

Odtwarzanie się roślinności runa we wtórnych lasach olszowych powstałych na gruntach porolnych w południowo-zachodniej Polsce

Herb layer recovery in post-agricultural black alder forests of south-western Poland

ANNA ORCZEWSKA

*A. Orczevska, Uniwersytet Śląski, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Katedra Ekologii, ul. Bankowa 9, 40-007 Katowice;
e-mail: anna.orczevska@us.edu.pl*

ABSTRACT: The paper is a review and it focuses on the most important factors responsible for the process of colonization of recent, post-agricultural woods by woodland species. Furthermore, it presents the results of the studies on habitat conditions and on the pace of the colonization by woodland herbs of post-agricultural black alder woods in the Oleśnica Plain and Żmigród Valley. Migration of woodland species into recent woods is a combined result of dispersal and recruitment limitation. However, in alder woods the herb layer recovery proceeds faster than in forests with lower fertility and moisture content. An important condition for the effective formation of understory in alder woods is the direct proximity of ancient forests, the establishment of shady conditions and the maintenance or restoration of natural high water levels. A high groundwater level suppresses the negative impact of competitive species, which otherwise develop vigorously in drained, eutrophic woods with a high illumination level on their forest floor. A better understanding of the mechanisms responsible for the biotic diversity of forests is possible due to the knowledge of their history, especially when we know the length of their existence in the landscape.

KEY WORDS: *Alnus glutinosa* woods, forest history, ancient woodlands, forest recovery, migration of woodland herbs, dispersal limitation, recruitment limitation

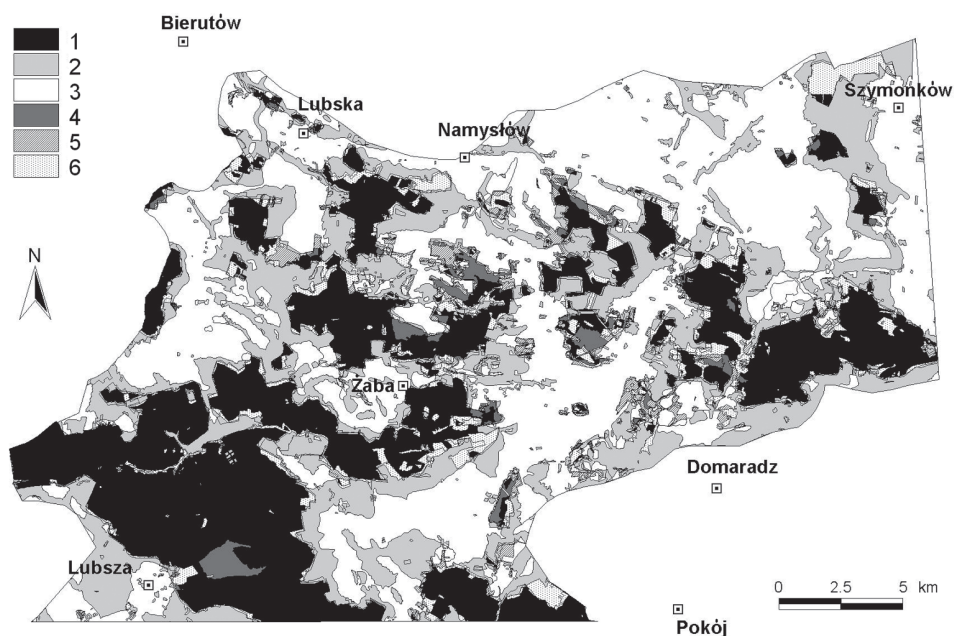
Wstęp

Na przestrzeni ostatnich trzydziestu lat w literaturze pojawiło się szereg prac dotyczących zagadnienia formowania się runa leśnego w lasach wtórnych, w tym przede wszystkim powstałych na gruntach porolnych (Peterken, Game 1984; Faliński, Canullo 1985; Whitney, Foster 1988; Dzwonko, Loster 1990, 1992a; Hermy i in. 1993; Matlack 1994; Brunet, von Oheimb 1998a,b; Bossuyt i in. 1999b; Dzwonko 2001b; Singleton i in. 2001; Dupouey i in. 2002; Honnay i in. 2002; Verheyen i in. 2003b; Wulf 2003). Wynika z nich, że warstwa runa wtórnych lasów jest bardzo uboga w gatunki leśne. Dominują w niej rośliny siedlisk nieleśnych, nierzadko bardzo ekspansywne, a nawet inwazyjne. Szczególnie jaskrawo zjawisko to widoczne jest we wtórnych lasach o dużej żyzności, przede wszystkim w olszynach. Powrót lasu w takie miejsca, tj. odtworzenie się składu gatunkowego typowego dla naturalnych ekosystemów leśnych, jest procesem długotrwałym i nie zawsze możliwym. Decyduje o nim szereg czynników, które zostaną szczegółowo omówione w niniejszej pracy.

W badaniach dotyczących różnorodności biotycznej lasów oraz mechanizmów za nią odpowiedzialnych kluczową rolę odgrywa znajomość historii pokrywy leśnej danego obszaru. Istniejące we współczesnych krajobrazach lasy różnią się swym wiekiem i pochodzeniem. Lasy o charakterze pierwotnym i naturalnym cechuje największa różnorodność biologiczna, szczególnie jeśli rosną na żyznych siedliskach. Potwierdzenie ich wieku i pochodzenia wymaga jednak żmudnych badań paleobotanicznych i archeologicznych. Obok lasów pierwotnych i naturalnych wyróżnia się także kategorię tzw. „starych lasów”, zaproponowaną przez Peterkena (1974, 1977) i Rackhama (1980). Stary las jest pozostałością lasu pierwotnego lub jest to las wtórny, lecz trwający w krajobrazie od dawna. Jego wiek i pochodzenie określa się w oparciu o pierwsze, dostępne źródła historyczne, ilustrujące rozmieszczenie lasów. Stąd też w Anglii za progową datę przyjmuje się rok 1600, w Szkocji 1750 (Goldberg i in. 2007), w Belgii 1770–1778 (Bossuyt i in. 1999b), w wielu rejonach Niemiec 1765–1780 (Wulf 2004a), w Danii 1800 (Lawesson 2004), w południowej Polsce 1779–1783 (Dzwonko, Loster 2001). Wszystkie lasy obecne w krajobrazie od tego okresu uznaje się zatem za stare. Dzięki starym mapom można odtworzyć historię przemian dokonujących się w sposobach przestrzennego zagospodarowania krajobrazu, w tym zmian w pokrywie leśnej, jakie miały miejsce w ciągu ostatnich stuleci. Mapy ilustrujące historyczne i aktualne rozmieszczenie lasów na danym obszarze wykorzystywane są w badaniach botanicznych i ekologicznych (m. in. Dzwonko, Loster 1992b; Foster 1992; Cousins 2001; Verheyen, Hermy 2001a; Wulf 2003; Moszkowicz 2005; Majchrowska, Woziwoda 2009; Orczewska 2009a; Wulf i in. 2009). Znajomość wieku i pochodzenia lasów nabiera kluczowego znaczenia w badaniach procesu zasiedlania runa lasów powstałych na gruntach porolnych przez gatunki leśne.

1. Rekonstrukcja historii pokrywy leśnej i jej znaczenie w badaniach sukcesji roślinności leśnej na gruntach porolnych na Dolnym Śląsku i Opolszczyźnie

