

Banki nasion w lasach liściastych strefy umiarkowanej – ewolucyjne i ekologiczne aspekty badań

Małgorzata JANKOWSKA-BŁASZCZUK

JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 2008. **The soil seed banks in temperate deciduous forest – evolutionary and ecological aspect of studies.** *Wiadomości Botaniczne* 52(3/4): 25–41.

There are two complementary trends in soil seed bank ecology. The first one describes seed banks as that part of biocenosis that maximizes the potential for successful seedling establishment in environment subjected to unpredictable disturbance of high intensity. The second, ecological aspect, concerns mainly diversity in densities and species composition of seed banks and its relationship with vegetation cover in stable plant communities as well as in those subjected to dynamic processes.

In forest ecology, plants are divided into ‘pioneers’ that need canopy gaps for establishment, and ‘non-pioneers’ that are able to establish in shade. It was also widely believed that seed bank species are ‘pioneers’ and need (a) light, and (b) a high red: far-red (R:FR) ratio for germination, and that some need marked fluctuation in temperature. Moreover, it was widely accepted that small size and round shape coevolved with persistence in soil. I review these issues and put special emphasis on my studies in natural stands in the Białowieża old-growth forest in Poland.

For many years seed soil banks in mature woodlands were described as unimportant, small and containing species absent from forest community. There is emerging evidence that, in fact, the density of seed banks in rich in species natural forests are lower than those in open habitats, nevertheless, they contain substantial number of shade tolerant species deriving from existing vegetation. The pattern of the relationship between seed bank structure and light requirements of species depends on light conditions prevailing at the forest floor. In shady deciduous forest seed bank contributes similar number of moderate and high light requiring species.

Seed banks of forest species differ in terms of their longevity in soil as well as light requirement for germination. There are species benefiting from small gaps in the tree canopy as well as species which utilize gaps in the canopy of the herb layer. Generally, with increasing seed mass, germination is less dependent on the light and the seed bank persistence decreases. Moreover, among the photoblastic forest herbs species, smaller-seeded species require higher quality light (R:FR) for germination.

KEY WORDS: deciduous forest, disturbance, light requirement, old-growth, seed bank ecology, seed mass

Małgorzata Jankowska-Błaszczuk, Zakład Botaniki, Instytut Biologii, Uniwersytet Humanistyczno-Przyrodniczy Jana Kochanowskiego w Kielcach, ul. Świętokrzyska 15, 25-406 Kielce, e-mail: mjanko@ujk.kielce.pl

WSTĘP

Pojęcie banku nasion, rozumiane jako zapas wszystkich żywych propagul pochodzenia generatywnego w glebie i na jej powierzchni, zostało na trwałe wprowadzone do ekologii roślin przez Harpera (1977), chociaż już znacznie wcześniej interesowano się długowiecznością i liczebnością nasion w glebie (Murdoch, Ellis 2000 i literatura tam cyt.). Już z wczesnych prac Sagara i Harpera (1961), Stebbins'a (1974), Grubb'a (1977), Gill'a (1978) i Grime'a (1979) wynika, że uniwersalne klasyfikacje typów strategii życiowej muszą przebiegać niezależnie dla fazy dojrzałej osobnika (ang. *established phase*) oraz fazy regeneracyjnej (ang. *regenerative phase*). Dla fazy regeneracyjnej Grime (1979) wyróżnia pięć głównych typów strategii. Trwałe banki nasion uważane są za strategię charakterystyczną dla roślin rosnących w środowiskach podlegających częstym, nieregularnym zaburzeniom (Grime, Hillier 1992).

Zdolność nasion do oczekiwania w danym miejscu na pojawienie się odpowiednich do kiełkowania warunków pozwala na rozłożenie w czasie ryzyka jednoczesnego kiełkowania (Grubb 1988), jak również na utrzymanie różnorodności gatunkowej zbiorowiska (Grubb 1977). Rola, jaką bank nasion pełni w zbiorowisku zależy od jego liczebności i długowieczności nasion. Wszystkie kryteria dotyczące podziału banków nasion grupują je w zależności od ich długotrwałości w glebie (Csontos, Tamas 2003). Najczęściej stosowana klasyfikacja (Thompson et al. 1997) dzieli banki nasion na przejściowe, nietrwałe (ang. *transient*), tj. gdy nasiona kiełkują w ciągu roku od wysiania; krótkotrwałe (ang. *short-term persistent*), przebywające w glebie od roku do pięciu lat oraz długotrwałe (ang. *long-term persistent*) o żywotności nasion w glebie powyżej 5 lat.

Już w latach 70. zaznaczało się zróżnicowane podejście do problematyki związanej z bankami nasion. Od tamtego czasu w ewolucyjnym nurcie badawczym uwaga skupia się głównie na związkach między właściwościami morfologicznymi i fizjologicznymi nasion a ich trwałością

w glebie w perspektywie optymalizacji strategii reprodukcyjnej gatunku w poszczególnych typach ekosystemów (Grime 1979, Thompson et al. 1993, Bekker et al. 1998, Hodkinson et al. 1998). Uważa się, że przy danych nakładach energetycznych, jakie roślina przeznaczna na reprodukcję, optymalizacja wyboru między dużą liczbą drobnych nasion a mniejszą liczbą dużych decyduje o możliwości formowania banku nasion i właściwościach konkurencyjnych siewek (Shipley, Dion 1992, Fenner 2000, Silvertown, Charlesworth 2001, Coomes, Grubb 2003). Kompromisy ewolucyjne dotyczące wielkości i długowieczności nasion stały się przedmiotem wielu prac (Leishman et al. 1995, 2000, Jankowska-Błaszczuk 1996, 1997, 1999, 2004, 2006, Rees 1996, Hodkinson et al. 1998, Leishman, Westoby 1998, Funes et al. 1999, Moles et al. 2000, 2005, Hölzel, Otte 2004, Moles, Westoby 2004, Traba et al. 2006).

Drugi, ekologiczny aspekt badań nad bankami nasion dotyczy zróżnicowania ich wielkości i składu gatunkowego w czasie i w przestrzeni oraz związków między strukturą gatunkową banku nasion i pokrywy roślinnej w poszczególnych typach zbiorowisk. Literatura na temat ekologii banków nasion jest bardzo obszerna i obejmuje ekosystemy wszystkich stref geograficznych (Leck et al. 1989, Vyvey 1989a, b, Thompson et al. 1997, Chang et al. 2001, Fenner, Thompson 2005, Hopfensperger 2007). Warto tu podkreślić, że prace poświęcone badaniom banków nasion w lasach liściastych strefy umiarkowanej są stosunkowo najmniej liczne (Thompson et al. 1997). Spora grupa prac mieszcząca się w nurcie ekologicznym dotyczy zmienności banków nasion w procesach dynamiki roślinności, takich jak regeneracja (Jankowska-Błaszczuk 2000), sukcesja wtórna (Donelan, Thompson 1980, Conn et al. 1984, Symonides 1986, Milberg 1992, 1995, Buckley et al. 1997, Falińska 1999, Hyatt, Casper 2000, Bossuyt, Hermy 2004, Wagner et al. 2006), sukcesja pierwotna (Tsuyuzaki 1991, Grandin, Rydin 1998, Grandin 2001) i degeneracja (Panufnik-Mędrzycka, Kwiatkowska-Falińska 2001). Wnoszą one szczególnie duży wkład w wyjaśnianie mechanizmów funkcjonowania

zbiorowisk roślinnych. Pokazują, że bank nasion jest niejednokrotnie zapisem historii przemian zbiorowiska roślinnego na danym terenie, a jednocześnie pozwala na przewidywanie kierunków przemian struktury gatunkowej w przyszłości.

W biologii populacji roślin nasiono traktowane jest jako szczególny etap ontogenezy osobnika. Badania dotyczące czynników determinujących wzorzec rozmieszczenia przestrzennego i dynamiki populacji nie mogą się obyć bez znajomości mechanizmów rozprzestrzeniania się nasion oraz dynamiki glebowego banku nasion. Wyjaśnienie genezy rozmieszczenia osobników w kolejnych fazach rozwojowych w populacji wymaga badań nad rozmieszczeniem nasion w glebie (Thompson 1986, Geertsema, Sprangers 2002, Czarnecka 2004a). Zdolność do tworzenia trwałego banku nasion jest istotną cechą biologii gatunku mającą swoje konsekwencje w dynamice liczebności poszczególnych populacji (Cabin et al. 2000, Alexander, Schrag 2003, Adams et al. 2005).

Współczesne czasy charakteryzują się wręcz lawinowym wzrostem zagrożeń różnorodności biologicznej na wszystkich jej poziomach – od genetycznego poprzez gatunkowy aż do ekosystemalnego. Badania nad bankami nasion włączają się w szeroki nurt prac ekologicznych podejmujących tę problematykę. Dotyczą one:

(a) oceny zmienności genetycznej nasion w glebowym banku (Shimono et al. 2006, Honnay et al. 2008),

(b) długowieczności nasion gatunków rzadkich i zagrożonych (Aparicio, Guisande 1997, Washitani et al. 1997, Czarnecka 2003, 2004b)

(c) roli banków nasion w utrzymaniu bogactwa gatunkowego i możliwości odbudowania zdegradowanych zbiorowisk dzięki uaktywnieniu glebowego zapasu nasion gatunków już nieobecnych w pokrywie roślinnej (López-Mariño et al. 2000, Czarnecka, Czarnecka 2001, Touzard et al. 2002, Amiaud, Touzard 2004, Luzuriaga et al. 2005, Bossuyt et al. 2006, Czarnecka 2006).

