

OCHRONA PÓLNATURALNYCH MURAW NAWAPIENNYCH WE WSPÓŁCZESNYM KRAJOBRAZIE: DYNAMIKA ROŚLINNOŚCI PO WYCIĘCIU DRZEW

CONSERVATION OF SEMI-NATURAL LIMESTONE GRASSLANDS IN MODERN LANDSCAPE:
DYNAMICS OF VEGETATION AFTER TREE CUTTING

Zbigniew DZWONKO i Stefania LOSTER

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

Abstract: For several hundred years the secondary limestone grasslands were an important element of the agricultural landscape, in the hilly regions of southern Poland. After abandonment many of them have become overgrown by trees and shrubs and, in consequence, the species-rich communities with many regionally rare and endangered species are vanishing. Some studies suggest that species composition and the rate of changes in the restored grasslands are strongly dependent on the initial conditions, the earlier presence of grassland species and the possibility and rate of the colonization of new sites by these species. These hypotheses were tested in a five-year restoration experiment with the clearing of a 35-year-old secondary pine wood developed on abandoned grassland.

Over a five year period the number of grassland species from the class *Festuco-Brometea* increased significantly in the restored grassland, however their cover was much lower than in the old grassland. Detrended Correspondence Analysis (DCA) showed differences in the cover of species between the grassland restored in the former wood gaps and that developed in the former closed wood. In the site of wood gaps the cover of species from the class *Molinio-Arrhenatheretea* was much higher, whereas the cover of species from the class *Festuco-Brometea* was lower than in the site of former closed wood, where the majority of species had occurred, including significantly more shrubs, woodland species, and ruderal and nitrophilous species. The species replacement was fastest on the site of former closed wood and slowest in old grassland. It was discovered that richness and composition of the restored grassland depended strongly on the community composition before the tree cutting, and on the presence of grassland species in the direct neighbourhood. The periodical tree cutting enables the maintenance of a temporal-spatial mosaic of scrub-grassland communities in isolated habitats, and the preservation of local species diversity.

Key words: abandoned grassland, disturbance, restoration, succession, southern Poland.

Manuscript received: November 1997

accepted: February 1998

Treść: Przez kilka stuleci wtórne murawy nawapienne stanowiły ważny element rolniczego krajobrazu na pagórkowatych terenach południowej Polski. Wiele porzuconych muraw zarasta drzewami i krzewami i w konsekwencji zanikają zbiorowiska z wieloma regionalnie rzadkimi i zagrożonymi gatunkami. Niektóre badania sugerują, że skład gatunkowy i tempo zmian w odtwarzanych murawach silnie zależą od warunków początkowych, wcześniejszej obecności gatunków murawowych i możliwości oraz tempa kolonizacji nowych miejsc przez te gatunki. Te założenia były testowane podczas pięcioletniego eksperymentu polegającego na wycięciu 35 letniego lasu sosnowego, który rozwinął się w miejscu porzuconej murawy.

W ciągu pięciu lat na poletkach w odtwarzanej murawie wzrosła liczba gatunków z klasy *Festuco-Brometea*, jednak ich pokrycie było dużo niższe niż w starej, porzuconej murawie. Nietendancyjna analiza zgodności (DCA) wykazała duże różnice w pokryciu gatunków między murawami odtworzonymi w miejscu poprzednich luk leśnych i w miejscu zwartego lasu. W miejscu poprzednich luk leśnych było dużo wyższe pokrycie gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* i niższe pokrycie gatunków z klasy *Festuco-Brometea* niż w miejscu poprzednio zwartego lasu, gdzie występowało najwięcej gatunków, w tym istotnie więcej krzewów, gatunków leśnych oraz ruderalnych i nitrofilnych. Tempo wymiany gatunków było najszybsze w miejscu poprzednio zwartego lasu, a najwolniejsze w starej murawie. Stwierdzono, że bogactwo i skład gatunkowy odtworzonej murawy silnie zależały od składu zbiorowiska przed wycięciem drzew i od obecności gatunków murawowych w bezpośrednim sąsiedztwie. Okresowe wycinanie drzew i krzewów umożliwia utrzymanie w izolowanych siedliskach czasowo-przestrzennej mozaiki murawowo-zaroślowych zbiorowisk i zachowanie lokalnej różnorodności gatunkowej.



WSTĘP

Jednym z ważnych celów ochrony przyrody jest zachowanie i ochrona, a także odtwarzanie półnaturalnych nawapiennych muraw kserotermicznych we współczesnym krajobrazie kulturowym. Wymaga to zrozumienia wszystkich przyczyn zróżnicowania zbiorowisk i bogactwa gatunkowego wtórnych muraw oraz wyjaśnienia mechanizmów decydujących o współwystępowaniu w tych zbiorowiskach tak wielu różnych gatunków. Bez tego nie można podjąć skutecznych działań dla ich ochrony i zachowania stanowisk możliwe wielu wapieniolubnych gatunków kserotermicznych. Wiąże się to z koniecznością wieloletnich obserwacji na stałych poletkach (Bakker i in. 1996a).

Przez kilka stuleci półnaturalne nawapienne murawy stanowiły ważny element rolniczego krajobrazu na pagórkowatych terenach południowej Polski. Składało się na nie wiele bogatych w gatunki i geograficznie zróżnicowanych zbiorowisk. Bogatą florę tych muraw w południowej Polsce tworzą gatunki, które dotarły na ten teren w długim okresie czasu jako kolejne fale migracyjne. Przybyły tu głównie z południo-

wego-wschodu – z Besarabii i Podola, oraz z południa – z Równiny Węgierskiej przez Morawy (Medwecka-Kornaś i Kornaś 1977; Michalik i Zarzycki 1995). Powstanie i utrzymywanie nawapiennych muraw kserotermicznych było ściśle związane z regularnym wypasem, koszeniem lub wypalaniem. W ciągu dwudziestu lat po II wojnie światowej zaprzestano stosowania tradycyjnych metod gospodarowania, w wyniku czego większość nawapiennych muraw została porzucona. Obecnie, podobnie jak w innych częściach środkowej Europy, w południowej Polsce występują już tylko resztki takich muraw izolowane przez pola i łąki.

Z wielu szczegółowych badań przeprowadzonych w ostatnim dziesięcioleciu wynika, że jedynym w pełni efektywnym sposobem zachowania zbiorowisk i pełnego bogactwa gatunkowego półnaturalnych muraw nawapiennych jest ich użytkowanie tradycyjnymi metodami (tab. 1; por. Gibson, Watt i Brown 1987, Gibson i Brown 1991a, Bobbink i Willems 1993, Zobel i in. 1996, Bakker i in. 1996b). Bez regularnego wypasania lub koszenia w zbiorowiskach tych szybko wzrasta udział roślin o wysokich formach wzrostu, głównie traw, które redukują dostęp światła

Tabela 1. Czynniki i procesy ograniczające bogactwo gatunkowe porzuconych muraw nawapiennych
Table 1. Factors and processes restricting species richness in abandoned limestone grasslands

Skala Scale	Czynniki i procesy Factors and processes	Bezpośrednie przyczyny Direct causes	Zapobieganie Conservation management
Krajobraz Landscape	Izolacja Isolation	Słaba zdolność rozprzestrzeniania gatunków Poor dispersal ability of species	Ochrona izolowanych populacji Protection of isolated populations Wysiewanie nasion i reintrodukcja roślin Sowing and reintroduction of plants
Zbiorowisko Community	Krótkotrwały glebowy bank nasion wielu gatunków Transient and short-term persistent soil seed bank of many species	Słaba zdolność regeneracji wielu gatunków Poor regeneration ability of many species	Kontrolowany wypas Grazing under control Koszenie Mowing Wycinanie drzew i krzewów Cutting of trees and shrubs
	Dominacja traw i wysokich bylin dwuliściennych Dominance of grasses and tall forbs	Redukcja światła w niższych poziomach murawy Reduction of light in lower layers of grassland Ograniczenie rozwoju roślin o innych formach wzrostu Suppression of plants with other growth forms	
	Gruba warstwa ściółki Thick layer of litter	Redukcja światła przy powierzchni gleby Reduction of light near soil Ograniczenie kiełkowania nasion, wzrostu siewek i nadziemnych rozlogów Reduction of seed germination and growth of seedling and runners	
	Rozwój krzewów i drzew Development of shrubs and trees	Redukcja światła Reduction of light Ograniczenie rozwoju roślin o mniejszych formach wzrostu Suppression of plants with smaller growth forms	

do niższych poziomów murawy i ograniczają rozwój gatunków o innych formach wzrostu. Wzrost dominacji jednego lub kilku gatunków jest na ogół silnie ujemnie skorelowany z różnorodnością gatunkową (Willems 1983, Bobbink i Willems 1987, Mitchley i Willems 1995). Willems, Peet i Bik (1993) oraz Mitchley i Willems (1995) wykazali, że różnice w strukturze zbiorowisk nawet w małej skali mogą mieć istotny wpływ na skład gatunkowy murawy, zmieniając jej warunki świetlne. Dominacja wysokich traw i nieusuwanie gromadzącej się materii organicznej prowadzą również do wytworzenia grubej warstwy ściółki, która wpływa ujemnie na różnorodność gatunkową przez redukcję światła przy powierzchni gleby oraz przez mechaniczne ograniczanie kiełkowania nasion, wzrostu siewek i nadziemnych rozłogów (Silvertown 1980, Verkaar i Schenkeveld 1984, Rusch 1988, Bobbink i Willems 1987, 1991).

Nasiona wielu gatunków murawowych i łąkowych cechują się raczej krótkim okresem życia w glebie. Podczas regeneracji porzuconych lub zarośniętych muraw niewiele z tych gatunków może być odtworzonych z glebowego banku nasion (Jefferson i Usher 1987, Milberg 1992, 1995, McDonald 1993, Dutoit i Alard 1995, Bakker i in. 1996b). Bakker i in. (1996c) stwierdzili, że ponad 75% gatunków występujących w suchych nawapiennych murawach w południowo-wschodniej Szwecji tworzy tylko przejściowy lub krótkotrwały bank nasion w glebie. Są to gatunki obecne w zbiorowisku i nieobecne w banku nasion lub obecne jedynie wśród nasion na powierzchni gleby oraz takie, których nasiona są znacznie częstsze w górnych niż w głębszych warstwach gleby. Większość tych gatunków jest również składnikiem muraw w Polsce. Niektórzy autorzy sugerują, że dla udanego odtworzenia bogatych w gatunki muraw ważniejszy powinien być deszcz nasion lokalnie rosnących gatunków lub nasiona rozprzestrzeniane przez wiatr i zwierzęta, niż glebowy bank nasion (Jefferson i Usher 1989, Dutoit i Alard 1995, Willems 1995, Bakker i in. 1996c). Jednak słaba zdolność rozprzestrzeniania wielu gatunków murawowych nie sprzyja rekolonizacji izolowanych, porzuconych muraw lub kolonizacji otwartych, izolowanych miejsc we współczesnym krajobrazie (Gibson, Watt i Brown 1987, Primack i Miao 1992, Ouborg 1993, Eriksson, Eriksson i Berglund 1995, Stevenson, Bullock i Ward 1995). Gibson i Brown (1991a, b) wykazali na podstawie badań w południowej Anglii, że pełny, spontaniczny rozwój nawapiennych muraw na porzuconych polach następuje wolno i trwa co najmniej kilka dziesięcioleci, a prawdopodobnie ponad sto lat, i nawet w sprzyjających warunkach glebowych jest możliwy jedynie w miejscach bezpośrednio przylegających do starej murawy – źródła diaspor. Z niektórych badań wynika, że możliwości rozsiewania roślin zmieniły się zupełnie w okresie ostatnich dziesięcioleci i że nigdy były one znacznie bardziej zróżnicowane. W historycznym krajobrazie kulturowym roślinożerne zwierzęta domowe mogły rozsiewać na drodze epizoochorycznej i endozoochorycznej ogromną liczbę nasion w ciągu roku (Bakker i in. 1996b). Odtworzenie izolowanych, zupełnie już zanikłych, bogatych w gatunki muraw nawapiennych nie wy-

daje się więc w obecnych warunkach w pełni możliwe bez wysiewania nasion nawapiennych gatunków (Bobbink i Willems 1993, Gugerli 1993, Stevenson, Bullock i Ward 1995). Utrzymanie już istniejących zbiorowisk murawowych jest zatem dużo prostszym i tańszym zabiegiem niż pełne odtwarzanie poprzednio bogatych w gatunki muraw. Jest to tym ważniejsze, że izolowane resztki nawapiennych muraw są we współczesnym krajobrazie jedynymi refugiami dla wielu rzadkich i zagrożonych gatunków i stanowią ważne potencjalne źródła dla procesów emigracji i rekolonizacji w ich najbliższym otoczeniu.

W południowej Polsce wiele porzuconych muraw zajmuje niewielkie powierzchnie na stokach wapiennych wzgórz w miejscach nie nadających się pod uprawę. Regularne wypasanie i koszenie wielu takich małych, izolowanych wysp siedliskowych nie zawsze jest możliwe. Porzucone murawy położone w sąsiedztwie lasów stosunkowo szybko zarastają krzewami i drzewami (Dzwonko i Loster 1992b, Michalik 1992, Michalik i Zarzycki 1995), podobnie jak w innych częściach środkowej Europy (Ellenberg 1988, Rosén 1988, Wilmanns i Sendtko 1995, Zobel i in. 1996). Wzrost pokrycia drzew i krzewów powoduje spadek liczby i pokrycia gatunków murawowych i może być przyczyną ich lokalnego wymarcia w ciągu kilku dekad. Rejmanek i Rosén (1988, 1992) stwierdzili w południowo-wschodniej Szwecji dramatyczny spadek liczby gatunków murawowych w zarastającej nawapiennej murawie, przy pokryciu krzewów między 75% i 100%.

