

ZRÓŻNICOWANIE ROŚLINNOŚCI I WTÓRNA SUKCESJA W MURAWOWO-LEŚNYM REZERWACIE SKOŁCZANKA KOŁO KRAKOWA

VEGETATION DIFFERENTIATION AND SECONDARY SUCCESSION IN THE SKOŁCZANKA GRASSLAND-FOREST RESERVE NEAR KRAKÓW, SOUTHERN POLAND

ZBIGNIEW DZWONKO i STEFANIA LOSTER

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

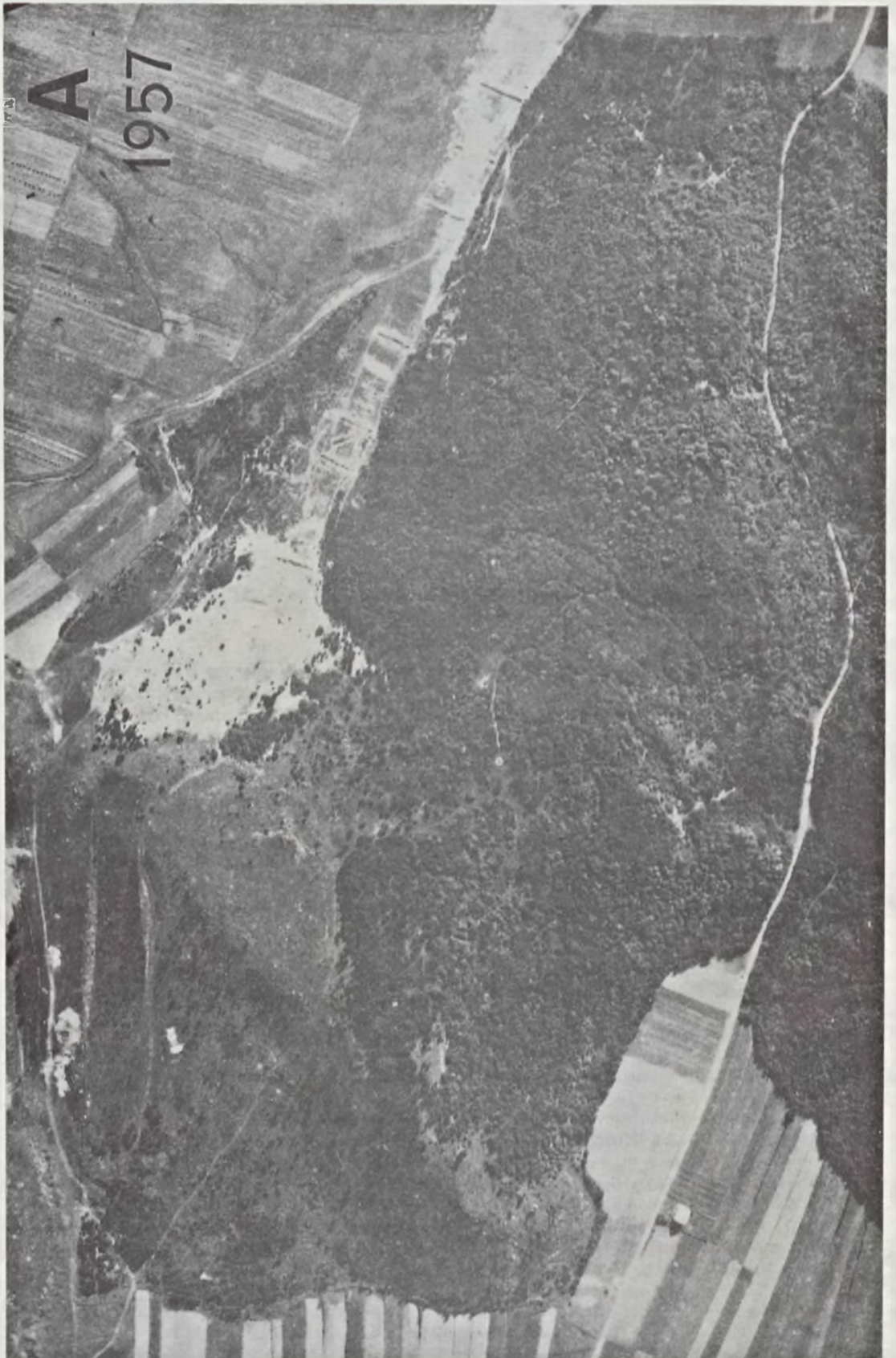
Abstract: The vegetation of the Skołczanka reserve was examined using the Braun-Blanquet method. With the help of numerical classification eight types of grassland communities were distinguished, belonging to the classes *Sedo-Scleranthetea*, *Nardo-Callunetea* and *Festuco-Brometea*, and 11 types of woodland communities, both remnants of primary woodlands from the classes *Quercus-Fagetea* and *Vaccinio-Piceetea* and secondary woods. An analysis of historical cartographic material and aerial photographs shows that in the last few decades the area of secondary woods has increased considerably at the expense of grasslands. Changes in species diversity in the woods during secondary succession were examined and discussed. 27 secondary woods, 32 - 51 years old, were investigated. 25 of them were Scot's pine woods. 59 small shrub and herb woodland species were found in the secondary woods. Only 13 woodland species occurred in more than a half of the secondary woods. The results of a stepwise multiple regression analysis show that the number of all species depends only on wood area. The number of woodland species is significantly dependent on distance from the source of diaspores, area, shape, age and type of soil. A close relationship was found between the type of dispersal of woodland species and their distribution in secondary woods.

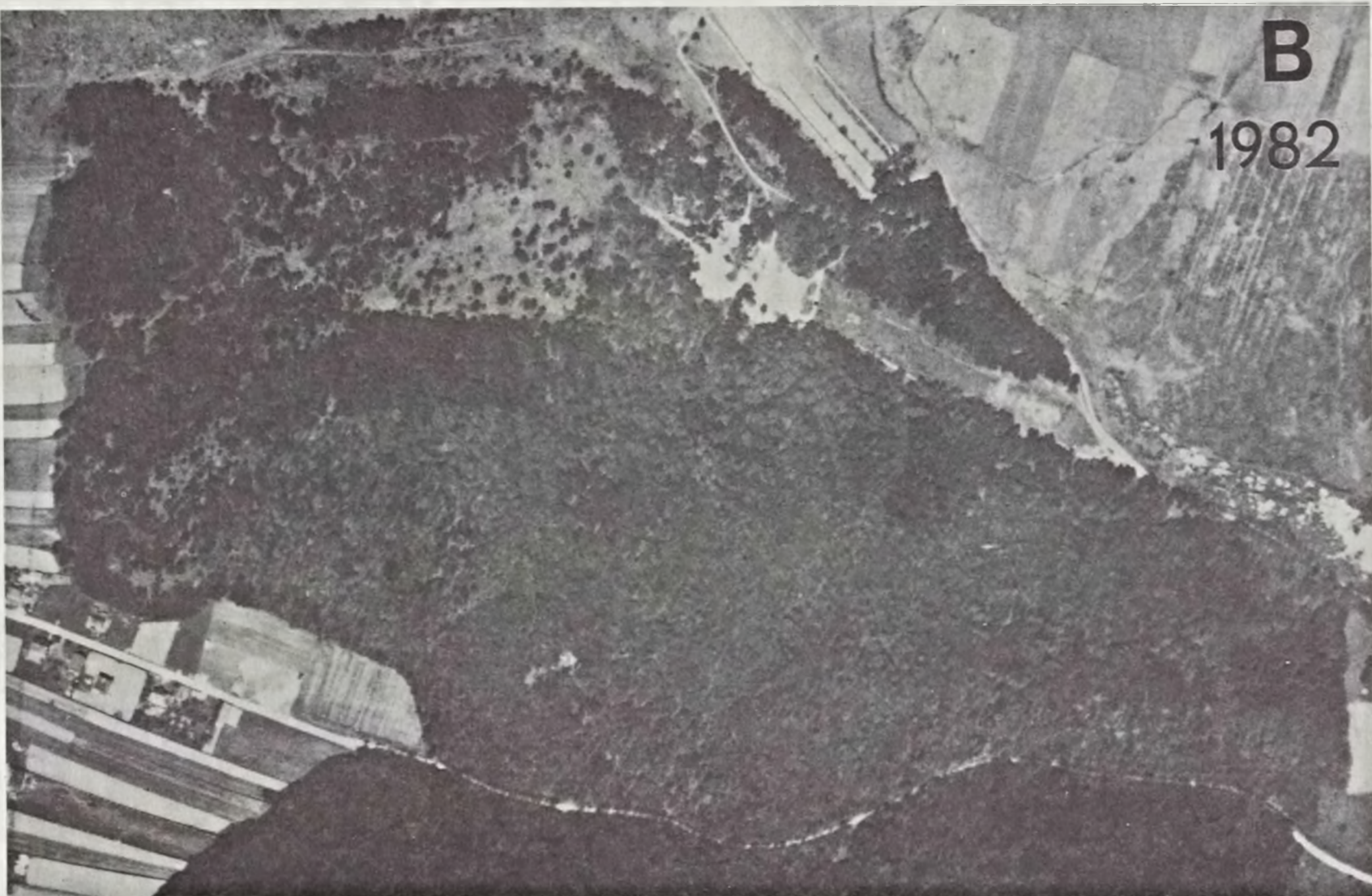
Key words: classification; colonization; limestone grassland; ordination; secondary woods; seed dispersal; species richness.

Manuscript received: April 1991

accepted: May 1991

Treść: Przedstawiono charakterystykę roślinności rezerwatu Skołczanka opracowaną z wykorzystaniem metody Braun-Blanqueta. Na podstawie numerycznej klasyfikacji zdjęć wyróżniono osiem typów zbiorowisk murawowych należących do klas: *Sedo-Scleranthetea*, *Nardo-Callunetea* i *Festuco-Brometea*, a także 11 typów zbiorowisk leśnych przedstawiających resztki pierwotnych lasów z klas *Quercus-Fagetea* i *Vaccinio-Piceetea* oraz lasy wtórne. Analiza historycznych materiałów kartograficznych i zdjęć lotniczych wykazała, że w ostatnich kilkudziesięciu latach powierzchnia wtórnych lasów znacznie zwiększyła się kosztem muraw. Zbadano i przedyskutowano zmiany różnorodności gatunkowej w trakcie wtórnej sukcesji lasów. Zbadano 27 wtórnych lasów w wieku 32 - 51 lat. 25 z nich to lasy sosnowe. W lasach wtórnych znaleziono 59 gatunków małych krzewów i zielnych roślin leśnych. Tylko 13 gatunków roślin leśnych występowało w więcej niż połowie lasów wtórnych. Wyniki krokowej analizy regresji wielorakiej wykazały, że liczba wszystkich gatunków zależy jedynie od powierzchni lasu. Liczba gatunków leśnych istotnie zależy od odległości od źródła diaspor, powierzchni lasu, jego kształtu, wieku i typu gleby. Stwierdzono ścisłą zależność między sposobem rozsiewania gatunków leśnych i ich rozmieszczeniem we wtórnych lasach.





Ryc. 1. Teren rezerwatu Skolczanka w 1957 roku (A) i w 1982 roku (B), według zdjęć lotniczych PPG-K, Warszawa

Fig. 1. The area of the Skolczanka nature reserve in 1957 (A) and 1982 (B). After air photographs by PPG-K, Warsaw

I. WSTĘP

Roślinność najbliższych okolic Krakowa jest silnie przekształcona. Resztki starych lasów zachowały się tylko w niewielu miejscach. Rezerwat Skołczanka, obejmujący powierzchnię 36,5 ha, jest największym rezerwatem przyrody w obecnych granicach miasta. Jest on oddalony o około 8 km na południowy zachód od centrum Krakowa. Położony jest koło Tyńca, na obszarze Jurajskiego Parku Krajobrazowego. Rezerwat został utworzony w 1957 roku, przede wszystkim dla ochrony bardzo bogatej fauny owadów, głównie motyli związanych z kserotermiczną roślinnością ciepłych stoków wapiennego wzgórza (B ł e s z y ń s k i 1950; D ą b r o w s k i 1967, 1977; R a z o w s k i, P a l i k 1969). Przed objęciem ochroną, roślinność tego terenu przedstawiała stan typowy dla wzgórz wapiennych okolic Krakowa. Składały się na nią resztki naturalnego lasu liściastego i wypasane murawy nawapienne. Niewielka część wzgórza pokryta piaskami, porośnięta była ubogimi murawami i niewielkimi resztkami boru mieszanego. W ciągu ponad 30 lat istnienia rezerwatu powierzchnia zajęta przez murawy bardzo się zmniejszyła w wyniku zarastania przez drzewa i krzewy. Powstały wtórne lasy w różnym wieku, głównie sosnowe. Niektóre lasy sosnowe powstały w wyniku posadzenia *Pinus sylvestris* i w niewielkiej ilości *P. nigra*, inne powstały spontanicznie przez rozsianie się tych gatunków. Obecnie w rezerwacie sąsiaduje ze sobą kilka typów muraw, młodsze i starsze lasy wtórne oraz zajmujące największą powierzchnię resztki starych lasów naturalnych. Taki układ roślinności stworzył możliwość zbadania zmian zachodzących w składzie florystycznym zbiorowisk w trakcie wtórnej sukcesji na wapiennych i piaszczystych glebach.

