

BOGDAN BRZEZIECKI, TADEUSZ ANDRZEJCZYK, HENRYK ŻYBURA

## Odnowienie naturalne drzew w Puszczy Białowieskiej\*

Natural regeneration of trees in the Białowieża Forest

### ABSTRACT

Brzeziecki B., Andrzejczyk T., Żybura H. 2018. Odnowienie naturalne drzew w Puszczy Białowieskiej. Sylwan 162 (11): 883-896.

Since several years already, a massive infestation of bark beetle has taken place in the Białowieża Forest, decimating a local Norway spruce population. In consequence, many open areas appeared, practically deprived of trees and other forest vegetation. The existence of such areas has a very negative impact on multiple values of the Białowieża Forest: natural, social, economical and landscape-aesthetic values. The local forest administration prepared a strategy aimed at active restoration of diverse woodland communities typical for the Białowieża Forest in all places, where bark beetle infestation wiped up the spruce stands. Those plans were criticized by representatives of the environmental organizations who blamed the foresters for transforming the Białowieża Forest into 'plantation' and claiming that such measures are inconsistent with the existing forest management and protection plan. The postulate of environmentalists is that the recovery of woodland communities should proceed completely naturally. Taking into account the above mentioned controversies, in this paper we examine the issue of natural regeneration in the Białowieża Forest in detail. In particular, we try to determine to which extent this method of forest reproduction enables re-establishment of compositionally diverse woodland communities, distinguished by a high level of biological diversity and able to provide a wide range of commodities and benefits important for today's society. Based on an extensive literature review we show that a combination of different (abiotic and biotic) factors, influencing establishment and subsequent growth of seedlings and saplings in the Białowieża Forest has long been strongly unfavorable for many tree species. In this regard, one should particularly emphasize the negative role of large herbivores, especially red deer, which is present in the Białowieża Forest since the end of 19<sup>th</sup> century, when it became a private hunting ground for Russian tzars. The devastating effect of deer browsing on natural regeneration is a well-documented phenomenon and widely recognized problem in the forestry practice. The fencing of young forest generation against game pressure is an indispensable measure, needed to secure the continuous existence of several tree species (first of all those palatable and vulnerable to browsing). Very strong arguments for an active approach to the described problem delivers also a long-term study on natural forest dynamics conducted since 1936. It shows that under conditions of strict protection the regeneration capacity of the Białowieża tree species is very variable. These differences lead to the compositional simplification and impoverishment of many tree stands, with numerous negative consequences for local biodiversity. We underline that an active management strategy is a basic prerequisite for maintaining a diverse character of the Białowieża stands and their ability to provide all important ecosystem services on a sustainable basis. Such a strategy should include, beside of the phase of establishment, also the subsequent developmental stages of new forest generations. The general goal of such a strategy should be

\* Publikacja opracowana w ramach realizacji tematu „Doskonalenie metod odnowienia i pielęgnowania drzewostanów” finansowanego ze środków MNiSW na działalność statutową.

to secure a possibly high diversity of tree composition and to enable the development of tree species representing a full range of life-history strategies and playing different successional roles: from typical pioneer species, through intermediate, to climax species.

#### KEY WORDS

active approach, deer browsing, long-term study, multifunctional forest management, natural recruitment, nature conservation, silvicultural treatment, strict protection, tree competition, tree diversity

#### ADDRESSES

Bogdan Brzeziecki – e-mail: bogdan.brzeziecki@wl.sggw.pl

Tadeusz Andrzejczyk – e-mail: tadeusz.andrzejczyk@wl.sggw.pl

Henryk Żybura – e-mail: henryk.zybura@wl.sggw.pl

Katedra Hodowli Lasu, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

### Wstęp

Już od kilku lat trwa w Puszczy Białowieskiej masowa gradacja kornika drukarza, w wyniku której zamarły ogromne ilości drzew i całych drzewostanów świerkowych [Brzeziecki i in. 2018]. Jednym ze skutków tej gradacji jest powstanie licznych terenów i powierzchni otwartych, praktycznie pozbawionych drzew i bardzo negatywnie wpływających na wielostronne walory Puszczy: przyrodnicze, społeczno-gospodarcze, estetyczne i krajobrazowe. Miejsca takie są szybko opanowywane przez wczesne stadia sukcesji ekologicznej, charakteryzujące się dominacją roślinności zielnej (m.in. traw, takich jak np. trzcinnik leśny). Stadia te mogą przez długie lata hamować przebieg procesów sukcesyjnych z udziałem roślinności drzewiastej [Gaudio i in. 2011]. Poza tym, ze względu na znaczne nagromadzenie łatwopalnej biomasy, stwarzają one duże zagrożenie pożarowe, zwłaszcza w okresie wczesnowiosennym. Wiele z takich powierzchni zlokalizowanych jest w bezpośrednim sąsiedztwie głównych dróg i szlaków komunikacyjnych, co potęguje problemy z nimi związane. W tej sytuacji leśnicy gospodarujący w Puszczy, wspierani przez przedstawicieli nauk leśnych i biologicznych, przygotowali „Kierunkowe wytyczne w zakresie restytucji drzewostanów puszczańskich na terenach pogradacyjnych w Leśnym Kompleksie Promocyjnym Puszcza Białowieska”, wprowadzone do praktyki Decyzją Dyrektora Regionalnego LP w Białymstoku z dnia 3.10.2017 roku. Główną przesłanką do opracowania tego dokumentu było dążenie do jak najszybszego odtworzenia puszczańskich zbiorowisk leśnych na wszystkich powierzchniach, na których doszło do zabicia drzew i całych drzewostanów przez kornika. Zgodnie z zapisami zawartymi w „Kierunkowych wytycznych...” restytucja drzewostanów puszczańskich na powierzchniach pokornikowych powinna co do zasady wykorzystywać w szerokim zakresie procesy naturalne, jednak bez rezygnacji z działań mających na celu przede wszystkim wspieranie gatunków drzew słabszych biologicznie, ale bardzo ważnych, m.in. z punktu widzenia zachowania walorów przyrodniczych i krajobrazowych ekosystemów leśnych Puszczy Białowieskiej.

Plany przygotowane przez leśników i ich zamierzenia w tym zakresie spotkały się z ostrą krytyką ze strony przedstawicieli grup ekologiczno-ochroniarskich, zarzucających leśnikom opiekującym się Puszczą „gospodarkę plantacyjną”, „dążenie do zamiany Puszczy w plantację desek”, a także twierdzących, że „nasadzenia nie są zgodne z Planem Zadań Ochronnych” opracowanym dla Puszczy. Grupy te postulują, aby odnowienie powierzchni pogradacyjnych odbywało się w sposób całkowicie naturalny [Żmichorski i in. 2018].

Celem pracy jest analiza odnowienia naturalnego drzew leśnych w Puszczy Białowieskiej, ze szczególnym zwróceniem uwagi na możliwość wykorzystania tego sposobu odnowienia przy

kształtowaniu drzewostanów o zróżnicowanym składzie gatunkowym jako podstawowego warunku dużego poziomu różnorodności biologicznej ekosystemów leśnych oraz zachowania wielofunkcyjnego charakteru lasów Puszczy [Brzeziecki 2017]. W pierwszej części przedstawiono wyniki analizy obszernej literatury poświęconej zagadnieniu odnowienia naturalnego drzew różnych gatunków w warunkach Puszczy Białowieskiej oraz streszczono główne tezy i poglądy autorów (botaników, ekologów, leśników) zajmujących się tym tematem. W kolejnej części opracowania zaprezentowano wybrane wyniki badań empirycznych prowadzonych w ramach jednej z najdłuższych na świecie serii obserwacyjnej, przedstawiającej wieloletnią dynamikę lasów naturalnych [Włoczewski 1954, 1964; Bernadzki i in. 1998; Brzeziecki i in. 2016], ze szczególnym uwzględnieniem procesu dorastania drzew (przechodzenia drzew z fazy nalotów i podrostów do fazy drzewostanu).

