

PIOTR WRZESIŃSKI, DOROTA DOBROWOLSKA, SZYMON KRAJEWSKI,
PIOTR ZAJĄCZKOWSKI

Liczebność odnowienia naturalnego w lukach w drzewostanach jodłowo-bukowych w Świętokrzyskim Parku Narodowym*

Number of natural regeneration of gaps in fir-beech stands in the
Świętokrzyski National Park

ABSTRACT

Wrzeński P., Dobrowolska D., Krajewski S., Zajączkowski P. 2017. Liczebność odnowienia naturalnego w lukach w drzewostanach jodłowo-bukowych w Świętokrzyskim Parku Narodowym. Sylwan 161 (6): 485-495.

Forest gaps, openings in the canopy caused by death of one or more trees, are the dominant form of natural disturbance in the temperate forests. Gaps play a critical role in driving stand dynamics and influencing forest growth cycle. They increase habitat diversity, structural complexity, fauna and flora species diversity. The size of a gap may strongly influence tree species regeneration composition, vegetation growth, nutrient cycling, microclimate and may have considerable effect on a number of biological processes. The main aim of this study was to understand the effects of gap size diversity on species composition and number of natural regeneration. The study was carried out in near-natural mixed stands dominated by beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) representing different development stages and phases in the Świętokrzyski National Park, (central Poland). All gaps over than 20 m² intersected by a transects line were sampled. All saplings and seedlings were counted in circular plots (10 m²) evenly spaced along the long axis in the N-S and E-W gradients of each gap. Natural regeneration was analyzed for 62 canopy gaps of various sizes. The gaps were classified into three size classes: small ≤100 m², medium 101-250 m² and large >250 m². The gap size ranged from 21 to 397 m², with a median of 104 m². The dominant tree species regenerated in gaps were fir (69%) and beech (24%). The number of regeneration significantly depended on the gap size (p=0.027). The highest frequency of saplings was found in gaps of ≤100 m². The number of natural regeneration was significantly negatively correlated with gap size (r=-0.261, p=0.040). The density of silver fir regeneration was significantly higher in gaps of ≤100 m² and 101-250 m² (p<0.05). The share of fir in stand species composition effected on the number of silver fir and European beech regeneration. The results of this study demonstrated the utility of gap-based approach for better understanding ecosystem responses to tree cutting for modern forest management.

KEY WORDS

gap dynamics, canopy gaps, disturbance, shade tolerance, competition

*Praca w ramach projektu „Wpływ warunków mikroklimatycznych w luce oraz jej wielkości na odnowienie drzewostanów mieszanych z udziałem jodły pospolitej” finansowanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego.

ADDRESSES

Piotr Wrześniński ⁽¹⁾ – e-mail: P.Wrzesinski@ibles.waw.pl
 Dorota Dobrowolska ⁽²⁾ – e-mail: D.Dobrowolska@ibles.waw.pl
 Szymon Krajewski ⁽¹⁾ – e-mail: S.Krajewski@ibles.waw.pl
 Piotr Zajączkowski ⁽¹⁾ – e-mail: P.Zajaczkowski@ibles.waw.pl

⁽¹⁾ Zakład Hodowli Drzew Leśnych i Genetyki, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

⁽²⁾ Zakład Ekologii Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

Wstęp

Zaburzenia naturalne należą do kluczowych procesów wpływających na dynamikę i funkcjonowanie ekosystemów leśnych [Fischer i in. 2013]. Kształtują one skład gatunkowy drzewostanu, strukturę wysokości i grubości drzew, dostępność składników odżywczych, akumulację węgla i różnorodność biologiczną [Bradford i in. 2013], szczególnie lasów o charakterze naturalnym chronionych w parkach narodowych i rezerwach przyrody. Zaburzenia uruchamiają naturalne procesy adaptacji oraz tworzenie złożonych struktur drzewostanu lepiej przystosowanych do zmieniających się warunków klimatycznych [Kulakowski i in. 2013]. Nowoczesna, trwale zrównoważona i wielofunkcyjna gospodarka leśna stara się naśladować i wykorzystywać naturalne procesy [Brzezicki 2005], a także podkreśla potrzebę zrozumienia wpływu reżimów zaburzeń na ekosystemy leśne [Panayotov i in. 2015].

W lasach strefy umiarkowanej najczęstszym typem naturalnych zaburzeń są luki, które powstają wskutek zamarcia pojedynczego drzewa lub grupy drzew rosnących w górnym piętrze drzewostanu [Veblen 1992]. Ekologiczne właściwości środowiskowe występujące w lesie zmieniają się po utworzeniu luki [Zhao i in. 2006]. Zamieranie drzew i powstawanie luk w lesie zwiększa różnorodność siedlisk, złożoność struktury przestrzennej drzewostanu oraz różnorodność gatunkową flory i fauny [Gray i in. 2012]. To zróżnicowanie odgrywa ważną rolę w dynamice i cyklu wzrostu lasu [Naaf, Wulf 2007].

