

## WPLYW DOMINUJĄCYCH GATUNKÓW DRZEW I ANTROPOGENICZNYCH ZABURZEŃ NA WTÓRNĄ SUKCESJĘ I ZRÓŻNICOWANIE ROŚLINNOŚCI W PODMIEJSKIM KRAJOBRAZIE KRAKOWA

EFFECTS OF DOMINANT TREES AND ANTHROPOGENIC DISTURBANCES ON SECONDARY SUCCESSION AND VEGETATION DIFFERENTIATION IN THE SUBURBAN LANDSCAPE OF KRAKÓW, SOUTHERN POLAND

Zbigniew DZWONKO i Stefania LOSTER

*Instytut Botaniki, Uniwersytet Jagielloński, ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków*

**Abstract:** The influence of dominant tree species, *Pinus sylvestris* and *Robinia pseudacacia*, and heavy trampling on floristic composition and spatial differentiation of communities developed in an abandoned sand grassland during a 10-year period was studied. Changes in species composition of communities during secondary succession were examined and discussed. With the help of numerical classification four types of grassland and woodland communities were distinguished. The results of detrended correspondence analysis (DCA) show two main gradients in vegetation differentiation. The total number of species and cover of trees, shrubs and herb woodland species increase along the ecocline that has developed as a result of periodical trampling, whereas the number and cover of grassland species are decreasing. Cover of nitrophilous and ruderal species is most closely associated with cover of *R. pseudacacia*, and cover of heathland species with *P. sylvestris*. Symbiotic nitrogen-fixing and fast growing *R. pseudacacia* contributed to an increase in soil  $\text{NH}_4\text{-N}$ . Differences in nitrogen availability and light conditions caused a strong divergence in the composition of young secondary woods. It was found that the species composition of secondary communities on poor sandy soils in suburban landscape was indirectly determined by the dominant tree species, *R. pseudacacia* or *P. sylvestris*, and directly by intensity of anthropogenic disturbances, whereas species dispersal and colonization from the nearest woods are decisive of which species of trees, shrubs and woodland herbs are present in a given site. This leads to spatial differentiation of poor secondary woods and may favour persistence of sandy grasslands. To maintain the richer woodland flora in anthropogenic landscape the remnants of natural woodlands, refuges of this flora, should be protected.

**Key words:** divergence, nitrogen, *Pinus sylvestris*, *Robinia pseudacacia*, sand grassland, secondary woods, vicinity of Kraków, Poland.

*Manuscript received:* November 1995

*accepted:* January 1996

**Treść:** Zbadano wpływ dominujących gatunków drzew – *Pinus sylvestris* i *Robinia pseudacacia* oraz silnego okresowego wydeptywania na skład florystyczny i przestrzenne zróżnicowanie zbiorowisk powstałych w okresie 10 lat na porzuconej napiaskowej murawie. Przeanalizowano i przedyskutowano zmiany w składzie i bogactwie gatunkowym zbiorowisk w wyniku wtórnej sukcesji. Za pomocą numerycznej klasyfikacji wyróżniono cztery typy murawowych i leśnych zbiorowisk. Rezultaty nietendencji analizy zgodności (DCA) wykazały dwa główne gradienty w zróżnicowaniu roślinności. Liczba gatunków oraz pokrycie drzew, krzewów i leśnych roślin zielnych wzrasta wzdłuż ekokliny powstającej w wyniku okresowego wydeptywania, jednocześnie spada liczba i pokrycie gatunków murawowych. Pokrycie gatunków nitrofilnych i ruderalnych jest najsilniej związane z pokryciem robinii, a pokrycie gatunków wrzosowiskowych z pokryciem sosny. Symbiotycznie wiążąca azot i szybko rosnąca robinia przyczynia się do znacznego wzrostu  $\text{NH}_4\text{-N}$  w glebie. Zróżnicowana dostępność azotu i odmienne warunki świetlne są powodem silnej dywergencji w składzie gatunkowym młodych lasów wtórnych. Stwierdzono, że skład wtórnych zbiorowisk w podmiejskim krajobrazie, na ubogich glebach piaszczystych jest pośrednio determinowany przez dominujący gatunek drzewa – robinie lub sosnę – a bezpośrednio przez intensywność antropogenicznych zaburzeń, podczas gdy rozprzestrzenianie gatunków i kolonizacja z sąsiadujących lasów decydują, które gatunki drzew, krzewów i roślin zielnych są obecne w danym miejscu. Prowadzi to do przestrzennego zróżnicowania ubogich florystycznie wtórnych lasów i może sprzyjać zachowaniu napiaskowych muraw. Utrzymanie w antropogenicznym krajobrazie bogatszej flory leśnej jest możliwe jedynie przez zachowanie resztek naturalnych lasów będących jej ostoją.



## WSTĘP

Jednym z celów szeroko pojętej ochrony przyrody jest zachowanie i utrzymanie możliwie dużego bogactwa gatunków i zróżnicowania zbiorowisk we współczesnym krajobrazie kulturowym. Dotyczy to również obszarów podmiejskich i rolniczych. Zróżnicowanie roślinności na takich terenach zależy od splotu wielu czynników i procesów. Jedne z nich wiążą się ze zmianami warunków środowiskowych w rezultacie różnych form antropogenicznych zaburzeń, inne są wynikiem spontanicznej kolonizacji otwartych miejsc i ekologicznej sukcesji. W krajobrazie podmiejskim z reguły dominują lub występują wyłącznie zbiorowiska półnaturalne i synantropijne. Tworzą one zazwyczaj przestrzenną mozaikę, w której obok siebie występują często fitocenozy różnego pochodzenia i wieku. Udział zbiorowisk leśnych jest na ogół niewielki, a do rzadkości należą resztki naturalnych lasów. Ze względu na bliskie sąsiedztwo miasta, wiele miejsc w takim krajobrazie jest wykorzystywanych wiosną i latem dla rekreacji. Są również miejsca nie wykorzystane ani dla celów gospodarczych, ani rekreacyjnych, nie zajęte przez żadne zbiorowiska warte ochrony. W takich miejscach mogłaby być odtworzona roślinność leśna. Powstanie nowych siedlisk leśnych mogłoby wydatnie przyczynić się do wzrostu bogactwa gatunkowego. Działania zmierzające do pomnożenia siedlisk leśnych wydają się zatem, w takich przypadkach, najbardziej racjonalnym sposobem ochrony lokalnego bogactwa gatunkowego. Najprostszym i najtańszym sposobem odtworzenia roślinności leśnej jest jej regeneracja w drodze naturalnej sukcesji.

Zróżnicowana dostępność gatunków do otwartych miejsc i zróżnicowane zachowanie się gatunków w takich miejscach, wraz z powstawaniem otwartych miejsc w krajobrazie mogą być uznane za najbardziej ogólne przyczyny sukcesji (Pickett, Collins, Armesto 1987). Skład florystyczny, bogactwo gatunkowe i przestrzenne zróżnicowanie wtórnych zbiorowisk leśnych powstałych w antropogenicznym krajobrazie – na porzuconych polach, łąkach i murawach – zależą najbardziej od ich izolacji od starych i nowych lasów oraz od rodzaju i intensywności antropogenicznej presji. Z wielu badań wynika, że w izolowanych wtórnych lasach występuje znacznie mniej gatunków roślin leśnych niż w starych lasach pochodzenia naturalnego, oraz że regeneracja roślinności leśnej w antropogenicznym krajobrazie jest bardzo wolna. Bezpośrednią przyczyną jest słaba zdolność rozprzestrzeniania wielu gatunków roślin leśnych (Peterken, Game 1984, Whitney, Foster 1988, Dzwonko, Loster 1989, 1992, Duffy, Meier 1992, Dzwonko 1993, Matlack 1994, Dzwonko, Gawroński 1994). Bardziej szczegółowe obserwacje wykazały, że najszybciej kolonizują wtórne lasy gatunki endozoochoryczne oraz szybujące i lekkie anemochory, a najwolniej ciężkie anemochory, myrmekochory i barochory (Dzwonko, Loster 1992, Matlack 1994). Odtworzenie w nowych miejscach składu gatunkowego runa starych lasów, przynajmniej w znacznym stopniu, jest możliwe jedynie w miejscach przylegających do takich lasów, ponieważ są one źródłem diaspor i rozmnażających się wegetatywnie roślin leśnych. Może być ono zależne także od warunków glebowych oraz wpływu dominujących gatunków (Dzwonko 1993, Dzwonko, Gawroński 1994).

