

MICHAŁ BOGDZIEWICZ, ALEKSANDRA WRÓBEL

*Uniwersytet im. Adama Mickiewicza
Zakład Zoologii Systematycznej
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: michalbogdziewicz@gmail.com
wrobel_a1@wp.pl*

EKOLOGICZNE ASPEKTY LAT NASIENNYCH U DRZEW*

WSTĘP

Zależności występujące między organizmami, obok czynników abiotycznych, miały ogromne znaczenie dla ewolucji wszystkich istot żywych i w dużej mierze ukształtowały wiele ich cech. Populacje jednych gatunków wpływają w jakiś sposób na populacje gatunków z nimi współbytujących, a wcale nie rzadko, na charakter tego oddziaływania wpływają pośrednio inne organizmy. Zależność pomiędzy dwoma gatunkami może mieć charakter skrajnie antagonistyczny, np. układ pomiędzy wilkiem a jeleniem, czy rysem a sarną. W takim wypadku organizm numer jeden wyraźnie cierpi na skutek działalności organizmu numer dwa. Z tak jednostronnego układu przechodzimy przez gradient coraz mniej niekorzystnych układów, przez neutralność, w której organizmy są wobec siebie w pewnym stopniu obojętne, do mutualizmu. W tym przypadku oba gatunki odnoszą korzyść ze wzajemnej działalności. Wszystkim dobrze znane są tak skrajne przykłady mutualizmu, jak nasz ludzki układ z bakteriami jelitowymi, czy współpraca fasoli i bakterii asymilującej dla niej azot. W gradiencie tych oddziaływań mieszczą się też interakcje pomiędzy wieloma gatunkami roślin a ich potencjalnymi nasionożercami. Zależnie od kontekstu ekologicznego (ZWOLAK i CRONE 2012) może być to zależność zarówno antagonistyczna (zjadanie nasion), jak i mutualistyczna (rozpraszanie nasion). Orga-

nizmy wzajemnie wpływają na swoją przeżywalność, a przez to na dobór naturalny, który doprowadził do powstania u nich współcześnie występujących cech – jest to tzw. koewolucja, czyli współzależna ewolucja co najmniej dwóch gatunków, wskutek wzajemnego oddziaływania na siebie ich osobników.

Wiele gatunków drzew na całym świecie nie rozmnaża się każdego roku. Te gatunki rok w rok gromadzą energię, by potem w trakcie jednego sezonu wytworzyć setki tysięcy kwiatów, a następnie nasion. Takie masowe rozmnażanie odbywa się często w ogromnej skali i nazywane jest rokiem nasiennym. Największe zróżnicowanie gatunkowe roślin, u których występuje to zjawisko, pojawia się na średnich szerokościach geograficznych i na półkuli południowej, przy jego jednoczesnym zmniejszaniu się ku równikowi. Przykładem takich gatunków mogą być drzewa z rodziny bukowatych (Fagaceae), jak buki czy dęby. Synchronizacja ta może mieć charakter lokalny, regionalny, a nawet kontynentalny. W Europie były lata, gdy dęby kwitły tej samej wiosny zarówno w Rosji, Polsce, jak i Wielkiej Brytanii. Badania oparte na pomiarach wielkości słoju drzewnych pokazują, że istnieje zauważalna synchronizacja w przechodzeniu z rozwoju wegetatywnego do generatywnego u ogromnej ilości gatunków drzew półkuli północnej (KOENIG i KNOPS 1998). Rodzi się więc pyta-

*Praca finansowana z grantu MNiSW NN304 391 537.

nie: jakie czynniki środowiskowe wpłynęły na powstanie tak zagadkowego zjawiska? Do tej pory naukowcy postawili wiele hipotez,

które mogą tłumaczyć taką właśnie strategię rozrodczą roślin (KELLY 1994).

ULTYMATYWNE PRZYCZYNY WYSTĘPOWANIA LAT NASIENNYCH

Jednym z wyjaśnień jest hipoteza oparta na interakcji pomiędzy drzewami wydającymi nasiona a zjadającymi je organizmami. Przykładowo: duże, bogate w składniki pokarmowe nasiona buka (*Fagus sylvatica*) są oczywistym łakomym kąskiem dla żyjących w lasach myszy leśnych (*Apodemus flavicolis*), myszy zaroślowych (*Apodemus sylvaticus*) czy nornic rudych (*Myodes glareolus*). Potencjalnie więc te małe ssaki są ogromnym zagrożeniem dla próbującego rozmnożyć się drzewa. Odpowiednio duża populacja gryzoni mogłaby przecież zjeść wszystkie nasiona i w dłuższej perspektywie zakończyć egzystencję buków na danym terenie. Tak się jednak nie dzieje. Wiele do tej pory zebranych danych sugeruje, że jedną z ewolucyjnych korzyści lat nasiennych jest kontrolowanie populacji nasionożerców (ang. predator satiation hypothesis). W latach nasiennych buk potrafi zrzucić średnio ponad czterysta nasion na metr kwadratowy, co daje setki kilogramów pożywienia na hektar. Gryzonie, uwolnione jesienią spod czynnika ograniczającego wielkość ich populacji, jakim była dostępność pokarmu, zaczynają masowo się rozmnażać (OSTFELD i współaut. 1996). Zdarza się nawet, że rozmnażają się zimą, osiągając największe zagęszczenie w czasie nadchodzącego lata (PUCEK i współaut. 1993). Wtedy jednak nasion już nie ma. Kończy się więc dla nich okres pokarmowej obfitości i zaczyna ciężki okres, w którym zagęszczenia miejscowych populacji spadną niemal do zera. Jakie korzyści z tego wszystkiego odnosi buk? Potencjalnie, gdyby wydawał nasiona co roku, stały dopływ pokarmu utrzymywałby populacje nasionożerców na stabilnym, wysokim poziomie. Co za tym idzie, frakcja zjadanych przez gryzonie nasion mogłaby osiągnąć bardzo niekorzystną dla drzewa wielkość. Jednak dzięki okresowej produkcji opad nasion jest tak duży, że w danym momencie niewielka populacja gryzoni nie jest w stanie zjeść ich wszystkich. Następuje nasylenie konsumentów, a część nasion otrzymuje szansę „ucieczki” przed konsumpcją i wykiełkowania nadchodzącej wiosny.

