

Dorota DOBROWOLSKA*

DYNAMIKA LUK W DRZEWOSTANACH MIESZANYCH REZERWATU JATA

GAP DYNAMICS IN MIXED STANDS OF JATA RESERVE

***Abstract.** The study was conducted in Jata reserve's mixed stands composed of silver fir, Scots pine, Norway spruce and many different broadleaved tree species. The aim of the study was to reconstruct the gaps history and to predict their future. All gaps on the transects were sampled and their 'makers' were measured in. Gaps mode, species, d.b.h and decay class were determined. To know the gaps future, potential successors were defined. It was found that main tree species creating gaps had been fir and that their size influenced the number of dead firs inside. Predominant gapmakers were broken trees. The main factor of gap creating was western winds. Hornbeam, sycamore and silver fir were potential successors.*

***Key words:** silver fir, canopy gap, mixed stands, potential successor, dead trees.*

* Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ekologii Lasu i Łowiectwa, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, e-mail D.Dobrowolska@ibles.waw.pl

1. WSTĘP

W wielu ekosystemach leśnych, szczególnie w lasach borealnych i niektórych lasach górskich, w rozwoju biocenoz przeważają zaburzenia w wielkiej skali przestrzennej, takie jak huragany, pożary, gradacje owadów (Szwagrzyk 1988). Występują one przede wszystkim w drzewostanach jednowiekowych. W pozostałych lasach dominują zaburzenia na małych obszarach, które są skutkiem zamierania pojedynczych drzew. W wyniku zamierania drzew i tworzenia się luk powstają drzewostany o zróżnicowanej strukturze wiekowej i przestrzennej. Proces tworzenia się luk ma wielki wpływ na różnorodność biologiczną; np. złamane i powalone drzewa są środowiskiem życia dla wielu organizmów. Niektóre rośliny i zwierzęta bytują w środowisku luk, zwykle preferując większe luki. Lasy naturalne często są uważane za mozaikę różnych stadiów rozwoju lasu: od luk, poprzez fazy wzrostu aż po fazy starzenia (Whitmore 1989). Proces zamierania i wkraczania drzew w lukach obejmujący różne gatunki cienioznośne i światłożądne prowadzi do różnorodności w ekosystemie leśnym.

Większość badań dynamiki luk prowadzono w lasach liściastych strefy umiarkowanej we wschodniej części Ameryki Północnej i w Japonii. Wykazały one, że w lasach tych dominują małe luki, które powstają wskutek zamierania jednego lub kilku drzew. Ich średnia powierzchnia wynosi zwykle 40–130 m², a ponad 80% tych luk powstało w wyniku zamarcia pojedynczego drzewa (Kneeshaw i Bergeron 1998).

Zamieranie drzew w starodrzewach związane jest w głównej mierze z ich rozmiarem i wiekiem. Natomiast w młodszych drzewostanach najczęściej zamierają drzewa wolniej rosnące, które zostały przygłuszone przez szybciej rosnących konkurentów. Dzieje się tak w fazie wydzielania się drzew, kiedy drzewa panujące charakteryzują się małą śmiertelnością (Christensen 1977). Zatem można się spodziewać, że w takich drzewostanach powstanie wiele małych luk, które będą się szybko zamykały wskutek rozwoju koron sąsiadujących drzew. W wyniku starzenia się drzew rośnie nie tylko wiek drzewostanu, ale także jego średnia grubość (Runkle 1982). Następnym zamierania wielu drzew jest powstawanie większych luk.

Badania luk prowadzone są obecnie przede wszystkim w 60–80-letnich drzewostanach, dominujących w krajobrazie północnych lasów liściastych w USA, i przyczyniają się do poznania nie tylko różnic w ich powstawaniu, ale także do przewidywania przyszłego rozwoju drzewostanów. W Polsce dotychczas nie prowadzono badań dynamiki luk. Próba przedstawienia dynamiki rozwojowej drzewostanów były badania prowadzone metodą biometryczną opracowaną przez Paczoskiego (1930). Dynamikę lasu charakteryzowano też na podstawie zmian kształtowania się struktury grubości, wysokości i zasobności drzewostanów (Szwagrzyk i in. 1995). W badaniach dynamiki lasu uwzględniano również koncepcje faz i stadiów rozwojowych (wg Leibundguta 1979 i Korpela 1982). Wiedza na temat długoterminowego, spontanicznego rozwoju lasu jest wciąż niewielka

(Bernadzki i in. 1996, 1998). W wielu krajach Europy rezerwaty leśne stały się terenowymi laboratoriami do badań dynamiki lasu (Koop 1989).

Celem badań* było poznanie genezy luk w drzewostanach mieszanych i ocena dalszego rozwoju luk.

2. 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 (N: 51°56' i E: 22°23'). 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 ($\leq 50\%$) 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.) i lipy (*Tilia cordata* Mill.) na siedlisku 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.

