

Janusz CZEREPKO*

ROLA DRZEWOSTANU SOSNOWEGO W ROZWOJU FITOCENOZY NA SIEDLISKU LASU GRĄDOWEGO

THE ROLE OF SCOTS PINE STAND IN THE DEVELOPMENT OF THE
PHYTOCOENOSIS IN AN OAK-LIME-HORNBEAM FOREST HABITAT

Abstract. *A regeneration process of oak-lime-hornbeam community (Tilio-Carpinetum typicum Tracz. 1962), developing after a clear cutting followed by a plantation of Scots pine stand, is analyzed. A study material comes from managed and strictly protected part of the Białowieża Primeval Forest. A series of managed Scots pine stands, comprising developmental phases from thicket to old-growth, is compared with an analogical series of managed pedunculate oak stands (in case of managed stands considered to be in a harmony with a target tree species composition for a given site type), as well as with a series of natural (strictly protected since ca. 80 years) stands, occurring in the Białowieża National Park.*

The three experimental variants, occurring in similar site conditions, are compared with regard to the vegetation and stand structure, as well as to the chemical properties of two uppermost soil layers.

The development of Scots pine stands on the sites of oak-lime-hornbeam community, under the conditions of the Białowieża Forest, has not brought about neither a site degradation nor any pinetization of the community (understood as a steadily increase of floral elements occurring normally in natural Scots pine stands). The acidifying influence of pine needle litter on the site and ground layer vegetation was balanced, or even overridden, by processes associated with the regeneration of the phytocoenosis, first of all by the influence (shading and litter fall) of a rapidly developing hornbeam layer.

Intensive regeneration processes of natural oak-lime-hornbeam community, supported by site eutrophization, caused by the input of air-born chemicals and climate warming, lead to the growing discrepancy between Scots pine stands and site conditions. The obtained results suggest that the restoration of more natural conditions in the replacement Scots pine stands can be achieved in a greater extent, than previously assumed, by a means of spontaneous regeneration processes.

Key words: *phytocoenosis degeneration, site degradation, secondary succession, Białowieża Primeval Forest, Tilio-Carpinetum typicum community.*

* Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Siedliskoznawstwa, ul. Bitwy Warszawskiej 1920 r. 3, 00-973 Warszawa, e-mail: j.czerepko@ibles.waw.pl

1. WSTĘP

Rozbieżność między ogólnie przyjętymi koncepcjami odnoszącymi się do problemu wpływu drzewostanu sosnowego na roślinność i siedlisko lasów grądowych a licznymi współczesnymi obserwacjami w tym zakresie stała się punktem wyjścia do prezentowanej pracy badawczej i podstawą sformułowania jej celu. Klasyczne koncepcje zakładają, że sosna wywiera negatywny wpływ na fitocenozę i siedlisko grądu. Zmiany zachodzące w fitocenozie grądu pod wpływem rozwoju drzewostanów sosnowych określa się mianem degeneracji (Faliński 1966, Ellenberg 1978), której szczególną formą jest pinetyzacja, inaczej borowacenie (Olańczek 1974a, b). W typologii siedlisk leśnych wskazuje się na negatywny wpływ sosny na siedlisko grądu poprzez obniżenie jego żyzności, co jest określane pojęciem degradacji siedliska (Mraz 1950, Koop i Schubel 1971, Mąkosza 1974, 1983, 1991, Koop i Schwanecke 1994). Zarówno koncepcja degradacji siedliska, jak i degeneracji fitocenozy zakłada, że w miarę rozwoju drzewostanu sosnowego, proces degeneracji fitocenozy oraz degradacji siedliska nasila się. Wyniki coraz liczniejszych badań sugerują procesy odwrotne do tych, które przewidują klasyczne schematy (Kowalski 1981, Rysin i Seveleva 1994, Załuski i Gawenda 1999, Ozga 2002, Zerbe 2002), a mianowicie spontaniczną poprawę jakości siedlisk leśnych jeszcze w trakcie życia drzewostanu sosnowego. W stosunku do tych procesów używa się takich terminów jak: regeneracja, eutrofizacja lub grądowienie (Sokołowski 1991a, b, Michalik 1992, Thimonier i in. 1994, Bernadzki i in. 1998).

Celem badań jest próba określenia kierunku i charakteru zmian zachodzących w fitocenozie i wybranych elementach siedliska pod wpływem rozwoju drzewostanów sosnowych na siedliskach lasów grądowych (*Tilio-Carpinetum typicum* Tracz. 1962). Jako obiekt badań wybrano teren Puszczy Białowieskiej, między innymi ze względu na możliwość porównania drzewostanów zagospodarowanych z drzewostanami naturalnymi Białowieskiego Parku Narodowego, od wielu dziesiętności lat rozwijającymi się w warunkach ochrony ścisłej.

Niniejszy artykuł prezentuje wybrane wyniki badań zawarte w rozprawie doktorskiej (Czerepko 2002).

2. MATERIAŁ I METODY

2.1. Ogólne założenia metodyczne

Długi, ponad stuletni, cykl rozwojowy drzewostanów sosnowych zmusza do wykorzystania metody określanej w języku angielskim mianem „space for time” (przestrzeń zamiast czasu) (por. Aubert i in. 2003). W myśl tej metody w stosunkowo krótkim czasie będącym do dyspozycji badacza przeprowadza się jednorazowe pomiary i analizy na różnych, lecz hipotetycznie powiązanych w następstwo czasowe, stanowiskach.

Opierając się na tym generalnym założeniu, przy realizacji celu pracy przyjęto następujące założenia metodyczne:

– szereg rozwojowy drzewostanów objęty badaniami powinien być możliwie kompletny, zawierający różne etapy życia drzewostanu (od młodnika do starodrzewu);

– ocena stopnia pogorszenia się jakości siedliska czy też degeneracji zbiorowiska roślinnego pod wpływem drzewostanu sosnowego wymaga wykorzystania odpowiedniego układu porównawczego. W tym celu przyjęto trzy warianty doświadczenia: 1) szereg rozwojowy drzewostanów sosnowych, 2) analogiczny szereg rozwojowy drzewostanów prowadzonych zgodnie z kanonem gospodarki leśnej, czyli zgodnie z gospodarczym typem drzewostanu, a więc w warunkach Puszczy Białowieskiej drzewostanów z dębem jako gatunkiem panującym, 3) szereg drzewostanów naturalnych, w których gatunek panujący zależy od stadium sukcesji, rozwijających się w warunkach ochrony ścisłej (Białowieski Park Narodowy);

– zapewnienie porównywalności drzewostanów gospodarczych wymaga, aby udział gatunku panującego był ≥ 7 , a zwarcie piętra drzew wynosiło co najmniej 70%;

– potrzeba ograniczenia liczby potencjalnych źródeł zmienności nakazuje objęcie badaniami jednego rodzaju siedliska. Zdecydowano się na wybór siedliska grądu typowego *Tilio-Carpinetum typicum* Tracz. 1962 wytworzonego na glebach brunatnych wylugowanych, powstałych na bazie piasków zwałowych głębokich (do głębokości co najmniej 1 m), gatunek gleby: piasek słabo gliniasty. Wybór tego rodzaju siedliska został podyktowany powszechnością jego występowania i reprezentatywnością w poszczególnych fazach rozwojowych drzewostanu;

– materiał badawczy należy zebrać z jednorodnych płatów fitocenozy (w myśl metody Braun-Blanqueta – 1964) spełniających powyższe kryteria.

2.2. Prace terenowe i kameralne

Zakres prac terenowych objął m.in. następujące czynności:

– wybór powierzchni badawczych (zgodnie z przyjętymi powyżej założeniami metodycznymi),

– opis roślinności na powierzchniach badawczych metodą zdjęcia fitosocjologicznego według metody Braun-Blanqueta w dwóch aspektach: letnim (lipiec-sierpień 1999) i wiosennym (kwiecień-maj 2000),

– pomiar pierśnic wszystkich drzew i krzewów oraz pomiar wysokości dziecięciu drzew dla gatunków panujących pierwszego i drugiego piętra, czyli sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris*) i dębu szypułkowego (*Quercus robur*), a w drzewostanach naturalnych w zależności od gatunku panującego w danym stadium sukcesji (wrzesień-październik 2000),

– pobranie próbek gleby z poziomu ściółki i poziomu próchnicznego z powierzchni założonych na terenie zagospodarowanej części Puszczy (październik 1999).

Tabela 1. Liczba powierzchni próbných założonych na terenie Puszczy Białowieskiej z uwzględnieniem faz i stadiów rozwojowych oraz gatunku panującego drzewostanu

Table 1. Number of sample plots established in the Białowieża Forest in particular phases and stages of stand development, according to a dominant tree species

Wiek Age	Fazy i stadia rozwojowe drzewostanu Phases and stages of stand development	Gatunek panujący Dominant tree species	Liczba powierzchni próbných Number of sample plots
Lasy zagospodarowane Managed forests			
16–25	młodnik thicket	sosna scots pine dąb oak	8 7
26–35	tyczkowina small polewood	sosna scots pine dąb oak	12 9
36–50	dragowina high polewood	sosna scots pine dąb oak	13 11
51–80	drzewostan dojrzewający maturing stand	sosna Scots pine dąb oak	25 13
81–100	drzewostan dojrzały mature stand	sosna scots pine dąb oak	10 7
100	starodrzew old stand	sosna scots pine dąb oak	10 11
Razem lasy zagospodarowane Total managed forests		sosna scots pine dąb oak	78 58
Lasy naturalne (Rezerwat Ścisły, Białowieżski Park Narodowy) Natural forests (Strict Reserve, Białowieża National Park)			
~ 70	stadium inicjalne initial stadium	osika, brzoza aspen, birch	6
~ 120	stadium optymalne optimal stadium	grab, klon, lipa, świerk hornbeam, maple, lime, spruce	8
~ 200	stadium terminalne terminal stadium	dąb oak	8
Razem lasy naturalne (BPN) Total natural forests (BNP)			22
Razem cała Puszcza Białowieska Total Białowieża Forest			158

Założono łącznie 158 powierzchni badawczych, w tym 78 powierzchni w drzewostanach gospodarczych z panującą sosną, 58 powierzchni w drzewostanach z panującym dębem i 22 powierzchnie w drzewostanach naturalnych (tab. 1).

W zagospodarowanej części Puszczy powierzchnie badawcze zaliczono do poszczególnych faz rozwojowych drzewostanów wg powszechnie przyjętych w hodowli lasu przedziałów wiekowych dla gatunków panujących (tab. 1), natomiast w drzewostanach naturalnych BPN wyróżniono 3 stadia rozwojowe fitocenozy grądu wg klasycznej koncepcji sukcesji Clementsa (1916, również Faliński 1986). Liczba powierzchni w poszczególnych fazach i stadiach rozwojowych została ograniczona ilością wydzieleń (płatów) na terenie całej Puszczy spełniających przyjęte kryteria wyboru. Założone powierzchnie miały na ogół kształt kwadratu i wielkość 4 arów, co odpowiada standardowej powierzchni miniarealu dla grądu typowego w Rezerwacie Ścisłym BPN (Matuszkiewicz 1952). Nazwy gatunków roślin naczyniowych zostały podane zgodnie z opracowaniem Mirka i in. (1995), a mszaków według opracowania Ochry i Szmajdy (1978).

