

RAFAŁ PALUCH

Instytut Badawczy Leśnictwa

Zakład Hodowli Lasu

Bitwy Warszawskiej 1920 r. 3, 00-973 Warszawa

e-mail: paluchr@ibles.waw.pl

KIERUNEK I TEMPO ZMIAN SUKCESYJNYCH ROŚLINNOŚCI RUNA NA OBSZARZE OCHRONY ŚCISŁEJ BIAŁOWIESKIEGO PARKU NARODOWEGO

WSTĘP I CELE PRACY

W różnych rejonach Polski, w okresie ostatnich kilkudziesięciu lat, obserwuje się duże zmiany zbiorowisk leśnych. Kolejne inwentaryzacje siedlisk w lasach gospodarczych wskazują generalnie na spadek udziału siedlisk oligotroficznym, natomiast wzrost – eutroficznych (NIEZGODZKA 1996). Wnioskowanie o wzroście żyzności siedlisk tylko na tej podstawie jest obarczone trudnym do oszacowania błędem wynikającym z doskonalenia klasyfikacji i terenowych prac glebowo-siedliskowych (BRZEZIECKI 1999). Jednakże istnieje wiele przykładów zmian zbiorowisk roślinnych na obszarach od dawna objętych ochroną (JAKUBOWSKA-GABARA 1991; MICHALIK 1991; SOKOŁOWSKI 1991, 1995, 1999). W związku z tym, niejednokrotnie zadawano pytanie, czy wzrost żyzności siedlisk jest zjawiskiem pozornym czy rzeczywistym? Czy zjawisko to jest spowodowane tylko regeneracją zbiorowisk roślinnych po dawnych antropogenicznych zniekształceniach, czy ich eutrofizacją, czy również naturalną sukcesją? Równocześnie podejmuje się próby przywrócenia naturalnego charakteru kompleksów leśnych, różnymi, nierzadko kontrowersyjnymi sposobami. W tym procesie ważną rolę mogą odgrywać koncepcje potencjalnej roślinności naturalnej i klimaksu. Są one jednak w dużym stopniu teoretyczne i niełatwo poddają się empirycznej weryfikacji. Pojęcia te pozornie ugruntowane w nauce o roślinności są ciągle poddawane pró-

bom krytycznej reinterpretacji i nowego ujęcia (UCHMAŃSKI 1992, BRZEZIECKI i współaut. 1993, FALIŃSKA 1996, CHYTRY 1998, MORAVEC 1998, ZERBE 1998, FALIŃSKI 2001). Możliwość bardziej obiektywnej oceny przydatności tych koncepcji dla gospodarki leśnej stwarzają badania w zachowanych do naszych czasów fragmentach lasów naturalnych. Można oczekiwać, że w ich przypadku dystans pomiędzy roślinnością potencjalną a rzeczywistą nie jest tak duży, jak w przypadku większości lasów zagospodarowanych.

Do najlepiej zachowanych fragmentów nizinnych lasów naturalnych w Europie Środkowej należą lasy obszaru ochrony ścisłej Białowieckiego Parku Narodowego. Na tle innych obszarów BPN wyróżnia się tym, że od ponad 80 lat nie prowadzi się tam gospodarki leśnej, a penetracja przez ludzi jest bardzo ograniczona. W ciągu całej swojej historii był on otaczany szczególną opieką, dlatego stanowi unikalny obiekt do badania zmian zachodzących w ekosystemach leśnych. Dokładniejszy rys historyczny został zawarty w innych publikacjach (PACZOSKI 1930; FALIŃSKI 1968, 1986; BERNADZKI i współaut. 1998). Zanieczyszczenie powietrza jest tu zdecydowanie mniejsze niż w innych regionach kraju, ale nie można zupełnie wykluczyć jego wpływu na las (MALZAHN 1999). W północno-wschodniej Polsce, w tym także i w Parku, były przeprowadzane liczne, systematyczne badania fytosocjolo-

giczne, wskazujące na dużą dynamikę zmian roślinności (SOKOŁOWSKI 1991, 1993). Najlepiej można dostrzec to na stałych powierzchniach badawczych, na których są prowadzone systematyczne obserwacje. Katedra Hodowli Lasu SGGW w Warszawie od ponad 60 lat prowadzi badania na serii pięciu stałych powierzchni badawczych w Białowieskim Parku Narodowym. Dotychczasowe badania skupiały się głównie na analizie zmian struktury i składu gatunkowego drzewostanów (m. in. WŁOCZEWSKI 1972, KOWALSKI 1982, BERNADZKI i współaut. 1998). Do pełnego ustalenia kierunków zmian roślinności konieczne jest jednak

uwzględnianie pozostałych warstw fitocenozy leśnej. Gatunki roślinności dna lasu niosą bowiem wiele cennych informacji ekologicznych. Na podstawie zmian w kompozycji florystycznej obserwowanych na określonym terenie można wnioskować o kierunkach przeobrażeń zespołów leśnych.

Głównymi celami niniejszej pracy były: poznanie zmian roślinności, które zaszły w ciągu 40 lat i próba wyjaśnienia przyczyn stwierdzonych zmian oraz określenie ich tempa i kierunku w zespołach roślinnych reprezentowanych na powierzchni badawczej.