Celem tej pracy jest:

– przedstawienie aktualnego stanu wiedzy dotyczącej banków nasion w lasach liściastych umiarkowanej strefy klimatycznej;

– konfrontacja wyników badań własnych autorki z tezami w literaturze dotyczącymi właściwości nasion w trwałych glebowych bankach, wielkości, składu gatunkowego banku i roli, jaką pełni w funkcjonowaniu ekosystemu leśnego;

– przedstawienie własnej koncepcji podziału banków nasion w lasach liściastych uwzględniającej ewolucyjny i ekologiczny aspekt tej problematyki.

BANKI NASION W LASACH LIŚCIASTYCH – STRATEGIA ADAPTACJI GATUNKÓW DO ZABURZEŃ

W zbiorowiskach lasów liściastych zrzucających liście na zimę warunki świetlne na dnie lasu istotnie zmieniają się w ciągu sezonu wegetacyjnego. Większość siewek kiełkuje wczesną wiosną, kiedy pełne światło dochodzi do dna lasu (Pirożnikow 1998a, b). Nawet po pojawieniu się liści na drzewach warunki świetlne w warstwie runa mają charakter mozaikowy – bardzo często korony drzew nie zachodzą na siebie w pełni i wraz z przesuwaniem się słońca w coraz innych miejscach pojawiają się plamy słoneczne, co więcej, nawet w najbardziej naturalnych lasach powstają luki świetlne różnej wielkości (ang. *light-gap*) wskutek wypadnięcia pojedynczych drzew lub ich grup. Przy brzegu takiej luki warunki świetlne odbiegają od tych w jej centralnej części i od tych panujących pod okapem drzew. Wszystko to daje w efekcie zróżnicowanie mikrosiedlisk i odpowiadających im nisz regeneracyjnych gatunków leśnych (Runkle 1981, Pickett, White 1985, Sipe, Bazzaz 1995, Bullock 2000). Według badań Olano et al. (2002) istnieje zależność między rozmieszczeniem nasion w glebie a strukturą przestrzenną koron drzew.

Odpowiedzią gatunków leśnych na niejednorodną w czasie i przestrzeni mozaikę świetlną są zróżnicowane wzorce kiełkowania nasion obserwowane zarówno w lasach strefy umiarkowanej (Runkle 1985, Sipe, Bazzaz 1995, Pirożnikow 1998a, b, Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007), jak i w lasach tropikalnych (Brokaw 1987, Dalling, Hubbell 2002, Daws et al. 2002, Pearson

et al. 2002). Uważa się, że obok światła istotnymi czynnikami wpływającymi na to różnicowanie są fluktuacje temperatury i wilgotności gleby oraz koncentracja azotanów (Thompson, Grime 1983, Milberg et al. 2000). Gradient zmienności tych czynników mikrosiedliskowych jest ściśle powiązany z częstością, periodycznością i wielkością luk w zbiorowisku leśnym. Ponadto coraz więcej prac wskazuje na zależność między masą nasion a wrażliwością na powyższe czynniki (Milberg et al. 2000, Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007, Vandellook et al. 2008).

Światło przefiltrowane przez wiele warstw liści dochodzi do dna lasu nie tylko w zmniejszonym natężeniu (ang. PFD – *photon flux density*), lecz również zmienia swój skład spektralny tak, że stosunek fal czerwonych (ang. R – *red light*, ok. 660 nm) do dalekiej czerwieni (ang. FR – *far red light*, ok. 730 nm) spada z 1,2:1 w pełnym świetle słonecznym do 0,2:1 w głębokim cieniu pod okapem drzew (Federer, Taner 1966, Pons 2000). Skład spektralny światła rejestrowany przez nasiona, szczególnie stosunek R:FR, jest jednym z ważniejszych czynników decydujących o wzbudzeniu (przy niskim R:FR) lub przerwaniu (przy wysokim R:FR) stanu spoczynkowego (Pons 2000). Ekologiczne znaczenie stosunku R:FR światła jako sygnału pozwalającego nasionom na detekcję warunków zewnętrznych (ang. *gap detection mechanism*) było przedmiotem wielu prac z zakresu ekofizjologii nasion (Grime, Jeffrey 1965, Górski et al. 1977, 1978, 1999, Holmes, Smith 1977, Vázquez-Yanes et al. 1990, Batlla et al. 2000).

Jankowska-Błaszczuk i Grubb (2006) zwracają uwagę, że w początkowym okresie badań nad bankami nasion strategia trwałych banków nasion przypisywana była wyłącznie gatunkom silnie światłoządnym, których kiełkowanie było uzależnione od wystąpienia luki w koronach drzew, co wiązało się z silnym impulsem światła o wysokim stosunku R:FR (Leck et al. 1989, Thompson 2000). Uważano, że skoro zaburzenia pojawiają się w stabilnym lesie dość rzadko, to strategia długotrwałego banku nasion jest charakterystyczna dla stosunkowo nielicznej grupy gatunków z reguły nieobecnych w zacienionych

płatach runa. Jankowska-Błaszczuk i Grubb (1997) podkreślają jednak, że większość gatunków znalezionych w banku nasion w grądzie białowieskim (tzw. grupa B w ich artykule) do kiełkowania nie wymaga luk w koronach drzew i pełnego dostępu światła o wysokim stosunku R:FR, a impulsem do kiełkowania są drobne zaburzenia w wielowarstwowym runie, osłabienie konkurencji korzeniowej, prześwietlenia w koronach drzew lub wędrujące po dnie lasu plamy słoneczne.

W lasach naturalnych częstą przyczyną silnych zaburzeń w warstwie runa są zwierzęta. Faliński (1986) zwraca uwagę, że głęboko zryte przez zwierzęta powierzchnie podlegają bardzo powolnej regeneracji. Można przypuszczać, że jest to spowodowane brakiem bieżącego dopływu nasion do gleby w zbuchtowanym, pozabawionym pokrywy runa miejscu.

WŁAŚCIWOŚCI NASION A TRWAŁOŚĆ BANKU

Poszukuje się związków między właściwościami morfologicznymi nasion, ich biologią kiełkowania i trwałością w glebie. Uważa się, że małe rozmiary nasion, kulisty kształt i wysokie wymagania świetlne w fazie kiełkowania to główne cechy determinujące zdolność do długotrwałego przebywania i akumulacji nasion w glebie (Thompson 1987, Thompson et al. 1993). Związek między masą i kształtem nasion a trwałością w glebie tłumaczy się między innymi faktem, że małe, kuliste nasiona łatwiej wnikają do gleby (Peart 1984). W przypadku bardzo drobnych nasion prawdopodobieństwo, że zostaną zjedzone przez zwierzęta jest niskie, a to z kolei zwiększa szanse długotrwałego przebywania w glebowym banku (Hulme 1998). Małe nasiona posiadają małe zapasy substancji pokarmowych dla rozwijającego się zarodka, a zatem pochodzące z nich siewki są w większym stopniu uzależnione od warunków zewnętrznych niż ma to miejsce w przypadku siewek kiełkujących z dużych nasion. Ten punkt widzenia wydaje się spójny z wynikami badań Milberga et al. (2000), które pokazały, że wpływ światła na

kiełkowanie jest znacznie silniejszy u gatunków o małych nasionach niż u gatunków o nasionach większych. Podobne wyniki otrzymał Pearson et al. (2002) dla nasion pionierskich gatunków drzew z lasów mieszanych Ameryki Środkowej. Badania w wielu typach ekosystemów wskazują na istotną zależność między kształtem i masą nasion a zdolnością gatunku do tworzenia trwałych banków (Thompson et al. 1993, Bekker et al. 1998, Funes et al. 1999, Thompson et al. 2001, Cerabolini et al. 2003, Peco et al. 2003). Brak takich zależności stwierdzono u niektórych gatunków drzew i krzewów deszczowych lasów tropikalnych (Metcalf, Grubb 1997, Metcalfe et al. 1998) oraz we florze Australii, co tłumaczono obecnością grubych i nieprzepuszczalnych łupin nasiennych powodujących stan spoczynkowy typu fizycznego (Leishman, Westoby 1998).

W lasach liściastych czynnikiem wpływającym na kiełkowanie nasion jest gruba warstwa ścióły, która ogranicza dostęp światła i jest barierą mechaniczną dla kiełkujących siewek. Jak wynika z badań Dallinga i Hubella (2002), siewki pochodzące z dużych nasion lepiej radzą sobie z wydostaniem się na powierzchnię i lepiej znoszą deficyt światła (kiełkowanie przy niskim R:FR lub niezależne od światła – Seiwa, Kikuzawa 1990, Leishman, Westoby 1994).

Ważnym czynnikiem ograniczającym trwałość w glebie dużych nasion jest ich atrakcyjność dla zwierząt odżywiających się nasionami. Zasada kompromisu ewolucyjnego (ang. *trade-off*) zakłada równoważenie zysków i strat związanych z wykształceniem danej cechy. Z ewolucyjnego punktu widzenia wykształcenie u dużych nasion cechy pozwalającej na długotrwałe odkładanie kiełkowania byłoby nieefektywne, bo zwiększałoby ryzyko zjedzenia przez zwierzęta.

Badania nad wpływem stosunku R:FR światła na kiełkowanie nasion 27 gatunków zebranych w naturalnych fitocenozach leśnych Białowieskiego Parku Narodowego miały na celu weryfikację zawartych w literaturze tez dotyczących relacji między trwałością nasion w glebie, ich kształtem i masą a reakcją kiełkowania w gradiencie świetlnym (Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007). Kolekcja obejmowała

nasiona o zróżnicowanej masie od 0,0015 mg do 12,8 mg, tolerancji na zacinienie od 1 do 7 w skali Ellenberga et al. (1991) i różnej częstości występowania w banku nasion i w warstwie runa – od obficie reprezentowanych w banku nasion i bardzo rzadko występujących w runie *Juncus effusus* i *Hypericum perforatum* do występujących często w runie a rzadko w banku nasion *Maianthemum bifolium* i *Stellaria holostea*.

