

**Ewa Symonides**

Zakład Fitosocjologii  
i Ekologii Roślin  
Instytutu Botaniki  
Uniwersytetu Warszawskiego  
Al. Ujazdowskie 4  
00-478 Warszawa

**Bank nasion  
jako element strategii  
reprodukcyjnej terofitów**

**Seed bank  
as an element of annual  
reproductive strategy**

## 1. Wstęp

Zagadnienie długości życia nasion fascynowało botaników od dawna. Od dawna także wiadomo, że nasiona pewnych gatunków roślin tracą żywotność po kilku tygodniach lub miesiącach, podczas gdy innych są w stanie ją zachować przez sto i więcej lat (B a c q u e r e l 1907, E w a r t 1908). Rekord pod tym względem przypisuje się nasionom sporoka, *Spergula arvensis* i lotosu, *Nelumbo nucifera*. Pierwsze, jak się okazało, mogą przebywać w piaszczystym podłożu około dwa tysiące lat, drugie — w złożach torfu — ponad tysiąc lat, i to bez najmniejszych oznak utraty zdolności kiełkowania (Ø d u m 1965, L i b b y 1951, odpowiednio).

Wieloletnie doświadczenia zmierzające do określenia długości życia nasion w glebie zapoczątkowano w drugiej połowie ubiegłego wieku (D a r l i n g t o n i S t e i n b a u e r 1961). Początkowo miały one na celu jedynie ocenę żywotności nasion gatunków reprezentujących wybrane taksony wyższej rangi (głównie rodziny); nieco później — także porównanie pod tym względem roślin uprawnych i dziko żyjących (T o o l e i B r o w n 1946). Dopiero jednak rozkwit badań z zakresu wewnętrznej dynamiki i sukcesji zbiorowisk, biologii populacji, zwłaszcza zaś ewolucji przystosowań roślin do niekorzystnych i niestabilnych warunków życia spowodował, że zjawisko długowieczności nasion przestano rozpatrywać jedynie w kategoriach ciekawostki przyrodniczej. Od około dwudziestu lat stanowi ono przedmiot intensywnych badań fitoekologów, ekofizjologów i ekogenetyków. Ich wyniki, rozsiane w tysiącach publikacji, pozwalają zrozumieć istotę i złożony mechanizm samego zjawiska, przede wszystkim jednak — jego ekologiczne i ewolucyjne przyczyny i konsekwencje.

Dość powszechnie panuje opinia, że zdolność nasion do długotrwałego przebywania w glebie bez utraty żywotności, zwłaszcza zaś rozciągnięte na wiele lat kiełkowanie jako skutek ich spoczynkowego heteromorfizmu, ukształtowały się w toku ewolucji roślin w niekorzystnych i losowo zmiennych środowiskach. Według teoretyków właściwość ta ma szczególnie duże znaczenie dla krótko żyjących, semelparycznych roślin jednorocznych (terofitów). C o h e n (1966, 1968) i S i l v e r t o w n (1988) wręcz uznają stopniowe

kiełkowanie nasion i ich przedłużoną żywotność za podstawowe cechy strategii życiowej terofitów, bez których niemożliwe byłoby utrzymanie ciągłości pokoleń w warunkach uniemożliwiających produkcję nasion choćby tylko przez jeden rok. Nie tyle zatem intryguje stale rosnąca liczba danych o długotrwałym życiu nasion roślin jednorocznych (np. Chapman i Morris 1948, Major i Pyott 1966, Went 1973, J. M. Baskin i C. C. Baskin 1980, Maxwell i in. 1986, Grubb 1988), co właśnie te mniej liczne doniesienia, sygnalizujące jego brak (np. Marshall i Jain 1967, Pemadasa i Lovell 1975, Mack 1976, Leverich i Levin 1979, Freas i Kemp 1983, Symonides 1984).

Na obecnym etapie wiedzy nie sposób rozstrzygnąć, czy obecność czy też brak długowiecznych nasion jest zjawiskiem powszechniejszym wśród terofitów. Kwestia ta nie ma zresztą większego znaczenia i nie ona stanowi przedmiot moich rozważań. Celem artykułu jest przede wszystkim dyskusja: (1) ewentualnych związków między obecnością lub brakiem długo żyjących i stopniowo kiełkujących nasion a warunkami środowiska, w których żyją i w których ewoluowały różne gatunki terofitów oraz (2) demograficznych i ewolucyjnych konsekwencji spoczynkowego polimorfizmu i nierównoczesnego ich kiełkowania. Rozważania te poprzedzi krótkie wprowadzenie w zagadnienia fizjologicznego spoczynku nasion i ekologicznych uwarunkowań jego długotrwałości.

Żywe nasiona zalegające w glebie Harper (1977) trafnie nazwał „bankiem nasion”. Termin ten został powszechnie zaakceptowany przez ekologów, chociaż w literaturze ostatnich lat coraz częściej poprzedzają go przymiotniki, określające bank jako „trwały” (ang. persistent) albo „przejściowy” lub „nietrwały” (ang. transient), zależnie od tego, czy nasiona kiełkują w czasie dłuższym niż jeden rok, czy też w ciągu jednego roku, licząc od momentu ich morfologicznej dojrzałości i rozsiewania. W takim znaczeniu oba terminy stosowane są w artykule.

## 2. Fizjologiczne podłoże długotrwałości życia nasion

Za nadrzędną i pierwotną przyczynę określonej długotrwałości banku nasion przyjmuje się rodzaj ich fizjologicznego spoczynku (Thompson i Grime 1974, Hutchings 1986). Ten ostatni może być trojakiego rodzaju: głęboki, wymuszony i indukowany.

Spoczynek głęboki, czyli bezwzględny lub wewnętrzny (ang. innate) cechuje nasiona, które w momencie rozsiewania nie osiągnęły dojrzałości fizjologicznej. Jego bezpośrednią przyczyną może być: (1) morfologiczna niedojrzałość zarodka, (2) nieprzepuszczalność okryw nasiennych dla wody i gazów, (3) mechaniczne powstrzymywanie wzrostu zarodka przez otaczające go tkanki, (4) specyficzne wymagania termiczne lub świetlne nasion i (5) obecność

w nasionach substancji hamujących kiełkowanie. Są to zatem przyczyny natury anatomicznej często współtworzące mechanizm pierwotnego spoczynku głębokiego (Roberts 1972a, 1972b, Bewley i Black 1982, Egley i Duke 1985).

Mechanizm głębokiego spoczynku nasion jest na ogół cechą dziedziczną, ujawniającą się w określonych warunkach zewnętrznych. Zazwyczaj w sprzyjającym wzrostowi roślin układzie czynników abiotycznych nasiona danego gatunku zapadają w mniej głęboki spoczynek, bez względu na przyczyny. Stwierdzono, na przykład, że zawierają one wówczas znacznie mniej związków fenolowych i terpenowych, spełniających rolę inhibitorów kiełkowania; w korzystnych warunkach mniejsza jest także frakcja tzw. nasion twardych, a więc z nieprzepuszczalnymi dla wody i gazów okrywkami (Grzesiuk i Kulka 1981).

Dość powszechnie panuje opinia, że występowanie głębokiego spoczynku nasion u wielu gatunków roślin jest wynikiem ewolucyjnego przystosowania się do trudnych i zmiennych warunków wegetacji, zwłaszcza powtarzających się okresów suszy i niskiej temperatury powietrza na obszarach umiarkowanej strefy klimatycznej. Nasiona w stanie głębokiego spoczynku, związanego najczęściej z abiozą niepełną, są mało wrażliwe nawet na działanie ostrej suszy lub bardzo niskiej i bardzo wysokiej temperatury (Bewley i Black 1982).

Długość okresu głębokiego spoczynku nasion jest różna u różnych gatunków terofitów, podlega także zmianom zależnie od warunków otoczenia. Wiadomo jednak, iż w kształtowaniu długości życia nasion, a więc także długotrwałości banku, istotną rolę spełnia przede wszystkim ten rodzaj spoczynku. Zostaje on przerwany wówczas, gdy nasiona osiągną fizjologiczną dojrzałość, co nie oznacza, że natychmiast kiełkują. Zazwyczaj bowiem kiełkowanie poprzedzone jest fazą wymuszonego spoczynku nasion.

Spoczynek wymuszony, czyli względny (ang. enforced), w przeciwieństwie do głębokiego, charakteryzuje nasiona w pełni dojrzałe fizjologicznie, które pozostają w stanie abiozy wyłącznie wskutek uniemożliwiających kiełkowanie warunków zewnętrznych: nieodpowiedniej temperatury, zbyt niskiej wilgotności podłoża, zbyt wysokiej zawartości soli w glebie itd. Długość okresu wymuszonego spoczynku nasion jest przede wszystkim funkcją ich tolerancji na fizyczne czynniki środowiska, towarzyszące wzrostowi zarodka. W przypadku dziko żyjących gatunków w ich naturalnym środowisku zostaje on zwykle szybko przerwany, stąd też na ogół banki zbudowane wyłącznie z nasion zapadających w stan spoczynku wymuszonego są nietrwałe.

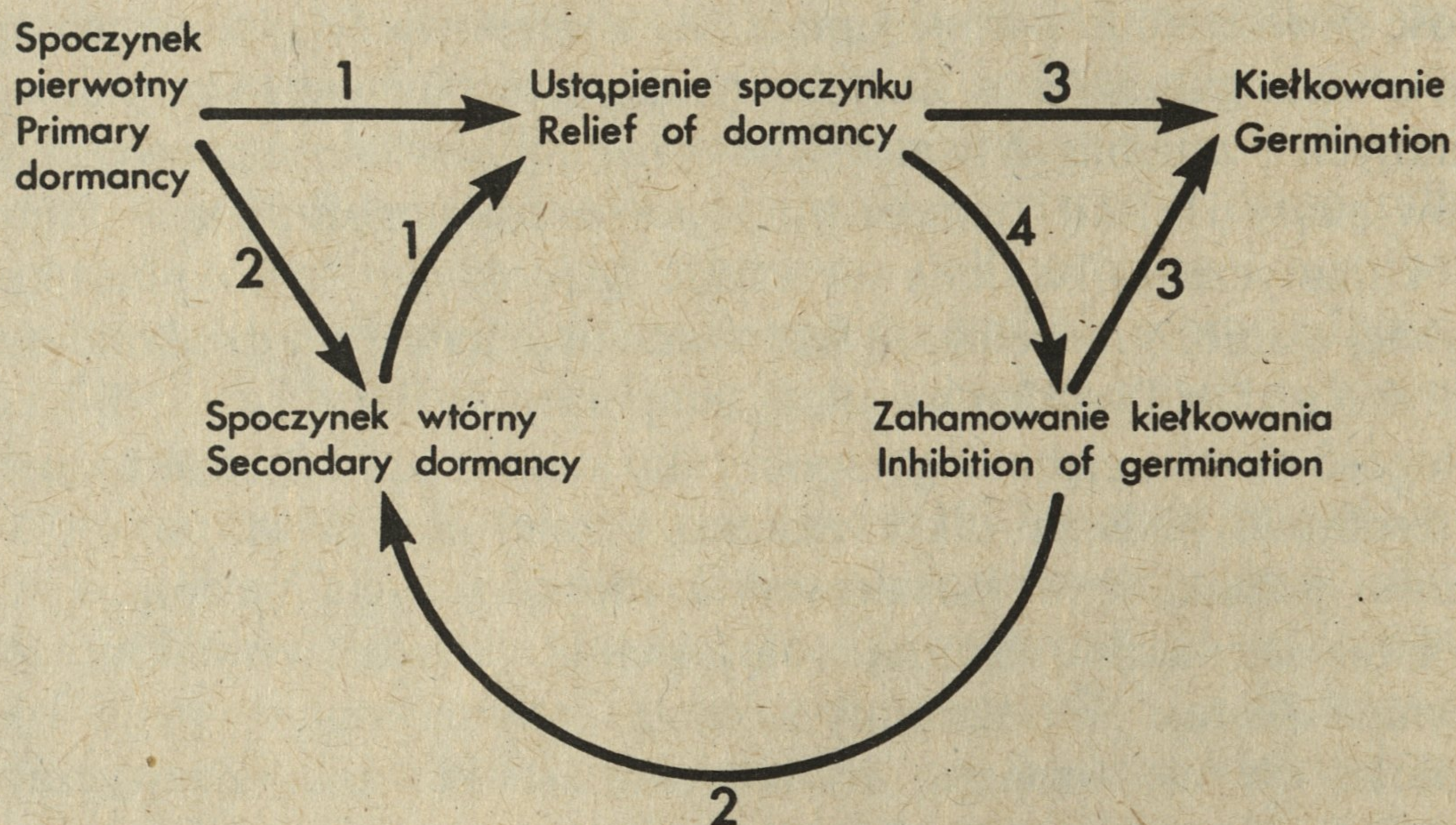
Krócej lub dłużej trwającą fazę spoczynku wymuszonego przechodzą nasiona niemal wszystkich gatunków terofitów, żyjących w klimacie z wyraźnie zaznaczoną sezonowością pór roku (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1985a i cyt. tam literatura).

Zdolne do kiełkowania, dojrzałe morfologicznie i fizjologicznie nasiona, których głęboki lub wymuszony spoczynek częściowo lub całkowicie ustąpił,

mogą przejść w stan spoczynku wtórnego, czyli indukowanego (ang. induced) pod wpływem jednego lub kilku niekorzystnych czynników zewnętrznych (rys. 1). Stan ten może trwać nawet kilka lat. Bodźcem do indukcji wtórnego spoczynku są zazwyczaj warunki przeciwstawne do tych, które przerywają lub skracają spoczynek pierwotny (Górski i in. 1977).

Głębokość spoczynku wtórnego zależy od stanu fizjologicznego nasion, na które działa czynnik hamujący kiełkowanie. Warunkiem nieodzownym indukowania wtórnego „uśpienia” jest jednak odpowiednie uwodnienie nasion; w nasionach suchych zjawisko to w ogóle nie występuje.

Mechanizm wtórnego spoczynku nasion nie został dotąd w pełni wyjaśniony. Zdaniem niektórych fizjologów jest on następstwem raptownego pogorszenia się warunków wymiany gazowej i przestawienia oddychania nasion na



Rys. 1. Cykle spoczynkowe nasion

Zmiany spoczynku spowodowane przez czynniki: 1 — przerywające spoczynek, 2 — wymuszające lub indukujące spoczynek, 3 — warunkujące kiełkowanie, 4 — hamujące kiełkowanie

Dormancy cycle in seeds

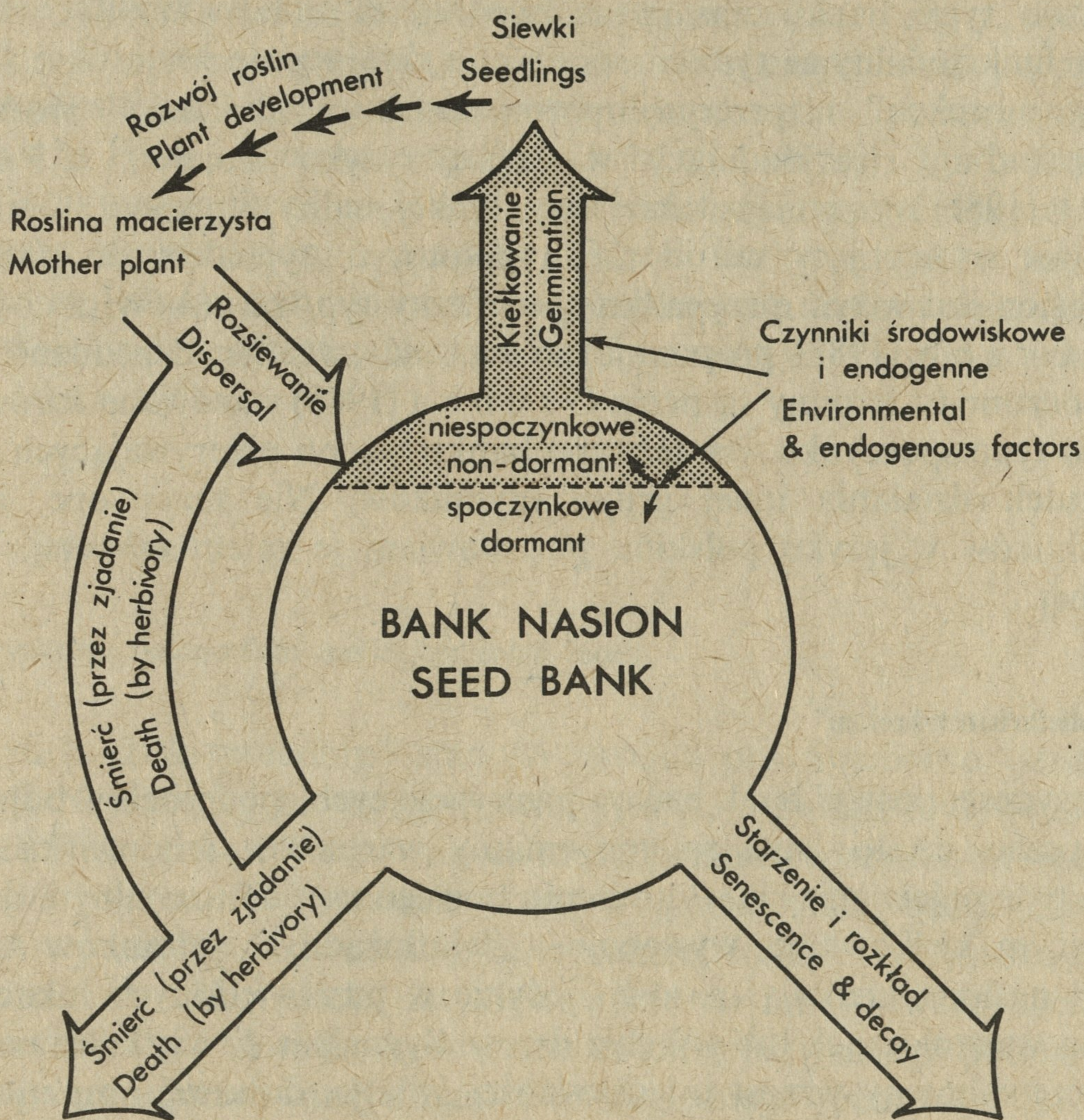
Dormancy changes caused by factors: 1 — breaking dormancy, 2 — enforcing or inducing dormancy, 3 — conditioning germination, 4 — inhibiting germination

dysymilację beztlenową, skutkiem której dochodzi do intoksykacji zarodka i wyczerpania związków wysokoenergetycznych (Nikolaeva i in. 1962). Przeważa jednak pogląd, iż przejście nasion w stan wtórnej abiozy związane jest przede wszystkim z daleko posuniętym zakłóceniem tzw. układu inhibitorów-promotorów, które regulują aktywność enzymów i intensywność określonych etapów metabolizmu, wywołując tym samym spoczynek lub wzrost (m.in. Wareing i Saunders 1971, Ketring 1973).

