

STANISŁAW KUCHARZYK

Znaczenie rozmnażania wegetatywnego buka w dynamice drzewostanów i regeneracji górnej granicy lasu w Bieszczadach Zachodnich*

The effect of vegetative reproduction of beech on stand dynamics and regeneration at upper timberline in Bieszczady Zachodnie

ABSTRACT

Kucharzyk S. 2006. Znaczenie rozmnażania wegetatywnego buka w dynamice drzewostanów i regeneracji górnej granicy lasu w Bieszczadach Zachodnich. Sylwan 9: 33-45.

The paper presents the variation in the percentage of tree clusters, tree distribution pattern and tree morphology (crown base height, stem inclination) along the distance gradient from the upper forest limit. It was ascertained that vegetative reproduction through branch and stem rooting and root and stem suckers is of a great significance for beech stand dynamics and regeneration in the upper timberline area in the Bieszczady Zachodnie Mountains.

KEY WORDS

Fagus sylvatica L., upper timberline, vegetative reproduction, Bieszczady Zachodnie Mountains

ADDRESSES

Stanisław Kucharzyk – Bieszczadzki Park Narodowy
ul. Bełska 7; 38-700 Ustrzyki Dolne; e-mail: stku@o2.pl

Wstęp

Wysoko położone drzewostany bukowe w Bieszczadach Zachodnich odznaczają się specyficzną strukturą i fizjonomią. Występowanie grup drzew o krzaczastym pokroju, zniekształconej koronie i wygiętych pniach przyczyniło się do tego, iż buczyny te nazywano „krzywulcowymi” bądź też „krzywolesiem” [Zarzycki 1963; Michalik, Szary 1995, 1997]. Taki charakter lasu kształtują przede wszystkim czynniki klimatyczne powodujące:

- redukcję przyrostu na wysokość i grubość (niekorzystny bilans akumulacji węgla i zaburzenia w procesach syntezy aminokwasów na skutek niskich wartości temperatury i krótkiego sezonu wegetacyjnego),
- mechaniczne uszkodzenia i deformacje aparatu asymilacyjnego, gałęzi oraz pni (okiść, wiatr, abrazja, lawiny, długi okres zalegania i schodzenia grubej pokrywy śnieżnej),
- ograniczenia w rozmnażaniu generatywnym.

Surowy klimat ograniczający wzrost i obsiewanie sprzyja rozmnażaniu wegetatywnemu buka. Szczególnie istotna jest duża wilgotność powietrza i podłoża związana ze znaczną ilością opadów [Fanta 1981; Perz 1997]. Do tworzenia odkładów i odrośli korzystne są także powały i złomy drzew, przyginanie gałęzi oraz inne zniekształcenia koron.

* Praca naukowa dofinansowana ze środków Komitetu Badań Naukowych w 2003 roku jako część projektu badawczego nr 3P06L.00624.

Ukorzeniecie stykających się z podłożem gałęzi i powalonych pni oraz tworzenie się odrośli z szyi korzeniowej może skutkować: odnowieniem (zastąpieniem) osobnika, jego rozrostem bądź też rzeczywistym rozmnażaniem (powstaniem niezależnych osobników) [Perz 1997]. Drzewa wyrosłe z ukorzenionych gałęzi mogą po pewnym czasie utracić połączenie z osobnikiem macierzystym lub też zachować zrost z nim i innymi osobnikami potomnymi tworząc wielopniowe polikormony, które nadają specyficzny charakter buczynom krzywulcowym. Takie grupy powstałe z jednego osobnika na drodze rozmnażania wegetatywnego mogą liczyć nawet ponad 40 pni [Fanta 1981].

Celem niniejszej pracy jest ilościowa ocena znaczenia rozmnażania wegetatywnego buka w dynamice drzewostanów w strefie górnej granicy lasu, przez określenie w gradiencie odległości od połoniny:

- procentowego udziału drzew rosnących pojedynczo i tworzących wielopniowe grupy;
- charakteru wzorca rozmieszczenia drzew;
- zmienności morfologicznej drzew pod względem tych cech, które mogą mieć istotny wpływ na rozmnażanie wegetatywne (wysokość osadzenia korony, pochYLENIE pnia).

Metoda

Badania przeprowadzono na 5 transektach badawczych założonych na stokach o jednorodnym nachyleniu i ekspozycji (tab. 1). Długość poszczególnych powierzchni jest uzależniona od wielkości strefy drzewostanu o charakterze krzywulcowym, jednak nie mniejsza niż 100 m, natomiast szerokość wynosi 20 m. Transekty zaczynają się na połoninie w odległości około 20-30 metrów powyżej górnej granicy lasu, a kończą w buczynie, gdzie drzewa wykazują normalny wzrost. Każda powierzchnia jest podzielona na kwadraty o boku 10 m. Zakres prac obejmował: trwałe oznaczenie drzew, określenie gatunku, pomiar pierśnicy i wysokości wraz z wysokością osadzenia korony oraz opis morfologii (pochylenie, krzywizna, zrosty, złomy). Wysokości niższych drzew (do 8 metrów) i wysokości osadzenia koron mierzono za pomocą łąty, zaś wyższe drzewa mierzono wysokościomierzem. Za nasadę korony uznawano najniższą żywą gałąź o średnicy przy pniu przynajmniej 1,5 centymetra. Pochylenie oceniano w czterech klasach wyróżniając drzewa: nie pochylone (odchylenie od pionu mniej niż 10°), pochylone (odchylenie od pionu od 10° do 40°), bardzo pochylone (odchylenie od pionu od 40° do 80°), leżące (odchylenie od pionu powyżej 80° – w zasadzie korona dotykająca podłoża). Liczbę drzew tworzących

Tabela 1.

Cechy położenia transektów badawczych
Location characteristics of transects

Transekt	A	B	C	D	E
Lokalizacja	Wielka Rawka Płn.	Wielka Rawka Płd.	Szeroki Wierch Płd.	Szeroki Wierch Płn.	Połonina Caryńska
Długość [m]	200	300	100	100	100
Wysokość początku [m n.p.m.]	1255	1270	1185	1145	1100
Wysokość końca [m n.p.m.]	1175	1195	1140	1105	1065
Wysokość górnej granicy lasu [m n.p.m.]	1245	1265	1170	1140	1095
Ekspozycja [°]	NEE	SW	SW	NEE	SW
Spadek [°]	25	14	23	30	23

wielopniową grupę oceniano na podstawie zrostów pni i widocznych na powierzchni ziemi zrostów korzeniowych.

