

EKOLOGICZNE ZNACZENIE WIELKOŚCI NASION

Ecological aspect of seed size

Małgorzata JANKOWSKA-BŁASZCZUK

Summary. This article is a review of papers which concern the life strategy, predation, possession of persistent seed bank in the evolution of seed size in flowering plants.

Seed size is a very important element of adaptation strategy of many species. Possession of small, compact seeds is associated with ability to form the persistent seed bank. Seeds of species which lack seed banks are larger and often have hairs or awns. In many species small seeds are defence against predators.

Key words: seed size, seed banks, life strategy, seed predation

Dr Małgorzata Jankowska-Błaszczuk, Zakład Botaniki, Instytut Biologii, Wyższa Szkoła Pedagogiczna im. J. Kochanowskiego w Kielcach, ul. M. Konopnickiej 15, 25–406 Kielce

WSTĘP

Nasienie jest jednym z etapów rozwoju ontogenetycznego rośliny i tak jak każdy jego element może być rozważane jako efekt adaptacji gatunku do środowiska. Teraz, gdy obok poszukiwań powiązań filogenetycznych między gatunkami szuka się generalnej funkcjonalno-ekologicznej klasyfikacji roślinności, właściwości nasion – ich wielkość, kształt i żywotność stały się częstym obiektem badań ekologicznych [2, 7, 8, 9, 10, 12, 15, 16, 18, 21, 22, 24, 33, 40, 47, 48, 49, 50, 53, 58].

Jednym z pierwszych ekologów, który zwrócił uwagę na korelację między średnią masą nasion gatunków danego zbiorowiska a jego fazą sukcesji, był Edward Salisbury [47]. Autor ten już w 1942 roku pisał, że gatunki pionierskie charakteryzują się wyraźnie mniejszymi nasionami w porównaniu z gatunkami zbiorowisk klimaksowych, których nasiona są najcięższe [48].

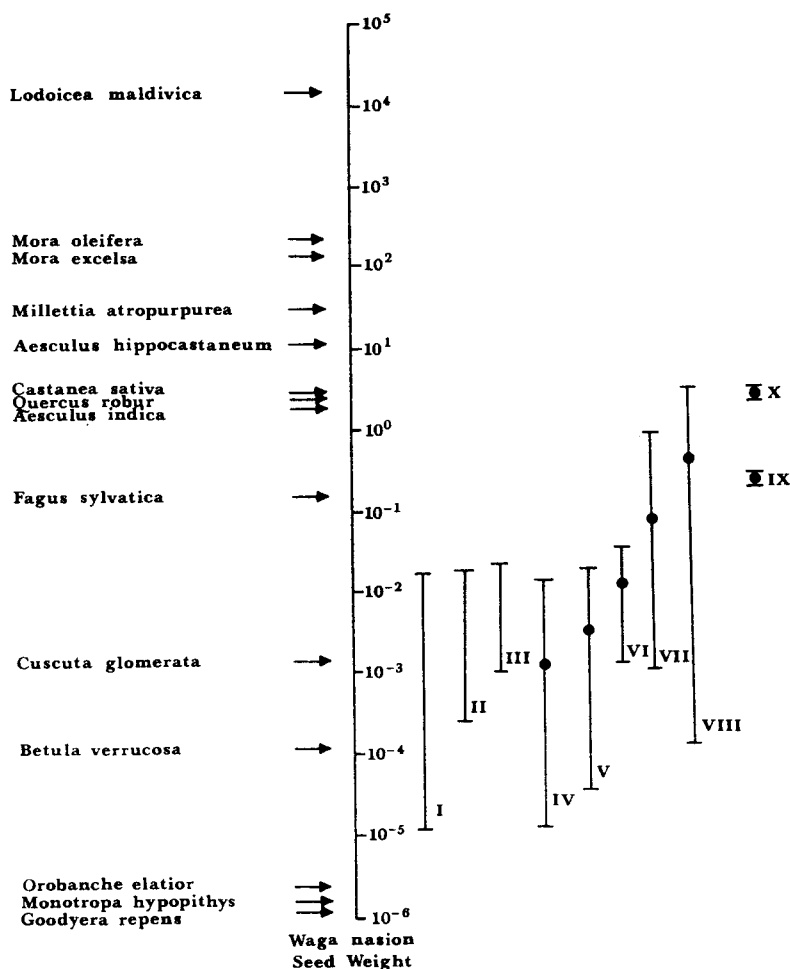
Przyjmując, że wielkość nasion jest efektem adaptacji gatunku do otaczających warunków środowiskowych, z jednej strony mamy ogro-

mną różnorodność wielkości nasion (od ważących 0,000002 g nasion storczyka *Goodyera repens* do ważących około 27000 g nasion palm seszelskich), z drugiej zaś bardzo szeroką skalę ekologiczną nisz zasiedlanych przez rośliny (Ryc. 1) [22].