Badania nad sukcesją na ubogich glebach piaszczystych sugerują, że na tych glebach wzorec wtórnej sukcesji zależy zarówno od rozprzestrzeniania gatunków, jak i od zmian w dostępności azotu – głównego limitowanego zasobu glebowego, którego ilość wolno wzrasta z czasem, przy jednoczesnym wroście roli lepszych konkurentów o azot. W wyniku tych procesów sukcesyjna dynamika gatunków na ubogich, piaszczystych glebach może być krótkotrwałą dynamiką kolonizacji i konkurencyjnego zastępowania (Inouye i in. 1987, Tilman, Cowan 1989, Gleeson, Tilman 1990).

W wielu miejscach w podmiejskim krajobrazie sadzone i spontanicznie powstałe, stosunkowo młode lasy wtórne występują częściej niż resztki starych lasów. Ubogie lasy wtórne są nierzadko najbliższym i jedynym źródłem diaspor gatunków drzewiastych i roślin leśnych. Często sadzonymi gatunkami były i są nadal *Pinus sylvestris* i *Robinia pseudacacia*. Stosunkowo mało jednak wiadomo o roli tych drzew we wtórnej sukcesji na porzuconych terenach.

Robinia jest drzewem z rodziny motylkowatych symbiotycznie przyswajającym azot, pochodzącym z Ameryki Północnej. Jest jednym z szerokolistnych drzew, które było najczęściej i najszerzej sadzone na świecie. Po sprowadzeniu jego nasion na początku XVII wieku, gatunek ten został również szeroko rozprzestrzeniony w Europie (Keresztesi 1980, Boring, Swank 1984a, Ellenberg 1988). W Polsce *R. pseudacacia* jest uprawiana od połowy XVIII wieku. Uprawy i lasy z udziałem robinii występują w całej Polsce, chociaż nie są one u nas tak częste jak w niektórych innych krajach Europy (Pacyniak 1981).

W młodym wieku robinia bardzo szybko rośnie, co powoduje, że już w młodych lasach robiniovych może znacznie wzrastać w glebie ilość azotu w porównaniu z glebami innych lasów w tym samym wieku (Boring, Swank 1984a, 1984b, White, Haines, Boring 1988). Cytowani autorzy uważają, że rola robinii we wczesnej sukcesji leśnej może być bardziej złożona, gdyż drzewo to wpływa także na dekompozycję ściółki i tempo mineralizacji innych odżywczych pierwiastków. Robinia może intensywnie wytwarzać odrosła korzeniowe do miejsc zaburzonych stając się ich głównym drzewiastym kolonizatorem. Wiele badań wskazuje na znaczny udział robinii w kolonizacji odsłoniętych miejsc utworzonych w wyniku antropogenicznych zaburzeń i podkreśla jej rolę jako dominanta we wtórnosukcesyjnych zbiorowiskach w umiarkowanym regionie Ameryki Północnej, szczególnie w lasach liściastych w południowych Appalachach (Boring, Monk, Swank 1981, Phillips, Shure 1990, Luken, Hinton, Baker 1992). Zwiększona dostępność azotu wzmaga wzrost towarzyszących robinii drzew, krzewów i roślin zielnych (Chapman 1935, Friederich, Dawson 1984).

Z licznych obserwacji wynika, że w Europie *R. pseudacacia* jest jedynym drzewem obcego pochodzenia, z którym związane są specyficzne zbiorowiska roślinne utworzone przez rodzime i obce gatunki krzewów i roślin zielnych – w znacznej części gatunki nitrofilne, występujące na glebach naturalnych i w miejscach ruderalnych, (Kohler, Sukopp 1964, Pacyniak 1981, Hruška 1991, Kowarik 1990, 1992). Były one wielokrotnie opisywane i klasyfikowane jako odrębne typy zbiorowisk leśnych (Jurko 1963, Hadač, Sofron 1980, Pacyniak 1981, Gilicka 1989). Można przypuszczać, że

pośredni wpływ robinii na skład gatunkowy roślinności runa będzie najsilniejszy na ubogich piaszczystych glebach, gdyż jak wykazały cytowane wcześniej badania, azot jest tu głównym limitującym zasobem glebowym. Obfitsze występowanie robinii wzbogacającej glebę w azot mogłoby więc sprzyjać powstawaniu specyficznych kombinacji gatunków już w młodych lasach, powodując lokalne zróżnicowanie wtórnych zbiorowisk leśnych.

Ważnym czynnikiem, silnie wpływającym na roślinność w antropogenicznym krajobrazie podmiejskim, jest aktywność ludzka (Hoehne 1981, Solińska-Górnicka, Symonides 1990). Matlack (1993) wykazał, że destrukcyjny wpływ aktywności człowieka w podmiejskich fragmentach lasów jest największy wewnątrz kilkudziesięciometrowej strefy równoległej do brzegu lasu, i że z reguły sięga on dalej gdy w pobliżu jest droga ułatwiająca dojazd. Jedną z głównych form antropogenicznych zaburzeń destrukcyjnie wpływającą na roślinność leśną jest wydeptywanie (Faliński 1986, Taylor, Reader, Larson 1993).

W okolicach Krakowa fragmenty lasów i porzucone murawy są wykorzystywane do rekreacji i silnie wydeptywane, są one również miejscem wyrzucania odpadków. Naszym celem było: (1) zbadanie w jakim stopniu bogactwo, skład gatunkowy i przestrzenne zróżnicowanie wtórnych zbiorowisk roślinnych, wykształconych na piaszczystych glebach, w podmiejskim krajobrazie są zależne od dominujących drzew – *Pinus sylvestris* i *Robinia pseudacacia*, oraz od intensywności antropogenicznych zaburzeń, a także (2) ustalenie czy wtórna sukcesja może prowadzić w takim przypadku do zróżnicowania zbiorowisk leśnych i przyczynić się do zachowania większego lokalnego bogactwa gatunkowego.

## TEREN BADAŃ

Badany obszar położony jest około 8 km na południowy-zachód od centrum Krakowa i jest dość typowy dla podmiejskiego krajobrazu tej części południowej Polski.

Głównym obiektem badań była porzucona, półnaturalna murawa napiaskowa o powierzchni 0,77 ha, która do lat siedemdziesiątych stanowiła część większego obszaru intensywnie użytkowanego dla celów wojskowych. Na obszarze objętym badaniami zlokalizowana była strzelnica. Jest to płaski teren ograniczony od północy i południa dwoma sadzonymi lasami sosnowymi w wieku 42–50 lat, w których rośnie także robinia. Są one najbliższym źródłem diaspor drzew, krzewów i leśnych gatunków zielnych. Podłoże stanowi gruba warstwa luźnych i słabo gliniastych piasków przykrywająca wapienne skały. Przypuszcza się, że bór mieszany (zespół *Pino-Quercetum*) jest głównym typem dojrzałego zbiorowiska leśnego na tym terenie, na zbielicowanych glebach, wykształconych na piaszczystym podłożu (Kornaś, Medwecka-Kornaś 1974). Od lat siedemdziesiątych cały badany obszar jest częścią murawowo-leśnego rezerwatu Skołczanka. Charakterystykę warunków siedliskowych, zróżnicowanie roślinności rezerwatu i analizę bogactwa gatunkowego oraz tempa kolonizacji wtórnych lasów przez gatunki leśne przedstawił bardziej szczegółowo Dzwonko i Loster (1990, 1992a, 1992b, 1997).

Porzucona murawa jest silnie wydeptywana przez ludzi, którzy wiosną i latem wykorzystują ten teren dla różnych form wypoczynku. Aktywność ludzi jest największa we wschodniej części terenu, leżącej przy granicy rezerwatu i blisko drogi ułatwiającej dojazd. Im dalej od granicy rezerwatu tym mniejsza intensywność wydeptywania. Jak wynika z fotografii lotniczej, w 1982 roku w porzuconej murawie rosły bardzo rzadko pojedyncze, niskie okazy gatunków drzewiastych (ryc. 1). Obecnie znaczną część tego terenu pokrywają młode lasy – sosnowy i robinowy, naturalnie powstałe w ostatnich 10 latach. Robinia skolonizowała zachodnią część murawy, zarówno na drodze wegetatywnej, jak i dzięki nasionom pochodzącym od kilku starszych osobników rosnących w przylegającym lesie. Sosna rozsiała się z przylegających lasów i skolonizowała centralną część murawy.