## Przegląd literatury

Odnowienie naturalne głównych gatunków drzew występujących w Puszczy Białowieskiej od dawna było przedmiotem uwagi i badań wielu autorów. Bardzo interesujące rozważania na temat odnowienia drzewostanów w Puszczy Białowieskiej zawarte są w opracowaniu Paczoskiego [1924]. Badacz ten prowadził obserwacje na powierzchniach dużych zrębów zupełnych (zwanych przez niego zrębami „czystymi”), zakładanych w okresie eksploatacji zasobów drzewnych Puszczy przez angielską firmę Century Timber Corporation. Analizował także wyniki odnowień naturalnych na dawnych zrębach i porębach rosyjskich (zakładanych przed I wojną światową) i na zrębach niemieckich z czasów Wielkiej Wojny. Według Paczoskiego [1924] przy zagospodarowaniu lasów występujących na siedliskach lasowych (w typie grądu) i na siedlisku olsu jesionowego powinno się wykorzystywać wyłącznie cięcia częściowe (zwane przez niego „przerębowymi”). Uważał, że należałoby „raz na zawsze zaniechać prowadzenia cięć czystych” oraz przejść na odpowiedni system „cięć przerębowych” (czytaj: częściowych). Z kolei cięcia zupełne, nawet w przypadku pozostawiania nasienników pożądanych gatunków drzew, nie gwarantują według Paczoskiego [1924] zachowania typu odnawianego drzewostanu i prowadzą najczęściej do powstania drzewostanów zdominowanych przez gatunki pionierskie, takie jak brzoza, osika, iwa czy olsza (na wilgotniejszych siedliskach), z niewielkim tylko udziałem gatunków właściwych dla danego typu lasu. Jednocześnie podkreślał on, że „młodzieży leśnej w lesie liściastym, który doszedł do wieku rębego, jest pod dostatkiem, i należy tylko ostrożnym cięciem przerębowym ją wykorzystać”.

Zdaniem Paczoskiego [1924] również na siedliskach borowych można było oczekiwać lepszych efektów odnowienia w przypadku cięć częściowych niż cięć zupełnych, zwłaszcza na siedliskach trochę żyźniejszych. W tym przypadku cytowany autor podkreślał jednocześnie potrzebę usuwania świerka jako warunku uzyskania dobrego odnowienia sosny. Warto też zacytować słowa z jego najważniejszego dzieła poświęconego lasom Białowieży: „Wychodząc z tego wzoru, jaki przedstawia nam las naturalny, możemy zaprojektować pewne zmiany, które, nie będąc zbyt radykalne, pozwolą nam zmienić do pewnego stopnia skład drzewostanu, jeśli nie gatunkowy, to procentowy, bez narażenia całości na zdeformowanie”. Jako przykład podawał grąd z udziałem dębu: „Jeżeli w grudzie dębowym rosną doskonale dęby, a grab i inne drzewa nie wykazują odpowiedniego rozwoju, to prowadzenie gospodarki leśnej w taki sposób, ażeby umożliwić dębowi występowanie w większym procencie, uważać należy za zupełnie wskazane” [Paczoski 1930].

Interesujące uwagi na temat naturalnego odnawiania się dębu w Puszczy Białowieskiej można znaleźć też w publikacji Karpińskiego [1952]. Autor wspomina o złym stanie odnawiania się dębu na tym obszarze, mimo bardzo obfitego owocowania. Według niego „oczywistym dowodem (na częste i obfite owocowanie dębu) są setki ton żołędzi rozsyłanych stąd jako materiał nasienny

po lasach niemal całej Polski (oraz tony żołądźi spasnanych przez ludność". Pomimo tego Karpiński [1952] zauważa, że „brak stale w Puszczy nalotów dębowych”. Podobna sytuacja miała miejsce także w Białowieskim PN. Według Karpińskiego [1952] na terenie Parku „pojawiały się po każdym okresie nasiennym bogate naloty dębowe”, jednak były potem „dotkliwie niszczone przez napływające tutaj – nie tylko w czasie opadania żołądźi, lecz i w czasie wytwarzania się nalotów dębowych – dziki z terenu całej Puszczy”. W rezultacie przy życiu utrzymywały się tylko rozproszone okazy bądź grupki nalotów dębowych wszędzie, gdzie występował dąb. Karpiński [1952] wyraża przypuszczenie, że gdyby żołądźi w Puszczy nie były masowo zbierane, to dziki pozostawałaby w rozproszeniu po całej Puszczy, mając wszędzie pod dostatkiem żołądźi, oraz że pomimo niszczenia przez nie zarówno żołądźi, jak i nalotów dębowych obraz odnawiania się dębu w Puszczy byłby całkowicie inny. Na rolę dzików jako głównego czynnika limitującego możliwość odnowienia dębu wskazywały obserwacje z terenu Białowieskiego PN prowadzone w miejscach ogrodzonych (zagrody hodowlane). W takich miejscach pod każdym dębem i w jego otoczeniu pojawiały się całe szkółki dębowe, w których występowało tyle generacji dębu, ile było lat nasiennych od czasu ogrodzenia danego terenu. W konkluzji autor stwierdza, że jego zdaniem nie powinno się zabronić zbierania żołądźi, ze względu na ich rolę w lokalnej gospodarce, natomiast należałoby dążyć do „utrzymania pogłowia dzików w ograniczonej ilości”. Jak zauważał Karpiński [1952], „czynność ta powinna być jednym z zasadniczych zadań administracji łowieckiej, która musi ściśle współdziałać z hodowlą lasu, a nie traktować tej sprawy tylko z punktu widzenia polowań”. Zalecał też „stosowanie w miejscach, w których dąb ma być odnawiany, ruchomych, przenośnych ogrodzeń i zaprzestania w tych miejscach zbierania żołądźi”.

Bardzo cenne uwagi na temat odnowienia naturalnego różnych gatunków drzew w warunkach Puszczy Białowieskiej zawiera praca Matuszkiewicza [1952] poświęcona klasyfikacji i opisowi zespołów leśnych występujących w Białowieskim PN. W odniesieniu do zespołu *Pineto-Vaccinietum myrtilli*, którego amplituda występowania przynajmniej w części pokrywała się z borem mieszanym świeżym, autor stwierdzał, że „opisany zespół jest ekologicznie korzystny dla sosny, o czym świadczą m.in. bardzo piękne płyty drzewostanów sosnowych spotykane gdziekolwiek w Białowieskim PN. Natomiast ekspansja świerka stwarza niekorzystne warunki naturalnego odnowienia tego gatunku, uzależnionego od ingerencji czynników zewnętrznych. W zbiorowiskach zagospodarowanych działalność leśnika winna iść w kierunku pomagania sośnie w jej konkurencji ze świerkiem; w odnowieniu sztucznym konieczne jest sadzenie grupowe celem stworzenia biogrup” [Matuszkiewicz 1952].

