

LESZEK BARTKOWICZ, ZBIGNIEW KOŁODZIEJ, MACIEJ PACH

Rola poszczególnych gatunków drzew w kształtowaniu złożonej budowy pionowej w starodrzewach liściastych Puszczy Niepołomickiej

Role of tree species in the formation of a complex vertical structure of deciduous old-growth forests in the Niepołomice Forest

ABSTRACT

Bartkowicz L., Kołodziej Z., Pach M. 2015. Rola poszczególnych gatunków drzew w kształtowaniu złożonej budowy pionowej w starodrzewach liściastych Puszczy Niepołomickiej. Sylwan 159 (8): 650-657.

The objective of the study was to compare the seven tree species in terms of their role in the formation of a complex vertical structure in mixed broadleaved stands. The data came from 18 multi-storey old-growth forests representing different communities of lowland deciduous forests in the Niepołomice Forest. In each stand, squared sample plot (80×80 m) was established. The height of trees of $dbh \geq 7$ cm was measured. Then, for each studied species, values of the two structural indices were determined. The structural diversity index (ZS) quantifies tree height variation within individual population, whereas the index of structure-forming role (RS) expresses the contribution of the given population into vertical structural diversity of the whole stand. The greatest tendency to form a population with a large height diversity belonged to *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* and *Ulmus laevis*. Significant opportunities in this regard, however, were exhibited by other tree species, including shade-intolerant *Pinus sylvestris* and *Alnus glutinosa*. This phenomenon in the conditions of eutrophic habitats, with the constantly present competitive pressure from shade-tolerant species, should be considered as an exceptional. A major contribution to vertical structural diversity of the stand was often an attribute of the populations with a low internal height diversity, which concerned especially *Quercus robur*. This means that an important ecological mechanism responsible for the formation of a multi-layer canopy is complementary filling the space above ground by trees of the species with different light requirements. However, the lack of correlation between RS and ZS indices suggests that the ability of particular species to form the population with a high internal diversity is equally important. The results prove the possibility of forming stands with a very complex vertical structure in the conditions of lowland mixed deciduous forests. However, in terms of sustainable maintenance of such stand structure, the issue of the growth rate of trees at different competitive pressure and the nature of their response to the release at different stages of ontogeny remains open.

KEY WORDS

oak-hornbeam forest, riparian forests, structural diversity indices, ecological mechanisms

ADDRESSES

Leszek Bartkowicz – e-mail: l.bartkowicz@ur.krakow.pl

Zbigniew Kołodziej – e-mail: rlkolodz@cyf-kr.edu.pl

Maciej Pach – e-mail: rpach@cyf-kr.edu.pl

Zakład Szczegółowej Hodowli Lasu, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

Wstęp

Złożona, wielopiętrowa budowa drzewostanu kojarzona jest przede wszystkim z lasami zagospodarowanymi sposobem przerębowym. Postępowanie to przyjęło się szczególnie w drzewostanach jodłowych, a w specyficznych przypadkach również w odniesieniu do innych gatunków cienioznośnych, jak buk i świerk [Paluch 2005a]. Wszechstronne zalety wielopiętrowej postaci drzewostanu stały się jednak impulsem do poszukiwania rozwiązań umożliwiających jej kształtowanie także w drzewostanach złożonych z gatunków o wyższych wymaganiach świetlnych. Najszerzej znana, a jednocześnie chyba najbardziej kontrowersyjna w tym względzie jest kwestia możliwości stosowania rębni przerębowej w drzewostanach sosnowych [Andrzejczyk 2006]. Koncepcje hodowlane o zbliżonym charakterze znalazły zastosowanie również w wielogatunkowych lasach liściastych, szczególne znaczenie zyskując w Ameryce Północnej [Leak 1996; Crow i in. 2002]. Należy przy tym zaznaczyć, że w strefie „północnych lasów liściastych” złożona budowa pionowa jest dość powszechnie spotykana w drzewostanach naturalnych. Jej kształtowaniu sprzyjają często następujące małopowierzchniowe zaburzenia okapu lasu [Lorimer 1980; Abrams i in. 1998; Schwarz i in. 2001]. W warunkach europejskich na zjawisko spontanicznego różnicowania się budowy pionowej w wielogatunkowych drzewostanach liściastych zwracano uwagę szczególnie w odniesieniu do lasów Puszczy Białowieskiej. Spostrzeżenia tego rodzaju poczyniono zarówno w warunkach ochrony ścisłej [Bobiec i in. 2000], jak i dla starodrzewów w zagospodarowanej części kompleksu [Drozdowski i in. 2012]. Drzewostany o podobnym charakterze można spotkać również w innych regionach Polski, nawet na obszarach o wysokim poziomie antropopresji. Przykładem mogą być niewielkie, ale jeszcze dość liczne fragmenty rozproszone na obszarze Puszczy Niepołomickiej.

