

ANNA GAZDA, STANISŁAW MIŚCICKI

## Sąsiedztwo i następstwo gatunków drzew w Białowieżskim Parku Narodowym

Neighbourhood and succession of tree species in the Białowieża National Park

### ABSTRACT

Gazda A., Miścicki S. 2018. Sąsiedztwo i następstwo gatunków drzew w Białowieżskim Parku Narodowym. Sylwan 162 (3): 209-219.

The diversity and sustainability of species composition are important topic of forest research. The possibility to observe the coexistence of tree species in a given forest patch and their succession in the next generation is limited because there are few forests unaffected by management activities. For this reason, the study was conducted in the oldest part of the Białowieża National Park, called Strict Reserve. The purpose of the research was to determine the relationship between the quantity of individual tree species in the overstorey (the standing volume of trees with the diameter at breast height  $d \geq 8$  cm) and regeneration layer (the total height of trees with the diameter at breast height  $d < 8$  cm or height  $h \leq 1.3$  m) as well as the relationships between those stand layers. Multiple regression and canonical analysis were used to determine the relationships between 12 tree species (tab. 1). The research material was the results of measurements of 920 concentric sample plots conducted in 1995 and 2005. In the overstorey, the correlation coefficient between the standing volume of a given tree species on sample plots and the standing volume of other tree species assumed for each species both significant positive values (species 'co-occurrence'), significant negative values (species 'avoidance') and close to zero values (fig. 1). The same was true for the regeneration layer (fig. 2). In eight cases the correlation between the total height of trees of a given species in the regeneration layer and the standing volume of trees from the overstorey showed the highest positive values when referred to the 'regeneration-overstorey' relationship of the same species (fig. 3). The same referred to the 'overstorey-regeneration' relationship (fig. 4). Eight of the canonical variables turned out to be significant (tab. 2). For the first canonical variable, standing volume of hornbeam in the overstorey (Gb\_m) showed the highest absolute value of the loading factor in the first dataset, while the variable the total height of hornbeam trees in the regeneration layer (Gb\_o) – in the other dataset (fig. 5). The total redundancy was 20.7%, which means that such part of the variance of the total height of individual tree species in the regeneration layer could be explained by their standing volume in the overstorey. The sequence of tree generations understood as the relationship between species composition of the regeneration and overstorey layers was associated with life strategies of tree species.

### KEY WORDS

avoidance, canonical analysis, co-occurrence, life strategy, overstorey, regeneration layer

### ADDRESSES

Anna Gazda <sup>(1)</sup> – e-mail: rlgazda@cyf-kr.edu.pl

Stanisław Miścicki <sup>(2)</sup> – e-mail: stanislaw\_miscicki@sggw.pl

<sup>(1)</sup> Zakład Bioróżnorodności Leśnej, Uniwersytet Rolniczy; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

<sup>(2)</sup> Katedra Urządzania Lasu i Ekonomiki Leśnictwa, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

## Wstęp

W badaniach dotyczących dynamiki lasu często stawiane są pytania o trwałość poszczególnych gatunków drzew na danym obszarze lasu [Grubb 1977]. Badania te uwzględniają różne skale czasowe i przestrzenne, a skupione są przede wszystkim na relacjach zachodzących między współwystępującymi osobnikami [Woods 1984; Frelich i in. 1993]. Proces wymiany pokoleń drzew, a zwłaszcza aspekt związany ze składem gatunkowym – z jednej strony z jego trwałością, a z drugiej z jego zróżnicowaniem – jest bardzo ważny w ekologii i jest częścią badań poświęconych zrozumieniu istoty różnorodności gatunkowej. Różne wymagania siedliskowe, amplitudy ekologiczne, typy funkcjonalne drzew i ich strategię życiowe [Brzeziecki 2000] powodują, że w zróżnicowanym siedliskowo lesie potencjalnie mogą występować drzewostany o różnym złożeniu gatunkowym drzew.

Możliwości obserwacji współwystępowania drzew różnych gatunków w danym płacie lasu wykształconym w wyniku procesów naturalnych i ich następstwa w kolejnej generacji są ograniczone ze względu na małą liczbę nieprzekształconych obiektów leśnych. Bardzo dobrym obiektem jest najstarsza część Białowieskiego Parku Narodowego (BPN), zwyczajowo nazywana Rezerwatem Ścisłym. W roku 1921 ten teren był załącznikiem parku narodowego. Wszystkie drzewostany są objęte ochroną ścisłą od roku 1929, a w okresie wcześniejszym (około 1888 do 1918) były nieużytkowane lub użytkowane w ograniczonym zakresie [Miścicki 2012]. W związku z tym w wyniku naturalnie zachodzących procesów, przede wszystkim odnowienia lasu, wykształciły się fitocenozy odznaczające się specyficznym składem i powiązaniem drzew różnych gatunków.

W historii badań Rezerwatu Ścisłego BPN powstały prace dotyczące relacji gatunków drzew w macierzystej warstwie drzewostanów [Paczoski 1930; Faliński 1986]. Te, które dotyczyły struktury warstwy odnowienia, początkowo odnosiły się do wybranych fragmentów [Kowalski 1972, 1975, 1993], a później do całego obszaru lasu tego obiektu [Miścicki 1996, 2016; Krasuska, Miścicki 2002; Brzeziecki i in. 2010]. Powstały także opracowania dotyczące wpływu struktury drzewostanów i warunków siedliskowych na gatunki drzew odnowienia – w wybranych fragmentach [Zajączkowski 1999] lub w całym BPN [Drozdowski 2013].

Celem pracy było określenie relacji ilościowych między gatunkami drzew w obrębie warstwy odnowienia i warstwy macierzystej, a także relacji między składami gatunkowymi tych warstw.