W wielu przypadkach okresowe wycinanie drzew i krzewów jest jedynym możliwym i stosowanym zabiegiem. Niewiele jest jednak szczegółowych badań nad dynamiką i bogactwem gatunkowym regenerowanych zbiorowisk murawowych. Według obserwacji Roséna (1988) w ciągu trzech lat po wycięciu gęstych zarośli jałowca wzrosła ponownie liczba wszystkich gatunków, w tym gatunków murawowych. Zobel i in. (1996) na podstawie czteroletnich badań na małych powierzchniach stwierdzili, że wycięcie warstwy drzew spowodowało gwałtowne zmiany w składzie zbiorowisk i znaczny wzrost liczby gatunków już w pierwszym roku eksperymentu. Tempo i kierunek dalszych zmian w regenerowanych murawach okazały się jednak bardzo zależne od dodatkowych zabiegów, takich jak koszenie.

Można zatem przyjąć, że w przypadku izolowanych siedlisk, skład gatunkowy i tempo zmian w regenerowanych zbiorowiskach są silnie zależne od warunków początkowych, wcześniejszej obecności gatunków murawowych i tempa kolonizacji nowych miejsc przez gatunki murawowe z najbliższego otoczenia. Naszym celem było sprawdzenie istotności tych założeń. W szczególności chcieliśmy zbadać: (a) czy i w jakim stopniu skład i bogactwo gatunkowe muraw zależą od zwarcia zarastających je poprzednio drzew i krzewów, (b) jak na gwałtowną zmianę warunków świetlnych i otwarte miejsca reagują gatunki związane z różnymi typami zbiorowisk i o różnych typach ekologicznej strategii, oraz (c) w jakim stopniu usuwanie drzew i krzewów wpływa na zachowanie kserotermicznych muraw nawapiennych.

TEREN BADAN

Badania prowadzono w rezerwacie Skołczanka (36,5 ha) położonym około 8 km na południowy zachód od Krakowa. Obejmuje on wapienne wzgórze, wznoszące się od 215 do 275 m n.p.m., zbudowane z odpornych wapieni jurajskich. Rezerwat został utworzony w 1957 roku. Wcześniej wtórna murawa pokrywająca znaczną część wzgórza była wypasana przez domowe zwierzęta. Był to typowy sposób użytkowania nawapiennych muraw kserotermicznych, licznych do lat 50. w okolicach Krakowa i w tej części południowej Polski. Po utworzeniu rezerwatu murawa zaczęła zarastać drzewami i krzewami. Potencjalnym naturalnym zbiorowiskiem leśnym, na glebach rędzinowych, jest na tym terenie las dębowo-grabowy, zespół *Tilio-Carpinetum* (Kornaś i Medwecka-Kornaś 1974). Jednak porzuconą murawę zarosła głównie *Pinus sylvestris*, której nasiona pochodziły z sadzonych i naturalnie powstałych, wtórnych lasów sosnowych, sąsiadujących z murawą. Jak wynika z porównania zdjęć lotniczych i mapy roślinności (Dzwonko i Loster 1992b), w 1957 roku murawa zajmowała ponad 33% powierzchni rezerwatu, a w 1988 roku już tylko około 11% jego powierzchni. W tym czasie resztki starej murawy przedstawiały zespół *Koelerio-Festucetum* z gatunkami charakterystycznymi: *Phleum phleoides*, *Festuca rupicola* i *Koeleria macrantha*. Szczegółową charakterystykę roślinności rezerwatu oraz kierunków i tempa sukcesji zbiorowisk przedstawili Dzwonko i Loster (1990, 1992a, 1992b, 1996, 1997).

Doświadczenie w wycięciu drzew przeprowadzono na powierzchni 0,5 ha, położonej na stoku o zachodniej ekspozycji i różnicy wzniesień 20 m. W 1957 roku w tym miejscu rosły w murawie pojedyncze, niskie gatunki drzewiaste. W 1992 roku teren ten pokrywał wtórny, około 35 letni las sosnowy o zróżnicowanym zwarciu warstwy drzew, z niewielkim udziałem *Tilia cordata*, *Quercus robur* i *Sorbus aucuparia* (ryc. 1). W silnie rozwiniętej warstwie krzewów najczęściej występowały: *Crataegus* spp., *Rosa* spp., *Cornus sanguinea*, *Sambucus racemosa*, *Prunus spinosa*, *Frangula alnus*, *Juniperus communis*. Wtórny las sosnowy stanowił mozaikę miejsc mocno zacienionych, z pokryciem warstwy drzew do 75%, oraz niewielkich luk z pełnym dostępem światła do warstwy runa lub tylko słabo zacienionych. W miejscach o zwartych koronach drzew nie rosły już żadne gatunki murawowe i łąkowe, podczas gdy w lukach leśnych występowały jeszcze gatunki z klas *Festuco-Brometea* i *Molinio-Arrhenatheretea*.

Wszystkie drzewa i krzewy wycięto zimą 1992 roku, a latem tego roku rozpoczęto obserwacje na stałych poletkach. Badany teren graniczy od południa i północy z 35 letnimi wtórnymi lasami sosnowymi, a od wschodu i zachodu sąsiaduje z resztkami starych muraw.

METODYKA BADAŃ

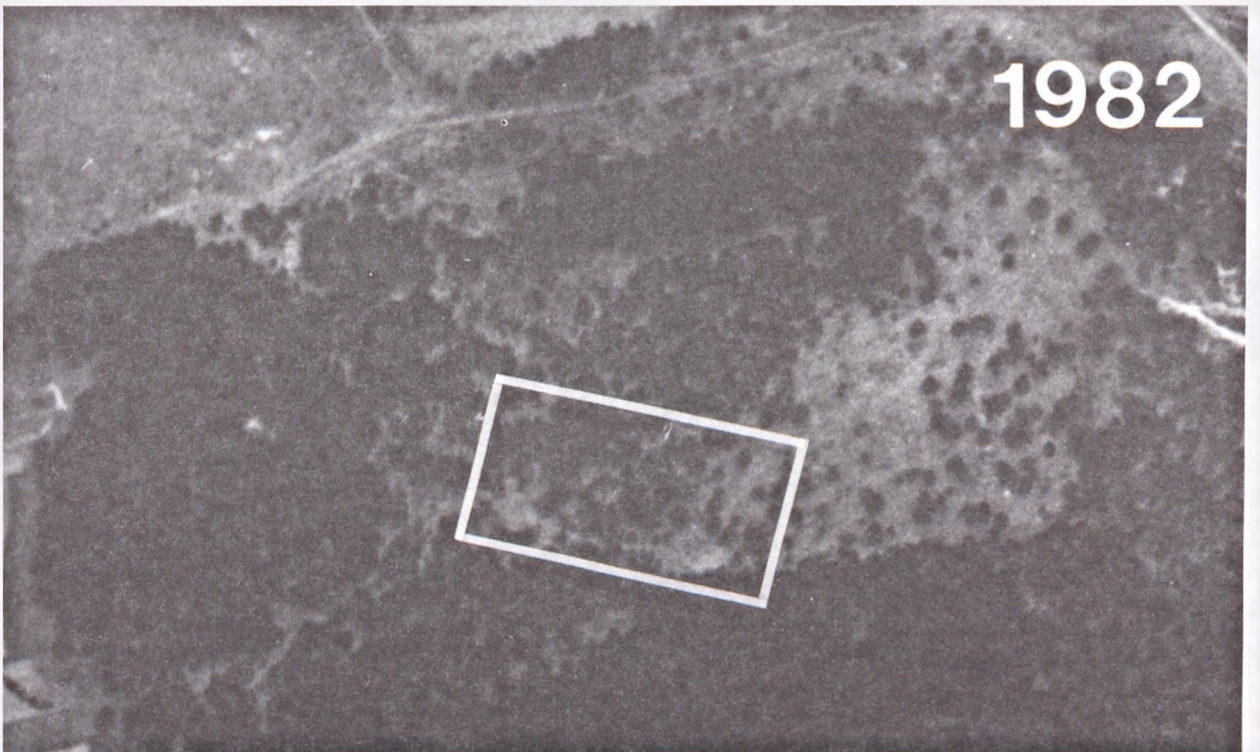
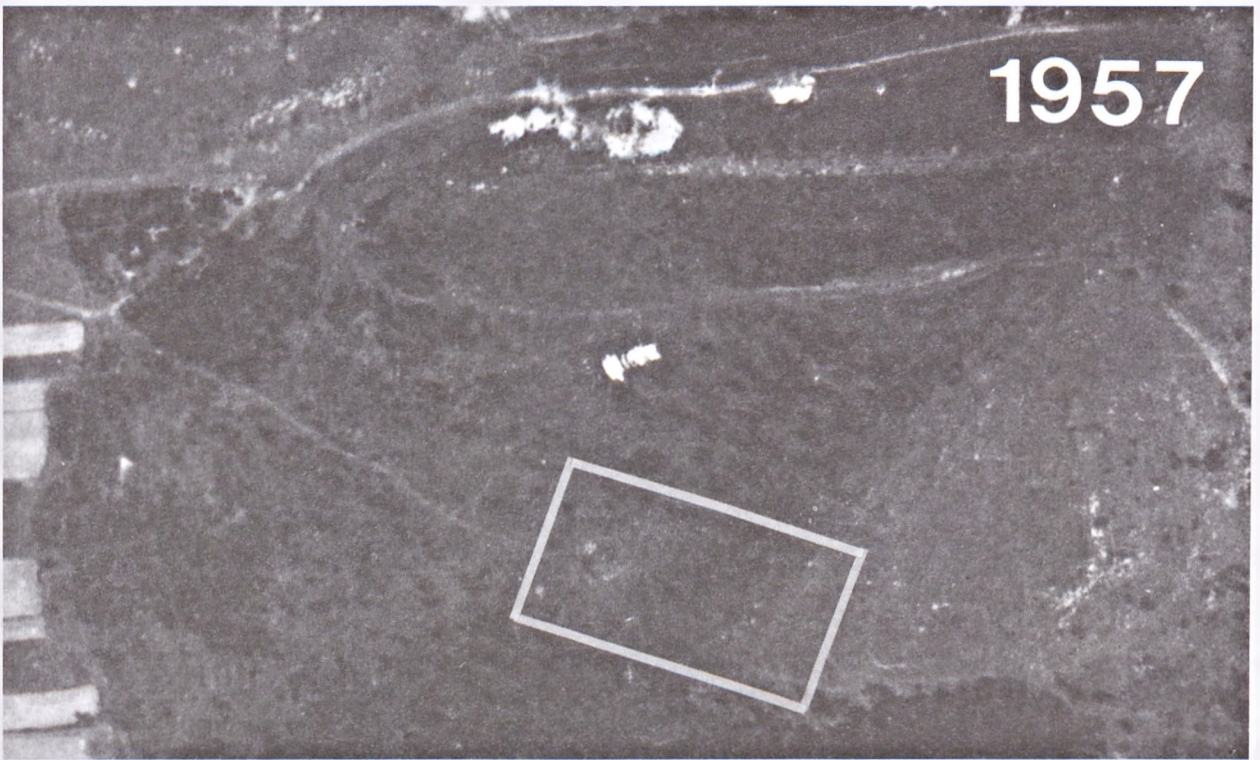
Wiosną 1992 roku, w miejscu wyciętego lasu i w przylegającej starej murawie wyznaczono 35 systematycznie rozmieszczonych, stałych poletek o wielkości 5 x 5 m. 15 poletek było zlokalizowanych w miejscu poprzednio zwartego

lasu, 12 poletek w miejscu poprzednich luk leśnych, a 8 poletek w starej murawie (ryc. 2). Poletka tworzyły cztery szeregi w odstępach 12 m. Odstępy między poletkami w szeregach wynosiły 5 m. Trzy najdłuższe szeregi miały długość 96 m. W lipcu każdego roku, od 1992 do 1996, na każdym poletku oceniono procentowe pokrycie (w 10% przedziałach) wszystkich gatunków roślin naczyniowych, oraz pokrycie warstwy runa i warstwy krzewów. Przyjęto nomenklaturę gatunków użytą we Flora Europaea (Tutin i in. 1964–80).

Dla wszystkich notowań ustalono liczbę i pokrycie gatunków murawowych i łąkowych, to jest charakterystycznych dla klas *Festuco-Brometea* i *Molinio-Arrhenatheretea*, gatunków ruderalnych i nitrofilnych – charakterystycznych dla klasy *Rudero-Secalietae*, oraz gatunków leśnych, to jest charakterystycznych dla klas *Quercu-Fagetea* i *Vaccinio-Piceetea*, włączając kilka innych, ściśle związanych ze zbiorowiskami leśnymi. Dodatkowo uwzględniono pokrycie gatunków o różnych typach strategii ekologicznych według Grime'a (1979). Dla większości gatunków roślin zielnych i krzewinek typy strategii podstawowych (S, R i C) lub mieszanych (S-R, C-R, C-S i C-S-R) przyjęto według Grime'a i in. (1988), w przypadku gatunków, które nie miały ustalonego typu strategii użyto klucza podanego przez tych autorów, opartego na cechach historii życia, morfologii i fenologii (por. Cottrell 1996).

