

Dorota DOBROWOLSKA
Instytut Badawczy Leśnictwa
Zakład Ekologii i Ochrony Środowiska
Sękocin, 05-090 Raszyn
e-mail: dorotad@ikp.atm.com.pl

STRUKTURA DRZEWOSTANU GŁÓWNEGO JAKO CZYNNIK KSZTAŁTUJĄCY WARUNKI ŚWIETLNE W ODNOWIENIU NATURALNYM JODŁY POSPOLITEJ (*ABIES ALBA* MILL.)

THE EFFECT OF STAND STRUCTURE ON UNDERSTORY LIGHT
CONDITIONS AND NATURAL REGENERATION OF SILVER FIR
(*ABIES ALBA* MILL.)

Abstract: *This study presents the results of the structure analysis (quantity, frequency, sum of height, sum of height increment) of naturally regenerated silver fir under different light conditions. The photosynthetic active radiation (PAR) at 0,0, 1,5, 3 and 4 m above the forest floor was measured under various stand composition. It was found that the number and frequency of fir regeneration depends on the stand species composition. Mean daily percent PAR in the understory at 4 m above the forest floor varied from 1,23% under the canopy composed of deciduous tress (especially hornbeam) to 23,57% in stands composed of pine.*

Key words: *natural regeneration, silver fir, photosynthetic active radiation, stand structure.*

1. WSTĘP

Struktura okapu drzewostanu w istotny sposób wpływa na warunki świetlne pod nim panujące, zmieniając zarówno ilość, jak i jakość promieniowania słonecznego docierającego do dolnych warstw lasu. Zmiany te są funkcją stopnia zadrzewienia oraz struktury drzewostanu, właściwości spektralnych liści, położenia słońca i warunków pogodowych (MESSIER i BELLEFLEUR 1988). Jak wiadomo, korony drzew w lesie nie tylko osłabiają ogólną intensywność światła, ale także częściowo zmieniają skład spektralny promieniowania przenikającego do niższych pięter lasu, dlatego też w ekologii wyróżnia się warunki „cienia zielonego” – ubożego w promieniowanie czerwone (pod koronami drzew liściastych) i warunki „cienia niebieskiego” – stosunkowo bogatego w rozproszone promieniowanie nieba (pod koronami drzew iglastych) (MAI THU 1978; MORTENSEN, SANDVIK 1988; PARENT, MESSIER 1996). Drzewostany liściaste działają jak filtr, który przepuszcza mniej promieniowania ultrafioletowego i promieniowania fotosyntetycznie czynnego – PAR (400-700 nm) niż długofalowego promieniowania czerwonego (FEDERER, TANNER 1966). Natomiast okap iglasty dzieli różne składniki krótkofalowego promieniowania (bezpośrednie i pośrednie, odbite i rozproszone, promieniowanie słoneczne i nieba) docierające do dna lasu w sposób bardziej zróżnicowany niż drzewa liściaste (MESSIER, BELLEFLEUR 1988).

Drzewa oraz rośliny zielne modyfikują swój wzrost w zależności od jakości i ilości światła (np. PAR). Ilość i jakość światła wpływają ponadto na różne procesy zachodzące w roślinach, między innymi fotosyntezę (HODDINOTT, HALL 1982; KWESTIGA i in. 1986) i kiełkowanie nasion (BORMANN 1983; BLISS, SMITH 1985). Dlatego wydaje się ważne określenie tych dwóch komponentów światła pod okapem różnych drzew w celu poznania ich wpływu na wzrost i rozwój roślin. Umożliwi to zrozumienie roli światła we wzroście drzew pod okapem drzewostanu.

Skład gatunkowy drzewostanu oraz jego struktura mają wielki wpływ na warunki świetlne panujące pod okapem drzew. GOODFELLOW i BARKHAM (1974) badając wpływ zwarcia na stopień przenikania światła do wnętrza drzewostanu bukowego stwierdzili, że im mniejsze zwarcie, tym liczba luk rosła, a tym samym udział światła przenikającego pod okap zwiększał się, natomiast jego spektrum było zubożone w światło niebieskie. Natomiast badania FREYMAN'a (1968) wykazały, że ilość i jakość promieniowania słonecznego (400-750 nm) docierającego do dna lasu różni się pomiędzy osiką, sosną (*Pinus contorta* Dougl.) i daglezią.

Celem przeprowadzonych badań* było określenie ilości światła docierającego do różnych poziomów odnowienia naturalnego jodły w drze-

* Badania przeprowadzono w ramach programu BLP-525 finansowanego przez Dyрекcyję Ggernalną Lasów Państwowych

wostanach różniących się składem gatunkowym i udziałem jodły. Z literatury wiadomo, że światło jest jednym z najważniejszych czynników ekologicznych, decyduje ono o powstawaniu nalotu i jego rozwoju, wywiera także wpływ na kształtowanie się podrostu (JAWORSKI, FUJAK 1983; JAWORSKI 1984). Dlatego też celem pracy było również określenie współzależności cech ilościowych i jakościowych odnowienia naturalnego jodły z warunkami świetlnymi.

2. METODYKA BADAŃ

Na terenie rezerwatu Jata, który jest jednym z naturalnych stanowisk kresowych jodły na niżu, wybrano 9 powierzchni badawczych. Dwie powierzchnie badawcze założono w drzewostanach sosnowych z udziałem jodły do 10% w składzie gatunkowym drzewostanu, charakteryzujących się licznym odnowieniem *A. alba* Mill., o bardzo dużej żywotności. Następne dwie usytuowano w drzewostanach z udziałem jodły 20-40% i dużym udziałem gatunków liściastych. Jedną powierzchnię założono w litym drzewostanie jodłowym, kolejne dwie w drzewostanach z udziałem jodły 20-40% i przewagą sosny. Ostatnie dwie powierzchnie położone były w drzewostanach świerkowo-brzozowych. Wybrane powierzchnie badawcze zajmowały siedliska BMśw i LMw oraz charakteryzowały się zwarcie drzewostanu od 0,4 do 0,8 (tab. 1).