Ponadto na dwóch transektach (Szeroki Wierch Płn. i Szeroki Wierch Płd.) wykonano kartowanie położenia drzew i starszego podrostu (o wysokości powyżej 1,3 metra) na potrzeby analizy wzorca rozmieszczenia.

Podczas prac kameralnych zbadano przestrzenną zmienność cech drzewostanu analizując procentowy udział drzew o różnym stopniu pochyleń, a także procentowy udział drzew tworzących zrosty w kwadratach 20 × 20 metrów oraz średnią wysokość osadzenia koron drzew w kwadratach 10 × 10 metrów. Dla dwóch transektów położonych na Szerokim Wierchu wykonano także analizę wzorca rozmieszczenia osobników za pomocą testu Ripleya [Szwagrzyk, Ptak 1991]. Przeanalizowano wykres funkcji L(t) dla czterech wydzielonych z transektu powierzchni kołowych o promieniu 10 metrów rozmieszczonych we wzrastającej odległości od granicy lasu. Środki powierzchni kołowych zlokalizowane były w odległości 15, 30, 50 i 70 metrów od brzegu lasu. Z analizy wyłączono strefę skraju lasu (o szerokości 5 metrów), aby powierzchnia nie obejmowała swym zasięgiem „zatok” połoniny. Obliczenia wartości funkcji L(t) wykonano dwa razy: dla wszystkich osobników drzewiastych o wysokości powyżej 1,3 metra (starszy podrost i warstwa drzew) oraz tylko dla drzew o pierśnicy równej co najmniej 7 cm. Do obliczeń wykorzystano autorski program „Pataruno” opracowany przez Szwagrzyka i Ptaka [1991].

Wyniki

Procentowy udział drzew występujących w kępach był największy na transektach położonych wyżej, na stokach o ekspozycjach północnych (50-60%). W tych też położeniach grupy są liczniejsze (tab. 2). Z przestrzennej analizy ilości drzew występujących w kępach wynika, że udział drzew pojedynczych zmniejszał się wraz ze zbliżaniem do górnej granicy lasu (od 50-90% do 25-45%) (ryc. 1). Bliżej skraju lasu buki tworzyły wyraźne wielopniowe skupienia o charakterze polikormonów pochodzenia wegetatywnego. Jedynie na transekcie położonym na południowym zboczu Szerokiego Wierchu zależności te wydają się odwrócone (ryc. 1C). W tym jednak przypadku mamy do czynienia z młodszym fragmentem lasu, gdzie pojedynczym osobnikom o grubości powyżej 7 cm towarzyszą liczne cieńsze wegety (do 15 sztuk pędów wyższych niż 1,3 metra) (ryc. 3A). Na transektach położonych niżej (Połonina Caryńska, Szeroki Wierch) grupy liczące więcej niż 5 drzew pojawiają się wyłącznie w bezpośrednim sąsiedztwie połoniny (ryc. 1C, D, E), zaś w wyższych położeniach, na Wielkiej Rawce, aglomeracje takie spotykane są wzdłuż całego transektu (ryc. 1A, B).

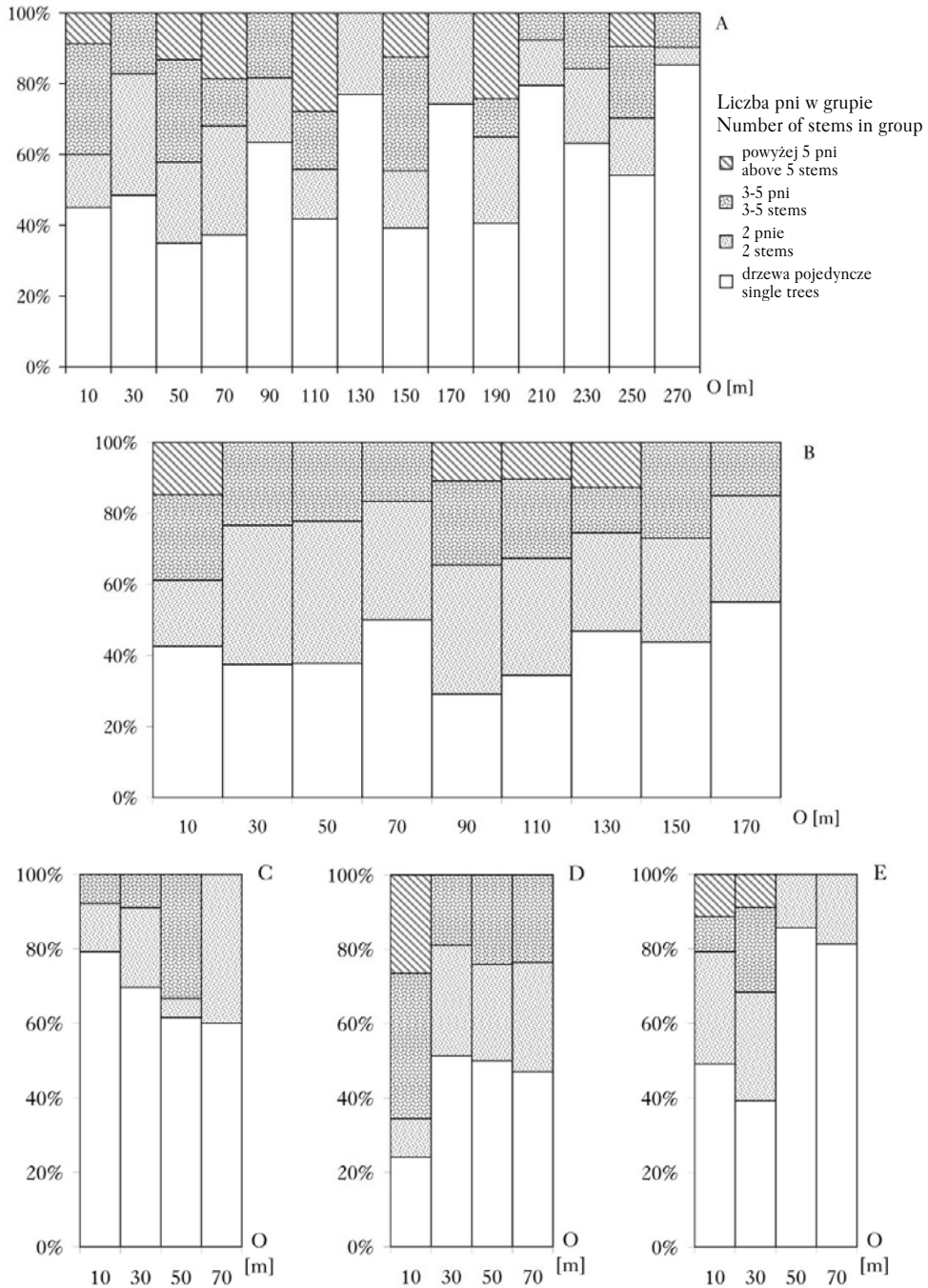
Na poszczególnych powierzchniach stwierdzono następującą maksymalną liczbę pni o średnicy przekraczającej próg pierśnicowania w jednej grupie:

– południowe zbocze Wielkiej Rawki 12 pni;

Tabela 2.

