

JAROSŁAW PALUCH, LESZEK BARTKOWICZ

Przestrzenna zmienność struktury drzewostanu w wybranych lasach o charakterze pierwotnym w Karpatach Zachodnich i Górach Dynarskich

Spatial variation in stand structure of selected old-growth forests in the Western Carpathians and the Dinaric Mountains

ABSTRACT

Paluch J., Bartkowicz L. 2020. Przestrzenna zmienność struktury drzewostanu w wybranych lasach o charakterze pierwotnym w Karpatach Zachodnich i Górach Dynarskich. Sylwan 164 (2): 91-101. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2019051>.

The research was conducted in three old-growth forests consisted of silver fir *Abies alba* Mill., European beech *Fagus sylvatica* L., and Norway spruce *Picea abies* Karst. located in the southern part of Poland (Żarnówka and Oszast) and the south-eastern Bosnia and Hercegovina (Perućica). The aim of the study was to compare basic stand characteristics and spatial heterogeneity in terms of variation in stand basal area and vertical structure. In each research area, small sample plots (0.015 ha) were localised in a regular 20×20 m grid covering approximately 10 ha. In each sample plot the diameter at breast height ($d_{1,3} \geq 7$ cm) and species of all live trees were recorded. For each plot the basal area of live trees and an index of structural diversification were determined. As a measure of structural diversification, the simple variance in tree height was computed and scaled through comparison with a hypothetical variance of the uniform distribution. The spatial patterns of basal area and structural diversification were tested with paired-plot approach. In addition, simulation techniques were used to model variation in the basal area of live trees dependent on spatial scale. The Carpathian and Dinaric stands considerably differed in basal area (ranging from 36.1 to 65.2 m²/ha) and volume (varying from 522 to 1176 m³/ha), but all of them had diameter distributions proximate to a negative exponential model. The basal area recorded on the 0.015 ha plots had a very similar pattern of variation, which could be generalised as a truncated normal distribution. The distribution of the structural diversification index was different and resembled an uniform (Perućica) or a bimodal distribution with modal values at its extremes (Oszast and Żarnówka). However, in the spatial scales above 1,000 m² the index distribution become similar to a normal (Oszast) or a truncated normal (Perućica and Żarnówka) ones with high mean values, indicating the predominance of complex vertical structures. In general, the spatial variability in basal area and structural diversification of live trees tended to be random. These results suggest that the patch-mosaic assumption being fundamental for the developmental cycle hypothesis is inapplicable to the studied primeval forests. Regardless of differences in geographic location and site conditions, the studied stands show a similar spatial pattern of structural heterogeneity, suggesting a close resemblance of disturbance regimes driving its dynamics.

KEY WORDS

old-growth forests, primeval forests, natural forest dynamics, structural heterogeneity, patch-mosaic, developmental stages, continuous cover forestry

ADDRESSES

Jarosław Paluch – e-mail: jaroslaw.paluch@urk.edu.pl

Leszek Bartkowicz

Katedra Ekologii i Hodowli Lasu, Uniwersytet Rolniczy; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

Wstęp

Lasy o charakterze pierwotnym, obok odgrywania ważnej roli w zachowaniu różnorodności biologicznej, pełnią również funkcję ochrony naturalnych procesów ekologicznych zachodzących bez bezpośredniej ingerencji człowieka [Parviainen 2005]. Procesy te skutkują na ogół mniejszymi lub większymi zmianami w składzie i strukturze fitocenozy [Faliński 1988]. Poza zmianami kierunkowymi, stanowiącymi reakcję na przeobrażenia warunków zewnętrznych w skali regionalnej, a nawet globalnej, w fitocenozach leśnych obserwuje się zmiany o charakterze fluktuacyjnym. Te zaś w dużym stopniu warunkowane są przez czynniki wewnętrzne związane z realizacją specyficznych strategii życiowych przez poszczególne gatunki [Faliński 1988].

W odniesieniu do warstwy drzew lasu pierwotnego manifestacją procesów fluktuacyjnych są zmiany zagęszczenia i struktury okapu leśnego, które mogą się ujawniać w różnej skali przestrzennej [Watt 1947]. Zachodzą one na skutek braku równowagi pomiędzy wzrostem (przyrostem) drzew, ich śmiertelnością (ubytkiem) i rekrutacją osobników z warstwy odnowienia (dorostem) [White 1979]. Zjawiska te nie zachodzą w sposób chaotyczny, lecz mają charakter cykliczny, cechując się przy tym dużym stopniem przewidywalności, czego dowiodły obserwacje poczynione w rezerwacie Perućica, położonym w Górach Dynarskich na terytorium Bośni i Hercegowiny [Leibundgut 1979]. Rezerwat ten uchodzi za najlepiej zachowany kompleks górskich lasów mieszanych o charakterze pierwotnym w Europie (poza strefą borealną). Obiekty o podobnych walorach, lecz zachowane na znacznie mniejszych powierzchniach, można znaleźć także w polskich Karpatach [Jaworski 1997]. Niektóre z nich, z uwagi na podobieństwo składu gatunkowego do rezerwatu Perućica, stwarzają unikalną możliwość prowadzenia badań porównawczych w zakresie struktury i dynamiki drzewostanu.

W pracy porównano przestrzenną zmienność pierścnicowego pola przekroju oraz struktury drzewostanu w rezerwacie Perućica oraz w rezerwach Żarnówka i Oszaż położonych w Beskidzie Żywieckim (Karpaty Zachodnie). Przyjęto hipotezę, że różnice w produktywności siedlisk oraz duży dystans geograficzny dzielący te obiekty determinują odmienny wzorec dynamiki, znajdujący odzwierciedlenie w wyraźnie odróżnialnych wzorcach ich heterogenności przestrzennej. Ponadto skonfrontowano uzyskane wyniki z przewidywaniami wypływającymi z koncepcji stadiów rozwojowych.

