

TOMASZ SZKRZYDŁOWSKI

Czasowe i przestrzenne relacje między nasionami i siewkami drzew w buczynie karpackiej

Temporal and spatial relationship between seeds and seedlings
in the Carpathian beech forest

ABSTRACT

Szkrzydłowski T. 2008. Czasowe i przestrzenne relacje między nasionami i siewkami drzew w buczynie karpackiej. Sylwan 10: 41-47.

The research was conducted in beech-fir and beech stands in the territory of the Babiogórski and Ojcowski national parks. The obtained results showed that the density of seedlings after the autumn seed fall was small. The seed fraction from which seedlings emerged did not exceed 8%. In the Babiogórski National Park, no spatial relationship was found between seed and seedling abundance. However, such relationship was found in beech and sycamore in the Ojcowski National Park during one season. This was associated with a lower density of seed predating rodents in the forests around Ojców than on the Babia Góra and the specificity of the environmental providing a wide variety of living conditions for small mammals.

KEY WORDS

seeds survival, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*

ADDRESSES

Tomasz Szkrzydłowski – Tatrzański Park Narodowy;
e-mail: skrzydlowski@tpn.pl

Wstęp

Drzewa charakteryzuje wzorzec przeżywalności opisany przez krzywą wyraźnie wklęsłą [Harcombe 1987]. Oznacza to, że najmniejsza przeżywalność występuje u nasion, a następnie u siewek, nalotów i osobników dojrzałych [Falińska 1996]. W populacjach roślinnych przestrzenna i czasowa zależność między płodnością (liczbą nasion) a rozrodczością (liczbą siewek) nie zawsze ma jednak prosty przebieg [Janzen 1970; Crawley 1992; Houle 1992, 1994]. Czynniki środowiskowe oddziałujące zarówno przed opadnięciem nasion (w mniejszym stopniu), jak i po ich opadnięciu na dno lasu, redukują liczbę nasion zdolnych do kiełkowania oraz doprowadzają do różnicowania się wzorca rozmieszczenia siewek w stosunku do pierwotnego wzorca rozmieszczenia nasion. Należy również uwzględnić zjawisko rozsiewania nasion przez ptaki i gryznie, których aktywność przesądza niekiedy o sukcesie rozrodczym drzew [Johnson, Adkisson 1984; Jensen i in. 1986; Stapanian 1986; Willson, Whelan 1990; Hutchins i in. 1996; Hoshizaki i in. 1997]. W miejscach o dużym zagęszczeniu nasion może pojawić się mniej siewek niż w miejscach, w których nasiona były nieliczne [Janzen 1970; Hubbell 1980]. Dotyczy to także zmienności w czasie – w latach, w których jest dużo nasion, może się pojawić niewiele siewek [Watt 1923; Schupp 1995; Hoshizaki i in. 1997; Topoliantz, Ponge 2000].

Material i metody

TEREN BADAŃ. Badania prowadzono w drzewostanach bukowych i mieszanych z przewagą buka na Żarnówce w Babiogórskim Parku Narodowym (BgPN) oraz Chełmowej Górze w Ojcowskim Parku Narodowym (OPN). W obu przypadkach dominującym zespołem leśnym jest żyzna buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* [Celiński, Wojterski 1983; Michalik 1987]. W drzewostanie na Żarnówce przeważa buk (57,2%). Obok niego występują jodła (18,9%) i świerk (23,9%) [Szewczyk 2001]. Na powierzchni „Chełmowa Góra” udział ilościowy buka wynosi nieco ponad 69%. Pozostałe liczniej występujące gatunki to jawor, jodła i sosna [Skawiński 1987; Szkrzydłowski 2002].

PRACE TERENOWE I KAMERALNE. W Babiogórskim Parku Narodowym badania prowadzone były od 1995 roku w oparciu o 16, a od roku 1998 – 25 stałych powierzchni badawczych. W roku 1999 liczbę powierzchni zwiększono do 48. Na terenie Ojcowskiego Parku Narodowego obserwacje prowadzone były w latach 1999-2001 na 32 powierzchniach.

