

Zróżnicowanie strukturalne wybranych drzewostanów dębu szypułkowego (*Quercus robur* L.) występujących na terenie Płyty Krotoszyńskiej

Structural diversity of selected oak stands (*Quercus robur* L.) on the Krotoszyn Plateau in Poland

Janusz Szmyt

Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, Wydział Leśny, Katedra Hodowli Lasu, ul Wojska Polskiego 69, 60-625 Poznań

Tel. + 48 61 8487735, e-mail: jszmyt@up.poznan.pl

Abstract. The oak forests growing on the Krotoszyn Plateau are the biggest and most valuable oak forest complexes in Poland. The purpose of this study was to analyze the structural diversity of oak (*Q. robur* L.) stands older than 140 years. Two natural stands located within the forest reserve as well as two managed stands were chosen for investigation. Species and tree size diversity were analyzed using different measures and spatially explicit and inexplicit indices. The results indicate that the structural diversity of the protected oak forests did not differ significantly from that of managed stands. On the contrary, undisturbed natural processes in protected forests can result in a low diversity of some structural attributes in such stands. Although most indices pointed towards a higher structural diversity in protected forests, the differences were not large, especially in the case of spatially explicit indices. The spatial arrangement of live trees was either random, aggregated or regular, with the latter clearly dominating managed, poorly mixed oak stands. Furthermore, a lack of natural disturbances strong hornbeam expansion, in which case strict protection is not favorable for oak sustainability as it creates unsuitable conditions for oak regeneration beneath the hornbeam canopy.

Keywords: *Quercus robur*, structural diversity of forest, structural indices, Krotoszyn Plateau

1. Wstęp

Warstwa drzewostanu, tj. główny element lasu, opisywana jest przy pomocy różnych parametrów, określających stan lasu pod względem budowy pionowej, struktury, składu gatunkowego itp. Na strukturę drzewostanu mają wpływ zarówno czynniki zewnętrzne (zaburzenia naturalne, np. pożary, gradacje owadzie itp.), jak i wewnętrzne (procesy ekologiczne, właściwości biologiczne i ekologiczne gatunków, zmienność mikrosiedliska itp.) (Müller et al. 2000; Montes et al. 2004; Zenner 2004; Pretzsch 2010; Petritan et al. 2012; Petritan et al. 2015; Zenner et al. 2014; del Rio et al. 2015; Fibich et al. 2016). W lasach zagospodarowanych dodatkowym czynnikiem istotnie wpływającym na kształtowanie się struktury drzewostanu w poszczególnych fazach rozwojowych są zabiegi gospodarcze (Pretzsch 2010).

Z jednej strony struktura lasu jest wynikiem działania różnych procesów ekologicznych związanych z jego rozwojem, z drugiej sama wywiera na niego wpływ (Spies 1998; Naumann, Starlinger 2001; Pommerening 2002; Pretzsch 2010; Gadow et al. 2012). Procesy ekologiczne przebiegają w różnych skalach przestrzennych, mogą się także wzajemnie nakładać,

a ich intensywność zmienia się w zależności od fazy rozwojowej lasu. Przykładowo, naturalne odnowienie lasu często przejawia się skupiskowym występowaniem nalotu i podrostu, które na skutek procesu konkurencji międzyosobniczej oraz zwiększania się rozmiaru drzew zmienia się z wiekiem w kierunku rozmieszczenia bardziej równomiernego (Fibich et al. 2016). Sam proces konkurencji najczęściej dotyczy najbliższych położonych osobników, a więc skali najbliższego sąsiedztwa. Często skutkiem intensywnej konkurencji jest śmierć osobników słabszych biologicznie, jakkolwiek często prowadzi także do wyraźnego ograniczenia wzrostu słabszych drzew (Kenkel 1988; Brooker 2006). Z wiekiem konkurencja między osobnikami w lesie staje się mniej intensywna, stąd rola tego procesu w starszych drzewostanach jest mniej istotna niż w młodszych. Większą rolę w kształtowaniu struktury lasu odgrywają wówczas inne czynniki, np. wspomniane naturalne zaburzenia (Spies 1998; Szymański 2000; Zenner et al. 2011; Gadow et al. 2012).

O złożoności strukturalnej lasu w dużej mierze decyduje liczba występujących w nim gatunków, jednakże nie mniej istotne jest także zróżnicowanie wielkości osobników. Jednym z czynników wpływających na współwystępowanie

Wpłynęło: 1.03.2016 r., recenzowano: 15.03.2016 r., zaakceptowano: 11.07.2016 r.

gatunków w lesie mieszanym są wzajemne interakcje między osobnikami poszczególnych gatunków, które wynikają często ze zróżnicowanych wymagań ekologicznych i zmienności mikrosiedliska (McElhinny et al. 2005; McIntire, Fajardo 2009; Wilson 2011; Gadow et al. 2012). Występowanie skupiskowe poszczególnych gatunków sprzyja ich współwystępowaniu w lesie poprzez osłabianie konkurencji między gatunkami (Raventós et al. 2009). Jest to szczególne widoczne w lasach tropikalnych. Taki sam skutek – zapewnienie mieszanego składu lasów zagospodarowanych – ma stosowanie powierzchniowych form zmieszania gatunków w drzewostanach gospodarczych na etapie ich odnawiania czy też stosowanie cięć gniazdowych przy odnowieniu wybranych gatunków. Zakłada się, że lasy naturalne często charakteryzują się większym zróżnicowaniem strukturalnym, niż to ma miejsce w lasach gospodarczych, w których zabiegi pielęgnacyjne często powodują nadmierne ujednoczenie ich budowy i struktury. Często za wzór silnie zróżnicowanych lasów podaje się lasy znajdujące się w rezerwach, w parkach narodowych, których struktura jest w dużej mierze efektem działania sił przyrody. Długofalowe badania lasów naturalnych wskazują natomiast, że procesy naturalne w nich zachodzące mogą prowadzić do powstania układów o stosunkowo prostej budowie i strukturze (Brzeziecki et al. 2012; Brzeziecki et al. 2016). Natomiast realizacja postulatów hodowli lasu zbliżonej do natury, tj. złożone formy cięć odnowieniowych, metody odnowienia naśladujące naturalne sposoby odnowienia różnych gatunków oraz zabiegi pielęgnacyjne prowadzone w ekosystemach leśnych, może wręcz sprzyjać kształtowaniu się bardziej zróżnicowanych drzewostanów (Paluch, Bielak 2009; Jaworki 2011).

Przedmiotem prezentowanych badań były drzewostany na terenie Płyty Krotoszyńskiej, w których gatunkiem głównym był dąb szypułkowy (*Quercus robur* L.). Do badań wytypowano po dwa drzewostany znajdujące się w rezerwach i drzewostanach gospodarczych. Dąbrowy Krotoszyńskie są największym w Polsce skupiskiem ponad 100-letnich drzewostanów dębowych, występujących w dużych, zwartych kompleksach leśnych. Warunki tam panujące nie sprzyjają odnowieniom naturalnym dębu, dlatego przypuszcza się, że drzewostany te powstały w wyniku sadzenia i siewu (Szychowiak 2002a, 2002b za Jaworski 2011). Jednocześnie są one uznawane za jedne z najcenniejszych populacji dębów w Europie. Niewiele jest też badań nad dynamiką tych lasów i ich zróżnicowaniem strukturalnym. Niniejsza praca stanowi zatem pewne uzupełnienie wiedzy dotyczącej ich zróżnicowania strukturalnego pod wpływem presji człowieka. W przypadku drzewostanów rezerwatowych wyniki takich badań mogą być pomocne w opracowaniu strategii dalszej ochrony zespołów leśnych, w których dąb szypułkowy stanowi ich ważny element. Podstawowym celem niniejszej pracy było określenie zróżnicowania strukturalnego drzewostanów dębowych pod względem składu gatunkowego, wielkości (pierśnicy i wysokości) i rozmieszczenia drzew w drzewostanie. Na podstawie obliczonych wskaźników podjęto próbę porównania zróżnicowania strukturalnego drzewostanów w warunkach różnej presji człowieka.

2. Obszar i metodyka badań

2.1. Teren i obiekt badań

Przy wyborze drzewostanów do badań kierowano się dwoma podstawowymi kryteriami, tj. udziałem dębu szypułkowego, który to gatunek powinien być gatunkiem głównym oraz wiekiem drzewostanów, który w momencie pomiarów nie powinien być niższy niż 140 lat. Dodatkowym założeniem był wybór drzewostanów o różnej formie wpływu człowieka na ich strukturę. Wybór miejsca założenia powierzchni pomiarowych poprzedzony był lustracją całych wydzieleń w celu uzyskania najbardziej reprezentatywnego fragmentu lasu.

Pomiary przeprowadzono na 4 powierzchniach w 4 różnych drzewostanach. Według regionalizacji przyrodniczo-leśnej wybrane do analiz drzewostany zlokalizowane są w Krainie Wielkopolsko-Pomorskiej (III), w dzielnicy Krotoszyńskiej (III.8) (Trampler et al. 1990). Teren jest równinny z glebami należącymi do typu gleb opadowoglejowych, podtypu właściwych.

Powierzchnia 1 (Biadki) to drzewostan założony we fragmencie rezerwatu „Dąbrowa koło Biadek Krotoszyńskich” o powierzchni 16,20 ha, zlokalizowany w Nadleśnictwie Krotoszyn, w oddziale 76c, w leśnictwie Borowina. Zespołem roślinnym dominującym w rezerwacie jest acidofilny las grabowo-dębowy. Drzewostan na siedlisku Lśw ma budowę dwupiętrową z górnym piętrem dębu szypułkowego oraz niższym, tworzonym przez grab pospolity (*Carpinus betulus* L.). Jednostkowo występuje świerk pospolity (*Picea abies* L.). Wiek dębów w momencie pomiarów wynosił ok. 280 lat. W drzewostanie założono powierzchnię pomiarową o wymiarach 70 m×50 m (0,35 ha). Rezerwat został utworzony w roku 1963 na podstawie zarządzenia ministra leśnictwa i przemysłu drzewnego. Celem ustanowienia ochrony jest zachowanie ekosystemów lasów liściastych, w tym acidofilnych dąbrów charakterystycznych dla Płyty Krotoszyńskiej.

