

DOROTA DOBROWOLSKA

Rola luk w odnawianiu drzewostanów mieszanych w rezerwacie Jata

Role of gaps in regeneration of mixed stands in the Jata reserve

ABSTRACT

Dobrowolska D. 2007. Rola luk w odnawianiu drzewostanów mieszanych w rezerwacie Jata. Sylwan 4: 14-25.

The study was conducted in the Jata reserve (total area is 1117 ha), which is the furthest natural silver fir (*Abies alba* Mill.) location in north-eastern Europe. The aim of the investigation was to: (i) determine influence of stand structure and species composition on regeneration, (ii) reveal the role of canopy gaps in the forest development, (iii) recognize how the gap size determines the establishment, growth and development of tree species in the mixed stands. The investigation was carried out in chosen mixed stands with the share of fir ($\leq 50\%$). All gaps defined as openings in the canopy ≥ 20 m² in area that intersected the transect were localized. Natural regeneration was measured in gaps. Gaps initiated the processes of regeneration in mixed stands. It was found that gaps increased biodiversity in mixed stands – the regeneration of shrubs was possible only in gaps. Gap size did not influence the quantity of tree species regeneration. On the quantity of fir, spruce, hornbeam, sycamore and aspen influence the number of tree species in gap surrounding. Better conditions for regeneration of tree species were under the fresh mixed broadleaved site type (LMśw). The dominant tree species regenerated in gaps were hornbeam and sycamore.

KEY WORDS

canopy gaps, natural regeneration, silver fir, disturbances

ADDRESSES

Dorota Dobrowolska – Zakład Ekologii Lasu i Łowiectwa; Instytut Badawczy Leśnictwa;
ul. Bitwy Warszawskiej 1920 r. Nr 3; 00-973 Warszawa

Wstęp

Kluczowe znaczenie dla ciągłości lasu jako układu dynamicznego mają z jednej strony powtarzające się wielkopowierzchniowe kataklizmy (huragany, pożary, gradacje owadów), z drugiej zakłócenia w małej skali przestrzennej spowodowane przez obumieranie pojedynczych drzew [Delcourt i in. 1983; Szwagrzyk 1998]. W wyniku zakłóceń powstają luki o bardzo zróżnicowanej wielkości i warunkach dla odnawiania się drzew. Tworzenie się luk jest najważniejszą częścią cyklu rozwoju lasu, w której kształtuje się skład gatunkowy przyszłych drzewostanów. Lasy charakteryzujące się dużą zmiennością wielkości luk kształtują zróżnicowane warunki do odnawiania się drzew. Odmienne warunki istnieją pomiędzy lukami, w obrębie luk, na granicy luki i drzewostanu, a także wewnątrz drzewostanu [Coates, Burton 1997]. Dynamika luk jest również inna w drzewostanach z zaawansowanym procesem odnowienia [Steward i in. 1991].

Znaczenie luk w drzewostanie, ich wpływ na odnowienie i wzrost różnych gatunków drzew badano przede wszystkim w lasach liściastych wschodniej Ameryki Północnej, jak również w lasach tropikalnych [Runkle 1982; Brokaw 1985; Uhl i in. 1988]. Znacznie mniej uwagi natomiast poświęcono lasom iglastym [Gray, Spies 1996]. Większość badań skupiała się

nad rolą zakłóceń o dużej skali przestrzennej, szczególnie takich jak pożary i cięcia zupełne, mimo że małe luki w drzewostanach występują znacznie częściej [Spies i in. 1990].

Gatunki drzew leśnych różnią się w opanowywaniu luk w zależności od odległości od luki, wielkości luki, miejsca w luce i substratu [Orians 1982; Putz 1983; Christy, Mack 1984; Sousa 1984; Brokaw 1985; Denslow 1987; Lawton i Putz 1988; Whitmore 1989; Lertzman 1992]. Swaine i Whitmore [1988] sugerują podział gatunków drzew na dwie grupy: klimaksowe i pionierskie. Gatunki pionierskie odnawiają się w dużych lukach, do których przez większą część dnia dociera pełne światło. Gatunki klimaksowe odnawiają się natomiast w małych lukach w drzewostanach macierzystych, jak również pod okapem gatunków pionierskich. Siewki tych gatunków mogą rozwijać się w ocienieniu przez wiele lat. O ich przeżywalności i wzroście przy minimalnym dostępie światła decydują prawdopodobnie niewielkie luki powstałe także w warstwie runa leśnego, krzewów, ściółki, strefie korzeni. Konkurencja z roślinami runa leśnego oraz z krzewami decyduje o tempie wypełniania luk przez odnowienie [Spies, Franklin 1989].

Celem badań było: (I) określenie wpływu struktury i składu gatunkowego drzewostanów na odnowienie, (II) określenie roli luk w rozwoju drzewostanów, (III) poznanie, w jakim stopniu wielkość luki determinuje powstawanie, wzrost i rozwój odnowienia w drzewostanach mieszanych.

Obiekt badań

Badania przeprowadzono w rezerwacie Jata w drzewostanach mieszanych z udziałem jodły. Rezerwat Jata jest jednym z naturalnych stanowisk kresowych jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) najbardziej wysuniętych ku północnemu-wschodowi w Europie. Składa się z dwóch części: rezerwatu ścisłego (o powierzchni 337,44 ha) oraz rezerwatu częściowego (o powierzchni 779,37 ha).