Jak podaje Sobczak (1996), pierwsze wzmianki o zalesianiu porzuconych terenów rolniczych pojawiły się w Polsce około 170 lat temu. Jednak dopiero w okresie po drugiej wojnie światowej po raz pierwszy w historii leśnictwa zanotowano wzrost lesistości kraju, gdyż zalesiono wówczas około 1 mln ha gruntów i nieużytków (Tuszyński 1990). Proces zalesiania terenów porolnych był najintensywniejszy w latach 1947–1987 (Smykała 1990). Dzięki niemu lesistość kraju wzrosła z 21% w 1947 do 28,5% w 2002 roku (Rykowski 1990; Rocznik statystyczny 2002). Najwięcej gruntów zalesiono na tzw. ziemiach odzyskanych, w konsekwencji zmian politycznych i towarzyszących im zmian demograficznych. Masowe przesiedlenia ludności, jakie miały miejsce w tamtym okresie, doprowadziły bowiem do zaniechania użytkowania znacznych powierzchni terenów rolniczych. Ostatnie dziesięciolecie przyniosły kolejną falę zalesień. Najczęściej odłogowane były grunty ubogie, których uprawa była nieopłacalna, a także grunty wilgotne i mokre, które trudno trwale zmeliorować. Do obszarów o takiej historii należy m. in. Równina Oleśnicka (Opolszczyzna) i Kotlina Żmigrodzka (Dolny Śląsk). Pierwszym źródłem historycznym, które w precyzyjny sposób przedstawia rozmieszczenie lasów na tych terenach jest mapa Schmettausche, pochodząca z lat 1765–1780. Rok 1780 można zatem uznać za progowy, a wszystkie lasy istniejące nieprzerwanie przynajmniej od tego okresu za stare (Orczewska 2009a). Wykorzystując nowoczesne narzędzia (ArcInfo i ArcView GIS), udało się odtworzyć historię lasów wspomnianych obszarów. Rekonstrukcji takiej dokonano po opracowaniu blisko 70 arkuszy map, pochodzących z czterech okresów: 1. z lat 1765–1780 (wspomniana mapa Schmettausche); 2. z 1880 roku (mapy pruskie); 3. z 1980 roku (polskie mapy topograficzne) oraz, na wybranych, mniejszych obszarach 4. z 2001 roku (przeglądowe mapy leśne). Mapy z poszczególnych okresów zdigitalizowano, a następnie nałożono na siebie. W efekcie intersekcji uzyskano szczegółowe mapy, ilustrujące historyczne i aktualne rozmieszczenie lasów na badanych obszarach (ryc. 1–2). Warto podkreślić, że są one pierwszą próbą tak dokładnego odtworzenia historii pokrywy leśnej tych terenów w okresie od końca XVIII wieku po dzień dzisiejszy. Dzięki tej rekonstrukcji wiadomo, że we współczesnym krajobrazie Równiny Oleśnickiej lasy zajmują blisko 34%, a w Kotlinie Żmigrodzkiej ponad 41% ogółu powierzchni. W wieku XVIII stanowiły one odpowiednio 54% i 56%, a sto lat później ich udział spadł do 29% i 33%. Znaczną część pokrywy leśnej stanowią stare lasy (odpowiednio 77% i 70% ogółu areałów leśnych – Orczewska 2009a).



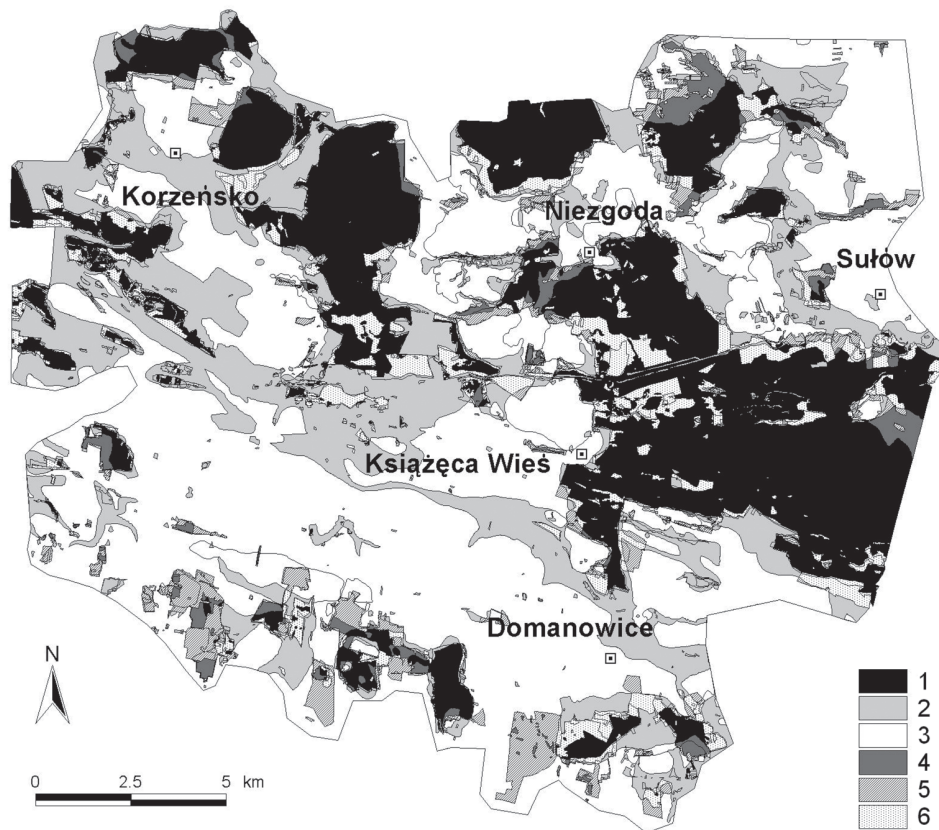
Ryc. 1. Historyczne i współczesne rozmieszczenie lasów na Równinie Oleśnickiej w okresie od 1780 do 2001 roku

Fig. 1. Historical and current distribution of forests and woodlands of the Oleśnica Plain between 1780 and 2001

Legenda / Legend: 1 – Las istniejący nieprzerwanie od 1780 roku / Forest present continuously since 1780; 2 – Obszar niegdyś zalesiony / Formerly forested; 3 – Obszar nie zalesiony / Never forested between 1780 and 2001; 4 – Las istniejący nieprzerwanie od 1880 roku / Forest present continuously since 1880; 5 – Las wtórny, istniejący tylko w 2001 roku / Forest present only in 2001; 6 – Las wtórny, powstały w miejscach odlesionych po 1780 roku / Forest present in 1780 and 2001

Tak znaczny udział powierzchniowy lasów trwających w krajobrazie nieprzerwanie przynajmniej od dwóch stuleci ma kluczowe znaczenie we wspomnianym wcześniej procesie zasiedlania lasów wtórnych pochodzenia porolnego przez gatunki leśne. Szanse na odtworzenie w nowych lasach zbiorowisk leśnych bogatych w gatunki leśne maleją nie tylko wraz z rosnącym stopniem fragmentacji pokrywy leśnej (Peterken 1977; Faliński 1986; Matlack 1994; Grashof-Bokdam, Geertsema 1998; Hermy i in. 1999; Verheyen, Hermy 2001b; Honnay i in. 2002), ale także wraz ze spadkiem powierzchni starych lasów. Vellend (2003) zaobserwował bowiem znaczny spadek bogactwa gatunkowego flory leśnej w lasach wtórnych na terenach, na których udział starych lasów spadł poniżej 10%. Z szeregu badań wynika, że warunkiem

efektywnego formowania się runa leśnego w lasach powstałych na gruntach porolnych jest nie tylko znaczny udział powierzchniowy starych lasów, ale przede wszystkim przestrzenna kontynuacja nowych i starych lasów. Jedynie przy braku izolacji wtórnych lasów od lasów starych możliwe jest odtworzenie się w nich zbiorowisk leśnych przypominających w swym charakterze stare lasy (Peterken,



Ryc. 2. Historyczne i współczesne rozmieszczenie lasów Kotliny Żmigrodzkiej w okresie od 1780 do 2001 roku

Fig. 2 Historical and current distribution of forests and woodlands of the Żmigrod Valley between 1780 and 2001

Legenda: 1 – Las istniejący nieprzerwanie od 1780 roku / Forest present continuously since 1780; 2 – Obszar niegdyś zalesiony / Formerly forested; 3 – Obszar nie zalesiony / Never forested between 1780 and 2001; 4 – Las istniejący nieprzerwanie od 1880 roku / Forest present continuously since 1880; 5 – Las wtórny, istniejący tylko w 2001 roku / Forest present only in 2001; 6 – Las wtórny, powstały w miejscach odlesionych po 1780 roku / Forest present in 1780 and 2001

Game 1984; Dzwonko, Loster 1992a; Dzwonko 1993; Dzwonko, Gawroński 1994; Matlack 1994; Brunet, von Oheimb 1998a,b; Bossuyt i in. 1999b; Bossuyt, Hermy 2000; Brunet i in. 2000; Dzwonko 2001a,b).