Wtórne lasy powstałe niedawno w miejscach użytkowanych jako pastwiska i łąki są z reguły uboższe w leśne gatunki od starych lasów pochodzenia naturalnego. Sukcesja w kierunku dojrzałych zbiorowisk przebiega w nich wolno. Jednym z powodów, podkreślanym przez różnych autorów, jest brak zdolności wielu gatunków leśnych do efektywnego rozprzestrzeniania i kolonizowania nowych izolowanych miejsc (H o e h n e 1981; P e t e r k e n, G a m e 1984; W h i t n e y, F o s t e r 1988; D z w o n k o, L o s t e r 1988, 1989). Występujące w rezerwacie wtórne lasy różnią się wiekiem, pochodzeniem, typami gleb, a także powierzchnią,

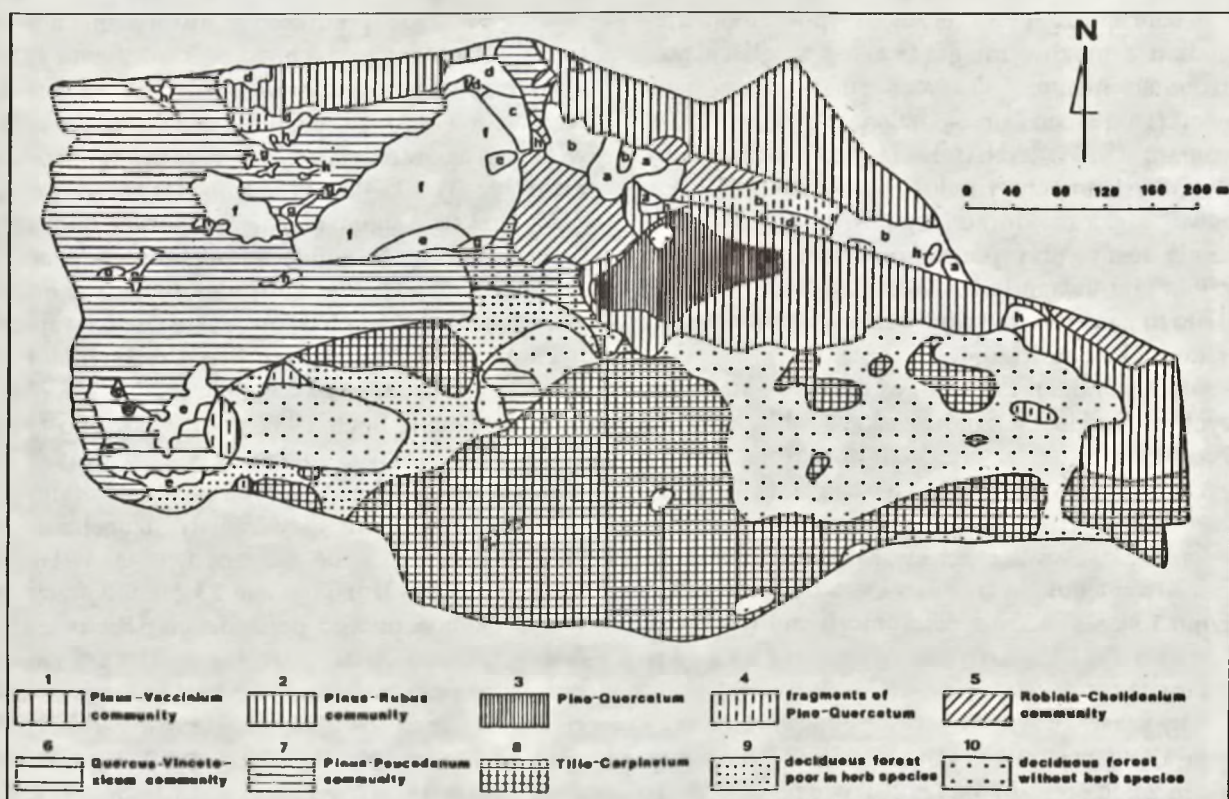
kształtem i stopniem izolacji od starych lasów i od siebie. Postanowiono zatem zbadać, które z wymienionych czynników i w jakim stopniu mają wpływ na skład gatunkowy i bogactwo florystyczne tych lasów.

II. TEREN BADAŃ

Rezerwat obejmuje wzgórze o wysokości 275 m n.p.m. Najniżej położona część rezerwatu znajduje się na wysokości 215 m n.p.m. Wzgórze z rezerwatem położone jest na południowym krańcu Wyżyny Krakowskiej. Zbudowane jest ono z trudno wietrzących wapieni jurajskich. Na północnym i północno-wschodnim skraju wzgórza skały wapienne przykryte są grubą warstwą luźnych i słabo gliniastych piasków (A l e x a n d r o w i c z 1960). Badany teren znajduje się w obrębie klimatu charakterystycznego dla wyżyn środkowopolskich. Średnia roczna temperatura powietrza wynosi tu 8,1°C, średnia temperatura stycznia osiąga -3,1°C, a średnia temperatura lipca 18,5°C. Średnia suma rocznych opadów równa jest 665 mm.

Według naszych notowań oraz danych B ł a w i c z a k (msk.) flora roślin naczyniowych rezerwatu liczy 299 gatunków.

Przyjmuje się, że dojrzałymi typami zbiorowisk leśnych, które występowały pierwotnie na tym terenie były: grąd *Tilio-Carpinetum*, pokrywający gleby rędzinowe wykształcone na wapiennym podłożu i bór mieszany *Pino-Quercetum* rozwinięty na glebach zbielicowanych powstałych na piaszczystym podłożu (K o r n a ś, M e d w e c k a - K o r n a ś 1974). Obecnie 47,5 % powierzchni rezerwatu zajmują resztki naturalnego lasu grądowego i boru mieszanego, a 11% jego powierzchni murawy na wapiennych i piaszczystych glebach, łącznie z niewielką powierzchnią piasków nie pokrytych jeszcze roślinnością. Porównanie map katastralnych z 1845 roku oraz zdjęć lotniczych z roku 1957 (rok utworzenia rezerwatu) i 1982 wykazało, że powierzchnia zajęta przez resztki starych naturalnych lasów nie uległa zmianie od ponad 140 lat. Od czasu utworzenia rezerwatu powierzchnia zajęta przez wtórne lasy wzrosła z 19,3% w 1957 roku do 41,4% w 1988 roku, a proporcjonalnie zmniejszyła się powierzchnia muraw. Pojedyncze sosny rosnące w nawapiennych murawach, widoczne na zdjęciu lotniczym z 1982 roku (ryc. 1), zostały wycięte w 1985 roku dla ochrony tych muraw przed zarastaniem.



Ryc. 2. Mapa roślinności rezerwatu Skołczanka. 1 - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Vaccinium myrtillus*, 2 - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Rubus idaeus*, 3 - *Pino-Quercetum*, 4 - fragmenty *Pino-Quercetum*, 5 - zbiorowisko *Robinia pseudacacia-Chelidonium majus*, 6 - zbiorowisko *Quercus robur-Vincetoxicum hirundinaria*, 7 - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Peucedanum oreoselinum*, 8 - *Tilio-Carpinetum melittetosum*, 9 - fragmenty *Tilio-Carpinetum*, 10 - las liściasty bez runa, a - *Spergulo-Corynephorum*, b - *Festuco-Thymetum*, c - *Festuco-Thymetum* z gatunkami z klasy *Festuco-Brometea*, d - zbiorowisko *Calluna-Antennaria*, e - *Koelerio-Festucetum* postać sucha, f - *Koelerio-Festucetum* postać typowa, g - fragmenty *Koelerio-Festucetum*, h - zbiorowisko *Agrostis stolonifera-A. capillaris*

Fig. 2. Vegetation map of the Skołczanka nature reserve. a - *Spergulo-Corynephorum*, b - *Festuco-Thymetum*, c - *Festuco-Thymetum* with species of the *Festuco-Brometea* class, d - *Calluna-Antennaria* community, e - *Koelerio-Festucetum* dry form, f - *Koelerio-Festucetum* typical form, g - *Koelerio-Festucetum* fragments, h - *Agrostis stolonifera-A. capillaris* community

III. METODY BADAŃ I DANE

W latach 1986 - 1988 wykonano we wszystkich typach zbiorowisk roślinnych rezerwatu 78 zdjęć fitosocjologicznych metodą Braun-Blanquet; 40 zdjęć w zbiorowiskach murawowych i 38 w zbiorowiskach leśnych.

Zdjęcia pogrupowano na podstawie wyników numerycznej klasyfikacji. Zostały one sklasyfikowane dwukrotnie: z uwzględnieniem tylko obecności gatunków i na podstawie ilościowości gatunków, w tym przypadku za + przyjęto wartość 0,5. Podobieństwa między zdjęciami obliczono za pomocą wzoru Jaccarda oraz jego ilościowego odpowiednika:

$$S = \sum_k \min(x_{ki}, x_{kj}) / \sum_k \max(x_{ki}, x_{kj}),$$

gdzie $\min(x_{ki}, x_{kj})$ oznacza minimum z x_{ki} i x_{kj} , a $\max(x_{ki}, x_{kj})$ oznacza maksimum z tych wartości. Do grupowania wykorzystano metodę nieważonej pary-grupy z użyciem średnich arytmetycznych (Sneath, Sokal 1973). Grupy zdjęć i typy zbiorowisk wyróżniono po porównaniu obu uzyskanych dendrogramów.

W latach 1988 - 1989 wykonano mapę roślinności rezerwatu w skali 1 : 2000, biorąc za podstawę wyróżnione typy zbiorowisk (ryc. 2).

W celu uporządkowania zdjęć i typów zbiorowisk zgodnie z możliwymi gradientami siedliska posłużono się metodą "nietendencjiowej analizy zgodności" (Detrended Correspondence Analysis - DCA, program DECORANA; Hill, Gauch 1980). Wykorzystano przy tym ilościowość gatunków. Ponieważ niektóre wtórne lasy powstały przez posadzenie sosny, przy porządkowaniu zdjęć leśnych wzięto pod uwagę tylko roślinność warstwy runa. Miało to na celu wyeliminowanie wpływu warstwy drzew na kolejność zdjęć.

Dla scharakteryzowania warunków siedliskowych w badanych zbiorowiskach obliczono dla wszystkich zdjęć cztery średnie ważone liczby wskaźnikowe według Ellenberga (1979): L - wskaźnik świetlny, M - wskaźnik wilgotności, R - wskaźnik kwasowości, N - wskaźnik zasobności w azot. Uwzględniono także: m - wskaźnik mezomorfizmu i sk - wskaźnik skleromorfizmu (porównaj Persson 1981; Jongman, ter Braak, van Tongeren 1987).

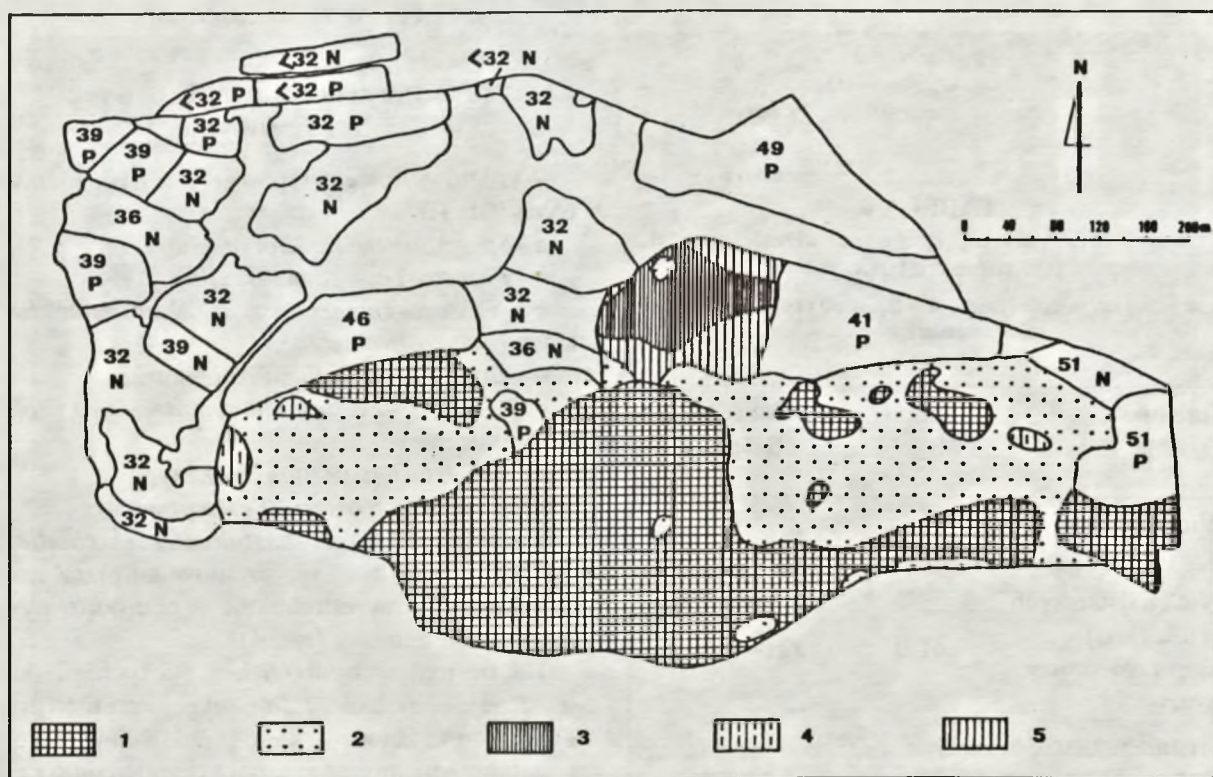
Aby scharakteryzować różnorodność zbiorowisk typu alfa (sensu Whittaker 1972), dla wszystkich zdjęć obliczono na podstawie procentowego pokrycia gatunków wskaźniki H' (wskaźnik Shanon - Wienera) i N_2 (Hill 1973). Pod uwagę wzięto również liczbę gatunków. Przy charakterystyce typów zbiorowisk i analizie wyników porządkowania uwzględniono liczbę gatunków charakterystycznych dla klas: *Sedo-Scleranthetea*, *Nardo-Callunetea*, *Festuco-Brometea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Rudero-Secalietea*, *Querco-Fagetea* i *Vaccinio-Piceetea* oraz liczbę gatunków nieleśnych i liczbę gatunków leśnych, to jest tych, których występowanie w południowej Polsce związane jest ze zbiorowiskami leśnymi. Ponadto, uwzględniono następujące grupy gatunków o różnych sposobach rozsiewania: anemochory, endozochory, epizochory, myrmekochory i barochory. Wśród anemochorów zielnych wyróżniono: (1) anemochory szybkujące, o diasporach lżejszych od 0,1 mg (głównie paprotniki), (2) anemochory lekkie, o diasporach z puchem i (3) anemochory ciężkie (diaspory oskrzydłone lżejsze niż 3 mg i nieoskrzydłone lżejsze od 1,5 mg) (porównaj Kornas 1972). Typy rozsiewania poszczególnych gatunków ustalono głównie na podstawie literatury.