## Materiał i metody

Badania przeprowadzono w Rezerwacie Ścisłym BPN. Odnosiły się one do powierzchni wszystkich drzewostanów, liczącej 4584 ha. Materiał badawczy zebrano na czasowych powierzchniach próbnych, które zmierzono w czerwcu i lipcu 1995 roku oraz w sierpniu 2005 roku – po 460 w każdym terminie, łącznie 920 prób. Za każdym razem wykorzystano tę samą sieć (100×1000 m) środków powierzchni próbnych, z krótszym bokiem zorientowanym według azymutu 330°. Powierzchnie próbne miały formę koncentryczną. Każda z nich składała się z pięciu współśrodkowych kół wielkości: 5,31 m<sup>2</sup> (pomiar wszystkich drzew w wieku ≥2 lata), 20 m<sup>2</sup> (pomiar drzew o wysokości  $h \geq 0,3$  m), 50 m<sup>2</sup> (pomiar drzew o pierśnicy  $d \geq 2$  cm), 200 m<sup>2</sup> ( $d \geq 12$  cm) i 500 m<sup>2</sup> ( $d \geq 36$  cm). Określono gatunek i zmierzono pierśnicę (lub wysokość, jeżeli  $h \leq 1,3$  m) wszystkich drzew zaliczonych do próby. W każdej warstwie drzewostanu zmierzono wysokość 1-3 drzew każdego gatunku

(w zależności od udziału) w celu sporządzenia krzywej wysokości. Miąższość poszczególnych drzew obliczono według wzorów Bruchwalda i in. [2000]. Określona dla każdej powierzchni próbnej suma miąższości grubizny drzew ( $d \geq 8$  cm) w odniesieniu do 1 ha została wykorzystana jako miara ilości danego gatunku w warstwie macierzystej (tab. 1). Dla każdego drzewa z warstwy odnowienia ( $d < 8$  cm lub  $h \leq 1,3$  m) określono wysokość na podstawie krzywej wysokości lub z bezpośrednich pomiarów (w przypadku drzew bez pierśnicy). Określona dla każdej powierzchni próbnej suma wysokości drzew w przeliczeniu na hektar została wykorzystana jako miara ilości danego gatunku w warstwie odnowienia. Dla potrzeb analiz statystycznych wykonano transformację  $y' = \log_{10}(y+1)$  zarówno danych dotyczących miąższości gatunków drzew warstwy macierzystej, jak i sumy wysokości gatunków drzew warstwy odnowienia. Obliczenia wykonano z użyciem programu Statistica 13.1 (Dell Software).

Do określenia powiązania między gatunkami drzew w wyodrębnionych warstwach drzewostanu wykorzystano dwie metody analizy statystycznej: regresję wieloraką i analizę kanoniczną. Regresję wieloraką wykorzystano do określenia siły związku między:

- sumą miąższości drzew danego gatunku a sumą miąższości pozostałych drzew poszczególnych gatunków w warstwie macierzystej,
- sumą wysokości drzew danego gatunku a sumą wysokości pozostałych drzew poszczególnych gatunków w warstwie odnowienia,
- sumą wysokości drzew danego gatunku w warstwie odnowienia a sumą miąższości drzew poszczególnych gatunków w warstwie macierzystej,
- sumą miąższości drzew danego gatunku w warstwie macierzystej a sumą wysokości drzew poszczególnych gatunków w warstwie odnowienia.

Analizę kanoniczną wykorzystano do określenia wpływu składu gatunkowego drzew warstwy macierzystej (traktowanego jako zbiór zmiennych niezależnych  $\{X_1, X_2, \dots, X_p\}$ ) na skład

**Tabela 1.**

Średnia (M) i błąd (SE) miąższość [ $\text{m}^3/\text{ha}$ ] gatunków drzew warstwy macierzystej (miąższość) i suma wysokości [ $\text{m}/\text{ha}$ ] gatunków drzew warstwy odnowienia (suma wysokości)

Mean (M) and standard error (SE) of standing volume [ $\text{m}^3/\text{ha}$ ] of tree species in the overstorey (miąższość) and the total height [ $\text{m}/\text{ha}$ ] of tree species in the regeneration layer (suma wysokości)

	Miąższość			Suma wysokości		
	M	SE	%	M	SE	%
Brzb	2,2	0,8	0,6	74	25	1,2
Brzo	10,4	1,9	2,7	230	63	3,7
Db	72,2	10,6	18,6	46	11	0,7
Gb	52,8	4,3	13,6	3192	452	51,9
Js	31,6	6,7	8,2	312	106	5,1
Kl	12,7	2,7	3,3	307	60	5,0
Lp	41,9	5,4	10,8	551	81	9,0
Ol	42,0	6,6	10,8	329	85	5,4
Os	5,7	2,1	1,5	166	59	2,7
So	29,2	5,5	7,5	12	7	0,2
Sw	85,8	6,4	22,1	603	111	9,8
Wzg	1,2	0,4	0,3	67	23	1,1
Total	388,0	14,5	100,0	6150	528	100,0

