

# Geneza zbiorowisk łąkowych Europy Środkowej w świetle zróżnicowanych teorii i koncepcji naukowych

A. SWĘDRZYŃSKI

*Katedra Łąkarstwa i Krajobrazu Przyrodniczego, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu*

## Origin of grassland communities of Central Europe in view of different scientific theories and concepts

**Abstract.** The objective of this study was to substantiate a thesis widely held in Polish grassland science literature about an almost absolute domination of the anthropogenic factor regarding the origin and development of grassland communities. The inspiration for undertaking this problem derived from some new theories, among others – the Vera theory, concerning the European primary landscape and factors shaping it. Among these factors, one of the more important elements earlier underestimated was the impact of large, wide-living herbivorous mammals. Theses presented in this study have both cognitive as well as utilitarian dimensions presenting a new approach to landscape protection and development as well as protection and management of populations of large herbivorous mammals.

Keywords: grazing, landscape ecology, nature conservation, origin of grasslands, primeval landscape, ungulates, Vera theory.

### 1. Wstęp

Współczesna ochrona przyrody realizowana jest na wielu poziomach i opiera się nie tylko o znajomość biologii poszczególnych taksonów czy ewidencji cennych przyrodniczo obszarów, lecz przede wszystkim o poznanie relacji pomiędzy poszczególnymi składnikami biocenoz i pomiędzy biocenozami, ich siedliskami i działalnością człowieka w krajobrazie rozumianym jako fizjocenoza. W ostatnich dekadach w całej Europie, a także w Polsce coraz większą uwagę zaczęto przykładać do ochrony terenów nieleśnych, spośród których zdecydowana większość to zbiorowiska trawiaste, w tym użytki zielone. Ich funkcjonowanie jest wypadkową oddziaływania czynników naturalnych i rolniczej działalności człowieka. Spośród wszystkich agrocenoz łąki i pastwiska odznaczają się największym poziomem bioróżnorodności – głównego podmiotu współczesnej ochrony przyrody. Szczególnie cennymi pod tym względem są łąki naturalne, powstałe dzięki czynnikom klimatycznym i łąki półnaturalne. W warunkach europejskich łąki naturalne to, przede wszystkim, murawy wysokogórskie, a na niżu obszary stepowe i niektóre tereny zalewowe. łąki półnaturalne, dominujące w niżowej Polsce, powstałe na miejscu dawnych lasów i bagien, a ukształtowane przez długotrwałe użyt-

kowanie kośne lub pastwiskowe, wyróżniają się na ogół bogatym składem botanicznym (GRZEGORCZYK i BENEDYCKI, 2001; NOWIŃSKI, 1983; KORNAŚ i MEDWECKA-KORNAŚ, 2002; ZARZYCKI i KORZENIAK, 2013). Podstawą skutecznej ochrony i zarządzania walorami przyrodniczymi zbiorowisk łąkowych, jest dokładne poznanie funkcjonowania tych ekosystemów w układzie czynniki naturalne – człowiek, które przyniesie precyzyjną odpowiedź na pytanie – czym jest łąka, jakie jest jej miejsce w krajobrazie przyrodniczym (KOZŁOWSKI i SWĘDRZYŃSKI, 2010). Pełne poznanie funkcjonowania tych zależności wymaga sięgnięcia w przeszłość, aż do momentu, w którym „łąka wyszła z lasu” czyli do genezy łąk.

Powstawanie zbiorowisk łąkowych trzeba rozpatrywać w ścisłym związku z kształtowaniem się naturalnego krajobrazu i jego strukturą, a więc udziałem przestrzeni otwartych w pierwotnym, holoceniowym lesie. W ostatnich latach w paleoekologii pojawiły się nowe hipotezy na ten temat, dla których impulsem stały się głównie wyniki badań palinologicznych i entomologicznych oraz ich interpretacja. Według niektórych autorów, wskazują one na znacznie większy, niż dotychczas sądzono, udział przestrzeni otwartych w pierwotnym lesie, a więc i na większą jego fragmentację (BRADSHAW i MITCHELL, 1999). Wśród czynników odpowiedzialnych za taką strukturę pierwotnego krajobrazu, znacznie silniej niż wcześniej zaczęto stawiać udział dużych zwierząt kopytnych. Najdobitniej opcja ta została zaprezentowana przez Fransa Verę (VERA, 2000). Jego tezy odnoszące się do struktury pierwotnego lasu i udziału w jej kształtowaniu dużych ssaków roślinożernych, wywołały intensywną dyskusję wśród paleontologów i ekologów (np. BLUMER, 2002; BIRKS, 2005; HODDER i WSP., 2005; MITCHELL, 2005; WHITEHOUSE i SMITH, 2004).

