Eksperymentalne badania zdolności konkurencyjnej roślin leśnych

Experimental investigation of competition between forest herbs

K. ZARZYCKI

1. WSTĘP, CEL I ZAKRES BADAŃ

Buk (*Fagus sylvatica* L.) odznacza się szeroką skalą ekologiczną. Panuje on w drzewostanach licznych zespołów leśnych, które różnią się zarówno warunkami siedliskowymi, jak i składem florystycznym runa. Takimi wybitnymi jednostkami są m.in. buczyny acidofilne (*Luzulo-Fagetum*), buczyny określane mianem mezofilnych (np. *Fagetum carpaticum*), buczyny ciepłolubne (*Cephalanthero-Fagetum*), żyzne buczyny z domieszką lipy wielkolistnej i jaworu jak np. wykształcające się na Jurze Szwajcarskiej *Tilio-Fagetum*.

Mimo licznych badań niezupełnie jest dotąd jasne jakie czynniki prowadzą do takiego zróżnicowania florystycznego i dlaczego w jednym przypadku razem rosną właśnie *Vaccinium myrtillus*, *Luzula albida*, *Deschampsia flexuosa*, w drugim *Dentaria* sp. div., *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata*, w jeszcze innym *Carex alba*, *Cephalanthera* sp. div., *Epipactis rubiginosa* i in. Dlaczego pierwsza grupa gatunków zajmuje gleby $\pm$ kwaśne, ostatnia obojętne lub nawet słabo zasadowe?

Dawno już zwrócono uwagę, że pomiędzy różnymi zespołami czy też typami lasów bukowych zachodzą znaczne różnice w kwasowości gleby. Szczegółowe badania fizjologiczne i ekologiczne ostatnich kilkunastu lat wykazują jednakże (np. Sebald 1956; Ellenberg 1964), że pH gleby nie jest w szerokich granicach czynnikiem decydującym o życiu i występowaniu roślin w przyrodzie. pH jest natomiast doskonałym wskaźnikiem pewnych procesów zachodzących w glebie. W większości przypadków nie bezpośrednio działanie jonów H^+ względnie OH^- decyduje o występowaniu rośliny, lecz inne czynniki, które mogą pozostawać w przyczynowym związku z kwasowością; mogą one jednak być z nią tylko luźno skorelowane. W kulturach wazonowych i na poletkach doświadczalnych liczne rośliny dają się hodować przy innym pH niż to, przy jakim rosną one w warunkach naturalnych, jeśli tylko przez odpowiedni dobór pożywki dostarczyć roślinom składniki potrzebne do życia, względnie wyeliminować gatunki konkurencyjne (Ellenberg 1953; Evers 1964 i in.).

Prowadzone przeze mnie doświadczenia mają dać odpowiedź na pytanie, w jakim stopniu skład florystyczny różnych buczyn zależy od bezpośredniego oddziaływania

czynników siedliskowych, a w jakim od konkurencji, która odgrywa wielką rolę w formowaniu i życiu zbiorowisk roślinnych (Ellenberg 1963; Röhrig 1964, Zarzycki 1965).

W związku z tym w r. 1964 założono doświadczenie, które ma wykazać, czy rośliny charakterystyczne dla acidofilnych buczyn będą rosły na siedliskach buczyn zajmujących gleby obojętne lub nawet słabo zasadowe i odwrotnie. Przedstawione badania, które stanowią pierwszą część szerzej zakrojonych studiów, mają charakter prostego eksperymentu fitosocjologicznego. Polegał on na wysadzanu w obrębie drzewostanów bukowych reprezentujących trzy typy buczyn (*Luzulo-Fagetum*, *Melico-Fagetum* *luzuletosum* wariant z *Carex pilosa*, krótko nazywane *Carici pilosae-Fagetum* i *Tilio-Fagetum*) na poletkach, z których usunięto runo 6 gatunków roślin zielnych w mniejszym lub większym stopniu charakterystycznych dla różnych zespołów buka. Do badań, po dokładnym rozważeniu (patrz niżej), wybrano następujące gatunki: turzycę białą (*Carex alba* Scop.), szczyr trwały (*Mercurialis perennis* L.), marzankę wonną (*Asperula odorata* L.), turzycę orzęsioną (*Carex pilosa* Scop.), kosmatkę gajową (*Luzula albida* (Hoffm.) DC. = *L. nemorosa* (Poll.) E. Mey.) i śmiałek pogięty (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.).

Dla określenia roli konkurencji wysadzano rośliny jednocześnie w kulturach czystych, tzn. jednogatunkowych oraz w kulturach mieszanych, czyli wielogatunkowych.

2. MATERIAŁ DOŚWIADCZALNY I METODYKA

Wybrane do badań gatunki roślin poznane są dość dokładnie, jeśli idzie o ich rozmieszczenie, biologię i ekologię (Ellenberg 1963; Hundt 1966; Meusel, Jäger, Weinert 1965; Mukerji 1936; Oberdorfer 1962; Scurfield 1954; Zarzycki 1964 i in.). Nad większością z nich prowadzono badania w kulturach wazonowych (Marthaler 1939; Sebald 1956). Są one słabo zróżnicowane systematycznie i kariologicznie (Löve A. i Löve D. 1961).

Carex alba ograniczona w swym występowaniu do południowej i środkowej Europy reprezentuje buczyny ciepłe i suche zaliczane do związku *Cephalanthero-Fagion*, który w Polsce wykształca się — jedynie fragmentarycznie — w Pieninach na rędzinach. *Mercurialis perennis* związany jest na ogół z siedliskami żyznymi zasobnymi w wapń. *Asperula odorata* ma dość szeroką skalę ekologiczną; rośnie głównie w lasach liściastych rzędu *Fagetalia*, w Karpatach szczególnie obficie w tzw. ubogim wariantcie *Fagetum carpaticum*. *Carex pilosa* jest rośliną szeroko rozprzestrzenioną w lasach dębowo-grabowych wschodniej Europy, rzadsza jest, choć niekiedy występuje masowo, w buczynach Europy zachodniej, z reguły na dość kwaśnych glebach brunatnych. *Luzula albida* i *Deschampsia flexuosa* są typowymi roślinami siedlisk acidofilnych; szczególnie odnosi się to do śmiałka darniowego.

Wszystkie wymienione gatunki roślin odznaczają się dużą zdolnością reprodukcji wegetatywnej i z zasady w głębi lasu rozmnażają się wyłącznie na drodze wegetatywnej. Fakt ten pozwolił na uzyskanie genetycznie jednorodnego materiału do badań z powierzchni kilku do kilkudziesięciu metrów kwadratowych, na której

Tabela 1 — Table 1

Skład chemiczny liści badanych gatunków roślin w miligram-równoważnikach na 100 g suchej masy (próby pobrano w sierpniu r. 1965 i 1966)

Chemical analyses of leaves of investigated species in milligram-equivalents per 100 g dry matter (samples taken in August 1965 and 1966)

