MONOGRAPHIAE BOTANICAE
Vol. 82, 1998

JAN HOLEKSA

ROZPAD DRZEWOSTANU I ODNOWIENIE ŚWIERKA A STRUKTURA I DYNAMIKA KARPACKIEGO BORU GÓRNOREGLOWEGO

BREAKDOWN OF TREE STAND AND SPRUCE REGENERATION VERSUS STRUCTURE AND DYNAMICS OF A CARPATHIAN SUBALPINE SPRUCE FOREST

Redaktor — Editor-in-Chief
Krystyna CZYŻEWSKA

Łódź

Wydano z pomocą finansową
Komitetu Badań Naukowych oraz
Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach

Edited with financial support of the Polish
Committee for Scientific Research (KBN)
and Silesian University in Katowice

REDAKCJA – EDITORIAL BOARD

Krystyna CZYŻEWSKA (Editor-in-Chief), Małgorzata RUSZKIEWICZ (Secretary)

RADA REDAKCYJNA – EDITORIAL COUNCIL

Stanisław CIEŚLIŃSKI (Kielce), Krystyna CZYŻEWSKA (Łódź), Władysław MATUSZKIEWICZ (Warszawa), Romuald OLACZEK (Łódź) Przewodniczący – President, Hanna PIOTROWSKA (Gdańsk), Krzysztof ROSTAŃSKI (Katowice), Waldemar ŻUKOWSKI (Poznań)

ADRES REDAKCJI – EDITORIAL OFFICE

Katedra Botaniki
Uniwersytetu Łódzkiego
ul. Banacha 12/16
90-237 Łódź

Chair of Botany
University of Łódź
Banacha 12/16
PL-90-237 Łódź

OKŁADKĘ PROJEKTOWAŁ – COVER DESIGN BY

Zdzisław WALTER

INDEXED IN BIOLOGICAL ABSTRACTS AND ZOOLOGICAL RECORD

© Copyright by Polskie Towarzystwo Botaniczne, Warszawa 1998

Printed in Poland
Issued: 1998

ISSN 0077-0655
ISBN 83-86292-07-5

SPIS TREŚCI

I. Wstęp 5
II. Przedmiot, zakres i cel badań 8
III. Obiekt i teren badań 14
III.1. Bór górnoreglowy Babiej Góry jako reprezentant wysokogórskich świerczyn Europy 14
III.2. Charakterystyka górnoreglowego boru karpackiego *Plagiothecio-Piceetum tatricum* jako obiektu badań 15
III.3. Teren badań 17
IV. Metody badań 18
IV.1. Obszar badań 18
IV.2. Struktura drzewostanu 21
IV.3. Obumieranie drzew 23
IV.4. Luki 28
IV.5. Rekonstrukcja zmian drzewostanu na całym obszarze badań w latach 1973–1993 29
IV.6. Struktura synuzjalna warstwy runa 31
IV.7. Odnowienie świerka 33
IV.7.1. Siewki i nalot 34
IV.7.2. Podrost 37
V. Wyniki badań 38
V.1. Struktura drzewostanu 38
V.2. Obumieranie drzew 49
V.3. Luki w warstwie drzew 68
V.4. Rekonstrukcja zmian struktury drzewostanu 76
V.5. Synuzjalna budowa warstwy runa 84
V.6. Odnowienie świerka 91
V.6.1. Siewki 91
V.6.2. Nalot 98
V.6.3. Porównanie przeżywalności siewek i nalotu 104
V.6.4. Podrost 105
VI. Dyskusja 128
VI.1. Reprezentatywność obszaru badań dla regla górnego Babiej Góry 128
VI.2. Zróżnicowanie zespołu *Plagiothecio-Piceetum tatricum* a synuzjalna struktura warstwy runa 129
VI.3. Obumieranie drzew w reglu górnym i jego uwarunkowania 131
VI.4. Luki w drzewostanie górnoreglowym jako efekt obumierania drzew i ograniczeń w odnowieniu świerka 139
VI.5. Uwarunkowania naturalnego odnowienia świerka w reglu górnym 143
VI.6. Procesy kształtujące strukturę i dynamikę boru górnoreglowego 162
VII. Podsumowanie wyników i wnioski 181
VIII. Literatura 186
IX. Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest (Summary) 201

ABSTRACT

Jan HOLEKSA. *Breakdown of tree stand and spruce regeneration versus structure and dynamics of a Carpathian subalpine spruce forest.* Monogr. Bot., Vol. 82, 209 pp.

Structure and dynamics of the Carpathian subalpine spruce forest was a subject of research conducted in Babia Góra National Park, protecting the highest massif in the whole West Beskids. The mosaic structure was simultaneously treated as a background for and a result of breakdown of spruce stand and spruce regeneration. The forest texture, dead trees, gaps, synusia of herb layer and spruce saplings were mapped over the area of 14,4 ha. Simultaneous mapping over the same and large area made it possible to analyse the spatial relationships between all these phenomena and to reveal strong dependence between most of them. Particular attention was focused on spruce regeneration. It was stated that young spruces are closely linked to microsites created by death of trees: windthrow mounds, logs and stumps in advanced stage of decay, and gaps larger than 200 m^2. Seedlings and saplings were also relatively more abundant in patches dominated in herb layer by *Vaccinium myrtillus* or *Dryopteris dilatata* than in others. The conclusion was achieved that coarse-grained type of mosaic structure in subalpine spruce forest and large-scale disturbances not only are the result of low resistance of congeneric and one-layered tree stands against wind, snow, glaze and insects. To large degree they are also shaped by condition of spruce regeneration. As a light-demanding species, spruce at high elevation needs large gaps for successfull regeneration. It leads to excessive thinning of stands and expose them to disruptive action of harsh climat in the subalpine forest belt.

Key words: subalpine spruce forest; mosaic structure of forest; tree stand breakdown; spruce regeneration; mast year; coarse woody debris; dead wood decomposition; gap; synusial structure of understory vegetation; Babia Góra Massif; W Carpathians; S Poland.

I. WSTĘP

Struktura i dynamika górnoreglowego boru świerkowego kształtowana jest w warunkach skrajnie niekorzystnych dla ekosystemu leśnego. Krótki sezon wegetacyjny, niskie temperatury, silne wiatry, obfite opady śniegu i pozostające w związku z tymi czynnikami klimatycznymi wolne tempo procesów glebotwórczych powodują, że rozwój drzew na dużych wysokościach napotyka na różnorodne ograniczenia. W rezultacie górnoreglowe drzewostany cechują się wybitnym ubóstwem gatunkowym, a do typowych zjawisk należą ich wielkopowierzchniowe zniszczenia (LEIBUNDGUT 1978; KORPEL' 1980, 1993a; HOLEKSA i in. 1996). Przyjmują one postać wiatrołomów lub wiatrowałów (BZOWSKI, DZIEWOLSKI 1973; GALAROWSKI 1980; FISCHER i in. 1990; FISCHER 1992), są efektem osadzania na gałęziach lodu i śniegu (A. B. 1971) oraz przyczyniają się do nich gradacje owadów (GĄDEK 1987; ŻUREK, KURZEJA 1992). Mają one charakter jednorazowych i gwałtownych zdarzeń lub polegają na stopniowym powiększaniu się obszarów pozbawionych drzew. Zjawiska takie zachodzą w różnych typach lasów i uważa się je za rezultat oddziaływania surowych warunków klimatycznych i glebowych w sytuacji uproszczenia struktury warstwy drzew i jej zdominowania przez jeden gatunek (LEIBUNDGUT 1978; KORPEL' 1980; SCHMIDT-VOGT 1985; MUELLER--DOMBOIS 1987, 1992; JAWORSKI 1991).

Dynamika świerczyn górnoreglowych znalazła się także w zasięgu dyskusji nad związkiem masowego obumierania świerków z zanieczyszczeniami powietrza. Dwutlenek siarki, tlenki azotu i ozon zostały uznane za główny i pierwotny czynnik inicjujący zamieranie drzewostanów świerkowych na obszarach górskich Polski, Czech i Niemiec (REHFUESS, BOSCH 1986; PRINZ 1987; ROBERTS i in. 1989). Również w opracowaniach dotyczących drzewostanów regla górnego można znaleźć liczne sugestie, że ich obumieranie jest efektem zanieczyszczeń powietrza. Dotyczy to nie tylko obszaru Karkonoszy i Gór Izerskich znajdujących się blisko emitorów (BORKOWSKI i in. 1986; PRINZ 1987; BORATYŃSKI i in. 1988, JADCZYK 1995), ale także obszaru Karpat (ŻUREK, KURZEJA 1992; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995; FABIJANOWSKI, JAWORSKI 1996; MODRZYŃSKI, JAKUBISZAK 1997).

Poszukiwania mechanizmów dynamiki borów górnoreglowych, zarówno tych naturalnych jak i antropogenicznych, koncentrowały się prawie całkowicie na warstwie drzew i wybranych elementach jej struktury. Z tego powodu struktura grubościowa i miąższość należą do najlepiej zbadanych cech drzewostanów. Dość dobrze poznano również ich strukturę wysokościową i strukturę wiekową (KORPEL' 1981, 1989a, 1993a; MAYER i in. 1987; MAYER, OTT 1991; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995). Sporo wiadomo na temat odnowienia drzew w reglu górnym, jednak prace, w których poddano analizie warunki rozwoju nowego pokolenia drzew mają zazwyczaj charakter fragmentaryczny (SZYMAŃSKI, MODRZYŃSKI 1973;

MODRZYŃSKI 1979; GÖMÖRY 1984; MAYER i in. 1987; MAYER, OTT 1991; REIF, PRZYBILLA 1995). Wśród dotychczasowych badań brakuje całościowego ujęcia populacji gatunków drzewiastych i warunków ich rozwoju. Prace skupiające się na strukturze warstwy drzew zawierają najczęściej tylko ogólne informacje o zagęszczeniu i strukturze wysokościowej nalotu i podrostu, a w opracowaniach poświęconych warunkom odnowienia znajduje się zazwyczaj tylko pobieżny opis drzewostanu. Jeszcze mniej niż o drzewostanie i o odnowieniu drzew wiadomo na temat pozostałych warstw fitocenoz boru górnoreglowego. Co prawda liczne publikacje z zakresu fitosocjologii stanowią ogromny zbiór danych na temat ilościowej i jakościowej struktury warstw zielnej i mszystej, jednak nawet w najmniejszym stopniu nie odnoszą się one do dynamiki świerczyny.

Do ważnych elementów struktury ekosystemów leśnych należą luki i martwe drzewa, a ich znaczenie dla dynamiki lasów zostało już szeroko udokumentowane (MASER, TRAPPE 1984; PICKETT, WHITE 1985; MASER i in. 1988). W obszernej literaturze poświęconej świerczynom regla górnego można się natknąć tylko na nieliczne wiadomości na temat martwych drzew. Ograniczają się one do objętości martwych pni z uwzględnieniem ich podziału na gatunki i na bardzo szeroko ujęte stopnie rozkładu. Do wyjątków należy natomiast pomiar grubości martwych drzew (GÖMÖRY 1984; REIF, PRZYBILLA 1995). Zapewne przynależność wszystkich dotychczasowych prac do jednego nurtu badawczego, ujmującego dynamikę lasu w następujące po sobie stadia i fazy rozwojowe spowodowała, że bardzo mało miejsca poświęcono lukom w warstwie drzew (KALHS 1974, cytat za MAYER, OTT 1991).

Wycinkowy charakter badań, które skupiając się na wybranych elementach lasu pozostałe traktują pobieżnie lub pomijają je, utrudnia formułowanie uogólnień i tworzenie całościowego modelu dynamiki świerczyn górnoreglowych. Wydaje się, że powszechnie znany i cytowany w wielu opracowaniach graficzny model dynamiki borów górnoreglowych opracowany przez KORPEL'A (1980) nie ma wystarczających podstaw empirycznych. Opiera się on na wynikach badań prowadzonych na kilkunastu stałych, półhektarowych powierzchniach, na których dokładnej analizie poddano tylko strukturę warstwy drzew.

W ramach niniejszego opracowania podjęto się jednoczesnej analizy różnych zjawisk, które składają się na proces wymiany następujących po sobie pokoleń drzew. Przyjęto bowiem, że dla kształtowania dynamiki i struktury lasu decydujące znaczenie ma ustępowanie pod wpływem różnych czynników panującej dotychczas warstwy drzew i zajmowanie zwolnionej przestrzeni przez następną generację gatunków drzewiastych. Wówczas determinuje się skład gatunkowy, pionowe i przestrzenne zróżnicowanie powstającego drzewostanu oraz jego losy, aż do przyszłego rozpadu. Poznanie zjawisk rządzących wymianą pokoleń drzew jest zatem niezbędne dla zrozumienia przemian naturalnych ekosystemów leśnych, zachodzących w całym cyklu rozwojowym i ujawniających się w postaci mozaikowej struktury lasu. Bardzo ważne jest przy tym rozpatrywanie wszystkich zagadnień, zarówno od strony warunków kształtowanych przez zanikający drzewostan, jak i z uwzględnieniem wymagań pojawiającego się odnowienia.

Opracowanie niniejsze jest próbą syntezy dwóch kierunków badawczych, które koncentrują się na różnych zjawiskach sterujących przemianami zbiorowisk leśnych (SZWAGRZYK 1988; MLINŠEK 1993). Każdy z tych kierunków wypracował własne metody badawcze i posługuje się innymi pojęciami. Ujmowanie dynamiki lasu w następujących po sobie stadiach i fazach rozwojowych przeważa wśród badaczy środkowoeuropejskich, w tym i polskich (LEIBUNDGUT 1959; KORPEL' 1982; SCHMIDT-VOGT 1985; JAWORSKI 1991; MAYER, OTT 1991). Koncepcja stadiów rozwojowych skupia się na opisie drzewostanu na poszczególnych etapach jego rozwoju oraz na przedstawianiu tekstury lasu, czyli jego struktury w skali krajobrazu. Z kolei Skandynawowie, Amerykanie i Japończycy zwracają szczególną uwagę na zaburzenia w warstwie drzew, analizując między innymi ich intensywność, rozmieszczenie i zajmowaną przez nie powierzchnię oraz wpływ jaki wywierają na środowisko leśne (WHITMORE 1982; RUNKLE 1985, 1992; MLADENOFF 1987; PLATT, STRONG 1989; DENSLOW, SPIES 1990). Wiele miejsca poświęca się reakcji poszczególnych gatunków roślin i zwierząt na pojawianie się luk (COLLINS, PICKETT 1987; HARRISON 1987; AUGSPURGER, FRANSON 1988; HOPPES 1988; LAWTON, PUTZ 1988; SHURE, PHILLIPS 1991). Jak dotąd, oba kierunki badawcze nie zostały zastosowane na szerszą skalę w badaniach tego samego obiektu. Podejście takie powinno być owocne, ponieważ łączy analizę struktury lasu na różnych etapach jego rozwoju i w różnej skali przestrzennej z badaniem jednego z najważniejszych mechanizmów dynamiki ekosystemu leśnego, jakim jest powstanie luki i jej wypełnianie przez następną generację drzew.

W latach 1993 – 1996 badania prowadzono w ramach projektu badawczego *Uwarunkowania naturalnego odnowienia świerka w borze górnoreglowym Plagiothecio-Piceetum tatricum*, finansowanego przez Komitet Badań Naukowych – grant nr PB 0334/P2/93/05.

Pragnę wyrazić ogromną wdzięczność Prof. dr. hab. Stanisławowi WICE za nieustanną życzliwość i wsparcie, a szczególnie za pomoc w rozwiązaniu nie tylko naukowych problemów.

Dziękuję prof. dr. hab. Januszowi B. FALIŃSKIEMU, prof. dr. hab. Tadeuszowi KIMSIE, dr. hab. Jerzemu SZWAGRZYKOWI i prof. dr. hab. Stanisławowi WICE za cenne i krytyczne uwagi, które pomogły mi w przygotowaniu ostatecznej wersji pracy.

Bardzo pomocne było dla mnie przedstawienie głównych tez opracowania na seminariach naukowych organizowanych w Białowieskiej Stacji Geobotanicznej UW w Białowieży oraz w Katedrze Botaniki Leśnej i w Katedrze Szczegółowej Hodowli Lasu AR w Krakowie. Kierownikom tych instytucji: prof. dr hab. Elżbiecie PANCER-KOTEJOWEJ, prof. dr. hab. Januszowi B. FALIŃSKIEMU i prof. dr. hab. Andrzejowi JAWORSKIEMU serdecznie dziękuję.

Dziękuję mgr. Jerzemu PTAKOWI za udostępnienie programu komputerowego *Pataruno*, a dr. hab. Jerzemu SZWAGRZYKOWI za poinstruowanie, jak tego programu używać.

Mgr Alicji BARĆ i mgr. Markowi CYBULSKIEMU serdecznie dziękuję za pomoc w przeprowadzeniu wszystkich obserwacji terenowych. Mgr Alicji BARĆ pragnę ponadto wyrazić wdzięczność za trud uważnego przeczytania maszynopisu i wniesienie licznych poprawek.

Mgr Maryli PALOWSKIEJ i mgr. Markowi CYBULSKIEMU gorąco dziękuję za wykreślenie i komputerową obróbkę niektórych rysunków, a wszystkim koleżankom i kolegom z Katedry Geobotaniki i Ochrony Przyrody za życzliwość, która towarzyszyła mi przez wszystkie lata wspólnej pracy. Szczególną wdzięczność winien jestem Beacie BOCZKOWSKIEJ, Annie MAREK-BIENIASZ, Annie ŁACNEJ, Annie MALINOWSKIEJ, Ewie POŁAP, Agacie NIKODEM, Ewie ZABŁOCKIEJ i Szymonowi CIAPALE, studentom Wydziału Biologii Uniwersytetu Śląskiego.

Mojej żonie KRYSTYNIE, w której zawsze i we wszystkim znajduję mocne oparcie, dziękuję za miłość, która dodawała mi sił przez wiele miesięcy spędzonych wśród świerków i pozwoliła przetrwać najtrudniejszy czas z dala od domu.

Wymiana pokoleń drzew jako efekt wzajemnych zależności między nimi. Między dwiema kolejnymi generacjami drzew istnieje zależność, zgodnie z którą ustępująca warunkuje rozwój następnej. W ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat zgromadzono obfity materiał dokumentujący tę relację dzięki badaniom prowadzonym we wszystkich typach lasów. Warunki rozwoju nalotu i podrostu kształtowane są między innymi przez sposób, tempo i intensywność rozpadu panującego dotychczas drzewostanu, wielkość obszaru, na którym drzewa zamierają oraz czas upływający między dwoma kolejnymi zaburzeniami (WHITE 1979; PICKETT, WHITE (eds.) 1985; RUNKLE 1985; FRELICH, LORIMER 1991; YAMAMOTO 1992a; KUULUVAINEN 1994). Dla odnowienia bardzo ważna jest również produkcja i sposoby rozsiewania nasion oraz szansa ich złożenia w miejscach, w których możliwe jest zarówno kiełkowanie jak i późniejszy rozwój drzew (AGEE, SMITH 1984; WICKMAN i in. 1986; BROWN i in. 1988; SCHUPP i in. 1989).

Rozpad drzewostanu i związane z nim zjawiska wyznaczają zakres i kierunki zmian warunków świetlnych i mikroklimatycznych wnętrza lasu (DENSLOW 1987; CANHAM 1988a; BROWN 1993), modyfikują cechy środowiska glebowego (BOONE i in. 1988; STUART i in. 1989), inicjują przemiany niższych warstw fitocenoz leśnych (HALPERN 1989; PHILLIPS, SHURE 1990; PETERSON, PICKETT 1995) oraz przyczyniają się do powstania specyficznych mikrosiedlisk, które są w lesie nieobecne o ile nie zachodzi obumieranie drzew (FRANKLIN, HEMSTROM 1981; HARVEY i in. 1987; WEBB 1988; DEAL i in. 1991; JONSSON, DYNESIUS 1993).

Osiedlanie się i rozwój młodych drzew określane są także przez ich cechy biologiczne i wymagania ekologiczne. One decydują o tym, gdzie i kiedy nastąpi wykorzystanie warunków stworzonych przez drzewostan i jego rozpad (CANHAM, MARKS 1985; DENSLOW 1987; COLLINS 1990). Cienioznośność daje szansę osiedlenia się pod okapem drzewostanu, a im jest ona większa tym dłuższy może być czas oczekiwania na uwolnienie spod jego presji (FRANKLIN, HEMSTROM 1981; WHITMORE 1982; NAKASHIZUKA 1983; DEAL i in. 1991). Duże zapotrzebowanie na światło sprawia, że do przeżycia najmłodszych osobników bardzo wcześnie potrzebna jest obecność luk – tym większych im silniejsza jest ich światłożądność (BROKAW 1987; RUNKLE 1990; MCCLURE, LEE 1993). Niewielka ilość materiałów zapasowych w nasieniu i małe rozmiary siewek stawiają je w niekorzystnej sytuacji wobec konkurencyjnego nacisku ze strony roślin zielnych, krzewinek i mchów lub konieczności penetracji grubej warstwy ściółki (PUTZ 1983; MORGAN 1987; COLLINS 1990). Przyczyną ograniczenia rozwoju są również toksyczne produkty rozkładu ściółki (MALLIK, NEWTON 1988). Ważna jest wtedy dostępność miejsc z odsłoniętym mineralnym podłożem, pozbawionych roślinności lub wyniesionych ponad warstwę runa (PUTZ 1983; STEWART 1986; HARMON, FRANKLIN 1989; NAKASHIZUKA 1989). Ich brak może spowodować zwolnienie tempa odnowienia (AGEE, SMITH 1984).

Według VEBLENA (1992) wśród gatunków drzew można wyróżnić trzy strategie odnowienia: (1) wykorzystującą jednoczesny rozpad drzewostanu na dużej powierzchni, (2) w lukach i (3) ciągłą. W przypadku ostatniej z wymienionych strategii, siewki, nalot i podrost są stale obecne pod koronami drzew, gdzie ich zagęszczenie jest zazwyczaj wyższe niż na odkrytej powierzchni. Gatunki, których odnowienie przebiega zgodnie z dwiema pozostałymi strategiami, wymagają obecności luk lub rozległych powierzchni pozbawionych warstwy drzew. Młode osobniki tych gatunków występują pod drzewostanem, jednak osiągają tam niskie zagęszczenie bądź żyją bardzo krótko. W lasach mieszanych, w których duże bogactwo gatunkowe warstwy drzew zapewnia obecność wszystkich strategii, odnowienie ma charakter oportunistyczny – korzysta z całej różnorodności warunków będących efektem rozpadu drzewostanu, przy czym w zależności od dostępności światła odnawia się ten gatunek, dla którego ilość światła jest wystarczająca (RUNKLE 1982; STEWART 1989; BUSING 1994; OKITSU 1995). Z odmienną sytuacją mamy do czynienia w lasach ubogich w gatunki drzewiaste, w których nie są reprezentowane wszystkie trzy strategie. W skrajnych przypadkach, do których należą drzewostany jednogatunkowe, realizowana jest tylko jedna z nich. Wtedy nie każde zaburzenie w warstwie drzew zainicjuje odnowienie, ponieważ tylko zdarzenia obejmujące wystarczającą powierzchnię dadzą skutek pozytywny (BURTON, MUELLER-DOMBOIS 1984; LEEMANS, PRENTICE 1987; SHUGART 1987; STEWART, ROSE 1989).

Dla tempa odnowienia duże znaczenie ma obecność odpowiednich mikrosiedlisk sprzyjających osiedlaniu się drzew. Jeśli drzewostan jest wielogatunkowy, to wykorzystywane są różnorodne mikrosiedliska, ponieważ każdy z jego składników inaczej reaguje na pokrycie gleby kobiercem mchów lub grubą warstwą ściółki, konkurencję ze strony roślin zielnych oraz ulega innym organizmom patogenicznym i roślinożernym (PALMER 1987; SUZUKI, TSUKAHARA 1987; LAWTON, PUTZ 1988; SZEWCZYK, SZWAGRZYK 1996). Daje to szansę na szybkie wypełnienie wolnej przestrzeni. Gatunkowe ubóstwo drzewostanu pociąga za sobą ograniczenie zestawu mikrosiedlisk korzystnych dla odnowienia. Może się zdarzyć, że jakiś czas po rozpadzie drzewostanu są one lokalnie niedostępne i wtedy nalot i podrost pojawiają się z opóźnieniem. Dotyczy to na przykład gatunków korzystających z martwego drewna w procesie odnowienia. Leżąca kłoda musi ulec rozkładowi zanim będą mogły na niej wykiełkować nasiona i możliwy będzie wzrost siewek.

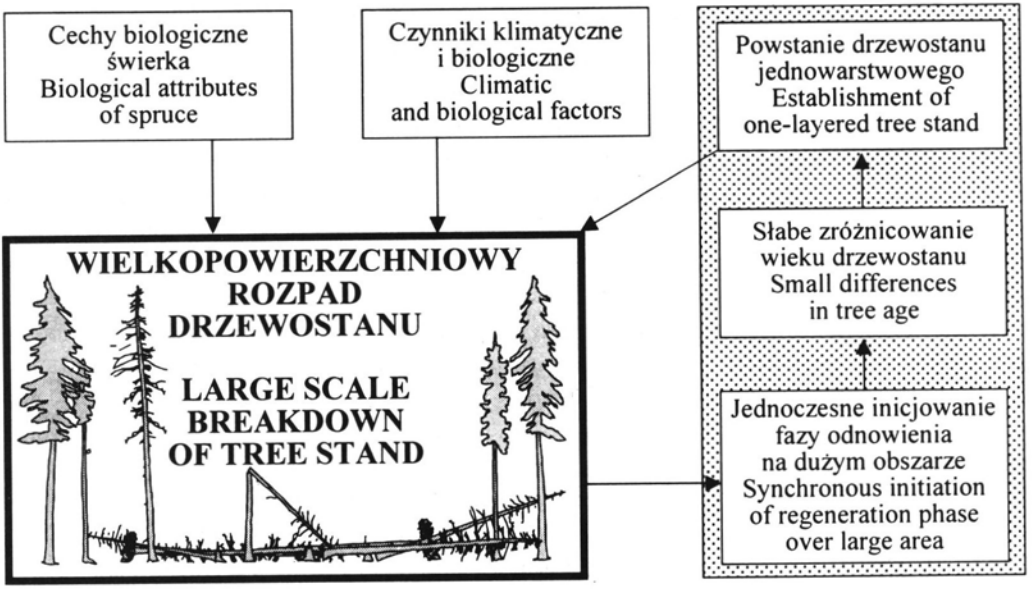
Oprócz szybkości opanowywania wolnej przestrzeni przez nowe pokolenie, dla tempa odnowienia ważny jest także wzrost rozmiarów młodych osobników. Uwzględnić należy zwłaszcza fakt, że na dużych szerokościach geograficznych i w wysokich położeniach występuje powolny wzrost drzew (HILLGARTER 1971, cytat za MAYER, OTT 1991; HYTTEBORN i in. 1987; SPIES, FRANKLIN 1989; LERTZMAN, KREBS 1991; STEIJLEN i in. 1995). Powoduje on długotrwałe utrzymywanie się osobników nowej generacji w warstwie nalotu i podrostu, i tym samym opóźnienie formowania się nowego drzewostanu.

Zjawiskiem często obserwowanym w naturalnych lasach jest stopniowe rozszerzanie się luk (FOSTER, REINERS 1986; HYTTEBORN, PACKHAM 1987; RUNKLE,

YETTER 1987; HUNTER, PARKER 1993). Świadczy o tym zazwyczaj obecność martwych drzew znacznie różniących się zaawansowaniem rozkładu. Jeśli odnowienie zachodzi w luce, której powstanie od zasiedlenia i wypełnienia dzieli długi okres, to możliwe jest jej powiększenie w tym czasie. Powolne tempo procesu odnowienia może w ten sposób sprzyjać tworzeniu się luk, których wielkość przekracza potrzeby młodych drzew.

Pomiędzy dwiema kolejnymi generacjami drzew nie zachodzi zatem tylko jednokierunkowa zależność, według której drzewostan warunkuje rozwój odnowienia. Duże wymagania świetlne i powolny wzrost młodych drzew oraz wykorzystywanie w procesie odnowienia szczególnych mikrosiedlisk mogą stać się w pewnych warunkach czynnikami kształtującymi pośrednio proces rozpadu starego drzewostanu. Dotyczy to w szczególności lasów o warstwie drzew złożonej z niewielkiej liczby gatunków i o ograniczonym zakresie strategii odnowieniowych. Jeśli brakującą jest strategia ciągłego odnowienia, a korzystne mikrosiedliska pojawiają się z opóźnieniem po obumarciu drzew i wzrost młodych osobników jest powolny, to należy spodziewać się rozpadu drzewostanu na dużych powierzchniach.

Wymiana pokoleń drzew w borze górnoreglowym w świetle dotychczasowych badań. Na podstawie wyników dotychczasowych badań rysuje się stosunkowo nieskomplikowany obraz naturalnego procesu następowania po sobie kolejnych generacji drzew w świerczynie regla górnego. Opiera się on na kilku zależnościach tworzących cykl zamknięty (Ryc. 1):



Ryc. 1. Rola różnych czynników w wielkopowierzchniowym rozpadzie drzewostanów świerkowych regla górnego (opracowano na podstawie publikowanych wyników badań)

Fig. 1. The role of different factors in large-scale breakdown of subalpine spruce stands (on the basis of published results)

1. Wielkopowierzchniowy rozpad warstwy drzew pod wpływem wiatru, śniegu lub żerowania owadów prowadzi do jednoczesnego zainicjowania fazy odnowienia świerka na rozległym obszarze.

2. Rezultatem jednoczesnego odnawiania świerka na rozległej, otwartej powierzchni jest małe zróżnicowanie wiekowe rozwijającego się drzewostanu.

3. Małe zróżnicowanie wiekowe prowadzi do uformowania drzewostanu słabo zróżnicowanego pod względem grubości i wysokości drzew, który już w stadium dorastania jest wyraźnie jednowarstwowy (ZIENTARSKI 1976; KORPEL' 1980; SZYMAŃSKI 1981; VACEK 1981).

4. Jednowarstwowość i małe zróżnicowanie wiekowe drzewostanu sprzyjają ujednoliceniu reakcji drzew na oddziaływanie wiatru, okiści i żerujących owadów oraz ułatwiają powstawanie zniszczeń na dużych obszarach (KORPEL' 1980, 1982; MUELLER-DOMBOIS 1987; MAYER, OTT 1991); znaczącą rolę odgrywa przy tym duża wrażliwość świerków na niszczący wpływ wymienionych czynników (CAPECKI 1977; PRZYBYLSKI 1977; SCHMIDT-VOGT i in. 1992).

W tym prostym modelu dynamiki boru górnoreglowego odnowienie jest traktowane wyłącznie jako skutek rozpadu drzewostanu, a jeśli prowadzi do powstania następnej generacji drzew równie podatnej na wielkoskalowe zniszczenia co poprzednia, to tylko dlatego, że zachodziło jednocześnie na dużym obszarze. Jest to rezultat rozpatrywania dynamiki lasu wyłącznie z perspektywy drzewostanu, który w takim ujęciu jest edyfikatorem wszystkich przemian i uwzględniania tylko jednej grupy uwarunkowań pojawiania się i rozwoju nowego pokolenia drzew. Rola czynników wewnątrzfitocenotycznych, w tym cech biologicznych i wymagań ekologicznych młodych drzew jest pomijana całkowicie. Cechą charakterystyczną przedstawionego modelu jest silne podkreślenie roli czynników zewnętrznych w kształtowaniu dynamiki boru górnoreglowego.

Świerk budujący warstwę drzew w borze górnoreglowym staje się gatunkiem wybitnie światłożądnym na dużej wysokości nad poziomem morza (MYCZKOWSKI 1956; PISEK, WINKLER 1959; OBMIŃSKI 1977). Towarzyszy mu najczęściej jarzębina *Sorbus aucuparia*, drzewo krótko żyjące i równie światłożądne (ELLENBERG 1986; KRÄUCHI, KIENAST 1993). Pełni ona rolę pioniera, rozwija się w miejscach czasowo pozbawionych warstwy drzew i inicjuje sukcesję w kierunku litych drzewostanów świerkowych (KORPEL' 1980; VACEK, TESAŘ 1991; LOCH 1994). Oba drzewa reprezentują podobną strategię reprodukcyjną, wymagającą obecności dużych przerw w warstwie drzew. Zbyt małe luki nie mają zatem szans na wypełnienie się młodymi świerkami i jarzębinami. W tym sensie wymagania młodych drzew w stosunku do światła wymuszają pojawianie się dużych luk lub powiększanie się małych luk. W literaturze brak jednak informacji na temat minimalnej wielkości przerw w drzewostanie, w których odnowienie obu gatunków ma dobre perspektywy rozwoju.

Jak wynika z dotychczasowych badań, odnowienie świerka w znacznej części jest przywiązane do leżących kłód i pagórków wykrotów (MAYER i in. 1972; GÖMÖRY 1984; HYTTEBORN, PACKHAM 1987; FISCHER i in. 1990; JONSSON 1990; HÖRNBERG i in. 1995; REIF, PRZYBILLA 1995). Niewiele uwagi poświęcono jednak ilościowej i jakościowej strukturze martwych drzew w reglu górnym oraz ich zróżnicowaniu

pod względem przydatności do odnowienia świerka (REIF, PRZYBILLA 1995). Inną cechą świerkowego odnowienia w reglu górnym jest bardzo wolny wzrost młodych osobników (SZYMAŃSKI, MODRZYŃSKI 1973; MODRZYŃSKI 1979; HILLGARTER 1971, cytat za MAYER, OTT 1991). Zarówno konieczność pojawienia się specyficznych mikrosiedlisk, jak i wolne tempo rozwoju młodych świerków są zapewne czynnikami sprzyjającymi rozszerzaniu się obszarów pozbawionych warstwy drzew. Problemowi temu nie poświęcono jednak do tej pory żadnej uwagi.

Odnowienie świerka uzależnione jest od roślinności runa[1]. Dominacja różnych gatunków stwarza odmienne warunki kiełkowania nasion i rozwoju młodych świerków (SORG 1980, cytat za MAYER, OTT 1991; KLEINE 1987; ZUKRIGL 1987; REIF, PRZYBILLA 1995). Według dotychczasowych badań najkorzystniejsze warunki stwarza runo mszyste, pośrednie – runo krzewinkowe z panującą borówką czarną, natomiast najsłabiej świerk odnawia się tam, gdzie panują paprocie i trzcinnik owłosiony. Zagęszczenie młodych świerków wśród roślin runa nawet w najlepszych warunkach nie osiąga jednak tak wysokich wartości, jak na rozkładającym się drewnie (REIF, PRZYBILLA 1995).

Zakres badań. W niniejszej pracy wiele miejsca poświęcono strukturze mozaikowej boru górnoreglowego, mimo że była ona już przedmiotem dużej liczby badań. Uczyniono tak, aby wykorzystać tę obszerną literaturę jako ważny punkt odniesienia przy interpretacji uzyskanych wyników. Struktura mozaikowa wyraża się obecnością jednorodnych płatów, z których każdy reprezentuje jedno stadium lub jedną fazę rozwojową. Stadia (dorastania, optymalne, rozpadu) i fazy (odnowienia, jednowarstwowa, dwuwarstwowa, starzenia, dożywania) są częścią cyklu rozwojowego przez jaki przechodzi cały ekosystem leśny (KORPEL' 1980, 1993a; JAWORSKI 1991; MAYER, OTT 1991). Zgromadzono obszerne materiały pozwalające na charakterystykę struktury drzewostanu w poszczególnych stadiach i fazach rozwojowych (KORPEL' 1980, 1981, 1982, 1989a, 1993a; MAYER i in. 1987; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995; MAYER, OTT 1991). Sporo informacji na temat struktury boru górnoreglowego zawierają również mapy tekstury lasu (MAYER, NEUMANN 1981; MAYER, OTT 1991; KORPEL' 1993a). W ramach obecnych badań uwzględniono strukturę warstwy drzew w stadiach i fazach rozwojowych, udział powierzchniowy stadiów i faz, wielkość jednorodnych płatów mozaiki oraz rolę ukształtowania terenu w formowaniu struktury mozaikowej boru górnoreglowego.

Ustępowanie panującego dotychczas drzewostanu wiąże się z gromadzeniem szczątków drzew. Badanie martwych drzew pozwala na wgląd w proces rozpadu drzewostanu nawet na kilkadziesiąt lat wstecz (HYTTEBORN, PACKHAM 1987; KOOP 1989; DYNESIUS, JONSSON 1991). Obecność rozkładającego się drewna w borze górnoreglowym jest także ważna ze względu na wykorzystywanie tego podłoża w procesie odnowienia świerka. Martwym drzewom poświęcono w związku z tym bardzo dużo miejsca. Badania objęły sposób obumierania drzew, rozmieszczenie i rozmiary martwych pni oraz zaawansowanie ich rozkładu. Metodami dendrochronologicznymi określono tempo rozkładu szczątków drzew.

[1] Termin warstwa runa w dalszej części pracy odnosi się łącznie do warstwy zielnej i warstwy mszytej.

Rezultatem obumierania drzew jest pojawienie się luk w sklepieniu lasu. Na podstawie fragmentarycznych badań KALHS (1974, cytat za MAYER, OTT 1991) oraz ze względu na wybitną światłożądność świerka w reglu górnym można przyjąć, że obecność luk jest niezbędna dla odnowienia tego gatunku. Dlatego też przeprowadzono szczegółową charakterystykę luk, uwzględniając ich kształt, wielkość i rozmieszczenie. Ważną częścią pracy jest rekonstrukcja powiększania się luk w ciągu dwudziestu lat poprzedzających badania.

Uzależnienie odnowienia świerka od roślinności runa wskazuje na potrzebę uwzględnienia tej warstwy w badaniach nad dynamiką boru górnoreglowego. Należy przy tym wziąć pod uwagę fakt, że rozmieszczenie naziemnych mchów, krzewinek i roślin zielnych jest związane ze strukturą warstwy drzew (HOLEKSA, PARUSEL 1989). W niniejszych badaniach wykorzystano koncepcję synuzjalnej struktury fitocenozy i przy jej zastosowaniu przedstawiono zróżnicowanie warstwy runa. Zwrócono uwagę na rozmieszczenie i udział gatunków, które wyraźnie dominują w zajmowanych przez siebie fragmentach boru.

