

RADOSŁAW GAWRYŚ, KAROLINA GABRYSIAK

Rola martwego drewna w regeneracji drzewostanu łągu jesionowo-olszowego (*Fraxino-Alnetum*) zasiedlonego przez bobry

Role of the deadwood in regeneration of the ash-alder forest stand (*Fraxino-Alnetum*) colonized by beavers

ABSTRACT

Gawryś R., Gabrysiak K. 2020. Rola martwego drewna w regeneracji drzewostanu łągu jesionowo-olszowego (*Fraxino-Alnetum*) zasiedlonego przez bobry. Sylwan 164 (6): 505-512. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2020039>.

The paper concerns the structure of natural regeneration in ash-alder riparian forests (*Fraxino-Alnetum*) colonized by beavers (*Castor fiber*) taking into account the substrate, on which it appears (soil and deadwood). Study was conducted in 2016 on twelve sampling plots located in the Orłówka valley in the Białowieża National Park (eastern Poland), where beavers settled around 2005. We counted natural regeneration occurring on the ground and on deadwood on each plot. Also we identified volume of deadwood, decay status and water cover. A decade after the occurrence of beaver ponds, the density of natural regeneration is 5575 saplings per hectare and the regeneration on deadwood is 28% of the total. Black alder is the dominant species. The regeneration occurring on the soil is richer in species and has a larger share of shrub species. In the case of regeneration on the deadwood, seedlings appear first on trees fallen before the flood. Over the time, the role of deadwood as a substrate for the development of regeneration increases and the role of fallen trees is the greater, the greater is the fraction (coverage) of the flooded areas. Studies show that the continuous occurrence of the deadwood accelerates habitat regeneration after a disturbance such as the occurrence of a beaver pond.

KEY WORDS

Białowieża Forest, natural regeneration, black alder, beaver pond

ADDRESSES

Radosław Gawryś ⁽¹⁾ – e-mail: r.gawrys@ibles.waw.pl

Karolina Gabrysiak ⁽²⁾ – e-mail: k.gabrysiak@ibles.waw.pl

⁽¹⁾ Zakład Ekologii Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

⁽²⁾ Zakład Lasów Naturalnych, Instytut Badawczy Leśnictwa; ul. Park Dyrekcyjny 6, 17-230 Białowieża

Wstęp

W latach 50. XX wieku liczebność bobra nieznacznie przekraczała 100 osobników [Czech 2000]. W latach 70. rozpoczęto reintrodukcję tego gatunku, która pozwoliła na stopniowy wzrost jego liczebności. Na początku lat 90. populacja liczyła 5 tys. osobników, w roku 2000 około 18 tys. [Czech 2000], a w roku 2016 przekraczała 120 tys. osobników [Leśnictwo 2017]. Na terenie Puszczy Białowieskiej reintrodukowano w 1956 roku 12 bobrów na rzece Leśnej, na terenie obecnej