Korelacje między wymienionymi zmiennymi i wartościami osi DCA obliczono za pomocą współczynnika korelacji rangowej Kendalla (τ).

Na podstawie porównania historycznych materiałów kartograficznych, zdjęć lotniczych i aktualnej mapy roślinności zlokalizowano na terenie rezerwatu i w jego najbliższym sąsiedztwie 27 wtórnych lasów różniących się wiekiem i pochodzeniem (ryc. 3). 12 z nich to sadzone lasy sosnowe, 13 - lasy powstałe spontanicznie, w których dominuje sosna, 1 to las z dominującą *Robinia pseudacacia* i 1 z licznym udziałem *Carpinus betulus* i *Fagus sylvatica*. 16 wtórnych lasów występuje na wapiennych glebach, 7 na glebach piaszczystych, a 4 na wapiennych i piaszczystych glebach.

W czerwcu i lipcu 1989 roku wykonano spisy gatunków roślin naczyniowych w 27 wtórnych lasach i w sąsiadujących starych lasach naturalnych. W maju 1990 roku listy zostały uzupełnione o gatunki rozwijające się wczesną wiosną. W lasach wtórnych stwierdzono ogółem 23 gatunki drzew, w tym 3 gatunki obcego pochodzenia (*Pinus nigra*, *Robinia pseudoacacia*, *Quercus rubra*) oraz 3 gatunki rodzime, przynajmniej w części sadzone (*Pinus sylvestris*, *Larix decidua*, *Fraxinus excelsior*); 19 gatunków krzewów, w tym 1 gatunek obcego pochodzenia (*Prunus serotina*); 153 gatunki zielne i małe krzewy. W tej ostatniej grupie było 59 gatunków leśnych. Jedynie 11 zielnych gatunków leśnych rosnących w starych lasach nie znaleziono w lasach wtórnych.

Na podstawie mapy roślinności obliczono dla każdego wtórnego lasu: powierzchnię, obwód, odległość od starego lasu neutrofilnego (grądu), odległość od starego lasu acydofilnego (boru mieszanego) i długość granicy z przylegającymi lasami. Ponadto obliczono wskaźnik kształtu, według wzoru $Is = P/2\sqrt{A\pi}$, gdzie Is - wskaźnik kształtu, P - obwód, A - powierzchnia (Faeth, Kane 1978). Wartość tego wskaźnika jest tym większa im bardziej kształt różni się od koła (dla koła $Is = 1$). Wiek wtórnych lasów ustalono na podstawie porównania zdjęć lotniczych, historycznych materiałów kartograficznych i danych z aktualnego operatu leśnego. To ostatnie źródło wykorzystano również do ustalenia wieku najstarszych drzew w lasach wtórnych. Wiek najstarszych drzew wzięto pod uwagę niezależnie od wieku lasu, ponieważ z różnych badań wynika, że pojedyncze drzewa w niezalesionym terenie mogą stanowić centra, wokół których pojawia się istotnie więcej nowych gatunków, co znacznie przyspiesza tempo sukcesji (Yarranton, Morrison 1974; Debussche, Escarré,



Ryc. 3. Rozmieszczenie lasów pierwotnych i badanych lasów wtórnych. Dla wtórnych lasów podano wiek i pochodzenie: P - lasy sadzone, N - lasy powstałe spontanicznie. 1 - *Tilio-Carpinetum*, 2 - las liściasty ubogi w gatunki runa lub ich pozbawiony, 3 - *Pino-Quercetum*, 4 - fragmenty *Pino-Quercetum*, 5 - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Rubus idaeus*

Fig. 3. Distribution of the primary and secondary study woods. Age and origin of the secondary woods are given. P - planted wood, N - naturally established wood. 1 - *Tilio-Carpinetum*, 2 - deciduous forest poor in herb species or without herb species, 3 - *Pino-Quercetum*, 4 - *Pino-Quercetum* fragments, 5 - *Pinus sylvestris-Rubus idaeus* community

Lepart 1982; McDonnell, Stiles 1983; Guevara, Purata, van der Maarel 1986; McClanahan, Wolfe 1987). Wartości trzech zmiennych: przeciętnej wysokości drzew oraz pokrycia warstw drzew i krzewów, oceniono w terenie. W sumie pod uwagę wzięto 10 zmiennych niezależnych (tab. I).

W analizie statystycznej wzięto pod uwagę także dwie nominalne zmienne ślepe (Zar 1974): typ gleby (z jedną z dwóch możliwych wartości: 0, jeżeli las występuje na glebie piaszczystej i 1, jeżeli jest on położony na glebie wapiennej lub wapiennej i piaszczystej) oraz pochodzenie lasu (0, jeżeli las powstał spontanicznie i 1, jeżeli został on posadzony).

W celu zbadania wpływu zmiennych niezależnych na liczbę gatunków posłużono się analizą krokowej regresji wielorakiej (Sokal, Rohlf

1981). Dla uzyskanych równań regresji wyliczono standaryzowane współczynniki cząstkowe, ponieważ pozwalają one na porównanie wpływu na zmienną zależną wszystkich istotnych zmiennych niezależnych. Im wyższa wartość współczynnika, tym większy wpływ ma zmienna niezależna na liczbę gatunków. Wszystkie zmienne niezależne poddano transformacji logarytmicznej, a następnie testowano skośność i zgodność z rozkładem normalnym. Zmienna wykazująca zgodność z rozkładem normalnym lub mniejszą skośność po logarytmicznej transformacji, została użyta w tej formie w analizie regresji. Dotyczyło to tylko powierzchni.

Nazwy gatunków roślin naczyniowych podano wg Flora Europaea (Tutin i in. 1964 - 1980), a nazwy gatunków mszaków wg Ochyry i Szmajdy (1978).

TABELA I

Wartości średnie i zakresy zmiennych niezależnych dla 27 wtórnych lasów

Mean values and variation ranges of independent variables for twenty-seven secondary woods

Zmienna Variable	Średnia Mean	Zakres Range
Wiek (lata) Age (years)	36,3	32 - 51
Wiek najstarszych drzew (lata) Age of oldest trees (years)	41,0	32 - 54
Średnia wysokość drzew (m) Mean height of trees (m)	16,5	6 - 25
Zwarcie koron (%) Cover of tree layer (%)	65,0	0 - 80
Pokrycie warstwy krzewów (%) Cover of shrub layer (%)	42,0	20 - 70
Powierzchnia (m ²) Area (square m)	5113,2	296 - 16100
Wskaźnik kształtu Shape index	1,39	1,14 - 1,90
Długość granicy z innymi lasami (%) Length of border with other woods (%)	48,7	0 - 100
Odległość od neutrofilnego lasu (m) Distance to neutrophilous woodland (m)	124,4	0 - 286
Odległość od acydofilnego lasu (m) Distance to acidophilous woodland (m)	238,9	0 - 450

IV. WYNIKI BADAŃ

1. Klasyfikacja zbiorowisk murawowych

Wyróżniono osiem typów zbiorowisk murawowych (tab. II):

a - *Spergulo vernalis-Corynephorum*

b - *Festuco-Thymetum serpylli*

c - *Festuco-Thymetum* z udziałem gatunków z klasy *Festuco-Brometea*

d - zbiorowisko *Calluna-Antennaria*

e - *Koelerio-Festucetum sulcatae* (= *rupicolae*)

postać sucha

f - *Koelerio-Festucetum* postać typowa

g - fragmenty *Koelerio-Festucetum*

h - zbiorowisko *Agrostis stolonifera-A. capillaris*.

Zbiorowiska te są reprezentowane przez grupy zdjęć wyraźnie wyodrębnione w obu porównywalnych dendrogramach (ryc. 4).

Na odsoniętych ubogich i suchych piaskach występuje zespół *Spergulo-Corynephorum* (grupa a). Jest on tu zbiorowiskiem pionierskim. Z fitocenozy wymienionego zespołu bezpośrednio sąsiadują florystycznie od nich bogatsze płaty zespołu *Festuco-Thymetum* (grupa b). Oba zespoły należą do klasy *Sedo-Scleranthetea*. Na miejscach położonych w sąsiedztwie gleb wapiennych wykształcone są fitocenozy *Festuco-Thymetum* z udziałem gatunków z klasy *Festuco-Brometea* (grupa c). Takie zróżnicowanie zbiorowisk murawowych na najuboższych, piaszczystych glebach zgodne jest z wynikami wcześniejszych badań Kornasia (1957) z okolic Krakowa. Autor ten uważa, że czynnikiem decydującym o istnieniu *Festuco-Thymetum* w okolicach Krakowa był wypas. Na piaszczystych glebach spotyka się w rezerwacie również niewielkie wrzosowiska, w których obok *Calluna vulgaris* rosną także: *Danthonia decumbens*, *Polygala vulgaris* i *Cytisus scoparius* (grupa d). Ten typ wrzosowiska został już wcześniej opisany z innych miejsc w okolicach Krakowa jako zbiorowisko *Calluna-Antennaria*, należące do klasy *Nardo-Callunetea* (Medwecka-Kornaś 1952; Medwecka-Kornaś, Kornaś 1963). Murawy na piaskach i wrzosowiska zajmują niewielkie powierzchnie w północnej i północno-wschodniej części rezerwatu (ryc. 2).

Na glebach wapiennych dominuje zespół *Koelerio-Festucetum* z klasy *Festuco-Brometea*. Według Kornasia (informacja ustna, porównaj także

TABELA II
Zbiorowiska muraowe
Grassland communities

Zbiorowisko Community type	S C	<i>Festuco</i> <i>Thymetum</i>	<i>Callun</i> <i>Antenn</i>	<i>Koelerio-Festucetum</i>			<i>Agro</i> <i>stol</i>	
Grupa Cluster	a	b	c	d	e	f	g	h
Numer zdjęcia Number of relevé	3 8	34353 90706	2 1 090	2222 645987	1111333 7186345	111115322 234593231	25445 82327	3423 0171
Data	7	77777	666	777766	6666777	666667766	77777	7777
Date (month and year)	8 7	88888 77777	888 766	888888 777766	8888888 7677777	888888888 777777777	88888 77777	8888 7777
Ekspozycja Exposition	N N	NE NEN		W N W NN	SSS	N W	W	W
	E	EEENE	NEE	WWS EE	E EWWS	EWSW	WE WN	ENW
Nachylenie (°) Slope (°)	1 0	22 13 50550	111 005	111 055 35	1 1132 0 5055	1133 5505	12 12 55 55	211 505
Pokrycie roślin zielnych (%) Cover of herbs (%)				1	11	11 11	1	111
	3 0	47556 00000	778 000	099977 000055	9900998 0000000	999900900 550000000	90999 50555	0009 0000
Pokrycie mszaków (%) Cover of mosses (%)		32 42 00500	1 0	256 000			1 0	
Powierzchnia (m ²) Relevé area (square m)	2 5	22222 55555	222 505	233222 500555	3232222 0505505	222222322 555555055	22223 55550	2222 5550
Liczba gatunków Number of species	7	01284	147	726211	4347665	852122465	26342	1986
SPERGULO-CORYNEPHORETUM:								
<i>Corynephorus canescens</i>	2	1+11+	3+.
<i>Veronica dillenii</i>	.	+..+
FESTUCO-THYMETUM:								
<i>Thymus serpyllum</i>32	+.	++.+++	+....
<i>Trifolium arvense</i>	1..	+.+.+	+.+.+.+

SEDO-SCLERANTHETEA:

<i>Trifolium campestre</i>	+.+	...++.	++++...	.++++++++..
<i>Sedum acre</i>	.	.+.+	++1	+.....	.+.+.+++
<i>Rumex acetosella</i>	+	21+1+	211	.++1+++...1..	+....	.+..
<i>Jasione montana</i>	.	.+111	+1.	.++...

NARDO-CALLUNETEA:

<i>Calluna vulgaris</i>	.	..+..	...	4453442..	+..1.	...+
<i>Danthonia decumbens</i>	++++..
<i>Cytisus scoparius</i>+1..3.2
<i>Polygala vulgaris</i>	++.....++.

KOELERIO-FESTUCETUM:

<i>Phleum phleoides</i>	.	.+...	3+32122	1111.....+..
<i>Festuca rupicola</i>+.	.3.4.1.31	.3.....
<i>Koeleria macrantha</i>+	3111.+...

FESTUCO-BROMETEA:

<i>Dianthus carthusianorum</i>	.	.++..	+22	+++1++	+1++11+	1++++11++	+++++
<i>Euphorbia cyparissias</i>	.	++.+	121	1+112.	1.+2111	221+1+111	11++1	1.1+
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	.	.++..	+1	++++..	.+.++.+	.+.+.+++	++..
<i>Hypericum perforatum</i>	+	2.1.+	+..	.++.22	+1...+	++++.+1..	.+...
<i>Potentilla cinerea</i>	1.2	+..+..	.11+.+2	2..+...+
<i>Galium mollugo</i> ssp. <i>erectum</i>	+1..1+	++221+.	+112+++2	+2+12	..2+
<i>Helianthemum obscurum</i>	1111222	122112122	+.++2	2...
<i>Coronilla varia</i>	2.1211.	.11++1+1+	.+1.+	..+.
<i>Thymus pannonicus</i>++2	111..1+..	+...
<i>Asperula cynanchica</i>	++.....	.+.++++++
<i>Seseli annuum</i>	+++.+....+..
<i>Plantago media</i>++++....
<i>Agrimonia eupatoria</i>+.+.+.+	..+..	+...
<i>Sanguisorba minor</i>+	..+.+.+.+	..+..	.+..