Kolejną hipotetyczną, ewolucyjną korzyścią wynikającą z lat nasiennych jest zwiększe-

nie liczby nasion roznoszonych przez zwierzęta (ang. animal dispersal hypothesis). Zwierzęta magazynują pokarm na wiele sposobów (VANDER WALL 1990). W szerokim spektrum tych zachowań na jednym końcu jest znoszenie pokarmu w jedno miejsce, może być to na przykład nora znajdująca się w centrum arealu. Zwierzęta, które stosują taką strategię, zazwyczaj aktywnie bronią tego miejsca, a w czasie niekorzystnej pory roku systematycznie wyjadają zmagazynowane pożywienie. Takie zachowanie wydaje się być niekorzystne dla rośliny, która wytworzyła nasiona. Jeśli nawet jakaś ich część nie zostanie zjedzona, spoczywają one najczęściej zbyt głęboko pod powierzchnią ziemi, by mieć szansę na wykiełkowanie. Takim behawiorem wykazuje się między innymi pręgowiec amerykański (*Tamias striatus*) czy wiewiórka czerwona (*Tamiasciurus hudsonicus*). Innym typem strategii jest magazynowanie zapasów niezbyt głęboko, w bardzo wielu miejscach. Zwierzę zapamiętuje, gdzie schowało swoje nasiona i liczy, że ewentualni złodzieje ich nie znajdą lub znajdą ich bardzo mało. Nie jest jednak w stanie zapamiętać i odnaleźć wszystkich swoich kryjówek. Magazynuje też zawsze jak największą ilość pokarmu, gdyż nie jest w stanie przewidzieć, jak ostry będzie nadchodzący niekorzystny okres. Jeśli zima okaże się względnie łagodna, prawdopodobnym jest, że nie będzie potrzebowała wszystkich zmagazynowanych nasion. Taką strategię stosują na przykład myszy leśne, czy inny amerykański gatunek wiewiórki *Sciurus niger*. Na jak dużą skalę odbywa się to zjawisko, pokazuje przykład orzechówki popielatej (*Nucifraga columbiana*) z zachodniej części Stanów Zjednoczonych. W trakcie jednego sezonu tworzy ona nawet do trzydziestu tysięcy kryjówek zawierających łącznie do stu tysięcy nasion sosny *Pinus albicaulis* (ALCOCK 2001). Zasugerowano więc, że w czasie, gdy zwierzęta zostaną nasycone przez ogromny opad nasion, zwiększy się frakcja orzeszków przez nie magazynowanych oraz że zwiększą się odległości, na jakie będą one wynoszone. Mniejsza też będzie ilość kryjówek, z których nasiona zostaną zjedzone. O ile wiele zebranych przez

naukowców danych rzeczywiście potwierdza pierwszą część hipotezy, o tyle druga znalazła już dużo mniejsze poparcie empiryczne. Rzeczywiście, w latach nasiennych zwierzęta magazynują więcej nasion, lecz nie zawsze łączy się to z większym dystansem dyspersji (JANSEN i współaut. 2004, VANDER WALL 2010).

Pozostaje jeszcze pytanie: dlaczego w danych warunkach środowiskowych dobór naturalny faworyzuje rozsiewanie na dalekie odległości? Oczywiście funkcją zoochorii (czyli roznoszenia diaspor roślin przez zwierzęta) jest zwiększenie dystansu, na jaki mogą nasiona zostać oddalone od rośliny macierzystej. Poza możliwością rozprzestrzeniania się gatunku i kolonizacji nowych terenów, pozwala to przyszłym siewkom uciec przed zwiększoną śmiertelnością na jaką narażone są u podstawy drzewa-matki. Tam bowiem, poza zwiększoną konkurencją, czyli zagrożeniem śmiertelnością zależną od zagęszczenia, czeka na nie też większe prawdopodobieństwo ataku przez patogeny, które w dużym skupieniu występują przy dorosłej roślinie macierzystej (tzw. hipoteza Janzen'a-Conell'a). Patogeny wokół drzewa-matki są potencjalnie lepiej przystosowane do złamania bariery immunologicznej jej potomków. Dzieje się tak przez wielopokoleniowe przystosowanie do jej profilu genetycznego (oczywista różnica między długością wymiany pokoleń u drzew i np. bakterii czy grzybów). Wiele badań sugeruje również, że zwierzęta nie pozostawiają nasion w przypadkowych miejscach, a umieszczają je w mikrosiedliskach, gdzie zwiększone jest prawdopodobieństwo wykiełkowania (WENNY 2001). Podsumowując, w latach nasiennych większa liczba nasion zostaje rozniesiona przez zwierzęta, a ta część z nich, która została zakopana w odpowiednich mikrosiedliskach i doczekała tam spokojnie wiosny, otrzymała zwiększoną szansę na wykiełkowanie.

