

## Dynamika roślinności na opuszczonych polanach Pienińskiego Parku Narodowego

Vegetation dynamics in abandoned glades of the Pieniny National Park

Jan Bodziarczyk i Robert Drajewicz

Jan Bodziarczyk, Katedra Botaniki Leśnej i Ochrony Przyrody, Wydział Leśny AR,  
31-425 Kraków, al. 29 Listopada 46, e-mail: [rlbodzia@cyf-kr.edu.pl](mailto:rlbodzia@cyf-kr.edu.pl)  
Robert Drajewicz, Nadleśnictwo Dukla, 38-400 Krosno, ul. Bieszczadzka 2

**Abstract:** This paper presents results of studies on the rate of vegetation changes in two abandoned glades in the central part of the Pieniny Mountains. The field investigations spanned 14 years. Vegetation dynamics were evaluated in 122 regularly distributed sample plots. Both glades were invaded by woody plants, mostly *Acer pseudoplatanus* and *Corylus avellana*. Significant changes also occurred among herbaceous plants; namely that the number and coverage of typical meadow plants declined, while the share of typical forest plants increased substantially. The encroachment of forest plants was most intense at the edges of both glades. In the first stage, the number of species increased, before a few of these species dominated the vegetation. Rapid changes in vegetation were illustrated by the results of numerical analysis of similarity. According to these results, adjacent sample plots measured at the same time are more similar to one another, than the individual plots themselves in consecutive censuses.

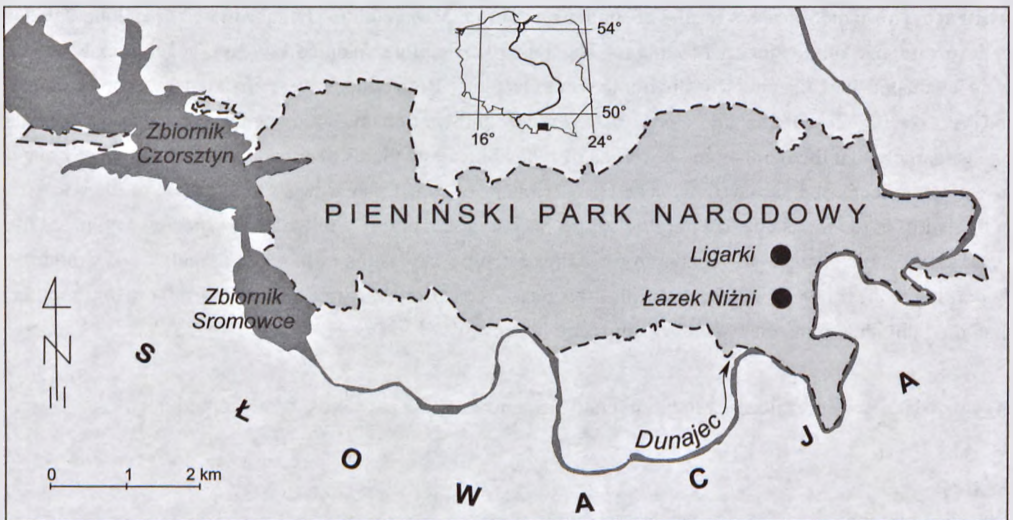
**Key words:** secondary succession, biodiversity, monitoring of ecosystems, West Carpathians.

### Wstęp

Łąki pienińskie, mimo iż są na wpół naturalnymi zbiorowiskami, zawsze stanowiły istotny element krajobrazu (Zarzycki i Korzeniak 1992). Ich niezwykła malowniczość i różnorodność sprawiły, iż od dawna cieszą się dużym zainteresowaniem nie tylko turystów, ale przede wszystkim przyrodników-naukowców (Kulczyński 1928, Zarzycki 1967, 1982, 1991, Pancer-Kotejowa 1977, Kaźmierczakowa 1992, Kaźmierczakowa i in. 2004). Na szczególną uwagę zasługuje ich lokalna swoistość i odrębność w stosunku do łąk innych pasm karpaccich (Kaźmierczakowa 1992). Ogromne bogactwo gatunkowe sprawia, że zaliczane są do najbogatszych zbiorowisk łąkowych w Polsce (Kinasz 1974). Ich skład gatunkowy i struktura są efektem wpływu żyznych siedlisk, lokalnej flory i gospodarki człowieka.

Od kilkudziesięciu lat obserwuje się radykalne zmiany w sposobie użytkowania łąk w wielu regionach polskich Karpat (Michalik 1990a). Zaniechanie tradycyjnych form, jak również masowe ich odłogowanie, prowadzą do spontanicznego zanikania tych półnaturalnych zbiorowisk (Zarzycki i Korzeniak 1992, Bodziarczyk i in. 1996, Kuchnicka 1998), a w konsekwencji do zubożenia wielu ważnych grup organizmów (Jagiello 1992, Kaźmierczak 1992, Kiszka i Szelağ 1992, Ochyra 1992). W związku z coraz szybszym tempem zanikania tych wyjątkowo cennych układów przyrodniczych na terenie Pienińskiego Parku Narodowego od wielu lat prowadzone są liczne badania zmierzające do określenia terminu oraz częstotliwości stosowania zabiegów agrotechnicznych, mających na celu spowolnienie naturalnych procesów sukcesji (Kinasz 1976, Pancer-Kotejowa 1977, Kaźmierczakowa 1992). Aktualnie najbardziej powszechnym zabiegiem stosowanym na łąkach pienińskich jest ich okresowe wykaszanie. Jest to jednak zabieg kosztowny, z tego też powodu część polan została przeznaczona do spontanicznej sukcesji leśnej.

Na dwóch polanach – Łazek Niżni i Ligarki (ryc. 1 i ryc. 2) – w 1988 r. zapoczątkowano badania nad wtórną sukcesją. Jak dotąd, na podstawie danych z lat 1988 i 1995

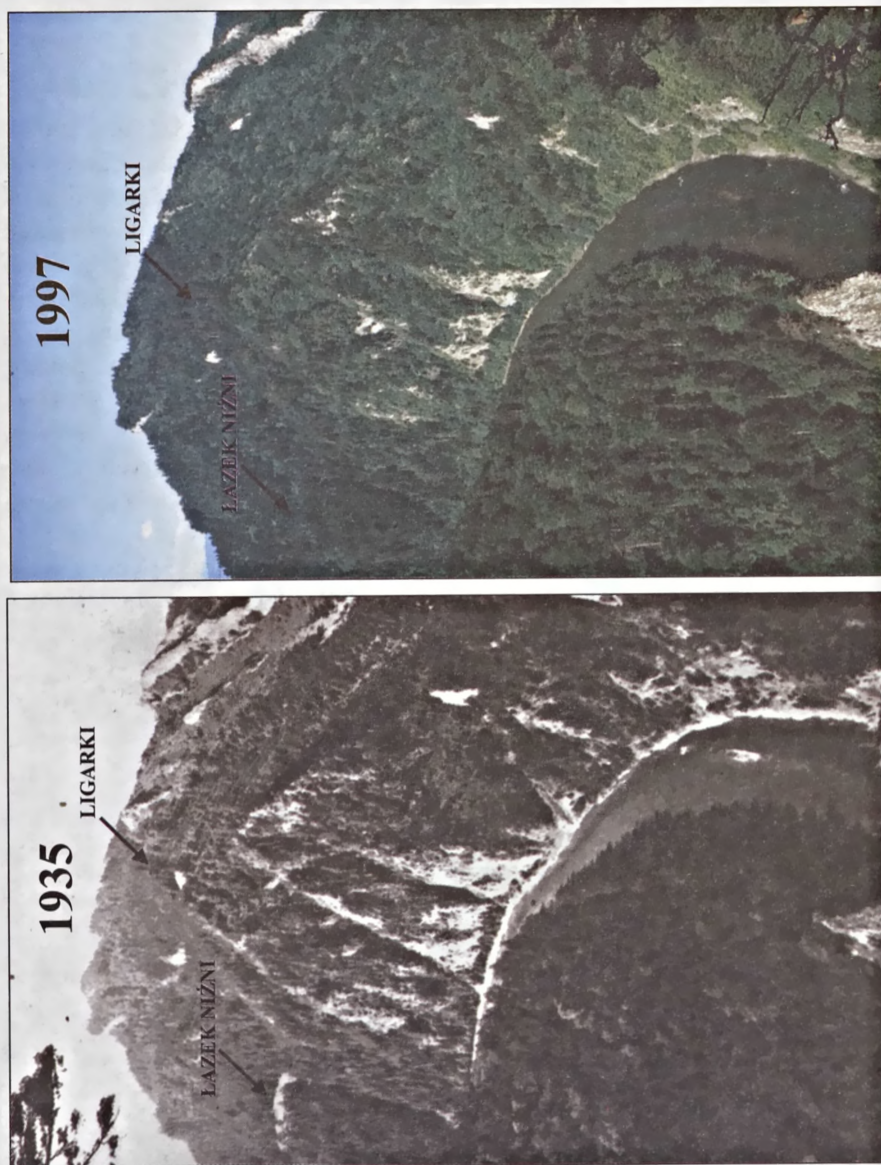


Ryc. 1. Lokalizacja badanych polan w Pienińskim Parku Narodowym.

Fig. 1. Situation of two glades within the Pieniny National Park.

poddano szczegółowym analizom drzewa i krzewy wkraczające na polany (Bartoszek i in. 1990, Bodziarczyk i in. 1999), przedstawiono także stan wyjściowy runi łąkowej (Bodziarczyk i in. 1992). W 1996 r. wykonano dodatkowe badania roślinności zielnej w strefie ekotonu i w zbiorowiskach leśnych otaczających polany (Tatar 1997).

Niniejsza praca jest kontynuacją i w pewnym sensie syntezą dotychczasowych badań, których celem jest śledzenie charakteru i tempa zmian roślinności na obu śródleśnych polanach.



Ryc. 2. Widok z Sokolicy na polany Łazek Niżni i Ligarki w latach 1937 (Fot. S. Mucha) i 1997 (Fot. J. Bodziarczyk).  
 Fig. 2. View from Mt. Sokolica on the Łazek Niżni and the Ligarki glades in 1937 (Photo S. Mucha) and 1997 (Photo J. Bodziarczyk).

Wyniki naszych prac w Pieninach mają nie tylko aspekt poznawczy, ale będą miały w przyszłości znaczenie praktyczne i wykorzystane zostaną dla właściwego kształtowania i utrzymania różnorodności biologicznej łąk pienińskich.

## Metody badań

### *Prace terenowe*

Zbiór danych w terenie przeprowadzono w pierwszych dniach lipca 1988, 1995 i 2002 r. Przed rozpoczęciem właściwych badań florystycznych w 1988 r. na każdej z polan założono, przy użyciu teodolitu, tyczek geodezyjnych i taśmy mierniczej, sieć kwadratów o boku 5 m; w węzłach tej sieci rozmieszczono stałe poletka badawcze, o powierzchni 1 m<sup>2</sup>. Zasięg poletek przekraczał nieco aktualne granice polan i obejmował częściowo strefę ekotonalną. Ponieważ polany różniły się wielkością, na każdej z nich założono różną liczbę poletek. Na polanie Ligarki, która jest większa (0,14 ha) założono ich 77, a w 1995 r. poszerzono obszar badań o dodatkowych 19 – w zachodniej części polany, która została rok wcześniej odstonięta na skutek wiatrołomu. Na polanie Łazek (0,095 ha) założono 45 poletek. W każdym z nich wykonano szczegółowe spisy florystyczne. Uwzględniając wyłącznie gatunki roślin naczyniowych określono ich pokrycie w skali Braun-Blanqueta (Braun-Blanquet 1964). Policzone i zmierzono siewki oraz wieloletki drzew i krzewów, które nie przekroczyły 0,5 m wysokości.

Szczegółowa struktura i analiza przestrzenna wszystkich drzew i krzewów z wyższych warstw była przedmiotem oddzielnego opracowania Bodziarczyka i in. (1999).

### *Prace obliczeniowe*

We wszystkich analizach uwzględniono tylko te powierzchnie, które miały najdłuższe ciągi pomiarowe (1988-1995-2002). Z polany Łazek wykorzystano dane z 45 poletek, a z polany Ligarki z 77. Dane z pozostałych 19 poletek posłużyły w tym opracowaniu tylko uzupełnieniu składu gatunkowego polan.

Przyjmując rangę syntaksonomiczną gatunków wg Zarzyckiego i in. (2002) przeprowadzono charakterystykę wyróżnionych grup gatunków oraz obliczono ich wartość systematyczną wg Pawłowskiego (1977). Dominację gatunków na obu polanach określono przy pomocy współczynnika pokrycia (Pawłowski 1977), a różnorodność gatunkową wg współczynnika Shannona-Wienera (Krebs 1996). Współczynnik różnorodności gatunkowej obliczono dla każdego poletka oraz jako wartość średnią dla każdej z polan. Udział gatunku w próbie określono na podstawie przeciętnego procentu pokrycia (Pawłowski 1977).

Do testowania zmian ilościowych, jakie zachodziły w czasie, wykorzystano testy statystyczne: test znaków oraz test Wilcozona (Łomnicki 1995).

W celu określenia podobieństwa florystycznego badanych polan w kolejnych latach, wykorzystano numeryczne metody analizy wielowymiarowej. Oddzielnie dla każdej z polan, skonstruowano dendrogram według procedur aglomeracyjnych metodą nieważonej średniej pary grupy (UPGMA – Sneath i Sokal 1973). Podstawą tej analizy był zbiór danych z wszystkich poletek z trzech okresów pomiarowych: 1988, 1995

i 2002. Dla polany Ligarki zbiór ten zawierał 231 (77 x 3) spisów florystycznych, a dla polany Łazek 135 (45 x 3). Podobieństwo pomiędzy spisami florystycznymi obliczono wg zmodyfikowanej formuły Marczewskiego i Steinhausa (1958), która jest uogólnieniem formuły Jaccarda (Róžański i Pancer-Koteja 2004). Szczegółowa analiza każdego z dendrogramów pozwoliła określić podobieństwo składu florystycznego wszystkich poletek w danym terminie, jak również każdego z nich względem siebie oraz względem pozostałych poletek, w kolejnych terminach zbioru danych. Ze względów objętościowych nie zamieszczono w pracy dendrogramów tej analizy, tylko ich syntezę w uproszczonej formie (ryc. 3).

Nazewnictwo roślin przyjęto za Mirkiem i in. (2002), ale w przypadku *Senecio nemorensis*, z uwagi na nowe ujęcie taksonomiczne gatunku, oparto się na wcześniejszym opracowaniu Mirka i in. (1995).