Celem niniejszej pracy przeglądowej jest zweryfikowanie, powszechnie obowiązującej w polskiej literaturze łąkarskiej tezy o niemal bezwzględnej dominacji czynnika antropogenicznego w genezie i kształtowaniu się zbiorowisk trawiastych o charakterze łąkowym i zwrócenie uwagi na rolę czynników naturalnych w tym procesie, zwłaszcza oddziaływania dzikożyjących kopytnych. Zagadnienia te znajdują bowiem odbicie we współczesnych zależnościach pomiędzy dzikożyjącymi trawożercami, a biocenozami łąkowymi, co ma niezwykle istotne znaczenie tak dla ochrony przyrody, jak i gospodarki rolniczej i leśnej.

## 2. Koncepcja pracy i jej zakres

W oparciu o literaturę zagraniczną i krajową dokonano przeglądu nowych tez i teorii naukowych z zakresu udziału powierzchni otwartych w pierwotnym lesie niżowej Europy i czynników kształtujących jego strukturę. Szczególny nacisk położono na rolę dużych ssaków roślinożernych i teorię Very, odmiennie niż dotychczas interpretującą holoceniowy krajobraz i jego funkcjonowanie. W podsumowaniu omówiono możliwy wpływ nowego spojrzenia na strukturę pierwotnego krajobrazu i czynników go kształtujących, na współczesną ekologię krajobrazu oraz ochronę i zarządzanie zasobami przyrody związanymi z biocenozami łąkowymi i leśnymi.

### 3. Krajobraz pierwotny i czynniki decydujące o jego strukturze

Powszechnie uważa się, że większość holocenijskiej Europy (od ok. 9500 lat p.n.e.), za wyjątkiem najwyższych partii górskich, a na niżej terenów bagiennych i zalewowych obszarów dolin rzecznych, które miały charakter otwarty lub półotwarty, pokrywała zwarta, pierwotna puszcza (BURGA i PERRET, 1998; PETERKEN, 1996; SVENNING, 2002). Dopiero w neolicie, który rozpoczął się przed około 5000 lat nastąpiła ekspansja osadnictwa i rozwój rolnictwa – przede wszystkim gospodarki żarowej i pasterstwa, a w nieprzerwanej dotychczas powłoce pierwotnego lasu zaczęły powstawać wyrwy, z czasem coraz rozleglejsze. Powstawały pastwiska i pola uprawne. Zbiorowiska łąkowo-pastwiskowe, mają zatem, wg tych założeń, charakter antropogeniczny, tak w kontekście swojej struktury i funkcjonowania, jak i genezy (ELLENBERG, 1982; GRZEGORCZYK i BENEDYCKI, 2002). Współczesnym dowodem na taką kolej rzeczy jest wtórna sukcesja roślinności drzewiastej na odłogowanych polach i niekoszonych lub niewypasanych użytkach zielonych (ZARZYCKI i KORZENIAK, 2013). Tak się istotnie dzieje jeśli procesy ekologiczne poddane są wyłącznie czynnikom klimatycznym, one bowiem sprawiają, że naturalną, klimaksową formacją roślinną całej Europy środkowej są zbiorowiska leśne.

Ze zwartą powłoką pierwotnego lasu okrywającą większość przedneolitycznej Europy nie korespondują jednak liczne szczątki archeologiczne roślin i zwierząt charakterystycznych dla krajobrazu otwartego. Najczęściej zachowanymi są elementy kostne kręgowców, muszle mięczaków, pancerze chrząszczy, nasiona i pyłki roślin (BRADSHAW i MITCHELL, 1999; LOŻEK, 1981; ROBINSON, 2000; VERA, 2000; WHITEHOUSE i SMITH, 2004). Z kolei ZAJĄC i ZAJĄC (2007) zauważają, że wielu gatunkom traw łąkowych, uznawanym za apofity obecne na naszych ziemiach co najmniej od ostatniego zlodowacenia, a nawet wcześniej, trudno przypisać w krajobrazie zdominowanym przez zwarty, pierwotny las, zbiorowiska roślinne, w których mogły wówczas występować.