Tabela 1
Table

Charakterystyka powierzchni badawczych na terenie rezerwatu Jata
Characteristic of investigation plots in the Jata reserve

Nr powierzchni Plot no	Skład gatunkowy drzewostanu Stand species composition	Siedlisko Site type	Zwarcie drzewostanu Stand density
1	9Jd 1Brz	LMw	0,7
4	9 So 1Jd	LMw	0,4
12	9So 1 Jd	LMw	0,8
19	4OI 3Brz 2Jd 1Św	BMśw	0,8
20	4OI 3Brz 2Jd 1Św poj.Gb	BMśw	0,4
44	6So 3Jd 171 1Jd 80	BMśw	0,6
45	6So 3Jd 171 1Jd 80	BMśw	0,4
54	5Brz 5Św	BMśw	0,6
55	5Brz 5Św	BMśw	0,5

Dobowe pomiary natężenia promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR) pod okapem drzewostanu przeprowadzono w latach 1995-1996. W celu określenia rozkładu światła docierającego do różnych warstw odnowienia naturalnego jodły pomiary te wykonywano na różnych wysokościach: 4 m, 3 m, 1,5 m i na powierzchni gruntu. Pomiary światła wykonywano za pomocą urządzenia firmy LI-COR, inc., złożonego z liniowego sensora o długości 1 m (line quantum sensor) oraz z DataLoggeru. W odległości około kilometra od powierzchni podokapowych prowadzono dobowy pomiar natężenia promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR) na otwartej przestrzeni również wykorzystując system DeltaLogger. Pomiary światła wykonywane były przez całą dobę w miesiącu sierpniu oraz na początku września. Dane rejestrowano w systemie DeltaLogger, który zapisywał średnie wartości odczytów uzyskanych w okresie 5 min. Powołując się na badania CHAZDON i FETCHER'a (1984) można stwierdzić, że pięciominutowe średnie są wystarczające, żeby rejestrować krótkotrwałe zmiany warunków świetlnych. W badaniach nie rejestrowano impulsów świetlnych poniżej $2 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

Wybrane powierzchnie badawcze należały do sieci powierzchni próbnych, na których w latach 1992-1993 dokonano oceny dynamiki odnowienia naturalnego *A. alba* Mill. (DOBROWOLSKA 1996). Parametrami charakteryzującymi wzrost i rozwój odnowienia jodłowego na powierzchniach badawczych były:

- liczebność i udział jodły w poszczególnych fazach odnowienia,
- średnia żywotność,
- suma wysokości,
- suma średniego rocznego przyrostu wysokości odnowienia jodły.

Głównym kryterium określania żywotności jodeł w badaniach był tzw. czynnik świetlny, czyli stosunek długości pędu głównego do długości pędów bocznych w ostatnich trzech okółkach. Na tej podstawie wyróżniono 4 klasy żywotności odnowienia naturalnego jodły: 1 klasa – ponad 1,0; 2 klasa – 0,5-1,0; 3 klasa – 0,25-0,5; 4 klasa - poniżej 0,25. Przyjęte w omawianych badaniach kryterium określania żywotności było podobne, jak w pracach BERNADZKIEGO (1974) oraz PARENT i MESSIER'a (1995).

Liczebność oraz żywotność jodły i pozostałych gatunków odnowienia przedstawiono w następujących klasach wysokości i grubości: nalot ($h \leq 0,5$ m), dwie klasy niskiego podrostu (h : 0,51-1,3 m i $d_{1,3}$: 0-1,9 cm), wysoki podrost ($d_{1,3}$: 2-6,9 cm) oraz młode pokolenie jodły o charakterze dolnej warstwy drzewostanu ($d_{1,3}$: 7-11,9 cm).

W celu znalezienia wzajemnych zależności pomiędzy wybranymi parametrami charakteryzującymi wzrost jodły w poszczególnych warstwach odnowienia oraz dla stwierdzenia zależności tych parametrów od warunków świetlnych obliczono współczynnik korelacji Spearman'a (SOKAL, ROHLF 1981).

3. WYNIKI BADAŃ

3.1. Charakterystyka warunków świetlnych na powierzchniach badawczych

W tabeli 2 przedstawiono średnie i maksymalne wartości względnego natężenia światła oraz średnie promieniowanie fotosyntetycznie czynne docierające do różnych warstw odnowienia naturalnego jodły. Stwierdzono, że wraz ze zmniejszaniem się wysokości pomiaru z reguły maleje względne natężenie światła oraz średnie promieniowanie fotosyntetycznie czynne przenikające do kolejnych warstw lasu. Najkorzystniejsze warunki świetlne panowały na wysokości 4 m, a o ilości światła przenikającego do tej warstwy lasu decydowały następujące czynniki: zwarcie drzewostanu oraz jego skład gatunkowy, a także wysokość i liczebność wysokiego podrostu. Średnie względne natężenie światła na wysokości 4 m wahało się od 1,23 do 23,57%. Największe jego wartości stwierdzono w drzewostanie jodłowo-sosnowym, na powierzchni charakteryzującej się zwarcie 0,4 (pow. 45), gdzie wartości maksymalnego względnego natężenia nie przekroczyły 40%. W pozostałych drzewostanach jodłowo-sosnowych również zaobserwowano korzystniejsze warunki świetlne niż w drzewostanach z udziałem gatunków liściastych. Świadczy o tym wielkość średniego

Tabela 2
Table 2

Średnie i maksymalne względne natężenie światła oraz średnie promieniowanie fotosyntetycznie czynne docierające do różnych warstw lasu

Mean and maximum relative light radiation and mean photosynthetic active radiation reaching different forest layers