OBIEKT I METODYKA BADAŃ

Obiektem badań była stała powierzchnia badawcza Katedry Hodowli Lasu SGGW, położona na terenie obszaru ochrony ścisłej Białowieskiego Parku Narodowego w oddziałach 284/285. Znajduje się ona w samym sercu jednego z najbardziej naturalnych lasów nizinnych w Europie. Ma kształt wydłużonego prostokąta o wymiarach 780 x 40 m (z boczną odnogą 40 x 40 m). Sumaryczna jej powierzchnia wynosi 3,28 ha. Na powierzchni badawczej ZARĘBA (1959) przeprowadził badania fitosocjologiczne, wykonując 23 zdjęcia fitosocjologiczne metodą Braun-Blanqueta. Następnie zostały one pogrupowane w tabele zespołów roślinnych, przy wykorzystaniu zasad podziału zbiorowisk, leśnych (MATUSZKIEWICZ 1952). Badania fitosocjologiczne powtórzono w maju i lipcu 1998 r. Założono 80 powierzchni próbnych rozmieszczonych równomiernie. Wszystkie powierzchnie miały postać kwadratów o boku 10 m. Odległości pomiędzy kwadratami próbnymi były stałe i wynosiły 10 m.

Opracowania materiału fitosocjologicznego dokonano przy pomocy specjalnego pakietu programów komputerowych – MULVA-5 (WILDI i ORLÓCI 1996). Za pomocą tego programu uporządkowano zdjęcia fitosocjologiczne i gatunki na powierzchni badawczej. Następnie, posługując się klasyfikacją zbiorowisk leśnych (SOKOŁOWSKI 1993), dokonano interpretacji syntaksonomicznej wydzielonych grup zdjęć fitosocjologicznych, określając nazwy i charakterystyki zespołów, podzespołów i wariantów roślinnych. Dla ustalenia jednakowego poziomu porównawczego zastosowano reinterpretację diagnoz fitosocjologicznych ZARĘBY (1959), przekładając je na język

współczesnej fitosocjologii. Pozwoliło to na jednoznaczne określenie charakterystyki i tempa zmian w poszczególnych jednostkach fitosocjologicznych i siedliskowych.

Natomiast przy pomocy ekologicznych liczb wskaźnikowych dla gatunków roślin naczyniowych (ZARZYCKI 1984), została dokonana w sposób pośredni analiza zmian warunków siedliskowych. Zastosowanie tej metody umożliwiło stwierdzenie, w których grupach siedlisk zmiany są największe. Idea ekologicznych liczb wskaźnikowych polega na tym, że każdemu gatunkowi rośliny naczyniowej przyporządkowano wartości liczbowe w pewnej umownej skali, opisujące warunki siedliskowe typowe dla danego gatunku tj. takie, w jakich najczęściej rośnie on na terenie Polski. Dla gatunków roślin runa na powierzchniach próbnych zastosowano wskaźniki edaficzne: zasobności gleby, wilgotności gleby i kwasowości gleby oraz wskaźnik świetlny. Poniżej podano skale wymienionych wskaźników (ZARZYCKI 1984):

- wskaźnik zasobności gleby: 1 – gleby skrajnie ubogie w sole mineralne (skrajnie oligotroficzne), 2 – gleby ubogie (oligotroficzne), 3 – gleby umiarkowanie ubogie (mezotroficzne), 4 – gleby zasobne (eutroficzne), 5 – gleby bardzo zasobne (skrajnie żyzne);
- wskaźnik kwasowości gleby: 1 – gleby bardzo silnie kwaśne (pH z reguły poniżej 3,5), 2 – gleby silnie kwaśne (pH od około 3,5 do 4,5), 3 – gleby kwaśne (pH 4,5–5,5), 4 – gleby umiarkowanie kwaśne do słabo kwaśnych (pH 5,5–6,5), 5 – gleby obojętne (pH powyżej 6,6) i zasadowe;

- wskaźnik wilgotności gleby: 1 – gleby bardzo suche, 2 – gleby suche, 3 – gleby świeże, 4 – gleby wilgotne, 5 – gleby mokre;
- wskaźnik świetlny: 1 – siedliska najbardziej cieniste (3–5% pełnego światła w sezonie

wegetacyjnym), 2 – siedliska cieniste i umiarkowanie cieniste, 3 – półcień, 4 – pełne światło, okresowe lub przejściowe ocienienie, 5 – pełne światło.