Powierzchnia 2 (Smoszew) to drzewostan, znajdujący się w rezerwacie „Dąbrowa Smoszew” o powierzchni 13,85 ha zlokalizowany w Nadleśnictwie Krotoszyn, w oddziale 56c, w leśnictwie Smoszew. Dominującym (chronionym) zbiorowiskiem roślinnym w rezerwacie jest zespół grądu środkowoeuropejskiego. Drzewostan na siedlisku Lw ma budowę dwupiętrową. Górne piętro tworzy dąb szypułkowy lub dąb bezszypułkowy (*Q. petraea* Liebl.), a dolne piętro – grab pospolity. Miejscami w rezerwacie występuje lipa drobnolistna (*Tilia cordata* Mill.). Wiek dębów wynikający z operatu urzędzeniowego w momencie pomiarów wynosił 151 lat (Operat urządzenia lasu leśnictwa Smoszew 2008). W drzewostanie tym założono powierzchnię pomiarową o wymiarach 70 m×70 m (0,49 ha). Celem ochrony ustanowionej w roku 1963 na podstawie zarządzenia ministra leśnictwa i przemysłu drzewnego jest zachowanie zespołu grądu i łągu z panującym drzewostanem dębu szypułkowego z chronionymi i rzadkimi gatunkami roślin.

Powierzchnia 3 (Jelonek) to dwupiętrowy drzewostan gospodarczy znajdujący się w Nadleśnictwie Krotoszyn, w oddziale 162d, rosnący na siedlisku Lw. Pierwsze piętro

drzewostanu stanowił dąb szypułkowy, którego wiek w roku pomiaru oszacowano na podstawie operatu urzędzenia lasu na 164 lata. W pierwszym piętrze występował także domieszkowo buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.). Drugie piętro stanowił grab pospolity. W drzewostanie tym, w którym prowadzona jest gospodarka leśna zgodnie z obowiązującym planem urzędzenia lasu, założono powierzchnię pomiarową o wielkości 0,50 ha (50 m×100 m).

Powierzchnia 4 (Piaski) to drzewostan gospodarczy zlokalizowany w Nadleśnictwie Piaski, w oddziale 291j. Typ siedliskowy lasu został określony jako Lśw. W roku pomiarów wiek dębów w drzewostanie oszacowano na podstawie danych urzędzeniowych na 145 lat. Jest to drzewostan dębowy z domieszką świerka pospolitego, znajdującego się w dolnym piętrze. W drzewostanie założono powierzchnię pomiarową o wymiarach 140 m×60 m (0,84 ha).

2.2. Metodyka

W ramach prac terenowych we wszystkich drzewostanach pomierzono pierśnicę ($d_{1,3}$, cm) drzew żywych o $d_{1,3} \geq 7$ cm, ich wysokość całkowitą (H , m) oraz określono gatunek każdego osobnika. Na potrzeby analiz przestrzennych określono także współrzędne (x , y) każdego drzewa.

Zróżnicowanie strukturalne drzewostanów określono, wykorzystując wskaźnik zróżnicowania gatunkowego Shannona (H_{gat} , E_{gat}), wskaźnik profilowy zróżnicowania pionowego Pretzsch (A) oraz wskaźnik Giniego (GI). Uwzględniając przestrzenne występowanie drzew, określono także wskaźnik skupiskowości Clarka-Evansa (R), wskaźnik przestrzennego zróżnicowania pierśnicy (TD) i wysokości (TH) oraz indeks przestrzennego zmieszania gatunków (SM). Matematyczne formuły każdego z indeksów prezentuje tabela 4.

Wskaźnik zróżnicowania gatunkowego (H_{gat}) ma tym większą wartość im więcej gatunków występuje na powierzchni i im bardziej wyrównany jest ich udział (Brzeziecki 2002; Pretzsch 2010). W przypadku jednogatunkowego drzewostanu wskaźnik $H_{gat} = 0$, zaś maksymalna jego wartość H_{max} , określająca maksymalne zróżnicowanie gatunkowe drzewostanu równa jest $H_{max} = \ln(S)$, gdzie S – liczba gatunków. Porównując zróżnicowanie gatunkowe różnych drzewostanów, stosuje się często wskaźnik równomierności $E_{gat} = H_{gat} / H_{max}$ określający, do jakiego stopnia obserwowane zróżnicowanie H_{gat} odbiega od zróżnicowania maksymalnego H_{max} . Jeżeli udział gatunków w drzewostanie jest jednakowy oraz ich zmieszanie jest największe, wówczas $E_{gat} = 100$ i odwrotnie, E_{gat} zbliża się do 0, gdy zróżnicowanie gatunkowe jest niewielkie (Pretzsch 2010).

Wskaźnik profilowy (A) opisuje budowę pionową drzewostanu z uwzględnieniem udziału gatunków w poszczególnych warstwach pionowych drzewostanu. Drzewa przydziela się do 3 warstw pionowych: I warstwa: <50% wysokości drzew; II warstwa: 50–80% wysokości maksymalnej drzew; III warstwa: >80% maksymalnej wysokości drzew w drzewostanie (Pretzsch 2010; Petritan et al. 2012). Wskaźnik charakteryzuje się najmniejszą wartością w drzewostanach

jednopiętrowych i jednogatunkowych, rośnie w drzewostanach jednogatunkowych lecz wielopiętrowych, a największe wartości uzyskuje w drzewostanach mieszanych, o złożonej budowie pionowej. Maksymalną wartość wskaźnika A można obliczyć formułą:

$$A_{max} = \ln(S \times Z)$$

gdzie

S – liczba gatunków,

Z – liczba warstw drzewostanu.

W celu porównania zróżnicowania wysokościowego między różnymi drzewostanami stosuje się wskaźnik standaryzowany A_{rel} , opisany formułą $A_{rel} = (A/A_{max}) \times 100\%$ (Pretzsch 2010). Wskaźnik A_{rel} określa, do jakiego stopnia analizowany drzewostan odbiega od zróżnicowania maksymalnego w danych warunkach.

Wskaźnik Giniego (GI) jest kolejną miarą zróżnicowania badanej cechy populacji (np. pierśnicy) (Lexerød, Eid 2006; Sterba 2008; Zenner et al. 2015). Może przyjmować wartości w zakresie $GI \in (0, 1)$, przy czym małe wartości wskazują, że drzewa charakteryzują się grubością zbliżoną do średniej (niewielkie zróżnicowanie cechy), natomiast większe wartości GI świadczą o większym zróżnicowaniu analizowanej cechy w populacji.

Wskaźnik skupiskowości Clarka-Evansa (R) określa wzorzec rozmieszczenia drzew na podstawie porównania średniej rzeczywistej odległości między drzewami ze średnią odległością przy ich losowym rozmieszczeniu. Maksymalną wartość ($R=2,15$) osiąga przy heksagonalnym układzie drzew. Wartości $R > 1$ wskazują rozmieszczenie regularne, podczas gdy $R < 1$ – rozmieszczenie skupiskowe. Losowe rozmieszczenie osobników na powierzchni wskazuje wartość $R=1$ (Donnelly 1978; Kint et al. 2000). Zastosowany wskaźnik uwzględnia poprawkę ze względu na tzw. efekt brzegowy (Donnelly 1970). Istotność odchyleń od rozmieszczenia losowego określono na podstawie 999 symulacji Monte Carlo.

Wskaźniki zróżnicowania przestrzennego grubości i wysokości (TD , TH) określają zróżnicowanie grubości (wysokości) drzew w skali najbliższego sąsiedztwa. Wskaźnik przyjmuje wartości od 0 do 1, przy czym $TD=0$ świadczy o braku zróżnicowania grubościowego najbliższych sąsiadów, a $TD=1$ o bardzo dużym ich zróżnicowaniu (Pretzsch 2010; Szmyt, Ceitel 2011; Szmyt 2012). Udział par drzew o różnym zróżnicowaniu grubości można określić na podstawie rozkładu wartości TD w klasach zróżnicowania: 0,00–0,30 – niewielkie zróżnicowanie, 0,30–0,50 – średnie zróżnicowanie, 0,50–0,70 – duże i 0,70–1,00 bardzo duże zróżnicowanie cechy między najbliższymi sąsiadami (Pommerening 2002).

Wskaźnik przestrzennego zmieszania gatunków (SM) określa wzajemne rozmieszczenie gatunków w skali najbliższego sąsiedztwa. Wartość wskaźnika SM może wahać się od 0 do 1, przy czym w przypadku analizy 4 najbliższych sąsiadów SM może przyjmować 5 wartości: 0; 0,25; 0,5; 0,75 oraz 1. Im wyższa wartość indeksu, tym większe zróżnicowanie gatunkowe w małej skali przestrzennej. Analiza rozkładu wartości SM pozwala określić udział jednorodnych i zróżni-

cowanych gatunkowo grup drzew w drzewostanie (Kint et al. 2000; Gadow, Hui 2002).

Wskaźniki zróżnicowania strukturalnego obliczono w środowisku R (R Core Development Team 2015), z wykorzystaniem pakietu „Spatstat” (Baddeley, Turner 2015).

3. Wyniki

3.1. Charakterystyka drzewostanów dębowych

Jak wynika z tabeli 1 trzy spośród czterech analizowanych drzewostanów, w tym dwa w rezerwach, charakteryzowały się podobnym polem powierzchni przekroju pierśnicowego ($40,70\text{--}46,39\text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, $N=444\text{--}968\text{ szt.}\times\text{ha}^{-1}$). Drzewostan gospodarczy w Jelonce wykazywał niemal dwukrotnie większe sumaryczne pole powierzchni przekroju ($G=40,70\text{ m}^2\times\text{ha}^{-1}$) niż drzewostan gospodarczy w Piaskach ($G=24,66\text{ m}^2\text{ha}^{-1}$).

