

ANDRZEJ BOBIEC, MATEUSZ BOBIEC

Wpływ masowego zamierania świerka w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego na odnowienie naturalne dębu*

Influence of spruce decline in stands of the Białowieża National Park on natural oak regeneration

ABSTRACT

Bobiec A., Bobiec M. 2012. Wpływ masowego zamierania świerka w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego na odnowienie naturalne dębu. Sylwan 156 (4): 243-251.

The study aimed at analyzing the oak population structure was performed on the 29-hectare plot representing stands dominated by spruce in the strict reserve of the Białowieża National Park. It revealed that oaks represent two distinct cohorts: the old, emerged in the late 1800s, and the new that is being established in the area subject to mass decline of spruce. We suggest that the first regeneration wave was the result of ceasing the frequent ground fire regime that prevented the regeneration of trees except for pine. The current wave has been prompted by a set of changes in the habitat quality, following the breakdown of dense spruce-dominated stands. These changes, such as access to sunlight, accelerated decomposition of spruce litter, local exposure of mineral soil, and protective structures of lying spruce logs, provide regeneration advantage to oak and other intolerant species.

KEY WORDS

diameter structure, disturbances, ground fires, regeneration wave, stand decline

ADDRESSES

Andrzej Bobiec – e-mail: a_bobiec@univ.rzeszow.pl

Mateusz Bobiec – e-mail: mt.bobiec@gmail.com

Katedra Agroekologii i Architektury Krajobrazu; Uniwersytet Rzeszowski; ul. M. Œwiklińskiej 2; 35-605 Rzeszów

Wstęp

Zgodnie z utartym przekonaniem fitosocjologów najbardziej typowym środowiskiem leśnym dębu jest grąd *Tilio-Carpinetum* [Ellenberg 1988]. Przekonanie to opiera się na dwudziesto-wiecznych obserwacjach oraz pomiarach drzewostanów, wykazujących znaczny, czasem dominujący, udział dębu [Faliński 1986; Sokołowski 1993]. Przekłada się ono też na język praktyki leśnej w tzw. gospodarczych typach drzewostanu. Według Zasad Hodowli Lasu [2003] w Mazursko-Podlaskiej krainie przyrodniczo-leśnej na siedlisku lasu świeżego udział dębu w drzewostanie powinien wynosić 40-60%, a na siedlisku lasu wilgotnego – 60-80%. „Dębowy” charakter grądów nie znajduje swojego odzwierciedlenia w naturalnych procesach dynamicznych, odznaczających się niemal zupełnym brakiem odnowienia tego gatunku [Bernadzki i in. 1998; Bobiec i in. 2011a].

Już w XIX wieku obserwacje naturalnego występowania dębu w Puszczy Białowieskiej skłaniały ówczesnych badaczy do zaklasyfikowania tego gatunku (podobnie jak brzozy i osiki)

* Praca naukowa finansowana ze środków na naukę w latach 2008-2010 jako projekt badawczy NN309295534.

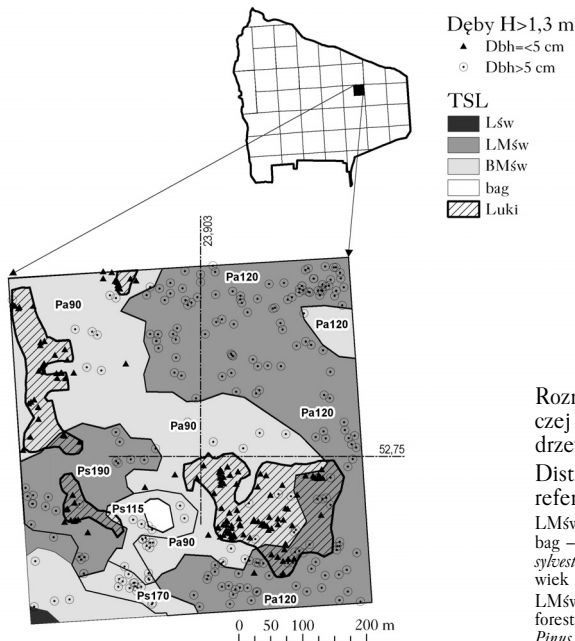
do grupy drzew „mogących rosnąć gdziekolwiek”, w przeciwieństwie do grabu, lipy i klonu – „typowych” gatunków grądowych [Genko 1902a, b, 1903]. Podobne stanowisko wyrażał Paczoski [1930] twierdząc, że o skutecznym odnowieniu dębu decydują okoliczności „socjalne”, a nie warunki siedliskowe. Według tego badacza „optimum socjalne” dębu to zbiorowiska lasów mieszanych i borów z przewagą sosny. Także wieloletnie badania prowadzone przez Katedrę Hodowli Lasu SGGW na stałych powierzchniach w Białowieckim Parku Narodowym (BPN) wykazują znaczne wyższe zagęszczenie populacji dębów o pierśnicy ≥ 5 cm w zbiorowiskach lasu i boru mieszanego niż w zbiorowiskach lasu liściastego. W dwóch pierwszych przypadkach jednak, w okresie 1936-1992, nastąpił znacznie większy ubytek w badanej grupie drzew niż w ostatnim przypadku [Bernadzki i in. 1998].