Białorusi [Denisiuk, Głowaciński 1971]. Wkrótce potem ssaki te pojawiły się również na rzece Narewce oraz Hwoźnej. Liczebność bobrów w tym okresie szacowano na kilkanaście osobników należących do 3 rodzin [Denisiuk, Głowaciński 1971]. Obecnie bóbr zamieszkuje zlewnie wszystkich rzek w kraju [Orzechowski, Ksepko 2017]. Bobry zwiększają różnorodność gatunkową fitocenozy, zmniejszając jednocześnie zwarcie drzewostanu i zubożając jego skład gatunkowy [Donkor, Fryxell 1999; Brzyski 2005; Rosell i in. 2005; Jackowiak 2018]. Śmierć gatunków iglastych odnotowuje się po 2-3 latach od powstania tamy, a gatunków liściastych po 3-4 latach [Rozhkova-Timina i in. 2018]. Z kolei Boczoń i in. [2009] stwierdzili po 2 latach od wystąpienia zalewu zamarcie 80% drzew w jego obrębie. W wyniku procesu zamierania zalanych drzewostanów wzrasta ilość zalegającego martwego drewna w dolinie. Martwe drewno tworzy kolejne przetamowania zmniejszające przepływ wody i zwiększające ilość osadów [Polvi, Wohl 2013; Giriati i in. 2016; Wohl, Scott 2016], czego efektem jest powstanie doliny rzeki o meandrującym korycie z licznymi odgałęzieniami [Wohl 2011]. Brak jest jednak prac z terenu Polski wyczerpujących temat regeneracji drzewostanu na terenie łągów zasiedlonych przez bobry oraz roli martwego drewna w tym procesie. W środkowej części Europy typowym przykładem lasów, w których występowanie odnowienia jest mocno powiązane z obecnością wykrotów i rozkładających się kłód, są górnoregłowe świerczyny [Holeksa 1998; Zielonka, Piątek 2001; Zielonka 2006; Bače i in. 2012; Czerepko i in. 2014]. Natomiast wiedza o regeneracji roślin drzewiastych na tym substracie w warunkach nizin jest fragmentaryczna [Faliński, Mułenko 1995; Nowińska i in. 2009; Chečko i in. 2015].

Celem niniejszej pracy jest poznanie struktury odnowienia łągu jesionowo-olszowego w dolinie rzeki zasiedlonej przez bobry.

Materiał i metody

Prace prowadzono na 12 powierzchniach w dolinie rzeki Orłówki na terenie Białowieskiego Parku Narodowego we wrześniu 2016 roku. Powierzchnie rozmieszczone były na odcinku około 2 km, począwszy od 500 m od ujścia rzeki. Szerokość doliny na tym odcinku wynosi od 100 do 150 m. Bobry pojawiły się na tym terenie w 2005 roku. Stawy bobrowe do 2016 roku wystąpiły na całym omawianym odcinku. Powierzchnie reprezentujące zespół łągu jesionowo-olszowego zostały założone przed pojawieniem się bobrów w celu charakterystyki i kartowania roślinności Białowieskiego Parku Narodowego [Sokołowski 1993]. Są one położone do 30 m od brzegu rzeki, a ich areał wynosi od 47 do 225 m². Występował na nich drzewostan w wieku od 100 do 150 lat złożony z olszy czarnej (*Alnus glutinosa*) i jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior*) w różnych proporcjach. W wyniku wystąpienia spiętrzeń wody na wszystkich powierzchniach nastąpił rozpad drzewostanu oraz wzrost zabagnienia, co w porównaniu do typowych fitocenoz przejawiało się licznym występowaniem gatunków łąkowych, szuwarowych, nitrofilnych bylin oraz uczepów (*Bidens* spp.). Zaawansowanie procesu regeneracji drzewostanu było zróżnicowane ze względu na ciągłe zmiany położenia stawów bobrowych.

W czasie pomiarów terenowych zliczano odnowienie gatunków drzewiastych do wysokości 1,3 m występujące na gruncie oraz na martwym drewnie z rozróżnieniem gatunku drzewa i w zrabiciu na trzy klasy wysokości: I – do 0,5 m, II – 0,51-1,0 m i III – 1,01-1,3 m. Na każdej powierzchni wykonano zdjęcie fytosocjologiczne w aspekcie wiosennym i letnim zgodnie z metodyką Braun-Blanqueta [1964], uwzględniając jedynie roślinność występującą na gruncie i powierzchni wody. Określono procentowe pokrycie terenu przez warstwy roślinności i wodę. Do obliczenia wskaźników ekologicznych użyto wartości z opracowania Zarzyckiego i in. [2002], ważąc je pokryciem gatunku. Przyporządkowania do grup syntaksonomicznych dokonano zgodnie z opracowaniem Matuszkiewicza [2013], przy czym uwzględniono jedynie gatunki z warstwy zielnej i mszystej.

W obrębie powierzchni badawczej ustalono miąższość martwego drewna z rozróżnieniem martwego drewna leżącego i martwego drewna stojącego oraz określeniem stopnia jego rozkładu zgodnie z opracowaniem Czerepki i in. [2014].