Badania glebowe obejmowały właściwości chemiczne poziomu ściółki i próchnicznego, m.in. pod względem pH_{KCL} , stosunku C/N, stopnia wysycenia kompleksu sorpcyjnego kationami zasadowymi, zawartości łatwo rozpuszczalnego fosforu (P_2O_5), potasu (K_2O), wapnia (CaO) i magnezu (MgO). Analizy chemiczne zostały wykonane w laboratorium Zakładu Siedliskoznawstwa IBL. Dokładny opis procedur związanych z metodyką prac kameralnych został podany w rozprawie doktorskiej (Czerepko 2002).

Poniżej przedstawione są najważniejsze informacje dotyczące badanych cech.

Bogactwo gatunkowe wyrażono średnią liczbą gatunków ze zdjęć fitosocjologicznych wykonanych w drzewostanach reprezentujących poszczególne fazy i stadia rozwojowe.

Dla scharakteryzowania spektrum ekologicznego gatunków występujących na badanych powierzchniach wykorzystano średnie wartości wskaźników ekologicznych roślin naczyniowych (Zarzycki 1984). Na podstawie wskaźników ekologicznych można pośrednio wnioskować o warunkach siedliskowych w poszczególnych fazach i stadiach rozwojowych. Do szczegółowej analizy wybrano dwa wskaźniki: trofizmu (żyźności) i kwasowości gleby. Skale wybranych wskaźników są 5-stopniowe, a nasilenie czynników wzrasta od 1 do 5.

Syntetyczne przedstawienie zmian roślinności zachodzących wraz z rozwojem drzewostanów uzyskano dzięki zastosowaniu metody porządkowania DCA (ang. Detrended Correspondence Analysis, Hill i Gauch 1980). Wyniki porządkowania uzyskane metodą DCA przedstawiają różnice florystyczne pomiędzy poszczególnymi fazami i stadiami rozwojowymi. Im bliżej położone są dwa punkty na diagramie, tym większe jest ogólne podobieństwo florystyczne odpowiednich faz rozwojowych i odwrotnie. Zależność struktury fitocenozy od warunków środowiska zbadano przy użyciu metody porządkowania CCA – ang. Canonical Correspondence Analysis (ter Braak 1986), za pomocą której stworzono model powiązania danych ze zdjęć fitosocjologicznych z wynikami analiz chemicznych

próbek gleby pobranych z wierzchnich poziomów genetycznych (ściółki i warstwy próchnicznej) na terenie zagospodarowanej części Puszczy. W analizie metodą zarówno DCA, jak i CCA, powierzchnie zostały uporządkowane na podstawie występowania gatunków runa z wyłączeniem gatunków występujących sporadycznie (1–3 wystąpienia w tabeli zbiorczej) oraz o stopniu pokrycia r . Do analizy metodą CCA wzięto pod uwagę tylko powierzchnie z zagospodarowanej części Puszczy, gdyż tylko tam zostały zmierzone zmienne dotyczące właściwości gleby.

Dla wszystkich powierzchni założonych w drzewostanach gospodarczych określono bonitację B_{100} (m), obliczoną jako wysokość górna drzewostanu w wieku 100 lat według opracowanych równań empirycznych (Bruchwald i in. 1995, 1996, Bruchwald i Kliczkowska 1997). Dodatkowo wyliczono pole przekroju najważniejszych gatunków łąkowych: grabu, lipy, klonu i leszczyny.

Na podstawie zebranych danych przeprowadzono analizę porównawczą trzech szeregów rozwojowych, a dla uzyskanych wartości średnich wykonano dodatkowo jednoczynnikową analizę wariancji. Określenie istotności różnic między średnimi, przy poziomie istotności $\alpha = 0,05$, wykonano testem T – Tukeya dla prób o nierównych liczebnościach (test Spjøtvolla i Stolinea).

3. WYNIKI

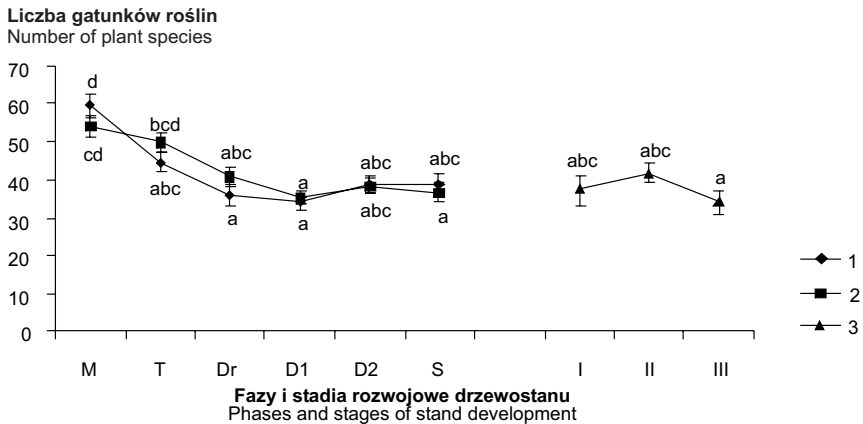
3.1. Fitosocjologiczna analiza roślinności

Różnica średniej liczby gatunków w drzewostanach sosnowych i dębowych w analogicznych fazach rozwojowych nie jest statystycznie istotna (ryc. 1). Największa liczba gatunków występuje w drzewostanach z panującą sosną w fazie młodnika. Statystycznie istotna okazała się natomiast różnica między średnią liczbą gatunków w młodnikach sosnowych i dębowych oraz w tyczkownikach dębowych (grupa jednorodna oznaczona na ryc. 1 symbolem „d”) a średnią liczbą gatunków we wszystkich pozostałych fazach i stadiach rozwojowych drzewostanów zagospodarowanych i naturalnych.

W przypadku drzewostanów gospodarczych największa liczba gatunków występuje w fazie młodnika, następnie bogactwo gatunkowe spada, osiągając minimum w drzewostanach dojrzewających (faza D1), po czym ponownie lekko wzrasta w starszych klasach wieku. Liczba gatunków w drzewostanach zagospodarowanych w fazach od drzewostanów dojrzewających po starodrzewy jest zbliżona do drzewostanów naturalnych.

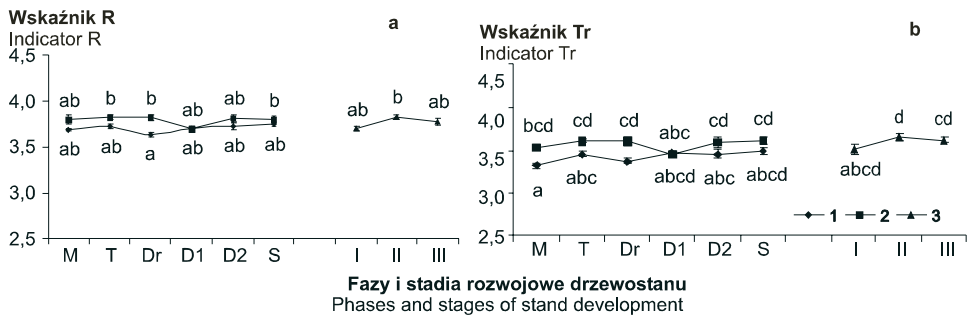
W drzewostanach naturalnych maksymalna liczba gatunków występuje w stadium optymalnym (stadium II), nie stwierdzono jednak istotnych statystycznie różnic pomiędzy trzema wyróżnionymi stadiami sukcesji.

Wskaźnik opisujący reakcję roślin na wartość odczynu gleby (R) różnicuje istotnie drzewostany sosnowe od drzewostanów dębowych tylko w fazie drągowiny – por. grupy jednorodne „a” i „b” (ryc. 2a). W obu szeregach nie zaobserwowano



Ryc. 1. Zmiany średniej liczby gatunków roślin w poszczególnych fazach i stadiach rozwojowych drzewostanów: M – młodnik, T – tyczkowina, Dr – drągowina, D1 – drzewostan dojrzewający, D2 – drzewostan dojrzały, S – starodrzew, I – stadium inicjalne, II – stadium optymalne, III – stadium terminalne. 1 – las gospodarczy z drzewostanem sosnowym, 2 – las gospodarczy z drzewostanem dębowym, 3 – las naturalny. Różnice między wartościami średnimi oznaczone tymi samymi literami nie są statystycznie istotne przy poziomie istotności $\alpha = 0,05$. Słupki błędów przedstawiają wartość błędów standardowych średniej.

Fig. 1. Changes in the mean number of plant species in the particular phases and stages of stand development. M - thicket, T - small polewood, Dr - high polewood, D1 - maturing stand, D2 - mature stand, S - old stand, I - initial stadium, II - optimal stadium, III - terminal stadium. 1- managed pine forest stand, 2 - managed oak forest stand, 3 - natural forest. Differences between means followed by a common letter are not significantly different at $\alpha = 0.05$. Error bars represent the standard error of the mean.



Ryc. 2. Zmiany wskaźnika kwasowości – R (a) i trofizmu – Tr (b) gleby wraz z rozwojem drzewostanu. Objasnienia jak przy ryc. 1.

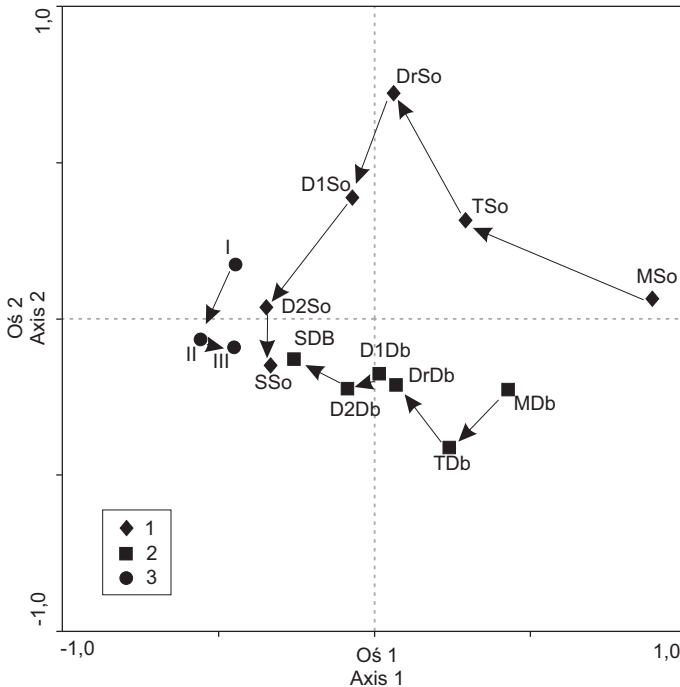
Fig. 2. Changes in index of soil acidity – R (a) and soil trophic status – Tr (b) with stand development. Explanations as in Fig. 1.

wpływu fazy rozwojowej na wartość wskaźnika kwasowości gleby, utrzymującego się na zbliżonym poziomie od najmłodszych do najstarszych faz rozwojowych drzewostanu. Stadium inicjalne (I) i terminalne (III) drzewostanów naturalnych nie różni się istotnie pod względem tego wskaźnika od wszystkich faz rozwojowych drzewostanów gospodarczych, natomiast stadium optymalne (II) różni się tylko od drągowin sosnowych.