W celu oceny zmienności czasowej i przestrzennej obsiewu nasion poszczególnych gatunków drzew wystawiono na wspomnianych powierzchniach, w siatce kwadratów (20×20 m) koliste chwytaki o powierzchni 0,5 m² [Masaki i in. 1994].

Opadłe nasiona buka zostały policzone i (z wyjątkiem zbioru z lat 1995/1996) podzielone na cztery kategorie: pełne (prawidłowo wykształcone), puste, uszkodzone przez owady oraz uszkodzone przez kręgowce w koronach drzew (najprawdopodobniej przez ptaki).

W BgPN informacje o siewkach zebrano z powierzchni sąsiadujących z chwytakami stosując równolegle dwie metody. Pierwsza z nich uwzględniała liczenie siewek wyłącznie na 16 stałych powierzchniach (metoda ta stosowana była przez cały okres badań), natomiast drugą metodę zastosowano na 48 powierzchniach w latach 1999-2001. Polegała ona na liczeniu siewek na dwóch powierzchniach kołowych (0,5 m²) znajdujących się w bezpośrednim sąsiedztwie chwytaków. W OPN zastosowano jedynie drugą metodę. Szczegółowe zagadnienia metodyczne, dotyczące kształtu powierzchni oraz sposobu zbierania z nich danych znajdują się w pracach Szewczyka [2001] i Szkrzydłowskiego [2002].

Do obliczenia siły związków przestrzennych między nasionami a siewkami w poszczególnych latach zastosowano współczynnik korelacji rang Spearmana (test nieparametryczny). W obliczeniach nie uwzględniono lat 1996-1997, ponieważ w tym okresie zebrano tylko pojedyncze nasiona.

Wyniki

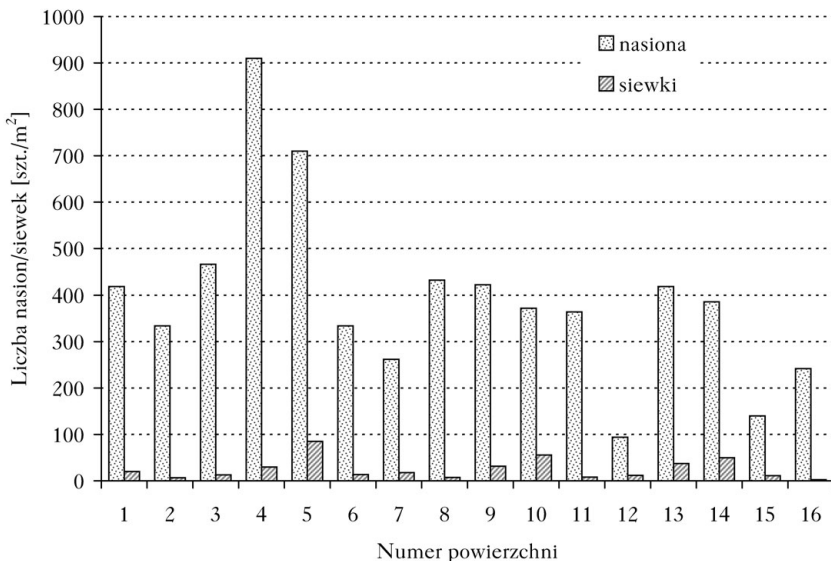
ZAGĘSZCZENIE SIEWEK. W BgPN zagęszczenie siewek w poszczególnych latach znacznie różniło się między sobą, co w różnym stopniu odzwierciedlało wielkość opadu nasion. Największe średnie zagęszczenie siewek buka zanotowano w roku 1996, kiedy wyniosło ono 25,07 szt./m², co stanowiło 6,13% średniego zagęszczenia nasion opadłych na ziemię w sezonie 1995/1996. W latach 1999 i 2000 wynosiło ono odpowiednio 0,03 szt./m² oraz 3,08 szt./m². W stosunku do zagęszczenia nasion było to 0,2% wszystkich nasion i 0,4% nasion pełnych w sezonie 1998/1999 oraz 1,74% wszystkich nasion i 2,24% nasion pełnych w sezonie 1999/2000. Znacznie wyższe wartości średniego zagęszczenia dla roku 2000 otrzymano z 48 powierzchni; 11,71 szt./m², co odpowiada 6,61% wszystkich nasion i 8,53% nasion pełnych. W tym miejscu należy jednak zaznaczyć, że liczenie siewek na 48 powierzchniach przeprowadzono 4 maja (bezpośrednio po zejściu śniegu), a zatem dwa miesiące wcześniej niż na 16 stałych powierzchniach doświadczalnych. W roku 2001 nie stwierdzono żadnych siewek buka.