Do badań wybrano 7 drzewostanów mieszanych z udziałem jodły (50%) oraz sosny (*Pinus sylvestris* L.), świerka (*Picea abies* L. Karst.) i gatunków liściastych: dębu (*Quercus robur* L.), olszy (*Alnus glutinosa* L.), brzozy (*Betula pendula* L.), grabu (*Carpinus betulus* L.), jesionu (*Fraxinus excelsior* L.), klonu (*Acer platanoides* L.), jaworu (*Acer pseudoplatanus* L.), jarząbu (*Sorbus aucuparia* L.), osiki (*Populus tremula* L.) i lipy (*Tilia cordata* Mill.) na siedliskach lasowych: lasu mieszanego świeżego (LMśw) i lasu mieszanego wilgotnego (LMw). Kryterium wyboru powierzchni badawczych był skład gatunkowy drzewostanów oraz siedlisko. Badania prowadzono na terenie rezerwatu ścisłego.

Metodyka badań

Na równoległych transektach poprowadzonych w kierunku N-S zmierzono wszystkie luki o powierzchni ≥ 20 m² [Runkle 1982]. Odległość między transektami wynosiła 50 m. Liczba transektów oraz ich długość była zmienna i zależała od powierzchni badanego wydzielenia (długość 185-715 m; liczba 3-9). Szczegółowe badania w lukach dotyczyły: określenia składu gatunkowego odnowienia, liczebności odnowienia, struktury wysokości i grubości odnowienia, stopnia pokrycia luk przez roślinność zielną, mchy, podszyty i odnowienie [Rebertus, Veblen 1993; Dobrowolska 1998]. Wyróżniono następujące klasy grubości i wysokości odnowienia:

- niski nalot do wysokości 0,10 m,
- wysoki nalot o wysokości 0,11-0,5 m.,
- niski podrost o wysokości 0,5-1,3 m,
- wysoki podrost o wysokości >1,3 m i dbh \leq 5 cm.

Pomiary odnowienia w lukach wykonano na powierzchniach kołowych (o powierzchni 5 m²), a ich liczba była uzależniona od wielkości luki i liczebności odnowienia. Odległość między powierzchniami kołowymi wynosiła 1 m.

W celu porównania warunków odnowienia pod okapem drzewostanu założono 35 (po 5 powierzchni w każdym wydzieleniu) powierzchni kołowych (o wielkości 250 m²). Powierzchnie badawcze założono na transektach równoległych do tych, na których prowadzono badania luk. Pomiary drzewostanu i odnowienia przeprowadzono na współśrodkowych powierzchniach kołowych. Na współśrodkowych powierzchniach kołowych zmierzono nalot na powierzchni 10 m², niski podrost (h>50 cm i d≤2 cm) na powierzchni 25 m², wysoki podrost (d: 2-7 cm) i dolną warstwę drzewostanu (d: 7-12 cm) na powierzchni 100m², natomiast drzewa o pierśnicy >12 cm zmierzono w kole o powierzchni 250 m².

Porównania liczebności poszczególnych faz rozwojowych odnowienia pomiędzy wielkościami luk, siedliskowymi typami lasu i drzewostanami o zróżnicowanym składzie gatunkowym, dokonano stosując test Kruskal-Wallis'a. Do porównania średnich maksymalnych wysokości odnowienia zastosowano jednoczynnikową analizę wariancji, test Fishera (F), test Tukey'a. Przed przystąpieniem do weryfikacji przyjętych hipotez zerowych zastosowano transformację logarymiczną. W celu stwierdzenia zależności pomiędzy liczebnością odnowienia w lukach a wybranymi parametrami charakteryzującymi powierzchnię luk obliczono współczynnik korelacji Spearman'a [Sokal, Rohlf 1981].

Wyniki badań

CHARAKTERYSTYKA LUK. W wybranych drzewostanach mieszanych z udziałem jodły (o sumarycznej powierzchni 56,28 ha) zlokalizowano 68 luk. Wyróżniono 3 kategorie luk: małe (powierzchnia ≤100 m²), średnie (powierzchnia 100-250 m²) i duże (powierzchnia >250 m²). W drzewostanach przeważały małe luki (38), których średnia powierzchnia wynosiła 65 m². Najmniej liczne były duże luki (7) o średniej powierzchni 330 m².

CHARAKTERYSTYKA DRZEWOSTANÓW. Drzewostany rezerwatu Jata charakteryzowały się dużym pierśnicowym polem przekroju (tab. 1). Głównymi gatunkami lasotwórczymi były: jodła (19%), olsza (19%) i grab (15%). Większe pole przekroju stwierdzono na siedlisku LMśw, w którym głównym gatunkiem lasotwórczym była jodła. Na siedlisku LMw przeważała natomiast olsza, której towarzyszyły jodła i świerk. Najmniejsze pole przekroju wyróżniono w drzewostanach z udziałem jodły ≤10%, w których występowała dość licznie sosna. Największym polem przekroju charakteryzowały się drzewostany drugiej kategorii o udziale jodły 20-40%.