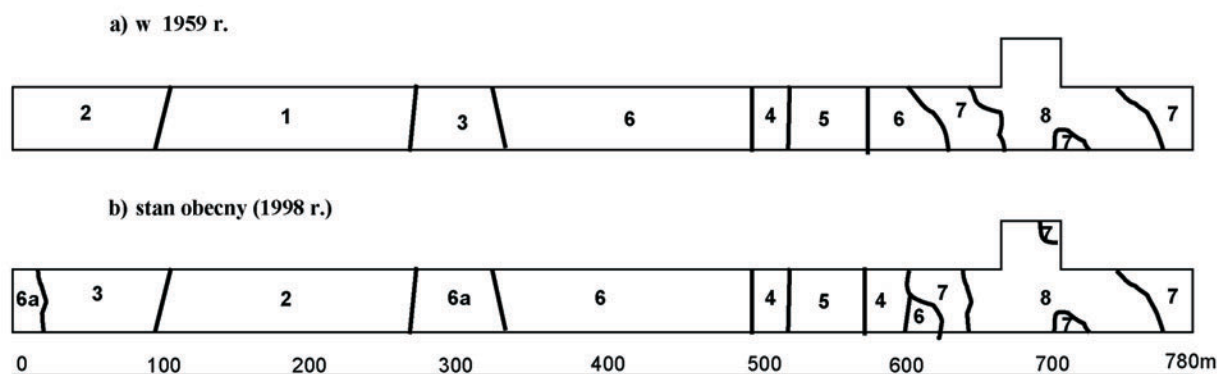
WYNIKI BADAŃ

ZMIANY STRUKTURY, SKŁADU GATUNKOWEGO I GRANIC ZBIOROWISK ROŚLINNYCH I TYPÓW SIEDLISK NA POWIERZCHNI BADAWCZEJ

W 1959 r. na dużym fragmencie powierzchni badawczej występował bór świeży (*Vaccinio myrtilli-Pinetum* Kobendza 1930) (Ryc. 1). Według obecnego podziału zbiorowisk leśnych (SOKOŁOWSKI 1993) większość zdjęć fitosocjologicznych reprezentowała zespół brusznicowego boru świeżego (*Vaccinium vitis-idaea-Pinetum* Sokoł. 1980). Obecnie zaszły bardzo duże zmiany w składzie i strukturze tego zbiorowiska. Sosna stopniowo wydziela się. W drzewostanie coraz większą rolę odgrywa świerk, który na wszystkich działkach występuje w górnej jego warstwie. Niekiedy stanowi on główny składnik drzewostanu. Natomiast w dolnych warstwach drzewostanu oraz w warstwie krzewów zaznacza się silna redukcja tego gatunku. Brzoza wyraźnie ustępuje z drzewostanu. Grab wykazuje dużą ekspansywność. Na niektórych działkach tworzy zwarte kępy w dolnych warstwach drzewostanu. Ocienia dno lasu i powoduje prawie zupełny zanik pokrywy mszystej. Zaznacza się również znaczny wzrost udziału grabu w warstwie krzewów. Z runa ubywają wybitnie oligotroficzne gatunki: nawłóć pospolita (*Solidago virgaurea*), ukwap dwupienny (*Antennaria dioica*), wrzos pospolity (*Calluna vulgaris*), pajęcznica liliowata (*Anthericum ramosum*), arnika górską (*Arnica montana*). Również spada znaczenie innych gatunków preferujących ubogie i kwaśne gleby, takich jak borówka brusznica (*Vaccinium vitis-idaea*), widłoząb falisty (*Dicranum undulatum*), wężymord niski (*Scorzonerella humilis*). Natomiast zwiększają stopień pokrycia i rozszerzają swój obszar występowania gatunki borowe cechujące się wyższymi wymaganiami siedliskowymi: orlica pospolita (*Pteridium aquilinum*), piórosz pierzasty (*Ptilium crista-castriensis*), siódmaczek leśny (*Trientalis europaea*). Podobne tendencje wykazują gatunki o szerokiej amplitudzie ekologicznej: trzcinnik leśny (*Calamagrostis arundinacea*), szczawik zajęczy (*Oxalis acetosella*), konwalijka dwulistna (*Maianthemum bifo-*

lium). Pojawiły się nowe gatunki mezotroficzne: malina właściwa (*Rubus idaeus*), narecznica krótkoostna (*Dryopteris carthusiana*) oraz eutroficzne: pokrzywa zwyczajna (*Urtica dioica*), gwiazdnica gajowa (*Stellaria nemorum*), czartawa drobna (*Circea alpina*). Stwierdzono również występowanie nowych gatunków diagnostycznych dla siedlisk żyzniejszych: prosoownicy rozpięzchłej (*Milium effusum*), sałatkownika leśnego (*Mycelis muralis*), leszczyny pospolitej (*Corylus avellana*).

Również na obszarze dawnego zespołu sosnowo-dębowego boru mieszanego (*Pino-Quercetum serratuletosum* Mat. 1955 wariant uboższy) zaszły bardzo duże zmiany roślinności. Według obecnej klasyfikacji SOKOŁOWSKIEGO (1993) zdjęcia fitosocjologiczne reprezentujące wspomniany zespół odpowiadają zespołowi trzcinnikowo-swierkowego boru mieszanego świeżego (*Calamagrostio arundinaceae-Piceetum* Sokoł. 1968). Górna warstwa drzew uległa znacznej redukcji. Gatunki wczesnosukcesyjne: sosna i brzoza ustępują, nie znajdując warunków do naturalnego odnowienia. Intensywnie wkraczają grab i lipa, które na większości działek wyraźnie dominują w dolnych warstwach drzewostanu. Na szczególną uwagę zasługuje bardzo duży spadek udziału świerka we wszystkich warstwach drzewostanu, a zwłaszcza w jego dolnych warstwach. Z warstwy krzewów świerk już zupełnie zniknął. Wskutek występowania różnych faz rozwojowych drzewostanu na danym obszarze odmiennie kształtują się warunki dla rozwoju roślinności runa. Dominuje uboższy wariant zespołu lasu miodownikowo-grabowego (*Melitti-Carpinetum* Sokoł. 1976). Na niewielkim fragmencie występuje grąd typowy: *Tilio-Carpinetum typicum* Traczyk 1962 wariant ubogi (Ryc. 1). Licznie występują gatunki eutroficzne: pokrzywa zwyczajna (*U. dioica*), gwiazdnica gajowa (*S. nemorum*), czartawa drobna (*C. alpina*). Ich obecność można wiązać z dobrze rozłożonym drewnem martwym. Mchy borowe: gajnik lśniący (*Hylocomium splendens*) i rokieta pospolita (*Pleurozium schreberi*) ulegają znacznej redukcji. Nie-