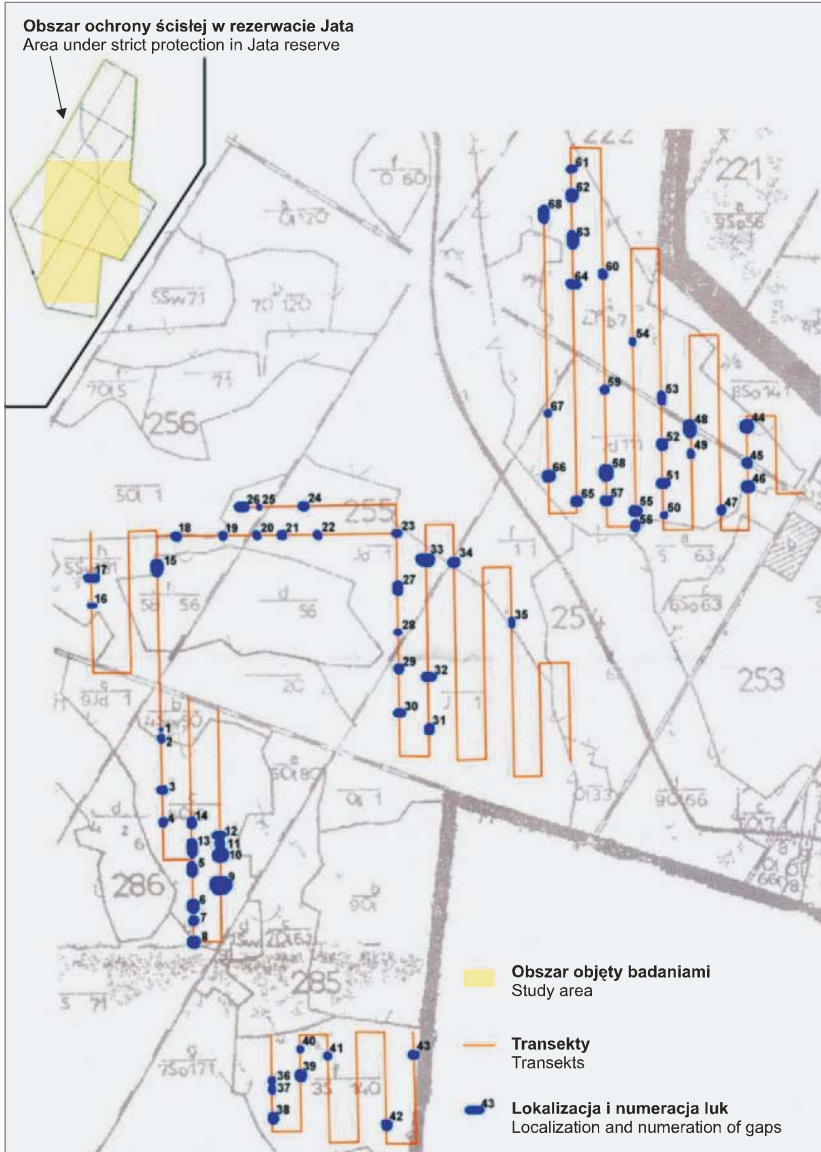
3. METODYKA BADAŃ

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 (3–9) oraz ich długość (250–1000m) była zmienna i zależała od powierzchni badanego wydzielenia (ryc. 1). Szczegółową metodykę pomiaru luk, drzewostanu otaczającego oraz odnowienia naturalnego w lukach przedstawiono w innej pracy (Dobrowolska 2006).

W celu poznania wcześniejszej struktury drzewostanu scharakteryzowano wszystkie martwe drzewa w luce, wyróżniając drzewa stojące, wiatrołomy i wiatrowały. Zmierzono ich pierśnicę i położenie na powierzchni (azymut). Jednocześnie określono gatunek oraz stopień rozkładu drewna według pięciostopniowej klasyfikacji (Szewczyk i Szwaagrzyk 1996):

1. Drzewa z nieuszkodzoną korą. Bez roślin na powierzchni lub z roślinnością pokrywającą 10% powierzchni, drewno twarde, obecne gałęzie.

* Badania wykonano w ramach tematu 530 969 zleconego i sfinansowanego przez U.S. Department of Agriculture ECCRA - 6/00



Ryc. 1. Rozmieszczenie luk w drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata

Fig. 1. Distribution of gaps in Jata reserve's mixed stands

2. Drzewa z częściowo uszkodzoną korą. Drewno wciąż twarde z oznakami zgnilizny w łyku. Mchy pokrywają 10–25% powierzchni. Gałęzie obecne.

3. Drzewa z korą oddzieloną od łyka lub pokryte mchami oraz roślinnością zielną na 25–75% powierzchni. Drewno miękkie z oznakami zgnilizny, obecne tylko grube gałęzie.

4. Pnie bez kory lub pokryte roślinnością w 75–100%. Drewno bardzo miękkie, brak gałęzi, pnie wciąż okrągłe.

5. Pnie całkowicie pokryte przez roślinność, płaskie, tuż nad powierzchnią ziemi.

W celu określenia gatunku, który prawdopodobnie wypełni lukę w przyszłości (drzewo przyszłościowe) każdą lukę podzielono na cztery części wzdłuż najdłuższego boku i w każdej wyznaczono najwyższe drzewo. Określono jego gatunek oraz zmierzono wysokość i pierśnicę (Veblen 1985).

