

ARTUR OBIDZIŃSKI

Zaburzenie jako element dynamiki lasu

Disturbance as an element of forest dynamics

Abstract: The paper gives a review of research on disturbances of forest ecosystem. Definitions, classifications and the role of disturbances as well as mechanisms of forests recovery are presented.

Key words: vegetation dynamics, disturbance, regeneration, temperate and boreal forests.

Słowo "zaburzenie" w języku polskim oznacza naruszenie ustalonego porządku, zamieszczenie, zakłócenie. W językach romańskich słowo to wywodzi się od łacińskiego "turbare", czyli mącić, zawirowywać; w niemieckim od czasownika "Störung" – przeszkadzać; w rosyjskim od nieporządku – "biezporiadok" lub od fali – "wołnowat". We wszystkich wymienionych językach znaczenie tego słowa zawiera też aspekt pewnej przejściowości: w romańskim przedrostku "per-", w polskim przedrostku "za-" czy w rosyjskim rdzeniu pochodzącym od "fali".

W ekologii "zaburzenie" najogólniej rozumie się jako zmiany zakłócające strukturę lub procesy danego układu. Rolę zaburzeń w kształtowaniu lasu jako pierwszy opisał Sernander (1936 za Crawley 1989), lecz wyniki jego badań z racji opublikowania w języku szwedzkim nie upowszechniły się. I chociaż już w latach pięćdziesiątych uznano, że struktura i funkcjonowanie biocenozy zależą w tym samym stopniu od klimatu lub gleby, co od zaburzeń takich jak pożary bądź huragany (Whittaker 1953), to dopiero lata osiemdziesiąte przyniosły szersze zainteresowanie tym zagadnieniem. Złożyło się na to kilka przyczyn.

Pierwszą była rozwijająca się krytyka teorii sukcesji Clementsa (1916). Najpierw podważyła ona założenie zdeterminowanego zbiorowiska końcowego (Gleason 1926 za Peterkenem 1996). Następnie na podstawie koncepcji cyklicznych zmian w zbiorowiskach roślinnych (Watt 1947) oraz faz rozwojowych lasu (Leibundgut 1959) zakwestionowano istnienie klimaksu. Wykazano, że dojrzały stabilny stan lasu przerywany jest zaburzeniami, po których zachodzi ponowny jego rozwój od faz zbiorowisk nieleśnych (Drury i Nisbet 1973, Mayer i in. 1980; Borman i Likensa 1981; Korpel 1989). Wreszcie zanegowano teorię sztafety florystycznej (Egler 1954, Connell i Slatyer 1983).

Na rozwój badań nad zaburzeniami fitocenozy leśnych wpłynęła również koncepcja dynamiki luk i oparte na niej modele rozwojowe drzewostanu będące wygodnym narzędziem do prognozowania zmian struktury, składu gatunkowego oraz reakcji drzewostanu na czynniki środowiska (Botkin i in. 1972, Shugart 1984).

Dodatkową przyczyną zainteresowania rolą zaburzeń w funkcjonowaniu zbiorowisk leśnych była seria rozległych pożarów w Yellowstone, a następnie próby wyjaśnienia roli ognia w funkcjonowaniu lasów Ameryki Północnej (Renkin i Despain 1992, Turner i in. 1997, Baskin 1999).

Intensywny przyrost doniesień z badań nad zaburzeniami zbiorowisk leśnych zaowocował próbami ich definiowania, klasyfikacji i umiejscowienia w teorii dynamiki roślinności. Jednak z racji złożoności procesu zaburzenia nie przyjęła się powszechnie jedna definicja tego zjawiska. Dlatego spośród wielu definicji zaburzenia fitocenozy warto przytoczyć najbardziej znane:

- zaburzenie, to proces ograniczający biomasę roślin przez całkowite lub częściowe zniszczenie środowiska (Grime 1979);
- zaburzenie to każde, stosunkowo wyraźne, odrębne w czasie zdarzenie, które niszczy strukturę ekosystemu, zbiorowiska lub populacji oraz zmienia dostępność zasobów lub środowisko fizyczne (Pickett i White 1985);
- zaburzenie to proces prowadzący do uwolnienia zasobów, które mogą być użyte zarówno przez organizmy, które przeżyły zaburzenie, jak i nowe, wchodzące do zbiorowisk (Van Der Maarel 1993);
- zaburzenie to zdarzenie udostępniające miejsce do wzrostu przez eliminację uprzednio rosnących w nim roślin (Oliver i Larson 1966);
- zaburzenie to zjawisko cechujące się tworzeniem miejsca, epizodycznym charakterem oraz pojawianiem się w szerokim zakresie skali przestrzennej i czasowej (Peterken 1996).