Stwierdzono, że gatunki o mniejszych nasionach częściej potrzebowały impulsu świetlnego do kiełkowania w porównaniu do gatunków o większych nasionach i niezależnie od wymagań świetlnych w fazie dojrzalej, kiełkowały w świetle o wyższym stosunku R:FR. Jankowska-Błaszczuk i Daws (2007) uważają, że wymaganie impulsu świetlnego do kiełkowania jest zabezpieczeniem nasion przed przedwczesnym kiełkowaniem na zbyt dużej głębokości. Jest to związane z tym, że siewki gatunków o małych nasionach mogą fizycznie wydostać się na powierzchnię tylko z bardzo małej głębokości (Bond et al. 1999), a światło penetruje glebę do głębokości tylko kilku milimetrów (Tester, Moris 1987). Światłozadność działa jako czujnik głębokości chroniący przed przedwczesnym kiełkowaniem. Co więcej, wysoki stosunek R:FR światła jest wskaźnikiem braku grubej warstwy ścióły. Innym impulsem dochodzącym do nasiona są fluktuacje temperatury na skutek powstania luki. Pearson et al. (2002) stwierdzili, że ten rodzaj impulsu działa głównie na nasiona o większej masie, kiełkujące w ciemności na znacznie większych głębokościach w glebie, z których siewki gatunków o małych nasionach nie wydostają się zazwyczaj na powierzchnię (Thompson, Grime 1983).

Ujemna korelacja między masą nasion a wartością R:FR światła, przy której kiełkuje 50% nasion (Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007), oraz dane dotyczące kiełkowania gatunków pochodzących z Puszczy Białowieskiej (Jankowska-Błaszczuk, Grubb 1997), pozwalają przypuszczać, że kiełkowanie nasion o małych rozmiarach wymaga światła o wysokiej wartości R:FR. Może ona być osiągnięta wyłącznie tam, gdzie do gleby dociera światło nie

przefiltrowane wcześniej przez liście (Battla et al. 2000). W rezultacie, gatunki o bardzo małych nasionach występują w cienistym lesie rzadko, ponieważ ich sukces wiąże się z koniecznością długotrwałego oczekiwania w glebowym banku nasion na pojawienie się luki. Z kolei nasiona większe, również fotoblastyczne, mogą kiełkować zarówno w świetle o wyższej i niższej wartości R:FR. Odbiciem tych prawidłowości jest wyraźna, ujemna korelacja między masą nasion a ich trwałością w glebie (Jankowska-Błaszczuk, Grubb 2006, Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007).

Jankowska-Błaszczuk i Daws (2007) podobnie jak Kitajima i Fenner (2000) uważają, że wysokie wymagania świetlne dla przerwania spoczynku małych nasion wynikają z faktu, że w takich warunkach siewki mają zapewnione szybkie tempo wzrostu. Siewki pochodzące z małych nasion są początkowo bardzo małe, a przy niskiej jakości światła wydłuża się czas, w którym ze względu na niewielkie rozmiary pozostają szczególnie wrażliwe na niekorzystne oddziaływania czynników zewnętrznych, takich jak susza, wydeptywanie czy konkurencja (Leishman et al. 2000). Zatem negatywny efekt małych rozmiarów nasion uwidaczniający się wysoką śmiertelnością siewek jest minimalizowany przez ograniczenie kiełkowania do takich miejsc, w których wysoki poziom intensywności światła maksymalnie przyspiesza wzrost siewki i skraca okres, w którym jest ona najbardziej narażona na obumarcie.

Badania prowadzone w różnych typach ekosystemów wykazały, że gatunki o większych nasionach charakteryzują się ogólnie wyższą tolerancją na zacienienie (Baker 1972, Salisbury 1974, Foster, Janson 1985). Dane z grądu białowieskiego potwierdzają tę tendencję, niemniej jednak, ujemna korelacja między masą nasion a wartością R:FR światła potrzebnego do kiełkowania dotyczy wszystkich gatunków bez względu na ich stopień cienioznośności w dalszych fazach rozwoju. I tak, kilka gatunków tolerancyjnych na zacienienie i o niskiej masie nasion, jak *Epilobium montanum*, *Moehringia trinervia*, *Scrophularia nodosa*,

charakteryzowało się wysokimi wymaganiami świetlnymi w fazie kiełkowania (Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007). Wysoka śmiertelność małych siewek szczególnie w warunkach deficytu światła jest, jak się wydaje, kluczowym czynnikiem tłumaczącym relacje między R:FR a masą nasion w perspektywie adaptacji do mozaiki świetlnej panującej na dnie lasu.

BANKI NASION W LASACH LIŚCIASTYCH – WIELKOŚĆ, STRUKTURA GATUNKOWA I RELACJE Z POKRYWĄ ROŚLINNĄ

Banki nasion w stabilnych naturalnych ekosystemach lasów liściastych strefy umiarkowanej należą do najslabiej zbadanych w porównaniu z bankami nasion w innych typach zbiorowisk roślinnych (Thompson et al. 1997). Wynika to z braku dużych i zwartych kompleksów leśnych pierwotnego pochodzenia w obrębie strefy umiarkowanej nie tylko w Europie, ale także, choć w mniejszym stopniu, w Azji i Ameryce Północnej. Najczęściej prace dotyczą lasów młodych, wtórnego pochodzenia (ang. *recent/managed forest*) (Godefroid et al. 2006).

Wielkość banków nasion

Zróznicowanie wielkości banków nasion w lasach liściastych wynika z różnego wieku drzewostanu, stopnia naturalności lasu, historii użytkowania oraz typu podłoża (Jankowska-Błaszczuk 2000, Bossuyt, Hermy 2001, Bossuyt et al. 2002, Jankowska-Błaszczuk, Grubb 2006). Do tego dochodzą różne metody oceny wielkości banku oraz terminy i sposoby pobierania prób. Dane z literatury wskazują, że zagęszczenie nasion w lasach liściastych jest z reguły wielokrotnie niższe niż w ekosystemach otwartych, tj. łąkach, ugorach, wrzosi-
wiskach, i waha się od około tysiąca do kilku tysięcy na 1 m² w lasach o starym drzewostanie (Zarzycki 1964, Marquis 1975, Petrov, Palkina 1983, Pirożnikow 1983, Petrov 1987, Staaf et al. 1987, Pickett, McDonnell 1989, Matlack, Good 1990, Mladenoff 1990, Kjellson 1992, Jankowska-Błaszczuk 1998, 2000, 2006, Jankowska-Błaszczuk et al. 1998, Leckie et al. 2000) i od

kilku do kilkunastu tysięcy na 1 m² w lasach młodszych, nasadzanych na ugorach lub w plantacjach (Brown, Oosterhuist 1981, Hill, Stevens 1981, Granström 1988, Brown, Warr 1992, Warr et al. 1994, Buckley et al. 1997, Carter, Ungar 2002, Olano et al. 2002, Díaz-Villa et al. 2003, Godefroid et al. 2006). Z danych europejskich wynika, że w starych lasach (ang. *ancient forest*) zagęszczenie nasion jest istotnie niższe w porównaniu z lasami młodymi, rosnącymi na ugorach porolnych (ang. *recent forest*) (Bossuyt et al. 2002). Uważa się, że stabilne, późnosukcesyjne lasy są ekosystemami, w których prawdopodobieństwo wystąpienia powtórnego zaburzenia w tym samym miejscu i w krótkim czasie jest niewielkie, a zatem czysta strategia gatunków tworzących banki nasion bez przystosowań do rozsiewania na dalekie odległości jest tu nieefektywna (Fenner, Thompson 2005). Jankowska-Błaszczuk (2000) podkreśla jednak, że wielkość banku nasion w żyznym lesie grądowym o wielowarstwowym runie w znacznym stopniu zależy od deszczu nasion. Zjawisko to potwierdzają również wyniki Falińskiej (1999) i Pirożnikow (1983) z Puszczy Białowieskiej oraz badania banków nasion w naturalnych lasach liściastych Danii (Kjelsson 1992), w szwedzkich buczynach (Staaf et al. 1987) i w rosyjskich dąbrowach (Petrov 1987).

Zmiany wielkości banków nasion w procesie przemian sukcesyjnych wskazują, że możliwe są różne wzorce ich dynamiki. Według Bossuyt'a i Hermy'ego (2004) banki nasion w całym procesie sukcesji zawierają głównie gatunki pochodzące z wcześniejszych faz sukcesyjnych. Ponieważ gatunki wczesnosukcesyjne tworzą z reguły trwałe banki nasion, które pozostają w glebie długo po ich zniknięciu ze zbiorowiska, a gatunki późnosukcesyjne tworzą coraz mniej trwałe banki, to wraz z postępem sukcesji zagęszczenie nasion maleje. Tempo spadku zagęszczenia jest zależne od zbiorowiska wyjściowego (Bekker et al. 1997 – sukcesja na murawach; Pywell et al. 2002 – sukcesja na wrzosowiskach; Symonides 1986, Bossuyt et al. 2002 – sukcesja na nieużytkach porolnych). Inne prace świadczą o spadku długowieczności

nasion przy jednoczesnym wzroście ich zagęszczenia i zwiększaniu się bogactwa gatunkowego w procesie sukcesji, co sugeruje, że przemiany banku nasion mogą następować zgodnie ze zmieniającą się pokrywą roślinną (Bekker et al. 1999, Wolters, Bakker 2002). Odmienne wzorce przemian przedstawili Milberg (1995) i Falińska (1999, 2001). Ta druga autorka, badając przez ponad 20 lat sukcesję na porzucanych łąkach, stwierdziła najwyższe zagęszczenie nasion i największe bogactwo gatunkowe banku nasion w stadium przejściowym, kiedy w glebie znajdowały się gatunki wcześniejszych faz, jak również gatunki leśne. Zmiany wielkości i kompozycji gatunkowej banku nasion mają w badanych zbiorowiskach charakter raczej zmian fluktuacyjnych niż kierunkowych.