Zjawisko przechodzenia nasion w stan spoczynku wtórnego występuje wśród roślin jednorocznych powszechnie (m.in. Masselink 1980, Roberts i Boddrell 1983, J. M. Baskin i C. C. Baskin 1985b,

Baskin i in. 1986). Okres ich żywotności jest jednak krótszy niż nasion charakteryzujących się spoczynkiem pierwotnym. Warto natomiast zaznaczyć, że w przeciwieństwie do głębokiego spoczynku pierwotnego, spoczynek wtórny różnicuje termin kiełkowania nasion nie tylko w czasie, ale także w przestrzeni (Silvertown 1987).

Jak wynika z powyższych danych, w populacjach poszczególnych gatunków terofitów banki mogą być utworzone wyłącznie z nasion będących w stanie spoczynku bezwzględnego, wymuszonego lub indukowanego, choć zwykle są ich mieszaniną. W glebie zalegają nasiona w różnym wieku, a więc także w różnej fazie spoczynku i gotowości do kiełkowania. Skład banku zmienia się w ciągu sezonu wegetacyjnego i w kolejnych latach wskutek takich



Rys. 2. Diagram dynamiki nasion w glebie  
Diagram for the seed dynamics in soil

procesów, jak kiełkowanie, śmierć lub dopływ nowej porcji nasion (rys. 2); może się także różnić w różnych miejscach heterogenego środowiska (Pollard 1982, J. M. Baskin i C. C. Baskin 1983b, Silvertown i Wilkin 1983).

### 3. Trwały bank nasion

#### 3.1. Kryteria wyróżniania funkcjonalnych typów banku

Z ekologicznego i ewolucyjnego punktu widzenia interesujący jest nie tyle rodzaj fizjologicznego spoczynku nasion zalegających w glebie przez wiele lat, co przede wszystkim sposób osiągania przez nie stanu aktywności życiowej i wzorzec kiełkowania. Jak się okazuje, nasiona pewnych gatunków roślin, pomimo różnego wieku i zróżnicowanej długości życia w glebie, przerywają spoczynek równocześnie i kiełkują synchronicznie, podczas gdy innych wychodzą ze stanu abiozy stopniowo, wskutek czego siewki pochodzące z banku równowiekowych nasion wyrastają w ciągu kilku lub wielu lat. Te dwa podstawowe typy banku nasion są, według Grubba (1988), związane z dwoma funkcjonalnymi typami spoczynku, które proponuje określać jako „disturbance-broken” (przerywany wskutek zaburzeń środowiska) i „risk-spreading” (rozkładający w czasie ryzyko śmierci). Chesson i Hunt (1988) wymieniają także inny, funkcjonalny typ spoczynku nasion, powszechnie występujący wśród roślin półpustyń: sygnałem do przerwania abiozy nasion jest w tym przypadku specyficzny typ warunków pogodowych, stąd też Grubb (1988) proponuje go nazwać „weather-dependent”.

Przytoczone tu terminy są przez Grubba (1988) stosowane zarówno dla określenia typu spoczynku, jak też typu banku nasion przerywających spoczynek wskutek działania innej grupy czynników. Nie mają one, niestety, odpowiedników w języku polskim, pozostawiam je zatem w wersji angielskojęzycznej.

#### 3.2. Typ „disturbance-broken”

W klasycznej postaci bank nasion przerywających spoczynek w odpowiedzi na drastyczne, często katastrofalne zmiany warunków środowiska lub też w następstwie pojawienia się w otoczeniu nowego czynnika, o silnym działaniu stymulującym kiełkowanie, występuje u światłożądnych gatunków runa leśnego. Ich nasiona kiełkują masowo jedynie w prześwietlonych lukach powstałych po wiatrołomach lub wyrębie drzew. Sygnałem do kiełkowania nasion może być gwałtowny wzrost intensywności światła, dobowej amplitudy temperatury powietrza, zmiana składu widma słonecznego, niekiedy także wzrost stężenia azotu w glebie (Grime 1979, Fenner 1980). Charakteryzuje ponadto nasiona pirofitów (roślin przystosowanych do przeżywania pożarów), których twarde łupiny pękają dopiero pod wpływem bardzo wysokiej temperatury lub chemicznego oddziaływania zawiesiny spalonego drewna (Gill 1981, Keeley i Pizzorno 1986).

Gwałtowne, synchroniczne kiełkowanie wszystkich nasion z banku jest w przypadku światłożądnych i słabych konkurencyjnie gatunków cechą

korzystną, podtrzymywaną przez dobór. Nasiona nie kiełkujące bezpośrednio po zaburzeniu środowiska tracą bowiem tę szansę niemal całkowicie. Jest to spowodowane przede wszystkim bujnym rozwojem pokrywy roślinnej na porębach i pożarzyskach, co dla gatunków reprezentujących omawiany typ spoczynku nasion oznacza kres możliwości kiełkowania (F e n n e r 1978). Poważne zagrożenie dla nasion pozostających w glebie stwarza z kolei szybki wzrost liczebności populacji roślinożerców i organizmów patogenicznych. Szansę skutecznej „ucieczki” przed zwierzętami i mikroorganizmami stwarza jedynie kiełkowanie wyprzedzające w czasie gradację populacji naturalnych wrogów (A s h t o n i W i l l i s 1982).

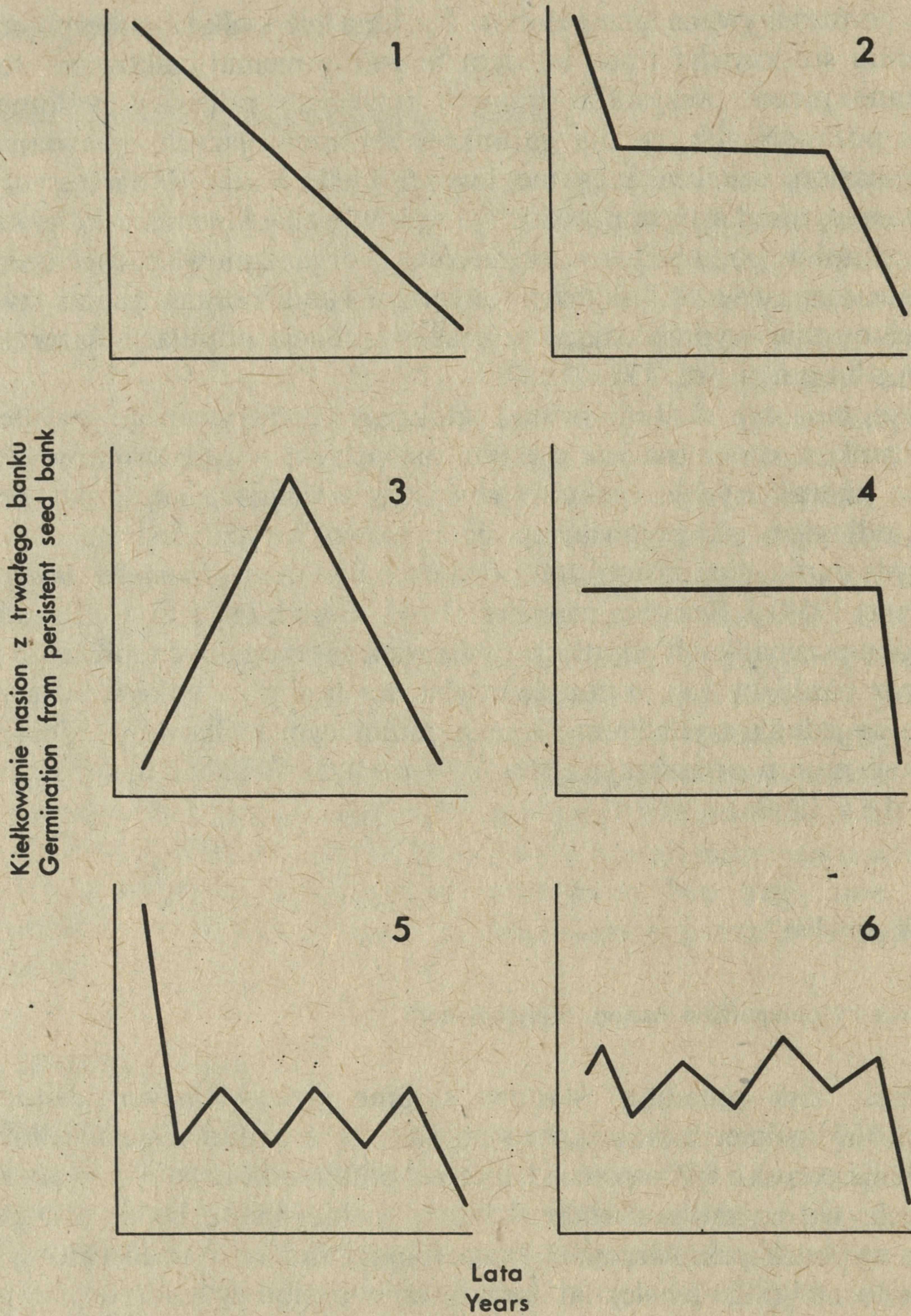
Nie wiadomo, czy skrajna postać spoczynku przerywanego gwałtowną zmianą warunków otoczenia jest częstym zjawiskiem wśród terofitów. Prawdopodobnie charakteryzuje niektóre chwasty, wycofujące się z pól pozostawionych odłogiem ale pojawiające się masowo natychmiast po zaoraniu gleby i wydostaniu się nasion na powierzchnię, m.in. *Ipomoea hederacea* (W h i g h a m 1984) i *Panicum capillare* (J. M. B a s k i n i C. C. B a s k i n 1985c). W obu przypadkach populacje przez wiele lat mogą być reprezentowane jedynie przez banki nasion; u znacznie większej liczby gatunków zaburzenia środowiska są jednak czynnikiem silnie stymulującym kiełkowanie, decydującym o frakcji nasion opuszczającej bank (F r o u d - W i l l i a m s i in. 1984, S y m o n i d e s 1988a).

### 3.3. Typ „risk-spreading”

#### 3.3.1. Spoczynkowy polimorfizm nasion, przegląd teorii

Spoczynek „risk-spreading” stanowi skrajne przeciwieństwo „disturbance-broken”. Najogólniej biorąc polega na tym, że z banku równowiekowych nasion kiełkuje co roku tylko pewna ich część, pomimo korzystnych warunków zewnętrznych, natomiast pozostałe tkwią w glebie nadal, będąc jak gdyby rezerwą na wypadek przedwczesnej, bezpotomnej śmierci rodzeństwa (rys. 3).

Rozłożone na kilka (wiele) lat kiełkowanie nasion wytworzonych przez jednego osobnika jest zewnętrznym wyrazem ich somatycznego polimorfizmu, polegającego na zróżnicowanej długości bezwzględnego spoczynku (S i l v e r - t o w n 1984). Przez teoretyków spoczynkowy polimorfizm nasion rozważany jest najczęściej w kategoriach strategii „bet-hedging” lub „risk-avoiding” (L e ó n 1985, B r o w n i V e n a b l e 1986), co w wolnym tłumaczeniu oznacza strategię unikania ryzyka. Wielu autorów podkreśla, że w środowiskach okresowo niekorzystnych strategia taka winna być preferowana przez dobór, pomimo niebezpieczeństwa na jakie narażony jest trwały bank nasion ze strony naturalnych wrogów: nasionożerców i mikroorganizmów (np. W i l l s o n 1983). Jej ewolucyjne przyczyny obrazowo wyjaśnia W e s t o b y



Rys. 3. Dynamiczne typy trwałych banków nasion

1 — stopniowy spadek frakcji kiełkowania (np. *Anchusa arvensis*), 2 — spadek frakcji kiełkowania po pierwszym roku, stabilizacja i ponowny spadek (np. *Chaenorrinum minus*), 3 — kolejno wzrost i spadek frakcji kiełkowania (np. *Anagalis arvensis*), 4 — podobna frakcja kiełkowania w każdym roku (np. *Fumaria densiflora*), 5 — frakcja kiełkowania największa w pierwszym roku, w dalszych zmienna z roku na rok (np. *Veronica arvensis*), 6 — frakcja kiełkowania zmienna z roku na rok (np. *Myosotis arvensis*)

Dynamic types of persistent seed banks

1 — gradual decrease in the fraction of germinating seeds (e.g. *Anchusa arvensis*), 2 — decrease in the fraction of germinating seeds after the first year, stabilization and re-decrease (e.g. *Chaenor-*



(1981): zarodek nie jest w stanie odbierać z otoczenia sygnałów wskazujących na niebezpieczeństwo, jakie może się zdarzyć dopiero za kilka miesięcy, stąd też kiełkowanie przy pierwszej nadarzającej się okazji byłoby ryzykowne; w interesie organizmu macierzystego leży zatem rozciągnięcie kiełkowania w czasie.

Ze zjawiskiem spoczynkowego polimorfizmu nasion wiąże się wiele zagadnień szczegółowych, które można ująć w kilka pytań: (1) Od czego zależy frakcja nasion spoczynkowych w ogólnej puli nasion wyprodukowanych przez osobnika? (2) Jaka jest optymalna, ewolucyjnie stabilna frakcja nasion spoczynkowych, gwarantująca jednorocznej roślinie zachowanie ciągłości pokoleń? (3) Czy istnieje alternatywna strategia w stosunku do przedłużonego spoczynku nasion, jako mechanizmu unikania ryzyka niepowodzenia w reprodukcji wskutek losowo zmiennych warunków środowiska? (4) Jakie siły doboru podtrzymują rozłożone w czasie kiełkowanie nasion?

Odpowiedzi na te pytania poszukuje się od ponad dwudziestu lat. W klasycznych już dzisiaj modelach C o h e n a (1966, 1967, 1968), dyskutowanych ostatnio przez H a n s k i e g o (1988) i S i l v e r t o w n a (1988), frakcja nasion pozostających każdego roku w banku powinna wzrastać ze wzrostem prawdopodobieństwa całkowitego lub niemal całkowitego niepowodzenia w produkcji nasion przez dorosłe osobniki. W swoich rozważaniach Cohen zakładał identyczne warunki życia wszystkich osobników danej populacji oraz ściśle skorelowane, synchroniczne fluktuacje tych warunków w populacjach lokalnych, pozostających w zasięgu rozsiewania diaspor; całkowicie pominął wpływ czynników zależnych od zagęszczenia na dynamikę liczebności kolejnych generacji.