Drzewostany rezerwatowe (Biadki, Smoszew) charakteryzowały się większym zakresem pierśnic, natomiast zakres wysokości był zbliżony w obu typach drzewostanów. Najmniejszą średnią pierśnicę wszystkich drzew żywych stwierdzono w Biadkach ($d_{1,3}=17,07\text{ cm}$), najwyższą zaś w drzewostanie gospodarczym w Piaskach ($d_{1,3}=46,5\text{ cm}$). W każdym z drzewostanów największe wartości pierśnic wykazywał oczywiście dąb, przy czy najmniejszą średnią pierśnicą charakteryzowały się dęby w Piaskach (tab. 1). Największą średnią wysokość uzyskiwały dęby w drzewostanie Jelonek (31,84 m), następnie w drzewostanach w Smoszewie, Piaskach i Biadkach. Największym udziałem we wszystkich drzewostanach, poza powierzchnią w Piaskach, charakteryzował się grab. Drzewa tego gatunku stanowiły drugie piętro drzewostanów w Biadkach, Smoszewie i Jelonce. Średnia pierśnica grabów wahała się od 12,76 cm do 19,58 cm, natomiast wysokości od 14,44 m do 18,05 m (tab. 1).

Tabela 1. Charakterystyka drzewostanów dębowych na analizowanych powierzchniach (N – liczba drzew/pow., Db – dąb szypułkowy, Gb – grab pospolity, Jw – jawor, Bk – buk zwyczajny)

Table 1. Characteristic of oak stands on the measurement plots (N – trees number/plot, Db – common oak, Gb – hornbeam, Jw – sycamore, Bk – European beech)

Drzewostan / Forest stand						
	<i>N</i>	$d_{1,3\text{sr}}$ [cm]	<i>G</i> [m ² ha ⁻¹]	min-max [cm]	<i>H</i> [m]	min-max [m]
Biadki (0,35 ha)						
Drzewa żywe Live trees	339	17,07	46,39	7,10–120,0	15,24	12,99–33,70
Db	34	55,74	33,14	7,20–120,00	22,47	13,32–33,70
Gb	305	12,76	13,26	9,10–38,55	14,44	11,50–19,43
Smoszew (0,49 ha)						
Drzewa żywe Live trees	259	26,10	40,71	7,00–90,40	19,54	10,30–38,40
Db	67	52,37	31,67	14,7–90,4	28,70	10,30–38,40
Gb	185	16,45	9,04	7,00–38,00	16,23	10,85–21,05
Jw	7	29,49	1,06	18,25–42,75	20,79	16,10–27,00
Jelonek (0,50 ha)						
Drzewa żywe Live trees	222	29,89	40,70	8,00–72,00	22,43	8,00–37,00
Db	51	54,46	24,48	16,00–72,00	31,84	15,00–37,00
Gb	128	19,58	8,54	8,00–42,20	18,05	8,00–26,00
Bk	43	31,15	7,42	10,00–58,50	24,05	10,00–31,00
Piaski (0,84 ha)						
Drzewa żywe Live trees	114	46,50	24,66	7,10–71,20	25,07	12,00–31,30
Db	114	46,50	23,85	7,10–71,20	25,19	15,20–31,30

3.2. Przestrzenne rozmieszczenie drzew

Drzewa żywe charakteryzowały się regularnym rozmieszczeniem jedynie w drzewostanie gospodarczym w Piaskach ($R=1,12$; $p=0,05$). W drzewostanach w Smoszewie i Jelonku nie stwierdzono istotnych odchyłeń rozmieszczenia drzew żywych od rozkładu losowego, natomiast w Biadkach rozmieszczone były skupiskowo (tab. 2). Rozmieszczenie dębów było regularne, poza drzewostanem w Biadkach, w którym stwierdzono ich losowe występowanie, mimo dość wyraźnej tendencji w kierunku występowania regularnego. Grab charakteryzował się najczęściej losowym rozmieszczeniem, z wyjątkiem grabów w Biadkach, gdzie odchylenia od wzorca losowego w kierunku skupiskowego ich występowania były statystycznie istotne ($R=0,90$; $p=0,05$). Skupiskowo rozmieszczony był także jawor w Smoszewie, natomiast buk w Jelonku nie wykazywał statystycznie istotnych odchyłeń od wzorca losowego (tab. 2).

3.3. Zróżnicowanie i zmieszanie gatunków w drzewostanie

Wskaźnik zróżnicowania gatunkowego H_{gat} miał największą wartość w gospodarczym drzewostanie w Jelonku. Mniejszą wartością indeksu charakteryzowały się oba drzewostany w rezerwach, tj. $H_{gat}=0,35$ (Biadki) i $H_{gat}=0,69$ (Smoszew). Najmniej zróżnicowanym gatunkowo drzewostanem był drzewostan w Piaskach, w którym świerk występował pojedynczo. Standaryzowany wskaźnik Shannona E_{gat} wskazał taką samą tendencję (tab. 3). Analiza gatunkowego zróżnicowania najbliższego sąsiedztwa drzew (SM) potwierdziła, że najbardziej zróżnicowanym pod względem gatunkowym był drzewostan w Jelonku (tab. 3). Dużą wartością wskaźnika charakteryzował się także drzewostan dębowy w rezerwacie w Smoszewie ($SM=0,45$). Drzewostan w Biadkach wykazał się mniejszą jego wartością, zbliżoną do tej w Piaskach ($SM=0,13$; $SM=0,05$ odpowiednio). Analizując udział

drzew, których najbliższe sąsiedztwo charakteryzowało się najmniejszym, średnim lub największym zróżnicowaniem gatunkowym (ryc. 1), można stwierdzić, że w drzewostanie Jelonek udział drzew w klasach był w zasadzie równomierny. W Smoszewie udział drzew, których sąsiedztwo było bardziej homogeniczne gatunkowo ($SM \leq 0,25$), był nieco większy. Pozostałe dwa drzewostany – Biadki i Piaski – jakkolwiek różnią się wyraźnie średnią wartością SM , charakteryzowały się największym udziałem drzew, których sąsiedztwo nie wykazywało zróżnicowania gatunkowego, tj. $SM=0$ (ryc. 1). Oba drzewostany odznaczały się też najmniejszym udziałem osobników rosnących w zróżnicowanym gatunkowo sąsiedztwie (ryc. 1). Analiza otoczenia dębów wskazała, że w trzech z czterech drzewostanów jego sąsiedztwo najczęściej tworzyły osobniki innego gatunku ($SM=0,75, 1,0$) (ryc. 1). Jedynie w drzewostanie w Piaskach najbliższym sąsiedztwem dębów były inne dęby (90% przypadków).

3.4. Zróżnicowanie pierśnicy i wysokości drzew w drzewostanach dębowych

Strukturę grubości drzew żywych w poszczególnych drzewostanach prezentuje rycina 2. Jej kształt był podobny w drzewostanach rezerwatowych i w drzewostanie gospodarczym w Jelonku, wykazując dwa maksima, jedno w niskich klasach grubości i drugie w średnich klasach. Można również zauważyć, że dęby występowały praktycznie tylko w zakresie pierśnic >30 cm, natomiast udział tego gatunku w niższych klasach był sporadyczny. Struktura grubości drzew w drzewostanie w Piaskach miała kształt jednomodalny, z maksimum przypadającym w średnich klasach grubości (40–60 cm). Indeks Ginię (GI) potwierdził różnice w zmienności pierśnic w drzewostanach. Najbardziej zróżnicowane pod względem szerokości pierśnicy były drzewostany rezerwatowe, mniejszym zróżnicowaniem pierśnicy charakteryzowały się oba drzewostany gospodarcze, przy czym drzewostan w Piaskach wykazał najmniejszą wartość indeksu. Współczynnik zmien-

Tabela 2. Średnie wartości wskaźników przestrzennego zróżnicowania strukturalnego analizowanych drzewostanów dębowych (*istotność na poziomie $\alpha = 0,05$)

Table 2. Mean values of structural indices for analyzed oak stands (*significance level, $\alpha = 0,05$)

Wskaźnik	Biadki			Smoszew				Jelonek			Piaski	
	Drzewa żywe Live trees	Db	Gb	Drzewa żywe Live trees	Db	Gb	Jw	Drzewa żywe Live trees	Db	Gb	Bk	Db
<i>R</i>	0,9*	1,10	0,90*	1,02	1,13*	0,99	0,52*	0,96	1,18*	0,96	0,82	1,12*
<i>SM</i>	0,13	0,74	0,06	0,44	0,80	0,31	0,95	0,54	0,88	0,38	0,69	0,05
<i>TD</i>	0,36	0,65	0,30	0,46	0,60	0,41	0,35	0,40	0,56	0,35	0,38	0,21
<i>TH</i>	0,16	0,37	0,41	0,20	0,40	0,23	0,24	0,27	0,37	0,25	0,23	0,10

Oznaczenia: *R* – wskaźnik skupiskowości Clarka-Evansa, *TD* – wskaźnik przestrzennego zróżnicowania pierśnicy, *TH* – wskaźnik przestrzennego zróżnicowania wysokości, *SM* – indeks przestrzennego zmieszania gatunków

Explanation: *R* – Clark-Evans index, *TD* – spatial differentiation index for diameter, *TH* – spatial differentiation index for height, *SM* – spatial mingling index

Tabela 3. Średnie wartości wskaźników zróżnicowania strukturalnego analizowanych drzewostanów dębowych (wskaźniki nieuwzględniające aspektu przestrzennego)

Table 3. Mean values of structural indices for analyzed oak stands (spatial inexplicit indices)

Powierzchnia Study plot	H_{gat} (H_{max})	E_{gat}	A (A_{max})	A_{rel}	GI	$CV_{d1.3}$	CV_H
Biadki	0,35 (0,69)	0,51	1,22 (1,79)	0,68	0,45	1,11	0,29
Smoszew	0,69 (1,09)	0,63	0,62 (1,79)	0,34	0,36	0,70	0,33
Jelonek	0,97 (1,39)	0,70	0,62 (2,48)	0,25	0,30	0,55	0,31
Piaski	0,14 (0,69)	0,20	0,53 (2,20)	0,24	0,11	0,21	0,12

Oznaczenia: H_{gat} – wskaźnik zróżnicowania gatunkowego, H_{max} – maksymalna wartość H_{gat} , E_{gat} – wskaźnik równomierności, A – wskaźnik profilowy Pretzsch, A_{max} – maksymalna wartość A , A_{rel} – względny wskaźnik A , GI – indeks Giniego, $CV_{d1.3}$ – współczynnik zmienności dla pierśnicy, CV_H – współczynnik zmienności dla wysokości drzew

Explanation: H_{gat} – Shannon index of species diversity, H_{max} – max. value of H_{gat} index, E_{gat} – evenness index for species diversity, A – profile index by Pretzsch, A_{max} – max. value of A index, A_{rel} – relative A index, GI – Gini index, $CV_{d1.3}$ – coefficient of variation for diameter, CV_H – coefficient of variation for tree height