Do oceny występowania martwych drzew w lukach w zależności od wielkości luki, siedliskowego typu lasu i udziału jodły w drzewostanie zastosowano test zgodności χ^2 . Wpływ wielkości luki, siedliskowego typu lasu oraz składu gatunkowego drzewostanu na liczebność martwych drzew zbadano wykorzystując test Kruskala-Wallis'a. W badaniach wykorzystano program statystyczny Statistica.

4. WYNIKI

4. 1. Charakterystyka martwego drewna w lukach

Głównym gatunkiem wśród martwych drzew w lukach była jodła, której udział wynosił 45% w ogólnej liczbie martwych drzew (lub 60% wśród zidentyfikowanych drzew). W drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata wśród martwych drzew dominowały gatunki iglaste (58%). Natomiast wśród gatunków liściastych przeważała brzoza (31%) (tab. 1). W rezerwacie Jata zamierały przede wszystkim drzewa z trzeciej klasy grubości ($d_{1,3}$: 21–40 cm), jednak w przypadku jodły 42% martwych drzew miało grubość w przedziale 11–20 cm. Udział martwych jodeł o pierśnicy <10 cm wynosił 14%, a najgrubszych ($d_{1,3}$ >40 cm) zaledwie 5%. Podobną frekwencję w klasach grubości stwierdzono w przypadku świerka. Natomiast 100% martwych sosen to drzewa dojrzałe o grubości >40 cm. W przypadku drzew liściastych najczęściej zamierały drzewa o grubości 21–40 cm, chociaż najwięcej martwych brzoź (55%) stwierdzono w drugiej klasie grubości.

Wielkość luki wpływała na liczebność martwych jodeł w lukach ($p < 0,01$). Istotnie więcej martwych drzew omawianego gatunku zaobserwowano w lukach o największej powierzchni. Nie stwierdzono zróżnicowania martwych drzew w zależności od warunków siedliskowych (tab. 2). W obu siedliskowych typach wśród martwych drzew przeważała jodła, a jej średnia liczebność nie różniła się istotnie statystycznie. Na siedlisku LMśw udział jodły wynosił 40%, a na siedlisku LMw – 50%. Większy udział drzew iglastych stwierdzono na siedlisku LMw. Natomiast na siedlisku LMśw zaobserwowano wyższy udział niezidentyfikowanych gatunków martwych drzew (30%).

Stwierdzono statystycznie istotne zróżnicowanie liczby martwych jodeł w zależności od udziału jodły w drzewostanie ($p < 0,01$). Im większy udział jodły w składzie drzewostanu, tym więcej martwych jodeł znajdowano w lukach. W tworzeniu luk w drzewostanach z niewielkim udziałem jodły uczestniczył przede

Tabela 1. Liczebność i frekwencja (%) drzew martwych z podziałem na gatunki i klasy grubości
 Table 1. Number and frequency (%) of particular dead tree species in diameter classes

Gatunek Species	N	≤10 cm	11–20 cm	21–40 cm	>40 cm
Jodła Fir	337	14	42	39	5
Świerk Spruce	62	10	32	48	10
Sosna Pine	2	–	–	–	100
Brzoza Birch	38	8	55	34	3
Dąb Oak	2	–	–	–	100
Grab Hornbeam	7	14	14	43	29
Lipa Lime	2	–	50	50	–
Olsza Alder	16	–	25	44	31
Osika Aspen	12	–	27	64	9
Inne* Other*	276	6	36	45	13

* pozostałe drzewa iglaste lub liściaste (określenie gatunku było niemożliwe)

* other coniferous or broadleaved trees (it was impossible to determine the species)

Tabela 2. Frekwencja (%) martwych drzew w lukach w zależności od warunków wzrostu
 Table 2. Frequency (%) of dead trees in gaps according to growth conditions

Gatunek Species	Powierzchnia luki Gap area m ²			STL Site type		Udział jodły Share of fir %		
	≤100	100–250	>250	LMśw fresh mixed broadleaved site type	LMw moist mixed broad leavel site type	≤10	20–40	≥50
Jodła Fir	43	42	52	40	50	16	50	49
Świerk Spruce	9	–	10	7	9	22	8	1
Sosna Pine	–	7	–	–	1	–	–	–
Brzoza Birch	7	2	6	5	5	12	5	1
Dąb Oak	–	–	1	–	–	–	–	1
Grab Hornbeam	1	1	–	1	1	2	–	3
Lipa Lime	–	–	–	–	1	–	–	–
Olsza Alder	4	1	2	1	3	7	2	–
Osika Aspen	2	3	–	2	2	–	1	3
Inne* Other*	34	44	29	44	28	41	34	42

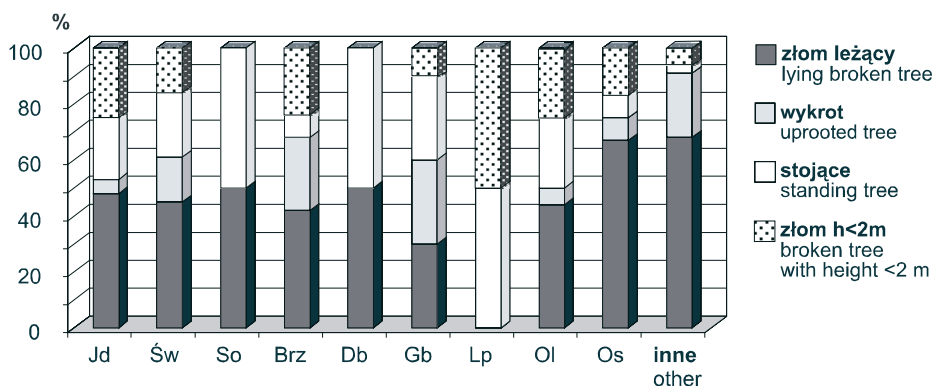
* pozostałe drzewa iglaste lub liściaste (określenie gatunku było niemożliwe)