Niedawna systematyczna inwentaryzacja odnowienia dębowego w BPN wykazała pojawienie się liczego podrostu w zbiorowiskach siedlisk lasu i boru mieszanego, w obszarach zaburzonych masowym wydzielaniem się świerka [Bobiec i in. 2011a]. Jeżeli istniejące zgrupowania dębów także powstały w wyniku analogicznych wielkoobszarowych zaburzeń, to powinno to znaleźć swoje potwierdzenie w strukturze wiekowej, a nawet grubościowej tych zgrupowań.

Celem badań była próba rekonstrukcji dynamiki drzewostanów BPN z dominującym udziałem świerka w oparciu o analizę struktury grubościowej populacji dębu szypułkowego oraz dostępne dane inwentaryzacyjne.

Teren badań

Badania przeprowadzono w oddziale 318b BPN stanowiącym kwadrat o boku 537 m i powierzchni około 29 ha (ryc. 1). Ponad 50% tej powierzchni zajmuje siedlisko lasu mieszanego świeżego, a prawie 40% siedlisko boru mieszanego świeżego, którym odpowiadają zespoły grądu miodownikowego *Melitti-Carpinetum* i boru trzcinnikowo-świerkowego *Calamagrostis arundinaceae-Piceetum*. Większość pozostałej części powierzchni zajmuje bór mieszany wilgotny (6%) i bór wilgotny (3%) [Michalczuk 2001].



Ryc. 1.

Rozmieszczenie dębów na powierzchni badawczej na tle typów siedliskowych lasu i wieku drzewostanów

Distribution of oaks within the study plot with reference to forest type and stands age

LMśw – las mieszany świeży; BMśw – bór mieszany świeży; bag – bagno; Lśw – las świeży; Pa, Ps – *Picea abies*, *Pinus sylvestris* – główny gatunek drzewostanu; 90-190 – szacowany wiek

LMśw – mixed deciduous forest; BMśw – mixed coniferous forest; bag – bog; Lśw – deciduous forest; Pa, Ps – *Picea abies*, *Pinus sylvestris* – main stand species; 90-190 – estimated age

Zgodnie ze stanem z 2001 roku, na 79% badanej powierzchni występowały drzewostany z dominującym udziałem świerka w wieku 80 i 110 lat, a na 16% dominowała sosna w wieku 105-180 lat. Pozostałe 6% określone zostało jako halizny i iglaste płazowiny [Michalczuk 2001]. Jest to jednak wynik automatycznego uaktualnienia danych z inwentaryzacji z 1990 roku, przez podniesienie wieku o 10 lat. Na użytek niniejszej pracy wiek ten poddaliśmy analogicznej aktualizacji, podnosząc go o kolejne 10 lat. Z uwagi na zastosowanie przez taksatorów metody szacunkowej, polegającej na „kalibracji” wieku drzewostanów BPN przez ich porównanie z odpowiadającymi składem i strukturą grubościową drzewostanami gospodarczymi Puszczy Białowieskiej o znanym wieku, informacje te mają jedynie charakter orientacyjny.

