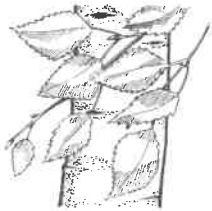
Przegląd Przyrodniczy
XVIII, 1-2 (2007): 255-277



Marek Sławski

SPONTANICZNE ODTWARZANIE LASU NA PORZUCONYCH GRUNTACH ROLNICZYCH NA TLE ZMIAN WYBRANYCH WŁAŚCIWOŚCI GLEBY

Spontaneous regeneration of forest on abandoned fields against the background of selected soil properties

Abstract

At first spontaneous development of forest on abandoned fields is constrained by high concentration of elements in the soil and its high pH. In the first phase weeds predominate in the community. Decreasing concentration of potassium and phosphorus and growing acidity favour plants typical to psammofilous grasses and establishment of pine population. Growing trees shade ground and cause decrease of calcium and magnesium concentration accompanied by higher acidity. Further development of trees and forest plants cause accumulation of humus and loss of nitrogen in the soil.

KEY WORDS: forest succession, soil, abandoned fields

Wstęp

W wyniku zwiększającej się wydajności produkcji rolnej wiele obszarów zostaje wyłączonych z pod uprawy. W wielu krajach Europy w tym również w Polsce powstaje problem zagospodarowania takich gruntów. Z ekonomicznego i przyrodniczego punktu widzenia najbardziej zasadne wydaje się przeznaczenie tych gruntów pod zalesienia. Problem ten nabiera szczególnego znaczenia w obliczu przyjętego „Krajowego programu zwiększenia lesistości" przewidującego osiągnięcie 30% lesistości do 2020 roku (Łonkiewicz 1994). Celem prowadzonych zalesień powinno być nie tylko odtworzenie powierzchni zadrzewionych, ale stworzenie możliwie pełnych i sprawnie działających ekosystemów leśnych zdolnych do wypełniania zarówno produkcyjnych, jak i poza produkcyjnych funkcji lasu.

Wprowadzenie lasu na grunty porolne napotyka na szereg trudności. Gleba gruntów porolnych na skutek długotrwałej uprawy uległa silnym zmianom i różni się zasadniczo od gleb leśnych. Posiada ona wyższe pH, niekorzystną strukturę, nadmierne stężenie azotu, cechuje się niedoborem materii organicznej (brak poziomu O) i występowaniem podeszwy płużnej. Zespół tych cech powoduje, że nawet gleby potencjalnie żyzne nie są odpowiednie dla rozwoju lasu. Sztuczne zalesienia dość szybko prowadzą do powstania drzewostanów, ale proces odtworzenia pełnych ekosystemów leśnych jest długotrwały. Drzewostany powstałe w wyniku sadzenia są nieodporne na czynniki destrukcyjne a głównie hubę korzeniową. Biocenozy tych zalesień cechują się często bardzo uproszczoną strukturą przypominającą bardziej agrocenozy niż dojrzałe biocenozy leśne. Niektórzy badacze sądzą, że przedwczesne wprowadzenie drzewostanu hamuje rozwój biocenozy utrudniając wkraczanie leśnych gatunków runa (Łaska 1997). Natomiast połacie odłogów cechują się dużym bogactwem gatunkowym i zróżnicowaniem przestrzennym (Kujawa-Pawlaczyk i Pawlaczyk 1997). Dlatego obok wprowadzania lasu na drodze sztucznych zalesień, wskazuje się na możliwości wykorzystania spontanicznej sukcesji zwanej niekiedy pasywną restytucją lasu (Wójcik 1996) lub sukcesji wtórnej rekreatywnej (Faliński 1986).

Spontaniczna sukcesja wtórna na porzuconych gruntach porolnych od dawna przyciągały uwagę badaczy. W Stanach Zjednoczonych tematem tym zajmował się Bazzaz (1968, 1975), Tramer (1975). W Polsce znane są badania Falińskiego (1986), Falińskiej (1989), Balcerkiewicza i Pawlak (1997), Wójcika (1996). Dynamika spontanicznie powstających zbiorowisk roślinnych została dobrze poznana. Opisano fazy sukcesji, oszacowano czas potrzebny na pełną regenerację zbiorowisk leśnych, oceniono rolę gatunków roślin jako promotorów lub inhibitorów sukcesji w zależności od fazy sukcesji i strategii życiowej roślin. Wskazano na istotną rolę gatunków dwupiennych we wczesnych stadiach sukcesji leśnej. Potwierdzono wysoką różnorodność biologiczną zbiorowisk w stadiach przejściowych. W sprzyjających warunkach las powraca na porzucone pola stosunkowo szybko. Pojawienie się gatunków drzewiastych w postaci zwartej warstwy następuje w korzystnych warunkach po 10-15 lat od zaprzestania uprawy (Wójcik 1996, Balcerkiewicz, Pawlak 1997). Znane są też serie sukcesyjne, w których ten proces trwa nawet 70 lat (Faliński 1986). Od pojawienia się drzew do pełnego odtworzenia ekosystemu leśnego upływa jednak wiele więcej czasu i w zależności od stopnia złożenia biocenozy proces ten może trwać 140-400 lat (Faliński 1986, Peterken 1993). Tempo tego procesu może między innymi zależeć od tempa obrotu materii w ekosystemie oraz dostępności pierwiastków w glebie. W toku sukcesji wzrasta udział opadu ściółki w całkowitym bilansie obiegu materii a tym samym dostępność biopierwiastków w ściółce (Rode 1995).

Celem podjętych badań jest określenie tempa i kierunków przemian fitocenoz gruntów wyłączonych z uprawy rolnej i podlegających spontanicznej sukcesji na tle zmian właściwości gleby.

Dobór i opis powierzchni badawczych

Badaniami objęto powierzchnie poprzednio użytkowane rolniczo a obecnie porzucone i podlegające spontanicznej sukcesji. Powierzchnie zlokalizowane są w mezoregionie Równiny Charzykowskiej w gminie Koczała. Obszar ten obejmuje zachodni skraj Sandru Brdy. Na terenach leśnych dominują gleby rdzawe wytworzone z piasków luźnych porośnięte borami sosnowymi (*Leucobryo-Pinetum*). Lokalnie występują bezodpływowe jeziora i torfowiska wysokie. Klimat cechuje się niskimi temperaturami w sezonie wegetacyjnym oraz ostrymi zimami. Średnia temperatura roczna wynosi 6,3 °C a roczne opady ok. 600 mm.

Historia porzucania gruntów rolniczych na terenie środkowego Pomorza sięga, co najmniej XIX wieku. W większości grunty zaniechane rolniczo poddawane były planowym zalesieniem. Niekiedy jednak pozostawione pola odłogowały dostatecznie długo, aby spontanicznie nastąpił obsiew drzew i powrót lasu. Śladami tego procesu są przede wszystkim opisy taksacyjne drzewostanów z lat 50 i 60. Na podstawie tych opisów wytypowano starsze powierzchnie badawcze. Najstarsza powierzchnia w wieku 115 lat została zakwalifikowana w oparciu o cechy pokroju drzew - silne ugałęzienie, dużą zbieżystość strzał i zróżnicowanie wiekowe świadczące o naturalnym pochodzeniu tego drzewostanu. Przy wyborze młodszych powierzchni metodykę uzupełniono o wywiady z miejscowymi leśniczymi i właścicielami gruntu, co pozwoliło względnie dokładnie datować moment zaprzestania uprawy rolniczej na badanych obiektach.

Powierzchnie kontrolną założono w dojrzałym drzewostanie sosnowym na gruncie leśnym znajdującym w sąsiedztwie powierzchni do badań serii sukcesyjnej.