Pod względem wskaźnika trofizmu gleby (*Tr*) drzewostany sosnowe i dębowe różnią się istotnie tylko w fazie młodnika i dragowiny (ryc. 2b). Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic we wskaźnikach żyzności gleby pomiędzy drzewostanami zagospodarowanymi i stadiami inicjalnym drzewostanów naturalnych.

Analizując wyniki porządkowania roślinności faz i stadiów rozwojowych drzewostanów, uzyskanych metodą DCA, można zauważyć, że zmiany w zbiorowiskach roślinnych rozwijających się pod wpływem drzewostanów sosnowych mają większe natężenie niż analogiczne zmiany w drzewostanach dębowych (ryc. 3). Świadczy o tym większa odległość na wykresie pomiędzy poszczególnymi fazami rozwojowymi, szczególnie w początkowych etapach wzrostu drzewostanów sosnowych.

Warto także podkreślić, że końcowe punkty „ścieżki rozwojowej” drzewostanów zagospodarowanych z panującą sosną i dębem położone są bardzo blisko siebie i blisko punktów przedstawiających stadia rozwojowe drzewostanów naturalnych. Wynika to stąd, że różnice w roślinności runa pomiędzy gospodarczymi drzewostanami dębowymi i sosnowymi i drzewostanami naturalnymi maleją w miarę przechodzenia do kolejnych faz i stadiów rozwojowych.



Ryc. 3. Dynamika roślinności wraz z rozwojem drzewostanów – przy uwzględnieniu występowania gatunków roślin runa. Poszczególne fazy i stadia rozwojowe składające się na odrębne szeregi rozwojowe zostały połączone strzałkami. Objaśnienia jak przy ryc. 1.

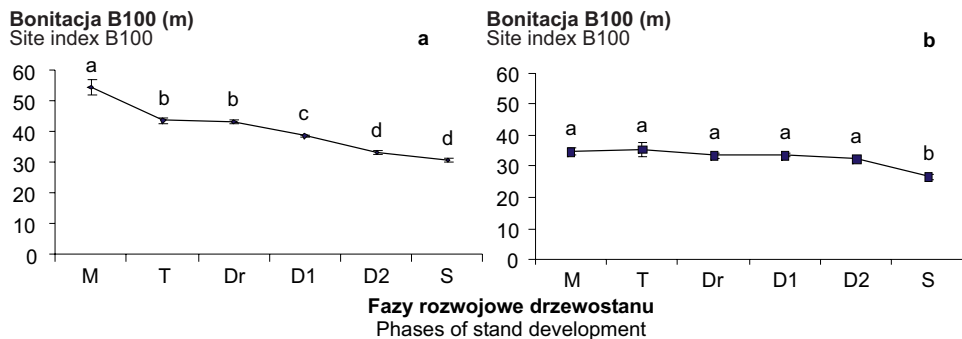
Fig. 3. Ordination (DCA) diagram showing the vegetation dynamics and stand development with account taken of the presence of herb-layer species. Different phases or stages of stand development forming separate developmental series were linked by arrows. Explanations as in Fig. 1.

3.2. Produkcyjność drzewostanów

Bonitacja siedliska drzewostanów sosnowych zmniejsza swoją wartość już od najmłodszych faz rozwojowych. Najwyższą wartość parametru B_{100} , średnio blisko 55 m, prognozowaną dla wieku 100 lat, stwierdzono w przypadku młodników (M) (ryc. 4a). Później bonitacja spada, utrzymując się jednak na zbliżonym poziomie w fazie tyczkowiny (T) i drągowiny (Dr). Począwszy od fazy drzewostanu dojrzewającego następuje ponowny spadek bonitacji B_{100} , w rezultacie czego najniższą bonitacją odznaczają się drzewostany znajdujące się w fazie starodrzewu (S).

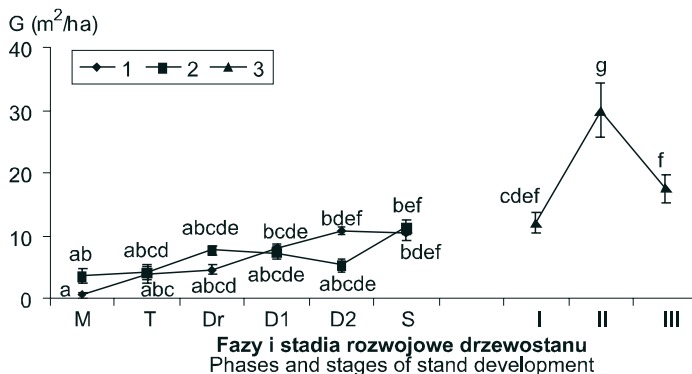
Bonitacja B_{100} określona dla drzewostanów dębowych utrzymuje się na prawie stałym poziomie od fazy młodnika (M) do fazy drzewostanu dojrzałego (D2) i spada dopiero w fazie starodrzewu (S) (ryc. 4b). Różnica bonitacji starodrzewów dębowych i bonitacji wszystkich pozostałych faz rozwojowych drzewostanów dębowych jest statystycznie istotna.

Drzewostany sosnowe i dębowe nie różnią się istotnie pod względem zmiany sumarycznego pola przekroju najważniejszych gatunków grądowych (ryc. 5). Na



Ryc. 4. Zmiany średniej bonitacji (B_{100}) wraz z rozwojem drzewostanów: (a) sosnowych, (b) dębowych. Objaśnienia jak przy ryc. 1.

Fig. 4. Changes in mean site index (B_{100}) with stand development. Explanations as in Fig. 1.

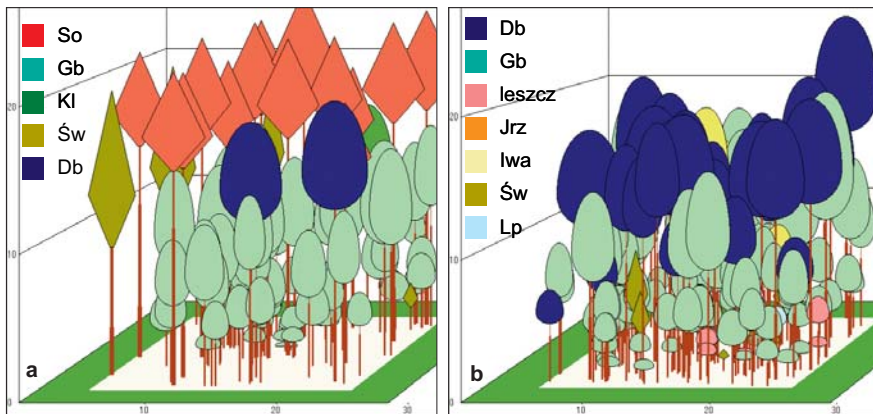


Ryc. 5. Zmiany średniego pierśnicowego pola przekroju (G) gatunków grądowych wraz z rozwojem drzewostanów. Objaśnienia jak przy ryc. 1.

Fig. 5. Changes in mean basal area of oak-lime-hornbeam forest tree species with stand development. Explanations as in Fig. 1.

zbliżonym poziomie utrzymuje się także pierśnicowe pole przekroju gatunków grądowych w drzewostanach naturalnych reprezentujących I i, w mniejszym stopniu, III stadium sukcesji. Jednocześnie I stadium sukcesji drzewostanów naturalnych nie różni się istotnie pod względem pierśnicowego pola przekroju gatunków grądowych od drzewostanów gospodarczych począwszy od fazy tyczkownicy. Natomiast III stadium sukcesji nie różni się istotnie od starodrzewów i dojrzałych drzewostanów dębowych. Wyraźnie większą, istotną statystycznie, wartość tego parametru stwierdzono dla drzewostanów naturalnych reprezentujących stadium optymalne (II).

Przykładowa struktura graficzna drągowin sosnowych i dębowych, obrazująca znaczenie gatunków grądowych w drzewostanie, została przedstawiona na ryc. 6.

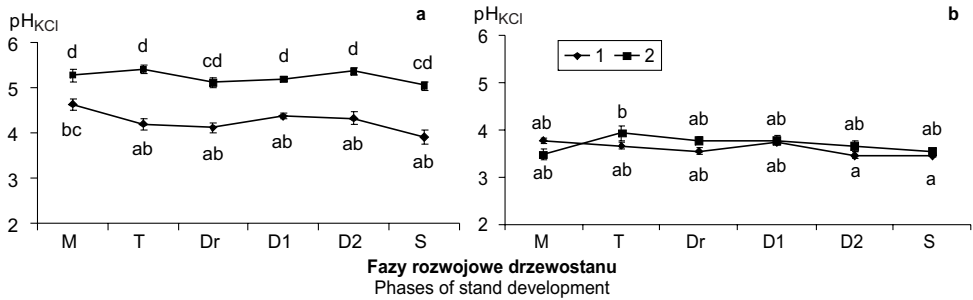


Ryc. 6. Struktura drągowin sosnowych (a) i dębowych (b). Kody w legendzie oznaczają następujące gatunki: So - sosna zwyczajna, Db – dąb szypułkowy, Św- świerk pospolity, leszcz – leszczyna pospolita, Gb – grab zwyczajny, Kl – klon zwyczajny, Lp – lipa drobnolistna, Jrz – jarzab pospolity, Iwa – wierzba iwa

Fig. 6. Structure of pine (a) and oak (b) high polewood. Codes in legend's colour mean the following species: So – Scots pine, Db – Pedunculate oak, Św – Norway spruce, leszcz – European filbert, Gb – European hornbeam, Kl – Norway maple, Lp – Small-leaved lime, Jrz – Rowan, Iwa – Goat willow

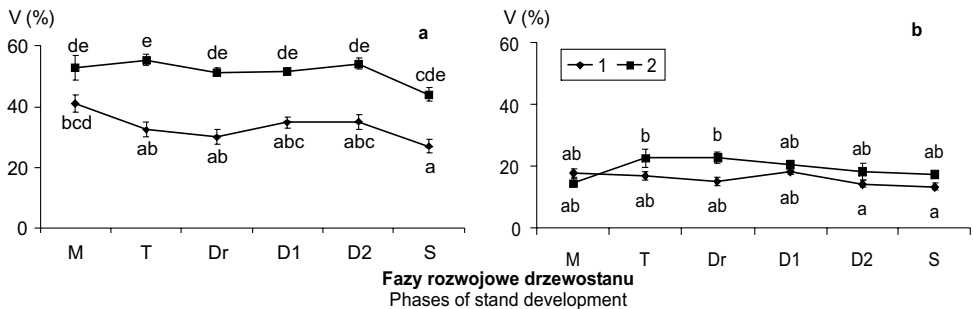
3.3. Właściwości chemiczne górnych poziomów gleby

Porównanie odczynu górnych poziomów gleby w drzewostanach sosnowych i dębowych w tych samych fazach rozwojowych wskazuje na istotne różnice średniej wartości parametru pH w poziomie ściółki (ryc. 7a). Średni odczyn ściółki w drzewostanach dębowych jest istotnie wyższy (bardziej alkaliczny), przeciętnie o jeden stopień pH, niż w drzewostanach sosnowych w całym szeregu rozwojowym. Warto też zauważyć, że pH ściółki w młodnikach sosnowych nie różni się istotnie od pH ściółki w starodrzewach i drągowinach dębowych (grupa jednorodna „c”), natomiast różnice średniego pH poziomu próchnicznego w sosnowych i dębowych drzewostanach gospodarczych w tych samych fazach rozwojowych nie są istotne statystycznie (ryc. 7b).