- 1 *Vaccinio myrtilli*-Pinetum Mat. 1952 (Bśw -bór świeży)
- 2 *Calamagrostio arundinaceae-Piceetum* Sokol. 1968 (BMśw - bór mieszany świeży)
- 3 *Melitti-Carpinetum* Sokol. 1976 (LMśw - las mieszany świeży)
- 4 *Tilio-Carpinetum caricetosum remotae* Sokol. 1980 (LMw - las mieszany wilgotny)
- 5 *Quercu-Piceetum* (Mat. 1952) var. ze Stell. holostea Sokol. 1968 (LMw)
- 6a *Tilio-Carpinetum typicum* Traczyk 1962 var. ubogi (Lśw - las świeży)
- 6 *Tilio-Carpinetum typicum* Traczyk 1962 (Lśw)
- 7 *Tilio-Carpinetum circaetosum* (Paczoski 1930) Sokol. 1980 (Lw - las wilgotny)
- 8 *Circae-Alnetum* Oberd. 1953 (OIJ - ols jesionowy)

Ryc. 1. Zespoły leśne i typy siedliskowe lasu na powierzchni badawczej w Białowieskim Parku Narodowym.

które oligotroficzne rośliny zielne: wężymord niski *S. humilis*), pomocnik baldaszkowy (*Chimaphila umbellata*), gruszyca jednostronna (*Orthilia secunda*) zupełnie zanikają. Pojawiają się natomiast gatunki grądowe: gajowiec żółty (*Lamium galeobdolon*), turzyca orzęsiona (*Carex pilosa*), merzyk fałdowany (*Mnium undulatum*), żywiec cebulkowy (*Dentaria bulbifera*), możylinek trójnerwowy (*Moehringia trinervia*), narecznica samcza (*Dryopteris filix-mas*). Udział grupy gatunków grądowych w tworzeniu zespołu wzrasta. Występują również nieliczne gatunki świetlistych dąbrów: *Carex montana* i *Melittis melisophyllum*. Znaczenie tej grupy gatunków bardzo się zmniejszyło.

Dawny podzespół *Pino-Quercetum serratuletosum* Mat. 1955 wariant żyźniejszy, odpowiada w dzisiejszej klasyfikacji fitosocjologicznej żyznemu wariantowi lasu miodownikowo-grabowego (*Melitti-Carpinetum* Sokol. 1976). Struktura i skład gatunkowy fitocenozy w analizowanym okresie uległy drastycznym zmianom. Głównie wiąże się to z procesem dorastania grądowych gatunków liściastych – grabu i lipy, które silnie modyfikują warunki mikroklimatyczne wnętrza lasu. Skład górnej warstwy drzewostanu w zasadzie nie zmienił się. Nadal dominuje stary dąb. Świerk jest gatunkiem współpanującym. Natomiast dolne

warstwy drzewostanu złożone z grabu i lipy w ciągu 40 lat silnie się rozwinęły. Z powodu małej ilości światła docierającego do dna lasu pokrycie warstwy runa obniżyło się bardzo znacznie. Duże zmiany obserwuje się w składzie gatunkowym runa. Ubyły prawie wszystkie gatunki borowe m. in.: orlica pospolita (*P. aquilinum*), borówka czernica (*Vaccinium myrtillus*), gruszyca jednostronna (*O. secunda*), (*S. humilis*) oraz światłożądne: trzcinnik leśny (*C. arundinacea*), kokoryczka wonna (*Polygonatum odoratum*), sierpiek barwierski (*Serratula tinctoria*), konwalia majowa (*Convallaria majalis*). Pojawiły się natomiast nowe gatunki występujące w grądach: gajowiec żółty (*L. galeobdolon*), marzanka wonna (*Galium odoratum*), groszek wiosenny (*Lathyrus vernus*), narecznica samcza (*D. filix-mas*) sałatnik leśny (*M. muralis*), zachyłka oszczepowata (*Thelypteris phegopteris*), leszczyna pospolita (*Corylus avellana*) oraz eutroficzne: pokrzywa zwyczajna (*U. dioica*). Znaczenie całej grupy gatunków grądowych znacznie wzrosło. Ze względu na opisane zmiany składu gatunkowego i struktury zbiorowiska *Pino-Quercetum serratuletosum* Mat. 1955 zachodzi konieczność dokonania aktualizacji diagnozy fitosocjologicznej sprzed 40 lat. Według obecnej klasyfikacji zbiorowisk leśnych jest to grąd typowy – *Tilio-Carpinetum typicum* Tra-

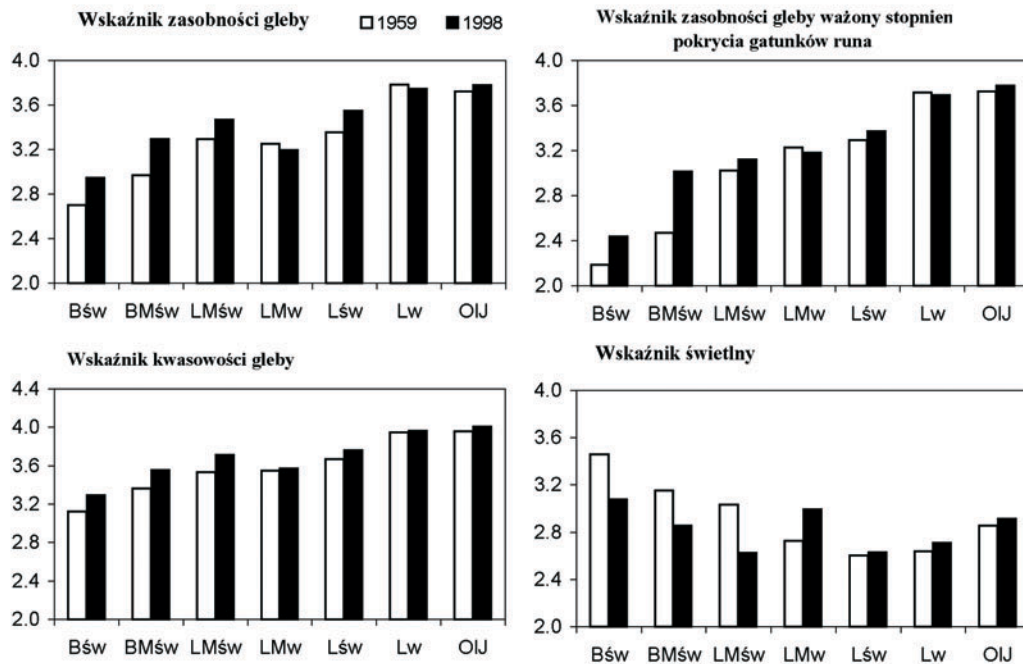
czyk 1962 wariant ubogi. Granica grądów typowych (lasu świeżego) uległa przesunięciu, obejmując obszary zaklasyfikowane dawniej do lasu mieszanego świeżego (Ryc. 1).

