – liczba gatunków w banku nasion, b – liczba gatunków w runie. Przy określaniu współczynnika podobieństwa na podstawie frekwencji, w powyższym wzorze przyjęto: c – suma frekwencji w banku nasion i runie, a – suma frekwencji w banku nasion, b – suma frekwencji w runie.

Opad nasion oszacowano w przybliżeniu na podstawie liczby pędów generatywnych na powierzchni 200 $m^2$, przemnożoną przez średnią liczbę nasion zebranych z 20–50 pędów generatywnych danego gatunku, zanotowanych w danym roku w tej samej fitocenozie grądowej.

**Obiekt Jelonka – badania własne nad bankiem nasion spalonych i niespalonych płatów zapustów jałowcowo-osikowych rozwijających się na nieużytkach porolnych na skraju Puszczy Białowieskiej.** Badania prowadzono wczesną wiosną 1993 roku w płatach zapustów jałowcowo-osikowych w obrębie stałych powierzchni badawczych nr 25, 69, 91 i 95 (poletka o powierzchni 1000 $m^2$), będących poligonem obserwacyjnym dla wieloletnich studiów nad procesem sukcesji wtórnej na nieużytkach porolnych wyzwolonych spod długotrwałej presji antropogenicznej (FALIŃSKI 1986, 1998). Wymienione powierzchnie badawcze zalicza on do siódmej – inicjalnej fazy terminalnego stadium sukcesji wtórnej w serii borowej *Peucedano-Pinetum* (FALIŃSKI 1998). Wiek zapustów szacuje się na 25 do 45 lat. Dwie pierwsze powierzchnie (nr 25 i 69) zostały objęte pożarem na rok przed podjęciem badań.

Na wymienionych powierzchniach założono po dziesięć poletek o wymiarach 2×2 m, na których spisano wszystkie gatunki. Z każdego kwadratu pobrano losowo po pięć prób gleby cylindrem o pojemności 100 ml. Łącznie z powierzchni spalonych (nr 25 i 69) pobrano 100 prób gleby (2 powierzchnie × 10 kwadratów × 5 prób), każda o objętości 100 ml oraz tyle samo prób z powierzchni niespalonych (nr 91 i 95).

Wschody siewek obserwowano przez dwa lata w warunkach laboratoryjnych (pierwszy rok) i w nieogrzewanej szklarni (drugi rok). Z uwagi na trudności z utrzymaniem stałego poziomu wilgotności bardzo małych prób (100 ml), glebę pochodzącą z pięciu prób pobranych z tego samego kwadratu, zsypywano do pojemników plastikowych. Obserwacje prowadzono co 10 dni w laboratorium przez cały pierwszy rok oraz w drugim roku w szklarni w sezonie wegetacyjnym. Frekwencje siewek poszczególnych gatunków obliczono na podstawie 20 prób pobranych z płatów spalonych oraz 20 – z płatów niespalonych.

**Reakcje nasion wybranych gatunków runa grądu na zróżnicowane długości fal światła.** Nasiona zebrano wiosną i latem 1996 r. z grądu w Puszczy Białowieskiej, natomiast badania laboratoryjne przeprowadzono w Botany School Uniwersytetu Cambridge wspólnie z Peterem Grubbem (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997). Do badań wybrano nasiona pięciu gatunków, które wystąpiły w banku nasion oraz w runie. Były to: *Cardamine flexuosa*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lapsana communis* i *Moehringia trinervia*. Nasiona umieszczono w suchych, papierowych torebkach i przechowywano w ciemności, w temperaturze około 5°C do listopada 1996 r. Nasiona te zostały następnie przysłane do Cambridge, gdzie były ponownie przechowywane przez 4 miesiące w temperaturze ok. 5°C i w ciemności. Nasiona nasączono wodą, a następnie po 25 nasion każdego gatunku rozłożono na papierze filtracyjnym i umieszczono na szalkach Petriego o średnicy 5 cm. Szalki z nasionami przeniesiono w całkowitej ciemności do warunków kontrolowanych (16 godzin pełnego światła dziennego, temperatura 22°C, a nocą – 16°C). Przy użyciu żarówek Osram „Powerstar" HQL-E 400W, dostarczono światło o składzie spektralnym zbliżonym do naturalnego światła dziennego (współczynnik naświetlenia 655–665 nm do 725–735 nm wyniósł 1,6:1). Zastosowano cztery kombinacje naświetlania:

1. wysokie natężenie fotosyntetycznie aktywnego naświetlania (z przezroczystą szklaną pokrywą) 190–250 (mol $m^{-2}$ $s^{-1}$, (średnio 224), temp. maksymalna 41°C, temp. minimalna 13°C;
2. niskie natężenie fotosyntetycznie aktywnego naświetlania (z filtrami neutralnymi) 68–90 (mol $m^{-2}$ $s^{-1}$, temp. maksymalna 36°, temp. minimalna 13°C;
3. światło wzbogacone w daleką czerwień (filtr zielony No. 422 Moss Cinelux; Strand Lighting, Isleworth, UK; stosunek fal czerwonych do dalekiej podczerwieni 0,15:1) 66–77 $\mu$mol $m^{-2}$ $s^{-1}$, (średnio 73), temp. maksymalna 41°C, temp. minimalna 12°C;
4. ciemność, temp. maksymalna 40°C , temp. minimalna 13°C.

Kiełkowanie nasion obserwowano przez 21 dni. Nasiona poddawane napromieniowaniu światłem wzbogaconym w daleką podczerwień oraz trzymane w ciemności, były sprawdzane w zielonym, bezpiecznym świetle dwa razy w tygodniu. Po 21 dniach nasiona zostały przeniesione w chłodniejsze warunki szklarniowe aby sprawdzić czy te, które nie wykiełkowały w wyższej temperaturze, wykiełkują w temperaturach niższych. W drugiej części eksperymentu utrzymywano maksymalne temperatury, odpowiadające dniom pochmurnym (22–26°C) oraz dniom słonecznym (33–40°C), temperatury minimalne odpowiednio 12°C i 19°C (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).

**Masa nasion.** Zebrano 20 gatunków nasion z płatu runa grądu, w obrębie powierzchni badawczych. Zebrane nasiona przesuszono przez 48 godzin i ważono. Dane dotyczące masy pozostałych gatunków podano za GRIMEM i in. (1981) oraz THOMPSONEM i in. (1998). W kilku przypadkach średnia masa nasion zebranych

w Puszczy Białowieskiej różniła się znacząco od danych podawanych przez GRIME'A i in. (1981), np. *Cardamine flexuosa* (GRIME i in. (1981) – 0,13 mg, dane własne – 0,30 mg), *Lapsana communis* (1,27 mg i 0,66 mg).

Owoce jednonasienne oraz poszczególne segmenty owoców rodzajów: *Ajuga*, *Anemone*, *Carex*, *Epilobium*, *Galeopsis*, *Geum*, *Glechoma*, *Lapsana*, *Ranunculus*, *Rubus*, *Rumex*, *Stachys*, *Taraxacum* i *Urtica*, były traktowane jako „nasiona".

# 3. BANK NASION JAKO PRZEDMIOT BADAŃ – ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE

## 3.1. Adaptacja do naturalnych zaburzeń w zbiorowisku leśnym

**Relacje między zaburzeniem a wschodami.** Właściwość umożliwiająca roślinie magazynowanie nasion w glebie przez dłuższy okres traktowana jest przez wielu ekologów jako cecha adaptacyjna do środowisk podlegających częstym zaburzeniom (GRIME 1979; GRIME, HILLER 1992; FENNER 1985; LECK i in.1989). Najwięcej udokumentowanych danych dotyczących istnienia licznych i długotrwałych banków nasion pochodzi z pól uprawnych oraz użytkowanych łąk i pastwisk (VYVEY 1989a, b; THOMPSON i in. 1997).

Wiadomo, że nasiona niektórych gatunków mogą przebywać w glebie żywe przez taki czas, który pozwoli im na doczekanie się określonego zestawu warunków mikrosiedliskowych, stwarzających im szansę nie tylko na pomyślne kiełkowanie, ale również na sukces reprodukcyjny nowego osobnika. Ten typ adaptacji bywa traktowany jako „oczekiwanie w miejscu" na warunki sprzyjające kiełkowaniu i przeciwstawiany jest strategii reprodukcyjnej, polegającej na „poszukiwaniu w przestrzeni" bezpiecznych miejsc do kiełkowania. Ten rodzaj strategii dotyczy nasion lekkich i unoszonych przez wiatr. HODKINSON i in. (1997) wykazali, że zasada *trade-offs* nie odnosi się do długowieczności nasion i ich zdolności do rozprzestrzeniania się na dalekie odległości. Również badania MARKSA (1974) wskazują, że nie zawsze te dwa typy strategii wykluczają się nawzajem. W fitocenozach leśnych istnieją takie gatunki, jak np. *Phytolacca americana*, *Prunus pensylvanica* i *Rubus strigosus*, które wyraźnie wyspecjalizowały się w kolonizowaniu nowo pojawiających się miejsc po zaburzeniu. Nasiona tych roślin mogą zachowywać żywotność w glebie przez kilkadziesiąt lat i są zarazem przystosowane do rozsiewania się na znaczne odległości.

Uważa się, że przyczyną powstania presji selekcyjnej, dającej w efekcie zróżnicowanie długotrwałości diaspor, jest niecykliczna, losowa zmienność warunków środowiska, szczególnie mocno zaznaczająca się w początkowym etapie rozwoju szaty roślinnej. Strategia polegająca na tworzeniu tzw. trwałych banków nasion

(HARPER 1977) jest charakterystyczna dla gatunków zielnych, światłożądnych i pojawiających się w pionierskich stadiach sukcesji lub w zbiorowiskach podlegających częstym zaburzeniom. Wśród gatunków charakterystycznych stabilnych lasów liściastych o złożonej strukturze przestrzennej, typową strategią jest „tworzenie banków siewek, osobników juvenilnych, pąków odnawiających i propagul wegetatywnych" (HARPER 1977; THOMPSON 1992).

Konsekwencją przedstawionego powyżej podejścia są trzy najczęściej powtarzane generalizacje dotyczące banków nasion:

- W późnosukcesyjnych zbiorowiskach leśnych zasobność banków nasion jest znacznie mniejsza niż w pionierskich danej serii sukcesyjnej.
- Skład gatunkowy banków nasion zbiorowisk leśnych znacznie różni się od składu florystycznego pokrywy roślinnej i zawiera głównie gatunki wcześniejszych faz sukcesyjnych.
- Gatunki obecne w trwałych bankach nasion mają wysokie wymagania świetlne i kiełkują pod wpływem zmian warunków mikrosiedliskowych, wywołanych tworzeniem się luk w pokrywie roślinnej.

Obok cytowanej na wstępie definicji PICKETA i WHITE'A (1985), zaburzenie często określane jest jako czynnik lub grupa czynników powodujących całkowitą lub częściową destrukcję biomasy roślin (GRIME 1979). Zaburzenie jest również definiowane jako wydarzenie powodujące usunięcie jednego lub grupy organizmów i powstanie przestrzeni, która może być kolonizowana przez osobniki tego samego lub innych gatunków (BEGON i in. 1990).

Najczęstszą i naturalną formą zaburzeń w ekosystemach leśnych są pojawiające się w drzewostanie luki, powstające wskutek upadku drzewa lub znacznego zmniejszenia się zasięgu koron drzew. Efektem takich wydarzeń jest miejscowa i nagła zmiana poziomu dostępności źródeł pokarmowych, światła oraz wody. Zmienia się również intensywność konkurencji korzeniowej. CANHAM i MARKS (1985) wyróżniają trzy podstawowe typy zachowań populacji drzew dotyczące magazynowania nasion i kiełkowania jako reakcje na zaburzenia:

1. Gatunki wytwarzajace nasiona, które kiełkują bezpośrednio po rozsianiu lub z niewielkim opóźnieniem. Kolonizacja miejsc odbywa się przez wegetatywne odrosty, dzięki bezpośredniemu obsiewowi lub dzięki siewkom, którym udało się przetrwać zaburzenie. Należy tu wiele cienioznośnych gatunków drzew ze wschodnich wybrzeży Stanów Zjednoczonych oraz niektóre pionierskie gatunki z rodzaju *Populus*.
2. Gatunki z wyraźnym opóźnieniem między rozsiewaniem nasion a ich kiełkowaniem, ściśle związanym z pojawieniem się zaburzenia. Nasiona tych roślin oczekują kilkanaście lub kilkadziesiąt lat na zaburzenie będące impulsem do kiełkowania. Charakterystyczną cechą takich nasion jest długowieczność.
3. Gatunki o typie pośrednim – opóźnieniem kiełkowania kompensują lata słabszego obsiewu. Kiełkowanie jest na ogół opóźnione o 5 – 7 lat i nie zawsze jest związane z wystąpieniem zaburzenia, np. nasiona *Prunus serotina* i *Fraxinus americana*.

## 3.2. Strategia skumulowanego i rozłożonego w czasie ryzyka wschodów

Wnikliwą analizę relacji między wystąpieniem zaburzenia w zbiorowisku a wschodami siewek poszczególnych gatunków podaje m.in. GRUBB (1988). Autor ten uważa, że wszystkie rośliny można uszeregować wzdłuż jednej zmiennej określonej przez stopień w jakim wschody siewek w danym zbiorowisku roślinnym są zdeterminowane przez występujące w nim zaburzenia. Najściślejszy związek między wschodami a zaburzeniem występuje w miejscach o stosunkowo bogatej i gęstej pokrywie roślinnej. Przykładem takich zbiorowisk są lasy, w których zawsze pewna grupa zarówno gatunków roślin zielnych, jak również drzew i krzewów, pojawia się jedynie po wystąpieniu odpowiednio dużej luki świetlnej, powstałej na przykład po wypadnięciu drzewa. Podobnym przykładem są gatunki leśne, których wschody uzależnione są od wystąpienia pożarów. Jeżeli nasiona zmagazynowane w banku nie wykiełkują natychmiast po zaburzeniu, ich szanse na wschody i dalszy rozwój siewek są minimalne. Przyczyna może tkwić w wysokich wymaganiach świetlnych tych gatunków i ich dużej wrażliwości na konkurencje korzeniową. Poza tym nasiona mogą być bardziej narażone na gradacje szkodników lub ataki chorób grzybowych, rozwijających się po wystąpieniu zaburzenia. Liczba takich gatunków w danym zbiorowisku leśnym jest zmienna (od kilku do kilkunastu) i zależy od dużych wahań produkcji nasion oraz od warunków przed wystąpieniem zaburzenia (GRUBB 1988).

Drugą grupę tworzą gatunki mniej światłożądne, których wschody są również uzależnione od zaburzeń, ale siewki nie muszą pojawiać się natychmiast (w pierwszym roku) lecz w ciągu kilku pierwszych lat, przeważnie od dwóch do pięciu. Prawdopodobieństwo zasiedlenia przez takie gatunki nowo powstałej luki maleje z czasem. Ponadto w większości przypadków nasiona kiełkujące w zarastających już miejscach nie pochodzą z banku nasion, lecz z bezpośredniego obsiewu.

Trzecia grupa gatunków występuje w zbiorowiskach leśnych i ma znacznie wyższą tolerancję na zacienienie. Wschody są tu w różnym stopniu ograniczane przez występowanie luk w drzewostanie. Rośliny te nie występują we wczesnych fazach regeneracji zbiorowisk leśnych.

Zróżnicowanie w relacjach zaburzenie-wschody siewek implikuje podział banku nasion na dwa podstawowe typy: *disturbance-broken* oraz *risk-spreading*. Pierwszy typ tworzą gatunki ściśle zdeterminowane wystąpieniem zaburzenia, które w tym przypadku jest impulsem do natychmiastowego kiełkowania wszystkich nasion zmagazynowanych w glebie. W zbiorowiskach leśnych takim sygnałem może być nagłe zwiększenie intensywności światła, zmiana jego składu spektralnego lub wyższe stężenie substancji odżywczych w glebie (GRIME 1979). Drugi typ banku *risk-spreading* tworzą gatunki o strategii przetrwania polegającej na magazynowaniu nasion, których kiełkowanie jest rozłożone w czasie, a więc ryzyko nieudanych wschodów dotyczy w danym momencie tylko części zgromadzonych propagul.

## 3.3. Wymagania świetlne gatunków tworzących banki nasion

Wielu autorów donosi o braku w bankach nasion gatunków cienioznośnych i geofitów (KARPOW 1960; BROWN, OOSTERHUIS 1981; ROBERTS 1981). Sugeruje się, że rośliny, które adaptowały się do zacienionych zbiorowisk leśnych nie ewoluowały w kierunku budowania dużej puli długowiecznych nasion „oczekujących" na zaburzenia, ponieważ ich siewki w warunkach silnego dopływu światła są mało konkurencyjne (BROWN, OOSTERHUIS 1981). Strategia przetrwania takich gatunków jest związana z wytwarzaniem wegetatywnych propagul. Często na poparcie takiego stanowiska podawane są przykłady następujących gatunków: *Mercurialis perennis*, *Lamiastrum galeobdolon* i *Anemone nemorosa*.

Wyniki badań nad bankami nasion, szczególnie zbiorowisk lasów liściastych, wskazują jednak, że nie zawsze istnieje ścisły związek między poziomem wymagań świetlnych gatunku a zdolnością do tworzenia długotrwałych zapasów propagul w glebie. Przykładem może być *Oxalis acetosella*, jeden z najbardziej tolerancyjnych na zacienienie gatunków leśnych, którego nasiona były dość licznie notowane w bankach różnych zbiorowisk lasów liściastych (PIROŻNIKOW 1983, 1998; FALIŃSKA 1996; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997). Nasiona tej rośliny lokują się zarówno w powierzchniowych warstwach gleby, jak i głębiej, co dodatkowo sugerowałoby jej zdolność do formowania trwałych banków nasion.

W banku nasion późnosukcesyjnych zbiorowisk lasów liściastych występują gatunki charakterystyczne żyznych siedlisk lasów bukowych o stosunkowo dobrym dostępie światła do dna lasu (STAAF i in. 1987). Autorzy ci uważają, że gatunki te reprezentują strategię pośrednią pomiędzy *stress-tolerant* (z uwagi na zdolność znoszenia zacienienia) oraz strategię pozwalającą na wykorzystanie nowych miejsc do kiełkowania powstających po zaburzeniach. Ta grupa pojawia się głównie w słabo zaburzonych lub nie zaburzanych lasach o umiarkowanym poziomie zacienienia. Do tej grupy autorzy zaliczyli *Stellaria nemorum*, *Melica uniflora* i *Milium efusum*, natomiast w miejscach bardzo żyznych – *Urtica dioica*. Gatunki te wprowadzają nowe osobniki do zbiorowiska z banku nasion po wystąpieniu małych, miejscowych zaburzeń spowodowanych np. przez zwierzęta. Wśród siewek wschodzących w warunkach naturalnych w niżowych buczynach, ta grupa gatunków występowała najliczniej na siedliskach o średnim poziomie żyzności. Pod względem ekologicznym są to siewki podobne do grupy B, wyróżnionej przez JANKOWSKĄ-BŁASZCZUK i GRUBBA (1997).

## 3.4. Weryfikacja hipotez dotyczących wpływu naturalnych zaburzeń na bank nasion lasu – na podstawie badań własnych

**Typ zaburzeń a trwałość banku.** Założono, że u gatunków z naturalnego i zacienionego runa lasu grądowego *Tilio-Carpinetum typicum*, strategia przeżycia związana z wytworzeniem banku nasion jest wynikiem adaptacji do zaburzeń różnej

intensywności. Przypuszczano, że wśród gatunków roślin zielnych i krzewów w banku nasion grądu są takie, których wschody i pojawienie się w runie było uzależnione od wystąpienia luki w warstwie drzewostanu i związanego z tym silnego dopływu światła do dna lasu. Ponadto są i takie, których nasiona kiełkują pod zwartym okapem drzew, a do wschodów potrzebują jedynie drobnych naruszeń warstwy runa. Podstawowym kryterium przyjętego podziału była wielkość zaburzenia, potrzebnego jako impulsu do wschodów siewek.

Badania porównawcze banków nasion tej samej biochory grądowej rezerwatu w Puszczy Białowieskiej w płacie podlegającym od 90 lat spontanicznej regeneracji po wycince oraz w płacie stabilnym (FALIŃSKI i in. 1988), posłużyły do weryfikacji następujących hipotez:

1. W banku nasion pierwotnego lasu liściastego występują dwie grupy gatunków: A) których wschody i pojawienie się w runie jest uzależnione od wystąpienia silnego zaburzenia związanego z powstaniem luki w warstwie drzewostanu; B) których nasiona kiełkują pod zwartym okapem drzew, a do wschodów potrzebują jedynie drobnych naruszeń w warstwie runa (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).
2. Gatunki występujące w banku nasion naturalnego lasu liściastego, które do wschodów potrzebują luki świetlnej w warstwie drzewostanu (grupa A) tworzą trwałe banki i są nieobecne w zacienionych płatach lasu (THOMPSON 1992; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).

### 3.4.1. Funkcjonalne typy banków nasion w pierwotnym lesie liściastym

Powyższe hipotezy testowano na podstawie analizy porównawczej banków nasion naturalnego grądu w płacie z drzewostanem pierwotnym oraz w płacie z drzewostanem wtórnym, podlegającym spontanicznej regeneracji. Stwierdzono, że w banku nasion grądu obu płatów można wyróżnić dwie grupy gatunków odpowiadające dwu funkcjonalnym typom banków nasion:

**Grupa A** – gatunki o bardzo niskiej lub zerowej frekwencji w runie zacienionych płatów z pierwotnym lub wtórnym drzewostanem grądowym. Zagęszczenie banku nasion w płacie wtórnym było kilkakrotnie wyższe niż w pierwotnym. Siewki wschodzące z banku nasion w warunkach szklarniowych pojawiły się również w trzecim lub czwartym roku obserwacji.

**Grupa B** – gatunki o zbliżonej na ogół wysokiej frekwencji w runie oraz w banku nasion obu płatów. Zagęszczenie banków nasion obu płatów było zbliżone, a siewki pojawiły się wyłącznie w ciągu pierwszych dwu lat obserwacji.

Podczas charakterystyki obu grup banków nasion brano również pod uwagę masę nasion oraz wymagania świetlne poszczególnych gatunków (Tab. 2, 2a). Stwierdzono, że w banku nasion naturalnego zbiorowiska lasu grądowego można wyodrębnić grupę A. Były to: *Juncus effusus*, *Trifolium repens*, *Hypericum perforatum*, *Scrophularia nodosa*, *Ajuga reptans* i *Epilobium montanum*. Gatunki te nie występowały w zacienionych i nie zaburzonych płatach. A zatem są to gatunki,

Tabela 2

Funkcjonalne grupy gatunków roślin zielnych i krzewów (A, B, A/B), wyróżnione w banku nasion grądu
Functional groups of herb and shrub species (A, B, A/B) in the soil seed bank (for definitions

| Grupa gatunków<br>Group of species | Frekwencja w runie<br>Frequency in herb layer | | Liczba siewek<br>Number of seedlings | |
|---|---|---|---|---|
| | P | W | P | W |
| Grupa A – Group A | | | | |
| *Juncus effusus* | – | – | 340 | 2824 |
| *Trifolium repens* | – | 1 | 6 | 144 |
| *Hypericum perforatum* | – | – | 8 | 152 |
| *Scrophularia nodosa* | – | 1 | 4 | 99 |
| *Ajuga reptans* | – | – | 0 | 29 |
| *Epilobium montanum* | – | – | 2,0 | 26 |
| Grupa B – Group B | | | | |
| *Urtica dioica* | 3 | 3 | 2571 | 1445 |
| *Chrysosplenium alternifolium* | 3 | 3 | 1183 | 1549 |
| *Impatiens noli-tangere* | 3 | 3 | 1083 | 779 |
| *Cardamine flexuosa* | 2 | 2 | 660 | 837 |
| *Lapsana communis* | 2 | 2 | 288 | 29 |
| *Moehringia trinervia* | 2 | 2 | 262 | 59 |
| *Geranium robertianum* | 3 | 3 | 237 | 230 |
| *Oxalis acetosella* | 3 | 3 | 173 | 111 |
| *Galeopsis tetrahit* | 2 | 2 | 32 | 28 |
| *Geum urbanum* | 2 | 1 | 31 | 11 |
| *Anemone nemorosa* | 3 | 3 | 23 | 9 |
| *Stachys sylvatica* | 2 | 2 | 22 | 16 |
| *Stellaria nemorum* | 3 | 3 | 16 | 14 |
| Grupa A/B – Group A/B | | | | |
| *Carex sylvatica* | + | + | 9 | 208 |
| *Rubus idaeus* | 1 | 1 | 21 | 101 |
| *Circaea lutetiana* | 1 | 2 | 5 | 62 |
| *Ranunculus repens* | + | 1 | 34 | 54 |
| *Ranunculus lanuginosus* | 1 | 2 | 42 | 8 |
| *Glechoma hirsuta* | 3 | 3 | 16 | 35 |
| *Rumex sanguineus* | 1 | + | 14 | 27 |

Frekwencja gatunków w runie grądu z pierwotnym drzewostanem (P) i wtórnym (W) oraz wielkość w 50 próbach (n = $50 \times 0{,}1\ m^2 \times 5$ cm) obserwowanych przez cztery lata (1993–1996) w nie ogrzewanej masa nasion GRIME i in. (1988) oraz JANKOWSKA-BŁASZCZUK (dane niepubl.)
Frekwencja: 1 – <0,30; 2 – 0,30–0,60; 3 – >0,6; + – sporadycznie notowany raz lub dwukrotnie,
Frequency of species in the herb layer in hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand seedlings energence in 50 samples (n = $50 \times 0{,}1\ m^2 \times 5$ cm), observed four years (1993–1996) in an et al. (1988) and JANKOWSKA-BŁASZCZUK (unpublished data)
Frequency: 1 – <0,30; 2 – 0,30–0,60; 3 – >0,6; + – sporadic, present once or twice, – absent

– Table 2

(definicja patrz tekst) (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i GRUBBA 1997; JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK 1998)
see text) (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK and GRUBB 1997; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

| Frekwencja wschodów w kolejnych latach obserwacji Frequency of seedlings in consecutive years | | | | | | | | Masa nasion Seed mass (mg) | Wymagania świetlne Light demand |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1993 | | 1994 | | 1995 | | 1996 | | | |
| P | W | P | W | P | W | P | W | | |
| 2 | 3 | 2 | 3 | 2 | 3 | 1 | 2 | 0.01 | 8 |
| + | 3 | 1 | 2 | – | 1 | – | + | 0.56 | 8 |
| + | 2 | – | 2 | + | 2 | – | 1 | 0.10 | 8 |
| – | 1 | 1 | 1 | – | + | – | + | 0.08 | 4 |
| – | 1 | – | 2 | – | – | – | – | 1.47 | 6 |
| – | – | + | + | – | 1 | + | + | 0.13 | 4 |
| | | | | | | | | | |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 0.14 | ? |
| 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0.05 | 4 |
| 3 | 3 | 2 | 1 | – | – | – | – | 3.56 | 4 |
| 3 | 3 | 3 | 2 | 1 | 2 | – | + | 0.30 | 6 |
| 2 | 1 | 1 | 1 | + | – | + | – | 0.66 | 5 |
| 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | + | – | – | 0.22 | 4 |
| 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1.53 | 4 |
| 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | – | – | 1.05 | 1 |
| 1 | 1 | 2 | 1 | + | – | – | – | 1.51 | 7 |
| 1 | 1 | + | + | – | – | – | – | 0.73 | 4 |
| 2 | + | + | – | + | – | – | – | 0.99 | ? |
| 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | + | 1.40 | 4 |
| 1 | 1 | 1 | 1 | + | + | – | – | 0.22 | 4 |
| | | | | | | | | | |
| 1 | 3 | 1 | 1 | + | 1 | – | – | 1.65 | 2 |
| 1 | 3 | 1 | – | + | – | – | – | 1.15 | 7 |
| 1 | + | + | 1 | – | 1 | – | – | 1.63 | 4 |
| 1 | 1 | – | + | – | + | – | – | 2.32 | ? |
| 1 | + | 1 | + | – | – | – | – | 2.28 | 3 |
| 1 | 2 | 1 | 1 | – | – | – | – | 0.45 | 6 |
| – | 1 | 2 | – | – | + | – | – | 1.13 | 4 |

i frekwencja gatunków w banku nasion obu płatów oceniona na podstawie wschodów siewek szklarni. Wymaganiua świetlne gatunków na podstawie liczb wskaźnikowych ELLENBERGA (1988), sucha

– nieobecny

and numbers of seedlings that emerged from primary and secondary forest soils estimated on the basis of unheated glasshouse. Light demand (according to ELLENBERG 1988), dry seed mass value from GRIME

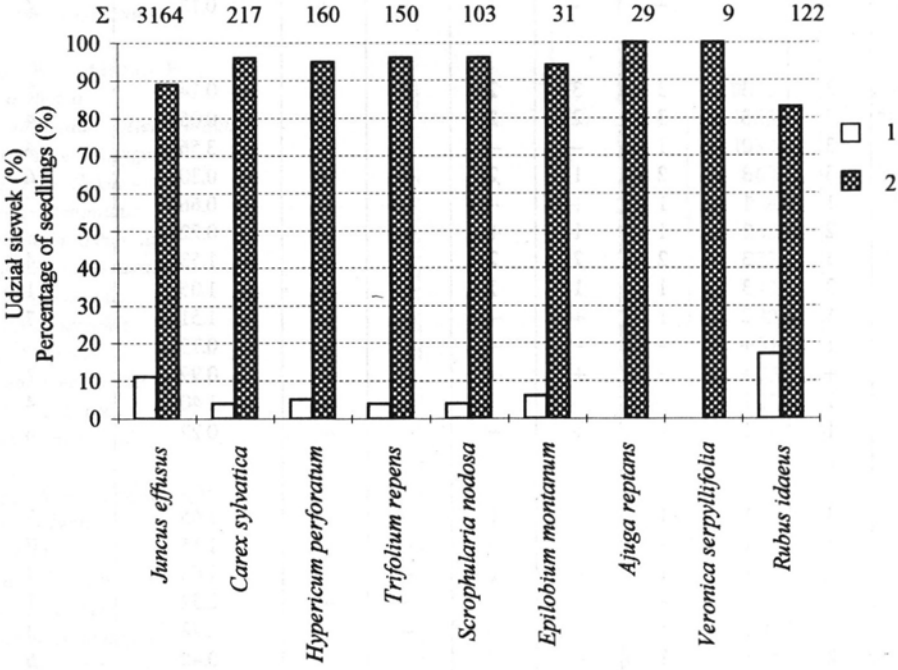
Tabela 2a – Table 2a

Wyniki testu t-Studenta porównań średnich zagęszczeń banków nasion w płatach lasu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem dla poszczególnych grup gatunków A, B, A/B (oryg.)

Values of t-Student tests for comparison of mean seed bank densities derived from patches with primary (P) and secondary (W) treestand for A, B, A/B groups of species (orig.)

| Grupa gatunków Group of species | Drzewostan – Treestand | | | | Test t-Studenta t-Student test |
|---|---|---|---|---|---|
| | P | | W | | |
| | $\bar{x}$ | ±SD | $\bar{x}$ | ±SD | |
| A | 14,40 | 26,26 | 131,08 | 125,31 | 2,0555 |
| B | 263,24 | 230,69 | 204,68 | 153,29 | 2,018 |
| A/B | 5,64 | 6,84 | 19,8 | 17,58 | 2,0395 |

Wartość krytyczna (Critical value) = 2,0111; Stopień swobody (df:) = 25 + 25 – 2 = 48; $\alpha$ = 0,05; $\bar{x}$ ±SD – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation)




Ryc. 3. Liczba i udział (%) siewek gatunków o niskiej lub zerowej frekwencji w runie, wzeszłych z glebowego banku nasion lasu grądowego z pierwotnym i wtórnym drzewostanem. Obserwacje wschodów z lat 1993–1996 wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK (1998)

1 – drzewostan pierwotny; 2 – drzewostan wtórny

Fig. 3. Number and percentage of seedlings of these species which were rare or absent from herb layer; They emegred from the seed soil bank of oak-hornbeam forest with primary and secondary treestand. Observations of germination in the years 1993–1996 (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

1 – primary treestand; 2 – secondary treestand

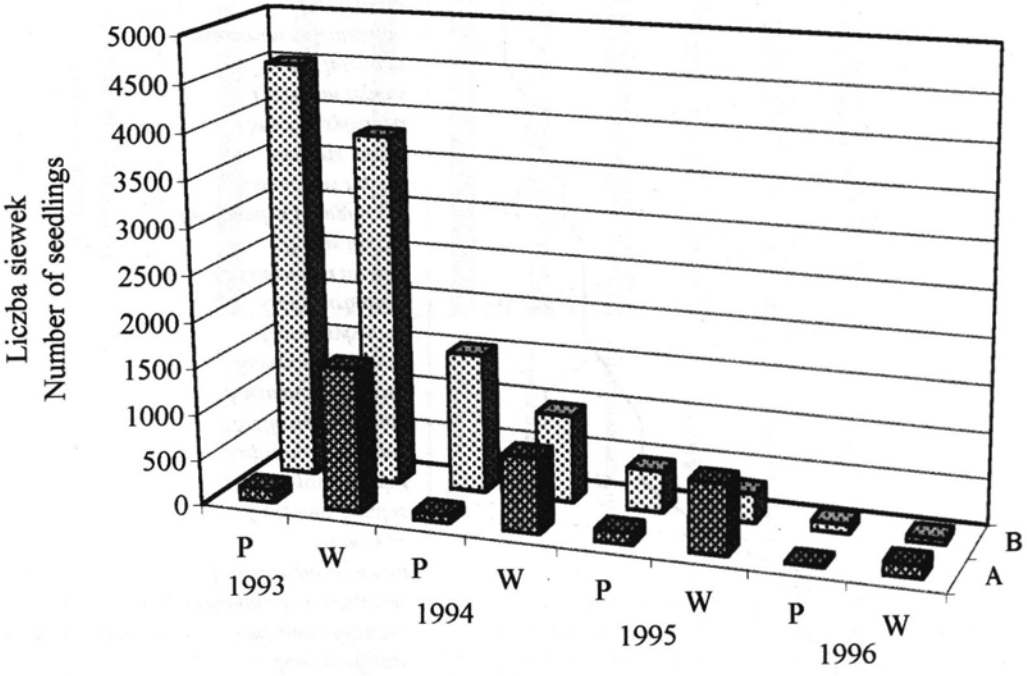
Ryc. 3a. Frekwencja gatunków w banku nasion grądu w płatach z pierwotnym (1) i wtórnym (2) drzewostanem. Obserwacje wschodów z lat 1993–1996 (oryg.)

Fig. 3a. Frequency of species in the soil seed bank of oak-hornbeam forest in the patches with primary (1) and secondary (2) treestand. Observations of germination in the years 1993–1996 (orig.)

Frekwencja - Frequency
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
1
2
Betula pendula
Chrysosplenium alternifolium
Oxalis acetosella
Urtica dioica
Geranium robertianum
Juncus effusus
Cardamine flexuosa
Impatiens noli-tangere
Moehringia trinervia
Poaceae
Carpinus betulus
Galeopsis tetrahit
Lapsana communis
Stellaria nemorum
Anemone nemorosa
Rumex sanguineus
Carex sylvatica
Geum urbanum
Glechoma hirsuta
Rubus idaeus
Ranunculus lanuginosus
Ranunculus repens
Stellaris media
Stachys sylvatica
Trifolium repens
Circaea lutetiana
Lamiastrum galeobdolon
Picea abies
Scrophularia nodosa
Hypericum perforatum
Taraxacum officinale
Aegopodium podagraria
Cardamine amara
Cornus sanguinea
Epilobium montanum
Polygonum hydropiper
Tilia cordata
Cirsium arvense
Gnaphalium uliginosum
Mentha arvensis
Myceilis muralis
Ajuga reptans
Asarum europaeum
Capsella bursa-pastoris
Lathyrus vernus
Veronica serpyllifolia
Viola reichenbachiana

które do ujawnienia się potrzebują silnego zaburzenia, związanego z wypadnięciem drzewa lub grupy drzew, a także pojawienia się luki świetlnej na dnie lasu. Ich strategia przetrwania polega na tworzeniu dużych, trwałych banków nasion. Gatunki te w większości charakteryzują się wysokimi wymaganiami świetlnymi oraz małymi nasionami, co zwiększa łatwość wnikania do gleby oraz chroni je przed zwierzętami (THOMPSON i in. 1997). O wysokiej trwałości banków nasion tych gatunków donoszą między innymi KEDDY i REZNICEK (1982), SKOGLUND (1990), WISHEU i KEDDY (1991) oraz THOMPSON i in. (1994).

Wyniki badań obu płatów grądu w Puszczy Białowieskiej wykazały, że po upływie ponad 90 lat od zaistnienia zaburzenia, w banku nasion fragmentu lasu z wtórnym drzewostanem nadal licznie występują gatunki nieobecne lub sporadyczne w pokrywie runa (Ryc. 3, 3a). JANKOWSKA-BŁASZCZUK i GRUBB (1997) uważają, że strategia reprodukcyjna tych gatunków jest adaptacją do pojawiających się zawsze, choć z różną częstotliwością luk w drzewostanie. Wyniki obserwacji tempa wschodów siewek z banku nasion wskazują, że trwałość takiego banku jest




Ryc. 4. Liczby siewek wschodzących w kolejnych latach w pięćdziesięciu próbach o wymiarach 0,1 m² i głębokości 5 cm każda, pobranych spod pierwotnego (P) i wtórnego (W) drzewostanu grądowego (oryg.) A – grupa gatunków występujących w banku nasion a nieobecnych w runie lub występujacych tam sporadycznie; B – grupa gatunków występująca w banku nasion oraz w runie ze zbliżoną frekwencją

Fig. 4. Numbers of seedlings emerging in consecutive years in 50 samples, 0,1 m² in area and 5 cm deep each, collected in oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand (orig.) A – a group of species occurring in seed bank and absent from herb layer or found there sporadically; B – a group of species occurring with similar frequency in seed bank and herb layer

duża, bowiem po prawie stu latach od wystąpienia zaburzenia, różnice w zagęszczeniu banków gatunków *Juncus effusus*, *Trifolium repens*, *Epilobium montanum* i *Hypericum perforatum* są co najmniej kilkunastokrotne (Ryc. 4). Gatunki wykazujące strategie „oczekiwania" na zaburzenie, powodujące gwałtowną zmianę warunków świetlnych, znajdowane są licznie na polanach powyrębowych oraz w lasach charakteryzujących się wysokim poziomem zaburzeń warstwy drzewostanu (RACKHAM 1975; ELLENBERG 1988).

Drugi typ banku nasion (grupa B) formują gatunki obficie występujące w runie, które do wschodów nie potrzebują zaburzenia w warstwie drzewostanu. Charakteryzują się one zazwyczaj mniejszymi wymaganiami świetlnymi, nieco większą masą nasion i znacznie mniejszą długowiecznością (Tab. 2). Zagęszczenie banków nasion w płacie stabilnym i w płacie z wtórnym drzewostanem było podobne (wartość testu t-Studenta zbliżona do wartości krytycznej) (Tab. 2a).

Biorąc pod uwagę stopień adaptacji gatunku do różnego typu zaburzeń można mówić o continuum zbiorowiska lasu liściastego. W grupie B są gatunki, których drobne i stosunkowo długowieczne nasiona, np. *Urtica dioica*, mogą wykorzystywać luki, pojawiające się w warstwie drzew. Generalnie jednak wschody tej grupy gatunków są związane z wystąpieniem drobnych zaburzeń w warstwie runa. Zaburzenia spowodowane przez zwierzęta (w Puszczy Białowieskiej na przykład przez jeleniowate, dziki i żubry), zmniejszają w danym miejscu intensywność konkurencji korzeniowej i przy wielowarstwowym runie stwarzają możliwość dopływu światła do jego najniższych warstw. Wśród gatunków grupy B prawie połowa to takie, których wysokość nie przekracza 50 cm. Można przypuszczać, że nawet najbardziej tolerancyjne na zacienienie gatunki, jak np. *Oxalis acetosella*, nie są w stanie przetrwać w cieniu rzucanym przez wysokie byliny, rozwijające się dodatkowo pod zwartym okapem drzew. W takich warunkach jedyną szansą na wschody i przetrwanie jest pojawienie się prześwietlenia w wyższej warstwie runa.

### 3.4.2. Wschody siewek w lukach runa lasu grądowego a bank nasion

Przeprowadzono czteroletnie obserwacje wschodów siewek w sztucznie utworzonych lukach w runie (Tab. 3, 4). Założono, że niewielkie zaburzenia w warstwie runa, przy nie zmienionym poziomie zacienienia koronami drzew, powinny stymulawać wschody siewek, głównie gatunków z grupy B. Siewki gatunków z grupy A powinny natomiast pojawiać się sporadycznie. A zatem, można założyć, że w płatach z pierwotnym i wtórnym drzewostanem, pomimo dużych różnic w zagęszczeniu banków nasion gatunków z grupy A (Ryc. 3, 4), liczba pojawiających się siewek z banku nasion, w warunkach naturalnych i przy symulowaniu drobnych zaburzeń, powinna być zbliżona. Wyniki eksperymentu posłużyły do porównania zagęszczenia i struktury gatunkowej całego banku nasion grądu z tą jego częścią, która ujawnia się w sztucznych lukach runa w lesie. Analizowano:

Tabela 3 – Table 3

Siewki wschodzące w latach 1994–1997 na poletkach (n = 6×0,25 m²) usytuowanych w pierwotnym (P) lesie grądowym (oryg.)

Seedlings that emerged from 1994 to 1997 on plots (n = 6×0,25 m²) situated in primary (P) hornbeam forest (orig.)

| Gatunek – Species | P1 | | | | P2 | | | | P3 | | | | P4 | | | | P5 | | | | P6 | | | | Σ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | |
| Grupa A – Group A | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Juncus effusus* | – | – | 8 | – | – | – | – | – | 8 | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 18 |
| *Trifolium repens* | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |
| Grupa B – Group B | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Lapsana communis* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | 521 | 53 | 61 | 25 | 662 |
| *Cardamine flexuosa* | 3 | 41 | 2 | 5 | 16 | 47 | 11 | 3 | 13 | 72 | 19 | 3 | – | – | – | – | – | – | 4 | – | 19 | 1 | – | – | 259 |
| *Oxalis acetosella* | – | 2 | – | 2 | – | 4 | 2 | 2 | – | – | – | 8 | – | – | 2 | 1 | – | 20 | 11 | 3 | – | 13 | 5 | 1 | 76 |
| *Urtica dioica* | 1 | 5 | – | – | – | 6 | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 2 | – | – | 1 | 8 | – | 10 | 18 | 10 | – | 62 |
| *Geranium robertianum* | – | – | – | – | – | – | 2 | 2 | – | – | – | 3 | – | 9 | – | – | – | 11 | – | 2 | – | 6 | 5 | 1 | 41 |
| *Geum urbanum* | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 9 | – | 2 | 3 | – | – | 20 | 5 | – | – | – | – | – | 40 |
| *Anemone nemorosa* | – | 8 | – | – | – | – | 4 | – | – | – | – | – | – | 2 | 3 | – | – | – | 5 | 2 | – | – | 8 | – | 32 |
| *Impatiens noli-tangere* | – | – | 6 | – | – | 3 | 11 | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 21 |
| *Moehringia trinervia* | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 | – | – | – | – | 14 | 1 | 2 | 21 |
| *Chrysosplenium alternifolium* | – | 1 | – | 1 | 2 | – | – | 1 | – | – | – | – | 7 | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | 13 |
| *Stellaria nemorum* | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 1 | – | – | – | – | 5 |
| *Galeopsis tetrahit* | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| Grupa A/B – Group A/B | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Ranunculus lanuginosus* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 6 | 9 | 3 | – | – | – | – | 13 | 47 | 51 | 15 | 18 | 162 |
| *Ranunculus repens* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 24 | 2 | – | – | 7 | – | 2 | – | 23 | 1 | – | 59 |
| *Carex sylvatica* | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | 4 |
| *Glechoma hirsuta* | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 |
| *Rubus idaeus* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | 3 |
| *Rumex sanguineus* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| Inne – Others | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Stellaria media* | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 | – | – | 5 | 1 | 4 | – | 4 | 14 | – | – | 57 | 4 | 11 | 104 |
| *Stellaria holostea* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | 1 | 3 | – | 17 | 1 | 1 | – | 25 |
| *Lamiastrum galeobdolon* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 1 | – | 3 |
| *Mycelis muralis* | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| *Aegopodium podagraria* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 |
| *Taraxacum officinale* | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |

P1, P2, P3, P4, P5, P6 – kolejne numery poletek (consecutive numbers of plots)

Tabela 4 – Table 4

Siewki wschodzące w latach 1994–1997 na poletkach (n = 6×0,25 m²) usytuowanych we wtórnym (W) lesie grądowym (oryg.)
Seedlings that emerged from 1994 to 1997 on plots (n = 6×0,25 m²) situated in secondary (W) hornbeam forest (orig.)

| Gatunek – Species | W1 | | | | W2 | | | | W3 | | | | W4 | | | | W5 | | | | W6 | | | | Σ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | 1994 | '95 | '96 | '97 | |
| Grupa A – Group A | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Hypericum perforatum* | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | – | 3 | 15 | 17 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 5 | 3 | – | 46 |
| *Ajuga reptans* | – | – | – | – | 1 | 20 | 1 | 2 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 25 |
| *Juncus effusus* | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | 1 | – | – | – | 1 | – | – | – | 1 | – | 12 | – | – | – | 16 |
| *Trifolium repens* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | 3 |
| *Scrophularia nodosa* | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |
| Grupa B – Group B | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Urtica dioica* | – | 5 | 7 | 1 | 128 | 123 | 34 | 1 | 28 | 27 | 139 | 18 | 8 | 39 | 47 | 10 | 7 | 9 | 17 | 14 | 118 | 29 | 462 | 5 | 1276 |
| *Cardamine flexuosa* | 6 | 10 | 9 | 5 | 51 | 37 | 17 | – | 107 | 69 | 77 | 3 | 3 | – | 8 | 2 | – | 1 | – | – | 18 | 8 | 2 | 8 | 441 |
| *Impatiens noli-tangere* | – | 18 | 8 | 1 | – | 14 | 11 | – | – | 18 | 7 | 1 | – | 4 | 59 | 19 | – | 15 | 55 | 21 | – | 10 | 57 | 6 | 324 |
| *Chrysosplenium alternifolium* | 78 | 20 | 6 | 2 | 54 | 42 | 6 | 4 | – | 20 | 2 | 4 | 4 | 2 | 5 | 4 | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 255 |
| *Moehringia trinervia* | – | 1 | 3 | – | 37 | 29 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 70 |
| *Oxalis acetosella* | – | 13 | – | 4 | – | 11 | 1 | 2 | – | 6 | 1 | 2 | 1 | 4 | 1 | – | 1 | 5 | 1 | – | – | 6 | – | 1 | 60 |
| *Geranium robertianum* | – | 5 | – | 6 | – | 2 | 1 | – | – | 3 | 7 | 1 | – | 1 | 8 | – | 1 | 3 | 3 | 5 | – | 3 | 4 | 2 | 55 |
| *Anemone nemorosa* | – | 5 | 6 | – | – | – | 4 | – | – | – | 1 | – | 1 | – | 2 | – | – | 2 | 3 | – | 1 | 1 | – | – | 26 |
| *Stellaria nemorum* | – | – | – | – | – | 11 | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 13 |
| *Geum urbanum* | – | 1 | – | – | 3 | 4 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | 10 |
| *Galeopsis tetrahit* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | 1 | – | – | – | 1 | – | – | 3 |
| *Lapsana communis* | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| Grupa A/B – Group A/B | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Ranunculus lanuginosus* | – | 12 | – | – | 8 | 19 | – | – | – | 37 | 2 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 2 | – | – | 82 |
| *Ranunculus repens* | 10 | – | – | – | 10 | 5 | 5 | – | 13 | 15 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 58 |
| *Rumex sanguineus* | – | – | – | – | 18 | 25 | 3 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 46 |
| *Rubus idaeus* | – | 2 | 1 | – | 1 | 4 | – | – | – | 3 | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 8 | – | – | 21 |
| *Carex sylvatica* | – | – | – | – | – | 9 | – | – | – | 1 | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 12 |
| *Glechoma hirsuta* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |
| Inne – Others | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Stellaria media* | – | – | – | – | 3 | 6 | 3 | – | – | 5 | 5 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 23 |
| *Lamiastrum galeobdolon* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | 2 | – | – | 1 | – | – | – | – | 4 |
| *Lathyrus vernus* | 1 | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 |
| *Aegopodium podagraria* | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| *Taraxacum officinale* | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | 2 |
| *Veronica serpyllifolia* | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| *Viola reichenbachiana* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | 2 |
| *Cirsium arvense* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |
| *Lychnis flos-cuculi* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | 1 |

W1, W2, W3, W4, W5, W6 – kolejne numery poletek (consecutive numbers of plots)

Tabela 5

Funkcjonalne grupy gatunków roślin zielnych i krzewów (A, B, i A/B), wyróżnione w banku nasion grądu. i głębokości 5 cm), trzymanych przez cztery lata w szklarni, z zagęszczeniem siewek wschodzących na po-
Functional groups of herb and shrub species (A, B and A/B) in the soil seed bank of hornbeam forest. 5 cm deep), which were kept for four years in a glasshourse, with densities of seedlings germinated on the treestand and (W)

| Gatunek<br>Species | Frekwencja w runie<br>Frequency in herb layer | | Siewki wschodzące<br>Seedlings emerging | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | P | W | P | | |
| | | | x/m² | x̄ | ±SD |
| Grupa A – Group A | | | | | |
| *Juncus effusus* | – | – | 141,5 | 13,60 | 26,09 |
| *Trifolium repens* | – | 1 | 2,5 | 0,24 | 0,52 |
| *Hypericum perforatum* | – | – | 3,3 | 0,32 | 1,06 |
| *Scrophularia nodosa* | – | 1 | 1,7 | 0,16 | 0,37 |
| *Ajuga reptans* | – | – | 0 | 0,00 | 0,00 |
| *Epilobium montanum* | – | – | 0,8 | 0,08 | 0,27 |
| Grupa B – Group B | | | | | |
| *Urtica dioica* | 3 | 3 | 1070,1 | 102,84 | 167,72 |
| *Chrysosplenium alternifolium* | 3 | 3 | 492,4 | 47,32 | 44,69 |
| *Impatiens noli-tangere* | 3 | 3 | 450,1 | 43,32 | 52,18 |
| *Cardamine flexuosa* | 2 | 2 | 274,7 | 26,40 | 40,61 |
| *Lapsana communis* | 2 | 2 | 119,9 | 11,52 | 50,17 |
| *Moehringia trinervia* | 2 | 2 | 109 | 10,48 | 20,86 |
| *Geranium robertianum* | 3 | 3 | 98,6 | 9,48 | 11,89 |
| *Oxalis acetosella* | 3 | 3 | 72 | 6,92 | 6,24 |
| *Galeopsis tetrahit* | 2 | 2 | 13,3 | 1,28 | 2,03 |
| *Geum urbanum* | 2 | 1 | 12,9 | 1,24 | 3,04 |
| *Anemone nemorosa* | 3 | 3 | 9,6 | 0,92 | 1,65 |
| *Stachys silvatica* | 2 | 2 | 9,2 | 0,88 | 2,87 |
| *Stellaria nemorum* | 3 | 3 | 6,7 | 0,64 | 0,86 |
| Grupa A/B – Group A/B | | | | | |
| *Carex sylvatica* | + | + | 3,7 | 0,36 | 0,56 |
| *Rubus idaeus* | 1 | 1 | 8,7 | 0,84 | 1,88 |
| *Circaea lutetiana* | 1 | 2 | 2,1 | 0,20 | 0,50 |
| *Ranunculus repens* | + | 1 | 14,2 | 1,36 | 3,49 |
| *Ranunculus lanuginosus* | 1 | 2 | 17,5 | 1,68 | 3,85 |
| *Glechoma hirsuta* | 3 | 3 | 6,7 | 0,64 | 1,07 |
| *Rumex sanguineus* | 1 | + | 5,8 | 0,56 | 0,86 |

Frekwencja (Frequency): 1 – <0,30; 2 – 0,30–0,60; 3 – >0,60; + – sporadycznie notowany raz
standardowe (mean value ± standard deviation)

– Table 5

Porównania zagęszczenia siewek wschodzących z prób glebowych (n = 2 × 25 prób o powierzchni 0,1 m² letkach (12 × 0,25 m²) usytuowanych w płacie grądu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (oryg.)
Comparisons of densities of seedlings that emerged from soil samples (n = 2 × 25 samples, 0,1 m² each, permanent plots (12 × 0,25 m²) situated in the patch of hornbeam forest community with (P) primary secondary treestand (orig.)

| z prób gleby<br>from soil samples | | | Siewki wschodzące na poletkach w lesie/m²<br>Seedlings emerging on plots in forest/m² | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| W | | | P | | | | W | | | |
| x/m² | x̄ | ±SD | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 |
| 1175,3 | 112,96 | 117,51 | 5,3 | 0 | 6,7 | 0 | 8 | 0 | 2,7 | 0 |
| 59,9 | 5,76 | 6,59 | 0 | 0,7 | 0 | 0 | 0 | 1,3 | 0 | 0 |
| 63,3 | 6,08 | 11,06 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2,7 | 14 | 14 | 0 |
| 41,2 | 3,96 | 14,35 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,7 | 0 |
| 12,1 | 1,16 | 1,67 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0,7 | 14 | 0,7 | 1,3 |
| 12,1 | 1,16 | 3,09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 601,4 | 57,80 | 74,64 | 7,3 | 20,7 | 13,3 | 0 | 188 | 154,7 | 470,7 | 32,7 |
| 644,7 | 61,96 | 79,25 | 6 | 0,7 | 0 | 2 | 84 | 56 | 12,7 | 10,7 |
| 324,2 | 31,16 | 26,32 | 0 | 2 | 12 | 0 | 0 | 52,7 | 131,3 | 32 |
| 348,4 | 33,48 | 38,77 | 30 | 107,3 | 24 | 7,3 | 122 | 83,3 | 75,3 | 12 |
| 12,1 | 1,16 | 3,94 | 348,7 | 35,3 | 40,7 | 16,7 | 1,3 | 0 | 0 | 0 |
| 24,6 | 2,36 | 3,32 | 2,7 | 9,3 | 0,7 | 1,3 | 24,7 | 20 | 2 | 0 |
| 95,7 | 9,20 | 10,16 | 0 | 17,3 | 4,7 | 5,3 | 0 | 11,3 | 15,3 | 9,3 |
| 46,2 | 4,44 | 4,26 | 0 | 26 | 13,3 | 11,3 | 0 | 30 | 2,7 | 6 |
| 11,6 | 1,12 | 3,19 | 0 | 0 | 0 | 0,7 | 0 | 1,3 | 0,7 | 0 |
| 4,6 | 0,44 | 1,63 | 0 | 15,3 | 5,3 | 6 | 2 | 4,7 | 0 | 0 |
| 3,7 | 0,36 | 0,75 | 0 | 6,7 | 13,3 | 1,3 | 0,7 | 5,3 | 10,7 | 0 |
| 6,7 | 0,64 | 1,31 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5,8 | 0,56 | 1,63 | 0 | 0 | 1,3 | 2 | 0 | 7,3 | 0 | 1,3 |
| 86,6 | 8,32 | 11,79 | 0,7 | 2 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 |
| 42 | 4,04 | 3,81 | 0 | 0,7 | 0 | 1,3 | 0,7 | 11,3 | 0,7 | 1,3 |
| 25,8 | 2,48 | 8,74 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 22,5 | 2,16 | 7,73 | 0 | 36 | 2 | 1,3 | 15,3 | 13,3 | 3,3 | 0 |
| 3,3 | 0,32 | 0,80 | 35,3 | 40 | 12 | 20,7 | 6 | 46,7 | 1,3 | 0 |
| 14,6 | 1,40 | 2,41 | 1,3 | 0,7 | 0 | 0 | 0 | 0,7 | 0 | 0 |
| 11,2 | 1,08 | 3,58 | 0 | 1,3 | 0 | 0 | 12 | 16,7 | 2 | 0 |

lub dwukrotnie (sporadic. present once or twice); – nieobecny (absent); x ± SD – średnia ± odchylenie

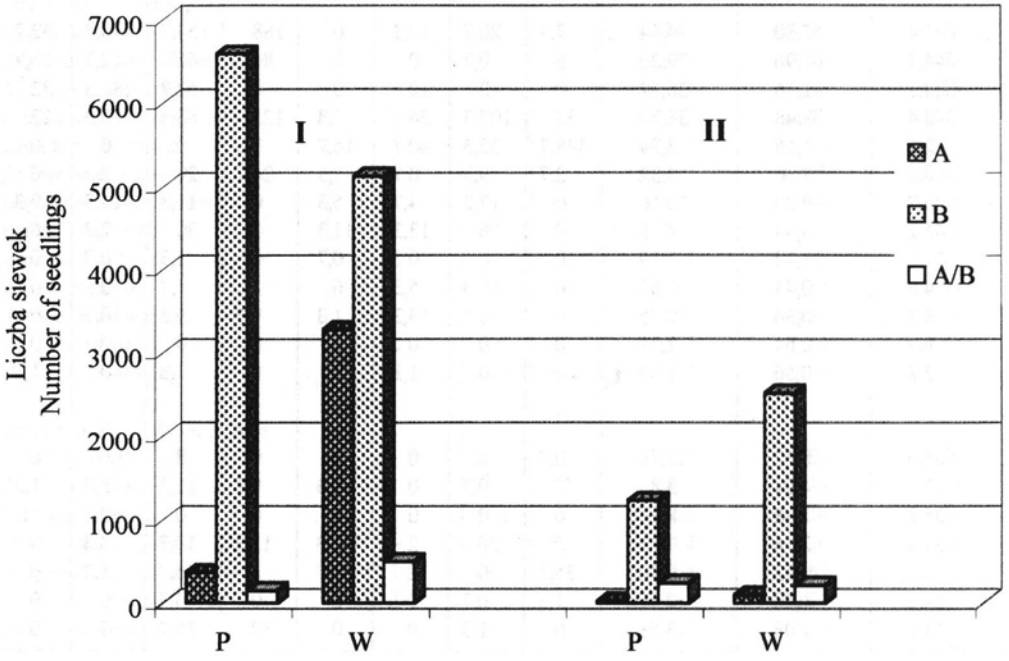
Tabela 5a – Table 5a

Wyniki testu t-Studenta porównań średnich zagęszczeń siewek/poletko w jednym roku (n = 6 × 0,25 m²). Poletka usytuowane w płacie grądu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. Wschody siewek obserwowano w latach 1994–1997 (oryg.)

Values of t-Student tests for comparison of mean seedlings densities per plot in one year (n = 6 × 0,25 m²). The plots were situated in the patches of hornbean forest with primary (P) and secondary (W) treestand. Seedlings emergence was observed from 1994 to 1997 (orig.)