Celem pracy jest porównanie siedmiu najważniejszych w tych warunkach gatunków lasotwórczych pod kątem roli, jaką odgrywają one w kształtowaniu zróżnicowanej struktury wysokości w drzewostanie.

Materiał i metody

Materiał badawczy reprezentuje pełne spektrum zróżnicowania zbiorowisk wielogatunkowych lasów liściastych Puszczy Niepołomickiej: od grądu wysokiego (*Tilio-Carpinetum caricetosum brizoides*), poprzez grąd typowy (*Tilio-Carpinetum typicum*), grąd niski (*Tilio-Carpinetum stachyetosum*) i zniekształcone formy łągu jesionowo-wiązowego (*Ficario-Ulmetum minoris*), po łąg jesionowo-olchowy (*Circaeo-Alnetum*).

Do realizacji celu badań wybierano płaty starodrzewów odznaczające się silnym zróżnicowaniem budowy pionowej. Natomiast najszerzej rozpowszechnione w tych warunkach fragmenty o budowie dwupiętrowej nie były przedmiotem eksploracji. Należy zaznaczyć, że drzewostany objęte badaniami reprezentują „reliktowe” pozostałości lasów seminaturalnych w otoczeniu drzewostanów sztucznego pochodzenia. Niektóre z nich znajdują się na obszarze rezerwatów przyrody i wyłączonych drzewostanów nasiennych. Większość nie posiada specjalnego statusu, ale ich użytkowanie na przestrzeni ostatnich dziesięcioleci, pomimo pełnego udostępnienia, miało charakter ekstensywny (cięcia sanitarne i słabe trzebieże późne). We wcześniejszym okresie zachowaniu relatywnie wysokiego stopnia naturalności tych lasów sprzyjało położenie wśród krętej sieci starorzeczy [Bzowski 1973]. Do dnia dzisiejszego swoisty charakter nadaje im częste występowanie ponad dwustuletnich drzew o pierśnicach przekraczających 100 cm.

Prace terenowe przeprowadzono na 18 kwadratowych powierzchniach badawczych o wymiarach 80×80 m. Zlokalizowano je na obszarze Nadleśnictwa Niepołomice w następujących

wydziałeniach: 51c (grąd wysoki), 446c i 443f (grąd typowy), 462c, 472d, 472h, 463d, 255c, 409a i 423j (grąd niski), 435b, 422a, 13b, 430a, 477a i 485c (łęg jesionowo-wiązowy) oraz 476c i 255c (łęg olchowy). Na powierzchniach badawczych pomierzono pierśnicę (za pomocą średnicomierza lub taśmy mierniczej) i wysokość (wysokościomierzem Vertex) wszystkich drzew żywych o $d_{1,3} \geq 7$ cm. Liczba drzew w badanych drzewostanach przyjmowała wartości od 236 do 583 szt/ha, pole przekroju pierśnicowego od 25,56 do 41,42 m²/ha, pierśnica maksymalna od 80 do 159 cm, a wysokość maksymalna od 27,0 do 40,7 m.

Dla poszczególnych populacji ważniejszych gatunków lasotwórczych określono wartości dwóch wskaźników strukturalnych.

Wskaźnik zróżnicowania struktury wysokości obliczono metodą zaproponowaną przez Staudhammer i LeMay [2001]:

$$ZS = \begin{cases} \frac{S_h^2}{S_U^2} \Leftrightarrow S_h^2 \leq S_U^2 \\ 1 - \frac{S_h^2 - S_U^2}{S_{MAX}^2 - S_U^2} \Leftrightarrow S_h^2 > S_U^2 \end{cases}$$

gdzie:

S_h^2 – wariancja wysokości drzew w danej populacji,

S_U^2 – wariancja hipotetycznego układu o maksymalnym możliwym zróżnicowaniu (rozkład jednostajny), wyrażona wzorem:

$$S_U^2 = \frac{(H_{MAX} - H_{MIN})^2}{12}$$

S_{MAX}^2 – teoretyczna wariancja maksymalna (rozkład absolutnie bimodalny), wyrażona wzorem:

$$S_{MAX}^2 = \frac{(H_{MAX} - H_{MIN})^2}{4}$$

gdzie:

H_{MAX} – maksymalna wysokość drzew w całym drzewostanie,

H_{MIN} – minimalna wysokość wśród drzew o $d_{1,3} \geq 7$ cm.