Kompozycja gatunkowa banku – relacje z runem

W większości prac z lat 80. i 90. ubiegłego wieku, prowadzonych w lasach liściastych o bardzo zróżnicowanym stopniu naturalności, skład gatunkowy banku nasion nie odzwierciedlał kompozycji gatunkowej zbiorowiska leśnego – w glebie brak wielu gatunków cienioznośnych mających znaczny udział w warstwie runa (Leck et al. 1989, Thompson 2000 i cyt. tam literatura). Gatunki cienioznośne według tych autorów nie tworzą trwałych banków – a zatem zapasy nasion w glebie cienistych lasów są zdominowane przez gatunki światłolubne, charakterystyczne dla wcześniejszych faz sukcesyjnych. W płatach leśnych o małej powierzchni, w bankach dominują gatunki charakterystyczne dla zbiorowisk okrajkowych, porębowych czy ruderalnych (Bossuyt, Hermy 2001). Można spotkać się z opinią, że w lasach starszych różnice między składem gatunkowym banku nasion a runem są większe niż w lasach młodszych, oraz że banki nasion w lasach o starym drzewostanie zawierają głównie gatunki wcześniejszych faz sukcesyjnych lub gatunki przejściowo pojawiające się po lokalnych zaburzeniach, głównie z rodzajów *Juncus*, *Hypericum*, *Urtica* i *Rubus*, które stanowią nieraz ponad 80% całego banku nasion (Bossuyt et al. 2002). Ta opinia nie jest zgodna

z coraz częstszymi doniesieniami, wskazującymi, że ważnym komponentem banku nasion, nawet we wtórnych zbiorowiskach leśnych, są cienioznośne gatunki typowe dla runa leśnego (Godefroid et al. 2006). Według tego autora stanowią one około 40% banku nasion we wtórnych zbiorowiskach leśnych w Belgii.

Kilkunastoletnie badania banków nasion prowadzone w naturalnych fitocenozach grądowych Białowieskiego Parku Narodowego wskazują, że ponad 70% gatunków nasion w glebie to gatunki cienistych lasów grądowych (Jankowska-Błaszczuk 2000). Podobne wyniki świadczące o znaczącym udziale gatunków runa w leśnym banku nasion znajdziemy w pracach Falińskiej (1999), Pirożnikow (1983), Buckley'a et al. (1997). W białowieskim grądzie bank zdominowany jest przez byliny, natomiast udział nasion roślin jednorocznych jest wyższy niż to wynika z ich udziału ilościowego w runie. Honda (2008) podkreśla, że posiadanie banku nasion jest strategią charakterystyczną dla terofitów. Pomimo podobieństwa w składzie gatunkowym, frekwencja i liczebność nasion w próbach nie odzwierciedlała częstości występowania tych gatunków w runie. I tak np. *Stellaria nemorum*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum* czy *Glechoma hirsuta* należały do gatunków stosunkowo nielicznych w banku nasion pomimo obfitego występowania w runie; z kolei *Chrysosplenium alternifolium*, *Urtica dioica*, *Cardamine flexuosa* czy *Lapsana communis* znacznie częściej znajdowano w banku nasion niż wśród roślin runa. Wśród gatunków częstych w runie były takie, których nie znaleziono w banku nasion przez trzy kolejne lata badań, jak np. *Galium odoratum*, *Ficaria verna*, *Dentaria bulbifera*. Przyczyną tego może być bardzo niska produkcja nasion przez niektóre gatunki runa (Falińska 1971) lub ich krótkotrwałość.

Stabilność i wzorzec wymagań świetlnych gatunków

Jankowska-Błaszczuk (2002) badała w kolejnych trzech latach zmienność w zagęszczeniu nasion w glebie płatu grądu i stwierdziła, że kompozycja gatunkowa banku nasion w sta-

bilnym zbiorowisku leśnym jest względnie stała w czasie. W literaturze najwięcej jest doniesień dotyczących zmienności zagęszczenia nasion w glebie w obrębie jednego sezonu wegetacyjnego. Sezonowe wahania liczebności nasion w banku stały się podstawą do jednej z pierwszych, powszechnie przyjętej klasyfikacji banków nasion (Thompson, Grime 1979). Jak wykazały badania Jankowskiej-Błaszczuk (2006) i Pirożnikow (1983) również w białowieskim grądzie wyraźnie zmienia się sezonowo udział poszczególnych gatunków w glebowym banku. Takie zjawiska są powszechnie znane i wynikają z fenologii gatunków runa oraz różnej długotrwałości nasion (Onaindia, Amezága 2000).

Bossuyt et al. (2002) podkreślają, że wbrew powszechnemu przekonaniu o niewielkiej trwałości nasion cienioznośnych gatunków charakterystycznych dla runa lasów liściastych, coraz więcej danych dowodzi, że ich udział w glebowym banku nasion jest znaczny. Powtarzane w literaturze stwierdzenia, że banki nasion w lasach są zdominowane przez gatunki silnie światłochłonne, wynika z faktu, że w bankach nasion w lasach Europy Zachodniej najliczniejsze były gatunki wczesnosukcesyjne lub przejściowo pojawiające się po lokalnych zaburzeniach. Badania prowadzone w świetlistej dąbrowie i cienistym grądzie wykazały, że rozkład wymagań świetlnych gatunków w banku nasion zależy w dużej mierze od warunków świetlnych panujących na dnie lasu (Jankowska-Błaszczuk et al. 1998). W cienistym grądzie zależność ta ma charakter dwumodalnej krzywej z wysokim udziałem nasion gatunków umiarkowanie cienioznośnych występujących w runie lasu oraz gatunków silnie światłochłonnych nieobecnych z reguły w runie (Jankowska-Błaszczuk et al. 1998). W świetlistej dąbrowie, gdzie zwarcie koron drzew nie przekraczało 60%, w glebie wyraźnie dominowały nasiona gatunków silnie światłochłonnych. Dane Panufnik-Mędrzyckiej i Kwiatkowskiej-Falińskiej (2001) świadczą, że niektóre z nich, jak np. *Origanum vulgare*, *Sagina procumbens*, *Betonica officinalis*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Ajuga reptans* i *Potentilla erecta*, charakteryzują się bardzo trwałymi

bankami nasion (udowodniono zdolność zachowywania żywotności w glebie co najmniej kilkanaście lat). Obok tych gatunków w banku nasion w dąbrowie znalazły się powszechnie występujące światłożądne gatunki z rodzaju *Juncus* i *Hypericum*. Obecność gatunków cienioznośnych w bankach nasion notowana była również przez Staafa et al. (1987), Buckley'a et al. (1997), Bossuyt'a et al. (2002) oraz Godefroid'a et al. (2006).

Sezonową zmienność udziału gatunków o zróżnicowanych wymaganiach świetlnych badano również w bardzo silnie zacienionej fitocenozie grądowej o skąpej pokrywie runa w Świętokrzyskim Parku Narodowym (Jankowska-Błaszczuk 2006). Stwierdzono, że wczesnowiosenny bank nasion tuż przed rozpoczęciem vegetacji, oraz letni bank nasion w pełni sezonu vegetacyjnego, różnią się istotnie zagęszczeniem nasion, które jest znacznie wyższe wczesną wiosną. Z kolei udział w banku gatunków o zróżnicowanych wymaganiach świetlnych jest podobny wiosną i latem i bardzo zbliżony do tego, jaki stwierdzono w *Tilio-Carpinetum typicum* w Białowieskim Parku Narodowym. Zarówno w lasach białowieskich, jak i świętokrzyskich, jedynym silnie cienioznośnym gatunkiem (index Ellenberga 1–2), licznie reprezentowanym w banku nasion, był *Oxalis acetosella*. Jego obecność w bankach nasion była odnotowana również przez innych autorów (Falińska 1999, Godefroid et al. 2006).

