

PIOTR T. ZANIEWSKI, BARTOSZ POTOCZNY, JAN M. MATUSZKIEWICZ

Modelowanie trwałości boru chrobotkowego *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927 na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie” z wykorzystaniem metody powtórzonej chronosekwencji*

Modelling the stability of *Cladonia*-Scots pine forest (*Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927) within Bory Tucholskie National Park using the repeated chronosequence method

ABSTRACT

Zaniewski P. T., Potoczny B., Matuszkiewicz J. M. 2016. Modelowanie trwałości boru chrobotkowego *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927 na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie” z wykorzystaniem metody powtórzonej chronosekwencji. Sylwan 160 (5): 397-406.

Cladonio-Pinetum Juraszek 1927 forest is protected in Europe as the Natura 2000 habitat. Nowadays its naturalness is often considered to be doubtful. In spite of the many research, the knowledge about ecology and dynamics of this community is still insufficient. The aim of the research is to define the stability of the community within ‘Bory Tucholskie’ National Park. The site is located in the area of the best developed patches of the habitat, in north-western Poland. Two datasets of relevés were used. The first comes from published data and includes 123 relevés made in year 2000. The other comes from own fieldworks performed in 2014. Due to the high homogeneity of geology and soils of the study site, repeated chronosequence method could be used to compare both datasets. The information about herb and moss layers of all relevés was compared using DCA method. The change in community was measured as a shift in the position within the main gradient of DCA over 14-year period. It was calculated for 122 pairs of relevés. Then the model of the speed of community change was computed for the main gradient. We used two methods of calculation of duration of the lichen-rich pine forests. The first was based on the calculated ranges of distinguished associations and the other used the model of cover of species connected to *Cladonio-Pinetum* forest. As the speed of community change in the gradient and the distance between distinguished communities were known, the time of community duration could be computed. According to obtained results, *Cladonia*-Scots pine forest (*Cladonio-Pinetum*) and lichen rich fresh pine forest (*Leucobryo-Pinetum* with *Cladonia*) of ‘Bory Tucholskie’ National Park will last for 64-109 years. This result shows, that the considered Natura 2000 habitat is unstable. It is the possible development stage within managed forest stands and active conservation is necessary where its preservation is needed.

KEY WORDS

91T0 Natura 2000 habitat, lichens, Detrended Correspondence Analysis

*Badania zostały sfinansowane ze środków Wydziału Leśnego Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie w ramach grantu wewnętrznego nr 505-10-031100-L00442-99 „Czy bierna ochrona borów chrobotkowych pozwala na ich zachowanie?”.

ADDRESSES

Piotr T. Zaniewski ⁽¹⁾ – e-mail: piotr.zaniewski@wl.sggw.pl

Bartosz Potoczny ⁽¹⁾ – e-mail: bartosz.potoczny.sggw@o2.pl

Jan M. Matuszkiewicz ⁽²⁾ – e-mail: jan.mat@twarda.pan.pl

⁽¹⁾ Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

⁽²⁾ Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania im. Stanisława Leszczyckiego, Polska Akademia Nauk; ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa

Wstęp

Specyficzną postać boru sosnowego stanowi bór chrobotkowy, w klasyfikacji fitosocjologicznej opisany jako zespół *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927, a w klasyfikacji siedlisk leśnych jako bór suchy (Bs). Naturalność boru chrobotkowego już od momentu opisanego zespołu budziła wątpliwości [Juraszek 1927; Kobendza 1930]. Za przynajmniej częściową naturalnością zespołu opowiadali się Zielińska [1967], Fałtynowicz [1986] oraz Czerwiński [1995]. Oprócz Kobendzy [1930] przeciwny koncepcji naturalności *Cladonio-Pinetum* na terenie Polski był m.in. Sokołowski [1980]. Zanik borów chrobotkowych na korzyść borów świeżych jednoznacznie stwierdzono w wielu rejonach Polski [Matuszkiewicz 2007a-c; Matuszkiewicz, Lorens 2007; Orzechowski 2007; Solon 2007; Zaniewski i in. 2012]. W związku z bogactwem porostów naziemnych zbiorowisko to zostało objęte ochroną jako siedlisko przyrodnicze Natura 2000 91T0 „Śródładowy bór chrobotkowy”. Nakłada to dodatkowe obowiązki na podmioty zarządzające lasami, w tym zwłaszcza na Lasy Państwowe, bowiem ochrona siedliska wykazującego tendencję do przekształceń stwarza duże trudności. Między innymi może nie wystarczać bierna ochrona zbiorowiska leśnego. Pomimo przeprowadzonych badań wiedza o ekologii i dynamice tego zespołu jest wciąż niewielka, co utrudnia jego ochronę [Danielewicz, Pawlaczyk 2004; Mróz 2010].

Celem prezentowanych badań jest określenie trwałości boru chrobotkowego *Cladonio-Pinetum* na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie” z wykorzystaniem metody powtórzonej chronosekwencji.