Wskaźnik ZS może przyjmować wartości z przedziału $<0,1>$. Unormowanie wartości wskaźnika znacznie ułatwia jego interpretację, a ponadto umożliwia porównywanie drzewostanów różniących się maksymalnymi wysokościami drzew, rodzi jednak potrzebę ścisłego zdefiniowania wzorca maksymalnego zróżnicowania struktury. Wzorec ten powinien odpowiadać strukturze drzewostanu złożonego z drzew o wszelkich rozmiarach, wypełniających przestrzeń nadziemną w sposób ciągły, niepozwalający na wyróżnienie odseparowanych od siebie warstw (pięter). Taką budowę drzewostanu można określić mianem bezpiecznej. W przyjętej metodzie teoretycznym odpowiednikiem (wzorcem) takiej postaci lasu jest rozkład jednostajny, w którym obserwacje pojawiają się w całym zakresie zmienności danej cechy, z jednakową frekwencją we wszystkich wyróżnionych stopniach. O ile w przypadku zróżnicowania grubości bardziej w tym względzie odpowiedni mógłby wydawać się rozkład ujemnie wykładniczy, o tyle w przypadku wysokości drzew przyjęte rozwiązanie nie powinno budzić większych zastrzeżeń (z uwagi na kształt zależności między wysokością a pierśnicą). Nieco zaskakującą właściwością rozkładu jednostajnego jest okoliczność, że jego wariancja, chociaż wyższa od wariancji rozkładów normalnych, nie osiąga poziomu specyficznego dla rozkładów bimodalnych. Dotyczy to szczególnie sytuacji, gdy

wierzchołki rozkładu bimodalnego są od siebie znacznie oddalone, a w środkowej części zakresu zmienności cechy pojawia się obszar nieciągłości. Taka forma rozkładu wysokości odpowiada drzewostanom o budowie dwupiętrowej. Powyższa sytuacja sprawia, że w celu ilościowego wyrażenia stopnia złożoności budowy pionowej drzewostanu nie można wprost posłużyć się przyjętymi powszechnie miarami zmienności, lecz trzeba uciekać się do stosowania wskaźników o bardziej wyrafinowanej konstrukcji. Aby wskaźnik taki mógł funkcjonować, potrzebny jest jeszcze wzorec układu o maksymalnej wariancji. Funkcję tę spełnia rozkład absolutnie bimodalny. W jego przypadku wartości obserwowanej cechy zgrupowane są w dwóch równolicznych subpopulacjach zajmujących przeciwległe krańce zakresu jej zmienności. Wskaźnik zróżnicowania struktury wysokości przyjmuje wartość 0 dla układu o zerowej wariancji (gdy wysokości wszystkich drzew są jednakowe). Następnie ze wzrostem wariancji jego wartość zwiększa się, aż do momentu, gdy wariancja osiągnie poziom charakterystyczny dla rozkładu jednostajnego (odpowiadający maksymalnej wartości wskaźnika równej 1). Dalszy wzrost wariancji skutkuje już spadkiem wartości wskaźnika aż do wartości 0 odpowiadającej wariancji maksymalnej, związanej z rozkładem absolutnie bimodalnym. Wyprowadzenie ogólnych wzorów na wariancje rozkładu jednostajnego i absolutnie bimodalnego można znaleźć w pracy Staudhammer i LeMay [2001].

Wskaźnik roli strukturotwórczej stanowi rozwiązanie oryginalne i obliczony jest ze wzoru:

$$RS = \frac{\overline{ZS}}{ZS'}$$

gdzie:

\overline{ZS} – wskaźnik zróżnicowania struktury wysokości całego drzewostanu,

ZS' – wskaźnik zróżnicowania struktury wysokości drzewostanu po wyłączeniu populacji rozpatrywanego gatunku z materiału badawczego.