Natomiast w zespole fitosocjologicznym *Quercus-Carpinetum medioeuropaeum* Tx. 1936, odpowiadającym według obecnej klasyfikacji fitosocjologicznej zespołowi żyznego grądu typowego *Tilio-Carpinetum typicum* Traczyk 1962, zmiany roślinności są niewielkie. Struktura zbiorowiska ustabilizowała się. Wytworzyły się drzewostany wielopiętrowe. Skład gatunkowy drzewostanu w zasadzie nie zmienił się. W każdej warstwie drzewostanu dominują grab i lipa. W runie nadal przeważają gatunki grądowe. Wiele gatunków pojawiło się w ostatnim okresie: kokoryczka wielkokwiatowa (*Polygonatum multiflorum*), groszek wiosenny (*Lathyrus vernus*), łuskiwnik różowy (*Lathraea squamaria*), kłosownica leśna (*Brachypodium sylvaticum*), gwiazdnica gajowa (*S. nemorum*), żurawiec fałdowany (*Catharinaea undulata*), trędownik bulwiasty (*Scrophularia nodosa*), turzyca palczasta (*C. digitata*), salatinik leśny (*M. muralis*). Obserwuje się zatem uzupełnianie kompozycji roślinnej o nowe gatunki ważne z punktu widzenia diagnostycznego. Występujące jeszcze przed 40 laty nieliczne gatunki borowe zupełnie zniknęły.

Natomiast w zespołach: grądu murszowego – *Tilio-Carpinetum circaeetosum alpine* (Paczoski 1930) Sokoł. 1980 (las wilgotny), łągu olszowo-jesionowego *Circae-Alnetum* Oberd. 1953 (ols jesionowy), świerkowo-dębowego boru mieszanego wilgotnego *Quercus-Pice-etum* Mat. 1952 (las mieszany wilgotny) zmiany roślinności są niewielkie.

OKREŚLENIE KIERUNKÓW ZMIAN ROŚLINNOŚCI RUNA ZA POMOCĄ EKOLOGICZNYCH LICZB WSKAŹNIKOWYCH

Największy, wyraźny wzrost żyzności gleby mierzony za pomocą średnich wskaźników zasobności i kwasowości gleby stwierdzono na siedliskach mezotroficznych: boru mieszanego świeżego i lasu mieszanego świeżego oraz oligotroficznego boru świeżego (Ryc. 2). Na wilgotnych siedliskach eutroficznych różnice pomiędzy omawianymi wskaźnikami w poszczególnych okresach badawczych są bardzo niewielkie, natomiast na siedlisku lasu świeżego różnice te są nieco większe. Obecnie uległo przekształceniu najuboższe siedlisko boru świeżego występujące jeszcze 40 lat temu. Nastąpił wzrost o jedną klasę żyzności do boru mieszanego świeżego, bowiem średni wskaźnik zasobności gleby obliczony dla dawnego boru świeżego znacznie wzrósł i osiągnął obec-



Ryc. 2. Zmiany warunków siedliskowych na powierzchni badawczej w okresie 40 lat.

Oś pionowa – średnia wartość wskaźnika, oś pozioma – typy siedliska określone w 1959 r. Objasnienia symboli typów siedlisk na Ryc. 1.

nie poziom średniego wskaźnika zasobności gleby, obliczonego na podstawie danych z 1959 r. dla boru mieszanego świeżego (Ryc. 2). Ten z kolei również wzrósł, zrównując się z analogicznym wskaźnikiem obliczonym dla lasu mieszanego świeżego w 1959 r., natomiast ten ostatni obecnie przewyższył wskaźnik określony na podstawie danych sprzed 40 lat dla lasu świeżego. Opisane powyżej zależności występują również w przypadku zastosowania wskaźnika ważonego stopniem pokrycia roślin. Pomimo nie zmienionej diagnozy typologicznej na siedlisku lasu świeżego zaznacza się także wzrost wskaźnika zasobności gleby (Ryc. 2). Natomiast po uwzględnieniu stopnia pokrycia gatunków runa wartości wskaźników z poszczególnych lat wyrównują się (Ryc. 2).

Na części powierzchni badawczej zaklasyfikowanej poprzednio do lasu mieszanego wilgotnego, lasu wilgotnego i olsu jesionowego, oba wskaźniki zasobności gleby nie zmieniły się znacząco (Ryc. 2). Opisane powyżej zależności obserwuje się również w przypadku wskaźnika kwasowości gleby (Ryc. 2).

Największe zmiany średniego wskaźnika świetlnego odnotowano na siedliskach boru świeżego, boru mieszanego świeżego oraz lasu mieszanego świeżego (Ryc. 2). Wskaźnik ten obniżył się znacznie, co oznacza wzrost ocienienia dna lasu. Natomiast na siedlisku lasu mieszanego wilgotnego wyraźnie zarysowała się tendencja odwrotna (rośnie średni wskaźnik świetlny). Najmniejsze w skali powierzch-

ni badawczej zmiany tego wskaźnika stwierdzono na siedliskach eutroficznych: lasu świeżego, lasu wilgotnego i olsu jesionowego (Ryc. 2).