Nr powierzchni Plot no	Względne natężenie promieniowania świetlnego % i PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) Relative light radiation (%) and PAR ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)											
	h = 0,0 m			h = 1,5 m			h = 3 m			h = 4 m		
	śr.	maks.	PAR	śr.	maks.	PAR	śr.	maks.	PAR	śr.	maks.	PAR
1	4,59	91,97	28,75	4,67	5,53	9,35	5,73	7,48	5,82	6,19	9,25	10,82
4	1,64	3,35	11,94	5,06	6,27	17,76	–	–	–	16,89	42,50	94,98
12	3,79	14,69	22,81	5,81	14,69	41,45	–	–	–	10,87	41,66	85,68
19	2,44	6,49	10,52	2,11	11,60	16,85	–	–	–	2,16	7,24	13,34
20	1,43	2,43	7,71	1,59	4,06	7,38	–	–	–	1,23	3,33	7,17
44	–	–	–	5,47	9,55	33,87	8,10	41,82	43,16	10,79	84,36	74,45
45	9,00	35,50	54,01	23,59	28,03	27,38	21,10	39,50	91,60	23,57	37,73	45,44
54	4,90	9,68	10,36	6,11	12,03	17,86	11,47	17,54	9,50	12,99	39,70	14,54
55	2,94	5,36	6,81	2,43	6,95	11,70	1,78	3,93	8,93	4,21	7,76	19,00

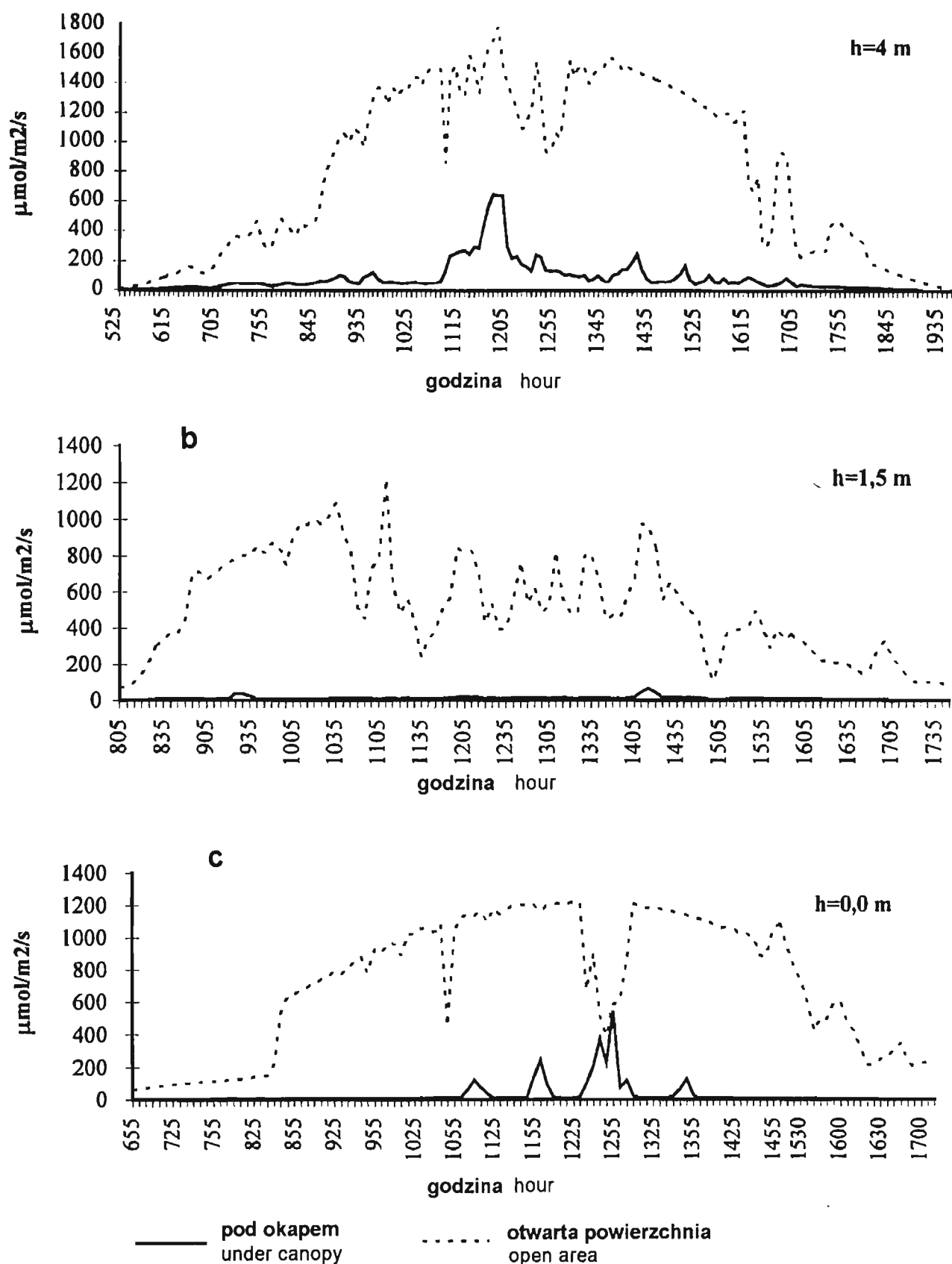
promieniowania fotosyntetycznie czynnego określonego dla poszczególnych wysokości. W tych drzewostanach na wysokości 4 m średnie PAR wahało się od 45,44 do 94,987 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

Niekorzystnymi warunkami świetlnymi odznaczały się drzewostany mieszane z dużym udziałem gatunków liściastych oraz świerka (pow. 19 i 55), a szczególnie drzewostany z udziałem grabu (pow. 20). Pod okapem grabu, niezależnie od wysokości pomiaru, wielkość względnego natężenia światła nie przekroczyła 1,6%, maksymalnie osiągając wartość 4,06%. Średnie PAR we wszystkich badanych warstwach lasu na tej powierzchni wynosiło około 7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Nic dziwnego, że w tych warunkach świetlnych stwierdzono obecność tylko pojedynczych nalotów jodłowych, a bliskie sąsiedztwo grabu odbijało się na liczebności i żywotności podrostu omawianego gatunku. W pozostałych drzewostanach z udziałem gatunków liściastych natężenie światła wahało się od 1,78 do 4,21%, maksymalnie osiągając wartość 11,60%. W litych drzewostanach jodłowych względne natężenie światła nie przekroczyło 6,19%, a jego wartość maksymalna tylko w fazie nalotu wynosiła aż 91,97%, jednak w pozostałych warstwach nie przekroczyła 10%.