Materiał i metody

Rezerwat Perućica położony jest w Górach Dynarskich, w południowo-wschodniej części Republiki Serbskiej w Bośni i Hercegowinie, u podnóża gór Maglic (2386 m n.p.m.), Volujak (2337 m n.p.m.) i Zelengora (2014 m n.p.m.). Rezerwat utworzono w 1952 roku na powierzchni 1234 ha w celu ochrony dolnoregłowego lasu o charakterze pierwotnym, znakomicie zachowanego dzięki niedostępności terenu od strony wylotu doliny potoku Perućica. Dwa lata później rezerwat powiększono do 1434 ha, a w 1962 roku włączono w skład nowo proklamowanego parku narodowego Sutjeska [Pintarić 1999].

Obiekty reprezentujące polską część Karpat położone są w Beskidzie Żywieckim (w szerszym ujęciu geograficznym). Rezerwat ścisły Żarnówka utworzono już w 1934 roku na północnym stoku

Babiej Góry, a w 1954 roku włączono go do obszaru ochrony ścisłej nowo powołanego Babiogórskiego Parku Narodowego. Rezerwat Oszast zajmuje powierzchnię ponad 48 ha na północno-wschodnim zboczu szczytu o tej samej nazwie, na granicy ze Słowacją. Chociaż formalną ochronę tego terenu wprowadzono dopiero w 1971 roku, zachowaniu pierwotnego charakteru drzewostanów sprzyjało występowanie osuwisk, blokowisk skalnych i lejął źródłowych.

W przeciwieństwie do Beskidów, utworzonych z trzeciorzędowych osadów fliszowych, pasma Gór Dynarskich w rejonie Sutjeski budują starsze osady mezozoiczne i paleozoiczne (łupki ilaste, piaskowce i wapień) z intruzjami skał magmowych (granitoidów). Różnice między badanymi obiektami dotyczą głównie warunków pluwialnych. Roczna suma opadów w wyższych partiach Beskidu Żywieckiego osiąga 1200-1300 mm, podczas gdy w Perućicy przekracza 2200 mm. Podobnie natomiast kształtują się warunki termiczne. Średnia roczna temperatura (około 5°C) nie odbiega od wartości specyficznych dla piętra lasów górskich [Paszyński, Niedzwiedz 1999; Pintarić 1999].

W każdym z obiektów losowo usytuowano powierzchnię badawczą o wielkości około 10 ha, położoną na zboczu o nachyleniu od 10 do 25°, na wysokości: w Perućicy 1420-1480 m n.p.m., w Żarnówce 930-1020 m n.p.m., a w Oszaście 1020-1080 m n.p.m. W obrębie powierzchni nie stwierdzono występowania pniaków po ściętych drzewach i innych śladów działalności gospodarczej. W węzłach siatki kwadratów o wymiarach 20×20 m (w poziomie), rozmieszczono poletka kołowe o promieniu 7 m i powierzchni 154 m² (Perućica – 256 poletek, Żarnówka – 259, Oszast – 225), co w przybliżeniu odpowiadało stoisku pojedynczego drzewa z górnej warstwy drzewostanu. Przy wyznaczaniu lokalizacji i promieni poletek korzystano z busoli (dokładność pomiaru 0,5°) oraz z wysokościomierza Vertex z funkcją dalmierza ultradźwiękowego (dokładność pomiaru 10 cm). Zastosowana metoda poboru próby umożliwiła analizę przestrzennej zmienności wybranych atrybutów struktury drzewostanu w gradiencie skal przestrzennych bez konieczności czasochłonnego nanoszenia na mapę szczegółowej lokalizacji pojedynczych drzew i była z powodzeniem stosowana we wcześniejszych badaniach [Paluch 2007; Paluch i in. 2015]. Na poletkach zarejestrowano gatunki i pierśnice drzew żywych ($d_{1,3} \geq 7$ cm). Na każdej z powierzchni dokonano pomiaru wysokości losowej próby 120-160 drzew reprezentujących pełne spektrum pierśnic i gatunków.

Dla poszczególnych obiektów skonstruowano krzywe wysokości dla głównych gatunków budujących drzewostan (buk, jodła, świerk), wykorzystując funkcję Prodana [1951]. Następnie każdemu drzewu przypisano wysokość wyrównaną oraz określono jego miąższość, bazując na tablicach miąższości drzew stojących [Czuraj 1991]. W przypadku Perućicy wykorzystano lokalne taryfy miąższości grzecznościowo udostępnione przez dr. Srdjana Kerena. Zestawiono rozkłady pierśnicy oraz obliczono wartości podstawowych charakterystyk drzewostanu: liczby drzew, pierśnicowego pola przekroju i zasobności (miąższości drzew o $d_{1,3} \geq 7$ cm na 1 ha).

Dla każdego poletka w siatce kwadratów wyznaczono pierśnicowe pole przekroju (G) oraz wartość wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości (STVI) za pomocą formuły [Staudhammer, LeMay 2001]:

$$STVI = \begin{cases} \frac{S_x^2}{S_U^2} \Leftrightarrow S_x^2 \leq S_U^2 \\ 1 - \frac{S_x^2 - S_U^2}{S_{\max}^2 - S_U^2} \Leftrightarrow S_x^2 > S_U^2 \end{cases}$$

gdzie:

S_x^2 – wariancja wysokości drzew na poletku (wysokości odczytane z krzywych wysokości),

$S_U^2 = (H_{max} - H_{min})^2 / 12$ – wariancja rozkładu jednostajnego (o jednakowej frekwencji we wszystkich stopniach) stanowiącego wzorec populacji o maksymalnym zróżnicowaniu,

$S_{max}^2 = (H_{max} - H_{min})^2 / 4$ – teoretyczna wariancja maksymalna przy danym rozstępie wartości cechy (określonym przez H_{max} i H_{min}), związana z rozkładem absolutnie bimodalnym (połowa obserwacji skoncentrowana w najniższym stopniu rozkładu, połowa w stopniu najwyższym).