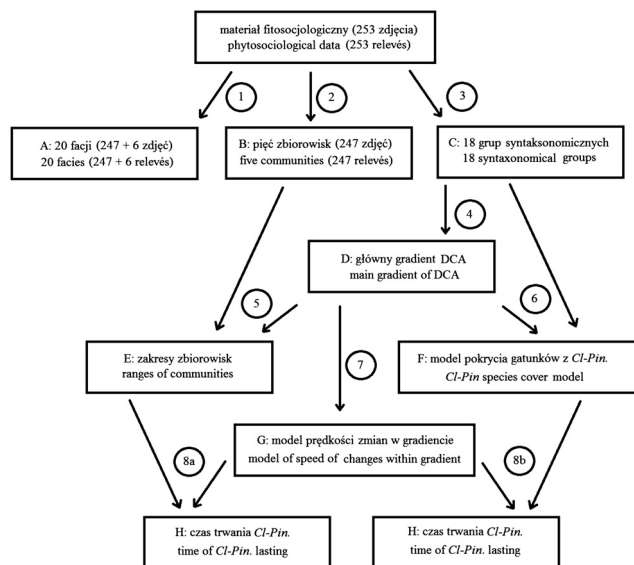
Teren badań

Najlepiej wykształcone płaty zespołu *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927 zlokalizowane są na terenie środkowej i zachodniej Polski, w tym w Borach Tucholskich [Matuszkiewicz 2008; Matuszkiewicz i in. 2012]. Obiekt ten charakteryzuje się specyficznym klimatem, sprzyjającym koegzystencji zarówno gatunków porostów suboceanicznych, jak i kontynentalnych [Kořuthová i in. 2015]. Jednak nawet i w tym rejonie odnotowano zanik tego zbiorowiska [Matuszkiewicz 2007a]. Położony w tym obszarze Park Narodowy „Bory Tucholskie” posiada bogatą dokumentację fitosocjologiczną zespołów *Cladonio-Pinetum* oraz *Leucobryo-Pinetum* z lat minionych [Matuszkiewicz i in. 2012]. Czynniki to ten teren dogodnym obiektem do szczegółowych analiz wzajemnych powiązań i dynamiki tych dwu zespołów, a w szczególności określenia trwałości zespołu boru chrobotkowego. Zespół *Leucobryo-Pinetum* stanowi potencjalną roślinność naturalną na niemal 90% powierzchni łądowej Parku, natomiast zespół *Cladonio-Pinetum* jako potencjalna roślinność naturalna zajmował w latach 2000-2001 jedynie około 1% powierzchni [Matuszkiewicz 2012], pomimo 23% udziału w roślinności rzeczywistej siedlisk łądowych [Matuszkiewicz i in. 2012]. W podłożu tych dwóch zbiorowisk borowych dominują piaski sandrowe, z glebami biellicowo-rdzawymi, rzadziej biellicowymi właściwymi i zwłaszcza w przypadku *Cladonio-Pinetum* – słabo wykształconymi biellicowanymi [Matuszkiewicz 2012].

Materiał i metody

Materiał do badań stanowią dwie serie zdjęć fitosocjologicznych wykonanych w odstępie 14 lat na stanowiskach zlokalizowanych w Parku Narodowym „Bory Tucholskie”. Pierwszą serię stanowią zdjęcia fitosocjologiczne wchodzące w skład dokumentacji fitosocjologicznej Parku Narodowego „Bory Tucholskie” [Matuszkiewicz i in. 2012] wykonane w roku 2000 na obszarach, na których potencjalna roślinność naturalna określona została jako *Cladonio-Pinetum* lub *Leucobryo-Pinetum*. Drugą serię tworzą zdjęcia wykonane latem 2014 roku. Zdjęcia te wykonywano na powierzchni 400 m² z wykorzystaniem zmodyfikowanej [van der Maarel 1979] skali Braun-Blanqueta, z zastosowaniem uściślenia przedziałów pokrycia dla symboli „r”, „+” oraz „1” [van der Maarel 2007]. Lokalizowano je w środkach pododdziałów leśnych zinwentaryzowanych tą metodą w 2000 roku. Celem uzupełnienia danych do analiz wykonano 8 dodatkowych zdjęć fitosocjologicznych w zbiorowiskach murawowych (*Koelerio-Corynephoretea*), na wrzosowiskach (*Nardo-Callunetea*) oraz borze świeżym (*Leucobryo-Pinetum*). Materiał fitosocjologiczny objął 123 zdjęcia historyczne oraz 130 zdjęć współczesnych (łącznie 253 zdjęcia). W dalszych analizach z powyższych zdjęć wykorzystano jedynie informacje o runie i warstwie mszysto-porostowej.

Wysoka homogeniczność obszarów oraz niewielkie zróżnicowanie badanych zbiorowisk to cechy borów Parku Narodowego „Bory Tucholskie”, które umożliwiają zastosowanie w badaniach metody chronosekwencji [Walker i in. 2010]. W przypadku borów kształtujących się na siedliskach oligotroficznym ważnym czynnikiem różnicującym zbiorowiska jest nie tylko wiek drzewostanu, ale i długość trwania zbiorowisk leśnych w danym miejscu [Matuszkiewicz i in. 2013]. Z tego powodu zdecydowano się na zastosowanie metody powtórzonej chronosekwencji, modyfikując jej wykorzystanie z klasycznego „zastąpienia czasu przestrzenią” [Walker i in. 2010] na połączenie rejestrowanych zmian z przestrzenią celem obliczenia czasu. Z tego powodu konieczne jest wykorzystanie metod ordynacji pośredniej, opartych na miarach różnorodności beta (długości gradientu), np. odchyleniu standardowym. Kryterium to spełnia nietendancyjna analiza zgodności DCA [Hill, Gauch 1980; ter Braak, Šmilauer 2012], która często jest łączona z badaniami metodą chronosekwencji [Jířová i in. 2012]. Zastosowane metody przedstawiono na rycinie 1.