O ilości światła docierającego pod okap drzewostanu decydują również warunki pogodowe, a w szczególności zachmurzenie. Pomiary światła na poszczególnych powierzchniach badawczych przeprowadzono przy różnym stopniu zachmurzenia nieba.

W prezentowanych badaniach różnice w przenikaniu światła pod okap drzewostanu (na wysokości 3 i 4 m) w zależności od wielkości zachmurzenia zaobserwowano w drzewostanach mieszanych z udziałem brzozy i świerka (pow. 54 i 55). Na powierzchni 54 pomiary wykonywano w dzień pochmurny, natomiast na powierzchni 55 w dzień słoneczny. Przy dużym zachmurzeniu średnie natężenie światła było trzykrotnie większe na wysokości 4 m (pow. 54), a na wysokości 3 m nawet sześciokrotnie większe niż w dniu słonecznym (pow. 55).

Pomiary promieniowania fotosyntetycznie czynnego prowadzono przez całą dobę przyjmując jednak założenie, że odczyty poniżej 2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ nie będą rejestrowane. Okazuje się, że w niekorzystnych warunkach pogodowych, przy bardzo silnym zachmurzeniu pomiary promieniowania pod okapem drzewostanu rozpoczęły się dopiero ok. godz. 8, a kończyły już o godz. 16. (np. pomiary w litej jedlinie na wysokości 4 m). Natomiast w słoneczny dzień w zależności od wysokości pomiarów oraz składu gatunkowego drzewostanu pomiary światła zaczynały się ok. 5.30, a kończyły ok. godz. 19. Przykłady porównania rozkładu promieniowania fotosyntetycznie czynnego na otwartej powierzchni i pod okapem drzewostanu przedstawiono na ryc. 1.



Ryc. 1. Porównanie rozkładu promieniowania fotosyntetycznie czynnego PAR na otwartej powierzchni i pod okapem drzewostanu: a – jodłowo-sosnowego na wysokości 4 m (pow. 12), b – brzoźowo-świerkowego na wysokości 1,5 m (pow. 55), c – jodłowego na poziomie gruntu (pow. 1)

Fig. 1. Comparison of photosynthetic active radiation (PAR) in the open area and under stand canopy composed of: a – of fir and pine at the high of 4 m (plot 12), b – birch and spruce at the high of 1.5 m (plot 55), c – fir at the forest floor (plot. 1)

3.2. Charakterystyka wzrostu odnowienia jodłowego w różnych warunkach świetlnych

Liczebność i frekwencja jodły w poszczególnych fazach rozwojowych odnowienia zależą od udziału jodły w drzewostanie oraz od jego składu gatunkowego (DOBROWOLSKA 1996). Stwierdzono, że wraz ze zwiększającym się udziałem jodły rośnie liczebność oraz frekwencja odnowienia jodłowego (tab. 3). Jodła odnawiała się dobrze zarówno w litych, jak i mieszanych drzewostanach, przy czym istotne znaczenie dla odnowienia miał ich skład gatunkowy. W drzewostanach złożonych z sosny i brzozy jodła lepiej się odnawiała niż w drzewostanach z udziałem gatunków liściastych (m.in. olszy, grabu) oraz świerka. W badanych drzewostanach największą liczebnością odnowienia charakteryzowały się powierzchnie w litym drzewostanie jodłowym (pow. 1) oraz w drzewostanach jodłowo-sosnowych (pow. 4, 12, 44, 45). W tych drzewostanach stwierdzono także większą frekwencję jodły w poszczególnych klasach grubości i wysokości odnowienia jodłowego w porównaniu z drzewostanami złożonymi z gatunków liściastych oraz świerka.

Jednym z czynników wpływających na odnowienie jodły jest nie tylko skład gatunkowy drzewostanów, ale także konkurencja o przestrzeń, światło i zasoby pokarmowe pomiędzy poszczególnymi warstwami odnowienia jodłowego.

Tabela 3
Table 3

Liczebność i udział jodły w poszczególnych fazach rozwojowych odnowienia jodły na powierzchniach badawczych

Number and percentage of fir in particular developmental phases of fir regeneration on the investigation plots

Nr pow. Plot no	Liczebność i udział (wg Sh) poszczególnych faz odnowienia jodły Number and percentage (according to Sh) of fir in particular phases of regeneration									
	h: ≤ 0,5 m		h: 0,5-1,3 m		d _{1,3} : 0-2 cm		d _{1,3} : 2-7 cm		d _{1,3} : 7-12 cm	
	szt./ha	%	szt./ha	%	szt./ha	%	szt./ha	%	szt./ha	%
1	2000	100	0	0	0	0	100	98	100	100
4	0	0	800	77	1200	77	3900	95	400	100
12	0	0	0	0	400	88	1700	85	300	100
19	1000	100	0	0	0	0	900	81	800	100
20	1000	37	0	0	0	0	500	41	0	0
44	0	0	0	0	1200	48	800	96	200	100
45	15000	100	400	100	0	0	300	100	0	0
54	0	0	0	0	0	0	400	73	500	88
55	0	0	0	0	0	0	700	91	500	43