2. Ograniczenia w rozprzestrzenianiu gatunków leśnych

Wyniki wielu badań, zarówno europejskich, jak i północnoamerykańskich dowodzą, że stare i nowe lasy różnią się znacząco charakterem runa leśnego. Choć często cechuje je zbliżone bogactwo i różnorodność gatunkowa, mają jednak odmienny skład gatunkowy (Peterken 1974; Peterken, Game 1984; Whitney, Foster 1988; Dzwonko, Loster 1992a; Matlack 1994; Wulf 1997; Motzkin i in. 1999; Graae, Sunde 2000; Vellend 2003). W starych lasach dominują bowiem typowe gatunki leśne (Peterken, Game 1984; Dzwonko, Loster 1989; Matlack 1994, Brunet, von Oheimb 1998b; Bossuyt i in. 1999b; Singleton i in. 2001). Te z nich, które są ograniczone w swym występowaniu do starych lasów zyskały miano gatunków wskaźnikowych dla starych lasów (termin zaproponowany przez Peterkena w 1974). Ograniczone występowanie tych gatunków wynika z ich cech ekologicznych. Znaczną część stanowią wśród nich hemikryptofity i geofity, zdolne do tolerancji wysokiego poziomu stresu (sensu Grime 1988) oraz dużego zacienienia, unikające miejsc bardzo suchych oraz mokrych, posiadające umiarkowane wymagania troficzne. Ponadto blisko 25% gatunków wskaźnikowych starych lasów rozprzestrzenia się myrmekochorycznie, a także baro- i autochorycznie (Hermy i in. 1999; Dzwonko, Loster 2001; Hermy, Verheyen 2007). Wiele z nich rozmnaża się głównie wegetatywnie, a w okres reprodukcji generatywnej wchodzi późno. Istotną cechą gatunków z tej grupy jest brak trwałego banku nasion. Żywotność ich nasion zazwyczaj nie przekracza bowiem 1–2 lat (Bierzychudek 1982; Bekker i in. 1998; Whigham 2004). Wyczerpującą charakterystykę ekologiczną gatunków wskaźnikowych starych lasów można znaleźć w licznych opracowaniach (m. in. Hermy i in. 1999; Dzwonko, Loster 2001; Honnay i in. 2002; Hermy, Verheyen 2007). Wyniki wszystkich dotychczasowych badań, mających na celu wyjaśnienie mechanizmów odpowiedzialnych za rozmieszczenie gatunków leśnych w lasach wtórnego pochodzenia, jednoznacznie dowodzą, że wśród cech roślin odpowiedzialnych za ich słabą reprezentację w lasach powstałych na gruntach porolnych najważniejszy okazuje się sposób rozsiewania ich diaspor (ang. dispersal limitation – Peterken, Game 1984; Whitney, Foster 1988; Dzwonko, Loster 1990; 1992a; Brunet, von Oheimb 1998b; Dzwonko 2001b; Honnay i in. 2002; Flinn, Vellend 2005; Verheyen i in. 2003b). Potwierdzają to także wyniki badań procesu kolonizacji lasów olszowych posadzonych na gruntach porolnych przez gatunki leśne, przeprowadzonych na Równinie Oleśnickiej i w Kotlinie Żmigrodzkiej. Badane lasy z olszą czarną pozostawały w kontakcie przestrzennym ze starymi

lasami grądowymi, łęgowymi i olsowymi. Badania florystyczne składały się z dwóch etapów. Pierwszy z nich miał na celu prześledzenie procesu wędrówki roślin runa leśnego ze starych lasów do sąsiadujących z nimi lasów powstałych na gruntach porolnych (Orczewska 2009b, 2010a). W oparciu o dane zebrane w transektach, obliczono tempo migracji 51 gatunków leśnych. Celem drugiego etapu badań było określenie puli gatunków leśnych, w tym głównie wskaźnikowych dla starych lasów, obecnych w starych lasach oraz sprawdzenie ile z nich skolonizowało sąsiadujące z nimi lasy wtórne. Użyte do porównań listy roślin naczyniowych uzyskano w wyniku szczegółowej lustracji całych powierzchni kontaktujących się ze sobą starych i nowych lasów, w których zlokalizowane były transekty. W oparciu o te porównania wyróżniono dwie grupy gatunków, tj. 1. takie, które istotnie częściej występowały w starych lasach olszowych oraz 2. gatunki wskaźnikowe starych lasów Polski, które w przypadku olszyn nie wykazały takiego przywiązania, lecz równie często były notowane w lasach wtórnych (Orczewska 2010a).

W literaturze dotyczącej lasów europejskich prac podających tempo migracji gatunków leśnych jest niewiele. Badania tego typu prowadzili Brunet i von Oheimb (1998b) w lasach liściastych południowej Szwecji, Bossuyt i in. (1999b) w grądach Belgii, Dzwonko (2001b) w nasadzeniach sosnowych na siedliskach grądowych w południowej Polsce oraz Orczewska i Fernes (2011) w ubogich borach sosnowych południowej Polski. Rezultaty badań tych autorów dowodzą, że rośliny leśne różnią się swoim potencjałem kolonizacyjnym. Są wśród nich gatunki, które pomimo bezpośredniej bliskości starych i nowych lasów nie migrują do lasów wtórnych. Przykłady takie podają wszyscy badacze tego procesu, niezależnie od siedliska leśnego, w którym prowadzili swoje obserwacje. Do wymienianych gatunków o takim zachowaniu we wtórnych lasach olszowych południowo-zachodniej Polski należą: *Carex sylvatica*, *Luzula pilosa*, *Melica nutans*, *M. uniflora*, *Convallaria majalis*, *Daphne mezereum*, *Sanicula europaea*, *Mycelis muralis*, *Gagea lutea*, *Hepatica nobilis*, *Pulmonaria obscura* i *Equisetum sylvaticum*. Inne gatunki cechuje słabe tempo migracji. W olszynach do tej grupą zaliczono *Asarum europaeum* (tempo obliczone w oparciu o najdalej wysuniętego osobnika nie przekraczające 0,44 m rok⁻¹), *Galeobdolon luteum* (do 0,34 cm rok⁻¹), *Mercurialis perennis* (do 0,67 m rok⁻¹), *Stachys palustris* (do 0,63 m rok⁻¹) i *Viola reichenbachiana* (do 0,30 m rok⁻¹ – Orczewska 2009b, 2010a). Gatunki o bardzo wolnym tempie migracji podawane też były przez wcześniejszych autorów, m. in. przez Bruneta i von Oheimba (1998b) oraz Dzwonko (2001b). Grupa roślin o bardzo dużych zdolnościach kolonizacyjnych jest stosunkowo nieliczna. Wśród gatunków o takich cechach najczęściej w literaturze wymienia się: *Glechoma hederacea*, *Ficaria verna*, *Geum urbanum*, *Ajuga reptans*, *Adoxa moschatellina*, *Circaea lutetiana*, *Milium effusum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Festuca gigantea*,

Stachys sylvatica, a także *Rubus hirtus*, *Dryopteris carthusiana*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis* i *Moehringia trinervia* (Dzwonko 2001b; Verheyen, Hermy 2001b; Wulf 2004b; Brunet 2007). W lasach olszynowych Równiny Oleśnickiej i Kotliny Żmigrodzkiej najefektywniejszymi kolonizatorami, niezależnie od siedliska, okazały się *Ficaria verna* (1,96–2,99 m rok⁻¹), *Ranunculus auricomus* (2,04–2,85 m rok⁻¹) i *Impatiens noli-tangere* (1,74–1,91 m rok⁻¹), a w wybranych typach siedlisk także *Dryopteris carthusiana* i *Glechoma hederacea*. Wymienione gatunki bowiem nie tylko cechowało duże tempo migracji, ale także znaczne pokrycie procentowe w nowych lasach, niezależnie od odległości od granicy starego lasu (Orczewska 2009b). *D. carthusiana* zaklasyfikowana została do gatunków efektywnie rozprzestrzeniających się w nowych lasach także przez Dzwonko i Loster (1992a) oraz Dzwonko (2001b). Oprócz tego w olszynach wyróżniono także grupę dobrych kolonizatorów, które migrowały w nich szybciej niż w lasach o mniejszej wilgotności i żyzności. Zaliczono do nich m. in.: *Ajuga reptans*, *Adoxa moschatellina*, *Anemone nemorosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Circaea lutetiana*, *Festuca gigantea*, *Scrophularia nodosa* i *Stachys sylvatica* (Orczewska 2009b; Orczewska 2010a). Tempo migracji indywidualnych gatunków w olszynach różniło się istotnie od tego, jakie notowali inni badacze. Wiele gatunków wędrowało tu w tempie przekraczającym 1,5 m, 2 m, a sporadycznie nawet 3 m rok⁻¹, podczas gdy Dzwonko (2001b) maksymalne tempo migracji indywidualnych gatunków oszacował na 0,38 m rok⁻¹, Brunet i von Oheimb (1998b) obliczyli je na 1,25 m rok⁻¹, a Bossuyt i in. (1999b) na 1,15 m rok⁻¹. Większe zakresy podał Matlack (1994 – od 0 do 2,5 m rok⁻¹), ale dotyczyły one gatunków północnoamerykańskich.