Wątpliwości te próbowano wyjaśniać w ten sposób, że nawet w pierwotnym lesie istniały przecież, przynajmniej okresowo w danym miejscu, niewielkie powierzchnie otwarte, o charakterze polan, na których te organizmy mogły bytować, a dopiero wiele tysięcy lat działalności rolniczej człowieka sprawiło, że stały się typowymi gatunkami łąkowymi (BERGLUND i WSP., 1996; FLADE 1997; SCHOLTZ, 1975). Taka koncepcja, nawet jeśli w odniesieniu do niektórych gatunków jest prawdziwa to ma jednak sporo oczywistych wad. Jedną z nich jest problem wyjaśnienia pokrycia zapotrzebowania na zielną biomasę pokarmową dla dużych roślinożerców, zwłaszcza takich gatunków jak żubr, tur czy tarpan, a także jeleniowate, dla których żer pędowy nie jest wystarczający (BOCHERENS i WSP., 2015; DASZKIEWICZ, 2013; MYSTERUD i WSP., 2002), a których liczne szczątki kostne, pochodzące z polowań, obecne są na wielu mezolitycznych stanowiskach. Według danych KYSELÝEGO (2000) zebranych na terytorium Czech najliczniej reprezentowanym przez te szczątki gatunkiem był jelen stwierdzany na 69% stanowisk, następnie sarna (41%), tur (38%), zając (36%), dzik (36%) i bóbr (23%).

Zdecydowanie silniejsze oparcie mają zatem teorie, które dopuszczają możliwość występowania w pierwotnym lesie rozleglejszych i bardziej trwałych powierzchni otwartych już od początku holocenu, przed okresem neolitu (BUCKLAND i EDWARDS, 1984; BRADSHAW i MITCHELL 1999, LOŻEK, 1981). Jako czynniki generujące te powierzchnie

wymieniane są pożary, powodzie, również te wywołane działalnością bobra, żerowanie kopytnych oraz oddziaływanie człowieka (HEJCMAN, 2013). W kontekście rozwoju cywilizacyjnego jest to okres mezolitu czyli stopniowego przechodzenia społeczności ludzkich od koczowniczego trybu życia, z dominującym łowiecko-zbierackim modelem gospodarowania, do trybu osiadłego i gospodarki wytwórczej (INNES i WSP., 2013).

Najodważniejszą i najbardziej przełomową była koncepcja przedstawiona przez Verę (VERA, 2000), która zakładała znacznie poważniejszy niż wcześniejsze teorie udział dużych kopytnych w tworzeniu i utrzymaniu otwartych, nieleśnych przestrzeni.

#### 4. Teoria Very

Punktem wyjścia dla tej teorii były wyniki badań palinologicznych, wskazujących na duży udział w puli pyłków znajdujących we wczesno holocenijskich osadach pyłków dębu i leszczyny – gatunków światłolubnych, charakterystycznych dla lasu o rozluźnionej strukturze. Drugą przesłanką była duża ilość, charakterystycznych dla terenów otwartych, szczątków chrząszczy koprofagicznych. Z kolei najsilniej wyeksponowanym, a dotychczas niedocenianym czynnikiem kształtującym krajobraz stały się duże ssaki roślinożerne, takie jak tur, żubr, renifer, jeleń, sarna, dzik, tarpan (VERA, 2000; BLUMER, 2002; BRADSHAW, 2002).

Funkcjonowanie modelu krajobrazu wykreowanego w teorii Very przebiegało w ten sposób, że w miejscach pozbawionych roślinności drzewiastej na skutek powodzi czy pożaru zaczynała rozwijać się roślinność zielna, która przyciągała przeżuwacze i innych roślinożerców. Ich presja hamowała odradzanie się lasu, również na przylegających obszarach leśnych. W konsekwencji rozległe tereny przekształcały się w zbiorowiska trawiaste przypominające dzisiejsze ekstensywne pastwiska. Ich trwałość sięgać mogła dziesiątek, a nawet setek lat. Przylegający do nich las również zmieniał swoją strukturę nabierając charakteru zbiorowisk silwopastoralnych lub parkowych. Kolejnym etapem sukcesji było pojawienie się, niezgryzanych przez kopytne, krzewów ciernistych, takich jak głogi i tarniny. Dopiero pod ich osłoną mogły rozwijać się siewki światłolubnych drzew, np. dębów, a w dalszym etapie pojawiały się drzewa i krzewy skiofilne. Następnie drzewa obumierały, ulegały destrukcji przez czynniki pogodowe i biologiczne, a cykl się powtarzał.