Wartości wskaźnika wyraźnie przewyższające 1 wskazują na znaczny wkład gatunku w zróżnicowanie budowy pionowej drzewostanu. Natomiast wartości wyraźnie niższe od 1 oznaczają, że występowanie danego gatunku przyczynia się do uproszczenia struktury drzewostanu.

Dodatkowo w celu przybliżenia ogólnych mechanizmów ekologicznych odpowiedzialnych za kształtowanie złożonej budowy pionowej w badanych warunkach obliczono współczynnik korelacji rang Spearmana dla badanych wskaźników.

Wyniki

Większość (12) populacji dębu szypułkowego (*Quercus robur* L.) charakteryzowała się małym zróżnicowaniem wysokości (ZS od 0,04 do 0,11). W czterech przypadkach zróżnicowanie to osiągnęło poziom średni (0,35-0,55), natomiast dwie populacje wyróżniały się wysokimi wartościami wskaźnika (0,67 i 0,91) (tab. 1). Gatunek ten w większości drzewostanów (14) wykazywał pozytywną rolę strukturotwórczą (RS powyżej 1,10). W trzech przypadkach występowanie dębu nie miało bezpośredniego znaczenia dla pionowego zróżnicowania drzewostanu. W jednym przypadku przyczyniało się ono do jego uproszczenia (RS poniżej 0,90) (tab. 2).

Wśród populacji grabu (*Carpinus betulus* L.) 4 charakteryzowały się dużym zróżnicowaniem wysokości (ZS od 0,64 do 0,70), 6 średnim (0,31-0,35), a 7 stosunkowo małym (0,10-0,27) (tab. 1). Nieoczekiwanie w większości (14) przypadków występowanie tego gatunku nie miało zasadniczego znaczenia dla pionowego zróżnicowania drzewostanu. Na dwóch powierzchniach grab cechował się pozytywną rolą strukturotwórczą. W jednym przypadku jego obecność sprzyjała upraszczaniu budowy drzewostanu (tab. 2).

Tabela 1.

Wskaźnik zróżnicowania struktury wysokości dla badanych gatunków drzew na powierzchniach 1-18
Structural diversity index for the studied tree species on study plots 1-18

	Dbsz	Gb	Js	Lpdr	Olcz	So	Wzsz
1	0,35	0,22	–	–	–	0,48	–
2	0,11	0,34	–	0,74	–	0,04	–
3	0,04	0,27	–	0,72	–	0,04	–
4	0,55	0,31	–	0,60	–	–	–
5	0,10	0,70	–	0,82	–	–	–
6	0,10	0,67	–	0,45	–	–	–
7	0,38	0,67	–	0,45	0,10	–	–
8	0,67	0,10	–	0,49	–	–	–
9	0,37	0,35	0,27	0,47	–	–	–
10	0,04	0,18	0,97	–	–	–	–
11	0,04	0,31	0,56	0,41	–	–	–
12	0,07	–	0,55	–	0,01	–	0,29
13	0,10	0,33	–	–	0,10	–	0,90
14	0,07	0,27	–	0,47	0,09	–	0,46
15	0,07	0,64	–	–	0,22	–	0,83
16	0,05	0,33	–	0,45	0,10	–	0,84
17	0,05	0,23	–	0,48	0,13	–	0,99
18	0,91	0,26	–	–	0,51	–	–

Dbsz – *Quercus robur*; Gb – *Carpinus betulus*; Js – *Fraxinus excelsior*; Lpdr – *Tilia cordata*; Olcz – *Alnus glutinosa*; So – *Pinus sylvestris*; Wzsz – *Ulmus laevis*

Tabela 2.

Wskaźnik roli strukturotwórczej dla badanych gatunków drzew na powierzchniach 1-18
Structure-forming role index for the studied tree species on study plots 1-18

