



Paweł Pawlaczyk

## OCHRONA PRZYRODY WOBEC SPONTANICZNYCH PROCESÓW PRZYRODNICZYCH

Spontaneous processes of vegetation in nature protection

### Abstract

Spontaneous processes of vegetation dynamics may be use in many cases in nature protection (for example to renaturalisation ecological systems deformed by man). On the other hand, these processes may sometimes destroy seminatural biocenoses formed in traditional management circumstances (hay-meadows, pastures, xerothermic grasslands). In this case the above mentioned processes are undesirable from the view-point of natural diversity preservation. Effective nature protection must take natural vegetation dynamical tendencies into consideration, but it may try to modify their progress. It is very important to use current knowledge concerning the rules and mechanisms of natural processes course in such attempts. Preservation of seminatural ecological systems demands maintaining the whole complex of circumstances in which they work, especially methods of management, which claim activity in socio-economic sphere.

KEY WORDS: nature management, vegetation dynamics, forest dynamics, secondary succession, seminatural biocenoses, forests, hay-meadows, pastures, grasslands, traditional land-use practices, active protection.

### 1. Dynamizm przyrody a jej ochrona

Jeszcze do niedawna postrzegaliśmy przyrodę jako „coś stałego i niezmiennego”. Dziś widzimy ją raczej jako mozaikę zmieniających się fragmentów. Zdajemy sobie sprawę, że nawet trwałość pewnych populacji, fitocenoz czy ekosystemów jest tylko wypadkową określonych procesów i zależy od skali, w jakiej ją obserwujemy.

*Niniejsze wystąpienie przygotowano częściowo w ramach grantu 6P205 099 04 Komitetu Badań Naukowych.*

O dynamizmie całej przyrody decydują przede wszystkim procesy dynamiki roślinności (Faliński 1986a, 1986b, 1991b). Szata roślinna jest bowiem głównym, strukturotwórczym elementem przyrody.

Każde działanie człowieka w przyrodzie, aby było skuteczne, powinno uwzględniać jej spontaniczną dynamikę. Zasada „starać się wykorzystać w maksymalnym możliwym stopniu spontaniczne procesy przyrodnicze” jest warunkiem powodzenia i efektywności działania.

Ochrona przyrody, która w coraz mniejszym stopniu polega na „zabezpieczeniu przyrody” (*nature conservation*), a w coraz większym na jej „kształtowaniu” (*nature management*; por. Wołęjko 1990), zasadę tę również musi uwzględniać. Dotychczasowa historia ochrony przyrody pełna jest niepowodzeń wynikłych z niedocenienia siły i szybkości zmian, jakie spontanicznie zachodzą w chronionych obiektach, a także bogata w przypadki zaprzepaszczenia możliwości wykorzystania spontanicznych procesów unaturalniania się zniekształconych układów ekologicznych.

## 2. Istota trwałości układów ekologicznych

Celem ochrony przyrody jest często zachowanie cennych z jakiegokolwiek punktu widzenia układów ekologicznych (ekosystemów, fitocenozy, populacji). Dążymy do zapewnienia ich względnej trwałości, przynajmniej w skali kilkudziesięciu do kilkuset lat. Wyniki wielu badań sugerują, że:

— **populacja, fitocenoza, ekosystem mogą być trwałe tylko wtedy, gdy trwałe jest kompleks warunków, w jakich funkcjonują.** Warunki te to np. czynniki siedliskowe, klimatyczne, ale także sposób użytkowania terenu przez człowieka (np. koszenie w określonym rytmie). Zmiana któregokolwiek spośród tych warunków powoduje najczęściej uruchomienie procesu kierunkowych zmian (por. rozdz. 3.2).

Wynika stąd praktyczny wniosek ochroniarski: *ekosystemy możemy chronić tylko razem z całym kompleksem warunków, w jakich funkcjonują.* W zestawieniu z inną znaną zasadą: *ga-*

tunki możemy chronić tylko razem ze środowiskiem ich życia wniosek ten ma interesujące konsekwencje: np. koszenie łąki storczykowej jest warunkiem zachowania storczyków, nawet jeżeli przy tym zabiegu niszczymy ich pędy, itp.

Wniosek ten, choć, nienowoty (por. idea „powierzchni niezmiennych” Pawłowskiego 1950) i wielokrotnie przypominany, jest dziś kluczem do skutecznej ochrony półnaturalnych układów ekologicznych.

Stwierdzenie odwrotne nie jest prawdziwe: nawet w stałych warunkach wiele układów ekologicznych ulega „autogenicznym” zmianom (np. proces łądowacenia jezior). Tym bardziej użytkowanie w stały sposób nie zawsze gwarantuje trwałość układu: np. gospodarka leśna zrębami zupełnymi odnawianymi sztucznie sosną prowadzi do głębokiej degeneracji fitocenozy i siedlisk w ciągu kilku pokoleń życia drzewostanu.

Dla ochrony przyrody bardzo ważne jest, czy zmiany w roślinności, uruchomione zmianą warunków funkcjonowania układu ekologicznego, da się odwrócić przywracając warunki pierwotne — np. czy da się cofnąć proces sukcesji rozpoczęty na niekoszonej łące przywracając koszenie. Wyniki obserwacji i eksperymentów (np. Kotańska 1977, Michalik 1990b na polonach regłowych w Gorcach, Kaźmierczakowa 1992b na polonach pienińskich, Faliński 1986a w świetlistej dąbrowie *Potentillo albae-Quercetum* w Puszczy Białowieskiej) wskazują, że jest to możliwe, ale tylko wtedy, gdy zmiany nie są zbyt zaawansowane. W przeciwnym razie efekty prób odwrócenia procesu są trudno przewidywalne: Kołos (1991) sugeruje np. że w pewnych warunkach koszenie w późniejszych stadiach sukcesji na porzuconych łąkach może wręcz przyspieszyć przebieg procesu. Praktyczna może być wskazówka: *zaszłe zmiany można odwrócić przywracając pierwotny kompleks warunków dopóty, dopóki zmiany te nie wykraczają poza degenerację występującego uprzednio zespołu roślinnego.*

—populacja, fitocenoza, ekosystem mogą być trwałe tylko wtedy, gdy mogą w nich zachodzić procesy odnowienia, odpowiedzialne za wymianę budujących je osobników: inaczej dłu-

gość życia każdego z tych układów ekologicznych byłaby ograniczona długością życia osobników wchodzących w jego skład.

O procesach odnowienia w większości układów wiemy jeszcze niewiele. Najszerza jest wiedza dotycząca odnowienia lasu: zagadnieniu temu poświęciła wiele wysiłku badawczego zarówno hodowla lasu, jak i ekologia. Wiemy dziś, że najprawdopodobniej proces odnawiania się lasów naturalnych związany jest ze zróżnicowaniem się lasu na fragmenty, w których rozwój młodej populacji drzew jest rozmaicie zaawansowany. Powodem tego zróżnicowania jest powstawanie luk w drzewostanie w wyniku śmierci pojedynczych drzew bądź ich grup. Często do powstawania luk dochodzi jednocześnie w większych partiach lasu, czego rezultatem jest dalsze zróżnicowanie drzewostanu na fragmenty reprezentujące różne „fazy rozwojowe”: rozpadu, odnowienia, dorastania, itp. (Fig. 1). Dodatkowe zróżnicowanie wnoszą też procesy o charakterze katastrof niszczących drzewostan na mniejszej lub większej powierzchni. Las ma więc charakter „dynamicznej mozaiki” (Koop 1989, Oldeman 1990, Szwagrzyk 1988, 1991 i lit. cyt. w tych pracach). Interesującą, choć nie do końca udowodnioną hipotezą jest, że różnym typom lasu właściwa jest różna „wielkość ziarna” takiej mozaiki: np. bory sosnowe albo świerkowe mają raczej „wielkopowierzchniową dynamikę katastroficzną”, podczas gdy lasy liściaste „drobnopowierzchniową dynamikę luk”.

Bardzo prawdopodobne, że rozwinięta przez ekologię lasu koncepcja ekosystemu jako „dynamicznej mozaiki” nadaje się również do opisu innych niż las układów ekologicznych (zob. klasyczna praca Watta (1947); współcześnie Remmert (ed. 1991) i lit. tam cyt.). Prawdopodobnie np. mechanizm oddziaływania koszenia i wypasu na fitocenozy łąkowe i pastwiskowe polega między innymi na tworzeniu miejsc, w których mogą odnawiać się gatunki wchodzące w skład fitocenozy (por. Kołos 1991).