W badanych drzewostanach stwierdzono, że wraz ze wzrostem wysokości odnowienia jodłowego rośnie jego żywotność. Najlepszą żywotnością charakteryzowały się jodły rosnące w dolnej warstwie drzewostanu, przy czym ich żywotność wyraźnie zależała od składu gatunkowego drzewostanu. Pod osłoną sosny średnia żywotność jodeł o pierśnicy 7-12 cm wahała się od 1,0 do 1,5. Natomiast w drzewostanach złożonych z gatunków liściastych oraz świerka, a także w silnie zwartym drzewostanie jodłowym średnia żywotność jodeł w dolnej warstwie była zdecydowanie niższa i wynosiła od 1,8 do 2,5. Natomiast analiza statystyczna wykazała istotną zależność korelacyjną pomiędzy liczebnością i frekwencją nalotu oraz niskich warstw podrostu a jego wzrostem, przyrostem wysokości oraz żywotnością (tab. 4). Im więcej nalotu oraz niskiego podrostu jodłowego, tym lepszy jest jego wzrost oraz żywotność. Stwierdzono również istotny związek pomiędzy sumą wysokości i sumą przyrostu wysokości a średnią żywotnością nalotu oraz niskiego podrostu jodłowego. W przypadku wysokiego podrostu ($d_{1,3}$: 2-7 cm) także stwierdzono istotną korelację pomiędzy liczebnością podrostu a jego wzrostem i przyrostem wysokości, natomiast nie stwierdzono poprawy jego żywotności wraz ze wzrostem jego liczebności. Większy wpływ na żywotność wysokiego podrostu ma dostęp światła niż jego liczebność. Analiza statystyczna wykazała istotną korelację pomiędzy żywotnością wysokiego podrostu a względnym natężeniem światła oraz promieniowaniem fotosyntetycznie czynnym (tab. 4). Ujemna wartość współczynnika korelacji informuje o wzroście żywotności (tzn. wskaźnik żywotności zbliża się do jedności, ponieważ w przypadku tej cechy odnowienia jodłowego przyjęto, że 1 określa drzewka charakteryzujące się najwyższą żywotnością) w miarę wzrostu względnego natężenia światła fotosyntetycznie czynnego.

Ilość promieniowania słonecznego przenikającego do wnętrza drzewostanu i jego poszczególnych warstw zależy nie tylko od składu gatunkowego drzewostanów, ale również od ich zwarcia. Żywotność jodeł w dolnej warstwie drzewostanu zmieniała się w zależności od zwarcia okapu drzewostanu. Im wyższe zwarcie drzewostanu macierzystego, tym słabsza żywotność jodły o pierśnicy 7-12 cm (tab. 1 i 5). Ponadto wzrost młodego pokolenia jodeł wpływał ograniczająco na dopływ światła do niższych warstw lasu i w ten sposób hamował rozwój nalotów i dolnych warstw podrostów jodłowych, o czym świadczy ujemna korelacja pomiędzy sumą wysokości nalotu i wysokiego podrostu jodłowego ($r = -0,7120$, $p < 0,05$). Natomiast porównanie następujących parametrów: liczebności, sumy wysokości oraz sumy przyrostu wysokości dla niskiego podrostu i wysokiego podrostu wskazuje na istotną zależność korelacyjną pomiędzy tymi warstwami odnowienia (odpowiednio $r = 0,7072$; $r = 0,7822$; $r = 0,7327$; $p < 0,05$). Oznacza to, że im więcej jodeł znajduje się w klasie pierśnic 0-2 cm, tym więcej ich przechodzi do kolejnych warstw odnowienia, a więc ciągłość odnowienia może być zachowana.

Tabela 4
Table 4

Współczynniki korelacji pomiędzy poszczególnymi parametrami charakteryzującymi kolejne fazy odnowienia (a – nalot, b – bardzo niski podrost, c – niski podrost, d – wysoki podrost, e – młode pokolenie) i warunkami świetlnymi pod okapem drzewostanu

Correlation indexes between particular parameters of successive regeneration phases (a – seedlings, b – very small saplings, c – small seedlings, d – high seedlings, e – young generation) and light conditions under canopy

		Frekwencja Frequency	Σh	$\Sigma \Delta h$	Żywotność Vitality	% światła % of light	PAR
Liczebność Number	a	0,9642**	0,9950**	0,9950**	0,9487**		
	b	0,9688**	1,000***	1,000***	0,9688**		
	c	0,9231**	0,9941**	0,9941**	0,9821**		
	d		0,9833**	1,000***			
	e		1,000***	1,000***	0,8136*		
Frekwencja Frequency	a		0,9390**	0,9390**	0,8953*		
	b		0,9688**	0,9688**	1,000***		
	c		0,9059*	0,9294**	0,9586**		
Σh	a			1,000***	0,9535**		
	b			1,000***	0,9688**		
	c			0,9833**			
	d			1,000***			
	e				0,8136*		
$\Sigma \Delta h$	a				0,9535**		
	b				0,9688**		
	c				0,9941**		
	e				0,8136*		
Żywotność Vitality	d				-0,8824*	-0,8236*	
PAR	b				0,8500*		
	c				0,7667*		
	d			0,7000*			
	e				0,7000*		

W tabeli przedstawiono tylko istotne wartości współczynnika korelacji; $\alpha=0,05^*$; $\alpha=0,01^{**}$; $\alpha=0,001^{***}$

Analizując wzrost i przyrost jodeł na poszczególnych powierzchniach stwierdzono, że wypełnienie przestrzeni przez odnowienie (Σh) zależy przede wszystkim od udziału tzw. gatunków sprzyjających odnowieniu w drzewostanie macierzystym, tzn. sosny i brzozy (DOBROWOLSKA 1996). Suma średniego rocznego przyrostu wysokości odnowienia jodłowego (szczególnie nalotów i podrostów jodłowych) była również uzależniona od składu gatunkowego drzewostanów (tab. 6). Największym przyrostem wysokości charakteryzowały się jodły w drzewostanach mieszanych z przewagą gatunków iglastych.