## METODY BADAŃ

Na całej powierzchni porzuconej murawy i w obu przylegających wtórnych lasach rozmieszczono systematycznie, w pięciometrowych odstępach, 105 poletek o rozmiarach 5 x 5 m. Poletka tworzyły pięć szeregów o długości 200 m, poczynając od granicy rezerwatu – trzy na obszarze murawy, dwa skrajne w przylegających lasach. Szeregi poletek były rozmieszczone równoległe do przylegających lasów i prostopadłe do granicy rezerwatu. Na każdym poletku oceniono procentowe pokrycie gatunków roślin naczyniowych w 10% przedziałach, pokrycie warstw roślinności zielnej, krzewów i drzew oraz wysokość drzew. Notowania były wykonane w czerwcu i lipcu 1992 roku i ponownie w maju 1993 roku dla roślin zielnych rozwijających się wczesną wiosną. Nazwy gatunków podano wg Flora Europaea (Tutin i in. 1964–1980).

We wrześniu 1992 roku pobrano próby gleb do analiz chemicznych. Na każdym poletku pobrano cztery próby z głębokości 0–10 cm i zmieszano w jedną próbę połączoną. Dwukrotnie, we wrześniu 1992 roku i w lipcu 1993 roku, pobrano na wszystkich poletkach mieszane próby gleb dla oceny wilgotności. W maju 1994 roku wzięto próby z 59 poletek w celu oznaczenia  $\text{NO}_3\text{-N}$  i  $\text{NH}_4\text{-N}$ . Próby te pobrano na poletkach położonych w centrum występowania każdego z czterech zbiorowisk roślinnych wyróżnionych na podstawie numerycznej klasyfikacji prób roślinności.

W powietrznie suchych próbach gleby zmierzono pH (w wodnym roztworze), dostępny P, K i Mg (jako  $\text{P}_2\text{O}_5$ ,  $\text{K}_2\text{O}$  i  $\text{MgO}$ ) w wyciągu mleczanu amonu metodą Egnera, wymienny Ca z wykorzystaniem spektrofotometrii w 1 n octanie amonu, ogólny N metodą Kjeldahla, ogólny C metodą Tiurina i sumę kationów wymiennych, jako sumę różnych kationów zmierzonych fotometrem płomieniowym i spektrofotometrem w 1 n roztworze octanu amonu.  $\text{NO}_3\text{-N}$  i  $\text{NH}_4\text{-N}$  oznaczono w świeżych próbach gleby, w wyciągu 0,03 n kwasu octowego metodą destylacji w aparacie Bremnera. Wilgotność gleby określono grawimetrycznie.

Dla wszystkich poletek ustalono liczby i pokrycie gatunków charakterystycznych dla klas *Sedo-Scleranthetea*, *Nardo-Callunetea* i *Rudero-Secalietea* oraz liczby wszystkich gatunków murawowych i leśnych. Do tych ostatnich zali-



Ryc. 1. Badany teren w 1982 roku, wg zdjęcia lotniczego PPG-K, Warszawa. Linia ciągłą zaznaczono granice badanego obszaru.  
Fig. 1. The study area in 1982. After air photograph by PPG-K, Warszawa. Continuous line shows the border of the study area.

czono gatunki ściśle związane z wymienionymi zbiorowiskami w południowej Polsce. Ustalono również liczby i pokrycie gatunków dla siedmiu podstawowych (C, S i R) i mieszanych (C-S, C-R, S-R i C-S-R) typów ekologicznej strategii wg Grime'a (Grime, Hodgson, Hunt 1988). W celu określenia ogólnych preferencji siedliskowych kombinacji gatunków na poletkach obliczono średnie charakterystyczne wskaźniki Ellenberga (L – światłny, M – wilgotności, R – kwasowości, N – zasobności w azot; Ellenberg 1991), użyto przy tym wartości ilościowości gatunków według 10 stopniowej skali.

W celu wyróżnienia typów zbiorowisk poletka pogrupowano za pomocą numerycznej klasyfikacji na podstawie podobieństwa w pokryciu gatunków. Wykorzystano metodę nieważonej pary-grupy z użyciem średnich arytmetycznych, a odległości między poletkami obliczono za pomocą wzoru Ruzicki (pakiet SYN-TAX 5; Podani 1993). Do wyszukania grup gatunków związanych z numerycznie wyróżnionymi grupami poletek użyto procedury wymuszonego grupowania blokowego (Constrained Block Clustering, program REBLOCK; Podani, Feoli 1991). Jako miarę ostrości blokowej struktury w macierzy danych zastosowano statystykę chi-kwadrat. Liczbę grup gatunków stopniowo zwiększano poczynając od czterech aż do uzyskania grup o możliwie jednolitym składzie gatunkowym. W każdym przypadku analizę powtarzano 50 razy aby mieć pewność, że uzyskane rozwiązanie nie jest tylko lokalnym optimum. Do uporząd-

kowania poletek zgodnie z głównymi gradientami zróżnicowania roślinności wykorzystano metodę nietendencji analizy zgodności (Detrended Correspondence Analysis – DCA, program CANOCO; ter Braak 1988). Różnice w charakterystyce roślinności i warunkach glebowych między zbiorowiskami oceniono wykorzystując nieparametryczną analizę wariancji – test Kruskala-Wallisa oraz procedurę wielokrotnych porównań wg Conovera (Theodorsson-Norheim 1986). Ponieważ test Conovera nie kontroluje błędów doświadczenia I typu (porównaj Day, Quinn 1989), różnice między grupami prób uznano za istotne tylko wtedy gdy  $p < 0.01$ .

## WYNIKI

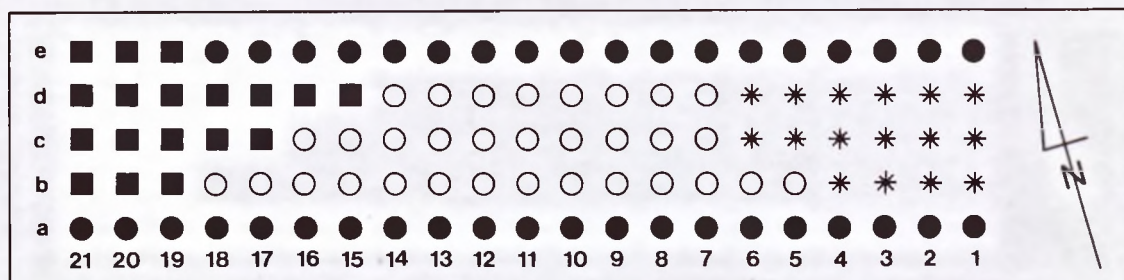
### ZRÓŻNICOWANIE ZBIOROWISK

W rezultacie numerycznej klasyfikacji wszystkie poletka zostały jednoznacznie rozdzielone na cztery grupy przedstawiające odmienne zbiorowiska. Wyniki wymuszonego grupowania blokowego z ośmioma grupami gatunków pozwoliły w tym przypadku na wskazanie gatunków związanych z jednym tylko typem zbiorowiska oraz takich, które występują w różnych zbiorowiskach (tab. 1). Z sadzonymi lasami sosnowymi – zbiorowiskiem *Pinus sylvestris-Rubus idaeus* (ryc. 2 i 3) – silnie związane są takie gatunki jak: *Sambucus*









Ryc. 2. Rozmieszczenie zbiorowisk na badanym obszarze. Gwiazdki – *Festuco-Thymetum*, czarne kółka – zbiorowisko *Pinus-Rubus*, białe kółka – zbiorowisko pośrednie między *Festuco-Thymetum* i *Pinus-Rubus*, czarne kwadraty – zbiorowisko *Robinia-Chelidonium*.

Fig. 2. Distribution of plant communities in the study area. Stars: *Festuco-Thymetum*; filled circles: *Pinus-Rubus* community; open circles: intermediate community between *Festuco-Thymetum* and *Pinus-Rubus*; filled squares: *Robinia-Chelidonium* community.