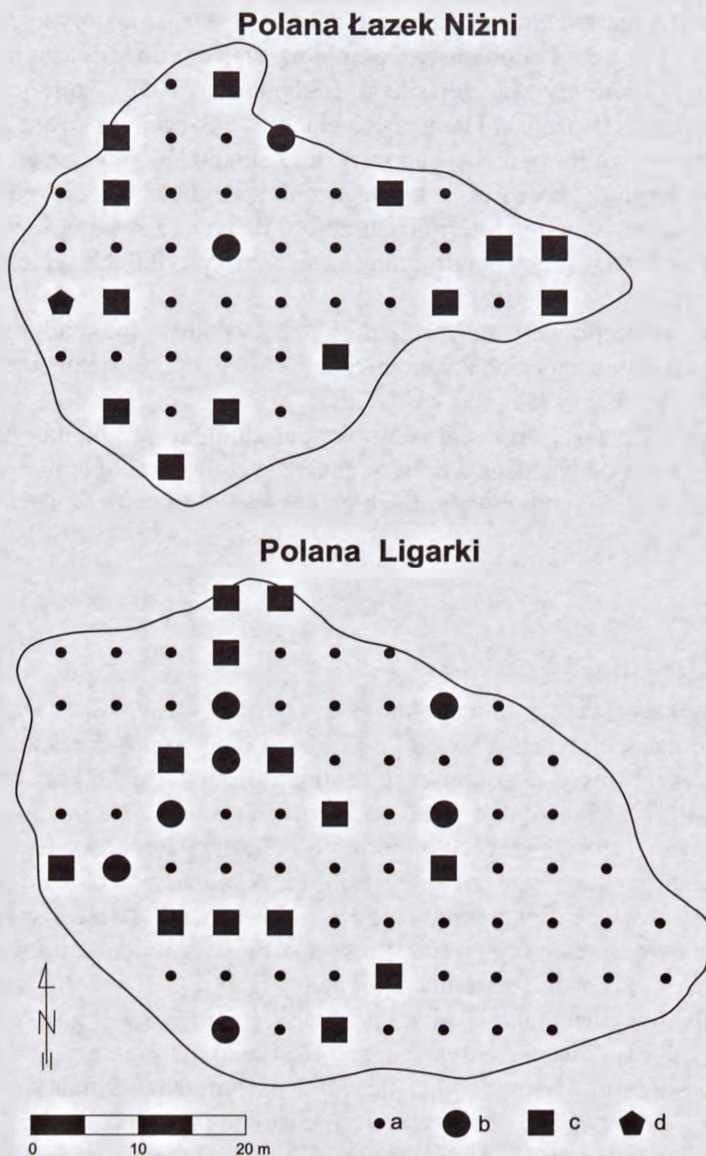
Uwzględniając obecność oraz wartość pokrycia gatunku na poletku, sporządzono mapki rozmieszczenia dla każdego z nich. Jednak ze względu na objętość pracy przedstawiono rozmieszczenie tylko 8 wybranych gatunków, które autorzy uznali za najbardziej interesujące.

## Wyniki

### *Zmiany ilościowe i jakościowe*

W latach 1988-2002 stwierdzono na polanie Łazek Niżni – 129, a na Ligarkach – 135 gatunków roślin naczyniowych. Ponadto, do rodzaju oznaczono 25 taksonów na Łazku i 24 na Ligarkach; były to osobniki juwenilne opisanych gatunków oraz w kilku przypadkach rośliny uszkodzone o słabo widocznych cechach. Na polanie Ligarki, w kolejnych terminach (1988-1995-2002), pomimo iż liczba gatunków ulegała zmianom i wahaniom, zaznaczył się trend wzrostowy (tab. 1). W pierwszym okresie (1988-1995) stwierdzono przyrost liczby gatunków na 55% poletek; na 13% nie wystąpiły żadne zmiany. W kolejnym okresie (1995-2002) przyrost liczby gatunków potwierdzono na 36% poletek a na 47% spadek, natomiast pomiędzy latami 1988 a 2002 zmiany liczby gatunków, zarówno wzrostu jak i spadku, niewiele się różniły i wyniosły odpowiednio 46% i 48%. Wyniki testowania statystycznego (test znaków oraz test Wilcoxon) nie dały jednak podstaw do uznania zmian ilościowych pomiędzy kolejnymi terminami zbioru danych (1988-1995-2002) za statystycznie istotne (test znaków:  $Z_{1988-1995} = 1,95$ ,  $p_{1988-1995} = 0,051$ ;  $Z_{1988-2002} = 0,12$ ,  $p_{1988-2002} = 0,91$ ;  $Z_{1995-2002} = 0,88$ ,  $p_{1995-2002} = 0,38$ ).

Na polanie Łazek, ogólnie nastąpił wzrost liczby gatunków w pierwszym okresie (1988-1995), natomiast w drugim (1995-2002) – spadek. Analizując szczegółowo wszystkie poletka badawcze stwierdzono, że w tym czasie aż 60% z nich w pierwszym okresie (1988-1995) i 74% w następnym (1995-2002) wykazało spadek liczby gatunków. Zmiany w tym ostatnim okresie (1995-2002) oraz pomiędzy stanem początkowym i końcowym (1988-2002) mają charakter statystycznie istotny, co potwierdziły dwa różne testy (test znaków:  $Z_{1995-2002} = 2,86$ ,  $p_{1995-2002} = 0,004$ ;  $Z_{1988-2002} = 3,96$ ,  $p_{1988-2002} < 0,001$ ; test Wilcoxon:  $Z_{1995-2002} = 3,13$ ,  $p_{1995-2002} = 0,002$ ;  $Z_{1988-2002} = 3,06$ ,  $p_{1988-2002} = 0,002$ ).



Ryc. 3. Zmiany składu gatunkowego roślin na stałych poletkach badawczych w latach 1988, 1995 i 2002, określone na podstawie współczynnika podobieństwa.

Objaśnienia: a – poletka wykazujące najmniejsze podobieństwo względem siebie w latach 1988 i 2002. Poletka wykazujące największe podobieństwo względem siebie w latach: b – 1988 i 1995, c – 1995 i 2002, d – 1988 i 2002.

Fig. 3. Changes in plant species composition on permanent study plots in the years 1988, 1995 and 2002, determined on the basis of index of similarity.

Explanations: a – the plots showing the least similarity to themselves in the years 1988 and 2002. The plots showing the greatest similarity to themselves in the years: b – 1988 and 1995, c – 1995 and 2002, d – 1988 and 2002.

Tabela 1. Zmiany liczby gatunków na polanach Ligarki i Łazek Niżni w kolejnych terminach obserwacji (1988-1995-2002)

Table 1. Changes in number of vascular plant species in Łazek Niżni and Ligarki glades in consecutive censuses (1988-1995-2002)

Połana Glade	Liczba gatunków Number of species								
	1988	1988-1995		1995	1995-2002		2002	1988-2002	
		Ubyło Decrease	Przybyło Increase		Ubyło Decrease	Przybyło Increase		Ubyło Decrease	Przybyło Increase
Łazek Niżni	88	24	28	92	26	14	76	29	17
Ligarki	83	18	28	93	17	25	101	22	40

Do porównań zmian jakościowych wykorzystano metody numeryczne. Podstawą analizy był skład florystyczny wszystkich poletek oraz stopień pokrycia powierzchni przez każdy gatunek. Z analizy wynika, że obie polany wykazują dużą dynamikę. Na obu polanach większość poletek w tym samym sezonie wykazało wyższe podobieństwo florystyczne do sąsiadujących poletek, niż do samych siebie w kolejnych latach powtórzeń (ryc. 3). W ciągu całego okresu (1988-2002), tylko jedno poletko – na Łazku, wykazało wyższe podobieństwo florystyczne względem siebie niż względem pozostałych. Poletka o mało zmiennym składzie florystycznym rozmieszczone były na Łazku wzdłuż ściany lasu, a na Ligarkach zajmowały głównie jej centralną część (ryc. 3).

#### *Skład gatunkowy i relacje przestrzenne*

W bezpośrednim otoczeniu badanych polan dominuje buczyna karpacka *Dentario glandulosae-Fagetum* i jaworzyna górską z jęczynikiem *Phyllitido-Acereum*, w których stwierdzono 10 gatunków drzew oraz 6 gatunków krzewów. Są one potencjalnym źródłem diaspor gatunków wkraczających na polany, ale tylko nieliczne z nich ogrywiają ważną rolę w procesie naturalnej sukcesji. Pomimo różnic w frekwencji, najważniejszymi gatunkami drzewiastymi dla obu polan są jawor i jodła (tab. 2). Na polanie Łazek frekwencja jaworu w kolejnych terminach obserwacji (1988-1995-2002) bardzo wyraźnie zwiększyła się, odpowiednio z 44%, poprzez 53% do 71%, podczas gdy na Ligarkach wyniosła zaledwie 1% w 1988 r. i wzrosła do 13% w 2002 r. Jodła pospolita, która podobnie jak jawor wykazała znaczny wzrost frekwencji w kolejnych latach, na Łazku zwiększyła frekwencję z 27% w 1988 r. do 38% w 1995 r. i 42% w 2002 r., a na Ligarkach zwiększyła frekwencję z 7% w 1988 r. do 16% w 1995 r., a następnie wykazała spadek do 10% w 2002 r. Zmiany frekwencji polegały na poszerzaniu zasięgu wzdłuż ściany lasu, tak, że tworzyły się charakterystyczne pierścienie wokół polan (ryc. 4 i 5). Pozostałe gatunki drzewiaste, jak: jesion wyniosły, klon zwyczajny, wiąz górski, leszczyna i bez czarna, notowano sporadycznie.

Obie polany różnią się zasadniczo między sobą frekwencją i zasięgiem zarówno gatunków leśnych, jak i łąkowych. Na Ligarkach brak wielu gatunków typowo leśnych, które na Łazku zdecydowanie już wkroczyły na polanę lub całkowicie ją opanowały.

Tabela 2. Wykaz roślin naczyniowych na badanych polanach  
 Table 2. List of vascular plant species in analyzed glades

Gatunek – Species	Frekwencja – Frequency [%]					
	Polana Łazek Niżni			Polna Ligarki		
	1988	1995	2002	1988	1995	2002
1	2	3	4	5	6	7
<i>Abies alba</i>	27	38	42	7	16	10
<i>Acer pseudoplatanus</i>	44	53	71	1	.	13
<i>Achillea millefolium</i>	4	2	.	12	9	12
<i>Acinos arvensis</i>	.	2	.	.	13	25
<i>Agrostis capillaris</i>	49	18	9	39	45	14
<i>Ajuga reptans</i>	13	13	11	17	17	12
<i>Alchemilla monticola</i>	.	2	.	.	6	.
<i>Alliaria petiolata</i>	.	.	.	1	1	10
<i>Anchusa officinalis</i>	.	.	.	.	1	4
<i>Angelica sylvestris</i>	35	13	16	5	5	3
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	4	.	.	1	1
<i>Asarum europaeum</i>	78	71	69	8	14	16
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	.	2	2	1	.	.
<i>Astrantia major</i>	56	56	42	.	.	.
<i>Athyrium filix-femina</i>	4	9	13	.	.	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	4	16	11	.	.	.
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	58	47	56	.	.	.
<i>Clinopodium vulgare</i>	2	22	13	12	21	19
<i>Campanula rapunculoides</i>	.	.	.	.	1	3
<i>Cardamine flexuosa</i>	11	20	40	.	19	25
<i>Cardamine impatiens</i>	2	.	7	12	9	10
<i>Cardamine pratensis</i>	.	.	.	5	.	3
<i>Carex sylvatica</i>	40	40	38	.	.	1
<i>Centaurea jacea</i>	11	7	.	19	10	12
<i>Chaerophyllum aromaticum</i>	.	2	2	6	4	17
<i>Circaea alpina</i>	2	18	9	.	1	.



1	2	3	4	5	6	7
<i>Circaea intermedia</i>	2	4	.	.	.	.
<i>Circaea lutetiana</i>	4	9	24	.	.	1
<i>Cirsium erisithales</i>	4	.	.	8	8	8
<i>Clinopodium vulgare</i>	24	.	.	38	19	.
<i>Convolvulus arvensis</i>	.	.	.	.	1	1
<i>Coronilla varia</i>	.	2	.	9	8	16
<i>Corylus avellana</i>	.	2	11	.	1	.
<i>Cruciata glabra</i>	42	29	18	60	61	40
<i>Dactylis glomerata</i>	75	64	49	74	73	64
<i>Digitalis grandiflora</i>	.	.	.	8	12	8
<i>Elymus caninus</i>	.	.	4	.	.	4
<i>Eupatorium cannabinum</i>	.	.	.	1	4	5
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	.	.	.	4	1
<i>Euphorbia cyparissias</i>	11	16	2	8	27	21
<i>Festuca pratensis</i>	.	4	.	3	6	4
<i>Festuca rubra</i>	.	.	.	8	16	.
<i>Fragaria vesca</i>	13	11	9	12	12	10
<i>Fraxinus excelsior</i>	2	.	4	.	.	1
<i>Galeobdolon luteum</i>	.	4	9	.	.	1
<i>Galeopsis speciosa</i>	33	2	42	8	1	47
<i>Galium aparine</i>	2	.	4	21	44	27
<i>Galium boreale</i>	4	.	.	.	.	1
<i>Galium mollugo</i>	49	36	16	57	60	51
<i>Galium odoratum</i>	.	4	2	.	.	4
<i>Geranium robertianum</i>	9	16	16	.	1	1
<i>Gladiolus imbricatus</i>	.	2	2	.	.	1
<i>Glechoma hederacea</i>	18	20	16	62	73	82
<i>Glechoma hirsuta</i>	.	2	.	.	4	9
<i>Heracleum sphondylium</i>	51	24	20	22	29	27
<i>Hypericum maculatum</i>	64	56	40	52	51	36
<i>Hypericum perforatum</i>	2	4	4	4	8	1
<i>Impatiens noli-tangere</i>	27	20	44	3	6	6

1	2	3	4	5	6	7
<i>Impatiens parviflora</i>	.	24	31	.	.	4
<i>Knautia arvensis</i>	7	4	.	6	4	5
<i>Lapsana communis</i>	.	.	.	1	6	.
<i>Laserpitium latifolium</i>	.	.	.	3	4	5
<i>Lathyrus pratensis</i>	18	16	24	.	.	.
<i>Leucanthemum vulgare</i>	.	2	.	6	.	.
<i>Linaria vulgaris</i>	.	.	.	8	6	3
<i>Listera ovata</i>	11	4	4	.	.	.
<i>Lithospermum officinale</i>	.	.	.	4	1	.
<i>Lunaria rediviva</i>	.	2	4	1	1	5
<i>Luzula luzuloides</i>	.	.	.	1	1	.
<i>Lysimachia nemorum</i>	20	29	31	.	.	3
<i>Maianthemum bifolium</i>	4	2	4	.	.	.
<i>Medicago falcata</i>	7	.	.	3	.	4
<i>Melandrium rubrum</i>	.	.	.	3	3	1
<i>Melica nutans</i>	.	.	.	.	1	1
<i>Mercurialis perennis</i>	9	18	27	.	.	1
<i>Mycelis muralis</i>	2	.	4	.	1	3
<i>Myosotis sylvatica</i>	.	.	.	18	16	.
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	7	2	7	.	.	.
<i>Origanum vulgare</i>	2	.	.	34	21	21
<i>Oxalis acetosella</i>	18	24	42	1	.	5
<i>Paris quadrifolia</i>	2	7	2	.	.	.
<i>Phleum pratense</i>	2	7	.	1	.	.
<i>Picris hieracioides</i>	.	.	.	.	1	1
<i>Pimpinella major</i>	29	7	.	.	5	.
<i>Pimpinella saxifraga</i>	2	4	.	1	.	.
<i>Plantago major</i>	.	.	.	1	5	4
<i>Poa annua</i>	.	.	.	.	5	3
<i>Poa nemoralis</i>	2	9	4	.	.	.
<i>Poa pratensis</i>	.	2	4	1	14	.
<i>Poa trivialis</i>	4	18	7	1	3	12