* other coniferous or broadleaved trees (it was impossible to determine the species)

wszystkim świerk (22%), jodła (16%), a także brzoza (12%). Dość licznie występowała również olsza. Najwięcej było niezidentyfikowanych gatunków martwych drzew (tab. 2). W drzewostanach z udziałem jodły 20–40% wśród martwych drzew w lukach dominowała jodła (50%). Udział pozostałych gatunków drzew wahał się od 1% (osika) do 8% (świerk). W drzewostanach z udziałem jodły $\leq 50\%$ luki powstawały przede wszystkim wskutek zamierania jodły (49%). W tworzeniu luk w tych drzewostanach uczestniczyły głównie gatunki iglaste (60%).

4. 2. Rodzaj martwych drzew w lukach

Martwe drzewa w lukach to: drzewa stojące, a także złamane i powalone przez wiatr (wiatrołomy i wiatrowały). Wyróżniono również stojące złomy, których wysokość nie przekraczała 2 m. Na rycinie 2 przedstawiono frekwencję poszczególnych gatunków drzew w zależności od sposobu ich zamierania. Wśród martwych drzew dominowały złomy. Jodła była przede wszystkim łamana przez wiatr: 47% drzew to wiatrołomy, a 25% to złomy o wysokości < 2 m. Stojące martwe drzewa jodłowe stanowiły tylko 22%. Świerk uważany za gatunek, który najczęściej jest wywracany przez wiatr, w rezerwacie Jata był przede wszystkim łamany (43 i 16%). Wiatrowały stanowiły tylko 16% (choć było ich więcej niż wśród pozostałych drzew iglastych). Natomiast udział martwych stojących świerków wynosił 23%. Sosny zamierały stojąc lub były łamane przez wiatr. Gatunki liściaste były najczęściej także łamane przez wiatr, zwłaszcza brzoza, olsza i osiki.



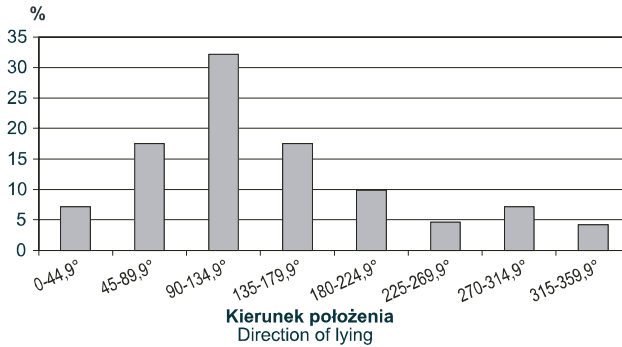
Ryc. 2. Udział (%) poszczególnych gatunków martwych drzew w luce w zależności od ich rodzaju

Fig. 2. Share (%) of particular dead tree species in a gap according to their type

Abbreviations: Jd -fir; Św -spruce; So -pine; Brz -birch; Db -oak; Gb -hornbeam; Lp -lime; Ol -alder; Os -aspen

4. 3. Położenie drzew w lukach

Rycina 3 przedstawia frekwencję martwych leżących drzew w zależności od kierunku ich położenia w lukach. W rezerwacie Jata przeważały drzewa leżące wierzchołkami w kierunku $90\text{--}134,9^\circ$ (32,1% drzew). Po 17,5% drzew leżało na



Ryc. 3. Udział (%) powalonych martwych drzew (złomów i wykrotów) w lukach w zależności od kierunku położenia

Fig. 3. Share (%) of lying dead trees (broken and uprooted) in gaps according to direction of lying

kierunku północno-wschodnim i południowo-wschodnim. Udział drzew leżących w pozostałych kierunkach był niewielki. Najmniej drzew leżało na kierunku południowo-zachodnim (4,6%).

4. 4. Stopień rozkładu martwych drzew w lukach

Analiza udziału poszczególnych gatunków martwych drzew w klasach rozkładu wykazała, że w rezerwacie Jata przeważały drzewa znajdujące do 3 i 4 stopnia rozkładu, odpowiednio 30 i 37% drzew, a zatem drzewa, które zamarły ponad 5 lat temu (tab. 3). Drzewa w niewielkim stopniu rozłożone stanowiły tylko 12% wszystkich drzew. W przypadku drzew iglastych (jodły, świerka oraz sosny) w lukach przeważały drzewa będące w 3 i 4 stopniu rozkładu. W 1 i 2 stopniu rozkładu stwierdzono tylko 6–7% jodeł. Są to drzewa, które zamarły w danym roku lub 2–5 lat temu. Udział świerków w 1 i 2 stopniu był nieco wyższy i wynosił 13–16%. Pozostałe gatunki iglaste to drzewa o zaawansowanym procesie rozkładu drewna (4 i 5 stopień rozkładu). Najwięcej martwych brzoź charakteryzowało się 3 i 4 stopniem rozkładu. Udział brzoź w 1 i 2 stopniu wahał się od 18 do 16%. Martwe olsze i osiki to przede wszystkim drzewa o zaawansowanym procesie rozkładu (4 i 5 stopień). Pozostałe gatunki liściaste dominowały w 4 klasie rozkładu.

