



Zmiany składu gatunkowego i wskaźników struktury zbiorowisk roślinnych w latach 2001-2018 na wybranych powierzchniach stałych w Kampinoskim Parku Narodowym

Changes of species composition and structural indices among plant communities in 2001-2018 on selected permanent plots in Kampinos National Park

Jerzy Solon¹  Anna Otręba²  Anna Andrzejewska²  Piotr T. Zaniewski³ 

¹Instytut Geografii i Przestrzennego Zagospodarowania im. S. Leszczyńskiego PAN

ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa

²Kampinoski Park Narodowy

ul. Tetmajera 38, 05-080 Izabelin

³Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

Instytut Nauk Leśnych

ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

j.solon@twarda.pan.pl • aotreba@kampinoski-pn.gov.pl • andrzejewska@kampinoski-pn.gov.pl •

piotr_zaniewski@sggw.edu.pl

Zarys treści. Na podstawie zdjęć fitosocjologicznych z 52 powierzchni stałych w Kampinoskim Parku Narodowym, wykonanych w latach 2001, 2007, 2012 i 2018, określono główne kierunki zmian składu gatunkowego i wskaźników struktury runa. Podobieństwo składu gatunkowego między powierzchniami w latach 2001 i 2018 umożliwiło wyróżnienie czterech grup powierzchni: A – zbiorowiska o różnym stopniu wykształcenia występujące na siedliskach olsowych, B – bory i bory mieszane, C – grądy i zbiorowiska zbliżone oraz D – różne stadia sukcesyjne od zbiorowisk nieleśnych do lasu. Każda z grup charakteryzowała się swoistym zestawem cech zmieniających się w sposób kierunkowy. Ponadto dla każdej z nich inaczej kształtują się zależności korelacyjne między cechami roślinności i cechami gleby, a parametry modeli korelacyjnych mogą być istotnie różne dla różnych lat pomiarowych. Zaobserwowane korelacje między cechami roślinności a poziomem wody mają charakter ogólny, wynikający ze zróżnicowania między grupami zbiorowisk. Nie zaobserwowano natomiast związków między wzrostem poziomu wody a zmianami kierunkowymi cech roślinności ani w ujęciu ogólnym, ani w obrębie grup. Osiemnastoletni okres pomiarowy umożliwia śledzenie krótkoterminowych zmian w fitocenozach, ale jest zbyt krótki, aby stwierdzić występowanie wielkoobszarowych procesów wywołanych regionalnymi lub globalnymi zmianami środowiska, w tym klimatu. Specyfiką metodyczną opracowania było uwzględnienie tylko zmian systematycznych, prowadzących z okresu na okres w tym samym kierunku. Ujęcie bilansowe (różnica między pierwszym i ostatnim pomiarem) wskazuje na zmiany znacznie większej liczby charakterystyk, ale maskuje procesy fluktuacji w okresach dziesięcio- i piętnastoletnich.

Słowa kluczowe: Kampinoski Park Narodowy, powierzchnie stałe, zdjęcie fitosocjologiczne, dynamika roślinności, fluktuacja, regeneracja.

Keywords: Poland, Kampinos National Park, permanent plots, phytosociological record, vegetation dynamics, fluctuation, regeneration.

Wstęp

Badania długookresowej dynamiki ekosystemów, zwłaszcza ekosystemów leśnych, z wykorzystaniem metodyki stałych powierzchni obserwacyjnych, mają bardzo długą tradycję. W Polsce pierwsze takie powierzchnie, istniejące do tej pory, założył w Puszczy Białowieńskiej Włoczewski w 1936 r. (Włoczewski, 1954), czyli niewiele później niż pierwsze na świecie, wykorzystywane do tej pory stałe powierzchnie założone w 1910 r. przez Mungera w lasach Gór Kaskadowych (Oregon i Waszyngton, USA) (Munger, 1946). W ostatnich dziesięcioleciach nasiliła się potrzeba prowadzenia długookresowych obserwacji z wykorzystaniem metody powierzchni stałych jako jednego z głównych narzędzi badań roślinności (de Bello et al., 2020). Takie podejście jest szczególnie ważne ze względu na: konieczność zrozumienia procesów regeneracyjnych w zbiorowiskach roślinnych przekształconych przez człowieka (Matuszkiewicz, 2007), sekwestrację węgla (Wheeler et al., 2016), wkraczanie obcych geograficznie gatunków inwazyjnych (Guido i Pillar, 2017) oraz kierunkowe zmiany ekosystemów w wyniku zmian warunków abiotycznych, w tym głównie klimatycznych (Fischer et al., 2020). Dla realizacji tych celów monitoringowych i naukowych system stałych powierzchni został także założony w Kampinoskim Parku Narodowym.

Kampinoski Park Narodowy znajduje się w środkowej części Polski, w bezpośrednim sąsiedztwie Warszawy. Powołany został w 1959 r., od 2000 r. jest uznany za Rezerwat Biosfery UNESCO. Jedną z najbardziej charakterystycznych cech Puszczy Kampinoskiej jest położenie w obrębie dwóch pasów wydmowych oraz dwóch pasów bagiennych. Pasy wydmy zdominowane są przez roślinność borową ze związku *Dicrano-Pinion*, przede wszystkim bór sosnowy świeży *Peucedano-Pinetum* oraz mieszany *Quercu-Pinetum*, z niewielką domieszką grądu *Tilio-Carpinetum*. Na pasach bagiennych dominują zbiorowiska łąk z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* i szuwarów z klasy *Phragmitetea*, z dużym udziałem olsów (*Ribeso nigri-Alnetum*), domieszką łągów (*Fraxino-Alnetum*), grądów (*Tilio-Carpinetum*) i wielu innych zbiorowisk roślinnych (por. Andrzejewski, 2003; Kucharski et al., 2010; Matuszkiewicz et al., 2015).

Od czasów pierwszego nowoczesnego opisu zbiorowisk roślinnych Puszczy Kampinoskiej (Kobendza, 1930) minęło już ponad 90 lat. W tym okresie wykonano wiele publikowanych i niepublikowanych opracowań roślinności. Ich wyniki zostały zsyntetyzowane w opracowaniu pod redakcją Andrzejewskiego (2003). Znacznie mniej prac poświęcono dynamice szaty roślinnej tego obszaru. Pierwsza, dotycząca całego Parku Narodowego (Solon, 2003), wykorzystywała różne dane, głównie przestrzenne i nie bazowała na szczegółowej analizie zmian w konkretnych płatach. Długookresową analizę zmian w obrębie zbiorowisk borowych, bazującą na danych z trzech momentów czasowych, przedstawił Solon (2007), natomiast Zaniewski et al. (2020) analizowali zmiany bogactwa gatunkowego runa borów sosnowych na pasach wydmowych w okresie kilkunastu lat.

Kolejnym przyczynkiem do poznania i zrozumienia przemian roślinności Kampinoskiego Parku Narodowego jest niniejsza publikacja. Ogólnym celem analiz prezentowanych w artykule jest określenie podobieństw i różnic w dynamice wyróżnionych grup zbiorowisk, reprezentowanych na powierzchniach stałych. Należy tu podkreślić, że nie analizuje się szczegółowo zmian na oddzielnych powierzchniach (które mogą podlegać indywidualnym oddziaływaniom zewnętrznym, w tym zabiegom pielęgnacyjnym), lecz określa się charakterystyki ogólne, uśrednione dla większej liczby powierzchni o podobnym charakterze ekologicznym. W ten sposób uzyskane rezultaty i wnioski mają szersze znaczenie niż w odniesieniu do pojedynczych powierzchni.

Do celów szczegółowych analiz prezentowanych w artykule należą:

- określenie stopnia zmian składu gatunkowego fitocenoz na analizowanych powierzchniach;
- określenie stopnia zmian charakteru ekologicznego runa;
- ocena trwałości w czasie powiązań między cechami gleb, poziomem wód podziemnych a cechami roślinności;
- ocena, czy zmiany w czasie są silniej związane z wyróżnionymi grupami zbiorowisk (zmiany zależne od typu), czy też ważniejszą rolę odgrywa położenie w przestrzeni (zmiany zależne od położenia).

Należy tu podkreślić, że tak pomyślana analiza dynamiki roślinności na stałych powierzchniach, ujmująca łącznie zbiorowiska leśne i nieleśne i uwzględniająca również relacje przestrzenne jest pierwszą dla Kampinoskiego Parku Narodowego.

Dane i metody

Dane wykorzystane w niniejszej pracy pochodzą z bazy danych Kampinoskiego Parku Narodowego, obejmującej rezultaty pomiarów monitoringowych roślinności i gleb, wykonanych w czterech terminach.

System stałych powierzchni został założony w 2001 r. Obejmuje on dominujące powierzchniowo typy ekosystemów, występujące na głównych typach siedlisk (wydmowych i bagiennych) i reprezentujące różne formy ochrony w obrębie Kampinoskiego Parku Narodowego. Rozmieszczenie powierzchni ma charakter skupiskowy i jest powiązane z siecią piezometrów, co umożliwi również analizę transektową w wymiarze krajobrazowym.

W pierwszym terminie, w roku 2001 wyznaczono lokalizacje 52 stałych powierzchni badawczych (o wielkości 400 m²) oraz wykonano na nich zdjęcia fitosocjologiczne i badania glebowe (Ferchmin et al., 2002). Zdjęcia fitosocjologiczne i analizy gleb na tych samych powierzchniach zostały powtórzone w roku 2007 (Czępińska-Kamińska et al., 2007), a następnie w roku 2012 (Czępińska-Kamińska et al., 2012; Ferchmin, 2012) i 2018 (Kondras et al., 2018; Zaniewski i Solon, 2018; Solon, 2019).

Wszystkie dane fitosocjologiczne (razem 208 zdjęć) scalono w jedną tabelę, sprawdzono, ujednolicono nazewnictwo oraz odpowiednio zakodowano (Zaniewski i Solon, 2018). Dla celów dalszych analiz zestawioną tabelę fitosocjologiczną ograniczono jedynie do gatunków występujących w warstwie runa, a następnie uzupełniono o kolumny określające kolejno: (a) status gatunku na liście gatunków charakterystycznych dla syntaksonów różnej rangi (wg Matuszkiewicza 2008), (b) wartości sześciu wskaźników fitoindykacyjnych Ellenberga (L, T, K, F, R, N) dla poszczególnych gatunków (Ellenberg et al., 1991; Lindacher, 1995), (c) formę życiową Raunkiaera (Lindacher, 1995).

Dla określenia podobieństwa między zdjęciami fitosocjologicznymi zastosowano dwie miary:

- a) miarę Bray-Curtisa dla danych uwzględniających ilościowość gatunków postaci:

$$D_{jk} = 2 \sum (\min(x_{ji}, x_{ki}) / \sum (x_{ji} + x_{ki})), \text{ gdzie:}$$

D_{jk} – podobieństwo między zdjęciami j i k

x_{ji} – ilościowość gatunku i w zdjęciu j ;

b) dla danych uwzględniających wyłącznie obecność gatunków – miarę Kulczyńskiego w postaci:

$$D_{jk} = 0,5 [(M/(M + N_1)) + (M/(M + N_2))], \text{ gdzie:}$$

M – liczba gatunków wspólnych dla zdjęcia 1 i 2

N_1 – liczba gatunków występujących wyłącznie w zdjęciu 1.

Przy grupowaniu zdjęć fitosocjologicznych zastosowano algorytm UPGMA, tworzący hierarchiczne grupowanie na podstawie średniej odległości między wszystkimi składnikami obu łączonych grup. Bliższe informacje o zastosowanych wskaźnikach i procedurach postępowania opisano w Hammer (1999-2018).

Pośród dostępnych danych glebowych, pochodzących z lat 2001, 2007, 2012 i 2018 (Ferchmin et al., 2002; Czepińska-Kamińska et al., 2007; Czepińska-Kamińska et al., 2012; Kondras et al., 2018), do analiz wykorzystano jedynie następujące zmienne dotyczące poziomów akumulacyjnych, bagiennych lub murszowych, pobranych na głębokościach 5-20 cm: kwasowość hydrolytyczna (Hh), suma kationów wymiennych (S), pojemność sorpcyjna gleby (T), stopień wysycenia kompleksu sorpcyjnego (V_s), zawartość węgla organicznego (C%), zawartość azotu całkowitego (N%), stosunek węgla do azotu (C/N), zawartość kationów Ca, Mg, K, Na, pH w H_2O i KCl. Nazewnictwo gleb uzgodniono z Systematyką gleb Polski (2019).

Dane o poziomie wód podziemnych pochodzą z monitoringu wód powierzchniowych i podziemnych KPN. Sieć piezometrów i wodowskazów została zaprojektowana w celu śledzenia zmian stanów wód podziemnych i powierzchniowych. Monitoring ten prowadzony jest od roku 1998 w 57 piezometrach rozmieszczonych w siedmiu przekrojach o kierunku równoleżnikowym. Obejmuje cały obszar Puszczy Kampinoskiej od tarasów zalewowych Wisły aż do Równiny Łowicko-Błońskiej. Pomiaru stanów wód odbywają się raz na dwa tygodnie (Sikorska-Maykowska et al., 1998; Krogulec i Sikorska-Maykowska, 2001; Krogulec, 2004).

Dane o poziomie wód podziemnych uśredniono do półroczy hydrologicznych i do dalszych obliczeń wykorzystano jedynie wartości odnoszące się do pierwszego półrocza (listopad-kwiecień). Ze względu na różne położenie powierzchni monitoringowych względem piezometrów, do oceny powiązań między cechami roślinności a poziomem wody (zmieniana *level*) wybrano, na podstawie analizy map, jedynie 27 powierzchni położonych wystarczająco blisko 13 piezometrów.

W sumie warunki abiotyczne (cechy gleby i poziom wód podziemnych) scharakteryzowano za pomocą 14 zmiennych.

Za cechy roślinności przyjęto występowanie 7 form życiowych, występowanie gatunków charakterystycznych dla 27 syntaksonów (głównie klas fitosocjologicznych i rzędów) oraz wartości 6 wskaźników fitosocjologicznych Ellenberga. Wartości tych cech określano dwoma sposobami, tzn. na podstawie wyłącznie liczby (Xgat) oraz na podstawie sumarycznego pokrycia (Xpok) gatunków o określonych charakterystykach. Dodatkowo za cechy roślinności przyjęto bogactwo gatunkowe w poszczególnych warstwach i łączne bogactwo we wszystkich warstwach.