Związek między ryzykiem bezpotomnej śmierci organizmów semelparycznych a spoczynkowym polimorfizmem nasion, choć intuicyjnie oczywisty, bywa w niektórych modelach ignorowany. Całkowicie został pominięty, na przykład, przez M a c D o n a l d a i W a t k i n s o n a (1981) w ich rozważaniach nad rolą banku nasion w osiągnięciu stanu równowagi liczebności populacji po jej zakłóceniach. Większość modeli opracowanych w ostatnich latach stanowi jednak w zasadzie tylko rozwinięcie koncepcji C o h e n a (1966). Uwzględniają one dodatkowo zależne od zagęszczenia mechanizmy regulacji liczebności populacji (B u l m e r 1984, L e v i n i in. 1984, E l l n e r 1985a, 1985b, L e ó n 1985) oraz dyskutują — jako alternatywę przedłużonego spoczynku nasion — ich migrację między lokalnymi populacjami, przy założeniu, że warunki dla osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego zmieniają się

---

*rinum minus*), 3 — increase in the fraction of germinating seeds followed by its decrease (e.g. *Anagalis arvensis*), 4 — the fraction of germinating seeds similar in years (e.g. *Fumaris densiflora*), 5 — the fraction of germinating seeds highest in the first year, variable in years (e.g. *Veronica arvensis*), 6 — fraction of germinating seeds variable in years (e.g. *Myosotis arvensis*)

w nich mniej lub bardziej niezależnie (Venable i Lawlor 1980, Metz i in. 1983, Bulmer 1984, León 1985, Klinkhamer i in. 1987).

Według Cooka (1980) oraz Venable'a i Lawlor (1980) pomiędzy zdolnością nasion do pokonywania dużych odległości w trakcie rozsiewania (migracji) a ich zdolnością do długotrwałego zalegania w glebie istnieje korelacja ujemna. Ich zdaniem, terofity można uporządkować w szeregu, na końcach którego będą — z jednej strony gatunki o łatwo migrujących, ale krótkotrwałych nasionach, z drugiej — gatunki o nasionach wybitnie długotrwałych, ale całkowicie pozbawionych struktur ułatwiających dyspersję. Ze znacznie bardziej szczegółowych modeli analizujących problem ewolucyjnego „wyboru” nasion jednego lub drugiego typu wynika, że zależy on od dwóch czynników: (1) tempa naturalnego wzrostu populacji oraz (2) charakteru zmian sukcesu reprodukcyjnego w populacjach lokalnych. Jeśli tempo wzrostu populacji jest nikłe, a prawdopodobieństwo sukcesu reprodukcyjnego jest zawsze identyczne na całym obszarze — dobór będzie faworyzował długotrwały bank nasion stopniowo kiełkujących. Jeśli natomiast populację cechuje duże tempo wzrostu naturalnego, zaś zmiany sukcesu reprodukcyjnego w populacjach lokalnych są losowe — dobór winien faworyzować łatwą dyspersję nasion (Klinkhamer i in. 1987; por. także Gadgil 1971 oraz Ellner i Shmida 1984).

Klinkhamer i in. (1987) analizowali w kontekście strategii ewolucyjnie stabilnej zależność między optymalną frakcją nasion spoczynkowych oraz między optymalną frakcją nasion migrujących a — odpowiednio — frakcją nasion łatwo rozprzestrzeniających się ale nietrwałych oraz nasion kiełkujących stopniowo na miejscu w ciągu kilku lub wielu lat. Ich modele dowodzą, że ewolucyjnie stabilna, optymalna frakcja nasion spoczynkowych wzrasta ze wzrostem frakcji nasion migrujących, i vice versa. Jest to w pełni zrozumiałe przy założeniu, że przedłużony spoczynek nasion i efektywna ich dyspersja ukształtowały się w toku ewolucji terofitów jako alternatywne mechanizmy zmniejszania ryzyka w losowo zmiennych i okresowo skrajnie niekorzystnych środowiskach.

W rozważaniach nad równoczesną (łączną) i nierównoczesną (niezależną) optymalizacją frakcji nasion spoczynkowych i migrujących poza areał populacji cytowani autorzy negują możliwość tej ostatniej w warunkach naturalnych. Ich argumentacja jest prosta i przemawiająca do wyobraźni. Ze wzrostem tendencji do rozprzestrzeniania się nasion wiąże się bowiem spadek ciężaru pojedynczej diaspory (por. Baker 1974 i Rabinowitz 1978). Z kolei spadek ciężaru nasienia skutecznie zwiększa szansę także na jego długotrwały spoczynek, choćby przez fakt łatwiejszego wnikania w głębsze warstwy gleby (Harper 1977, Grime 1979, Silvertown 1981). Teoretycznie można się zatem spodziewać ujemnej korelacji zarówno pomiędzy ciężarem nasion a ich tendencją do długotrwałego spoczynku, jak też pomiędzy ciężarem nasion a skutecznością ich dyspersji. Żadne z tych założeń nie znajduje zresztą

jednoznacznego potwierdzenia w danych empirycznych (Symonides 1988a i cyt. tam literatura).

Za teoretycznie najdoskonalszą strategię roślin jednorocznych, zwiększającą szansę sukcesu reprodukcyjnego w środowiskach niestabilnych zarówno w czasie jak też w przestrzeni, uważana jest produkcja nasion dymorficznych (Crawley 1986, Klinkhamer i in. 1987, Symonides 1987a, 1988b). W ramach jednego owocostanu pewne morfy wyposażone są w doskonałe rozwinięte struktury ułatwiające dyspersję, czemu z reguły towarzyszy niski ciężar diaspory i delikatne okrywy nasienne; inne morfy, pozbawione jakichkolwiek aparatów lotnych, mają twarde okrywy, dzięki którym pozostają w stanie głębokiego spoczynku przez kilka lat. Według Klinkhamera i in. (1987) dymorfizm nasion jest równocześnie najlepszym sposobem unikania ograniczeń niezależnej optymalizacji rozprzestrzeniania i spoczynkowości nasion. Do innych, choć już kontrowersyjnych, zaliczany jest rozwój specjalnych struktur służących dyspersji nasion (skrzydełek, puchu kielichowego, elajosomów itp.), które jednak nie mają bezpośredniego wpływu na kiełkowanie. Na produkcję takich struktur roślina musi jednak ponosić dodatkowe koszty energetyczne, jeśli zatem ciężar nasienia ma pozostać niezmieniony, to naturalną konsekwencją takiego „wyboru” musi być spadek liczby nasion. Korzyści wynikające z takiej strategii nie są zatem w pełni zrozumiałe.

Freas i Kemp (1983) podkreślają wreszcie, że alternatywą dla długotrwałego spoczynku bezwzględnego nasion może być ich spoczynek indukowany. W przypadku silnej reakcji nasion na bodźce zewnętrzne, informujące o niekorzystnych tendencjach zmian warunków środowiskowych, spoczynek wewnętrzny przestaje być cechą przystosowawczą. Zdaniem tych autorów im efektywniejszy jest spoczynek indukowany, tym słabiej powinien się zaznaczać spoczynek bezwzględny.

### 3.3.2. Spoczynkowy polimorfizm nasion a środowisko życia terofitów

Pełna analiza zależności między rodzajem produkowanych nasion, frakcją nasion spoczynkowych, długością ich życia w glebie i dynamiką kiełkowania — z jednej strony, a stopniem ryzyka bezpotomnej śmierci osobników związanego z warunkami środowiska, w których żyją i (lub) ewoluowały poszczególne gatunki terofitów — z drugiej strony, nie jest możliwa. Tylko w nielicznych pracach poświęconych bankowi nasion przeprowadzono bowiem szczegółowe badania na poziomie osobnika, tj. oceniono, ile nasion z ogólnej liczby wyprodukowanych przez roślinę kiełkuje w tym samym roku, ile w latach następnych. W większości prac zajmowano się dynamiką banku jako takiego, bez wnikania w szczegóły dotyczące wieku i pochodzenia nasion. W tym drugim przypadku nie sposób rozstrzygnąć, do jakiego stopnia wzorzec kiełkowania w cyklu wieloletnim odzwierciedla określony typ polimorfizmu

nasion, w jakim jest natomiast funkcją zróżnicowanego plonu nasion w poprzednich pokoleniach.

Aby odpowiedzieć na pytanie, czy spoczynkowy polimorfizm nasion ukształtował się wskutek działania określonych sił doboru naturalnego, spróbujmy porównać behavior nasion terofitów występujących w kilkunastu wybranych typach ekosystemów, pogrupowanych według dwóch kryteriów: (1) częstotliwości i powtarzalności takich zaburzeń w układzie czynników zewnętrznych, które — przynajmniej teoretycznie — stanowią ryzyko śmierci osobników juvenilnych lub niepowodzenia w reprodukcji osobników dorosłych, oraz (2) zasobności biotopu w rekwizyty niezbędne do osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego. Waloryzacja środowisk jest z natury rzeczy uproszczona i arbitralna; dodatkowym elementem analizy będzie zatem porównanie właściwości nasion gatunków zasiedlających ten sam biotop w tych przypadkach, w których dane empiryczne na to pozwalają.

I. Ekosystemy lasów liściastych umiarkowanej strefy klimatycznej, ich okrajków i zarośli; stabilne i na ogół korzystne warunki życia roślin.

Leśne terofity, reprezentowane w sumie przez niewielką liczbę gatunków, zwykle albo w ogóle nie tworzą trwałego banku nasion, jak *Impatiens parviflora* (Jouret 1974), *I. capensis* (Winsor 1983) i *Collinsia verna* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1983a), albo też bank jest skrajnie mały, nie przekraczający 1% ogólnej liczby nasion wyprodukowanych przez osobnika, jak w przypadku *Floerkea proserpinacoides* (Smith 1983a). Są jednak dane wskazujące na możliwość zapadania nasion w długotrwały stan spoczynku indukowanego, jeśli zostały one wplukane w zbyt głębokie warstwy gleby (Zimmerman i Cook 1985). Okazuje się także, iż nasiona kleistogamiczne leśnych gatunków amfikarpicznych, np. *Amphicarpaea bracteata*, mogą zachować zdolność kiełkowania po dwuletnim okresie przebywania w glebie (Schnee i Waller 1986).

Nasiona typowo leśnych terofitów są stosunkowo duże, rozprzestrzeniają się słabo, tworząc skupiska w sąsiedztwie osobnika macierzystego. Ewolucyjne korzyści wynikające z równoczesnego przerwania krótkotrwałego spoczynku wewnętrznego są w tym przypadku niewątpliwe. Tylko synchroniczny pojaw i odpowiednio duże zagęszczenie kiełków umożliwia im bowiem przebicie się przez grubą warstwę ściółki i ochronę przed konkurencją ze strony nieco późniejszych fenologicznie bylin (Smith 1983b, Winsor 1983).

Terofity charakterystyczne dla prześwietlonych lasów, ich okrajków i zarośli, zazwyczaj produkują nasiona o wydłużonym spoczynku wewnętrznym. Frakcja nasion spoczynkowych może być jednak bardzo zmienna w kolejnych generacjach, jak to u *Melampyrum pratense* stwierdził Masselink (1980).

II. Ekosystemy wysokogórskich muraw, pustyń ze stałą porą deszczową i nadmorskich wydm.

Na zespół czynników ograniczających swobodny rozwój roślin składają się tu przede wszystkim: zbyt niska lub zbyt wysoka temperatura (odpowiednio, w piętrze alpejskim gór i na pustyniach), skąpe opady (na pustyniach), ruchome i ubogie w składniki pokarmowe podłoże (na pustyniach i wydmach). Tym niemniej, w żadnym z tych środowisk warunki życia roślin nie zmieniają się w sposób nieprzewidywalny ze względu na przebieg ich cyklu życiowego, dostosowany do cyklicznych okresów niekorzystnych.

Terofity zasiedlające wymienione ekosystemy reprezentują skrajnie różne strategie. Niektóre budują trwałe banki z dużą frakcją nasion o głębokim spoczynku pierwotnym, jak wysokogórskie — *Koenigia islandica*, *Polygonum confertiflorum* i *P. douglasii* (Reynolds 1984), pustynne — *Lappula redowskii* i *Lepidium lasiocarpum* (Freasi Kemp 1983) lub wydmowa — *Cerastium semidecandrum* (Grubb 1988). Inne albo w ogóle nie mają trwałych nasion, jak choćby sąsiadka *L. lasiocarpum* — *Pectis angustifolia* i fakultatywnie jednoroczna roślina pustyń — *Blepharis persica* (Freasi Kemp 1983, Gutterman i in. 1967, odpowiednio) oraz wydmowa *Cerastium atrovirens* (MacK 1976), albo produkują minimalną ich liczbę. Ostatnią grupę reprezentują m.in. terofity nadmorskich wydm: *Vulpia fasciculata* (Watkinson i Harper 1978), *Phleum arenarium* (Ernst 1981) oraz *Erophila verna*, *Myosotis ramosissima* i *Valerianella locusta* (Grubb 1988). Warto podkreślić, że w populacjach *E. verna* zasiedlających wydmy śródlądowe bank nasion w ogóle nie występuje (Symonides 1984), zaś u *P. arenarium* tworzą go wyłącznie najdrobniejsze nasiona, stanowiące zaledwie 3% produkcji osobniczej; kiełkują one stopniowo w ciągu pięciu lat (Ernst 1981).

III. Ekosystemy pól uprawnych, ugorów, trawników; korzystne warunki wzrostu w okresach między zakłóceniami, które mogą mieć charakter przewidywalnych lub nieprzewidywalnych, np. orka, nawożenie, stosowanie pestycydów, zmiana lub zaniechanie uprawy, okresowe pielenie lub strzyżenie runi.

Jednoroczne gatunki chwastów, obejmujące liczną grupę terofitów i równocześnie dużą frakcję ogólnej liczby gatunków chwastów, zazwyczaj charakteryzują się ogromną płodnością i słabo rozprzestrzeniającymi się, ale długowiecznymi nasionami (Harper 1977, Solbrig 1980, Spira i Wagner 1983). Żywotność nasion niektórych gatunków jest przy tym imponująca. Wynosi ona ok. 2000 lat u *Spergula arvensis* (Maillette 1985), 85 lat u *Veronica arvensis* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1983b), 50 lat u *Panicum capillare* i *Chenopodium album* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1985c), 40 lat u *Capsella bursa-pastoris* (Bosbach i in. 1982). Pewne gatunki, jak się okazuje, produkują niemal wyłącznie nasiona w stanie długotrwałego spoczynku wewnętrznego, jak np. *C. bursa-pastoris*, której populacje są zatem odtwarzane głównie z banku nasion (Hurka i Haase 1982); u innych, np. *V. arvensis*, udział nasion spoczynkowych w ogólnej puli nasion wyprodukowa-

nych przez osobnika jest niewielki, chociaż zmienny w różnych latach, zależnie od warunków towarzyszących roślinie w czasie wzrostu i kwitnienia (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1983b).

Liczba gatunków jednorocznych chwastów, które w ogóle nie tworzą trwałych banków nasion, prawdopodobnie jest niewielka. Są to albo terofity fakultatywne, jak *Sida spinosa* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1984), albo też gatunki, których wrażliwe nasiona błyskawicznie reagują na zmianę warunków zewnętrznych i łatwo zapadają w stan wymuszonej abiozy, jak *Arenaria serpyllifolia* i *Cerastium viscosum* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1986).

Interesujące jest porównanie właściwości nasion chwastów i roślin uprawnych tego samego gatunku. Dla przykładu, *Panicum milliaceum* — jako chwast — produkuje nasiona długowieczne lub wyposażone w struktury ułatwiające dyspersję, stopniowo dojrzewające i stopniowo kiełkujące w ciągu sezonu wegetacyjnego. Biotypy uprawne mają nasiona większe, pozbawione aparatów lotnych i nietrwałe, kiełkujące synchronicznie, podobnie jak synchronicznie dojrzewające na roślinie macierzystej (Cavers i Bough 1985, Colosi i in. 1988). „Uciekinierzy” z własnej monokultury prawdopodobnie ewoluują zatem w tym samym kierunku, co ich dziko rosnący przodkowie zanim zostali poddani reżimowi uprawy.

Bezwzględna długość życia nasion chwastów — terofitów nie jest dokładnie znana; wiele danych wskazuje jednak, iż z reguły przekracza ona pięć lat (Roberts 1964, Roberts i Boddrell 1983, Symonides 1985). Wiadomo także, iż różni się znacznie u różnych gatunków, podobnie zresztą jak różni się udział długotrwałych nasion w puli wyprodukowanych i dynamika ich kiełkowania.

Różnorodność behawioru nasion chwastów doskonale ilustruje przykład zaczerpnięty z badań Roberta i Boddrella (1983), poświęconych dynamice kiełkowania nasion tego samego wieku u 10 pospolitych gatunków w ciągu pięciu kolejnych lat. Oto najważniejsze wyniki.