Tabela 1.

Pierśnicowe pole przekroju [m²/ha] drzew o pierśnicy >7 cm w drzewostanach mieszanych w rezerwacie Jata
Basal area [m²/ha] of trees with dbh>7 cm in mixed stands in Jata reserve

STL	Jd	Św	So	Brz	Ol, Js	Gb	Os	Db	Jw	Kl	Lp	Jrz	Razem
LMśw	7,58	1,65	1,20	3,79	5,52	7,10	1,33	-	4,56	1,12	2,13	-	35,98
LMw	6,08	4,69	1,96	4,60	7,68	4,14	2,96	2,32	0,86	-	0,60	0,21	36,10
Udział Jd													
Jd ≤10	4,80	5,09	2,04	5,16	4,99	5,99	5,44	-	0,20	-	-	0,38	34,09
Jd: 20-40	7,99	3,36	1,84	4,58	9,20	3,50	1,24	2,32	2,00	0,84	0,60	0,02	37,19
Jd ≥50	6,72	-	-	1,12	0,48	11,9	-	-	8,72	-	6,4	-	35,32
Razem	6,72	3,38	1,63	4,25	6,75	5,41	2,26	1,33	2,45	0,48	1,25	0,12	36,03

CHARAKTERYSTYKA POKRYCIA POWIERZCHNI LUK. Średnie pokrycie luk przez roślinność zielną, mchy, podszyt i odnowienie wynosiło odpowiednio: 46%, 19%, 20% i 41% (tab. 2). Stwierdzono istotne różnice w stopniu pokrycia powierzchni przez runo leśne i odnowienie pomiędzy dwoma siedliskami (odpowiednio $p=0,011$ oraz $p=0,0001$). Średnie pokrycie powierzchni przez roślinność zielną było większe na siedlisku LMw (51%) niż LMśw (41%). Jednocześnie średnie pokrycie powierzchni luk przez odnowienie było większe na siedlisku LMśw (52%). Wykazano brak zróżnicowania luk pod względem pokrycia powierzchni przez roślinność zielną w drzewostanach różniących się udziałem jodły. Pokrycie powierzchni luk natomiast przez mchy ($p=0,012$), podszyt ($p=0,005$) i odnowienie ($p=0,0002$) było istotnie różne pomiędzy badanymi drzewostanami. Wraz ze wzrostem udziału jodły w drzewostanie malał stopień pokrycia powierzchni luk przez mchy i podszyt, natomiast wzrastał stopień pokrycia powierzchni przez odnowienie. Nie stwierdzono wpływu wielkości luk na stopień ich pokrycia przez roślinność zielną, mchy, podszyt i odnowienie.

CHARAKTERYSTYKA ODNOWIENIA W LUKACH. Nie stwierdzono statystycznie istotnego wpływu wielkości luki na liczebność poszczególnych gatunków odnowienia (tab. 3). W lukach odnowiło się 13 gatunków drzew i krzewów (tab. 4). Największą liczebnością wszystkich klas odnowienia charakteryzowały się luki o powierzchni 100-250 m². W najmniejszych lukach w fazie niskiego nalotu dominował grab, którego udział wynosił 58%. W średnich i dużych lukach stwierdzono najwięcej wysokiego nalotu jodłowego (odpowiednio 36 i 42%) oraz grabowego (35 i 25%). Liczebność wysokiego nalotu w lukach była zdecydowanie największa w porównaniu z liczebnością pozostałych klas odnowienia. Statystycznie istotne różnice średnich liczebności stwierdzono w przypadku dwóch gatunków: dębu i leszczyny. Niezależnie od wielkości luki przeważało odnowienie grabu i jaworu. Dość liczny był nalot jodłowy, którego udział wahał się od 11 do 19%. Liczebność podrostu była mniejsza niż liczebność nalotu. Istotne różnice pomiędzy

Tabela 2.

Charakterystyka pokrycia powierzchni luk w zależności od warunków środowiska
Characteristic of gap cover according to environmental condition

Pokrycie powierzchni	Warunki środowiska							
	STL		Udział jodły			Wielkość luki		
	LMśw	LMw	Jd ≤10	Jd: 20-40	Jd ≤50	≤100 m ²	100-250 m ²	>250 m ²
ziola	41 ^a	51 ^b	42 ^a	51 ^a	35 ^a	45 ^a	46 ^a	47 ^a
mchy	12 ^a	26 ^a	35 ^a	17 ^b	7 c	19 ^a	19 ^a	19 ^a
podszyt	19 ^a	23 ^a	27 ^a	22 ^b	9 c	19 ^a	19 ^a	30 ^a
odnowienie	52 ^a	29 ^b	28 ^a	37 ^b	64 c	38 ^a	44 ^a	46 ^a

Tabela 3.

