

RADOŚLAW GAWRYŚ, KAROLINA A. GABRYSIAK, JANUSZ CZEREPKO, MICHAŁ WRÓBEL

## Zmiany struktury fitocenozy stawów bobrowych\*

Changes in the phytocoenosis structure of beaver ponds

### ABSTRACT



Gawryś R., Gabrysiak K. A., Czerepko J., Wróbel M. 2021. Zmiany struktury fitocenozy stawów bobrowych. Sylwan 165 (5): 412-421. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2021016>.

The study compared the habitat conditions and species composition of phytocoenosis between beaver ponds in different age categories: 5-10 years, 11-15 years and older than 15 years. The survey was conducted on 11 beaver ponds located on various watercourses in northern Poland. Prior to flooding, an alder stand was present at all sites. The tree stand in all cases has decayed in at least 90%. At each beaver pond, six relevés were done. Habitat conditions were determined using ecological indicators and estimating selected parameters in the area of each phytosociological survey. The obtained results indicate that the dry up of beaver ponds takes place 10-15 years after their formation. At this time the greatest changes in species composition occur. In beaver ponds aged 5-10 years, species of *Lemnetea* class dominate, in ponds aged 10-15 year – species of *Molinio-Arrhenatheretea* and *Phragmitetea* classes, while in ones older than 15 years species – those of *Phragmitetea* and *Artemisietea* classes. The cover of the shrub layer increases significantly 10 years after the beaver pond was established. After 15 years, a new generation of trees taller than 5 meters is observed. Also in this age category, the highest cover of species from the class *Quercio-Fagetea* (mean 5%) is observed, indicating the possibility of regeneration of the riparian forests.

### KEY WORDS

*Fraxino-Alnetum*, *Castor fiber*, succession, regeneration, environmental engineering

### ADDRESSES

Radosław Gawryś<sup>(1)</sup> – e-mail: [r.gawrys@ibles.waw.pl](mailto:r.gawrys@ibles.waw.pl)  
 Karolina A. Gabrysiak<sup>(2)</sup>, Janusz Czerepko<sup>(1)</sup>, Michał Wróbel<sup>(1)</sup>

<sup>(1)</sup> Zakład Ekologii Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyń

<sup>(2)</sup> Zakład Lasów Naturalnych, Instytut Badawczy Leśnictwa; ul. Park Dyrekcyjny 6, 17-230 Białowieża

## Wstęp

Stawy bobrowe powstałe jako efekt budowy tam przez bobry są na terenach leśnych przyczyną zamierania drzewostanów [Anderson i in. 2005; Boczoń i in. 2009; Hood, Bayley 2009]. Prócz tego budowane przez bobry tamy, kopane przez nie nory i kanały, jak też zamierające i przewracające się drzewa skutkują urozmaiceniem morfologii cieku, powstaniem licznych odnóg i przetamowań [Johnston, Naiman 1987; Czech 2000; Wohl 2013]. W efekcie odpływ wody ulega spowolnieniu i wydłuża się spływ powierzchniowy [Rossel i in. 2005; Westbrook i in. 2006]. Zwiększa się bogactwo gatunkowe, a w runie zaczynają dominować gatunki zbiorowisk otwartych [Anderson i in. 2005].

\*Praca wykonana w ramach projektu „Rola martwego drewna w kształtowaniu się rozwoju odnowień naturalnych lasu w dolinach rzecznych zasiedlonych przez bobry”, sfinansowanego z Funduszu Badań Własnych Instytutu Badawczego Leśnictwa (nr 260124).

Czas funkcjonowania tam, ze względu na konieczność prowadzenia ciągłych ich napraw, zależy od obecności bobrów w danym miejscu. Według badań Fryxell i in. [2001] zaledwie 20% bobrowych tam osiąga wiek powyżej 10 lat. Natomiast Remillard i in. [1987] stwierdzili w oparciu o analizy zdjęć lotniczych w Parku Narodowym Adirondack (północno-wschodnia część USA), że bóbr powraca w te same miejsca po około 30 latach, uniemożliwiając odtworzenie się zbiorowisk leśnych w badanym okresie 40 lat. Powstanie stawu bobrowego jest zaburzeniem, które w krótkiej perspektywie czasu prowadzi do degeneracji fitocenozy lasu łęgowego [Faliński 1991].

W warunkach środkowej Europy brak jest przykładów długoletnich obserwacji sukcesji roślinności na stawach bobrowych. Implementowanie wyników z obszaru Ameryki Północnej do polskich warunków obarczone jest błędem, nie tylko z powodu mniejszego zagęszczenia bobrów czy też odrębnego gatunku (*Castor canadensis* Kuhl), ale również ze względu na bardzo duży udział cieków uregulowanych. Te, będąc najczęściej pozbawione naturalnych przeszkód, głównie martwego drewna, z pogłębionym i wyprostowanym korytem, wpływają na zmiany struktury i obniżenie odporności na zalewy przylegających do nich lasów łęgowych [Abbe, Montgomery 2003]. Jak wynika z pracy Pusłowskiej-Tyszewskiej i in. [2014], długotrwałe występowanie stawów bobrowych może być czynnikiem spowalniającym regenerację zbiorowisk łęgowych i utrzymującym dominację zbiorowisk nieleśnych w stosunkowo szerokim pasie terenu przylegającym bezpośrednio do rzeki. Prawdopodobnie jednak taki stan rzeczy nie będzie utrzymywał się permanentnie.