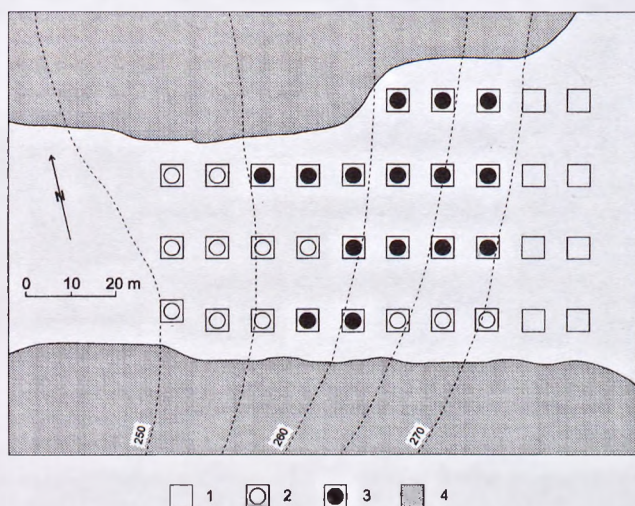
Aby określić ogólne preferencje siedliskowe gatunków tworzących badane zbiorowiska, dla wszystkich poletek obliczono średnie charakterystyczne wskaźniki Ellenberga (L – światłny, M – wilgotności, R – kwasowości, N – zasobności w azot; Jongman, ter Braak i van Tongeren 1995, Ellenberg i in. 1991), użyto przy tym wartości ilościowości gatunków według 10-cio stopniowej skali.

Różnice w charakterystyce zbiorowisk występujących w różnych latach na tych samych poletkach oceniono za pomocą nieparametrycznej analizy wariancji – testu Friedmana, a do oceny różnic między zbiorowiskami występującymi w tych samych latach w różnych miejscach użyto testu Kruskala-Wallis (Sokal i Rohlf 1981) oraz procedury wielokrotnych porównań według Conovera (Theodorsson-Norheim 1986). W celu uporządkowania poletek zgodnie z głównymi kierunkami zmienności w pokryciu gatunków warstwy runa w okresie pięciu lat, wykorzystano metodę nietendencji analizy zgodności (Detrended Correspondence Analysis – DCA, program CANOCO; Hill i Gauch 1980, ter Braak 1988). W przypadku danych z różnych lat dla tych samych poletek metoda nietendencji analizy zgodności pozwala ustalić, jak duże były zmiany w czasie na różnych poletkach i czy zmiany te zachodziły w tym samym kierunku. Do zbadania zależności pokrycia gatunków od czasu, miejsca i położenia poletek użyto kanonicznej analizy zgodności (Canonical Correspondence Analysis – CCA, ter Braak 1988, por. ter Braak i Wiertz 1994). W analizie tej uwzględniono następujące serie objaśniających zmiennych ślepych (w nawiasach podano ich klasy): lata (1992–1996), poletka (1–27), kombinacje lat i miejsc (O92, ..., O96, C92, ..., C96; O – murawa w miejscu luk leśnych, C – murawa w miejscu zwartego lasu). Kanoniczna analiza zgodności pozwala stwierdzić czy zróżnicowanie w pokry-



Ryc. 1. Badany teren w 1957 roku i w 1982 roku, wg zdjęć lotniczych PPG-K, Warszawa. Linia ciągłą zaznaczono granice badanego obszaru.

Fig. 1. The study area in 1957 and 1982. After air photographs by PPG-K, Warsaw. Continuous line shows the border of the study area.



Ryc. 2. Rozmieszczenie stałych poletek na badanym obszarze. 1 – stara murawa (*Koelerio-Festucetum*), 2 – poprzednio luki leśne, 3 – poprzednio zwarty las, 4 – 35-letni las sosnowy.

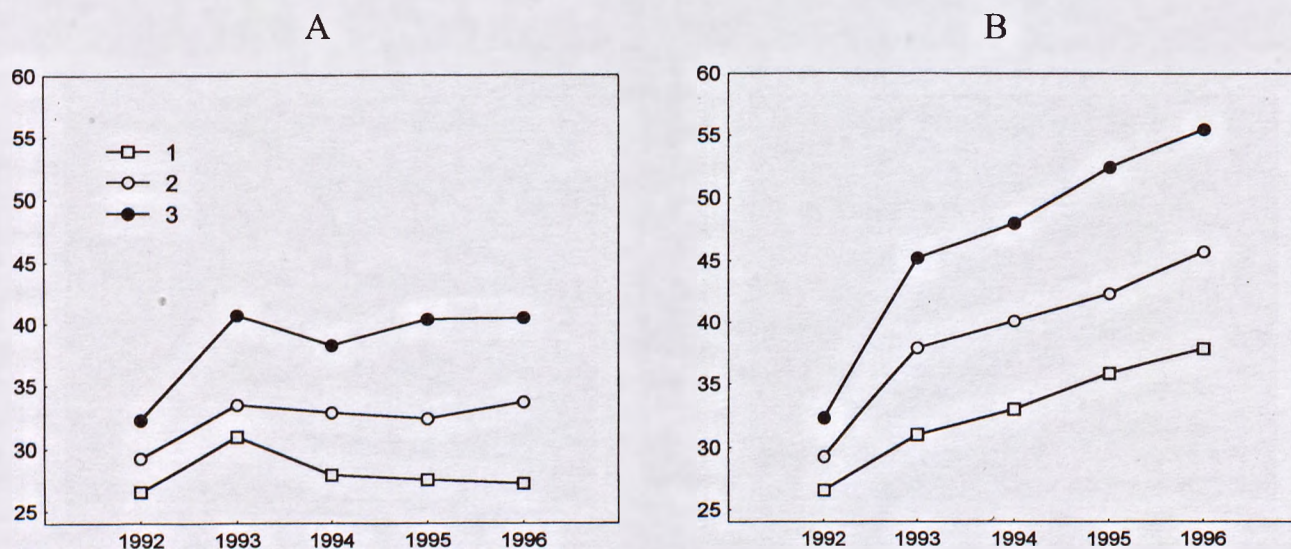
Fig. 2. Location of permanent plots in the study area. 1 – old grassland (*Koelerio-Festucetum*), 2 – former wood gaps, 3 – former closed wood, 4 – 35-year-old pine wood.

ciu gatunków miało istotny związek z użytymi zmiennymi objaśniającymi. Zastosowano w tym celu permutacyjny test Monte Carlo. Aby zbadać czy pokrycie gatunków na badanych poletkach istotnie zmieniło się w ciągu pięciu lat sukcesji wykorzystano częściową kanoniczną analizę zgodności, w której zmienna poletka została potraktowana jako kowariantna. W ten sposób wyeliminowano zmienność wyni-

kającą z przestrzennej lokalizacji poletek, dzięki czemu można było sprawdzić czy pozostała część różnic w pokryciu gatunków miała istotny związek z procesami zachodzącymi w czasie oraz zbadać, które gatunki były najsilniej związane ze zbiorowiskami występującymi w różnych latach. Teoretyczne podstawy oraz sposoby interpretacji wyników obu wykorzystanych numerycznych metod porządkujących opisują dokładniej, między innymi, Jongman, ter Braak i van Tongeren (1995).

Ogólne tempo zmian zbiorowisk scharakteryzowano za pomocą średnich podobieństw składu gatunkowego i pokrycia gatunków na poletkach w różnych miejscach, w porównaniu z pierwszym rokiem obserwacji i z rokiem poprzednim (por. Bornkamm 1981). Podobieństwa florystyczne obliczono za pomocą wzoru Jaccarda, a podobieństwa w pokryciu gatunków za pomocą jego odpowiednika dla danych ilościowych wzoru Ruzicki – $S = \sum_i \min(x_{ij}, x_{ik}) / \sum_i \max(x_{ij}, x_{ik})$, gdzie $\min(x_{ij}, x_{ik})$ jest minimum z x_{ij} i x_{ik} , a $\max(x_{ij}, x_{ik})$ jest maksimum z tych wartości. Wartości podobieństw wyrażono w procentach, oznaczają one wspólną część wszystkich gatunków lub sumy ich pokrycia w dwóch porównywanych poletkach. Średnia wartość podobieństwa według Jaccarda dwóch zbiorowisk występujących w tym samym miejscu w różnym czasie jest miarą tempa następstwa gatunków w danym miejscu. Im mniejsza jest wartość podobieństwa, tym większe tempo wymiany gatunków.

Mobilność gatunków i tempo pojawiania się nowych gatunków na poletkach w różnych miejscach scharakteryzowano za pomocą średnich skumulowanych liczb gatunków, obliczonych przez dodawanie do liczb gatunków stwierdzonych w pierwszym roku nowych gatunków notowanych w kolejnych latach (por. van der Maarel i Sykes 1993).



Ryc. 3. Średnie (A) i średnie skumulowane (B) liczby gatunków na poletkach w różnych miejscach od 1992 do 1996 roku. 1 – stara murawa, 2 – murawa w miejscu luk leśnych, 3 – murawa w miejscu zwartego lasu.

Fig. 3. Mean (A) and mean cumulative (B) species richness in the plots in different sites during 1992–1996. 1 – old grassland, 2 – grassland in former open wood, 3 – grassland in former closed wood.

WYNIKI

TEMPO ZMIAN ZBIOROWISK

Największe zmiany w składzie i pokryciu gatunków w regenerowanej murawie nastąpiły w drugim roku po wycięciu drzew. W tym roku wyraźnie wzrosły średnie i średnie skumulowane liczby gatunków na poletkach. Najbardziej wzrosła liczba gatunków i zmieniło się ich pokrycie w miejscu poprzednio zwartej lasu (ryc. 3). Średnie podobieństwo składu gatunkowego w porównaniu z pierwszym rokiem wynosiło 64% i 60% dla miejsc poprzednio otwartych i silnie ocienionych, a średnie podobieństwo w pokryciu gatunków odpowiednio 55% i 41% (ryc. 4). W przypadku starej murawy analogiczne podobieństwa były znacznie wyższe – 85% i 85%. Tempo zmian w regenerowanej murawie w kolejnych latach, począwszy od trzeciego roku, było już dużo wolniejsze i stałe. We wszystkich miejscach średnie liczby gatunków prawie nie zmieniały się, a skumulowane liczby gatunków wzrastały w stałym tempie. Średnie podobieństwa zbiorowisk między kolejnymi latami, we wszystkich miejscach, były wyższe od 77% dla składu gatunkowego i wyższe od 71% w przypadku pokrycia gatunków i nie wykazywały większych różnic w kolejnych latach. Średnie podobieństwa zbiorowisk między pierwszym i piątym rokiem obserwacji wynosiły 49% i 29% dla składu florystycznego i pokrycia gatunków w murawie w miejscu poprzednio zwartej lasu i odpowiednio 55% i 49% dla murawy w poprzednich lukach leśnych (ryc. 5). Analogiczne podobieństwa dla starej murawy wynosiły odpowiednio 59% i 58%.

Najwięcej gatunków w każdym roku rosło w miejscu poprzednio zwartej lasu, a najmniej w starej murawie. Od drugiego roku sukcesji, na poletkach w miejscu zwartej lasu była istotnie wyższa ($P < 0,01$) skumulowana liczba gatunków, a od trzeciego roku także średnia liczba gatunków w porównaniu z innymi miejscami.

PRZESTRZENNE ZRÓŻNICOWANIE ZBIOROWISK
I ICH ZMIENNOŚĆ W CZASIE

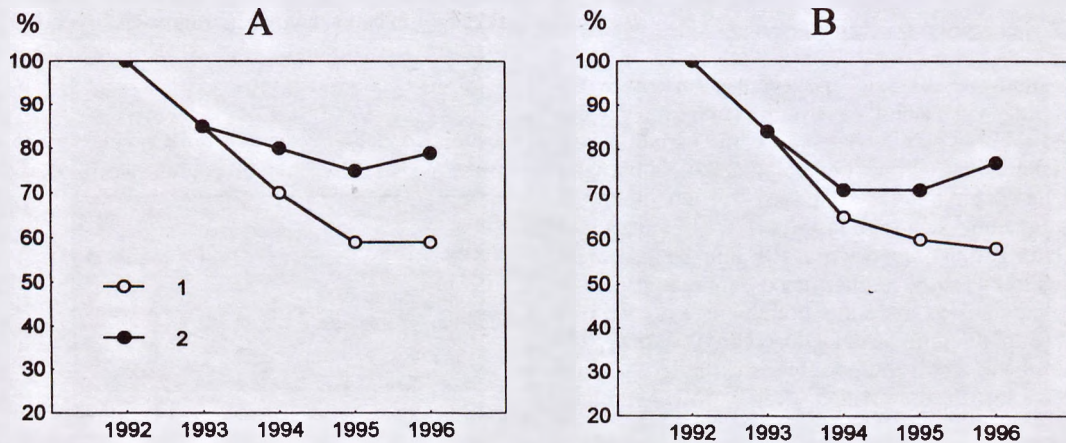
Wyniki nietendycyjnej analizy zgodności (DCA) dla pokrycia gatunków w warstwie runa regenerowanych muraw wykazały, że mimo upływu pięciu lat utrzymały się duże różnice między zbiorowiskami w miejscach poprzednio zwartej lasu i luk leśnych (ryc. 6). Pierwsza oś DCA ($I = 0,38$, długość gradientu 2,95), przedstawiająca główny kierunek zmienności analizowanych danych, porządkuje poletka w zależności od ich lokalizacji. Poletka zlokalizowane w miejscu poprzednio zwartej lasu są wyraźnie oddzielone na tej osi od poletek położonych w lukach leśnych. Z porównania kierunku i długości linii łączących pozycje poletek w kolejnych latach wynika, że zachodzące zmiany w składzie i pokryciu gatunków nie spowodowały zmniejszenia różnic między zbiorowiskami w porównywanych miejscach. Pierwsza oś jest silnie dodatnio skorelowana z pokryciem gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* i gatunków o strategiach konkurencyjnej i pośredniej, oraz ujemnie skorelowana z pokryciem gatunków z klasy *Festu-*

co-Brometea, gatunków znoszących stres (S), znoszących stres-ruderalnych (S-R) i konkurentów-ruderalnych (C-R), a także z liczbą krzewów, gatunków leśnych i gatunków nitrofilnych i ruderalnych (tab. 2). Korelacje te wskazują, że

