

# Czynniki i procesy determinujące długoterminowe zmiany rozmieszczenia gatunków leśnych w krajobrazie

## Factors and processes determining the long-term changes in distribution patterns of woodland species in landscape

**Anna Orczewska**

Katedra Ekologii, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Uniwersytet Śląski  
ul. Bankowa 9, 40-007 Katowice  
e-mail: [anna.orczewska@us.edu.pl](mailto:anna.orczewska@us.edu.pl)

---

**Abstract:** The aim of this review paper is to briefly characterize the ecology of woodland herbs and to discuss the role of former and current changes of vegetation cover in the long-term persistence of forest species. Spatial (forests area, distribution and the level of isolation) and temporal (age and origin of forests) changes of forest cover are essential for the biotic diversity of woodlands. Although there are many models, originating from the island biogeography theory, which describe the mechanisms of the herbaceous species dynamics, each model requires thorough set of 'input' data to make the results reliable and to truly reflect the reality. Thus, constant collection of data on species abundance and distribution changes in time is needed. Due to progressing forest fragmentation and homogenization, these changes proceed very dynamically and habitat fragmentation is regarded as one of the most important factors responsible for global biodiversity loss. Subsequently, a strict cooperation between a biologist, providing the permanently updated floristic data, and a geographer, who gives the information about spatio-temporal changes in the land-use, is essential in modern ecological studies at the landscape scale. The application of the historic data sources about the landscape transformations and the GIS techniques are very useful in current ecological investigations. Such sources deepen our understanding of plants' reactions to the dynamic changes occurring in their environment. An example of our needs in this respect is a vivid discussion on the extinction debt phenomenon, defined as "species extinctions predicted to continue generations after habitat fragmentation, representing a future ecological costs of current habitat destruction".

**Słowa kluczowe:** fragmentacja pokrywy leśnej, dług wymierania, stare lasy, migracja gatunków, odtwarzanie runa leśnego

**Keywords:** forest fragmentation, extinction debt, ancient forests, species migration, herb layer recovery

## Wprowadzenie

Rozmieszczenie gatunków leśnych w krajobrazie, możliwości ich migracji i kolonizowania nowych lasów, decydujące o bogactwie i różnorodności gatunkowej lasów, kształtowane są przez szereg czynników. Część z nich odgrywa większą rolę w skali regionalnej, np. warunki klimatyczne, struktura przestrzenna lasów, czyli ich wielkość, stopień izolacji i ciągłości; inne zaś są kluczowe w skali lokalnej, tj. heterogeniczność przestrzeni, zaburzenia, warunki siedliskowe, np. trofia i odczyn gleby, czy też oddziaływania konkurencyjne (Dzwonko,

Loster 1989; Dupré, Ehrlén 2002; Jacquemyn i in. 2003a, 2003b; Kolb, Diekmann 2004; Héroult, Honnay 2005). Wielowiekowe kształtowanie się różnorodności biotycznej współczesnej szaty leśnej odbywało się pod wpływem wielu czynników oddziałujących w różnej skali. Wśród nich należy wymienić zmiany klimatu, rozwój osadnictwa i rolnictwa, naturalne i antropogeniczne pożary, wichury, gradacje owadów, presję roślinożerców, wypas i grabienie ściółki, a następnie zaniechanie tych praktyk, gospodarkę leśną czy melioracje odwadniające. Mnożyć można także publikacje naukowe dotyczące tych zagadnień.

Presja, jaką człowiek wywiera na środowisko naturalne najjaskrawiej widoczna jest w przypadku lasów, których areal na przestrzeni wieków kurczył się. Naturalne środowiska leśne uległy fragmentacji. Termin fragmentacja można rozumieć dwojako, tj. albo jako mozaikowy układ siedlisk, albo jako proces prowadzący do takiego układu (Wiens 1994). O procesie tym mówić można wtedy, gdy między siedliskami tego samego typu bądź populacjami gatunków powstaje bariera. Redukuje ona przepływ gatunków, osobników, genów, składników pokarmowych lub energii. W rezultacie maleje elastyczność ekosystemu, siedliska lub populacji (Kirby 1995). Niezależnie od różnic w przebiegu procesu fragmentacji pokrywy leśnej, prowadzi on do bezpośredniej, fizycznej utraty siedlisk, tj. płatów lasu nadających się do życia, do redukcji powierzchni leśnych i do wzrostu izolacji tych, które pozostały w krajobrazie. S. Jackson i D. Sax (2010) zwracają uwagę na to, że obok zmian klimatu i problemu rozprzestrzeniania się gatunków inwazyjnych, fragmentacja siedlisk jest odpowiedzialna w największym stopniu za współcześnie obserwowany spadek bogactwa gatunkowego w skali globalnej.

Obok wymienionych wyżej czynników, ogromny wpływ na różnorodność biotyczną lasów ma ich wiek i pochodzenie (m. in. Dzwonko, Loster 1989; Grashof-Bokdam, Geertsema 1998; Dupré, Ehrlén 2002; Jacquemyn i in. 2003a, 2003b; Kolb, Diekmann 2004; Orczewska 2009b). Liczne prace dotyczące badań prowadzonych w klimacie umiarkowanym Europy i Ameryki Północnej dowodzą bowiem, że lasy trwające w krajobrazie nieprzerwanie od dawna, od czasów historycznych (tzw. stare lasy, ang. ancient woodlands, sensu Peterken 1974), są nieporównywalnie bogatsze w gatunki leśne niż lasy, które pojawiły się w nim niedawno, w miejscach zagospodarowanych wcześniej jako tereny rolnicze. Przeglądu literatury na ten temat dokonują m.in. K. M. Flinn i M. Vellend (2005) oraz A. Orczewska (2010, 2011). Obserwacje te spowodowały ogromny wzrost zainteresowania botaników i ekologów starymi źródłami historycznymi, głównie kartograficznymi, dzięki którym można poznać historię pokrywy leśnej. W przypadku wielu krajów Europy źródła te datowane są najczęściej na drugą połowę XVIII wieku (Goldberg i in. 2007). Ich digitalizacja i porównanie z mapami dokumentującymi stan pokrywy leśnej w wieku XIX i XX dają pełny obraz wieku i pochodzenia współczesnych lasów, a także informacje o tym, gdzie rosły lasy w przeszłości i w jaki sposób miejsca te zagospodarowano po ich wycięciu. Niektóre regiony Polski doczekały się takich szczegółowych opracowań, stanowiących doskonały materiał źródłowy do badań terenowych dla biologa (m.in. Moszkowicz 2005; Majchrowska, Wozniak 2009; Orczewska 2009a; Matuszkiewicz i in. 2013). Mimo niedoskonałości technik kartograficznych w minionych wiekach i wynikających z tego potencjalnych błędów i niedokładności, jakimi obciążone są mapy tego typu (Goldberg i in. 2007; Kaim i in. 2014), opracowania te są niezmiernie przydatne, m.in. w wyjaśnianiu współcześnie obserwowanego rozmieszczenia i potencjalnego rozprzestrzeniania się gatunków leśnych w krajobrazie.