Po pierwsze, frakcja nasion utrzymujących żywotność po pięcioletnim okresie zalegania w glebie wahała się od skrajnie niskiej, bo nie przekraczającej 1% (*Chaenorrhinum minus* i *Euphorbia peplus*) do bardzo wysokiej, osiągającej co najmniej 15% (*Anagalis arvensis* i *Funaria densiflora*); dane te pośrednio świadczą o zróżnicowanej długowieczności banku.

Po drugie, kiełkowanie nasion w cyklu wieloletnim odbywało się według czterech podstawowych wzorców: (1) gros nasion kiełkowało już po roku zalegania w glebie, później stopniowo coraz mniej (*Anchusa arvensis* i *Chaenorrhinum minus*), (2) frakcja kiełkujących nasion stopniowo rosła w ciągu trzech lat, a następnie stopniowo malała (*Anagalis arvensis* i *Aphanes arvensis*), (3) każdego roku kiełkowała podobna frakcja nasion (*Fumaria densiflora*) i (4) frakcja kiełkujących nasion była zmienna z roku na rok, choć z reguły

najwyższa w pierwszym roku (*Lamium amplexicaule*, *L. purpureum*, *Myosotis arvensis* i *Veronica arvensis*).

Po trzecie, według czterech wzorców przebiegało także kiełkowanie nasion w sezonie wegetacyjnym: (1) nasiona kiełkowały tylko wiosną lub (2) tylko jesienią (odpowiednio, *Anagalis arvensis* i *Lamium amplexicaule*), (3) w sezonie wystąpiły dwa wyraźne szczyty kiełkowania: wiosenny i jesienny (*Veronica arvensis*) oraz (4) pojaw siewek odbywał się od wiosny do jesieni (*Lamium purpureum*). Warto w tym miejscu zaznaczyć, że sezonowy wzorzec kiełkowania długotrwałych nasion chwastów może się różnić nawet u tego samego gatunku w różnych regionach klimatycznych (J. M. B a s k i n i C. C. B a s k i n 1986); może on być także uzależniony od rodzaju uprawy, której towarzyszą poszczególne gatunki (C h a n c e l l o r 1985).

Niektóre chwasty, przywiązane do wybitnie jałowych, piaszczystych gleb, produkują nasiona dymorficzne. Na przykład, w koszyczkach *Heterotheca latifolia* występują dwojakiego rodzaju niełupki: promieniste — bez puchu kielichowego, z twardymi, grubymi okrywkami, słabo rozprzestrzeniające się i stopniowo kiełkujące w ciągu kilku lat oraz dyskowe — z doskonale rozwiniętym puchem kielichowym, cieńszymi okrywkami i lżejszymi zarodkami, kiełkujące z dala od rośliny macierzystej natychmiast po pierwszym opadzie deszczu. Wpływ obu morf na dostosowanie osobnika zależy od panujących warunków zewnętrznych: w korzystnych rośnie przewaga niełupków dyskowych, w niekorzystnych — promienistych (V e n a b l e i L e v i n 1985).

IV. Ekosystemy terenów podmokłych i zasolonych; czynnikiem okresowo ograniczającym wzrost i rozwój roślin jest labilny poziom wilgoci i zasolenia podłoża.

Związek między oddziaływaniem zmiennej wilgotności podłoża a właściwościami nasion terofitów jest doskonale widoczny przy porównaniu dwóch, blisko spokrewnionych gatunków *Limnanthes*, z których jeden — *L. floccosa* — żyje w pewnej odległości od strumieni i stawów, stąd też narażony jest na fluktuacje poziomu wody w glebie wiosną i suszę w okresie letnim, drugi — *L. alba* — porasta ich brzegi, żyje zatem w bardziej stabilnych warunkach. Nasiona *L. floccosa* powstają w dużej mierze autogamicznie, są kosztowniejsze energetycznie i znacznie bardziej długotrwałe niż *L. alba*. Strategię zmniejszonego ryzyka, stosowaną przez *L. floccosa*, dodatkowo podkreśla wcześniejsze zawiązywanie kwiatów i owoców, co ma jej gwarantować wydanie nasion pomimo letniej suszy (R i t l a n d i J a i n 1984).

Terofity siedlisk słonych (halofity) zazwyczaj produkują nasiona polimorficzne, przy czym polimorfizm dotyczy nie tylko długotrwałości spoczynku, ale także tolerancji nasion na zasolenie podłoża. Jest on wyrazem przystosowania tej grupy roślin zarówno do zmiennego poziomu wilgotności i stężenia soli w glebie, jak też do presji silniejszych konkurencyjnie halofitów fakultatywnych (U n g a r i in. 1979, B e e f t i n k 1985, U n g a r 1987).

Zróznicowane morfologicznie i fizjologicznie nasiona z reguły zajmują inne położenie w kwiatostanie. Dla przykładu, nasiona *Salicornia patula* powstałe w środkowej jego części są większe, rozprzestrzeniają się lepiej, kiełkują w szerszym zakresie stężenia soli i warunków świetlnych, natomiast znacznie szybciej tracą żywotność w porównaniu z nasionami wyrosłymi w bocznych częściach kwiatostanu. Zależnie więc od stężenia soli w glebie i tym samym zagęszczenia populacji konkurentów, szansę na pomyślny rozwój mają nasiona jednego lub drugiego typu, a nie wszystkie lub żadne (B e r g e r 1985).

V. Ekosystemy tzw. obszarów zaburzonych: nieużytków, śródlądowych wydm i piaszczysk, przydroży, torowisk kolejowych, śmietników, kamieniołomów, pozostających pod wpływem silnej antropopresji lub całkowicie ukształtowanych przez człowieka; panującymi gatunkami są w takich układach rośliny psammofilne, ruderalne i ubikwistyczne.

Wśród terofitów omawianej grupy ekosystemów są zarówno reprezentanci obu skrajnych typów przystosowań do losowo zmiennych i niekorzystnych warunków, jak też ich klasycznej „dwoistości”, wyrażającej się w produkcji diaspor dymorficznych.

Nasiona lekkie, nietrwale, ale łatwo rozprzestrzeniające się na duże odległości produkują, między innymi, *Bromus sterilis* (C h a n c e l l o r 1968) i *Lactuca serriola* (C a r t e r i P r i n c e 1985). Populacje tego drugiego gatunku są równocześnie typowym przykładem „wędrujących” wzdłuż wszelkiego rodzaju lądowych szlaków komunikacyjnych. Wskutek całkowitego braku trwałego banku nasion *L. serriola* nie występuje w środowiskach świeżo zaburzonych, zaś mała siła konkurencyjna nie pozwala jej z kolei utrzymać się na jednym stanowisku dłużej niż 3—5 lat. Doskonale rozwinięty puch kielichowy i niski ciężar łatwo migrujących nasion powodują, że roślina rozprzestrzenia się wiatrosiewnie na dziesiątki kilometrów w ciągu roku, co jest bezpośrednią przyczyną gwałtownych zmian ogólnego zasięgu gatunku (C a r t e r i P r i n c e 1985, P r i n c e i i n. 1985).

*Erucastrum gallicum*, roślina torowisk kolejowych i kamieniołomów oraz *Geranium carolinianum*, porastająca śmietniki, „wybrały” — na odwrót — strategię zgodną z modelem Cohena: produkują nasiona pozbawione jakichkolwiek struktur ułatwiających dyspersję, ale zdolne do długotrwałego przebywania w podłożu (K l e m o w i R a y n a l 1983, R o a c h 1986). Z ogólnej puli nasion wyprodukowanych przez *E. gallicum*, bardzo zresztą zmiennej pod względem liczby w poszczególnych latach, ok. 20% przeżywa w glebie dłużej niż pięć lat. Nic dziwnego, że jej populacje doskonale odnawiają się każdego roku, nawet jeśli w poprzednim sezonie ani jeden osobnik nie zdołał zaowocować (K l e m o w i R a y n a l 1983).

Z omawianym typem ekosystemów związana jest także pewna liczba gatunków z dobrze wykształconym dymorfizmem nasion, m.in. *Senecio jacobea* i *Hypochoeris glabra* (B a k e r i O ' D o w d 1982, M c E v o y 1984).



U *S. jacobea* ok. 38% nasion rozsiewa się anemochorycznie na dużą odległość, natomiast pozostałe opadają w pobliżu rośliny macierzystej tworząc tzw. powierzchniowy bank nasion. Duża część tych nasion kiełkuje w pierwszym sezonie wegetacyjnym, zaś przeciętnie 11,4% buduje trwały bank. Co prawda nie jest to znacząca frakcja, ale ze względu na ogromną płodność *S. jacobea* w glebie zalega zwykle kilkadziesiąt tysięcy nasion w przeliczeniu na 1 m<sup>2</sup> (M c E v o y 1984).

Szczególną grupę terofitów przystosowanych do życia w środowiskach zaburzonych stanowią tzw. gatunki amfikarpiczne. Ich swoiste właściwości polegają na produkcji bardzo niskiej (często 1—3) liczby dużych nasion podziemnych i — w korzystnych warunkach pogodowych — znacznie większej liczby nasion powietrznych (C h e p l i c k 1987, S y m o n i d e s 1987b). Nasiona podziemne nie są jednak trwałe, zatem ani bank nasion, ani też ich dyspersja — jako mechanizmy zmniejszania ryzyka bezpotomnej śmierci osobników — nie są w tym przypadku realizowane.

Warto wreszcie podkreślić, że niektóre terofity omawianej grupy ekosystemów „wyłamują” się z wszelkich schematów przewidzianych przez teoretyków. Nasiona *Spergula vernalis*, porastającej m.in. zwydmione nieużytki i piaszczyska, mają doskonale rozwinięty aparat lotny w postaci skrzydełek, co nie zmienia faktu, iż rozsiewają się głównie w pobliżu rośliny macierzystej i budują trwały bank (S y m o n i d e s 1978, 1985). Z kolei nasiona *Erophila verna* — w identycznych warunkach — pozbawione są jakichkolwiek struktur ułatwiających dyspersję i równocześnie są wybitnie krótkotrwałe. Do cech przystosowawczych tego drugiego gatunku należy ściśle zsynchronizowany z warunkami pogodowymi termin kiełkowania nasion oraz tempo osiągnięcia dojrzałości rozrodczej (S y m o n i d e s 1983, 1984, G r u b b 1988).

VI. Ekosystemy skrajnie suchych pustyń, ze skąpymi opadami raz na kilka lat; zasiedlone przez niezwykle ubogą florę, w tym także nieliczne tylko gatunki terofitów.

Opady w ilości 25—80 mm rocznie, które często sprowadzają się do jednorazowego deszczu w kilkuletnich przedziałach, wymagają od terofitów swoistych przystosowań. I tak, *Anastatica hierochuntica* buduje wprawdzie trwały bank nasion, ale w przeciwieństwie do innych roślin, nasiona tkwią w martwych, zwiniętych w kształcie kuli, szkieletach osobników macierzystych; temperatura piasków jest z reguły zbyt wysoka, letalna nawet dla nasion. W czasie opadu nasiona są wypłukiwane z zewnętrznej warstwy takiej kuli, pozostałe nadal są „uwięzione” przez roślinę macierzystą i oczekują następnego deszczu. Woda wypłukuje także substancje chemiczne inhibitujące kiełkowanie, stąd też kiełki pojawiają się natychmiast, pod warunkiem, że opad był wystarczająco intensywny (F r i e d m a n i S t e i n 1980).

Niektóre gatunki skrajnie suchych pustyń, np. *Medicago laciniata* var. *laciniata* i *M. laciniata* var. *brachyacantha*, ewoluowały w innym kierunku.

Produkują nasiona wyjątkowo drobne, ale dzięki temu odporne na działanie wysokiej temperatury piasku i zdolne do długotrwałego spoczynku. Opady, zdarzające się co kilka lat, są wystarczającym warunkiem przetrwania obu odmian *Medicago*, choć zwykle populacje reprezentowane są wyłącznie przez banki nasion (Friedman i Elberse 1976).

Z omawianym typem ekosystemów związane są wreszcie amfikarpiczne terofity, w tym także reprezentujące skrajną postać tzw. pesymistycznej strategii reprodukcyjnej, jak *Gymnarrhena micrantha* (Zeide 1978, Symonides 1987b). Jej duże, ciężkie, pozbawione aparatów lotnych i równocześnie nietrwałe niełupki wytwarzane są dość głęboko pod powierzchnią gleby. Kielkują one w bliskim sąsiedztwie rośliny macierzystej, zatem w odpowiednim, „sprawdzonym” przez nią miejscu. Co kilka lat, w wyjątkowo korzystnych warunkach zewnętrznych, niełupki pojawiają się również na pędach nadziemnych rośliny. Lekkie i wyposażone w puch kielichowy mogą się z łatwością rozprzestrzeniać z dala od osobnika macierzystego. Czy charakteryzuje je równocześnie przedłużony spoczynek — nie wiadomo (Koller i Roth 1964).

\* \* \*

Ten krótki przegląd spoczynkowego behawioru nasion terofitów nie wyczerpuje ani listy gatunków przywiązanych do niestabilnych i niekorzystnych biotopów, ani też skali środowisk przez nie zamieszkanych. Świadomie pominęłam w nim np. terofity ekosystemów trawiastych, ze względu na dużą rozpiętość warunków, jakie w nich panują zależnie od strefy klimatycznej, rodzaju podłoża i formy użytkowania przez człowieka. Zrozumiałe jest jednak, iż także w tej grupie roślin jednorocznych niektóre gatunki mają nasiona wybitnie nietrwałe, np. *Euphrasia stricta* (During i in. 1985), *Phlox drummondii* (Leverich i Levin 1979) lub *Portulaca oleracea* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1985a), podczas gdy inne budują trwałe banki, np. *Panicum capillose*, *Laevenworthia stylosa* i *Sedum pulchellum* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1972b, 1977, 1985a). W sumie, analiza właściwości nasion terofitów przeprowadzona na tle warunków środowiska, w którym żyją poszczególne gatunki, prowadzi do kilku wniosków:

Po pierwsze, trwałe banki nasion jako cecha zwiększająca dostosowanie semelparycznej rośliny w niestabilnym środowisku ukształtowała się niezależnie w toku ewolucji poszczególnych gatunków, w wyniku działania różnych sił doboru naturalnego. Świadczy o tym podobny behawior nasion produkowanych przez terofity tak różnych ekosystemów, jak alpejskie piętro gór, gorące pustynie, solniska, pola orne i nieużytki.

Po drugie, spoczynkowy polimorfizm nasion, jakkolwiek charakteryzuje dużą liczbę gatunków, nie jest jedynym mechanizmem osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego terofitów w losowo zmiennym środowisku (por. Symonides 1988a). Tym niemniej, zakładana w teorii zdolność nasion do łatwego

rozprzestrzeniania, niekoniecznie musi być rozwiązaniem alternatywnym w stosunku do przedłużonego spoczynku wewnętrznego. Przykład *Gymnarhena micrantha* oraz *Erophila verna* wskazuje, iż w toku ewolucji terofitów wykształciły się jeszcze co najmniej dwa inne sposoby zminimalizowania ryzyka niepowodzenia w reprodukcji: geokarpia oraz sprawnie funkcjonujący spoczynek indukowany w połączeniu z plastycznym podziałem zasobów na wzrost i reprodukcję.

Po trzecie, całkowicie różne strategie osiągnięcia sukcesu reprodukcyjnego mogły się rozwinąć w odpowiedzi na działanie identycznych sił doboru. Dowodzą tego cytowane przykłady krańcowo różnych właściwości nasion w przypadku gatunków zasiedlających tę samą pustynię czy tę samą wydmę. Obecność lub brak trwałego banku nasion wśród terofitów występujących obecnie w identycznych warunkach nie oznacza jednak, iż ewoluowały one pod presją tych samych sił doboru. Przedłużony spoczynek nasion może być więc raczej świadectwem drogi ewolucyjnej gatunku niż składnikiem dostosowania w aktualnie panujących warunkach, w których nie ma on wartości przystosowawczej.

#### 3.4. Typ „weather-dependent”

Prac dotyczących spoczynku nasion w trwałym banku, przerywanego na skutek działania określonych warunków pogodowych, nie ma wiele. Sam termin, jak zaznaczyłam wcześniej, zaproponowano dopiero kilka miesięcy temu i zdefiniowano go bardzo lakonicznie, bez wnikania w istotę różnic między „risk-spreading” a „weather-dependent” (por. G r u b b 1988).

Na pozór oba typy banku są podobne: z puli równowiekowych nasion kiełkuje w kolejnych latach tylko pewna ich frakcja. Jeśli jednak w przypadku „risk-spreading” termin kiełkowania nasion zdeterminowany jest różną długością ich wewnętrznego, głębokiego spoczynku, to „weather-dependent” polega najprawdopodobniej na zróżnicowanej reakcji nasion na kompleks czynników zewnętrznych, zwłaszcza intensywności światła oraz temperatury i wilgotności podłoża. W tym drugim przypadku fizjologicznie dojrzałe do kiełkowania nasiona w różnym czasie przerywają spoczynek wymuszony i z różną łatwością zapadają w stan abiozy indukowanej, zależnie od aktualnie panujących warunków otoczenia.