Opis powierzchni

UGÓR (SU) – powierzchnia, na której zaprzestano uprawy gryki w roku poprzedzającym rozpoczęcie badań. W pierwszym roku zbioru materiałów widoczne były jeszcze resztki pożniwne w postaci zaschłych łodyg gryki. Fizjonomię tej powierzchni kształtuje łanowo występujący perz właściwy *Agropyron repens*. Powierzchnia jest oddalona od najbliższych drzewostanów na gruncie leśnym o ok. 500 metrów.

ODŁÓG (SS) – powierzchnia, na której zaprzestano uprawy ok. 5 lat przed rozpoczęciem badań. Fizjonomię tej powierzchni kształtują byliny, głównie bylica polna *Artemisia campestris* oraz dość obficie występujący jasieniec piaskowy *Jasione motana*. Rosną tu również pojedyncze siewki sosny zwyczajnej *Pinus sylvestris* w wieku ok. 3

lat. Powierzchnia oddalona jest o ok. 300 m od dojrzałych drzewostanów rosnących na gruntach leśnych.

POWIERZCHNIA Z NALOTEM (SN) – powierzchnia, na której zaprzestano uprawy ok. 12 lat przed rozpoczęciem badań. Jej fizjonomię kształtuję płatowe występowanie zwartych kobierców płonnika strojnego *Politrychum formosum* oraz występowanie obfitego nalotu sosnowego w wieku 2-3 lat. Pojedyncze sosny mają około 12 lat. Wśród roślin zielnych dominuje jastrzębiec kosmaczek *Hieracium pilosella*. Powierzchnia oddalona jest o ok. 1500 m od dojrzałych drzewostanów rosnących na gruntach leśnych.

MŁODNIK (SM) – powierzchnia, na której zaprzestano uprawy ok. 12 lat przed rozpoczęciem badań. Powierzchnię pokrywa młodnik sosnowy o umiarkowanym zwarciu. Drzewa przekraczają wysokość 2 metrów a ich przeciętny wiek wynosi 11 lat. Dno lasu pokryte jest kobiercem płonnika strojnego. Obficie występuje wrzos zwyczajny *Calluna vulgaris*. Powierzchnia ta sąsiaduje bezpośrednio z powierzchnią SN.

DRĄGOWINA (SD) – powierzchnia pokryta drzewostanem sosnowo-brzozowym w wieku ok. 40 lat. Zwarcie drzewostanu jest umiarkowane, a dno lasu zostało zdominowane przez śmiałka pogiętego *Deschampsia flexuosa*. Na tej powierzchni, po raz pierwszy w serii sukcesyjnej, pojawia się borówka czernica *Vaccinium myrtillus* i rokiet pospolity *Pleurozium schreberi*. Powierzchnia oddalona jest o ok. 2000 m od dojrzałych drzewostanów rosnących na gruntach leśnych

DRZEWOSTAN DOJRZEWAJĄCY (SO) – powierzchnia pokryta 70 letnim drzewostanem sosnowym. Według starych opisów taksacyjnych drzewostan ten powstał spontanicznie. Kiedy osiągnął wiek ok. 25 lat, na części gdzie sosna nie pojawiła się naturalnie, zastosowano zabiegi uprawy gleby i zalesiono powierzchnię sztucznie. Powierzchnie badawcze rozmieszczono w starszej części drzewostanu powstałej w sposób naturalny. Fizjonomię dna lasu określa kobierzec rokieta pospolitego. Powierzchnia otoczona jest przez drzewostany porolne powstałe w wyniku sztucznych zalesień. Do najbliższego drzewostanu na gruntach leśnych jest ok. 3 km.

DRZEWOSTAN DOJRZAŁY (SR) – Powierzchnia pokryta jest 115 letnim drzewostanem sosnowym. Cechy jakościowe wielu drzew wskazują, że wyrosły one w niewielkim zwarciu. Są one silnie ugałęzione o nisko osadzonych koronach i zbieżystej strzale. Zarówno cechy jakościowe, jak i położenie w otoczeniu drzewostanów porolnych wskazują, że drzewostan ten powstał w wyniku spontanicznego obsiewu sosny na gruncie porolnym. Fizjonomię dna lasu określają mchy, głównie rokiet pospolity oraz śmiałek pogięty, gdzieniegdzie występują płaty borówki czernicy. Drzewostan oddalony jest od dojrzałych drzewostanów na gruntach leśnych o ok. 3 km.

DRZEWOSTAN KONTROLNY (SK) – powierzchnia założona w 100 letnim drzewostanie sosnowym na gruncie leśnym. Fizjonomię dna lasu określają płaty borówki czernicy i płaty mchów, głównie rokieta pospolitego i widłozęba falistego *Dicranum polysetum*.

Badania właściwości gleby

Na każdej powierzchni pobrano próbki gleby celem analiz chemicznych. Po trzy próbki w każdej serii pobrano trzykrotnie (wiosna, jesień, zima). Łącznie (10 powierzchni x 3 terminy x 3 próbki) pobrano 90 próbek. Próby pobierano z powierzchniowej warstwy gleby o miąższości 20 cm. Analiz dokonano w Stacji Chemiczno-Rolniczej w Koszalinie. Oceniono zawartość azotu ogólnego metodą Kjeldahla, potasu i fosforu metodą Egnera-Reichma, magnezu metodą Schachtschabela, wapnia metoda uniwersalnej ekstrakcji w 0,03 CH_3COOH, próchnicy metodą Tiurina, skład granulometryczny metodą Prószyńskiego, pH w H_2O, pH w KCL, ciężar objętościowy metodą wagową.

Badania stanu biomasy runa

Zastosowano metodę żniwną lub inaczej metodę plonu (Traczyk 1967), na podstawie, której oceniano stan biomasy roślinności runa. Na każdej powierzchni wykonano losowo 20 rzutów metalową obręczą o powierzchni 0,1 m^2, uzyskując 160 prób. Materiał roślinny wycinano przy samej ziemi, zaliczając do próby wszystko, co znajdowało się w granicach obręczy (również te części roślin, które zostały przygięte do wnętrza obręczy jednak ukorzenione były poza nią). Prace te wykonywano w pełni sezonu wegetacyjnego (lipiec).

Materiał z każdej próby dzielono na gatunki i suszono w temperaturze 65°C przez 48 h a następnie ważono z dokładnością do 0,001g.

Dodatkowo zmierzono wskaźnik powierzchni liści (LAI) przy użyciu urządzenia Plant Canopy Analyzer LAI 2000. Wskaźnik powierzchni liści definiowany jest jako jednostronna powierzchnia liści przypadająca na jednostkę powierzchni gruntu. Może on być, zatem obiektywna miarą zacienienia gleby.

W oparciu o tak zebrany materiał przeprowadzono analizę z wykorzystaniem metod graficznych obrazujących zmiany wybranych parametrów wraz z sukcesja. Do analizy zmian sukcesyjnych roślin na tle zmian właściwości gleby zastosowana metodę CCA przy użyciu pakietu CANOCO w wersji 4.5 W tej analizie włączono wskaźnik LAI oraz wiek drzewostanu jako dodatkowe zmienne opisujące zmiany środowiska.

Omówienie wyników

Skład granulometryczny gleby

Wszystkie powierzchnie charakteryzują się dużą zawartością frakcji piaszczystej, stąd też gleby badanych powierzchni można określić jako piaszczyste (Tab. 1).

Tab. 1. Skład granulometryczny gleby na powierzchniach badawczych w toku spontanicznej sukcesji leśnej.
Tab. 1. Soil texture of soil on research surfaces throughout spontaneous forest succession.