Gatunek — plant species gleba — soil	N	Ca	Mg	P	K	Lata Years
<i>Mercurialis perennis</i> rędzina — rendzina	912.1	258.9	27.4	12.48	101.4	1966
	903.9	261.3	26.9	12.69	101.6	
	901.1					
	1178.1	281.2	30.0	17.3	55.8	1965
	1176.7	278.1	29.9	17.1	56.3	
<i>Mercurialis perennis</i> gleba brunatna kwaśna z butwiną — acid brown soil with raw humus	443.0	157.9	29.5		79.1	1966
	477.3					
<i>Carex alba</i> rędzina — rendzina	508.4	52.1	6.0	8.0	56.4	1965
	473.7	48.8	1.12	6.22	53.7	1966
	468.4	48.9	6.27		53.3	
	476.9					
<i>Carex alba</i> gleba brunatna — brown soil	593.7	30.6	14.7	8.1	61.4	1965
	610.1					
<i>Asperula odorata</i> rędzina — rendzina	831.8	137.3	12.9	12.4	92.2	1965
	786.1	132.4	7.97	12.1	95.9	1966
	791.5	132.2	11.36		95.9	
<i>Carex pilosa</i> gleba brunatna kwaśna — acid brown soil	948.9	21.6	11.7	12.3	54.7	1965
				11.7		
	728.1	50.4	15.8	9.98	37.6	1966
	707.9	49.1	16.0		36.6	
					36.8	
<i>Luzula albida</i> gleba brunatna kwaśna — acid brown soil	671.1	25.6	13.1	14.2	58.2	1965
<i>Deschampsia flexuosa</i> gleba brunatna kwaśna — acid brown soil	754.0	11.8	10.7	13.5	60.1	1965

panował dany gatunek stanowiąc często jedną wielką kolonię. Rośliny wyjmowane z ziemi otrząsano z gleby, a następnie dzielono na egzemplarze zbliżonej wielkości, odrzucając zbyt duże i zbyt drobne.

Badane gatunki, z wyjątkiem *Mercurialis perennis*, osiągają zbliżone wysokości części nadziemnych (około 10–20 cm). *Asperula odorata* korzeni się w warstwie wierzchniej gleby, w górnej części horyzontu mineralno-próchnicznego. Nieco

głębiej, w przeważającej części do 5–10 (20) cm sięga główna masa korzeni *Deschampsia flexuosa*, *Carex alba*, *Luzula albida* i *Carex pilosa*. Korzenie *Mercurialis perennis* dochodzą do głębokości 20–40 cm. Razem wysadzone gatunki, osiągające podobne wysokości części nadziemnych i korzeniące się na tej samej głębokości powinny intensywnie konkurować między sobą.

Materiał do przesadzania pozyskano z następujących stanowisk: *Carex alba* — Ellikon nad Renem, gdzie rośnie masowo w prześwietlonym płacie *Quercus-Capinetum* ze sztucznie wprowadzoną sosną, na dość suchej glebie brunatnej; $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ w horyzoncie korzenienia się turzycy wynosi 5,7; stopień nasycenia zasadami kompleksu sorpcyjnego — V — 70%.

Mercurialis perennis — *Tilio-Fagetum*, w najbliższym sąsiedztwie poletka A scharakteryzowanego poniżej.

Asperula odorata — kamieniste, suchsze miejsce w obrębie *Tilio-Fagetum*, kilkadziesiąt metrów od powierzchni A (patrz niżej).

Carex pilosa — w bezpośrednim sąsiedztwie poletka B (*Carici pilosae-Fagetum*).

Luzula albida — prześwietlenie leżące pomiędzy powierzchnią B (*Carici pilosae-Fagetum*) a powierzchnią C (*Luzulo-Fagetum*).

Deschampsia flexuosa — płat *Luzulo-Fagetum*, Irchel koło Zurychu, gleba brunatna kwaśna szczegółowo scharakteryzowana przez Richarda (1950); pH poziomu butwinowego 4,8; V — 20%.

Początkowa przeciętna powierzchnia asymilacyjna obliczona dla jednej strony liści wysadzanego osobnika wynosiła u 5 gatunków po około 30 cm², u *Mercurialis* była ona około 4 razy większa (ca 120 cm²).

Wykonano analizy chemiczne liści badanych gatunków (tab. 1). Wszystkie próby zbierano w sierpniu r. 1965 i 1966.

Rośliny wysadzano na poletkach doświadczalnych położonych w płatach 3 zespołów leśnych. Powierzchnie zostały ogrodzone i usunięto z nich rośliny zielne, starając się jak najmniej naruszyć warstwę próchniczną i korzenie drzew. Wszystkie powierzchnie położone są w lesie komunalnym (Martinsberg) miasteczka Baden AG, około 25 km na płn.-zach. od Zurychu, na wysokości 470–490 m n.p.m. Odległość pomiędzy skrajnymi powierzchniami nie przekracza w linii prostej 300 m. Średnia roczna suma opadów dla pobliskiego Baden (381 m n.p.m.) wynosi 1015 mm, a średnia roczna temperatura powietrza 8,5°C. Przeprowadzone przeze mnie badania fitosocjologiczne, glebowe i mikroklimatyczne pozwalają na syntetyczne scharakteryzowanie powierzchni oznaczonych literami A, B, C.

Powierzchnia A, zespół *Tilio-Fagetum* (Moor 1952) — drzewostan bukowy z domieszką lipy wielkolistej i jesionu położony na północnych zboczach jurajskiego wzgórza Martinsberg, nachylenie 20°, w runie panują *Mercurialis perennis* i *Dentaria digitata* Lam. Gleba ma charakter rędziny wapiennej, o azotanowym typie gospodarki azotowej; pH gleby wynosi około 7,0. Rośliny w sezonie wegetacyjnym otrzymują 1–2% pełnego światła.

Powierzchnia B przedstawia drzewostan bukowy z pojedynczymi dębami i sztucznie wprowadzoną sosną, usytuowany na wierzchowinie (młodopleistocenne zwiry). W runie panuje *Carex pilosa*. Podobnie płaty traktowane są w Szwajcarii

często jako odmiana zespołu *Melico-Fagetum luzuletosum* wariant *Carex pilosa* (Frehner 1963). Z uwagi na ich dużą odrębność florystyczną i idąc za sugestią prof. Ellenberga, określam to zbiorowisko krótko mianem *Carici pilosae-Fagetum*. Gleba w tym zbiorowisku ma charakter kwaśnej gleby brunatnej, pH poziomu mineralno-próchnicznego waha się od 5,0–5,2, V wynosi około 30%. 1/4 azotu mineralnego dostarczana jest roślinom w formie azotanowej (NO_3^-), a 3/4 w formie amonowej (NH_4^+). W sezonie wegetacyjnym rośliny otrzymują 2–3% pełnego światła.

Powierzchnia C usytuowana jest w niewielkim płacie *Luzulo-Fagetum* (*Melampyro-Fagetum*). Drzewostan buduje *Fagus sylvatica*, w runie panuje *Vaccinium myrtillus*, poza tym występują tu m.in. *Luzula albida* i *Leucobryum glaucum*. Gleba

Ryc. 1. Kwasowość gleb na poletkach doświadczalnych i akumulacja mineralnego azotu (Ellenberg 1964) w okresie 6 tygodni w warunkach polowych (1 sierpień do 15 września 1965 r.)

Reaction of soils on experimental plots and accumulation of mineral nitrogen during 6 weeks in field conditions (Ellenberg 1964) (August 1st to September 15, 1965)

A — *Tilio-Fagetum*, B — *Carici pilosae-Fagetum*, C — *Luzulo-Fagetum*

ma charakter kwaśnej gleby brunatnej z cienką warstwą butwiny o pH 4,5–4,8, V wynosi około 20%. Cały azot mineralny, i to w ilościach większych niż na pozostałych powierzchniach, występuje w ciągu całego sezonu wegetacyjnego wyłącznie w formie amonowej (ryc. 1).