Dla zapewnienia porównywalności wyników przyjęto dla wszystkich powierzchni jednakowe wartości: $H_{max} = 42$ m oraz $H_{min} = 5$ m. Wskaźnik STVI może przyjmować wartości z przedziału $(0, 1)$, przy czym jego małe wartości odpowiadają prostym typom budowy pionowej, zbliżonym do budowy jednopiętrowej, natomiast duże wskazują na budowę wielopiętrową z jednostajnym rozkładem wysokości (tzn. zbliżoną liczbą drzew w klasach wysokości). Związek wartości wskaźnika z typem rozkładu pierśnic przeanalizowano szczegółowo w pracy Kołodzieja i in. [2015].

W celu scharakteryzowania przestrzennej korelacji pierśnicowego pola przekroju oraz zróżnicowania struktury wysokości obliczono semiwariancję tych cech:

$$V_r = \frac{1}{2n_r} \sum_{i=1}^{n_r} [z(x_i + r) - z(x_i)]^2$$

gdzie:

z – wartość cechy na poletku x_i ,

r – przyrost odległości,

n_r – liczba par poletek odległych o r [Cressie 1991].

Biorąc pod uwagę rozmieszczenie poletek w siatce 20×20 m, semiwariancję obliczono w przedziałach odległości 20 m, przyjmując dla pierwszego przedziału $r=20$ i dla kolejnych wartości r z zakresów (20, 40), (40, 60) itd. W celu weryfikacji statystycznej istotności korelacji przestrzennej empiryczne wartości semiwariancji V_r porównano z 95-procentowym przedziałem ufności estymowanym na podstawie symulacji Monte Carlo dla rozmieszczenia losowego. W kolejnych symulacjach ($n=1000$) wartości cechy (pierśnicowego pola przekroju lub wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości) losowo przypisywano do poletek, obliczano semiwariancję V_r i estymowano przedział ufności na podstawie 25. i 975. wartości (spośród rosnąco uporządkowanych). Przyjęto, że empiryczne wartości V_r leżące poniżej dolnego kresu estymowanego przedziału wskazują na istotną dodatnią korelację przestrzenną i płatową zmienność analizowanej cechy w skali przestrzennej odpowiadającej r , a wartości V_r leżące powyżej górnego kresu na ujemną korelację przestrzenną.

W ostatnim etapie obliczeń wyznaczono oczekiwane rozkłady pierśnicowego pola przekroju oraz zróżnicowania struktury wysokości w zależności od wielkości powierzchni w gradencie od 154 do 9856 m². Rozkłady tych cech uzyskano z symulacji ($n=1000$ symulacji dla każdej wielkości powierzchni), przy czym wartość cechy na powierzchni o założonej wielkości uzyskiwano przez wylosowanie (ze zwracaniem) odpowiedniej liczby poletek z empirycznego bloku o zbliżonej wielkości. Na przykład oczekiwany rozkład pola przekroju na powierzchni 3850 m² wyznaczono na podstawie 1000 losowań, przy czym w każdym z nich wylosowano 25 poletek (o łącznej powierzchni $25 \times 154 = 3850$ m²) z losowo wytypowanego bloku poletek w układzie 4×4 poletek, tj. o boku $(4-1) \times 20 = 60$ m. Zastosowana metoda w przybliżeniu odpowiada technice bootstrap, w której na podstawie losowania z ograniczonej próby aproksymuje się rozkład w populacji generalnej [Efron, Tibshirani 1993].

Wyniki

Zagęszczenie drzew w Perućicy wpisuje się w zakres wyznaczony przez wartości tej cechy w rezerwach Żarnówka i Oszast (tab.). W przypadku pierśnicowego pola przekroju, a zwłaszcza zasobności drzewostanu, wartości osiągane w Perućicy kształtują się na poziomie około dwukrotnie wyższym niż w porównywanych obiektach zachodniokarpackich (tab.). Zasobność drzewostanu w rezerwacie Perućica osiąga niemal 1200 m³/ha.

Rozkłady pierśnicy drzew w badanych obiektach wykazują podobny charakter. Cechuje je dominacja liczby drzew w pierwszym stopniu grubości, a ich kształty przybierają postaci przejściowe między odwróconą krzywą sigmoidalną (Żarnówka) a krzywą ujemnie wykładniczą (do której najbardziej zbliżony jest rozkład w rezerwacie Oszast) (ryc. 1). Odmienne przedstawiają się natomiast relacje między strukturą grubości populacji gatunków iglastych (jodły i świerka) i (buka). Charakterystyczne dla obiektów z polskiej części Karpat jest zahamowanie dorostu gatunków iglastych (objawiające się ich niską frekwencją wśród najcieńszych drzew) oraz wyraźna ekspansja buka, na co wskazuje jego bardzo wysoka frekwencja w pierwszym stopniu grubości na Babiej Górze i w kilku początkowych stopniach (do 35 cm) w rezerwacie Oszast (ryc. 1). Symptomów tego zjawiska nie stwierdzono w Perućicy, gdzie w niższych stopniach grubości przeważają wyraźnie gatunki iglaste (ryc. 1).

