

## Sezonowe zmiany stanu biomasy w runie lasu grądowego *Stellario holostea-Carpinetum betuli*

Seasonal changes in the understorey biomass of an oak-hornbeam forest  
*Stellario holostea-Carpinetum betuli*

Mateusz Rawlik<sup>1</sup>, Andrzej M. Jagodziński<sup>1,2</sup>✉, Sławomir Janyszek<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Uniwersytet Przyrodniczy, Katedra Łowiectwa i Ochrony Lasu, Zakład Ochrony Lasu, ul. Wojska Polskiego 71C, 60-625 Poznań, <sup>2</sup> Instytut Dendrologii PAN, ul. Parkowa 5, 62-035 Kórnik; <sup>3</sup> Uniwersytet Przyrodniczy, Katedra Botaniki, ul. Wojska Polskiego 71C, 60-625 Poznań

✉ Tel.: +48 61 8170033; fax: +48 61 8170166; e-mail: amj@man.poznan.pl

**Abstract.** We studied seasonal changes in the understorey biomass of an oak-hornbeam forest association *Stellario holostea-Carpinetum betuli*. Samples were collected weekly during the most active period of growth of the herbaceous layer (April–May 2010), and every two weeks for the remainder of the growing season (June–October). Quadrates of 0.36 m<sup>2</sup> were sampled from 7–9 randomly selected locations within the plant community. The plants harvested were separated by species, then oven-dried and weighed. We found statistically significant differences in aboveground understorey biomass over the periods of biomass harvesting. For example, the average plant biomass (produced in 2010 and previous years) was smallest on March 20<sup>th</sup> (40.6 kg/ha), whereas the biomass was greatest on May 15<sup>th</sup> (393.8 kg/ha). The mean biomass of the understorey vegetation during spring was 324.1 kg/ha, while the mean biomass for summer and early autumn was 108 kg/ha. The smallest plant biomass (produced during 2010) was on March 20<sup>th</sup> (18.3 kg/ha) and the largest on May 15<sup>th</sup> (378.4 kg/ha). Only a few herbaceous species dominated the total community biomass production. For example, from March 20<sup>th</sup> to May 29<sup>th</sup> the biomass of *Anemone nemorosa* was the highest at ca. 74% of total understorey herbaceous plant biomass, while *Ficaria verna* was second with 8%. During the next harvesting period (June–October) *Galeobdolon luteum* and *Galium odoratum* comprised 53.2% of total plant biomass harvested. It is evident that the highest biomass production is during the spring when the geophytes develop.

**Key words:** plant biomass, understorey, oak-hornbeam forest association, geophytes, seasonal changes.

### 1. Wstęp

Żyzne lasy liściaste z bogatym runem stanowiły w przeszłości dominujący typ roślinności na terytorium Polski (Matuszkiewicz et al. 1995). W lasach grądowych porastających urodzajne gleby warstwa runa leśnego jest szczególnie bogata w gatunki. Rośliny runa lasów grądowych wykształciły specyficzne strategie umożliwiające przetrwanie im w warunkach silnej presji konkurencyjnej. Szczególnym czynnikiem limitującym występowanie gatunków w tej warstwie lasu jest światło. W ekosystemach leśnych strefy umiarkowanej, gdzie drzewa liściaste zrzucają aparat asymilacyjny na okres zimy, dostępność światła do dna lasu jest ograniczona przez znaczną część sezonu wegetacyjnego. To właśnie dostępność światła do dna lasu ma decydujący wpływ na wzrost i rozwój roślin runa, a co za tym idzie, biomasa

części nadziemnych roślin zielnych jest ściśle skorelowana z dostępnością światła w dnie lasu, czyli z określoną obecnością liści na drzewach.

W badaniach obejmujących produkcję biomasy w ekosystemach leśnych udział runa jest najczęściej pomijany. Choć runo leśne nie ma większego znaczenia gospodarczego, to ze względu na szybki rozwój w okresie, gdy drzewa nie prowadzą jeszcze asymilacji, odgrywa ono ważną rolę w obiegu pierwiastków (Zak et al. 1990; Christensen i Gilliam 2003).

Badania obejmujące zmienność produkcji biomasy runa leśnego w ciągu okresu wegetacyjnego realizowane były bardzo rzadko. Na przykład badania produktywności różnych ekosystemów na szeroką skalę przeprowadzono w ramach Międzynarodowego Programu Biologicznego w latach 1964–1973 (Andrzejewska 2004). Kaźmierczakowa (1971) prowadziła doświadczenia w

rezerwatach Kwiatówka i Lipny Dół na Wyżynie Małopolskiej w dwóch zbiorowiskach: świetlistej dąbrowie oraz łące niskim. W większości przypadków odstęp między kolejnymi zbiorami prób wynosił 30 do 50 dni, co utrudnia analizę zmian stanu biomasy roślin runa w trakcie sezonu wegetacyjnego (Kaźmierczakowa 1971). Runo łąki badane było pod względem stanu biomasy oraz produkcji pierwotnej netto także przez Banasik (1978). Autorka wykorzystwała, podobnie jak Kaźmierczakowa (1971), metodę poletek wzorcowych, które były trwale oznaczone w terenie przez czas trwania badań i z których nie zbierano materiału. Służyły one jako odniesienie do wyznaczania miejsc, z których zbierano materiał roślinny. Banasik i Jankowska (1978) prowadziły badania produkcji runa lasu łąkowego metodą Traczyka w rezerwacie Lipówka w Puszczy Niepołomickiej w dwóch zespołach leśnych: *Tilio-Carpinetum stachyetosum* w facjach z *Corydalis cava* i *Ficaria verna* oraz w płacie przejściowym łąki między *T.-C. stachyetosum* a *T.-C. typicum*. Natomiast badania Parzych i Sobisza (2010), wykonane w Słowińskim Parku Narodowym, obejmowały dwa zbiorowiska leśne, zaklasyfikowane do zespołów *Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis* oraz *Empetro nigri-Pinetum*. Mimo iż badania te prowadzono na ubogich siedliskach występujących na glebach bielcowych, to jednak otrzymane wyniki produkcji rocznej runa są najwyższe spośród wymienionych prac.

Celem pracy było określenie sezonowych zmian stanu biomasy runa leśnego w zbiorowisku łąkowym, określenie udziału poszczególnych gatunków roślin w tworzeniu ogólnej biomasy runa oraz poznanie zmian biomasy roślin poszczególnych gatunków w trakcie sezonu wegetacyjnego.

## 2. Materiał i metody

### Teren badań

Jako obszar badań wybrano las liściasty w Nadleśnictwie Różańsko. Nadleśnictwo to położone jest w północno-zachodniej części Polski (RDLP w Szczecinie). Według regionalizacji przyrodniczo-leśnej, opartej na podstawach ekologiczno-fizjograficznych, omawiany obszar należy do Krainy Bałtyckiej (I), Dzielnicy Pojezierza Wałęcko-Myśliborskiego (I.3) i Mezoregionu Równiny Gorzowskiej (I.3.b) (Trampler et al. 1990). Według Kondrackiego (2002) omawiany obszar leży w Podprowincji Pojezierza Południowobałtyckiego, Makroregionie Pojezierza Południowopomorskiego, Mezoregionie Równiny Gorzowskiej. Administracyjnie Nadleśnictwo położone jest na terenie dwóch woje-

wództw: zachodniopomorskiego i lubuskiego. Powierzchnia omawianego fragmentu lasu wynosi około 12 ha (współrzędne geograficzne środka badanego obszaru: 52°52'30" N, 14°45'22" E). Badany łąk stanowi fragment kompleksu leśnego odizolowanego przez użytki rolnicze i drzewostany sosnowe.

### Klasyfikacja fitosocjologiczna zbiorowiska

Określenia przynależności zbiorowiska roślinnego do zespołu roślinnego dokonano na podstawie zdjęć fitosocjologicznych wykonanych 12 czerwca 2010 roku (tab. 1). Na powierzchni badawczej wykonano 9 zdjęć fitosocjologicznych, które odzwierciedlają różne postacie zbiorowisk łąkowych. Opisując pokrycie powierzchni przez każdy gatunek, zastosowano skalę ilościowości Braun-Blanqueta w modyfikacji Barkmanna. Klasyfikację syntaksonomiczną przyjęto za Matuszkiewiczem (2007), a nazewnictwo roślin przyjęto za Rutkowskim (2006).

