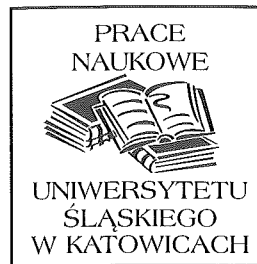


**Relacje między roślinnością i glebą  
w inicjalnej fazie sukcesji  
na obszarach piaszczystych**

*Żonie Małgosi oraz Synkowi Kamilowi*

OIMAHMAD RAHMONOV



NR 2506

# Relacje między roślinnością i glebą w inicjalnej fazie sukcesji na obszarach piaszczystych

Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego



Katowice 2007

## 1. Wstęp

Szata roślinna, a także pokrywa glebowa stanowią efekt wzajemnych związków między komponentami środowiska przyrodniczego, takimi jak skała macierzysta, ukształtowanie terenu, klimat oraz stosunki wodne. Te zależności mają charakter sprzężenia zwrotnego. Dlatego badania nad roślinnością bez uwzględnienia gleby oraz innych cech siedliska nie pozwalają dobrze poznać przemian zachodzących w fitocenozie. Procesom sukcesji roślinności na piaskach poświęcono wiele prac. Natomiast niewiele jest opracowań, w których uwzględniono ścisły związek między stadiami rozwoju roślinności i gleb.

Ekologiczne i gleboznawcze aspekty sprzężenia zwrotnego między roślinnością i glebą od wieków wzbudzały zainteresowanie, konieczne stało się więc zrozumienie i wyjaśnienie tych złożonych zjawisk. Studia nad wpływem organizmów na glebę są ważną dziedziną badań gleboznawczych od czasów V.V. DOKUCHAEVA (1881). Wyróżnił on żywe organizmy jako jeden z pięciu czynników glebotwórczych. O ile gleba wykazuje wyraźną zależność od czterech względnie stałych czynników (klimatu, skały macierzystej, topografii i czasu), o tyle piąty czynnik — organizmy żywe — był postrzegany jako bardziej dynamiczny i tym samym trudny do zbadania. H. JENNY (1980) opisał to w następujący sposób: „jak każdy inny widzę, że roślinność wpływa na glebę i gleba wpływa na roślinność, prawdziwe błędne koło, którego próbowałem uniknąć”. Usiłując przerwąć to błędne koło, Jenny przyjął dopływ nowych osobników i propagul jako czynnik biotyczny.

W ekosystemie są takie gatunki, które bezpośrednio lub pośrednio wpływają na dostępność

składników pokarmowych dla innych gatunków przez zmianę stanu elementów biotycznych i abiotycznych siedlisk. Przez C.G. JONESA, J.H. LAWTONA, M. SCHACHAKA (1994, 1997) zostały nazwane „inżynierami ekosystemowymi” (*ecosystem engineers*). Wyróżnili oni także pojęcie „inżynierów autogenicznych” (*autogenic engineers* — np. krzewy, drzewa), tj. organizmów zmieniających środowisko przez własne struktury fizyczne (np. żywe i martwe tkanki), oraz pojęcie „inżynierów allogenicznych” (*allogenic engineers*) — organizmów, które przekształcają żywy lub martwy materiał z jednego stanu fizycznego w inny. Autorzy ci sugerowali, że efekty działalności „inżynierów ekosystemowych” często wywołują reakcję zwrotną na kondycję ich samych oraz ekosystemu, w którym funkcjonują. W tym przypadku mogą być uważane za organizmy o rozszerzonych fenotypach (*extended phenotypes*) — uprzywilejowanych w procesie selekcji naturalnej (DAWKINS, 1982). Chemiczne i fizyczne właściwości gleb pozostają pod wpływem organizmów glebowych, większych zwierząt i roślin (VAN BREEMEN, 1993), w tym przypadku zatem gleba jest produktem działalności „inżynierów ekosystemowych”. Wiele właściwości gleb, na które wpływ mają rośliny (np. odczyn i dostępność składników pokarmowych), jest również ważnych dla wzrostu i przetrwania samej rośliny. Na obszarze Pustyni Błędowskiej za inżynierów ekosystemowych można uznać sinice, glony, wierzby piaskowe i wierzby ostrolistne, które w dużym stopniu oddziałują na akcelerację sukcesji oraz tworzenie się gleby i zmiany jej właściwości w początkowym etapie rozwoju. Z tego

powodu gleba może być też uważana za element „rozszerzonego fenotypu” rośliny, a zależność w postaci sprzężenia zwrotnego między poszczególnymi gatunkami roślin i ich środowiskiem glebowym może wywoływać następstwa ewolucyjne (VAN BREEMEN, FINZI, 1998).

Dogodną podstawą do dyskusji na temat wpływu roślin na właściwości gleby są trzy modele sukcesji (ulotwiania, tolerancji, zahamowań) proponowane przez J.H. CONNELLA i R.O. SLATYERA (1977). We wszystkich trzech przypadkach zarówno gatunki występujące we wczesnych, jak i późniejszych stadiach sukcesji zasiedlają nisze w tym samym czasie. W modelu ulotwiania (*facilitation*) wzrost gatunków późnych etapów sukcesji zależy od obecności gatunków wcześniejszych faz, które zmieniają dostępność substancji odżywczych w sposób, który wspomaga przeżywalność gatunków późniejszych stadiów sukcesji. W modelu tolerancji (*tolerance*) wszystkie gatunki osiągają dojrzałość w obecności gatunków wczesnosukcesyjnych. Gatunki późnosukcesyjne ostatecznie wypierają wczesnosukcesyjne, ponieważ te nie mogą tolerować spadku dostępności składników odżywczych w trakcie sukcesji. W modelu zahamowań (*inhibition*) wszystkie ga-

tunki opierają się inwazji konkurentów. Pierwszy zajmujący siedlisko gatunek wyklucza bądź hamuje kolonizację późniejszych gatunków do czasu swej naturalnej śmierci albo zniszczenia mechanicznego. Dopiero wówczas uwalnia potrzebne składniki odżywcze, pozwalając kolejnym kolonistom na wkroczenie i osiągnięcie dojrzałości. We wszystkich trzech modelach kolonizacja gatunków uwarunkowana jest m.in. rodzajem siedliska oraz dostępnością składników pokarmowych.

Przedstawione zagadnienia skłoniły autora do podjęcia badań nad relacją między regenerującą się pokrywą roślinną i glebową na piaszczystym obszarze Pustyni Błędowskiej. Obiekt ten okazał się modelowy, ponieważ dobrze znana jest tu historia rozwoju roślinności i pokrywy glebowej.