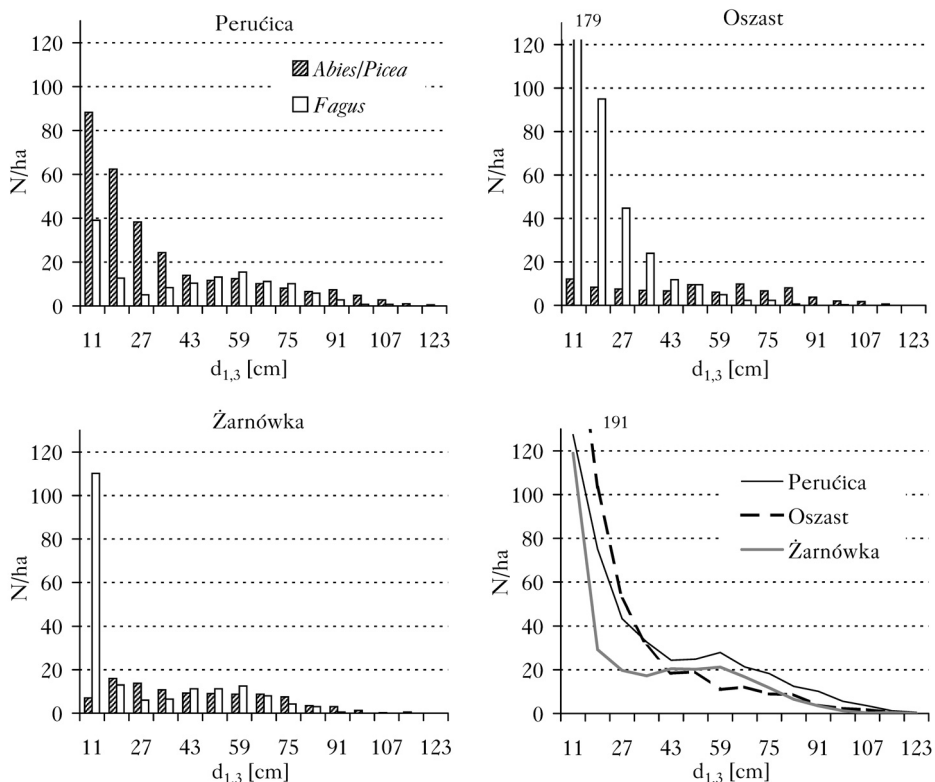
Rozkłady wartości pierśnicowego pola przekroju drzewostanu na poletkach przybierają postać lewostronnie uciętych krzywych dzwonowych (ryc. 2). Ich przebieg w przypadku polskich rezerwatów cechuje się daleko posuniętą zgodnością. Na ich tle krzywa rozkładu dla Perućicy odznacza się znacznym spłaszczeniem i wyraźnym przesunięciem wartości modalnej w prawo,

Tabela.

Liczba drzew (Nstd [szt./ha], Npl [szt./154 m²]), pierśnicowe pole przekroju (Gstd [m²/ha], Gpl [m²/154 m²]) i zasobność (Vstd [m³/ha], Vpl [m³/154 m²]) oraz wskaźnik zróżnicowania struktury wysokości (STVIpl) w badanych drzewostanach (std) oraz na poletkach badawczych (pl; średnia ± odchylenie standardowe)
Number of trees (Nstd [trees/ha], Npl [trees/154 m²]), basal area (Gstd [m²/ha], Gpl [m²/154 m²]), volume (Vstd [m³/ha], Vpl [m³/154 m²]) and index of structural diversification (STVIpl) in studied stands (std) and on study plots (pl; mean ± standard deviation)

	Oszast	Żarnówka	Perućica
Nstd	464,5	288,0	430,1
Bk	74%	65%	32%
Jd	4%	15%	63%
Św	16%	19%	5%
Inne	6%	–	–
Gstd	36,61	36,09	65,24
Vstd	573,80	522,26	1176,36
Bk	22%	46%	35%
Jd	12%	29%	56%
Św	60%	25%	9%
Inne	6%	–	–
Lp	225	259	256
Npl	7,31 ± 3,71	4,44 ± 2,57	6,6 ± 3,1
Gpl	0,58 ± 0,38	0,56 ± 0,37	1,00 ± 0,59
Vpl	9,03 ± 7,56	8,07 ± 5,92	18,11 ± 12,58
STVIpl	0,520 ± 0,323	0,478 ± 0,341	0,642 ± 0,276

Lp – liczba poletek; Lp – study plot number
Bk – beech, Jd – fir, Św – spruce, Inne – other species

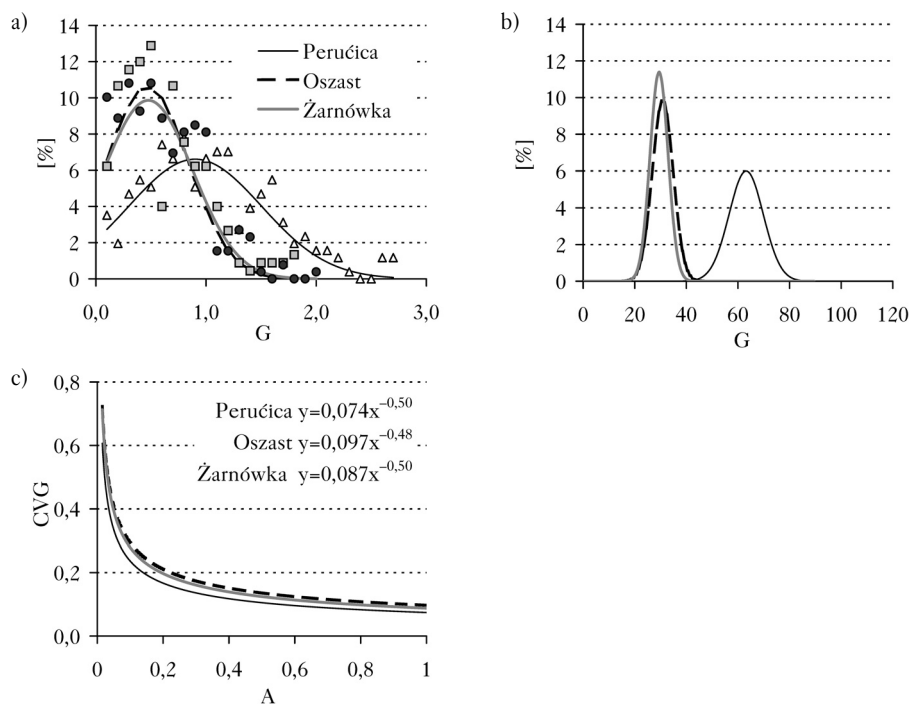


Ryc. 1.