Funkcjonowanie banku zależnego od warunków pogodowych doskonale ilustruje przykład *Ambrosia artemisiifolia*. Okres pierwotnego spoczynku głębokiego przypada tylko na miesiące letnie. Nasiona dojrzewają jesienią, ale do kiełkowania wymagają stratyfikacji. Kiełkują zatem dopiero wiosną. Temperatura w tym czasie jest jednak odpowiednia wyłącznie dla nasion znajdujących się tuż pod powierzchnią gleby, do których ponadto docierają promienie słoneczne, stymulujące kiełkowanie. W głębszych warstwach gleby nasiona zapadają w stan spoczynku indukowanego, do przerwania którego

znowu wymagają stratyfikacji. Po zimie, jeśli np. wskutek działalności zwierząt glebowych nasiona zostaną przemieszczone pod jej powierzchnię — wykiełkują; jeśli nie — zapadają ponownie w stan spoczynku indukowanego. W sumie, ok. 40% nasion kiełkuje stopniowo w ciągu kilku lat (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1980). Podobny mechanizm stopniowego kiełkowania nasion z banku w cyklu wieloletnim występuje, między innymi, u *Arabidopsis thaliana*, *Arenaria patula*, *A. serpyllifolia* i *Cerastium viscosum* (J. M. Baskin i C. C. Baskin 1972a, 1985a, 1986).

### 3.5. Sezonowy wzorzec kiełkowania

Termin kiełkowania nasion zalegających w trwałym banku uwarunkowany jest zarówno czynnikami natury endogennej, jak też stymulującym działaniem czynników egzogennych: temperatury, światła, wilgotności podłoża. Przewaga wpływu jednej lub drugiej grupy czynników jest cechą gatunku, stąd też fenologia pojawu siewek może być co roku bardzo podobna, może się też znacznie różnić zależnie od warunków otoczenia.

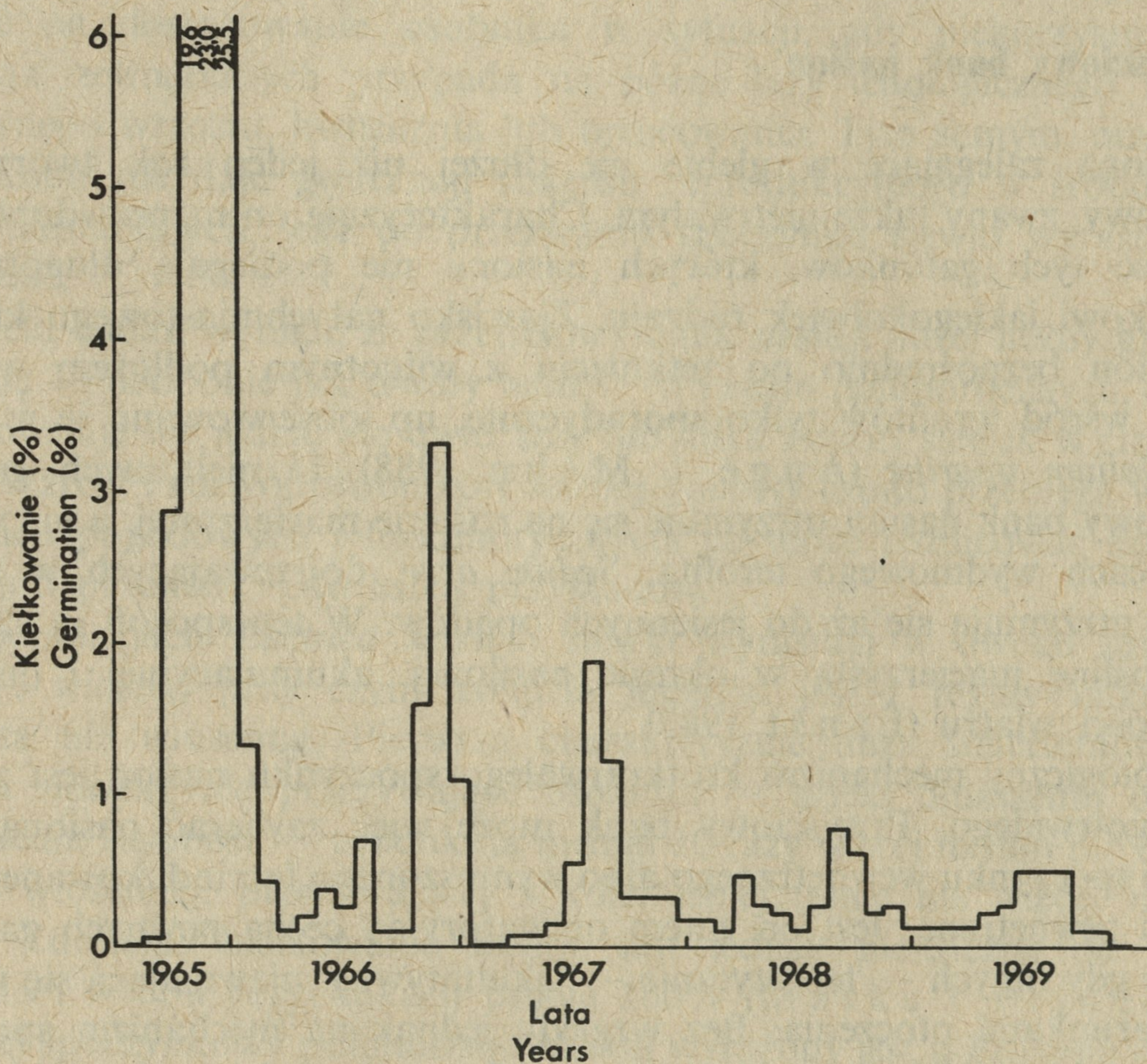
Silnie wyrażony, endogenny rytm kiełkowania charakteryzuje np. nasiona *Rhinanthus serotinus*, co wykazał eksperymentalnie ter Borg (1972, cyt. za Grubbe m 1988). Pomimo stałej wilgotności podłoża i stałej temperatury powietrza nasiona tego półpasożyta kiełkują w regularnych odstępach czasu, mniej więcej co 10 miesięcy (rys. 4). Prawdopodobnie w warunkach naturalnych ten endogenny cykl jest trochę modyfikowany przez czynniki pogodowe, wskutek czego siewki pojawiają się zawsze w tym samym miesiącu roku.

Nasiona gatunków pustynnych mają z kolei termin kiełkowania ściśle zsynchronizowany z opadami deszczu. Dlaczego jednak pewne gatunki reagują na pierwszą, a inne — na drugą porę deszczową w ciągu roku — nie wiadomo (Inouye i in. 1980).

U wielu gatunków terofitów na spoczynkowy polimorfizm nasion nakłada się ich zróżnicowana reakcja na bodźce stymulujące kiełkowanie, stąd też w sezonie wegetacyjnym może się pojawiać nie jedna, ale dwie lub nawet kilka kohort siewek. Kiełkowanie nasion w dwóch lub kilku „porcjach” jest formą dodatkowego zabezpieczenia potomstwa, choć z góry określa zróżnicowane szanse na pomyślny rozwój wszystkich potomków; zmniejsza jednak równocześnie ryzyko śmierci całej puli osobników, które w danym roku „powinny” się reprodukować.

Fracja nasion kiełkujących w kolejnych dwu lub kilku kohortach jest różna, zależna od gatunku. Na przykład, u *Erucastrum gallicum* tylko nieliczne siewki wyrastają jesienią, ogromna większość — dopiero wiosną. Osobniki kohorty jesiennej przeżywają gorzej i są mniej płodne niż kohorty wiosennej (Klemow i Raynal 1983). Odwrotna sytuacja występuje w przypadku *Spergula vernalis*; znacznie liczniejsza jest kohorta jesienna niż wiosenna, przy czym osobniki z tej pierwszej przeżywają lepiej i produkują więcej nasion niż

z drugiej (Symonides 1974). Z kolei *Papaver dubium* jest przykładem gatunku, którego nasiona kiełkują w podobnym procencie jesienią i wiosną. Większość osobników kohorty jesiennej wprawdzie wymiera w ciągu zimy, tym niemniej te nieliczne przeżywające dają w sumie większą produkcję nasion niż suma osobników kohorty wiosennej (Arthur i in. 1973). Liczne gatunki mają wreszcie bardzo rozciągnięty w czasie okres kiełkowania, ze słabo zaznaczonym szczytem na początku lub w środku sezonu. Trudno w takich przypadkach wyodrębnić nieciągłe kohorty, okazuje się jednak, że i wówczas



Rys. 4. Kiełkowanie nasion *Rhinanthus serotinus* (*R. angustifolius*) w warunkach laboratoryjnych, w temperaturze 4°C (wg ter Borga 1972, cyt. za Grubbem 1988)

Germination of seeds of *Rhinanthus serotinus* (*R. angustifolius*) kept in the laboratory at 4°C for five years (from ter Borg 1972, after Grubb 1988)

los siewek w dużym stopniu zdeterminowany jest terminem ich pojawu. Na przykład, u *Leavenworthia stylosa* najlepiej przeżywają siewki pojawiające się w środkowej części fazy kiełkowania, a wyrosłe z nich rośliny charakteryzuje znacznie wyższa płodność niż z początkowego i końcowego okresu (Solbrig i Rollins 1977).

Przyczyny odmiennej fenologii kiełkowania nasion wyprodukowanych przez tego samego osobnika nie są dotychczas zbadane. Pewne dane wskazują jednak, iż długotrwałość zalegania w glebie nie ma żadnego wpływu na termin

kiełkowania (E g l e y i D u k e 1985). Bardziej prawdopodobny jest natomiast związek między warunkami zewnętrznymi, które towarzyszą roślinie w trakcie kwitnienia i owocowania, a wrażliwością nasion na bodźce zewnętrzne, stymulujące kiełkowanie. U *Geranium carolinianum*, na przykład, z wcześniej zawiązanych w sezonie owoców pochodzą nasiona większe, ale później kiełkujące niż z owoców powstałych pod koniec fazy generatywnej (R o a c h 1986). Dokładny mechanizm tego zjawiska nie jest jednak znany.

#### 4. Przejściowy bank nasion

Nasiona zalegające w glebie nie dłużej niż jeden rok tworzą bank przejściowy, zwany także nietrwałym. Charakteryzuje on najprawdopodobniej większość tych gatunków, których nasiona nie podlegają długotrwałemu spoczynkowi jakiegokolwiek rodzaju. Zjawisko natychmiastowego kiełkowania nasion bezpośrednio po zetknięciu z wilgotnym podłożem występuje bowiem wśród terofitów tylko sporadycznie, np. obserwowano je w populacjach *Galium aparine* (A u g e i M a h n 1988). U nielicznych gatunków przejściowy bank nasion utrzymuje się na roślinie macierzystej, a nie w glebie. W owocach wydmowego terofita, *Sedum acre*, dojrzewających w sierpniu, nasiona utrzymują się aż do jesiennych opadów. W ten sposób są chronione przez roślinę macierzystą w okresie nasilonej, akumulacyjnej i deflacyjnej działalności wiatru (E r n s t 1983).

Fizjologiczny mechanizm krótkotrwałego spoczynku nasion jest podobny jak długotrwałego. Przejściowy bank może więc zawierać nasiona będące w stanie spoczynku wewnętrznego albo wymuszonego lub indukowanego przez czynniki zewnętrzne. Jest on zatem obligatoryjną cechą pewnych gatunków, podczas gdy innych — teoretycznie — fakultatywną, ujawniającą się w związku z warunkami otoczenia. Bez względu jednak na mechanizm spoczynku, krótkotrwały bank funkcjonuje tylko w niekorzystnej porze roku lub w niekorzystnym układzie warunków pogodowych, uniemożliwiających kiełkowanie albo też stwarzających poważne ryzyko śmierci siewek (T h o m p s o n i G r i m e 1974, T h o m p s o n 1978). W warunkach klimatu umiarkowanego jest to, zależnie od gatunku, zazwyczaj okres suszy w porze letniej lub niskiej temperatury powietrza w sezonie zimowym. Interesujące jest jednak to, że w ramach tego samego zbiorowiska pewne gatunki produkują nasiona spoczynkowe tylko w ciągu lata, inne przedłużają spoczynek aż do wiosny następnego roku; pierwsze zazwyczaj nazywa się „zimującymi”, drugie „letnimi” gatunkami roślin jednorocznych (ang. „winter-annuals” i „summer-annuals”). W obu przypadkach decydują o terminie kiełkowania przede wszystkim czynniki natury endogennej (B a s k i n i C a u d l e 1967, J. M. B a s k i n i C. C. B a s k i n 1969, W o o d m a n s e e i D u n c a n 1980). Gatunki o szerokim zasięgu geograficznym mogą jednak budować

przejściowe banki nasion w różnym czasie, zależnie od regionu. Na przykład, południowoeuropejskie populacje *Silene dioica* mają nasiona o krótkotrwałym spoczynku, obejmującym tylko okres lata, zaś północnoeuropejskie — okres od lata do wiosny następnego roku (Thompson 1975).

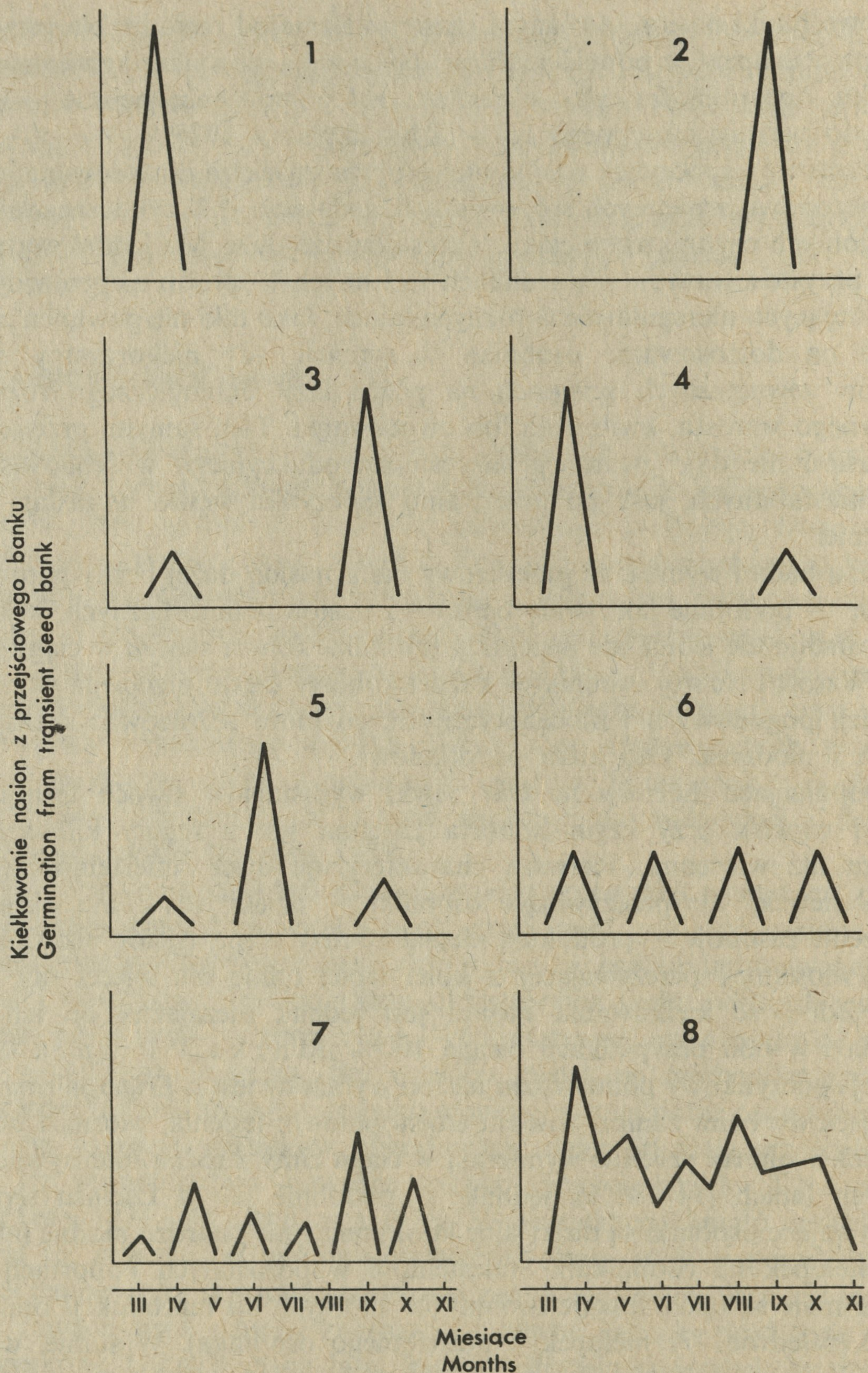
Krótkotrwały spoczynek nasion niewątpliwie zwiększa dostosowanie osobnika w sezonowo zmiennych środowiskach, zwłaszcza jeśli cykliczne wahania poszczególnych czynników w ciągu roku są bardzo duże. Ma jednak wątpliwą wartość przystosowawczą w warunkach zmiennych w sposób nieprzewidywalny, fluktuujących nieregularnie w różnych latach. Jako taki nie powinien zatem wpływać na dostosowanie osobnika w sytuacji, gdy niekorzystny układ warunków zewnętrznych przypada na późne fazy fenologicznego rozwoju: intensywnego wzrostu, kwitnienia lub owocowania. Tym samym, przejściowy bank nasion nie daje gwarancji sukcesu reprodukcyjnego w środowiskach wysoce niestabilnych, jeśli po przerwaniu spoczynku siewki wyrastają synchronicznie.