Istotność różnic w liczebności nalotu występującego na dwóch typach substratu (martwe drewno i grunt) określono przy użyciu testu U Manna-Whitneya. Związek pomiędzy zmiennymi środowiskowymi a pokryciem gatunków z warstwy zielnej i mszystej badano przy pomocy współczynnika korelacji r Spearmana (wynik uznawano za istotny statystycznie przy $p < 0,05$). Obliczenia wykonano w programie Statistica 10.

Wyniki

Pokrycie terenu przez wodę wahało się od 5 do 99%, a jego średnia wartość wyniosła 37,5% ($\pm 9,97$). Miąższość martwego drewna leżącego wynosiła od 21,87 do 101,97 m³/ha (średnio 59,91 $\pm 8,11$). Miąższość martwego drewna stojącego wynosiła od 0 do 758,93 m³/ha (średnio 144,87 $\pm 68,19$).

Ogólna liczba odnowień występujących na gruncie była większa niż ogólna liczba odnowień na martwym drewnie (tab. 1). W II i III kategorii wysokości również liczniejsze było odnowienie na gruncie. Na martwym drewnie dominowało odnowienie o wysokości do 0,5 m, natomiast na gruncie – 0,51-1 m.

Nie stwierdzono istotnych różnic w liczebności gatunków nalotu pomiędzy wyróżnionymi wariantami podłoża z wyjątkiem olszy czarnej o wysokości do 0,5 m (836,9 $\pm 279,6$ szt./ha na martwym drewnie i 225,9 $\pm 77,9$ szt./ha na gruncie, frekwencja odpowiednio 83 i 75%). Na obu substratach dominowała olsza czarna (tab. 2). Na gruncie zauważalny był duży udział innych gatunków, zwłaszcza krzewów.

Liczebność nalotu na martwym drewnie rośnie wraz z miąższością martwego drewna stojącego, wartością wskaźnika wilgotności oraz pokryciem terenu przez wodę (tab. 3). Maleje natomiast wraz ze wzrostem miąższości martwego drewna leżącego, liczby gatunków drzew i krzewów, liczby gatunków mchów, pokryciem terenu przez drzewa, krzewy, mszaki oraz gatunki charakterystyczne dla klasy *Quercio-Fagetea* (eutroficzne lasy liściaste). Liczebność nalotu na gruncie rośnie wraz z miąższością martwego drewna leżącego, liczbą gatunków drzew i krzewów, roślin zielnych oraz pokryciem gruntu przez gatunki charakterystyczne dla klasy *Quercio-Fagetea* i związku *Alno-Ulmion* (lasy łęgowe). Maleje zaś wraz ze wzrostem wartości wskaźnika świetlnego i wilgotności, pokryciem terenu przez wodę oraz gatunki z klasy *Alnetea glutinosae* (olsy) i *Lemnetea minoris* (zbiorowiska rzęs na powierzchni wód).

Miąższość martwego drewna w poszczególnych stopniach rozkładu nie wykazała istotnych zależności z liczebnością nalotu. Pokrycie terenu przez wodę nie wykazuje istotnych korelacji z sumaryczną liczebnością nalotu o wysokości do 0,5 m ($r=0,1$), 0,51-1,0 m ($r=-0,51$), 1,01-1,3 m

Tabela 1.

Średnia (\pm błąd standardowy) liczebność [szt./ha] nalotu występującego na różnym substracie w dolinie Orłówki

Average (\pm standard error) number [pcs/ha] of the regeneration occurring on different substrates in the Orłówka river valley

	Martwe drewno Deadwood	Grunt Soil	p
I (0-0,5 m)	913,2 $\pm 268,3$	1195,1 $\pm 290,9$	0,590
II (0,51-1 m)	343,9 $\pm 167,2$	1806,7 $\pm 359,3$	0,001
III (1,01-1,3 m)	303,2 $\pm 160,0$	1013,0 $\pm 217,6$	0,008
Razem In total	1560,3 $\pm 533,7$	4014,8 $\pm 702,7$	0,008

Tabela 2.