W związku z niejednoznacznymi wynikami w zakresie kierunku zmian sukcesyjnych i czasu ich trwania przyjęto hipotezę, że struktury fitocenozy powstałych w miejscu drzewostanów olszowych zalanych przez bobry nie różnią się istotnie między sobą, pomimo różnic ich wieku. Celem pracy była weryfikacja powyższej hipotezy i określenie ewentualnego kierunku zmian struktury fitocenozy stawów bobrowych.

## Materiał i metody

Badania prowadzono na 11 stawach bobrowych (tab. 1). Każdy z nich znajdował się na innym cieku, a tama bobrowa istniała od minimum 5 lat. Na wszystkich obiektach przed zalewem wystę-

**Tabela 1.**

Położenie, kategoria wiekowa (I – 5-10 lat, II – 10-15 lat, III – >15 lat) i powierzchnia (A [ha]) badanych stawów bobrowych

Location, age category (I – 5-10 years, II – 10-15 years, III – >15 years) and area (A [ha]) of the analysed beaver ponds

Lp.	N	E	Nadleśnictwo Forest district	Kategoria wiekowa Age category	A
1	52,821560	23,834352	Browsk	III	0,90
2	52,486252	23,328996	Bielsk Podlaski	II	0,55
3	54,159703	22,110483	Borki	I	0,95
4	52,562818	19,455006	Gostynin	II	0,50
5	52,744326	22,779928	Rudka	II	0,20
6	53,808518	23,226908	Augustów	III	0,25
7	51,562146	20,246954	Spała	I	0,30
8	53,242760	23,483886	Supraśl	I	0,10
9	52,781990	23,688643	Browsk	III	0,75
10	52,566092	19,458021	Gostynin	III	0,45
11	52,492727	14,889613	Ośno Lubuskie	I	1,40

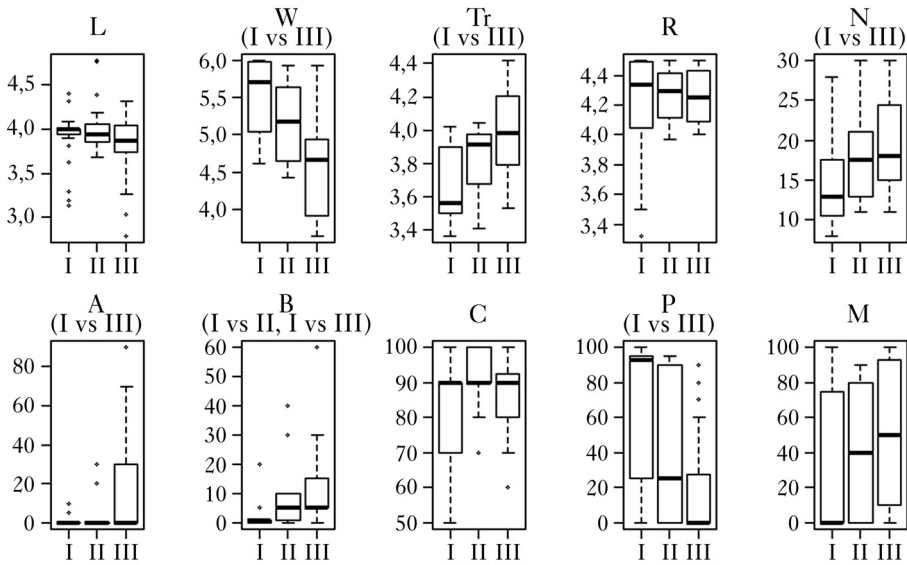
pował drzewostan olszowy na siedlisku olsu jesionowego (6 powierzchni) i olsu (5 powierzchni). Drzewostany z dominacją olszy leżące na tych siedliskach i przy małych nizinnych ciekach, które nie mają struktury kępowo-dolinowej, reprezentują zgodnie z opracowaniem Matuszkiewicz [2001] potencjalny zespół łągu jesionowo-olszowego *Fraxino-Alnetum* W.Mat. 1952. W wyniku wystąpienia zalewu nastąpił we wszystkich obiektach rozpad drzewostanu w co najmniej 90%. Prace terenowe wykonano w 2020 roku. Wiosną wybrano obiekty, a materiał zbierano od połowy lipca do połowy września. W każdym obiekcie założono po 6 powierzchni badawczych rozmieszczonych systematycznie w wieńcze zależnej od wielkości stawu (10-20 m). Obszar każdej powierzchni wynosił 25 m<sup>2</sup>. Było to podyktowane występowaniem niewielkich płatów zbiorowisk, przede wszystkim otwartych, występujących na terenie stawów. Na każdej powierzchni wykonano zdjęcie fitosocjologiczne metodą Braun-Blanqueta [1964]. Podczas badań uwzględniano roślinność rosnącą na glebie oraz unoszącą się na wodzie. W zdjęciach nie uwzględniano mszaków, ze względu na ich niską frekwencję, niewielkie pokrycie i występowanie przede wszystkim okazów juvenilnych. Na każdej powierzchni oszacowano stopień pokrycia terenu przez warstwę drzew (H>5m), podrost i podszyt (H≤5m), warstwę zielną, a także pokrycie terenu przez wodę (miejsca zalane i pozbawione roślinności na gruncie) oraz udział terenu podtopionego (tzw. wymokliska pozbawione roślinności w wyniku stagnowania wód powierzchniowych lub miejsca z roślinnością, ale zalane). Obiekty zostały zaklasyfikowane pod względem czasu od powstania stawu bobrowego do trzech kategorii wiekowych: I – stawy powstałe 5-10 lat temu (4 stawy, 24 powierzchni), II – 11-15 lat temu (3 stawy, 18 powierzchni), III – powyżej 15 lat (4 stawy, 24 powierzchni). Informacje na temat wieku stawu bobrowego oraz typu siedliskowego lasu przed powstaniem stawu bobrowego zostały przekazane przez pracowników lokalnych nadleśnictw.