Mozaika jednorodnych płatów, reprezentujących stadia i fazy rozwojowe, martwe drzewa, luki w warstwie drzew i roślinność runa, zostały także zanalizowane pod kątem ich wzajemnych relacji, co pozwoliło lepiej poznać wewnątrzfitocenotyczne powiązania między różnymi elementami struktury boru górnoreglowego. Rozmieszczenie martwych drzew i ich cechy, rozmieszczenie luk i strukturę ich wielkości oraz synuzjalną budowę warstwy runa przedstawiono na tle struktury mozaikowej; zwrócono uwagę na obecność i właściwości martwych drzew w lukach. Poszukiwano również związku między budową warstwy runa a rozmieszczeniem luk.

Wszystkie wymienione dotychczas elementy struktury boru górnoreglowego zbadano pod względem warunków, jakie stwarzają dla odnowienia świerka. Określono intensywność odnowienia pod drzewostanami w różnych stadiach i fazach rozwoju. Zwrócono uwagę na związek występowania młodych świerków ze specyficznymi mikrosiedliskami powstającymi w wyniku zamierania drzew (luki w warstwie drzew oraz leżące kłody, pniaki i wykroty) oraz na obecność nalotów i podrostów w obrębie różnych typów runa.

Dla odnowienia świerka szczególne znaczenie mają lata nasienne (CHAŁUPKA, GIERTYCH 1973; SUSZKA 1977; JANKOVIČ 1993). Duża liczba siewek pojawiających się po latach nasiennych stwarza dobre warunki do obserwacji przeżywalności świerków w początkowym okresie ich życia i analizy warunków kiełkowania nasion i późniejszego rozwoju młodych osobników. Dlatego też dużo uwagi poświęcono świerkom, które pojawiły się po latach nasiennych 1988 i 1992, obserwując je przez kilka lat.

Cel badań. Najważniejszym celem badań jest wskazanie mechanizmów kształtujących dynamikę i strukturę świerczyn górnoreglowych – zarówno zewnętrznych w stosunku do fitocenozy, jak i wewnątrzfitocenotycznych. Na realizację tego głównego celu złożyło się kilka zadań cząstkowych:

1. Rozpoznanie struktury boru górnoreglowego w skali kilkunastu hektarów, czyli na powierzchni znacznie przekraczającej wielkość jednorodnych płatów drzewostanu.

2. Poznanie procesu rozpadu drzewostanu świerkowego i skutków, jakie niesie on dla fitocenozy boru górnoreglowego.

3. Poznanie uwarunkowań naturalnego odnowienia świerka w reglu górnym.

4. Określenie wzajemnych relacji między rozpadem warstwy drzew a odnowieniem świerka, czyli nie tylko ustalenie w jaki sposób rozpad drzewostanu warunkuje odnowienie świerka, lecz także poszukiwanie zależności, dzięki którym odnowienie wpływa pośrednio na rozpad drzewostanu.

III. OBIEKT I TEREN BADAŃ

III.1. Bór górnoreglowy Babiej Góry jako reprezentant wysokogórskich świerczyn Europy

Wysokogórskie bory, w których gatunkiem panującym jest świerk pospolity *Picea abies* mają charakter piętrowy i zajmują prawie wszystkie siedliska obecne w reglu górnym. W Europie Środkowej występują one w większości łańcuchów górskich wznoszących się na wysokość, na której buk i jodła napotykają na niekorzystne warunki klimatyczne. Generalnie można przyjąć, że górnoreglowe bory świerkowe rozwijają się przy przeciętnej rocznej temperaturze niższej niż 4°C (SOFRON 1981; ELLENBERG 1986). W klimacie bardziej kontynentalnym, o rocznej sumie opadów wynoszącej około 1000 mm i mniej oraz w strefie górnej granicy lasu, razem ze świerkiem występuje limba *Pinus cembra* i modrzew *Larix decidua* (MYCZKOWSKI i in. 1975; ELLENBERG 1986).

W bogatej literaturze fitosocjologicznej znajdują się informacje o co najmniej kilkunastu różnych górnoreglowych zespołach świerka (ELLENBERG, KLÖTZLI 1972; HORVAT i in. 1974; MATUSZKIEWICZ J. 1977; SOFRON 1981; MICHALKO i in. 1987; OBERDORFER 1992). Tak duża liczba zespołów ma częściowo związek z różnorodnością warunków klimatycznych i glebowych, w jakich mogą rozwijać się bory świerkowe wysokich położeń. Zmienność klimatu w reglu górnym realizuje się zarówno w gradiencie kontynentalizmu jak i w zależności od wysokości nad poziom morza, przy czym wysokość ma mniejsze znaczenie. Z kolei warunki glebowe kształtowane są pod wpływem różnego podłoża geologicznego i wilgotności. Mnogość opisanych dotychczas zespołów jest w pewnym stopniu wynikiem ich wyróżniania tylko na podstawie dominacji pojedynczych gatunków warstwy zielnej: paproci, traw lub krzewinek. Przykładem tego jest opracowanie SOFRONA (1981) z terenu Czech, w którym wymienione są: *Athyrio alpestris-Piceetum*, *Deschampsio flexuosae-Piceetum*, *Vaccinio myrtilli-Piceetum*, *Dryopterido dilatatae-Piceetum*.

Pomimo tych zastrzeżeń na terenie Karpat Zachodnich uzasadnione jest wyróżnienie kilku zespołów świerczyn górnoreglowych (MATUSZKIEWICZ J. 1977; MICHALKO i in. 1987). Wynika to przede wszystkim z dużego urozmaicenia budowy geologicznej tych gór. Poza świerczynami rozwijającymi się na podłożu torfowym

autorzy słowaccy (MICHALKO i in. 1987) wyróżniają dwie grupy borów górnoreglowych. Na kwaśnym podłożu, wytworzonym z bezwęglanowych skał krystalicznych i piaskowców, rozwijają się zespoły zaliczone do podzwiązku *Eu-Vaccinio-Piceenion*. Z kolei na obszarze skał węglanowych i wulkanicznych, gdzie formują się gleby o odczynie lekko kwaśnym lub obojętnym, reprezentowany jest rząd *Athyrio-Piceetalia* (MICHALKO i in. 1987). Nieistotna jest w tym przypadku ranga nadana obu grupom zespołów, a ważne jest ich wyraźne rozróżnienie, potwierdzone w opracowaniach z terenu polskich Karpat. Pojawiło się ono już w pierwszych opracowaniach fitosocjologicznych wykonanych w Tatrach. SZAFER i in. (1927) wyróżnili *Piceetum excelsae* jako jedyny zespół świerczyny w reglu górnym Doliny Chochołowskiej i w jego obrębie wydzielili dwa podzespoły: *Piceetum excelsae normale*, występujący na podłożu wapiennym i *Piceetum excelsae myrtillosum*, ograniczony do podłoża ubogiego w wapń. Podział ten z niewielkimi modyfikacjami był powszechnie stosowany do lat siedemdziesiątych (MEDWECKA-KORNAŚ 1955, 1972), kiedy to J. MATUSZKIEWICZ (1977) zaproponował wyróżnienie dwóch odrębnych zespołów: nawapiennego *Polysticho-Piceetum* (SZAF., PAWŁ., KULCZ. 1923) MAT. 1967 i *Plagiothecio-Piceetum tatricum* (SZAF., PAWŁ., KULCZ. 1923) J. MAT. 1977, rozwijającego się na podłożu kwaśnym. Pierwszy z nich występuje na terenie Polski tylko w części Tatr Zachodnich i na jednym stanowisku w Małych Pieninach, natomiast drugi jest szeroko rozprzestrzeniony, a jego zasięg obejmuje Tatry i najwyższe partie Beskidów, od Beskidu Sądeckiego na wschodzie po Beskid Śląski na zachodzie (MATUSZKIEWICZ J. 1977; DZWONKO 1984; WILCZEK 1995). Zespół *Plagiothecio-Piceetum tatricum* porasta również stoki Babiej Góry (KASPROWICZ 1996).

III.2. Charakterystyka górnoreglowego boru karpackiego *Plagiothecio-Piceetum tatricum* jako obiektu badań

Rozmieszczenie boru górnoreglowego na podłożu ubogim w węglan wapnia i relacje przestrzenne z innymi typami roślinności leśnej są przede wszystkim rezultatem działania czynników klimatycznych: temperatury, długości sezonu wegetacyjnego, grubości i czasu zalegania pokrywy śnieżnej, które zmieniają się bardzo szybko wraz ze wzrostem wysokości bezwzględnej (HESS 1965). Surowy klimat bezpośrednio warunkuje możliwości życia wielu gatunków roślin, eliminując je z piętra regla górnego. Ma on również, wraz z panującym w drzewostanie świerkiem, decydującą rolę w kształtowaniu środowiska glebowego, co prowadzi do znacznego ograniczenia jego zmienności (ADAMCZYK 1966; KOMORNICKI i in. 1975; SIKORSKA 1975). W zależności od stopnia zaawansowania procesu glebotwórczego w górnoreglowym borze karpackim mamy do czynienia z tangel-rankerami, glebami brunatnymi kwaśnymi, glebami bielicowymi bądź bielicami (ADAMCZYK 1983; KOMORNICKI, SKIBA 1996). Przemożny wpływ klimatu, który ogranicza częściowo wpływ zróżnicowania podłoża geologicznego i ukształtowania terenu na charakter roślinności, powoduje opanowanie niemal całego regla górnego przez bór świerkowy.

O ile w niżej położonym reglu dolnym poza naturalnymi zbiorowiskami nieleśnymi wykształca się mozaika kilku zespołów leśnych, obejmująca olszyny, jaworzyny, buczyny, jedliny oraz bory mieszane, to w reglu górnym jedynie w otoczeniu źródlisk i potoków oraz na bardzo stromych stokach świerczyna ustępuje miejsca roślinności nieleśnej bądź luźnym lasom jaworowym (MEDWECKA-KORNAŚ 1955; CELIŃSKI, WOJTERSKI 1961, 1978; STUCHLIK 1968; KASPROWICZ 1996). W rezultacie bór górnoreglowy okrywa niemal jednolitym płaszczem grzbiety i stoki gór między reglem dolnym a górną granicą lasu, niezależnie od ekspozycji i nachylenia stoku.

Według MYCZKOWSKIEGO (1955, 1964) w obrębie regla górnego występują trzy strefy różniące się strukturą drzewostanu. Najniżej położona jest strefa zwartego boru, powyżej której rozciąga się strefa boru luźnego, a jeszcze wyżej – strefa górnej granicy lasu. Pomijając strefę górnej granicy lasu KORPEL' (1980) wymienia dwa wysokościowe pasy w obrębie regla górnego. Różnią się one strukturą drzewostanów i charakterem ich przemian. W wyższych położeniach, w pobliżu górnej granicy lasu drzewostany nigdy nie są zwarte. Ich zamieranie i odnawianie zachodzą tutaj na niewielkich powierzchniach, dlatego też posiadają one urozmaiconą strukturę. Struktura drzewostanów w dolnej części regla górnego jest całkowicie odmienna. Silniej zwarte świerczyny tej strefy tworzą wielohektarowe, jednorodne płaty o jednolitej, jednowarstwowej budowie. O ile w górnej części nie dochodzi do wielkopowierzchniowego zaniku warstwy drzew, to w części dolnej jest on zjawiskiem częstym (KORPEL' 1980).

Próby fitosocjologicznego różnicowania *Plagiothecio-Piceetum tatricum* prowadzą zazwyczaj do wyróżnienia jednostek w randze podzespołów, które przynajmniej częściowo mają charakter facji cechujących się dominacją pojedynczych taksonów w warstwie zielnej przy bardzo małych różnicach w składzie gatunkowym (DZWONKO 1984; WILCZEK 1995). Zgodnie z takim ujmowaniem podzespołów, w masywie Babiej Góry wyróżniono *Plagiothecio-Piceetum athyrietosum*, *P.-P. calamagrostietosum villosae*, *P.-P. typicum*, *P.-P. myrtilletosum* [= *P.-P. sphagnetosum*]. Uważa się, że podzespoły te są uwarunkowane edaficznie (CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; KASPROWICZ 1996).

Plagiothecio-Piceetum tatricum athyrietosum alpestris jest podzespołem stosunkowo dobrze wyodrębnionym florystycznie. Poza dominacją *Athyrium distentifolium* wyróżnia go jeszcze częstsze niż w pozostałych podzespołach występowanie *Stellaria nemorum*, *Rumex arifolius*, *Plagiomnium affine* i *P. rostratum* (CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; ŻARNOWIEC, HOLEKSA 1992; KASPROWICZ 1996). Zajmuje on siedliska wilgotne i jest przywiązany do stromych stoków i gleb silnie szkieletowych (CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978).

Plagiothecio-Piceetum tatricum calamagrostietosum villosae zajmuje na Babiej Górze bardzo małą powierzchnię. Rozwija się w miejscach połogich lub na lokalnych grzbiecikach i poza dominacją trzcinnika owłosionego wyróżnia go brak kilku gatunków roślin naczyniowych i mszaków (KASPROWICZ 1996).

Plagiothecio-Piceetum tatricum typicum występuje na stromych stokach, gdzie według CELIŃSKIEGO i WOJTERSKIEGO (1978) zwolnieniu ulega proces bielicowania

i wykształca się gleba skrytobielicowa. Jest to podzespół o największej liczbie gatunków, brak w nim jednak gatunków wyróżniających (CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978).

Plagiothecio-Piceetum tatricum sphagnetosum posiada liczną grupę gatunków wyróżniających, w której przeważają mchy i wątrobowce: *Anastrepta orcadensis*, *Bazzania trilobata*, *Lophozia ventricosa*, *Mylia taylorii* i *Sphagnum girgensohnii*. Z roślin naczyniowych podzespół wyróżniają *Lycopodium annotinum*, *Ribes petraeum* i *Vaccinium vitis-idaea*. Jest to najwilgotniejsza postać boru górnoreglowego (KASPROWICZ 1996).

Babiogórska świerczyna charakteryzuje się dużą jednorodnością pod względem struktury warstwy drzew. Według JAWORSKIEGO i KARCZMARSKIEGO (1989) większość regla górnego reprezentuje obecnie optymalne stadium rozwojowe. Cechuje je wysokie zwarcie drzewostanu i budowa jednowarstwowa. O dużej jednolitości struktury świadczą też wyniki badań DZIEWOLSKIEGO (1987). Badacz ten stwierdził symetryczny i jednowierzchołkowy rozkład grubości drzew na obszarze kilkudziesięciu hektarów. Również ZIENTARSKI (1976) badając strukturę wiekową drzewostanu świerkowego uzyskał wynik wskazujący na jej dużą jednolitość w skali kilku hektarów. Jednostkowe badania ZIENTARSKIEGO (1976) pozwalają przypuszczać, że mimo znacznego zróżnicowania wieku świerków, drzewostany mogą mieć charakter jednogeneracyjny. Najliczniejszą grupę tworzą świerki, które osiągnęły od 80. do 200. lat, a udział starszych, 200–400-letnich osobników jest znikomy.

Tylko niewielka część górnoreglowych drzewostanów Babiej Góry uległa rozpadowi w latach siedemdziesiątych i osiemdziesiątych (GĄDEK 1987). JAWORSKI i KARCZMARSKI (1995) twierdzą jednak, że w latach 1984–1994 nastąpiło wiele destrukcyjnych zjawisk, wyrażających się zmniejszeniem zasobności i zwiększeniem ilości posuszu. Mimo tych zmian masyw Babiej Góry wyróżnia się na tle sąsiednich pasm górskich (Gorce, Tatry, Romanka) tym, że wielkopowierzchniowe obumieranie drzewostanów w reglu górnym ma niewielkie znaczenie.

III.3. Teren badań

Babia Góra jest najwyższym i jedynym wysokogórskim masywem na obszarze całych Beskidów. Wznosi się ona na wysokość 1725 m n.p.m. i tworzy podłużny wał rozciągający się ze wschodu na zachód na przestrzeni około 10 km. Według KONDRACKIEGO (1991) masyw Babiej Góry jest częścią mezoregionu Beskidu Żywieckiego i makroregionu Beskidów Zachodnich.

PAWŁOWSKI (1972) w podziale geobotanicznym polskich gór zalicza Babią Górę do podokręgu śląsko-babiogórskiego, okręgu Beskidy i działu Karpaty Zachodnie. W całych Beskidach tylko na jej stokach wykształca się piętrowy układ roślinności obejmujący regiel dolny, regiel górny, piętro kosodrzewiny i piętro alpejskie. Bór świerkowy regla górnego wykształca się na Babiej Górze między 1150 a 1340 m n.p.m. na stoku północnym i między 1150 a 1400 m n.p.m. – na stoku południowym; w granicach Polski zajmuje obszar 430 ha (CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; FABIJANOWSKI, GĄDEK 1983).

Górna część masywu, w tym cały regiel górny, zbudowana jest z piaskowców magurskich. Są one przewarstwione cienkimi i nielicznymi wkładkami łupków marglistych lub ilastych. Substrat glebowy tworzy w tej strefie przeważnie gruzowo-kamieniste koluwium grubo- i średnioziarnistej odmiany piaskowca magurskiego (KSIĄŻKIEWICZ 1983). Formują się na nim gleby szkieletowe, dobrze natlenione, umiarkowanie wilgotne, reprezentujące gleby brunatne kwaśne, gleby bielicowe i bielice. Charakteryzuje je duże zakwaszenie i tym samym niskie nasycenie kationami zasadowymi, wynikające z dużego ubóstwa skały macierzystej w związki wapnia i magnezu. W glebach tych obecna jest próchnica typu mor lub moder-mor, a grubość całego poziomu ektopróchnicznego osiąga nawet kilkanaście centymetrów (ADAMCZYK 1983, 1989).

Przy dolnej granicy górnoreglowych borów świerkowych średnia roczna temperatura wynosi 4°C, natomiast na górnej granicy lasu jest ona o 2°C niższa. Roczna suma opadów w dolnej części regla górnego (1180 m n.p.m.) wynosi 1475 mm (OBRĘBSKA-STARKLOWA 1983). Stała pokrywa śnieżna utrzymuje się w reglu górnym od listopada do kwietnia, a z przerwami od października do maja, osiągając grubość około 1,5 m (OBRĘBSKA-STARKLOWA 1983; HOLEKSA, PARUSEL 1989). Charakterystycznym rysem klimatu Babiej Góry jest częste występowanie bardzo silnych wiatrów fenowych wiejących od jesieni do wiosny z prędkością ponad 15 m/sek.

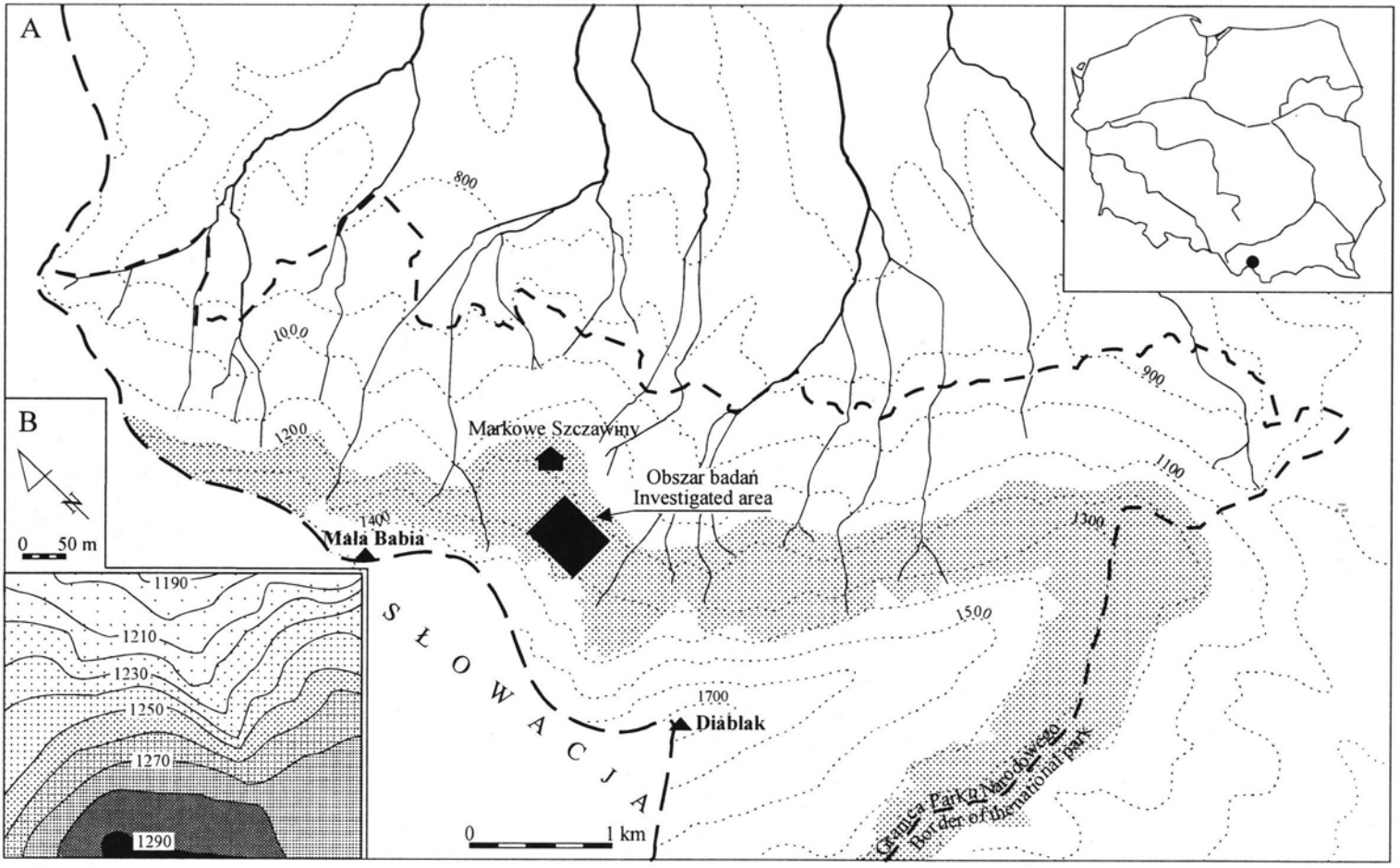
Współczesny, bliski pierwotnego, stan zachowania boru górnoreglowego w masywie Babiej Góry jest efektem ochrony, którą na południowym stoku zastosowano już w roku 1879, a na stoku północnym pięćdziesiąt lat później (1930). W roku 1955 prawie cały regiel górny znalazł się w rezerwacie ścisłym Babiogórskiego Parku Narodowego (ZABIELSKI i in. 1969; FABIJANOWSKI, GĄDEK 1983; WAŁACH 1986).

IV. METODY BADAŃ

IV.1. Obszar badań

Uchwycenie struktury mozaikowej lasu i zjawisk kształtujących tę strukturę wymagało objęcia badaniami obszaru znacznie przewyższającego powierzchnię jednorodnych płatów drzewostanu. Według KORPEL'A (1982) dopiero obszar około 60 ha zapewnia stabilną reprezentację wszystkich stadiów rozwojowych. Z drugiej strony wielkość większości jednorodnych płatów nie przekracza 1 ha (KORPEL' 1993a). Uwzględniając techniczne możliwości realizacji badań zdecydowano się prowadzić je na kilkunastohektarowym, zwartym fragmencie świerczyny.

Badaniami objęto fragment boru górnoreglowego, który znajduje się na północnym stoku Babiej Góry, w oddziale 23 Babiogórskiego Parku Narodowego, na wysokości 1188–1300 m n.p.m. (Ryc. 2A). Uwzględniono wyłącznie pas zwartego boru świerkowego, pominięto zaś strefę luźnego boru w pobliżu górnej granicy lasu.



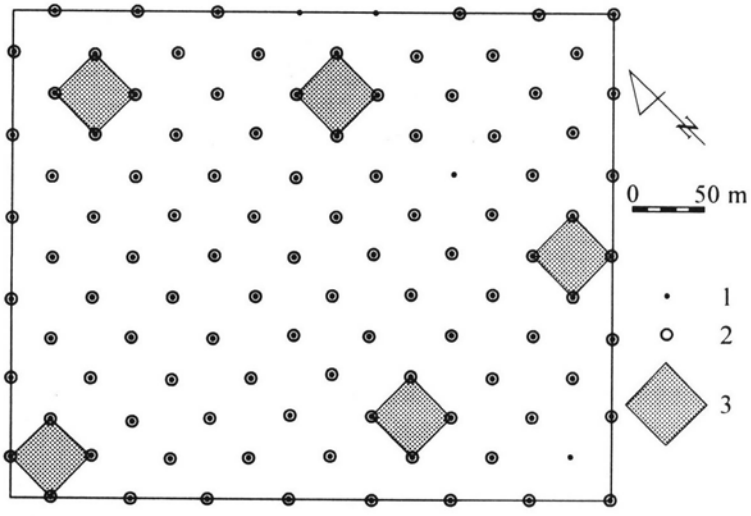
Ryc. 2. Obszar badań (ciemny prostokąt) na tle zasięgu świerczyny górnoreglowej (pas wykropkowany) na północnym stoku Babiej Góry (A) i rzeźba terenu na obszarze badań (B)

Fig. 2. Investigated area (dark rectangle) against the background of the range of subalpine spruce forest (dotted belt) on the northern slope of the Babia Góra (A) and the relief of investigated area (B)

Teren badań wybrano ponadto o kilkadziesiąt metrów powyżej granicy między reglami dolnym i górnym. Poza borem górnoreglowym niewielką jego część zajmują zbiorowiska nieleśne – ziołorośla z klasy *Betulo-Adenostyletea*, roślinność źródlisk z klasy *Montio-Cardaminetea* i torfowisko niskie reprezentujące zespół *Caricetum fuscae subalpinum*. Obecność niewielkich powierzchniowo płatów tych zbiorowisk jest typowa dla regla górnego.

Ukształtowanie powierzchni na całym obszarze badań jest mocno zróżnicowane. Obejmuje on stosunkowo rozległe spłaszczenia, duże powierzchnie stoków o umiarkowanym nachyleniu od 5 do 15°, jak również mniejsze partie bardzo stromych stoków o nachyleniu dochodzącym nawet do 40°. Stoki eksponowane są głównie na północny-wschód (Ryc. 2B).

Obszar badań ma kształt prostokąta o wymiarach 340 na 424 m, a jego powierzchnia wynosi 14,4 ha (Ryc. 2B). Konieczność usytuowania prostokątnej powierzchni w taki sposób, aby nie została przecięta przez żaden ze szlaków turystycznych, wymagała wyznaczenia jej dłuższych boków z południowego-wschodu na północny-zachód (Ryc. 2A). W celu dokładnego wyznaczenia wysokości nad poziomem morza dokonano pomiaru różnicy wysokości między jednym z narożników prostokątnej powierzchni a punktem geodezyjnym o znanej wysokości w pobliżu schroniska turystycznego na Markowych Szczawinach. Odległość między nimi wynosi około 500 m. Dla lepszej orientacji w terenie, w obrębie badanego fragmentu lasu wyznaczono sieć 104 punktów odległych od siebie o 40 m i ułożonych wzdłuż linii biegnących z południa na północ i ze wschodu na zachód. Punkty te zostały trwale oznakowane i służyły jako odniesienie podczas wszystkich prowadzonych później prac kartograficznych (Ryc. 3).



Ryc. 3. Rozmieszczenie punktów wyznaczających podział obszaru badań na kwadraty 40 × 40 m (1), rozmieszczenie stu 1-arowych, kołowych poletek, na których wykonano pomiar drzew (2) i rozmieszczenie pięciu powierzchni 40 × 40 m, na których prowadzono obserwacje siewek i nalotu (3)

Fig. 3. Location of the points dividing the investigated area into squares 40 × 40 m (1), distribution of 100 circular plots of 100 m^2 designed for measurements of trees (2) and distribution of 5 plots 40 × 40 m designed for observation of seedlings (3)

Pomiary geodezyjne umożliwiły ustalenie wysokości bezwzględnej każdego ze 104 punktów będących węzłami sieci 40 × 40 m oraz kilkudziesięciu dodatkowych punktów, usytuowanych na załamaniach stoku, na grzbietach i w zagłębieniach terenu. Na podstawie tych pomiarów wykreślono przebieg poziomic co 2 m. Rycina 2B przedstawia tylko poziomice co 10 m. Pomiary odległości między sąsiednimi poziomicami i kierunek ich przebiegu posłużyły do określenia nachylenia stoku i jego ekspozycji w każdym miejscu obszaru badań. Nachylenie stoku w dowolnym punkcie obliczono według następującego wzoru:

$$tg\,\alpha = 2/D$$

gdzie α jest kątem nachylenia stoku, 2 [m] jest różnicą wysokości między sąsiednimi poziomicami, a D jest odległością w metrach między dwiema poziomicami sąsiadującymi z punktem.

Wykorzystując mapę hipsometryczną i wyniki obliczeń sporządzono kolejną mapę, na której zaznaczono fragmenty stoków o nachyleniu do 5°, od 5,1 do 15° i ponad 15°. Za pomocą planimetru zmierzono powierzchnię stoków w trzech wymienionych zakresach nachylenia.

IV.2. Struktura drzewostanu

Pomiar drzewostanu na całym obszarze badań. We wszystkich badaniach dotyczących drzewostanu uwzględniono drzewa o pierśnicy ponad 10 cm. Pomiary grubości i wysokości świerków wykonano na 100 kołowych poletkach o wielkości 1 ara, usytuowanych w węzłach siatki dzielącej cały teren badań na kwadraty 40 × 40 m, czyli łącznie na powierzchni 1 ha (Ryc. 3). Wspomniana siatka wyznacza 104 punkty, spośród których cztery usytuowane są w płatach roślinności nieleśnej.

W celu obliczenia zasobności drzewostanu na całym obszarze badań, z tabel GRUNDNERA i SCHWAPPACHA (1952) odczytano miąższość świerków wykorzystując w tym celu wyniki pomiarów pierśnicy i wysokości drzew.

Struktura mozaikowa drzewostanu. Na całym obszarze badań wyróżniono, a następnie sporządzono w skali 1:500 mapę jednorodnych fragmentów drzewostanu oraz płatów roślinności nieleśnej. Prace kartograficzne wykonano w okresie zimowym, gdy leżąca pokrywa śnieżna stanowiła jasne tło dla ciemnych pni świerków, ułatwiając rozgraniczenie drzewostanów na podstawie ich zagęszczenia oraz grubości drzew i jej zmienności. Płaty pozbawione warstwy drzew zidentyfikowano w następnym sezonie wegetacyjnym jako fragmenty boru ze zniszczonym drzewostanem lub płaty roślinności nieleśnej — ziołorośla, torfowisko, roślinność źródlisk.

Wykorzystując mapę jednorodnych płatów drzewostanu za pomocą planimetru zmierzono powierzchnię każdego płatu. Po nałożeniu na siebie mapy jednorodnych płatów drzewostanu oraz map przedstawiających rozmieszczenie posuszu, podrostu i luk, dla każdego płatu wyznaczono: (1) miąższość posuszu w przeliczeniu na 1 ha,

(2) zagęszczenie podrostu w przeliczeniu na 1 ha, (3) powierzchniowy udział luk (metody badań posuszu, podrostu i luk opisane są w dalszych rozdziałach). Wartości tych trzech cech po transformacji na rozkład normalny i standaryzacji zostały wykorzystane w klasyfikacji płatów.

We wszystkich jednorodnych płatach drzewostanu wykonano pomiar pierśnicy drzew. W czterdziestu największych, kilkudziesięcio- i kilkunastoarowych płatach pomiar wykonano na poletkach w kształcie prostokąta o wymiarach 20 × 25 m (0,05 ha). W pięćdziesięciu trzech płatach większych niż 0,05 ha, których zarys nie pozwalał jednak na wyznaczenie prostokąta o bokach równych 20 i 25 m, kształt poletka dostosowano do granic płatów zachowując wielkość 0,05 ha. W przypadku czterdziestu siedmiu płatów o wielkości poniżej 0,05 ha, zmierzono wszystkie drzewa.

Na podstawie pomiarów drzewostanu wykonanych na poletkach 0,05 ha, dla każdego płatu uzyskano: (1) liczbę drzew na 1 ha, (2) przeciętną pierśnicę, (3) współczynnik zmienności pierśnicy, (4) pole przekroju pierśnicowego na 1 ha. Wartości tych czterech cech po uprzedniej transformacji na rozkład normalny i standaryzacji wykorzystano w kolejnej klasyfikacji płatów.

Obu klasyfikacji dokonano za pomocą programu MULVA-5 metodą dendrogramu, stosując odległość euklidesową jako miarę podobieństwa między drzewostanami i metodę najmniejszej wariancji przy konstruowaniu dendrogramu. W obu klasyfikacjach uwzględniono tylko płaty o powierzchni ponad 0,05 ha.

Wyniki obu klasyfikacji posłużyły do podziału jednolitych płatów drzewostanu na grupy, które zostały następnie przyporządkowane odpowiednim stadiom i fazom rozwojowym na podstawie porównania z wynikami publikowanych badań nad strukturą górnoreglowych drzewostanów świerkowych (KORPEL' 1980, 1993a, b; MAYER, OTT 1991; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995). W pracy przyjęto rozróżnienie na trzy podstawowe stadia rozwojowe: dorastania, optymalne i rozpadu. W obrębie stadiów wyróżniono również fazy, jeśli pozwalało na to zróżnicowanie struktury drzewostanu. Płaty mniejsze niż 0,05 ha, które pominięto w klasyfikacji, zaliczono do właściwych stadiów i faz na podstawie porównania cech warstwy drzew.

Zasobność drzewostanów w poszczególnych stadiach i fazach rozwojowych obliczono na podstawie pomiarów grubości drzew na poletkach 0,05 ha i krzywej miąższości. Krzywą miąższości uzyskano na podstawie pomiaru pierśnic i wysokości świerków na 100 kołowych poletkach o wielkości 1 ara (por. s. 21) oraz tabel miąższości drzew stojących GRUNDNERA i SCHWAPPACHA (1952). Zależność między pierśnicą drzewa D [cm] a jego miąższością V [m^3] jest najbliższa funkcji potęgowej: $V = 0{,}000104D^{2{,}56}$, dla której współczynnik dopasowania r^2 wynosi 0,80.

Po przeprowadzeniu klasyfikacji drzewostanów, w regularnej sieci 395 punktów oddalonych od siebie o 20 m, notowano stadium i fazę rozwojową drzewostanu. Przyjęto, że obecność wielu jednorodnych płatów drzewostanu o wielkości poniżej 0,05 ha (por. s. 47) pozwala potraktować próby odległe od siebie o 20 m jako niezależne pod względem rozwoju drzewostanu. We wspomnianych punktach obliczono również nachylenie stoku. Uwzględniono trzy zakresy nachylenia stoków: do 5°, od 5,1 do 15° i ponad 15°. Następnie na podstawie liczby punktów w każdym z wymienionych

zakresów, obliczono udział powierzchniowy stoków o różnym nachyleniu. Niezależność rozmieszczenia każdego z typów drzewostanu od ukształtowania terenu sprawdzono testem χ^2. Przyjęto, że w przypadku rozmieszczenia niezależnego, punkty reprezentujące określone stadium lub fazę są rozdzielone między stoki o różnym nachyleniu proporcjonalnie do ich powierzchniowego udziału.

IV.3. Obumieranie drzew

Pomiar martwych drzew. Na całym obszarze badań o wielkości 14,4 ha wyszukano wszystkie martwe drzewa i ich fragmenty o grubości powyżej 10 cm i długości lub wysokości ponad 3 m. Wyróżniono posusz stojący, złomy i wykroty. Wyznaczona wcześniej sieć punktów odległych od siebie o 40 m pozwoliła na sporządzenie planu rozmieszczenia martwych drzew w skali 1:500. W przypadku leżących kłód na planie zaznaczono położenie obu ich końców.

Każdy pień opisano pod względem wymiarów i zaawansowania rozkładu. Zmierzono pierśnicę i wysokość posuszu stojącego oraz pierśnicę wykrotów. W przypadku złomów i fragmentów kłód o niewiadomym pochodzeniu zmierzono pierśnicę – gdy można było ustalić jej położenie – i średnicę dolnej części pnia. U wszystkich leżących pni zmierzono również średnicę cieńszego końca. W przybliżeniu określono także średnice wierzchołków stojących, odziomkowych części złomów o wysokości ponad 3 m. Długość leżących kłód obliczono na podstawie sporządzonego planu po uwzględnieniu nachylenia stoku. Dla każdej kłody obliczono całkowitą powierzchnię jej rzutu prostopadłego na płaszczyznę stoku oraz długość i powierzchnię odcinków reprezentujących następujące 10 cm klasy grubości: 10–20; 20,1–30; ...; 60,1–70; ponad 70 cm. Posłużono się w tym celu następującymi wzorami:

$$P = 1/2\ (D + d)\ L$$

$$l_{a \div b} = L\,(a - b)/(D - d)$$

$$P_{a \div b} = l_{a \div b}(a + b)/2$$

We wzorach tych P oznacza całkowitą powierzchnię rzutu kłody; $l_{a \div b}$ i $P_{a \div b}$ oznaczają odpowiednio długość i powierzchnię rzutu fragmentu kłody o średnicach na obu końcach równych a i b; L oznacza całkowitą długość kłody; D i d oznaczają średnice grubego i cienkiego końca kłody.

Rozkład martwych pni oceniano według skali ośmiostopniowej, którą sporządzono uwzględniając kształt kłody, morfologię jej powierzchni, grubość warstwy miękkiego, mocno rozłożonego drewna oraz obecność kory i grubych konarów. Dodatkowo, w obrębie pierwszego stopnia rozkładu wyróżniono trzy stopnie niższego rzędu na podstawie obecności drobnych gałęzi i grubych konarów, według nieco zmodyfikowanego schematu zaproponowanego przez DYNESIUSA i JONSSONA (1991). Skalę rozkładu martwych pni przedstawiono w tabelach 1 i 2.