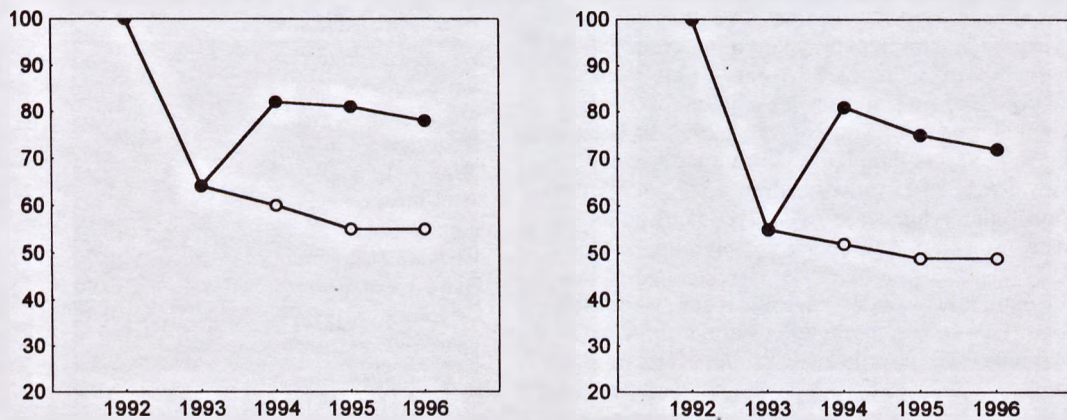
Tabela 2. Korelacje między osiami DCA i niektórymi zmiennymi
Table 2. Interset correlations of some characteristics with DCA axes

Zmienne Characteristics	Oś I Axis I	Oś II Axis II
Liczba gatunków Number of species		
Wszystkie gatunki All species	-0,47	0,55
Krzewy Shrubs	-0,58	-0,51
<i>Festuco-Brometea</i>	0,04	0,34
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	0,31	0,11
<i>Rudero-Secalietae</i>	-0,51	0,54
Gatunki leśne Woodland species	-0,71	0,25
Pokrycie gatunków (%) Cover of species (%)		
Warstwa krzewów Shrub layer	0,06	0,32
Warstwa runa Field layer	0,45	-0,27
<i>Festuco-Brometea</i>	-0,55	0,27
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	0,74	-0,31
<i>Rudero-Secalietae</i>	-0,40	0,49
Gatunki leśne Woodland species	-0,42	-0,34
Typ ekologicznej strategii Ecological strategy type		
Znoszące stres Stress-tolerators	-0,61	0,23
Znoszące stres – ruderalne Stress-tolerators ruderals	-0,52	0,09
Ruderalne Ruderals	-0,45	0,29
Konkurenci – ruderalne Competitive-ruderals	-0,50	0,62
Konkurenci Competitors	0,66	-0,36
Znoszące stres – konkurenci Stress-tolerant competitors	0,29	-0,72
Strategia pośrednia Intermediate strategists	0,66	-0,05
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values		
Światło Light	0,42	-0,12
Wilgotność Moisture	0,20	-0,01
Kwasowość Reaction	-0,32	-0,09
Azot Nitrogen	-0,22	0,12

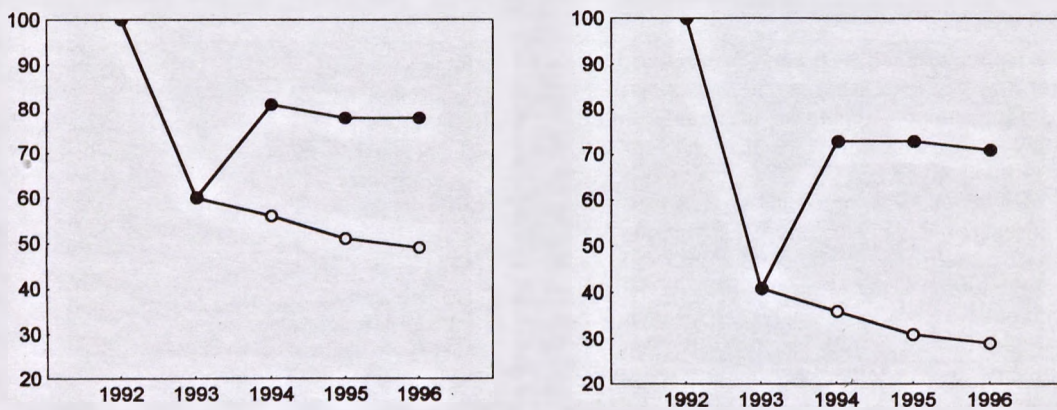
Stara murawa (Old grassland)



Murawa w miejscu luk leśnych (Grassland in former open wood)



Murawa w miejscu lasu (Grassland in former closed wood)

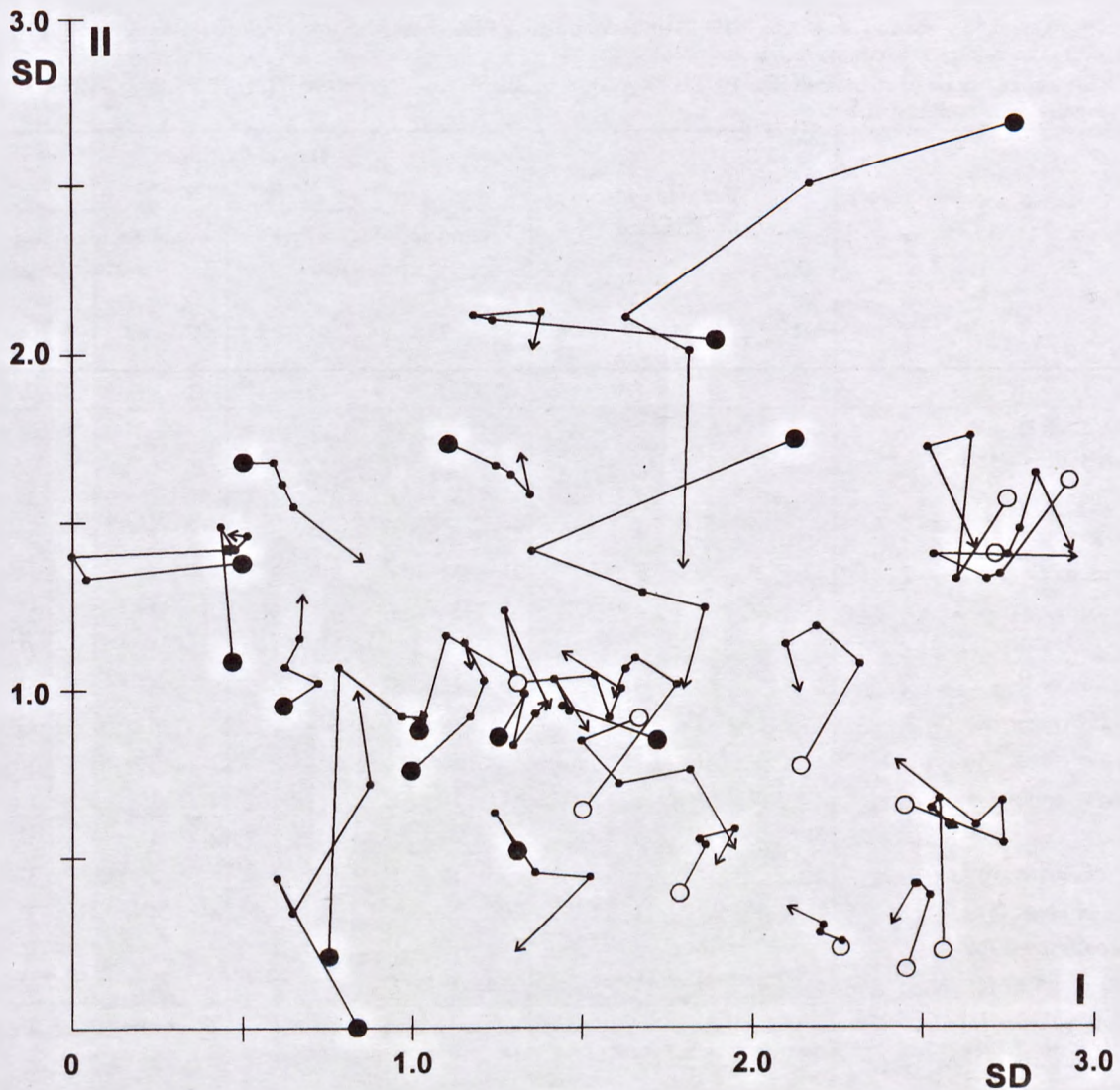


Ryc. 4. Średnie procentowe podobieństwo florystyczne (A) i średnie procentowe podobieństwo w pokryciu gatunków (B) poletek w porównaniu z pierwszym rokiem badań (1) i w porównaniu z poprzednim rokiem (2).

Fig. 4. Mean percentage floristic similarity (A) and mean percentage similarity in species cover (B) of the plots with reference to the first year of the study (1) and with reference to the preceding year (2).



Ryc. 5. Odtworzona murawa w 1993 i w 1996 roku.
Fig. 5. Restored grassland in 1993 and 1996.



Ryc. 6. Uporządkowanie poletek zlokalizowanych w miejscach poprzednio luk leśnych (białe kółka) i zwartego lasu (czarne kółka) wzdłuż I i II osi DCA na podstawie pokrycia gatunków w latach 1992–1996. Linie łączą pozycje tych samych poletek w kolejnych latach. Kółka oznaczają ich pozycję w 1992, a strzałki w 1996 roku.

Fig. 6. Ordination of plots in former wood gaps (open circles) and in former closed wood (filled circles) along the first two DCA axes on the basis of species cover during 1992–1996. Position in 1992 indicated by circle, lines connect positions in subsequent years.

ze zbiorowiskami powstałymi w porównywanych miejscach związane były gatunki o innych formach wzrostu, typach ekologicznej strategii i preferencjach siedliskowych. W murawie w miejscu zwartego lasu występują liczniej gatunki drzewiaste oraz dużo więcej gatunków leśnych, ruderalnych i nitrofilnych niż w murawie w miejscu luk leśnych, gdzie z kolei większą rolę odgrywają gatunki łąkowe (tab. 3). Druga oś DCA ($\lambda_2 = 0,19$, długość gradientu 2,86) jest najsilniej dodatnio skorelowana z liczbą gatunków nitrofilnych i ruderalnych, liczbą krzewów i pokryciem konkurentów-ruderalnych (C-R), a ujemnie z pokryciem znoszących stres-konkurentów (S-C). Porównanie długości

i kierunku linii łączących pozycje tych samych poletek w kolejnych latach wykazuje, że tylko na kilku z nich, w miejscu poprzednio zwartego lasu, roślinność zmieniła się bardzo wyraźnie, w różnych kierunkach, wzdłuż tego gradientu.

Ponieważ największe różnice w składzie florystycznym i pokryciu gatunków regenerowanych muraw stwierdzono w latach 1992, 1993 i 1996, tylko dane z tych lat wzięto pod uwagę w bardziej szczegółowych porównaniach. Zmiany w pokryciu gatunków w czasie w porównywanych miejscach ilustrują rezultaty częściowej kanonicznej analizy zgodności (CCA, ryc. 7). Permutacyjny test Monte Carlo

Tabela 3. Skład gatunkowy zbiorowisk w latach 1992–1996. Wartości w kolumnach oznaczają stałość (1: 1 – 20%, 2: 21 – 40%, 3: 41 – 60% itd.) oraz najniższą i najwyższą ilościowość.

Table 3. Floristic composition of communities in 1992–1996. Values in columns mean constancy (1: 1 – 20%, 2: 21 – 40%, 3: 41 – 60% etc.) and range of species abundance.