Tabela 5

Table 5

Średnia żywotność poszczególnych faz odnowienia jodły na powierzchniach badawczych

Mean vitality of particular phases of fir regeneration on the investigation plots

Nr powierzchni Plot no	Średnia żywotność poszczególnych faz odnowienia jodły Mean vitality of particular phases of fir regeneration				
	h≤0,5 ,	h:0,5-1,3 m	d _{1,3} : 0-2 cm	d _{1,3} :2-7 cm	d _{1,3} :7-12 cm
1	2,5	0	0	3,0	2,0
4	0	2,5	3,3	2,3	1,5
12	0	0	3,0	2,3	1,0
19	1,0	0	0	3,6	2,5
20	2,0	0	0	3,0	0
44	0	0	3,0	2,4	1,0
45	2,6	3,0	0	1,0	0
54	0	0	0	2,5	2,2
55	0	0	0	2,7	1,8

Tabela 6

Table 6

Suma wysokości i suma średniego rocznego przyrostu wysokości odnowienia jodłowego

The sum of heights and sum of mean annual height increment of fir regeneration

Nr pow. Plot no	Suma wysokości i suma przyrostu wysokości poszczególnych faz odnowienia jodły m/100m ² The sum of heights and sum of height increment of particular phases of fir regeneration									
	h≤0,5 m		h: 0,5-1,3 m		d _{1,3} : 0-2 cm		d _{1,3} : 2-7		d _{1,3} : 7-12 cm	
	Sh	SΔh	Sh	SΔh	Sh	SΔh	Sh	SΔh	Sh	SΔh
1	4,0	45,1	0	0	0	0	4,9	21,3	11,0	37,6
4	0	0	18,5	56,0	8,0	113,6	142,4	669,1	32,2	120,3
12	0	0	0	0	6,2	37,9	58,1	277,0	23,1	87,6
19	0,5	8,6	0	0	0	0	35,1	161,9	68,9	252,0
20	3,0	30,1	0	0	0	0	17,8	84,3	0	0
44	0	0	0	0	18,2	112,3	35,9	159,4	17,8	64,7
45	18,5	238,6	2,8	21,8	0	0	13,6	60,1	0	0
54	0	0	0	0	0	0	15,7	72,0	41,4	153,4
55	0	0	0	0	0	0	24,9	116,8	41,4	153,4

4. DYSKUSJA

Natężenie promieniowania świetlnego i skład spektralny światła przenikającego do dna lasu zależą przede wszystkim od liczebności i zwarcia niskiego oraz wysokiego podrostu, chociaż niewątpliwie także od struktury i składu drzewostanu. Żywotność nalotu może ulec osłabieniu także w przypadku jego gwałtownego odsłonięcia. O wzroście nalotu jodłowego decydują nie tylko warunki świetlne, ale także konkurencja o zasoby wodne i składniki pokarmowe z gatunkami runa leśnego i innymi gatunkami odnowienia. W fazie nalotu przyjmuje się za odpowiednie oświetlenie dla jodły od 10% do 33%, natomiast za optymalne uznaje się względne natężenie promieniowania świetlnego wynoszące od 15 do 25% (JAWORSKI i ZARZYCKI 1983). Za względne minimum światła dla nalotu jodłowego przyjmuje się od 1,7 do 2,7% światła pełnego (JAWORSKI, ZARZYCKI 1983).

Wyniki przeprowadzonych badań wskazują, że tylko pod osłoną silnie ocieniającego grabu natężenie promieniowania świetlnego nie przekraczało 2%, osiągając w godzinach południowych 2,4% (pow. 20). W tak niekorzystnych warunkach świetlnych stwierdzono tylko pojedyncze siewki jodłowe, które mają niewielką szansę na przejście do fazy podrostu. Podobnie niekorzystne warunki świetlne w fazie nalotu panowały pod licznym, silnie oceniającym podrostem jodłowym (pow. 4). W tych warunkach (1,64% światła pełnego) nie stwierdzono obecności nalotu jodłowego. Najkorzystniejsze warunki świetlne dla omawianej fazy odnowienia zaobserwowano przy 9% natężeniu światła (pow. 45), o czym świadczyła największa liczebność nalotu w porównaniu ze wszystkimi badanymi drzewostanami, chociaż jego żywotność nie była zadowalająca. Czynnikiem osłabiającym żywotność nalotu jodłowego była zwierzyna. Prawie wszystkie jodełki w tej fazie odnowienia uległy zgryzaniu.

Większość siewek drzew leśnych rośnie pod okapem drzewostanu albo oczekując na poprawę warunków świetlnych wskutek powstania luk w zwarciu – (syndrom Oskara), albo wolno, lecz skutecznie rosną w stronę górnej warstwy drzew. W tym okresie drzewa znoszą ocienienie przerywane od czasu do czasu przez promienie słońca. W różnych drzewostanach błyski światła (sunflecks) dostarczają 30-80% całkowitego promieniowania fotosyntetycznego czynnego (WARRINGTON i in. 1988). Wydaje się, że dzięki właśnie takim krótkotrwałym błyskom światła nalot jodłowy może rosnać w silnie oceniającym drzewostanie jodłowym (pow. 1) oraz w drzewostanach z udziałem gatunków liściastych.

W fazie podrostu natężenie promieniowania świetlnego docierającego do najwyższej warstwy podrostu uzależnione jest przede wszystkim od zwarcia, struktury i składu gatunkowego drzewostanu osłaniającego, a w niższych warstwach podrostu dodatkowo zależy od jego warstw wyższych. Wysokość podrostu, długość korony, a także grubość gałęzi zależą od ilości światła do-

cierającego do podrostu (JAWORSKI 1984). W drzewostanach świerkowo-jodłowych względne natężenie światła docierającego do podrostu nie przekraczało 20%, a jego średnia wartość wynosiła 10,9% (JAWORSKI 1984).

W prezentowanych badaniach stwierdzono podobne wartości w najwyższej warstwie podrostu w drzewostanach jodłowo-sosnowych. Tak więc relacje pomiędzy odnowieniem jodły i jego żywotnością a strukturą okapu mają charakter dynamiczny i mogą doprowadzić do istotnych zmian w liczebności i jakości omawianego gatunku. Rośliny przyjmują dwie strategie w zasiedlaniu różnorodnych miejsc: po pierwsze – poprzez osiaganie jak najwyższego wzrostu i zacienianie sąsiadów wygrywają konkurencję o światło, po drugie – zasiedlając jak największą przestrzeń zdobywają maksimum zasobów pokarmowych i wody (FALIŃSKA 1996).