Przyporządkowanie gatunków do grup syntaksonomicznych przyjęto za opracowaniem Matuszkiewicz [2013], dołączając do poszczególnych klas również gatunki charakterystyczne dla ich niższych jednostek. Preferencje siedliskowe flory (światłne, wilgotnościowe, troficzne i kwasowości podłoża) obliczono za pomocą wskaźnikowych liczb ekologicznych [Zarzycki i in. 2002], na podstawie gatunków roślin naczyniowych występujących tylko w warstwie runa (średnie ważono pokryciem gatunków). Liczba gatunków roślin użyta w analizach obejmuje gatunki ze wszystkich wyróżnionych warstw roślinności.

Analizy statystyczne wykonano w programie R. Wartości średnie zmiennych pomiędzy kategoriami wiekowymi porównano przy użyciu testu Kruskala-Wallisa oraz testu *post hoc* Nemenyi z pakietu „PMCMR” [Pohler 2014]. Zróżnicowanie roślinności zostało przedstawione przy użyciu analizy NMDS w pakiecie „vegan” [Oksanen i in. 2019]. Zastosowano odległość (miarę niepodobieństwa) Braya-Curtisa. Wpływ obiektu, wieku stawu bobrowego oraz typu granicy na skład gatunkowy roślinności określono przy użyciu analizy PERMANOVA (pakiet „vegan”, funkcja „adonis”). Istotność różnic pomiędzy klasami wieku określono przy użyciu testu *post hoc* (pakiet „RVAideMemoire” [Hervé 2020], funkcja „pairwise.perm.manova”). Homogeniczność wariancji sprawdzono, stosując funkcję „betadisper” (pakiet „vegan”) i test permutacyjny. Natomiast zależność pomiędzy uporządkowaniem powierzchni a zmiennymi środowiskowymi określono współczynnikiem determinacji R<sup>2</sup> (pakiet „vegan”, funkcja „adonis”, 999 iteracji).

## Wyniki

Stawy w pierwszej i drugiej grupie wieku różnią się jedynie pod względem pokrycia terenu przez podrost i podszyt, którego jest więcej na stawach starszych (ryc. 1). Natomiast stawy w III kategorii wieku odróżniają od I kategorii mniejsze preferencje wilgotnościowe runa i mniejsze pokrycie terenu przez wodę, wyższe preferencje runa wobec żyzności podłoża, większa liczba gatunków



Ryc. 1.

Porównanie mediany zmiennych środowiskowych pomiędzy stawami bobrowymi w różnych kategoriach wiekowych (I-III)

Comparison of the median values of environmental variables among beaver ponds in different age categories (I-III)

oznaczenia zmiennych jak w tabeli 2; pary istotnie różne ( $p < 0,05$ ) na podstawie testu Kruskala-Wallisa i *post hoc* Nemenyi podano w nawiasach  
variables denotes as in table 2; significantly different pairs ( $p < 0.05$ ) based on the Kruskal-Wallis test and *post hoc* Nemenyi are given in parentheses

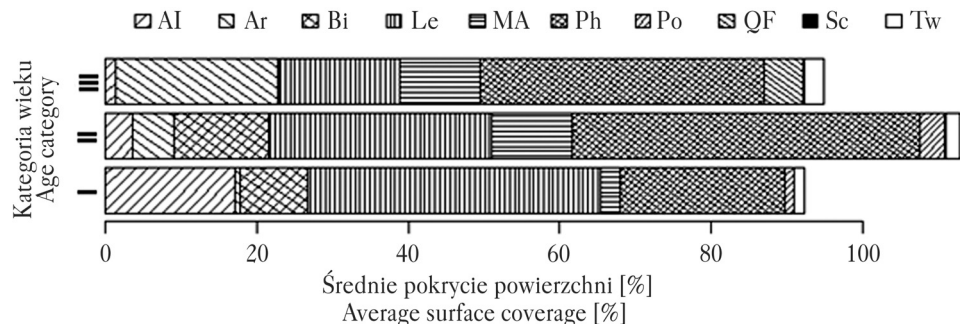
roślin, większe pokrycie przez warstwę drzew oraz większe pokrycie podrostu i podszytu. Brak jest istotnych różnic w zakresie analizowanych zmiennych pomiędzy II a III kategorią wiekową.