Hipoteza, która jest dobrze udokumentowana i posiada duże poparcie wśród naukowców (np. KELLY 1994, 2001; HOULE 1999; KELLY i SORK 2002), sugeruje zwiększoną efektywność zapylania w czasie lat nasiennych (ang. wind pollination hypothesis). Według niej, lata nasienne powinny być silnie wspierane przez dobór naturalny u gatunków, które mogą osiągnąć większą efektywność zapylania przez synchronizację kwitnienia. W tym kontekście mówi się głównie o gatunkach zapylanych przez wiatr, a w szczególności o tych, u których istotniejszą

niż samozapylenie rolę odgrywa zapylanie krzyżowe. Natomiast u roślin, których pyłek przenoszony jest głównie przez zwierzęta, zachodzi ryzyko nasycenia zapylaczy. Działa tu ta sama zasada, o której pisaliśmy wyżej w kontekście hipotezy nasycenia drapieżników. Mówiąc krótko, ogromna ilość kwiatów mogłaby przerosnąć możliwości miejscowej populacji zapylaczy i duża część organów generatywnych roślin nie zostałaby odwiedzona przez zwierzęta.

Oczywiście, nie dzieje się tak u wszystkich gatunków roślin. Istnieją dowody potwierdzające zwiększenie efektywności zapylania przez zwierzęta w czasie lat nasiennych (ang. animal pollination hypothesis). Dzieje się tak na przykład u pochodzącego ze wschodniej części Stanów Zjednoczonych gatunku rośliny kwitnącej *Frasera speciosa* (TAYLOR i INOUE 1985). Podobny mechanizm zaobserwowano też u panamskiego gatunku rośliny zielnej *Hybanthus prunifolius* (AUGSPURGER 1981). Taki system sprawdza się też u niektórych gatunków roślin zapylanych przez pszczoły z rodzaju *Apis* sp., które są masowo przyciągane do kwiatów, zwiększając efektywność zapylania rośliny. Z kolei w lasach tropikalnych, populacje zapylaczy drzew z rodziny Dipterocarpaceae, dzięki krótkiemu czasowi powstawania kolejnych pokoleń, unikają nasycania ogromną ilością kwiatów przez bardzo szybką odpowiedź w postaci wzrostu liczebności na zmasowane kwitnienie tych roślin. Zwiększony wysiłek w postaci wytworzenia większej ilości kwiatów daje nagrodę w postaci większego prawdopodobieństwa zapylenia. Wysoki udział zapylonych kwiatów sprawia, że drzewo nie marnuje części wysiłku reprodukcyjnego. Jest to tak zwana ekonomia skali.

Poza tymi trzema wiodącymi hipotezami zasugerowano jeszcze kilka wyjaśnień omawianego zjawiska. Nie znalazły one jednak aż tak silnego poparcia w danych jak twierdzenia omawiane wyżej. Sprawdzają się one jednak przynajmniej w części ekosystemów, w których były testowane. Warto na pewno wspomnieć tu o dwóch hipotezach wiążących lata nasienne z warunkami pogodowymi. Pierwsza z nich (ang. environmental prediction) sugeruje, że zmasowany wysiłek reprodukcyjny powinien odbyć się w latach, w których warunki pogodowe będą optymalne dla rozmnażania i w których późniejsza szansa na wykiełkowanie wzrośnie dzięki odpowiednim warunkom abiotycznym. Tu jednak nie zebrano zbyt wielu danych terenowych

potwierdzających taki mechanizm. Kolejna (ang. resource matching) postuluje podążanie lat nasiennych za zasobami dostępnymi dla rośliny. Dostępność energii warunkuje wielkość wysiłku włożonego w rozwój organów generatywnych. Bardzo prawdopodobne, że jest to mechanizm ważny dla wielu roślin, u których występuje masowe owocowanie.

Ważnym jest, aby podkreślić, że wszystkie te hipotezy nie muszą być rozpatrywane oddzielnie. Wręcz przeciwnie, mogą być komplementarne i nie wykluczać siebie nawzajem. Z doskonałym powodzeniem wszystkie omawiane oddziaływania mogą wpływać na eliminowanie corocznych kwitnięć na korzyść nieregularnych, występujących co kilka sezonów, lat nasiennych.

PRZYCZYNY BEZPOŚREDNIE WYSTĘPOWANIA LAT NASIENNYCH

Znamy już przypuszczalne ewolucyjne przyczyny omawianego zjawiska. Pozostaje jednak jeszcze jedno bardzo ciekawe pytanie, mianowicie: jak roślinom udaje się zsynchronizować kwitnienie na tak dużą skalę? Jednym z potencjalnych sposobów na synchronizację wielu osobników mogłaby być sygnalizacja chemiczna. Wiadomo, że rośliny wytwarzają i przesyłają różnego rodzaju związki chemiczne, na przykład w odpowiedzi na zgryzanie przez roślinożerców. Jednak, by taka komunikacja mogła zadziałać, rośliny musiałyby pozostawać w bliskiej odległości od siebie. Ten warunek bardzo często nie jest spełniany, zwłaszcza w pofragmentowanym przez człowieka środowisku. Mało prawdopodobnym wydaje się więc, że to komunikacja chemiczna odpowiada za synchronizację tak wielu osobników, w tak dużej skali. W roku 1997 ISAGI wraz z współpracownikami stworzyli prosty model tłumaczący, w jaki sposób mogłaby odbywać się synchronizacja kwitnienia roślin tego samego gatunku na danym obszarze. Model ten, później w dużej mierze rozwinięty przez SATAKE i IWASA (2000), zakłada powiązanie roślin przez pyłek. Mechanizm zatem kryje się w wzajemnej zależności roślin od produkowanych przez inne osobniki gamet. W skrócie: gdy roślinom z danej populacji uda się nazbierać odpowiednią ilość energii - kwitną. By kwiaty mogły przekształcić się w owoce, potrzebny jest pyłek, który może zostać dostarczony przez współwystępujących w danej okolicy przedstawicieli tego samego gatunku. Jeśli pyłek jest dostępny, rośliny wydają kolejną porcję energii na owoce i w ten sposób kończą sezon z podobnym deficytem energetycznym. Będą go musiały więc razem odraabiać przez najbliższe kilka lat. W momencie, gdy znów osiągną odpowiedni poziom, proces się powtórzy. Wszystkie inne osobniki, które zakwitną w innym czasie niż populacja na danym terenie, nie wytworzą owoców. W