Procentowy udział drzew na transektach
Percentage of trees participation on research areas

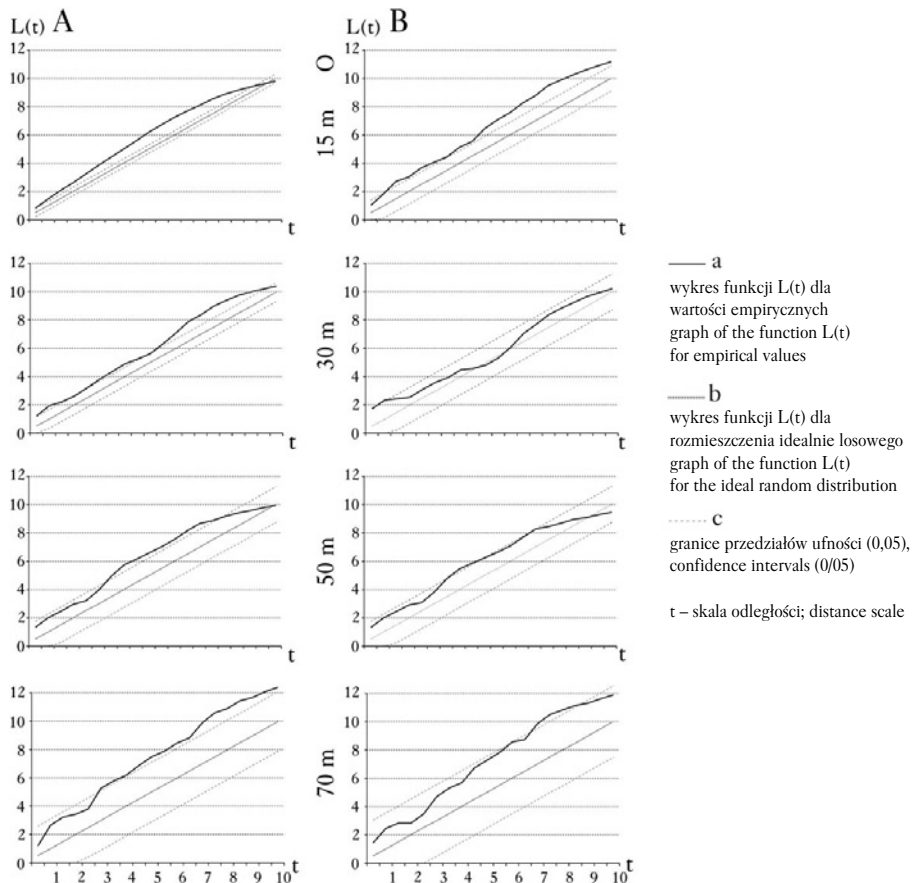
Liczba pni w grupie	Transekt				
	A	B	C	D	E
1	182 szt. 40%	343 szt. 50%	119 szt. 66%	97 szt. 42%	148 szt. 61%
2	148 szt. 33%	148 szt. 22%	36 szt. 20%	52 szt. 22%	58 szt. 24%
3-5	99 szt. 22%	128 szt. 19%	24 szt. 13%	62 szt. 27%	22 szt. 9%
>5	26 szt. 6%	64 szt. 9%	0 szt. 0%	21 szt. 9%	13 szt. 5%
Razem	455 szt. 100%	683 szt. 100%	179 szt. 100%	232 szt. 100%	241 szt. 100%



Ryc. 1.

Procentowy udział drzew rosnących pojedynczo oraz w grupach w zależności od odległości od górnej granicy lasu (O) na transektach (oznaczenia jak w tab. 1)

Percentage share of trees standing alone and tree clusters depending on the distance from the upper forest limit (O) on transects (description as in Table 1)



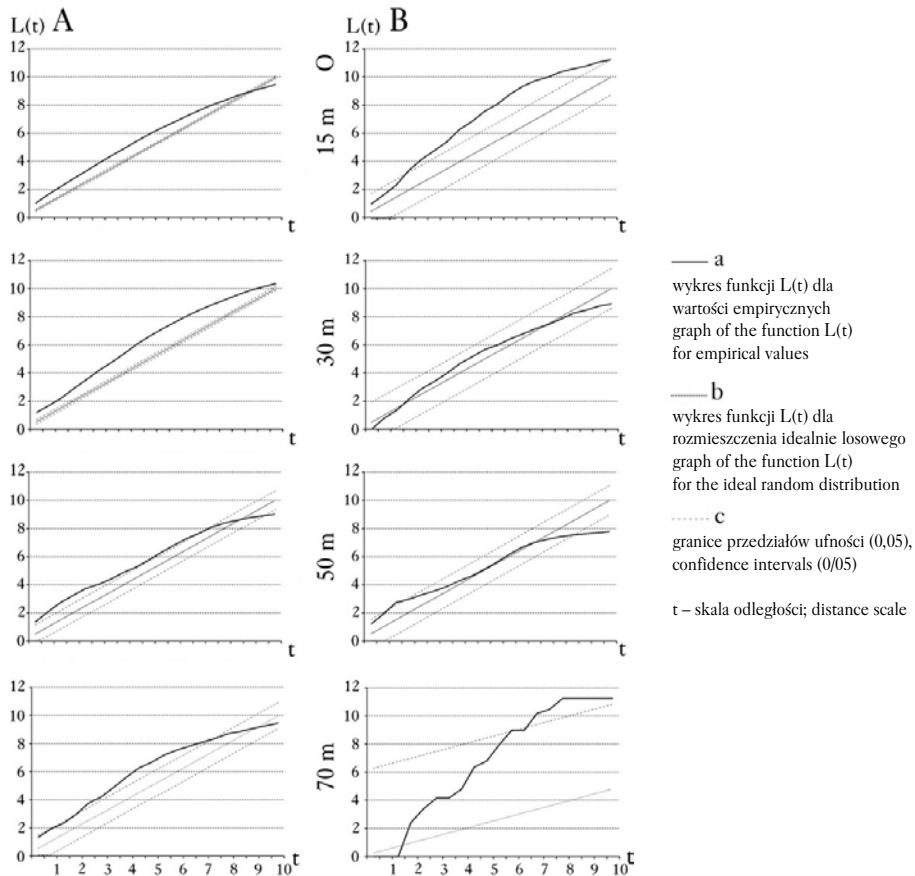
Ryc. 2.