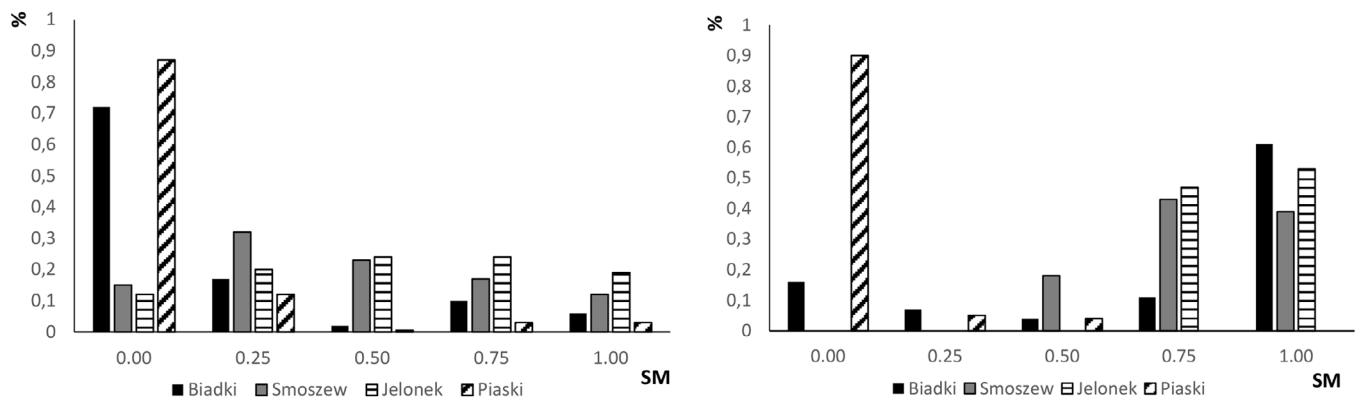
**Rycina 1. Udział drzew żywych (lewa strona) oraz dębów (prawa strona), w zależności od liczby sąsiadów (1–4) należących do innego gatunku niż drzewo referencyjne na podstawie rozkładu wartości SM**

Figure 1. The share of live trees (left panel) and oaks (right panel) in the dependence on the number of neighbors (1–4) belonging to the different species than reference tree based on the SM index

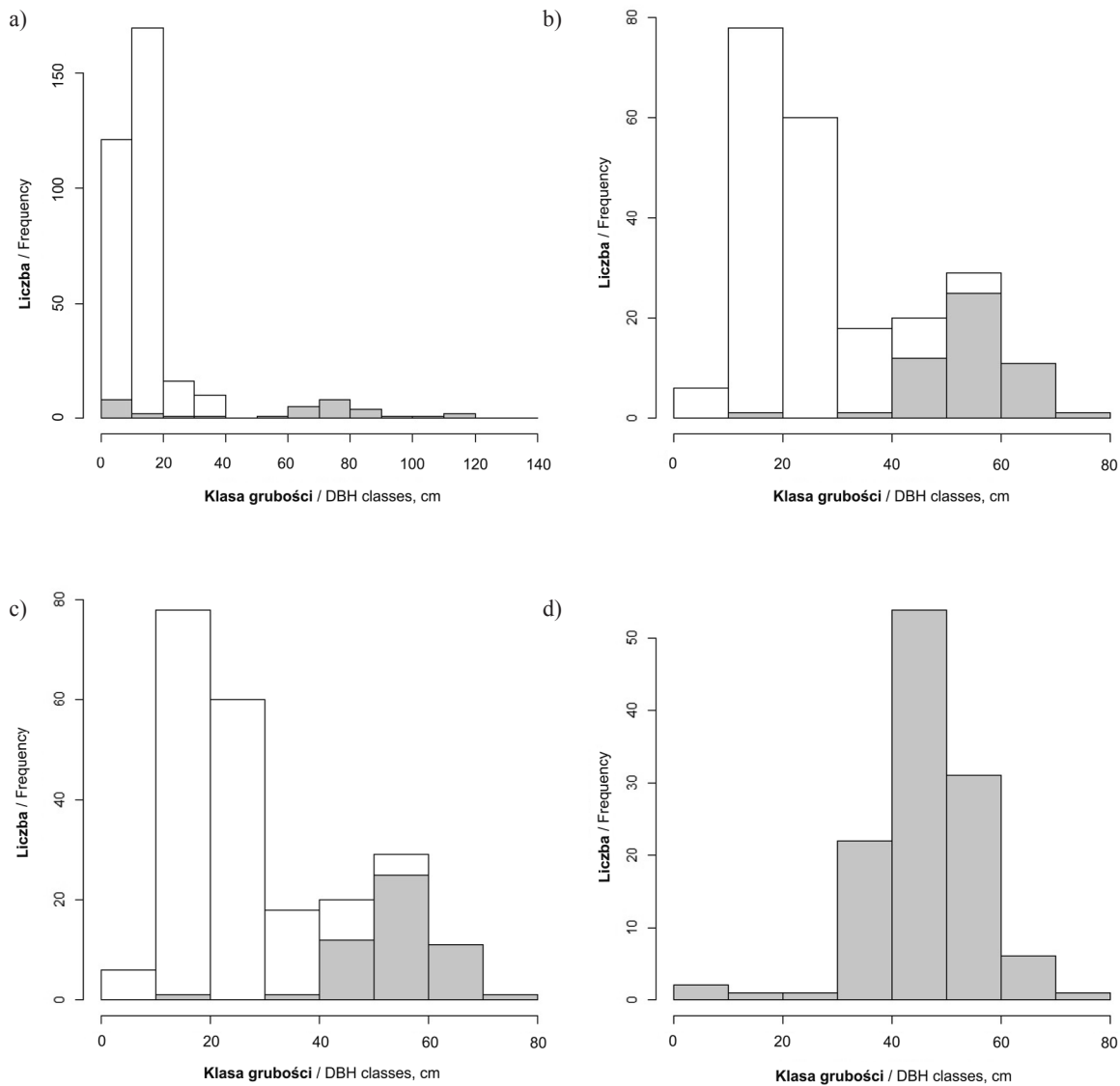
ności obliczony dla pierśnicy ($CV_{d1.3}$) wskazał taki sam trend odnośnie do zróżnicowania grubości drzew (tab. 2).

Tabela 2 i rycina 3 przedstawiają przestrzenne zróżnicowanie grubości drzewostanów wyrażone średnim wskaźnikiem TD oraz udział drzew w poszczególnych klasach zróżnicowania. Największą średnią wartość TD stwierdzono w rezerwacie w Smoszewie ($TD=0,46$), co świadczy o średnim zróżnicowaniu pierśnicy drzew w drzewostanie. Drzewostany w Biadkach (rezerwat) i Jelonku (gospodarczy) wykazywały nieco niższe, lecz podobne średnie wartości TD . Najmniejszym średnim zróżnicowaniem grubości charakteryzował się drzewostan gospodarczy w Piaskach ($TD=0,21$). Z rozkładu wartości TD (ryc. 3) wynika, że w drzewostanie o największym średnim zróżnicowaniu grubości (Smoszew) najczęściej było przypadków, w których najbliżsi sąsiedzi różnili się pierśnicą o 30–70%. Podobna sytuacja była w drzewostanie w Jelonku, chociaż udział drzew o zróżnicowaniu pierśnicy $<30\%$ był w nim większy. W Biadkach sąsiadujące drzewa najczęściej wykazywały różnice w pierśnicy 30–50%. Drzewostan go-

spodarczy w Piaskach charakteryzował się natomiast największym udziałem drzew (84%) o najmniej zróżnicowanym pod względem grubości sąsiedztwie ($<30\%$) (ryc. 3).

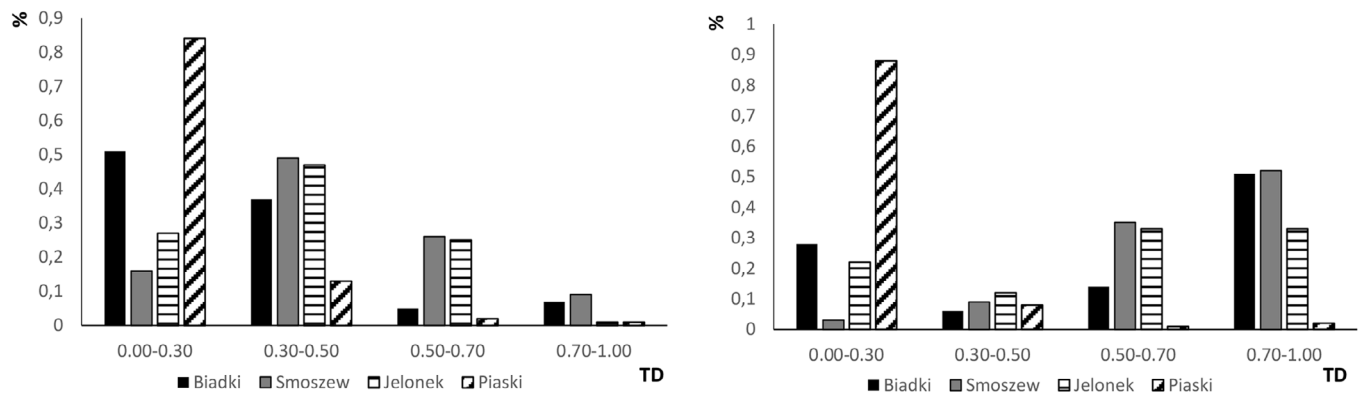
Dęby wyraźnie różniły się pod względem pierśnicy od swojego najbliższego sąsiedztwa w trzech z czterech analizowanych drzewostanów (ryc. 4). Wyjątkiem był drzewostan w Piaskach, w którym zróżnicowanie najbliższego sąsiedztwa dębów najczęściej nie było większe niż 30% (ryc. 3).