## **Przestrzenna i czasowa rola struktury siedliska w regulacji długoterminowego trwania i migracji gatunków leśnych w krajobrazie**

### **Ekologia gatunków leśnych oraz jej znaczenie dla zdolności ich przetrwania i rozprzestrzeniania się w dynamicznym krajobrazie**

W ostatnich latach obserwuje się wzrost zainteresowania możliwościami rozprzestrzeniania się oraz osiedlania leśnych gatunków zielnych klimatu umiarkowanego w lasach wtórnych, tak licznie pojawiających się dziś w krajobrazie wielu krajów europejskich. Zainteresowanie to wypływa w znacznej mierze ze wspomnianych wcześniej różnic w składzie gatunkowym runa leśnego lasów o różnej historii użytkowania. Stare lasy i lasy wtórne na gruntach porolnych cechuje wprawdzie zbliżone bogactwo i różnorodność gatunkowa, ale w runie lasów wtórnych brakuje typowych gatunków leśnych. Te różnice jakościowe między runem starych i nowych

lasów wynikają z biologii i ekologii gatunków leśnych. Cechuje je bowiem tolerancja znacznego zacielenia, a w konsekwencji przewaga rozmnażania wegetatywnego nad generatywnym, późne wejście w okres reprodukcji generatywnej i produkcja niewielkiej liczby nasion. Gatunki runa leśnego mają typ rozsiewania oraz reprodukcji, który ewoluował w naturalnym, stabilnym, heterogenicznym siedlisku leśnym, wolnym od silnych zaburzeń, co nie wiązało się z koniecznością wykształcenia u nich adaptacji zapewniających im szybką ucieczkę w przestrzeni lub w czasie. Z tych powodów wiele roślin leśnych charakteryzuje się słabymi zdolnościami do rozprzestrzeniania swoich diaspor, a co za tym idzie słabą mobilnością, a także brakiem trwałego banku nasion. Nie posiadają też zdolności do konkurencji o zasoby z ekspansywnymi gatunkami siedlisk nieleśnych (Bierzychudek 1982; Hermy i in. 1999; Dzwonko, Loster 2001; Whigham 2004), natomiast cechuje je długowieczność i wzrost klonalny. Przeciętny czas życia bylin leśnych J. Ehrlén i K. Lehtilä (2002) obliczyli na 64 lata, a L. Klimeš i in. (1997) twierdzą, że aż 85% europejskich roślin runa leśnego ma zdolność do wzrostu klonalnego. Tymczasem dziś rośliny runa leśnego żyją w stworzonej przez człowieka mozaice lasów poddanych presji o różnym natężeniu. Obserwacje empiryczne sugerują, że wiele roślin leśnych ograniczonych jest w swym występowaniu przez sposób rozsiewania ich diaspor i reaguje na strukturę krajobrazu stworzoną przez człowieka (Matlack 1994; Brunet, von Oheimb 1998; Bossuyt i in. 1999). Symulacyjne badania wskazują, że gatunki szybko przemieszczające się i kolonizujące nowe miejsca mają większe szanse na przetrwanie w dynamicznych krajobrazach i na utrzymanie liczniejszych populacji, niż gatunki o słabym potencjalne kolonizacyjnym (Matlack 2005).

O tym, jak słabym potencjałem do rozprzestrzeniania cechuje się większość gatunków runa leśnego, świadczą bezpośrednie pomiary tego procesu w lokalnych, różnorodnych warunkach siedliskowych. Wynika z nich, że średnie tempo migracji gatunków runa leśnego wynosi od kilku do kilkudziesięciu centymetrów w ciągu roku, a rzadko może przekraczać 2–3 m na rok (Brunet, von Oheimb 1998; Bossuyt i in. 1999; Dzwonko 2001a, b; Orczewska 2009b). Przykładowo, zawilec gajowy, gatunek powszechnie występujący w mezo- i eutroficznych lasach liściastych Europy, może przemieszczać się w tempie 0,2–2,16 m na rok (Brunet, von Oheimb 1998; Bossuyt i in. 1999; Dzwonko 2001a, b; Orczewska 2009b), w zależności od żyzności i wilgotności lasu; w układach o większej trofii i wilgotności szybciej niż w uboższych (Verheyen i in. 2003; Orczewska 2009b). W konsekwencji proces kolonizacji wtórnych lasów przez leśne gatunki zielne jest długotrwały, liczony w dziesięcioleciach, a nawet stuleciach, czego dowodzą liczne prace na ten temat (Peterken, Game 1984; Faliński 1986; Dzwonko, Loster 1992; Dzwonko, Gawroński 1994; Brunet, von Oheimb 1998; Bossuyt i in. 1999; Bossuyt, Hermy 2000; Ehrlén, Eriksson 2000; Dzwonko 2001a, b; Brunet 2007; Honnay i in. 2009; Orczewska 2009b; Orczewska, Fernes 2011). Za wolną kolonizację runa wtórnych lasów przez gatunki leśne odpowiedzialne są dwa zasadnicze mechanizmy. Jednym z nich, najczęściej opisywanym w literaturze, są właśnie owe, opisane wyżej ograniczenia w rozprzestrzenianiu gatunków leśnych, wynikające z faktu, że ich nasiona nie mają morfologicznych przystosowań do wędrówki na duże odległości. Drugą grupę przyczyn stanowią te, które odpowiedzialne są za trudności gatunków leśnych w trwałym osiedlaniu się w runie wtórnych lasów (m.in. Brunet 1993; Honnay i in. 1999; Baeten i in. 2009). Większość zacytowanych powyżej badań dotyczących procesu odtwarzania się runa w lasach na gruntach porolnych dowodzi, że brak roślin leśnych we wtórnych lasach w głównej mierze jest spowodowany ich niewielkimi zdolnościami do przemieszczania się, ale najczęściej jest wypadkową działania obu wymienionych wyżej mechanizmów (Flinn, Vellend 2005; Honnay i in. 2009).