FUNKCJONALNE GRUPY GATUNKÓW W BANKACH NASION

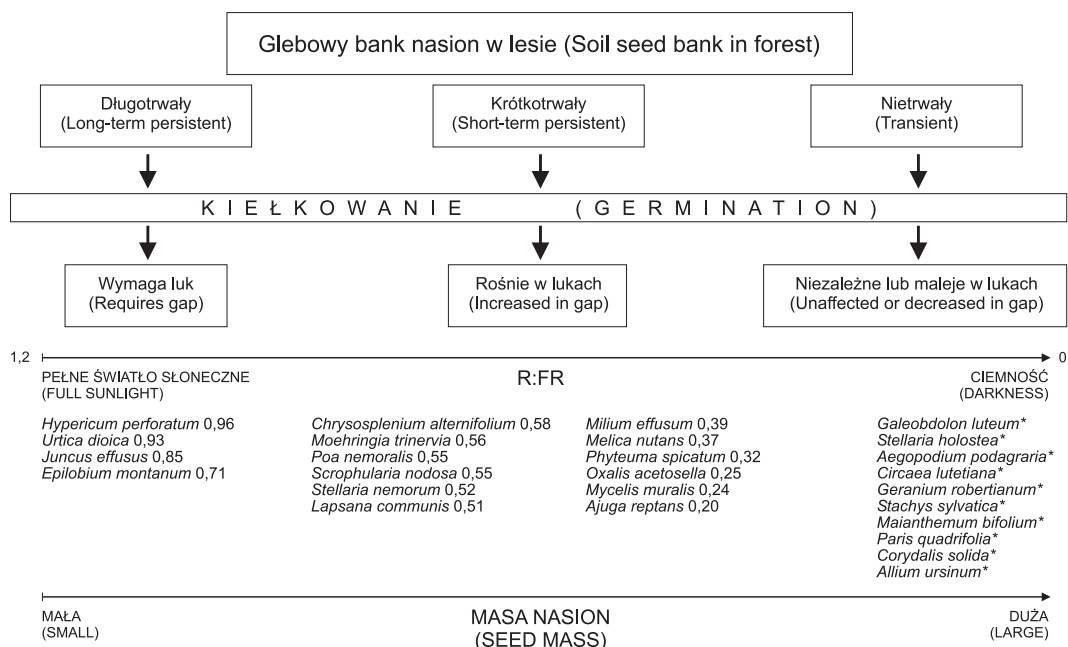
GATUNKI RUNA LASU LIŚCIASTEGO

W grądzie białowieskim, w płatach o wielowarstwowym runie, największy udział w banku nasion miały cienioznośne lub umiarkowanie światłożądne gatunki roślin zielnych, wiele z nich to według Dzwonko i Loster (2001) gatunki starych lasów. Co więcej, czteroletnie obserwacje wschodów siewek w płatach zacienionych i w lukach wykazały, że niektóre z tych gatunków kiełkują również latem pod okapem

drzew (Jankowska-Błaszczuk et al. 1998, Jankowska-Błaszczuk 2000).

Trwałość banków nasion poszczególnych gatunków tej grupy jest zróżnicowana, od formujących długotrwałe banki, jak np. *Urtica dioica*, po takie, których prawie wszystkie nasiona kiełkują w tym samym roku po wysianiu lub wiosną roku następnego, jak np. *Impatiens noli-tangere*. Większość gatunków tej grupy formuje jednak krótkotrwałe banki nasion o żywotności nie przekraczającej 4–5 lat (Thompson et al. 1997, Jankowska-Błaszczuk 2000). Czteroletnie obserwacje wschodów siewek w szklarni pokazały, że wiele z nich wschodzi w 2–4 roku od wysiania, co bezpośrednio dowodzi, że u tych gatunków zachodzi tzw. rozkładanie ryzyka kiełkowania w czasie (Grubb 1988; ang. *risk spreading germination*). Oznacza to, że nawet w sprzyjających warunkach kiełkuje tylko część nasion z depozytu glebowego, reszta jest „krótkoterminowym” zabezpieczeniem na lata o słabej produkcji nasion.

Badania Jankowskiej-Błaszczuk i Daws'a (2007) dowodzą, że gatunki runa leśnego bardzo różnią się między sobą wzorcem kiełkowania w gradiencie świetlnym, a stopień światłożądności gatunku nie określa jednoznacznie wymagań świetlnych w fazie kiełkowania. Najbardziej cienioznośny gatunek w runie, *Oxalis acetosella*, okazał się wrażliwy na światło w fazie kiełkowania – wartość progowa R:FR_{50%} wynosiła 0,25. Nasiona wielu gatunków runa, które znajdowano w glebie, kiełkowały niezależnie od natężenia światła i stosunku R:FR (np. *Geranium robertianum*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Stachys sylvatica*, *Galeobdolon luteum*, *Ranunculus lanuginosus*), a u innych były wyraźnie fotoblastyczne (*Urtica dioica*, *Poa nemoralis*, *Lapsana communis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Stellaria nemorum*, *Mycelis muralis*, *Moehringia trinervia*, *Milium effusum*) (Ryc. 1). Powyższe dane, potwierdzają tezę stawianą przez Jankowską-Błaszczuk i Grubb'a (1997), że zdolność do akumulacji części nasion w glebie na okres kilku lat nie jest strategią wyłącznie tych gatunków, których kiełkowanie wymaga



Ryc. 1. Relacje między trwałością nasion w glebowym banku, światłożądnością w fazie kiełkowania i masą nasion. Wartości podane przy gatunkach wrażliwych na światło oznaczają wartość progową R:FR światła, przy której kiełkuje 50% nasion; (*) oznacza kiełkowanie niezależne od światła. Dane na podstawie Jankowska-Błaszczuk i Daws (2007).

Fig. 1. The relation between the persistence of seeds in soil bank, their light requirement for germination and seed mass. The values near light-responsive species denote the R:FR required for 50% germination; (*) denotes germination unaffected by light. The data according to Jankowska-Błaszczuk and Daws (2007).

impulsu świetlnego o wysokim stosunku R:FR, co w cieniastym lesie związane jest z wystąpieniem luk w drzewostanie. Warto tu podkreślić, że u gatunków runa, których nasiona są z reguły nieobecne w bankach (np. *Paris quadrifolia*, *Maianthemum bifolium*, *Corydalis solida*), kiełkowanie było niezależne od jakości światła (Jankowska-Błaszczuk, Daws 2007).

GATUNKI NIELEŚNE

Na podstawie kryterium pochodzenia nasion można wyodrębnić dwie grupy gatunków. Do pierwszej należą gatunki przypadkowo zawleczone do banku nasion w lesie. Ich liczba i rozmieszczenie w glebie z reguły nie świadczą o historii przemian roślinności na danym terenie. W skład drugiej grupy wchodzi gatunki rosnące we wcześniejszych fazach sukcesji, których długotrwałe nasiona pozostały żywe długo po ich

zniknięciu z pokrywy roślinnej. Są wśród nich gatunki powszechnie notowane w bankach nasion różnych typów zbiorowisk, a w lasach pojawiają się w runie przejściowo, po lokalnych zaburzeniach.

W przypadku gatunków przypadkowo zawleczonych do banku nasion w lesie są to pojedyncze nasiona nawet licznej grupy gatunków – w Puszczy Białowieskiej, gdzie próby obejmowały 15 m² gleby i były pobierane w miejscu oddalonym kilka kilometrów od brzegu lasu, stwierdzono ogółem około 20 takich gatunków, ale stanowiły one zaledwie kilka procent banku nasion (Jankowska-Błaszczuk 2000). Wyniki badań nad bankami nasion w lasach kanadyjskich wskazują, że nawet w centralnych fragmentach bardzo dużych kompleksów leśnych pierwotnego pochodzenia znajdowane są pojedyncze nasiona gatunków łąkowych, ruderalnych, czy leśnych zawleczonych z innych

zbiorowisk (Leckie et al. 2000). Z badań belgijskich wynika, że w lasach liściastych Europy Zachodniej ta grupa gatunków jest w bankach nasion znacznie liczniejsza niż w Puszczy Białowieskiej, co jest związane z silną antropopresją i znacznym rozczłonkowaniem zbiorowisk leśnych w tej części Europy.

Bossuyt et al. (2002) podkreślają, że w lasach młodych wtórnego pochodzenia banki nasion są większe niż w lasach starych, a różnica wynika z obecności w młodych lasach nasion gatunków z wcześniejszych faz sukcesyjnych – chwastów segetalnych, roślin ruderalnych czy łąkowych. Gleba w lesie rosnącym na wrzosowisku lub nieużytku porolnym przez długi czas zawiera nasiona z rodzaju *Calluna* i nasiona chwastów (Bossuyt, Hermy 2001).

Klasycznym przykładem takiej sytuacji jest wystąpienie liczego banku nasion gatunków nieobecnych w runie lasu grądowego o wtórnym drzewostanie, który przed ponad 90 laty został wycięty i podlegał spontanicznej regeneracji (Jankowska-Błaszczuk 2000). W banku nasion grodu o pierwotnym drzewostanie udział nasion gatunków z rodzajów *Juncus*, *Hypericum*, *Rubus* i *Epilobium* wyniósł zaledwie około 5%, natomiast w płacie z drzewostanem wtórnym nasiona tych gatunków stanowiły prawie 25% banku nasion. Trzeba dodać, że płat z wtórnym drzewostanem był otoczony lasem pierwotnego pochodzenia (Faliński et al. 1988). Ponad dziesięciokrotne różnice w zagęszczeniu nasion tych gatunków przy ich znikomej obecności w runie pozwalają przypuszczać, że gatunki te występowały masowo na odsłoniętej porębie, a po zwarcu okapu drzew i zacienieniu dna lasu ustąpiły, pozostawiając po sobie trwałe banki nasion.

Rodzaje *Juncus*, *Hypericum*, *Rubus* i *Epilobium* występują w bankach nasion bardzo licznie w prawie wszystkich typach fitocenoz leśnych rosnących w naszej strefie klimatycznej (Jankowska-Błaszczuk 2000, Olano et al. 2002, Godefroid et al. 2006). Są one nazywane w literaturze ekologicznej 'canopy-gap-demanded species', ponieważ ich strategia reprodukcyjna jest ściśle związana ze zdolnością długotrwałego

oczekiwania nasion w glebie na wystąpienie zaburzenia w postaci luki w koronach drzew. Ich zróżnicowana cienizność wskazuje, że mogą pojawiać się w różnej kolejności w zarastających lukach, jednak jak wykazały badania Jankowskiej-Błaszczuk i Daws'a (2007) gatunki te do kiełkowania wymagają światła o wysokim stosunku R:FR. Ich wysoki udział w banku nasion świadczy o dużej częstotliwości zaburzeń w zbiorowisku leśnym. Jest on z reguły wyższy w lasach użytkowych niż w dużych kompleksach leśnych pierwotnego pochodzenia.