Ryc. 1.

Kolejność wykonywania obliczeń (numery) oraz uzyskiwanych wyników (litery), będących danymi wejściowymi do kolejnych etapów modelowania

Sequence of calculations (numbers) and the results (letters) that are inputs to subsequent stages of the modeling

Klasyfikację całości materiału fitosocjologicznego wykonano z wykorzystaniem algorytmu TWINSPAN [Hill 1979], w oprogramowaniu JUICE [Tichý 2002]. Drugą klasyfikację materiału fitosocjologicznego oparto na jasno zdefiniowanych kryteriach. Za kryterium odróżniające zbiorowiska nieleśne przyjęto brak drzewostanu. Za bór chrobotkowy *Cladonio-Pinetum* uznano zbiorowiska, w których łączne pokrycie gatunków porostów charakterystycznych i wyróżniających dla tego zespołu, mierzone metodą Tüxena i Ellenberga [1937], wynosiło co najmniej 25% (odpowiednik stopnia „3” lub wyższych w skali Braun-Blanqueta). Za chrobotkowy wariant boru świeżego (*Leucobryo-Pinetum* var. z *Cladonia*) przyjęto zbiorowiska o pokryciu wymienionej grupy porostów w przedziale 5-25%. Za mszystą postać boru świeżego uznano zbiorowiska z pokryciem przez omawianą grupę porostów poniżej 5%, a także pokryciem przez borówkę czernicę (*Vaccinium myrtillus*) nieprzekraczającym 50%. Postać typowa boru świeżego wyróżniona była przez ponad 50% pokrycia przez ten gatunek krzewinki. Wszystkie zdjęcia fitosocjologiczne spełniły jednocześnie tylko jedno z powyższych kryteriów. Zdjęć fitosocjologicznych przynależnych do facji nieoznaczonych z analizy TWINSPAN (etap 1) nie uwzględniono w powyższej klasyfikacji.

Stwierdzone w zdjęciach fitosocjologicznych gatunki przydzielono do jednorodnych fitosocjologicznie grup, w oparciu o opracowanie Matuszkiewicza [2008]. Następnie obliczono łączne pokrycie dla każdej z grup metodą Tüxena i Ellenberga [1937]. Borówkę czernicę *Vaccinium myrtillus* wydzielono jako osobną grupę, ponieważ wykazuje ona specyficzne przywiązanie do starych lasów, a jej wysokie pokrycie jest charakterystyczną cechą dojrzałych zbiorowisk borowych [Matuszkiewicz i in. 2013].

Nietendencyjną analizę zgodności (DCA) wykonano w programie Canoco 5 [ter Braak, Šmilauer 2012], bez dodatkowych transformacji. Uzyskany główny gradient DCA został poddany dalszej analizie. Dla zdjęć fitosocjologicznych reprezentujących wyróżnione zbiorowiska obliczono skrajne wartości przedziałów obejmujących 95% prób, z wykorzystaniem metody percentyli, w oprogramowaniu LibreOffice Calc. Uzyskano tym samym granice rozmieszczenia 95% zdjęć fitosocjologicznych reprezentujących wyróżnione zespoły w obrębie pierwszej osi DCA. Za granice pomiędzy wyróżnionymi grupami przyjęto średnią arytmetyczną pomiędzy skrajnymi wartościami kolejnych 95% przedziałów, celem uniknięcia wzajemnego nakładania się oraz zachowania możliwości sumowania wyników dalszych obliczeń. Następnie obliczono zakresy występowania poszczególnych zespołów dla pierwszej osi DCA.

Korelacje wartości procentowych pokrycia gatunków charakterystycznych i wyróżniających dla zespołu *Cladonio-Pinetum* obliczonych metodą Tüxena i Ellenberga [1937] z położeniem poszczególnych zdjęć fitosocjologicznych na osi pierwszej DCA obliczono z wykorzystaniem modelu Gaussa w oprogramowaniu PAST [Hammer i in. 2001]. Celem umożliwienia wykorzystania modelu rozkładu normalnego dla danych posiadających wartości zerowe zastosowano metodę przesunięcia, dodając do zarejestrowanych w zdjęciach fitosocjologicznych pokryć nieznaczącą wartość, równą 0,001%.

Zmiany (mierzone w SD) w składzie gatunkowym roślinności dla par zdjęć historycznych oraz współczesnych w oparciu o pierwszą oś DCA obliczono w oprogramowaniu LibreOffice Calc. Następnie wartość zmian podzielono przez 14 lat odstępu pomiędzy dwiema seriami badań, uzyskując średnioroczne prędkości zmian roślinności (SD/rok) dla każdej ze 122 par. Dla każdej z par obliczono położenie wyniku względem pierwszej osi DCA, będące średnią arytmetyczną z pozycji zdjęć z danej pary. Korelację pomiędzy prędkością zmian a położeniem w obrębie głównego gradientu (pierwszej osi DCA) obliczono z wykorzystaniem wielomianowych modeli regresji w oprogramowaniu PAST [Hammer i in. 2001], równolegle obliczając przedział ufności