Pod względem średniego sumarycznego pokrycia gatunków z poszczególnych jednostek syntaksonomicznych w I kategorii wiekowej największe znaczenie mają gatunki zbiorowisk rzęsy wodnej (*Lemnetea*) – 39% pokrycia gruntu, szuwarowe (*Phragmitetea*) – 22%, olsowe (*Alnetea*) – 17% i zbiorowiska terofitów letnich (*Bidentetea*) – 9%. Średnie pokrycie gatunków reprezentujących pozostałe klasy nie przekracza 5% (ryc. 2). W II kategorii wiekowej stawów bobrowych dominują gatunki szuwarowe – 46%, zbiorowiska rzęsy pokrywają średnio 29% terenu, terofity letnie – 12%, gatunki łąkowe (*Molinio-Arrhenatheretea*) – 11%, a nitrofilne byliny – 5%. W III kategorii wiekowej największe pokrycie mają gatunki szuwarowe – 38% i nitrofilne byliny – 21%. Zbiorowiska rzęs pokrywają w tej kategorii 16% terenu, gatunki łąkowe – 11%. Średnie pokrycie gatunków z klasy *Quercu-Fagetea* wynosi kolejno w wyróżnionych kategoriach wiekowych 0,03, 0,04 i 5,1%. W I kategorii wiekowej stwierdzono 4 gatunki roślin z klasy *Quercu-Fagetea* (średnio  $0,29 \pm 0,17$  gatunku w zdjęciu), z czego 3 gatunki należały do związku *Alno-Ulmion* i stanowiły 86% liczby wystąpień gatunków z tej klasy, w II kategorii wieku wystąpiło 5 gatunków z tej klasy ( $0,56 \pm 0,20$ ), w tym 3 charakterystyczne dla łągów (50% liczby wystąpień gatunków z tej klasy), w III kategorii wieku wystąpiło 17 gatunków z tej klasy ( $1,88 \pm 0,73$ ), w tym 4 charakterystyczne dla łągów (42% liczby wystąpień gatunków z tej klasy).

Pokrycie terenu przez gatunki szuwarowe i łąkowe jest istotnie wyższe w stawach II kategorii wiekowej w porównaniu do stawów kategorii I (ryc. 3). Stawy należące do III kategorii wiekowej mają istotnie wyższe pokrycie terenu przez gatunki nitrofilnych bylin z klasy *Artemisietea*

i istotnie niższe pokrycie umiarkowanie nitrofilnych terofitów z klasy *Bidentetea* w porównaniu do stawów II kategorii wieku oraz istotnie wyższe pokrycie gatunków łąkowych i nitrofilnych bylin, a także istotnie niższe pokrycie zbiorowisk rzęs niż stawy I kategorii wieku.

Test homogeniczności wariancji nie wykazał istotnych różnic ( $p=0,291$ ) między kategoriami wieku stawu bobrowego. Natomiast analiza Permana wykazała istotne różnice pomiędzy poło-

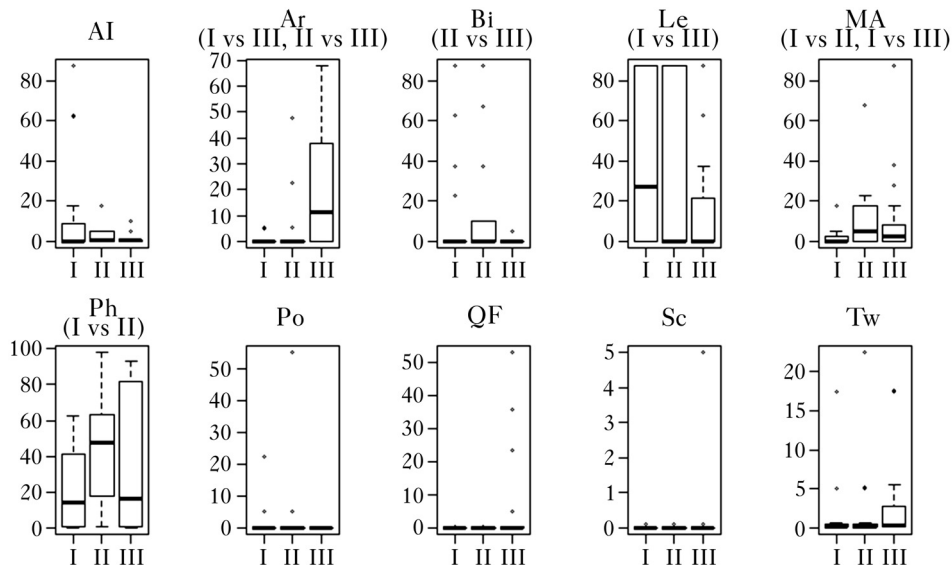


Ryc. 2.

Średnie sumaryczne pokrycie gatunków charakterystycznych dla wybranych klas w poszczególnych kategoriach wiekowych stawów bobrowych

Average total cover of species characteristic for the selected classes in individual age categories of beaver ponds

AI – *Alneta glutinosae*, Ar – *Artemisieta vulgaris*, Bi – *Bidenteteatripartita*, Le – *Lemnetea*, MA – *Molinio-Arrhenatheretea*, Ph – *Phragmitetea*, Po – *Potametea*, QF – *Quercu-Fagetea*, Sc – *Scheuchzerio-Cariceteanigrae*, Tw – towarzyszące (accompanying)



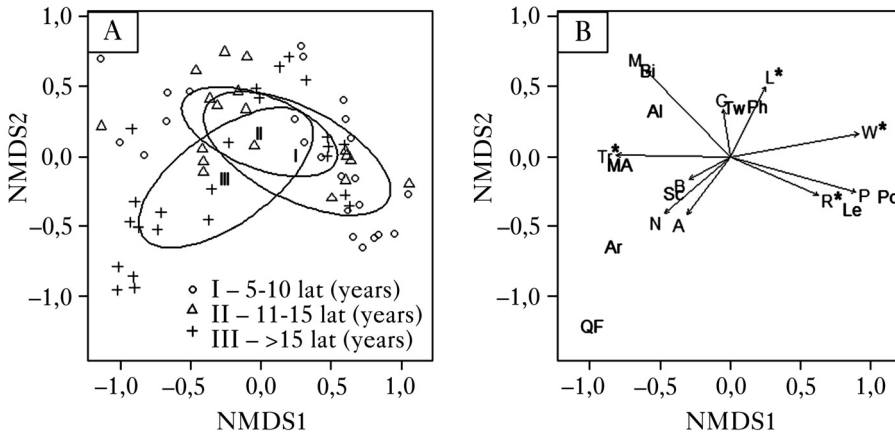
Ryc. 3.