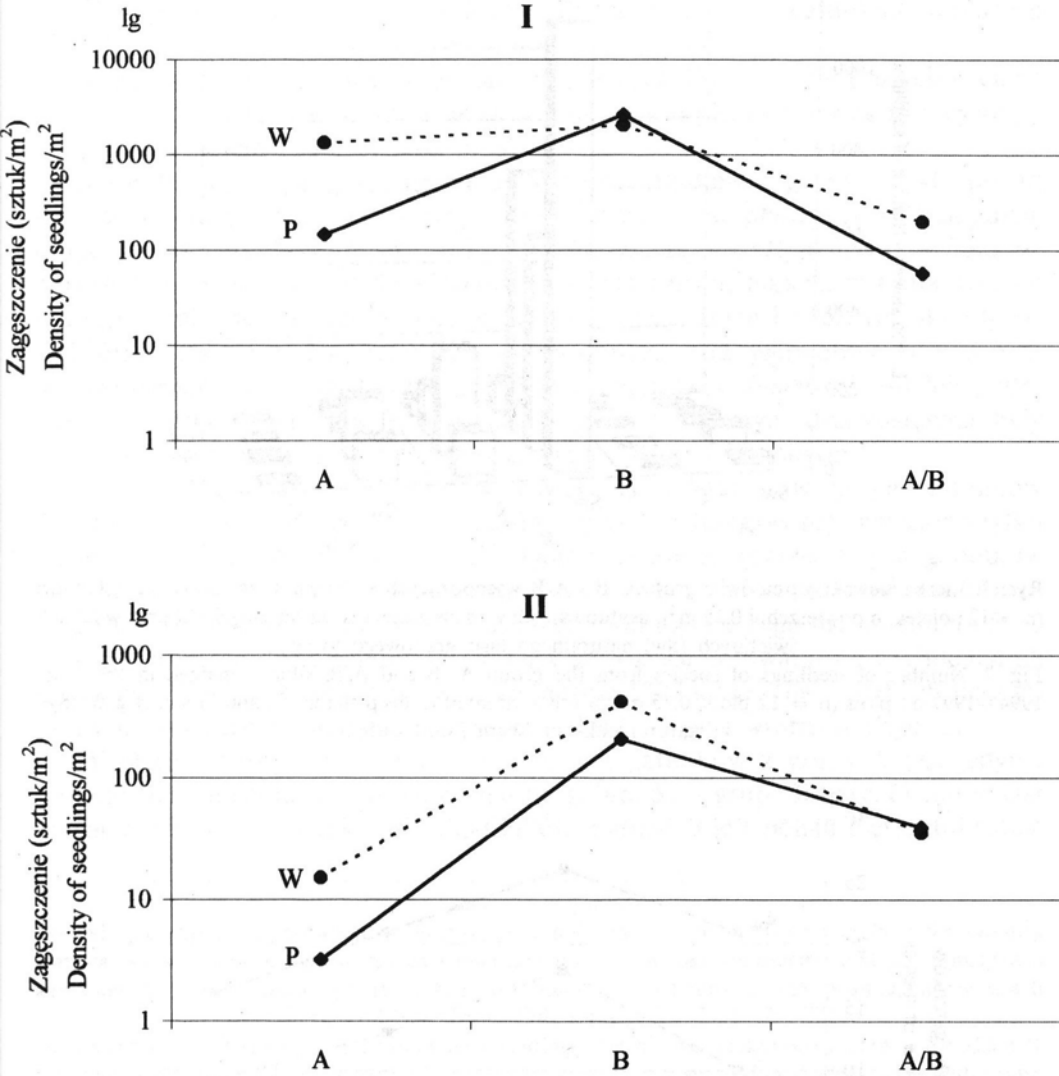
| Grupa gatunków Group of species | P | | | W | | | Test t-Studenta t-Student test |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | x̄ | ±SD | Σ | x̄ | ±SD | Σ | |
| A | 0,79 | 2,26 | 19 | 3,79 | 6,23 | 91 | 2,2179 |
| B | 51,41 | 109,99 | 1234 | 105,62 | 118,89 | 2535 | 1,6388 |
| A/B | 9,71 | 18,55 | 220 | 9,16 | 17,56 | 233 | −0,1038 |

Wartość krytyczna (Critical value) = 2,2280; Stopień swobody (df:) = 24 + 24 − 2 = 46; α = 0,05; x ± SD – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation)



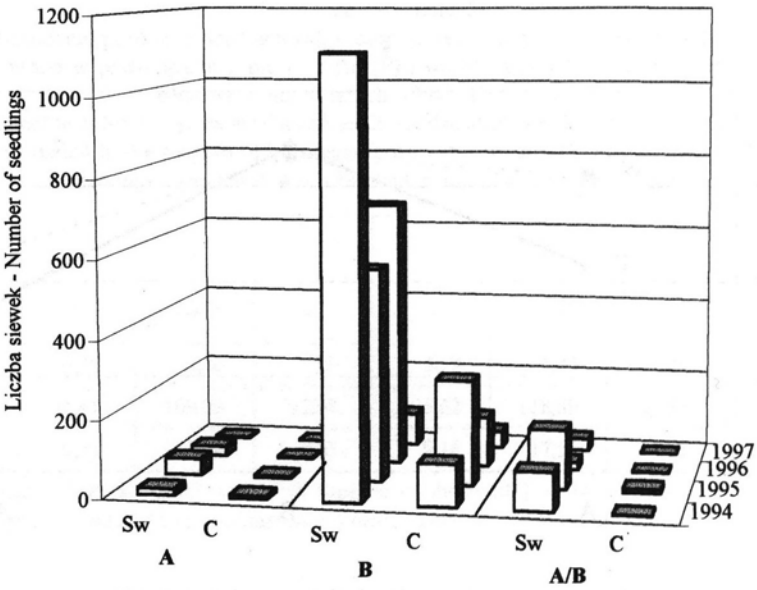

Ryc. 5. Liczba siewek gatunków z grup A, B i A/B, wschodzących w latach 1993–1996 (I) z prób glebowych (n = 50 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) oraz w latach 1994–1997 (II) na poletkach (n = 12 poletek o powierzchni 0,25 m²) w grądzie z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (oryg.)

Fig. 5. Number of seedlings of species belonging to the groups A, B and A/B, which emerged in the years 1993–1996 (I) from soil samples (n = 50 samples 0,1 m² in area and 5 cm deep) and in the years 1994–1997 (II) on plots (n = 12 plots, 0,25 m² in area) in oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand (orig.)



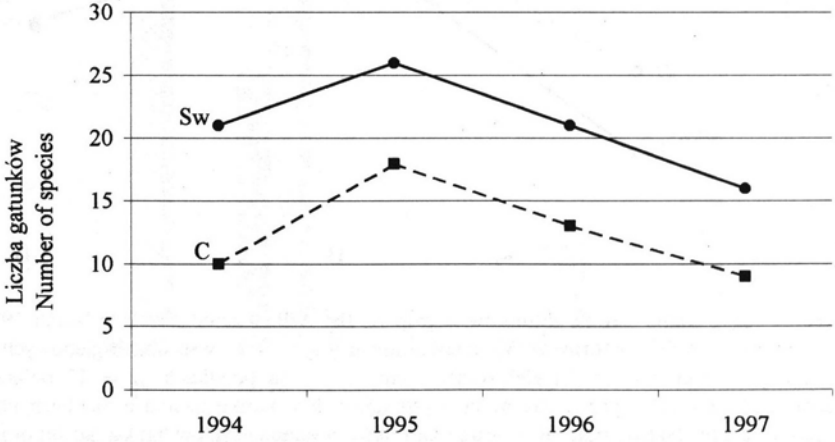

Ryc. 6. Średnie zagęszczenie siewek gatunków z grup A, B i A/B, wschodzących w latach 1994–1997 w grądzie z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (oryg.): I – w próbach glebowych (n = 50 prób, każda o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm); II – na poletkach (n = 12 poletek, każde o powierzchni 0,25 $m^2$); A – grupa gatunków występujących w banku nasion a nieobecnych w runie lub trafiających się tam sporadycznie; B – grupa gatunków występujących w banku nasion oraz w runie ze zbliżoną frekwencją

Fig. 6. Mean density of seedlings of species from the groups A,B and A/B, which emerged in the period 1994–1997 in oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand (orig.): I – in soil samples (n = 50 samples, each 0,1 $m^2$ in area, 5 cm deep); II – on plots (n = 12 plots, each 0,25 $m^2$ in area); A – a group of species occurring in seed bank and absent from herb layer or found there sporadically; B – a group of species occurring with similar frequency in seed bank and herb layer




Ryc. 7. Liczba siewek gatunków z grup A, B i A/B wschodzących w latach 1994–1997 na poletkach (n = 12 poletek, o powierzchni 0,25 m²), usytuowanych w miejscach silnie zacienionych (C) oraz w lukach świetlnych (Sw) naturalnego lasu grądowego (oryg.)

Fig. 7. Number of seedlings of species from the group A, B and A/B, which emerged in the years 1994–1997 on plots (n = 12 plots, 0,25 m² in area), situated in deep shade (C) and in sunny gaps (Sw) in natural oak-hornbeam forest (orig.)




Ryc. 8. Liczba gatunków siewek wschodzących w latach 1994–1997 na poletkach (n = 12 poletek o powierzchni 0,25 m²) usytuowanych w miejscach silnie zacienionych (C) oraz w lukach świetlnych (Sw) naturalnego lasu grądowego (oryg.)

Fig. 8. Number of species of seedlings, which emerged in the years 1994–1997 on plots (n = 12 plots, each 0,25 m² in area), situated in deep shade (C) and in sunny gaps (Sw) in natural oak-hornbeam forest (orig.)

1. Zagęszczenia banków nasion gatunków grup A, B, A/B w płatach o pierwotnym i wtórnym drzewostanie oraz liczby siewek tych grup gatunków wzeszłych w lukach runa (Tab. 5, 5a; Ryc. 5, 6).
2. Liczbę gatunków oraz liczebność siewek poszczególnych grup wzeszłych w ciągu czterech lat w lukach usytuowanych w miejscach o pierwotnie niskim i wysokim pokryciu runem (Tab. 6; Ryc. 7, 8).

Stwierdzono, że zagęszczenie banku nasion gatunków z grupy A było ponad dziesięciokrotnie wyższe we wtórnym płacie lasu, niż w pierwotnym. Szczególnie dotyczyło to gatunków *Juncus effusus*, *Trifolium repens*, *Hypericum perforatum*, *Scrophularia nodosa* i *Epilobium hirsutum*. W sztucznych lukach, w runie, różnice w zagęszczeniu siewek tych gatunków w płacie pierwotnym i wtórnym okazały się nieistotne (Tab. 5a). Na poletkach usytuowanych pod pierwotnym i wtórnym drzewostanem wschodziła bardzo podobna liczba siewek *Juncus effusus* lub *Trifolium repens*. Gatunki te w banku nasion płatu z wtórnym drzewostanem były odpowiednio 8- i 24-krotnie liczniejsze, niż w płacie pierwotnym.

Analiza porównawcza wschodów siewek na poletkach w grupie gatunków B wskazuje, że w ciągu czterech lat, wśród trzynastu gatunków nie znaleziono tylko jednego, *Stachys sylvatica* (Tab. 5). W banku nasion zagęszczenie tych gatunków w płacie z pierwotnym i wtórnym drzewostanem było zbliżone (Tab. 5a). Zanotowano łącznie 6581 siewek w próbach pobranych spod pierwotnego drzewostanu i 5117 – spod wtórnego drzewostanu. Nieco większe różnice notowano we wschodach na poletkach. W ciągu czterech lat wzeszło łącznie 1227 siewek na poletkach umieszczonych pod drzewostanem pierwotnym i 2512 – pod wtórnym (Ryc. 5).

W płacie wtórnym fitocenozy bank nasion gatunków z grupy A jest jedynie o około 10% mniej liczny od banku nasion gatunków z grupy B (Ryc. 6), natomiast w płacie pierwotnym bank nasion gatunków z grupy B jest ponad piętnastokrotnie

Tabela 6 – Table 6

Wyniki testu t-Studenta porównań średnich zagęszczeń siewek/poletko w jednym roku ($n = 6 \times 0{,}25\ m^2$). Poletka usytuowano w lukach świetlnych w miejscach o wysokim pokryciu runem (luka) oraz w miejscach zacienionych (cień) o niskim pokryciu runem. Obserwacje wschodów siewek prowadzono w latach 1994–1997 (oryg.)

Values of t-Student test for comparison of mean seedlings densities per plot in one year ($n = 6 \times 0{,}25\ m^2$). The plots were situated in light gaps in places with dense herb layer and in shaded places with sparse vegetation cover. Seedlings emergence was observed from 1994 to 1997 (orig.)

| Grupa gatunków Group of species | Luka Gap | | | Cień Shade | | | Test t-Studenta t-Student test |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $\bar{x}$ | ±SD | Σ | $\bar{x}$ | ±SD | Σ | |
| A | 14,33 | 16,59 | 86 | 4 | 4,04 | 24 | 2,4469 |
| B | 488,33 | 323,08 | 2930 | 157,5 | 60,34 | 945 | 2,5705 |
| A/B | 52,5 | 48,43 | 315 | 5,16 | 9,82 | 31 | 2,5705 |

Wartość krytyczna (Critical value) = 2,2280; Stopień swobody (df:) = 24 + 24 – 2 = 46; $\alpha = 0{,}05$; $\bar{x} \pm SD$ – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation)

liczniejszy. Te relacje nie są odzwierciedlane we wschodach siewek na poletkach. Zarówno pod drzewostanem pierwotnym, jak i wtórnym wyraźnie dominują siewki gatunków obecnych w runie. Liczba siewek gatunków grupy A jest bardzo niska. (Tab. 5, 5a; Ryc. 5).

Wyniki czteroletnich obserwacji wschodów siewek na poletkach wskazują, że w banku nasion grądu jest grupa gatunków, których nasiona wystepują stosunkowo licznie w glebie, szczególnie w miejscach w przeszłości silnie zaburzonych. Siewki tych gatunków nie wschodzą nawet w warunkach stworzenia teoretycznie bezpiecznego miejsca do kiełkowania (usunięcia konkurencji korzeniowej i wzruszenia powierzchniowej warstwy gleby). Nie wschodzą one również wówczas, gdy nie wystąpi silne zaburzenie w warstwie drzewostanu i związany z tym dopływ światła do dna lasu (Tab. 6; Ryc. 7). Bardzo nieliczne wschody siewek gatunków tej grupy, również w okresie bezlistnym świadczą, że do stymulacji kiełkowania konieczne jest głębsze naruszenie powierzchni gleby.

W sztucznie utworzonych lukach w warstwie runa stosunek liczby siewek gatunków, które formują trwałe, kilkunasto- lub kilkudziesięcioletnie banki nasion, do siewek gatunków, które występują w runie, a ich trwałość nie przekracza 2–5 lat, wynosi 1:34. Gdy z tych samych płatów fitocenozy, na podstwawie wschodów siewek w szklarni oceniono bank nasion, to okazało się, że gatunki zaliczane do grupy A stanowią ponad jedną czwartą banku. Wydaje się, że podstawową przyczyną, dla której takie gatunki jak *Juncus effusus*, *Trifolium repens*, *Hypericum perforatum* i *Epilobium montanum* nie wschodzą tak licznie, pomimo dużego banku nasion, jest brak zaburzeń w warstwie drzewostanu oraz bardzo płytkie wzruszanie powierzchni gleby w sztucznie utworzonych lukach. Obserwacje wschodów siewek na poletkach potwierdziły postawione hipotezy, że większość gatunków runa potrzebuje do wschodów drobnych zaburzeń w warstwie runa lub ściółce liściowej, a ich wschody nie są uzależnione od wystąpienia prześwietleń w koronach drzew. Potwierdzają to również wyniki badań PIROŻNIKOW (1998) nad wpływem zaburzeń na pojaw siewek w grądzie Puszczy Białowieskiej.

### 3.4.3. Tolerancja na zacienienie gatunków tworzących banki nasion

**Wymagania świetlne gatunków w bankach nasion.** Szeroko powtarzana w literaturze teza, że banki nasion zbiorowisk leśnych, szczególnie lasów liściastych naszej strefy klimatycznej, są tworzone wyłącznie przez gatunki o wysokich wymaganiach świetlnych, przez wiele lat nie była weryfikowana na podstawie wyników badań w autentycznie pierwotnych zbiorowiskach leśnych (PICKETT, MCDONNEL 1989; WARR i in. 1993).

Badania nad bankiem nasion grądu Puszczy Białowieskiej (PIROŻNIKOW 1983; FALIŃSKA 1996; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997, JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998) pokazały, że gatunki runa bardzo często pojawiają się w banku i nie zawsze charakteryzują się wysokimi wymaganiami świetlnymi. Skłoniło to do poszukiwania zależności między warunkami świetlnymi panującymi na dnie lasu a tolerancją

na zacienienie gatunków wchodzących w skład banku nasion danego zbiorowiska (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998). Postawiono następujące hipotezy::

1. Gatunki obecne w trwałych bankach nasion mają wysokie wymagania świetlne i kiełkują pod wpływem zmian warunków mikrosiedliskowych wywołanych tworzeniem się luk świetlnych w pokrywie roślinnej (LECK i in. 1989).
2. W różnych pod względem warunków świetlnych typach zbiorowisk leśnych (cienisty grąd i świetlista dąbrowa) niezależnie od wymagań świetlnych poszczególnych gatunków w runie, w banku nasion będą dominować gatunki światłożądne (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998).

Porównano banki nasion dwóch różnych pod względem warunków świetlnych typów zbiorowisk leśnych – cienistego lasu ze zwartym drzewostanem, w którym dominuje grab (*Tilio-Carpinetum typicum*) oraz świetlistego lasu z dobrym dostępem światła do warstwy runa ze względu na małe zwarcie koron dębów tworzących drzewostan (*Potentillo albae- Quercetum*). Wszystkie gatunki znalezione w runie lub banku nasion zaklasyfikowano do jednej z trzech grup wyróżnionych na podstawie różnic we frekwencji występowania w banku i runie (Tab. 7). Wyróżniono grupę „bankową", która zawierała gatunki występujące wyłącznie w banku nasion lub znajdowane w pokrywie roślinnej sporadycznie. Druga grupa „bankowo-runowa" skupia gatunki występujące ze zbliżoną częstotliwością w banku nasion i w runie oraz grupa „runowa", obejmująca gatunki notowane w runie lasu, a nieobecne lub sporadycznie znajdowane w banku (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998).

Stwierdzono, że zarówno w dąbrowie jak i w grądzie, współczynniki podobieństwa między bankiem nasion a runem, obliczone dla składu gatunkowego oraz frekwencji, wynosiły powyżej 70%, natomiast współczynnik podobieństwa dla kompozycji gatunkowej obu banków był znacznie niższy i wynosił tylko 40%. W obu przypadkach widoczny był wyraźny wpływ kompozycji florystycznej runa na strukturę gatunkową banku nasion.

W dąbrowie wzorzec wymagań świetlnych gatunków w banku nasion i runie okazał się prawie identyczny (Ryc. 9, 10). Gatunki o wysokich wymaganiach świetlnych (L = 6,7 lub 8), stanowiły ponad 50%, zarówno w banku jak i w runie. W lesie grądowym w banku nasion znalazło się więcej gatunków o wyższych wymaganiach świetlnych, niż w warstwie runa (Ryc. 9, 10). Gatunki o średnich wymaganiach świetlnych (L = 3, 4 i 5), które dominowały w warstwie runa (> 60%), stanowiły jedynie około 30% w banku nasion. Natomiast gatunki o wysokich wymaganiach świetlnych (L = 6 – 9), stanowiły ponad połowę banku nasion, a ich udział w runie nie przekraczał 20%.

Wyniki badań w dąbrowie i grądzie wydają się potwierdzać szeroko akceptowaną tezę, że formowanie trwałych banków nasion jest strategią przeżycia, typową dla gatunków o wysokich wymaganiach świetlnych. Spośród 36 gatunków tzw. bankowych, czyli tych które występowały znacznie częściej w banku niż w runie, aż trzydzieści miało wysokie wymagania świetlne. Są wśród nich m.in. *Epilobium montanum*, *Juncus* sp., *Hypericum* sp., *Origanum vulgare*, *Luzula pilosa*, *Trifolium repens* i *Stellaria media*. Są one powszechnie wymieniane jako gatunki tworzące najbardziej trwałe banki nasion. Maksymalny wiek *Trifolium repens* to 460 lat,

*Juncus* sp. – powyżej 73 lat, *Hypericum* sp. – powyżej 45, *Epilobium montanum* – powyżej 40, *Origanum vulgare* – powyżej 20, a *Stellaria media* – powyżej 660 lat (dane za THOMPSONEM i in. 1997). Wielu autorów podkreśla, że rodzaje *Epilobium*, *Hypericum* i *Juncus* są trwałymi komponentami banków nasion bardzo różnych zbiorowisk roślinnych i w wielu przypadkach stanowią ponad 70–80% wszystkich nasion w glebie (ROBERTS, VANKAT 1991; MILBERG 1992, 1995; WARR i in. 1994).

Tabela 7 – Table 7

Frekwencja gatunków w banku nasion i runie oraz liczba siewek wzeszłych w próbach glebowych (n = 2 × 20 prób × 4000 cm³) pobranych w cienistym lesie grądowym *Tilio-Carpinetum typicum* (G) oraz świetlistej dąbrowie *Potentillo albae-Quercetum* (D) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998)

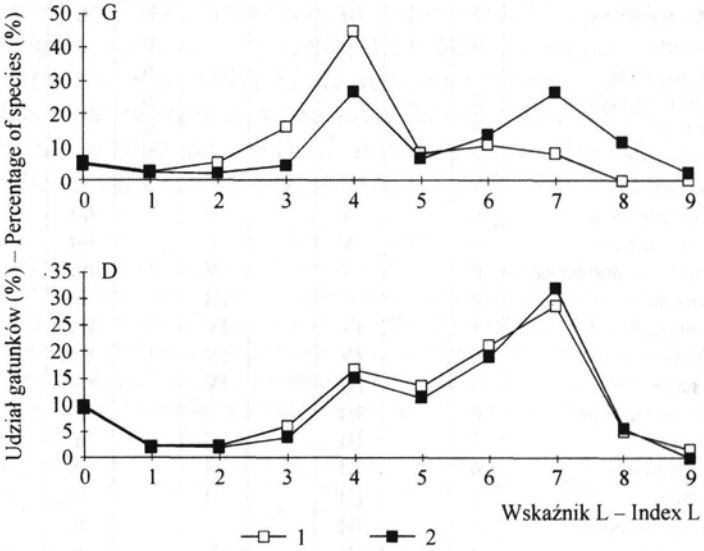
The frequency of species in seed bank and herb layer and the number of seedlings emerging in soil samples (n = 2 × 20 samples × 4000 cm³) taken from shady hornbeam forest *Tilio-Carpinetum typicum* (G) and from light oak forest *Potentillo albae-Quercetum* (D) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998)

| Lp. No. | Gatunek Species | L | Bank nasion Seed bank | | Runo Herb layer | | Typ Type | | Liczba siewek Number of seedlings | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | G | D | G | D | G | D | G | D |
| 1 | *Urtica dioica* | 0 | V | V | V | III | b-r | b | 3324 | 311 |
| 2 | *Moehringia trinervia* | 4 | V | V | III | III | b | b | 148 | 178 |
| 3 | *Betula pendula* | 7 | V | V | I | I | b | b | 305 | 175 |
| 4 | *Chrysosplenium alternifolium* | 4 | V | | V | | b-r | | 464 | |
| 5 | *Geranium robertianum* | 5 | V | | V | | b-r | | 63 | |
| 6 | *Stellaria nemorum* | 4 | V | | V | | b-r | | 90 | |
| 7 | *Impatiens noli-tangere* | 4 | V | | V | | b-r | | 75 | |
| 8 | *Cardamine flexuosa* | 6 | V | | III | | b | | 303 | |
| 9 | *Carpinus betulus* | 4 | IV | III | III | V | b-r | r | 28 | 11 |
| 10 | *Ranunculus lanuginosus* | 3 | IV | III | IV | I | b-r | b-r | 58 | 3 |
| 11 | *Stellaria media* | 6 | IV | III | I | | b | b | 64 | 14 |
| 12 | *Stellaria holostea* | 5 | III | IV | III | V | b-r | b-r | 18 | 74 |
| 13 | *Oxalis acetosella* | 1 | III | I | V | III | r | r | 21 | 1 |
| 14 | *Lapsana communis* | 5 | III | IV | III | II | b-r | b | 57 | 52 |
| 15 | *Geum urbanum* | 4 | III | I | III | III | b-r | r | 63 | 1 |
| 16 | *Epilobium montanum* | 4 | III | IV | | II | b | b | 8 | 43 |
| 17 | *Glechoma hederacea* | 6 | III | | IV | | b-r | | 25 | |
| 18 | *Stachys sylvatica* | 4 | III | | III | | b-r | | 15 | |
| 19 | *Rumex sanguineus* | 4 | III | | II | | b-r | | 43 | |
| 20 | *Ranunculus repens* | 6 | III | | I | | b | | 53 | |
| 21 | *Juncus* sp. | 8 | III | I | | | b | b | 31 | 2 |
| 22 | *Trifolium repens* | 8 | III | | | | b | | 5 | |
| 23 | *Rubus idaeus* | 7 | II | I | II | I | b-r | b-r | 5 | 1 |
| 24 | *Carex sylvatica* | 2 | II | | I | | b-r | | 4 | |
| 25 | *Plantago media* | 7 | II | | | | b | | 7 | |
| 26 | *Anemone nemorosa* | 0 | I | IV | V | IV | r | b-r | 1 | 18 |
| 27 | *Viola riviniana* | 4 | I | IV | I | V | b-r | b-r | 1 | 25 |
| 28 | *Lathyrus vernus* | 4 | I | I | I | IV | b-r | r | 15 | 4 |
| 29 | *Vicia cracca* | 7 | I | II | | III | b | b-r | 19 | 4 |
| 30 | *Galeopsis tetrahit* | 7 | I | II | III | | r | b | 4 | 8 |
| 31 | *Scrophularia nodosa* | 4 | I | I | | I | b | b-r | 4 | 7 |
| 32 | *Lamiastrum galeobdolon* | 3 | I | | V | | r | | 3 | |
| 33 | *Gnaphalium uliginosum* | 7 | I | I | | | b | b | 21 | 1 |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 34 | *Taraxacum officinale* | 7 | I | I | | | b | b | 2 | 1 |
| 35 | *Rumex acetosa* | 8 | I | | | | b | | 50 | |
| 36 | *Rumex obtusifolius* | 7 | I | | | | b | | 5 | |
| 37 | *Ranunculus flammula* | 7 | I | | | | b | | 4 | |
| 38 | *Peplis portula* | 8 | I | | | | b | | 4 | |
| 39 | *Spergula arvensis* | 6 | I | | | | b | | 2 | |
| 40 | *Gypsophila muralis* | 8 | I | | | | b | | 2 | |
| 41 | *Veronica chamaedrys* | 6 | | V | | V | | b-r | | 273 |
| 42 | *Clinopodium vulgare* | 7 | | V | | V | | b-r | | 80 |
| 43 | *Calamagrostis arundinacea* | 6 | | V | | V | | b-r | | 41 |
| 44 | *Galium boreale* | 6 | | V | | III | | b | | 512 |
| 45 | *Galium schultesii* | 5 | | IV | | IV | | b-r | | 147 |
| 46 | *Ajuga reptans* | 6 | | IV | | IV | | b-r | | 22 |
| 47 | *Rubus saxatilis* | 7 | | III | | IV | | b-r | | 12 |
| 48 | *Hypericum maculatum* | 8 | | III | | I | | b | | 37 |
| 49 | *Origanum vulgare* | 7 | | III | | I | | b | | 28 |
| 50 | *Veronica officinalis* | 6 | | III | | I | | b | | 12 |
| 51 | *Luzula pilosa* | 2 | | III | | I | | b | | 9 |
| 52 | *Leontodon autumnalis* | 7 | | III | | | | b | | 6 |
| 53 | *Hepatica nobilis* | 4 | | II | | V | | r | | 3 |
| 54 | *Torilis japonica* | 6 | | II | | IV | | r | | 19 |
| 55 | *Ranunculus polyanthemos* | 6 | | II | | II | | b-r | | 5 |
| 56 | *Ranunculus acris* | 7 | | II | | II | | b-r | | 5 |
| 57 | *Lupinus polyphyllus* | 7 | | II | | | | b | | 5 |
| 58 | *Vicia sepium* | 0 | | I | | V | | r | | 1 |
| 59 | *Melittis melissophyllum* | 5 | | I | | V | | r | | 1 |
| 60 | *Thalictrum aquilegifolium* | 5 | | I | | III | | r | | 1 |
| 61 | *Trientalis europaea* | 5 | | I | | III | | r | | 1 |
| 62 | *Polygonum convolvulus* | 7 | | I | | I | | b-r | | 9 |
| 63 | *Astragalus glycyphyllos* | 6 | | I | | I | | b-r | | 2 |
| 64 | *Carex digitata* | 3 | | I | | I | | b-r | | 2 |
| 65 | *Hypericum montanum* | 8 | | I | | I | | b-r | | 2 |
| 66 | *Phyteuma spicatum* | 0 | | I | | I | | b-r | | 2 |
| 67 | *Lathyrus pratensis* | 7 | | I | | I | | b-r | | 1 |
| 68 | *Stachys officinalis* | 7 | | I | | | | b | | 2 |
| Liczba siewek – Number of seedlings | | | | | | | | | 5789 | 2659 |
| Średnia liczba siewek w próbie – Mean number of seedlings per sample | | | | | | | | | 314,5±127,7 | 132,2±64,1 |

Klasy frekwencji: (I) < 0,125; (II) – 0,126–0,251; (III) – 0,251–0,500; (IV) – 0,501–0,750; (V) – 0,751–1,0. Gatunki obecne w banku nasion zaklasyfikowano na podstawie frekwencji w banku nasion i runie do trzech typów: (b) – gatunki obecne tylko w banku nasion lub przynajmniej dwie klasy częstsze w banku nasion niż w runie, (b-r) – gatunki występujące ze zbliżoną częstotliwością w banku nasion i runie, (r) – gatunki pojawiające się w runie z frekwencją conajmniej o dwie klasy wyższą niż w banku nasion; L – wskaźnik wymagań świetlnych (0–9) wg Ellenberga (LINDACHER 1995)
Gatunki w tabeli uporządkowano według malejącej frekwencji w banku nasion najpierw grądu następnie dąbrowy

Frequency classes: (I) < 0,125; (II) – 0,126–0,251; (III) – 0,251–0,500; (IV) – 0,501–0,750; (V) – 0,751–1,0. The classification of seed bank species based on the frequency classes; the specified types: (b) – species present only in the seed bank or at least two classes more frequently in the seed bank than the herb layer, (b-r) – species with similar probability of occurrence in the seed bank and in the herb layer, and (r) – species with a frequency at least two classes higher in the herb layer than in the seed bank. L – Ellenberg's light index values (0–9) (LINDACHER 1995)
Species in table are ordered in accordance with decreasing frequency in the seed bank; first are those from the hornbeam forest, followed by those from the oak forest




Ryc. 9. Udział gatunków o zróżnicowanych wskaźnikach wymagań świetlnych (L) w banku nasion i w runie lasu grądowego *Tilio-Carpinetum typicum* (G) oraz w świetlistej dąbrowie *Potentillo albae-Quercetum* (D) (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i in. 1998)

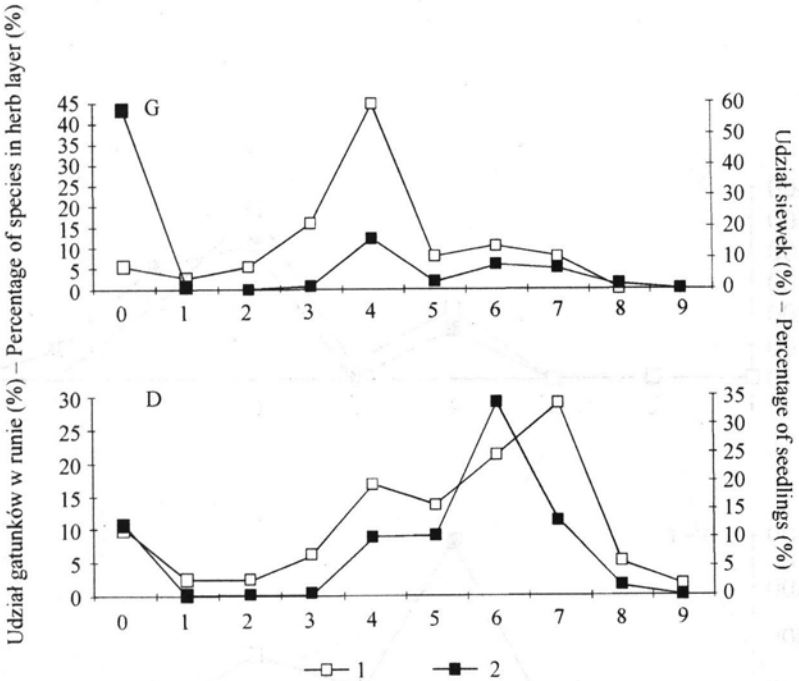
1 – runo; 2 – bank nasion

Fig. 9. Percentage of species with different light index (L) values in the seed bank and herb layer of the oak-hornbeam forest *Tilio-Carpinetum typicum* (G) and the oak forest *Potentillo albae-Quercetum* (D) (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998)

1 – herb layer; 2 – seed bank

HENDRY i in. (1994) stwierdzili, że zdolność nasion niektórych gatunków do przeżywania w glebie przez tak długi czas, np. *Epilobium*, *Origanum*, *Hypericum*, *Trifolium* oraz *Urtica*, jest związana z wysoką zawartością dehydroxyphenolu. Warte podkreślenia jest również i to, że w świetlistej dąbrowie około 50% banku nasion stanowiły nasiona należące do gatunków grupy „bankowej", natomiast w grądzie stanowiły one jedynie 15% (Ryc. 11). Według JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i in. (1998) w cienistym grądzie trwały bank nasion odgrywa znacznie mniejszą rolę, niż w świetlistej dąbrowie.

Bank nasion gatunków o zbliżonej frekwencji w runie i banku (typ b-r) jest znacznie obfitszy w grądzie, niż w świetlistej dąbrowie. Gatunki te charakteryzują się niższymi wymaganiami świetlnymi, niż występujące w dąbrowie (Ryc. 11). Wynik ten wydaje się oczywisty, biorąc pod uwagę fakt, że rośliny występujące w runie cienistego grądu nie mogą charakteryzować się wysokimi wymaganiami świetlnymi. W ogromnej większości są to gatunki, których wschody nie są uwarunkowane wystąpieniem luki w koronach drzew (grupa B) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).



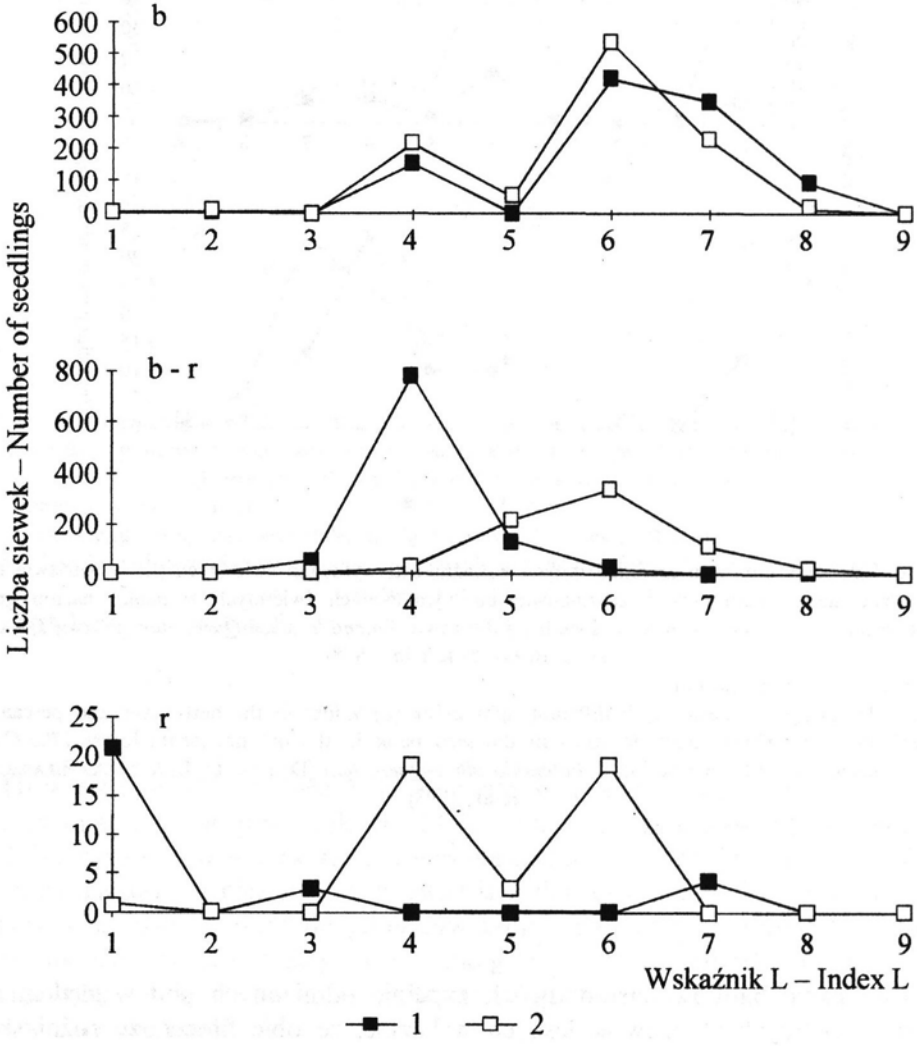

Ryc. 10. Udział gatunków o zróżnicowanych wskaźnikach wymagań świetlnych (L) w warstwie runa oraz udział siewek gatunków o zróżnicowanych wymaganiach świetlnych w banku nasion grądu *Tilio-Carpinetum typicum* (G) oraz w świetlistej dąbrowie *Potentillo albae-Quercetum* (D) (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i in. 1998)

1 – runo; 2 – bank nasion

Fig. 10. Percentage of species with different light index (L) values in the herb layer and percentage of seedlings with different light demands in the seed bank in the oak-hornbeam forest *Tilio-Carpinetum typicum* (G) and the oak forest *Potentillo albae-Quercetum* (D) (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998)

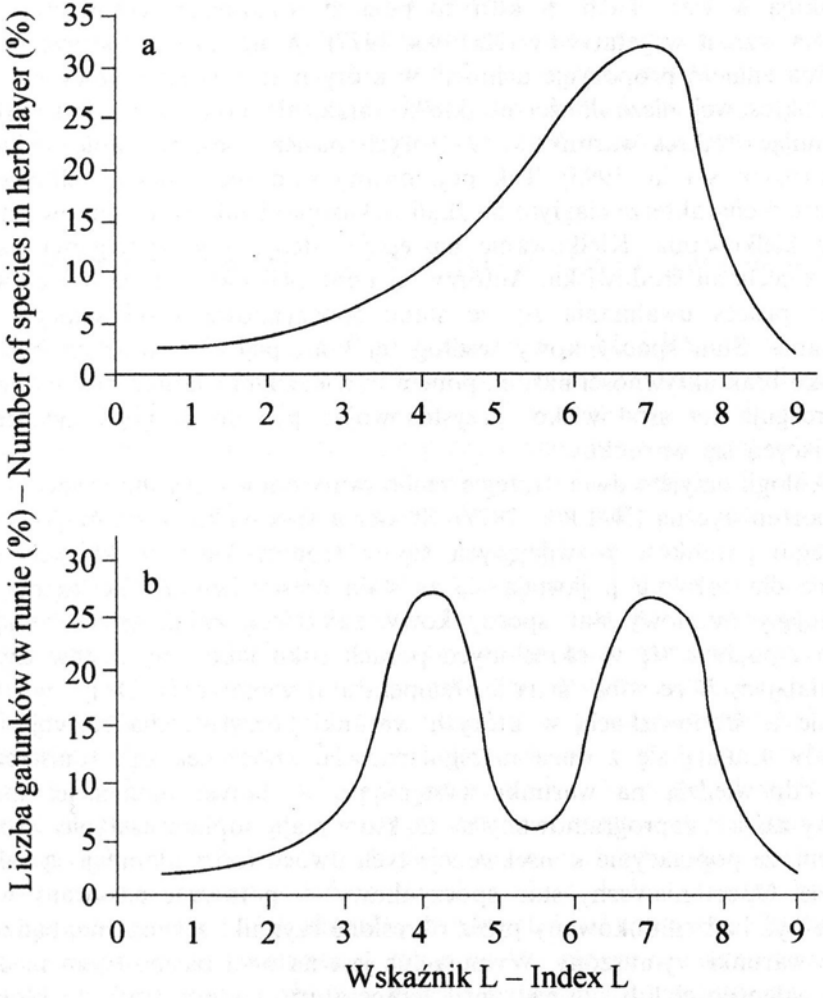
1 – herb layer; 2 – seed bank

Porównanie banków nasion dwóch zupełnie odmiennych pod względem warunków świetlnych zbiorowisk leśnych wskazuje, że obie fitocenozy różni skład gatunkowy oraz struktura banku nasion pod względem wymagań świetlnych. W przypadku cienistego lasu odpowiada mu model dwumodalnej krzywej z maksimum udziału przypadającego na gatunki o umiarkowanych i wysokich wymaganiach świetlnych (Ryc. 12). W przypadku lasu o dobrym dostępie światła do warstwy runa, strukturę wymagań świetlnych gatunków wchodzących w skład banku nasion obrazuje rozkład ujemnie skośny z maksimum przypadającym na gatunki o bardzo dużych wymaganiach świetlnych (JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998).




Ryc. 11. Liczba siewek o zróżnicowanym wskaźniku wymagań świetlnych (L) wschodzących z banku nasion grądu (1) i dąbrowy (2). Gatunki zaklasyfikowane do jednej z trzech grup jako: b – bankowe, b-r – bankowo-runowe, r – runowe. Objaśnienia patrz Tab. 7 (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i in. 1998)

Fig. 11. Number of seedlings with different light index (L) value, germinating from the seed banks of hornbeam forest (1) and oak forest (2). The species were classified as: b – "seed bank", b-r – "seed bank and herb layer", r – "herb layer". For explanations see Tab. 7 (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998)




Ryc. 12. Wzorzec struktury wymagań świetlnych gatunków formujących banki nasion w świetlistym (a) i zacienionym (b) lesie (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i in. 1998)

Fig. 12. Pattern of the light requirement structure of the species forming seed banks in a sunny (a) and a shady forest (b) (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998)

# 4. EKOFIZJOLOGICZNE UWARUNKOWANIA ZWIĄZANE Z TWORZENIEM TRWAŁEGO BANKU NASION W GLEBIE – ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE

## 4.1. Różnorodność stanów spoczynkowych

W fizjologii roślin pojęcie stanu spoczynkowego obejmuje wszelkie formy zahamowania zdolności zarodka do wzrostu (kiełkowania) (GRZESIUK, KULKA 1981), natomiast w ekologii spoczynek definiowany jest jako stan, w którym żywe nasiona nie kiełkują w warunkach, w których poziom wilgotności, temperatury i tlenu umożliwia wzrost wegetatywny (HARPER 1977). W nowszej literaturze ekologicznej można znaleźć propozycje definicji, w których stan spoczynkowy nie oznacza jedynie okresowej niezdolności do kiełkowania, ale pojmowany jest jako cecha determinująca zakres warunków, w których nasienie jest w stanie wykiełkować (VLEESHOUWERS i in. 1995). Tak pojmowany stan spoczynkowy charakteryzuje zmienność o charakterze ciągłym na skali wskazującej zakres warunków odpowiednich do kiełkowania. Kiełkowanie następuje wtedy, gdy wymagania nasion są zgodne z cechami środowiska. Autorzy tej koncepcji uważają, że należy wyraźnie odróżnić proces uwalniania się ze stanu spoczynkowego od samego procesu kiełkowania. Stan spoczynkowy według tej koncepcji nie powinien być traktowany jako brak aktywności nasion, ponieważ w każdym stadium nasiona w sposób ciągły reagują na środowisko, przystosowując poziom swojego „uśpienia" do zmieniających się warunków.

W ekologii przyjęto dwie strategie zachowania stanu spoczynkowego – sezonową i oportunistyczną (HARPER 1977). Strategia spoczynku sezonowego występuje u propagul gatunków rozwijających się w środowiskach, w których warunki korzystne dla rozwoju pojawiają się ze stałą częstotliwością. Zewnętrzny zegar, przełamujący sezonowy stan spoczynkowy, najczęściej związany jest z fotoperiodyzmem i pojawia się w określonych porach roku jako cały zestaw czynników współdziałających ze sobą (światło, temperatura, wilgotność). Drugi typ strategii występuje w środowiskach, w których warunki korzystne dla rozwoju nowych osobników trafiają się z dużą nieregularnością. Spoczynek oportunistyczny jest zawsze odpowiedzią na warunki występujące w danym momencie, spoczynek sezonowy zaś jest zaprogramowany na te, które mają dopiero nastąpić. Zrozumiałe jest zatem, że populacyjne konsekwencje tych dwóch form adaptacji są całkowicie odmienne. Oportunistyczny stan spoczynkowy – potocznie nazywany wtórnym – może być bądź indukowany przez określone czynniki zewnętrzne, bądź też jest przez te warunki wymuszony. Wymuszenie jest na ogół następstwem niedostatku światła, wilgotności lub odpowiedniej temperatury, co prowadzi do blokowania mechanizmów fizjologicznych, warunkujących proces kiełkowania.

Adaptacja do sezonowej, periodycznej zmienności warunków sprzyjających kiełkowaniu jest związana z bezwzględnym stanem spoczynkowym, który jest uwarunkowany genetycznie wewnętrznymi właściwościami nasion. Może on polegać

na niedojrzałości zarodka, występowaniu okryw nasiennych nieprzepuszczalnych dla wody i gazów, zawartości substancji hamujących kiełkowanie. Strategia sezonowego spoczynku polega na genetycznie zakodowanych specjalnych wymaganiach nasion co do warunków zewnętrznych, przez które muszą przejść np. okres niskich temperatur lub ich określone fluktuacje.

Strategia „trwałego banku nasion" jest związana bezpośrednio z tym, co HARPER (1977) nazywa oportunistczną strategią stanu spoczynkowego i polega często na wtórnym hamowaniu kiełkowania nasion w warunkach, w których siewki miałyby znikome szanse na dalszy rozwój. GRUBB (1988) podkreśla, że nasiona roślin, których wschody nie są uzależnione od wystąpienia w zbiorowisku zaburzenia wykazują zawsze bezwzględny typ spoczynku, natomiast gatunki reagujące natychmiastowym kiełkowaniem na zaburzenie, mogą wykazywać zarówno spoczynek bezwzględny, jak również wtórny lub wymuszony. Wysoki stopień nieregularności wystąpienia zaburzeń w danym miejscu faworyzuje gatunki, których stan spoczynkowy jest dostosowany do określonego typu wydarzeń stwarzających nowe miejsca do kolonizacji.

## 4.2. Polimorfizm spoczynkowy i zmienność stanów spoczynkowych

Przedstawione przez HARPERA (1977 ) oraz BASKIN J. M. i BASKIN C. C. (1989) kryteria podziału stanów spoczynkowych u nasion nie pozwalają na jednoznaczne odniesienie ich do klasyfikacji banków nasion. W warunkach naturalnych nasiona przed kiełkowaniem przechodzą na ogół przez różne stany spoczynkowe, co jest związane ze zmiennością warunków środowiskowych. THOMPSON i NAEEM (1996) w prostym eksperymencie pokazują, że wystarczy aby temperatura gleby wzrosła nawet o kilka stopni Celsjusza (mniej niż pięć), a stan spoczynkowy nasion *Betula pendula* zostaje przerwany. STANIFORTHE i CAVERSE (1979) przedstawiają wyniki badań nad nasionami *Persicaria maculata* (*Polygonaceae*), które jesienią, po dojrzeniu wpadają w stan głębokiego spoczynku, a następnie zimą przechodzą w spoczynek wymuszony, spowodowany niską temperaturą. Jeżeli wiosną następnego roku nie kiełkują to jest to efekt wtórnego stanu spoczynkowego, który może być przełamany dopiero po przebyciu drugiego okresu niskich temperatur.

ROBERTS (1972) uważa, że całkowita liczba nasion danej populacji jest sumą nasion żywych, znajdujących się w różnych stanach spoczynkowych, a także frakcji nasion martwych, tj. tych które wykiełkowały w nieodpowiednich warunkach. Na całkowitą liczbę nasion składają się również te, które utraciły żywotność wskutek procesów starzenia lub chorób grzybowych i bakteryjnych, zostały uszkodzone lub zjedzone przez zwierzęta, a także nasion pierwotnie martwych. Udział poszczególnych frakcji może różnić się między populacjami tego samego gatunku, ponieważ jest on uzależniony nie tylko od genetycznie uwarunkowanych właściwości nasion, lecz również od wielu czynników lokalnych. Bardzo trudny do jednoznacznego określenia jest udział nasion, które w krótkim czasie tracą żywotność wskutek oddziaływania patogenów, często grzybów, bądź też są zjadane lub uszkadzane przez

zwierzęta – kręgowce i bezkręgowce. Badania FALECKIEJ i GRZYWACZ (1984) nad nasionami *Impatiens noli-tangere* wykazały, że w łęgach jego propagule zasiedlane są głównie przez grzyby saprotroficzne, natomiast w grądzie – przez gatunki chorobotwórcze. Ścisłe określenie wielkości poszczególnych frakcji jest technicznie bardzo trudne do ustalenia i w literaturze stosunkowo niewiele jest doniesień pozwalających na generalizację.

Właściwa interpretacja ekologicznego znaczenia banków nasion w funkcjonowaniu zbiorowisk jest uzależniona od możliwości oceny, choćby w sposób pośredni, wieku nasion zalegających w glebie lub ich potencjalnej żywotności. Czas upływający od momentu wysiania do wschodów siewek jest bardzo zróżnicowany w obrębie tej samej populacji (FALIŃSKA, PIROŻNIKOW 1983; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1995). Zróżnicowanie to może dotyczyć także nasion pochodzących z tego samego osobnika lub nawet kwiatostanu (GUTTERMAN 1992) i znane jest jako zjawisko polimorfizmu spoczynkowego nasion (ESASHI, LEOPOLD 1968; HARPER 1977).

Klasycznym przykładem polimorfizmu spoczynkowego jest *Xanthium pensylvanicum*, którego dwa nasiona – górne i dolne – mieszczące się w tej samej kapsule nasiennej, różnią się znacznie terminem kiełkowania; górne są w stanie głębokiego uśpienia i kiełkują przynajmniej 12 miesięcy później (ESASHI, LEOPOLD 1968; HARPER 1977). U innego przedstawiciela rodziny *Asteraceae* stwierdzono, że prawie połowa nasion (niełupek) po wysianiu jest w stanie spoczynku bezwzględnego (nie kiełkują w żadnych przetestowanych warunkach), natomiast pozostałe są w stanie warunkowego spoczynku, który może być przerwany przez bardzo wąski zakres warunków środowisowych (BASKIN C. C., BASKIN J. M. 1996). Brak jest bezpośrednich dowodów na to, że zróżnicowany stan spoczynkowy nasion ma znaczący wpływ na liczebność populacji roślin. Wiadomo jednak, że przeżywalność sezonowych kohort może być silnie zróżnicowana, natomiast osobniki pochodzące z nasion o różnej długości stanu spoczynkowego mogą różnić się pod względem wielkości, płodności i przeżywalności (ANTONOVICS, LEVIN 1980). W niestabilnych środowiskach długowieczność nasion niewątpliwie zwiększa prawdopodobieństwo sukcesu reprodukcyjnego.

HARPER (1977) i GRIME (1979) traktują polimorfizm spoczynkowy jako formę adaptacji do warunków środowiskowych, podlegających częstym i niecyklicznym zaburzeniom. ALLEN i MAYER (1998) zwracają uwagę, że między ekotypami często występują różnice w rodzaju stanu spoczynkowego nasion pochodzących z populacji rozwijających się w odmiennych warunkach.

Zróżnicowanie stanu spoczynkowego propagul jest związane również z różnicami w ich budowie morfologicznej, co z kolei jest wyrazem przystosowań do odmiennego typu rozprzestrzeniania się, a szerzej – jest dowodem odmiennych strategii reprodukcyjnych. MURDOCH i ELLIS (1992) stwierdzają, że u *Chenopodium album* od 0,2 do 5% nasion zebranych na pięciu stanowiskach w Anglii i Walii to nasiona duże, brązowe, z cienką pokrywą nasienną i nie wykazujące stanu spoczynkowego w porównaniu z większością nasion, które są mniejsze, czarne, z grubymi łupinami nasiennymi i długowieczne. MCEVOY (1984) zaobserwował,

że u *Senecio jacobaea* nasiona z zewnętrznej części koszyczka różnią się morfologicznie od tych z jego centrum i wykazują znacznie wyższy stopień uśpienia. Nasiona o dłuższym stanie spoczynkowym są cięższe i opadają tuż przy roślinie macierzystej, podczas gdy pozostałe są lżejsze i roznoszone przez wiatr na dalekie odległości.

## 4.3. Indukcja wtórnego stanu spoczynkowego

Dla zbiorowisk leśnych charakterystycznym przykładem może być szeroko opisywane w literaturze ekologicznej zjawisko indukcji wtórnego stanu spoczynkowego przez daleką czerwień (FEDERER, TANNER 1966; GÓRSKI 1975; HOLMES, SMITH 1977; MURDOCH, ELLIS 1992; PONS 1992; DOROSZEWSKI 1994; REES 1997 i inni). W warunkach naturalnych, zwłaszcza w lasach liściastych, światło dochodzące do nasion, często jeszcze na roślinie macierzystej, przechodzi najpierw przez liście koron drzew. Tak przefiltrowane światło charakteryzuje się wyraźnie zredukowanym natężeniem wszystkich długości fal świetlnych w stosunku do światła dziennego, przy czym fotosyntetycznie aktywna część spektrum (400–700 nm) jest pochłaniana znacznie silniej (absorbcja chlorofilu). Skład spektralny światła przechodzącego przez korony drzew i padającego na nasiona różni się od światła białego wysokim udziałem fal dalekiej czerwieni (*fr*, *far-red*) i niskim udziałem fal czerwonych (*r*, *red*).

Wykazano, że wzajemny stosunek długości fal (*r*:*fr*) w nie filtrowanym świetle dziennym wynosi w przybliżeniu 1,2, a korony drzew mogą zredukować tę wartość do 0,2, w zależności od indeksu powierzchni blaszki liściowej (FEDERER, TANNER 1966; STOUTJESDIJK 1972; HOLMS, SMITH 1977; PONS 1983). Odpowiedź rośliny, polegająca na wydłużeniu żywotności nasion będących pod wpływem zacienienia okapem liści, jest traktowana jako cecha wykształcona ewolucyjnie, zwiększająca prawdopodobieństwo sukcesu reprodukcyjnego przez uniemożliwienie kiełkowania w warunkach niekorzystnych dla rozwoju siewek, np. w warunkach silnej konkurencji. Nasiona w stanie wtórnego spoczynku dostają się do gleby i tam oczekują na impuls przerywający stan uśpienia. Przyczyną takich impulsów są szeroko rozumiane zaburzenia, które np. w lasach liściastych powodują gwałtowny dopływ światła do powierzchniowych warstw gleby, gdzie występuje bank nasion oczekujących.

Indukowanie wtórnego spoczynku u nasion dojrzewających pod okapem liści było przedmiotem wielu szczegółowych badań (GÓRSKI 1975; GÓRSKI i in. 1977, 1978, 1999; GÓRSKI, GÓRSKA 1979). Po przebadaniu prawie 500 gatunków roślin naczyniowych z Polski stwierdzono, że przefiltrowane światło powoduje silne zahamowanie kiełkowania u 35% z nich, natomiast tylko u 19% nie obserwowano żadnych reakcji fitochromowych. Reszta gatunków reagowała słabą lub średnią inhibicją kiełkowania. Warto podkreślić, że zacienienie przez liście indukowało stan spoczynku we wszystkich fotoblastycznie dodatnich nasionach, natomiast u niewrażliwych na światło – tylko 58% nasion. Wyniki te potwierdzałyby często powtarzaną

hipotezę, że strategia przeżycia, związana z wytwarzaniem trwałych banków nasion, jest charakterystyczna dla gatunków silnie światłożądnych. Kiełkowanie nasion wydobytych z gleby na powierzchnię jest uzależnione od promieniowania o odpowiednio niskim stosunku *fr*:*r*. Samo wydobycie nasion na powierzchnię przy nadal gęstym okapie koron drzew nie przerywa ich stanu spoczynkowego.

Należy jednak wyraźnie podkreślić, że nie zawsze przyczyną wtórnego stanu spoczynkowego nasion w lasach jest indukcja światłem przechodzącym przez korony drzew. Wielu ekologów i ekofizjologów uważa, że co prawda stwierdzono indukowanie stanu spoczynkowego nasion u gatunków runa lasów liściastych strefy umiarkowanej, ale mechanizm ten nie ma większego znaczenia, ponieważ, np. wczesną wiosną, gdy drzewa pozbawione są liści, większość nasion wtedy kiełkuje. Podkreśla się, że jednoznaczna interpretacja zjawiska indukcji wtórnego stanu spoczynkowego przez daleką czerwień jest dodatkowo komplikowana przez nakładanie się oddziaływań innych czynników środowiskowych, np. temperaturę, wilgotność lub długość dnia (PONS 1992). Niektórzy ekolodzy uważają, że skoro większość eksperymentów dotyczących tego zjawiska była przeprowadzana na nasionach dopiero co zebranych lub przechowywanych i suchych to interpretacji wyników nie można rozciągać na nasiona pochodzące z glebowego banku nasion.

FENNER (1985) donosi, że wtórny stan spoczynkowy może być również indukowany przez długotrwałą ekspozycję nasion na świetle słonecznym. Ekologiczne znaczenie takiej fotoinhibicji nie jest do końca jasne, ale najczęściej można spotkać się z tłumaczeniem, że jest to unikanie kiełkowania nasion nie przykrytych w miejscach, gdzie warunki nie są odpowiednie do wschodów. W tym przypadku, oprócz czynnika świetlnego, dużą rolę odgrywają wilgotność podłoża i temperatura, których nie sposób rozpatrywać osobno.

Znane jest również zjawisko wtórnego spoczynku u nasion spowodowanego przez brak światła w glebie lub przez jego znikome natężenie. Najczęściej uważa się, że mechanizm ten zabezpiecza przed kiełkowaniem nasiona występujące zbyt głęboko w glebie (GRIME 1981). Ponadto można spotkać również doniesienia, w których występowanie dużego i trwałego banku nasion w danym zbiorowisku przypisuje się jednocześnie oddziaływaniu światła przefiltrowanego przez okap liści, jak również głębokiemu zaleganiu nasion w glebie (TEKETAY 1998).