Do naturalnych czynników wywołujących zaburzenia zaliczane są: susze, pożary, huragany, powodzie, śniegołomy, oblodzenia, lawiny, osuwiska ziemi, nawiewanie piasku, wybuchy wulkanów, trzęsienia ziemi, nasuwanie lodowców, zmiany poziomu wód gruntowych, gradacje patogenów, nadmierne zgryzanie przez roślinożerców (Garwood i Janos 1979, Crawley 1989, Burrows 1990, Peterken 1996, Oliver i Larson 1996, Irland 1998, Allen i in. 1999). Wiele z tych czynników występuje razem (Veblen i in. 1994), a niektóre można traktować jako wywołujące lub ułatwiające pojawianie się innych (Costello i in. 1995, Peterken 1996, Baskin 1999). Część z nich, np. śniegołomy, susze, powodzie, gradacje owadów, do pewnego natężenia są stresem, a dopiero powyżej niego – zaburzeniem (Grime 1979, Costello i in. 1995, Peterken 1996, Szwagrzyk 2000).

Zaburzenia próbowano klasyfikować według różnych ich cech: rodzaju wywołanych zmian (Spurr i Barnes 1980), okresu pojawiania się oraz wewnętrznego bądź zewnętrznego względem zaburzanego ekosystemu źródła przyczyn (Jenik 1986), poziomu organizacji biocenozy, na który oddziałują (Burrows 1990), siły zaburzenia i czasu działania (Oliver i

Na rozwój badań nad zaburzeniami fitocenoz leśnych wpłynęła również koncepcja dynamiki luk i oparte na niej modele rozwojowe drzewostanu będące wygodnym narzędziem do prognozowania zmian struktury, składu gatunkowego oraz reakcji drzewostanu na czynniki środowiska (Botkin i in. 1972, Shugart 1984).

Dodatkową przyczyną zainteresowania rolą zaburzeń w funkcjonowaniu zbiorowisk leśnych była seria rozległych pożarów w Yellowstone, a następnie próby wyjaśnienia roli ognia w funkcjonowaniu lasów Ameryki Północnej (Renkin i Despain 1992, Turner i in. 1997, Baskin 1999).

Intensywny przyrost doniesień z badań nad zaburzeniami zbiorowisk leśnych zaowocował próbami ich definiowania, klasyfikacji i umiejscowienia w teorii dynamiki roślinności. Jednak z racji złożoności procesu zaburzenia nie przyjęła się powszechnie jedna definicja tego zjawiska. Dlatego spośród wielu definicji zaburzenia fitocenozy warto przytoczyć najbardziej znane:

- zaburzenie, to proces ograniczający biomasę roślin przez całkowite lub częściowe zniszczenie środowiska (Grime 1979);
- zaburzenie to każde, stosunkowo wyraźne, odrębne w czasie zdarzenie, które niszczy strukturę ekosystemu, zbiorowiska lub populacji oraz zmienia dostępność zasobów lub środowisko fizyczne (Pickett i White 1985);
- zaburzenie to proces prowadzący do uwolnienia zasobów, które mogą być użyte zarówno przez organizmy, które przeżyły zaburzenie, jak i nowe, wchodzące do zbiorowisk (Van Der Maarel 1993);
- zaburzenie to zdarzenie udostępniające miejsce do wzrostu przez eliminację uprzednio rosnących w nim roślin (Oliver i Larson 1966);
- zaburzenie to zjawisko cechujące się tworzeniem miejsca, epizodycznym charakterem oraz pojawianiem się w szerokim zakresie skali przestrzennej i czasowej (Peterken 1996).

