

Rekolonizacja borówki czernicy w borach sosnowych i mieszanych na gruntach porolnych²

Jan Marek Matuszkiewicz, Jerzy Solon, Anna Kowalska

Abstrakt. W pracy zaprezentowano badania dotyczące regeneracji borów sosnowych i mieszanych porastających grunty porolne, na pograniczu Mazur i Kurpiów. Jednym z najważniejszych gatunków w tych lasach, mającym bardzo duże znaczenie biocenotyczne jest borówka czernica (*Vaccinium myrtillus* L.). Gatunek ten powoli wraca do lasów wtórnych, co zależy od szeregu czynników. Rezultatem badań jest model zależności stopnia rekolonizacji borówki czernicy od stażu regeneracji zbiorowiska leśnego i odległości od płątów starego lasu. Wykazano jednoznaczny związek szybkości rekolonizacji borówki od tych dwu czynników, odmiennie realizujący się w borach i w borach mieszanych. W pracy proponuje się rozpatrzenie możliwości wspomagania rekolonizacji borówki czernicy w borach na gruntach porolnych.

Słowa kluczowe: regeneracja lasu na gruntach porolnych, uwarunkowania rekolonizacji *Vaccinium myrtillus*, modelowanie tempa rekolonizacji

Abstract. Recovery of bilberry in pine and mixed oak-pine post-agricultural forests. This paper presents the results of the research on regeneration of pine and mixed oak-pine post-agricultural forests in the regions of Masuria and Kurpie. Bilberry *Vaccinium myrtillus* L. is one of the most important species in those forests. It has enormous bioecotic significance. This species migrates slowly to recent forests what depends on several factors. In the research, relationships between the degree of bilberry recolonization and forest persistence and distance from ancient forest were examined. These relations were unequivocal but different in each forest type. We recommend that the recolonization of bilberry in the post-agricultural pine forests should be supported and adequate conditions for its development should be ensured.

Keywords: forest regeneration in post-agricultural lands, requirements for *Vaccinium myrtillus* recolonization, models of recolonization pace

² W artykule zaprezentowano dla szerszego grona Czytelników polskich wybrane wyniki projektu N N305 0808 35 (Modele długookresowej ewolucji fitocenoz leśnych regenerujących na terenach porolnych w warunkach zróżnicowanego siedliska glebowego i odmiennych oddziaływań antropogenicznych na pograniczu mazursko-kurpiowskim), opublikowane w monografii: Matuszkiewicz i in. 2013. Long-term evolution models of post-agricultural forests. Prace Geograficzne IGiPZ PAN 240. Warszawa.

Wprowadzenie

Człowiek, użytkujący krajobrazy przez tysiąclecia, dokonywał wylesień na cele rolnicze. W wielu przypadkach wylesienia nie były trwałe, i po dłuższym lub krótszym użytkowaniu rolniczym poszczególne fragmenty terenu podlegały spontanicznemu odnowieniu lub planowemu zalesieniu. W efekcie, współczesne lasy podzielić można na „stare lasy” (Peterken 1974, 1977, 1996; Rackham 1980), występujące w miejscach nigdy trwale nie odlesionych oraz lasy wtórne. Obu kategoriom lasu poświęcono wiele badań zarówno w Europie, jak i w Polsce, i stwierdzono, że nawet dojrzały wiek drzewostanu nie oznacza powrotu lasu do tej postaci, jaką miał on przed odlesieniem. Las wtórny różni się wyraźnie pod względem składu florystycznego od analogicznego lasu występującego w miejscu, które nigdy nie było odlesione (Hermy i Stieperaere 1981, Petersen 1994, Dzwonko i Loster 1988, 1989, 1992; De Frenne i in. 2011, Góras i Orczewska 2007, Orczewska 2009a, b, c, 2010a, b, c, Matuszkiewicz i in. 2013a, b). Efektem tych obserwacji była próba określenia stopnia przywiązania poszczególnych gatunków roślin do określonych kategorii lasu. W tym celu stworzono diagnostyczne listy „gatunków starych lasów” w Europie zachodniej (Peterken 1974, Honnay i in. 1998, Hermy i in. 1999, Wulf 1997), oraz w Polsce (Dzwonko i Loster 2001, Matuszkiewicz i in. 2013a, b).

Regeneracja lasu wtórnego na gruncie porolnym to proces długotrwały, który w przypadku lasów gospodarczych przebiegać może przez kilka generacji drzewostanu. Przyjęto, że istotnym elementem w procesie regeneracji jest upływ czasu jaki nastąpił od momentu zalesienia. Czynniki ten w omawianej publikacji (Matuszkiewicz i in. 2013a) nazwano stażem³ regeneracji (forest persistence).

Warunkiem powrotu gatunków do lasu wtórnego jest dostępność ich propagul, związana z obecnością w bliskiej odległości płatów starego lasu będących ostoją gatunków leśnych wyeliminowanych z obszarów polnych (Dzwonko 1993, Dzwonko 2001a, b, Dzwonko i Gawroński 1994, Matlack 1994, Bossuyt i in. 1999, Bossuyt i Hermy 2000, Dzwonko i Loster 2001, Orczewska 2007, 2010a, Orczewska i Fernes 2011). Taką rolę pełnią w krajobrazie rolniczym „wyspy leśne” będące miejscem schronienia flory leśnej (Wójcik 1991, Dzwonko i Loster 1992, Dzwonko 1993, Dzwonko i Gawroński 1994, Wójcik i Wasiłowska 1995, Orczewska 2004). Zależność od dostępności propagul, których rezerwuarem są ostoje oznacza, że możliwości regeneracji zbiorowisk leśnych związane są z odległością od źródła diaspor. Czynniki ten w omawianej publikacji nazwano odległością od starego lasu (distance to ancient forest).