Teoria Very wywołała gorącą dyskusję botaników, zoologów, ekologów i paleontologów – zwolenników koncepcji (np. BRADSHAW, 2002; KIRBY, 2004), jak i jej przeciwników (np. MITCHELL, 2005; KREUZ, 2008). W dyskusji dominowały dwa problemy. Pierwszy dotyczył kwestii na ile otwarte były pierwotne lasy i jaka była struktura ich drzewostanów, a w związku z tym czy założenia Very były prawdziwe (BIRKS, 2005; MITCHELL, 2005; RALPH i WSP., 2013; SOEPBOER i LOTTER, 2009; WHITEHOUSE i SMITH, 2004; 2010). Drugi problem w tej dyskusji dotyczył wątpliwości czy populacje kopytnych były na tyle duże by wpływać na zahamowanie sukcesji roślinności drzewiastej.

Okazuje się, że jednym z większych problemów związanych z określaniem szaty roślinnej na podstawie pyłków roślin jest interpretacja wyników palinologicznych. Niedoskonałości metodyczne prowadzić mogą do nieprawidłowych wniosków, m.in. niedosza-

cowania lub przeszacowania udziału gatunków roślin nieleśnych w oparciu o proporcje w analizowanej puli pyłków (BROSTRÖM i WSP., 1998; SUGITA i WSP., 1999). Zastosowanie nowych metod i nieliniowych algorytmów pozwala precyzyjniej przenieść proporcje pomiędzy diagramami pyłkowymi, a rzeczywistym udziałem gatunków w krajobrazie (SUGITA i WSP., 2007; SOEPBOER i LOTTER, 2009). Wielu autorów sugeruje również, że analiza pyłkowa może być prawidłowo zinterpretowana dopiero w połączeniu z innymi szczątkami biologicznymi, np. owadów lub mięczaków (HEJCMAN, 2013; SVENNING, 2002; WHITEHOUSE i SMITH, 2010).

Z kolei możliwość tak silnego oddziaływania kopytnych na strukturę krajobrazu podważa się w związku ze stosunkowo ubogimi dowodami szkieletowymi potwierdzającymi możliwość występowania odpowiednio licznych populacji tych roślinożerców (MITCHELL, 2005). Krytycy Very przywołują także przykład Irlandii, w której krajobraz był zbliżony do Wielkiej Brytanii, a nie występował tam ani żubr ani dzikie konie, ani tur (WOODMAN i WSP., 1997). Znane są jednak wyniki badań, które wskazują, że jeleniowate, przy odpowiednim zagęszczeniu są w stanie ograniczyć, a nawet całkowicie powstrzymać sukcesję roślinności drzewiastej czy zmienić strukturę lasu w strefie klimatu umiarkowanego (ROONEY, 2009).

Obecnie większość badaczy skłania się ku dynamicznemu i urozmaiconemu modelowi pierwotnego krajobrazu, w którym dominującą rolę pozostawia się zwartej okrywie drzewiastej, jednak w zależności od warunków siedliskowych i oddziaływania czynników zewnętrznych, takich jak pożary, powodzie, okresy ochłodzenia klimatu z ostrymi zimami, oddziaływanie zwierząt itp., mniej lub silniej pofragmentowanej, z mniej lub bardziej rozległymi powierzchniami otwartymi, zadrzewieniami i pojedynczymi drzewami (BRADSHAW i WSP., 2002; WHITEHOUSE i SMITH, 2004).