W OPN w roku 2000 średnie zagęszczenia siewek buka wyniosło 3,56 szt./m². Wartość ta stanowi 7,73% wszystkich nasion i 12,66% nasion pełnych, jakie opadły w sezonie 1999/2000. W roku 2001 zagęszczenie siewek wyniosło natomiast 1,25 szt./m², co stanowiło 5,90% wszystkich nasion i 35,71% nasion pełnych z okresu 2000/2001.

Średnie zagęszczenie siewek jodły, które obserwowano jedynie w BgPN, zmieniało się w poszczególnych latach w znacznie mniejszym zakresie niż zagęszczenie siewek buka. W roku 1996 pojawiło się średnio 0,55 szt./m², a w roku 1999 – 0,25 szt./m². Najwyższe (2,42 szt./m²) zagęszczenie siewek zanotowano w roku 2000. Nieco wyższe zagęszczenie siewek (3,5 szt./m²) otrzymano w wyniku majowego (04.05.2000) liczenia na wszystkich 48 powierzchniach. W roku 2001 nie zanotowano żadnych siewek tego gatunku. Podane wyżej wartości zagęszczenia siewek odpowiadają zazwyczaj tylko nieznacznej części nasion opadłych jesienią. W sezonie 1995/1996, w którym licznie pojawiły się nasiona jodły, siewki powstały tylko z 3,39% nasion. Podobnie było w roku 1999, w którym siewki stanowiły zaledwie 3,2% nasion. Po uwzględnieniu jednak nasion zdrowych wartość ta wzrosła do 16,89%. Najwyższy udział siewek w stosunku do liczby opadłych nasion zanotowano w roku 2000. Siewki powstały wówczas z 13,33% nasion. Jeżeli uwzględnimy tylko nasiona zdrowe, udział ten był znacznie wyższy i wyniósł 26,34%.

W okresie prowadzonych badań (1995-2001) w BgPN siewki świerka pojawiały się tylko raz, w roku 1996. Ich zagęszczenie było jednak bardzo małe i wyniosło 0,10 szt./m², co stanowiło 0,28% zagęszczenia nasion. Z kolei w OPN wartości średniego zagęszczenia siewek jawora kształtowały się na poziomie 2,75 szt./m² w roku 2000 oraz 5,19 szt./m² w 2001. Było to 15,77% wszystkich i 27,83% pełnych nasion z sezonu 1999/2000 oraz odpowiednio 47,70% i 79,12% dla nasion z sezonu 2000/2001.

ZWIĄZEK PRZESTRZENNY MIĘDZY ZAGĘSZCZENIEM NASION A ZAGĘSZCZENIEM SIEWEK. Na podstawie zebranych danych z powierzchni doświadczalnych w BgPN nie stwierdzono związku



Ryc. 1.