Wpływ warunków wzrostu na liczebność odnowienia (suma wszystkich gatunków)
The influence of growth conditions on the regeneration quantity (sum of all species)

Klasy wysokości	Warunki wzrostu					
	Wielkość luki		STL		Udział jodły	
	H	p	H	p	H	p
h ≤10 cm	1,035	0,596	0,495	0,482	3,914	0,1410
h: 11-50 cm	0,604	0,734	3,787	0,052	13,237	0,0013**
h: 51-130 cm	0,092	0,955	4,314	0,038*	16,460	0,0003***
h >130 cm	0,858	0,651	2,469	0,116	7,308	0,0259*

* dla $p < 0,05$; ** dla $p < 0,01$; *** dla $p < 0,001$

Tabela 4.

Liczebność odnowienia naturalnego w lukach w zależności od wielkości luki
 Number of natural regeneration in gaps according to gap size

Wielkość luki [m ²]	Jd	Św	Brz	Db	Gb	Jrz	Js	Jw	Kl	Krusz	Leszcz	Oi	Os	Razem
Niski nalot														
≤100	1782 ^a	184 ^a	219 ^a	0	4178 ^a	17 ^a	0	785 ^a	88 ^a	0	0 ^a	0	0	7253
100-250	1403 ^a	96 ^a	378 ^a	0	1354 ^a	0 ^a	0	546 ^a	22 ^a	0	58 ^a	0	0	3857
>250	1395 ^a	190 ^a	548 ^a	0	836 ^a	0 ^a	0	209 ^a	171 ^a	0	0 ^a	0	0	3349
Wysoki nalot														
≤100	1609 ^a	474 ^a	0	146 ^a	5940 ^a	462 ^a	0	5022 ^a	316 ^a	219 ^a	13 ^a	0 ^a	953 ^a	15154
100-250	2296 ^a	309 ^a	0	346 ^b	6257 ^a	157 ^a	0	7787 ^a	445 ^a	17 ^a	191 ^b	22 ^a	1177 ^a	19004
>250	2939 ^a	190 ^a	0	48 ^{ab}	6622 ^a	356 ^a	0	3756 ^a	838 ^a	57 ^a	0 ^a	0 ^a	857 ^a	15663
Niski podrost														
≤100	75 ^a	509 ^a	0	53 ^a	1815 ^a	1580 ^a	109 ^a	1878 ^a	26 ^a	210 ^a	149 ^a	0	74 ^a	6478
100-250	138 ^{ab}	556 ^a	0	142 ^a	1706 ^a	435 ^b	104 ^a	3188 ^a	72 ^a	152 ^a	196 ^a	61	223 ^a	6912
>250	214 ^b	119 ^a	0	82 ^a	2267 ^a	894 ^{ab}	48 ^a	2600 ^a	0 ^a	329 ^a	209 ^a	0	190 ^a	6952
Wysoki podrost														
≤100	26 ^a	180 ^a	0	76 ^a	1554 ^a	1652 ^a	70 ^a	1376 ^a	0	105 ^a	228 ^a	18 ^a	553 ^a	5838
100-250	113 ^a	370 ^a	0	72 ^a	1242 ^a	1254 ^a	94 ^a	2126 ^a	14	246 ^{ab}	516 ^a	0 ^a	791 ^{ab}	6838
>250	0 ^a	0 ^a	0	48 ^a	1615 ^a	136 ^a	48 ^a	2203 ^a	0	370 ^b	505 ^a	71 ^a	1068 ^b	7288

Tabela 5.

Liczebność odnowienia naturalnego w lukach w zależności od siedliska
 Number of natural regeneration in gaps according to site type

STL	Jd	Św	Brz	Db	Gb	Jrz	Js	Jw	Kl	Krusz	Leszcz	Oi	Os	Razem
Niski nalot														
LMśw	1490 ^a	93 ^a	127 ^a	0	1488 ^a	0 ^a	0	783 ^a	84 ^a	0	0 ^a	0	0	4065
LMw	1753 ^a	225 ^a	509 ^a	0	4443 ^a	21 ^a	0	490 ^a	63 ^a	0	42 ^a	0	0	7525
Wysoki nalot														
LMśw	2260 ^a	229 ^a	0	139 ^a	7840 ^a	296 ^a	0	7496 ^a	459 ^a	11 ^a	108 ^a	14 ^a	810 ^a	19662
LMw	1660 ^a	569 ^a	0	277 ^a	4179 ^b	406 ^a	0	3949 ^a	361 ^a	273 ^b	31 ^b	0 ^a	1254 ^a	12959
Niski podrost														
LMśw	106 ^a	255 ^a	0	118 ^a	2598 ^a	1248 ^a	111 ^a	3349 ^a	60 ^a	143 ^a	106 ^a	28 ^a	116 ^a	8236
LMw	115 ^a	744 ^a	0	50 ^a	954 ^b	980 ^a	90 ^a	1325 ^a	15 ^a	271 ^a	245 ^a	12 ^a	159 ^a	4960
Wysoki podrost														
LMśw	11 ^a	14 ^a	0	32 ^a	1865 ^a	1160 ^a	65 ^a	2651 ^a	9 ^a	165 ^a	282 ^a	32 ^a	737 ^a	7023
LMw	100 ^a	464 ^b	0	117 ^a	993 ^b	1855 ^a	89 ^a	663 ^b	0 ^a	198 ^a	434 ^a	0 ^a	629 ^a	5542

średnimi stwierdzono w przypadku niskiego podrostu jarzębiny i olszy. W tej klasie wysokości odnowienia również przeważały dwa gatunki: jawor i grab. Dość liczny był podrost jarzębiny, szczególnie w lukach o najmniejszej powierzchni (24%). W lukach w ogóle nie odnawiała się lipa. W fazie nalotu nie było też odnowienia jesionu, olszy, osiki i jarzębiny. Pojawiały się siewki brzozy, ale szybko ginęły, ponieważ nie ma tego gatunku w kolejnych fazach odnowienia.

