

LESZEK BUJOCZEK

Dekompozycja obumarłych drzew w ekosystemach leśnych ze szczególnym uwzględnieniem świerka, buka i jodły*

Decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems with particular reference to spruce, beech and fir

ABSTRACT

Bujoczek L. 2012. Dekompozycja obumarłych drzew w ekosystemach leśnych ze szczególnym uwzględnieniem świerka, buka i jodły. Sylwan 156 (3): 208-217.

Dead trees are an important component of forest ecosystems, being a major reservoir of organic carbon, as well as a habitat for many species belonging to different systematic groups. The paper presents a review of the literature on wood decomposition and the factors that play an important role in this process, including its biological and physicochemical aspects. It provides recent knowledge on the rate of decomposition for the main forest tree species of Carpathian Mountains such as Norway spruce, European beech and European silver fir.

KEY WORDS

decomposition, fragmentation, decay, coarse woody debris, fir, spruce, beech

ADDRESSES

Leszek Bujoczek – e-mail: lbujoczek@gmail.com

Katedra Urządzania Lasu; Uniwersytet Rolniczy; Al. 29 Listopada 46; 31-425 Kraków

Wstęp

Obumarłe drzewa w postaci posuszu, złomów czy zróżnicowanych form leżaniny jako stały składnik ekosystemów leśnych, stanowią w ostatnich latach coraz częstszy przedmiot inwentaryzacji i oceny. Poszerza się więc wiedza zarówno na temat miąższości, jak i struktury nekromasy drzewnej zalegającej w lasach. Coraz więcej wiadomo o zależnościach istniejących między mikrosiedliskami, jakie powstają z udziałem tego substratu a różnymi grupami systematycznymi. Zjawiska fizyczne i chemiczne, jakie zachodzą w takim drewnie wraz z upływającym czasem, zmieniają warunki bytowania organizmów. Ulega zmianie także miąższość obecna w lesie, gdyż wciąż pojawiają się nowe fragmenty drewna, a jednocześnie zachodzi proces dekompozycji.

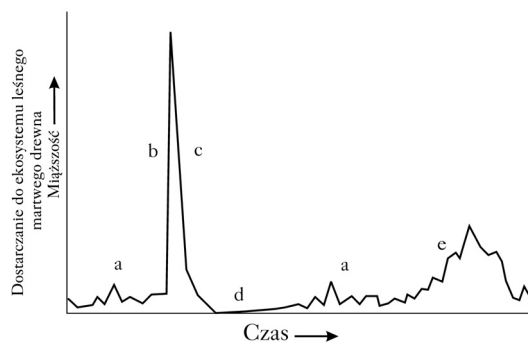
W niniejszym opracowaniu zebrano aktualną wiedzę na temat dekompozycji obumarłych drzew, zwracając szczególnie uwagę na gatunki lasotwórcze Karpat. Celem pracy jest przedstawienie w syntetyczny sposób procesu dekompozycji, ukazując jego złożoność i czynniki wpływające na zróżnicowanie tempa omawianego zjawiska, oraz zwrócenie uwagi na czas, który musi upłynąć do osiągnięcia poszczególnych stadiów dekompozycji lub całkowitego zatarcia śladów po obumarłym drzewie na dnie lasu, co przy znajomości wymagań ekologicznych gatunków związanych z takimi mikrosiedliskami pozwoli lepiej planować zabiegi ochronne i hodowlane.

*Praca naukowa współfinansowana ze środków na naukę w latach 2009-2010 jako projekt badawczy nr N N309 192837. Serdecznie dziękuję Pani prof. Krystynie Przybylskiej oraz recenzentowi za cenne uwagi do niniejszej pracy.

Dostarczanie obumarłych drzew do ekosystemu leśnego

Trwające nieprzerwanie procesy lasotwórcze powodują ciągłe zmiany w drzewostanach. Pojawiają się jedne pokolenia drzew, podczas gdy inne wydzielają się. W lasach naturalnych lub wyłączonych z gospodarowania oznacza to dostarczenie do ekosystemu drewna (nekromasy). Zakres tego zjawiska może być różny – od zamierania pojedynczych osobników, przez grupy drzew, do różnego rodzaju wielkopowierzchniowych zaburzeń, powodowanych przez czynniki biotyczne lub abiotyczne [Harmon i in. 1986; Schelhaas i in. 2002; Seidl i in. 2011]. Charakter i czas obumierania drzew jest trudny do przewidzenia (choroby, gradacje owadów, wichury, pożary). Ukształtowanie terenu, struktura, skład gatunkowy itp. mogą sprzyjać tym zjawiskom. Efektem jest często miejscowe, duże nagromadzenie nekromasy drzewnej. Obumarłe drzewa zasilają ekosystem również w sposób ciągły, co związane jest z konkurencją, szczególnie w młodszych fazach rozwojowych, obumieraniem starszych osobników ze względu na wiek lub choroby. Oczyszczanie się drzew w pewnym okresie rozwoju lasu stanowi znaczne źródło nekromasy, głównie o niewielkich średnicach. Okres trwania poszczególnych zjawisk jest zróżnicowany (ryc.).