Celem tego artykułu jest przegląd najważniejszych doniesień poszukujących prawidłowości między wielkością i kształtem nasion a strategią adaptacyjną gatunku do środowiska. Szczególną uwagę zwracam tu na aspekty związane ze strategią życiową osobnika, wpływem zwierząt na los nasion oraz tendencjami do tworzenia trwałego banku nasion.

WIELKOŚĆ NASION A STRATEGIA ŻYCIA GATUNKU

Jednym z podstawowych zagadnień jest pytanie o związek między formą życiową i rozmiarami różnych gatunków roślin a wielkością i kształtem nasion przez nie produkowanych. Thompson [58] uważa, że trudno tu znaleźć jed-



Ryc.1. Zróżnicowanie masy nasion: zakresy zmienności masy nasion północnoamerykańskich roślin zielnych z rodzin: I – *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae*, *Ranunculaceae*, *Cruciferae*, *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*; II – *Liliaceae*, *Polygonaceae*; III – *Leguminosae*, *Umbelliferae*; Średnie masy nasion i zakresy zmienności grup gatunków pochodzących z różnych środowisk (dane z Wielkiej Brytanii). Gatunki: IV – zbiorowisk otwartych – łąk i muraw; V – skrajów lasów; VI – runa leśnego; VII – krzewy leśne; VIII – drzewa leśne; Masa nasion roślin motylkowych gatunków drzewiastych Ameryki Środkowej: IX – gatunki, których nasiona są atakowane przez chrząszcze z rodziny *Bruchidae*; X – gatunki nie atakowane przez chrząszcze z rodziny *Bruchidae* [22].

Fig.1. Ranges of variation in seed weight. Seed weight ranges of N. American herbaceous plants: I – *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae*, *Ranunculaceae*, *Cruciferae*, *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Caryophyllaceae*; II – *Liliaceae*, *Polygonaceae*; III – *Leguminosae*, *Umbelliferae*; Seed weight (mean and range) of groups of species from various habitats in Britain: IV – Open habitats, short grass, and meadows; V – Woodland margins; VI – Woodland ground flora; VII – Woodland shrubs; VIII – Woodland trees; Seed weights (mean SE) of Central American woody legumes: IX – Species subject to bruchid attack; X – Species not attacked by bruchid beetle larvae [22].

noznaczne zależności bez uwzględnienia wpływu środowiska. Ogólnie wiadomo, że rozmiary nasion krzewów i drzew są wyraźnie większe niż bylin i roślin jednorocznych. Nasiona roślin

wieloletnich są często większe niż gatunków jednorocznych [9]. Levin i Kerster [34] na podstawie danych z flor wszystkich szerokości geograficznych obliczyli, że średnia waga nasion

drzew, krzewów i roślin zielnych wynosi odpowiednio 328, 69 oraz 7 mg.

Badania 53 gatunków murawowych prowadzone przez Silvertona [52] wykazały, że nasiona roślin jednorocznych są znacznie lżejsze niż bylin i roślin dwuletich. Warto zauważyć, że ponad połowa roślin jednorocznych obserwowanych w tych badaniach to gatunki wymagające do wschodów tzw. pustych miejsc – przez Grime'a i Grubba [14, 19] nazywane są one jako zimowe jednoroczne z uwagi na bardzo wczesną porę wschodów. W przeciwieństwie do nich większość gatunków wieloletnich przystosowana była do wschodów w stosunkowo zwartej murawie. Jedne i drugie gatunki dzieliły zatem to samo środowisko wykorzystując zupełnie odmienne nisze regeneracyjne.

Thompson [60] zbadał aż 295 gatunków roślin zielnych dwuliściennych i wykazał, że nasiona roślin dwuletich są znacznie cięższe niż jednorocznych i wieloletnich, przy czym dość zdumiewający wydaje się fakt, że badacz ten nie stwierdził istotnych różnic między masą nasion gatunków jednorocznych i wieloletnich.