FRAKCJA	SU	SS	SN	SM	SD	SO	SR	STB	STZ	SK
Piasek 1-0,1mm	82	81	81	81	74	82	87	84	86	82
Pył 0,1-0,02mm	8	9	7	8	14	8	6	7	6	8
Ił <0,02	10	11	12	11	12	10	7	9	8	10

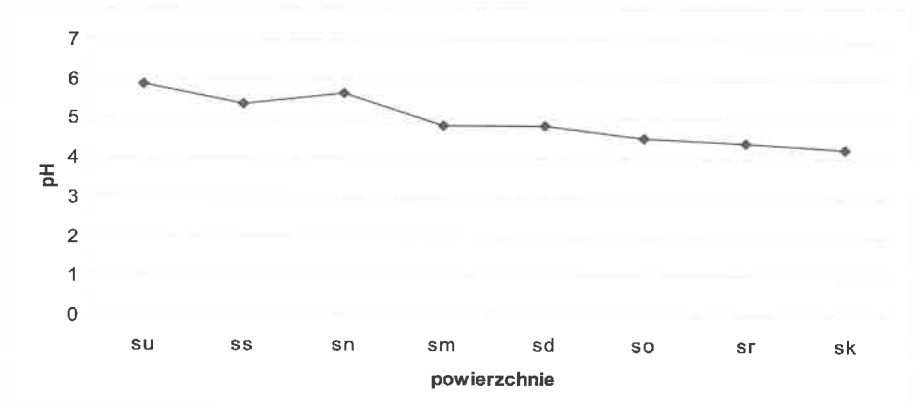
Większość z nich to piaski słabogliniaste (SU, SO, SR, STB, STZ, SK) a cztery powierzchnie leżą na piasku gliniastym lekkim (SS, SN, SM, SD). Zawartość frakcji ilastych między skrajnymi powierzchniami nie różni się o więcej niż 5%. Różnice podłoża między powierzchniami są bardzo nieznaczne, zatem charakter skały macierzystej nie będzie mieć wpływu na obserwowany rozwój biocenoz na tych gruntach.

Odczyn gleby

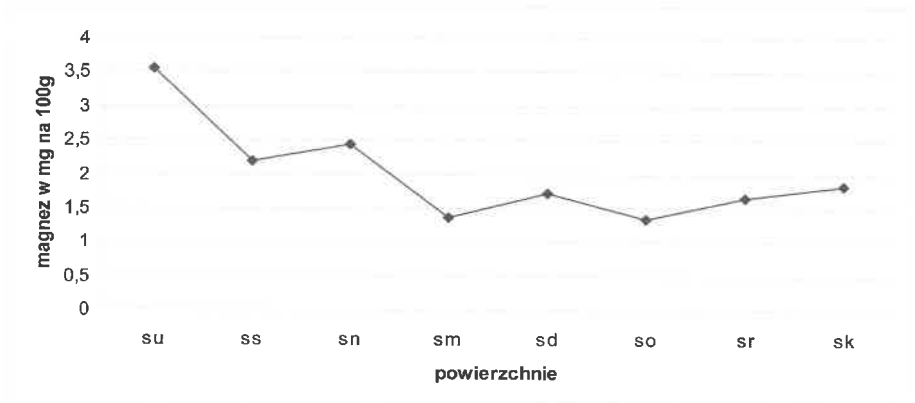
Świeże ugory, na których zaprzestano uprawy rok lub dwa lata temu, charakteryzują się glebą kwaśną (pH bliskie 6). Zaniechanie orki i nawożenia oraz oddziaływanie wkraczającej roślinności powoduje stały, powolny spadek pH (ryc. 1). Z upływem lat gleba stopniowo staje się coraz bardziej kwaśna, aż do momentu, kiedy na powierzchni porośniętej 115 letnim drzewostanem sosnowym na gruncie porolnym pH osiąga wartość 4,2. Odczyn gleby mierzony H_2O w toku badanej sukcesji spada o 1,6 jednostki skali pH.

Zawartość wapnia i magnezu

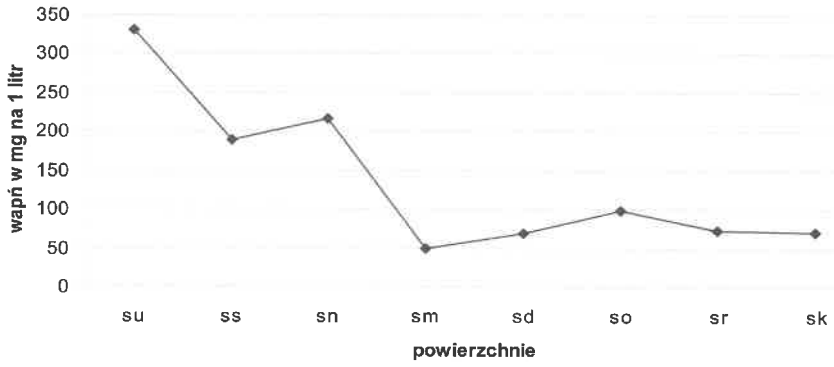
Wraz ze wzrostem kwasowości gleby spada zwartość wapnia i magnezu (ryc. 2 i 3). Zawartość magnezu spada od 3,5 mg w 100 gramach gleby na świeżo porzuconym ugorze do około 1,5 mg na powierzchniach pokrytych zwartym drzewostanem (SM, SD, SO, SR). Wartości dla tych ostatnich zbliżone są do uzyskanej zawartości magnezu na powierzchni kontrolnej.



Ryc. 1. Zmiany pH w H_2O w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.
Fig. 1. Alterations of pH in H_2O in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.



Ryc. 2. Zmiany zawartości magnezu w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.
Fig. 2. Changes in magnesium content in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.



Ryc. 3. Zmiany zawartości wapnia w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.

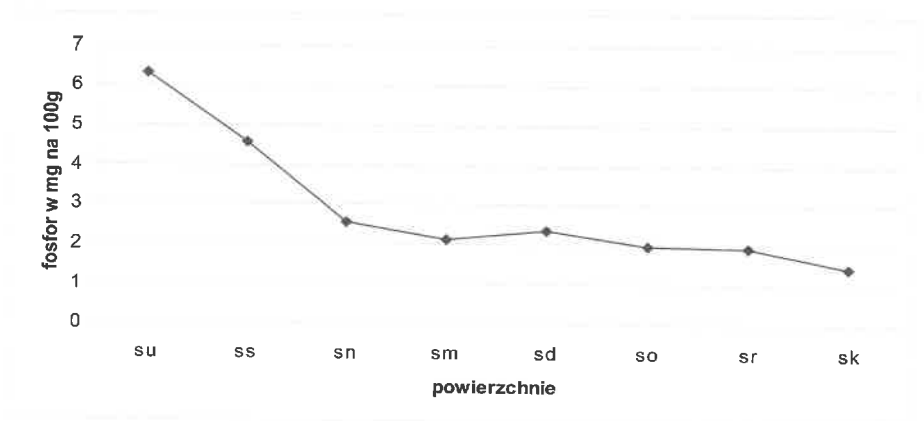
Fig. 3. Changes in calcium content in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.

Podobnie spada zwartość wapnia od 330 mg w litrze roztworu na powierzchni SU do 50 – 100 mg na litr na powierzchniach starszych pokrytych lasem (SM, SD, SO, SR).

W przypadku obu pierwiastków odnotowano najpierw gwałtowny spadek a następnie względną stabilizację ich zawartości w glebach. Najbardziej istotnym momentem wydaje się przejście od fazy otwartego ugoru powierzchnia SN do fazy pokrytej względnie zwartym drzewostanem (powierzchnia SM).