### Zbiór roślin

Stan biomasy roślin runa określano na podstawie bezpośredniego pomiaru materiału roślinnego zebranego z powierzchni próbnych (Catchpole, Wheeler 1992). Pojedyncza próba obejmowała zbiór roślin z powierzchni ograniczonej metalową ramką w kształcie kwadratu o wymiarach  $0,6 \times 0,6$  m ( $0,36$  m<sup>2</sup>). W każdym terminie materiał roślinny zbierano z 7–9 losowo rozmieszczonych ramek (powtórzeń), we względnie jednorodnych warunkach topograficznych, każdorazowo zaznaczając miejsce poboru roślin na uproszczonej mapie i unikając nakładania się miejsc zbioru roślin w kolejnych terminach. Podczas lokalizacji prób w terenie unikano wydeptanych ścieżek, zwartych kęp odnowień buka oraz stert martwych gałęzi czy buchtowisk dzików. Z fragmentu runa ograniczonego metalową ramką zbierano rośliny runa, siewki drzew oraz młode drzewka (do wysokości 0,5 m), które ścinano nożyczkami przy powierzchni gleby. W przypadku roślin, które częściowo wyrastały poza ramkę, a zakorzenione były wewnątrz ramki, do próby zaliczano całą roślinę, natomiast w przypadku, gdy jakkolwiek część rośliny wkraczała w obszar ramki, a zakorzeniona była poza ramką, nie brano jej do próby. U roślin, których pędy przezimowały i pochodziły z poprzednich sezonów wegetacyjnych, odzielano pędy pochodzące z przyrostu we wcześniejszych sezonach wegetacyjnych od tych, które przyrosły w sezonie, w którym zbierano rośliny. Podziału na gatunki, pędy zeszłoroczne i tegoroczne roślin dokonywano w terenie, wkładając każdą kategorię rośliny z każdej próby do osobnej koperty. Koperty opisywane były miejscem zbioru, datą zbioru, gatunkiem rośliny,

**Tabela 1.** Tabela fitosocjologiczna sporządzona dla grądu *Stellario holosteae-Carpinetum betuli*. Kolumny w tabeli oznaczone literami oznaczają różne postacie płatów grądowych: A – postać młodociana, B – postać typowa, C – postać z dominacją *Fagus sylvatica*.

Table 1. Phytosociological table for oak-hornbeam forest *Stellario holosteae-Carpinetum betuli*. The columns in the table marked with letters represent different forms of oak-hornbeam patches: A – juvenile form, B – typical form, C – a form with *Fagus sylvatica* dominance.

	A	B						C		Liczba wystąpień / No of occurrences	Stalność / Constancy	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Nr kolejny zdjęcia / Succesive no. of relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Nr zdjęcia w terenie / Relevé no.	8	3	6	1	9	4	5	7	2			
Data / Date: d/m/y	12-06-2010											
Ekspozycja / Exposure	-	-	-	E	-	-	-	-	-			
Nachylenie / Slope	-	-	-	zn	-	-	-	-	-			
Zwarcie koron drzew (warstwa a) w % Cover of tree layer (a) in %	80	95	90	90	80	90	95	70	95			
Zwarcie koron drzew (warstwa a1) w % Cover of tree layer (a1) in %	70	80	80	40	30	40	85	65	40			
Zwarcie koron drzew (warstwa a2) w % Cover of tree layer (a2) in %	30	25	15	60	60	60	20	20	60			
Zwarcie podszytu (warstwa b) w % Cover of shrub layer (b) in %	5	5	zn	5	zn	zn	5	0	zn			
Pokrycie runa (warstwa c) w % Cover of herb layer (c) in %	65	25	30	30	60	35	40	60	40			
Pokrycie mchów (warstwa d) w % Cover of moss layer (d) in %	0	zn	0	0	5	5	0	5	0			
Powierzchnia zdjęcia w m <sup>2</sup> / Area of relevé in m <sup>2</sup>	400	500	500	500	600	300	500	300	500			
Liczba gatunków / No. of species in relevé	22	13	23	11	26	24	20	25	23			
<b>Ch. All. <i>Carpinion betuli</i> (lok. Ch. Ass. <i>Stellario-Carpinetum</i>)</b>												
<i>Carpinus betulus</i>	a1	.	2b.3	3.3	.	2a.3	.	3.3	.	.	4	II
<i>Carpinus betulus</i>	a2	1.2	.	.	2b.1	3.3	+2	2b.3	.	.	5	III
<i>Carpinus betulus</i>	b	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1	I
<i>Carpinus betulus</i> s.	.	.	r	.	.	r	.	.	.	.	2	I
<i>Corylus avellana</i> juv.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
<i>Tilia cordata</i>	a1	.	.	.	.	.	2b.3	.	.	.	1	I
<i>Tilia cordata</i>	b	.	.	.	.	.	r	.	.	.	1	I
<b>Ch. All. <i>Fagion sylvaticae</i></b>												
<i>Fagus sylvatica</i>	a1	.	3.4	3.3	2b.3	2a.3	3.3	3.3	4.3	3.4	8	IV
<i>Fagus sylvatica</i>	a2	2b.3	3.3	2b.3	2b.1	2b.3	1.1	2b.3	2b.3	4.4	9	V
<i>Fagus sylvatica</i>	b	2a.3	2a.3	+	2a.2	+	+	1.3	.	+	8	IV
<i>Fagus sylvatica</i> juv.	.	.	.	.	1.1	r	.	.	1.1	.	3	II
<i>Fagus sylvatica</i> s.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9	V
<i>Melica uniflora</i>	.	.	.	+2	2a.3	+2	+2	2a.3	+3		6	III
<b>Ch. Cl. <i>Quercu-Fagetea</i>, *)Ch. O. <i>Fagetalia sylvaticae</i></b>												
<i>Anemone nemorosa</i>	2a.1	2a.1	2a.1	2b.1	1.1	2a.1	2a.1	1.1	2a.1		9	V
* <i>Galeobdolon luteum</i>	2a.1	1.2	2b.1	+3	3.1	2b.1	2b.1	2b.1	2b.1		9	V
* <i>Galium odoratum</i>	+2	+2	2a.3	.	2a.3	+3	2a.3	3.3	2a.3		8	IV
* <i>Acer pseudoplatanus</i>	a1	2b.3	.	.	.	1.3	.	.	2a.1		3	II
* <i>Acer pseudoplatanus</i>	a2	2a.3	.	.	2b.3	2b.3	4.3	1.2	.	2a.1	6	III
* <i>Acer pseudoplatanus</i>	b	+	.	.	+	+	.	.	.	.	3	II
* <i>Acer pseudoplatanus</i> juv.	+	+	r	r	1.1	r	+	+	+	+	9	V
* <i>Acer pseudoplatanus</i> s.	1.1	2m.1	+	2m.1	+	2m.1	2m.1	.	2m.1		8	IV
* <i>Polygonatum multiflorum</i>	1.1	+2	+2	+2	+2	1.1	+2	+2	+2	+2	9	V

* <i>Mercurialis perennis</i>		2a.3	.	1.3	r.2	1.2	+2	+2	.	.	6	III
<i>Fraxinus excelsior</i>	a1	3.3	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
<i>Fraxinus excelsior</i>	a2	.	.	.	.	.	.	.	.	+2	1	I
<i>Fraxinus excelsior</i> s.		.	+2	r	.	+	.	.	.	+2	4	II
* <i>Dryopteris filix-mas</i>		.	r	.	+	+2	r	.	+	r	6	III
* <i>Milium effusum</i>		+	.	.	.	+2	+	+2	r	+	6	III
* <i>Viola reichenbachiana</i>		.	.	1.2	.	1.2	r	+	+2	+	6	III
* <i>Pulmonaria officinalis</i>		1.1	.	+	.	+	.	+	+	+	6	III
* <i>Carex sylvatica</i>		.	.	.	.	+2	r	r	+2	r	5	III
<i>Fraxinus excelsior</i> juv.		.	+	+	.	2a.1	.	r	+2	.	5	III
<i>Hepatica nobilis</i>		+	.	r	.	.	+	.	+	+	5	III
* <i>Atrichum undulatum</i>	d	.	+2	.	.	1.3	1.3	.	1.3	.	4	II
* <i>Prunus padus</i>		+	.	.	.	+2	.	.	r	.	3	II
* <i>Paris quadrifolia</i>		+	.	+2	.	.	.	+2	.	.	3	II
* <i>Adoxa moschatellina</i>		.	.	r	.	+	+	.	.	+	4	II
* <i>Carex remota</i>		.	.	.	.	+	.	r	.	r	3	II
* <i>Ranunculus lanuginosus</i>		r	.	r	.	+	.	.	.	.	3	II

#### Gatunki towarzyszące – Accompanying species

<i>Quercus robur</i>	a1	.	3.4	2b.3	2b.3	3.3	.	.	.	.	4	II
<i>Quercus robur</i> s.		.	r	.	.	.	.	.	.	.	1	I
<i>Athyrium filix-femina</i>		.	.	+2	.	.	+2	+	.	+3	4	II
<i>Moehringia trinervia</i>		.	.	.	r	+2	r	.	.	r	4	II
<i>Maianthemum bifolium</i>		.	.	.	.	+	.	+2	r	.	3	II
<i>Deschampsia caespitosa</i>		.	.	r	.	.	r	.	r	.	3	II
<i>Larix decidua</i>	a1	1.3	.	.	.	.	.	.	1.3	.	2	I
<i>Larix decidua</i> s.		.	r	.	.	.	.	.	.	r	2	I

#### Ch. Cl. *Quercus-Fagetea*, \*) Ch. O. *Fagetalia sylvaticae*

*Acer platanoides* juv. 3 (r); *Aegopodium podagraria* 1 (3), 8 (3); *Brachypodium sylvaticum* 3 (r); *Carex digitata* 6 (+), 7 (+);

\**Circaea lutetiana* 3 (+), 9 (+); \**Ficaria verna* 3 (+); \**Phyteuma spicatum* 8 (+); \**Stachys sylvatica* 1 (2a), 5 (r);

\**Ulmus glabra* a2 3 (+); *Ulmus laevis* a2 5 (1); *U. laevis* juv. 5 (r), 8 (r);

#### Gatunki towarzyszące / Accompanying species

*Dryopteris carthusiana* 6 (+); *Hedera helix* 1 (1); *Mycelis muralis* 1 (+); *Oxalis acetosella* 7 (+), 9 (+); *Plagiomnium affine* d 6 (+);

*Plagiomnium punctatum* d 6 (+); *Pohlia nutans* d 2 (+); *Polytrichum formosum* d 6 (+); *Populus tremula* juv. 1 (r), 8 (+); *Prunus serotina* 8 (r); *Sambucus nigra* 5 (+), 9 (r).

ewentualnym komentarzem oraz numerem próby (ramki), z której została zebrana. W okresie intensywnego rozwoju roślin runa (kwiecień i maj) zbioru materiału dokonywano w odstępach tygodniowych, przez pozostałą część sezonu wegetacyjnego materiał zbierano co dwa tygodnie. Pierwszy termin zbioru przypadł na 20 marca, ostatni na 2 października 2010 roku, w sumie dokonano zbioru materiału roślinnego w 19 terminach.