Formułując cele pracy, autor zadał sobie pytanie, czy wpływ roślin na chemiczne i fizyczne właściwości gleb ma odzwierciedlenie w tempie procesów sukcesyjnych. Odpowiedź na to pytanie wymagała skoncentrowania się na badaniach zbiorowisk roślinnych oraz pojedynczych edyfikatorów. Wybrane gatunki (edyfikatory) mają wyjątkowo duży wpływ na właściwości gleby i organizację ekosystemu na tym obszarze.

### Podziękowanie

Podczas wykonywania niniejszej pracy korzystałem z pomocy wielu osób, którym tą drogą pragnę wyrazić serdeczne podziękowanie. Przede wszystkim wyrażam głęboką wdzięczność Profesorowi Andrzejowi Czyłokowi oraz pracownikom Zakładu Biogeografii i Ochrony Przyrody za cenne rady i wskazówki.

Sz szczególnie serdecznie dziękuję recenzentom wydawniczym: Profesor Krystynie Falińskiej z Instytutu Botaniki Polskiej Akademii Nauk w Krakowie za niezwykle cenne wskazówki dotyczące dynamiki roślinności oraz Profesor Urszuli Pokojskiej z Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu za wnikliwe uwagi i sugestie, dzięki którym praca nabrała klarowności i precyzji. Obie recenzje przyczyniły się do poprawy ostatecznego kształtu pracy.

Bardzo dziękuję wszystkim uczestnikom seminariów geobotanicznych odbywających się w Białowieży pod kierunkiem śp. Profesora Janusza Bogdana Falińskiego za liczne dyskusje i konsultacje. Dziękuję również ośrodkom naukowym w Polsce (Zakład Gleboznawstwa UMK; Zakład Gleboznawstwa i Geografii Gleb UJ; Instytut Botaniki PAN), w Rosji (Instytut Geografii, Laboratorium Geografii i Ewolucji Gleb RAN), w Słowacji (Instytut Ekologii Krajobrazu), w Tadżykistanie (Instytut Gleboznawstwa, Narodowy Uniwersytet Tadżycki) oraz na Węgrzech (Uniwersytet Debreczyński) — za przedyskutowanie niektórych problemów oraz za udostępnienie księgozbiorów.

Bardzo serdecznie dziękuję Profesorowi Tadeuszowi Szczypkowi za pomoc w redagowaniu

pracy, za rady, jakich zawsze chętnie mi udzielał i za stałe zainteresowanie postępem pracy, oraz Profesorowi Zbigniewowi Śnieszce za dyskusje i sugestie podczas wyjazdów terenowych.

Pragnę także wyrazić wdzięczność pracownikom Laboratorium Naukowo-Dydaktycznego Katedr Geograficznych Uniwersytetu Śląskiego za pomoc w wykonywaniu analiz chemicznych.

Chciałbym również złożyć podziękowanie Koleżce mgr. Mirosławowi Kręciale za staranne i estetyczne wykonanie szaty graficznej.

Dziękuję także mojej Żonie mgr Małgorzacie Rahmonov za pomoc podczas opracowywania materiałów i redakcji pracy. Na koniec najcieplejsze podziękowania winien jestem Mojej Rodzinie z Artucza (Tadżykistan), która zawsze we mnie wierzyła.

## Relations between vegetation and soil in initial phase of succession in sandy areas

### Summary

Problems presented in this study refer to relations between vegetation and soil in primary phase of succession in sandy areas. The Błędów Desert, considering its specific character (lack of forest economy in the majority of area), makes the model area to observe vegetation succession and its influence on the process of soil formation. This study was realized on the base of analysis of historical sources and the interpretation of aerial photos (1955, 1973, 1996) as well as topographic maps originating from different periods (1801—1933). Apart from the above-mentioned analyses field researches on the vegetation dynamics and the initiation and development of soil processes under the influence of series of coniferous forest at its every phase and stage were carried out. Additionally, to know the relations occurring between vegetation and soil under the influence of individual species the researches on spatial changeability of soils and introduction of different species under the bushes and trees canopies were performed. Direct observations and field investigations included period of 1994—2004.

Aims of this study were as follows: to know mechanisms and succession rate in historical and contemporary expression; to evaluate lower organisms in succession initiation; to determine the influence of natural and anthropogenic factors on the succession development; to explain the influence of individual bush (*Salix arenaria* and *S. acutifolia*) and tree species (*Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Quercus robur*) on the rate and the course of succession of series of coniferous forest in sandy areas; to know relations between creating vegetation and soil cover during the primary and secondary succession; to recognize the influence of edaphic factors on succession initiation and changes in properties of creating them soils (in the system plant — soil — vegetation); to know spatial physicochemical changes in soil properties under the influences of canopies of different plant species; to determine the influence of fossil soil on the rate of secondary succession. At realization of particular aims the proper methods were applied. Apart from standard methods — to determine the variety in the composition of organic matter of soils in the developing soil cover under the influence of vegetation of coniferous forest series at poor sandy area — method Py-GC/MS was applied. In Poland it was not hitherto

applied in researches on vegetation succession and the soil development.

On the base of analysis of maps from the years: 1804, 1911, 1914 and 1933 (Fig. 1—8) and aerial photos (1955, 1973 and 1996) the changes in size of area of Błędów Desert as the outline of permanent and drift sands as well as the gradual overgrowing of this area were estimated — at the beginning through dispersed clumps of bush and trees, and next their thickening, in some places in the form of forest. During 40 years (1955—1996) in the area analysed rather essential changes in vegetation-soil cover took place. All these changes have the connection with the dynamics of vegetation distribution. On the base of aerial photos analysis it is possible to state that as early as in 1955 (Fig. 9, 10) almost the whole area analysed was devoid of vegetation. Significant changes are observed in the photo from 1973 year (Fig. 11, 12). After a lapse of 40 years, in 1996 year (Fig. 13, 14), owing to human interference as well as natural succession and expansion of bushes of willows and grassy vegetation, areas occupied by vegetation decidedly increased in area. Alternate plantings of coniferous and broad-leaved species, creating the characteristic cheese-board, are well visible in aerial photos from 1996 year. This artificial afforestation caused the further decrease in area of drift sands and setback of natural course of succession processes. Apart from terrains, where afforestation was carried out, the vegetation introduction has spontaneous character. Clear increase in succession process, consisting in the thickening of arborescent vegetation, has been observed since the end of 1970s.