Do opisu stopnia rozłożenia drewna często wykorzystywana jest pięciostopniowa klasyfikacja proponowana przez Mäsera i in. [1988]. Nie jest to jednak reguła, gdyż spotyka się mniej [von Oheimb i in. 2007] lub bardziej (jak np. ośmiostopniowa w badaniach świerczyn górnośląskich Babięj Góry [Holeksa i in. 2008]) szczegółowe klasyfikacje. Obecność leżaniny we wszystkich stadiach rozkładu wskazuje na trwające ciągłe zasilanie ekosystemu obumarłym próchniejącym drewnem [Kuuluvainen i in. 2001], co szczególnie ważne jest dla organizmów bardziej wyspecjalizowanych i związanych z określonym stadium dekompozycji [Kuś, Kuś 2004; Gutowski 2006]. Jednocześnie proporcje między ilością nekromasy w różnych stopniach rozkładu, jak i jej przestrzenne rozmieszczenie stanowią informacje na temat przeszłych zaburzeń naturalnych lub działalności człowieka. Dynamika ubywania (wydzielania się drzew) może silnie modyfikować miąższość nekromasy drzewnej obecnej w ekosystemie. Proces wydzielania się drzew jest bardzo zróżnicowany pod względem intensywności. Najczęściej podawane wielkości z drzewostanów objętych ochroną ścisłą wynoszą od kilku do kilkunastu $m^3/ha/rok$ w zależności od obiektu



Ryc.

Hipotetyczne przyczyny zmienności dostarczania (wkładu) do ekosystemu nekromasy drzewnej w czasie [Harmon i in. 1986; zmienne]

Hypothetical causes of the variability in the supply (input) of coarse woody debris to an ecosystem over the time [Harmon et al. 1986; modified]

a – trwające dłuższy czas niewielkie roczne wahania związane z konkurencją, wiekiem, oczyszczeniem się drzew itp.; b – nagłe, gwałtowne, zazwyczaj o krótkim działaniu zaburzenie związane najczęściej z wicherami; c – zamieranie drzew uszkodzonych wskutek wystąpienia zaburzenia; d – okres sukcesji, brak martwego drewna lub jego niewielka ilość związana z wylesieniem terenu; e – stopniowy wzrost wkładu martwego drewna związany z postępującym zaburzeniem powodowanym np. przez patogeny

a – slight, short-term annual fluctuations related to the competition, age, natural thinning of trees, etc.; b – sudden, violent, usually short-acting disturbances frequently associated with winds; c – dieback of trees damaged as a result of a disturbance; d – period of succession, the absence or small quantities of deadwood associated with land deforestation; e – gradual increase in the supply of deadwood associated with the progressive disturbance caused, e.g. by pathogens

[Jaworski, Karczmariski 1995; Holeksa 1998; Jaworski, Podlaski 2006; Jaworski i in. 2007; Sugiero 2008; Bujoczek 2010]. O wiele większych wartości można oczekiwać np. w drzewostanach objętych wiatrowałami [Zielonka i in. 2010]

Dekompozycja (rozkład) obumarłych drzew

Dekompozycja w ogólnym rozumieniu jest postrzegana jako przejaw procesu oddychania pojedynczych organizmów. Polega na przetwarzaniu wielkocząsteczkowych związków organicznych na proste związki nieorganiczne. Materię organiczną rozkładają wszystkie organizmy żywe: bakterie, grzyby, rośliny i zwierzęta. Proces ten przebiega powoli i ma wiele stadiów pośrednich [Swift 1977; Weiner 1999]. W ekosystemach lądowych wśród reducentów główną rolę odgrywają grzyby, szczególnie podstawczaki. Grzyby saprotroficzne wytwarzają ektoenzymy rozkładające celulozę i ligninę (biała zgnilizna drewna) lub tylko celulozę (brunatna zgnilizna drewna). W sprzyjających warunkach celuloza rozkładana jest najpierw do cukrów prostych, a na koniec do dwutlenku węgla i wody. Lignina natomiast rozkładana jest do prostych związków aromatycznych [Bartnik 2007]. Poza aspektem biochemicznym w badaniach nad tempem rozkładu materii drzewnej termin dekompozycja często używany jest szerzej, i związany jest również z fizyczno-chemicznym rozkładem materii organicznej na skutek fragmentacji, działania tlenu atmosferycznego, promieniowania słonecznego i wody [Zhou i in. 2007]. Szybko i wydajnie dekompozycja może zachodzić na skutek pożarów lasów [Weiner 1999].