Do naturalnych czynników wywołujących zaburzenia zaliczane są: susze, pożary, huragany, powodzie, śniegołomy, oblodzenia, lawiny, osuwiska ziemi, nawiewanie piasku, wybuchy wulkanów, trzęsienia ziemi, nasuwanie lodowców, zmiany poziomu wód gruntowych, gradacje patogenów, nadmierne zgryzanie przez roślinożerców (Garwood i Janos 1979, Crawley 1989, Burrows 1990, Peterken 1996, Oliver i Larson 1996, Irland 1998, Allen i in. 1999). Wiele z tych czynników występuje razem (Veblen i in. 1994), a niektóre można traktować jako wywołujące lub ułatwiające pojawianie się innych (Costello i in. 1995, Peterken 1996, Baskin 1999). Część z nich, np. śniegołomy, susze, powodzie, gradacje owadów, do pewnego natężenia są stresem, a dopiero powyżej niego – zaburzeniem (Grime 1979, Costello i in. 1995, Peterken 1996, Szwagrzyk 2000).

Zaburzenia próbowano klasyfikować według różnych ich cech: rodzaju wywołanych zmian (Spurr i Barnes 1980), okresu pojawiania się oraz wewnętrznego bądź zewnętrznego względem zaburzanego ekosystemu źródła przyczyn (Jenik 1986), poziomu organizacji biocenozy, na który oddziałują (Burrows 1990), siły zaburzenia i czasu działania (Oliver i

Larson 1996), synergizmu działających czynników (Krebs 1997), stopnia naturalności przyczyn (Łaska 1999).

Stwierdzono, że pojawianie się zaburzeń nie jest zjawiskiem losowym. Rozkład przestrzenny, powierzchnia i częstotliwość zaburzeń zależą od: klimatu, ukształtowania terenu, zmienności przestrzennej gleby, liczby gatunków drzew w drzewostanie oraz ich właściwości biologicznych (Oliver i Larson 1996, Peterken 1996). Dynamika różnych poziomów organizacji lasu zachodzi w różnej skali czasu i przestrzeni. Siła zaburzeń, ich powierzchnia i okres nawrotów są ze sobą związane (Delcourt i in. 1983, Prentice 1986, Faliński 1988). Z kolei częstotliwość występowania zaburzenia jest odwrotnie proporcjonalna do wielkości zaburzonej powierzchni (Delcourt i in. 1983). Częste, słabe zaburzenia występujące na dużej powierzchni nie niszczą całej biocenozy ani nawet drzewostanu, a zachodząca po nich regeneracja jest bardzo szybka (Turner i in. 1997, Szwagrzyk 2000). Prawdopodobieństwo zaburzenia z reguły rośnie wraz z wiekiem drzewostanu (Oliver i Larson 1996, Peterken 1996). Zaburzenia słabe, występujące na małej powierzchni sterują dynamiką płatów; słabe oddziałujące na dużą powierzchnię – dynamiką zbiorowisk; silne na dużej powierzchni wywołują sukcesję regeneracyjną (Van Der Maarel 1988).

Oprócz naturalnych czynników zaburzających, większość lasów podlega zaburzeniom antropogenicznym. Zalicza się do nich między innymi: wypas zwierząt, grabienie ściółki, użytkowanie rębne, wprowadzenie obcych pod względem pochodzenia geograficznego lub siedliskowego gatunków drzew, zmiany poziomu wód gruntowych (Sokołowski i in. 1981, Markowski 1982, Jakubowska-Gabara 1989), zanieczyszczenia z powietrza (Malzahn 1999, Sokołowski 1999), zmiany rytmiki naturalnych pożarów lub wylewów rzek (Olivier i Larson 1996), penetrację przez człowieka (Faliński 1973, Poleno 1988, Witkowska-Żuk 2000).

W wyniku większości zaburzeń antropogenicznych las ulega degeneracji – zatraceniu swoistych cech strukturalnych, rozchwianiu organizacji, zmianie struktury i składu gatunkowego (Faliński 1968). Natężenie degeneracji ujęto w systemie faz miarą wymiany gatunków o wąskiej amplitudzie ekologicznej, swoistych dla danego zespołu roślinnego na gatunki ubikwistyczne o szerokiej amplitudzie (Faliński 1968). Z kolei kierunek zmian określono systemem form degradacji. W użytkowanych gospodarczo polskich lasach obserwuje się najczęściej: monotypizację – ujednoczenie składu gatunkowego drzewostanu, juvenalizację – utrzymywanie drzewostanu w niskich klasach wieku, neofityzację – wzrost udziału gatunków obcego pochodzenia, fruticetyzację – nadmierny rozwój warstwy krzewów (Olaczek 1974).