Ryc. 7. Zmiany średniej wartości odczynu gleby (pH_{KCl}) wraz z rozwojem drzewostanów: (a) poziom ściółki, (b) poziom próchniczny. M – młodnik, T – tyczkowina, Dr – drągowina, D1 – drzewostan dojrzewający, D2 – drzewostan dojrzały, S – starodrzew. 1 – las gospodarczy z drzewostanem sosnowym, 2 – las gospodarczy z drzewostanem dębowym.

Fig. 7. Changes in the mean value for soil reaction (pH_{KCl}) with stand development: (a) organic horizon, (b) humus horizon. M - thicket, T – small polewood, Dr – high polewood, D1 – maturing stand, D2 – mature stand, S – old stand. 1 – managed pine forest stand, 2 – managed oak forest stand.

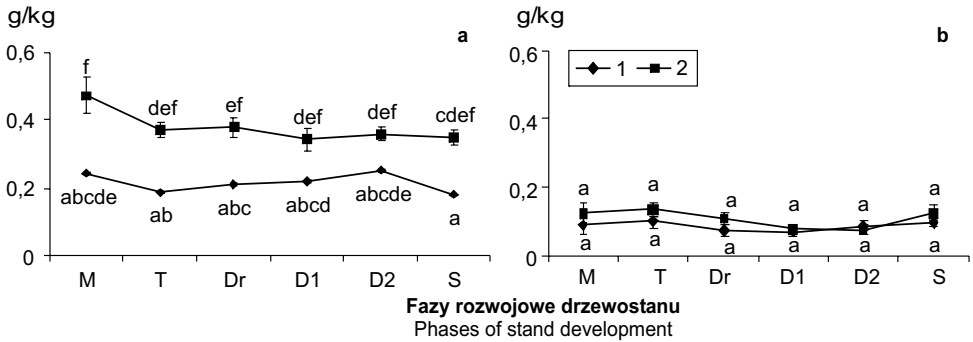


Ryc. 8. Zmiany średniego stopnia wysycenia kompleksu sorpcyjnego gleby kationami o charakterze zasadowym (V%) wraz z rozwojem drzewostanów: (a) poziom ściółki, (b) poziom próchniczny. Objasnienia jak przy ryc. 7.

Fig. 8. Changes with stand development in the mean level of base saturation: (a) organic horizon, (b) humus horizon. Explanations as in Fig. 7.

Stopień wysycenia zasadami w poziomie ściółki (O) jest istotnie większy w drzewostanach dębowych niż w drzewostanach sosnowych, z wyjątkiem fazy młodnika (ryc. 8a). Mimo różnego poziomu stopnia wysycenia, jego zmiany są bardzo zbliżone w obu porównywanych szeregach – w miarę przechodzenia do bardziej zaawansowanych faz rozwojowych, stopień wysycenia zasadami wykazuje tendencję malejącą. Pod względem stopnia wysycenia zasadami w poziomie próchnicznym – w przeciwieństwie do poziomu ściółki – nie ma różnic istotnych statystycznie pomiędzy analogicznymi fazami rozwojowymi drzewostanów sosnowych i dębowych (ryc. 8b).

Zawartość łatwo rozpuszczalnego fosforu w ściółce jest istotnie większa w drzewostanach dębowych niż w drzewostanach sosnowych (ryc. 9a). Natomiast w poziomie próchnicznym rozbieżności między tymi dwoma kategoriami drzewo-



Ryc. 9. Zmiany średniej zawartości łatwo rozpuszczalnego fosforu (P_2O_5) wraz z rozwojem drzewostanów: (a) poziom ściółki, (b) poziom próchniczny. Objasnienia jak przy ryc. 7.

Fig. 9. Changes in the mean of soluble phosphorus content (P_2O_5) with stand development: (a) organic horizon, (b) humus horizon. Explanations as in Fig. 7.

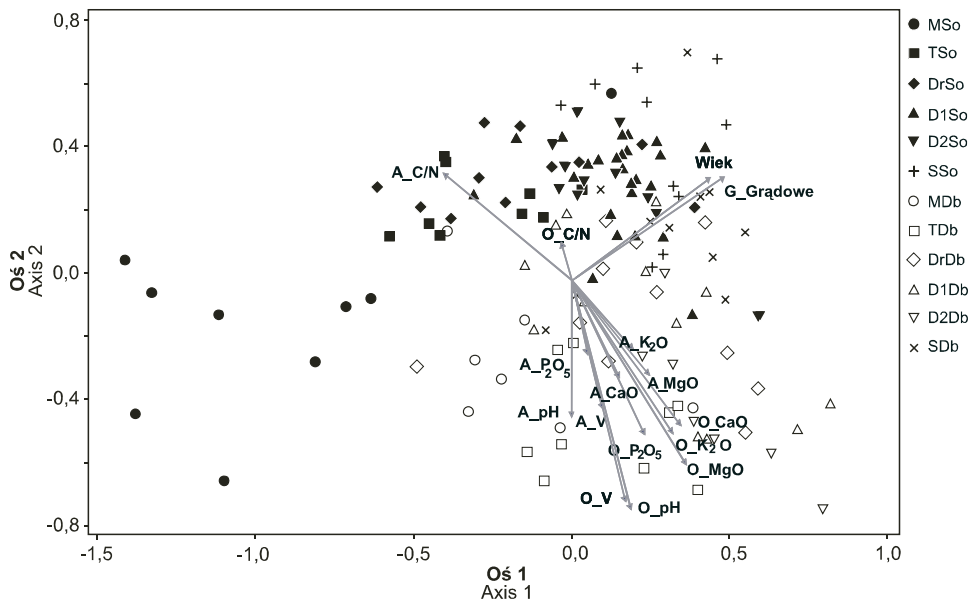
stanów są nieistotne (ryc. 9b). Podobny jest obraz istotności różnic pomiędzy drzewostanami sosnowymi i dębowymi pod względem zawartości potasu, wapnia i magnezu w poziomach O i A.

Uogólniając, można stwierdzić, że pod względem właściwości chemicznych gleby większe, istotne statystycznie różnice pomiędzy badanymi szeregami rozwojowymi drzewostanów występują w przypadku ściółki niż w przypadku poziomu próchnicznego. Z kolei w przypadku poziomu próchnicznego większe rozbieżności pomiędzy drzewostanami sosnowymi i dębowymi występują najczęściej w młodszych klasach wieku, szczególnie w fazie tyczkowiny (T) i drągowiny (Dr), a najmniejsze odpowiednio w drzewostanach dojrzałych (D2), starodrzewach (S), drzewostanach dojrzewających (D1) i w młodnikach (M).

3.4. Zależność struktury fitocenozy od warunków środowiska

Wyniki analizy danych metodą porządkowania CCA są przedstawione w układzie dwóch pierwszych, najbardziej znaczących osi (ryc. 10). Na uporządkowanie roślinności według pierwszej, najbardziej znaczącej osi porządkowania, największy wpływ ma wiek gatunku panującego (Wiek) oraz pole przekroju gatunków grądowych w drzewostanie ($G_{Grądowe}$). Są to parametry, których współczynniki korelacji z pierwszą osią porządkowania są największe. Na tej podstawie można stwierdzić, że pierwsza oś porządkowania odzwierciedla sukcesję roślinności, której wykładnikiem jest wiek drzewostanów, a także ekspansja gatunków grądowych.

Gradient większości zmiennych środowiskowych wskazuje na generalny wzrost żyzności gleby w kierunku drzewostanów dębowych (w prawym dolnym rogu wykresu). Jednocześnie są to cechy najściślej skorelowane z drugą osią porządkowania. Wynika stąd, że druga oś przedstawionego porządkowania odzwierciedla głównie gradient żyzności, zróżnicowany ze względu na gatunek panujący w drzewostanie. Najwyższe współczynniki korelacji z drugą osią



Ryc. 10. Diagram ordynacyjny Canonical Correspondence Analysis (CCA), przedstawiający rozmieszczenie zdjęć fitosocjologicznych z poszczególnych faz rozwojowych względem osi ordynacyjnych 1 i 2. Uwzględnione czynniki środowiska reprezentowane są przez strzałki. Kąt i długość strzałek mówi o kierunku i mocy związku czynników środowiska z współrzędnymi osi porządkowania. Podobnie jak w diagramie DCA, odległość liniowa pomiędzy poszczególnymi punktami mówi o podobieństwie florystycznym między powierzchniami

Fig. 10. Ordination diagram presents axes 1 and 2 of CCA, with relevés of particular phases of stand development. Environmental variables are represented by narrow. The angle and length of the narrow tell the direction and strength of the relationship between environmental variables and scores of ordination axes. The linear distance between particular points tells the floristic similarity between sample plots, likewise in DCA diagram.

porządkowania są w przypadku właściwości chemicznych poziomu ściółki, m.in. odczynu (O_{pH}), stopnia wysycenia kompleksu sorpcyjnego gleby kationami o charakterze zasadowym (O_V) i zawartości łatwo rozpuszczalnego magnezu (O_{MgO}). Słaby związek jest między roślinnością a właściwościami chemicznymi poziomu próchnicznego, spośród których największe znaczenie ma odczyn gleby (A_{pH}) i stopień wysycenia kompleksu sorpcyjnego (A_V). Świadczy to o tym, że właściwości chemiczne poziomu próchnicznego mają mniejszy wpływ na zróżnicowanie roślinności według drugiej osi porządkowania, niż właściwości poziomu ściółki, silnie skorelowane z gatunkiem panującym w drzewostanie.