W ujęciu Matuszkiewicza [1952] lasowi mieszanemu świeżemu odpowiadał zespół *Querceto-Betuletum serratuletosum*. Jak pisał: „W *Q.-B. serratuletosum* zwraca uwagę niezłe odnowienie naturalne dęba (obfite naloty) oraz zupełny brak siewek sosny; ekologiczno-fitosocjologiczne warunki w omawianym zespole są niekorzystne dla naturalnego odnowienia tego drzewa. Sosnę w *Q.-B. serratuletosum* można poniekąd uważać za element historyczny, ustępujący w konkurencji z gatunkami mezofilnymi a cieniolubnymi. Z tego wynika, że w zagospodarowanych lasach, dla których wzorcem miałby być Białowieski PN – odnowienie naturalne sosny w omawianym zespole jest niemożliwe bez wydatnej pomocy leśnika”.

Na siedlisku lasu świeżego występuje zespół *Querceto-Carpinetum typicum*, który „wraz z następną subasocjacją *Q.-C. caricetosum pilosae* pokrywa się z gospodarczym typem grądu wysokiego i stanowi najcharakterystyczniejszą formę tego typu. Dzięki siedliskom nieco uboższym w porównaniu z grądem niskim – jego zdolność produkcyjna jest mniejsza. Warto zwrócić uwagę, że na ten właśnie zespół przypada optimum populacyjne klonu, który odnawia się łatwo w sposób naturalny, o ile pozwalają na to warunki świetlne. W lasach zagospodarowanych pomoc leśnika jest w tych wypadkach konieczna” [Matuszkiewicz 1952].

Z kolei o drzewostanach występujących na siedlisku lasu wilgotnego Matuszkiewicz [1952] wypowiada się w następujący sposób: „omawiane zbiorowisko stanowi optimum siedliskowe wielu drzew leśnych. Najpiękniejsze okazy imponujące wzrostem, grubością i kształtem, wystają właśnie w tym zespole. Dotyczy to w pierwszym rzędzie dębu, olchy, jesionu, wiązu (*Ulmus scabra*), grabu i klonu. Wymienione gatunki występują na ogół w małej ilości osobników, mając ze względu na znaczne ocienienie przez grab trudne warunki populacyjne. W ostrej konkurencji między licznymi gatunkami rosnącymi w bardzo korzystnych warunkach ekologicznych wykształcają się wspaniałe, kolumnowe drzewa o wielkiej wartości użytkowej. Utrzymanie w charakterze stałej domieszki jesionu i olchy w gronzie niskim jest z gospodarczego punktu widzenia bardzo pożądane. W lasach zagospodarowanych, dla których wzorcem miałyby być Białowieski PN – zespół gronu niskiego winien być typem produkującym wysoko gatunkowe sortymenty drewna dębowego, jesionowego i olchowego. Ze względu na znaczne ocienienie – warunkiem odnowienia naturalnego jest w omawianym zespole lekkie prześwietlenie okapu. W obszarze Białowieskiego PN obserwuje się masowy rozwój podrostu jako skutek wywrócenia drzewa przez wiatry. Powodem zacienienia jest bujny wzrost leszczyny, wywołany uprzednim przerzedzeniem okapu lasu”.

Ols jesionowy to według Matuszkiewicza [1952] „siedlisko masowego występowania jesionu, jakkolwiek optimum indywidualnego rozwoju tego drzewa leży w wilgotniejszych podzespółach *Querceto-Carpinetum*. W każdym razie omawiany zespół odpowiada gospodarstwu typowi, w którym jesion i olcha stanowią podstawowy składnik drzewostanu. Odnowienie naturalne, zwłaszcza jesionu, jest bardzo dobre, o ile nie przeszkadza zbyt gęsto zwarte runo i zwierzyna. W lasach użytkowanych leśnik winien pomagać młodym siewkom w ich konkurencji z runem – w terenie B.P.N. obserwuje się bowiem, że zdarzanie runa, np. przez dziki, wiąże się z bujnym wzrostem i rozwojem siewek i podrostu jesionowego”.

Zagadnieniem naturalnego odnowienia gatunków drzew puszczańskich zajmował się również Kowalski [1972], zwracając uwagę, że powstaje ono w partiach drzewostanu bardziej przerzedzonych lub złożonych z gatunków słabo ocieniających, w lukach po zwalonych lub złamanych drzewach albo w gniazdach powstałych przez wywrócenie większej liczby drzew. Według tego autora w odnowieniu na siedliskach borowych najliczniej reprezentowany jest świerk, który jednak nie wykazuje większej dynamiki wzrostu i bardzo powoli oraz nielicznie wchodzi w skład drzewostanu, natomiast zupełnie brak sosny i brzozy, a osika ma charakter efemeryczny. Dęby pojawiają się w nalocie i giną, gdyż nie mają warunków do przejścia do wyższego podrostu. Nowymi gatunkami są przede wszystkim lipa i grab, które wykazują dużą dynamikę wzrostową. W efekcie proces odnowienia powoduje przemianę składu gatunkowego boru iglastego w drzewostan świerkowy, bez udziału w nim sosny, brzozy, osiki, a nawet dębu, ale z lipą i grabem jako elementami grądu wysokiego.

Z kolei na siedliskach borów mieszanych, jak podkreślał Kowalski [1972], sosna i brzoza nie są w odnowieniu reprezentowane, nie mają też większego znaczenia dąb i klon, natomiast głównym gatunkiem jest grab (obejmujący 50% całego odnowienia) o dużej dynamice wzrostu, tworzący wyższy podrost przechodzący w dorost. Świerk występuje mniej licznie i ma małe możliwości przejścia do wyższego podrostu. W efekcie kierunku procesu odnowienia w borze mieszanym można określić jako dążenie do wytworzenia grądu wysokiego przy stosunkowo niewielkim udziale świerka, ale już bez sosny, brzozy, dębu i olszy.

Natomiast w przypadku analizowanego przez Kowalskiego [1972] grądu wysokiego trzon odnowienia tworzyły grab i lipa, w dużej mierze w postaci podrostu przechodzącego w dorost. Z kolei odnowienie dębu, który stanowił trzon drzewostanu w grądzie wysokim, występowało nielicznie i nie miało szans na wydzwignięcie się. Świerk w odnowieniu grądu wysokiego był dość

licznie reprezentowany, ale niekorzystne warunki stwarzane przez grab i lipę nie pozwalały mu na przechodzenie z podrostu w dorosł.

W kolejnej pracy Kowalski [1975] wskazywał, że w odnowieniu naturalnym badanych przez niego drzewostanów puszczańskich największą rolę odgrywały tylko trzy gatunki drzew, tj. świerk, lipa i grab, natomiast pozostałe nie miały większego znaczenia. Autor zauważał także, że liczba podrostów świerka gwałtownie maleje w miarę wzrostu wysokości (z wiekiem), co świadczy o słabym przechodzeniu świerka w skład drzewostanu. Dużą dynamikę wzrostu wykazywały natomiast grab i lipa, dominujące w najwyższej warstwie odnowienia, na pograniczu wymiarów drzew zaliczanych w skład drzewostanu. Pozostałe gatunki (dąb, klon, jesion) nie będą mogły według Kowalskiego [1975] odegrać w przyszłości większej roli z powodu małej liczby i słabego tempa wzrostu. Niektórych gatunków (brzozy, sosny, a nawet olszy) całkowicie brakowało w odnowieniu.