Brzb – brzoza brodawkowata, Brzo – brzoza omszona, Db – dąb szypułkowy, Gb – grab zwyczajny, Js – jesion wyniosły, Kl – klon zwyczajny, Lp – lipa drobnolistna, Ol – olsza czarna, Os – topola osika, So – sosna zwyczajna, Sw – świerk pospolity, Wzg – wiąz górski  
 Brzb – silver birch, Brzo – downy birch, Db – pedunculate oak, Gb – European hornbeam, Js – European ash, Kl – Norway maple, Lp – small-leaved lime, Ol – black alder, Os – European aspen, So – Scots pine, Sw – Norway spruce, Wzg – wych elm

gatunkowy drzew warstwy odnowienia (traktowany jako zbiór zmiennych zależnych  $\{Y_1, Y_2, \dots, Y_q\}$ ). Analiza ta jest uogólnieniem liniowej regresji wielorakiej na dwa zbiory zmiennych i pozwala badać związki zachodzące między nimi. W przypadku korzystania z regresji wielorakiej określa się zależność np. między sumą wysokości drzew danego gatunku a miąższością poszczególnych gatunków drzew warstwy macierzystej. Nie uwzględnia się przy tym ilości innych gatunków drzew warstwy odnowienia. W przypadku analizy kanonicznej określa się tzw. korelację kanoniczną, czyli zależność (wyjaśniającą zmienność) np. między sumą wysokości wszystkich poszczególnych gatunków drzew a miąższością wszystkich poszczególnych gatunków drzew warstwy macierzystej. Wykorzystuje się do tego tzw. zmienne (pierwiastki) kanoniczne (objaśnione niżej). Ponieważ niemożliwe jest kompletne określenie tej relacji w jednym kroku obliczeniowym, to w kolejnym kroku wyjaśnia się tę część zmienności między dwoma zbiorami (np. sumą wysokości gatunków warstwy odnowienia i miąższością gatunków drzew warstwy macierzystej), której nie udało się wyjaśnić w poprzednim. Wykonywanie takich kroków (nazywane wyznaczeniem kolejnych par zmiennych kanonicznych) jest zatrzymywane, gdy związek między dwoma zbiorami staje się nieistotny z punktu widzenia statystycznego.

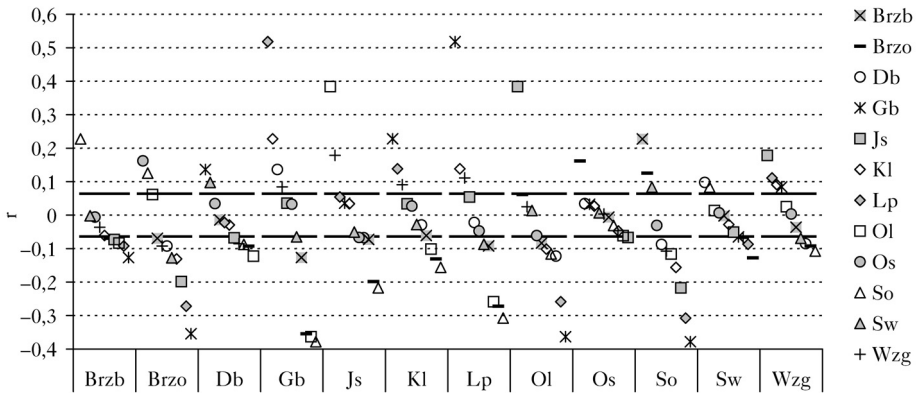
Dla zrozumienia wyników analizy kanonicznej konieczne jest wyjaśnienie najważniejszych pojęć:

- zmienne kanoniczne – pierwsza jest liniową funkcją zbioru zmiennych niezależnych  $a_1X_1+a_2X_2+\dots+a_pX_p$  (tu: miąższości gatunków warstwy macierzystej), a druga liniową funkcją zbioru zmiennych zależnych  $b_1Y_1+b_2Y_2+\dots+b_qY_q$  (tu: sumy wysokości gatunków warstwy odnowienia); zmienne kanoniczne są wyznaczone w taki sposób, aby – przy użyciu wag  $a_1, a_2, \dots, a_p$  i  $b_1, b_2, \dots, b_q$  – maksymalnie wyjaśniać zależności liniowe pomiędzy zmiennymi należącymi do tych dwóch zbiorów;
- kanoniczne ładunki czynnikowe – korelacje między zmiennymi kanonicznymi a zmiennymi w każdym zbiorze (większa wartość ładunku czynnikowego oznacza większe znaczenie danej zmiennej w objaśnieniu zmiennej kanonicznej);
- redundancja danej zmiennej kanonicznej – określenie, ile przeciętnej wariancji w jednym zbiorze (tu: sumy wysokości drzew poszczególnych gatunków warstwy odnowienia) jest wyjaśnione przez daną zmienną kanoniczną drugiego zbioru (tu: miąższości drzew poszczególnych gatunków warstwy macierzystej).

## Wyniki

W warstwie macierzystej drzew współczynnik korelacji między miąższością danego gatunku na powierzchniach próbnych a miąższością poszczególnych innych gatunków w przypadku każdego z dwunastu z nich przyjmował wartości istotnie dodatnie (wtedy określano, że gatunki współwystępują), istotnie ujemne (określano, że gatunki unikają się), jak i zbliżone do zera, gdy przy przyjętym poziomie istotności  $p=0,05$  nie stwierdzono istotności korelacji (ryc. 1). Dąb i świerk współwystępowały z nielicznymi gatunkami, a ich związki z nimi były słabe. Także słabe było unikanie przez nie innych gatunków. Silna była zależność między miąższością lipy i grabu, a także między miąższością jesionu i olszy. W płatach lasu grab rozmijał się z sosną, olszą i brzozą omszoną.

Na podstawie sumy wysokości drzew określono, że w warstwie odnowienia najsłabiej z innymi gatunkami była związana osika, która nie współwystępowała z innym gatunkiem (ryc. 2). Brzoza brodawkowata nie unikała żadnego innego gatunku. Najsilniej związane były ze sobą brzoza omszona i świerk oraz lipa z klonem i grabem. Tak jak w przypadku warstwy macierzystej, grab w odnowieniu unikał współwystępowania z olszą i brzozą omszoną.