Nie stwierdzono wpływu siedliska na liczebność odnowienia naturalnego drzew (tab. 3). W fazie niskiego nalotu zarejestrowano więcej siewek na siedlisku LMw niż na siedlisku LMśw. Natomiast w pozostałych fazach większą liczebnością odnowienia charakteryzowało się siedlisko LMśw (tab. 5). Najliczniejszym gatunkiem w nalocie w obu siedliskowych typach lasu był grab, przy czym jego liczebność była istotnie większa na siedlisku LMśw. Następnym gatunkiem w tej fazie odnowienia był jawor, którego liczebność i udział był większy na siedlisku LMśw. Siedlisko LMw charakteryzowało się istotnie większą liczebnością kruszyny. Istotnie więcej nalotu leszczyny stwierdzono natomiast na siedlisku LMśw. Liczebność niskiego podrostu była prawie dwa razy większa w lukach powstałych na siedlisku LMśw. Nie stwierdzono różnic w liczebności poszczególnych gatunków tej fazy odnowienia pomiędzy porównywanymi siedliskowymi typami lasu. Wyjątek stanowił grab, którego liczebność była istotnie większa na siedlisku LMśw. Najliczniejszymi gatunkami w fazie wysokiego podrostu były jawor (38%) oraz grab (27%), których średnia liczebność była istotnie większa na siedlisku LMśw niż na siedlisku LMw. Podrost świerkowy ma większe szanse w wypełnianiu luk na siedlisku LMw, niż na siedlisku LMśw. Korzystniejsze warunki dla jarzębiny stwierdzono również na siedlisku LMw (33%), niż na siedlisku LMśw (17%).

Udział jodły w składzie gatunkowym drzewostanu modyfikował stopień odnowienia następujących gatunków: brzozy, grabu i obu klonów (tab. 6). Najwięcej niskiego nalotu brzozy i grabu stwierdzono w lukach, które powstały w drzewostanach o najmniejszym udziale jodły. Jednocześnie w tych drzewostanach zaobserwowano największą liczebność odnowienia wszystkich gatunków łącznie. Liczebność obu klonów była istotnie większa w drzewostanach o największym udziale jodły. Największą liczebnością wysokiego nalotu cechowały się drzewostany z udziałem jodły $\leq 50\%$. Wpływ składu gatunkowego drzewostanu stwierdzono w przypadku odnowienia grabu, jaworu, klonu i leszczyny. Istotnie większą liczebnością tych gatunków charakteryzowały się drzewostany o największym udziale jodły. W fazie niskiego podrostu zdecydowanie największą liczebnością wyróżniały się luki, które powstały w drzewostanach z dużym udziałem jodły. Liczebność świerka była istotnie większa w drzewostanach o udziale jodły $\leq 10\%$. Liczebność grabu, jaworu i klonu była natomiast istotnie większa w drzewostanach z największym udziałem jodły. Najwięcej wysokiego podrostu stwierdzono w drzewostanach o największym udziale jodły w górnym piętrze drzewostanu. Liczebność podrostu świerkowego była istotnie większa w drzewostanach pierwszej kategorii (Jd $\leq 10\%$), przy jednocześnie najmniejszej liczebności grabu oraz jaworu. We wszystkich fazach odnowienia najliczniejszy był grab i jawor w drzewostanach z udziałem Jd $\leq 50\%$. W tych drzewostanach zaobserwowano również wzrost udziału klonu, jesionu i leszczyny. Drzewostany z udziałem Jd $\leq 10\%$ charakteryzowały się natomiast największą liczebnością kruszyny, osiki i jarzębiny.

Wyniki badań wskazywały na różnicowanie średniej maksymalnej wysokości odnowienia w lukach i pod okapem drzewostanu (tab. 7). Drzewa rosnące pod okapem drzewostanu były niższe niż drzewa rosnące w lukach. Statystycznie istotnie mniejszą średnią maksymalną wysokość stwierdzono dla następujących drzew: jodła, grab, jarzab, jawor i osika. Wielkość luki natomiast nie miała wpływu na średnią maksymalną wysokość poszczególnych gatunków odnowienia, z wyjątkiem jarzębu i osiki. W przypadku wielu gatunków liściastych (np. grab, jesion, osika, kruszyna i leszczyna) zaobserwowano większą średnią maksymalną wysokość w lukach o powierzchni $>250 \text{ m}^2$.

W omawianych badaniach stwierdzono zależność liczebności niektórych gatunków odnowienia od liczby drzew w otoczeniu luki. Istotne korelacje ($p < 0,05$) znaleziono dla następujących gatunków: jodła, świerk, grab, jawor i osika. Nie odnotowano wymienionych zależności dla dębu i brzozy ($p > 0,05$). Najsilniejszy związek znaleziono w przypadku grabu ($r=0,759$) i osiki ($r=0,468$), a najsłabszy związek dla jodły ($r=0,265$).