Do „gatunków starych lasów” zalicza się m. in. borówkę czernicę (*Vaccinium myrtillus* L.). Gatunek ten jest ważnym elementem runa leśnego w borach sosnowych i borach mieszanych. Przystosowaniem do życia na ubogich siedliskach jest symbioza borówki z grzybami w postaci mikoryzy (Madej 1968) oraz zdolność do przemieszczania związków organicznych i mineralnych ze starszych do młodszych tkanek i na odwrót (Harper 1977).

Brak lub ograniczone rozprzestrzenienie czernicy w lasach wtórnych można wyjaśnić na podstawie charakterystycznych cech biologicznych gatunku. Borówka rozmnaża się

³ Termin „staż regeneracji”, oznacza okres czasu, jaki upłynął od momentu, kiedy proces ten się rozpoczął. Poprzez skojarzenia z takimi pojęciami jak: staż małżeński albo staż pracy podkreślono specyfikę tego procesu, w którym kolejne stany nakładają się na siebie i warunkują stany przyszłe.

przede wszystkim wegetatywnie przez podziemne, łamliwe kłącza (Tolvanen i Laine 1997; Tomanek 1997). Rozmnażanie generatywne ma w przypadku borówki mniejsze znaczenie (Eriksson 1989), choć jest to typowy gatunek endozoochoryczny. Atrakcyjność owoców borówki jest wysoka dla wielu, różniących się behawiorem, gatunków zwierząt. Drobne ssaki o niewielkiej ruchliwości przenoszą diaspory na odległości liczone w dziesiątkach metrów. Średniej wielkości ssaki, jak np. kuna leśna, przenoszą nasiona na odległość ok. 0,5 km, i chociaż odległość na jaką się przemieszczają może być znacznie większa, to ze względów fizjologicznych przenoszenie jest ograniczone w przestrzeni (Schaumann i Heinken 2002). Ptaki i większe ssaki przyczyniają się natomiast w istotny sposób do przenoszenia owoców i nasion na większe odległości uczestnicząc w kolonizacji nowo powstałych, często izolowanych płatów lasu (Schaumann i Heinken 2002, Atlegrim 2005).

Strukturalna i funkcjonalna rola borówki czernicy w ekosystemie leśnym jest niepoślednia. W dobrze wykształconych borach i borach mieszanych czernica dominuje wśród innych krzewinek i roślin zielnych. Przyczynia się znacząco do produkcji biomasy oraz przekazywania do obiegu materii, bogatej w ważne dla funkcjonowania ekosystemów leśnych pierwiastki. Występowanie borówki zapobiega erozji gleby (Gądziński 1967), sprzyja formowaniu i akumulacji warstwy próchnicznej (Grochowski 1976), odnawianiu gatunków drzewiastych (Jäderlund i in. 1996) oraz rozwojowi innych gatunków runa (Parlane i in. 2006). Borówka czernica w sposób znaczący wzbogaca strukturę przestrzenną fitocenozy, stwarzając możliwości do życia dla różnych grup zwierząt. Zwiększa naturalną odporność drzewostanów dając schronienie owadom atakującym fitofagi (Karczewski 1962) i stanowi główne źródło pożywienia dla wielu gatunków zwierząt m. in. łownych (Atlegrim 1989, Kirby 2001, Schaumann i Heinken 2002, Fernandes-Calvo i Obeso 2004). Owoce borówki czernicy są także wartościowym pokarmem dla człowieka. Odnaczają się wysoką wartością smakową i są źródłem wielu elementów pozytywnie wpływających na zdrowie. Już tylko z tych powodów przyjąć można, że bory z borówką dają więcej pożytków niż te jej pozbawione. Świadczenia ekosystemowe lasów z rozwiniętą populacją *Vaccinium myrtillus* są większe niż tych, gdzie jej nie ma.

Rola jaką pełni *Vaccinium myrtillus* w ekosystemach borowych powoduje, że jest to gatunek szczególnie ważny dla regeneracji zbiorowisk leśnych na gruntach porolnych. Wydaje się, że powolne wchodzenie czernicy do borów i borów mieszanych jest spowodowane głównie przez rolnicze przekształcenie gleby, a równocześnie, że brak lub słaby rozwój tego gatunku opóźnia jej regenerację. Dopiero wysoki udział borówki w runie daje odpowiednie warunki dla odtworzenia się typowej dla borów próchnicy i wierzchnich warstw gleby. Zapewnienie odpowiednich warunków dla rozwoju borówki czernicy może znacznie przyspieszyć ten proces.

Cel prezentowanych badań

Celem badań było zweryfikowanie dwóch hipotez. Pierwsza z nich zakłada, że udział *Vaccinium myrtillus* w borach i borach mieszanych wtórnych na gruntach porolnych jest zróżnicowany, zależny od stażu regeneracji lasu: im dłuższy staż – tym pokrycie *Vaccinium myrtillus* powinno być bliższe temu, jakie ma miejsce w starym lesie. Druga hipoteza przyjmuje, że istnieje związek tempa rekolonizacji *Vaccinium myrtillus* w lasach porolnych z odległością od ostoi, czyli od fragmentów starych lasów w typie boru lub boru mieszanego.

Celem dodatkowym było opracowanie dwóch modeli, dla boru sosnowego świeżego (*Peucedano-Pinetum* W.MAT. (1962) 1973) i dla boru mieszanego (*Quercu roboris-Pinetum* (W.MAT. 1981) J.MAT. 1988), zależności rozprzestrzenienia (stopnia pokrycia terenu) borówki czernicy od stażu regeneracji płatu lasu wtórnego na gruncie porolnym i odległości tego płatu od ostoi gatunków właściwych dla zbiorowiska.

Teren badań, materiały i metodyka

Prace prowadzono w lasach położonych na granicy Kurpi i Mazur, w granicach sześciu nadleśnictw lasów państwowych: Jedwabno, Szczytno, Spychowo, Wielbark, Parciaki i Myszyńiec. Obszar badań – podobny pod względem zróżnicowania typologicznego zbiorowisk leśnych, jest silnie zróżnicowany pod względem historii zalesień i wylesień.