Rozkład pierśnic w badanych drzewostanach
Diameter distribution in the studied stands

co skutkuje niemal dwukrotnie większą wartością pola przekroju (tab.). Mimo znacznych różnic w zakresie pierśnicowego pola przekroju drzewostanów współczynniki zmienności tej cechy określone w skali pojedynczych poletek są zbliżone i wynoszą 0,66 w Żarnówce i Oszaście oraz 0,59 w Perućicy. Analiza rozkładów wartości pierśnicowego pola przekroju drzewostanu określonego dla większych skal przestrzennych wykazała, że badane obiekty cechują się podobną zmiennością przestrzenną tej cechy, zmniejszającą się w zbliżonym tempie wraz ze zwiększaniem skali analizy (ryc. 2).

Generalnie rozkłady wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości w badanych obiektach prezentują się podobnie (ryc. 3). Rezerwat Perućica wyróżnia się jednak mniejszą frekwencją poletek w przedziałach najniższych (reprezentujących prostą, jednopiętrową budowę) i systematycznie zwiększającą się frekwencją poletek w przedziałach reprezentujących coraz bardziej zróżnicowane typy struktur pionowych (tj. wzrastające wartości wskaźnika zróżnicowania). W obiektach zachodniobeskidzkich największą frekwencję poletek obserwuje się w najniższych i najwyższych stopniach rozkładu, przy stosunkowo wyrównanym rozkładzie w stopniach pośrednich (ryc. 3). Średnia wartość wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości w skali pojedynczych poletek jest w Perućicy większa (0,642) niż w Żarnówce i Oszaście (odpowiednio 0,478 i 0,520), natomiast przestrzenne zróżnicowanie tego parametru wyrażone współczynnikiem zmienności mniejsze (0,43) niż w obiektach karpacckich (odpowiednio 0,71 i 0,62). W większych skalach przestrzen-



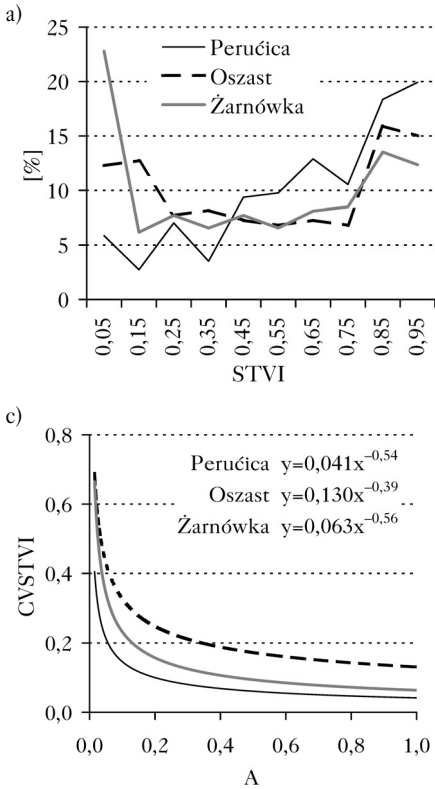
Ryc. 2.

Empiryczne rozkłady pierśnicowego pola przekroju (G [m²]) na powierzchniach kołowych wielkości 154 m² wraz z dopasowanym uciętym rozkładem normalnym (a), oczekiwane rozkłady pierśnicowego pola przekroju (G [m²/ha]) na powierzchni 5000 m² otrzymane z symulacji (b) oraz uogólnione zależności między wielkością powierzchni (A [ha]) a współczynnikiem zmienności pierśnicowego pola przekroju (CVG) (c)

Empirical distributions of the basal area (G [m²]) on the sample plots of 154 m² with the fitted truncated normal distribution (a), the frequency of the stand basal area (G [m²/ha]) obtained from simulations for a plot area of 5,000 m² (b) and the generalized relationship between the plot size (A [ha]) and variation coefficient of the stand basal area (CVG) (c)

nych rozkłady wartości wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości nabierają charakteru krzywych dzwonowych (ryc. 3). W przypadku Perućicy i Babiej Góry krzywe te są prawostronnie ucięte i wyraźnie przesunięte ku większym wartościom wskaźnika w stosunku do rezerwatu Oszast. Przestrzenna zmienność wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości analizowana w gradiencie skal przestrzennych była konsekwentnie najmniejsza w Perućicy (ryc. 3).