Liczne teorie strategii życiowych roślin wykorzystują różnice w masie nasion różnych gatunków jako jedno z kryteriów ich klasyfikacji. Bardzo uniwersalna i prawdopodobnie najlepiej znana jest teoria r-K selekcji wprowadzona przez Mac Arthura i Wilsona [36] i rozwinięta przez Piankę [42]. Podlegające r-selekcji rośliny są małe, szybko rosnące, o krótkim cyklu życiowym i bardzo wysokich nakładach energetycznych na reprodukcję, podczas gdy rośliny podlegające K-selekcji są duże, powoli rosnące i w czasie swojego długiego cyklu życiowego poświęcają relatywnie znacznie mniej środków na produkcję nasion. Każdy z typów selekcji charakteryzuje dwa krańcowo odmienne typy środowisk – jedno, w którym śmiertelność osobników nie jest zależna od zagęszczenia (typ r), drugie – gdzie presja konkurencyjna jest wysoka, a śmiertelność uzależniona od zagęszczenia. Nasuwa się zatem pytanie – czy rozmiar nasion jest skorelowany z wymienionymi cechami roślin?

Jak już wspomniano rośliny małe produkują mniejsze nasiona, a poza tym rozmiar nasion jest związany z szybszym relatywnym tempem

wzrostu siewek [9, 11, 12, 17, 21]. Teoria r-K sugeruje, że różnice między gatunkami (w tym między rozmiarami nasion) mogą być rozumiane jako odpowiedź adaptacyjna na zaburzenia. W środowiskach stabilnych o niskim bądź zerowym poziomie zaburzeń dominują gatunki o typie K z dużymi nasionami.

Teoria CSR Grime'a [14] rozszerza znacznie teorię r-K i klasyfikuje rośliny na tle trójwymiarowego spektrum, którego ekstrema wyznaczają intensywność stresu, zaburzeń i konkurencji. Cechy morfologiczne, fizjologiczne i demograficzne gatunków są przedstawiane jako wynik adaptacji do oddziaływań o różnej intensywności jednego z trzech wymienionych czynników środowiskowych. Grime rozgranicza wyraźnie strategię osobników dojrzałych (związaną z walką o utrzymanie się w danym miejscu) oraz strategię fazy regeneracyjnej, gdzie oddzielnie rozpatruje wszystkie mechanizmy rozmnażania, w tym właściwości nasion i osobników młodocianych.

Sibly i Calow [50] rozwijając teorię r-K dokonują klasyfikacji roślin na podstawie dwu dodatkowych kryteriów demograficznych, jak przeżywalność klas wieku i tempo wzrostu potomstwa. Według tej teorii duże rozmiary nasion są wynikiem adaptacji do środowisk, w których osobniki juwenilne mogą rosnąć w wolnym tempie. Takie środowiska charakteryzują się niskim poziomem zaburzeń.

Tilman [61] uważa, że rozmiar nasion jest związany z poziomem konkurencji o zasoby środowiska. Małe nasiona występują u gatunków środowisk ubogich, o dobrych warunkach świetlnych, duże zaś są charakterystyczne dla gatunków gleb żyznych, gdzie dostęp światła jest uzależniony od intensywności zaburzeń.

Powszechnie wiadomo, że z wielkością nasion jest związana ich liczba [44, 55]; nasiona drobne są z reguły znacznie liczniejsze niż duże, przy czym średnia ich masa w obrębie gatunku jest wartością stałą i nie ulega znacznieszym wahaniom, nawet gdy osobniki pochodzą z kontrastowo różnych środowisk [9, 22, 45]. Plastyczność w reagowaniu na czynniki środowiskowe uwidacznia się raczej w liczbie nasion a nie ich morfologii. Można również znaleźć donie-

sienia o różnicowaniu wielkości nasion między populacjami tego samego gatunku, może być ono związane z zagęszczeniem lub zmiennością warunków środowiskowych [5, 6, 56]. Znale jest powszechnie zjawisko przystosowania wielkości i kształtu nasion chwastów do nasion roślin uprawnych [32]. Wielkość nasion bywa również korelowana z dostępnością wody w środowisku, a na wyspach również z odległością od stałego lądu [2, 3, 49].