Procesy regeneracyjne w lukach zależą od wielu czynników biologicznych, tj. właściwości banku nasion [Zang i in. 2008], ekofizjologii odnawiających się gatunków drzew [Lawes i in. 2007], tempa wzrostu odnowienia, które powstało przed powstaniem luki, oraz zdolności kolonizacji i dyspersji gatunków [Arriaga 2000]. Regeneracja zależy również od cech parametrycznych luki, tj. jej wielkości, kształtu i orientacji przestrzennej. Wielkość luki jest uważana za najważniejszy jej parametr wpływający na różnicowanie składu gatunkowego odnowienia, jego przeżywalność i wzrost wysokości [Gravel i in. 2010; Petritan i in. 2013]. Skorelowana jest ona z wieloma abiotycznymi oraz biotycznymi czynnikami środowiska, które z kolei wpływają na pojawienie się i wzrost odnowienia drzew oraz strukturę lasu [Zhang i in. 2013].

Celem badań było określenie, czy wielkość luki ma wpływ na skład gatunkowy oraz liczebność odnowienia naturalnego drzewostanów jodłowo-bukowych Gór Świętokrzyskich, a także poznanie wpływu składu gatunkowego drzew otaczających lukę i siedliskowego typu lasu na liczebność odnowienia w lukach.

Materiał i metody

Badania prowadzono w latach 2015-2016 w rezerwacie ścisłym Święty Krzyż, na terenie Świętokrzyskiego Parku Narodowego położonego w VI Małopolskiej Krainie przyrodniczo-leśnej, dzielnicy Gór Świętokrzyskich i mezoregionie Łysogórskim [Tramplera i in. 1990]. Rezerwat Święty

Krzyż został utworzony w 1924 roku w celu ochrony lasów jodłowych i jodłowo-bukowych o charakterze zbliżonym do naturalnego. Powierzchnie badawcze założono w 11 drzewostanach mieszanych zdominowanych przez jodłę (*Abies alba* Mill.) i buk (*Fagus sylvatica* L.), reprezentujących różne etapy i fazy rozwojowe lasu. Badane drzewostany występowały na trzech siedliskowych typach lasu: lesie górskim świeżym (LGśw), lesie wyżynnym świeżym (LWYŻśw) i lesie mieszanym górskim świeżym (LMGśw) (tab. 1).

Na wyznaczonych transektach poprowadzonych w kierunku N-S zmierzono wszystkie luki o powierzchni rzeczywistej ≥ 20 m². Liczba transektów (2-6) oraz ich długość (40-730 m) były zmienne i zależały od powierzchni badanego wydzielenia. Odległość między transektami wynosiła 100 m. Lukę zdefiniowano jako przerwę w okapie drzewostanu powstałą w wyniku zamarcia jednego drzewa lub grupy drzew z górnego piętra okapu [Veblen 1992]. Powierzchnia luki została obliczona za pomocą wzoru na pole powierzchni elipsy [Runkle 1982]. Wyróżniono 3 kategorie luk: małe, o powierzchni ≤ 100 m²; średnie, o powierzchni 101-250 m²; i duże, o powierzchni > 250 m². Szczegółowe badania w lukach dotyczyły określenia składu gatunkowego odnowienia, jego liczebności, struktury wysokości oraz żywotności [Dobrowolska 2007a]. Przyjęto następujące klasy wysokości odnowienia:

- nalot niski – wysokość $\leq 0,20$ m,
- nalot wysoki – wysokość 0,21-0,50 m,
- podrost niski – wysokość 0,51-1,3 m,
- podrost wysoki – wysokość $> 1,3$ m i pierśnica $\leq 6,9$ cm.

Wyróżniono 3 klasy żywotności odnowienia: 1 klasa – drzewka żywotne, 2 klasa – drzewka nieznacznie uszkodzone, 3 klasa – drzewka silnie uszkodzone, zamierające. W pomiarach nalotu niskiego nie uwzględniono siewek, czyli osobników, które skielkowały w danym roku, ze względu na ich efemeryczny charakter. Pomiar odnowienia w lukach były wykonane na kołowych powierzchniach próbnych o promieniu 1,78 m (powierzchnia 10 m²). Odległość pomiędzy powierzchniami kołowymi wyniosła 1 m. Powierzchnie próbne rozmieszczono wzdłuż osi N-S i E-W. W celu zbadania wpływu drzew granicznych luk na odnowienie dokonano również ich charakte-

Tabela 1.