Jeżeli zachodzenie spontanicznych procesów odnowienia lasu wiąże się z wykształceniem „dynamicznej mozaiki”, to zachowanie jakiegokolwiek fragmentu lasu jest możliwe tylko wtedy, gdy jest on dostatecznie duży, by mozaika taka miała się gdzie

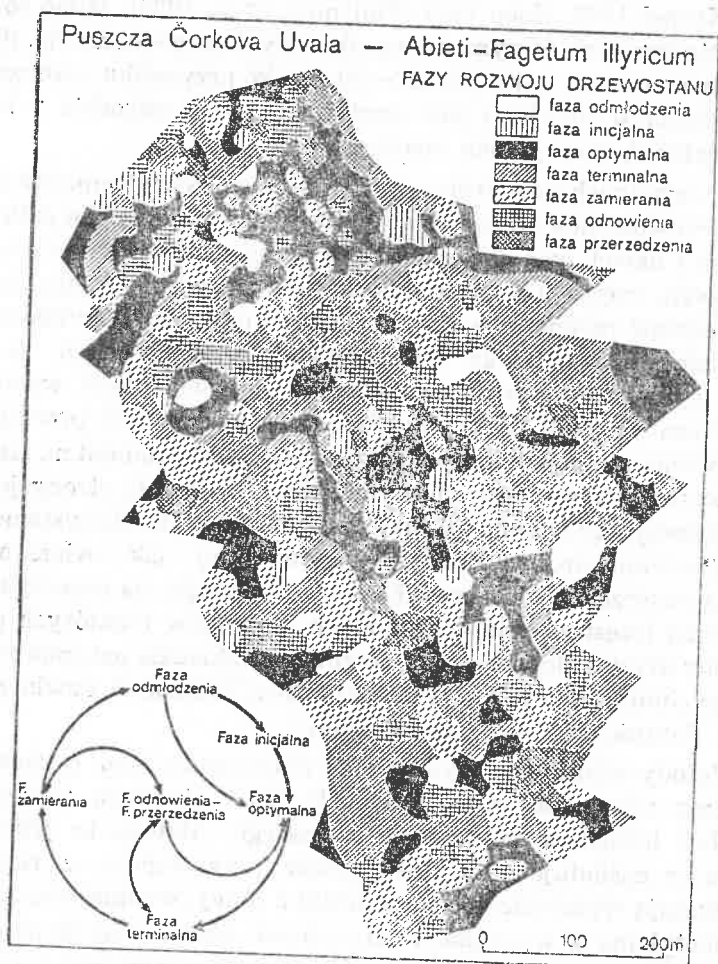


Fig. 1. Mozaika „faz rozwojowych” drzewostanu jako przejaw działania procesów umożliwiających trwałość zbiorowiska leśnego. Wg. Mayera i Neumanna (1981), nieco zmienione przez Falińskiego (1991a).

Fig. 1. A mosaic of „development phases” of stand as symptom of processes enabling stability of forest community. According to Mayer and Neumann (1981) changed by Faliński (1991a).

wykształcić. Podjęto kilka prób oszacowania minimalnej wielkości fragmentu lasu, który może być trwały (Holeksa w druku

a, b, Korpel 1982, Koop 1981, Smirnova et al. 1988). Mimo różnic metodycznych otrzymane wyniki były dość podobne: np. dla buczyn wielkością taką jest 30—50 ha. W przypadku rezerwatów leśnych o mniejszej powierzchni trzeba się pogodzić z ich nietrwałością (zob. jednak niżej).

W warunkach powszechnego w Polsce zniekształcenia struktury drzewostanów, nawet tych o prawidłowym składzie gatunkowym i nawet tych chronionych w rezerwach i parkach narodowych, często naturalne odnowienie drzewostanu musi być poprzedzone regeneracją jego struktury (najczęściej wytworzeniem się odpowiedniego zróżnicowania przestrzennego, co z kolei wymaga dojścia drzewostanu do odpowiedniego wieku). Chwilowa (w skali czasowej życia lasu) nieobecność procesów odnowienia nie powinna być traktowana jako argument na rzecz konieczności sztucznego ich wymuszenia. Z drugiej strony jednak procesy odnowienia są „najczulszym punktem ekosystemu”. Obserwowano np. w Puszczy Białowieskiej, jak zwiększona presja zwierząt roślinożernych na las, oddziałując na procesy odnowienia (częstsze zjadanie młodych osobników niektórych gatunków drzew), doprowadziła do zmian w składzie gatunkowym całego zbiorowiska grądu (Faliński 1986a, Faliński & Pawlaczyk 1991, Faliński & Pawlaczyk w druku).

Metody sztucznego wymuszania odnowienia lasu (rozmaite systemy rębni, zob. bliżej Puchalski 1972) stanowią znaczący dorobek leśnictwa środkowoeuropejskiego. Metody te jednak, mimo że naśladują naturalne procesy przyrodnicze, z reguły wymuszają wykształcenie się mozaiki o innej „wielkości ziarna”, niż spotykana w warunkach naturalnych. Oznacza to, że ich zastosowanie w obiekcie chronionym równoznaczne jest z rezygnacją z zachowania struktury lasu właściwej dla danego zbiorowiska leśnego. Możliwe jest natomiast zachowanie w ten sposób zbiorowiska o określonym składzie gatunkowym, choć o zmienionej strukturze.

— niektóre układy ekologiczne „z natury” są nietrwałe, choć stała może być ich obecność w krajobrazie. Dotyczy to przede

wszystkim układów powstających w toku sukcesji pierwotnej bądź wtórnej. Często są one ważne z punktu widzenia ochrony przyrody, choćby dlatego że bywają siedliskiem rzadkich gatunków. Przykładami mogą być „permanenentnie pionierskie” zbiorowiska roślin na aluwialnych rzecznych, zbiorowiska rozwijające się na stokach podlegających erozji (por. Kaźmierczakowa 1991, 1992a, por. też Drawieński Park Narodowy, gdzie największe osobliwości florystyczne występują na zarastających obrywach na zboczach dolin rzecznych), halofilne zbiorowiska tworzące się w miejscach, gdzie pierwotna roślinność zniszczona została przez bydło (Piotrowska 1974). Podobny charakter mają, często chronione w rezerwach, drzewostany modrzewiowe (Olaczek 1986). Najczęściej warunkiem zachowania takich układów w krajobrazie jest — analogicznie jak przedstawiono wyżej — zachowanie warunków, które ukształtowały cały kompleks zbiorowisk. Uregulowanie rzeki wyeliminuje zbiorowiska związane z łachami piasku w jej nurcie. Spowolnienie przepływu rzecznej ograniczy erozję zboczy doliny i wyeliminuje zbiorowiska obrywów. Zaprzestanie wypasu solnisk, obok uruchomienia sukcesji na pastwiskach, wyeliminuje zbiorowiska „dróg bydłoczych” i wydepczyk.

### **3. Procesy kierunkowe: narzędzie lub zagrożenie w ochronie przyrody**

#### **3.1. Sukcesja i regeneracja fitocenozy jako narzędzie ich renaturalizacji**

Uwolnienie układów ekologicznych spod presji antropogenicznej powoduje rozpoczęcie procesów sukcesji wtórnej lub regeneracji (Faliński 1986b, 1986a). O ile antropogeniczne przekształcenia szaty roślinnej nie zostały zbyt daleko posunięte, procesy te, szybciej lub wolniej, prowadzą najczęściej do stworzenia lub odtworzenia zbiorowiska leśnego „właściwego dla danego siedliska” (por. Fig. 2).

Stworzenie lub odtworzenie takiego zbiorowiska jest także często celem działań ochroniarskich, albo „łagodnej” gospodarki leśnej. Oznacza to, że procesy sukcesji i regeneracji mogą

# KONCOWE ZBIOROWISKA LEŚNE

Circosio-  
-Alnetum

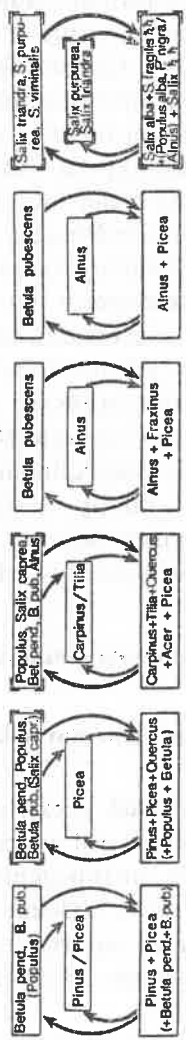
Pino-  
-Quercetum

Tilio-  
-Carpinetum

Circosio-  
-Alnetum

Salicetum  
albo-fragilis

## Regeneracja



## Sukcesja wtórna rekreatywna

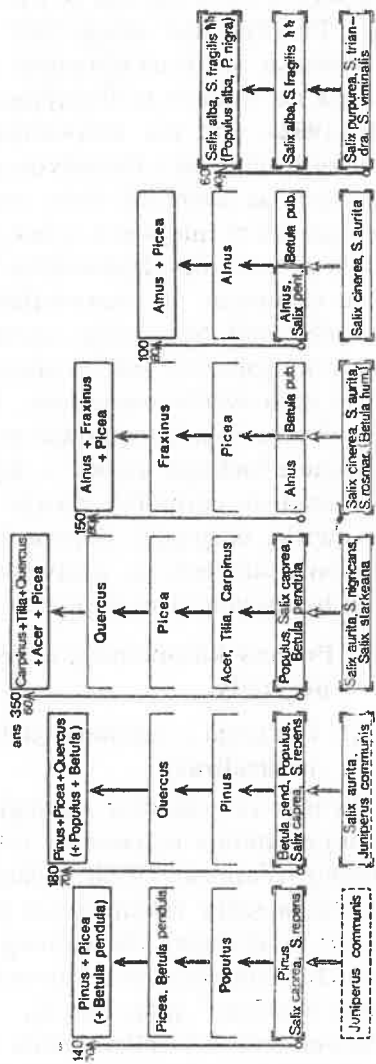




Fig. 2. Typowy przebieg regeneracji i sukcesji wtórnej w kręgach dynamicznych rozmaitych zbiorowisk leśnych w warunkach Puszczy Białowieskiej. Czas (liczba lat) potrzebny do odtworzenia formacji leśnej z udziałem typowych gatunków leśnych oznaczono kursywą, czas potrzebny do odtworzenia zbiorowiska leśnego z charakterystyczną strukturą, dynamiką i funkcją — oznaczono cyframi prostymi. Wg Falińskiego (1986a, 1986b).