Rok Year	Stara murawa Old grassland					Odtworzona murawa Restored grassland									
						w miejscu luk leśnych in open wood					w miejscu zwartego lasu in closed wood				
	92	93	94	95	96	92	93	94	95	96	92	93	94	95	96
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
DRZEWA I KRZEWY TREES AND SHRUBS															
<i>Crataegus species</i> (b)	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	4 ⁺
<i>Crataegus species</i> (c)	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺
<i>Quercus robur</i> (b)	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	.	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺
<i>Quercus robur</i> (c)	4 ⁺	4 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	2 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺
<i>Rosa species</i> (b)	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺
<i>Rosa species</i> (c)	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺
<i>Rhamnus catharticus</i> (b)	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Rhamnus catharticus</i> (c)	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	4 ⁺
<i>Juniperus communis</i> (b)	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Juniperus communis</i> (c)	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Frangula alnus</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
<i>Frangula alnus</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
<i>Quercus petraea</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Quercus petraea</i> (c)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺
<i>Berberis vulgaris</i> (c)	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	2 ⁺
<i>Cornus sanguinea</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	.	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Cornus sanguinea</i> (c)	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	5 ⁺
<i>Prunus spinosa</i> (b)	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺
<i>Prunus spinosa</i> (c)	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Rubus hirtus</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Rubus hirtus</i> (c)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺
<i>Sambucus racemosa</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Sambucus racemosa</i> (c)	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
<i>Sorbus aucuparia</i> (b)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Sorbus aucuparia</i> (c)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Prunus serotina</i> (c)	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Euonymus europaeus</i> (c)	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺
<i>Tilia cordata</i> (c)	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺
ROŚLINY ZIELNE – HERBS FESTUCO-BROMETEA:															
<i>Euphorbia cyparissias</i>	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺
<i>Gallium mollugo</i>	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺

Tabela 3 cd.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Hypericum perforatum</i>	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	3 ⁺¹	4 ⁺¹	3 ⁺	4 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺²	5 ⁺¹	4 ⁺	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺³
<i>Poa compressa</i>	2 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	3 ⁺¹	3 ⁺¹	5 ⁺¹	4 ⁺²	4 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺³
<i>Helianthemum nummul. ssp. obs.</i>	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	3 ⁺¹	5 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺¹	5 ⁺¹	1 ⁺	2 ⁺²	4 ⁺	4 ⁺	5 ⁺¹
<i>Sanguisorba minor</i>	5 ⁺	5 ⁺¹	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	4 ⁺¹	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	1 ⁺	3 ⁺¹	3 ⁺¹	4 ⁺¹	5 ⁺¹
<i>Festuca rupicola</i>	5 ³⁻⁵	5 ³⁻⁵	5 ³⁻⁵	5 ³⁻⁴	5 ³⁻⁴	1 ⁺	1 ⁺²	1 ⁺²	1 ⁺¹	1 ⁺
<i>Potentilla cinerea</i>	5 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺	5 ⁺¹	2 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	4 ⁺
<i>Veronica spicata</i>	2 ⁺	4 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	2 ⁺	3 ⁺¹	4 ⁺¹	3 ⁺¹	3 ⁺¹	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Koeleria macrantha</i>	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	.	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
<i>Medicago lupulina</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	4 ⁻²	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Carex caryophyllea</i>	3 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Lotus corniculatus</i>	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	.	.	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Dianthus carthusianorum</i>	5 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺	5 ⁺	3 ⁺	3 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺	4 ⁺¹	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Coronilla varia</i>	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺¹	2 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺¹	4 ⁺¹	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Agrimonia eupatoria</i>	2 ⁺	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Asperula cynanchica</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Carlina acaulis</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Centaurea rhenana</i>	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺
<i>Ranunculus bulbosus</i>	.	.	1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	.
<i>Pulsatilla pratensis</i>	.	1 ⁺	2 ⁺	.	1 ⁺
<i>Acinos arvensis</i>	.	1 ⁺	.	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Anthyllis vulneraria</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
<i>Linum catharticum</i>	1 ⁺	2 ⁺	.	1 ⁺	.	1 ⁺	2 ⁺
<i>Stachys recta</i>	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
MOLINIO-ARRHENATHEREATA:															
<i>Festuca rubra</i>	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺¹	5 ¹⁻⁴	5 ²⁻⁵	5 ²⁻⁵	5 ²⁻⁴	5 ²⁻⁴	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺⁴	5 ⁺⁴	5 ⁺⁴
<i>Arrhenatherum elatius</i>	5 ¹⁻⁴	5 ¹⁻⁴	5 ¹⁻⁴	5 ²⁻⁵	5 ²⁻⁴	5 ⁺³	5 ⁺⁴	5 ¹⁻⁵	5 ¹⁻⁶	5 ¹⁻⁴	3 ⁺²	3 ⁺²	3 ⁺²	3 ⁺³	4 ¹⁻⁴
<i>Veronica chamaedrys</i>	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	5 ⁺¹	4 ⁺	3 ⁺¹	3 ⁺²	3 ⁺¹	3 ⁺²	4 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺²
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	4 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺¹	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	4 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	4 ⁺¹	5 ⁺¹
<i>Phleum phleoides</i>	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺⁴	5 ⁺²	1 ⁺	1 ⁺¹	2 ⁺	2 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Dactylis glomerata</i>	4 ⁺¹	4 ⁺¹	2 ⁺¹	3 ⁺¹	3 ⁺¹	4 ⁺¹	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺¹	5 ⁺¹	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Briza media</i>	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	4 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Achillea millefolium</i>	4 ⁺	4 ⁺	.	.	2 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	4 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺
<i>Plantago lanceolata</i>	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Galium boreale</i>	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺³
<i>Heracleum sphondylium</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Taraxacum officinale</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	2 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	2 ⁺
<i>Avenula pubescens</i>	.	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Phleum pratense</i>	.	.	.	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Deschampsia caespitosa</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	2 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.
<i>Centaurea jacea</i>	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺

Tabela 3 cd.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Crepis biennis</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺
<i>Holcus lanatus</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Pimpinella major</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.
<i>Cerastium fontanum</i> ssp. <i>triv.</i>	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.
<i>Knautia arvensis</i>	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
SEDO-SCLERANTHETEA:															
<i>Sedum acre</i>	4 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	3 ⁺
<i>Trifolium arvense</i>	1 ⁺	4 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	.	.	3 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	.	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	.
<i>Trifolium campestre</i>	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺¹	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Thymus serpyllum</i>	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Cerastium arvense</i>	4 ⁺	4 ⁺	.	.	.	3 ⁺
<i>Festuca ovina</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ⁺¹
<i>Rumex acetosella</i>	1 ⁺	2 ⁺¹	1 ⁺¹	1 ⁺	1 ⁺
NARDO-CALLUNETEA:															
<i>Trifolium aureum</i>	1 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺	3 ⁺	.	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺	1 ⁺	.	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Hieracium pilosella</i>	2 ⁺	2 ⁺¹	4 ⁺¹	3 ⁺¹	3 ⁺¹	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	.	.	.	1 ⁺	.
<i>Viola canina</i>	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Calluna vulgaris</i>	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Luzula multiflora</i>	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
RUDERO-SECALIETEA:															
<i>Carex hirta</i>	3 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺
<i>Vicia hirsuta</i>	1 ⁺	5 ⁺	5 ⁺	5 ⁺¹	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	3 ⁺	.	.	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	.
<i>Conyza canadensis</i>	.	.	.	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺¹	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺	2 ⁺
<i>Fragaria vesca</i>	3 ⁺¹	3 ⁺¹	3 ⁺¹	3 ⁺¹	3 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺¹
<i>Echium vulgare</i>	.	.	1 ⁺	.	.	2 ⁺	3 ⁺²	3 ⁺¹	3 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	3 ⁺¹	3 ⁺	3 ⁺	3 ⁺
<i>Galeopsis tetrahit</i> + <i>bifida</i>	.	.	.	1 ⁺	.	3 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	2 ⁺	3 ⁺	2 ⁺
<i>Vicia tetrasperma</i>	.	.	.	2 ⁺¹	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺¹	2 ⁺¹	1 ⁺¹	1 ⁺
<i>Cirsium arvense</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Cirsium vulgare</i>	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Verbascum densiflorum</i>	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	2 ⁺	2 ⁺
<i>Sonchus arvensis</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Galium aparine</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Convolvulus arvensis</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Silene alba</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
QUERCO-FAGETEA:															
<i>Peucedanum cervaria</i>	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺⁴	5 ⁺²	5 ⁺¹	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²
<i>Clinopodium vulgare</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺¹	2 ⁺¹	2 ¹	2 ¹	4 ⁺	4 ⁺¹	4 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²
<i>Viola reichenbachiana</i>	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	4 ⁺¹	5 ⁺²	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹
<i>Geranium robertianum</i>	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺¹	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	4 ⁺¹	4 ⁺¹	5 ⁺¹	4 ⁺	4 ⁺
<i>Viola hirta</i>	3 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹
<i>Polygonatum odoratum</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺

Tabela 3 cd.

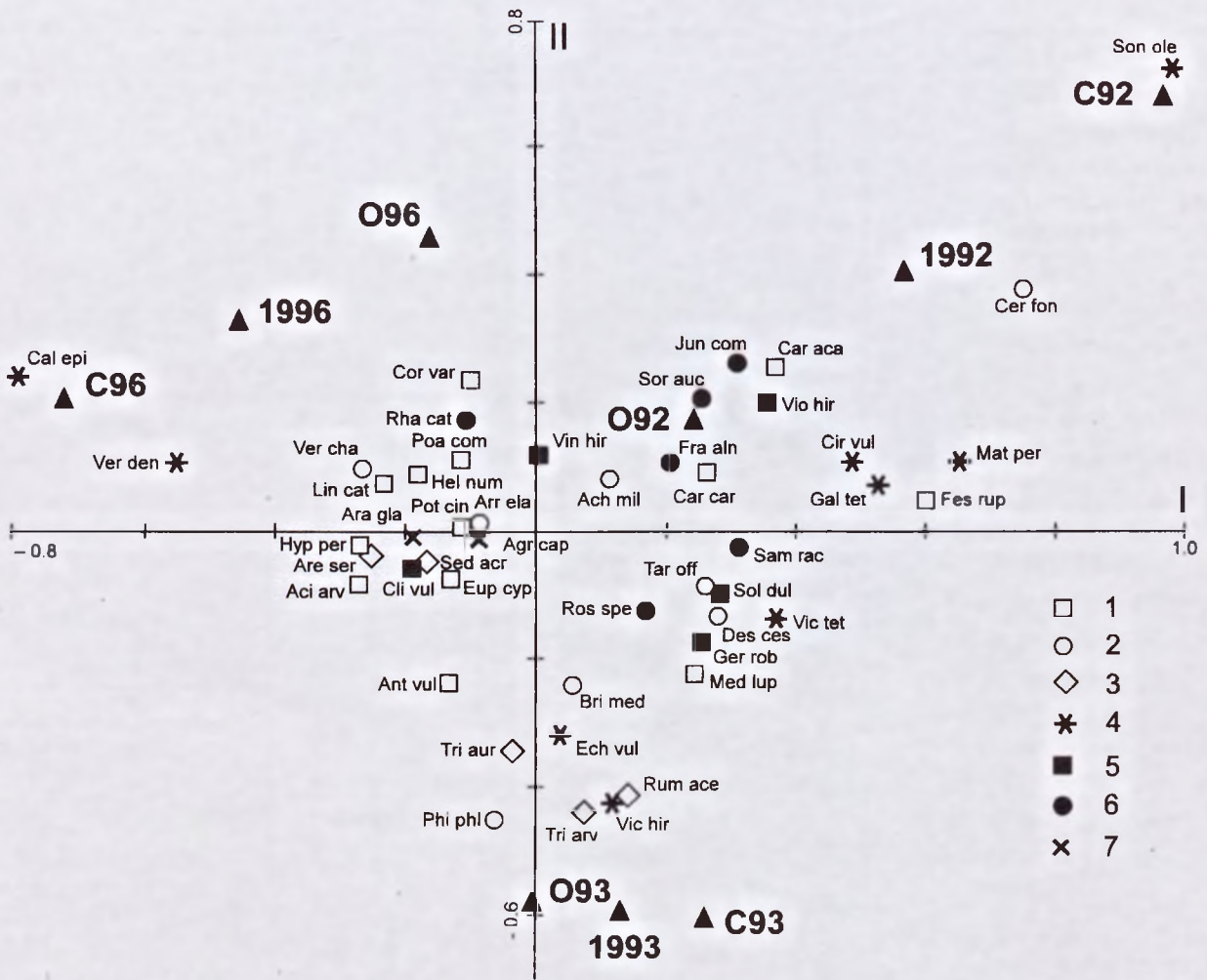
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Digitalis grandiflora</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Campanula persicifolia</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Lamiaeum galeobdolon</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
INNE GATUNKI LEŚNE OTHER WOODLAND SPECIES:															
<i>Veronica officinalis</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	.	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Mycelis muralis</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Solanum dulcamara</i>	2 ⁺¹	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	4 ⁺	4 ⁺	4 ⁺
<i>Viola riviniana</i>	1 ⁺	1 ²	1 ²	1 ¹	1 ¹
<i>Hieracium murorum</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Senecio nemorensis</i> ssp. <i>nemo.</i>	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
INNE OTHERS:															
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺¹	5 ⁺²	5 ¹⁻²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺	5 ⁺¹	5 ⁺¹	4 ⁺¹	4 ⁺¹
<i>Agrostis capillaris</i>	1 ⁺	4 ⁺¹	3 ⁺	4 ⁺¹	4 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ¹⁻⁴	5 ¹⁻⁴	3 ⁺¹	5 ⁺³	5 ⁺³	4 ⁺³	5 ⁺³
<i>Galium verum</i>	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺³	5 ⁺³	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	5 ⁺²	2 ⁺¹	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	2 ⁺
<i>Cruciata glabra</i>	2 ⁺¹	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺²	2 ⁺²	2 ⁺²	2 ⁺²	3 ⁺²	3 ⁺¹	3 ⁺²	3 ⁺²	3 ⁺²	3 ⁺³
<i>Fragaria viridis</i>	1 ¹	1 ¹	1 ²	2 ⁺²	2 ⁺²	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺¹
<i>Cuscuta epithymum</i>	4 ⁺	4 ⁺	.	.	.	3 ⁺	1 ⁺	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺	.
<i>Arabis glabra</i>	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	3 ⁺
<i>Thymus pulegioides</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	.	.	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺	1 ⁺
<i>Chamaecytisus ratisbonensis</i>	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	2 ⁺	1 ⁺
<i>Trifolium medium</i>	1 ⁺	1 ⁺	.	1 ⁺	1 ⁺	2 ⁺	1 ⁺

Gatunki z pierwszym stopniem stałości występujące najwyżej przez cztery lata w tym samym miejscu (Species with constancy 1, occurring in less than five years in the same site):

Stara murawa (Old grassland). Drzewa i krzewy (Trees and shrubs): *Pinus nigra* (c) 92:1, 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *Quercus rubra* (c) 96:1. *Festuco-Brometea*: *Seseli annuum* 94:1; *Artemisia campestris* 95:1, 96:1. *Molinio-Arrhenatheretea*: *Lolium perenne* 92:1, 93:1; *Selinum carvifolia* 93:1, 94:1. *Quercu-Fagetea*: *Geranium sanguineum* 92:1, 93:1. Inne (Others): *Carex echinata* 96:1.