*racemosa*, *Rubus idaeus*, *Dryopteris carthusiana*, *Geranium robertianum*, *Epilobium angustifolium*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* (grupa 8). Silnie wydeptywana murawa przy granicy rezerwatu przedstawia zespół *Festuco-Thymetum serpylli* (ryc. 4). Charakteryzuje się ona występowaniem między innymi: *Scleranthus perennis*, *Corynephorus canescens*, *Artemisia campestris*, *Potentilla argentea*, *Hierniaria glabra* (grupa 1). Centralną część zarastającej murawy zajmuje zbiorowisko pośrednie między zespołem *Festuco-Thymetum* i zbiorowiskiem *Pinus-Rubus* (ryc. 5). Rosną tu znacznie częściej: *Solidago virgaurea*, *Jasione montana*, *Calluna vulgaris*, *Luzula campestris*, *Viola canina*, *Veronica officinalis*, *Leontodon autumnalis* (grupa 3). Zachodnią część porzuconej murawy pokrywa obecnie młody las robiniový – zbiorowisko *Robinia pseudacacia-Chelidonium majus* (ryc. 6) – z takimi gatunkami jak: *Chelidonium majus*, *Poa compressa*, *Agrostis stolonifera* (grupa 5). Na ciepłych i suchych siedliskach robinia może łatwo rozprzestrzenić się bez pomocy człowieka. Z południowej i wschodniej części środkowej Europy znane są przypadki uniemożliwienia przez robinie rozwoju rodzimych gatunków drzew w takich miejscach (Ellenberg 1988, Hruška 1991). Dlatego niektórzy autorzy są zdania, że zbiorowiska z robinią odpowiadają raczej naturalnym zespołom leśnym niż zbiorowiskom sadzonych lasów (Jurko 1963, Hadač, Sofron 1980). Według takiego ujęcia wyróżniony typ zbiorowiska odpowiadałby zespołowi *Chelidonio-Robinetum*, znanemu także z innych części Polski (Pacyniak 1981, Gilicka 1989). Z analizy tabeli I wynika, że w młodych lasach sosnowym i robiniovym nie rośnie żaden gatunek leśny ani drzewiasty i krzewiasty, który nie występowałby w sąsiadujących, starszych lasach sosnowych.

Rezultaty numerycznego porządkowania wykazują, że największe różnice w składzie florystycznym i pokryciu gatunków występują między fitocenozą zespołu *Festuco-Thymetum* i zbiorowiska *Pinus-Rubus*. Taki kierunek zmienności wyznaczają I osie DCA zarówno dla pokrycia gatunków (ryc. 7) jak i tylko ich obecności. Pośrednie pozycje zajmują fitocenozy młodego lasu sosnowego i robiniovego, które z kolei występują na skrajnych pozycjach wzdłuż II osi DCA wykonanej z uwzględnieniem pokrycia gatunków. W przy-

padku II osi DCA tylko dla obecności gatunków, nie ma różnic między fitocenozą analizowanych zbiorowisk. I osie DCA ukazujące główny gradient w zróżnicowaniu zbiorowisk są silnie skorelowane z wieloma zmiennymi charakteryzującymi warunki siedliskowe i liczebności gatunków o różnych strategiach ekologicznych i powiązaniach ze zbiorowiskami (tab. 2). Gradient ten odpowiada głównemu kierunkowi wtórnej sukcesji na porzuconej murawie. Wiąże się on ze wzrostem pokrycia drzew i krzewów (porównaj ryc. 2), wskaźnika wilgotności, liczby gatunków o zdolnościach konkurencyjnych-znoszących stres, liczby gatunków leśnych, oraz ze zmniejszaniem się wskaźnika świetlnego, liczby gatunków ruderalnych-znoszących stres i liczby gatunków łąkowych i murawowych. Długość gradientu mierzona w przypadku DCA w jednostkach średniego odchylenia standardowego wymiany gatunków jest również miarą międzysiedliskowej różnorodności (różnorodności typu beta wg Whittaker 1972). Długości głównego gradientu 5.8 SD dla pokrycia gatunków i 4.7 SD dla ich obecności świadczą o dużym zróżnicowaniu zbiorowisk, gdyż całkowita wymiana składu gatunkowego na porównywanych powierzchniach następuje przeciętnie wzdłuż gradientu o długości około 4 SD, a wymiana połowy ich składu przy długości około 1 SD lub trochę większej (Hill, Gauch 1980).

Drugi, niezależny gradient zmienności analizowanych zbiorowisk obrazuje II oś DCA dla pokrycia gatunków. Gradient ten dotyczy zróżnicowania młodych zbiorowisk leśnych powstałych obok siebie w takich samych początkowo warunkach glebowych. Na poletkach w lesie robiniovym oprócz wyższego pokrycia robinii wzrasta również pokrycie koron drzew i wskaźnik azotu (tab. 2).

#### SKŁAD ZBIOROWISK I ZASOBY GLEBOWE

Z nieparametrycznej analizy wariancji wynika, że drzewa w młodym lesie robiniovym są istotnie wyższe, a ich korony bardziej zwarte niż w lesie sosnowym w tym samym wieku (tab. 3). Zwarcie drzew w lesie robiniovym jest podobne jak zwarcie w znacznie starszym lesie sosnowym. Najbogatsze florystycznie są młody i starszy las sosnowy, mniej gatunków rośnie w lesie robiniovym, a najuboższa jest wy-





Ryc. 3. 50-letni las sosnowy (zbiorowisko *Pinus sylvestris-Rubus idaeus*).  
Fig. 3. 50-year-old pine wood (*Pinus sylvestris-Rubus idaeus* community).



Ryc. 4. Wydeptywana murawa (zespół *Festuco-Thymetum serpylli*).  
Fig. 4. Trampled grassland (*Festuco-Thymetum serpylli* association).



Ryc. 5. Około 10-letni las sosnowy (zbiorowisko pośrednie między zespołem *Festuco-Thymetum* i zbiorowiskiem *Pinus sylvestris-Rubus idaeus*).

Fig. 5. About 10-year-old pine wood (intermediate community between *Festuco-Thymetum* association and *Pinus sylvestris-Rubus idaeus* community).



Ryc. 6. 10-letni las robiniowy (zbiorowisko *Robinia pseudacacia-Chelidonium majus*).

Fig. 6. 10-year-old robinia wood (*Robinia pseudacacia-Chelidonium majus* community).

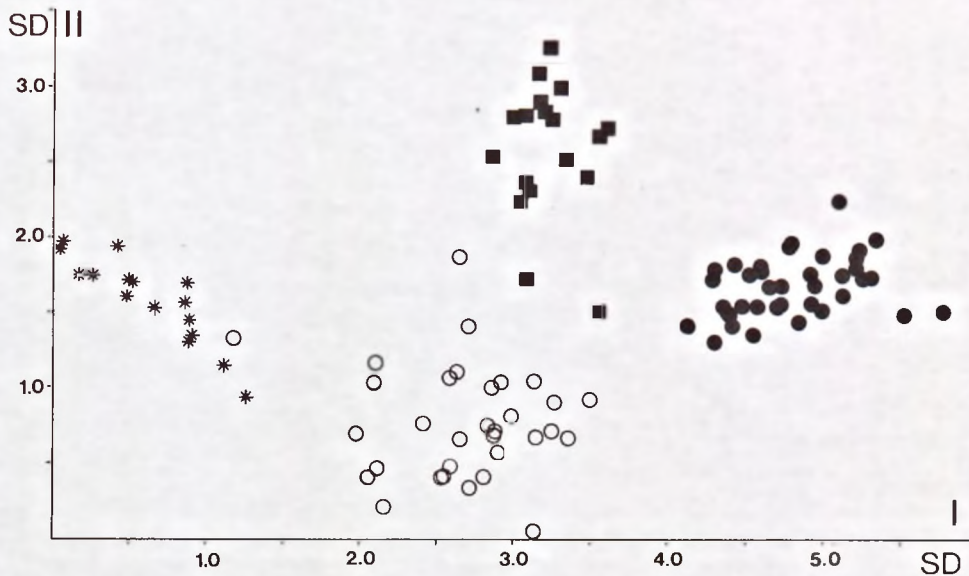
Tabela 2. Korelacje między osiami DCA i niektórymi zmiennymi  
 Table 2. Interset correlations of some characteristics with DCA axes