4. 5. Drzewa przyszłościowe

Największe szanse na wypełnienie luki w przyszłości mają: grab (29% drzew), jawor (20%) oraz jodła (19%), a ich średnia pierśnica wynosiła odpowiednio: 3,6, 3,0 i 8,4 cm (tab. 4). W przypadku jodły stwierdzono większe prawdopodobieństwo (test χ^2 dla $p < 0,05$) wypełnienia średnich i małych luk. W małych lukach największe szanse w ich wypełnianiu mają jodła, świerk oraz jawor (dla $p < 0,05$). Nie stwierdzono wyraźnego zróżnicowania drzew przyszłościowych w zależności od

Tabela 3. Udział (%) poszczególnych gatunków martwych drzew w lukach w stopniach rozkładu

Table 3. The share (%) of different dead trees species in gaps according to decay classes

Gatunek Species	Stopień rozkładu Decay class				
	1	2	3	4	5
Jodla Fir	6	7	39	38	10
Świerk Spruce	13	16	40	28	3
Sosna Pine	0	0	50	50	0
Brzoza Birch	18	16	32	24	10
Dąb Oak	0	50	0	50	0
Grab Hornbeam	43	0	14	43	0
Lipa Lime	50	0	50	0	0
Olsza Alder	6	13	50	25	6
Osika Aspen	25	8	25	42	0
Inne* Other*	0	1	14	41	44

* pozostałe drzewa iglaste lub liściaste (określenie gatunku było niemożliwe)

* other coniferous or broadleaved trees (it was impossible to determine the species)

Tabela 4. Charakterystyka drzew przyszłościowych w rezerwacie Jata

Table 4. Characteristics of potential successors in Jata reserve

Gatunek Species	Liczebność Number N	Średnia pierśnica Average d.b.h d (cm)	Wysokość Height h (m)
Jodla Fir	47	8,4	6,6
Świerk Spruce	27	6,1	5,2
Brzoza Birch	7	3,6	5,8
Grab Hornbeam	74	3,6	5,2
Jarząb Rowan	24	2,2	4,0
Osika Aspen	8	2,8	5,6
Jawor Sycamore	51	3,0	4,8
Klon Maple	4	1,9	3,8
Lipa Lime	8	5,3	5,7
Jesion Ash	1	6,0	10,0
Dąb Oak	1	1,5	2,7

siedliska; zarówno na siedlisku LMśw, jak i LMw drzewem przyszłościowym był grab (odpowiednio, 31 i 27% drzew). Jednakże na siedlisku LMśw zwiększają się szanse jaworu jako drzewa przyszłościowego ($\chi^2=9,02$ dla $p=0,003$), a na LMw – jodły (brak istotnych różnic). Skład gatunkowy drzewostanu zwiększa różnorodność gatunków drzew przyszłościowych. Stwierdzono, że im mniejszy udział jodły w drzewostanie, tym większe ma ona szanse w wypełnianiu luk ($p<0,05$). W drzewostanach z udziałem jodły 20–40% drzewem przyszłościowym był grab ($p<0,01$) oraz jarząb ($p<0,05$), a w drzewostanach z udziałem jodły $\leq 50\%$ jawor ($p<0,01$).

5. DYSKUSJA

Zbiorowiska leśne nie mogą być stabilne przez długi okres z powodu zmian klimatu i oddziaływania czynników środowiskowych oraz cyklicznych zmian procesów wzrostu i rozkładu. Obserwujemy zmiany w czasie, ale nie znamy wszystkich czynników, które je powodują (Krebs, 1997). Zmiany liczebności osobników są immanentną cechą populacji, zarówno wypadkową procesów demograficznych, jak i odpowiedzią na zmieniające się i zróżnicowane warunki bytowania. Liczebność każdej populacji (np. populacji drzew) jest łącznym wynikiem procesów wzrostu i rozrodu osobników oraz ich śmiertelności. Przebieg tych procesów jest regulowany przez wiele czynników biotycznych i abiotycznych (Falińska 1997), a martwe drzewa oraz leżące martwe drewno w różnym stopniu rozkładu są charakterystyczną cechą naturalnych ekosystemów (Faliński 1978). Ciągła akumulacja rozkładającego się drewna oraz sam proces jego rozkładu pełnią istotną rolę w obiegu energii i przekształceniu materii.

Rezerwat Jata utworzono w 1933 r. Początkowo drzewostany jodłowe objęto ochroną częściową, a w 1952 r. ustanowiono ochronę ścisłą na obszarze 337,44 ha. Tak długi okres ochrony ścisłej pozwolił na śledzenie naturalnych procesów zachodzących w badanych drzewostanach. Jodła z reguły była gatunkiem panującym na terenie rezerwatu ścisłego. Tworzyła lite jedliny i drzewostany mieszane z udziałem sosny, świerka i wielu gatunków liściastych. Klon, jawor i lipa rzadko wchodziły w skład drzewostanu, ale miały istotne znaczenie jako domieszka (Dobrowolska 1996).