1	2	3	4	5	6	7
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	.	5	5	3
<i>Potentilla erecta</i>	7	9	.	4	.	.
<i>Primula elatior</i>	62	40	31	6	4	3
<i>Prunella vulgaris</i>	2	2	2	1	.	.
<i>Pulmonaria obscura</i>	.	.	.	27	21	19
<i>Ranunculus acris</i>	9	.	.	6	.	6
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	.	4	.	16	8	.
<i>Ranunculus repens</i>	11	2	7	3	3	13
<i>Rosa canina</i>	.	.	.	1	1	1
<i>Rubus idaeus</i>	71	69	60	44	61	77
<i>Rumex acetosa</i>	4	11	4	8	5	3
<i>Rumex obtusifolius</i>	.	.	.	1	1	3
<i>Salvia glutinosa</i>	9	16	18	17	17	23
<i>Sambucus nigra</i>	2	2	2	.	.	.
<i>Sanicula europaea</i>	20	11	11	.	.	.
<i>Scrophularia nodosa</i>	.	.	.	5	4	4
<i>Senecio fuchsii</i>	78	16	47	79	12	31
<i>Senecio nemorensis</i>	.	18	.	.	5	22
<i>Stachys alpina</i>	.	.	.	48	49	48
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	.	1	.	3
<i>Stellaria graminea</i>	29	11	2	22	10	1
<i>Stellaria nemorum</i>	9	24	27	.	1	4
<i>Taraxacum officinale</i>	.	2	.	.	3	3
<i>Thymus pulegioides</i>	.	.	.	1	1	1
<i>Trifolium medium</i>	47	40	11	10	12	14
<i>Trifolium montanum</i>	.	.	.	.	5	1
<i>Trifolium pratense</i>	.	.	.	.	1	1
<i>Trifolium repens</i>	.	.	.	.	1	3
<i>Tussilago farfara</i>	4	4	.	.	.	.
<i>Urtica dioica</i>	22	31	42	26	38	40
<i>Verbascum nigrum</i>	.	.	.	12	10	12
<i>Veronica chamaedrys</i>	58	38	18	60	51	35

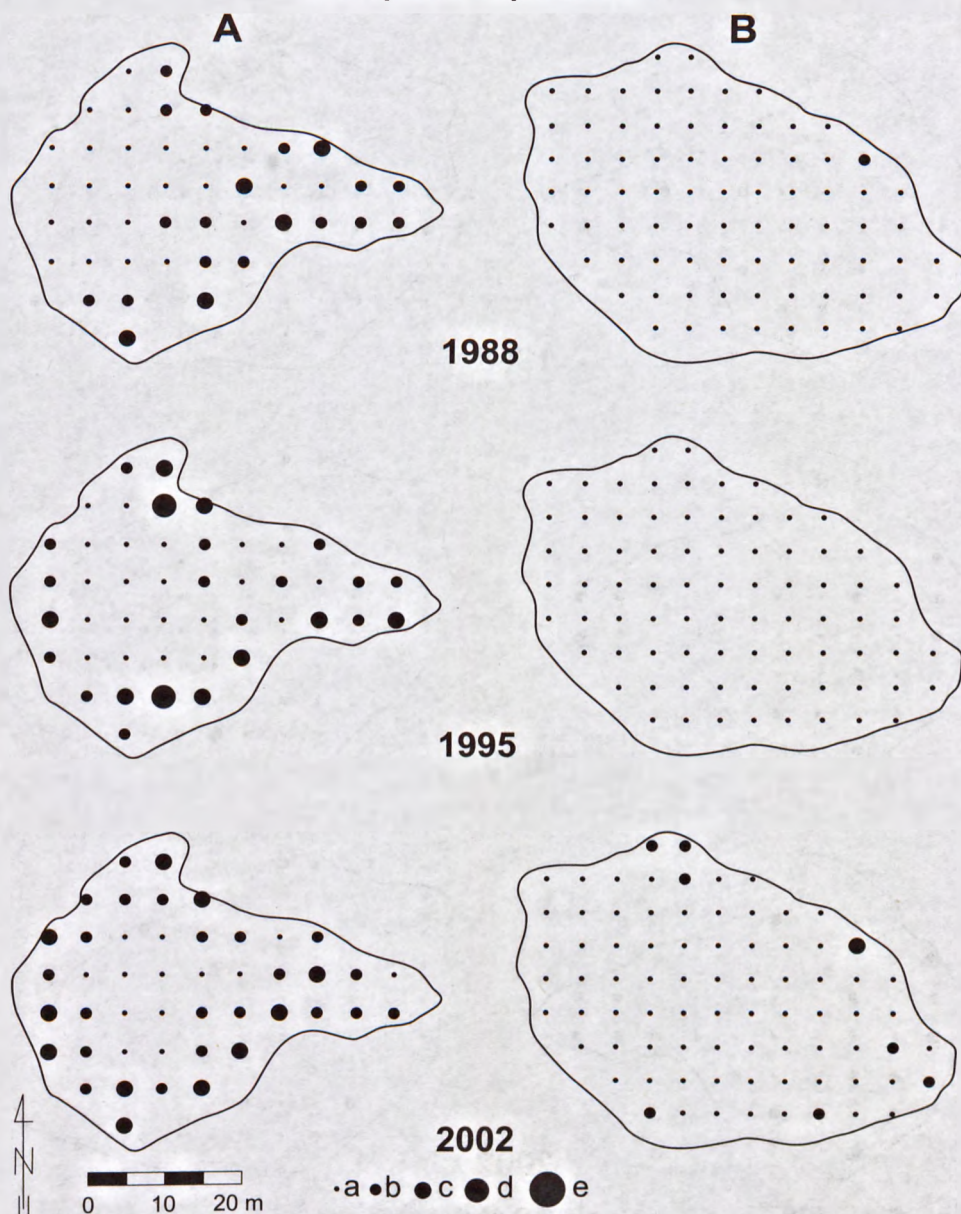
1	2	3	4	5	6	7
<i>Veronica montana</i>	4	18	2	.	.	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	.	3	1	.
<i>Vicia cracca</i>	29	7	11	16	16	19
<i>Vicia sepium</i>	20	38	16	1	.	.
<i>Viola reichenbachiana</i>	20	9	22	6	.	1
<i>Viola tricolor</i>	.	.	.	3	1	.

Gatunki sporadyczne – Sporadic species:

Łazek: *Agrostis* sp. 1995 (7%), 2002 (2%), *Allium* sp. 1988 (2%), *Alchemilla* sp. 1988 (18%), 1995 (9%), 2002 (11%), *Anthriscus sylvestris* 2002 (2%), *Bromus benekenii* 1995 (4%), *Bromus* sp. 1995 (2%), 2002 (9%), *Campanula trachelium* 1995 (2%), *Cardamine* juv. 1988 (2%), 1995 (4%), *Carex pallescens* 1995 (1%), *Chaerophyllum hirsutum* 2002 (2%), *Chrysosplenium alternifolium* 1995 (2%), *Cirsium* sp. 1995 (4%), 2002 (2%), *C. oleraceum* 1988 (2%), *C. rivulare* 1998 (2%), *Convallaria majalis* 1988 (2%), *Dentaria bulbifera* 2002 (2%), *Dryopteris* sp. 1988 (4%), 2002 (2%), *Euphorbia* sp. 1995 (4%), *Fagus sylvatica* 2002 (2%), *Galeopsis* sp. 1988 (26%), 1995 (51%), 2002 (11%), *Galium rotundifolium* 2002 (2%), *Gentiana asclepiadea* 1988 (2%), *Geranium* sp. 1995 (2%), *Geum urbanum* 2002 (2%), *Glechoma* juv. 1995 (4%), 2002 (2%), *Holcus mollis* 1988 (2%), *Hypericum* juv. 2002 (2%), *Lathyrus vernus* 1988 (2%), *Lonicera xylosteum* x *L. nigra* 1988 (2%), *Lysimachia vulgaris* 1988 (2%), *Malaxis monophyllos* 1988 (2%), *Mentha rotundifolia* 1995 (2%), *Moehringia trinervia* 1995 (2%), 1995 (11%), 2002 (7%), *Myosotis palustris* 1988 (4%), *Myosotis* sp. 1988 (2%), *Phegopteris connectilis* 1988 (2%), *Pimpinella* juv. 1988 (2%), 1995 (2%), *Ribes alpinum* 1988 (2%), *R. uva-crispa* 1988 (2%), *Sambucus* sp. 1988 (2%), *Stellaria holostea* 1995 (4%), *Stellaria* juv. 1995 (2%), *Trifolium* sp. 1988 (2%), 1995 (7%), *Ulmus glabra* 2002 (7%), *Veronica* juv. 1995 (2%);

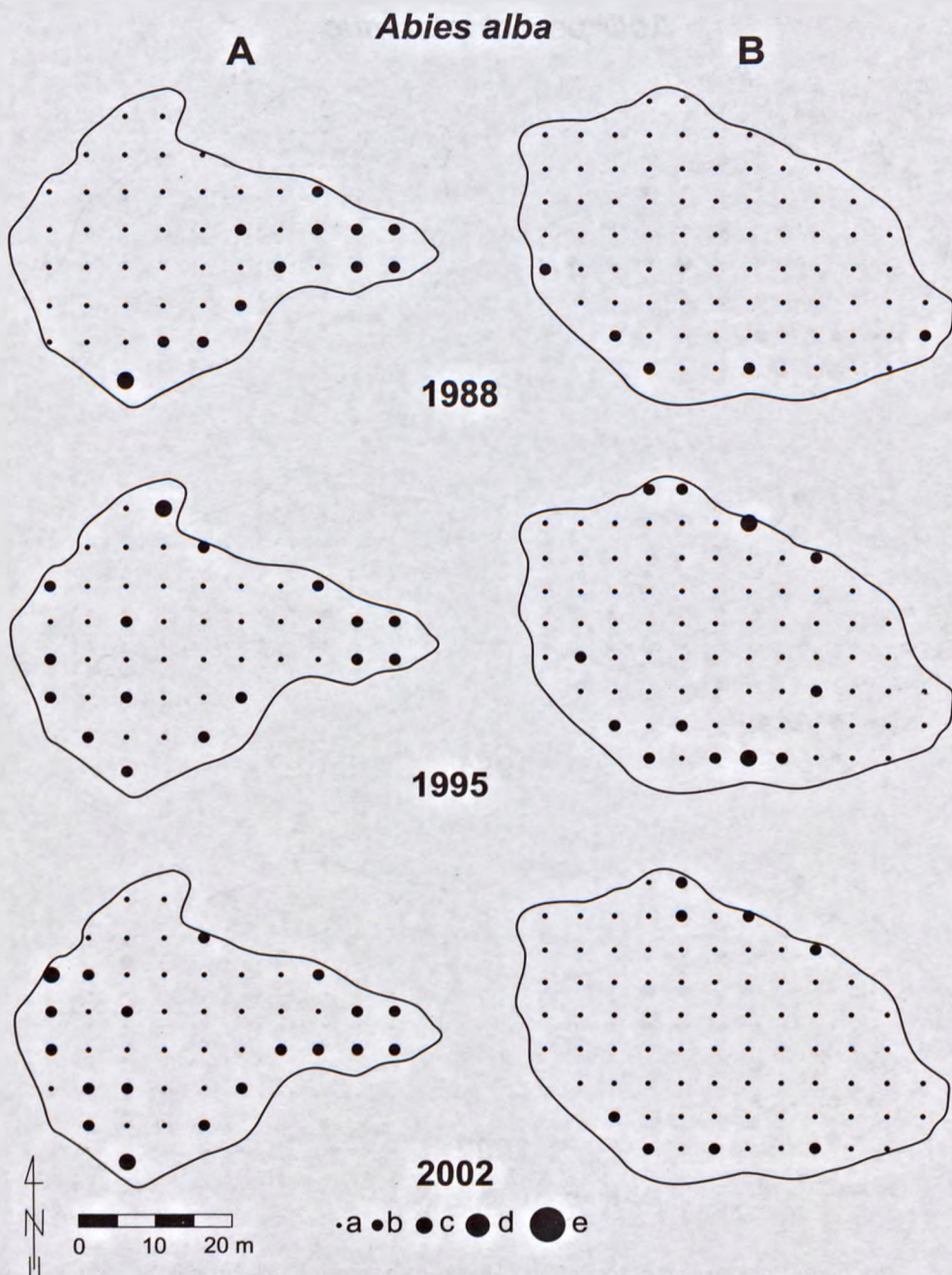
Ligarki: *Acer platanoides* 2002 (5%), *Achillea* sp. 1995 (5%), *Aegopodium podagraria* 2002 (1%), *Agrostis* sp. 1988 (1%), 1995 (1%), *Alchemilla* sp. 1988 (16%), 1995 (8%), 2002 (1%), *Arrhenatherum elatius* 1988 (1%), *Briza media* 1995 (3%), *Cardamine* juv. 1988 (4%), 1995 (14%), *Carex hirta* 1995 (1%), *Carex* sp. 1995 (3%), *Carlina acaulis* 1988 (1%), *Carum carvi* 1995 (1%), *Cerastium* sp. 1988 (1%), *Cynoglossum officinale* 2002 (1%), *Euphorbia dulcis* 2002 (1%), *Euphorbia* sp. 1995 (1%), *Festuca gigantea* 2002 (1%), *Galeopsis* sp. 1988 (23%), 1995 (38%), 2002 (3%), *Galeopsis ladanum* 2002 (1%), *Glechoma* juv. 1988 (12%), *G. hederacea* x *G. hirsuta* 1995 (8%), *Lotus* sp. 1995 (1%), *L. corniculatus* 1988 (1%), *Medicago lupulina* 1988 (1%), *Moehringia trinervia* 1995 (5%), *Myosotis* sp. 1988 (6%), 1995 (13%), 2002 (6%), *Origanum* juv. 1995 (8%), *Polygala* sp. 2002 (1%), *Polygonatum multiflorum* 2002 (1%), *Polygonum* sp. 1988 (1%), *Prenanthes purpurea* 1988 (1%), *Pyrus communis* 2002 (1%), *Ranunculus* sp. 1988 (1%), 1995 (1%), *Rumex* sp. 1988 (4%), 1995 (3%), *Salix silesiaca* 1988 (1%), *Salvia verticillata* 1995 (1%), *Sambucus racemosa* 2002 (1%), *Senecio* juv. 1988 (9%), *Stellaria media* 2002 (1%), *Vicia* sp. 1995 (3%), *Viola riviniana* 1995 (5%), *Viola* sp. 1988 (3%), 1995 (6%), 2002 (5%).

Dobrym przykładem jest kopytnik pospolity *Asarum europaeum*, który na Łazku pokrywa już prawie całą powierzchnię polany, podczas gdy na Ligarkach dopiero wraca od obrzeży lasu, zwiększając w kolejnych okresach badawczych swój udział (ryc. 6). Inny gatunek leśny, kłosownica leśna *Brachypodium sylvaticum*, opanowała większą część polany Łazek i systematycznie zwiększała swój udział w kolejnych latach, podczas gdy na polanie Ligarki w ogóle nie zanotowano jej obecności (ryc. 7). Bardzo podobny obraz uzyskano analizując frekwencję i zasięg turzycy leśnej *Carex sylvatica* (ryc. 8)

*Acer pseudoplatanus*

Ryc. 4. Rozmieszczenie i pokrycie *Acer pseudoplatanus* na polanach Łazek Niżni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objaśnienia: a – powierzchnia próbną; pokrycie gatunku na powierzchni próbnej – b: < 1%, c: 1-25%, d: 25-75%, e: 75-100%.

Fig. 4. Distribution and coverage of *Acer pseudoplatanus* in Łazek Niżni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations: a – sample plot; coverage of species in a given sample plot – b: < 1%, c: 1-25%, d: 25-75%, e: 75-100%



Ryc. 5. Rozmieszczenie i pokrycie *Abies alba* na polanach Łazek Nizni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objaśnienia jak pod ryciną 4.