Odnowienie naturalne świerka w Puszczy Białowieskiej badała Kawecka [1982]. Prześledziła ona dynamikę wzrostu naturalnych odnowień świerka w różnych warunkach siedliskowych z uwzględnieniem stopnia oświetlenia. Uzyskane wyniki wskazywały, jak bardzo istotna jest rola światła dla rozwoju podrostów świerka. Według Kaweckiej [1982] głównym czynnikiem ograniczającym udział świerka w drzewostanach na siedliskach eutroficznych jest niedostatek światła dla odnowień świerkowych wskutek bujnego wzrostu gatunków liściastych (głównie grabu).

Sokołowski [1991], który analizował zmiany składu gatunkowego zbiorowisk leśnych w rezerwatach Puszczy Białowieskiej, stwierdził, że w zespole *Melitti-Carpinetum* (grąd miodownikowy) następuje zmniejszanie się udziału świerka w składzie drzewostanu i eliminacja sosny z drzewostanu. Dość powszechnie natomiast zwiększa się udział grabu, wykazującego dużą ekspansywność. Autor stwierdzał także, że w niektórych przypadkach celowe byłoby wprowadzenie sztucznego odnowienia dębu w lukach drzewostanu. Podkreślał ponadto, że sosna obecnie nie odnawia się wcale.

Kwestią odnowienia naturalnego głównych gatunków drzew występujących w Puszczy Białowieskiej, ze szczególnym uwzględnieniem dębu oraz klonu, zajmował się też Grzywiński [1998, 1999, 2006], zwracając m.in. uwagę na trudności związane z uzyskaniem odnowienia naturalnego dębu w zagospodarowanej części Puszczy. Według niego podstawowym problemem był w tym przypadku zaawansowany wiek drzewostanów dębowych i brak owocowania. Jednocześnie zauważał fakt występowania „pięknych odnowień lipy, wiązu i klonu”. Według Grzywińskiego [2006] w warstwie nalotów szczególnie licznie występuje klon, jednak ze względu na szkody od zwierzyny rzadko tworzy on podrost, nie mówiąc już o drugim piętrze. Autor podkreślał również pozytywny wpływ grodzenia na rozwój klonu, a także wiązu oraz lipy. Na uwagę zasługuje też wzmianka o uzyskaniu, w wyniku celowo ukierunkowanych działań (cięcia w drzewostanie macierzystym, ogrodzenie powierzchni), udanego odnowienia naturalnego sosny, jako gatunku domieszkowego w drzewostanie na żywnym siedlisku lasu świeżego. Grzywiński [2006] stwierdzał też, że gatunkiem w miarę dobrze odnawiającym się naturalnie w Puszczy jest jesion, ale naloty i podrosty tego gatunku są systematycznie niszczone przez zwierzynę, w związku z czym ich jakość pozostawia wiele do życzenia.

Zajączkowski [1999] zauważał, że w naturalnych drzewostanach Białowieskiego PN pojawiają się odnowienia wszystkich 11 gatunków obecnych w piętrze drzew. Ich zagęszczenie lokalnie przekracza 100 tys. sztuk/ha, a przeciętnie wynosi 17 tys. sztuk/ha. Stwierdzał też, że dominują gatunki typowe dla późnych stadiów sukcesji, głównie grab, lokalnie również jesion, lipa, klon, świerk i dąb. Wśród najważniejszych przyczyn zahamowania dalszego wzrostu odnowień autor wskazywał oceniający wpływ grabu i leszczyny oraz żer zwierzyny płowej.

Stan, warunki i problemy odnowienia naturalnego sosny w Puszczy Białowieskiej szczegółowo badał Paluch [2004]. Uważał on, że w drzewostanach wyłączonych spod ingerencji człowieka sosna nie odnawia się efektywnie w naturalny sposób, chociaż obsiewa się, tworząc w wielu miejscach grupy siewek, które po 3-4 latach giną. Jedynie w borze świeżym z rozluźnionym, lukowatym drzewostanem spotyka się naturalne odnowienie sosny. Według autora podstawowym warunkiem skutecznego odnowienia sosny w Puszczy Białowieskiej jest zapewnienie ochrony odnowień przed zwierzyną. Najlepszym, aczkolwiek bardzo kosztownym sposobem ochrony jest gradzenie odnawianych powierzchni. Uzyskanie dobrych efektów odnowienia sosny wymaga ponadto przygotowania gleby, a także starannego wykonywania pielęgnacji odnowień, gdyż niepielęgnowane samosiewy po kilku latach giną. W kolejnej pracy zajął się on zagadnieniem odnowienia naturalnego dębu w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowieska” [Paluch 2005]. Na podstawie przeprowadzonych badań wskazał, że odnowienie dębu występuje tylko przy dopływie dostatecznej ilości światła, a także że najlepszym sposobem odnowienia naturalnego dębu w warunkach Puszczy Białowieskiej są cięcia częściowe. Stwierdził też, że podstawowym warunkiem skutecznego odnowienia dębu w Puszczy Białowieskiej jest jego zabezpieczenie przed zwierzyną.

Tematyka odnowień pojawia się również w innych pracach tego autora [Paluch 2014, 2015], w których stwierdza on, że w warstwie odnowień zmniejszył się udział sosny, dębu i brzozy, a także że wskazana jest ingerencja człowieka, mająca na celu popieranie odnowień naturalnych ustępujących gatunków drzew.

Przebieg procesów odnowieniowych w drzewostanach zagospodarowanych cięciami o charakterze zbliżonym do rębni przerębowej, pokrywających szerokie spektrum warunków siedliskowych (BMśw, LMśw, Lśw, Lw i OI), analizowali Brzeziecki i Drozdowski [2005]. Wyniki prowadzonych w długim okresie (lata 1960-1996) badań wskazywały na zdominowanie procesów odnowieniowych w większości analizowanych siedlisk przez dwa gatunki o największej zdolności znoszenia ocienienia: świerk i grab. Dominacja świerka zaznaczała się szczególnie mocno w przypadku najuboższego badanego siedliska, czyli boru mieszanego świeżego (udział świerka w odnowieniu wyniósł w tym przypadku 87%). Na siedlisku lasu mieszanego świeżego oba te gatunki występowały w równowadze, stanowiąc łącznie 96% wszystkich odnowień. Z kolei na siedlisku lasu świeżego pozycję absolutnego dominanta osiągnął grab, z udziałem wynoszącym 96%. Na siedlisku lasu wilgotnego jego rola była mniejsza, chociaż w dalszym ciągu dominująca (udział 65%). Pewną rolę na tym siedlisku odgrywały jeszcze takie gatunki jak jesion (19%) oraz lipa (9%). W okresie objętym badaniami jesion zdominował także proces odnowienia w olsie jesionowym (54%), wyprzedzając pod tym względem olsę (33%). Brzeziecki i Drozdowski [2005] podkreślają m.in. znaczenie przyjęcia właściwego sposobu prowadzenia cięć odnowieniowych, ze szczególnym uwzględnieniem konieczności zapewnienia odpowiednich warunków do rozwoju gatunków o dużych i umiarkowanych wymaganiach świetlnych.