Zagęszczenie nasion i siewek buka na 16 stałych powierzchniach w BgPN w sezonie 1995/1996

Density of beech seeds and seedlings on 16 permanent plots in the Babiogórski National Park in the 1995/1996 season

między zagęszczeniem bukwi (wszystkich nasion i nasion pełnych) a siewek. Otrzymane korelacje okazały się nieistotne statystycznie. Najbliższy istotności był wynik dla sezonu 1995/1996, w którym współczynnik korelacji wyniósł 0,49 przy poziomie istotności $p=0,054$ (ryc. 1).

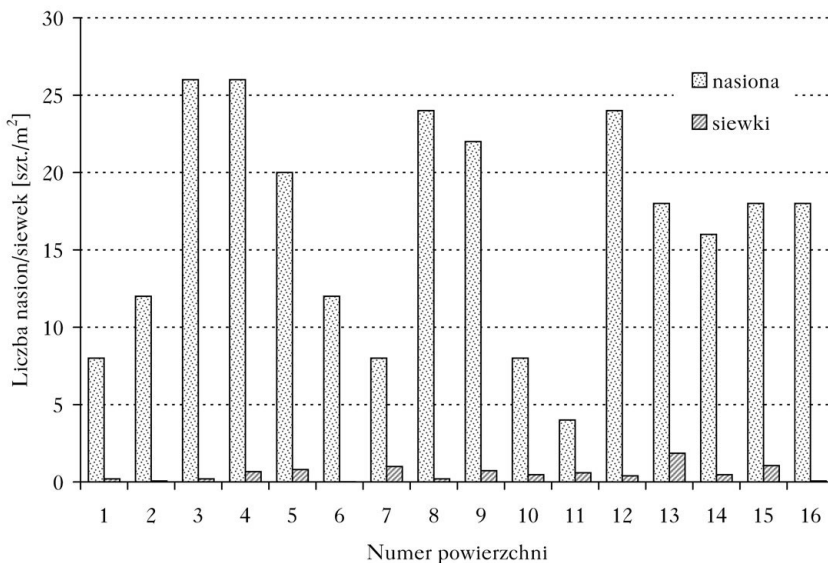
W OPN, w sezonie 1999/2000, otrzymany współczynnik korelacji między zagęszczeniem bukwi i siewek okazał się również statystycznie nieistotny. Z kolei w sezonie 2000/2001 otrzymane wyniki analizy korelacji były wprawdzie istotne statystycznie, ale ich wartości były niskie: $r=0,37$ i $p=0,037$ przy uwzględnieniu wszystkich nasion oraz $r=0,46$ i $p=0,008$ dla nasion pełnych. W przeciwieństwie do roku poprzedniego uzyskane wyniki oparte są jednak na bardzo małych wartościach zagęszczenia nasion i siewek.

Wyniki analizy korelacji rang Spearmana opisujące relacje między zagęszczeniami nasion a siewek jodły okazały się nieistotne statystycznie (ryc. 2). Dotyczy to wszystkich badanych sezonów i odnosi się do zagęszczenia obu kategorii nasion. Bliższe istotności były wyniki oparte na liczeniach siewek na 48 powierzchniach ($r=0,237$; $p=0,104$ – dla wszystkich nasion, $r=0,25$; $p=0,07$ – dla nasion pełnych).

W przypadku świerka, ze względu na bardzo niskie zagęszczenie siewek, nie przeprowadzono analizy. Dla jawora uzyskano natomiast podobne wyniki jak dla buka. W pierwszym sezonie (1999/2000) korelacja okazała się statystycznie nieistotna, podczas gdy w latach 2000/2001 wykazano wynik statystycznie istotny, ale wartości współczynnika korelacji były niskie ($r=0,376$ i $p=0,034$ – dla wszystkich nasion oraz $r=0,378$ i $p=0,033$ dla nasion pełnych).

Dyskusja

Badania prowadzone w buczynach babiogórskich i ojcowskich potwierdzają tezę o niewielkiej na ogół przeżywalności nasion. Nawet w latach urodzaju zwykle tylko kilka procent z nich kiełkuje i wytwarza siewki. Zbliżone wartości przeżywalności bukwi do tych, jakie uzyskano



Ryc. 2.