Fig. 5. Distribution and coverage of *Abies alba* in Łazek Nizni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

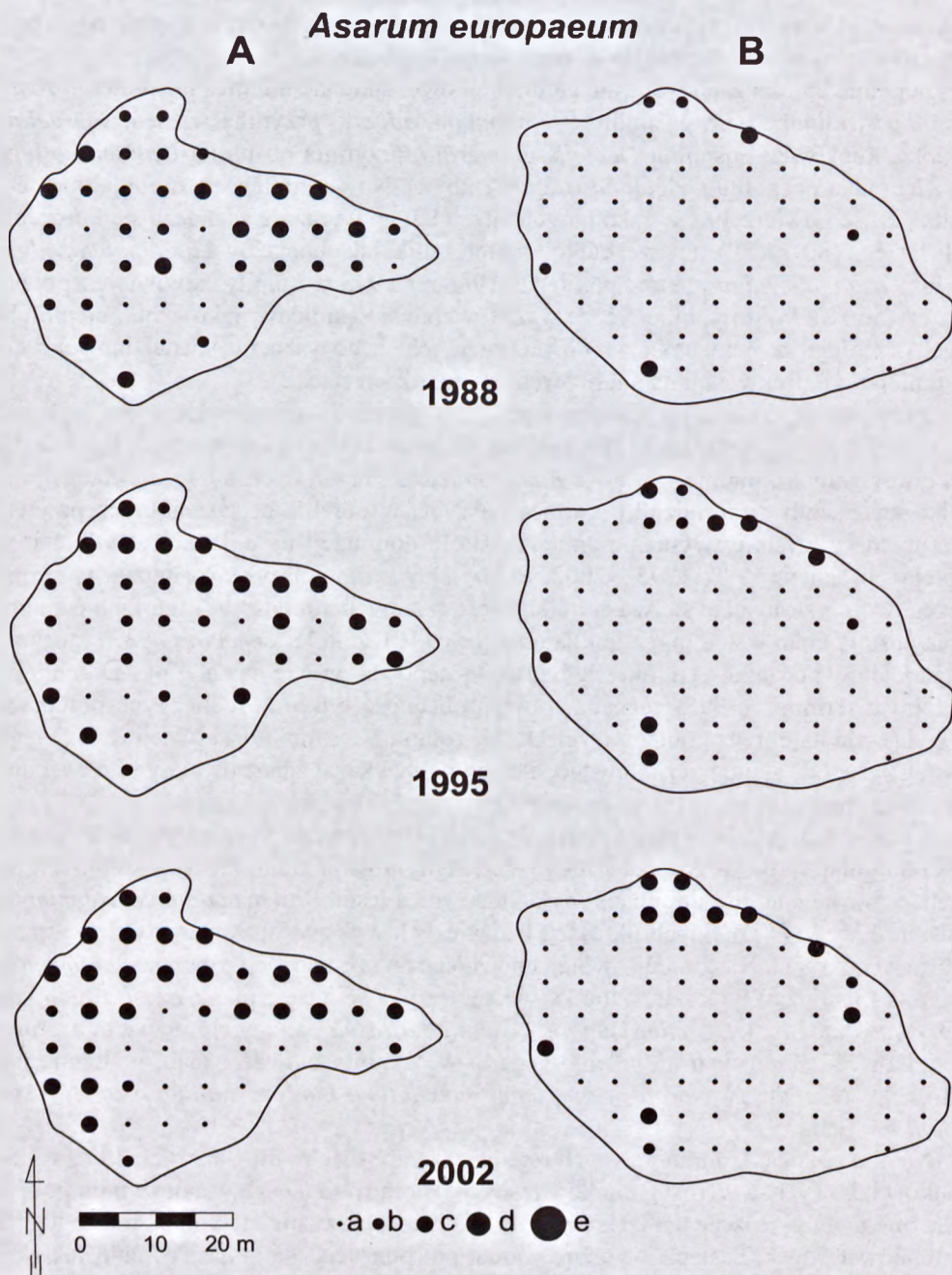
i jarzmianki większej *Astrantia major* (tab. 2). Tylko nieliczne gatunki leśne występują z podobnie wysoką frekwencją na obu polanach (tab. 2).

Zupełnie inaczej zachowują się gatunki łąkowe, takie jak mietlica pospolita *Agrostis capillaris*, klinopodium pospolite *Clinopodium vulgare*, przytulia wiosenna *Cruciata glabra*, kupkówka pospolita *Dactylis glomerata*, przytulia pospolita *Galium mollugo* czy lebidodka pospolita *Origanum vulgare* (tab. 2). Na obu polanach zajmują one centralną część powierzchni, a w kolejnych latach badań wyraźnie zaznacza się kurczenie ich zasięgu (np. ryc. 9), a nawet całkowity ich zanik, jak chociażby *Clinopodium vulgare* lub *Origanum vulgare*, które pomiędzy 1988 r. a 1995 r. ustąpiły całkowicie z polany Łazek (tab. 2). Warto podkreślić, że wycofywanie się gatunków łąkowych i ciepłolubnych przebiega szybciej na Łazku niż na Ligarkach, na co wskazuje spadek ich pokrycia i zmniejszenie frekwencji na analizowanych poletkach (tab. 2).

Interesująca jest analiza zasięgu i pokrycia gatunków zrębowych, które wykazują znacznie szerszą amplitudę ekologiczną niż pozostałe. Dwa najbardziej typowe dla tej grupy gatunki: malina właściwa *Rubus idaeus* i starzec Fuchsa *Senecio fuchsii*, nie tylko zwiększyły swój udział i wartość pokrycia w obrębie poszczególnych poletek, ale przede wszystkim wyraźnie zmieniły strefę dominacji na polanach. Na Łazku w kolejnych latach: 1988, 1995 i 2002, *Rubus idaeus* zmniejszył swój udział w strefie brzegowej, przesuując się w centralną część polany, natomiast na Ligarkach cała polana została opanowana przez ten gatunek (ryc. 10). Z kolei *Senecio fuchsii*, który na Ligarkach w początkowym okresie badań występował prawie na całej powierzchni, w kolejnym terminie (1995) zaznaczył swoją obecność tylko na nielicznych poletkach – wyłącznie na obrzeżu polany (ryc. 11). W ostatnim terminie obserwacji (2002) jego zasięg wrócił do stanu początkowego, ale gatunek wykazał znacznie niższą frekwencję. Podobne zmiany w tym samym okresie obserwowano na polanie Łazek (tab. 2).

Uwzględniając frekwencję i pokrycie gatunków sporządzono ranking dominantów dla obu polan (tab. 3). Wynika z niego, że jedynym gatunkiem, który w kolejnych latach zachował ciągłość dominacji, była kłosownica leśna *Brachypodium sylvaticum* na polanie Łazek. W kolejnych okresach badawczych wykazał on systematyczny wzrost wartości pokrycia. Nie zmienił swojej, choć nieco dalszej, pozycji również *Galium mollugo* na Ligarkach. Pozostałe gatunki wykazywały dość duże zmiany, część z nich, jak np. *Rubus idaeus*, *Origanum vulgare* i *Centaurea jacea* całkowicie wypadła z grupy gatunków dominujących na polanie Ligarki w ostatnim okresie badań, podobnie jak na Łazku *Dactylis glomerata*, *Hypericum maculatum*, *Galium mollugo* czy *Agrostis capillaris* (tab. 3).

Na obu polanach, mimo pewnych różnic, zaznaczył się spadek pokrycia i liczby gatunków łąkowych, a wzrost gatunków leśnych. Biorąc pod uwagę współczynnik pokrycia, zmiany te są jeszcze bardziej wyraźne. Na Łazku, przy niewielkim wzroście liczby gatunków leśnych, nastąpił wyraźny wzrost ich pokrycia, natomiast gatunki łąkowe, mimo iż w początkowym okresie ich liczba wzrosła, a następnie spadła, w ciągu całego okresu badań wykazywały spadek pokrycia (ryc. 12). Z kolei na Ligarkach w ciągu całego okresu (1988-2002) następował stopniowy wzrost, zarówno liczby, jak i pokrycia gatunków leśnych. Gatunki łąkowe w okresie początkowym (1988-1995) nie wykazały

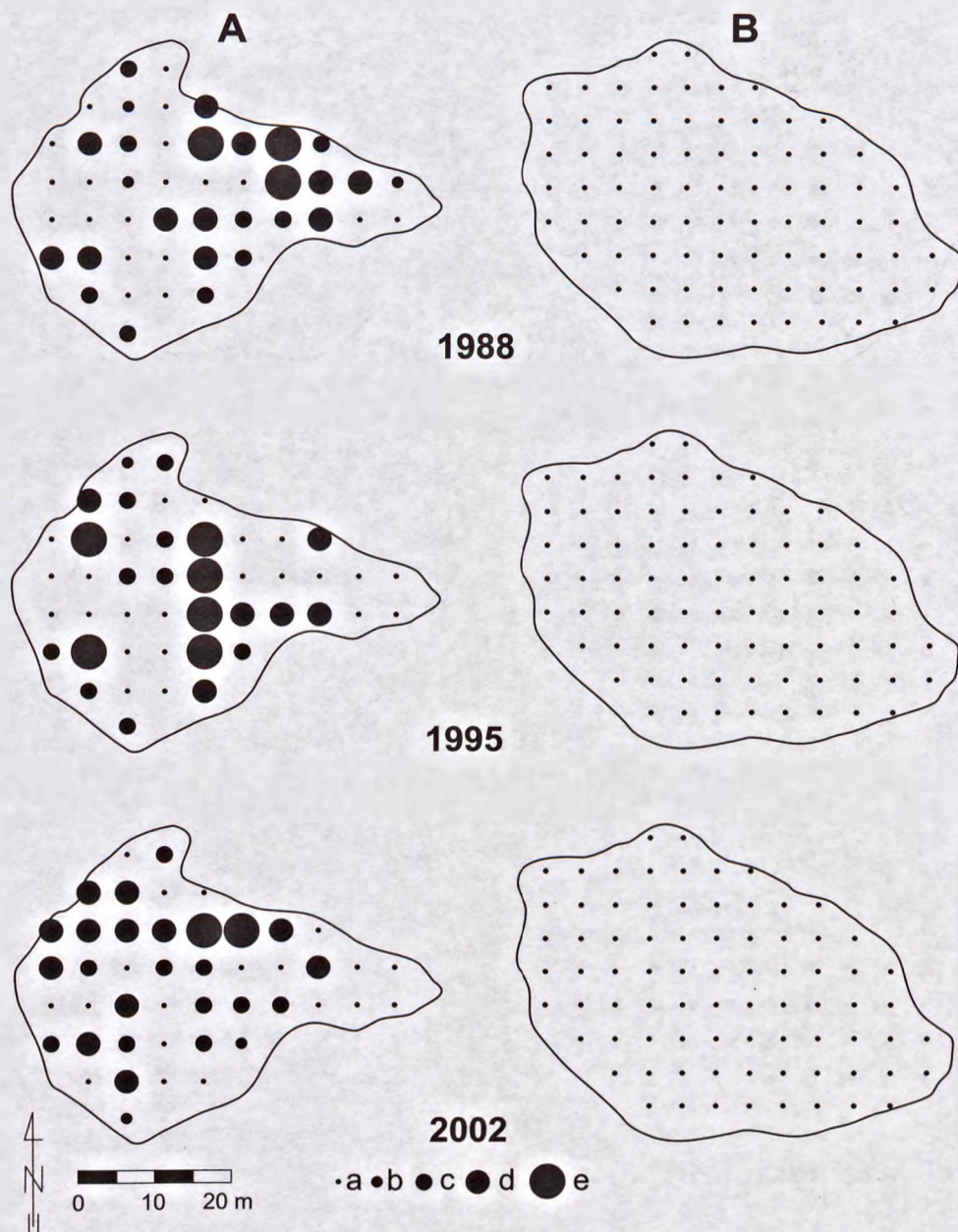


Ryc. 6. Rozmieszczenie i pokrycie *Asarum europaeum* na polanach Łazek Niżni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objasnienia jak pod ryciną 4.

Fig. 6. Distribution and coverage of *Asarum europaeum* in Łazek Niżni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