Dla określenia istotności różnic między średnimi wartościami danej zmiennej w różnych terminach pomiarowych zastosowano procedurę ANOVA wraz z testem HSD Tukeya oraz testem Kruskala-Wallisa. Większość obliczeń wykonano w programie Statistica. Program PAST (Hammer et al., 2001) wykorzystano do konstrukcji dendrogramów podobień-

stwa i obliczenia współczynnika korelacji kofenetycznej¹, natomiast program CurveExpert Professional (Hyams, 2020) – do obliczenia modeli korelacyjnych.

Wyniki

Podobieństwo składu florystycznego między powierzchniami i terminami obserwacji

Analiza dendrogramów podobieństwa składów gatunkowych analizowanych fitocenoz, wykonanych dla roku 2001 i 2018 (ryc. 1) wskazuje, że w większości przypadków zdjęcia fitosocjologiczne z tej samej powierzchni, ale z różnych terminów, należą do tej samej grupy zdjęć, a ogólna struktura obu dendrogramów jest zbliżona.

Na tej podstawie można wyróżnić cztery grupy zdjęć fitosocjologicznych (odpowiadające czterem grupom powierzchni badawczych), zachowujących stały charakter przez cały analizowany okres.

Grupa A (powierzchnie 11, 14, 16, 19, 20, 23, 25, 26, 28, 29, 31, 36, 37, 39, 40, 41, 49, 52) występuje na siedliskach olsowych i obejmuje olsy *Ribeso-Alnetum* o różnym stopniu wykształcenia oraz liczne zbiorowiska zastępcze, w tym zarastające łąki z rzędu *Molinietalia* (*Deschampsietum*), turzycowiska ze związku *Magnocaricion* (*Caricetum ripariae*, *Caricetum elatae*) oraz torfowiska niskie z rzędu *Caricetalia nigrae* (głównie *Calamagrostietum neglectae*). Powierzchnie występują na glebach torfowych, gruntowo-glejowych, murszowatych i murszowych.

Grupa B (powierzchnie 2, 3, 4, 5, 6, 7, 12, 17, 18, 30, 33, 45) obejmuje zbiorowiska z klasy *Vaccinio-Piceetea* (*Quercu-Pinetum typicum* i *Q.-P. molinietosum*, *Leucobryo-Pinetum*, *Peucedano-Pinetum* oraz *Molinio-Pinetum*), występujące na glebach bielcowych i rdzawych, a w jednym przypadku – gruntowo-glejowych.

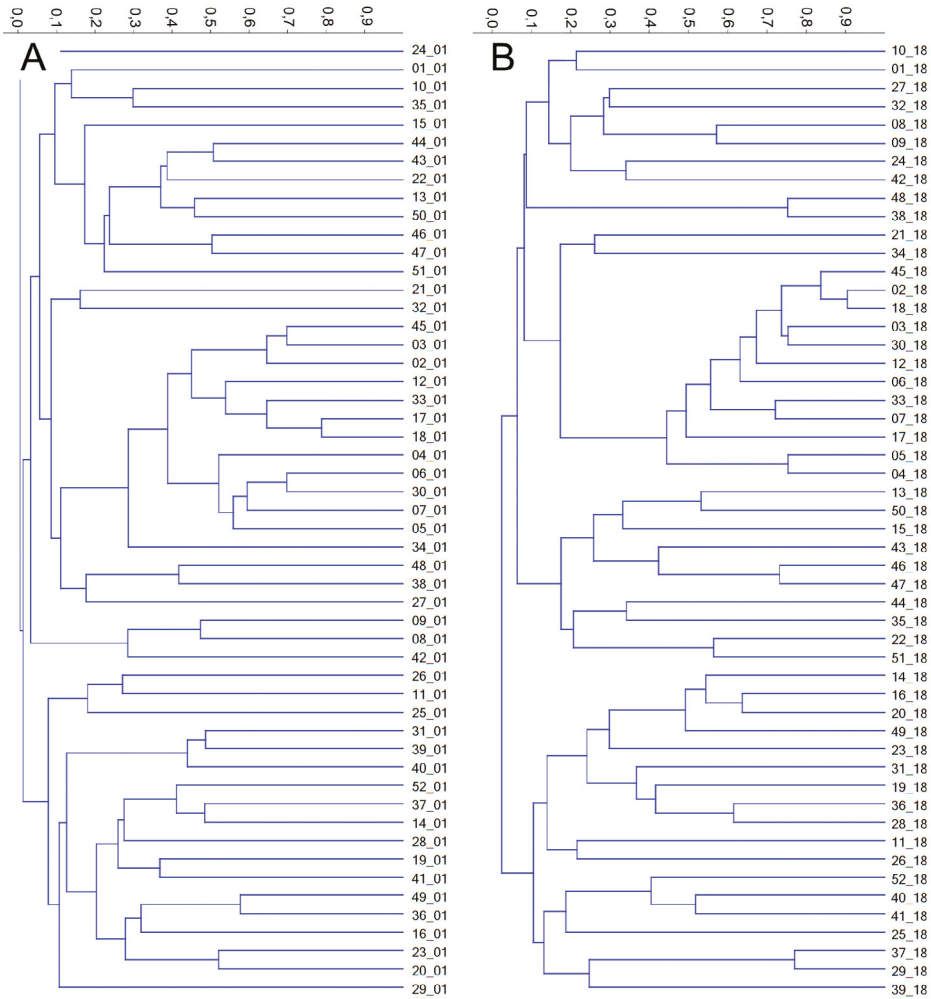
Grupa C (powierzchnie 1, 10, 13, 15, 21², 22, 35, 43, 44, 46, 47, 50, 51) obejmuje zbiorowiska z klasy *Quercu-Fagetea* (głównie *Tilio-Carpinetum* oraz *Fraxino-Alnetum*, ale również płaty identyfikowane jako zbliżone do *Potentillo albae-Quercetum*) występujące na glebach rdzawych (grądy typowe) oraz gruntowo-glejowych (łągi i wilgotne postaci grądów).

Grupa D obejmuje pozostałe powierzchnie (8, 9, 24, 27, 32, 34, 38, 42, 48), będące różnymi dynamicznymi stadiami sukcesyjnymi od zbiorowisk nieleśnych do lasu. Większość powierzchni związana jest z siedliskami borowymi i zajęta jest przez zarastające zbiorowiska murawowe z klasy *Koelerio-Corynephoretea* oraz wrzosowiska z klasy *Nardo-Callunetea*. Dwie powierzchnie reprezentują siedliska wilgotne i są stadiami sukcesyjnymi prowadzącymi w kierunku grądu oraz wilgotnego boru.

Powierzchnie siedlisk olsowych (grupa A) oraz borowych (grupa B) są dobrze od siebie odseparowane przestrzennie i zajmują odmienne miejsca w rzeźbie (ryc. 2). Natomiast powierzchnie grupy C (łągowe i grądowe) występują zarówno na wyniesieniach pocho-

¹ Współczynnik korelacji kofenetycznej jest miarą dopasowania dendrogramu do macierzy odległości, czyli określa wierność zachowania przez dendrogram parami odległości między oryginalnymi niezmodelowanymi punktami danych (Sokal i Rohlf, 1962).

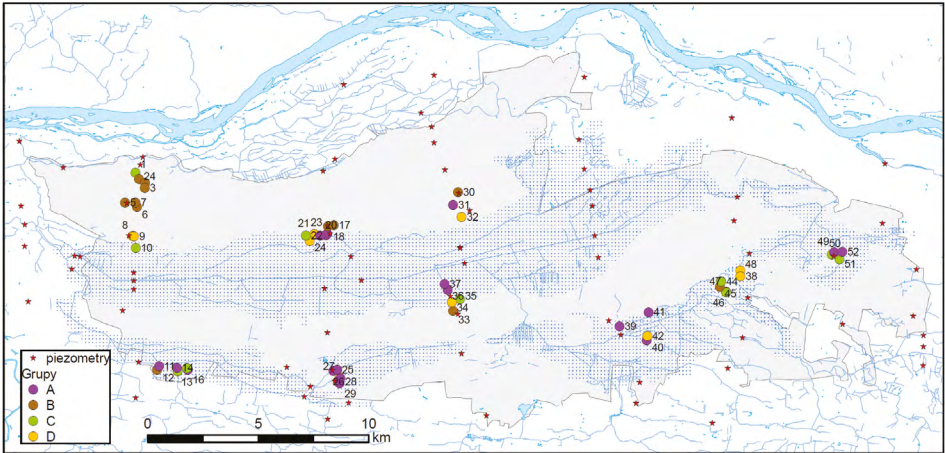
² Z dendrogramu bazującego jedynie na gatunkach runa wynika, że powierzchnia 21 powinna należeć do grupy D. Biorąc jednak pod uwagę skład i budowę drzewostanu oraz średnie podobieństwo składu gatunkowego do wszystkich powierzchni we wszystkich okresach, zakwalifikowano ją do grupy C. W podobny sposób sprawdzono powiązania każdej powierzchni ze wszystkimi innymi i jedynie w przypadku powierzchni 21 konieczne było przesunięcie.



Ryc. 1. Dendrogramy podobieństwa składu florystycznego powierzchni stałych w roku 2001 (A) i w roku 2018 (B) Dendrogramy skonstruowano metodą średnich połączeń (UPGMA) na podstawie miary podobieństwa Bray-Curtisa. Współczynnik korelacji kofenetycznej dla roku 2001 wynosi 0,8923, a dla roku 2018 odpowiednio 0,9234. *Dendrograms displaying similarity of floristic composition among permanent plots, in 2001 (A) and 2018 (B)*

dzenia wydmowego, jak i w obniżeniach o charakterze bagiennym. Znajduje to swoje odzwierciedlenie m.in. w zróżnicowaniu warunków glebowych. Powierzchnie grupy D są topograficznie i siedliskowo bliższe powierzchniom borowym.

Wartości wskaźników Bray-Curtisa i Kulczyńskiego, określających podobieństwo między zdjęciami fitosocjologicznymi pochodzącymi z poszczególnych okresów, przedstawiono na ryc. 3. Ze względu na podobieństwo składu gatunkowego (bez uwzględnienia ilościowości gatunków) między rokiem 2001 a rokiem 2018, mierzone współczynnikiem Kulczyńskiego, przeważały powierzchnie (28 z 52), na których zmiany składu były na tyle niewielkie, że wskaźniki podobieństwa były wyższe od 0,6. Były to głównie zbiorowiska



Ryc. 2. Rozmieszczenie stałych powierzchni roślinności oraz sieci piezometrów w Kampinoskim Parku Narodowym

Obszar zakropkowany określa zasięg obszarów bagiennych. Grupy zbiorowisk (A-D) omówiono w tekście.
Distribution of the permanent plots representing the vegetation of Kampinos National Park, as well as the piezometer network

borowe z grupy B (dla których wartość minimalna wskaźnika wynosi 0,63, wartość średnia w grupie wynosi 0,76, a wartość maksymalna 0,9). W grupie C (zbiorowiska grądowe) 6 spośród 13 powierzchni wykazuje podobieństwo między terminami niższe niż 0,6, choć średnia dla grupy wynosi 0,62, a wartość maksymalna wynosi 0,84. Jeszcze większe zmiany w składzie gatunkowym wystąpiły na powierzchniach reprezentujących obie pozostałe grupy. Dla powierzchni związanych z siedliskami olsowymi (grupa A) aż w 13 przypadkach na 18 wskaźnik podobieństwa jest niższy od 0,6, przy czym wartość minimalna wynosi 0,36, średnia dla grupy wynosi 0,53, a wartość maksymalna to tylko 0,68. Podobnie duże zmiany zaszły w obrębie powierzchni grupy D. Aż w pięciu przypadkach na dziewięć wskaźnik podobieństwa jest niższy od 0,6, przy czym wartość minimalna wynosi 0,34, średnia 0,55, a maksimum 0,70.

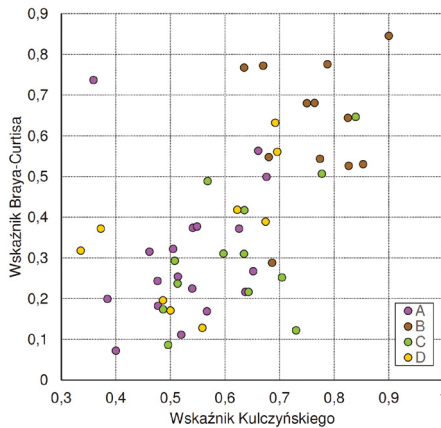
Nieco inny obraz rysuje się przy uwzględnieniu ilościowości gatunków (ryc. 3). Przeważają powierzchnie (31 na 52), na których wartości wskaźnika podobieństwa Bray-Curtisa między rokiem 2001 a rokiem 2018 były niższe niż 0,4. Należy zwrócić uwagę, że duża liczba powierzchni z niskim podobieństwem oznacza, że – przy założeniu pełnej porównywalności oceny ilościowości we wszystkich terminach łącznie – na wielu powierzchniach skład gatunkowy ulegał jedynie niewielkim zmianom, natomiast silnie zmieniły się proporcje obfitości występowania poszczególnych gatunków, w tym zmiany struktury dominacyjnej. Należy tu podkreślić, że proces dużych zmian stosunków ilościowych dotyczył właściwie wszystkich powierzchni wszystkich typów zbiorowisk, z wyjątkiem części powierzchni borowych z grupy B (w siedmiu przypadkach na 12 wartość wskaźnika Bray-Curtisa przekracza 0,6).

Dodatkowej informacji o roli zmian występowania gatunków i roli zmian ilościowości dostarcza iloraz wartości wskaźnika podobieństwa Bray-Curtisa i wskaźnika Kulczyńskiego. Wartości ilorazu większe od jednego oznaczają, że nastąpiły zmiany w składzie gatunkowym, ale dotyczyły one gatunków z bardzo niską ilościowością, a gatunki domi-

nujące pozostały takie same i w zasadzie bez zmian co do obfitości występowania. Taka sytuacja miała miejsce jedynie w trzech przypadkach (dwie powierzchnie borowe i jedna szuwarowa).

Wartości wskaźnika w zakresie 0,8-1,0 wskazują na mniej więcej podobny poziom zmian w ilościowości i na liście gatunków, przy czym może to dotyczyć powierzchni o bardzo różnej dynamice, tzn. zarówno takich, które były stosunkowo trwałe, jak i takich, które uległy daleko idącym przekształceniom. Ten poziom wystąpił 11 razy, przy czym pięć dotyczyło powierzchni borowych (grupa B), a cztery – powierzchni suchych muraw (grupa D). Podobny charakter zmian wykazywały powierzchnie charakteryzujące się ilorazem w przedziale 0,6-0,8, z tym że zmiany dotyczące ilościowości gatunków były silniejsze.