Obumarłe drzewa są w wielu lasach poważnym rezerwuarem węgla organicznego [Brown 2002; Yatskov i in. 2003; Bütler i in. 2007]. Biologiczna dekompozycja jest wynikiem działania szerokiej gamy organizmów i powoduje znaczny ubytek masy, prowadząc do uwolnienia węgla w postaci CO₂. Efektem rozkładu jest stopniowa utrata integralnej struktury drewna, prowadząca do zmiany kształtu z okrągłego na owalny. Okres ten może trwać do kilkudziesięciu lat. Naeset [1999] stwierdził, że dla leżących kłód świerkowych stosunek wymiaru pionowego do poziomego na przekroju poprzecznym po 20-32 latach wyniósł jedynie 0,96. W kolejnych etapach drewno załamuje się i osiada na glebie, zwiększając kontakt z podłożem i umożliwiając penetrację organizmom glebowym.

Drewno strukturalnie i chemicznie jest kompozytem niejednorodnym i zagadnienie dekompozycji opisywać można osobno, wyróżniając m.in.: korę, łyko, kambium, biel czy twarde [Kokociński 2005]. Każdy komponent może być także rozważany pod względem chemicznym i anatomicznym. Różnice, jakie istnieją pomiędzy drewnem wczesnym i późnym, oraz różnice w budowie naczyń i cewek wpływające na ich średnice oddziałują na możliwości zasiedlenia przez organizmy biorące udział w rozkładzie drewna. Na rozkład wpływają także proporcje między zawartością celulozy, hemicelulozy i ligniny, czyli głównymi budulcami ścian komórek drewna. Hemicelulozy są bardziej złożone strukturalnie i chemicznie od celulozy, przez co organizmy potrzebują szerszej gamy enzymów do ich rozkładu [Harmon i in. 1986]. Jeszcze trudniejsza w degradacji jest dla organizmów lignina, która dodatkowo okrywając łańcuchy celulozy i utrudniając dostęp strzępkom, może działać hamująco na rozwój wielu gatunków grzybów [Krajewski, Witomski 2005]. Generalnie wolniejszy rozkład nagonasiennych w porównaniu do okrytonasiennymi można częściowo tłumaczyć większą zawartością ligniny, odpowiednio średnio 30% i 24% [Harmon i in. 1986]. Drewno roślin nagonasiennych jest również mniej złożone i zawiera mniej tkanek żywych (5-10% miąższości bielu) niż u okrytonasiennych (11-48%). Wyższa ilość żywych komórek, w których występuje koncentracja łatwo rozkładających się składników jak cukry, skrobie czy białka, prawdopodobnie zwiększa tempo dekompozycji. Także większa zawartość substancji mineralnych, głównie azotu, uważana jest za czynnik stymulujący

tempo rozkładu drewna. Poszczególne komponenty drewna są zróżnicowane pod względem jego zasobności. Największą koncentrację azotu stwierdza się w kambium, a najniższą – w twardzieli. W obrębie bielu ilość azotu zmniejsza się od najmłodszych słoj w kierunku strefy styku z twardzielą. Zawartość azotu jest jednak w drewnie niska, co pośrednio ma wpływ na rozkład ligniny [Harmon i in. 1986]. Grzyby odpowiedzialne za biały rozkład w drewnie natrafiają na niskie (około 350-500:1) stężenie C:N. Gdy łatwo dostępne źródła azotu ulegają wyczerpaniu, przy obecności małej ilości azotu lub jego braku, dochodzi do metabolizmu wtórnego połączonego z rozkładem ligniny [Krajewski, Witomski 2005].

Wraz z rozkładem zmieniają się właściwości fizyczne i chemiczne drewna, co przekształca również warunki egzystencji organizmów z nim związanych. Gęstość drewna świerka maleje według różnych autorów z 434 do 308 kg/m³ [Bütler i in. 2007], z 350 do 110 kg/m³ [Harmon i in. 2000] lub z 410 do 140 kg/m³ [Naesset 1999]. Wilgotność wzrasta z 52% suchej masy w drugiej klasie rozkładu do 258% w drewnie w końcowym stadium dekompozycji. Zmiany te zachodzą głównie w twardzieli. Poziom wilgotności modyfikuje także roślinność porastająca kłody. Duże znaczenie mają mszaki, które przy znacznym pokryciu powierzchni pni wpływają na wysoką wilgotność rozkładającego się substratu [Gutowski i in. 2004; Szukalska 2007]. Wraz z rozkładem spada stężenie celulozy, a wzrasta ligniny i azotu. Stężenie fosforu obniża się w początkowych stadiach dekompozycji, po czym dynamicznie wzrasta w substracie silnie rozłożonym. Stężenie węgla organicznego utrzymuje się na stałym poziomie [Bütler i in. 2007].

U buka w początkowych stadiach rozkładu Müller-Using i Bartsch [2009] wykazali szybki spadek gęstości przy powolnych zmianach jego miąższości. Wydłużał się czas pozostawiania substratu w każdym z kolejnych czterech wyszczególnionych stopni rozkładu. Najdłużej fragmenty drewna pozostawały w ostatnim stopniu, bo blisko połowę czasu potrzebnego na całkowitą dekompozycję. Badania rozkładającego się drewna bukowego na Słowacji [Kraigher i in. 2002] dały wyniki zbliżone do przedstawianych dla świerka. Zanotowano jednak większą wilgotność (449%) w końcowych stadiach rozkładu, stały wzrost stężenia azotu, fosforu i siarki wraz z postępującą dekompozycją oraz w końcowych stadiach rozkładu niskie stężenie potasu. Stwierdzono także stały spadek pH z początkowego 5,4 do 4,6 w końcowej fazie dekompozycji. Procesy te mogą być modyfikowane przez obecność kory, której czas pozostawiania po śmierci drzewa jest zmienny w zależności od gatunku. Dłuższe utrzymywanie się kory na obumarłym drzewie wpływa dodatnio na zawartość pierwiastków w rozkładającym się drewnie [Krankina i in. 1999].