Material i metody

Latem 2010 roku wykonano pełną inwentaryzację wszystkich występujących na powierzchni badawczej dębów o wysokości ponad 1,3 m. Każdemu drzewu przypisano położenie geograficzne wyznaczone za pomocą GPSmap 60CSx, zmierzono pierśnicę oraz określono jego stan według klasyfikacji: 1 – żywotny lub lekko osłabiony, 0 – zamierający lub martwy, w tym drzewa martwe leżące. Dla dębów o pierśnicy ≥ 5 cm zmierzono wysokość położenia podstawy korony (istniejącej bądź ewidentnych pozostałości po koronie w postaci dużych sęków, fragmentów konarów) względem całkowitej wysokości drzewa i sklasyfikowano w następujący sposób: 1 – korona niewielka, osadzona na wysokości powyżej $\frac{2}{3}$ wysokości drzewa, licząc od jego podstawy; 2 – korona osadzona między $\frac{1}{2}$ a $\frac{2}{3}$ wysokości; 3 – korona osadzona między $\frac{1}{3}$ a $\frac{1}{2}$ wysokości oraz 4 – korona osadzona poniżej $\frac{1}{2}$ wysokości drzewa. Dęby o grubości < 5 cm przypisano następującym klasom wysokości: 1,3-2,5 m, 2,5-5,0 m oraz powyżej 5 m.

Powstałą na podstawie pomiarów terenowych warstwę poligonową z dębami naniesiono na warstwy siedlisk i drzewostanów BPN. Zdjęcia satelitarne, panchromatyczne o wysokiej rozdzielczości z 15 lipca i 8 sierpnia 2005 roku (udostępnione przez Google Earth), z bardzo dobrze widocznymi obszarami rozpadu drzewostanów, stanowiły podkład do delimitacji fazy rozpadu. Poszczególnym dębom przypisano informacje o odpowiadających ich lokalizacji warunkach siedliskowych, gatunku dominującym w drzewostanie i fazie drzewostanu (rozpad lub zwarty drzewostan).

Do celów porównawczych wykorzystano wyniki inwentaryzacji dębów przeprowadzonej w latach 2007-2009 na całym obszarze ochrony ścisłej BPN na 560 pasowych powierzchniach o wymiarach 100×20 m, o zaokrąglonych końcach przez dodanie połowy koła o promieniu 10 m (powierzchnia pojedynczego pasa – 2314 m^2). Pomiarowi i ocenie podlegały te same parametry co na opisywanej powierzchni, z wyjątkiem oceny wysokości podrostu.

Średnią grubość dębów z różnych jednostek przestrzennych porównywano testem t dla prób niezależnych, a ich rozkład – testem Kołmogorowa-Smirnowa. Relacje między zagęszczeniem podrostu w klasach wysokości 1,3-2,5 m i 2,5-5,0 m na siedliskach boru mieszanego i lasu mieszanego były porównywane testem G dobroci dopasowania [Sokal, Rohlf 1995]. Obróbkę danych i ich analizę wykonano z wykorzystaniem oprogramowania MS Excel 2007, Statistica 9 (StatSoft, Inc.) oraz ArcGIS ArcView 9.1 (ESRI).

Wyniki

OGÓLNA CHARAKTERYSTYKA BADANEJ POPULACJI DĘBÓW. Na całej powierzchni badań zarejestrowano 388 dębów, w tym 56 martwych, co daje średnio około 13 dębów/ha (w tym 2 martwe lub zamierające). Jest to wartość zbliżona do średniego zagęszczenia dębów na wszystkich 560 powierzchniach próby ogólnej reprezentującej cały obszar ochrony ścisłej BPN (15 dębów/ha,

prawie 4 martwe lub zamierające) i nieco niższa niż zagęszczenie dla siedlisk BMśw i LMśw próby ogólnej (19 dębów/ha, w tym ponad 3 martwe lub zamierające) (tab.). Biorąc pod uwagę jedynie cienkie drzewa (wysokość >1,3 m, pierśnica <5 cm), określane jako „wysoki podrost”, przy znikomej ich obecności w ogólnej próbie (2% wszystkich dębów), na siedliskach uboższych występują one dość licznie, stanowiąc prawie 40% dębów powierzchni badawczej (prawie 9 szt./ha na siedlisku BMśw i 2 szt./ha na siedlisku LMśw) i 47% dębów siedlisk BMśw i LMśw w próbie ogólnej (tab.).