Investigations proved that vegetation succession in the area of Błędów Desert occurs in primary and secondary ways, where 9 phases (0—8) were divided, which were connected into 3 stages (primary, optimum and terminal — Fig. 17), including in total documented period of about 200 lat. Primary succession happens in the area of loose and bare sand, whereas secondary succession — at areas with the remains of fossil soils. Phases of succession kept in the longest time are connected with algae and grey hair and fodder grasses. The fastest are transitional (optimal) phases, connected with willow communities. The essential ecological importance and edaphic phases 0 with cooperation of representatives of algae (*Algae*) and cyanoses (*Cyanophyta*)

were stated, what is presented as a mechanism of facilitation of introduction for species of high ecological requirements through fixing of loose sands (Phot. 1a, b; 5b; 12a, b; 21), moisture absorption and retention and improvement in edaphic conditions. This phase was not hitherto described in respect of species and habitat composition. It was simply unnoticeable by the majority of research workers.

Broad-leaved species such as: *Salix acutifolia*, *Quercus robur* or *Betula pendula* (Fig. 22, 23) positively influence the succession rate, causing the species diversifying through canopy effect. *Pinus sylvestris* (Fig. 21) is not of significant influence on the succession rate because of weak decomposition of organic matter and formation of not very conducive conditions under the canopy for plant introduction.

The final plant community in the succession order in Błędów Desert are fresh or cup-moss coniferous forests. They create during not quite 50 years on fossil soils (secondary succession) and 60 years (primary succession) in the form of initial pine coniferous forest. The author determined period of formation of forest community on the base of aerial photos from the years 1955, 1973, 1996 (Fig. 9, 11, 13, 16, 17) as well as field investigations. In the case of artificial afforestation by means of forced succession pine monocultures, which are devoid of undergrowth and very weakly shaped humus horizons have originated.

Investigations on initiation and development of soil processes under the vegetation succession of coniferous forest series, carried out in the area of Błędów Desert in areas of different degree of soil cover and vegetation development, allowed determining the course of soil formation since the moment of initiating up to the partial stabilising (Fig. 25). The area of Błędów Desert before the mobilisation of aeolian processes was covered by podzolic soils and podzols, which were blown under the influence of aeolian processes caused by human activity. These soils developed under the influence of vegetation of pine coniferous forests, which is betokened by remaining of spodic horizon with characteristic humus-ferruginous sub-horizon Bhfe (Phot. 15, 16).

Process of soil cover formation occurs parallel to vegetation succession, with difference, that its rate is slower. From this reason the observation of soil processes is more difficult. Applied plant-soil chronosequence at diversified in age real plant communities facilitated the determination of relations between creating plant and soil covers during primary and secondary succession of coniferous forest series.

Soils shaping in the area of Błędów Desert and in directly adjacent terrains show diversified profile structure and colour of particular genetic horizons (Tab. 10, 11, 12—22, 26—29) in dependence on development degree and density of plant communities. Systematic formation of following horizons or sub-horizons was also observed as soil plant succession of coniferous forest series advances. The thickness of solum in regosols and arenosols amounts on the average to from 10 to 25 cm, and in the case of podzolic soils in primary stage of development — about

50 cm. In earlier phases of succession the predominating soil-forming process is accumulation and humification of organic matter and in consequence the formation of organic-humus horizon (OA, O/A) and humus horizon (A). On the base of morphological features and accumulation of organic matter in the area investigated three development stages of soils were divided: initial (regosols), transitional (arenosols and half-mature — podzolic soils in initial stage of development) and mature (proper podzolic soils).

Comparable grain size composition (Tab. 10, 11) as well as the similarity in element total composition of sandy material in horizon C (Tab. 12) indicates the similarity of parent rock of creating themselves soils. The depth of this horizon, lying in profiles investigated fluctuates from 2 to about 15 cm, what also indicates the initiation of soil processes at similar material and in comparable time. The direction of soil-forming process in the area investigated is podzolization and already during 35 years the traces of this process are observed under the individuals of Scotch pine in the form of whitened quartz grains.

Clear difference is observed in the influence of particular communities with predominating species on the rate of soil-forming processes. These changes are visible in morphology as well as in chemical properties of soils as follows: content of organic carbon (Corg), total nitrogen (Nt), pH-reaction (pH), relation of carbon to nitrogen (C/N) and the content of pedogenic iron and aluminium oxides (Tab. 23—25, 30—34). The diversity in the content of pedogenic forms of iron (Fe) and aluminium (Al) is conditioned by stages and phases of vegetation succession and it can serve not only as the index of degree of soil development, but also it can be applied at the evaluation of plant succession promotion.

Clearly different is the influence of edypicators on plant-soil succession, resulting from their biology and ecology. Within sandy field they create isolated surfaces in the form of soil and food islands. Surfaces of soil-plant islands of small area originate in result of phytogenic field activity, what is conditioned by canopy effect. Shape and size of canopies of particular species has different influence on the variety and rate of plant succession and the soil development. One from observed soil processes under species investigated is quick increase in the thickness of humus horizon, especially under *Salix acutifolia*, *S.*

*arenaria* and *Quercus robur*. Every soil property, together with soil organic matter, quickly changes as the area of shadow creates and increases and organic matter accumulates. The clear differences at formation of organic and humus horizons under investigated canopies of bush and tree species: *Salix acutifolia*, *Betula pendula*, *Quercus robur* and *Pinus sylvestris* (Fig. 34—42) were stated. The thickest humus horizon was observed under *Quercus robur*.

Thick organic and humus horizons under canopies of species investigated were stated at bases of trunks, and as the distance from them increases the opposite situation is observed. Process of organic matter accumulation and initiation of soil processes begins from the moment of

canopy formation under bush or tree. Therefore it is possible to conclude of periods of formation and age of soil through determination of species age, under which pedogenesis occurs. This way of determination can be used in areas, where primary succession with well-known history of vegetation takes place.

Organic horizons and subhorizons under canopies create the advantageous conditions for the development and existence of soil organisms, which then also influence the soil features. Considering young age of soil and weak differentiation of soil horizons, the organic matter lying directly over the mineral layer plays the essential ecosystem role in primary stages of plant-soil succession, where amount and quality of organic matter conditions the absorbing capacity and the number of cations. Significant contribution of alkaline cations in chemical composition of broad-leaved species causes the decrease in soil acidity.

Results of investigations carried out by means of Py-GC/MS indicate the clear differentiation in the composition of organic matter of soils in different phases of succession under predominating communities with cryptogamous (Fig. 43—45) and vascular plants (Fig. 46—50). The analysis of organic composition of tissues of plants covering the given area facilitates the determination of origin of the given group of organic compounds in the soil. The comparison of occurrence and diversity in composition of organic matter in plant tissues and humus horizon of soils developing under the influence of predominating communities of coniferous forest series in its primary stages and phases was made. Their large variety considering organic compounds under communities *Algae-*

*-Cyanophyta*, biological soil crusts and *Polytrichum piliferum* was stated.