Proporcje pomiędzy ilością kory, bielu czy twardzieli zmieniają się wraz z gatunkami i rozmiarami drzewa. Udział twardzieli, która uważana jest za komponent najbardziej odporny na rozkład, zwykle wzrasta wraz z wymiarami drzewa. Dlatego należy spodziewać się wolniejszego rozkładu grubszych kłód. Także proporcje pomiędzy komponentami zmieniają się w poszczególnych częściach tej samej strzały [Harmon i in. 1986]. Na trwałość twardzieli wpływa także jej dojrzałość, zależna od wieku drzewa [Krajewski, Witomski 2005]. Jednym z głównych źródeł oporu twardzieli na rozkład są składniki ekstrakcyjne w niej zawarte [Harmon i in. 1986]. Obecność żywic, gum i garbników może hamować dostęp lub rozwój czynników niszczących drewno, działając toksycznie na bakterie, grzyby i owady. Gумы i żywice stanowią również mechaniczną zaporę utrudniającą dostęp organizmom do atrakcyjnych dla nich części anatomicznych i chemicznych składników drewna [Krajewski, Witomski 2005]. Obok twardzieli z reguły najwolniej rozkłada się kora, różniąc się od drewna nie tylko budową anatomiczną, lecz także składem chemicznym. Zawiera mniej celulozy niż drewno, natomiast więcej ligniny i substancji ekstrakcyjnych [Surmiński 2006]. Z kolei szybkiej dekompozycji ulegają bogate w łatwiej dostępne substancje odżywcze kambium i floem [Zhou i in. 2007].

Oprócz wielu zależności bezpośrednio związanych z komponentami drewna, na tempo jego rozkładu wpływa szereg czynników takich jak: klimat (średnia roczna temperatura i opady), wyniesienie nad poziom morza, nachylenie terenu, ekspozycja, mikrorzeźba, rodzaj powierzchni (lita skała, odkryta lub silnie porośnięta roślinnością gleba itd.), żyzność (dostępność składników odżywczych) i wilgotność siedliska, zwarcie, zagęszczenie i wysokość drzewostanu, pozycja drzewa (stojące, leżące), powierzchnia kontaktu z podłożem, szybkie opadnięcie kory i wyschnięcie odkrytego drewna, infekcje grzybowe przed obumarciem drzewa, przyczyna śmierci (pożar, wiatr, choroba, owady, konkurencja, wiek) oraz występowanie organizmów biorących udział w procesie kolonizacji i dekompozycji w danym środowisku [Naeset 1999; Zhou i in. 2007; Rock i in. 2008].

Poza biochemicznymi aspektami dekompozycji omawianymi powyżej, procesy, w wyniku których dochodzi do rozkładu obumarłych drzew w warunkach leśnych, można podzielić na kilka, często synergicznie oddziałujących zjawisk [Harmon i in. 1986]. Redukcja biomasy może odbywać się między innymi poprzez wymywanie oraz transport składników odżywczych i substancji rozpuszczalnych z drewna do gleby na skutek przepływu wody oraz pod wpływem temperatury i grawitacji. W początkowym stadium rozkładu drewna, ze względu na niewielką ilość substancji rozpuszczalnych oraz niski stosunek powierzchni do objętości fragmentów, zjawisko to odgrywa marginalną rolę. W późniejszych etapach jego znaczenie wzrasta [Harmon i in. 1986].