Głównym gatunkiem zamierającym i tworzącym luki w drzewostanach mieszanych w rezerwacie Jata była jodła. Większość (56%) martwych jodeł to drzewa o grubości 20 cm, chociaż udział drzew dojrzałych był również wysoki. Jodła dożywa 200–250 lat (Jaworski 1995). Wiek jodły w badanych drzewostanach nie przekraczał 120 lat. Generalnie przeważały jodły, których średni wiek wynosił około 60 lat. Jedną z przyczyn tak dużej liczby martwych drzew tego gatunku było zjawisko zamierania. W latach 80. ubiegłego stulecia jodła była gatunkiem ustępującym z naszych lasów (Bernadzi 1983). Symptomy zamierania drzew ob-

serwowano w całym naturalnym zasięgu występowania tego gatunku w Polsce i w Europie. W rezerwacie Jata również stwierdzono objawy zamierania jodły (Dobrowolska 1998). Zamierały jodły ze wszystkich klas grubości, stąd też tak liczna reprezentacja drzew cieńszych. Jodła jest bardzo wrażliwa na mróz. Cierpi zwłaszcza od przymrozków późnych. W rezerwacie Jata często obserwowane były szkody od przymrozków, co mogło się przyczynić do osłabienia żywotności, a w efekcie do zamierania drzew. Jodła cierpi też od zgryzania i spałowania. Silne uszkodzenia mogły przyczynić się do powstania martwicy, a w konsekwencji do zamierania. Na wielu drzewach obserwowano raka jodły. Sprawcą choroby jest grzyb *Melampsorella caryophyllacearum* Schroet. Jodły z rakowatymi pniami łatwo ulegają łamiącemu działaniu wiatrów oraz zakażeniu grzybami rozkładającymi drewno (Mańka 1981).

Martwe drzewa w rezerwacie Jata należały generalnie do trzeciej klasy grubości ($d_{1,3}$: 21–40 cm). Do podobnych wniosków doszedł Faliński (1978) w swoich badaniach w Puszczy Białowieskiej, który zaobserwował, że wśród martwych drzew przeważały drzewa w wieku 40–80 lat o pierśnicy 21–30 cm. W rezerwacie Jata, niezależnie od wielkości luki, największą rolę w ich tworzeniu spełniała jodła. Nie stwierdzono także zróżnicowania martwych drzew w zależności od warunków siedliskowych: zarówno na siedlisku LMśw, jak i LMw przeważała jodła. W drzewostanach z większym udziałem jodły zaobserwowano większy jej udział wśród martwych drzew ($H=9,59$ dla $p<0,05$). Właśnie w monokulturach i drzewostanach z dużym udziałem jodły zaobserwowano najbardziej zaawansowany proces zamierania drzew (Bernadzki 1983, Dobrowolska 1996).

Różny sposób zamierania drzew ma wpływ na warunki mikrosiedliskowe oraz skład gatunkowy odnowienia w lukach (Yamamoto 2000). W rezerwacie Jata wśród martwych drzew dominowały złomy. Jodła i świerk oraz drzewa liściaste były łamane przez wiatr. Złamane drzewa przeważały w obu siedliskowych typach lasu, niezależnie od składu gatunkowego drzewostanu. Podobne wyniki uzyskał Veblen (1985) w badaniach prowadzonych w drzewostanach *Nothofagus* w San Paulo. Drzewa były najczęściej łamane przez wiatr. Badania Kneeshow i Bergeron (1998) wykazały, że w młodszych drzewostanach luki powstawały w wyniku zamierania jodły. Powalenie starych drzew może przyczynić się do złamania cieńszych drzew. W badanych drzewostanach wśród martwych drzew było sporo cieńszych. Do podobnych wniosków doszedł Veblen (1985) badając luki w lasach deszczowych w Chile. W lasach Japonii dominują złamane oraz stojące martwe drzewa; wiatrowały są najrzadziej spotykane nie tylko w lasach Japonii, ale także w lasach innych krajów (Yamamoto 2000).

Małe luki są najczęstszym typem zaburzeń. White i in. (1985) stwierdzili, że 78% luk w drzewostanach *Picea-Abies* powstało w wyniku zamierania pojedynczego drzewa. W drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata dominowały średnie luki, które powstały w wyniku zamarcia kilku drzew.

W rezerwacie Jata przeważały drzewa leżące na kierunku wschodnim (90–134,9°) oraz na kierunku północno-wschodnim i południowo-wschodnim. Kierunek położenia drzew jest związany z kierunkiem wiatrów. W Polsce przeważają

wiatry zachodnie. Wyniki badań prowadzonych w Puszczy Białowieskiej również wskazują, że drzewa najczęściej są przewracane na jesieni i na wiosnę, kiedy przeważają wiatry zachodnie i leżą na kierunku wschodnim i południowo-wschodnim. Inny kierunek położenia drzew jest skutkiem turbulencji (Faliński 1978). Natomiast w USA większość drzew leżało na kierunku północno-wschodnim (0–90°), co jest związane z kierunkiem wiatrów na Środkowym Zachodzie (Rebertus i Burns, 1997).