#### Prace laboratoryjne

Zebrany materiał przewożony był do Instytutu Dendrologii Polskiej Akademii Nauk w Kórniku, gdzie był suszony bezpośrednio po dokonaniu zbioru w temperaturze 65°C do stałej masy (co najmniej 7 dni) w suszarkach z wymuszonym obiegiem powietrza (ULE 600; Memmert GmbH+Co.KG, Niemcy). Przed każdym

pomiarem masy, materiał roślinny wkładany był do suszarki, by uniknąć ewentualnego jej zwiększenia na skutek pochłaniania pary wodnej z powietrza.

Pomiaru masy dokonywano z dokładnością do 0,001 g za pomocą wagi BP 210 S (Sartorius, Göttingen, Niemcy; <http://www.sartorius.dataweigh.com>) oraz wagi Mettler Toledo PG 1003-S (<http://www.mt.com>). Pomiar obejmował masę sumaryczną osobników danego gatunku z każdej spośród zebranych prób oddzielnie.

#### Analizy statystyczne

Różnice statystyczne masy roślin w analizowanych terminach zbioru określono za pomocą analizy wariancji (ANOVA), a średnie porównano za pomocą testu Tukeya. Błąd standardowy określono w tekście skrótem SE. Masę roślin poszczególnych gatunków w danym

terminie odnoszono do całkowitej masy roślin z wszystkich prób zebranych w danym terminie. Jeżeli dany gatunek nie występował we wszystkich próbach, to przy obliczaniu średniego stanu biomasy przyjmowano masę osobników tego gatunku w danej próbie jako wynoszącą 0 kg/ha. Wszystkie analizy statystyczne wykonano w programie JMP (SAS Institute, Cary, NC, USA; www.sas.com).

### 3. Wyniki

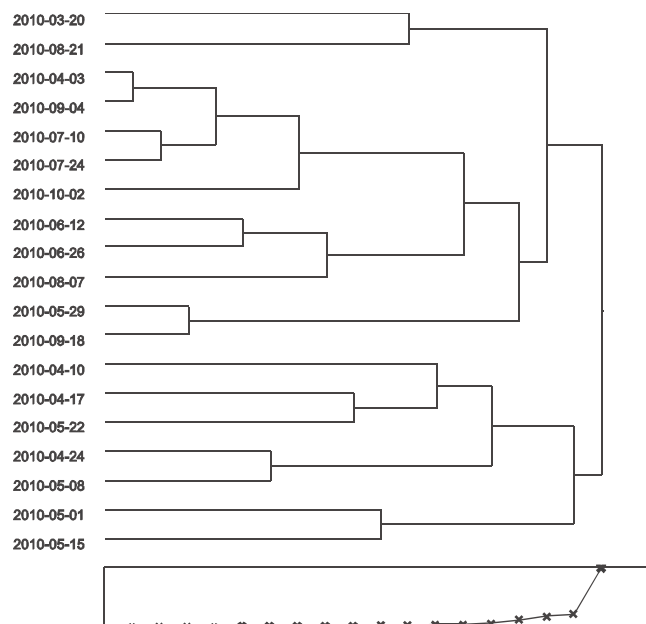
#### Stosunki fitosocjologiczne

Na podstawie wykonanych zdjęć fitosocjologicznych obszar badań zaklasyfikowano do grądu subatlantyckiego w wariacie typowym *Stellario holostea-Carpinetum typicum* Oberd. 1957 (tab. 1). W badanym zbiorowisku brak było gatunków charakterystycznych w ścisłym sensie dla zbiorowisk grądowych. Decydującą rolę w zakwalifikowaniu badanej powierzchni do zespołu *Stellario-Carpinetum* ma znaczny udział ilościowy *Carpinus betulus*. Gatunkiem charakterystycznym dla grądu jest występująca nielicznie, choć rozmieszczona na całej badanej powierzchni, *Tilia cordata*. W całym drzewostanie zaznaczył się znaczny udział *Fagus sylvatica*,

gatunek ten jednak wykazuje małą wierność fitosocjologiczną i możliwe jest jego przechodzenie z buczyn. Udział buka zaznacza się szczególnie na Pomorzu, gdzie zlokalizowana jest powierzchnia badawcza. W zdjęciach fitosocjologicznych wykonanych w grądzie gatunkami o największej stałości były: *Anemone nemorosa*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum* oraz *Polygonatum multiflorum* (tab. 1). Udział *C. betulus* decyduje o przynależności fitocenozy do zespołu *Stellario holostea-Carpinetum betuli*. Stwierdzono znaczny udział siewek i młodych osobników *Acer pseudo-platanus*. Udział mchów w runie był niewielki.

#### Zmiany stanu biomasy roślin w zbiorowisku grądowym

Średni stan biomasy roślin, powstałej w bieżącym sezonie wegetacyjnym i w latach ubiegłych, wyniósł w analizowanym zbiorowisku grądowym 187,6 kg/ha ( $\pm 25,9$ ). Najmniejszą biomasę roślin odnotowano 20 marca (40,6 kg/ha), największą natomiast 15 maja (393,8 kg/ha). Stwierdzono statystycznie istotne różnice biomasy pomiędzy terminami, w których dokonywano zbioru, zarówno jeśli chodzi o biomasę roślin powstałą w badanym sezonie wegetacyjnym, jak i w latach poprzednich ( $p < 0,0001$ ; tab. 2). Na podstawie dendro-



**Rycina 1. Dendrogram wykreślony na podstawie średnich stanów biomasy roślin (kg/ha; biomasa wytworzona w 2010 roku i w latach poprzednich) w zbiorowisku grądowym w różnych terminach zbioru materiału roślinnego. Rysunek pod dendrogramem przedstawia punkty dla każdej wyróżnionej grupy terminów. Odległości i nachylenia odcinków między punktami wskazują na dystans pomiędzy grupami.**

Figure 1. Dendrogram based on average plant biomass (kg/ha; biomass produced in 2010 and previous years) in the oak-hornbeam forest community at various dates of biomass harvesting. The figure below the dendrogram shows points for each period group; distance and slope between points indicates the distance between groups.

**Tabela 2. Średnia masa roślin wszystkich gatunków (kg/ha; ±SE) oraz współczynnik zmienności (CV; %). Przedstawione dane obejmują masę roślin zielnych i drzewiastych (biomasa wytworzona w roku 2010 i w latach poprzednich). Analizę wariancji (ANOVA  $P > F$ ) wykonano w celu określenia istotności różnic pomiędzy analizowanymi terminami. Test Tukeya wykonano w celu scharakteryzowania wzajemnych różnic pomiędzy średnimi porównywanych grup; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic pomiędzy próbkami.**

Table 2. Mean biomass of all plant species (kg d.m./ha; SE) and coefficients of variation (CV; %). The data presented include biomass of woody and herbaceous plants produced in the year 2010 and previous years. Analysis of variance (ANOVA,  $P > F$ ) was performed to determine the significance of differences among periods of biomass harvesting. Tukey's test was used to characterize the differences among means; same letters indicate no statistically significant differences among means.

Data zbioru Date of biomass harvesting	Dzień roku Day of year	Liczba prób No of samples	Średnia masa roślin (kg/ha) Mean plant biomass (kg/ha)	SE	CV (%)
2010.03.20	79	7	40,6 f	7,5	48,6
2010.04.03	93	7	106,1 cdef	24,7	61,6
2010.04.10	100	8	269,5 abcde	39,2	41,2
2010.04.17	107	7	304,1 abcd	59,4	51,7
2010.04.24	114	7	323,4 abc	49,4	40,4
2010.05.01	121	7	372,2 ab	63,3	45,0
2010.05.08	128	8	315,9 abc	35,4	31,7
2010.05.15	135	7	393,8 a	50,5	33,9
2010.05.22	142	8	289,7 abcd	42,2	41,3
2010.05.29	149	7	153,0 bcdef	14,6	25,3
2010.06.12	163	8	129,0 cdef	35,6	77,9
2010.06.26	177	9	122,9 cdef	65,6	160,0
2010.07.10	191	8	102,2 cdef	32,3	89,4
2010.07.24	205	8	102,6 cdef	29,7	82,0
2010.08.07	219	8	114,5 cdef	55,8	137,9
2010.08.21	233	8	65,7 ef	29,8	128,2
2010.09.04	247	8	106,4 cdef	38,1	101,2
2010.09.18	261	8	157,7 bcdef	63,0	112,9
2010.10.02	275	8	95,4 def	21,6	64,2
ANOVA			<i>F</i>	<i>P</i>	
<i>P &gt; F</i>			6,4626	<0,0001	

gramu opracowanego za pomocą hierarchicznej metody Warda wykazano, że analizowane terminy zbioru biomasy różnicują się na dwie wyraźne grupy – pierwsza z nich obejmuje 7 terminów: 10.04, 17.04, 24.04, 01.05, 08.05, 15.05, 22.05, natomiast druga grupa obejmuje wszystkie pozostałe terminy (12) zbioru materiału roślinnego (ryc. 1). Średni stan biomasy roślin w grupie I wynosił 324,1 kg/ha ( $\pm 16,8$ ) i wahał się od 269,5 kg/ha (10 kwietnia) do 393,8 kg/ha (15 maja). Średni współczynnik zmienności analizowanej cechy wynosi 16,8%. Średni stan biomasy w grupie II wynosił 108 kg/ha ( $\pm 9,4$ ) i wahał się w przedziale od 40,6 kg/ha (20 marca) do 157,7 kg/ha (18 września). Średni współczynnik zmienności analizowanej cechy jest blisko dwukrotnie wyższy niż w grupie I i wynosi 30,3%.