ZMIANY ROŚLINNOŚCI OKREŚLONE ZA POMOCĄ PORZĄDKOWANIA FITOSOCJOLOGICZNEGO

Dla określenia zmian roślinności zastosowano jedną z najczęściej wykorzystywanych metod porządkowania florystycznego – metodę wzajemnego uśredniania (WILDI i ORLÓCI 1996). Metoda ta jest często stosowana w ekologii, ułatwia bowiem zobiektywizowanie uzyskanych wyników. Umożliwia ona m. in. graficzne przedstawienie rozmieszczenia zdjęć fytosocjologicznych z poszczególnych lat, „ekologicznych” odległości między nimi oraz ustalenie kierunków i tendencji zmian roślinności. Największe odległości w przestrzeni wielowymiarowej pomiędzy zdjęciami fytosocjologicznymi wykonanymi w poszczególnych terminach na tych samych powierzchniach wystąpiły w borze mieszanym świeżym i lesie mieszanym świeżym oraz borze świeżym. Kierunki największych zmian roślinności runa wskazują na upodabnianie się siedlisk świeżych do siedlisk o jedną klasę żyzności lepszych. Potwierdzają one tendencje stwierdzone na podstawie ekologicznych liczb wskaźnikowych. Dokładniej omówił to zagadnienie PALUCH (2002 a, b).

DYSKUSJA I PODSUMOWANIE

W wielu przypadkach zmiany składu gatunkowego zbiorowisk leśnych są na tyle wyraźne, że uzasadniają konieczność aktualizacji poprzednich diagnoz fytosocjologicznych i siedliskowych. W ciągu minionych 40 lat zespół brusznicowego boru świeżego (*Vaccinium vitis-idaea-Pinetum* Sokoł. 1980) wykazuje tendencję zmian w kierunku zespołu trzcinniko-wo-świerkowego boru mieszanego (*Calamagrostio arundinaceae-Piceetum* Sokoł. 1968). Ten ostatni przekształca się w las miodownikowo-grabowy (*Melitti-Carpinetum* Sokoł. 1976), zaś szczególnie żyzne warianty tego zespołu upodabniają się do grądu typowego (*Tilio-Carpinetum* Traczyk 1962) (SOKOŁOWSKI 1993, 1995; PALUCH 2001). Wyraża się to w dużych zmianach florystycznych, obniżeniu znaczenia gatunków borowych i świetlistych dąbrów.

Jednocześnie wzrasta znaczenie gatunków grądowych. Wymienione wyżej kierunki zmian roślinności występują również w zespołach występujących na powierzchni badawczej. W ujęciu typologicznym rysują się następujące tendencje: typ siedliska boru świeżego upodabnia się do boru mieszanego, ten z kolei do lasu mieszanego, natomiast ten ostatni do lasu świeżego. Wyżej wymienione typy siedlisk charakteryzują się z jednej strony dużą podatnością na degradację, z drugiej wykazują najszybszą regenerację, a jednocześnie cechuje je największa reakcja na pochodzące z zewnątrz zmiany eutrofizacyjne. Zjawisko wzrostu żyzności siedlisk świeżych staje się zatem coraz powszechniejsze. Natomiast w przypadku siedlisk wilgotnych zmiany florystyczne są znacznie mniejsze. Specyfika siedlisk wilgot-

nych polega na tym, że tworzą się one na glebach semihydrogenicznych lub hydrogenicznych, gdzie głównym czynnikiem glebotwórczym jest woda. Występujące tam zbiorowiska mają charakter klimaksowy, bowiem wysoki poziom wody gruntowej umożliwia bytowanie nielicznym gatunkom drzew najlepiej przystosowanym do takich warunków. Ponadto wymienione wyżej siedliska rozwijają się zwykle na glebach żyznych, mających duże zdolności buforowe.

Wydaje się, że stwierdzone zmiany roślinności nie są spowodowane tylko jedną przyczyną. Wielu badaczy skłania się do poglądu, że trudno jest rozdzielić działanie poszczególnych czynników. Na regenerację zbiorowisk roślinnych Białowieskiego Parku Narodowego po dawnych zniekształceniach antropogenicznych (nadmierny stan zwierzyny, wypas bydła) nakłada się eutrofizacja siedlisk, wywołana zanieczyszczeniami powietrza (MALZAHN 1999) oraz zmianami klimatycznymi (SOKOŁOWSKI 1991, BERNADZKI i współaut. 1998, BRZEZIECKI 1999). W lasach naturalnych zjawiska te mogą być wzmacniane oddziaływaniem wykrotów i martwego drewna. Wydaje się, że zachodzące zmiany w zbiorowiskach występujących na powierzchni badawczej mają charakter kierunkowy i mogą wskazywać na proces eutrofizacji siedlisk, obserwowany najwyraźniej na siedliskach świeżych. Należy przypuszczać, że będzie on odgrywał coraz większą rolę w dynamice roślinności Białowieskiego Parku Narodowego.

Przyczyną zmian, jakie zaszły w ciągu ubiegłych 40 lat mogły być nakładające się procesy: regeneracji zbiorowisk i eutrofizacji siedlisk. W efekcie ich współdziałania w stosunkowo krótkim czasie nastąpiły istotne zmiany, których nie przewidywały wcześniejsze prognozy (PACZOSKI 1930, MATUSZKIEWICZ 1952). Ekspansja grabu jeszcze się nie zakończyła (BERNADZKI i współaut. 1998). Należy zatem przypuszczać, że tendencje gładowania różnych siedlisk pogłębią się.