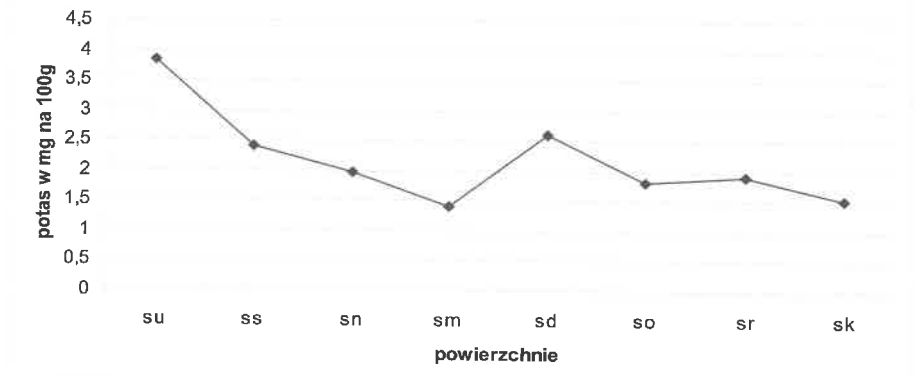
Zawartość fosforu i potasu

W podobny sposób do zmian zwartości wapnia i magnezu zmienia się również zawartość fosforu. Koncentracja tego pierwiastka spada od najwyższych wartości obserwowanych na świeżo porzuconym ugorze, gdzie wynosi ponad 6 mg na 100 g, do względnie ustabilizowanych niskich wartości na powierzchniach SN, SM, SD, SO, SR (ok. 2 mg na 100 g gleby) (ryc. 4). Zmiany zawartości potasu wykazują podobny trend, czyli spadek od maksymalnej wartości ok. 4 mg na 100 g gleby w początkowym stadium sukcesji (SU) do ok. 2 mg w późniejszych stadiach (SN, SM, SD, SO, SR) (ryc. 5).



Ryc. 4. Zmiany zawartości fosforu w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.

Fig. 4. Changes in phosphorus content in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.

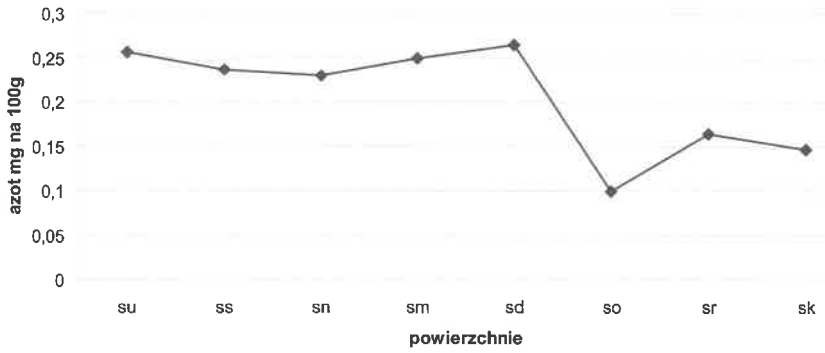


Ryc. 5. Zmiany zawartości potasu w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.

Fig. 5. Changes in potassium content in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.

Zawartość azotu

Gleby rolnicze cechują się wysoka koncentracją azotu podtrzymywana poprzez nawożenie mineralne i organiczne. Te wysokie wartości utrzymują się dość długo na stabilnym poziomie ok. 0,25 mg azotu na 100 gram gleby od momentu porzucenia do fazy drągowiny - powierzchnie: SU, SS, SN, SM, SD (ryc. 6). W bardziej zaawansowanych stadiach następuje spadek zawartości azotu do poziomu 0,1-0,15 mg na 100 g gleby, czyli wartości typowych dla gleby leśnej na tym obszarze.

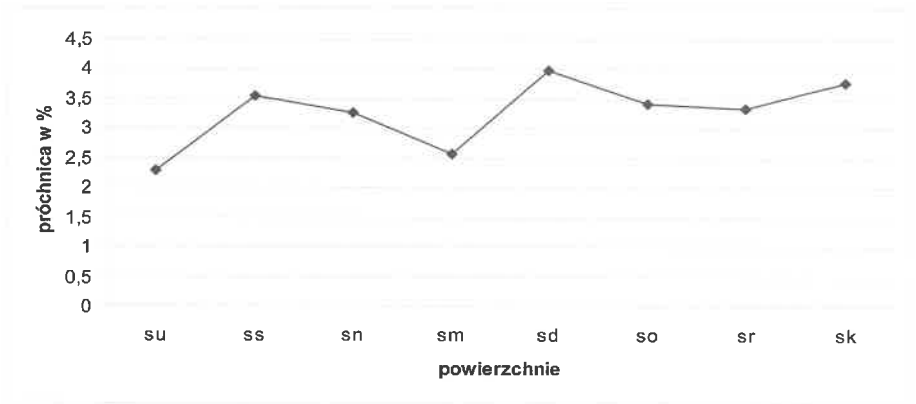


Ryc. 6. Zmiany zawartości azotu w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.

Fig. 6. Changes in nitrogen content in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.

Zawartość próchnicy

Zawartość próchnicy w obserwowanej serii sukcesyjnej wykazuje tendencje wzrostową (ryc. 7). Rośnie ona od poziomu nieco powyżej 2 % na powierzchni świeżo wyłączonej z użytkowania rolniczego do poziomu 3,5 % w 115 letnim drzewostanie na gruncie porolnym. Jest to wartość nieco niższa niż stwierdzona w drzewostanie kontrolnym. We wstępnej fazie sukcesji obserwujemy początkowy wzrost zawartości próchnicy a następnie spadek na powierzchni pokrytej 10 letnim młodnikiem.

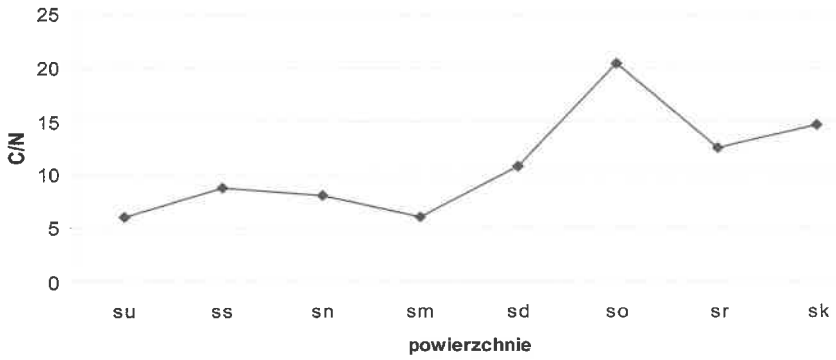


Ryc. 7. Zmiany zawartości próchnicy w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.

Fig. 7. Changes in humus content in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.

Wskaźnik C/N

Wartość wskaźnika zwartości węgla do azotu wskazuje na sprawność gleby, tempo rozkładu materii organicznej. Na glebach rolniczych wartość tego wskaźnika jest niska, co świadczy o szybkim procesie mineralizacji. W obserwowanej serii sukcesyjnej niska wartość wskaźnika od 6 do 8 charakteryzuje powierzchnie od momentu porzucenia uprawy rolniczej do zwarcia się koron 10 letniego młodnika sosnowego (ryc. 8). Od tego momentu wartość wskaźnika rośnie do rzędu 15-20 w starszych powierzchniach, czyli do wartości zbliżonej do obserwowanej na powierzchni kontrolnej.



Ryc. 8. Zmiany stosunku węgla do azotu w glebie w procesie spontanicznej sukcesji lasu na gruntach porolnych.
Fig. 8. Changes in carbon/nitrogen ratio in the soil in the course of spontaneous forest succession on abandoned fields.