Wartości ilorazu niższe od 0,6 wskazują na powierzchnie, na których głównym procesem były zmiany proporcji między głównymi gatunkami budującymi zbiorowisko, przy czym zmiany listy gatunków nie odgrywały tu często większej roli. Ta kategoria zmian dotyczyła 25 powierzchni, z czego 11 reprezentowało powierzchnie na siedliskach olsowych (grupa A), a 9 – grądów i zbiorowisk zbliżonych (grupa C). Takie wartości ilorazu wskazują na występowanie intensywnych przemian kierunkowych (sukcesyjnych) lub fluktuacyjnych.



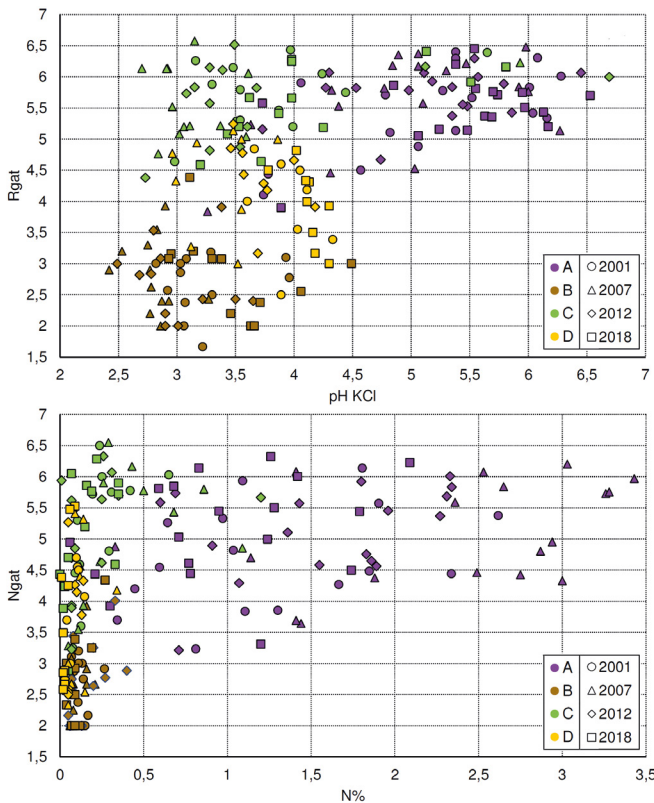
Ryc. 3. Podobieństwo zbiorowisk na powierzchniach stałych między stanem z 2001 r. a stanem z 2018 r. mierzone wskaźnikami Bray-Curtisa i Kulczyńskiego, ujęte w grupach typów zbiorowisk (A-D)
Similarity between 2001 and 2018 as regards the communities present on the permanent plots and as measured using the Bray-Curtis and Kulczyński Indexes

Związki między charakterystykami florystycznymi i fitoindykacyjnymi runa a warunkami glebowymi na powierzchniach stałych

Na 98 możliwych powiązań między udziałem 7 form życiowych i 14 cechami gleby korelacje istotne statystycznie ($p=0,01$) i o wartościach absolutnych powyżej 0,5 wystąpiły 17 razy w roku 2001, 18 w 2007, 21 w 2012 i 10 razy w roku 2018 w przypadku analizy uwzględniającej pokrycie gatunków i odpowiednio 23, 23, 25 i 21 razy przy uwzględnieniu jedynie obecności gatunków (tab. 1). Dla struktury syntaksonomicznej składu gatunkowego na 378 możliwych powiązań między udziałem gatunków charakterystycznych

27 syntaksonów i 14 cechami gleby korelacje istotne statystycznie wystąpiły w kolejnych terminach pomiarowych odpowiednio 23, 34, 32 i 16 razy w przypadku analizy uwzględniającej pokrycie gatunków i 49, 52, 63, 67 razy przy uwzględnieniu jedynie obecności gatunków. Natomiast dla wskaźników ekologicznych Ellenberga wykazano występowanie w kolejnych terminach 21, 23, 29 i 36 (przy uwzględnieniu pokrycia) i odpowiednio 24, 27, 28 i 31 (przy uwzględnieniu jedynie liczby gatunków) korelacji istotnych ($p=0,01$) i o wartościach absolutnych powyżej 0,5 na 84 możliwe (tab. 1). Interesujące jest, że korelacje z cechami glebowymi są silniejsze i bardziej istotne w przypadku wskaźników obliczanych na podstawie liczby gatunków niż na podstawie ich pokrywania. Zwraca również uwagę stosunkowo słaba korelacja liczby gatunków (ogólnej i w poszczególnych warstwach) z analizowanymi cechami gleb (tab. 1).

W większości przypadków korelacje liniowe wystarczająco dobrze opisują zależności między cechami roślinności a zmiennymi glebowymi. Bardziej szczegółowa analiza wskazuje jednak, że w wielu przypadkach za wartości wskaźników korelacji odpowiada głównie zróżnicowanie międzygrupowe, natomiast w obrębie poszczególnych grup zależności są znacznie słabsze (ryc. 4).



Ryc. 4. Zróżnicowanie wartości wybranych zmiennych w obrębie i pomiędzy wyróżnionymi grupami zbiorowisk Rgat – wskaźnik kwasowości R Ellenberga liczony wg liczby gatunków, N% – zawartość azotu całkowitego w glebie (%), Ngat – wskaźnik azotu N Ellenberga liczony wg liczby gatunków
Differentiation of values for selected variables within and between groups of communities distinguished

Tabela 1. Wykaz istotnych statystycznie ($p < 0,01$) korelacji liniowych o wartościach bezwzględnych powyżej 0,5 między charakterystykami runa a wskaźnikami stanu gleby w latach pomiarowych 2001 (a), 2007 (b), 2012 (c) i 2018 (d)
The list of statistically significant ($p < 0,01$) linear correlations with absolute values above 0.5 between vegetation characteristics and indicators of soil condition for years 2001 (a), 2007 (b), 2012 (c) and 2018 (d)

Zmienna		Wskaźniki glebowe													
		Hh	Ca	Mg	K	Na	S	T	Vs	pH H ₂ O	pH KCl	C%	N%	C/N	level
Liczba gatunków w warstwie runa (Lgat C)															ad
Liczba gatunków w warstwie mchów i porostów (Lgat D)							d	d	c						a
Według pokrycia gatunków	Chamefity zielne (Raunkiaer Ch)													c	
	Hemikryptofity (Raunkiaer H)		ab			a	ab	ab	ad	abcd	abcd	b	ab		abcd
	Hydrofity (Raunkiaer Hy)	cd	c	abcd	c	bc	c	cd	c	abc	abc	abcd	bcd		
	Nanofanerofity (Raunkiaer N)														a
	Terofity (Raunkiaer T)														c
	Krzewinki (Raunkiaer Z)								b	abc	abc			bc	acd
	<i>Alnetea</i>	b	bc	ac	c	bc	bc	bc	c	c	bc	abc	abc		
	<i>Artemisietea</i>			b											
	<i>Bidentetea</i>		b				b	b					b		
	<i>Phragmitetea</i>	cd	abcd	abcd	cd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	c
	<i>Scheuchzerio-Caricetea</i>				a										b
	<i>Vaccinio-Piceetea</i>			a					abcd	abcd	abcd	b	b	bc	abcd
	<i>Molinietalia</i>											b	b		
	<i>Caricetalia davallianae</i>		a				a	a							
	<i>Caricetalia nigrae</i>				a										b
<i>Trifolio-Geranietea</i>								c	c	c					
T												d		d	
K		d	ad		d	d	d	ad	ad	ad	ad	a	b	d	
F	bcd	abcd	abcd	acd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	
R		cd	acd	c		cd	cd	bcd	abcd	abcd	cd	bcd	bc	bcd	
N								cd	bc	bc		b	bc		

Według liczby gatunków	Chamefity zielne (Raunkiaer Ch)																	
	Hemikryptofity (Raunkiaer H)		a	a			ab	ab	abcd	abcd	abcd	ab	ab	c	abcd	abcd		
	Hydrofity (Raunkiaer Hy)	c	bcd	abcd	acd	bc	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd			c	abcd	
	Nanofanerofity (Raunkiaer N)										d						d	
	Terofity (Raunkiaer T)																c	
	Krzewinki (Raunkiaer Z)								bcd	abcd	abcd				bc	acd		
	<i>Alnetea</i>	cd	abcd	abcd	cd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd		bcd		
	<i>Artemisietea</i>		d			d	d	d	d	d	d		b					
	<i>Bidentetea</i>		d				d	bd	d	d	d	bd	b					
	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>		ac				ac		ac	abc	abc	bc	bc					
	<i>Nardo-Callunetea</i>								c									
	<i>Phragmitetea</i>	cd	abcd	abcd	cd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd		abc		
	<i>Potamogetonetea</i>		d	d			d			b		d	d					
	<i>Scheuchzerio-Caricetea</i>				a							a				abd		
	<i>Vaccinio-Piceetea</i>		cd	ac			cd	bd	abcd	abcd	abcd	bc	abcd	bc	abcd	abcd	abcd	
	<i>Molinietalia</i>	bd	abcd	abcd	cd	bd	abcd	abcd	acd	abcd	abcd	abcd	abcd			bd		
	<i>Caricetalia davallianae</i>		a				a	a								abd		
<i>Caricetalia nigrae</i>			c	a				c	c	c	c				abd			
<i>Trifolio-Geranietea</i>		c				c						c			abd			
T								ad			ab	a			abd			
K		d						d	d	d				b				
F	bcd	abcd	abcd	acd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	abcd	a	abcd	abcd		
R		cd	a			cd		abcd	abcd	abcd		bc	bc	abcd	abcd			
N		cd	b			cd	d	bcd	abcd	abcd		bc	bc	abcd	abcd			

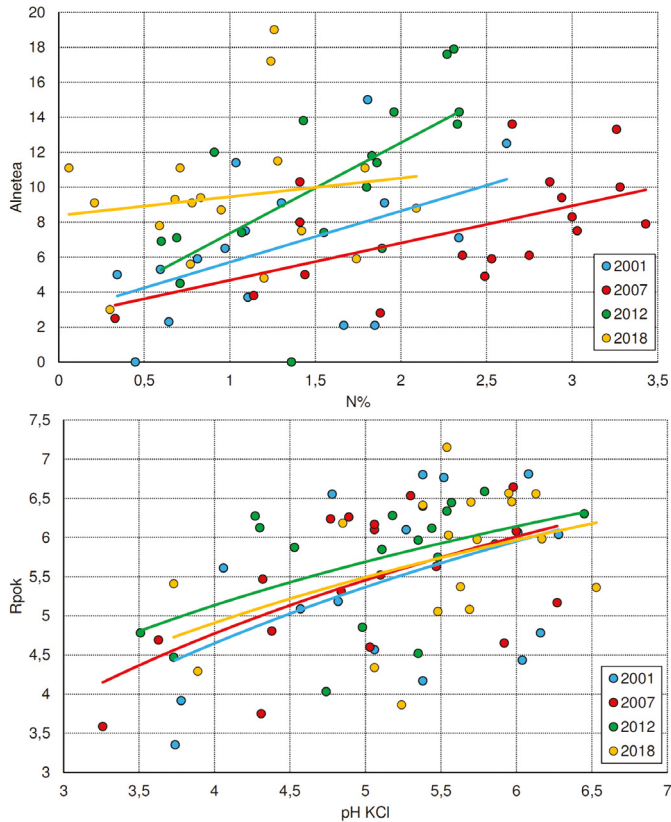
Co więcej, ryc. 4 obrazuje dodatkową ciekawą zależność. Powierzchnie borowe (grupa B), większość grądowych (grupa C) i powierzchnie z grupy D charakteryzują się kwasowością (pH w KCl) przyjmującą wartość od 2,5 do 4,5. Przy zbliżonych wartościach mierzonej kwasowości wskaźnik kwasowości R Ellenberga dla powierzchni grądowych jest dużo wyższy niż dla powierzchni borowych (grupy wyraźnie się oddzielają). Świadczy to o tym, że gatunki grądowe występują na glebach o znacznie niższym pH niż zwykle się uważa. Analogiczne zależności występują także w stosunku do żyzności gleby wyrażonej udziałem procentowym azotu w glebie i wskaźnikiem N Ellenberga (ryc. 4). Odmienną pozycję zajmują powierzchnie siedlisk olsowych (grupa A). Charakteryzują się one wyraźnie wyższą wartością pH i zawartości azotu w glebie w stosunku do pozostałych grup. Natomiast wartości wskaźników Ellenberga są zbliżone do wartości charakteryzujących grupę grądową.

Zmienność czasowa stopnia korelacji między charakterystykami runa a warunkami glebowymi w obrębie grup zbiorowisk

Przedstawione powyżej powiązania korelacyjne między zmiennymi dają obraz bardzo ogólny. Szczegółowa analiza wskazuje jednak, że powiązania korelacyjne w obrębie poszczególnych grup są z reguły słabsze i wykazują zmienność czasową. W każdej z wyróżnionych grup można wskazać jedynie kilka takich powiązań istotnych statystycznie na poziomie $p < 0,01$.

W obrębie zbiorowisk związanych z siedliskiem olsu (grupa A) udział gatunków charakterystycznych dla klasy *Alnetea glutinosae* jest tym większy im wyższa jest zawartość azotu całkowitego w glebie, przy czym najwyższe wartości tej zmiennej obserwowano w latach 2018 i 2012. Natomiast najwyższa zawartość azotu w glebie została zmierzona w 2007 roku, a najniższe w 2018. Wydaje się przy tym, że dla danych wartości zawartości azotu w przedziale 0,5-2,0 odpowiednie wartości udziału gatunków charakterystycznych *Alnetea* w ogólnej liczbie gatunków też są wyższe w latach 2012 i 2018, choć zasada ta nie obowiązuje dla całego zakresu zmienności zawartości azotu w glebie w poszczególnych terminach. Warto także zauważyć, że współczynniki korelacji danych z modelem zmieniają się wyraźnie, przy czym od roku 2001 do 2012 korelacja rośnie od 0,48 do 0,66 i jest istotna statystycznie, natomiast dla roku 2018 wartość współczynnika korelacji spada do 0,15 i jest nieistotna (ryc. 5 i tab. 2). W tej samej grupie zbiorowisk nieco inne modele obserwujemy dla zależności między kwasowością gleby mierzoną w KCl a wartością wskaźnika kwasowości obliczanego na podstawie pokrywania gatunków. We wszystkich terminach pomiarowych wyższe wartości R_{pok} towarzyszą wyższym wartościom pH, a współczynniki korelacji mieszczą się w przedziale 0,42-0,58 i są istotne statystycznie. Zgodnie z modelami dla danych wartości pH różnica między najwyższymi i najniższymi wartościami wskaźnika kwasowości nie przekracza 0,5 jednostki, natomiast między dwoma kolejnymi terminami – 0,25 jednostki (jedynie między latami 2007-2012 jest wyższa). Różnice te jednak nie są istotne (ryc. 5 i tab. 2).