Najbardziej zróżnicowanym profilem pionowym drzewostanu charakteryzowały się oba drzewostany rezerwatu ($A_{rel}=0,68$ i $A_{rel}=0,34$). W drzewostanie w Jelonku index A miał taką samą wartość jak w Smoszewie. Różnice między tymi drzewostanami wskazywał natomiast wskaźnik standaryzowany A_{rel} , na podstawie którego można stwierdzić nieco większe zróżnicowanie pionowe drzewostanu w Smoszewie (tab. 3). Najmniej zróżnicowany był drzewostan gospodarczy w Piaskach. Podobne wyniki odnośnie do zróżnicowania wysokości otrzymano, obliczając współczynnik zmienności (tab. 2). Przestrzenne zróżnicowanie wysokości drzew (TH)



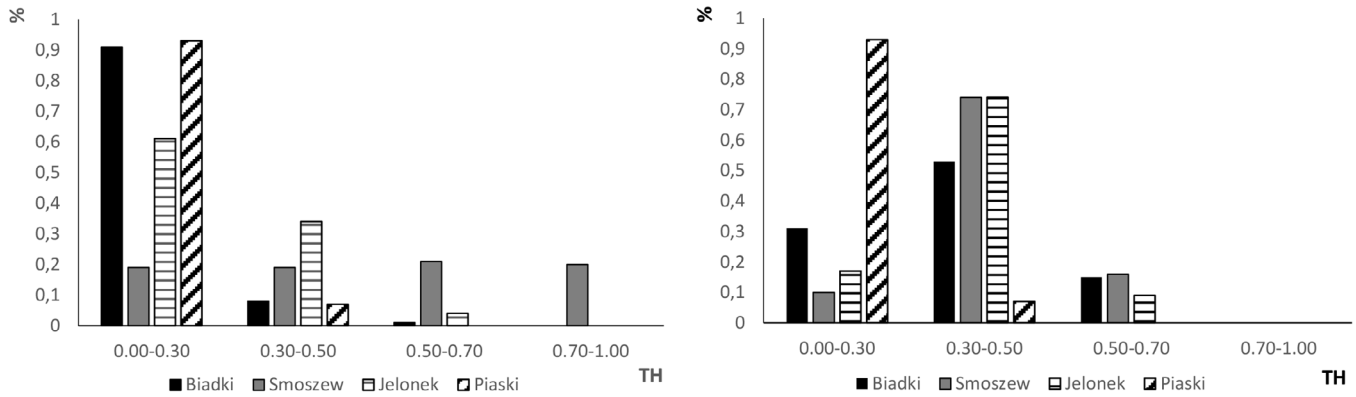
Rycina 2. Struktura grubości drzew w analizowanych drzewostanach: a) Biadki, b) Smoszew, c) Jelonek oraz d) Piaski (kolor szary – dąb, kolor biały – pozostałe gatunki)

Figure 2. Diameter structure of analyzed stands: a) Biadki, b) Smoszew, c) Jelonek and d) Piaski (grey bars – oak, white bars – other species)



Rycina 3. Rozkład wartości wskaźnika TD w klasach zróżnicowania grubości dla wszystkich drzew żywych (lewa strona) oraz dla dębów (prawa strona) w analizowanych drzewostanach

Figure 3. Distribution of TD values in diameter differentiation classes for live trees (left panel) and oaks (right panel) in the analyzed stands.



Rycina 4. Rozkład wartości wskaźnika TH w klasach zróżnicowania grubości dla wszystkich drzew żywych (lewa strona) oraz dla dębów (prawa strona) w analizowanych drzewostanach

Figure 4. Distribution of TD values in tree height differentiation classes for live trees (left panel) and oaks (right panel) in the analyzed stands.

było wyraźnie mniejsze niż zróżnicowanie grubości. Średni wskaźnik wahał się między $TH=0,10$ a $TH=0,27$ (tab. 3). Warto podkreślić, że oba drzewostany gospodarcze wykazywały pod tym względem skrajnie różne wartości, natomiast w drzewostanach w rezerwachacie średnie wartości TH były zbliżone (tab. 3). Udział drzew w poszczególnych klasach zróżnicowania wysokości wskazywał, że w przeważającej mierze drzewa rosnące w swoim sąsiedztwie były podobne pod względem tej cechy. Jedynie drzewostan w Smoszewie charakteryzował się większym jej zróżnicowaniem, a w przypadku 20% drzew różnice te sięgały powyżej 70% (ryc. 4). Otoczenie dębów charakteryzowało się większym zróżnicowaniem wysokościowym niż średnie dla drzewostanu (ryc. 4). Wyjątkiem były dęby w drzewostanie gospodarczym w Piaskach. W 93% przypadków różnica wysokości między dębami a otoczeniem nie była większa niż 20%. W pozostałych drzewostanach największym udziałem charakteryzowała się klasa średniego zróżnicowania wysokości. Udział dębów, których otoczenie różni się wysokością o 50–70% w stosunku do nich, nie przekraczało w żadnym z drzewostanów 20% (ryc. 4).

4. Dyskusja

Zależność między strukturą drzewostanu a funkcjonalnością ekosystemu leśnego powoduje, że stała się one jedną z ważniejszych jego cech, pozwalającą analizować zarówno aktualny stan lasu, jak i określić z mniejszym lub większym prawdopodobieństwem kierunek jego dalszego rozwoju (Oliver, Larson 1996; Spies 1998; Brzeziecki et al. 2012). W lasach gospodarczych analiza struktury lasu może stanowić swoistego rodzaju narzędzie wykorzystywane przy podejmowaniu decyzji z zakresu hodowli lasu zmierzających do kształtowania bardziej zróżnicowanych strukturalnie drzewostanów, a więc takich, które są mniej narażone na działanie niekorzystnych czynników zewnętrznych (Drozdowski et al. 2014a, b). W lasach chronionych (rezerwachacie, parkach narodowych itd.) natomiast znajomość struktury lasu może stanowić ważną in-

formację do podejmowania działań konserwatorskich w celu zachowania lub poprawy warunków bytowania przedmiotu ochrony, np. zespołów roślinnych, gatunków chronionych itd. (Petritan et al. 2012; Iszkuło et al. 2013).

4.1. Zróżnicowanie wielkości drzew w drzewostanach

Najprostszymi miarami zróżnicowania populacji pod względem wybranych cech są opisowe miary statystyczne, np. rozstęp cech czy też współczynnik ich zmienności. Łatwość ich interpretacji stanowi z jednej strony o ich popularności, z drugiej natomiast ich poznawczym ograniczeniem jest fakt, że charakteryzują zmienność analizowanej cechy w sposób syntetyczny, na poziomie np. drzewostanu. Obie miary zastosowane w analizowanych drzewostanach dębowych wskazały, że drzewostany rezerwatowe cechowały się nieco większym zróżnicowaniem grubości niż drzewostany gospodarcze, a pierśnica drzew była cechą bardziej zmienną niż ich wysokość.

Struktura grubości drzew wskazała, że drzewostany rezerwatowe oraz drzewostan gospodarczy w Jelonce charakteryzowały się bimodalnym rozkładem pierśnic, z jednym maksimum przypadającym na niższe klasy grubości i drugim przypadającym na klasy wyższe. Bimodalny kształt struktury pierśnic obserwowali Pach, Podlaski (2015) w górskich drzewostanach rezerwatowych. Taki rozkład pierśnic był częsty w lasach ochronnych lub naturalnych (Bobinac 2000; Kucbel et al. 2012, Petritan et al. 2012). Liczna reprezentacja drzew o niewielkich pierśnicach wskazuje na intensywnie zachodzące procesy odnowieniowe w drzewostanie, co może dowodzić stabilności i trwałości analizowanej populacji. Brak banku potencjalnych dorostów świadczyć może natomiast o malejącym znaczeniu gatunku i może być związany ze starzeniem się populacji (Bernadzki et al. 1998; Brzeziecki et al. 2012). W analizowanych drzewostanach dębowych pierwszy przypadek reprezentuje grab (szczególnie w rezerwachacie), drugi natomiast dąb, którego niemal wszystkie osobniki to drzewa stare, występujące w górnym piętrze drzewostanu. Typowym dla drzewostanów jednogatunkowych i jednowie-

Tabela 4. Wskaźniki zróżnicowania strukturalnego drzewostanu

Table 4. Stand structural indices

Wskaźnik / Index	Formuła / Formula	Opis / Description
Wskaźnik zróżnicowania gatunkowego Shannona Species diversity index (H_{sp})	$H = -\sum_{i=1}^s p_i \cdot \ln p_i$	<i>s</i> – liczba występujących gatunków w drzewostanie / number of tree species <i>ln</i> – logarytm naturalny / natural logarithm <i>p_i</i> – udział gatunku w badanej populacji (<i>p_i</i> = <i>n_i</i> / <i>N</i> ; <i>n_i</i> – liczba osobników <i>i</i> -tego gatunku / number of trees of <i>i</i> -th species; <i>N</i> – liczba drzew w drzewostanie / number of trees)
Wskaźnik zróżnicowania profilowego Stand profile index (A)	$A = -\sum_{i=1}^s \sum_{j=1}^z p_{ij} \cdot \ln(p_{ij})$	<i>s</i> – liczba gatunków występujących w drzewostanie / number of tree species <i>z</i> – liczba stref wysokości (<i>z</i> =3) / number of height zones <i>p_{ij}</i> – udział gatunków w strefach (<i>p_{ij}</i> = <i>n_{ij}</i> / <i>N</i>) – share of tree species in zones <i>n_{ij}</i> – udział <i>i</i> -tego gatunku w <i>j</i> -tej strefie wysokości / share of <i>i</i> -th species in <i>j</i> -th height zone <i>N</i> – liczba drzew / number of trees
Wskaźnik Giniego Gini inequality index (G)	$G = \frac{\sum_{j=1}^n (2j - n - 1)d_{1.3j}}{\sum_{j=1}^n d_{1.3j} (n - 1)}$	<i>d_{1.3j}</i> – pierśnica drzewa o <i>j</i> -tej randze / DBH of tree of <i>j</i> rank <i>j</i> – ranga drzewa we wzrastającej kolejności od 1,..., <i>n</i> / rank of tree in the ascending order from 1,..., <i>n</i> <i>n</i> – liczba drzew w populacji / number of trees
Wskaźnik przestrzennego zmieszania gatunków Spatial mingling index (DM)	$DM_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n V_{ij}$	<i>V_{ij}</i> =0 – gdy <i>j</i> -ty sąsiad oraz <i>i</i> -te drzewo są tego samego gatunku, w przeciwnym razie <i>V_{ij}</i> =1 / if <i>j</i> -th neighbor and <i>i</i> -th tree are of the same species, otherwise <i>V_{ij}</i> =1 <i>n</i> – liczba najbliższych sąsiadów (przyjęto <i>n</i> =1) / number of nearest neighbors (<i>n</i> =1)
Wskaźnik przestrzennego zróżnicowania grubości/wysokości Spatial differentiation index (TD/TH)	$TD = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n 1 - \frac{\min(d_{1.3i}, d_{1.3j})}{\max(d_{1.3i}, d_{1.3j})}$	<i>d_{1.3}</i> – pierśnica drzewa <i>i</i> oraz <i>j</i> / DBH of <i>i</i> -th and <i>j</i> -th tree <i>n</i> – liczba najbliższych sąsiadów (<i>n</i> =1) / number of nearest neighbors (<i>n</i> =1)
Wskaźnik skupiskowości Aggregation index (R)	$R = \frac{r_A}{r_E} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N r_i}{0.5 \cdot \left(\frac{A}{N}\right)^{1/2} + 0.0514 \cdot \frac{P}{N} + 0.041 \cdot \frac{P}{N^{3/2}}}$	<i>r_A</i> – średnia odległość między najbliższymi sąsiadami / mean distance between nearest neighbors <i>r_E</i> – średnia spodziewana odległość między najbliższymi sąsiadami / expected mean distance between nearest neighbors <i>r_i</i> – odległość między <i>i</i> -tym osobnikiem a jego najbliższym sąsiadem (<i>m</i>) / distance between <i>i</i> -th tree and its nearest neighbor <i>N</i> – liczba osobników na powierzchni pomiarowej / number of trees per plot <i>A</i> – powierzchnia (m ²) / area (m ²) <i>P</i> – obwód (m) / circumference (m)