W odwrotnym kierunku niż większość cech glebowych zmienia się stosunek C/N, szczególnie w poziomie próchnicznym. Wartość tego parametru rośnie w kierunku drzewostanów sosnowych, szczególnie młodszych klas wieku – drągwin i tyczkwin (punkty najbliższe grotu strzałki – $A_{C/N}$ w górnej części diagramu na ryc. 10).

Znaczenie poszczególnych osi odzwierciedla ich tzw. wartość własna, oznaczana jako λ (ang. eigenvalue). Charakteryzuje ona rozproszenie wartości wskaźników porządkowania dla gatunków na odpowiadających im osiach i stanowi miarę ważności osi.

Wartość eigenvalue dla pierwszej osi porządkowania (gradient sukcesji) była stosunkowo wysoka i wynosiła: $\lambda_1=0,132$. Znaczenie drugiej osi (gradient żyzności) dla separacji gatunków na powierzchniach było znacznie mniejsze i stanowiło niespełna 63% ($\lambda_2=0,083$) znaczenia pierwszej osi. Wobec tego należy stwierdzić, że podstawowym czynnikiem mającym wpływ na zróżnicowanie roślinności w badanych powierzchniach był gradient czasu (sukcesji).

3.5. Związek między występowaniem i ilościowością poszczególnych gatunków roślin a głównymi gradientami zmienności florystycznej

Zastosowana metoda CCA umożliwia także zbadanie wpływu gradientu sukcesji i składu gatunkowego drzewostanu na poszczególne gatunki roślin (tab. 2 i 3). Dla uproszczenia w analizie uwzględniono tylko gatunki o korelacji przeciętnej i wyższej, o wartości bezwzględnej współczynnika korelacji $r=0,3$, choć przy poziomie istotności $\alpha=0,05$, wartość krytyczna współczynnika korelacji liniowej wynosi 0,17.

Uzyskane wyniki potwierdzają wniosek, że pierwsza oś porządkowania reprezentuje przede wszystkim zmiany sukcesyjne zachodzące w trakcie rozwoju badanych zbiorowisk leśnych. Dla większości gatunków roślin uwzględnionych w tab. 2 współczynnik korelacji przyjmuje wartości ujemne. To potwierdza, że wraz z rozwojem drzewostanów ilościowość tych gatunków, mierzona stopniem pokrycia, na ogół maleje. Generalnie są to gatunki o dużych wymaganiach świetlnych, występujące w miejscach bardziej otwartych. Wśród nich znajdują się gatunki tzw. porębowe, należące do klasy *Epilobietea angustifolii* R.Tx. et Prsg 1950, m.in. *F. vesca*, *H. mollis*, *Ch. angustifolium*, *R. idaeus*, oraz gatunki łąkowe, z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* R. TX. 1937, takie jak: *V. chamaedrys*, *T. officinale*, *G. mollugo*, *S. tinctoria*, *P. saxifraga*. Ujemne wartości współczynników korelacji zanotowano także dla gatunków występujących w ciepłolubnych zbiorowiskach okrajkowych z klasy *Trifolio-Geranietea sanguinei* Müll. 1962 i częściowo przechodzących do ciepłolubnych dąbrów i borów mieszanych. Są to m.in. takie gatunki, jak: *C. vulgare*, *B. officinalis*, *T. alpestre*, *A. capilaris*, a także inne związane z terenami otwartymi, występujące w początkowych fazach rozwojowych drzewostanu. Do gatunków, których ilościowość jest ujemnie skorelowana z pierwszą osią porządkowania, należą także gatunki typowo borowe, takie jak: *P. schreberi*, *P. aquilinum*, *T. europaea*.

Dodatnią wartość współczynników korelacji zanotowano natomiast dla gatunków, których ilościowość wzrasta wraz z rozwojem drzewostanów. Są to gatunki leśne często spotykane w lasach łąkowych, m.in. *A. nemorosa*, *G. luteum*, *P. multiflorum*, *R. lanuginosus*.

Table 2. Korelacja stopnia pokrywania gatunków roślin ze współzrędnymi zdjęć wzdłuż I osi porządkowania przeprowadzonego metodą Canonical Correspondence Analysis
 Table 2. The correlation between species abundances and 1 CCA axis sample scores

Gatunek Species	Współczynnik korelacji r Correlation coefficient r
<i>Polygonatum multiflorum</i>	0,426
<i>Anemone nemorosa</i>	0,414
<i>Aegopodium podagraria</i>	0,405
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	0,353
<i>Galeobdolon luteum</i>	0,320
<i>Solidago virgaurea</i>	-0,305
<i>Plagiomnium affine</i>	-0,312
<i>Poa nemoralis</i>	-0,321
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	-0,327
<i>Serratula tinctoria</i>	-0,332
<i>Taraxacum officinale</i>	-0,342
<i>Melica nutans</i>	-0,345
<i>Torilis japonica</i>	-0,359
<i>Aquilegia vulgaris</i>	-0,372
<i>Rubus fruticosus</i>	-0,373
<i>Rubus idaeus</i>	-0,388
<i>Hieracium lachenalii</i>	-0,406
<i>Veronica chamaedrys</i>	-0,413
<i>Dicranum undulatum</i>	-0,414
<i>Veronica officinalis</i>	-0,429
<i>Cirsium arvense</i>	-0,429
<i>Trifolium alpestre</i>	-0,439
<i>Trientalis europaea</i>	-0,440
<i>Pimpinella saxifraga</i>	-0,451
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	-0,460
<i>Hypericum maculatum</i>	-0,470
<i>Genista tinctoria</i>	-0,489
<i>Holcus mollis</i>	-0,515
<i>Viola riviniana</i>	-0,523
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	-0,533
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-0,533
<i>Orthilia secunda</i>	-0,537
<i>Scorzonera humilis</i>	-0,545
<i>Agrostis capilaris</i>	-0,549
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	-0,551
<i>Galium mollugo</i>	-0,567
<i>Betonica officinalis</i>	-0,576
<i>Rubus saxatilis</i>	-0,584
<i>Pteridium aquilinum</i>	-0,612
<i>Pleurozium schreberi</i>	-0,624
<i>Clinopodium vulgare</i>	-0,642
<i>Carex hirta</i>	-0,671
<i>Fragaria vesca</i>	-0,689

Tabela 3. Korelacja stopnia pokrywania gatunków roślin ze współrzędnymi zdjęć wzdłuż 2 osi porządkowania przeprowadzonego metodą Canonical Correspondence Analysis
 Table 3. The correlation between species abundances and 2 CCA axis sample scores

Gatunek Species	Współczynnik korelacji <i>r</i> Correlation coefficient <i>r</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	0,475
<i>Maianthemum bifolium</i>	0,336
<i>Mycelis muralis</i>	0,300
<i>Lathyrus niger</i>	-0,302
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	-0,305
<i>Hepatica nobilis</i>	-0,307
<i>Galeobdolon luteum</i>	-0,321
<i>Clinopodium vulgare</i>	-0,321
<i>Rubus fruticosus</i>	-0,327
<i>Stachys sylvatica</i>	-0,343
<i>Urtica dioica</i>	-0,347
<i>Glechoma hederacea</i>	-0,347
<i>Torilis japonica</i>	-0,353
<i>Agrostis capillaris</i>	-0,357
<i>Ajuga reptans</i>	-0,372
<i>Lathyrus vernus</i>	-0,377
<i>Scrophularia nodosa</i>	-0,400
<i>Poa nemoralis</i>	-0,401
<i>Pulmonaria obscura</i>	-0,401
<i>Geranium sylvaticum</i>	-0,430
<i>Veronica chamaedrys</i>	-0,451
<i>Geum urbanum</i>	-0,467
<i>Campanula trachelium</i>	-0,467
<i>Stellaria holostea</i>	-0,470
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-0,490
<i>Vicia sepium</i>	-0,532
<i>Aegopodium podagraria</i>	-0,611

Korelację ilościowości gatunków z drugą osią porządkowania, przedstawiającą gradient składu gatunkowego, przedstawiono w tabeli 3. Bezwzględne wartości współczynników korelacji są na ogół mniejsze niż w poprzednim przypadku, co można interpretować jako przejaw mniejszego znaczenia gradientu gatunku panującego jako czynnika różnicującego zebrany materiał zdjęciowy, w porównaniu ze znaczeniem czynnika sukcesyjnego (związanego z sukcesją i rozwojem zbadanych zbiorowisk).

Dodatnie współczynniki korelacji stwierdzono w przypadku gatunków mających wyższe pokrywanie pod zbadanymi drzewostanami sosnowymi, tj. w przypadku *O. acetosella*, *M. bifolium*, *M. muralis*. Są to gatunki mezotroficzne – ogólnoleśne, często występujące w lasach mieszanych i w lasach liściastych.

Lista gatunków, dla których współczynnik korelacji z drugą osią porządkowania przyjmuje wartości ujemne jest znacznie dłuższa. Są to gatunki, które generalnie osiągają wyższy stopień pokrycia w drzewostanach dębowych niż w porównywalnych drzewostanach sosnowych. Należą tu liczne gatunki o charak-

terze mezo- i eutroficznym, m.in. *A. podagraria*, *P. multiflorum*, *S. holostea*, *G. urbanum*, *L. vernus*, *H. nobilis*. Są one powszechnie spotykane w grądach Puszczy Białowieskiej, gdzie osiągają mniejszy lub większy stopień pokrycia. W drzewostanach dębowych, oprócz tej grupy gatunków, można też częściej spotkać gatunki o większych wymaganiach w stosunku do światła, charakterystyczne dla świetlistych dąbrów i borów mieszanych (por. tab. 2), m.in.: *L. niger*, *V. sepium*, *C. vulgare*, *G. sylvaticum*, *V. chamaedrys*, *A. capilaris*.

Do szczegółowej analizy wybrano dla przykładu po jednym gatunku charakterystycznym dla borów – *Vaccinium myrtillus*, i grądów – *Galeobdolon luteum*, o dużym znaczeniu diagnostycznym, a przy tym stosunkowo często spotykanym w wykonanych zdjęciach.

Ilościowość *Vaccinium myrtillus* jest silnie ujemnie skorelowana z wiekiem drzewostanów ($r_1 = -0,533$) oraz słabo ($r_2 = 0,172$) z gatunkiem panującym w drzewostanie. Największy stopień pokrycia *Vaccinium myrtillus* osiąga w młodnikach i tyczkownikach sosnowych (ryc. 11).