Innym ważnym w warunkach leśnych procesem jest fragmentacja. Fizyczna fragmentacja przy upadku drzewa może być jednym z pierwszych etapów udostępniających drewno organizmom biorącym udział w procesie dekompozycji. W zależności od gatunku upadek drzewa wiąże się z większym lub mniejszym podziałem, głównie jego korony, na części. W przypadku świerka i jodły rozczłonkowanie jest często niewielkie, w przeciwieństwie do buka. Również upadek kolejnych drzew na już leżące powoduje u tych drugich podział na mniejsze fragmenty. Do fizycznej fragmentacji zalicza się również procesy zamarzania i rozmarzania, które poprzez zjawiska zwiększania i kurczenia się objętości prowadzą do powstania pęknięć, szczelin i rozłupywania. Rolę w rozdrabnianiu fragmentów drewna odgrywają także zjawiska atmosferyczne, takie jak deszcz, śnieg czy wiatr. Przyspieszoną fragmentację mechaniczną możemy obserwować w przypadku substratu o zaawansowanym stopniu dekompozycji, któremu brak już integralnej struktury drewna. Przykładowo, w strumieniach notowane jest tylko drewno w początkowych stopniach rozkładu, gdyż rozłożony substrat jest odrywany i transportowany przez przepływającą wodę [Harmon i in. 1986]. Biologiczną przyczyną przyspieszenia fragmentacji są głównie organizmy bytujące lub żerujące wewnątrz obumarłej tkanki drzewnej, jak na przykład bezkręgowce. Drewno rozdrabniają też gniazdujące i poszukujące pokarmu ptaki, ssaki oraz systemy korzeniowe roślin porastających leżaninę [Piotrowski, Wołk 1975]. Porowata struktura umożliwia zatrzymanie się zarodnikom wątrobowców, mchów, paproci i nasion roślin kwiatowych. Ich działalność wpływa na osłabienie struktury drewna i kory [Harmon i in. 1986]. W mechanicznym rozdrabnianiu i rozkładzie drewna szczególną rolę spełniają owady saproksyliczne, które przenosząc grzyby, znacznie przyspieszają proces dekompozycji [Jankowiak 2004]. Z kolei wytwarzane przez porosty kwasy mogą działać dwukierunkowo, hamując rozwój grzybów lub przyspieszając rozkład drewna [Gutowski i in. 2004].

Tempo dekompozycji drewna jodły, buka i świerka

Najczęściej stosowany w literaturze sposób opisu dekompozycji wykorzystuje model wykładniczy [Olson 1963; Harmon i in. 1986]:

$$X = X_0 e^{-kt}$$

gdzie:

X – ilość pozostałego materiału,

X_0 – ilość początkowa,

k – stała tempa dekompozycji,

t – czas.

Na tej postawie, znając stałą dekompozycji k , można obliczyć czas potrzebny do rozkładu określonej ilości materiału. Dla 50 lub 95% wynosić będzie on odpowiednio:

$$t_{0,50} = \frac{0,693}{k} \quad \text{i} \quad t_{0,95} = \frac{3}{k}$$

Najwięcej obecnie wiadomo na temat tempa dekompozycji drewna świerka. W północno-zachodniej Rosji współczynnik k dla tego gatunku wynosił 0,034 [Krankina, Harmon 1995]. Niemal taką samą wartość dla grubizny otrzymano w południowo-wschodniej Norwegii [Naeset 1999]. Oznacza to, że czas dekompozycji zamarłych świerków w tamtejszych warunkach wynosi około 90 lat. Jednocześnie zwrócono uwagę, że średnica drewna, powierzchnia kontaktu z podłożem, wilgotność gleby oraz wystawa miały istotny wpływ na tempo dekompozycji, co w skrajnych warunkach może silnie modyfikować zakres współczynnika k od 0,0488 do 0,0165. W warunkach regla górnego Tatr i Babiej Góry średni minimalny czas rozkładu określono na 70-80 lat [Zielonka 2006a]. W innych badaniach, również prowadzonych w Tatrach, czas osiągnięcia najwyższego stopnia rozkładu wynosił minimum 60 lat [Zielonka, Niklasson 2001]. Na Babiej Górze określono możliwość zalegania szczątków świerków na około 160 lat od śmierci [Holeksa 1998]. Z kolei najwyższe zagęszczenia odnowień w tych obiektach notowano na drzewach zamarłych 30-60 lat wcześniej, co odpowiadało drewnu o IV-VII stopniu dekompozycji [Zielonka 2006b]. Średni czas zalegania obumarłych świerków podawany dla Babiej Góry zależał od średnicy kawałka drewna i wynosił 71 lat dla kłód o średnicy poniżej 23 cm, 90 lat dla kłód o średnicy 23-35 cm i 113 lat dla średnicy powyżej 35 cm [Holeksa i in. 2008]. Według danych zebranych z całego świata, średnie wartości współczynnika k dla różnych rejonów wahają się w przedziale 0,004-0,071 [Rock i in. 2008]. Niejasne są jednak czynniki wpływające na takie wyniki, gdyż analiza warunków klimatycznych nie zawsze była zgodna z przewidywaniami co do stałej tempa rozkładu. Zagadnienie to wymaga więc dalszych badań. Współczynnik ten może być również zaniżany na skutek przyjętej metodyki. W takich przypadkach uwzględnia on głównie ubytek masy wskutek biologicznego oddychania i wypłukiwania składników i nie jest powiększony o trwającą równocześnie w warunkach leśnych fragmentację. Może ona być odpowiedzialna w kilkudziesięciu procentach za ubytek masy substratu [Harmon i in. 1986; Harmon, Hua 1991].