### **Prawdopodobieństwo kolonizacji wtórnych lasów przez gatunki leśne**

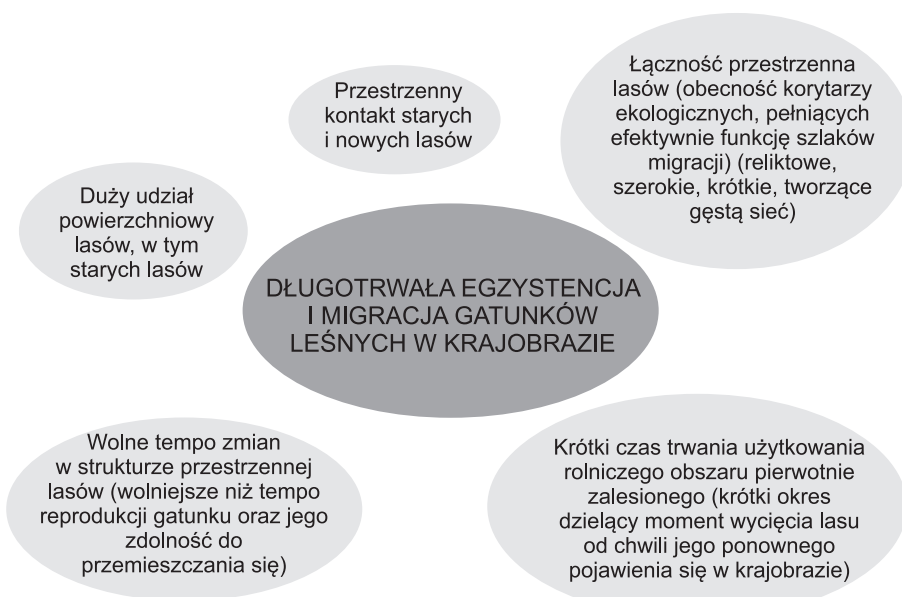
W krajobrazie rolniczym, w którym dokonała się fragmentacja pokrywy leśnej, lokalne zanikanie gatunków (wymieranie) jest częstym zjawiskiem w przypadku populacji, które uległy silnemu rozczłonkowaniu, a rekolonizacja jest kluczowym procesem dla ich regionalnego przetrwania. Prawdopodobieństwo rekolonizacji zależy od możliwości dyspersji organizmów, przestrzennych zależności pomiędzy elementami krajobrazu oraz od zmian w strukturze krajobrazu, jakie dokonują się w czasie (Fahrig, Merriam 1994; Jacquemyn i in. 2003a, b; Matlack, Monde 2004; Matlack, Leu 2007). Jak dowodzą autorzy wspomnianych wyżej prac, warunkiem efektywności procesu odtwarzania się kompozycji gatunkowej typowej dla starych lasów w nowych lasach,

jakie pojawiają się w krajobrazie, jest przestrzenna kontynuacja starych i wtórnych lasów. Okazuje się bowiem, że nowe lasy, oddalone od starych lasów, źródeł diaspor gatunków leśnych, o więcej niż 2 km, prawdopodobnie nigdy nie zostaną zasiedlone przez pełną pulę gatunków leśnych obecnych w starych lasach (Honnay i in. 2002). Co więcej, nawet odległość 720 m, dzieląca lasy o takim pochodzeniu, jest w pewnych sytuacjach skuteczną barierą, gdyż uniemożliwia pełne odtworzenie się składu gatunkowego runa, jaki obecny jest w starych lasach (Brunet 2007).

Prawdopodobieństwo kolonizacji runa wtórnych lasów przez gatunki leśne w znacznej mierze zależy od udziału powierzchniowego lasów w krajobrazie (Peterken 2000; Vellend 2003). Gdy, według G. Peterkena (2000), przekracza on 60%, powoduje to, że większość płatów nowych lasów pozostaje w kontakcie przestrzennym z dużymi, bogatymi w gatunki, kompleksami leśnymi, co pozwala na migrację gatunków do nowych lasów. Z kolei, gdy powierzchnia lasów spada poniżej 30%, większość płatów nowych lasów pozostaje w izolacji od starych lasów, co przekreśla szansę na skolonizowanie ich runa przez gatunki leśne.

Szanse na wykształcenie się w nowych lasach zbiorowisk leśnych bogatych w gatunki leśne maleją nie tylko wraz z rosnącym stopniem fragmentacji pokrywy leśnej, ale także wraz ze spadkiem powierzchni starych lasów. Prawdopodobieństwo kolonizacji runa wtórnych lasów przez gatunki leśne zależy zatem od udziału powierzchniowego starych lasów w krajobrazie (ryc. 1). M. Vellend (2003) zaobserwował bowiem znaczny spadek bogactwa gatunkowego flory leśnej w lasach wtórnych na terenach, na których udział starych lasów spadł poniżej 10%. Dla odmiany, kolonizacja runa nowych lasów była bardziej efektywna, nie tylko w krajobrazach o dużej łączności płatów leśnych, ale też – o dużym udziale powierzchniowym starych lasów.

Powierzchnia lasów, które uległy wycięciu, a następnie odtworzeniu, a także czas, jaki upłynął między tymi dwoma zdarzeniami, rozumiany jako czas użytkowania rolniczego, mają nieraz dramatyczny wpływ na dynamikę populacji roślin leśnych (ryc. 1). Wiele regionów klimatu umiarkowanego różni się zasięgiem przestrzennym i długością trwania tych okresów. Choć Europa i Ameryka Północna mają podobną historię przemian pokrywy leśnej, z dającym się wyróżnić okresem wycięcia lasów, a następnie ich odtwarzania się, różnice między tymi częściami świata, odnoszące się do czasu trwania użytkowania rolniczego gleb są bardzo wyraźne. W Europie bowiem zaniechanie użytkowania rolniczego najczęściej miało miejsce niedawno, w połowie XX w., podczas



Ryc. 1. Znaczenie przestrzennej i czasowej heterogeniczności pokrywy leśnej dla długotrwałej egzystencji gatunków leśnych w krajobrazie