W obrębie grupy B, obejmującej zbiorowiska borowe, liczba gatunków runa wzrasta wraz ze wzrostem zawartości węgla organicznego w glebie. Nie ma wyraźnych różnic między zakresami zmienności zawartości węgla organicznego w glebie i liczby gatunków w poszczególnych terminach, choć zgodnie z modelem więcej gatunków runa występowało w pierwszym i w ostatnim terminie w porównaniu do lat 2007 i 2012. Niezależnie od tego

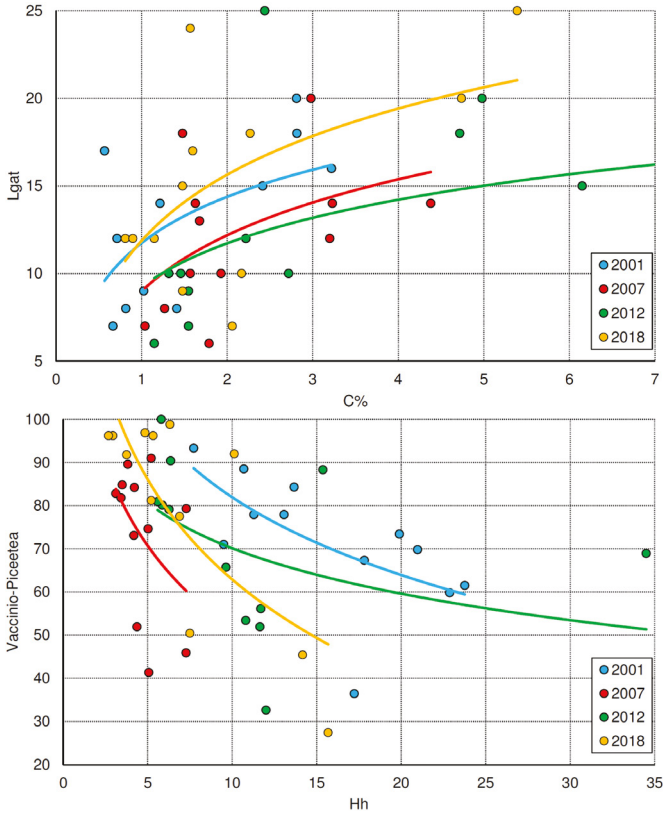


Ryc. 5. Przykładowa zmienność modeli korelacyjnych między cechami roślinności a cechami gleb w zbiorowiskach na siedlisku olsowym (grupa A)
 N% – zawartość azotu całkowitego w glebie (%), Alnetea – udział gatunków charakterystycznych dla klasy Alnetea w ogólnej liczbie gatunków, Rpok – wartość wskaźnika kwasowości R liczona na podstawie pokrywania gatunków
Exemplary variability of models for correlations between vegetation and soil characteristics in communities of alder fen mire habitats (Group A)

we wszystkich przypadkach wartości wskaźników korelacji danych z modelem są wysokie i mieszczą się w przedziale od 0,47 do 0,67 (ryc. 6 i tab. 2).

Ogólnie rzecz biorąc, w zbiorowiskach borowych udział pokrycia gatunków charakterystycznych dla klasy *Vaccinio-Piceetea* w ogólnym pokryciu zmniejsza się wraz ze wzrostem kwasowości hydrolitycznej. Z analizy modeli wynika, że dla danych wartości Hh najwyższy udział gatunków charakterystycznych był w roku 2001, a najniższy w 2007. Dla wszystkich okresów zależność między danymi a modelem była istotna statystycznie, a współczynniki korelacji mieściły się w przedziale od 0,42 do 0,83 (ryc. 6 i tab. 2).

W obrębie powierzchni grądowych i zbliżonych (grupa C) liczba gatunków runa wzrasta wraz ze wzrostem pH mierzonego w wodzie. Zależność ta jest prawie taka sama we wszystkich okresach. Mimo że zgodnie z modelem – przy tych samych wartościach pH – mniej gatunków runa występowało w pierwszym i w ostatnim terminie w porównaniu do lat 2007 i 2012, to poszczególne krzywe zależności nie różnią się między sobą w sposób

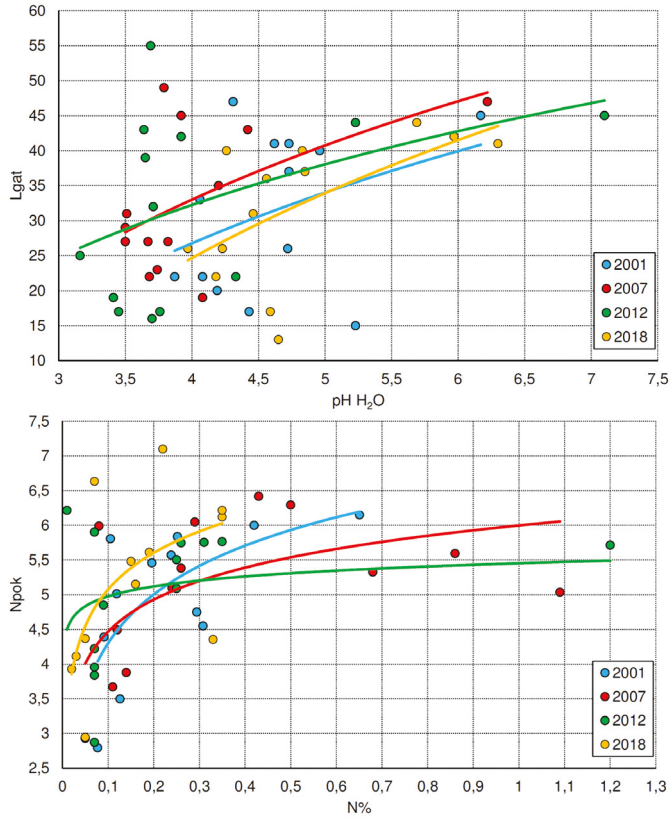


Ryc. 6. Przykładowa zmienność modeli korelacyjnych między cechami roślinności a cechami gleb w zbiorowiskach borowych (grupa B)
 C% – zawartość węgla organicznego w glebie (%), Lgat – liczba gatunków runa, Hh – kwasowość hydrolityczna ($\text{cmol}(+)\cdot\text{kg}^{-1}$), Vaccinio-Piceetea – udział pokrycia gatunków charakterystycznych dla klasy *Vaccinio-Piceetea* w ogólnym pokryciu (%)
Exemplary variability of models for correlations between vegetation and soil characteristics in pine-dominated forests (Group B)

istotny, a współczynniki korelacji danych z modelem mieszczą się w przedziale 0,36-0,58 (ryc. 7 i tab. 2).

W tej samej grupie zbiorowisk obserwowana w kolejnych okresach zależność między zawartością azotu w glebie a fitoindykacyjnym wskaźnikiem wymagań azotowych roślinności ma zasadniczo stały charakter, choć opisany różnymi modelami. Interesujące jest jednak, że tym samym wartościom N% (w przedziale 0,05-0,4%) w terminach późniejszych (lata 2012 i 2018) odpowiadają wyższe wartości fitoindykacyjne niż w terminach wcześniejszych. Korelacje danych z przyjętymi modelami są stosunkowo wysokie i dla trzech terminów mieszczą się w przedziale 0,59-0,68. Jedynie dla roku 2012 współczynnik korelacji jest niższy i wynosi 0,40 (ryc. 7 i tab. 2).

W obrębie zbiorowisk z grupy D, obejmującej głównie zbiorowiska murawowe i inicjalne fazy lasu, obserwuje się wyraźną zależność spadku udziału gatunków charakterystycznych dla klasy *Koelerio-Corynephoretea* w ogólnej liczbie gatunków runa wraz ze wzrostem



Ryc. 7. Przykładowa zmienność modeli korelacyjnych między cechami roślinności a cechami gleb w zbiorowiskach grądowych i zbliżonych (grupa C)
 Lgat – liczba gatunków runa, N% – zawartość azotu całkowitego w glebie (%), Npok – wartość wskaźnika zawartości azotu N liczona na podstawie pokrywania gatunków
Exemplary variability of models for correlations between vegetation and soil characteristics in oak-hornbeam forests and similar communities (Group C)

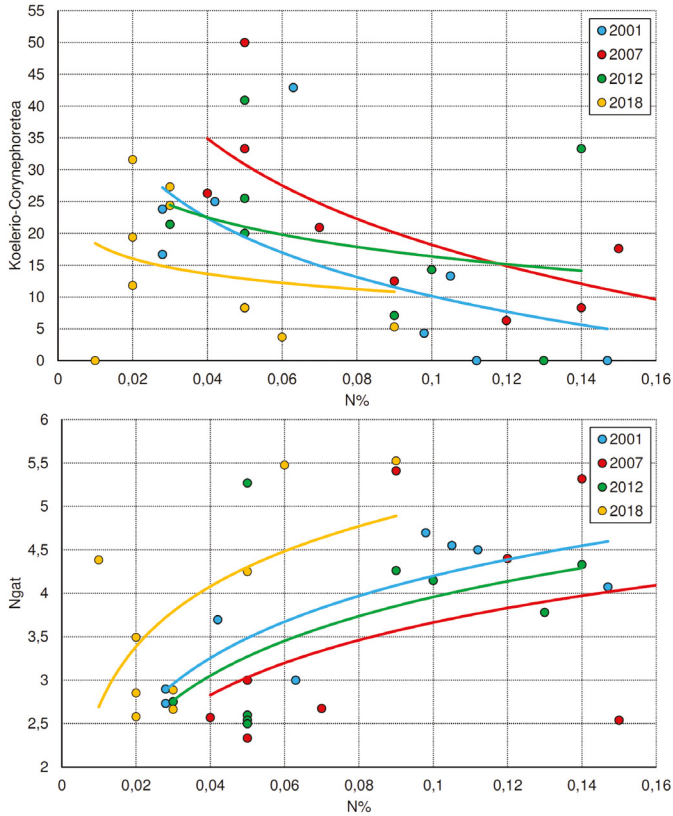
zawartości azotu ogólnego w glebie. Warto przy tym zauważyć, że przy tych samych wartościach N% udział gatunków był najniższy w roku 2018. Korelacje między modelem a wartościami rzeczywistymi były zmienne w okresie analizy i w dwóch pierwszych terminach przekraczały 0,68, natomiast w dwóch ostatnich były poniżej 0,4 (ryc. 8 i tab. 2).

Podobnie jak w grupie poprzedniej, również w obrębie zbiorowisk murawowych obserwowana w kolejnych okresach zależność między zawartością azotu w glebie a fitoindykacyjnym wskaźnikiem wymagań azotowych roślinności ma zasadniczo stały charakter, choć opisany różnymi modelami (odnoszącymi się do znacznie niższych wartości zawartości azotu). Należy zauważyć, że dla trzech pierwszych terminów pomiarowych otrzymane modele nie różnią się istotnie między sobą. Natomiast rok 2018 charakteryzuje się tym, że dla tych samych wartości azotu w glebie obserwuje się wyższe wartości fitoindykacyjne. Korelacje danych z przyjętymi modelami są stosunkowo wysokie i mieszczą się w przedziale 0,50-0,84 (ryc. 8 i tab. 2).

Tabela 2. Modele korelacyjne i ich parametry dla zależności przedstawionych na rycinach 5-8
Parameters for the models describing the correlations from Figs. 5-8

Grupa	x	y	Rok	Model	a	b	Wsp. korelacji
A	N%	Alnetea	2001	$a + bx$	2,778	2,930	0,481
			2007	$a + bx$	2,553	2,127	0,576
			2012	$a + bx$	2,170	5,188	0,658
			2018	$a + bx$	8,381	1,070	0,152
	pH KCl	Rpok	2001	$a + b \ln(x)$	0,195	3,213	0,481
			2007	$a + b \ln(x)$	0,546	3,050	0,577
			2012	$a + b \ln(x)$	1,690	2,485	0,503
			2018	$a + b \ln(x)$	1,291	2,610	0,420
B	C%	Lgat	2001	$a + b \ln(x)$	11,737	3,811	0,554
			2007	$a + b \ln(x)$	8,991	4,606	0,474
			2012	$a + b \ln(x)$	9,235	3,590	0,454
			2018	$a + b \ln(x)$	11,867	5,446	0,542
	Hh	Vaccinio-Piceetea	2001	$a + b \ln(x)$	141,800	-25,995	0,637
			2007	$a + b \ln(x)$	115,530	-27,846	0,440
			2012	$a + b \ln(x)$	105,110	-15,190	0,417
			2018	$a + b \ln(x)$	139,940	-33,460	0,768
C	pH H ₂ O	Lgat	2001	$a + b \ln(x)$	-18,254	32,477	0,357
			2007	$a + b \ln(x)$	-15,074	34,679	0,523
			2012	$a + b \ln(x)$	-3,785	25,992	0,417
			2018	$a + b \ln(x)$	-32,931	41,545	0,582
	N%	Npok	2001	$a + b \ln(x)$	6,632	1,011	0,640
			2007	$a + b \ln(x)$	5,997	0,663	0,589
			2012	$a + b \ln(x)$	5,452	0,206	0,240
			2018	$a + b \ln(x)$	6,825	0,759	0,607
D	N%	Koelerio-Coryneporetea	2001	$a + b \ln(x)$	-20,689	-13,390	0,592
			2007	$a + b \ln(x)$	-23,749	-18,226	0,805
			2012	$a + b \ln(x)$	0,960	-6,699	0,269
			2018	$a + b \ln(x)$	2,478	-3,468	0,206
	N%	Ngat	2001	$a + b \ln(x)$	6,575	1,031	0,835
			2007	$a + b \ln(x)$	5,763	0,911	0,502
			2012	$a + b \ln(x)$	6,235	0,989	0,516
			2018	$a + b \ln(x)$	7,297	0,999	0,578

Alnetea – udział gatunków charakterystycznych dla klasy *Alnetea* w ogólnej liczbie gatunków, Rpok – wartość wskaźnika kwasowości R liczona na podstawie pokryciu gatunków, Lgat – liczba gatunków runa, Ngat – wartość wskaźnika zawartości azotu N liczona na podstawie liczby gatunków, Npok – wartość wskaźnika zawartości azotu N liczona na podstawie pokryciu gatunków, Vaccinio-Piceetea – udział pokrycia gatunków charakterystycznych dla klasy *Vaccinio-Piceetea* w ogólnym pokryciu, Koelerio-Coryneporetea – udział gatunków charakterystycznych dla klasy *Koelerio-Coryneporetea* w ogólnej liczbie gatunków runa