Zróżnicowanie wzorca rozmieszczenia drzew i podrostu powyżej 1,3 m wysokości (A) i drzew ($d \geq 7$ cm) (B) w zależności od odległości od górnej granicy lasu (O) na transekcje „Szeroki Wierch-Płn.”

Variation in the distribution pattern of trees and saplings higher than 1.3 m (A) and trees ($d \geq 7$ cm) (B) depending on the distance from the upper forest limit (O) on the „Szeroki Wierch-Płn.” transect

- północne zbocze Wielkiej Rawki 8 pni;
- północne zbocze Szerokiego Wierchu 8 pni;
- południowe zbocze Połoniny Caryńskiej 7 pni;
- południowe zbocze Szerokiego Wierchu 5 pni.

Skupiskowy charakter rozmieszczenia drzew w sąsiedztwie górnej granicy lasu potwierdza test Ripleya. W obrębie powierzchni położonej na północnym zboczu Szerokiego Wierchu w sąsiedztwie połoniny test dla osobników drzewiastych (powyżej 1,3 m wysokości) wykazuje skupiskowy wzorec rozmieszczenia w całym przedziale skali odległości t . W niższych partiach wartości funkcji $L(t)$ wykroczyły poza przedział ufności przy większych wartościach skali odległości, co oznacza, że drzewa tworzyły większe powierzchniowo grupy (ryc. 2A). Podobne rezultaty daje analiza rozmieszczenia drzew o pierśnicy większej lub równej 7 cm, chociaż w tym przypadku tendencje do tworzenia skupień ujawniały się przy większych skalach niż w przypadku drzew i starszego podrostu łącznie (ryc. 2B).



Ryc. 3.

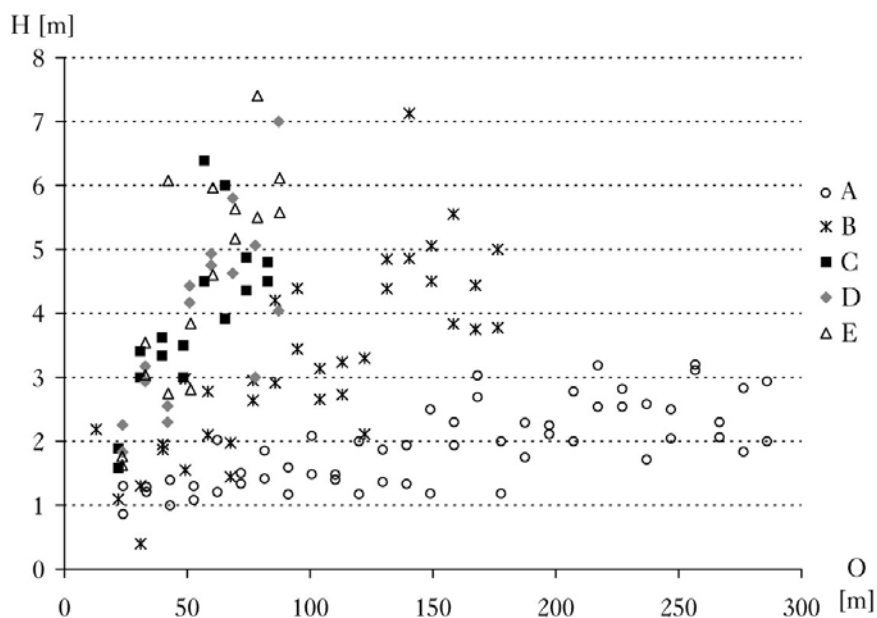
Zróznicowanie wzorca rozmieszczenia drzew i podrostu powyżej 1,3 m wysokości (A) i drzew ($d \geq 7$ cm) (B) w zależności od odległości od górnej granicy lasu (O) na transekcje „Szeroki Wierch-Płd.”

Variation in the distribution pattern of trees and saplings higher than 1,3 m (A) and trees ($d \geq 7$ cm) (B) depending on the distance from the upper forest limit (O) on the „Szeroki Wierch-Płd.” transect

Test Ripleya wykonany dla transektu na południowym stoku Szerokiego Wierchu wykazuje, że rozmieszczenie drzew i nalotu starszego (powyżej 1,3 metra wysokości) na całym transekcje miało wyraźnie skupiskowy charakter w całej rozpiętości skali odległości t . Jedynie w dolnej części transektu wzorec wykazywał skupiskowość statystycznie istotną tylko przy odległościach od 2 do 7 metrów (ryc. 3A). Nieco inaczej przedstawiał się wzorec rozmieszczenia obliczony dla drzew powyżej progu pierśnicowania równego 7 cm. Tutaj skupiskowe rozmieszczenie stwierdzono wyraźnie bezpośrednio przy granicy lasu, przy odległościach powyżej 2 metrów. W dolnej części transektu wartość funkcji $L(t)$ zasadniczo nie wykazywała statystycznie istotnych różnic od wzorca idealnie losowego (ryc. 3B).

Z przestrzennej analizy wybranych cech morfologicznych wynika, że wraz ze zbliżaniem się do górnej granicy lasu malała średnia wysokość osadzenia koron (ryc. 4), zaś zwiększał się udział drzew pochylonych i leżących (ryc. 5).

Na transektach położonych niżej (Szeroki Wierch, Połonina Caryńska) u drzew rosnących najdalej od brzegu lasu najniższe gałęzie stwierdzano na wysokości 6-7 metrów. Wraz ze zbli-



Ryc. 4.