	Dbsz	Gb	Js	Lpdr	Olcz	So	Wzsz
1	0,71	1,05	–	–	–	1,33	–
2	1,33	1,05	–	1,03	–	1,13	–
3	1,17	0,97	–	1,20	–	1,08	–
4	1,21	0,77	–	1,14	–	–	–
5	1,22	1,01	–	1,08	–	–	–
6	1,45	0,91	–	0,86	–	–	–
7	1,15	1,05	–	0,78	1,05	–	–
8	1,37	0,95	–	0,96	–	–	–
9	1,24	1,55	0,93	0,97	–	–	–
10	1,20	1,24	1,45	–	–	–	–
11	1,45	0,97	0,84	0,99	–	–	–
12	1,28	–	0,94	–	1,04	–	0,97
13	1,23	1,03	–	–	0,98	–	1,01
14	1,45	1,07	–	1,00	1,01	–	1,15
15	1,01	0,96	–	–	1,00	–	1,10
16	1,01	0,96	–	1,12	0,98	–	0,98
17	1,03	0,97	–	0,99	1,41	–	1,03
18	1,55	0,98	–	–	0,97	–	–

Oznaczenia jak w tabeli 1; denotes as in table 1

W przypadku populacji jesionu (*Fraxinus excelsior* L.) odnotowano wysokie (0,97), średnie (0,55 i 0,56), jak i stosunkowo niskie (0,27) wartości wskaźnika *ZS* (tab. 1). Również rola strukturotwórcza tego gatunku może mieć charakter pozytywny, obojętny, jak i negatywny (tab. 2).

Dla lipy drobnolistnej (*Tilia cordata* Miller) wartości wskaźnika *ZS* nie spadały poniżej 0,41. Jednakże tylko w 3 na 12 badanych populacji osiągnęły poziom świadczący o dużym zróżnicowaniu struktury wysokości (0,72-0,82) (tab. 1). Występowanie lipy w drzewostanach w większości przypadków (7) nie miało zasadniczego znaczenia dla zróżnicowania ich budowy pionowej. Jej pozytywną rolę strukturotwórczą odnotowano na 3, zaś negatywną na 2 powierzchniach badawczych (tab. 2).

Niemal we wszystkich przypadkach olcha czarna (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertner) charakteryzowała się niewielkim zróżnicowaniem wysokości (wartości *ZS* od 0,01 do 0,22). Należy jednak zaznaczyć, że jedna spośród badanych populacji wyróżniała się wartością wskaźnika przekraczającą 0,5 (tab. 1). Gatunek ten, poza jednym przypadkiem, nie posiadał istotnej roli strukturotwórczej (wartości *RS* zbliżone do jedności) (tab. 2).

Dwie spośród badanych populacji sosny (*Pinus sylvestris* L.) cechowały się bardzo małym zróżnicowaniem struktury wysokości (*ZS* równy 0,04). Na ich tle zdecydowanie wyróżnia się trzecia populacja (*ZS* równy 0,48) (tab. 1). W dwóch przypadkach zaobserwowano pozytywną rolę strukturotwórczą tego gatunku, w trzecim – obojętną (tab. 2).

W przypadku wiązu szypułkowego (*Ulmus laevis* Pall.) przeważają populacje o dużym zróżnicowaniu wysokości (wartości *ZS* od 0,83 do 0,99). Tylko w dwóch sytuacjach odnotowano niższe wartości wskaźnika (0,46 i 0,29) (tab. 1). Pomimo tego pozytywna rola strukturotwórcza tego gatunku ujawniła się zaledwie w jednym przypadku (tab. 2).

Nie stwierdzono istotnej korelacji między wartościami wskaźnika zróżnicowania struktury i roli strukturotwórczej ($r_s = -0,137$, $p = 0,264$).

Dyskusja

W niniejszym opracowaniu dokonano oceny populacji różnych gatunków drzew pod kątem roli, jaką spełniają one w kształtowaniu złożonej budowy pionowej w starodrzewach liściastych Puszczy Niepołomickiej. Do tego celu użyto dwóch liczbowych wskaźników strukturalnych. Zadaniem wskaźnika zróżnicowania struktury jest kwantyfikacja zróżnicowania wysokości drzew w obrębie poszczególnych populacji, natomiast wskaźnik roli strukturotwórczej wyraża wkład populacji poszczególnych gatunków w zróżnicowanie struktury wysokości całego drzewostanu. Interpretacja ekologiczna tych charakterystyk jest zasadniczo odmienna, pomimo silnego ich powiązania pod względem konstrukcyjnym (wskaźnik *RS* jest obliczany na podstawie wartości wariantów wskaźnika *ZS*). Szczególnie sugestywne w tym względzie jest występowanie populacji o małym zróżnicowaniu wewnętrznym (niskie wartości *ZS*), któremu towarzyszą wysokie wartości wskaźnika *RS* wskazujące na ich znaczny wkład w zróżnicowanie budowy całego drzewostanu. Sytuacje te dotyczą głównie gatunków o relatywnie wysokich wymaganiach świetlnych, a zwłaszcza dębu szypułkowego, który w wielu przypadkach odpowiada za kształtowanie górnego piętra drzewostanu.