Przeglądu różnych wariantów powstawania naturalnych zbiorowisk łąkowych w oparciu o najnowsze osiągnięcia naukowe z zakresu kształtowania się prehistorycznego krajobrazu dokonali HEJCMAN i WSP. (2013). Przytaczana publikacja jest rozwinięciem wystąpienia prezentowanego na 24 Kongresie Europejskiej Federacji Łąkarskiej (EGF), który odbył się w 2012 roku w Lublinie. Autorzy wyróżnili trzy warianty genezy użytków zielonych oparte o czynniki naturalne, które jednocześnie realizowały się w różnych uwarunkowaniach geograficznych i siedliskowych Europy Środkowej, podkreślając jednocześnie, że ich późniejszy kształt i struktura są w decydującej mierze efektem oddziaływania antropogenicznego. Pierwszy rodzaj łąk naturalnych to oczywiście łąki alpejskie ukształtowane powyżej piętra lasu w efekcie długotrwałego, na przestrzeni roku, oddziaływania niskich temperatur, okrywy śnieżnej i wiatrów. Drugi typ łąk naturalnych to łąki powstałe bez działalności ludzkiej w zalewowych obszarach dolin rzecznych jako efekt długotrwałych podtopień, połączonych ze zgryzaniem roślinności przez dzikożyjące ssaki roślinożerne, zwłaszcza żubry, tury i jeleniowate. Jednocześnie autorzy podkreślają olbrzymią rolę bobrów w procesie niszczenia drzew i wywoływania długotrwałych podtopień, przywołując m.in. wyniki badań KOMOSY i WSP. (2007). Trzeci rodzaj łąk naturalnych ukształtował się na występujących w wielu miejscach ówczesnej Europy Środkowej, również na terenach dzisiejszej Polski (np. Kujawy), obszarów o charakterze stepu lub lasostepu, często na glebach o podłożu wapiennym, wykształconych na skutek niskich opadów. Świadczą o tym dowody palinologiczne oraz szczątki specyficznych

mięczaków i roślin – między innymi z rodzaju *Stippa* (LOŻEK, 1981; BIENIEK, 2002; SVENNING, 2002).

## 5. Podsumowanie

Zaprezentowany przegląd różnych koncepcji struktury i funkcjonowania krajobrazu w okresie poprzedzającym rozwój rolnictwa na ziemiach współczesnej Polski, jak i całej Europy Środkowej pozwala na sformułowanie tezy, że najbardziej prawdopodobną formą tego krajobrazu była dominacja rozległych połąci pierwotnego lasu, lecz porzeczanych licznymi powierzchniami otwartymi o zróżnicowanym areale i różnej trwałości. Struktura tego krajobrazu była w dłuższym okresie czasu zapewne dość dynamiczna za sprawą takich czynników, jak ogień, podtopienia, oddziaływanie dzikożyjących roślinożerców, sukcesja roślinności, fluktuacje klimatyczne, a w końcu coraz intensywniejsza presja człowieka. Na tym tle genezę zbiorowisk łąkowych i pastwiskowych należy rozpatrywać jako proces zapoczątkowany o wiele wcześniej niż dotychczas uważano. Jednocześnie znaczenie czynnika antropogenicznego w tym procesie nie należy traktować jako decydującego na etapie powstawania łąk. Wydaje się, że człowiek przybył na tereny otwarte, stworzone przez naturę. Tu się osiedlił, podjął działalność pasterską i zaczął te powierzchnie powiększać, spychając ich rodzimych gospodarzy do coraz bardziej pofragmentowanego lasu.

Okazuje się zatem, że łąki to nie tylko wartościowy przyrodniczo element tradycyjnego krajobrazu kulturowego ukształtowany poprzez czynnik antropogeniczny. Łąka z charakterystyczną roślinnością i światem zwierzęcym to element krajobrazu naturalnego, przynajmniej tak samo ważny dla jego funkcjonowania jak las. W kontekście współczesnych działań związanych z ochroną przyrody szczególnie istotne jest docenienie roli dzikożyjących kopytnych. Ich oddziaływanie na ekosystem łąkowy jest bowiem w wielu wypadkach porównywalne z ekstensywnym wypasem zwierząt hodowlanych co niewątpliwie należy szerzej i odważniej uwzględnić w kontekście działań związanych z ochroną biocenozy łąkowo-pastwiskowych – czy to w ramach programów rolniczośrodowiskowych, czy sporządzania planów ochrony dla obszarów Natura 2000 lub parków narodowych. Przykładem kompleksowych badań nad kierunkami i tempem sukcesji roślinności na porzuconych użytkach zielonych jest projekt realizowany na terenie Parku Narodowego Eifel w Niemczech (HUDJETZ i WSP., 2014). Uwzględniono w nim bardzo wiele czynników, m.in. skład botaniczny runi, rozprzestrzenianie nasion drzew i krzewów oraz wpływ roślinności zielonej na możliwości ich kiełkowania i rozwój siewek, ale także uszkodzanie darni przez dziki czy zgryzanie pędów przez jelenie. Wyniki tych badań mają ułatwić podejmowanie decyzji odnośnie działań jakie należy podejmować dla ochrony łąk półnaturalnych.