W zbiorowisku grądowym stwierdzono statystycznie istotne różnice biomasy roślin tegorocznych pomiędzy terminami, w których dokonywano zbioru roślin ( $p < 0,0001$ ; tab. 3). Średnia masa roślin tegorocznych, obliczona na podstawie danych ze wszystkich terminów zbioru materiału, wyniosła 169 kg/ha ( $\pm 12$ ). Najmniejszą średnią biomasa roślin stwierdzono 20 marca (18,3 kg/ha), największą zaś 15 maja (378,4 kg/ha). Współczynniki zmienności stanu biomasy w analizowanych terminach zbioru różniły się znacznie – najmniejszy współczynnik zmienności stwierdzono 29 maja (25%), najwyższy natomiast – 26 czerwca (161%).

**Tabela 3. Średnia masa roślin wszystkich gatunków (kg/ha; ±SE) oraz współczynniki zmienności (CV; %). Przedstawione dane obejmują masy roślin zielnych i drzewiastych (biomasa wytworzona w roku 2010). Analizę wariancji (ANOVA,  $P > F$ ) wykonano w celu określenia istotności różnic pomiędzy analizowanymi terminami. Test Tukeya wykonano w celu scharakteryzowania wzajemnych różnic pomiędzy średnimi porównywanych grup; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic pomiędzy próbkami.**

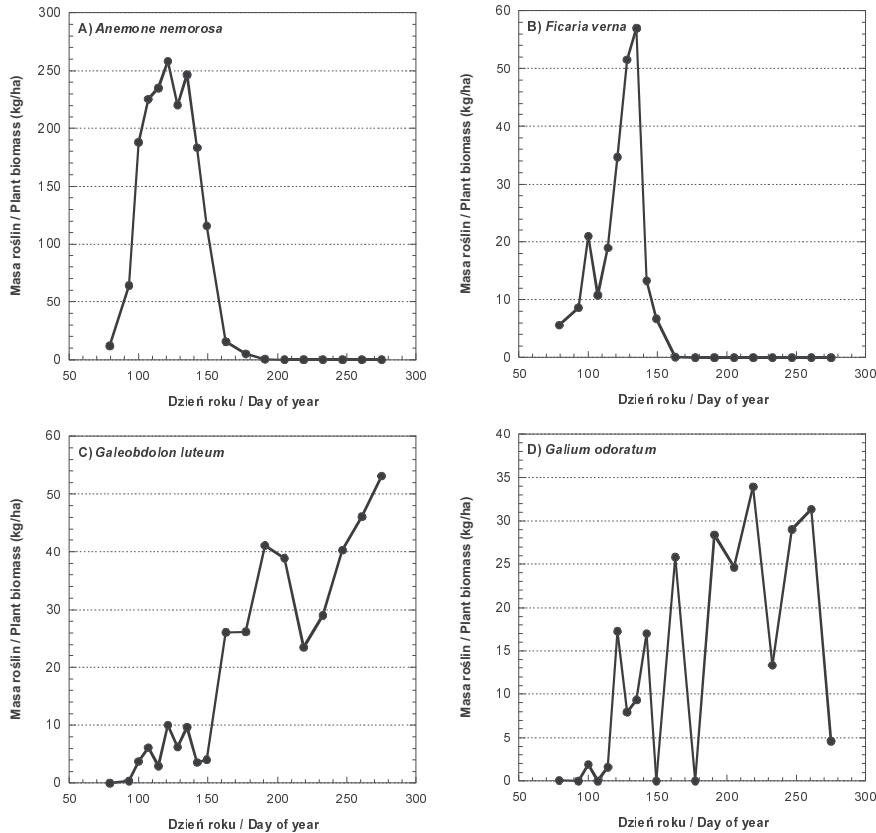
Table 3. Mean biomass of all plant species (kg d.m./ha; SE) and coefficients of variation (CV; %). The data presented include biomass of woody and herbaceous plants produced in the year 2010. Analysis of variance (ANOVA,  $P > F$ ) was performed to determine the significance of differences among periods of biomass harvesting. Tukey's test was used to characterize the differences among means; same letters indicate no statistically significant differences among means.

Data zbioru Date of biomass harvesting	Dzień roku Day of year	Liczba prób No of samples	Masa roślin tegorocznych (kg/ha) Biomass of plants produced in 2010 (kg/ha)			SE	CV (%)	
			min	max	średnia / mean			
			2010.03.20	79	7			10,0
2010.04.03	93	7	29,0	168,6	85,6 efg	21,3	65,9	
2010.04.10	100	8	118,1	348,3	221,5 abcdefg	32,7	41,8	
2010.04.17	107	7	112,0	475,3	271,9 abcde	44,0	42,8	
2010.04.24	114	7	139,3	452,6	298,6 abcd	42,8	37,9	
2010.05.01	121	7	166,0	559,0	342,7 ab	51,9	40,1	
2010.05.08	128	8	212,1	473,3	304,9 abc	34,4	32,0	
2010.05.15	135	7	258,4	544,3	378,4 a	46,9	32,8	
2010.05.22	142	8	113,6	395,1	256,8 abcdef	35,8	39,5	
2010.05.29	149	7	98,6	195,2	148,0 bcdefg	14,1	25,2	
2010.06.12	163	8	21,8	271,4	115,0 cdefg	32,5	79,9	
2010.06.26	177	9	9,4	603,2	121,8 cdefg	65,6	161,6	
2010.07.10	191	8	8,8	235,6	98,1 defg	32,5	93,6	
2010.07.24	205	8	11,1	249,5	100,7 defg	29,6	83,2	
2010.08.07	219	8	11,0	487,0	111,1 cdefg	56,0	142,6	
2010.08.21	233	8	6,4	257,7	64,7 fg	29,5	128,9	
2010.09.04	247	8	14,5	349,4	101,3 defg	37,1	103,6	
2010.09.18	261	8	1,2	441,5	131,2 cdefg	53,9	116,2	
2010.10.02	275	8	1,3	201,9	91,3 efg	22,0	68,1	
ANOVA						<i>F</i>	<i>P</i>	
$P > F$						6,7145	<0,0001	

### Zmiany biomasy gatunków runa

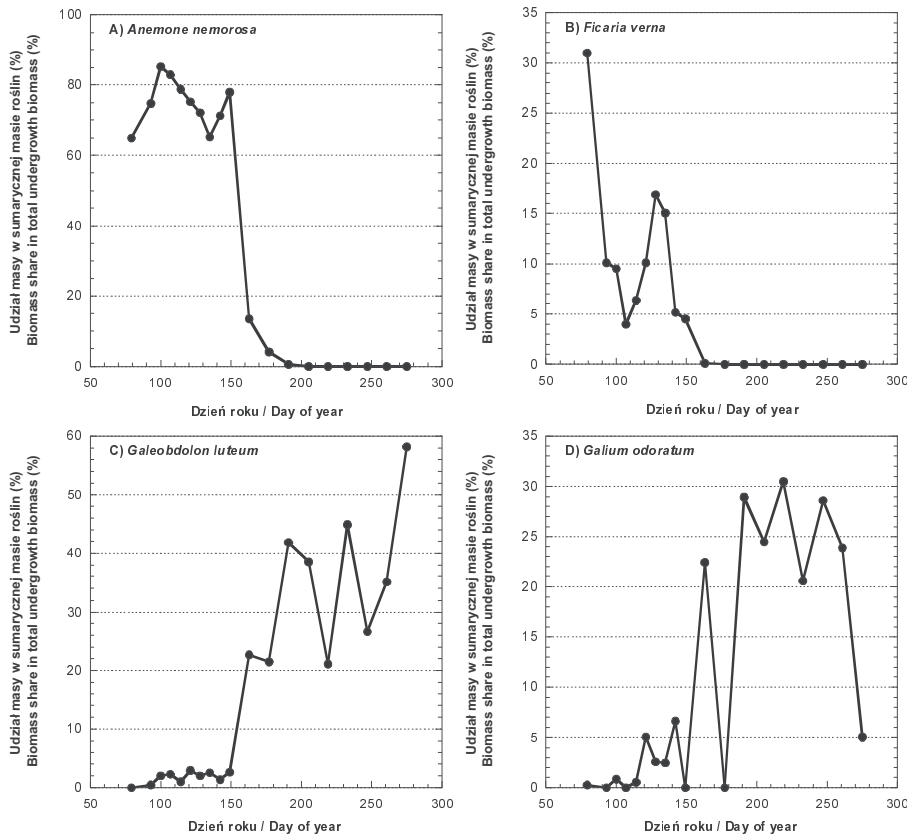
Analiza udziału poszczególnych gatunków roślin w biomacie runa grądu wskazuje na dominację zaledwie kilku gatunków roślin (tab. 4). W pierwszych dziesięciu terminach zbioru (od 20 marca do 29 maja) w warstwie zielnej wyraźnie dominował *A. nemorosa*. Średni udział masy roślin tego gatunku w ogólnej masie roślin zebranych w dziesięciu pierwszych terminach wynosił 74%. Średnia masa roślin *A. nemorosa* w dziesięciu pierwszych terminach zbioru wynosiła 172,4 kg/ha i wahała się od 11,9 kg/ha (20 marca) do 258,2 kg/ha (1 maja). Gatunkiem współdominującym w analizowanym okresie był także *F. verna*, jednak udział masy roślin tego gatunku nie przekroczył 8% w ogólnej masie roślin z dziesięciu pierwszych zbiorów. W kolejnych zbiorach,