Powierzchnia (A [ha]), liczba luk (N), siedliskowy typ lasu (TSL), podtyp gleby (Gleba) oraz skład gatunkowy i wiek (w nawiasie [lata]) (Skład) powierzchni badawczych w rezerwacie Święty Krzyż
Area (A [ha]), number of gaps (N), forest site type (TSL), soil subtype (Gleba) and species composition (with species age [years] in parentheses) (Skład) of the studied plots in the Święty Krzyż reserve

Wydzielenie Compartemnt	A	N	TSL	Gleba	Skład
116g	4,57	1	LMGśw	BRb	6Jd (116), 2Jd (76), 1Bk (116), 1Jd (166)
117j	3,69	3	LMGśw	BRb	7Jd (106), 2Bk (106), 1Jd (181)
117k	2,35	5	LGśw	BRb	8Jd (106), 2Bk (106)
1Ba	15,64	4	LGśw	BRk	5Jd (101), 3Bk (101), 2Jd (231)
1Bc	44,24	13	LGśw	BRk	4Bk (101), 4Jd (231), 1Bk (231), 1Jd (101)
1Bd	11,24	4	LGśw	BRk	5Bk (101), 4Jd (101), 1Jd (231)
1Bh	25,10	12	LGśw	BRk	6Bk (91), 2Bk (61), 1Bk (45), 1Jd (91)
2Bb	8,53	3	LWYŻśw	BRk	8Jd (91), 2Bk (91)
2Bc	8,06	8	LWYŻśw	BRk	6Jd (111), 1Bk (111), 1Jd (216), 1Bk (76), 1Jd (76)
2Bg	10,68	4	LWYŻśw	BRk	6Bk (111), 3Bk (81), 1Jd (111)
83f	12,09	5	LGśw	BRk	9Jd (111), 1Bk (111)

LMGśw – fresh mountain mixed broadleaved forest; LGśw – fresh mountain broadleaved forest; LWYŻśw – fresh upland broadleaved forest; BRb – Albic Cambisol; BRk – Hyperdystric Cambisol

rystyki – określono gatunek, wysokość i pierśnicę. Ponadto wyróżniono 3 klasy udziału powierzchniowego jodły w górnym piętrze drzewostanu na podstawie danych opisu taksacyjnego lasu: $\leq 10\%$, 50-80% i $\geq 90\%$.

W celu określenia wpływu powierzchni luki na kształtowanie się liczebności odnowienia naturalnego, przy uwzględnieniu STL i udziału jodły w składzie gatunkowym drzewostanu, użyto wielowymiarowej analizy wariacji (MANOVA). Do porównania liczebności poszczególnych faz rozwojowych odnowienia pomiędzy różnymi wielkościami luk wykorzystano test rang Kruskala-Wallisa oraz odpowiedni dla niego test porównań wielokrotnych Dunna. Do zbadania siły i kierunku związku między wielkością luki a liczebnością odnowienia obliczono współczynnik korelacji liniowej Pearsona oraz przeprowadzono statystyczną analizę regresji liniowej. Na potrzeby analiz liczbę odnowień na hektar poddano transformacji logarytmicznej. Wszystkie analizy statystyczne i obliczenia wykonano w środowisku R w wersji 3.3.2.

Wyniki

WIELKOŚĆ LUKI. W badanych drzewostanach mieszanych zlokalizowano 62 luki. Ich powierzchnia kształtowała się od 21 do 397 m², z medianą 104 m². Przeważały luki małe (30), o średniej powierzchni 60 m². Najmniejszy udział miały duże luki (8), których średnia powierzchnia wynosiła 325 m². Najwięcej luk odnotowano na siedlisku LGśw. Liczba luk była najwyższa w drzewostanach z udziałem jodły wynoszącym 50-80%.

ODNOWIENIE W LUKACH. W lukach odnawiały się następujące gatunki drzew: jodła (*Abies alba* Mill.), buk (*Fagus sylvatica* L.), jarząb (*Sorbus aucuparia* L.), jawor (*Acer pseudoplatanus* L.), brzoza (*Betula pendula* L.), dąb (*Quercus robur* L.), lipa (*Tilia cordata* Mill.), osika (*Populus tremula* L.) i kruszyna (*Frangula alnus* Mill.). Najliczniej odnawiającym się gatunkiem była jodła, która stanowiła 69,1% całkowitego odnowienia. Obok dominującej jodły występował stosunkowo licznie buk (24,0%), zaś udział pozostałych gatunków drzew był niewielki. Liczebność nalotu niskiego w lukach (65,8%) była największa w porównaniu z liczebnością pozostałych klas wysokości odnowienia. Najmniej liczny był podrost niski, którego udział w odnowieniu wynosił 10,6%.

Stwierdzono istotny wpływ wielkości luki na ogólną liczebność odnowienia ($F=5,22$, $p=0,027$). Nie stwierdzono związku wielkości luki ze składem gatunkowym i żywotnością odnowienia ($p>0,05$). Liczebność odnowienia była największa w lukach o powierzchni ≤ 100 m² (tab. 2). Korelacja pomiędzy liczebnością odnowienia a powierzchnią luk była ujemna i statystycznie istotna ($r=-0,261$, $p=0,040$). Oznacza to, że wraz ze wzrostem powierzchni luki liczebność odnowienia malała liniowo ($y=5857,8146-8,9186 \cdot x$). Odmienną tendencję stwierdzono w przypadku liczebności podrostu. Zaobserwowano istotny statystycznie wzrost liczebności odnowienia na siedlisku LWYŻśw ($p=0,005$). Drzewostany z 50-80% udziałem jodły w górnym piętrze charakteryzowały się istotnie największą frekwencją odnowienia ($p=0,047$). Cechy drzew granicznych luk nie miały wpływu na liczebność i skład gatunkowy odnowień ($p>0,05$).