Dyskusja

Luki, chociaż zajmowały niewielką powierzchnię w drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata, odgrywały w nich istotną rolę stając się naturalnym składnikiem mozaikowatej struktury lasu,

Tabela 7.

Średnia maksymalna wysokość [cm] odnowienia w zależności od wielkości luki
Mean maximum height [cm] of regeneration according to gap size

Wielkość luki	Jd	Św	Brz	Db	Gb	Jrz	Js	Jw	Kl	Os	Kru	Lsz
$\leq 100 \text{ m}^2$	53 ^a	121 ^a	113 ^a	113 ^a	229 ^a	261 ^{ab}	168 ^a	198 ^a	41 ^a	129 ^{abc}	176 ^a	233 ^a
100-250 m^2	116 ^a	138 ^a	161 ^a	92 ^a	256 ^a	302 ^a	186 ^a	153 ^a	45 ^a	221 ^{ab}	190 ^a	242 ^a
$>250 \text{ m}^2$	56 ^a	67 ^a	113 ^a	86 ^a	406 ^a	301 ^{ac}	200 ^a	168 ^a	38 ^a	294 ^a	274 ^a	360 ^a
Pod okapem	25 ^b	61 ^a	0	21 ^a	138 ^b	187 ^{bc}	105 ^a	146 ^b	25 ^a	61 ^c	0	0

Wspólna litera oznacza brak różnic statystycznie istotnych pomiędzy średnimi przy poziomie istotności 0,05 (test Tukey'a)
The same letter indicates lack of statistically significant differences between the means at a significance level of 0,05

a także przyspieszyły naturalne procesy odnowieniowe. W badanych drzewostanach przeważały luki o małej i średniej powierzchni. W badaniach prowadzonych w Chile [Veblen 1985], północnej Patagonii [Veblen 1989], Nowej Zelandii [Stewart, Rose, Veblen 1991], a także w drzewostanach klonowo-bukowych w Stanach Zjednoczonych [Runkle 1990] stwierdzono przewagę luk o małej powierzchni.

W drzewostanach mieszanych nie stwierdzono statystycznie istotnego wpływu wielkości luki na liczebność odnowienia. Wpływ wielkości luki zaznaczał się natomiast w średniej maksymalnej wysokości drzew. Jodła, grab, jarząb, jawor i osika rosnące pod okapem drzewostanu charakteryzowały się niższą wysokością niż w lukach. Wśród wielu gatunków liściastych stwierdzono wzrost średniej maksymalnej wysokości wraz ze wzrostem wielkości luki (grab, jesion, osika, kruszyna i leszczyna). Do podobnych wniosków doszli Spies i in. [1990], którzy wykazali, że liczebność siewek drzew nie była skorelowana z wielkością luk.

Nie stwierdzono też wpływu wielkości luki na procent pokrycia powierzchni przez zioła, mchy, podszyt oraz odnowienie. Zgodnie z badaniami Poulson i Platt [1989] skład gatunkowy odnowienia w lukach zmienia się w zależności od konkurencji i morfologicznych różnic pomiędzy gatunkami. Teoria Woods'a [1984] zakłada, że źródłem różnic pomiędzy mikrosiedliskami (np. lukami) są sąsiadujące drzewa. Różne gatunki drzew mogą w odmienny sposób wpływać na zacienienie, rodzaj ściółki, czy obieg składników mineralnych. Wyniki badań w drzewostanach rezerwatu Jata wskazują, że skład gatunkowy odnowienia w lukach zmienia się w zależności od udziału jodły w drzewostanie, a przede wszystkim w zależności od otoczenia luk, a zatem nawiązują do teorii Woods'a [1984]. Liczebność odnowienia w lukach takich gatunków, jak: jodła, świerk, grab, jawor i osika zwiększała się wraz ze wzrostem liczby drzew rosnących na granicy luki. Nie stwierdzono wpływu liczby drzew granicznych na liczebność odnowienia pozostałych gatunków (np. dębu i brzozy). Skład gatunkowy drzewostanu wyrażony udziałem jodły wpływał także na stopień pokrycia powierzchni luk przez mchy, podszyt i odnowienie. Drzewostany o największym udziale jodły charakteryzowały się najmniejszym pokryciem powierzchni luk przez mchy i podszyt, natomiast miały najwięcej odnowienia.

W rezerwacie Jata jodła nie była gatunkiem dominującym w odnowieniu ani w lukach, ani pod okapem drzewostanu. Liczebność jodły w odnowieniu była adekwatna do struktury i udziału tego gatunku w górnym piętrze drzewostanu (19%). Korzystniejsze warunki do inicjowania znajdowała jodła w małych lukach i pod okapem drzewostanu (większa liczebność siewek), natomiast w większych lukach ulegała konkurencji innych gatunków lasotwórczych, o czym świadczył brak wysokiego podrostu. Proces wypierania tego gatunku z drzewostanów mieszanych z dużym udziałem gatunków liściastych był obserwowany już w latach dziewięćdziesiątych [Dobrowolska 1998].