związku z tym, pozostanie im wystarczająca ilość energii, by zakwitnąć kolejnego lata. Teoretycznie więc będą kwitnąć rok w rok, dopóki nie nastąpi synchronizacja z innymi roślinami. Działanie takiego mechanizmu udowodniła CRONE ze współpracownikami (2005, 2009) na przykładzie amerykańskiego gatunku traganka (*Astragalus scaphoides*). Serią pomysłowych eksperymentów udało jej się wykazać, że zapobiegnięcie wytworzeniu owoców przez rośliny znacznie zwiększa prawdopodobieństwo ich zakwitnięcia kolejnej wiosny.

Tego rodzaju mechanizm jest w stanie wyjaśnić, w jaki sposób mogłaby odbywać się synchronizacja populacji jednego gatunku. Jednak w przyrodzie często zdarza się, że lata nasienne mogą występować w tym samym czasie u wielu gatunków roślin. Badania prowadzone przez SCHAUBERA i współpracowników (2002) w Nowej Zelandii pokazują synchronizację tego zjawiska nawet u siedemnastu gatunków, należących do czterech różnych rodzin. CURRAN wraz z zespołem (1999) badała rośliny należące do dwuskrzydłowatych (Dipterocarpaceae), rodziny drzew dominującej na wyspie Borneo. Wykryła ona międzygatunkową zgodność w występowaniu lat nasiennych u przynajmniej pięćdziesięciu gatunków należących do tej rodziny. Tego rodzaju synchronizacji nie można już tłumaczyć powiązaniem roślin przez pyłek. W takich przypadkach zazwyczaj istnieje zależność pomiędzy warunkami pogodowymi (w szczególności takimi jak temperatura i wilgotność) jakie miały miejsce latem a prawdopodobieństwem wystąpienia roku nasiennego w kolejnym sezonie (lub też dwa lata później, zależnie od gatunku). U roślin tropikalnych sygnałem do wytworzenia kwiatów może być spadek najniższej temperatury w ciągu nocy o ok. 2°C przez co najmniej 4 kolejne noce, a w miejscach z regularnie występującymi pożarami

takim czynnikiem może być ogień (KELLY i SORK 2000). Mechanizm ten nie jest jednak tożsamy z hipotezą o wpływie dostępności pierwiastków biofilnych na pojawianie się lat nasiennych. W tym przypadku warunki pogodowe są jedynie sygnałem, który inicjuje u roślin rozwój generatywny. Przykładowo, u naszego gatunku buka jest to prawdopodobnie wysoka temperatura połączona z niską wilgotnością w lipcu (oczywiście, te dwa czynniki są ze sobą skorelowane). Co ciekawe, adaptacyjną odpowiedzią buka na stres termiczny jest między innymi zmiana architektury korony oraz pozbycie się części liści z jej górnej warstwy. Zmniejsza to ilość ciepła, jakie przyjmuje drzewo, jednocześnie zmieniając warunki świetlne w podszycie na kilka lat. Sugeruje się więc, że mogłoby to zwiększyć szansę nasion na wykiełkowanie, a później przejście w stadium siewki (PROVESAN i ADAMS 2005).

KASKADY TROFICZNE

Dostarczanie tak dużych ilości pożywienia w kilkuletnich odstępach czasu ma ogromny wpływ na środowisko. Pojawianie się lat nasiennych wyraźnie odbija się na funkcjonowaniu całych ekosystemów, a ich efekty są widoczne na poszczególnych ogniwach sieci troficznych. Nie sposób wymienić i opisać wszystkich, czy choćby większości z nich, ze względu na całą gamę mniej lub bardziej odmiennych środowisk. Opiszemy więc krótko kilka przykładów, które zarysują skalę zjawiska.

Jak, ogólnie rzecz biorąc, lata nasienne mogą wpływać na organizmy koegzystujące z drzewami? Widoczne jest to szczególnie w roku następującym po tym zjawisku. Nagłe skoki liczebności nasionożerców są chyba najwyraźniejszym tego wynikiem. Niewielkie dotąd populacje mogą przeżyć swego rodzaju sezonowy boom liczebności. I tak, na przykład, w 2009 swój rok nasienno w zachodniej Polsce przeżył buk zwyczajny, co odbiło się w 2010 r. wyraźnym echem na populacjach gryzoni żerujących na jego nasionach.