Interesujące wyniki w zakresie wpływu presji zwierzyny na odnowienie naturalne różnych gatunków drzew w Białowieskim PN zawiera praca Kuijpera i in. [2010]. W badaniach wykorzystano 30 par powierzchni próbnych (jedna ogrodzona i druga nieogrodzona – kontrolna), rozmieszczonych regularnie na całym obszarze Rezerwatu Ścisłego Białowieskiego PN. Po upływie 7 lat od momentu ich założenia autorzy stwierdzili, że całkowite zagęszczenie podrostów o wysokości >0,5 m na powierzchniach ogrodzonych było 3 razy większe niż na powierzchniach nieogrodzonych. Oba warianty doświadczenia różniły się także pod względem średniej liczby gatunków w tej warstwie (średnio 3,1 gatunku na powierzchniach ogrodzonych i 1,7 gatunku na powierzchniach kontrolnych). Udział poszczególnych gatunków na powierzchniach ogrodzonych był

bardziej wyrównany, natomiast na powierzchniach kontrolnych (wystawionych na presję zwierzyny) odnowienie było silnie zdominowane przez jeden gatunek – grab.

Zagadnieniem odnowienia naturalnego dębu w zespole *Tilio-Carpinetum* zajęli się Bobiec i in. [2011]. Zauważyli oni, iż z wielu prac wynika, że dąb w tym zespole odnawia się bardzo słabo lub wcale, co, jak stwierdzają, jest tłumaczone albo konkurencją innych gatunków, o dużej zdolności znoszenia ocienienia (jak grab i lipa), albo nadmierną presją zwierzyny. Na podstawie badań przeprowadzonych metodą transektową (łączna długość 9800 m) w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego PN cytowani autorzy stwierdzili, że płaty zespołu *Tilio-Carpinetum* ze znaczącym udziałem dębu nie są zbiorowiskiem klimaksowym, lecz mają charakter antropogeniczny i reprezentują fazę przemiany dawnych lasów dębowych powstałych wcześniej pod wpływem człowieka. Ponadto potwierdzili znaczenie rozpadu drzewostanów świerkowych dla powstania odnowienia naturalnego dębu. Zagęszczenie odnowień naturalnych dębu w drzewostanach mieszanych z dużym udziałem świerka było 6-7 razy większe niż w płatach *Tilio-Carpinetum* z małym udziałem świerka. W przypadku dużych luk spowodowanych masowym zamieraniem świerków (wskutek działalności kornika drukarza) ten stosunek był jeszcze większy i wahał się od 8 do 25. Również w mikroskali obecność leżaniny świerka sprzyjała powstawaniu i rozwojowi nowej generacji dębów.

### Efektywność procesów dorastania drzew w warunkach naturalnych

Zdecydowana większość cytowanych wyżej prac bazowała na pomiarach i obserwacjach o charakterze jednorazowym bądź prowadzonych w ciągu dość krótkich okresów. Przebieg i efektywność naturalnych procesów odnowieniowych przebiegających w ekosystemach Puszczy Białowieskiej w długich przedziałach czasowych ilustrują wyniki badań prowadzonych na stałych powierzchniach badawczych założonych przez prof. Tadeusza Włoczewskiego w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego PN [Włoczewski 1954, 1964]. Celem rozpoczętych wówczas długoterminowych badań była analiza wzrostu poszczególnych drzew, określenie prawidłowości dotyczących kształtowania się struktury drzewostanu w warunkach lasu pierwotnego oraz dynamika tych procesów, z uwzględnieniem różnych warunków siedliskowych i drzewostanowych. Badania rozpoczęte przez prof. Włoczewskiego są kontynuowane do dziś. W miarę przybywania materiałów empirycznych oraz rozwoju podstaw metodologicznych publikowane są kolejne prace przedstawiające różne aspekty gromadzonych danych i formułowane na tej podstawie wnioski, istotne dla rozwoju i doskonalenia metod półnaturalnej hodowli lasu oraz ochrony przyrody w lasach zagospodarowanych.

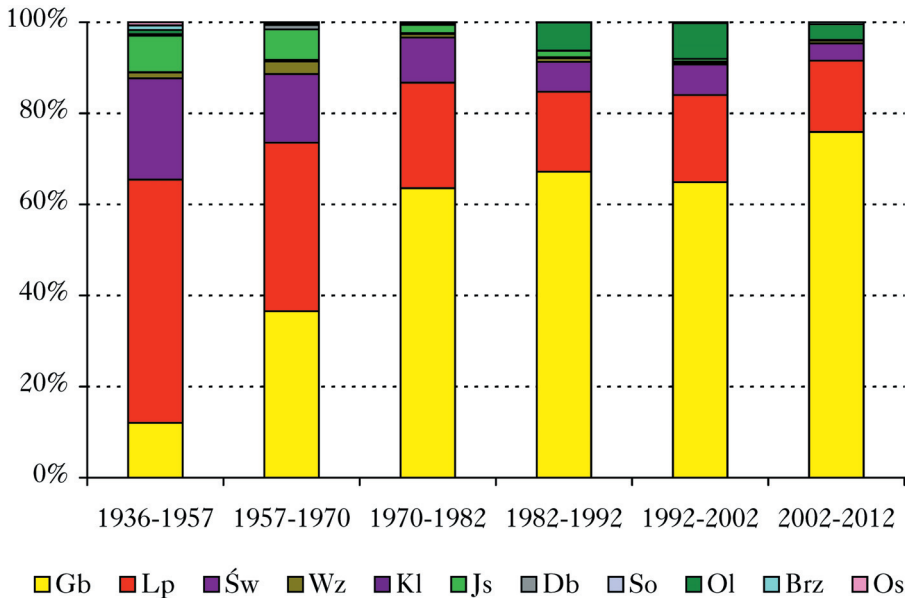
Powierzchnie badawcze mają kształt tzw. transektów, przebiegających zgodnie z dominującym kierunkiem zmienności warunków topograficznych i glebowych oraz występujących na nich drzewostanów. W trzech przypadkach szerokość transektów wynosi 40 m, w dwóch – 60 m. Długość transektów waha się od 200 do 1380 m, powierzchnia – od 1,20 do 5,52 ha. Sumaryczna wielkość wszystkich 5 powierzchni badawczych wynosi 15,44 ha. Na transektach występują wszystkie ważniejsze typy zespołów leśnych obecne w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego PN, poczynając od borów sosnowych na siedliskach bagiennych i świeżych, poprzez bory mieszane, różne postacie grądów, a na olsie jesionowym kończąc. W okresie objętym badaniami pomiary drzewostanów występujących na powierzchniach próbnych przeprowadzono już 7 razy. Uśrednione terminy badań były następujące: 1936, 1957, 1970, 1982, 1992, 2002, 2012. Podstawowy zakres badań obejmował m.in. pomiar pierśnicy wszystkich drzew o pierśnicy  $\geq 5$  cm oraz określenie współrzędnych przestrzennych każdego drzewa. Ponadto w każdym terminie pomiarowym notowano tzw. dorosty, czyli drzewa, które po raz pierwszy przekroczyły grubość 5 cm na wysokości pierśnicy. Ogólna liczba drzew mierzonych w trakcie każdego pomiaru wynosi około 10 tys.