W omawianym rezerwacie dominowały drzewa w znacznym stopniu rozłożone. Nie stwierdzono zróżnicowania stopnia rozkładu martwych drzew w zależności od wielkości luki czy siedliska, chociaż zaznaczyła się tendencja wzrostu udziału drzew silnie rozłożonych wraz ze wzrostem wielkości luki. Tempo tworzenia się luk jest podobne w różnych lasach tropikalnych i strefy umiarkowanej (Yamamoto 2000). W obu strefach luki tworzą się przez cały rok, chociaż można wyróżnić miesiące, kiedy luki częściej się pojawiają (Runkle 1989). Tempo tworzenia się luk (całkowicie nowe luki/rok jako procent całkowitej powierzchni luk) w różnych typach lasów było określane różnymi metodami i waha się od 0,5 do 2,0% na rok (Yamamoto 2000).

Jedną z metod oceny dalszego rozwoju luk jest wybór drzew przyszłościowych (Veblen 1985). Z przeprowadzonych badań wynika, że drzewami przyszłościowymi były najczęściej grab i jawor. Jest to zgodne z tendencją obserwowaną w lasach Polski (Faliński i Pawlaczyk 1993). W ostatnich latach na obszarze kraju zaznaczyła się ekspansja lipy, grabu i jaworu w lasach, która objęła nie tylko siedliska grądowe – optymalne dla tych gatunków, lecz również tereny borów i lasów mieszanych (Faliński i Pawlaczyk 1993). Uważa się, że gatunki światłoządne znacznie łatwiej opanowują luki. Gatunki światłoządne w większych ilościach występują w dużych lukach, podczas gdy gatunki cienioznośne charakteryzują się taką samą liczebnością niezależnie od wielkości luki (Brokaw i Scheiner 1989). Grab i jawor należą do tej samej grupy gatunków o strategii konkurencyjnej (Brzeziecki 2000). Dominującą cechą tej strategii jest dążenie do monopolizacji dostępu do zasobów środowiska, dzięki wysokiemu potencjalnemu tempu wzrostu, osiągnięciu dużych rozmiarów, oraz opóźnionej reprodukcji. Dzięki tym cechom grab i jawor mają szanse zamknąć luki w przyszłości.

Na uwagę, jako drzewo przyszłościowe, zasługuje też jodła. Biorąc pod uwagę jej liczebność oraz wymiary wydaje się, że ma największe szanse wypełnienia zwłaszcza małych i średnich luk w drzewostanach z najmniejszym udziałem jodły w składzie gatunkowym. Jodła, jako gatunek cienioznośny, była obecna w drzewostanie przed utworzeniem luk. Jest to zgodne z teorią Jones (1955), z której wynika, że małe luki są najczęściej wypełniane przez przygłuszone podrosty gatunków panujących. Jodła należy do gatunków o mieszanej strategii tolerowania stresu i konkurencji. Jako jeden z najbardziej cienioznośnych gatunków występujących w naszych lasach ma zdolność do przyspieszania wzrostu w późniejszych etapach życia. Fakt ten oraz duża odporność na działanie czynników biotycznych i abiotycznych umożliwia jej odgrywanie roli gatunku klimaksowego (Brzeziecki 2000).

Skład gatunkowy przyszłych drzewostanów jest w znacznym stopniu uwarunkowany żyznością siedliska i „prężnością” gatunków odnawiających się w drzewostanach i wypełniających luki. Wysoki udział grabu w składzie gatunkowym drzew przyszłościowych, a także strategia rozwoju tego gatunku („glebowy bank nasion”, zdolność do odnawiania się przez tworzenie odrośli, możliwość docierania nasion z odległych fragmentów lasów) oraz nakładające się ocieplenie klimatu (dominacja gatunków ciepłolubnych) wskazują, że jodła będzie w drzewostanach mieszanych gatunkiem towarzyszącym.

Teoria dynamiki luk zakłada, że przerwanie okapu drzewostanu w wyniku naturalnych zaburzeń występuje na pewno w każdym zwartym drzewostanie. Wyniki przeprowadzonych badań nie odbiegają od tej tezy. Zgodnie z teorią dynamiki luk, każdy starodrzew (lub drzewostan dojrzały) jest traktowany jako mozaika różnych faz rozmieszczonych przestrzennie pod względem składu gatunkowego oraz struktury, które cyklicznie zmieniają się w czasie: luka, regeneracja i faza drzewostanu dojrzałego (Yamamoto 2000). Proces ten jest obserwowany w drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata, w którym głównym gatunkiem tworzącym luki jest jodła.

6. WNIOSKI

1. Jodła była głównym gatunkiem zamierającym i tworzącym luki w drzewostanach mieszanych w rezerwacie Jata.

2. Wśród martwych drzew w rezerwacie Jata przeważały wiatrołomy.

3. Wiatry zachodnie były głównym czynnikiem powodującym tworzenie luk w drzewostanach mieszanych.

4. W rezerwacie Jata przeważają drzewa w zaawansowanym stopniu rozkładu, najmniejszy jest udział luk powstałych w ciągu ostatnich 5 lat.