kowych, jednomodalnym rozkładem pierśnic charakteryzował się natomiast tylko drzewostan gospodarczy w Piaskach.

O zróżnicowaniu drzewostanów można także wnioskować na podstawie analizy wyników uzyskanych przy wykorzystaniu wskaźnika profilowego A (wysokość) oraz wskaźnika Giniego (pierśnica). Wskaźnik profilowy A , uwzględniający udział poszczególnych gatunków w 3 warstwach pionowych drzewostanu, ma tym większą wartość, im większy jest udział gatunków w drzewostanie, i im bardziej proporcjonalnie są one rozmieszczone w poszczególnych warstwach drzewostanu (Biber, Weyerhaeuser 1998; Aguirre et al. 2006; Petritan et al. 2012; del Rio et al. 2015). Stosowanie pierwotnej wersji wskaźnika A przy porównywaniu zróżnicowania różnych drzewostanów nastęrcza jednak trudności interpretacyjne, i z tego względu często wykorzystywany jest on w sposób pośredni, poprzez określenie tzw. wskaźnika standaryzowanego A_{rel} (Pretzsch 2010). Wskaźnik ten wskazał większe zróżnicowanie budowy pionowej w drzewostanach rezerwatowych. Najmniejszym zróżnicowaniem pionowym charakteryzował się natomiast drzewostan gospodarczy w Piaskach. Wyraźnie wyższe wartości wskaźnika A stwierdzili Petritan i in. (2012) w drzewostanach o większym zróżnicowaniu gatunkowym niż w drzewostanach charakteryzujących się niewielkim udziałem gatunków w swoim składzie.

Istotnych informacji dotyczących kształtowania się zróżnicowania drzewostanu dostarczają wskaźniki uwzględniające przestrzenne występowanie drzew w lesie. W przypadku wysokości drzew wskaźniki te wskazały niewielkie zróżnicowanie sąsiadujących ze sobą drzew w badanych drzewostanach. Pełniejszy jednak obraz daje analiza udziału drzew w poszczególnych klasach zróżnicowania wysokości. Udział ten wskazał, że najwięcej drzew przypadało na klasę najmniejszego zróżnicowania (różnice do 30%), niezależnie od charakteru drzewostanu. Na uwagę zasługuje fakt, że wyniki uzyskane dla drzewostanu rezerwatowego w Biadkach i drzewostanu gospodarczego w Piaskach wykazywały duże podobieństwo. Analiza otoczenia dębów natomiast wskazywała na wyraźnie większe zróżnicowanie ich sąsiadów pod względem ich wysokości. Najczęściej otoczenie dębów wykazywało różnice sięgające 30–50%. Wyjątkiem okazał się drzewostan w Piaskach, w którym otoczenie dębów najczęściej nie różniło się wysokością o więcej niż 30%. Zróżnicowanie przestrzenne pierśnic w badanych drzewostanach było wyraźnie większe niż wysokości. U części drzew różnice w grubości między sąsiadami sięgały nawet 70%. Otoczenie dębów charakteryzowało się średnim zróżnicowaniem grubości, z wyjątkiem drzewostanu w Piaskach, w którym otoczenie dębów było o podobnej grubości.

Niewielkie zróżnicowanie wielkości drzew obserwowane w drzewostanach gospodarczych jest często skutkiem prowadzonych zabiegów pielęgnacyjnych sprzyjających homogenizacji drzewostanów pod względem struktury. W lasach gospodarczych istnieje jednak szereg możliwości zwiększania zróżnicowania ich budowy i struktury, np. poprzez stosowanie złożonych cięć odnowieniowych (rębnie złożone) czy też prowadzenie zabiegów pielęgnacyjnych o charakterze

trzebieży strukturalnej, selekcyjnej czy też przerębowej (Bilski, Brzeziecki 2005; Paluch, Bielak 2009; Jaworki 2011). W lasach chronionych, w których stosowana jest ochrona bierna, procesy naturalne kształtują strukturę i budowę lasów. Jak wskazują wieloletnie badania nad dynamiką takich lasów, ich zróżnicowanie strukturalne może być zaskakująco niskie (Brzeziecki et al. 2016).

4.2. Zróżnicowanie gatunkowe drzewostanów

Jednym z często stosowanych wskaźników zróżnicowania gatunkowego zbiorowisk roślinnych, w tym także lasów, jest wskaźnik Shannona (Magurran 2004; Pretzsch 2010). Istotną jego wadą jest jednak nadmierna waga jaką przypisuje gatunkom rzadkim, w znaczeniu ich udziału w składzie gatunkowym, oraz małą wagę gatunkom licznym. Powoduje to, że w zbiorowiskach o niewielkim udziale gatunków wartość tego wskaźnika nieproporcjonalnie wzrasta. Podobnie jak w przypadku wskaźnika profilowego, tak i tutaj w celu porównania zróżnicowania gatunkowego między różnymi drzewostanami zaleca się stosowanie wskaźnika równomierności E_{gat} (Pretzsch 2010). Najbardziej zróżnicowanym gatunkowo był drzewostan gospodarczy Jelonek, następnie oba drzewostany rezerwatowe. Najmniejszym zróżnicowaniem gatunkowym charakteryzował się drzewostan gospodarczy w Piaskach. Liczba gatunków oraz ich udział nie ujawniają informacji dotyczących zależności przestrzennych w występowaniu gatunków. O sposobie występowania gatunków w przestrzeni można wnioskować na podstawie wskaźnika SM . Im wyższa jest jego wartość, tym większe zmieszanie gatunków. W badanych drzewostanach dębowych największym zróżnicowaniem charakteryzował się drzewostan gospodarczy w Jelonku, następnie drzewostan rezerwatowy w Smoszewie. W obu udział drzew w poszczególnych klasach zróżnicowania był w zasadzie równomierny. Na podstawie rozkładu wartości wskaźnika SM dla dębów stwierdzono, że gatunek ten stanowił jednostkową domieszkę w drzewostanie, a więc otoczenie dębów to przede wszystkim osobniki innych gatunków (grab, jawor lub buk). Umiarkowane zróżnicowanie gatunkowe w analizowanych drzewostanach dębowych było zgodne z badaniami Müller i in. (2000) i Indir i in. (2013). Silne ujednoczenie składu gatunkowego i struktury z wiekiem w drzewostanach rosnących w warunkach ochrony ścisłej w Świętokrzyskim Parku Narodowym stwierdzili na podstawie wieloletnich obserwacji Brzeziecki i in. (2011). W ciągu 45-letniego okresu badań udział swój wyraźnie zmniejszył świerk i jodła na korzyść gatunków liściastych, tj. buka i jaworu, które w tym samym okresie zwiększyły swój udział w drzewostanie. Wzajemne następstwo gatunków jest często skutkiem konkurencji między nimi, którą wygrywają gatunki silniejsze. W analizowanych drzewostanach dębowych gatunkiem słabszym jest dąb. Jako gatunek bardziej światłoządny nie znajduje on korzystnych warunków do odnowienia pod zwartym okapem grabów. Interesujące badania nad zmiennością składu gatunkowego lasów chronionych w Białowieskim Parku Narodowym na przestrzeni kilkunastu

sięciu lat zaprezentowali Bernadzki i in. (1998), Brzeziecki i in. (2012), Brzeziecki i in. (2016). Analizując wzrost i rozwój drzewostanów na stałych powierzchniach badawczych, stwierdzili oni, że część gatunków o tzw. charakterze puszczańskim, jak dąb, sosna, jesion, osika, to obecnie populacje starzejące się, zagrożone przynajmniej czasowym zniknięciem z warstwy drzewostanu. Natomiast najbardziej ekspansywnymi gatunkami w warunkach ochrony ścisłej okazały się grab i lipa (Brzeziecki et al. 2012; Brzeziecki et al. 2016). Autorzy ci zwrócili także uwagę, że prawdopodobny ubytek pewnych gatunków drzew leśnych z drzewostanu skutkować będzie spadkiem ogólnego zróżnicowania ekosystemów leśnych Puszczy Białowieskiej. Ochrona ścisła kierująca się jedynie zasadą ochrony naturalnych procesów ekologicznych niekoniecznie przekłada się na wzrost bioróżnorodności lasów. Uproszczenie składu gatunkowego związane z ekspansją grabu i eliminacją dębu (rozpad drzewostanu) może mieć miejsce w badanych rezerwach. Oba zjawiska są oczywiście procesami naturalnymi, jednak należy pamiętać, że celem ochrony w obu rezerwach jest zachowanie konkretnych zespołów lasów liściastych z dębem będącym ich ważnym elementem. Biorąc to pod uwagę, wydaje się zasadne rozpatrzenie możliwości bardziej aktywnej ochrony tych zespołów celem zapewnienia trwałości dębu. Takie możliwości dają odpowiednio prowadzone zabiegi z zakresu hodowli lasu. Interesujące wyniki dotyczące wpływu zabiegów hodowlanych na kształtowanie się składu gatunkowego oraz status dynamiczny różnych gatunków w drzewostanach zagospodarowanych Puszczy Białowieskiej w Nadleśnictwie Hajnówka i Białowieża uzyskali Drozdowski i in. (2012). W badaniach wykazano, że homogenizacja składu gatunkowego w BPN była podobna zarówno w lasach gospodarczych, jak i w rezerwacie ścisłym, jednakże dzięki zabiegom hodowlanym (cięciom odnowieniowym) proces ten był wyraźnie wolniejszy w drzewostanach gospodarczych. Innym przykładem badań, które wskazywałyby na racjonalność zastosowania aktywnych form ochrony przyrody poprzez stosowanie odpowiednich cięć hodowlano-odnowieniowych mogą być badania Petritana i in. (2012) w lasach dębowo-bukowych w Rumunii, w których odnowienie dębu uniemożliwiał ekspansywny buk. Trudności w odnowieniu dębu w warunkach ochrony konserwatorskiej przy jednocześnie dużym ocienieniu dna lasu obserwowali Wiczyńska i in. (2013) oraz Horodecki i in. (2014) w rezerwacie przyrody „Czmoń”.