Zagęszczenie nasion i siewek jodły na 16 stałych powierzchniach w BgPN w sezonie 1995/1996
Density of fir seeds and seedlings on 16 permanent plots in the Babiogórski National Park in the 1995/1996 season

w lasach babiogórskich, otrzymał także Jensen [1985]. Na podstawie dziesięcioletniego okresu badań prowadzonych w buczynach Danii autor wykazał, że podczas trzech lat nasiennych, jakie wystąpiły w tym czasie, wykształciło się: 9,5%, 6,0% oraz 81,5% siewek. Choć ta ostatnia wartość jest bardzo interesująca z ekologicznego punktu widzenia, autor nie podaje interpretacji tego zjawiska [Jensen 1985]. W latach nieurodzaju nasion, ich przeżywalność była szczególnie niska. W rezultacie, w tych okresach pojawiło się od 0,0% do 1,0% siewek. Informacje o przeżywalności bukwi można znaleźć również w pracy Nielsena [1977], z której wynika, że w roku nasiennym (300 nasion/m²) stwierdzono jedynie 0,4 siewki/m². Również w przypadku jodły w lasach babiogórskich tylko niewielki procent nasion wykształciło siewki. Zjawisko to nie jest niczym niezwykłym w populacjach roślinnych. Można je zaobserwować u wielu gatunków drzew strefy umiarkowanej. Potwierdzeniem są chociażby wyniki badań nad grabem oraz klonami japońskimi, u których stwierdzono, że w następstwie kolejnych lat nasiennych, siewki powstały jedynie z 5,5-11,2% nasion grabu [Shibata, Nakashizuka 1995] oraz z 7,0-16% nasion klonów [Tanaka 1995].

Z obserwacji prowadzonych w BgPN i w OPN wynika, że istnieje kilka zasadniczych czynników ograniczających kiełkowanie nasion oraz różnicujących wzajemne relacje przestrzenne między nasionami a siewkami (obecność nasion płonnych, grubość i czas zalegania pokrywy śnieżnej, uszkodzanie nasion przez owady i kręgowce w koronach drzew oraz przez grzyby i gryzienie na dnie lasu) [Skrzydłowski 2002]. Wpływ dużych ssaków (zwierzyny płowej, dzików i niedźwiedzi) na powierzchnię w BgPN na nasiona jest prawdopodobnie niewielki. Wymienione czynniki są charakterystyczne dla wielu gatunków drzew strefy klimatu umiarkowanego [Gardner 1977 za Cavers 1983; Nakashizuka i in. 1995]. Intensywność ich wystąpienia zależy przede wszystkim od liczby nasion wytworzonych w danym roku przez określony gatunek drzewa [Nielsen 1977; Skrzydłowski 2001, 2002].

W latach nieurodzaju nasion większość z nich jest pustych, co jest najistotniejszą przyczyną ograniczającą powstawanie odnowień naturalnych. Z kolei w latach nasiennych za brak odnowień odpowiedzialne są przede wszystkim czynniki biotyczne (zwierzęta, grzyby). Spośród zwierząt największe znaczenie należy przypisać gryzoniom żerującym na dnie lasu [Jensen 1982, 1985; Skrzydłowski 2001, 2002]. Ich aktywność związana jest nie tylko ze zjedaniem nasion, ale także z ich przemieszczaniem i magazynowaniem [Harper 1990; Akashi 1997]. Aktywność ta powoduje, że gryzienie w przeciwieństwie do zwierząt żerujących w koronach drzew przyczyniają się w znacznie większym stopniu do różnicowania wzorca rozmieszczenia siewek [Harper 1990].