Wyniki dotyczące drewna bukowego wskazują na znacznie szybszą dekompozycję niż w przypadku świerka. Na pogórz w środkowych Niemczech tempo dekompozycji drewna bukowego o średnicy powyżej 10 cm określono na 35 lat ($k=0,089$). O kilka lat szybciej ulegała rozkładowi kora badanych fragmentów ($k=0,109$). Czas rozkładu fragmentów drewna o wymiarach 1-10 cm był krótszy o połowę (18 lat), a ich kory o około 8 lat. Drobne gałązki o średnicy poniżej 1 cm zanikały po około 4 latach [Müller-Using, Bartsch 2009]. Wyniki uzyskane na podstawie stworzonego modelu z lasów dolnoregłowych Słowenii wskazywały, że okres całkowitej dekompozycji wynosi około 50 lat [Kraigher i in. 2002]. Znacznie dłuższy czas rozkładu odnotowano dla pniaków bukowych w centralnych Apeninach. Stosując 5-stopniową klasyfikację rozkładu stwierdzono, że pniaki osiągają III stopień rozkładu średnio po około 40 latach [Lombardi i in. 2008]. Zakres średnich wartości współczynnika k na podstawie różnych badań z zasięgu buka wynosi 0,0189-0,178 [Rock i in. 2008].

Niewiele badań dotyczyło natomiast jodły. Lombardi i in. [2008] podaje, że w Apeninach pniaki jodłowe osiągały III stopień dekompozycji po 32 latach. Z danych uzyskanych w Gorcach wynika jednak, że czas rozkładu jodły może być zbliżony do uzyskiwanego przez świerka. Z badań nad wymienionymi gatunkami wynika, że w warunkach regla dolnego Beskidów Zachodnich po 25-35 latach od śmierci drzew całkowicie zanika kilkadziesiąt procent całych buków, natomiast tylko pojedyncze egzemplarze jodły i świerka [Bujoczek 2010].

Podane powyżej okresy należy rozumieć jako średni czas dekompozycji, gdyż zróżnicowanie w obrębie poszczególnych gatunków jest bardzo duże, co wskazuje na to, że dekompozycja drewna poszczególnych gatunków nie zależy tylko od czasu oraz warunków klimatycznych [Zielonka 2006b]. W Apeninach niektóre pniaki bukowe osiągały III stopień dekompozycji (skala 5-stopniowa) już po 8 latach od śmierci drzewa, a II – po 6 latach. Odnajdywano również pniaki drzew zamarłych 25 lat wcześniej, a będące dopiero w początkowym stadium dekompozycji. Podobnie było z drewnem jodłowym, III stopień dekompozycji wykazywały pniaki 15-letnie, drugi – 4-letnie, a niektóre 26-letnie jeszcze I [Lombardi i in. 2008]. Duże zróżnicowanie wykazały też badania jedlino-buczyn w Karpatach Zachodnich. Niektóre zamarłe drzewa, stojące w 1972 roku, po 34 latach były uznawane za całkowicie rozłożone, podczas gdy inne wykazywały dopiero początkowy stopień dekompozycji [Šamonil i in. 2009]. Również w reglu górnym Tatr i Babiej Góry poszczególne świerki wymagały zróżnicowanego czasu, aby osiągnąć ten sam stopień rozkładu [Zielonka 2006a]. Stosując 8-stopniową skalę, stwierdzono I stopień rozkładu u egzemplarzy martwych od 1 do 35 lat, III – u drzew o okresie od śmierci w zakresie 8-74 lat, a VII – po 44-72 latach. Średni czas osiągnięcia I, III i VII stopnia dekompozycji określono na 13, 28 i 60 lat. Duże zróżnicowanie wieku kłód w kolejnych stadiach rozkładu autor wiąże głównie z różną długością okresu przebywania drewna w postaci stojącej po śmierci, w której dekompozycja jest znacznie spowolniona. Z kolei wykroty czy wierzchołki złomów rozpoczynają dekompozycję bez tego „opóźnienia”. Również duże głazy, o ile znajdują się na danym terenie, mogą wpływać na ograniczenie kontaktu z glebą i także pośrednio spowalniać tempo rozkładu [Zielonka 2006a]. W formie stojącej drewno może trwać nawet kilkadziesiąt lat. Na powierzchniach Doliny Łopusznej (Gorce) notowane były świerki, które jako martwe stoją od co najmniej 25 lat, a ich rozkład można oszacować na II stopień. Konsekwencją upadku jest wcześniejszy kontakt z podłożem oraz rozdrobnienie mechaniczne, co stymuluje rozkład tkanki drzewnej. Zapewne, oprócz składu chemicznego drewna i niewytwarzania twardzieli, jest to jeden z powodów szybszej dekompozycji buka. Dodatkowo rozłożystość korony wpływa na większy stopień fragmentacji. Kłody gatunków iglastych często po upadku opierają się na gałęziach, które z kolejnymi latami są stopniowo redukowane. Z tego też względu uzyskują kontakt z podłożem znacznie później [Bujoczek 2010].