Murawa odtworzona w miejscu luk leśnych (Grassland restored in open wood). Drzewa i krzewy (Trees and shrubs): *Fraxinus excelsior* (b) 94:1, 95:1, 96:1; *F. excelsior* (c) 92:1, 93:1; *Prunus avium* (c) 92:1, 93:1, 94:1; *Carpinus betulus* (c) 92:1, 95:1; *Rubus idaeus* (c) 92:1, 96:1; *Corylus avellana* (c) 96:1. *Festuco-Brometea*: *Polygala comosa* 93:1, 95:1, 96:1. *Molinio-Arrhenatheretea*: *Leontodon autumnalis* 92:1, 93:1, 94:1; *Senecio jacobea* 96:1; *Festuca pratensis* 95:1, 96:1; *Rumex acetosa* 94:1; *Leucanthemum vulgare* 92:1, 93:1; *Genista tinctoria* 92:1. *Sedo-Scleranthetea*: *Myosotis stricta* 93:1, 94:1, 95:1, 96:1. *Nardo-Callunetea*: *Polygala vulgaris* 94:1, 96:1; *Danthonia decumbens* 93:1, 95:1, 96:1; *Luzula campestris* 95:1. *Rudero-Secalietea*: *Sonchus oleraceus* 94:1, 95:1; *Senecio vulgaris* 92:1, 93:1, 94:1; *Plantago major* 93:1, 94:1; *Bilderdykia convolvulus* 92:1. *Quercu-Fagetea*: *Geum urbanum* 92:1, 95:1, 96:1; *Potentilla alba* 93:1, 94:1, 95:1, 96:1. Inne (Others): *Solidago virgaurea* 96:1; *Hypochoeris radicata* 93:1, 94:1; *Asplenium trichomanes* 96:1; *Astragalus glycyphyllos* 92:1; *Epipactis* sp. 92:1; *Vicia sepium* 95:1; *Carex muricata* 96:1.

Murawa odtworzona w miejscu zwartego lasu (Grassland restored in closed wood). Drzewa i krzewy (Trees and shrubs): *Fraxinus excelsior* (b) 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *F. excelsior* (c) 92:1; *Prunus avium* (c) 92:1, 96:1; *Carpinus betulus* (c) 92:1, 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *Rubus idaeus* (c) 94:1, 95:1, 96:1; *Betula pendula* (c) 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *Pinus sylvestris* (c) 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *Pyrus communis* (b) 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *P. communis* (c) 92:1; *Malus sylvestris* (b) 96:1; *M. sylvestris* 94:1, 95:1, 96:1; *Quercus rubra* (c) 96:1; *Fagus sylvatica* (c) 92:1; *Corylus avellana* (c) 95:1; *Sambucus nigra* (c) 96:1. *Festuco-Brometea*: *Brachypodium pinnatum* 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *Origanum vulgare* 92:1; *Plantago media* 95:1. *Molinio-Arrhenatheretea*: *Leontodon autumnalis* 93:1; *Senecio jacobea* 93:1, 95:1; *Festuca pratensis* 95:1, 96:1; *Rumex acetosa* 92:1, 96:1; *Trifolium repens* 93:1, 94:1; *T. pratense* 94:1, 95:1; *Leontodon hispidus* 92:1; *Ranunculus acris* 96:1. *Sedo-Scleranthetea*: *Silene otites* 92:1, 93:1, 94:1, 95:1; *Jasione montana* 93:1; *Myosotis stricta* 95:1, 96:1. *Nardo-Callunetea*: *Polygala vulgaris* 96:1. *Rudero-Secalietea*: *Matricaria perforata* 92:1, 93:1, 95:1; *Senecio vulgaris* 92:1, 93:1; *Calamagrostis epigejos* 94:1, 95:1, 96:1+1; *Plantago major* 92:1, 93:1; *Bilderdykia convolvulus* 93:1, 96:1; *Viola arvensis* 93:1, 95:1; *Bidens* sp. 92:1; *Torilis japonica* 92:1; *Stellaria media* 92:1; *Papaver rhoeas* 93:1. *Quercu-Fagetea*: *Geum urbanum* 95:1, 96:1; *Epilobium montanum* 93:1; *Melica nutans* 95:1, 96:1. Inne (Others): *Hypochoeris radicata* 92:1, 93:1, 94:1, 95:1; *Lithospermum officinale* 93:1, 94:1, 95:1, 96:1; *Calamagrostis arundinacea* 93:1, 94:1, 96:1; *Triticum aestivum* 92:1; *Asplenium viride* 93:1.



Ryc. 7. Diagram dla gatunków w odtworzonej murawie i środków ciężkości dla lat i kombinacji miejsc i lat po wyeliminowaniu zmienności między poletkami. Przedstawia on dwie pierwsze osie częściowej CCA ($\lambda_1 = 0,09$, $\lambda_2 = 0,03$), które ilustrują odpowiednio 12% i 77% zmienności danych dla gatunków i dopasowanych danych dla gatunków. Uwzględniono gatunki, dla których dwie pierwsze osie wyjaśniają przynajmniej 4% zmienności w ich pokryciu. Symbole oznaczają różne grupy gatunków: 1 – charakterystyczne dla klasy *Festuco-Brometea*, 2 – charakterystyczne dla klasy *Molinio-Arrhenatheretea*, 3 – gatunki napiaskowych muraw i wrzosowisk, 4 – gatunki ruderalne i nitrofilne, 5 – gatunki leśne, 6 – drzewa i krzewy, 7 – inne. Skrótów nazw gatunków utworzono od trzech pierwszych liter nazw rodzajów i gatunków.

Fig. 7. Biplot of species and centroids of years and site by year combinations with plots as covariables on the first two CCA axes ($\lambda_1 = 0.09$, $\lambda_2 = 0.03$) for the plots on the restored grassland. The diagram accounts for 12% and 77% of the variance of species data and fitted species data, respectively. Species which fit at least 4% of the explained variance are shown. Symbols represent different species groups: 1 – class *Festuco-Brometea*, 2 – class *Molinio-Arrhenatheretea*, 3 – sandy grassland and heathland species, 4 – ruderal and nitrophilous species, 5 – woodland species, 6 – trees and shrubs, 7 – other species. Species abbreviations are based on the three letters of the genus and species.

wykazał, że były to zmiany statystycznie istotne ($P < 0,01$). Pierwsza oś porządkuje gatunki w zależności od ich pokrycia w badanych latach. Z analizy położenia gatunków wzdłuż tej osi wynika, że niewiele było gatunków, których względna częstość lub obfitość była największa w pierwszym roku sukcesji (np. *Sonchus oleraceus* i *Cerastium fontanum* ssp. *triviale*) oraz w piątym roku obserwacji (np. *Calamagrostis epigejos* i *Verbascum densiflorum*). Gatunki te

zajmują skrajne pozycje wzdłuż pierwszej osi CCA, w sąsiedztwie środków ciężkości dla 1992 i 1996 roku. Jedną ze skrajnych pozycji wzdłuż drugiej osi CCA zajmują gatunki występujące względnie najobficiej w 1993 roku (np. *Trifolium arvense*, *T. aureum* i *Vicia hirsuta*). Ta oś oddziela gatunki występujące najliczniej w 1993 roku od gatunków, które występowały najobficiej w latach 1992 i 1996. Analiza rozmieszczenia gatunków w przestrzeni

utworzonej przez dwie porównywane osie wykazuje, że wyraźnie więcej gatunków występowało częściej w nieco dłuższych okresach czasu – w latach 1992–1993 (np. gatunki ruderalne i nitrofilne: *Galeopsis tetrahit* + *bifida*, *Cirsium vulgare*, *Vicia tetrasperma*, *Echium vulgare*, *Sambucus racemosa*) lub w latach 1993–1996 (np. gatunki murawowe: *Anthyllis vulneraria*, *Linum catharticum*, *Acinos arvensis*, *Hypericum perforatum*, *Helianthemum nummularium* ssp. *obscurum*).

Ogólne prawidłowości wynikające ze zmian roślinności w czasie przedstawia tabela 4. Największa liczba krzewów i największe ich pokrycie po pięciu latach sukcesji było w miejscu poprzednio zwarteo lasu. W tym czasie w regenerowanych murawach wzrosła istotnie liczba gatunków murawowych z klasy *Festuco-Brometea* i była już podobna jak w starej murawie, jednak pokrycie tych gatunków było istotnie niższe niż w starej murawie. W badanym okresie pokrycie gatunków murawowych było najsilniej skorelowane z pokryciem gatunków o strategiach C-R, S-R i S (współczynniki korelacji Spearmana odpowiednio, $r = 0,71$, $r = 0,61$, $r = 0,61$, $P < 0,001$). Nie było istotnych różnic między trzema porównywanymi miejscami w liczbie gatunków łąkowych z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*, ich pokrycie było jednak istotnie większe w miejscu poprzednich luk leśnych niż w miejscu zwarteo lasu i w starej murawie. Z pokryciem tej grupy najsilniej skorelowane było pokrycie gatunków o strategiach C, C-S-R i S-C (odpowiednio, $r = 0,87$, $r = 0,79$, $r = 0,50$, $P < 0,001$). Istotnie więcej gatunków leśnych rosło w miejscu poprzednio zwarteo lasu, ale ich pokrycie było podobne jak w innych miejscach. Z tą grupą skorelowane było najsilniej pokrycie gatunków o strategii S-C ($r = 0,44$, $P < 0,001$). W nowej murawie było istotnie więcej gatunków ruderalnych i nitrofilnych niż w starej murawie i miały tu one większe pokrycie – największe w miejscu zwarteo lasu. Z pokryciem tych gatunków skorelowane było pokrycie gatunków o strategiach R i C-R (odpowiednio, $r = 0,63$, $r = 0,55$, $P < 0,001$).

W ciągu pięciu lat w murawie w miejscu luk leśnych nie zmieniły się wartości ekologicznych wskaźników, podczas gdy w miejscu zwarteo lasu istotnie wzrosła wartość wskaźnika świetlnego i zmalały wartości wskaźników wilgotności i zasobności w azot. Wartości wszystkich wskaźników w obu tych miejscach były istotnie różne w porównaniu ze starą murawą.

DYSKUSJA I WNIOSKI

Badania wykazały, że skład gatunkowy regenerowanej murawy i tempo sukcesji były istotnie zależne od warunków początkowych i wcześniejszej obecności gatunków murawowych i łąkowych w regenerowanych miejscach lub w ich najbliższym sąsiedztwie. Im większe było zwarcie drzew w zarośniętej murawie, tym silniejsze zmiany w składzie i bogactwie gatunkowym zbiorowisk nastąpiły po ich wycięciu. Tak jak w przypadku innych podobnych eksperymentów (Rosén 1988, Zobel i in. 1996), w drugim roku po wycięciu gwałtownie wzrosła na poletkach liczba

gatunków i bardzo zmienił się skład zbiorowisk. Jednak już w następnych trzech latach średnia liczba gatunków na poletkach i tempo zamiany gatunków były stałe w porównywanych miejscach. Najbogatsze w gatunki było zbiorowisko powstałe w miejscu poprzednio zwarteo lasu. Mimo silnych zmian warunków świetlnych i znacznego wzrostu pokrycia gatunków murawowych i łąkowych, utrzymały się tu wszystkie gatunki leśne, które w okresie ostatnich 35 lat rozprzestrzeniły się we wtórnym lesie, w tym: *Viola hirta*, *V. reichenbachiana*, *V. riviniana*, *Lamiasrum galeobdolon*, *Solanum dulcamara*, *Geranium robertianum*. Po wycięciu lasu gwałtownie wzrosła liczba i pokrycie gatunków ruderalnych i nitrofilnych, obecnych wcześniej we wtórnym lesie lub w lukach leśnych, takich jak: *Conyza canadensis*, *Fragaria vesca*, *Echium vulgare*, *Galeopsis bifida*, *G. tetrahit*, *Cirsium arvense*, *Vicia tetrasperma*.

Gibson i Brown (1991a, b) stwierdzili, że początkowa kolonizacja przez gatunki murawowe nowych miejsc na porzuconych polach jest raczej procesem stochastycznym, który ma niewielki związek z cechami historii życia tych gatunków. Dopiero późniejsze rozprzestrzenianie gatunków w powstającej murawie jest funkcją ich historii życia, czasu i przeprowadzonych zabiegów. W naszym przypadku odsonięte miejsca kolonizowały przede wszystkim gatunki rosnące w ich bezpośrednim sąsiedztwie – w dawnych lukach leśnych. Wyniki krokowej regresji wielokrotnej sugerują, że sposób rozprzestrzeniania gatunków oraz ich wzrost wegetatywny miały istotny wpływ na tempo kolonizacji. Dotyczyło to przede wszystkim różnych grup gatunków rozsiewanych przez wiatr. W ciągu pięciu lat w obu porównywanych miejscach istotnie wzrosło pokrycie gatunków wieloletnich, rozmnażających się wegetatywnie i tworzących kępy, a zmalało pokrycie gatunków jednorocznych i dwuletних (Dzwonko i Loster 1998).