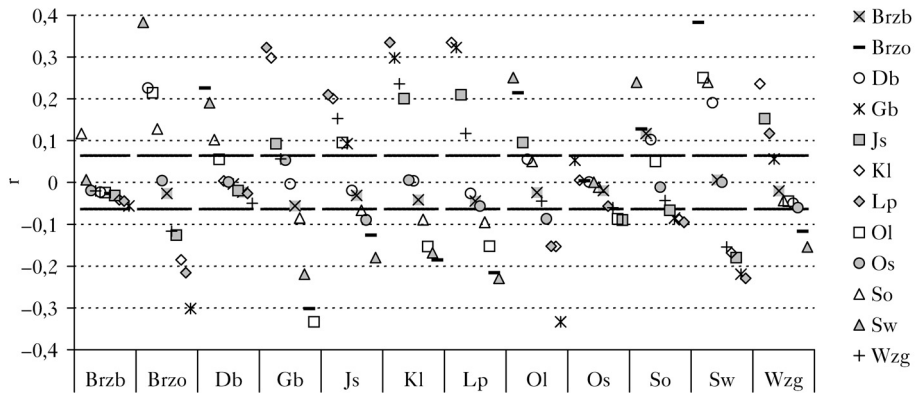


Ryc. 1.

Współczynnik korelacji wielorakiej (r) między miąższością danego gatunku a miąższością innych gatunków warstwy macierzystej

Multiple correlation coefficient (r) between the standing volume of a given species and the volume of other species in the overstorey

oznaczenia gatunków jak w tabeli 1; linie przerywane oznaczają granice istotności korelacji przy  $p=0,05$   
species names as in table 1; dashed lines indicate correlation significance limits at  $p=0.05$



Ryc. 2.

Współczynnik korelacji wielorakiej (r) między sumą wysokości drzew danego gatunku a sumą wysokości innych gatunków warstwy odnowienia

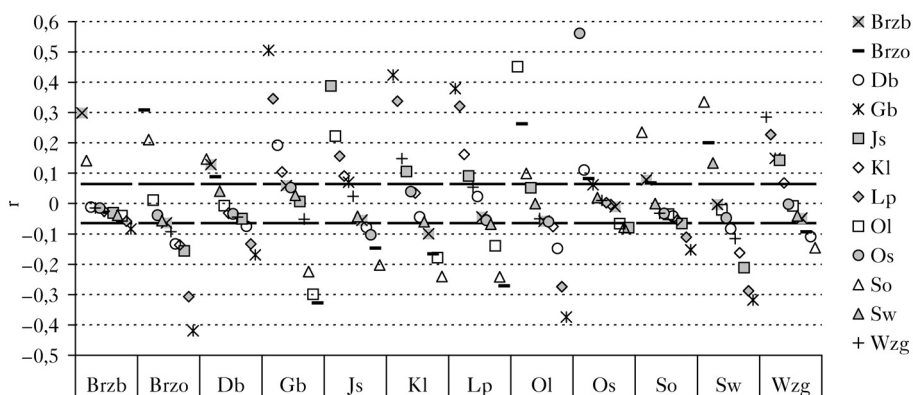
Multiple correlation coefficient (r) between the total height of a given species and the total height of other species in the regeneration layer

oznaczenia jak na rycinie 1; denotes as in figure 1

Suma wysokości drzew brzozy brodawkowatej, brzozy omszonej, grabu, jesionu, olszy, osiki, sosny i wiązu górskiego w warstwie odnowienia najsilniej była związana z miąższością drzew warstwy macierzystej tego samego gatunku (ryc. 3). Można więc powiedzieć, że drzewa młodej generacji często pozostawały w tym samym miejscu, w którym już rosły dorosłe drzewa danego gatunku. Najwyraźniej tę relację widać w przypadku osiki. Antagonistycznie zachowywało się odnowienie brzozy omszonej i olszy względem grabu z warstwy macierzystej. Relacja między sumą wysokości drzew odnowienia a miąższością w warstwie macierzystej była nietypowa w przypadku dębu, klonu, lipy i świerka. Dąb unikał odnawiania się pod okapem zdominowanym przez dęby, natomiast jego młode pokolenie najsilniej (choć był to słaby związek) było związane z okapem

sosny. Podobnie klon: w odnowieniu nie pojawiał się pod okapem z dużym udziałem klonu, natomiast jego młoda generacja najsilniej była związana z okapem złożonym głównie z lipy lub grabu. Suma wysokości drzew odnowienia świerka silniej niż z miąższością własnego gatunku była związana z miąższością sosny. Podobna, ale słabiej zaznaczona sytuacja wystąpiła w przypadku odnowienia lipy. Wprawdzie było ono silnie związane z miąższością lipy w warstwie macierzystej, ale jeszcze silniej z miąższością grabu.

Nieco inaczej wyglądało określenie powiązania ilości poszczególnych gatunków drzew w warstwie macierzystej z ilością danych gatunków w warstwie odnowienia (ryc. 4). Pomijając osiem z nich, których suma wysokości drzew w warstwie odnowienia najsilniej była związana z miąższością tego samego gatunku w warstwie macierzystej, specyficzna sytuacja dotyczyła okapu for-

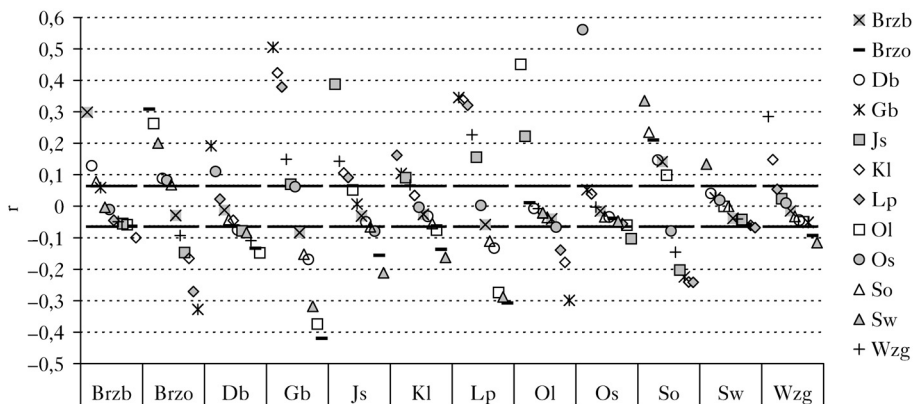


Ryc. 3.