Teoria Vera, w największym stopniu uwzględniająca rolę ssaków kopytnych w genecie naturalnych zbiorowisk łąkowych Europy, szczególnie silnie została zauważona w Wielkiej Brytanii. Przeprowadzono tam poważną analizę możliwości wdrażania założeń tej teorii do współczesnych praktyk konserwatorskich odnośnie przyrody i krajobrazu (HODDER i WSP., 2005). Autorzy podchodzą w nim jednak z ostrożnością

do możliwości kształtowania współczesnego krajobrazu Wysp Brytyjskich w oparciu o dużych, dzikożyjących roślinożerców lub wyhodowane w Niemczech w latach 30 i 40 XX wieku bydło Hecca (mające być substytutem tura), sugerując jednocześnie, że te same efekty można uzyskać innymi metodami.

Wydaje się, że w Polsce sytuacja jest nieco inna. Od wielu lat występują u nas wolnościowe populacje żubra. Dysponujemy dużymi arealami państwowych lasów, w których są możliwości sukcesywnego zwiększania roli powierzchni niezadrzewionych o charakterze łąkowym i prowadzenia w ich obrębie badań nad wpływem dużych kopytnych na krajobraz, jego bioróżnorodność, rozwój lasu oraz szkody powodowane przez te zwierzęta w lasach i uprawach rolniczych. Posiadamy też coraz silniejszą populację wilka, dzięki której badanie i wdrażanie tego typu modeli może być jeszcze bardziej kompleksowe i zbliżone do naturalnego.

Założenia teorii Vera i jej podobnych, stawiają w zupełnie nowym świetle kwestie zarządzania populacjami takich zwierząt jak żubr, konik polski, czy jeleń, które w tym kontekście przestają być postrzegane jako typowe gatunki leśne, a raczej związane z krajobrazem, przynajmniej, mozaikowym. W odniesieniu do jelenia w ramach gospodarki leśnej i łowieckiej przywiązuje się oraz większą wagę do obecności w strukturze lasów ekstensywnie użytkowanych łąk śródleśnych. Ich obecność dostarcza jeleniom pokarmu na przestrzeni całego roku ograniczając straty w uprawach w okresie letnim, a w drzewostanach w okresie zimowym (RAJSKÝ i WSP., 2008; BUGALHO i MILNE, 2003), a wysokie trawy i turzyce stanowią mogą atrakcyjne schronienie dla tych zwierząt (DASZKIEWICZ, 2013). Okazuje się również, że duży udział łąk w rewirze jeleni wpływa korzystnie na ich populację i cechy osobnicze (MYSTERUD i WSP., 2002).

W kontekście żubra najnowsze badania izotopowe kości z okresu wczesnego holocenu wykazały, że naturalnym miejscem jego występowania były tereny otwarte i dopiero w wyniku antropopresji gatunek ten stał się swego rodzaju uciekinierem do biocenoz leśnych, co spowodowało jego wymieranie. Las nie jest bowiem w stanie wyżywić tego typowego trawożercy w okresie zimy (BOCHERENS i WSP., 2015), w przeciwieństwie do zbiorowisk łąkowych, które są w stanie zapewnić tym zwierzętom sporą ilość zeschniętej biomasy roślin zielnych. Odkrycie to wymaga zrewidowania dotychczasowych założeń programu ochrony żubra w Polsce.

## Literatura

- BERGLUND B.E., BIRKS H.J.B., RALSKA-JASIEWICZOWA M., WRIGHT H.E. (eds), 1996. Palaeoecological events during the last 15000 years: Regional syntheses of palaeoecological studies of lakes and mires in Europe. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- BIENIEK A., 2002. Archaeobotanical analysis of some early Neolithic settlements in the Kujawy region, central Poland, with potential plant gathering activities emphasised. *Vegetation History and Archaeobotany*, 11, 33–40.
- BIRKS H.J.B., 2005. Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 4, 154–156.
- BLUMER M.A., 2002. Book review: "Grazing ecology and forest history". *Environmental History*, 7, 687–689.