Frekwencja (F [%]) oraz średnia (\pm błąd standardowy) liczebność (N [szt./ha]) i udział (%) gatunków występujących w nalocie na różnym substracie

Frequency (F [%]) as well as average (\pm standard error) abundance (N [szt./ha]) and share (%) of species present in regeneration on different substrates

	Martwe drewno Deadwood			Grunt Soil		
	F	N	%	F	N	%
<i>Alnus glutinosa</i>	83	1441,8 \pm 545,6	92,4	92	1167,4 \pm 352,3	29,1
<i>Viburnum opulus</i>				25	503,2 \pm 474,1	12,5
<i>Euonymus europaeus</i>				50	460,4 \pm 213,5	11,5
<i>Corylus avellana</i>	8	13,2 \pm 13,2	0,8	83	360,3 \pm 56,8	9,0
<i>Salix</i> spp.	17	18,1 \pm 12,3	1,2	67	315,8 \pm 117,0	7,9
<i>Carpinus betulus</i>	17	20,2 \pm 13,9	1,3	42	257,9 \pm 161,2	6,4
<i>Fraxinus excelsior</i>				42	217,2 \pm 114,3	5,4
<i>Padus avium</i>				33	213,6 \pm 130,6	5,3
<i>Tilia cordata</i>				33	191,2 \pm 112,6	4,8
<i>Acer platanoides</i>				33	148,8 \pm 107,6	3,7
<i>Ulmus glabra</i>	17	31,0 \pm 21,1	2,0	33	62,1 \pm 31,4	1,5
<i>Sorbus aucuparia</i>				25	58,6 \pm 32,3	1,5
<i>Picea abies</i>	17	24,8 \pm 17,7	1,6	25	27,3 \pm 15,8	0,7
<i>Quercus robur</i>				17	31,0 \pm 21,1	0,8
<i>Betula</i> spp.	8	7,4 \pm 7,4	0,5			
<i>Populus tremula</i>	8	3,7 \pm 3,7	0,2			

($r=-0,2$) oraz nalotu razem ($r=-0,3$). Liczebność nalotu na martwym drewnie istotnie koreluje z pokryciem *Mentha arvensis* ($r=-0,85$), *Galeobdolon luteum* ($r=-0,73$) i *Oxalis acetosella* ($r=-0,66$). Z liczebnością nalotu na gruncie istotnie koreluje pokrycie *Galeobdolon luteum* ($r=0,69$), *Carex remota* ($r=0,64$), *Chrysosplenium alternifolium* ($r=0,64$), *Lycopus europaeus* ($r=-0,61$) i *Polygonum hydropiper* ($r=0,66$).

Dyskusja

Po upływie 10 lat od wystąpienia zalewu w dolinie rzeki Orłówki liczebność odnowienia wynosiła około 5,5 tys. szt./ha. Jest to wartość niemal 20-krotnie większa w porównaniu do liczebności odnowienia w dojrzałych fitocenozach łągi jesionowego na terenie Puszczy Białowieskiej [Paluch 2015] oraz 25-krotnie mniejsza niż w fitocenozie w fazie regeneracji [Horodecki i in. 2014]. Niemniej jest to wartość spełniająca zalecenia dotyczące liczby sadzonek na uprawie [Zasady... 2012]. Należy przy tym zaznaczyć, że średnio około $\frac{1}{3}$ terenu na badanych powierzchniach stanowiło lustro wody.