Tabela 1 — Table 1

Cechy martwych stojących pni i leżących kłód w poszczególnych stopniach rozkładu
Characteristics of snags and logs in different stages of decomposition

Stopień rozkładu Stage of decomposition	Powierzchnia Surface	Kształt Shape	Głębokość wnikania ostrego przedmiotu Depth of penetration by sharp object	Usytuowanie (dotyczy tylko kłód) Location (only logs concerned)	Gałęzie Branches	Kora Bark
I	gładka smooth	okrągły round	powierzchnia twarda wood is solid	wysoko uniesiona nad podłożem, opiera się na gałęziach supported by branches and highly elevated above ground	obecne wszystkie gałęzie o grubości ponad 1 cm all branches at least 1 cm thick present	najczęściej pokrywa cały pień (częściowy brak może być spowodowany żerowaniem owadów podkorowych lub dzięciołów most often covers the whole log (partial lack of bark caused by bark beetles and woodpeckers)
II	gładka smooth	okrągły round	powierzchnia tylko ugina się pod naciskiem ostrego przedmiotu surface only bends under the pressure of a sharp object	uniesiona nad podłożem, opiera się na grubych konarach supported by thick boughs and elevated above ground	obecne tylko grube konary i ich krótkie nasadowe części only thick boughs and their stubs present	odpada po dolnej stronie kłody; brak na stojących pniach tears off from bottom surface of log; lacks on snags
III	obecne bruzdy o głębokości kilku milimetrów crevices several mm deep are present	okrągły round	do 1 cm to 1 cm	lekko uniesiona nad podłożem, opiera się na resztkach konarów supported by bough stubs and slightly elevated above ground	obecne tylko nasadowe części o grubości ponad 2 cm only stubs of at least 2 cm thick present	niekiedy obecne resztki na górnej powierzchni kłody occasionally present on upper surface of log

IV	obecne bruzdy o głębokości do 0,5 cm crevices about 0,5 cm deep are present	okrągły round	do 3 cm to 3 cm	częściowo leży na powierzchni gleby partly in contact with ground	obecne tylko nasadowe części o grubości ponad 4–5 cm only stubs at least 4–5 cm thick present	najczęściej całkowity brak usually lack of any remnants
V	od spodu odpadają płaty o grubości kilku cm; boczne powierzchnie z bruzdami o głębokości do 1 cm thick (several cm) pieces of wood tear off from the bottom surface; sides are cracked with crevices 1 cm deep	okrągły round	do 5 cm to 5 cm	na całej długości styka się z podłożem; uniesiona jedynie ponad niewielkimi obniżeniami terenu in contact with ground along the whole length; elevated only over small depressions	brak lack of any remnants	brak lack of any remnants
VI	z boków odrywają się płaty o grubości kilku cm thick (several cm) pieces of wood tear off from sides	okrągły round	tylko w centralnej części twarde, słabo rozłożone fragmenty drewna solid pieces of wood only in the central part of log	ściśle przylega do podłoża entirely adhers to the ground	brak lack of any remnants	brak lack of any remnants
VII	cała pokryta bruzdami o głębokości kilku cm the whole log is covered with crevices several cm deep	wyraźnie spłaszczony distinctly flattened	na wylot through	ściśle przylega do podłoża odzwierciedlając każdą jego nierówność entirely adhers to ground	brak lack of any remnants	brak lack of any remnants
VIII	najczęściej całkowicie pokryta roślinnością most often totally covered with mosses and vascular plants	tworzy wał wyniesiony ponad sąsiedni teren creates long structure elevated above the ground	na wylot through	zlewa się z podłożem joined with ground	brak lack of any remnants	brak lack of any remnants

Tabela 2 – Table 2

Podział martwych drzew zaliczonych do pierwszego stopnia rozkładu według obecności gałęzi o różnych rozmiarach
Classification of dead trees belonging to I stage of decomposition according to size of remaining branches

Stopień rozkładu Stage of decomposition	Charakterystyka zachowanego ugałęzienia Characteristics of remaining branches
I.1	Obecne są najmłodsze 1–2 letnie gałązki Youngest 1–2 years old twigs are present
I.2	Brak najmłodszych 1–2 letnich gałązek, obecne są gałązki o średnicy do 5 mm Without 1–2 years old twigs, branches up to 5 mm thick are present
I.3	Brak gałązek o średnicy do 5 mm, obecne są tylko grubsze gałęzie lub słabo rozgałęzione nasadowe części konarów Without branches up to 5 mm thick, only thicker branches and poorly branched boughs and stubs

Rozkład niektórych kłód był nierównomierny i ich części reprezentowały różne stopnie rozkładu. W takiej sytuacji kłodzie przypisywano tylko jeden, dominujący stopień.

Jako różne miary ilości rozkładającego się drewna przyjęto liczbę i objętość martwych pni, a w przypadku kłód jeszcze ich długość i powierzchnię. Dla posuszu stojącego, wykrotów i złomów, które zachowały się w całości, objętość obliczono korzystając z tablic miąższości drzew stojących (GRUNDNER, SCHWAPPACH 1952). Objętość odziomkowych części pni i fragmentów kłód, dla których nie można było ustalić położenia pierśnicy obliczono według wzoru na objętość stożka ściętego. Powierzchnię pniaków i pagórków wykrotów na całym obszarze badań uzyskano poprzez notowanie ich obecności w regularnej sieci 1392 punktów, odległych od siebie o 10 m.

Tempo rozkładu martwych drzew. Aby określić czas, jaki upłynął od śmierci drzewa do osiągnięcia określonego stopnia rozkładu przez martwy pień, zastosowano metody dendrochronologii. Spośród proponowanych przez DYNESIUSA i JONSSONA (1991) sposobów datowania śmierci drzewa wybrano dwa. Jeden polega na wykorzystaniu informacji zawartej w sekwencji rocznych przyrostów pnia na grubość u drzewa sąsiadującego z martwym pniem, które w momencie śmierci zostało odsłonięte. Reakcją na uwolnienie spod presji sąsiada jest zazwyczaj zwiększenie grubości przyrostów rocznych. Drugim sposobem jest określenie wieku drzewa rosnącego na leżącej kłodzie. O ile pierwsza metoda pozwala na dokładne wyznaczenie roku śmierci drzewa, to druga z nich wskazuje jedynie na czas, jaki upłynął od osiedlenia się młodego drzewa na martwej już kłodzie. W przypadku pierwszej z metod można spodziewać się tym wyraźniejszego efektu uwolnienia spod presji im bardziej drzewo, z którego pobrano próbkę, ustępuje pod względem wysokości martwemu sąsiadowi i im bliżej siebie oba drzewa rosły w przeszłości.

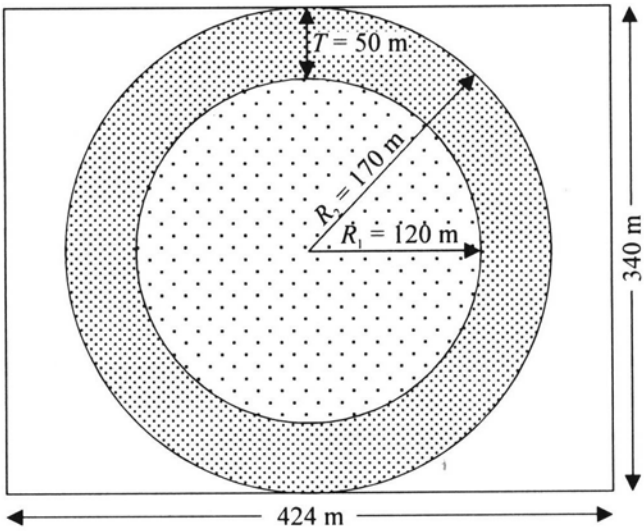
Wybrano 84 drzewa, z których na wysokości 1,3 m, za pomocą świdra Presslera pobrano odwierty od strony martwego sąsiada. Grubość słoi zmierzono za pomocą lupy binokularnej zaopatrzonej w okular ze skalą liniową, stosując 32-krotne powiększenie. Rok uwolnienia spod presji sąsiada wyznaczano przez analizę wykresu przedstawiającego zmiany grubości słoi w czasie. Spośród 84 pobranych próbek uwzględniono tylko 39. Odrzucono próbki z kilkoma, szybko następującymi po sobie okresami przyspieszenia i zwolnienia tempa przyrostu na grubość oraz próbki o niewielkich wahaniach szerokości rocznych przyrostów. Wykorzystane próbki charakteryzowały się jednym, wyraźnym okresem zwiększenia szerokości słoi lub dużą odległością między kolejnymi okresami przyspieszonego wzrostu, co zmniejszało niebezpieczeństwo błędnego wskazania roku uwolnienia spod presji sąsiada.

Wyznaczono również wiek ośmiu najgrubszych świerków rosnących na kłodach pobierając u podstawy pnia odwiert świdrem Presslera. Biorąc pod uwagę tylko świerki o największych wymiarach starano się wyznaczyć maksymalny czas jaki mija od śmierci drzewa do chwili, kiedy jego szczątki przestają być widoczne na powierzchni gleby.

Zebrane materiały dendrochronologiczne pozwalają jedynie na orientacyjne określenie tempa rozkładu martwych pni i ze względu na nielosowy sposób pobierania próbek nie mogą podlegać analizie statystycznej.

Rozmieszczenie martwych drzew. Rozmieszczenie martwych drzew analizowano za pomocą metody Ripley'a wykorzystującej pomiary odległości między wszystkimi obiektami (DIGGLE 1983; SZWAGRZYK, PTAK 1991). Metodę tę zastosowano, ponieważ dysponowano planem rozmieszczenia wszystkich martwych drzew i możliwy był opis usytuowania każdego pnia za pomocą współrzędnych kartezjańskich. Zastosowana metoda pozwala na ocenę modelu rozmieszczenia obiektów (w tym przypadku martwych drzew) w różnej skali przestrzennej i daje jednocześnie możliwość testowania istotności różnic w stosunku do rozmieszczenia losowego. Polega ona na określeniu dla każdego obiektu liczby wszystkich sąsiadów znajdujących się w odległości nie większej niż t, przy czym t może wzrastać skokowo o określoną wartość aż do T, i obliczeniu wartości funkcji $L(t)$. Jeśli $L(t) = t$, to rozmieszczenie obiektów jest idealnie losowe, jeśli natomiast $L(t)$ jest większe lub mniejsze od t, to ich rozkład na płaszczyźnie jest odpowiednio skupiskowy lub równomierny. T jest maksymalną odległością między obiektami, dla której dysponujemy kompletem danych o rozmieszczeniu wszystkich sąsiadów. Do obliczeń wykorzystano program PATARUNO, dostosowany do powierzchni kołowych i udostępniony przez jego twórcę (PTAK, materiały nie publikowane). Ze względu na korzystanie z programu przeznaczonego dla powierzchni kołowych, konieczne było ograniczenie analizy rozmieszczenia drzew tylko do centralnej części obszaru badań o wielkości 9,08 ha (Ryc. 4). Program wymaga zdefiniowania następujących parametrów (w nawiasach podano przyjęte wartości):

R_1 – promień koła wewnętrznego, zawierającego wszystkie obiekty, dla których obliczana jest liczba sąsiadów (120 m);



Ryc. 4. Rozmiary i usytuowanie fragmentu obszaru badań, na którym analizowano rozmieszczenie martwych drzew, luk i podrostu metodą Ripley'a

R_1 – promień koła wewnętrznego zawierającego wszystkie obiekty, dla których obliczana jest liczba sąsiadów; R_2 – promień koła zewnętrznego, przy czym $R_2 = R_1 + T$; T – maksymalna odległość, przy której dla obiektów znajdujących się w kole wewnętrznym dysponujemy kompletem danych o rozmieszczeniu sąsiadów

Fig. 4. Size and location of a fragment of the investigated area designed for analysis of spatial distribution of dead trees, gaps and saplings with the Ripley method

R_1 – radius of inner circle containing all the objects for which number of neighbours is counted; R_2 – radius of outer circle, with $R_2 = R_1 + T$; T – maximal distance, for which data on distribution of all the neighbours of objects from the inner circle are available

R_2 – promień koła zewnętrznego, przy czym $R_2 = R_1 + T$ (120 m + 50 m);

n i d – liczbę i długość kroków, które określają przyrost wartości t (50; 1,0 m). W trakcie testowania istotności odchyleń od rozmieszczenia losowego przyjęto stałe, 95% przedziały ufności (SZWAGRZYK, PTAK 1991). Zastosowane parametry pozwalają na analizę rozmieszczenia martwych drzew w skali od około 3 m^2 (przy t = 1,0 m) do prawie 0,8 ha (przy $t = T$ = 50,0 m).

Średnią miąższość posuszu na 1 ha w poszczególnych fazach i stadiach rozwojowych drzewostanu obliczono na podstawie danych pochodzących z płatów o wielkości ponad 0,05 ha. Jakościową strukturę posuszu pod względem grubości martwych pni i stopni rozkładu opracowano dla faz i stadiów rozwojowych na podstawie materiałów pochodzących z wszystkich płatów, nawet tych najmniejszych.

IV.4. Luki

Pomiar luk. Za lukę uznano prześwit w warstwie koron, który powstał na skutek śmierci drzewa, a jego szczątki były obecne. Dla takich luk nie przyjęto żadnej dolnej

granicy wielkości (RUNKLE 1992). Jako luki potraktowano także pozostałe przerwy w sklepieniu lasu, których obecności nie udało się powiązać z obumieraniem drzew – nie było w nich szczątków drzew, a ich wymiary były większe niż średnice koron otaczających je drzew. Granicę luki wyznaczał pionowy rzut koron otaczających ją drzew (*canopy gaps* w sensie RUNKLE 1982).

Dla całego obszaru badań wykonano plan rozmieszczenia luk w skali 1:500, zaznaczając ich granice. Wielkość luk zmierzono planimetrem posługując się sporządzonym planem. W każdej luce tylko częściowo znajdującej się na badanym obszarze zmierzono długość wzdłuż najdłuższej osi oraz szerokości wzdłuż linii odległych od siebie o 5 m i prostopadłych do najdłuższej osi. Pomiary te posłużyły do obliczenia powierzchni. W przypadkach, gdy luki miały skomplikowany kształt, dzielono je na mniejsze fragmenty o zarysie zbliżonym do elipsy. W celu określenia kształtu luki wyznaczano jej najdłuższą oś (l_{max}) oraz najdłuższą spośród prostopadłych do niej ($l_{prostop}$). Jako miarę kształtu luki przyjęto wartość ilorazu $l_{prostop}/l_{max}$.

Na całym obszarze badań wyznaczono sieć punktów odległych od siebie o 10 m. Od każdego punktu znajdującego się poza lukami, zmierzono odległość do najbliższej luki. Na podstawie tych pomiarów obliczono powierzchnię koncentrycznych stref o szerokości 2 m otaczających luki.

Rozmieszczenie luk. Model rozmieszczenia luk analizowano metodą Ripley'a, wykorzystującą pomiary odległości między wszystkimi obiektami (SZWAGRZYK, PTAK 1991). Została ona opisana wcześniej, w rozdziale dotyczącym martwych drzew (por. s. 27). Jako miejsce usytuowania luki przyjęto punkt wyznaczony przez przecięcie najdłuższej osi luki z najdłuższą spośród prostopadłych do niej. Odległości między tak wyznaczonymi punktami potraktowano jako odległości między lukami. Ponieważ luki nie są obiektami punktowymi, najmniejsza odległość między nimi zależy od zajmowanego przez nie obszaru. Zatem niska wartość funkcji $L(t)$ przy t mniejszym lub równym średnicy luk nie może być uznana za dowód ich równomiernego rozmieszczenia. Zależność odległości między lukami od ich wielkości spowodowała, że strukturę przestrzenną badano osobno dla kilku klas wielkości luk: $\leqslant 25$ m^2, 26–50 m^2, 51–100 m^2, 101–200 m^2. Z powodu małej liczby luk przekraczających 200 m^2 nie analizowano ich rozmieszczenia.

Na podstawie porównania planu rozmieszczenia luk z mapą tekstury boru każdą lukę identyfikowano z właściwą fazą i stadium rozwojowym drzewostanu. Jeśli luka podzielona była między płaty reprezentujące różne typy drzewostanu to przypisywano ją do typu, w którym znajdowała się największa jej część.

IV.5. Rekonstrukcja zmian drzewostanu na całym obszarze badań w latach 1973–1993

Odtworzenie zmian grubościowej struktury drzewostanu w latach 1973–1993. Na podstawie wyników badań nad tempem rozkładu martwych pni (por. s. 61) przyjęto,

że około roku 1986 drzewostan tworzyły drzewa żywe w roku 1993 oraz posusz znajdujący się w I.1 stopniu rozkładu. Drzewa żywe w roku 1993 i posusz, który osiągnął I i II stopień rozkładu budowały natomiast drzewostan około roku 1973. Grubość drzew w latach 1973 i 1986 została wyznaczona na podstawie badań przyrostowych. Wykorzystano w tym celu próbki z 84 świerków pobrane w celu datowania śmierci drzew (por. s. 27) oraz próbki pobrane z sześćdziesięciu świerków w pięciu wybranych płatach drzewostanu, które reprezentują stadium dorastania i stadium optymalne (odpowiednio: jeden i cztery płaty). Dysponowano łącznie 144 odwiertami pobranymi na wysokości 1,3 m ze świerków reprezentujących cały zakres grubości pni od 10 do 90 cm. Dla każdego badanego świerka wyznaczono przyrost grubości pnia w latach 1986–1993 i 1973–1993 oraz w latach 1973–1986 jako różnicę obu wartości. Zanalizowano następnie zależność między grubością świerków a przyrostem grubości za pomocą regresji liniowej.

Dla poszczególnych grup drzew przyjęto następujące sposoby obliczenia ich grubości w latach 1986 i 1973 (uwzględniono tylko drzewa znajdujące się na stu kołowych poletkach o wielkości 1 ara):

drzewa żywe w roku 1993

grubość w roku 1986 = grubość w roku 1993 – przyrost 1986–1993

grubość w roku 1973 = grubość w roku 1993 – przyrost 1973–1993

posusz w I.1 stopniu rozkładu w roku 1993

grubość w roku 1986 = grubość pnia – 1/2 przyrostu 1986–1993 (przyjęto, że tempo obumierania drzew i tempo przyrostu na grubość w latach 1986–1993 były stałe)

grubość w roku 1973 = grubość w roku 1986 – przyrost 1973–1986

posusz w I.2, I.3, II stopniu rozkładu w roku 1993

grubość w roku 1973 = grubość pnia (nie pomniejszano jej o przyrost po roku 1973, ponieważ pnie pozbawione były kory, co spowodowało zaniżanie ich grubości w momencie śmierci o około 1 cm).

Obliczenie przyrostu miąższości drzew w latach 1986–1993. Przyrost miąższości drzew w latach 1986–1993 jest sumą przyrostu (1) drzew, które były żywe w roku 1993 i (2) drzew obumarłych w tym okresie, czyli znajdujących się w I.1 stopniu rozkładu. W obliczeniach uwzględniono drzewa żywe i obumarłe znajdujące się na 100 kołowych poletkach o wielkości 1 ara. Do obliczenia miąższości wszystkich drzew, wykorzystano wyłącznie ich grubość i uzyskaną wcześniej krzywą miąższości (por. s. 22). Metodę taką zastosowano nawet w przypadku świerków żywych w roku 1993, mimo że dysponowano pomiarem ich wysokości i odczytem miąższości z tablic GRUNDNERA i SCHWAPPACHA (1952) (por. s. 21). Taki sposób postępowania podyktowany był koniecznością porównania tej grupy drzew z drzewami, u których mierzono tylko grubość.

Przyjęto, że miąższość martwych pni reprezentujących I.1 stopień rozkładu była w chwili ich śmierci taka sama jak w roku 1993, kiedy dokonano ich pomiaru. Aby obliczyć jaką miąższość w roku 1986 miały drzewa żywe w roku 1993 oraz posusz reprezentujący I.1 stopień rozkładu; posłużono się uzyskanymi wcześniej zmianami

grubości drzew w latach 1986–1993 (por. s. 30). Miąższość obliczono za pomocą krzywej miąższości po dokonaniu odpowiedniej korekty grubości.

Odtworzenie stanu luk w latach 1973 i 1986. Przyjęto, że cały posusz, który w 1993 roku znajdował się w I.1 stopniu rozkładu, powstał w ciągu siedmiu lat, czyli w latach 1986–1993, natomiast posusz w stopniach rozkładu I.2, I.3 i II powstał w latach 1973–1986. Z luk opisanych w roku 1993 wyłączono fragmenty, w których obecny był posusz w I.1 stopniu rozkładu. Uzyskany w ten sposób stan luk odniesiono do roku 1986. Stan z roku 1973 odtworzono po wyłączeniu dalszych części luk, w których znajdował się posusz w I.2, I.3 i II stopniu rozkładu. Wytyczenie dawnych granic luk wymagało określenia zasięgu koron świerków, których śmierć przyczyniła się do powstania bądź powiększenia luk. W tym celu u 260 świerków zmierzono średnicę korony w kierunku wschód-zachód (d_1) i północ-południe (d_2). Mierzone świerki rosły na stu kołowych poletkach o wielkości 1 ara, usytuowanych w węzłach siatki dzielącej cały teren badań na kwadraty 40 × 40 m (por. s. 21). Dla każdego drzewa obliczono powierzchnię rzutu pionowego korony (P), a następnie średnicę korony ($2r$) przyjmując, że ma ona kształt koła. Wykorzystano wzory na obliczanie powierzchni elipsy i koła:

$$P = \pi d_1 d_2/4;$$

$$2r = 2(P/\pi)^{1/2}.$$

Obliczono regresję liniową między grubością pnia a średnicą korony ($2r$) i na podstawie tej regresji wyznaczono promień korony dla jednocentymetrowych stopni grubości.

Na mapie rozmieszczenia martwych drzew, wokół każdego stojącego pnia, odziomkowej części złomu lub podstawy wykrotu zakreślono koło o odpowiednim promieniu. Tak przygotowaną mapę nałożono na mapę przedstawiającą rozmieszczenie luk i wykreślono ich dawne granice.

Opisaną wyżej metodę odtworzenia zasięgu koron świerków zastosowano również w przypadku stojącego posuszu w stopniu I.1, mimo że w tym stopniu rozkładu ubytek nawet najmniejszych gałązek jest nieznaczny i kształt korony jest dobrze zachowany. Uczyniono tak dla zapewnienia całkowitej porównywalności zmian luk w latach 1973–1986 i 1986–1993.

IV.6. Struktura synuzjalna warstwy runa

Wyróżnienie synuzjów. Warstwa runa boru górnoreglowego charakteryzuje się obecnością płatów z wyraźną dominacją pojedynczych gatunków. Panowanie *Athyrium distentifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa* i *C. arundinacea* stanowi podstawę do fitosocjologicznego podziału zespołu świerczyny górnoreglowej na niższe jednostki syntaksonomiczne, którym nadawano najczęściej rangę podzespołu (SZAFER i in. 1927; MICHALIK 1967, 1992; MATUSZKIEWICZ J. 1977;

CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; MATUSZKIEWICZ W., MATUSZKIEWICZ J. M. 1996). Jednak poza wietlicą alpejską, borówką czarną i obu trzcinnikami również inne rośliny tworzą wyraźne skupienia, które łatwo jest wyodrębnić (PARUSEL, HOLEKSA 1991). Dlatego w badaniach zdecydowano się na zastosowanie koncepcji synuzjalnej struktury fitocenozy. Fitocenoza jest według niej podstawową, funkcjonalną jednostką roślinności. Składają się na nią zorganizowane w czasie i w przestrzeni jednorodne pod względem ekologicznym i strukturalnym jednostki określane jako synuzja (FALIŃSKI, VENANZONI 1991; JULVE, GILLET 1994; GILLET, GALLANDAT 1996).

Synuzjalna struktura runa realizuje się w skali przestrzennej, która nie jest uwzględniana w tradycyjnych badaniach fitosocjologicznych (PARUSEL, HOLEKSA 1991). Dlatego też opis synuzjów wykonano na kwadratowych poletkach o powierzchni 4 m^2, czyli od 50 do 100 razy mniejszych niż typowe zdjęcia fitosocjologiczne. Wielkość 4 m^2 pozwala z jednej strony na opis płatów charakteryzujących się dominacją pojedynczych gatunków, a z drugiej zaś strony przekracza kilkakrotnie rozmiary największych nadziemnych jednostek strukturalnych (pędów, kęp) u niektórych gatunków, na przykład borówki czarnej, wietlicy alpejskiej i narecznicy szerokolistnej.

Wykonano łącznie 331 opisów warstwy runa, w których ilościowość gatunków notowano w skali 10-stopniowej (LONDO 1975). Następnie spisy poddano klasyfikacji metodą dendrogramu za pomocą programu MULVA-5. Podobieństwo między spisami obliczono za pomocą współczynnika korelacji, natomiast dendrogram skonstruowano wykorzystując metodę kompletnych połączeń. Wyróżnionym w ten sposób synuzjom nadano nazwy według gatunków dominujących. Nazewnictwo roślin naczyniowych przyjęto za MIRKIEM i in. (1995). W przypadku paproci z rodzaju *Dryopteris* oprócz *Dryopteris carthusiana* – gatunku występującego sporadycznie w reglu górnym, wyróżniono jeszcze *Dryopteris dilatata* s.l. – takson obejmujący *Dryopteris dilatata* s.str., *Dryopteris expansa* oraz ich mieszańce (PIĘKOŚ-MIRKOWA 1979).

Powierzchniowy udział synuzjów i związek ich rozmieszczenia z nachyleniem stoku. W celu określenia powierzchniowego udziału synuzjów, na całym 14,4 ha obszarze badań zaznaczono ich obecność w regularnej sieci 1392 punktów odległych od siebie o 10 m. W punktach tych obliczono także nachylenie stoku (por. s. 21). Przyjęto, że dystans 10 m pozwala potraktować próby jako niezależne z punktu widzenia typu runa. Uwzględniając trzy klasy nachylenia stoków (do 5°, 5,1 – 15°, ponad 15°) testem χ^2 sprawdzono niezależność rozmieszczenia synuzjów od nachylenia. Przyjęto, że w przypadku niezależnego rozmieszczenia punkty reprezentujące określone synuzjum są rozdzielone między stoki o różnym nachyleniu, proporcjonalnie do ich udziału powierzchniowego.

Zróżnicowanie synuzjalne warstwy runa na tle struktury mozaikowej drzewostanu. W celu powiązania zróżnicowania warstwy runa i drzewostanu, sieć 1392 punktów, z których pochodzą informacje o typach synuzjów, nałożono na mapę tekstury lasu. Pozwoliło to na obliczenie powierzchniowego udziału synuzjów pod drzewostanami

różnych stadiów i faz rozwojowych. Za pomocą testu χ^2 zanalizowano niezależność rozmieszczenia typów runa od struktury drzewostanu. Założono, że rozmieszczenie określonego synuzjum jest niezależne od struktury drzewostanu, jeżeli rozdział reprezentujących je punktów między różne fazy i stadia rozwojowe drzewostanu jest proporcjonalny do udziału powierzchniowego tych faz i stadiów.

Synuzjalną strukturę warstwy runa w poszczególnych stadiach i fazach rozwojowych drzewostanu porównano za pomocą indeksu Shannona (H'):

$$H' = -\Sigma p_i \cdot \ln(p_i),$$

gdzie p_i jest powierzchniowym udziałem synuzjum i. Indeks Shannona był już kilkakrotnie stosowany do analizy struktury krajobrazu (TURNER, RUSCHER 1988; MILLER i in. 1995), przy czym jego wyższa wartość wskazuje na większe zróżnicowanie krajobrazu (TURNER, RUSCHER 1988). W przypadku niniejszych badań większe H' odpowiada silniejszemu zróżnicowaniu warstwy runa, czyli większej liczbie synuzjów przypadających na jednostkę powierzchni i ich bardziej wyrównanemu udziałowi powierzchniowemu.

Zróżnicowanie synuzjalne warstwy runa w lukach i pod zwartym drzewostanem. Udział powierzchniowy synuzjów w lukach o różnej wielkości i pod zwartym drzewostanem obliczono po nałożeniu sieci 1392 punktów z rozpoznaną warstwą runa na mapę rozmieszczenia luk. Wyróżniono pięć klas wielkości luk: $\leqslant 50$ m^2, 51 – 100 m^2, 101 – 200 m^2, 201 – 400 m^2 i $\geqslant 400$ m^2. Dla każdej z tych klas oraz dla obszaru znajdującego się poza lukami wyznaczono liczbę punktów reprezentujących poszczególne synuzja. Testem χ^2 sprawdzono niezależność rozmieszczenia typów warstwy runa od wielkości luki. Założono, że w przypadku niezależnego rozmieszczenia, liczba punktów reprezentujących określone synuzjum, znajdująca się w lukach o różnej wielkości, jest proporcjonalna do ich powierzchniowego udziału.

IV.7. Odnowienie świerka

W młodym pokoleniu świerków wyróżniono trzy grupy wiekowe. Najmłodsza jest kohorta, która rozwinęła się w roku 1993. Jest ona efektem roku nasiennego 1992, jak można wnioskować na podstawie badań przeprowadzonych w Kotlinie Orawskiej na południowych stokach Babiej Góry (JANKOVIČ 1993). W dalszej części pracy grupę tę traktowano umownie jako siewki. W skład drugiej grupy, czyli nalotu, wchodziły osobniki o wysokości poniżej 30 cm, które w roku 1993 miały co najmniej dwa lata. Świerki o wysokości co najmniej 30 cm i grubości poniżej 10 cm zaliczono do podrostu. Obniżenie dolnej granicy wysokości podrostu z 50 cm, stosowanej najczęściej w naukach leśnych, do 30 cm, miało częściowo podstawy praktyczne: pozwoliło na znaczne zwiększenie liczebności próby, przy zachowaniu dobrej widoczności wszystkich osobników na całym obszarze badań. Świerki o wysokości 30 cm nie są bowiem zasłonięte przez krzewinki borówki i łatwo je zauważyć.

Zasłonięcia przez wietlicę alpejską, narecznicę szerokolistną i malinę udało się uniknąć dzięki prowadzeniu obserwacji późną jesienią i wiosną. Przyjęcie progu 30 cm pozwoliło także na zaliczenie do jednej grupy prawie wszystkich młodych świerków, które osiągnęły pewien sukces rozwojowy. Sukcesem tym jest przerośnięcie roślin warstwy zielnej i uwolnienie się spod ich silnej presji. Zaledwie 11 spośród 288 świerków o wysokości od 30 do 50 cm było zacienionych przez wyższe rośliny zielne.

W badaniach nad odnowieniem świerka wyróżniono trzy typy podłoża, na których rosły młode osobniki: glebę, martwe drewno z podziałem na kłody i pniaki, oraz pagórki wykrotów. Z powodu trudności w rozgraniczeniu dużej części dolinek wykrotów od nie zaburzonej gleby, nie wyróżniono ich jako osobnego typu podłoża.

IV.7.1. Siewki i nalot

Terenowe obserwacje siewek i nalotu. Obserwacje terenowe siewek i nalotu rozpoczęto w roku 1993 i kontynuowano do roku 1997. Były one prowadzone zawsze w drugiej połowie września, na pięciu powierzchniach o wielkości 40 × 40 m, które zostały losowo wybrane spośród 77 kwadratów o takiej wielkości (Ryc. 3).

Siewki rosnące na glebie liczono na 147 kwadratowych poletkach o wielkości 1 m^2. Na każdym z pięciu kwadratów 40 × 40 m wyznaczono od 22 do 30 takich poletek. Zlokalizowano je we wszystkich wyróżnionych wcześniej synuzjach warstwy runa (131 poletek) i na pagórkach wykrotów (16 poletek). Siewki świerka liczono także na wszystkich kłodach lub ich fragmentach znajdujących się w granicach kwadratów 40 × 40 m.

Zagęszczenie nalotu w synuzjach warstwy runa obliczono na podstawie liczby osobników na 243 kwadratowych poletkach o wielkości 1 m^2. Zastosowanie większej liczby poletek w badaniach nalotu niż w przypadku obserwacji siewek wynika z dużo mniejszej liczby kilkuletnich osobników w porównaniu z jednorocznymi siewkami. Jednocześnie w granicach pięciu kwadratów 40 × 40 m zinwentaryzowano wszystkie osobniki rosnące na kłodach, pniakach i pagórkach wykrotów. Miejsce ukorzenienia świerków na kłodach scharakteryzowano pod względem grubości kłody, stopnia jej rozkładu i charakteru roślinności. Wyróżniono pięć typów pokrywy roślinnej na kłodach: (1) brak roślin, (2) mchy plagiotropowe lub ortotropowe o niskich darniach, np. rodzaje *Pohlia*, *Dicranella*, (3) mchy ortotropowe o darniach pośredniej wysokości, np. *Dicranum* sp., (4) mchy ortotropowe o wysokich darniach, np. *Polytrichum* sp., (5) dominacja *Vaccinium myrtillus*. Badania te były jednorazowe i wykonano je w roku 1993.

W latach 1993 – 1997 obserwowano zamieranie osobników w warstwie nalotu. Uwzględniono w nich wszystkie świerki zanotowane na martwym drewnie i na pagórkach wykrotów. Z powodu małej liczby świerków w synuzjach warstwy runa (na 243 poletkach było tylko 48 osobników) do wieloletnich obserwacji nalotu wybrano blisko 200 świerków, których poszukiwania przeprowadzono na całej powierzchni pięciu kwadratów 40 × 40 m. Były to wszystkie osobniki odszukane

w trakcie kilkudniowej i dokładnej penetracji terenu. W roku 1993 wszystkie osobniki przeznaczone do wieloletnich obserwacji oznakowano, a następnie w latach 1994–1997 sprawdzano ich obecność. W pierwszym roku ustalono wiek każdego młodego świerka na podstawie liczby rocznych przyrostów pędu głównego, których granice są najczęściej dobrze widoczne.

Kłody, pniaki i pagórki wykrotów na powierzchniach do badania siewek i nalotu. Metody obliczenia powierzchni kłód zostały przedstawione wcześniej (por. s. 23). Z kolei udział powierzchniowy pniaków i pagórków wykrotów w pięciu kwadratach 40×40 m uzyskano przez notowanie ich obecności w 405 punktach, które były odległe od siebie o 5 m i tworzyły regularną sieć w każdym z kwadratów.

Liczba siewek i nalotu na całym obszarze badań. Liczbę siewek na całym obszarze badań (Ns) obliczono jako sumę siewek występujących na kłodach (Ns_k), pniakach (Ns_p), pagórkach wykrotów (Ns_w) i na glebie (Ns_g):

$$Ns = Ns_k + Ns_p + Ns_w + Ns_g$$

Liczbę siewek na kłodach obliczono według wzoru:

$$Ns_k = \Sigma P_i \cdot n_i / p_i$$

gdzie P_i i p_i jest powierzchnią kłód, które osiągnęły stopień rozkładu i odpowiednio na całym obszarze badań i w pięciu kwadratach 40×40 m; n_i jest liczbą siewek na kłodach w stopniu rozkładu i w pięciu kwadratach 40×40 m.

Przy obliczeniu liczby siewek na pniakach przyjęto że ich zagęszczenie jest równe zagęszczeniu siewek na wszystkich kłodach niezależnie od stopnia rozkładu:

$$Ns_p = P_p \Sigma n_i / \Sigma p_i$$

gdzie P_p jest powierzchnią pniaków na całym obszarze badań; p_i jest powierzchnią kłód, które osiągnęły stopień rozkładu i w pięciu kwadratach 40×40 m; n_i jest liczbą siewek na kłodach w stopniu rozkładu i w pięciu kwadratach 40×40 m.

Liczbę siewek na pagórkach wykrotów obliczono według wzoru:

$$Ns_w = P_w \cdot n_w$$

gdzie P_w jest powierzchnią pagórków na całym obszarze badań; n_w jest średnią liczbą siewek na 1 m^2 pagórków w pięciu kwadratach 40×40 m.

Liczbę siewek na glebie obliczono według wzoru:

$$Ns_g = \Sigma P_l \cdot n_l$$

gdzie P_l jest powierzchnią synuzjum l na całym obszarze badań; n_l jest średnią liczbą siewek na 1 m^2 w synuzjum l w pięciu kwadratach 40×40 m. P_p, P_w i P_l obliczono na podstawie obecności pniaków, pagórków wykrotów i każdego synuzjum w regularnej sieci 1392 punktów, odległych od siebie o 10 m.

Liczbę świerków w warstwie nalotu na całym obszarze badań (N_n) obliczono jako sumę osobników występujących na kłodach (Nn_k), pniakach (Nn_p), pagórkach wykrotów (Nn_w) i na glebie (Nn_g):

$$Nn = Nn_k + Nn_p + Nn_w + Nn_g$$

Liczbę świerków w warstwie nalotu na kłodach obliczono według wzoru:

$$Nn_k = \Sigma P_{ij} \cdot n_{ij}/p_{ij}$$

gdzie P_{ij} i p_{ij} jest powierzchnią kłód w klasie grubości i, które osiągnęły stopień rozkładu j odpowiednio na całym obszarze badań i w pięciu kwadratach 40×40 m; n_{ij} jest liczbą osobników w warstwie nalotu na kłodach w klasie grubości i i w stopniu rozkładu j w pięciu kwadratach 40×40 m.

Liczbę świerków w warstwie nalotu na pniakach obliczono według wzoru:

$$Nn_p = P_p \cdot n_p/p_p$$

gdzie P_p i p_p jest powierzchnią pniaków odpowiednio na całym obszarze badań i w pięciu kwadratach 40×40 m; n_p jest liczbą osobników w warstwie nalotu na pniakach w pięciu kwadratach 40×40 m.

Liczbę świerków w warstwie nalotu na pagórkach wykrotów obliczono według wzoru:

$$Nn_w = P_w \cdot n_w/p_w$$

gdzie P_w i p_w jest powierzchnią pagórków odpowiednio na całym obszarze badań i na pięciu kwadratach; n_w jest liczbą osobników w warstwie nalotu na pagórkach w pięciu kwadratach 40×40 m.

Liczbę świerków w warstwie nalotu na glebie obliczono według wzoru:

$$Nn_g = \Sigma P_l \cdot n_l$$

gdzie P_l jest powierzchnią synuzjum l na całym obszarze badań; n_l jest średnią liczbą osobników w warstwie nalotu na 1 m^2 w synuzjum l w pięciu kwadratach 40×40 m.

Dla kilku synuzjów o dwóch dominantach, które zajmują bardzo małą powierzchnię, nie dysponowano danymi o zagęszczeniu siewek i nalotu. Przyjęto, że jest ono równe średniemu zagęszczeniu z synuzjów o tych samych, lecz występujących pojedynczo, gatunkach dominujących, np. dla synuzjum *Polytrichum formosum* + *Athyrium distentifolium* przyjęto średnie zagęszczenie z synuzjów *Polytrichum formosum* i *Athyrium distentifolium*. Natomiast dla płatów z *Calamagrostis arundinacea* przyjęto zagęszczenie zanotowane na poletkach z *Calamagrostis villosa*.

Powyższe obliczenia wykonano dla wszystkich obserwacji siewek z lat 1993–1997 oraz dla nalotu z roku 1993 i 1997. Zagęszczenie nalotu w synuzjach warstwy runa w roku 1997 uzyskano pomniejszając zagęszczenie z roku 1993, zgodnie z uzyskanym wskaźnikiem przeżywalności dla okresu 1993–1997. Przyjęto identyczną wartość tego wskaźnika dla wszystkich synuzjów, ponieważ zróżnicowanie przeżywalności nalotu między synuzjami było nieistotne.