Podsumowanie

Wśród głównych gatunków karpaccich lasów najczęściej badań prowadzono na temat świerka. Szczególnie dobrze opisano obszary regla górnego, gdzie rozkład przebiega wolniej niż w niższej położonych strefach, a nekromasa stanowi ważny substrat dla młodego pokolenia i spełnia istotną rolę w regeneracji fitocenozy. Czas potrzebny do całkowitej dekompozycji to od około siedemdziesięciu do ponad stu lat. Dane na temat buka pochodzą głównie spoza Karpat. Rozkład drewna tego gatunku jest kilkukrotnie szybszy niż świerka. Prowadzone w Gorcach badania również dały podobne rezultaty. Najmniej kompletne są wiadomości na temat jodły. Dotychczasowe badania wskazują, że czas rozkładu całych drzew tego gatunku bardziej zbliżony do wyników uzyskiwanych dla świerka, na co wpływ może mieć oprócz budowy chemicznej

i anatomicznej podobny pokrój i czas przebywania w formach stojących po zamarcu drzewa. Z kolei dane z Apeninów ukazują tempo rozkładu pniaków zbliżone do bukowych. Gatunek ten wymaga więc dalszych analiz.

Badania ukazują złożoność procesu dekompozycji. Poszczególne wydzielające się z drzewa tego samego gatunku mogą znacznie odbiegać od podanych wyników, wpływając na wydłużenie lub skrócenie podanego okresu. Dopiero uzyskanie danych z większej liczby drzew pozwala na podanie średniego tempa rozkładu i daje zbliżony obraz tego zagadnienia w warunkach ekosystemów leśnych.

Literatura

- Bartnik C. 2007. Saprotrofy – rola w ekosystemie leśnym oraz możliwość ich wykorzystania w gospodarce leśnej. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo Leśnej* 16 (2/3): 530-540.
- Brown S. 2002. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environ. Pollut.* 116 (3): 363-372.
- Bujoczek L. 2010. Wielkość, struktura i stopień rozkładu martwego drewna na tle zmian zasobów leśnych w rezerwach Turbacz i Dolina Łopusznej. Praca doktorska. Katedra Urządzania Lasu, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie.
- Bütler R., Patty L., Le Bayon R. C., Guenat C., Schlaepfer R. 2007. Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe. *Forest Ecol. Manag.* 242 (2-3): 791-799.
- Gutowski J. M. 2006. Saproksyliczne chrząszcze. *Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych* 55: 53-73.
- Gutowski J. M., Bobiec A., Pawlaczek P., Zub K. 2004. Drugie życie drzewa. WWF Polska.
- 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., Cummins J. R., Cummins K. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15: 133-302.
- Harmon M. E., Hua C. 1991. Coarse woody debris dynamics in two old-growth ecosystems. *Biomed. Sci.* 41 (9): 604-610.
- Harmon M. E., Krankina O. N., Sexton J. 2000. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Can. J. Forest Res.* 30: 76-84.
- Holeksa J. 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie świerka a struktura i dynamika karpackiego boru górnoreglowego. *Monographiae Botanicae* 82.
- Holeksa J., Zielonka T., Żywiec M. 2008. Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Can. J. For. Res.* 38: 415-428.
- Jankowiak R. 2004. Interakcje między owadami kambiofagicznymi, grzybami i rośliną. *Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych* 53 (1): 39-50.
- Jaworski A., Karczmarzski J. 1995. Budowa, struktura, dynamika i możliwości produkcyjne górnoreglowych borów świerkowych w Babiogórskim Parku Narodowym. *Acta Agr. Silv., ser. Silv.* 33: 75-113.
- Jaworski A., Kołodziej Z., Łapka M. 2007. Mortality, recruitment, and increment of trees in the *Fagus-Abies-Picea* stands of a primeval character in the lower mountain zone. *Dendrobiology* 57: 15-26.
- Jaworski A., Podlaski R. 2007. Structure and dynamics of selected stands of primeval character in the Pieniny National Park. *Dendrobiology* 58: 25-42.
- Kokociński W. 2005. Anatomia drewna. Prodrak. Poznań.
- Kraigher H., Jure D., Kalan P., Kutnar L., Levanič T., Rupel M., Smolej I. 2002. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia. *Zb Gozd Lesar* 69: 91-134.
- Krajewski A., Witomski P. 2005. Ochrona drewna – surowca i materiału. SGGW, Warszawa.
- Krankina O. N., Harmon M. E. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian Boreal forests. *Water, Air and Soil Pollut.* 82: 227-238.
- Krankina O. N., Harmon M. E., Griazkin A. V. 1999. Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level. *Can. J. Forest Res.* 29 (1): 20-32.
- Kuś J., Kuś D. 2004. Entomofauna rozkładającego się drewna świerka, buka i brzozy na terenie Karkonoskiego Parku Narodowego. *Opera Corcontica* 41: 269-280.
- Kuuluvainen T., Syrjänen K., Kalliola R. 2001. Logs in a pristine *Picea abies* forest: occurrence, decay stage distribution and spatial pattern. *Ecol. Bull.* 49: 105-113.
- Lombardi F., Cherubini P., Lasserre B., Tognetti R., Marchetti M. 2008. Tree rings used to assess time since death of deadwood of different decay classes in beech and silver fir forests in the central Apennines (Molise, Italy). *Can. J. Forest Res.* 38: 821-833.
- Maser C., Tarrant R. F., Trappe J. M., Franklin J. F. 1988. From the forest to the sea: A story of fallen trees. General Technical Report PNW-GTR-229, USDA Forest Service, Portland.
- Müller-Using S., Bartsch N. 2009. Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech [*Fagus sylvatica* L.] forest in Central Germany. *Eur. J. Forest Res.* 128: 287-296.