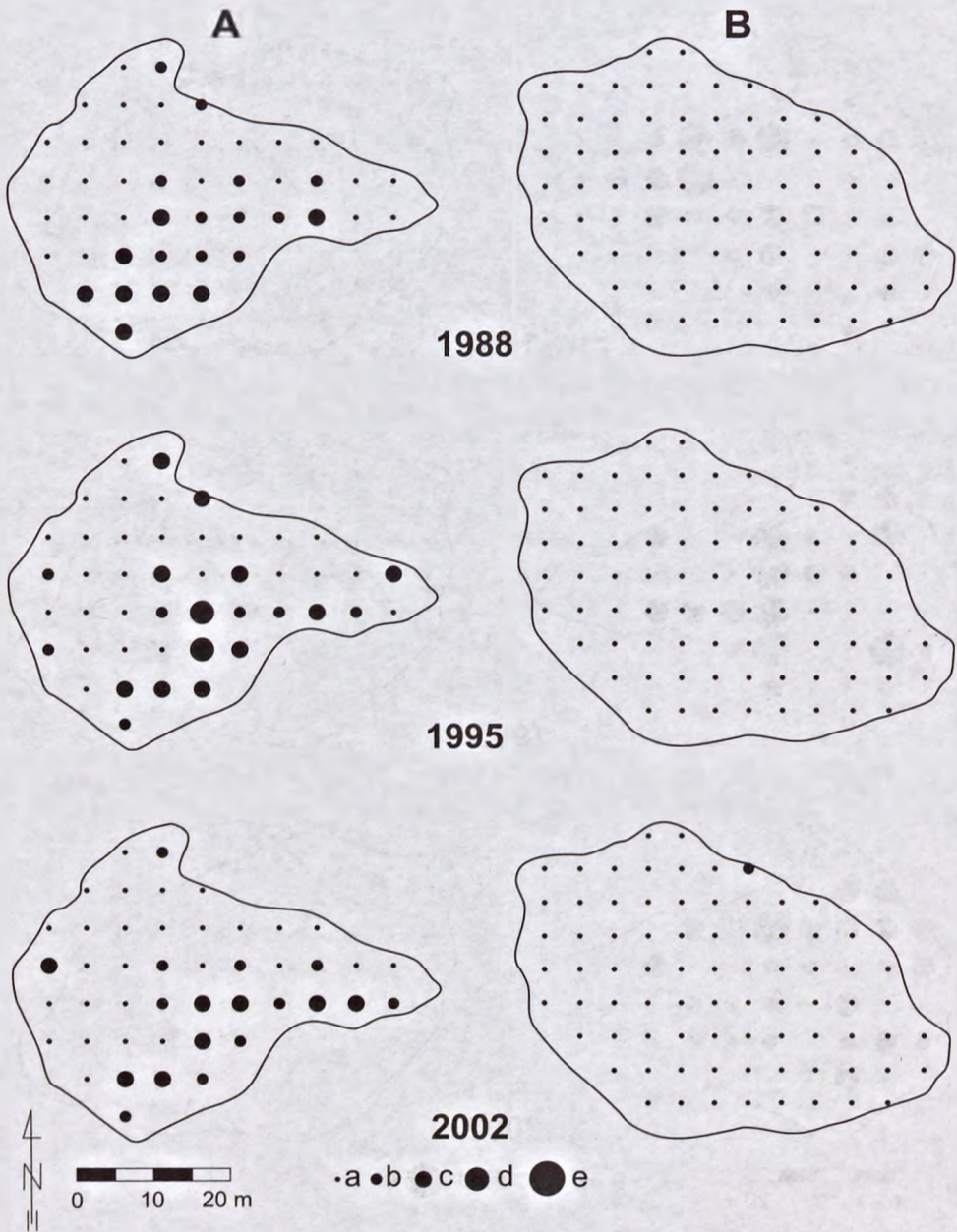


## *Brachypodium sylvaticum*

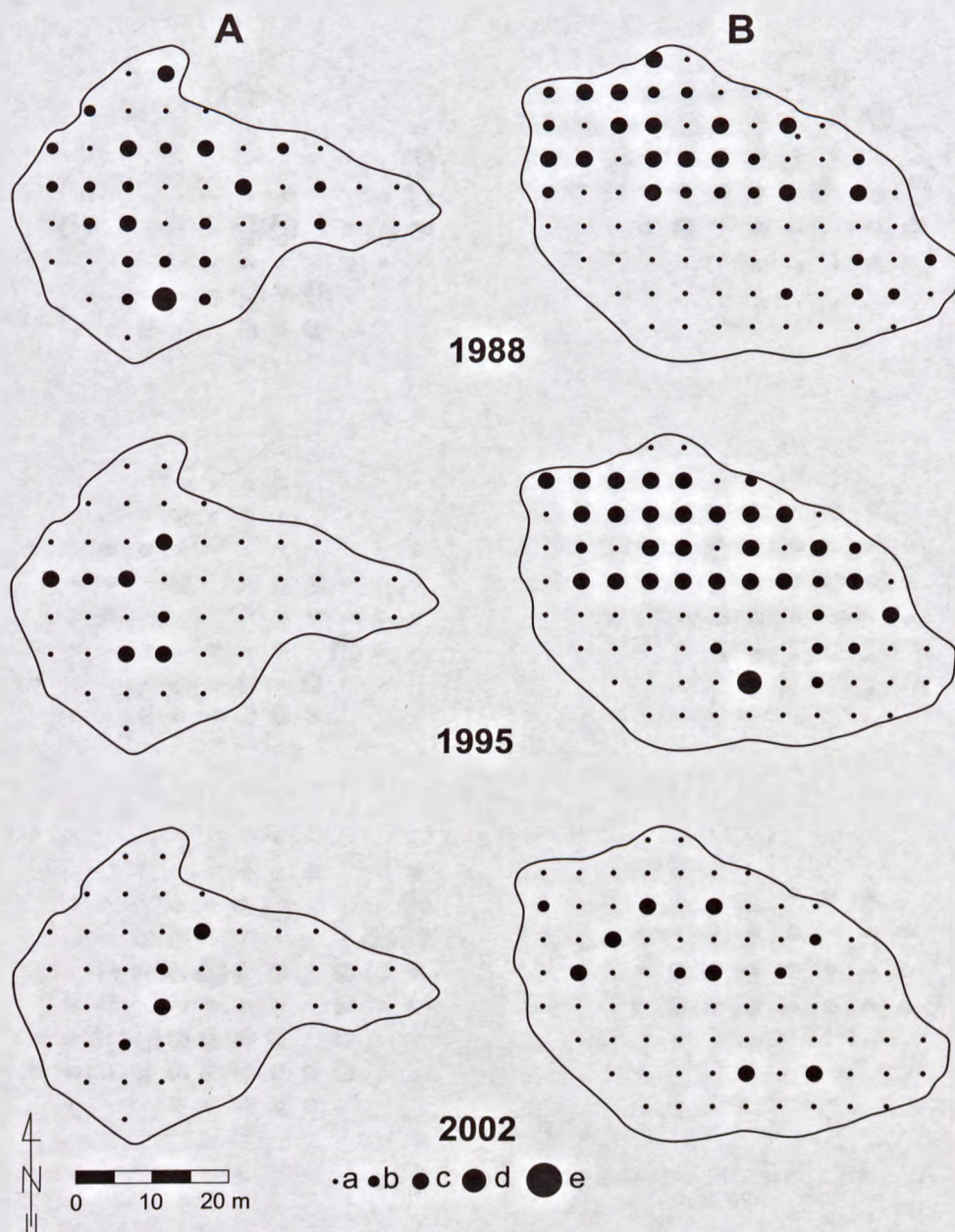


Ryc. 7. Rozmieszczenie i pokrycie *Brachypodium sylvaticum* na polanach Łazek Nizni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objaśnienia jak pod ryciną 4.

Fig. 7. Distribution and coverage of *Brachypodium sylvaticum* in Łazek Nizni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

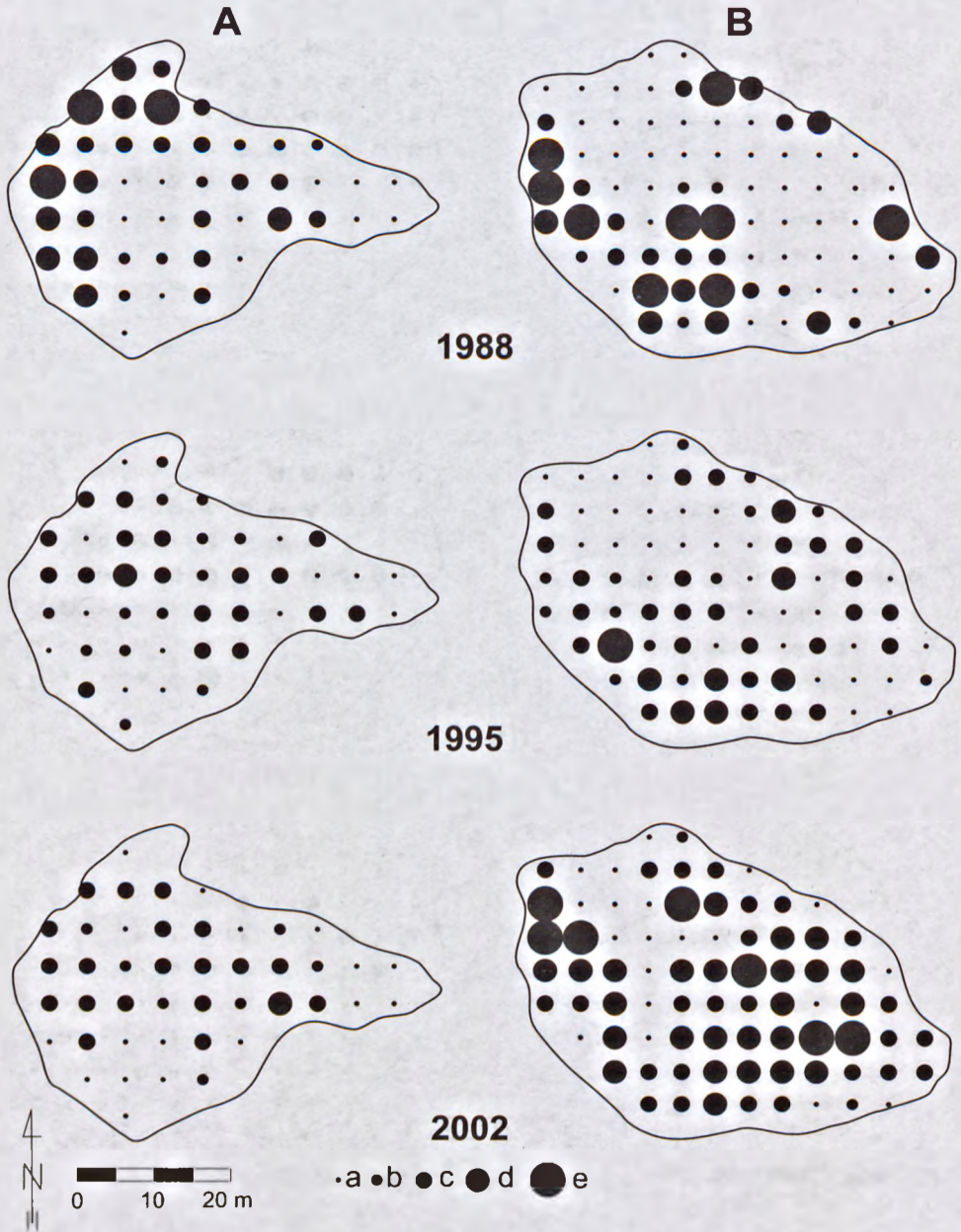
*Carex sylvatica*

Ryc. 8. Rozmieszczenie i pokrycie *Carex sylvatica* na polanach Łazek Niżni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objasnienia jak pod ryciną 4.  
 Fig. 8. Distribution and coverage of *Carex sylvatica* in Łazek Niżni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

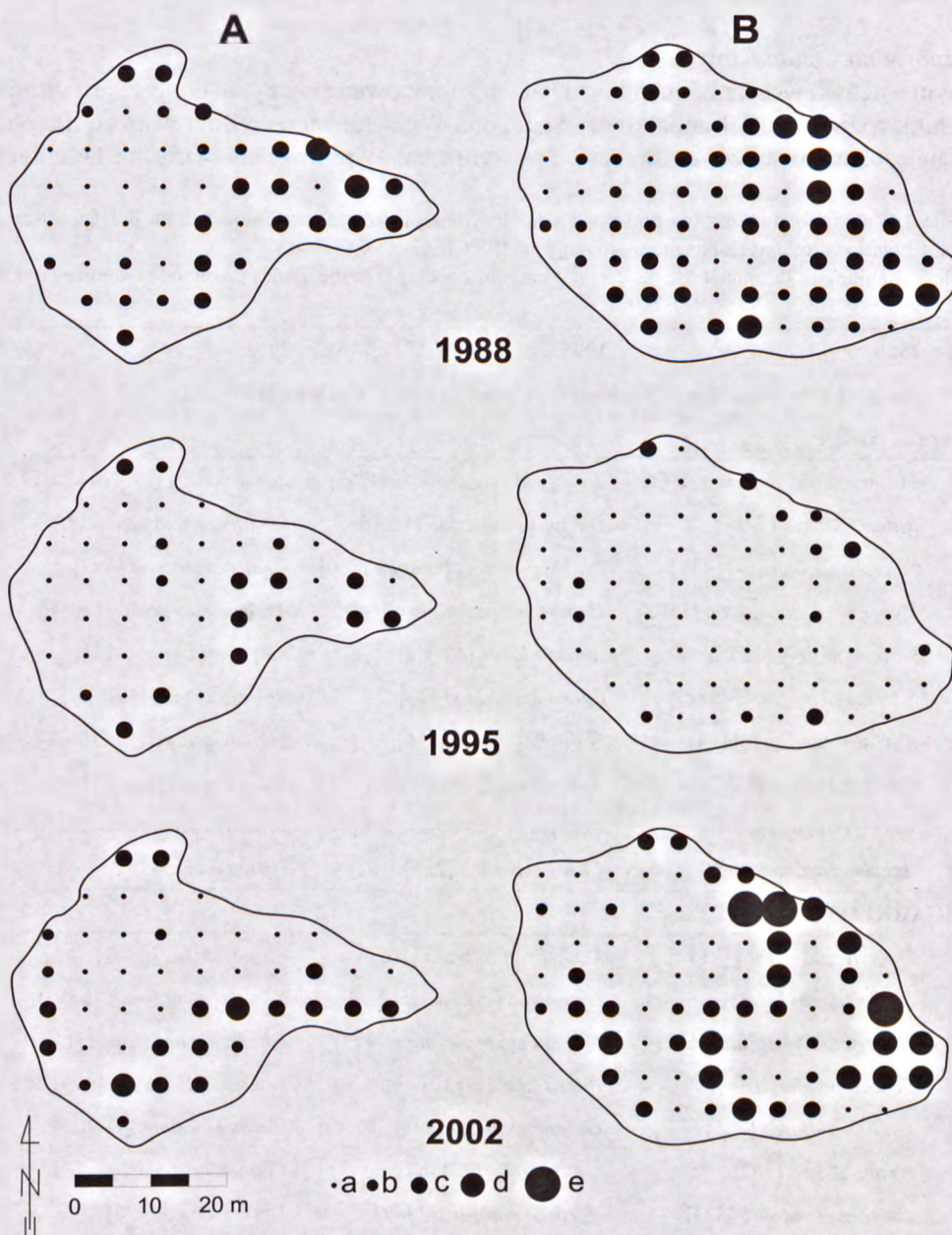
*Agrostis capillaris*

Ryc. 9. Rozmieszczenie i pokrycie *Agrostis capillaris* na polanach Łazek Niżni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objaśnienia jak pod ryciną 4.

Fig. 9. Distribution and coverage of *Agrostis capillaris* in Łazek Niżni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

*Rubus idaeus*

Ryc. 10. Rozmieszczenie i pokrycie *Rubus idaeus* na polanach Łazek Niżni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objaśnienia jak pod ryciną 4.  
 Fig. 10. Distribution and coverage of *Rubus idaeus* in Łazek Niżni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

*Senecio fuchsii*

Ryc. 11. Rozmieszczenie i pokrycie *Senecio fuchsii* na polanach Łazek Niżni (A) i Ligarki (B) w kolejnych latach zbioru danych. Objaśnienia jak pod ryciną 4.

Fig. 11. Distribution and coverage of *Senecio fuchsii* in Łazek Niżni (A) and Ligarki (B) in consecutive censuses. Explanations like in figure 4.

wyraźnych zmian w liczbie, jednak zaznaczył się spadek ich pokrycia, a w kolejnym okresie (1995-2002), przy spadku ich liczby, pokrycie pozostało bez zmian (ryc. 13).

### Różnorodność gatunkowa

Innym ważnym wskaźnikiem pozwalającym zobrazować zmiany roślinności jest współczynnik różnorodności gatunkowej Shannona-Wienera. Jego średnia wartość dla obu polan jest bardzo zbliżona, ale różnice są wyraźne przy porównaniu danych z kolejnych

Tabela 3. Ranking gatunków (na podstawie współczynnika pokrycia) dominujących na polanach Łazek Niżni i Ligarki w kolejnych latach zbioru danych (1988-1995-2002)

Table 3. Ranking of dominant species (on the basis of coverage) in the glades Łazek Niżni and Ligarki in consecutive censuses (1988-1995-2002)

Nr No	1988 Gatunek – Species [Wp – Współczynnik pokrycia – Cover coefficient]	1995	2002
<b>LAZEK NIŻNI</b>			
1	<i>Brachypodium sylvaticum</i> [1964]	<i>Brachypodium sylvaticum</i> [1796]	<i>Brachypodium sylvaticum</i> [2019]
2	<i>Rubus idaeus</i> [1791]	<i>Dactylis glomerata</i> [1439]	<i>Stellaria nemorum</i> [538]
3	<i>Dactylis glomerata</i> [1439]	<i>Brachypodium pinnatum</i> [800]	<i>Oxalis acetosella</i> [493]
4	<i>Hypericum maculatum</i> [1302]	<i>Hypericum maculatum</i> [649]	<i>Asarum europaeum</i> [494]
5	<i>Galium mollugo</i> [576]	<i>Rubus idaeus</i> [481]	<i>Salvia glutinosa</i> [472]
6	<i>Senecio nemorensis</i> [532]	<i>Salvia glutinosa</i> [423]	<i>Rubus idaeus</i> [469]
7	<i>Agrostis capillaris</i> [194]	<i>Galium mollugo</i> [376]	<i>Mercurialis perennis</i> [462]
8	<i>Carex sylvatica</i> [183]	<i>Asarum europaeum</i> [356]	<i>Senecio nemorensis</i> [459]
9	<i>Urtica dioica</i> [179]	<i>Acer pseudoplatanus</i> [236]	<i>Brachypodium pinnatum</i> [400]
10	<i>Asarum europaeum</i> [177]	<i>Carex sylvatica</i> [286]	<i>Urtica dioica</i> [302]
<b>LIGARKI</b>			
1	<i>Dactylis glomerata</i> [2144]	<i>Dactylis glomerata</i> [1025]	<i>Rubus idaeus</i> [2729]
2	<i>Rubus idaeus</i> [1693]	<i>Glechoma hederacea</i> [986]	<i>Senecio nemorensis</i> [1383]
3	<i>Hypericum maculatum</i> [1034]	<i>Hypericum maculatum</i> [913]	<i>Glechoma hederacea</i> [1357]
4	<i>Senecio nemorensis</i> [799]	<i>Rubus idaeus</i> [810]	<i>Dactylis glomerata</i> [979]
5	<i>Galium mollugo</i> [795]	<i>Galium mollugo</i> [494]	<i>Galium mollugo</i> [849]
6	<i>Urtica dioica</i> [563]	<i>Galium aparine</i> [368]	<i>Euphorbia cyparissias</i> [518]
7	<i>Origanum vulgare</i> [523]	<i>Agrostis capillaris</i> [347]	<i>Urtica dioica</i> [480]
8	<i>Glechoma hederacea</i> [483]	<i>Urtica dioica</i> [346]	<i>Salvia glutinosa</i> [447]
9	<i>Salvia glutinosa</i> [365]	<i>Euphorbia cyparissias</i> [183]	<i>Hypericum maculatum</i> [421]
10	<i>Centaurea jacea</i> [351]	<i>Salvia glutinosa</i> [152]	<i>Stachys alpina</i> [359]

terminów obserwacji. Na Ligarkach od 1988 r. średnia wartość wskaźnika wzrastała od 2,01 poprzez 2,39 w 1995 r. do 2,56 w 2002 r., podczas gdy na Łazku w pierwszym okresie nastąpił wzrost jego wartości, a potem spadek (odpowiednio: 2,13; 2,46; 2,38). Dokonując szczegółowej analizy przestrzennej wszystkich poletek, zauważyć można, że współczynnik różnorodności gatunkowej na Łazku w początkowym okresie (1988) osiągał najwyższą wartość na poletkach znajdujących się w strefie ekotonalnej, a w kolejnym terminie (1995) nastąpił wzrost jego wartości również na poletkach znajdujących się w części centralnej polany (ryc. 14). Na Ligarkach wartość współczynnika systematycznie wzrastała na wszystkich poletkach – najpierw w strefie ekotonu, a następnie w tej części polany, na której najdłużej utrzymywały się gatunki typowo łąkowe.