IV.7.2. Podrost

Terenowe obserwacje podrostu. Wszystkie osobniki należące do warstwy podrostu zostały skartowane na całym obszarze badań w skali 1:500 i zmierzono ich wysokość, natomiast tylko u świerków niższych niż 3 m zmierzono długość pięciu rocznych przyrostów pędu wierzchołkowego z lat 1989–1993. Dla każdego osobnika ustalono typ podłoża, na którym występował, uwzględniając glebę, kłodę, pniak i pagórek wykrotu. W przypadku świerków rosnących na glebie określono synuzjum oraz zaznaczono usytuowanie wobec pagórków u podstaw drzew. Powierzchnię pagórków u podstaw drzew wyznaczono przez notowanie ich obecności w sieci 1392 punktów oddalonych od siebie o 10 m. Miejsce ukorzenienia świerków na kłodach scharakteryzowano pod względem grubości kłody i stopnia jej rozkładu. Natomiast każdy pagórek wykrotu, na którym był obecny podrost, scharakteryzowano za pomocą stopnia rozkładu i grubości towarzyszącej mu kłody.

Rozmieszczenie podrostu względem luk. Na mapę przedstawiającą usytuowanie osobników w warstwie podrostu nałożono mapę rozmieszczenia luk. Dla każdego świerka znajdującego się w obrębie luki podano jej wielkość, natomiast w przypadku świerków rosnących pod koronami drzew zmierzono odległość do najbliższej luki i podano jej wielkość.

Przyrost podrostu na wysokość. Tempo przyrostu młodych drzew na wysokość jest często dodatnio skorelowane z ich wysokością (YETTER, RUNKLE 1986; LUNDQVIST 1991). Aby uwolnić się od wpływu tego związku, za pomocą regresji liniowej obliczono zależność między wysokością świerków w roku 1993 a jej przyrostem w okresie poprzednich pięciu lat. Następnie dla każdego osobnika obliczono wskaźnik przyrostu wysokości (WPW), który określa wielkość odchylenia rzeczywistej wartości przyrostu (p_r) od wartości przewidywanej za pomocą regresji liniowej (p_p):

$$WPW = (p_r - p_p)/p_p$$

Ujemna lub dodatnia wartość WPW oznacza, że przyrost osobnika na wysokość jest wolniejszy lub szybszy od przyrostu przeciętnego.

Prognoza rozwoju podrostu w lukach. Stosując regresję wieloczynnikową ustalono związek między liczebnością podrostu w luce a jej wielkością i powierzchnią kłód o grubości ponad 20 cm i co najmniej w V stopniu rozkładu, znajdujących się w granicach luki. Nie uwzględniono kłód, które osiągnęły zaledwie IV stopień rozkładu lub kłód cieńszych niż 20 cm, ponieważ występuje na nich niewielka liczba młodych świerków (por. s. 112). Uzyskane równanie regresji wykorzystano następnie do obliczenia liczebności podrostu w każdej luce po zmianie powierzchni kłód, dodając kłody znajdujące się w roku 1993 w IV stopniu rozkładu i odejmując te, które znajdowały się w VIII stopniu rozkładu. Oszacowana w ten sposób liczebność podrostu w lukach może zostać osiągnięta za 20–30 lat, kiedy kłody

znajdujące się w roku 1993 w IV stopniu rozkładu osiągną stopień V. 20 – 30 lat to czas, w jakim kłody znajdują się w IV stopniu rozkładu (por. s. 61). Prowadząc obliczenia przyjęto jeszcze dodatkowe założenia, że (a) wielkość luk nie ulegnie zmianie i (b) kłody, które w roku 1993 znajdowały się w VIII stopniu rozkładu ulegną całkowitemu rozkładowi w ciągu analizowanego okresu.

V. WYNIKI BADAŃ

V.1. Struktura drzewostanu

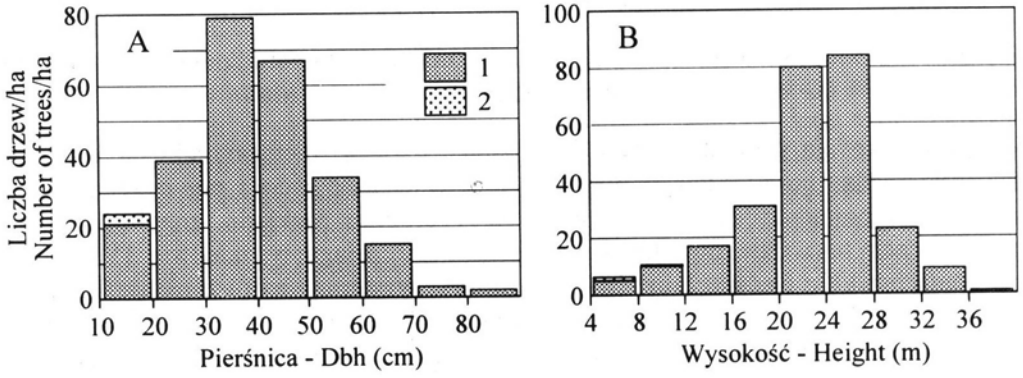
Ogólna charakterystyka drzewostanu. Gatunkiem panującym w warstwie drzew jest świerk. Jarzębina tworzy nieliczną domieszkę, buka zaś na całym obszarze badań znaleziono zaledwie kilka okazów o grubości ponad 10 cm (Tab. 3).

Tabela 3 – Table 3

Charakterystyka drzewostanu na całym obszarze badań (14,4 ha)
Characteristics of tree stand over the whole investigated area (14,4 ha)

Gatunek Species	Liczba drzew Number of trees (n/ha)	Pole przekroju Basal area (m^2/ha)	Miąższość Volume (m^3/ha)
Picea abies[1]	258 ± 15[3]	36,3 ± 2,3[3]	407 ± 26[3]
Sorbus aucuparia[2]	4	0,05	–
Fagus sylvatica[2]	< 1	< 0,01	–

[1] Pomiary drzew wykonano na 100 kołowych poletkach o wielkości 0,01 ha (Trees were measured on 100 circular plots of 0,01 ha); [2] Pomiary drzew wykonano na całym, 14,4 ha, obszarze badań (All trees over the whole 14,4 ha investigated area were measured); [3] Średnia ± błąd standardowy (Mean ± standard error)



Ryc. 5. Grubościowa (A) i wysokościowa (B) struktura drzewostanu na całym obszarze badań
Fig. 5. Diameter (A) and height (B) distribution for the tree stand over the whole investigated area
1 – *Picea abies*; 2 – *Sorbus aucuparia*

Na 1 ha rośnie przeciętnie 258 świerków o grubości ponad 10 cm. Powierzchnia przekroju pierśnicowego osiąga 36 m^2/ha, natomiast zasobność drzewostanu świerkowego nieznacznie przekracza 400 m^3/ha (Tab. 3). Rozkład grubości świerków nie różni się od rozkładu normalnego ($\chi^2 = 4{,}67$; df = 5; p = 0,5; por. Ryc. 5A). Średnia grubość drzew wynosi 40 cm, a pierśnica prawie 60 proc. świerków mieści się w przedziale od 30 do 50 cm. Penetracja całego obszaru badań wykazała obecność kilku świerków o średnicy pnia ponad 90 cm; najgrubszy z nich mierzył 95 cm.

Wysokość drzew waha się od 6 do 37 m. Jej średnia wartość wynosi 23 m. Rozkład wysokości drzew różni się istotnie[2] od rozkładu normalnego ($\chi^2 = 36{,}19$; df = 6; $p < 0{,}001$). Jest on wyraźnie lewostronnie skośny. Wierzchołki prawie dwóch trzecich drzew wznoszą się na wysokość od 20 do 28 m (Ryc. 5B). Pułap ten przekraczają tylko nieliczne drzewa, natomiast jedna czwarta świerków nie osiągnęła wysokości 20 m. Zróżnicowanie wysokości drzew jest mniejsze w porównaniu ze zmiennością ich grubości. Współczynniki zmienności dla obu cech wynoszą odpowiednio 0,25 i 0,34. U dwudziestu spośród 258 zmierzonych drzew zaobserwowano brak wierzchołka.

Nielicznym składnikiem badanego boru górnoreglowego jest jarzębina. Na całym obszarze badań zanotowano 52 okazy o pierśnicy ponad 10 cm, co oznacza że na 1 ha rośnie ich przeciętnie zaledwie 3,6 (Ryc. 5). Ponadto, na obszarze 14,4 ha rosło tylko sześć buków i jeden jawor o grubości ponad 10 cm.

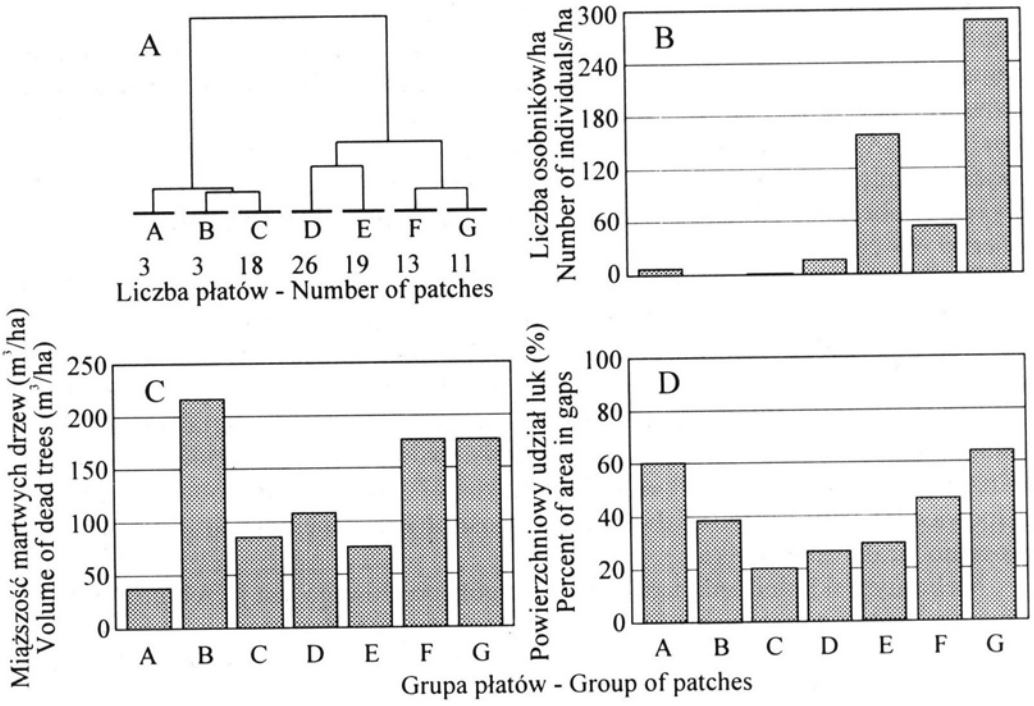
Identyfikacja stadiów i faz rozwojowych drzewostanu. Na podstawie zróżnicowania zagęszczenia podrostu świerkowego, miąższości posuszu i powierzchniowego udziału luk wyróżniono siedem grup płatów, które na rycinie 6 oznaczone są literami od **A** do **G**. Różnią się one istotnie pod względem wartości wszystkich trzech cech ($p < 0{,}001$). Istotność różnic w zagęszczeniu podrostu i udziale luk sprawdzano za pomocą testu Kruskala-Wallisa[3], a w przypadku zróżnicowania ilości posuszu zastosowano analizę wariancji (F = 12,9; df – 6, 86; testowano wartości przekształcone logarytmicznie).

Grupa **A** obejmuje płaty charakteryzujące się niskim zagęszczeniem podrostu świerkowego, niewielką ilością posuszu i bardzo dużym powierzchniowym udziałem luk (Ryc. 6). Mimo znacznego udziału luk proces odnowienia świerka nie zachodzi w tych płatach. Przerwy w warstwie drzew nie są efektem wydzielania się posuszu, ponieważ jego ilość jest znikoma i najmniejsza w porównaniu ze wszystkimi pozostałymi grupami. Grupa **A** reprezentuje zatem trwale rozrzedzone fragmenty boru górnoreglowego (Ryc. 7), których powstanie jest prawdopodobnie związane z niekorzystnymi warunkami dla odnowienia świerka.

Płaty zaliczone do grup **B** i **F** są podobne pod względem dużej ilości posuszu i wysokiego powierzchniowego udziału luk, różni je natomiast zagęszczenie podrostu, które w grupie **B** jest znikome, a w grupie **F** wynosi około 50 osobników na 1 ha

[2] We wszystkich analizach statystycznych przyjęto poziom istotności równy 0,05.

[3] Analizę wariancji w klasyfikacji prostej zastępowano testem Kruskala-Wallisa jeśli nie był spełniony warunek homogeniczności wariancji.

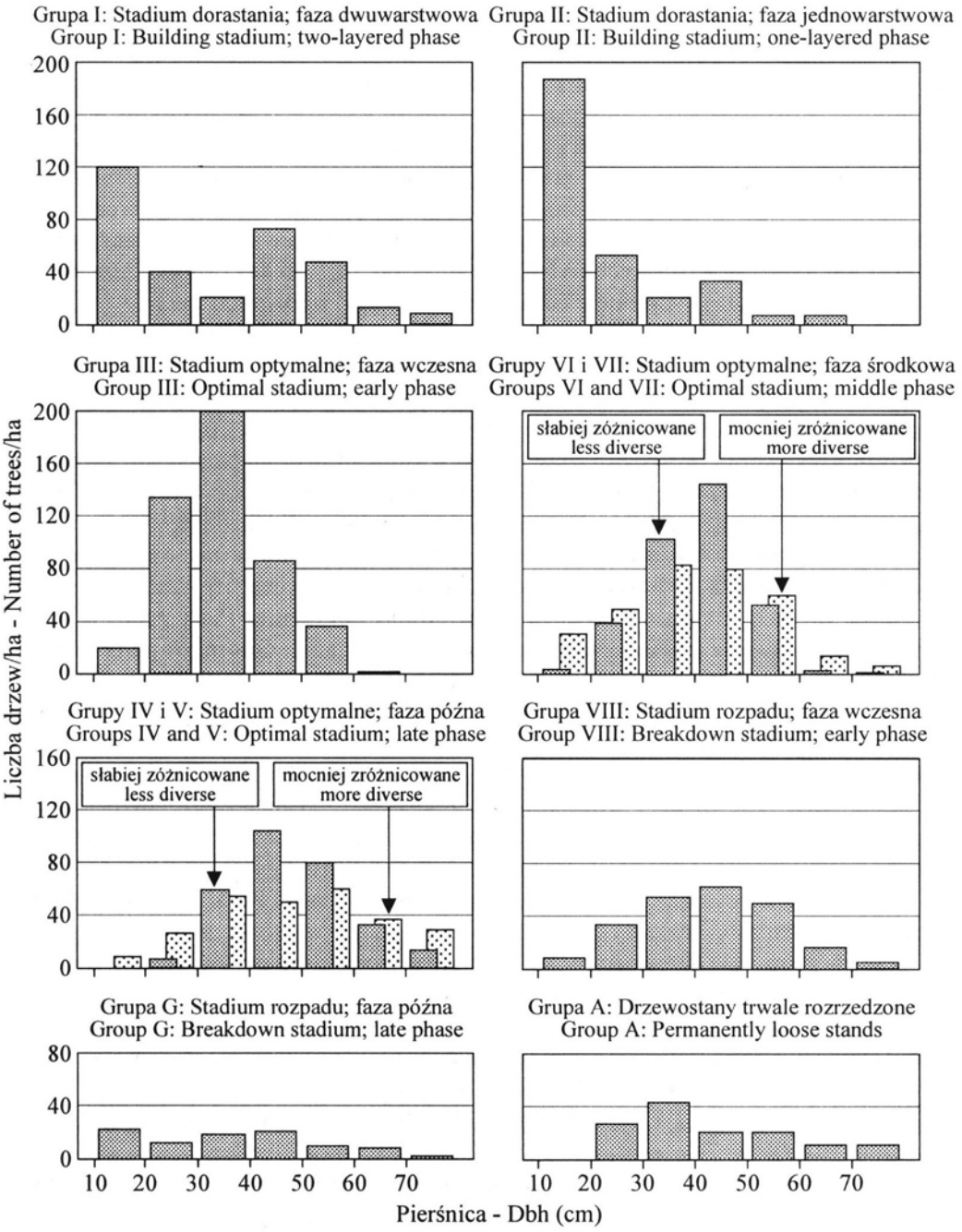


Ryc. 6. Podział drzewostanów na podstawie zagęszczenia podrostu, miąższości martwych drzew i powierzchniowego udziału luk na grupy A-G (A) oraz zagęszczenie podrostu (B), miąższość martwych drzew (C) i powierzchniowy udział luk (D) w wyróżnionych grupach drzewostanów

Fig. 6. Classification of tree stands according to density of saplings, volume of dead trees and percentage of area in gaps into groups A-G (A), and density of saplings (B), volume of dead trees (C) and percentage of area in gaps (D) in distinguished stand groups

(Ryc. 6B). Stosunkowo mała ilość posuszu i niewielki powierzchniowy udział luk są charakterystyczne dla płatów zaliczonych do grup **C**, **D** i **E** (Ryc. 6C, 6D). Odrębność tych grup zaznacza się natomiast wyraźnie w odniesieniu do zagęszczenia podrostu. Tylko pojedyncze młode świerki rosną w płatach grupy **C**, a w grupie **E** zagęszczenie podrostu osiąga 160 osobników na 1 ha (Ryc. 6B). Analizowane cechy nie pozwalają na definitywne zaliczenie płatów z grup **B**, **C**, **D**, **E** i **F** do jednego z trzech stadiów rozwojowych.

Do grupy **G** zaliczone zostały płaty z mocno rozrzedzoną warstwą drzew — luki zajmują w nich dwie trzecie powierzchni. Obecność luk spowodowana jest intensywnym wydzielaniem się posuszu, którego miąższość osiąga prawie 200 m^3/ha. W lukach obecny jest podrost świerkowy o najwyższym zagęszczeniu w porównaniu z innymi grupami (Ryc. 6). We fragmentach boru górnoreglowego zaliczonych do grupy **G** mamy do czynienia z daleko zaawansowanym procesem rozpadu drzewostanu, z którego pozostało już niewiele drzew (Ryc. 7). Uznano, że płaty zaliczone do grupy **G** reprezentują późną fazę stadium rozpadu.



Ryc. 7. Grubościowa struktura drzewostanu w różnych fazach i stadiach rozwojowych oraz drzewostanów trwale rozrzedzonych

Fig. 7. Diameter distribution in tree stands of different developmental phases and stadia, and in permanently loose stands

Klasyfikacja jednolitych płatów drzewostanu na podstawie zagęszczenia podrostu, ilości posuszu i udziału luk pozwoliła zatem na wyróżnienie drzewostanów trwale rozrzedzonych (grupa **A**) i zidentyfikowanie późnej fazy stadium rozpadu (grupa **G**). Pozostałe płaty, zaliczone do grup **B**, **C**, **D**, **E** i **F**, poddano następnej klasyfikacji uwzględniającej cztery cechy drzewostanu: zagęszczenie drzew, średnią grubość drzew, zróżnicowanie grubości drzew i pole przekroju pierśnicowego. Na podstawie tych cech wyróżniono osiem grup płatów. Zostały one oznaczone cyframi od **I** do **VIII** na rycinie 8. Grupy te różnią się istotnie pod względem wartości wszystkich analizowanych cech (ANOVA: F – od 16,7 do 44,2 dla poszczególnych cech; df – 7, 71 dla wszystkich cech; $p < 0{,}001$ dla wszystkich cech).

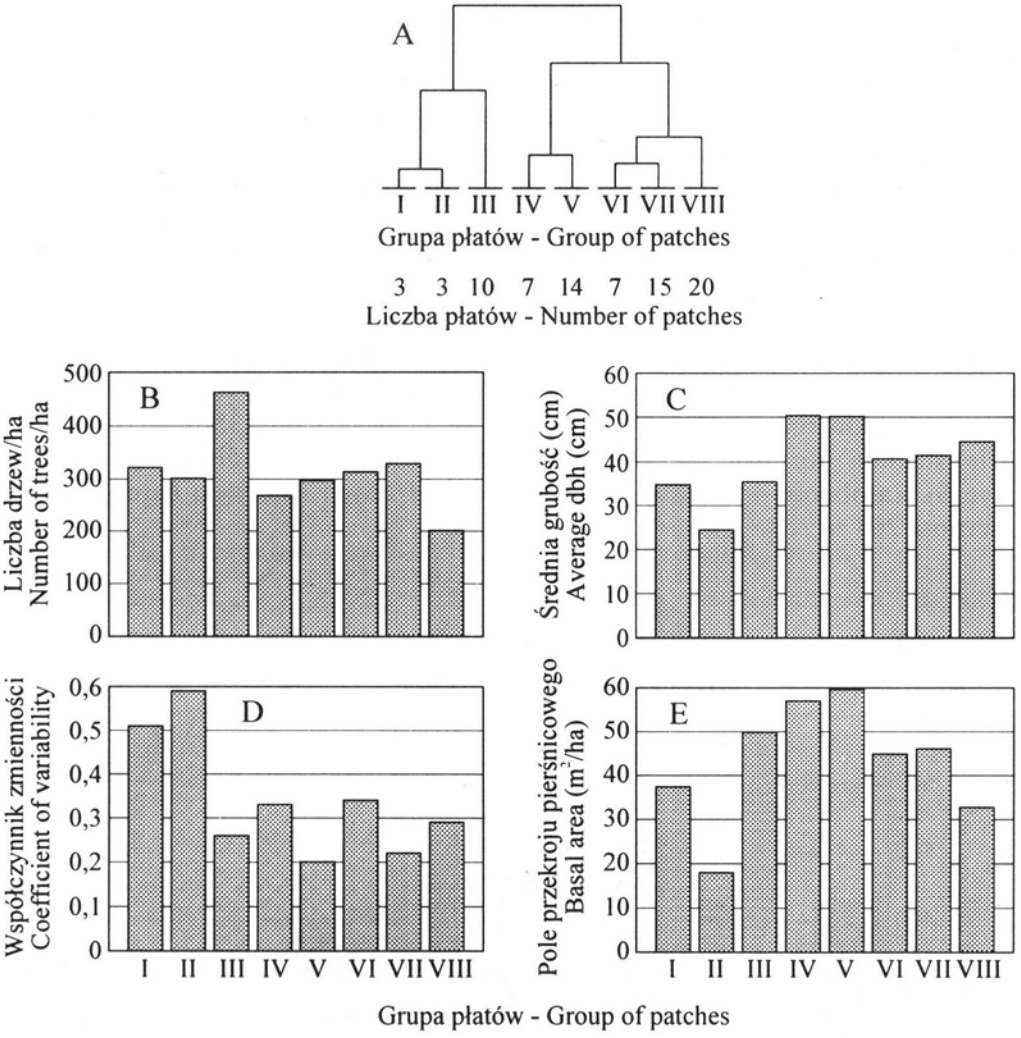
Płaty zaliczone do grup **I** i **II** charakteryzują się podobnym, przeciętnym zagęszczeniem świerków i bardzo dużym zróżnicowaniem ich grubości (Ryc. 8B, 8D). Pozostałe cechy różnią je jednak wyraźnie. W płatach grupy **I** jest wyższa przeciętna grubość drzew i większe pole przekroju pierśnicowego (Ryc. 8C, 8E). Analiza struktury grubościowej drzewostanu ujawnia, że w obu grupach najliczniejsze są świerki o grubości poniżej 20 cm. O ile jednak grubszych drzew jest niewiele w płatach grupy **II**, to ich udział jest znaczący w płatach grupy **I** (Ryc. 7). Struktura grubościowa sugeruje, że płaty z obu grup reprezentują początek stadium dorastania, przy czym w grupie **I** zachowała się liczna reprezentacja poprzedniej generacji drzew, natomiast w grupie **II** brak jest pozostałości po poprzednim pokoleniu. Płaty grupy **I** należy zatem zaliczyć do fazy dwuwarstwowej stadium dorastania, natomiast płaty grupy **II** do fazy jednowarstwowej tego samego stadium.

W płatach zaliczonych do grupy **III** drzewostan osiągnął najwyższe zagęszczenie i jest słabo zróżnicowany pod względem grubości drzew (Ryc. 8B, 8D). Przeciętna grubość świerków należy do najniższych w płatach grupy **III** (Ryc. 8C). Cechy te oraz jednomodalna struktura grubościowa drzewostanu, liczna reprezentacja drzew o pierśnicy poniżej 30 cm i niewielka liczba grubych świerków (Ryc. 7) wskazują, że znajdują się one na początku stadium optymalnego.

Jedyną cechą różniącą istotnie płaty zaliczone do grup **IV** i **V** jest współczynnik zmienności grubości drzew. Pozostałe cechy mają wartości zbliżone (Ryc. 8). W płatach grupy **IV** drzewostany są bardziej urozmaicone pod względem grubości świerków niż w grupie **V** (Ryc. 7).

Również grupy **VI** i **VII** różnią się wyłącznie wartością współczynnika zmienności grubości drzew (Ryc. 8). Różnica ta ujawnia się w strukturze grubościowej obu grup drzewostanów. W płatach grupy **VI** znacznie większy jest udział drzew najcieńszych i najgrubszych, a dominacja klas 30 – 50 cm jest słabsza w porównaniu z grupą **VII** (Ryc. 7).

Duże przeciętne wymiary drzew i kształt rozkładu grubościowego drzewostanu (Ryc. 7) sugerują, że w przypadku płatów z wszystkich czterech grup (**IV**, **V**, **VI** i **VII**) mamy do czynienia ze stadium optymalnym. Płaty zaliczone do grup **VI** i **VII** znajdują się przy tym na wcześniejszym etapie rozwoju, o czym świadczy wyższe zagęszczenie drzew, niższa przeciętna grubość świerków, mniejsze pole przekroju pierśnicowego, większy udział drzew najcieńszych klas i mniejsza liczba drzew bardzo grubych (Ryc. 7, 8).



Ryc. 8. Podział drzewostanów na podstawie zagęszczenia drzewostanu, średniej grubości drzew i jej zróżnicowania oraz pola przekroju pierśnicowego na grupy I-VIII (A), zagęszczenie drzewostanu (B), średnia grubość drzew (C), współczynnik zmienności grubości drzew (D) i pole przekroju pierśnicowego (E) w wyróżnionych grupach drzewostanów

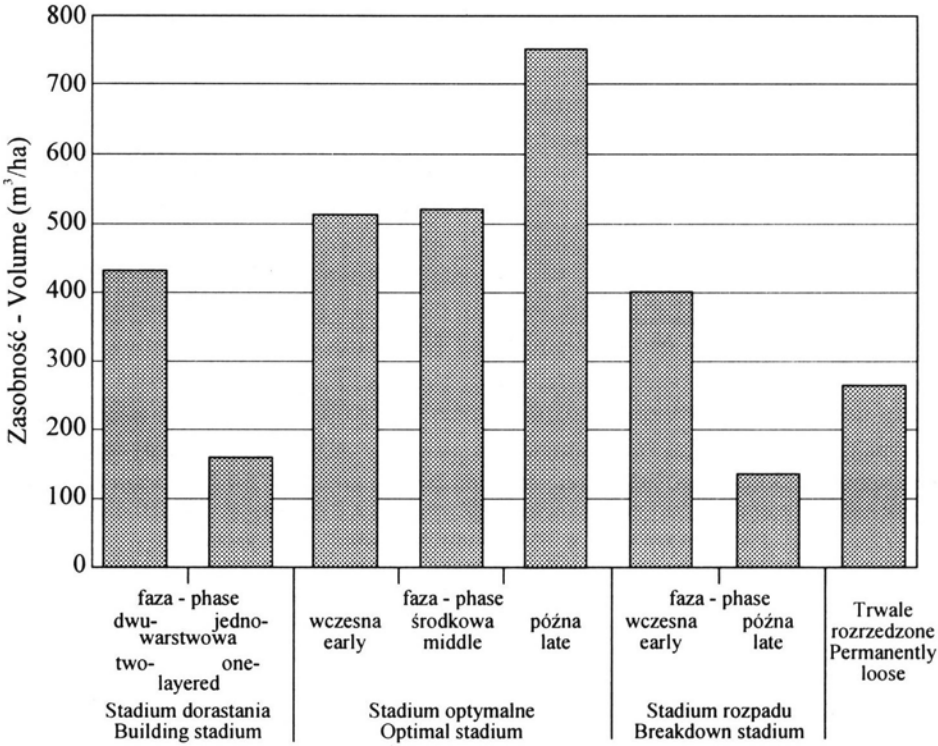
Fig. 8. Classification of tree stands according to stand density, average diameter of trees, variability of diameter of trees and basal area into groups I-VIII (A), density of trees (B), average diameter of trees (C), coefficient of variability of diameter of trees (D) and basal area (E) in distinguished stand groups

Stadium optymalne reprezentowane jest zatem przez pięć grup płatów, które można ułożyć w sekwencję odpowiadającą kolejnym fazom rozwoju drzewostanu. Najwcześniejszą fazę reprezentuje grupa **III**, późniejszą – grupy **VI** i **VII**, a najpóźniejszą – grupy **IV** i **V**. W takiej kolejności zmniejsza się zagęszczenie drzew

i zwiększa się ich przeciętna grubość. Określono je jako wczesna, środkowa i późna faza stadium optymalnego (Ryc. 7).

Płaty zaliczone do grupy **VIII** przy stosunkowo wysokiej przeciętnej grubości drzew charakteryzują się niskim zagęszczeniem drzewostanu i niewielkim polem przekroju pierśnicowego (Ryc. 8). Można stąd wnioskować, że reprezentują one stadium rozpadu. Do stadium rozpadu już wcześniej zaliczono także płaty z grupy **G**, którą wyróżniono na podstawie ilości posuszu, podrostu i luk. Różnice między płatami z grup **VIII** i **G** w strukturze drzewostanu pozwalają wyróżnić wczesną (grupa **VIII**) i późną (grupa **G**) fazę stadium rozpadu (Ryc. 7).

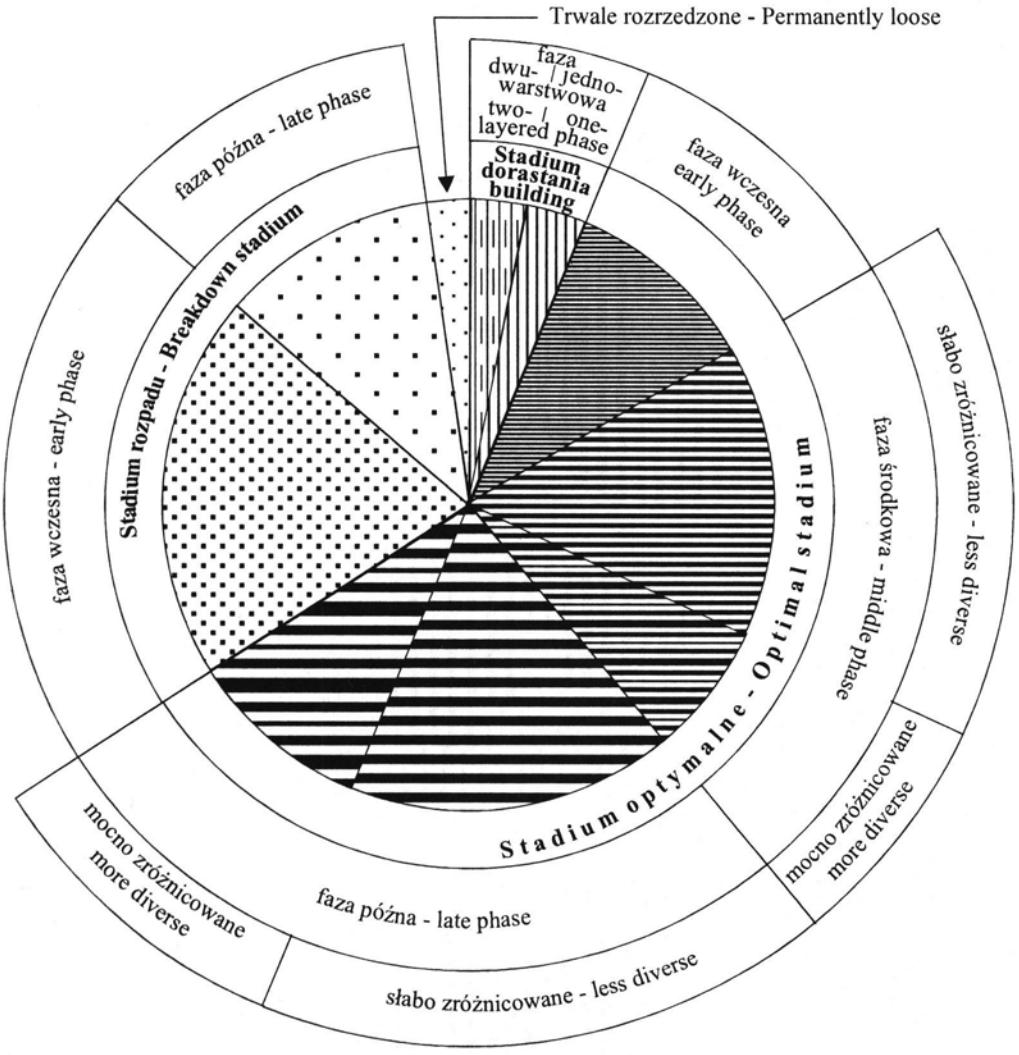
Wyróżnione fazy i stadia rozwojowe drzewostanu różnią się bardzo pod względem zasobności i różnice te są istotne (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$). W całym cyklu rozwojowym drzewostanu waha się ona od 135 m^3/ha w późnej fazie stadium rozpadu do 750 m^3/ha w późnej fazie stadium optymalnego (Ryc. 9). Zasobność drzewostanów trwale rozrzedzonych należy do bardzo niskich i wynosi 260 m^3/ha.