<i>Stachys recta</i>+.+++	.+...
<i>Acinos arvensis</i>++...	..+.....	+...
<i>Chamaecytisus ratisbonensis</i>+	1+11.++..	+....++..	...+	+..+
<i>Artemisia campestris</i>	.	.+...	++++.....	+.....
<i>Veronica spicata</i>	.	+....	++1+...++	...+
<i>Centaurea rhenana</i>	.	1.++.	+...+111	+.....
<i>Medicago falcata</i>	1.22...
<i>Salvia pratensis</i>+...3
<i>Teucrium chamaedrys</i>2+
<i>Allium montanum</i>11
MOLINIO-ARRHENATHEREATA:								
<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>rubra</i>	.	.+2.1	2+1	1+2111	21221.2	3.3222.11	+...1	...+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	+3122	.12	11+.++	..+....	+..+1211.	11.+2	..+++
<i>Achillea millefolium</i>	.	.1+.+	..1	2111++	.1..2..	1++++12++	11+1+	+1.+
<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	.+...	.+1	...+.+	+1.++1.	233231222	+121.	11..
<i>Veronica chamaedrys</i>+1..+	..++...	+1++1++..	11.+.	+21
<i>Plantago lanceolata</i>	.	..+..	..+	+++++	..+..+.	1+...11+	..+..+
<i>Leontodon hispidus</i>	.	+..+..	..+	++++++.++++	+..+	+..+
<i>Cerastium holosteoides</i>	.	..+..++....+...	..++.	..+.
<i>Stellaria graminea</i>++..+..+	+..+
<i>Rumex acetosa</i>	.	..+..	..++..	+...
<i>Trifolium repens</i>++.	..+....	2.....+..	+....
<i>Leontodon autumnalis</i>++.+.....	..+..+
<i>Festuca pratensis</i>+..+.	11.++	1+++
<i>Dactylis glomerata</i>+.....1	++3..	3...
<i>Trifolium pratense</i>+...+..+	..+..+	+...
<i>Lotus corniculatus</i>	+..+..+1.	..+..	..+..
<i>Poa pratensis</i>+...+...	1+...	..+.
<i>Rhinanthus minor</i>+..+	..+...

INNE

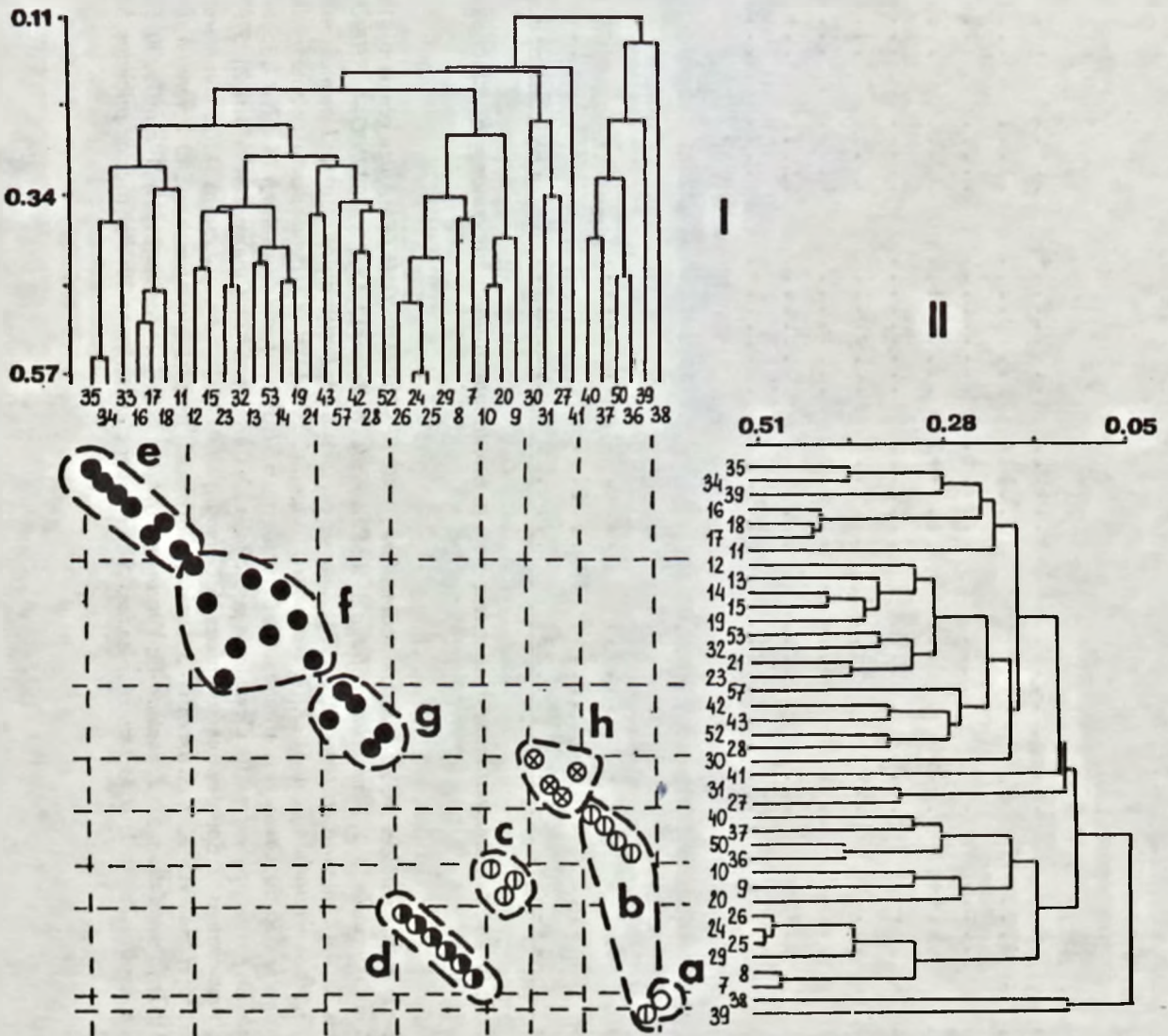
OTHERS:

<i>Quercus robur</i> b	++..1
<i>Quercus robur</i> c1+	.+	++...+++	++.+....+	+++.+	+++.
<i>Rosa</i> sp. b+
<i>Rosa</i> sp. c++	...+++	...+...	..++.....	...++	+...
<i>Crataegus</i> sp. c	+. .	+.+.+.+	..+....	+.++..++++
<i>Prunus spinosa</i> c+...+.....	+++..
<i>Quercus petraea</i> c	.	+.+1+	..+	..+...+.+
<i>Pinus sylvestris</i> b2.
<i>Pinus sylvestris</i> c	.	..+1+	...	+.....
<i>Frangula alnus</i> c++	...	+....++.....
<i>Hieracium pilosella</i>	+	.3221	123	111111++	1+.....	+.....
<i>Galium verum</i>	++1	..+...	2.1++.+	+++..1212+	2+++1	++++
<i>Agrostis capillaris</i>1	113	1123+.	+. .3+.	+. .122+.	32222	.2..
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	211+..	+++1112	1.++.2+22	.122+	1.+1
<i>Vincetoxicum hircundinaria</i>	+.+32++	..+21++++1	++.11	..+.
<i>Viola canina</i>	11+..++++..	+.+1+	+..+
<i>Cruciata glabra</i>	+. .111..1	1112.	+..+
<i>Briza media</i>	+.....++1.111	+.++1
<i>Vicia tetrasperma</i>	1++++.++.	+. .+
<i>Cerastium arvense</i>	+.....	+1.+....+	+.
<i>Vicia hirsuta</i>	++++.+. .+	..+.
<i>Echium vulgare</i>	+. .1+..	+. .+. .++.
<i>Pulsatilla pratensis</i>	+.....	+. . .+. .	+. .+.
<i>Carlina acaulis</i>	+. .+. .++..	+...
<i>Senecio jacobea</i>	+	+. .+. .+.
<i>Thymus pulegioides</i>1++.	...+.. .	+. .+1+.+
<i>Convolvulus arvensis</i>++	+1+....+. .	.1..
<i>Carex hirta</i>	+	+++	...2.	+.3... .	.3..
<i>Agrostis stolonifera</i>1....	...3..	1.34
<i>Fragaria vesca</i>	+1212	3... .

<i>Medicago lupulina</i>	+...+...++	..+..	+...
<i>Geranium sanguineum</i>11+1...
<i>Fragaria viridis</i>3..+
<i>Poa compressa</i>++++1+
<i>Euphrasia stricta</i>	.	..++++	..+
<i>Luzula campestris</i>+	+.++..
<i>Veronica officinalis</i>+..+	+.....
<i>Rubus hirtus</i>	.	..+..+1...	..+
<i>Deschampsia flexuosa</i>3.+
MSZAKI								
MOSESSES:								
<i>Rhacomitrium canescens</i>	.	31+21
<i>Brachythecium albicans</i>11	..+
<i>Pleurozium schreberi</i>234

Helianthemum obscurum = *H. nummularium* ssp. *obscurum*; *Allium montanum* = *A. senescens* ssp. *montanum*; *Rhinanthus minor* = *R. minor* ssp. *elatior*

Gatunki sporadyczne - Also: SEDO-SCLERANTHETEA: *Dianthus deltoides* 14, 32: 1; *Sedum sexangulare* 20, 40. FESTUCO-BROMETEA: *Ajuga genevensis* 15; *Anthericum ramosum* 34: 1; *Carex caryophylla* 12; *Genista tinctoria* 53: 1; *Pimpinella saxifraga* 8, 40; *Ranunculus bulbosus* 12, 13, 21. MOLINIO-ARRHENATHERETEA: *Centaurea jacea* 23, 26, 43; *Crepis biennis* 33, 43; *Cynosurus cristatus* 29, 30; *Deschampsia caespitosa* 13; *Lathyrus pratensis* 43; *Leucanthemum vulgare* 23, 30; *Prunella vulgaris* 30; *Ranunculus acris* 23, 30; *Sanguisorba officinalis* 23; *Taraxacum sect. vulgaria* 30, 32. OTHERS: *Betula pendula* c 36; *Populus tremula* c 28; *Robinia pseudacacia* c 37, 50; *Sorbus aucuparia* c 36, 50; *Crataegus calycina* c 25; *C. monogyna* b 57: 1; *Juniperus communis* b 28, 57, c 7, 15, 57; *Sambucus nigra* c 15; *Viburnum opulus* 7; *Allium vineale* 33; *Avenula pubescens* 10; *Campanula persicifolia* 22; *Carex ovalis* 24; *Clinopodium vulgare* 21, 57: 2; *Coryza canadensis* 38; *Deschampsia flexuosa* 9: 3, 23; *Elymus caninus* 52; *Epilobium angustifolium* 36; *Galeopsis bifida* 24, 28, 52; *G. pubescens* 31; *Galium aparine* 41, 52; *Geranium robertianum* 16; *Holcus lanatus* 24, 32, 36; *H. mollis* 28; *Knautia arvensis* 43; *Luzula multiflora* 12, 18, 24; *Lychnis flos-cuculi* 40; *Potentilla alba* 32, 42, 43; *Pteridium aquilinum* 36: 1; *Silene nutans* 31; *Trifolium dubium* 52; *T. medium* 43; *Vaccinium myrtillus* 7: 1; *Vicia sepium* 21; *Viola hirta* 15, 30, 57; *Abietinella abietina* 29; *Bryum capillare* 9; *Climacium dendroides* 40: 1; *Hylocomium splendens* 50; *Hypnum cupressiforme* 29; *Polytrichum piliferum* 50; *Pseudoscleropodium purum* 27, 28: 2; *Tortula ruralis* 9.



Ryc. 4. Klasyfikacja zdjęć zbiorowisk murawowych. I - dendrogram wykonany na podstawie obecności gatunków, II - dendrogram utworzony z uwzględnieniem ilościowości gatunków; zaczerpnięte kółka - *Koelerio-Festucetum*, do połowy zaczerpnięte kółka - zbiorowisko *Calluna-Antennaria*, przekreślone kółka - *Festuco-Thymetum*, puste kółko - *Spergulo-Corynephorum*, kółka przekreślone na krzyż - zbiorowisko *Agrostis stolonifera-A. capillaris*. Grupy a - h jak w tabeli II

Fig. 4. Classification of grassland relevés. I - dendrogram made on the basis of species presence/absence, II - dendrogram constructed with species abundance taken into account; filled circles: *Koelerio-Festucetum*; half-filled circles: *Calluna - Antennaria* community; lined circles: *Festuco-Thymetum*; open circle: *Spergulo-Corynephorum*; crossed circles: *Agrostis stolonifera-A. capillaris* community. Clusters a - h as in Table II

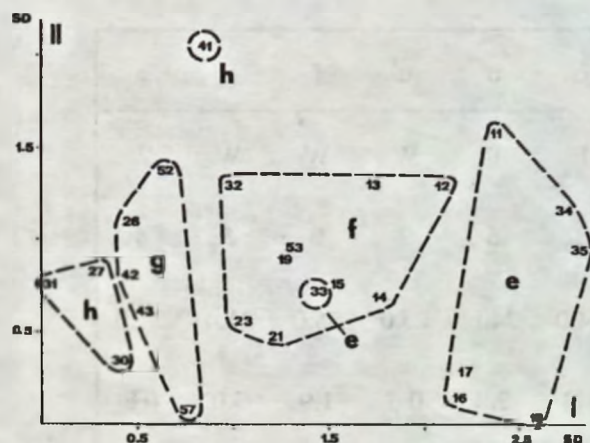
Medwecka-Kornaś, Kornaś 1963) zespół ten występował jeszcze w latach pięćdziesiątych w wielu podobnych miejscach w okolicach Krakowa jako wypasana murawa charakteryzująca się licznym udziałem *Phleum phleoides*, *Festuca rupicola* i *Koeleria macrantha*. W rezerwacie, tam gdzie kilka lat temu powstały luki po wycięciu sosen, występuje postać *Koelerio-Festucetum* z dużym

udziałem *Phleum phleoides* i obecnością *Veronica spicata*, *Centaurea rhenana*, *Medicago falcata* (grupa e). Najczęstsza jest jednak typowa postać tego zespołu (grupa f) z *Koeleria macrantha*, *Asperula cynanchica*, *Seseli annuum* i licznym udziałem gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*. Jest to florystycznie najbogatszy typ kserotermicznej murawy w rezerwacie (tab. III). Na niewielkich zara-

TABELA III

Charakterystyka zbiorowisk murawowych. W tabeli podano wartości średnie. P - podłoże piaszczyste, W - podłoże wapienne
Some characteristics of grassland communities. Values are cluster averages. P - sand, W - limestone