Z wielu badań wynika, że przejściowy bank nasion dużej liczby gatunków składa się — podobnie jak trwałe bank — z nasion polimorficznych, wskutek czego powstaje nie jedna, ale dwie, trzy lub kilka kohort siewek w ciągu roku (rys. 5). Wzrost i rozwój osobników każdej kohorty często przebiega w innych warunkach pogodowych i fitocenotycznych, co może różnicować szansę ich przeżycia i płodność. Oto kilka przykładów.

W populacjach *Lactuca serriola* siewki wyrastają w dwóch terminach: jesienią i wiosną, przy czym kohorta jesienna jest z reguły kilkakrotnie liczniejsza niż wiosenna. Pierwszą charakteryzuje duża śmiertelność (ginie ok. 50% siewek), ale przeżywające osobniki — dzięki dłuższemu okresowi gromadzenia zasobów — produkują niemal 10 razy więcej nasion niż osobniki kohorty wiosennej, przeżywającej z kolei lepiej (ginie nie więcej niż 25% siewek). Zdolność kiełkowania nasion jest jednak niezależna od ich pochodzenia i w obu przypadkach osiąga 100% (Marks i Prince 1981).

Silniej spoczynkowy polimorfizm nasion wyrażony jest u *Erigeron canadensis*. Przejściowy bank zanika bowiem trójstopniowo: jesienią, wiosną i wczesnym latem. Kohorty jesienne wymierają w ciągu zimy z różną intensywnością w różnych latach (14—86%), jednak — podobnie jak u *Lactuca serriola* — przeżywające osobniki są duże, silne konkurencyjnie i bardzo płodne (ok. 75 tysięcy niełupek na osobnika!). Śmiertelność w pozostałych kohortach jest niska, ale małe są także frakcje osobników zdolnych do reprodukcji oraz ich płodność (zaledwie 371 niełupek u przeciętnego osobnika). W sumie, wkład osobników zimujących w ogólną produkcję nasion w populacji wynosi średnio 99,7% (Regher i Bazzaz 1979).

Nasiona *Ludwigia leptocarpa* kiełkują z kolei w formie czterech-pięciu kohort w ciągu kilku tygodni, przy czym ich przeżywalność i płodność osobników w każdej kohorcie są podobne (Dolan i Sharitz 1984). Są także gatunki, których polimorficzne nasiona kiełkują w szerokim przedziale



Rys. 5. Dynamiczne typy przejściowych banków nasion

1 i 2 — jedna kohorta, wiosenna lub jesienna (np. *Erophila verna* i *Vulpia fasciculata*, odpowiednio),  
 3 — dwie kohorty, jesienna liczniejsza niż wiosenna (np. *Lactuca serriola*), 4 — dwie kohorty,  
 wiosenna liczniejsza niż jesienna (np. *Eriophylum lanosum*), 5 — trzy kohorty: wiosenna,  
 letnia i jesienna, zwykle o zróżnicowanej liczebności (np. *Erigeron canadensis*), 6 — cztery-pięć kohort



czasu, dając w efekcie dużą, choć zmienną w różnych latach, liczbę kohort, o zróżnicowanej przeżywalności i płodności osobników, jak np. *Bromus tectorum* (Mack i Pyke 1983, 1984).

Ewolucyjne korzyści wynikające z wyboru takiej „mieszanej strategii”, tj. równoczesnej produkcji nasion kiełkujących wcześniej i późno w sezonie wegetacyjnym, są w środowisku zmiennym w sposób nieprzewidywalny niewątpliwe. Przekonywająco dowodzi tego Łomnicki (1988) na prostym, numerycznym przykładzie. Autor obliczył i porównał wartość iloczynu tempa reprodukcji netto w kolejnych pokoleniach w przypadku „mieszanej” i „czystej” strategii, tzn. występowania i braku spoczynkowego polimorfizmu nasion, przy założeniu losowo zmieniających się warunków wzrostu; sukces reprodukcyjny osobników stosujących strategię mieszaną jest wielokrotnie wyższy w stosunku do jakiegokolwiek strategii „czystej”, tj. produkcji nasion kiełkujących wyłącznie wcześniej lub wyłącznie późno w sezonie wegetacyjnym (tab. I).

Wśród gatunków terofitów, których nasiona kiełkują mniej więcej równocześnie, rozwinęły się inne przystosowania do niestabilnych środowisk. Do najważniejszych i najpowszechniejszych w tej grupie roślin jednorocznych można zaliczyć: (1) znaczne skrócenie cyklu życiowego w odpowiedzi na raptownie pogarszające się warunki otoczenia, (2) plastyczny podział zasobów na wzrost i reprodukcję, zależny od aktualnie panujących warunków wzrostu, (3) niemal równoczesny przebieg faz wegetatywnych i generatywnych oraz (4) efektywne przemieszczanie się składników pokarmowych z organów wegetatywnych do generatywnych; niekiedy także nietypowy u terofitów podział zasobów przeznaczonych na reprodukcję, tj. drastyczne ograniczenie liczby nasion na korzyść zwiększenia ich ciężaru (Symonides 1987a i cyt. tam literatura). Przejściowy bank nasion w przypadku omawianej grupy terofitów spełnia jedynie funkcję ochronną w stosunku do nasion, zapobiegając ich kiełkowaniu w warunkach niekorzystnych.

---

o podobnej liczebności (np. *Ludwigia leptocarpa*), 7 — duża, zmienna w różnych latach liczba kohort o zróżnicowanej liczebności (np. *Bromus tectorum*), 8 — brak nieciągłych kohort, nasiona kiełkują od wiosny do jesieni (np. *Galium aparine*)

Dynamics types of transient seed banks

1 and 2 — one, spring or autumn, cohort (e.g. *Erophila verna* and *Vulpia fasciculata*, respectively), 3 — two cohorts, the one in autumn bigger than that in spring (e.g. *Lactuca serriola*), 4 — two cohorts, the one in spring bigger than that in autumn (e.g. *Eriophylum lanosum*), 5 — three cohorts: spring, summer and autumn, usually of variable size (e.g. *Erigeron canadensis*), 6 — four-five cohorts of similar size (e.g. *Ludwigia leptocarpa*), 7 — large, variable in years number of cohorts of different size (e.g. *Bromus tectorum*), 8 — no discrete cohorts, seeds germinating from spring till autumn (e.g. *Galium aparine*)

**Tab. I.** Przykład ilustrujący ewolucyjną korzyść strategii mieszanej (*M*) w stosunku do dwóch czystych strategii wczesnego (*W*) i późnego (*P*) kiełkowania nasion podczas ciepłej (*C*) i zimnej (*Z*) wiosny (Ł o m n i c k i 1988, zmienione)

An example showing the selective advantage of a mixed strategy (*M*) over two pure strategies of early (*W*) and late (*P*) seed germination during warm (*C*) and cold (*Z*) springs (Ł o m n i c k i 1988, modified)

| Elementy porównywane<br>Compared elements   | Pokolenie ( <i>t</i> ) — Generation ( <i>t</i> ) |          |          |          |          |
|---|--|----------|----------|----------|----------|
|   | 1  | 2        | 3        | 4        | 5        |
|   | Wiosna — Spring                                  |          |          |          |          |
|   | <i>C</i>   | <i>Z</i> | <i>C</i> | <i>C</i> | <i>Z</i> |
| <i>WRN</i> * roślin pochodzących z wczesnie kiełkujących nasion ( <i>W</i> )<br><i>NRR</i> ** for seeds germinating early ( <i>W</i> )<br>Iloczyn <i>WRN</i> po <i>t</i> pokoleniach<br><i>NRR</i> product after <i>t</i> generations | 2,0  | 0,1      | 2,0      | 2,0      | 0,1      |
| <i>WRN</i> roślin pochodzących z późno kiełkujących nasion ( <i>P</i> )<br><i>NRR</i> for seeds germinating late ( <i>P</i> )<br>Iloczyn <i>WRN</i> po <i>t</i> pokoleniach<br><i>NRR</i> product after <i>t</i> generations          | 0,5  | 2,0      | 0,5      | 0,5      | 2,0      |
| <i>WRN</i> dla mieszanej strategii ( <i>M</i> ): $q = 0,5$<br>nasion kiełkuje wcześniej, $(1 - q)$ kiełkuje później<br><i>NRR</i> for mixed ( <i>M</i> ) strategy: $q = 0,5$ seeds germinate earlier, $(1 - q)$ germinate later       | 1,25   | 1,05     | 1,25     | 1,05     | 1,25     |
| Iloczyn <i>WRN</i> po <i>t</i> pokoleniach<br><i>NRR</i> product after <i>t</i> generations   | 1,25   | 1,31     | 1,64     | 2,05     | 2,15     |

\* *WRN* — wskaźniki reprodukcji netto.

\*\* *NRR* — net reproductive rates.

## 5. Demograficzne i ewolucyjne konsekwencje spoczynkowego polimorfizmu nasion

Nie ulega wątpliwości, że bank nasion — jako cecha o znaczeniu adaptatywnym — jest istotnym elementem strategii reprodukcyjnej dużej grupy terofitów. Zrozumiałe jest także, iż w warunkach losowo zmiennych wartość przystosowawczą tej cechy podnosi spoczynkowy polimorfizm nasion. Wśród przyczyn, z powodu których dobór naturalny podtrzymuje somatyczny heteromorfizm nasion, wymienia się ostatnio — oprócz nieprzewidywalnych fluktuacji abiotycznych czynników środowiska — trzy inne: (1) zmienne zagęszczenie populacji w poszczególnych latach, które — niezależnie od źródła — pociąga za sobą zmianę poziomu dostosowania osobników (B u l m e r 1984, H a n s k i 1988), (2) konkurencję między potomstwem tej samej rośliny,

niezależnie od występowania lub braku fluktuacji zagęszczenia populacji, ale przy założeniu, że za spoczynek nasion odpowiedzialne są czynniki natury endogennej (Ellner 1987) oraz (3) konkurencję międzygatunkową w sytuacji, w której warunki pogodowe — niekorzystne, a więc ograniczające przeżywalność i płodność osobników danego gatunku — są równocześnie korzystne dla konkurentów (Grubb 1987, Chesson i Huntly 1988).

W rozważaniach nad konsekwencjami banku nasion i ich spoczynkowego polimorfizmu można uwzględniać zarówno poziom genotypu i osobnika, jak też populacji, zbiorowiska roślinnego (fitocenozy), a nawet biocenozy.

Z modeli Templetona i Levina (1979) wynika, że wpływ banku nasion na ewolucję tylko w niektórych lub we wszystkich jednocześnie loci zależy od kilku czynników: rodzaju środowiska, tj. od tego, czy jest ono stabilne, zmienne w regularnych cyklach lub zmienne w sposób nieprzewidywalny, od długowieczności nasion pozostających w glebie (trwałości banku), a także od ogólnej liczby produkowanych nasion i frakcji nasion pozostających w stanie krócej lub dłużej trwającego spoczynku.

W przypadku loci całkowicie niezależnych od zmiennych cech środowiska, przy stałym dostosowaniu, oddziaływanie banku nasion ma wyłącznie charakter ilościowy i dynamiczny. Opóźnia on osiąganie stanu równowagi częstości genów i to tym efektywniej, im dłużej nasiona pozostają w banku i im większa jest frakcja nasion spoczynkowych. Rola banku prawdopodobnie wzrasta w przypadku tych loci, które współdziałając ze zmiennymi cechami środowiska kształtują poziom dostosowania. Bank może w takiej sytuacji prowadzić do istotnych zmian puli genowej aktywnie rosnącej frakcji populacji. Z jego natury wynika, że osłabia on efekty losowych fluktuacji i krótkoterminowych cykli zmian dostosowania, wzmacniając znaczenie cykli długoterminowych. Innymi słowy, bank może w dużym stopniu redukować niepewność dostosowania spowodowaną przez cykliczne albo losowe zmiany w środowisku i „uwolnić” populację od genetycznej odpowiedzi na każdorazową zmianę warunków dostosowania (Templeton i Levin 1979, Bosbach i in. 1982).

Rola trwałego banku nasion jako „ewolucyjnego filtru”, „mechanizmu buforującego” wpływ zmiennego środowiska oraz „źródła pamięci” dotyczącej kierunku działania doboru naturalnego w minionych generacjach dyskutowana jest w większości cytowanych wcześniej prac teoretycznych; niestety, brak empirycznego potwierdzenia tych koncepcji. Faktem stwierdzonym u wielu gatunków jest jedynie nakładanie się pokoleń wskutek zróżnicowanego spoczynku nasion i stopniowego ich kiełkowania. Intuicyjnie nie budzi także zastrzeżeń teza, że stopień nakładania się pokoleń jest funkcją prawdopodobieństwa kiełkowania, żywotności nasion, bezwzględnej produkcji nasion w danym roku oraz faworyzowania przez aktualnie panujące warunki albo kiełkowania, albo spoczynku. Jak w rzeczywistości te parametry oddziałują na strukturę „naziemnej” części populacji — nie wiadomo.

Nie ulega natomiast wątpliwości, że szansa przekazania materiału genetycznego następnym pokoleniom, w przypadku organizmów semelparycznych i zmiennych w sposób nieprzewidywalny warunków, istotnie wzrasta ze wzrostem poziomu spoczynkowego polimorfizmu nasion. Istotnie większe jest bowiem prawdopodobieństwo wystąpienia korzystnych warunków kiełkowania, wzrostu i reprodukcji osobników potomnych raz na kilka (wiele) lat niż tylko w jednym, następnym sezonie wegetacyjnym. Dostosowanie osobnika dodatkowo jednak wzrasta, jeśli stopniowemu kiełkowaniu nasion w cyklu wieloletnim towarzyszy ich nierównoczesne kiełkowanie w poszczególnych sezonach, tj. pojaw dwóch lub większej liczby kohort w ciągu roku.

Konsekwencją „podwójnego” polimorfizmu spoczynkowego nasion jest nie tylko zminimalizowanie ryzyka śmierci potomstwa. Prowadzi ono, jak się wydaje, także do wzrostu płodności przeżywających potomków. Tezę tę uzasadnia fakt większego zróżnicowania między osobnikami, jako skutku ich nierównoczesnego pojawu (por. Dolan i Sharitz 1984). Może ono dotyczyć ich wielkości (biomasy) i fazy fenologicznego rozwoju, a zatem także potrzeb pokarmowych, zdolności konkurencyjnej i tolerancji na niekorzystne czynniki zewnętrzne. Zróżnicowanie osobników zmniejsza zatem napięcie konkurencyjne między nimi i umożliwia większej liczbie osobników potomnych wykorzystanie zasobów. Ze względu na bliskie sąsiedztwo słabo rozprzesztrzeniających się nasion większości gatunków roślin jednorocznych i z reguły niską zasobność zajmowanych przez nie siedlisk, ostra konkurencja o zasoby pomiędzy osobnikami siostrzanymi jest wysoce prawdopodobna (Ellner 1987). Wreszcie, jeśli zgodzimy się z tezą, że rozciągnięte w czasie kiełkowanie nasion pochodzących od jednej rośliny macierzystej prowadzi do spadku zagęszczenia osobników siostrzanych, to dalszą konsekwencją spoczynkowego polimorfizmu nasion winno być obniżenie poziomu kojarzenia wsobnego (por. Antonovics i Levin 1980).