Porównanie mediany sumarycznego pokrycia gatunków z wybranych klas pomiędzy stawami bobrowymi w różnych kategoriach wiekowych (I-III)

Comparison of the median of total coverage of species from the selected classes between beaver ponds in different age categories (I-III)

oznaczenia zmiennych jak na rycinie 2; pary istotnie różne ( $p<0,05$ ) na podstawie testu Kruskala-Wallisa i *post hoc* Nemenyi podano w nawiasach

variables denotes as in figure 2; significantly different pairs ( $p<0,05$ ) based on the Kruskal-Wallis test and Nemenyi are given in parentheses



Ryc. 4.

Wyniki analizy NMDS opartej na odległości Bray-Curtisa (2D Stress=0,159)

Results of NMDS analysis based on Bray-Curtis distance (2D Stress=0.159)

A – uporządkowanie powierzchni badawczych i lokalizacja centroidów kategorii wiekowych stawów bobrowych w analizie NMDS (ellipse=1SD od centroidu). Permanova:  $R^2=0,120$ ,  $p<0,001$ , homogenicność dyspersji:  $p=0,291$ . Rozmieszczenie kategorii jest różne przy  $p\leq 0,05$  pomiędzy kategoriami I i III ( $p=0,006$ ). B – zależność pomiędzy specyfiką syntaksonomiczną a preferencjami siedliskowymi flory stawów bobrowych (oznaczenia jak na rysunku 2 i w tabeli 2). Wektory przedstawiające preferencje siedliskowe flory na podstawie wskaźnikowych liczb ekologicznych oznaczono gwiazdką „\*“

A – ordering of study plots and location of beaver pond age category centroids in NMDS analysis (ellipse=1SD from centroid). Permanova:  $R^2=0,120$ ,  $p<0,001$ , Homogeneity of dispersion:  $p=0,291$ . The distribution of categories are different at  $p\leq 0,05$  between categories I and III ( $p=0,006$ ). B – relationship between syntaxonomic specificity and habitat preferences of beaver pond flora (signed as in figure 2 and table 2). Vectors representing flora habitat preferences based on ecological indicator values marked by asterisk.

żeniem centroidów chmur punktów (powierzchni) w przestrzeni dwuwymiarowej (stress=0,159) pomiędzy kategoriami wiekowymi (ryc. 4A). Wykonany test *post hoc* wykazał różnicę istotną statystycznie ( $p=0,006$ ) tylko pomiędzy stawami w wieku 5-10 lat (I kategoria) a starszymi niż 15 lat (II kategoria). Gatunki z klasy *Lemnetea* i *Potametea* decydują o odrębności I kategorii wiekowej (ryc. 4). Występowaniu gatunków z tych grup sprzyja wysokie pokrycie terenu przez wodę i wyższe pH podłoża (tab. 2), na co wskazuje kierunek wektorów tych zmiennych. Kategorię II wyróżniają gatunki z klasy *Bidentetea* oraz wysokie pokrycie terenu przez wymoklika. Natomiast kategorię III – gatunki z klasy *Artemisietea vulgaris* i *Quercu-Fagetea*, korelujące pozytywnie z pokryciem terenu przez warstwę drzew, podrostu i podszytu, a także bogactwem gatunkowym. Kategorię wiekową I i II odróżnia od III kategorii wyższy udział gatunków szuwarowych, wyższe preferencje świetlne i wilgotnościowe runa oraz niższe wymagania względem trofizmu podłoża i mniejszy udział gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*. Względem wektorów obrazujących preferencje świetlne runa, pokrycie drzewostanu i liczbę gatunków młodsze grupy wiekowe wykazują mniejsze zróżnicowanie niż grupa najstarsza. Odwrotne zależności obserwowane są w przypadku wektorów przedstawiających preferencje runa względem kwasowości podłoża, pokrycie terenu przez wodę oraz pokrycie terenu przez wymoklika. Warto również zauważyć, że wektory obrazujące preferencje wilgotnościowe i troficzne mają przeciwny kierunek. Analogiczna relacja zachodzi pomiędzy wektorami obrazującymi pokrycie terenu przez wodę i wymoklika.

## Dyskusja

Roślinność stawów bobrowych w różnych kategoriach wiekowych charakteryzuje się stosunkowo dużą zmiennością zarówno pod względem spektrum ekologicznego, jak i przynależności do jednostek syntaksonomicznych. Czas trwania stawu bobrowego i jego wpływ na fitocenozę zależne są od aktywności bobrów i czynników klimatycznych, jakim one podlegają. Czynniki

Tabela 2.