Zaburzenia pełnią kluczową rolę w procesie dynamiki lasu. Aktualny i przyszły stan lasu jest pochodną historii jego zaburzeń (Peterken 1996, Olivier i Larson 1996). Podczas, gdy jedni autorzy uważają, że istnieje ciągły, powolny, kierunkowy rozwój lasu przerywany nagłymi zaburzeniami (Kowalski 1982, Olivier i Larson 1996, Bernadzki i in. 1998), inni twierdzą, że dynamika lasu jest odzwierciedleniem częstotliwości i rodzaju zaburzeń (Jenik 1986). Najczęściej jednak spotyka się zdanie, że zaburzenia słabe, oddziałujące w małej skali stabilizują zbiorowiska roślinne (Faliński 1988, Van Der Maarel 1988), a zaburzenia silne, występujące na wielkiej powierzchni niszczą stabilność (Bormann i Likens 1981, Steven i in. 1991). Mimo to, niektórzy autorzy podważają istnienie związku między stabilnością a zaburzeniem (Van Der Maarel 1993) lub uważają, że zaburzenia niezależnie

od skali ich oddziaływania są naturalnym zjawiskiem stabilizującym strukturę i skład gatunkowy lasu, jako że różnorodność gatunkowa największa jest w biocenozach zaburzonych (Connell 1978, Van Der Maarel 1993).

Jednym z czynników wywołujących największe przekształcenia biocenozy leśnej są wiatrołomy i zręby zupełne. W wyniku usunięcia drzewostanu, wskutek zmiany warunków świetlnych, wilgotnościowych i troficznych zwiększa się udział gatunków heliofilnych, eutroficznych i higrofilnych, wnikają gatunki nieleśne (Dziubałtowski 1935, Markowski 1982, Borman i Likens 1981, Dyguś 1997). Po usunięciu drzewostanu pod wpływem czynników abiotycznych i roślinności gleba może przybierać przejściowo cechy gleb darniowych (Sokołowski i in. 1981) lub ulegać zabagnieniu (Kosturkiewicz 1964, Remmert 1989, Meng i in. 1995).

Odtwarzanie się lasu po silnych zaburzeniach w ujęciu dynamiki roślinności jest procesem regeneracji. Regeneracja zachodzi za pomocą sił wewnętrznych pozostałych, niezniszczonych części zbiorowiska leśnego (Faliński 1988). Od jej przebiegu zależy stopień odtworzenia zbiorowiska leśnego i jego strukturalne oraz funkcjonalne podobieństwo do zbiorowiska poprzedzającego. Regeneracja lasu może zachodzić wieloma sposobami; na drodze wegetatywnej: przez rozrost koron drzew sąsiadujących, tworzenie odrośli z pni lub z korzeni (Borman i Likens 1981, Olivier i Larson 1996) bądź generatywnej: z istniejącego podrostu (Szwagrzyk 1994), banku siewek, banku nasion lub nasion przyniesionych z zewnątrz (Grime 1979, Borman i Likens 1981, Olivier i Larson 1996).

Przebieg regeneracji zależy od wielu czynników: typu i intensywności zaburzenia (Halpern i in. 1990, Olivier i Larson 1996), interakcji kilku zaburzeń działających jednocześnie (Peterson i Pickett 1995), wielkości powierzchni zaburzonej (Borman i Likens 1981, Shure i Philips 1991), częstotliwości występowania zaburzeń (Gleason 1926 za Peterkenem 1996, Halpern i in. 1990, Peterson i Carson 1996), właściwości i historii rozwoju zbiorowiska przed zaburzeniem (Stewart i in. 1991, Peterson i Pickett 1995), pory roku, w której zbiorowisko uległo zniszczeniu i pory rozsiewu gatunków biorących udział w regeneracji (Olivier i Larson 1996), właściwości biologicznych roślin pozostałych po zaburzeniu, dostępu propagul (Gleason 1926 za Peterkenem 1996, Halpern i in. 1990) oraz zmian tła klimatycznego, geomorfologicznego, glebowego, florystycznego (Peterken 1996).