Generalnie można przyjąć, że zjawisko to jest przejawem bardziej uniwersalnego mechanizmu ekologicznego, jakim jest komplementarne wypełnianie przestrzeni nadziemnej przez korony drzew należących do gatunków o różnych wymaganiach świetlnych. W zaawansowanych przypadkach prowadzi to do wykształcenia wielowarstwowego pułapu lasu [Yang i in. 1999; Ishii i in. 2004]. Stosunkowo częste występowanie drzewostanów, w których budowa pionowa kształtowana jest wedle opisywanych zasad, w dużym stopniu może być związane z procesami

sukcesyjnymi i regeneracyjnymi, jakie zachodzą w ekosystemach lasów liściastych. W wielu pracach dotyczących lasów naturalnych poruszany jest problem ekspansji cieniostożnych gatunków drzew (grabu, lipy drobnolistnej i buka), przy jednoczesnym powolnym ustępowaniu dębów [Faliński 1988; Pontailier i in. 1997; Bernadzki i in. 1998; Bobinac 2000; Emborg i in. 2000; Paluch 2005b; Brzeziecki i in. 2012].

Z punktu widzenia możliwości kształtowania i utrzymywania złożonej budowy pionowej w wielogatunkowych lasach liściastych wszelkie układy wytworzone na bazie powyższego mechanizmu nie mogą dostarczać realnych perspektyw rozwojowych, gdyż z założenia mają charakter przejściowy (tymczasowy). Bardziej obiecujący w tym względzie wydaje się inny mechanizm związany ze zdolnością poszczególnych gatunków do tworzenia populacji o zróżnicowanej strukturze wysokości. W badanych drzewostanach uwidaczniała się ona szczególnie u lipy drobnolistnej, jesionu i wiązu szypułkowego. Wyjaśnienia wymagają jednak dość zagadkowe sytuacje, kiedy populacjom wykazującym znaczące zróżnicowanie wysokości przypisywany jest (na podstawie niskich wartości wskaźnika *RS*) efekt upraszczania budowy pionowej drzewostanu. Wynika to z wpływu na kształt rozkładu wysokości. Obecność tych populacji wywołuje względny nadmiar drzew w niektórych stopniach w stosunku do wzorca maksymalnego zróżnicowania, jakim jest rozkład jednostajny.

Z dotychczasowych rozwiązań wyłania się istotny dylemat: który ze wskazanych mechanizmów decyduje o spontanicznym różnicowaniu się budowy pionowej w badanych obiektach? Odpowiedzi mogą dostarczyć wyniki analizy korelacji między wartościami wskaźnika *ZS* i *RS*. Stwierdzony brak istotnej korelacji oznacza, że obydwa mechanizmy posiadają duże znaczenie w tej kwestii. Korelacja dodatnia wiązałaby się z dominującą rolą mechanizmu tworzenia populacji wewnątrznie zróżnicowanych. Natomiast korelacja ujemna wskazywałaby na komplementarne wypełnianie przestrzeni przez gatunki o różnych wymaganiach świetlnych jako podstawowy mechanizm różnicowania budowy pionowej drzewostanu.

Na szczególne podkreślenie zasługuje fakt, iż zdolność do tworzenia populacji o znacznym zróżnicowaniu wysokości nie ogranicza się tylko do gatunków względnie tolerancyjnych (konkurencyjnych), lecz obejmuje także gatunki umiarkowanie światłożądne (dąb szypułkowy), a nawet typowo światłożądne (olcha czarna i sosna). W warunkach siedlisk eutroficznych zjawisko to można uważać za wyjątkowe. Szerzej opisywane w tym względzie były jedynie różnowiekowe drzewostany północnoamerykańskich dąbrów kserotermicznych [Loewenstein i in. 2000], gdzie różnicowanie się struktury populacji dębów jest niewątpliwie ułatwione dzięki uwolnieniu od konkurencyjnej presji gatunków cieniostożnych. W Puszczy Niepołomickiej presja ta, w mniejszym lub większym natężeniu, jest stale obecna.