Parametry wektorów środowiskowych użytych w analizie NMDS oraz wartość  $R^2$  i poziom istotności dopasowania wektorów do uporządkowania

Parameters of the environmental vectors used in the NMDS analysis, as well as the  $R^2$  value and significance level of the vector fit for the ordering

	Min	Me	Max	NMDS1	NMDS2	$R^2$	p
Preferencje świetlne runa (L) Light preferences of plants	2,8	4,0	4,8	0,434	0,901	0,292	<0,001
Preferencje wilgotnościowe runa (W) Moisture preferences of plants	3,6	5,0	6,0	0,982	0,190	0,778	<0,001
Preferencje troficzne runa (Tr) Trophic preferences of plants	3,4	3,9	4,4	-1,000	-0,014	0,594	<0,001
Preferencje runa względem pH (R) Plant preferences for the pH	3,3	4,3	4,5	0,921	-0,390	0,432	<0,001
Liczba gatunków (N) Number of species	8,0	17,0	30,0	-0,743	-0,669	0,345	<0,001
Pokrycie warstwy drzew (A) Cover of trees layer	0,0	0,0	90,0	-0,581	-0,814	0,242	<0,001
Pokrycie warstwy krzewów (B) Cover of shrubslayer	0,0	5,0	60,0	-0,858	-0,513	0,100	<0,05
Pokrycie warstwy zielnej (C) Cover of herblayer	50,0	90,0	100	-0,147	0,989	0,109	<0,05
Pokrycie przez wodę (P) Cover of water	0,0	25,0	100	0,966	-0,258	0,787	<0,001
Pokrycie przez wymokliska (M) Cover of soaksoil	0,0	20,0	100	-0,706	0,709	0,677	<0,001

losowe, takie jak choroby, drapieżnictwo czy łowiectwo, mogą mieć również istotny wpływ [Czech 2000]. Dotyczy to zwłaszcza stawów powstałych najwcześniej (w warunkach dużo niższej presji bobra na środowisko), ale również późniejszych. Co prawda liczebność bobra w ostatnich dziesięcioleciach wzrosła kilkukrotnie do poziomu 120 tys. osobników, to jednak zagęszczenie tego gatunku jest niższe niż chociażby w krajach bałtyckich [Wróbel 2020]. Ponadto duży wpływ na roślinność stawu bobrowego ma ukształtowanie doliny [Johnston, Naiman 1987], obecność martwego drewna [Gawryś, Gabrysiak 2020] i stopień przekształcenia ciekę [Czech 2000].

Wyniki przedstawione według użytego podziału na kategorie wiekowe pozwalają dostrzec pewne trendy w przemianach fitocenozy zachodzących pod wpływem zalewów bobrowych. Pokrycie terenu przez lustro wody oraz preferencje wilgotnościowe runa maleją systematycznie wraz z wiekiem w stawach starszych niż 10 lat, ale istotnie niższymi wartościami charakteryzują się obiekty, których wiek różni się o więcej niż 5 lat. Świadczy to o tym, że stawy bobrowe zanikają w okresie od 10 do 15 lat od momentu wybudowania tamy. Jest to nieco dłuższy okres niż wynikający z badań Fryxell i in. [2001], według których wiek powyżej 10 lat osiąga zaledwie 20% stawów. Może to mieć związek z zastosowaną metodyką. Otrzymane wyniki nie uwzględniają aktywności bobra, a tylko obecność stawu bobrowego, który może utrzymywać się jeszcze przez kilka lat po opuszczeniu terenu przez zwierzęta. Wynika to z powolnego rozpadu tamy na wolno płynących ciekach [Bonner i in. 2009; Burchsted, Daniels 2014], które występują na nizinach. Poza tym spowolnienie odpływu i występowanie zalewów wynika z licznych zatorów z martwego drewna w korycie rzeki powstałych po obumarciu drzewostanu [Wohl 2013]. Zanikanie stawów bobrowych odbywa się nierównomiernie i przez to jest rozciągnięte w czasie na ponad 5 lat. Świadczy to o dużym zróżnicowaniu pomiędzy obiektami czynników wpływających pośrednio na dzia-



łałość bobrów. Jak pokazują badania z Ameryki Północnej, nieprzerwane istnienie stawu bobrowego możliwe jest przez ponad 56 lat [Bonner i in. 2009]. Warto również zwrócić uwagę na zbliżone tempo i kierunek zmian pokrycia terenu przez wodę oraz preferencje wilgotnościowe runa. Może to świadczyć o dużej plastyczności roślinności występującej w obrębie stawu bobrowego, która szybko dostosowuje swój skład gatunkowy do zmiennych warunków siedliskowych, przez co wartość pokrycia warstwy zielnej nie ulega praktycznie zmianie w czasie i odzwierciedla panujące w danym miejscu warunki wilgotnościowe. Choć wzrost preferencji świetlnych runa opisywano w innych badaniach [Anderson i in. 2005; Krzyżanowska 2018], to w omawianych nie wykazano istotnych różnic, bowiem badaniami objęto stawy starsze niż 5 lat, na terenie których rozpad drzewostanu już nastąpił. Zatem reakcja runa stawów bobrowych na zmianę warunków oświetlenia jest szybka i zachodzi w stawach młodszych niż 5 lat.