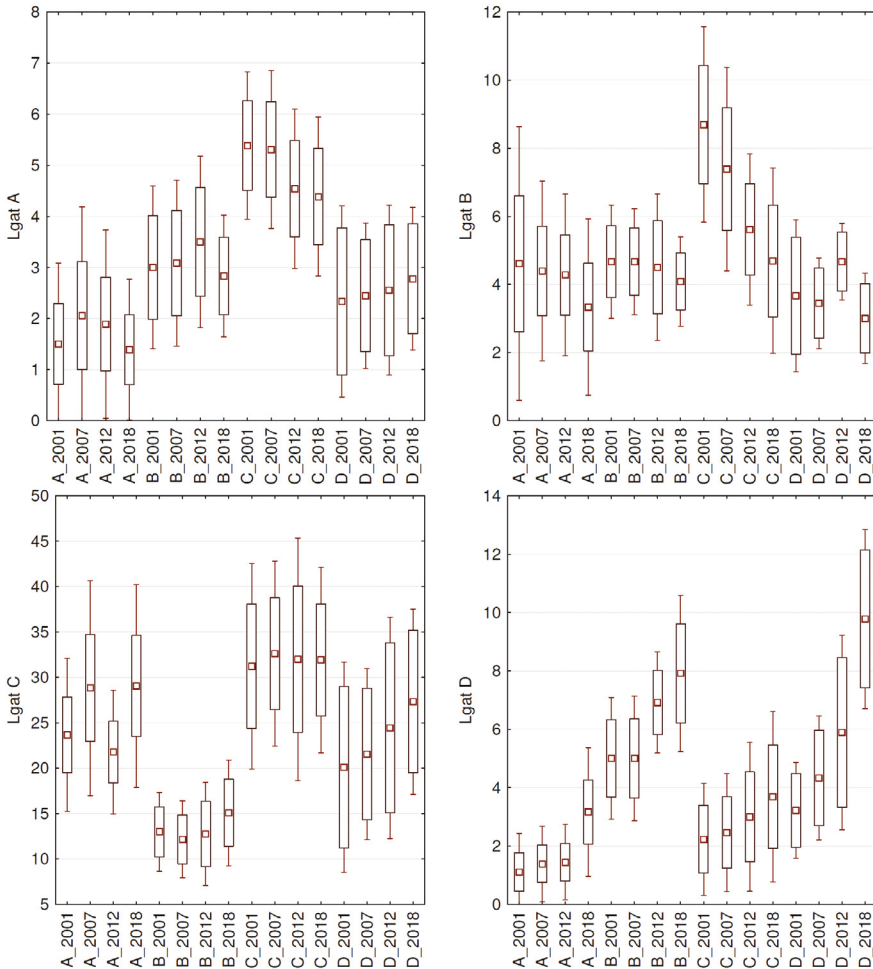
Ryc. 8. Przykładowa zmienność modeli korelacyjnych między cechami roślinności a cechami gleb w zbiorowiskach murawowych i zblizonych (grupa D)
 N% – zawartość azotu całkowitego w glebie (%), Koelerio-Coryneporetea – udział gatunków charakterystycznych dla klasy *Koelerio-Coryneporetea* w ogólnej liczbie gatunków runa, Ngat – wartość wskaźnika zawartości azotu N liczona na podstawie liczby gatunków
Exemplary variability of models for correlations between vegetation and soil characteristics in dry grasslands and similar communities (Group D)

Zmiany wybranych charakterystyk roślinności i gleb w czasie

Jak już wspomniano wcześniej, przeanalizowano zmiany w czasie udziału (w liczbie gatunków i w pokryciu) 7 form życiowych roślin oraz gatunków charakterystycznych dla 27 syntaksonów, a także zmiany liczby gatunków w poszczególnych warstwach i dodatkowo 14 charakterystyk glebowych. W sumie na 99 analizowanych zmiennych w 79 przypadkach obserwuje się zmiany wyłącznie o charakterze fluktuacyjnym, przy czym różnice pomiędzy poszczególnymi terminami pomiarowymi oraz między rokiem 2001 i 2018 są nieistotne statystycznie. Jedynie w dwudziestu przypadkach zmiany – przynajmniej w obrębie jednej grupy zbiorowisk – są jednokierunkowe i wskazują na możliwość występowania długoterminowych trendów sukcesyjnych.

O kierunkowych zmianach świadczą przede wszystkim zmiany liczby gatunków w poszczególnych warstwach (ryc. 9). Stosunkowo najmniej zmienna była liczba gatunków drzew (zmienna Lgat A). Jedynie w grupie zbiorowisk grądowych (grupa C) wystąpił sys-

tematyczny spadek z 5,4 gatunku do 4,4, natomiast w grupie D (zarastających muraw głównie na siedlisku borowym) wzrost z 2,3 do 2,8 gatunku. W większości grup zbiorowisk występował w analizowanym okresie 2001-2018 systematyczny spadek gatunków w warstwie krzewów (zmienna Lgat B) – w grupie A z 4,6 do 3,3, w grupie B z 4,7 do 4,1 natomiast w grupie C z 8,7 do 4,7. Liczba gatunków w warstwie runa (zmienna Lgat C) generalnie podlegała fluktuacji. Jedynie w obrębie powierzchni z grupy D obserwowano systematyczny wzrost z 20,1 do 27,3 gatunków. Interesujące jest, że w obrębie warstwy mszystej (zmienna Lgat D) zarejestrowano wyraźny, systematyczny wzrost liczby gatunków



Ryc. 9. Bogactwo gatunkowe w obrębie wyróżnionych grup zbiorowisk w okresie 2001-2018

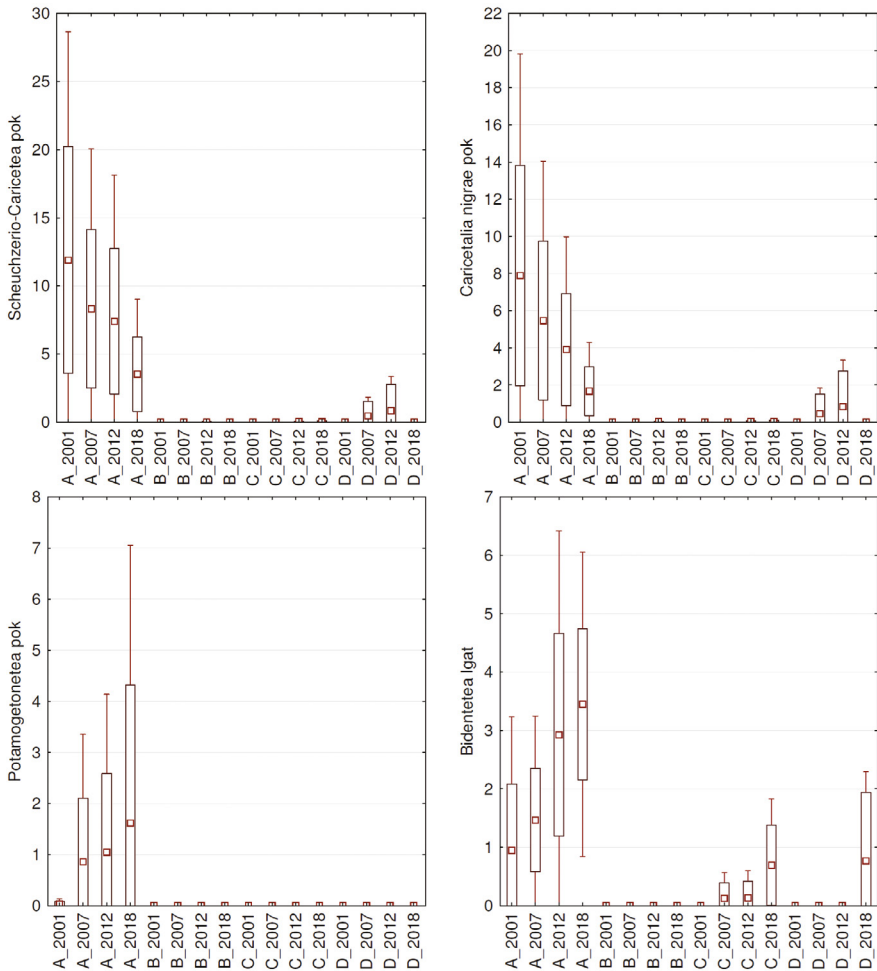
Lgat A – liczba gatunków w warstwie drzew, Lgat B – liczba gatunków w warstwie krzewów, Lgat C – liczba gatunków w warstwie runa, Lgat D – liczba gatunków w warstwie mchów i porostów, A_2001 – grupa powierzchni A w roku 2001

Dla liczby gatunków warstwy D (mchy i porosty) w grupie zbiorowisk D różnice między średnią dla roku 2001 i roku 2018 oraz dla roku 2007 i 2018 są istotne statystycznie ($p=0,05$).

2001-2018 species richness among the groups of communities

i to we wszystkich grupach zbiorowisk. Przeciętnie wyniósł on około 2 gatunki w latach 2001-2018 i tylko w grupie D średni wzrost był wyraźnie wyższy – z 3,2 do 9,8 gatunku. Do tego wyniku należy jednak podchodzić z pewną ostrożnością, gdyż nie jest pewne, czy zarejestrowany wzrost liczby gatunków jest rzeczywiście wynikiem wzrostu ich liczby na powierzchni, czy też wynikiem bardziej szczegółowej inwentaryzacji i oznaczania zebranego materiału.

Bardzo wyraźne zmiany w udziale gatunków charakterystycznych dla niektórych syntaksonów zaszły w obrębie zbiorowisk z grupy A (czyli zbiorowisk związanych z siedliskami olsowymi) (ryc. 10). Należy przede wszystkim odnotować, że udział gatunków charaktery-

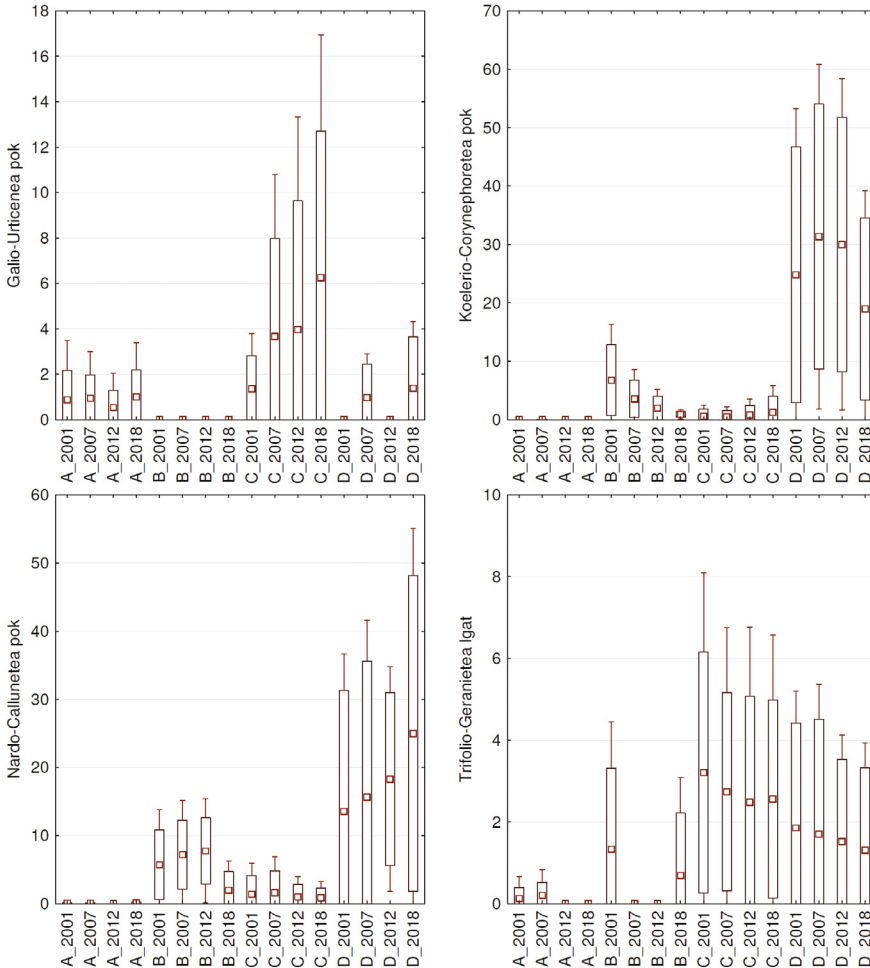


Ryc. 10. Udział procentowy gatunków charakterystycznych dla określonych syntaksonów (pok – w ogólnym pokryciu, lgat – w ogólnej liczbie gatunków) w obrębie wyróżnionych grup zbiorowisk w okresie 2001-2018. Dla udziału *Bidentetea* w grupie A różnica między średnią dla roku 2001 i roku 2018 jest istotna statystycznie ($p=0,05$).

2001-2018 shares of species characteristic for specific syntaxons (pok – in overall cover, lgat – in the total number of species) among the groups of communities

stycznych klasy *Scheuchzerio-Caricetea* w ogólnym pokryciu systematycznie spadał z 11,9 do 3,5%, za co głównie odpowiadał spadek udziału gatunków charakterystycznych rzędu *Caricetalia nigrae* (z 7,9 do 1,7). Jednocześnie następował wzrost udziału gatunków związanych z przynajmniej okresowym zalewem wodą, gdyż udział w pokryciu gatunkami charakterystycznymi dla klasy *Potamogetonetea* wzrósł od 0 do 1,7%, a udział gatunków charakterystycznych dla klasy *Bidentetea* w ogólnej ich liczbie wzrósł z 1 do 3,5%.

W pozostałych grupach powierzchni zmiany struktury gatunków dotyczyły głównie gatunków związanych ze zbiorowiskami nieleśnymi (ryc. 11). W obrębie zbiorowisk o ogólnym charakterze łąkowym (grupa C) wyraźnie wzrósł (z 1,4 do 6,3%) udział w pokryciu



Ryc. 11. Udział procentowy gatunków charakterystycznych dla określonych syntaksonów (pok – w ogólnym pokryciu, lgat – w ogólnej liczbie gatunków) w obrębie wyróżnionych grup zbiorowisk w okresie 2001-2018. Dla udziału *Galio-Urticenea* w grupie C różnica między średnią dla roku 2001 i roku 2018 jest istotna statystycznie ($p=0,05$).