- BOCHERENS H., HOFMAN-KAMIŃSKA E., DRUCKER D.G., SCHMÖLCKE U., KOWALCZYK R., 2015. European bison as a refugee species? Evidence from isotopic data on early Holocene bison and other large herbivores in Northern Europe. *PLoS ONE* 10(2): e0115090. doi:10.1371/journal.pone.0115090.
- BRADSHAW R., 2002. Book review: "Grazing ecology and forest history". *Forest Ecology and Management*, 165, 327–329.
- BRADSHAW R., MITCHELL F.J.G., 1999. The palaeoecological approach to reconstructing former grazing-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management*, 120, 3–12.
- BRADSHAW R.H.W., HANNON G.E., LISTER A., 2003. A longterm perspective on ungulate-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management*, 181, 267–280.
- BROSTRÖM A., GAILLARD M.J., IHSE M., ODGAARD B., 1998. Pollen-landscape relationships in modern analogues of ancient cultural landscapes in southern Sweden – a first step towards quantification of vegetation openness in the past. *Vegetation History and Archaeobotany*, 7, 189–201.
- BUCKLAND P.C., EDWARDS K., 1984. The longevity of pastoral episodes of clearance activity in pollen diagrams: the role of post-occupation grazing. *Journal of Biogeography*, 11, 243–249.
- BURGA C.A., PERRET R., 1998. *Vegetation und Klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter*. Ott Verlag, Thun.
- DASZKIEWICZ J., 2013. Wymagania siedliskowe oraz baza pokarmowa *Cervus elaphus* w odniesieniu do zbiorowisk łąkowych. *Łąkarstwo w Polsce*, 16, 7–17.
- FLADE M., 1997. Habitat of the cornerake *Crex crex* in primaeval landscapes. *Vogelwelt*, 118, 141–146.
- GRZEGORCZYK S., BENEDYCKI S., 2001. *Łąkoznanstwo*. Wydawnictwo Uniwersytetu Warmińsko Mazurskiego, Olsztyn.
- HEJCMAN M., HEJCMANOVÁ P., PAVLŮ V., BENEŠ J., 2013. Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. *Grass and Forage Science*, 68, 345–363.
- HODDER K.H., BULLOCK J.M., BUCKLAND P.C., KIRBY K.J. (eds), 2005. Large herbivores in the wildwood and modern naturalistic grazing systems. *English Nature Research Reports*, 648, Peterborough, pp. 177.
- HUDJETZ S., LENNARTZ G., KRÄMER K., ROSS-NICKOLL M., GERGS A., PREUSS T.G., 2014. Modeling wood encroachment in abandoned grasslands in the Eifel National Park – model description and testing. *PLoS ONE* 9(12): e113827. doi:10.1371/journal.pone.0113827.
- INNES J.B., BLACKFORD J.J., ROWLEY-CONWY P.A., 2013. Late Mesolithic and early Neolithic forest disturbance: a high resolution palaeoecological test of human impact hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 77, 80–100.
- KIRBY K.J., 2004. A model of a natural wooded landscape in Britain as influenced by large herbivore activity. *Forestry*, 77, 5, 405–420.
- KOMOSA M., FRĄCKOWIAK H., GODYNICKI S., 2007. Skulls of Neolithic Eurasian beavers (*Castor fiber* L.) in comparison with skulls of contemporary beavers from natural biotopes of Wielkopolska region (Poland). *Polish Journal of Environmental Studies*, 16, 697–705.
- KORNAŚ J., MEDWECKA-KORNAŚ M., 2002. *Geografia roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- KOZŁOWSKI S., SWĘDRZYŃSKI A., 2010. Łąka – Środowisko – Człowiek. *Zeszyty Naukowe Wyższej Szkoły Agrobiznesu w Łomży*, 46, 241–260.
- KREUZ A., 2008. Closed forest or open woodland as natural vegetation in the surroundings of Linearbandkeramik settlements? *Vegetation History and Archaeobotany*, 17, 51–64.
- KYSELÝ R., 2005. Archeologické doklady divokých savců na území ČR v období od neolitu po novověk. *Lynx*, 36, 55–101.