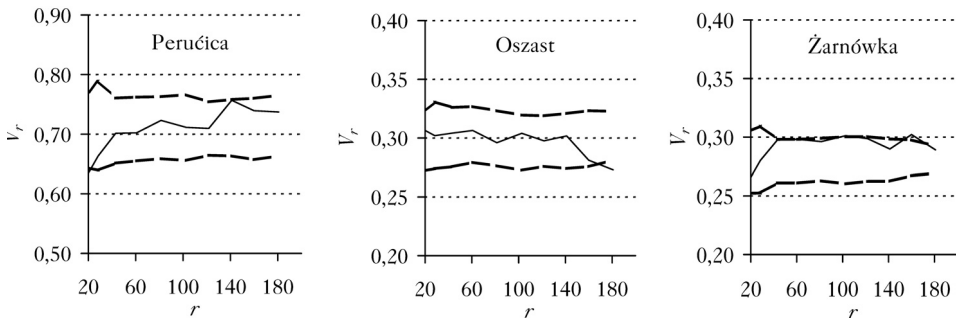
Analizy wskazują na dominujący udział losowej zmienności pierśnicowego pola przekroju drzewostanu i wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości w gradiencie skal przestrzennych (ryc. 4 i 5). Dodatnią korelację przestrzenną zaobserwowano jedynie w skali 20 m w przypadku pierśnicowego pola przekroju w Perućicy (ryc. 4) oraz wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości w rezerwacie Oszast (ryc. 5). Małe wartości funkcji semiwariancji V_r uzyskane w małej skali przestrzennej wskazują na tendencję do formowania się homogenicznych płatów o zbliżonych wartościach pierśnicowego pola przekroju drzewostanu i wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości. Zaznaczająca się w Żarnówce ujemna korelacja przestrzenna pierśnicowego pola przekroju w skali powyżej 40 m, przy jednocześnie losowym charakterze zmienności tej cechy w mniejszych skalach (ryc. 4), sugeruje występowanie dużej heterogenności pola przekroju drzewostanu przy jednoczesnym braku tendencji do tworzenia tekstury wyraźnie płatowej.



Ryc. 3.

Empiryczne rozkłady wskaźnika zróżnicowania struktury (STVI) na powierzchniach kołowych wielkości 154 m² (a), przykładowe rozkłady STVI na powierzchni 5000 m² otrzymane z symulacji (b) oraz uogólnione zależności między wielkością powierzchni (A [ha]) a współczynnikiem zmienności wskaźnika zróżnicowania struktury (CVSTVI) (c)

Distribution of the structural diversification index (STVI) on the sample plots of 154 m² (a), frequency distributions of the STVI obtained from simulations for a plot of 5,000 m² (b) and the generalized relationships between the plot size (A [ha]) and variation coefficient of the index of structural diversification (CVSTVI) (c)



Ryc. 4.

Semiwariancja (V_r) pola przekroju na poletkach o powierzchni 154 m² w funkcji odległości (r [m])

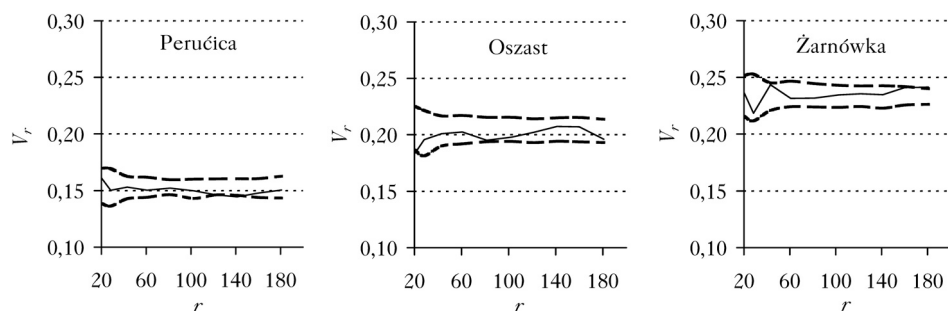
Semivariance (V_r) of the basal area on the sample plots of 154 m² related to the distance (r [m])

linia ciągła – wartości empiryczne, linia przerywana – 95-procentowy przedział ufności dla rozmieszczenia losowego estymowanego na podstawie 1000 symulacji

solid line – empirical values (solid line), dashed lines – 95% simulation envelopes obtained from 1,000 randomisations (dash lines)

Dyskusja

W badaniach nad strukturą i dynamiką lasów o charakterze pierwotnym w Europie Środkowej istotną rolę odgrywa koncepcja stadiów (faz) rozwojowych [Leibundgut 1993; Korpel 1993; Jaworski 1997; Bobiec i in. 2000; Emborg i in. 2000; Podlaski 2008, 2010; Král i in. 2014a, 2018]. Jej geneza w dużym stopniu związana jest z obserwacjami prowadzonymi w rezerwacie Perućica



Ryc. 5.

Semivariancja (V_r) wskaźnika zróżnicowania struktury na poletkach o powierzchni 154 m² w funkcji odległości (r [m])

Semivariance (V_r) of the index of structural diversification area on the sample plots of 154 m² related to the distance (r [m])

linia ciągła – wartości empiryczne, linia przerywana – 95-procentowy przedział ufności dla rozmieszczenia losowego estymowanego na podstawie 1000 symulacji

solid line – empirical values (solid line), dashed lines – 95% simulation envelopes obtained from 1,000 randomisations (dash lines)

[Leibundgut 1993]. W myśl tej koncepcji las ewoluujący bez bezpośredniego wpływu człowieka jest mozaiką względnie homogenicznych płatów drzewostanu wielkości od 0,2 do 2,0 ha [Korpel 1993; Leibundgut 1993], znacznie różniących się od siebie strukturą i zagęszczeniem warstwy drzew. Co więcej, homogeniczność (jednorodność) wewnętrzna poszczególnych płatów jest ściśle powiązana z daleko posuniętą czasową synchronizacją procesów przyrostu, obumierania i odnowienia. Intensywność tych procesów w powiązaniu ze specyficznymi cechami struktury drzewostanu jest podstawą do przypisania poszczególnym płatom konkretnego etapu rozwoju (stadium), dającego się jednoznacznie umiejscowić na tle trajektorii ich cyklicznej dynamiki [Korpel 1993; Leibundgut 1993].