Fig. 1. The importance of spatio-temporal heterogeneity of forest cover for the long-term existence of woodland species in the landscape

gdy odlesienie, szczególnie wielu regionów zachodniej Europy, bardzo często dokonało się kilka wieków temu. W Ameryce okres, jaki upłynął między odlesieniem i ponownym zalesieniem trwał najczęściej około 100 lat. Był zatem znacznie krótszy niż w Europie, co nie pozostało bez wpływu na właściwości gleb użytkowanych rolniczo, a następnie zalesionych oraz na przetrwanie populacji roślin leśnych. Dlatego też prognozuje się, że proces rekolonizacji wtórnych lasów przez gatunki leśne w Europie będzie dużo wolniejszy niż w Ameryce. Trudno jednak arbitralnie stwierdzić, które aspekty historii krajobrazu będą go kształtować w największym stopniu, albowiem w modelowaniu tego procesu (Vellend 2003, 2004) pominięto wiele czynników mających ogromny wpływ na regionalne rozmieszczenie i dynamikę gatunków, m.in. strukturę przestrzenną krajobrazu (lasów), tempo zmian w strukturze krajobrazu oraz heterogeniczność i jakość siedlisk. Dzięki owemu modelowaniu wiadomo jednak, że czas, jaki upływa między momentem wycięcia lasu, a inicjującym jego odtwarzanie się może mieć ogromny wpływ na funkcjonowanie populacji roślin leśnych. Jeśli jest krótki, proces kolonizowania lasów wtórnych przez gatunki leśne jest efektywniejszy, tj. trwa krócej niż w sytuacji, gdy między tymi etapami upłynęło dużo czasu. Czas potrzebny na regenerację zbiorowisk leśnych rośnie zatem proporcjonalnie do długości okresu dzielącego wycięcie lasu od jego ponownego posadzenia (Vellend 2004).

Podsumowując powyższe rozważania można stwierdzić, że przetrwanie gatunku w dynamicznym krajobrazie zależy nie tylko od tempa, w jakim gatunek jest zdolny się przemieszczać (możliwość dyspersji gatunków, wynikająca z ich cech biologicznych), ale także od szans na to przemieszczanie, jakich dostarcza mu łączność siedlisk. W regulacji długoterminowego rozmieszczenia gatunków leśnych w krajobrazie, obok szeroko omówionej struktury przestrzennej pokrywy leśnej, kluczowe znaczenie ma też tempo zmian dokonujących się w tej strukturze (ryc. 1). By gatunek mógł przetrwać, tempo zmian dokonujących się w siedlisku powinno być wolniejsze niż tempo reprodukcji gatunku (Fahrig, Merriam 1994; Jacquemyn i in. 2003a, 2003b; Matlack, Monde 2004; Matlack, Leu 2007).

### **Modele wyjaśniające funkcjonowanie populacji gatunków leśnych w krajobrazie**

Funkcjonowanie populacji organizmów w dynamicznych krajobrazach, szczególnie w krajobrazach rolniczych, opisywano w literaturze w oparciu o różnorodne teorie i modele. Największy wpływ na opis zjawisk zachodzących w tych tzw. wyspach siedliskowych (najczęściej leśnych) i na funkcjonowanie populacji organizmów w takich układach, miała biogeograficzna teoria wysp R. MacArthura i E. Wilsona (1967). Lokalne wymieranie (ustępowanie) gatunków jest częstym zjawiskiem w przypadku populacji, które ucierpiały wskutek fragmentacji siedlisk, w których żyją, rekolonizacja zaś jest kluczowym procesem, warunkującym ich przetrwanie. Zgodnie z teorią R. MacArthura i E. Wilsona, tempo imigracji i lokalnego wymierania gatunków kształtuje się różnie, w zależności od wielkości wyspy i jej odległości od kontynentu.

Choć biogeograficzna teoria wysp odnosiła się do kolonizacji wysp oceanicznych, szybko zaczęto ją stosować w odniesieniu do wysp siedliskowych, najczęściej do wysp leśnych w krajobrazie rolniczym. Z czasem w literaturze pojawiły się różne modele, wywodzące się z teorii R. MacArthura i E. Wilsona, opisujące funkcjonowanie populacji organizmów w takich krajobrazach. Jednym z nich jest bardzo popularny w badaniach krajobrazowych model metapopulacji, wprowadzony do literatury przez R. Levinsa (1969), a modyfikowany w kolejnych latach przez wielu innych badaczy, m.in. przez I. Hanskiego (1991, 1998, 2004) czy I. Hanskiego i O. Ovaskainena (2003). Metapopulacja to „populacja populacji”, czyli liczne populacje gatunku żyjące w osobnych płatach (wyspach) siedliskowych, kontaktujące się ze sobą dzięki migracji pomiędzy płatami. Metapopulacja składa się zatem z grup przestrzennie oddzielonych od siebie populacji tego samego gatunku. W modelu tym gatunki utrzymują się dzięki dynamicznej równowadze między lokalnym wymieraniem w obrębie płatów oraz kolonizacją nowych płatów. Od tempa tego procesu zależy trwanie gatunku w krajobrazie (Levins 1969).

W 1988 r. H. Pulliam opisał model populacji źródłowych i populacji typu ujścia (ang. source-sink dynamics), który tak jak i model metapopulacji, był próbą opisu dynamiki populacji różnych organizmów funkcjonujących w krajobrazach kształtowanych przez człowieka (Solarz 1998). W tym teoretycznym modelu autor podkreślił wpływ zróżnicowanej jakości siedlisk na wzrost lub spadek liczebności populacji. Płaty źródłowe (source), to siedliska dobrej jakości, pozwalające na stały wzrost liczebności populacji żyjących w nich gatunków (populacje trwałe).