Według danych naukowców Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza, zagęszczenia myszy leśnych (Ryc. 1) w północno-zachodniej części Polski zwiększyły się z zaledwie kilku osobników na hektar w 2009 r. do kilkudziesięciu w 2010 r. Wcześniej, podobne wyniki uzyskali naukowcy z Instytutu Bada-

Innym wyjaśnieniem międzygatunkowej synchronizacji może być model podobny do omawianej wcześniej koncepcji Satake i Iwasa. Ci naukowcy wraz z Yuuya Tachiki (TACHIKI i współaut. 2010) rozwinęli swój model, zastępując powiązanie przez pyłek, powiązaniem przez zapylaczy. W swojej pracy opisują oni model, według którego gatunki danego terenu będą razem kwitnąć jeśli liczba zapylaczy-generalistów będzie wzrastała odpowiednio szybko w odpowiedzi na ogromną ilość kwiatów dostępną w czasie takiego wydarzenia. Należy jednak również tutaj podkreślić, że wszystkie omówione czynniki sprzyjające synchronizacji roślin nie są rozłączne. Gatunki mogą być zarówno powiązane ze sobą przez pyłek, zapylaczy, jak i wykorzystywać pogodę jako wskazówkę do rozpoczęcia rozmnażania.

nia Ssaków w Białowieży (PUCEK i współaut. 1993). W swoich długoterminowych badaniach pokazali oni, w jak drastyczny sposób odpowiadają populacje myszy leśnych i norwiczych na lata nasienne między innymi grabu (*Carpinus betulus*) i dębu (*Quercus robur*). Przenosząc się na północnoamerykańskie rejony możemy dostrzec podobne zależności. Populacja tamtejszego ekologicznego odpowiednika naszych myszy, rodzaju *Peromyscus*, gwałtownie się zwiększa w sezonie po roku nasienno m. in. dębu czerwonego (*Quercus rubra*) i dębu białego (*Quercus alba*). Dlaczego tak się dzieje? Związek



Ryc. 1. Mysz leśna (*Apodemus flavicollis*) fot. Ivan Baláž.

wyduje się oczywisty: im więcej dostępnego pokarmu, tym mniejsza jest konkurencja między gryzoniami, w tym lepszej kondycji zwierzęta się znajdują, tym więcej miotów są w stanie wychować i wykarmić w ciągu roku (OSTFELD 2002). W klimacie umiarkowanym drzewa owocują zwykle jesienią. W tym czasie zwierzęta nie próżnują i gromadzą opadłe owoce bądź nasiona w specjalnie przeznaczonych kryjówkach, zazwyczaj zakopując je w ściółce lub pozostawiając pod liśćmi. W trakcie trwania roku nasiennego siedlisko obfituje w pokarm, toteż ilość i jakość takich spizarni się zwiększa. A, jak już wcześniej wspomnieliśmy, ilość i obfitość takich spizarni sprzyja rozsiewaniu i kiełkowaniu drzew.

Popielica (*Glis glis*), będąca gatunkiem obcym w Anglii razem z wiewiórką szarą (*Sciurus carolinensis*), jest skrajnym przykładem wpływu pojawiania się lat nasiennych na sukces rozrodczy. Żyje ona w lasach z przewagą buka zwyczajnego, zjadając ogromne ilości jego nasion. Z tym że, w przeciwieństwie do żerującej na ziemi wiewiórki szarej, zdobywa ona orzechy znajdujące się jeszcze w koronie drzew. Okazuje się, że jest ona w stanie odchowić młode jedynie w roku nasiennym. W innych latach nie wydaje na świat młodych lub rodzi ich bardzo niewiele (THOMAS i PACKHMAN 2007). Podobnie sprawa wygląda w przypadku nowozelandzkich papug kaka (*Nestor meridionalis*) i kakapo (*Strigops habroptilus*). Oba gatunki rozmnażają się jedynie w czasie owocowania drzew, które są ich bazą pokarmową. Tutaj jednak pozostają inne kwestie do rozważenia, bowiem gatunki te, mimo dodatkowego dokarmiania, nie rozmnażają się, jeśli nie występuje rok nasienno. Może to oznaczać, że czynniki, które wpływają na wydanie owoców przez drzewa, oddziałują również na rozrodczość tych ptaków (THOMAS i PACKHMAN 2007). Co ciekawe, w ten sposób stają się one jednymi z niewielu dotąd znanych przykładów kręgowców, u których występuje synchronizacja rozpoczęcia rozrodu, połączona z kilkuletnimi przerwami pomiędzy rozmnażaniem. Typowym przykładem tego typu strategii rozrodczych wśród zwierząt są amerykańskie cykady (*Magicicada sp.*). Owady te żyją w postaci poczwarki przez trzynaście bądź siedemnaście lat, by po upływie tego czasu wyjść na powierzchnię ziemi jako imago i rozpocząć rozród.

Idąc dalej wzdłuż sieci zależności pokarmowych: zmiany w populacjach nasionożerców oraz roślinożerców siłą rzeczy muszą