ZRÓŻNICOWANIE STRUKTURY GRUBOŚCIOWEJ. Porównanie populacji dębów z siedliska LMśw (209 dębów) z populacją na siedlisku BMśw (179 dębów) wykazało istotne różnice średniej pierśnicy: LMśw – 40 cm z błędem standardowym SE=1,44 oraz BMśw – 11 cm, SE=1,48 ($t=-13,733$; $p<<0,001$). Uwzględniając jedynie dęby wyrosnięte (o pierśnicy ≥ 5 cm) różnica między LMśw (46 cm, SE=1,06) a BMśw (32 cm, SE=2,92) nadal jest wysoce istotna ($t=-5,739$; $p<<0,001$). Tak duża, około 40-procentowa, różnica średniej pierśnicy nie mogła być spowodowana zróżnicowaniem zasobności siedlisk. Świadczy też o tym niemal identyczny procentowy udział drzew o pierśnicy >60 cm w obu populacjach dębu, wynoszący 14% na siedlisku LMśw i 12% na siedlisku BMśw (w tym najgrubszy dąb powierzchni badawczej, o pierśnicy 114 cm).

Rozkład udziału drzew w klasach grubości na siedlisku LMśw wskazuje, że jest to populacja (prawdopodobnie z wyjątkiem większości drzew o grubości <25 cm) pochodząca z dawnej fali odnowieniowej, a wzniesione lewe ramię wysokiego podrostu (średnie zagęszczenie 2 szt./ha) zapowiada pojawienie się nowej kohorty dębów (ryc. 2). Choć w ogólnym zarysie rozkład przypomina jednoramienny („odwrócone J”), podobną niejednorodność wykazuje rozkład z siedliska BMśw. Tu również można wyróżnić część reprezentującą starą kohortę (znacznie mniej liczna niż na siedlisku LMśw) i licznie reprezentowany „podrost wysoki” (średnie zagęszczenie 9 szt./ha) (ryc. 2). Różnica między tymi rozkładami jest istotna statystycznie, co dodatkowo potwierdza, że na dwóch sąsiadujących ze sobą płatach siedliskowych występują dwie różne kohorty – wcześniejsza na siedlisku LMśw i budowana współcześnie na siedlisku BMśw.

ODNOWIENIE DĘBU W KONTEKŚCIE ROZPADU DRZEWOSTANÓW ŚWIERKOWYCH. Znaczna część granic wyróżnionych drzewostanów pokrywa się z granicami typów siedliskowych. Liczna kohorta grubszych dębów występuje w drzewostanie z dominacją 120-letniego świerka, podczas gdy

Tabela.

Podstawowe parametry populacji dębu na powierzchni badawczej i w obszarze ochrony ścisłej BPN
Basic parameters of oak population in the study area and in the area of strict protection in Białowieża National Park

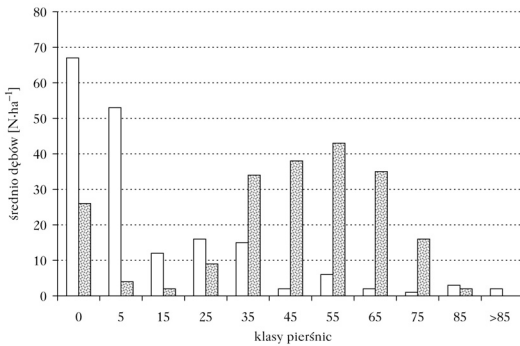
	Powierzchnia [ha]	Liczba dębów [szt.]	Udział [%]		Zagęszczenie [szt./ha]		Udział klas rozwoju korony [%]			
			Żywe	Martwe	H>1,3 m	D _{1,3} <5 cm	1	2	3	4
Powierzchnia badawcza										
BMśw	14,0	179	96	4	13	8,5	6	19	53	23
LMśw	15,0	209	76	24	14	2,0	19	38	32	11
BMśw + LMśw	28,9	388	85	15	13	5,1	16	33	37	14
Próba ogólna (n=560)										
BMśw	5,7	46	89	11	8	3,0	7	18	41	34
LMśw	10,7	265	79	21	25	12,0	6	53	33	7
BMśw + LMśw	16,4	311	82	18	19	8,9	7	41	36	16
Wszystkie TSL	129,6	1899	75	25	15	0,3	5	48	35	11

podrost znajdujemy głównie w obszarze, w którym dominowały dziś obumarłe o 30 lat młodsze świerki.