ODNOWIENIE JODŁY W LUKACH. Jodła odnawiała się najliczniej w małych i średnich lukach (odpowiednio 3840 i 3253 szt./ha). W lukach o powierzchni ≤ 100 m² i 101-250 m² korzystniejsze warunki znajdowały również jarząb i jawor (tab. 2). Wielkość luki wpływała istotnie na liczebność nalotu niskiego ($p=0,039$) oraz wysokiego jodły ($p=0,013$). Istotnie największą frekwencję nalotu jodły stwierdzono w lukach o powierzchni ≤ 100 m² i 101-250 m² (tab. 3). Analiza wariancji pokazała, że siedliskowy typ lasu miał istotny wpływ na ogólną liczebność odnowienia jodły ($p=0,010$) oraz liczebność w fazie nalotu niskiego ($p<0,001$), podrostu niskiego ($p=0,017$) i podrostu wysokiego ($p<0,001$). Na siedlisku LMGśw liczebność podrostu niskiego i wysokiego była

Tabela 2.

Średnia liczebność odnowienia naturalnego [szt./ha] w zależności od wielkości luki (WL [m²]), siedliskowego typu lasu (STL) i udziału (%Jd [%]) jodły w składzie gatunkowym drzewostanu

Average density of natural regeneration [N/ha] with regard to gap size (WL [m²]), forest site type (STL, as in table 1) and share of fir (%Jd [%]) in the stand canopy

	Jd	Bk	Brz	Db	Jrz	Jw	Kr	Lp	Os	Razem Total
WL										
≤100	3840	1084	0	26	66	398	15	5	4	5438
101-250	3253	1124	15	8	72	65	18	0	0	4555
>250	1102	1353	7	10	13	4	24	0	0	2513
STL										
LGśw	2562	1222	1	10	27	263	8	4	0	4097
LMGśw	4437	550	0	0	0	0	0	0	0	4987
LWYŻśw	4945	1037	25	42	177	149	49	0	7	6431
%Jd										
≤10	2477	2035	4	12	65	37	0	0	0	4630
50-80	3090	902	9	11	57	294	18	3	3	4386
≥90	7152	154	0	83	90	181	71	0	0	7731

Jd – silver fir; Bk – European beech; Brz – silver birch; Db – pedunculate oak; Jrz – rowan; Jw – sycamore maple; Kr – glossy buckthorn; Lp – small-leaved lime; Os – common aspen

istotnie wyższa niż na pozostałych siedliskach (tab. 4). Udział jodły w składzie gatunkowym drzewostanu wpływał istotnie na liczebność odnowienia jodły ($p=0,027$). Najlepsze warunki wzrostu dla jodły były w drzewostanach z udziałem jodły w górnym piętrze okapu $\geq 90\%$ ($p<0,05$) (tab. 5).

ODNOWIENIE BUKA W LUKACH. Wielkość luki wpływała istotnie na liczebność podrostu niskiego ($p=0,021$) i wysokiego ($p<0,001$) buka. Istotnie największą liczebnością podrostu niskiego buka charakteryzowały się luki o powierzchni 101-250 m² i >250 m², zaś podrostu wysokiego luki o powierzchni >250 m² (tab. 3). Udział jodły w składzie gatunkowym drzewostanu wpływał istotnie na liczebność odnowienia ($p=0,009$) oraz nalotu niskiego ($p<0,001$) i wysokiego ($p=0,020$) buka. W drzewostanach z udziałem jodły $\leq 10\%$ stwierdzono istotnie więcej nalotu buka niż w pozostałych drzewostanach (tab. 5). Nie wykazano istotnych statystycznie różnic liczebności odnowienia buka zwyczajnego w zależności od warunków siedliskowych.

Dyskusja

W drzewostanach jodłowo-bukowych rezerwatu Święty Krzyż przeważały luki o małej i średniej powierzchni. Otrzymane wyniki są porównywalne z rezultatami uzyskanymi dla lasów strefy umiarkowanej [Kenderes i in. 2009]. Powierzchnia luk kształtowała się od 21 do 397 m², z medianą 104 m². Podobną wielkość luk zanotowano w drzewostanach dolnoregłowych polskich Karpat [Orman 2014], w drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata [Dobrowolska 2007a] oraz w lasach mieszanych Gór Dynarskich [Nagel, Svoboda 2008]. Wielkość luki zależy od różnych czynników, takich jak sposób zamierania drzew (wiatrołomy, wartowały) oraz ich liczba i wielkość [Lima i in. 2008]. W rezerwacie Święty Krzyż luki powstawały w wyniku zamierania dwóch lub trzech drzew, o czym świadczy ich powierzchnia.