Ryc. 9. Zasobność drzewostanów w różnych fazach i stadiach rozwojowych oraz drzewostanów trwale rozrzedzonych

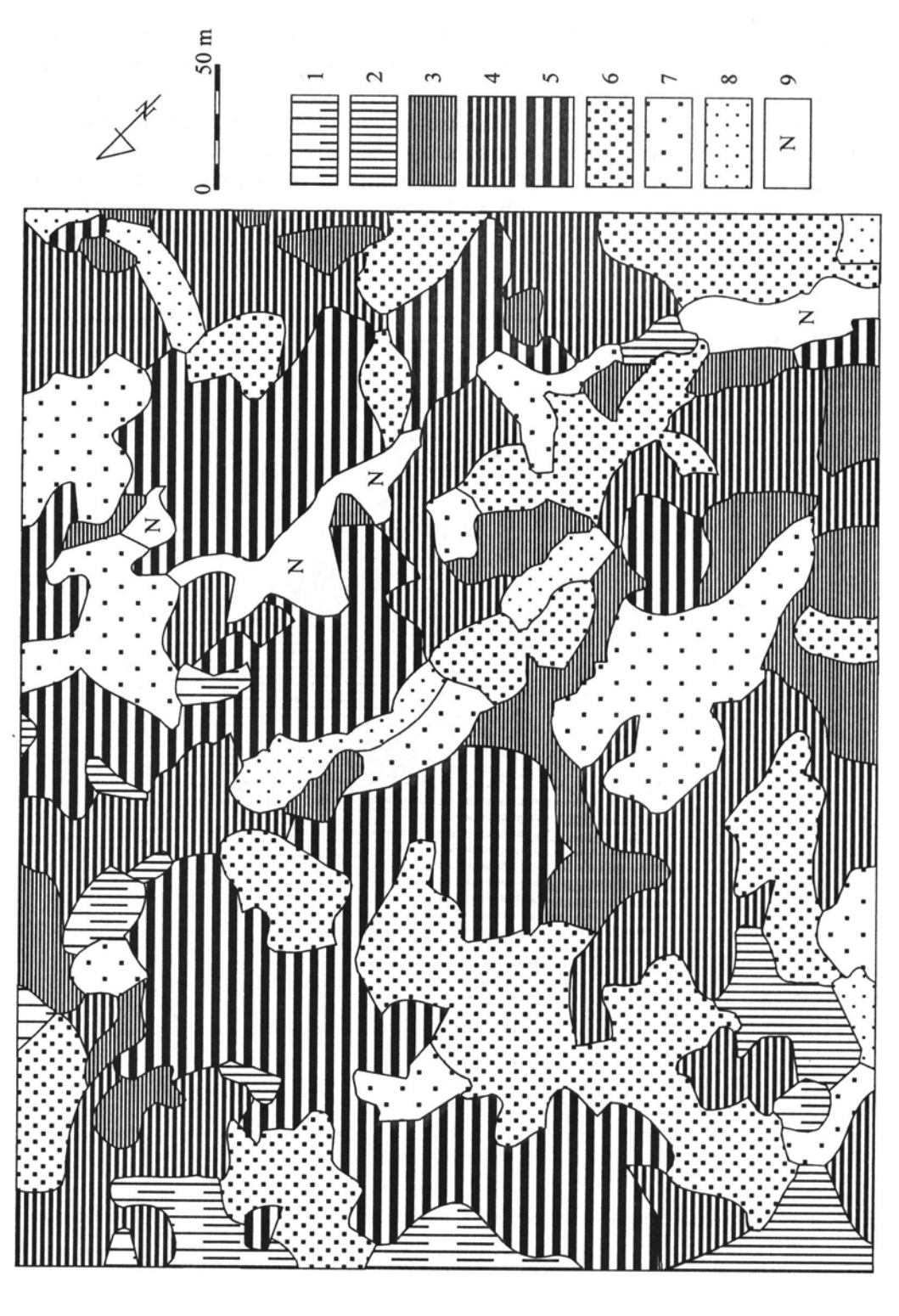
Fig. 9. Volume of tree stands in different developmental phases and stadia and of permanently loose stands

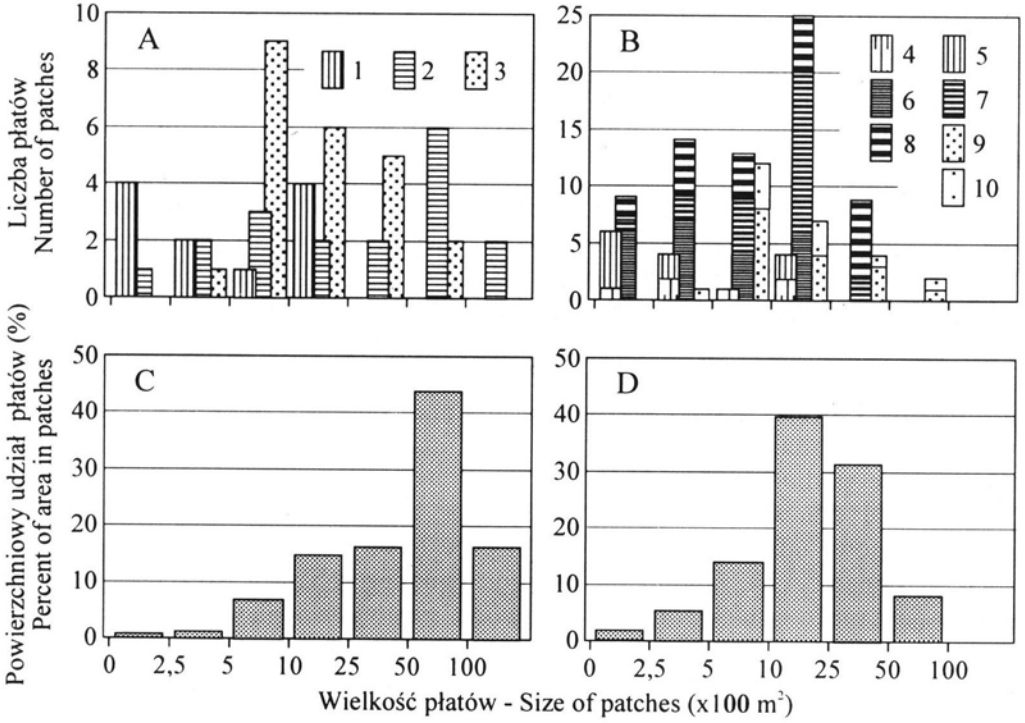
Powierzchniowy udział drzewostanów w różnych stadiach i fazach rozwojowych. Obszar zajmowany przez poszczególne stadia rozwojowe jest bardzo nierównomierny. Najbardziej rozprzestrzenione są drzewostany, które osiągnęły stadium optymalne. Zajmują one 58 proc. całego obszaru badań, a po wyłączeniu zbiorowisk nieleśnych udział powierzchniowy stadium optymalnego wynosi 60 proc. (Ryc. 10). Wczesna faza stadium optymalnego zajmuje mniejszą powierzchnię niż środkowa i późna, których udział jest podobny. Drzewostany o urozmaiconej strukturze stanowią nieco ponad jedną czwartą tych wszystkich, które osiągnęły stadium



Ryc. 10. Udział powierzchniowy stadiów i faz rozwojowych drzewostanu oraz drzewostanów trwale rozrzedzonych

Fig. 10. Percentage of stands in different developmental stadia and phases, and of permanently loose stands


N
0
50 m
1
2
3
4
5
6
7
8
9
N
N
N
N



Ryc. 12. Struktura wielkości płatów z uwzględnieniem stadiów (A) oraz stadiów i faz rozwojowych (B); udział powierzchniowy płatów o różnej wielkości w przypadku uwzględnienia stadiów (C) oraz stadiów i faz rozwojowych (D)

Liczba płatów na rycinach A i B dotyczy całego obszaru badań; A: 1 — stadium dorastania, 2 — stadium optymalne, 3 — stadium rozpadu; B: stadium dorastania: 4 — faza dwuwarstwowa, 5 — faza jednowarstwowa; stadium optymalne: 6 — faza wczesna, 7 — faza środkowa, 8 — faza późna; stadium rozpadu: 9 — faza wczesna, 10 — faza późna

Fig. 12. Distribution of patch sizes with regard to developmental stadia (A) and stadia and phases (B); percentage of area in patches of different size with regard to developmental stadia (C) and stadia and phases (D)

Number of patches on Figs. A and B refers to the whole investigated area; A: 1 — building stadium, 2 — optimal stadium, 3 — breakdown stadium; B: building stadium: 4 — two-layered phase, 5 — one-layered phase; optimal stadium: 6 — early phase, 7 — middle phase, 8 — late phase; breakdown stadium: 9 — early phase, 10 — late phase

Ryc. 11. Tekstura boru górnoreglowego na badanym obszarze 14,4 ha

Stadium dorastania: 1 — faza dwuwarstwowa, 2 — faza jednowarstwowa; stadium optymalne: 3 — faza wczesna, 4 — faza środkowa, 5 — faza późna; stadium rozpadu: 6 — faza wczesna, 7 — faza późna; 8 — drzewostany trwale rozrzedzone; 9 — zbiorowiska nieleśne

Fig. 11. Texture of subalpine spruce forest on the investigated area of 14.4 ha

Building stadium: 1 — two-layered phase, 2 — one-layered phase; optimal stadium: 3 — early phase, 4 — middle phase, 5 — late phase; breakdown stadium: 6 — early phase, 7 — late phase; 8 — permanently loose stands; 9 — non-forest vegetation

optymalne. Proces rozpadu drzewostanu objął 32 proc. badanej świerczyny, przy czym powierzchnia płatów całkowicie pozbawionych warstwy drzew jest dwa razy mniejsza w porównaniu z płatami, gdzie drzewostan został uszkodzony tylko częściowo. Stadium dorastania pokrywa tylko 6 proc. terenu. Fragmenty boru, które zostały nazwane jako trwale rozrzedzone zajmują 2,3 proc.

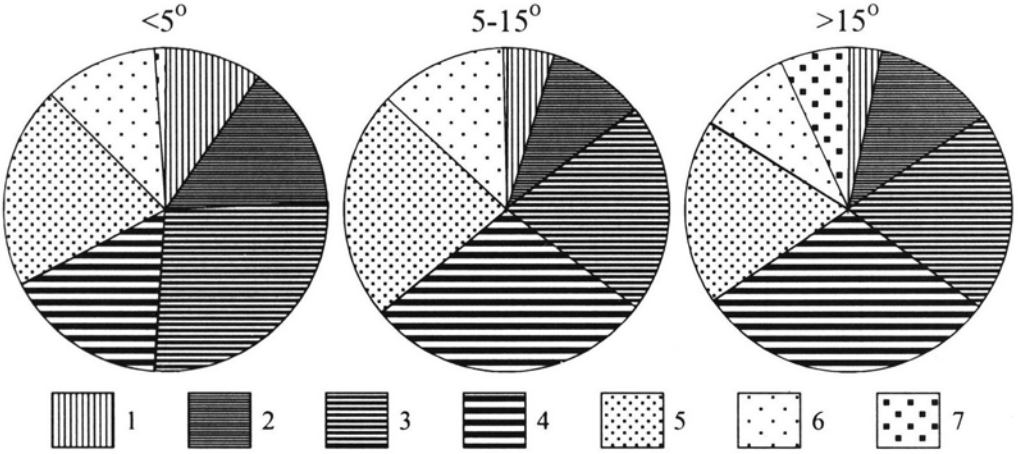
Liczba i wielkość płatów reprezentujących różne stadia i fazy rozwojowe drzewostanu. Na obszarze 14,4 ha wyróżniono 52 płaty zawierające tylko jedno stadium, pięć fragmentów trwale rozrzedzonego drzewostanu i cztery płaty roślinności nieleśnej (Ryc. 11). Poszczególne płaty reprezentujące to samo stadium nie stykają się ze sobą lub łączą się za pomocą wyraźnych przewężeń. Wielkość najmniejszego płatu, który w całości znajduje się na obszarze badań wynosi 221 m^2. Największy jednorodny i zwarty fragment drzewostanu ma 1,25 ha i w całości znajduje się w granicach badanego obszaru. Zarówno najmniejszy, jak i największy płat reprezentuje stadium optymalne.

Wielkość połowy płatów nie przekracza 1000 m^2 (Ryc. 12A). Ich łączny powierzchniowy udział wynosi jedynie 14 proc. (Ryc. 12C). Tylko co piąty płat ma wielkość ponad 0,5 ha; zajmują one 60 proc. badanego obszaru. Struktura wielkości płatów jest mocno zniekształcona z powodu stosunkowo niewielkiej powierzchni terenu badań. 24 spośród 52 płatów tylko częściowo mieszczą się w jego granicach i w związku z tym ich wielkość została zaniżona. Obraz struktury wielkości płatów uzyskany tylko na podstawie pozostałych 28 płatów, w całości znajdujących się w granicach obszaru badań byłby jeszcze bardziej zniekształcony, ponieważ pominięto by w ten sposób większość dużych płatów.

Płaty reprezentujące stadium dorastania zajmują z reguły niewielką powierzchnię, od kilku do kilkunastu arów. Z kolei fragmenty boru górnoreglowego w stadium optymalnym obejmują najczęściej po kilkadziesiąt arów i osiągają maksymalną wielkość ponad 1 ha. Rozpad drzewostanu zanotowano wyłącznie na powierzchniach powyżej 2,5 ara. Tylko dwa płaty, w których proces ten zachodzi, mają powierzchnię ponad 0,5 ha (Ryc. 12A).

Jeśli uwzględniony zostanie podział poszczególnych stadiów rozwojowych na fazy oraz jeśli zostanie wzięta pod uwagę zmienność grubościowej struktury drzewostanów w stadium optymalnym, to liczba jednorodnych płatów zwiększa się do 111, ale połowa z nich nie osiąga wielkości 1000 m^2 (Ryc. 12B). Łączny powierzchniowy udział tak małych płatów wynosi 22 proc. i reprezentują one przede wszystkim stadium dorastania oraz wczesną fazę stadium optymalnego. Tylko dwa płaty reprezentujące stadium rozpadu przekraczają 0,5 ha (Ryc. 12D).

Występowanie drzewostanów reprezentujących różne stadia i fazy rozwojowe na stokach o różnym nachyleniu. Drzewostany w stadium dorastania nieco częściej spotykane są w terenie płaskim lub łagodnie opadającym niż na stromych stokach (Ryc. 13). Ich udział powierzchniowy jest prawie trzykrotnie wyższy na zboczach o nachyleniu do 5° niż przy nachyleniu przekraczającym 15°. Płaty reprezentujące wczesną i środkową fazę stadium optymalnego oraz stadium rozpadu zajmują podobną część stoków o różnym spadku. Z kolei fragmenty boru, które osiągnęły



Ryc. 13. Udział powierzchniowy stadiów i faz rozwojowych drzewostanu oraz drzewostanów trwale rozrzedzonych na stokach o nachyleniu poniżej 5°, 5–15° i ponad 15°
1 – stadium dorastania; stadium optymalne: 2 – faza wczesna, 3 – faza środkowa, 4 – faza późna; stadium rozpadu: 5 – faza wczesna, 6 – faza późna; 7 – drzewostany trwale rozrzedzone
Fig. 13. Percentage of stands of different developmental stadia and phases and of permanently loose stands on slopes inclined less than 5°, 5–15° and more than 15°
1 – building stadium; optimal stadium: 2 – early phase, 3 – middle phase, 4 – late phase; breakdown stadium: 5 – early phase, 6 – late phase; 7 – permanently loose stands

późną fazę stadium optymalnego są dwa razy częstsze przy nachyleniu ponad 15° niż w terenie płaskim i o niewielkim nachyleniu. Związek ten jest bliski istotnego ($p = 0{,}085$). Jeszcze silniejszy, pozytywny i istotny związek ($\chi^2 = 13{,}5$; $df = 2$; $p < 0{,}01$) ze stromymi stokami wykazują fragmenty regla górnego z trwale rozrzedzoną warstwą drzew.

Rozmieszczenie obu grup drzewostanów w stadium optymalnym, wyróżnionych na podstawie różnic w zmienności grubości drzew, nie wykazuje związku z nachyleniem stoku.

V.2. Obumieranie drzew

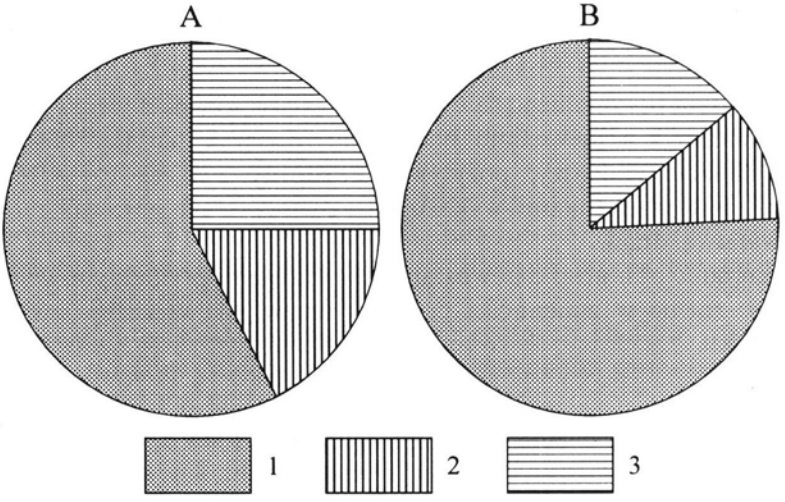
Charakterystyka ilościowa martwych drzew. Przeciętnie na powierzchni 1 ha znajdowały się 194 martwe pnie o miąższości 131 m^3 (Tab. 4). W stosunku do łącznej liczby i miąższości żywych i martwych drzew stanowi to odpowiednio 43 i 24 proc. (Ryc. 14). Pierwsza z wymienionych wartości jest zapewne nieco zawyżona, ponieważ w nielicznych przypadkach nie było pewności czy mierzone szczątki są fragmentami różnych pni.

Zarówno pod względem liczby, jak i miąższości przeważają stojące pnie i kłody w I stopniu rozkładu (Tab. 4). Martwe drzewa w stopniach rozkładu I.1, I.2 i I.3 charakteryzują się podobną liczebnością, jednak pod względem miąższości

Tabela 4 — Table 4

Liczebność i objętość posuszu stojącego i leżących kłód z podziałem na stopnie rozkładu
Number and volume of snags and logs in different stages of decomposition

Stopień rozkładu Stage of decomposition	Posusz stojący Snags		Kłody Logs	
	n/ha	m^3/ha	n/ha	m^3/ha
I.1	23,2	27,1	9,5	9,2
I.2	26,6	22,7	5,1	4,1
I.3	28,1	8,0	8,7	5,4
II	4,2	0,7	12,7	6,6
III	—	—	12,9	8,3
IV	—	—	25,3	15,4
V	—	—	12,9	8,0
VI	—	—	13,1	9,1
VII	—	—	7,7	3,7
VIII	—	—	4,8	2,8
Razem Total	82,1	58,5	112,3	72,6



Ryc. 14. Udział drzew żywych (1), kłód (2) i posuszu stojącego (3) w ogólnej liczbie pni (A) i ogólnej miąższości (B)

Fig. 14. Percentage of living trees (1), logs (2) and snags (3) in total number of stems (A), and in total volume of wood (B)

przeważają te najsłabiej rozłożone (w stopniu I.1). Bardzo dużo kłód osiągnęło IV stopień rozkładu. Ich liczba i objętość jest dwukrotnie wyższa niż w stopniach II, III, V i VI. Kłód, które osiągnęły stopień VII, a zwłaszcza stopień VIII, jest zdecydowanie mniej.

Udział posuszu stojącego wśród martwych drzew wynosi 42 i 45 proc. pod względem liczby pni i ich łącznej objętości. O sposobie zamierania drzew (stojące, złomy i wykroty) można jednak wnioskować tylko na podstawie I.1 stopnia rozkładu. Zaobserwowano bowiem, że kiedy posusz stojący osiąga stopień I.2 dużo łatwiej ulega złamaniu i zwiększa się liczba złomów. Biorąc zatem pod uwagę tylko stopień I.1 stwierdzono, że najczęściej zamierały drzewa stojące. Posusz stojący stanowi blisko trzy czwarte wszystkich niedawno obumarłych pni (Tab. 5). Złamaniu uległa jedna piąta drzew, natomiast najmniej jest wykrotów, które stanowią tylko 7 proc. najświeższego posuszu.

Tabela 5 – Table 5

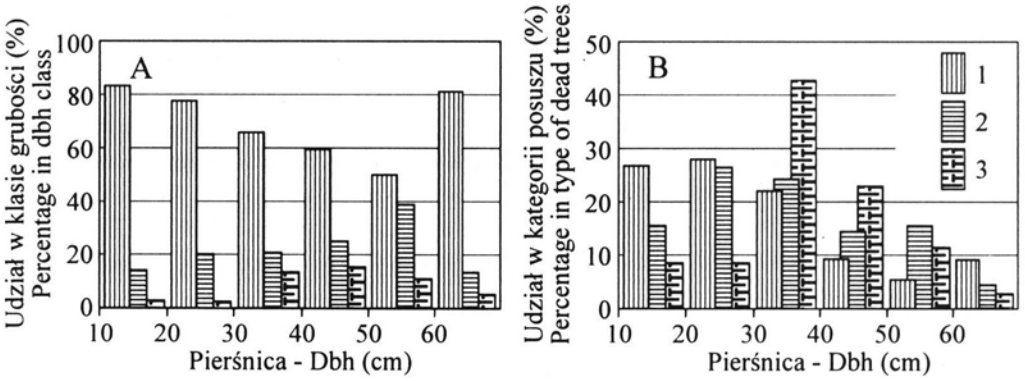
Liczebność różnych kategorii martwych drzew w I.1 stopniu rozkładu
Number of different types of dead trees in I.1 stage of decomposition

Kategoria martwych drzew Type of dead trees	n/ha	%
Suche stojące Snags	23,2	71
Złomy Broken	7,1	22
Wykroty Uprooted	2,4	7

Posusz stojący przeważa we wszystkich klasach grubości I.1 stopnia rozkładu, przy czym prawdopodobieństwo, że drzewo stojące uschnie jest największe wśród drzew najcieńszych i najgrubszych (Ryc. 15A). Udział złomów rośnie systematycznie i osiąga maksimum w klasie grubości 50–60 cm, natomiast wykrotów jest najwięcej, gdy drzewa mają grubość od 40 do 50 cm. Udział wykrotów jest znikomy wśród martwych drzew, zarówno o najmniejszych, jak i największych rozmiarach. Struktura grubości pni w I.1 stopniu rozkładu jest odmienna dla każdej kategorii posuszu (Ryc. 15B). Istotność różnic analizowano testem Kolmogorova-Smirnova[4] (posusz stojący – złomy: $D = 0{,}180$; $n_1 = 334$, $n_2 = 91$; $p = 0{,}02$; posusz stojący – wykroty: $D = 0{,}399$; $n_1 = 334$, $n_2 = 35$; $p < 0{,}001$; złomy – wykroty: $D = 0{,}275$; $n_1 = 91$, $n_2 = 35$; $p = 0{,}048$).

Struktura grubości posuszu stojącego i złomów w I.1 stopniu rozkładu różni się istotnie od struktury grubościowej drzew żywych (test Kolmogorova-Smirnova; posusz stojący – drzewa żywe: $D = 0{,}347$; $n_1 = 334$, $n_2 = 260$; $p < 0{,}001$; złomy – drzewa żywe: $D = 0{,}231$; $n_1 = 91$, $n_2 = 260$; $p = 0{,}001$). Jedynie grubość wykrotów nie różni się od grubości drzew żywych ($D = 0{,}220$; $n_1 = 35$, $n_2 = 260$;

[4] Test Kolmogorova-Smirnova stosowano w przypadkach niezgodności rozkładu cech z rozkładem normalnym i dużej liczby rang wiązanych.

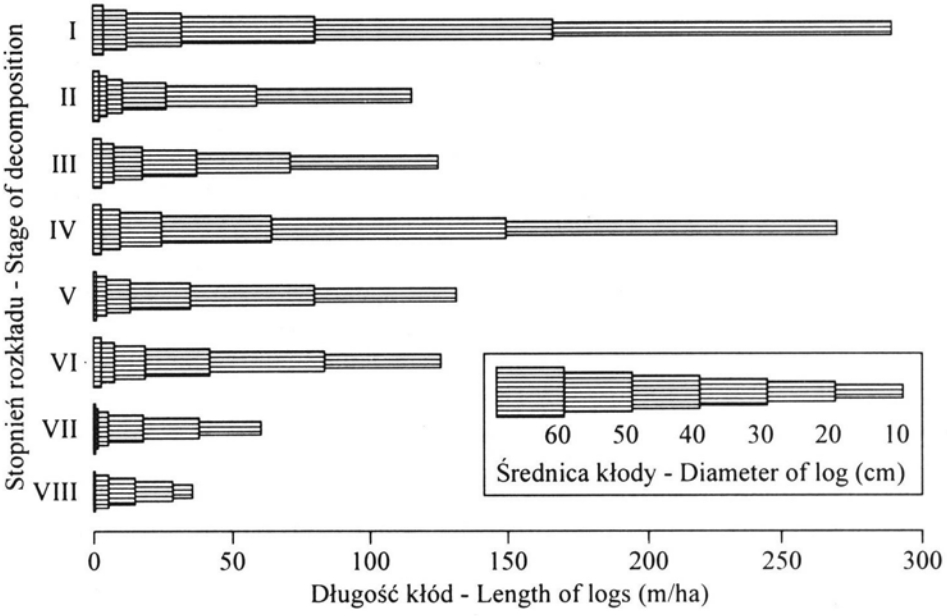


Ryc. 15. Udział różnych kategorii martwych drzew w klasach grubości (A) (100 proc. = wszystkie pnie w klasie grubości) i grubościowa struktura różnych kategorii martwych drzew (B) (100 proc. = wszystkie pnie w kategorii martwych drzew)

Kategorie martwych drzew: 1 — posusz stojący, 2 — złomy, 3 — wykroty

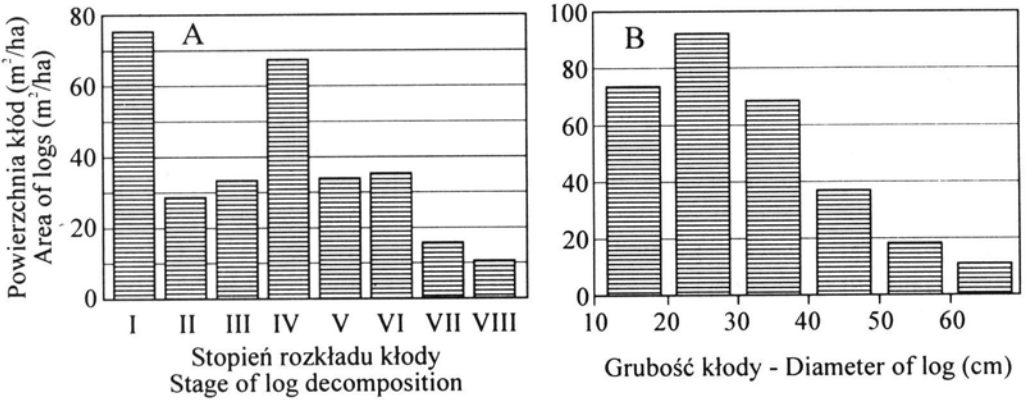
Fig. 15. Percentage of different types of dead trees in diameter classes (A) (100% = all trees in a diameter class) and diameter distribution in different types of dead trees (B) (100% = all trees of a particular type)

Types of dead trees: 1 — snags, 2 — broken, 3 — uprooted



Ryc. 16. Długość kłód według stopni rozkładu (każda kłoda reprezentuje jeden stopień rozkładu) i według klas grubości (każda kłoda jest podzielona na fragmenty reprezentujące różne klasy grubości)

Fig. 16. Length of logs according to stages of decomposition (each log represents one stage of decomposition) and according to diameter classes (each log is divided into sections representing different diameter classes)



Ryc. 17. Powierzchnia kłód w stopniach rozkładu (A) (każda kłoda reprezentuje jeden stopień rozkładu) i w klasach grubości (B) (każda kłoda jest podzielona na fragmenty reprezentujące różne klasy grubości)
Fig. 17. Area of logs according to stages of decomposition (A) (each log represents one stage of decomposition) and according to diameter classes (B) (each log is divided into sections representing different diameter classes)

p = 0,1). Uzyskane wyniki oznaczają, że wydzielanie się posuszu stojącego i powstawanie złomów jest zależne od grubości drzewa, natomiast zależności takiej nie ma w przypadku powstawania wykrotów.

Długość kłód leżących na powierzchni 1 ha wynosi 1187 m. Najwięcej jest kłód w I i IV stopniu rozkładu, odpowiednio 298 i 277 m/ha. Najbardziej rozłożonych kłód, w stopniu VIII, jest najmniej, zaledwie 37 m/ha (Ryc. 16). Pod względem długości wyraźna jest przewaga kłód najcieńszych, o grubości poniżej 20 cm, których na 1 ha leży 490 m, czyli 41 proc. wszystkich. Powalonych pni, cieńszych niż 30 cm jest 860 m/ha, co stanowi 72 proc. całego leżącego posuszu. Łączna długość leżaniny o grubości przekraczającej 50 cm osiąga 49 m/ha, co oznacza że jej udział równa się zaledwie 4 proc.

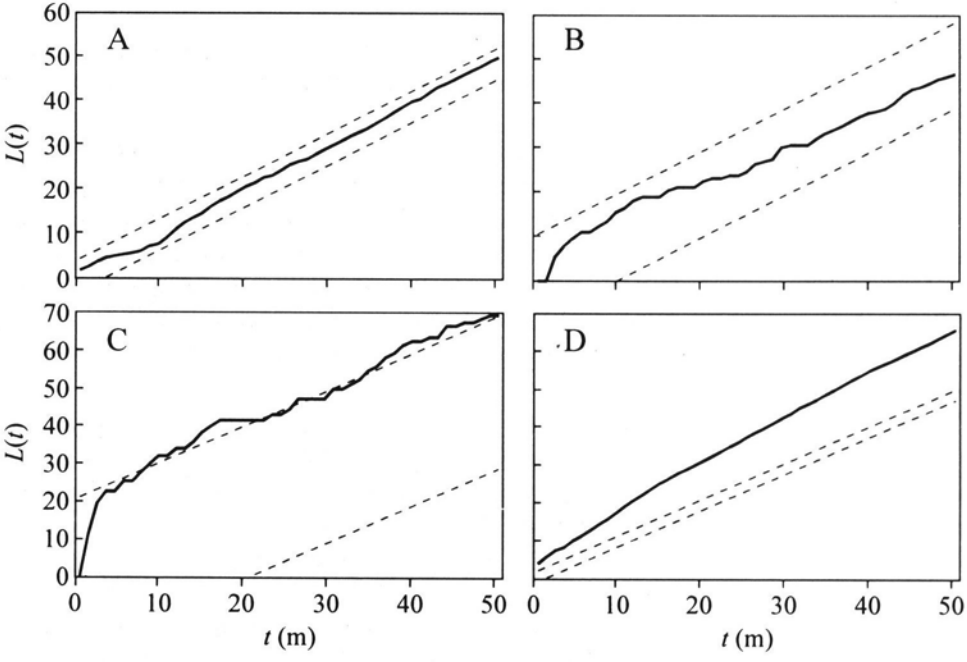
Ogólna powierzchnia kłód wynosi 300 m^2/ha. Podobnie jak w przypadku długości największą powierzchnię zajmują kłody w I i IV stopniu rozkładu, których jest po około 70 m^2/ha, a najmniej jest szczątków drzew w najbardziej zaawansowanym stopniu rozkładu – 10,6 m^2/ha (Ryc. 17A).

Największą powierzchnię – 92,2 m^2/ha, zajmują leżące pnie o grubości od 20 do 30 cm (Ryc. 17B). Kłody najcieńsze, o średnicy do 20 cm pokrywają obszar 74 m^2 na 1 ha. Pod względem powierzchni łączny udział leżaniny w dwóch pierwszych klasach grubości nieznacznie przekracza 50 proc. Fragmenty leżących pni o grubości ponad 50 cm zajmują prawie 30 m^2/ha, co stanowi 10 proc. powierzchni wszystkich wywróconych drzew.

Rozmieszczenie martwych drzew. Rozmieszczenie wszystkich kategorii martwych drzew: posuszu stojącego, złomów i wykrotów zanalizowano uwzględniając tylko I.1 stopień rozkładu. Martwe, stojące pnie po osiągnięciu stopnia I.2 i dalszych ulegają sukcesywnie złamaniu, co nie pozwala na określenie sposobu śmierci drzewa.

Zaklasyfikowanie martwego drzewa do kategorii wykrotów wskazuje natomiast na sposób obumarcia drzewa bez względu na osiągnięty stopień rozkładu kłody. Dlatego możliwa jest też łączna analiza rozmieszczenia wszystkich wykrotów.

Rozmieszczenie stojących pni oraz złomów nie różni się istotnie od losowego w całym badanym zakresie skali przestrzennej, od 3 m^2 do 0,8 ha. Wyraźną skupiskowością charakteryzuje się natomiast występowanie wykrotów (Ryc. 18). Dla I.1 stopnia rozkładu istotne odchylenie od rozmieszczenia losowego zanotowano przy wartościach t pomiędzy 9 a 21 m oraz powyżej 34 m. Odpowiada to powierzchniom o wielkości od 250 do 1400 m^2 oraz powyżej 0,36 ha. Uwzględniając wykroty wszystkich stopni rozkładu stwierdzono istotnie skupiskowy charakter rozmieszczenia tej kategorii martwych drzew na powierzchniach od 3 m^2 do 0,8 ha (Ryc. 18). Skupienia wykrotów o różnej wielkości wyraźnie widoczne są na rycinie 19. Często kilka drzew miało wspólną tarczę korzeniową i w ten sposób powstała część najmniejszych ugrupowań wykrotów, które zajmują od kilku do kilkunastu metrów kwadratowych. Łączą się one w większe agregacje, obejmujące po kilka arów powierzchni. Ich obecność można zauważyć w środkowej

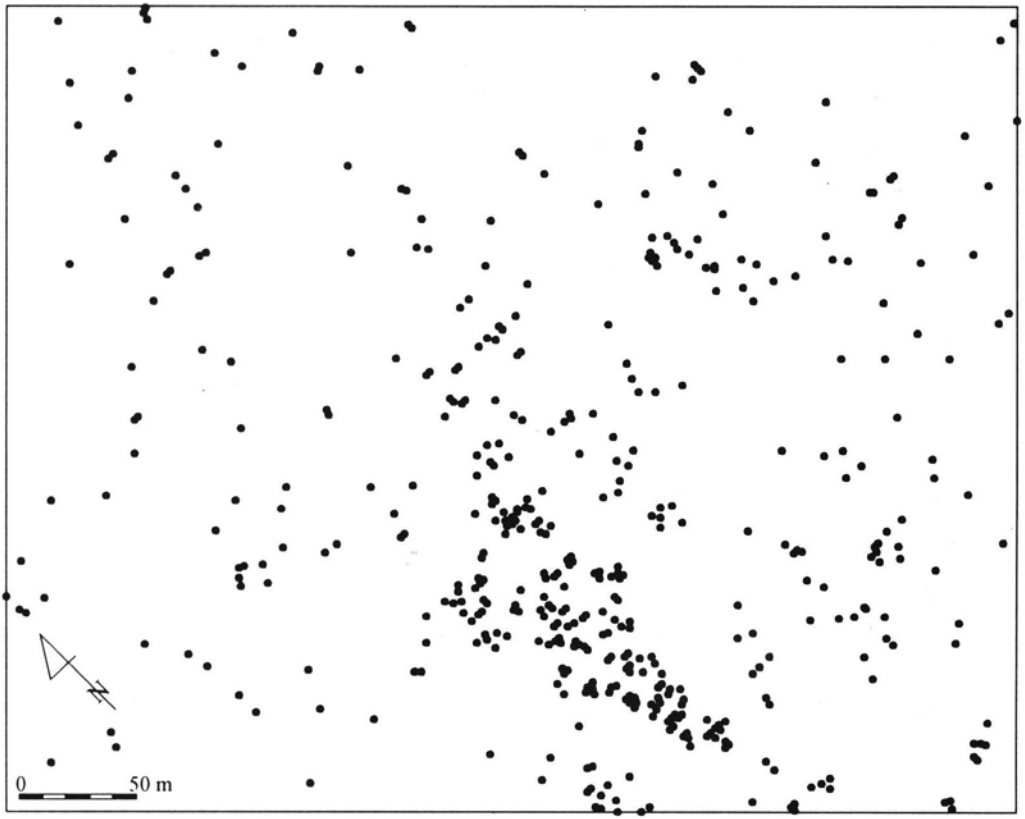


Ryc. 18. Wyniki analiz wzorca rozmieszczenia posuszu stojącego (A), złomów (B) i wykrotów (C) w I.1 stopniu rozkładu oraz wykrotów wszystkich stopni rozkładu (D)

Linie przerywane wyznaczają obszar rozmieszczenia losowego, powyżej nich znajduje się obszar rozmieszczenia skupiskowego, linie ciągłe przedstawiają wykresy funkcji $L(t)$ dla kategorii posuszu

Fig. 18. Results of the analyses of spatial pattern of snags (A), broken trees (B) and uprooted trees (C) in I.1 stage of decomposition, and uprooted trees in all stages of decomposition (D)

Dashed lines delimit the area of random distribution, the area of clumped distribution is above them, solid lines are graphs of function $L(t)$ for different types of dead trees

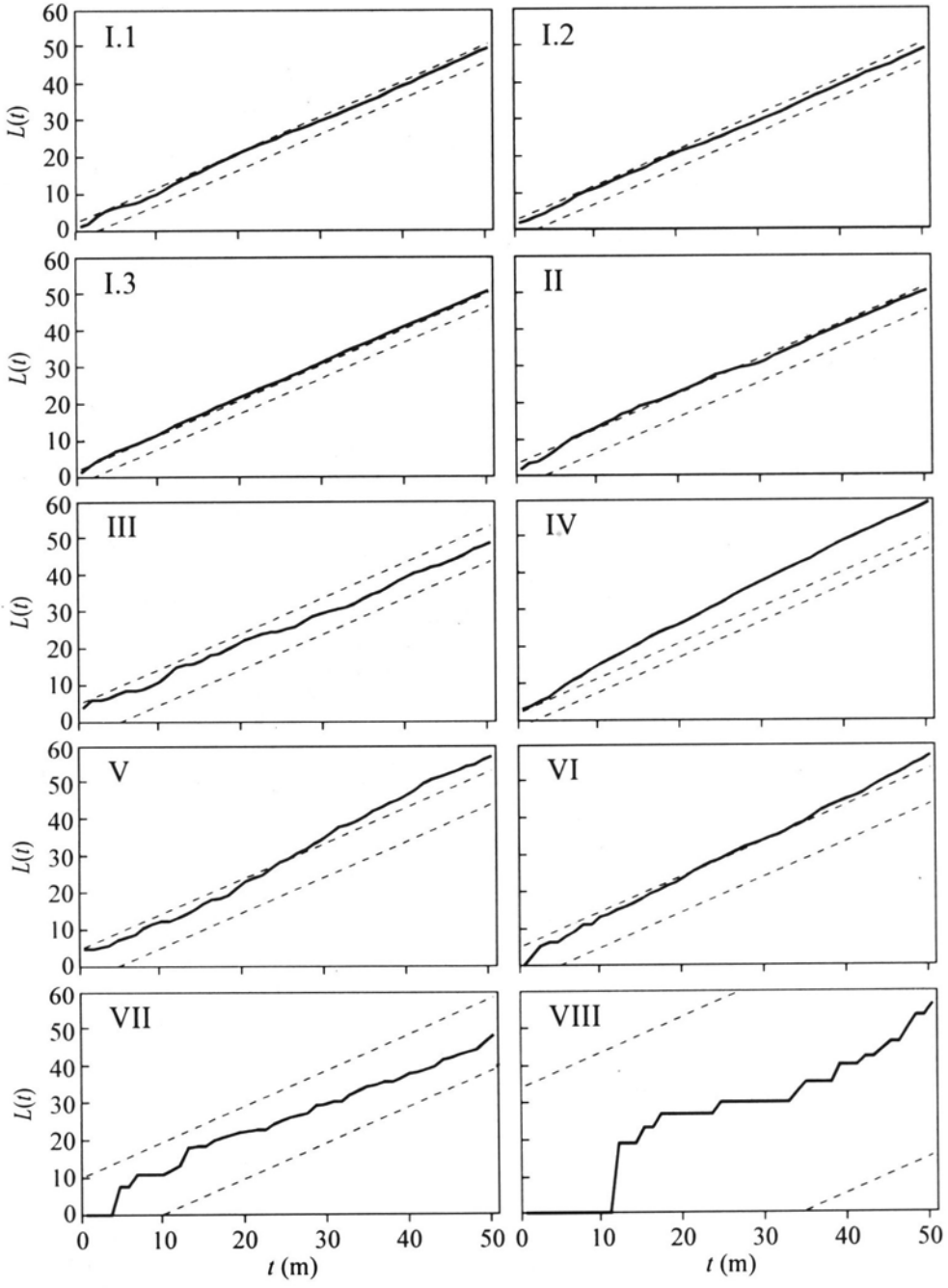


Ryc. 19. Rozmieszczenie wykrotów wszystkich stopni rozkładu na obszarze badań
Fig. 19. Distribution of uprooted trees in all stages of decomposition over the investigated area

i południowej części obszaru badań. Wyraźnie widoczne jest też bardzo duże skupienie wykrotów o długości około 150 m i szerokości ponad 50 m znajdujące się przy południowo-zachodniej granicy obszaru badań.

Spośród trzech kategorii posuszu tylko rozmieszczenie wykrotów jest związane z nachyleniem stoku ($\chi^2 = 25{,}16$; df = 5; $p < 0{,}001$). Liczba wywróconych drzew jest większa od spodziewanej na stokach o nachyleniu od 5° do 15°, mniejsza zaś w terenie płaskim i bardzo stromym.

Rozmieszczenie posuszu reprezentującego połowę stopni rozkładu różni się istotnie od modelu losowego. Dotyczy to stopni: I.3, II, IV, V i VI (Ryc. 20). Brakiem istotnego odchylenia cechuje się rozmieszczenie najświeższego posuszu w stopniach I.1 i I.2. Posusz w stopniu II ma tendencję do występowania w skupieniach o powierzchni poniżej 30 arów ($t < 30$ m). Kłody, które osiągnęły IV, V i VI stopień rozkładu występują natomiast w skupieniach o wielkości przekraczającej 0,3 ha.