Grupa Cluster	a	b	c	d	e	f	g	h
Podłoże Substratum	P	P	P	P	W	W	W	W
Liczba zdjęć Number of relevés	1	5	3	6	7	9	5	4
Liczba gatunków Number of species	7.0	19.0	24.0	24.8	25.0	35.0	31.4	21.0
Liczba drzew i krzewów Number of trees and shrubs	0.0	4.0	1.7	2.8	0.6	1.9	3.0	0.8
Wskaźnik H' H' index	0.20	1.64	2.07	1.61	2.08	2.27	2.22	1.37
Wskaźnik N ₂ N ₂ index	1.07	4.27	6.11	3.25	6.37	7.49	7.09	3.07
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values								
Światło Light	8.0	7.2	7.6	7.7	7.7	7.5	7.0	7.1
Wilgotność Moisture	3.1	3.6	3.3	3.9	3.0	3.8	4.4	4.5
Kwasowość Reaction	3.0	3.9	4.9	1.3	8.1	6.9	6.4	6.1
Azot Nitrogen	2.0	1.9	2.2	1.7	2.6	3.8	4.3	4.0
Grupy gatunków Groups of species								
Gatunki mezomorficzne Mesomorphic species	4.0	6.4	8.3	9.2	7.9	14.4	16.6	11.3
Gatunki skleromorficzne Scleromorphic species	1.0	4.2	7.7	5.3	8.4	8.4	4.0	2.8
<i>Sedo-Scleranthetea</i>	2.0	4.2	5.3	2.0	1.3	2.7	0.4	0.5
<i>Nardo-Callunetea</i>	0.0	0.2	0.0	2.3	0.0	0.4	0.4	0.5
<i>Festuco-Brometea</i>	1.0	3.8	6.3	5.2	13.3	12.6	6.6	4.5
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	0.0	4.0	3.7	6.2	3.4	8.9	9.6	7.3



Ryc. 5. Uporządkowanie zdjęć nawapiennych muraw według I i II osi DCA. Grupy e - h jak w tabeli II

Fig. 5. Ordination of limestone grassland relevés along the first two DCA axes. Clusters e - h as in Table II

stających polanach spotyka się fragmenty zespołu (grupa g), uboższe w gatunki z klasy *Festuco-Brometea* w porównaniu z postacią typową, a cechujące się przewagą gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* (tab. III). Małe, silnie ocienione polany są porośnięte przez ubogie w gatunki murawy, w których dominują *Agrostis stolonifera*, *A. capillaris* lub *Carex hirta* (grupa h). Są to murawy najsilniej zmienione w wyniku zarastania przez drzewa i krzewy. Odznaczają się one najniższym wskaźnikiem świetlnym oraz wyraźnie wyższymi wskaźnikami wilgotności i zasobności w azot, rośnie w nich stosunkowo niewiele gatunków z klasy *Festuco-Brometea* (tab. III).

Rezultatem numerycznego porządkowania nawapiennych muraw jest ich uszeregowanie od najsilniej zmienionych w wyniku zarastania (grupy g i h) do najbardziej pionierskich (grupa e) (ryc. 5). Wysokie dodatnie korelacje wartości I osi DCA z wskaźnikiem świetlnym i liczbami gatunków skleromorficznych i charakterystycznych dla klasy *Festuco-Brometea* oraz ujemne korelacje z wskaźnikiem wilgotności i liczbą gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* wskazują na najbardziej zmieniające się w tym gradiencie cechy siedliska i zbiorowisk (tab. IV). Oś II nie przedstawia w tym przypadku żadnego istotnego kierunku zmienności.

TABELA IV

Korelacje między osiami DCA i niektórymi zmiennymi dla zbiorowisk nawapiennych muraw

Rank correlation between DCA axes and some characteristics of the limestone grassland communities

Zmienne Characteristics	Oś I Axis I	Oś II Axis II
Liczba gatunków Number of species	0,02	0,05
Pokrycie roślin zielnych Cover of herb layer	-0,27	-0,13
Wskaźnik H' H' index	0,17	-0,01
Wskaźnik N ₂ N ₂ index	0,19	-0,01
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values		
Światło Light	0,52 ²	0,15
Wilgotność Moisture	-0,64 ³	0,10
Kwasowość Reaction	0,58 ³	-0,18
Azot Nitrogen	-0,42 ²	0,08
Grupy gatunków Groups of species		
Gatunki mezomorficzne Mesomorphic species	-0,37 ¹	-0,05
Gatunki skleromorficzne Scleromorphic species	0,49 ²	-0,03
<i>Sedo-Scleranthetea</i>	0,23	-0,04
<i>Nardo-Callunetea</i>	-0,37 ¹	0,03
<i>Festuco-Brometea</i>	0,71 ³	0,03
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	-0,40 ¹	0,08

¹ 0,05 ≥ P > 0,01, ² 0,01 ≥ P > 0,001, ³ P ≤ 0,001

TABELA V
Zbiorowiska leśne
Woodland communities

Zbiorowisko Community type	<i>Tilio-Carpinetum</i>				<i>Pino- Querc</i>		<i>P</i> <i>V</i>	<i>Ro</i> <i>Ch</i>	<i>Pinus- Rubus</i>	<i>Pinus- Peuced</i>	<i>Que</i> <i>Vin</i>
Grupa Cluster	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K
Numer zdjęcia	7766	66	76	6	77	65		54	6745777	4455446	576
Number of relevé	368743	655	742	13	01	25	6	19	9264849	7889540	651
Data	777766	776	776	67	77	77	6	77	7777777	7777777	777
Date (month and year)	888888	888	888	88	88	88	8	88	8888888	8888888	888
	888866	886	886	67	88	77	6	77	8877888	7777777	787
Ekspozycja					NN				NNN E	NW SW	WS
Exposition	NN SS	SSS	S	S	NN			N	NNN N	NN SN	NSS
	NEEWWW	WWW	E W	ES	EE	SS	N	EE	EEW E	WEWWWWW	WWW
Nachylenie (°)	311111	122	1 1	23	11	22	3	23	111 1	13 1212	333
Slope (°)	055005	550	0 0	50	50	50	5	05	005 5	5050055	050
Zwarcie koron (%)	888889	778	779	68	77	65	5	75	7777677	6777777	478
Cover of tree layer (%)	000050	000	550	00	00	00	0	00	0000550	5005500	000
Pokrycie krzewów (%)	1	211	1 1	14	13	1	6	24	5464565	4566426	612
Cover of shrub layer (%)	5505	000	055	00	00	55	0	00	0000000	0000000	050
Pokrycie runa (%)	687887	777	777	45	88	56	7	75	5456544	4744464	666
Cover of herb layer (%)	005050	000	505	00	00	00	0	00	0000000	0000000	000
Pokrycie mszaków (%)					1		2		1	1	
Cover of mosses (%)					05		0	5	0	0	
Wysokość drzew (m)	222111	121	221	12	22	11		21	2121222	1212211	111
Mean height of trees (m)	503226	807	009	70	55	88	6	00	5808220	0050058	155
Powierzchnia (m ²)	111111	111	111	1	11	11		11	1111111	1111111	111
Relevé area (square m)	000000	000	000	40	00	00	5	00	0000000	0000000	000
	000000	000	000	00	00	00	0	00	0000000	0000000	000
Liczba gatunków	112223	233	333	22	22	12	3	23	2222122	2222223	233
Number of species	990512	714	566	37	92	93	6	25	0620979	5708779	213

DRZEWA

TREES:

QUERCO-FAGETEA:

<i>Carpinus betulus a</i>	.53445	111	224	.3
<i>Carpinus betulus b</i>	...1..	11.	+11	.+	+...+..
<i>Carpinus betulus c</i>	+..	11+	..	+	.+	.	+	1+.+++++
<i>Fagus sylvatica a</i>	5.+...	112	..1	32	..	.++
<i>Fagus sylvatica b</i>	..+...+	++.....	...
<i>Fagus sylvatica c</i>	..+...+	..	.+	+	.	.++
<i>Tilia cordata a</i>	+++..	...
<i>Tilia cordata b</i>+	+	+	+.....+	.+

INNE

OTHERS:

<i>Quercus petraea a</i>	..21.+	224	22.	1.	+++	2.1	
<i>Quercus petraea b</i>	+	+	.	..	+1.....2..	1..	
<i>Quercus petraea c</i>	..+...	...	1++	..	11	+	+	.+	+1+.+.++.+	+1	
<i>Quercus robur a</i>1.	33.	231	.2	.+	+5	.	12	...+.32	+.+.+.+	124	
<i>Quercus robur b</i>	+	.+	.	11	...2+..	.1.2+1+	21.	
<i>Quercus robur c</i>	+1.	1.+	..	.+	+1	.	+	++++...	.1+1.1+	.11	
<i>Sorbus aucuparia a</i>1	
<i>Sorbus aucuparia b</i>	+++	..	+1	..	+	..	21+++1+	.+.++.1	...	
<i>Sorbus aucuparia c</i>	+++	..	+	11	+	+	11+++1+	..+....1	+.+	
<i>Pinus sylvestris a</i>+1	.+	1.	31		2	12	4444423	++44444	.1.
<i>Pinus sylvestris b</i>		1+
<i>Pinus nigra a</i>		2	.1	23+....	23+
<i>Pinus nigra b</i>+
<i>Betula pendula a</i>	+1...	...	++.	..	44	+		1+	...
<i>Betula pendula b</i>+.....
<i>Betula pendula c</i>+
<i>Robinia pseudacacia a</i>	42
<i>Robinia pseudacacia b</i>	1+2
<i>Robinia pseudacacia c</i>+1

KRZEWY

SHRUBS:

QUERCO-FAGETEA:

<i>Corylus avellana a</i>+
<i>Corylus avellana b</i>1.	311	111	12	1.	..	.	1.	...1+..	.1.....	..+
<i>Corylus avellana c</i>+	+..	+..	.+	..	+++
<i>Euonymus verrucosus b</i>+	1+	++
<i>Euonymus verrucosus c</i>	...+..+	+	+++
<i>Crataegus curvisepala b</i>+	..+	...	+	1.	..+....	++..11..	...
<i>Crataegus curvisepala c</i>++....	+.+++..	...
<i>Crataegus sp. a</i>++...	...
<i>Crataegus sp. b</i>	++.	+..	1++
<i>Crataegus sp. c</i>	...+..	.+	..+	.+	+	+	+	..	+..+..++	..+
<i>Cornus sanguinea b</i>++	.21++..2	..2
<i>Cornus sanguinea c</i>+	+...+..	..2

INNE

OTHERS:

<i>Frangula alnus b</i>+	+1.	..	23	..	+	+	33+.11+	.2221.2	...
<i>Frangula alnus c</i>+	+1+	..	11	+	.	+	1...1+	..+...1	..+
<i>Sambucus racemosa b</i>	+	1232332	2132222	..+
<i>Sambucus racemosa c</i>	+.....	...	+..	+	..	++.....+
<i>Sambucus nigra b</i>	++..+12	..1
<i>Sambucus nigra c</i>	..+...+	..	+	++

ROŚLINY ZIELNE

HERBS:

QUERCO-FAGETEA:

<i>Melica nutans</i>	++++1+	121	23+	22	1...+...	..1
<i>Asarum europaeum</i>	221111	121	2+1	+1..
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.+.+++	+++	+++	+	+.....+	..+
<i>Lamiaeum galeobdolon</i>	243122	2.2	221	+3..
<i>Mercurialis perennis</i>	213452	212	..+

<i>Poa nemoralis</i>	..+1++	.11	.+4	.1	..	.+
<i>Pulmonaria obscura</i>	.+.1+	2+	.++
<i>Anemone nemorosa</i>	.1+.11	..1	++1
<i>Carex digitata</i>	++++.+	..+	++.
<i>Lathyrus vernus</i>	++1+++	.1+
<i>Lilium martagon</i>	.+++1	.++
<i>Campanula trachelium</i>	..++++	+.+
<i>Hedera helix</i>	+++...	+1.
<i>Aegopodium podagraria</i>	1+1...+
<i>Melampyrum nemorosum</i>	12.	+3+	.+	..	.+
<i>Viola reichenbachiana</i>	.+.....	...	+1+	++	...+...	...
<i>Moehringia trinervia</i>+1.	1.+...	...+..	...
<i>Rubus hirtus</i>	+++	11	.+	.1	+	3+	1224+.2	333344+	1+2
<i>Geranium robertianum</i>	+1	+	..	+	11	.+11111	111111+	1..
<i>Geum urbanum</i>	...+..	...	+..	1.++
<i>Ribes spicatum</i>+...	...++.	...
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	++	.1.++..	...
<i>Ribes uva-crispa</i>+...	...+++..	...
QUERCETALIA-PUBESCENTIS:											
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	+...+++	11+	+..	2+	..	+	.	.++..	++++..1	221
<i>Melittis melisophyllum</i>	.+++.1	11+	..+
<i>Campanula persicifolia</i>	+...+.	..+
<i>Euphorbia angulata</i>+	.++	1..
<i>Lathyrus niger</i>+	1+1	..+
<i>Potentilla alba</i>	+1+
<i>Viola hirta</i>	+..	.1	2.....	+1
VACCINIO-PICEETEA:											
<i>Majanthemum bifolium</i>	+++1..	.11	.+2+..	...
<i>Solidago virgaurea</i>+	...	++	...

<i>Vaccinium myrtillus</i>++	..	43	+	3	..	11.1..+	...+...	...
<i>Pteridium aquilinum</i>	+.+	..	.2	44++	.2.....	...
<i>Deschampsia flexuosa</i>	+.+	..	2.	..	+	.1	1.....	+.....	...
<i>Melampyrum pratense</i>	13
<i>Trientalis europaea</i>	+

INNE

OTHERS:

<i>Convallaria maialis</i>	1222++	124	1+32
<i>Viola riviniana</i>	+...+.1	.1.	...	1.1	...
<i>Ajuga reptans</i>	1..+.	+..	+..	.1+...	...
<i>Cruciata glabra</i>	+..+++	11+	1+1	1111..+	1.+
<i>Fragaria vesca</i>	...+..	+++	1+.	.+	1	.2	+......	1..+.11	2.2
<i>Veronica chamaedrys</i>+	+..	...	+	+	..	.	+	...+..+	++++++	1.+
<i>Mycelis muralis</i>	1+	11	.+	+	+	++11.11	+11.+11	+..
<i>Galeopsis bifida+tetrahit</i>	.+.....	...	+..	..	.+1	.1.111+	+111+11	+.1
<i>Agrostis capillaris</i>+	..	.	11	..+1...	+2..+1+	+.+
<i>Epilobium angustifolium</i>	+.+	..	+	+	+	..	1+1+...	.2...+1	...
<i>Viola canina</i>+	.1.	+	1	+	+......	..+.....	..+
<i>Hieracium murorum</i>	+.....	...	+++	..	+	.+	.	..	+......+.	+..
<i>Luzula pilosa</i>+	..	1+	++...+
<i>Senecio nemorensis</i>+	..	+	1.3..++	..+
<i>Stellaria media</i>1	+	.+	.	.1	.1+++.1+	...
<i>Rubus idaeus</i>	3.2+21.	.1.....	...
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1+1++++	...++.	...
<i>Peucedanum oreoselinum</i>+	+	+	+.+.+1+	+1+
<i>Euphorbia cyparissias</i>++	+++
<i>Anthericum ramosum</i>	+.++	.31
<i>Allium oleraceum</i>1	+..+	..+
<i>Chelidonium maius</i>	.+.....	...	+..	22	..+.+.+	...11..	...
<i>Galeopsis pubescens</i>	+	..	.2	.	2.