Stwierdzono istotny wpływ wielkości luki na liczebność odnowienia. Podobną prawidłowość zaobserwowali Čater i in. [2014] oraz Mikac i in. [2007] w naturalnych lasach bukowo-jodłowych w Górach Dynarskich. Największą liczebnością odnowienia charakteryzowały się

Tabela 3.

Średnia liczebność (M [szt./ha]) poszczególnych faz odnowienia jodłowego (Jd) i bukowego (Bk) w zależności od wielkości luki

Mean number (M [N/ha]) of silver fir (Jd) and European beech (Bk) regeneration in height classes with regard to gap size

	Jd			Bk		
	M	χ^2	p	M	χ^2	p
Ogólna liczebność Number of regeneration						
≤100 m ²	3840a			1084a		
101-250 m ²	3252a	5,20	0,005	1124a	1,20	0,182
>250 m ²	1102b			1353a		
Nalot niski Short seedlings ≤20 m						
≤100 m ²	2825a			748a		
101-250 m ²	2380a	6,50	0,039	267a	0,39	0,824
>250 m ²	622b			348a		
Nalot wysoki Tall seedlings 0,21-0,50 m						
≤100 m ²	263a			188a		
101-250 m ²	344a	8,75	0,013	286a	3,15	0,207
>250 m ²	64b			312a		
Podrost niski Short saplings 0,51-1,3 m						
≤100 m ²	337a			98a		
101-250 m ²	246a	2,26	0,323	364b	7,68	0,021
>250 m ²	111a			243b		
Podrost wysoki Tall saplings >1,3 m						
≤100 m ²	415a			49a		
101-250 m ²	283a	0,06	0,970	206b	17,23	<0,001
>250 m ²	305a			449c		

ta sama litera oznacza brak istotnych różnic między średnimi przy poziomie istotności 0,05
the same letter indicates lack of significant differences between the means at 0.05

luki o powierzchni ≤100 m². Liczebność odnowienia malała liniowo wraz ze wzrostem powierzchni luki. Warunki mikroklimatyczne w dużych lukach bywają niekorzystne dla inicjacji i przeżywalności odnowienia z powodu niskiej wilgotności i wysokiej temperatury gleby [Xu, Zou 1998; Albanesi i in. 2005]. Muscolo i in. [2010] wskazują na korzystniejsze warunki dla inicjacji i wzrostu odnowienia w małych lukach ze względu na właściwości biochemiczne gleb. Natomiast Dobrowolska [2007b] oraz Nagel i in. [2010] wykazali, że liczebność odnowienia nie miała związku z wielkością luki.

Jodła odnawiała się najliczniej w małych i średnich lukach. Podobne wyniki uzyskał Coates [2002] dla *Abies lasiocarpa* i *A. amabilis* w lasach Kolumbii Brytyjskiej (Kanada) oraz Rozenberger i in. [2007] w Rajhenavskim Rogu (Słowenia). Grassi i Bagnaresi [2001] uważają, że ograniczona zdolność jodły do wykorzystania wysokich poziomów oświetlenia warunkuje jej wzrost i rozwój w małych lukach. Niższa zdolność fotosyntetyczna jodły oraz niższa zawartość barwników asymilacyjnych w liściach odzwierciedlają jej większą tolerancję na ocienienie i zdolność do wzrostu przy niższych natężeniach światła [Čater i in. 2014]. Natomiast Muscolo i in. [2010] tłumaczą lepszą regenerację *A. alba* w małych lukach większą biomasą materii organicznej, niską ilością związków

Tabela 4.

Średnia liczebność (M [szt./ha]) poszczególnych faz odnowienia jodłowego w zależności od siedliskowego typu lasu

Mean number (M [N/ha]) of silver fir regeneration in height classes with regard to the forest site type (as in table 1)

	M	χ^2	p
Ogólna liczebność Number of regeneration			
LGśw	2562a	9,21	<0,001
LWYŻśw	4945b		
LMGśw	4437ab		
Nalot niski Short seedlings $\leq 0,20$ m			
LGśw	1510a	18,68	<0,001
LWYŻśw	4728b		
LMGśw	2745ab		
Nalot wysoki Tall seedlings 0,21-0,50 m			
LGśw	325a	1,11	0,574
LWYŻśw	127a		
LMGśw	195a		
Podrost niski Short saplings 0,51-1,3 m			
LGśw	288a	8,17	0,017
LWYŻśw	70b		
LMGśw	873a		
Podrost wysoki Tall saplings $>1,3$ m			
LGśw	439a	20,65	<0,001
LWYŻśw	21b		
LMGśw	624a		

oznaczenia jak w tabeli 3; denotes as in table 3

fenolowych oraz wysoką zawartością kwasów humusowych w glebie. Kwasy humusowe zwiększają kompleks sorpcyjny gleby, poprawiając przez to zaopatrzenie roślin w składniki pokarmowe oraz podnosząc jej żyzność [Chen i in. 2003]. Z badań Albanesi i in. [2005] wynika, że najbardziej odpowiednia wielkość luki dla regeneracji *A. alba* Mill. w górskich drzewostanach jodłowych regionu Kalabria w południowych Włoszech wynosi około 200 m².