kiedy rośliny *A. nemorosa* oraz *F. verna* obumierają, w runie zaczynały dominować *G. luteum* oraz *G. odoratum*. Ich dominacja nie była jednak tak wyraźna jak w przypadku *A. nemorosa* w wiosennych terminach zbioru. Udział masy roślin obu gatunków w ogólnej masie roślin z ostatnich dziesięciu zbiorów wynosił 53,2%. Na rycinie 2A przedstawiono zmiany masy roślin *A. nemorosa* w sezonie wegetacyjnym. Rośliny tego gatunku odnotowano w 13 zbiorach (od 20 marca do 10 lipca). Na rycinie 3A przedstawiono zmiany udziału roślin *A. nemorosa* w ogólnej masie zebranych roślin. Najwyższy udział w biomacie roślin gatunek ten osiągnął 10 kwietnia (ok. 85%). W kolejnych terminach zbioru udział *A. nemorosa* w sumarycznej masie roślin sukcesywnie zmniejszał się. Kolejnym geofitem wiosennym w badanym grądzie jest *F. verna*. Zmiany masy



Rycina 2. Zmiany średniej masy roślin A) *Anemone nemorosa*, B) *Ficaria verna*, C) *Galeobdolon luteum* i D) *Galium odoratum* (w kg/ha) w sezonie wegetacyjnym. Każdy punkt odpowiada średniej masie roślin analizowanych gatunków roślin zebranych z powierzchni próbných w zbiorowisku łąkowym.

Figure 2. Changes in mean plant biomass of A) *Anemone nemorosa*, B) *Ficaria verna*, C) *Galeobdolon luteum* and D) *Galium odoratum* (in kg/ha) during the growing season. Each point corresponds to an average mass harvested from sample plots in the oak-hornbeam forest.



Rycina 3. Zmiany udziału masy roślin A) *Anemone nemorosa*, B) *Ficaria verna*, C) *Galeobdolon luteum* i D) *Galium odoratum* w sumarycznej masie roślin w danym terminie zbioru w sezonie wegetacyjnym. Każdy punkt odpowiada udziałowi masy roślin analizowanych gatunków w sumarycznej masie roślin zebranych w danym terminie.

Figure 3. Changes in percent plant biomass of A) *Anemone nemorosa*, B) *Ficaria verna*, C) *Galeobdolon luteum* and D) *Galium odoratum* during the growing season. Each point corresponds to the percent of a given species of biomass in the total plant biomass collected during the corresponding period of time.



**Tabela 4. Średnia masa roślin poszczególnych gatunków w przeliczeniu na jednostkę powierzchni (ha) oraz udział procentowy masy roślin danego gatunku w danym terminie zbioru (w stosunku do sumarycznej masy roślin zebranych w danym terminie). Masę i udział masy roślin poszczególnych gatunków przedstawiono dla gatunków dominujących oraz pozostałych.**

Table 4. Mean biomass (kg/ha) and percent biomass of individual plant species by harvest period, in relation to the total plant biomass harvested on a given date. Data are shown for the dominant species, with minor species lumped as 'others'.

Data zbioru Date of biomass harvesting	Dzień roku Day of year	Liczba gatunków No of species	Gatunek Species	Masa roślin Plant biomass	
				kg/ha	%
2010.03.20	79	6	<i>Anemone nemorosa</i>	11,89	64,96
			<i>Ficaria verna</i>	5,67	30,96
			<i>Viola reichenbachiana</i>	0,33	1,78
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Galium odoratum</i>	0,42	2,30
2010.04.03	93	10	<i>Anemone nemorosa</i>	64,04	74,85
			<i>Mercurialis perennis</i>	9,13	10,67
			<i>Ficaria verna</i>	8,63	10,09
			<i>Hepatica nobilis</i>	1,33	1,55
<b>Pozostale</b> / Others: <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>				2,42	2,83
2010.04.10	100	12	<i>Anemone nemorosa</i>	188,06	84,92
			<i>Ficaria verna</i>	20,02	9,04
			<i>Galeobdolon luteum</i>	4,53	2,04
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>	8,87	4,00
2010.04.17	107	11	<i>Anemone nemorosa</i>	225,46	82,91
			<i>Ficaria verna</i>	10,81	3,98
			<i>Mercurialis perennis</i>	10,80	3,97
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>	24,84	9,14
2010.04.24	114	17	<i>Anemone nemorosa</i>	235,35	78,83
			<i>Ficaria verna</i>	17,97	6,02
			<i>Mercurialis perennis</i>	11,18	3,75
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Adoxa moschatellina</i>	34,04	11,4
2010.05.01	121	15	<i>Anemone nemorosa</i>	258,23	75,35
			<i>Ficaria verna</i>	34,65	10,11
			<i>Galium odoratum</i>	17,27	5,04
			<i>Galeobdolon luteum</i>	10,09	2,94
<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Adoxa moschatellina</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Oxalis acetosella</i>				22,45	6,55
2010.05.08	128	15	<i>Anemone nemorosa</i>	220,20	72,21
			<i>Ficaria verna</i>	51,57	16,91
			<i>Galium odoratum</i>	7,92	2,60
			<i>Galeobdolon luteum</i>	6,31	2,07
<b>Pozostale</b> / Others: <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Adoxa moschatellina</i>				18,96	6,21

Data zbioru Date of biomass harvesting	Dzień roku Day of year	Liczba gatunków No of species	Gatunek Species	Masa roślin Plant biomass	
				kg/ha	%
2010.05.15	135	14	<i>Anemone nemorosa</i>	246,83	65,24
			<i>Ficaria verna</i>	56,95	15,05
			<i>Acer pseudoplatanus</i>	19,42	5,13
			<i>Pulmonaria officinalis</i>	10,40	2,75
			<i>Galeobdolon luteum</i>	9,71	2,57
			<i>Galium odoratum</i>	9,33	2,47
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Hepatica nobilis</i>	25,7	6,79
2010.05.22	142	16	<i>Anemone nemorosa</i>	157,75	61,42
			<i>Acer pseudoplatanus</i>	21,47	8,36
			<i>Galium odoratum</i>	17,01	6,62
			<i>Ficaria verna</i>	13,28	5,17
			<i>Viola reichenbachiana</i>	8,78	3,42
			<i>Mercurialis perennis</i>	8,49	3,30
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Pulmonaria officinalis</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Hepatica nobilis</i>	29,53	11,7
2010.05.29	149	11	<i>Anemone nemorosa</i>	115,64	78,12
			<i>Acer pseudoplatanus</i>	12,10	8,17
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Ficaria verna</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Melica uniflora</i>	20,29	13,72
2010.06.12	163	14	<i>Galeobdolon luteum</i>	26,13	22,72
			<i>Galium odoratum</i>	25,79	22,42
			<i>Acer pseudoplatanus</i>	20,03	17,41
			<i>Anemone nemorosa</i>	15,50	13,48
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Carpinus betulus</i> , <i>Adoxa moschatellina</i> , <i>Ficaria verna</i>	27,59	23,96
2010.06.26	177	11	<i>Mercurialis perennis</i>	64,15	52,66
			<i>Galeobdolon luteum</i>	26,18	21,49
			<i>Acer pseudoplatanus</i>	9,83	8,07
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Melica uniflora</i> , <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Carpinus betulus</i>	21,68	17,78
2010.07.10	191	12	<i>Galeobdolon luteum</i>	41,09	41,88
			<i>Galium odoratum</i>	28,37	28,92
			<i>Melica uniflora</i>	7,81	7,96
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Carpinus betulus</i>	20,92	21,23
2010.07.24	205	13	<i>Galeobdolon luteum</i>	38,36	38,58
			<i>Galium odoratum</i>	24,65	24,47
			<i>Pulmonaria officinalis</i>	7,45	7,40
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Ranunculus lanuginosus</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	29,76	29,55