Analiza fitosocjologiczna

Dane przedstawiające biomasę poszczególnych gatunków na powierzchniach badanej serii sukcesyjnej zawiera tabela 2. Stwierdzono występowanie 34 gatunków roślin runa i mchów.

Tab. 2. Biomasa gatunków wyrażona w g/m²m występujących w serii sukcesyjnej na porzuconych gruntach porolnych.
Tab. 2. Species biomass expressed in g/m² in a succession series on abandoned fields.

	Powierzchnie							
Gatunki	SU	SS	SN	SM	SD	SO	SR	SK
Apera spica-venti	3,32							
Trifolium arvense	3,44							
Holcus mollis	0,05							
Myosotis arvensis	0,02							
Rumex acetosella	3,77	0,19						
Conyza canadensis	4,58	0,31						
Cerastium arvense	0,01	0,04						
Viola tricolor	0,10	0,90						
Filago arvensis	0,01	0,30						

Arenaria serpyllifolia	1,16	0,03						
Erigeron annuus		1,28	7,07					
Jasione montana	1,17	17,44	0,48					
Arthemisa campestris	8,39	23,89	0,04	0,55				
Achillea millefolium	3,64		0,65	0,47				
Hieracium pilosella	1,62	5,25	43,85	2,13				
Agropyron repens	65,10	0,19	0,05	0,03	1,43			
Agrostis capillaris	40,87	1,74	9,43		5,65			
Helichrysum arenarium		8,73	6,43					
Scleranthus annuus		2,81	0,26	0,00				
Koeleria glauca			0,06					
Polytrichum formosum			47,52	291,56				
Hypericum perforatum			32,57	0,04				
Deschampsia flexuosa			30,66	16,53	62,02	27,40	41,72	4,90
Juncus conglomeratus				0,14	0,15			
Carex pilulifera				11,38		0,04		
Calluna vulgaris				27,94		6,08	9,96	4,70
Dicranum polysetum				0,25	0,84	79,90	83,16	89,49
Veronica officinalis					0,05			
Scleropodium purum					5,39	3,83	2,64	
Pleurozium schreberi					17,05	76,25	38,06	109,20
Vaccinium myrtillus					2,79	2,04	8,94	48,10
Hypnum jutlandicum							0,12	
Pinus sylvestris (siewki)							0,44	0,23
Vaccinium vitis-idea							7,37	4,45
Razem	137,25	63,09	179,06	351,01	95,37	195,53	192,41	261,06

W badanej serii sukcesyjnej stwierdzono występowanie 29 gatunków roślin naczyniowych reprezentujących 6 klas fitosocjologicznych (tab. 3). Największą różnorodnością cechują się powierzchnie najmłodsze. Zaprzestanie uprawy rolniczej powoduje bujny rozwój roślin zielnych głównie chwastów, których rozwój hamowany był do tej pory przez zabiegi uprawowe. Największą biomasę wykazywał perz właściwy, gatunek charakterystyczny dla klasy *Stellarietea mediae*. Wysoką biomasę wykazują gatunki związane z murawami napiaskowymi (*Koelerio glaucae - Corynephoretea canestencentis*) głównie za sprawą mietlicy pospolitej *Agrostis capillaris*. Klasę tę reprezentuje aż 5 gatunków. W następnych stadiach perz stopniowo ustępuje a wzrasta rola gatunków murawowych, których biomasa w porównaniu z pozostałymi grupami osiąga najwyż-

sze wartości. Dużą rolę odgrywają również gatunki typowe dla ciepłolubnych muraw o charakterze stepowym (*Festuco-Brometea*). W następnym stadium (SN) obserwujemy dominację gatunków wrzosowiskowych oraz spadek biomasy i liczby gatunków charakterystycznych dla muraw. Interesujące jest również pojawienie się po raz pierwszy gatunków związanych ze zbiorowiskami borowymi a mianowicie śmiałka pogiętego. Dominacja gatunków charakterystycznych dla klasy *Nardo-Callunetea* jest jeszcze silniej zaznaczona w fazie młodnika. Te światłolubne gatunki dominują mimo wzrastającego ocienienia powodowanego przez rosnący młodnik. Spada biomasa jak i liczba gatunków murawowych, stepowych, łąkowych. Wejście drzewostan w fazę drągowiny powoduje ubywanie kolejnych gatunków związanych z terenami otwartymi. Dochodzą natomiast następne gatunki związane z borami. Dominuje śmiałek pogięty, ale pojawia się również borówka czernica. W drzewostanie 70-letnim występują tylko gatunki związane z wrzosowiskami i borami. W tej fazie rozwijająca się biocenoza traci gatunki związane z terenami otwartymi. Na najstarszej powierzchni reprezentującej badaną serię sukcesyjną pojawia się bogatszy zestaw gatunków borowych porównywalny z powierzchnią kontrolną. Bliższa analiza wskazuje, że dominuje tutaj śmiałek pogięty, podczas gdy w drzewostanach na gruntach leśnych jest on gatunkiem o zdecydowanie mniejszym udziale. Na powierzchni kontrolnej dominuje borówka czernica a różnice ilościowe wskazują, że runo w drzewostanie 115 letnim nie osiągnęło struktury typowej dla dojrzałych drzewostanów na gruntach leśnych.

Tab. 3. Biomasa i liczba gatunków roślin naczyniowych charakterystycznych dla poszczególnych klas fitosocjologicznych występujących w serii sukcesyjnej na porzuconych gruntach porolnych.

Tab. 3. Biomass and number of species of vascular plants characteristic of individual phytosociological classes in a succession series on abandoned fields.

	Biomasa roślin naczyniowych w g/m^2 / liczba gatunków							
Klasa	SU	SS	SN	SM	SD	SO	SR	SK
Stellarietea mediae	73,1/5	4,2/4	0,3/2	0,0/2	1,4/1			
Koelerio glaucae - Corynephoretea canestencentis	49,3/6	28,4/6	16,4/4		5,7/1			
Molinio- -Arrhenatheretea	3,7/2	1,3/1	7,7/2	0,6/2	0,2/1			
Festuco-Brometea	9,5/2	23,9/2	32,6/2	0,6/2				

Nardo-Callunetea	1,6/1	5,3/1	43,8/1	41,1/3		6,1/2	10,0/1	4,7/1
Vaccinio-Piceetea			30,7/1	16,5/1	64,9/2	29,4/2	58,5/4	57,7/4
Vacc.-Pic. bez *Deschampsia flexuosa*					2,8/1	2,0/1	16,8/3	52,8/3

Różnorodność biologiczna

Do określenia różnorodności biologicznej wykorzystano następujące wskaźniki: liczbę gatunków, wskaźnik Shanona-Weavera i wskaźnik Pielou (tab. 4). Przy obliczeniach uwzględniono zarówno rośliny naczyniowe jak i mchy. Liczba gatunków jak i syntetyczny wskaźnik Shanona-Weavera wskazują, że powierzchnie najmłodsze cechują się najwyższą różnorodnością biologiczną. W miarę zawansowania sukcesji spada liczba gatunków i towarzyszy temu spadek wartości wskaźnika Shanona-Weavera.

Tab. 4. Wskaźniki zróżnicowania zespołów procesie spontanicznej sukcesji na porzuconych gruntach rolniczych. (Uwzględniono wszystkie gatunki).
Tab. 4. Diversity indices for communities in the process of spontaneous succession on abandoned fields. (All species accounted for).