Wyniki badań w rezerwacie Jata wskazywały na systematyczny wzrost liczebności odnowienia grabu i jaworu w lukach i pod okapem drzewostanu. Liczebność tych gatunków w odnowieniu była znacznie większa niż ich udział w składzie gatunkowym drzewostanu. Szczególnie wyróżniał się jawor, którego średni udział w składzie gatunkowym drzewostanów wynosił tylko 7%. Liczebność jaworu w lukach zmieniała się też wraz ze zmianą składu gatunkowego drzewostanów. Największym udziałem jaworu w odnowieniu wyróżniały się drzewostany z udziałem $J_d \leq 50\%$, które jednocześnie charakteryzowały się dość znacznym udziałem olszy i jesionu (19%). Udział tych gatunków w odnowieniu był niewielki. Można przyjąć założenie, że niewielka liczebność jesionu w lukach była spowodowana zamieraniem tego gatunku w Polsce. Podobnie mogło być z odnowieniem naturalnym olszy. W ostatnich latach na

obszarze Polski zaznaczyła się w lasach ekspansja lipy, grabu i jaworu, która objęła nie tylko siedliska grądowe – optymalne dla tych gatunków, lecz również tereny borów i lasów mieszanych [Faliński, Pawlaczyk 1993].

Skład drzewostanu, a zwłaszcza drzew granicznych wokół luki, w istotny sposób modyfikował odnawianie się różnych gatunków. W drzewostanach mieszanych z niewielkim udziałem jodły szanse na odnowienie w lukach miał świerk. W tych drzewostanach jego liczebność w lukach była istotnie większa niż w pozostałych drzewostanach, co wiąże się ze znacznym udziałem tego gatunku w omawianych drzewostanach. Badania Woods i Whittaker [1981] wskazują, że ważnym czynnikiem wpływającym na różnorodność siewek i podrostu był skład gatunkowy drzew sąsiadujących z luką.

Obecność luk wpływała na różnorodność gatunkową drzewostanów. W omawianych badaniach stwierdzono istnienie takich gatunków drzew i krzewów, które rozwijały się tylko w lukach. Brzoza oraz krzewy, jak kruszyna i leszczyna, nie występowały pod okapem drzewostanu, a ich obecność w lasach była możliwa dzięki istnieniu luk. Różnorodność gatunkowa jest zwiększana przez zaburzenia, które występują na poziomie umiarkowanym pod względem częstości i nasilenia [Petraitis i in. 1989].

Korzystniejsze warunki do odnowienia stwarzało siedlisko LMśw, o czym świadczyła większa powierzchnia pokrycia luk przez odnowienie. Chociaż z reguły nie stwierdzono istotnych różnic w liczebności odnowienia na porównywanych siedliskach, jednak znaczenie więcej różnych gatunków odnowienia zaobserwowano na siedlisku LMśw. Grab znacznie lepiej rósł na siedlisku LMśw. Liczebność podrostu tego gatunku w lukach była istotnie większa na siedlisku LMśw. Podobne różnice stwierdzono w przypadku jaworu. Uzyskane wyniki badań są zgodne z badaniami odnowienia naturalnego jodły prowadzonymi w rezerwacie Jata [Dobrowolska 1998]. Tyszkiewicz i Obmiński [1963] uważają grab za cenny gatunek domieszkowy, który najbardziej odpowiednie warunki znajduje w typach siedliskowych lasu świeżego i wilgotnego. Na żyzniejszych i wilgotniejszych siedliskach grab obsiewa się obficie i łatwo opanowuje znaczne powierzchnie [Suszka 1993]. Uzyskane wyniki badań potwierdzają tę tendencję. Grab na tych siedliskach może stać się konkurentem innych gatunków drzew i uniemożliwić ich odnowienie [Faliński, Pawlaczyk 1993]. Drugim gatunkiem wypełniającym luki był jawor, który jest częstym komponentem siedlisk lasowych. Z badań Głaza [1985] wynika, że na siedliskach lasów mieszanych jawor może być gatunkiem głównym lub domieszką produkcyjną.

Badania przeprowadzone w rezerwacie Jata wskazują, że zmienność warunków mikrosiedliskowych w lukach i pod okapem drzewostanu powinna być uwzględniana podczas projektowania zabiegów hodowlanych w drzewostanach mieszanych z udziałem jodły.

Wnioski

- ✦ Powstawanie luk przyspiesza naturalne procesy odnowieniowe w badanych drzewostanach mieszanych.
- ✦ Dzięki lukom zwiększa się różnorodność gatunkowa drzewostanów mieszanych z udziałem jodły. Odnowienie niektórych krzewów, jak kruszyna i leszczyna, umożliwiają luki.
- ✦ Wielkość luki nie wpływa na liczebność powstającego w nich odnowienia w drzewostanach mieszanych.
- ✦ Liczebność odnowienia w lukach zależy od składu gatunkowego drzewostanu.
- ✦ Na liczebność odnowienia jodły, świerka, grabu, jaworu i osiki w lukach wpływa liczba tych drzew w otoczeniu luki. Liczebność dębu i brzozy w lukach nie zależy od liczby drzew w otoczeniu luki.