Data zbioru Date of biomass harvesting	Dzień roku Day of year	Liczba gatunków No of species	Gatunek Species	Masa roślin Plant biomass	
				kg/ha	%
2010.08.07	219	15	<i>Galium odoratum</i>	33,93	30,52
			<i>Galeobdolon luteum</i>	23,49	21,14
			<i>Mercurialis perennis</i>	10,84	9,75
			<i>Pulmonaria officinalis</i>	10,78	9,70
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Carpinus betulus</i>	32,11	28,89
2010.08.21	233	9	<i>Galeobdolon luteum</i>	29,07	44,95
			<i>Galium odoratum</i>	13,31	20,58
			<i>Melica uniflora</i>	6,16	9,52
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	16,14	24,95
2010.09.04	247	11	<i>Galium odoratum</i>	29,00	28,62
			<i>Galeobdolon luteum</i>	27,03	26,68
			<i>Carex sylvatica</i>	11,65	11,49
			<i>Mercurialis perennis</i>	10,15	10,02
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Pulmonaria officinalis</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Viola reichenbachiana</i>	23,51	23,19
2010.09.18	261	15	<i>Galeobdolon luteum</i>	46,07	35,11
			<i>Galium odoratum</i>	31,35	23,89
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Pulmonaria officinalis</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Polygonatum multiflorum</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Hepatica nobilis</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Euonymus europaeus</i> , <i>Carpinus betulus</i>	53,82	41,00
2010.10.02	275	11	<i>Galeobdolon luteum</i>	53,09	58,17
			<i>Carex sylvatica</i>	12,51	13,70
			<b>Pozostale</b> / Others: <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Galium odoratum</i> , <i>Melica uniflora</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Viola reichenbachiana</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Carpinus betulus</i>	25,67	28,13

w sezonie wegetacyjnym wskazują na podobny do *A. nemorosa* przebieg kulminacji stanu biomasy roślin tego gatunku (ryc. 2B). Udział masy roślin *F. verna* w sumarycznej masie zebranych roślin w danym terminie zbioru był największy w pierwszym terminie zbioru (20 marca), lecz nie przekraczał 31% (ryc. 3B). Kolejnymi najczęściej występującymi w runie grądu gatunkami były *G. luteum* oraz *G. odoratum*. Gatunki te występowały w runie przez cały sezon wegetacyjny. Początkowo masa *G. luteum* była niewielka (ryc. 2C), jednak z upływem sezonu wegetacyjnego biomasa tego gatunku zwiększała się, nie osiągając przy tym wyraźnego punktu kulminacji. W okresie, w którym w runie dominował *A. nemorosa*, udział *G. luteum* oscylował wokół 2–3% (ryc. 3C). Podobne analizy przedstawiono dla *G. odoratum* (ryc. 2D, ryc. 3D).

#### 4. Dyskusja

W wyniku przeprowadzonych badań wykazano statystycznie istotne różnice w biomacie roślin runa badanego zbiorowiska grądowego w trakcie sezonu wegetacyjnego. W dotychczasowych opracowaniach naukowych spotyka się zarówno wyniki wskazujące na istotne różnicowanie biomasy roślin runa leśnego w sezonie wegetacyjnym, jak i wyniki, które nie potwierdzają istotnego różnicowania stanu biomasy roślin zielnych w różnych okresach zbioru. Na przykład Tremblay i Larocque (2001) w swojej pracy wykazali statystycznie istotne różnicowanie biomasy runa leśnego w trakcie sezonu wegetacyjnego tylko w jednym z czterech analizowanych siedlisk (rozpatrywanych w szerokim ujęciu), którym był jeden z częściej spotykanych kanadyjskich

typów lasów liściastych z *Fagus grandifolia* i *Acer saccharum*. Stwierdzona w tym zbiorowisku biomasa była znaczną wiosną za sprawą dominującego w runie geofitu *Erythronium americanum*. Biomasa tego gatunku została oceniona na 573,2 kg/ha w 134 dniu roku (połowa maja). W trzech pozostałych badanych typach lasów, czyli w zbiorowiskach z dominującym w drzewostanie *A. saccharum* i *Betula alleghaniensis*, *Abies balsamea* oraz w drzewostanie z *Picea mariana* i *Pinus banksiana*, nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic między stanem biomasy w różnych terminach zbioru w trakcie sezonu wegetacyjnego. W grądzie subatlantyckim (*Stellario holosteeae-Carpinetum betuli*), będącym przedmiotem niniejszej pracy, dominującymi gatunkami w warstwie drzew były: *F. sylvatica*, *C. betulus* oraz *Quercus robur*. Całkowita dominacja gatunków liściastych zrzucających liście umożliwia dostęp światła wczesną wiosną do dna lasu, co jest wykorzystywane przez geofity wczesnowiosenne. Spośród roślin zielnych gatunkiem dominującym wiosną w runie badanego grądu był *A. nemorosa*. Największy stan biomasy roślin tego gatunku stwierdzono 1 maja (121 dzień roku) i wynosił on 258,2 kg/ha. Podobną masę notowano 8 maja i 15 maja. *A. nemorosa* dominował w runie pod względem masy do 29 maja, natomiast począwszy od 24 lipca w żadnej z zebranych prób nie znalazły się choćby pojedyncze osobniki tego gatunku.

W badanym grądzie największy stan biomasy stwierdzono 15 maja (398,8 kg/ha; biomasa wytworzona w 2010 roku i latach poprzednich). Kaźmierczakowa (1971), która badała zmiany stanu biomasy w runie grądu (*Tilio-Carpinetum stachyetosum silvaticae*) na Wyżynie Małopolskiej, zanotowała największy stan biomasy roślin runa na początku lipca, w wysokości 660 kg/ha. Jednakże na Wyżynie Małopolskiej dominującymi gatunkami w grądzie były: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *G. odoratum* i *Ranunculus lanuginosus*. Gatunki te zdecydowanie dłużej utrzymują się w runie i mają znaczną biomasa, co z kolei wywierało wyraźny wpływ na większą sumaryczną biomasa roślin runa w analizowanym zbiorowisku grądowym. W runie grądu w Nadleśnictwie Różańsko, dominował wiosną *A. nemorosa*, którego masa stanowiła większość biomasy w pierwszych dziesięciu terminach zbioru (od 20 marca do 29 maja). Podobny okres obecności liści roślin zaliczanych do „efemerofitów wiosennych” podają Neufeld i Young (2003), wskazując także na to, iż liście roślin żyjących krótko cechują się dużo większą wydajnością fotosyntetyczną. Z chwilą, gdy *A. nemorosa* zaczął obumierać w runie, rozpoczęła się dominacja *G. luteum* i *G. odoratum*.

W Puszczy Niepołomickiej Banasik (1978) prowadziła badania stanu biomasy i produkcji pierwotnej netto runa lasu grądowego w dwóch zbiorowiskach, za-

klasyfikowanych jako *Tilio-Carpinetum typicum* w wariantcie z *A. podagraria* (grąd średnio wilgotny) oraz *T. C. stachyetosum* w facjach z *C. cava* i *F. verna* (grąd wilgotny). Najwyższy stan biomasy w grądzie średnio wilgotnym został osiągnięty 14 lipca w 1967 roku (433,4 kg/ha), a w roku 1968 – 4 czerwca (445,5 kg/ha). Wysoki stan biomasy, zbliżony do maksymalnego, odnotowano jednak już 26 maja 1967 roku (374,2 kg/ha), a w roku 1968 – 3 maja (312,2 kg/ha). Na drugiej powierzchni (grąd wilgotny), która charakteryzowała się mniejszym pokryciem warstwy runa, najwyższy stan biomasy autorka stwierdziła 23 kwietnia 1968 roku (243,0 kg/ha). W grądzie średnio wilgotnym gatunkiem dominującym pod względem biomasy był *A. podagraria*, a jego udział w terminie osiągnięcia najwyższego stanu biomasy wyniósł 48%. Gatunek ten występuje w runie grądu przez cały sezon wegetacyjny, a jego pędy nadziemne obumierają całkowicie dopiero jesienią. Najwyższy stan biomasy *A. nemorosa* odnotowany został w pracy Banasik (1978) 4 maja 1967 roku (53,5 kg/ha), a w roku 1968 – 3 maja (67,6 kg/ha). Z kolei najwyższy stan biomasy *A. nemorosa* w grądzie zlokalizowanym w Nadleśnictwie Różańsko (*Stellario holosteeae-Carpinetum betuli*) stwierdzono 1 maja 2010 roku i był on ponadczterokrotnie większy od średniej biomasy tego gatunku z dwóch lat w średnio wilgotnym grądzie subkontynentalnym. Na powierzchni porównawczej w grądzie wilgotnym dominującymi gatunkami pod względem biomasy były *A. nemorosa*, *C. cava* oraz *F. verna*. Gatunki te osiągały maksima biomasy wczesną wiosną, później natomiast (latem) pędy nadziemne tych gatunków obumierały.

Kaźmierczakowa (1967), prowadząc badania w zbiorowisku należącym do zespołu *Fagetum carpaticum* w Ojcowskim Parku Narodowym, wykazała, że największy stan biomasy osiągnięty został w czerwcu i wyniósł 49 kg/ha. W badanym przez cytowaną autorkę lesie bukowym brak było jednak geofitów wczesnowiosennych.