	Pokrycie gatunków Vegetation data		Obecność gatunków Floristic data	
	Oś I Axis I	Oś II Axis II	Oś I Axis I	Oś II Axis II
Długość gradientu (SD) Length of gradient	5,78	3,26	4,72	2,43
Wysokość drzew Height of trees	0,90	0,28	0,92	-0,17
Zwarcie koron Cover of tree layer	0,67	0,53	0,74	-0,27
Pokrycie krzewów Cover of shrub layer	0,73	0,10	0,72	-0,02
Zwarcie sosny Cover of <i>Pinus sylvestris</i>	0,63	-0,14	0,59	0,13
Zwarcie robinii Cover of <i>Robinia pseudacacia</i>	-0,13	0,74	0,04	-0,34
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values				
Światło Light	-0,86	-0,31	-0,87	0,04
Wilgotność Moisture	0,83	0,13	0,84	-0,15
Kwasowość Reaction	-0,13	0,50	0,03	-0,39
Azot Nitrogen	0,60	0,63	0,76	-0,36
Liczba gatunków Number of species				
Wszystkie gatunki All species	0,32	-0,22	0,30	0,10
Murawowe Grassland species	-0,83	-0,49	-0,88	0,15
Leśne Woodland species	0,82	0,09	0,82	0,04
<i>Sedo-Scleranthetea</i>	-0,85	-0,33	-0,89	0,07
<i>Nardo-Callunetea</i>	-0,45	-0,66	-0,55	0,22
<i>Rudero-Secalieta</i>	0,42	0,48	0,57	-0,11
Strategie wg Grime'a Grime's strategies				
Znoszące stres S-strategists	-0,17	-0,59	-0,30	0,48
Ruderalne-znoszące stres S-R-strategists	-0,76	0,03	-0,72	-0,17
Ruderalne R-strategists	0,21	0,19	0,29	-0,24
Ruderalne-konkurenci C-R-strategists	-0,41	-0,15	-0,38	0,32
Konkurenci C-strategists	0,45	0,04	0,48	-0,13
Konkurenci-znoszący stres C-S-strategists	0,70	-0,08	0,66	0,10
Strategia pośrednia C-S-R-strategists	-0,56	-0,15	-0,53	-0,05

Tabela 3. Charakterystyka zbiorowisk. W tabeli podano wartości średnie i zakresy zmiennych. P oznacza prawdopodobieństwo różnic wg testu Kruskala-Wallis. Wartości z tą samą literą nie są istotnie różne wg testu Conovera dla  $P > 0,01$ .

Table 3. Comparison of vegetation variables for four communities. Means are shown with ranges in parentheses. P denotes the probability of difference (Kruskal-Wallis test). Within a row, values followed by the same letter are not significantly different at  $P > 0,01$ , based on Conover test.

Zmienne Characteristics	Murawa Grassland	Las sosnowy Pine wood	Las robinnowy Robinia wood	Las sosnowy Pine wood	P
Liczba poletek Number of plots	16	32	18	39	
Wiek lasu (lata) Age of wood (years)	-	<10	<10	42-50	
Wysokość drzew (m) Height of trees (m)	0	4,2 (0-7)	7,8 (5-11)	14,9 (11-18)	<0,001
Zwarcie koron (%) Cover of tree layer (%)	0	20,9 (0-60)	67,8 (40-85) <sup>a</sup>	60,5 (30-80) <sup>a</sup>	<0,001
Pokrycie krzewów (%) Cover of shrub layer (%)	0,3 (0-5)	12,7 (0-70) <sup>a</sup>	15,8 (0-50) <sup>a</sup>	43,3 (20-60)	<0,001
Zwarcie sosny (%) Cover of <i>Pinus sylvestris</i> (%)	0	19,4 (0-60)	6,9 (0-30)	53,7 (0-80)	<0,001
Zwarcie robinii (%) Cover of <i>Robinia pseudacacia</i> (%)	0	2,0 (0-25) <sup>a</sup>	64,4 (20-85)	1,3 (0-15) <sup>a</sup>	<0,001
Liczba gatunków Number of species	14,1 (9-21)	20,8 (12-33) <sup>a</sup>	18,7 (13-24) <sup>a</sup>	20,6 (12-31) <sup>a</sup>	<0,001
Pokrycie gatunków (%) Cover of species (%)	64,1 (35-99)	44,9 (21-77)	15,3 (1-43)	3,1 (0-31)	<0,001
Murawowe Grassland species	0,1 (0-1)	28,4 (3-70) <sup>au</sup>	26,9 (6-84) <sup>a</sup>	37,1 (9-82) <sup>b</sup>	<0,001
Leśne Woodland species	26,5 (9-52)	3,4 (0-23)	0,4 (0-3)	0,1 (0-1)	<0,001
<i>Sedo-Sclerantheta</i>	1,3 (0-6)	7,2 (1-47)	0,2 (0-1) <sup>a</sup>	0,03 (0-1) <sup>a</sup>	<0,001
<i>Nardo-Callunetea</i>	3,1 (0-31) <sup>a</sup>	1,2 (0-8) <sup>a</sup>	22,6 (2-43) <sup>u</sup>	13,9 (1-41) <sup>u</sup>	<0,001
<i>Rudero-Secalietea</i>	17,7 (5-25)	8,0 (3-23) <sup>a</sup>	3,4 (0-21)	7,9 (0-32) <sup>au</sup>	<0,001
Znoszące stres S-strategists	10,4 (4-27) <sup>a</sup>	3,6 (0-15)	12,2 (2-30) <sup>a</sup>	1,7 (0-15)	<0,001
Ruderalne-znoszące stres S-R-strategists	1,6 (0-7) <sup>au</sup>	1,2 (0-3) <sup>a</sup>	3,3 (0-8) <sup>u</sup>	2,5 (0-10) <sup>u</sup>	<0,01
Ruderalne R-strategists	2,9 (0-8) <sup>a</sup>	2,1 (0-7) <sup>a</sup>	5,8 (1-25) <sup>a</sup>	1,2 (0-8)	<0,001
Ruderalne-konkurenci C-R-strategists	1,1 (0-6) <sup>a</sup>	0,5 (0-11) <sup>a</sup>	0,4 (0-2) <sup>a</sup>	7,9 (0-32)	<0,001
Konkurenci C-strategists	3,9 (0-25)	30,8 (5-80) <sup>a</sup>	16,4 (5-55)	29,3 (7-62) <sup>a</sup>	<0,001
Konkurenci-znoszący stres C-S-strategists	30,3 (8-51) <sup>a</sup>	28,2 (8-59) <sup>a</sup>	23,7 (7-40) <sup>a</sup>	4,2 (0-30)	<0,001
Strategia pośrednia C-S-R-strategists					



Ryc. 7. Uporządkowanie poletek wzdłuż I ( $\lambda_1 = 0.72$ ) i II ( $\lambda_2 = 0.37$ ) osi DCA na podstawie pokrycia gatunków. Oznaczenia zbiorowisk jak na ryc. 2.

Fig. 7. Ordination of plots along the first two DCA axes on the basis of species cover. Community types as in Fig. 2.

deptywana murawa. Las robinowy odznacza się największym pokryciem gatunków z klasy *Rudero-Secalietea* (nitrofilnych i ruderalnych) – dużo wyższym niż młody las sosnowy – ale nie istotnie różnym w porównaniu ze starszym lasem sosnowym. W młodych lasach sosnowym i robinowym jest podobne pokrycie gatunków leśnych – wyraźnie niższe niż w starym lesie sosnowym. Wszystkie cztery zbiorowiska bardzo różnią się pokryciem gatunków murawowych, w tym również pokryciem gatunków muraw napiaskowych, które są silnie ujemnie skorelowane z pokryciem drzew (odpowiednio  $r = -0,66$ ,  $r = -0,71$ ,  $p < 0,001$ ). Pokrycie gatunków murawowych jest zatem znacznie większe w młodym lesie sosnowym niż w bardziej zwartym lesie robinowym. Młody las sosnowy cechuje się największym pokryciem gatunków wrzosowiskowych (z klasy *Nardo-Callunetea*). Gatunki znoszące stres mają największe pokrycie w wydeptywanej murawie, podczas gdy gatunki ruderalne znoszące stres w murawie i w lesie robinowym, a gatunki o większych zdolnościach konkurencyjnych znoszące stres w lasach sosnowych.

Mimo że porównywane zbiorowiska powstały na takim samym piaszczystym podłożu, ich obecne warunki glebowe są różne (tab. 4). Gleba wydeptywanej murawy zawiera najmniej P,  $\text{NO}_3\text{-N}$  i  $\text{NH}_4\text{-N}$ , choć obu form azotu nie jest tu istotnie mniej niż w starszym lesie sosnowym. Gleba w lesie robinowym jest najsuchsza i znacznie uboższa w Ca, K i sumę kationów wymiennych w porównaniu z pozostałymi zbiorowiskami, jest ona natomiast zasobniejsza w Mg, szczególnie w porównaniu z młodym lasem sosnowym. Nie stwierdzono istotnych różnic między zbiorowiskami leśnymi w ilości ogólnego N i  $\text{NO}_3\text{-N}$ . W glebie lasu robinowego jest najwięcej  $\text{NH}_4\text{-N}$ , ale nie dużo więcej niż w młodym lesie

sosnowym, istotna różnica jest dopiero w porównaniu ze starszym lasem sosnowym. Można sądzić, że gleba w młodym lesie robinowym jest suchsza i uboższa w niektóre pierwiastki, a także niezbyt bogata w azot, ponieważ woda i inne zasoby glebowe są intensywnie pobierane przez liczne i bardzo szybko rosnące młode drzewa robinii.