#### *Stosunki syntaksonomiczne i dynamika wyróżnionych grup gatunków*

Gatunki występujące na obu polanach przypisano do 21 klas fitosocjologicznych wg Zarzyckiego i in. (2002). Największy udział w runi na badanych polanach mają gatunki leśne należące do klasy *Quercus-Fagetea*, nitrofilnych zbiorowisk zrębowych *Epilobietea angustifolii*, *Betulo-Adenostyletea* i zbiorowisk łąkowych z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* (ryc. 15-16). Pozostałe gatunki rozproszone w kilku innych klasach nie mają większego znaczenia, choć w ostatnim terminie (2002) swój udział zaznaczyły gatunki z klasy *Stellarietea mediae* i *Artemisietea vulgaris*. Proporcje pomiędzy głównymi grupami są wyraźne dla każdej z polan, a w miarę postępującej sukcesji dostrzec można, że zmiany mają charakter kierunkowy. Wyjątek stanowi grupa gatunków z klasy *Epilobietea angustifolii*, której wyraźne zachwianie trendu zauważalne jest na obu polanach.

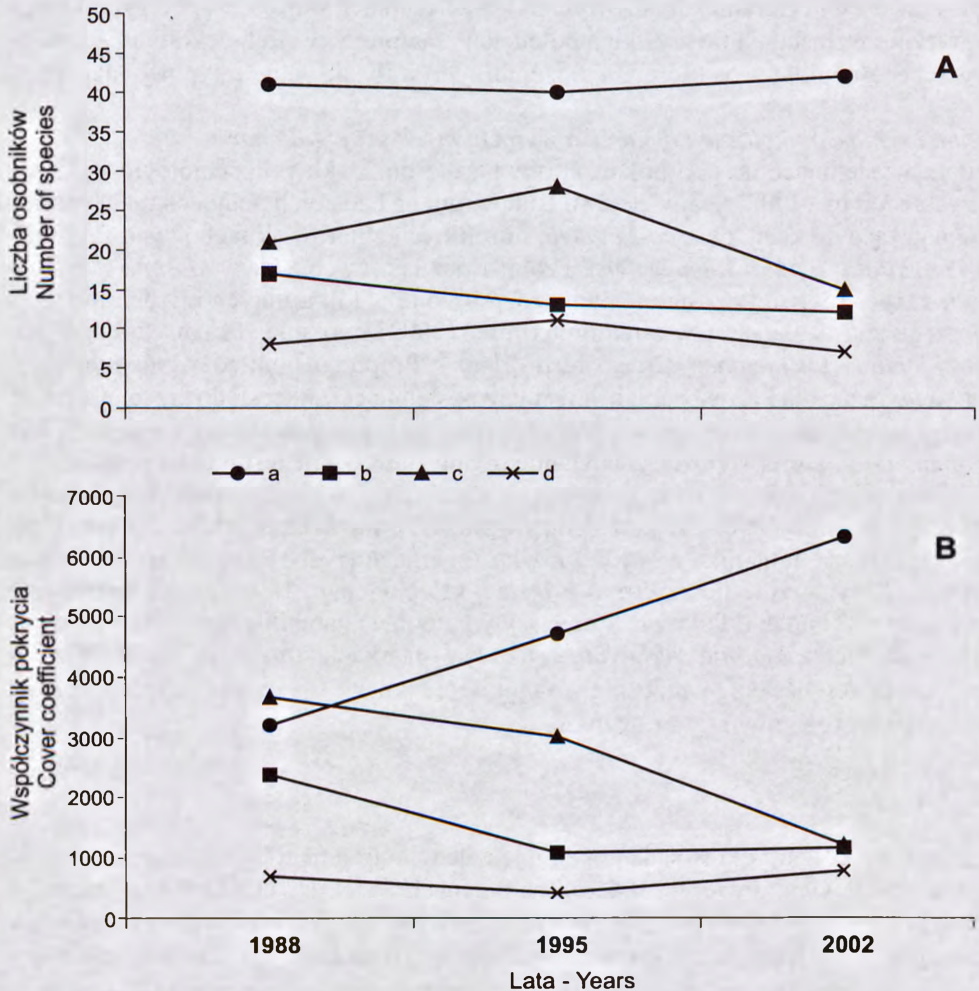
W celu prześledzenia zmian ilościowych zachodzących na polanach posłużono się współczynnikiem pokrycia. Z jego analizy wynika, że wyróżnione grupy gatunków cechują się wyższą dynamiką na Łazku niż na Ligarkach (ryc. 15 B i 16 B). Dominują tutaj gatunki typowo leśne z *Quercus-Fagetea*, które w ciągu 14 lat ponad dwukrotnie zwiększyły swój udział. Pokrycie zmniejszyły natomiast gatunki zbiorowisk łąkowych i pastwiskowych z *Molinio-Arrhenatheretea*. Na Ligarkach zmiany, mimo iż mają podobny charakter, następują znacznie wolniej. Obie polany różni tempo tych procesów – na Łazku jest ono dwukrotnie szybsze.

#### **Dyskusja**

Analizowany 14-letni okres badań obejmuje zaledwie fragment łańcucha przemian zachodzących w wyniku wtórnej sukcesji na polanach Łazek Niżni i Ligarki. Zmiany w badanym okresie polegały na ustępowaniu gatunków łąkowych i coraz szybszym napływie gatunków leśnych. Ze szczegółowo zebranych danych wynika, że odbywający się na obu polanach proces nie odpowiada w pełni żadnemu ze znanych modeli sukcesji (Brzeziecki 1990). Nie jest to model klasyczny, gdyż na łąkach i wokół nich brak typowych gatunków pionierskich, które modyfikując środowisko ułatwiałyby wkraczanie postpionierom, a te z kolei driadom. Gatunki pionierskie, o bardzo małych nasionach, gdyby nawet występowały w najbliższym otoczeniu badanych polan, miałyby nikłe szanse w konkurencji z bujną roślinnością łąk pienińskich. Na polanie Łazek Niżni i Ligarki wśród gatunków drzewiastych, dominuje nalot jaworu oraz jodły. Z wcześniej-

szych badań dotyczących gatunków drzewiastych wynika, że najliczniej występującymi gatunkami była leszczyna i jawor (Bodziarczyk i in. 1999).

W procesie zarastania łąk, duże znaczenie odgrywa moment zaprzestania ich użytkowania (Kinasz 1976). Jeśli zbiegnie się on w czasie z rokiem nasiennym jakiegoś gatunku i korzystnymi dla niego warunkami, przebieg sukcesji może być zupełnie nietypowy. Przykładem jest ekspansja świerka we wcześniejszej fazie zarastania polany

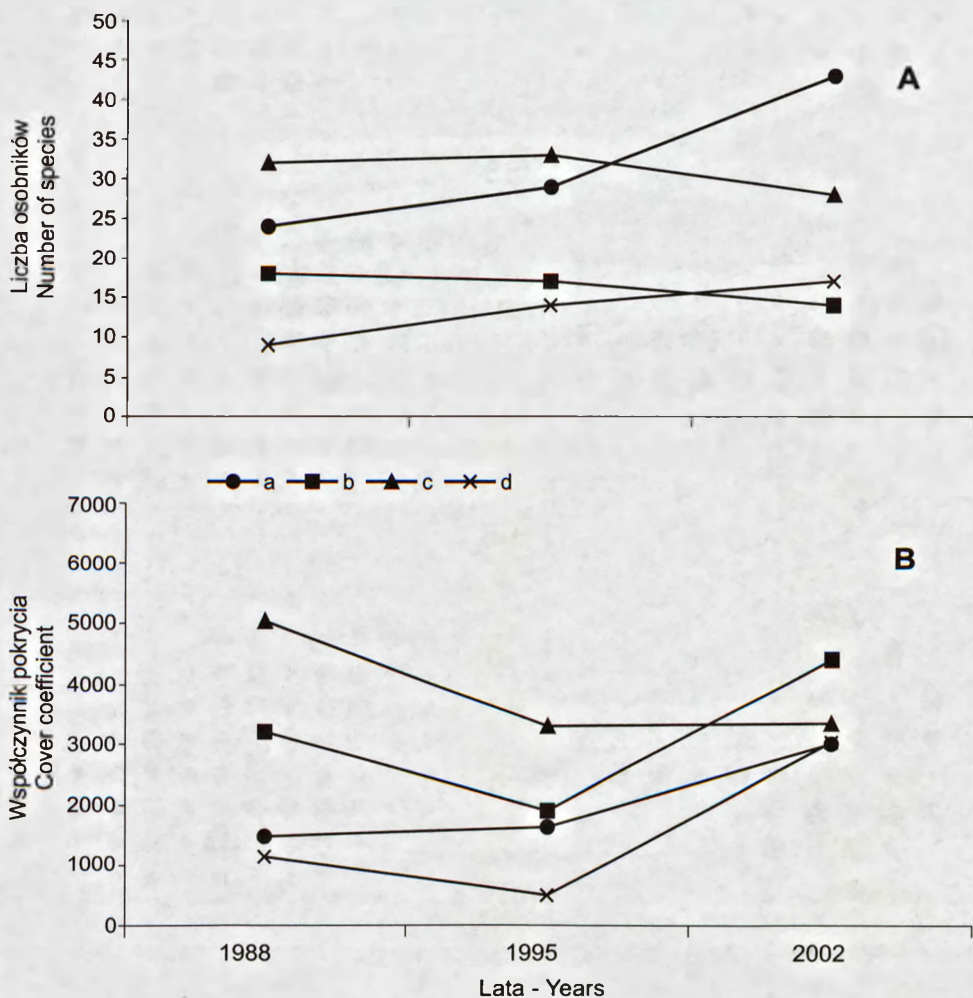


Ryc. 12. Zmiany liczby gatunków (A) i współczynnika pokrycia (B) wyróżnionych grup gatunków na polanie Łazek Niżni. Objaśnienia: a – gatunki leśne, b – gatunki leśno-łąkowe, c – gatunki łąkowe, d – inne.

Fig. 12. Changes in number (A) and in indices of coverage (B) for selected groups of plant species in Łazek Niżni glade. Explanations: a – forest plants, b – species occurring both in meadows and in forests, c – typical meadow plants, d – other plants.



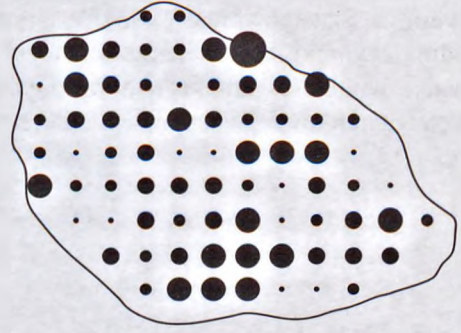
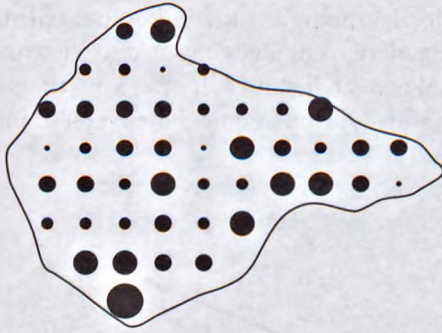
Łazek Niżni (Bartoszek i in. 1990) lub graba i tarniny na innych polanach pienińskich (Kuchnicka 1998). Przykłady te są zgodne z indywidualistyczną koncepcją Gleasona (1926, za Szwagrzykiem 1995). W myśl tej teorii, o tempie i kierunku sukcesji decydują czynniki o charakterze losowym i mechanizmy populacyjne, jak rozsiewanie nasion, witalność gatunku w określonych warunkach siedliskowych oraz konkurencja międzygatunkowa. Ważnym czynnikiem oddziałującym pośrednio na przebieg suk-



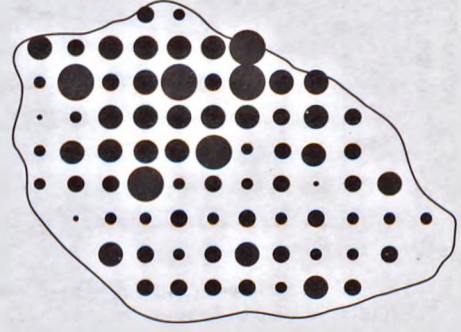
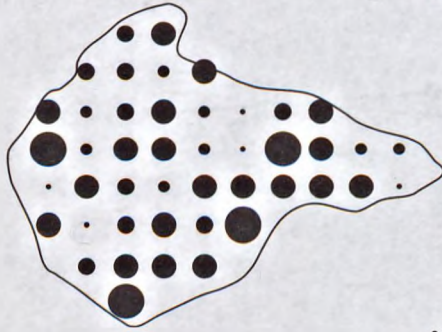
Ryc. 13. Zmiany liczby gatunków (A) i współczynnika pokrycia (B) wyróżnionych grup gatunków na polanie Ligarki. Objasnienia: a – gatunki leśne, b – gatunki leśno-łąkowe, c – gatunki łąkowe, d – inne.  
 Fig. 13. Changes in number (A) and in indices of coverage (B) for the selected groups of plant species in Ligarki glade. Explanations: a – forest plants, b – species occurring both in meadows and in forests, c – typical meadow plants, d – other plants.