Największą liczebnością odnowienia bukowego w fazie podrostu wysokiego charakteryzowały się luki o powierzchni >250 m². Przeprowadzone badania potwierdzają zatem wyniki Nagela i in. [2010], że buk ma większą szansę przejść do starszych faz odnowienia w dużych lukach. Siła konkurencyjna jodły w porównaniu z bukiem jest mniejsza, ponieważ buk adaptuje się lepiej i dużo szybciej do gwałtownych zmian natężenia światła [Lichtenthaler i in. 2007]. Wynika to z różnic w fotochemicznych procesach aklimatyzacji do stresu świetlnego, wrażliwości na fotoinhibicję oraz morfologicznej i anatomicznej adaptacji liści do warunków świetlnych [Robakowski, Antczak 2008]. Różnice te w przypadku jodły i buka wynikają z faktu, że należą one do różnych grup: zimozielonych drzew iglastych i liściastych zrzucających liście na zimę [Fleck i in. 2003]. Buk aklimatyzuje swoje liście intensywnie w ciągu jednego sezonu, aby uniknąć poważnych stresów świetlnych [Robakowski, Antczak 2008]. Natomiast jodła jest gatunkiem

Tabela 5.

Średnia liczebność (M [szt./ha]) poszczególnych faz odnowienia jodłowego (Jd) i bukowego (Bk) w zależności od udziału jodły w drzewostanie

Mean number (M [N/ha]) of silver fir (Jd) and European beech (Bk) regeneration in height classes with regard to the abundance of fir in stand canopy

	Jd			Bk		
	M	χ^2	p	M	χ^2	p
Ogólna liczebność Number of regeneration						
≤10%	2477a			2038a		
50-80%	3090a	6,02	0,027	902b	9,25	0,001
≥90%	7152b			155b		
Nalot niski Short seedlings ≤0,20 m						
≤10%	2019a			993a		
50-80%	2243a	5,78	0,056	380b	17,61	<0,001
≥90%	4521a			40b		
Nalot wysoki Tall seedlings 0,21-0,50 m						
≤10%	78a			411a		
50-80%	164a	13,62	0,001	205b	7,87	0,020
≥90%	1737b			0c		
Podrost niski Short saplings 0,51-1,3 m						
≤10%	147a			382a		
50-80%	289a	3,64	0,162	175a	1,81	0,404
≥90%	537a			65a		
Podrost wysoki Tall saplings >1,3 m						
≤10%	233a			249a		
50-80%	394a	3,29	0,193	141a	1,26	0,533
≥90%	357a			50a		

oznaczenia jak w tabeli 3; denotes as in table 3

o dużej plastyczności pod względem dostosowania do warunków klimatycznych, jednakże w dłuższych okresach czasu niż buk [Robakowski i in. 2004]. Wydaje się zatem, że niższa zdolność jodły w wykorzystaniu wysokiej intensywności promieniowania słonecznego (w porównaniu z bukiem) może ograniczyć regenerację jodły, zwłaszcza z domieszką buka, w dużych lukach [Čater i in. 2014].

W rezerwacie Świąty Krzyż stwierdzono istotny wzrost liczebności odnowień w fazie podrostu wysokiego wraz ze wzrostem wielkości luki. Jest to zgodne z wynikami badań, które przeprowadzili Gray i Spies [1996]. Przejście do kolejnych faz rozwojowych wymaga więcej światła [Givnish 1988]. Odpowiednia ilość promieniowania słonecznego jest podstawowym czynnikiem wpływającym na rozwój odnowienia i podrostów. Udział podrostu wysokiego w klasach wysokości odnowienia wyniósł 11,5%, co oznacza, że ilość światła docierająca do dna lasu jest niewystarczająca do przejścia odnowienia do kolejnych faz rozwojowych. Wyniki badań Bruchwalda i in. [2015] dowodzą, że w kilkuwarstwowych drzewostanach jodłowych występuje bardzo wysoka śmiertelność oraz zahamowany wzrost na grubość i wysokość podrostów jodłowych spowodowane zbyt małym dostępem światła.

Woods i Whittaker [1981] uważają, że ważnym czynnikiem wpływającym na różnorodność odnowienia jest skład gatunkowy drzew sąsiadujących z luką. W niniejszej pracy nie stwierdzono związku cech drzew granicznych luki z liczebnością i składem odnowień. Natomiast zaobserwowano istotne różnice w liczebności nalotu niskiego jodły w zależności od warunków siedliskowych. Jodła jest gatunkiem mezotroficznym, co oznacza wyższe wymagania żyzności gleb. Doskonale odnawia się na glebach lasów mieszanych, co potwierdziły badania w rezerwacie Święty Krzyż. Liczebność podrostu niskiego i wysokiego tego gatunku w lukach była istotnie większa na siedlisku LMGśw. Otrzymane wyniki nawiązują do teorii Assmanna [1968], w myśl której im lepsze jest siedlisko, tym kulminacja przyrostu wysokości następuje szybciej. Podobne wyniki uzyskała Dobrowolska [1996] w warunkach nizinnych na siedlisku LMśw. Nie potwierdzono zatem wyników badań Gazdy [1988] wskazujących na brak wpływu warunków siedliskowych na tempo wzrostu nalotów jodłowych.