## 4.4. Weryfikacja hipotezy o wpływie dalekiej podczerwieni na stan spoczynkowy nasion – na podstawie badań własnych

JANKOWSKA-BŁASZCZUK i GRUBB (1997) badając bank nasion naturalnego grądu w Puszczy Białowieskiej postawili hipotezę, że stan spoczynkowy u niektórych gatunków runa grądu, obecnych również w banku nasion, który jest indukowany niskim natężeniem padającego światła i zmianami w składzie spektralnym po przejściu przez okap liści (wysoki udział fal dalekiej czerwieni), nie musi być

przerwany przez dopływ światła słonecznego o pełnym zakresie widma. Dotyczy to wyróżnionych przez autorów gatunków z grupy B, dla której wystarczającym impulsem do kiełkowania są drobne zaburzenia w warstwie runa przy nie zmienionym zacienieniu koronami drzew. Sprawdzono reakcję nasion pięciu gatunków z tej grupy (*Cardamine flexuosa*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lapsana communis*, *Moehringia trinervia* oraz *Stellaria nemorum*) na naświetlanie światłem różnej jakości w warunkach niższej i wyższej temperatury (Tab. 8). Wykazano, że u czterech spośród nich występuje istotne zahamowanie kiełkowania w ciemności przy niższej temperaturze; jedynie *Cardamine flexuosa* zachowywał się podobnie przy temperaturze wyższej. Tylko jeden gatunek, *Lapsana communis*, wykazywał statystycznie istotne różnice w kiełkowaniu przy świetle wzbogaconym w daleką czerwień. Pewne tendencje do podobnego zachowania widoczne były u *Chrysosplenium alternifolium* (29±8% przy słabym natężeniu światła i tylko 16±7% przy świetle typu *fr*). Warto zaznaczyć, że po naświetleniu nasion *Chrysosplenium* światłem *fr* i przeniesieniu do

Tabela 8 – Table 8

Średni procent kiełkowania (x±SD, n = 4×25 nasion) wybranych gatunków z grupy B w różnych warunkach świetlnych i temperaturowych, w dwu następujących po sobie okresach, wyższej i niższej temperatury (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997)

Mean percentage of germination (x±SD, n = 4×25 seeds) of selected group B species in different light conditions, and two successive periods, the first with high temperature and the second with low one (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997)

| Warunki eksperymentu<br>Conditions of experiment | Wysokie natężenie światła<br>High light | Niskie natężenie światła<br>Low light | Światło wzbogacone w daleką czerwień<br>Far-red-enriched light | Ciemność<br>Darkness |
|---|---|---|---|---|
| Wysoka temperatura (przez 21 dni)<br>High temperature (over 21 days) | | | | |
| *Cardamine flexuosa* | 68±4.7[a] | 89±1.3[a] | 67±5.4[a] | 20±2.2[b] |
| *Chrysosplenium alternifolium* | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Lapsana communis** | 24±5.7 | 22±5.5 | 15±2.4 | 23±2.6 |
| *Moehringia trinervia** | 2.0±0.6 | 0 | 0 | 4.0±1.4 |
| *Stellaria nemorum** | 8.0±0.8 | 1.0±0.5 | 2.0±1.0 | 12±1.8 |
| Dodatkowe kiełkowanie w niższych temperaturach (przez 14 dni)<br>Additional germination at lower temperature (over 14 days) | | | | |
| *Cardamine flexuosa** | 16±7.1 | 6.0±2.0 | 21±8.2 | 3.0±1.9 |
| *Chrysosplenium alternifolium* | 37±5.0[a] | 29±8.1[ab] | 16±6.7[b] | 0 |
| *Lapsana communis* | 33±11[a] | 33±11[a] | 8.0±3.3[b] | 1.0±1.0[b] |
| *Moehringia trinervia* | 52±11[a] | 17±4.7[b] | 16±1.6[b] | 0 |
| *Stellaria nemorum* | 62±5.3[a] | 30±2.6[b] | 52±5.4[a] | 14±3.5[c] |

Wartości w tych samych liniach oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie (P > 0,05), * – ANOVA wykazuje brak istotnej reakcji kiełkowania na zastosowane promieniowanie

Values in the same line carrying the same letter are not significantly different (P > 0,05), * – ANOVA yielded no significant treatment effect

światła białego, nastąpiła eksplozja kiełkowania, podczas gdy nasiona poddawane stale napromieniowaniu światłem białym o dużej intensywności kiełkowały bardzo słabo. Stwierdzono również, że kiełkowanie nasion *Cardamine flexuosa* z pewnością nie jest hamowane przez światło typu *fr*, natomiast nasiona *Stellaria nemorum* kiełkują lepiej pod wpływem dalekiej czerwieni, niż w świetle normalnym o niskim natężeniu (Tab. 8). Wyniki tych badań zdają się potwierdzać hipotezę, że bank nasion roślin zielnych z cienistych lasów liściastych składa się z nasion, dla których przełamanie stanu spoczynkowego nie jest związane z koniecznością wystąpienia dużej luki świetlnej w wyniku silnego zaburzenia, a kiełkowanie jest możliwe po pojawieniu się drobnych luk w runie lub po zmniejszeniu się konkurencji korzeniowej (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).

# 5. EKOLOGICZNE ZNACZENIE TRWAŁOŚCI BANKÓW NASION – ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE

## 5.1. Czynniki wpływające na trwałość nasion w glebie

Trwałość banku nasion, podobnie jak jego liczebność (zagęszczenie), jest podstawowym atrybutem decydującym o roli, jaką pełni on w funkcjonowaniu zbiorowiska. Trwałość banku, rozumiana jako potencjalnie maksymalna żywotność nasion w glebie jest z ewolucyjnego punktu widzenia związana z powstaniem stanu spoczynkowego nasion. Maksymalna długość tego stanu decyduje o długowieczności nasion. Z kolei wpływ na długowieczność mają warunki środowiskowe i właściwości biologiczne gatunku. Z długowiecznością nasion związane są również takie cechy nasion jak kształt, wielkość i głębokość zalegania w glebie.

### 5.1.1. Długowieczność nasion

Fenomen długowieczności nasion interesował badaczy już od dawna, choć nie analizowano znaczenia tego zjawiska w aspekcie ekologicznym. W historii badań nad długowiecznością nasion wyróżniają się dwa różne podejścia. Pierwsze polegało na bezpośredniej obserwacji nasion przechowywanych w glebie, drugie – na ocenie ich wieku na podstawie historii użytkowania terenu, z którego pobierano próby i przemian sukcesyjnych jego roślinności (COOK 1980).

Bezpośrednie obserwacje długowieczności nasion prowadzono już od drugiej połowy ubiegłego wieku. Próby nasion różnych gatunków zakopywano w pojemnikach i co pewien czas określano liczbę żywych nasion. Niektóre z tych eksperymentów trwały bardzo długo i dowiodły, że nasiona niektórych gatunków są długowieczne, np. żywotność nasion *Digitalis purpurea* sięga 100 lat, *Oenothera*

biennis, *Rumex crispus* i *Verbascum blattaria* – 80 lat (eksperymenty BEAL'A z 1879 r. i DUVELA z 1902 r., za KIVILAAN i BANDURSKIM 1973, 1981). Doświadczenia LEVISA (1973) prowadzone tą metodą pozwoliły stwierdzić, że nasiona roślin uprawnych i wielu traw gwałtownie traciły żywotność, podczas gdy roślin motylkowych, zwłaszcza chwastów i roślin ruderalnych, pozostawały żywe przez znacznie dłuższy okres. Ostatni tego typu eksperyment miał na celu określenie długowieczności trzydziestu gatunków, w tym po dziesięć z grup leśnych, chwastów oraz pochodzących z muraw napiaskowych i naskalnych. W ciągu sześciu lat od zakopania nasion w glebie porównywano żywotność nasion u gatunków należących do tej samej rodziny oraz w grupach ekologicznych tych gatunków (CSONTOS 1999). Stwierdzono jedynie duże podobieństwo w trwałości banków nasion traw, które zaliczono do banków krótkotrwałych [short-persistant] (2–5 lat żywotność w glebie).

THOMPSON i in. (1997) odnosi się dość sceptycznie do wyników takich eksperymentów i uważa, że nie mogą one dostarczyć dokładnych informacji o trwałości nasion w glebie. Głównym źródłem zmienności w takich eksperymentach jest typ gleby, głębokość zakopania nasion i stopień zaburzeń jakim podlegają podczas zalegania w glebie. Nasiona zakopane głębiej i przy niskim poziomie zaburzeń, generalnie wykazują dłuższą żywotność. Okazuje się, że oceny długowieczności nasion określone w takich eksperymentach są często przesadzone. Według cytowanych autorów bezpieczniej jest powiedzieć, że jeżeli nasiona określonego gatunku są krótkowieczne po sztucznym zakopaniu w glebie to w naturalnych warunkach będą one zachowywały się podobnie. Nie oznacza to jednak, że relacje odwrotne są prawdziwe. Badania wykazały, że sztucznie zakopane nasiona *Molinia caerulea* przeżyły co najmniej trzy lata, podczas gdy w warunkach naturalnych nie wykazywały cech trwałości (PONS 1989). W literaturze podobnych przykładów można znaleźć znacznie więcej.

Określenie maksymalnej żywotności nasion w glebie wymaga bardzo długiego czasu, niejednokrotnie przekraczającego długość życia samego eksperymentatora. THOMPSON i in. (1997) sugerują, że celem takich eksperymentów powinno być jedynie rozdzielenie gatunków na produkujące nasiona krótko- i długowieczne.

Drugie podejście w badaniach żywotności nasion polega na ocenie długotrwałości propagul na podstawie analizy porównawczej kompozycji florystycznej zbiorowiska i czasu, w którym prawdopodobieństwo wystąpienia danego gatunku na powierzchni jest bardzo wysokie. Badania takie prowadzi się w zbiorowiskach w różnych stadiach sukcesji wtórnej, gdzie znana jest data rozpoczęcia tych przemian, np. na łące po zaprzestaniu koszenia lub na ugorze. Na pastwisku po pięćdziesięciu ośmiu latach od zaprzestania uprawy, stwierdzono około 320 nasion/m$^2$. Były to prawie wyłącznie nasiona chwastów segetalnych (BRENCHLEY 1918, za MURDOCH i ELLIS 1992). Cytowane powszechnie prace CHIPPINDALE'A i MILTONA (1934), CHAMPNESSA i MORISSA (1948), LIPPERTA i HOPKINSA (1950), MAJOR'A i PYOTT'A (1966), LIVINGSTONE'A i ALLESIO (1968), HAYASHI i NUMATY (1971) oraz JALLAQU (1975) świadczą o znacznej długowieczności niektórych nasion, szczególnie chwastów i gatunków ruderalnych.

Trzeba jednak wyraźnie podkreślić, że ekologiczne znaczenie długowieczności nasion nie kończy się na określeniu potencjalnego czasu, w jakim żywe nasiona mogą pozostać w glebie. Eksperymenty, w których badano tempo wschodów siewek z banku nasion, przy jednoczesnym braku dopływu propagul z zewnątrz pokazały, że po pierwszych 2–3 latach liczba gatunków i żywych nasion w glebie bardzo gwałtownie spada (FALIŃSKA 1990, 1996). Nawet w przypadku trwałych banków nasion chwastów segetalnych, biorąc pod uwagę okres przynajmniej pięciu lat, liczba żywych nasion w glebie maleje ekspotencjalnie z roku na rok (ROBERTS, DAWKINS 1967; ROBERTS, FEAST 1973; ROBERTS, BODREL 1983).

W najnowszych badaniach banków nasion często określany jest indeks długowieczności dla poszczególnych gatunków. Wskaźnik ten został opracowany na podstawie danych zebranych w pracy zbiorowej THOMPSONA i in. (1997) i pochodzi z banków nasion Europy Północno-Zachodniej.

Analiza wykonana przez THOMPSONA i in. (1997) dotyczy głównie banków nasion zbiorowisk murawowych i segetalnych. Dane dotyczące banków nasion naturalnych zbiorowisk leśnych lub łąkowych są bardzo nieliczne. Brak również informacji o wielu gatunkach rzadko spotykanych w naturalnych ekosystemach. Podane tam dane, dotyczące długowieczności nasion poszczególnych gatunków, są w większości określone na podstawie porównań składu gatunkowego banku nasion i historii przemian pokrywy roślinnej badanego terenu. Wspomniani autorzy uważają, że dane te nie są reprezentatywne dla flory północno-zachodniej części Europy. W przypadku wielu gatunków słuszniejsze jest określanie długowieczności nasion na podstawie ich wielkości i kształtu (THOMPSON i in. 1993; BEKKER i in. 1998).

### 5.1.2. Typ ekosystemu

Długowieczność banków nasion określano również dla poszczególnych typów ekosystemów (BEKKER i in. 1998). Stwierdzono, że trwałość banków nasion wyrażona średnim wskaźnikiem długowieczności poszczególnych gatunków różni się istotnie w poszczególnych typach ekosystemów. Oceny takiej dokonano na podstawie fitosocjologicznej analizy zbiorowisk oraz danych dotyczących długowieczności nasion poszczególnych gatunków zebranych w opracowaniu zbiorowym THOMPSONA i in. (1997). Generalnie potwierdza się hipoteza HODGSONA i GRIME'A (1990), że trwałość banków nasion wzrasta wraz ze wzrostem intensywności zaburzeń w zbiorowisku. Wyniki wskazują, że w stabilnych i niezaburzanych zbiorowiskach leśnych w bankach nasion dominują gatunki o niskiej długowieczności, natomiast na polach uprawnych lub nieużytkach trwałość banków nasion jest znacząco wyższa. Potwierdzają się wcześniejsze przewidywania COHENA (1966), VENABLE'A, BROWNA (1988) i REESA (1993), że wzrastający poziom zaburzeń zbiorowiska jest zawsze przyczyną selekcji w kierunku wzrastającej trwałości nasion. Podkreśla się, że zwiększenie trwałości nasion jest związane z redukcją ich wielkości i zależy także od wielu fizjologicznych cech nasion.

Jednym z pierwszych ekologów, który badał relacje między wielkością nasion różnych gatunków a ich występowaniem w zbiorowiskach będących kolejnymi fazami sukcesji był SALISBURY (1942, 1974). Udowodniał on, że średnia masa nasion rośnie zgodnie z kierunkiem przemian sukcesyjnych. Gatunki wczesnosukcesyjne, np. lekkonasienne drzewa i krzewy, charakteryzują się drobnymi i bardzo licznymi nasionami przystosowanymi do zasiedlania miejsc odkrytych, często odległych od rośliny macierzystej. W zbiorowiskach ustabilizowanych i zbliżonych do klimaksowych, w których siewki narażone są na długotrwałe zacienienie, jedynie duże nasiona są w stanie zapewnić „status konkurencyjny" młodym osobnikom. Potwierdzeniem teorii SALISBUREGO (l.c.) jest powtarzane często w literaturze stwierdzenie, że banki nasion drzew są nietrwałe lub krótkotrwałe, co w praktyce oznacza, że utrzymanie na stałym poziomie zagęszczenia banku jest związane z koniecznością ciągłego i bezpośredniego obsiewu (MARQUIS 1975; FRASER 1976; PAYETTE i in. 1982; CONN i in. 1984; STAAF i in. 1987). THOMPSON (1992) uważa, że naturalna selekcja nie faworyzuje długotrwałej akumulacji w trwałym banku nasion długowiecznych dominantów stosunkowo stabilnych i rzadko zaburzanych zbiorowisk leśnych.

W ostatnich latach relacje między wielkością nasion a stanem dynamicznym zbiorowisk stały się przedmiotem wielu dyskusji (HODGSON, MACKEY 1986; MAZER 1989, 1990). THOMPSON i HODKINSON (1999) uważają, że zarzuty dotyczące błędów w zastosowaniu metod statystycznych przez SALISBUREGO (1974) nie mogą podważyć słuszności przedstawianej przez niego teorii.

### 5.1.3. Właściwości biologiczne gatunku

THOMPSON i in. (1998) badali związki między trwałością nasion a strategią życiową spokrewnionych ze sobą gatunków, porównując gatunki monokarpiczne z polikarpicznymi u rodzin, gdzie oba typy gatunków występują. Stwierdzono, że istnieje korelacja między długością życia a trwałością nasion. U gatunków o krótkim cyklu życiowym stwierdzono występowanie bardziej długowiecznych nasion. Wykazano także, że rośliny jednoroczne i dwuletnie prawie zawsze mają znacznie trwalszy bank nasion, niż spokrewnione rośliny wieloletnie. Odstępstwa od tej reguły występują najczęściej u rodzin charakteryzujących się wytwarzaniem twardej pokrywy nasiennej (*Malvaceae*, *Geraniaceae* i *Fabaceae*). Bardzo wyraźne różnice w trwałości nasion występują między gatunkami poly- i monokarpicznymi u *Primulaceae*, *Violaceae* i *Rosaceae*.

HARPER i in. (1970) oraz LEISHMAN i WESTOBY (1994) wykazali korelacje między wysokością rośliny, formą jej wzrostu a masą nasion. Stosunkowo krótka żywotność nasion roślin drzewiastych jest bezpośrednio związana z ich dużymi rozmiarami. Wiadomo, że późnosukcesyjne gatunki drzew wytwarzają nasiona przeciętnie kilkakrotnie cięższe, niż rośliny zielne. Jednym z ważniejszych elementów presji selekcyjnej oddziałującej na wielkość i kształt nasion są preferencje pokarmowe zwierząt odżywiających się nasionami (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1996, 1997).

Trudno jest jednoznacznie określić zależności między wielkością nasion a ich atrakcyjnością dla zwierząt, ale wiadomo że ptaki i ssaki preferują nasiona większe, przy czym znaczącą rolę odgrywa tu również wartość odżywcza i liczebność nasion. Według KERLIK i in. (1986) zwierzęta zbierają nasiona do wagi około 3 mg; lżejsze są rzadko konsumowane. Małe rozmiary nasion ułatwiają im wnikanie w szczeliny glebowe, co redukuje w znacznym stopniu niebezpieczeństwo zjedzenia przez zwierzęta (THOMPSON 1987).

### 5.1.4. Wielkość i kształt nasion a głębokość zalegania w glebie

Generalnie uważa się, że morfologia nasion i sposób rozmieszczenia ich w glebie jest cechą diagnostyczną pozwalającą określić czy dany gatunek może formować trwałe banki nasion (THOMPSON i in. 1993; BAKKER i in. 1996). Zakłada się, że żywe nasiona, zalegające głęboko w glebie, powinny być starsze niż te usytuowane na powierzchni (HARPER 1977; BROWN, OOSTERHUIS 1981; BEKKER i in. 1998). Jest to konsekwencją ruchu nasion w głąb gleby, który odbywa się powoli, a zatem krótko żyjące nasiona w głębszych warstwach gleby będą mniej liczne niż długowieczne. Takie założenie było podstawą wyróżnienia przez THOMPSONA i in. (1997) trzech klas długowieczności nasion i trwałości ich banków.

Zdolność wnikania nasienia do gleby jest bezpośrednio związana z jego wielkością i kształtem (THOMPSON 1987; GRIME 1989; BEKKER i in. 1998). Zwracano uwagę, że trudniej wnikają do gleby te nasiona, u których stosunek powierzchni do objętości jest wysoki, ponieważ mają one mniejszą szansę przeniknięcia w głąb szczelin glebowych lub bycie aktywnie zakopanymi przez faunę glebową (VAN DER REEST, ROGAR 1988; BERNHARDT 1995). THOMPSON i in. (1993) uważają, że określona kombinacja kształtu i masy nasienia jest skorelowana z jego długowiecznością. Stwierdzono, że długowieczne nasiona mają masę nie przekraczającą 3 mg, a wariancja ich długości, szerokości i wysokości jest mniejsza niż 0,14. Według BAKKERA i in. (1996a) wartość ta wynosi 0,093. W praktyce oznacza to kształt zbliżony do kulistego.

Eksperymentalne badania banków nasion przeprowadzane w murawach nawapiennych w Szwecji oraz na podtapianych łąkach pod Oxfordem potwierdziły hipotezę, że gatunki formujące nietrwałe banki mają nasiona o znacznie wyższej wariancji wielkości, niż gatunki o trwałych nasionach (BAKKER i in. 1996b; MCDONALD i in. 1996; BEKKER i in. 1998a). Stwierdzono, że jeżeli nasiona są bardzo małe to wariancja ich wymiarów nie ma znaczenia podczas ich wnikania do gleby (BEKKER i in. 1998a).

Już wcześniej wielu ekologów podkreślało, że duże nasiona są nieprzystosowane do wnikania w glebę. Ponadto posiadając większe zapasy pokarmowe dla rozwijającej się siewki, w znacznym stopniu uniezależniają ją od dopływu pierwiastków biofilnych, szczególnie w pierwszym okresie rozwoju. Siewki takich gatunków charakteryzują się na ogół znaczną tolerancją na zacienienie, a same nasiona nigdy nie tworzą trwałych banków glebowych. Takie cechy jak wielkość i kształt nasienia,

typ stanu spoczynkowego oraz tolerancja na zacienienie siewek są według wielu ekologów właściwościami silnie ze sobą skorelowanymi. W przypadku dużych nasion odnosi się to szczególnie do późnosukcesyjnych gatunków drzew.

### 5.1.5. Organizacja przestrzenna banków nasion

Jak dotąd brak jest szczegółowych informacji o żywotności nasion na różnych głębokościach w glebie. Wiadomo jednak, że ogromna większość propagul znajduje się w jej powierzchniowej warstwie, od 0 do 5 cm. Spadek liczebności nasion wraz z głębokością jest zjawiskiem szeroko udokumentowanym. Wielu autorów podaje, że najwięcej nasion jest w płytkiej warstwie gleb mineralnych, po czym następuje gwałtowny spadek ich liczebności (NUMATA i in. 1964; MOORE, WEIN 1977; HILL, STEVENS 1981; NAKAGOSHI 1981). Warto podkreślić, że ściółka i warstwa humusu zawierają mniej nasion niż gleba mineralna (HILL, STEWENS 1981). W pracach nad pionowym rozmieszczeniem banków nasion w lasach, zwłaszcza liściastych, często podkreślany jest fakt, że warstwa ściółki może zawierać znaczną liczbę nasion. Trudności w porównywaniu wyników badań z różnych stanowisk wynikają często z różnego sposobu pobierania prób. Niektórzy badacze nie pobierają próby ze ściółką, gdyż zakładają że zawiera ona jedynie nasiona z bezpośredniego obsiewu.

Na większych głębokościach w glebie na ogół częściej znajdowane są nasiona takich gatunków, które występują sporadycznie lub są nieobecne w pokrywie roślinnej. Potwierdza się zatem przytaczana opinia, że trwałość banków nasion jest dość ściśle związana z ich pionowym rozmieszczeniem w glebie. Stosunek liczby nasion znajdowanych w głębszych warstwach gleby (najczęściej 10 cm) i płytszych (przeważnie 5 cm), w przybliżeniu odzwierciedla wyniki obserwacji nad ich długowiecznością (BAKKER 1989; THOMPSON i in. 1997).

KJELLSON (1992) na podstawie pionowego rozmieszczenia nasion w glebie lasu liściastego wyróżnił trzy grupy gatunków: (1) o gwałtownie malejącym zagęszczeniu wraz z głębokością; (2) o równomiernym rozmieszczeniu; (3) o wyższym zagęszczeniu nasion w głębszych warstwach gleby.

Do pierwszej grupy gatunków należą: *Anemone nemorosa*, *Epilobium angustifolium*, *Millium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Stellaria holostea*, *Betula pubescens*, *Deschampsia caespitosa* i *Typha latifolia*. Drugą grupę tworzą *Carex sylvatica*, *Hypericum maculatum* i *Rubus fruticosus*, natomiast trzecią – *Rubus idaeus*, *Stellaria media*, *Juncus effusus*, *J. articulatus*, *Carex pilulifera*, *Poa annua* i *Scrophularia nodosa*.

Niektórzy ekolodzy uważają, że głębokość usytuowania nasion w glebie wpływa na ich przeżywalność. Na większych głębokościach tempo zamierania nasion jest przeważnie niższe (STOLLER, WAX 1974; FENNER 1985).

Jak wykazała SYMONIDES (1978) rozmieszczenie pionowe nasion w glebie nie jest stałe i zmienia się podczas sezonu wegetacyjnego. Jest ono zależne od mikroreliefu gleby i odległości od roślin owocujących. Głębokość zalegania nasion

ulega ciągłym zmianom przez oddziaływania różnych zwierząt, np. kopytnych, ryjących i dżdżownic, a także przez wymywanie i wmywanie przez wodę lub też w wyniku działalności człowieka. Nie zawsze te oddziaływania wpływają stymulująco na pojaw siewek. Według FALIŃSKIEGO (1986) przemieszczenie nasion w głąb gleby podczas buchtowania przez dziki znacznie ogranicza nie tylko pojaw siewek, ale również rozwój nowych roślin z propagul wegetatywnych.

Zmienność w pionowym rozmieszczeniu nasion w glebie, tzn. osobno na jej powierzchni, w ściółce, warstwach humusowej oraz mineralnej, rozpatrywano na tle przemian sukcesyjnych zbiorowiska. Badania takie, przeprowadzone między innymi przez GRABERA i THOMPSONA (1978) wykazały, że w próbach pochodzących z najmłodszych stanowisk (pięć lat po wyrębie lasu), w warstwie humusowej występowało około 38% całego banku nasion. Ponadto udział nasion w tej warstwie malał wraz z przebiegiem sukcesji. W lesie pierwotnym wyniósł tylko około 10%. W ściółce i w powierzchniowej warstwie gleby znaleziono od około 58% nasion na stanowiskach 5-letnich do ponad 85% – w klimaksowym lesie liściastym. W najgłębszej warstwie mineralnej gleby udział nasion nie przekraczał kilku procent, a sam bank nasion był nieliczny. Warto podkreślić, że tak rozmieszczony bank nasion, w zależności od wieku stanowiska, zawierał od 75 do ponad 95% nasion drzew i krzewów.

Znacznie mniej danych można znaleźć w literaturze na temat skupiskowości rozmieszczenia poszczególnych gatunków w banku nasion. KJELLSSON (1992) uważa, że istnieje związek między stopniem skupiskowości nasion a ich długowiecznością. Na podstawie badań w siedmiu zbiorowiskach lasów liściastych stwierdził, że organizacja przestrzenna banków nasion większości bylin formujących nietrwałe banki jest losowa, natomiast byliny tworzące trwałe banki wykazują większą skupiskowość.

## 5.2. Weryfikacja hipotezy o związku między masą nasion i głębokością ich zalegania w glebie a trwałością banku – na podstawie badań własnych

W celu zweryfikowania tak postawionej hipotezy dokonano oceny pionowego rozmieszczenia nasion w glebie na głębokości od 0 do 5 cm oraz od 5 do 10 cm w naturalnym lesie grądowym Puszczy Białowieskiej, w płacie z pierwotnym drzewostanem oraz w płacie z drzewostanem wtórnym (Tab. 9). Porównano rozkład pionowy gatunków z grupy A i B, czyli takich, które według JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i GRUBBA (1997) tworzą trwały bank nasion (grupa A) oraz pochodzą z bieżącego obsiewu, a wschody siewek nie są uzależnione od wystąpienia luki świetlnej w warstwie drzewostanu (grupa B). Postawiono hipotezę, że głębokość zalegania nasion w glebie jest związana z ich rozmiarami i długowiecznością, więc również z trwałością banku nasion.

Tabela 9 – Table 9

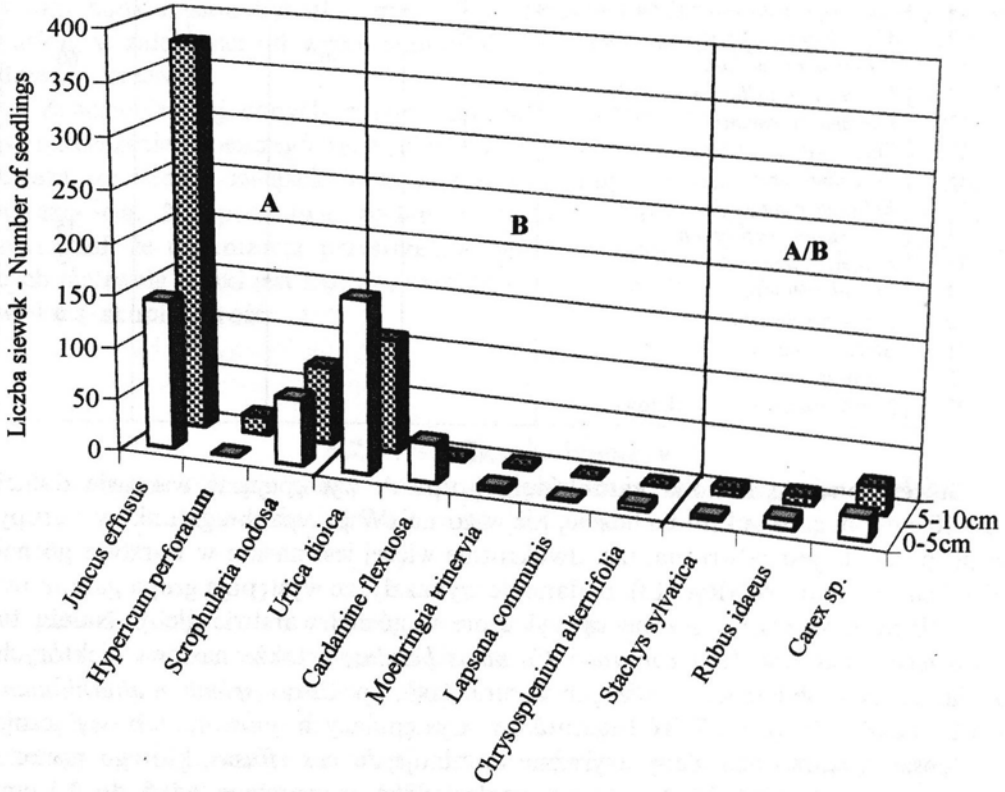
Siewki wschodzące z banku nasion z prób (n = 4 × 30 × 100 ml) pobranych na głębokości 0–5 oraz 5–10 cm w grądzie z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. Wschody siewek w 4 zbiorczych próbach (każda 3000 ml gleby) obserwowano przez 2 lata w nie ogrzewanej szklarni (oryg.)

Seedlings emerging from soil seed bank in samples (n = 4 × 30 × 100 ml) taken from the layers 0–5 cm and 5–10 cm in hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand. Germination in 4 collective samples (3000 ml of soil each) was observed for 2 years in an unheated glasshouse (orig.)

| Lp. No. | Gatunek Species | 0–5 cm | | 5–10 cm | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | P | W | P | W |
| 1 | *Juncus effusus* | 83 | 60 | 300 | 75 |
| 2 | *Urtica dioica* | 57 | 108 | 16 | 93 |
| 3 | *Betula pendula* | 47 | | | 11 |
| 4 | *Cardamine flexuosa* | 23 | 14 | 1 | |
| 5 | *Poaceae* | 20 | | | |
| 6 | *Carex* sp. | 19 | 1 | 11 | 15 |
| 7 | *Carpinus betulus* | 18 | | | |
| 8 | *Rubus idaeus* | 9 | | 6 | 2 |
| 9 | *Chrysosplenium alternifolium* | 4 | 1 | | |
| 10 | *Moehringia trinervia* | 4 | | 2 | |
| 11 | *Scrophularia nodosa* | 4 | 59 | 15 | 60 |
| 12 | *Veronica serpyllifolia* | 3 | | | 5 |
| 13 | *Lapsana communis* | 1 | | | |
| 14 | *Tilia cordata* | 1 | | | |
| 15 | *Coronilla varia* | | | 1 | |
| 16 | *Erigeron canadensis* | | | 1 | |
| 17 | *Hypericum perforatum* | | | 2 | 15 |
| 18 | *Lathyrus vernus* | | | | 3 |
| 19 | *Milium effusum* | | | 1 | |
| 20 | *Stachys sylvatica* | | | | 6 |
| 21 | *Stellaria media* | | | 1 | |
| 22 | *Vicia* sp. | | 2 | | |
| 23 | Nierozpoznane – Unknown | | | 1 | |

Stwierdzono, że nasiona gatunków z grupy A występują w warstwie dolnej (5–10 cm) ponad dwukrotnie liczniej niż w górnej. W przypadku gatunków z grupy B proporcja ta jest odwrotna, tzn. dwukrotnie więcej jest nasion w warstwie górnej (0–5 cm) niż w dolnej (Ryc. 13). Badania te wykazały, że występuje grupa gatunków, których nasiona rozmieszczone są wyłącznie w górnej warstwie gleby. Należą tu duże nasiona drzew *Tilia cordata* i *Carpinus betulus*, a także nasiona niektórych roślin zielnych obficie występujących w runie lasu, np. *Chrysosplenium alternifolium* i *Cardamine flexuosa*. Wśród gatunków występujących głównie lub wyłącznie w głębszych warstwach gleby, wyraźnie dominuje *Juncus effusus*, którego nasiona stanowią prawie 60% banku nasion znalezionego w warstwie od 5 do 10 cm; gatunek ten występuje znacznie mniej obficie w górnej warstwie gleby (ok. 25%). Nasiona nieobecnego w runie *Hypericum perforatum* znajdowano wyłącznie w głębszej warstwie gleby. Uzyskane wyniki potwierdzają hipotezę, że głębokość zalegania nasion w glebie jest związana z ich rozmiarami i długowiecznością, a zatem również

z trwałością banku. W głębszych warstwach gleby wyraźnie dominują nasiona mniejsze, które w większości przypadków nie pochodzą z bezpośredniego obsiewu. Niektóre gatunki charakteryzujące się drobnymi nasionami rozmieszczone są w glebie dość równomierne. Dotyczy to głównie *Urtica dioica* i *Scrophularia nodosa*, które tworzą obfite banki nasion w obu warstwach gleby. Rośliny te są obecne w runie lasu z różną frekwencją, przy czym pokrzywa występuje znacznie częściej niż trędownik (por. Tab. 2). Można przypuszczać, że część nasion tych gatunków może formować trwałe banki nasion, których żywotność przekracza pięć lat. Wskazują na to również wyniki badań STAAFA i in. (1987) oraz KJELLSONA (1992) prowadzone w buczynach i grądach. Badania rozmieszczenia banku nasion w grądzie nie potwierdziły wcześniejszych przypuszczeń autorki, że (1) w górnej warstwie gleby bank nasion jest liczniejszy, (2) między pierwotnym a wtórnym płatem grądu są duże różnice w liczebności banku w głębszych warstwach gleby. Brak tych różnic prawdopodobnie wynika z faktu, że próby gleby były pobierane wczesną wiosną, a zatem kiełkujące w szklarni nasiona nie pochodziły z bieżącego obsiewu, lecz miały już co najmniej rok.




Ryc. 13. Liczba siewek gatunków z grupy A, B i A/B wzeszłych z prób glebowych (n = 120 prób po 100 ml gleby), pobranych z głębokości 0–5 cm oraz 5–10 cm w lesie grądowym (oryg.)

Ryc. 13. Number of seedlings of species from the groups A, B and A/B that emerged from soil samples (n = 120 samples, 100 ml of soil), collected from the depth of 0–5 cm and 5–10 cm in oak-hornbeam forest (orig.)

# 6. MODELE FUNKCJONOWANIA BANKÓW NASION

## 6.1. Bilans „zysków i strat"

W literaturze ekologicznej można wyróżnić dwa podejścia w prezentacji funkcjonowania banku nasion. W pierwszym przedstawa się wszystkie lub tylko wybrane grupy czynników wpływających na zasoby żywych nasion w glebie (HARPER, WHITE 1974; HARPER 1977; PICKETT, MCDONNELL 1989; SIMPSON i in. 1989; CHAMBERS, MACMAHON 1994), natomiast w drugim – zależności między określonymi elementami banku, np. liczebnością, kompozycją florystyczną, udziałem poszczególnych grup gatunków i rozmieszczeniem w glebie a stanem dynamicznym zbiorowiska (VAN DER VALK, DAVIS 1978; NAKAGOSHI 1984, 1985, SYMONIDES 1986; FALIŃSKA 1999a, b).

Sama nazwa „bank" użyta dla określenia puli zdolnych do kiełkowania nasion zgromadzonych w glebie i na jej powierzchni (HARPER 1977) sugeruje, że jest to zmienna wypadkowa między wpływami a odpływami. Głównym źródłem wpływów jest deszcz nasion. W niektórych modelach rozróżnia się nasiona pochodzące z obsiewu lokalnego oraz przybyłe z dalszego dystansu. Na zagęszczenie deszczu nasion w danym punkcie wpływa kilka zmiennych. Są to: wysokość z jakiej opadają nasiona oraz odległość od źródła, zagęszczenie źródła nasion, zdolności dyspersyjne nasion (wielkość, masa, aparaty lotne) i aktywność czynnika dyspersyjnego, np. siła i częstość wiatrów. Wymienione elementy na ogół nie są uwzględniane w modelach. Prowadzone badania nad zależnością między liczbą opadających nasion a odległością od źródła wykazały, że tylko znikoma część nasion przenoszona jest na odległość kilkunastu metrów (znakowane nasiona *Senecio jacobaea* leżały w odległości do 4,6 m od źródła; tylko 0,05% było usytuowanych dalej). Podobne badania dla drzew, np. *Pinus echinata* pokazały, że w promieniu około 50 m spada ponad 85% nasion, dając średnie zagęszczenie 3,9–7,7 sztuk/m$^2$ (HARPER 1977).

O wielkości banku nasion decyduje również ich długowieczność wyrażona proporcją nasion akumulowanych w kolejnych latach do kiełkujących lub zamierających w jednostce czasu. Dane te były podstawą modelowania matematycznego, przeprowadzonego przez VENABLE'A i BROWNA (1988). Generalnie rozpatrywane są dwa podejścia: analizuje się zmienność banku nasion w ciągu roku lub między kolejnymi latami. W pierwszym przypadku występowanie licznych kohort w ciągu roku i związane z tym rozłożone w całym sezonie kiełkowanie jest faworyzowane przez wysoką zmienność stosunku liczby nasion produkowanych do kiełkujących między kolejnymi latami, jak również przez negatywną korelację między kohortami wczesnymi i późnymi. Oznacza to, że jeżeli dany rok jest korzystny dla kohorty nasion wczesnych, to jest jednocześnie niekorzystny dla kohorty nasion późnych. W drugim przypadku zmienność banku jest określana przez proporcje nasion kiełkujących w danym roku do pozostających w glebie na następny rok oraz przez współczynniki przeżywalności nasion będących w stanie spoczynku. Uważa się, że tworzenie trwałych banków nasion (ponad jeden rok) jest faworyzowane przez:

(1) małe prawdopodobieństwo wysokiej produkcji nasion; (2) dużą zmienność produkcji nasion między kolejnymi latami; (3) wysoki współczynnik przeżywalności nasion w glebie.

Ewolucyjna strategia stabilności zbiorowiska [the community evolutionary stable strategy] (COHEN 1987; ELLNER 1987) zakłada koewolucje gatunków o różnych strategiach stanu spoczynkowego nasion. W modelowym ujęciu, w środowisku charakteryzujacym się wysoką zmiennością, występują dwa skrajne typy przystosowań:

1. Tworzenie dużego banku nasion, z którego tylko część nasion kiełkuje w ciągu całego sezonu wegetacyjnego (wschody są rozciągnięte w czasie). Jest to tzw. kiełkowanie małego ryzyka, bo tylko niewielka frakcja nasion kiełkuje jednocześnie.
2. Kiełkuje bardzo wysoka frakcja nasion, tzw. wschody wysokiego ryzyka, w latach korzystnych dla danego gatunku. W pierwszym przypadku produkcja nasion w latach niekorzystnych i latach dobrych nie jest tak silnie zróżnicowana jak w drugim, gdzie występują ogromne różnice w produkcji nasion między latami.

W wielu pracach przedstawiających modele funkcjonowania populacji, znaleźć można zależności między długością stanu spoczynkowego nasion a dynamiką populacji (MACDONALD, WATKINSON 1981; SCHMIDT, LAWLOR 1983; SILVERTOWN 1988). Według MACARTHURA (1972) długość stanu spoczynkowego nasion może wpływać na strukturę przestrzenną populacji roślin jednorocznych. Populacje gatunków, których nasiona wykazują spoczynek trwały, cechuje bardziej skupiskowe rozmieszczenie banku nasion. Wzajemne relacje między wielkością banku a liczbą osobników wchodzących do populacji przedstawiane są w graficznych tabelach życia populacji poszczególnych gatunków (por. FALIŃSKA 1996). U roślin jednorocznych obraz sezonowej dynamiki populacji uzależniony jest od liczby kohort siewek pojawiających się w ciągu sezonu wegetacyjnego (SILVERTOVN 1988; SYMONIDES 1988).

Bank nasion jest układem dynamicznym. Czynnikami odpowiedzialnymi za spadek zagęszczenia banku są: (1) zamieranie nasion w glebie spowodowane przez patogeny; (2) zwierzęta zjadające nasiona lub przenoszące je w inne miejsca; (3) biologiczne starzenie się nasion i związana z tym utrata ich żywotności; (4) nieudane kiełkowanie z powodu zbyt dużej głębokości zalegania w glebie.

Niektórzy autorzy przenoszą terminologię „bankową" na grunt ekologiczny i piszą o „rachunkach bieżących", odpowiadających nietrwałym bankom nasion oraz o „rachunkach długoterminowych", gdzie nasiona zdeponowane są przez dłuższy czas (HARPER 1977; SILVERTON, LOVETT DOUST 1993).

## 6.2. Stan dynamiczny zbiorowiska

Określenie wzorca zmienności banku nasion w procesie przemian sukcesyjnych odbywa się na podstawie porównań dotyczących relacji między zmiennością w liczbie i frekwencji gatunków oraz zagęszczeniem nasion w banku a kompozycją

florystyczną zbiorowiska w kolejnych etapach jego przemian (OOSTING, HUMPHREYS 1940; LIVINGSTON, ALLESIO 1968; HAYASHI, NUMATA 1971; DONELAN, THOMPSON 1980; NAKAGOSHI 1985; SYMONIDES 1986; ROBERTS, VANKAT 1991; MILBERG 1995; BAKKER i in. 1996a; FALIŃSKA 1999a, b).

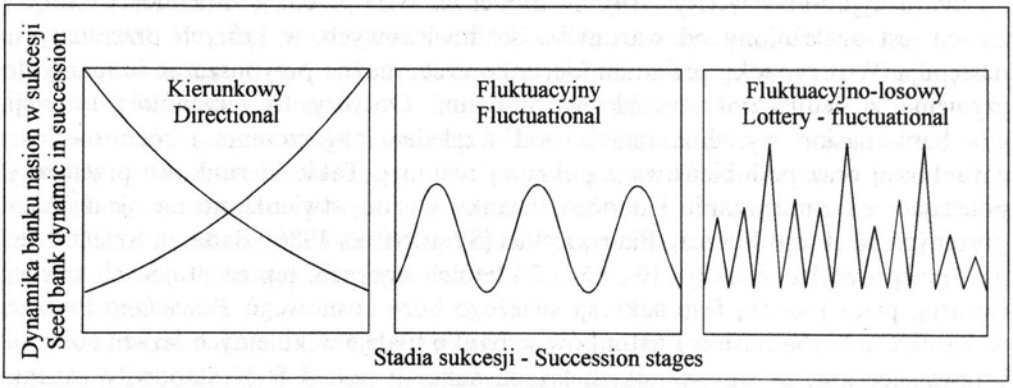
Większość prac dotyczących tego zagadnienia przedstawia wyniki badań będących analizą porównawczą bogactwa gatunkowego, wielkości banku nasion i pokrywy roślinnej w miejscach o udokumentowanym wieku przemian sukcesyjnych. Nieliczne prace przedstawiają przemiany banku nasion i pokrywy roślinnej na podstawie kilkudziesięcioletnich obserwacji tych samych płatów roślinności (FALIŃSKA 1999a, b). Inną kwestią jest poziom naturalności (pierwotności) zbiorowisk, w których przeprowadzane były badania. Duża ich część była wykonana w miejscach bardzo silnie przekształconych przez człowieka, a czas zaprzestania jednego z typów oddziaływań był często jedynym kryterium wyróżniania poszczególnych faz sukcesji (por. DONELAN, THOMPSON 1980). Nic zatem dziwnego, że w literaturze można spotkać całkowicie sprzeczne ze sobą konkluzje dotyczące zmienności i roli banków nasion w przemianach sukcesyjnych.

FALIŃSKA (1998) przedstawia trzy hipotetyczne wzorce zmienności banków nasion w przemianach sukcesyjnych: (1) kierunkowy; (2) fluktuacyjny oraz (3) fluktuacyjno-losowy (Ryc. 14). W modelach tych przebieg zmienności banków nasion jest uzależniony od warunków środowiskowych, w których przemiany te następują. W przypadku przemian kierunkowych, można przypuszczać że mamy do czynienia z siedliskami stosunkowo ubogimi. Dotyczy to szczególnie sytuacji, gdy bank nasion wyraźnie maleje pod względem zagęszczenia i różnorodności gatunkowej oraz podobieństwa z pokrywą roślinną. Takie kierunkowe przemiany, polegające na zmniejszaniu i ubożeniu banku nasion, stwierdzono na nieużytkach porolnych na skraju Puszczy Białowieskiej (SYMONIDES 1986). Badania SYMONIDES (l.c.) przeprowadzone na 6-, 10-, 16- i 26-letnich ugorach, reprezentujących trzecią, czwartą, piątą i szóstą fazę sukcesji świeżego boru sosnowego *Peucedano-Pinetum* wykazały, że liczba nasion i gatunków w banku maleje w kolejnych fazach sukcesji. Interesujące jest, że we wszystkich fazach sukcesji ponad 80% stanowiły gatunki obecne w płacie badanej fitocenozy. Lista gatunków dominujących w banku zmieniała się nieznacznie w kolejnych fazach sukcesji, przy czym nie w pełni odzwierciedlała ona dominację gatunków w deszczu nasion. Badania przeprowadzone przez autorkę w tym samym obiekcie 13 lat później, w zapustach jałowcowo-osikowych odpowiadających inicjalnej fazie terminalnego stadium sukcesji wtórnej (FALIŃSKI 1998), wykazały dalszy spadek zagęszczenia banku nasion z około 30 tys. do 4 tys. nasion/$m^2$ oraz spadek liczby gatunków w banku z 61 do 11 (Ryc. 15).

Cechą charakterystyczną banku nasion u późnego stadium sukcesyjnego serii borowej jest wyraźny wzrost zagęszczenia nasion *Calluna vulgaris* oraz *Spergula morisonii* (Tab. 10). Jak wykazały badania SYMONIDES (1986) oba te gatunki występowały również we wcześniejszych fazach przemian sukcesyjnych, ale ich zagęszczenie było kilku- lub kilkunastokrotnie niższe. Wśród bylin najtrwalszymi komponentami banków nasion w prawie wszystkich fazach sukcesji były *Corynephorus canescens*, *Rumex acetosella* i *Hypericum perforatum*.

O kierunkowych przemianach w bankach nasion podczas sukcesji, takich jak: zmniejszanie się zagęszczenia żywych propagul, postępujące ubóstwo gatunkowe, rosnące dysproporcje między kompozycją florystyczną pokrywy roślinnej a strukturą gatunkową banku donosili również DONELAN i THOMPSON (1980), KONIAK i EVERETT (1983), PICKETT i MCDONNELL (1989) oraz ROBERTS i VANKAT (1991).

W jednej z pierwszych prac dotyczących tego zagadnienia OOSTING i HUMPHREY (1940) stwierdzili, że w trwającej 112 lat serii sukcesyjnej od porzuconej uprawy do lasu dębowego, najwięcej nasion w banku zanotowano na poletkach jednorocznych, natomiast najwięcej gatunków pojawiło się po pięciu latach od porzucenia uprawy. Większość gatunków, które pojawiły się w banku na stanowiskach starszych niż piętnastoletnie nie znalazło się w składzie florystycznym zbiorowiska, choć były obecne we wcześniejszych stadiach sukcesyjnych. Cytowani autorzy stwierdzili, że gatunki te pozostawały w glebie żywe przez wiele lat i dawały początek populacjom pojawiającym się w późniejszych stadiach sukcesyjnych pod wpływem miejscowych zaburzeń. Do podobnych wniosków doszli również LIVINGSTONE i ALLESIO (1968), którzy pobrali próby gleb z szesnastu stanowisk




Ryc. 14. Modele przemian banków nasion w procesie sukcesji w zróżnicowanych warunkach środowiskowych (wg FALIŃSKIEJ 1998)

Fig. 14. Seed bank models of succession under various environmental conditions (acc. to FALIŃSKA 1998)

Ryc. 15. Zmiany w zagęszczeniu banku nasion w wybranych fazach sukcesji wtórnej w serii borowej *Peucedano-Pinetum* na nieużytkach porolnych na skraju Puszczy Białowieskiej. Na podstawie danych: stadia i fazy sukcesji wtórnej i czas ich trwania w latach wg FALIŃSKIEGO (1999); zagęszczenie banku nasion w stadium inicjalnym i optymalnym wg SYMONIDES (1986); zagęszczenie banku nasion w stadium terminalnym wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK, (oryg.)

Fig. 15. Changes in densities of seed bank in some secondary succession stages in the *Peucedano-Pinetum* series on abandoned fields on the edge of the Białowieża Forest. On the basis of: stages and phases of secondary succession and duration time in years acc. to FALIŃSKI (1999); density of seed bank in initial and optimal stages acc. to SYMONIDES (1986); density of seed bank in terminal stages acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK (orig.)

| | Stadium inicjalne<br>Initial stage | | | Stadium optymalne<br>Optimal stage | | Stadium terminalne<br>Terminal stage | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| | Murawy napiaskowe z *Koelerion glaucae* z synuzjami mchów i porostów<br>Perennial grasses herbs and lichens communities: *Koelerion glaucae* | | | Kompleks murawy napiaskowej z *Koelerion glaucae*, zbiorowiska porostów *Corniculario-Cladonietum* i jałowczyska<br>Complex of herb communities: *Koelerion glaucae* and *Juniperus brush* community | | Zapusty jałowcowo-osikowe<br>*Juniperus communis-Populus tremula-Pinus sylvestris*-brushwood community | |
| | wolne od jałowca<br>free of juniper | z pionierskimi jałowcami<br>with pioneer junipers | z jałowcami w fazie manifest. płci<br>with sex manifested junipers | faza młodsza<br>earlier phase | faza optymalna<br>optimal phase | faza młodsza<br>earlier phase | faza starsza<br>later phase |
| Czas trwania (lata)<br>Duration (years) | 2-5 | 5-12 | 8-15 | 12-18 | 15-40 | 35-55 | 50-80 |

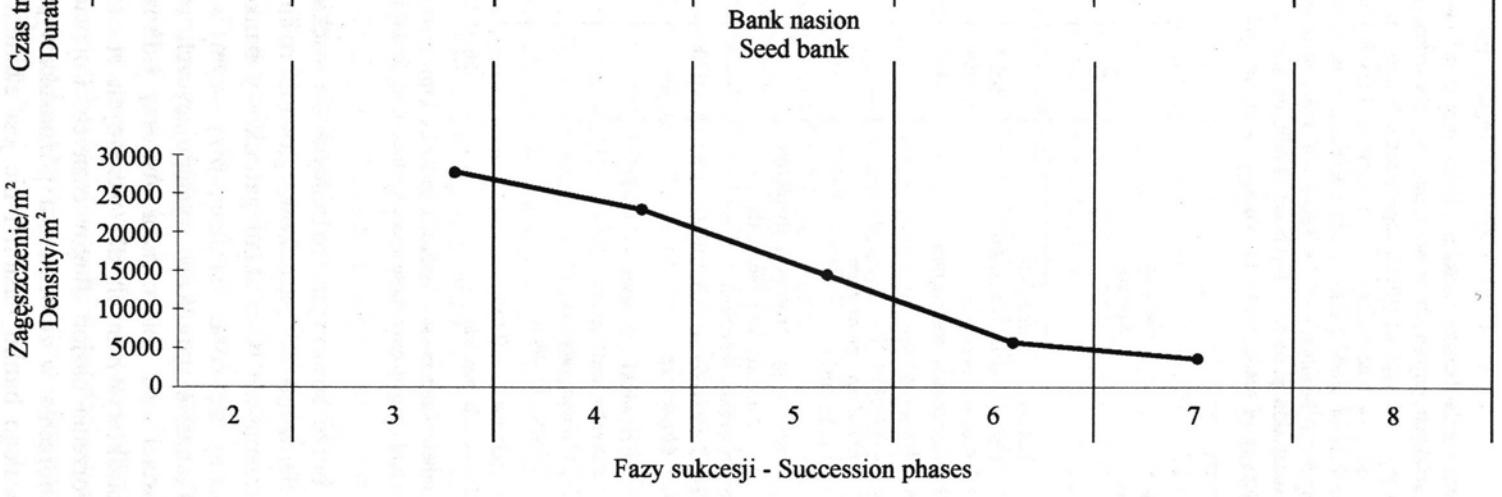


Tabela 10 – Table 10

Zagęszczenia banków nasion (liczba nasion/m$^2$) w procesie sukcesji wtórnej oraz po pożarze na nieużytkach porolnych w serii borowej *Peucedano-Pinetum*. Na podstawie danych: wyróżnienie faz sukcesji – FALIŃSKI (1999), zagęszczenie banków nasion fazy 3–6 – SYMONIDES (1986), zagęszczenie banków nasion fazy 7 – płatów spalonych i nie spalonych JANKOWSKA-BŁASZCZUK (oryg.)

Densities of seeds banks (seeds number/m$^2$) in course of secondary succession and after fire on the abandoned farmlands in the *Peucedano-Pinetum* series. On the basis of the following data: elaboration of succession phases – FALIŃSKI (1999), density of seeds banks in phase 3–6 – SYMONIDES (1986), density of seeds banks in phase 7 – burnt and unburnt patches JANKOWSKA-BŁASZCZUK (orig.)

| Lp. No. | Gatunek Species | Faza sukcesji – Succession phase | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 7 powierzchnia spalona burnt area |
| | Byliny – Perennials | | | | | | |
| 1 | *Corynephorus canescens* | 6227 | 4130 | 3670 | 1097 | 227 | 133 |
| 2 | *Rumex acetosella* | 253 | 273 | 83 | 36 | | 19 |
| 3 | *Hypericum perforatum* | 377 | 423 | 150 | 37 | 16 | 12 |
| 4 | *Juncus effusus* | | | | | | 23 |
| 5 | *Leontodon* sp. | | | | | | 12 |
| 6 | *Epilobium montanum* | | | | | 12 | 8 |
| 7 | *Carex hirta* | | | | | 8 | |
| | Rośliny jednoroczne i dwuletnie – Annuals and biennials | | | | | | |
| 8 | *Spergula morisonii* | | | 707 | 106 | 168 | 1333 |
| 9 | *Conyza canadensis* | 120 | | | | 78 | 8 |
| 10 | *Atriplex* sp. | | | | | 31 | |
| | Krzewinki i krzewy – Dwarf shrubs and shrubs | | | | | | |
| 11 | *Calluna vulgaris* | | 220 | 340 | 170 | 2835 | 14047 |
| 12 | *Frangula alnus* | | | | | 12 | |
| | Drzewa – Trees | | | | | | |
| 13 | *Betula pendula* | 56 | 77 | 110 | 140 | 98 | 23 |

W tabeli przedstawiono tylko te gatunki, które były obecne w banku nasion terminalnej fazy sukcesji
The table shows only these species which were found in the seed bank of the terminal stage of succession

w borze sosnowym, różniącym się wiekiem od 1 do 80 lat. W banku nasion stwierdzono 65 gatunków, głównie roślin segetalnych i ruderalnych. W miarę starzenia się boru skład gatunkowy banku i kompozycja florystyczna gatunków różniły się coraz bardziej, przy czym w 80-letnim borze znaleziono w banku kilkanaście gatunków występujących również w pokrywie roślinnej młodszej postaci tego zbiorowiska. Autorzy jednoznacznie stwierdzili, że wiele gatunków charakterystycznych dla wczesnych stadiów sukcesyjnych ma zdolność do wytworzenia nasion długowiecznych. Pojawienie się tych gatunków po wystąpieniu zaburzenia w zbiorowisku późnosukcesyjnym jest związane z uaktywnieniem się trwałego banku nasion i nie jest efektem z obsiewu z zewnątrz.

Badania prowadzone w porzuconych półnaturalnych zbiorowiskach trawiastych lub łąkowych, bardziej wskazują na fluktuacyjny niż kierunkowy charakter zmian zagęszczenia banku nasion (THOMPSON 1986; GRAHAM, HATCHINGS 1988; MILBERG 1992, 1995; FALIŃSKA 1999a, b). Dwudziestoletnie badania takich banków na porzuconych łąkach Polany Białowieskiej wykazały, że początkowo mały bank nasion wzrósł niemal trzykrotnie po piętnastu latach od zaprzestania użytkowania, a po dwudziestu latach powrócił do poziomu inicjalnego. Natomiast liczba gatunków malała wraz z przebiegiem sukcesji. Pomimo zmniejszania się liczby gatunków zaobserwowano wzrost zróżnicowania form życiowych. W późniejszym okresie przemian w banku pojawiły się nasiona wysokich bylin, drzew i krzewów. Współczynniki korelacji między pokrywą roślinną a bankiem nasion malały w toku sukcesji. Według FALIŃSKIEJ (1999a) kompozycja florystyczna banku nasion w kolejnych fazach sukcesji jest wynikiem oddziaływania zarówno bieżącej pokrywy roślinnej, jak również długotrwałej wymiany gatunków i choć, zmiany w liczbie gatunków mają charakter kierunkowy to przemiany banku nasion na żyznych, wilgotnych łąkach przybierają postać fluktuacji.

Ciągłe badania prowadzone przez 10 lat na ugorach wykazały, że frekwencja poszczególnych gatunków w banku oraz w pokrywie roślinnej zmienia się, przy czym trudno tu mówić o wyraźnych zmianach kierunkowych. Roczna eliminacja bezpośredniego obsiewu powoduje natomiast wyraźny spadek, zarówno wielkości banku nasion jak również bogactwa gatunkowego (LECK M. A., LECK C. F. 1998).

Szczegółowe badania w siedmiu zbiorowiskach zaroślowych i leśnych tej samej serii sukcesyjnej w strefie klimatu umiarkowanie chłodnego w Japonii wskazują na stosunkowo niewielkie podobieństwo między pokrywą roślinną a bankiem (współczynnik podobieństwa Sorensena wahał się między 32,7 a 66,7% i nie wykazywał żadnego trendu). Według NAKAGOSHI (1984, 1985) obserwowane zróżnicowanie było spowodowane głównie przez napływ nasion z zewnątrz, zwłaszcza gatunków anemochorycznych i endozoochorycznych. Badania te wykazują, że liczba nasion w banku gatunków owocujących rośnie we wczesnych fazach sukcesji wtórnej, niedługo po wycince lasu i osiąga swój szczyt w lesie wtórnym typu *Quercus-Castanea*, a następnie wyraźnie spada w klimaksowym zbiorowisku typu *Fagus-Lindera*.