Process of soil regeneration in the area of Błędów desert happens doubly. The first way occurs in areas, where soil cover was completely disturbed and blown. This way of soil formation happens under conditions of primary vegetation succession. Such surfaces should be appreciated as zero (start) phase of succession, which is mainly initiated by *Algae* and *Cyanophyta*, at which cooperation initial soils create (Phot. 22a, b, 23; Fig. 29, 30, 32). The second way of regeneration of soil cover in areas without humus horizon or whole-profile fossil soils occurs as secondary soil and plant succession in the form of cyclic changes (Phot. 15, 16). It is connected with deposition and re-deposition of sand as well as introduction of vegetation, which result is alternating occurrence of dark and bright sand. This cycle can repeat some times and this way the following sequences of soil create (Tab. 26, 27). This is the classic example of relation between vegetation and soil-forming process.

Investigations in sandy dunes present that the conception of ecosystem means more than biological association and its environment. The conception of physical-biological system dynamics is strictly connected with interaction of vegetation with physical forces, which — owing to aeolian processes — have built dunes, phytogenic hillocks and connected with them soils. It is presented especially through chemical transformation and element circulation during succession and soil development from loose sands up to stabilised surfaced and in consequence — well developed soil horizons.

## Взаимоотношение между растительностью и почвой в инициальной фазе сукцессии в песчаных районах

### Резюме

Представленные в работе проблемы касаются взаимоотношения между растительностью и почвой в инициальной фазе сукцессии в песчаных районах пустыни Блендовской, принимая во внимание особенность пустыни (отсутствие лесного покрова на большей части территории), является она модельным объектом для наблюдений сукцессии растительности и ее влияния на процесс почвообразования. Работа была реализована на основе анализа исторических источников, а также интерпретации аэрофотоснимков 1955, 1973, 1996 годов и топографических карт разных периодов (1801—1933). Кроме вышеупомянутых анализов проводились полевые наблюдения над динамикой растительности, а также над инициацией и развитием почвенных процессов в результате влияния сукцессии боровой серии во всех их фазах и стадиях. Дополнительно, чтобы изучить соотношения между растительностью и почвой в результате влияния отдельных видов растений, проводились исследования пространственного изменения почв и распространением разных видов под короной кустов и деревьев. Непосредственные наблюдения и полевые работы охватывали период 1994—2004.

Целями работы являются: установление механизмов и темпа сукцессии в историческом и современном ракурсе; определение влияния натуральных и антропогенных факторов на процесс сукцессии; выяснение влияния отдельных видов кустов (*Salix arenaria* и *S. acutifolia*) и деревьев (*Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Quercus robur*) на темп и период сукцессии боровой серии в песчаных районах; установление взаимоотношения между образующимся растительным покровом и почвой в результате первичной и вторичной сукцессии; установление влияния эдификаторов на инициацию сукцессии и изменение свойств формирующихся почв (в системе растение — почва — растение); выявление пространственных изменений физико-химических свойств почвы в результате действия корон разных видов растений; определение влияния погребенных почв на темп вторичной сукцессии. При реализации отдельных целей использовано соответствующие методы. Кроме стандартных методов с целью определения разнообразия

состава органической материи почв в развивающемся почвенном покрове под влиянием растительности боровой серии в убогих песчаных районах использовано метод Рu-GC/MS. Этот метод до сих пор не был использован в исследованиях сукцессии растительности и развития почв.

На основе анализов карт 1804, 1911, 1914 и 1933 годов (рис. 1—8), а также аэрофотоснимков (1955, 1973, 1996) произведена оценка изменения площади пустыни Блендовской по контуру постоянных и движущихся песков и постепенного зарастания территории разбросанными кучками кустов и деревьев, уплотнение их в следующей стадии, местами до состояния леса. В течении 40 лет (1955—1996) на анализированной территории произошли существенные изменения растительно-почвенного покрова. Связано это было с динамикой распространения растительности. На основании аназа аэрофотоснимков можно утверждать, что еще в 1955 году (рис. 9, 10) практически вся анализированная территория была лишена растительности. Значительные изменения наблюдаются на снимке 1973 года (рис. 11, 12). По прошествии 40 лет, в 1996 году (рис. 13, 14) в результате антропогенного воздействия человека и вследствие натуральной сукцессии, а также экспансии кустов ивы и травяного покрова, поверхность, занятая растительностью значительно увеличилась. Переменные посадки хвойных и лиственных видов, образующих характерную шахматную доску, хорошо видны на снимках 1996 года. Эти искусственные насаждения привели к дальнейшему уменьшению территории движущихся песков и сопутствовали торможению натурального хода сукцессийных процессов. Кроме тех территорий, где проводилось залесение, вторжение растительности носит спонтанический характер. Отчетливое ускорение сукцессийных процессов, выражающееся в уплотнении древовидной растительности, наблюдается с конца 70 годов XX века.

Исследования показали, что сукцессия растительности на территории пустыни Блендовской происходит путем первичной и вторичной сукцессии, где выделено 9 фаз (0—8), которые объединены в три стадии (инициальная, оптимальная, терминальная — рис. 17), охватывающая документированный период около 200

лет. Первичная сукцессия имеет место на поверхности рыхлого и голого песка, в то время как вторичная — на поверхностях с остатками погребенных почв. Более длительное время продолжают фазы, связанные с водорослями и травянистыми сообществами с *Soguerphorus canescens* и *Coelera glauca*. Более быстро проходят переходные (оптимальные) фазы, связанные с сообществами ив. Установлено существенное экологическое и эдафическое значение фазы 0 с участием представителей водорослей (*Algae*) и сине-зеленых (*Cyanophyta*), что представляется как механизм подготовки распространения видов с высокими экологическими требованиями в результате закрепления рыхлых песков (фото 1а, б; 5б; 12а, б; 21), поглощения и задержки влаги, а также улучшения условий местобитания. Эта фаза не была до сих пор описана с учетом видового состава и биотопной характеристики, оставалась просто без внимания большого числа исследователей.

Лиственные виды, такие как: *Salix acutifolia*, *Quercus robur* czy *Betula pendula* (рис. 22, 23) положительно влияют не темп сукцессии, приводя до видового разнообразия в результате коронного эффекта (canopy effect). *Pinus sylvestris* (рис. 21) не имеет значительного влияния на темп сукцессии по причине слабого разложения органической материи и плохих условий местобитания под ее короной для заселения растений.

Конечным растительным сообществом в ряду сукцессии в пустыни Блендовской являются сосновые или сосново-лишайниковые боры. Они образуются в течении неполных 50 лет на погребенных почвах (вторичная сукцессия) и 60 лет (первичная сукцессия) в форме инициального соснового бора. Период образования лесного сообщества автор установил на основании аэрофотоснимков 1955, 1973, 1996 годов (рис. 9, 11, 13, 16, 17) и полевых работ. В случаях искусственных насаждений путем принудительной сукцессии образовывались сосновые монокультуры, лишённые мелколесья и со слабо сформированным гумусовым горизонтом.