dla omawianej zależności w oprogramowaniu Statgraphics 4.1. Wartości dodatnie w obrębie 95-procentowego przedziału ufności dla średniej prędkości zmian oznaczają istotność ($p < 0,05$) przemian zbiorowisk w kierunku bardziej dojrzałych (boru świeżego). Ponieważ prędkość sukcesji (etap 7) mierzona jest jednostką SD/rok, a zmiana w charakterze zbiorowiska (czyli położenie w obrębie głównego gradientu DCA) mierzona jest w jednostkach SD, istnieje możliwość obliczenia czasu trwania poszczególnych zbiorowisk. Prędkość zmian w obrębie głównego gradientu nie jest wartością stałą i zależy od położenia w jego obrębie. Z wykorzystaniem całki oznaczonej możliwe jest obliczenie iloczynu zmiennej prędkości i zmian na danym odcinku analizowanego gradientu. Jednostka uzyskanego wyniku wyniesie w takim przypadku SD^2/rok . Wynika stąd, że czas trwania danego zbiorowiska można obliczyć jako iloraz kwadratu zasięgu zbiorowiska (długości jego występowania w obrębie pierwszego gradientu DCA) oraz wyniku całki oznaczonej dla długości odcinka, na którym to zbiorowisko jest „położone”. Dla omawianych zbiorowisk, w oparciu o model kierunku oraz prędkości zmian (etap 7), obliczono szereg całek oznaczonych dla wartości średniej, a także dolnej i górnej granicy 95-procentowego przedziału ufności średniej prędkości zmian (etap 7). Za początki i końce zakresów całkowania obrano wyznaczone z wykorzystaniem metody percentyli (etap 8a) oraz modelu pokrycia przez porosty (etap 8b) granice zakresów zbiorowisk roślinnych w obrębie głównego gradientu DCA. Obliczenia wykonano w oprogramowaniu Graph 4.4.2 [Johansen 2014]. Następnie obliczono średnie czasy trwania bogatych w porosty zbiorowisk leśnych wraz z wartościami 95-procentowego przedziału ufności dla średnich dla metody z wykorzystaniem zakresów zbiorowisk (etap 8a) oraz modelu pokrycia przez porosty (etap 8b).

Wyniki

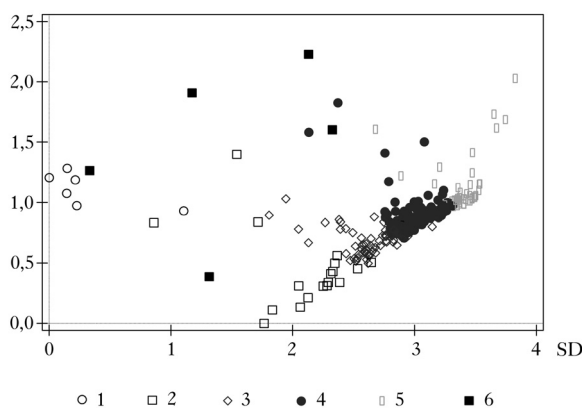
Uzyskano podział na 20 facji należących do: zbiorowisk murawowych (klasa *Koelerio-Corynephoretea*), wrzosowiskowych (*Nardo-Callunetea*), borów chrobotkowych (*Cladonio-Pinetum*) oraz borów świeżych (*Leucobryo-Pinetum*). Cztery facje, reprezentowane przez 6 zdjęć fitosocjologicznych, należały do zbiorowisk nieoznaczonych. Wiele facji wykazywało cechy pośrednie pomiędzy zespołami boru chrobotkowego oraz suboceanicznego boru świeżego, co uniemożliwiło postawienie jednoznacznej granicy pomiędzy tymi zespołami. Zgodnie z przyjętymi sztywnymi kryteriami zbiorowiska nieleśne (*Koelerio-Corynephoretea* oraz *Nardo-Callunetea*) reprezentowane były przez 6 zdjęć fitosocjologicznych, zbiorowisko boru chrobotkowego (*Cladonio-Pinetum*) przez 18 zdjęć, boru świeżego (*Leucobryo-Pinetum*) w wariantach chrobotkowym 69 zdjęć, bór świeży (*Leucobryo-Pinetum*) w wariantach mszystym reprezentowany był przez 112 zdjęć, natomiast bór świeży typowy (*Leucobryo-Pinetum* wariant typowy) przez 42 zdjęcia fitosocjologiczne.

Uzyskano 16 grup reprezentujących syntaksony leśne oraz ich zbiorowiska zastępcze, a także grupę *Vaccinium myrtillus* oraz zbiorczą grupę gatunków o nieokreślonej wartości syntaksonomicznej. Wyróżnione zbiorowiska uplasowały się kolejno wzdłuż pierwszej osi DCA, tworząc jednoznaczny gradient pomiędzy zbiorowiskami nieleśnymi a borem świeżym (ryc. 2). Pierwszy gradient nietendencjonalnej analizy zgodności (DCA) odpowiada za 32,57% wyjaśnionej zmienności. Jego długość to 3,827 SD. Zakresy występowania pięciu wyróżnionych zbiorowisk ułożyły się kolejno wzdłuż głównej osi DCA (ryc. 3), począwszy od nieleśnych zbiorowisk zastępczych (0,000-1,018 SD), poprzez *Cladonio-Pinetum* typowe (1,018-2,307 SD), *Leucobryo-Pinetum* war. z *Cladonia* (2,307-2,881 SD), *Leucobryo-Pinetum* war. mszysty (2,881-3,220 SD), skończywszy na borach świeżych typowych *Leucobryo-Pinetum* war. typowy (3,220-3,827 SD). Wzdłuż głównego gradientu zaobserwowano najpierw intensywny wzrost pokrycia przez gatunki związane z borami chrobotkowymi, a następnie spadek pokrycia przez tę grupę, aż do wartości zbliżonych do 0%

(ryc. 4). Zakres zbiorowisk z pokryciem porostów związanych z borem chrobotkowym powyżej 25% wyniósł 1,503 SD, natomiast zakres zbiorowisk z pokryciem od 25 do 5% (odpowiadających *Leucobryo-Pinetum* wariant chrobotkowy, zlokalizowanych pomiędzy borem chrobotkowym a borem świeżym) wyniósł 0,648 SD. Dopasowanie modelu zależności pokrycia przez związane z borem chrobotkowym gatunki od położenia w obrębie gradientu jest stosunkowo wysokie ($R^2=0,694$).