Badania na porzuconych wilgotnych łąkach Polany Białowieskiej wskazują, że znaczna część gatunków jest obecna w banku nasion i w pokrywie roslinnej. Zmiany frekwencji obu składników są jednak bardzo znaczne. Nie zawsze więc wzrost częstości występowania danego gatunku w pokrywie roślinnej prowadzi do zwiększenia frekwencji nasion w banku (FALIŃSKA 1999a, b). Znajdowano gatunki, których udział w banku jest wyraźnie większy niż w runie, szczególnie w późniejszych fazach sukcesji, np. *Lychnis flos-cuculi*, *Galium palustre*, *Lythrum salicaria* i *Plantago lanceolata*, jak również takie, u których relacje te są odwrotne, np. niektóre gatunki z rodzaju *Carex*. W przypadku takich gatunków jak *Epilobium palustre*, *Urtica dioica* lub *Potentilla anserina*, charakterystyczna jest ciągłość występowania w banku nasion i absencja w pokrywie roślinnej niektórych faz sukcesyjnych. Udział gatunków z rodzaju *Juncus* lub *Scirpus* wzrasta znacznie w środkowych stadiach sukcesji, co nie ma odzwierciedlenia w pokrywie roślinnej (FALIŃSKA 1999a, b).

## 6.3. Funkcjonalne grupy gatunków

Wydaje się, że samo określenie zmian w zagęszczeniu i strukturze gatunkowej banku nasion nie wyjaśnia ich roli w przemianach sukcesyjnych zbiorowiska. Ważne znaczenie mają również biologiczne cechy gatunków, których strategia przeżycia jest związana z tworzeniem trwałych banków nasion. Istotny jest także udział tych gatunków w dynamice zbiorowisk. Najczęściej analizowany jest udział form biologicznych gatunków (rośliny jednoroczne, byliny, krzewy i drzewa, czasem wyodrębnia się również trawy i turzyce oraz wysokie ziołorośla). Porównuje się udział gatunków o różnym typie rozsiewania nasion w poszczególnych fazach przemian sukcesyjnych na powierzchni oraz w glebie; analizowana jest również masa nasion poszczególnych gatunków dominujących w banku oraz ich kształt (NAKAGOSHI 1984, 1985).

NAKAGOSHI (1984) wyróżnił dziewięć funkcjonalnych grup gatunków (typów; por. zestawienie poniżej). Dokonał tego na podstawie charakterystyki nasion, wybranych cech biologicznych gatunków oraz zagęszczenia banków nasion w siedmiu zbiorowiskach zaroślowych i leśnych tworzących kolejne fazy przemian sukcesyjnych. Autor przedstawia rolę poszczególnych grup gatunków w różnych fazach dynamiki zbiorowiska. Przy wyróżnieniu kolejnych grup wzięto pod uwagę następujące kryteria:

- dynamika sezonowa banku nasion danego gatunku – typy A, B, C odpowiadające II, III i IV typowi banków wg THOMPSONA i GRIME'A (1979);
- współczynnik kiełkowania w sezonie wegetacyjnym, tzw. negatywny współczynnik spoczynkowy wg GRIME i in. (1981);
- masa nasion (SALISBURY 1942; HARPER i in. 1970; BAKER 1972; NAKAGOSHI, SOGA 1981);
- długość korzenia pierwotnego u pojawiających się siewek oraz typ rozsiewania (RIDLEY 1930; LUFTENSTEINER 1979; NAKAGOSHI i SOGA 1981).

1. **Typ Erigeron**. Jednoroczne chwasty wytwarzające dużo drobnych i rozsiewanych przez wiatr nasion, które szybko kiełkują. Nie tworzą one dużych, trwałych banków nasion, szczególnie w zwartych kompleksach leśnych. Łatwo kolonizują zaburzone siedliska, np. opanowują świeżo powstałe luki, głównie miejsca nasłonecznione, pozbawione pokrywy roślinnej. Nieliczne nasiona takich gatunków znajdowano w bankach nasion w lasach (NAKAGOSHI 1985). Należą tu m.in. gatunki *Digitaria adscendens* i *Erigeron sumatriensis*, a w Europie (wg THOMPSONA 1992) – *Senecio vulgaris*.
2. **Typ Eupatorium**. Byliny o wysokich wymaganiach świetlnych, kolonizujące miejsca zaburzone i nie zacienione. Charakteryzują się one wysoką produkcją drobnych i anemochorycznych nasion, do momentu gdy ich witalność nie zostanie ograniczona przez zarastające krzewy i drzewa. Występują na porzuconych polach, łąkach, nad brzegami rzek, w miejscach po wycince lasu. Należą tu rodzaje: *Eupatorium*, *Solidago*, *Epilobium*, *Oenothera*, *Juncus*, *Carex*, *Agrostis*, *Festuca*, *Panicum* i *Poa*. Nasiona tych rodzajów często są znajdowane w bankach nasion lasów strefy umiarkowanej borealnej (OOSTING, HUMPHREYS 1940; KARPOV 1960; LIVINGSTON, ALLESSIO 1968; KELLMAN 1970, 1974; STRICKLER, EDGERTON 1976; HAYASHI 1977; HILL, STEVENS 1981; NAKAGOSHI 1985).
3. **Typ Disporum**. Geofity i inne byliny leśne, których nasiona roznoszone są głównie przez mrówki lub inne zwierzęta. W porównaniu z poprzednimi grupami ten typ charakteryzuje się niższą produkcją nasion na osobnika. Siewki mają długi system korzeniowy umożliwiający przebicie się przez grubą warstwę ściółki lasów liściastych. NAKAGOSHI (1984) zalicza tu następujące gatunki: *Majanthemum dilatatum*, *Viola grypoceras*, *Smilacina japonica*, *Viola vaginata* i *Oxalis japonica*. Z gatunków eurpejskich wg THOMPSON'A (1992) należą tu *Hyacinthoides nonscripta* i *Allium ursinum*.

4. **Typ Weigela**. Krzewy produkujące bardzo dużo nasion rozsiewanych przez wiatr (podobnie jak byliny z grupy **Eupatorium**). Nasiona te nie występują w zwartych i nie zaburzonych zbiorowiskach leśnych. W Europie, oprócz rodzaju *Weigela* należą tu również liczne gatunki z rodzaju *Salix* (THOMPSON 1992).
5. **Typ Rubus**. Krzewy, których nasiona rozsiewane są przez ptaki. Występują w bankach nasion różnych zbiorowisk, ale generalnie nie kiełkują w zbiorowiskach późnosukcesyjnych. Zarastają regenerujące się luki w drzewostanie i są często spotykane w miejscach po wycince drzew. Nasiona tej grupy są podobne do bylin typu **Eupatorium** i występują licznie w trwałych bankach nasion lasów liściastych oraz borealnych. NAKAGOSHI (1984) zalicza tu: *Sambucus* spp., *Aralia* spp., *Rhus* spp., *Ulex* spp., *Rubus* spp., *Rosa* spp. i *Ribes* spp.
6. **Typ Lindera**. Krzewy występujące powszechnie w pokrywie roślinnej i w bankach nasion prawie wszystkich faz sukcesyjnych. Nasiona stosunkowo duże, roznoszone przez ptaki i tworzące trwałe banki nasion. Siewki są odporne na zacienienie i posiadają długi korzeń pierwotny umożliwiający przebicie się przez zwartą ściółkę lasu liściastego. Produkcja nasion u osobników rosnących w lasach jest niższa, niż w miejscach otwartych. Typ podobny do grupy **Rubus**, ale o wyraźnie mniejszych wymaganiach świetlnych i większych nasionach. Wśród rodzajów najczęściej spotykanych w Europie THOMPSON (1992) wyróżnia *Sorbus*, *Ilex*, *Lonicera*, *Rhamnus*, *Cornus* i *Hedera*. Autor ten uważa, że rośliny typu **Lindera** nie formują trwałych banków nasion.
7. **Typ Corylus**. Głównie krzewy pojawiające się na skraju lasu lub w świeżo powstałych lukach. Nasiona duże i narażone na zjadanie przez gryzonie. Według NAKAGOSHI (1985) przeżywalność siewek jest uzależniona od tolerancji na zacienienie. Nie formują trwałych banków nasion.
8. **Typ Acer**. Grupa wczesno- i średniosukcesyjnych drzew dość słabo odpornych na zacienienie, których nasiona rozsiewane są głównie przez wiatr. Typowymi przedstawicielami tej grupy są gatunki z rodzajów *Betula*, *Populus* i *Pinus*. Paradoksalnie, w Europie nie jest tu zaliczany rodzaj *Acer*.
9. **Typ Fagus**. Drzewa o dużych nasionach formujących nietrwałe banki nasion i siewkach tolerujących zacienienie. Dominanci późnosukcesyjnych zbiorowisk lasów liściastych. Główni przedsawiciele należą do rodzajów *Fagus*, *Quercus*, *Tilia*, *Carpinus*, *Acer*, *Castanea*, *Tsuga*, *Thuja* i *Picea* (THOMPSON 1992).

NAKAGOSHI (1985) przedstawił proces sukcesji wtórnej od zbiorowiska powyrębowego (*Aralio-Rubetum*) do klimaksowego lasu liściastego (*Lindero-Fagetum*) jako sekwencję następujących po sobie typów (1–9). W tym ujęciu przemiany sukcesyjne są zainicjowane przez wschody z trwałego banku nasion gatunków typu **Rubus**. Równocześnie z zewnątrz napływały nasiona nowych gatunków typu **Erigeron** oraz osiedlały się populacje gatunków typu **Eupatorium**, których siewki pojawiają się zarówno z nasion przybyłych z zewnątrz, jak również z glebowego banku nasion. Procesy te doprowadzają do powstania zbiorowiska typu *Rubus-Aralia*. W następnym etapie dochodzi do inwazji gatunków z grupy **Acer** i **Lindera**, a w ostatnich fazach przemian sukcesyjnych gatunki te są stopniowo wypierane przez drzewa z grupy **Fagus**. W końcowych stadiach sukcesji gatunki typu **Disporum** dominują w runie lasu. W grądzie białowieskim odpowiednikiem **Disporum** jest **grupa B** (Tab. 2) wyróżniona przez JANKOWSKĄ-BŁASZCZUK i GRUBBA (1997). Do tej grupy należą wieloletnie i tolerujące zacienienie rośliny lasu bukowego badanego przez NAKAGOSHI (1984). Wschody tych gatunków były hamowane przez ciągłą i gęstą warstwę zarośli bambusowych *Sasa* spp. Szansą na pojawienie się były okresowe luki w runie. W grądzie luki w wielowarstwowym runie, spowodowane przez zwierzęta, stwarzają bezpieczne miejsca do kiełkowania gatunków z **grupy B** (NAKAGOSHI 1984; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997).

NAKAGOSHI (1984, 1985) przedstawia również model przemian sukcesyjnych doprowadzających do regeneracji dużej luki w warstwie drzewostanu późnosukcesyjnego zbiorowiska leśnego. Zarówno sukcesja wtórna, jak i regeneracja to zastępowanie kolejnych grup gatunków, które autor nazywa typami. Każdy z typów reprezentuje nieco odmienną strategię przeżycia, a należące do niego populacje mają określony czas i ograniczoną przestrzeń do utrzymania swoich osobników. Trwanie populacji jest ściśle związane ze strategią reprodukcyjną. Uważa się, że następowanie po sobie oraz współwystępowanie różnych wzorców strategii reprodukcyjnej ewoluowało na skutek wydarzeń, które w rozwoju naturalnej roślinności nazywamy powszechnie zaburzeniami (WHITE 1979).

## 7. CHARAKTERYSTYKA BANKÓW NASION NATURALNYCH ZBIOROWISK LASÓW LIŚCIASTYCH

Wraz z postępującą degradacją środowiska przyrodniczego powierzchnia pierwotnych zbiorowisk lasów liściastych o nienaruszonej strukturze i różnorodności gatunkowej drastycznie zmniejszyła się. Badania nad bankami nasion prowadzone w lasach naturalnych, nazywanych tu późnosukcesyjnymi zbiorowiskami leśnymi, często w istocie dotyczą wtórnych zbiorowisk leśnych, będących pod silnym wpływem antropopresji (małe kompleksy leśne otoczone polami uprawnymi, częsta penetracja człowieka, intensywna gospodarka leśna). Oprócz relatywnie nielicznej literatury na temat banków nasion zbiorowisk leśnych, tylko niewielka ich część dotyczy dużych kompleksów leśnych pochodzenia pierwotnego. Najczęściej powtarzane uogólnienia dotyczące banków nasion naturalnych zbiorowisk lasów liściastych mówią, że wielkość banków i ich bogactwo gatunkowe w takich fitocenozach nie zależą od kompozycji florystycznej runa lub warstwy drzew, lecz od stopnia pierwotności (naturalności) zbiorowiska oraz od rodzaju i częstości występujących w nim zaburzeń. Zakłada się, że w ustabilizowanych zbiorowiskach lasów liściastych charakteryzujących się niskim poziomem zaburzeń banki nasion są nieliczne, ubogie gatunkowo oraz zawierają nasiona głównie silnie światłożądnych roślin zielnych, które kiełkują pod warunkiem wystąpienia zaburzeń i luk w koronach drzew (PICKETT, MCDONNELL 1989).

### 7.1. Banki nasion naturalnych lasów liściastych – weryfikacja głównych hipotez na podstawie badań własnych w Puszczy Białowieskiej oraz danych literaturowych

Na podstawie badań banków nasion naturalnych i ustabilizowanych zbiorowisk lasów liściastych, głównie grądów w Puszczy Białowieskiej oraz danych literaturowych testowano następujące hipotezy:

1. W zbiorowiskach klimaksowych wielkość banków nasion (liczba diaspor) jest znacznie mniejsza, niż w zbiorowiskach przejściowych danej serii sukcesyjnej. A zatem lasy liściaste umiarkowanej strefy klimatycznej charakteryzują się bardzo niskim zagęszczeniem nasion w glebie (GRIME, HILIER 1992).
2. Skład gatunkowy banków nasion takich zbiorowisk różni się znacznie od składu florystycznego pokrywy roślinnej i zawiera głównie gatunki wczesnych faz sukcesyjnych (LECK i in. 1989).
3. W trwałym banku nasion stabilnego i żyznego lasu liściastego dominują gatunki anemochoryczne (NAKAGOSHI 1985).

### 7.1.1. Zagęszczenie i struktura gatunkowa

Pierwszą z hipotez testowano na podstawie szczegółowych badań glebowego banku nasion w zespole *Tilio-Carpinetum typicum*, czyli w dominującym zbiorowisku Białowieskiego Parku Narodowego (FALIŃSKI 1986). Ogółem na powierzchni 2,5 $m^2$ prób glebowych, pobranych z głębokości 5 cm, w ciągu czterech lat zanotowano 7610 siewek (średnie zagęszczenie 3167 sztuk/$m^2$) należących do 40 gatunków. W tej samej liczbie prób pobranych z płatu z wtórnym drzewostanem stwierdzono 9195 siewek (średnie zagęszczenie 3827 sztuk/$m^2$) należących do 42 gatunków (Tab. 11, 11a). W latach 1993–1996 wykiełkowało średnio $304 \pm 220{,}2$ siewek/próbę z płatu z drzewostanem pierwotnym (P) oraz $367 \pm 187{,}8$ siewek/próbę z płatu z drzewostanem wtórnym (W). Wartość testu t-Studenta dla porównań średnich zagęszczeń siewek w próbach typu P i W wyniosła $t = 0{,}7345$ (wartość krytyczna: 0,2011, $df = 48$, $\alpha = 0{,}05$) i wykazała brak istotnych różnic między zagęszczeniem banków nasion badanych płatów. Liczba gatunków wahała się od 10 do 21 i wynosiła średnio $15 \pm 3{,}4$ w płacie typu (P) oraz od 10 do 26, średnio $17{,}16 \pm 3{,}48$ w płacie typu (W) (Ryc. 16, 17; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998).

Stwierdzono, że w naturalnym lesie grądowym, zarówno w płatach z pierwotnym i wtórnym drzewostanem bank nasion jest wyraźnie zdominowany przez wieloletnie rośliny zielne (Ryc. 18). Dominantami w tej grupie są *Urtica dioica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Juncus effusus*, *Geranium robertianum* i *Oxalis acetosella*. Około jedna trzecia wzeszłych siewek należała do roślin jednorocznych. Wśród dziewięciu gatunków z tej grupy ponad 70% stanowiły siewki *Impatiens noli-tangere* i *Cardamine flexuosa*. Siewki drzew i krzewów wschodziły stosunkowo nielicznie. Na cztery gatunki drzew, *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Picea abies* i *Tilia cordata*, siewki brzozy stanowiły aż 90%, natomiast spośród dwu gatunków krzewów, *Rubus idaeus* oraz *Cornus sanguinea*, liczniej występowały siewki maliny.

Badania PIROŻNIKOW (1983), FALIŃSKIEJ (1996), JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i GRUBBA (1997) oraz JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK i in. (1998) wykonane w Białowieskim Parku Narodowym wskazują, że wielkość banków nasion naturalnych lasów liściastych kształtuje się w granicach od 2 do 9 tys. na $m^2$. W późnosukcesyjnych zbiorowiskach leśnych umiarkowanej strefy klimatycznej banki nasion najczęściej osiągają zagęszczenie między 1000 a 6000/$m^2$ (ZARZYCKI 1964; MARGUIS 1975;

STRICKLER, EDGERTON 1976; MOORE, WEIN 1977; GRABER, THOMPSON 1978; PETROV, PALKINA 1983), przy czym mniejsze banki są charakterystyczne dla pierwotnych, niezaburzonych i starych borów iglastych (KELLMAN 1974; JOHNSON 1975; WHIPPLE 1978). Gdy porówna się te wielkości z danymi o zagęszczeniu banków nasion na porzuconych łąkach lub w zbiorowiskach przejściowych między łąką a lasem (FALIŃSKA 1999a, b) to uwagę zwraca mniejsze zagęszczenie banku w terminalnej fazie sukcesji lasu. Trudno jednak zgodzić się ze stwierdzeniami o znikomo małych bankach nasion i ich wyraźnym ubóstwie gatunkowym w lasach liściastych, zwłaszcza tych rosnących na żyznych siedliskach.

Badania w duńskich lasach liściastych o zróżnicowanym stopniu naturalności, przeprowadzone podobnymi jak powyżej metodami, wykazały wahania zagęszczenia banków między 2230 a 15630 nasion/m$^2$. Najliczniejsze banki nasion były zdominowane przez *Juncus effusus*, którego nasiona stanowiły nawet do dwu trzecich składu banku (KJELLSON 1992). Wśród krzewów wszędobylskim gatunkiem, wyraźnie zwiększającym zapasy propagul w glebie jest malina *Rubus idaeus*. W niektórych duńskich lasach zagęszczenie nasion tej rośliny dochodzi do 1000 sztuk/m$^2$.

Tabela 11 – Table 11

Bank nasion pierwotnego lasu grądowego, oceniony na podstawie liczby siewek wzeszłych z monolitów glebowych (n = 25 prób o powierzchni 0,1 m$^2$ każda, i głębokości 5 cm), pobranych wczesną wiosną 1993 roku. Wschody obserwowano w latach 1993–1996 w warunkach nie ogrzewanej szklarni. Frekwencja gatunków w runie grądu obliczona na podstawie danych z powierzchni 200 m$^2$ (n = 50×4 m$^2$) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

The seed bank of primeval hornbeam forest, estimated on the basis of the number of seedlings emerging from soil monoliths (n = 25 samples, 0,1 m$^2$ each, 5 cm deep), collected in early spring in 1993. Germination was observed from 1993 to 1996 in an unheated glasshouse. Frequency of species in the herb layer was calculated from the area of 200 m$^2$ (n = 50×4 m$^2$) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

| Lp. No. | Gatunek Species | Bank nasion Seed bank | | | | | Runo Herb layer |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Σ | x̄ | ±SD | x/m$^2$ | fr. (%) | fr. (%) |
| | Byliny – Perennials | | | | | | |
| 1 | *Urtica dioica* | 2571 | 102,84 | 167,43 | 1070,05 | 96 | 76 |
| 2 | *Chrysosplenium alternifolium* | 1183 | 47,32 | 44,70 | 492,36 | 96 | 72 |
| 3 | *Juncus effusus* | 340 | 13,60 | 26,09 | 141,51 | 84 | 0 |
| 4 | *Geranium robertianum* | 237 | 9,48 | 11,84 | 98,64 | 84 | 68 |
| 5 | *Oxalis acetosella* | 173 | 6,92 | 6,24 | 72,00 | 96 | 92 |
| 6 | *Ranunculus lanuginosus* | 42 | 1,68 | 3,86 | 17,48 | 28 | 64 |
| 7 | *Ranunculus repens* | 34 | 1,36 | 3,50 | 14,15 | 28 | 8 |
| 8 | *Geum urbanum* | 31 | 1,24 | 3,05 | 12,90 | 32 | 36 |
| 9 | *Anemone nemorosa* | 23 | 0,92 | 1,66 | 9,57 | 40 | 80 |
| 10 | *Stachys sylvatica* | 22 | 0,88 | 2,88 | 9,16 | 20 | 32 |
| 11 | *Glechoma hirsuta* | 16 | 0,64 | 1,08 | 6,66 | 32 | 76 |
| 12 | *Stellaria nemorum* | 16 | 0,64 | 0,86 | 6,66 | 44 | 88 |
| 13 | *Rumex sanguineus* | 14 | 0,56 | 0,87 | 5,83 | 36 | 16 |
| 14 | *Carex sylvatica* | 9 | 0,36 | 0,57 | 3,75 | 32 | 4 |
| 15 | *Hypericum perforatum* | 8 | 0,32 | 1,07 | 3,33 | 12 | 0 |
| 16 | *Lamiastrum galeobdolon* | 7 | 0,28 | 0,84 | 2,91 | 16 | 96 |
| 17 | *Taraxacum officinale* | 6 | 0,24 | 0,83 | 2,50 | 12 | 0 |

| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 18 | *Trifolium repens* | 6 | 0,24 | 0,52 | 2,50 | 20 | 0 |
| 19 | *Circaea lutetiana* | 5 | 0,20 | 0,50 | 2,08 | 16 | 16 |
| 20 | *Mentha arvensis* | 5 | 0,20 | 1,00 | 2,08 | 4 | 0 |
| 21 | *Scrophularia nodosa* | 4 | 0,16 | 0,37 | 1,66 | 16 | 4 |
| 22 | *Aegopodium podagraria* | 3 | 0,12 | 0,44 | 1,25 | 8 | 40 |
| 23 | *Cardamine amara* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 12 |
| 24 | *Cirsium arvense* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 4 | 0 |
| 25 | *Epilobium montanum* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 0 |
| 26 | *Mycelis muralis* | 2 | 0,08 | 0,40 | 0,83 | 4 | 8 |
| 27 | *Ranunculus ficaria* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 92 |
| 28 | *Dentaria bulbifera* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 8 |
| 29 | *Viola reichenbachiana* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 8 |
| 30 | *Carex remota* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 8 |
| 31 | *Rumex obtusifolius* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 8 |
| 32 | *Lathyrus vernus* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 4 |
| 33 | *Lathraea squamaria* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 4 |
| 34 | *Isopyrum thalictroides* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 4 |
| 35 | *Anemone ranunculoides* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 4 |
| | Rośliny jednoroczne i dwuletnie Annuals and biennials | | | | | | |
| 36 | *Impatiens noli-tangere* | 1083 | 43,32 | 52,19 | 450,74 | 76 | 72 |
| 37 | *Cardamine flexuosa* | 660 | 26,4 | 40,61 | 274,69 | 76 | 48 |
| 38 | *Lapsana communis* | 288 | 11,52 | 50,17 | 119,87 | 44 | 36 |
| 39 | *Moehringia trinervia* | 262 | 10,48 | 20,86 | 109,04 | 76 | 64 |
| 40 | *Galeopsis tetrahit* | 32 | 1,28 | 2,03 | 13,32 | 44 | 16 |
| 41 | *Stellaria media* | 20 | 0,80 | 2,27 | 8,32 | 24 | 8 |
| 42 | *Polygonum hydropiper* | 3 | 0,12 | 0,44 | 1,25 | 8 | 0 |
| 43 | *Gnaphalium uliginosum* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0,42 | 4 | 0 |
| | Krzewy – Shrubs | | | | | | |
| 44 | *Rubus idaeus* | 21 | 0,84 | 1,89 | 8,74 | 32 | 16 |
| 45 | *Cornus sanguinea* | 3 | 0,12 | 0,44 | 1,25 | 8 | 0 |
| | Drzewa – Trees | | | | | | |
| 46 | *Betula pendula* | 192 | 7,68 | 5,01 | 79,91 | 96 | 4 |
| 47 | *Carpinus betulus* | 14 | 0,56 | 0,65 | 5,83 | 52 | 76 |
| 48 | *Picea abies* | 4 | 0,16 | 0,37 | 1,66 | 16 | 12 |
| 49 | *Tilia cordata* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 32 |
| 50 | *Acer platanoides* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 20 |
| 51 | *Ulmus glabra* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 8 |
| 52 | *Fraxinus excelsior* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 4 |
| 53 | *Populus tremula* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 4 |
| | *Poaceae* | 260 | 10,40 | 15,6 | 108,21 | 60 | * |
| 54 | *Poa nemoralis* | * | * | * | * | * | 12 |
| 55 | *Milium effusum* | * | * | * | * | * | 8 |
| 56 | *Festuca gigantea* | * | * | * | * | * | 8 |
| 57 | Nierozpoznane – Unknown | 2 | 0,08 | 0,40 | 0,83 | 4 | * |

* – niezidentyfikowano (unidentified); $\bar{x} \pm SD$ – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation); fr. – frekwencja (frequency)

Tabela 11a – Table 11a

Bank nasion wtórnego lasu grądowego, oceniony na podstawie liczby siewek wzeszłych z monolitów glebowych (n = 25 prób o powierzchni 0,1 $m^2$ każda, i głębokości 5 cm), pobranych wczesną wiosną 1993 roku. Wschody obserwowano w latach 1993–1996 w warunkach nie ogrzewanej szklarni. Frekwencja gatunków w runie grądu obliczona na podstawie danych z powierzchni 200 $m^2$ (n = 50×4 $m^2$) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

The seed bank of secondary hornbeam forest, estimated on the basis of the number of seedlings emerging from soil monoliths (n = 25 samples, 0,1 $m^2$ each, 5 cm deep), collected in early spring in 1993. Germination was observed from 1993 to 1996 in an unheated glasshouse. Frequency of species in the herb layer was calculated from the area of 200 $m^2$ (n = 50×4 $m^2$) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

| Lp. No. | Gatunek Species | Bank nasion Seed bank | | | | | Runo Herb layer |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Σ | x̄ | ±SD | x/$m^2$ | fr. (%) | fr. (%) |
| | Byliny – Perennials | | | | | | |
| 1 | *Urtica dioica* | 1445 | 57,80 | 74,65 | 601,41 | 96 | 72 |
| 2 | *Chrysosplenium alternifolium* | 1549 | 61,96 | 79,26 | 644,69 | 88 | 68 |
| 3 | *Juncus effusus* | 2824 | 112,96 | 117,51 | 1175,35 | 96 | 0 |
| 4 | *Geranium robertianum* | 230 | 9,20 | 10,16 | 95,73 | 88 | 40 |
| 5 | *Oxalis acetosella* | 111 | 4,44 | 4,26 | 46,20 | 96 | 88 |
| 6 | *Ranunculus lanuginosus* | 8 | 0,32 | 0,80 | 3,33 | 16 | 60 |
| 7 | *Ranunculus repens* | 54 | 2,16 | 7,73 | 22,47 | 20 | 12 |
| 8 | *Geum urbanum* | 11 | 0,44 | 1,64 | 4,58 | 12 | 28 |
| 9 | *Anemone nemorosa* | 9 | 0,36 | 0,75 | 3,75 | 24 | 72 |
| 10 | *Stachys sylvatica* | 16 | 0,64 | 1,32 | 6,66 | 28 | 28 |
| 11 | *Glechoma hirsuta* | 35 | 1,40 | 2,42 | 14,57 | 52 | 88 |
| 12 | *Stellaria nemorum* | 14 | 0,56 | 1,64 | 5,83 | 24 | 84 |
| 13 | *Rumex sanguineus* | 27 | 1,08 | 3,58 | 11,24 | 32 | 12 |
| 14 | *Carex sylvatica* | 208 | 8,32 | 11,80 | 86,57 | 80 | 4 |
| 15 | *Hypericum perforatum* | 152 | 6,08 | 11,06 | 63,26 | 60 | 0 |
| 16 | *Lamiastrum galeobdolon* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 68 |
| 17 | *Taraxacum officinale* | 6 | 0,24 | 0,66 | 2,50 | 16 | 0 |
| 18 | *Trifolium repens* | 144 | 5,76 | 6,65 | 9,93 | 92 | 0 |
| 19 | *Circaea lutetiana* | 62 | 2,48 | 8,75 | 25,80 | 16 | 8 |
| 20 | *Mentha arvensis* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 |
| 21 | *Scrophularia nodosa* | 99 | 3,96 | 14,36 | 41,20 | 36 | 8 |
| 22 | *Aegopodium podagraria* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 32 |
| 23 | *Cardamine amara* | 4 | 0,16 | 0,62 | 1,66 | 8 | 0 |
| 24 | *Cirsium arvense* | 3 | 0,12 | 0,33 | 1,25 | 12 | 0 |
| 25 | *Epilobium montanum* | 29 | 1,16 | 3,09 | 12,07 | 20 | 0 |
| 26 | *Mycelis muralis* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0,42 | 4 | 4 |
| 27 | *Ajuga reptans* | 29 | 1,16 | 1,68 | 12,07 | 48 | 8 |
| 28 | *Asarum europaeum* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0,42 | 4 | 4 |
| 29 | *Lathyrus vernus* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 0 |
| 30 | *Veronica serpyllifolia* | 9 | 0,36 | 0,96 | 3,75 | 16 | 0 |
| 31 | *Viola reichenbachiana* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 8 |
| | Rośliny jednoroczne i dwuletnie – Annuals and biennials | | | | | | |
| 32 | *Impatiens noli-tangere* | 779 | 31,16 | 26,32 | 324,22 | 88 | 76 |
| 33 | *Cardamine flexuosa* | 837 | 33,48 | 38,77 | 348,36 | 88 | 58 |
| 34 | *Lapsana communis* | 29 | 1,16 | 3,94 | 12,07 | 16 | 12 |

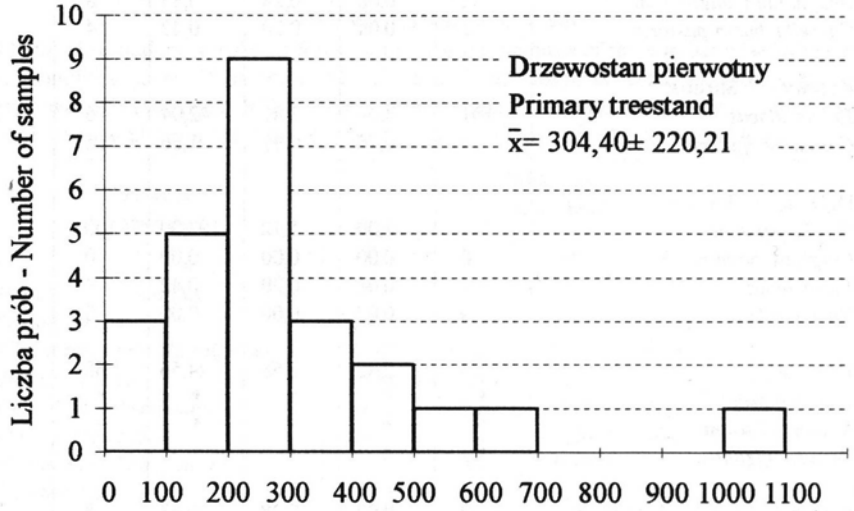
| | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 35 | *Moehringia trinervia* | 59 | 2,36 | 3,33 | 24,56 | 60 | 80 |
| 36 | *Galeopsis tetrahit* | 28 | 1,12 | 3,19 | 11,65 | 40 | 12 |
| 37 | *Stellaria media* | 4 | 0,16 | 0,47 | 1,66 | 12 | 16 |
| 38 | *Polygonum hydropiper* | 6 | 0,24 | 0,66 | 2,50 | 16 | 0 |
| 39 | *Gnaphalium uliginosum* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | 0 |
| 40 | *Capsella bursa-pastoris* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0,42 | 4 | 0 |
| | Krzewy – Shrubs | | | | | | |
| 41 | *Rubus idaeus* | 101 | 4,04 | 3,81 | 42,04 | 76 | 28 |
| 42 | *Cornus sanguinea* | 4 | 0,16 | 0,37 | 1,66 | 16 | 0 |
| | Drzewa – Trees | | | | | | |
| 43 | *Betula pendula* | 197 | 8,00 | 5,72 | 197,00 | 100 | 12 |
| 44 | *Carpinus betulus* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 58 |
| 45 | *Picea abies* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0,42 | 4 | 8 |
| 46 | *Tilia cordata* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0 | 24 |
| | *Poaceae* | 59 | 2,36 | 2,68 | 24,56 | 68 | * |
| 47 | *Poa nemoralis* | * | * | * | * | * | 12 |
| 48 | *Milium effusum* | * | * | * | * | * | 8 |
| 49 | *Festuca gigantea* | * | * | * | * | * | 8 |
| 50 | Nierozpoznane – Unknown | 2 | 0,08 | 0,28 | 0,83 | 8 | * |

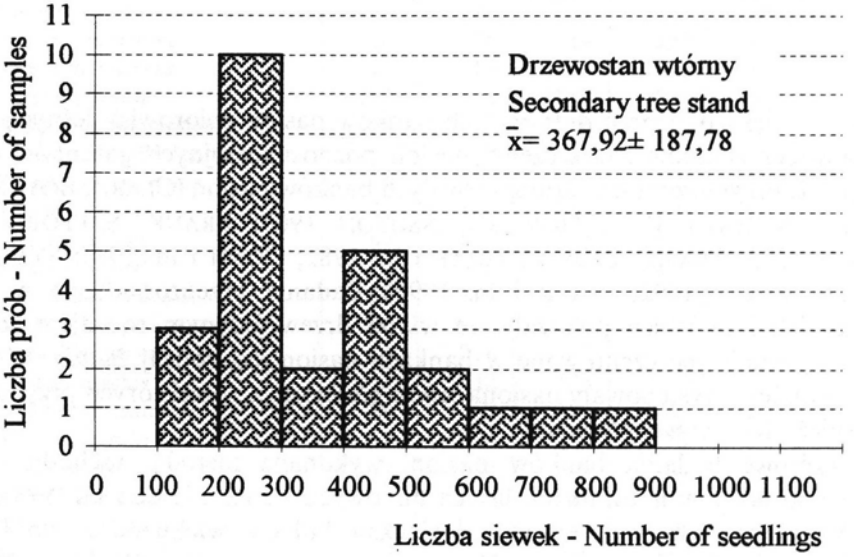
* – niezidentyfikowano (unidentified); $\bar{x} \pm SD$ – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation); fr. – frekwencja (frequency)

Wyniki większości prac dotyczących banków nasion zbiorowisk leśnych wskazują na wręcz znikome zagęszczenia nasion późnosukcesyjnych gatunków drzew, które jak się przypuszcza nie formują trwałych banków nasion (CLARK, BOYCE 1964; HAYASHI, NUMATA 1964; HOWARD, ASHTON 1967; FRANK, SAFFORD 1970; MARQUIS 1975; FRASER 1976; PAYETTE i in. 1982; CONN i in. 1984; STAAF i in. 1987; THOMPSON 1992; WARR i in. 1994). Badania przeprowadzone w lasach białowieskich i duńskich pokazały, że wśród drzew jedynym rodzajem, którego nasiona są licznie reprezentowane w bankach nasion jest rodzaj *Betula*. W lasach duńskich obficiej występowały nasiona *Alnus glutinosa*, a w niektórych przypadkach – również *Acer pseudoplatanus*.

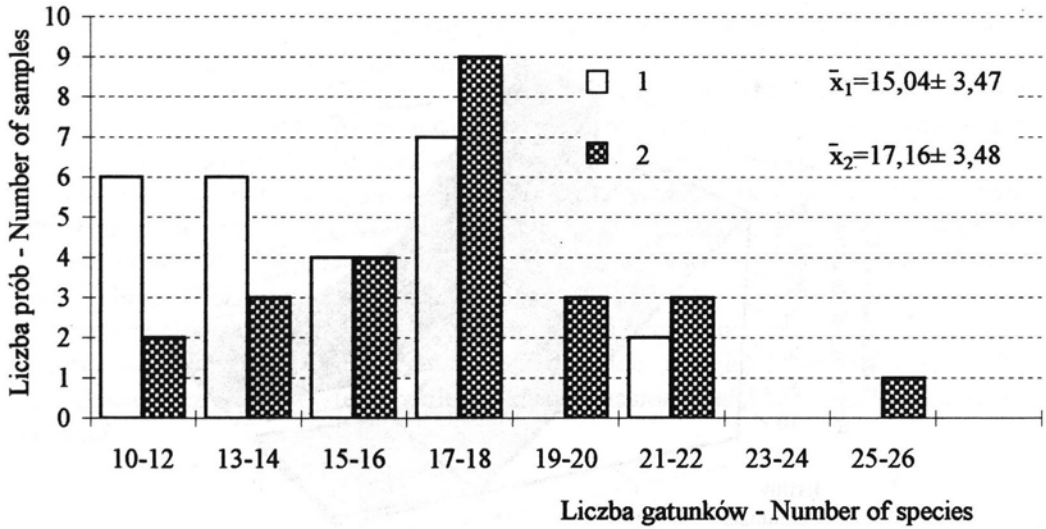
Szczegółowe badania banków nasion, wykonane metodą wschodu siewek, prowadzono także w naturalnych lasach bukowych na terenie Szwecji (STAAF i in. 1987). W lasach tych zwarcie koron, wyłącznie buka w wieku od 95 do 150 lat, wynosiło 80–90%. Reprezentowały one cztery główne typy lasów bukowych w południowej Szwecji:

**D – typ** *Deschampsia flexuosa* – runo ubogie lub bardzo ubogie, składające się głównie z niekwitnących osobników *Deschampsia flexuosa*. Na stanowiskach nieco żyźniejszych, wiosną pojawia się liczniej *Anemone nemorosa*, latem występują jedynie rozrzucone kępy *Deschampsia flexuosa* i *Majanthemum bifolium*. Zagęszczenie banku nasion waha się od 1020 do 1410 sztuk/m$^2$.




Ryc. 16. Liczby siewek wzeszłe z banku nasion w próbach (n = 50 prób o powierzchni 0,1 $m^2$ każda i głębokości 5 cm) pobranych z płatów lasu grądowego z pierwotnym i wtórnym drzewostanem. Wschody obserwowane w latach 1993–1996 w nie ogrzewanej szklarni (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK 1998)
Fig. 16. Numbers of seedlings that emerged in samples (n = 50 samples, each 0,1 $m^2$ in area, 5 cm deep) taken from the patches of oak-hornbeam forest with primary and secondary treestand. Germination was observed in the years 1993–1996 in an unheated glasshouse (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)




Ryc. 17. Liczba gatunków siewek w próbach pobranych z grądu z pierwotnym (1) i wtórnym (2) drzewostanem (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK 1998)

Dane dla pięćdziesięciu prób glebowych, każda o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm. Wschody obserwowane w latach 1993–1996 w nie ogrzewanej szklarni

Fig. 17. Number of seedlings species in samples collected in oak-hornbeam forest with primary (1) and secondary (2) treestand (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

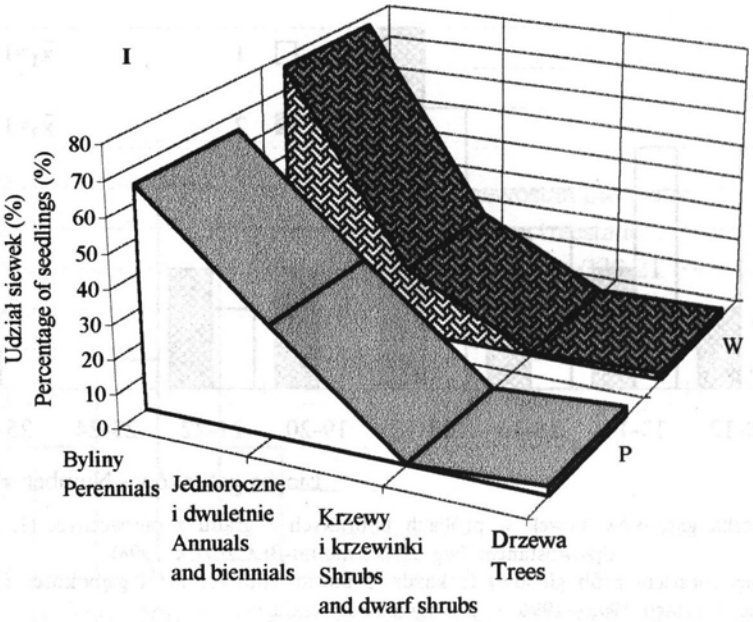
Data for 50 soil samples, each 0,1 m² in area and 5 cm deep. Germination was observed in the years 1993–1996 in an unheated glasshouse

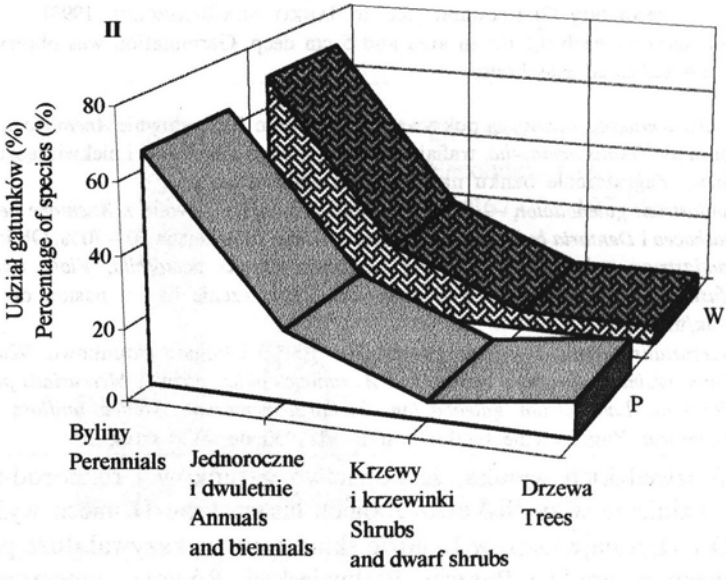
**O** – typ *Oxalis acetosella* – wiosną pokrywanie runa około 50%, głównie *Anemone nemorosa*. Latem dominuje *Oxalis acetosella*, trafiają się płaty *Stellaria nemorum* i niekwitnących malin *Rubus idaeus*. Zagęszczenie banku nasion około 4500 sztuk/m².

**L** – typ *Lamiastrum galeobdolon* – flora wiosenna składa się głównie z *Anemone nemorosa*, *Gagea spathacea* i *Dentaria bulbifera*. Latem pokrywanie runa osiąga 50–70%. Obficie rosną w nim *Lamiastrum galeobdolon*, *Stellaria nemorum*, *Oxalis acetosella*, *Viola riviniana*, *Milium effusum*, *Melica uniflora* i *Poa nemoralis*. Zagęszczenie banku nasion od 1390 do 2520 sztuk/m².

**M** – typ *Mercurialis perennis* – runo zwarte (70–100%) i bogate gatunkowo. Wiosną dominują *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* i *A. ranunculoides*, później *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Stellaria nemorum*, *Melica uniflora* i *Aegopodium podagraria*. Zagęszczenie banku nasion od 1950 do 2420 sztuk/m².

Z badań szwedzkich wynika, że bogactwo gatunków i różnorodność banków nasion były najniższe w siedliskowo ubogich lasach typu **D**, nieco wyższe w miejscach typu **O** i **M**, a najwyższe w **L**, gdzie skład runa wykazywał duże podobieństwo do notowanego w grądzie Puszczy Białowieskiej. Również zagęszczenie banków nasion miało tendencję wzrostową w miarę pojawiania się coraz żyźniejszych siedlisk. Cechą charakterystyczną banków nasion szwedzkich buczyn jest malejący udział traw i turzyc, a wzrastający udział bylin wraz ze wzrastającą żyznością siedlisk. Podobnie jak w przypadku lasów białowieskich i duńskich, w szwedzkich buczynach udział drzew i krzewów w bankach nasion był minimalny. Wyjątek stanowiły tu nasiona brzóz *Betula* ssp. (STAAF i in. 1987; KJELLSSON 1992; JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998).




Ryc. 18. Udział biologicznych grup gatunków w banku nasion grądu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK 1998)

I – obliczony na podstawie procentowego udziału liczby siewek poszczególnych grup; II – obliczony na podstawie procentowego udziału liczby gatunków poszczególnych grup

Fig. 18. Percentage of biological groups of species in the seed banks of hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

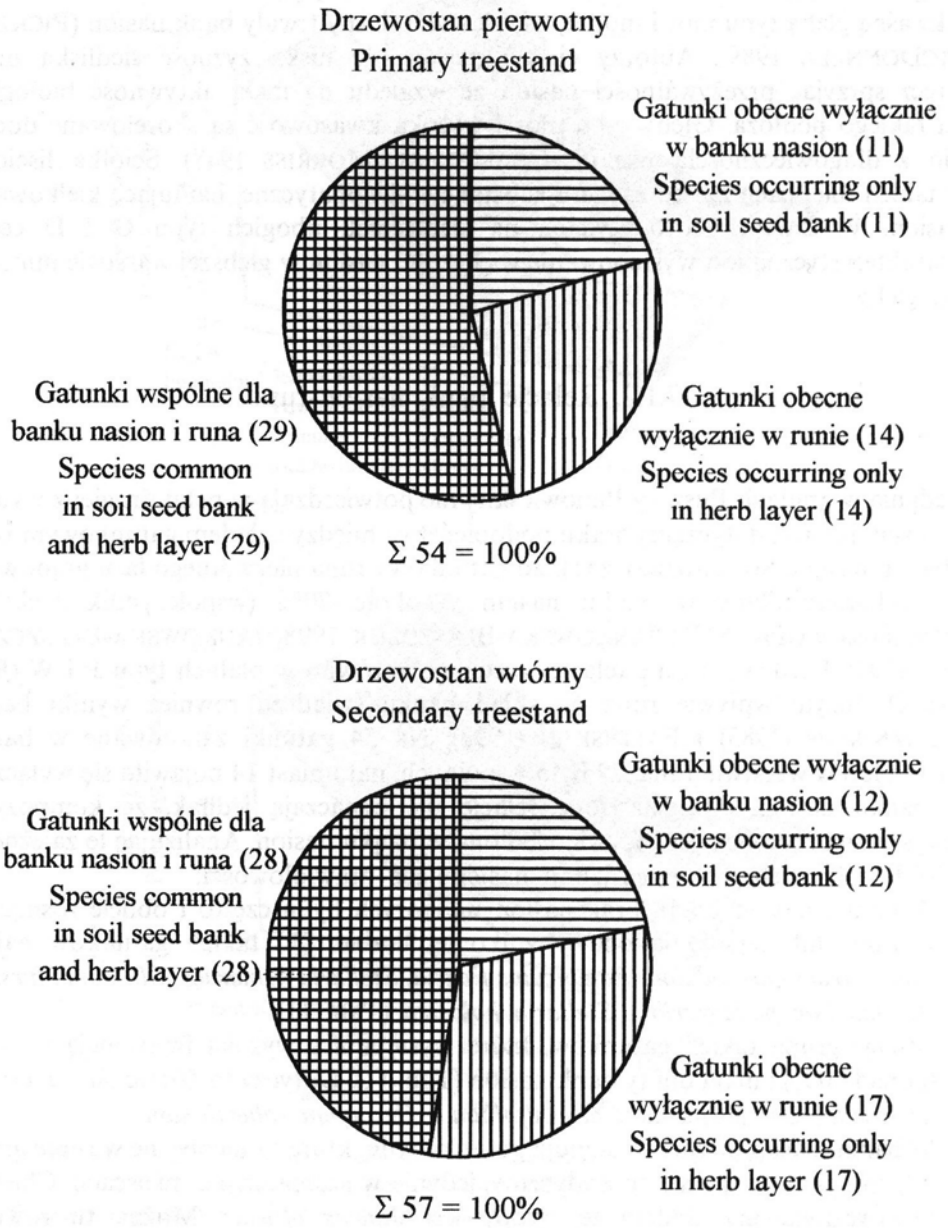
I – estimated on the basis of percentage of seedlings numbers from particular groups; II – estimated on the basis of percentage of seedlings species from particular groups

Stały dopływ świeżych propagul do gleby to tylko jeden z czynników bezpośrednio wpływających na zagęszczenie banku nasion; drugim jest jakość warunków siedliskowych, tzn. typ gleby i rodzaj ściółki, która sprzyja lub nie sprzyja długowieczności nasion. W lasach liściastych rosnących na ubogich siedliskach z kwaśną glebą typu mor i moder, znajdowano liczny trwały bank nasion (PICKETT, MCDONNELL 1989). Autorzy ci podkreślają, że niska żyzność siedliska może wręcz sprzyjać przeżywalności nasion ze względu na małą aktywność biologiczną takiego podłoża. Gleby typu mor i wysoka kwasowość są skorelowane dodatnio z długowiecznością nasion (CHAMPNESS, MORRISS 1948). Ściółka liściowa w takich miejscach często zawiera substancje allelopatyczne, hamujące kiełkowanie nasion. W szwedzkich buczynach na siedliskach ubogich typu **O** i **D** cechą charakterystyczną jest występowanie większości nasion w głębszej warstwie mineralnej gleby.

### 7.1.2. Relacje bank nasion-runo

Badania w grądach Puszczy Białowieskiej nie potwierdzają w pełni drugiej z wymienionych hipotez, dotyczącej braku podobieństwa między składem gatunkowym runa i banku nasion. Stwierdzono, że skład gatunkowy runa pierwotnego lasu grądowego jest odzwierciedlany w banku nasion w około 70% (współczynnik Jackarda Steinhausa wynosi 68%; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998; JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998). Bardzo zbliżone relacje występują zarówno w płatach typu P i W (Ryc. 19). O dużym wpływie runa na skład banku świadczą również wyniki badań PIROŻNIKOW (1983) i FALIŃSKIEJ (1998). Na 54 gatunki zanotowane w banku nasion lub w warstwie runa, 29 było wspólnych, natomiast 14 pojawiło się wyłącznie w banku nasion. Przedstawione relacje nie oznaczają jednak, że kompozycja florystyczna runa lasu jest odzwierciedlona w banku nasion. Analizując te zależności wśród roślin zielnych stwierdzono następujące prawidłowości:

- W banku nasion grądu brak nasion niektórych bylin często i obficie rosnących w runie lub występują one w znikomej liczbie. Do takich gatunków należą *Lamiastrum galeobdolon*, *Ranunculus ficaria*, *Stellaria nemorum*, *Glechoma hirsuta*, *Aegopodium podagraria* i *Stellaria holostea* (Tab. 11).
- Istnieje grupa takich gatunków, które występują z wysoką frekwencją w runie (ponad 50%) i mają obfity bank nasion (Tab. 11). Dotyczy to *Urtica dioica*, *Oxalis acetosella*, *Chrysosplenium alternifolium* i *Geranium robertianum*.
- W banku nasion licznie występują gatunki bylin, które są nieobecne w runie grądu lub spotykane zupełnie sporadycznie, jedynie w szczególnych miejscach. Charakterystycznym przykładem tej grupy jest *Juncus effusus*. Można tu również wymienić *Hypericum perforatum*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens* i *Cirsium arvense*, gatunki te liczniej wystąpiły w płacie z wtórnym drzewostanem (Tab. 11, 11a).

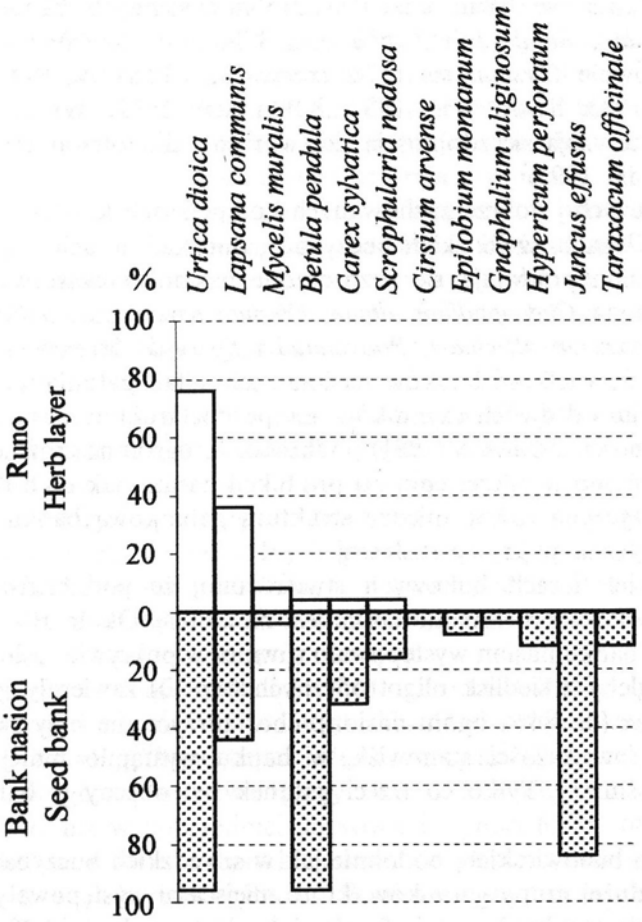



Ryc. 19. Udział procentowy liczby gatunków pojawiających się w banku nasion i runie płatu grądu z pierwotnym i wtórnym drzewostanem (wg JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK 1998)

Fig. 19. Percentage of the number of species which were noted in the seed bank and herb layer in oak-hornbeam forest with primary and secondary treestand (acc. to JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998)

Wyniki badań w duńskich lasach wskazują, że pomimo zbliżonej liczby gatunków w runie lasu oraz w banku wystąpiły wyraźne różnice we frekwencji gatunków. Rośliny, występujące licznie w runie, np. *Ficaria verna*, *Galium odoratum*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Mercurialis perennis*, *Gagea* spp. i *Deschampsia flexuosa*, były nieobecne lub występowały bardzo rzadko w banku nasion (KJELLSSON 1992). Podobnie jak w Puszczy Białowieskiej, również w lasach duńskich w banku nasion licznie były reprezentowane gatunki z rodzajów *Juncus*, *Hypericum*, *Epilobium* i *Rubus*, pojawiające się rzadko lub sporadycznie w pokrywie roślinnej.

Stwierdzono wyraźne rozbieżności między udziałem gatunków zoochorycznych i anemochorycznych w pokrywie roślinnej oraz w banku nasion (KJELLSSON 1992). Gatunki anemochoryczne stanowiły od 50 do 60% składu banku i tylko od 10 do 30% pokrywy roślinnej. Różnice dotyczyły również różnych typów zoochorii.




Ryc. 20. Frekwencja (%) gatunków anemochorycznych w banku nasion i w runie grądu (oryg.)
Fig. 20. Frequency (%) of anemochoric species in the seed bank and in the herb layer of oak-hornbeam forest (orig.)

Myrmerochoria była powszechniejsza w runie (40–50%), niż w banku nasion (10–30%). Dane z grądów białowieskich (PIROŻNIKOW 1983; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998) również wskazują na wyraźnie wyższą frekwencję gatunków anemochorycznych w banku nasion niż w runie (Ryc. 20). KJELLSON (1992) uważa, że stosunkowo mały udział w banku nasion gatunków rozsiewających się zoochorycznie w stosunku do pokrywy roślinnej wynika z faktu, że:

1. Stare pierwotne lasy charakteryzują się stosunkowo niewielką produkcją nasion, ponieważ większość gatunków rozmnaża się głównie wegetatywnie; dla Puszczy Białowieskiej potwierdzają to badania m.in. FALIŃSKIEJ (1971, 1985).
2. W większości przypadków gatunki zoochoryczne, produkujące dość duże nasiona, rzadko przeżywają w glebie ponad rok, co wynika z ich właściwości fizjologicznych oraz z podatności narażenia na zjadanie przez zwierzęta.

Dominująca pozycja anemochorów w bankach nasion lasów liściastych jest na ogół spowodowana wysokim udziałem drobnonasiennych gatunków z rodzaju *Juncus*, *Epilobium*, *Betula* lub *Typha* oraz kilkunastu przedstawicieli z rodziny *Asteraceae*, głównie *Cirsium* sp. i *Taraxacum* sp. (PETROV, PALKINA 1983a, b; PIROŻNIKOW 1983; STAAF i in. 1987; KJELLSSON 1992). Wszystkie wymienione rodzaje charakteryzują się zdolnością do tworzenia długotrwałych banków nasion (THOMPSON i in. 1997).

Nawet w dużych i dobrze zachowanych kompleksach leśnych, np. w białowieskich grądach i łęgach, szwedzkich buczynach, duńskich lasach grądowo-łęgowych, w bankach nasion pojawiają się rozproszone nasiona chwastów polnych. Są to najczęściej nasiona *Chenopodium album*, *Cirsium arvense*, *C. palustre*, *Polygonum persicaria*, *Taraxacum officinale*, *Poa annua* i *Spergula arvensis*.

Uważa się, że wielkość banków nasion i ich skład gatunkowy są uzależnione przede wszystkim od dwóch czynników: tempa dostarczania nasion do gleby oraz ich długowieczności. ROBERTS (1981) podkreśla, że ogromne zróżnicowanie między gatunkami, zarówno w odniesieniu do produkcji nasion, jak i ich długowieczności, jest główną przyczyną różnic między strukturą gatunkową banku nasion a kompozycją florystyczną pokrywy roślinnej.

W szwedzkich lasach bukowych stwierdzono, że podobieństwo w składzie gatunkowym pokrywy roślinnej i banku jest niewielkie. Około 10–35% gatunków kiełkujących w banku nasion występowało również w pokrywie roślinnej (STAAF i in. 1987). Próby gleby z siedlisk oligotroficznych (typ D) zawierały głównie nasiona z rodzaju *Carex* (do 84% ogółu nasion), choć turzyce nie były składnikiem tych zbiorowisk. Na większości stanowisk, w banku wystąpiło mniej gatunków niż w pokrywie roślinnej. Tylko co trzeci gatunek był obecny w banku i pokrywie roślinnej.

W grądach białowieskich, podobnie jak w szwedzkich buczynach, stwierdzono występowanie dużej grupy gatunków, które miejscami występowały bardzo licznie w runie, natomiast w banku nasion pojawiały się sporadycznie. Najczęściej jest to *Anemone nemorosa* i inne wiosenne geofity, np. *Ranunculus ficaria*, *Corydalis fabacea*, *Gagea lutea*, *G. spathacea*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Mercurialis perennis* i *Allium ursinum* (STAAF i in. 1987).