Zróznicowanie średniej wysokości osadzenia korony (H) w zależności od odległości od początku transektu (O) na poszczególnych transektach (oznaczenia jak w tabeli 1)

Variation of the average crown base height (H) depending on the distance from the beginning of the transect (O) on individual transects (for description see Table 1)

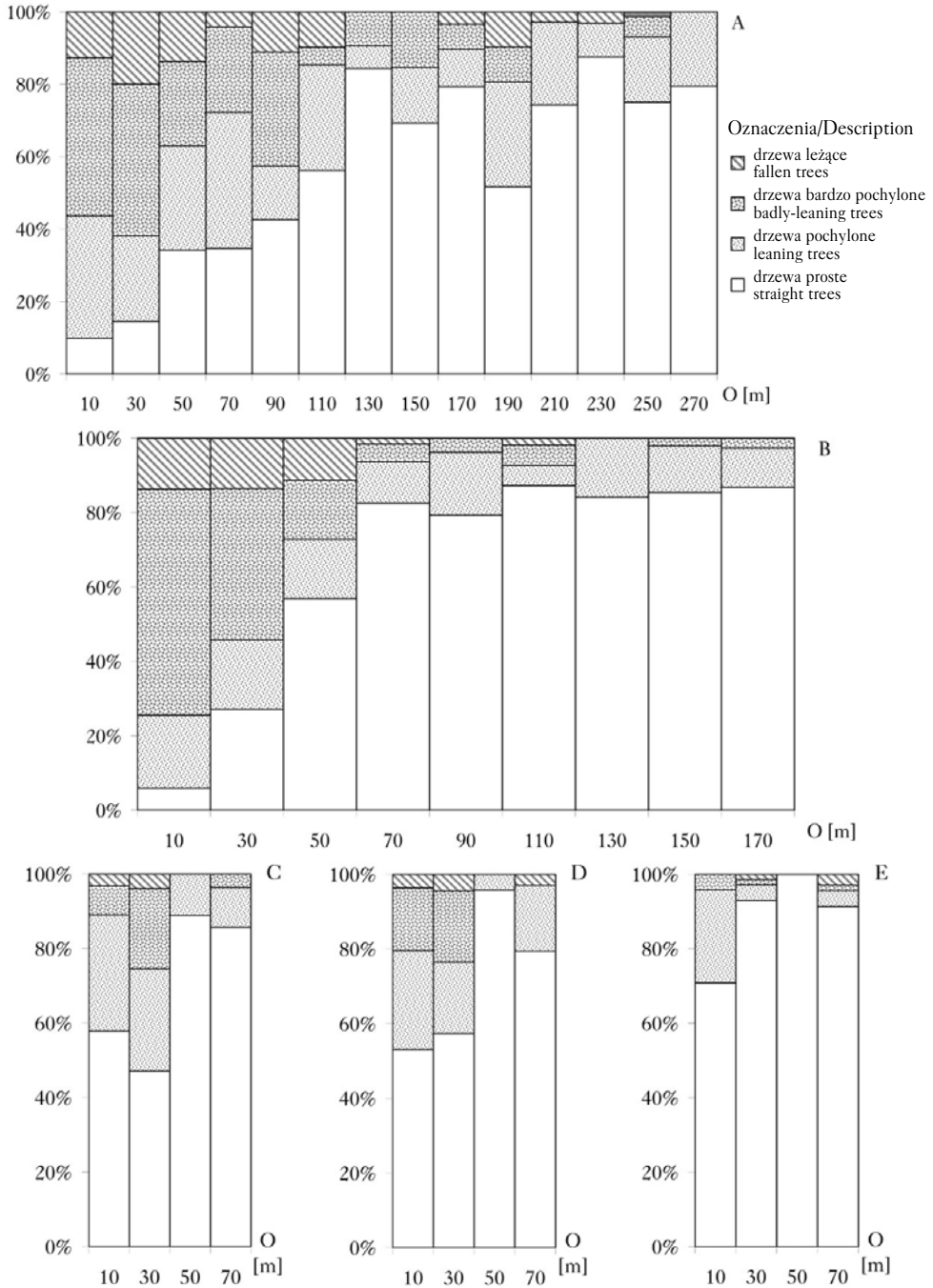
zaniem się do połoniny średnia wysokość osadzenia korony zmniejszała się raptownie, aby na skraju lasu osiągnąć minimalną wartość ok. 1,5 metra (ryc. 4). Udział drzew prostych w strefie przypółoninowej sięgał 50-70%, zaś dalej 80-90%. Udział żywych drzew leżących był znikomy, znaczący był natomiast procent drzew pochylonych, często charakterystycznie szablasto wygiętych. Pod Połoniną Caryńską jedynie na skraju lasu częściej występowały drzewa pochylone (ryc. 5C, D, E).

Na transektach z wyższych położeń (Wielka Rawka) nawet u drzew rosnących w głębi lasu średnie osadzenie korony było bardzo niskie (4-5 metrów na ekspozycji północnej w odległości 170 metrów od początku transektu, 2-3 metry na ekspozycji południowej w odległości 270 metrów od początku transektu). W strefie ekotonu las-połonina drzewa były ugałęzione do podstawy pnia (średnia wysokość poniżej 1 metra) (ryc. 4). Udział drzew prostych malał raptownie wraz ze zbliżaniem się do górnej granicy lasu (od 80-90% do 5-10%), wzrastał natomiast procent drzew bardzo pochylonych i leżących (ryc. 5A, B).

Dyskusja

Buk zwyczajny uważa się za gatunek rozmnażający się głównie generatywnie, chociaż u innych taksonów z rodzaju *Fagus* rozmnażanie wegetatywne jest dużo bardziej powszechne. Charakterystyczne wielopniowe polikormony powstałe najczęściej z odrosli korzeniowych tworzą zarówno buk amerykański *Fagus grandifolia*, jak też gatunki azjatyckie (buk Englera *Fagus engleriana* czy buk japoński *Fagus japonica*) [Ohkubo 1992; Peters, Cao 1998; Kitamura i in. 2000].

U buka zwyczajnego opisywana forma rozmnażania wydaje się być bardziej powszechna jedynie w warunkach skrajnych, takich jak wyższa część regli i górna granica lasu, jakkolwiek



Ryc. 5.

Procentowy udział drzew o różnym stopniu pochylecia w zależności od odległości od górnej granicy lasu (L) na transektach (oznaczenia jak w tab. 1)

Percentage share of trees with different inclination degree depending on the distance from the upper forest limit (L) on transects (description as in Table 1)

bywa notowana na całym obszarze występowania. Zachodzi przy tym najczęściej na drodze ukorzenienia się leżących pni i pokładających się gałęzi, rzadziej przez odrosty pniowe lub korzeniowe [Bednarz 1971; Fanta 1981; Czekalski 1997; Perz 1997].