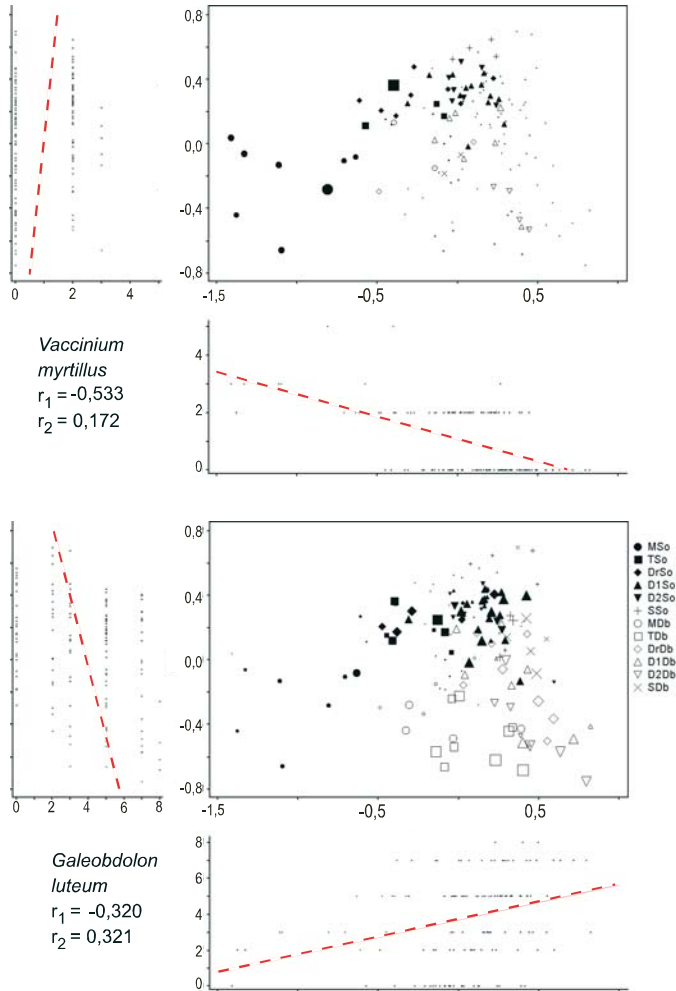
Galeobdolon luteum jest gatunkiem ważnym dla lasów grądowych rzędu *Fagetalia sylvaticae*. Można zauważyć tendencję wzrostu liczebności tego gatunku wraz z rozwojem drzewostanów (ryc. 11). Statystycznym wyrazem tej tendencji jest stosunkowo wysoka, dodatnia wartość współczynnika korelacji z pierwszą osią porządkowania ($r_1 = 0,320$). Występowanie i ilościowość *Galeobdolon luteum* jest również skorelowane z 2 osią porządkowania (por. lewy wykres, $r_2 = -0,321$). Ujemny znak współczynnika korelacji świadczy o tym, że gatunek ten obficie występuje w drzewostanach dębowych niż w sosnowych.

Podsumowując, można stwierdzić, że większość gatunków charakterystycznych dla lasów liściastych zwiększa swoją ilościowość wraz z rozwojem drzewostanów, natomiast gatunki związane z siedliskami borowymi zmniejszają swoją ilościowość wraz z rozwojem drzewostanów, a ich pokrywanie jest generalnie wyższe w młodszych fazach rozwojowych drzewostanów sosnowych niż dębowych.

Najsilniej skorelowane z gradientem czasu są gatunki borowe i niektóre gatunki charakterystyczne dla lasów liściastych. Z gatunkiem panującym w drzewostanie najsilniej korelują gatunki runa charakterystyczne dla lasów liściastych.

4. DYSKUSJA I WNIOSKI

Nadmierne faworyzowanie monokultur iglastych na żyznych siedliskach jest dziś powszechnie uznawane za błąd w sztuce leśnej. Wielu autorów podkreśla negatywny wpływ drzewostanów sosnowych na siedlisko i fitocenozę grądów, polegający na obniżeniu żyzności, degradacji i w konsekwencji zmianie fitocenozy i siedliska w kierunku borów, co określa się mianem pinetyzacji (Mąkosa 1974, 1983, Olaczek 1974a, b). Zaproponowano także metody mające zapobiegać lub likwidować skutki degradacji i pinetyzacji (Instrukcja urządzania lasu. Załączniki



Ryc. 11. Występowanie gatunków runa na poszczególnych powierzchniach badawczych oraz korelacja z osiami porządkowania. Wielkość punktów na „wykresie pudełkowym” jest wprost proporcjonalna do ilościowości gatunków. Obok „wykresu pudełkowego” przedstawiona jest korelacja między ilościowością danego gatunku a współrzędnymi zdjęć fitosocjologicznych wzdłuż pierwszej (r_1) i drugiej (r_2) osi porządkowania.

Fig. 11. Appearance of some ground cover species on sample plots and their correlations with CCA ordination axes. The size of the symbols in the “side scatterplots” is proportional to the abundance of species. The correlation graph between species abundance and scores of relevés according to first (r_1) and second (r_2) ordination axis are presented near “side scatterplots”.

1994). Generalnie zmierzają one do jak najszybszego wyeliminowania czynnika sprawczego, czyli sosny, na drodze przebudowy drzewostanu. Zaproponowano również inne metody niwelujące wpływ sosny na siedlisko i zbiorowisko leśne, m.in. nawożenie oraz wprowadzanie pod okapem drzewostanu gatunków liściastych o znaczeniu fitomelioracyjnym.

Wyniki uzyskane w tej pracy nie potwierdzają hipotezy o jednoznacznym ujemnym, nasilającym się w miarę wzrostu wieku drzewostanu, wpływie drzewostanów sosnowych na siedlisko i fitocenozę grądu. Zaobserwowano raczej, że jeszcze w trakcie życia drzewostanu sosnowego następuje silna regeneracja fitocenozy grądowej, co sprawia, że z biegiem czasu różnice między szeregiem rozwojowym drzewostanów sosnowych i analogicznym szeregiem drzewostanów dębowych, wybranym dla celów porównawczych, stają się coraz mniejsze.

Przedstawiony w badaniach szereg rozwojowy drzewostanów sosnowych stanowi przykład tzw. degradacji gospodarczo-leśnej (Mąkosa i in. 1994, Instrukcja urządzania lasu Cz. 2. 2003), wynikającej z wprowadzenia ich na miejsce naturalnego grądu. Wielu autorów zajmujących się ujemnym wpływem drzewostanów sosnowych na siedlisko i fitocenozy lasów liściastych podkreśla, że czynnik ten często występował w kombinacji z innymi, np. z wcześniejszą rolniczą uprawą gleby (Olaczek 1974a, Ellenberg 1978). W warunkach środkowej Polski niełatwo jest oddzielić te dwa czynniki i rozpatrywać ich znaczenie odrębnie. Ale i w warunkach Puszczy Białowieskiej nie można wykluczyć degradacyjnego oddziaływania innych, poza gospodarką leśną, czynników związanych z działalnością człowieka. Tu również, choć może w mniejszym zakresie, wygrabiano łośnię, wypalano lasy, wypasano bydło w lesie, stosowano pładowniczy wyrąb drzew, a także utrzymywano nadmierny stan zwierzyny, ograniczający rozwój gatunków, głównie liściastych (min. Paczoski 1930, Zaręba 1958). W świetle wyników uzyskanych w tej pracy, można jednak sądzić, że działania tego rodzaju nie obniżyły w sposób istotny potencjału regeneracyjnego fitocenozy grądowych Puszczy Białowieskiej.

W drzewostanach gospodarczych sosnowych i dębowych w tych samych fazach rozwojowych bogactwo gatunkowe jest zbliżone, a w starszych klasach wieku jest podobne jak w drzewostanach naturalnych. Większa z reguły liczba gatunków roślin w drzewostanach młodszych może wynikać z zaburzeń wywołanych zrębem zupełnym i częstymi zabiegami hodowlanymi, na co wskazują też badania Graae i Heskaer (1997) i Nieppoli (1992). Obok stopniowo wkraczających (powracających) gatunków leśnych, w składzie runa występują też gatunki związane z porębą, podnosząc w ten sposób ogólną liczbę gatunków roślin.

Wskaźniki ekologiczne wyrażające preferencje roślinności w stosunku do poszczególnych czynników środowiskowych najbardziej różniły się w przypadku drzewostanów gospodarczych początkowych faz rozwojowych, natomiast w miarę ich rozwoju stawały się coraz bardziej podobne, a zarazem zbliżone do wskaźników ekologicznych drzewostanów naturalnych. Gatunki borowe runa, wpływające na rozbieżność wskaźników ekologicznych porównywanych szeregów rozwojowych, mają większe znaczenie tylko w fazie młodników i tyczkownic sosnowych, gdzie intensywność oddziaływania sosny jest największa, ze względu na jej znaczny udział ilościowy i przewagę nad pozostałymi gatunkami, głównie grądowymi. Do podobnych wniosków doszli Załuski i Gawenda (1999) badając starodrzewy sosnowe na grądach. Autorzy stwierdzili przy tym, że umiarkowane formy gospo-

darowania w lasach nie zakłócają w istotny sposób charakteru fitocenozy grądu, nie potęgują jej degeneracji, ale umożliwiają łatwą jej regenerację. Badania Ozgi (2002) oparte na porównaniu diagnoz typologicznych z okresu ostatnich 80 lat w Nadleśnictwie Łęczno, również nie stwierdzają pogorszenia się typu siedliskowego lasu pod drzewostanami sosnowymi, a często nawet wzrost jego żyzności. Podobne wnioski wyciąga Zerbe (2002), który na terenie północno-wschodnich Niemiec badał spontaniczną regenerację zbiorowisk lasów liściastych pod drzewostanami sosnowymi w ciągu ostatnich 33 lat.

Podobieństwo poszczególnych faz i stadiów rozwojowych drzewostanów, przedstawione za pomocą metody porządkowania DCA, pozwoliło na określenie tempa i kierunku zmian roślinności runa. Z uzyskanych wyników wypływa wniosek, że zmiany roślinności zachodzące pod wpływem i w trakcie rozwoju drzewostanów sosnowych mają większe natężenie niż w porównywanych drzewostanach dębowych. Poza tym szeregi sukcesyjne w zagospodarowanych drzewostanach sosnowych i dębowych stopniowo upodabniają się do siebie i również stają się podobne do drzewostanów naturalnych.

Zmiany roślinności są ściśle skorelowane ze strukturą drzewostanów, na co wskazały wyniki badań uzyskane przy użyciu metody CCA. Najważniejszym czynnikiem mającym wpływ na strukturę roślinności podokapowej jest rozwój drzewiastych gatunków grądowych, który zachodzi według tego samego scenariusza, zarówno w drzewostanach z panującą sosną, jak i z dębem. Pole przekroju gatunków grądowych jest silnie dodatnio skorelowane z czynnikiem czasu, a suma tych dwóch czynników (rozwój gatunków grądowych i czas) jest wykładnikiem sukcesji, która to najsilniej wpływa na zróżnicowanie roślinności. W warunkach Puszczy Białowieskiej gatunkiem o największym udziale spośród wszystkich gatunków grądowych jest grab (Faliński 1986).