Gdzie należy szukać przyczyn tak zróżnicowanego zachowania się gatunków leśnych w lasach powstałych na gruntach porolnych? Wiele gatunków cechuje się mało efektywnymi sposobami rozprzestrzeniania się i to spośród tej grupy rekrutuje się najwięcej roślin niezdolnych do kolonizacji wtórnych lasów. Wśród wymienionych gatunków, które występowały w starych lasach, a we wtórnych olszynach ich nie notowano, ponad 60% stanowiły rośliny rozsiewane przez mrówki (Orczewska 2010a). Stare i nowe lasy olszynowe różniły się istotnie nie tylko pod względem liczby i pokrycia gatunków myrmekochorycznych, ale i większości pozostałych grup. W starych lasach liczba i pokrycie procentowe gatunków o mało efektywnych sposobach rozsiewania były istotnie wyższe niż we wtórnych lasach. Z kolei w lasach wtórnych gatunki zdolne do rozprzestrzeniania diaspor na znaczne odległości (anemochoryczne, epizoochoryczne oraz gatunki niewyspecjalizowane, w rozprzestrzenianiu których pomagają zabiegi rolnicze) osiągały większą frekwencję i pokrycie niż w starych lasach (tab. 1).

Tabela 1. Średnia frekwencja i pokrycie procentowe (w nawiasie odchylenie standardowe) gatunków o różnych typach rozsiewania diaspor w starych i nowych lasach olszowych

Table 1. Mean frequency and percentage cover (and standard deviation in brackets) of species representing different dispersal modes in ancient and recent alder woodlands

Typ rozsiewania Dispersal mode	Frekwencja Frequency		P	Pokrycie [%] Cover [%]		P
	Stary las Ancient wood N=131	Nowy las Recent wood N=198		Stary las Ancient wood N=131	Nowy las Recent wood N=198	
Myrm	4,2 (±2,2)	2,9 (±1,4)	≤0,001	14,6 (±12,7)	9,9 (±10,3)	≤0,001
Baro	1,4 (±1,2)	0,6 (±0,8)	≤0,001	3,8 (±6,0)	1,5 (±4,3)	≤0,001
Auto	3,5 (±1,3)	3,0 (±1,5)	≤0,01	11,1 (±9,6)	9,0 (±10,3)	≤0,001
An ₁	1,5 (±1,0)	1,1 (±1,0)	≤0,01	2,6 (±5,1)	2,3 (±4,8)	n.s.
Endo	4,0 (±2,5)	2,3 (±1,8)	≤0,001	7,0 (±6,7)	5,8 (±10,2)	≤0,001
An ₂ /R	1,2 (±1,0)	2,4 (±1,6)	≤0,001	10,4 (±16,5)	15,7 (±17,9)	≤0,001
An ₂	5,4 (±2,8)	6,4 (±3,4)	≤0,05	7,1 (±8,9)	9,4 (±10,0)	≤0,01
Epi/R	0,6 (±0,6)	1,3 (±1,2)	≤0,001	7,3 (±18,4)	16,4 (±25,2)	≤0,001
Epi	3,4 (±2,1)	3,3 (±1,7)	n.s.	4,4 (±5,1)	6,5 (±8,7)	≤0,01
Rr	1,1 (±0,9)	1,4 (±0,9)	≤0,01	2,5 (±7,5)	5,2 (±2,3)	≤0,001

Istotność statystyczna na podstawie testu U-Manna-Whitneya. Typ rozsiewania według Grime'a i in. (1996): Myrm – myrmekochor, Baro – barochor; Auto – autochor; An₁ – anemochor, o drobnych diasporach; An₂ – anemochor, o diasporach wyposażonych w aparaty lotne; Epi – epizoochor; R – gatunek niewyspecjalizowany, którego rozsiewanie ułatwiane jest przez praktyki rolnicze; n. s. – różnica nieistotna statystycznie; N – liczba poletek transektów, z których pochodzą dane. Frekwencja i pokrycie gatunków w oparciu o dane z poletek transektów.

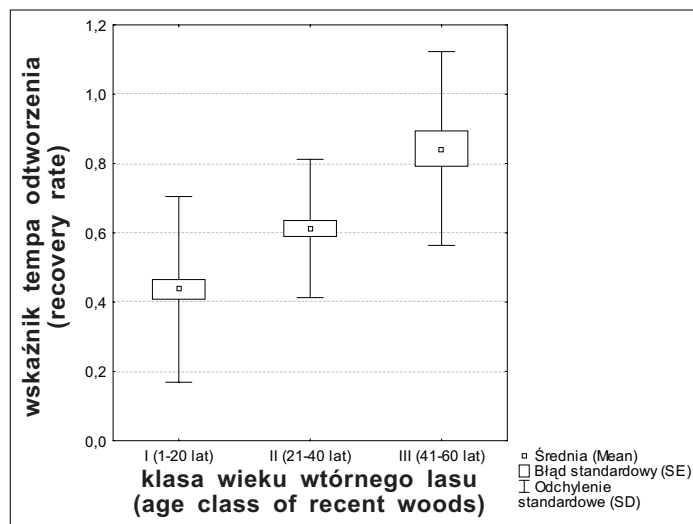
Significance level according to the Mann-Whitney U test. Dispersal modes are given after Grime et al. (1996): Myrm – myrmecochorous; Baro – barochorous; Auto – autochorous; An₁ – anemochorous, with small diaspores; An₂ – anemochorous, with diaspores with pappus or wings; Epi – epizoochorous; R – species unspecialized but dispersed widely as a result of agricultural practices; n. s. – not significant difference. N – number of sampling plots of the transects. Frequency and percentage cover of species is based on the data from transect plots.

Znaczenie typów rozsiewania diaspor widoczne było też wyraźnie gdy w olszynach prześledzono zachowanie się gatunków wskaźnikowych starych lasów. Spośród 62 gatunków wskaźnikowych, jakie stwierdzono w olszynach, 21 wyraźnie częściej (lub wyłącznie) notowano w starych lasach. W grupie tej było ponad dwa razy więcej myrmekochorów i autochorów niż w pozostałej grupie gatunków wskaźnikowych, czyli tych równie często notowanych w starych i nowych lasach olszowych. Średnie tempo migracji gatunków

tworzących wymienione grupy różniło się istotnie i wyniosło odpowiednio 0,68 m rok⁻¹ i 1,54 m rok⁻¹ (Orczewska 2010a). Z powyższego porównania wynika jednoznacznie, że grupa gatunków wskaźnikowych starych lasów jest bardzo zróżnicowana pod względem swojego potencjału kolonizacyjnego. Wiele spośród roślin tego typu nie potrafi zasiedlić wtórnych lasów, ale inne migrują. W przypadku olszyn ta druga grupa jest dużo liczniejsza, co również dodatkowo świadczy o tym, że tak żyzne i wilgotne warunki umożliwiają efektywne osiedlanie się gatunków leśnych we wtórnych lasach. Potwierdzają to obliczone wartości tempa wędrówki. Średnie tempo migracji gatunków w olszynach przylegających do grądu wyniosło 1,17 m rok⁻¹ (w oparciu o maksymalne pokrycie gatunków) i 1,63 m rok⁻¹ (w oparciu o położenie najdalej wysuniętego osobnika). Na siedliskach łągowych sięgało odpowiednio 0,79 i 1,26 m rok⁻¹, a w olsowych 1,20 i 1,60 m rok⁻¹ (Orczewska 2009b). Dla porównania w lasach Szwecji średnie tempo migracji gatunków w oparciu o wspomniane miary wyniosło odpowiednio 0,3 i 0,5 m rok⁻¹ (Brunet, von Oheimb 1998b), w liściastych, mezotroficznych lasach Belgii 0,5 i 1,0 m rok⁻¹ (Bossuyt i in. 1999b), a w nasadzeniach sosnowych na siedliskach grądowych południowej Polski 0,18 i 0,38 m rok⁻¹ (Dzwonko 2001b).