Występowanie geofitów miało wyraźny wpływ na sezonowe zmiany stanu biomasy w runie grądu w Nadleśnictwie Różańsko. Według Traczyk i Traczyka (1967), w lasach, gdzie udział gatunków z grupy geofitów nie jest znaczący, maksimum biomasy przypada na czerwiec – lipiec. Cytowani autorzy prowadzili badania produkcji runa w Kampinoskim Parku Narodowym w czterech zbiorowiskach leśnych, przy czym jednym z badanych zbiorowisk był grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*. Autorzy (l.c.) dokonywali zbioru prób dwukrotnie w sezonie wegetacyjnym, tzn. 28 kwietnia oraz 8 lipca. W runie grądu badanego przez Traczyk i Traczyka (1967) stan biomasy wykazany w lipcu (338,2 kg/ha) był prawie trzy razy większy niż w kwietniu (121,6 kg/ha). W runie grądu subkontynentalnego do-

minującymi gatunkami roślin zielnych były: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *G. luteum* oraz *S. holostea*. Jakkolwiek udział geofitów wśród roślin zielnych był znaczący w kwietniu, to ich masa nie była na tyle duża, aby mieć decydujący wpływ na przesunięcie momentu, w którym obserwowano największą wartość stanu biomasy w analizowanym zbiorowisku roślinnym. Największą wartość biomasy roślin runa leśnego w grądzie subkontynentalnym stwierdzono w lipcu, kiedy wyniosła ona 338,2 kg/ha. Z kolei w grądzie subatlantyckim na terenie Nadleśnictwa Różańsko największy stan biomasy odnotowano 15 maja i wynosił on 378,4 kg/ha biomasy wytworzonej w 2010 roku. Jest to wartość bardzo zbliżona do tej, którą podali Traczyk i Traczyk (1967).

Traczyk (1971) prowadziła również badania dotyczące produktywności runa leśnego w czterech zbiorowiskach leśnych na Wyspie Dzikiej Jabłoni na Mazurach. Pomiary stanu biomasy przeprowadziła w dwóch wariantach grądu subkontynentalnego: *T.-C. typicum* oraz *T.-C. stachyetosum*. Autorka (l.c.) obliczała produkcję runa, dokonując pomiaru zagęszczenia roślin, a następnie określając masę maksymalną pojedynczych osobników danego gatunku. Produkcję runa otrzymała mnożąc zagęszczenie osobników danego gatunku przez masę pojedynczych osobników. Otrzymane w ten sposób wyniki wyniosły: 724 kg/ha w zespole *T.-C. stachyetosum* oraz 575 kg/ha w zespole *T.-C. typicum*.

Wyniki uzyskane przez wielu autorów wskazują na to, że termin, w którym biomasa runa osiąga maksymalną wartość, przypada na okres pomiędzy kwitnieniem a owocowaniem dominujących komponentów runa leśnego. Na przykład Kubiček i Jurko (1975) prowadzili badania dotyczące biomasy runa w pięciu zbiorowiskach leśnych w Małych Karpatach na Słowacji. Najniższe średnie wartości masy żywych roślin otrzymali w zbiorowisku należącym do zespołu *Luzulo-Fagetum* (40,7 kg/ha), największe natomiast w zespole *Stellario-Alnetum* (1363,3 kg/ha). Wartości zbliżone do maksymalnej wartości stanu biomasy wykazanej w runie grądu w Nadleśnictwie Różańsko (378,4 kg/ha biomasy wytworzonej w aktualnym sezonie wegetacyjnym) Kubiček i Jurko (1975) otrzymali w zbiorowisku należącym do zespołu żyznej buczyny karpackiej *Dentario glandulosae-Fagetum* (364,4 kg/ha). Jednakże termin, w którym biomasa roślin runa w grądzie *Stellario holostea-Carpinetum typicum* w Nadleśnictwie Różańsko osiągnęła maksymalną wartość, przypadł na 15 maja (135 dzień roku), natomiast zbiór prób w pracy Kubička i Jurki (1975) dokonany był w sierpniu. W sierpniu średnia masa roślin tegorocznych w runie grądu przedstawionego w niniejszej pracy wyniosła zaledwie 87,9 kg/ha. Ta wartość zbliżałaby wartość biomasy runa leśnego w grądzie w Nadleśnictwie Różańsko do war-

tości uzyskanej przez Kubička i Jurkę (1975) w zespole *Luzulo-Fagetum*. Dominującymi gatunkami roślin we wspomnianym wcześniej zespole *Dentario glandulosae-Fagetum* były: *Carex pilosa*, *G. odoratum* oraz *Melica uniflora*, a więc gatunki roślin, które rzeczywiście kwitną i owocują w sierpniu i w tym miesiącu osiągnają największą biomasa.

Udział biomasy runa w ogólnej biomase ekosystemu leśnego jest niewielki, natomiast udział produkcji pierwotnej netto runa leśnego w ogólnej produkcji pierwotnej netto ekosystemu leśnego jest znaczący (Rochow 1974). Rośliny zielne przeważnie rozwijają się w ciągu jednego sezonu wegetacyjnego i w tym samym sezonie obumierają. W przypadku roślin drzewiastych biomasa nie jest równoznaczna z produkcją pierwotną netto w ciągu roku. Znaczna część biomasy drzew została wyprodukowana we wcześniejszych sezonach wegetacyjnych. W badaniach mających na celu ustalenie całkowitej biomasy oraz produkcji ekosystemu leśnego wykazywano niewielki udział runa leśnego w produkcji ekosystemu. Biorąc pod uwagę fakt, iż skład gatunkowy drzewostanu wpływa modyfikująco na warunki ekologiczne panujące w ekosystemie leśnym (Szymański 2000), można założyć, iż będzie on także wpływał na skład gatunkowy roślin runa leśnego oraz jego produktywność. Na przykład badania prowadzone w Niemczech w 21 drzewostanach należących do zespołów buczyn i łąk subatlantyckich miały na celu odpowiedzieć na pytanie, czy istnieje zależność między udziałem buka *F. sylvatica* w drzewostanie a różnorodnością i biomasa runa leśnego (Mölder et al. 2008). Przeprowadzone doświadczenia wykazały istotną statystycznie korelację między udziałem *F. sylvatica* w drzewostanie a różnorodnością i biomasa roślin runa. Wzrost różnorodności warstwy drzew pociągał za sobą wzrost różnorodności i biomasy warstwy runa. W omawianych badaniach próbki runa były zbierane dwukrotnie, między 18 a 27 kwietnia oraz między 6 lipca a 4 sierpnia. Za stan biomasy runa przyjęto wartości uzyskane w terminie, w którym odnotowano większe pokrycie roślin zielnych. Wyniki badań cytowanych autorów wskazują na znaczne zróżnicowanie stanu biomasy w analizowanych zbiorowiskach roślinnych – stan biomasy roślin runa leśnego wahał się bowiem od 62 do 770 kg/ha. W przypadku niektórych zbiorowisk roślinnych spośród analizowanych przez Möldera i in. (2008), stan biomasy roślin runa zbliżony jest do tego, jaki stwierdzono na powierzchni badawczej w Nadleśnictwie Różańsko. Przy zbliżonych stanach biomasy roślin runa podobna była też liczba gatunków występująca w runie badanych siedlisk w Niemczech i w Nadleśnictwie Różańsko. W Nadleśnictwie Różańsko liczba gatunków roślin zielnych występujących w runie wyniosła 26, natomiast w omawianej pracy z terenu Niemiec liczba gatunków runa wahała się,

przy podobnej biomase roślin w przeliczeniu na jednostkę powierzchni, od 19 do 35. W cytowanej pracy udział *F. sylvatica* w drzewostanie w zbiorowiskach o biomase roślin runa zbliżonej do stwierdzonej w zbiorowisku grądowym położonym na terenie Nadleśnictwa Różańsko wahał się od 74% do 94%. Z badań Möldera i in. (2008) wynika także, że przy największej stwierdzonej wartości biomasy runa udział *F. sylvatica* w drzewostanie wynosił zaledwie 14%. Ponadto w przytoczonej pracy wykazano (w obrębie 21 siedlisk) statystycznie istotną zależność między miąższością ściółki a wielkością biomasy roślin – większa miąższość ściółki związana była z mniejszym stanem biomasy roślin runa. Mölder i in. (2008) odnotowali także istotną statystycznie odwrotną zależność między miąższością warstwy drzew a biomasa warstwy runa. Miąższość warstwy drzew malała wraz ze wzrostem różnorodności gatunkowej warstwy drzew, natomiast biomasa roślin runa wzrastała wraz ze wzrostem różnorodności gatunkowej warstwy drzew i obniżeniem miąższości tej warstwy. Miąższość warstwy drzew, przy podobnym jak w Nadleśnictwie Różańsko stanie biomasy roślin runa, wahała się w przytoczonej pracy od 413 m<sup>3</sup>/ha do 706 m<sup>3</sup>/ha.