Wskaźnik	SU	SUZ	SN	SM	SD	SO	SR	SK
Liczba gatunków	16	14	13	12	9	7	9	7
Shanona-Weavera	0,73	0,73	0,77	0,49	0,43	0,58	0,61	0,59
Pielou	0,61	0,64	0,69	0,46	0,45	0,68	0,64	0,70

Różnorodność mierzona wskaźnikiem Shanona osiąga minimalne wartości na powierzchniach młodnik (SM) i drągowina (SD). I mimo, że liczba gatunków w starszych drzewostanach nadal spada wskaźnik Shanona zaczyna stopniowo rosnąć. Świadczy to o coraz bardziej równomiernym występowaniu gatunków i wyrównaniu struktury dominacyjnej zbiorowiska. Taką interpretację potwierdzają zmiany wskaźnika równomierności Pielou – większa równomierność początkowej i końcowej fazie sukcesji równomierność najniższa w stadium młodnika i drągowiny. Przedstawiony obraz można zinterpretować w ten sposób, że eliminacja gatunków w późnych stadiach sukcesji nie jest spowodowana wypieraniem gatunków mniej konkurencyjnych przez bardziej ekspansywne. Gdyby tak było spadkowi liczby gatunków towarzyszyłby spadek wartości wskaźnika Shanona i spadek wskaźnika równomierności. Zatem eliminacja gatunków wynika ze zmian w środowisku będących następstwem przekształcania biotopu. Jeżeli przedstawione rozumowanie jest poprawne to w momencie przejścia od nalo-

tu do młodnika mamy odczynienia z eliminowaniem gatunków skutkiem wypierania ich przez bardziej konkurencyjne komponenty fitocenozy. Charakterystyki najbardziej rozwiniętego ekosystemu (SR) w serii sukcesyjnej są bardzo zbliżone do powierzchni kontrolnej.

Biomasa runa

Biomasa runa w badanym ciągu sukcesyjnym wahała się w szerokich granicach od 63 g/m^2 na odłogu do 351g/m^2 w młodniku (tab. 5). Biomasa zmieniała się zgodnie z następującym schematem: względnie wysoka biomasa na świeżo porzuconym ugorze szybko spada osiągając minimum na odłogu. Następnie biomasa rośnie osiągając maksimum w fazie młodnika, po czym obserwujemy kolejny spadek na powierzchni porośniętej drągowiną. Powierzchnie pokryte drzewostanem dojrzewającym i dojrzałym wykazują względną stabilizację stanu biomasy. Należy jednak podkreślić, że nie osiąga ona wartości charakterystycznych dla dojrzałego drzewostanu na gruncie leśnym.

Spadki i kulminacje stanu biomasy wiążą się z wchodzeniem ekosystemu w kolejne fazy i związaną z tym wymianę gatunków. Spadki biomasy wiążą się z ustępowaniem gatunków wzrost z napływaniem i zdobywaniem dominacji przez inne gatunki. Najlepiej widać to na przykładzie biomasy mszaków. Wzrost i pierwsza kulminacja biomasy mszaków związana jest z napływem płonnika strojnego osiągającym swoje optimum na powierzchni pokrytej młodnikiem. W drzewostanie pokrytym drągowiną gatunek ten całkowicie ustąpił, obserwujemy natomiast wkraczanie mchów leśnych rokieta pospolitego i widłozeba falistego. Osiągających najlepsze warunki w starszych drzewostanach.

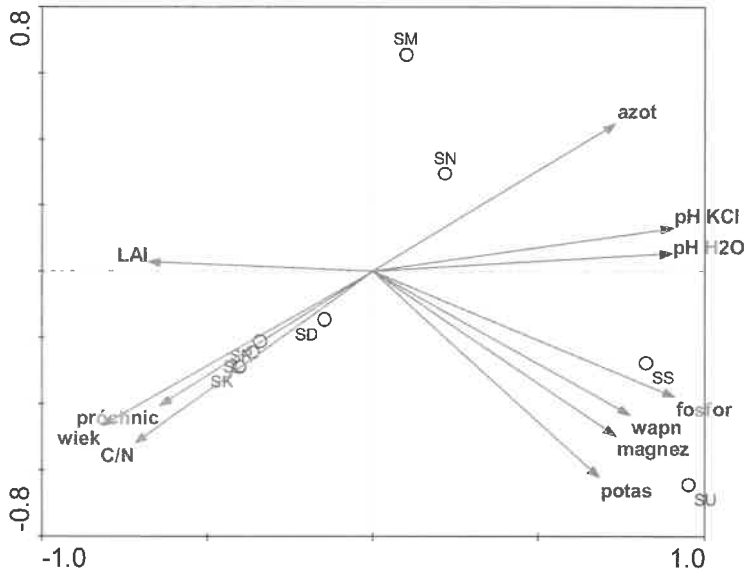
Tab. 5. Stan biomasy w toku spontanicznego wkraczania lasu na grunty porolne
Tab. 5. Biomass during spontaneous encroachment of forest onto abandoned fields.

Powierzchnie	SU	SS	SN	SM	SD	SO	SR	SK
Biomasa mszaków			48	292	22	160	124	198
Biomasa roślin naczyniowych	137	63	179	59	73	35	68	63
Biomasa sumaryczna	137	63	179	351	95	195	192	261

Wpływ warunków środowiskowych na zmiany roślinności.

Do oceny wpływu zmian środowiska na rozwijającą się fitocenozę zastosowano metodę analizy wielocechowej CCA (ryc. 9) W jej wyniku można podzielić badane powierzchnie na trzy grupy. Pierwsza grupa to powierzchnie najmłodsze - ugór i odłóg, drugą stanowią powierzchnia z nalotem sosnowym i młodnik, w trzeciej grupie znajdu-

ją się: drągowina, powierzchnia dojrzewająca, powierzchnia dojrzała oraz powierzchnia kontrolna.



Ryc. 9. Uporządkowanie powierzchni badawczy w trakcie spontanicznego wkraczania na porzucone grunty porolne względem cech środowiska metodą CCA.

Fig. 9. Arrangement of research areas in the course of spontaneous encroachment onto abandoned fields against environmental features by the CCA method.

Analiza wykresu wskazuje, że wstępne faza sukcesji warunkowana jest dużą zawartością w glebie potasu, fosforu, wapnia i magnezu. Przemiany składu gatunkowego i struktury dominacyjnej związane są przede wszystkim ze zmniejszaniem się koncentracji tych pierwiastków. Największą rolę można przypisać zmianom fosforu. Różnica w zawartości fosforu między powierzchnią SS a SN zbiega się z istotnymi zmianami w strukturze zbiorowiska roślinnego i pojawieniem się obfitego nalotu sosnowego. Sąsiedztwo przestrzenne tych powierzchni i ich podobna historia może wskazywać, że odnotowane zmiany chemizmu gleby i roślinności mogą być kluczowe dla rozpoczęcia sukcesji leśnej.

Powierzchnie w tej fazie cechują się wysokimi wartościami pH, ale brak podstaw, aby zmiany odczynu gleby uznać za przyczyny przemian zbiorowisk.

Następna faza sukcesji reprezentowana przez powierzchnie SN i SM. Widać niższe stężenie fosforu wapnia magnezu i potasu, spadek pH w stosunku do poprzedniej fazy. Duże różnice w strukturze zbiorowisk między powierzchnią pokrytą nalotem a porośniętą młodnikiem można powiązać z ubożeniem gleby z substancji odżywczych. Jednakże, spadek zawartości wapnia i magnezu nie jest przyczyną wkroczenia sosny na badane powierzchnie a raczej skutkiem oddziaływania okapu sosnowego. Do takiego wniosku skłania analiza powierzchni SN, na której obserwujemy obfity nalot sosnowy o dość dobrej zdrowotności mimo wysokiej koncentracji wapnia i magnezu. Mniejsze znaczenie mają zmiany pH. W tej jak i poprzedniej fazie zawartość próchnicy znajduje się na niskim poziomie odróżniając te powierzchnie od tych pokrytych starszym drzewostanem.