W kolejnych kategoriach wieku wzrasta bogactwo gatunkowe wyrażone liczbą gatunków roślin runa. Jest to efekt stopniowego ustępowania zalewu i odsłaniania się nowych nisz, przez co mogą funkcjonować tuż obok siebie zarówno gatunki hydrofitów i higrofitów, jak i gatunki typowo lądowe. Najprawdopodobniej tym samym należy tłumaczyć większe pokrycie podrostu i podszytu w starszych kategoriach wieku. Warto tutaj wspomnieć, że wzrost pokrycia roślinności drzewiastej może odbywać się w warunkach całkowitego zalania gruntu – pod warunkiem występowania martwego drewna w odpowiednim stopniu rozkładu [Fukasawa i in. 2019; Gawryś, Gabrysiak 2020]. Źródłem martwego drewna jest głównie drzewostan, który uległ rozpadowi w wyniku powstania stawu bobrowego. Jak wskazują Gawryś i Gabrysiak [2020], nie odgrywa ono jednak znaczącej roli w stawach istniejących krócej niż 10 lat. W pierwszych latach trwania zalewu główną rolę w kształtowaniu się odnowienia gatunków drzewiastych odgrywa martwe drewno pochodzące z okresu sprzed zalewu – jego występowaniem należałoby tłumaczyć gwałtowny wzrost pokrycia warstwy drzew w stawach starszych niż 15 lat. Brak istotnej statystycznie różnicy w pokryciu podrostu i podszytu pomiędzy stawami w wieku 10-15 lat i starszymi należy tłumaczyć przekroczeniem przez podrost i podszyt górnej granicy 5 m, przez co został on zaklasyfikowany jako drzewostan. Warstwa zielna nie wykazuje zmian w ogólnym pokryciu w czasie, jednak zachodzą w niej bardzo duże zmiany w obrębie udziału w pokryciu gatunków należących do poszczególnych jednostek syntaksonomicznych i to w odstępach 5-letnich. Obserwuje się zastępowanie dominującej w stawach do 10 lat rzęsy wodnej gatunkami szuwarowymi, łąkowymi i nitrofilnymi bylinami (tu głównie pokrzywą). Podobne wyniki uzyskał Gawryś [2019] na podstawie materiału zebranego m.in. z szeregu stawów bobrowych położonych w dolinie Orłówki w Puszczy Białowieskiej. Stawy powyżej 15 lat charakteryzują się niższym pokryciem uczepów (*Bidens* spp.), pojawiających się najobficiej na wysychających latem zbiornikach wodnych, a więc w momencie, kiedy staw bobrowy funkcjonuje okresowo, np. po wiosennych roztopach. Natomiast stałym składnikiem runa o dość dużym udziale, niezależnie od wieku stawu, są gatunki szuwarowe. Jak wynika z prac Perkins i Wilson [2004], gatunki z tej grupy bywają ekspansywne i mogą ograniczać bogactwo gatunkowe. Ciekawym zagadnieniem wydaje się systematyczny (choć nieistotny statystycznie) spadek udziału pokrycia gatunków olsowych. Natomiast gatunki z klasy *Quercus-Fagetea*, w tym gatunki łąkowe, nie mają większego udziału w pokryciu fitocenoz. Przyczyną tego jest fakt, że gatunki te istotnie zmniejszają swoje pokrycie już w pierwszych latach występowania zalewu [Gawryś 2019].

Kompozycja gatunkowa w stawach w wieku do 15 lat jest również zbliżona. Stawy najmłodsze wyróżniają obecność roślinności wodnej, a stawy w wieku 10-15 lat gatunki jednoroczne z klasy *Bidentetea*. Zmienność obu tych grup kształtowana jest przez fluktuacje wilgotności podłoża i pojawiające się wymokliska, które są preferowane przez nitrofilne terofity. Natomiast kom-



pozycja gatunkowa stawów bobrowych w wieku powyżej 15 lat kształtowana jest przez zupełnie inne zmienne środowiskowe, tj. obniżającą się wilgotność i zwiększający się trofizm siedliska, a także związany z tym wzrost bogactwa gatunkowego i pokrycia podrostu oraz podszytu i drzewostanu. Ograniczeniu ulega wówczas dostęp światła do runa. Ustąpienie zalewu umożliwia rozkład materii, a tym samym wzrost trofizmu gleby. Ponadto w stagnującej wodzie gromadzą się namuły o niekiedy znacznej miąższości. Przejawia się to w obecności gatunków wymagających żyznego podłoża (nitrofilnych bylin). W ostatniej z analizowanych kategorii wiekowej wzrósł do 5% udział gatunków żyznych lasów liściastych. Choć co prawda pokrycie tych gatunków jest w dwóch pierwszych kategoriach wiekowych stosunkowo niskie, to ich obecność wskazuje na możliwość regeneracji fitocenozy łągu. Na podstawie niniejszych badań trudno jednak określić czas, w jakim mogłoby to nastąpić.

## Wnioski

- ✦ Stawy bobrowe charakteryzują się dużą różnorodnością roślinności. Obok dominujących gatunków szuwarowych i pleustonowych stałym elementem, zazwyczaj o niewielkim pokryciu, są gatunki olsowe, zbiorowisk uczepów, makrofitów wodnych, żyznych lasów liściastych i torfowiskowe. Występowanie obok siebie roślin o tak różnych wymaganiach siedliskowych świadczy o dużym zróżnicowaniu mikrosiedliskowym tych obiektów.
- ✦ Roślinność stawów bobrowych charakteryzuje się dużą dynamiką przemian. W stawach w wieku do 10 lat dominują zbiorowiska rzęs, 10-15-letnich gatunki łąkowe i szuwarowe, natomiast w starszych niż 15 lat – gatunki szuwarowe i nitrofilnych bylin.
- ✦ Odnowienie gatunków drzewiastych powstaje jeszcze w okresie trwania zalewu i jest ograniczone do lokalnych wywyższeń terenu, przez co staje się ono odporne na ewentualne kolejne zalewy.
- ✦ Przemiany fitocenozy stawów bobrowych wydają się reprezentować proces degeneracji i regeneracji lasów łągowych, ale weryfikacja tej hipotezy wymaga dłuższych badań.