Исследования над инициацией и развитием почвенных процессов под влиянием сукцессии боровой растительности, проводимые на территории пустыни Блендовской на поверхностях с разной степенью развития почвенного и растительного покрова, позволили установить ход процесса образования почвы от момента инициации и до его частичной стабилизации (рис. 25). Район пустыни Блендовской перед началом эоловых процессов, вызванных деятельностью человека, был покрыт подзолистыми почвами, которые были вывезены. Эти почвы развивались благодаря растительности сосновых боров, о чем свидетельствуют остатки иллювиального горизонта (spodic) с характерным гумусово-железистым субгоризонтом Bhfe (фото 15, 16).

Процесс образования почвенного покрова происходит одновременно с сукцессией растительности с той

разницей, что его темп есть более медленным. По этой причине наблюдение почвенных процессов является более трудным. Исползованная растительно-почвенная хроносеквенция на реальных разновозрастных растительных сообществах упростила определение соотношения между восстанавливающимися растительным и почвенным покровами в процессе первичной и вторичной сукцессии боровой серий.

Почвы, образующиеся на территории пустыни Блендовской, а также в ее окрестностях, проявляют разнородность в профилном строении и цвете отдельных генетических горизонтов (табл. 10, 11, 12—22, 26—29) в зависимости от степени развития и плотности растительных сообществ. Замечено также систематическое образование следующих горизонтов и субгоризонтов по мере того, как развивалась растительно-почвенная сукцессия боровой серии. Мощность совокупных горизонтов регосолов и ареносолов составляет в среднем от 10 до 25 см, а в случае подзолистых почв на инициальной стадии развития — около 50 см. В начальных фазах сукцессии доминирующим почвообразующим процессом является аккумуляция и гумификация органической материи, а как следствие образование органическо-гумусного (ОА, О/А) и гумусного (А) горизонтов. На основании морфологических признаков, а также аккумуляции органического вещества на исследуемой территории выделено три стадии развития почв: начальные (регосолы), переходные (ареносолы и наполовину дозревшие — подзолистые почвы в начальной стадии развития) и со всеми почвенными горизонтами (подзолистые почвы).

Сравнительный гранулометрический состав (табл. 10, 11), а также сходство валового элементного состава песчаного материала в горизонте С (табл. 12) указывает на сходство материнских пород образующихся почв. Глубина залегания этого горизонта в исследуемых профилях меняется от 2 до около 15 см, что также указывает на инициацию почвенных процессов на сходном материале и сравнимым по времени. Направлением почвообразующего процесса на исследуемой территории является подзолообразование и уже в течении 35 лет под образцами обычной сосны наблюдаются следы этого процесса в форме выделенных зерен кварца.

Отчетливо видно, что на темп почвообразующих процессов влияют отдельные сообщества с доминирующими видами. Изменения эти заметны и в морфологии, и химических свойствах почв, таких как содержание органического углерода (Corg), общего азота (Nt), реакции (рН), отношению углерода к азоту (C/N), а также содержания педогенных окислов железа и алюминия (табл. 23—25, 30—34). Разнообразие содержания педогенных форм железа (Fe) и алюминия (Al) обусловлено стадиями и фазами сукцессии растительности и может служить не только как показатель степени развития почв, а также может быть использо-

вано при оценке степени развития сукцессии растительности.

Совсем другим является влияние эдификаторов на растительно-почвенную сукцессию, вытекающую с их биологии и экологии. Образуют они в пределах песчанного поля изолированные поверхности в форме почвенных и питательных островов. Небольшие поверхности почвенно-растительных островов образуются в результате действия фитогенного поля, что обусловлено эффектом корон. Форма и размер корон видов по разному влияют на разнообразие и темп растительной сукцессии, а также на развитие почвы. Одним из наблюдаемых почвенных процессов под исследуемыми видами является быстрое увеличение мощности гумусового горизонта, особенно под *Salix acutifolia*, *S. arenaria* и *Quercus robur*. Все признаки и свойства почвы вместе с органической материей почв быстро изменяются в процессе образования и увеличения поверхности тени, а также аккумуляции органической материи. Установлены четкие различия при образовании органических и гумусовых горизонтов под исследуемыми коронами видов кустов и деревьев: *Salix acutifolia*, *Betula pendula*, *Quercus robur* и *Pinus sylvestris* (рис. 34—42). Наиболее мощный гумусовый горизонт зафиксирован под *Quercus robur*.

Более мощные органические и гумусовые горизонты под коронами исследуемых видов установлены у основания пней, а по мере удаления от них наблюдается обратная ситуация. Процесс накопления органической материи и инициация почвенных процессов начинается от момента образования короны под кустом или деревом. Поэтому можно оценить период образования и возраст почвы на основании установления возраста вида, под которыми проявляется педогенез. Такой способ определения может быть использован на территориях, где имеется первичная сукцессия с хорошо известной историей растительности.

Органические горизонты и субгоризонты под коронами создают эффективные условия для развития и обитания почвенных организмов, которые, в свою очередь, также влияют на свойства почвы. Принимая во внимание молодой возраст почвы и слабую дифференциацию почвенных горизонтов, органическая материя, лежащая непосредственно над минеральным слоем играет существенную экосистемную роль на инициальных стадиях растительно-почвенной сукцессии, где количество и качество органической материи обуславливают сорбционный объем и количество катионов. Значительная доля основных катионов в химическом составе лиственных видов вызывает уменьшение кислотности почвы.

Результаты исследований, проводимых при использовании Ру-GC/MS указывают на отчетливые различия состава органической материи почв в разных фазах сукцессии под доминирующими сообществами с сообществами споровых (рис. 43—45) и сосудистых (рис. 46—50) растений. Анализ органического состава тканей растений, зарастающих данную поверхность, упрощает определение происхождения данной группы органических соединений в почве. Произведено сравнение появления и разнообразия состава органической материи в тканях растений и в гумусовом горизонте почв, развивающихся под влиянием доминирующих сообществ боровой серии на ее инициальных стадиях и фазах. Установлено их большое разнообразие на основании органических соединений под сообществами *Algae-Cyanophyta*, под биологической почвенной корочкой (*biological soil crusts*) и *Polytrichum piliferum*.