Ryc. 20. Wyniki analiz wzorca rozmieszczenia martwych drzew poszczególnych stopni rozkładu Linie przerywane wyznaczają obszar rozmieszczenia losowego, powyżej nich znajduje się obszar rozmieszczenia skupiskowego, linie ciągłe przedstawiają wykresy funkcji $L(t)$ dla stopni rozkładu
Fig. 20. Results of the analyses of spatial pattern of dead trees in different stages of decomposition Dashed lines delimit the area of random distribution, the area of clumped distribution is above them, solid lines are graphs of function $L(t)$ for different stages of decomposition

Rozmieszczenie kłód w najbardziej zaawansowanym stadium rozkładu (stopnie VII i VIII) nie różni się istotnie od losowego, a przyczyną tego jest prawdopodobnie ich niewielka liczba utrudniająca wnioskowanie statystyczne.

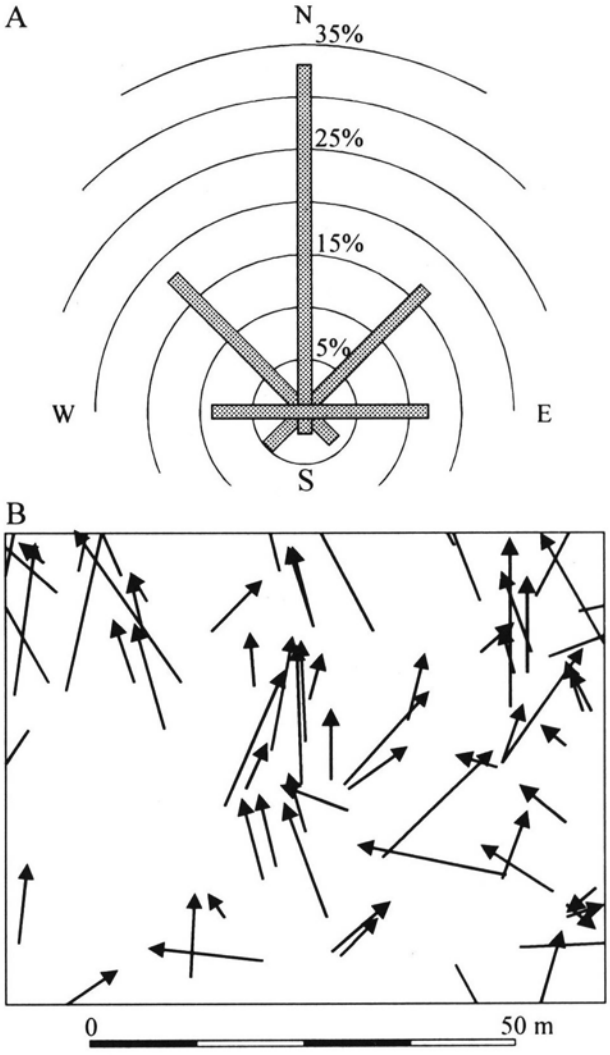
Położenie kłód. Na terenie płaskim wierzchołki większości kłód skierowane są na północ (Ryc. 21A). Jest ich około dwa razy więcej niż tych, które upadły na północny-wschód lub północny-zachód. Jeszcze mniej leżących pni ułożonych jest na zachód lub na wschód, a na południe wywróciły się już tylko nieliczne drzewa. Ułożenie kłód na płaskim terenie względem kierunków świata wyraźnie odbiega od równomiernego ($\chi^2 = 84{,}22$; $df = 7$; $p < 0{,}001$). Omawianą prawidłowość ilustruje ułożenie kłód na niewielkim fragmencie obszaru badań o powierzchni 0,4 ha, gdzie nachylenie stoku nie przekracza 5° (Ryc. 21B).

O ułożeniu kłód decyduje także nachylenie stoku. Im jest ono większe, tym więcej drzew wywraca się w dół (Ryc. 22). W terenie o ekspozycji północnej oznacza to, że w miarę wzrostu nachylenia coraz więcej kłód skierowanych jest na północ. Na łagodnie pochylonych stokach o ekspozycji północno-wschodniej z równą liczebnością występują kłody, które upadły w dół lub ukośnie, pod kątem około 45° w stosunku do przebiegu poziomic. Te ostatnie swoim wierzchołkiem wskazują najczęściej kierunek północny. Natomiast już przy nachyleniu powyżej 10° najwięcej jest pni leżących zgodnie ze spadkiem stoku. Różnice te są jednak niewielkie i nie osiągają poziomu statystycznej istotności.

Wpływ nachylenia jest natomiast bardzo wyraźny na stokach o ekspozycji wschodniej. Przy nachyleniu nie przekraczającym 10° przeważają kłody leżące w poprzek stoku, o wierzchołkach skierowanych na północ. Na stokach o nachyleniu od 10° do 20° najwięcej jest pni leżących ukośnie, pod kątem około 45° w stosunku do przebiegu poziomic. W terenie o jeszcze większym spadku świerki wywracają się najczęściej w dół stoku (Ryc. 22). Ułożenie kłód na 0,44 ha fragmencie bardzo stromego stoku o ekspozycji wschodniej i nachyleniu ponad 25° przedstawiono na rycinie 23.

Kierunek wywrócenia się drzewa zależy także od jego rozmiarów. Z porównania kierunków położenia świerkowych pni o grubości do 25 cm i powyżej 25 cm wynika, że w terenie płaskim drzewa grubsze i jednocześnie wyższe częściej padają na północ, północny-wschód i wschód (Ryc. 24A). Różnica ta jest statystycznie istotna (test dla dwóch proporcji: $u = 2{,}32$; $n_1 = 48$, $n_2 = 60$; $p < 0{,}05$). Ułożenie kłód o różnych wymiarach jest także odmienne na stokach o ekspozycji wschodniej i nachyleniu ponad 10°. Drzewa grubsze i wyższe częściej padają na północ, czyli prostopadle do spadku stoku, niż drzewa o mniejszych wymiarach. Z kolei świerkowe kłody o grubości poniżej 25 cm częściej skierowane są w dół stoku (Ryc. 24B). Różnica ta jest istotna (test Kolmogorova-Smirnova: $D = 0{,}220$; $n_1 = 75$, $n_2 = 81$; $p = 0{,}020$).

Ułożenie kłód reprezentujących I stopień rozkładu nie różni się istotnie od ukierunkowania leżących pni, które osiągnęły już dalsze etapy rozkładu. Różnic nie zaobserwowano zarówno w terenie płaskim, jak i na stromym stoku, eksponowanym na wschód.



Ryc. 21. Kierunki wywracania się drzew w terenie o nachyleniu < 5° (A) oraz ułożenie kłód na płaskim fragmencie obszaru badań o wielkości 0,4 ha (B)

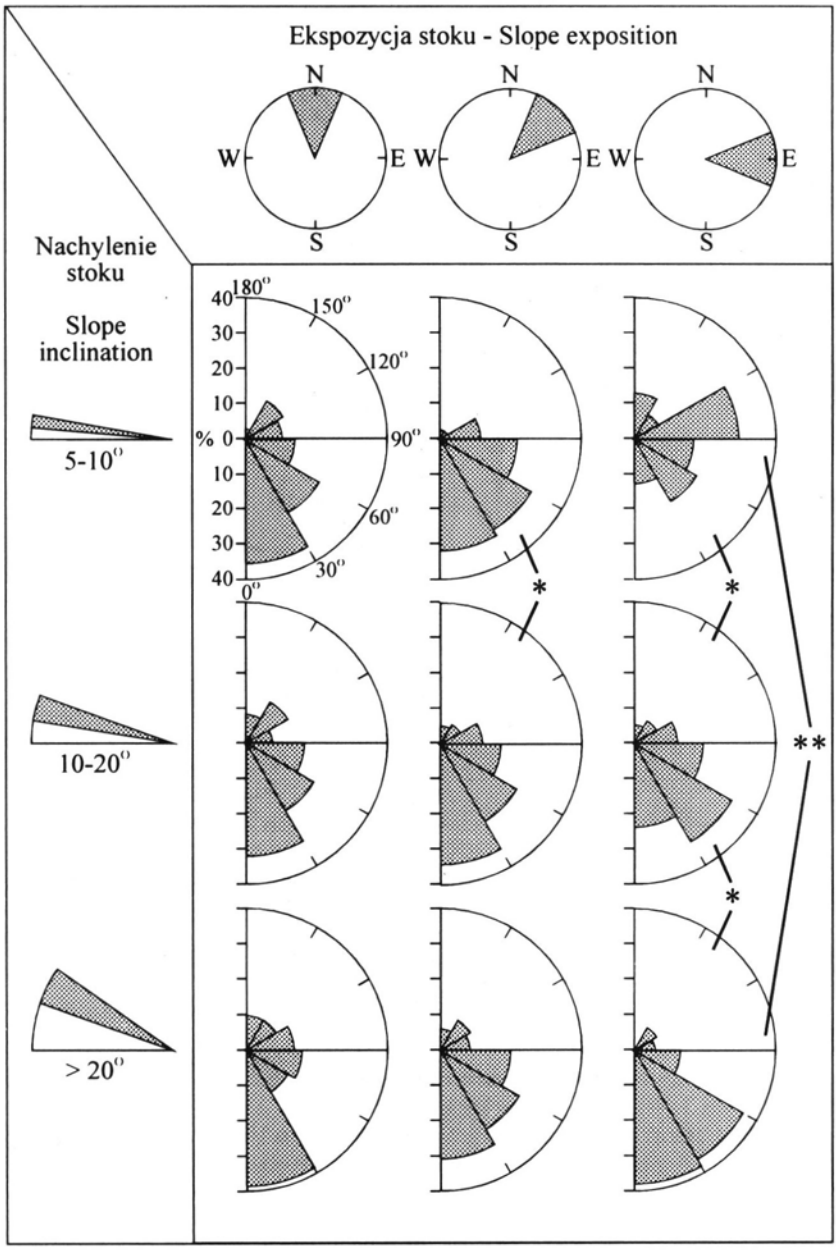
Fig. 21. Treefall directions in the area inclined < 5° (A) and arrangement of logs on a level fragment of investigated area of 0.4 ha

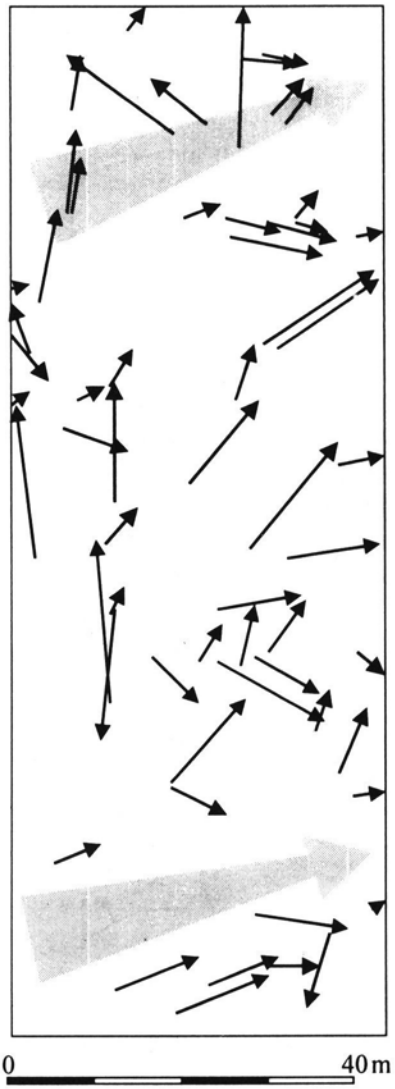
Ryc. 22. Zależność ułożenia kłód od ekspozycji i nachylenia stoku

Kąt 0° odpowiada kierunkowi w dół stoku, 90° – prostopadle do spadku stoku, 180° – w górę stoku; różnica w ułożeniu kłód pomiędzy stokami o różnym nachyleniu przy tej samej ekspozycji istotna na poziomie: ** – $p < 0{,}001$; * – $p < 0{,}05$; istotność różnic analizowano testem Kolmogorova-Smirnova

Fig. 22. Relationships between arrangement of logs and slope aspect and inclination

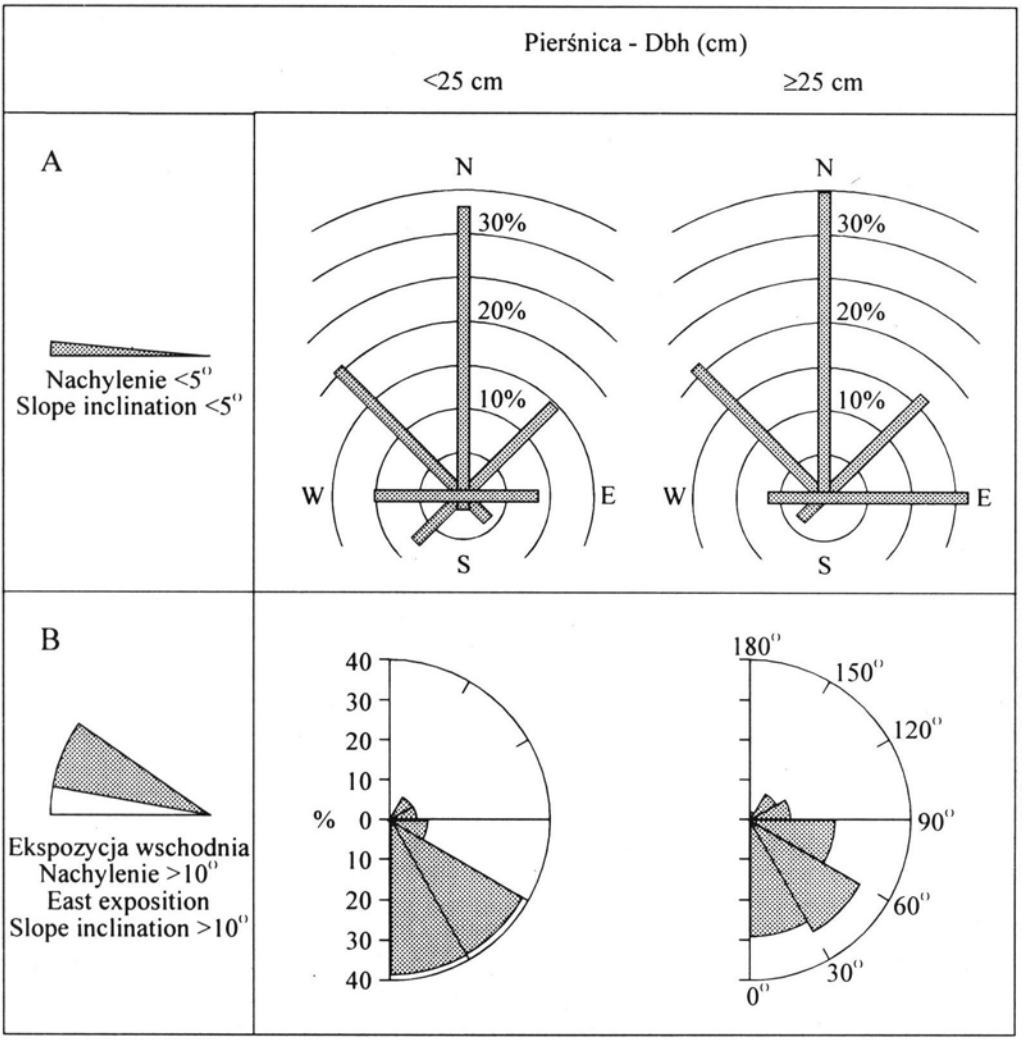
Angle 0° refers to downslope direction, 90° – parallel to the contour lines, 180° – upslope direction; difference in arrangement of logs between slopes of the same aspect and different inclination significant at levels: ** – $p < 0.001$; * – $p < 0.05$; significance of differences was analysed with Kolmogorov--Smirnov test


Ekspozycja stoku - Slope exposition
N
W
E
S
Nachylenie stoku
Slope inclination
5-10°
10-20°
> 20°
180°
150°
120°
90°
60°
30°
0°
40
30
20
10
% 0
*
**



Ryc. 23. Ułożenie kłód na stromym stoku o nachyleniu > 25°
Szare strzałki wskazują kierunek spadku stoku; przedstawiony fragment obszaru badań ma wielkość 0,44 ha

Fig. 23. Arrangement of logs on a steep slope inclined > 25°
Grey arrows show the slope aspect; presented fragment of the investigated area is of 0.44 ha



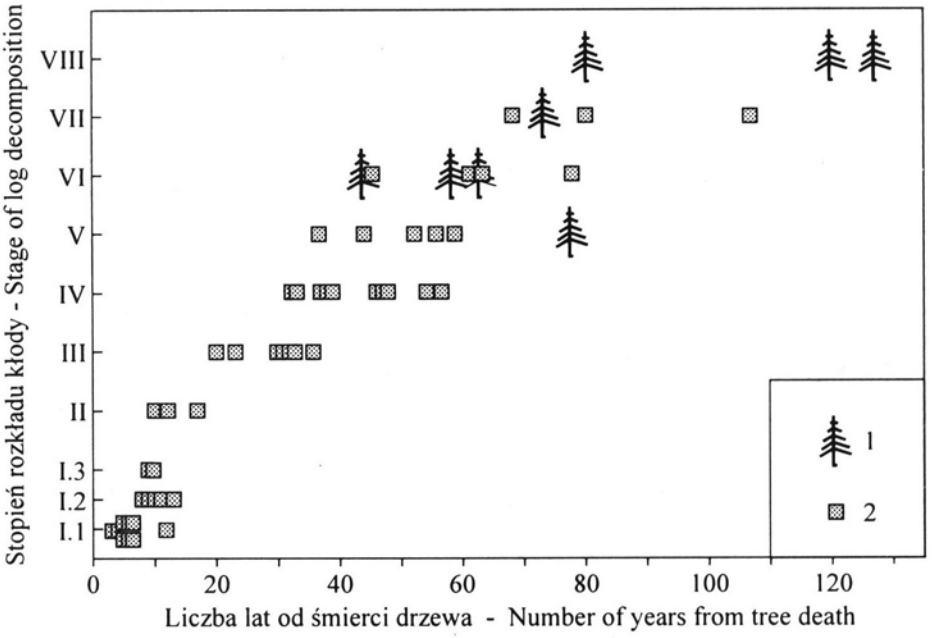
Ryc. 24. Zależność ułożenia kłód od ich rozmiarów w terenie o nachyleniu < 5° (A) i na stokach o nachyleniu > 10° (B)

Kąt 0° odpowiada kierunkowi w dół stoku, 90° — prostopadle do spadku stoku, 180° — w górę stoku

Fig. 24. Relationship between arrangement of logs and their size in area inclined < 5° (A) and on slopes inclined > 10° (B)

Angle 0° refers to downslope direction, 90° — parallel to the contour lines, 180° — upslope direction

Tempo rozkładu martwych drzew. Spośród siedemnastu kłód znajdujących się w I stopniu rozkładu, trzy podlegały procesowi destrukcji już od ponad 10 lat, a 13 lat jest najwyższą uzyskaną wartością (Ryc. 25). Stopień II reprezentowały tylko trzy kłody. Obumarły one od 10 do 18 lat temu. Od śmierci siedmiu drzew, których pnie osiągnęły III stopień, minęło od 20 do 36 lat. Kłody w IV stopniu rozkładu, dla których dysponowano nieco większą próbą, obumarły od 32 do 57 lat temu.



Ryc. 25. Czas, jaki upływa od śmierci świerka do osiągnięcia przez jego szczątki kolejnych stopni rozkładu; zastosowano dwie metody datowania śmierci drzewa: określano wiek podrostu rosnącego na jego szczątkach (1) lub określano rok, w którym sąsiednie drzewo zostało uwolnione spod presji obumarłego świerka (2)

Fig. 25. Time elapsing between death of spruce and attainment of different stages of decomposition by its debris; two methods of dating were used: age of spruce that germinated on fallen logs was determined (1) or the growth release of suppressed tree growing in close vicinity was dated

Podobny wiek osiągnęło pięć kłód w V stopniu. Od 45 do 78 lat uzyskano dla kłód w VI stopniu. Wiek trzech świerków rosnących na kłodach w tym samym stopniu wynosił: 44, 58 i 59 lat. Dla trzech kłód w VII stopniu rozkładu uzyskano bardzo różne wyniki, od 68 do 107 lat, natomiast wiek świerka rosnącego na innej kłodzie w tym samym stopniu rozkładu wynosił 73 lata.

Dla najwyższego stopnia rozkładu dysponowano tylko wiekiem trzech świerków, które osiedliły się na powierzchni kłód. Ponieważ próby pochodzą z najgrubszych drzew rosnących na powalonych pniach, przyjęto że szczątki drzew mogą zalegać w borze górnoreglowym około 160 lat. Wskazuje na to wiek najstarszego z badanych świerków, u którego na wysokości 0,2 m od podstawy było 128 słoi (Ryc. 25). Dodając 10 lat na uzyskanie wysokości 0,2 m i 20 lat na osiągnięcie przez kłodę III stopnia rozkładu, kiedy staje się ona w pełni dostępna dla siewek (por. s. 94), otrzymano prawie 160 lat.

Zmiany w procesie obumierania drzew. Intensywność zamierania drzew oceniono na podstawie ilości posuszu stojącego oraz złomów i wykrotów, które zachowały jeszcze cechy charakterystyczne dla I i II stopnia rozkładu. Na całym obszarze badań w stopniach rozkładu I.2, I.3 i II było 1224 pni o łącznej miąższości 684 m^3.

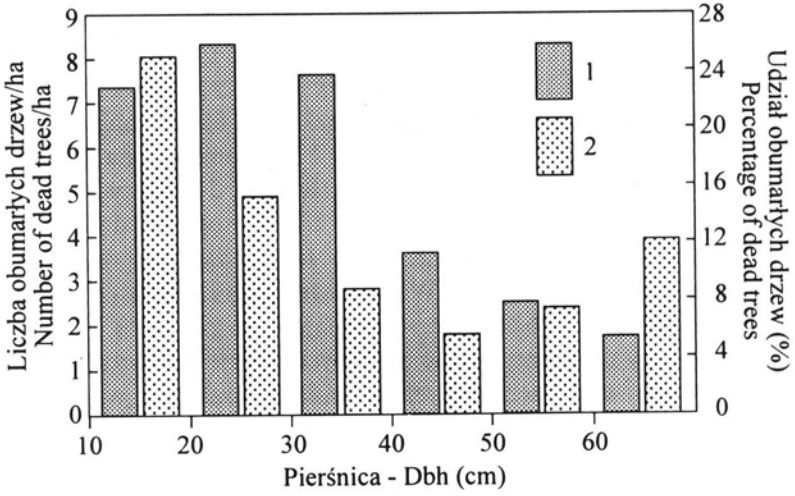
Można przyjąć w przybliżeniu, że ta ilość posuszu powstała w ciągu około 13 lat, od 1973 do 1986 r. (por. Ryc. 25). Uzyskano w ten sposób liczbę 6,5 drzew o miąższości 3,7 m^3 zamierających co roku na powierzchni 1 ha.

Jeśli wziąć pod uwagę tylko I.1 stopień rozkładu, to można ocenić intensywność wydzielania się posuszu w ciągu ostatnich 7 lat, ponieważ na 3–7 lat określono wiek ośmiu spośród dziewięciu datowanych kłód i stojących pni (Ryc. 25). Intensywność obliczona na podstawie stopnia I.1. wynosi 4,6 $drzew \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ i 5,2 $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. Stanowi to 1,8 proc. liczby żywych drzew i 1,3 proc. zasobności drzewostanu (por. Tab. 3). Wartości obliczone dla ostatnich siedmiu lat i poprzednich trzynastu lat różnią się, ujawniając, że po roku 1986 obumierały grubsze drzewa – przy mniejszej liczbie martwych drzew ich łączna miąższość była wyższa. Ilość posuszu w poszczególnych stopniach rozkładu wskazuje także, że intensywność obumierania drzew zwiększyła się kilkanaście lat temu. Martwy pień osiąga II stopień rozkładu już po kilkunastu latach, natomiast w stopniu III, IV lub V pozostaje znacznie dłużej (Ryc. 25). Mimo to liczba i objętość martwych drzew w I stopniu rozkładu jest większa niż w kolejnych stopniach (Tab. 4).

Przyrost miąższości drzew w latach 1986–1993 obliczono na 20,4 m^3, co w przeliczeniu na 1 rok i 1 ha równa się 2,9 m^3. Jest to prawie dwa razy mniej niż wynosi miąższość obumarłych pni w I.1 stopniu rozkładu.

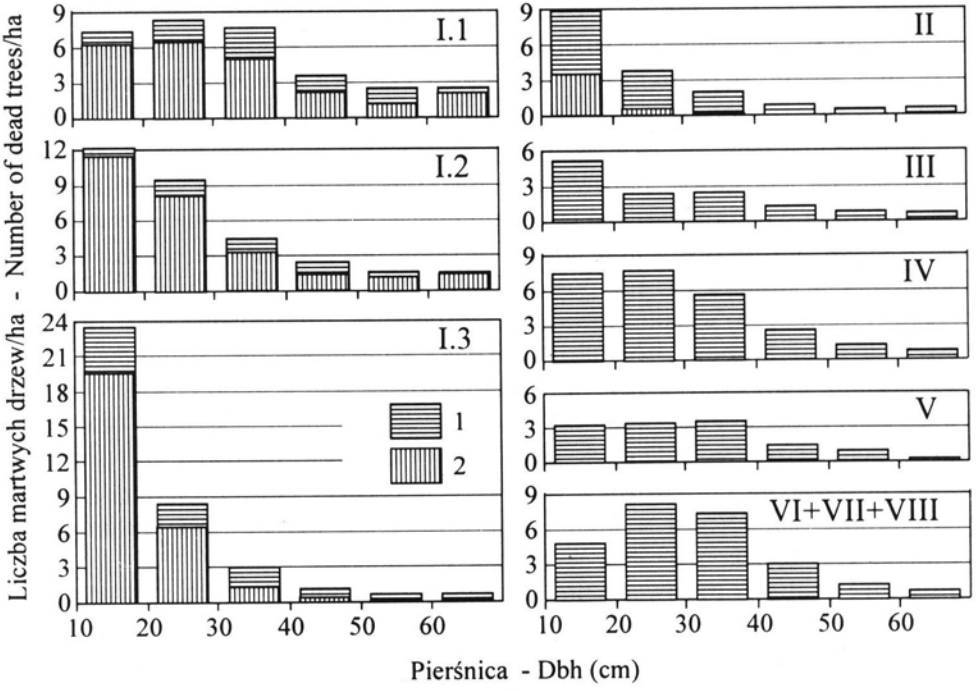
Obumieranie drzew nie obejmuje równomiernie wszystkich klas grubości. Biorąc pod uwagę tylko I.1 stopień rozkładu, który odzwierciedla obecny charakter zamierania drzew, najwięcej jest suchych pni w trzech pierwszych klasach grubości, między 10 a 40 cm, przy czym liczebność tych klas jest wyrównana (Ryc. 26). Pni grubszych, a zwłaszcza tych o średnicy ponad 60 cm jest znacznie mniej. O intensywności wydzielania się posuszu w różnych klasach grubości można natomiast wnioskować na podstawie porównania struktury grubości żywych i martwych drzew. W tym przypadku wyraźne jest najintensywniejsze zamieranie drzew najcieńszych. Jeśli za stan drzewostanu sprzed siedmiu lat przyjąć sumę drzew żywych i obumarłych w stopniu I.1, to spośród tych najcieńszych, o pierśnicy 10–20 cm, w latach 1986–1993 wyeliminowanych zostało 26 proc. osobników (Ryc. 26). Z następnej klasy grubości obumarło tylko 17 proc. świerków. Stopniowe zmniejszanie udziału martwych drzew w miarę wzrostu ich grubości obejmuje tylko pierwsze cztery klasy. Począwszy od pierśnicy 40 cm trend ten ulega odwróceniu i udział suchych pni w kolejnych klasach zwiększa się, osiągając 12 proc. przy grubości powyżej 60 cm. Różnica między grubościową strukturą drzew żywych w roku 1986 i obumarłych w latach 1986–1993 jest istotna (test Kolmogorova-Smirnova: $D = 0{,}290$; $n_1 = 293$, $n_2 = 450$; $p < 0{,}001$).

Struktura grubości martwych pni w kolejnych stopniach rozkładu wskazuje, że wymiary drzew, które obumierały w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat ulegały zmianom. Należy jednak pamiętać, że po osiągnięciu VI stopnia rozkładu leżący pień ulega deformacji. Zauważyć można, że udział posuszu o najmniejszej średnicy, poniżej 20 cm, osiąga kulminację w stopniu I.3 (Ryc. 27). Oznacza to, że śmiertelność cienkich drzew była najwyższa kilkanaście lat temu. Okres ostatnich kilkunastu lat charakteryzuje się coraz intensywniejszym obumieraniem najgrubszych drzew.



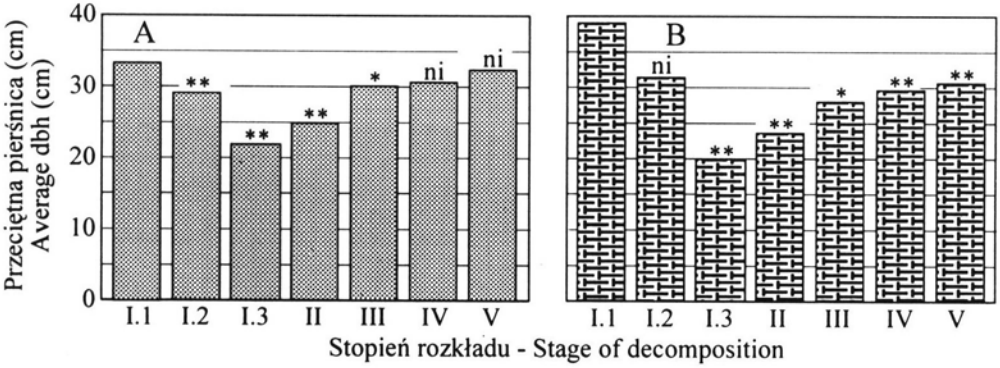
Ryc. 26. Struktura grubości drzew w I.1 stopniu rozkładu (1) i udział martwych drzew w I.1 stopniu rozkładu w klasach grubości w stosunku do sumy drzew żywych i martwych I.1 stopnia (2)

Fig. 26. Diameter distribution of dead trees in I.1 stage of decomposition (1) and percentage of dead trees in I.1 stage of decomposition in diameter classes in relation to the sum of living trees and dead trees in stage I.1 (2)



Ryc. 27. Struktura grubości martwych drzew w stopniach rozkładu z uwzględnieniem leżących kłód (1) i posuszu stojącego (2)

Fig. 27. Diameter distribution of dead trees in different stages of decomposition with regard to logs (1) and snags (2)



Ryc. 28. Przeciętna pierśnica martwych drzew w stopniach rozkładu
A – łącznie posusz stojący, złomy i wykroty; B – tylko wykroty; dla zachowania porównywalności ze stopniem I.1 pierśnicę stojącego posuszu w stopniu I.2 i wszystkich kategorii martwych drzew w stopniach I.3-V zwiększono o 1 cm w stosunku do pomiarów terenowych, co w przybliżeniu odpowiada grubości brakującej kory; różnica między stopniem I.1 a kolejnymi istotna na poziomie: ** – $p < 0{,}001$; * – $p < 0{,}05$; ni – różnica nieistotna; istotność różnic analizowano testem Kolmogorova-Smirnova

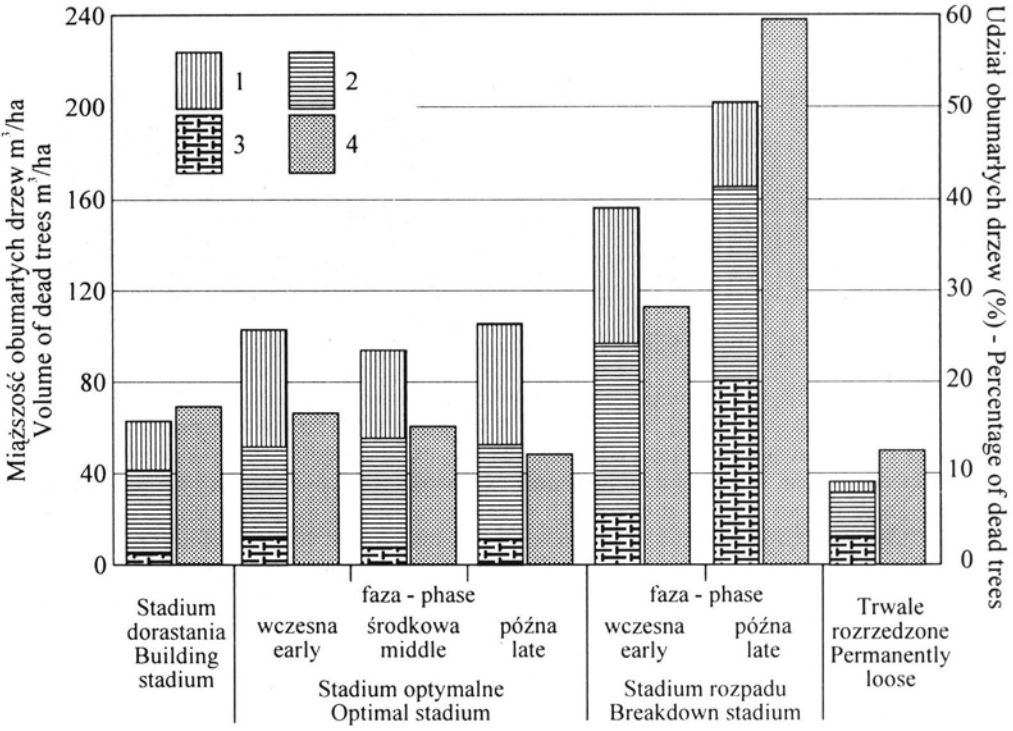
Fig. 28. Average diameter of dead trees in different stages of decomposition
A – snags, broken and uprooted trees pooled; B – only uprooted trees; to be compatible with stage I.1, diameter of snags in stage I.2, and diameter of all dead trees in stages I.3-V was enlarged by 1 cm, which corresponds with the thickness of missing bark; difference between stage I.1 and subsequent stages significant at levels: ** – $p < 0{,}001$; * – $p < 0{,}05$; ni – not significant; significance of differences was determined with Kolmogorov-Smirnov test

Wskazuje na to coraz większa liczba martwych pni, począwszy od stopnia I.3 przez I.2 do stopnia I.1 we wszystkich klasach grubości powyżej 30 cm (Ryc. 27). Coraz intensywniejsze zamieranie grubych drzew w ciągu ostatnich kilkunastu lat wyraża się przez wzrost średniej grubości posuszu (Ryc. 28).

Spośród trzech kategorii martwych drzew tylko w przypadku wykrotów możliwe jest porównanie grubości pni z uwzględnieniem bardziej zaawansowanych stopni rozkładu, ponieważ wywracanie się stojącego posuszu jest zjawiskiem rzadkim; najczęściej ulega on złamaniu. Przeciętna grubość drzew, które wywróciły się w ostatnich latach (stopień rozkładu I.1) wynosi 39 cm i jest o 9–20 cm większa od wykrotów, które osiągnęły od I.2 do V stopnia rozkładu (Ryc. 28).

Rozmieszczenie martwych drzew a struktura mozaikowa drzewostanu. Łączna objętość żywych i martwych pni jest najwyższa w późnej fazie stadium optymalnego, gdzie na 1 ha przypada 856 m^3 drewna. Najmniejszą ilość drewna zanotowano w płatach reprezentujących stadium rozpadu, w których warstwa drzew uległa prawie całkowitemu unicestwieniu i w trwale rozrzedzonych fragmentach boru, odpowiednio 337 i 298 m^3/ha.

Ilość posuszu jest największa w stadium rozpadu – 163 m^3/ha w płatach z częściowo zaburzoną warstwą drzew i 202 m^3/ha – przy daleko zaawansowanym rozpadzie drzewostanu (Ryc. 29). Szczątki drzew w ilości około 100 m^3/ha zalegają we wszystkich fazach stadium optymalnego. Bardzo mało martwych drzew, bo tylko 61 m^3/ha, znajduje się w stadium dorastania. W trwale rozrzedzonych



Ryc. 29. Miąższość martwych drzew: stojącego posuszu (1) złomów (2) i wykrotów (3) oraz udział wszystkich martwych drzew w łącznej miąższości żywych i martwych drzew (4) w drzewostanach różnych stadiów i faz rozwojowych oraz w drzewostanach trwale rozrzedzonych

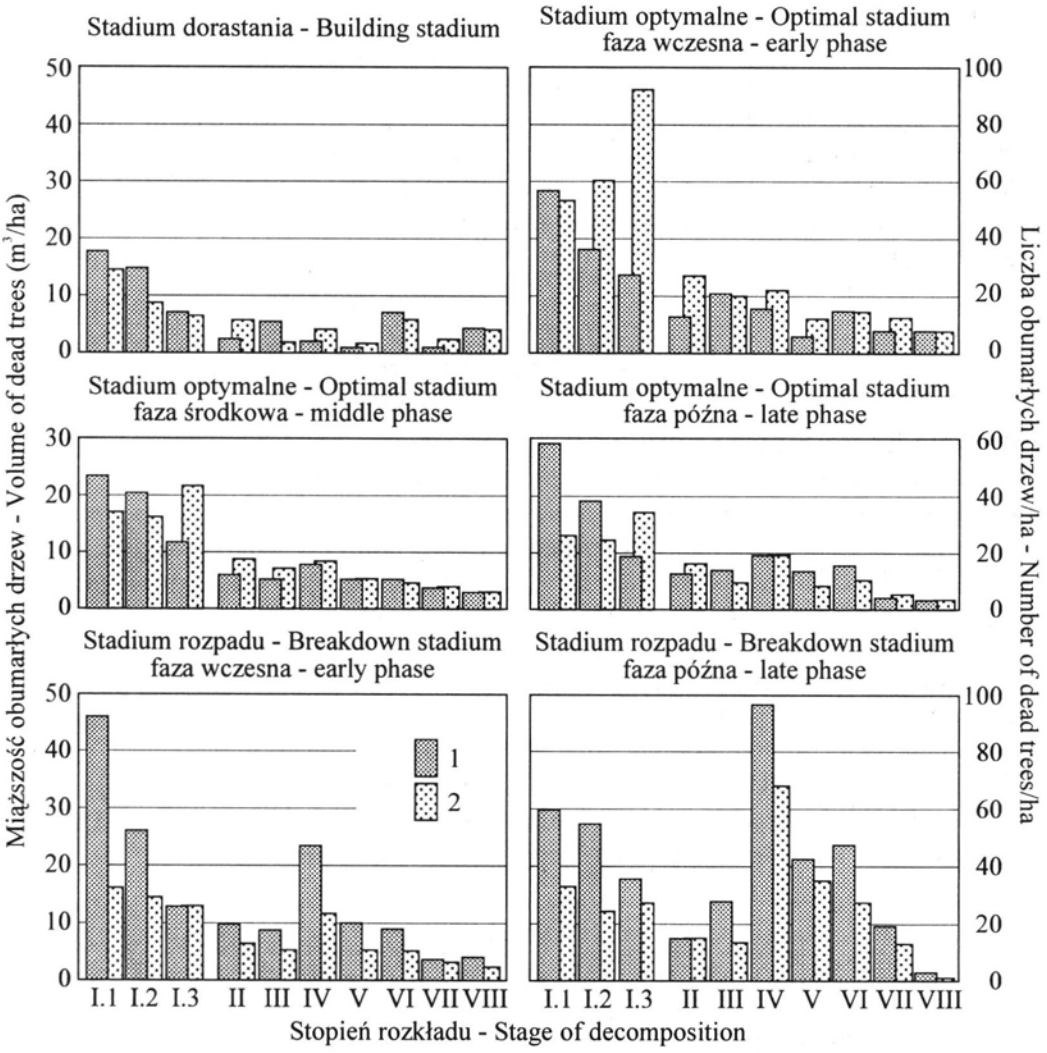
Fig. 29. Volume of particular types of dead trees: snags (1), broken trees (2) and uprooted trees (3), and percentage of dead trees in total volume of living and dead trees (4) in stands of different developmental stadia and phases and in permanently loose stands

fragmentach świerczyny jest ich jeszcze mniej – 37 m^3/ha (Ryc. 29). Typy drzewostanu różnią się istotnie pod względem ilości posuszu (ANOVA: $F = 9{,}17$; $df - 6, 86$; $p < 0{,}001$).