Odnosząc nasze obserwacje terenowe z 2010 roku do istniejącej mapy drzewostanowej, łatwo zauważyć, że w okresie ostatnich 20 lat (tj. od czasu ostatnich prac inwentaryzacyjnych) nasilił się proces rozpadu drzewostanów świerkowych. O ile w 1990 roku dla ówczesnego 70-letniego drzewostanu wykazano zadrzewienie równe 0,8, o tyle latem 2010 roku na znacznej jego powierzchni występowała faza rozpadu (ryc. 3). Porównanie struktury grubościowej dębów z obszarów zwartych drzewostanów oraz fazy rozpadu wyraźnie wskazuje, że zauważone wcześniej różnice polegające na lokalnie liczniejszym występowaniu podrostu dębowego są efektem znacznego rozluźnienia lub zaniku zwarcia drzewostanu (ryc. 4).

Dyskusja

Przedstawione dane potwierdzają doniesienia innych autorów o przeciętnie bardzo niskim poziomie odnowienia dębu w lasach naturalnych Puszczy Białowieskiej [Zajączkowski 1999; Program... 2002; Brzeziecki i in. 2009], jak też wskazują na istnienie na siedliskach uboższych warunków bardziej sprzyjających odnowieniu dębu [Bobiec i in. 2011a].



Ryc. 2.

Struktura pierśnic dębów na siedlisku BMśw (jasne słupki) i LMśw (ciemne słupki)

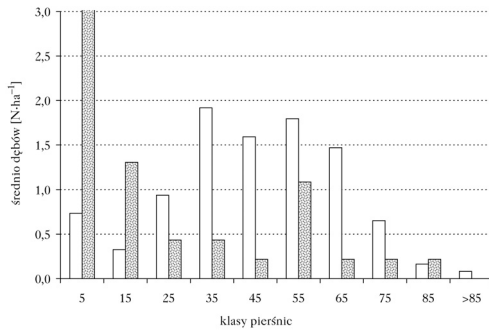
Oak dbh structure in mixed coniferous (light bars) and mixed deciduous (dark bars) forest types



Ryc. 3.

Podrost dębowy (wysokości około 2 m) we fragmencie drzewostanu świerkowego w fazie rozpadu (lato 2010)

Oak sapling (approximately 2 m tall) in a fragment of Norway spruce stand in decay phase (summer 2010)



Ryc. 4.

Struktura grubościowa populacji dębów z części powierzchni nieobjętej procesem rozpadu (jasne słupki) oraz z obszarów zamarych drzewostanów świerkowych (ciemne słupki)

Oak dbh structure in dense living stand (light bars) and in the area of the mass-spruce decline (dark bars)

Wyniki dotyczące struktury podrostu można odnieść do rezultatów niedawnych badań [Bobiec i in. 2011a], w których młode dęby przypisano kilku klasom wysokości, w tym 1,3-2,5 m i 2,5-5,0 m. Okazuje się, że uśrednione zagęszczenie podrostu na siedliskach BMśw i LMśw (średnia ważona) jest niemal identyczne w obu kategoriach wysokości – odpowiednio 5 i 1 szt./ha na powierzchni badawczej oraz 4 i 1 szt./ha na całym obszarze ochrony ścisłej BPN [Bobiec i in. 2011a].