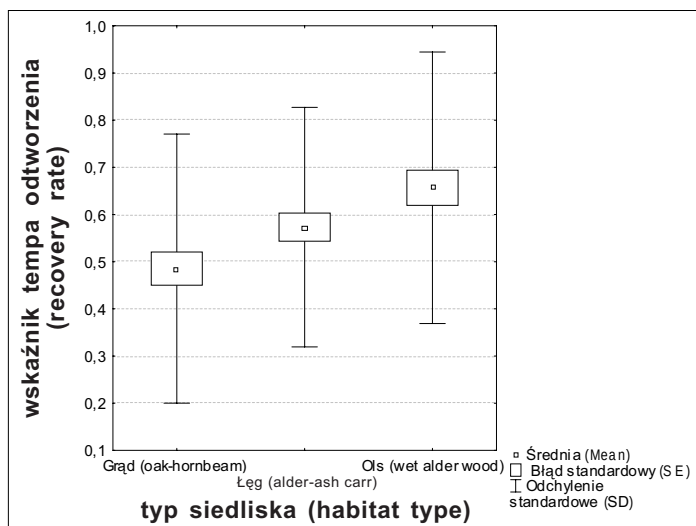
Prostą miarą, która pozwala określić stopień odtworzenia się w lesie wtórnym kompozycji gatunkowej runa typowej dla sąsiadującego z nim starego lasu może być tzw. wskaźnik odtworzenia bogactwa gatunków leśnych (recovery rate), jaki zastosowali Vellend (2003) i Verheyen i in. (2006). W najprostszej postaci wskaźnik ten oblicza się dzieląc liczbę gatunków leśnych stwierdzonych w badanych poletkach wtórnego lasu przez sumaryczną liczbę gatunków z tej grupy obecnych w sąsiadującym z nim starym lesie. Miarę tę zastosowano także w przypadku lasów olszynowych, aby sprawdzić stopień ich skolonizowania przez gatunki leśne w poszczególnych typach siedlisk i w lasach wtórnych w wyróżnionych klasach wieku. Wskaźnik rósł wraz z wiekiem nowych lasów (ryc. 3), a stwierdzone różnice były istotne statystycznie pomiędzy każdą z trzech wyróżnionych klas (poziom P dla testu Kruskala-Wallisa wyniósł 0,0000). Najniższą wartość wskaźnik osiągnął w olszynach przylegających do starych lasów grądowych, a najwyższą we wtórnych lasach sąsiadujących z olsami ($P=0,0034$, test Kruskala-Wallisa – ryc. 4). Istotne różnice w wartości wskaźnika stwierdzono między grądem i olsem. Analizy te są kolejnym dowodem na to, że proces zasiedlania wtórnych lasów przez gatunki leśne w tak żyznych siedliskach postępuje szybciej niż w uboższych typach zbiorowisk. Obserwacje te są zbieżne z niektórymi wcześniejszymi doniesieniami innych badaczy (Dzwonko, Gawroński 1994; Bellemare i in. 2002; Verheyen i in. 2003a).

Związek słabych zdolności roślin leśnych do zasiedlania runa wtórnych lasów z brakiem przystosowań ich diaspor do efektywnego rozsiewania podnoszony był przez wielu autorów, zarówno w pracach oryginalnych (Peterken, Game 1984; Dzwonko, Loster 1992a; Matlack 1994; Brunet, von Oheimb 1998b; Grashof-Bokdam, Geertsema 1998; Bossuyt i in. 1999b; Ehrlén, Eriksson 2000;



Ryc. 3. Wskaźnik odtworzenia runa z udziałem gatunków wskaźnikowych starych lasów we wtórnych lasach olszynowych o różnym wieku

Fig. 3. Rate of recovery of ancient woodland indicator species in forest-age classes of recent alder woods



Ryc. 4. Wskaźnik odtworzenia runa z udziałem gatunków wskaźnikowych starych lasów we wtórnych lasach olszynowych powstałych na różnych siedliskach

Fig. 4. Rate of recovery of ancient woodland indicator species in recent alder woods in different habitat types

Dzwonko 2001b; Singleton i in. 2001; Verheyen, Hermy 2001a,b; Bellemare i in. 2002; Verheyen i in. 2003c; Takahaskhi, Kamitani 2004; De Frenne i in. 2010), jak i przeglądowych (Dzwonko, Loster 2001; Honnay i in. 2002; Flinn, Vellend 2005; Hermy, Verheyen 2007; Honnay i in. 2009). Dzięki badaniom tym wiadomo także, że związek ten jest szczególnie jaskrawo widoczny w przypadku przestrzennej izolacji nowych lasów od źródeł diaspor gatunków leśnych, jakimi są stare lasy. Autorzy wspomnianych prac zwracają jednak uwagę na to, że związek między typem rozsiewania diaspor a tempem migracji gatunku nie zawsze jest widoczny (Mabry i in. 2000; Singleton i in. 2001; Wulf 2004b). Choć wśród roślin, które mają trudności w kolonizacji lasów wtórnych dominują te o słabych zdolnościach do rozsiewania diaspor, zdarza się, że rośliny myrmeko-, baro- czy autochoryczne okazują się być bardzo efektywnymi kolonizatorami. Dowodzą tego m. in. badania Verheyena i Hermy'ego (2001a), czy Singletona i in. (2001). We wtórnych lasach olszynowych Równiny Oleśnickiej i Kotliny Żmigrodzkiej do grupy gatunków o takim wzorcu zachowania należały wymienione wcześniej *Ficaria verna* i *Ranunculus auricomus*, których nasiona rozsiewane są przez mrówki. Z drugiej strony niektóre rośliny o efektywnych sposobach rozsiewania diaspor cechuje bardzo słaba zdolność do zasiedlania wtórnych lasów. Obserwowali to m. in. Verheyen i Hermy (2001a) oraz Singleton i in. (2001). W lasach olszynowych do grupy tej należały m. in. *Equisetum sylvaticum* i *Sanicula europaea*. Vellend i in. (2003) oraz Hermy i Verheyen (2007) sugerują, że przyczyn owego braku wyraźnego związku między typem rozsiewania a rzeczywistymi zdolnościami roślin do kolonizowania wtórnych lasów należy szukać w tym, że klasyfikacje typów rozsiewania opierają się przede wszystkim na morfologii nasion. Z tego powodu słabo oddają rzeczywiste sposoby i możliwości rozprzestrzeniania się roślin. Hermy i Verheyen (2007) sugerują też uwzględnienie innych danych empirycznych, dotychczas pomijanych w obserwacjach. Dobrym przykładem rośliny, której liczne występowanie w lasach wtórnych nie da się wytłumaczyć wyłącznie sposobem rozsiewania jej diaspor może być *Ficaria verna*. Choć jest myrmekochorem, wydaje się jednak, że sukces tego gatunku we wtórnych lasach olszynowych był możliwy dzięki połączeniu tej formy rozprzestrzeniania z rozmnażaniem wegetatywnym, dodatkowo wspomagany dzięki buchtowaniu dzików (Orczewska 2010b). Masowe rozprzestrzenianie się niektórych gatunków leśnych we wtórnych lasach na gruntach porolnych jest zatem wypadkową wielu ich cech życia.

3. Czynniki ograniczające trwałe zasiedlanie nowych miejsc przez gatunki leśne

Brak przystosowań diaspor gatunków leśnych do szybkiego rozprzestrzeniania się może decydować o ich nieobecności we wtórnych lasach. Nierzadko jednak okazuje się, że rośliny leśne mają także trudności w trwałym osiedlaniu się

w lasach tego typu (ang. recruitment limitation – Jacquemyn, Brys 2008; Baeten i in. 2009). Mogą one być efektem wpływu czynników abiotycznych bądź biotycznych (Honnay i in. 2002; Flinn, Vellend 2005), a zazwyczaj ich łącznego oddziaływania. Wśród czynników siedliskowych najczęściej wymienia się warunki edaficzne. Wcześniejsze użytkowanie rolnicze gleb wtórnych lasów powoduje szereg niekorzystnych zmian ich właściwości fizycznych i chemicznych (m. in. Koerner i in. 1997; Wilson i in. 1997; Bossuyt i in. 1999a; Compton, Boone 2000; Dupouey i in. 2002; Falkengren-Grerup i in. 2006). Gleby wtórnych lasów często cechuje niższa zawartość materii organicznej i węgla organicznego, a wyższy odczyn (Koerner i in. 1997; Bossuyt i in. 1999a) oraz zawartość przyswajalnego fosforu (Koerner i in. 1997; Honnay i in. 1999; Dzwonko 2001a; De Keersmaecker i in. 2004; Falkengren-Grerup i in. 2006) i azotu (Koerner i in. 1999; De Keersmaecker i in. 2004). Co więcej, wiele różnic w chemizmie oraz właściwościach fizycznych gleb utrzymuje się nawet do 100 lat od zaniechania ich rolniczego użytkowania (Koerner i in. 1997). Potwierdzają to badania przeprowadzone w lasach olszynowych. Wynika z nich, że choć różnice w wartościach niektórych cech chemicznych (pH, zawartość materii organicznej i węgla organicznego) między starymi i nowymi lasami są zbieżne z wcześniejszymi doniesieniami, gleby dzisiejszych wtórnych olszyn cechowała niższa zawartość azotu i przyswajalnego fosforu w stosunku do gleb sąsiadujących z nimi starych lasów. Wbrew temu co sugerowali niektórzy badacze, koncentracja azotu i przyswajalnego fosforu nie mogą być zatem traktowane jako wskaźniki wcześniejszego użytkowania rolniczego gleb dzisiejszych, wtórnych lasów. Zawartość azotu i fosforu bowiem nie tylko była wyższa w starych lasach olszynowych, ale także rosła wraz z rosnącym wiekiem wtórnego lasu. Wydaje się, że decyduje o tym obecność olszy czarnej, stanowiącej główny komponent drzewostanu. Olsza bowiem, dzięki symbiozie z promieniowcami, asymiluje wolny azot atmosferyczny, czym wydatnie przyczynia się do wzrostu zawartości tego pierwiastka w glebie, a także daje ściółkę bogatą w ten składnik (Orczewska 2009c i cytowana tam literatura). Z kolei prawdopodobną przyczyną większej zawartości przyswajalnego fosforu w starych lasach olszynowych może być sugerowana przez Binkleya (1986) zdolność olszy do stymulowania zwiększonej produkcji kwaśnej fosfatazy, odpowiedzialnej za uwalnianie fosforu ze ściółki do postaci przyswajalnej dla roślin. Wstępne badania biochemiczne gleb pochodzących z tychże lasów wydają się potwierdzać to przypuszczenie.