Wyniki badań prowadzonych w Bieszczadach Zachodnich dotyczące procentowego udziału osobników tworzących grupy i rosnących pojedynczo wykazują, że w buczynach krzywulcowych przeważają drzewa rosnące w wielopniowych skupieniach (tab. 2). Także analiza wzorca rozmieszczenia drzew na całej długości transektów potwierdza skupiskowe rozmieszczenie drzew (ryc. 2, 3). Taki typ rozmieszczenia uwarunkowany jest dominacją wegetatywnego sposobu rozmnażania, gdyż drzewostany pochodzące z obsiewu wykazują zwykle wzorec losowy [Szwagrzyk, Ptak 1991]. Precyzyjne ustalenie relacji ilościowych między drzewami powstałymi na drodze rozmnażania generatywnego (genetów) i wegetatywnego (wegetów, ramet) wymagałoby jednak szczegółowych badań genetycznych poszczególnych osobników [Kitamura i in. 2000].

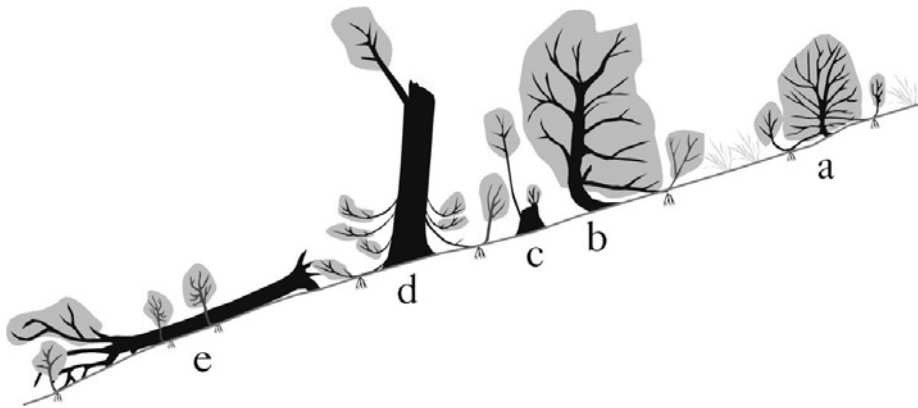
Powszechność ukorzenienia się gałęzi i pni w strefie górnej granicy lasu w znacznej mierze związana jest z niskim osadzeniem koron oraz częstszymi powalami drzew na skutek silnych wiatrów, soliflukcji i spełzywania śniegu (ryc. 4, 5).

Badania autora wskazują, że rozmnażanie wegetatywne buka odgrywa ważną rolę w odnowieniu lasu w wysokich położeniach oraz w sukcesji wtórnej na połoninach.

Chociaż możliwości rozprzestrzeniania się drzew tą drogą ograniczone są do najbliższego sąsiedztwa osobników macierzystych, tworzenie naturalnych odkładów istotnie przyspiesza proces zarastania połonin [Kucharzyk 2003, 2004]. W porównaniu z siewkami wegety cechują się większą siłą konkurencyjną, co ma duże znaczenie w przypadku sukcesji w zwartych traworoślach połoninowych [Fanta 1981; Falińska 1996]. Pojedyncze młode buki obsiewające się na sąsiadującej z lasem połoninie cechują się szeroką koroną (szerokość zbliżona do wysokości), o długich gałęziach wyrastających tuż przy podstawie pnia (ryc. 6a). Ukorzenianie się gałęzi zachodzi najczęściej w pewnej odległości od pnia, na skraju korony, stąd też wokół stosunkowo niewielkich drzewek często rozwija się szereg osobników potomnych tworząc wielopniową grupę [Kucharzyk 2003, 2004]. Jeśli macierzysty osobnik obumrze, drzewa potomne mogą utworzyć specyficzny „atol” zajmujący powierzchnię kilku arów (ryc. 7B w prawym górnym kwadracie).

Również w ekotonie las-połonina może zachodzić ukorzenianie się najniższych gałęzi drzew o koronie rozbudowanej do samej ziemi (ryc. 6b). Taki typ ugałęzienia spotykany jest tam gdzie dzięki małemu zwarciu i dobrym warunkom świetlnym nie zachodzi proces samooczyszczania się pnia. Na transektach badawczych drzewa takie odnotowano częściej na skraju lasu oraz na brzegach większych luk (ryc. 4). Wzrost drzew w wielopniowych grupach powoduje, że mimo bardzo dużego zagęszczenia struktura drzewostanu jest mozaikowata z licznymi prześwietleniami [Kucharzyk, Przybylska 1997; Kucharzyk 2003]. Drzewa nachylające się ku brzegom kęp łatwiej ulegają obaleniu, a ich korony często stykają się z ziemią. W ten sposób charakterystyczne dla rozmnażania wegetatywnego zniekształcenia morfologiczne drzew sprzyjają takiemu typowi odnowienia u kolejnych pokoleń.

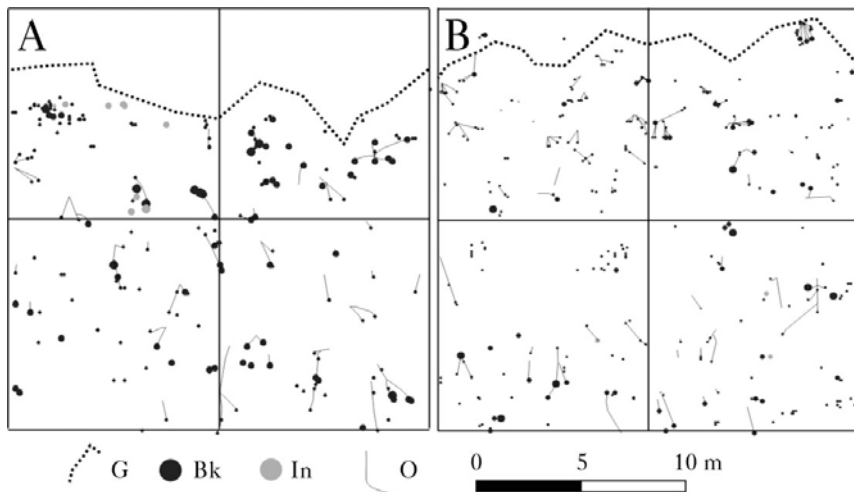
Rozmnażanie wegetatywne, a w zasadzie zastępowanie (odmładzanie) starszych buków, jest ważne także w dynamice drzewostanów przy górnej granicy lasu, gdzie możliwości obsiewu i plenność są ograniczone [Kucharzyk 2003, 2004]. Częściej niż w niższych położeniach dochodzi tu do złomów całych drzew i obłamywania koron przez silne wiatry oraz do licznych powalów na skutek silnych wiatrów, soliflukcji i schodzenia śniegu. Tworzenie odrośli i odkładów może odgrywać szczególną rolę po wydarzeniach losowych powodujących rozległe uszko-



Ryc. 6.