## DYSKUSJA I WNIOSKI

Na badanym przez nas terenie utrzymuje się przestrzenny, ekoklinowy układ wtórnej roślinności związany ze stopniowo coraz słabszą intensywnością antropogenicznych zaburzeń. Wzdłuż tej ekokliny wzrasta ogólna liczba gatunków, maleje przy tym liczba i pokrycie gatunków murawowych, wzrasta natomiast rola drzew i krzewów oraz liczba i pokrycie gatunków leśnych. W efekcie mimo ubogich piaszczystych gleb i florystycznego ubóstwa zbiorowisk, lokalnie utrzymuje się stosunkowo spore bogactwo gatunkowe i znaczne zróżnicowanie zbiorowisk (różnorodność typu beta). Rola i znaczenie naturalnych i antropogenicznych zaburzeń w różnej skali w utrzymaniu różnorodności gatunkowej były wykazywane i testowane przez wielu autorów (Grime 1979, Pickett, White 1985, Pickett i in. 1989, van der Maarel 1993). Na podstawie naszych obserwacji nie można jednak ocenić jak trwały jest stwierdzony układ roślinności i względnie wysoki poziom jej różnorodności.

Gleby w młodych, około 10-letnich, lasach wtórnych zawierają więcej fosforu oraz amonowego i azotanowego azotu niż gleba napiaszczystej murawy, gdzie sukcesja jest hamowana przez intensywne wydeptywanie. Mimo że nie stwierdziliśmy przy tym wyraźnego wzrostu azotu ogólne-

Tabela 4. Charakterystyka gleb. W tabeli podano wartości średnie i zakresy zmiennych. W nawiasach podano liczbę poletek, dla których oznaczono  $\text{NO}_3\text{-N}$  i  $\text{NH}_4\text{-N}$ . Wartości dla P, K, Mg, Ca,  $\text{NO}_3\text{-N}$  i  $\text{NH}_4\text{-N}$  podano w mg/100g gleby, a dla sumy kationów wymiennych w me/100g gleby. P oznacza prawdopodobieństwo różnic wg testu Kruskala-Wallis. Wartości z tą samą literą nie są istotnie różne wg testu Conovera dla  $p > 0,01$ .

Table 4. Comparison of soil variables for four communities. Means are shown with ranges in parentheses. P, K, Mg, Ca,  $\text{NO}_3\text{-N}$  and  $\text{NH}_4\text{-N}$  are expressed as mg/100 g soil, cation exchange capacity as me/100 g soil. p denotes the probability of difference (Kruskal-Wallis test). Within a row, values followed by the same letter are not significantly different at  $P > 0.01$ , based on Conover test.

Zmienne Variables	Murawa Grassland	Las sosnowy Pine wood	Las robiniowy Robinia wood	Las sosnowy Pine wood	P
Liczba poletek Number of plots	16(15)	32(15)	18(15)	39(14)	
Wiek lasu (lata) Age of wood (years)	-	<10	<10	42-50	
Wilgotność w 1992 (%) Moisture in 1992 (%)	3,3 (2,0-6,5) <sup>a</sup>	5,9 (2,3-13,4) <sup>v</sup>	3,0 (1,2-5,4) <sup>a</sup>	5,5 (2,1-16,4) <sup>v</sup>	<0,001
Wilgotność w 1993 (%) Moisture in 1993 (%)	4,7 (2,0-8,4)	4,9 (2,0-8,9)	4,3 (2,3-7,1)	5,8 (2,1-14,7)	>0,05
pH	6,3 (4,9-6,9) <sup>a</sup>	6,2 (5,6-6,7) <sup>a</sup>	5,6 (4,2-6,4)	5,1 (3,7-6,2)	<0,001
Suma kationów wymiennych Cation exchange capacity	1,88 (1,05-4,26) <sup>a</sup>	1,80 (1,23-2,59) <sup>a</sup>	1,24 (0,29-4,09)	2,01 (0,59-5,86) <sup>a</sup>	<0,001
Ca	34,9 (19,0-82,0) <sup>a</sup>	33,3 (22,0-48,0) <sup>a</sup>	23,0 (4,0-80,0)	37,2 (10,0-114,0) <sup>a</sup>	<0,01
K	4,3 (2,0-9,0) <sup>a</sup>	4,2 (2,4-11,2) <sup>a</sup>	2,7 (1,6-6,2)	4,9 (2,2-13,0) <sup>a</sup>	<0,001
P	2,4 (0,0-12,8)	4,7 (0,1-10,0) <sup>a</sup>	3,6 (2,1-5,0) <sup>a</sup>	6,3 (1,6-26,0) <sup>a</sup>	<0,001
Mg	0,50 (0,0-1,0) <sup>au</sup>	0,37 (0,0-1,17) <sup>a</sup>	0,88 (0,0-3,01) <sup>v</sup>	0,58 (0,0-2,50) <sup>au</sup>	<0,05
$\text{NO}_3\text{-N}$	1,82 (0,13-4,42) <sup>a</sup>	3,55 (1,93-5,15) <sup>v</sup>	3,55 (1,47-6,97) <sup>v</sup>	3,28 (1,37-7,0) <sup>au</sup>	<0,01
$\text{NH}_4\text{-N}$	0,55 (0,15-1,41) <sup>a</sup>	1,32 (0,46-2,07) <sup>v</sup>	1,36 (0,46-2,42) <sup>v</sup>	0,89 (0,14-2,23) <sup>a</sup>	<0,001
Ogólny N (%) Total N (%)	0,09 (0,04-0,16) <sup>a</sup>	0,10 (0,04-0,16) <sup>au</sup>	0,10 (0,03-0,18) <sup>au</sup>	0,12 (0,04-0,22) <sup>v</sup>	<0,05
Ogólny C (%) Total C (%)	1,29 (0,68-2,03) <sup>au</sup>	1,21 (0,73-2,07) <sup>a</sup>	1,05 (0,31-2,35) <sup>a</sup>	1,65 (0,36-3,62) <sup>v</sup>	<0,01
C/N	15,0 (9,2-22,4)	12,4 (7,3-21,6)	12,0 (5,4-22,7)	13,8 (7,3-21,9)	>0,05

go wydaje się, że zaobserwowane zmiany warunków glebowych są zgodne z ogólnym wzorcem wtórnej sukcesji na ubogich piaszczystych glebach, stwierdzonym przez Inouye i innych (1987) i Gleesona i Tilmana (1990), cechującym się wzrostem azotu glebowego wraz z rozwojem zbiorowisk.

Wiążąca symbiotycznie azot robinia spowodowała największy wzrost azotu glebowego, głównie w formie amonowej. Ten wzrost był wystarczająco duży, aby nastąpiło znaczne zwiększenie liczby i pokrycia zielnych gatunków nitrofilnych, takich jak: *Chelidonium majus*, *Galeopsis tetrahit*, *G. bifida*, *Agrostis stolonifera*. Powstało w ten sposób zbiorowisko *Chelidonio-Robinetum*, podobne do lasów robinowych z innych części Polski i środkowej Europy (Jurko 1963, Pacyniak 1981, Gilicka 1989). Z obserwacji w Berlinie wynika, że podobna jest rola robinii w sukcesji na miejskich nieużytkach, na podłożu z gruzu i żwiru, gdzie wspomaga ona inwazję gatunków znoszących ocienienie i wymagających więcej składników odżywczych (Kowarik 1992). Hintikka (1987) wykazał, że wzrost nitrifikacji gleby może indukować kiełkowanie spoczynkowych nasion *Galeopsis bifida*. Zupełnie odmienny jest skład gatunkowy w przylegającym młodemu lesie sosnowym, gdzie występują gatunki ubogich gleb, takie jak: *Calluna vulgaris*, *Veronica officinalis*, *Luzula campestris*, *Solidago virgaurea*, oraz sporo gatunków murawowych. Znacznie mniejsze pokrycie drzew w młodym lesie sosnowym, w porównaniu z lasem robinowym, umożliwiło rozwój wielu gatunków nie tolerujących większego zacienienia. Zróżnicowana dostępność azotu oraz odmiennie warunki świetlne mogą zatem decydować o silnej dywergencji młodych wtórnych zbiorowisk leśnych na ubogich glebach.