PODSUMOWANIE

Badania Jankowskiej-Błaszczuk (1998, 2000, 2002, 2006), Jankowskiej-Błaszczuk et al. (1998), Jankowskiej-Błaszczuk i Grubb'a (1997, 2006), Jankowskiej-Błaszczuk i Daws'a (2007) prowadzone w naturalnych fitocenozach leśnych potwierdziły większość, ale nie wszystkie z powtarzanych w literaturze tez odnoszących się zarówno do ekologicznego, jak i ewolucyjnego aspektu badań nad glebowymi bankami nasion w lasach liściastych charakterystycznych dla naszej strefy klimatycznej.

W rezultacie tych badań stwierdzono, że:

- wielkość banków nasion w lasach liściastych pierwotnego pochodzenia jest, w znacznie większym stopniu niż sądzono, uzależniona od produkcji nasion przez gatunki runa. W fitocenozach grądowych o bujnym runie zagęszczenie nasion kształtuje się na poziomie kilku tysięcy/m², a w cienistym lesie grądowym o ubogiej warstwie runa w granicach 1000 nasion/m² i jest jednak znacznie niższe niż zagęszczenie notowane w zbiorowiskach otwartych, wczesnosukcesyjnych,

- w banku nasion oprócz gatunków cieniznych obecnych w runie leśnym występują również gatunki z sąsiednich zbiorowisk roślinnych, jak również gatunki pochodzące z wcześniejszych faz sukcesyjnych zbiorowiska. W bankach nasion w rozległych, naturalnych kompleksach leśnych ta grupa gatunków jest dużo mniej liczna w porównaniu z bankami

nasion w lasach młodych, o małej powierzchni lub poddanych silnej antropopresji,

- cienizność gatunki obecne w runie charakteryzują się zróżnicowaną trwałością nasion w glebie, ale zdecydowana większość z nich formuje krótkotrwałe banki nasion o żywotności nasion do 4–5 lat. Wykazują one zatem zdolność do rozkładania ryzyka kiełkowania w czasie. Dla części z tych gatunków impulsem do kiełkowania nasion są drobne luki w warstwie runa lub niewielkie prześwietlenia w koronach drzew (np.: *Chrysosplenium alternifolium*, *Moehringia trinervia*, *Stellaria nemorum*, *Milium effusum*, *Lapsana communis*). Nasiona innych, jak np.: *Stellaria holostea*, *Geranium robertianum*, *Stachys sylvatica*, *Galeobdolon luteum* kiełkują niezależnie od właściwości światła (Ryc. 1),

- gatunki występujące znacznie częściej w banku nasion niż w runie leśnym (głównie z rodzajów *Juncus*, *Hypericum*, *Urtica* i *Epilobium*) są fotoblastyczne, o drobnych nasionach i wysokiej wartości progowej R:FR światła potrzebnej do zainicjowania kiełkowania. Gatunki te do wschodów potrzebują luk w warstwie koron drzew, a zatem ich wschody są uzależnione od wystąpienia zaburzenia (Ryc. 1),

- gatunki runa leśnego o mniejszych nasionach częściej potrzebują impulsu świetlnego do kiełkowania w porównaniu do gatunków z większymi nasionami. Niezależnie od wymagań świetlnych w fazie dojrzałej kiełkują one w świetle o wyższym stosunku R:FR. Wymaganie takiego impulsu świetlnego działa jako zabezpieczenie chroniące nasiono przed przedwczesnym kiełkowaniem na zbyt dużej głębokości,

- istnieje ujemna korelacja między masą nasion wytwarzanych przez rośliny runa leśnego a ich trwałością w glebie. Dla gatunków o bardzo małych nasionach ograniczenie kiełkowania do mikrosiedlisk o wysokiej jakości światła, występujących w cieniście lesie rzadko, wiąże się z koniecznością długotrwałego oczekiwania w glebowym banku,

- wysoka śmiertelność siewek pochodzących z małych nasion jest minimalizowana przez ograniczenie kiełkowania do takich miejsc, w których

duża intensywność światła maksymalnie przyspiesza ich wzrost i skraca okres, w którym są najbardziej narażone na obumarcie.

LITERATURA

- ADAMS V. M., MARSH D. M., KNOX J. S. 2005. Importance of the seed bank for population viability and population monitoring in a threatened wetland herb. *Biol. Conserv.* **124**: 425–436.
- ALEXANDER H. M., SCHRAG A. M. 2003. Role of soil seed bank and newly dispersed seeds in population dynamics of the annual sunflower, *Helianthus annuus*. *J. Ecol.* **91**: 987–998.
- AMIAUD B., TOUZARD B. 2004. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in old embanked marshlands of Western France. *Flora* **199**: 25–35.
- APARICIO A., GUISANDE R. 1997. Replenishment of the endangered *Echinospartum algibicum* (Gesteae, Fabaceae) from the soil seed bank. *Biol. Conserv.* **81**: 267–273.
- BAKER H. G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* **53**: 997–1010.
- BATLLA D., KRUK B. C., BENECH-ARNOLD L. D. 2000. Very early detection of canopy presence by seed through perception of subtle modifications in red : far red signals. *Funct. Ecol.* **14**: 195–202.
- BEKKER R. M., VERWEIJ G. L., SMITH R. E. N., REINE R., BAKKER J. P., SCHNEIDER S. 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *J. App. Ecol.* **34**: 1293–1310.
- BEKKER R. M., BAKKER J. P., GRANDIN U., KALAMEES R., MILBERG P., POSCHOLD P., THOMPSON K., WILLEMS J. H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Funct. Ecol.* **12**: 834–842.
- BEKKER R. M., LAMMERTS E. J., SCHUTTERS A., GROOT-JANS A. P. 1999. Vegetation development in dune slacks: the role of persistent seeds banks. *J. Veg. Sci.* **10**: 745–754.
- BOND W. J., HONIG M., MAZE K. E. 1999. Seed size and seedling emergence: an allometric relationship and some ecological implications. *Oecol.* **120**: 132–136.
- BOSSUYT B., HERMY M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* **24**: 225–238.
- BOSSUYT B., HERMY M. 2004. Seed bank assembly follows vegetation succession in dune slacks. *J. Veg. Sci.* **15**: 449–456.
- BOSSUYT B., BUTAYE J., HONNAY O. 2006. Seed bank composition of open and overgrown calcareous grassland

- soils – a case study from Southern Belgium. *J. Env. Manag.* **79**: 364–371.
- BOSSUYT B., HEYN M., HERMY M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. *Plant Ecol.* **162**: 33–48.
- BROKAW N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.* **75**: 9–19.
- BROWN A. H. F., OOSTERHUIST L. 1981. The role of buried seeds in coopecwood. *Biol. Conserv.* **21**: 19–38.
- BROWN A. H. F., WARR S. J. 1992. The effects of changing management on seed banks in ancient coppies. W: G. P. BUCKLEY (red.), *Ecology and management of coppice woodlands*. Chapman & Hall, London, s. 146–165.
- BUCKLEY G. P., HOWELL R., ANDERSON M. A. 1997. Vegetation succession following ride edge management in lowland plantations and woods. 2. The seed bank resource. *Biol. Conserv.* **82**: 305–316.
- BULLOCK J. M. 2000. Gaps and seedling colonization. W: M. FENNER (red.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. International, Wallingford, UK, s. 375–395.
- CABIN R. J., MARSHALL D. L., MITCHELL R. J. 2000. The demographic role of soil seed banks. II. Investigations of the fate of experimental seeds of the desert mustard *Lesquerella fendleri*. *J. Ecol.* **88**: 293–302.
- CARTER C. T., UNGAR I. A. 2002. Aboveground vegetation, seed bank and soil analysis of a 31-years-old forest restoration on coal mine spoil in Southeastern Ohio. *Amer. Midl. Naturalist* **147**: 44–59.
- CERABOLINI B., CERIANI R. M., CACCIANIGA M., ANDREIS D., RAIMONDI B. 2003. Seed size, shape and persistence in soil: a test on Italian flora from Alps to Mediterranean coast. *Seed Sci. Res.* **13**: 75–85.
- CHANG E. R., JEFFERIES R. L., CARLETON T. J. 2001. Relationship between vegetation and soil seed banks in an arctic coastal marsh. *J. Ecol.* **89**: 367–384.
- CONN J. S., COCHRANE C. L., DELAPP J. A. 1984. Soil seed bank changes after forest clearing and agricultural use in Alaska. *Weed Sci.* **32**: 343–347.
- COOMES D. A., GRUBB P. J. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *TREE* **18**: 283–291.
- CSONTOS P., TAMÁS J. 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Sci. Res.* **13**: 101–111.
- CZARNECKA J. 2003. Regenerative strategies of *Linum flavum* and *Brachypodium pinnatum* and their consequences for regeneration of xerothermic grassland. *Ecol. Quest.* **3**: 71–75.
- CZARNECKA J. 2004a. Microspatial structure of the seed bank of xerothermic grassland – intercommunity differentiation. *Acta Soc. Bot. Pol.* **73**(2): 155–164.
- CZARNECKA J. 2004b. Seed longevity and recruitment of seedlings in xerothermic grassland. *Pol. J. Ecol.* **52**: 505–521.
- CZARNECKA J. 2006. Roadsides as plant diversity refuges in agricultural landscape. *Ecol. Quest.* **7**: 37–46.
- CZARNECKA J., CZARNECKA B. 2001. The role of a seed bank in the maintenance of valuable components of xerothermic grassland. *Ekologia (Bratislava)* **20**(4 suppl.): 215–221.
- DALLING J. W., HUBBELL S. P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *J. Ecol.* **90**: 557–568.
- DAWS M. I., BURSLEM D. F. R. P., CRABTREE L. M., KIRKMAN P., MULLINS C. E., DALLING J. W. 2002. Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric *Piper* species. *Funct. Ecol.* **16**: 258–267.
- DÍAZ-VILLA M. D., MARAÑÓN T., ARROYO J., GARRIDO B. 2003. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *J. Veg. Sci.* **14**: 701–709.
- DONELAN M., THOMPSON K. 1980. Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biol. Conserv.* **17**: 297–311.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 2001. Wskaźnikowe gatunki roślin starych lasów i ich znaczenie dla ochrony przyrody i kartografii roślinności. IGIPZ PAN, *Prace Geograficzne* **178**: 120–132.
- ELLENBERG H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W., PAULISSEN D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.* **18**: 1–248.
- FALIŃSKA K. 1971. An estimate of diaspore production in the ecosystem of mixed oak-hornbeam forest (*Querceto-Carpinetum*) in the Białowieża National Park. *Ekol. Pol.* **19**: 525–651.
- FALIŃSKA K. 1999. Seed bank dynamics in abandoned meadows during a 20-year period in the Białowieża National Park. *J. Ecol.* **87**: 461–475.
- FALIŃSKA K. 2001. Seed bank pattern and floristic composition of vegetation patches in a meadow for 20 years. *Fragm. Flor. Geobot.* **45**(1–2): 91–110.
- FALIŃSKI J. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primaeval forests. Ecological Studies in Białowieża forest. Geobotany 8. Dr W. Junk, Dordrecht, Boston.
- FALIŃSKI J., CANULLO R., BIAŁY K. 1988. Changes in the herb layer, litter fall and soil properties under primary and secondary tree stands in a deciduous forest ecosystem. *Phytocoenosis. Biuletyn Fitosocjologiczny (N.S.)* **1**(1): 1–49.
- FEDERER C. A., TANNER C. B. 1966. Spectral distribution of light in forest. *Ecology* **47**(4): 555–560.