Na wszystkich trzech powierzchniach gleby są świeże i nie wykazują większych różnic w uwilgotnieniu. Nie ma też między nimi zasadniczych różnic w zawartości przyswajalnego dla roślin potasu i fosforu, jeśli przeliczamy te pierwiastki na jednostki objętościowe. Przeliczenie wagowe sugeruje, że gleba z warstwą butwiny jest znacznie bogatsza w dostępny dla roślin P i K niż gleba rędzinowa.

Poletka kultur jednogatunkowych (czystych) mają wymiary $1,75 \times 1$ m, kultur mieszanych $5,85 \times 1$ m. Rośliny sadzono w regularnej więźbie 15×15 cm (na 1 okaz wypadało więc przy sadzeniu około 225 cm^2). Gatunki na poletkach rozmieszczono

Ryc. 2. *Carex pilosa*. Związek pomiędzy długością i powierzchnią asymilacyjną liścia. Rzędna — jednostronna powierzchnia asymilacyjna liścia (cm²), odcięta — długość liścia (cm)
Carex pilosa. Relation between length and surface of leaf. Ordinate — one-sided assimilating surface of leaf (sq.cm), abscissa — length of leaf (cm)

Ryc. 3. *Mercurialis perennis*. Związek pomiędzy długością i powierzchnią asymilacyjną liścia. Rzędna — jednostronna powierzchnia asymilacyjna liścia (cm²), odcięta — długość liścia (cm)
Mercurialis perennis. Relation between length and surface of leaf. Ordinate — one-sided assimilating surface of leaf (sq. cm), abscissa — length of leaf (cm)

losowo, przypadkowa była też kolejność gatunków w rzędach kultur mieszanych, wykluczając możliwość występowania okok siebie dwóch rzędów z tym samym gatunkiem. Następstwo gatunków w kulturach mieszanych zachowano bez zmian na wszystkich trzech powierzchniach, z tym że kolejność była inna w każdym powtórzeniu. Zastosowano 4 powtórzenia. Jedno poletko kultury czystej miało więc na początku doświadczenia 84 rośliny, w kulturze mieszanej — 28 roślin jednego gatunku (bez uwzględniania brzeżnych rzędów). Powierzchnie A i B założono jesienią r. 1964, powierzchnię C w tym samym okresie r. 1965. W sumie wysadzono 8232 okazy roślin.

Poletka plewiono 2—3 razy w roku. Jesienią r. 1965 i 1966 dla wszystkich parcel wykonano szczegółowe planiki, na których oznaczono dla każdego z żyjących osobników: liczbę pędów, liczbę i wymiary liści, liczbę nasion, zdrowotność, barwę, uszkodzenia liści itp. Pozwala to śledzić los poszczególnych okazów w ciągu okresu badań bez ich naruszania (zmiany liczby pędów, powierzchni asymilacyjnej osobników, sumarycznej powierzchni asymilacyjnej w przeliczeniu na 1 m² itp.).

Powierzchnię asymilacyjną *Mercurialis perennis*, *Carex pilosa* i *Asperula odorata* obliczano mierząc wyłącznie długość liści. Okazało się bowiem, że w przypadku tych gatunków o regularnych liściach istnieje ścisła korelacja pomiędzy długością

Ryc. 4. Badania polowe 1964—1966. Wzrost i rozwój *Deschampsia flexuosa* (1 — kultury jednogatunkowe, 2 — kultury wielogatunkowe) oraz *Carex pilosa* (3 — kultury jednogatunkowe, 4 — kultury wielogatunkowe) na siedlisku *Tilio-Fagetum* (A), *Carici pilosae-Fagetum* (B) i *Luzulo-Fagetum* (C)
a) przeżywanie wysadzonych roślin; b) zmiany powierzchni asymilacyjnej przeciętnego osobnika; c) zmiany powierzchni asymilacyjnej na powierzchni 1 m²; d) zmiany względnej liczby pędów

Field experiments 1964—1966. Growth and development of *Deschampsia flexuosa* (1 — pure cultures, 2 — mixed cultures) and *Carex pilosa* (3 — pure cultures, 4 — mixed cultures) in *Tilio-Fagetum* (A), *Carici pilosae-Fagetum* (B) and *Luzulo-Fagetum* (C)

a) survival of planted species; b) changes in assimilating surface of average individual; c) changes in assimilating surface per 1 sq. metre; d) changes of relative shoot number

liścia a jego powierzchnią asymilacyjną. Jako przykład tej zależności służyć mogą ryc. 2 i 3. Powierzchnię asymilacyjną u *Deschampsia flexuosa* określano z długości liści traktowanych jako cylindry o średnicy 0,85 mm (Geyger 1964), a powierzchnię liści *Carex alba* jako prostokąty (szczyty liści usychają i odpadają). W przypadku *Luzula albida*, która ma liście trójkątne zmiennej szerokości i długości mierzono dla obliczenia ich powierzchni długość liścia i szerokość w środku. Dla zachowania jak największej dokładności wszystkie pomiary kontrolne wykonał autor osobiście. Szczególną uwagę zwrócono przy tym na zmiany powierzchni asymilacyjnej, która umożliwia porównywanie przyrostu gatunków niezależnie od ich przynależności gatunkowej. Od powierzchni asymilacyjnej zaś zależy w dużej mierze produkcja biomasy.

3. WAŻNIEJSZE WYNIKI BADAŃ

Ważniejsze wyniki polowych badań eksperymentalnych zestawiono graficznie (ryc. 4, 5 i 6) oraz w sposób sumaryczny w załączonej tabelce (tab. 2). Pełne wyniki badań zostaną opublikowane po ich ostatecznym zakończeniu w r. 1969 lub 1970.

Ryc. 5. Wzrost *Carex alba* (1 — kultury jednogatunkowe, 2 — kultury wielogatunkowe) i *Mercurialis perennis* (3 — kultury jednogatunkowe, 4 — kultury wielogatunkowe) w różnych zespołach leśnych (por. ryc. 4)

a) zmiany względnej liczby roślin; b) zmiany powierzchni asymilacyjnej przeciętnego osobnika; c) zmiany powierzchni asymilacyjnej na powierzchni 1 m²

Growth of *Carex alba* (1 — pure cultures, 2 — mixed cultures) and *Mercurialis perennis* (3 — pure cultures, 4 — mixed cultures) in different forest communities (cf. fig. 4)

a) changes of relative plants number; b) changes in assimilating surface of average individual; c) changes in assimilating surface per 1 sq. metre

Badania wykazują, że rozwój roślin w lesie, w warunkach ograniczonego dostępu światła i silnej konkurencji korzeniowej drzew jest dość powolny. Wzrost i rozwój roślin w kulturach czystych nie odbiega dotąd zasadniczo od kultur wielogatunkowych. Jedynie *Mercurialis perennis* i, w mniejszym stopniu, *Asperula odorata* rosną w *Tilio-Fagetum* lepiej w kulturach mieszanych niż w czystych. Wszystkie przesadzone gatunki, z wyjątkiem *Deschampsia flexuosa* przesadzonego na kwaśną glebę brunatną z butwiną, zareagowały na przeniesienie ich w inne warunki ekologiczne zmniejszeniem powierzchni asymilacyjnej. *Deschampsia flexuosa* zginęła niemal zupełnie w zespole *Tilio-Fagetum*. Gatunek ten rośnie dobrze lub bardzo dobrze