(z zaznaczającą się tendencją spadkową w okresie badań). Drzewa te reprezentują ogółem 11 rodzajów: osika (*Populus tremula* L.), brzoza (*Betula pendula* Roth. i *B. pubescens* Ehrh.), olsza (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertner), sosna (*Pinus sylvestris* L.), dąb (*Quercus robur* L.), jesion (*Fraxinus excelsior* L.), klon (*Acer platanoides* L.), wiąz (głównie *Ulmus glabra* Hudson), świerk (*Picea abies* (L.) Karsten), lipa (*Tilia cordata* Miller) i grab (*Carpinus betulus* L.).

Liczba dorostów reprezentujących poszczególne gatunki (rodzaje) drzew w całym dotychczasowym okresie badań była bardzo zróżnicowana (tab.). Największą rolę odegrały pod tym względem grab i lipa. Stosunkowo często pojawiały się jeszcze także dorosty świerka. Łączny udział tych trzech gatunków, charakteryzujących się największą zdolnością znoszenia ocienienia spośród wszystkich gatunków występujących w Puszczy Białowieskiej, wyniósł 92%. Pewne ilości dorostów pojawiały się jeszcze w przypadku jesionu oraz olszy (odpowiednio 4 i 2%). Dorosty pozostałych gatunków, poczynając od wiązu, pojawiały się już w bardzo niewielkich ilościach. W przypadku sosny w całym okresie badań nie odnotowano ani jednego dorostu tego gatunku.

Najbardziej zróżnicowane pod względem składu gatunkowego dorosty pojawiały się w dwóch pierwszych okresach pomiarowych (ryc. 1). Z czasem zarysowuje się systematyczna tendencja do monopolizowania procesów dorastania przez coraz bardziej ograniczoną liczbę gatunków. Szczególnie wyróżnia się pod tym względem grab, którego udział w całkowitej puli dorostów przekroczył 60% już w trzecim okresie pomiarowym i zbliżył się do 80% w szóstym, jak dotąd ostatnim okresie. Z okresu na okres grab zwiększa swój udział w procesach odnowieniowych, kosztem lipy, świerka, a także wszystkich pozostałych gatunków, zawłaszczając tym samym wszystkie wolne miejsca, które mogłyby potencjalnie zajmować osobniki innych gatunków drzew.



Ryc. 1.

Skład gatunkowy dorostów na stałych powierzchniach badawczych Katedry Hodowli Lasu SGGW w Białowieskim Parku Narodowym w latach 1936-2012

Species composition of the recruits on the permanent study plots of the Department of Silviculture of WULS-SGGW in the Białowieża National Park in years 1936-2012

Oznaczenia gatunków jak w tabeli, kolejność odpowiada rosnącemu stopniowi światłoządności [Brzeziecki i in. 2016]

Species denotes as in table, the sequence corresponds to their light intolerance [Brzeziecki et al. 2016]

Tabela.

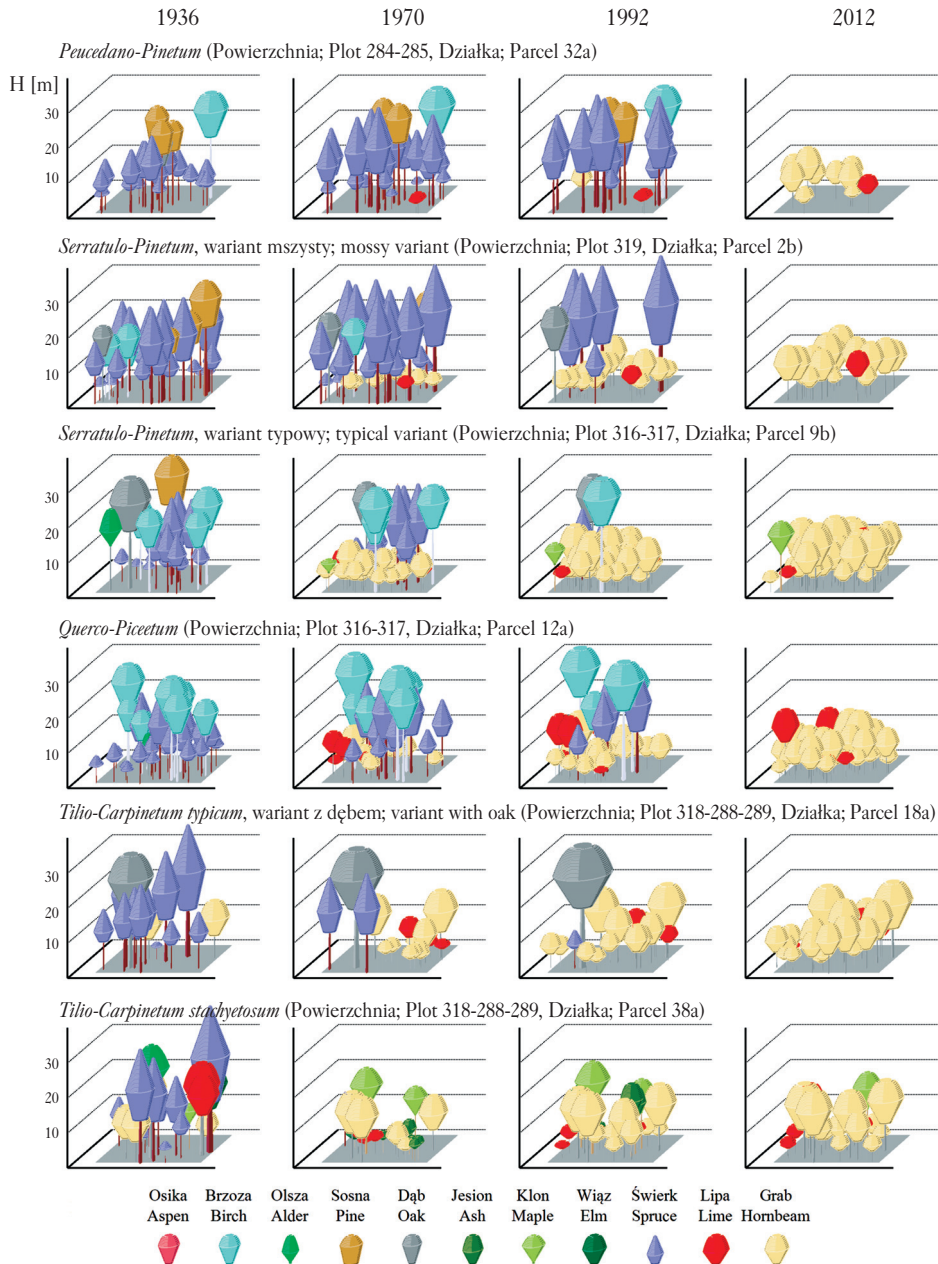
Sumaryczna liczba dorostów w ujęciu bezwzględnym (N) i procentowym (%) w okresie 1936-2012 na stałych powierzchniach badawczych (łączna wielkość 15,44 ha) w Białowieżskim Parku Narodowym  
Total number of recruits (in absolute (N) and relative (%) terms) in the period 1936-2012 on the permanent study plots (total size 15.44 ha) in the Białowieża National Park

	N	%
Grab (Gb)		
Hornbeam	5 062	43
Lipa (Lp)		
Lime	4 191	35
Świerk (Św)		
Spruce	1 671	14
Jesion (Js)		
Ash	520	4
Olsza (Ol)		
Alder	288	2
Wiąz (Wz)		
Elm	144	1
Brzoza (Brz)		
Birch	67	1
Dąb (Db)		
Oak	38	0
Osika (Os)		
Aspen	31	0
Klon (Kl)		
Maple	22	0
Sosna (So)		
Pine	0	0
Razem		
Total	12 034	100

Efektom dominacji grabu w naturalnych procesach odnowieniowych jest stopniowo postępujący proces upraszczania budowy i składu gatunkowego zbiorowisk leśnych występujących na powierzchniach badawczych. Proces ten obejmuje bardzo szeroki zakres zmienności lokalnych warunków glebowo-siedliskowych: od boru świeżego (*Peucedano-Pinetum*) poczynając, a na lesie wilgotnym (*Tilio-Carpinetum stachyetosum*) kończąc (ryc. 2).