Zaskakujący jest brak wpływu wskaźnika LAI na wyróżnienie grup powierzchni. Wektor reprezentująca ten wskaźnik nie ma związku z żadną z wyróżnionych grup. Wydaje się, zatem że zwieranie się koron młodnika i związane z nim zmiany oświetlenia dna lasu mają niewielki wpływ na wymianę gatunków. Ważniejsze niż ocienienie powierzchni wydają się zmiany właściwości gleby.

Następna faza sukcesji faza leśna silnie związana jest z akumulacją materii organicznej i niskim stężeniem azotu w glebie, jaki obserwujemy w wyniku długotrwałego rozwoju biocenozy. Na diagramie widać silny związek położenia starszych powierzchni z zawartością próchnicy i wysoka wartością wskaźnika C/N. Zauważalny jest również wpływ zmniejszającej się wartości pH. Widać też silny związek położenia tych powierzchni na diagramie z wiekiem drzewostanu. Może to świadczyć o tym, że zmiany w tej fazie są powolne i długotrwałe.

Znalezienie kluczowego elementu odpowiedzialnego za przemiany zbiorowisk w tej fazie nie jest proste. Można zasugerować następujący mechanizm: spadek pH powoduje eliminację bakterii odpowiedzialnych za rozkład materii organicznej na glebach rolniczych. Wkraczają grzyby, które dobrze znoszą kwaśny odczyn gleby są one jednak mniej wydajne w rozkładaniu materii organicznej. Następuje akumulacja materii organicznej dodatkowo przyspieszana przez opad igieł i zamieranie dolnej części mchów. Duża ilość próchnicy powoduje związanie azotu w martwej biomasie i spadek koncentracji tego pierwiastka w glebie. Zbliża to właściwości chemiczne gleby do tych typowych dla gruntów leśnych. Dopiero w tej fazie rozpoczyna się odbudowa struktury i funkcji fitocenozy typowej dla lasu.

Model rozwoju roślinności na porzuconych gruntach porolnych

Zebrane dane i przeprowadzone analizy pozwalają na próbę stworzenia modelu opisującego przemiany roślinności w trakcie spontanicznego wkraczania lasu na grunty porolne w powiązaniu do zmian niektórych parametrów środowiska. Model zamknięto formie tabelarycznej (tab. 6.)

Tab. 6. Model spontanicznej sukcesji na porzuconych gruntach porolnych
Tab. 6. Model of spontaneous succession on abandoned fields.

FAZA	Pow.	Wiek	Zmiany roślinności	Zmiany środowiskowe
I O D Ł O G O W A	SU SS	1–5 lat	• zasiedlanie wolnej niszy ekologicznej przez rośliny pochodzące z różnych środowisk • przewaga gatunków z klasy *Stellarietea mediae* i *Koelerio glaucae - Corynephoretea canestencentis* • spadek wielkości produkcji pierwotnej na skutek wyczerpywania się składników pokarmowych • silna konkurencja między gatunkowa • wysoka różnorodność zbiorowisk	• Szybki spadek zawartości fosforu, potasu wapnia i magnezu • Wysokie pH gleby (5-6), niski stosunek C/N(7-12)
II P R Z E J Ś C I O W A	SN SM	10–12 lat	• zmniejszenie udziału gatunków z klasy *Koelerio glaucae - Corynephoretea canestencentis* • pojawienie się gatunków z klasy *Vaccinio-Piceetea* • wzrost znaczenia gatunków z klasy *Nardo-Callunetea* • wzrost produkcji bieżącej w stosunku do stadium wcześniejszego • ekspansja mszaków • wkraczanie sosny	• Stabilizacja zawartości fosforu i potasu • Spadek zawartości magnezu i wapnia

III L E Ś N A	SD SO SR	40 – 115 lat	• ujednolicenie składu gatunkowego • dominacja roślin z klasy *Vaccinio-Piceetea* • stabilizacja wielkości biomasy • zwiększanie udziału biomasy zakumulowanej w trwałych organach roślin • wzrost udziału krzewinek, dominacja mszaków	• Wysoka zawartość próchnicy w glebie (3,4-3,7%) • Wysoka wartość wskaźnika C/N (15-20) • Niskie pH gleby (4,2-4,8) • Spadek zawartości azotu w glebie

Dyskusja

Literatura dotycząca wkraczania na grunty porolne jest bardzo bogata. W Polsce najlepiej opracowany pod tym względem jest obiekt Jelonka, na którym od ponad 30 lat prowadzone są ciągłe obserwacje i eksperymenty. Ze względu na warunki siedliskowe, głównie ubogie piaszczyste gleby badania te dobrze nadają się do porównania z wynikami uzyskanymi w niniejszej pracy. Mimo generalnego podobieństwa uzyskane wyniki różnią się pod pewnymi względami od sukcesji opisywanej przez Falińskiego (1986).

Zaobserwowano o wiele wcześniejsze wkroczenie gatunków drzewiastych. Obfity obsiew sosny pojawił się już po ok. 10 latach od zaprzestania uprawy rolniczej a w sprzyjających warunkach nawet wcześniej w przeciwieństwie do 25 lat w Jelonce. Szybkie wkraczanie gatunków drzewiastych na porzucone pola opisywali też inni autorzy (Balcerkiewicz i Pawlak 1997, Wójcik 1996). Prace te dotyczyły jednak żyźniejszych gleb.

W prezentowanej serii sukcesyjnej nie stwierdzono występowania fazy zapustów jałowcowo-osikowych, które stanowią istotna fazę w rozwoju fitocenoz obiektu Jelonka. Nie zauważono też wkraczania gatunków dwupiennych, którym Faliński przypisuje szczególna rolę w kształtowaniu wczesnych stadiów sukcesyjnych.

Różnice między wynikami niniejszych dociekań i badań w Jelonce mogą wynikać z odmienności warunków przyrodniczo-geograficznych a zwłaszcza wpływu klimatu atlantyckiego. To może tłumaczyć silniejszy rozwój roślin związanych z wrzosowiskami czy dominacja w późnych fazach śmiałka pogiętego.

W niniejszej pracy stwierdzono spadek liczby gatunków wraz z rozwojem fitocenozy. Podobne zjawisko zaobserwował w swoich badaniach Faliński (1986) oraz Sławski (2002) na sztucznych zalesieniach gruntów porolnych na piaszczystych glebach Równiny Charzykowskiej. Porównanie z tymi ostatnimi wskazuje, że spontanicznie powstające biocenozy są bogatsze w gatunki niż sztuczne zalesienia. W badaniach amerykańskich

obserwowano przeciwną tendencję - wzrost różnorodności biologicznej wraz z rozwojem biocenozy (Tramer 1975, Bazzaz 1975). Zbiorowiska rozwijające się spontanicznie wykazują również dobrze zaznaczoną fazowość rozwoju, której nie obserwujemy w nasadzeniach na gruntach porolnych. Zbiorowisko przechodzi przez okres dominacji chwastów, roślin muraw napiaskowych, wrzosowisk aż do dominacji gatunków typowych dla zbiorowisk leśnych.

Badania potwierdziły silną konkurencję między gatunkami występującymi w inicjalnej fazie sukcesji. Obserwacja ta jest zgodna z ogólnie przyjętymi poglądami na naturę przemian roślinności we wczesnych stadiach sukcesji (Kosola i Gross 1999, Falińska 1989).