Różne typy rozmnażania wegetatywnego buka: a – ukorzenianie gałęzi pojedynczych rozłożystych młodych buków na połoninie; b – ukorzenianie gałęzi nisko osadzonych koron na skraju lasu; c – wytwarzanie odrośli pniowych i korzeniowych; d – ukorzenianie gałęzi epikormicznych; e – ukorzenianie odrostów, gałęzi i obalonego pnia

Different types of beech vegetative reproduction: a – rooting of spread down branches of young beeches standing alone on alpine meadows; b – rooting of branches of trees with low crown base at the forest margin; c – stem and root sprouting; d – rooting of epicormic branches; e – rooting of sprouts, branches and fallen trunks



Ryc. 7.

Plany górnych części transektów na północnym (A) i południowym (B) skłonie: Szerokiego Wierchu

Plans of the upper parts of the transects on the northern (A) and southern (B) slopes of Szeroki Wierch

Objaśnienia: G – górna granica lasu; O – pnie leżące żywe, odrosty i nabiegi korzeniowe; Bk – osobniki buka zwyczajnego wyższe niż 1,3 metra; In – osobniki innych gatunków

Description: G – upper timberline; O – fallen live trees, root sprouts and nodules; Bk – European beech trees higher than 1.3 m; In – individuals of other species

dzenia drzewostanów. Przykładem może tu być ekstremalnie mroźna zima przełomu 1928/1929, w wyniku której doszło do zamierania bieszczadzskich buczyn na znacznych powierzchniach. Uszkodzenia mrozowe zainicjowały wówczas niezwykle obfite lata nasienne, jednak dużą część siewek zniszczyła silnie rozwinięta populacja gryzoni [Kucharzyk 1999]. W wyższych położe-

niach odnowienie lasu w dużej mierze zachodziło przez tworzenia odrostów i odkładów, zwłaszcza że znaczna część osłabionych drzew zamierała stosunkowo wolno [Kucharzyk 1999].

Buki złamane u podstawy, a także te, których korona została częściowo lub całkowicie uszkodzona, regenerują się przez wytworzenie odrosli pniowych, rzadziej korzeniowych (ryc. 6c) lub ukorzeniające się gałęzie korony wtórnej (ryc. 6d). U podstawy pnia (do 3 metrów wysokości) rozwijają się liczne gałęzie epikormiczne (rozwijające się z pąków stłumionych) [Zimmermann, Brown 1981], które często wyrastają w kierunku podłoża pod kątem rozwartym do pnia, co ułatwia rozmnażanie wegetatywne. Zjawisko formowania się u buków wtórnej korony z gałęzi epikormicznych zachodzi wtedy, gdy pierwotna korona jest niszczone przez działanie różnorodnych czynników (wiatru, zacienienia itp.). Pędy takie bywają nazywane „gałęziami agonalnymi”, gdyż uznawane są za oznakę zamierania drzewa podobnie jak „wilcze pędy” u jodły [Nicolini i in. 2001]. Dzięki ukorzenianiu się epikormicznych gałęzi zamierającego buka następuje zamiana starego osobnika przez nowe drzewo lub kępę drzew. Podobne zjawiska rozmnażania wegetatywnego i formowania się wtórnych koron z gałęzi agonalnych obserwowano w przypadku buków południowych (*Nothofagus*) na górnej granicy lasu w Nowej Zelandii i Ameryce Południowej [Norton, Schönnenberger 1984; Levanic i in. 2000].

Częstym zjawiskiem zachodzącym w wyższych położeniach jest stopniowe pochylenie się drzew na skutek soliflukcji i spełzywania śniegu [Sus 1997]. Drzewa dzięki działaniu fitohormonów i większym przyrostom w dolnej części pnia, stopniowo pionizują strzałę, co powoduje charakterystyczny „szablasty” pokrój [Zimmermann, Brown 1981]. Według Fanty [1981] proces deformacji pnia rozpoczyna się już od fazy siewki. Niekiedy jednak dochodzi do powału żywych drzew i wtedy obserwować można ukorzenianie się gałęzi korony stykającej się z podłożem i rozwój wzdłuż leżącego pnia nowych osobników z pąków stłumionych (ryc. 6e). Dzieje się tak tylko wtedy, gdy część systemu korzeniowego zachowuje kontakt z glebą i przez odpowiednio długi czas zabezpiecza odpowiednią ilość wody i soli mineralnych. Odrośla takie tworzą charakterystyczny szereg najczęściej prostopadły do warstwic – zgodnie z kierunkiem upadku drzewa (ryc. 7A w prawym dolnym kwadracie). Ukorzenienie się gałęzi koron obalonych drzew prowadzi do powstawania nieregularnych grup w formie wachlarza.

Na bieszczadzkich połoninach obserwowano także tworzenie się naturalnych odkładów u sporadycznie występujących krzywulców świerkowych [Dolecki 1984]. Obserwacje autora wykazują, że w strefie górnej granicy lasu wegetatywnie rozmnażają się także inne gatunki drzew i krzewów takie jak: olsza zielona (często przez ukorzenienie gałęzi i pędów oraz z odrosli u nasady pnia), jarzębina (wyjątkowo przez ukorzenienie gałęzi oraz często z odrosli u nasady pnia), jawor (sporadycznie z odrosli korzeniowych).

Wnioski

- ✚ Duży wpływ na obecną strukturę i dynamikę drzewostanów w strefie górnej granicy lasu ma znaczny udział wegetatywnego sposobu rozmnażania zarówno w odnowieniu lasu jak i sukcesji wtórnej;
- ✚ Wegetatywne rozmnażanie buka zwyczajnego w Bieszczadach Zachodnich odbywa się w różny sposób (ukorzenianie się gałęzi i pni oraz odrosty korzeniowe i pniowe);
- ✚ Czynniki klimatyczne powodujące zahamowanie wzrostu, uszkodzenia i deformacje koron oraz pni sprzyjają jednocześnie różnym formom rozmnażania wegetatywnego;
- ✚ Ustalenie relacji ilościowych między drzewami powstałymi na drodze rozmnażania generatywnego i wegetatywnego wymaga szczegółowych badań genetycznych.