Wzrost wilgotności i pokrycie terenu przez wodę wpływa bezpośrednio na liczebność odnowienia na gruncie, ponieważ lustro wody ogranicza przestrzeń, na której może ono występować [Streng i in. 1989]. Nie wszystkie gatunki są też odporne na zalewanie w młodym wieku, zwłaszcza w okresie wegetacji [Küßner 2003; Gee i in. 2014]. Tym samym w chwili wystąpienia zalewu zostaje ograniczone pokrycie gruntu przez warstwy roślinności, jak i ich bogactwo gatunkowe. Dopiero po ustąpieniu zalewu możliwy jest rozwój odnowienia na gruncie, które idzie w parze ze wzrostem bogactwa gatunkowego drzew i krzewów, roślin zielnych i w mniejszym stopniu mszaków.

Niewątpliwie obecność leżących drzew zwiększa powierzchnię dostępną dla roślin, a w warunkach zalewu martwe drewno może być jedynym dostępnym, stabilnym substratem. Co prawda

Tabela 3.

Współczynnik korelacji Spearmana wybranych zmiennych środowiskowych z liczebnością nalotu na martwym drewnie i gruncie

Spearman correlation of selected environmental variables with the number of saplings on deadwood and soil

	Martwe drewno Deadwood	Grunt Soil	
Mięszczość martwego drewna leżącego [m ³ /ha] Volume of lying deadwood	-0,67*	0,75*	
Mięszczość martwego drewna stojącego [m ³ /ha] Volume of standing deadwood	0,83*	-0,13	
Wartość wskaźnika Indicator value	światłnego light	0,48	-0,85*
	wilgotności soil moisture	0,62*	-0,72*
	trofizmu trophly	-0,22	0,27
	kwasowości acidity	<0,01	-0,46
Liczba gatunków Number of species	drzew i krzewów trees and shrubs	-0,65*	0,58*
	roślin zielnych herbs	0,13	0,59*
	mszaków mosses	-0,68*	0,48
	ogółem in total	-0,40	0,57
Pokrycie terenu [%] Area cover	drzewa tree	-0,74*	0,36
	krzewy shrubs	-0,70*	0,57
	rośliny zielne herbs	-0,04	0,36
	mszaki mosses	-0,73*	0,47
	woda water	0,76*	-0,71*
Pokrycie terenu – jednostki syntaksonomiczne [%] Cover area – syntaxonomic unit	<i>Quercus-Fagetea</i>	-0,69*	0,62*
	<i>Fagetalia-Sylvaticae</i>	-0,08	0,47
	<i>Carpinion betuli</i>	-0,24	0,35
	<i>Alno-Ulmion</i>	-0,39	0,76*
	<i>Alnetea glutinosae</i>	0,25	-0,61*
	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	-0,18	0,16
	<i>Phragmitetea</i>	-0,19	-0,10
	<i>Artemisietea vulgaris</i>	-0,30	0,40
	<i>Epilobietea angustifolii</i>	0,35	0,31
	<i>Bidentetea tripartiti</i>	0,54	-0,25
<i>Lemnetea minoris</i>	0,52	-0,80*	

* istotne przy p<0,05; significant at p<0.05

Harmon i in. [1986] podkreślają, że wraz z postępującym rozkładem drewna spada jego stabilność, co może powodować obumieranie młodych drzew, jednak w warunkach zalewu, gdzie w wyniku spowolnionego przepływu odkładają się duże ilości osadów [Butler, Malanson 2005; Burchsted, Daniels 2014], zwłaszcza tuż przy martwym drewnie [Polvi, Wohl 2013], może dojść do „zastąpienia się” substratów. Analogiczne następstwa powodzi zmieniające warunki geomorficzne zalanych terenów opisał Küßner [2003]. Jednak jak zauważają Lee i Sturgess [2002], nie wszystkie rośliny mają równą zdolność do rozwoju w tego typu miejscach. Uzyskane wyniki wskazują również, że na martwym drewnie najliczniejsze są drzewka o wysokości do 0,5 m. Zdaniem Scotta i Murphy’ego [1987] niewiele ponad 1% wszystkich siewek osiąga wysokość powyżej 25 cm. Natomiast Bače i in. [2012] oraz Dittrich i in. [2014] wskazują na ograniczony wpływ konkurencji na martwym drewnie. Większa liczebność drzewek w najniższej klasie wysokości może również świadczyć o coraz lepszych warunkach rozwoju odnowienia na leżaninie w wyniku postępującego jej rozkładu. Wystąpienie zalewu może sprzyjać zwiększeniu liczebności odnowienia na martwym drewnie poprzez przyspieszenie rozkładu drewna oraz osadzanie się namulów na jego powierzchni [Küßner 2003]. Warto także zauważyć, że na martwym drewnie brak jest szeregu gatunków, szczególnie krzewów, które odnoszą duży sukces rozrodczy na drodze rozmnażania wegetatywnego. Gatunki te nie są w stanie szybko skolonizować nowego substratu, ale są mniej wrażliwe na zalanie i mogą w krótkim czasie wytwarzać nowe pędy [Deiller i in. 2003].