mieć swoje odzwierciedlenie, zarówno bezpośrednie, jak i pośrednie, w populacjach drapieżników. Wzrost populacji myszaków, czy pręgowca amerykańskiego, będący odpowiedzią na rok nasienno dębu, wywołuje kaskadę bezpośrednich i pośrednich efektów widocznych u innych organizmów współwystępujących z tymi zwierzętami. Zmniejszenie się ilości pokarmu w postaci nasion po upływie roku nasiennego w połączeniu z wysoką liczebnością populacji gryzoni powoduje ich zwiększone drapieżnictwo względem różnych gatunków ptaków śpiewających, co może znacząco zmniejszyć ich sukces lęgowy (SCHMIDT i OSTFELD 2003). Tak dzieje się na przykład u północnoamerykańskich gatunków drozdowatych *Catharus fuscescens* czy wironka czerwonoociego (*Vireo olivaceus*). Za zwiększoną liczebnością gryzoni na danym terenie podąża często zwiększona liczba drapieżników. Przykładowo, w Ameryce Północnej na terenach, gdzie nastąpił wysyp małych ssaków po roku nasiennym, odnotowuje się też więcej ptaków drapieżnych, takich jak jastrzębie *Accipiter cooperii* czy *Accipiter striatus*. Taka sytuacja ma ciekawe implikacje dla populacji wcześniej wspomnianych ptaków śpiewających. Jak pokazują badania SCHMIDTA i OSTFELDA (2008), populacje badanych gatunków drozdowatych mają się najlepiej w latach, gdy wielkość populacji gryzoni znajduje się na średnim poziomie. W sytuacji, gdy gryzoni jest mało, jastrzębie zmieniają obiekt polowań i przestawiają dietę z trudno znajdujących gryzoni na ptaki. Natomiast w latach, gdy gryzoni jest wiele, mimo że drapieżniki zmniejszają swą presję na drozdach (na niekorzyść małych ssaków), znacząco zwiększają się straty w lęgach powodowane właśnie przez zwiększone populacje gryzoni. Podobną funkcjonalną odpowiedź w postaci zmiany diety wykazują europejskie gatunki leśnych drapieżników-generalistów; przykładowo: puszczyk zwyczajny (*Strix aluco*) czy kuna leśna (*Martes martes*). Gdy wielkość populacji gryzoni spadnie poniżej pewnej wartości krytycznej, przestawiają one się na inne ofiary, którymi bardzo często są małe ptaki. Natomiast im więcej myszy, tym mniejszy udział innych zwierząt w diecie tych drapieżników (JĘDRZEJSKA i JĘDRZEJSKI 1998).

Jak się okazuje, lata nasienne wpływają również na pasożyty. We wschodniej części Stanów Zjednoczonych populacje inwazyjnego gatunku ćmy brudnicy nieparki (*Lymantria dispar*) mogą być kontrolowane

przez współwystępujące z nimi na danym terenie myszaki. Jak pisaliśmy wcześniej, rok po owocowaniu dębu czerwonego znacznie zwiększają się zagęszczenia populacji tych gryzoni. W tym czasie też zwiększa się presja drapieżnicza, jaką wywierają te ssaki na poczwarkach brudnicy. Eksperymenty pokazały, że w latach, kiedy gryzoni jest dużo, ilość zjadanych przez nie poczwarek wzrasta na tyle, że mogą stać się one przyczyną zatrzymania gradacji tego owada (JONES i współaut. 1998). Brudnica nieparka jest groźnym pasożytem dębu, mogącym wyrządzić szkody na obszarze milionów hektarów, tak więc opisany proces może w pewien sposób chronić drzewa przed tym pasożytem. Z drugiej jednak strony, gdy do gradacji już dojdzie, występowanie lat nasiennych na danym terenie może zostać zatrzymane. Nie pozwoli więc to populacjom gryzoni na osiągnięcie zagęszczeń mogących chronić drzewa przed kolejnymi atakami ćmy. Jak widać, efekty masowego owocowania drzew mogą być bardzo skomplikowane i trudne do przewidywania.

Kolejnym, ważnym z punktu widzenia epidemiologicznego, skutkiem lat nasiennych są zwiększone zagęszczenia występowania kleszczy dwa lata po tym zjawisku. W przypadku amerykańskich gatunków dębów, ogromna ilość dostępnych żołądź przyciąga zwierzęta kopytne, przykładowo jelenia wirgińskiego (*Odocoileus virginianus*). W czasie lat nasiennych spędza on nawet czterdzieści procent swojego czasu na żerowaniu w lasach dębowych (w latach, gdy nasion nie jest tak dużo, wynosi to około pięciu procent). Dorosłe kleszcze (*Ixodes scapularis*) żerują

i rozmnażają się na jeleniach, zanim jesienią spadną na ziemię, by złożyć jaja. Wylęgające się młode natrafiają na zwiększoną po roku nasiennym populację myszaków amerykańskich (*Peromyscus leucopus*), które są dla nich jednym z gospodarzy. Jednocześnie są one w przeważającej mierze odpowiedzialne za infekowanie larw kleszczy krętkiem *Borrelia burgdorferi*. Larwy te przeistaczają się w nimfy, które zimują na dnie lasu. Kolejnej wiosny na tym terenie zagęszczenia populacji kleszczy mogą być nawet sześć razy większe niż w zazwyczaj (JONES i współaut. 1998). Ciągnie to za sobą istotne konsekwencje - zagęszczenie zainfekowanych kleszczy może znacząco zwiększyć ryzyko zachorowań na boreliozę u ludzi odwiedzających dane lasy.

Dzik (*Sus scrofa*) jest popularnym przykładem wszystkożercy, żyjącym w większości lasów klimatu umiarkowanego. Odżywia się m. in. owadami, korzeniami, grzybami oraz oczywiście nasionami. W latach, gdy następuje masowe owocowanie dębu, wyraźnie wzrasta jego sukces rozrodczy. Duża liczba i wysoka przeżywalność warchlaków wiosną i latem po roku nasiennym, powoduje gwałtowny wzrost zagęszczenia populacji tego gatunku. Jednakże, gdy kończą się nasiona i przychodzi zima, śmiertelność młodych dzików raptownie się zwiększa. Padłe zwierzęta stają się ważną częścią diety jenota (*Nyctereutes procyonoides*), który prawdopodobnie w czasie obfitości padliny zmniejsza swoją presję na innych zwyczajowych składnikach jego diety, którymi mogą być między innymi gryzonie, ryjówki, płazy, czy bezkręgowce (THOMAS i PACKHMAN 2007).