Ryc. 6. Wzrost *Luzula albida* (1 — kultury jednogatunkowe, 2 — kultury wielogatunkowe) i *Asperula odorata* (3 — kultury jednogatunkowe, 4 — kultury wielogatunkowe) w różnych zespołach leśnych (por. ryc. 4)

a) przeżywanie roślin; b) zmiany liczby pędów

Growth of *Luzula albida* (1 — pure, 2 — mixed cultures) and *Asperula odorata* (3 — pure, 4 — mixed cultures) in different forest stands (cf. fig. 4)

a) survival of planted species; b) changes of relative shoot number

oraz rozmnaża się wegetatywnie i generatywnie na pozostałych powierzchniach, gdzie brak go było z natury. *Mercurialis perennis* nie może rosnąć na siedlisku *Luzulo-Fagetum*, na kwaśnej glebie brunatnej z warstwą butwiny; okazuje tu silne objawy chlorozy i traci liście około 3 miesiące wcześniej niż na innych siedliskach. *Carex alba* słabo rośnie we wszystkich badanych zespołach. *Carex pilosa* i *Luzula*

Tabela 2 — Table 2

Polowe badania eksperymentalne (Baden AG, Szwajcaria, 1964—1966). Wzrost i rozwój 6 gatunków roślin wysadzonych na różne siedliska
 Experimental field investigations, Baden AG, Switzerland, 1964—1966. Growth and development of six plant species in various associations

Powierzchnia — Exp. plot Zespół — Community	A <i>Tilio-Fagetum</i>	B <i>Carex pilosae-Fagetum</i>	C <i>Luzulo-Fagetum</i>
Przed rozpoczęciem eksperymentu w runie panował* Herb dominating before beginning of experiment*	<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Carex pilosa</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>
Typ gleby	ředzina	gleba brunatna kwaśna	gleba brunatna kwaśna z butwiną
Soil type	rendzina	acid brown soil	acid brown soil with raw humus
pH gleby (horyzont próchniczny)	7,2	5,0	4,8
Soil pH _{H₂O} (humic horizon)			
Forma mineralnego azotu w glebie	NO ₃	3/4 NH ₄ +1/4 NO ₃	NH ₄
Form of soil mineral nitrogen			
<i>Mercurialis perennis</i>	$\frac{+++}{000}$	$\frac{+}{X}$	$\frac{-}{X}$
<i>Asperula odorata</i>	$\frac{+++}{000}$	$\frac{++}{00}$	$\frac{+}{0}$
<i>Carex alba</i>	$\frac{+}{X}$	$\frac{+}{X}$	$\frac{+}{0}$
<i>Carex pilosa</i>	$\frac{+}{0}$	$\frac{+++}{000}$	$\frac{+++}{000}$
<i>Luzula albida</i>	$\frac{+}{X}$	$\frac{++}{00}$	$\frac{+++}{000}$
<i>Deschampsia flexuosa</i>	$\frac{(+)}{X}$	$\frac{++}{000}$	$\frac{+++}{000}$

* wszystkie rośliny runa usunięto z poletek doświadczalnych
 all natural herbs were removed from experimental plots

Znaki w liczniku:

- nie rośnie
- (+) rośnie bardzo słabo
- + rośnie słabo
- ++ rośnie dobrze
- +++ rośnie bardzo dobrze

Symbols in numerator:

- no growth
- (+) very feeble growth
- + feeble growth
- ++ good growth
- +++ very good growth

Znaki w mianowniku:

- X brak rozmnażania (wegetatywnego i generatywnego)
- 0 słabe rozmnażanie
- 00 intensywne rozmnażanie
- 000 bardzo intensywne rozmnażanie

Symbols in denominator:

- x no multiplication
- 0 feeble multiplication
- 00 intensive multiplication
- 000 very intensive multiplication

albida stale zmniejszają powierzchnię asymilacyjną w *Tilio-Fagetum*, dość dobrze rosną w *Carici pilosae-Fagetum*, bardzo dobrze w *Luzulo-Fagetum*. *Asperula odorata* wykazuje najlepszy rozwój w *Tilio-Fagetum*, słabszy w *Carici pilosae-Fagetum*, najslabszy w *Luzulo-Fagetum*.

4. DYSKUSJA WYNIKÓW

W czasie przeprowadzonych studiów uwzględniono ważniejsze właściwości biologiczne, po części i fizjologiczne, wybranych gatunków roślin, ich skład chemiczny, główne czynniki siedliskowe powierzchni, na których założono poletka i siedlisk, z których pozyskano rośliny do przesadzenia, jak również wzajemne oddziaływanie roślin na siebie. Te właśnie aspekty zdają się być szczególnie ważne dla zrozumienia istoty asocjacji roślinnej. Zachowanie się poszczególnych gatunków określano biorąc za podstawę procent osobników, które przeżywają na różnych siedliskach, zmiany liczby pędów, liczbę nasion, wygląd roślin, a w pewnym stopniu także skład chemiczny roślin wyrosłych po przesadzeniu na nowych siedliskach. W ten sposób starano się możliwie wszechstronnie ocenić zdolność konkurencyjną genetycznie jednorodnego materiału badanego gatunku, uwzględniając zarówno rozwój wegetatywny, jak i generatywny, w możliwie dokładnie scharakteryzowanych warunkach siedliskowych.

Analiza oparta jest jednak, jak dotąd, na trzyletnich definitywnie nie zakończonych jeszcze badaniach. Ażeby nie niszczyć kultur nie uwzględniono też dotąd przyrostu biomasy zmagazynowanej w częściach podziemnych roślin; będzie to możliwe do przeprowadzenia dopiero w chwili ostatecznego zakończenia badań. W badaniach polowych celowo nie wsiewano nasion, lecz sadzono wyrosłe okazy. Badania i obserwacje prowadzone bowiem przeze mnie od szeręgu lat w buczynach tatrzańskich wykazują, że kiełkowanie nasion gatunków leśnych w warunkach naturalnych przebiega z reguły powoli i niekiedy w sposób trudny do przewidzenia. Fakt, że wyrosły osobnik danego gatunku wprowadzony do obcej fitocenozy może w niej rosnąć nie świadczy wcale, że dany gatunek mógłby się tam rozwinąć z nasion, gdyby został on tam wsiany. Siedlisko każdego zespołu wyobrazić sobie bowiem można idąc za Boysenem-Jensenem (1949), jako układ koncentrycznych kół — niby barier: jedne gatunki nie mogą w ogóle przekroczyć nawet najbardziej zewnętrznej bariery — nie mogą rosnąć w danym zbiorowisku wprowadzone jako wyrosłe rośliny; inne mogą przekroczyć zewnętrzne bariery, tzn. rosną wprowadzone jako dojrzałe rośliny, lecz nie mogą wyrastać z nasion lub też nie rozmnażają się; tylko nieliczne gatunki przenikają przez wszystkie oka sieci abiotycznej i biotycznej i stać się mogą stałymi komponentami zbiorowiska roślinnego zajmującego określone siedlisko.