Zróżnicowanie między osobnikami potomnymi — jako adaptacja — niejednokrotnie było przedmiotem rozważań teoretyków, m.in. Levinsa (1968), Coopera i Kaplana (1982), Maynarda i Smitha (1982), Kaplana i Coopera (1984). W tym kontekście najpełniejszą analizę jego znaczenia przeprowadził ostatnio Łomnicki (1988). Autor dowiódł na przykładzie kilku sytuacji modelowych, że tzw. strategia „coin-flipping” w ujęciu Kaplana i Coopera (1984), prowadząca do wzrostu zróżnicowania między osobnikami, zapewnia semelparycznemu organizmowi w losowo zmiennym środowisku największy sukces reprodukcyjny.

Warto w tym miejscu zaznaczyć, że somatyczny polimorfizm nasion nie jest jedynym mechanizmem różnicującym termin ich kiełkowania; w niektórych przypadkach może być odzwierciedleniem polimorfizmu zdeterminowanego genetycznie. Rice (1987) wykazał, na przykładzie nasion *Erodium brachycarpum*, że te pochodzące z wcześniejszej kohorty charakteryzuje zawsze dłuższy

spoczynek niż te z późniejszej, niezależnie od warunków zewnętrznych. Czy jest to zjawisko jednostkowe — nie wiadomo.

Rola banku nasion i ich spoczynkowego polimorfizmu w funkcjonowaniu populacji, fitocenozy i biocenozy jako całości wykracza poza ramy tematyczne tego artykułu. Zasygnalizuję zatem tylko niektóre jej aspekty.

Po pierwsze, zróżnicowanie między osobnikami powstałe w efekcie ich nierównoczesnego pojawu może być ważnym czynnikiem regulującym zagęszczenie i stabilizującym liczebność populacji (Ł o m n i c k i 1980).

Po drugie, zapas nasion w glebie — jako bank potencjalnych osobników i bank genów — umożliwia populacji przetrwanie niekorzystnych okresów; w konsekwencji — prowadzi do wzrostu stabilizacji składu gatunkowego fitocenozy, zwłaszcza tych zbudowanych głównie lub w znacznej mierze z terofitów (por. J. M. B a s k i n i C. C. B a s k i n 1985a, C h e s s o n i H u n t y 1988 i cyt. tam literatura).

Po trzecie, możliwość przetrwania skrajnie niekorzystnych warunków w postaci banku nasion znacznie zwiększa zakres siedlisk dostępnych dla terofitów i określa ich ważną rolę w przebiegu wczesnej fazy sukcesji, zwłaszcza pierwotnej (por. S y m o n i d e s 1985, G r u b b 1987).

Po czwarte, trwałość populacji jako składnika biocenozy oraz zróżnicowanie fenologicznego rozwoju osobników mogą być czynnikiem stabilizującym liczebność populacji roślinożerców, wyspecjalizowanych owadów odżywiających się pyłkiem lub nasionami terofitów (S i l v e r t o w n 1987 i cyt. tam literatura).

## 6. Uwagi końcowe

Sądzę, iż zoologowie, którzy łaskawie zechcieli przeczytać artykuł, przestaną zazdrościć miłośnikom roślin ich nieruchliwych, stąd na pozór łatwych obiektów badań. To prawda, że rośliny pozbawione zdolności aktywnego ruchu nie uciekają, ani też nie kryją się w znaczeniu dosłownym, przed wścibskim ekologiem. Czynią to jednak bardziej finezyjnie, sprowadzając pewien etap swojego życia — życia nasion — do sfery na tyle intymnej, że niemal niedostępnej dla „szkiełka i oka” badacza. Bez wyrafinowanych metod nie sposób prześledzić los nasion opuszczających organizm macierzysty, podobnie jak nie sposób ocenić rzeczywisty wiek i pochodzenie osobników „naziemnej” frakcji populacji. Wszelkie oceny parametrów demograficznych, takich jak choćby rozrodczości czy śmiertelności, na pozór bardzo proste u gatunków rozmnażających się wyłącznie generatywnie, obciążone są dużym błędem jeśli rośliny produkują długotrwałe i stopniowo kiełkujące nasiona. Błąd ten można zminimalizować jedynie poprzez szczegółową analizę dynamiki banku nasion w zbliżonych do naturalnych, ale kontrolowanych warunkach.

Badania ostatnich lat dowiodły niezbicie, że wiele gatunków terofitów buduje w istocie populacje wielopokoleniowe, o złożonej strukturze wieku i wielkości osobników, podobnie jak gatunki roślin wieloletnich. Czy zatem pojęcie „roślina jednoroczna” nie powinno być ograniczone wyłącznie do tych gatunków, które w całości zamykają cykl życiowy w ciągu roku, a więc tych, które nie budują trwałych banków nasion?

## Piśmiennictwo

- Antonovics J., Levin D. A. 1980 — The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411—452.
- Arthur A. E., Gale J. S., Lawrence K. J. 1973 — Variation in wild populations of *Papaver dubium*. VII. Germination time — *Heredity*, 30: 189—197.
- Ashton D. H., Willis E. J. 1982 — Antagonisms in the regeneration of *Eucalyptus regnans* in the forest (W: The plant community as a working mechanism. Red. E. I. Newman) — *Spec. Publ. Ser. Br. Ecol. Soc.*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 113—128.
- Auge H., Mahn E.-G. 1988 — Zur Plastizität von *Galium aparine* L.-Populationen — Wachstum und Biomasseverteilung bei sommerannuellem Lebenszyklus — *Flora*, 180: 429—443.
- Baker G. A., O'Dowd D. J. 1982 — Effects of parent plant density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra* — *J. Ecol.* 70: 201—215.
- Baker H. G. 1974 — The evolution of weeds — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1—24.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1969 — Germination and dormancy in cedar glade plants. IV. *Isanthus brachiatus*, *Panicum capillare*, *Cyperus inflexus*, *Eragrostis spectabilis* and *Ruellia humilis* — *J. Tenn. Acad. Sci.* 44: 69—70.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1972a — Ecological life history and physiological ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana* — *Can. J. Bot.* 50: 353—360.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1972b — Influence of germination date on survival and seed production of *Leavenworthia stylosa* — *Am. Midl. Nat.* 88: 318—323.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1977 — Germination ecology of *Sedum pulchellum* Michx. (*Crassulaceae*) — *Am. J. Bot.* 64: 1242—1247.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1980 — Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia* — *Ecology*, 61: 475—480.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1983a — Germination ecology of *Collinsia verna* (Watt.), a winter annual of rich deciduous woodlands — *Bull. Torrey Bot. Club*, 110: 311—315.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1983b — The germination ecology of *Veronica arvensis* L. — *J. Ecol.* 71: 57—68.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1984 — Environmental required for germination of prickly sida (*Sida spinosa*) — *Weed Sci.* 32: 786—791.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1985a — Life cycle ecology of annual plant species of cedar glades of Southeastern United States (W: The population structure of vegetation. Red. J. White) — *Dr W. Junk Publisher, Dordrecht*, 373—398.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1985b — The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum — *Bioscience*, 35: 492—498.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1985c — Seasonal changes in the germination responses of buried witch grass (*Panicum capillare*) seeds — *Weed Sci.* 34: 22—24.
- Baskin J. M., Baskin C. C. 1986 — Temperature requirements for after-ripening in seeds of nine winter annuals — *Weed Res.* 26: 375—380.
- Baskin J. M., Baskin C. C., Parr C. J. 1986 — Field emergence of *Lamium amplexicaule* L. and *L. purpureum* L. in relation to annual seed dormancy cycle — *Weed Res.* 26: 185—190.

- Baskin J. M., Caudle C. 1967 — Germination and dormancy in cedar glade plants. I. *Aristida longespica* and *Sporobolus vaginiflorus* — J. Tenn. Acad. Sci. 42: 132—133.
- Becquerel P. 1907 — Recherches sur la vie latente des graines — Ann. Sci. Nat.: 9: 193—311.
- Beeftink W. G. 1985 — Population dynamics of annual *Salicornia* species in the tidal salt marshes of the Oosterschelde, The Netherlands — Vegetatio, 61: 127—136.
- Berger A. 1985 — Seed dimorphism and germination in *Salicornia patula* — Vegetatio, 61: 137—143.
- Bewley J. D., Black M. 1982 — Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. 2. Viability, dormancy and environmental control — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 375.
- Bosbach K., Hurka H., Haase R. 1982 — The soil seed bank of *Capsella bursa-pastoris* (*Cruciferae*): its influence on population variability — Flora, 172: 47—56.
- Brown J. S., Venable D. L. 1986 — Evolutionary responses of seed bank annuals to temporal variation — Am. Nat. 127: 31—47.
- Bulmer M. G. 1984 — Delayed germination of seeds: Cohen's model revised — Theor. Pop. Biol. 26: 367—377.
- Carter R. N., Prince S. D. 1985 — The geographical distribution of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). I. A general survey of its habitats and performance in Britain — J. Ecol. 73: 27—38.
- Cavers P. B., Bough M. A. 1985 — Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), a crop and a weed (W: Studies on plant demography. Red. J. White) — Academic Press, Orlando, Florida, 143—155.
- Chancellor R. J. 1968 — The value of biological studies in weed control — Proc. 9<sup>th</sup> Br. Weed Control. Conf. 9: 1129—1135.
- Chancellor R. J. 1985 — Changes in the weed flora of an arable field cultivated for 20 years — J. appl. Ecol. 22: 491—501.
- Chapness S. S., Morris K. 1948 — The population of buried viable weed seeds in relations to contrasting pasture and soil types — J. Ecol. 36: 149—173.
- Cheplick G. P. 1987 — The ecology of amphicarpic plants — TREE, 2: 97—101.
- Chesson P. L., Huntly N. 1988 — Community consequences of life-history traits in a variable environment — Ann. Zool. Fenn. 25: 5—16.
- Cohen D. 1966 — Optimizing reproduction in a randomly varying environment — J. theor. Biol. 12: 119—129.
- Cohen D. 1967 — Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome — J. theor. Biol. 16: 1—14.
- Cohen D. 1968 — A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment — J. Ecol. 56: 219—228.
- Colosi J. C., Cavers P. B., Bough M. A. 1988 — Dormancy and survival in buried seeds of proso millet (*Panicum milaceum*) — Can. J. Bot. 66: 161—168.
- Cook R. 1980 — The biology of seeds in the soil (W: Demography and evolution in plant population. Red. F. Solbrig) — Bot. Monogr. 15, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 107—131.
- Cooper W. S., Kaplan R. H. 1982 — Adaptive "coin-flipping": a decision theoretic examination of natural selection for random individual variation — J. theor. Biol. 94: 135—151.
- Crawley M. J. 1986 — Life history and environment (W: Plant ecology. Red. M. J. Crawley) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, 253—290.
- Darlington H. T., Steinbauer G. P. 1961 — The eighty-year period for Dr Beal's seed viability experiment — Am. J. Bot. 48: 321—325.
- Dolan R. W., Sharitz R. R. 1984 — Population dynamics of *Ludwigia leptocarpa* (*Onagraceae*) and some factors affecting size hierarchies in a natural population — J. Ecol. 72: 1031—1041.
- During H. J., Schenkeveld A. J., Verkaar H. J., Willems J. H. 1985 — Demo-

- graphy of short-lived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure (W: The population structure of vegetation. Red. J. White) — Dr Junk, Dordrecht, 341—370.
- Egley G. H., Duke S. O. 1985 — Physiology of weed seed dormancy and germination (W: Weed physiology. I. Reproduction and ecophysiology. Red. S. O. Duke) — CRC Press, Inc., Boca raton, Florida, 27—64.
- Ellner S. 1985a — ESS germination strategy in randomly varying environments. I. Logistic-type models — *Theor. Pop. Biol.* 28: 50—79.
- Ellner S. 1985b — ESS germination strategy in randomly varying environments. II. Reciprocal-yield laws — *Theor. Pop. Biol.* 28: 80—116.
- Ellner S. 1987 — Competition and dormancy: a reanalysis and review — *Am. Nat.* 130: 798—803.
- Ellner S., Shmida A. 1984 — Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (*Compositae*) in mediterranea and arid regions — *Isr. J. Bot.* 33: 25—39.
- Ernst W. H. O. 1981 — Ecological implication of fruit variability in *Phleum arenarium* L., an annual dune grass — *Flora*, 171: 387—398.
- Ernst W. H. O. 1983 — Aupassungsstrategien einjähriger Dünenpflanzen — *Verh. Ges. Ökol.* 10: 485—495.
- Ewart A. J. 1908 — On the longevity of seeds — *Proc. R. Soc. Vict.* 21: 1—210.
- Fenner M. 1978 — A comparison of the abilities of colonizers and closed-turf species to establish in artificial sward — *J. Ecol.* 66: 953—963.
- Fenner M. 1980 — The induction of a light requirement in *Bidens pilosa* seeds by leaf canopy shade — *New Phytol.* 84: 103—106.
- Freas K. E., Kemp P. R. 1983 — Some relationships between environmental reliability and seed dormancy in desert annual plants — *J. Ecol.* 71: 211—217.
- Friedman J., Elberse W. Th. 1976 — Competition between two desert varieties of *Medicago laciniata* (L.) Mill. under controlled condition — *Oecologia* (Berl.), 22: 321—339.
- Friedman J., Stein Z. 1980 — The influence of seed-dispersal of *Anastatica hierochuntica* (*Cruciferae*) in the Negev Desert — *Isr. J. Ecol.* 68: 43—50.
- Froud-Williams R. J., Chancellor R. J., Drennan D. S. H. 1984 — The effects of seed burial and soil disturbance on emergence and survival of arable weeds in relation to minimal cultivation — *J. appl. Ecol.* 21: 629—641.
- Gadgil M. 1971 — Dispersal: population consequences and evolution — *Ecology*, 52: 253—261.
- Gill A. M. 1981 — Adaptive responses of Australian vascular plant species to fire (W: Fire and the Australian biota. Red. A. M. Gill, R. M. Groves, I. R. Noble) — Australian Academy of Science, Canberra, 243—272.
- Górski T., Górská K., Nowicki J. 1977 — Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy — *Flora*, 166: 249—259.
- Grime J. P. 1979 — Plant strategies and vegetation processes — J. Willey and Sons, Chichester, ss. XI + 222.
- Grubb P. J. 1987 — Some generalizing ideas about colonization and succession in green plants and fungi (W: Colonization, succession and stability. Red. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) — *Symp. Br. Ecol. Soc.* 26, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 81—102.
- Grubb P. J. 1988 — The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales — *Ann. Zool. Fenn.* 25: 23—36.
- Gutterman Y., Witztum A., Evenari M. 1967 — Seed dispersal and germination in *Blepharis persica* (Burm.) Kuntze — *Isr. J. Bot.* 16: 213—234.
- Grzesiuk S., Kulk K. 1981 — Fizjologia i biochemia nasion — PWRiL, Warszawa, ss. 606.
- Hanski I. 1988 — Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations — *Ann. Zool. Fenn.* 25: 37—54.
- Harper J. L. 1977 — Population biology of plants — Academic Press, New York, ss. 892.



- Hurka H., Haase R. 1982 — Seed ecology of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae): dispersal mechanism and the soil seed bank — *Flora*, 172: 35—46.
- Hutchings M. J. 1986 — The structure in plant population (W: Plant ecology. Red. M. J. Crawley) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, 97—136.
- Inouye R. S., Byers G. S., Brown J. H. 1980 — Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals — *Ecology*, 61: 1344—1351.
- Jouret M.-F. 1974 — Quelques aspects écologiques de la dormance et de la germination chez *Impatiens parviflora* D. C. — *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* 107: 323—340.
- Kaplan R. H., Cooper W. S. 1984 — The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the “adaptive coin-flipping” principle — *Am. Nat.* 123: 393—410.
- Keeley S. C., Pizzorno M. 1986 — Charred wood stimulated germination of two fire-following herbs of the Californian chaparral and the role of hemicellulose — *Am. J. Bot.* 73: 1289—1297.
- Ketring D. L. 1973 — Germination inhibitors seed — *Sci. Technol.* 1: 305—324.
- Klemow K. M., Raynal D. J. 1983 — Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat — *J. Ecol.* 71: 691—703.
- Klinkhamer P. G. L., de Jong T. J., Metz J. A., Val J. 1987 — Life history tactics of annual organisms: the joint effects of dispersal and delayed germination — *Theor. Pop. Biol.* 32: 127—156.
- Koller D., Roth N. 1964 — Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpny in *Gymnarrhena micrantha* (Compositae) — *Am. J. Bot.* 51: 26—35.
- León J. A. 1985 — Germination strategies (W: Evolution, essays in honour of John Maynard Smith. Red. P. J. Greenwood, P. H. Harvey, M. Slatkin) — Cambridge University Press, Cambridge, 129—142.
- Leverich W. J., Levin D. A. 1979 — Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii* — *Am. Nat.* 113: 881—903.
- Levin S. A., Cohen D., Hastings A. 1984 — Dispersal strategies in patchy environments — *Theor. Pop. Biol.* 26: 165—191.
- Levins R. 1968 — Evolution in changing environments. Some theoretical explorations — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 120.
- Libby W. F. 1951 — Radiocarbon dates. II — *Science*, 114: 291—292.
- Łomnicki A. 1980 — Regulation of population density due to individual differences and patchy environment — *Oikos*, 35: 185—193.
- Łomnicki A. 1988 — Population ecology of individuals — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 223.
- McDonald N., Watkinson A. R. 1981 — Models of an annual plant population with a seed bank — *J. Theor. Biol.* 93: 643—653.
- Mack R. N. 1976 — Survivorship of *Cerastium atrovirens* at Aberffraw, Anglesey — *J. Ecol.* 64: 309—312.
- Mack R. N., Pyke D. A. 1983 — The demography of *Bromus tectorum*: variation in time and space — *J. Ecol.* 71: 69—93.
- Mack R. N., Pyke D. A. 1984 — The demography of *Bromus tectorum*: the role of microclimatic, grazing and discare — *J. Ecol.* 72: 731—748.
- Maillette L. 1985 — Modular demography and growth patterns of two annual weeds (*Chenopodium album* L. and *Spergula arvensis* L.) in relation to flowering (W: Studies on plant demography. Red. J. White) — Academic Press, London, 239—255.
- Major J., Pyott W. T. 1966 — Buried viable seeds in California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora — *Vegetatio*, 13: 253—282.
- Marshall D. R., Jain S. K. 1967 — Cohabitation and relative abundance of two species of wild oats — *Ecology*, 48: 656—659.