Zależność prędkości zmian od opisanego gradientu zbiorowisk roślinnych opisano równaniem wielomianu drugiego stopnia. Na znacznej długości osi pierwszej DCA uzyskano wynik istotnie dodatni, co świadczy o zachodzeniu istotnych kierunkowych zmian (sukcesja ekologiczna) w zbiorowiskach roślinnych na pewnych etapach zarejestrowanego gradientu (ryc. 5).

Dopasowanie modelu kierunku i prędkości zmian w obrębie analizowanego gradientu okazało się stosunkowo dobre ($R^2=0,458$, $p<0,001$). Pomiędzy 0 SD a 3,084 SD osi pierwszej DCA 95-procentowy przedział ufności dla modelu prędkości zmian w całości mieści się w wartościach dodatnich, co oznacza, że zmiany kierunkowe (sukcesja) zachodzą w zbiorowiskach znajdujących się w tym przedziale głównego gradientu. Powyżej wartości 3,084 SD dolna granica przedziału ufności osiąga wartości ujemne.



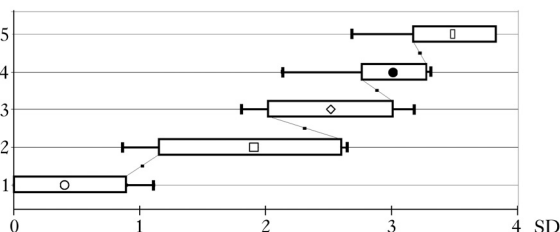
Ryc. 2.

Zróżnicowanie wyróżnionych zbiorowisk roślinnych na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie”

Diversity of plant communities distinguished in the "Bory Tucholskie" National Park

1 – nieleśne zbiorowiska zastępcze, 2 – *Cladonio-Pinetum*, 3 – *Leucobryo-Pinetum* wariant chrobotkowy, 4 – *Leucobryo-Pinetum* wariant mszysty, 5 – *Leucobryo-Pinetum* wariant typowy, 6 – facje zbiorowisk nieoznaczonych

1 – non-forest communities, 2 – *Cladonio-Pinetum*, 3 – *Leucobryo-Pinetum* with *Cladonia*, 4 – *Leucobryo-Pinetum* with moss, 5 – *Leucobryo-Pinetum* typical variant, 6 – not classified communities

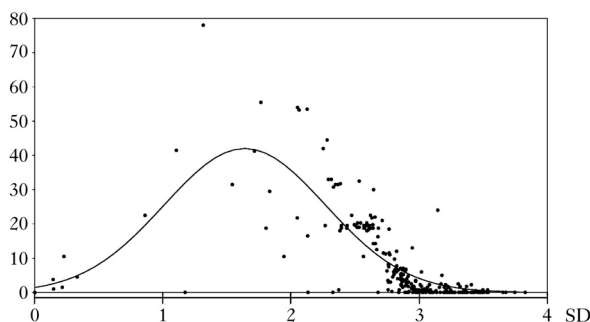


Ryc. 3.

Położenie i zakres występowania wyróżnionych zbiorowisk roślinnych w głównym gradientie DCA

Position and range of the distinguished plant communities in the main gradient of DCA

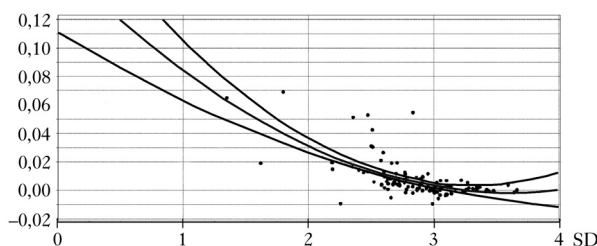
Oznaczenia jak na rycinie 2; denotes as in figure 2



Ryc. 4.

Zróżnicowanie pokrycia [%] przez gatunki związane z borem chrobotkowymi względem głównego gradientu nietendencyjnej analizy zgodności DCA (dopasowanie z wykorzystaniem modelu Gaussa; $R^2=0,694$)

Coverage differentiation [%] by species associated with *Cladonio-Pinetum* to the main gradient of DCA (fit with Gaussa model; $R^2=0,694$)



Ryc. 5.