Badania polowe prowadzone są w trzech odrębnych zbiorowiskach leśnych związanych z trzema typami siedlisk. Różnice pomiędzy siedliskami skrajnymi, jakimi są siedliska lasu lipowo-bukowego i acidofilnej buczyny uwiadcniają się niezmiernie ostro, nawet jeśli uwzględnimy tylko makroelementy. Na podstawie przeprowadzonych przeze mnie oznaczeń, najogólniej biorąc, stosunek kationów

(w liczniku) do anionów (w mianowniku) przedstawia się na tych siedliskach następująco:

$$\text{gleba rędzinowa (siedlisko } \textit{Tilio-Fagetum}) - \frac{\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^{+} + \dots}{\text{NO}_3^{-} + \text{PO}_4^{3-} + \text{SO}_4^{2-} + \dots}$$

$$\text{kwaśna gleba brunatna z butwiną (} \textit{Luzulo-Fagetum}) - \frac{\text{NH}_4^{+} + \text{K}^{+} + \text{H}^{+} + (\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}) + \dots}{\text{PO}_4^{3-} + \text{SO}_4^{2-} + \dots}$$

Różnice pomiędzy siedliskami zaznaczają się przede wszystkim w ilościach kationów wapniowych i magnezowych (w drugim przypadku jest ich przynajmniej 5-krotnie mniej niż w pierwszym), koncentracji jonów wodorowych (w drugim przypadku 10^{2-3} razy większa niż w pierwszym) i w formie mineralnego azotu, który w przypadku kwaśnej gleby brunatnej występuje w formie amonowej (kation), w przypadku rędziny w formie azotanowej, czyli jako anion. Analizy wskazują natomiast, że nie ma większych różnic pomiędzy oboma siedliskami, jeśli idzie o dostępne dla roślin ilości potasu i fosforu. Siedlisko *Carici pilosae-Fagetum* zbliża się do siedliska *Luzulo-Fagetum*, lecz jest mniej skrajne.

Analizy chemiczne roślin z różnych siedlisk wykazują, że gatunki, które rosną z natury na siedliskach rędzinowych (*Mercurialis*, *Asperula*), zawierały kilkakrotnie więcej wapnia i około 2 razy więcej potasu niż rośliny pochodzące z kwaśnych gleb brunatnych. Mniejsze natomiast były różnice w zawartości ogólnego azotu, niezależnie od tego, czy rośliny pochodziły z siedlisk o amonowym czy azotanowym typie gospodarki azotowej. Przesadzenie roślin z gleby np. rędzinowej na kwaśną glebę brunatną było dla nich szokiem. Wszystkie niemal gatunki, w zależności od siedliska, na które rośliny przesadzono i właściwości biologicznych gatunku, zareagowały w pierwszym roku po przesadzeniu w mniejszym lub większym stopniu zmniejszeniem powierzchni asymilacyjnej. Każdy z badanych gatunków zachowuje się przy tym w kulturze nieco inaczej. Jedynie *Deschampsia flexuosa* w pierwszym roku wykazała na siedlisku kwaśnej buczyny, opanowanej uprzednio przez borówkę czernicę, znaczny przyrost. *Mercurialis perennis*, który silnie reagował na przesadzenie, z uwagi na głęboki w porównaniu z innymi badanymi gatunkami system korzeniowy, rośnie bardzo dobrze na macierzystym siedlisku w lesie lipowo-bukowym, dość słabo natomiast na glebach brunatnych kwaśnych (*Carici pilosae-Fagetum*) o amonowo-azotanowej gospodarce, a ginie na kwaśnej glebie brunatnej z warstwą butwiny. W tym ostatnim przypadku rośliny przyjęły się wprawdzie w znacznym procencie i wypuściły z wiosną r. 1966 nowe pędy, lecz wszystkie liście wykazały silne objawy chlorozy i opadły blisko 3 miesiące wcześniej niż w lesie lipowo-bukowym. Liście tych okazów zawierały jednocześnie przeszło 2 razy mniej wapnia i ogólnego azotu niż liście roślin wyrosłych na glebie rędzinowej. W Tatrach obserwuje się czasami szczyr trwały w świerczynach na podłożu wapiennym (*Piceetum normale*) na glebie z kwaśną warstwą butwiny, w której najprawdopodobniej brak procesów nityfikacji. Przedstawione fakty zdają się więc wskazywać, że szczyr trwały, podobnie jak *Populus euramericana* cv. *Missouriensis* w wazonowych badaniach Eversa (1963), jako roślina „azotanowa” nie może rosnąć ze względów fizjologicznych w warunkach glebowych charakteryzujących

się amonowym typem gospodarki, przy niedostatku kationów wapniowych i dużej kwasowości (Prjanisznikow 1951). Widocznie w tych warunkach następują znaczne zaburzenia w pobieraniu kationów i anionów, co prowadzi w konsekwencji do śmierci rośliny. Należy tu wykluczyć możliwość wpływu światła, ponieważ o kilkanaście metrów od powierzchni reprezentującej kwaśną buczynę rośnie szczyr w identycznych warunkach świetlnych na glebie rędzinowej.

W przeważającej większości przypadków nie zaobserwowano dotąd objawów konkurencji pomiędzy wysadzonymi roślinami. Jest to zupełnie zrozumiałe, jeśli się zważy, że rośliny w runie lasu rosną z reguły stosunkowo wolno, a z drugiej strony mają jeszcze dosyć wolnej przestrzeni, ponieważ część osobników nie przyjęła się. Tylko *Mercurialis perennis* i *Asperula odorata* rosną lepiej na glebie rędzinowej (*Tilio-Fagetum*) w kulturach wielogatunkowych niż w jednogatunkowych. Można by z tego wysnuć wniosek, że na siedlisku, na którym gatunki te rosną bardzo dobrze, w kulturach jednogatunkowych osiągnęły już maksymalne, możliwe w danych warunkach pokrycie, natomiast mogą rozrastać się w dalszym ciągu w kulturach mieszanych, wykorzystując wolne przestrzenie względnie słabość razem wysadzonych gatunków.

Okazuje się, że nawet genetycznie jednorodna populacja większości badanych gatunków, ma szerszą skalę ekologiczną, niżby się to mogło wydawać z obserwacji naturalnego jej rozsiedlenia. *Asperula odorata* po usunięciu gatunków, które z nią konkurowały, rozwija się bujnie, kwitnie i owocuje na siedlisku lasu lipowo-bukowego, gdzie z natury dominował w runie *Mercurialis perennis*, osiągając współczynnik pokrycia 0,6—1,3 (stosunek dokładnie określonej, jednostronnej powierzchni asymilacyjnej liści do zajmowanej powierzchni gleby, zazwyczaj w przeliczeniu na 1 m²). Na siedlisku tym marzanka nie jest jednak w stanie, z uwagi na swe właściwości biologiczne i fizjologiczne, na dłuższą metę rozwijać powierzchni asymilacyjnej zbliżonej do szczyru, a tym samym zostaje z siedliska wyparta lub też zepchnięta na miejsca nieco bardziej suche i kamieniste. Zresztą *Asperula* zajmuje trochę inną niszę ekologiczną (osiąga niższą wysokość, korzeni się znacznie płycej niż *Mercurialis*), co umożliwia występowanie niekiedy tych dwu gatunków na jednym stanowisku. Poza tym *Asperula* ma szerszą skalę ekologiczną i potrafi rosnąć na kwaśnych glebach brunatnych, zupełnie dobrze na siedlisku *Carici pilosae-Fagetum*, słabiej w *Luzulo-Fagetum*.

O szerokiej skali ekologicznej szeregu roślin łąkowych świadczą eksperymentalne badania Ellenberga (1953) (patrz też literatura cytowana przez Zarzyckiego 1965).