Dla odmiany płaty typu ujścia (sink) charakteryzują się siedliskami słabej jakości i stąd nie stwarzają warunków zapewniających populacjom możliwości przetrwania. Ich populacje są nietrwale i utrzymywane dzięki imigracji gatunków z płatów źródłowych (Pulliam 1988). W praktyce, w działaniach na rzecz ochrony różnorodności biotycznej lasów, kluczowe dla sukcesu w tej mierze jest prawidłowe rozpoznanie, która z populacji jest typem źródła, a która typem ujścia. Istnieje bowiem ryzyko błędnego rozpoznania i w konsekwencji złego zdefiniowania optymalnych warunków siedliskowych, których dany gatunek potrzebuje do trwałej egzystencji, gdyż znaczna część osobników danego gatunku jest w stanie dość długotrwale egzystować w płatach typu „sink”. Ponadto płaty, które dziś pełnią rolę źródłowych, po zadziałaniu zaburzeń, w przyszłości wcale takiej roli pełnić nie muszą (Tittler i in. 2006). Tylko nieliczne obszary można uznać za uniwersalne źródła czy też uniwersalne ujścia. Stare lasy, bogate w gatunki, bez wątplenia można zaliczyć do uniwersalnych źródeł gatunków leśnych. Operowanie w tej sytuacji listą gatunków wskaźnikowych starych lasów jest dobrym narzędziem w trafnym prognozowaniu, który z płatów leśnych ma cechy płatu źródłowego, a zatem który z nich należy objąć ochroną.

Oba opisane wyżej modele podkreślają wagę łączności pomiędzy pozornie odizolowanymi od siebie populacjami gatunków. Pomimo tego, że żadna z pojedynczych populacji nie może zagwarantować długoterminowego przetrwania danego gatunku, łączny efekt wielu populacji jest w stanie to zapewnić na poziomie krajobrazu. Wagę struktur łączących płaty siedlisk w krajobrazie uwypukla też model płatów, matryc i korytarzy (ang. *patch-corridor-matrix network*) RTT. Formana i M. Godrona (1986). Według niego przetrwanie gatunku zależy od tempa, w jakim gatunek jest zdolny się przemieszczać oraz od szans na to przemieszczanie, jakich dostarcza mu łączność siedlisk. Zgodnie z modelem, poddany fragmentacji, dynamiczny krajobraz rolniczy opisać można jako mozaikę małych płatów (patches) dogodnych dla egzystencji gatunków (np. płatów lasu), otoczonych dominującym w krajobrazie, nieprzyjaznym środowiskiem, zwanym tłem (matrix) i połączonych ze sobą linearnymi strukturami, zwanymi korytarzami, w postaci żywopłotów czy zadrzewień wzdłuż dróg, strumieni, rowów itp. (Richling, Solon 1998).

Współczesny krajobraz rolniczy podlega wyraźnie działaniu dwóch procesów, tj. homogenizacji i fragmentacji (Vellend i in. 2007). Procesy te doprowadziły do zmniejszenia liczby płatów lasów, które przetrwały w takich układach oraz do zmniejszenia łączności między siedliskami odpowiednimi dla egzystencji gatunków. Wraz z tym spadło prawdopodobieństwo kolonizacji i rekolonizacji płatów lasu przez gatunki leśne, gdyż procesy te zależne są od zdolności gatunków do rozprzestrzeniania się. W migracji gatunków leśnych w krajobrazie o takim charakterze kluczowego znaczenia nabiera proces tzw. dalekiego transportu, warunkujący egzystencję organizmów. Ponieważ efektywność dalekiego transportu w takich układach nie tylko trudno jest zmierzyć, ale także można oczekiwać, że ma on jednak znaczenie marginalne, przynajmniej dla większości gatunków typowo leśnych, ogromną rolę do spełnienia mają łączniki pomiędzy wyspami leśnymi nadającymi się do życia, czyli korytarze ekologiczne (Richling, Solon 1998). To one właśnie mogą zagwarantować przemieszczanie się, a w konsekwencji długoterminowe funkcjonowanie gatunków leśnych w krajobrazie, w którym pokrywa leśna uległa fragmentacji. W przypadku roślin runa leśnego sytuacja nie jest tak prosta, jak u niektórych gatunków zwierząt. Wolne tempo przemieszczania się roślin sprawia bowiem, że nie każdy korytarz umożliwia efektywną wędrówkę roślin pomiędzy płatami lasu. Istotne jest jego pochodzenie (reliktowe lub wtórne). Okazuje się bowiem, że w niektórych przypadkach jedynie korytarze w wieku starszym niż 100 lat pozwalają na skuteczne przemieszczanie się gatunków leśnych (Corbit i in. 1999; Liira, Paal 2013). Korytarze zwane reliktowymi, zawierają reliktowe populacje gatunków roślin leśnych, gdyż cały ten układ jest pozostałością istniejącego w tym miejscu w przeszłości lasu (Richling, Solon 1998). Inne struktury liniowe są efektem regeneracji lub też były posadzone (wtórne). Przykładowo w Wielkiej Brytanii stare żywopłoty, szczególnie te położone blisko lasów, są dużo bogatsze w gatunki leśne niż żywopłoty krótko istniejące w krajobrazie (Pollard i in. 1974). Według niektórych autorów w starych, reliktowych żywopłotach flora leśna może przetrwać nawet kilkaset lat, a gdy są one zintegrowane z wtórnymi lasami, są źródłem roślin leśnych kolonizujących wtórne lasy (Peterken, Game 1981).

Niezmiernie ważną cechą korytarzy, od której zależy możliwość migracji roślin runa leśnego, jest ich szerokość. Zbyt wąskie struktury tego typu pełnią funkcję „ujścia” (sensu Pulliam 1988) dla tych gatunków, które je zasiedlają, ale nie potrafią się trwale w ich obrębie utrzymać, a następnie przemieścić do lasu. Badania wpływu szerokości korytarzy, jakimi są żywopłoty, na ich bogactwo gatunkowe roślin leśnych dowiodły, że było

ono dodatnio skorelowane z szerokością żywoplotu. Jedynie korytarze o szerokości większej niż 10–12 m pozwalają gatunkom leśnym na efektywną wędrówkę w ich obrębie (Corbit i in. 1999; Liira, Paal 2013). F. Burel i J. Baudry (1990) dowiedli, że korytarze ekologiczne, których szerokość przekracza 12 m, są dużo bogatsze w gatunki leśne od pozostałych, podczas gdy żywoploty o szerokości do 4 m prawie takich gatunków nie zawierają. Wspomniani autorzy twierdzą, że w krajobrazach rolniczych w stanie New Jersey (USA), minimalna szerokość korytarzy, która pozwalałaby na egzystencję gatunków leśnych, mieści się więc w granicach sięgających 8–12 m. O. Honnay i in. (2002) uważają, że w tradycyjnych, kulturowych krajobrazach zachodniej Europy, żywoploty są jednak dużo węższe niż w USA i dlatego wydaje się, że należałoby je raczej traktować jako refugia dla gatunków leśnych, a nie funkcjonalne korytarze ekologiczne. O efektywnym pełnieniu przez istniejące w krajobrazie liniowe struktury roli łączników między nadającymi się do życia lasami decyduje ich długość i odległość od starego lasu (za długie pełnią funkcję typu „sink” sensu Pulliam 1988) oraz gęstość sieci połączeń; im bardziej gęsta, tym efektywniejsza w procesie migracji gatunków leśnych takimi szlakami (Helliwell 1975; Peterken, Game 1981; Verkaar 1990; Burel, Baudry 1990; Corbit i in. 1999).