## Polana Łazek Niżni

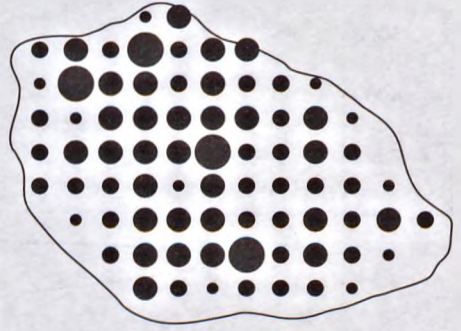
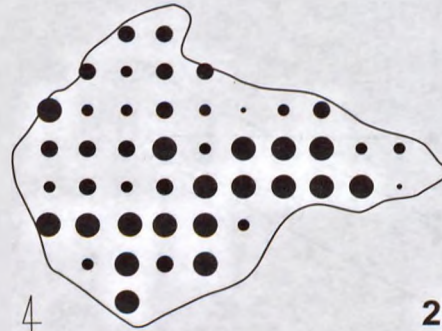
## Polana Ligarki



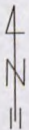
1988



1995



2002



0 10 20 m

• a • b • c • d • e

Ryc. 14. Zmiany współczynnika różnorodności gatunkowej Shannona-Wienera na polanach Łazek Niżni i Ligarki. Objaśnienia: wartość współczynnika Shannona-Wienera – a: 0,3-1,34, b: 1,35-2,00, c: 2,01-2,65, d: 2,66-3,30, e: 3,31-3,70.

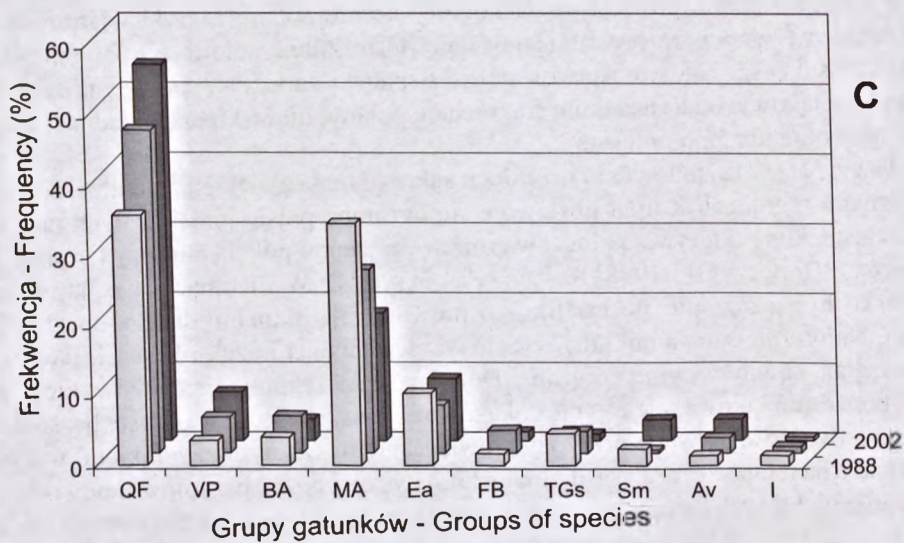
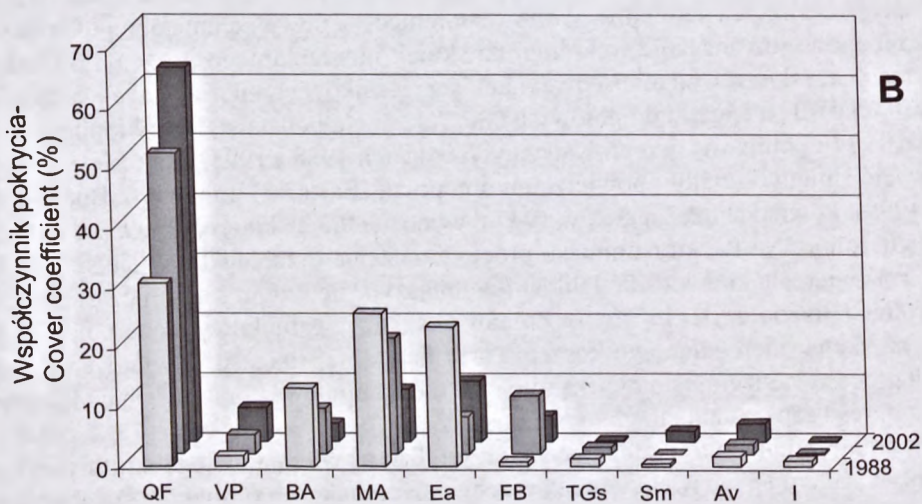
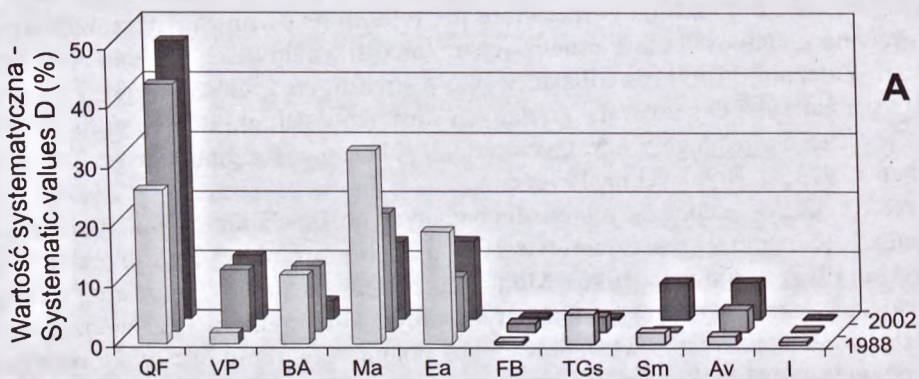
Fig. 14. Changes of the Shannon-Wiener coefficient of species diversity in Ligarki and Łazek Niżni glades. Explanations: value of Shannon-Wiener index – a: 0.3-1.34; b: 1.35-2.00; c: 2.01-2.65; d: 2.66-3.30, e: 3.31-3.70.

cesji są warunki mikroklimatyczne, które nie tylko mogą wpływać na zróżnicowanie przestrzenne gatunków oraz kierunek ich rozprzestrzeniania się, ale także na tempo sukcesji. Zależnie od mikrosiedliska, walkę o przestrzeń życiową wygrywają różne, ale zawsze najlepiej dostosowane do danych warunków gatunki lub ich grupy. Założenie to jest częścią jednego z nowszych modeli sukcesji stworzonego przez Drury'ego i Nisbeta (1973, za Brzezieckim 1990).

Część procesów zachodzących na obu badanych polanach odpowiada modelowi harmonowania – jednemu z trzech teoretycznych modeli sformułowanych przez Connella i Slatyera (1977, za Falińską 1996). Model ten zakłada, że gatunki wcześniej występujące stawiają opór nowym kolonistom, a tym samym konkurentom. O zachodzeniu tego procesu świadczy pośrednio występowanie na polanie Ligarki miejsc, w których rosną prawie wyłącznie gatunki łąkowe i ciepłolubne, opierające się w ciągu kilkudziesięciu lat napływowi innych gatunków. Warto wspomnieć, że powierzchnia obu polan zaczęła się zmniejszać już znacznie wcześniej na skutek nieregularnego koszenia. Z ustnych informacji uzyskanych od miejscowej ludności i leśników wynika, że Łazek koszono do początku lat 70., a Ligarki do połowy lat 80. XX w. Na podstawie mapy topograficznej z roku 1937 i pomiarów przeprowadzonych w latach 1988 i 1995, udało się częściowo uchwycić zmiany kształtu i powierzchni obu polan (Bartoszek i in. 1990, Bodziarczyk i in. 1999). Powierzchnia Ligarek w 1937 r. wynosiła 0,3 ha i do roku 1995 zmniejszyła się dwukrotnie. Na Łazku natomiast, proces zarastania przebiegał o wiele szybciej; w 1937 r. powierzchnia wynosiła 0,98 ha i zmniejszyła się w tym samym czasie dziesięciokrotnie (Bodziarczyk i in. 1999). Zmiany w składzie gatunkowym obu polan zachodziły na skutek nieregularnego koszenia oraz naturalnej sukcesji. Stwierdzenie, który z tych procesów odegrał istotniejszą rolę jest trudne, ponieważ brak rzetelnej dokumentacji z okresu zaprzestania użytkowania obu polan.

Naturalne zaburzenia występujące w przyrodzie wywierają niejednokrotnie znaczący wpływ na tempo, a nawet kierunek przebiegającej sukcesji (Oliver 1981). Pomiędzy 1988 a 1995 rokiem, powstał po zachodniej stronie polany Ligarki wiatrołom, który miał znaczny wpływ na przesunięcie ściany lasu. Zaburzenie to nie zmieniło jednak kierunku sukcesji. Nadal obserwowany jest spadek wartości współczynnika pokrycia gatunków łąkowych na sąsiednim fragmencie polany; niewykluczone jednak, że nastąpiło spowolnienie tego procesu.

Ważną rolę w kształtowaniu przebiegu sukcesji mają zwierzęta. Od dłuższego czasu w różnych regionach Karpat obserwuje się ogromną presję jeleniowatych na gatunki drzewiaste, które odgrywają kluczową rolę w zarastaniu polan (Jamrozy i Tomek 1996, Jamrozy i Brewczyński 1998, Szwagrzyk i in. 2004). W Pieninach w ostatnim czasie zjawisko to szczególnie się nasiliło, co potwierdzają aktualne dane z obu badanych polan. Najważniejsze gatunki drzewiaste wkraczające na Łazek i Ligarki: jawor, jodła i leszczyna, są intensywnie zgryzane. Dotyczy to szczególnie osobników, które wystają ponad ruń łąkową, ale również okazów mniejszych, które w okresie bezśnieżnych zim są łatwo wyszukiwane przez jeleniowate. Innym ważnym czynnikiem, wpływającym także na tempo sukcesji są anomalie klimatyczne; późne przymrozki powodują wymarzenie niektórych gatunków i rozluźnienie runi łąkowej, co z kolei ułatwia wkracza-



nie nowym kolonizatorom. Obszernie na ten temat pisze Faliński (1998). Niewątpliwie warunki mikroklimatyczne, mimo że odgrywają rolę pośrednią w przebiegu sukcesji, mogą w pewien sposób wpływać na zróżnicowanie przestrzenne gatunków oraz kierunek i tempo ich rozprzestrzeniania się. Pokazują to również wyniki analizy przestrzennej wybranych gatunków na polanie Łazek i Ligarki. Na obu polanach istnieje wyraźna zależność rozmieszczenia gatunków względem stron świata i odległości od ściany lasu. Północna część obu polan, eksponowana na południe, otrzymuje najwięcej światła, co ma bezpośredni wpływ na liczniejsze w tej strefie występowanie gatunków łąkowych i ciepłolubnych, jak *Agrostis capillaris*, *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare* czy *Trifolium medium*, niż w pozostałych jej częściach. Część południowa i wschodnia, jako najdłużej zacienione, są wilgotniejsze i bardziej chłodne, co sprzyja wkraczaniu gatunków leśnych, m.in. takich jak *Cardamine flexuosa* czy *Carex sylvatica*. Wraz ze wzrostem odległości od ściany lasu zaznacza się spadek jej oddziaływania, co szczególnie dobrze obrazuje rozmieszczenie nalotu jodły i jaworu, zwłaszcza na Ligarkach, które są aktualnie znacznie większą polaną niż Łazek.

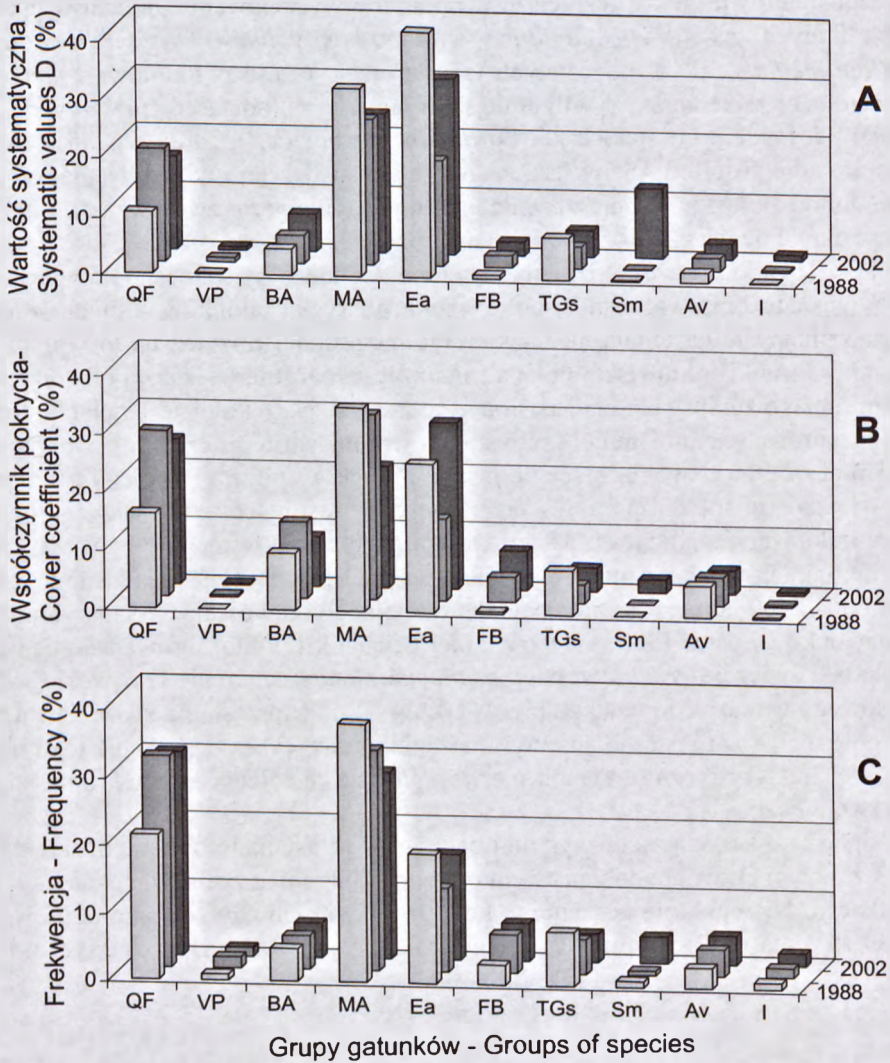
Polany Ligarki i Łazek Niżni różni tempo zachodzącej sukcesji. Potwierdzają to zmiany zasięgu oraz wartości współczynnika pokrycia gatunków leśnych. Znacznie szybciej zmiany te następują na Łazku. Być może mają również na to wpływ nieco odmienne warunki środowiska. Polana Ligarki jest znacznie większa, położona na niewielkim spłaszczeniu i bardziej nasłoneczniona. Łazek z kolei jest polaną stokową, o większym nachyleniu i mniej korzystnych warunkach termicznych – wpływ zacienienia przez drzewa tworzące ścianę lasu jest większy niż na Ligarkach. Małe polany łatwiej są zasilane diasporami z otaczających je lasów, co w konsekwencji ułatwia szybką kolonizację roślinności leśnej. Odwrotna sytuacja występuje wówczas, gdy w dużych kompleksach łąk istnieją niewielkie wyspy leśne. Regeneracja lasu może trwać nawet ponad 100 lat i często nie dochodzi do pełnego odtworzenia składu gatunkowego (Dzwonko i Loster 1988, 1989). Z kolei Michalik (1990b), prowadząc badania w zespole łąki świeżej *Arrhenatheretum medioeuropaeum* na terenie Ojcowskiego Parku Narodowego wykazał, że w ciągu pierwszych 4 lat od zaprzestania koszenia zachodzą w zespole najbardziej istotne zmiany – następuje największa degradacja tego układu; gatunki charakterystyczne w ciągu pierwszego dziesięciolecia aż trzykrotnie zmniejszyły swoją liczbę.