2001-2018 shares of species characteristic for specific syntaxons (pok – in overall cover, lgat – in total number of species) among the groups of communities

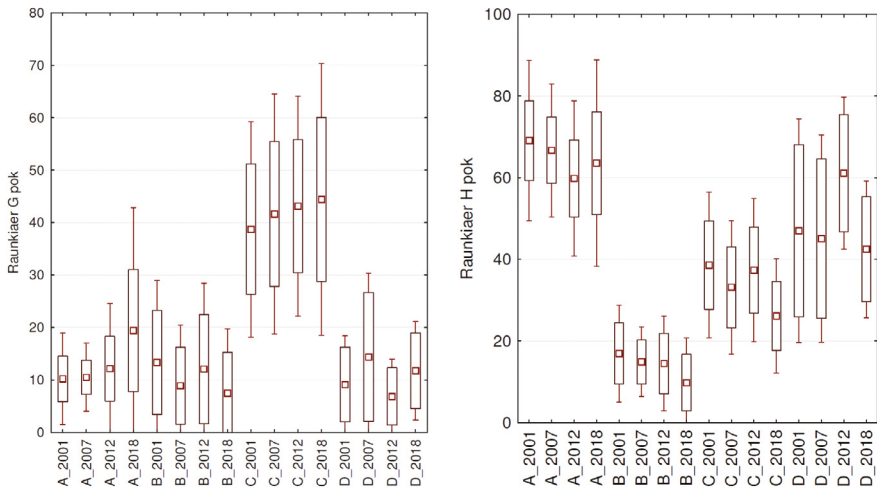
gatunków charakterystycznych dla podklasy *Galio-Urticenea*, obejmującej zbiorowiska o charakterze nitrofilnych okrajków. W obrębie powierzchni borowych (grupa B) spadł natomiast udział w ogólnym pokryciu (z 6,8 do 0,9%) gatunków charakterystycznych dla muraw piaszczystych z klasy *Koelerio-Corynephoretea*. W grupie D wzrosła w pokryciu rola gatunków muraw i wrzosowisk z klasy *Nardo-Callunetea* (z 13,5 do 25%), przy jednoczesnym spadku udziału w liczbie gatunków okrajkowych zbiorowisk z klasy *Trifolio-Geranie- tea* (z 1,9 do 1,3%).

Konsekwencją zmian składu gatunkowego były także zmiany w strukturze form życiowych. Podobnie jak w przypadku innych charakterystyk była to głównie zmienność fluktuacyjna. Jedynie dla geofitów i hemikryptofitów występuje zmienność kierunkowa. W przypadku powierzchni borowych (grupa B) obserwuje się systematyczny spadek udziału hemikryptofitów w ogólnym pokryciu z 16,9 do 9,8% (ryc. 12). Natomiast udział geofitów w ogólnym pokryciu wykazuje tendencję wzrostową w grupie A (z 10,2 do 19,4%) oraz w grupie C (z 38,7 do 44,4%).

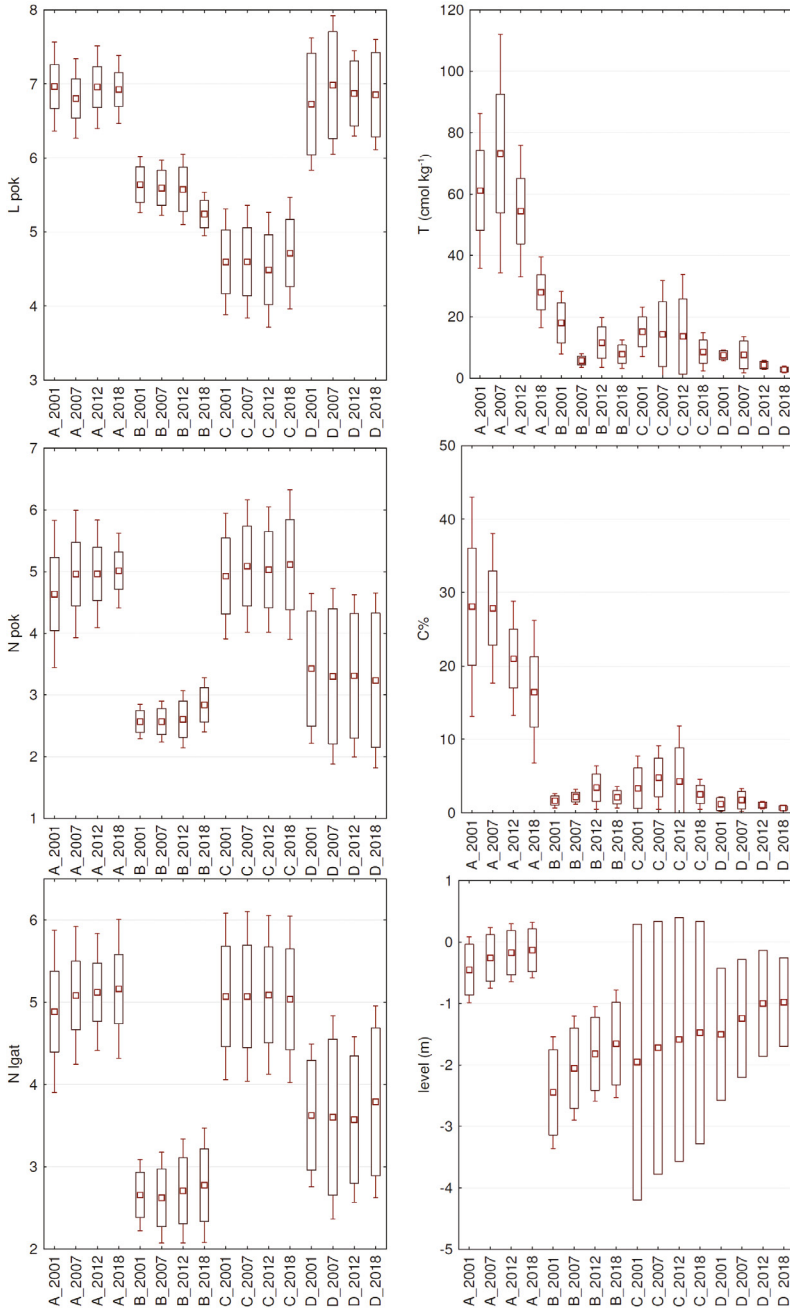
Na ryc. 13 przedstawiono pozostałe 6 charakterystyk, które wykazują zmienność kierunkową. W obrębie zbiorowisk borowych (grupa B) wskaźnik wymagań świetlnych L (liczony na podstawie pokrycia gatunków) spadał systematycznie z wartości 5,6 do 5,2. Choć bezwzględna wielkość zmiany nie jest duża, to jednak świadczy o postępującym wzroście zacienienia dna lasu.

Wskaźnik zawartości azotu w glebie liczony na podstawie pokrycia gatunków (Npok), w grupie zbiorowisk na siedlisku olsu (A) wzrósł z 4,6 do 5,0, natomiast liczony na podstawie liczby gatunków (Ngat) wzrósł z 4,9 do 5,2. W tej samej grupie zbiorowisk spadła przy tym jednocześnie zawartość węgla organicznego w glebie z 28,1 do 16,5%.

Wskaźnik zawartości azotu w glebie liczony na podstawie pokrycia gatunków (Npok) wzrósł także w grupie B (zbiorowiska borowe) z 2,6 do 2,8. Ten niewielki wzrost w liczbach



Ryc. 12. Udział procentowy geofitów (G) i hemikryptofitów (H) w ogólnym pokryciu w obrębie wyróżnionych grup zbiorowisk w okresie 2001-2018
2001-2018 shares of geophytes (G) and hemicryptophytes (H) in overall cover among the groups of communities



Ryc. 13. Wartości wskaźników fitoindykacyjnych liczonych na podstawie pokrycia (pok) lub liczby gatunków (lgat) oraz charakterystyk glebowych w obrębie wyróżnionych grup zbiorowisk w okresie 2001-2018. Dla pojemności sorpcyjnej gleby T w grupie A różnica między średnią dla roku 2007 i roku 2018 jest istotna statystycznie ($p=0,05$).

2001-2018 values for Ellenberg Indexes calculated on the basis of cover (pok) or number of species (lgat) as well as soil characteristics, among the groups of communities

bezwzględnych jest jednak interesujący, gdyż dotyczy obiektów generalnie bardzo ubogich w azot. W grupie zbiorowisk grądowych (C) nastąpił systematyczny spadek pojemności sorpcyjnej gleby (T) z 15,1 do 8,6, natomiast w grupie D – spadek z 7,4 do 2,8 $\text{cmol}^{(+)} \cdot \text{kg}^{-1}$.

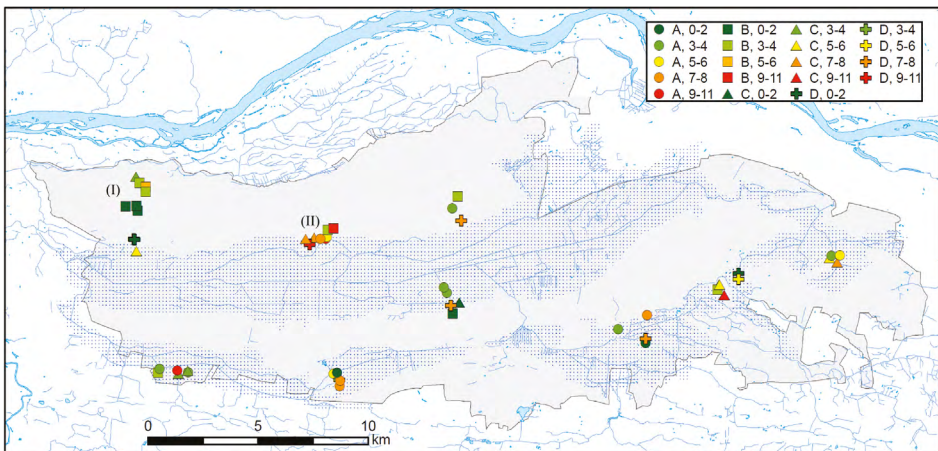
Poza zmiennymi pokazanymi na rycinie 9 warto jeszcze podkreślić, iż w dwóch grupach powierzchni systematycznie wzrastał wskaźnik C/N. W grupie B zmienił się on od 13,2 do 22,3, natomiast w grupie C wzrósł od 11,4 do 17,8.

Wyniki uśredniania danych z piezometrów wskazują, że we wszystkich grupach podniósł się poziom wody w glebie, przy czym na powierzchniach z grupy A wzrost ten (z poziomu 0,5 m do poziomu 0,1 m pod powierzchnią gruntu) ma istotne znaczenie ekologiczne, podczas gdy w pozostałych grupach (grupa B – z poziomu 2,4 do 1,6; grupa C – z 1,9 do 1,5; grupa D – z 1,5 do 1,0 m pod poziomem gruntu) znaczenie dla płytko korzeniących się gatunków runa jest prawie nieistotne.

Przestrzenne zróżnicowanie kierunków zmian wybranych charakterystyk roślinności i gleb

Stale powierzchnie obserwacyjne nie są rozmieszczone równomiernie na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego, lecz tworzą dziewięć wyraźnych skupisk, z których każde obejmuje od 3 do 10 powierzchni reprezentujących od 2 do 4 grup zbiorowisk. W większości przypadków skupiska obejmują powierzchnie o zbliżonej liczbie kierunkowo zmieniających się cech ekologicznych. Na tym wyrównanym tle wyraźnie wyróżniają się dwa skupiska. Pierwsze (zaznaczone na ryc. 14 rzymską liczbą I), położone w części północno-wschodniej, oraz drugie, położone na wschód od pierwszego (rzymskie II na ryc. 14).

Pierwsze zgrupowanie obejmuje 10 powierzchni. Sześć z nich to zbiorowiska borowe (grupa B), w tym cztery charakteryzują się bardzo niską liczbą (trzy lub mniej) zmian kierunkowych. Te cztery powierzchnie stanowią większość (z siedmiu na całym terenie KPN)



Ryc. 14. Rozmieszczenie stałych powierzchni badawczych roślinności o określonej liczbie kierunkowych zmian charakterystyk w Kampinoskim Parku Narodowym

Obszar zakropkowany określa zasięg obszarów bagiennych. Skupiska powierzchni obserwacyjnych (I) i (II) omówiono w tekście.

Distribution of the permanent vegetation plots in Kampinos National Park as set against given numbers of directional changes relating to characteristics

o niskim poziomie zmian kierunkowych w obrębie wszystkich 12 zbiorowisk borowych. Dwie powierzchnie grądowe (grupa C) wykazują odpowiednio 3 i 6 zmian kierunkowych, co jest wartością przeciętną dla wszystkich 13 powierzchni grądowych. Dwie powierzchnie z grupy D (zarastające zbiorowiska nieleśne) wykazują odpowiednio 1 lub 2 zmiany kierunkowe. Stanowią one większość (dwie z trzech) powierzchni o tak niskim poziomie zmian kierunkowych w obrębie wszystkich 9 powierzchni grupy D. W ujęciu ogólnym to zgrupowanie obejmuje powierzchnie o liczbie zmian kierunkowych znacznie poniżej przeciętnej dla wszystkich zgrupowań przestrzennych i typów ekosystemów ujmowanych łącznie.

Dla odmiany zgrupowanie II, liczące 8 powierzchni, charakteryzuje się obecnością powierzchni o najwyższej lub prawie najwyższej liczbie zmian kierunkowych. Trzy powierzchnie olsowe (grupa A) charakteryzują się kolejno występowaniem 6, 8, 10 zmian kierunkowych, przy czym 10 to wartość maksymalna, występująca jedynie 2 razy na całym obszarze w obrębie 18 powierzchni olsów. Dwie powierzchnie borowe (grupa B) wykazują odpowiednio 3 i 11 zmian, przy czym 11 jest absolutnym maksimum dla borów. Dwie powierzchnie grądowe (grupa C) wykazują odpowiednio 7 i 8 zmian kierunkowych i są to wartości nieco powyżej przeciętnej w porównaniu do innych powierzchni grądowych. Jedna powierzchnia reprezentująca grupę D wykazuje 9 zmian kierunkowych, co jest wartością maksymalną dla wszystkich powierzchni z grupy D.