Koncepcja mozaiki płatów reprezentujących różne etapy cyklu rozwojowego zakłada występowanie skupiskowej struktury przestrzennej zagęszczenia i budowy pionowej drzewostanu. W kontekście atrybutów poddanych analizie w niniejszej pracy należałoby oczekiwać dodatniej korelacji przestrzennej pierścicowego pola przekroju drzewostanu i wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości w odległościach odpowiadających wielkości płatów postulowanej przez koncepcję stadiów rozwojowych. Uzyskane wyniki wskazują, że w badanych drzewostanach dominuje jednak losowy wzorec zmienności tych cech, a skupiskowość zaznacza się jedynie w niektórych przypadkach i to w skali przestrzennej odpowiadającej płatom wielkości maksymalnie kilku arów. Podobne wyniki, wskazujące, że przestrzenne zróżnicowanie struktury i zagęszczenia w drzewostanach o charakterze pierwotnym cechuje się wzorcem losowym, uzyskano również w innych lokalizacjach na obszarze Karpat Zachodnich [Szwagrzyk, Czerwczak 1993; von Oheimb i in. 2005; Pałuch 2007; Šebková i in. 2011; Pałuch i in. 2015].

Innym ważnym elementem koncepcji stadiów rozwojowych jest założenie, że czasowa synchronizacja dynamiki drzewostanu w obrębie płatów prowadzi do okresowej akumulacji biomasy drzewostanu, czemu towarzyszy nasilenie oddziaływań konkurencyjnych między drzewami. Skutkiem tego jest wyrównanie wysokości drzewostanu i uproszczenie jego struktury w stadium optymalnym [Korpel 1993]. W myśl cytowanej koncepcji stadium optymalne jest najbardziej długotrwałym etapem cyklu rozwojowego, co powinno przekładać się na duży udział reprezentujących go płatów o prostej strukturze pionowej [Korpel 1993]. Również w tym przypadku prezentowane wyniki pozostają w opozycji w stosunku do przewidywań teorii, gdyż wskazują na

przestrzenną przewagę fragmentów zróżnicowanych. Fragmenty o prostej strukturze odgrywają pewną rolę jedynie w najmniejszej skali przestrzennej. Przy zwiększeniu skali analizy fragmenty tego typu sukcesywnie zanikają. Zbliżone obserwacje poczyniono również w ramach innych badań prowadzonych w górskich lasach pierwotnych budowanych przez gatunki cienizność [Paluch 2007; Król i in. 2010, 2014a, b, 2018; Kołodziej i in. 2015; Paluch i in. 2015; Petritan i in. 2015; Zenner i in. 2015; Parobeková i in. 2018].

Obok strukturalnych podobieństw analizy ujawniły również występowanie różnic między drzewostanami rezerwatu Perućica i wybranych rezerwatów zachodniobeskidzkich o zbliżonym składzie gatunkowym. Najbardziej zasadnicza z nich to ponad dwukrotnie większa zasobność drzewostanu z Gór Dynarskich w porównaniu do obiektów karpaccich. Warto podkreślić, że zasobność na poziomie zbliżonym do Perućicy (prawie 1200 m³/ha z pomiaru na łącznej powierzchni ponad 3,9 ha) w ogóle nie była notowana w lasach naturalnych polskiej części Karpat [Jaworski 1997]. Wydaje się, że różnice te mogą się wiązać przede wszystkim z większą produktywnością siedlisk w Górach Dynarskich. Stwierdzono ponadto, że Perućicę cechuje nieco wyższa frekwencja poletek o silnie zróżnicowanej strukturze wysokości i nieco mniejsza zmienność przestrzenna wskaźnika zróżnicowania struktury wysokości. Niewątpliwie zwraca uwagę fakt, że zjawisko to współwystępuje z wyraźnie większym udziałem jodły w tym obiekcie. Zachodzenie takiej funkcjonalnej relacji wydaje się jednak dyskusyjne. W warunkach naturalnych o strukturze drzewostanów decydują nie tylko wymagania świetlne budujących je gatunków, ale również ich długowieczność i podatność na zaburzenia o określonej specyfice (owady, grzyby, wiatr, śnieg). Klasyczne opracowania [Korpel 1993] wskazują na tendencję do zwiększania udziału płatów o prostszej budowie pionowej wraz ze zwiększaniem się w składzie gatunkowym drzewostanu udziału cieniowyrzemałej jodły. Paluch i in. [2015] nie stwierdzili wyraźnych różnic w zróżnicowaniu struktury mieszanych lasów pierwotnych w polskiej części Karpat w gradience udziału jodły.

Skala stwierdzonych różnic w przestrzennej budowie badanych drzewostanów jest niewielka w stosunku do różnicy w zasobności drzewostanów. Sugeruje to, że nawet w odległych lokalizacjach i przy znaczących różnicach w produktywności siedlisk naturalne lasy budowane przez jodłę, buk i świerk mogą cechować się bardzo zbliżonym wzorcem zmienności struktury i budowy drzewostanów oraz podobnym przestrzenno-czasowym reżimem kształtujących go naturalnych zaburzeń. Wprawdzie nie jest znana długoletnia dynamika badanych drzewostanów, jednak na podstawie uzyskanych wyników można zakładać, że kluczowe elementy strategii życiowej gatunków budujących badane drzewostany znajdują odzwierciedlenie w stosunkowo uniwersalnym wzorcu ich struktury przestrzennej.

Wnioski

- ✦ Badane drzewostany o charakterze pierwotnym z Beskidów Zachodnich cechują się ponad dwukrotnie mniejszą zasobnością w stosunku do drzewostanu w rezerwacie Perućica.
- ✦ Mimo istotnych różnic w zasobności drzewostany cechują się zbliżonym wzorcem przestrzennej zmienności pierścnicowego pola przekroju i budowy pionowej z dominującym udziałem płatów o złożonej budowie oraz dwuramiennym rozkładem pola przekroju drzew żywych na poletkach badawczych.
- ✦ Przestrzenne zróżnicowanie analizowanych charakterystyk struktury i zagęszczenia drzewostanu w żadnym z badanych obiektów nie odbiega zasadniczo od wzorca losowego, co pozostaje w opozycji do rozpowszechnionej w Europie Środkowej koncepcji stadiów rozwojowych lasu pierwotnego.