Badania przeprowadzone w rezerwacie Święty Krzyż wskazują, że wielkość luki powinna być uwzględniana podczas postępowania hodowlanego w drzewostanach mieszanych z udziałem jodły. Modyfikując wielkość gniazda, możemy kształtować dogodne warunki do wzrostu odnowień. Zagadnienia te są rzadko poruszane w polskiej literaturze z zakresu hodowli lasu.

Wnioski

- ✦ Wielkość luki wpływała na liczebność odnowienia naturalnego.
- ✦ Najkorzystniejsze warunki do inicjacji odnowienia znajdowała jodła w małych i średnich lukach.
- ✦ Rozwój i wzrost podrostów jodłowych możliwy jest przy dostatecznej ilości światła, co wymaga odsłonięcia dolnych warstw drzewostanu.
- ✦ Stwierdzono pozytywny wpływ dużych luk na liczebność podrostu buka zwyczajnego.
- ✦ Liczebność starszych faz odnowienia jodły była największa na LMGśw.
- ✦ Udział jodły w składzie gatunkowym drzewostanu wpływał istotnie na liczebność odnowienia jodłowego i bukowego w lukach.

Literatura

- Albanesi E., Gugliotta O. I., Mercurio R. 2005. Effects of gap size and within gap position on seedlings establishment in Silver fir stands. *Forest* 71: 358-366.
- Arriaga L. 2000. Gap-Building-Phase Regeneration in a Tropical Montane Cloud Forest of North-Eastern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 16 (4): 535-562.
- Assmann E. 1968. Nauka o produktywności lasu. PWRiL, Warszawa.
- Bradford J. B., Jensen N. R., Domke G. M., D'Amato A. W. 2013. Potential increases in natural disturbance rates could offset forest management impacts on ecosystem carbon stocks. *For. Ecol. Manag.* 308: 178-187.
- Bruchwald A., Dmyterko E., Niemezyk M., Łukaszewicz J. 2015. Charakterystyka wybranych drzewostanów jodłowych Beskidu Niskiego i sposób ich zagospodarowania. *Sylvan* 159 (9): 722-731.
- Brzeziecki B. 2005. Analiza hodowlano-ekologiczna struktury drzewostanów. W: Rykowski K. [red.]. O gospodarce leśnej w leśnych kompleksach promocyjnych. Wyd. Instytutu Badawczego Leśnictwa, Sękocin Stary. 84-85, 134-136.
- Čater M., Diaci J., Rozenbergar D. 2014. Gap size and position influence variable response of *Fagus sylvatica* L. and *Abies alba* Mill. *For. Ecol. Manag.* 325: 128-135.
- Chen C. R., Condron L. M., Davis M. R., Sherlock R. R. 2003. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand. *For. Ecol. Manag.* 177: 539-557.
- Coates K. D. 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior of British Columbia (Canada). *For. Ecol. Manag.* 155: 387-398.
- Dobrowolska D. 1996. Dynamika odnowienia jodły pospolitej (*Aies alba* Mill.) w zasięgu wyspowym na Podlasiu na przykładzie rezerwatu Jata. SGGW, Warszawa.
- Dobrowolska D. 2007a. Rola luk w odnawianiu drzewostanów mieszanych w rezerwacie Jata. *Sylvan* 151 (4): 14-25.
- Dobrowolska D. 2007b. Wpływ wielkości luki na wzrost i rozwój jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w drzewostanach mieszanych w rezerwacie Jata. *Sylvan* 151 (3): 29-35.