Generalnie przyjmuje się za słuszną tezę Salisbury'ego sprzed 50 lat, o której wspomniano we wstępie, że gatunki wczesnych faz sukcesyjnych, przystosowane do opanowywania miejsc otwartych, słabo zasiedlonych, charakteryzują się nasionami mniejszymi w porównaniu z gatunkami zbiorowisk klimaksowych.

WPLYW ZWIERZĄT NA LOS NASION

Jednym z ważniejszych elementów presji selekcyjnej oddziaływującej na wielkość i kształt nasion, są preferencje w odżywianiu się nasionami zarówno przez kręgowce, jak i bezkręgowce; można znaleźć w literaturze na to liczne dowody [1, 4, 20, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 35, 38, 54, 57, 62]. Trudno jednak jednoznacznie określić zależności między wielkością nasion a poziomem niebezpieczeństwa, na jakie są narażone. Wiadomo, że ssaki i ptaki preferują nasiona większe, przy czym rolę odgrywa tu również wartość odżywcza i liczebność nasion. Kerlik i inni [30] stwierdzili, że zwierzęta zbierają nasiona do wagi około 3 mg, a nasiona poniżej tej masy rzadko są konsumowane. Harper [20] podkreśla, że ogromna skala różnorodności zwierząt, korzystających ze środków pokarmowych zawartych w nasionach powoduje, że nawet duże różnicowanie w morfologii nasion nie jest efektywną metodą uniknięcia strat. Mimo to obserwuje się u roślin wytwarzanie substancji toksycznych w okrywach nasion większych, bardziej narażonych na zjadanie, czy też zmienność wartości odżywczych oraz twardość okrywy nasiennej [51, 54].

Większość prac dotycząca badań nad zjadaniem przez bezkręgowce nasion już rozszaniach dotyczy mrówek, stosunkowo niewiele nato-

miast wiadomo na temat innych grup systematycznych. Thompson [58] uważa, że selekcyjna rola mrówek w odniesieniu do wielkości nasion jest różnicowana i zależy od położenia geograficznego, pory roku, a także od gatunku mrówek i liczebności nasion. Przy wysokim zagęszczeniu nasion mrówki wyraźnie wybierają nasiona największe, przy czym selekcja ta jest tym silniejsza, im odległość od mrowiska rośnie. Przy niskim plonie mrówki zbierają nawet bardzo drobne nasiona. Z badań australijskich wynika, że mrówki preferują nasiona nie mniejsze niż 1 mg, ale nawet bardzo małe nasiona *Filago californica* (0,04 mg) mogą być głównym pożywieniem mrówek pod warunkiem, że wystąpią w dużej ilości [25].

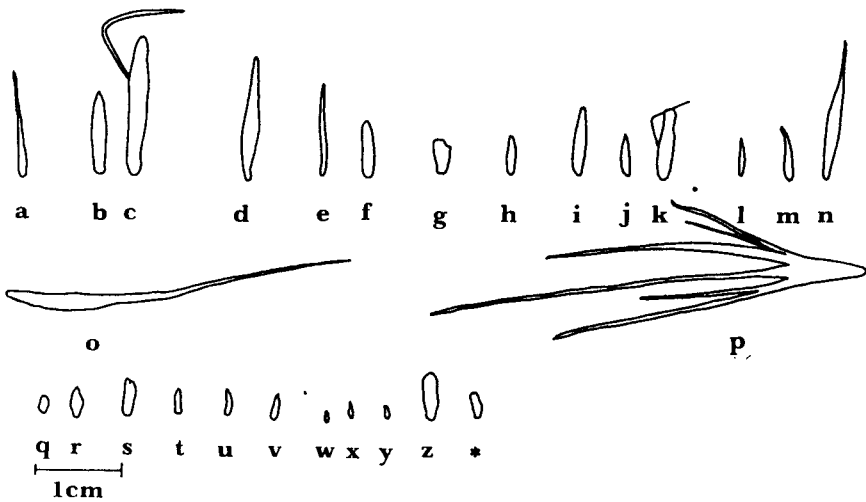
Pewną formą ucieczki przed zwierzętami jest wnikanie nasion w głąb gleby. Wiele z nich dostaje się do szczelin glebowych i tam, jeżeli są zbyt małe dla gryzoni, są znacznie bezpieczniejsze [1]. Thompson [58] podkreśla, że mały rozmiar nasion chroni je przed kręgowcami, natomiast mały rozmiar wraz z zakopaniem w ziemi redukuje znacznie niebezpieczeństwo zjedzenia przez zwierzęta bezkręgowce.