Процесс регенерации почв на территории пустыни Блендовской происходит двояко. Первый способ проявляется в районах, где почвенный покров был уничтожен и полностью развеян. Этот способ образования почвы происходит в условиях первичной растительной сукцессии. Такие поверхности следует признать нулевыми (стартовыми) фазами сукцессии, иницированными *Algae* и *Cyanophyta*, при участии которых образуются инициальные почвы (фото 22а, б, 23; рис. 29, 30, 32). Второй способ регенерации почвенного покрова на поверхностях над погребенными почвами без гумусного и частично элювиального горизонтов или полнопрофильными происходит как вторичная почвенная и растительная сукцессия в форме циклических изменений (фото 15, 16). Связано это с отложением и переотложением песка и заселением растительностью, результатом чего является попеременно появляющиеся темные и светлые пески. Этот цикл может повторяться несколько раз и, таким образом, образуются следующие секвенции почв (табл. 26, 27). Это является примером классического взаимоотношения между растительностью и почвообразующим процессом.

Исследования песчаных дюн показывают, что концепция экосистемы означает больше, чем биологическая ассоциация и ее окружающая среда. Концепция динамики физико-биологической системы тесно связана с взаимодействием растительности с физическими силами, которые в связи с эоловыми процессами образовывали дюны, фитогенные бугры и связанные с ними почвы. Это представлено химической трансформацией и круговоротом элементов во время сукцессии и развития почвы от рыхлых песков до стабильных поверхностей и впоследствии хорошо развитых почвенных горизонтов.



## Spis tabel

Tabela 1.	Elementy krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na mapie A. Heldenfelda z 1804 roku . . . . .	24
Tabela 2.	Elementy krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na mapie z 1911 roku.	24
Tabela 3.	Elementy krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na mapie z 1914 roku.	29
Tabela 4.	Elementy krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na mapie z 1933 roku.	32
Tabela 5.	Udział zbiorowisk roślinnych na obszarze Pustyni Błędowskiej i jej okolic, 1955 rok . . . . .	35
Tabela 6.	Udział zbiorowisk roślinnych na obszarze Pustyni Błędowskiej i jej okolic, 1973 rok . . . . .	38
Tabela 7.	Udział zbiorowisk roślinnych na obszarze Pustyni Błędowskiej i jej okolic, 1996 rok . . . . .	41
Tabela 8.	Wymiana gatunków zarodnikowych i następstwo zbiorowisk w trakcie sukcesji pierwotnej na obszarze Pustyni Błędowskiej. . . . .	45
Tabela 9.	Wymiana gatunków naczyniowych i następstwo zbiorowisk w trakcie sukcesji pierwotnej na obszarze Pustyni Błędowskiej . . . . .	53
Tabela 10.	Uziarnienie materiału budującego współczesne gleby Pustyni Błędowskiej i okolic. . . . .	79
Tabela 11.	Uziarnienie materiału budującego młodsze (leżące nad glebami kopalnymi) i starsze gleby biellicowe. . . . .	80
Tabela 12.	Całkowita zawartość Fe, Al, Ca, Mg, P, K, Mn, Na i Zn w wybranych glebach. . . . .	81
Tabela 13.	Morfologia gleby w profilu I.1 . . . . .	83
Tabela 14.	Morfologia gleby w profilu I.2 . . . . .	83
Tabela 15.	Morfologia gleby w profilu I.3 . . . . .	83
Tabela 16.	Morfologia gleby w profilu I.4 . . . . .	84
Tabela 17.	Morfologia gleby w profilu I.5 . . . . .	85
Tabela 18.	Morfologia gleby w profilu I.6 . . . . .	85
Tabela 19.	Morfologia gleby w profilu I.7 . . . . .	86
Tabela 20.	Morfologia gleby w profilu I.8 . . . . .	86
Tabela 21.	Morfologia gleby w profilu I.9 . . . . .	87
Tabela 22.	Morfologia gleby w profilu I.10 . . . . .	88
Tabela 23.	Niektóre właściwości chemiczne gleb współczesnych tworzących się pod różnymi zbiorowiskami roślinnymi na Pustyni Błędowskiej . . . . .	90
Tabela 24.	Sorpcyjne właściwości badanych gleb . . . . .	93
Tabela 25.	Zawartość różnych form żelaza (Fe) i glinu (Al) oraz wartości niektórych wskaźników w badanych glebach Pustyni Błędowskiej . . . . .	96
Tabela 26.	Morfologia gleby w profilu II.1 . . . . .	98
Tabela 27.	Morfologia gleby w profilu II.2 . . . . .	98

Tabela 28. Morfologia gleby w profilu III.1 . . . . .	99
Tabela 29. Morfologia gleby w profilu III.2 . . . . .	100
Tabela 30. Niektóre właściwości chemiczne gleb kopalnych ogłowionych i pełnoprofilowych przykrytych arenosolami na Pustyni Błędowskiej . . . . .	103
Tabela 31. Sorpcyjne właściwości gleb kopalnych ogłowionych przykrytych arenosolami . . . . .	105
Tabela 32. Sorpcyjne właściwości gleb kopalnych pełnoprofilowych przykrytych arenosolami . . . . .	105
Tabela 33. Zawartość różnych form żelaza (Fe) i glinu (Al) oraz wartości niektórych wskaźników w badanych glebach kopalnych ogłowionych przykrytych arenosolami . . . . .	107
Tabela 34. Zawartość różnych form żelaza (Fe) i glinu (Al) oraz wartości niektórych wskaźników gleb kopalnych pełnoprofilowych przykrytych arenosolami . . . . .	107
Tabela 35. Skład chemiczny skorupy glonowej — wybrane pierwiastki . . . . .	116
Tabela 36. Skład chemiczny <i>Polytrichum piliferum</i> — wybrane pierwiastki . . . . .	121
Tabela 37. Skład chemiczny wybranych frakcji opadu <i>Pinus sylvestris</i> . . . . .	134
Tabela 38. Skład chemiczny wybranych frakcji opadu <i>Juniperus communis</i> . . . . .	134
Tabela 39. Skład chemiczny wybranych frakcji opadu <i>Salix acutifolia</i> , <i>Betula pendula</i> i <i>S. arenaria</i> . . . . .	140
Tabela 40. Skład chemiczny wybranych frakcji opadu <i>Quercus robur</i> . . . . .	147