Wiele gatunków drzew leśnych, szczególnie iglastych, reaguje na dostęp światła charakterystycznym wzrostem i rozwojem morfologicznym. Przy słabym natężeniu światła szybciej rosną gałęzie boczne niż pęd główny; w ten sposób tworzą się drzewa o charakterystycznym pokroju korony w kształcie parasola. Większy wzrost gałęzi bocznych zwiększa przechwytywanie promieniowania słonecznego równocześnie zmniejszając koszty utrzymania struktur nie związanych z fotosyntezą (SPRUGEL 1989).

Im większy dostęp światła do rośliny tym szybszy wzrost pędu wierzchołkowego; tworzą się korony o kształcie stożkowym, które z reguły mają więcej gałęzi w okółku (PARENT, MESSIER 1995). Ten typ wierzchołka pozwala na zwiększenie ogólnej ilości przechwytywanego promieniowania. Wiadomo, że przy wartościach względnego natężenia światła 3-25% współczynnik stałości C_e , określający wielkość długości pędu głównego w porównaniu ze średnią długością gałęzi bocznych w danym okółku szybko rośnie (PARENT, MESSIER 1995). Jest to spowodowane coraz szybszym wzrostem pędu głównego w porównaniu ze średnią długością gałęzi bocznych w pierwszym okółku. Przy tych wartościach PAR (3-25%) młode jodły przechodzą ze stanu przygłuszenia, cechującego się płaskim wierzchołkiem w okres wzmożonego wzrostu, charakteryzującego się tworzeniem stożkowatego wierzchołka korony. Wyniki przeprowadzonych badań wskazują, że w górnej warstwie odnowienia najwyższą żywotnością charakteryzowały się jodły na powierzchniach o warunkach świetlnych w przedziale 10-25% (pow. 4, 12, 44 i 45). W tych warunkach świetlnych jodły charakteryzowały się stożkowatym kształtem korony.

W drzewostanach liściastych, gdy natężenie promieniowania było mniejsze od 10%, żywotność jodeł z najwyższych warstw była niska, dominowały jodły o spłaszczonym, parasolowatym wierzchołku. Właśnie pod okapem grabu, a także w drzewostanach złożonych z gatunków liściastych stwierdzono tworzenie charakterystycznego, parasolowatego wierzchołka korony. O osłabionych tendencjach wzrostowych w tych drzewostanach świadczą nie tylko niskie wartości sumy przyrostu wysokości, ale także niska żywotność podrostu. Z badań O'CON-

NELL'a i KELTY'ego (1994) wynika, że gatunki cienioznośne posiadają dużą plastyczność o charakterze morfologicznym w stosunku do ilości promieniowania docierającego pod okap drzewostanu. *Abies alba* jest drzewem znoszącym ocienienie przez wiele lat, które nie traci zdolności reagowania szybkim wzrostem na zwiększoną ilość światła. Większość badań dotyczących jodły pospolitej, a także innych jodeł (np. jodły balsamicznej), wskazuje na możliwość pozytywnej reakcji drzew z tego rodzaju na odsłonięcie (PARENT, MESSIER 1995).

Wydaje się słusznym założenie, że względne natężenie promieniowania 10-25% stwarza najkorzystniejsze warunki do wzrostu i rozwoju podrostu jodłowego. Współczynnik stałości C_e może być dobrym wskaźnikiem żywotności młodych jodeł (PARENT, MESSIER 1995). Badania BERNADZKIEGO (1974), JAWORSKIEGO, FUJAK (1983) i JAWORSKIEGO (1984) oraz wyniki przeprowadzonych badań wskazują na potrzebę wykorzystywania czynnika świetlnego do określania żywotności odnowienia jodłowego.

O warunkach świetlnych panujących pod okapem drzewostanu decydują także warunki pogodowe, a przede wszystkim zachmurzenie nieba. Względne natężenie światła podczas pochmurnej pogody może dwukrotnie przewyższać wartości otrzymane z pomiarów w dzień słoneczny (FABIJANOWSKI i in. 1974).

O jeszcze większych różnicach w przenikaniu światła pod okap drzewostanu pomiędzy dniem słonecznym i pochmurnym świadczą badania MESSIER i BELLEFLER'a (1988), z których wynika, że zarówno drzewostany pionierskie, jak i klimaksowe transmitują proporcjonalnie więcej energii w dni pochmurne niż w dni słoneczne. Wyniki tych badań są także zgodne z doniesieniami FEDERER i TANNER (1966) oraz VEZINA i BOULTERA (1966), cytowanymi przez MESSIER i BELLEFLER'a (1988). Natomiast z badań HUGHES'a i in. (1985) wynika, że nie nastąpił żaden wyraźny wzrost promieniowania w dni pochmurne w porównaniu z dniami słonecznymi. W omawianych badaniach stwierdzono zwiększenie natężenie światła przy dużym zachmurzeniu w porównaniu z dniem słonecznym w drzewostanach mieszanych z udziałem brzozy i świerka.

5. PODSUMOWANIE

Przedstawione wyniki badań struktury i liczebności odnowienia jodłowego w zróżnicowanych warunkach świetlnych mają wstępny charakter. W związku z tym istnieje konieczność przeprowadzenia szczegółowych badań uwzględniających zmienność warunków świetlnych w poszczególnych drzewostanach. Ponadto w dalszych badaniach należy uwzględnić nie tylko ilość światła, ale również jego jakość, wychodząc z założenia, że jednym z ważnych czynników środowiska, który oddziałuje zarówno pośrednio jak i bezpośrednio na wzrost roślin, jest

skład spektralny promieniowania słonecznego. W szczegółowym badaniu roli światła w odnowieniu jodłowym nie może zabraknąć również analizy warunków pogodowych.