Nasiona zakopane w glebie, zachowujące zdolność do kiełkowania, tworzą banki nasion.

BANKI NASION

Charakteryzując nasiona gatunków, które tworzą duże, trwałe banki, Thompson i Grime [60] stwierdzają, że większość z nich posiada nasiona małe, a te które są najliczniej reprezentowane w banku mają nasiona niezwykle drobne (Ryc. 2).

Jednym z ostatnich osiągnięć Thompsona i Banda [59] jest opracowanie metody teoretycznego określania zdolności poszczególnych gatunków do tworzenia trwałych banków nasion na podstawie ich masy i zmienności rozmiarów (Ryc. 3). Autorzy podkreślają, że trwałość banku jest ściśle związana nie tylko z masą nasienia, lecz również ze zdolnością nasion do wnikania w glebę. Ekologiczne znaczenie różnicowania kształtu nasion badane było szczegółowo przez Pearta w Australii [39,40,41]. Stwierdził on, że gdy małe, gładkie nasiona tworzące trwałe banki



Ryc. 2. Diaspory 27 gatunków pospolitych traw z Wielkiej Brytanii; od (a) do (p) gatunki nie tworzące trwałych glebowych banków nasion, od (q) do (*) gatunki formujące trwałe glebowe banki nasion [58].

Fig. 2. Dispersules of 27 common British grasses. From (q) to (*) form persistent buried seed banks, (a) to (p) do not. [58]. (a) *Vulpia bromoides*, (b) *Brachypodium pinnatum*, (c) *Avenula pratensis*, (d) *Elymus repens*, (e) *Nardus stricta*, (f) *Lolium perenne*, (g) *Briza media*, (h) *Koehleria macrantha*, (i) *Dactylis glomerata*, (m) *Cynosurus cristatus*, (n) *Bromus erectus*, (p) *Hordeum murinum*, (q) *Phleum pratense*, (r) *Milium effusum*, (s) *Holcus lanatus*, (t) *Poa trivialis*, (u) *Poa pratensis*, (v) *Poa annua*, (w) *Agrostis stolonifera*, (x) *Agrostis vineale*, (y) *Agrostis capillaris*, (z) *Danthonia decumbens*, (*) *Anthoxanthum odoratum*

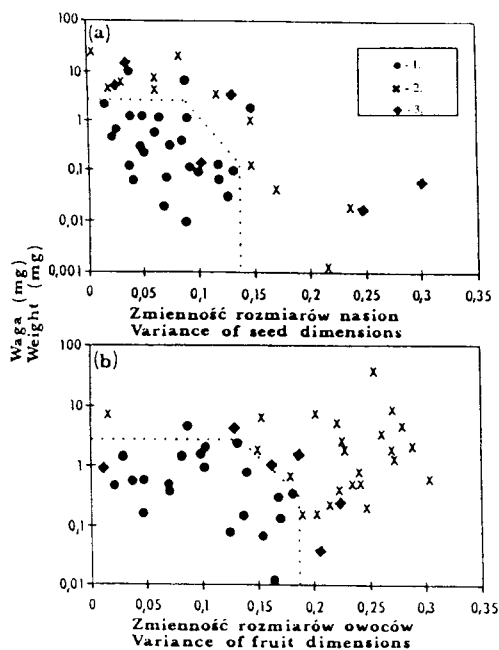
nasion zostaną wydobyte na powierzchnię gleby, wówczas trudno zakorzeniają się, a śmiertelność wśród siewek jest bardzo wysoka. Peart stwierdził również, że włoski i haczyki występujące u nasion pomagają im w wyszukiwaniu pęknięć i zagłębień na powierzchni gleby.

Relacje między wielkością i morfologią nasion a występowaniem w banku nasion były już wcześniej badane dość szczegółowo w obrębie przedstawicieli rodziny *Gramineae* w Wielkiej Brytanii [58, 60]. Trzydzieści dwa pospolite w Anglii gatunki traw zostały sklasyfikowane w zależności od tego czy mają zdolność do tworzenia banków nasion. Stwierdzono, że nasiona gatunków formujących trwałe banki nasion są wyraźnie mniejsze i o bardziej zwartym kształcie.