Analizując wyniki, stwierdzono pogorszenie bonitacji siedliska wraz z rozwojem drzewostanów. Można to zjawisko interpretować także odwrotnie, tj. jako wzrost bonitacji w młodszych fazach rozwojowych. Podobne wyniki uzyskali m.in. Spiecker i in. (1996) z różnych regionów Europy. Tłumaczy się to najczęściej zmianami warunków środowiska i przez to polepszeniem warunków wzrostu drzewostanów. Szczególnie drzewostany młodsze, w okresie kulminacji wzrostu na wysokość, reagują na zmiany warunków środowiska.

W drzewostanach gospodarczych, zarówno sosnowych, jak i dębowych, podstawowe gatunki grądowe, takie jak grab, lipa, klon i leszczyna rozwijają się w podobnym tempie. Pole przekroju drzew gatunków grądowych w drzewostanach gospodarczych i w drzewostanach naturalnych, szczególnie w stadium inicjalnym, jest bardzo zbliżone. Wskazuje to na podobieństwo tendencji rozwojowej tej grupy gatunków w warunkach utrzymywania fitocenozy poprzez zabiegi gospodarcze we wcześniejszych stadiach sukcesji. Jednocześnie, po okresie intensywnych zabiegów hodowlanych, zarówno w starodrzewach sosnowych, jak i dębowych, a także w stadiach terminalnych w drzewostanach naturalnych, udział gatunków grądowych jest zbliżony.

Generalnie można stwierdzić, że analiza roślinności nie wykazała, aby efektem końcowym oddziaływania sosny na fitocenozę grądu było powstanie zbiorowiska boru mieszanego, jak to sugerował Olaczek (1974b). W badanych drzewostanach nie następował proces „stopniowego wnikania roślin, właściwych fitocenoze borowym” – jak to pisał w swoim czasie autor koncepcji pinetyzacji.

W kontekście zaprezentowanych w tej pracy wyników, koncepcja degeneracji fitocenozy lasu liściastego pod wpływem oddziaływania sosny (Faliński 1966) również się nie sprawdziła. Degeneracja grądu, jako zjawisko zachodzące w czasie pod wpływem rozwoju drzewostanów sosnowych, powinna powodować zanik gatunków charakterystycznych dla danego zespołu i w konsekwencji zmianę „formacji”. W przypadku prezentowanych badań rozbieżności w składzie florystycznym zacierają się jeszcze w trakcie rozwoju drzewostanów.

Podobny scenariusz negatywnego oddziaływania sosny na siedlisko przewiduje koncepcja degradacji siedlisk leśnych (Koop i Schubel 1971, Mąkosa 1974, 1983, 1991, Mąkosa i in. 1994, Koop i Schwanecke 1994), kładąca jednak większy nacisk na zmiany zachodzące w siedlisku, a nie w samej roślinności (tak, jak to czynią wspomniane wcześniej fitosocjologiczne koncepcje pinetyzacji i degeneracji). Biorąc ten fakt pod uwagę, w niniejszej pracy przeanalizowano różne cechy górnych poziomów gleby, których zmiany pod wpływem rozwoju drzewostanów iglastych, stały się w swoim czasie podstawą sformułowania tezy o degradacji siedliska.

Na podstawie uzyskanych w tej pracy wyników również koncepcja degradacji siedliska nie znalazła potwierdzenia. Istotne rozbieżności między porównywanymi szeregami drzewostanów sosnowych i dębowych wystąpiły jedynie w przypadku właściwości chemicznych poziomu ściółki, co jednak nie znalazło przełożenia, sugerowanego m.in. przez Mąkosę (1983), na głębsze poziomy gleby. Chodzi tu głównie o poziom próchniczny, od którego w głównej mierze zależy rozwój roślinności runa.

Podobnie jak przy badaniu roślinności, tak i w przypadku wielu cech dotyczących poziomu próchnicznego, większe różnice pomiędzy drzewostanami sosnowymi i dębowymi pojawiają się w początkowych fazach rozwojowych, kiedy udział gatunków grądowych jest jeszcze stosunkowo mały. Jednak już od okresu drzewostanów dojrzewających, za sprawą sukcesji naturalnej wspomaganą poprzez zabiegi gospodarcze (cięcia pielęgnacyjne zwiększające ilość światła pod okapem drzewostanu), zwiększa się udział gatunków grądowych (głównie grabu), czemu towarzyszy pojawienie się w runie szeregu gatunków grądowych i jednoczesny zanik elementów borowych. W związku z tym, dalszy rozwój drzewostanów sosnowych nie powoduje istotnego pogorszenia się właściwości chemicznych poziomu próchnicznego, tj. ani wzrostu kwasowości ani spadku stopnia wysycenia zasadami, ani także wzrostu zawartości łatwo rozpuszczalnych składników mineralnych. Na podstawie tych cech nie można przyjąć tezy proponowanej przez autorów typologicznej koncepcji degradacji, że konsekwencją rozwoju drzewostanów sosnowych na siedlisku grądu jest degradacja gleby poprzez obniżenie jej produktywności w wierzchnich poziomach.

Inną tezę, która nie znalazła potwierdzenia, jest to, że siedlisko zdegradowane może stopniowo wrócić do stanu naturalnego drogą naturalnej samoregulacji dopiero w wyniku wyeliminowania czynników degradujących, w tym przypadku sosny (Mąkosa 1991, Instrukcja zarządzania lasu Cz. 2, 2003). Okazuje się, że w gładzie upodobnianie się warunków siedliskowych do tych, jakie istnieją w lesie liściastym zgodnym z gospodarczym typem drzewostanu, następuje niemal od samego początku rozwoju drzewostanu sosnowego.

Autorzy koncepcji degradacji siedlisk stwierdzają co prawda, że „samorzutny powrót zdegradowanego siedliska do stanu naturalnego jest możliwy”, jednakże „proces ten przebiega zbyt wolno i w praktyce gospodarczej niezbędne jest przyspieszenie go przez zastosowanie zabiegów melioracyjnych” (Mąkosa 1974). W świetle uzyskanych wyników można stwierdzić, że proces regradacji – w myśl autorów koncepcji – zachodzi w warunkach Puszczy bardzo szybko i nie wymaga żadnych specjalnych, dodatkowych działań melioracyjnych. Wręcz przeciwnie, zbiorowisko powstałe spontanicznie pod drzewostanami sosnowymi zachowuje cechy różnorodności i naturalności zbliżone do tych, jakie występują w warunkach spontanicznej sukcesji. Cechy te obecnie, w dobie powszechnego doceniania ochrony różnorodności i półnaturalnej hodowli lasu, są bardzo pożądane (Zerbe 2002).

Należy mieć na uwadze fakt, że badania szaty roślinnej i powstanie klasycznych koncepcji dotyczących degradacji czy też pinetyzacji fitocenozy miały miejsce w latach 60. i 70. XX w., a więc w okresie, kiedy widoczne były jeszcze ślady powszechnego do niedawna oddziaływania człowieka na las poprzez wypas i grabienie ścioly (Olaczek 1974a, Ellenberg 1978). Minęło już ponad pół wieku od czasu zaprzestania tych form antropopresji, co zapewne stworzyło możliwość powszechnego uruchomienia procesów regeneracji szaty roślinnej (Sokołowski 1991a, b). Z drugiej strony, na kierunek procesów sukcesyjnych przebiegających aktualnie w naszych lasach oddziałują stymulująco zmiany środowiska związane ze wzrostem temperatury powietrza w wyniku efektu cieplarnianego, czy też z opadem nutrientów wraz z zanieczyszczeniami zawartymi w powietrzu atmosferycznym (Kowalski 1991, Sykes i Prentice 1995, Sokołowski 1991a, b, Zerbe 2002). Można więc sądzić, że przyczyny obserwowanych zmian mają zarówno podłoże regeneracyjne, jak i środowiskowe. Takie pojęcia, jak: zgodność fitocenozy z biotopem, zbiorowisko potencjalne i klimaks, nabierają nieco innego wymiaru. Zachowują one swoją ważność, ale w stosunkowo krótkim czasie (20–40 lat) może być konieczna ich weryfikacja, a przede wszystkim aktualizacja. W związku z tym, wydaje się także niezbędne większe zdynamizowanie pojęcia typu siedliskowego lasu i gospodarczego typu drzewostanu poprzez uwzględnianie bieżących i prognozowanych kierunków zmian w warunkach środowiska (Brzeziecki 1999, Rozwałka 2001).

Jeśli przyjąć, że dynamika i wzrost żyzności siedlisk są faktem, to powstaje pytanie, jak w tej sytuacji oceniać zgodność fitocenozy z biotopem? Jeszcze kilkadziesiąt lat temu drzewostany sosnowe występujące w określonych warunkach

mogły być oceniane jako bardziej zgodne z siedliskiem niż w chwili obecnej. Pośrednim dowodem może być obecność blisko 200-letnich sosen naturalnego pochodzenia na uwzględnionych w tych badaniach powierzchniach w Puszczy Białowieskiej, na siedlisku, które obecnie, bez żadnych wątpliwości, można zakwalifikować jako las świeży. Jak stwierdza Kowalski (1990), w okresie ochłodzenia (XIX wiek) zarówno zasobne gleby rogowskie, jak i piaski białowieskie mogły tworzyć siedliska borów sosnowych lub świerkowych, natomiast późniejszy wzrost temperatury, a także zaprzestanie różnych form antropopresji i dopływ nutrientów z atmosfery, na tych samych glebach spowodowały rozprzestrzenianie się i bujny wzrost mezo- i eutroficznych gatunków drzew liściastych.

Zwiększenie żyzności siedlisk leśnych (Kowalski 1991, Thimonier i in. 1994, Bernadki i in. 1998, Paluch 2001) jest przyczyną wzrostu niezgodności drzewostanów sosnowych z siedliskiem, mimo że obecność sosny w drzewostanie, jako głównego czynnika borowacenia, wg autorów koncepcji pinetyzacji i degradacji powinna prowadzić do sytuacji odwrotnej, tj. upodabniania się roślinności i siedliska do zbiorowisk i siedlisk borowych.

W kontekście zaprezentowanych wyników można wysunąć następujące wnioski:

1. Rozwój drzewostanu sosnowego na siedlisku grądu nie spowodował ostatecznie ani pinetyzacji fitocenozy ani też degradacji siedliska. Zakwaszający wpływ sosny był równoważony, a czasami przewyższany wpływem innych procesów związanych z regeneracją fitocenozy, w tym wpływem szybko odbudowującego się piętra grabowego.