<i>Anthoxanthum odoratum</i>+	..	+	.2	...+...	++.....	...
<i>Festuca rubra</i>	3	.1+	.1.
MCHY											
MOSESSES:											
<i>Pleurozium schreberi</i>	2+	..	2	..	2.....	.1.....	...

Gatunki sporadyczne - Also: QUERCO-FAGETEA: *Acer pseudoplatanus* a 67, c 64: 1, 66, 67; *Prunus avium* c 77; *Ulmus laevis* a 59, c 63; *Berberis vulgaris* b 59, 61, 75, c 60, 75; *Euonymus europaeus* b 51, c 44, 62; *Prunus padus* c 2, 5; *P. spinosa* b 44, 59, 61, 74, c 5, 46, 49; *Rhamnus catharticus* b 67, c 66, 71, 75; *Viburnum opulus* b 59, 60, 64, c 61, 65, 74; *Circaea lutetiana* 74, 79: 1; *Clinopodium vulgare* 65, 47, 58; *Epilobium montanum* 1, 63, 72; *Festuca gigantea* 79; *Galium schultesii* 5, 65; *Geranium sanguineum* 61, 75; *Laserpitium latifolium* 1: 1, 5; *Peucedanum cervaria* 5, 65. VACCINIO-PICEETEA: *Calamagrostis arundinacea* 60: 1; *Hieracium sabaudum* 3; *Vaccinium vitis-idaea* 70; *Veronica officinalis* 6. OTHERS: *Malus* sp. b 51; *Populus tremula* b 50: 1, 74, c 50; *Picea abies* b 70; *Quercus rubra* c 46, 49; *Salix caprea* b 6, c 3, 45: 1; *Juniperus communis* b 48, c 49; *Rosa* sp. c 44, 47, 55, 56, 60, 75; *Achillea millefolium* 47, 49, 75; *Agrimonia eupatoria* 6; *Betonica officinalis* 2; *Bilderdykia convolvulus* 51; *Calluna vulgaris* 6; *Carex brizoides* 69; *C. hirta* 51, 60, 72; *Cerastium holosteoides* 44; *Chamaecytisus ratisbonensis* 6; *Coronilla varia* 47, 61; *Cucubalus baccifer* 48; *Dactylis glomerata* 6; *Danthonia decumbens* 60, 62; *Deschampsia caespitosa* 71, 77; *Dianthus carthusianorum* 49; *Digitalis grandiflora* 50: 1; *Dryopteris dilatata* 48, 49, 51; *Festuca rupicola* 55, 60, 62; *Epipactis helleborine* 1, 3, 77; *E. atrorubens* 3; *Galium aparine* 51, 70, 71, 72, 79; *G. mollugo* 6: 1, 48, 75; *G. verum* 44; *Glechoma hederacea* 67; *Hieracium pilosella* 6, 72; *Holcus lanatus* 6, 51; *Hypericum perforatum* 6, 60, 75; *Knautia arvensis* 50, 75; *Leontodon hispidus* 6: 1, 75; *Leucanthemum vulgare* 50; *Linaria vulgaris* 44; *Lithospermum officinale* 47; *Pimpinella major* 44; *P. saxifraga* 61; *Poa compressa* 49: 1; *P. pratensis* 6: 1, 56, 64, 71; *Potentilla erecta* 70, 72; *P. reptans* 6; *Ranunculus acris* 70; *R. repens* 45, 48; *Rumex acetosa* 6; *R. acetosella* 49; *Scabiosa ochroleuca* 49; *Sedum telephium* ssp. *maximum* 3, 64; *Solanum dulcamara* 6, 44, 58, 60; *Stachys recta* 61; *Stellaria graminea* 6; *Taraxacum sect. vulgaria* 4; *Trifolium medium* 47; *Thymus pannonicus* 49; *Urtica dioica* 45, 59, 79; *Vicia cracca* 44; *Brachythecium salebrosum* 48, 49; *Hylocomium splendens* 6; *Plagomnium rostratum* 48.

2. Klasyfikacja zbiorowisk leśnych

Na podstawie wyników numerycznej klasyfikacji wyróżniono 11 typów zbiorowisk leśnych (tab. V):

A - *Tilio-Carpinetum melittetosum* postać typowa

B - *T.-C. melittetosum* postać z *Potentilla alba*

C - *T.-C. melittetosum* postać z *Vaccinium myrtillus*

D - fragmenty *T.-C. melittetosum*

E - *Pino-Quercetum*

F - fragmenty *Pino-Quercetum*

G - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Vaccinium myrtillus*

H - zbiorowisko *Robinia pseudacacia-Chelidonium majus*

I - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Rubus idaeus*

J - zbiorowisko *Pinus sylvestris-Peucedanum oreoselinum*

K - zbiorowisko *Quercus robur-Vincetoxicum hirundinaria*.

Resztki starych naturalnych lasów na wapiennym podłożu przedstawiają grupy A - D. Podzespół *Tilio-Carpinetum melittetosum* został opisany już wcześniej z innych miejsc na Wyżynie Krakowskiej, gdzie związany jest ze względnie suchymi glebami rędzinowymi, podobnie jak na badanym terenie (Medwecka - Kornaś, Kornaś 1963). Można wyróżnić trzy postacie tego podzespołu występujące w rezerwacie: postać typową (grupa A) - w stosunkowo najwilgotniejszych miejscach, postać z *Vaccinium myrtillus* (grupa C) - w miejscach suchszych i postać z *Potentilla alba* (grupa B) - w miejscach najsuchszych (tab. VI).

Resztki starych lasów na podłożu piaszczystym przedstawiają grupy E i F. Reprezentują one zespół *Pino-Quercetum* i jego fragmenty z licznym udziałem *Pteridium aquilinum*. Zespół ten jest dosyć często spotykany w okolicach Krakowa na ubogich zbielicowanych glebach (Medwecka - Kornaś 1952, Medwecka - Kornaś, Kornaś 1963).

Wśród zbiorowisk leśnych powstałych w wyniku wtórnej sukcesji na glebach wapiennych, najmłodsze jest zbiorowisko *Quercus-Vincetoxicum* (grupa K). Cechuje się ono wysokimi wskaźnikami świetlnym i kwasowości oraz niskimi wskaźnikami wilgotności i azotu. W warstwie runa rośnie w nim więcej gatunków z klas *Festuco-Brometea* i *Molinio-Arrhenatheretea* niż gatunków z klasy *Quercus-Fagetea* (tab. VI). Najstarszym wtórnym zbiorowiskiem leśnym na wapiennych glebach jest zbiorowisko *Pinus-Peucedanum* (grupa J). Odznacza się ono

wyraźnie niższymi wskaźnikami świetlnym i kwasowości i wyższymi wskaźnikami wilgotności i azotu, w porównaniu ze zbiorowiskiem *Quercus-Vincetoxicum*, a w warstwie runa występuje tu więcej gatunków z klasy *Quercus-Fagetea* niż gatunków z klas *Festuco-Brometea* i *Molinio-Arrhenatheretea*.

Najmłodszym wtórnym zbiorowiskiem leśnym na glebach piaszczystych jest zbiorowisko *Pinus-Vaccinium* (grupa G). Podobnie jak zbiorowisko *Quercus-Vincetoxicum*, cechuje się ono wysokim wskaźnikiem świetlnym i licznym udziałem gatunków z klas *Molinio-Arrhenatheretea* i *Festuco-Brometea*. Najstarsze na glebach piaszczystych jest zbiorowisko *Pinus-Rubus* (grupa I). W zbiorowisku tym, podobnie jak w lesie sosnowym z *Peucedanum oreoselinum* (grupa J), rosną licznie: *Frangula alnus*, *Sambucus racemosa*, *Agrostis capillaris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus hirtus*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis*, *Galeopsis bifida* i *G. tetrahit*. Część z tych gatunków jest charakterystycznych dla rzędu *Atropetalia* i klasy *Rudero-Secalieta*.

Inny typ wtórnego lasu, związanego w rezerwacie głównie z glebami wapiennymi lub piaszczysto-wapiennymi, przedstawia zbiorowisko *Robinia-Chelidonium* (grupa H).

Zgodnie z wynikami numerycznego porządkowania największe różnice występują między najmłodszymi (grupy G i K) i najstarszymi lasami wtórnymi (grupa I). Taki kierunek zmienności wyznacza I oś DCA (ryc. 6). Oś ta jest istotnie dodatnio skorelowana z wiekiem lasów, wysokością drzew, wskaźnikiem wilgotności i liczbą gatunków leśnych, a ujemnie z liczbą gatunków runa i liczbą gatunków nieleśnych, w tym liczbą gatunków z klas *Molinio-Arrhenatheretea* i *Festuco-Brometea* (tab. VII). II oś DCA porządkuje wtórne lasy w zależności od typów gleb i jest istotnie skorelowana ze wskaźnikami kwasowości i świetlnym.

Pełną numeryczną analizę zdjęć zbiorowisk leśnych, podobieństw między tymi zbiorowiskami i sukcesyjnych powiązań między nimi, przedstawiono w osobnej pracy (Dzwonko, Loster 1990).

3. Wpływ zmiennych niezależnych na liczbę gatunków we wtórnych lasach

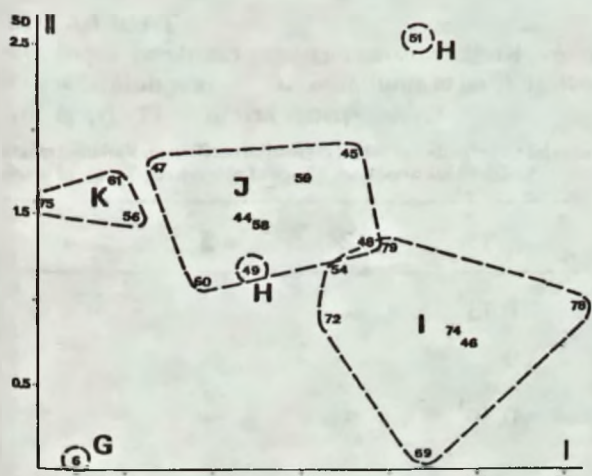
Wyniki krokowej analizy regresji wykazały, że liczba wszystkich gatunków oraz liczba gatunków

TABELA VI

Charakterystyka zbiorowisk leśnych. W tabeli podano wartości średnie. N - stary las naturalny, P - podłoże piaszczyste, W - podłoże wapienne

Some characteristics of the woodland communities. Values are cluster averages. N - ancient forest, P - sand, W - limestone

Grupa Cluster	K	H	J	A	B	C	D	G	I	E	F
Wiek Age	< 30	32.5	35.3	N	N	N	N	< 30	43.3	N	N
Podłoże Substratum	W	W	W	W	W	W	W	P	6P,1W	P	P
Liczba zdjęć Number of relevés	3	2	7	6	3	3	2	1	7	2	2
Liczba gatunków Number of species	28.7	28.5	27.6	22.7	30.7	35.7	25.0	36.0	23.1	25.5	21.0
Wskaźnik H' H' index	2.27	2.39	2.01	1.60	2.48	2.35	2.25	2.14	1.96	1.90	1.26
Wskaźnik N ₂ N ₂ index	7.40	8.61	5.60	3.59	9.01	8.23	6.87	6.06	5.26	4.95	2.81
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values											
Światło Light	6.3	5.9	5.4	3.1	4.1	4.3	5.1	5.8	5.4	5.1	6.0
Wilgotność Moisture	4.1	4.8	4.9	4.9	4.5	4.6	4.3	4.6	5.0	5.4	5.6
Kwasowość Reaction	6.5	4.7	4.9	7.0	6.7	6.2	6.4	2.2	5.2	2.4	3.1
Azot Nitrogen	4.7	6.5	6.3	5.8	4.7	4.1	4.5	3.5	6.7	3.2	3.4
Grupy gatunków zielnych Groups of herb species											
Leśne Woodland species	3.7	5.0	7.3	15.8	18.7	18.3	12.0	6.0	8.0	9.0	6.0
Nieleśne Non - woodland species	13.0	12.0	10.4	2.7	4.3	5.3	5.0	20.0	5.3	6.0	4.5
<i>Quercus-Fagetea</i>	3.0	3.5	5.1	13.7	17.0	13.7	10.0	3.0	5.0	2.5	4.0
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	0.0	0.5	0.7	0.8	1.0	2.3	1.0	3.0	1.0	4.5	1.5
<i>Molinio- -Arrhenatheretea</i> +											
<i>Festuco-Brometea</i>	8.0	5.0	3.6	1.1	2.0	1.0	2.0	12.0	0.6	2.5	1.5
<i>Rudero-Secalieta</i>	1.7	3.0	2.9	0.5	1.0	2.0	1.0	3.0	3.6	2.0	1.0



Ryc. 6. Uporządkowanie zdjęć wtórnych zbiorowisk leśnych według I i II osi DCA. Grupy G - K jak w tabeli V

Fig. 6. Ordination of secondary wood relevés along the first two DCA axes. Clusters G - K as in Table V

zielnych i małych krzewów w lasach wtórnych zależy jedynie od powierzchni tych lasów. Powierzchnia ma wpływ na, odpowiednio, 53,3% i 54,6% zmienności liczb gatunków w tych grupach (tab. VIII). Od powierzchni lasów zależą również liczby gatunków większości pozostałych analizowanych grup, ale wykazują one także istotny związek z innymi zmiennymi niezależnymi.