Fig. 2. Typical progress of regeneration and secondary succession in dynamical circles of different forest communities in Białowieża forest. According to Faliński (1986a, 1986b).

być wykorzystane do zrealizowania tego celu. Warte naśladowania są np. propozycje Falińskiego (1992), który postuluje w urządzaniu rezerwatów leśnych Puszczy Białowieskiej m. in. obowiązkowe wykonywanie mapy tendencji dynamicznych roślinności rezerwatów, a w planowaniu zabiegów dąwanie pierwszeństwa naturalnym procesom odtwarzania właściwej struktury zbiorowiska leśnego przed jakimkolwiek zabiegiem sztucznym.

Szczególnie interesujące są możliwości:

— **wykorzystanie procesów regeneracji lasów liściastych zniekształconych nasadzeniem sosny.** Pod okap ok. 40—60 letnich drzewostanów sosnowych, powstałych z upraw założonych po zrębie na siedlisku żyznych lasów liściastych (grądów, buczyn) bardzo często wnikają gatunki pierwotnego zbiorowiska, formując drugą warstwę drzewostanu. Takie płaty fitocenozy są w Polsce bardzo pospolite („zbiorowisko *Pinus-Carpinus*”; Jakubowska-Gabara 1992), większość drzewostanów sosnowo-bukowych na Pomorzu). Rozwój populacji gatunków liściastych doprowadza po kilkudziesięciu latach do zregenerowania się grądu lub buczyny, w których wpływ wciąż obecnej w drzewostanie sosny na fitocenozę jest minimalny (por. Olaczek & Piotrowska 1986). Stare sosny stopniowo ustępują z drzewostanu. W Wielkopolskim Parku Narodowym obserwowano, że eliminacja sosny została dodatkowo przyspieszona przez gradację brudnicy mniszki *Lymantria monacha* (Balcerkiewicz 1991, Danielewicz 1991).

Opisany wyżej proces regeneracji lasów liściastych jest bardzo szybki i dynamiczny. Paradoksalnie bywa on często zakłócany działaniami człowieka zmierzającymi do tego samego celu, a prowadzonymi pod nazwą „przebudowy drzewostanu”: zbyt szybkie usunięcie sosny z regenerujących się fitocenozy, oraz wycięcie sosen zamiast pozwolenia na ich stopniowe zamieranie, powoduje powstanie dużych luk w drzewostanie, cespityzację (zadarnienie) dna lasu, hamuje dalsze wnikanie gatunków fitocenozy pierwotnej, a promuje rozwój populacji lekkonasiennych pionierów (brzozy, osiki), cofając proces regeneracji o kilkadziesiąt lat.

Kolonizacja wnętrza drzewostanów sosnowych przez gatunki liściaste może być też zahamowana w wyniku silnej presji zwierząt roślinożernych, jak to się np. obserwuje współcześnie w Drawieńskim Parku Narodowym. Silnie przygryzane młode osobniki graba i buka przybierają „formy pastwiskowe” (por. Faliński & Pawlaczyk w druku), co opóźnia ich wzrost o kilkanaście lat.

Znacznie bardziej problematyczna jest regeneracja fitocenozy mezotroficznych lasów liściastych *Fago-Quercetum*, *Calamagrostio-Quercetum*, regeneracja żyznych lasów liściastych po kilku pokoleniach drzewostanu sosnowego, regeneracja wszystkich rodzajów lasu w kompleksach leśnych, w których nie ma już fragmentów lasu zbliżonych do naturalnych (brak źródeł diaspor do kolonizacji).

Wydaje się, że umiejętne wykorzystanie spontanicznych procesów regeneracji wymaga zastosowania się do następujących postulatów praktycznych:

- „*primum non nocere*”: nie próbować przyspieszać zaawansowanego procesu regeneracji. W przeciwieństwie do sukcesji wtórnej proces ten przebiega z reguły „tak szybko, jak to jest możliwe”,
- skupić wysiłek na zapoczątkowaniu procesu regeneracji w młodych (40—60 letnich) drzewostanach. Skoncentrować wysiłek badawczy na problemie odnalezienia czynników blokujących przebieg procesu (czynniki te mogą mieć naturę bar-

dzo różnaitą, np. mikrobiologiczną: por. Krzan 1991). Ograniczyć liczebność populacji dużych zwierząt roślinożernych, a chronić zwierzęta przenoszące diaspory. W przypadkach skrajnych (brak źródeł diaspor) można zastosować podsiew lub podsadzenie odpowiednich gatunków.

— **wykorzystanie sukcesji wtórnej do zalesiania gruntów porolnych i połąkowych.** Dawne pola i łąki, których użytkowanie zarzucono, samorzutnie porastają lasem. Przebieg zachodzącej w takich warunkach sukcesji wtórnej został w wielu przypadkach szczegółowo zbadany (np. Faliński 1986b, Falińska 1989, 1991, Michalik 1990d, Michalik et al. 1991). Zalesienie takich gruntów jest także często celem działań ludzkich; stąd narzucający się postulat wykorzystania — zamiast kosztownych zabiegów zalesieniowych — spontanicznej sukcesji.

Czas, jaki potrzebny jest na stworzenie w wyniku sukcesji wtórnej zbiorowiska leśnego o typowym składzie gatunkowym i strukturze, próbował (w warunkach Puszczy Białowieskiej) oszacować Faliński (1986a, Fig. 2). Czas ten np. w przypadku borów sosnowych jest nadspodziewanie krótki (ok. 140 lat; warto zauważyć, że odtworzenie się składu i struktury boru sosnowego powstałego z uprawy na gruncie porolnym wymaga kilku pokoleń sosny!), ale np. w przypadku grądów — stosunkowo długi (350—400 lat).

Grunty na uboższych siedliskach zarastają lasem stosunkowo łatwo. W przypadku świeżych i wilgotnych łąk proces ten jest bardziej skomplikowany: często w toku sukcesji dochodzi do uformowania się zbiorowisk roślinnych, które bardzo powoli ulegają dalszym przekształceniom (przeważnie ubogie gatunkowo zbiorowiska zdominowane przez jeden gatunek — inhibitor sukcesji; zob. niżej).

Powstanie lasu drogą sukcesji wtórnej trwa więc często dłużej, niż jego sztuczne ukształtowanie. Warto jednak pamiętać, że najczęściej unika się w ten sposób wielu problemów związanych z zalesianiem gruntów porolnych. W przytaczanym już przykładzie obiektu Jelonka na przedpolu Puszczy Białowieskiej

(Faliński 1986b) nie istnieje np. problem huby korzeni w borach powstałych w toku sukcesji: prawdopodobnie rozwój populacji jałowca we wczesnych fazach procesu sprzyja rozwojowi mikoflory typowej dla gleb leśnych.

Podobnie jak proces regeneracji, sukcesja wtórna może być bardzo silnie hamowana w wyniku zgryzania roślin przez ssaki roślinożerne.

Wydaje się, że sukcesja wtórna może być dobrym narzędziem zalesiania gruntów porolnych i połąkowych, pod warunkiem, że:

- dostępne są diaspory gatunków leśnych, tj. w praktyce zalesiany fragment terenu położony jest w pobliżu dobrze zachowanego lasu rosnącego na takim samym siedlisku. Takie bliskie sąsiedztwo dawnych pól i dobrze zachowanych fragmentów lasu charakterystyczne jest tylko dla krajobrazu w niewielkim stopniu przekształconego przez człowieka,
- w toku sukcesji na danym siedlisku nie występują długotrwałe fazy zahamowania procesu w wyniku rozwoju populacji któregoś z gatunków — inhibitorów sukcesji (por. niżej). Jeżeli fazy takie występują, to stworzenie zbiorowiska leśnego w rozsądnym czasie wymaga przyspieszenia procesu: „przełamania oporu inhibitora”, najczęściej przez zniszczenie lub osłabienie jego osobników, i ewentualne sztuczne wprowadzenie gatunków typowych dla następnych faz sukcesji,
- inne czynniki ekologiczne (np. zgryzanie przez roślinożerce) nie blokują procesu.