Fakty te świadczą jednocześnie, że jeśli jakiś gatunek rośnie na dwu czy więcej typach siedlisk, to nie można przyjmować a priori, iż jest on reprezentowany przez różne ekotypy. Może tak być, lecz również możliwe jest, że siedliska te leżą w obrębie szerokiej skali ekologicznej gatunku. Badania prowadzone na obrzeżu odkrywkowej kopalni siarki w Piasecznie koło Tarnobrzegu, gdzie zwierciadło wód gruntowych opadło do głębokości około 20 m wykazują (Fabijanowski i Zarzycki, msk.), że na dawnych siedliskach zespołu *Molinietum*, a także na miedzach wśród pól powstałych z zaorania wilgotnych łąk, obficie rozrósł się *Galium boreale* L., składnik

zespołu trzęsłicy modrej. Inne gatunki, jak *Gentiana pneumonanthe* L., *Lathyrus paluster* L. wyginęły doszczętnie. Jest więc zupełnie prawdopodobne, że populacje *Galium boreale*, które rosną u nas z jednej strony na wilgotnych łąkach, z drugiej w suchych murawach, nie należą, jakby można przypuszczać, do odrębnych ekotypów. Przytoczone dane raz jeszcze potwierdzają, że liczne gatunki odznaczają się fizjologiczną możliwością opanowania siedlisk, na których obecnie brak ich zupełnie, lub na których odgrywają tylko nieznaczną rolę, np. *Asperula odorata* na miejscu *Mercurialis perennis* w *Tilio-Fagetum*, *Deschampsia flexuosa* na miejscu *Vaccinium myrtillus* w *Luzulo-Fagetum*.

Deschampsia flexuosa, *Luzula albida* i *Carex pilosa* rosną bardzo dobrze, dwa pierwsze gatunki rozmnażają się nawet generatywnie, na kwaśnej glebie brunatnej z cienką warstwą butwiny, zajmowanej pierwotnie przez łan *Vaccinium myrtillus* oraz na siedlisku z panującą *Carex pilosa*. W przypadku śmiałka pogiętego jest rzeczą uderzającą, że rośnie on bardzo bujnie, rozmnaża się wegetatywnie i generatywnie na powierzchni, na której poprzednio brak go było zupełnie; po części dotyczy to także i siedliska zajmowanego poprzednio przez *Carex pilosa*. *Deschampsia* ginie natomiast na glebie rędzinowej; przez dwa lata utrzymywała się wprawdzie na dwu powierzchniach jednogatunkowych, lecz stale zmniejsza liczbę pędów i powierzchnię asymilacyjną. Żadnego przyrostu nie wykazały też na siedlisku *Tilio-Fagetum*: *Carex pilosa* i *Luzula albida*. *Carex alba* rośnie słabo na wszystkich badanych typach siedlisk, jeszcze najlepiej w *Luzulo-Fagetum*, najprawdopodobniej ze względu na korzystniejsze niż gdzie indziej warunki świetlne.

Wszystkie te dane nasuwają przypuszczenie, że pewne gatunki zajmujące siedliska dość skrajne pod względem warunków siedliskowych, są tak silnie wyspecjalizowane, że już ze względów fizjologicznych nie mogą rosnąć na innych także specyficznych siedliskach. Wszystkie dane wskazują na to, że *Mercurialis perennis* na siedlisku *Luzulo-Fagetum* ginie na skutek wyłącznego oddziaływania czynników abiotycznych. Najprawdopodobniej tak samo działa zabójczo siedlisko abiotyczne na śmiałka pogiętego w przypadku cienistego, związanego z rędzinowymi glebami *Tilio-Fagetum*.

STRESZCZENIE I WNIOSKI

1. Autor bada wzrost i rozwój sześciu leśnych gatunków roślin (*Asperula odorata*, *Mercurialis perennis*, *Carex alba*, *Carex pilosa*, *Luzula albida*, *Deschampsia flexuosa*) wysadzonych w r. 1964 na poletka doświadczalne w obrębie trzech zespołów leśnych (*Tilio-Fagetum* na rędzinie, *Carici pilosae-Fagetum* na glebie brunatnej kwaśnej i *Luzulo-Fagetum* na glebie brunatnej kwaśnej z butwiną), po usunięciu naturalnego runa, w kulturach jedno i wielogatunkowych. Wyniki badań obrazują ryciny 4, 5, 6 oraz tabela 2 (str. 402).

2. Przeprowadzone badania zdają się wskazywać, że czynnikiem o podstawowym znaczeniu dla wykształcenia, przynajmniej niektórych zbiorowisk buka, jak *Luzulo-Fagetum* i *Tilio-Fagetum* jest forma azotu mineralnego w glebie. Azot mineralny staje się też, z uwagi na jego zapotrzebowanie, głównym obiektem konkurencji

roślin. Kwasowość gleby jest tylko jednym z czynników warunkujących rozsiedlenie roślin i służyć może jako wskaźnik procesów zachodzących w glebie.

3. W acidofilnej buczynie, na kwaśnych glebach brunatnych, skupiają się gatunki (*Vaccinium myrtillus*, *Luzula albida*, *Deschampsia flexuosa*), które lepiej zdają się użytkować azot w formie amonowej ($\text{NH}_4\text{-N}$) niż w formie azotanowej ($\text{NO}_3\text{-N}$).

4. W lesie lipowo-bukowym skupiają się gatunki roślin zielnych, które lepiej wyzyskują azot w formie azotanowej. Są to jednocześnie siedliska zasobne w kationy wapnia, magnezu itd., które warunkują obojętny lub słabo zasadowy odczyn gleby. Czynniki te umożliwiają rozwój mikroflory nitryfikacyjnej i dostarczanie roślinom wyższemu azotu w formie $\text{NO}_3\text{-N}$.

5. Bezpośrednie działanie czynników abiotycznych sprawia, że *Deschampsia flexuosa* nie może rosnąć w zespole *Tilio-Fagetum*, a *Mercurialis perennis* w *Luzulo-Fagetum*.

6. W obrębie siedlisk odznaczających się w pewnym zakresie zbliżonym typem gospodarki azotowej, zasobnością w Ca, Mg, kwasowością itp., gatunki wykazują na ogół szeroką skalę ekologiczną, a ich rozsiedlenie jest w dużym stopniu wynikiem konkurencji międzygatunkowej. Szczególnie ostro zaznacza się to na przykładzie par gatunków: *Mercurialis perennis* — *Asperula odorata* i *Deschampsia flexuosa* — *Vaccinium myrtillus*. *Asperula odorata* w kulturze jednogatunkowej rozwija się najlepiej na siedlisku, które w warunkach naturalnych i w kulturach mieszanych opanowuje *Mercurialis perennis*. *Deschampsia flexuosa* rośnie bardzo bujnie i rozmnaża się na glebach brunatnych kwaśnych, gdzie brak jej było z natury, a gatunkami panującymi były *Vaccinium myrtillus* i *Luzula albida*.

Wykonanie badań umożliwiło mi stypendium Polskiej Akademii Nauk przyznane w r. 1964 na 4-miesięczny wyjazd do Szwajcarii. W latach 1965 i 1966 kontynuowałem badania dzięki stypendium ETH w Zurychu. Wymienionym Instytucjom wyrażam podziękowanie. Prof. dr H. Ellenbergowi (Göttingen) bardzo dziękuję za sugestie dotyczące tematu badań, okazaną życzliwość, cenne rady i wskazówki. Za okazaną pomoc dziękuję również prof. dr B. Pawłowskiemu (Kraków), prof. dr E. Landoltowi (Zürich), Dr P. Grünigowi (Baden AG), Dr F. Klötzlemu (Zürich) i Dr H. Hellerowi (Göttingen).