Powierzchnia, wiek lasu i typ gleby mają istotny wpływ na liczbę wszystkich gatunków drzew. Liczba anemochorycznych gatunków drzew zależy natomiast jedynie od wieku lasu i odległości od starego lasu (źródła diaspor). Aż sześć zmiennych niezależnych ma wpływ na liczbę gatunków krzewów. Więcej krzewów rośnie w lasach z krótszą wspólną granicą z innymi lasami, w lasach o wydłużonym kształcie i większej powierzchni, mniej odległych od neutrofilnego starego lasu, młodszych i bardziej oddalonych od acydofilnego starego lasu. Ta ostatnia - najstańsza zależność wydaje się wynikać wyłącznie z lokalizacji w terenie badanych lasów wtórnych. Liczba endozoochorycznych krzewów leśnych wykazuje jedynie dodatni związek z pokryciem warstwy drzew i pochodzeniem lasu (więcej w lasach sadzonych) oraz ujemny z długością granicy z innymi lasami.

Liczba zielnych gatunków leśnych zależy od izolacji lasu, jego powierzchni, kształtu, wieku i typu gleby (więcej na glebach piaszczystych). Porównanie istotnych zależności dla gatunków lasów liściastych i gatunków borowych, które razem składają się

TABELA VII

Korelacje między osiami DCA i niektórymi zmiennymi dla zbiorowisk wtórnych lasów

Rank correlation between DCA axes and some characteristics of the secondary wood communities

Zmienne Characteristics	Oś I Axis I	Oś II Axis II
Wiek Age	0,56 ²	-0,28
Średnia wysokość drzew Mean height of trees	0,70 ³	-0,15
Liczba gatunków Number of species	-0,40 ¹	0,05
Liczba gatunków zielnych Number of herb species	-0,56 ²	0,10
Wskaźnik H' H' index	-0,21	-0,09
Wskaźnik N ₂ N ₂ index	-0,14	0,40 ¹
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values		
Światło Light	0,24	0,40 ¹
Wilgotność Moisture	0,68 ³	-0,19
Kwasowość Reaction	-0,12	0,40 ¹
Azot Nitrogen	0,63 ²	-0,05
Grupy gatunków zielnych Groups of herb species		
Leśne Woodland species	0,34 ¹	-0,27
Nieleśne Non-woodland species	-0,62 ²	0,14
<i>Quercus-Fagetea</i>	0,32	0,12
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	0,11	-0,29
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	-0,54 ²	0,20
<i>Festuco-Brometea</i>	-0,64 ³	0,14
<i>Rudero-Secalieta</i>	0,20	-0,39 ¹

¹ 0,05 ≥ P > 0,01, ² 0,01 ≥ P > 0,001, ³ P ≤ 0,001

TABELA VIII

Wyniki krokowej analizy regresji wielorakiej dla 27 wtórnych lasów. Kreska oznacza nieistotny cząstkowy współczynnik, 2 - wskaźnik kształtu, 3 - długość granicy z innymi lasami, 4 - odległość od neutrofilnego lasu, 5 - odległość od acydofylicznej warstwy krzewów, 11 - typ gleby,

Results of stepwise multiple regression analysis for secondary woods. A dash indicates non-significant partial regression coefficient. Variation ranges to neutrophilous woodland, 5 - distance to acidophilous woodland, 6 - age of oldest trees, 7 - age of wood,

Zmienna Variable	1	2	3	4
Wszystkie gatunki (34-74) All species	0.73 ³	-	-	-
Drzewa (3-10) Trees	0.39 ¹	-	-	-
Drzewa anemochoryczne (0-4) Tree anemochores	-	-	-	-0.32 ⁺
Krzewy (6-14) Shrubs	0.50 ²	-0.58 ²	-0.60 ²	-0.48 ¹
Leśne krzewy endozoochoryczne (4-9) Woodland shrub endozoochores	-	-	-0.43 ¹	-
Gatunki zielne i małe krzewy (18-53) Herbs and small shrubs	0.74 ³	-	-	-
Gatunki leśne (3-30) Woodland species	0.40 ³	-0.33 ²	-	-0.50 ³
Gatunki lasów liściastych (3-18) Broadleaf woodland species	0.34 ²	-0.28 ¹	-	-0.46 ³
Gatunki borów (0-9) Conifer woodland species	0.39 ³	-0.28 ³	-	-0.26 ¹
Gatunki nieleśne (6-29) Non-woodland species	0.52 ²	-	-0.45 ²	-
Zielne anemochory (6-27) All herb anemochores	0.86 ³	-	-	-
Leśne anemochory (2-13) Woodland anemochores	0.49 ³	-	-	-
Leśne anemochory szybujące (0-5) Hovering woodland anemochores	0.52 ²	-	-	-
Leśne anemochory lekkie (1-6) Flying woodland anemochores	0.58 ³	-	-	-
Nieleśne anemochory (3-19) Non-woodland anemochores	0.44 ²	-	-0.55 ³	-
Leśne endozoochory (1-7) Woodland endozoochores	0.35 ¹	-0.33 ¹	-	-
Leśne myrmekochory (0-9) Woodland myrmecochores	-	-	-	-0.62 ³

⁺ 0.1 > P > 0.05, ¹ 0.05 ≥ P > 0.01, ² 0.01 ≥ P > 0.001, ³ P ≤ 0.001

nik regresji. W nawiasach podano zakresy zmiennych zależnych. Kolejność zmiennych niezależnych: 1 - logarytm powierzchni filnego lasu, 6 - wiek najstarszych drzew, 7 - wiek lasu, 8 - średnia wysokość drzew, 9 - zwarcie koron drzew, 10 - po-
12 - pochodzenie lasu

of dependent variables are given in parentheses. Independent variables: 1 - log area, 2 - shape index, 3 - length of border with other woods, 4 - distance
8 - mean height of trees, 9 - cover of tree layer, 10 - cover of shrub layer, 11 - type of soil, 12 - origin of wood

5	6	7	8	9	10	11	12	R ² (%)
-	-	-	-	-	-	-	-	53.3
-	-	0.36 ¹	-	-	-	-0.29 ⁺	-	48.6
-	-	0.37 ¹	-	-	-	-	-	31.3
0.37 ¹	-	-0.47 ²	-	-	-	-	-	65.3
-	-	-	-	0.61 ²	-	-	0.34 ⁺	44.2
-	-	-	-	-	-	-	-	54.6
-	0.27 ¹	-	-	-	-	-0.24 ²	-	88.6
-	0.28 ¹	-	-	-	-	-	-	77.6
-0.37 ³	-	-	-	-	-	-0.56 ³	-	90.2
-	-	-	-	-0.57 ²	-	-	-0.41 ²	63.6
-	-	-	-0.38 ¹	-	-0.26 ⁺	-0.47 ²	-	67.7
-0.34 ²	-	0.46 ³	-	-	-	-	-0.25 ¹	82.5
-0.41 ²	-	-	-	-	-	-	-	58.2
-	-	0.53 ³	-	-	-	-0.27 ²	-0.36 ²	83.2
-	-	-	-	-0.43 ²	-	-	-	58.7
-	-	-	0.34 ¹	-	-	-	0.23 ⁺	68.0
-	0.31 ¹	-	-	-	-	-	-	59.1

na grupę gatunków leśnych wykazuje, że to liczba gatunków borowych jest istotnie związana z piaszczystym podłożem. Liczba gatunków borowych nie zależy od wieku lasu, który ma dodatni wpływ jedynie na liczbę gatunków lasów liściastych. Liczba leśnych anemochorów wykazuje dodatni związek z powierzchnią i wiekiem lasu, a ujemny z odległością od starego lasu acydofilnego i pochodzeniem wtórnego lasu. Odległość od starego lasu jest istotna przede wszystkim dla szybkich anemochorów, natomiast wiek i pochodzenie wtórnego lasu - dla lekkich anemochorów. Liczba endozoochorów zielnych i małych krzewów, podobnie jak endozoochorów zielnych i małych krzewów, jest większa w lasach o większym zwarciu koron drzew i w lasach sadzonych. Zależności te sugerują istotną rolę ptaków w rozprzestrzenianiu gatunków tych grup (patrz Wtórna sukcesja lasów). W przypadku zielnych endozoochorów leśnych oprócz powierzchni i pochodzenia istotny wpływ ma także kształt lasu i wysokość drzew. Liczba myrmekochorów leśnych zależy tylko od odległości od neutrofilnego starego lasu i od wieku lasu wtórnego.

Liczba zielnych gatunków nieleśnych zależy dodatnio od powierzchni, a ujemnie od zwarciu koron drzew, długości granicy z innymi lasami i pochodzenia lasu. Ujemny związek z długością granicy z innymi lasami i pokryciem koron drzew wynika z łatwiejszego wnikania gatunków rosnących w murawach i ich utrzymywania się w lasach, gdy lasy te stykają się z murawami i są mniej zwarte. Świadczą o tym takie same zależności uzyskane dla gatunków anemochorów nieleśnych.

V. SUKCESJA MURAW

Sukcesja wtórna jest od przeszło 30 lat głównym procesem decydującym o dynamice roślinności w badanym rezerwacie. Na podłożu piaszczystym najszybciej zarastają drzewami i krzewami stosunkowo luźne fitocenozy *Festuco-Thymetum*. Jest to zgodne z obserwacjami K o r n a s i a (1957) z lat czterdziestych i pięćdziesiątych, gdy murawy te były dużo bardziej rozpowszechnione w okolicach Krakowa. Najwolniej zarastają fitocenozy zbiorowiska *Calluna-Antennaria*, ponieważ duże ich zwarcie utrudnia kiełkowanie nasion i rozwój siewek drzew i krzewów. Stosunkowo wolno wydają się również zarastać związane z wapiennym podłożem zwarte fitocenozy *Koelerio-Festucetum*.

VI. WTÓRNA SUKCESJA LASÓW

Najbardziej ogólne zmiany zachodzące w zbiorowiskach roślinnych w trakcie sukcesji są najczęściej charakteryzowane za pomocą wskaźników różnorodności. Według naszych obserwacji, stosunkowo duża różnorodność gatunkowa w najmłodszych lasach wtórnych zmniejsza się nieco w starszych wtórnych lasach i wzrasta lub spada w starych naturalnych zbiorowiskach leśnych. Zaznacza się to w przypadku liczby gatunków oraz wartości wskaźników H' i N_2 (tab. VI). Wzrost różnorodności gatunkowej w pierwszej fazie sukcesji obserwowali wszyscy autorzy badający wtórna sukcesję lasów w borealnej, umiarkowanej i śródziemnomorskiej strefie klimatycznej (Shafi, Yarranton 1973; Bazzaz 1975; Peet 1978; Campbell, van der Meulen 1980; Houssard, Escarré, Romane 1980 i inni). Różnorodność gatunkowa osiąga maksimum w tym etapie rozwoju lasu, w którym obecne są zarówno gatunki znoszące ocienienie, jak i gatunki nie znoszące ocienienia. Z porównania danych cytowanych autorów można wnioskować, że następuje to między 10 i 40 rokiem rozwoju lasu, w zależności od lokalnych warunków i typu zbiorowiska leśnego. Następujący później spadek różnorodności gatunkowej dotyczy przede wszystkim warstwy runa i tłumaczy się go z reguły ujemnym wpływem wzrastającego ocienienia powodowanego zwarciem koron rozwijających się drzew.

Na tempo wtórnej sukcesji ogromny wpływ mają sposoby rozprzestrzeniania diaspor i cechy historii życia gatunków (Grime 1979; Finegan 1984; Pickett, Collins, Armesto 1987; Whitney, Foster 1988). Peterken i Game (1984), którzy badali rozmieszczenie gatunków w 362 dużych lasach w północno-wschodniej Anglii, zatem w warunkach klimatycznych zbliżonych do naszych, oceniają, że około jedna trzecia gatunków flory leśnej nie była w stanie skutecznie skolonizować izolowanych lasów wtórnych. Tempo kolonizacji obserwowane przez tych autorów świadczy, że w warunkach dominujących od przynajmniej 300 lat na wspomnianym obszarze, stare naturalne lasy pozostaną zawsze bogatsze w gatunki leśne niż lasy wtórne.

Rezultaty naszych badań w rezerwacie również wskazują na bardzo silną zależność między sposobami rozsiewania gatunków leśnych i ich rozmieszczeniem we wtórnych lasach (D z w o n k o , L o -

ster 1992). Najlepszymi kolonizatorami okazały się szybujące i lekkie anemochory oraz endozochory, a najgorszymi ciężkie anemochory, myrmekochory i barochory. W badanych lasach wtórnych znaleźliśmy 59 leśnych gatunków zielnych i małych krzewów na 70 gatunków potencjalnych kolonizatorów (rosnących w sąsiadujących starych lasach naturalnych), ale tylko 13 z nich miało stanowiska w więcej niż połowie tych lasów. Ogromna większość gatunków leśnych reprezentowana jest w lasach wtórnych przez co najwyżej kilka osobników lub przez ich niewielkie grupy. Świadczy to o bardzo wolnym tempie kolonizacji, mimo że badane lasy występują na niewielkim terenie, niektóre z nich stykają się ze starymi lasami od kilkudziesięciu lat, a izolacja pozostałych nie jest duża. Najwięcej stanowisk w lasach wtórnych mają szybujące i lekkie anemochory - głównie paprotniki (*Dryopteris filix-mas*, *D. carthusiana*, *Pteridium aquilinum*) i byliny wytwarzające nasiona z puchem (*Mycelis muralis*, *Senecio nemorensis*, *Epilobium montanum*, *Hieracium murorum*) oraz endozochory (*Sambucus racemosa*, *Crataegus* sp., *Frangula alnus*, *Cornus sanguinea*, *Rubus hirtus*, *Vaccinium myrtillus*, *Ribes spicatum*, *R. uva-crispa*, *Polygonatum multiflorum*, *Majanthemum bifolium*, *Convallaria maialis*). Liczba gatunków w wymienionych grupach anemochorów istotnie zależy od stopnia izolacji lub wieku lasu. Od wieku i stopnia izolacji lasu uzależniona jest także liczba gatunków anemochorycznych drzew (tab. VIII).