Poza zróżnicowaniem między poszczególnymi zgrupowaniami powierzchni rysuje się także niewielka odmienność między północną i południową częścią terenu. Część północna, obejmująca 21 powierzchni, charakteryzuje się częstszym występowaniem powierzchni, na których wystąpił wzrost (liczony na podstawie pokrycia gatunków) wartości wskaźnika temperatury T Ellenberga (5 powierzchni) w stosunku do części południowej (26 powierzchni), gdzie wystąpiła tylko jedna powierzchnia ze wzrostem oraz jedna ze spadkiem. Podobna sytuacja odnosi się do wskaźnika zawartości azotu liczonego na podstawie liczby gatunków (Ngat). Na północy występują 4 powierzchnie z systematycznym wzrostem, natomiast w pozostałej części – jeden wzrost i jeden spadek.

W części południowej dodatkowo występują 4 powierzchnie charakteryzujące się systematycznym spadkiem udziału hemikryptofitów (wg liczby gatunków) w formach życiowych runa, podczas gdy w części północnej występuje tylko jedna taka powierzchnia.

Dyskusja wyników i wnioski

Pozycja syntaksonomiczna fitocenozy reprezentowanych na stałych powierzchniach i wzajemne podobieństwo między składami gatunkowymi z roku 2001 nie uległo większym zmianom do roku 2018. Trzy wydzielone grupy A, B, C, zachowały swój charakter także w 2018 r. Większe zmiany dotyczyły grupy D, która była od początku niejednorodna wewnątrz i w niej silniej zmieniły się stosunki podobieństwa w końcowym okresie.

Mimo niezmiennego pozycji syntaksonomicznej skład gatunkowy i stosunki ilościowe między gatunkami podlegały zmianom na wszystkich powierzchniach, przy czym najmniej zmienne były powierzchnie borowe, a najbardziej olsowe i murawowe. Nawet w odniesieniu do powierzchni grupy A zmiany potrzebują dłuższego czasu, co jest widoczne m.in. w opracowaniu Michalskiej-Hejduk (2018), która w badaniach prowadzonych na 55 powierzchniach na terenach bagiennych w zachodniej części KPN w latach 2015-2018 odnotowała jedynie niewielkie zmiany w składzie gatunkowym.

Powierzchnie borowe i grądowe obejmują lasy z drzewostanami w średnim wieku i dojrzałymi (od 61 do 205 lat), co niewątpliwie przyczynia się do stosunkowo niewielkich zmian w składzie gatunkowym. Przy porównywalnym wieku drzewostanów w grądach zaszły jednak większe zmiany w składzie gatunkowym runa niż w borach (ryc. 3). Duże zmiany, jakie odnotowano w grupie powierzchni olsowych, wynikają po części z tego, że znalazły się tu powierzchnie zarówno nieleśne, jak i młode i dojrzałe lasy. Jednak nawet biorąc pod uwagę tylko powierzchnie z olsami w wieku powyżej 67 lat (5 powierzchni) okazuje się, że zaszły w nich większe zmiany niż w przypadku borów i grądów (niższy wskaźnik podobieństwa Kulczyńskiego, mieszczący się w granicach 0,52-0,68). Za dynamikę zbiorowisk na terenach bagiennych, obok zmian sukcesyjnych wynikających z wieku zbiorowisk, odpowiadają niewątpliwie wahania poziomu wód, które przyczyniły się do lokalnych podtopień. W przeciągu 17 lat, w których prowadzono obserwacje, do spektakularnych podtopień doprowadzających do obumarcia drzew (pochodzących z sukcesji naturalnej), doszło na kilku powierzchniach (np. powierzchnie nr 25, 31, 41) (Torzewski i Otręba, 2018). Przy analizie dynamiki roślinności i siedlisk olsowych należy wziąć także pod uwagę, że pasy bagienne Kampinoskiego Parku Narodowego zostały bardzo silnie zmeliorowane w pierwszej połowie XX. w. Roślinność tych terenów, analizowana w latach 80. XX w., wykazywała silne cechy przesuszenia i niejasne było, na ile te zjawiska mają charakter odwracalny (Solon, 2003). Dopiero późniejsze zmiany w systemie wodnym wraz z ponownym rozwojem zabagnień uruchomiły lub wzmocniły procesy regeneracji roślinności obserwowane obecnie (Gruszczyński i Krogulec, 2012).

Obserwowane zmiany w roślinności zachodziły na badanych powierzchniach głównie w sposób spontaniczny, bez bezpośredniego udziału człowieka. Taka sytuacja miała miejsce na 19 powierzchniach położonych w obszarach ochrony ścisłej i 20 znajdujących się pod ochroną czynną. Zabiegi ochronne były prowadzone na 1 powierzchni nieleśnej i 12 powierzchniach leśnych, w tym cięcia o charakterze trzebieży (5 pow.), usunięcie pojedynczych drzew (6), odstonięcie wrzosowiska (1). Cięcia były prowadzone w borach (grupa B na ryc. 2 – na 7 spośród 12 powierzchni) i w zbiorowiskach sukcesyjnych z grupy D (na 5 spośród 9 powierzchni). Pomimo wykonywanych cięć w borach sosnowych odnotowano najniższe zmiany w składzie gatunkowym runa.

Lokalnie, na dwóch powierzchniach położonych w obszarze ochrony ścisłej Żurawiowe i w jego sąsiedztwie, doszło w 2017 r. do wiatrołomów, które przyczyniły się do radykalnej redukcji drzewostanu i zwiększenia zasobów martwego drewna, lecz nie wywołały wyraźnych zmian w składzie gatunkowym runa. Zmiany w niższych warstwach roślinności zajdą prawdopodobnie z opóźnieniem.

Niezależnie od unikatowych losów każdej powierzchni oddzielnie, każda z analizowanych grup powierzchni charakteryzowała się w badanym okresie swoistym zestawem cech, które – przynajmniej w ujęciu statystycznym – zmieniały się w sposób kierunkowy.

W grupie zbiorowisk na siedlisku olsowym (A) podniósł się poziom wody gruntowej i nastąpił spadek zawartości węgla organicznego w glebie. W konsekwencji zmniejszyła się rola gatunków torfowisk niskich (*Scheuchzerio-Caricetea*), a wzrosła rola gatunków związanych ze zbiorowiskami przynajmniej okresowo zalewanymi (*Potamogetonetea* i *Bidentetea*). Towarzyszył temu spadek liczby gatunków krzewów i wzrost liczby gatunków mszaków. Wzrósł udział geofitów oraz gatunków związanych z siedliskami bardziej zasobnymi w azot.

Na powierzchniach ze zbiorowiskami borowymi (grupa B) również podniósł się poziom wody gruntowej, ale nie miało to bezpośredniego przełożenia na zmianę innych cech roślinności. Dodatkowo w glebie wzrósł stosunek węgla do azotu. Nastąpił wzrost liczby gatunków runa i gatunków warstwy mchów i porostów. W obrębie runa spadła jednak rola gatunków związanych z otwartymi murawami piaszczystymi (*Koelerio-Corynephoretea*), co miało między innymi wpływ na wzrost roli gatunków cieniolubnych i unikających pełnego światła. Wycofywanie się gatunków siedlisk otwartych ze zbiorowisk borowych odnotowane zostało również w innych miejscach Puszczy Kampinoskiej (Zaniewski et al., 2020). Odnotowano przy tym wyraźny spadek udziału *Juniperus communis* w warstwie krzewów. Nastąpił również spadek roli hemikryptofitów oraz wzrost roli gatunków związanych z siedliskami bardziej zasobnymi w azot. Zmiany w bogactwie gatunkowym i proporcjach ilościowych między grupami gatunków charakterystycznych dla różnych syntaksonów, obserwowane w analizowanym okresie, są zgodne z ogólnym kierunkiem zmian fitocenoz borów świeżych i borów mieszanych, obserwowanych w Puszczy Kampinoskiej od lat 60. XX w. (Solon, 2007).

W grupie powierzchni obejmujących grądy i zbiorowiska zbliżone (C) podniósł się poziom wody gruntowej, co spowodowało – w obrębie niektórych płatów na siedliskach wilgotniejszych – wzrost roli gatunków charakterystycznych dla klasy *Bidentetea*. W glebie nastąpił spadek pojemności sorpcyjnej, ale wzrósł stosunek węgla do azotu. Nastąpił spadek liczby gatunków drzew i krzewów, ale wzrost liczby gatunków runa. Wzrosła także rola gatunków z wilgotnych okrajów (*Galio-Urticenea*) oraz rola geofitów.

W obrębie zarastających muraw (grupa D) również podniósł się poziom wody gruntowej, ale, jak się wydaje, nie miało to wpływu na inne kierunkowe zmiany w obrębie fitocenoz. Spadła także pojemność sorpcyjna gleby. W ogólnym ujęciu wzrosła liczba gatunków w warstwach drzew, runa oraz mchów i porostów. Nastąpił wzrost roli gatunków charakterystycznych dla klasy *Nardo-Callunetea* przy jednoczesnym spadku roli gatunków charakterystycznych dla zbiorowisk okrajowych (*Trifolio-Geranietea*).

Między cechami glebowymi a cechami roślinności występują liczne związki korelacyjne. W większości przypadków korelacje liniowe wystarczająco dobrze opisują te zależności. Bardziej szczegółowa analiza wskazuje jednak, że w wielu przypadkach za wartości wskaźników korelacji odpowiada głównie zróżnicowanie międzygrupowe, natomiast w obrębie poszczególnych grup zależności są znacznie słabsze. Tych zidentyfikowanych zależności korelacyjnych nie należy bezpośrednio interpretować jako zależności przyczynowo-skutkowych, gdyż wartości zmiennych roślinnych są kontrolowane przez wiele czynników działających w sposób często antagonistyczny.

Dodatkowej interpretacji wymaga związek między poziomem wód podziemnych a cechami roślinności. Jak wynika z tabeli 1, występuje pewna liczba korelacji między wybranymi charakterystykami płatów roślinności a poziomem wody. Są to jednak zależności ogólne, wynikające ze zróżnicowania między grupami zbiorowisk. Nie zaobserwowano natomiast wyraźnych związków między zmianą (wzrostem) poziomu wody a zmianami kierunkowymi cech roślinności, co w przypadku relacji między innymi charakterystykami przedstawiono na ryc. 5-8. Objaśnienie braku takich zależności wynika z dynamiki stanów wód podziemnych w poszczególnych piezometrach.

Na terenie Puszczy Kampinoskiej występuje jeden ciągły poziom wodonośny. Zwierciadło wód podziemnych jest w zasadzie swobodne i tylko miejscami możliwe jest lokalne występowanie wód o zwierciadle napiętym (Kazimierski et al., 2003). Zmiany poziomu

wód podziemnych nawiązują do zmienności zasilania przez opady, jednak w przypadku piezometrów na wydmach widoczne jest roczne przesunięcie występowania maksimum w stosunku do lat wystąpienia maksymalnych sum rocznych opadów. Z kolei reakcja na zmniejszone zasilanie występuje bez opóźnienia. W przypadku piezometrów bagiennych średnie stany wód wykazują ścisły związek ze zmiennością zasilania opadowego. Odrębną dynamiką charakteryzują się piezometry położone w bezpośrednim pobliżu kanałów, w których stany wody są zależne od drenażu i podpiętrzania wody w cieku (np. spowodowanego przez działania renaturalizacyjne lub tamy bobrowe) (Lenartowicz et al., 2006, 2009). Choć dla lat, w których była badana roślinność na stałych powierzchniach, obserwuje się systematyczne podniesienie poziomu wody, to w rzeczywistości dla całego okresu rok po roku można mówić o fluktuacjach. Przykładowo, sekwencja opadów (w mm) w latach 2011-2018 wyglądała następująco: 727; 546; 718; 575; 419; 581; 742; 562. Natomiast odpowiadająca im uśredniona sekwencja głębokości (w metrach) do zwierciadła wody w piezometrach na pasach bagiennych to: 0,22; 0,49; 0,36; 0,43; 0,70; 0,79; 0,49; 0,44. Brakowi wyraźnego trendu zmian w opadach towarzyszy istotny statystycznie trend wzrostowy temperatur powietrza. Dotyczy to zwłaszcza temperatur średnich i maksymalnych rocznych (Andrzejewska i Olszewski, 2020). Biorąc pod uwagę, iż stan roślinności na poszczególnych powierzchniach monitoringowych zależy nie tylko od głębokości do zwierciadła wody w czasie prowadzenia analiz oraz w sezonie zimowo-wiosennym tuż przed tymi badaniami, ale również od zmian w latach wcześniejszych, brak silniejszych powiązań kierunkowych zmian i systematycznych zmian cech roślinności ze zmiennością poziomu wody staje się zrozumiałą.

Właściwa interpretacja procesów syndynamicznych zachodzących w zbiorowiskach roślinnych jest trudna, zwłaszcza w stosunkowo niedługich przedziałach czasowych (Lorens, 2012). Utrudnia ją dodatkowo fakt, że w obrębie jednego płatu często może zachodzić kilka procesów syndynamicznych równocześnie (Faliński, 1991).

Dominującym procesem w odniesieniu do poszczególnych powierzchni, jak i ich grup typologicznych, jest fluktuacja. Jest to proces powszechnie występujący w większości fitocenz w Polsce. Dominację tego procesu wraz z procesem regeneracji odnotowano m.in. na terenie doliny Wieprza w Roztoczańskim Parku Narodowym (Lorens, 2012) czy w podanych silnej presji kompleksach leśnych okolic Bełchatowa (Kurowski, 2007). Przeważa także w Lasach Państwowych użytkowanych gospodarczo (Solon, 2014, 2020). Drugim co do ważności procesem występującym na powierzchniach obserwacyjnych w Kampinoskim Parku Narodowym jest regeneracja i czasem trudna do odróżnienia od niej sukcesja wtórna. Jej wyrazem są zmiany kierunkowe składu gatunkowego, na przykład zanikanie gatunków związanych z otwartymi murawami piaskowymi w fitocenzach borowych. Na naturalną fluktuację i na zmiany kierunkowe nakładają się także zmiany wywołane przez jednostkowe zdarzenia o charakterze lokalnym, np. pożar, wiatrołom, podtopienie, ale także okresowe zabiegi gospodarcze nakierowane na zatrzymanie procesu sukcesji. Ich formalnym obrazem są m.in. duże, skokowe zmiany wskaźników podobieństwa między okresami pomiarowymi dla tej samej powierzchni.

Prawie dwudziestoletni okres pomiarowy umożliwia śledzenie krótkoterminowych zmian w poszczególnych fitocenzach, ale jest jeszcze zbyt krótki, aby w sposób jednoznaczny stwierdzić występowanie wielkoobszarowych procesów wywołanych regionalnymi lub globalnymi zmianami środowiska, w tym klimatu. O braku takich procesów, oddziałujących w sposób jednakowy na wszystkie fitocenozy Parku, świadczy brak kierunkowej

i systematycznej zmiany choćby jednej z analizowanych cech na wszystkich powierzchniach lub przynajmniej w sposób statystycznie istotny we wszystkich grupach powierzchni.