Literatura

- Bobiec A., van der Burgt H., Meijer K., Zuyderduyn C., Haga J., Vlaanderen B. 2000. Rich deciduous forests in Białowieża a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. *For. Ecol. Manag.* 130: 159-175.
- Cressie N. A. C. 1991. *Statistics for spatial data*. Wiley, New York.
- Czuraj M. 1991. *Tablice miąższości kłód odziomkowych i drzew stojących*. PWRiL, Warszawa.
- Efron B., Tibshirani R. J. 1993. *An introduction to the bootstrap*. Chapman and Hall/CRC, New York.
- Emborg J., Christensen M., Heilmann-Clausen J. 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near natural temperate deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manag.* 126: 173-189.
- Faliński J. B. 1988. Succession, regeneration and fluctuation in the Białowieża Forest (NE Poland). *Vegetatio* 77: 115-128.
- Jaworski A. 1997. Karpackie lasy o charakterze pierwotnym i ich znaczenie w kształtowaniu proekologicznego modelu gospodarki leśnej w górach. *Sylvan* 141 (4): 33-49.
- Kołodziej Z., Paluch J., Bartkiewicz L., Pach M. 2015. Tekstura karpackiego dolnoeregłowego drzewostanu mieszanego o charakterze pierwotnym. *Sylvan* 159 (7): 600-609. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2014135>.
- Korpel Š. 1993. *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.
- Král K., Daněk P., Janík D., Krůček M., Vrška T. 2018. How cyclical and predictable are Central European temperate forest dynamics in terms of development phases? *J. Veg. Sci.* 29: 84-97.
- Král K., Janík D., Vrška T., Adam D., Hort L., Unar P., Šamonil P. 2010. Local variability of stand structural features in beech dominated natural forests of Central Europe: implications for sampling. *For. Ecol. Manag.* 260: 2196-2203.
- Král K., McMahon S. M., Janík D., Adam D., Vrška T. 2014a. Patch mosaic of developmental stages in central European natural forests along vegetation gradient. *For. Ecol. Manag.* 330: 17-28.
- Král K., Valtera M., Janík D., Šamonil P., Vrška T. 2014b. Spatial variability of general stand characteristics in central European beech-dominated natural stands – effects of scale. *For. Ecol. Manag.* 328: 353-364.
- Leibundgut H. 1979. Über die Dynamik europäischer Urwälder. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 130 (9/10): 906-916.
- Leibundgut H. 1993. *Europäische Urwälder*. Paul Haupt, Bern.
- Oheimb von G., Westphal Ch., Tempel H., Härdtle W. 2005. Structural pattern of a near natural beech forest (*Fagus sylvatica*) (Serrahn, north-east Germany). *For. Ecol. Manag.* 212: 253-263.
- Paluch G. J., Kołodziej Z., Pach M., Jastrzębski R. 2015. Spatial variability of close-to primeval *Fagus-Abies-Picea* forests in the Western Carpathians (Central Europe): a step towards a generalised pattern. *Eur. J. For. Res.* 134: 235-246.
- Paluch J. 2007. The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: a patch-mosaic perspective. *For. Ecol. Manag.* 253: 161-170.
- Parobeková Z., Pittner J., Kuebel S., Saniga M., Filípek M., Sedmáková D., Vencurik J., Jaloviar P. 2018. Structural diversity in a mixed spruce-fir-beech old-growth forest remnant of the Western Carpathians. *Forests* 9: 379.
- Parviainen J. 2005. Virgin and natural forests in the temperate zone of Europe. *For. Snow Landsc. Res.* 79: 9-18.
- Paszyński J., Niedzwiedz T. 1999. *Klimat*. W: Starkel L. [red.]. *Geografia Polski. Środowisko przyrodnicze*. PWN, Warszawa. 288-343.
- Petritan I. C., Commarmot B., Hobi, M. L., Petritan A. M., Bigler C. H., 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. *For. Ecol. Manag.* 356: 184-195.
- Pintarić K. 1999. *Forestry and forest reserves in Bosnia and Herzegovina*. Biotechnical Faculty, Ljubljana.
- Podlaski R. 2008. Dynamics in Central European near-natural *Abies-Fagus* forests: does the mosaic-cycle approach provide an appropriate model? *J. Veg. Sci.* 19: 173-182.
- Podlaski R. 2010. Diversity of patch structure in Central European forests: are tree diameter distributions in near-natural multilayered *Abies-Fagus* stands heterogeneous? *Ecol. Res.* 25 (3): 599-608.
- Prodan M. 1951. *Messung der Waldbestände*. J.D. Sauerländer's, Frankfurt.
- Šebková B., Šamonil P., Janík D., Adam D., Král K., Vrška T., Hort L., Unar P. 2011. Spatial and volume patterns of an unmanaged submontane mixed forest in Central Europe: 160 years of spontaneous dynamics. *For. Ecol. Manag.* 262: 873-885.
- Staudhammer Ch. L., LeMay V. M. 2001. Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Can. J. For. Res.* 31: 1105-1115.
- Szwagrzyk J., Czerwczak M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *J. Veg. Sci.* 4: 469-476.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35: 1-22.
- White P. S. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-99.
- Zenner E. K., Sagheb-Taleb K., Akhavan R., Peck J. E. 2015. Integration of small-scale canopy dynamics smoothes live-tree structural complexity across development stages in old-growth Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) forests at the multi-gap scale. *For. Ecol. Manag.* 335: 26-36.