- ✚ Korzystniejsze warunki do odnowienia w lukach stwarza siedlisko LMśw niż LMu.
- ✚ Głównymi gatunkami odnawiającymi się w lukach są grab i jawor.
- ✚ Średnia maksymalna wysokość odnowienia jodły, grabu, jarzębu, jaworu i osiki jest istotnie większa w lukach niż pod okapem drzewostanu.

Literatura

- Brokaw N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682-687.
- Christy J. E., Maek R. N. 1984. Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. *J. Ecol.* 72: 75-91.
- Coates K. D., Burton P. J. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *For. Ecol. Manage.* 99: 337-354.
- Delcourt H. R., Delcourt P. A., Thompson Webb III. 1983. Dynamic plant ecology: The spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.* 1: 153-175.
- Denslow J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and trees. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- Dobrowolska D. 1998. Structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) natural regeneration in the 'Jata' reserve in Poland. *For. Ecol. Manage.* 110: 237-247.
- Faliński J. B., Pawlaczyk P. 1993. *Zarys ekologii*. w: Grab zwyczajny *Carpinus betulus* L. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań-Kórnik.
- Głaz J. 1985. Drzewostany jaworowe w lasach państwowych. *Sylwan* 129, 5.
- Gray A. N., Spies T. A. 1996. Gap size, within gap position and canopy structure effects on conifer seedlings establishment. *J. Ecol.* 84: 635-645.
- Lawton R. O., Putz F. E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology* 69: 764-777.
- Lertzman K. P. 1992. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. *Ecology* 73: 657-669.
- Orians G. H. 1982. The influence of treefalls in tropical forests on tree species richness. *Trop. Ecol.* 23: 255-279.
- Petraitis P. S., Latham R. E., Niesenbaum R. A. 1989. The maintain of species diversity by disturbance. *Quarterly review of biology* 64: 393-418.
- Poulson T. L., Platt W. J. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 70:553-555.
- Putz F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island. *Panama. Ecology* 64: 1067-1074.
- Reburtus A. J., Veblen T. T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Terra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Scie.* 4: 641-654.
- Runkle J. R. 1982. Patters of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. 1981. *Biometry*. Freeman & Company, New York.
- Sousa W. P. 1984. Inertial mosaics: propagule availability and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Spies T. A., Franklin J. F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70: 543-545.
- Spies T. A., Franklin J. F., Klopsch M. 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forest of the Cascade mountains. *Can. J. For. Res.* 20: 649-658.
- Steward G. H., Rose A. B., Veblen T. T. 1991. Forest development in canopy gaps in old-growth beech (*Nothofagus*) forests, New Zeland. *J.Veg. Sci.* 2: 679-690.
- Suszka B. 1993. Rozmnażanie generatywne. w: Grab zwyczajny *Carpinus betulus* L. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań-Kórnik.
- Swaine M. D., Whitmore D. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Tyszkiewicz S., Obmiński Z. 1963. *Hodowla i uprawa lasu*. PWRiL, Warszawa.
- Uhl C., Clark K., Maquirino P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69: 751-763.
- Veblen T. T. 1985. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research*. 1, 2: 162-183.
- Veblen T. T. 1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70: 541-543.
- Whitmore T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- Woods K. D. 1984. Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock – northern hardwoods forest. *Vegetatio* 56: 87-107.
- Woods K. D., Whittaker R. H. 1981. Canopy-understory interaction and the internal dynamics of mature hardwood and hemlock-hardwood forests. In: *Forest Succession*. Springer-Verlag.

SUMMARY

Role of gaps in regeneration of mixed stands in the Jata reserve

The investigation was conducted in 7 selected mixed stands with the share of silver fir ($\leq 50\%$) on the fresh mixed broadleaved forest and moist mixed broadleaved forest site types. Beginning at randomly chosen points, parallel transects were walked along the N-S direction and all gaps defined as openings in the canopy $\geq 20 \text{ m}^2$ in area that intersected the transect were localized. The aim of the investigation is to: (i) determine the influence of stand structure and species composition on regeneration, (ii) reveal the role of canopy gaps in the forest development, (iii) know how the gap size determines the establishment, growth and development of natural regeneration in the mixed stands. In selected mixed stands with the share of fir (total area 56.28 ha) 68 gaps were localized. It was found that gap size did not influence the quantity of regeneration of particular species (both in seedlings and saplings). Stand species composition and the share of fir affected the regeneration number of tree species. The quantity of all seedlings was higher under tree canopy than in gaps; however the differences were not significant. The differentiation of the mean maximum height of regeneration in gaps and under tree canopy was found in the study. The mean maximum height of fir, hornbeam, rowan, sycamore and aspen was significantly greater in gaps than under stand canopy. It was found that gaps increased biodiversity in mixed stands – the regeneration of shrubs was possible only in gaps. Gap size did not influence the quantity of tree species regeneration. On the quantity of fir, spruce, hornbeam, sycamore and aspen influence the number of tree species in gap surrounding. Better condition for regeneration of tree species was under the fresh mixed broadleaved site type (LMśw). The main tree species regenerated in gaps were hornbeam and sycamore. Natural regeneration processes after gap creation in stand canopy was the result of natural disturbances.