Kiełkowanie nasion roślin leśnych oraz ich trwałe osiedlanie się w runie wtórnego lasu w znacznej mierze zależy także od gatunku budującego drzewostan wtórnego lasu. Ściółka niektórych drzew rozkłada się bardzo wolno, co utrudnia kiełkowanie i rozwój siewek roślin runa (Sydes, Grime 1981; Holderegger 1996; Dzwonko, Loster 1997; Brunet, von Oheimb 1998a; Dzwonko 2001a). Olsza jednak należy do gatunków o liściach rozkładających się w bardzo szybkim

tempie (Karkanis 1975; Pereira i in. 1998), a zatem grubość ściółki w lasach tego typu jest niewielka i nie stanowi poważnego ograniczenia w procesie osiedlania się gatunków leśnych.

Obok czynników glebowych ogromną rolę w procesie kolonizacji odgrywają także warunki świetlne i wilgotnościowe. Z wcześniejszych obserwacji wynika bowiem, że zwiększony dostęp światła do dna wtórnego lasu, szczególnie w młodszych drzewostanach, w których nie doszło jeszcze do pełnego zwarcia okapu drzew (u olszy jako gatunku światłożądnego, o ażurowej koronie zwarcie nigdy nie jest pełne) powoduje dynamiczny rozwój gatunków zdolnych do konkurencji. Wiele z nich to gatunki nieleśne, przystosowane do życia w środowiskach zaburzonych, niezdolne do kiełkowania w przypadku dużego zacielenia. Cechuje je trwałe bank nasion. Znaczący spadek ilości nasion tych gatunków w glebach wtórnych lasów obserwuje się dopiero po około 50 latach od zalesienia (Honnay i in. 2002 i cytowana tam literatura). Rośliny te wykorzystują żyzność gleby oraz korzystne warunki świetlne i masowo rozwijają się w runie wtórnych lasów. Do gatunków o takim zachowaniu należy głównie *Urtica dioica*, a obok niej, w badanych olszynach również *Galium aparine*, *Poa trivialis*, a sporadycznie także *Solidago gigantea*. Pokrzywa skutecznie hamuje imigrację oraz trwałe osiedlanie się roślin leśnych we wtórnych lasach (inhibitor w procesie sukcesji – sensu Connell, Slatyer 1977). Jest to najczęściej obserwowany przykład działania czynnika biotycznego, ograniczającego osiedlanie się gatunków leśnych w lasach o takim charakterze. Opisywany był przez wielu badaczy (Hermy i in. 1993; Honnay i in. 1999; Verheyen i in. 1999; De Keersmaeker i in. 2004; Hipps i in. 2005), i obecny również w olszynach (Orczewska 2009b). Choć powszechnie uważa się, że ekspansywność pokrzywy związana jest przede wszystkim z dużą zawartością azotu i fosforu w glebach wtórnych lasów (Pigott, Taylor 1964; De Keersmaeker i in. 2004), wydaje się jednak, że w przypadku olszyn większą rolę pełnią warunki świetlne. Zawartość azotu i przyswajalnego fosforu jest bowiem w ich przypadku większa w starych lasach, gdzie udział powierzchniowy pokrzywy jest wyraźnie mniejszy. Czynnikiem, który wpływał hamująco na rozwój *U. dioica* we wtórnych lasach olszynowych był wysoki poziom wody gruntowej (Orczewska 2009c).

4. Znaczenie kolonizacji wtórnych olszyn przez gatunki leśne dla gospodarki leśnej i ochrony przyrody

Podsumowując powyższe rozważania dotyczące procesu formowania się runa leśnego w lasach powstałych na gruntach porolnych oraz jego przebiegu w lasach olszynowych, warto zwrócić uwagę na specyfikę lasów z udziałem tego gatunku. Stare lasy z drzewostanem zdominowanym przez olchę, a w szczególności łęgi, choć we współczesnych krajobrazach zajmują niewielkie

powierzchnie, należą do jednych z najbogatszych w gatunki typów ekosystemów leśnych strefy umiarkowanej (Prieditis 1997; Matuszkiewicz 2001). Stanowią zatem cenny rezerwuar flory leśnej, który w procesie zasiedlania runa posadzonych w ich sąsiedztwie wtórnych lasów jest nie do przecenienia. Okazuje się, że w tak żyznych i wilgotnych siedliskach zasiedlanie runa lasów powstałych na gruntach porolnych przez gatunki leśne postępuje szybciej niż w lasach uboższych i suchych. Nie odnosi się to do całej puli gatunków leśnych, gdyż, jak pokazano, wiele z nich ma małe zdolności kolonizacyjne. Pomimo tego powinno się tak planować zalesienia gruntów, aby wykorzystać potencjał, jaki tkwi w starych, podmokłych lasach i sadzić nowe lasy w ich bezpośredniej bliskości. Porzucone, podmokłe łąki, należące do dynamicznego kręgu zbiorowisk łęgowych i olsowych, pozostają zazwyczaj w kontakcie przestrzennym z lasami o takim charakterze. Ważne wówczas jest to, aby zabiegi gospodarcze, wykonywane w starych lasach nie przyczyniały się do degeneracji tych zbiorowisk, lecz zapewniały utrzymanie ich naturalnej różnorodności biologicznej. Wykorzystanie naturalnego potencjału kolonizacyjnego gatunków leśnych w odtwarzaniu ekosystemów leśnych jest przecież dużo łatwiejsze niż wysiew nasion gatunków leśnych czy wreszcie przenoszenie fragmentów darni z gatunkami tego typu do runa wtórnych lasów. Wspomniane tu metody, z uwagi na ogromne nakłady finansowe oraz pracochłonność, są jedynie przedmiotem obserwacji naukowych, a w praktyce trudne do wdrożenia.

Z dotychczasowych badań wtórnych lasów wynika, że dużym ograniczeniem w procesie kolonizacji ich runa przez gatunki leśne jest obecność ekspansywnych gatunków, głównie pokrzywy. Szansą na ograniczenie jej dynamicznego rozwoju jest stworzenie dużego zacienienia na dnie lasu, a także utrzymanie wysokiego poziomu wód gruntowych. Pokrzywa unika stanowisk podmokłych, podczas gdy odwodnienie eutroficznych siedlisk stymuluje masowy rozwój tego gatunku. Dbłość o utrzymanie naturalnego reżimu wodnego w olsach i łęgach powinna zatem stać się jednym z priorytetowych zadań współczesnej gospodarki leśnej, która ma być prowadzona w oparciu o kryteria ekologiczne. Co więcej, jak podkreśla m. in. Dembek i in. (2002), utrzymanie lub odtworzenie naturalnych stosunków wodnych nabiera szczególnego znaczenia w ekosystemach wykształcających się na żyznych i bogatych glebach organicznych. Ich odwodnienie bowiem nie tylko powoduje ekspansywny rozwój gatunków nitrofilnych, ale także mineralizację materii organicznej i w konsekwencji wzrost udziału dwutlenku węgla emitowanego do atmosfery.