Prędkość zmian [SD/rok] w obrębie pierwszego gradientu nietendencyjnej analizy zgodności

Speed of changes [SD/year] in the main gradient of DCA

Obliczone dwiema metodami średnie czasy potrzebne do przekształcenia się zbiorowiska boru chrobotkowego są stosunkowo podobne. Trwanie boru chrobotkowego *Cladonio-Pinetum* obliczone metodą pierwszą (etap 8a) wynosi średnio 26,9 roku (dla min 95% – 33,8, a dla max 95% – 22,4 roku), natomiast dla obliczeń metodą drugą (etap 8b) 28,6 roku (dla min 95% – 36,4, a dla max 95% – 23,6 roku). Nieco dłużej trwa faza chrobotkowa boru świeżego (*Leucobryo-Pinetum* var. z *Cladonia*). Obliczona metodą pierwszą (etap 8a) wynosi średnio 47,8 roku (dla min 95% – 55,0, a dla max 95% – 41,8 roku), natomiast dla obliczeń metodą drugą (etap 8b) 60,9 roku (dla min 95% – 72,4, a dla max 95% – 53,2 roku). Całość średniego trwania bogatych w porosty naziemne zbiorowisk borowych na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie” wyniosła dla metody pierwszej 74,7 roku oraz 89,5 roku dla metody drugiej. Dla 95-procentowego przedziału ufności średnia ta nigdy nie przekroczyła 108,8 roku i nie była niższa niż 64,2 roku.

Dyskusja

Uzyskane wyniki jednoznacznie wskazują, iż bogate w porosty naziemne zbiorowiska borowe Parku Narodowego „Bory Tucholskie” podlegają zmianom kierunkowym w stronę borów świeżych. Zmiany te mogą być rozpatrywane jako progresja boru świeżego kosztem regresji boru chrobotkowego, czyli sukcesja ekologiczna. Trwanie samego zespołu *Cladonio-Pinetum* określono średnio na jedynie 26,9-28,6 roku. Pomimo jednoznaczności zaniku bogatych w porosty zbiorowisk borowych proces ten należy określić jako stosunkowo powolny, przez co może być trudny do zauważenia. W wielu regionach Polski również wielokrotnie stwierdzono zanik zespołu boru chrobotkowego [Matuszkiewicz 2007a-c; Matuszkiewicz, Lorens 2007; Orzechowski 2007; Solon 2007; Zaniewski i in. 2012]. Uzyskane wyniki jednoznacznie wskazują (zgodnie z przyjętymi w tej pracy założeniami definiującymi bór chrobotkowy *Cladonio-Pinetum* oraz bór świeży *Leucobryo-Pinetum* w wariancie z *Cladonia*), że bogate w porosty zbiorowiska borowe są na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie” jedynie etapami przejściowymi w sukcesji zbiorowisk w kierunku boru świeżego. Nawet jeżeli założenia do definicji powyższych zbiorowisk uległyby zmianie, uzyskane wyniki nie różniłyby się znacząco od otrzymanych. W badaniach innych autorów [Stefańska-Krzaczek, Fałtynowicz 2013, 2014] trwanie zbiorowisk bogatych w porosty naziemne w obrębie drzewostanów gospodarczych Borów Tucholskich określono na około jedną do dwóch pierwszych klas wieku drzewostanu, czyli około 20-40 lat, choć zaznaczono, że ich pokrycie jest stosunkowo niewielkie. Jest to wynik zbieżny z uzyskanym w badaniach prezentowanych w niniejszej pracy.

W przeprowadzonych w rezerwacie „Czarnia” w Puszczy Zielonej badaniach zanikania zespołu *Cladonio-Pinetum* [Matuszkiewicz 2007b] stwierdzono, że rozległe płyty boru chrobotkowego zinwentaryzowane kartograficznie w 1964 roku, powstałe po wcześniejszym lokalnym pożarze [Faliński 1965], w roku 2003 były już w szczątkowych fragmentach. Oznacza to, że zanikły w ciągu około 40 lat. Wyniki badań prezentowanych w niniejszej pracy oparte są na znacznie

krótszym odstępie czasu pomiędzy analizowanymi stanami, ale wspomagane odpowiednim aparatem statystycznym dają podobny wynik. Potwierdza to nie tylko sam fakt przekształcania się borów chrobotkowych, ale także adekwatność zastosowanej w niniejszej pracy metody analizy zmian. Można więc przyjąć, że zespół boru chrobotkowego jest nietrwały w obrębie drzewostanów pochodzących z nasadzenia. Istnieją zarazem doniesienia o kształtowaniu się omawianego zespołu w warunkach naturalnego rozpadu drzewostanu sosnowego [Solon 2007] oraz w drzewostanach o cechach spontanicznych [Dingová-Košuthová i in. 2013], co wymagałoby pogłębionych badań nad uwarunkowaniami takich zbiorowisk.

Wyniki badań z wykorzystaniem chronosekwencji mogą być weryfikowane poprzez jej powtórzenie po dłuższym lub krótszym czasie [Yanai i in. 2000; Johanson, Miyaniishi 2008; Jírová i in. 2012]. Nie jest przy tym konieczna bardzo szczegółowa lokalizacja zdjęć fitosocjologicznych. Niedokładność położenia zdjęć fitosocjologicznych w prezentowanych badaniach wynosi przeciętnie kilkanaście-kilkadziesiąt metrów. W przypadku zbiorowisk borowych, charakteryzujących się zwykle niewielkim zróżnicowaniem w obrębie stanowiska (pododdziału), taka niedokładność nie wyklucza możliwości bezpośredniego porównywania płatów, zwłaszcza w przypadku zebrania tak wysokiej liczby prób ($n=122$) do porównania. Jak stwierdzono, badania z wykorzystaniem metody powtórzonej chronosekwencji dają w przypadku określenia lokalizacji jedynie do płatu dobre rezultaty nawet w przypadku niewielkiej liczby prób zebranych w bogatych gatunkowo zbiorowiskach łąkowych [Jírová i in. 2012]. Największą zaletą wykorzystania powtórzonej chronosekwencji jest możliwość określenia wieku i charakteru wieloletnich procesów w sytuacji, gdy daty ich rozpoczęcia nie są znane. Wieloletnie obserwacje na stałych powierzchniach dostarczają wyników z okresów, w których zmienia się klimat oraz charakter i stopień antropopresji, co potencjalnie może utrudnić ich interpretację. Metoda powtórzonej chronosekwencji dostarcza natomiast informacji o procesach, które zachodzą współcześnie, pozwalając na opracowanie w stosunkowo krótkim czasie wieloletnich modeli zmian dla warunków bieżących. Z tego powodu jej wykorzystanie może być przydatne również w wielu innych pracach przyrodniczych, w których konieczne jest opisanie wieloletnich procesów dla bieżących potrzeb gospodarki ludzkiej czy ochrony przyrody.