Roberts [46] podaje, że duże nasiona mają z reguły krótką zdolność kiełkowania, a zatem nie tworzą trwałych banków glebowych, w przeciwieństwie do drobnych i bardzo drobnych nasion, których długowieczność w glebie jest naprawdę zaskakująca np: *Verbascum thapsus* 100 lat, *Oenothera biennis* 80 lat, *Digitalis purpurea*

200 lat [31, 58]. Thompson [58] sugeruje, że ochrona przed zwierzętami związana z małymi rozmiarami nasion jest skorelowana z ewolucją długowieczności. Można zauważyć, że u roślin wytwarzających duże lub bardzo duże nasiona, które po rozsianiu narażone są na zżadanie przez zwierzęta, banki nasion są prawie wcale nie znane.

Thompson [58] podkreśla związki pomiędzy małymi rozmiarami nasion, występowaniem banku nasion i aktywnością fauny glebowej. Dżdżownice np. odżywiając się wybierają nasiona z banków nasion (np: *Poa* spp., *Digitalis purpurea*, *Holcus lanatus*) [13, 37]. Pomaga to w początkowej fazie w zakopaniu nasienia, a potem w wydostaniu je na powierzchnię w grudce ziemi. Grant [13] stwierdził, że usunięcie takich grudek z powierzchni w obrębie murawy istotnie zredukowało liczbę kiełkujących siewek. Reasumując, można za Thompsonem stwierdzić, że naturalna selekcja sprzyjała wytwarzaniu następujących cech: małe rozmiary, zwarty kształt, brak włosków, haczyków itp.;



Ryc. 3. Zależność między masą a variancją rozmiarów diaspor: (a) nasiona 44 gatunków, (b) owoce 53 gatunków; 1 gatunki z diasporami zachowującymi żywotność w glebie przynajmniej 5 lat; 2 gatunki z diasporami zachowującymi żywotność w glebie mniej niż 5 lat; 3 gatunki, dla których brak dotychczas wystarczających danych do określenia zdolności tworzenia trwałego banku nasion; linią przerywaną zaznaczono obszar, w obrębie którego wszystkie badane diaspory są długowieczne [59].

Fig. 3. Relationship between weight and variance of diaspore weight and variance of diaspore dimensions in (a) 44 species of seeds and (b) 53 species of fruits. 1 Species with diaspores which persist in soil for at least 5 years, 2 species with diaspores which persist in soil for 5 years, 3 species whose seed bank type can not be determined at present owing to insufficient or contradictory data. The dashed line encloses the region within which all diaspores examined are long lived [59].

ułatwiają one dostania się do systemu pokarmowego dżdżownic.

Okazuje się, że eksperymentalne zakopanie nasion daje często błędne oszacowanie zdolności gatunku do tworzenia trwałego banku nasion. Pons [43] następująco skomentował rezultaty swojego eksperymentu wyniki wskazują, że *Molinia caerulea* może przeżywać przez długi okres w glebie, natomiast w warunkach naturalnych nie stwierdzono zdolności do formowania takiego banku. W naturze nasiona pewnych ga-

tunków często są zakopywane w glebie i podlegają z pewnością innym presjom selekcyjnym niż te, które rzadko dostają się do gleby. Można sądzić zatem, że prawdopodobieństwo zakopania jest związane z całym zespołem cech dotyczących np. kiełkowania, żywotności nasion czy też mechanizmów obronnych przed zwierzętami. Kształt i wielkość nasienia ułatwiają lub utrudniają wniknięcie w głąb gleby, mogą być zatem wyznacznikiem przystosowania gatunku do tworzenia banku nasion.

UWAGI KOŃCOWE

Wielkość nasion jest istotnym elementem strategii adaptacyjnej gatunku do środowiska. Nasiona małe, o kształtach ułatwiających wnikanie do gleby, charakteryzują się długowiecznością, co powoduje, że tworzą one przez szereg lat zapasy propagul w glebie (tzw. bank nasion). Moment, w którym zaczynają kiełkować jest często związany z wystąpieniem w zbiorowisku zaburzenia. Na te uwarunkowania nakłada się niezwykle zróżnicowane i trudne do jednoznacznego oszacowania oddziaływanie zwierząt, nie tylko przecież odżywiających się nasionami, lecz również będących ważnym czynnikiem ich rozprzestrzeniania.