### **3.2. Sukcesja i regeneracja jako zagrożenie dla istnienia fitocenozy półnaturalnych**

Półnaturalne układy ekologiczne, ukształtowane w wyniku gospodarki człowieka (np. koszenie, wypas, wypalanie ew. kombinacje tych form oddziaływania) są często układami bardzo cennymi z punktu widzenia ochrony przyrody (Michalik 1990 a): np. często są one siedliskiem rzadkich gatunków roślin i zwierząt. Tymczasem po zarzuceniu tradycyjnych form gospodarki układy takie najczęściej (choć nie zawsze; por. trwałe nawet po

zarzuceniu pasterstwa fitocenozy *Carici rigidae-Nardetum* w Karkonoszach, albo *Poo-Deschampsietum* na połoninach bieszczadzkich) podlegają szybkim procesom sukcesji wtórnej i regeneracji, w wyniku czego ich poprzednie walory przyrodnicze ulegają zniszczeniu (Michalik 1990b). I tak np.:

- na **polanach reglowych w Gorcach i Tatrach** po zarzuceniu tradycyjnej gospodarki, będącej kombinacją wypasu, koszenia i nawożenia przez koszar (por. niżej) łąki zespołu *Gladiolo-Agrostietum* i traworośla *Poo-Veratretum* przekształcają się w ubogie psiary, a następnie w borówczyska i młodniki świerkowe (Michalik 1990c). Michalik (1990c, 1990b) szacuje, że w warunkach Gorców wystarcza ok. 30 lat na zarośnięcie polany przez kompleks borówczysk i młodników świerkowych. Giną typowe dla polan gatunki roślin, w tym krokusy *Crocus scepusiensis* (Kaźmierczakowa & Poznańska 1992, Michalik 1991b).
- **polany reglowe w Pieninach**, na których w wyniku tradycyjnego sposobu użytkowania (koszenie + nawożenie wywożonym zimą obornikiem) wykształcił się między innymi endemiczny zespół *Anthyllidi-Trifolietum montani* po zarzuceniu koszenia tracą ze swego składu najbardziej interesujące gatunki roślin (Zarzycki & Korzeniak 1992, Kaźmierczakowa 1992b, Jagiełło 1992) i zwierząt. Często obserwuje się żywy proces sukcesji w kierunku lasu (Bartoszek et al. 1990, Bożdziarczyk et al. 1992).
- **żyzne łąki świeże i wilgotne na niżu** po zaprzestaniu ich koszenia ulegają bardzo szybkim przemianom. Już po kilku latach wykształcają się zbiorowiska zdominowane przez jeden lub kilka gatunków, najczęściej inhibitorów sukcesji (np. bardzo pospolite na porzuconych świeżych łąkach zbiorowisko z dominacją *Urtica dioica* i *Cirsium arvense*). Następnie, ale najczęściej już znacznie wolniej, dawne łąki zarastają krzewami i drzewami (Michalik 1990d, Michalik et al. 1991, Falińska 1991).

- **zbiorowiska solniskowe** na niżu Polski, niezależnie od dyskutowanej genezy ich powstania, wymagają do swego istnienia ciągłego wypasu (ew. kombinacji wypasu i koszenia), który eliminuje konkurencyjne oddziaływanie glikofitów (Piotrowska 1974). Znany jest przykład rezerwatu „Solnisko w Kołobrzegu”, w którym po wprowadzeniu ochrony rozwinęły się łąny trzciny, a w miejscach suchszych zbiorowisko perzu *Agropyron repens* z udziałem *Deschampsia cespitosa*, całkowicie eliminując halofity, podczas gdy w sąsiedztwie, na wypasanych łąkach, zbiorowiska solniskowe zachowały się doskonale. Podobne zjawiska obserwowano w innych obiektach (np. Drożkowe Łąki k. Międzyzdrojów, Piotrowska 1974; rezerwat Ciechocinek, Wilkoń-Michalska 1970).
- **półnaturalne murawy kserotermiczne** po zaprzestaniu ich użytkowania (najczęściej kombinacja wypasu i użytkowania kośnego oraz sporadycznego wypalania) szybko zarastają krzewami i drzewami. (Ceynowa-Giełdoń 1986, Herbich 1974, 1986, Michalik 1990e, 1990f, Sendek & Babczyńska-Sendek 1990, Kapuściński 1990, Świerczyńska 1990 i wiele innych). Fragmenty muraw występujące w miejscach niedostępnych dla rozwoju lasu i zarośli (np. na skałach wapiennych) są na tyle małe, że giną na skutek ocienienia przez las rozwijający się w sąsiedztwie (Michalik 1991a).
- **dąbrowy ciepłolubne**, specyficzny typ zbiorowiska leśnego o prześwietlonym drzewostanie dębowym i bogactwie ciepłolubnych gatunków w runie, po zaprzestaniu wypasu zwierząt domowych w lesie ulegają inwazji graba i przekształcają się w ciepłolubne postaci grądów (Faliński 1986, Faliński & Pawlaczyk w druku, Jakubowska-Gabara 1990).

### 3.3. Możliwości ingerencji w przebieg sukcesji i regeneracji w świetle wiedzy o mechanizmach i przebiegu tych procesów

Klasyyczna teoria Clementsa — w myśl której sukcesja to kolejne następstwo coraz wyżej zorganizowanych fitocenozy, aż

do trwałego i zdeterminowanego tylko klimatem układu — klimaksu; proces o ściśle zdeterminowanym przebiegu, w którym jedne gatunki „przygotowują miejsce” następnym — to już przeżytek w ekologii. Praktycznie wszystkie jej stwierdzenia zostały skrytykowane i sfalsyfikowane (por. Drury & Nisbet 1973, Horn 1974, Burrows 1990 i lit. tam cyt., w polskiej literaturze Brzeziecki 1990). Mimo to jednak ekologia nie dopracowała się żadnego ogólnego modelu sukcesji (ani innych procesów dynamiki roślinności, dawniej często utożsamianych z sukcesją), który tę starą teorię mógłby zastąpić. Trzeba też przyznać, że wiele elementów modelu Clementsa jeszcze i dziś wydaje się zdumiewająco trafnych: wydaje się, że większość jego stwierdzeń „częściej bywa prawdziwa niż nieprawdziwa”.

Współcześni ekolodzy poszukują możliwości ujęcia różnych aspektów procesów dynamiki roślinności. Interesujące są próby opisanie sukcesji jako efektu procesów demograficznych roślin (Harper 1977, Falińska 1989, 1991), próby wyjaśnienia roli tzw. zaburzeń środowiska w procesie wymiany gatunków (Grime 1979), próby określenia „sił napędowych” procesu (Pickett et al. 1987).

Brak ogólnego modelu procesu i „płynny” charakter współczesnej, szybko się powiększającej wiedzy o procesach dynamiki roślinności utrudniają wyciąganie praktycznych wniosków. Żeby nauczyć się skutecznie wpływać na przebieg sukcesji czy regeneracji, musimy wykonać jeszcze wiele długotrwałych obserwacji na stałych powierzchniach i wiele eksperymentów. W kontekście tym zrozumiałe staje się znacznie dla nauki i dla praktycznej ochrony przyrody obiektów objętych ochroną ścisłą. Zrozumiałym jest też postulat przyrodników, by ochroną ścisłą obejmować także przekształcone i zmienione przez człowieka fragmenty przyrody, co umożliwi poznanie przebiegu spontanicznych zmian (Szwagrzyk 1991).

W dorobku praktycznej ochrony przyrody są jednak interesujące próby mniej lub bardziej świadomego „sterowania przebiegiem sukcesji”. Do najciekawszych należą:

— projektowanie kierunku sukcesji przez modyfikowanie siedliska. Mimo wielokrotnego skrytykowania pojęcia „klimaksu”, w świadomości ekologów tkwi, oparte na wielu obserwacjach, przekonanie że procesy dynamiki roślinności prowadzą do ukształtowania się po odpowiednio długim czasie trwałego układu ekologicznego „właściwego dla danego siedliska” (por. np. cała, ważna w fitosocjologii, koncepcja roślinności potencjalnej). Twierdzenie to, mimo że prawdopodobnie nie jest do końca prawdziwe, używane może być jako „przybliżenie” nadające się do celów praktycznych. Zmieniając siedlisko można więc zmieniać kierunek przekształceń roślinności.

Bardzo interesującą próbę ukształtowania pożądanego z punktu widzenia ochrony przyrody kompleksu roślinności metodą zaprojektowania i ukształtowania odpowiednich siedlisk podjęto w rezerwacie „Piaśnickie Łąki” (Herbich et al. 1990). Po uprzednim zbadaniu roślinności i stosunków wodnych terenu określono cel ochrony: odtworzenie i utrzymanie kompleksu zbiorowisk łąkowych, szuwarowych i niskoturzycowych, ale przy zachowaniu także tych postaci zbiorowisk (szczególnie zmiennowilgotnej łąki *Molinietum*), które wytworzyły się w wyniku antropogenicznego odwodnienia terenu rezerwatu. Na podstawie pożądanego układu roślinności zaprojektowano pożądane stosunki wodne w rezerwacie, a następnie, posilkując się komputerowym modelowaniem przepływu, zaprojektowano działania hydrotechniczne, które stosunki takie mają ukształtować.

Podobne działania zaproponowano też w odniesieniu do torfowisk wysokich „Staniszewskie Błoto” i „Kurze Grzędy” na Pojezierzu Kaszubskim (Herbich et al. 1991).