Z danych przedstawianych w cytowanych pracach wynika, że wraz ze spadkiem żyzności siedliska bank nasion zbiorowisk lasów liściastych maleje. Rosną przy tym różnice między składem gatunkowym runa i banku nasion. Szwedzi donoszą, że las w którym produkcja diaspor jest bardzo niska (runo tworzą głównie niekwitnące kępy *Deschampsia flexuosa* oraz *Maianthemum bifolium*) charakteryzuje się małym bankiem i zupełnie odmiennym od niego składem gatunkowym pokrywy roślinnej. Podobne wyniki dla ubogich buczyn karpackich otrzmali ZARZYCKI (1964) oraz JANKOWSKA-BŁASZCZUK (dane niepublikowane). W żyznej buczynie o bujnym runie znacznie liczniejszy bank nasion zawierał jednocześnie dużo więcej propagul pochodzących z dna lasu.

Badania PETROVA (1987) nad bankiem nasion naturalnej, niezaburzonej dąbrowy o średnim zwarciu koron około 60% (w drzewostanie głównie 160–180-letnie dęby oraz lipy i klony z pojedynczymi jesionami, runo dobrze rozwinięte o pokryciu dochodzącym do 80%), wykazały stosunkowo niewielkie średnie zagęszczenie nasion, wynoszące 1100 sztuk/m$^2$. Były to nasiona należące jedynie do 18 gatunków. Ponad 70% banku pochodziło od typowych składników dąbrów. Znaleziono tu gatunki, które przez innych badaczy są wymieniane jako nie tworzące banku nasion lub trafiające się w nim sporadycznie, nawet w przypadku obfitego występowania w runie lasu. Są to: *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Mercurialis perennis*, *Aegopodium podagraria* oraz wymieniane przez innych autorów takie rośliny, jak *Carex pilosa*, *Ranunculus cassubicus*, *Viola mirabilis* i *Pulmonaria obscura*. Autor ten podkreśla, że nasiona powyższych gatunków znalezione w banku nasion, pochodziły z bezpośredniego obsiewu runa. Wszystkie wymienione gatunki charakteryzują się stosunkowo dużymi nasionami, które nie są przenoszone przez wiatr. W banku nasion tej dąbrowy znalazła się również nieliczna grupa nasion anemochorycznych, które według PETROVA (1987) zostały przywiane z sąsiednich zbiorowisk. Podobnie jak to miało miejsce w innych zbiorowiskach leśnych, w banku nasion znaleziono *Cirsium arvense*, *Epilobium montanum* i *Taraxacum officinale*. Trzecią grupę stanowiły nie przenoszone przez wiatr nasiona gatunków sporadycznych, nie występujących w naturalnych dąbrowach. Były to *Plantago major* i *Trifolium medium*. Autor ten podkreśla, że znaczne podobieństwo składu gatunkowego banku i runa w tej dąbrowie świadczy o jej pierwotnym charakterze i niskim poziomie zaburzeń, zwłaszcza antropogenicznych.

Zupełnie odmienne wyniki uzyskał PETROV i PALKINA (1983a, b) w badaniach banku nasion innego i również naturalnego zbiorowiska dąbrowowego *Quercetoilietum mercurialiosum* podlegającego jednak znacznie silniejszej antropopresji. Okazuje się, że w górnej warstwie gleby (0–10 cm) zagęszczenie banku jest tu znacznie wyższe, niż w poprzedniej dąbrowie i wynosi 6500–6800 nasion/m$^2$. Warto podkreślić, że prawie wszystkie nasiona w glebie należały do gatunków nie występujących w pokrywie roślinnej. W runie dominował wyraźnie *Mercurialis perennis* (90%), któremu towarzyszyły *Ranunculus cassubicus* i *Lamiastrum galeobdolon*. W sumie stwierdzono 12 gatunków roślin zielnych, w tym dwa gatunki skrzypów, natomiast w banku nasion – 5 gatunków, z czego ponad połowę stanowiły nasiona *Hypericum perforatum* (prawie 4 tys. nasion/m$^2$).

Oprócz roślin zielnych w banku występowały jedynie nasiona z rodzaju *Betula*. Warto podkreślić, że bank nasion zbadany przez PETROW i PALKINA (1983a, b) zawierał wyłącznie gatunki zaliczane przez THOMPSONA i in. (1997) do grupy „trwałych bankowców", np. *Chenopodium album*, *Epilobium montanum*, *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, *Scrophularia nodosa* i *Veronica chamaedrys*. Z danych rosyjskich wynika, że w ogromnej większości przypadków, banki nasion lasów liściastych zawierają prawie wyłącznie gatunki nieleśne (NIKITIN, GREBENNIKOWA 1961; RYSIN, RYSINA 1965; KAMETSKAYA 1969; PETROV, GRUZDEWA 1974).

### 7.1.3. Zmienność zagęszczenia i struktury gatunkowej banku nasion grądu

Zmienność banku nasion analizowano na podstawie różnic w jego zagęszczeniu i strukturze gatunkowej w płacie grądu z pierwotnym drzewostanem. W tabelach oraz rycinach podano także dane dotyczące zmienności banku nasion w płacie z wtórnym drzewostanem. Badania wykonano w Białowieskim Parku Narodowym w latach 1993–1995.

Postawiono hipotezę, że stabilne zbiorowisko lasu grądowego charakteryzuje się stabilnym bankiem nasion, zarówno pod względem zagęszczenia jak również struktury gatunkowej.

Stwierdzono, że wartość krytyczna testu Fishera-Snedecora o równości wariancji rozkładu liczby siewek wschodzących z banku ($n = 25$, $p < 0,05$) wynosi 1,98 (Ryc. 21). Wartość statystyki F, obliczona dla średnich zagęszczeń banku nasion lasu, była w kolejnych latach wyższa od wartości krytycznej. Oznacza to, że wariancje rozważanej cechy różnią się w sposób statystycznie wysoce istotny. Na podstawie statystyki Cochrana-Coxa stwierdzono, że różnice w średnim zagęszczeniu banku nasion były istotne między latami 1993/1994 oraz 1994/1995, natomiast nieistotne gdy porówna się lata 1993 i 1995 (Tab. 12). Otrzymane wyniki wskazują, że zagęszczenie banku nasion, nawet bardzo stabilnego zbiorowiska leśnego jakim jest grąd Białowieskiego Parku Narodowego, może ulegać istotnym wahaniom. Zmiany te mają najwprawdopodobniej charakter fluktuacyjny, a nie kierunkowy (brak różnic między pierwszym a trzecim rokiem).

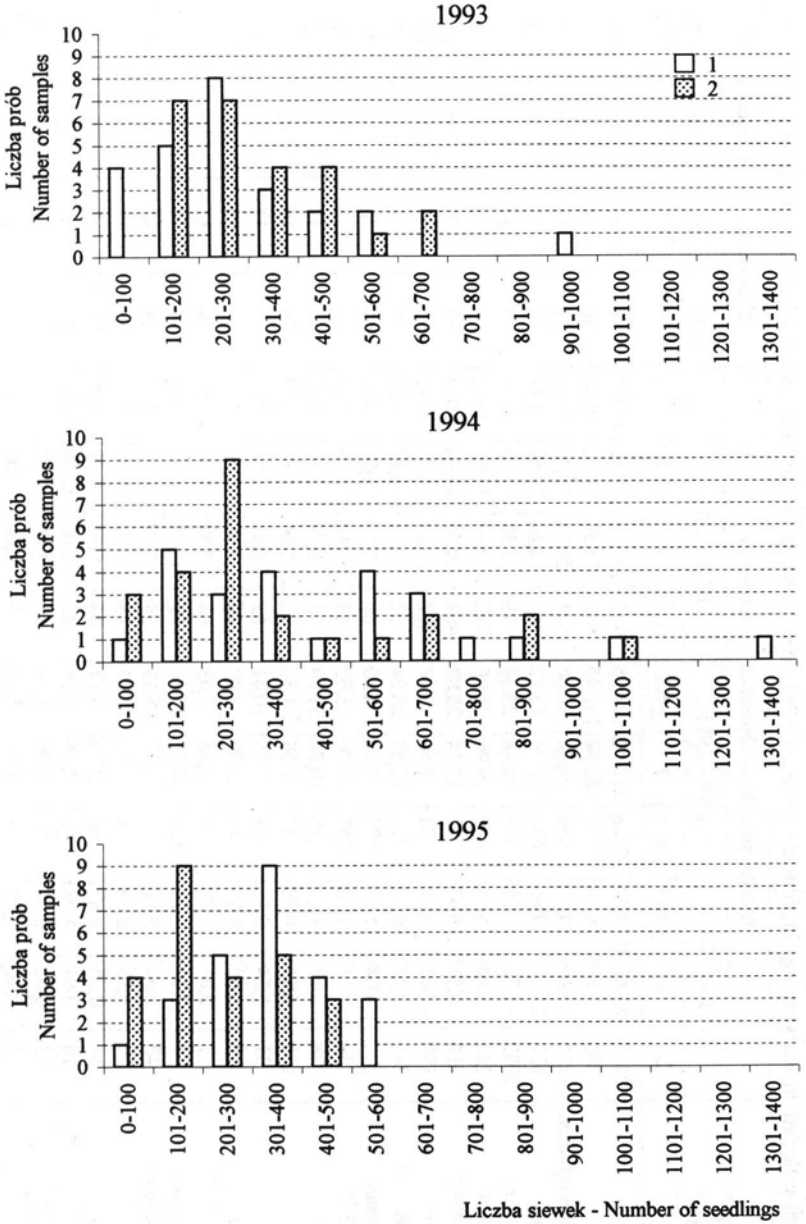
Tabela 12 – Table 12

Wyniki testu Cochrana-Coxa porównań średnich zagęszczeń banku nasion w próbach między latami 1993–1994; 1993–1995; 1994–1995. Próby pobierano w płacie lasu grądowego z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (oryg.)

Values of Cochran-Cox test for comparison of mean densities of soil seed bank between years 1993–1994, 1993–1995, 1994–1995. Samples were taken from primary (P) and secondary (W) hornbeam forest (orig.)

| Drzewostan<br>Treestand | 1993–1994 | 1993–1995 | 1994–1995 |
|---|---|---|---|
| P | C = 2,5951 | C = 1,0071 | C = 2,1351 |
| W | C = 0,5750 | C = 2,2872 | C = 2,0969 |

Wartość krytyczna (Critical value) = 2,0640




Ryc. 21. Liczby siewek wzeszłych z banku nasion w próbach z płatów lasu grądowego z pierwotnym (1) i wtórnym (2) drzewostanem (oryg.)

Próby (n = 3 × 50 prób o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm) pobierano w latach 1993, 1994, 1995. Każdą z prób obserwowano przez dwa lata

Fig. 21. Number of seedlings that emerged from seed bank in samples derived from oak-hornbeam forest with primary (1) and secondary (2) treestand (orig.)

Samples (n = 3 × 50, each 0,1 $m^2$ in area and 5 cm deep ) were collected in 1993, 1994 and 1995. Each sample was observed for two years

Tabela 13 — Table 13

Siewki wzeszłe w ciągu 2 lat z banku nasion pierwotnego lasu grądowego (P) w trzech seriach prób (n = 3 × 25 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) pobieranych wczesną wiosną w latach 1993, 1994, 1995 z tego samego płatu fitocenozy (oryg.)

Seedlings that emerged during 2 years from the seed bank of primary hornbeam forest (P) in three series of samples (n = 3 × 25 samples, each of 0,1 m², 5 cm deep) cellected in early spring in consecutive years 1993, 1994, 1995 from the same patch of community (orig.)

| Lp. No. | Gatunek Species | Liczba siewek — Number of seedlings | | | | | | | | | | Frekwencja — Freqency (%) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1993—1994 | | | 1994—1995 | | | 1995—1996 | | | Σ | 1993—1994 | 1994—1995 | 1995—1996 | 1993—1996 |
| | | Σ | x̄ | ±SD | Σ | x̄ | ±SD | Σ | x̄ | ±SD | | | | | |
| 1 | *Urtica dioica* | 2217 | 88,68 | 152,24 | 5428 | 217,12 | 193,55 | 3952 | 158,08 | 125,80 | 11597 | 96 | 100 | 92 | 96 |
| 2 | *Poaceae* | 245 | 9,80 | 14,94 | 1710 | 68,40 | 132,45 | 889 | 35,56 | 74,71 | 2844 | 56 | 76 | 72 | 68 |
| 3 | *Chrysosplenium alternifolium* | 1115 | 44,60 | 44,57 | 696 | 27,84 | 36,86 | 521 | 20,84 | 27,76 | 2332 | 92 | 80 | 84 | 85 |
| 4 | *Cardamine flexuosa* | 637 | 25,48 | 39,65 | 681 | 27,24 | 43,92 | 366 | 14,64 | 22,59 | 1684 | 76 | 76 | 84 | 79 |
| 5 | *Impatiens noli-tangere* | 1083 | 43,32 | 52,19 | 497 | 19,88 | 23,34 | 78 | 3,12 | 3,55 | 1658 | 76 | 84 | 68 | 76 |
| 6 | *Moehringia trinervia* | 221 | 8,84 | 16,18 | 499 | 19,96 | 41,06 | 442 | 17,68 | 53,92 | 1162 | 68 | 60 | 88 | 72 |
| 7 | *Juncus effusus* | 214 | 8,56 | 16,37 | 331 | 13,24 | 25,88 | 489 | 19,56 | 41,03 | 1034 | 52 | 56 | 56 | 55 |
| 8 | *Betula pendula* | 192 | 7,68 | 5,01 | 92 | 3,68 | 3,47 | 507 | 20,28 | 16,06 | 791 | 96 | 88 | 100 | 95 |
| 9 | *Lapsana communis* | 281 | 11,24 | 49,18 | 315 | 12,60 | 28,64 | 62 | 2,48 | 4,97 | 658 | 44 | 40 | 40 | 41 |
| 10 | *Geranium robertianum* | 202 | 8,08 | 11,37 | 185 | 7,40 | 8,50 | 69 | 2,76 | 3,24 | 456 | 84 | 76 | 72 | 77 |
| 11 | *Ranunculus repens* | 34 | 1,36 | 3,50 | 255 | 10,20 | 15,62 | 53 | 2,12 | 5,36 | 342 | 28 | 52 | 20 | 33 |
| 12 | *Galeopsis tetrahit* | 28 | 1,12 | 1,64 | 256 | 10,24 | 37,99 | 6 | 0,24 | 0,72 | 290 | 44 | 36 | 12 | 31 |
| 13 | *Oxalis acetosella* | 161 | 6,44 | 6,23 | 39 | 1,56 | 1,56 | 25 | 1,00 | 1,55 | 225 | 96 | 76 | 40 | 71 |
| 14 | *Geum urbanum* | 31 | 1,24 | 3,05 | 89 | 3,56 | 10,01 | 63 | 2,52 | 6,08 | 183 | 32 | 32 | 32 | 32 |
| 15 | *Stellaria nemorum* | 15 | 0,60 | 0,87 | 65 | 2,60 | 3,92 | 99 | 3,96 | 4,27 | 179 | 40 | 52 | 64 | 52 |
| 16 | *Stellaria media* | 1 | 0,04 | 0,20 | 67 | 2,68 | 7,03 | 88 | 3,52 | 4,35 | 156 | 4 | 32 | 80 | 39 |
| 17 | *Gnaphalium uliginosum* | 1 | 0,04 | 0,20 | 119 | 4,76 | 23,80 | 29 | 1,16 | 4,66 | 149 | 4 | 4 | 12 | 7 |
| 18 | *Ranunculus lanuginosus* | 42 | 1,68 | 3,86 | 48 | 1,92 | 5,15 | 58 | 2,32 | 4,65 | 148 | 28 | 32 | 40 | 33 |
| 19 | *Stachys sylvatica* | 22 | 0,88 | 2,88 | 73 | 2,92 | 5,94 | 18 | 0,72 | 1,90 | 113 | 20 | 40 | 24 | 28 |
| 20 | *Rumex sanguineus* | 14 | 0,56 | 0,87 | 50 | 2,00 | 9,17 | 43 | 1,72 | 4,95 | 107 | 36 | 20 | 24 | 27 |
| 21 | *Glechoma hirsuta* | 16 | 0,64 | 1,08 | 59 | 2,36 | 3,11 | 25 | 1,00 | 2,06 | 100 | 32 | 56 | 28 | 39 |
| 22 | *Carpinus betulus* | 13 | 0,52 | 0,65 | 50 | 2,00 | 1,76 | 35 | 1,40 | 1,87 | 98 | 44 | 80 | 60 | 60 |
| 23 | *Circaea lutetiana* | 5 | 0,20 | 0,50 | 45 | 1,80 | 5,11 | 0 | 0,00 | 0,00 | 50 | 16 | 24 | 0 | 13 |
| 24 | *Rubus idaeus* | 20 | 0,80 | 1,89 | 20 | 0,80 | 1,78 | 10 | 0,40 | 0,71 | 50 | 28 | 24 | 28 | 27 |
| 25 | *Rumex acetosa* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 50 | 2,00 | 10,00 | 50 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 26 | *Carex sylvatica* | 8 | 0,32 | 0,56 | 9 | 0,36 | 0,81 | 26 | 1,04 | 3,17 | 43 | 28 | 20 | 24 | 2 |
| 27 | *Anemone nemorosa* | 22 | 0,88 | 1,59 | 8 | 0,32 | 0,85 | 3 | 0,12 | 0,44 | 33 | 40 | 16 | 8 | 21 |

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 28 | *Stellaria holostea* | 0 | 0,00 | 0,00 | 14 | 0,56 | 1,23 | 18 | 0,72 | 1,84 | 32 | 0 | 24 | 20 | 15 |
| 29 | *Taraxacum officinale* | 5 | 0,20 | 0,82 | 11 | 0,44 | 1,00 | 6 | 0,24 | 0,66 | 22 | 8 | 24 | 16 | 16 |
| 30 | *Trifolium repens* | 6 | 0,24 | 0,52 | 4 | 0,16 | 0,47 | 11 | 0,44 | 0,71 | 21 | 20 | 12 | 32 | 21 |
| 31 | *Vicia sylvatica* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 20 | 0,80 | 4,00 | 21 | 0 | 4 | 4 | 3 |
| 32 | *Epilobium montanum* | 1 | 0,04 | 0,20 | 4 | 0,12 | 0,44 | 10 | 0,44 | 0,96 | 15 | 4 | 8 | 24 | 12 |
| 33 | Nierozpoznane – Unknown | 2 | 0,08 | 0,40 | 10 | 0,40 | 0,82 | 1 | 0,04 | 0,20 | 13 | 4 | 24 | 4 | 11 |
| 34 | *Lamiastrum galeobdolon* | 6 | 0,24 | 0,83 | 1 | 0,04 | 0,20 | 4 | 0,16 | 0,62 | 11 | 12 | 4 | 8 | 8 |
| 35 | *Plantago media* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 8 | 0,32 | 0,99 | 9 | 0 | 4 | 12 | 5 |
| 36 | *Scrophularia nodosa* | 4 | 0,16 | 0,37 | 0 | 0,00 | 0,00 | 5 | 0,20 | 0,65 | 9 | 16 | 0 | 12 | 9 |
| 37 | *Viola reichenbachiana* | 0 | 0,00 | 0,00 | 6 | 0,24 | 0,66 | 2 | 0,08 | 0,28 | 8 | 0 | 16 | 8 | 8 |
| 38 | *Cornus sanguinea* | 3 | 0,12 | 0,44 | 4 | 0,16 | 0,47 | 0 | 0,00 | 0,00 | 7 | 8 | 120 | 0 | 7 |
| 39 | *Hypericum perforatum* | 1 | 0,04 | 0,20 | 6 | 0,24 | 1,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 7 | 4 | 4 | 0 | 3 |
| 40 | *Mentha arvensis* | 5 | 0,20 | 1,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,40 | 7 | 4 | 0 | 4 | 3 |
| 41 | *Mycelis muralis* | 1 | 0,08 | 0,40 | 6 | 0,24 | 0,83 | 0 | 0,00 | 0,00 | 7 | 4 | 12 | 0 | 5 |
| 42 | *Lathyrus vernus* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 5 | 0,20 | 0,82 | 6 | 0 | 4 | 8 | 4 |
| 43 | *Peplis portula* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 4 | 0,16 | 0,80 | 5 | 0 | 4 | 4 | 3 |
| 44 | *Polygonum hydropiper* | 3 | 0,12 | 0,44 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0,04 | 0,20 | 5 | 8 | 4 | 4 | 5 |
| 45 | *Rumex obtusifolius* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 5 | 0,20 | 0,82 | 5 | 0 | 0 | 8 | 3 |
| 46 | *Aegopodium podagraria* | 3 | 0,12 | 0,44 | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 4 | 8 | 4 | 0 | 4 |
| 47 | *Erigeron canadensis* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 3 | 0,12 | 0,44 | 4 | 0 | 4 | 8 | 4 |
| 48 | *Ranunculus cassubicus* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 4 | 0,16 | 0,80 | 4 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 49 | *Cirsium arvense* | 2 | 0,08 | 0,28 | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 3 | 8 | 4 | 0 | 4 |
| 50 | *Picea abies* | 3 | 0,12 | 0,33 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 3 | 12 | 0 | 0 | 4 |
| 51 | *Ajuga reptans* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0,04 | 0,20 | 2 | 0 | 4 | 4 | 3 |
| 52 | *Gypsophila muralis* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,40 | 2 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 53 | *Luzula pilosa* | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,40 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 54 | *Spergula arvensis* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,40 | 2 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 55 | *Tilia cordata* | 2 | 0,08 | 0,28 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 8 | 0 | 0 | 3 |
| 56 | *Isopyrum thalictroides* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 57 | *Matricaria discoidea* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 58 | *Polygonum aviculare* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 59 | *Stellaria graminea* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| 60 | *Tripleurospermum inodorum* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 61 | *Veronica serpyllifolia* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 |
| Suma siewek – Total number of seedlings | | 6887 | | | 11765 | | | 8124 | | | 26776 | | | | |

$\bar{x} \pm SD$ – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation)

Hipotezę o stabilności struktury gatunkowej banku nasion grądu testowano na podstawie analizy porównawczej udziału poszczególnych gatunków w bankach w ciągu trzech kolejnych lat. Ogółem w 75 próbach o łącznej powierzchni ok. 7,5 $m^2$ przez trzy kolejne lata zanotowano 26776 siewek należących do 61 gatunków. Nie oznaczono do rangi gatunku siewek z rodziny *Poaceae* oraz jednego gatunku, który był nierozpoznany (Tab. 13, 13a; Ryc. 22). W każdym roku w banku dominowały rośliny zielne (54 gatunki, w tym 15 jednorocznych). Stwierdzono również cztery gatunki drzew i dwa gatunki krzewów. Siewki drzew, tj. *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Picea abies* i *Tilia cordata* stanowiły zaledwie 3% wszystkich wzeszłych siewek. Najmniej licznie reprezentowane były krzewy, tj. *Cornus sanguineus* i *Rubus idaeus* (około 1% wszystkich siewek). Powyższe proporcje utrzymywały się w każdym roku badań.

Średnia arytmetyczna liczba gatunków siewek wschodzących w próbie była w każdym roku podobna i wynosiła: w 1993 roku 13,87±3,41, natomiast w 1995 r. 14,72±4,47 (Ryc. 23). Współczynniki różnorodności Shanona-Wiennera obliczone na podstawie liczebności gatunków w bankach nasion, w poszczególnych latach, wynosiły kolejno: w 1993 r. – 2,203, w 1994 r. – 2,014, w 1995 r. – 2,045.

Z analizy frekwencji gatunków w banku nasion między poszczególnymi latami (Ryc. 24) wynika, że współczynnik różnorodności Shanona-Wiennera, obliczony na podstawie frekwencji gatunków w seriach dwuletnich, wykazuje nieco większą zmienność, niż obliczony na podstawie liczebności gatunków w każdym z lat. Zróżnicowanie to jest generalnie nieznaczne i wynosi dla lat: 1993 – 9,676, 1994 – 10,497, 1995 – 11,237.

Spośród 61 gatunków zanotowanych w banku nasion w próbach pobieranych przez trzy kolejne lata, 31 było obecnych w każdym roku, natomiast 13 pojawiło się tylko w jednym roku. Okazało się, że jeżeli gatunek występował w banku z frekwencją wyższą niż 25%, to był on również obecny w pozostałych latach. Ponad 85% siewek wzeszłych we wszystkich obserwowanych próbach należało do gatunków, które każdego roku pojawiały się z frekwencją powyżej 50%. Do najczęstszych i najliczniejszych należały: *Urtica dioica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Geranium robertianum*, *Oxalis acetosella* i *Juncus effusus*. Wśród jednorocznych były to *Cardamine flexuosa*, *Impatiens noli-tangere* i *Moehringia trinervia*, a wśród drzew – *Betula pendula* i *Carpinus betulus*. W kolejnych latach wahania frekwencji wymienionych gatunków były nieznaczne i u większości nie przekraczały kilku procent. Wyjątkiem były *Oxalis acetosella* i *Carpinus betulus*, których frekwencja zmienia się znacząco w poszczególnych latach. Należy podkreślić, że liczebność tych gatunków różniła się znacznie między latami, np. przy stałej frekwencji u pokrzywy *Urtica dioica*, zbliżonej do 100% liczba siewek wykiełkowanych z banku nasion wahała się od 2217 w próbach z roku 1993 do 5428 – w próbach pobranych w roku następnym. W przypadku niektórych gatunków jednorocznych różnice te były jeszcze większe, np. liczebność *Impatiens noli-tangere*, występującego w każdym roku z frekwencją od 70 do 80%, wahała się między 1083 (1993 r.) a 78 (1995 r.).

Tabela 13a – Table 13a

Siewki wzeszłe w ciągu 2 lat z banku nasion wtórnego lasu grądowego (W) w trzech seriach prób (n = 3 × 25 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) pobieranych wczesną wiosną w latach 1993, 1994, 1995 z tego samego płatu fitocenozy (oryg.)

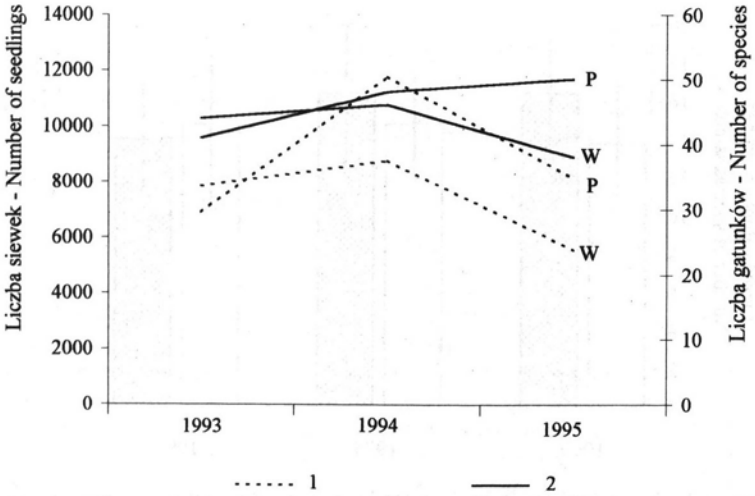
Seedlings emerged during 2 years from the seed bank of secondary hornbeam forest (W) in three series of samples (n = 3 × 25 samples, each of 0,1 m², 5 cm deep) cellected in early spring in consecutive years 1993, 1994, 1995 from the same patch of community (orig.)

| Lp. No. | Gatunek Species | Liczba siewek – Number of seedlings | | | | | | | | | | Frekwencja – Freqency (%) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1993–1994 | | | 1994–1995 | | | 1995–1996 | | | Σ | 1993–1994 | 1994–1995 | 1995–1996 | 1993–1996 |
| | | Σ | x̄ | ±SD | Σ | x̄ | ±SD | Σ | x̄ | ±SD | | | | | |
| 1 | *Urtica dioica* | 1286 | 51,44 | 70,14 | 4508 | 180,32 | 274,91 | 2436 | 97,44 | 107,28 | 8230 | 96 | 100 | 100 | 99 |
| 2 | *Juncus effusus* | 2032 | 31,16 | 26,32 | 1518 | 9,84 | 9,36 | 1256 | 3,96 | 4,53 | 4806 | 96 | 100 | 96 | 97 |
| 3 | *Chrysosplenium alternifolium* | 1432 | 57,28 | 72,28 | 173 | 6,92 | 11,47 | 389 | 15,56 | 22,46 | 1994 | 88 | 60 | 80 | 76 |
| 4 | *Cardamine flexuosa* | 800 | 32,00 | 36,18 | 610 | 24,40 | 29,30 | 257 | 10,28 | 15,18 | 1667 | 88 | 100 | 84 | 91 |
| 5 | *Impatiens noli-tangere* | 779 | 0,00 | 0,00 | 246 | 0,00 | 0,00 | 99 | 0,00 | 0,00 | 1124 | 92 | 92 | 88 | 91 |
| 6 | *Betula pendula* | 200 | 8,00 | 5,72 | 156 | 6,24 | 4,82 | 308 | 12,32 | 10,02 | 664 | 100 | 96 | 92 | 96 |
| 7 | *Geranium robertianum* | 188 | 0,04 | 0,20 | 228 | 0,00 | 0,00 | 64 | ,24 | 1,01 | 480 | 88 | 96 | 76 | 87 |
| 8 | *Trifolium repens* | 138 | 5,52 | 6,63 | 158 | 6,32 | 11,94 | 47 | 1,88 | 2,49 | 343 | 92 | 76 | 56 | 75 |
| 9 | *Carex sylvatica* | 143 | 5,72 | 7,31 | 85 | 3,40 | 3,81 | 38 | 1,52 | 2,66 | 266 | 76 | 76 | 48 | 67 |
| 10 | *Hypericum perforatum* | 91 | 1,52 | 2,24 | 54 | 1,96 | 4,36 | 93 | 3,60 | 10,74 | 238 | 52 | 52 | 56 | 53 |
| 11 | *Rubus idaeus* | 101 | 4,04 | 3,81 | 91 | 3,64 | 4,77 | 44 | 1,76 | 2,80 | 236 | 76 | 76 | 52 | 68 |
| 12 | *Scrophularia nodosa* | 97 | 3,88 | 14,14 | 56 | 2,24 | 5,60 | 83 | 3,32 | 14,14 | 236 | 36 | 44 | 28 | 36 |
| 13 | *Rumex sanguineus* | 25 | 1,00 | 3,59 | 134 | 5,36 | 20,43 | 57 | 2,28 | 9,98 | 216 | 24 | 16 | 16 | 19 |
| 14 | *Poaceae* | 38 | 1,40 | 2,42 | 49 | 1,44 | 2,43 | 90 | 0,52 | 1,26 | 177 | 52 | 40 | 44 | 45 |
| 15 | *Oxalis acetosella* | 103 | 4,12 | 4,06 | 36 | 1,44 | 1,76 | 17 | 0,68 | 1,38 | 156 | 96 | 52 | 32 | 60 |
| 16 | *Ranunculus repens* | 53 | 2,12 | 7,54 | 91 | 3,64 | 7,93 | 6 | 0,24 | 0,72 | 150 | 20 | 28 | 12 | 20 |
| 17 | *Lapsana communis* | 29 | 1,16 | 3,94 | 77 | 3,08 | 8,84 | 35 | 1,40 | 5,40 | 141 | 16 | 20 | 24 | 20 |
| 18 | *Moehringia trinervia* | 58 | 2,32 | 3,35 | 72 | 2,88 | 3,62 | 11 | 0,44 | 0,82 | 141 | 56 | 64 | 28 | 49 |
| 19 | *Geum urbanum* | 11 | 1,12 | 3,19 | 60 | 1,64 | 3,01 | 39 | 0,76 | 1,36 | 110 | 12 | 48 | 40 | 33 |
| 20 | *Ajuga reptans* | 29 | 1,16 | 1,68 | 54 | 2,16 | 6,03 | 12 | 0,48 | 1,23 | 95 | 48 | 24 | 16 | 29 |
| 21 | *Galeopsis tetrahit* | 28 | 0,00 | 0,00 | 41 | 0,00 | 0,00 | 19 | 0,00 | 0,00 | 88 | 40 | 44 | 36 | 40 |
| 22 | *Glechoma hirsuta* | 35 | 7,52 | 8,44 | 36 | 9,12 | 6,97 | 13 | 2,56 | 3,27 | 84 | 52 | 44 | 24 | 40 |
| 23 | *Stachys sylvatica* | 14 | 0,56 | 1,16 | 31 | 1,24 | 2,62 | 32 | 1,28 | 1,77 | 77 | 28 | 40 | 52 | 40 |
| 24 | *Ranunculus lanuginosus* | 8 | 0,32 | 0,80 | 17 | 0,68 | 1,63 | 49 | 1,96 | 3,94 | 74 | 16 | 20 | 52 | 29 |
| 25 | *Circaea lutetiana* | 51 | 2,04 | 7,57 | 22 | 0,88 | 1,99 | 0 | 0,00 | 0,00 | 73 | 16 | 20 | 0 | 12 |
| 26 | *Viola reichenbachiana* | 2 | 0,08 | 0,28 | 43 | 1,72 | 7,79 | 2 | 0,08 | 0,28 | 47 | 8 | 12 | 8 | 9 |
| 27 | *Stellaria media* | 2 | 0,08 | 0,28 | 11 | 0,44 | 0,96 | 23 | 0,92 | 2,81 | 36 | 8 | 24 | 32 | 21 |
| 28 | *Stellaria nemorum* | 13 | 0,52 | 1,61 | 9 | 0,36 | 1,08 | 2 | 0,08 | 0,28 | 24 | 24 | 16 | 8 | 16 |
| 29 | *Epilobium montanum* | 1 | 0,00 | 0,00 | 3 | 0,00 | 0,00 | 19 | 0,0 | 0,00 | 23 | 4 | 8 | 36 | 16 |
| 30 | *Anemone nemorosa* | 9 | 0,36 | 0,76 | 9 | 0,36 | 0,99 | 2 | 0,08 | 0,28 | 20 | 24 | 16 | 8 | 16 |
| 31 | *Veronica serpyllifolia* | 8 | 0,32 | 0,95 | 5 | 0,20 | 0,65 | 5 | 0,20 | 0,41 | 18 | 12 | 12 | 20 | 15 |

cd. Tab. 13a

| | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 32 | Nierozpoznane – Unknown | 2 | 0,08 | 0,28 | 10 | 0,40 | 0,91 | 4 | 0,16 | 0,47 | 16 | 8 | 24 | 12 | 15 |
| 33 | *Cardamine amara* | 4 | 0,16 | 0,62 | 10 | 0,40 | 1,61 | 0 | 0,00 | 0,00 | 14 | 8 | 8 | 0 | 53 |
| 34 | *Aegopodium podagraria* | 0 | 0,00 | 0,00 | 9 | 0,36 | 1,80 | 1 | 0,04 | 0,20 | 10 | 0 | 4 | 4 | 3 |
| 35 | *Polygonum hydropiper* | 6 | 0,24 | 0,66 | 1 | 0,04 | 0,20 | 1 | 0,04 | 0,20 | 8 | 16 | 4 | 4 | 8 |
| 36 | *Lamiastrum galeobdolon* | 1 | 81,28 | 90,47 | 0 | 60,72 | 75,47 | 6 | 50,24 | 74,04 | 7 | 4 | 0 | 8 | 4 |
| 37 | *Polygonum aviculare* | 0 | 0,00 | 0,00 | 7 | 0,28 | 0,84 | 0 | 0,00 | 0,00 | 7 | 0 | 12 | 0 | 4 |
| 38 | *Cirsium arvense* | 3 | 0,12 | 0,33 | 0 | 0,00 | 0,00 | 3 | 0,12 | 0,60 | 6 | 12 | 0 | 4 | 5 |
| 39 | *Lathyrus vernus* | 2 | 0,08 | 0,28 | 3 | 0,12 | 0,44 | 1 | 0,04 | 0,20 | 6 | 8 | 8 | 4 | 7 |
| 40 | *Taraxacum officinale* | 2 | 0,08 | 0,28 | 4 | 0,16 | 0,47 | 0 | 0,00 | 0,00 | 6 | 8 | 12 | 0 | 7 |
| 41 | *Gnaphalium uliginosum* | 2 | 0,44 | 1,64 | 3 | 2,40 | 4,80 | 0 | 1,56 | 3,69 | 5 | 8 | 12 | 0 | 7 |
| 42 | *Cornus sanguinea* | 4 | 0,16 | 0,37 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 4 | 16 | 0 | 0 | 5 |
| 43 | *Asarum europaeum* | 1 | 0,04 | 0,20 | 2 | 0,08 | 0,40 | 0 | 0,00 | 0,00 | 3 | 4 | 4 | 0 | 3 |
| 44 | *Chenopodium album* | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,40 | 1 | 0,04 | 0,20 | 3 | 0 | 4 | 4 | 3 |
| 45 | *Lysimachia vulgaris* | 0 | 0,00 | 0,00 | 3 | 0,12 | 0,44 | 0 | 0,00 | 0,00 | 3 | 0 | 8 | 0 | 3 |
| 46 | *Astragalus glycyphyllos* | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,40 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 47 | *Carpinus betulus* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 2 | 0,08 | 0,28 | 2 | 0 | 0 | 8 | 3 |
| 48 | *Mycelis muralis* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,00 | 0,00 | 2 | 4 | 0 | 0 | 1 |
| 49 | *Capsella bursa-pastoris* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 4 | 0 | 0 | 1 |
| 50 | *Picea abies* | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 4 | 0 | 0 | 1 |
| 51 | *Plantago media* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 52 | *Salix* sp. | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 53 | *Tilia cordata* | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,00 | 0,00 | 1 | 0 | 4 | 0 | 1 |
| 54 | *Erigeron canadensis* | 0 | 0,04 | 0,20 | 0 | 0,12 | 0,44 | 0 | 0,76 | 1,59 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 55 | *Gypsophila muralis* | 0 | 0,08 | 0,28 | 0 | 0,12 | 0,33 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 56 | *Isopyrum thalictroides* | 0 | 3,64 | 7,06 | 0 | 2,16 | 3,60 | 0 | 3,72 | 5,63 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 57 | *Luzula pilosa* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 58 | *Matricaria discoidea* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 59 | *Mentha arvensis* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 60 | *Peplis portula* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 61 | *Ranunculus cassubicus* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 62 | *Rumex acetosa* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 63 | *Rumex obtusifolius* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 64 | *Spergula arvensis* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 65 | *Stellaria graminea* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 66 | *Stellaria holostea* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 67 | *Tripleurospermum inodorum* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 68 | *Vicia sylvatica* | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0,00 | 0,00 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Suma siewek – Total number of seedlings | | 7834 | | | 8742 | | | 5567 | | | 22143 | | | | |

$\bar{x} \pm SD$ – średnia ± odchylenie standardowe (mean value ± standard deviation)



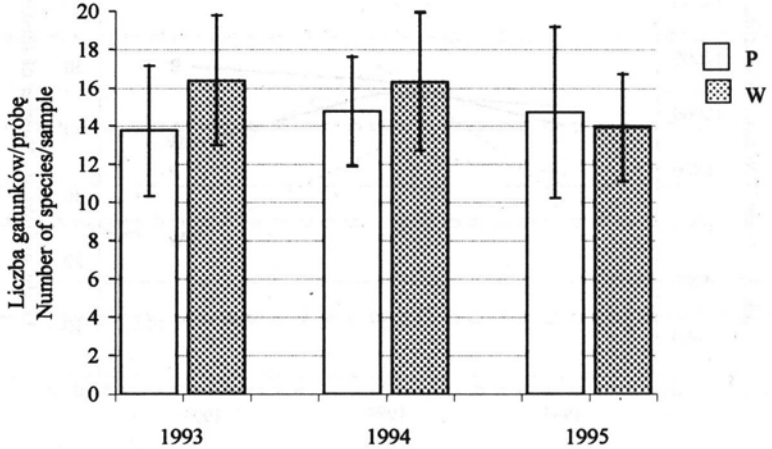

Ryc. 22. Liczba gatunków (1) oraz siewek (2) wzeszłych z banku nasion z płatów lasu grądowego z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (oryg.)

Próby (3 × 50 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) pobierano w latach 1993, 1994, 1995. Każdą z prób obserwowano przez dwa lata; średnie liczby siewek/próbę: 1993 r. – (P) × = 275,52±206,59; (W) × = 313,36±153,83; 1994 r. – (P) × = 470,60±313,98; (W) × = 349,68×275,84; 1995 r. – (P) × = 325,00±132,92; (W) × = 222,64±125,16

Fig. 22. Number of species (1) and seedlings (2) that emerged from the seed bank derived from oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand (orig.)

Samples (n = 3 × 50, each 0,1 m² in area and 5 cm deep ) were collected in 1993, 1994 and 1995. Each sample was observed for two years; mean number of seedlings per sample: 1993 – (P) × = 275,52±206,59; (W) × = 313,36±153,83; 1994 – (P) × = 470,60±313,98; (W) × = 349,68±275,84; 1995 – (P) × = 325,00±132,92; (W) × = 222,64±125,16

Stosunkowo niewielkie wahania liczebności wśród tej grupy gatunków stwierdzono u *Juncus effusus* (Tab. 13). Ponadto analizowano frekwencję gatunków rzadko spotykanych oraz nieobecnych w pokrywie roślinnej, a przy tym notowanych w banku nasion całej serii prób z frekwencją co najmniej 20%. Do takich gatunków należały *Carex sylvatica*, *Juncus effusus* i *Rubus idaeus*. U każdego z wymienianych gatunków różnice w częstości występowania nie przekraczały kilku procent. Stosunkowo niewielkie wahania częstości ich występowania można tłumaczyć brakiem corocznych dopływów świeżych nasion do gleby. Dane te wskazują również na dużą trwałość banków nasion tych gatunków. Nie oznacza to jednak, że dostarczane co roku do gleby nasiona innych roślin nie mogą tworzyć również trwałych banków nasion. Niemniej jednak, w takim przypadku frekwencja wydaje się być w znacznym stopniu zależna od częstości występowania danego gatunku w pokrywie roślinnej.




Ryc. 23. Średnie liczby gatunków siewek wzeszłych z banku nasion z płatów lasu grądowego z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem (oryg.)

Próby (n = 3 × 50 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) pobierano w latach 1993, 1994, 1995. Każdą z prób obserwowano przez dwa lata; średnie liczby gatunków siewek/próbę: 1993 r. – (P) × = 13,88±3,33; (W) × = 16,40±3,40; 1994 r. – (P) × = 15,20±2,91; (W) × = 16,32±3,61; 1995 r. – (P) × = 14,64±4,78; (W) × = 13,92±2,81

Fig. 23. Mean numbers of seedlings species that emerged from the seed bank derived from oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand (orig.)

Samples (n = 3 × 50, each 0,1 m² in area and 5 cm deep) were collected in 1993, 1994 and 1995. Each sample was observed for two years; mean number of seedlings species per sample: 1993 – (P) × = 13,88±3,33; (W) × = 16,40±3,40; 1994 – (P) × = 15,20±2,91; (W) × = 16,32±3,61; 1995 – (P) × = 14,64±4,78; (W) × = 13,92±2,81

### 7.1.4. Relacje między frekwencją gatunków w runie a opadem nasion i bankiem nasion

Na powierzchni 200 m² grądu, w ciągu trzech kolejnych lat stwierdzono 15 gatunków o zbliżonej frekwencji w runie oraz w banku nasion (Tab. 14). Wśród tych gatunków dominuje pokrzywa *Urtica dioica*, charakteryzująca się również najwyższym opadem nasion, największą liczebnością w banku nasion oraz najwyższą frekwencją w banku i runie. W tej grupie gatunków opad nasion jest bardzo zróżnicowany. Dane dotyczące produktywności runa wskazują, że liczba propagul produkowanych w kolejnych latach przez ten sam gatunek w danym typie fitocenozy ulega znacznym wahaniom (FALIŃSKA 1971; PIROŻNIKOW 1983). Z wykonanych badań wynika, że wśród gatunków występujących w banku nasion i w runie z częstotliwością conajmniej 25%, tylko cienioznośny *Oxalis acetosella* charakteryzował się stosunkowo niską produkcją nasion i dość obfitym bankiem w glebie (Tab. 15).

Tabela 14 – Table 14

Średnia frekwencja gatunków w banku nasion i runie w trzech kolejnych latach (1993–1995) w pierwotnym lesie grądowym (oryg.)

Mean frequency of species in the seed bank and the herb layer during three consecutive years (1993–1995) in primeval hornbeam forest (orig.)

| Gatunek<br>Species | Bank<br>Bank | Runo<br>Herb layer |
|---|---|---|
| Grupa I – Group I | | |
| *Urtica dioica* | IV | IV |
| *Chrysosplenium alternifolium* | IV | III |
| *Cardamine flexuosa* | IV | III |
| *Impatiens noli-tangere* | IV | III |
| *Geranium robertianum* | IV | III |
| *Moehringia trinervia* | III | III |
| *Oxalis acetosella* | III | IV |
| *Lapsana communis* | II | II |
| *Ranunculus repens* | II | II |
| *Galeopsis tetrahit* | II | II |
| *Geum urbanum* | II | III |
| *Ranunculus lanuginosus* | II | III |
| *Stachys sylvatica* | II | III |
| *Rumex sanguineus* | II | II |
| *Circaea lutetiana* | I | II |
| Grupa II – Group II | | |
| *Juncus effusus* | III | – |
| *Stellaria media* | II | – |
| *Taraxacum officinale* | I | * |
| *Trifolium repens* | I | – |
| *Epilobium montanum* | I | – |
| *Gnaphalium uliginosum* | * | – |
| *Rumex acetosa* | * | – |
| *Carex sylvatica* | I | * |
| Grupa III – Group III | | |
| *Stellaria nemorum* | II | IV |
| *Glechoma hirsuta* | II | IV |
| *Anemone nemorosa* | I | IV |
| *Stellaria holostea* | I | III |
| *Lamiastrum galeobdolon* | * | IV |
| *Aegopodium podagraria* | * | III |
| *Isopyrum thalictroides* | * | I |
| *Ranunculus ficaria* | – | IV |
| *Dentaria bulbifera* | – | II |
| *Sanicula europaea* | – | I |
| *Asperula odorata* | – | I |

| Gatunek<br>Species | Bank<br>Bank | Runo<br>Herb layer |
|---|---|---|
| Grupa IV – Group IV | | |
| *Vicia sylvatica* | * | – |
| *Plantago media* | * | – |
| *Scrophularia nodosa* | * | * |
| *Viola reichenbachiana* | * | * |
| *Cornus sanguinea* | * | – |
| *Hypericum perforatum* | * | – |
| *Mentha arvensis* | * | – |
| *Mycelis muralis* | * | * |
| *Lathyrus vernus* | * | * |
| *Peplis portula* | * | – |
| *Polygonum hydropiper* | * | – |
| *Rumex obtusifolius* | * | – |
| *Erigeron canadensis* | * | – |
| *Ranunculus cassubicus* | * | * |
| *Cirsium arvense* | * | – |
| *Ajuga reptans* | * | |
| *Gypsophila muralis* | * | – |
| *Luzula pilosa* | * | * |
| *Spergula arvensis* | * | – |
| *Matricaria discoidea* | * | – |
| *Polygonum aviculare* | * | – |
| *Stellaria graminea* | * | – |
| *Tripleurospermum inodorum* | * | – |
| *Veronica serpyllifolia* | * | * |
| *Gagea lutea* | – | * |
| *Corydalius solida* | – | * |
| *Cardamine amara* | – | * |
| *Actaea spicata* | – | * |
| *Allium ursinum* | – | * |
| *Asarum europaeum* | – | * |
| *Lathraea squamaria* | – | * |
| *Carex remota* | – | * |
| Drzewa i krzewy – Trees and shrubs | | |
| *Betula pendula* | IV | I |
| *Carpinus betulus* | III | III |
| *Rubus idaeus* | II | II |
| *Picea abies* | * | * |
| *Tilia cordata* | * | III |
| *Acer platanoides* | – | III |
| *Populus tremula* | – | III |
| *Ulmus glabra* | – | I |
| *Fraxinus excelsior* | – | I |

| Trawy – Grasses | | |
|---|---|---|
| *Poaceae* | III | II |
| *Poa nemoralis* | – | I |
| *Milium effusum* | – | * |
| *Festuca gigantea* | – | * |
| Nierozpoznane – Unknown | * | |

Frekwencja w runie oceniana na powierzchni 200 m², trzykrotnie na 50 poletkach o powierzchni 4 m²; frekwencja w banku nasion na podstawie obecności siewek w próbkach. Każdego roku pobierano 25 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm. Klasy frekwencji: I – 12,5–25; II – 25,1–50; III – 50,1–75; IV – 75,1–100%.
* – gatunek notowany sporadycznie
Grupa I – gatunki stale obecne w banku nasion i runie ze zbliżoną frekwencją
Grupa II – częściej i obficiej występujące w banku nasion niż w runie
Grupa III – rzadkie i nieliczne w banku nasion a stale występujące w runie
Grupa IV – sporadycznie pojawiające się w banku nasion lub w runie
Species frequency in the herb layer was calculated from the area of 200 m² (50 plots × 4 m²) three times in each year; the frequency in the seed bank was calculated on the basis of seedlings presence in the samples. Each year 25 samples (0,1 m² each and 5 cm deep) were collected. Frequency classes: I – 12,5–25; II – 25,1–50; III – 50,1–75; IV – 75,1–100%.
* – sporadically noted species
Group I – species permanently present in the seed bank and the herb layer with similar frequency
Group II – more often and more abundantly noted in the seed bank than in the herb layer
Group III – rare and not numerous in the seed bank but permanently present in the herb layer
Group IV – sporadically recorded in the seed bank or in the herb layer

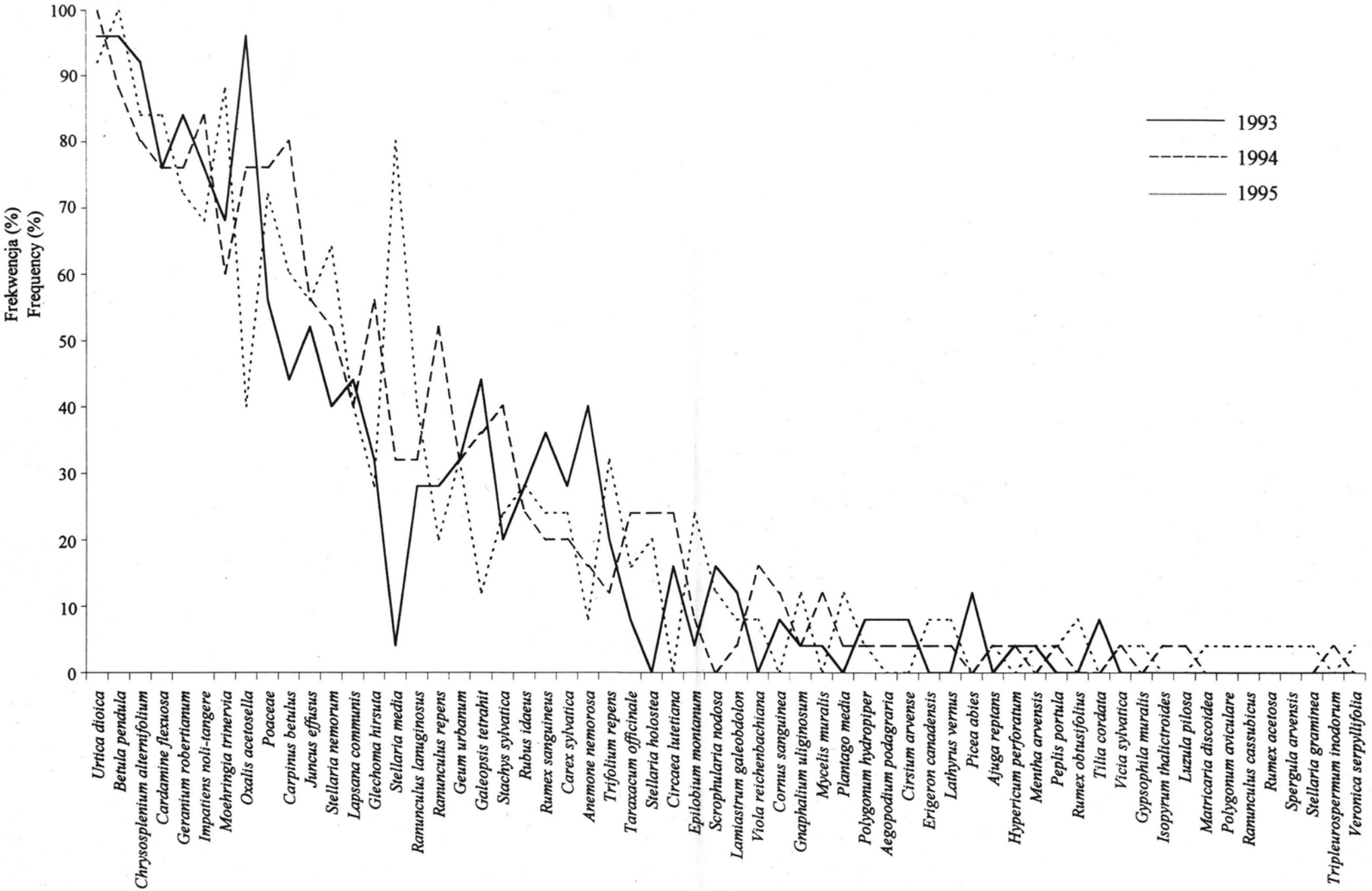
Tabela 15 – Table 15

Liczba pędów generatywnych wybranych gatunków runa pierwotnego lasu grądowego oraz opad ich nasion na powierzchnię 200 m². Dane z roku 1994

The number of generative shoots of some herb layer species collected from primeval hornbeam forest and their seed rain in the area of 200 m². Data from the year 1994

| Lp. No. | Gatunek Species | Liczba pędów generatywnych na 200 m² Number of generative shoots per 200 m² | Średnia liczba nasion na pęd Mean number of seeds per shoot | Opad nasion na 200 m² Seed rain per 200 m² |
|---|---|---|---|---|
| | Gatunki o zbliżonej frekwencji w banku nasion i w runie<br>Species with similar frequency in the seed bank and in the herb layer | | | |
| 1 | *Urtica dioica* | 851 | ~400 | 340400 |
| 2 | *Impatiens noli-tangere* | 530 | * | * |
| 3 | *Geranium robertianum* | 65 | ~80 | 5200 |
| 4 | *Oxalis acetosella* | 27 | ~10 | 270 |
| 5 | *Lapsana communis* | 24 | ~800 | 6000 |
| 6 | *Galeopsis tetrahit* | 3 | ~15 | 45 |
| 7 | *Geum urbanum* | 72 | ~240 | 17280 |
| 8 | *Ranunculus lanuginosus* | 76 | ~80 | 6080 |
| 9 | *Stachys sylvatica* | 140 | ~90 | 12600 |
| 10 | *Rumex sanguineus* | 15 | ~800 | 12000 |
| 11 | *Circaea lutetiana* | 8 | ~15 | 120 |
| 12 | *Moehringia trinervia* | 7 | ~150 | 1050 |
| | Gatunki o znacznie wyższej frekwencji w runie niż w banku nasion<br>Species with much higher frequency in the herb layer than in the seed bank | | | |
| 1 | *Glechoma hirsuta* | 106 | ~30 | 3180 |
| 2 | *Stellaria holostea* | 101 | ~15 | 1515 |
| 3 | *Stellaria nemorum* | 546 | ~30 | 16380 |
| 4 | *Lamiastrum galeobdolon* | 76 | ~40 | 3040 |

* – brak danych (lack of data)



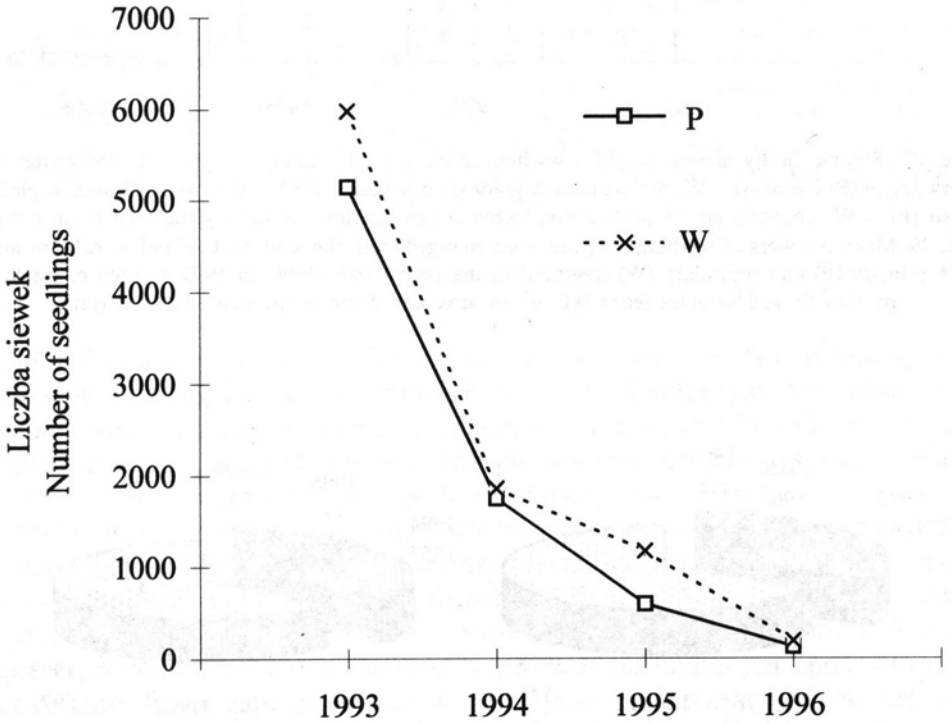

Ryc. 24. Frekwencja gatunków siewek wzeszłych z banku nasion pierwotnego lasu grądowego. W latach 1993, 1994, 1995 pobrano po 25 prób gleby każda o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm. Wschody siewek obserwowano dwa lata (oryg.)

Fig. 24. Frequency of seedlings species that emerged from the seed bank of primeval oak-hornbeam forest. In each of the years (1993, 1994, 1995) 25 samples (each 0,1 $m^2$2 in area and 5 cm deep) were taken. Germination was observed for 2 years (orig.)