- Naesset E. 1999. Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Can. J. Forest Res.* 29 (3): 372-381.
- von Oheimb G., Westphal C., Hårdt W. 2007. Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest [*Fagus sylvatica*]. *Eur. J. Forest Res.* 126: 359-370.
- Olson J. S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Piotrowski W., Wołk K. 1975. O biocenotycznej roli martwych drzew w ekosystemach leśnych. *Sylvan* 119 (8): 31-35.
- Rock J., Badeck F. W., Harmon M. E. 2008. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *Eur. J. Forest Res.* 127: 301-313.
- Schelhaas M. J., Nabuurs G. J., Sonntag M., Pussinen A. 2002. Adding natural disturbances to a large-scale forest scenario model and a case study for Switzerland. *Forest Ecol. Manag.* 167: 13-26.
- Seidl R., Fernandes P. M., Fonseca T. F., Gillet F., Jönsson A. M., Merganičová K., Netherer S., Arpacı A., Bontemps J. D., Bugmann H., González-Olabarria J. R., Lasch P., Meredieu C., Moreira F., Schelhaas M. J., Mohren F. 2011. Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review. *Ecological Modelling* 222: 903-924.
- Sugiero D. 2008. Struktura i dynamika litej buczyny bieszczadzkiej w strefie regla dolnego na tle cyklu rozwojowego lasu pierwotnego. *Roczniki Bieszczadzkie* 16: 77-94.
- Surmiński J. 2006. *Zarys chemii drewna*. Wydawnictwo Akademii Rolniczej im. Augusta Cieszkowskiego, Poznań.
- Swift M. J. 1977. The ecology of wood decomposition. *Science Progress* 64: 175-199.
- Szukalska D. 2007. Plant communities on dead trees on forest of northern slopes of Babia Góra (Beskids Mts.). Bogucki Wydawnictwo Naukowe. Poznań.
- Šamonil P., Antolík L., Svoboda M., Adam D. 2009. Dynamics of windthrow events in a natural fir-beech forest in the Carpathian mountains. *Forest Ecol. Manag.* 257: 1148-1156.
- Weiner J. 1999. *Życie i ewolucja biosfery*. Podręcznik ekologii ogólnej. PWN Warszawa.
- Yatskov M., Harmon M. E., Krankina O. N. 2003. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Can. J. Forest Res.* 33: 1211-1226.
- Zhou L., Dal L., Gu H., Zhong L. 2007. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *J. Forest. Res.* 18 (1): 48-54.
- Zielonka T. 2006a. Quantity and decay stages of coarse woody debris in old-growth subalpine spruce forests of the western Carpathians, Poland. *Can. J. For. Res.* 36: 2614-2622.
- Zielonka T. 2006b. When does dead wood turn into a substrate for spruce replacement? *Journal of Vegetation Science* 17: 739-746.
- Zielonka T., Holeksa J., Fleischer P., Kapusta P. 2010. A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians. *Journal of Vegetation Science* 21: 31-42.
- Zielonka T., Niklasson M. 2001. Dynamics of dead wood and regeneration pattern in natural spruce forest in the Tatra Mountains, Poland. *Ecol. Bull.* 49: 159-163.

SUMMARY

Decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems with particular reference to spruce, beech and fir

Decomposition of dead trees is a complex phenomenon involving many biological and physico-chemical processes. Various factors affect the forest floor substrate in a complex, synergistic manner, leading gradually to the loss of its density, structure and consequently the volume. Therefore, the amount of coarse woody debris in forest ecosystems is continuously changing; on the one hand, there is a constant supply of new wood fragments (fig.) in the form of downed trees, snags, wind-broken trees, etc. and decomposition of the accumulated material, on the other. In the general understanding of the term, decomposition is thought to be the effect of the respiration process of individual organisms. It consists in the breaking down of macromolecular organic compounds into simple inorganic compounds. All living organisms: bacteria, fungi, plants and animals are involved in the decomposition of organic matter. This process is slow and has many intermediate stages. Fungi, especially Basidiomycota, are the major decomposers in terrestrial ecosystems. In addition to the biochemical aspect discussed in the studies dealing

with the decomposition rate of deadwood, the term decomposition is often used in a broader context by relating it to the physico-chemical decomposition of organic matter as a result of fragmentation, action of atmospheric oxygen, sunlight and water.

The studies conducted so far show that the decomposition time of beech trees of considerable size is estimated at ca 40-50 years, and of spruce trees – at more than 100 years. There is a scarcity of studies of fir. A comparison of individual trees of the same species shows large variations, which indicates that decomposition is not only a function of time. The rate of wood decomposition can be modified by some factors such as wood diameter, the size of the contact area with the ground, soil moisture, terrain exposure, the period remaining as snags after death of trees.