Regeneracja fitocenozy lasu zachodzi zwykle etapowo. Najczęściej przez pierwszych kilka lat po usunięciu drzewostanu dominują rośliny zielne, przez następnych kilkanaście - krzewiaste z udziałem młodych drzew, następnie do około 100 lat gatunki drzewiaste pionierskie, potem przejściowe i dopiero po kilkuset latach drzewa końcowych faz rozwoju lasu (Spurr i Barnes 1980, Borman i Likens 1981, Halpern i Franklin 1991). Przebieg regeneracji może jednak odbiegać od tego schematu, np. w starych lasach naturalnych, gdy zaburzenia zachodzą bardzo rzadko, w zbiorowisku leśnym może brakować nasion gatunków pionierskich i regeneracja będzie się odbywała bez ich udziału (Halpern i Franklin 1991, Peterson i Carson 1996).

Po trzydziestu latach rozważań zagadnienie zaburzenia lasu nadal rodzi więcej pytań niż odpowiedzi. Ciągłe nie zamknięta (choć coraz dłuższa) lista zjawisk uważanych za zaburzenia nie pozwala ani na domknięcie definicji tego zjawiska ani na uogólnienie jego roli w ekosystemie.

A jako, że znamienita większość dotychczasowych badań nad zaburzeniami dotyczy wyłącznie drzewostanu lub co najwyżej fitocenozy, być może w najbliższym czasie nastąpi zwrot zainteresowań ku zaburzeniom innych komponentów lasu, takich np. jak zoocenoza, mikroflora, gleba czy klimat.

*Katedra Botaniki Leśnej,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego,
ul. Rakowiecka 26/30, 02-528 Warszawa.
obidzinski@delta.sggw.waw.pl*

Literatura

- Allen R.B., Bellingham P.J., Wiser S.K.**, 1999. Immediate damage by an earthquake to a temperate mountain forest, *Ecology*, 80.2: 708-714.
- Baskin Y.**, 1999. Yellowstone fires: a decade later, *BioScience*, 49: 93-97.
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajączkowski J., Żybura H.**, 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northerneastern Poland, *Journal of Vegetation Science*, 9: 229 – 238.
- Bormann F.H., Likens G.E.**, 1981. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*, Springer – Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R.**, 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth, *Journ. Ecol.*, 60: 849-872.
- Burrows C.J.**, 1990. *Processes of vegetation change*, Unwin Hyman, London.
- Clements F.E.**, 1916. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*, Carnegie Inst. Washington Publ., 242: 1-512.
- Connell J.H.**, 1978. Diversity in tropical rain forests and corall reefs, *Science*, 199: 1302-1310.
- Connell J.H., Slatyer R.D.**, 1983. Mechanisms of successin in natural communities and their role in community stability and organisation, *American Naturalist*, 121: 789-824.
- Costello J.D., Leopold D.J., Smalldige P.J.**, 1995. Pathogens, patterns and processes in forest ecosystems, *BioScience*, 45: 16-24.
- Crawley M.J.**, 1989. *Plant Ecology*, Blackwell Scientific Publications, London.
- Delcourt H.R., Delcourt P.A., Thompson W.,III.**, 1983. Dynamic plant ecology. The spectrum of regeneration change in space and time, *Quaternary Science Review*, 1: 153-175.
- Drury W.,H., Nisbet I.,C.**, 1973. Succession, *Journal of the Arnold Arboretum*, 54: 331-368.