## 7.1.5. Dynamika wschodów siewek z banku nasion

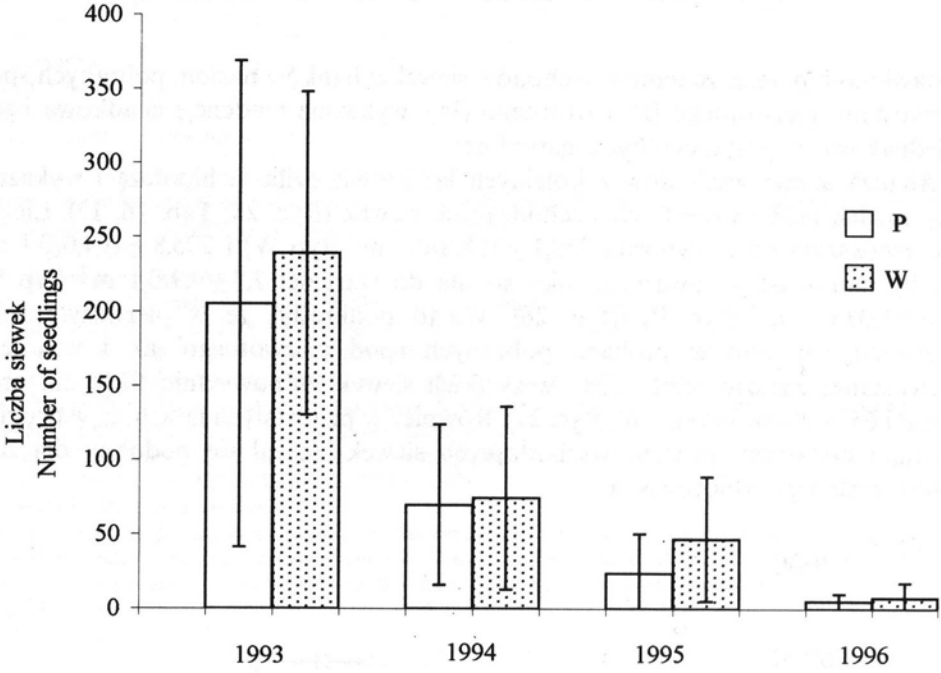
Postawiono hipotezę, że tempo wschodów siewek z banków nasion, pobranych spod drzewostanu pierwotnego (P) i wtórnego (W), wykazuje tendencję spadkową i jest niejednakowe u poszczególnych gatunków.

Analiza tempa wschodów z kolejnych lat potwierdziła tę hipotezę i wykazała stały spadek liczby wszystkich wschodzących siewek (Ryc. 25; Tab. 16, 17). Liczba ta w pierwszym roku wynosiła 239,1 ± 108,8/0,1 $m^2$ (typ W) i 205,8 ± 164,0/0,1 $m^2$ (typ P), natomiast w czwartym roku spadła do wartości 7,7 ± 9,9/0,1 $m^2$ (typ W) i 5,0 ± 5,09/0,1 $m^2$ (typ P) (Ryc. 26). Warto podkreślić, że w pierwszym roku obserwacji, zarówno w próbach pobranych spod pierwotnego jak i wtórnego drzewostanu, wzeszło około 65% wszystkich siewek (odpowiednio 67% dla prób typu P i 65% dla prób typu W; Ryc. 27). Również w pozostałych latach, tj. w drugim, trzecim i czwartym, procent wschodzących siewek okazał się podobny dla obu płatów badanego zbiorowiska.

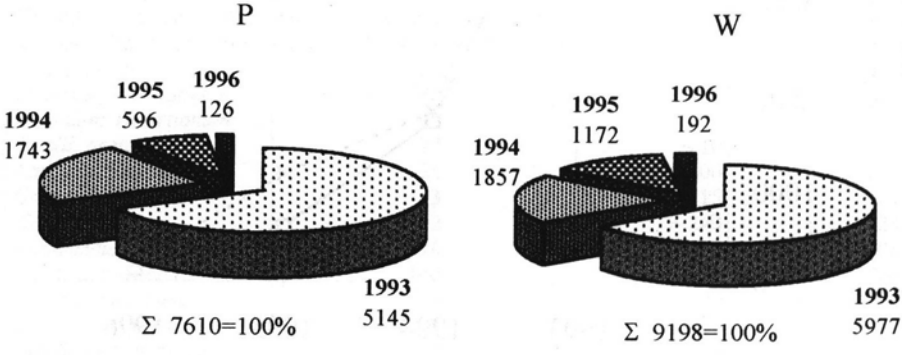



Ryc. 25. Wschody siewek z banku nasion grądu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem w kolejnych latach obserwacji 1993 – 1996. W 1993 roku w każdym z płatów lasu (P) i (W) pobrano po 25 prób gleby, każda o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm (oryg.)

Fig. 25. Seedlings emergence from the seed soil bank of oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand in consecutive years of observations (1993 – 1996). In 1993, in each of the forest patches 25 soil samples (each 0,1 $m^2$ in area and 5 cm deep) were collected (orig.)




Ryc. 26. Średnie liczby siewek (x±SD) wschodzących z banku nasion w próbach pobranych pod pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem grądowym w latach 1993–1996. W 1993 roku w płatach lasu (P) i (W) pobrano po 25 prób gleby, każda o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm (oryg.)
Fig. 26. Mean numbers of seedlings (x±SD) that emerged from the seed bank of oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand in the years 1993–1996. In 1993, in each of the forest patches 25 soil samples (each 0,1 m² in area and 5 cm deep) were collected (orig.)




Ryc. 27. Udział siewek wschodzących z banku nasion grądu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem w latach 1993–1996. W 1993 roku w płatach lasu (P) i (W) pobrano po 25 prób gleby, każda o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm (oryg.)
Fig. 27. Percentage of seedlings that emerged from the seed bank of oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand in the years 1993–1996. In 1993, in each of the forest patches 25 soil samples (each 0,1 m² in area and 5 cm deep) were collected (orig.)

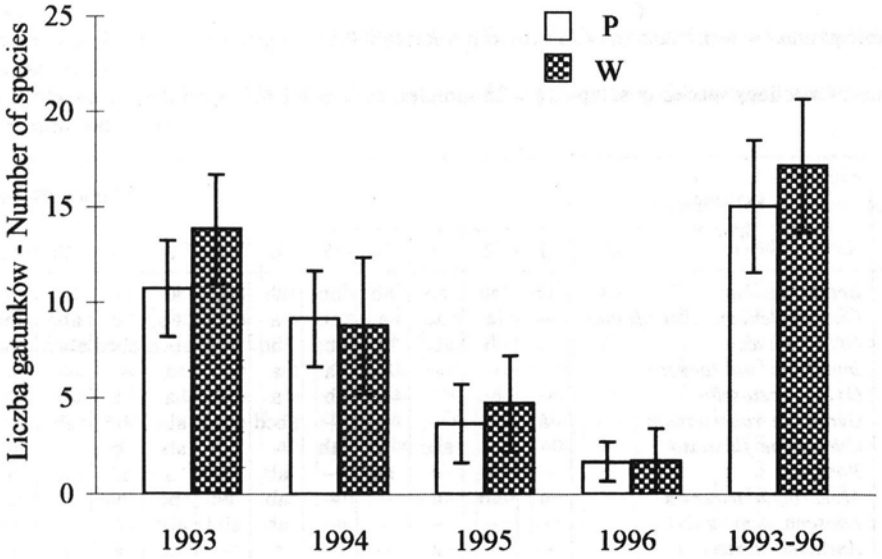



Fig. 28. Średnia liczba gatunków siewek w próbie (x±SD), wschodzących w latach 1993–1996 z banku nasion grądu z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. W 1993 roku w każdym z płatów lasu (P) i (W) pobrano po 25 prób gleby, każda o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm (oryg.)

Ryc. 28. Mean number of seedlings species which emerged in the years 1993–1996 from the seed bank of oak-hornbeam forest with primary (P) and secondary (W) treestand, per sample (x±SD). In 1993, in each of the forest patches (P) and (W) 25 soil samples (each 0,1 $m^2$ in area and 5 cm deep) were collected (orig.)

W próbach pobranych pod wtórnym drzewostanem nie stwierdzono istotnie wyższej liczebności siewek wschodzących w trzecim i czwartym roku obserwacji. Średnie zagęszczenie pod tymi drzewostanami było w trzecim roku co prawda ponad dwukrotnie wyższe, niż pod drzewostanem pierwotnym, ale przy wysokiej zmienności liczby siewek w próbach różnice te są statystycznie nieistotne.

Pod drzewostanami pierwotnymi i wtórnymi badano również zmiany w liczbie gatunków siewek wschodzących w kolejnych latach. Stwierdzono, że w obu typach drzewostanów w ciągu pierwszych dwóch lat średnia liczba gatunków siewek w próbie nie maleje (Ryc. 28). Gwałtowny spadek wystąpił dopiero w trzecim i czwartym roku obserwacji. Ogólnie w próbach pochodzących spod wtórnego drzewostanu liczba gatunków siewek jest tylko nieznacznie wyższa, niż pod drzewostanami pierwotnymi (odpowiednio 17,2±3,5 dla prób W oraz 15,0±3,5 w próbach typu P). W trzecim i czwartym roku obserwacji w obu typach prób wschodziła zbliżona liczba gatunków (5,1±2,5 dla prób W i 4,4±2 w próbach P, Ryc. 28). Warto podkreślić, że w ciągu dwóch pierwszych lat ujawniły się wszystkie gatunki, natomiast w trzecim i czwartym roku ogólna liczba gatunków spadła o połowę i w obu typach lasu była identyczna.

Tabela 16

Obecność gatunków w próbach (n = 25 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) w kolejnych latach z płatu pierwotnego

Presence of seedlings species in samples ( = 25 samples, each of 0,1 m². 5 cm deep) inconsecutive years from the primary patch

| Lp. No. | Gatunek Species | Numer próby – | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| 1 | *Betula pendula* | ab | ab | ab | ab | ab | ab | a | ab | – | a | a | ab |
| 2 | *Chrysosplenium alternifolium* | – | a | ac | a | ab | a | a | ab | c | abd | abc | ab |
| 3 | *Urtica dioica* | – | b | abd | b | abd | abd | bcd | abcd | abcd | abcd | abc | abcd |
| 4 | *Impatiens noli-tangere* | – | – | – | – | a | a | ab | a | – | – | a | ab |
| 5 | *Oxalis acetosella* | – | bc | bc | b | b | a | a | a | a | abc | ab | ab |
| 6 | *Geranium robertianum* | a | – | – | – | – | abcd | abcd | abc | bd | ab | bc | bcd |
| 7 | *Cardamine flexuosa* | – | – | abc | a | ab | – | ab | abc | b | – | ab | ab |
| 8 | *Poaceae* | – | – | c | ac | – | ab | a | a | ab | a | a | ab |
| 9 | *Moehringia trinervia* | a | ab | a | – | – | ab | bc | bc | bc | ab | a | ab |
| 10 | *Lapsana communis* | – | – | – | – | – | ab | abd | abc | abc | d | ab | b |
| 11 | *Anemone nemorosa* | – | – | a | – | – | b | – | ac | a | a | a | – |
| 12 | *Juncus effusus* | abcd | abc | abcd | abcd | abcd | ab | – | c | c | d | a | b |
| 13 | *Ranunculus repens* | – | a | – | – | – | – | a | a | a | a | – | a |
| 14 | *Geum urbanum* | – | – | – | – | – | – | b | a | ab | – | – | – |
| 15 | *Galeopsis tetrahit* | – | a | – | – | – | b | ab | – | abc | b | – | – |
| 16 | *Ranunculus lanuginosus* | – | – | – | – | – | ab | b | ab | – | ab | – | – |
| 17 | *Glechoma hirsuta* | – | – | – | – | – | ab | b | – | – | ab | b | – |
| 18 | *Stellaria nemorum* | – | – | – | – | – | – | b | b | a | – | – | ab |
| 19 | *Rubus idaeus* | a | a | – | – | – | a | b | – | b | – | c | – |
| 20 | *Carex sylvatica* | a | b | a | b | – | a | – | – | – | – | – | – |
| 21 | *Carpinus betulus* | b | b | b | – | b | – | a | b | – | – | – | – |
| 22 | *Lamiastrum galeobdolon* | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | – |
| 23 | *Stachys sylvatica* | a | – | – | – | – | – | – | ab | b | – | – | – |
| 24 | *Circaea lutetiana* | – | – | – | a | a | b | – | – | – | – | a | – |
| 25 | *Picea abies* | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | a | a |
| 26 | *Aegopodium podagraria* | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | – | – |
| 27 | *Trifolium repens* | – | – | b | – | – | – | a | – | a | b | – | – |
| 28 | *Cirsium arvense* | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 29 | *Polygonum hydropiper* | – | – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – |
| 30 | *Tilia cordata* | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | – |
| 31 | *Taraxacum officinale* | – | – | b | – | – | – | – | – | – | c | ab | – |
| 32 | *Hypericum perforatum* | c | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 33 | *Mycelis muralis* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 34 | *Gnaphalium uliginosum* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 35 | *Ajuga reptans* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 36 | *Asarum europaeum* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 37 | *Capsella bursa-pastoris* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 38 | *Cardamine amara* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 39 | *Cornus sanguinea* | – | b | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 40 | *Epilobium montanum* | – | – | – | – | b | – | – | – | – | d | – | – |
| 41 | *Lathyrus vernus* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 42 | *Mentha arvensis* | – | – | b | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 43 | *Rumex obtusifolius* | b | – | b | b | – | b | b | – | – | – | – | – |
| 44 | *Scrophularia nodosa* | – | – | b | – | – | – | – | b | b | – | b | – |
| 45 | *Stellaria media* | c | – | – | – | – | – | – | – | – | – | d | d |
| 46 | *Veronica serpyllifolia* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 47 | *Viola reichenbachiana* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |

– Table 16
obserwacji: a – 1993 r., b – 1994 r., c – 1995 r., d – 1996 r. Próby pobrano wczesną wiosną 1993 roku
(P) fitocenozy grądowej
of observations: a – 1993, b – 1994, c – 1995, d – 1996. Samples were collected in the early spring 1993
(P) of hornbeam forest

| Subsequent sample numbers | | | | | | | | | | | | | Liczba wystąpień – Number of presence records | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 1993 | 1994 | 1995 | 1996 |
| ab | a | b | a | a | ab | ab | ab | ab | a | ab | ab | ab | 23 | 17 | – | – |
| abc | bcd | abc | abc | abcd | abc | abc | ab | ab | abd | abc | ab | ab | 22 | 18 | 11 | 4 |
| abcd | bcd | abc | abc | abcd | abcd | abc | ab | abc | abcd | abcd | abcd | 20 | 24 | 18 | 15 | |
| ab | ab | ab | a | a | ab | ab | ab | ab | ab | ab | ab | ab | 19 | 13 | – | – |
| – | b | abc | ab | ab | ab | abc | a | a | ab | ab | ac | ab | 18 | 16 | 6 | – |
| b | abc | abc | abcd | abcd | abc | ab | abcd | a | abc | abd | abd | ad | 17 | 18 | 12 | 10 |
| – | abc | b | ab | – | b | ab | ab | abc | abc | ab | abc | ab | 16 | 18 | 6 | – |
| a | ac | ac | – | a | – | a | a | – | – | – | – | – | 14 | 3 | 4 | – |
| ab | c | – | ab | – | ab | b | ab | – | a | ab | – | c | 13 | 13 | 5 | – |
| a | – | ab | – | a | – | – | a | a | – | – | – | – | 10 | 7 | 2 | 2 |
| – | a | a | – | a | a | – | – | – | – | – | – | – | 9 | 1 | 1 | – |
| b | ac | c | c | c | b | – | a | bc | – | – | b | – | 9 | 10 | 12 | 6 |
| a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 7 | – | – | – |
| a | a | a | – | a | – | – | – | – | – | – | – | a | 7 | 2 | – | – |
| – | abc | b | b | – | – | ab | – | a | a | – | – | – | 7 | 8 | 2 | – |
| – | a | ab | – | – | – | – | a | – | – | – | – | – | 6 | 5 | – | – |
| – | – | – | ab | ab | – | – | b | – | a | – | – | – | 5 | 7 | – | – |
| b | – | b | c | – | ab | – | – | – | b | a | – | a | 5 | 7 | 1 | – |
| – | – | – | a | – | – | ab | – | – | – | – | – | – | 5 | 3 | 1 | – |
| b | – | – | – | c | a | – | – | – | – | – | – | – | 4 | 3 | 1 | – |
| a | – | – | – | c | – | – | b | b | a | – | a | b | 4 | 8 | 1 | – |
| – | – | – | – | – | a | – | – | – | – | a | c | – | 3 | – | 1 | – |
| – | – | b | – | – | – | – | a | – | – | – | – | – | 3 | 3 | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 | 1 | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 | – | – | – |
| – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | b | – | – | – | 2 | 3 | – | – |
| – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | – | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 2 | 1 | – |
| – | c | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | 1 | – | 2 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | ab | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | – |
| – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | c | – | – | – | – | – | c | – | – | – | – | – | – | 2 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | b | – | 2 | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 1 |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – |
| – | – | – | b | – | b | – | b | – | – | – | – | b | – | 9 | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 4 | – | – |
| d | – | b | – | – | – | – | d | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 4 |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |

Tabela 17

Obecność gatunków w próbach (n = 25 prób o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm) w kolejnych latach z płatu wtórnego (W)

Presence of seedlings species in samples ( = 25 samples, each of 0,1 m². 5 cm deep) inconsecutive years from the secondary patch

| Lp. No. | Gatunek Species | Numer próby – | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| 1 | *Betula pendula* | ab | ab | ab | a | a | ab | ab | ab | ab | a | ab | ab |
| 2 | *Impatiens noli-tangere* | a | a | a | ab | ab | ab | ab | a | a | – | ab | a |
| 3 | *Cardamine flexuosa* | a | a | abcd | a | abc | ab | abc | abc | abc | abcd | a | – |
| 4 | *Juncus effusus* | abcd | ad | abcd | abcd | abc | abcd | abc | abcd | abc | abc | bc | d |
| 5 | *Geranium robertianum* | abc | abd | abcd | bd | a | acd | abc | abc | b | a | abc | abcd |
| 6 | *Urtica dioica* | abcd | abcd | abcd | abc | abc | bcd | abcd | abc | ab | a | abcd | abc |
| 7 | *Chrysosplenium alternifolium* | ab | a | ab | abc | abc | abc | abc | abcd | ab | a | abcd | abc |
| 8 | *Trifolium repens* | ab | a | ab | ab | b | abc | ab | ac | a | – | b | – |
| 9 | *Rubus idaeus* | a | a | – | – | a | a | a | a | a | – | a | – |
| 10 | *Oxalis acetosella* | ab | a | ab | abc | ab | ab | abc | ab | ab | ab | ab | a |
| 11 | *Carex sylvatica* | a | a | a | a | a | – | – | ac | c | ab | – | – |
| 12 | *Moehringia trinervia* | a | a | a | c | b | ab | a | ab | ab | a | – | – |
| 13 | *Poaceae* | c | ab | acd | a | a | a | c | – | b | – | a | – |
| 14 | *Glechoma hirsuta* | a | – | – | a | b | a | – | – | – | – | ab | a |
| 15 | *Hypericum perforatum* | bc | – | abcd | abc | bc | abc | abcd | abcd | ac | abcd | – | c |
| 16 | *Stachys sylvatica* | – | – | ad | – | a | – | – | – | – | a | a | – |
| 17 | *Scrophularia nodosa* | a | a | b | abc | abd | b | a | ab | – | – | – | – |
| 18 | *Anemone nemorosa* | a | – | – | – | – | – | – | – | – | a | a | – |
| 19 | *Galeopsis tetrahit* | – | a | – | – | a | b | b | ab | b | a | – | – |
| 20 | *Rumex obtusifolius* | – | – | a | a | a | – | a | – | a | – | – | – |
| 21 | *Ranunculus repens* | – | – | – | – | – | ac | a | b | – | – | – | – |
| 22 | *Stellaria nemorum* | – | – | – | – | b | a | ab | – | – | a | bc | – |
| 23 | *Polygonum hydropiper* | a | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | ab |
| 24 | *Ajuga reptans* | a | – | – | – | – | b | a | a | – | – | – | – |
| 25 | *Lapsana communis* | – | – | ab | ab | ab | – | – | – | – | – | – | – |
| 26 | *Geum urbanum* | – | – | – | – | ab | – | – | – | – | – | – | – |
| 27 | *Cirsium arvense* | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 28 | *Ranunculus lanuginosus* | – | – | – | – | a | bcd | – | – | – | – | – | a |
| 29 | *Circaea lutetiana* | – | – | – | ab | abc | bc | bc | – | – | – | – | – |
| 30 | *Gnaphalium uliginosum* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | a | – |
| 31 | *Viola reichenbachiana* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 32 | *Lathyrus vernus* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 33 | *Lamiastrum galeobdolon* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | a | – |
| 34 | *Mycelis muralis* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 35 | *Picea abies* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 36 | *Asarum europeum* | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 37 | *Stellaria media* | – | – | c | – | – | – | – | – | a | – | – | – |
| 38 | *Cardamine amara* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 39 | *Capsella bursa-pastoris* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 40 | *Veronica serpyllifolia* | a | – | – | – | b | – | – | – | – | – | – | – |
| 41 | *Aegopodium podagraria* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 42 | *Carpinus betulus* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 43 | *Cornus sanguinea* | – | b | – | – | – | – | b | – | – | – | b | – |
| 44 | *Epilobium montanum* | – | – | – | – | – | b | c | c | – | c | – | – |
| 45 | *Mentha arvensis* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| 46 | *Taraxacum officinale* | – | – | – | – | – | – | – | b | – | – | – | – |
| 47 | *Tilia cordata* | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |

– Table 17

obserwacji: a – 1993 r., b – 1994 r., c – 1995 r., d – 1996 r. Próby pobrano wczesną wiosną 1993 roku
fitocenozy grądowej

of observations: a – 1993, b – 1994, c – 1995, d – 1996. Samples were collected in the early spring 1993
(W) of hornbeam forest

| Subsequent sample numbers | | | | | | | | | | | | | Liczba wystąpień – Number of presence records | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 1993 | 1994 | 1995 | 1996 |
| ab | ab | a | ab | ab | ab | a | ab | a | a | ab | a | ab | 25 | 17 | – | – |
| ab | ab | ab | a | ab | a | a | ab | a | a | a | – | a | 23 | 10 | – | – |
| abc | a | a | a | ab | – | a | – | a | ac | a | ab | abc | 22 | 11 | 9 | 2 |
| b | abc | abcd | abcd | abc | acd | abcd | bcd | abcd | abc | abc | abc | abc | 21 | 22 | 22 | 12 |
| abc | abc | ab | abc | ab | a | – | ac | abc | – | a | – | a | 20 | 15 | 12 | 5 |
| abc | bc | a | b | – | ab | abc | abcd | abcd | b | b | ab | a | 20 | 21 | 15 | 8 |
| abc | abc | abc | ab | ab | b | b | bcd | a | – | a | – | – | 19 | 17 | 12 | 3 |
| b | ab | b | a | abc | abd | ab | ac | a | a | ab | ab | a | 19 | 15 | 4 | 1 |
| – | a | a | a | a | a | a | a | a | a | a | a | a | 19 | – | – | – |
| ab | – | ab | a | b | b | b | abc | b | b | ab | b | a | 18 | 20 | 3 | – |
| – | ab | a | a | ac | a | ac | b | ac | a | a | ab | ac | 18 | 4 | 6 | – |
| – | – | – | – | b | – | – | ab | ab | a | – | a | – | 12 | 7 | 1 | – |
| ac | a | d | – | – | – | – | c | – | a | a | abc | ac | 12 | 3 | 7 | 2 |
| – | a | a | b | – | a | – | a | – | – | a | – | a | 11 | 3 | – | – |
| – | b | – | – | abcd | ad | a | c | – | – | – | – | – | 10 | 10 | 12 | 6 |
| – | a | a | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 7 | – | – | 1 |
| – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 7 | 5 | 1 | 1 |
| – | – | – | – | – | a | – | a | a | – | – | – | – | 6 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | a | b | – | – | – | a | – | – | 6 | 5 | – | – |
| – | a | – | – | – | c | – | – | – | – | – | – | – | 6 | – | 1 | – |
| a | – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | 4 | 1 | 1 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | 4 | 3 | 1 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | – | 4 | – | – | – |
| – | – | b | b | b | b | – | – | b | a | b | – | b | 4 | 8 | – | – |
| b | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 3 | 4 | – | – |
| – | – | ab | – | – | – | – | a | – | – | – | – | – | 3 | 2 | – | – |
| – | a | – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | 3 | – | – | – |
| b | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 2 | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 4 | 2 | – |
| – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | a | – | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | a | 2 | – | – | – |
| – | – | – | – | d | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | 1 |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | a | – | – | – | 1 | – | – | – |
| – | – | – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – |
| – | b | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | b | – | – | a | – | 1 | 1 | – | – |
| – | – | a | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – |
| – | – | – | – | b | – | – | c | – | – | – | – | – | 1 | 2 | 1 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | b | – | 4 | – | – |
| – | – | – | – | d | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 3 | 1 |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| – | – | – | c | c | b | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 2 | – |
| – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |

# 8. KLASYFIKACJA BANKÓW NASION – ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE

We wszystkich klasyfikacjach banków nasion głównym kryterium ich podziału jest trwałość nasion w glebie, co jak przedstawiono powyżej, nie jest łatwe do bezpośredniego zmierzenia. W praktyce trwałość nasion najczęściej określa się metodą pośrednią, na podstawie analizy następujących danych:

- Porównanie deszczu nasion lub frekwencji gatunku w bieżącej pokrywie roślinnej oraz we wcześniejszych fazach sukcesyjnych zbiorowiska z frekwencją i liczebnością w banku nasion. Zakłada się, że gatunki znalezione w banku, nieobecne w pokrywie roślinnej, tworzą trwałe banki nasion.
- Rozmieszczenie pionowe nasion w glebie. W większości przypadków porównywane są zagęszczenia nasion w płytszych (0–5 cm) i głębszych (>5 cm) warstwach gleby. Przyjmuje się, że nasiona gatunków obficiej występujących w głębszych warstwach gleby charakteryzują się większą trwałością.
- Sezonowa zmienność zagęszczenia banku nasion. Występowanie wyraźnych szczytów liczebności wskazuje na mniejszą trwałość banku nasion.
- Wielkość i kształt nasion; mniejsze i kuliste łatwiej wnikają do gleby i formują na ogół trwalsze banki nasion.

Jednym z najważniejszych problemów, jaki trzeba rozwiązać przy porównywaniu banków nasion zbiorowisk lub poszczególnych gatunków, jest standaryzacja w klasyfikacji trwałości banku. Znaczenie ekologiczne banku nasion, składającego się z propagul gatunków od wielu już lat nieobecnych w pokrywie roślinnej jest zupełnie inne niż nasion, które pochodzą ze świeżego opadu (deszczu nasion). Stwierdzenia w literaturze ekologicznej odnoszące się do gatunków, które „nie tworzą banków nasion", w istocie dotyczą tych, których nasiona są bardzo nietrwałe lub produkowane bardzo nielicznie. Powszechnie przyjęta i najczęściej cytowana w literaturze klasyfikacja banków nasion zaproponowana przez THOMPSONA i GRIME'A (1979) powstała na podstawie danych dotyczących wschodów siewek z prób gleby pobieranych systematycznie co sześć tygodni przez ponad rok z dziesięciu zróżnicowanych pod względem ekologicznym zbiorowisk. Stwierdzono, że sezonowe dynamiki liczebności banków nasion różnych populacji tego samego gatunku wykazują znaczne podobieństwa we wszystkich typach siedlisk. Wszystkie gatunki znalezione w bankach nasion zaklasyfikowano początkowo do dwu kategorii: „trwałych" [persistent] lub „nietrwałe" [transient] w zależności od tego czy zdolne do kiełkowania nasiona były znajdowane przez cały rok w systematycznie pobieranych próbach, czy też nie. Grupa gatunków o nietrwałym banku nasion została podzielona na te, które występowały wyłącznie latem (typ I), a także te, które pojawiały się jedynie zimą (typ II). Wśród gatunków tworzących trwały bank nasion wyróżniono te, które występowały w pewnych porach roku liczniej (typ III) oraz te, u których nie zaobserwowano wyraźnych i sezonowych szczytów liczebności (typ IV).

GRIME (1989) uważa, że występowanie kilku typów banków nasion wyjaśnia w wielu przypadkach mechanizmy, które pozwalają gatunkom współwystępować

w stabilnych zbiorowiskach. Różnorodność banków nasion jest skutkiem zróżnicowania rodzaju, intensywności i sezonowości zaburzeń w środowisku, które promują określony typ strategii regeneracji. Po sklasyfikowaniu 171 gatunków pod względem trwałości banku nasion (typy I–IV, wg THOMPSON i GRIME'A 1979), taksony tworzące poszczególne typy banku nasion podzielono na te, których występowanie w Wielkiej Brytanii rośnie i te, których liczebność populacji wyraźnie maleje. Badania wykazały, że zdolność do ekspansji jest ściśle związana z hipotezą GRIME'A (1981), według której gatunki tworzące III typ banku nasion łączą potencjalną możliwość do szybkiej ekspansji na siedliskach zaburzonych ze zdolnością do trwania w formie nasion spoczynkowych, o ile rzecz jasna warunki w danym momencie nie pozwalają na kolonizacje. Według GRIME'A (1989) gatunki reprezentujące III typ banku nasion są wyraźnie promowane na siedliskach z silną presją człowieka. Systematycznie zmniejsza się natomiast obfitość występowania gatunków reprezentujących II typ banku nasion, których strategia regeneracyjna wiąże się z masowym kiełkowaniem stosunkowo dużych i wczesnowiosennych nasion. Zdaniem GRIME'A (1989) odzwierciedla to ciągłe zmniejszanie się obszarów zajmowanych przez pierwotne lasy liściaste, w których dominanci (drzewa, krzewy oraz duża część roślin runa) charakteryzują się formowaniem II typu banku nasion.

THOMPSON i in. (1997) podkreślają, że klasyfikacja GRIME'A (1979), pomimo bardzo częstych cytowań nie jest zbyt przydatna w interpretacji zjawisk ekologicznych. Większość prowadzonych badań nad bankami nasion nie dostarcza żadnych informacji na temat sezonowej zmienności liczebności nasion w glebie. Poza tym coraz większa liczba danych wskazuje, że populacje tego samego gatunku mogą formować, w zależności od czasu i miejsca, różne typy banków nasion. Chyba najpoważniejszym zarzutem, jaki formuje się w stosunku do przedstawionej klasyfikacji jest stwierdzenie, że kryteria, na podstawie których dokonano podziału, nie pozwalają rozstrzygnąć czy nasiona są w stanie przetrwać w glebie w przypadku zniszczenia lub degeneracji zbiorowiska (VYVEY 1986; PFADENHAUER, MAAS 1987; BAKKER 1989).

BAKKER i in. (1996a) podkreśla, że kategoria „trwały" [persistent] w odniesieniu do wszystkich nasion leżących w glebie dłużej niż jeden rok jest zbyt ogólna dla analizy dynamiki banku nasion. Autor proponuje rozróżnienie między krótkotrwałym bankiem nasion, który obejmuje nasiona o stosunkowo niskiej trwałości, mogące odgrywać pewną rolę w utrzymaniu liczebności populacji w latach słabego owocowania oraz długotrwałym bankiem nasion, który w ciągu kilku lub kilkunastu lat bierze udział w regeneracji populacji po jej całkowitym zniszczeniu.

Połączenie zmodyfikowanych wersji klasyfikowania banków nasion zaproponowanych przez BAKKERA i in. (1991) i THOMPSONA (1992, 1993) dało w efekcie wyróżnienie trzech typów banków nasion:

1. **Nietrwałe banki nasion** [transient seed bank] tworzone są przez gatunki, których nasiona mogą przetrwać w glebie nie dłużej niż rok; tracą żywotność najczęściej po kilku miesiącach. Ten bank nasion odpowiada typowi I i II wyróżnionemu przez THOMPSONA i GRIME'A (1979). Wzięto tu pod uwagę fakt, że oddzielenie typu I i II jest w praktyce niemożliwe.

2. **Krótkotrwałe banki nasion** [short-term persistent] – charakterystyczne dla gatunków, których nasiona przeżywają w glebie co najmniej rok, ale krócej niż pięć lat. Ten typ, początkowo opisywany przez BAKKERA (1989) jako „trwały" [persistent], może pełnić rolę w utrzymywaniu liczebności populacji w latach słabszego owocowania lub suszy, a w przypadku zbiorowisk łąkowych – w latach wcześniejszego skoszenia przed wykształceniem pędów generatywnych (BAKKER i in. 1996a, b; THOMPSON i in. 1997).
3. **Długotrwały bank nasion** [long-term persistent] – występuje u gatunków, których żywe nasiona mogą pozostawać w glebie przynajmniej pięć lat. Ten typ, nazywany przez BAKKERA (1989) „trwałym" [persistent], jest jedynym, który potencjalnie może odgrywać rolę w regeneracji zniszczonych lub silnie zdegenerowanych płatów zbiorowisk roślinnych (BAKKER i in. 1996a, b).

POSCHOLD i JACKEL (1993) badając bank nasion muraw kredowych wtórnie zalesionych, zaproponowali klasyfikowanie banków nasion na podstawie dynamiki liczebności banku, opadu nasion i ich rozkładu w glebie. Wyróżniono cztery typy banków nasion:

- Typ A **nietrwały** [transient] – trwałość mniej niż rok. Nasiona wyłącznie w górnej warstwie gleby i tylko na krótko po wysiewie.
- Typ B **nietrwały** [transient] – trwałość jeden do dwu lat. Nasiona głównie w powierzchniowej warstwie gleby, z wyraźnie zaznaczonym szczytem występowania po wysiewie, nieliczna frakcja nasion w głębszych warstwach gleby.
- Typ C **trwały** [persistent] – trwałość od kilku do kilkunastu lat. Większość nasion w górnej warstwie gleby oraz utrzymująca się przez cały rok frakcja nasion leżących głębiej. Wyraźny szczyt liczebności w warstwie górnej i znacznie słabiej zaznaczona zmienność sezonowa w dolnej.
- Typ D **trwały** [persistent] – trwałość kilkadziesiąt lat. Zagęszczenie banku nasion w górnej i dolnej warstwie gleby zbliżone lub wyższe w warstwie dolnej. Brak wyraźnego wzrostu liczebności banku po opadzie nasion.

Jest to lepszy system klasyfikowania banków nasion, niż zaproponowany przez GRIME'A i THOMPSONA (1979). Jego podstawową wadą są trudności praktycznego zastosowania z powodu braku odpowiednich danych.

## 8.1. Typy banków nasion w naturalnym lesie grądowym – zastosowanie klasyfikacji BAKKERA i in. (1996) na podstawie wyników badań własnych

**Długotrwałe banki nasion** [long-term persistent seed bank] **według klasyfikacji BAKKERA i in. (1996).** Wszystkie gatunki zaklasyfikowane do grupy trwałych i bankowych można podzielić na te, które w banku nasion pojawiają się zupełnie sporadycznie i przypadkowo, a także na takie, których frekwencja i liczebność w banku pozwalają przypuszczać, że są one stałymi elementami trwałych banków nasion, np. grądów białowieskich (Tab. 18, 19). Wśród gatunków nieobecnych w runie, lecz pojawiających się w próbach nawet po czterech latach, występują wyłącznie rośliny zielne (Tab. 16, 17). Dominują tu: *Juncus effusus*, *Trifolium repens*, *Hypericum perforatum* i *Epilobium montanum*.

Tabela 18 – Table 18

Długotrwały bank nasion (żywotność > 5 lat) naturalnego lasu grądowego wg klasyfikacji BAKKERA i in (1996). Gatunki znajdowane w trzech kolejnych latach z frekwencją F > 15% (oryg.)

Long-term persistent seed bank (persistence > 5 years) of natural hornbeam forest, according to BAKKER et al. (1996) classification. Species which were found in three consecutive years with frequency F > 15% (orig.)

| Lp. No. | Gatunek Species | Las (P) Forest (P) | | Las (W) Forest (W) | | Typ strategii regeneracyjnej Regenerative strategy | Typ banku nasion Type of seed bank | Indeks długowieczności Longevity index | Światłożądność Light demand (L) | Masa nasion Seed mass (mg) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | F % | Liczba siewek Number of seedlings | F % | Liczba siewek Number of seedlings | | | | | |
| 1 | *Juncus effusus* | 55 | 1034 | 97 | 4806 | V, Bs | IV | 0,87 | 8 | 0,01 |
| 2 | *Stellaria media* | 39 | 156 | 21 | 36 | Bs | IV | 0,80 | 6 | 0,35 |
| 3 | *Rubus idaeus* | 27 | 50 | 68 | 236 | V, Bs | IV | 0,67 | 7 | 1,15 |
| 4 | *Carex sylvatica* | 24 | 43 | 67 | 266 | Bs | III/IV | 0,60 | 2 | 0,60 |
| 5 | *Trifolium repens* | 21 | 21 | 75 | 343 | V, Bs | IV | 0,60 | 8 | 0,56 |
| 6 | *Epilobium montanum* | 12 | 15 | 16 | 23 | V, W, Bs | III/IV | 0,62 | 4 | 0,13 |
| 7 | *Scrophularia nodosa* | 9 | 9 | 36 | 236 | Bs | IV | 0,90 | 4 | 0,08 |
| 8 | *Hypericum perforatum* | 3 | 7 | 53 | 238 | V, Bs | IV | 0,81 | 7 | 0,10 |
| 9 | *Ajuga reptans* | 3 | 2 | 29 | 95 | V, Bs | III/IV | 0,48 | 6 | 1,47 |
| 10 | *Veronica serpyllifolia* | 1 | 1 | 15 | 18 | V, Bs | IV | 0,72 | * | 0,67 |

Frekwencję (F) oraz liczebność nasion obliczono na podstawie wschodów siewek w trzech seriach prób (n = 3 × 50 prób, każda o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm), pobieranych w płacie fitocenozy grądowej z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. Obserwowane w warunkach szklarniowych przez dwa lata. Typ strategii regeneracyjnej i banku nasion: Bs – strategia regeneracyjna związania z tworzeniem trwałego banku nasion; V – strategia regeneracyjna związana z wegetatywnym odnawianiem; W – strategia regeneracyjna związana z tworzeniem licznych, rozsiewanych przez wiatr nasion; III – trwały bank nasion, nasiona występują w pewnych porach liczniej; IV – trwały bank nasion, brak sezonowych zmian liczebności (wg GRIME i in. 1998). Indeks długowieczności (0–1) na podstawie danych THOMPSON i in (1997). Indeks światłożądności Ellenberga L (0–9) wg LINDACHER i in. (1995). Masa nasion (wg GRIME i in. 1981; JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK, dane niepublik.)

Frequency and number of seeds were calculated on the basis of seedlings emergence in three series of samples (n = 3 × 50 samples, 0,1 $m^2$ each, depth 5 cm), taken from the primeval patch of hornbeam forest (P), and from the patch with secondary treestand (W). Samples were observed for two years in a glasshouse. Type of regenerative strategy and seed bank: Bs – regeneration strategy involving a persistent seed bank; V – regeneration strategy involving vegetative expansion; W – regeneration strategy involving numerous wind-dispersed seeds; III – persistent seed bank with a pronounced seasonal peak; IV – persistent seed bank without a pronounced seasonal peak (acc. to GRIME et al. 1988). Longevity index (0–1) according to the data by THOMPSON et al. (1997). Ellenberg's light index L (0–9) acc. to LINDACHER et al. (1995) Seed mass (acc. to GRIME et al. 1981; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, unpubl. data)

* – brak danych (lack of data)

Tabela 19

Długotrwały bank nasion (żywotność > 5 lat) naturalnego lasu grądowego wg klasyfikacji
Long-term persistent seed bank (persistence > 5 years) of naturalhornbeam forest, according to frequency

| Lp. No. | Gatunek Species | Las (P) Forest (P) | | Las (W) Forest (W) | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | F % | Liczba siewek Number of seedlings | F % | Liczba siewek Number of seedlings |
| 1 | *Gnaphalium uliginosum* | 7 | 149 | 7 | 5 |
| 2 | *Rumex acetosa* | 1 | 50 | 0 | 0 |
| 3 | *Vicia sylvatica* | 3 | 21 | 0 | 0 |
| 4 | *Plantago media* | 5 | 9 | 1 | 1 |
| 5 | *Mentha arvensis* | 3 | 7 | 0 | 0 |
| 6 | *Peplis portula* | 3 | 5 | 0 | 0 |
| 7 | *Polygonum hydropiper* | 5 | 5 | 8 | 8 |
| 8 | *Rumex abtusifolius* | 3 | 5 | 0 | 0 |
| 9 | *Erigeron canadensis* | 4 | 4 | 0 | 0 |
| 10 | *Cirsium arvense* | 4 | 3 | 5 | 6 |
| 11 | *Gypsopyhila muralis* | 1 | 2 | 0 | 0 |
| 12 | *Luzula pilosa* | 1 | 2 | 0 | 0 |
| 13 | *Spergula arvensis* | 1 | 2 | 0 | 0 |
| 14 | *Matricaria discoidea* | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 15 | *Polygonum aviculare* | 1 | 1 | 4 | 7 |
| 16 | *Triplourospermum inodorum* | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 17 | *Astragalus glycyphylus* | 0 | 0 | 1 | 3 |
| 18 | *Capsella bursa-pastoris* | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 19 | *Chenopodium album* | 0 | 0 | 3 | 3 |
| 20 | *Lysimachia vulgaris* | 0 | 0 | 3 | 3 |

Frekwencję (F) oraz liczebność nasion obliczono na podstawie wschodów siewek w trzech seriach prób grądowej z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. Obserwowane w warunkach szklarniowych z tworzeniem trwałego banku nasion; V – strategia regeneracyjna związana z wegetatywnym W – strategia regeneracyjna związana z tworzeniem licznych, rozsiewanych przez wiatr nasion; w pewnych porach liczniej; IV – trwały bank nasion, brak sezonowych zmian liczebności (wg GRIME światłożądności Ellenberga L (0–9) wg LINDACHER i in. (1995). Masa nasion (wg GRIME i in. 1981; Frequency and number of seeds were calculated on the basis of seedlings emergence in three series of (P), and from the patch with secondary treestand (W). Samples were observed for two years in a persistent seed bank; V – regeneration strategy involving vegetative expansion; S – regeneration numerous wind-dispersed seeds; I – transient seed bank, seeds present only in summer; III – persistent peak (acc. to GRIME et al. 1988). Longevity index (0–1) according to the data by THOMPSON et al. (1997). JANKOWSKA-BŁASZCZUK, unpubl. data)

* – brak danych (lack of data)

— Table 19

BAKKERA i in. (1996). Gatunki spotykane rzadko lub sporadycznie z frekwencją F < 15% (oryg.)
BAKKER et al. (1996) classification. Species which were found in three consecutive years with F < 15% (orig.)

| Typ strategii regeneracyjnej Regenerative strategy | Typ banku nasion Type of seed bank | Indeks długowieczności Longevity index | Światłożądność Light demand L | Masa nasion Seed mass (mg) |
|---|---|---|---|---|
| Bs | III | 0,88 | 7 | 0,19 |
| V, S | I | 0,48 | 8 | 0,74 |
| * | * | * | 7 | * |
| * | * | 0,45 | 7 | 0,40 |
| V, Bs | IV | 0,54 | * | 0,20 |
| * | * | * | 8 | * |
| Bs | IV | * | 7 | 0,78 |
| Bs | IV | 0,79 | 7 | 1,10 |
| * | * | * | * | * |
| V, W, Bs | III | 0,52 | 8 | 1,17 |
| * | * | * | 8 | * |
| V, S, Bs | III/IV | 0,72 | 2 | 0,81 |
| Bs | IV | 0,90 | 6 | 0,44 |
| * | * | * | 8 | 0,08 |
| Bs | IV | 0,81 | 7 | 1,45 |
| S, Bs | III | 0,97 | 7 | 0,29 |
| * | * | * | 6 | 4,76 |
| Bs | IV | 0,90 | 7 | 0,11 |
| Bs | IV | 0,93 | * | 0,77 |
| V, ? | ? | * | 6 | 0,35 |

(n = 3 × 50 prób, każda o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm), pobieranych w płacie fotocenozy przez dwa lata. Typ strategii regeneracyjnej i banku nasion: Bs — strategia regeneracyjna związania odnawianiem; S — strategia regeneracyjna związana z sezonowym odnawianiem w lukach wegetacyjnych; I — nietrwały bank nasion, nasiona obecne tylko latem; III — trwały bank nasion, nasiona występują i in. 1998). Indeks długowieczności (0—1) na podstawie danych THOMPSON i in (1997). Indeks JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK, dane niepublik.)
samples (n = 3 × 50 samples, 0,1 m² each, depth 5 cm), taken from the primeval patch of hornbeam forest a glasshouse. Type of regenerative strategy and seed bank: Bs — regeneration strategy involving strategy involving seasonal regeneration in vegetationW gaps; W — regeneration strategy involving seed bank with a pronounced seasonal peak; IV — presistent seed bank without a promounced seasonal Ellenberg's light index L (0—9) acc. to LINDACHER et al. (1995). Seed mass (acc. to GRIME et al. (1981;

Charakterystyczną cechą banków nasion tych gatunków są duże różnice w liczebności i frekwencji między płatami lasu z pierwotnym i wtórnym drzewostanem (Tab. 18). Gatunki te, w każdym z kolejnych lat (1993–1996) występowały znacznie liczniej i częściej w próbach pochodzących spod wtórnego drzewostanu. Gatunkiem wyraźnie dominującym w tej grupie był *Juncus effusus*, który stanowi 62% siewek wzeszłych w czwartym roku obserwacji w próbach pobranych z płatu grądowego o wtórnym drzewostanie i niecałe 8% siewek – w próbach spod drzewostanu pierwotnego. W przypadku tych gatunków trudno mówić o stałym spadku frekwencji lub liczebości w kolejnych latach obserwacji. Gatunki te, np. *Hypericum perforatum*, pojawiały się z jednakową liczebnością w ciągu kolejnych trzech lat lub, jak w przypadku *Epilobium* sp., liczniej dopiero w trzecim roku (Tab. 16, 17). Z bardzo wysokim prawdopodobieństwem można przyjąć, że gatunki te formują długotrwałe banki, (typ III wg klasyfikacji BAKKERA i in. 1996a ,b), co dodatkowo potwierdzają dane z literatury, mówiące o ich kilkudziesięcioletniej trwałości (Tab. 18).

JANKOWSKA-BŁASZCZUK i GRUBB (1997) uważają, że w warunkach zacienionego lasu liściastego gatunki te potrzebują do wschodów zaburzenia w warstwie koron drzew i powstania luki świetlnej. Można przypuszczać, że kilkunastokrotnie, a w niektórych przypadkach nawet kilkudziesięciokrotnie wyższe zagęszczenie nasion tych gatunków pod wtórnym drzewostanem świadczy, że ich propagule pochodzą sprzed kilkudziesięciu lat, kiedy to luka spowodowana wyrębem płatu lasu była jeszcze nie zacieniona i zasiedlały ją populacje gatunków o wysokich wymaganiach świetlnych oraz strategii przeżycia związanej z tworzeniem długotrwałych banków nasion.

Uznano również, że długotrwałe banki nasion mogą formować także gatunki nieobecne w runie, których liczna grupa znalazła się w glebie grądowej przypadkowo. Są to na ogół nieliczne nasiona, wśród których 17 gatunków pojawiło się w banku tylko raz lub dwa razy. Przeważają tu gatunki ruderalne i chwasty segetalne, np. *Triplourospermum inodorum*, *Matricaria discoidea*, *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*, *Erigeron canadensis* i *Spergula arvensis*. Należą tu również niektóre gatunki łąkowe, np. *Stellaria graminea*, *Rumex acetosa* i *Lysimachia vulgaris*, a także charakteryzujące się bardzo szeroką skalą ekologiczną, np. *Mentha arvensis*. Stosunkowo nieliczne są tu typowe składniki lasów pochodzące przypuszczalnie z innych fitocenoz Puszczy Białowieskiej, np. *Vicia sylvatica* (Tab. 19).

Z literatury wynika, że strategia reprodukcyjna tych gatunków jest związana z tworzeniem długotrwałych banków nasion (THOMPSON i in. 1997; GRIME i in. 1981). Szczegółowe badania niektórych z nich wskazują, że żywotność nasion w glebie sięga co najwyżej kilkunastu lat (FALIŃSKA 1996). Niska liczebność ich nasion nie pozwoliła na obserwacje dynamiki wschodów siewek. Wyjątek stanowiły tu nasiona *Stellaria media*, których znaczna część wschodów pojawiła się dopiero w trzecim i czwartym roku obserwacji.

**Krótkotrwałe banki nasion** [short-term persistent seed bank], **trwałość w glebie 2–5 lat**. Z trzykrotnie przeprowadzanych badań wynika, że ponad 65% banku nasion grądu stanowią gatunki obecne w pokrywie roślinnej, których nasiona wystąpiły ze zbliżoną frekwencją i liczebnością w płacie lasu z pierwotnym i wtórnym drzewostanem (Tab. 20). Do najliczniejszych w banku nasion i najczęstszych w runie należą: *Urtica dioica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Lapsana communis*, *Geranium robertianum* i *Cardamine flexuosa*. Cechą charakterystyczną tych gatunków jest ciągły i stopniowy spadek liczby siewek wschodzących w kolejnych latach.W sprzyjających do kiełkowania warunkach wysoki procent nasion gatunków tej grupy kiełkuje już w pierwszym roku od wysiania, natomiast niewielka ich część pozostaje w glebie i stanowi zapas będący zabezpieczeniem w latach słabszego owocowania. Gdy przez cztery lata obserwowano tempo wschodów siewek z banku nasion w warunkach szklarniowych to okazało się, że u większości z tych gatunków w trzecim i czwartym roku łącznie pojawia się od kilku do kilkunastu procent siewek.

Podsumuwując można stwierdzić, że przedstawiona tu grupa gatunków ma zdolność budowania banków nasion, których trwałość na ogół nie przekracza 4–5 lat, a zagęszczenie banku jest wyraźnie uzależnione od bieżącego opadu nasion. Według klasyfikacji BAKKERA i in. (1996a, b) są to krótkotrwałe banki nasion. W roku niskiej produktywności propagul nasiona zdeponowane w banku mogą stanowić dodatkowe zabezpieczenie populacji i są źródłem rekrutacji osobników. Można przypuszczać, że sposób rozłożenia ryzyka kiełkowania w czasie nie jest w tej grupie gatunków jednakowy.

**Nietrwałe banki nasion** [transient seed bank], **żywotność nasion w glebie od roku do dwóch lat**. Do tej grupy zaliczono wszystkie gatunki, których frekwencja w runie była co najmniej dwukrotnie wyższa niż w banku, a siewki pojawiały się w ciągu pierwszych dwu lat (Tab. 16, 17, 21). Można tu wyróżnić takie, które pomimo obfitego występowania w runie są w banku nasion nieliczne, np. *Stellaria nemorum*, *Glechoma hirsuta* i *Lamiastrum galeobdolon*, lub nie zostały w banku odnalezione, np. najliczniejszy w runie *Ranunculus ficaria* i inne geofity wiosenne. Produkcja nasion tych gatunków jest bardzo niska, a ich strategia przetrwania jest raczej związana z tworzeniem kłączy, rozłogów, trwałych bulw i cebulek, niż z zapasem nasion w glebie.

W grupie gatunków formujących nietrwałe banki nasion są też takie, u których stwierdzono bardzo obfity bank nasion, np. *Impatiens noli-tangere* i *Betula pendula*. W jednym i drugim przypadku zagęszczenie banku nasion jest wyraźnie uzależnione od bieżącego obsiewu.

Wśród gatunków najczęściej występujących w runie w ciągu pierwszych dwóch lat pojawiły się wszystkie siewki *Impatiens noli-tangere*, *Ranunculus lanuginosus*, *Glechoma hirsuta* i *Geum urbanum*. W przypadku niecierpka ponad 90% siewek wzeszło już w pierwszym roku obserwacji. Wszystkie siewki drzew, tzn. *Betula pendula*, *Picea abies* i *Tilia cordata* również wzeszły w ciągu pierwszych dwóch lat obserwacji, natomiast w przypadku grabu *Carpinus betulus* – zanotowano

Tabela 20

Krótkotrwały bank nasion (żywotność 2–5 lat) naturalnego
Short-term persistent seed bank (persistence 2–5 years) of natural

| Lp. No. | Gatunek Species | Las (P) Forest (P) | | Las (W) Forest (W) | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | F % | Liczba siewek Number of seedlings | F % | Liczba siewek Number of seedlings |
| 1 | *Urtica dioica* | 96 | 11597 | 99 | 8230 |
| 2 | *Chrysosplenium alternifolium* | 85 | 2332 | 76 | 1994 |
| 3 | *Moehringia trinervia* | 72 | 1162 | 49 | 141 |
| 4 | *Lapsana communis* | 41 | 658 | 20 | 141 |
| 5 | *Geranium robertianum* | 77 | 456 | 87 | 480 |
| 6 | *Cardamine flexuosa* | 79 | 366 | 84 | 1667 |
| 7 | *Ranunculus repens* | 33 | 342 | 20 | 150 |
| 8 | *Galeopsis tetrahit* | 31 | 290 | 40 | 88 |
| 9 | *Oxalis acetosella* | 71 | 225 | 60 | 156 |
| 10 | *Stachys sylvatica* | 28 | 113 | 40 | 77 |
| 11 | *Rumex sanguineus* | 27 | 107 | 19 | 216 |
| 12 | *Circaea lutetiana* | 13 | 50 | 12 | 73 |
| 13 | *Taraxacum officinale* | 16 | 22 | 7 | 6 |
| 14 | *Viola reichenbachiana* | 8 | 8 | 9 | 47 |
| 15 | *Mycelis muralis* | 5 | 7 | 1 | 2 |
| 16 | *Cardamine amara* | 0 | 0 | 5 | 14 |

Frekwencję (F) oraz liczebność nasion obliczono na podstawie wschodów siewek w trzech seriach prób grądowej z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. Obserwowane w warunkach szklarniowych z tworzeniem trwałego banku nasion; V – strategia regeneracyjna związana z wegetatywnym W – strategia regeneracyjna związana z tworzeniem licznych, rozsiewanych przez wiatr nasion; tylko zimą; III – trwały bank nasion, nasiona występują w pewnych porach liczniej; IV – trwały bank podstawie danych THOMPSON i in (1997). Indeks światłożądności Ellenberga L (0–9) wg LINDACHER i in. Frequency and number of seeds were calculated on the basis of seedlings emergence in three series of (P), and from the patch with secondary treestand (W). Samples were observed for two years in a persistent seed bank; V – regeneration strategy involving vegetative expansion; S – regeneration numerous wind-dispersed seeds; I – transient seed bank, seeds present only in summer; II – transient IV – persistent seed bank without a pronounced seasonal peak (acc. to GRIME et al. 1988). Longevity LINDACHER et al. (1995) Seed mass (acc. to GRIME et al. 1981; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, unpubl. data)
* – brak danych (lack of data)

– Table 20

lasu grądowego wg klasyfikacji BAKKERA i in. (1996)
hornbeam forest, according to BAKKER et al. (1996) classification

| Typ strategii regeneracyjnej Regenerative strategy | Typ banku nasion Type of seed bank | Indeks długowieczności Longevity index | Światłożądność Light demand L | Masa nasion Seed mass (mg) |
|---|---|---|---|---|
| V ,Bs | IV | 0,80 | * | 0,19 |
| * | * | * | 4 | 0,05 |
| Bs | III | 0,55 | 4 | 0,22 |
| S, Bs | III | 0,93 | 5 | 1,27 |
| ? | ? | 0,36 | 4 | 1,14 |
| S, Bs | III | 0,67 | 6 | 0,11 |
| V, Bs | IV | 0,72 | 6 | 2,32 |
| Bs | IV | 0,62 | 7 | 4,72 |
| V, S, Bs | ? | 0,15 | 1 | 1,01 |
| V, Bs | IV | 0,40 | 4 | 1,40 |
| Bs | IV | 0,75 | 4 | 1,13 |
| V, S | II | * | 4 | 1,97 |
| W | I | 0,47 | 7 | * |
| * | * | 0,50 | 4 | 1,20 |
| W | I | 0,67 | 4 | 0,34 |
| V, Bs | III | * | 7 | 0,26 |

(n = 3 × 50 prób, każda o powierzchni 0,1 $m^2$ i głębokości 5 cm), pobieranych w płacie fotocenozy przez dwa lata. Typ strategii regeneracyjnej i banku nasion: Bs – strategia regeneracyjna związania odnawianiem; S – strategia regeneracyjna związana z sezonowym odnawianiem w lukach wegetacyjnych; I – nietrwały bank nasion, nasiona obecne tylko latem; II – nietrwały bank nasion, nasiona obecne nasion, brak sezonowych zmian liczebności (wg GRIME i in. 1998). Indeks długowieczności (0–1) na (1995). Masa nasion (wg GRIME i in. 1981; JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK, dane niepublik.)
samples (n = 3 × 50 samples, 0,1 $m^2$ each, depth 5 cm), taken from the primeval patch of hornbeam forest a glasshouse. Type of regenerative strategy and seed bank: Bs – regereration strategy involving strategy involving seasonal regeneration in vegetationW gaps; – regeneration strategy involving seed bank, seeds present only in winter; III – persistent seed bank with a pronounced seasonal peak; index (0–1) according to the data by THOMPSON et al. (1997). Ellenberg's light index L (0–9) acc. to

Tabela 21

Nietrwały bank nasion (żywotność < 2 lata) naturalnego lasu grądowego
Transient seed bank (persistence < 2 years) of natural hornbeam

| Lp. No. | Gatunek Species | Las (P) Forest (P) | | Las (W) Forest (W) | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | F % | Liczba siewek Number of seedlings | F % | Liczba siewek Number of seedlings |
| 1 | *Impatiens noli-tangere* | 76 | 658 | 91 | 1124 |
| 2 | *Betula pendula* | 95 | 791 | 96 | 664 |
| 3 | *Geum urbanum* | 32 | 183 | 33 | 110 |
| 4 | *Stellaria nemorum* | 52 | 179 | 16 | 24 |
| 5 | *Ranunculus lanuginosus* | 33 | 148 | 29 | 74 |
| 6 | *Glechoma hirsuta* | 39 | 100 | 40 | 84 |
| 7 | *Carpinus betulus* | 60 | 98 | 3 | 2 |
| 8 | *Anemone nemorosa* | 21 | 33 | 16 | 20 |
| 9 | *Stellaria holostea* | 15 | 32 | 0 | 0 |
| 10 | *Lamiastrum galeobdolon* | 8 | 11 | 4 | 7 |
| 11 | *Cornus sanguinea* | 7 | 7 | 5 | 4 |
| 12 | *Lathyrus vernus* | 4 | 6 | 7 | 6 |
| 13 | *Aegopodium podagraria* | 4 | 4 | 3 | 10 |
| 14 | *Ranunculus cassubicus* | 1 | 4 | 0 | 0 |
| 15 | *Picea abies* | 4 | 3 | 1 | 1 |
| 16 | *Tilia cordata* | 3 | 2 | 1 | 1 |
| 17 | *Isopyrum thalictroides* | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 18 | *Stellaria graminea* | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 19 | *Asarum europaeum* | 0 | 0 | 3 | 3 |

Frekwencję (F) oraz liczebność nasion obliczono na podstawie wschodów siewek w trzech seriach prób grądowej z pierwotnym (P) i wtórnym (W) drzewostanem. Obserwowane w warunkach szklarniowych z wegetatywnym odnawianiem; S – strategia regeneracyjna związania z sezonowym odnawianiem przez wiatr nasion; II – nietrwały bank nasion, nasiona obecne tylko zimą; III – trwały bank nasion, podstawie danych THOMPSON i in (1997). Indeks światłożądności Ellenberga L (0–9) wg LINDACHER i in. Frequency and number of seeds were calculated on the basis of seedlings emergence in three series of (P), and from the patch with secondary treestand (W). Samples were observed for two years in expansion; S – regereration strategy involving seasonal regeneration in vegetation gaps; W – regenera- winter; III – persistent seed bank with a pronounced seasonal peak; (acc. to GRIME et al. 1988). (0–9) acc. to LINDACHER et al. (1995) Seed mass (acc. to GRIME et al. 1981; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, * – brak danych (lack of data)

— Table 21

[transient seed bank], wg klasyfikacji BAKKERA i in. (1996)
forest, according to BAKKER et al. (1996) classification

| Typ strategii regeneracyjnej Regenerative strategy | Typ banku nasion Type of seed bank | Indeks długowieczności Longevity index | Światłożądność Light demand L | Masa nasion Seed mass (mg) |
|---|---|---|---|---|
| * | * | * | 4 | 3,02 |
| W | ? III | 0,77 | 7 | 0,12 |
| S | II | 0,20 | 4 | 0,73 |
| * | * | * | 5 | 0,15 |
| * | * | * | 3 | 2,28 |
| V | ? | * | 6 | 1,90 |
| * | * | * | 4 | 21,53 |
| V, S | II | 0,07 | * | 1,30 |
| V | ? | * | 5 | 2,92 |
| V, S | II | * | 3 | 2,14 |
| * | * | * | 7 | * |
| * | * | * | 4 | 17,24 |
| V, S | II | 0,20 | 5 | 2,74 |
| * | * | * | * | * |
| * | * | * | 5 | 1,77 |
| * | * | * | 5 | * |
| * | * | * | * | * |
| V | ? | 0,05 | 6 | 0,37 |
| * | * | * | 3 | 3,47 |

(n = 3 × 50 prób, każda o powierzchni 0,1 m² i głębokości 5 cm), pobieranych w płacie fotocenozy przez dwa lata. Typ strategii regeneracyjnej i banku nasion: V — strategia regeneracyjna związana w lukach wegetacyjnych; W — strategia regeneracyjna związana z tworzeniem licznych, rozsiewanych nasiona występują w pewnych porach liczniej (wg GRIME i in. 1998). Indeks długowieczności (0—1) na (1995). Masa nasion (wg GRIME i in. 1981; JANKOWSKIEJ-BŁASZCZUK, dane niepublik.)
samples (n = 3 × 50 samples, 0,1 m² each, depth 5 cm), taken from the primeval patch of hornbeam forest a glasshouse. Type of regenerative strategy and seed bank: V — regeneration strategy involving vegetative tion strategy involving numerous wind-dispersed seeds; II — transient seed bank, seeds present only in Longevity index (0—1) according to the data by THOMPSON et al. (1997). Ellenberg's light index L unpubl. data)

pojawienie się tylko jednej siewki w trzecim roku badań. Można przypuszczać, że długowieczność nasion tej grupy gatunków jest niższa niż poprzedniej, a trwałość ich banków nasion nie przekracza jednego do dwóch lat. Potwierdzają to również dane THOMPSONA i in. (1997). Warto również wspomnieć, że pojedyncze przypadki wschodów siewek po co najmniej 3–4 latach od wysiania notowano u *Stellaria nemorum* i *Anemone nemorosa*, a z drzew – u *Picea abies* i *Carpinus betulus*.