Już w trzecim roku po wycięciu lasu liczba gatunków murawowych w regenerowanych miejscach była podobna jak w starej murawie. Tylko kilku gatunków występujących w starej murawie nie stwierdzono w nowych miejscach (np. *Pulsatilla pratensis*, *Artemisia campestris*). Mimo podobieństwa w liczbie gatunków murawowych, różnice w składzie i pokryciu gatunków były jednak na tyle znaczne, że wartości wszystkich wskaźników ekologicznych w nowych miejscach istotnie różniły się w porównaniu ze starą murawą. Numeryczna klasyfikacja wszystkich poletek po pięciu latach sukcesji wykazała, że zbiorowiska powstałe w miejscu zwarteo lasu i luk leśnych wyraźnie różniły się od siebie i od starej murawy w pokryciu gatunków warstwy runa. Potwierdza to obserwacje Gibsona i Brown (1991a) oraz Zobela i in. (1996), że formowanie zbiorowisk podobnych do starych muraw następuje bardzo wolno. Zmiany obserwowane na wyciętej powierzchni prowadzą do murawy kserotermicznej, jednak szybko wzrastające pokrycie warstwy krzewów rozwijających się z odrośli korzeniowych może już wkrótce zahamować ten proces.

Po pięciu latach sukcesji, w miejscu poprzednio zwarteo lasu największe pokrycie miały gatunki o strategiach C-S-R, S i C-R (o strategii pośredniej, znoszące stres i konkurencji-ruderalne). W miejscu poprzednich luk leśnych największy udział miały gatunki o strategiach C-S-R, S-C,

Tabela 4. Charakterystyka zbiorowisk. W tabeli podano wartości średnie. P oznacza prawdopodobieństwo różnic między latami wg testu Friedmana i między miejscami w 1996 roku wg testu Kruskala-Wallis. Zacienione i podkreślone wartości dla 1996 roku nie są istotnie różne wg testu Conovera dla $P > 0,05$.
 Table 4. Comparison of vegetation variables between different years within the sites. Values are means. P denotes the probability of difference between years (Friedman two-way test) and between the sites in 1996 (Kruskal-Wallis test). Within a row shaded or underlined values for 1996 are not significantly different at $P > 0,05$, based on Conover test.

Zmienne Characteristics	Stara murawa Old grassland				Odtworzona murawa Restored grassland				Różnice w 1996 Differ- ences in 1996	P			
	1992	w miejscu luk in open wood		P	w miejscu lasu in closed wood		P						
		1993	1996		1993	1996							
Liczba gatunków Number of species	26,6	31,0	27,3	<0,05	29,3	33,5	33,7	<0,01	32,3	40,7	40,5	<0,001	<0,001
Wszystki gatunki All species	2,5	2,5	2,0	NS	4,8	4,7	5,2	NS	8,6	7,9	9,0	<0,05	<0,001
Krzewy Shrubs	23,8	28,1	<u>24,6</u>	<0,05	24,3	28,5	<u>27,8</u>	<0,01	23,7	32,4	<u>30,9</u>	<0,001	<0,05
Rośliny zielne Herbaceous species	9,8	11,1	12,0	<0,05	6,5	9,8	10,3	<0,001	5,9	9,3	10,4	<0,001	NS
<i>Festuco-Brometea</i>	6,1	6,4	4,8	<0,05	7,3	7,1	6,2	NS	4,9	6,5	5,7	NS	NS
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	0,6	1,4	0,5	<0,05	2,2	2,3	<u>1,9</u>	NS	4,0	5,0	<u>3,2</u>	<0,05	<0,001
<i>Rudero-Secalietea</i>	1,6	1,6	<u>2,0</u>	NS	3,1	2,9	<u>3,1</u>	NS	5,4	5,9	6,1	NS	<0,001
Gatunki leśne Woodland species	6,3	6,3	7,8	NS	0,9	2,3	17,7	<0,001	0,7	4,6	18,3	<0,001	NS
Pokrycie gatunków (%) Cover of species (%)	90,6	90,6	93,8	NS	72,5	84,2	<u>86,7</u>	<0,01	49,7	57,7	<u>81,7</u>	<0,001	<0,01
Warstwa krzewów Shrub layer	48,5	54,6	58,8	<0,01	10,8	16,9	21,8	<0,001	10,1	25,8	38,1	<0,001	<0,001
Warstwa runa Field layer	29,4	30,9	<u>37,8</u>	<0,05	33,7	57,4	56,3	<0,001	13,1	22,0	<u>28,9</u>	<0,001	<0,001
<i>Festuco-Brometea</i>													
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>													

<i>Rudero-Secalietaea</i>	0,6	1,4	0,5	<0,05	2,5	4,8	2,3	NS	5,6	7,9	4,8	<0,01	<0,001
Gatunki leśne Woodland species	8,4	10,9	16,8	<0,05	12,6	10,3	17,8	NS	10,9	15,7	17,1	<0,05	NS
Typ ekologicznej strategii Ecological strategy type													
Znoszące stres Stress-tolerators	42,3	45,3	43,6	NS	6,3	10,1	12,8	<0,01	9,7	18,2	20,5	<0,001	<0,001
Znoszące stres – ruderalne Stress-tolerant ruderals	2,8	4,8	2,3	<0,05	2,7	3,0	4,9	<0,05	5,1	7,9	12,3	<0,01	<0,001
Ruderalne Ruderals	0,4	1,1	0,8	NS	1,8	2,7	0,9	NS	4,9	7,4	1,8	<0,001	<0,05
Konkurenci – ruderalne Competitive – ruderals	4,3	4,8	4,4	NS	3,6	6,9	5,3	<0,05	3,7	13,5	18,1	<0,001	<0,001
Konkurenci Competitors	17,9	19,1	28,6	<0,05	12,5	24,8	24,2	<0,01	2,9	5,1	9,4	<0,05	<0,01
Znoszące stres – konkurenci Stress-tolerant competitors	26,8	31,9	44,6	<0,01	19,8	19,7	26,5	NS	5,9	6,9	12,4	<0,01	<0,001
Strategia pośrednia Intermediate strategists	6,3	8,0	11,6	NS	33,9	57,2	51,6	<0,001	13,4	27,1	32,0	<0,001	<0,001
Wskaźniki wg Ellenberga Ellenberg indicator values													
Światło Light	7,7	7,6	7,5	<0,05	7,1	7,3	7,2	NS	7,0	7,1	7,2	<0,01	<0,001
Wilgotność Moisture	3,6	3,6	3,6	NS	4,3	4,3	4,2	NS	4,3	4,3	4,1	<0,001	<0,001
Kwasowość Reaction	7,2	7,1	7,1	<0,05	6,6	6,5	6,7	NS	6,8	6,6	6,8	NS	<0,01
Azot Nitrogen	3,1	3,0	3,3	<0,01	3,8	3,8	3,7	NS	4,3	4,0	3,7	<0,01	<0,05

i C (o strategii pośredniej, znoszący stres-konkurenci, oraz typowi konkurenci), podczas gdy w starej murawie dominowały gatunki o strategiach S, S-C i C (znoszące stres, znoszące stres-konkurenci i typowi konkurenci). Taki rozkład dominujących typów strategii jest zgodny z ogólnym wzorcem uporządkowania zbiorowisk i kierunkiem sukcesji od zbiorowisk silnie zaburzonych do bardziej ustabilizowanych (Grime 1979). Według klasyfikacji Yodzis'a (1978), opartej na modelach konkurencji o przestrzeń osiadłych organizmów, stara murawa może być uznana za zbiorowisko kontrolowane przez dominantów, murawa w miejscu zwartego lasu jest ciągle jeszcze zbiorowiskiem kontrolowanym przez założycieli, a murawa w miejscu luk leśnych jest zbiorowiskiem o cechach pośrednich.

W ciągu pięciu lat stara murawa również wyraźnie zmieniła się, mimo że nie było tu żadnych zabiegów, a tempo wymiany gatunków było dużo wolniejsze niż w regenerowanej murawie. Zmieniły się wartości wskaźników dla światła, kwasowości i zasobności w azot, wzrosło istotnie pokrycie gatunków o strategiach C i S-C (typowych konkurentów i znoszących stres-konkurentów). Były to przede wszystkim gatunki z klas *Festuco-Brometea* i *Molinio-Arrhenatheretea*. Zmiany w starej murawie były przede wszystkim konsekwencją wzrostu pokrycia kilku wysokich traw i bylin (*Arrhenatherum elatius*, *Phleum phleoides*, *Agrostis capillaris*, *Vincetoxicum hirsutinaria*, *Galium verum*). Podobne zmiany w porzuconych murawach nawapiennych były obserwowane przez wielu autorów, a ich rezultatem było z reguły zmniejszenie różnorodności gatunkowej (Willems 1983, Bobbink i Willems 1987, Ward i Jennings 1990, Willems, Peet i Bik 1993, Mitchley i Willems 1995). Gruba ściółka w zwartej, starej murawie bardzo utrudnia kiełkowanie nasion i rozwój siewek gatunków zielnych oraz drzew i krzewów (hamowanie w sensie Connella i Slatyera 1977). Rosło tu mniej krzewów i miały one mniejsze pokrycie niż w sąsiadującej, regenerowanej murawie, a sukcesja do lasu była wolniejsza.

W starej murawie wystąpiły wyraźne fluktuacje średniej liczby gatunków na poletkach oraz gatunków ruderalnych odpornych na stres. Można to tłumaczyć dużymi wahaniami warunków klimatycznych. Suma opadów dla trzech miesięcy, od maja do lipca, wahała się od 144 mm w 1992 roku do 244 mm w 1996 roku. Z badań różnych autorów wynika, że wahania opadów i względnej wilgotności powietrza mają silny wpływ na skład gatunkowy, wzrost osobników i biomasę w murawach i na łąkach (van der Maarel 1981, Silvertown i in. 1994, Stampfli 1995, Rosén 1995, Herben i in. 1995). Bogate w gatunki zbiorowiska muraw nawapiennych są wrażliwe na zmiany warunków siedliskowych oraz rodzaj i intensywność użytkowania. Tworzą je gatunki o bardzo zróżnicowanych cechach historii życia, w szczególności: długości życia, wielkości osobników, wielkości i liczby wytwarzanych nasion, trwałości nasion w glebowym banku, terminu oraz warunków kiełkowania nasion (Verkaar i in. 1983, Olff i in. 1994). Z analizy Thompsona i in. (1996) wynika, że gatunki o tak bardzo zróżnicowanych cechach nie mogą współwystępować bez czasowej i przestrzennej zmienności warunków dla kiełkowania nasion, wzrostu siewek i rozwoju roślin. Duża różno-

rodność gatunkowa muraw jest zatem możliwa dzięki różnym zaburzeniom powodującym powstawanie luk i procesowi wolnego ich zarastania (Grubb 1986, Rusch 1992, Rusch i Fernandez-Palacios 1995). Tym czasowo-przestrzennym zmianom towarzyszy duża mobilność gatunków w małej skali (van der Maarel i Sykes 1993, Sykes i in. 1994, van der Maarel 1996). Samo wycinanie gatunków drzewiastych zarastających murawy, bez dodatkowych zabiegów takich jak koszenie lub wypas, nie wystarczy więc do utrzymania dużych homogennych i bogatych w gatunki fitocenozy murawowych. Okresowe wycinanie drzew, zanim powstaną zwarty las lub zarośla, umożliwi natomiast utrzymanie, w izolowanych siedliskach, czasowo-przestrzennej mozaiki zbiorowisk murawowo-zaroślowych, z udziałem wielu gatunków murawowych i zachowanie znacznej lokalnej różnorodności gatunkowej. Miejsca powstałe po wycięciu drzew są kolonizowane przez gatunki murawowe rosnące w bezpośrednim sąsiedztwie tych miejsc, i w ten sposób możliwa jest rotacja gatunków w skali całego zbiorowiska. Ocena tempa tych procesów i ich wpływu na długotrwałe zachowanie gatunków murawowych i bogactwa gatunkowego zbiorowisk wymaga jednak znacznie dłuższych obserwacji na stałych poletkach.

Podziękowania: Autorzy bardzo dziękują mgr. Stefanowi Gawrońskiemu za pomoc w pracach terenowych, a mgr. Małgorzacie Matyjaszkiewicz za wykonanie rysunków.

PIŚMIENNICTWO

- BAKKER J. P., OLFF H., WILLEMS J.H., ZOBEL M. 1996a. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *J. Veg. Sci.* 7: 147–156.
- BAKKER J.P., POSCHLOD P., STRYKSTRA R.J., BEKKER R.M., THOMPSON K. 1996b. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* 45: 461–490.
- BAKKER J.P., BAKKER E.S., ROSÉN E., VERWEIJ G.L., BEKKER R.M. 1996c. Soil seed bank composition along a gradient from dry alvar grassland to *Juniperus* shrubland. *J. Veg. Sci.* 7: 165–176.
- BOBBINK R., WILLEMS J.H. 1987. Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystems. *Biol. Conserv.* 40: 301–314.
- BOBBINK R., WILLEMS J.H. 1991. Impact of different cutting regimes on the performance of *Brachypodium pinnatum* in Dutch chalk grassland. *Biol. Conserv.* 56: 1–21.
- BOBBINK R., WILLEMS J.H. 1993. Restoration management of abandoned chalk grassland in the Netherlands. *Biodiversity and Conservation* 2: 616–626.
- BORNKAMM R. 1981. Rates of change in vegetation during secondary succession. *Vegetatio* 47: 213–220.
- BRAAK C.J.F. 1988. CANOCO-a FORTRAN program for canonical community ordination by (partial)(detrended)(canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). GLW, Wageningen.
- BRAAK C.J.F., WIERTZ J. 1994. On the statistical analysis of vegetation change: a wetland affected by water extraction and soil acidification. *J. Veg. Sci.* 5: 361–372.
- CONNELL J.H., SLATYER R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119–1144.