## Literatura

- Abbe T. B., Montgomery D. R. 2003. Patterns and processes of wood debris accumulation in the Queets river basin, Washington. *Geomorphology* 51: 81-107.
- Anderson C. B., Griffith C. R., Rosemond A. D., Rozzi R., Dollenz O. 2005. The effects of invasive North American beavers on riparian plant communities in Cape Horn, Chile: Do exotic beavers engineer differently in sub-Antarctic ecosystems? *Biological Conservation* 128: 467-474.
- Boczoń A., Wróbel M., Syniaiev V. 2009. The impact of beaverponds on tree stand in a river valley. *Journal of Water and Land Development* 1 (13): 313-327.
- Bonner J. L., Anderson J. T., Rentsch J. S., Grafton W. N. 2009. Vegetative composition and community structure associated with beaver ponds in Canaan valley, West Virginia, USA. *Wetlands Ecology and Management* 17 (5): 543-554.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie*. Springer, Wien – New York.
- Burchsted D., Daniels M. D. 2014. Classification of the alterations of beaver dams to headwater streams in northeastern Connecticut, U.S.A. *Geomorphology* 205: 36-50.
- Czech A. 2000. *Bóbr*. Monografie Przyrodnicze 6. Lubuski Klub Przyrodników.
- Faliński J. B. 1991. Procesy ekologiczne w zbiorowiskach leśnych. *Phytocoenosis* 3 (N.S.) Seminarium Geobotanicum 1: 17-41.
- Fryxell J. M. 2001. Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers. *Journal of Animal Ecology* 70: 310-316.
- Fukasawa Y., Ando Y., Oishi Y., Suzuki S. N., Matsukura K., Okano K., Song Z. 2019. Does typhoon disturbance in subalpine forest have long-lasting impacts on saproxylic fungi, bryophytes, and seedling regeneration on coarse woody debris? *Forest Ecology and Management* 432: 309-318.
- Gawryś R. 2019. Zmiany struktury fitocenozy lasów łągowych w dolinach rzecznych zasiedlonych przez bobry (*Castor fiber* L.). Praca doktorska. Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary.
- Gawryś R., Gabrysiak K. A. 2020. Rola martwego drewna w regeneracji drzewostanu łągu jesionowo-olszowego (*Fraxino-Alnetum*) zasiedlonego przez bobry. *Sylwan* 164 (6): 505-512. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2020039>.

- Hervé M. 2020. RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics. R package version 0.9-78. <https://CRAN.R-project.org/package=RVAideMemoire>
- Hood G. A., Bayley S. E. 2009. A comparison of riparian plant community response to herbivory by beavers (*Castor canadensis*) and ungulates in Canada's boreal mixed-wood forest. *Forest Ecology and Management* 258: 1979-1989.
- Johnston C. A., Naiman R. J. 1987. Boundary dynamics of the aquatic-terrestrial interface: the influence of beaver and geomorphology. *Landscape Ecology* 1: 47-57.
- Krzyżanowska A. E. 2018. Wpływ aktywności bobra europejskiego na strukturę fitocenozy nadrzecznych lasów łągowych. *Chrońmy Przyrodę Ojczyzn* 74 (2): 137-145.
- Matuszkiewicz J. M. 2001. *Zespoły leśne Polski*. PWN, Warszawa.
- Matuszkiewicz W. 2013. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. PWN, Warszawa.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Szoecs E., Wagner H. 2019. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Perkins T. E., Wilson M. V. 2004. The impacts of *Phalaris arundinacea* (reed canarygrass) invasion on wetland plant richness in the Oregon Coast Range, USA depend on beavers. *Biological Conservation* 124: 291-295.
- Pohlert T. 2014. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package, <https://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>
- Pusłowska-Tyszewska D., Jaroszewicz B., Chormański J., Pirożnikow E., Okruszko T. 2014. Stosunki wodne w siedliskach łągowych małych rzek nizinnych na przykładzie doliny Narewki. *Sylwan* 158 (2): 132-142. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2013060>.
- Remillard M. M., Oruendling O. K., Bogucki D. J. 1987. Disturbance by beaver and increased landscape heterogeneity. W: Turner M. G. [red.]. *Landscape heterogeneity and disturbance*. Springer, Berlin Heidelberg New York. 103-122.
- Rossel F., Bozser O., Collen P., Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* 35 (3-4): 248-276.
- Terwilliger J., Pastor J. 1999. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows. *Oikos* 85: 83-94.
- Westbrook C. J., Cooper D. J., Baker B. W. 2006. Beaver dams and overbank floods influence groundwater-surface water interactions of a Rocky Mountain riparian area. *Water Resources Research* 42, W06404. DOI: <http://dx.doi.org/10.1029/2005WR004560>.
- Wohl E. 2013. Floodplains and wood. *Earth-Science Reviews* 123: 194-212.
- Wright J. P., Jones C. G., Flecker A. S. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96-101.
- Wróbel M. 2020. Population of Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Europe. *Global Ecology and Conservation* 23. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01046>.
- Wróbel M., Krzysztofiak-Kaniewska A. 2020. Long-term dynamics of and potential management strategies for the beaver (*Castor fiber*) population in Poland. *The European Zoological Journal* 87 (1): 116-121. DOI: <https://doi.org/10.1080/24750263.2020.1727969>.
- Zarzycki K., Trzcinińska-Tacik H., Różański W., Szeląg Z., Wołek J., Korzeniak U. 2002. *Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naziemnych Polski. Różnorodność biologiczna Polski. Tom 2. Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków.*