Szybki rozpad świerczyny na siedlisku BMśw powoduje radykalną zmianę warunków środowiskowych z nieprzyjajnych odnowieniu dębowemu (silne zacielenie, gruba warstwa ściółki świerkowej) na wybitnie mu sprzyjające (niemal pełny dostęp do bezpośredniego światła słonecznego, lokalne zaburzenia pokrywy roślinno-glebowej spowodowane wykrotami, jak również powstanie licznych struktur w postaci leżących kłód świerkowych ograniczających dostęp roślinożerców do młodych dębów). Zmiany takie powodują przyspieszenie rozkładu utrudniającej odnowienie ściółki. Przedstawione wyniki potwierdzają więc tezę, że masowy rozpad drzewostanów świerkowych może inicjować falę odnowieniową dębu [Bobiec i in. 2011a]. Innym czynnikiem, jaki należałoby wziąć pod uwagę, jest bujny rozwój cenionego przez ssaki kopytne runa z trzcinnikiem leśnym, trzęślicą modrą i maliną, obniżających lokalnie atrakcyjność dębu. Zjawisko wypierania dębu z menu dużych roślinożerców przez obfite występowanie smaczniejszych roślin zostało ostatnio opisane na podstawie obserwacji rozwoju „sawanny” na skraju BPN [Bobiec i in. 2011b]. Choć nie ocenialiśmy konkurencyjnej presji na młode dęby ze strony podrostu grabowego i świerkowego, możemy na podstawie ogólnych obserwacji, z całym przekonaniem stwierdzić, że w skali całej badanej powierzchni oddziaływanie takie praktycznie nie ma miejsca. Lokalizacja skupień młodych grabów lub świerków z reguły nie pokrywa się z miejscem występowania podrostu dębowego.

Choć wiadomo, że wiek drzew nie przekłada się bezpośrednio na ich grubość, to jednak analiza struktury pierśnic może stanowić podstawę poprawnej rekonstrukcji historii i prognozowania dalszego rozwoju drzewostanów [np. Gieruszyński 1961; Keczyński 2007; Brzeziecki 2008]. Przedstawione dane wskazują na istnienie odrębnych populacji dębu związanych z różniącymi się wiekiem drzewostanami z dominującym udziałem świerka. Struktura grubościowa dębów sugeruje, że pojawiły się one w stosunkowo krótkim czasie na całym obszarze zajmowanym obecnie przez 120-letni drzewostan świerkowy. Zakładając poprawność szacunku wieku drzewostanu i biorąc pod uwagę światłożądność dębu, mogło to nastąpić jedynie przed lub jednocześnie z odnowieniem świerka, tj. około 1880 roku. Prawdopodobnie jedynie nieliczne sosny mogą być znacznie starsze. Z tego względu można przypuszczać, że czynnikiem inicjującym odnowienie dębu (a być może też jednocześnie świerka) było albo intensywne zaburzenie niemal zupełnie niszczące poprzedni drzewostan, albo ustąpienie długotrwałego stresu, który

wcześniej to odnowienie uniemożliwiało. Według opisu von Brinckena [1826] na początku XIX wieku świerk występował jedynie jako domieszka w stosunkowo małych enklawach grądowych oraz na siedliskach podmokłych. Potwierdzają to niedawne badania Niklassona i in. [2010], według których od połowy XVII do końca XVIII wieku na uboższych siedliskach Puszczy Białowieskiej miały miejsce regularne i częste pożary gruntowe, uniemożliwiające odnawianie się drzew (z wyjątkiem sosny). Niewykluczone, że nadal obecne żywe i martwe sosny z wyraźnymi ranami pożarowymi są świadkami podobnej historii powierzchni badawczej. Według cytowanej pracy, w innej części Puszczy Białowieskiej, na siedlisku BMśw, ostatni pożar miał miejsce w 1874, po czym nastąpiło masowe odnowienie świerka [Niklasson i in. 2010]. Zbieżne w czasie obfite odnowienie dębu na części powierzchni badawczej, zdominowanej dziś przez 120-letni świerk, było prawdopodobnie możliwe dzięki dogodniejszemu dla dębu siedlisku LMśw, na którym mógł skutecznie konkurować z rówieśniczymi świerkami.

Dlaczego więc na siedlisku BMśw, zajmowanym dziś przez rozpadający się 90-letni drzewostan świerkowy, grubsze i starsze dęby są znacznie mniej liczne? Może być to efektem gorszych warunków siedliskowych dających przewagę mniej wymagającemu świerkowi po inicjującym zaburzeniu z przełomu XIX i XX wieku. Przypuszczalnie różniły się one od środowiska obecnie powstających luk w rozpadających się drzewostanach, gdzie licznemu odnowieniu dębu nie zagraża konkurencja innych drzew. Niewykluczone, że obecna przewaga konkurencyjna dębu jest efektem użyźnienia siedliska w wyniku ocieplenia klimatu oraz zanieczyszczeń atmosferycznych [Kowalski 1994; Mazlahn 2002]. Biorąc pod uwagę wiek drzewostanów sosnowych w południowo-zachodniej części powierzchni (ryc. 1), można przypuszczać, iż występujące w nich dęby mogą odznaczać się najbardziej zaawansowanym wiekiem.