Niestety niewiele jest prac zajmujących się wzajemnym wpływem gleby i rozwijającej się fitocenozy. Większość z nich zostało przeprowadzonych w warunkach odbiegających od obserwowanych w prezentowanej pracy. Większość doniesień traktuje zawartość azotu jako kluczowy czynnik w przemianach sukcesyjnych na porzuconych gruntach porolnych (Tilman 1987, Huberty i inn. 1998). W badanej serii nie potwierdzono tak silnego wpływu azotu na zmiany sukcesyjne. Silniejszy wydaje się spadek koncentracji fosforu i potasu odcinający zbiorowiska chwatów od zbiorowisk muraw napiaskowych. Spadająca koncentracja azotu może mieć natomiast istotne znaczenie w końcowej fazie przyczyniając się do dojrzewania leśnych zbiorowisk.

Collins i Wein (1998) donoszą o długotrwałym efekcie nawożenia mineralnego na późniejszy przebieg sukcesji, wyrażający się niższą różnorodnością i spowolnieniem wymiany gatunków. Mimo odmiennych warunków w badanej serii wydaje się, że właśnie stosowanie nawozów może wyjaśnić różnice między powierzchnią z nalotem i młodnikiem. Obie porzucone w tym samym okresie i sąsiadujące w terenie powierzchnie znacząco się różnią. Prawdopodobnie brak nawożenia lub odległy czas w płodozmianie od zastosowania obornika przyspieszył sukcesje na powierzchni z młodnikiem. Natomiast krótki czas między zastosowaniem nawożenia i pozostawieniem pola spowodował zwolnienie sukcesji i późniejsze wkroczenie zbiorowisk murawowych i obsiew sosny.

Z punktu widzenia praktyki leśnej szczególnie interesująca wydaje się powierzchnia pokryta nalotem wskazująca na fazę spontanicznego wkraczania sosny na porzucone ubogie gleby rolnicze. Jest to faza szczególna, spadek zawartości wapnia magnezu fosforu i potasu przyczynił się do ustąpienia większości chwastów. Duża powierzchnia pokryta przez mszaki zmniejsza konkurencję roślin zielnych i utrudnia kiełkowanie ich nasion. Zwiększona kwasowość gleby również sprzyja siewkom sosny. Duża mozaikowatość powierzchni ujawnia jej mikrosiedliskowe zróżnicowanie, pozwalając lepiej dobrać stosowane zabiegi do charakteru powierzchni. Problemem jest tylko zapewnienie dostatecznie gęstego obsiewu sosny. Mszaki stanowią skuteczną barierę dla kiełkujących nasion. Należy zwrócić uwagę na ciągle dużą zawartość azotu w glebie. Radykalne działania typu orka lub inne sposoby zniszczenia istniejącej pokrywy roślinnej przyczynią

się do cofnięcia sukcesji i ponownego wkroczenia nitrofilnych chwastów. Potwierdzają to obserwacje sąsiadujących ugorów, na których zastosowano taką uprawę gleby. Jeżeli istnieją możliwości naturalnego obsiewu takiej powierzchni z sąsiadujących drzewostanów celowe wydaje się pozostawienie takich powierzchni spontanicznej sukcesji.

Wnioski

- Największą różnorodnością biologiczna roślin charakteryzują się powierzchnie najmłodsze znajdujące się w fazie odłogu. Wraz z rozwojem fitocenozy różnorodność maleje osiągając minimum w fazie przejściowej, a następnie wzrasta w fazie leśnej.
- W fazie odłogu głównym procesem warunkującym wymianę gatunków jest konkurencja. Spadek zawartości potasu, fosforu wapnia i magnezu w glebie powoduje szybką eliminację gatunków związanych ze zbiorowiskami chwastów oraz zmniejszenie stanu biomasy.
- W fazie leśnej czynnikiem determinującym przemiany roślinności jest wzrost zakwaszenia gleby i związany z nim wzrost zawartości próchnicy oraz rosnący wskaźnik C/N. Zmiany te sprzyjają odtworzeniu struktury zbiorowisk podobnej do tej, jaka występuje w dojrzałych lasach gruntów leśnych.
- Wykształcenie się zbiorowisk murawowych może świadczyć o gotowości ekosystemu do obsiewu sosny i rozwoju drzewostanu. Ze względu na dużą koncentrację azotu w glebie silne zabiegi uprawy gleby i sztuczne odnowienie mogą cofnąć sukcesję do fazy odłogowej. Powierzchnie takie w warunkach pozwalających na naturalny obsiew powinny być w pierwszej kolejności pozostawiane naturalnej sukcesji.

LITERATURA

BALCERKIEWICZ S., PAWLAK G., 1997. Polana śródleśna po kilkunastu latach od zaprzestania użytkowania rolniczego (studium geobotaniczne). Przegląd Przyrodniczy VIII, 1/2: 149-154.

BAZZAZ F. A., 1968. Succession on abandoned fields in the Shawnee Hillls, southern Illinois. Ecology 49: 924-936.

BAZZAZ F. A., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. Ecology 56: 485-488.

COLLINS B., WEIN G. 1998. Soil resource heterogeneity effects on early succession. Oikos 82: 238-245.

FALIŃSKA K. 1989. Plant population process in the course of forest succession in abandoned meadows. Variability and diversity of floristic compositions and biological mechanisms of species turnover. Acta Societatis Botanicorum Poloniea 58, 3: 439-465.

FALIŃSKI J. B. 1986. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. Wiadomości Botaniczne 30, 1: 25-50.

HUBERTY L. E., GROSS K. MILLER C. J. 1998. Effects of nitrogen addition on successional dynamics and species diversity in Michigan old-fields. Journal of Ecology 86: 794-803.

KOSOLA K. R., GROSS K. L. 1999. Resorce competition and suppression of plants cololizing early successional old fields. Oecologia 118: 69-75.

KUJAWA-PAWLACZYK J., PAWLACZYK P. 1997. Zmiany użytkowania ziemi w środkowej części Puszczy Drawskiej w ciągu ostatniego stulecia i ich geobotaniczne konsekwencje. Przegląd Przyrodniczy VIII. 1/2: 47-62.

ŁASKA G. 1997. Degenerative forms and phases of secondary hornbeam communities. Ekol. Pol. 45; 2: 461-493.

ŁONKIEWICZ B., 1994. Koncepcje przestrzenne krajowego programu zwiększenia lesistości. Postępy Techniki w Leśnictwie. 55.

MATUSZKIEWICZ W. 2001. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. PWN Warszawa.

PETERKEN G. F., 1993. Long-term floristic development of woodland on former agricultural and in Lincolnshie, England. W: Watkins C.D.(red.) Ecological Effects of Afforestration. CAB International, Wallingford, UK: 31-43.

RODE M. W. 1995. Above ground nutrient cycling and forest development on poor sandy soil. Plant and Soil. 168-169: 337-343.

SŁAWSKI M. 2002. Spontaniczna restytucja lasu jako przykład ochrony procesów przyrodniczych. W: Zadania gospodarcze lasów a funkcje ochrony przyrody. Wydawnictwo SGGW Warszawa.

TRACZYK T. 1967. Propozycja nowego sposobu oceny produkcji runa. Ekologia Polska. B. 13: 241-247.

TRAMER E. J. 1975. The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. Ecology 56: 905-914.

TILMAN D. 1987. Secoundary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. Ecological Monographs 57(3): 189-214.

WÓJCIK R., 1996. Sukcesja wtórna na gruntach porolnych. Sylwan 8: 63-67.

Adres autora:

Katedra Ochrony Lasu i Ekologii
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego
ul. Nowoursynowska 195
02-766 Warszawa
mslawski@poczta.onet.pl