Dominujący udział w zasobach leżaniny stanowi drewno pochodzące z zamierającego drzewostanu, jednak staje się ono leżaniną dopiero kilka lat po zamarcu i przez kolejne kilka lat nie jest pełnowartościowym substratem dla odnowienia, m.in. ze względu na niski stopień rozkładu. Chečko i in. [2015] stwierdzili, że martwe drewno staje się odpowiednie do wschodzenia i rozwoju młodego pokolenia drzew w zaawansowanych stadiach gnicia. W subalpejskich świerczynach Europy Środkowej odnowienie pojawia się w drugiej dekadzie po śmierci drzew [Zielonka 2006], a w borealnym lesie na terenie Karelii rośliny naczyniowe obserwowano średnio 30 lat po śmierci drzewa [Shorohova i in. 2016]. Dlatego też w pierwszych latach funkcjonowania zalewu możliwy jest rozwój nalotu na martwym drewnie pochodzącym sprzed zalania doliny przez bobry. Dopiero następujący po kilku latach od zalania doliny rozpad drzewostanu zwiększa ilość leżaniny, co powoduje względne zmniejszenie się liczebności nalotu. Rozpad drzewostanu może zbiegać się w czasie z ustąpieniem zalewu, a tym samym odsłonięciem gruntu i wzrostem liczebności nalotu na gruncie.

Pod względem liczebności dominuje w odnowieniu olsza czarna. Jest to gatunek budujący drzewostan łągu jesionowo-olszowego, przez co dominujący udział tego gatunku wydaje się być naturalny. Jednak wyniki uzyskane z tego samego siedliska pozbawionego wpływu bobrów [Horodecki i in. 2014; Paluch 2015] nie potwierdzają dominującego udziału olszy czarnej w odnowieniu – wyższe wartości uzyskiwały jesion wyniosły oraz grab. Działalność bobrów może sprzyjać odnowieniu olszowemu m.in. poprzez zabagnienie terenu, którego nie toleruje szereg gatunków drzew i krzewów. Poza tym olsza czarna jest gatunkiem stosunkowo niechętnie zgryzonym przez bobry [Dvořák 2013]. Skład gatunkowy odnowienia oraz jego udział na martwym drewnie wygląda inaczej w innych siedliskach. Chečko i in. [2015] opisują dominujący udział świerka w odnowieniu na martwym drewnie na terenie Puszczy Białowieskiej oraz częstsze jego odnowienie na martwym drewnie niż na gruncie. Podobnie Fukasawa i in. [2019] stwierdzają, że rodzaje *Picea* i *Tsuga* w lasach subalpejskich częściej odnawiają się na kłodach i pniakach niż na ziemi.

Decydujący wpływ poziomu wody gruntowej na kształtowanie się odnowienia ma odbicie również w składzie florystycznym runa. Nalot na gruncie w dolinie zasiedlonej przez bobry jest

tym liczniejszy, im większe jest pokrycie terenu przez gatunki charakterystyczne dla żyznych lasów liściastych i lasów łęgowych (są to gatunki związane ze stabilnymi fitocenozami leśnymi) i im mniejsze pokrycie gatunków olsowych i zbiorowisk rzęs na powierzchni wód, a zatem im mniejszy jest udział miejsc zmienionych pod względem składu florystycznego w wyniku zalewu. Natomiast nalot na leżaninie jest tym liczniejszy, im mniejszy jest udział w pokryciu gatunków charakterystycznych dla żyznych lasów liściastych.