Należy tu podkreślić pewną specyfikę metodyczną tego opracowania, a mianowicie to, że w analizach zmian poszczególnych zmiennych uwzględniono tylko zmiany systematyczne, prowadzące z okresu na okres w tym samym kierunku. Uwzględnienie zmian bilansowych (różnica między pierwszym i ostatnim pomiarem), co jest podejściem znacznie częściej stosowanym, wskazuje na zmiany znacznie większej liczby charakterystyk, ale maskuje procesy fluktuacji i odwracania kierunków zmian zachodzących w okresach dziesięcio- i piętnastoletnich.

Badania przeprowadzono w ramach projektu „Długoterminowe badania ekosystemów leśnych na 52 stałych powierzchniach – analiza wyników” (nr EZ.0290.1.7.2019, działanie nr 34) dofinansowanego ze środków Funduszu Leśnego PGL LP w 2019 r.

Ryciny i tabele, pod którymi nie zamieszczono źródeł, są opracowaniami własnymi autorów artykułu.

Piśmiennictwo

- Andrzejewska, A., & Olszewski, A. (2020). Zdarzenia ekstremalne i trendy zmian temperatury powietrza i wielkości opadów atmosferycznych w Kampinoskim Parku Narodowym na podstawie danych pomiarowych Stacji Bazowej Zintegrowanego Monitoringu Środowiska Przyrodniczego Kampinos. W: A. Olszewski, A. Andrzejewska (red.), *Zintegrowany Monitoring Środowiska Przyrodniczego. Aktualny stan i przemiany środowiska przyrodniczego geoekosystemów jako cecha wskaźnikowa zmian klimatu* (s. 143-159). Izabelin: Biblioteka Monitoringu Środowiska.
- Andrzejewski, R. (red.). (2003). *Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Tom 1*. Izabelin: Kampinoski Park Narodowy.
- de Bello, F., Valencia, E., Ward, D., & Hallett, L. (2020). Why we still need permanent plots for vegetation science. *Journal of Vegetation Science*, 31(5), 679-685. <https://doi.org/10.1111/jvs.12928>
- Człapińska-Kamińska, D., Cegielski, P., Chojnicki, J., Dziągiewska-Sitko, A., Kondras, M., Kwasowski, W., Markowski, M., Michalski, W., & Sieczko, L. (2012). Trzeci cykl badań ekosystemów leśnych na 52 stałych powierzchniach w Kampinoskim Parku Narodowym. Raport z prac wykonanych w 2012 r. Tom 1. Gleby (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Człapińska-Kamińska, D., Ferchmin, M., Kania, J., Kondras, M., Maciejewska, A., Majcher, H., Markowski, M., & Otręba, A. (2007). Monitoring zbiorowisk leśnych Kampinoskiego Parku Narodowego. Tom 1. Raport z prac wykonanych w 2007 roku (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulissen, D. (1991). *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Scripta Geobotanica, 18.
- Faliński, J. (1991). Procesy ekologiczne w zbiorowiskach leśnych. *Phytocoenosis*, 3 (N.S.), *Seminarium Geobotanicum*, 1, 17-41.
- Ferchmin, M. (2012). Trzeci cykl badań ekosystemów leśnych na 52 stałych powierzchniach w Kampinoskim Parku Narodowym. Raport z prac wykonanych w 2012 r. Tom 2. Roślinność (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.

- Ferchmin, M., Markowski, M., & Solon, J. (2002). Monitoring zbiorowisk leśnych Kampinoskiego Parku Narodowego. Raport z prac wykonanych w 2001-2002 r. (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Fischer, F.M., Chytrý, K., Těšitel, J., Danihelka, J., & Chytrý, M. (2020). Weather fluctuations drive short-term dynamics and long-term stability in plant communities: a 25-year study in a Central European dry grassland. *Journal of Vegetation Science*, 31, 711-721. <https://doi.org/10.1111/jvs.12895>
- Gruszczyski, T., & Krogulec, E. (2012). Wybór wariantu renaturalizacji obszarów podmokłych w Kampinoskim Parku Narodowym. *Biuletyn Państwowego Instytutu Geologicznego*, 451, 45-52.
- Guido, A., & Pillar, V.D. (2017). Invasive plant removal: assessing community impact and recovery from invasion. *Journal of Applied Ecology*, 54(4), 1230-1237. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12848>
- Hammer, Ø. (1999-2018). PAST – Paleontological Statistics Version 3.22. Reference manual. Pobrane z: <https://folk.uio.no/ohammer/past/past3manual.pdf> (10.12.2018).
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9.
- Hyams, D.G. (2020). CurveExpert Professional Documentation. Release 2.7.3. Pobrane z: <https://www.curveexpert.net/docs/curveexpert/pro/pdf/CurveExpertProfessional.pdf> (15.11.2020).
- Kazimierski, B., Sikorska-Maykowska, M., & Pilichowska-Kazimierska, E. (2003). Wody. W: R. Andrzejewski (red.), *Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Tom 1.* (s. 135-212). Izabelin: Kampinoski Park Narodowy.
- Kobendza, R. (1930). *Stosunki fitosocjologiczne Puszczy Kampinoskiej*, Planta Polonica, 2.
- Kondras, M., Czępińska-Kamińska, D., Oktaba, L., Kwasowski, W., & Jankiewicz, U. (2018). Badania glebowe na 52 stałych powierzchniach w Kampinoskim Parku Narodowym w 2018 r. (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Krogulec, E. (2004). *Ocena podatności wód podziemnych na zanieczyszczenia w dolinie rzecznej na podstawie przesłanek hydrodynamicznych*. Warszawa: Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego.
- Krogulec, E., & Sikorska-Maykowska, M. (2001). Optymalne warunki do projektowania monitoringu lokalnego wód podziemnych i powierzchniowych – na przykładzie Kampinoskiego Parku Narodowego. *Gospodarka Wodna*, 6, 251-255.
- Kucharski, L., Michalska-Hejduk, D., Kopeć, D., Dembek, A., Kębłowska, A., Kloss, M., & Otręba, A. (2010). Roślinność rzeczywista pasów bagiennych Kampinoskiego Parku Narodowego. Mapa w skali 1:40 000. Łódź: Eko-Graf.
- Kurowski, J.K. (2007). Procesy syndynamiczne w zbiorowiskach leśnych wywołane odwodnieniem siedlisk. *Leśne Prace Badawcze*, 2, 27-44.
- Lenartowicz, M., Andrzejewska, A., Ferchmin, M., Owadowska, E., & Wierzbicki, A. (2006). Stacja Bazowa Pożary. W: A. Kostrzewski, R. Kruszyk (red.) *Stan, przemiany i funkcjonowanie geoekosystemów Polski w latach 1994-2004 na podstawie Zintegrowanego Monitoringu Środowiska Przyrodniczego* (s. 173-212). Warszawa: Biblioteka Monitoringu Środowiska.
- Lenartowicz, M., Olszewski, A., & Andrzejewska, A. (2009). Bobry jako przyczyna zakłóceń monitoringu wód w zlewni ZMŚP Pożary. W: W. Bochenek, M. Kijowska (red.). *Funkcjonowanie środowiska przyrodniczego w okresie przemian gospodarczych w Polsce* (s. 69-75). Szymbark: Biblioteka Monitoringu Środowiska.
- Lindacher, R. (red.). (1995). *Phanart Datenbank der Gefässpflanzen Mitteleuropas, Erklärung der Kennzahlen, Aufbau und Inhalt*. Veröffentlichungen Geobotanischen Institut der ETH Stiftung Rübél, 125, Zürich.

- Lorens, B. (2012). Przemiany roślinności Doliny Wieprza w Roztoczańskim Parku Narodowym. *Inżynieria Ekologiczna*, 29, 76-86.
- Matuszkiewicz, J.M. (red.). (2007). *Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski*. Monografie, 8. Warszawa: IGiPZ PAN.
- Matuszkiewicz, J.M., Kębłowska, A., Kowalska, A., Deręgowska, A., Otręba, A., Kołaczowska, E., Ciurzycki, W., Popkiewicz, P., Mędrzycki, P., Zaniewski, P., Truszkowska, E., Torzewski, K., & Kamola, P. (2015). Roślinność rzeczywista pasów wydmowych Kampinoskiego Parku Narodowego. Mapa fitosocjologiczna. Izabelin: Kampinoski Park Narodowy.
- Matuszkiewicz, W. (2008). *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. Warszawa: PWN.
- Michalska-Hejduk, D. (2018). Monitoring szaty roślinnej. Obszar Dolna Łasica. Wetlands conservation and restoration in Puszcza Kampinoska Natura 2000 site Kampinoskie Bagna (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Munger, T.T. (1946). Watching a Douglas-fir forest for thirty-five years. *Journal of Forestry*, 44(10), 705-708.
- Sikorska-Maykowska, M., Krogulec, E., & Fic, M. (1998). Dokumentacja hydrogeologiczna z wykonanych piezometrów wraz z programem monitoringu na obszarze Kampinoskiego Parku Narodowego (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1962). The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon*, 11(2), 33-40.
- Solon, J. (2003). Dynamika roślinności Kampinoskiego Parku Narodowego i jego otuliny. W: R. Andrzejewska (red.), *Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy. Tom I* (s. 413-429). Izabelin: Kampinoski Park Narodowy.
- Solon, J. (2007). Przemiany zbiorowisk leśnych Kampinoskiego Parku Narodowego w ciągu 80 lat. W: J.M. Matuszkiewicz (red.). *Geobotaniczne rozpoznanie tendencji rozwojowych zbiorowisk leśnych w wybranych regionach Polski*. Monografie, 8 (s. 290-343). Warszawa: IGiPZ PAN.
- Solon, J. (2014). Florystyczne i ekologiczne zmiany charakteru runa na stałych powierzchniach obserwacyjnych II rzędu w latach 2008-2013. W: J. Wawrzoniak (red.), *Stan uszkodzenia lasów w Polsce w 2013 roku na podstawie badań monitoringowych* (s. 87-152). Sękocin Stary: Instytut Badawczy Leśnictwa.
- Solon, J. (2019). Zmiany składu florystycznego i warunków ekologicznych na 52 stałych powierzchniach w Kampinoskim Parku Narodowym w latach 2001-2018 (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.
- Solon, J. (2020). Florystyczne i ekologiczne zmiany charakteru runa na powierzchniach obserwacyjnych w latach 1998-2019 (maszynopis). Sękocin Stary: Instytut Badawczy Leśnictwa.
- Systematyka gleb Polski*. (2019). Polskie Towarzystwo Gleboznawcze. Warszawa-Wrocław: Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu, Polskie Towarzystwo Gleboznawcze.
- Torzewski, K., & Otręba, A. (2018). Resources of dead wood on surfaces for long-term research in the Kampinos National Park. *Steciana*, 22(4), 211-216. <https://doi.org/10.12657/steciana.022.025>
- Wheeler, C.E., Omeja, P.A., Chapman, C.A., Glipin, M., Tumwesigye, C., & Lewis, S.L. (2016). Carbon sequestration and biodiversity following 18 years of active tropical forest restoration. *Forest Ecology and Management*, 373(1), 44-55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.025>
- Włoczewski, T. (1954). Materiały do badania zależności między drzewostanem i glebą w przestrzeni i w czasie. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa*, 123, 161-249.
- Zaniewski, P., & Solon, J. (2018). Badanie roślinności na 52 stałych powierzchniach w Kampinoskim Parku Narodowym w 2018 r. (maszynopis). Izabelin: Archiwum Kampinoskiego Parku Narodowego.

Zaniewski, P., Solon, J., Ferchmin, M., & Siedlecki, Ł. (2020). Zmiany bogactwa gatunkowego runa borów sosnowych na pasach wydmywowych Kampinoskiego Parku Narodowego na początku XXI wieku. *Sylwan*, 164(4), 331-342. <https://doi.org/10.26202/sylwan.2019120>

Summary

On the basis of 2001, 2007, 2012 and 2018 phytosociological records obtained from 52 permanent plots distributed across Poland's Kampinos National Park, it proved possible to determine main directions of change in the ecological character of undergrowth. Reference to similarity of species composition on the plots between 2001 and 2018 allowed for the identification of Groups: A (occurring in boggy alder forest habitats, and comprising communities at different successional stages), B (coniferous and mixed-coniferous forests), C (oak-hornbeam forests and similar communities) and D (vegetation representing different dynamic stages of the succession from non-forest to forest communities). Irrespective of each plot's unique history, the above Groups of plots could be characterised in line with specific sets of features subject to directional change during the period under analysis.

Where Group A communities were concerned, a rise in the level of ground water and a decline in the content of organic carbon in soil were experienced, with the result that fen sedge species (*Scheuchzeria-Caricetea*) came to play a reduced role, even as there was a steadily-increasing role for species associated with communities flooded at least periodically (hence *Potamogetonetea* and *Bidentetea*). This was accompanied by a decrease in the number of shrub species and an increase in the number of bryophyte species. There were also increases in the proportions of geophytes and species associated with habitats more abundant in nitrogen. Group B communities were likewise subject to rising water tables, albeit changes not reflected directly in differing vegetation characteristics. The carbon: nitrogen ratio in soils here increased, as did numbers of species characteristic of undergrowth, as well as the bryophyte layer. Nevertheless, where undergrowth species were concerned, the role of those typical for open sandy grasslands (*Koelerio-Corynephoretea*) is seen to be declining, with this inter alia denoting increased shares of species either tolerant of shade or avoiding full illumination. There has also been a decline affecting hemicryptophytes, even as species associated with more nitrogen-rich habitats have come to account for greater shares. Where Group C communities encountered higher water levels, certain patches present in wetter habitats saw increases in the role played by species characteristic for class *Bidentetea*. The sorption capacities of soils here decreased, while values for the C: N ratio rose. Tree and shrub species came to be fewer in number as numbers of undergrowth species rose. There were also increases in the roles of species characterising moist verges (*Galio-Urticenea*), as well as geophytes. Group D communities likewise encountered rising groundwater levels, but did not seem to experience directional change otherwise, within their phytocoenoses. The sorption capacity of their soils nevertheless decreased. Overall, it was possible to note increases over the period in question when it came to numbers of species present in the tree, undergrowth and bryophyte layers. However, while the role of species characteristic for class *Nardo-Callunetea* increased, that of *Trifolio-Geranietea* species declined. And, while correlations between vegetation and soil characteristics proved to be different for each of the four groups of communities, there was no precluding model parameters differing significantly from one year of measurement to another.