## Podsumowanie

Zagadnienie odnowienia naturalnego gatunków drzew występujących w Puszczy Białowieżskiej jest przedmiotem zainteresowania licznych autorów od prawie 100 lat. Zdecydowana większość badaczy zwraca uwagę na liczne problemy, które występowały bądź występują w przypadku naturalnego odnowienia wielu gatunków o istotnym znaczeniu dla Puszczy. Z tego względu bardzo często podkreśla się potrzebę aktywnej pomocy ze strony człowieka (leśnika) tym gatunkom (jak np. sosna czy dąb), które z takich czy z innych względów nie są w stanie awansować z warstwy odnowienia do warstwy drzewostanu (brak odpowiednich nasienników, ocienienie i konkurencja ze strony gatunków silniejszych biologicznie, nadmierna presja ze strony dużych ssaków roślinożernych itp.). W tym kontekście bardzo często jest mowa o potrzebie sztucznego wprowadzania określonych gatunków drzew, groduzenia odnawianych powierzchni czy eliminowania gatunków konkurencyjnych w ramach odpowiednio ukierunkowanych zabiegów pielęgnacyjnych.



Ryc. 2.

Przykłady uproszczenia budowy i składu gatunkowego drzewostanów reprezentujących szeroki zakres warunków siedliskowych i typów zbiorowisk roślinnych występujących na stałych powierzchniach badawczych w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego Parku Narodowego w wyniku zdominowania procesów odnowienia naturalnego przez ograniczoną liczbę gatunków drzew leśnych (głównie grab)

Examples of simplification of the structure and composition of forest stands representing a broad range of site conditions and forest communities occurring on permanent study plots located in the Strict Reserve of the Białowieża National Park as a result of the dominance of natural regeneration processes by a limited number of tree species (mainly hornbeam)

Bardzo silnych argumentów przemawiających za koniecznością aktywnego kształtowania i wsparcia procesów odnowieniowych przebiegających w drzewostanach Puszczy Białowieskiej odpowiednio ukierunkowanymi zabiegami hodowlano-ochronnymi dostarczają dane pochodzące z unikalnej w skali Europy i świata serii obserwacyjnej, przedstawiającej wieloletni (lata 1936-2012) rozwój drzewostanów w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego PN. Dane, które uzyskano do tej pory, wskazują jednoznacznie na ogromne różnice w potencjale regeneracyjnym poszczególnych gatunków drzew w warunkach ochrony ścisłej. Różnice te prowadzą do systematycznego przekształcania budowy i składu gatunkowego miejscowych zbiorowisk leśnych w kierunku ich coraz większego uproszczenia i homogenizacji oraz do stopniowej eliminacji wielu gatunków drzew, z którymi związanych jest bardzo dużo cennych elementów leśnej bioróżnorodności [Brzeziecki 2017].

Warto podkreślić, że zjawisko dorastania drzew do warstwy drzewostanu, które scharakteryzowano wyżej na podstawie danych ilościowych pochodzących ze stałych powierzchni badawczych w Białowieskim PN, stanowi końcową fazę bardzo długiego i złożonego procesu, obejmującego takie etapy jak kwitnienie drzew, zapylenie kwiatów, owocowanie, kiełkowanie nasion oraz rozwój siewek, nalotów i podrostów. Przejście do kolejnego etapu wiąże się z reguły z eliminacją bardzo dużej liczby osobników, powodowaną przez wiele czynników o charakterze abiotycznym (niesprzyjające warunki glebowe, świetlne, wahania temperatury i wilgotności) i biotycznym (presja ze strony grzybów, owadów, gryzoni, dużych roślinożerców itp.). Czasem potrzeba milionów nasion, setek tysięcy siewek, kilkuset podrostów, aby ostatecznie jednemu osobnikowi danego gatunku drzewa udało się przekroczyć umowną granicę pomiędzy warstwą odnowienia i warstwą drzewostanu (co oczywiście też jeszcze nie oznacza, że uda mu się osiągnąć dominującą pozycję w drzewostanie i odegrać rolę nasiennika zapoczątkowującego rozwój kolejnej generacji drzew). Z tego względu nawet obfite występowanie jakiegoś gatunku drzewa w warstwie odnowienia (w warstwie nalotów lub podrostów czy tym bardziej w postaci siewek) nie gwarantuje jeszcze, że wejdzie on w skład drzewostanu. Dopiero w przypadku bardzo wysokich podrostów można mieć w tym względzie większą pewność.

Od wielu lat układ tych wszystkich czynników, które wpływają na przechodzenie odnowienia do kolejnych faz wysokościowo-rozwojowych, kształtuje się w Puszczy Białowieskiej niekorzystnie dla wielu kluczowych gatunków drzew, które mogłyby potencjalnie wchodzić w skład lokalnych zbiorowisk leśnych. Nie ulega wątpliwości, że jednym z najważniejszych czynników ograniczających są w tym zakresie nadmiernie rozmnożone populacje dużych ssaków roślinożernych, zwłaszcza populacja jelenia szlachetnego, który w Puszczy pojawił się dopiero pod koniec XIX wieku (w okresie zamiany Puszczy na carski zwierzyńiec) i jest dla ekosystemów leśnych Puszczy właściwie gatunkiem obcym (i w dużym stopniu inwazyjnym). W tej sytuacji ochrona najmłodszego pokolenia drzew i aktywna pomoc ze strony człowieka w „ucieczce spod pyska zwierzyny” jest podstawowym warunkiem utrzymania ciągłości występowania i zrównoważonej struktury demograficznej wielu gatunków drzew [Brzeziecki i in. 2012, 2013, 2016, 2017].

Na koniec warto jeszcze raz podkreślić, że u podstaw strategii opracowanej przez leśników na potrzeby restytucji drzewostanów puszczańskich na powierzchniach pogradacyjnych znajduje się założenie o maksymalnym wykorzystaniu naturalnych odnowień wspieranych odpowiednimi działaniami z zakresu odnowienia sztucznego. Strategia ta obejmuje nie tylko sam moment powstania nowego pokolenia drzew, ale zakłada permanentne kształtowanie drzewostanu i kierowanie jego rozwojem w taki sposób, aby w ciągu całego okresu jego rozwoju zachować jak największe zróżnicowanie gatunkowe i możliwość występowania gatunków reprezentujących różne strategie życia i związanych z różnymi etapami sukcesji ekologicznej: od pionierskich, poprzez

przejściowe, do gatunków o charakterze klimaksowym [Brzeziecki i in. 2015]. Jak dobitnie świadczą o tym liczne prace autorów zajmujących się tematyką odnowień naturalnych w warunkach Puszczy oraz wyniki wieloletnich badań na stałych powierzchniach w Białowieskim PN, działania takie są niezbędne, aby zachować zróżnicowany (puszczański) charakter lasów Puszczy Białowieskiej, a tym samym wielofunkcyjny charakter występujących w niej drzewostanów, ze szczególnym uwzględnieniem właściwego stanu zachowania gatunków oraz siedlisk przyrodniczych chronionych w Puszczy w ramach programu Natura 2000 [Ronikier-Dolańska, Balcerzak 2015].