## Spis fotografii

Fot. 1. Nalot glonowy na powierzchni piasku na polu deflacyjnym (a) oraz kolonizacja piasku przez glony nitkowate (b) . . . . .	44
Fot. 2. Fragment murawy szczotlichowej: a — postać inicjalna, b — postać typowa. . . . .	47
Fot. 3. Płat <i>Polytrichum piliferum</i> . . . . .	48
Fot. 4. <i>Salix arenaria</i> na polu deflacyjnym (a) i korzenie <i>S. arenaria</i> w wkładce materiału pylastego w utworach piaszczystych (b) . . . . .	49
Fot. 5. Skorupa mszysto-porostowa (a) i skorupa glonowa (b) . . . . .	51
Fot. 6. Rozwijające się <i>P. sylvestris</i> na zniszczonej powierzchni biologicznej skorupy glebowej na Pustyni Błędowskiej . . . . .	52
Fot. 7. Fragment murawy strzęplicowej na tle biogrup . . . . .	52
Fot. 8. Biogrupa wierzbowo-brzozowo-sosnowa. . . . .	56
Fot. 9. Wypieranie wierzby przez sosny w dojrzałych biogrupach (a), inicjalny bór sosnowy (b) . . . . .	58
Fot. 10. Skorupa porostowa z dominacją <i>Diploschistes muscorum</i> . . . . .	61
Fot. 11. Brak roślinności pod okapami sosen (a, b). . . . .	64
Fot. 12. Fragment plechy glonu nitkowatego (a), siatka glonów nitkowatych utrwalająca piasek (b) . . . . .	72
Fot. 13. Zasypana piaskiem kępa <i>Corynephorus canescens</i> . . . . .	74
Fot. 14. Wkraczanie sosny pod wierzbę ostrolistną . . . . .	75
Fot. 15. Przykład wtórnej sukcesji glebowej i jej cykliczność nad glebami kopalnymi ogłowionymi . . . . .	101
Fot. 16. Przykład wtórnej sukcesji glebowej i jej cykliczność nad glebami kopalnymi częściowo ogłowionymi . . . . .	101
Fot. 17. Korzenie penetrujące warstewki próchniczne . . . . .	102
Fot. 18. Zatrzymywanie substancji allochtonicznej przez wierzbę piaszkową <i>Salix arenaria</i> . . . . .	111
Fot. 19. Tworzenie się poziomego wymycia pod inicjalnym borem sosnowym świeżym . . . . .	112
Fot. 20. Pojedyncze ziarna piasku oblepione przez glony i sinice (a) oraz utrwalanie piasków przez glony nitkowate (b) . . . . .	117
Fot. 21. Różny stopień zasiedlania piasków przez kolonie <i>Cylindrocapsa</i> sp.: tworzenie wołoku (a) i postać siatkowata (b) . . . . .	118
Fot. 22. Wierzchnia warstwa skorupy glonowej — wnikanie glonów do piasku (a), dolna warstwa skorupy glonowej (b). . . . .	122
Fot. 23. Skorupa glonowa zasypany piaskiem. . . . .	123
Fot. 24. Wiązanie ziaren piasku przez ryzoidy <i>Polytrichum piliferum</i> . . . . .	124
Fot. 25. Udział ryzoidów <i>Polytrichum piliferum</i> w tworzeniu poziomego próchnicznego A. . . . .	125
Fot. 26. Zatrzymywanie substancji organiczno-mineralnej na łożysce <i>Polytrichum piliferum</i> . . . . .	125

Fot. 27. Ślady komórek glonowych na ziarnie piasku: pojedyncze glony jednokomórkowe (a) i postać kolonialna (b) . . . . .	128
Fot. 28. Igliwie sosnowe zatrzymane i skolonizowane przez glony nitkowate . . . . .	129
Fot. 29. Nagromadzenie substancji allochtonicznej w zagłębieniach terenu . . . . .	138
Fot. 30. Mrowisko w obrębie murawy szczotlichowej (a) i rozwój młodych okazów sosny wokół mrowiska (b) . . . . .	162

## Spis rysunków

Rys. 1. Pustynia Błędowska i jej okolice na mapie topograficznej, stan na 1804 rok.	22
Rys. 2. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie mapy z 1804 roku . . . . .	23
Rys. 3. Pustynia Błędowska i jej okolice na mapie topograficznej z 1911 roku, stan na lata 1902—1903 . . . . .	25
Rys. 4. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie mapy z 1911 roku. . . . .	26
Rys. 5. Pustynia Błędowska i jej okolice na mapie topograficznej, stan na 1914 rok.	27
Rys. 6. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie mapy z 1914 roku. . . . .	28
Rys. 7. Pustynia Błędowska i jej okolice na mapie topograficznej, stan na 1933 rok.	30
Rys. 8. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie mapy z 1933 roku. . . . .	31
Rys. 9. Pustynia Błędowska i jej okolice na zdjęciach lotniczych, stan na 1955 rok .	33
Rys. 10. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie zdjęć lotniczych z 1955 roku . . . . .	34
Rys. 11. Pustynia Błędowska i jej okolice na zdjęciach lotniczych, stan na 1973 rok .	36
Rys. 12. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie zdjęć lotniczych z 1973 roku . . . . .	37
Rys. 13. Pustynia Błędowska i jej okolice na zdjęciach lotniczych, stan na 1996 rok .	39
Rys. 14. Szkic interpretacyjny elementów krajobrazu Pustyni Błędowskiej i jej okolic na podstawie zdjęć lotniczych z 1996 roku . . . . .	40
Rys. 15. Schemat przebiegu sukcesji na obszarze Pustyni Błędowskiej (wg RAHMONOVA, 1998, zmienione) . . . . .	43
Rys. 16. Zmiany roślinności wybranych powierzchni Pustyni Błędowskiej na zdjęciach lotniczych z lat 1955, 1973, 1996: obszary związane z sukcesją pierwotną (a); obszary związane z sukcesją wtórną na glebach kopalnych (b) . . . . .	59
Rys. 17. Zmiany roślinności w zachodniej części Pustyni Błędowskiej na zdjęciach lotniczych z lat 1955, 1973, 1996: pierwotna sukcesja (a), wtórna „wspomagana” sukcesja (b) . . . . .	59
Rys. 18. Udział grup systematycznych w poszczególnych fazach sukcesji. . . . .	60
Rys. 19. Liczba gatunków poszczególnych grup systematycznych biorących udział w sukcesji . . . . .	60
Rys. 20. Liczba gatunków roślin naczyniowych w poszczególnych fazach sukcesji .	62
Rys. 21. Plan rozmieszczenia roślinności w biogrupie z dominacją sosny zwyczajnej .	63
Rys. 22. Plan rozmieszczenia roślinności pod okapem dębu i brzozy . . . . .	65
Rys. 23. Plan rozmieszczenia roślinności w biogrupie wierzbowo-brzozowej. . . . .	67