# 9. BANKI NASION ZBIOROWISK LEŚNYCH PODLEGAJĄCYCH SILNYM ZABURZENIOM O ZRÓŻNICOWANYM STOPNIU NATURALNOŚCI – ZAŁOŻENIA TEORETYCZNE

## 9.1. Banki nasion naturalnych zbiorowisk leśnych w różnych fazach regeneracji po zrębie oraz po spaleniu – weryfikacja hipotez na podstawie wyników badań własnych i literatury

**Regeneracja po zrębie.** W literaturze dotyczącej przemian banków nasion bezpośrednio po wycince lasu lub w kolejnych latach przemian roślinności, na ogół nie jest rozróżniany proces regeneracji i sukcesji wtórnej. Według FALIŃSKIEGO (1991) regeneracja to odbudowa struktury i funkcji zbiorowiska przez propagule wegetatywne bądź generatywne pochodzące z części nie zniszczonej fitocenozy, natomiast sukcesja wtórna to zasiedlanie nowych miejsc, głównie przez propagule pochodzenia egzogenicznego. W pracach na temat banków nasion najczęściej rozważane są dwa główne typy zagadnień:

1. Jak zmienia się bank nasion w kolejnych odstępach czasu po wycince lasu (analiza porównawcza dotyczy zazwyczaj zagęszczenia banków nasion oraz struktury gatunkowej).
2. W jakim stopniu bank nasion zbiorowiska leśnego przed wycinką jest źródłem propagul dla rozwijającej się roślinności po zrębie oraz jaki ma on udział w odbudowywaniu zniszczonej struktury lasu.

Na pierwsze z przedstawionych pytań najczęściej próbuje się znaleźć odpowiedź przez porównywanie wielkości i struktury gatunkowej banków nasion w kolejnych fazach zarastania lasem miejsc, na których dokonano zrębu zupełnego. W klasycznej pracy na ten temat, GRABER i THOMPSON (1978) porównali skład gatunkowy z zagęszczeniem banku nasion górskiego lasu bukowo-brzozowo-klonowego odrastającego po 5, 38 i 95 latach po wycince z lasem nie wycinanym co najmniej od 200 lat. Najmłodsza postać lasu była zdominowana przez młode, kilkumetrowe osobniki *Prunus pensylvanica* i resztki rozwijących się we wcześniejszych latach gęstych zarośli *Rubus* sp. Po 38 latach las został zdominowany przez brzozę *Betula papyrifera* z nielicznymi, zamierającymi osobnikami *Prunus*.

W lesie 95-letnim dominował buk *Fagus grandiflora*, klon *Acer rubrum*, jesion *Fraxinus americana* i brzoza *Betula alleghaniensis*. Ponadto stwierdzono tu jedynie resztki zamierających osobników *Betula papyrifera*. Las z drzewostanem nie wycinanym od 200 lat składał się jedynie z trzech gatunków drzew: *Acer saccharum*, *Fagus grandiflora* i *Betula alleghaniensis*. Wyniki tych badań wskazują, że we wszystkich fazach przemian sukcesyjnych lasu w banku nasion dominują drzewa i krzewy, przy czym po pięciu latach od wycinki rośliny zielne stanowią zaledwie jedną czwartą, natomiast w pozostałych latach – tylko kilka procent. Ogólnie w banku liczba gatunków nasion maleje od 23 na poletkach 5-letnich do 17 – w lesie z ponad 200-letnim drzewostanem. Zagęszczenie banku jest najwyższe w lesie 38-letnim (ok. 2409 nasion/m$^2$), a na pozostałych stanowiskach waha się między 1615 a 1829 nasion/m$^2$.

W najmłodszej fazie sukcesyjnej w banku nasion dominują turzyce oraz gatunki z rodzaju *Epilobium* i *Solidago*, które w następnych fazach nie występują lub trafiają się sporadycznie. Jedynym gatunkiem, który występuje licznie w lesie klimaksowym jest *Viola blonda*. Liczebność banku nasion roślin zielnych spada z poziomu 407 sztuk/m$^2$ (stanowiska 5-letnie) do kilkunastu na metrze kwadratowym (stanowiska w 38- i 95-letnich lasach), po czym w lesie pierwotnym rośnie do 90 sztuk/m$^2$.

Wśród krzewów najliczniej reprezentowany jest *Rubus*, którego udział w banku nasion maleje wraz ze wzrostem wieku drzewostanów. Zagęszczenie banku nasion drzew jest najwyższe w 38 lat po wycince, o czym decyduje bardzo wysokie zagęszczenie nasion *Betula papyrifera*. Udział *Betula papyrrifera* i *Prunus pensylwanica* wzrasta dziesięciokrotnie od 5. do 38. roku po wycince, a następnie spada wraz z wiekiem drzewostanu.

Badania GRABERA i THOMPSONA (1978) jednoznacznie wskazują, że przemiany w zagęszczeniu banku nasion w trakcie zarastania po zrębie nie mają charakteru kierunkowego. Z pracy tej nie można jednak wywnioskować, które gatunki leśne stwierdzone w banku nasion pochodzą z bezpośredniego obsiewu, a które z długotrwałego banku nasion, ponieważ brak jest danych dotyczących obecności gatunków w pokrywie roślinnej.

Z dotychczas opublikowanych danych na uwagę zasługuje również praca WILLEMSE'A (1988), w której analizowano bank nasion oraz pokrywę roślinną przez pierwsze pięć lat po wycince wtórnego zbiorowiska leśnego *Querceto petrae-Betuletum* w wieku około 60–70 lat, posadzonego na wrzosowisku. Okazało się, że w takim powyrębowym zbiorowisku bank nasion jest gatunkowo znacznie uboższy niż pokrywa roślinna. Większość banku stanowiły krótkożyjące chwasty, np. *Poa annua*, *Cerastium arvense*, *Verbascum thapsus*, *Myosotis ramosissima*, *Galium aparine* i *Solanum nigrum*. Tylko nasiona kilku gatunków – *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis* spp., *Veronica officinalis* i *Carex pilulifera* – obecnych w wyciętym płacie lasu znalazły się w banku nasion. Trzeba jednak podkreślić, że wszystkie te gatunki wystąpiły w banku nasion z niską frekwencją (poniżej 6). Stwierdzono, że po pięciu latach od wycinki części lasu nowo powstałe zbiorowisko roślinne zbudowane zostało przez: (1) ekspansję gatunków obecnych w warstwie runa w pozostawionym płacie lasu; wymieniono tu przede wszystkim *Rubus caesius*,

(2) wschody z trwałego banku nasion (*Cerastium arvense*, *Myosotis ramsissisma*), (3) kombinacje obu wymienionych (*Anthoxanthum odoratum*, *Veronica officinalis*). Nasiona kilku osiadłych w tym miejscu gatunków pochodziły z otaczających muraw kredowych, np. *Origanum vulgare*, *Poa trivialis*, *Trisetum flavescens*, *Lithospermum officinale* i *Arenaria serpylifolia*. Migracja nasion była w tym przypadku skutkiem przenoszenia nasion przez pasące się tu owce. Już w pierwszym roku na świeżo odkrytej powierzchni pojawiły się siewki *Calluna*, których udział w pokrywie roślinnej znacząco wzrastał z każdym rokiem. WILLEMS (1988) podkreśla, że siewki te pochodziły z trwałego banku nasion, bowiem owocujące osobniki wrzosu były tu notowane 20 lat wcześniej. Ananliza banku nasion wykazała wysokie zagęszczenie nasion tego gatunku w glebie nawet poniżej głębokości 15 cm.

GRÄNSTROM (1988) analizując rolę banku nasion po wycince 85-letniej plantacji świerka na wrzosowisku w Szwecji uważa, że miejsca nowo pojawiające się i odkryte po wycince są kolonizowane w sposób zależny od gatunku. Potencjalna waga strategii polegającej na tworzeniu trwałego banku nasion jest w przypadku gęstych plantacji świerka większa, niż w większości skandynawskich lasów, w których runo jest lepiej rozwinięte niż w plantacji świerka. Wyniki badań GRÄNSTROMA (l.c.) jednoznacznie wskazują, że w glebie pod 85-letnią plantacją świerka utrzymało się wiele żywych nasion, pochodzących jeszcze z okresu przed jego nasadzeniem. Analiza roślinności świeżo odkrytego po ścince miejsca wykazała, że nasiona obecne w glebie mogą dać początek nowym populacjom i stanowią znaczny procent nowo formującej się pokrywy roślinnej, jednak pod warunkiem, że gleba odlesionego płatu zostanie gruntownie wzruszona, np. przeorana. Gatunki te, to stali „rezydenci glebowych banków nasion" wymieniane również przez innych autorów, np. *Calluna vulgaris*, *Carex pilulifera*, *Deschampsia flexuosa*, *Epilobium angustifolium* i *Rubus idaeus* (THOMPSON i in. 1997).

Badania porównawcze banków nasion grądu, podlegającego od 90 lat spontanicznej regeneracji po wycince, z bankiem nasion otaczającego pierwotnego grądu Puszczy Białowieskiej wykazały, że w banku nasion płatu wtórnego występuje znacznie więcej nasion gatunków rzadko spotykanych lub nieobecnych w runie lasu. Oba banki nasion charakteryzowały się zbliżonym zagęszczeniem i składem gatunkowym (Ryc. 18) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998).

Badania nad znaczeniem banku nasion w fitocenozach leśnych, nie będących naturalnego pochodzenia, skupiały się głównie na określeniu udziału gatunków wczesnosukcesyjnych w banku, nieobecnych już w warstwie runa. Generalnie zakładano, że banki nasion są mieszaniną gatunków, która odzwierciedla historię przemian sukcesyjnych danego zbiorowiska oraz gatunków, których nasiona są pochodzenia egzogenicznego, a źródłem ich propagul są otaczające inne fitocenozy. Na ogół uważa się, że banki nasion takich lasów są w niewielkim procencie utworzone przez słabo owocujące rośliny zielne runa. W takim ujęciu banki nasion miały raczej odgrywać rolę w procesie regeneracji po zaburzeniu, niż w funkcjonowaniu wtórnych zbiorowisk, często pochodzenia antropogenicznego (OOSTINGS, HUMPHREYS 1940; OLMSTEAD, CURTIS 1947; MARKS 1974; JOHNSON 1975; MARGUIS 1975; MOORE, WEIN 1977; BORMAN, LIKENS 1979).

MORASH i FREEDMANN (1983) porównywali bank nasion w warstwie organicznej z trzech 75-letnich lasów liściastych wtórnego pochodzenia z bankami nasion dwóch zbiorowisk, powstałych w pięć lat po wycince podobnego typu lasu. Głównym celem badań było tu porównanie udziału gatunków wczesnosukcesyjnych i odpowiedź na pytanie, czy gatunki te, pojawiające się kilka lat po wyrębie, pochodzą z trwałego banku nasion, akumulowanego podczas przemian sukcesyjnych przed wycięciem lasu. Każde z tych zbiorowisk leśnych tylko nieznacznie różniło się składem gatunkowym głównych dominantów, tzn. *Acer saccharum*, *A. rubrum*, *Betula allegheniensis* i *B. papyrifera*. W warstwie krzewów zanotowano *Alnus* spp., *Viburnum cassinoides* i *Fagus grandiflora*. Stwierdzono, że w jednym z miejsc wielkość banku nasion w płacie po wycince była zbliżona do tego sprzed wycinki, natomiast w drugim – była ona znacznie wyższa. Różnice te były spowodowane wysoką liczbą nasion *Rumex acetosella* oraz niezidentyfikowanego gatunku trawy. Wyraźna różnica między bankami nasion obu miejsc polegała na wyższym udziale propagul roślin zielnych w bankach nasion miejsc otwartych. Autorzy ci sugerują, że nasiona kilku gatunków pochodziły sprzed ukształtowania się zbiorowiska leśnego. Brak jednak na to bezpośrednich dowodów. Ponadto nie ma tu również możliwości porównania składu gatunkowego runa z bankami nasion. Wnioski wydają się tu być mocno spekulatywne.

Z badań CONNA i in. (1984) wynika, że w kanadyjskich borach świerkowych sąsiadujących z polami uprawnymi, ponad połowa gatunków to głównie wczesnosukcesyjne, nie wchodzące w skład pokrywy roślinnej, np. turzyce i trawy, które po wycięciu lasu dominują w banku nasion jeszcze przez 2–3 lata, a następnie ustępują miejsca bardzo licznym nasionom chwastów, np. *Chenopodium album*.

Nasiona większości północnoamerykańskich drzew iglastych tracą żywotność w glebie w ciągu jednego roku po wysianiu, a zatem banku nasion drzew nie można wykorzystać przy regeneracji terenów po ścince. Do takich wniosków doszedł FRANK i SAFFORD (1970) badając żywotność nasion niektórych gatunków z rodzaju *Picea* oraz *Abies balsamea* i *Tsuga canadensis*.

**Wpływ ognia**. Pożary są istotnym czynnikiem kształtującym niektóre lasy strefy borealnej, np. w Kanadzie. Jak podkreśla FYLES (1988) wzorzec dynamiki takich zbiorowisk leśnych odzwierciedla cykliczne przemiany, związane z regeneracją wypalonych płatów. Wiele gatunków wykazuje tu cechy, które mogą być interpretowane jako adaptacje do częstych zaburzeń, wywołanych przez ogień (HEINSELMAN 1981). Część drzew szpilkowych ma zdolność do szybkiego odnawiania się przez klonowanie z organów podziemnych. Znane jest również zjawisko otwierania się szyszek i uwalniania nasion pod wpływem wysokich temperatur, np. u *Pinus banksiana* i *Picea mariana*.

Zdania ekologów są podzielone w kwestii, czy strategia przeżycia, związana z tworzeniem trwałego banku nasion, jest częstym typem adaptacji w takich warunkach. JOHNSON (1975) uważa, że udział banku nasion jako źródła propagul nowo rozwijającej się roślinności jest nieznaczny, o czym świadczą bardzo niskie zagęszczenia banków nasion w zbiorowiskach północnych lasów borealnych.

O niskim zagęszczeniu, nie przekaraczającym tam 500 nasion/m$^2$, donoszą również KELLMAN (1970), MOORE i WEIN (1977) oraz ARCHIBOLD (1989).

FYLES (1988) podaje, że ponad 80% corocznie świeżo wypalonych powierzchni lasów pojawia się od maja do czerwca, a zatem przed wysianiem nasion większości gatunków. Sytuacja taka z pewnością faworyzuje te populacje, których nasiona wykazują zdolność do zachowania dłuższej żywotności w glebie. Autor ten nie zgadza się z opinią KELLMANA (1970) oraz MOORE'A i WEINA (1977), że banki nasion zbiorowisk leśnych zmniejszają się wraz z rosnącą szerokością geograficzną. Badania FYLES'A (1988) wykazały, że zagęszczenie banków nasion waha się między 505 a 2650 nasion na metr kwadratowy w zależności od typu zbiorowiska. Najczęstszymi komponentami banków nasion lasów iglastych, często ulegających spaleniu, są gatunki z rodzajów *Carex*, *Salix* oraz *Betula papyrifera* i *Rubus idaeus*. Jak przypuszcza FYLES (1988) nasiona wierzb i brzozy pochodzą z obsiewu z zewnątrz, tzn. te lekkie nasiona zostały przywiane z dość daleka. W przypadku *Salix* jest to ok. $5{,}5 \times 10^6$, natomiast *Betula papyrifera* $3{,}1 \times 10^6$ sztuk w kilogramie nasion. Udział banku nasion w regeneracji roślinności po spaleniu jest więc w dużej mierze zależny od stopnia wypalenia dna lasu. Całkowite spalenie warstwy organicznej na badanych powierzchniach spowodowało zniszczenie około 45 do 80% nasion w banku. Należy jednak podkreślić, że tak intensywne pożary zdarzają się raczej rzadko, ponieważ większość z nich pojawia się wiosną, kiedy dno lasu zawiera stosunkowo dużo wilgoci. Znaczenie ma tu też jakość ściółki, jej grubość i stopień rozłożenia. W lasach sosnowych z dużym udziałem porostów na dnie lasu (najczęściej *Cladina mitis*), występuje słabo rozłożona, łatwo paląca się ściółka, natomiast w lasach typu świerczyny, gdzie dno lasu zajmuje głównie warstwa mszysta (dominuje *Hylocomium splendens*), ogień praktycznie nigdy nie narusza nasion w warstwie organicznej gleby.

Również MOORE i WEIN (1977) sugerują, że udział banku nasion w regeneracji zbiorowiska leśnego po spaleniu zależy od intensywności tego zaburzenia. Silne pożary bardzo intensywnie niszczą ściółkę lasu i powodują długi okres nagrzania dna lasu, co z pewnością jest istotnym czynnikiem selekcyjnym. MORGAN i NEUENSCHWANDER (1987) stwierdzili, że bank nasion odgrywa istotną rolę w procesie regeneracji borów iglastych z *Thuja plicata* i *Clintonia uniflora*. W niespalonej części lasu w banku znajdowano liczne nasiona nieobecnych w pokrywie zbiorowiska krzewów, takich jak *Ceanothus sanguineus* i *Prunus emarginata*. Siewki tych krzewów, tzw. „obligatoryjni bankowcy" masowo pojawiły się na spalonych powierzchniach w dwa lata po pożarze. Miejsca po pożarzyskowe były zasiedlane również przez inne krzewy, których strategia regeneracyjna jest związana głównie z ekspansją wegetatywną (GRIME 1979). Notowano tu *Symphoricarpos sanguineus* i *Rosa gymnocarpa*. Trzecią grupę gatunków wkraczających na świeżo wypalone miejsca nazwano „oportunistycznymi bankowcami", których siewki i odrosty korzeniowe pojawiały się na miejscach spalonych. Były to *Rubus parviflorus* i *R. ursinus*. Stwierdzono również, że pożar działa stymulująco na kiełkowanie siewek *Ceanothus sanguineus*, których znacznie więcej pojawia się w płatach silniej niż słabo wypalonych.

Analiza wyników badań autorki nad bankiem nasion spalonych i nie spalonych płatów zapustów jałowcowo-osikowych będących terminalnym stadium w sukcesji borowej *Peucedano-Pinetum* (FALIŃSKI 1998) wykazała, że jednorazowy intensywny pożar lasu spowodował prawie siedmiokrotny wzrost zagęszczenia wschodzących siewek z banku nasion dwu gatunków, *Spergula morisonii* oraz *Calluna vulgaris* (Tab. 10, 22). Przypuszczalnie przyczyny wystąpienia tak licznego banku tych gatunków są odmienne. Paradoksalnym wydawać się może, że na powierzchniach nie spalonych, gdzie wrzos wystepuje z frekwencją 90% w banku nasion, jest go znacznie mniej, niż na powierzchniach spalonych, na których jeszcze nie zdążył odrosnąć. Analogiczny fenomen obserwowali cytowani tu MORGAN i NEUENSCHWANDER (1987), którzy tak zachowujące się gatunki nazwali „oportunistycznymi bankowcami". Silne zaburzenie – w tym wypadku pożar – uaktywniły bank nasion wrzosu, którego nasiona ani w warunkach laboratoryjnych, ani szklarniowych nie kiełkowały jeżeli nie pochodziły z miejsc wypalonych. Jeśli chodzi o drugi z gatunków, *Spergula morisonii*, którego zagęszczenie w banku nasion tak wyraźnie wzrosło po pożarze, to można uznać, że kiełkujące nasiona w większości pochodziły z bezpośredniego obsiewu. Z danych FALIŃSKIEGO (1998) wynika, że gatunek ten występował we wszystkich fazach sukcesji, zarówno w stadium inicjalnym, jak i optymalnym. W fazie terminalnej na powierzchniach nie spalonych był już stosunkowo rzadki. Obserwacje autorki w pełni potwierdzają dane FALIŃSKIEGO (1998). W krótkim czasie po pożarze, w spalonych płatach nastąpiła eksplozja tego gatunku. Niespełna rok po pożarze bank nasion sporka okazał się ponad siedmiokrotnie liczniejszy (Tab. 22). Podsumowując, struktura gatunkowa i udział poszczególnych form biologicznych w banku nasion płatów spalonego i nie spalonego był zbliżony (Ryc. 29).

Warto również wspomnieć, że badania banków nasion prowadzono również w miejscach różniących się wiekiem spalenia, od 3 do 200 lat głównie w lasach z *Pinus banksiana*, *P. resinosa* oraz *P. strobus* (ALGREN 1979). Na wszystkich powierzchniach stwierdzono nasiona *Geranium bicknelli* i *Polygonum cilinode*, przy czym w pokrywie roślinnej populacje tych gatunków pojawiały się tylko przez pierwszych pięć lat po pożarze i do siódmego roku zanikały. Również na wszystkich powierzchniach znajdowano nasiona i osobniki z rodzaju *Rubus*, przy czym najwyższą frekwencję tych krzewów w pokrywie roślinnej i w banku zanotowano na powierzchniach świeżo wypalonych. W starszych lasach nie notowano osobników owocujących. Na niedawno wypalonych powierzchniach w pokrywie i w banku wysoką frekwencję zanotowano również dla gatunków z rodzaju *Carex*. Na powierzchniach starszych frekwencja turzyc w pokrywie znacznie malała, natomiast bank nasion pozostawał na zbliżonym poziomie. Trawy, w przeciwieństwie do turzyc, występowały na wszystkich powierzchniach w banku i w pokrywie, najliczniej w miejscach nasłonecznionych i niedawno wypalanych. Wśród gatunków dwuliściennych, wyraźnie związanych z występowaniem na świeżo spalonych terenach, autorzy ci wymieniają *Fragaria* sp., której nasion nie znajdowano w banku starszych stanowisk. Ogólnie stwierdzono wyraźny spadek zagęszczenia banku nasion wraz z upływem czasu, jednak w starych borach sosnowych znajdowano w banku dość licznie nasiona *Geranium* sp. i *Polygonum* sp., przy zupełnym braku tych gatunków w zbiorowisku.

Tabela 22

Pokrywa roślinna i bank nasion terminalnego stadium sukcesji wtórnej w serii borowej
Vegetation cover and seed bank of the terminal stage of secondary succession

| Gatunek<br>Species | Bank nasion<br>Powierzchnia spalona – Burnt area | | |
|---|---|---|---|
| | Frekwencja<br>Frequency<br>% | Siewki<br>Seedlings | Siewki/m²<br>Seedlings/m² |
| Byliny – Perennials | | | |
| *Corynephorus canescens* | 20 | 34 | 133,3 |
| *Juncus effusus* | 20 | 6 | 23,5 |
| *Rumex acetosella* | 15 | 5 | 19,6 |
| *Hypericum perforatum* | 10 | 3 | 11,8 |
| *Leontodon* sp. | 5 | 3 | 11,8 |
| *Epilobium montanum* | 5 | 2 | 7,8 |
| *Agrostis tenuis* | | | |
| *Carex hirta* | | | |
| *Hieracium pilosella* | | | |
| *Holcus mollis* | | | |
| *Scleranthus perennis* | | | |
| Rośliny jednoroczne i dwuletnie – Annuals and biennials | | | |
| *Spergula morisonii* | 95 | 340 | 1333,3 |
| *Conyza canadensis* | 30 | 20 | 78,4 |
| *Atriplex* sp. | | | |
| *Melampyrum pratense* | | | |
| Krzewinki i krzewy – Dwarf shrubs and shrubs | | | |
| *Calluna vulgaris* | 100 | 3582 | 14047,1 |
| *Chamaecytisus ratisbonensis* ssp. *ruthenicus* | | | |
| *Frangula alnus* | | | |
| *Genista tinctoria* | | | |
| *Juniperus communis* | | | |
| Drzewa – Trees | | | |
| *Betula pendula* | 5 | 6 | 23,5 |
| *Pinus sylvestris* | | | |
| *Populus tremula* | | | |

Bank nasion oceniony na podstawie wschodów siewek z prób (n = 100 × 100 ml gleby z powierzchni roku. Wschody siewek obserwowano przez dwa lata
Pokrycie: + – sporadyczne, 1 < –20%; 2 – 20–40%; 3 – 40–60%; 4 – 60–80%; 5 – 80–100%
Seed bank estimated on the basis of seedlings emergence in samples (n = 100 × 100 ml soil samples derived the spring of 1993. Seedlings emergence was observed for two years
Cover: + – sporadyczne, 1 < –20%; 2 – 20–40%; 3 – 40–60%; 4 – 60–80%; 5 – 80–100%

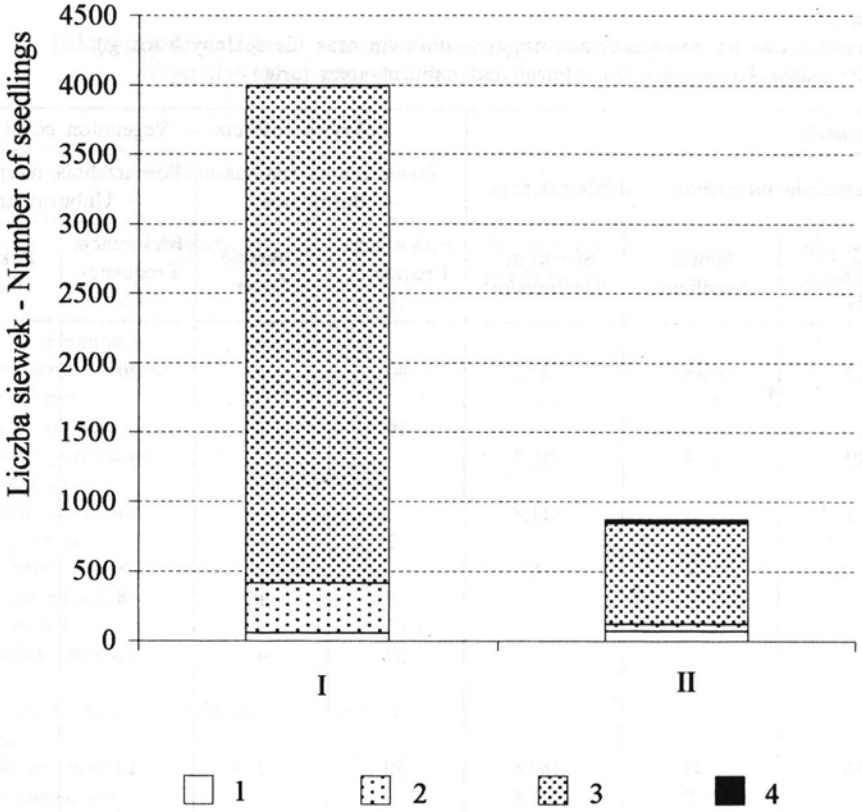
– Table 22

*Peucedano-Pinetum* na powierzchniach objętych pożarem oraz nie spalonych (oryg.)
in the *Peucedano-Pinetum* series on burnt and unburnt areas (orig.)

| – Seed bank | | | Pokrywa roślinna – Vegetation cover | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Powierzchnia niespalona – Unburnt area | | | Powierzchnia spalona – Burnt area | | Powierzchnia niespalona – Unburnt area | |
| Frekwencja Frequency % | Siewki Seedlings | Siewki/m² Seedlings/m² | Frekwencja Frequency % | Pokrycie Cover | Frekwencja Frequency % | Pokrycie Cover |
| 25 | 58 | 227,5 | 40 | + | 20 | + |
| | | | 10 | + | | |
| 10 | 4 | 15,7 | | | | |
| 5 | 3 | 11,8 | | | | |
| | | | 1 | + | | |
| | 2 | 7,8 | | | 8 | + |
| | | | 5 | + | 8 | + |
| | | | 15 | + | | |
| | | | 30 | + | | |
| 20 | 43 | 168,6 | 50 | 1 | 12 | + |
| 5 | 2 | 7,8 | | | | |
| 5 | 8 | 31,4 | | | | |
| | | | | + | 25 | |
| 82 | 723 | 2835,3 | | | 90 | 3 |
| | | | 10 | + | | |
| 5 | 3 | 11,8 | | | 4 | + |
| | | | | | 4 | + |
| | | | | | 90 | 1 |
| 20 | 25 | 98,0 | | | | |
| | | | | | 55 | 1 |
| | | | 5 | + | 4 | + |

po pożarze oraz 100 × 100 ml gleby z powierzchni nie spalonych). Badania przeprowadzono wiosną 1993

from burnt area and 100 × 100 ml soil samples derived from unburnt area). The study was carried out in




Ryc. 29. Siewki wzeszłe z banku nasion powierzchni spalonej rok przed pobraniem prób (I) oraz nie spalonej (II), w obrębie zapustów jałowcowo-osikowych (inicjalna faza terminalnego stadium sukcesji wtórnej serii borowej *Peucedano-Pinetum* – wg FALIŃSKIEGO 1999). Pobrano po 100 prób gleby o pojemności 100 ml z płatów spalonych i niespalonych. Wschody obserwowano przez dwa lata w 20 zbiorczych próbach dla każdego typu powierzchni (oryg.)

1 – byliny; 2 – jednoroczne i dwuletnie; 3 – krzewy i krzewinki; 4 – drzewa

Fig. 29. Seedlings that emerged from the seed bank derived from the area that had been burnt a year before samples collecting (I), and from an unburnt area (II) inside the *Juniperus-Populus* brushwood community (the initial phase of the terminal stage of secondary succession in the *Peucedano-Pinetum* community – acc. to FALIŃSKI 1999). Altogether 200 soil samples (100 ml in volume each) were taken from the burnt and unburnt area. Germination was observed for 2 years in 20 collective samples representing each type of the area (orig.)

1 – perennials; 2 – annuals and biennials; 3 – shrubs and dwarf shrubs; 4 – trees

## 9.2. Badania nad bankami nasion plantacji leśnych i lasów odroślowych

Na obszarze wschodniej Anglii występuje wiele terenów leśnych pierwotnego pochodzenia – w tym sensie pierwotnego, że od ponad tysiąca lat rósł tam nieprzerwanie las, który aż do czasów współczesnych jest podobnie użytkowany

przez człowieka. Gospodarka leśna polega tu na wycinaniu odrostów korzeniowych oraz podrostu drzew i krzewów przy jednoczesnym utrzymaniu pewnej liczby drzew starych. Cykl takiego przerzedzania lasu odbywa się na ogół co 8–15 lat i nazywany jest w literaturze anglosaskiej terminem *coppicing* (PETERKEN 1974). Wraz ze zmieniającymi się warunkami społecznymi i ekonomicznymi w Anglii, w wielu takich lasach zaprzestano wycinania, a w miejsce starych lasów odroślowych [coopicewood] pojawiły się plantacje leśne, często z nasadzeniami drzew iglastych. Niektóre z takich lasów zostały objęte ochroną rezerwatową, dzięki której wznowiono dawny typ użytkowania lasu (BROWN, OOSTERHUIST 1981). Na ogół warunki świetlne panujące na dnie jednowiekowego i gęsto nasadzanego lasu nie dają żadnych szans na przeżycie nawet gatunkom o wysokiej tolerancji na zacienienie. W Wielkiej Brytanii i Szwecji, gdzie w tego typu uprawach prowadzono badania nad bankami nasion, plantacje drzew iglastych są wycinane po 50–60 latach, natomiast drzew liściastych – po 80–120 latach. Możliwość dopływu światła do dna lasu jest z reguły ograniczona do pojedynczych epizodów, związanych z wypadnięciem drzewa lub drobnymi zabiegami pielęgnacyjnym (BUCKLEY i in. 1997). Tak długi okres rotacji drzewostanu i związany z tym brak tworzenia luk świetlnych nie sprzyja według GRIME'A i in. (1988) gatunkom o strategii przetrwania związanej z tworzeniem trwałego banku nasion. Żywotność nasion w glebie na ogół nie przekracza 20–30 lat.

Pierwsze obserwacje dotyczące banków nasion plantacji leśnych posadzonych na terenach użytkowanych jako pastwiska lub pola uprawne pochodzą z końca ubiegłego wieku (HILL, STEVENS 1981). Prace dotyczące banków nasion plantacji i starych lasów odroślowych odnoszą się do takich kwestii, które można ująć w następujących pytaniach:

- Czy istnieją gatunki, których żywe nasiona są w stanie przetrwać cały okres rotacji drzewostanu na plantacji i dać początek populacjom na nowo otwartej przestrzeni po wycince drzew?
- Jaki jest wzorzec przeżywalności nasion w banku i jaki ich procent dożywa do granicy wieku, po którym następuje gwałtowne zamieranie nasion? Czy liczba żywych nasion zmniejsza się stopniowo wraz z upływem czasu i po przekroczeniu pewnej granicy brak jest w glebie żywych propagul?
- Jaka jest struktura gatunkowa, liczebność i rozmieszczenie banków nasion plantacji w miejscach o lepszym dostępie światła, tj. wzdłuż krawędzi dróg i przecinek?
- W jakim stopniu prace konserwatorskie, polegające na tworzeniu luk świetlnych w drzewostanie, powodują zwiększenie różnorodności gatunkowej i rozmiaru banków nasion?
- Jaki jest udział banku nasion w starych lasach odroślowych w odtwarzaniu roślinności runa?

### 9.2.1. Zagęszczenie banku nasion a rotacja drzewostanu plantacji

Wyniki badań GRÄNSTROMA (1988) oraz ABDY i MAYHEAD (1992) odpowiadają twierdząco na pytanie o istnienie gatunków, których nasiona są w stanie przetrwać kilkudziesięcioletni okres rotacji drzewostanu na plantacji. Wskazuje się na występowanie gatunków, których strategia przetrwania polega na tworzeniu długowiecznych banków nasion. Przykładem może być *Calluna vulgaris* na plantacjach wtórnie zalesianych wrzosowisk w południowej Szwecji.

GRÄNSTROM (1988) porównał banki nasion czterech plantacji *Picea abies* w Szwecji z drzewostanem w wieku od 30 do 73 lat charakteryzujących się bardzo ubogą warstwą runa. W najmłodszym stanowisku 30-letnim drzewostanie nie stwierdzono roślin naczyniowych na dnie lasu, natomiast w starszych – pojedyncze osobniki kilku gatunków, z których najczęstszym była *Deschampsia flexuosa*. Przeważająca powierzchnia dna lasu była pokryta warstwą ścioły świerkowej i mchami, głównie *Hyphnum cupressiforme*. Stwierdzono, że banki nasion tych plantacji nie różnią się istotnie między sobą, zarówno strukturą gatunkową jak również zagęszczeniem. W bankach nasion wszystkich plantacji znaleziono łącznie 24 gatunki, z czego 15 pochodziło z banków nasion jeszcze sprzed zalesiania. W każdej plantacji wyraźnie dominują trzy gatunki, tj. *Calluna vulgaris*, której zagęszczenie w banku dochodzi do 26 600/m$^2$, następnie *Carex pilulifera* (2400/m$^2$) i *Juncus* spp. (780/m$^2$).

Na plantacjach stwierdzono wiele nasion, których żywotność oceniono na 50 lat, ale w przypadku plantacji ponad 100-letnich praktycznie wszystkie nasiona sprzed nasadzenia plantacji zniknęły (HILL, STEVENS 1981). W niektórych bardzo starych plantacjach, w głębszych warstwach gleby znajdowano pojedyncze żywe nasiona *Hypericum* spp., i *Juncus* spp.; ich wiek mógł przekraczać nawet 100 lat. MARKS (1974) donosi o dość licznym banku nasion *Prunus pensylwanica* w późnosukcesyjnym lesie liściastym, ale tylko w miejscach, gdzie był on poddawany zabiegom pielęgnacyjnym powodującym rozrzedzanie okapu koron drzew przez ostatnie 70 lat. Autor ten ocenił maksymalną dłgowieczność nasion *Prunus pensylvanica* na około 50 lat. Podobną granicę podał również dla nasion *Rubus* spp.

Warto w tym miejscu powołać się na wyniki badań HILLA i STEVENSA (1981) na temat rgeneracji roślinności w płatach, w których miesiąc wcześniej wycięto pięćdziesięcioletnią plantację *Pseudotsuga menziesii*. Plantacja ta była posadzona w miejsce wyciętych nasadzeń *Larix decidua*, *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica* i *Castanea sativa*. Stwierdzono, że roślinność zasiedlająca nowo odsłonięte miejsce pochodziła z nasion, które przeczekały cały okres istnienia plantacji. Część z tych nasion została przywiana z najbliższego sąsiedztwa, np. *Chamaenerion angustifolium*, *Betula* spp. i kilka innych gatunków z rodziny *Asteraceae* (HILL, STEVENS 1981). BEATTY (1991) uważa, że rozsiewanie nasion przez wiatr w większym stopniu determinuje skład gatunkowy banku nasadzanego lasu niż jego wiek lub pierwotne zbiorowisko, na którym plantacja została posadzona. Bardzo często masowo przywiewane są nasiona z rodzajów *Betula*, *Epilobium* i *Agrostis*, np. *A. stolonifera*. Były one często znajdowane również przez SIMONSA (1992), częściej w powierzchniowych niż w głębszych warstwach gleby trzynastu plantacji w Anglii.

BUCKLEY i in. (1997) uważają, że nasiona rozsiewane przez wiatr lub zwierzęta, w tym ptaki, takich rodzajów, jak *Cirsium*, *Sonchus*, *Hypericum*, *Digitalis*, *Silene* i *Scrophularia*, „na bieżąco" uzupełniają banki nasion. Trudno jednak jednoznacznie określić, jaka część banku nasion tych gatunków jest pochodzenia egzogenicznego. WARR i in. (1994) badali zróżnicowanie banku nasion i pokrywy roślinnej na plantacjach drzew iglastych oraz w lasach odroślowych typu *coopicewood* po nasadzeniu drzew iglastych. Badano trwałość (żywotność) banku nasion zbiorowisk leśnych, w których zmieniano typ użytkowania, np. plantację drzew iglastych zastąpił las liściasty typu odroślowego. Stworzono tam różnowiekowe i sztuczne zbiorowiska leśne w miejsce jednowiekowych plantacji. Stwierdzono, że w bankach nasion wtórnych zbiorowisk leśnych obecne są na ogół rośliny zielne z rodzajów *Juncus*, *Hypericum*, *Poa*, *Rumex*, *Digitalis* i *Carex*. Spośród krzewinek i krzewów najczęściej występował rodzaj *Rubus*, *Ulex* i *Calluna*. Zwracano uwagę, że wszystkie one są światłożądne i według klasyfikacji THOMPSONA i GRIME'A (1979) oraz BAKKERA (1989) formują trwałe banki nasion. Populacje tych gatunków pojawiają się natychmiast po ścięciu drzew i przez kilka lub kilkunaście lat po zwarciu koron nowo nasadzonych drzew produkują olbrzymie liczby bardzo drobnych nasion. Zapas tych nasion w glebie musi wystarczyć do zapoczątkowania populacji w okresie powtórnej rotacji drzewostanu. Na tej podstawie bank nasion określa się jako zapis „historii przemian sukcesyjnych w danym miejscu". Trudno jednak zgodzić się z WARR i in. (1994) oraz BROWN i OOSTERHUIS (1981), że taki bank nasion odzwierciedla historię przemian sukcesyjnych, ponieważ w przypadku ingerencji człowieka (nasadzanie drzew) nie sposób mówić o naturalnej sukcesji.

Generalizacje dotyczące banków nasion plantacji leśnych są dość trudne z uwagi na ogromną różnorodność wyników i wniosków. Obserwacje BEATTY (1991) prowadzone we wtórnych zbiorowiskach leśnych wykazały, że bank nasion nie odzwierciedla składu gatunkowego pokrywy roślinnej zaraz po wycięciu drzew, ale odzwierciedla w znacznym stopniu pokrywę roślinną runa lasu. PETROV i PALKINA (1983a, b) stwierdzili w podobnych warunkach zagęszczenie banku nasion na poziomie około 6800 sztuk/m$^2$ w czterdziestoletniej plantacji *Picea abies*, gdzie ponad 60% banku nasion stanowiły nasiona *Hypericum* sp. Gatunek ten nie występował w pokrywie roślinnej runa lasu.

### 9.2.2. Wzorzec przeżywalności nasion w glebie

HILL i STEVENS (1981) rozważając kwestię tempa spadku żywotności nasion w glebie założyli, że stosunkowo duży procent nasion dożywa do pewnej granicy wiekowej, po której następuje gwałtowne ich zamieranie lub liczba żywych nasion zmniejsza się stopniowo wraz z upływem czasu aż do braku żywych propagul. Autorzy przytaczają dowody, że we wtórnych zbiorowiskach leśnych klimatu umiarkowanego po ponad stu latach prawie wszystkie gatunki z początkowych faz rozwoju lasu znikają z banków nasion, choć po pięćdziesięciu latach banki

niektórych z nich są jeszcze całkiem liczne. Badania prowadzone przez HILL'A i STEVENSE'A (1981) wykazały, że banki nasion 30–40-letnich plantacji osiągają zagęszczenie między 1000–5000/m$^2$ na glebach brunatnych oraz 500–2500 – na torfowo-glejowych. Generalnie w młodszych plantacjach banki nasion są liczniejsze. Autorzy ci stwierdzili występowanie wielu gatunków, których nasiona przeżywały w glebie co najmniej 30 lat, a w jednym przypadku nawet powyżej 45 lat. Do najtrwalszych nasion, mogących przetrwać w glebie w stanie żywym nawet cały okres trwania zacienionej plantacji, zaliczono: *Calluna vulgaris* (najliczniejszy i najtrwalszy gatunek w bankach nasion), rodzaj *Carex*, głównie *C. binervis* i *C. pilulifera*, a także *Erica tetralix*, *Galium saxatile*, *Juncus effusus* i *J. squarrosus*. Nasiona *Agrostis canina* i *A. tenuis* są w stanie utrzymać się w glebie nawet przez kilkadziesiąt lat, jednak nie mają szans na przeczekanie w glebie całej rotacji drzewostanu na plantacji.

WARR i in. (1994) uważają, że nie ma jednoznacznych dowodów na to, że nasadzenia drzew iglastych zmniejszają zagęszczenie banku nasion w ciągu 20–30 lat. Wyraźny spadek zagęszczenia obserwuje się dopiero na plantacjach 50-letnich i starszych. Z banku najstarszych plantacji wypadały nasiona gatunków *Teucrium scorodonia*, *Luzula pilosa* i *Potentilla erecta*, natomiast gatunki bardzo liczne w banku młodych plantacji (*Hypericum pulchrum*, *Calluna vulgaris* i *Juncus effusus*) charakteryzowały się w plantacjach najstarszych bardzo niskim zagęszczeniem.

### 9.2.3. Rozmieszczenie banków nasion

BUCKLEY i in. (1997) badali banki nasion w sześciu plantacjach i pięciu lasach odroślowych [coppicewood]. Próby pobierano zimą przez kolejne cztery lata. W każdym z obiektów usunięto część drzewostanu i utworzono dodatkowy pas odsłoniętej przestrzeni wzdłuż istniejącej drogi leśnej. Porównywano banki nasion w próbach gleby pobranych z drogi (strefa a) oraz z miejsc powstałych po wycięciu drzew (strefa b). Ponadto pozyskiwano próby w dwóch miejscach pod okapem drzew – jedno leżało w strefie sąsiadującej z nowo powstałą przecinką (strefa c), a drugie było położone w głębi plantacji (strefa d). Stwierdzono, że w zacienionych plantacjach leśnych największe banki nasion były w strefie b. Najliczniej występowały tu nasiona *Poa trivialis*, *Deschampsia caespitosa*, *Juncus effusus*, *Rubus fruticosus*, *Cirsium palustre*, *Urtica dioica*, *Epilobium tetragonum*, *Ranunculus repens*, *Centurium erythrea*, *Veronica serpyllifolia*, a także *Verbascum thapsus* i *Veronica chamaedrys*; nasiona dwóch ostatnich pochodziły prawdopodobnie z ubiegłorocznego obsiewu roślin rosnących na drodze. Pod okapem drzew, w miejscach silnie zacienionych, charakterystyczne było dość liczne występowanie nasion *Hypericum hirsutum* i *H. perforatum*. W strefie świeżo wyciętej oraz w jej sąsiedztwie pod okapem drzew, licznie występowały: *Arctium minus*, *Epilobium adenocaulon*, *Fragaria vesca*, *Galeopspis tetrahit*, *Lysimachia nemorum*, *Scrophularia nodosa* i *Stellaria media*. U drzew nie stwierdzono wyraźnej strefowości w rozkładzie przestrzennym banku nasion. Wyjątkiem były nasiona *Betula* sp., częściej spotykane na obrzeżach

lasu oraz nasiona buka – trafiające się głównie pod okapem drzew. Jak oczekiwano, nasiona gatunków o wysokich wymaganiach świetlnych, szczególnie traw i roślin ruderalnych, miały tendencję do akumulowania się na skrajach śródleśnych dróg, natomiast gatunki o wysokiej tolerancji na zacienienie były znacznie częstsze pod okapem drzew w głębi plantacji. Niemniej jednak wystąpiła pewna liczba silnie światłożądnych gatunków, których nasiona znajdowano liczniej pod okapem drzew, niż w miejscach otwartych, np. *Hypericum* sp. i *Betula* sp. Fakt ten można tłumaczyć spadkiem zapasu nasion w glebie przez wschody siewek. Generalnie zagęszczenie banku nasion było zróżnicowane i wahało się od 50/m$^2$ (zacieniona plantacja bukowa) do ponad 2000–3000/m$^2$ (strefa b po czterech latach od wycinki). W miejscach świeżo odkrytych (przecinki, poszerzenie dróg), bank nasion wyraźnie wzrasta, co tłumaczy się korzystnymi warunkami do zakwitania roślin i możliwością ponownego uzupełnienia banku przez nasiona pochodzące ze świeżego opadu. W głębi plantacji, pod okapem drzew bank nasion jest nieliczny i ubogi gatunkowo, natomiast w sąsiedztwie odsłoniętej powierzchni – jest on uzupełniany nasionami przenoszonymi przez wiatr lub zwierzęta. W lasach o wielowiekowej gospodarce odroślowej [coppicewood], w odróżnieniu od plantacji kontrast w zagęszczeniu i różnorodności gatunkowej banków nasion między strefami a-d jest znacznie mniejszy. Jest to oczywiste, ponieważ dno takiego lasu jest lepiej oświetlone. BUCKLEY i in. (1997) sugerują prowadzenie stałych zabiegów pielęgnacyjnych, mających na celu utrzymanie różnorodności gatunkowej banku nasion. Proponuje się wycinanie co 8–12 lat pasów w drzewostanie, poszerzanie dróg leśnych i ścieżek, zakładanie polan lub rozrzedzeń w drzewostanach.

Bogactwo gatunkowe banku nasion można utrzymać jeśli wycinka drzew zostanie przeprowadzona przed spadkiem żywotności nasion w glebie. Najdłuższa przerwa w tych zabiegach nie powinna trwać dłużej niż 30 lat. Po tym czasie nawet intensywne prześwietlanie lasu nie zwiększa różnorodności banku nasion w glebie. W Anglii przyjmuje się, że różnorodność gatunkowa flory jest utrzymywana w wyniku stosowania okresowych zaburzeń, tzw. *coppicing*, wycinania odrostów korzeniowych drzew i krzewów. System ten, w przeciwieństwie do zrębu zupełnego na plantacjach leśnych pozwala również osiągnąć wysoki stopień zróżnicowania banku nasion.

### 9.2.4. Utrzymanie różnorodności gatunkowej runa lasów odroślowych

W bankach nasion lasów typu *coppicewood*, podobnie jak i niektórych plantacji, dość licznie znajdowano nasiona gatunków charakterystycznych zbiorowisk leśnych pierwotnego pochodzenia, np. *Anemone nemorosa*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Circaea lutetiana*, *Carex remota*, *Scrophularia nodosa* i *Carex sylvatica* (MARREN 1990; BUCKLEY i in. 1997). Autorzy ci podkreślają rolę banku nasion tych gatunków w podtrzymywaniu charakterystycznej roślinności lasów pierwotnych.

BROWN i OOSTERHUIS (1981) prowadzili badania w lasach odroślowych [coppicewood] południowo-wschodniej Anglii i stwierdzili, że wiele gatunków

pokrywy roślinnej może przetrwać w banku nasion okres silnego zacienienia runa. Należą tu głównie gatunki z rodzaju *Betula* i *Juncus*. W starych lasach typu *coppicewood* z dwunastu gatunków najczęściej występujących w runie, w banku nasion znaleziono tylko cztery. Przeciętnie około 40% gatunków znalezionych w banku nasion występowało również w pokrywie roślinnej. Według BROWN i OOSTERHUIS (1981) to, iż gatunki tolerujące zacienienie, *Endymion non-scriptus*, *Ranunculus ficaria* i *Anemone nemorosa*, często dominujące w zacienionej fazie lasu nie tworzą banków nasion można tłumaczyć tym, że nie musiały one w toku ewolucji wykształcać adaptacji idących w kierunku wytworzenia nasion o długim stanie spoczynkowym. Żywotność takich nasion gwałtownie maleje zaraz po wysianiu, a zatem brakuje czasu na wytworzenie banku nasion. Brak mechanizmów hamujących rozwój zarodka powoduje, że nasiona te kiełkują nawet w warunkach bardzo niekorzystnych dla dalszego rozwoju siewek. GRIME i JARVIS (1975) oraz THOMPSON i GRIME (1979) wykazali, że nasiona gatunków rosnących w warunkach wysokiej konkurencji (murawowe i leśne) mają tendencje do kiełkowania natychmiast, gdy tylko pozwoli im na to reżim temperaturowy i wilgotność. Nasiona takich roślin mogą kiełkować w świetle oraz w ciemności i nie pojawiają się w glebowych bankach nasion.

Drzewa i krzewy są słabo reprezentowane w bankach nasion wtórnych zbiorowisk leśnych. Pomimo licznego występowania na plantacjach nie znajdowano w bankach nasion gatunków *Fraxinus excelsior*, *Crataegus monogyna*, *Sambucus nigra*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Sambucus nigra* i *Sorbus aucuparia*. Według klasyfikacji GRIME'A i in. (1988) gatunki te nie tworzą trwałych banków nasion. Badania nad żywotnością nasion drzew iglastych wykazały, że w ogromnej większości rośliny te nie tworzą banków nasion ze względu na bardzo krótką ich żywotność (FRANK, SAFFORD 1970; KELLMAN 1970, 1974; STRICKLER, EDGERTON 1976; WHIPPLE 1978; HILL, STEVENS 1981; PRATT i in. 1984).

Podkreśla się, że zaprzestanie wycinania odrostów korzeniowych w lasach typu *coppicewood* powoduje całkowite zacienienie runa i eliminację jego flory. Podobny efekt występuje w nasadzeniach drzew iglastych, w miejscu starych, odroślowych upraw leśnych drzew liściastych (WARR i in. 1994). W bankach nasion takich upraw znajdowano nieliczne nasiona cienioznośnych gatunków trafiających się sporadycznie w pokrywie roślinnej, np. *Vaccinium myrtillus*. Nie ma wątpliwości, że nasiona te pochodziły z bezpośredniego obsiewu. Drugą grupę gatunków w bankach nasion tworzą te, których nasiona są przywiewane z zewnątrz – najczęściej *Cirsium* spp. i *Chamerion angustifolium*. Czasami należą tu również gatunki z rodzajów *Juncus* i *Calluna*. W większości przypadków analiza pionowego rozkładu banku nasion wskazuje, że większość propagul tych rodzajów znajduje się w głębszych warstwach gleby, co sugeruje że pochodzą one z miejscowego obsiewu, który miał miejsce w korzystnych warunkach świetlnych (STAAF i in. 1987).

# 10. PODSUMOWANIE I WNIOSKI: BANKI NASION W FUNKCJONOWANIU ZBIOROWISK LEŚNYCH O RÓŻNYM STOPNIU NATURALNOŚCI

Pomimo dużej różnorodności stosowanych metod, wyniki badań nad bankami nasion zbiorowisk leśnych, zarówno silnie przekształconych przez człowieka, jak również tych o wysokim stopniu naturalności, pozwalają na przedstawienie kilku uogólnień dotyczących roli jaką pełnią zapasy żywych propagul w glebie w funkcjonowaniu stabilnych zbiorowisk leśnych, a także w dynamicznych przemianach fitocenoz leśnych.

**Banki nasion ustabilizowanych zbiorowisk leśnych o niskim poziomie zaburzeń**

Badania nad bankami nasion naturalnych lasów liściastych Białowieskiego Parku Narodowego (PIROŻNIKOW 1983, 1998; JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997; JANKOWSKA-BŁASZCZUK i in. 1998; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998; FALIŃSKA 1999), a także naturalnych lasów liściastych w Danii, buczyn w Szwecji (KJELSSON 1992; STAAF i in. 1987) i dąbrów w Rosji (PETROV 1987) wskazują, że:

- Banki nasion naturalnych, żyznych lasów liściastych z wielowarstwowym runem są w około 60–80% tworzone przez gatunki obecne w runie. Trwałość takich banków z reguły nie przekracza kilku lat. Glebowe banki nasion zabezpieczają rekrutację osobników w latach słabszego owocowania.
- Gatunki dominujące w bankach nasion cienistych lasów grądowych charakteryzują się przeciętnymi wymaganiami świetlnymi. Impulsem przerywającym wtórny stan spoczynku u nasion są drobne zaburzenia w wielowarstwowym runie, osłabienie konkurencji korzeniowej, prześwietlenia w koronach drzew lub „wędrujące" po dnie lasu plamy słoneczne. Wśród tej grupy gatunków są takie, które tworzą nietrwałe banki nasion – w ciągu jednego-dwóch lat od momentu wysiania kiełkują wszystkie nasiona zdolne do kiełkowania (Tab. 21). Należą tutaj również takie, których kiełkowanie jest rozłożone w czasie i nawet w sprzyjających warunkach kiełkuje tylko część nasion z depozytu glebowego. Na ogół jednak po czterech-pięciu latach od wysiania, z danej kohorty nasion wschodzą już tylko pojedyncze siewki (Tab. 16).
- Struktura gatunkowa banków nasion takich zbiorowisk nie odzwierciedla kompozycji florystycznej runa, ponieważ dno lasu zdominowały gatunki, których strategia przeżycia jest związana z propagacją wegetatywną za pomocą trwałych kłączy, rozłogów bulw i cebul. W wielu przypadkach, pomimo obfitego występowania i kwitnienia w runie, nasiona tych gatunków są w banku nieliczne lub nawet nieobecne, bez względu na termin i częstotliwość pobierania prób, np. *Ranunculus ficaria*.
- W żyznych lasach liściastych gatunki dominujące w bankach nasion są najczęściej pochodzenia endogenicznego (z obsiewu w obrębie danej fitocenozy) i na ogół nie dominują w warstwie runa. Jest to przyczyną podobieństwa składów

gatunkowych banku nasion i runa, a zarazem wyraźnych różnic między frekwencją poszczególnych gatunków w runie i w banku (Tab. 14).