— hamowanie lub przyspieszanie sukcesji przez oddziaływanie na populacje promotorów lub inhibitorów procesu. Już Connell i Slatyer (1977) podkreślili znaczenie faktu, że poszczególne gatunki pojawiające się w toku sukcesji mogą sprzyjać, przeszkadzać bądź nie wpływać na pojawianie się kolejnych gatunków. Falińska (1989, 1991) gatunki sprzyjające pojawianiu się innych roślin, przyspieszające przebieg procesu, nazwała promotorami



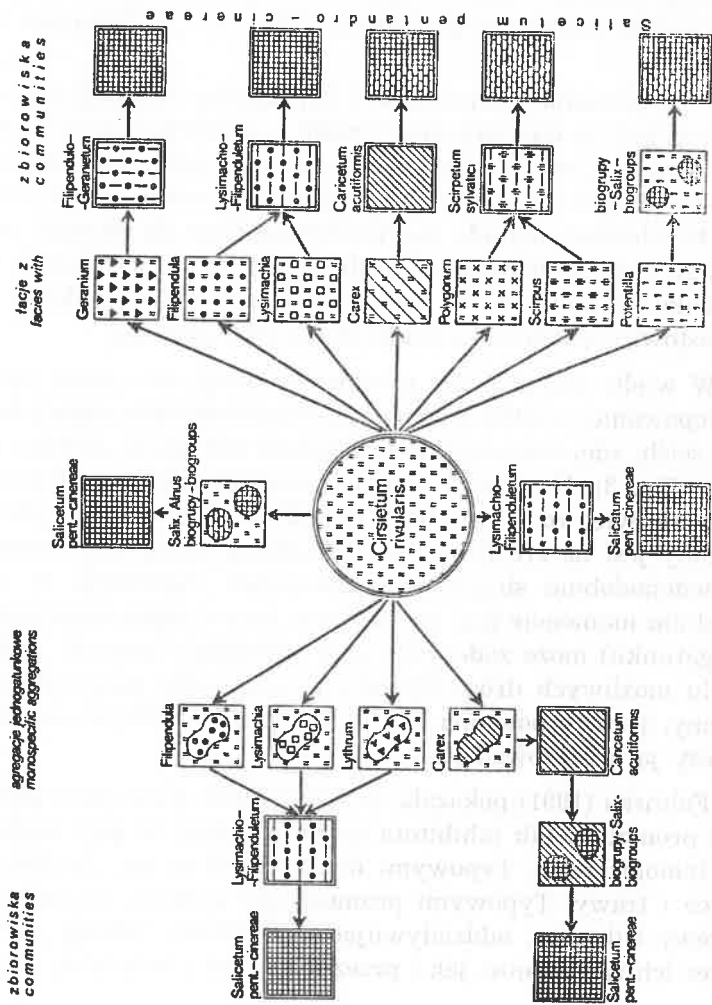


Fig. 3. Możliwości przebiegu sukcesji od łąki ostrożeńowej *Cirsietum rivulare* do łozowiska. Uroczysko Reski na Polanie Białowieskiej. Wg. Falińskiej 1989).

Fig. 3. Progress possibilities of succession from meadow community *Cirsietum rivulare* to willow brushwood community. Range Reski in Polana Białowieska. According to Falińska (1989).

sukcesji, a gatunki opanowujące teren na dłuższy czas i przeskadzające osiedlaniu się innych roślin — inhibitorami tego procesu.

Fakt istnienia promotorów i inhibitorów sukcesji odpowiedzialny jest za obserwowane często „nierównomierne” tempo tego procesu i ma kluczowe znaczenie dla prób modyfikowania jego przebiegu. Jeżeli chcemy przyspieszyć sukcesję (por. rozdz. 3.1) to właściwą metodą jest niedopuszczanie do rozwoju populacji gatunku odgrywającego rolę inhibitora. Jeżeli chcemy proces sukcesji spowolnić — należy przeciwdziałać osiedlaniu się i wzrostowi gatunków — promotorów tego procesu.

W wielu przypadkach przebieg sukcesji, to znaczy kolejne następowanie po sobie rozmaitych kombinacji gatunkowych, nie jest ściśle zdeterminowany, możliwych jest wiele „ścieżek sukcesji (Fig. 3). Hamująca przebieg procesu populacja inhibitora może się więc rozwinąć, bądź nie. W rezultacie czas, jaki potrzebny jest na zrealizowanie się sukcesji może być rozmaity. Prawdopodobnie stosunkowo nieznaczna ingerencja w odpowiednim momencie (np. zwiększenie liczby diaspor odpowiedniego gatunku) może zadecydować o przebiegu procesu jedną z wielu możliwych dróg. Niestety w większości przypadków nie wiemy, jaka to powinna być ingerencja i w którym momencie należy ją przeprowadzić.

Falińska (1991) pokazała, że odgrywanie przez dany gatunek roli promotora lub inhibitora sukcesji zależy od jego właściwości biologicznych. Typowymi inhibitorami są np. „łanowe” turzyce i trawy. Typowymi promotorami sukcesji są najczęściej krzewy i drzewa, oddziałujące na niższe rośliny zarówno przez ich zacienianie, jak i przez opad liści i tworzenie się ściółki.

Narzucającą się metodą przyspieszania sukcesji jest „zwalczanie inhibitora”. Metoda ta jest zresztą szeroko stosowana np. w gospodarce leśnej przy zalesianiu trzcinniczysk czy wrzosowisk — tj. terenów z rozwiniętą populacją typowego inhibitora. Bogate są angielskie doświadczenia w zwalczaniu orlicy *Pteri-*

*dium aquilinum*, np. w celu stworzenia bardziej pożądaných z punktu widzenia ochrony przyrody wrzosowisk (Lowday et al. 1992). Metodą niszczenia populacji inhibitora może być np. koszenie (por. Kołos 1991), ale także np. wypalanie albo zastosowanie herbicydu (Lowday et al. 1992).

Narzucającą się metodą hamowania sukcesji jest niedopuszczanie do rozwoju promotorów procesu. Np. przekształcenia muraw kserotermicznych udaje się skutecznie spowalniać przez prosty zabieg usuwania osobników gatunków drzewiastych (Michalik (1991a; Fig. 4). Niszczenie młodych osobników drzew i krzewów jest ważnym elementem oddziaływania wypasu, koszenia bądź wypalania na półnaturalne fitocenozy.

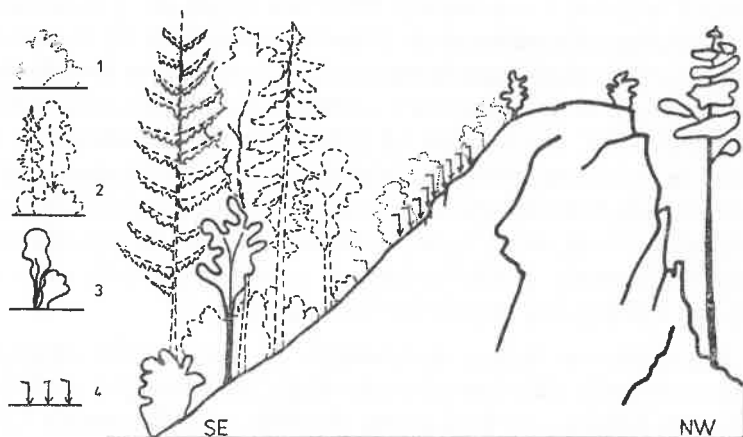


Fig. 4. Próba powstrzymania sukcesji wtórnej w murawie ostnicowej metodą wycięcia drzew i krzewów — promotorów sukcesji. 1, 2 — kontury drzew i krzewów usuniętych w kolejnych nawrotach zabiegu, 3 — drzewa i krzewy pozostawione, 4 — *Stipa joannis*. Jonaszówka, Ojcowski Park Narodowy. Wg. Michalika (1991a).

Fig. 4. An attempt to stop secondary succession of feather grass by cutting trees and bushes which are promoters of succession. 1, 2 — outlines of removed trees and bushes, 3 — left trees and bushes, 4 — *Stipa noannis*, Jonaszówka, Ojców National Park According to Michalik 1991a). (1991a).

Analogicznie do procesu sukcesji, przyspieszany bądź hamowany w wyniku rozwoju populacji określonych gatunków może być proces regeneracji. Np. grab, zacieśniający dno lasu i dostarczający szybko rozkładającej się ściółki, jest promotorem regeneracji grądów po zrębie albo po okresie nadmiernej presji zwierziny (por. Faliński & Pawlaczyk w druku) a trzcinnik piaskowy *Calamagrostis epigeios* jest inhibitorem regeneracji buczyn i lasów dębowo-bukowych w Puszczy Drawskiej po wykonaniu w nich zrębu i posadzeniu sosny.