W świetle uzyskanych wyników oraz danych literaturowych można zatem przypuszczać, że w analizowanych lasach rezerwatowych trwałość zespołów acidofilnej dąbrowy i grądu z panującym dębem szypułkowym – wobec braku naturalnych zaburzeń oraz braku aktywnej ochrony metodami gospodarki leśnej – jest zagrożona. Dominujący w nich grab, będący gatunkiem cienioznośnym, i jednocześnie silnie ocieniającym dno lasu, skutecznie uniemożliwia światłoządnemu dębowi jego odnowienie. Przy dalszym utrzymaniu ochrony konserwatorskiej, dopiero wystąpienie naturalnego zaburzenia powodującego przerwanie zwarcia piętra grabowego stworzy korzystne warunki ekologiczne do odnowienia dębu.

4.3. Poziome rozmieszczenie drzew

Regularny sposób występowania drzew żywych stwierdzono jedynie w drzewostanie gospodarczym w Piaskach. Najprawdopodobniej jest on wynikiem intensywnie prowadzonych zabiegów pielęgnacyjnych w celu wzrostu i rozwoju najbardziej wartościowych dębów poprzez usuwanie z ich otoczenia drzew ograniczających ich prawidłowy wzrost i rozwój (Müller et al. 2000; Brzeziecki 2005; Boncina et al. 2007; Indir et al. 2013). W drugim z analizowanych drzewostanów gospodarczych rozmieszczenie wszystkich drzew żywych, oraz buka i grabu, było losowe. Regularne rozmieszczenie drzew obserwowano jedynie w przypadku dębów. W lasach rezerwatowych, wyłączonych z prowadzenia w nich gospodarki leśnej, mniej lub bardziej regularne rozmieszczenie drzew w drzewostanie także nie jest niczym niezwykłym. Regularność ta staje się bardziej widoczna z wiekiem drzewostanów na skutek konkurencyjnego oddziaływania osobników w najbliższym sąsiedztwie. Częściej natomiast w lasach o charakterze naturalnym lub do nich zbliżonych rozmieszczenie drzew jest skupiskowe lub losowe (Szwagrzyk 1992; Brzeziecki 2005; Das et al. 2011; Petritan et al. 2012; Forrester 2014; Wehenkel et al. 2015; Zenner et al. 2015). Wyniki z obu rezerwatów zgodne są zatem z wcześniejszymi badaniami. Skupiskowemu występowaniu drzew sprzyja przestrzenna mozaika warunków siedliskowych, zróżnicowane wymagania ekologiczne i biologiczne gatunków oraz sposób ich odnowienia (Müller et al. 2000; Wiegand et al. 2007; Wiegand et al. 2009; Zhang et al. 2010). Grupowe rozmieszczenie drzew w Biadkach wynikało m.in. ze skupiskowego występowania grabów, który to gatunek stanowił 90% udziału ilościowego. Dęby rozmieszczone były regularnie jedynie w Smoszewie, w Biadkach natomiast ich występowanie nie różniło się od wzorca losowego.

5. Wnioski

Analiza wpływu człowieka na zróżnicowanie strukturalne mieszanych drzewostanów dębowych przy wykorzystaniu różnych wskaźników strukturalnych pozwala na sformułowanie następujących wniosków:

1. Zastosowanie różnych wskaźników opisujących zróżnicowanie strukturalne drzewostanu, a w szczególności wskaźników przestrzennych, pozwala na uzyskanie bardziej szczegółowych informacji o drzewostanie, jego zróżnicowaniu pod względem gatunkowym, budowy i struktury. Popularne wskaźniki syntetyczne, np. współczynnik zmienności, wskaźniki Giniego, w sposób ogólny charakteryzują badaną populację, natomiast wskaźniki przestrzenne (*SM*, *TD/TH* oraz *R*) pozwalają w sposób bardziej szczegółowy analizować stan drzewostanu.

2. Ochrona konserwatorska prowadzona w starych drzewostanach dębu szypułkowego w rezerwach sprzyja ujednoliceniu ich struktury, szczególnie w aspekcie zróżnicowania gatunkowego.

3. Zarówno drzewostany rezerwatowe, jak i drzewostany gospodarcze mogą charakteryzować się zbliżonym zróżnicowaniem budowy i struktury. Z jednej strony intensywne zabiegi gospodarcze prowadzone w mało zróżnicowanych gatunkowo drzewostanach dębowych prowadzą do ich strukturalnej homogenizacji. Z drugiej strony zabiegi pielęgnacyjne w drzewostanach gospodarczych o bardziej zróżnicowanym składzie gatunkowym mogą sprzyjać kształtowaniu się ich bardziej złożonej struktury i budowy.

4. Uzyskane wyniki, podparte wynikami wcześniejszych badań innych autorów, pozwalają przypuszczać, że w warunkach ochrony bierniej, przy jednoczesnym braku zaburzeń naturalnych oraz w obecności silniejszego konkurencyjnie i ekspansywnego grabu, trwałość dębu w chronionych zespołach leśnych nie jest pewna. Alternatywą mogą być zabiegi o charakterze ochrony czynnej, w ramach której umiejętnie prowadzone cięcia hodowlano-odnowieniowe będą kształtować korzystne warunki odnowienia, wzrostu i rozwoju tego gatunku, zapewniając trwałość przedmiotu ochrony dla kolejnych pokoleń.

Konflikt interesów

Autor deklaruje brak potencjalnych konfliktów.

Podziękowania i źródła finansowania

Badania sfinansowano w ramach potencjału badawczego Katedry Hodowli Lasu Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu.

Literatura

- Aguirre O., Hui G., Gadow K. Von, Jiménez J. 2003. An analysis of spatial forest structure using neighbourhood-based variables. *Forest Ecology and Management* 183: 137–145. DOI 10.1016/S0378-1127(03)00102-6.
- Baddeley A., Turner R. 2005. Spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software* 6: 1–42. <http://www.jstatsoft.org/v12/i06/> [1.02.2016].
- Biber P., Weyerhaeuser H. 1998. Numerical methods for characterizing structure and diversity applied to a natural tropical forest and an even aged teak stand, w: Natural and Socioeconomic analysis and modelling of forest and agroforestry systems in Southeast Asia. (ed. E. Mies). <http://www.wwk.forst.tu-muenchen.de/info/publications/OnlinePublications/482.pdf>. [2.02.2016].
- Balanda M. 2012. Spatio-temporal structure of natural forest: a structural index approach. *Beskydy* 5: 163–172
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajączkowski J., Żybura H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9: 229–238.
- Bilski M., Brzeziecki B. 2005. Wpływ trzebieży przerebowej na zróżnicowanie strukturalne drzewostanu. *Sylvan* 4: 21–34.
- Bobinac M. 2000. Stand structure and natural regeneration of common oak in the nature reserves “Vraticna” and “Smogva” near Morovic. *Glasnik za sumske pokuse* 37: 295–309.
- Boncina A., Kadunc A., Robic D. 2007. Effects of selective thinning of growth and development of beech (*Fagus sylvatica* L.) forest stands in south-eastern Slovenia. *Annals of Forest Science* 64: 47–57.
- Brooker R.W., Brooker R.W. 2006. Plant – plant interactions and environmental change. *New Phytologist* 171: 271–284.
- Brzeziecki B. 2002. Wskaźniki zróżnicowania struktury drzewostanu. *Sylvan* 4: 69–88.
- Brzeziecki B. 2005. Wpływ trzebieży na zróżnicowanie strukturalne drzewostanów sosnowych. *Sylvan* 10: 11–20.
- Brzeziecki B., Janicki S., Wiech M. 2011. Wieloletnia dynamika drzewostanów na dawnym zrębie kulisowym w warunkach ochrony ścisłej (Łysica, Góry Świętokrzyskie). *Sylvan* 8: 518–530
- Brzeziecki B., Keczyński A., Zajączkowski J., Drozdowski S., Gawron L., Buraczyk W., Bielak K., Szeligowski H., Dzwonkowski M. 2012. Zagrożone gatunki drzew Białowieżskiego Parku Narodowego (Rezerwat Ścisły). *Sylvan* 156(4): 252–261
- Brzeziecki B., Pommerening A., Miścicki S., Drozdowski S., Żybura H. 2016. A common lack of demographic equilibrium among tree species in Białowieża National Park (NE Poland): evidence from long-term plots. *Journal of Vegetation Science* 27: 460–469. DOI 10.1111/jvs.12369.
- Ceitel J. 2006. Lasy dębowe w Polsce, w: Dęby. Nasze drzewa leśne. Instytut Dendrologii PAN, Kórnik.
- Das A., Battles J., Stephenson N.L. van Mantgem P.J. 2011. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management* 261: 1203–1213. DOI 10.1016/j.foreco.2010.12.035.
- Del Rio M., Pretzsch H., Alberdi I., Bielak K., Bravo F., Brunner A., Condes S., Ducey M.J., Fonseca T., Lupke N. von, Pach M., Peric S., Perot T., Souidi Z., Spathelf P., Sterba H., Tijardovic M., Tome M., Vallet P., Bravo-Oviedo A. 2015. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: review and perspectives. *European Journal of Forest Research* 135(1): 23–49. DOI 10.1007/s10342-015-0927-6.
- Donnelly K.P. 1978. Simulation to determine the variance and the edge effect of total nearest-neighbor distances, w: Simulation methods in Archeology (ed. I. Hodder). Cambridge Press, London, 91–95.
- Drozdowski S., Bielak K., Buraczyk W., Gawron L., Jaros R., Żybura H. 2014a. Planowanie hodowlane w drzewostanach jodłowych o złożonej strukturze z wykorzystaniem metody BDq w Nadleśnictwie Zagnańsk. *Sylvan* 9: 651–661.
- Drozdowski S., Andrzejczyk T., Bielak K., Buraczyk W., Gawron L. 2014b. Planowanie hodowlane z wykorzystaniem metody DBq w drzewostanach świerkowych na siedliskach bagiennych. *Sylvan* 10: 733–743.
- Eichhorn M.P. 2010. Pattern reveals process: spatial organization of Kamchatkan stone birch forest. *Plant Ecology and Diversity* 3: 281–288.
- Fibich P., Leps J., Novotny V., Klimes P., Tesitel J., Molem K., Damas K., Weiblen G. 2016. Spatial patterns of tree species distribution in New Guinea primary and secondary lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science* 27(2): 328–339. DOI 10.1111/jvs.12363.
- Forrester D.I. 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management* 312: 282–292.
- Gadow K. von, Zhang C.Y., Wehenkel C., Pommerening A., Corral-Rivas J., Korol M. et al. 2012. Forest structure and diversity, w: Continuous Cover Forestry. Managing Forest Ecosystems (eds. T. Pukkala, K. Gadow). Springer Science+Business Media B.V.