Rys. 24. Przebieg sukcesji roślinności na ruchomych piaskach Hulshorster Sand w centralnej Holandii (A) oraz na wydmach śródlądowych na południu Niemiec (B).	71
Rys. 25. Przebieg pierwotnej (A) i wtórnej (B) sukcesji glebowej na Pustyni Błędowskiej i w jej sąsiedztwie.	109
Rys. 26. Zmienność zawartości Corg w poziomie próchnicznym w trakcie sukcesji.	110
Rys. 27. Zmienność Nt i C/N w poziomie próchnicznym w trakcie sukcesji.	110
Rys. 28. Zmienność odczynu w poziomie próchnicznym w trakcie sukcesji.	111
Rys. 29. Skorupa glonowa jako siatka wychwytyjąca różne drobne cząstki mineralne.	119
Rys. 30. Minerale przechwytywane przez sieć nitkowatych glonów.	120
Rys. 31. Zatrzymywanie frakcji mineralnej na powierzchni listków <i>Polytrichum piliferum</i> .	126
Rys. 32. Przeobrażenie powierzchni ziarna piasku przez glony pod wpływem wietrzenia biologicznego.	127
Rys. 33. Ziarno piasku w sieci ryzoidów wraz z absorbowanymi minerałami.	130
Rys. 34. Przestrzenna zmienność poziomu organiczno-próchnicznego (OA), organicznego (O) i próchnicznego (A) w biogrupie sosnowej.	133
Rys. 35. Poletko badawcze w biogrupie sosnowej.	136
Rys. 36. Właściwości chemiczne gleb w biogrupie sosnowej.	137
Rys. 37. Przestrzenna zmienność poziomu organiczno-próchnicznego (OA), organicznego (O) i próchnicznego (A) w biogrupie wierzbowo-brzozowej.	139
Rys. 38. Poletko badawcze w biogrupie wierzbowo-brzozowej.	141
Rys. 39. Właściwości chemiczne gleb w biogrupie wierzbowo-brzozowej.	143
Rys. 40. Przestrzenna zmienność poziomu organiczno-próchnicznego (OA), organicznego (O) i próchnicznego (A) pod okapem <i>Quercus robur</i> .	144
Rys. 41. Poletko badawcze pod okapem <i>Quercus robur</i> .	145
Rys. 42. Właściwości chemiczne gleb pod okapem <i>Quercus robur</i> .	146
Rys. 43. Procentowy udział związków organicznych w plesze glonowej (A), poziomie próchnicznym (B) oraz skale macierzystej (C).	150
Rys. 44. Procentowy udział związków organicznych w plesze biologicznej skorupy glebowej (A) oraz w poziomie próchnicznym (B).	151
Rys. 45. Procentowy udział związków organicznych w plesze <i>Polytrichum piliferum</i> (A) oraz w poziomie próchnicznym (B).	152
Rys. 46. Procentowy udział związków organicznych w nadziemnej części <i>Corynephorus canescens</i> (A) oraz w poziomie próchnicznym (B).	153
Rys. 47. Procentowy udział związków organicznych w nadziemnej części <i>Koeleria glauca</i> (A) oraz w poziomie próchnicznym (B).	154
Rys. 48. Procentowy udział związków organicznych w poziomie organicznym (Olf) (A) oraz w poziomie próchnicznym (B) pod <i>Salix arenaria</i> .	155
Rys. 49. Procentowy udział związków organicznych w poziomie organicznym (Olf) pod <i>Salix acutifolia</i> (A) oraz w poziomie próchnicznym (B) pod <i>Salix acutifolia</i> .	156
Rys. 50. Procentowy udział związków organicznych w podpoziomach OI (A), Of (B) oraz w poziomie próchnicznym (C) pod <i>Pinus sylvestris</i> .	157

## Spis treści

<b>1. Wstęp</b>	5
<b>2. Przegląd literatury.</b>	8
2.1. Stan badań nad dynamiką roślinności obszarów piaszczystych.	8
2.2. Stan badań nad rozwojem gleb piaszczystych.	10
<b>3. Cele i zakres badań</b>	13
<b>4. Obiekt badań.</b>	14
<b>5. Materiały i metody.</b>	16
5.1. Materiały kartograficzne i zdjęcia lotnicze.	16
5.2. Badania roślinności.	16
5.2.1. Metody fitosocjologiczne.	17
5.2.2. Metody kartowania roślinności.	17
5.2.3. Metody badania skorupy glonowej.	17
5.2.4. Metody analizy chemicznej materiału roślinnego.	18
5.3. Badania gleb.	18
5.3.1. Metody terenowe.	19
5.3.2. Metody laboratoryjne.	19
<b>6. Przebieg sukcesji na obszarze Pustyni Błędowskiej</b>	21
6.1. Zmiany w rozmieszczeniu roślinności Pustyni Błędowskiej w latach 1804—1996.	21
6.2. Stadia i fazy sukcesji.	42
6.3. Sukcesja jako proces wymiany gatunków.	60
6.4. Wpływ wybranych gatunków krzewów i drzew na zróżnicowanie składu florystycznego podczas sukcesji.	62
6.5. Podsumowanie i dyskusja.	66
<b>7. Rozwój gleb na obszarze Pustyni Błędowskiej</b>	78
7.1. Specyfika utworów macierzystych gleb.	78
7.2. Morfologia gleb współczesnych w relacji do sukcesji pierwotnej.	82
7.3. Właściwości gleb współczesnych.	89
7.4. Morfologia gleb kopalnych w relacji do sukcesji wtórnej.	97
7.5. Właściwości gleb kopalnych.	102
7.6. Podsumowanie i dyskusja.	108
<b>8. Rola roślinności w kształtowaniu gleby w inicjalnych fazach sukcesji</b>	116
8.1. Glebotwórcze znaczenie roślin niższych.	116
8.2. Glebotwórcze znaczenie wybranych roślin wyższych w strefie oddziaływania ich okapów.	131

8.2.1. Wpływ sosny zwyczajnej ( <i>Pinus sylvestris</i> ) . . . . .	132
8.2.2. Wpływ brzozy brodawkowatej ( <i>Betula pendula</i> ), wierzby ostrolistnej ( <i>Salix acutifolia</i> ) i wierzby piaskowej ( <i>S. arenaria</i> ). . . . .	138
8.2.3. Wpływ dębu szypułkowego ( <i>Quercus robur</i> ) . . . . .	142
8.3. Zróżnicowanie materiału roślinnego i materii organicznej gleb w przebiegu sukcesji na poziomie molekularnym . . . . .	148
8.4. Podsumowanie i dyskusja . . . . .	158
<b>9. Uwagi końcowe i wnioski . . . . .</b>	<b>163</b>
<b>Literatura . . . . .</b>	<b>169</b>
<b>Summary . . . . .</b>	<b>183</b>
<b>Резюме . . . . .</b>	<b>187</b>
<b>Spis tabel . . . . .</b>	<b>191</b>
<b>Spis fotografii . . . . .</b>	<b>193</b>
<b>Spis rysunków . . . . .</b>	<b>195</b>