Udział posuszu w stosunku do całkowitej masy drewna maleje z 17 proc. do 12 proc. między stadium dorastania i późną fazą stadium optymalnego (Ryc. 29). W stadium rozpadu szczątki drzew stanowią 29 proc. i 60 proc. odpowiednio w płatach z częściowo i prawie całkowicie usuniętą warstwą drzew. Późna faza rozpadu wyróżnia się ponadto niewielką ilością posuszu stojącego i wysokim udziałem wykrotów.

Z powodu małej objętości martwych drzew w płatach z trwale rozrzedzonym drzewostanem zostały one pominięte w dalszej analizie jakościowej.

Struktura posuszu pod względem zaawansowania rozkładu bardzo wyraźnie różnicuje drzewostany boru górnoreglowego. Jeśli wziąć pod uwagę objętość martwych pni to w stadiach dorastania i optymalnym relacje między poszczególnymi stopniami rozkładu są podobne (Ryc. 30). Największą objętość w tych stadiach



Ryc. 30. Miąższość (1) i zagęszczenie (2) obumarłych drzew według stopni rozkładu w stadiach i fazach rozwojowych drzewostanu

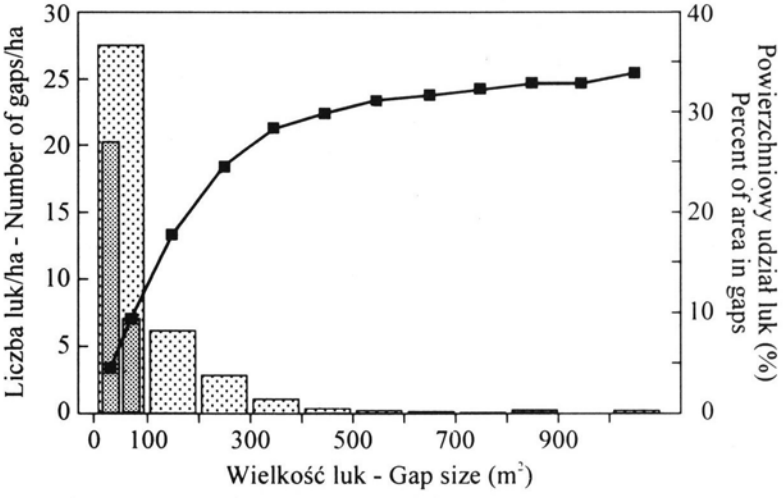
Fig. 30. Volume (1) and density (2) of dead trees with regard to stages of decomposition in stands of different developmental stadia and phases

rozwoju mają martwe drzewa w stopniach I.1, I.2 i I.3. We wczesnej fazie stadium rozpadu również dominuje najświeższy posusz, lecz jednocześnie zaznacza się jeszcze jedna kulminacja w IV stopniu rozkładu. W drzewostanach tej fazy zwraca uwagę bardzo duża objętość martwych drzew w stopniu I.1. Jest ona znacznie większa niż w pozostałych drzewostanach. Późna faza stadium rozpadu wyróżnia się natomiast największą miąższością posuszu w stopniu IV oraz niewielką różnicą między stopniami I.1 i I.2. Drzewostany o zaawansowanym rozpadzie odznaczają się również bardzo dużą ilością martwego drewna w III, V i VI stopniu rozkładu.

Różnice między fazami i stadiami rozwojowymi przedstawiają się nieco inaczej w przypadku liczby martwych drzew w poszczególnych stopniach rozkładu. Wyraźna jest odrębność drzewostanów wczesnej fazy stadium optymalnego, w których bardzo wysoka jest liczba martwych drzew w I.2 i I.3 stopniu rozkładu. Wyróżnia się również późna faza stadium rozpadu, w której, w odróżnieniu od pozostałych typów drzewostanu, najliczniejszą grupę stanowią kłody w IV stopniu rozkładu, a kłody o jeszcze bardziej zaawansowanym rozkładzie (stopnie V i VI) są również liczne (Ryc. 30).

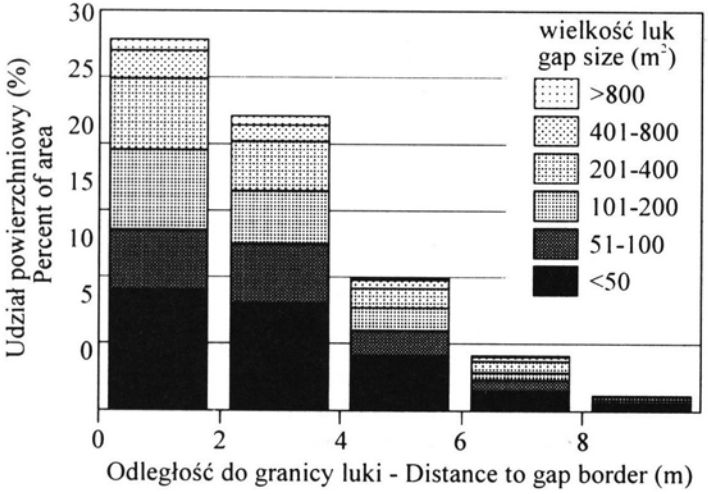
V.3. Luki w warstwie drzew

Wielkość luk i ich udział powierzchniowy. Na obszarze 14,4 ha występuje 539 luk (38/ha) o wielkości od 4 do 1473 m^2. Ich przeciętna powierzchnia wynosi 92 m^2. Wielkość ponad połowy luk jest mniejsza niż 50 m^2, a począwszy od 500 m^2, w kolejnych stumetrowych przedziałach zanotowano już tylko pojedyncze luki (Ryc. 31). Rozkład wielkości luk nie różni się istotnie od rozkładu lognormalnego ($\chi^2 = 14{,}72$; df = 8; p = 0,065). Parametry rozkładu lognormalnego dla wielkości luk wynoszą $3{,}85 \pm 1{,}20$ (średnia $\pm$ odchylenie standardowe), a uzyskano je po transformacji wartości liczbowych w metrach kwadratowych za pomocą logarytmu naturalnego. Biorąc pod uwagę stumetrowe przedziały wielkości, największą powierzchnię (930 m^2/ha) zajmują luki najmniejsze, o powierzchni poniżej 100 m^2 (Ryc. 31). Luki o wielkości ponad 500 m^2, choć nieliczne, zajmują przeciętnie 400 m^2 na 1 ha boru górnoreglowego, a ich udział w areale wszystkich luk sięga 12 proc. Łącznie, luki zajmują 34 proc. badanego fragmentu świerczyny.



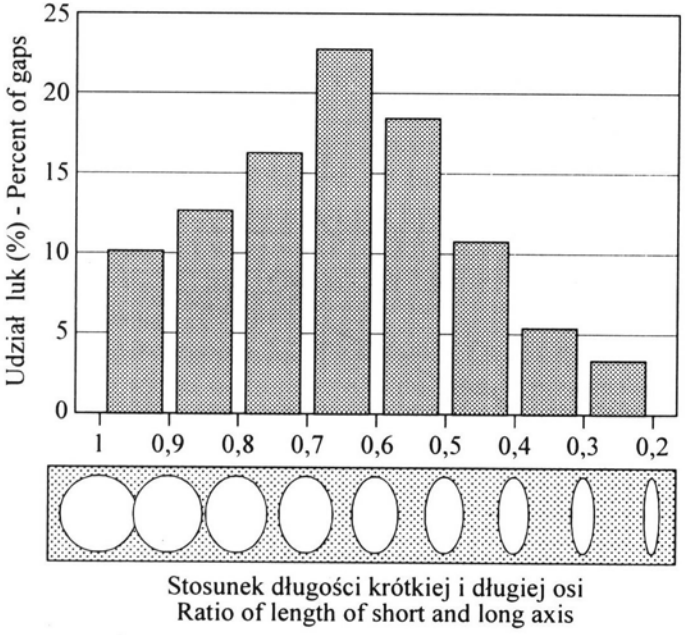
Ryc. 31. Struktura wielkości luk (histogram) i skumulowany powierzchniowy udział luk o różnej wielkości (wykres liniowy); wśród luk o wielkości $\leqslant 100$ m^2 wyróżniono dwie klasy: $\leqslant 50$ m^2 i > 50 m^2

Fig. 31. Distribution of gap sizes (bars) and cumulative percentage of area in gaps of different size classes (line); for gaps $\leqslant 100$ m^2 two classes were distinguished: $\leqslant 50$ m^2 and > 50 m^2



Ryc. 32. Podział zwartego drzewostanu na strefy o szerokości 2 m, współśrodkowo otaczające luki o różnej wielkości

Ryc. 32. Division of closed stand into 2 meters wide belts concentrically surrounding gaps of different size



Ryc. 33. Zróżnicowanie kształtu luk wyrażonego odwrotnością stosunku długości najdłuższej osi do najdłuższej spośród prostopadłych do niej; w dolnej części rysunku przedstawiono elipsy, w których stosunek długości obu osi przyjmuje podane wartości

Fig. 33. Variability of gap shape defined as the inverted ratio of length of its longest axis to the longest one perpendicular to it; the shape of ellipses showed in the lower part of the figure corresponds with values of the ratio specified on the diagram

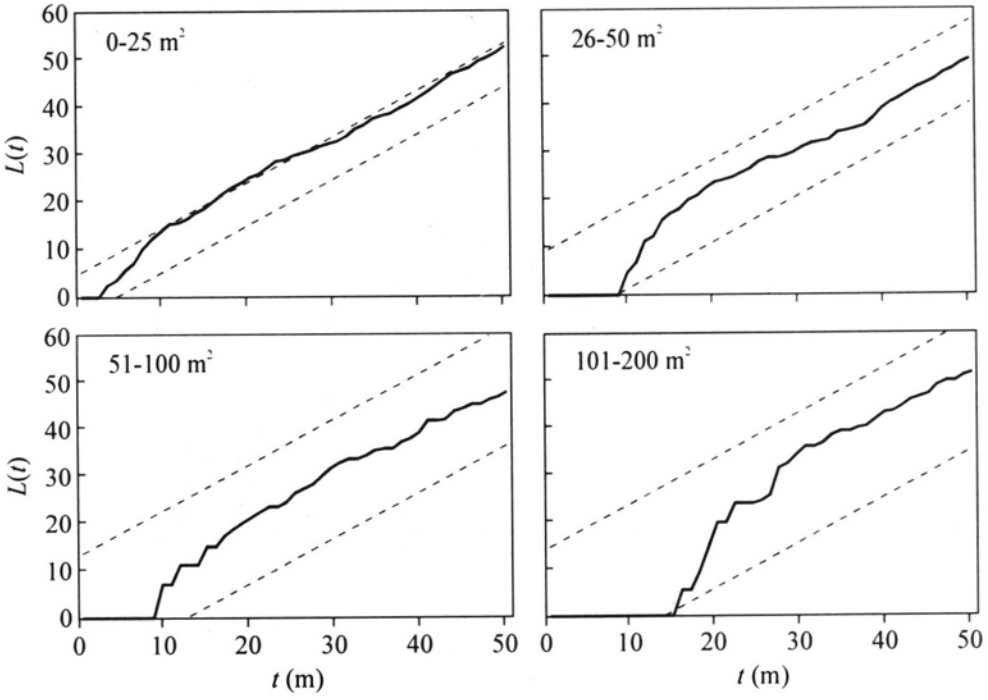
Prawie 28 proc. terenu badań znajduje się w bezpośrednim sąsiedztwie luk, nie dalej niż 2 m od nich (Ryc. 32). W odległości od 2 do 4 m od luk mieści się 22 proc. obszaru, a zaledwie 1 proc. świerczyny znajduje się w odległości ponad 8 m od brzegu najbliższej luki.

Kształt luk jest bardzo zróżnicowany – od kołowych po silnie wydłużone, o długości pięciokrotnie większej niż szerokość (Ryc. 33). Najwięcej jest luk, których długość jest około półtora raza większa od szerokości. Kształt luk pozostaje w istotnym ($p < 0{,}001$) związku z ich powierzchnią, a regresja między kształtem luki ($l_{prostop}/l_{max}$) a jej wielkością (P) ma postać:

$$l_{prostop}/l_{max} = -0{,}130 \log P + 0{,}864$$

Powyższa zależność oznacza, że w przypadku luk o wielkości 10 m^2 długość jest 1,36 razy większa niż szerokość. Przy wielkości 100 m^2 stosunek długości do szerokości zwiększa się do 1,66, a w lukach o powierzchni 1000 m^2 osiąga 2,1.

Rozmieszczenie luk. Rozmieszczenie luk nie jest w pełni losowe. Istotne odchylenie od rozmieszczenia losowego zanotowano tylko wśród luk o wielkości poniżej 25 m^2.



Ryc. 34. Wyniki analiz wzorca rozmieszczenia luk poszczególnych klas wielkości
Linie przerywane wyznaczają obszar rozmieszczenia losowego, powyżej nich znajduje się obszar rozmieszczenia skupiskowego, linie ciągłe przedstawiają wykresy funkcji $L(t)$ dla klas wielkości

Fig. 34. Results of the analyses of spatial pattern of gaps of different size classes
Dashed lines delimit the area of random distribution, the area of clumped distribution is above them, solid lines are graphs of function $L(t)$ for different size classes of gaps

Wykres funkcji $L(t)$ dla tych najmniejszych przerw w sklepieniu lasu zbliża się do granicy 95 proc. przedziału ufności przy t równym 11 m oraz przekracza tę granicę w przedziale od 17 do 25 m (Ryc. 34). Na tej podstawie można wnioskować, że skupiska niewielkich prześwitów w warstwie drzew realizują się w skali przestrzennej od około 400 do 2000 m^2.

Rozmieszczenie luk nie zależy od nachylenia stoku ($\chi^2 = 3{,}6$; df = 6; p = 0,75). Z nachyleniem stoku nie jest także związana wielkość luk. Powierzchnia luk na stokach o nachyleniu do 5°, od 5 do 15° i ponad 15° nie różni się istotnie (p = 0,25; różnice analizowano testem Kruskala-Wallisa).

Martwe drzewa w lukach. Związek wielkości luk (P) [m^2] i liczby świerków, które obumarły w ich granicach (N) jest istotny ($p < 0{,}001$) i najlepiej opisuje go funkcja liniowa:

$$N = 0{,}03P + 0{,}6$$

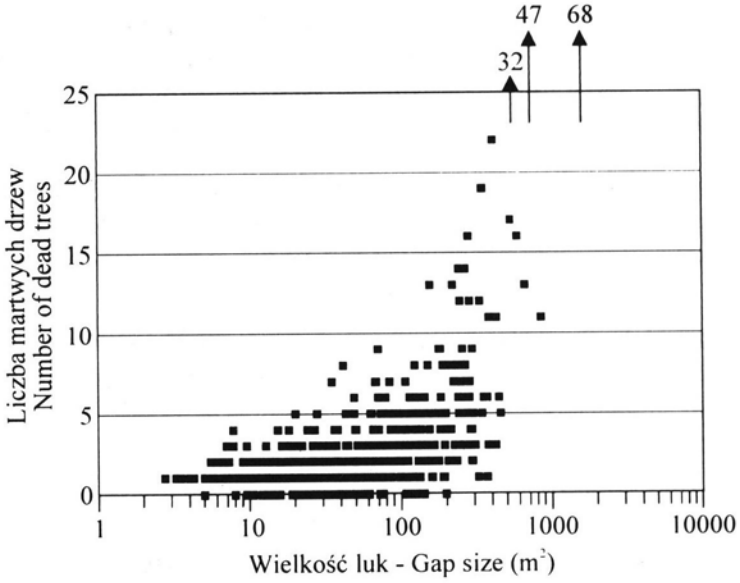
W obliczeniach nie uwzględniono luk, w których nie było ani jednego suchego świerka. Według uzyskanego równania regresji jeden martwy świerk przypada na około 30 m^2 luki. Wyjaśnia ono 63 proc. zmienności liczby suchych drzew, co oznacza że w lukach o tej samej wielkości ilość świerkowego posuszu jest bardzo zmienna. Na przykład w najmniejszych lukach, poniżej 10 m^2, znajduje się od jednego do czterech martwych świerków, a w lukach o powierzchni około 100 m^2 znajduje się od jednego do dziewięciu sztuk posuszu. Największą ilość posuszu zanotowano w luce o powierzchni prawie 1500 m^2, w której było 68 świerkowych pni (Ryc. 35).

Stałym elementem świerczyny są także otwarte powierzchnie, których obecność nie jest rezultatem obumierania świerków. W badanym fragmencie boru górnoreglowego obecnych było 60 luk, w których nie było ani jednego martwego stojącego pnia, ani podstawy złomu lub wykrotu (Ryc. 35). W większości (43), są to niewielkie luki nie przekraczające 50 m^2. Osiem luk ma powierzchnię ponad 100 m^2, a największa z nich osiąga 198 m^2.

Szczątki drzew w poszczególnych lukach należą zazwyczaj do szerokiego zakresu stopni rozkładu. Tylko wśród najmniejszych (do 50 m^2) przeważają luki, w których martwe drzewa reprezentują jeden lub dwa kolejne stopnie rozkładu (Ryc. 36). Jeśli natomiast powierzchnia przerwy w warstwie drzew przekracza 100 m^2, to w ponad 50 proc. przypadków znajdują się w nich martwe pnie obejmujące co najmniej pięć kolejnych stopni rozkładu.

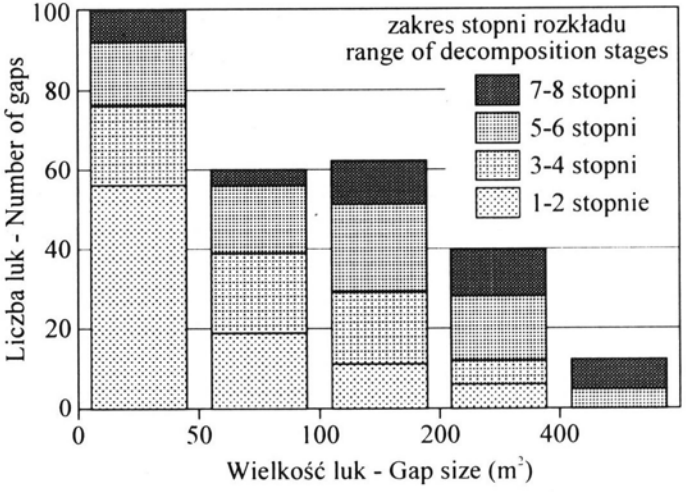
Zagęszczenie kłód, wyrażone ich długością na jednostkę powierzchni, jest w lukach prawie dwukrotnie wyższe niż pod koronami drzew i wynosi 1680 m/ha wobec 940 m/ha. Jeszcze większe dysproporcje ujawniają się, gdy podstawą porównania jest powierzchnia kłód. Zajmują one 226 m^2/ha pod zwartym drzewostanem, natomiast w lukach pokrywają 451 m^2/ha. Oznacza to, że fragmenty kłód mają większą grubość w lukach niż poza nimi.

Biorąc pod uwagę tylko luki w całości mieszczące się na obszarze badań, obliczono w nich powierzchnię leżących pni. Wśród 124 luk, w których nie było



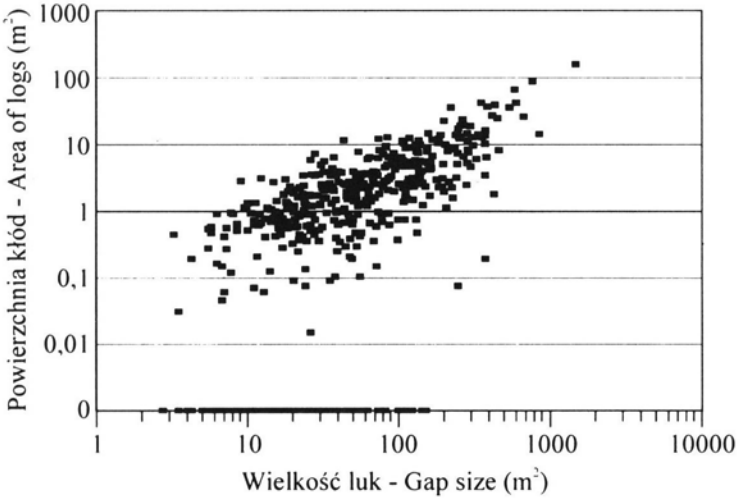
Ryc. 35. Zależność między wielkością luk a liczbą znajdujących się w nich martwych drzew
Dla trzech luk liczbę martwych drzew podano nad strzałkami usytuowanymi odpowiednio do wielkości luk; uwzględniono tylko luki w całości znajdujące się w granicach obszaru badań

Fig. 35. Relationship between gap size and number of gapmakers
For three gaps the number of gapmakers is written above arrows situated accordingly to their sizes; only gaps entirely placed within the investigated area are considered



Ryc. 36. Zakres stopni rozkładu szczątków drzew znajdujących się w lukach o różnej wielkości
Uwzględniono tylko luki z co najmniej dwoma martwymi pniami i w całości znajdujące się w granicach obszaru badań

Fig. 36. Range of decomposition stages of gapmakers in gaps of different sizes
Only gaps with at least two gapmakers and entirely placed within the investigated area are considered



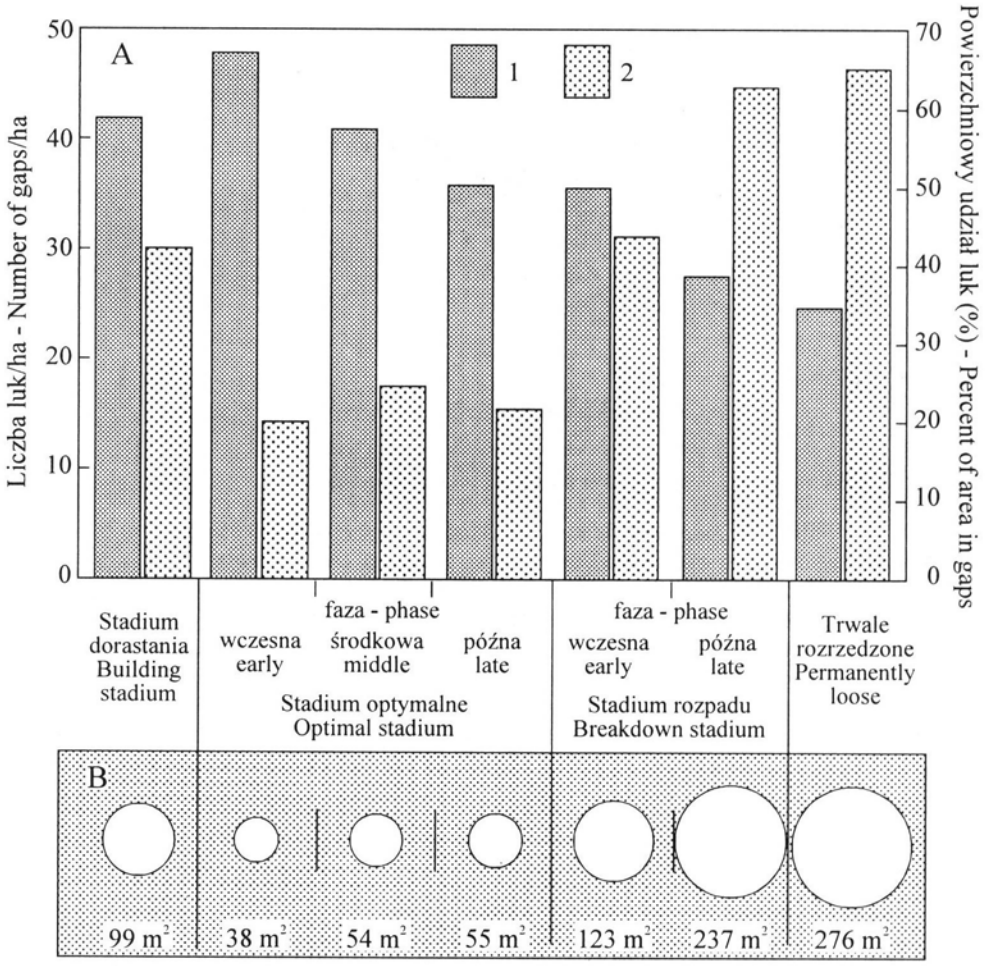
Ryc. 37. Zależność powierzchni kłód w lukach od wielkości luk
Uwzględniono tylko luki w całości znajdujące się w granicach obszaru badań
Fig. 37. Relationship between the area of logs situated in gaps and size of gaps
Only gaps entirely placed within the investigated area are considered

ani jednego fragmentu kłody przeważają najmniejsze, poniżej 25 m^2. Tylko sześć przerw w warstwie drzew pozbawionych kłód ma wielkość ponad 100 m^2, a największa z nich mierzy 150 m^2 (Ryc. 37). Udział powierzchniowy kłód (U) [%] jest istotnie, lecz słabo związany z wielkością luk (P) [m^2] ($p < 0{,}001$; $r^2 = 0{,}42$):

$$U = -0{,}018 \log P + 0{,}084$$

Według obliczonego równania udział ten zmniejsza się z 6,6 proc. w lukach o wielkości 10 m^2 do 3 proc. w lukach zajmujących 1000 m^2. Powierzchnia pokryta kłodami jest bardzo różna w lukach o podobnej wielkości. Na przykład, w lukach obejmujących około 100 m^2 wynosi ona od 0,1 do ponad 10 m^2 (0,1 – 10%). W grupie dużych luk, obejmujących po kilkaset metrów kwadratowych powierzchni, wyróżniają się dwie, ze znikomą ilością rozkładającego się drewna. W jednej z nich (250 m^2) znajdował się fragment kłody zajmujący niespełna 0,1 m^2. W drugiej (400 m^2) kłoda pokrywała tylko 0,2 m^2 (Ryc. 37). Największą powierzchnię leżących pni – 160 m^2, zanotowano w luce o wielkości 1500 m^2.

Rozmieszczenie i wielkość luk a struktura mozaikowa drzewostanu. Największe zagęszczenie luk jest we wczesnej fazie stadium optymalnego – prawie 50 na 1 ha, najmniejsze zaś w późnej fazie stadium rozpadu – 27 na 1 ha (Ryc. 38). Podobnie małą liczbą luk charakteryzują się płaty z trwale rozrzedzoną warstwą drzew. W pozostałych fazach i stadiach rozwoju zagęszczenie luk jest podobne i zawiera się w przedziale od 36 do 42 luk na 1 ha.



Ryc. 38. Zagęszczenie luk i ich powierzchniowy udział (A) oraz średnia wielkość luk (B) w stadiach i fazach rozwojowych drzewostanu oraz w drzewostanach trwale rozrzedzonych

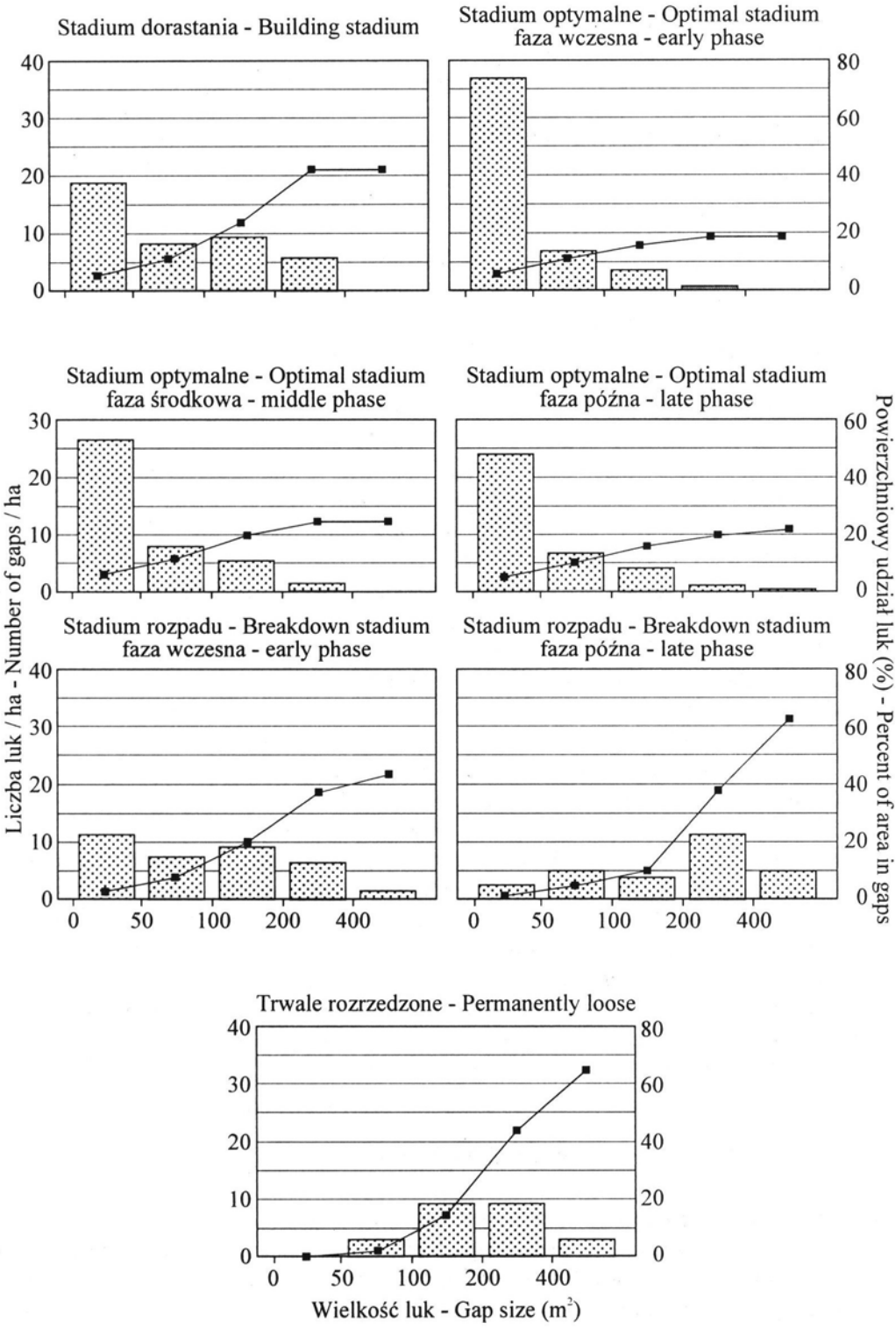
A: 1 — zagęszczenie luk, 2 — powierzchnowy udział luk; B: wielkości kół są proporcjonalne do średnich wielkości luk

Fig. 38. Density and percentage of area in gaps (A), and average gap size (B) in stands of different developmental stadia and phases and in permanently loose stands

A: 1 — density of gaps, 2 — percentage of area in gaps; B: size of circles is proportional to the average gap size

Ryc. 39. Struktura wielkości luk (histogramy) i skumulowany powierzchniowy udział luk o różnej wielkości (wykresy liniowe) w stadiach i fazach rozwojowych drzewostanu oraz w drzewostanach trwale rozrzedzonych

Fig. 39. Distribution of gap sizes (bars) and cumulative percentage of area in gaps of different size classes (lines) in stands of different developmental stadia and phases, and in permanently loose stands


Stadium dorastania - Building stadium
Stadium optymalne - Optimal stadium
faza wczesna - early phase
Stadium optymalne - Optimal stadium
faza środkowa - middle phase
Stadium optymalne - Optimal stadium
faza późna - late phase
Stadium rozpadu - Breakdown stadium
faza wczesna - early phase
Stadium rozpadu - Breakdown stadium
faza późna - late phase
Trwale rozrzedzone - Permanently loose
Liczba luk / ha - Number of gaps / ha
Powierzchniowy udział luk (%) - Percent of area in gaps
Wielkość luk - Gap size (m²)
0
50
100
200
400

Udział powierzchniowy luk jest najniższy we wczesnej fazie stadium optymalnego, czyli tam gdzie jest ich najwięcej, i wynosi 20 proc. (Ryc. 38). O kilka procent powierzchni więcej zajmują luki w obu pozostałych fazach stadium optymalnego, natomiast we wczesnej fazie stadium rozpadu i w stadium dorastania ich udział przekracza 40 proc. Na około dwóch trzecich powierzchni brak jest warstwy drzew w późnej fazie stadium rozpadu i tam, gdzie jest ona trwale rozrzedzona. Zróżnicowanie udziału powierzchniowego luk między typami drzewostanów jest istotne (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$).

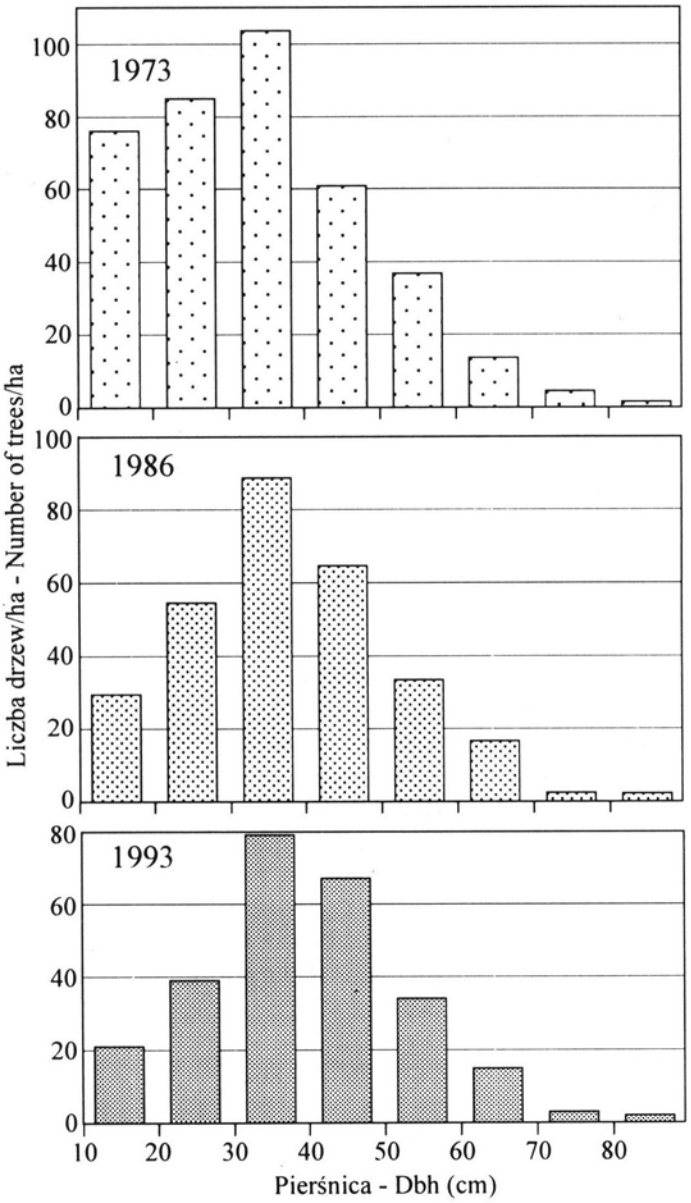
Przeciętna wielkość luk różni się istotnie między typami drzewostanów (ANOVA: $F = 24{,}4$; $df - 6, 514$; $p < 0{,}001$; analizie poddano wartości przekształcone logarytmicznie). Najmniejsza jest ona we wczesnej fazie stadium optymalnego, gdzie wynosi niecałe 40 m^2 (Ryc. 38). W środkowej i późnej fazie stadium optymalnego średnia powierzchnia luk jest nieco większa i wynosi około 55 m^2. We wczesnej fazie stadium rozpadu i w stadium dorastania przeciętna luka mierzy około 100 m^2. Przerwy w warstwie drzew są największe w późnej fazie stadium rozpadu i we fragmentach boru, gdzie jest ona trwale rozrzedzona. Rozkład wielkości luk różni się istotnie od lognormalnego tylko w późnej fazie stadium rozpadu ($\chi^2 = 4{,}7$; $df = 1$; $p = 0{,}04$). Z powodu małej liczby luk nie analizowano rozkładu ich wielkości w drzewostanach trwale rozrzedzonych.

W stadium dorastania oraz w stadium optymalnym przeważają luki najmniejsze, nie przekraczające 50 m^2, przy czym ich przewaga jest największa we wczesnej fazie stadium optymalnego (Ryc. 39). W stadium rozpadu, a zwłaszcza w jego późnej fazie, liczne są luki zajmujące po kilka arów. Podobna sytuacja istnieje w płatach z trwale rozrzedzonym drzewostanem, w których nie stwierdzono ani jednej luki mniejszej niż 50 m^2.

Wszystkie fazy stadium optymalnego charakteryzują się podobnym powierzchniowym udziałem luk o różnej wielkości (Ryc. 39). Luki o wielkości poniżej 50 m^2, od 50 do 100 m^2 i od 100 do 200 m^2 zajmują w każdej fazie po około 5 proc. powierzchni, a luki od 200 do 400 m^2 po około 3 proc. Większych przerw w warstwie drzew nie ma wcale lub obejmują znikomą powierzchnię. W stadiach dorastania i rozpadu największą łączną powierzchnię mają luki o wielkości od 200 do 400 m^2. Ich udział wynosi w tych drzewostanach od 20 do 30 proc. Duże podobieństwo pod względem powierzchniowego udziału luk o różnej wielkości istnieje między późną fazą stadium rozpadu i trwale rozrzedzonymi drzewostanami. W obu przypadkach blisko 30 proc. obszaru znajduje się w lukach o wielkości od 200 do 400 m^2, a jeszcze większe luki obejmują nieco ponad 20 proc. areału.