#### 4. „Pozaeekologiczne” możliwości ingerencji w przebieg spontanicznych procesów przyrodniczych

Obserwowana w polskim krajobrazie dominacja procesów sukcesji wtórnej i regeneracji fitocenoz wiąże się z przemianami społeczno-ekonomicznymi, które doprowadziły do zarzucenia tradycyjnych form gospodarowania. Znamiennym przykładem jest np. masowe odstępowanie od koszenia ubogich albo trudno dostępnych łąk, zauważalne od kilkunastu lat, a dodatkowo nasilone w ostatnim kryzysie gospodarczym. Tradycyjne pasterstwo górskie również stało się mało opłacalne i zanika. Polityka państwa (wykup serwitutów) i działania służby leśnej zlikwidowały praktycznie pospolity jeszcze w latach 50-tych i 60-tych legalny i nielegalny wypas bydła w lasach.

Jak pokazano wyżej, zachowanie w krajobrazie pewnych, półnaturalnych układów ekologicznych, możliwe jest praktycznie tylko wtedy, gdy tradycyjne sposoby gospodarowania zostaną utrzymane. Społeczno-ekonomiczny charakter przyczyn zarzucania takiej gospodarki wymaga podejmowania działań ochroniarskich także w tej sferze.

Jednym ze sposobów osiągnięcia celu jest system dotacji dla właścicieli terenu, przyznawanych za gospodarowanie w określony sposób. Dotacje takie wprowadzone zostały szeroko w wielu krajach, a ich doświadczenia wskazują, że jest to system skuteczny. Dodatkową „premią” jest wzrastająca atrakcyjność turystyczna terenu z taką „skansenową” gospodarką.

W Polsce zastosowanie tej metody ochrony ograniczone jest przede wszystkim problemami organizacyjno-prawnymi, a dopiero w drugiej kolejności krytyczną sytuacją finansową służb ochrony przyrody (wydaje się, że jest to najskuteczniejszy sposób wydatkowania środków przeznaczonych na ochronę ekosystemów półnaturalnych!).

System „nakazowy”, choć teoretycznie możliwy do zastosowania na obszarach chronionych (np. parki krajobrazowe, rezerwy przyrody, tereny obcej własności w parkach narodowych), jest znacznie mniej skuteczny, a efektem ubocznym jego zastosowania jest sprzeciw społeczny wobec ochrony przyrody i negatywne nastawienie do tworzenia nowych obszarów chronionych.

Innym możliwym rozwiązaniem jest przejęcie cennych terenów przez służby ochrony przyrody, i wykonywanie przez nie koniecznych zabiegów w ramach tzw. „ochrony aktywnej”. Dotychczasowe doświadczenia nie są jednak zachęcające. Najczęściej służby ochroniarskie nie są przygotowane do pokonania kłopotów organizacyjnych, nie istniejących w normalnym gospodarowaniu (np. kłopoty ze zbytem siana). Próby rozwiązań „kompromisowych” (np. zastępowanie wypasu koszeniem, koszenie bez usuwania siana, zastępowanie nawożenia organicznego mineralnym) najczęściej nie są dobrze przygotowane (zabiegi dostosowane są do możliwości wykonawstwa, a nie do celu ochrony) i przynoszą oplakane skutki. Wykonawcy ochrony wielokrotnie nie rozumieją funkcjonowania układów, które chcą chronić i nie potrafią przewidzieć konsekwencji swoich działań. Zmiana własności terenu zaburza sposób jego użytkowania; od przejęcia terenu i zarzucenia tradycyjnej gospodarki do czasu zorganizowania w miarę skutecznego systemu zabiegów ochrony czynnej mija najczęściej okres na tyle długi, że zaszłe zmiany są w dużej części nieodwracalne. Paradoksem jest, że ekosystemy półnaturalne na obszarach objętych najwyższą formą ochrony udało się chronić tylko tam, gdzie proces ich przejmowania przez służby ochroniarskie został opóźniony przez problemy własnościowe (Pieniński PN).

## Dodatek: Wybrane formy działania człowieka, decydujące o funkcjonowaniu półnaturalnych układów ekologicznych.

### — Wypas

Ta forma użytkowania terenu wiąże się nie tylko z pobieraniem masy nadziemnych części roślin, ale i z wydeptywaniem terenu (i jego miejscowym rozdeptywaniem, co umożliwia powstawanie w takich miejscach zbiorowisk pionierskich), nawożeniem o charakterze punktowym (odchody zwierząt) itp.

Rośliny zgryzane są selektywnie, inaczej niż przy koszeniu łąki.

Oddziaływanie różnych gatunków wypasanych zwierząt bywa rozmaite: preferencje pokarmowe, oddziaływanie deptania, postać odchodów krów, koni, owiec, kóz, królików różnią się znacznie. Rozmaite może być nawet oddziaływanie różnych ras tego samego gatunku (Baker 1989). Dlatego „zachowanie tradycyjnego sposobu użytkowania” musi oznaczać nie tylko zachowanie wypasu jako takiego, ale zachowanie wypasu o niezmięnionej intensywności, rytmie czasowym, i tymi samymi gatunkami zwierząt, a nawet ich rasami. Interesujące eksperymenty nad kształtowaniem ekosystemów pastwiskowych przez wypas dawnymi, prymitywnymi rasami bydła, kucami, tarpanami itp. podjęto w Holandii (Baker 1989), a także w parku narodowym Kiskunsagy na Węgrzech (Faliński, inf. ustna).

Selektywność wypasu sprawia, że na terenie wypasanych bardzo dobre warunki do życia znajdują niektóre gatunki roślin, omijane przez zwierzęta albo szybko regenerujące się po zgryzieniu. Wypas jest dobrym sposobem ochrony np. sasanki *Pulsatilla vulgaris* i goździka *Dianthus armeria* w Anglii (Duffey 1973), czy rozmaitych gatunków kserotermicznych w Polsce (Ceynowa-Giełdoń 1986).

Niszczenie darni i pokrywy gleby racicami wypasanych zwierząt stwarza miejsca, gdzie mogą odnawiać się rozmaite gatunki. Prowokowanie erozji zboczy, o ile nie jest za silne, stwarza siedliska „pionierskie”, wykorzystywane przez wiele rzadkich gatunków (Kaźmierczakowa 1991, 1992a). Na siedliskach torfowych miejsca rozdeptane przez bydło są siedliskiem interesujących pionierskich zbiorowisk roślinnych, jak np. w warunkach zasolenia zespoły *Puccinello-Spergularietum* i *Allopecuro-Ranunculetum scelerati* (Piotrowska 1974).

### — Koszenie

Masa nadziemnych części roślin pobierana jest nieselektywnie. Koszenie preferuje więc gatunki zdolne do zrealizowania swojego cyklu życiowego przed pokosem, zdolne do regeneracji po ścięciu części nadziemnych, oraz rośliny zbyt niskie, by były ścinane (rozetkowe). Oznacza to między innymi, że:

- zaprzestanie koszenia, nawet na krótki czas, może wyeliminować z łąki pewne gatunki (np. rośliny rozetkowe zginą, nie będąc odśniane). Rzeczywiście, Michalik et al. (1991) obserwowali zmiany w składzie florystycznym łąki już po roku od zaprzestania koszenia!
- ważny jest rytm koszenia: raz czy dwa razy w roku, i w jakim miesiącu. Warto tu pamiętać, że obok pospolitych łąk jedno- i dwukośnych, z których pokos przeznaczano na siano, w dawnym krajobrazie, zwłaszcza w Niemczech, ale i w zachodniej Polsce, występowały tzw. „łąki ściółkowe”, koszone jesienią, w końcu sezonu wegetacyjnego. Inne zbiorowiska trawiaste, np. zagubione wśród lasów łąki sitowia leśnego w Puszczy Drawskiej, albo stepowe łąki na Ukrainie (Tkačenko & Majc'kij 1992), bywały za to koszone tylko sporadycznie. W każdym przypadku odpowiedni rytm powinien być zachowany.

Poza bezpośrednim oddziaływaniem na rośliny koszenie tworzy również miejsca, w których gatunki łąki mogą się odnawiać, umożliwia więc trwałość tego układu ekologicznego. Skoszenie uprzednio niekoszonej łąki, na której rozpoczęła się już sukcesja w kierunku lasu, może jednak w ten sam sposób stworzyć korzystne warunki dla osiedlenia się roślin leśnych, w tym promujących sukcesję drzew i krzewów, przyspieszając w ten sposób cały proces (Kołos 1991).

#### — Nawożenie

Ważnym elementem sposobu gospodarowania w półnaturalnych układach ekologicznych jest obieg pierwiastków i substancji organicznej. Także zachowanie tego obiegu mieści się w pojęciu „zachowania tradycyjnej gospodarki”.

Koszenie jest nieodłącznie związane z zabieraniem z łąki materii organicznej. Zaniedbanie zabierania siana wywiera skutki podobne, jak silne nawożenie azotowe (Kornaś & Dubiel 1990b, Biderman 1990). Ubytek substancji organicznej w wyniku użytkowania łąki jest w przypadku zalewowych łąk położonych w dolinach rzecznych rekompensowany namułami, osadzonymi przy wylewach rzek (oznacza to, że optymalne byłoby utrzymanie naturalnego rytmu zalewania). Inne łąki (np. łąki górskie w Pieninach) bywały z reguły nieregularnie nawożone organicznie (obornikiem). Zmiany w ich składzie uruchamiane są zarówno w wyniku przewnawożenia (np. masowy rozwój *Anthriscus sylvestris*, Zarzycki & Korzeniak 1992), jak i zaprzestania nawożenia (zubożenie składu gatunkowego; Kaźmierczakowa 1992b). Także ten element gospodarowania powinien więc być utrzymany. Możliwe, choć trudne i wymagające uprzednich gruntownych badań, jest zastąpienie nawożenia organicznego nawożeniem mineralnym (Kinasz 1976).