Materiałem podstawowym dla określenia zmian zasięgu lasu (pośrednio – stażu regeneracji poszczególnych powierzchni leśnych) była seria map topograficznych z lat 1800-2000⁴, na podstawie których określono zalesienie badanego terenu w siedmiu przekrojach czasowych, umownie określanymi jako lata: 1800, 1830, 1885, 1928, 1950, 1970, 2000.

Biorąc pod uwagę rozmieszczenie lasów w analizowanych przekrojach czasowych, współcześnie istniejące powierzchnie leśne zakwalifikowano do siedmiu kategorii:

1. Stare lasy, czyli takie fragmenty lasów, o których na podstawie analizy map oraz danych glebowych możemy sądzić, że trwają na danym miejscu więcej niż 210 lat (oznaczenia B1 w przypadku borów, BM1 w przypadku borów mieszanych).
2. Lasy wtórne o stażu nie krótszym niż 210 lat, czyli takie fragmenty, które nieprzerwanie od roku 1800 są lasami, ale w glebie wykazują ślady poziomu płuznego lub też wylesienie udokumentowane jest na mapach sprzed roku 1800 (B2, BM2).
3. Lasy wtórne o stażu około 180-210-letnim, czyli takie, które miały okres odlesienia w 1800 roku, ale są trwale zalesione od 1830 roku (B3, BM3).
4. Lasy wtórne o stażu około 130-180-letnim, czyli takie które miały okres odlesienia, ale są trwale zalesione od lat 1876 (Mazury) lub 1885 (Kurpie) (B4, BM4).
5. Lasy wtórne o stażu około 100-130-letnim, czyli takie, które po okresie odlesienia są trwale zalesione od lat 20-tych XX wieku (B5, BM5).
6. Lasy wtórne o stażu około 70-90-letnim, czyli takie, które trwale zalesione są dopiero od stanu prezentowanego na mapie z 1950 roku (B6, BM6).
7. Lasy wtórne o stażu krótszym niż 70 lat, które – ze względu na krótki czas istnienia – nie były przedmiotem dalszych analiz.

⁴ Wykorzystano następujące mapy: (a) Topographisch-Militärische Karte vom vormaligen Neu Ostpreussen... (tzw. mapa Textora), skala 1:100000, czas opracowania 1795-1798; (b) Karte von den Provinzen Lithauen, Ost- und West-Preussen u. d. Netz-Distrikte (tzw. mapa Schröttera-Engelhardta), skala 1:50000, czas opracowania 1796-1800; (c) Topographische Specialkarte des Preussischen Staats und der angrenzenden Länder (tzw. mapa Reymanna), skala 1:200000, czas opracowania 1806-1836; (d) Topographische Karte vom Preussischen Staate... , skala 1:100000, czas opracowania 1860-1872; (e) Nowa Topograficzeskaja Karta Zapadnoj Rosiji, skala 1:84000, czas opracowania 1885-1886; (f) mapy serii „Messtischblätter”, skala 1:25000, czas opracowania 1909-1943; (g) Wojskowa mapa topograficzna w układzie Borowa Góra, skala 1:100000, czas opracowania 1950-1951; (h) Mapa topograficzna w układzie „1965”, skala 1:50000, czas opracowania około 1970; (i) Mapa numeryczna VMap Level2, szczegółowość jak 1:50000, stan na rok 2000.

Należy zwrócić uwagę na różnice między pierwszą i drugą kategorią. Obie obejmują lasy trwałe o długim stażu, ale nie każdy las istniejący długi okres czasu w danym miejscu jest „starym lasem” (Hermy i in. 1999; Dzwonko i Loster 2001). Do kategorii starych lasów zaliczono tylko lasy trwałe istniejące od 1800 roku, które:

- a) nie wykazują śladów rolniczego wykorzystania terenu w postaci poziomu płużnego w glebie, co stwierdzono poprzez ogląd (lub przez analizy) wierzchnich poziomów profilu glebowego,
- b) nie miały za sobą epizodu odlesienia przed rokiem 1800, co stwierdzono na mapach jeszcze wcześniejszych,
- c) nie były w przeszłości skrajnie odkształcone, co ustalono na podstawie analizy starych map i układu siedliska,
- d) istniały przez cały czas w kompleksach dostatecznie dużych, aby można było sądzić, że zestaw gatunków typowych dla naturalnego lasu mógł się zachować.

Na podstawie rozmieszczenia powierzchni należących do poszczególnych kategorii stażu regeneracji wytypowano lokalizacje do wykonania dokumentacji fitosocjologicznej. Zapewniono odpowiednią liczbę zdjęć z lasów wtórnych wszystkich kategorii stażu i z odpowiadających im siedliskowo, położonych w sąsiedztwie starych lasów. Wykonano 202 zdjęcia fitosocjologiczne reprezentujące zespół *Peucedano-Pinetum* (w tym 58 ze starych lasów) oraz 94 zdjęcia z zespołu *Quercu roboris-Pinetum* (w tym 30 ze starych lasów). Powierzchnia zdjęcia fitosocjologicznego wynosiła ok. 400 m². Dla każdej powierzchni określono dodatkowo procentowy udział terenu zajętego przez populację borówki czernicy i odległość od starego lasu. Zdjęcia wykonane w lasach na siedlisku boru rozważano w sześciu kategoriach stażu. Mniejszy zestaw zdjęć z borów mieszanych podzielono na cztery kategorie. Zdjęcia wykonane w lasach kategorii BM3 i BM4 oraz BM5 i BM6 połączono (fot. 1, 2, 3).