- Dyguś K.T.**, 1997. The influence of clear-cutting on the structure, floral and phytocenotic richness and on the ecological processes in a forest ecosystem, Polish Ecological Studies, 3-4
- Dziubałtowski S.**, 1935. Dynamika zespołów leśnych w regionie Łysogórskim, Prace I-go Polskiego Zjazdu Leśnego, Poznań.
- Egler F.E.**, 1954. Vegetation Science Concepts. I. Initial Floristic Composition, a Factor in Old-Field Vegetation Development, Vegetatio : 412-417.
- Faliński J.B.**, 1968. Próba określenia zniekształceń fitocenozy. System faz degeneracyjnych zbiorowisk roślinnych. Dyskusje fitosocjologiczne (3), Ekologia Polska, Seria B, 12.1: 31-41.
- Faliński J.B.**, 1973. Reakcja runa leśnego na wydeptywanie w świetle badań eksperymentalnych, Phytocoenosis, 2.3: 205-219.
- Faliński J.B.** 1988. Succession, regeneration and fluctuation in the Białowieża Forest (NE Poland), Vegetatio, 77: 115-128.
- Garwood N.S., Janos D.P.**, 1979. Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests, Science, 205: 997-999.
- Gleason H.A.**, 1926. The individualistic concept of the plant association, Torrey Bot. Club Bull., 53: 7-26.
- Grime J.P.**, 1979. Plant strategies and vegetation processes, John Willey and Sons, Wichester - New York – Brisbane – Toronto.
- Halpern Ch.B., Franklin J.F.**, 1991. Physionomic development of *Pseudotsuga* forests in relation to initial structure and disturbance intensity, Journal of Vegetation Science, 1: 181-194.
- Halpern Ch.B., Frenzen P.M., Means J.E., Franklin J.F.**, 1990. Plant succession in areas of scorched and blown down forest after the 1980 eruption of Mount St. Helens, Washington, Journal of Vegetation Science, 1: 181-194.
- Irland L.C.**, 1998. Ice storm 1998 and the forests of the Northeast. A preliminary assessment. Journal of Forestry, 96: 32-40.
- Jakubowska-Gabara J.**, 1989. Leśne zbiorowiska zastępcze, Wiadomości Botaniczne, 33. 1: 9-18.
- Jenik J.**, 1986. Forest succession: theoretical concepts, 7-16, w: Fanta J., Forest dynamics research in Western and Central Europe, Preceedings of the workshop held 17-20 September 1985 in Wageningen, The Netherlands.
- Korpel S.**, 1989. Pralesy Slovenska, Veda Vydavatelstvo Slovenskej Akademie Vied, Bratislava.
- Kowalski M.**, 1982. Rozwój drzewostanów naturalnych na powierzchni badawczej w Białowieskim Parku Narodowym, Rozprawy Naukowe i Monografie, Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.

- Kosturkiewicz A.**, 1964. Wahania stanu wód gruntowych na zrębie po wycięciu drzewostanu sosnowego, Sprawozdanie PTPN, 1.71: 152-153.
- Krebs Ch.J.**, 1997. Ekologia – eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Leibundgut H.**, 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern, Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen Journal Forestier Suisse, 110.3: 111-124.
- Łaska G.**, 1999. Zaburzenia a możliwość przewidywania zjawisk przyrodniczych, Przegląd przyrodniczy, 10.1/2: 29 - 40.
- Malzahn E.**, 1999. Ocena zagrożeń i zanieczyszczenia środowiska leśnego Puszczy Białowieskiej, Prace IBL, Seria A, 885: 1-177.
- Markowski R.**, 1982. Sukcesja wtórna roślinności na porębach lasów liściastych, PWN, Warszawa – Poznań.
- Mayer H., Neumann M., Sommer G.**, 1980. Bestandesaufbau und Verjungungsdynamik unter dem Einfluss natürlivher Wilddichten im kroatischen Urwaldreservat Corkova Uvala / Plitvicer Seen, Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen – Journal Forestier Suisse, 1: 45-70.
- Meng F.R., Bourque P.A., Jewett K., Daugharty D., Arp P.A.**, 1995. The Nashwaak experimental watershed project: analytic effects of clearcutting on soil temperature, soil moisture, snowpack, snowmelt and stream flow, Water, Air and Soil Pollution, 82: 363-374.
- Olaczek R.**, 1974. Kierunki degeneracji fitocenozy leśnych i metody ich badania. Phytocoenosis Biul. Fitosoc., 3.3/4 : 179 – 190.
- Oliver Ch.D., Larson B.C.**, 1996. Forest stand dynamics, John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore.
- Peterken G.F.**, 1996. Natural Woodland, Ecology and conservation in northern temperate regions, Cambridge University Press.
- Peterson Ch.J., Carson W.P.**, 1996. Generalizing forest regeneration models: the dependence of propagule availability on disturbance history and stand size, Canadian Journal of Forestry, 26.1: 45-52.
- Peterson Ch., J., Pickett S.T.A.**, 1995. Forest reorganisation: a case study in an old-growth forest catastrophic blown down, Ecology, 76 (3): 763-774.
- Pickett S.T.A., White P.**, 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics, Academic Press, Orlando.
- Poleno Z.**, 1988. Wpływ masowej turystyki na roślinność i glebę, w: Olaczek R. (red.), Zasoby roślinne i glebowe. Użytkowanie, zagrożenie, ochrona: 470-486, PWRiL, Warszawa.