Wnioski

- ✦ Rola leżaniny w kształtowaniu się odnowienia jest tym większa, im większe jest zabagnienie terenu.
- ✦ W pierwszej dekadzie po wystąpieniu zalewu bobrowego nalot rozwija się głównie na martwym drewnie pochodzącym z okresu poprzedzającego wystąpienie zalewu.
- ✦ Ciągłość występowania martwego drewna jest kluczowa dla regeneracji łąg jesionowo-olsowych i warunkuje ich trwałość nawet w obliczu zmian powodowanych przez bobry.

Literatura

- Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? *Forest Ecology and Management* 266: 254-262.
- Boczoń A., Wróbel M., Syniaiev V. 2009. The impact of beaver ponds on tree stand in a river valley. *Journal of Water and Land Development* 1 (13): 313-327.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien – New York.
- Brzyski J. R. 2005. Beaver (*Castor canadensis*) Impacts on Herbaceous and Woody Vegetation in Southeastern Georgia. Electronic These & Dissertation 707.
- Burchsted D., Daniels M. D. 2014. Classification of the alterations of beaver dams to headwater streams in northeastern Connecticut, U.S.A. *Geomorphology* 205: 36-50.
- Butler D. R., Malanson G. P. 2005. The geomorphic influences of beaver dams and failures of beaver dams. *Geomorphology* 71: 48-60.
- Chečko E., Jaroszewicz B., Olejniczak K., Kwiatkowska-Falińska A. J. 2015. The importance of coarse woody debris for vascular plants in temperate mixed deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 45: 1154-1163.
- Czech A. 2000. *Bóbr. Monografie przyrodnicze. Tom 6*. Lubuski Klub Przyrodników.
- Czerepko J. [red.] 2008. Stan różnorodności biologicznej lasów w Polsce na podstawie powierzchni obserwacyjnych monitoringu. IBL, Sękocin Stary.
- Czerepko J., Hilszczański J., Jabłoński M. 2014. Martwe drewno – żywy problem. *Studia i Materiały CEPL* 41: 36-45.
- Deiller A. F., Walter J. M. N., Trémolières M. 2003. Regeneration strategies in a temperate hardwood floodplain forest of the Upper Rhine: sexual versus vegetative reproduction of woody species. *Forest Ecology and Management* 180: 215-225.
- Denisiuk Z., Głowaciński Z. 1971. Ostoje bobrów w Polsce oraz niektóre aspekty ich ochrony. *Chrońmy Przyrodę Ojczyzną* 27 (6): 26-35.
- Dittrich S., Jacob M., Bade C., Leuschner C., Hauck M. 2014. The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. *Plant Ecology* 215: 1123-1137.
- Donkor N. T., Fryxell J. M. 1999. Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario. *Forest Ecology and Management* 118: 83-92.
- Dvořák J. 2013. Diet preference of Eurasian Beaver (*Castor fiber* L., 1758) in the environment of Oderské vrchy and its influence on the tree species composition of river bank stands. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 61 (6): 1637-1643.
- Faliński J. B., Mułenko W. [red.] 1995. Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park: general problems and taxonomic groups analysis. *Phytocoenosis* 7, *Archivum Geobotanicum* 4.
- Fukasawa Y., Ando Y., Oishi Y., Suzuki S. N., Matsukura K., Okano K., Song Z. 2019. Does typhoon disturbance in subalpine forest have long-lasting impacts on saproxylic fungi, bryophytes, and seedling regeneration on coarse woody debris? *Forest Ecology and Management* 432: 309-318.
- Gee H. K. W., King S. L., Keim R. F. 2014. Tree growth and recruitment in a leveed floodplain forest in the Mississippi River Alluvial Valley, USA. *Forest Ecology and Management* 334: 85-95.