- LOŽEK V., 1981. Změny krajiny v souvislosti s osídlením ve světle malakologických poznatků. *Archeologické Rozhledy*, 33, 176–188.
- MITCHELL F.J.G., 2005. How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology*, 93, 168–177.
- MYSTERUD A., LANGVATN R., YOCOCOZ N. G., STENSETH N.C., 2002. Large-scale habitat variability, delayed density effects and red deer populations in Norway. *Journal of Animal Ecology*, 71, 569–580.
- NOWIŃSKI M., 1983. Użytki trawiaste świata pod względem przyrodniczym i gospodarczym. W: Łąkarstwo i gospodarka łąkowa (red. Falkowski). Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 19–47.
- PETERKEN G.F., 1996. Natural woodland: ecology and conservation in Northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 540.
- RAJSKÝ M., VODŇANSKÝ M., HELL P., SLAMEČKA J., KROPIL R., RAJSKÝ D., 2008. Influence supplementary feeding on bark browsing by red deer (*Cervus elaphus*) under experimental conditions. *European Journal of Wildlife Research*, 54, 701–708.
- ROBINSON M.A., 2000. Coleopteran evidence for the Elm Decline, Neolithic activity in woodland, clearance and the use of the landscape. W: *Plants in Neolithic Britain and beyond* (ed. Fairbairn A.S.). Oxbow Books, Oxford, 27–36.
- ROONEY T.P., 2009. High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecology*, 202, 103–111.
- SCHOLTZ H., 1975. Grassland evolution in Europe. *Taxon*, 24, 81–90.
- SOEPBOER W., LOTTER A.F., 2009. Estimating past vegetation openness using pollen–vegetation relationships: A modelling approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153, 102–107.
- SUGITA S., GAILLARD M.J., BROSTRÖM A., 1999. Landscape openness and pollen records: a simulation approach. *The Holocene*, 9, 409–421.
- SUGITA S., GAILLARD M.J., HELLMAN S., BROSTRÖM A., 2007. Model-based reconstruction of vegetation and landscape using fossil pollen. *Computer application and Quantitative Methods in Archaeology*, Berlin.
- SVENNING J.C., 2002. A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation*, 104, 133–148.
- VERA F.W.M., 2000. *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing, Oxon, pp. 506.
- WHITEHOUSE N.J., SMITH D., 2010. How fragmented was the British Holocene wildwood? Perspectives on the “Vera” grazing debate from the fossil beetle record. *Quaternary Science Reviews*, 29, 539–553.
- WHITEHOUSE N.J., SMITH D.N., 2004. ‘Islands’ in Holocene forests: Implications for forest openness, landscape clearance and ‘culture-steppe’ species. *Environmental Archaeology*, 9, 203–212.
- WOODMAN P., MCCARTHY M., MONAGHAN N., 1997. The Irish Quaternary fauna project. *Quaternary Science Reviews*, 16, 129–159.
- ZAJĄC M., ZAJĄC A., 2007. Fitogeografia traw występujących w Polsce. W: *Księga Polskich Traw* (red. L. Frey). Instytut Botaniki im. W. Szafera, Polska Akademia Nauk, Kraków, 169–188.
- ZARZYCKI J., KORZENIAK J., 2013. Łąki w polskich Karpatach – stan aktualny, zmiany i możliwości ich zachowania. *Roczniki Bieszczadzkie*, 21, 18–34.

## **Origin of grassland communities of Central Europe in view of different scientific theories and concepts**

A. SWĘDRZYŃSKI

*Department of Grassland and Natural Landscape Sciences, Poznań University of Life Sciences*

### **Summary**

The objective of this study was to substantiate a thesis widely held in Polish grassland science literature about an almost absolute domination of the anthropogenic factor regarding the origin and development of grassland communities. It is widely believed that compact cover of forest communities was a dominant type of primary Holocene vegetation and it was only during the Neolith period that development of farming – in particular, burning economy and pasturing – acted as factors contributing to the establishment of more extensive open surfaces capable of withstanding – due to agricultural utilisation – secondary succession of forest communities. Simultaneously, the presence in earlier archaeological excavations of numerous plant and animal species characteristic for non-forest communities, especially of meadow-pasture or sward nature has not been satisfactorily explained.

Several scientific theories have emerged in recent years questioning the prevailing opinions concerning Europe's primary landscape as well as the origin and the size of open areas present in that landscape. One of the more popular as well as more frequently quoted in literature is, the so called, Vera theory according to which an exceptionally important and, at the same time, underestimated factor affecting Europe's natural landscape was the impact of such herbivorous animals as bison, aurochs, reindeer, red deer and tarpan horse. Until fairly recently, majority of the above-mentioned animals were considered as forest species, whereas in reality, their natural biotope comprised open or mosaic landscapes.

This study makes an attempt to survey arguments corroborating the Vera theory as well as those which oppose it. The presented theses are both of cognitive as well as utilitarian nature and show a novel approach to landscape protection and development and to protection and management of large populations of herbivores.

Adres do korespondencji – Address for correspondence:

Dr Arkadiusz Swędrzyński

Katedra Łąkarstwa i Krajobrazu Przyrodniczego

Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

ul. Dojazd 11

60-632 Poznań

tel. 61 848 75 51, fax. 61 848 76 12

e-mail: [aswedrzy@up.poznan.pl](mailto:aswedrzy@up.poznan.pl)