Duży wpływ na rozprzestrzenianie gatunków endozochorycznych mają ptaki. Stwierdzono, że liczba nasion i siewek tych gatunków jest istotnie wyższa pod samotnymi drzewami a nawet sztucznymi podporami, na których mogą siadać ptaki. Miejsca takie stają się centrami kolonizacji wielu endozochorycznych gatunków (Debusche, Escarré, Lepart 1982; Guevara, Purata, van der Maarel 1986; McClanahan, Wolfe 1987). Na liczbę pojawiających się ptaków i rozsiewanych przez nich gatunków roślin bezpośredni wpływ ma także liczba warstw roślinności i strukturalna złożoność zbiorowisk. Czynniki te okazały się dużo bardziej istotne niż odległość od źródła diaspor (McDonnell, Stiles 1983; Erdelen 1984; Hoppes 1987, 1988). Z naszych badań wynika, że liczba endozochorycznych gatunków leśnych krzewów i roślin zielnych we wtórnych lasach nie zależy od ich odległości od starych

lasów, jest natomiast związana ze zwarcie koron drzew lub ich wysokością oraz z pochodzeniem lasu. Więcej tych gatunków występuje w sadzonych lasach, które ze względu na wyrównany wiek drzew i ich wysokość zapewniają więcej miejsc dogodnych do siadania i zatrzymywania się ptaków. Jest to zgodne z wnioskami wynikającymi z badań cytowanych autorów.

Z trudem kolonizują wtórne lasy gatunki rozsiewane przez mrówki. Różni autorzy stwierdzają, że chociaż aktywność mrówek może mieć istotny wpływ na liczbę myrmekochorycznych gatunków występujących w lasach, mrówki nie rozsiewają zazwyczaj nasion dalej niż na odległość kilku metrów (Ulbrich 1939; Beattie, Culver 1981; Beattie 1985; Smith i inni 1989). Z naszych obserwacji wynika, że liczba leśnych myrmekochorów we wtórnych lasach istotnie zależy od stopnia ich izolacji i wieku (tab. VIII).

Na wolne tempo rozprzestrzeniania gatunków leśnych we wtórnych lasach mają także wpływ cechy ich historii życia. Wśród roślin leśnych dominują rozmnażające się wegetatywnie gatunki wieloletnie. Gatunki te przeznaczają na generatywną reprodukcję tylko niewielką część zasobów i z reguły wytwarzają małą liczbę diaspor (Neeley, Tramer 1978). W skolonizowanych za pomocą nasion miejscach wiele z tych gatunków rozmnaża się prawie wyłącznie wegetatywnie przez kłącza i rozłogi (Whitford 1949; Grime 1979). Eriksson (1989) wykazał, że tylko niewielki procent gatunków leśnych wykazuje reprodukcję z nasion w miejscach już zasiedlonych. My stwierdziliśmy, że gatunki takie jak: *Vaccinium myrtillus*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria maialis*, *Melica nutans*, *Mercurialis perennis*, *Paris quadrifolia*, występowały w badanych lasach wtórnych przeważnie w postaci niewielkich grup pędów powstałych wegetatywnie. W starszych lasach wtórnych występowało niekiedy kilka takich izolowanych, klonalnych grup jednego gatunku. Ich izolacja świadczy, że musiały one powstać niezależnie od siebie w wyniku kilkakrotnej kolonizacji lasu.

Tempo kolonizacji i liczebność gatunków występujących we wtórnych lasach zależy także od innych, nie badanych przez nas czynników, takich jak wpływ ściółki oraz wilgotności i zasobności gleby na kiełkowanie nasion i rozwój siewek, wpływ warunków świetlnych na wzrost i rozwój roślin, a także ograniczający wpływ innych gatunków (P i c -

kett, Collins, Armesto 1987; van der Maarel 1988). Sądzymy, że sucha szpilkowa ściółka i raczej suche gleby wapienne występujące w większości badanych lasów bardzo ograniczają kiełkowanie nasion i rozwój gatunków leśnych.

VII. UWAGI I WNIOSKI KOŃCOWE

Związane z wypasem kserotermiczne murawy nawapienne i napiaszczyste są coraz rzadszym elementem szaty roślinnej okolic Krakowa. Ochrona rezerwatowa wydaje się obecnie jedynym pewniejszym sposobem zachowania resztek tych zbiorowisk. Utrzymanie kserotermicznych muraw w rezerwacie Skołczanka możliwe jest z kolei pod warunkiem niedopuszczenia do dalszego ich zarastania przez drzewa i krzewy, które powinny być okresowo wycinane.

Wyniki badań nad sukcesją wtórnych lasów występujących w rezerwacie i jego sąsiedztwie wykazały, że są one bardzo wolno kolonizowane przez gatunki runa leśnego związane z naturalnymi, ustabilizowanymi zbiorowiskami leśnymi. Wynika z tego, że w badanych warunkach lasy wtórne mają bardzo niewielkie znaczenie dla utrzymania bogactwa gatunkowego oraz zachowania i rozwoju populacji gatunków leśnych. Nie mogą one spełnić żadnej roli ochronnej w przypadku tych roślin. Sztuczne zalesianie oraz dopuszczanie do dalszego rozwoju wtórnych lasów prowadzi jedynie do zaniku roślinności kserotermicznych muraw - najcenniejszego składnika szaty roślinnej rezerwatu. Wniosek ten odnosi się również do innych rezerwatów z roślinnością kserotermiczną.

Uzyskane wyniki wskazują, że w badanych warunkach, na raczej suchych wapiennych glebach, bogactwo leśnej flory może być utrzymane jedynie przez zachowanie resztek starych naturalnych lasów, które spełniają rolę ostoi i źródła diaspor gatunków leśnych. Z tych względów lasy te powinny pozostać w możliwie nie zmienionej postaci.

PIŚMIENNICTWO

- Alexandrowicz S. 1960. Budowa geologiczna okolic Tyńca. Mat. do geologii obszaru Śląsko-Krakowskiego t. 5. *Inst. Geol. Bul.* 152: 5-79.
- Bazza F. A. 1975. Plant species diversity in old field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- Beattie A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beattie A. J., Culver D. C. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forests. *Ecology* 62: 107-115.
- Bławiczak J. 1969. Roślinność leśna i murawowa wzgórz jurajskich okolic Tyńca. Praca magisterska wykonana w Katedrze Systematyki i Geografii Roślin UJ. Maszynopis.
- Błeszyński S. 1950. Fauna motyli Podgórek w okolicy Krakowa. PAU, *Materiały do Fizjogr. Kraju* 21: 1-52.
- Campbell B. M., van der Meulen F. 1980. Patterns of plant species diversity in fynbos vegetation, South Africa. *Vegetatio* 43: 43-47.
- Dąbrowski J. S. 1967. Zagadnienie utrzymania kserotermicznych biotopów w parkach narodowych i rezerwach. *Chrońmy Przyr. ojcz.* 23, 1: 34-43.
- Dąbrowski J. S. 1977. Projekt objęcia ochroną rezerwatową Wzgórz Tynieckich koło Krakowa. *Chrońmy Przyr. ojcz.* 33, 2: 43-48.
- Debussche M., Escarré J., Lepart J. 1982. Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio* 48, 255-266.
- 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.
- Dzwonko Z., Loster S. 1990. Vegetation differentiation and secondary succession on a limestone hill in southern Poland. *J. Veg. Sci.* 1: 615-622.
- Dzwonko Z., Loster S. 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *J. of Biogeography* 19: 195-204.
- Ellenberg H. 1979. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobot.* 9: 3-122.
- Erdelen M. 1984. Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia* 61: 277-284.
- Eriksson O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231-238.
- Faeth S. H., Kane T. C. 1978. Urban biogeography. City parks as islands for *Diptera* and *Coleoptera*. *Oecologia* 32: 127-133.
- Finegan B. 1984. Forest succession. *Nature* 312: 109-114.
- Grime J. P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester.
- Guevara S., Purata S. E., Van der Maarel E. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.

- Hill M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- Hill M. O., Gauch H. G. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hoe hne L. M. 1981. The groundlayer vegetation of forest islands in an urban-suburban matrix. In: Forest island dynamics in mandominated landscapes. Eds R. L. Burgess i D. M. Sharpe. Springer, Berlin.
- Hoppes W. G. 1987. Pre and postforaging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49: 281-290.
- Hoppes W. G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird dispersed plants in an Illinois woodland. *Ecology* 69: 320-329.
- Houssard G., Escarré J., Romane F. 1980. Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Vegetatio* 43: 59-72.
- Jongman R. H., ter Braak C. J. F., van Tongeren O. F. R. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen.
- Kornaś J. 1957. Zespoły roślinne Jury Krakowskiej. Część III. Zespoły piaskowe (Les associations végétales du Jura Cracovien. III ème partie: Les associations psammophiles). *Acta Soc. Bot. Pol.* 26, 2: 467-484.
- Kornaś J. 1972. Rozmieszczenie i ekologia rozsięwania się chwastów w zespołach polnych w Gorcach [Distribution and dispersal ecology of weeds in segetal plant communities in the Gorce Mts. (Polish Western Carpathians)]. *Acta agrobot.* 25: 5-67.
- Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. 1974. Szata roślinna Krakowa (The vegetation of Cracow). *Folia geogr., ser. geogr.-phys.*, 8: 153-169.
- McClanahan T. R., Wolfe R. W. 1987. Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio* 71: 107-112.
- McDonnell M. J., Stiles E. W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- Medwecka-Kornaś A. 1952. Zespoły leśne Jury Krakowskiej (Les associations forestières du Jura Cracovien). *Ochr. Przyr.* 20: 133-236.
- Medwecka-Kornaś A., Kornaś J. 1963. Mapa zbiorowisk roślinnych Ojcowskiego Parku Narodowego (Vegetation map of the Ojców National Park). *Ochr. Przyr.* 29: 17-87.
- Newell S. J., Tramer E. J. 1978. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology* 59: 228-234.
- Och yra R., Szma jda P. 1978. An annotated list of Polish mosses (Wykaz mchów Polski). *Fragm. flor. geobot.* 24, 1: 93-145.
- Pee t R. K. 1978. Forest vegetation of the Colorado front range: patterns of species diversity. *Vegetatio* 37: 65-78.
- Persson S. 1981. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. *J. Ecol.* 69: 71-84.
- 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.
- Pickett S. T. A., Collins S. L., Armesto J. J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- Razowski J., Palik E. 1969. Fauna motyli okolic Krakowa. *Acta Zool. crac.* 14, 11: 217-310.
- Shafi M. J., Yarranton G. A. 1973. Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (postfire) succession. *Ecology* 54: 897-902.
- Smith B. H., de Rivera C. E., Bridgman C. L., Woida J. J. 1989. Frequency-dependent seed dispersal by ants of two deciduous forest herbs. *Ecology* 70: 1645-1648.
- Sneath P. H. A., Sokal R. R. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. Freeman, San Francisco.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. Freeman, New York.
- Tutin T. G., Heywood V. H., Burges 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. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.
- Ulbrich E. 1939. Deutsche Myrmekochoren. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis 117: 1-60.
- Whitford P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth. *Ecology* 30: 199-208.
- 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.
- Yarranton G. A., Morrison R. G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J. Ecol.* 62: 417-428.
- Zar J. H. 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

SUMMARY

The Skołczanka nature reserve (36.5 ha) is situated on a limestone hill about 8 km south-west of the centre of Kraków. It was established in 1957. At present 47.5 % of the reserve area is covered by remnants of the oak-horn-

beam and oak-pine forest. 11 % is covered by grasslands on calcareous and sandy soils. A comparison of the cadastral surveys of 1845, aerial photographs of 1957 and 1982 (Fig. 1), and our vegetation map of 1988 (Fig. 2), shows that the area with the mature forest has not undergone any changes for 140 years. Since the establishment of the reserve pioneer woods, mainly with *Pinus sylvestris* and also *P. nigra* have colonised a considerable part of the grassland. During 1986 - 1988 78 relevés were made in grasslands and woodlands. The relevés were numerically classified using an average linkage procedure. Detrended Correspondence Analysis (DCA) was applied to the cover-abundance data in order to find floristic gradients related to possible environmental gradients. With the help of a numerical classification 8 types of grassland communities were distinguished, belonging to the classes *Sedo-Scleranthetea*, *Nardo-Callunetea* and *Festuco-Brometea* (Figs 4 and 5, Tab. II, III and IV), and 11 types of woodland communities, both remnants of ancient woodlands from the classes *Quercus-Fagetes* and *Vaccinio-Piceetes* and more recent woods (Fig. 6, Tables V, VI and VII). Secondary succession has been the main dynamical process over the last 30 years. On the sandy soils the *Festuco-Thymetum* is easily grown over by trees and shrubs. The *Calluna-Antennaria* phytocenoses are grown over more slowly, because their great density hinders the establishment and development of tree and shrub seedlings. Similarly, the dense *Koelerio-Festucetum* vegetation on calcareous soils is overgrown relatively slowly, as well.

27 secondary woods, 32 - 51 years old, were investigated in 1989 and 1990. 25 woods were Scot's pine woods; 12 of them were planted. They differ in area, shape and isolation from the remnants of primary woods. 195 species of vascular plants were found in the secondary woods, including 59 small shrub and herb woodland species (out of the 70 woodland species growing in the nearby primary woodlands). Only 13 woodland species occurred in more than a half of the secondary woods. In total 10 independent variables (Table I) and 2 nominal scale dummy variables (type of soil and origin of wood) were taken into consideration in the statistical analysis. The results of a stepwise multiple regression analysis show that the number of all species depends only on area. The number of woodland species is significantly dependent on distance from the source of diaspores, area, shape, age and type of soil (Table VIII). A close relationship was found between the type of dispersal of woodland species and their distribution in secondary woods. Hovering and flying anemochores and endozoochores are the best colonizers, the worst are heavy anemochores, myrmecochores and barochores. The slow rate of the secondary succession in the study woods is due to poor colonizing ability of many woodland species as well as to the effect of the xeric conditions on the establishment and growth of seedlings. The results obtained induce us to infer that under the examination conditions, on rather dry calcareous soils, the richness of the woodland flora can be maintained only by the preservation of the remnants of ancient woodlands which are the refuges and sources of diaspores of woodland species.