Współczynnik korelacji wielorakiej ( $r$ ) między sumą wysokości drzew danego gatunku warstwy odnowienia a miąższością gatunków warstwy macierzystej

Multiple correlation coefficient ( $r$ ) between the total height of tree species in the regeneration layer and the standing volume of tree species in the overstorey

oznaczenia jak na rycinie 1; denotes as in figure 1



Ryc. 4.

Współczynnik korelacji wielorakiej ( $r$ ) między miąższością danego gatunku warstwy macierzystej a sumą wysokości drzew gatunków warstwy odnowienia

Multiple correlation coefficient ( $r$ ) between the standing volume of a given tree species in the overstorey and the total height of tree species in the regeneration layer

oznaczenia jak na rycinie 1; denotes as in figure 1

mowanego przez dąb, klon, lipę i sosnę. Miąższość każdego z tych czterech gatunków najsilniej wiązała się z sumą wysokości drzew odnowienia innego gatunku. W przypadku dębu w warstwie macierzystej najsilniej było z nim związane odnowienie grabu, z klonem odnowienie lipy, z lipą odnowienie grabu i klonu (choć także silnie lipy), a z sosną odnowienie świerka. Zwraca uwagę także brak istotnego związku między ilością świerka w warstwie macierzystej a ilością odnowienia innych gatunków, z wyjątkiem świerka.

Na podstawie wyników analizy kanonicznej można było wskazać, że związki między ilością odnowienia poszczególnych gatunków (wyrażone sumą wysokości drzew) a miąższością poszczególnych gatunków drzew warstwy macierzystej były złożone. Wskazuje na to fakt, że spośród dwunastu zmiennych kanonicznych (bo tyle teoretycznie można było utworzyć) aż osiem z nich okazało się istotnych (tab. 2). Wartość pierwszej (największej i najbardziej istotnej) korelacji

**Tabela 2.**

Wartości wag kanonicznych dla kolejnych zmiennych kanonicznych zbioru gatunków w warstwie macierzystej (U) i odnowienia (V), korelacje kanoniczne (Rkan), redundancja całkowita (TRD) oraz redundancje zbioru V (RDV)

Canonical weights for the subsequent canonical variates for the set of species in the overstorey (U) and regeneration layer (V), canonical correlations (Rkan), total redundancy (TRD) and redundancy of the V set (RDV)

	U1	U2	U3	U4	U5	U6	U7	U8	U9	U10	U11	U12
Brzb_m	-0,09	-0,02	-0,10	0,70*	0,54	0,14	-0,26	-0,29	0,32	-0,02	0,07	0,11
Brzo_m	0,23	0,08	0,15	-0,21	0,01	0,20	-0,08	-0,43	0,22	0,32	0,67*	0,61
Db_m	-0,10	0,13	-0,02	0,35	-0,25	-0,04	-0,13	0,44	-0,04	0,77*	0,01	0,21
Gb_m	-0,52*	-0,09	-0,02	0,07	-0,34	0,81*	0,04	-0,65*	-0,21	0,12	0,51	-0,32
Js_m	-0,11	-0,31	0,23	0,07	0,27	-0,57	0,67*	-0,21	0,02	0,37	0,36	-0,04
Kl_m	0,02	-0,12	0,12	0,22	0,02	-0,12	-0,20	0,54	-0,19	-0,38	0,67*	0,12
Lp_m	-0,23	-0,16	0,20	-0,03	0,23	0,04	0,10	0,17	-0,22	-0,07	-0,42	1,02*
Ol_m	0,19	-0,16	0,70*	0,40	-0,28	0,77	-0,21	-0,02	-0,28	-0,06	-0,20	0,06
Os_m	-0,25	0,81*	0,41	0,11	0,15	-0,13	0,20	0,01	-0,18	-0,17	-0,10	-0,08
So_m	0,19	0,02	-0,21	0,13	0,12	0,47	0,51	0,06	-0,85*	0,16	0,16	0,13
Sw_m	-0,01	0,04	-0,04	0,04	-0,11	0,37	0,58	0,20	0,66	-0,20	0,15	0,19
Wzg_m	-0,04	0,04	0,10	-0,42	0,57*	0,45	-0,16	0,37	0,14	-0,32	0,02	-0,22
Rkan	0,76	0,58	0,54	0,41	0,32	0,28	0,21	0,16	0,11	0,10	0,05	0,03
p	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	-0,004	-0,12	-0,24	-0,55	-0,34
TRD	20,70%											
RDV	11,30%	3,60%	2,60%	1,20%	0,80%	0,40%	0,30%	0,20%	0,10%	0,10%	0,00%	0,00%
	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11	V12
Brzb_o	0,03	0,02	-0,19	0,49	0,57	-0,02	-0,22	-0,34	0,01	-0,08	-0,43	-0,25
Brzo_o	0,24	0,10	-0,17	-0,44	0	-0,79*	-0,40	-0,25	0,01	-0,06	-0,27	0,33
Db_o	0,12	-0,01	-0,07	0,25	0,33	0,05	0,05	-0,11	0,39	-0,36	0,75*	0,18
Gb_o	-0,37*	0,03	-0,27	0,38	-0,35	-0,03	-0,03	-0,18	0,23	-0,01	-0,38	0,80*
Js_o	0,02	-0,38	0,40	0,21	0,06	-0,59	0,64	-0,07	0,03	-0,04	-0,13	-0,04
Kl_o	-0,25	0,01	0,01	-0,53*	0,05	0,22	0,10	-0,87*	-0,07	0,13	0,14	-0,21
Lp_o	-0,19	-0,14	-0,06	-0,06	-0,07	-0,09	-0,34	0,30	-0,45	-0,84*	0,01	-0,25
Ol_o	0,29	-0,04	0,54*	0,20	-0,27	0,49	-0,34	-0,35	-0,10	-0,24	-0,17	0,39
Os_o	-0,21	0,81*	0,46	0,09	0,11	-0,15	0,14	-0,02	-0,10	-0,20	-0,02	-0,02
So_o	0,06	0	-0,11	0,03	0,18	0,03	0,20	-0,01	-0,85*	0,20	0,23	0,42
Sw_o	0,12	0,10	-0,39	-0,12	-0,14	0,31	0,75*	0,10	0,14	-0,45	-0,43	-0,22
Wzg_o	-0,09	-0,05	0,16	-0,37	0,61*	0,24	-0,01	0,43	0,21	-0,10	-0,30	0,42