Reasumując, należy stwierdzić, że uzyskane wyniki dowodzą możliwości kształtowania drzewostanów o złożonej, wielopiętrowej budowie w warunkach niżowych lasów liściastych wzrastających na żyznych i optymalnie uwilgotnionych siedliskach. Nie przesądzają jednakże o dynamice tych układów. W szczególności otwarte pozostają zagadnienia tempa wzrostu drzew przy różnych poziomach obciążenia konkurencyjnego oraz charakteru ich reakcji na odsłonięcie (uwolnienie) na różnych etapach wzrostu i rozwoju osobniczego.

Literatura

- Abrams M. D., Ruffner Ch. M., DeMeo Th. E. 1998. Dendroecology and species co-existence in an old-growth *Quercus-Acer-Tilia* talus slope forest in the central Appalachians, USA. *Forest Ecology and Management* 106: 9-18.
- Andrzejczyk T. 2006. Rębnia przerębowa w drzewostanach sosnowych. *Sylvan* 150 (8): 52-60.
- 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., van der Burgt H., Meijer K., Zuyderduyn C., Haga J., Vlaanderen B. 2000.** Rich deciduous forests in Białowieża as a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. *Forest Ecology and Management* 130: 159-175.
- Bobinac M. 2000.** Stand structure and natural regeneration of common oak in the nature reserves 'Vratična' and 'Smogva' near Morovič. *Glasnik za šumske pokuse* 37: 295-309.
- Brzeziecki B., Keczyński A., Zajączkowski J., Drozdowski S., Gawron L., Buraczyk W., Bielak K., Szeligowski H., Dzwonkowski M. 2012.** Zagrożone gatunki drzew Białowieckiego Parku Narodowego (Rezerwat Ścisły). *Sylvan* 156 (4): 252-261.
- Bzowski M. 1973.** Rzeźba i stosunki wodne dna doliny Wisły w rejonie północnej części Puszczy Niepołomickiej. *Studia Naturae A* 7: 7-37.
- Crow Th. R., Buckley D. S., Nauertz E. A., Zasada J. C. 2002.** Effects of management on the composition and structure of northern hardwood forests in Upper Michigan. *Forest Science* 48 (1): 129-145.
- Drozdowski S., Brzeziecki B., Żybura H., Żybura B., Gawron L., Buraczyk W., Zajączkowski J., Bolibok L., Szeligowski H., Bielak K., Widawska Z. 2012.** Wieloletnia dynamika starodrzewów w zagospodarowanej części Puszczy Białowieckiej: gatunki ekspansywne i ustępujące. *Sylvan* 156 (9): 663-671.
- Emborg J., Christensen M., Heilmann-Clausen J. 2000.** The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 126: 173-189.
- Faliński J. B. 1988.** Succession, regeneration and fluctuation in the Białowieża Forest (NE Poland). *Vegetatio* 77: 115-128.
- Ishii H. T., Tanabe S., Hiura T. 2004.** Exploring the relationship among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science* 50 (3): 342-355.
- Leak W. B. 1996.** Long-term structural change in uneven-aged northern hardwoods. *Forest Science* 42 (2): 160-165.
- Loewenstein E. F., Johnson P. S., Garrett H. E. 2000.** Age and diameter structure of a managed uneven-aged oak forest. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1060-1070.
- Lorimer C. G. 1980.** Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61 (5): 1169-1184.
- Paluch J. 2005a.** Optymalizacja rozkładu pierśnic w lesie przerębowym. *Sylvan* 149 (2): 12-24.
- Paluch R. 2005b.** Odnowienie naturalne dębu w Leśnym Kompleksie Promocyjnym „Puszcza Białowiecka” – stan, warunki i perspektywy. *Sylvan* 149 (1): 30-41.
- Pontailier J.-Y., Faille A., Lemée G. 1997.** Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology and Management* 98: 1-15.
- Schwarz P. A., Fahey T. J., Martin C. W., Siccama Th. G., Bailey A. 2001.** Structure and composition of three northern hardwood-conifer forests with differing disturbance histories. *Forest Ecology and Management* 144: 201-212.
- Staudhammer Ch. L., LeMay V. M. 2001.** Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 1105-1115.
- Yang X., Witcosky J. J., Miller D. R. 1999.** Vertical overstory canopy architecture of temperate deciduous hardwood forests in the eastern United States. *Forest Science* 45 (3): 349-358.