- FENNER M. 2000. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. 2nd edition, C.A.B International, Wallingford, UK.
- FENNER M., THOMPSON K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FOSTER S. A., JANSON C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* **66**: 773–780.
- FUNES G., BASCONCELO S., DÍAZ S., CABIDO M. 1999. Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Sci. Res.* **9**: 341–345.
- GEERTSEMA W., SPRANGERS J. T. C. M. 2002. Plant distribution patterns related to species characteristics and spatial and temporal habitat heterogeneity in a network of ditch banks. *Plant Ecol.* **162**: 91–108.
- GILL D. E. 1978. On selection at high population density. *Ecology* **59**: 1289–1291.
- GODEFROID S., PHARTYAL S. S., KOEDAM N. 2006. Depth distribution and composition of seed banks under different tree layers in a managed temperate forest ecosystem. *Acta Oecol.* **29**: 283–292.
- GÓRSKI T., GÓRSKA K., NOWICKI A. 1977. Germination of seeds of various herbaceous species under leaf canopy. *Flora* **166**: 249–259.
- GÓRSKI T., GÓRSKA K., RYBICKI J. 1978. Studies on the germination of seeds under leaf canopy. *Flora* **167**: 289–299.
- GÓRSKI T., GÓRSKA K., STASIAK H. 1999. Inhibition of seed germination by far red irradiation transmitted through leaf canopy. Wyd. IUNG, Puławy.
- GRANDIN U. 2001. Short-term and long-term variation in seed bank/vegetation relations along an environmental and successional gradient. *Ecography* **24**: 731–741.
- GRANDIN U., RYDIN H. 1998. Attributes of the seed bank after a century of primary succession on islands in Lake Hjälmaren, Sweden. *J. Ecol.* **86**: 293–303.
- GRANSTRÖM A. 1988. Seed banks at six open and afforested heathland sites in southern Sweden. *J. Appl. Ecol.* **25**: 297–306.
- GRIME J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Chichester.
- GRIME J. P., HILLIER S. H. 1992. The contribution of seedling regeneration to the structure and dynamics of plant communities and larger units of landscape. W: M. FENNER (red.), The ecology of regeneration in plant communities. CAB International, Wallingford, UK, s. 349–364.
- GRIME J. P., JEFFREY D. W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.* **53**: 621–642.
- GRUBB P. J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**: 107–145.
- 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 scale. *Ann. Zool. Fen.* **25**: 23–36.
- HARPER J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- HILL M. O., STEVENS P. A. 1981. The density of viable seeds in soils of forest plantations in upland Britain. *J. Ecol.* **69**: 693–709.
- HODKINSON D. J., ASKEW A. P., THOMPSON K., HODGSON J. G., BAKKER J. P., BEKKER R. M. 1998. Biological correlates of seed size in the British flora. *Funct. Ecol.* **12**: 762–766.
- HOLMES M. G., SMITH H. 1977. The function of phytochrome in the natural environment. I. The influence of vegetation canopies on the spectral energy distribution of natural daylight. *Photochem. & Photobiol.* **25**: 539–545.
- HONDA Y. 2008. Ecological correlations between the persistence of the soil seed bank and several plant traits, including seed dormancy. *Plant Ecol.* **196**: 301–309.
- HONNAY O., BOSSUYT B., JACQUEMYN H., SHIMONO A., UCHIYAMA K. 2008. Can a seed bank maintain the genetic variation in the above ground plant population? *Oikos* **117**: 1–5.
- HOPFENSBERGER K. N. 2007. A review of similarity between seed bank and standing vegetation across ecosystem. *Oikos* **116**: 1438–1448.
- HÖLZEL N., OTTE A. 2004. Assessing soil seed bank persistence in flood-meadows: the search for reliable traits. *J. Veg. Sci.* **15**: 93–100.
- HULME P. E. 1998. Post-dispersal seed predation and seed bank persistence. *Seed Sci. Res.* **8**: 513–519.
- HYATT L. A., CASPER B. B. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *J. Ecol.* **86**: 516–527.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 1996. Ekologiczne znaczenie wielkości nasion. *Wiad. Bot.* **40**: 19–30.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 1997. Znaczenie wielkości nasion w różnych warunkach ekologicznych. *Rocz. Świętokrz., Ser. B, Nauki Przyr.* **24**: 75–85.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 1998. Variability of the soil seed banks in the natural deciduous forest in the Białowieża National Park. *Acta Soc. Bot. Pol.* **67**: 313–324.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 1999. Stan spoczynkowy nasion. Ekologiczne znaczenie reakcji na światło. *Wiad. Ecol.* **45**: 321–333.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 2000. Zróżnicowanie banków nasion w naturalnych i antropogenicznie przekształconych zbiorowiskach leśnych. *Mon. Bot.* **88**: 1–147.

- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 2002. Variability of soil seed banks of the natural deciduous forest. *Ecol. Quest.* **2**: 209–221.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 2004. Evolutionary aspect of soil seed banks of northern temperate deciduous forest. *Ecol. Quest.* **5**: 93–112.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M. 2006. Seasonal diversity, light requirements and seed mass of species in the persistent soil seed bank of a shaded deciduous forest. *Pol. Bot. Stud.* **22**: 261–271.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M., DAWS M. I. 2007. Impact of red : far red ratios on germination of temperate forest herbs in relation to shade tolerance, seed mass and persistence in the soil. *Funct. Ecol.* **21**: 1055–1062.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M., GRUBB P. J. 1997. Soil seed bank in primary and secondary deciduous forest in Białowieża, Poland. *Seed Sci. Res.* **7**: 281–292.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M., GRUBB P. J. 2006. Changing perspectives on the role of the soil seed bank in northern temperate deciduous forests and in tropical lowland rain forests: parallels and contrasts. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.* **8**: 3–21.
- JANKOWSKA-BŁASZCZUK M., KWIATKOWSKA A., PANUFNIK D., TANNER E. 1998. The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Białowieża Primeval Forest. *Plant Ecol.* **136**: 105–118.
- KITAJIMA K., FENNER M. 2000. Ecology of seedling regeneration. W: M. FENNER (red.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition. C.A.B International, Wallingford, UK, s. 331–359.
- KJELLSON G. 1992. Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. *Ecography* **15**: 86–100.
- LECK M. A., PARKER V. T., SIMPSON R. L. (red.) 1989. *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California.
- LECKIE S., VELLEND M., BELL G., WATERWAY J., LECHOWICZ M. J. 2000. The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Can. J. Bot.* **78**: 181–192.
- LEISHMAN M. R., WESTOBY M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Funct. Ecol.* **8**: 205–214.
- LEISHMAN M. R., WESTOBY M. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Funct. Ecol.* **12**: 480–485.
- LEISHMAN M. R., WESTOBY M., JURADO E. 1995. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *J. Ecol.* **83**: 517–530.
- LEISHMAN M., WRIGHT I. J., MOLES A. T., WESTOBY M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. W: M. FENNER (red.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B International, Wallingford, UK, s. 31–57.
- LÓPEZ-MARIÑO A., LUIS-CALABUIG E., FILLAT F., BERMÚDEZ F. F. 2000. Floristic composition of established vegetation and the soil seed bank in pasture communities under different traditional management regimes agriculture. *Ecosystems and Environment* **78**: 273–282.
- LUZURIAGA A., ESCUDERO A., OLANO J. M., LOIDI J. 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecol.* **27**: 57–66.
- MARQUIS D. A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. *Can. J. For. Res.* **5**: 478–484.
- MATLACK G. R., GOOD R. E. 1990. Spatial heterogeneity in the soil seed bank of a mature Coastal Plain forest. *Bull. Torr. Bot. Club* **117**: 143–152.
- METCALFE D. I., GRUBB P. J. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. *Funct. Ecol.* **11**: 215–221.
- METCALFE D. J., GRUBB P. J., TURNER I. M. 1998. The ecology of very small-seeded shade tolerant trees and shrubs in lowland rain forest in Singapore. *Plant Ecol.* **134**: 131–149.
- MILBERG P. 1992. Seed bank in 35-year-old experiment with different treatments of a semi-natural grassland. *Acta Oecol.* **13**: 743–752.
- MILBERG P. 1995. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos* **72**: 3–13.
- MILBERG P., ANDERSSON L., THOMPSON K. 2000. Large seeded species are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Sci. Res.* **10**: 99–104.
- MLADENOFF D. J. 1990. The relationship of the soil seed bank and understory vegetation in old-growth northern hardwood-hemlock treefall gaps. *Can. J. Bot.* **68**: 2714–2721.
- MOLES A. T., WESTOBY M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis. *J. Ecol.* **92**: 372–383.
- MOLES A. T., HODSON D. W., WEBB C. J. 2000. Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos* **89**: 541–545.
- MOLES A. T., ACKERLY D. D., WEBB C. O., TWEDDLE J. C., DICKIE J. B., WESTOBY M. 2005. A brief history of seed size. *Science* **307**: 576–580.
- MURDOCH A. J., ELLIS R. H. 2000. Dormancy, viability and longevity. W: M. FENNER (red.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition, C.A.B. International, Wallingford, UK, s. 183–213.
- ONAINDIA M., AMEZAGA I. 2000. Seasonal variation in the seed banks of native woodland and coniferous plantations in Northern Spain. *Forest Ecol. Man.* **126**: 163–172.