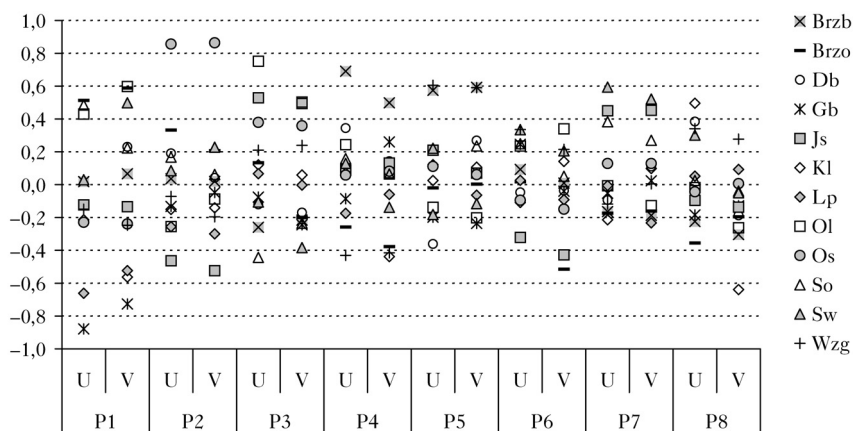
\* największa waga w danej zmiennej kanonicznej; oznaczenia gatunków jak w tabeli 1

\* the largest weight in a given canonical variate; species names as in table 1

kanonicznej wyniosła 0,76. W pierwszej zmiennej kanonicznej największa bezwzględna wartość wagi wiązała się z ilością grabu w warstwie macierzystej i z ilością grabu w odnowieniu. Oznacza to, że związek tych dwóch cech w największym stopniu wpłynął na powstanie pierwszej korelacji kanonicznej. W drugiej zmiennej kanonicznej największa bezwzględna wartość wagi wiązała się z ilością osiki w warstwie macierzystej i z ilością osiki w odnowieniu. Mogłoby to wydawać się zaskakujące ze względu na małą ilość tego gatunku w obu warstwach. Jednak – co wynikało już z analizy z użyciem regresji wielorakiej – w przypadku osiki występowało silne związanie jej ilości w obu warstwach, a także słaby związek z ilością pozostałych gatunków drzew. W kolejnych zmiennych kanonicznych największe wartości bezwzględne wag dotyczyły nie tylko tego samego gatunku w warstwie macierzystej i w warstwie odnowienia, ale niekiedy gatunków różnych. Tak było np. w przypadku czwartej zmiennej kanonicznej.

W pierwszej zmiennej kanonicznej w pierwszym zbiorze, obejmującym gatunki warstwy macierzystej, zmienna „miąższość grabu” miała największą wartość bezwzględną ładunku czynnikowego, a w drugim zbiorze, obejmującym gatunki warstwy odnowienia, także zmienna „suma wysokości grabu” (ryc. 5). Oprócz tego duże wartości ładunku czynnikowego dotyczyły miąższości lipy w pierwszym zbiorze i sumy wysokości olszy, brzozy omszonej, klonu, lipy i świerka w drugim zbiorze. Oznacza to, że te gatunki (odpowiednio w warstwie macierzystej lub warstwie odnowienia) wykazywały najsilniejsze powiązanie w obrębie pierwszej zmiennej kanonicznej. W przypadku tej zmiennej kanonicznej, jak i drugiej, czwartej, piątej i siódmej, pary zmiennych dotyczących ilości tych samych gatunków odpowiednio w warstwie macierzystej i w warstwie odnowienia miały największe wartości ładunków czynnikowych. Ósma zmienna kanoniczna była jedyną, w której wartości bezwzględne ładunków czynnikowych w zbiorze gatunków warstwy macierzystej i warstwy odnowienia były wprawdzie największe dla tego samego gatunku – klonu – ale miały przeciwne znaki. Można to interpretować jako unikanie odnawiania się tego gatunku pod własnym okapem.

Całkowita redundancja wyniosła 20,7% (tab. 2). Oznacza to, że taką część wariacji sumy wysokości gatunków drzew warstwy odnowienia można było objaśnić przy pomocy zmiennych



Ryc. 5.