Fot. 1. Widok boru na gruncie porolnym w nadleśnictwie Wielbark; zalesienie nastąpiło na przełomie XIX i XX wieku. Widoczne są ślady po powierzchniowym pożarze i pojedyncze osobniki borówki czernicy
Photo 1. Pine forest on post-agricultural land in Wielbark forest division, afforested at the turn of 19th and 20th centuries. There are fire traces and single dwarf shrubs of *Vaccinium myrtillus*

Oddzielnym materiałem były notatki zebrane na 21 transektach, o długości od 435 do 3135 metrów, poprowadzonych w przybliżeniu prostopadle od granicy starego lasu przez lasy wtórne o znanym stażu (razem 159 punktów). Na każdym transekcie wybrano od kilku



Fot. 2. Bór sosnowy na gruncie porolnym w nadleśnictwie Jedwabno, zalesiony na przełomie XIX i XX wieku. Odległość od „starego lasu” ok. 2 km. Borówka czernicka we wczesnych stadiach rekolonizacji, w niewielkich, odseparowanych od siebie płatach

Photo 2. Pine forest on post-agricultural land in Jedwabno forest division, afforested at the turn of 19th and 20th centuries. The distance from ancient forest amounts about 2 km. Vaccinium myrtillus is in early recolonization stage, in small, separated patches



Fot. 3. Wyrazisty poziom płużny w glebie pod wtórnym borem sosnowym w nadleśnictwie Wielbark
Photo 3. Distinct plough level in the soil of recent pine forest in Wielbark forest division

do kilkunastu powierzchni (ok. 400 m²), położonych w różnych odległościach od siebie i określono procentowy udział terenu zajętego przez populację borówki czernicy oraz odległość od starego lasu. W sumie każdy obiekt (zdjęcie fitosocjologiczne lub punkt na transekcje) scharakteryzowano trzema zmiennymi:

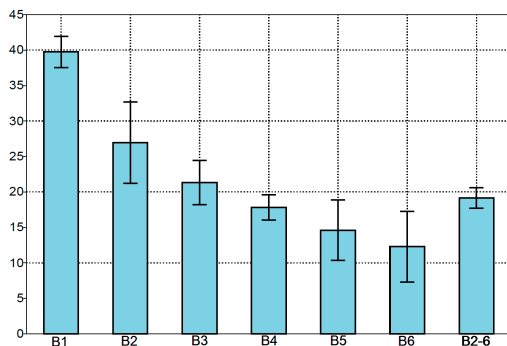
- a) odległość od starego lasu,
- b) staż regeneracji oraz
- c) udział powierzchniowy *Vaccinium myrtillus*.

Taki zestaw danych poddano analizom statystycznym. Poza statystyką opisową (średnie, miary dyspersji itd.) wykorzystano także analizę korelacji i regresji (w tym korelacje cząstkowe oraz regresja wielokrotna i nieliniowa). Obliczenia i modelowanie zależności wykonano w programach Statistica 7 i Curve Expert 1.4.

Wybrane wyniki

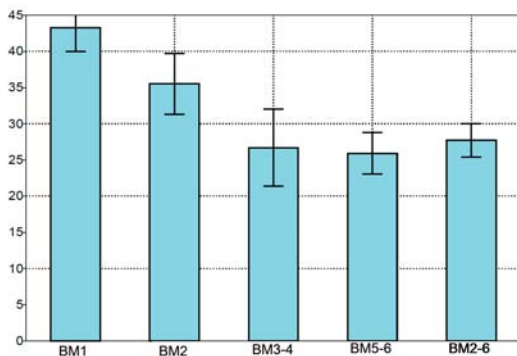
Zależność pokrycia borówki czernicy od stażu regeneracji wtórnych lasów

Obliczona średnia wartość pokrycia *Vaccinium myrtillus* w borach (ryc. 1) osiąga w starych lasach wartość 40%, natomiast w lasach wtórnych jest tym mniejsza im krótszy jest czas od zalesienia. W lasach o najkrótszym czasie regeneracji wynosi zaledwie kilkanaście procent. W borach mieszanych różnice średniej wartości pokrycia borówką między starymi lasami a lasami wtórnymi różnych kategorii stażu są mniejsze (ryc. 2). Dowodzi to, że rekolonizacja *Vaccinium myrtillus* przebiega szybciej w borach mieszanych niż w borach świeżych.



Ryc. 1. Średnie pokrycie borówki czernicy [%] w różnych kategoriach stażu borów sosnowych (*Peucedano-Pinetum*). Wąsy na wykresie oznaczają błąd standardowy średniej

Fig. 1. Mean cover of V. myrtillus in the forest categories in Peucedano-Pinetum communities. Whiskers designate mean standard error

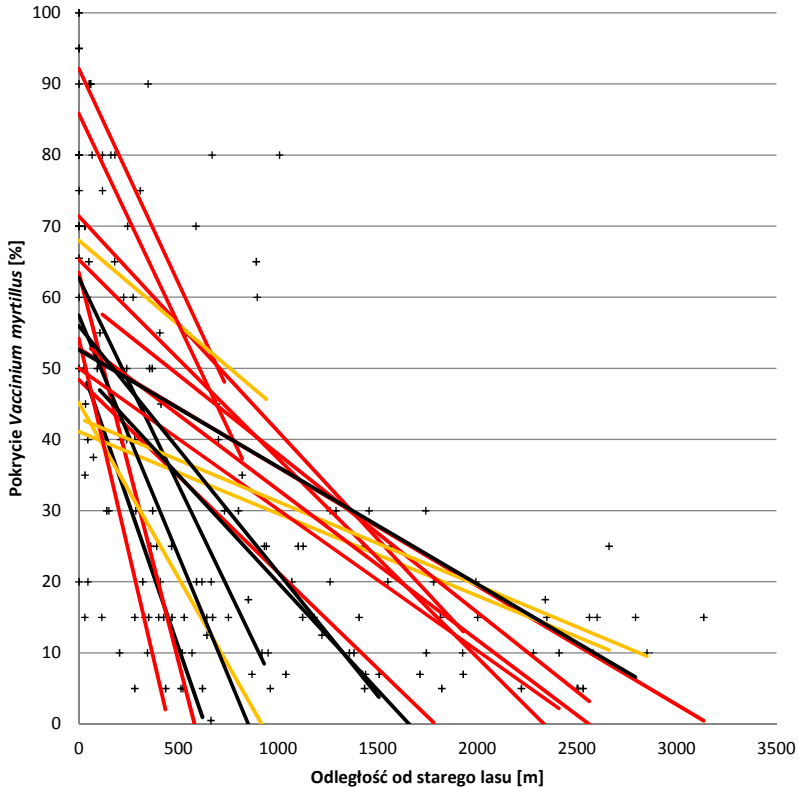


Ryc. 2. Średnie pokrycie borówki czernicy w różnych kategoriach stażu borów mieszanych (*Quercu roboris-Pinetum*). Wąsy na wykresie oznaczają błąd standardowy średniej