PODSUMOWANIE

Wyraźna zmienność w produkcji nasion od dawna fascynuje naukowców i przyrodników. Jesteśmy w stanie wysnuć wiele odmiennych hipotez odnośnie przyczyn powstania lat nasiennych u wielu gatunków drzew. Może mieć to na celu ograniczenie populacji organizmów mogących wyrządzić im szkody, umożliwienie rozprzestrzenienia się diaspor, ułatwienie zapylenia, zapewnienie dogodnych warunków do rozmnażania i wiele innych. Mimo konkurencji nasion lub siewek o zasoby po roku nasiennym i ich dużej utraty w wyniku skonsumowania ich przez zwierzęta, wydaje się to być dla nich dużo bardziej korzystne niż wydawanie co roku podobnej ilości diaspor. Część hipo-

tez może być weryfikowana na podstawie wyników badań nad określoną grupą gatunków, pozostałe na podstawie wyników badań nad innymi grupami, ponieważ jedna cecha przystosowawcza nie wyklucza drugiej. Drzewa, jako podstawa ekosystemów leśnych, w ogromnym stopniu determinują dynamikę populacji innych gatunków - począwszy od niewielkich pasożytów nasion, poprzez większych roślinożerców, a kończąc na drapieżcach. Niestety, już dziś wiadomo, że odstępny między latami nasiennymi maleją, jako że pogoda i klimat mogą wywierać wpływ na pojawianie się owocowania u drzew. Na przykład, dane zebrane w Szwecji ukazują, że jeszcze do początku lat 60. XX w. przerwy

między latami nasiennymi trwały średnio od czterech do sześciu lat. W wyniku ocieplenia klimatu w ciągu ostatnich trzech dekad przerwa ta zmniejszyła się do średnio dwóch i pół roku (OVERGAARD i współaut.

2007). Zmiany takie obserwuje się w wielu miejscach na świecie i z pewnością nie pozostaną one obojętne dla wielu opisanych wyżej gatunków, otwierając pole do nowych badań.

EKOLOGICZNE ASPEKTY LAT NASIENNYCH U DRZEW

Streszczenie

Masowa, synchroniczna produkcja nasion, bardzo często w ogromnej skali, nazywana jest rokiem nasiennym. Przedstawiamy krótki przegląd głównych hipotez wyjaśniających, jakie czynniki ewolucyjne (ultimate factors) mogły wpłynąć na pojawianie się lat nasiennych u wielu gatunków w różnych częściach globu oraz oddziaływanie tego zjawiska na ekosystemy. Jedną z hipotez zakłada, że zjawisko to pozwala roślinom kontrolować populacje potencjalnych nasionożerców, przez co konsumowany jest mniejszy procent nasion i większa ich frakcja ma szansę wykiełkować w nadchodzącym sezonie wegetacyjnym. Inna podkreśla związek między latami nasiennymi a efektywnością rozsiewania na większe odległości, co wiąże się z m. in. mniejszym prawdopodobieństwem ich zjedzenia oraz zwiększonym prawdopodobieństwem wykiełkowania. Masowa zsynchronizowana produkcja jest być może skutkiem większej efektywności zapylania w tych latach, zarówno przez wiatr, jak i zwierzęta. Jednak wszyst-

kie te wyjaśnienia nie są rozłączne, a lata nasienne mogą mieć więcej, jak jedną ewolucyjną przyczynę. Omawiamy również przypuszczalne uwarunkowania, które przyczyniają się do występowania tego fenomenu (proximate factors). Synchronizacja całych populacji może odbywać się m. in. przez powiązanie roślin przez pyłek lub zapylaczy. Ważną rolę w tym procesie odgrywają również warunki pogodowe. Zilustrowane zostały także wybrane kaskady troficzne spowodowane istnieniem lat nasiennych, przykładowo: obfity opad nasion bezpośrednio wpływa na populacje odżywiających się nimi gryzoni, a przez to pośrednio na sukces lęgowy ptaków śpiewających, hamowanie gradacji pasożytniczych owadów, a nawet ryzyko zakażeń boreliozą. Globalne ocieplenie wpływa na zmniejszanie się odstępów między latami nasiennymi, co może przyczyniać się do zachodzących zmian w interakcjach między organizmami związanymi z tym zjawiskiem.

ECOLOGICAL ASPECTS OF MAST SEEDING IN TREES

Summary

We briefly review the evolutionary causes of mast seeding and the influence of masting on ecosystems. One of the first explanations of masting was the predator satiation hypothesis that states that the advantage of producing a large seed crop is satiation of seed predators, which thus destroy a lower percentage of the crop. Alternatively, animal dispersal hypothesis postulates that mast years result in wider dispersal of nuts by scatter hoarders, reduced probability of eating cached seeds by a hoarder, and thus enhanced likelihood of germination and seedling establishment. It is also documented that large flowering efforts increase chances of successful wind- and animal-mediated pollen transfer (wind and animal pollination hypotheses). However, these

hypotheses are not mutually exclusive and it is possible that masting has more than just one evolutionary cause. We also present the proximate factors thought to explain the phenomenon of intermittent, synchronous seeding. We describe pollen and pollinator coupling model and the role of weather cues in synchronizing plant populations over large areas. Finally, we describe trophic cascades caused by mast seeding. For example, large seed crops directly influence populations of granivorous rodents and thus indirectly alter the nest success of song birds, stop the gradation of insect pests, and change the risk of Lyme disease transmission. Such interactions might be altered when the interval between masting events decreases due to global warming.