- Gadow K. v. Hui G. 2002. Characterising forest spatial structure and diversity, w: Sustainable forestry in temperate regions. (ed. L. Bjoerk). Materiały konferencyjne IUFRO, Lund, 20–30.
- Getzin S., Dean C., He F., Trofymow J.A., Wiegand K., Wiegand T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography* 29: 671–682.
- Hobi M., Commarmot B., Bugmann H. 2015. Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe (Ukrainian Carpathians). *Journal of Vegetation Science* 26: 323–336. DOI 10.1111/jvs.12234.
- Horedecki P., Wiczyńska K., Jagodziński A.M. 2014. Odnowienie naturalne w rezerwacie przyrody „Czmoń” (Wielkopolska). *Leśne Prace Badawcze* 75: 61–75. DOI 10.2478/frp-2014-0007.
- Indir K., Balenovic I., Paladinic E., Marjanovic H., Szirovicza L., Vuletic D. 2013. Spatial structure indices of mature pedunculate oak stands in NW Croatia. SEEFOR South-East European Forestry.
- Iszkuło G., Didukh Y., Giertych M.J., Jasińska A.K., Sobierajska K., Szmyt J. 2013. Weak competitive ability may explain decline of *Taxus baccata*. *Annals of Forest Science* 69: 705–712. DOI 10.1007/s13595-012-0193-4.
- Jaworski A. 2011. Hodowla lasu: Sposoby zagospodarowania, odnowienie lasu, przebudowa i przemiana drzewostanów. PWRiL, Warszawa.
- Kenkel N.C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017–1024
- Kint V., Lust N., Ferris R., Olsthoorn A.F.M. 2000. Quantification of forest stand structure applied to Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales: Fuera de Serie* 1. 147–163.
- Kucbel S., Saniga M., Jaloviar P., Vencurik J. 2012. Stand structure and temporal variability in old-growth beech-dominated forests of the northwestern Carpathians: A 40-years perspective. *Forest Ecology and Management* 264: 125–133. DOI 10.1016/j.foreco.2011.10.011.
- Longuetad F., Seifert T., Leban J.M., Pretzsch H. 2008. Analysis of long-term dynamics of crowns of sessile oaks at the stand level by means of spatial statistics. *Forest Ecology and Management* 255: 2007–2019.
- Lexerød N.L., Eid T. 2006. An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management* 222 (1–3): 17–28.
- Lähde E., Laiho O., Norokorpi Y. 1999. Diversity-oriented silviculture in the Boreal Zone of Europe. *Forest Ecology and Management* 118 (1–3): 223–243.
- Magurran A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd.
- Matuszkiewicz J.M. 2011. Przemiany w zespołach leśnych Puszczy Białowieskiej w drugiej połowie XX wieku (Rezerwat Ścisły BPN). *Czasopismo Geograficzne* 82: 69–105
- McElhinny C., Gibbons, P. Brack, C. Bauhus, J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218(1–3): 1–24.
- Mosandl R., Kleinert A. 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Forest Ecology and Management* 106(1): 35–44.
- Montes F., Cañellas I., Río M. del 2004. The effects of thinning on the structural diversity of coppice forests. *Annals of Forest Science* 61: 771–779.
- Müller S., von, Ammer C., Nusslein S. 2000. Analyses of stand structure as a tool for silvicultural decisions – a case study in a *Quercus petraea-Sorbus torminalis* stand. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 119: 32–42.
- McIntire E.J., Fajardo A. 2009. Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology* 90: 46–56.
- Neumann M., Starlinger F. 2001. The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *Forest Ecology and Management* 145: 91–106.
- Oliver C., Larson B.C. 1996. Forest stand dynamics. John Wiley & Sons, Inc. Chichester.
- Paluch R., Bielak K. 2009. Przebudowa drzewostanów z wykorzystaniem naturalnych procesów sukcesyjnych w Puszczy Białowieskiej. *Leśne Prace Badawcze* 70(4): 339–354. DOI 10.2478/v10111-009-0032-z.
- Pastorella F., Paletto A. 2013. Stand structure indices as tools to support forest management: An application in Trentino forests (Italy). *Journal of Forest Science* 59(4): 159–168.
- Petritan A.M., Biris I.A., Merce A., Turcu D.O., Petritan I.C. 2012. Structure and diversity of natural temperate sessile oak (*Quercus petraea* L.) European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest. *Forest Ecology and Management* 280: 140–149.
- Petritan I.C., Commarmot B., Hobi M.L., Petritan A.M. Bigler C., Abrudan I.V., Rigling A. 2015. Structural patterns of beech and silver fir suggest stability and resilience of the virgin forest Sinca in the Southern Carpathians, Romania. *Forest Ecology and Management* 356: 184–195.
- Pommerening A. 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry* 75: 305–324.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> [3.02.2016].
- Pretzsch H. 1996. The effect of various thinning regimes on the spatial stand structure, w: Effects of environmental factors on tree and stand growth. Materiały konferencyjne, 183–191.
- Pretzsch H. 2010. Forest Dynamics, growth and yield. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag.
- Sterba H. 2008. Diversity indices based on angle count sampling and their interrelationships when used in forest inventories. *Forestry* 81(5): 587–597.
- Raventós J., Wiegand T., De Lusie M. 2010. Evidence for the spatial segregation hypothesis: a test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. *Ecology* 91: 2110–2120.
- Szwagrzyk J. 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* forest. *Forest Ecology and Management* 51: 301–315.
- Saunders M.R., Wagner R.G. 2008. Long-term spatial and structural dynamics in Acadian mixedwood stands managed under various silvicultural systems. *Canadian Journal of Forest Research* 38(3): 498–517.
- Spies T. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* 72(2): 34–39. <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Forest+Structure+:+A+Key+to+the+Ecosystem#0> [6.02.2016].
- Szmyt J., Ceitel J. 2011. Zróżnicowanie przestrzenne i grubościowe drzew w niepielęgowanych drzewostanach sosnowych o różnym zagęszczeniu początkowym. *Sylwan* 155: 749–59
- Szmyt J. 2012. Spatial structure of managed beech-dominated forest: Applicability of nearest neighbors indices. *Dendrobiology* 68: 69–76.
- Szymański S. 2000. Ekologiczne podstawy hodowli lasu. PWRiL, Warszawa.

- Trampler T., Kliczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A., Matuszkiewicz W. 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna na podstawach ekologiczno-fizjograficznych. PWRiL, Warszawa.
- Wehenkel C., Brazao-Protazio J.M., Carillo-Parra A., Martinez-Guerrero J.H., Crecente-Campo F. 2015. Spatial distribution patterns in the very rare and species-rich *Picea chihuahuana* tree community (Mexico). *PLoS ONE* 10(10): e0140442. DOI 10.1371/journal.pone.0140442.
- Wiczyńska K., Horodecki P., Jagodzińska A.M. 2013. Stand structure and species composition in the „Czmoń” nature reserve. *Nauka Przyroda Technologie* 7: #69.
- Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. 2007. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology* 88(12): 3088–3102.
- Wiegand T., Martinez I., Huth A. 2009. Recruitment in tropical tree species: revealing complex spatial patterns. *American Naturalist* 174: E106–E140.
- Wilson J.B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: The doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22: 184–195. DOI 10.1111/j.1654-1103.2010.01226.x.
- Youngblood A., Max T., Coe K. 2004. Stand structure in eastside old-growth ponderosa pine forests of Oregon and northern California. *Forest Ecology and Management* 199(2–3): 191–217.
- Zenner E.K. 2004. Does old-growth condition imply high live-tree structural complexity? *Forest Ecology and Management* 195(1–2): 243–258.
- Zenner E.K., Lähde E., Laiho O. 2011. Contrasting the temporal dynamics of stand structure in even- and uneven-sized *Picea abies* dominated stands. *Canadian Journal of Forest Research* 41(2): 289–299.
- Zenner E.K., Peck J.E., Hobi M.L., Commarmot B. 2015. The dynamics of structure across scale in a primeval European beech stand. *Forestry* 88: 180–189. DOI 10.1093/forestry/cpu042.
- Zhang Z.H., Zhang, Hu G., Zhu J.D., Luo D.H., Ni J. 2010. Spatial patterns and interspecific associations of dominant tree species in two old-growth karst forests, SW China. *Ecological Research* 25: 1151–1160.