LITERATURA

- [1] ABRAMSKY Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in Israeli desert. *Oecologia* 57: 328–332.
- [2] BAKER H. G. 1973. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997–1010.
- [3] CARLQUIST S. 1965. Island Life. Natural History Press. New York.
- [4] CRAWLEY M. J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. W: M. FENNER (red.), *Seed. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C. A.A. International Wallingford. s. 157–191.
- [5] FALENCZA M. 1983. Struktura i dynamika populacji *Impatiens noli-tangere* L. w różnych warunkach ekologicznych. Praca Doktorska Uniwersytetu Warszawskiego.
- [6] FALIŃSKA K. 1979. Experimental studies of the reproductive strategy of *Caltha palustris* L. populations. *Ecol. Pol.* 27: 537–543.
- [7] FENNER M. 1978. A comparison of the abilities of co-

- lonizers and closed-turf species to establish from seed in artificial swards. *J. Ecol.* **66**: 953–963.
- [8] FENNER M. 1983. Relationships between seed weight, ash content and seedling growth in twenty-four species of *Compositae*. *New Phytol.* **95**: 697–706.
- [9] FENNER M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman i Hall, London, New York, ss. 152.
- [10] FENNER M. 1986. The allocation of minerals to seeds in *Senecio vulgaris* plants subjected to nutrient shortage. *J. Ecol.* **74**: 385–392.
- [11] FENNER M. 1987. Seedlings. W: I. RORISON, J. P. GRIME, R. HUNT (red.) *Frontiers of Comparative Ecology*. *New Phytol.* **106** (Suppl.): 35–47.
- [12] FOSTER S. A. 1986. On adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review* **52**: 260–299.
- [13] GRANT J. D. 1983. The activities of earthworms and the fate of seeds. W: J. E. SATCHELL (red.) *Earthworm Ecology*. Chapman i Hall, London, ss. 107–122.
- [14] GRIME J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley and Sons, Chichester, ss. 222.
- [15] GRIME J. P. 1989. Seed banks in ecological perspective. W: M. A. LECK, V. T. PARKER, R. L. SIMPSON (red.), *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, London, ss. XV–XXII.
- [16] GRIME J. P., HODGSON J. G., HUNT R. 1988. *Comparative Plant Ecology*. Unwin, Hyman, London, ss. 240.
- [17] GRIME J. P., HUNT R. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.* **63**: 393–422.
- [18] GROSS K. L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *J. Ecol.* **72**: 369–387.
- [19] GRUBB P. J. 1976. A theoretical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennials in the chalk grassland ecosystem. *Biological Conservation* **10**: 53–76.
- [20] HARPER J. L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp. Biol.* **22**: 48–62.
- [21] HARPER J. L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London, ss. 892.
- [22] HARPER J. L., LOVELL P. H., MOORE K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Rev. of Ecol. and Systematics* **1**: 327–356.
- [23] HARRIS P. 1973. Insects in the population dynamics of plants. W: H. F. VAN EMDEN (red.), *Insect/Plant Relationships*. Blackwell, Oxford, ss. 201–209.
- [24] HODGSON J. G., MACKAY J. M.L. 1986. The ecological specialization of dicotyledones families within a local flora: some factors constraining optimization of seed size and their possible evolutionary significance. *New Phytol.* **104**: 497–515.
- [25] INOYNE 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.
- [26] JANZEN D. H. 1969. Seed-eaters vs. seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* **23**: 1–27.
- [27] JANZEN D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Rev. Ecol. Syst.* **2**: 465–492.
- [28] JANZEN D. H. 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans predators in time and space. *Ecology* **52**: 964–979.
- [29] JANZEN D. H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *J. Ecol.* **68**: 926–952.
- [30] KERLICK M. J., MACMAHON J. A., PARMENTER R. R., SISSON D. V. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* **67**: 327–337.
- [31] KILVILAAN A., BANDURSKI R. S. 1981. The one hundred-year period for dr Beals seed viability experiment. *American J. Bot.* **68**: 1290–1292.
- [32] KORNAŚ J. 1972. Zespoły synantropijne. W: W. SZAFER, K. ZARZYCKI (red.), *Szata roślinna Polski*, **1**. PWN, Warszawa, ss. 442–463.
- [33] LECK M. A., PARKER V. T., SIMPSON R. L. (red.) 1989. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. Harcourt Jovanovich Publishers, ss. 463.
- [34] LEVIN D. A., KERSTER H. W. 1974. Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.* **7**: 139–220.
- [35] LOUDA S. M., HUNTLY N. Y., DIXON P. M. 1987. Insect herbivory across a sun /shade gradient: response to experimentally induced in situ plant stress. *Acta Oecol. [Ser.] Oecol. Gen.* **8**: 357–361.
- [36] MAC ARTHUR R. H., WILSON E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princetown University Press, New Jersey ss. 203.
- [37] MC RILL M., SAGAR G. R. 1973. Earthworms and seeds. *Nature* **243**: 482.
- [38] MITTELBACH G. G., GROSS K. L. 1984. Experimental studies of seed predation in old fields. *Oecologia* **65**: 7–13.
- [39] PEART M. H. 1979. Experiments on the biological significance of morphology of seed dispersal units in grasses. *J. Ecol.* **67**: 843–863.
- [40] PEART M. H. 1981. Further experiments on the biological significance of the morphology of seed dispersal units in grasses. *J. Ecol.* **69**: 425–463.
- [41] PEART M. H. 1984. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *J. Ecol.* **72**: 437–453.
- [42] PIANKA E. R. 1970. On r – and K – selections. *American Naturalist* **104**: 592–597.
- [43] PONS T. L. 1989. Dormancy, germination and mortality of seeds in heatland and inland sand dunes. *Acta Botanica Neerlandica* **38**: 327–335.
- [44] PRIMACK R. B. 1987. Relationship among flowers, fruit and seeds. *Annual Rev. Ecol. Syst.* **18**: 409–430.
- [45] PUCKRIDGE D. W., DONALD C. M. 1967. Competition among wheat plants sown at a wide range of densities. *Aust. J. Agric. Res.* **18**: 193–211.
- [46] ROBERTS H. A. 1986. Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. *J. of Applied Ecol.* **23**: 639–656.
- [47] SALISBURY E. J. 1942. *The Reproductive Capacity of Plants. Studies in quantitative biology*. Bell and Sons, London. ss.244.
- [48] SALISBURY E. J. 1975. Seed size and mass in relation to environment. *Proc. Royal Soc., London B* **186**: 83–88.
- [49] SCHIMPF D. J. 1977. Seed weight of *Amaranthus retro-*