Podziękowania. Serdecznie dziękuję Recenzentowi pracy za cenne uwagi i sugestie, które były bardzo pomocne w przygotowywaniu ostatecznej wersji tekstu.

Literatura

- BAETEN L., HERMY M., VERHEYEN K. 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. – *J. Veg. Sci.* **20**: 209–223.
- BEKKER R. M., BEKKER J. P., GRANDIN U., KALAMEES R., MILBERG P., POSCHLOD P., THOMPSON K., WILLEMS J. H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. – *Funct. Ecol.* **12**: 834–842.
- BELLEMARE J. G., MOTZKIN G., FOSTER D. R. 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. – *J. Biogeogr.* **29**: 1401–1420.
- BIERZYCHUDEK P. 1982. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. – *New Phytol.* **90**: 757–776.
- BINKLEY D. 1986. Forest nutrition management. – Wiley & Sons Inc., New York, 293 ss.
- BOSSUYT B., HERMY M. 2000. Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forests. – *Appl. Veg. Sci.* **3**: 43–50.
- BOSSUYT B., DIELS J., DECKERS J. 1999a. Changes following cultivation and reforestation of loess soils in central Belgium: consequences for future land use. – *Land* **3**: 151–166.
- BOSSUYT B., HERMY M., DECKERS J. 1999b. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. – *J. Ecol.* **87**: 628–638.
- BRUNET J. 2007. Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. – *J. App. Ecol.* **44**: 563–572.
- BRUNET J., VON OHEIMB G. 1998a. Colonization of secondary woodlands by *Anemone nemorosa*. – *Nord. J. Bot.* **18**: 369–377.
- BRUNET J., VON OHEIMB G. 1998b. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. – *J. Ecol.* **86**: 429–438.
- BRUNET J., VON OHEIMB G., DIEKMANN M. 2000. Factors influencing vegetation gradients across ancient-recent woodland borderlines in southern Sweden. – *J. Veg. Sci.* **11**: 515–524.
- COMPTON J. E., BOONE R. D. 2000. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in New England forests. – *Ecology* **81**: 2314–2330.
- CONNELL J. H., SLATYER R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. – *Am. Nat.* **111**: 1119–1144.
- COUSINS S. 2001. Analysis of land-cover transitions based on 17th and 18th century cadastral maps and aerial photographs. – *Landscape Ecol.* **16**: 41–54.
- DE FRENNE P., BAETEN L., GRAAE B. J., BRUNET J., WULF M., ORCZEWSKA A., KOLB A., JANSSEN I., JAMONEAU A., JACQUEMYN H., HERMY M., DIEKMANN M., DE SCHRIJVER A., DE SANCTIS M., DECOCQ G., COUSINS S. A. O., VERHEYEN K. 2010 (w druku). Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. – *J. Ecol.* (DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01768.x).

- DE KEERSMAEKER L., MARTENS L., VERHEYEN K., HERMY M., DE SCHRIJVER A., LUST N. 2004. Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). – *Forest Ecol. Manag.* **188**: 291–304.
- DEMBEK W., GRZYB M., KLOSS M., MIKUŁOWSKI M. 2002. Łąki i lasy w dolinach - nowe zagrożenia i szanse. – *Post. Nauk Rol.* **3**: 87–119.
- DUPOUEY J. L., DAMBRINE E., LAFFITE J. D., MOARES C. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. – *Ecology* **83**: 2978–2984.
- DZWONKO Z. 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. – *J. Veg. Sci.* **4**: 693–698.
- DZWONKO Z. 2001a. Effect of proximity of ancient deciduous woodland on restoration of the field layer vegetation in a pine plantation. – *Ecography* **24**: 198–204.
- DZWONKO Z. 2001b. Migration of vascular plant species to a recent wood adjoining ancient woodland. – *Acta Soc. Bot. Pol.* **70**: 71–77.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. – *Oikos* **56**: 77–86.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1990. Vegetation differentiation and secondary succession on a limestone hill in southern Poland. – *J. Veg. Sci.* **1**: 615–622.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1992a. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. – *J. Biogeogr.* **19**: 195–204.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1992b. Zróżnicowanie roślinności i wtórna sukcesja w murawowo-leśnym rezerwacie Skołczanka koło Krakowa. – *Ochr. Przyr.* **50**: 33–64.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. – *J. App. Ecol.* **34**: 861–870.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 2001. Wskaźnikowe gatunki roślin starych lasów i ich znaczenie dla ochrony przyrody i kartografii roślinności. – *Prace Geogr.* **178**: 119–132.
- DZWONKO Z., GAWROŃSKI S. 1994. The role of woodland fragments, soil types and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. – *Vegetatio* **111**: 149–160.
- EHRLÉN J., ERIKSSON O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. – *Ecology* **81**: 1667–1674.
- FALIŃSKI J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. – *Geobotany* **8**: 1–537.
- FALIŃSKI J. B., CANULLO R. 1985. La recolonisation des champs abandonnés par l'espèce forestière *Anemone nemorosa* L. I. Distribution et dynamique. – *Giorn. Bot. Ital.* **119**: 1–26.
- FALKENGREN-GRERUP U., TEN BRINK D.-J., BRUNET J. 2006. Land use effects on soil N, P, C and pH persist over 40–80 years of forest growth on agricultural soils. – *Forest Ecol. Manag.* **225**: 74–81.
- FLINN K. M., VELLEND M. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. – *Front. Ecol. Environ.* **3**: 243–250.

- FOSTER D. R. 1992. Land-use history (1730-1990) and vegetation dynamics in central New England. – J. Ecol. **80**: 753–772.
- GOLDBERG E., KIRBY K., HALL J., LATHAM, J. 2007. The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. – J. Nat. Conserv. **15**: 109–119.
- GRAAE B. J., SUNDE P. B. 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. – Ecography **23**: 720–731.
- GRASHOF-BOKDAM C. J., GEERTSEMA W. 1998. The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. – J. Biogeogr. **25**: 837–846.
- GRIME J. P. 1988. The C-S-R model of primary plant strategies - origins, implications and tests. – W: GOTTLIEB L. D., JAIN S. (red.), Evolutionary Plant Biology. – Chapman & Hall, London, s. 371–393.
- GRIME J. P. HODGSON J. G., HUNT R. 1996. Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. – Unwin Hyman, London, Boston, Sydney, Wellington, 742 ss.
- HERMY M., HONNAY O., FIRBANK L., GRASHOF-BOKDAM C., LAWESSON J. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. – Biol. Conserv. **91**: 9–22.
- HERMY M., VAN DER BREMT P., TACK G. 1993. Effects of site history on woodland vegetation. – W: BROCKMEYER M. E. A., VOS W., KOOP H. (red.), European forest reserves. – Pudoc, Wageningen, s. 219–233.
- HERMY M., VERHEYEN K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. – Ecol. Res. **22**: 361–371.
- HIPPS N. A., DAVIES M. J., DODDS P., BUCKLEY G. P. 2005. The effects of phosphorus nutrition and soil pH on the growth of some ancient woodland indicator species and their interaction with competitor species. – Plant Soil **271**: 131–141.
- HOLDEREGGER R. 1996. Effects of litter removal on the germination of *Anemone nemorosa* L. – Flora **191**: 175–178.
- HONNAY O., BOSSUYT B., VERHEYEN K., BUTAYE J., JACQUEMYN H. 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. – Biodiv. and Conserv. **11**: 213–242.
- HONNAY O., HERMY M., COPPIN P. 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. – Forest Ecol. Manag. **115**: 157–170.
- HONNAY O., HÉRAULT B., BOSSUYT B. 2009. Opportunities and constraints of using understorey plants to set forest restoration and conservation priorities. – W: VILLARD M.-A., JONSSON B. G. (red.), Setting targets for managed forest landscapes. – Cambridge University Press, s. 227–243.
- JACQUEMYN H., BRYN R. 2008. Effects of stand age on the demography of a temperate forest herb in post-agricultural forests. – Ecology **89**: 3480–3489.
- KARKANIS M. 1975. Rozkład ściółki pochodzącej z różnych gatunków drzew liściastych i jej wpływ na środowisko glebowe. – Fragm. Flor. Geobot. **21**: 71–97.
- KOERNER W., DUPOUEY J. L., DAMBRINE E., BENOÎT M. 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. – J. Ecol. **85**: 351–358.