Fig. 2. Mean cover of Vaccinium myrtillus in the forest categories in Quercu roboris-Pinetum communities. Whiskers designate mean standard error

Zależność pokrycia borówki czernicy od odległości od „starego lasu”

Analiza danych o zasięgu populacji *Vaccinium myrtillus* na transektach wskazuje na bardzo wyraźny spadek pokrycia borówki w miarę oddalania się od starego lasu (ryc. 3). Zróżnicowanie to dobrze obrazuje nawet najprostsza przyjęta do porównań funkcja prostoliniowa, istotna statystycznie w każdym przypadku.



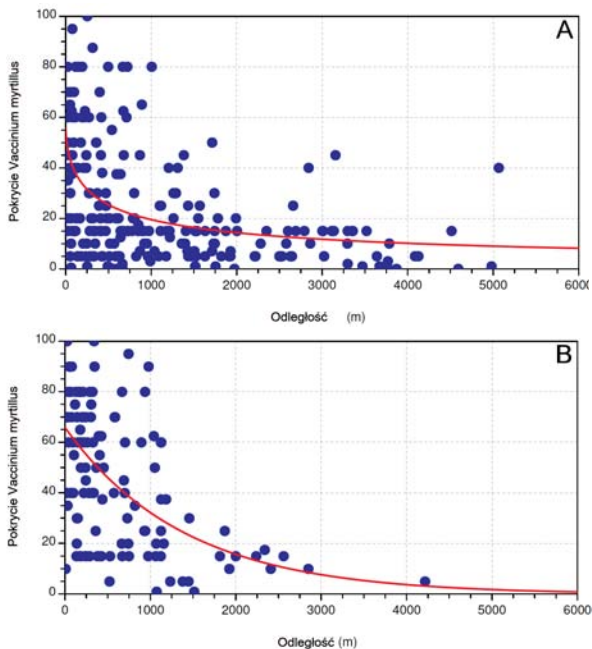
Ryc. 3. Przebiegi funkcji liniowej zależności pokrycia *Vaccinium myrtillus* i odległości od starego lasu dla punktów położonych na 21 transektach. (wg Matuszkiewicz i in. 2013a zmienione)

Fig. 3. Relationship between Vaccinium myrtillus cover and distance from ancient forest for 21 transects according to linear model (acc. to Matuszkiewicz i in. 2013a changed)

Modele łącznej zależności pokrycia borówki czernicy od stażu regeneracji i odległości od ostoi

Przy modelowaniu łącznego wpływu stażu regeneracji i odległości od starego lasu na rozprzestrzenienie *Vaccinium myrtillus* należy wziąć pod uwagę, iż powierzchnie reprezentujące lasy wtórne o długim stażu w zdecydowanej większości położone są blisko starego lasu, i odwrotnie – powierzchnie reprezentujące lasy wtórne o krótkim stażu położone są przeważnie daleko od starego lasu. Wynika to z faktu rozszerzania się lasów na grunty porolne przede wszystkim od strony dawniejszych kompleksów. Wzajemne powiązania tych dwóch zmiennych powodują, że obfitość występowania borówki nie jest prostą sumą oddziaływań obu czynników, a łączna zależność ma charakter nieliniowy.

Zależności między pokryciem *Vaccinium myrtillus* a odległością od ostoi mają inny charakter matematyczny w przypadku borów świeżych i borów mieszanych, a współczynniki korelacji między danymi i modelem wynoszą odpowiednio 0,59 i 0,57 (ryc. 4; tab. 1). Warto podkreślić ważną różnicę między analizowanymi typami zbiorowisk. W przypadku borów świeżych model wskazuje na stosunkowo szybkie zmiany pokrycia *V. myrtillus* w niewielkich odległościach od starego lasu, a następnie bardzo wolny spadek (prawie stabilizację) przy większych odległościach. W borach mieszanych obserwuje się natomiast regularny spadek, prowadzący do wartości zbliżonych do zera w odległości ponad 4 km.



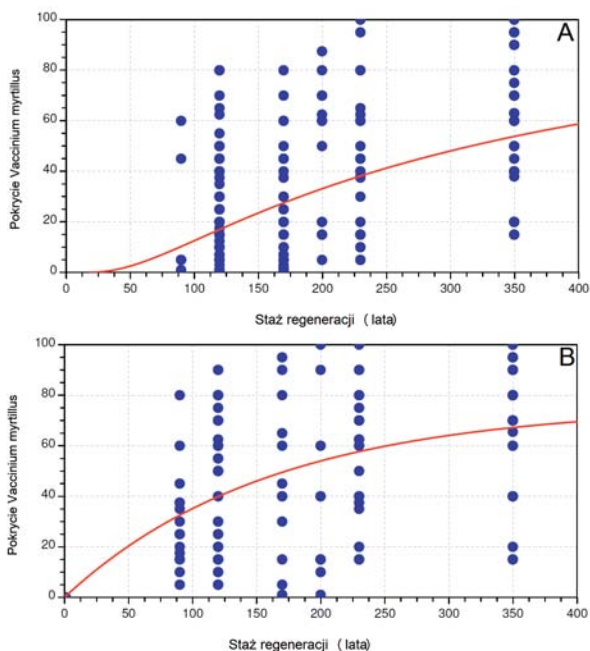
Ryc. 4. Zależność między pokryciem borówki czernicy *Vaccinium myrtillus* i odległością od starego lasu: A – w borze świeżym, B – w borze mieszanim. Parametry funkcji zamieszczono w tabeli 1
Fig. 4. Relationship between *Vaccinium myrtillus* cover and distance from ancient forest: A – for pine forest, B – for mixed pine forest. Function parameters – see Table 1