- OLANO J. M., CABALLERO I., LASKURAIN N. A., LOIDI J., ESCUDERO A. 2002. Seed bank spatial pattern in a temperate secondary forest. *J. Veg. Sci.* **13**: 775–784.
- PANUFNIK-MĘDRZYCKA D., KWIATKOWSKA-FALIŃSKA A. 2001. The realised and potential soil seed bank in the *Potentilla albae-Quercetum* community in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Soc. Bot. Pol.* **70**(2): 133–143.
- PEARSON T. R. H., BURSLEM D. F. R. P., MULLINS C. E., DALLING J. W. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* **83**: 2798–2807.
- PEART M. H. 1984. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *J. Ecol.* **72**: 437–453.
- PECO B., TRABA J., LEVASSOR C., SANCHEZ A. M., AZCARATE F. M. 2003. Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrubland. *Seed Sci. Res.* **13**: 87–95.
- PETROV V. V. 1987. New data on the seed bank in the soil under broad-leaved deciduous forests. *Vestn. Moskovsk. Univ., Ser. 6, Biol.* **42**: 55–59.
- PETROV V. V., PALKINA T. A. 1983. The content of the dormant viable seeds in the soil of a broad-leaved forest and a spruce plantation. *Vestn. Moskovsk. Univ., Ser. 6, Biol.* **38**: 31–35.
- PICKETT S. T., McDONNELL M. J. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. W: M. A. LECK, V. T. PARKER, R. L. SIMPSON (red.), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, San Diego, California, s. 123–147.
- PICKETT S. T., WHITE P. S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, San Diego, New York.
- PIROŹNIKOW E. 1983. Seed bank in the soil of the stabilized ecosystem of a deciduous forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Białowieża National Park. *Ekol. Pol.* **31**: 145–172.
- PIROŹNIKOW E. 1998a. The influence of natural and experimental disturbances on emergence and survival of seedlings in an oak-linden-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum typicum*) in the Białowieża National Park. *Ekol. Pol.* **46**: 137–156.
- PIROŹNIKOW E. 1998b. Life cycle of herbaceous plants in disturbed and undisturbed sites of oak-linden-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*). *Pol. J. Ecol.* **46**: 157–168.
- PONS T. L. 2000. Seed responses to light. W: M. FENNER (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B International, Wallingford, UK, s. 237–260.
- PYWELL R. F., PAKEMAN R. J., ALLCHIN E. A., BOURN N. A. D., WARMAN E. A., KALKER K. J. 2002. The potential for lowland heath regeneration following plantation removal. *Biol. Conserv.* **108**: 247–258.
- REES M. 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Ser. B.* **351**: 1299–1308.
- RUNKLE J. R. 1981. Gap regeneration in some old growth forests of the eastern United States. *Ecology* **62**: 1041–1051.
- RUNKLE J. R. 1985. Disturbance regime in temperate forest. W: S. T. A. PICKETT, P. S. WHITE (red.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, s. 17–33.
- SAGAR G. R., HARPER J. L. 1961. Controlled interference with natural populations of *Plantago lanceolata*, *P. major* and *P. media*. *Weed Res.* **1**: 163–176.
- SALISBURY E. 1974. Seed size and mass in relation to environment. *Proc. R. Soc. Lond., Ser. B.* **186**: 83–88.
- SEIWA K., KIKUZAWA K. 1990. Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Can. J. Bot.* **69**: 532–538.
- SHIMONO A., UENO S., TSUMURA Y., WASHITANI I. 2006. Spatial genetic structure links between soil seed banks and above-ground populations of *Primula modesta* in subalpine grassland. *J. Ecol.* **94**: 77–86.
- SHIPLEY B., DION J. 1992. The allometry of seed production in herbaceous angiosperms. *Amer. Naturalist* **139**: 467–483.
- SIPLE T. W., BAZZAZ F. A. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in Central New England: survival and growth. *Ecology* **76**(5): 1587–1602.
- SILVERTON J., CHARLESWORTH D. 2001. *Plant population biology*. 4th edition. Blackwell Science, Oxford, UK.
- STAAR H., JONSSON M., OLSEN L. G. 1987. Buried germinative seeds in mature beech forests with different herbaceous vegetation and soil types. *Hol. Ecol.* **10**: 268–277.
- STEBBINS G. L. 1974. *Flowering plants: evolution above the species level*. Edward Arnold, London.
- SYMONIDES E. 1986. Seed bank in old field successional ecosystems. *Ekol. Pol.* **34**: 3–29.
- TESTER M., MORRIS C. 1987. The penetration of light through soil. *Pl. Cell Environ.* **10**: 281–286.
- THOMPSON K. 1986. Small scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. *J. Ecol.* **74**: 733–738.
- THOMPSON K. 1987. Seeds and seed banks. *New Phytol.* **106** Suppl.: 23–34.
- THOMPSON K. 2000. The functional ecology of seed banks. W: M. FENNER (red.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. C.A.B. International, Wallingford, UK, s. 215–235.
- THOMPSON K., GRIME J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893–921.

- THOMPSON K., GRIME J. P. 1983. A comparative study of germinating responses to diurnally fluctuating temperatures. *J. Appl. Ecol.* **20**: 141–156.
- THOMPSON K., BAND S. R., HODGSON J. G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.* **7**: 236–241.
- THOMPSON K., BAKKER J. P., BEKKER R. M. 1997. Soil seed banks of north-west Europe: methodology, density and longevity. University Press, Cambridge.
- THOMPSON K., JALILI A., HODGSON J. G., HAMZEH'EE B., ASRI Y., SHAW S., SHIRVANY A., YAZDANI S., KHOSH-NEVIS M., ZARRINKAMAR F., GHAHRAMANI M., SAFAVI R. 2001. Seed size, shape and persistence in the soil in an Iranian flora. *Seed Sci. Res.* **11**: 345–355.
- TRABA J., AZCARATE F. M., PECO B. 2006. The fate of seeds in Mediterranean soil seed banks in relation to their traits. *J. Veg. Sci.* **17**: 5–10.
- TSUYUZAKI S. 1991. Survival characteristics of buried seeds 10 years after the eruption of the Usu volcano in Northern Japan. *Can. J. Bot.* **69**: 2251–2256.
- TOUZARD B., AMIAUD B., LANGLOIS E., LEMAUVIEL S., CLÉMENT B. 2002. The relationships between soil seed bank aboveground vegetation and disturbances in an eutrophic alluvial wetland of Western France. *Flora* **197**: 175–185.
- VANDELOOK F., VAN DER MOER D., VAN ASSCHE J. A. 2008. Environmental signals for seed germination reflect habitat adaptations in four temperate *Caryophyllaceae*. *Funct. Ecol.* **22**: 470–478.
- VÁZQUEZ-YANES C., OROZCO-SEGOVIA A., RINCON E., SANCHEZ-CORONADO M. E., HUANTE R., TOLEDO J. R., BARRADAS U. L. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* **71**: 1952–1958.
- VYVEY Q. 1989a. Bibliographical review on buried viable seeds in the soil. *Excerpta Bot., Sect. B, Sociol.* **26**: 311–320.
- VYVEY Q. 1989b. Bibliographical review on buried viable seeds in soil. *Excerpta Bot., Sect. B, Sociol.* **27**: 1–52.
- WAGNER M., HEINRICH W., JETSCHKEA G. 2006. Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions. *Acta Oecol.* **30**: 342–352.
- WARR S. J., KENT M., THOMPSON K. 1994. Seed bank composition and variability in five woodlands in south-west England. *J. Biogeogr.* **21**: 151–168.
- WASHITANI I., TAKENAKA A., KURAMOTO N., INOUE K. 1997. *Aster kantoensis* Kita., an endangered flood plain endemic plant in Japan: its ability to form persistent soil seed banks. *Biol. Conserv.* **82**: 67–72.
- WOLTERS M., BAKKER J. P. 2002. Soil seed bank and driftline composition along a successional gradient on a temperate salt marsh. *Appl. Veg. Sci.* **5**: 55–62.
- ZARZYCKI K. 1964. Biological and ecological studies in Carpathian beechwood. *Bull. Acad. Pol. Sci.* **12**(1): 15–20.