Wartość kanonicznych ładunków czynnikowych dla istotnych pierwiastków kanonicznych (P) dla gatunków w warstwie macierzystej (U) i odnowienia (V)

Value of canonical factor loadings for significant canonical variate pairs (P) for individual species in the overstorey (U) and in the regeneration layer (V)

oznaczenia gatunków jak w tabeli 1; species names as in table 1



miąższości gatunków drzew w warstwie macierzystej. W oparciu o pierwszą zmienną kanoniczną, przy danych wartościach zmiennych dotyczących ilości gatunków w warstwie macierzystej (zmiennych prognozujących), można było wyjaśnić 11,3% wariacji zmiennych dotyczących ilości gatunków w warstwie odnowienia (zmiennych objaśnianych). Kolejne zmienne kanoniczne umożliwiały wyjaśnienie coraz mniejszej części tej wariacji.

## Dyskusja

W przypadku macierzystej warstwy drzew wyniki badań zilustrowały liczbowo kilka znanych powiązań między gatunkami: grądów (grabu, lipy i klonu) czy olsów (olszy i jesionu). Równocześnie wykazano, że świerk był związany słabo lub niezwiązany z innymi gatunkami. Oznacza to, że w płatach lasu, w których rósł, jego miąższość była słabo związana z miąższością drzew gatunków występujących obok niego.

W przypadku warstwy odnowienia powiązania między gatunkami drzew tylko częściowo były powtórzeniem relacji występującej w warstwie macierzystej. Wprawdzie współwystępowanie grabu, lipy i klonu miało silny charakter, ale jesion najczęściej występował obok klonu i lipy – więc nie tylko na grądzie niskim, ale także i wysokim – a świerk obok brzozy omszonej i olszy. W tym ostatnim przypadku mogło to ilustrować pogarszanie się ogólnych warunków wilgotnościowych w Rezerwacie Ścisłym BPN: świerk zaczął odnawiać się częściej na przesuszonych olsach czy mieszanych borach lub lasach bagiennych, a ustępować z siedlisk zajmowanych wcześniej – obecnie już zbyt suchych.

Określenie relacji między gatunkami drzew w warstwie odnowienia i warstwie macierzystej można uznać za najważniejszą część niniejszej pracy. W przypadku olszy, osiki i obu gatunków brzoź – zaliczonych ze względu na ich strategie życiowe do grupy gatunków ruderalnych – wszystkie najsilniej były związane z własną osłoną, czyli z osłoną przez ten sam gatunek. Z osłoną sosny dość silnie było związane odnowienie brzozy brodawkowatej, omszonej i olszy (tych dwóch ostatnich gatunków głównie na siedliskach mieszanych borów i lasów bagiennych), a odnowienie osiki z osłoną dębu. Wyniki te różniły się od przedstawionych w pracy Drozdowskiego [2013], dotyczącej modelowania odnowienia w BPN. Przyczyną niezgodności mogły być: różnice metodyczne (ocena ilości odnowienia według zagęszczenia drzew osobno warstwy nalotu i podrostu wobec oceny ilości odnowienia w niniejszej pracy z użyciem sumy wysokości drzew, bez podziału na te warstwy; inne metody analizy statystycznej – u Drozdowskiego regresja logistyczna i regresja wieloraka); różnice liczby prób (większa w niniejszej pracy) czy różnice obszarowe (w niniejszej pracy badaniami objęto również dwa trudno dostępne, rozległe płaty obejmujące siedliska bagienne, które nie były przedmiotem badań Drozdowskiego).

W przypadku grabu, jesionu, lipy, klonu i wiązu – zaliczonych ze względu na ich strategie życiowe do grupy gatunków konkurencyjnych – uzyskano wyniki częściowo zbieżne z prezentowanymi w pracy Drozdowskiego [2013]. Odnowienie tych gatunków często było najsilniej związane z osłoną własną. Tak było w przypadku grabu, wiązu górskiego i jesionu. Z lipą w warstwie macierzystej była silnie związana ilość odnowienia grabu, wiązu, jesionu, lipy i klonu, choć odnowienie tych dwóch ostatnich najsilniej wiązało się z osłoną grabu. Młoda generacja klonu była słabo związana z własną osłoną. Ta sytuacja i współczesna obfitość odnowienia klonu [Miścicki 2016] mogą być traktowane jako zapowiedź zmian relacji ilościowych w warstwie odnowienia w Rezerwacie Ścisłym BPN. Jednak w przyszłości przeszkodą w zwiększaniu ilości klonu w kolejnych, coraz wyższych grupach drzew może być jego wrażliwość na uszkodzenia powodowane przez roślinożerne ssaki kopytne [Kuijper i in. 2010].

W przypadku dębu i świerka (zaliczonych do grupy gatunków o mieszanej strategii życiowej tolerowania stresu i konkurencji) oraz sosny (o strategii tolerowania stresu, konkurencji i ruderalnej) uzyskano wyniki częściowo różne w stosunku do prezentowanych w pracy Drozdowskiego [2013]. Z osłoną sosny najsilniej było związane odnowienie świerka, dębu i sosny, a dwóch ostatnich także (choć słabiej) z osłoną obu gatunków brzozy, co wiązało się z zajmowaniem siedlisk średnio żyznych bagiennych lub świeżych borów mieszanych. Odnowienie świerka było związane z osłoną brzozy omszonej (na średnio żyznych siedliskach bagiennych) i z własną osłoną. Wszystkie gatunki zaliczone do grupy tolerującej stres i konkurencję były słabo związane z osłoną grabu lub lipy, a więc unikały bardzo żyznych siedlisk i – prawdopodobnie – miejsc z niedostatkiem światła. Sosna – jako gatunek w warstwie macierzystej – może być uważana za najważniejszą dla utrzymania znaczącego udziału dębu i świerka. Jednocześnie najsłabiej odnawiała się spośród 12 gatunków objętych badaniami. W pracy Drozdowskiego [2013] dane dla jej odnowienia nie były uwzględnione z powodu niewielkiej liczby obserwacji. Niepublikowane dane z lat 2000-2015 (wspólne z D. Kuijperem i jego współpracownikami z Instytutu Badania Ssaków PAN w Białowieży) wskazują, że odnowienie sosny jest wrażliwe na zniszczenie w następstwie zgrzania przez roślinożerne ssaki kopytne.