W południowych Appalachach Boring i Swank (1984a) stwierdzili istotnie więcej  $\text{NO}_3\text{-N}$  w górnej warstwie gleby na stanowiskach z 4-letnią robinią niż w lesie mieszanym, przy czym najwyższa koncentracja  $\text{NO}_3\text{-N}$  wystąpiła na stanowiskach z 17-letnią robinią; nie zaznaczyły się przy tym wyraźne różnice w  $\text{N}$  ogólnym, które były istotne tylko na stanowiskach 38-letnich. My również nie stwierdziliśmy różnic w  $\text{N}$  ogólnym, ale także w ilości  $\text{NO}_3\text{-N}$ , między młodymi lasami robinowym i sosnowym, oraz tylko niewielkie różnice w  $\text{NH}_4\text{-N}$ . Sądzymy, że wiąże się to z bardzo szybkim wzrostem bujnie rozwijającej się robinii i dużą akumulacją azotu w biomasie drzew tego gatunku rosnących na ubogich piaszczystych glebach. Wniosek ten potwierdzają badania nad rolą we wtórnej sukcesji szybko rosnących gatunków symbiotycznie wiążących azot, które akumulują w tkankach znaczną ilość głównych pierwiastków odżywczych (Boring, Monk, Swank 1981, Johnson, Swank 1973). Boring i Swank (1984a) podkreślają, że wczesny wzrost robinii może być szybki i osiągać do 8 m w ciągu 3 lat, a dominującym losem związanego azotu w systemie roślina-ściółka-gleba w lasach robinowych jest jego akumulacja w biomasie. White, Haines i Boring (1988) stwierdzili ponadto bardzo wolne tempo dekompozycji listków robinii z powodu dużej zawartości lignin i przez to wolne tempo uwalniania z nich azotu. Według tych autorów takie zatrzymywanie azotu sugeruje mechanizm tłumaczący długoterminowy wpływ robinii na gromadzenie azotu w glebie i warstwie runa.

W naturalnych warunkach występowania robinii, w południowych Appalachach, jej dominacja w lasach wtórnych jest krótkotrwała, gdyż jako mniej przystosowana jest eli-

minowana z czasem z warstwy drzew i zastępowana przez gatunki długo żyjące i bardziej tolerujące zacienienie (Boring, Swank 1984a). W antropogenicznym krajobrazie środkowej Europy lasy robinowe, jak wszystkie wtórne lasy izolowane od resztek starych lasów, są słabo kolonizowane przez rodzime gatunki drzew i rośliny leśne (Peterken, Game 1984, van Ruremonde, Kalkhoven 1991, Dzwonko, Loster 1992a, 1992b, Dzwonko 1993). Z tych powodów również na badanym terenie nie można spodziewać się sukcesji wtórnych lasów robinowych i sosnowych do dojrzałych lasów dębowo-sosnowych. Hruška (1991) uważa, że na Równinie Pannońskiej w Jugosławii sukcesję do dojrzałych lasów bardzo utrudnia znacznie wolniejszy wzrost rodzimych gatunków drzew i zdolność robinii do szybkiej regeneracji po wycięciu. Natomiast Kowarik (1990) sugeruje, że na ruderalnych miejscach w Berlinie, gdzie robinia dominuje po 40 latach sukcesji, jej potencjalnymi konkurentami są gatunki z rodzaju *Acer*, które jako rosące wyżej mogą z czasem stać się gatunkami dominującymi. W Polsce osobniki robinii rosnące w lasach osiągają wiek do 110 lat (Pacyniak 1981) i nie są znane przykłady sukcesji lasów robinowych do dojrzałych lasów utworzonych przez rodzime gatunki drzew.

Z naszych badań wynika zatem, że w podmiejskim krajobrazie, na ubogich piaszczystych glebach, skład gatunkowy wtórnych zbiorowisk może być pośrednio determinowany przez dominujący gatunek drzewa – robinie lub sosnę, a bezpośrednio przez intensywność antropogenicznych zaburzeń, podczas gdy rozprzestrzenianie i kolonizacja, zależne od składu gatunkowego najbliższych lasów, decydują które gatunki drzew, krzewów i roślin zielnych są obecne w danym miejscu. Może to prowadzić do przestrzennego zróżnicowania wtórnych zbiorowisk leśnych nie przyczyniając się jednak w żadnym stopniu do zwiększenia ich gatunkowego bogactwa. Okresowe wydeptywanie sprzyja zachowaniu muraw napiaskowych i rosnących w nich gatunków, podczas gdy izolacja od starych, naturalnych lasów zupełnie uniemożliwia rozwój zbiorowisk leśnych o składzie florystycznym i bogactwie gatunkowym zbliżonym do lasów naturalnych. Utrzymanie bogatszej flory leśnej w antropogenicznym krajobrazie jest zatem możliwe jedynie przez zachowanie resztek naturalnych lasów będących jej ostoją. Roli takiej nie mogą zupełnie spełnić ani lasy sadzone ani lasy spontanicznie powstałe w wyniku wtórnej sukcesji w izolacji od starych lasów naturalnych.

**Podziękowania.** Autorzy bardzo dziękują mgr Stefanowi Gawrońskiemu za pomoc w pracach terenowych, mgr Barbarze Szczepanowicz za laboratoryjne analizy prób glebowych, a mgr Małgorzacie Matyjaszkiewicz za wykonanie rysunków. Badania były finansowane przez KBN, grant 6 6087 92 03 na lata 1992–1994.

## PIŚMIENNICTWO

- BORING L.R., MONK C.D., SWANK W.T. 1981. Early regeneration of a clear-cut southern Appalachian forest. *Ecology* 62: 1244–1253.  
BORING L.R., SWANK W.T. 1984a. The role of black locust (*Robinia pseudoacacia*) in forest succession. *J. Ecol.* 72: 749–766.