W ciągu zaledwie 40 lat w lasach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego stwierdzono duże zmiany składu gatunkowego niektórych zespołów roślinnych, które mogą wskazywać, że zarówno koncepcję potencjalnej roślinności naturalnej, jak i pojęcie klimaksu należałoby odnosić do konkretnego przedziału czasowego. Zdaniem FALIŃSKIEGO (1988) sukcesja wygasa, gdy powstanie trwałe zbiorowisko końcowe (klimaks). Coraz czę-

ściej badacze dochodzą do wniosku, że pojmowanie sukcesji, jako deterministycznego następstwa dominacji kolejnych gatunków w układzie ekologicznym nie jest do końca prawdziwe (WHITTAKER 1953, KERSHAW 1978, UCHMAŃSKI 1992, KREBS 1997). Dany gatunek zaczyna dominować w układzie ekologicznym, gdy pojawią się odpowiednie dla niego warunki środowiskowe. Zwykle on sam zmienia środowisko i to tak, że nie może już dłużej w nim istnieć. Ustępuje więc, stwarzając miejsce dla następnego gatunku (RABOTNOV 1985, FALIŃSKI 1986, UCHMAŃSKI 1992, FALIŃSKA 1996). Proces ten trwa aż do osiągnięcia stanu równowagi, zwanego klimaksem. Nie zawsze tak musi być. Często sukcesję można traktować jako proces losowy, a wtedy kolejność gatunków w historii układu ekologicznego jest przypadkowa. Przypadkowe jest również zakończenie tego procesu. Te same warunki początkowe mogą prowadzić do różnych końcowych stanów równowagi, albo żaden końcowy stan równowagi nie istnieje — układ ekologiczny podlega ciągłym zmianom składu gatunkowego i liczebności gatunków (LAWTON 1987, UCHMAŃSKI 1992, KREBS 1997). Podobne wnioski można wyciągnąć, analizując pokazane wyżej zmiany roślinności. Koncepcję stanu klimaksu wyjaśniają trzy szkoły: monoklimaksu, poliklimaksu i układu klimaksowego (ang. climax-pattern). Teoria monoklimaksowa dopuszcza istnienie tylko jednego klimaksu klimatycznego w danym rejonie, teoria poliklimaksowa — kilku klimaksów, natomiast hipoteza układów klimaksowych dopuszcza istnienie kontinuum typów klimaksu zmieniających się wzdłuż gradientów środowiska. Ostatnia hipoteza (zyskująca obecnie popularność) jest rozwinięciem koncepcji kontinuum i podejścia gradientowego do badań roślinności (WHITTAKER 1953). Nie mówi się tu już o klimaksie klimatycznym, lecz o dominujących klimaksach, które są końcowym rezultatem oddziaływania klimatu, gleby, topografii terenu, czynników biotycznych, a także pożarów, wiatrów i innych zdarzeń losowych. Zdaniem KREBSA (1997) przydatność klimaksu jako pojęcia operacyjnego polega na tym, że na podobnych siedliskach w określonym rejonie powinny wykształcić się podobne biocenozy klimaksowe. Coraz częściej twierdzi się, że roślinność klimaksowa oraz potencjalna roślinność naturalna są pojęciami abstrakcyjnymi tzn. w rzeczywistości występują rzadko, głównie z powodu ciągłych fluktuacji klimatu (WHITTAKER

1953, UCHMAŃSKI 1992, KREBS 1997). Niniej-

sza praca w znacznej mierze potwierdza ten pogląd.

DIRECTION AND RATE OF SUCCESSIONAL CHANGES IN THE STRICT RESERVE OF THE BIAŁOWIEŻA NATIONAL PARK

S u m m a r y

In 1959, a phytosociological survey on a permanent study plot of the Białowieża Primeval Forest was made and then repeated in 1998. In the stand studied a reduction in spruce share in favour of the oak-hornbeam habitat type was recorded. The greatest changes in stand composition and structure were accompanied by the greatest changes in the vegetation of the forest floor. A reduction of oligotrophic and light-demanding species was recorded. At the same time, the number of species demanding more fertile habitats increased. This was expressed in the drop in the systematic value of the coniferous habitat type species and the rise in the systematic value of the oak-hornbeam habitat species. Using traditional phytosociological methods, indicator values of vascular plants and method of reciprocal averaging it was

found that the greatest changes in the vegetation occurred in the medium fertile fresh mixed broadleaved habitats and poor fresh coniferous habitats. Fertility of the fresh coniferous habitats was found to increase while in fresh broadleaved habitats, wet broadleaved habitats, ash-alder carr and wet mixed broadleaved habitats the changes were small. The overlapping processes of recovery of plant communities and soil eutrophication caused mainly by air pollution and climatic changes were the major reasons of changes in the vegetation. During the past 40 years great changes in species composition of some plant communities of the natural forests of BPF were recorded. They may suggest that the concept of both potential of natural vegetation and climax, should be referred to a given time interval.