Wnioski

- ✦ Zespół boru chrobotkowego *Cladonio-Pinetum* jest zbiorowiskiem nietrwałym i na terenie Parku Narodowego „Bory Tucholskie” jest w stadium recesji, bowiem z jednej strony na poszczególnych stanowiskach jest zanikający i podlega sukcesji ekologicznej w kierunku boru świeżego *Leucobryo-Pinetum*, a z drugiej nie pojawiają się nowe płaty tego zespołu.
- ✦ Trwanie *Cladonio-Pinetum* wynosi średnio około 26,9-28,6 roku (przy 95-procentowym przedziale ufności dla powyższej średniej od około 22,4 do około 36,4 roku), a łączny czas trwania bogatych w porosty naziemne zbiorowisk borowych (*Cladonio-Pinetum* i *Leucobryo-Pinetum* wariant z *Cladonia*) wynosi nie mniej niż 64 lata i nie więcej niż 109 lat.
- ✦ Bór chrobotkowy, przy uwarunkowaniach określonych wcześniejszymi oddziaływaniami zewnętrznymi, jest możliwą fazą rozwojową w drzewostanach sosnowych pochodzących z nasadzenia. Jego zachowanie jako siedliska Natura 2000 w lasach gospodarczych wymaga zastosowania metod ochrony czynnej, bowiem w przypadku ochrony biernej będzie on ewoluować w kierunku zbiorowisk niezaliczonych do siedlisk chronionych.
- ✦ Wykonanie badań z wykorzystaniem metody powtórzonej chronosekwencji pozwoliło na opisanie procesu trwającego o wiele dłużej niż okres pomiędzy dwoma powtórzeniami badań terenowych. Uchwycenie istotnego statystycznie kierunku zmian, wspólnego dla wielu

płatów (w tym przypadku boru chrobotkowego oraz boru świeżego w wariacie z *Cladonia*), jest potwierdzeniem zasadności wykorzystania na danym terenie metody chronosekwencji jako takiej.

Podziękowania

Autorzy pragną serdecznie podziękować Dyrekcji oraz pracownikom Parku Narodowego „Bory Tucholskie” za zgodę na badania i pomoc przy ich prowadzeniu, prof. dr. hab. Jerzemu Solonowi z Instytutu Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania PAN za cenne konsultacje podczas pisania powyższej pracy oraz dr. inż. Robertowi Tomusiakowi z Samodzielnej Pracowni Dendrometrii i Nauk o Produkcyjności Lasu Wydziału Leśnego SGGW w Warszawie za obliczenie przedziałów ufności dla modelu kierunku i prędkości zmian w obrębie analizowanego gradientu.

Literatura

- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. 2012. Canoco reference manual and User's Guide, Software for Ordination (version 5.0). Biometris, Wageningen and České Budějovice.
- Braun-Blanquet J. 1928. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Biologische Studienbücher 7.
- Czerwiński A. 1995. Geobotanika w ochronie środowiska lasów Podlasia i Mazur. Wyd. Politechniki Białostockiej, Białystok.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2004. Śródlądowy bór chrobotkowy. W: Herbich J. [red.]. Lasy i bory. Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Tom 5. Ministerstwo Środowiska, Warszawa. 289-298.
- Dingová-Kořuthová A., Svitková I., Pišút I., Senko D., Valachovič M. 2013. The impact of forest management on changes in composition of terricolous lichens in dry acidophilous Scots pine forests. *The Lichenologist* 45 (3): 413-425.
- Faliński J. B. 1965. O roślinności Zielonej Puszczy Kurpiowskiej na tle stosunków geobotanicznych tzw. Działu Północnego. *Acta Soc. Bot. Pol.* 34 (4): 719-752.
- Fałtynowicz W. 1986. The dynamics and role of lichens in a manager Scots pine forest (*Cladonio-Pinetum*). *Monographiae Botanicae* 69: 1-96.
- Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4 (1): 1-9.
- Hill M. O. 1979. TWINSpan – a FORTRAN Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. *Ecology and Systematics*. Cornell University, Ithaca, NY.
- Hill M. O., Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetation* 42: 47-58.
- Jírová A., Klaudivová A., Prach K. 2012. Spontaneous restoration of target vegetation in old-fields in a central European landscape: a repeated analysis after three decades. *Applied Vegetation Science* 15 (2): 245-252.
- Johansen I. 2014. Graph 4.4.2. www.padowan.dk
- Johanson E. A., Miyaniishi K. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11: 419-431.
- Juraszek H. 1927. Pflanzensoziologische Studien über die Dünen bei Warschau. *Bulletin de l'Academie polonaise des sciences et des lettres, Classe des sciences mathe matiques et nature-lles, Serie B*: 565-610.
- Kobendza R. 1930. Stosunki fitosocjologiczne Puszczy Kampinoskiej. *Planta Polonica* 2: 1-200.
- Kořuthová A., Svitková I., Pišút I., Senko D., Valachovič M., Zaniewski P. T., Hájek M. 2015. Climatic gradients within temperate Europe and small-scale species composition of lichen-rich dry acidophilous Scots pine forests. *Fungal Ecology* 14: 8-23.
- van der Maarel E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114.
- van der Maarel E. 2007. Transformation of cover-abundance values for appropriate numerical treatment – Alternatives to the proposals by Podani. *Journal of Vegetation Science* 18 (5): 767-770.
- Matuszkiewicz J. M. 2007a. Przemiany borów suchych i świeżych w zachodniej części Borów Tucholskich. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski. IGiPZ im. Stanisława Leszczyckiego, PAN. Monografie 8: 96-115.
- Matuszkiewicz J. M. 2007b. Zmiany w zbiorowiskach borów sosnowych w rezerwacie „Czarnia” w Puszczy Kurpiowskiej. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski. IGiPZ im. Stanisława Leszczyckiego, PAN. Monografie 8: 165-175.