Praca została przyjęta przez Komitet Redakcyjny 19 września 1997 r.

THE EFFECT OF STAND STRUCTURE ON UNDERSTORY LIGHT CONDITIONS AND NATURAL REGENERATION OF SILVER FIR (*ABIES ALBA* MILL.)

Summary

The study was conducted in the Jata reserve, which is the north-eastern most location of natural fir in Europe. The following parameters of structure and dynamics of natural regeneration were calculated: quantity of fir and other species, sum of height and sum of average annual height increment of fir regeneration and mean vitality of fir regeneration in different height and diameter classes. The photosynthetic active radiation (PAR) at 0,0, 1,5, 3 and 4 m above the forest floor were measured under different light conditions. It was found that number and frequency of fir regeneration depends on the species composition of stands. Mean daily percent PAR in the understory at 4 m above the forest floor varied from 1,23% under the canopy composed of deciduous tress (especially hornbeam) to 23,57% in stands composed of pine. The best conditions for initiation and development of fir regeneration were found under the canopy of pine and birch. The worst conditions for fir regeneration were found in the stands composed of deciduous species like ash, alder, oak, aspen, lime and spruce.

(transl. D. D.)

PIŚMIENNICTWO

- BERNADZKI E. 1974: Badania nad wykorzystaniem udoskonalonej klasyfikacji siedlisk do planowania hodowlanego (na przykładzie Dzielnic Gór Świętokrzyskich). Pr. Inst. Bad. Leśn., 46: 101-167.
- BLISS D., SMITH, H. 1985: Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. Plant Cell Environ. 8: 475-483.
- BORMANN B. T., 1983: Ecological implications of photochromediated seed germination in red alder. For. Sci. 29: 734-738.
- CHAZDON R.L., FETCHER N., 1984: Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. J. Ecol. 72: 553-564.
- DOBROWOLSKA D., 1996: Dynamika odnowienia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w zasięgu wyspowym na Podlasiu na przykładzie rezerwatu Jata. SGGW, Warszawa.
- FABIJANOWSKI J., JAWORSKI A., MUSIEL W. 1974: Wykorzystanie niektórych cech morfologicznych jodły (*Abies alba* Mill.) i świerka (*Picea excelsa* Link.) dla oceny potrzeb świetlnych i jakości ich podrostów. Acta Agr. Silv., Ser. Silv., 14: 3-25.

- FALIŃSKA K. 1996: Ekologia roślin. PWN, Warszawa.
- FEDERER C.A., TANNER C.B. 1966: Spectral distribution of light in the forest. *Ecology*, 47:555-560.
- FREYMAN S. 1968: Spectral distribution of light in forests of the Douglas-fir zone of southern British Columbia. *Can. J. Plant. Sci.* 48: 326-328.
- GOODFELLOW S., BARKHAM P. 1974: Spectral transmission curves for a beech (*Fagus sylvatica* L.) canopy. *Acta Bot. Neerl.* 23: 225-230.
- HODDINOTT J., HALL L. M. 1982: The responses of photosynthesis and translocation rates to changes in the R: FR ratio light. *Can. J. Bot.* 60: 1285-1291.
- HUGHES J. E., MORGAN D. C., BLACK C. R., 1985: Transmission properties of an oak canopy in relation to photoperception. *Plant Cell Environ.* 8: 509-516.
- JAWORSKI A. 1984: Wpływ warunków świetlnych i zwarcia podrostu jodłowego na kształtowanie się jego niektórych cech morfologicznych na przykładzie powierzchni doświadczalnej w lasach krynickich. *Acta Agr. Silv.*, 23: 71-87.
- JAWORSKI A., FUJAK H. 1983: Wpływ światła na kształtowanie się niektórych cech morfologicznych podrostu jodłowego na przykładzie powierzchni doświadczalnej w lasach krynickich. *Acta Agr. Silv.*, 23: 3-18.
- JAWORSKI A., ZARZYCKI K. 1983: Ekologia. W: Jodła pospolita - *Abies alba* Mill. Instytut Dendrologii PAN: 317-430.
- KWESTIGA F., GRACE J., STANDFORD A. P. 1986: Some photosynthetic characteristics of tropical timber trees as affected by the light regime during growth. *Ann. Bot.*, 58:23-32.
- MAI THU 1978: Wpływ światła różnej barwy na budowę i niektóre funkcje fizjologiczne igliwia sosny (*Pinus sylvestris* L.) i jodły (*Abies alba* Mill.). *Fol. For. Pol.*, 23:11-32.
- MESSIER C., BELLEFLEUR P. 1988: Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch - beech - sugar maple stand. *Can. J. For. Res.*, 18: 615-622
- MESSIER C., PUTTONEN P. 1995: Spacial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can. J. For. Res.* 25: 343-354.
- MORTENSEN L. M., Sandvik M. 1988: Light quality and growth of Norway spruce (*Picea abies* L.). *New Forests*, 2: 281-287.
- O'CONNELL B. M., KELTY M. J. 1994: Crown architecture of understory and open-grown white pine (*Pinus strobus* L.) sapling. *Tree Physiol.* 14: 89-102.
- PARENT S., MESSIER C. 1995: Effects d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Can. J. For. Res.* 25: 878-885.
- PARENT S., MESSIER C. 1996: A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Can. J. For. Res.*, 26: 151-154.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J. 1981: Biometry. New York.
- SPRUGEL D. G. 1989: The relationship of evergreenness, crown architecture, and leaf size. *Am. Nat.* 133: 465-479.
- VEZINA P. E., BOULTER W. K. 1966: The spectral composition of near ultraviolet and visible radiation beneath forest canopies. *Can. J. Bot.* 44: 1267-1284.
- WARRINGTON I. J., ROOK D. A., MORGAN D. C., TURNBULL H. L. 1988: The influence of simulated shadelight and daylight on growth, development and photosynthesis of *Pinus radiata*, *Agathis australis* and *Dacrydium cupressinum*. *Plant, Cell and Envir.* 11: 343-356.