Podsumowując i uzupełniając powyższe rozważania na temat korytarzy ekologicznych i ich roli w migracji gatunków runa leśnego, należy stwierdzić, że:

- im większa pokrywa leśna i gęstsza sieć połączeń w postaci różnych typów korytarzy, będących odzwierciedleniem naturalnego gradientu siedlisk w krajobrazie, możliwie jak najszerszych,
- im mniejsze odległości między płatami lasów, które łączy korytarz,
- im krótszy czas między zaburzeniami, jakie miały miejsce w lesie a ich regeneracją,

tym większa szansa na to, że korytarze mogą pełnić efektywnie funkcję szlaków, którymi migrują gatunki leśne. Nierzadko mamy do czynienia z sytuacją, w której niektóre struktury liniowe łączące lasy mogą pełnić funkcję ujęć sensu Pulliam (1988), bo są za długie, by rośliny leśne były zdolne przemieścić się tą drogą do innego lasu, i za wąskie, a zatem o warunkach siedliskowych nieodpowiednich, by umożliwić roślinom leśnym bezpieczne i trwałe osiedlenie się, wydanie nasion i sukcesywną wędrówkę kolejnych ich pokoleń do lasu (Burel, Baudry 1990; Corbit i in. 1999; Honnay i in. 2002). W świetle powyższych danych, odnoszących się do realnych możliwości migracji roślin leśnych korytarzami ekologicznymi, ogromnego znaczenia nabiera badanie istniejących oraz planowanie kolejnych struktur liniowych tego typu w taki sposób, by mogły efektywnie pełnić rolę szlaków przemieszczania się gatunków leśnych w krajobrazie.

## **Prognozowany spadek różnorodności biotycznej lasów w odpowiedzi na historycznie i współcześnie dokonującą się destrukcję ich siedlisk**

Wydaje się, że rozważając zagadnienia trwałości flory leśnej w dynamicznych krajobrazach, z jakimi mamy do czynienia w wielu obszarach Polski i Europy, warto zadać sobie pytanie, dlaczego postępująca degradacja siedlisk i kurczenie się arealów leśnych w wielu przypadkach nie zaowocowały, jak dotąd, masowym zniknięciem gatunków leśnych z takich miejsc.

Wiele gatunków leśnych to długo żyjące byliny, które dzięki przedłużonemu okresowi wzrostu klonalnego, wykazują obniżoną wrażliwość, a może poprawnie należałoby stwierdzić, opóźnioną reakcję na fragmentację i destrukcję ich siedlisk. W rezultacie tej pozornej trwałości ich populacji, aktualnie obserwowane rozmieszczenie długowiecznych, klonalnych gatunków leśnych najprawdopodobniej nie pozostaje w stanie równowagi z dzisiejszym poziomem fragmentacji siedlisk, lecz odzwierciedla stan tych siedlisk z przeszłości (Eriksson, Ehrlén 2001). Oznaczałoby to, że okres, jaki upłynął od destrukcji siedlisk leśnych do chwili obecnej może być niewystarczający do tego, by dało się zaobserwować proces ustępowania gatunków. Ów opóźniony w czasie spadek bogactwa i liczebności gatunków leśnych w reakcji na zaburzenia dokonujące się w ich siedliskach (aż do osiągnięcia nowego stanu równowagi), E. Tilman i in. (1994) nazywają długim wymieraniem (ang. extinction debt). W świetle powyższych stwierdzeń należałoby założyć, że współcześnie obserwowane rozmieszczenie gatunków leśnych odzwierciedla historyczne rozmieszczenie i jakość siedlisk leśnych, a nie ich stan współczesny. R. Lindborg i O. Eriksson (2004) znaleźli dowody na istnienie długu wymierania w przypadku

roślin łąk kośnych w Szwecji. Coraz liczniejsze są także doniesienia naukowe, świadczące o jego obecności w przypadku roślin runa leśnego (Vellend i in. 2006). Pośrednim dowodem rzeczywistego istnienia długu mogą być prace J. Falińskiego (1976). Jego zdaniem bowiem, skład florystyczny runa w pozostałościach lasu jest nietrwały, gdyż trwałość leśnych, reliktowych gatunków zielnych w kępach leśnych w zasadzie nie przekracza 80 lat (waha się w zależności od wielkości kępy i panujących w niej lokalnych warunków siedliskowych).

Dług wymierania jest więc wielkim wyzwaniem dla ochrony różnorodności biotycznej we współczesnych krajobrazach, w których lasy podlegają stałej presji ze strony człowieka, gdyż może mieć poważne konsekwencje dla efektywności wysiłków w tym zakresie. W sytuacjach, w których w środowisku nadal ma miejsce „spłata długu” – w przypadku gatunków zielnych runa leśnego okres ten szacuje się na 100–250 lat – (Vellend i in. 2006), bierna ochrona siedlisk może okazać się niewystarczająca, by zahamować proces spadku różnorodności biotycznej i konieczne są w takich sytuacjach zabiegi ochrony czynnej. Choć wiele dotychczasowych badań potwierdza istnienie długu wymierania, jego detekcja w naturalnych zbiorowiskach leśnych jest bardzo trudna. By lepiej zrozumieć to zjawisko, istnieje pilna potrzeba precyzyjnego planowania badań i ich intensyfikacji, a także doskonalenia warsztatu metodologicznego w tym zakresie (Kuussaari i in. 2009). Niezależnie od stopnia niedoskonałości warsztatu badawczego wiadomo jednak, że w badaniach o takim charakterze, niezbędne jest prowadzenie wieloletnich, szczegółowych obserwacji, zarówno przez botaników/ekologów, jaki i przez geografów. Bez dobrych danych bezpośrednich nie da się bowiem modelować tak złożonych procesów jak rozprzestrzenianie się gatunków w krajobrazie.