- Matuszkiewicz J. M. 2007c. Ogólne kierunki zmian w zbiorowiskach leśnych Polski, ich przyczyny oraz prognoza przyszłych kierunków rozwojowych. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski. IGiPZ im. Stanisława Leszczyckiego, PAN. Monografie 8: 555-816.
- Matuszkiewicz J. M. 2008. Zespoły leśne Polski. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Matuszkiewicz J. M. 2012. Charakterystyka siedlisk łądowych PNBT – potencjalna roślinność naturalna. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Świat roślin i grzybów Parku Narodowego „Bory Tucholskie”. PN „Bory Tucholskie”, Charzykowy. 155-194.
- Matuszkiewicz J. M., Kowalska A., Solon J., Degórski M., Kozłowska A., Roo-Zielińska E., Zawiska I., Wolski J. 2013. Long-term evolution models of post-agricultural forests. *Prace Geograficzne* 240: 1-313
- Matuszkiewicz J. M., Kozłowska A., Solon J. 2012. Łądowe zbiorowiska roślinne Parku Narodowego „Bory Tucholskie”. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Świat roślin i grzybów Parku Narodowego „Bory Tucholskie”. PN „Bory Tucholskie”, Charzykowy. 63-154.
- Matuszkiewicz J. M., Lorens B. 2007. Przemiany borów sosnowych w Roztoczańskim Parku Narodowym w ciągu półwiecza. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski. IGiPZ im. Stanisława Leszczyckiego, PAN. Monografie 8: 371-386.
- Matuszkiewicz W. 2008. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Wyd. Naukowe PWN, Warszawa.
- Mróz W. [red.]. 2010. Monitoring siedlisk przyrodniczych. Przewodnik metodyczny. Część pierwsza. Inspekcja Ochrony Środowiska, Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa.
- Orzechowski M. 2007. Przemiany zbiorowisk leśnych Puszczy Koziennickiej od czasu badań Ryszarda Zaręby. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski. IGiPZ im. Stanisława Leszczyckiego, PAN. Monografie 8: 504-554.
- Sokołowski A. W. 1980. Zbiorowiska leśne północno-wschodniej Polski. *Monogr. Bot.* 60: 1-205.
- Solon J. 2007. Przemiany zbiorowisk leśnych Kampinoskiego Parku Narodowego w ciągu 80 lat. W: Matuszkiewicz J. M. [red.]. Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski. IGiPZ im. Stanisława Leszczyckiego, PAN. Monografie 8: 290-343.
- Stefańska-Krzaczek E., Fałtynowicz W. 2013. Wzrost różnorodności gatunkowej chrobotków jako efekt rębni zupełnej na ubogich siedliskach borowych. *Sylvan* 157 (12): 929-936.
- Stefańska-Krzaczek E., Fałtynowicz W. 2014. Zróżnicowanie roślinności monokultur sosnowych na glebach piaszczystych Borów Tucholskich. *Sylvan* 158 (2): 99-106.
- Tichý L. 2002. JUICE software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 13: 451-453.
- Tüxen R., Ellenberg H. 1937. Der systematische und ökologische Gruppenvert. Ein Beitrag zur Begriffbildung und Methodik der Pflanzensoziologie – Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. 3: 171-184.
- Walker L. R., Wardle D. A., Bardgett R. D., Clarkson B. D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725-736.
- Yanai R. D., Arthur M. A., Siccama T. G., Federer C. A. 2000. Challenges of measuring forest floor organic matter dynamics: Repeated measures from a chronosequence. *Forest Ecology and Management* 138: 273-283.
- Zaniewski P., Dingová A., Valachovič B., Wierzbicka M. 2012. The conservation status of *Cladonia-Pinetum* Juraszek 1927 in Mazowiecki Landscape Park and adjacent areas (Poland). W: Lipnicki [red.]. Lichen protection – Protected lichen species. *Sonar Literacki, Gorzów Wlkp.* 173-185.
- Zielińska J. 1967. Porosty Puszczy Kampinoskiej. *Monographiae Botanicae* 24: 1-122.