W dolnej części Chełmowej Góry, gdzie lasy sąsiadują z łąkami, gryzienie znajdują dogodne miejsca do życia. W tej części powierzchni badawczej zwierzęta te zabierały niemal wszystkie nasiona, podczas gdy na wierzchołku wewnątrz lasu, mimo iż znajdowało się więcej nasion atrakcyjnych dla gryzoni, ich presja była mniejsza. Zjawisko to z pewnością tłumaczy większą przeżywalność bukwi, a zwłaszcza nasion jawora tam, gdzie spadło ich więcej. Istotny wpływ na przeżywalność nasion pełnych w sezonie 2000/2001 miał dodatkowo fakt, że zagęszczenie gryzoni było kilka razy niższe niż w poprzednim okresie [Skrzydłowski 2002].

Na powierzchni babiogórskiej, którą porasta zwarty kompleks leśny o stosunkowo małej mozaikowości środowisk, gryzienie znacznie redukuje liczbę nasion, nie wpływają jednak tak wyraźnie na różnicowanie się wzorca ich rozmieszczenia. To z kolei sprawia, że w latach urodzaju bukwi, większość z nich przeżywa w miejscach, gdzie było ich więcej. Relacje przestrzenne i czasowe między zagęszczeniem nasion i siewek u jodły są nieco bardziej skomplikowane, ponieważ losy nasion pozostają w związku z obfitością obsiewu nasion buka.

Wnioski

- ✚ Zagęszczenie siewek buka, jodły i świerka w BgPN było niskie, przy czym frakcja nasion, z których powstały siewki, nie przekroczyła 8%. Wyższa przeżywalność nasion pełnych buka w OPN niż BgPN wiąże się ze specyfiką warunków środowiskowych oraz z mniejszym zagęszczeniem gryzoni w lasach Ojcowa.
- ✚ Na podstawie uzyskanych wyników nie stwierdzono związku przestrzennego między zagęszczeniem nasion buka, jodły i świerka w lasach babiogórskich a zagęszczeniem siewek. Badane zależności wykazano natomiast dla jawora i buka w jednym sezonie badawczym na powierzchni w OPN, co ma związek z intensywnością presji gryzoni.

Literatura

- Akashi N. 1997. Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* in a cool temperate forest in western Japan. *Ecological Research* 12: 159-165.
- Cavers P. B. 1983. Seed demography. *Can. J. Bot.*, 61(12): 3578-3590.
- Celiński F., Wojterski T. 1983. Szata roślinna Babiej Góry. W: Zabierowski K. [red.] Park Narodowy na Babiej Górze. Przyroda i człowiek. PWN, Warszawa: 121-178
- Crawley J. M. 1992. Seed Predators and Plant Population Dynamics. W: Fenner M. (red.) Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. CABI, Wallingford: 157-191
- Falińska K. 1996. Ekologia roślin. PWN, Warszawa.
- Harcombe A. P. 1987. Tree Death: Cause and Consequence. *BioScience* 37 (8): 557-568.
- Harper L. J. 1990. Population Biology of Plants. Academic Press. New York.
- Hoshizaki K., Suzuki W., Sasaki S. 1997. Impacts of secondary seed dispersal and herbivore on seedling survival in *Aesculus turbinata*. *Journal of Vegetation Science* 8: 735-742.
- Houle G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 80: 99-108.
- Houle G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species – *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. *Journal of Ecology* 82: 39-53.
- Hubbell S. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Hutchins H. E., Hutchins S. A., Liu B. 1996. The role of birds and mammals in Korean pine (*Pinus koreanensis*) regeneration dynamics. *Oecologia* 107: 120-130.
- Janzen D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Jensen T. S. 1982. Seed Production and Outbreaks of Non-Cyclic Rodent Populations in Deciduous Forests. *Oecologia* 54: 184-192.
- Jensen T. S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* 44: 149-156.
- Johnson W. C., Adkisson C. S. 1984. Dispersal of Beech Nuts by Blue Jays in Fragmented Landscapes. *Am. Midl. Nat.* 113 (2): 319-324.
- Masaki T., Kominami Y., Nakashizuka T. 1994. Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75: 1903-1910.
- Michalik S. 1987. Zbiorowiska roślinne stałej powierzchni badawczej „Chełmowa Góra” w Ojcowskim Parku Narodowym. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*. 79-88.
- Nakashizuka T., Iida S., Masaki T., Shibata M., Tanaka H. 1995. Evaluating increased fitness through dispersal: a comparative study on tree populations in a temperate forest, Japan. *Ecoscience* 2 (3): 245-251.
- Nielsen B. O. 1977. Beech seeds as an ecosystem compartment. *Oikos* 29: 268-274.
- Schupp E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82 (3): 399-409.
- Shibata M., Nakashizuka T. 1995. Seed and Seedling Demography of Four Co-Occurring *Carpinus* Species in a Temperate Deciduous Forest. *Ecology* 76 (4): 1099-1108.
- Skawiński P. 1987. Budowa i struktura drzewostanu na powierzchni badawczej „Chełmowa Góra” w Ojcowskim Parku Narodowym. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*. 69-77.
- Szkrzydłowski T. 2001. Wpływ gryzoni na naturalne odnawianie się drzew i krzewów w zbiorowiskach leśnych. *Sylwan* 12: 93-102.
- Szkrzydłowski T. 2002. Analiza mechanizmów kształtujących zmienność przestrzenną i czasową pojawiania się odnowień w naturalnych lasach bukowych. Praca doktorska. Katedra Botaniki Leśnej i Ochrony Przyrody AR w Krakowie.