W oparciu o dotychczasowe wyniki badań nad zarastaniem obu pienińskich polan, można z dużym prawdopodobieństwem odtworzyć przebieg zachodzącej na nich wtórnej sukcesji. Nieregularne koszenie w końcowej fazie ich użytkowania doprowadziło do zagęszczenia runi i nadmiernego nagromadzenia nekromasy, co praktycznie unie-

Ryc. 15. Rozkład wartości systematycznej (A), współczynnika pokrycia (B) i frekwencji gatunków (C) w wyróżnionych syntaksonomicznych grupach gatunków na polanie Łazek Niżni. Objasnienia: QF – *Quercus-Fagetea*, VP – *Vaccinio-Piceetea*, BA – *Betulo-Adenostyletea*, MA – *Molinio-Arrhenatheretea*, Ea – *Epilobietea angustifolii*, FB – *Festuco-Brometea*, TGs – *Trifolio-Geranietea sanguinei*, Sm – *Stellarietea mediae*, Av – *Artemisietea vulgaris*, I – inne (others).

Fig. 15. Distribution of systematic value (A), coefficient of coverage (B), and species frequency (C) in different groups of herbaceous plant species in Łazek Niżni glade. Explanations as above.

możliwość kiełkowania i wzrost pionierskim gatunkom drzewiastym; z procesu sukcesji wypada jedno z podstawowych ogniw. W warunkach pienińskich kluczową rolę w zarastaniu polan odgrywają gatunki postpionierskie, wśród których dominuje jawor. Wkraczanie większości gatunków leśnych odbywa się pod osłoną ściany lasu, a sukcesja zachodzi niemal wyłącznie poprzez poszerzanie okrajka. Gatunki łąkowe występują najliczniej w centralnej części polan; leśne tworzą najbardziej zewnętrzny pierścień



Ryc. 16. Rozkład wartości systematycznej (A), współczynnika pokrycia (B) i frekwencji gatunków (C) w wyróżnionych syntaksonomicznych grupach gatunków na polanie Ligarki. Objaśnienia jak pod ryciną 15.  
 Fig. 16. Distribution of systematic value (A), coefficient of coverage (B), and species frequency (C) in different groups of herbaceous plant species in Ligarki glade. Explanations like in figure 15.

poszerzający się stopniowo wzdłuż ściany lasu, a gatunki zrębowe zajmują największy obszar polany i występują nieschematycznie. Daje to charakterystyczne strefowy układ roślinności. Należy się spodziewać, że nadal sukcesywnie będzie następowało zmniejszanie się powierzchni polan, co z czasem doprowadzi do znacznego ograniczenia dostępu światła i zwiększenia wilgotności. Następstwem tych zmian będzie jeszcze szybsze zmniejszanie się liczby i pokrycia gatunków łąkowych, a wzrost typowych gatunków leśnych, co już wyraźnie zaznacza się, zwłaszcza na polanie Łazek Niżny.

### Podsumowanie i wnioski

- Udział i zasięg gatunków leśnych na badanych polanach świadczą o zaawansowanych procesach wtórnej sukcesji, przy czym na polanie Łazek Niżni procesy te zachodzą znacznie szybciej niż na polanie Ligarki.

- Następuje spadek pokrycia i liczby gatunków łąkowych oraz wzrost gatunków leśnych.

- Sukcesja ma charakter spontaniczny. Wkraczanie większości gatunków leśnych przebiega od obrzeży polan ku środkowi, co w konsekwencji daje charakterystyczny strefowy układ roślinności.

- W procesie wkraczania roślinności leśnej najpierw następuje przyrost liczby gatunków przy niewielkich wartościach pokrycia, a następnie stabilizuje się skład gatunkowy i następuje szybkie zwiększanie pokrycia gatunków.

- Najbliżej siebie położone poletka wykazują w danym roku znacznie wyższe podobieństwo florystyczne względem siebie, niż te same poletka w kolejnych latach obserwacji, co wskazuje na dużą dynamikę wewnętrzną w trakcie zarastania polan.

- W zarastaniu polan najważniejszą rolę z gatunków drzewiastych odgrywa jawor *Acer pseudoplatanus* i jodła pospolita *Abies alba*.

### Podziękowania

Szczególne podziękowania pragniemy złożyć Pani Profesor dr hab. Elżbiecie Pancer-Kotejowej, która wielokrotnie uczestniczyła w naszych badaniach pienińskich, służąc nam swoją wiedzą i doświadczeniem, a poprzez interesujące dyskusje i krytyczne uwagi mobilizowała nas do myślenia. Wdzięczność winniśmy również Panu Profesorowi dr hab. Kazimierzowi Zarzyckiemu, za zasugerowanie tematu badań, wspólne wędrowki przyrodnicze w Pieniny, dyskusje i ciągle interesowanie się wynikami naszych naukowych dociekań. Panu Profesorowi dr hab. Jerzemu Szwagrzykowi dziękujemy za okazaną pomoc w trakcie powstawania pracy i sugestie dotyczące ostatecznej wersji tekstu.

### Piśmiennictwo

Bartoszek L., Haberska A., Szwagrzyk J. 1990. Zarastanie przez drzewa i krzewy polan Łazek Niżni i Ligarki w Pienińskim Parku Narodowym – The glades of Łazek Niżni and Ligarki in the Pieniny National Park become overgrown with trees and shrubs. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 46, 6: 17-51.

Bodziarczyk J., Kucharzyk S., Różański W. 1992. Wtórna sukcesja roślinności leśnej na opuszczonych polanach kośnych w Pienińskim Parku Narodowym – Secondary succession of forest vegetation on the abandoned hay-growing glades in the Pieniny National Park (Polish Western Carpathians). *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 25-41.

- Bodziarczyk J., Szwagrzyk J., Michalcewicz J. 1996. Procesy spontanicznej renaturalizacji w Pienińskim Parku Narodowym – Processes of spontaneous renaturalization in the Pieniny National Park. *Przegl. Przyr.* VII, 3-4: 83-94.
- Bodziarczyk J., Michalcewicz J., Szwagrzyk J. 1999. Secondary forest succession in abandoned meadows of the Pieniny National Park. *Ekol. pol.* 47: 209-223.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.* 3. Aufl. Springer Verl., Wien, ss. XIV + 865.
- Brzeziecki B. 1990. Sukcesja roślinności: w poszukiwaniu ogólnego modelu – Plant succession: searching for a general model. *Wiadomości Ekologiczne* 36, 1/2: 1-19.
- Dzwonko Z., Loster S. 1988. Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 76: 15-27.
- Dzwonko Z., Loster S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos* 56: 77-86.
- Falińska K. 1996. *Ekologia roślin.* Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Faliński J.B. 1998. Dioecious woody pioneer species (*Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Salix* sp. div.) in the secondary succession and regeneration. *Phytocenosis* 10: 1-156.
- Jagiello M. 1992. Storzyczki łąk i polan Pienińskiego Parku Narodowego – Orchids of meadows and glades of the Pieniny National Park. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 43-49.
- Jamroz G., Brewczyński P. 1998. Presja jeleniowatych na lasotwórcze gatunki drzew w Babiogórskim i Magurskim Parkach Narodowych – The impact of deer on 5 tree species in the Babiogórski and Magurski National Parks. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* 17(4): 79-89.
- Jamroz G., Tomek A., 1996. Jeleniowate w Magurskim Parku Narodowym: liczebność, presja na zbiorowiska roślinne, propozycje postępowania – Deer in the Magurski National Park: numbers, impact on the plant communities, suggestions for steps to be take. *Roczniki Bieszczadzkie* 5: 133-146.
- Kaźmierczak T. 1992. Gąsienicznikowate (Hymenoptera, Ichneumonidae) wybranych zbiorowisk łąkowych Pienińskiego Parku Narodowego – Ichneumonidae (Hymenoptera) of the selected meadow communities of the Pieniny National Park. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 71-84.
- Kaźmierczakowa R. 1992. Skład florystyczny i biomasa runi nie użytkowanych łąk pienińskich oraz zmiany wywołane jednorazowym skoszeniem – Flora composition and plant biomass of non-utilized meadows in the Pieniny Mountains and changes caused by single mowing. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 13-24.
- Kaźmierczakowa R., Zarzycki J., Wróbel I., Vončina G. 2004. Łąki, pastwiska i zbiorowiska siedlisk wilgotnych Pienińskiego Parku Narodowego – Meadows, pastures and wet habitat communities of the Pieniny National Park. *Studia Naturae* 49: 195-251.
- Kinasz W. 1974. Wytyczne w sprawie zagospodarowania łąk w Pienińskim Parku Narodowym – Directions concerning the management of meadows in the Pieniny National Park. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 30, 1: 60-65.
- Kinasz W. 1976. Ekologiczne podstawy zarządzania łąk w Pienińskim Parku Narodowym – Ecological basis of the management of the meadows of the Pieniny National Park. *Ochr. Przyr.* 41: 77-118.
- Kiszka J., Szelaż Z. 1992. Porosty (Lichenes) polan Pienińskiego Parku Narodowego – zagrożenia i ochrona – Lichenes of the glades in the Pieniny National Park (Polish Western Carpathians) – threat and conservation. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 55-63.
- Krebs C.J. 1996. *Ekologia.* Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.



- Kuchnicka E. 1998. Wtórna sukcesja roślin drzewiastych na wybranych polanach w Pienińskim Parku Narodowym – Secondary succession of woody plants into selected glades in the Pieniny National Park (Polish Western Carpathians). *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 6: 19-26.
- Kulczyński S. 1928. Die Pflanzenassoziation der Pieninen. *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. Math. et Natur., ser. B*: 57-203.
- Łonicki A. 1995. Wprowadzenie do statystyki dla przyrodników. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Marczewski E., Steinhaus H. 1958. On a certain distance of sets and the corresponding distance of functions. *Colloq. Mathemat.* 6: 319-327.
- Michalik S. 1990a. Sukcesja wtórna i problemy aktywnej ochrony biocenoz półnaturalnych w parkach narodowych i rezerwach przyrody – Secondary succession and problems in the preservation of semi-natural biocenoses in national parks and nature reserves. *Prądnik, Prace Muz. Szafera* 2: 175-198.
- Michalik S. 1990b. Przemiany roślinności łąkowej w toku sukcesji wtórnej na stałej powierzchni badawczej w Ojcowskim Parku Narodowym – Changes in meadow vegetation due to secondary succession on a permanent study plot in Ojców National Park. *Prądnik, Prace Muz. Szafera* 2: 149-159.
- Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 1995. Vascular plants of Poland – a checklist. – *Polish Bot. Stud. Guidebook Ser.* 15.
- Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 2002. Flowering plants and pteridophytes of Poland. A checklist. W: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences. *Biodiversity of Poland. Vol. 1.*
- Ochyra R. 1992. Rzadkie i zagrożone gatunki mchów łąkowych i murawowych Pienińskiego Parku Narodowego – Rare and endangered species of meadow and grassland mosses in the Pieniny National Park. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 51-53.
- Oliver C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *For. Ecol. Manage.* 3: 153-168.
- Pancer-Kotejowa E. 1977. The nitrogen relations of the Pieniny meadows (Western Carpathians). *Fragm. Flor. Geobot.* 23: 363-408.
- Pawlowski B. 1977. Skład i budowa zbiorowisk roślinnych oraz metody ich badania. W: Szafer W., Zarzycki K. (red.). *Szata roślinna Polski, T. I*, PWN, Warszawa: 237-279.
- Różański W. 1988. Relacja podobieństwa w fitosocjologicznych badaniach lasów karpaccich. Praca doktorska. AR w Krakowie (msc.).
- Różański W., Pancer-Koteja E. 2004. Metody badań zbiorowisk roślinnych Pienińskiego Parku Narodowego – Methods of studies on the plant communities of the Pieniny National Park. *Studia Naturae* 49: 13-19.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. Freeman a. Comp., San Francisco, ss. XV+573.
- Szwagrzyk J. 1995. Teoria sukcesji ekologicznej na tle współczesnych badań; przykłady z lasów Ameryki Północnej – Theory of ecological succession compared with results of recent studies: examples from the forests of North America. *Wiadomości Botaniczne* 39 (1/2): 71-80.
- Szwagrzyk J., Frączek M., Puszczalowski T., Sojda T. 2004. Secondary forest succession on abandoned farmland of the Beskid Niski range. *Folia Forestalia Polonica. Ser. A*, 46: 5-20.
- Tatar J. 1997. Regeneracja roślinności leśnej na polanach Ligarki i Łazek Niżni w Pieninach Centralnych (Pieniński Park Narodowy). Praca magisterska. AR w Krakowie (msc.).

- Zarzycki K. 1967. Łąki Pienińskiego Parku Narodowego i ich racjonalne zagospodarowanie – The meadows in the Pieniny National Park and their rational management. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 23, 1: 11-19.
- Zarzycki K. 1982. Roślinność łąk i pastwisk. W: Zarzycki K. (red.). *Przyroda Pienin w obliczu zmian.* *Studia Naturae*, ser. B 30: 340-351.
- Zarzycki K. 1991. Monitoring Modellierung und Management von Halbnatürlichen Wiesenökosystemen im Pieniny Nationalpark (Westkarpaten). W: Riewenherm S., Lieth H. (red.). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 19: 513-520.
- Zarzycki K., Korzeniak U. 1992. Roślinność łąkowa Pienin i jej przemiany w ostatnim sześćdziesięcioleciu – The meadow vegetation in the Pieniny Mountains (Polish Western Carpathians) and changes during last six decades. *Pieniny – Przyroda i Człowiek* 2: 5-12.
- Zarzycki K., Trzczińska-Tacik H., Różański W., Szeląg Z., Wolek J., Korzeniak U. 2002. Ecological indicator values of vascular plants of Poland. W: *Szafer Inst. of Botany, Polish Academy of Sciences.*

## Summary

The presented results were gathered during long-term studies on vegetation dynamics in abandoned glades in the Pieniny National Park. Both glades: Ligarki and Łazek Niżni, were situated in the Trzy Korony massif (Fig. 1-2), and mowing ceased there several decades ago.

In 1988 in both glades, a rectangular grid 5 m x 5 m was established; in grid intersections, 1 m<sup>2</sup> sample plots were created. In total, there were 77 sample plots in the Ligarki glade and 45 plots in Łazek Niżni. In each sample plot a list of vascular plants was made, and the coverage of each species was estimated using the Braun-Blanquet scale. Additionally, all seedlings of woody plants were counted. Censuses were carried out in years: 1988, 1995 and 2002, using the same method and at the same time – in mid-July.

In each sample plot for each census (1988-1995-2002), a systematic group value was calculated, along with the mean coverage, on the basis of which the Shannon-Wiener diversity index was calculated. Comparisons among plot and censuses were made using the numerical taxonomy method; namely the similarity indices.

The results illustrated the rapid process of secondary succession in both glades. The process involves not only woody plant expansion, but also quantitative and qualitative changes in herbaceous vegetation. In total, 135 vascular plant species were found in Ligarki, and 129 species in the Łazek Niżni glade (Table 1 and 2, Fig. 3-11). In both glades, we recorded a substantial decrease in coverage of typical meadow plants and the increase of forest species, which is especially visible in Łazek Niżni (Fig. 12-13). The process of succession is fully spontaneous, and invasion of forest plants starts at the forest edge, so producing a distinct zonation of vegetation. At first we recorded a more rapid increase in the number of typical forest plant species, than the stabilization in number of species associated with the increase in the coverage of few of them. Each glade is different in respect to the rate of succession, which is faster in Łazek Niżni; thus the vegetation in that glade is now dominated by forest plants (Table 3). Despite the quantitative differences between the glades, in both of them the dominant woody species is sycamore maple, which – by the way – forms only a minor admixture in forest stands in that area. An important role in invading the glades is also played by silver fir. Among the herbaceous plants, the ranking of frequency changed slightly during the study, although substantial differences between the glades have been maintained. The dynamic character of vegetation is supported by our finding, that the coefficients of floristic similarity are higher for two adjacent plots in the same census, than for the same plot in two consecutive censuses (Fig. 3).