## Wnioski

Poszukując czynników odpowiedzialnych za współczesne przemiany roślinności leśnej należy pamiętać, by uwzględnić powiązania pomiędzy procesami operującymi w różnych skalach przestrzennych i czasowych. Znaczenie dla bogactwa gatunkowego lasów ma zarówno przestrzenna (rozmięszczenie lasów, ich areal i stopień izolacji), jak i czasowa heterogeniczność pokrywy leśnej (wiek lasu i jego pochodzenie), które regulują długotrwałe rozmięszczenie gatunków leśnych w krajobrazie.

Żaden ze wspomnianych wcześniej modeli, które próbują opisać mechanizm funkcjonowania populacji gatunków leśnych na poziomie krajobrazu, nie może funkcjonować bez dobrych danych „wejściowych”, czyli zebranych w terenie informacji o liczebności i rozmięszczeniu gatunków oraz ich zmian dokonujących się w czasie (Vellend 2004). Z uwagi na postępującą fragmentację siedlisk leśnych oraz ich homogenizację zmiany te dokonują się bardzo dynamicznie. Wymagają zatem intensywnego śledzenia, co wiąże się z dużym nakładem prac terenowych. Warto podkreślić, że współpraca biologa, dostarczającego stale uzupełnianych i aktualizowanych obserwacji florystycznych, i geografą, wnoszącego informacje o zmianach w strukturze form użytkowania elementów krajobrazu na przestrzeni czasu, nabiera ogromnego znaczenia we współczesnych badaniach botanicznych i ekologicznych na poziomie krajobrazowym. Posiłkowanie się bowiem danymi historycznymi i technikami GIS staje się nieodzowne w badaniach mających znaczenie dla zachowania różnorodności biotycznej zbiorowisk leśnych. Dane takie dostarczają informacji, które pogłębiają nasze rozumienie reakcji roślin na dynamicznie dokonujące się w przyrodzie zmiany.

## Literatura

- Baeten L., Hermy M., Verheyen K. 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20, s. 209–223.
- Bierzychudek P. 1982. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* 90, s. 757–776.
- Bossuyt B., Hermy M. 2000. Restoration of the understorey layer of recent forest bordering ancient forests. *Applied Vegetation Science* 3, s. 43–50.



- Bossuyt B., Hermy M., Deckers J. 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87, s. 628–638.
- Brunet J. 1993. Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in south Sweden. *Forest Ecology and Management* 61, s. 263–275.
- Brunet J. 2007. Plant colonization in heterogeneous landscapes: an 80-year perspective on restoration of broadleaved forest vegetation. *Journal of Applied Ecology* 44, s. 563–572.
- Brunet J., von Oheimb G. 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86, s. 429–438.
- Burel F., Baudry J. 1990. Hedgerow networks as habitats for forest species: implications for colonising abandoned agricultural land. W: *Species Dispersal in Agricultural Habitats*. Bunce R.G.H., Howard D.C. (red.). Belhaven Press, London, UK., s. 288.
- Corbit M., Marks P. L., Gardescu S. 1999. Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology* 87, s. 220–232.
- Dupré C., Ehrlén J. 2002. Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90, s. 796–805.
- Dzwonko Z. 2001a. Effect of proximity of ancient deciduous woodland on restoration of the field layer vegetation in a pine plantation. *Ecography* 24, s. 198–204.
- Dzwonko Z. 2001b. Migration of vascular plant species to a recent wood adjoining ancient woodland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 70, s. 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, s. 149–160.
- Dzwonko Z., Loster S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos* 56, s. 77–86.
- Dzwonko Z., Loster S. 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19, s. 195–204.
- Dzwonko Z., Loster S. 2001. Wskaźnikowe gatunki roślin starych lasów i ich znaczenie dla ochrony przyrody i kartografii roślinności. *Prace Geograficzne* 178, s. 119–132.
- Ehrlén J., Eriksson O. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81, s. 1667–1674.
- Ehrlén J., Lehtilä K. 2002. How perennial are perennial plants? *Oikos* 98, s. 308–322.
- Eriksson O., Ehrlén J. 2001. Landscape fragmentation and the viability of plant populations. W: *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*. 14th Special Symposium of the British Ecological Society. Silvertown J., Antonovics J. (red.), Blackwell Science, Oxford, s. 423.
- Fahrig L., Merriam G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8, s. 50–59.
- Faliński J. B. 1976. Trwałość reliktów lasu w krajobrazie rolniczym w świetle obserwacji na stałych powierzchniach. *Phytocoenosis* 5, s. 190–213.
- Faliński J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Geobotany* 8, s. 1–537.
- Flinn K. M., Vellend M. 2005. Recovery of forest plant communities in postagricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, s. 243–250.
- Forman R. T. T., Godron M. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York, s. 619.
- Goldberg E., Kirby K., Hall J., Latham J. 2007. The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. *Journal of Nature Conservation* 15, s. 109–119.
- Grashof-Bokdam C. J., Geertsema W. 1998. The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. *Journal of Biogeography* 25, s. 837–846.
- Hanski I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42, s. 17–38.

- Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, s. 41–49.
- Hanski I. 2004. Metapopulation theory, its use and misuse. *Basic and Applied Ecology* 5, s. 225–229.
- Hanski I., Ovaskainen, O. 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 64, s.119–127.
- Helliwell D.R. 1975. The distribution of woodland plant species in some Shropshire hedgerows. *Biological Conservation* 7, s. 61–72.
- Héroult B., Honnay O. 2005. The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests: an emergent group approach. *Journal of Biogeography* 32, s. 2069–2081.
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C., Lawesson J. 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, s. 9–22.
- Honnay O., Bossuyt B., Verheyen K., Butaye J., Jacquemyn H. 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 11, s. 213–242.
- Honnay O., Héroult B., Bossuyt B. 2009. Opportunities and constraints of using understorey plants to set forest restoration and conservation priorities. W: *Setting Targets for Managed Forest Landscapes*. Villard, M-A., Jonsson, B. G. (red.). Cambridge University Press, s. 426.
- Honnay O., Hermý M., Coppin P. 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115, s. 157–170.
- Jackson S. T., Sax D. F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology and Evolution* 25, s. 153–160.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermý M. 2003a. Impacts of restored patch density and distance from natural forests on colonization success. *Restoration Ecology* 11, s. 417–423.
- Jacquemyn H., Butaye J., Hermý M. 2003b. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography* 26, s. 768–776.
- Kaim D., Kozak J., Ostafin K., Dobosz M., Ostapowicz K., Kolecka N., Gimmi U. 2014. Uncertainty in historical land-use reconstructions with topographic maps. *Quaestiones Geographicae* 33, s. 55–63.
- Kirby K. 1995. Rebuilding the English countryside: habitat fragmentation and wildlife corridors as issues in practical conservation. *English Nature Science* 10. English Nature, Peterborough, s. 39.
- Klimeš L., Klimešova J., Hendriks R., van Groenendael J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. W: *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. de Kroon H., van Groenendael J. (red.) Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, s. 453.
- Kolb A., Diekmann M. 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15, s. 199–208.
- Kuussaari M., Bommarco R.; Heikkinen R. K.; Helm A.; Krauss J.; Lindborg R.; Öckinger E.; Pärtel M.; Pino J.; Rodà F.; Stefanescu C.; Teder T.; Zobel M.; Steffan-Dewenter I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, s. 564–571.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, s. 237–240.
- Liira J, Paal T. 2013. Do forest-dwelling plant species disperse along landscape corridors? *Plant Ecology* 214, s. 455–470.
- Lindborg R. Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85, s. 1840–1845.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J. Princeton University Press, Princeton and Oxford, s. 203.

- Majchrowska A., Woziwoda B. 2009. Effects of forest history on the biodiversity of vascular plant flora in the Łask Upland (Central Poland). W: The Role of Geobotany in Biodiversity Conservation. Holeksa J., Babczyńska-Sendek B., Wika S. (red.). University of Silesia, Katowice, s. 375.
- Matlack G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75, s. 1491–1502.
- Matlack G.R. 2005. Slow plants in a fast forest: local dispersal as a predictor of species frequencies in a dynamic landscape. *Journal of Ecology* 93, s. 50–59.
- Matlack G.R., Leu N. A. 2007. Persistence of dispersal-limited species in structured dynamic landscapes. *Ecosystems* 10, s. 1287–1298.
- Matlack G.R., Monde J. 2004. Consequences of low mobility in spatially and temporally heterogeneous ecosystems. *Journal of Ecology* 92, s. 1025–1035.
- Matuszkiewicz J. M., Kowalska A., Solon J., Degórski M., Kozłowska A., Roo-Zielińska E., Zawiska I., Wolski J. 2013. Long-Term Evolution Models of Post-Agricultural Forests. *Geographical Studies* 240: Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania im. S. Leszczyńskiego. Polska Akademia Nauk. Warszawa, s. 390.
- Moszkowicz Ł. 2005. Pochodzenie i wiek lasów Ojcowskiego Parku Narodowego. *Prace Muzeum Szafera* 15, s. 275–281.
- 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, s. 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, s. 83–96.
- Orczewska A. 2010. Odtwarzanie się roślinności runa we wtórnych lasach olszowych powstałych na gruntach porolnych w południowo-zachodniej Polsce. *Acta Botanica Silesiaca* 5, s. 5–26.
- Orczewska A. 2011. Colonization of post-agricultural black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) woods by woodland flora. W: *Woodlands: Ecology, Management and Conservation*. Wallace E. B. (red.) Nova Science Publishers, Inc., New York, s. 246.
- 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, s. 113–123.
- Peterken G.F. 1974. A method for assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biological Conservation* 6, s. 239.245.
- Peterken G. 2000. Rebuilding networks of forest habitats in lowland England. *Landscape Research* 25, s. 291–303.
- Peterken G.F., Game M. 1981. Historical factors affecting the distribution of *Mercurialis perennis* in Central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 69, s. 781–796.
- Peterken G.F., Game M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of Central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72, s. 155–182.
- Pollard E., Hooper M. D., Moore N. W. 1974. *Hedges*. William Collins Sons Ltd, London, UK, s. 256.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132, s. 652–661.
- Richling A., Solon J. 1998. *Ekologia Krajobrazu*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 319.
- Solarz W. 1988. O źródłach i ujściach: co nowego w ekologii populacji? *Wiadomości Ekologiczne* 44, s. 181–194.
- Tilman E., May R.M., Lehman C. L. Nowak M. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, s. 65–66.
- Tittler R., Fahrig L., Villard M. A. 2006. Evidence of large-scale source-sink dynamics and long-distance dispersal among wood thrush populations. *Ecology* 87, s. 3029–3036.
- Vellend M. 2003. Habitat loss inhibits recovery of plant diversity as forests regrow. *Ecology* 84, s. 1158–1164.

- Vellend M. 2004. Metapopulation dynamics following habitat loss and recovery: forest herbs in ancient and recent forests. W: *Forest Biodiversity – Lessons from History for Conservation*. Honnay O., Verheyen K., Bossuyt B., Hermy M. (red.). Katholieke Universiteit Leuven, Faculty of Applied Biological Sciences, Laboratory for Forest, Nature and Landscape Research, Leuven, Belgium. IUFRO Research Series. CABI Publishing. Wallingford, Massachusetts, s. 320.
- Vellend M., Verheyen K., Flinn K.M., Jacquemyn H., Kolb A., van Calster H., Peterken G., Graae B.J., Bellemare J., Honnay O., Brunet J., Wulf M., Gerhardt F., Hermy M. 2007. Homogenization of forest plant communities and weakening of species – environment relationships via agricultural land use. *Journal of Ecology* 95, s. 565–573.
- Vellend M., Verheyen K., Jacquemyn H., Kolb A., Van Calster H., Peterken G., Hermy M. 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, s. 542–548.
- Verheyen K., Bossuyt B., Honnay O., Hermy M. 2003. A comparison between the herbaceous plant community structure of ancient and recent forests for two contrasting forest types. *Basic and Applied Ecology* 4, s. 537–546.
- Verkaar H.J. 1990. Corridors as a tool for plant species conservation? W: *Species Dispersal in Agricultural Habitats*. Bunce R.G.H., Howard D.C. (red.), Belhaven Press, London, UK., s. 288.
- Whigham D.F. 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 35, s. 583–621.
- Wiens J.A. 1994. Habitat fragmentation: island v landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137, s. 97–104.