LITERATURA

- ALCOCK J., 2001. *Animal behavior: an evolutionary approach*. Wyd. 7. Sinauer Associates, Sunderland.
- AUGSPURGER C. K., 1981. *Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six neotropical shrubs*. Biotropica 15, 257-267.
- CRONE E. E., POLANSKY L., LESICA P., 2005. *Empirical models of pollen limitation, resource acquisition, and mast seeding by a bee-pollinated wildflower*. Am. Natur. 166, 397-408.
- CRONE E. E., MILLER E., SALA A., 2009. *How do plants know when other plants are flowering? Resource depletion, pollen limitation and mast seeding in a perennial wildflower*. Ecol. Lett. 12, 1119-1126.
- CURRAN L. M., CANIAGO I., PAOLI G. D., ASTIANI D., KUSNETI M., LEIGHTON M., NIRARITA C. E., HAERUMAN H., 1999. *Impact of El Nino and logging on canopy recruitment in Borneo*. Science 286, 2184-2188.

- HOULE G., 1999. *Mast seeding in Abies balsamea, Acer saccharum and Betula alleghaniensis in an old growth, cold temperate forest of north-eastern North America*. J. Ecol. 87, 419–422.
- ISAGI Y., SUGIMURA K., SUMIDA A., ITO H., 1997. *How does masting happen and synchronize?* J. Theor. Biol. 187, 231–239.
- JANSEN P. A., BONGERS F., HEMERIK L., 2004. *Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent*. Ecol. Monogr. 74, 569–589.
- JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI W., 1998. *Predation in vertebrate communities: the Białowieża Primeval Forest as a case study*. Ecol. Stud. 135, Springer, New York.
- JONES C. G., OSTFELD R. S., RICHARD M. P., SCHAUBER E. M., WOLFF J. O., 1998. *Chain reactions linking acorn to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk*. Science 279, 1023–1026.
- KELLY D., 1994. *The evolutionary ecology of mast seeding*. Trends Ecol. Evol. 9, 465–470.
- KELLY D., 2001. *Evaluating the wind-pollination benefits of mast seeding*. Ecology 82, 117–126.
- KELLY D., SORK L., 2002. *Mast seeding in perennial plants: why, how, where?* Annu. Rev. Ecol. Syst. 33, 427–447.
- KOENIG W. D., KNOPS J. M. H., 1998. *Scale of mast-seeding and tree-ring growth*. Nature 396, 225–226.
- OSTFELD R. S., 2002. *Ecological webs involving acorns and mice*. [W:] *Oak forest ecosystems. ecology and management for wildlife*. MCSHEA W. J., HEALY W. M. (red). The John Hopkins University Press, Baltimore, 197–214.
- OSTFELD R. S., JONES C. G., WOLFF J. O., 1996. *Of mice and mast*. Bioscience 46, 323–330.
- OVERGAARD R., GEMMEL P., KARLSSON M., 2007. *Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (Fagus sylvatica L.) in Sweden*. Forestry 80, 555–565.
- PUCEK Z., JĘDRZEJEWSKI W., JĘDRZEJEWSKA B., PUCEK M., 1993. *Rodent population dynamics in a primeval deciduous forest (Białowieża National Park) in relation to weather, seed crop, and predation*. Acta Theriol. 38, 199–232.
- PROVESAN G., ADAMS J. M., 2005. *The evolutionary ecology of masting: does the environmental prediction hypothesis also have a role in mesic temperate forests?* Ecol. Res. 20, 739–743.
- SATAKE A., IWASA Y., 2000. *Pollen coupling of forest trees: forming synchronized and periodic reproduction out of chaos*. J. theor. Biol. 203, 63–84.
- SCHAUBER E. M., KELLY D., TURCHIN P., SIMON C., LEE W. G., ALLEN R. B., PAYTON I. J., WILSON P. R., COWAN P. E., BROCKIE R. E., 2002. *Masting by eighteen New Zealand plant species: the role of temperature as a synchronizing cue*. Ecology 83, 1214–1225.
- SCHMIDT K. A., OSTFELD R. S., 2003. *Songbird populations in fluctuating environments: predator responses to pulsed resources*. Ecology 84, 406–415.
- SCHMIDT K. A., OSTFELD R. S., 2008. *Numerical and behavioral effects within a pulse-driven system: consequences for shared prey*. Ecology 89, 635–646.
- TAYLOR O. R., INOUE D. W., 1985. *Synchrony and Periodicity of Flowering in Fraser Speciosa (Gentianaceae)*. Ecology 66, 521–527.
- TACHIKI Y., IWASA Y., SATAKE A., 2010. *Pollinator coupling can induce synchronized flowering in different plant species*. J. Theor. Biol. 267, 153–163.
- THOMAS P. A., PACKHAM J. R., 2007. *Ecology of woodlands and forests: description, dynamics and diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VANDER WALL S. B., 1990. *Food hoarding in animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- VANDER WALL S. B., 2010. *How plants manipulate the scatter-hoarding behavior of seed-dispersing animals*. Phil. Trans. R. Soc. 365, 989–997.
- WENNY D. G., 2001. *Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal*. Evol. Ecol. Res. 3, 51–74.
- ZWOLAK R., CRONE E. E., 2012. *Quantifying the outcome of plant-granivore interactions*. Oikos 121, 20–27.