Zestawienie liczności dębów w klasach kształtu wykazuje, że drzewa odznaczające się wysokimi, gonnymi pniami i silnie zredukowanymi koronami oraz dęby o cechach drzew otwartych przestrzeni są niemal tak samo liczne (tab.). Może to dowodzić istnienia znacznych różnic między lokalnymi warunkami środowiska wpływającymi na wzrost tych drzew. Nawet jeśli istniejące populacje powstawały jako zbliżone wiekiem kohorty, poszczególne drzewa musiały dostosowywać swój indywidualny model rozwoju do charakteru najbliższego otoczenia.

Wnioski

- ✦ Analiza struktury grubościowej dębów na 30-hektarowej powierzchni, odznaczającej się dominującym udziałem świerka, wskazuje na występowanie dwóch odrębnych populacji dębu – starszej i liczniejszej, związanej z około 120-letnim świerkiem oraz młodszej, stanowiącej domieszkę do drzewostanu 90-letniego.
- ✦ Rozkład liczebności dębów w klasach grubości odznacza się wyraźną niejednorodnością wskazującą na falowy charakter odnawiania się dębu. W obu częściach powierzchni badawczej, zarówno na zdominowanym przez starszy drzewostan siedlisku LMśw, jak i na siedlisku BMśw z młodszym drzewostanem, pojawiła się nowa fala odnowieniowa tego gatunku.
- ✦ Zdecydowana większość wysokiego podrostu występuje w rozległych lukach powstałych w wyniku masowego i gwałtownego rozpadu drzewostanów z dominacją świerka. Ponieważ proces ten najintensywniej zachodzi w młodszym drzewostanie na siedlisku BMśw, ta część powierzchni odznacza się znacznie większym zagęszczeniem odnowienia dębowego.

Podziękowania

Szczególne podziękowania należą się Kolegom Markusowi Feijen, Kamilowi Pilchowi oraz Bastianowi Pascal za nieocenioną pomoc w pracach terenowych. Warstwy numeryczne terenu udostępnił

Białowiecki Park Narodowy. Serdecznie dziękujemy Recenzentowi za inspirujące uwagi oraz dr. inż. Zbigniewowi Maciejewskiemu za życzliwą pomoc.