- Prentice I.C.**, 1986. Some concepts and objectives of forest dynamics research, 33-41, w: Fanta J., 1986. Forest dynamics research in Western and Central Europe, Preceedings of the workshop held 17-20 September 1985 in Wageningen, The Netherlands.
- Remmert H.**, 1989. The mosaic cycle concept of virgin forests, 9-21, w: Werner D., Muller P. (red.), Fast Growing Trees and Nitrogen Fixing Trees, International Conference Marburg, October 8th - 12th, 1989, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, New York.
- Renkin R.A., Despain D.G.**, 1992. Fuel moisture, forest type, and lightning-coused fire in Yellowstone National Park, Can. J. For. Res. 22: 37-45.
- Sernander R.**, 1936. Granskar och Fiby urskog, Acta Phytogeogr. Suec., 8.
- Shure D.J., Philips D.L.**, 1991. Patch size of forest openings and antropod populations, Oecologia, 86: 325-334.
- Shugart H.H.**, 1984. A theory of forest dynamics, Springer Verlag, New York.
- Sokołowski A.W.**, 1990. Wpływ użytkowania rębego na skład gatunkowy zbiorowisk leśnych w Puszczy Białowieskiej, Prace IBL, Warszawa, 712: 35-75.
- Sokołowski A.W.**, 1999. Kierunki naturalnej sukcesji zbiorowiska leśnych jako podstawa postępowania hodowlanego w Leśnym Kompleksie Promocyjnym Puszcza Białowiecka, Prace IBL, Seria B, 36: 5-26.
- Sokołowski A.W., Gutowski J., Wołk K., Ugglą H., Ugglą Z., Róg Z.**, 1981. Badania wpływu rodzaju rębni na zmiany roślinności i warunki odnowienia w lasach Polski północno-wschodniej, Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ochrony Przyrody, masyzynopsis.
- Spurr S.H., Barnes B.V.**, 1980. Forest Ecology, John Willey and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Steven De D., Kline J., Matthiae P.E.**, 1991. Long term changes in Wiskonsin Fagus-Acer forest in relation to glaze storm disturbance, Journal of Vegetation Science, 2: 201-208.
- Stewart G.H., Rose A.B., Veblen T.T.**, 1991. Forest development in canopy gaps in old-growth beech (Notofagus) forests New Zeland, Journal of Vegetation Science, 2: 679-690.
- Szwagrzyk J.**, 1994. Symulacyjne modele dynamiki lasu oparte na koncepcji odnawiania drzewostanu w lukach, Wiadomości Ekologiczne 40.2: 57-75.
- Szwagrzyk J.**, 2000. Rozległe zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu, Wiadomości Ekologiczne 44.1: 3-19.
- Turner M.G., Dale V.H., Everham E. H.III.**, 1997. Fires, hurricanes and volcanoes: comparing large disturbances, BioScience, 47: 758-768.
- Van Der Maarel E.**, , 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability, Journal of Vegetation Science, 4: 733-736.

- Van Der Maarel E.**, 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space, *Vegetatio*, 77: 7-19.
- Veblen T.T., Hadley K.S., Nel E.M., Kitzberger T., Villaba R.**, 1994. Disturbance regime and disturbance interactions in Rocky Mountains subalpine forest, *Journal of Ecology*, 82: 125-135.
- Watt A. S.**, 1947. Pattern and process in plant ecology, *Journal of Ecology*, 35: 1 - 22.
- Whittaker R. H.**, 1953. A consideration of climax theory, The climat as a population and patern, *Ecological Monographs*, 23: 41-78.
- Witkowska-Żuk L.**, 2000. Roślinność leśna w warunkach presji turystycznej, *Sylwan*, 11: 5-22.

Summary

Disturbance as an element of forest dynamics

The interest in disturbances has grown from the critical review of the Clemens theory on succession. The list of phenomena recognised as disturbances comprises dozen or so positions. Successive attempts of their defining and classifying appear. At present each event, relatively clearly separate in time, that destroys the structure of ecosystem, aggregation, or population, and changes the accessibility of resource or physical ambiency is most often recognised as disturbance (Pickett and White, 1985). It is also assumed that the area of disturbance is directly, and the frequency is reversely proportional to the force of disturbing factor. The course of restoration of a phytocoenosis depends on the kind of disturbance and on the properties of ecosystem before disturbance occurred.