- Stapanian M. A. 1986. Seed dispersal by birds and squirrels in the deciduous forest of the United States. W: Estrada A., Fleming T. H. Frugivores and seed dispersal: 225-236.
- Szewczyk J. 2001. Uwarunkowania procesu odnowienia lasu w naturalnych drzewostanach bukowych. Praca doktorska. Katedra Botaniki Leśnej i Ochrony Przyrody AR w Krakowie.
- Tanaka H. 1995. Seed demography of three co-occurring *Acer* species in a Japanese temperate deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 6: 887-896.
- Topoliantz S., Ponge J.-F. 2000. Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth forest. *Journal of Vegetation Science* 11: 369-374.
- Watt A. S. 1923. On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. *J. Ecol.* 11: 1-148.
- Willson M. F., Whelan C. J. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.

SUMMARY

Temporal and spatial relationship between seeds and seedlings in the Carpathian beech forest

In 1995-2001, the research was conducted aimed to determine the survival of seeds of tree species forming the Carpathian beech forests under the lower montane zone (Babiogórski National Park) and upland (Ojcowski National Park) conditions. The obtained results confirmed the hypothesis formulated by many authors dealing with tree demography in the temperate climatic zone.

As a result of successive poor seed years, there were merely several to several dozen or so percent of beech, fir or spruce seedlings in the Babia Góra forests produced. On the Ojców plot, the number of seeds that survived was slightly higher which was best seen in the case of sycamore. This was due to the fact that in the investigated period the density of rodents, which were largely responsible for seed consumption and transportation in the Ojcowski National Park were higher than in the Babia Góra forests. Also, a mosaic of habitats and forest fragmentation around Ojców was of great significance; they provided a wide variety of living conditions for those small mammals. In the neighbourhood of meadows, the rodent pressure was much greater than inside the forest where seeds were more abundant. Such behaviour of small mammals resulted from the fact that safety was of greater importance to them than the attractive food source.

Another important reason behind the research was to determine the temporal and spatial relationship between seed and seedling densities of different tree species. No such relationship was found in most of the cases. A larger number of seeds corresponded to a larger number of beech and sycamore seedlings during one season in the Ojcowski National Park. The causes of higher seed survival in the Ojcowski National Park relative to the Babiogórski National Park were the same as those mentioned above.