- flexus* in relation to moisture and length of growing season. *Ecology* **58**: 450–453.
- [50] SIBLY R., CALOW P. 1985. Classification of habitats by selection pressures: a synthesis of life-cycles and r-K theory. W: R. M. SIBLY, R. H. SMITH (red.), *Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, s. 75–90.
- [51] SILVERTOWN J. W. 1980. The evolutionary ecology of mastseeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc.* **14**: 235–250.
- [52] SILVERTOWN J. W. 1981. Seed size, life span and germination date as co-adapted features of plant life history. *American Naturalist* **118**: 860–864.
- [53] SMITH T. J. 1987. Seed predation in relation to tree dominance and distribution in mangrove forests. *Ecology* **68**: 266–273.
- [54] SMITH C. C., FOLLMER D. 1972. Food preferences of squirrels. *Ecology* **53**: 82–91.
- [55] SMITH C. C., FRETWELL S. D. 1974. The balance between size and number of offspring. *American Naturalist* **108**: 499–506.
- [56] SYMONIDES E. 1987. Strategia reprodukcyjna terofitów, mity i fakty **II** Amfikarpia i ewolucja strategii pesymistycznej. *Wiad. Ekol.* **33**: 137–160.
- [57] THOMPSON J. N. 1985. Postdispersal seed predation in *Lomatium* spp. (*Umbelifereae*) variation among individuals and species. *Ecology* **66**: 1608–1616.
- [58] THOMPSON K. 1987. Seeds and seed banks. *New Phytol.* **106** (Suppl.): 23–34.
- [59] THOMPSON K., BAND S. R., HODGSON J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology* **7**: 236–241.
- [60] THOMPSON K., GRIME J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893–921.
- [61] TILMAN D. 1988. Plant strategies and dynamic and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- [62] WHITTAKER J. B. 1979. Invertebrate grazing, competition and plant dynamics. W: R. M. ANDERSON, B. D. TURNER, L. R. TAYLOR (red.), *Population dynamics*. Blackwell, Oxford. s. 207–222.