LITERATURA

- BERNADZKI E., BOLIBOK L., BRZEZIECKI B., ZAJĄCZKOWSKI J., ŻYBURA H., 1998. *Rozwój drzewostanów naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego w okresie 1936 do 1996*. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa.
- BRZEZIECKI B., 1999. Wzrost żyzności siedlisk: zjawisko pozorne czy rzeczywiste? *Sylvan* 11, 99–107.
- BRZEZIECKI B., KIENAST F., WILDI O., 1993. *A simulated map of potential natural forest vegetation of Switzerland*. *J. Veget. Sc.*, 4.4, 499–508.
- CHYTRY M., 1998. *Potential replacement vegetation: an approach to vegetation mapping of cultural landscapes*. *App. Veg. Sc.* 1.2, 177–188.
- FALIŃSKA K., 1996. *Ekologia roślin*. PWN, Warszawa.
- FALIŃSKI J. B., 1968. *Park Narodowy w Białowieży*. PWN, Warszawa.
- FALIŃSKI J. B., 1986. *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Białowieża Forest*. *Geobotany* 8, 1–537.
- FALIŃSKI J. B., 2001. *Przewodnik do długoterminowych badań ekologicznych*. PWN, Warszawa.
- JAKUBOWSKA-GABARA J., 1991. *Recesja zespołu świetlistej dąbrowy Potentillo albae-Quercetum Libb. 1933 w rezerwacie Trębaczew*. *Parki Nar. i Rez. Przyr.* 10, 69–79.
- KERSHAW K. A., 1978. *Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin*. PWN, Warszawa.
- KOWALSKI M., 1982. *Rozwój drzewostanów naturalnych na powierzchni badawczej w Białowieżskim Parku Narodowym*. *Rozpr. Nauk. i Monogr. SGGW*, Warszawa.
- KREBS C. J., 1997. *Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności*. PWN, Warszawa.
- LAWTON J. H., 1987. *Are there assembly rules for successional communities*. [W:] *Colonization, succession and stability*. GRAY A. (red.) Blackwell Scientific Publications, Oxford, 225–244.
- MALZAHN E., 1999. *Ocena zagrożeń i zanieczyszczenia środowiska leśnego Puszczy Białowieskiej*. *Prace IBL*, ser B.
- MATUSZKIEWICZ W., 1952. *Zespoły leśne Białowieskiego Parku Narodowego*. *Ann. UMCS, Sec. C (Suppl. 6)*.
- MICHALIK S., 1991. *Zmiany powierzchni zespołów leśnych w Ojcowskim Parku Narodowym w ostatnim trzydziestoleciu*. *Prądnik Pr. Muz. im. W. Szafera* 4, 65–72.
- MORAVEC J., 1998. *Reconstructed natural versus potential natural vegetation in vegetation mapping – a discussion of concepts*. *App. Veg. Sc.* 1.2, 173–176.
- NIEZGODZKA A., 1996. *Zmiany typów siedliskowych lasu na terenie RDLP w Łodzi: przyczyny i skutki tych zmian*. *Studium Podyplomowe: Kształtowanie i ochrona ekosystemów leśnych*. SGGW, Wyd. Leśny, Warszawa.
- PACZOŚKI J., 1930. *Lasy Białowieży*. Państw. Rada Ochr. Przyr., Monogr. Nauk., 1–575.
- PALUCH R., 2001. *Zmiany zbiorowisk roślinnych i typów siedlisk w drzewostanach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego*. *Sylvan* 10, 73–82.
- PALUCH R., 2002a. *Zastosowanie ekologicznych liczb wskaźnikowych do określenia kierunków zmian roślinności runa w Białowieżskim Parku Narodowym*. *Sylvan* 1, 25–37.
- PALUCH R., 2002b. *Wykorzystanie metody porządkowania fitosocjologicznego do obiektywnej oceny zmian typów siedliskowych lasu w Białowieżskim Parku Narodowym*. *Sylvan* 7, 77–84.
- RABOTNOV T. A., 1985. *Fitocenologia. Ekologia zbiorowisk roślinnych*. PWN, Warszawa.

- SOKOŁOWSKI A. W., 1991. *Zmiany składu zbiorowisk leśnych w rezerwach Puszczy Białowieskiej*. Ochr. Przyr., 49, 2, 1–26.
- SOKOŁOWSKI A. W., 1993. *Fitosocjologiczna charakterystyka zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego*. Parki Nar. i Rez. Przyrody 12.3, 5–190.
- SOKOŁOWSKI A. W., 1995. *Character and rates of successional changes in the strict reserve of the Białowieża National Park*. [W:] *Protection of forest ecosystems biodiversity of Białowieża Primeval Forest*. PASCHALIS P., RYKOWSKI K., ZAJĄCZKOWSKI S. (red.), 103–128.
- SOKOŁOWSKI A. W., 1999. *Kierunki naturalnej sukcesji zbiorowisk leśnych jako podstawa postępowania hodowlanego w Leśnym Kompleksie Promocyjnym Puszcza Białowieska*. Prace IBL, Ser. B, 36, 5–25.
- UCHMAŃSKI J., 1992. *Klasyczna ekologia matematyczna*. PWN, Warszawa.
- WŁOCZEWSKI T., 1972. *Dynamika rozwoju drzewostanów w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego*. Folia Forest. Pol., Ser. A, 20, 15–25.
- WHITTAKER R., 1953. *A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern*. Ecolog. Monographs 23, 41–78.
- WILDI O., ORŁÓCI L. 1996. *Numerical exploration of community patterns*. Academic Publishing, The Hague.
- ZARĘBA R., 1959. *Opracowanie fitosocjologiczne powierzchni badawczej Zakładu Ogólnej Hodowli Lasu położonej w oddz. 284–285 Białowieskiego Parku Narodowego*. Rękopis przechowywany w Katedrze Hodowli Lasu SGGW w Warszawie.
- ZARZYCKI K., 1984. *Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski*. PAN, Inst. Bot., Kraków.
- ZERBE S., 1998. *Potential natural vegetation: validity and applicability in landscape planning and nature conservation*. App. Veg. Sc. 1.2, 165–172.