2. Większe różnice w składzie florystycznym i właściwościach chemicznych poziomu próchnicznego pomiędzy gospodarczymi drzewostanami dębowymi i sosnowymi występującymi na siedlisku lasu grądowego utrzymywały się w okresie od fazy młodnika do fazy drągownicy (16–50 lat).

3. Istotne różnice między drzewostanami sosnowymi i dębowymi pod względem właściwości chemicznych poziomu ściółki nie przekładały się na głębsze poziomy gleby, a w szczególności na różnice w zakresie właściwości poziomu mineralno-próchnicznego, od którego w głównej mierze uzależniony jest rozwój roślinności runa leśnego.

4. Czynnikiem, mającym największy wpływ na zróżnicowanie roślinności runa zbadanych zbiorowisk, był gradient czasu (sukcesji), ściśle skorelowany ze wzrostem pola przekroju gatunków grądowych, które rozwijało się w podobnym tempie, zarówno pod gospodarczymi drzewostanami sosnowymi, jak i dębowymi.

5. Tendencje rozwojowe roślinności runa, znajdującej się pod wpływem drzewostanów sosnowych, dębowych i odpowiadającym im drzewostanów naturalnych, wykazywały ściśle podobieństwo. Gatunki diagnostyczne runa grądu występowały już w początkowych fazach rozwojowych drzewostanów, bez względu na ich skład gatunkowy, co z reguły umożliwiało właściwą identyfikację siedliska na podstawie samego składu roślinności dna lasu.

6. W wyniku spontanicznego podwyższania się żyzności siedlisk leśnych, uwarunkowanego zarówno czynnikami o charakterze historycznym (zmiany form użytkowania lasów), jak i zmianami zachodzącymi współcześnie (dopływ biogenów z atmosfery, zmiany klimatyczne), wzrasta w naszych czasach stopień niezgodności drzewostanów sosnowych z siedliskiem.

7. W przypadku drzewostanów sosnowych na żyznych siedliskach grądowych przywracanie zgodności fitocenozy z biotopem może się odbywać z większym, niż to miało miejsce do tej pory, wykorzystaniem naturalnych procesów rozwojowych, zachodzących w zbiorowiskach leśnych.

8. Zaprezentowane wyniki badań dotyczą bardzo specyficznego i pod wieloma względami wyjątkowego obiektu leśnego, jakim jest Puszcza Białowieska. Kompleksowa ocena koncepcji degradacji siedlisk i degeneracji zbiorowisk grądowych pod wpływem drzewostanów sosnowych wymagałaby przeprowadzenia analogicznych badań w różnych obiektach leśnych, bardziej reprezentatywnych dla większości terenów naszego kraju.

Praca została złożona 5.05.2004 r. i przyjęta przez komitet Redakcyjny 12.08.2004 r.

LITERATURA

- Aubert M., Alard D., Bureau F. 2003: Diversity of plant assemblages in managed temperate forest: a case study in Normandy (France). *For. Ecol. Manage.*, 175: 321-337.
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajączkowski J., Żybura H. 1998: Rozwój drzewostanów naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego w okresie od 1936 do 1996 roku. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa.
- Braun-Blanquet J. 1964: *Pflanzensoziologie*. Springer-Verlag, Wien-New York.
- Bruchwald A., Dudzińska M., Wirowski M., Zacharski R. 1995: Model wzrostu dębu. Dokumentacja Inst. Bad. Leś.
- Bruchwald A., Dudzińska M., Wirowski M. 1996: Model wzrostu dla drzewostanów dębu szypułkowego. *Sylvan*, 10: 35-44.
- Bruchwald A., Kliczkowska A. 1997: Kształtowanie się bonitacji dla drzewostanów sosnowych Polski. *Pr. Inst. Bad. Leś.*, Ser. A, 838: 63-73.
- Brzeziecki B. 1999: Wzrost żyzności siedlisk leśnych: zjawisko pozorne czy rzeczywiste? *Sylvan*, 11: 99-107.
- Clements F.E. 1916: *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington Publ., 242: 1-512.
- Czerepko J. 2002: Rola drzewostanu sosnowego w rozwoju fitocenozy na siedlisku lasu grądowego. Pr. Doktor. SGGW. Wydz. Leśny, Warszawa.
- Ellenberg H. 1978: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. [W:] Einführung in die Phytologie (red. H. Waltera). E. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Faliński J.B. 1966: Próba określenia zniekształceń fitocenozy. System faz degeneracyjnych zbiorowisk roślinnych. *Ekol. Pol. Ser. B.*, 12.1: 31-42.
- Faliński J.B. 1986: *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster.

- Graae B.J., Heskær V.S. 1997: A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.*, 96: 111-123.
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980: Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Instrukcja zarządzania lasu. Część 2. 2003: CILP, Warszawa.
- Instrukcja zarządzania lasu. Załączniki. 1994: Inst. Bad. Leś., Warszawa.
- Koop D., Schubel G. 1971: Standortliche Grundlagen für die Steigerung der Waldbodenfruchtbarkeit. *Archiv Fortw.*, 20: 1-20.
- Koop D., Schwanecke W. 1994: Standortlich-naturräumliche Grundlagen ökologiegerechter Forstwirtschaft. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin.
- Kowalski M. 1981: Regresja sosny na żyznych siedliskach lasów rogowskich. *Sylvan*, 5: 71-76.
- Kowalski M. 1990: Współczesne ocieplenie klimatu a skład gatunkowy lasów Polski. [W:] *Reakcja ekosystemów leśnych i ich elementów składowych na antropopresję* (red. A. Szujewski). Wyd. SGGW, Warszawa: 18-29.
- Kowalski M. 1991: Climate – a changing component of forest site. *Folia Forest. Pol. Ser. A.*, 33: 26-34.
- Matuszkiewicz W. 1952: Zespoły leśne Białowieskiego Parku Narodowego. *Ann. Univ. MCS. Ser. C. Suppl.*, 6: 1-218.
- Mąkosza K. 1974: Określanie stanu siedliska i rozpoznawanie form degradacji świeżych siedlisk leśnych na terenach nizinnych. *Pr. Inst. Bad. Leś.*, 488: 3-28.
- Mąkosza K. 1983: Formy aktualnego stanu siedlisk lasu świeżego. *Pr. Inst. Bad. Leś.*, 614: 3-80.
- Mąkosza K. 1991: Charakterystyka ekologiczna form aktualnego stanu żyzności siedlisk leśnych w aspekcie meliorowania regradacyjnego siedlisk zdegradowanych. *Sylvan*, 9: 31-51.
- Mąkosza K., Dzierżbicki J., Gromadzki A., Kliczkowska A., Krzyżanowski A. 1994: Zasady kartowania siedlisk leśnych. Inst. Bad. Leś., Warszawa.
- Michalik S. 1991: Zmiany powierzchni zespołów leśnych w Ojcowskim Parku Narodowym w ostatnim trzydziestoleciu. *Prace Muz. Szafera (Prądnik)*, 4: 65-71.
- Mirek Z., Piękoś-Mirek H., Zajac A., Zajac M. 1995: Vascular plants of Poland a checklist. *Pol. Bot. Stud. Guidebook. Ser. 15*.
- Mraz K. 1950: Degradacjni stadia leśnych typów. *Lesn. Pracć*, 7-8: 4-118.
- Nieppola, J. 1992: Long term vegetation changes in stands of *Pinus sylvestris* in southern Finland. *J. Veg. Sci.*, 3: 475-484.
- Ochyra R., Szmajda P. 1978: An Annotated List of Polish Mosses. *Fragm. Flor. et Geobot.*, 24, 1: 93-145.
- Olaczek R. 1974a: Kierunki degeneracji fitocenozy leśnych i metody ich badania. *Phytocoenosis*, 3, 3/4: 179-190.
- Olaczek R. 1974b: Etapy pinetyzacji grądu. *Phytocoenosis*, 3,3/4: 201-214.
- Ozga P. 2002: Wpływ hodowli drzewostanów sosnowych na siedlisku lasu mieszanego świeżego na strukturę fitocenozy na przykładzie Nadleśnictwa Łęczno. *Pr. Doktor. SGGW. Wydz. Leśny, Warszawa*.
- Paczoski J. 1930: *Lasy Białowieży*. Rada Ochrony Przyrody, Poznań.
- Paluch R. 2001: Zmiany zbiorowisk roślinnych i typów siedlisk leśnych w drzewostanach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Sylvan*, 10: 73-81.
- Rozwałka Z. 2001: Praktyczna ocena zgodności fitocenozy leśnej z warunkami biotopów z punktu widzenia potrzeb trwałej, zrównoważonej i wielofunkcyjnej gospodarki leśnej [W:] *Zgodność fitocenozy z biotopem w ekosystemach leśnych* (red. R. Zielony). Fundacja „Rozwój SGGW”. Warszawa: 165-172.
- Rysin L.P., Seveleva L.I. 1994: Dynamika sosnowych lesov na terrasach reki Moskwy. *Bjul. Mosk. O-va Ispytatelej Prirody. Otd. Biol.*, 99,6: 92-99.
- Sokołowski A.W. 1972: Gospodarcze użytkowanie lasu jako główny czynnik synantropizacji zbiorowisk leśnych. *Phytocoenosis*, 1,3: 211-216.
- Sokołowski A.W. 1991a: Zmiany składu gatunkowego zbiorowisk leśnych w rezerwach Puszczy Białowieskiej. *Ochr. Przyr.*, 49: 63-78.

- Sokołowski A.W. 1991b: Changes in Species Composition of a Mixed Scots Pine-Norway Spruce Forest at the Augustów Forest during the Period 1964-1987. *Folia Forest. Pol. Ser. A.*, 33: 5-24.
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. 1996: Growth Trends in European Forest. *EFI Research Report* 5. 372.
- Sykes M.T., Prentice I. C. 1995: Boreal forest futures: modelling the controls on tree species range limits and transient responses to climate change. *Water, Air and Soil Pollut.*, 82: 415-428.
- ter Braak C.J.F. 1986: Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- Thimonier A., Dupouey J.L., Bost F., Becker M. 1994: Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New. Phytol.*, 126: 533-539.
- Załużski T., Gawenda D. 1999: Antropogeniczne przekształcenia grądu *Tilio-Carpinetum* w warunkach umiarkowanych form gospodarki leśnej w Górznieńsko-Lidzbarskim Parku Krajobrazowym. *Przeł. Przyr.*, 3-4: 111-116.
- Zaręba R. 1958: Ślady działalności ludzkiej w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego. *Sylwan*, 8: 9-18.
- Zarzycki. K. 1984: *Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski*. PWN – Instytut Botaniki, Kraków.
- Zerbe S. 2002: Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *For. Ecol. Manage.*, 167: 27-42.