- W bankach nasion nawet najbardziej stabilnych, pierwotnych fitocenoz lasów liściastych występują gatunki rzadko spotykane lub nieobecne w runie cienistych lasów. Gatunki te wyspecjalizowały się w wykorzystywaniu luk świetlnych, pojawiających się na ogół po wypadnięciu drzewa lub grupy drzew. Gatunki te charakteryzują się wysoką światłożądnością i należą najczęściej do rodzajów *Juncus*, *Hypericum*, *Epilobium*, *Carex* i *Rubus* (Tab. 18). Nasiona trzech pierwszych rodzajów są bardzo liczne i występują z wysoką frekwencją w bankach nasion praktycznie wszystkich badanych typów fitocenoz w naszej strefie klimatycznej (THOMPSON i in. 1997). Procentowy udział nasion tych gatunków w bankach lasów liściastych jest bardzo zróżnicowany i waha się od kilkunastu procent w stabilnych, dużych i cienistych kompleksach leśnych, do ponad 70–80% – w lasach bardzo przekształconych przez człowieka, poddawanych silnej antropopresji. Duży udział gatunków z tej grupy wykazują również banki nasion lasów o stosunkowo wysokim stopniu naturalności, ale powierzchniowo małych i otoczonych otwartymi zbiorowiskami łąkowymi (PETROV 1987; STAAF i in. 1987; KJELLSON 1992; MILBERG 1995; FALIŃSKA 1999).
- Przyczyną obfitego i powszechnego występowania banków nasion wymienionych rodzajów jest długowieczność nasion oraz ogromna płodność osobnicza (SILVERTOWN, LOVETT DOUST 1993). W jednym sezonie wegetacyjnym osobnik wytwarza tu nawet do kilkuset tysięcy lekkich i unoszonych przez wiatr nasion, zdolnych do przeżywania w glebie nawet przez kilkadziesiąt lat, co powoduje że są one w bankach nasion absolutnie wszędobylskie i często decydują o wielkości tych banków.
- Niektóre gatunki typowo leśne, np. *Ajuga reptans* i *Scrophularia nodosa*, mogą tworzyć długotrwałe banki nasion (Tab.18). Wspólną cechą gatunków, które tworzą takie banki nasion w lasach jest wysoka światłożądność. A zatem w cienistych lasach powodzenie ich wschodów jest uzależnione od wystąpienia dużego prześwietlenia w koronach drzew.
- Można przyjąć, że często powtarzana w literaturze teza, iż wielkość banków nasion i ich bogactwo gatunkowe w fitocenozach leśnych nie zależy od kompozycji florystycznej runa lub warstwy drzew, lecz od stopnia pierwotności [naturalności] zbiorowiska leśnego i związanej z tym częstości i jakości zaburzeń, jest prawdziwa tylko w odniesieniu do długotrwałych banków nasion. Ten typ banków formują gatunki, których strategia przetrwania jest związana z oczekiwaniem w miejscu na pojawienie się świeżo odsłoniętych w lesie miejsc.W przypadku naturalnych zbiorowisk leśnych, poddawanych słabej presji człowieka i rozwijających się na żyznych siedliskach, długotrwały bank nasion stanowi około kilkunastu procent całego składu banku. Reszta nasion pochodzi z bezpośredniego obsiewu składników runa (KJELLSON 1992; THOMPSON 1992; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998).
- Wszystkie dokładniejsze badania banków nasion zbiorowisk leśnych potwierdzają istnienie licznej grupy gatunków, których pojedyncze nasiona zostały przyniesione

przez wiatr lub zwierzęta (Tab. 19). Są to gatunki ruderalne, segetalne, łąkowe i murawowe. Do tej grupy należą m.in. *Cirsium arvense*, *Taraxacum officinale*, *Mentha arvensis* oraz wiele gatunków z rodzaju *Chenopodium* i *Veronica*. Liczebność nasion jest tu z reguły bardzo niska, ale sama obecność tych gatunków wpływa na różnorodność gatunkową banku nasion. Gatunki te tworzą na ogół trwałe banki. Procentowy udział tej grupy gatunków w banku nasion lasu jest w dużym stopniu uzależniony od wielkości i zwartości lasu. W przypadku lasów wtórnie odrastających na nieużytkach porolnych lub na porzuconych łąkach, wysoki udział gatunków z tej grupy świadczy o tym, że najprawdopodobniej część z nich pochodzi jeszcze z wcześniejszych faz sukcesyjnych zbiorowiska (MILBERG 1995).

- Niskie zagęszczenie banku nasion i jego ubóstwo gatunkowe, a także duża rozbieżność między bankiem a pokrywą roślinną bywa często powodowane nikłą produkcją nasion bardzo skąpego runa. Takie zjawisko występuje w większości północnych borów świerkowych, a także w ubogich, kwaśnych buczynach (LECK i in. 1989).
- W bankach nasion późnosukcesyjnych lasów liściastych nasiona drzew stanowią od kilku do kilkunastu procent (Ryc. 18). W glebie najczęściej i najliczniej spotykane są drobne oraz roznoszone przez wiatr nasiona brzóz *Betula pendula* i *B. pubescens*, a także olch *Alnus glutinosa* i *A. incana*. W niektórych przypadkach nasiona tych rodzajów mogą stanowić nawet ponad 80% banku nasion (THOMPSON i in. 1997). Duże nasiona późnosukcesyjnych gatunków drzew z reguły nie tworzą trwałych banków nasion. Znacznie częściej wystepują tu banki siewek lub osobników juwenilnych, u których tolerancja na zacienienie połączona z zahamowanym rozwojem pozwala na wieloletnie oczekiwanie pod okapem drzew na pojawienie się miejsca korzystnego do wzrostu. Jest to tzw. syndrom Oscara (HARPER 1977; THOMPSON 1992).

### Banki nasion zbiorowisk leśnych o zróżnicowanym poziomie przekształceń antropogenicznych, podlegające kierunkowym procesom ekologicznym

**Regeneracja**. Regeneracja zbiorowiska leśnego, np. po wycięciu jego fragmentu, odbywa się jednocześnie trzema drogami: (1) z niezniszczonej części biochory, przez ekspansję wegetatywną oraz bezpośredni obsiew nasion; (2) z banku nasion obecnego w płacie wyciętego fragmentu lasu oraz z pozostałych tam w glebie fragmentów kłączy, rozłogów, bulw, cebul i innych propagul wegetatywnych; (3) z obsiewu nasion pochodzących z sąsiednich zbiorowisk. Badania porównawcze banków nasion z tych miejsc, w których regeneracja lasu jest w różnym stopniu zaawansowana (od kilku lat po wycince aż do kilkudziesięcioletnich i prawie całkowicie już zregenerowanych płatów lasu), wskazują na następujące prawidłowości:

- Wycięte fragmenty lasów o niskim stopniu naturalności, charakteryzujące się stosunkowo licznym i długotrwałym bankiem nasion są w początkowych fazach regeneracji zasiedlane głównie przez nasiona gatunków pochodzących

z glebowego banku, przede wszystkim z rodzajów: *Juncus*, *Epilobium*, *Carex*, *Calluna* i *Rubus*. Dochodzi tu również obsiew z sąsiednich zbiorowisk, który może być nawet bardzo znaczny. Dotyczy to na przykład wrzosu *Calluna vulgaris*. Bank nasion wrzosu jest tak trwały, że kiełkujące nasiona po wycince drzew są z reguły starsze niż drzewostan, który w tym miejscu wycięto (WILLEMS 1988; WARR i in. 1994).

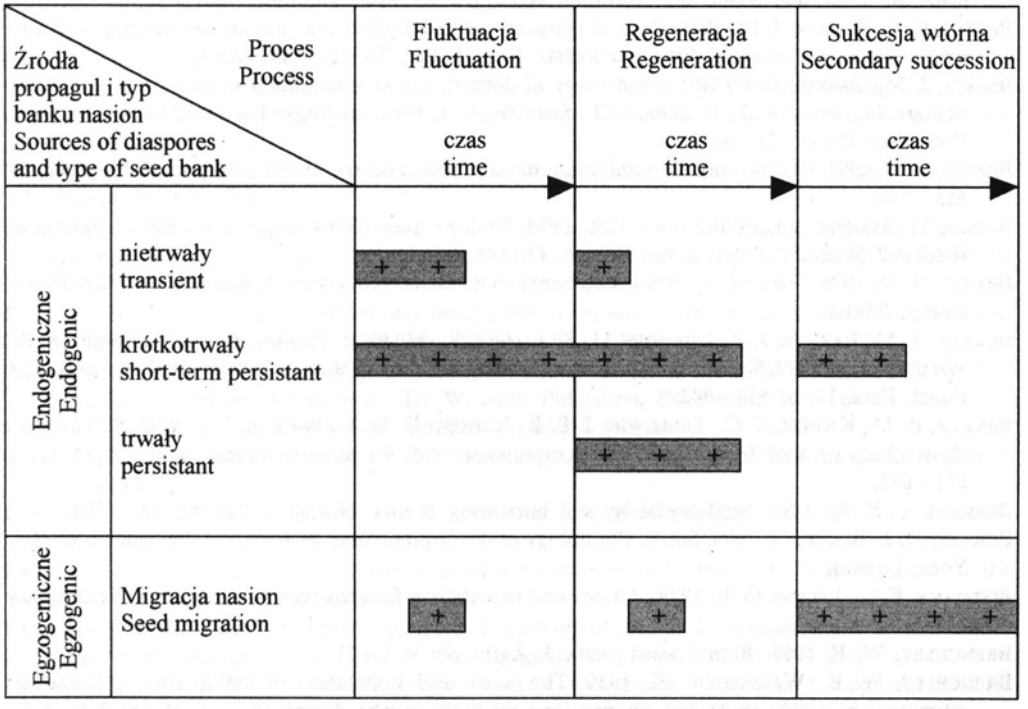
- Inne zależności występują w przypadku spontanicznej regeneracji naturalnego płatu lasu o bogatym i wielowarstwowym runie. Po przeszło dziewięćdziesięciu latach od wycinki fragmentu lasu w obrębie pierwotnej biochory grądowej, bank nasion płatu z wtórnym drzewostanem nie różni się zagęszczeniem i składem gatunkowym, lecz udziałem składników nazywanych potocznie „wszędobylskimi i trwałymi bankowcami", np. z rodzajów *Juncus*, *Epilobium*, *Hypericum*, *Rubus*. Ich udział w regenerowaniu się fragmentu fitocenozy grądowej polega na masowym pojawianiu się nasion z trwałego banku tuż po powstaniu luki w koronach drzew i wyprodukowaniu ogromnej liczby długowiecznych nasion. Po zwarciu się koron drzew gatunki te ustępują miejsca składnikom runa bardziej tolerancyjnym na zacienienie (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997; JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998). Oszacowanie jaki procent siewek w świeżo regenerującym się płacie lasu wywodzi się z nasion pochodzących z bezpośredniego obsiewu, a jaki z tworzących krótkotrwałe (2–5 letnie) banki, jest bardzo trudny do określenia. Autorka zgadza się z THOMPSONEM (1992), że gatunki których strategia reprodukcyjna jest związana z formowaniem długotrwałych banków nasion, nie odgrywają istotnej roli w regeneracji struktury gatunkowej naturalnych i nie zaburzonych fitocenoz leśnych, jako że najczęściej nie są one charakterystycznymi elementami pokrywy roślinnej odbudowującej się fitocenozy. Niemniej jednak w początkowym okresie procesu „zarastania" masowo pojawiają się one w nowo powstałych lukach.

**Sukcesja wtórna**. Liczebność i struktura gatunkowa banków nasion zbiorowisk będących w trakcie przemian sukcesyjnych wskazują, że banki nasion bogatych gatunkowo i niestabilnych układów nie odwzorowują kompozycji florystycznej wcześniejszych faz zbiorowiska. Nie są one również wzorcem, na podstawie którego można określić jakie populacje w danym momencie dominują w zbiorowisku, jakie wycofują się, a jakie będą wykorzystywały nowo pojawiające się nisze regeneracyjne (MILBERG 1995; FALIŃSKA 1999). Przebieg zmienności zagęszczenia banków nasion i ich struktury gatunkowej, obserwowany przez ponad 20 lat na zarastających po zaprzestaniu koszenia żyznych wilgotnych łąkach na skraju Puszczy Białowieskiej, miał charakter raczej fluktuacyjno-losowy a nie kierunkowy (FALIŃSKA 1999). Mozaikowaść zbiorowisk, zmienność produkcji nasion, różnorodność ich rozsiewania i żywotności w glebie sprawiają, że na podstawie frekwencji gatunków w banku nasion i ich liczebności w glebie nie sposób wnioskować o strukturze dominacji poszczególnych populacji w pokrywie roślinnej, zarówno w odniesieniu do jej przeszłości, jak i przyszłości. Badania nad bankami nasion zbiorowisk w kolejnych stadiach przemian sukcesyjnych są ważnym źródłem

informacji o mechanizmach sukcesu reprodukcyjnego poszczególnych populacji. Mogą one być wykorzystane do wyjaśniania istoty przemian sukcesyjnych tylko wówczas, gdy są prowadzone z uwzględnieniem biologicznych cech gatunków uczestniczących w tych przemianach.

W seriach sukcesyjnych rozwijających się na ubogich i piaszczystych glebach (głównie siedliskach borowych) znacznie częściej można mówić o kierunkowym charakterze zmienności banków nasion (SYMONIDES 1986; Ryc. 15). Na ugorach porolnych wraz z postępującym spadkiem żyzności siedliska (zaprzestanie nawożenia i uprawy gleby), zagęszczenie i bogactwo gatunkowe banku nasion stopniowo maleje. Innym przykładem jest początkowo wysokie zagęszczenie banków chwastów segetalnych, które systematycznie zmniejsza się, natomiast u niektórych gatunków tworzących trwałe banki nasion (szczególnie z rodzaju *Calluna)* może wzrastać.

Przedstawiony na wstępie model FALIŃSKIEGO (2000; Ryc. 1), odnoszący się do wzajemnych relacji między źródłami propagul w takich procesach ekologicznych jak fluktuacja, regeneracja lub sukcesja, a także model autorki, oparty na tym samym schemacie (Ryc. 30) wskazują, że udział banków nasion w dynamice roślinności jest niejednakowy w przebiegu poszczególnych procesów. Wraz z upływem czasu, jaki minął od zaburzenia będącego przyczyną danego typu przemian roślinności, maleje znaczenie trwałości nasion w glebie.




Ryc. 30. Typy banków nasion w procesach ekologicznych (oryg.)
Fig. 30. Types of seed banks in ecological processes (orig.)

# 11. LITERATURA


ABDY, F. M., MAYHEAD, G. J. 1992. The ground vegetation in upland spruce plantations in North Wales. Aspects Applied Biology 29: 73–81.

AHLGREN, C. E. 1979. Buried seed in the forest floor of the boundary waters canoe area. Minesota Forestry Research Notes. College of Forestry, 1530 North Cleveland.

ALLEN, P. S., MEYER, S. E. 1998. Ecological aspects of seed dormancy loss. Seed Science Research 8, 2: 183–191.

ANTONOVICS, J., LEVIN, D. A. 1980. The ecological and genetical consequences of density dependent regulation in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 411–452.

ARCHIBOLD, O. W. 1989. Seed banks and vegetation processes in coniferous forest. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, R. L. (eds.), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego.

BAKER, H. G. 1972. Seed weight in relation to envinronmental conditions in California. Ecology 53: 997–1010.

BAKKER, J. P. 1989. Nature management by grazing and cutting. On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore species-rich grassland communities in the Netherlands. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

BAKKER, J. P., BAKKER, E. S., ROSEN, E., VERWEIJ, G. L., BEKKER, R. M. 1996. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* scrub. J. Veg. Sci. 7: 165–176.

BAKKER, J. P., BOS, A. F., HOOGVELD, J., MULLER, H. J. 1991. The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grasslands. In: RAVERA, O. (ed.), Terrestrial and aquatic ecosystems; perturbation and recovery. Ellis Horwood Limited, New York: 449–455.

BAKKER, J. P., POSCHLOD, P., STRYKSTRA, R. J., BEKKER, R. M., THOMPSON, K. 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. Acta Bot. Neerl. 45: 461–490.

BASKIN, C. C., BASKIN, J. M. 1996. Role of temperature and light in the germination ecology of buried seeds of weedy species of disturbed forests. Can. J. Bot. 74, 12: 2002–2005.

BASKIN, J. M., BASKIN, C. C. 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, R. L. (eds.), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego: 53–66.

BEATTY, S. W. 1991. Colonization dynamics in a mosaic landscape: the buried seed pool. J. Biogeogr. 18: 553–563.

BEGON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Boston, Oxford, London.

BEKKER, R. M. 1998. The ecology of soil seed banks in grassland ecosystems. Rijksuniversiteit Groningen, Doctor Thesis.

BEKKER, R. M., BAKKER, J. P., GRANDIN, U., KALAMEES, R., MILBERG, P., POSCHLOD, P., THOMPSON, K., WILLEMS, J. H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. Funct. Ecol. 12, 5: 834–842.

BEKKER, R. M., KNEVEL, I. C., TALLOWIN, J. B. R., TROOST, E. M. L., BAKKER, J. P. 1998. Soil nutrient input effects on seed longevity: a burial experiment with fen meadow species. Funct. Ecol. 12, 4: 673–682.

BERNHARDT, K. G. 1995. Seed burial by soil burrowing beetles. Nordic J. Bot. 15: 257–260.

BEWLEY, D. J., BLACK, M. 1994. Seeds. Physiology of development and germination. Plenum Press, New York, London.

BORMANN, F. H., LIKENS, G. E. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.

BRENCHLEY, W. E. 1918. Buried weed seeds. J. Agric. Sci 9: 1–31.

BRENCHLEY, W. E., WARINGTON, K. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. J. Ecol. 18: 235–272.

BROWN, A. H. F., OOSTERHUIST, L. 1981. The role of buried seeds in coppicewoods. Biol. Conserv. 21: 19–38.

BUCKLEY, G. P., HOWELL, R., ANDERSON, M. A. 1997. Vegetation succession following ride edge management in lowland plantations and woods.The seed bank resource. Biol. Conserv. 82: 305–316.

CANHAM, C. D., MARKS, P. L. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: PICKETT, S. T., WHITE, P. S., (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida: 197–216.

CHAMBERS, J. C., MACMAHON, J. A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural managed systems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 25: 263–292.

CHAMPNESS, S. S., MORRIS, K. 1948. The population of buried viable weed seeds in relation to contrasting pasture and soil types. J. Ecol. 36: 149–173.

CHIPPINDALE, H. G., MILTON, W. E. 1934. On the viable seeds present in the soil beneath pastures. J. Ecol. 22: 508–531.

CLARK, F. B., BOYCE, S. G. 1964. Yellow-poplar seed remain viable in the forest litter. J. For. 62: 564–567.

COHEN, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. J. Theor. Biol. 12: 119–129.

COHEN, D. 1987. Community ESS for the germination and establishment of seeds. Int. Bot. Congr. 14th Abstr.: 337.

CONN, J. S., COCHRANE, C. L., DELAPP, J. A. 1984. Soil seed bank changes after forest clearing and agricultural use in Alaska. Weed. Sci. 32: 343–347.

COOK, R. 1980. The biology of seeds in the soil. In: SOLBRIG, O. T. (ed.), Demography and evolution in plant populations.Bot. Monogr. 15: 107–215.

CSONTOS, P. 1999. Six years results of a seed burial experiment involving 30 species native to Hungary. The European Dimension in Ecology. Eureco' 99. VIII European Ecological Congress, Abstr.: 251.

DARWIN, C. 1859. The origin of species. Murray, London.

DONELAN, M., THOMPSON, K. 1980. Distribution of buried viable seeds along a succesional series. Biol. Conserv. 17: 297–311.

DOROSZEWSKI, A. 1994. Spectral transmission of radiation through the leaves of selected plant species. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 405: 63–69.

DUVEL, J. W. 1902. Seeds buried in soil. Science 17: 872–873.

ELLENBERG, H. 1988. Vegetation ecology of Central Europe. Cambridge University Press, Cambridge.

ELLNER, S. 1987. Alternate plant life-history strategies and coexistence in randomly varying environments. Vegetatio 69: 199–208.

ESASHI, Y., LEOPOLD, C. 1968. Physical forces in dormancy and germination of *Xanthium* seeds. Plant Physiol. 43: 871–876.

FALENCKA, M., GRZYWACZ, A. 1984. Composition of seed mycoflora – an agent modifying the number of *Impatiens noli-tangere* L. population. Ann. Warsaw. Agricult. Univ. SGGW-AR. For. and Wood Technol. 32: 49–52.

FALIŃSKA, K. 1971. An estimate of diaspore production in the ecosystems of mixed oak-hornbeam forest (*Querceto-Carpinetum*) in the Białowieża National Park. Ekol. Pol. 19, 3: 525–651.

FALIŃSKA, K. 1985.The demography of coenopopulations of forest herbs. In: WHITE, J. (ed.), The population structure of vegetation. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht: 241–264.

FALIŃSKA, K. 1990. Osobnik, populacja, fitocenoza. PWN, Warszawa.

FALIŃSKA, K. 1996. Ekologia roślin. Podstawy teoretyczne, populacja, zbiorowisko, procesy. PWN, Warszawa: 454.

FALIŃSKA, K. 1998. Seed bank patterns. In: FALIŃSKA, K. (ed.), Plant population biology. PAN, Kraków: 230–231.

FALIŃSKA, K. 1999. Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Białowieża National Park. J. Ecol. 87: 461–475.

FALIŃSKA, K. 1999. Mosaic pattern of vegetation and pattern of seed bank on meadows abandoned for 20 years. Phytocoenosis 11. (N.S.) Suppl. Cartographiae Geobotanicae 11: 199–211.

FALIŃSKA, K., PIROŻNIKOW, E. 1983. Ecological structure of *Geranium robertianum* L. populations under natural conditions and in the garden. Ekol. Pol. 31: 93–121.

FALIŃSKI, J. B., 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primaeval forests. Ecological studies in Białowieża forest. Geobotany 8. Dr W. Junk, Dordrecht, Boston, Lancaster.

FALIŃSKI, J. B. 1986. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. Wiad. Bot. 30, 1: 25–50.

FALIŃSKI, J. B. 1991. Procesy ekologiczne w zbiorowiskach leśnych. Phytocoenosis 3. (N.S.) Sem. Geobot. 1: 17–41.

FALIŃSKI, J. B. 1998. Dioecious woody pioneer species (*Juniperus communis, Populus tremula, Salix* sp. div.) in the secondary succesion and regeneration. Phytocoenosis 10 (N.S.) Suppl. Cartographiae Geobotanicae 8.

FALIŃSKI, J. B. 2000. Długoterminowe badania ekologiczne. Vademecum Geobotanicum. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.

FALIŃSKI, J. B., CANULLO, R., BIAŁY, K. 1988. Changes in the herb layer, litter fall and soil properties under primary and secondary tree stands in a deciduous forest ecosystem. Phytocoenosis (N.S.) 1: 1–49.

FEDERER, C. A., TANNER, C. B. 1966. Spectral distribution of light in the forest. Ecology 47: 555–560.

FENNER, M. 1985. Seed ecology. Chapman & Hall, London, New York.

FENNER, M. 1992. Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford.

FOSTER, S. A., JANSON, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66: 773–780.

FRANK, R. M., SAFFORD, L. O. 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clearcutting. J. For. 68: 776–778.

FRASER, W. 1976. Viability of black spruce seed in or on a boreal forest seedbed. For. Chron. 52: 229–231.

FYLES, J. W. 1988. Seed bank populations in upland coniferous forests in central Alberta. Can. J. Bot. 67: 274–278.

GÓRSKI, T. 1975. Germination of seeds in the shadow of plants. Physiol. Plant. 34: 342–346.

GÓRSKI, T., GÓRSKA, K. 1979. Inhibitory effects of full daylight on the germination of *Lactuca sativa* L. Planta: 144: 121–124.

GÓRSKI, T., GÓRSKA, K., NOWICKI, A. 1977. Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. Flora 166: 249–259.

GÓRSKI, T., GÓRSKA, K., RYBICKI, J. 1978. Studies on the germination of seeds under leaf canopy. Flora 167: 289–299.

GÓRSKI, T., GÓRSKA, K., STASIAK, H. 1999. Inhibition of seed germination by far red irradiation transmitted through leaf canopy. Wyd. IUNG, Puławy.

GRABER, R. E., THOMPSON, D. F. 1978. Seeds in the organic layers and soil of four beech-birch-maple stands. Research Paper, US DA. Forest Service No. NE-401.

GRAHAM, D. J., HUTCHINGS, M. J. 1988. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. J. Ap. Ecol. 25: 241–252.

GRDNSTROM, A. 1988. Seed banks at six open afforested heathland sites in southern Sweden. J. Ap. Ecol. 25: 297–306.

GRIME, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester.

GRIME, J. P. 1989. Seed banks in ecological perspective. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, R. L. (eds.), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego: 5–15.

GRIME, J. P. 1981. The role of seed dormancy in vegetation dynamics. Ann. Ap. Biol. 98: 555–558.

GRIME, J. P., JARVIS, B. C. 1975. Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. II. Effects of light on the germination of species of contrasted ecology. In: EVANS, G. C., BAINBRIDGE, R., RACKHAM, O. (eds.), Light as an ecological factor. Blackwell, Oxford: 525–532.

GRIME, J. P., MASON, G., CURTIS, A. V., RODMAN, J., BAND, S. R., MOWFORTH, M. A., NEAL, A. M., SHAW, S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. J. Ecol. 69: 1017–1059.

GRIME, J. P., HUDGSON, J. G., HUNT, R. 1988. Comparative plant ecology: A functional approach to common british species. Unwin Hyman, London.

GRIME, J. P., HILLIER, S. H. 1992. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities and larger units of landscape. In: FENNER, M. (ed.), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford: 349–364.

GRUBB, P. J. 1988. The uncupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales. Ann. Zool. Fenn. 25: 23–36.

GRZESIUK, S., KULKA, K. 1981. Fizjologia i biochemia nasion. PWRiL, Warszawa.

GUTTERMAN, Y. 1992. Maternal effects on seeds during development. In: FENNER, M. (ed.), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford: 27–59.

HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.

HARPER, J. L., LOVELL, P. H., MOORE, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1: 327–349.

HARPER, J. L., WHITE, J. 1974. The demography of plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5: 419–463.

HAYASHI, I. 1977. Buried viable seed population (Japanese). In: NUMATA, M. (ed.), Succession of plant community and its mechanism. Tokyo, Asakura: 193–204.

HAYASHI, I., NUMATA, M. 1964. Ecological studies on the buried seed population in the soil from the view-point of plant succession. III. A mature stand of *Pinus thunbergii*. Physiol. Ecol. 12: 185–190.

HAYASHI, I., NUMATA, M. 1971. Ecological studies on the buried seed population in the soil related to plant succession. Jap. J. Ecol. 20: 243–252.

HEINSELMAN, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: WEST, D. C., SHUGART, H. H., BOTKIN, D. B. (eds.), Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag, New York: 374–405.

HENDRY, G. A., THOMPSON, K., MOSS, C. J., EDWARDS, E., THORPE, P. C. 1994. Seed persistance: a corelation between seed longevity in the soil and orthodihydroxyphenol concentration. Funct. Ecol. 8: 658–664.

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.

HODGSON, J. G., GRIME, J. P. 1990. The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. In: BUNCE, R. G., HOWARD, D. C. (eds.), Species dispersal in agricultural habitats. Belhaven, London: 65–81.

HODGSON, J. G., MACKEY, J. M. 1986. The ecological specialisation of dicotyledonous families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size and their evolutionary significance. New Phytol. 104: 497–515.

HODKINSON, D. J., THOMPSON, K., ASKEW, A. P., KHAN, M. 1997. Trade-offs between seed persistence, dispersal and chemical composition. Am. Nat.

HOLMES, M. G., SMITH, H. 1977. The function of phytochrome in the natural environment. I. The influence of vegetation canopies on the spectral energy distribution of natural daylight . Photochem. Photobiol. 25: 539–545.

HOWARD, T. M., ASHTON, D. H. 1967. Studies of soil seed in snow gum woodland. Vict. Nat. 84: 331–335.

JALLOQU, M. C. 1975. The invasion of mole hills by weeds as a possible factor in the degeneration of reseeded pasture. I. The buried viable seed population of mole hills from four reseeded pastures in West Wales. J. Ap. Ecol. 12: 643–657.

JANKOWSKA-BŁASZCZUK, M. 1995. Biology of the population of *Adonis vernalis* L. in the Skowronno Nature Reserve (Southern Poland). Ochr. Przyr. 52: 47–58.

JANKOWSKA-BŁASZCZUK, M. 1996. Ekologiczne znaczenie wielkości nasion. Wiad. Bot 40, 2: 21–28.

JANKOWSKA-BŁASZCZUK, M.1997. Znaczenie wielkości nasion w różnych warunkach ekologicznych. Rocznik Świętokrzyski. Ser. B. Nauki Przyr. 24: 75–85.

JANKOWSKA-BŁASZCZUK, M. 1998. Variability of the soil seed banks in the natural deciduous forest in the Białowieża National Park. Acta Soc. Bot. Pol. 3–4: 313–324.

JANKOWSKA-BŁASZCZUK, M., GRUBB, P. J. 1997. Soil seed banks in primary and secondary deciduous forest in Białowieża, Poland. Seed Science Research 7: 281–292.

JANKOWSKA-BŁASZCZUK, M., KWIATKOWSKA, A., PANUFNIK, D., TANNER, E. 1998. The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Białowieża Primaeval Forest. Plant Ecol. 136: 105–118.

JOHNSON, E. A. 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. Can. J. Bot. 53: 2933–2941.

KAMENETSKAJA, I. V. 1969. Soil seed reserve of pines and principal herbs and shrubs in pine-bilberry woods. In collection: Pine Woods of the Southern – Taiga Subzone (in Russian).

KARPOV, V. G. 1960. On the quantity and the species composition the viable seeds in the soil of spruce forests of *Piceetum myrtillosum* type (Russian with English summary). Trudy Moskov. Obshch. Isp. Prirody 3: 131–140.

KARPOV, V. G.1969. Experimental phytocenology of the dark-conifer taiga (in Russian), Leningrad.

KEDDY, P. A., REZNICEK, A. A. 1982. The role of seed banks in the persistence of Ontario's coastal plain flora. Am. J. Bot. 69: 13–22.

KELLMAN, M. C. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. Can. J. Bot. 48: 1383–1385.

KELLMAN, M. C. 1974. Preliminary seed budgets for two plant communities in in coastal British Columbia. J. Biogeogr. 1: 123–133.

KELLY, C. K. 1996. Seed mass, habitat conditions and taxonomic relatedness: a reanalysis of Salisbury (1974). New Phytol. 135: 169–174.

KERLICK, M. J., MACMAHON, J. A., PARMENTER, R. R., SISSON, D. V. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationship of seed attributes and seed use. Oecologia 67: 327–337.

KIVILAAN, A., BANDURSKI, R. S. 1973. The ninety-year period for Dr Beal's seed viability experiment. Am. J. Bot. 60: 140–145.

KIVILAAN, A., BANDURSKI, R.S. 1981. The one hundred-year period for Dr Beal's seed hability experiment. Am. J. Bot. 68: 1290–1292.

KJELLSON, G. 1992. Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. Ecography 15: 86–100.

KONIAK, S. D., EVERETT, R. L. 1983. Soil seed reserves in successional stages of pinyon woodland. Am. Midl. Nat. 108: 295–303.

KREBS, C. J. 1996. Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

LECK, M. A., LECK, C. F. 1998. A ten-year seed bank study of old field succession in central New Jersey. J. Torr. Bot. Soc. 125, 1: 11–32.

LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, R. L. (eds). 1989. Ecology of soil seed banks. Academic Press, Inc., San Diego, California.

LEISHMAN, M. R., WESTOBY, M. 1994. Hypotheses on seed size: tests using the semiarid flora of western new south Wales, Australia. Am. Nat. 143: 890–906.

LEVIS, J. 1973. Longevity of crop and weed seed: survival after 20 years in the soil. Weed. Res. 13: 179–191.

LINDACHER, R. 1995. Phanart. Database of Centraleuropean Vascular Plants Explanation of Codes, Structure Contents. Veroffentichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung rubel, Zrich,125 Heft.

LIPPERT, R. D., HOPKINS, H. H. 1950. Study of viable seeds in various habitats in mixed praires. Trans. Kansas. Acad. Sci. 53: 355–364.

LIVINGSTONE, R. B., ALLESSIO, M. L. 1968. Buried viable sees in succesional fields and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. Bull. Torr. Bot. Club 95: 58–69.

LUFTENSTEINER, H. W. 1979. The eco-sociological value of dispersal spectra of two plant communities. Vegetatio 41: 61–67.

MACARTHUR, R. H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row, New York.

MACDONALD, N., WATKINSON, A. R. 1981. Models of an annual plant population with a seed bank. J. Theor. Biol. 93: 643–653.

MAJOR, J., PYOTT, W. T. 1966. Buried viable seeds in California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. Veg. Acta Geobot. 13: 253–282.

MARKS, P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr. 44: 73–88.

MARQUIS, D. A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. Can. J. For. Res. 5: 478–484.

MARREN, P. 1990. Britain's Ancient Woodland: Woodland Heritage. David and Charles, Newton Abbot.

MAZER, S. J.1989. Ecological, taxonomic and life history corelates of seed mass among Indiana Dune angiosperms. Ecol. Monogr. 59, 2: 153–175.

MAZER, S. J. 1990. Seed mass of Indiana Dune genera and families: taxonomic and ecological correlates. Evol. Ecol. 4: 326–357.

MCDONALD, A. W., BAKKER, J. P., VEGELIN, K. 1996. Seed bank classification and its importance for the restoration of species-rich flood-meadows. J. Veg. Sci. 7: 157–164.

MCEVOY, P. B. 1984. Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L. (Compositae). Oecologia 61: 160–168.

MILBERG, P. 1992. Seed bank in 35-year-old experiment with different treatments of a semi-natural grassland. Acta Oecol. 13: 743–752.

MILBERG, P. 1995. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. Oikos 72: 3–13.

MOORE, J. M., WEIN, R. W. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. Can. J. Bot. 55: 2408–2412.

MORASH, R., FREEDMANN, B. 1983. Seedbanks in several recently clear-cut and mature hardwood forests in Nova Scotia. Proc. N.S. Inst. Sci. 33: 85–94.

MORGAN, P., NEUENSCHWANDER, L. F. 1987. Seed bank contributions to regeneration of shrub species after clear-cutting and burning. Can. J. Bot. 66, 1: 169–172.

MURDOCH, A. J., ELLIS, R. H. 1992. Longevity, viability and dormancy. In: FENNER, M. (ed.), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford: 157–193.

NAKAGOSHI, N. 1981. Notes on the buried viable seeds in soils of forest communities on Mt. Futatabi, Kobe. In: Studies on vegetation and soil of the permanent natural reserve area in Mt. Futatabi, Kobi. Park Dept., Public Works Bureau, Kobe City Govt., Kobe Japan: 69–94

NAKAGOSHI, N. 1984. Buried viable seed populations in forest communities on the Hiba Mountains, southwestern Japan. J. Sci. Hiroshima Univ. 19, 1: 1–56.

NAKAGOSHI, N. 1985. Buried viable seeds in temperate forests. In: WHITE, J. (ed.), The Population Structure of Vegetation. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht: 551–569.

NAKAGOSHI, N., SOGA, S. 1981. A study of the alpine vegetation on the Shirouma Mountains in central Japan, with special reference to seed ecology. (Jap. with Engl. summary). Hikobia Suppl. 1: 341–358.

NIKITIN, S. A., GREBENNIKOVA, E. F. 1961. Station-based investigations of a mixed-forest biogeocenosis. Tr. Laboratoii Lesovedeniya 2, 1.

NUMATA, M., HAYASHI, K., KOMURA, T., OKI, K. 1964. Ecological studies on the buried-seed population in the soil as related to plant succession.1. Jpn. Ecol. 14: 207–215.

OLMSTEAD, N. W., CURTIS, J. D. 1947. Seeds of the forest floor. Ecology 28: 49–52.

OOSTING, H. F., HUMPHREYS, M. E. 1940. Buried viable seeds in succesional series of old fields and forest soils. Bull. Torr. Bot. Club 67: 253–273.

PAYETTE, S., DESHAYE, J., GILBERT, H. 1982. Tree seed populations at the treeline in Riviere aux Feuilles area, northern Quebec, Canada. Arct. Alp. Res. 14: 215–221.

PETERKEN, G. F. 1974. Developmental factors in the management of British woodlands. Q. J. For. 68: 141–149.

PETROV, V. V. 1987. New data on the seed bank in the soil under broad-leaved deciduous forests. Vest. Mosk. Univ. Biologija 42: 55–59.

PETROV, V. V., GRUZDEVA, L. P. 1974. The soil supply of seeds in forest phytocenoses (a review of literature). In: Plant Ecology and Physiology No. 1. Kalinin: 80–94.

PETROV, V. V., PALKINA, T. A. 1983. The content of the dormant viable seeds in the soil of a broad-leaved forest and a spruce plantation. Vest. Mosk. Univ. Biologija 38: 31–35.

PETROV, V. V., PALKINA, T. A. 1983. Content of dormant viable seeds in the soil of three types of broad-leaved forests in the southern Moscow Region (in the Russion). Viniti 13: 249–283.

PFADENHAUER, J., MAAS, D. 1987. Samenpotential in Niedermoorboden des Alpenvorlandes bei Grunlandnutzung underschiedlicher Intensitat. Flora 179: 85–97.

PICKETT, S. T., MCDONNELL, M. J. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. In: LECK, M. A., PARKER, V. T, SIMPSON, R. L (eds.), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego: 123–147.

PICKETT, S. T., WHITE, P. S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, San Diego, New York.

PIROŻNIKOW, E. 1983. Seed bank in the soil of the stabilized ecosystem of a deciduous forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Białowieża National Park. Ekol. Pol. 31, 1: 145–172.

PIROŻNIKOW, E. 1998. The influence of natural and experimental disturbances on emergence and survival of seedlings in an oak-linden-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*). Ekol. Pol. 46, 2: 137–156.

PONS, T. L. 1984. Significance of inhibition of seed germination under the leaf canopy in ash coppice. Plant, Cell and Environment 6: 385–392.

PONS, T. L. 1989. Dormancy, germination and mortality of seeds in heatland and inland sand dunes. Acta Bot. Neerl. 38: 327–335.

PONS, T. L. 1992. Seed responses to light. In: FENNER, M. (ed.), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford: 259–284.

POSCHOLD, P., JACKEL, A. K. 1993. Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwabischen Alp. Flora 188: 49–71.

PRATT, D. W., BLACK, R. A., ZAMORA, B. A. 1984. Buried viable seeds in panderosa pine community. Can. J. Bot. 62: 44–52.

PROBERT, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. In: FENNER, M. (ed.), The ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford: 285–327.

RACKHAM, O. 1975. Hayley Wood: its history and ecology. Cambridge and Isle of Ely Naturalists Trust. Cambridge.

REES, M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. Nature 336: 150–152.

REES, M. 1997. Seed dormancy. In: CRAWLEY, M. J. (ed.), Plant ecology. Blackwell Science, Oxford: 215–239.

RICE, K. J. 1989. Impact of seed banks on grassland community structure and population dynamics. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., SIMPSON, L. R. (eds.), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego: 211–229.

RIDLEY, H. N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. L. Receve, Ashford.

ROBERTS, H. A. 1972. Dormancy: a factor affecting seed survival in the soil. In: ROBERTS, E. H. (ed.), Viability of seeds. Chapman and Hall, London: 321–359.

ROBERTS, H. A. 1981. Seed banks in soils. In: COAKER, T. H. (ed.), Advances in Applied Biology. Academic Press, London 6: 1–55.

ROBERTS, H. A., BODDRELL, J. E. 1983. Field emergence and temperature requirements for germination in solanum sarrachoides Sendt. Weed Res. 23: 247–252.

ROBERTS, H. A., DAWKINS, P. A. 1967. Effect of cultivation on the numbers of viable weed seeds in soil. Weed Res. 7: 290–301.

ROBERTS, H. A., FEAST, P. M. 1973. Changes in the numbers of viable weed seeds in soil under different regimes. Weed Res. 13: 298–303.

ROBERTS, T. L., VANKAT, J. L. 1991. Floristics of a chronosequence corresponding to old field-deciduous forest succession in southwestern Ohio. Seed banks. Bull. Torr. Bot. Club 11, 8: 377–384.

RYSIN, L. P., RYSINA, G. P. 1965. Soil reserve of herb seeds in forests and factors affecting their germination. In collection: The forests of the Moscow area (in Russian), Moscow.

SALISBURY, E. J.1942. The reproductive capacity of plants. G. Bell and Sons, London.

SALISBURY, E. 1974. Seed size and mass in relation to environment. Proceed. Royal Soc. London 186: 83–88.

SCHMIDT, K. P., LAWLOR, L. R. 1983. Growth rate projection and life history sensivity for annual plants with a seed bank. Am. Nat. 121: 525–539.

SIBLY, R., CALOW, P. 1985. Classification of habitats by selection pressures; a synthesis of life-cycles and r-K theory. In: SIBLY, R. M., SMITH, R. H. (eds.), Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 75–90.

SILVERTOWN, J. 1980. Leaf-canopy induced seed dormancy in a grassland flora. New Phytol. 85: 109–118.

SILVERTOWN, J. 1981. Seed size, lifespan and germination date as co-adapted features of plant life history. Am. Nat. 118: 860–864.

SILVERTOWN, J. 1988. The demographic and evolutionary consequences of seed dormancy. In: DAVY, A. J., HUTCHINGS, M. J., WATKINSON, A. R. (eds.), Plant Population Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 205–219.

SILVERTOWN, J. W., LOVETT DOUST, J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science, Osney Mead, Oxford.

SIMMONS, E. A. 1992. The ground flora of conifer-broadleaved plantations. Ph. D. Thesis, Wye College, University of London.

SIMPSON, R. L., LECK, M. A., PARKER, V. T. 1989. Seed banks: general concepts and methodological issues. In: LECK, M. A., PARKER, V. T, SIMPSON, R. L. (eds.), Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego: 3–8.

SKOGLUND, J. 1990. Seed banks, seed dispersal and regeneration processes in wetland areas. Comprehensive summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science 253, 33.

STAAF, H., JONSSON, M., OLSEN, L. G. 1987. Buried germinative seeds in mature beech forests with different herbaceous vegetation and soil types. Hol. Ecol. 10: 268–277.

STANIFORTH, R. J., CAVERS, P. B. 1979. Field and laboratory responses of achenes of *Polygonum lapathifolium*, *P. pensylvanicum* and *P. persicaria*. Can. J. Bot. 57: 877–885.

STOLLER, E., WAX, L. M. 1974. Dormancy changes and the fate of some annual weed seeds in the soil. Weed Sci. 22: 151–155.

STOUTJESDIJK, P. 1972. Spectral transmission curves of some types of leaf canopies with a note on seed germination. Acta Bot. Neerl. 21: 185–191.

STRICKLER, G. S., EDGERTON, P. J. 1976. Emergent seedlings from coniferous litter and soil in eastern Oregon. Ecology 57: 801–807.

SYMONIDES, E. 1978. Numbers, distribution and specific composition of diaspores in the soils of the plant association *Spergulo-Corynephoretum*. Ekol. Pol. 26, 1: 111–122.

SYMONIDES, E. 1986. Seed bank in old field successional ecosystems. Ekol. Pol. 34, 1: 3–29.

SYMONIDES, E. 1988. Population dynamics of annual plants. In: DAVY, A. J., HUTCHINGS, M. J., WATKINSON, A. R. (eds.), Plant population ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 221–248.

TEKETAY, D. 1998. The role of light and temperature in the germination of twenty herbaceous species from the highlands of Ethiopia. Flora 193, 4: 411–423.

THOMPSON, K. 1986. Small-scale heterogeneity in the soil seed bank of an acidic grassland. J. Ecol. 74: 733–738.

THOMPSON, K. 1987. Seeds and seed banks. New Phytol. (Suppl.) 106: 23–34.

THOMPSON, K. 1992. The functional ecology of seed banks. In: FENNER, M. (ed.), Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. C. A. B. International, Wallingford: 258–321.

THOMPSON, K. 1993. Seed persistence in soil. In: HENDRY, G. A., GRIME, J. P. (eds.), Methods in comparative plant ecology. Chapman and Hall, London: 199–202.

THOMPSON, K., GRIME, J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. J. Ecol. 67: 893–921.

THOMPSON, K., HODKINSON, D. J. 1999. Seed mass, habitat and life history: a re-analysis of Salisbury (1942, 1974). New Phytol.

THOMPSON, K., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M. 1997. Soil seed banks of north-west Europe: methodology, density and longevity. University Press, Cambridge.

THOMPSON, K., BAND, S. R., HODGSON, J. G. 1993. Seed size and shape predict persistance in soil. Funct. Ecol. 7: 236–241.

THOMPSON, K., GREEN, A., JEWELS, A. M. 1994. Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. Funct. Ecol. 8: 29–35.

THOMPSON, K., BAKKER, J. P., BEKKER, R. M., HODGSON, J. G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. J. Ecol. 86: 163–169.

THOMPSON, L. J., NAEEM, S. 1996. The effects of soil warming on plant recruitment. Plant and Soil 182, 2: 339–343.
VAN DER VALK, A. G., DAVIS, C. B. 1978. The role of seed banks in the vegetation dynamics of prairie glacial marshes. Ecology 59: 322–335.
VAN DER REEST, P. J., ROGAAR, H. 1988. The effect of the earthworm activity on the vertical distribution of plant seeds in newly reclaimed polder soils in the Netherlands. Pedobiologia 31: 211–218.
VENABLE, D. L., BROWN, J. S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. Am. Nat. 131: 360–384.
VLEESHOUWERS, L. M., BOUWMEESTER, H. J., KARSSEN, C. M. 1995. Redefining seed dormancy: An attempt to integrate physiology and ecology. J. Ecol. 83: 1031–1037.
VYVEY, Q. 1986. Kiemkrachtige zaden in de bodem: betekenis voor het natuurbehoud. Biologisch Jaarboek Dodonaea 54: 116–130.
VYVEY, Q. 1989a. Bibliographical review on buried viable seeds in the soil. Excerpta Botanica Section B 26: 311–320.
VYVEY, Q. 1989b. Bibliographical review on buried viable seeds in soil. Excerpta Botanica Section B 27: 1–52.
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.
WARR, S. J., THOMPSON, K., KENT, M. 1993. Seed banks as neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. Progress in Physical Geography 17, 3: 329–347.
WESTOBY, M., JURADO, E., LEISHMAN, M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. TREE 7, 1: 368–372.
WHIPPLE, S. A. 1978. The relationship of buried, germinating seeds to vegetation in an old-growth Colorado subalpine forest. Can. J. Bot 56: 1505–1509.
WHITE, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev. 45: 229–299.
WILLEMS, J. H. 1988. Soil seed bank and regeneration of a *Calluna vulgaris* community after forest clearing. Acta Bot. Neerl. 37, 2: 313–320.
WILLSON, M. F. 1983. Plant reproductive ecology. Wiley, New York.
WISHEU, I. C., KEDDY, P. A. 1991. Seed banks of a rare wetland plant community: distrbution patterns and effects of human-induced disturbance. J. Veg. Sci. 2: 181–188.
ZARZYCKI, K. 1964. Biological and ecological studies in Carpathian Beechwood. Bull. Acad. Pol. Sci. 12, 1: 15–20.

## 12. DIVERSITY OF SOIL SEED BANKS IN NATURAL AND MAN-MODIFIED FOREST COMMUNITIES (SUMMARY)

Nowadays the area of big undivided complexes of natural, primaeval deciduous forests has diminished drastically. Some studies carried out on the soil seed banks in forest termed by the authors as "natural and late successional forest community" concern in fact a secondary forest community undergoing strong human impact, for example: small complexes of forests surrounded by fields or meadows, frequent man penetration, intensive forest management. There are relatively few studies concerning seed banks of forest community (THOMPSON 1992). Only a small part of them deal with large forest areas of primaeval origin. The most frequent generalisations connected with soil seed banks of natural deciduous forest community state that the density and species richness of seed banks of such communities do not depend on floristic composition of the herb and tree layer but on the level of intensity, frequency

and types of disturbances which influence the community. The soil seed banks in stabilised deciduous forest community, which are relatively undisturbed, are considered to be small, poor in species and not reflective of the species composition of the overlying vegetation. Seed banks of such communities consist mainly of light-demanding species of herbs, whose chance for establishment depends on appearance of disturbance, which in turn causes gap in tree canopy (PICKETT and MCDONNELL 1989).

The objective of the study was to reveal diversity in species composition and size of soil seed banks derived from forest communities undergoing different intensity of human impact as well as to show the seed bank strategy as an adaptation of species to many kinds of disturbances occurring in natural deciduous forests. On the basis of the study of soil seed bank in natural, stabilised deciduous forest communities in Białowieża National Park and taking into account data from literature, the following hypotheses were tested:

- There is no difference between the size and species diversity of the seed bank in the primary hornbeam forest and patches where the regeneration process after clear-cutting began about 90 years ago.
- Density and species richness of seed banks of late successional, deciduous forest communities are considerably lower than in communities of earlier stages of succession
- Species composition of seed banks of such communities significantly differs from species structure of vegetation cover
- Size and species composition of seed bank derived from late successional, deciduous forest communities are stable
- In soil seed bank of primary deciduous forest two functional groups of herb and shrub species can be distinguished: (A) – species which need large-scale gaps in the tree canopy, most having very small seeds and being very persistent in the soil; (B) – species benefiting from single treefall gaps in the tree canopy, but appearing to be adapted primarily to gaps in the canopy of the herb layer; their seeds are not as small and as persistent in the soil.
- The soil seed banks of two contrasting forest communieties (shady *Tilio-Carpinetum typicum* and sunny *Potentillo albae-Quercetum*) independently from the light requirements of species in their herb layers are dominated by species with high light demands.

## Materials and methods

The primaeval forest assigned to *Tilio-Carpinetum* occupies a large part of Białowieża National Park (FALIŃSKI 1986) and is situated in the north-eastern part of Poland. The study area, within the compartment 316, was characterised in detail by FALIŃSKI et al. (1988). Description of the soil seed bank of natural deciduous forest communities was made on the basis of the results of the observation of seedlings emerging from soil monoliths which were taken during the three consecutive years 1993, 1994, 1995 (Fig. 2).

Each year, before the start of vegetation season, one soil monolith (size: 0,1 $m^2$) was collected from 50 permanent plots (size: $2 \times 2$ m) situated in hornbeam forest with primary and secondary treestand. Soil samples were immediately transported to an unheated glasshouse. The first group was sampled in 1993 and was observed during four years, the second one was collected in 1994 and was observed for three years. The third series of samples was collected in 1995 and observed for two years. From each sample all underground stems and roots were removed. The soil was thoroughly mixed to promote germination of buried seeds. Observations were conducted at 10-day intervals during the growing season. Seedlings emergence was also observed in natural conditions on 12 permanent plots ($0,5 \times 0,5$ m) situated in light gaps and shady places within hornbeam forest patches with primary and secondary treestand.This study was carried out from 1994 to 1997.

**Statistical analysis**. The test of Fischer-Snedecor and Cochran-Cox for equality of variance of the seedling's number distribution and comparison of mean densities of seed banks between the years was conducted for the samples taken during 1993, 1994, 1995. For comparison of mean density of the seed bank in the samples taken in patches with primary and secondary treestand and mean density of seedlings from A, B, A/B group the Student's test t was used. Similarity between the species composition of the seed bank and the herb layer was measured by means of the similarity coefficient P of Jaccard-Steinhaus (taking into account qualitative traits – species presence). In the formula $P = 2\ c/a + b$ it was accepted that c was the number of species common to the seed bank and the herb layer, a – the number of species in the seed bank and b – the number of species in the herb layer.

## Results

**Comparison of soil seed banks developed under primary and secondary treestands in hornbeam forest**. In 25 soil samples taken from the primary treestand 7610 seedlings and 40 species were recorded, whereas in the samples from the secondary treestand there were 9195 seedlings of 42 species. In both stands there were 46 species altogether, of which 36 were common. On the grounds of the distribution of numbers of seedlings in the samples from both forest types (Fig. 16, 17), the hypothesis was formed about the equality of the variance of the seed bank size and lack of significant differences between the seed bank densities. The results of the tests of Fisher-Snedecor and t-Student confirmed the hypothesis about equality of variance and lack of significant differences between densities of the seed banks studied.

**Size and species structure of seed banks**. The first hypothesis was tested on the basis of the detailed study of soil seed bank in the *Tilio-Carpinetum typicum* community, prevailing in Białowieża National Park (FALIŃSKI 1986). During four years of observations 7610 seedlings (mean density 3167/$m^2$) of 40 species were recorded in the total area of 2,5 $m^2$ (Tab. 11, 11a). Mean number of seedlings which appeared in a single sample in 1993–1996 amounted to $304 \pm 220,2$; however, the number of species ranged from 10 to 21 (mean value: $15 \pm 3,4$).

It was found that in the primaeval hornbeam forest the seed bank was dominated by herb species. The dominants in the group were: *Urtica dioica*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Juncus effusus*, *Geranium robertianum*, *Oxalis acetosella*. About one third of all emerged seedlings were annuals. *Impatiens noli-tangere*, *Cardamine flexuosa* made up more than 70% of the annuals. Seedlings of trees and bushes were relatively sparse – only four species of trees were found (*Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Picea abies*, *Tilia cordata*), whereas seedlings of birch made up over 90% of the whole seed bank. There were only two species of bushes (*Rubus idaeus* and *Cornus sanguinea*) out of which *Rubus* was distinctly more numerous (Fig. 18).

The results of four-year observations of the seedlings emergence in the samples taken from primary hornbeam forest did not confirm the hypothesis about low density and species poverty of the seed bank. However, if we compare the results obtained in this study with those concerning early successional communities forming the old meadows or fields for a dozen or tens years, it seems obvious that such communities are characterised by more abundant seed bank (a few thousand or several thousand seeds per $m^2$) (LECK, PARKER 1989).

**Seed bank – forest floor relationship**. The results of the study in Białowieża National Park did not confirm the hypothesis about lack of similarity between species composition of the forest floor and species structure of the seed bank. It was found that the species structure of primaeval, deciduous forest floor was reflected in the seed bank in about 70% (Jackard-Steinhaus coefficient amounts to 68%) (JANKOWSKA-BŁASZCZUK 1998; JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998). In the seed bank and in the herb layer 54 species were recorded altogether; among them 29 species were common to both the seed bank and the vegetation cover, and only 14 species appeared exclusively in the seed bank. These relationships do not mean that floristic composition of forest floor is fully reflected in seed bank. They allow a few general statements:

- seeds of some species which are very common in the forest herb layer are absent from the seed bank of particular community or are very rare. These are: *Lamiastrum galeobdolon*, *Ranunculus ficaria*, *Stellaria nemorum*, *Glechoma hirsuta*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea* (Tab. 14);
- there is a group of species like: *Urtica dioica*, *Oxalis acetosella*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Geranium robertianum* which are found with high frequency in the herb layer (over 50%) and which are very abundant in the seed bank;
- in the seed bank we can also find species, particularly of herbs, which are rare or absent from the forest floor. Characteristic examples of such species are: *Juncus effusus*, *Hypericum perforatum*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*, *Cirsium arvense*.

**Density changes in seed banks**. Variability of seed banks was analysed on the basis of their density and species structure during three consecutive years. The hypothesis that stable forest community is characterised by stable seed bank both in terms of their density and species structure was confirmed.

The statistics of Cochran – Cox showed that the differences in mean densities of the soil seed banks were significant between the years 1993/1994 and 1994/1995. However, they were insignificant in 1993 and 1995 (Tab. 13, 13a), (Fig. 21). The results presented indicate that the density of seed bank even in a very stable forest community as, for example, the hornbeam forest in Białowieża National Park, can fluctuate considerably but these changes are of non-directional character.

The hypothesis about the stability of species structure in seed bank was tested on the basis of comparative analysis of the participation of particular species in the hornbeam forest seed bank investigated during the three consecutive years.

In 75 samples 26776 seedlings, belonging to 61 species were found. The seedlings of *Poaceae* family were not identified to a species and one species was not identified at all. During the whole course of study herb species dominated in seed banks – altogether 54 species were recorded, out of which 15 were annuals. They were found also 4 species of trees and two species of bushes. The seedlings of tree: made up only 35 of the emerged seedlings. Bushes (*Cornus sanguinea*, *Rubus idaeus* ) were very poorly represented (about 1% of all seedlings). Such relationships were noted in each of the years.

The mean number seedlings species which appeared in particular samples in each of the three years were similar and oscillated between 13,76±3,41 in the samples taken in 1993 and 14,72±4,47 in the samples taken in 1995 (Fig. 23). The Shanon diversity coefficients calculated on the basis of species number in particular years were as follows: 1993 – 2,203; 1994 – 2,014; 1995 – 2,045.

Changes in species frequency in seed banks between particular years were also analysed (Fig. 24). It was found that Shanonn diversity coefficient calculated on the basis of species frequency shows slightly higher variability than that calculated using the number of species in each year. Amongst 61 species recorded in the seed bank, 31 species were present every year, whereas 13 species appeared only in one year. It was found that if a species emerged once with the frequency of over 25%, it was also present, in the other years. Over 85% of all seedlings represented the species which germinated with the frequency of over 50%.

**Functional groups of herb and shrub species in seed bank**. The hypothesis (JANKOWSKA-BŁASZCZUK, GRUBB 1997) that in the soil seed bank in natural deciduous forest two functional groups of herb and shrub species can be distinguished has been confirmed (Tab. 2). Althogether on 12 permanent plots in patches of hornbeam forest with primary and secondary treestand the ratio of the number of seedlings from the species group A to the number of seedlings from the species group B amounted 1:34, whereas the data obtained for the seed bank sampled from the same patches showed that species A made up about 25% of the bank (Tab. 3, 4; Fig. 4). The reason for which the species of A group did not emerge as abundantly as they were represented in the soil bank was the lack of disturbance in tree canopy and very shallow disturbance of the ground on the plots.

**Soil seed banks of two contrasting forest communities**. The research was conducted in two natural forest communities: *Potentillo albae-Quercetum* which allows much light to reach the forest floor and *Tilio-Carpinetum* which shades the herb layer heavily.

The results confirm the hypothesis that persistent seed banks mainly consist of species with high light requirements. In both communities, among the species found predominantly in the seed bank and absent from the herb layer or occurring there very rarely 83% of species and 70% of seedlings were strongly light-demanding (Ellenberg's light index 6–9), (Fig. 10, 11, 12; JANKOWSKA-BŁASZCZUK et al. 1998).

## Conlusions

1. Seed banks of natural, fertile deciduous forest communities with reach herb layer are built in 60–80% by seeds of species present in the cover of vegetation. Persistance of such banks does not exceed a few years (Tab. 20). Species which are dominant in the seed bank of such forest are characterized by mean light requirements. The impulses which break their secondary dormancy are slight disturbances in the herb layer. Their seeds in the soil bank are a kind of short-term insurance seedlings establishment in the years with a low crop.
2. Species structure of the seed bank derived from such forest does not reflect flosistic composition of the herb layer because this layer is dominated by the species whose survival strategy is connected with vegetative propagation.
3. In seed banks even in very stable forest communities there are species which are absent from the herb layer. The species need light gaps in trees canopy for their establishment. They are very light-demanding and persistent in the soil. Percentage of these species in soil seed banks grows with the intensity of human impact on forest communities. These species dominate also in the seed banks of relatively natural forests but small and surrounded by meadows and fields. Seedlings of these species occur spontanously during the first phase of forest gaps regeneration.When the tree canopy closes the species disappear from vegetation cover but their numerous and very persistant seeds wait in soil seed bank for next disturbance (Tab. 18).
4. In the seed banks of forest communities single seeds transported by wind or animals from neighbouring communities can be found very often. These are segetal, meadow, or ruderal species. Their numbers are usually low but their presence in seed bank influences the estimation of species diversity there. (Tab. 19).

**Dr Małgorzata JANKOWSKA-BŁASZCZUK**
Akademia Świętokrzyska
Instytut Botaniki
**ul. Świętokrzyska 15**
**PL-25-406 Kielce**
e-mail: mjanko@pu.kielce.pl