- KOERNER W., DAMBRINE E., DUPOUEY J.L., BENOÎT M. 1999. $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use. – *Oecologia* **121**: 421–425.
- LAWESSON J. E. 2004. Ancient forests in Denmark and the importance of Tilia. – W: HONNAY O., VERHEYEN K., BOSSUYT B., HERMY M. (red.), Forest biodiversity - lessons from history for conservation. – CAB International, Wallingford, s. 97–116.
- MABRY C., ACKERLY D., GERHARDT F. 2000. Landscape and species level distribution of morphological and life history traits in a temperate woodland flora. – *J. Veg. Sci.* **11**: 213–224.
- MAJCHROWSKA A., WOZIWODA B. 2009. Effects of forest history on the biodiversity of vascular plant flora in the Łask Upland (Central Poland). – W: HOLEKSA J., BABCZYŃSKA-SENDEK B., WIKI S. (red.), The role of geobotany in biodiversity conservation. – University of Silesia, Katowice, s. 165–174.
- MATLACK G. R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. – *Ecology* **75**: 1491–1502.
- MATUSZKIEWICZ W. 2001. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski - Vademecum Geobotanicum. – Wyd. Naukowe PWN, Warszawa, 537 ss.
- MOSZKOWICZ Ł. 2005. Pochodzenie i wiek lasów Ojcowskiego Parku Narodowego. – *Prace Muz. Szafera* **15**: 275–281.
- MOTZKIN G., WILSON P., FOSTER D. R., ALLEN A. 1999. Vegetation patterns in heterogeneous landscapes: the importance of history and environment. – *J. Veg. Sci.* **10**: 903–920.
- ORCZEWSKA A. 2009a. Age and origin of forests in south-western Poland and their importance for ecological studies in man-dominated landscapes. – *Landscape Res.* **34**: 599–617.
- ORCZEWSKA A. 2009b. Migration of herbaceous woodland flora into post-agricultural black alder woods planted on wet and fertile habitats in south western Poland. – *Plant Ecol.* **204**: 83–96.
- ORCZEWSKA A. 2009c. The impact of former agriculture on habitat conditions and distribution patterns of ancient woodland plant species in recent black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) woods in south-western Poland. – *Forest Ecol. Manag.* **258**: 794–803.
- ORCZEWSKA A. 2010a. Colonization capacity of herb woodland species in fertile, recent alder woods adjacent to ancient forest sites. – *Pol. J. Ecol.* **58**: 297–310.
- ORCZEWSKA A. 2010b (w druku). Colonization of post-agricultural black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) woods by woodland flora. – W: WALLACE E. B. (red.), Woodlands: Ecology, Management and Conservation. – Nova Science Publishers Inc., New York.
- ORCZEWSKA A., FERNES M. 2011 (w druku). Migration of herb layer species into the poorest post-agricultural pine woods adjacent to ancient pine forests. – *Pol. J. Ecol.*
- PEREIRA A. P., GRACA M. A. S., MOLLES M. 1998. Leaf litter decomposition in relation to litter physico-chemical properties, fungal biomass, arthropod colonization, and geographical origin of plant species. – *Pedobiologia* **42**: 316–327.

- PETERKEN G. F. 1974. A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. – *Biol. Conserv.* **6**: 239–245.
- PETERKEN G. F. 1977. Habitat conservation priorities in British and European woodlands. – *Biol. Conserv.* **11**: 223–236.
- PETERKEN G. F., GAME M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of Central Lincolnshire. – *J. Ecol.* **72**: 155–182.
- PIGOTT C. D., TAYLOR K. 1964. The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorus in the soil. – *J. Ecol.* **52** Suppl.: 175–183.
- PRIEDITIS N. 1997. *Alnus glutinosa* - dominated wetland forests of the Baltic Region: community structure, syntaxonomy and conservation. – *Plant Ecol.* **129**: 49–94.
- RACKHAM O. 1980. Ancient woodland, its history, vegetation and uses in England. – Edward Arnold, London, 402 ss.
- ROCZNIK statystyczny województw 2002. – Główny Urząd Statystyczny, Warszawa.
- RYKOWSKI K. 1990. Problem ochrony lasu na gruntach porolnych. – *Sylvan* **3**: 75–88.
- SINGLETON R., GARDESCU S., MARKS P. L., GEBER M. 2001. Forest herb colonization of postagricultural forests in central New York State, USA. – *J. Ecol.* **89**: 325–338.
- SMYKAŁA J. 1990. Historia, rozmiar i rozmieszczenie zalesień gruntów porolnych w Polsce w latach 1947–1987. – *Sylvan* **3**: 1–7.
- SOBCZAK R. 1996. O przywracaniu lasów na grunty porolne w Polsce. – *Sylvan* **5**: 35–39.
- SYDES C., GRIME J. P. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. – *J. Ecol.* **69**: 237–248.
- TAKAHASHI K., KAMITANI T. 2004. Effect of dispersal capacity on forest plant migration at a landscape scale. – *J. Ecol.* **92**: 778–785.
- TUSZYŃSKI M. 1990. Właściwości gleb porolnych a gospodarka leśna. – *Sylvan* **3**: 41–51.
- VELLEND M. 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. – *Ecology* **84**: 1158–1164.
- VERHEYEN K., BOSSUYT B., HERMY M., TACK G. 1999. The land use history (1278–1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. – *J. Biogeogr.* **26**: 1115–1128.
- VERHEYEN K., HERMY M. 2001a. An integrated analysis of the spatio-temporal colonization patterns of forest plant species. – *J. Veg. Sci.* **12**: 567–578.
- VERHEYEN K., HERMY M. 2001b. The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. – *J. Ecol.* **89**: 829–840.
- VERHEYEN K., BOSSUYT B., HONNAY O., HERMY M. 2003a. A comparison between the herbaceous plant community structure of ancient and recent forests for two contrasting forest types. – *Basic. Appl. Ecol.* **4**: 537–546.
- VERHEYEN K., GUNTENSBERGEN G. R., BIESBROUCK B., HERMY M. 2003b. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. – *J. Ecol.* **91**: 731–742.

- VERHEYEN K., HONNAY O., MOTZKIN G., HERMY M., FOSTER D. R. 2003c. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. – *J. Ecol.* **91**: 563–577.
- VERHEYEN K., FASTENAEKELS I., VELLEND M., DE KEERSMAEKER L., HERMY M. 2006. Landscape factors and regional differences in recovery rates of herb layer richness in Flanders (Belgium). – *Landscape Ecol.* **21**: 1109–1118.
- WHIGHAM D. F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. – *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**: 583–621.
- WHITNEY G. C., FOSTER D. R. 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. – *J. Ecol.* **76**: 867–876.
- WILSON B. R., MOFFAT A. J., NORTCLIFF S. 1997. The nature of three ancient woodland soils in southern England. – *J. Biogeogr.* **24**: 633–646.
- WULF M. 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. – *J. Veg. Sci.* **8**: 635–642.
- WULF M. 2003. Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. – *Flora* **198**: 444–460.
- WULF M. 2004a. Auswirkungen des Landschaftswandels auf die Verbreitungsmuster von Waldpflanzen: Konsequenzen für den Naturschutz. – *Dissertationes Botanicae* **392**: 1–306, J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin-Stuttgart.
- WULF M. 2004b. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. – *Forest Ecol. Manag.* **195**: 191–204.
- WULF M., SOMMER M., SCHMIDT R. 2009. Forest cover changes in the Prignitz region (NE Germany) between 1790 and 1960 in relation to soils and other driving forces. – *Landscape Ecol.* **25**: 299–313.

Summary

Colonization of recent, post-agricultural woods by woodland species has been widely studied by ecologists. The paper reviews the current knowledge in this respect. Not only does it focus on the most important factors responsible for the process of herb layer recovery in recent woods but also presents the results of detailed studies, undertaken in the Oleśnica Plain (Opole Silesia) and Żmigród Valley (Lower Silesia), on the pace of colonization of recent, post-agricultural black alder woods by woodland herbs. Furthermore, it presents the results of detailed cartographic studies aimed at discovering the former and current distribution of forests in these two regions, and assessing the age and origin of woodlands existing in these landscapes. Knowledge of the history of forests plays a key role in understanding the reasons for the differences in their biotic diversity. The research confirms previous findings that the migration of woodland species into recent woods is a combined result of dispersal and recruitment limitation. Nevertheless, herb layer recovery in alder woods proceeds faster than in forests with lower fertility and moisture content. The direct proximity of ancient forests, the establishment of shady conditions within the recent woods and maintenance or restoration of natural high water levels, typical for black alder habitats, are crucial for the effective formation of the herbaceous layer in alder woods. Competitive species, like *Urtica dioica*, are suppressed due to the effect of a high level of groundwater. Otherwise, in drained eutrophic woods with a high illumination level on their forest floor, they develop vigorously and inhibit the migration and successful establishment of woodland species.