Tab. 1. Parametry modeli opisujących zależność między pokryciem *Vaccinium myrtillus* a odległością od starego lasu i stażem regeneracji

Table 1. Parameters of models of relationship between Vaccinium myrtillus cover and persistence and distance from ancient forest

Typ lasu	Zmienna niezależna	Model	Parametry			Błąd standardowy	Współczynnik korelacji
			a	b	c		
Bór świeży (<i>Peucedano-Pinetum</i>)	Odległość	$y=1/(a+bx^c)$	0,018	0,0004	0,6371	21,2032	0,5903
	Czas regeneracji	$y=a*x^(b/x)$	123,6798	-49,6874		22,4164	0,5189
Bór mieszany (<i>Quercus roboris-Pinetum</i>)	Odległość	$y=a*b^x$	65,9257	0,9993		23,2433	0,5658
	Czas regeneracji	$y=a(1-\exp(-bx))$	75,7675	0,0062		24,8457	0,5561

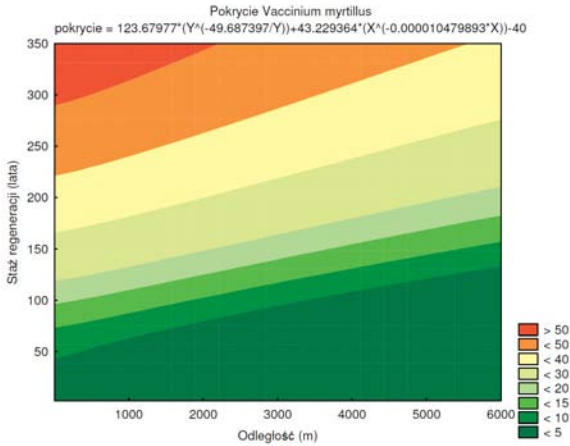
Wykresy zależności między pokryciem *Vaccinium myrtillus*, a stażem regeneracji, mają również inny charakter matematyczny w przypadku borów świeżych i borów mieszanych, a współczynniki korelacji między danymi i modelem wynoszą odpowiednio 0,52 i 0,56. Ich wartości są nieco niższe niż odpowiednie współczynniki dla związków między pokryciem *Vaccinium myrtillus* a odległością od ostoi (ryc. 5).



Ryc. 5. Zależność między pokryciem borówki czernicy *Vaccinium myrtillus* i stażem regeneracji: A – w borze świeżym, B – w borze mieszanym. Parametry funkcji zamieszczono w tabeli 1

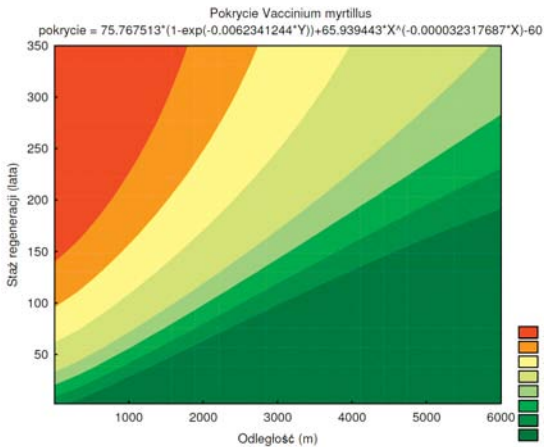
Fig. 5. Relationship between Vaccinium myrtillus cover and the forest persistence: A - for pine forest, B - for mixed pine forest. Function parameters – see table 1

Obserwowane, nieliniowe zależności między pokryciem *V. myrtillus* i odległością od ostoi oraz między pokryciem *V. myrtillus* i stażem regeneracji powodują, że łączne oddziaływanie obu zmiennych na wartości pokrycia *V. myrtillus* ma skomplikowany i odmienny w obu analizowanych typach zbiorowisk charakter (ryc. 6 i 7).



Ryc. 6. Model łącznego wpływu odległości od starego lasu i stażu regeneracji na pokrycie borówki czernicy w borach świeżych

*Fig. 6. The model of the joint influence of the distance from ancient forest and persistence of the forest stand on the *Vaccinium myrtillus* cover in pine forest*



Ryc. 7. Model łącznego wpływu odległości od starego lasu i stażu regeneracji na pokrycie borówki czernicy w borach mieszanych

*Fig. 7. The model of the joint influence of the distance from ancient forest and persistence of the forest stand on the *Vaccinium myrtillus* cover in mixed pine forest*

Z zaprezentowanych modeli wynika, że w bliskiej odległości od starego lasu (do ok. 500 m) borówka czernica wcześniej pojawia się i osiąga wysokie pokrycie w borach mieszanych. Przykładowo jej pokrycie wynosi ok. 30% na powierzchniach o stażu regeneracji 60-70 lat i ponad 50 % na powierzchniach o stażu ok. 150 lat. W borze sosnowym analogiczne pokrycie osiągnięte jest odpowiednio dopiero przy stażu ok. 170 i 270 lat, czyli około 100 lat później. Druga różnica dotyczy wpływu odległości od ostoi. Spadek pokrycia *V. myrtillus* wraz z odległością jest znacznie silniejszy w przypadku borów mieszanych niż borów świeżych. W borach świeżych o stażu regeneracji około 200 lat spadek pokrycia o 10% występuje w odległości ok. 3000 m. W borze mieszanym, w tej samej odległości spadek wynosi już ponad 30%.