Składam podziękowania Panu prof. dr. hab. Jerzemu Szwaagrzykowi za udostępnienie autorskiego programu „Pataruno”.

Literatura

- Bednarz Z. 1971. Ukorzenianie się gałęzi buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.). *Rocz. Dendr.* 25: 161-164.
- Czekalski M. 1997. Odrosty korzeniowe buka pospolitego (*Fagus sylvatica* L.). *Rocznik Dendrologiczny* 45: 153-156.
- Dolecki L. 1984. Karły świerkowe na poloninach Bieszczadów Zachodnich. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 3: 13-20.
- Falińska K. 1996. *Ekologia roślin*. PWN. Warszawa.
- Fanta J. 1981. *Fagus sylvatica* L. und das *Aceri-Fagetum* an der Alpenen Waldgrenze in Mitteleuropäischen Gebirgen. *Vegetatio* 44: 13-24.
- Kitamura K., Takasu H., Hayashi K., Ohara M., Utech F. H., Kawano S. 2000. Demographic genetic analyses of the American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) I. Genetic substructurings of northern populations with root suckers in Quebec and Pennsylvania. *Plant Species Biology* 15, 1: 43-58.
- Kucharzyk S. 1999. Wpływ mrozów w zimie 1928/1929 na rozwój drzewostanów w Bieszczadach i w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Sylwan* 143, 8: 25-47.
- Kucharzyk S. 2003. Struktura i dynamika drzewostanów w strefie górnej granicy lasu w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. Praca doktorska wykonana w Katedrze Urządzania Lasu na Wydziale Leśnym Akademii Rolniczej w Krakowie.
- Kucharzyk S. 2004. Zmiany przebiegu górnej granicy lasu w paśmie Szerokiego Wierchu w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Rocz. Bieszcz.* 12: 81-102.
- Kucharzyk S., Przybylska K. 1997. Skład gatunkowy i struktura drzewostanów w Bieszczadzkiem Parku Narodowym oraz monitoring tendencji dynamicznych. *Rocz. Bieszcz.* 6: 147-175.
- Levatic T., Krusic P., Hoffmann S., Huffman J., Pollmann S., Ponton S. Vera P. 2000. Regeneration dynamics of *Nothofagus pumilio* in a high elevation forest of Southeastern Argentina. <http://www.rmtrr.org/adeff/regeneration.htm>.
- Michalik S., Szary A. 1995. Zróżnicowanie fitosocjologiczne lasów bukowych w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Rocz. Bieszcz.* 4: 67-84.
- Michalik S., Szary A. 1997. Zbiorowiska leśne Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Monografie Bieszczadzkie. Tom I. Ośrodek Naukowo-Dydaktyczny BdPN, Ustrzyki Dolne.
- Nicolini E., Chanson B., Bonne F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understory beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* 87, 6: 737-750.
- Norton D. A., Schönenberger W. 1984. The growth forms and ecology of *Nothofagus solandri* at the alpine timberline, Craigieburn Range, New Zealand. *Arctic Antarctic And Alpine Research* 16, 3: 361-370.
- Ohkubo T. 1992. Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stool and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101: 65-80.
- Perz B. 1997. Wegetatywne odnawianie, wzrost i rozmnażanie się buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) w warunkach naturalnych. *Sylwan* 141, 5: 67-75.
- Peters R., Cao K. 1998. Structure and stemgrowth of multi-stemmed trees of *Fagus engleriana* in China. *Plant Ecology* 139: 211-220.
- Sus K. 1997. Osady i formy akumulacji i denudacji stokowej powyżej górnej granicy lasu na grzbiecie Kińczyk Bukowski – Bukowe Berdo w Bieszczadach Zachodnich. Praca magisterska wykonana w Zakładzie Geografii Fizycznej, WSP w Krakowie.
- Szwaagrzyk J., Ptak J. 1991. Analiza struktury przestrzennej populacji i zbiorowisk oparta na znajomości rozmieszczenia osobników. *Wiad. Ekol.* 37, 2: 107-124.
- Zarzycki K. 1963. *Lasy Bieszczadów Zachodnich*. Acta Agr. et Silv. Ser. Leśna 3.
- Zimmermann M. H., Brown C. L. 1981. *Drzewa struktura i funkcje*. PWN. Warszawa.

SUMMARY

The effect of vegetative reproduction of beech on stand dynamics and regeneration at upper timberline in Bieszczady Zachodnie

The paper presents measurement results along 5 gradients set up at the upper limit of beech forest in the Bieszczady Zachodnie Mountains (Table 1). The authors analysed the variation in the proportion of tree clusters, tree distribution pattern and tree morphology regarding features

which are important for vegetative reproduction (crown base height, stem inclination) of beech stands along the distance gradient from the upper forest limit.

The research results concerning the proportion of trees forming clusters (with the above-ground visible root or stem connections) and standing alone on the transects point out to the prevalence of trees growing in multi-stem clusters in beech stands (Table 2). The proportion of trees standing alone decreases towards the upper timberline (Fig. 1). The analysis of tree distribution pattern on two transects using the Ripley test (Ripley's $L(t)$ function analysis) confirms the cluster distribution over the entire transect length (Fig. 2 and 3).

The rooting of branches and stems in the upper timberline area is attributed, to a large extent, with the low position of tree crowns on stems and frequent blowdowns (Fig. 4 and 5). More frequent damage and deformation of crowns and windfalls are the effect of harsh climate in the upper timberline area. In addition, a mosaic stand structure with numerous gaps and openings is of great importance here.

The vegetative reproduction of European beech at upper timberline in the Bieszczady Zachodnie Mountains can be done through:

- ✦ branch rooting of single beech trees on alpine meadows above the upper treeline (Fig. 6a);
- ✦ rooting of the lowest branches of trees with low crown base at the margin of a stand and the edges of larger gaps (Fig. 6b);
- ✦ regeneration of stumps via stem sprouts or less frequent root suckers (Fig. 6c);
- ✦ rooting of epicormic branches in beeches whose crowns were in part or totally damaged due to wind and snow (Fig. 6d);
- ✦ rooting of branches of a crown growing to and often into the ground and development of new trees from dormant buds along a fallen trunk (in the case of fallen trees whose roots did not lose contact with the soil) (Fig. 6e).