5. Grab, jawor oraz jodła są drzewami, które mają największe szanse wypełnić luki w przyszłości.

Praca została złożona 23.01.2006 r. i przyjęta przez Komitet Redakcyjny 23.03.2006 r.

GAP DYNAMICS IN MIXED STANDS OF JATA RESERVE

Summary

The study was conducted in Jata reserve (N: 51°56' and E: 22°23'). Seven mixed stands composed of silver fir, Scots pine, Norway spruce and many different broadleaved tree species were investigated. The study was carried out in strict reserve, in stands growing on fresh and

moist broadleaved forest site types. The main selection criteria were stand species composition and site type. The aim of the study was to recognize the history of gaps and to predict their future. All gapmakers were measured in gaps and their mode, species, d.b.h and decay class were determined. To know the future of the gaps, potential successors were defined. It was found that main tree species creating gaps was fir and their size influenced the number of dead firs inside. Most of dead trees belonged to the 3rd diameter class (dbh: 21–40 cm). Gapmakers were divided into: broken, uprooted and standing trees and predominant ones were broken trees. Only 16% of the trees were uprooted. The main direction of treefall was 90–134.9° (32.1%). Most trees in Jata reserve belonged to the 3rd and 4th decay class. Hornbeam, sycamore and silver fir were potential successors.

LITERATURA

- Bernadzki E. 1983. Zamieranie jodły w granicach naturalnego zasięgu. [W:] Jodła pospolita *Abies alba* Mill. Warszawa-Poznań, PWN.
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajaczkowski J., Żybura H. 1996. Development of natural forest stands in the Białowieża National Park – case study of two research plots in period 1936–1991. [In:] Biodiversity protection of Białowieża Primeval Forest (eds. P. Paschalis, S. Zajaczkowski). Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa.
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajaczkowski J., Żybura H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *J. Veget. Sci.* 9: 229-238.
- Brokaw N. V. L., Scheiner S. M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 70, 3: 538-541.
- Brzeziecki B. 2000. Strategie życiowe gatunków drzew leśnych. *Sylwan*, 144, 8: 5-14.
- Christensen N. L. 1977. Changes in structure, pattern, and diversity associated with climax forest maturation in Piemont, North Carolina. *American Midland Naturalist*, 97: 176-188.
- Dobrowolska D. 1996. Dynamika odnowienia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w zasięgu wyspowym na Podlasiu na przykładzie rezerwatu Jata. SGGW, Warszawa.
- Dobrowolska D. 1998. Żywotność jodły w drzewostanach rezerwatu Jata. *Prace Inst. Bad. Leś., A*, 853: 51-73.
- Dobrowolska D. 2006. Rola luk w odnawianiu drzewostanów mieszanych w rezerwacie Jata. *Sylwan* (w druku).
- Falińska K. 1997. Ekologia roślin. Warszawa, Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Faliński J. B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38, 3: 175-183.
- Faliński J. B., Pawlaczyk P. 1993. Zarys ekologii. [W:] Grab zwyczajny *Carpinus betulus* L (red. W. Bugała). Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań-Kórnik.
- Jaworski A. 1995. Charakterystyka hodowlana drzew leśnych. Wyd. Gutenberg, Kraków, 237 ss.
- Jones R. J. 1955. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu forest reserve. *J. Ecol.*, 43: 83-117.
- Kneeshow B. B., Bergeron Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79, 3: 783-794.
- Koop H. 1989. Forest dynamics. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Korpel S. 1982. Struktura, wyvoj a regeneracia prirodných lesov Slovenska. *Les. Fac. VSLD, Zvolen*.
- Krebs Ch. J. 1997. Ekologia. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Leibundgut H. 1979. Über die Dynamik europäischer Urwälder. *Schweiz. Zeit. Forstw.* 130, 9/10: 906-916.
- Mańka K. 1981. Fitopatologia leśna. PWRiL, Warszawa.
- Paczoski J. 1930. Lasy Białowieży. [W:] Monografie naukowe. Poznań.

- Rebertus A. J., Burns B. R. 1997. The importance of gap processes in the development and maintenance of oak savannas and dry forests. *Journal of Ecology*, 85: 635-645.
- Runkle J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth forests of eastern North America. *Ecology*, 63: 1533-1546.
- Runkle J. R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, 70: 546-547.
- Szewczyk J., Szwagrzyk J. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio*, 122: 37-46.
- Szwagrzyk J. 1988. Struktura i dynamika lasu: teoria, metody badania, kontrowersje. *Wiad. Ekol.*, 34, 4: 355-373.
- Szwagrzyk J., Szewczyk J., Bodziarczyk J. 1995. Structure of forest stand in the Żarnówka reserve of the Babia Góra National Park. *Fol. For. Pol.*, 37.
- Veblen T. T. 1985. Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. *National Geographic Research*, 1, 2:162-183.
- White P. S., MacKenzie M. D., Busing R. T. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. *Can. J. For. Res.*, 15: 233-240.
- Whitmore T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70: 536-538.
- Yamamoto S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *J. For. Res.*, 5: 223-229.