- Fischer A., Marshall P., Camp A. 2013. Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: their effects on both recent and future forest development. *Biodiversity and Conservation* 22: 1863-1893.
- Fleck S., Niinemets U., Cescatti A., Tenhunen D. J. 2003. Three-dimensional lamina architecture alters light-harvesting efficiency in *Fagus*: a leaf-scale analysis. *Tree Physiol.* 23: 577-589.
- Gazda M. 1988. Przebieg wzrostu naturalnych odnowień jodły (*Abies alba* Mill.) w różnych warunkach środowiska. *Sylvan* 132 (2): 39-48.
- Givnish T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.
- Grassi G., Bagnaresi U. 2001. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. *Tree Physiology* 21: 959-967.
- Gravel D., Canham C. D., Beaudet M., Messier C. 2010. Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* 119: 475-484.
- Gray A. N., Spies T. A. 1996. Gap size, within gap position and canopy structure effects on conifer seedlings establishment. *J. Ecol.* 84: 635-645.
- Gray A. N., Spies T. A., Pabst R. J. 2012. Canopy gaps affect long-term patterns of tree growth and mortality in mature and old-growth forests in the Pacific Northwest. *For. Ecol. Manag.* 281: 111-120.
- Kenderes K., Král K., Vráňka T., Standovar T. 2009. Natural gap dynamics in a Central European mixed beech-spruce-fir old-growth forest. *Ecoscience* 16 (1): 39-47.
- Kulakowski D., Matthews C., Jarvis D., Veblen T. T. 2013. Compounded disturbances in sub-alpine forests in western Colorado favour future dominance by quaking aspen (*Populus tremuloides*). *Journal of Vegetation Science* 24: 168-176.
- Lawes M. J., Joubert R., Griffiths M. E., Boudreaux S., Chapman C. A. 2007. The effect of the spatial scale of recruitment on tree diversity in Afrotropical forest fragments. *Biol. Conserv.* 139: 447-456.
- Lichtenthaler H. K., Ac A., Marek M. V., Kalina J., Urban O. 2007. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiol. Biochem.* 45: 577-588.
- Lima R. A. F., Martini A. M. Z., Gandolfi S., Rodrigues R. R. 2008. Repeated disturbances and canopy disturbance regime in a tropical semi-deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 24: 85-93.
- Mikac S., Rozenbergar D., Anić I., Diaci J. 2007. Regeneration in canopy gaps of the dinaric beech-fir virgin forests. *Glasnik za Sumske Pokuse* 42: 29-41.
- Muscolo A., Sidari M., Bagnato S., Mallamaci C., Mercurio R. 2010. Gap size effects on above- and below-ground processes in a silver fir stand. *Eur. J. Forest. Res.* 129: 355-365.
- Naaf T., Wulf M. 2007. Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *For. Ecol. Manag.* 244: 141-149.
- Nagel T. A., Svoboda M. 2008. Gap disturbance regime in old-growth *Fagus-Abies* forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina. *Can. J. For. Res.* 38: 2728-2737.
- Nagel T. A., Svoboda M., Rugani T., Diaci J. 2010. Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth *Fagus-Abies* forest of Bosnia-Herzegovina. *Plant Ecol.* 208: 307-318.
- Orman O. 2014. Zróżnicowanie naturalnego odnowienia drzew w lukach różnej wielkości oraz pod okapem drzewostanu w reglu dolnym. Praca doktorska. Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja, Kraków.
- Panayotov M., Bebi P., Tsvetanov N., Alexandrov N., Laranjeiro L., Kulakowski D. 2015. The disturbance regime of Norway spruce forests in Bulgaria. *Canadian Journal of Forest Research* 44: 1143-1153.
- Petritan A. M., Nuske R. S., Petritan I. C., Tudose N. C. 2013. Gap disturbance pattern in an old-growth sessile oak (*Quercus petraea* L.) – European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest remnant in the Carpathian Mountains, Romania. *For. Ecol. Manag.* 308: 67-75.
- Robakowski P., Antczak P. 2008. Ability of silver fir and European beech saplings to acclimate photochemical processes to the light environment under different canopies of trees. *Polish Journal of Ecology* 56 (1): 3-16.
- Robakowski P., Wyka T., Samardakiewicz S., Kierzkowski D. 2004. Growth, photosynthesis and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings under different canopies. *For. Ecol. Manag.* 201: 211-227.
- Rozenbergar D., Mikac S., Anić I., Diaci J. 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry* 80 (4): 431-443.
- Runkle J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests in eastern North America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- Trampler T., Klieczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A. 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna na podstawach ekologiczno-fizjograficznych. PWRiL, Warszawa.
- Veblen T. T. 1992. Regeneration dynamics. Plant succession. W: Glenn-Lewin D. C., Peet R. K. [red.]. Chapman and Hall. Theory and Prediction. London. 152-187.
- Woods K. D., Whittaker R. H. 1981. Canopy understory interaction and the internal dynamics of mature hardwood and hemlock-hardwood forests. W: Forest Succession. Springer Verlag.

- Xu W. D., Zou C. J. 1998. Chinese sandy forest ecosystem. China Forestry Pub. House, Beijing.
- Zang R. G., Ding Y., Zhang W. Y. 2008. Seed dynamics in relation to gaps in a tropical montane rainforest of Hainan Island, South China: (II) seed bank. J. Integr. Plant Biol. 50: 513-521.
- Zhang X. R., Tan X. F., Wang R. Q., Xu N. N., Guo W. H. 2013. Effects of soil moisture and light intensity on ecophysiological characteristics of *Amorpha fruticosa* seedlings. Journal of Forestry Research 24: 293-300.
- Zhao X. H., Zhang C. Y., Zheng J. M. 2006. Correlations between canopy gaps and species diversity in broad-leaved and Korean pine mixed forests. Frontiers of Forestry in China 4: 372-378.