Specyficzną formę użytkowania terenu stanowiło pasterstwo górskie (Tatry, Gorce): owce wypasano w dzień na obszarze „hali” obejmującym

lasy, polany, murawy i zarośla kosodrzewiny, a w nocy gromadzono zwierzęta w koszarze na polanie. Rezultatem było intensywne nawożenie polany kosztem reszty obszaru hali. Polanę użytkowano kośnie. W tych warunkach na koszarzonych polanach rozwinęły się specyficzne i bardzo interesujące zbiorowiska roślinne (*Gladiolo-Agrostietum*, *Poo-Veratretum*), z masowym udziałem wielu ciekawych gatunków (np. krokusy). Zachowanie tych zbiorowisk jest dziś bardzo trudnym problemem: zachowanie tradycyjnego sposobu użytkowania oznaczałoby utrzymanie dziennego wypasu w lesie, na co z kolei nie pozwala ochrona fitocenozy leśnych. Wypas samej polany prowadzi oczywiście do przekształceń jej roślinności: rozwijają się psiary z bliźniczką psią trawką *Nardus stricta* (Michalik 1986, 1990b i lit. tam cyt.). Propozycje zastąpienia nawożenia odchodami koszarowanych owiec nawożeniem mineralnym nie wyszły poza fazę postulatów i początkowych eksperymentów (Michalik 1990b).

#### — Wypalanie

Jest jedną ze stosowanych od bardzo dawna metod prymitywnej gospodarki pasterskiej. Mimo obowiązujących zakazów, mniej lub bardziej uzasadnione przekonanie o dobroczynnym wpływie wypalania na roślinność trawiastą funkcjonuje w świadomości wielu właścicieli łąk i pastwisk.

Stwierdzić trzeba, że sporadyczne wypalanie było czynnikiem wchodzącym w skład „tradycyjnej gospodarki” np. w niektórych typach muraw kserotermicznych, sprzyjając prawdopodobnie rozwojowi trawiastych muraw, często z dominacją ostnic *Stipa sp.* Rola tego czynnika zasługuje na wnikliwsze zbadanie, a celowość jego utrzymania — mimo oczywistej kontrowersyjności takiego postulatu — powinna być rozważona, tym bardziej, że wyniki obserwacji Ceynowy-Giełdoń (1986) nad dolną Wisłą i eksperymentów Głazka (npbl.) w okolicy Dwikoz sugerują korzystne oddziaływanie ognia na murawy ostnicowe.

Warto tu wspomnieć, że kontrolowane pożary są na świecie szeroko wykorzystywaną metodą, stosowaną tak w hodowli lasu (zob. np. Kilgore & Curtis 1987), jak i w ochronie przyrody — choćby np. dla utrzymywania charakterystycznych dla krajobrazu Anglii wrzosowisk (np. Gimingham 1970).

#### L I T E R A T U R A

- BAKER J. 1989. Nature management by grazing and cutting. Geobotany 14. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht i in.
- BALCERKIEWICZ S. 1991. Wybrane problemy ochrony rezerwatowej na tle degeneracji fitocenozy leśnych w Wielkopolskim Parku Narodowym. Prądnik 4: 113—123.



- BARTOSZEK L., HABERSKA A., SZWAGRZYK J. 1990. Zarastanie przez drzewa i krzewy polan Łazek Niżni i Ligarki w Pienińskim Parku Narodowym. *Chrońmy przyr. ojcz.* 46, 6: 17—31.
- BIDERMAN A. W. 1990. Zabiegi ochrony czynnej biocenoz nieleśnych stosowane w Ojcowskim Parku Narodowym. *Prądnik* 2: 53—57.
- BODZIARCZYK J., KUCHARZYK S., RÓŻAŃSKI W. 1992. Wtórna sukcesja roślinności leśnej na opuszczonych polach kośnych w Pienińskim Parku Narodowym. *Pieniny — Przyroda i Człowiek* 2: 25—41.
- BRZEZIECKI B. 1990. Sukcesja roślinności: w poszukiwaniu ogólnego modelu. *Wiad. ekol.* 36, 1/2: 3—20.
- BURROWS C. J. 1990. Processes of vegetation change. Unwin Hyman, London i in.
- CEYNOWA-GIEŁDOŃ M. 1986. Ocena stanu ochrony flory kserotermicznej w rezerwach stepowych nad dolną Wisłą. *Acta Univ. Lodz., Folia sozolog.* 4: 131—142.
- CONNEL J. H., SLATYER R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Nat.* 111: 1119—1144.
- DANIELEWICZ W. 1991. Znaczenie badań nad dynamiką populacji drzew w kształtowaniu biocenoz uwolnionych spod presji gospodarki leśnej w Wielkopolskim Parku Narodowym. *Prądnik* 4: 201—204.
- DRURY W. H., NISBET I. C. T. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor.* 54: 331—368.
- DUFFEY E. 1973. Ochrona przyrody ożywionej w rezerwach Wielkiej Brytanii. *Wildlife management on nature reserves in Britain.* *Ochr. przyr.* 38: 9—39.
- FALIŃSKA K. 1989. Plant population processes in the course of forest succession in abandoned meadows. *Acta Soc. Bot. Pol.* 58, 3: 439—465 + 58, 3: 467—491.
- FALIŃSKA K. 1991. Sukcesja jako efekt procesów demograficznych roślin. *Phytocoenosis N. S., Semin. geobot.* 1: 43—67.
- FALIŃSKI J. B. 1986a. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Ecological studies in Białowieża Forest.* *Geobotany* 8. Dr Junk Publ., Dordrecht i in.
- FALIŃSKI J. B. 1986b. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. *Wiad. bot.* 30, 1: 25—50 + 30, 2: 115—126.
- FALIŃSKI J. B. 1991a. Kartografia geobotaniczna. PPWK, Warszawa.
- FALIŃSKI J. B. 1991b. Procesy ekologiczne w zbiorowiskach leśnych. *Phytocoenosis N. S., Semin. geobot.* 1: 17—41.

- FALIŃSKI J. B. 1992. Cele ochrony przyrody w Puszczy Białowieskiej i możliwości ich osiągnięcia. *Chrońmy przyr.* ojc. 48, 3: 16—41.
- FALIŃSKI J. B., PAWLACZYK P. 1991. Zarys ekologii [lipy]. In: Białobok S. (ed.). *Lipy *Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos**. Nasze drzewa leśne: 145—236. Agencja Arkadia, Poznań.
- FALIŃSKI J. B., PAWLACZYK P. w druku. Zarys ekologii [graba]. In: Boratyński A. (ed.). *Grab *Carpinus betulus* L.* Nasze drzewa leśne. Agencja Arkadia, Poznań.
- GIMINGHAM C. H. 1970. British heatland ecosystems: the outcome of many years of management by fire. *Proc. Ann. Tall Timbers Fire Ecol. Conf.*: 293—321.
- GRIME J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Willey & Sons, Chichester i in.
- HARPER J. L. 1977. Population biology of plants. Acad. Press, London i in.
- HERBICH J. 1974. Problem zachowania rezerwatów leśnych w okolicach Opalenia nad dolną Wisłą. *Ochr. przyr.* 40: 113—138.
- HERBICH J. 1986. Ochrona zasobów genowych a sukcesja roślinności w rezerwachach i parkach narodowych. *Acta Univ. Lodz., Folia sozolog.* 3: 67—75.
- HERBICH J., HERBICHOWA M., HERBICH P. 1990. Koncepcja czynnej ochrony zagrożonych i zmienionych zbiorowisk łąkowych na przykładzie rezerwatu Piaśnickie Łąki. *Prądnik* 2: 161—173.
- HERBICH J., HERBICHOWA M., HERBICH P. 1991. Problemy i program czynnej ochrony zbiorowisk leśnych na podłożu torfowym (na przykładzie wybranych rezerwatów Pojezierza Kaszubskiego). *Prądnik* 4: 193—199.
- HOLEKSA J. w druku a. Gap size differentiation and the area of forest reserve. *Proceedings of European Forest Reserves Workshop*, Wageningen, 6—8. 05. 1992.
- HOLEKSA J. w druku b. Wielkość rezerwatów a skuteczność ochrony mieszanych lasów dolnoeregłowych w Beskidach Zachodnich. *Prądnik* 5.
- HORN H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25—37.
- JAGIEŁŁO M. 1992. Storczyki łąk i polan Pienińskiego Parku Narodowego. *Pieniny — Przyroda i Człowiek* 2: 43—49.
- JAKUBOWSKA-GABARA J. 1990. Reakcja świetlistej dąbrowy na antropresję. In: Szujewski A. (ed.). *Reakcja ekosystemów leśnych i ich elementów składowych na antropopresję*. Materiały podprogramu CPBP. 04. 10. 07, Wyd. SGGW AR 24: 60—65.