Geobotanisches Institut der ETH, Stiftung Rübel, Zürich
Instytut Botaniki Polskiej Akademii Nauk, Kraków

(Wpłynęło dn. 15.VI.1967 r.)

SUMMARY

The beech (*Fagus sylvatica* L.) has a wide ecological range; it occurs in numerous plant communities which differ in floristic composition and in ecology. It is not clear yet which factors lead to such a floristic differences within beech forests. Why do *Vaccinium myrtillus*, *Luzula albida*, *Deschampsia flexuosa* grow together in one case, *Dentaria* ssp., *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata* in another, *Carex alba*, *Epipactis rubiginosa*, *Cephalanthera* ssp. in still others? Why does the first group of species occupy acid soils, and the last neutral or even alkaline soils?

This study attempts to distinguish between the degrees of influence abiotic factors and competition have on the composition of various beech associations.

A field experiment was started to demonstrate whether plants characterizing acidophilous beech forests (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Luzula albida* (Hoffm.) DC., *Carex pilosa* Scop.) will grow in other beech associations e.g. on rendzina soils, and vice-vers, whether plants such as *Mercurialis perennis* L., *Carex alba* Scop., *Asperula odorata* L. species occurring in beech forests chiefly on brown soils and rendzinas can develop on acid brown soils with a raw humus layer. To investigate the part played by competition the author planted both pure (mono-specific) and mixed cultures of these six plants.

Species were planted on plots chosen randomly and hedged off within beech forest-stands representing three beech associations. The natural herb layer was removed without damaging the humus layer and tree roots. The plants for each species were obtained from well-defined areas of up to several tens of sq. metres of known soil conditions and microclimate, where species developed strongly and multiplied vegetatively. The plants appeared genetically uniform. Chemical analyses of the leaves of each species were made (table 1).

The initial assimilating surface of one average planted exemplar amounted to about 30 sq. centimetres; in *Mercurialis perennis* the assimilating surface was some four times greater. The plants were planted in autumn 1964 (in 1965 on plot C) in the following conditions: in *Tilio-Fagetum* on rendzina soil — plot A, in *Melico-Fagetum luzuletosum*, *Carex pilosa* variant (further called *Carici pilosae-Fagetum* for short) on an acid brown soil — plot B; and in *Luzulo-Fagetum* (*Melamp. Fagetum*) on an acid brown soil with raw humus — plot C. The plots are situated at an altitude of 470—490 metres above sealevel in Martinsberg forest near Baden (Kanton Aargau, Switzerland, 25 km NW from Zürich). The average total precipitation is about 1000 mm, and the mean yearly air temperature 8.5° C. Floristic composition, microclimate, and soils were analysed on the experimental plots. Some data are listed in table 2 and fig. 1. On each mono-specific plot were 84 plants when planted; each species in mixed cultures was represented by 28 plants. There were 225 sq. cm of soil per plant. Four replications were made. In all, more than 8200 plants were planted. The plots were hand weeded once or twice in a year.

In autumn 1965 and 1966 an inventory of all living plants was made, leaves measured, vegetative stems counted as well as seeds, etc. Thanks to the existing correlations between leaf length and assimilating surface in most investigated species it was possible to compare the changes in their surface without damaging the plants. The results were diagrammed and are summarized in table 2. (fig. 4—6).

The investigations show that development is slow in the forest where light is restricted and strong root competition exists. The growth and development of plants in pure cultures differs little from multi-specific cultures. Only *Mercurialis perennis*, and *Asperula odorata* to a lesser degree, grow better in *Tilio-Fagetum* in mixed than in pure cultures. All replanted species, except *Deschampsia flexuosa* transplanted into acid soil with raw humus, responded to this transplantation into different environmental conditions by reducing their assimilating surface. *Deschampsia flexuosa* disappeared almost completely in the *Tilio-Fagetum* association. This species grows well, multiplies vegetatively and produces seed on the remaining plots where it did not occur naturally. *Mercurialis perennis* cannot grow on an acid brown soil with a raw humus layer; it shows strong symptoms of chlorosis, and it sheds its leaves some three months earlier than in the environments occupied naturally. All the species continue to grow on the acid brown soil.

The investigations made seem to indicate that a factor with a basic importance for the formation of at least some communities of the beech (*Luzulo-Fagetum*, *Tilio-Fagetum*) is mineral nitrogen and its form in the soil. Mineral nitrogen becomes, owing to the demand for nitrogen, the chief object of plant competition. Soil acidity is only one of the factors conditioning the distribution of plants and may serve as a good indicator of processes occurring in the soil.

In an acidophilous beech forest, on acid brown soils, species assemblage (*Vaccinium myrtillus*, *Luzula albida*, *Deschampsia flexuosa*) which can utilize ammonium nitrogen ($\text{NH}_4\text{-N}$) better than nitrate nitrogen ($\text{NO}_3\text{-N}$).

In fertile beech forests those species congregate which can better utilize $\text{NO}_3\text{-N}$. The last are also environments well provided in cations of calcium and magnesium as well as others which

condition a neutral or slightly alkaline soil reaction. Such factors make possible the development of a nitrifying microflora and hence the provision of more $\text{NO}_3\text{-N}$.

A direct influence of abiotic factors prevents *Deschampsia flexuosa* from growing in the *Tilio-Fagetum* association, and *Mercurialis perennis* in the *Luzulo-Fagetum* association.

In environments characterized by a similar type of nitrogen regime, of Ca and Mg supply, of soil reaction, etc. the plant species usually show a wide ecological range and their distribution is, to a considerable degree, the effect of interspecific competition. This appeared especially sharply in the example of pairs of species: *Mercurialis perennis* — *Asperula odorata*, and *Deschampsia flexuosa* — *Vaccinium myrtillus*. *Asperula odorata* in mono-specific culture developed best in an environment which in natural conditions and in mixed cultures was dominated by *Mercurialis perennis*. *Deschampsia flexuosa* grew abundantly and multiplied on acid brown soils where it was absent in nature and where the dominant species were *Vaccinium myrtillus* and *Luzula albida*.

These investigations were made possible by a scholarship of the Polish Academy of Sciences granted in 1964 for a four months stay in Switzerland. In 1965 and 1966 the investigations were continued thanks to an Eidg. Technische Hochschule, Zürich scholarship. The author wishes to thank both these institutions. The author thanks especially Professor Dr. H. Ellenberg (Göttingen) for his suggestions on the scope of investigations, his goodwill and valuable advice; for their kind help the author also expresses gratitude to Professor Dr. B. Pawłowski (Kraków), Professor Dr. E. Landolt (Zürich), Dr. P. Grünig (Baden Aargau), Dr. F. Klötzli (Zürich), Dr. H. Heller (Göttingen), and Professor Dr. M. A. M. Bell (Victoria, B. C., Canada).