Podsumowanie wyników i wnioski

1. Tempo rekolonizacji populacji *Vaccinium myrtillus* w borach sosnowych na gruntach porolnych jest bardzo powolne. Nawet w lasach o około 230-letnim stażu regeneracji widoczne są różnice w pokryciu tego gatunku w porównaniu ze starymi lasami.
2. W borach mieszanych rekolonizacja *Vaccinium myrtillus* przebiega szybciej niż w typowych borach sosnowych.
3. Istnieje zależność pokrycia *Vaccinium myrtillus* w lasach wtórnych i odległości regenerującego płatu od fragmentów starych lasów, w których gatunek ten mógł przetrwać, a następnie na powrót rozprzestrzeniać się.
4. Związek rozprzestrzenienia *Vaccinium myrtillus* z odległością od starego lasu ma złożony charakter, dlatego wskazanie funkcji opisującej tę zależność jest trudne. Wynika to prawdopodobnie ze zróżnicowania strumieni przenoszenia diaspor tego gatunku. Jest to gatunek wybitnie endozoochoryczny, a jego roznosiciele dzielą się na grupy o różnych możliwościach przemieszczania się.
5. Analizując pokrycie powierzchni przez *Vaccinium myrtillus* w poszczególnych kategoriach wyróżnionych zarówno pod względem stażu jak i odległości od starego lasu należy zwrócić szczególną uwagę nie tylko na wartości średnie, lecz przede wszystkim na przypadki stosunkowo wysokich wartości. Bowiem nawet w warunkach optymalnych pod względem stażu i odległości, w konkretnych przypadkach mogły zaistnieć sytuacje, na skutek których pokrycie *Vaccinium myrtillus* jest niższe. Mogą to być zniszczenia mechaniczne albo skutki pożaru, a także przyczyny biocenotyczne, w tym szczególnie zacinienie powierzchni przez podrost drzew lub krzewy. Niskie wartości pokrycia *Vaccinium myrtillus* w pewnych sytuacjach nie mają zatem większego znaczenia dla obserwowanych zależności, natomiast wysokie wartości są godne szczególnej uwagi.
6. Modele regeneracji borów i borów mieszanych dotyczące borówki czernicy, a także dane o innych gatunkach starych lasów (uwzględnione w omawianym opracowaniu, a tu nie prezentowane) wskazują, że rola wegetatywnego rozmnażania może być w przypadku wielu gatunków leśnych dominująca. Potwierdza to wcześniejsze doniesienia na ten temat (Ehrlen i Eriksson 1993; Hermy i Verheyen 2007).

Wnioski dla praktyki leśnej

1. Należy rozpatrzyć możliwość wspomagania regeneracji lasów wtórnych na gruntach porolnych przez introdukcję istotnych gatunków roślin, w pierwszej kolejności borówki czernicy w borach.
2. Konieczne jest zapewnienie odpowiednich warunków dla rozwoju tego gatunku (Głowacki 1999; Ihalainen i in. 2002; Kalinowski 2004). Na podstawie wyników badań przeprowadzonych w Szkocji przez Parlane i in. (2006) w pierwszej kolejności należy zadbać o optymalne warunki świetlne. W gospodarowaniu lasem należy także uwzględnić kontrolę liczebności zwierząt roślinożernych, które nie stanowią zagrożenia dla tego gatunku, a nawet mogą sprzyjać jego rozprzestrzenianiu, ale ich nadmierna presja może poważnie ograniczyć występowanie borówki (Nielsen i in. 2007).
3. Konieczne jest podjęcie programów badawczych, które odpowiedzą na pytania:
W jakim stopniu lasy wtórne wyraźnie ustępują pod względem przyrodniczym i gospodarczym (są mniej produktywne, bardziej narażone na gradacje fitofagów, itp.) starym lasom? W jaki sposób można przyspieszyć spontaniczną regenerację (rewitalizację) lasów porolnych? Czy rewitalizacja jest uzasadniona pod względem przyrodniczym i ekonomicznym? Jakie warunki są niezbędne dla rewitalizacji lasów poszczególnych typów? Jakie lasy i gdzie powinny być w pierwszej kolejności rewitalizowane? Jakie są praktyczne możliwości introdukowania lub wspomagania spontanicznego powrotu do fitocenozy lasów porolnych najważniejszych gatunków, stanowiących o regeneracji całego ekosystemu, w tym szczególnie borówki czernicy (*Vaccinium myrtillus*) i niektórych innych gatunków na siedliskach borów sosnowych?

Literatura

- Atlegrim O. 1989. Exclusion of birds from bilberry stands: Impact of insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia* 79: 136-139.
- Atlegrim O. 2005. Indirect effects of ant predation (Hymenoptera: Formicidae) on bilberry *Vaccinium myrtillus*. *European Journal of Entomology* 102: 175-180.
- Bossuyt B., Deckers J., Hermy M. 1999. A field methodology for assessing man-made disturbance in forest soils developed in loess. *Soil Use Management* 15: 14-20.
- Bossuyt B., Hermy M. 2000. Restoration of the understory layer of recent forest bordering ancient forest. *Applied Vegetation Science* 3: 43-50.
- De Frenne P., Baeten L., Graae B.J., Brunet J., Wulf M., Orczewska A., Kolb A., Jansen I., Jamoneau A., Jacquemyn H., Hermy M., Diekmann M., De Schrijver A., De Sanctis M., Decocq G., Cousins S. A. O., Verheyen K. 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests. *Journal of Ecology* 99: 600-609.
- Dzwonko Z. 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science* 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 Societatis Botanicorum Poloniae* 70: 71-77.