- JAKUBOWSKA-GABARA J. 1992. Naturalne i antropogeniczne zróżnicowanie zbiorowisk leśnych południowo-wschodniej części Niziny Południowowielkopolskiej. Cz. 1: *Ribo nigri-Alnetum*, *Circaeo-Alnetum*, *Tilio-Carpinetum*. Bad. fizjograf. Pol. zach. ser. B. 41: 175—198.
- KAPUŚCIŃSKI R. 1990. Zmiany roślinności kserotermicznej w projektowanym rezerwacie „Zapusty” w warunkach ograniczonej ingerencji człowieka. Prądnik 2: 23—27.
- KAŻMIERCZAKOWA R. 1991. Biologia, wymagania siedliskowe i możliwość ochrony lnu włochatego *Linum hirsutum* L. w Polsce. Ochr. przyr. 48. 31—54.
- KAŻMIERCZAKOWA R. 1992a. Rezeda mała *Reseda phyteuma* w Polsce — występowanie, zasoby i problemy ochrony. Ochr. przyr. 50, 1: 23—32.
- KAŻMIERCZAKOWA R. 1992b. Skład florystyczny i biomasa runi nie użytkowanych łąk pienińskich oraz zmiany wywołane jednorazowym skoszeniem. Pieniny — Przyroda i Człowiek 2: 13—24.
- KAŻMIERCZAKOWA R., POZNAŃSKA Z. 1992. Jak utrzymać krokusy na polanach tatrzańskich? Chrońmy przyr. ojc. 48, 2: 59—68.
- KILGORE B. M., CURTIS G. A. 1987. Guide to understory burning in ponderosa pine-larch-fir forests in the Intermountain West. U.S. Forest Service, Intermountain Res. Station, Ogden, UT.
- KINASZ W. 1976. Ekologiczne podstawy urządzania łąk w Pienińskim Parku Narodowym. Ochr. przyr. 41: 77—118.
- KOŁOS A. 1991. Oddziaływanie sąsiedztwa lasu na przebieg sukcesji na porzuconych łąkach w dolinie Narewki. Phytocoenosis N. S., Semin. geobot. 1: 119—139.
- KOOP H. 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen 904 PUDOC Wageningen.
- KOOP H. 1989. Forest dynamics. SILVI-STAR: a comprehensive monitoring system. Springer Verl., Berlin i in.
- KORNAŚ J., DUBIEL E. 1990. Przemiany zbiorowisk łąkowych w Ojcowskim Parku Narodowym w ostatnim trzydziestoleciu. Prądnik 2: 97—106.
- KORPEL S. 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. Acta facult. forest. 24: 9—31.
- KOTAŃSKA M. 1977. Sezonowe zmiany roślinności i tendencje sukcesyjne w płacie zespołu *Hieracio-Nardetum strictae* w Gorcach. Zesz. nauk. UJ, Prace bot. 5: 71—109.

- KRZAN Z. 1991. Grzyby jako naturalny czynnik procesu przemian drzewostanów w reglu dolnym Tatrzańskiego Parku Narodowego. *Prądnik* 4: 91—102.
- LOWDAY J. E., MARRS R. H., JARVIS L., GOUGH M. W., ROWLAND A. P. 1992. Control of bracken and restoration of heathland. *J. appl. Ecol.* 29: 195—225.
- MAYER H., NEUMANN M. 1981. Struktureller und entwicklungs dynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald (Niederösterreich und Čorkova Uvala Kroatien). *Forstwiss. Centralbl.* 100, 2: 111—132.
- MICHALIK S. 1986. Problemy ochrony biocenoz polan reglowych w parkach narodowych polskich Karpat. *Chrońmy przyr. ojcz.* 42, 5: 16—27.
- MICHALIK S. 1990a. Rola nieklimaksowych biocenoz w parkach narodowych i rezerwatach. *Prądnik* 2: 9—16.
- MICHALIK S. 1990b. Sukcesja wtórna i problemy aktywnej ochrony biocenoz półnaturalnych w parkach narodowych i rezerwatach przyrody. *Prądnik* 2: 175—198.
- MICHALIK S. 1990c. Sukcesja roślinności na polanie reglowej w Gorczańskim Parku Narodowym w okresie 20 lat w wyniku zaprzestania wypasu. *Prądnik* 2: 137—148.
- MICHALIK S. 1990d. Przemiany roślinności łąkowej w toku sukcesji wtórnej na stałej powierzchni badawczej w Ojcowskim Parku Narodowym. *Prądnik* 2: 149—159.
- MICHALIK S. 1990e. Sukcesja wtórna półnaturalnej murawy kserotermicznej *Origano-Brachypodietum* w latach 1960—1984 wskutek zaprzestania wypasu w rezerwacie Kajasówka. *Prądnik* 2: 59—65.
- MICHALIK S. 1990f. Przemiany roślinności kserotermicznej w czasie 20-letniej sukcesji wtórnej na powierzchni badawczej „Grodzisko” w Ojcowskim Parku Narodowym. *Prądnik* 2: 43—52.
- MICHALIK S. 1991a. Ochrona czynna stanowiska ostnicy Jana *Stipa joannis* na skale Jonaszówka w Ojcowskim Parku Narodowym. *Prądnik* 3: 175—181.
- MICHALIK S. 1991b. Wymieranie i warunki aktywnej ochrony populacji szafranu spiskiego *Crocus scepusiensis* w Gorczańskim Parku Narodowym. *Prądnik* 3: 145—159.
- MICHALIK S., REJMANEK M., WITKOWSKI Z. 1991. Rośliny i ryjkowce w toku piętnastu lat sukcesji nie koszonej łąki w Ojcowskim Parku Narodowym. *Ochr. przyr.* 49, II: 53—62.
- OLACZEK R. 1986. Zarys ekologii [modrzewi]. In: Białobok S. (ed.). *Modrzewie (Larix Mill)*: 379—438. PWN, Warszawa-Poznań.

- OLACZEK R., PIOTROWSKA H. 1986. Lasy Wolińskiego Parku Narodowego w świetle teorii faz i form degeneracji fitocenozy. *Parki narod. rezerw. przyr.* 7, 2: 5—14.
- OLDEMAN R. A. A. 1990. *Forests: elements of silvology*. Springer Verl., Berlin i in.
- PAWŁOWSKI B. 1950. Znaczenie socjologii roślin dla racjonalnej gospodarki człowieka w przyrodzie. *Ochr. przyr.* 19: 1—30.
- PICKETT S. T. A., COLLINS S. L., ARMESTO J. J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* 53: 335—371.
- PIOTROWSKA H. 1974. Nadmorskie zespoły solniskowe w Polsce i problemy ich ochrony. *Ochr. przyr.* 39: 7—63.
- PUCHALSKI T. 1972. *Rębnie w gospodarstwie leśnym*. PWRiL, Warszawa.
- REMMERT H. 1991. The mosaic-cycle concept of ecosystems. *Ecological Studies* 85. Springer Verl., Berlin i in.
- SENDEK A., BABCZYŃSKA-SENDEK B. 1990. Problemy ochrony roślinności kserotermicznej w rezerwach Góra Gipsowa i Ligota Dolna na Opolszczyźnie. *Prądnik* 2: 17—21.
- SMIRNOVA O. V., POPADJUK R. B., ČISTJAKOVA A. A. 1988. Populationne metody opredelenija minimal'noj ploščadi lesnogo cenoza. *Bot. žurn.* 73, 10: 1423—1433.
- SZWAGRZYK J. 1988. Struktura i dynamika lasu: teoria, metody badania, kontrowersje. *Wiad. ekol.* 34, 4: 355—373.
- SZWAGRZYK J. 1991. Dynamika lasów naturalnych a koncepcja ochrony rezerwatowej: źródła konfliktu i propozycje rozwiązań. *Prądnik* 4: 153—159.
- ŚWIERCZYŃSKA S. 1990. Problem zachowania zbiorowisk stepowych na podstawie badań prowadzonych na Lubelszczyźnie. *Prądnik* 2: 29—34.
- TKAČENKO V. S., MAJC'KIJ G. B. 1992. Sinokosinnja jak zachid po zvežežennju stepiv čornomors'kogo biosfernogo zapovidnika (cherson'ska oblast'). *Ukr. bot. žurn.* 49, 5: 111—115.
- WATT A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35, 1: 1—22.
- WILKOŃ-MICHALSKA J. 1970. Zmiany sukcesyjne w rezerwacie halofitów Ciechocinek w latach 1954—1965. *Ochr. przyr.* 35: 25—51.
- WOŁEJKO L. 1990. Problemy ochrony przyrody w warunkach najwyższej antropopresji na przykładzie Holandii. *Ochr. przyr.* 47: 37—50.

ZARZYCKI K., KORZENIAK U. 1992. Roślinność łąkowa Pienin i jej przemiany w ostatnim sześćdziesięcioleciu. Pieniny — Przyroda i Człowiek 2: 5—12.

Adres autora:

Drawieński Park Narodowy  
ul. Leśników 2a  
73-220 D r a w n o