Jednym z ważniejszych czynników wpływających na warunki ekologiczne panujące w ekosystemie leśnym jest zwarcie koron drzew, kształtujące się w sposób dynamiczny przez cały okres życia drzewostanu (Jagodziński, Kałużka 2008; Jagodziński, Oleksyn 2009a, 2009b, 2009c). Gilliam i Roberts (2003) wskazują na badania, które udowadniają wpływ runa leśnego na rozmieszczenie i zagęszczenie siewek dominującego gatunku w drzewostanie. Badania uwzględniające wpływ zwarcia koron na biomasa roślin runa wykazały odwrotną zależność między tymi czynnikami (Gonzalez-Hernandez et al. 1998). We wspomnianej pracy nie wykazano jednak istotnej zależności między zagęszczeniem drzew a stanem biomasy roślin runa. Może to wynikać z tego, iż przy różnym zagęszczeniu drzew zwarcie koron może być takie samo, co ściśle wiąże się z ich plastycznością (Jagodziński i Oleksyn 2009a, 2009b). Na przykład w Hiszpanii Gonzalez-Hernandez et al. (1998) stwierdzili znaczne zróżnicowanie wartości biomasy roślin runa (w przedziale 460 do 3860 kg/ha) w drzewostanach dębowych, sosnowych i eukaliptusowych w zależności od zwarcia koron, wykazując istotną negatywną korelację pomiędzy stanem biomasy runa a zwarciem koron drzew. Są to wartości dużo wyższe od tych, które uzyskano w badanym zbiorowisku grądowym *Stellario holostaeae-Carpinetum betuli* na obszarze Nadleśnictwa Różańsko. W przywołanych badaniach przeprowadzonych w Hiszpanii wykazano ponadto znacznie większe sezonowe zmiany stanu biomasy runa leśnego w drzewostanach dębowych niż w drzewostanach sosnowych. W drzewostanach dębowych znacz-

nym zróżnicowaniem sezonowym charakteryzował się skład gatunkowy roślin zielnych – podobna sytuacja miała miejsce w badanym grądzie, gdzie wiele odnotowanych gatunków roślin zielnych występowało w runie wyłącznie w okresie wczesnowiosennym.

We wszystkich typach lasów ilość oraz jakość światła docierającego do dna lasu jest modyfikowana przez drzewostan. Istnieje duża zmienność warunków świetlnych panujących na dnie lasu, podyktowana ona jest wieloma czynnikami takimi jak: skład drzewostanu, rozmiar i zwarcie koron, ustawienie liści, sezonowe zmiany fenologiczne, topografia terenu, warunki pogodowe. Późnym latem współczynnik LAI (Leaf Area Index) w lasach liściastych strefy umiarkowanej wynosi 6 m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>, wówczas ilość fotonów docierających do dna lasu wynosi od 0,7 do 7% wartości występującej ponad koronami drzew. W lasach liściastych strefy umiarkowanej warunki świetlne zmieniają się w ciągu roku, co wynika z fenologii gatunków drzewiastych oraz wysokości Słońca nad horyzontem (Neufeld, Young 2003).

## 5. Podsumowanie

W wyniku przeprowadzonych badań wykazano statystycznie istotne różnice w masie roślin runa w trakcie sezonu wegetacyjnego. Wykonane analizy wskazują na znaczną dynamikę rozwoju roślin wiosną, w okresie przed pełnym rozwojem liści drzew. Jakkolwiek udział masy roślin runa w sumarycznej masie roślin w ekosystemie leśnym jest niewielki, to jego rolę można uznać za bardzo istotną dla funkcjonowania ekosystemu, odgrywa ono bowiem ważną rolę w krążeniu biogenów i przepływie energii w ekosystemie leśnym. Wczesny rozwój roślin runa, przed rozwinięciem liści drzew, wzmacnia ogólną produkcję ekosystemu leśnego.

Podsumowując, przeprowadzone prace terenowe, laboratoryjne i statystyczne pozwalają na stwierdzenie, że:

- rośliny runa w lesie grądowym, korzystając z większej dostępności światła docierającego do dna lasu w okresie wiosennym, produkują znaczną część sumarycznej biomasy w tym właśnie okresie sezonu wegetacyjnego,

- w runie można wyróżnić dwie grupy roślin: okresowo występujące w trakcie sezonu wegetacyjnego, dające duży plon w krótkim czasie, oraz występujące przez cały okres,

- mimo stosunkowo niewielkiej produkcji biomasy przez rośliny runa leśnego w stosunku do produkcji pierwotnej całego ekosystemu leśnego, produkcja ta jest bardzo dynamiczna i w istotnym stopniu determinuje funkcjonowanie ekosystemu leśnego.

## Podziękowania

Autorzy dziękują Recenzentom za wnikliwe i bardzo wartościowe uwagi, które zostały wykorzystane podczas opracowania ostatecznej wersji artykułu.

## Literatura

- Andrzejewska L. 2004. Udział Instytutu Ekologii w badaniach produktywności ekosystemów lądowych w ramach Międzynarodowego Programu Biologicznego (MPB). *Kosmos*, 53 (1): 75–86.
- Banasik J. 1978. Sezonowy rozwój i produkcja netto runa w dwóch płatach lasu grabowego Puszczy Niepołomickiej. *Studia Naturae – seria A*, 14: 67–134.
- Banasik J., Jankowska K. 1978. Produkcja netto runa lasu grabowego w rezerwacie Lipówka w Puszczy Niepołomickiej. *Studia Naturae – seria A*, 17: 135–147.
- Catchpole W.R., Wheeler C.J. 1992. Estimating plant biomass: A review of techniques. *Australian Journal of Ecology*, 17: 121–131.
- Christensen N.L., Gilliam F.S. 2003. Temporal and Spatial Patterns of Herbaceous Layer Communities in the North Carolina Piedmont. W: Gilliam F.S., Roberts M.R. The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America. Oxford University Press. New York. Ss. 224–237. ISBN: 0-19-514088-5.
- Gilliam F.S., Roberts M.R. 2003. Interaction Between the Herbaceous Layer and Overstory Canopy of Eastern Forests. A Mechanism for Linkage. W: Gilliam F.S., Roberts M.R. The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America. Oxford University Press. New York. Ss. 198–223. ISBN: 0-19-514088-5.
- Gonzalez-Hernandez M.P., Silva-Pando F.J., Jimenez M.C. 1998. Production patterns of understory layers in several Galician (NW Spain) woodlands. Seasonality, net productivity and renewal rates. *Forest Ecology and Management*, 109: 251–259.
- Jagodziński A.M., Kałucka I. 2008. Age-related changes in leaf area index of young Scots pine stands. *Dendrobiology*, 59: 57–65.
- Jagodziński A.M., Oleksyn J. 2009a. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu. *Sylwan*, 153 (2): 75–85.
- Jagodziński A.M., Oleksyn J. 2009b. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. II. Produkcja i alokacja biomasy, retencja biogenów. *Sylwan*, 153 (3): 147–157.
- Jagodziński A.M., Oleksyn J. 2009c. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. III. Stabilność drzewostanu, fitoklimat, różnorodność biologiczna. *Sylwan*, 153 (4): 219–230.
- Każmierczakowa R. 1967. Runo lasu bukowego *Fagetum carpaticum*, jego fenologia i ekologia produkcji pierwotnej. *Studia Naturae*, 1: 95–114.
- Każmierczakowa R. 1971. Ekologia i produkcja runa świetlistej dąbrowy i grabu w rezerwatach Kwiatówka i Lipny Dół na Wyżynie Małopolskiej. *Studia Naturae*, 5: 1–98.
- Kondracki J. 2002. Geografia regionalna Polski. Warszawa, PWN. ISBN: 83-01-13897-1.
- Kubiček F., Jurko A. 1975. Estimation of the above-ground biomass of the herb layer in forest communities. *Folia Geobotanica*, 10 (2): 113–129.
- Matuszkiewicz W. 2007. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. PWN. Warszawa. ISBN: 978-83-01-14439-5.
- Matuszkiewicz W., Faliński J.B., Kostrowicki A.S., Matuszkiewicz J.M., Olaczek R., Wojterski T. 1995. Potencjalna roślinność naturalna Polski. Mapa przeglądowa 1:300000. IGI PAN.
- Mölder A., Bernhardt-Romermann M., Schmidt W. 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management*, 256: 272–281.
- Neufeld H.S., Young D.R. 2003. Ecophysiology of the Herbaceous Layer in Temperate Deciduous Forests. W: Gilliam F.S., Roberts M.R. The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America. Oxford University Press. New York. Ss. 38–90. ISBN: 0-19-514088-5.
- Parzych A., Sobisz Z. 2010. Biomasa i produkcja pierwotna netto roślin runa w wybranych zespołach leśnych Słowińskiego Parku Narodowego. *Ochrona Środowiska i Zasobów Naturalnych*, 42: 72–83.
- Rochow J.J. 1974. Estimates of above-ground biomass and primary productivity in a Missouri forest. *Journal of Ecology*, 62 (2): 567–577.
- Rutkowski L. 2006. Klucz do oznaczania roślin naczyniowych Polski niżowej. PWN. Warszawa. ISBN: 978-83-01-14342-8.
- Szymański S. 2000. Ekologiczne podstawy hodowli lasu. PWRiL. Warszawa. ISBN: 83-09-01728-6.
- Traczyk H. 1971. Relation between productivity and structure of the herb layer in associations on “The Wild Apple-Tree Island” (Masurian Lake District). *Ekologia Polska*, 19 (25): 333–363.
- Traczyk H., Traczyk T. 1967. Tentative estimation of the production of herb layer. *Ekologia Polska*, 15 (46): 823–835.
- Trampler T., Kliczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A. 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski na podstawach ekologiczno-fizjograficznych. PWRiL, Warszawa. ISBN: 83-913320-6-3.
- Tremblay N.O., Larocque G.R. 2001. Seasonal dynamics of understory vegetation in four eastern Canadian forest types. *International Journal of Plant Sciences*, 162 (2): 271–286.
- Zak D.R., Grigal D.F., Gleeson S., Tilman D. 1990. Carbon and nitrogen cycling during old-field succession: Constraints on plant and microbial biomass. *Biogeochemistry*, 11: 111–129.

Praca została złożona 26.03.2012 r. i po recenzjach przyjęta 26.06.2012 r.

© 2012, Instytut Badawczy Leśnictwa