## Podziękowania

Autorzy serdecznie dziękują dr. inż. Jackowi Zajączkowskiemu za pomoc przy wykonaniu ryciny 2.

## Literatura

- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajączkowski J., Żybura H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, north-eastern Poland. *J. Veget. Sci.* 9: 229-238.
- Bobiec A., Jaszczyk E., Wojtunik K. 2011. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European hemiboreal zone. *Eur. J. For. Res.* 130: 785-797.
- Brzeziecki B. 2017. Puszcza Białowieska jako ostoja różnorodności biologicznej. *Sylvan* 161 (12): 971-981.
- Brzeziecki B., Bielak K., Bolibok L., Buraczyk W., Drozdowski S., Dzwonkowski M., Gawron L., Szeli-gowski H., Widawska Z., Zajączkowski J., Żybura B., Żybura H. 2015. Wieloletnia dynamika składu gatunkowego i struktury drzewostanów oraz rekonstrukcja historii wybranych drzewostanów metodami dendrochronologicznymi na stałych powierzchniach doświadczalnych w lasach naturalnych Puszczy Białowieskiej. Maszynopis. KHL SGGW, Warszawa.
- Brzeziecki B., Drozdowski S. 2005. Long-term experiment on uneven-aged management in the Białowieża Forest, north-eastern Poland: implications for natural regeneration. *Annals of WAU – SGGW. For. and Wood Techn.* 56: 69-75.
- Brzeziecki B., Drozdowski S., Bielak K., Buraczyk W., Gawron L. 2013. Kształtowanie zróżnicowanej struktury drzewostanów w warunkach nizinnych. *Sylvan* 157 (8): 597-606.
- Brzeziecki B., Drozdowski S., Żybura H., Bolibok L., Bielak K., Zajączkowski J. 2017. Managing for naturalness alone is not an effective way to preserve all the valuable natural features of the Białowieża Forest – a reply to Jaroszewicz et al. *J. Veget. Sci.* 28: 223-231.
- Brzeziecki B., Hilszczański J., Kowalski T., Łakomy P., Małek S., Miścicki S., Modrzyński J., Sowa J., Starzyk J. R. 2018. Problem masowego zamierania drzewostanów świerkowych w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowieska”. *Sylvan* 162 (5): 373-386.
- Brzeziecki B., Keczyński A., Zajączkowski J., Drozdowski S., Gawron L., Buraczyk W., Bielak K., Szeli-gowski H., Dzwonkowski M. 2012. Zagrożone gatunki drzew Białowieskiego Parku Narodowego (Rezerwat Ścisły). *Sylvan* 156 (4): 252-261.
- Brzeziecki B., Pommerening A., Miścicki S., Drozdowski S., Żybura H. 2016. A common lack of demographic equilibrium among tree species in Białowieża National Park (NE Poland): evidence from long-term plots. *J. Veget. Sci.* 27: 460-467.
- Gaudio N., Balandier Ph., Dumas Y., Ginisty Ch. 2011. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *For. Ecol. Manage.* 261: 489-498.
- Grzywiński R. 1998. Inicjowanie odnowień naturalnych na powierzchni izolowanej w Puszczy Białowieskiej. *Las Polski* 2: 9-11.
- Grzywiński R. 1999. Odnowienie naturalne w Puszczy Białowieskiej. *Las Polski* 23: 22-23.
- Grzywiński R. 2006. O odnowieniu naturalnym w Puszczy. *Las Polski* 6: 20-21.
- Karpiński J. J. 1952. Naturalne odnawianie się dębu w Puszczy Białowieskiej. *Chroń. Przynr. Ojcz.* 1: 11-15.
- Kawecka A. 1982. Zależność pierśnicowego wieku świerka od siedliska i oświetlenia. *Sylvan* 126 (1/2/3): 19-27.
- Kowalski M. 1972. Dynamika odnowień naturalnych w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego. *Fol. For. Pol. Series A – Forestry* 20: 93-109.
- Kowalski M. 1975. Kształtowanie się struktury odnowień w kilku zespołach lasu naturalnego. *Zesz. Nauk. AR w Warszawie. Leśnictwo* 21: 43-55.
- Kowalski M. 1993. Stand structure dynamics of a young forest generation in the Białowieża National Park. *Fol. For. Pol. Series A – Forestry* 35: 15-33.

- Kuijper D. P. J., Cromsigt J. P. G. M., Jędrzejewska B., Miścicki S., Churski M., Jędrzejewski W., Kweezlich I. 2010. Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J. Ecol.* 98: 888-899.
- Matuszkiewicz W. 1952. Zespoły leśne Białowieckiego Parku Narodowego. *Annales UMCS. Lublin – Polonia. Suppl. VI. Sectio C. UMCS, Lublin.*
- Paczoski J. 1924. O odnowieniu drzewostanów w Puszczy Białowiejskiej. *Las Polski* 11: 431-443; 12: 483-492.
- Paczoski J. 1930. *Lasy Białowieży*. PROP, Poznań.
- Paluch R. 2004. Stan, warunki i problemy odnowienia naturalnego sosny w Puszczy Białowiejskiej. *Sylvan* 148 (11): 9-21.
- Paluch R. 2005. Odnowienie naturalne dębu w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowiejska” – stan, warunki i perspektywy. *Sylvan* 149 (1): 30-41.
- Paluch R. 2014. Tempo i kierunki zmian składu gatunkowego drzewostanów naturalnych w wybranych zbiorowiskach leśnych Puszczy Białowiejskiej. *Leś. Pr. Bad.* 75: 385-406.
- Paluch R. 2015. Wieloletnie zmiany składu gatunkowego drzewostanów naturalnych w Puszczy Białowiejskiej. *Sylvan* 159 (4): 278-288.
- Ronikier-Dolańska A., Balcerek J. 2015. Gatunki i siedliska obszaru Natura 2000 Puszcza Białowiejska PLC200004 – liczebność, powierzchnia i aktualny stan ochrony. W: Stan ekosystemów leśnych Puszczy Białowiejskiej. Ogólnopolska Konferencja Naukowa MŚ i GDLP. 28.10.2015 r. Warszawa. 25-33.
- Sokołowski A. W. 1991. Zmiany składu zbiorowisk leśnych w rezerwach Puszczy Białowiejskiej. *Ochrona Przyrody* 49 (2): 1-26.
- Włoczewski T. 1954. Materiały do badania zależności między drzewostanem i glebą w przestrzeni i w czasie. *Prace IBL* 123: 161-249.
- Włoczewski T. 1964. Prace wykonane w Katedrze Ogólnej Hodowli Lasu SGGW z dotacji Polskiej Akademii Nauk w latach 1955-1962. *Sylvan* 108 (5): 49-53.
- Zajączkowski J. 1999. Odnowienie lasu naturalnego na przykładzie powierzchni badawczej w Białowiejskim Parku Narodowym. *Sylvan* 143 (7): 5-14.
- Żmichorski M., Chylarecki P., Orczewska A., Wesołowski T. 2018. Białowieża Forest: A new threat. *Letters to Science* 361 (6399): 238.