- Giriat D., Gorezycza E., Sobucki M. 2016. Beaver ponds' impact on fluvial processes (Beskid Niski Mts., SE Poland). *Science of the Total Environment* 544: 339-353.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K. Jr., Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.
- Holeksa J. 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie świerka a struktura i dynamika karpackiego boru górnoreglowego. *Monographiae Botanicae* 82: 3-209.
- Horodecki P., Wiczyńska K., Jagodziński A. M. 2014. Odnowienie naturalne w rezerwacie przyrody „Czmoń” (Wielkopolska). *Leś. Pr. Bad.* 75 (1): 61-75.
- Jackowiak M. 2018. Sposoby zapobiegania i minimalizacji konfliktów pomiędzy działalnością bobrów a gospodarką leśną. *Studia i Materiały CEPL* 54: 102-109.
- Küßner R. 2003. Mortality patterns of *Quercus*, *Tilia*, and *Fraxinus germinants* in a floodplain forest on the river Elbe, Germany. *Forest Ecology and Management* 173: 37-48.
- Lee P., Sturges K. 2002. Assemblages of Vascular Plants on Logs and Stumps within 28-year-old Aspen dominated Boreal Forests. USDA Forest Service, General Technical Report PSW 181: 369-380.
- Leśnictwo. 2017. GUS, Warszawa.
- Matuszkiewicz W. 2013. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. PWN, Warszawa.
- Nowińska R., Urbański P., Szewczyk W. 2009. Species diversity of plants and fungi on logs of fallen trees of different species in oak-hornbeam forests. *Botanika – Steciana* 13: 109-124.
- Orzechowski M., Ksepko M. 2017. Siedliskotwórcza rola bobra na przykładzie Nadleśnictwa Borki. *Studia i Materiały CEPL* 51: 22-29.
- Paluch R. 2015. Wieloletnie zmiany składu gatunkowego drzewostanów naturalnych w Puszczy Białowieskiej. *Sylwan* 159 (4): 278-288. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2014083>.
- Polvi L. E., Wohl E. 2013. Biotic drivers of stream planform – implications for understanding the past and restoring the future. *Bioscience* 63: 439-452.
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* 35: 248-276.
- Rozhkova-Timina I. O., Popkov V. K., Mitchell P. J., Kirpotin S. N. 2018. Beavers as ecosystem engineers – a review of their positive and negative effects. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 201: 012015.
- Scott M. L., Murphy P. G. 1987. Regeneration patterns of northern white cedar, and old-growth forest dominant. *American Midland Naturalist* 117 (1): 10-16.
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaya H. 2016. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest. *Forest Ecology and Management* 377: 36-45.
- Sokołowski A. W. 1993. Fitosocjologiczna charakterystyka zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody* 12 (3): 5-190.
- Streng D. R., Glitzenstein J. S., Harcombe P. A. 1989. Woody seedling dynamics in an East Texas Floodplain Forest. *Ecological Monographs* 59: 177-204.
- Wohl E. 2011. Threshold-induced complex behavior of wood in mountain streams. *Geology* 39: 587-590.
- Wohl E. 2013. Floodplains and wood. *Earth-Science Reviews* 123: 194-212.
- Wohl E., Scott D. N. 2016. Wood and sediment storage and dynamics in river corridors. *Earth Surface Processes and Landforms* 42: 2-23.
- Zarzycki K., Trzczińska-Tacik H., Różański W., Szelaż Z., Wolek J., Korzeniak U. 2002. Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych Polski. Różnorodność biologiczna Polski. Tom 2. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków.
- Zasady hodowli lasu. 2012. CILP, Warszawa.
- Zielonka T. 2006. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science* 17: 739-746.
- Zielonka T., Piątek G. 2001. Norway spruce regeneration on decaying logs in subalpine forests in the Tatra National Park. *Polish Botanical Journal* 46 (2): 251-260.