Literatura

- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajączkowski J., Żybura H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9: 229-238.
- Bobiec A., Jaszczyk E., Wojtunik K. 2011a. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European hemiboreal zone. *European Journal of Forest Research* 130: 785-797.
- Bobiec A., Kuiper D. P. J., Niklasson M., Romankiewicz A., Solecka K. 2011b. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. *Forest Ecology and Management* 262: 780-790.
- von Brincken J. 1826. Mémoire Descriptif sur la forêt impériale de Białowieża, en Lithuanie. Glücksberg, Warszawa.
- Brzeziecki B. 2008. Long-term dynamics of natural stands on the example of two forest communities of the Białowieża National Park: *Pino-Quercetum* and *Tilio-Carpinetum*. *Studia Naturae* 54 (2): 9-22.
- Brzeziecki B., Keczyński A., Zajączkowski J., Drozdowski S., Gawron L., Buraczyk W., Bielak K., Szeliński H., Dzwonkowski M., Ostrowski J., Widawska Z. 2009. Operat dynamiki ekosystemów leśnych Białowieckiego Parku Narodowego. Maszynopis w Białowieckim Parku Narodowym.
- Ellenberg H. 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge-Sydney.
- Faliński J. B. 1986. *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests, ecological studies in Białowieża Forest*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht – Lancaster.
- Genko N. 1902a. Charakteristika Belovezhskoj Pushci i istoricheskoje o nejj swedannija. *Lesnoj Zhurnal* 22 (5): 1014-1056.
- Genko N. 1902b. Charakteristika Belovezhskoj Pushci i istoricheskoje o nejj swedannija. *Lesnoj Zhurnal* 22 (6): 1269-1302.
- Genko N. 1903. Charakteristika Belovezhskoj Pushci i istoricheskoje o nejj swedannija. *Lesnoj Zhurnal* 23 (1): 22-56.
- Gieruszyński T. 1961. Struktura i dynamika rozwoju drzewostanów rezerwatu cisowego w Wierchlesie. *Ochrona Przyrody* 27: 41-90.
- Keczyński A. 2007. Regeneracja grądu *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962 w następstwie dawnego użytkowania lasu w Białowieckim Parku Narodowym. *Sylwan* 151 (1): 58-65.
- Kowalski M. 1994. Zmiany składu gatunkowego lasów na tle zmian klimatu w ostatnich dwóch stuleciach. *Sylwan* 138 (9): 33-44.
- Malzahn E. 2002. Monitoring zagrożeń i zanieczyszczenia środowiska leśnego Puszczy Białowieckiej. *Kosmos* 51: 435-441.
- Michalczyk C. 2001. Siedliska i drzewostany Białowieckiego Parku Narodowego. *Phytocoenosis* 13, Supplementum Cartographiae Geobotanicae 13, Białowiecka Stacja Geobotaniczna Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa - Białowieża.
- Niklasson M., Zin E., Zielonka T., Feijen M., Korczyk A. F., Churski M., Samojlik T., Jędrzejewska B., Gutowski J. M., Brzeziecki B. 2010. A 350-year tree-ring fire record from Białowieża Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology* 98: 1319-1329.
- Paczoski J. 1930. *Lasy Białowieży. Monografie naukowe I. Państwowa Rada Ochrony Przyrody, Poznań.*
- Program ochrony przyrody i wartości kulturowych w Leśnym Kompleksie Promocyjnym Puszcza Białowiecka na okres 1.01.2002-31.12.2011. 2002. Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych Białystok.
- Samojlik T., Jędrzejewska B. 2004. Użytkowanie Puszczy Białowieckiej w czasach Jagiellonów i jego ślady we współczesnym środowisku leśnym. *Sylwan* 148 (11): 37-50.
- Sokołowski A. W. 1993. Fitosocjologiczna charakterystyka zbiorowisk leśnych Białowieckiego Parku Narodowego. *Parki narodowe i Rezerwaty Przyrody* 12 (3): 5-190.
- Zajączkowski J. 1999. Odnowienie lasu naturalnego na przykładzie powierzchni badawczej w Białowieckim Parku Narodowym. *Sylwan* 143 (7): 5-14.

SUMMARY

Influence of spruce decline in stands of the Białowieża National Park on natural oak regeneration

Accordingly to the widely spread belief the most typical oak's habitat in Central Europe is lime-oak-hornbeam forest, *Tilio-Carpinetum*. This is not reflected by contemporary regeneration

dynamics: *Quercus robur* is almost absent in the undergrowth layer of natural stands of deciduous trees. On the other hand, however, numerous oak saplings have been recently observed on poorer, mesotrophic sites, in the areas disturbed by mass spruce decline.

The oak population dbh structure and forest inventory data were used to reconstruct the dynamics of stands dominated by spruce on mesotrophic sites.

In the strict reserve of the Białowieża National Park (BNP), on the 29-hectare plot dominated by spruce and pine-spruce stands, all oaks taller than 1.3 m were callipered and positioned. Additionally, the relative lengths of their crowns were assessed. The data from the plot were contrasted with the large sample representing entire strict reserve.

Although the average oak population density on the study plot was similar to the all BNP average (13 vs. 15 trees/ha, respectively), the participation of saplings (dbh <5 cm) was substantially stronger on the study plot (more than 25% vs. 2%). The tree frequency distribution in dbh classes clearly indicates that the studied oak population consists of at least two different cohorts: the first emerged in the late 1800s and the second being contemporarily established. The young oaks (dbh <5 cm) are concentrated in the large canopy gaps opened in the late 1900s by the bark beetle (*Ips typographus*) outbreak.

It was suggested that the first cohort emerged after the cessation of the long-lasting history of frequent ground fires that until mid 1800s prevented tree regeneration except pine. Competitive advantage of oaks in vast gaps can be accounted for by optimal light conditions, site enrichment caused by climate warming and nitrogen supply from the air, as well as by protective structures formed by spruce logs.