Opisane relacje wyodrębniły dwie grupy gatunków drzew. W pierwszej znalazły się te o mieszanych strategiach życiowych. Poszczególne osobniki tych gatunków często współwystępowały z innymi, ale przede wszystkim z gatunkami pierwszej grupy, zarówno w warstwie macierzystej, jak i odnowienia. Druga grupa skupiała taksony o strategii konkurencyjnej. Pod warstwą macierzystą zdominowaną przez te gatunki rzadko istniało odnowienie drzew z pierwszej grupy. Pierwsza grupa obejmowała te, które wykorzystywały miejsca niezasiedlone przez gatunki o strategii konkurencyjnej, i właśnie w takich płatach mogła zachodzić modyfikacja składu gatunkowego.

## Wnioski

- ✦ Wyniki analizy kanonicznej umożliwiły zobrazowanie skomplikowanych relacji między liczbą drzew w warstwie odnowienia i w warstwie macierzystej. Objąsniiono 21% wariacji sumy wysokości drzew odnowienia poszczególnych gatunków przy znajomości miąższości poszczególnych gatunków w warstwie macierzystej.
- ✦ W przypadku warstwy odnowienia siła związków między gatunkami drzew tylko częściowo była powtórzeniem związków występujących w warstwie macierzystej.
- ✦ Nastęstwo – rozumiane jako relacja między złożeniem gatunkowym warstwy odnowienia a warstwy macierzystej – wiązało się ze strategiami życiowymi gatunków. Te, które zaliczono do życiowej strategii konkurencji, często współwystępowały ze sobą i odnawiały się pod tym samym gatunkiem lub pod innym, ale z tej samej grupy. Te, które zaliczono do życiowej strategii mieszanej, często odnawiały się pod drzewami innych gatunków, ale rzadko pod gatunkami o strategii konkurencji.

## Literatura

- Bruchwald A., Rymer-Dudzińska T., Dudek A., Michalak K., Wróblewski L., Zasada M. 2000. Wzory empiryczne do określenia wysokości i pierścnicowej liczby kształtu grubizny drzewa. *Sylvan* 144 (10): 5-13.
- Brzeziecki B. 2000. Strategie życiowe gatunków drzew leśnych. *Sylvan* (144) 8: 5-14.
- Brzeziecki B., Keczyński A., Zajączkowski J., Drozdowski S., Gawron L., Buraczyk W., Bielak K., Szeligowski H., Dzwonkowski M., Ostrowski J., Widawska Z. 2010. Operat dynamiki ekosystemów leśnych Białowieckiego Parku Narodowego. Maszynopis. Katedra Hodowli Lasu SGGW, Warszawa.
- Drozdowski S. 2013. Modelowanie procesów odnowieniowych w lesie naturalnym. Rozprawy Naukowe i Monografie. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Faliński J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests: ecological studies in Białowieża Forest. Junk Publishers, Dordrecht.

- Frelich L. E., Calcote R. R., Davis M. B. 1993. Patch formation and maintenance in an old-growth hemlock-hardwood forest. *Ecology* 74 (2): 513-527.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Kowalski M. 1972. Dynamika odnowień naturalnych w oddz. 319 Białowieskiego Parku Narodowego. *Folia Forestalia Polonica A – Forestry* 20: 93-109.
- Kowalski M. 1975. Kształtowanie się struktury odnowień w kilku zespołach lasu naturalnego. *Zeszyty Naukowe AR Warszawa, Leśnictwo* 21: 43-53.
- Kowalski M. 1993. Stand structure dynamics of a young forest generation in the Białowieża National Park. *Folia Forestalia Polonica A – Forestry* 35: 15-33.
- Krasuska M., Miścicki S. 2002. Wielkoobszarowa charakterystyka drzewostanów Białowieskiego Parku Narodowego. *Sylvan* 146 (3): 73-90.
- Kuijper D. P. J., Cromsigt J. P. G. M., Jędrzejewska B., Miścicki S., Churski M., Jędrzejewski W., Kweczlich I. 2010. Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Journal of Ecology* 98: 888-899.
- Miścicki S. 1996. Forest regeneration and its damage by herbivorous ungulates in the Białowieża National Park. W: Paschalis P., Zajączkowski S. [red.]. *Biodiversity protection of Białowieża Primeval Forest*. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa. 91-108.
- Miścicki S. 2012. Structure and dynamics of temperate lowland natural forest in the Białowieża National Park, Poland. *Forestry* 85 (4): 473-483.
- Miścicki S. 2016. Zmiany drzewostanów Białowieskiego Parku Narodowego w okresie 2000-2015. *Leś. Pr. Bad.* 77 (4): 371-379.
- Paczoski J. 1930. *Lasy Białowieży*. Monografie Naukowe. Państwowa Rada Ochrony Przyrody, Poznań.
- Woods K. D. 1984. Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock-northern hardwood forests. *Vegetatio* 56: 87-107.
- Zajączkowski J. 1999. Odnowienie lasu naturalnego na przykładzie powierzchni badawczej w Białowieskim Parku Narodowym. *Sylvan* 143 (7): 5-14.