- COTTRELL T.R. 1996. Use of Plant Strategy Ordination, DCA and ANOVA to elucidate relationships among habitats of *Salix planifolia* and *Salix monticola*. *J. Veg. Sci.* 7: 237–246.
- DUTOIT T., ALARD D. 1995. Permanent seed bank in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiversity and Conservation* 4: 939–950.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1990. Vegetation differentiation and secondary succession on a limestone hill in southern Poland. *J. Veg. Sci.* 1: 615–622.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1992a. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *J. Biogeogr.* 19: 195–204.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1992b. Zróżnicowanie roślinności i wtórna sukcesja w murawowo-leśnym rezerwacie Skotczanka koło Krakowa (Vegetation differentiation and secondary succession in the Skotczanka grassland-forest reserve near Kraków, southern Poland). *Ochr. Przyr.* 50, cz. I: 33–64.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1996. Wpływ dominujących gatunków drzew i antropogenicznych zaburzeń na wtórną sukcesję i zróżnicowanie roślinności w podmiejskim krajobrazie Krakowa (Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on secondary succession and vegetation differentiation in the suburban landscape of Kraków, southern Poland). *Ochr. Przyr.* 53: 3–17.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *J. Appl. Ecol.* 34: 861–870.
- DZWONKO Z., LOSTER S. 1998. Dynamics of species richness and composition in a limestone grassland restored after tree cutting. *J. Veg. Sci.* 9: 387–394.
- ELLENBERG H. 1988. *Vegetation ecology of central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., VOLKMAR W., WERNER W., PAULIBEN, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.* 18: 3–248.
- ERIKSSON Å., ERIKSSON O., BERGLUND H. 1995. Species abundance patterns of plants in Swedish semi-natural pastures. *Ecography* 18: 310–317.
- GIBSON C.W.D., BROWN V.K. 1991a. The effects of grazing on local colonisation and extinction during early succession. *J. Veg. Sci.* 2: 291–300.
- GIBSON C.W.D., BROWN V.K. 1991b. The nature and rate of development of calcareous grassland in southern Britain. *Biol. Conserv.* 58: 297–316.
- GIBSON C.W.D., WATT T.A., BROWN V.K. 1987. The use of sheep grazing to recreate species-rich grassland from abandoned arable land. *Biol. Conserv.* 42: 165–183.
- GRIME J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- GRIME J.P., HODGSON J.G., HUNT R. 1988. *Comparative Plant Ecology*. Unwin Hyman, London.
- GRUBB J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. W: *Community Ecology*. Red. J. Diamond i T.J. Case. Harper & Row, New York, s. 207–225.
- GUGERLI F. 1993. Samenbank als Grundlage für die Rückführung von Fettwiesen zu extensiv genutzten, artenreichen Wiesen? *Bot. Helv.* 103: 177–191.
- HERBEN T., KRAHULEC F., HADINCOVÁ V., PECHÁČKOVÁ S. 1995. Climatic variability and grassland community composition over 10 years: separating effects on module biomass and number of modules. *Funct. Ecol.* 9: 767–773.
- HILL M.O., GAUCH H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47–58.
- JEFFERSON R.G., USHER M.B. 1987. The seed bank in soils of disused chalk quarries in the Yorkshire Wolds, England: implications for conservation management. *Biol. Conserv.* 42: 287–302.
- JEFFERSON R.G., USHER M.B. 1989. Seed rain dynamics in disused chalk quarries in the Yorkshire Wolds, England, with special reference to nature conservation. *Biol. Conserv.* 47: 123–136.
- JONGMAN R.H., BRAAK ter C.J.F., TONGEREN van O.F.R. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press.
- KORNAŚ J., MEDWECKA-KORNAŚ A. 1974. Szata roślinna Krakowa (The vegetation of Cracow). *Folia Geogr., Ser. Geogr.-Phys.* 8: 153–169.
- MAAREL van der E. 1981. Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence. *Vegetatio* 47: 259–265.
- MAAREL van der E. 1996. Pattern and process in the plant community: Fifty years after A. S. Watt. *J. Veg. Sci.* 7: 19–28.
- MAAREL van der E., SYKES M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.* 4: 176–188.
- MCDONALD A. W. 1993. The role of seedbank and sown seeds in the restoration of an English flood-meadow. *J. Veg. Sci.* 4: 395–400.
- MEDWECKA-KORNAŚ A., KORNAŚ, J. 1977. Zespoły stepów i suchych muraw. W: *Szata roślinna Polski*. T. I. Red. W. Szafer i K. Zarzycki. PWN, Warszawa, s. 352–366.
- MICHALIK S. 1992. Tendencies of anthropogenic changes and a programme for the active protection of vegetation in the Ojców National Park (S. Poland). *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 107: 60–81.
- MICHALIK S., ZARZYCKI K. 1995. Management of xerothermic grasslands in Poland: botanical approach. W: *Colloques Phytosociologique* 24, Fitodinamica. Red. E. Biondi i J.-M. Gehu. J. Cramer, Berlin, Stuttgart, s. 881–895.
- MILBERG P. 1992. Seed bank in a 35-year-old experiment with different treatments of a semi-natural grassland. *Acta Oecol.* 13: 743–752.
- MILBERG P. 1995. Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos* 72: 3–13.
- MITCHLEY J., WILLEMS J.H. 1995. Vertical canopy structure of Dutch chalk grasslands in relation to their management. *Vegetatio* 117: 17–27.
- OLFF H., PEGTEL D.M., van GROENENDAEL J.M., BAKKER J.P. 1994. Germination strategies during grassland succession. *J. Ecol.* 82: 69–77.
- OUBORG N.J. 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system. *Oikos* 66: 298–308.
- PRIMACK R.B., MIAO S.L. 1992. Dispersal can limit plant distribution. *Conserv. Biol.* 6: 513–519.
- REJMÁNEK M., ROSÉN E. 1988. The effects of colonizing shrubs (*Juniperus communis* and *Potentilla fruticosa*) on species richness in the grasslands of Stora Alvaret, Öland (Sweden). *Acta Phytogeogr. Suec.* 76: 67–72.
- REJMÁNEK M., ROSÉN E. 1992. Influence of colonizing shrubs on species-area relationships in alvar plant communities. *J. Veg. Sci.* 3: 625–630.
- ROSÉN E. 1988. Shrub expansion in alvar grasslands on Öland. *Acta Phytogeogr. Suec.* 76: 87–100.
- ROSÉN E. 1995. Periodic droughts and long-term dynamics of alvar grassland vegetation on Öland, Sweden. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 131–140.

- RUSCH G. 1988. Reproductive regeneration in grazed and ungrazed limestone grassland communities on Öland. Preliminary results. *Acta Phytogeogr. Suec.* 76: 113–124.
- RUSCH G. 1992. Spatial pattern of seedling recruitment at two different scales in a limestone grassland. *Oikos* 65: 433–442.
- RUSCH G., FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M. 1995. The influence of spatial heterogeneity on regeneration by seed in a limestone grassland. *J. Veg. Sci.* 6: 417–426.
- SILVERTOWN J. 1980. Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora. *New Phytol.* 85: 109–118.
- SILVERTOWN J., DODD M., MCCONWAY K., POTTS J., CRAWLEY M. 1994. Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Experiment. *Ecology* 75: 2430–2437.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J. 1981. *Biometry*. Freeman and Company, New York.
- STAMPFLI A. 1995. Species composition and standing crop variation in an unfertilized meadow and its relationship to climatic variability during six years. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 117–130.
- STEVENSON M. J., BULLOCK J.M., WARD L.K. 1995. Re-creating semi-natural communities: effect of sowing rate on establishment of calcareous grassland. *Restoration Ecology* 3: 279–289.
- SYKES M.T., van der MAAREL E., PEET R.K., WILLEMS J.H. 1994. High species mobility in species-rich plant communities: an intercontinental comparison. *Folia Geobot. Phytotax.* 20: 439–448.
- THEODORSSON-NORHEIM E. 1986. Kruskal-Wallis test: BASIC computer program to perform nonparametric one-way analysis of variance and multiple comparisons on ranks of several independent samples. *Computer Methods and Programs in Biomedicine* 23: 57–62.
- THOMPSON K., HILLIER S.H., GRIME J.P., BOSSARD C.C., BAND S. R. 1996. A functional analysis of a limestone grassland community. *J. Veg. Sci.* 7: 371–380.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. 1964–80. *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VERKAAR H.J., SCHENKEVELD A.J., BRAND J.M. 1983. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: micro-site tolerances in relation to vegetation structure. *Vegetatio* 52: 91–102.
- VERKAAR H.J., SCHENKEVELD A.J. 1984. On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: seedling development under low photon flux density conditions. *Flora* 175: 135–141.
- WARD L.K., JENNINGS R.D. 1990. Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant National Nature Reserve: dynamics of species changes. *J. Appl. Ecol.* 27: 897–912.
- WILLEMS J.H. 1983. Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. *Vegetatio* 52: 171–180.
- WILLEMS J.H. 1995. Soil seed bank, seedling recruitment and actual species composition in an old and isolated chalk grassland site. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 141–156.
- WILLEMS J.H., PEET R.K., BIK L. 1993. Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *J. Veg. Sci.* 4: 203–212.
- WILMANN V.O., SENDTKO A. 1995. Sukzessionslinien in Kalkmagerrasen unter besonderer Berücksichtigung der Schwäbischen Alb. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 83: 257–282.
- YODZIS P. 1978. Competition for space and the structure of ecological communities. *Lecture Notes in Biomathematics* 25: 1–191.
- ZOBEL M., SUURKASK M., ROSÉN E., PÄRTEL M. 1996. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland. *J. Veg. Sci.* 7: 203–210.

SUMMARY

In southern Poland the abandoned grasslands, situated in the vicinity of woodlands, are overgrown by trees and shrubs, as in other parts of Central Europe. Many studies from last decade show that the only effective way to maintain the composition and species-richness of semi-natural grasslands are the traditional methods of management (Tab. 1). An increase in the tree and shrub cover causes a decrease in the number and cover of grassland species and may hasten their local extinction within several decades. In many cases the periodical cutting of trees and shrubs is the only possible and applied management. Our objective was to examine to what extent the composition and species-richness of grasslands depend on the density of trees and shrubs previously overgrowing them, and to what degree the removal of trees and shrubs influences the maintenance of xerothermic limestone grasslands. The study was carried out in the Skończanka reserve (36.5 ha), situated about 8 km south-west of Kraków. The reserve was established in 1957. Earlier, the secondary grassland covering a considerable part of the hill was grazed by domestic animals. After the establishment of the reserve trees and shrubs began to overgrow the grassland. In 1957, according to aerial photographs, grassland occupied in excess of 33% of the reserve area but by 1988 only about 11%. At that time the remnants of old grassland represented the *Koelerio-Festucetum* association. The abandoned grassland was overgrown mainly by *Pinus sylvestris*. An experiment with tree cutting was carried out in an area of 0.5 ha on a west-exposing slope with a twenty-metre difference in elevations (Fig. 1). In the winter of 1992 the trees and shrubs were felled in the study area. In the spring of that year 35 permanent plots, 5 x 5 m in size, were laid out systematically throughout the cleared wood and the adjoining old grassland (Fig. 2). In July, every year from 1992 to 1996, the percentage coverage (10% estimation intervals) of vascular plants species, and that of shrub and field layers were estimated in the plots. The greatest changes in the composition and cover of species in the restored grassland occurred in the first and second years after tree cutting (Figs. 3 and 4). In successive years starting from the third the rate of changes in the restored grassland was both much slower and constant. The majority of species occurred in the site of the former closed wood and the fewest in the old grassland. In a period of four years the rate of replacement of species and their cover was greatest in the former closed wood (Fig. 5). The results of a Detrended Correspondence Analysis (DCA) for the species cover in the field layer for the five-year period, showed that great differences still existed between the grasslands restored in the former wood gaps and the closed wood (Fig. 6, Tab. 2). Two big divergent groups of species were associated with these two sites (Tab. 3). After five years of succession the greatest number and cover of shrubs were in the site of the former closed wood (Tab. 4). At that time the number of species from the class *Festuco-Brometea* increased significantly in the restored grasslands (cf. Fig. 7) being similar to their number in the old grassland; however, the cover of these species was significantly lower than in the old grassland. There were no significant differences in the number of species from the class *Molinio-Arrhenatheretea* between three sites; their cover was however significantly greater in the sites of former open wood than in the other sites. Significantly more woodland species grew in the site of former closed wood. The species with the CS strategy dominated in this group. The greatest

cover of ruderal and nitrophilous species was also in the site of the former closed wood. In the five-year period the values of ecological indicators did not change in the site of former wood gaps, whereas in the site of the former closed wood, the indicator value for light increased significantly and the indicator values of moisture and nitrogen decreased. The values of all indicators in both these sites were significantly different than in the old grassland. It was found that the species composition of restored grassland and the rate of succession were strongly dependent on the initial conditions and the earlier presence of grassland species in the regenera-

ted sites or in their closest neighbourhood. The more closed the canopy of trees, the greater the changes in both composition and richness of the species following the tree cutting. Periodical tree cutting, before a closed scrub or wood has developed, makes it possible to maintain a temporal-spatial mosaic of grassland-scrub communities, with many grassland species, and to preserve a remarkable diversity of local species. However, the estimation of the influence of this process on the long-term maintenance of isolated limestone communities requires much longer observations on permanent plots.