- Marks M., Prince S. 1981 — Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce *Lactuca serriola* — *Oikos*, 36: 326—330.
- Masselink A. K. 1980 — Germination and seed population dynamics in *Melampyrum pratense* L. — *Acta Bot. Neerl.* 29: 451—468.
- Maxwell Ch. D., Jacob N., Bollard S., Lovell P. 1986 — Factors affecting establishment and survival of *Soliva* (Onehung weed) at Auckland, New Zealand — *N. Z. J. Bot.* 24: 79—87.
- Maynard Smith J. 1982 — *Evolution and the theory of games* — Cambridge University Press, Cambridge, ss. 224.
- McEvoy P. B. 1984 — Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort *Senecio jacobea* L. (*Compositae*) — *Oecologia (Berl.)*, 61: 160—168.
- Metz J. A. J., De Jong T. J., Jong T. J., Klinkhamer P. G. L. 1983 — What are the advantages of dispersing; a paper by Kuno explained and extended — *Oecologia (Berl.)*, 57: 166—169.
- Nikolaeva M. G., Kozlova L. M., Judin V. G. 1962 — Materialy k voprosu o vlijanii uslovij proizrastaniya restenij na glubinu pokoja semjan — *Eksp. Bot.* 15: 133—147.
- Ødum S. 1965 — Germination of ancient seeds. Floristical observations and experiments with archaeologically dated soil samples — *Dan. Bot. Ark.* 24: 1—70.
- Pemadasa M. A., Lovell P. H. 1975 — Factors controlling germination of some dune annuals — *J. Ecol.* 63: 41—59.
- Pollard F. 1982 — Light induced dormancy in *Bromus sterilis* — *J. appl. Ecol.* 19: 563—568.
- Prince S. D., Carter R. N., Dancy K. J. 1985 — The geographical distribution of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). II. Characteristics of populations near its distribution limit in Britain — *J. Ecol.* 73: 39—48.
- Rabinowitz D. 1978 — Abundance and diaspore weight in rare and common prairie grasses — *Oecologia (Berl.)*, 37: 213—219.
- Regher D. L., Bazzaz F. A. 1979 — The population dynamics of *Erigeron canadensis*, a successional winter annual — *J. Ecol.* 67: 923—933.
- Reynolds D. N. 1984 — Population dynamics of three annual species of alpine plants in the Rocky Mountains — *Oecologia (Berl.)*, 62: 250—255.
- Rice K. J. 1987 — Evidence for the retention of genetic variation in *Erodium* seed dormancy by variable rainfall — *Oecologia (Berl.)*, 72: 589—596.
- Ritland K., Jain S. 1984 — The comparative life histories of two annual *Limnanthes* species in a temporally variable environments — *Am. Nat.* 124: 656—679.
- Roach D. A. 1986 — Timing of seed production and dispersal in *Geranium carolinianum* — effects on fitness — *Ecology*, 67: 572—576.
- Roberts E. H. 1972a — Storage environment and the control of viability (W: Viability of seeds. Red. E. H. Roberts) — Chapman and Hall, Syracuse University Press, Syracuse, 14—58.
- Roberts E. H. 1972b — Dormancy: a factor affecting seed survival in soil (W: Viability of seeds. Red. E. H. Roberts) — Chapman and Hall, Syracuse University Press, Syracuse, 321—359.
- Roberts H. A. 1964 — Emergence and longevity in cultivated soil of seeds of some annual weeds — *Weed Res.* 4: 296—307.
- Roberts H. A., Boddrell J. E. 1983 — Seed survival and periodicity of seedling emergence in ten species of annual weeds — *Ann. appl. Biol.* 102: 523—532.
- Schnee B. K., Waller D. M. 1986 — Reproductive behavior of *Amphicarpaea bracteata* (*Leguminosae*), an amphicarpic annual — *Am. J. Bot.* 73: 376—386.
- Silvertown J. W. 1981 — Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history — *Am. Nat.* 118: 860—864.
- Silvertown J. W. 1984 — Phenotypic variety in seed germination behavior: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds — *Am. Nat.* 124: 1—16.
- Silvertown J. W. 1987 — *Introduction to plant population ecology* — Longman, Harlow, New York, ss. 229.

- Silvertown J. W. 1988 — The demographic and evolutionary consequences of seed dormancy (W: Plant population biology. Red. M. J. Hutchings, A. J. Davy, A. R. Watkinson) — Symp. Br. Ecol. Soc. 28, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 205—219.
- Silvertown J. W., Wilkin F. R. 1983 — An experimental test of the role of micro-spatial heterogeneity in the coexistence of congeneric plants — Biol. J. Linn. Soc. 19: 1—8.
- Smith B. H. 1983a — Demography of *Floerkea proserpinacoides*, a forest-floor annual. III. Dynamics of seed and seedling populations — J. Ecol. 71: 413—425.
- Smith B. H. 1983b — Demography of *Floerkea proserpinacoides*, forest-floor annual. II. Density-dependent reproduction — J. Ecol. 71: 405—412.
- Solbrig O. T. 1980 — Genetic structure of plant population (W: Demography and evolution in plant populations. Red. O. T. Solbrig) — Bot. Monogr. 15, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 49—65.
- Solbrig O. T., Rollins R. C. 1977 — The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia* — Evolution, 31: 265—281.
- Spira T. P., Wagner L. K. 1983 — Variability of seeds up to 211 years old extracted from adobe brick buildings of California and Northern Mexico — Am. J. Bot. 70: 303—307.
- Symonides E. 1974 — Populations of *Spergula vernalis* Willd. from different dune biotopes of the Toruń Basin — Ekol. pol. 22: 417—440.
- Symonides E. 1978 — Numbers, distribution and specific composition of diaspores in the soils of plant association *Spergulo-Corynephorretum* — Ekol. pol. 27: 111—122.
- Symonides E. 1983 — Population size regulation as a result of intra-population interactions. I. Effect of density on survival and development of individuals of *Erophila verna* (L.) C. A. M. — Ekol. pol. 31: 839—882.
- Symonides E. 1984 — Population size regulation as a result of intra-population interactions. III. Effect of *Erophila verna* (L.) C. A. M. population density on the abundance of the new generation of seedlings. Summing-up conclusions — Ekol. pol. 32: 557—580.
- Symonides E. 1985 — Population structure of psammophyte vegetation (W: The population structure of vegetation. Red. J. White) — Junk, Dordrecht, 265—291.
- Symonides E. 1986 — Seed bank in old-field successional ecosystems — Ekol. pol. 34: 3—29.
- Symonides E. 1987a — Strategia reprodukcyjna terofitów. I. Teoretyczny model strategii optymalnej — Wiad. ekol. 33: 104—135.
- Symonides E. 1987b — Strategia reprodukcyjna terofitów. II. Amfikarpia i ewolucja strategii „pesymistycznej” — Wiad. ekol. 33: 137—160.
- Symonides E. 1988a — The ecology and evolution of annual plants in disturbed environments — Vegetatio, 70: 21—31.
- Symonides E. 1988b — Population dynamics of annual plants (W: Plant population biology. Red. M. J. Hutchings, A. J. Davy, A. R. Watkinson) — Symp. Br. Ecol. Soc. 28, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 221—248.
- Templeton A. R., Levin D. A. 1979 — Evolutionary consequences of seed pools — Am. Nat. 114: 232—249.
- Thompson K. 1978 — The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients — J. Biogeogr. 5: 425—430.
- Thompson K., Grime J. P. 1974 — Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats — J. Ecol. 67: 893—921.
- Thompson P. A. 1975 — Characterization of the germination responses of *Silene dioica* (L.) Clairv. populations from Europe — Ann. Bot. 39: 1—19.
- Toole E. H., Brown E. 1946 — Final results of the Duvel buried seed experiment — J. agric. Res. 72: 201—210.
- Ungar I. A. 1987 — Population ecology of halophyte seeds — Bot. Rev. 53: 301—334.
- Ungar I. A., Brenwer D. K., McGran D. C. 1979 — The distribution and growth of *Salicornia europaea* on an inland salt pan — Ecology, 60: 329—336.

- Venable D. L., Lawlor L. 1980 — Delay germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time — *Oecologia* (Berl.), 46: 272—282.
- Venable D. L., Levin D. A. 1985 — Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination and dispersal — *J. Ecol.* 73: 133—145.
- Wareing P. F., Saunders P. F. 1971 — Hormones and dormancy — *Annu. Rev. Plant Physiol.* 22: 261—288.
- Watkinson A. R., Harper J. L. 1978 — The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations — *J. Ecol.* 66: 15—33.
- Went F. W. 1973 — Competition among plants — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70: 585—590.
- Westoby M. 1981 — How diversified seed germination is selected — *Am. Nat.* 118: 882—885.
- Whigham D. F. 1984 — The effect of competition and nutrient availability on the growth and reproduction of *Ipomoea hederacea* in an abandoned old field — *J. Ecol.* 72: 721—730.
- Willson M. F. 1983 — Plant reproductive ecology — J. Willey and Sons, New York, ss. 282.
- Winsor J. 1983 — Persistence by habitat dominance in the annual *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*) — *J. Ecol.* 71: 451—466.
- Woodmansee R. G., Duncan D. A. 1980 — Nitrogen and phosphorus dynamics and budgets in annual grassland — *Ecology*, 61: 893—904.
- Zeide B. 1978 — Reproductive behaviour of plants in time — *Am. Nat.* 112: 636—639.
- Zimmerman H., Cook S. 1985 — Pollinator foraging, experimental nectar-robbing and plant fitness in *Impatiens capensis* — *Am. Midl. Nat.* 113: 84—92.

## Summary

The paper aims to discuss: (1) possible links between the presence or absence of long-lived, gradually germinating seeds and conditions of the environment in which annual species have lived and evolved, (2) the causes, as well as demographic and evolutionary consequences of seed polymorphism in respect of their dormancy. The survey of literature on seed behaviour of annual plants enables to draw following conclusions.

Firstly, persistent seed bank as a character that increases fitness of semelparous plant in unstable environment has been formed independently in the course of evolution of a number of species and under the influence of various selective forces. Hence similar behaviour of seeds produced by therophytes in such different ecosystems, as: arable fields, wastelands, hot deserts, alpine zone and saline habitats (cf. J. M. Baskin and C. C. Baskin 1983b, Freas and Kemp 1983, Klemow and Raynal 1983, Reynolds 1984, Ungar 1987).

Secondly, even though persistent bank of polymorphic seeds is characteristic of many annual species, it is not the only mechanism that enables to achieve the reproductive success in unpredictable environment (cf. Symonides 1988a). However, theoretically assumed seed ability to disperse easily is not necessarily an alternative to their prolonged innate dormancy. The case of *Gymnarrhena micrantha* and *Erophila verna* indicates that in the course of annual evolution at least two other pathways to minimize reproduction risk have been formed: amphicarp and efficient induced dormancy coupled with plastic allocation of resources to growth and reproduction (Evenari et al. 1977, Symonides 1983).

Thirdly, different seed behaviour could have developed in response to single selective forces, as indicated by the presence of persistent seed bank in some species and its lack in others from the same environment (cf. Roberts and Boddrell 1983). On the other hand, the coexistence of species with different seed behaviour does not mean that in the past they evolved under the influence of the same selective forces. Hence, prolonged seed dormancy may often rather testify to the evolutionary pathway of a species than be a component of fitness under current environmental conditions, in which it is of no adaptive value.

Fourthly, in many annuals seed polymorphism in respect of dormancy overlaps with their

diversified response to germination stimuli, hence two or more cohorts of seedlings appear in the growing season (Arthur et al. 1973, Solbrig and Rollins 1977, Klemow and Raynal 1983). Dual seed polymorphism additionally ensures offspring success, although pre-determines diversified chance of further development of single progeny.

Fifthly, most annuals, whose seeds may survive in soil for less than one year, form transient seed bank; only exceptionally seeds are capable of the germination immediately after falling on wet substrate (Auge and Mahn 1988). The period of seed dormancy in the transient bank is usually diversified, hence in the growing season two, three or more cohorts appear (Marks and Prince 1981, Mack and Pyke 1983, 1984, Dolan and Sharitz 1984). Short seed dormancy undoubtedly increases individual fitness in seasonally variable environments, but has a little value in unpredictable conditions.

At last, the recent studies have proved that many therophytes have multi-generation populations with complex age and size structures, just as many perennials. Hence the term "annual plant" should be restricted to these species that complete their life cycle in a year and do not have persistent seed banks.

Among the reasons for which natural selection favours seed somatic polymorphism, besides unpredictable fluctuations of abiotic environmental factors, following have been recently mentioned: (1) population density variable in years, which irrespective of a source invokes the change in fitness level of individuals (Bulmer 1984, Hanski 1988), (2) sib-competition, regardless of the presence or absence of fluctuations in population density, but assuming that endogenous factors are responsible for seed dormancy (Ellner 1987), and (3) interspecific competition under the weather conditions which are unfavourable, hence decreasing survival and fecundity of individuals of one species being at the same time favourable to its competitors (Grubb 1987, Chesson and Huntly 1988).

The role of persistent seed bank as an evolutionary filter, mechanism that buffers the influence of variable environment, and memory source of the direction of natural selection in past generations has been discussed many times, even though there is no empirical proof of these concepts. Only the fact that in many species of annual plants generations overlap due to diversified period of seed dormancy has been found so far.

Undoubtedly, the chance to convey genetic material to future generations grows with an increase in the level of seed polymorphism in respect of their dormancy, especially in unstable environments. Individual fitness rises even more if gradual seed germination in many-years' cycle is associated with the presence of two or more cohorts in a year. Thus, dual seed polymorphism not only minimized death risk of offsprings, but also increases fecundity of survivors. Such a statement is justified by an increase in individual differentiation as a result of their gradual appearance, with respect to their size, biomass and phase of phenological development, followed by nutrient requirements, competitive ability and tolerance to unfavourable environmental conditions (cf. Dolan and Sharitz 1984). This decreases competitive pressure between individuals (siblings included) and enables better exploitation of environmental resources. It is worth mentioning that differentiation among offsprings as an adaptation has been often discussed by theoreticians (e.g. Levins 1968, Cooper and Kaplan 1982, Maynard Smith 1982, Kaplan and Cooper 1984, Łomnicki 1988).

Seed bank and their dormancy polymorphism play also an essential role in the functioning of a population, a phytocoenose and a biocoenose as such because:

1. differentiation of individuals as a result of their gradual appearance may be an important agent that regulates population density and stabilizes its size (Łomnicki 1980);
2. seed bank in soil as a source of potential individuals and genes enables population to survive through unfavourable periods, and in consequence increases the stability of species composition of a phytocoenoses, especially those that are mainly composed of annuals (cf. J. M. Baskin and C. C. Baskin 1985a, Chesson and Huntly 1988, and references therein);
3. the ability to survive highly unfavourable conditions in a form of seed bank considerably

increases the range of habitats that are accessible to therophytes and determines their important role in the course of early stages of, especially primary, succession (cf. Symonides 1985, Grubb 1987);

4. persistence of a population as a biocoenose component, and differentiation of phenological development of individuals may stabilize size of herbivore populations, like those of specialized insects that forage on pollen or seeds of annual plants (Silvertown 1987, and references therein).

(wpłynęło: 21 XI 1988 r.)