Geobotanisches Institut der Eidg.
Technischen Hochschule, Stiftung
Rübel, Zürich
Institut of Botany, Polish Academy of Sciences,
Kraków

LITERATURA

- Boysen Jensen 1949, Causal plant-geography, Biologiske Meddelelser 21 (3): 3—19.
- Ellenberg H., 1953, Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten, Ber. Dtsch. bot. Ges. 65: 351—362.
- Ellenberg H., 1958, Bodenreaktion (einschliesslich Kalfrage) in: Ruhland W. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 4: 638—708, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Ellenberg H., 1963, Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Einführung in die Phytologie von H. Walter, Bd. 4,2., Stuttgart, 943 pp.
- Ellenberg H., 1964, Stickstoff als Standortsfaktor, Ber. Dtsch. bot. Ges. 77: 82—92.
- Evers F. H., 1963a, Die Wirkung von Ammonium- und Nitratstickstoff auf Wachstum und Mineralstoffhaushalt von *Picea* und *Populus*. I—III., Z. Bot. 51: 61—111.
- Evers F. H., 1963b, Neue Erkenntnisse zur Chlorosebekämpfung durch Düngungsmassnahmen, Allgem. Forstztzshr. 18: 499—500.
- Evers F. H., 1964, Die Bedeutung der Stickstoffform für Wachstum und Ernährung der Pflanzen, insbesondere der Waldbäume, Mitt. Ver. forst, Standortkunde u. Forstpfl. züchtg. 14: 19—37.
- Fiedler H. J., Höhne H., 1965, Beitrag zur Stickstoffdüngung mittelalter Kiefernbestände (I), Arch. Forstw. 14: 909—931.
- Frehner H. K., 1963, Waldgesellschaften im westlichen Aargauer Mittelland, Beitr. geob. Landesaufn. Schweiz 44, 96 pp.
- Geyger E., 1964, Metodische Untersuchungen zur Erfassung der Gesamtoberflächen von Wiesen, Ber. geobot. Inst. ETH, Stifg. Rübel, Zürich 35 (1964): 41—112.
- Grabherr W., 1942, Bodenkundlich-nährstoffökologische und pflanzensoziologische Beiträge zur Frage der Waldbodendüngung, Mitt. Forstwirtschaft. u. Forstwiss. 1942: 248—278 (cyt. Ellenberg 1963).

- Harper J. L., 1961, Approaches to the study of plant competition, *Symp. Soc. exp. Biol.* 15: 1—39.
- Hundt R., 1966, Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der mitteleuropäischen Wiesenvegetation, *Botanische Studien* 16, Jena, 176 pp.
- Karmanova I. V., 1960, Competition for nutrients and regeneration by seed in the herbaceous communities of the taiga Zone, *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 133: 1468—1471.
- Kovács M., 1965, Anwendung von bodenbiologischen Methoden in pflanzengeographischen Forschungen. I. Untersuchungen der Nitratproduktion in den Waldböden des Matra-Gebirges, *Acta Bot. Hung.* 11: 361—382.
- Löve A., Löve D., 1961, Chromosome numbers of Central and North-West European plant species, *Opera Botanika* 5: 1—581, Lund.
- Marthaler H., 1937, Die Stickstoffernährung der Ruderalpflanzen, *Jb. wiss. Bot. (Berlin)* 85: 76—106.
- Mathaler H., 1939, Die Stickstoffernährung der Hochmoorpflanzen, *Jb. wiss. Bot.* 88: 723—758.
- McKee H. S., 1962, Nitrogen metabolism in plants, Oxford, 728 pp.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E., 1965, Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora I, II, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Moor M., 1952, Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura, *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 31, 201 pp.
- Mukerji S. K., 1936, Contribution to the autecology of *Mercurialis perennis* L., *J. Ecol.* 24: 38—81.
- Müller E., 1966, Fruchtkörperbildung und Variabilität morphologischer Merkmale bei *Leptosphaerulina australis* McAlpine (Fungi), *Ber. Schw. bot. Ges.* 76: 185—229.
- Nowotny-Mieczysława A., Gołębiowska J., 1960, Krążenie azotu w przyrodzie, Warszawa, 255 pp.
- Oberdorfer E., 1962, Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland, Stuttgart, 987 pp.
- Paczoski J., 1928, Biologiczna struktura lasu I, II (Die biologische Struktur des Waldes I, II), *Sylvan* 46 (3): 1—29, (5): 1—38.
- Poskuta J., 1961, Nowe aspekty roli azotanów względnie soli amonowych jako źródeł azotu dla roślin (New aspects on the role of nitrates or ammonium salts as nitrogen sources for plants) I—II, *Acta Soc. Bot. Pol.* 30: 195—262.
- Prjanisznikow D. A., (1945) 1951, Azot w życiu roślin, Warszawa.
- Richard F., 1945, Der biologische Abbau von Zellulose- und Eiweiss-Testschnüren im Boden von Wald- und Rasengesellschaften., *Mitt. Schw. Anst. forstl. Versuchsw.* 24: 297—397.
- Richard F., 1950, Böden auf sedimentären Mischgesteinen im schweizerischen Mittelland, *Mitt. schw. Anst. forstl. Versuchsw.* 26: 751—836.
- Ronde G., 1958, Bodenzoologische Untersuchungen von Stickstoff-Meliorationsflächen in bayerischen Staatsforstamt Schwabach (Mittelfranken), *Sonderverpft. der Ruhr-Stickstoffwerke* o. J. 49—127 (cyt. Ellenberg 1963).
- Rorison J. H., 1960, Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. I. The effects of competition and mineral nutrition upon seedling growth in the field, *J. Ecol.* 48: 585—599.
- Rorison J. H., 1960, The calcicole-calcifuge problem II. The effects of mineral nutrition on seedling growth in solution culture, *J. Ecol.* 48: 679—688.
- Röhrig E., 1964, Über die gegenseitige Beeinflussung der höheren Pflanzen. Sammelreferat aus der Sicht des Waldbaus, *Forstarchiv* 2: 25—39.
- Ruhland W. (ed.), 1958, Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. 4. Die mineralische Ernährung der Pflanze, 1210 pp; Bd. 8. Der Stickstoffumsatz, 1310 pp., Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- Schönhar S., 1955, Untersuchungen über das mengenmäßige Auftreten von Nitrat- und Ammoniakstickstoff in Böden verschiedener Waldstandorte, *Forstwiss. Cbl.* 74: 129—192.
- Scurfield G., 1954, *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., *Biol. Flora of the British Isles*, *J. Ecol.* 42: 225—233.

- Sebald O., 1956, Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser- und Sandkulturen bei abgestufter Azidität, Mitt. württ. forstl. Vers. Anst. 13: 3—83.
- Sillinger P., 1938, Zur Kenntnis der nitrogenen Mikroflora und Stickstoffbindung in Böden natürlicher Waldgesellschaften, Studia Bot. Czechoslovaca 1: 74—93.
- Wallace A., 1963, Solute uptake by intact plants (tłum. rosyjskie 1966, Moskwa 280 pp.).
- Walter H., 1963, Über die Stickstoffansprüche (die Nitrophilie) der Ruderalpflanzen, Mitt. flor-soz. Arb. Gemeinsh. N. F. 10: 56—69, Stolzenau/Weser.
- Zarzycki K., 1964, Biological and ecological studies in Carpathian beechwood, Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 12: 15—21.
- Zarzycki K., 1965, Obecny stan badań nad konkurencją (współzawodnictwem) roślin wyższych I, II. The state of research on competition in higher plants I, II, Ekol. pol. B, 11: 107—123, 195—210.
- Zöttl H., Kennel R., 1962, Die Wirkung von Ammoniakgas und Stickstoffsalzdüngung in Kiefernbeständen, Forstw. Cbl. 81: 65—91.