- 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.
- Dzwonko Z., Loster S. 1988. Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 76: 15-27.
- 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. 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195-204.
- Dzwonko Z., Loster S. 2001. Wskaźnikowe gatunki roślin starych lasów i ich znaczenie dla ochrony przyrody i kartografii roślinności. [w:] Roo-Zielińska E., Solon J. (red.) *Typologia zbiorowisk i kartografia roślinności w Polsce – rozważania nad stanem współczesnym*. *Prace Geograficzne* 178: 119-132.
- Ehrlén J., Eriksson, O. 1993. Toxicity – nonadaptive trait? *Oikos* 66: 107-113.
- Eriksson O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231-238.
- Fernandes-Calvo I.C., Obeso J.R. 2004. Growth, nutrient content, fruit production and herbivory in bilberry *Vaccinium myrtillus* L. along an altitudinal gradient. *Forestry* 77(3): 213-223.
- Gądziński Z. 1967. Warunki retencji wodnej w glebach leśnych. *Rocz. WSR, Poznań, Leśn.* 34 (8): 371-413.
- Głowacki S. 1999. Badania nad jagodziskami borówki czernicy (*Vaccinium myrtillus* L.) występującymi na terenie Nadleśnictwa Mielec. *Sylwan* 6: 29-38.
- Góras P., Orczewska A. 2007. Zróżnicowanie runa w lasach sosnowych posadzonych na gruntach porolnych i w starych lasach sosnowych na siedlisku boru mieszanego świeżego. *Przegląd Przyrodniczy* 18(1-2): 227-241.
- Grochowski W. 1976. *Uboczna produkcja leśna*. PWN, Warszawa.
- Harper J. 1977. *Population biology of plants*. Acad. Press, London, New Your, San Francisco.
- Hermý M., Honney O., Firkbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J.E. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Hermý M., Stieperaere H. 1981. An indirect gradient analysis of the ecological relationships between ancient and recent riverine woodlands to the south of Bruges (Flanders, Belgium). *Vegetatio* 44: 43-49.
- Hermý 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. *Ecological Research* 22: 361-371.
- Honnay O., Degroote B., Hermý M. 1998. Ancient-forest plant species in western Belgium: a species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany* 130: 139-154.
- Ihalainen M., Alho, J., Kolehmainen, O., Pukkala, T. 2002. Expert models for bilberry and cowberry yields in Finnish forests. *Forest Ecology and Management* 157: 15-22.
- Jäderlund A., Zackrisson O., Nilsson M. C. 1996. Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. *Journal of Chemical Ecology* 22: 973-986.
- Kalinowski M. 2004. Wpływ wieku drzewostanu sosnowego na wybrane cechy jagodzisk borówki czernicy (*Vaccinium myrtillus* L.). *Leśne Prace Badawcze* 2: 87-91.

- Karczewski J. 1962. Znaczenie borówki czernicy dla entomocenozy leśnej. *Folia Forestalia Polonica Ser. A* 9: 1-200.
- Kirby K.J. 2001. The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. *Forestry* 74(3): 219-229.
- Madej T. 1968. Studium nad mikotrofizmem wrzosowatych. *Folia Forestalia Polonica Ser. A* 14: 189-237.
- Matlack G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75: 1491-1502.
- Matuszkiewicz J.M., Kowalska A., Solon J., Degórski M., Kozłowska A., Roo-Zielińska E., Zawiska I., Wolski J. 2013a. Long-term evolution models of post-agricultural forests. *Prace Geograficzne* 240, 318 ss.
- Matuszkiewicz J.M., Kowalska A., Kozłowska A., Roo-Zielińska E., Solon J. 2013b. Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *Forest Ecology and Management* 310: 567-576.
- Nielsen A., Totland, Ø., Ohlson, M. 2007. The effect of forest management operations on population performance of *Vaccinium myrtillus* on a landscape-scale. *Basic and Applied Ecology* 8: 231-241.
- Orczewska A. 2004. Isolated forest remnants as refugia of ancient woodland flora. *Ecological Questions* 4: 91-98.
- Orczewska A. 2007. Znaczenie starych lasów w procesie renaturalizacji runa leśnego w lasach wtórnych pochodzenia porolnego. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej* 9 (2/3): 356-369.
- Orczewska A. 2009a. Age and Origin of Forests in South-western Poland and their Importance for Ecological Studies in Man-dominated Landscapes. *Landscape Research* 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 Ecology* 204 (1): 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 Ecology and Management* 258 (5): 794-803.
- Orczewska A. 2010a. Colonization capacity of herb woodland species in fertile, recent alder woods adjacent to ancient forest sites. *Polish Journal of Ecology* 58: 297-310.
- Orczewska A. 2010b. 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. 2010c. Odtwarzanie się roślinności runa we wtórnych lasach olszowych powstałych na gruntach porolnych w południowo-zachodniej Polsce. *Acta Botanica Silesiaca* 5: 5-26.
- Orczewska A., Fernes M. 2011. Migration of herb layer species into the poorest post-agricultural pine woods adjacent to ancient pine forests. *Polish Journal of Ecology* 59: 113-123.
- Parlane S., Sunners R.W., Cowie N.R., van Gardingen P.R. 2006. Management proposals for bilberry in Scots pine woodland. *Forest Ecology and Management* 222: 272-278.

- 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. *Biological Conservation* 11: 223-236.
- Peterken G.F. 1996. *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions.* Cambridge University Press, Cambridge, 522 ss.
- Petersen P.M. 1994. Flora, vegetation, and soil in broadleaved ancient and planted woodland, and scrub on Rønøes. Denmark. *Nordic Journal of Botany* 14: 693-709.
- Rackham O. 1980. *Ancient woodland its history, vegetation and uses in England.* Arnold, London, 402 ss.
- Schaumann F., Heinken T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora* 197: 370-378.
- Tolvanen A., Laine K. 1997. Effects of reproduction and artificial herbivory on vegetative growth and resource levels in deciduous and evergreen dwarf shrubs. *Canadian Journal of Botany* 75: 656-666.
- Tomanek J. 1997. *Botanika leśna.* Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- Wójcik Z. 1991. The vegetation of forest islands in the agricultural landscape of the Jorka river reception basin in the Masurian Lakeland (North-eastern part of Poland). *Ekologia Polska* 39 (4): 437-479.
- Wójcik Z., Wasilowska A. 1995. The vegetation of the transition zones between islands and cultivated fields. *Ekologia polska* 43 (1-2): 7-50.
- Wulf M. 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *Journal of Vegetation Science* 8: 635-642.

Jan Marek Matuszkiewicz, Jerzy Solon, Anna Kowalska
Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania,
Polska Akademia Nauk, Warszawa,
jan.mat@twarda.pan.pl