- BORING L.R., SWANK W.T. 1984b. Symbiotic nitrogen fixation in regenerating black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) stands. *Forest Sci.* 30: 528–537.
- CHAPMAN A.G. 1935. The effects of black locust on associated species with special reference to forest trees. *Ecol. Monogr.* 5: 37–60.
- DAY R.W., QUINN G.P. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Monogr.* 59: 433–463.
- DUFFY D.C., MEIER A.J. 1992. Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting? *Conservation Biology* 6: 196–201.
- DZWONKO Z. 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *J. Veg. Sci.* 4: 693–698.
- DZWONKO Z., GAWROŃSKI S. 1994. The role of woodland fragments, soil types, and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. *Vegetatio* 111: 149–160.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the Western Carpathian foothills. *Oikos* 56: 77–86.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1990. Vegetation differentiation and secondary succession on a limestone hill in southern Poland. *J. Veget. Sci.* 1: 615–622.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1992a. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *J. Biogeogr.* 19: 195–204.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1992b. Zróżnicowanie roślinności i wtórna sukcesja w murawowo-leśnym rezerwacie Skolczanka koło Krakowa (Vegetation differentiation and secondary succession in the Skolczanka grassland-forest reserve near Kraków, southern Poland). *Ochr. Przyr.* 50, cz. I: 33–64.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *J. Appl. Ecol.* (w druku).
- ELLENBERG H. 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., VOLKMAR W., WERNER W., PAULIßEN D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.* 18: 3–248.
- FALIŃSKI J.B. 1986. *Vegetation Dynamics in Temperate Lowland Primeval Forests*. Junk Publishers, Dordrecht.
- FRIEDERICH J.M., DAWSON J.O. 1984. Soil nitrogen concentration and *Juglans nigra* growth in mixed plots with nitrogen-fixing *Alnus*, *Elaeagnus*, *Lespedeza* and *Robinia species*. *Can. J. For. Res.* 14: 864–868.
- GILICKA I. 1989. *Chelidonio-Robinetum* Jurko 1963 w parkach Poznania (*Chelidonio-Robinetum* Jurko 1963 in the parks of Poznań). *Bad. Fizjogr. Pol. Zach., Seria B* 39: 87–104.
- GLEESON S.K., TILMAN D. 1990. Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology* 71: 1144–1155.
- GRIME J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- GRIME J.P., HODGSON J.G., HUNT R. 1988. *Comparative plant ecology*. Unwin Hyman, London.
- HADAČ E., SOFRON J. 1980. Notes on syntaxonomy of cultural forest communities. *Folia Geobot. Phytotax.* 15: 245–258.
- HILL M.O., GAUCH H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47–58.
- HINTIKKA V. 1987. Germination ecology of *Galeopsis bifida* (*Lamiaceae*) as a pioneer species in forest succession. *Silva Fenn.* 21: 301–313.
- HOEHNE L.M. 1981. The groundlayer vegetation of forest islands in a urban-suburban matrix. *Forest Island Dynamics in Man Dominated Landscapes*. Eds R.L. Burgess, D.M. Sharpe, p. 41–54. Springer Verlag, New York.
- HRUŠKA K. 1991. Human impact on the forest vegetation in the western part of the Pannonic Plain (Yugoslavia). *Vegetatio* 92: 161–166.
- INOUE R.S., HUNTLY N.J., TILMAN D., TESTER J.R., STILLWELL M., ZINNEL K.C. 1987. Old-field succession on a Minnesota sand plain. *Ecology* 68: 12–26.
- JOHNSON P.L., SWANK W.T. 1973. Studies of cation budgets in the Appalachians on four experimental watersheds with contrasting vegetation. *Ecology* 54: 70–80.
- JURKO A. 1963. Zmena pôvodných lešných fytoocenóz introdukciov. *Ceskoslovenská Ochr. Přír.* 1: 56–75.
- KERESZTESI B. 1980. The black locust. *Unasylyva* 32: 23–33.
- KOHLER A., SUKOPP H. 1964. Über die Gehölzentwicklung auf Berliner Trümmerstandorten. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 389–406.
- KORNAŚ J., MEDWECKA-KORNAŚ A. 1987. Szata roślinna Krakowa (The vegetation of Cracow). *Folia Geogr., Ser. Geogr.-Phys.* 8: 153–169.
- KOWARIK I. 1990. Zur Einführung und Ausbreitung der Robinie (*Robinia pseudoacacia* L.) in Brandenburg und zur Gehölzsukzession ruderaler Robinienbestände in Berlin. *Verh. des Berliner Bot. Vereins* 8: 33–67.
- KOWARIK I. 1992. Zur Rolle nichteinheimischer Arten bei der Waldbildung auf innerstädtischen Standorten in Berlin. *Verh. Ges. Ökol.* 21: 207–213.
- LUKEN J.O., HINTON A.C., BAKER D.G. 1992. Response of woody plant communities in power-line corridors to frequent anthropogenic disturbance. *Ecol. Applications* 2: 356–362.
- MATLACK G.R. 1993. Sociological edge effects: spatial distribution of human impact in suburban forest fragments. *Environm. Managem.* 7: 829–835.
- MATLACK G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology* 75: 1491–1502.
- PACYNIAK C. 1981. Robinia akacja (*Robinia pseudoacacia* L.) w warunkach środowiska leśnego w Polsce (Locust tree (*Robinia pseudoacacia* L.) in conditions of Polish forest environment). *Rocz. Akad. Roln. w Poznaniu* 111: 1–85.
- PETERKEN G.F., GAME M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *J. Ecol.* 72: 155–182.
- PHILLIPS D.L., SHURE D.J. 1990. Patch-size effects on early succession in Southern Appalachian forests. *Ecology* 71: 204–212.
- PICKETT S.T.A., WHITE P. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- PICKETT S.T.A., COLLINS S.L., ARMESTO J.J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109–114.
- PICKETT S.T.A., KOLASA J., ARMESTO J.J., COLLINS S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129–136.
- PODANI J. 1993. *SYN-TAX-pc*. Scientia Publishing, Budapest.
- PODANI J., FEOLI E. 1991. A general strategy for the simultaneous classification of variables and objects in ecological data tables. *J. Veget. Sci.* 2: 435–444.
- SOLIŃSKA-GÓRNICKA B., SYMONIDES E. 1990. Effect of a large city on the structure of coenoelements in a natural woodland in Warsaw. *Vegetatio* 88: 163–176.
- TAYLOR K.C., READER R.J., LARSON D.W. 1993. Scale-dependent inconsistencies in the effects of trampling on a forest understorey community. *Environm. Managem.* 17: 239–248.
- TER BRAAK C.J.F. 1988. *CANOCO-a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1)*. GLW, Wageningen.
- THEODORSSON-NORHEIM E. 1986. KRUSKAL-WALLIS test: BASIC computer program to perform nonparametric one-way analysis of variance and multiple comparisons on ranks of several inde-



- pendent samples. *Computer Methods and Programs in Biomedicine* 23: 57-62.
- TILMAN D., COWAN M.L. 1989. Growth of old field herbs on a nitrogen gradient. *Funct. Ecol.* 3: 425-438.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB, D.A. 1964-1980 *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van der MAAREL E. 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J. Veg. Sci.* 4: 733-736.
- van RUREMONDE R.H.A.C., KALKHOVEN J.T.R. 1991. Effects of woodlot isolation on the dispersion of plant with fleshy fruits. *J. Veg. Sci.* 2: 377-384.
- WHITE D.L., HAINES B.L., BORING L.R. 1988. Litter decomposition in southern Appalachian black locust and pine-hardwood stands: litter quality and nitrogen dynamics. *Can. J. For. Res.* 18: 54-63.
- WHITNEY G.G., FOSTER D.R. 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. *J. Ecol.* 76: 867-876.
- WHITTAKER R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

## SUMMARY

In the suburban landscape of Kraków fragments of woods and abandoned grasslands are used as recreation areas, heavily trampled and littered. Our objective was to examine to what extent do the species richness, composition and spatial differentiation of communities developing naturally on abandoned sandy grasslands depend on the dominant trees, *Pinus sylvestris* and *Robinia pseudacacia*, and intensity of anthropogenic disturbance. The study area lies about 8 km south-west of the centre of Kraków. It was intensively utilized by the army until the 1970s. Since the seventies the study area has belonged to the Skolczanka grassland-woodland reserve. Oak-pine wood (*Pino-Quercetum* association) is supposed to be the main mature type of woodland community on the sandy deposit in this area. The main object of our study was an abandoned sandy grassland, 0.77 ha in area. It is situated between two planted pine woods, 42-50 years old, which contain only a little *R. pseudacacia* (Fig. 1). Over the last 10 years *R. pseudacacia*

has colonized the western part of this area by seeds and vegetatively producing clonal clusters of stems. Pine has colonized by seeds the central part of the grassland. The abandoned grassland is heavily trampled by people who use it as a recreation area in spring and summer. Their activity concentrates in the eastern part of the area, adjoining the reserve border, close to the road. 105 plots, 5 m x 5 m in size, were laid out systematically at 5-m intervals throughout the abandoned grassland and in the adjoining woods. Using a numerical classification (average linkage procedure) four types of grassland and woodland communities were distinguished (Tab. 1, Figs. 2-6). The results of detrended correspondence analysis (DCA) show two gradients in vegetation differentiation (Fig. 7). Along the first gradient (the first DCA axis) communities are arranged from trampled sandy grassland, *Festuco-Thymetum* association to pine wood, *Pinus-Rubus* community. The total number of species and cover of trees, shrubs and herb woodland species increase along this gradient whereas the number and cover of grassland species decrease (Tabs. 2 and 3). It is the main direction of secondary succession on the abandoned grassland. The pine woods are richest in species, fewer species grow in *R. pseudacacia* wood and the fewest in the trampled grassland. The second gradient (the second DCA axis) show differences between young woods of the same age with *P. sylvestris* and *R. pseudacacia* which arose on the same sandy substratum. In *R. pseudacacia* wood trees are significantly higher and their canopy more closed than in pine wood. Cover of nitrophilous and ruderal species is most closely associated with cover of *R. pseudacacia*, and cover of heathland species with *P. sylvestris*. Some of the soil factors vary significantly between all the communities compared, though they arose on the same sandy substratum (Tab. 4). Symbiotic nitrogen-fixing and fast growing *R. pseudacacia* contributed to the increase in soil  $\text{NH}_4\text{-N}$ . Soil in *R. pseudacacia* wood is the driest and much poorer in Ca, K and CEC than in the remaining communities. Differences in nitrogen availability and light conditions caused a strong divergence in the composition of young secondary woods. It was found that the species composition of secondary communities on poor sandy soils in the study area was indirectly determined by the dominant tree species, *R. pseudacacia* or *P. sylvestris*, and directly by the intensity of anthropogenic disturbance, whereas species dispersal and colonization from the nearest woods determine which species of trees, shrubs and woodland herbs are present in a given site.