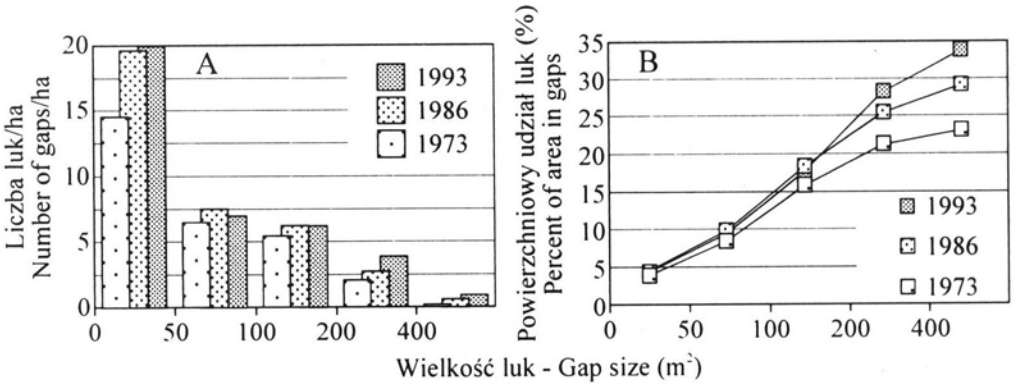
V.4. Rekonstrukcja zmian struktury drzewostanu

Zmiany struktury grubościowej drzewostanu. Zależność między grubością świerka a jego przyrostem okazała się nieistotna i bardzo słaba (współczynnik dopasowania r^2 wynosi poniżej 0,05 dla lat 1973–1993 i 1986–1993). Z tego powodu, dla każdego drzewa przyjęto taki sam przyrost na grubość równy średniej z wszystkich pomiarów,



Ryc. 40. Grubościowa struktura drzewostanu na całym obszarze badań w latach 1973, 1986 i 1993
Fig. 40. Diameter distribution of tree stand over the whole investigated area in years 1973, 1986 and 1993

czyli 0,9 cm dla okresu 1986–1993 i 2,3 cm – dla okresu 1973–1993. Ponieważ pierśnicę świerków mierzono z dokładnością do 1 cm, dla okresu 1986–1993 pomniejszono ją o 1 cm tylko u 90 proc. drzew, a dla okresu 1973–1993 – o 2 cm u 70 proc. drzew i o 3 cm – u 30 proc. Dzięki temu pierśnicę zmniejszono przeciętnie o 0,9 i 2,3 cm. W taki sam sposób przeprowadzono korektę grubości posuszu.



Ryc. 41. Struktura wielkości luk (A) i skumulowany powierzchniowy udział luk o różnej wielkości (B) na całym obszarze badań w latach 1973, 1986 i 1993

Fig. 41. Distribution of gap sizes (A) and cumulative percentage of area in gaps of different size classes (B) over the whole investigated area in years 1973, 1986 and 1993

Po wprowadzeniu odpowiednich poprawek do wymiarów drzew żywych w roku 1993 oraz do posuszu I i II stopnia rozkładu, uzyskano strukturę grubości drzew w latach 1973 i 1986. W stosunku do roku 1993 struktura drzewostanu w roku 1986 różni się tylko nieznacznie większym udziałem drzew najcieńszych, a w obu terminach rozkład grubości jest zbliżony do symetrycznego (Ryc. 40). W roku 1973 udział świerków o grubości poniżej 30 cm był wyraźnie wyższy niż 14 i 20 lat później, a rozkład grubości charakteryzował się dodatnią skośnością.

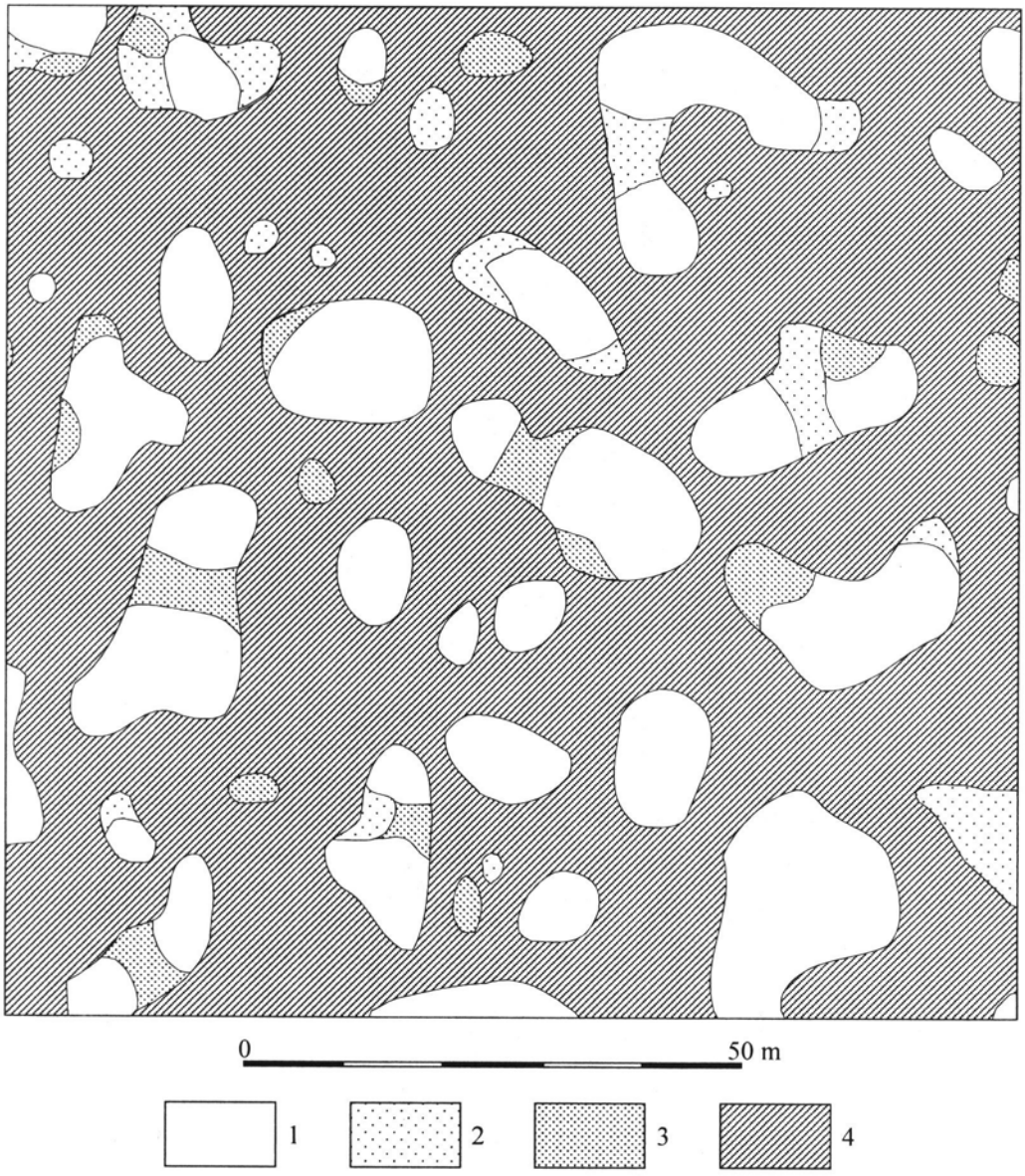
Zmiany stanu luk. Zależność pomiędzy grubością drzewa (d) [m] a średnicą korony ($2r$) [m], wykorzystaną do odtworzenia dawnych granic luk, najlepiej opisuje regresja liniowa:

$$2r = 1{,}36 + 7{,}86d$$

Zależność jest istotna ($p < 0{,}001$), a współczynnik dopasowania r^2 wynosi 0,46.

Przeciętna wielkość luk w latach 1973–1986 nieznacznie się zmniejszyła z 81 m^2 do 78 m^2, natomiast w następnym okresie wzrosła do 89 m^2, czyli o prawie 10 m^2. Zmiany średniej wielkości luk są istotne (test Kruskala-Wallisa: $p = 0{,}027$).

W ciągu dwudziestu lat zmieniła się struktura wielkości luk (Ryc. 41A). Największe zmiany zaszły wśród najmniejszych i największych przerw w warstwie drzew. Luk o wielkości poniżej 50 m^2 przybyło o prawie 40 proc., natomiast o wielkości ponad 200 m^2 – 110 proc. Zmiany struktury wielkości luk są istotne (test Kolmogorova-Smirnova: lata 1973–1986: $D = 0{,}120$; $p = 0{,}003$; lata 1973–1993: $D = 0{,}135$; $p < 0{,}001$).

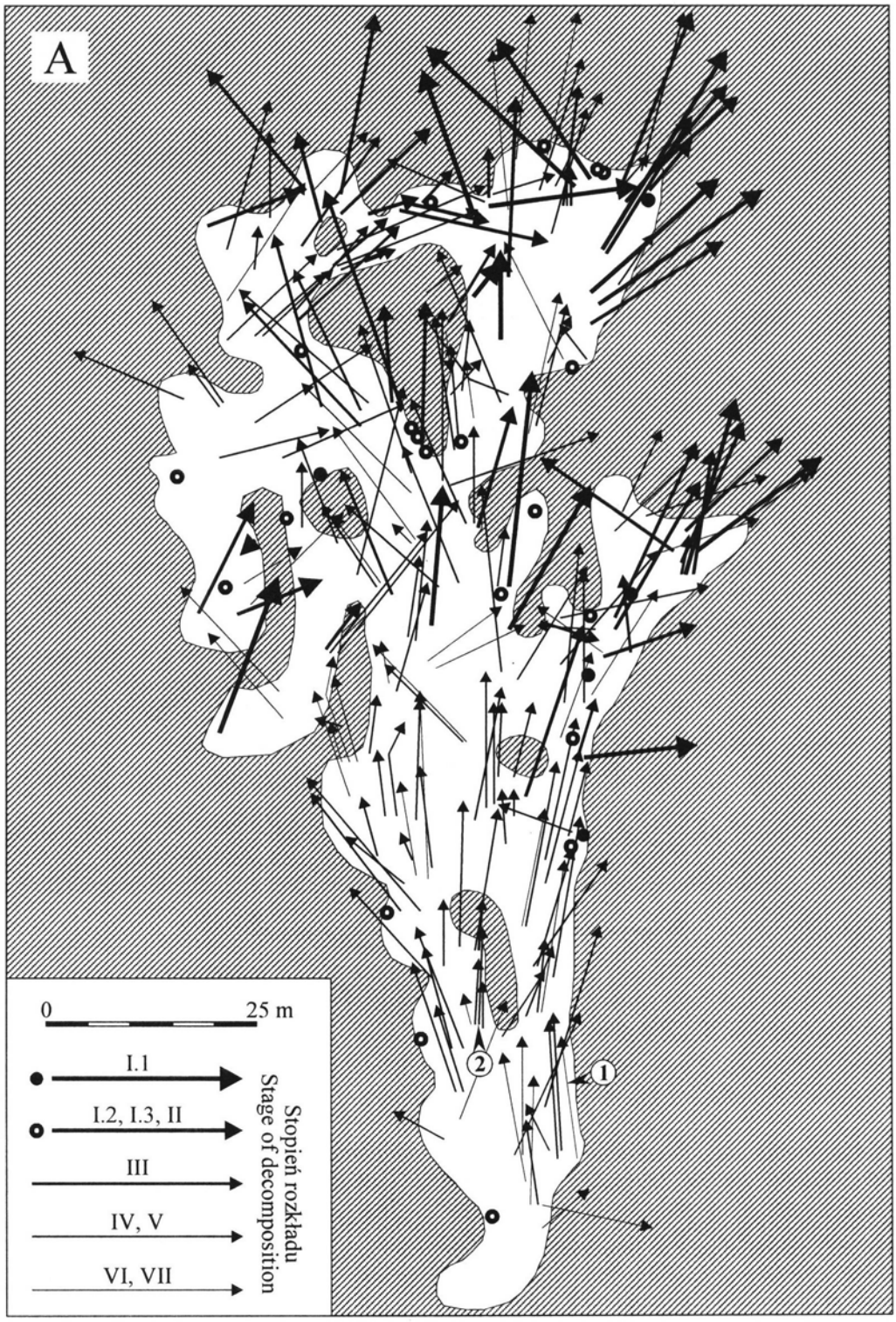


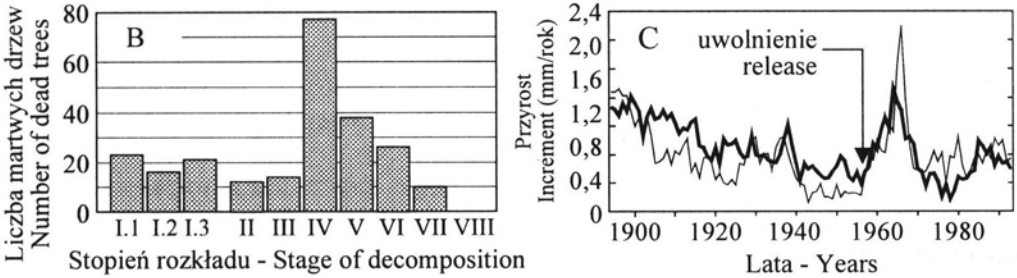
Ryc. 42. Zmiany stanu luk w latach 1973–1986–1993 w wybranym fragmencie obszaru badań o wielkości 1 ha

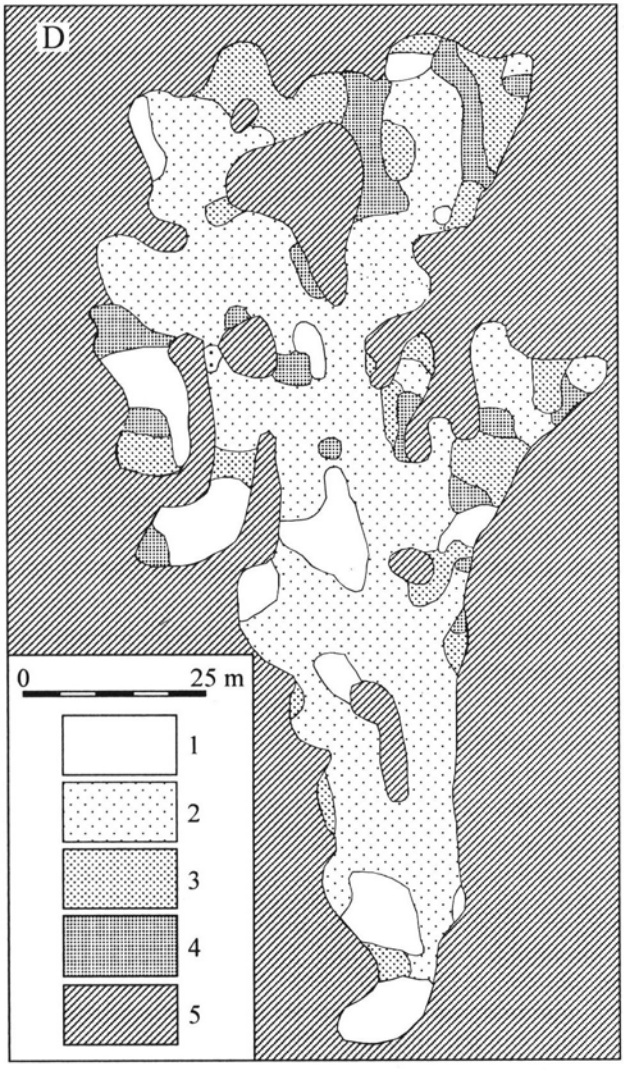
Przybliżone lata powstania luk: 1 – przed 1973, 2 – 1973–1986, 3 – po 1986; 4 – zwarty drzewostan

Fig. 42. Changes of gaps in years 1973–1986–1993 on a selected, 1 ha fragment of the investigated area

Approximate years of gap formation: 1 – before 1973, 2 – 1973–1986, 3 – after 1986; 4 – closed stand


A
0
25 m
I.1
I.2, I.3, II
III
IV, V
VI, VII
Stopień rozkładu
Stage of decomposition
1
2





Ryc. 43. Rozmieszczenie martwych drzew w obrębie wiatrołomu (A) i ich zróżnicowanie pod względem zaawansowania rozkładu (B); zmienność grubości rocznych przyrostów u dwóch świerków rosnących na brzegu wiatrołomu, która posłużyła do wyznaczenia początku szybkiego rozprzestrzeniania się zniszczeń drzewostanu (C); powiększanie się obszaru wiatrołomu w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat (D)

ciąg dalszy podpisu na str. 82

Udział powierzchniowy luk zwiększył się w ciągu dwudziestu lat z 23 do 34 proc. (Ryc. 41B). W latach 1973–1986 łączna powierzchnia luk przyrastała przeciętnie o 46 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. W następnych siedmiu latach przyrost ten osiągnął wartość 66 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. O ile w latach 1973–1986 we wszystkich klasach wielkości luk zwiększyła się łączna powierzchnia, to pomiędzy rokiem 1986 a 1993 nastąpiło nieznaczne zmniejszenie się powierzchni zajętej przez luki o wielkości poniżej 200 m^2. W badaniach nie uwzględniono zmniejszania się luk na skutek rozrostu koron sąsiednich drzew.

W latach 1973–1993 liczba luk na obszarze 14,4 ha zwiększyła się z 392 do 549. Zmiany liczby luk były większe w latach 1973–1986 niż w latach 1986–1993. W pierwszym okresie liczba luk w przeliczeniu na powierzchnię 1 ha i na 1 rok wzrastała przeciętnie o 0,7, natomiast w następnym okresie przyrost ten wyniósł 0,2 luki na 1 ha i rok.

Zaobserwowana zmiana liczby luk jest wypadkową dwóch procesów. Pierwszym jest powstawanie nowych luk o niewielkiej powierzchni, natomiast drugim jest łączenie się małych luk, dzięki śmierci drzew dotychczas je rozdzielających. W latach 1973–1986 powstawało rocznie o około 40 proc. więcej luk niż w następnym siedmioletnim okresie (Tab. 6). Również łączna powierzchnia i wymiary nowopowstałych luk były większe. Na obszarze 14,4 ha powstało wówczas osiemnaście luk o powierzchni ponad 50 m^2, z których jedna osiągnęła 174 m^2. Natomiast w latach 1986–1993 powstały tylko trzy luki o takiej wielkości, z których największa miała 101 m^2.

Po roku 1986 znaczenia nabrało rozszerzanie się istniejących luk. W okresie tym powiększały się one dwukrotnie szybciej niż w latach 1973–1986 (Tab. 6). Powierzchnia największej luki wzrosła w ciągu dwudziestu lat o 400 m^2, z 1070 do 1473 m^2. Po roku 1986 przybrał również na sile proces łączenia się małych luk w większe.

Pojawianie się nowych luk oraz powiększanie się i łączenie luk dotychczas istniejących zilustrowano na rycinie 42, która przedstawia fragment obszaru badań o wielkości 1 ha.

ciąg dalszy podpisu ze strony 81

A: strzałki opatrzone numerami 1 i 2 wskazują usytuowanie świerków wykorzystanych w badaniach dendrochronologicznych; A i D: nie zaznaczono luk znajdujących się poza wiatrołomem; D: przybliżone lata powiększania się wiatrołomu: 1 – przed 1955, 2 – 1955–1973, 3 – 1973–1986, 4 – po 1986; 5 – zwarty drzewostan

Fig. 43. Distribution of dead trees in a windthrow (A) and their variability according to the stage of decomposition (B); variability in radial increment in two spruces growing at the windthrow edge used for dating the beginning of fast expansion of stand disturbance (C); enlargement of the windthrow during the last several tens of years (D)

A: arrows with numbers 1 and 2 point the spruces used in dendrochronological analysis; A and D: gaps situated apart from the windthrow are not marked; D: approximate years of the windthrow enlargement: 1 – before 1955, 2 – 1955–1973, 3 – 1973–1986, 4 – after 1986; 5 – closed stand

Tabela 6 — Table 6

Pojawianie się nowych luk oraz powiększanie się i łączenie luk istniejących w latach 1973—1986 i 1986—1993
Establishment of new gaps, and enlargement and junction of old gaps, in years 1973—1986 and 1986—1993

Cecha Attribute	1973—1986	1986—1993
Liczba nowych luk ($n \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$) Number of new gaps ($n \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$)	0,74	0,54
Łączna powierzchnia nowych luk ($m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$) Total area of new gaps ($m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$)	18,2	10,4
Średnia wielkość nowych luk (m^2) Average area of new gaps (m^2)	24,4	19,4
Przyrost powierzchni luk istniejących ($m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$) Enlargement of existing gaps ($m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$)	28,2	55,4
Ubytek luk w wyniku ich łączenia się ($n \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$) Loss of gaps as a result of their connection ($n \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$)	0,08	0,34

Na podstawie obecności martwych drzew wszystkich stopni rozkładu dokonano próby odtworzenia zmian, jakie zaszły na najrozleglejszej powierzchni pozbawionej warstwy drzew, od jej powstania do roku 1993 (Ryc. 43). W roku 1993 składało się na nią dziesięć połączonych ze sobą luk, z których najmniejsza miała wielkość 53 m^2, a największa — 1473 m^2 (Ryc. 43A). Znajdowało się w nich 238 martwych pni reprezentujących stopnie rozkładu od I do VII. Połowa pni osiągnęła IV i V stopień (Ryc. 43B). Dwa wykroty, które osiągnęły IV i V stopnie rozkładu, znajdujące się w południowej części omawianej powierzchni, powstały około 1955 r. (Ryc. 43C). Jest prawdopodobne, że ta data wyznacza początek szybkiego rozprzestrzeniania się uszkodzeń drzewostanu ku północy, o czym świadczy wyraźna dominacja martwych drzew w IV i V stopniu rozkładu i kierunek ułożenia większości kłód. Przed rokiem 1955 na obszarze dzisiejszego rozległego wiatrołomu było kilkanaście małych luk o łącznej powierzchni około 700 m^2 (Ryc. 43D). Do roku 1973 zniszczenia drzewostanu objęły obszar 0,35 ha, a wskazuje na to położenie szczątków drzew, które osiągnęły co najmniej III stopień rozkładu. W latach 1973—1986 wiatrołom powiększył się do 0,41 ha, a przeciętne tempo tego procesu wynosiło 50 m^2/rok. W okresie tym wiatrołom w dalszym ciągu rozrastał się przede wszystkim w kierunku północnym. Po roku 1986 jego powierzchnia zwiększała się z szybkością prawie 60 m^2/rok, osiągając ostatecznie 0,45 ha w roku 1993. W latach 1986—1993 nie zachodziło już rozrastanie się wiatrołomu ku północy, a obumierały głównie świerki rosnące pojedynczo lub w niewielkich grupach, będące pozostałością wcześniej powalonego drzewostanu.

V.5. Synuzjalna budowa warstwy runa

Typy synuzjów w warstwie runa. W wyniku klasyfikacji 331 opisów warstwy runa wyróżniono dziewiętnaście synuzjów. Różnice między nimi wiążą się przede wszystkim z obfitością występowania poszczególnych taksonów, w mniejszym zaś stopniu dotyczą składu gatunkowego. Zostały one opisane na podstawie panowania ośmiu gatunków roślin naczyniowych i mchu płonnika. W dziewięciu synuzjach obserwowano wyraźną dominację pojedynczego gatunku (Tab. 7). Są to synuzja: wietlicy alpejskiej *Athyrium distentifolium*, trzcinnika leśnego *Calamagrostis arundinacea*, trzcinnika owłosionego *C. villosa*, śmiałka pogiętego *Deschampsia flexuosa*, nareczniсy szerokolistnej *Dryopteris dilatata* s.l., kosmatki olbrzymiej *Luzula sylvatica*, płonnika *Polytrichum formosum*, maliny właściwej *Rubus idaeus* i borówki czarnej *Vaccinium myrtillus*. Siedem ugrupowań wyróżniono na podstawie podobnie wysokiego udziału dwóch gatunków, w czterech jednym z dominantów jest *Vaccinium myrtillus*, a w trzech – *Polytrichum formosum*. Pary gatunków współpanujących są następujące: *Calamagrostis villosa* + *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus*, *Polytrichum formosum* + *Athyrium distentifolium*, *Polytrichum formosum* + *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* + *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* + *Polytrichum formosum*, *Vaccinium myrtillus* + *Rubus idaeus*. Pierwszy z gatunków w każdej z wymienionych par ma wyższe przeciętne pokrycie. W dwóch przypadkach wyraźnemu dominantowi towarzyszy gatunek o pokryciu nie mniejszym niż połowa pokrycia gatunku dominującego (subdominant). Są to synuzja: *Vaccinium myrtillus* + *Dryopteris dilatata* i *Dryopteris dilatata* + *Athyrium distentifolium*. Stosunkowo częste są płaty, w których panuje *Polytrichum formosum*, a *Dryopteris dilatata* i *Vaccinium myrtillus* spełniają rolę subdominantów. Jest to jedyne synuzjum charakteryzujące się wysokim udziałem trzech gatunków. Tylko *Luzula sylvatica* i *Calamagrostis arundinacea* nie występują w układach dwugatunkowych.

Powierzchniowy udział synuzjów. Największą powierzchnię pokrywają łany wietlicy alpejskiej. Rozwijają się one na ponad 40 proc. całego, czternastohektarowego obszaru badań (Tab. 8). Na drugiej pozycji pod względem zajmowanej powierzchni są skupienia borówki czarnej. Ich udział wynosi 28,5 proc. Dalsze trzy synuzja pokrywają od 5 do 10 proc. powierzchni. Udział pozostałych synuzjów jest niewielki i wynosi od 0,2 do 2,6 proc.

Rolę przypadającą poszczególnym gatunkom oszacowano przez obliczenie sumarycznej powierzchni synuzjów, w których znajdują się na pozycji dominanta lub subdominanta. *Athyrium distentifolium* i *Vaccinium myrtillus* są najważniejszymi składnikami runa, przy czym wietlica alpejska zajmuje nieznacznie większą powierzchnię od borówki czarnej (Tab. 9). Płaty zdominowane przez jeden lub drugi z tych gatunków pokrywają łącznie 80 proc. badanego terenu. Spośród pozostałych gatunków tylko dwa, *Dryopteris dilatata* i *Polytrichum formosum* odgrywają znaczącą rolę, zajmując 21 i 12 proc. powierzchni. Pozostałe gatunki:

Tabela 7 – Table 7

Procentowe pokrycie gatunków w różnych synuzjach (zaznaczono dominanty – grube obramowanie i subdominanty – cienkie obramowanie)
Percent cover of species in different synusia (Dominants – thick frame, and subdominants – thin frame are marked)

Synuzjum Synusium	Ad	Ca	Cv	Cv Vm	Df	Dd	Dd Ad	Dd Ri	Ls	Pf	Pf Ad	Pf Df	Pf Dd	Ri	Vm	Vm Dd	Vm Df	Vm Pf	Vm Ri
Liczba powierzchni No. of plots	47	3	19	17	24	11	9	6	35	12	4	4	21	5	57	13	10	28	6
Athyrium distentifolium (Ad)	80	–	<5	<5	–	<5	30	–	<5	<5	80	–	10	<5	–	–	–	<5	10
Calamagrostis arundinacea (Ca)	–	50	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Calamagrostis villosa (Cv)	<5	–	60	50	–	<5	–	10	<5	<5	–	–	<5	–	<5	–	–	–	–
Deschampsia flexuosa (Df)	–	–	–	–	60	–	–	–	<5	<5	–	30	<5	<5	<5	<5	40	<5	–
Dicranum scoparium	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<5	–	–	–	–
Dryopteris dilatata (Dd)	<5	–	<5	10	<5	50	50	40	10	<5	10	–	40	10	10	30	10	10	10
Homogyne alpina	<5	–	<5	10	<5	<5	–	–	<5	<5	–	–	<5	–	<5	<5	10	<5	<5
Luzula sylvatica (Ls)	–	<5	–	<5	<5	–	–	–	60	<5	–	–	<5	<5	<5	<5	<5	<5	–
Oxalis acetosella	10	–	<5	–	–	<5	<5	–	–	–	–	–	–	–	–	<5	–	–	–
Plagiothecium undulatum	10	–	<5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Polytrichum formosum (Pf)	<5	–	<5	10	<5	10	20	–	<5	90	90	30	80	–	<5	10	<5	70	–
Rubus idaeus (Ri)	<5	10	<5	–	–	–	–	30	<5	–	–	–	–	50	<5	–	–	<5	30
Vaccinium myrtillus (Vm)	–	10	<5	40	10	20	10	–	10	10	<5	10	40	<5	60	50	50	70	40

Tabela 8 — Table 8

Udział powierzchniowy synuzjóww na całym obszarze badań i związek ich występowania z nachyleniem stoku i obecnością luk
Percent of area covered by synusia over the whole investigated area and their relationship with slope inclination and presence of gaps

Synuzjum Synusium	Udział powierzchniowy (%) Percent area	Związek z Relation with	
		nachyleniem stoku slope inclination	obecnością luki presence of gaps
Athyrium distentifolium	41,6	(+)**	32,8/57,5[1]***
Vaccinium myrtillus	18,5	(−)*	23,4/12,7*
Vaccinium myrtillus + Dryopteris dilatata	10,0	ni	ni
Dryopteris dilatata	8,1	ni	ni
Vaccinium myrtillus + Polytrichum formosum	6,1	(−)***	8,0/2,7**
Calamagrostis villosa	2,6	ni	21,9/3,9**
Polytrichum formosum	2,5	ni	ni
Luzula sylvatica	2,1	(−)***	ni
Polytrichum formosum + Athyrium distentifolium	1,8	ni	ni
Polytrichum formosum + *Dryopteris dilatata*	1,7	ni	ni
Deschampsia flexuosa	1,4	(−)***	ni
Dryopteris dilatata + Rubus idaeus	1,0	ni	0,4/1,9*
Vaccinium myrtillus + Deschampsia flexuosa	1,0	(−)***	ni
Polytrichum formosum + Deschampsia flexuosa	0,6	(−)**	ni
Calamagrostis arundinacea	0,4	(+)**	ni
Calamagrostis villosa + Vaccinium myrtillus	0,2	ni	ni
Dryopteris dilatata + *Athyrium distentifolium*	0,2	ni	ni

[1] udział poza lukami/udział w lukach (%); (+) — związek dodatni; (−) — związak ujemny; *** — $p < 0{,}001$; ** — $p < 0{,}01$; * — $p < 0{,}05$; ni — związek nieistotny; istotność związków analizowano testem χ^2; czcionką pogrubioną wyróżniono dominanty, czcionką normalną — subdominanty
[1] percent of area outside gaps/percent of area in gaps; (+) — positive relation; (−) — negative relation; *** — $p < 0{,}001$; ** — $p < 0{,}01$; * — $p < 0{,}05$; ni — relation not significant; significance of relationships was analyzed with χ^2 test; dominants are marked with bold font, subdominants — with normal font

Deschampsia flexuosa, *Calamagrostis villosa*, *Luzula sylvatica*, *Rubus idaeus* i *Calamagrostis arundinacea* przeważają ilościowo w niewielkich fragmentach boru, obejmujących od 0,4 do 3 proc. powierzchni.

Rozmieszczenie synuzjów a nachylenie stoku. Jedynie płaty z *Athyrium distentifolium* i z *Calamagrostis arundinacea* zwiększają zajmowaną powierzchnię na coraz bardziej stromych stokach (Tab. 8). W terenie płaskim łany wietlicy pokrywają jedną trzecią terenu, a na stokach bardzo stromych ich udział zwiększa się do 50 proc. (Ryc. 44). Z kolei występowanie synuzjów, w których panuje bądź współpanuje *Deschampsia flexuosa* przywiązane jest do zboczy o niewielkim nachyleniu. Podobna relacja istnieje w przypadku fragmentów runa, w których gatunkiem dominującym jest *Vaccinium myrtillus* lub gdzie krzewinka ta dominuje razem z *Polytrichum formosum*.

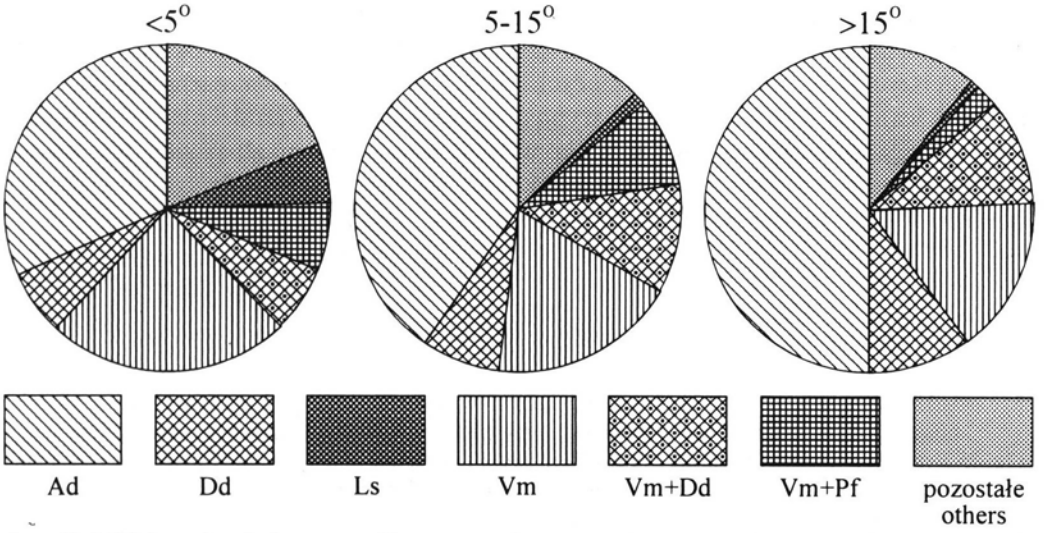
Łączny udział obu wymienionych synuzjów zmniejsza się z 31 proc. w płaskim terenie do 18 proc. w terenie o nachyleniu ponad 15°. Najsilniejszym związkiem (największa wartość χ^2) z terenem o słabym nachyleniu charakteryzują się skupienia *Luzula sylvatica*. Przy nachyleniu do 5° ich udział wynosi 6 proc. Na bardzo stromych stokach płaty z kosmatką olbrzymią tworzą niespełna 1 proc. warstwy runa.

Tabela 9 — Table 9

Udział powierzchniowy płatów z dominacją poszczególnych gatunków i związek ich występowania z nachyleniem stoku
Percent of area covered by patches dominated by different species and relationship between their distribution and slope inclination

Gatunek Species	Udział powierzchniowy Percent area	Związek z nachyleniem stoku Relation with slope inclination
Athyrium distentifolium	43,6	(+)**
Vaccinium myrtillus	37,5	(−)**
Dryopteris dilatata	21,0	(+)*
Polytrichum formosum	12,7	(−)**
Deschampsia flexuosa	3,0	(−)***
Calamagrostis villosa	2,8	ni
Luzula sylvatica	2,1	(−)***
Rubus idaeus	1,0	ni
Calamagrostis arundinacea	0,4	(+)**

(+) — związek dodatni (positive relation); (−) — związek ujemny (negative relation); *** — $p < 0{,}001$; ** — $p < 0{,}01$; * — $p < 0{,}05$; ni — związek nieistotny (relation not significant)



Ryc. 44. Udział powierzchniowy synuzjów w warstwie runa na stokach o nachyleniu <5°, 5–15° i >15°
Fig. 44. Percentage of synusia of field layer on slopes inclined <5°, 5–15° and >15°
Ad — *Athyrium distentifolium*; Dd — *Dryopteris dilatata*; Ls — *Luzula sylvatica*; Pf — *Polytrichum formosum*; Vm — *Vaccinium myrtillus*

Niezależnie od nachylenia rozmieszczone są wszystkie synuzja, w których gatunkiem panującym jest *Dryopteris dilatata* lub *Calamagrostis villosa*. Również rozmieszczenie większości synuzjów z *Polytrichum formosum* jako dominantem, nie wykazuje statystycznie istotnych zmian kierunkowych w miarę wzrostu nachylenia stoku. Spośród wymienionych, tylko płaty z narecznicą szerokolistną w roli jedynego dominanta zajmują dużą powierzchnię – około 10 proc. na najbardziej stromych stokach (Ryc. 44).

Przeanalizowano również związek rozmieszczenia poszczególnych gatunków z nachyleniem stoku. W tym celu wszystkie synuzja, w których dany gatunek występuje w roli dominanta potraktowano łącznie. Rozmieszczenie siedmiu spośród dziewięciu gatunków jest istotnie związane ze spadkiem stoku (Tab. 9). Wraz ze wzrostem nachylenia zwiększa się udział *Athyrium distentifolium*, *Calamagrostis arundinacea* i *Dryopteris dilatata*, maleje natomiast znaczenie *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica*, *Polytrichum formosum* i *Vaccinium myrtillus*. Tylko *Calamagrostis villosa* i *Rubus idaeus* rozmieszczone są niezależnie od nachylenia.

Synuzja w lukach i poza lukami. Zróżnicowanie warstwy runa jest wyraźnie powiązane z obecnością luk. Istotne odchylenie od rozmieszczenia losowego zanotowano w przypadku pięciu synuzjów (Tab. 8). Zarówno pod okapem drzew, jak i w lukach wszystkich klas wielkości dominującym typem runa są łany wietlicy alpejskiej. Ich udział jest jednak prawie dwukrotnie większy w lukach, niż poza nimi. Pozytywnie z lukami jest także związane rozmieszczenie płatów z *Calamagrostis villosa* oraz *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus*. Z kolei negatywny związek rozmieszczenia synuzjum i luk wykazano w przypadku synuzjów *Vaccinium myrtillus* oraz *Vaccinium myrtillus* + *Polytrichum formosum*.

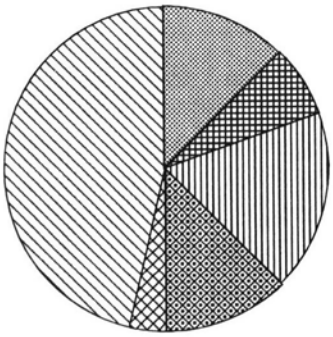
Tylko rozmieszczenie skupień *Vaccinium myrtillus* pozostaje w istotnym związku z wielkością luk ($\chi^2 = 10{,}4$; $df = 4$; $p = 0{,}04$). Pokrywają one około 25 proc. najmniejszych luk, nie przekraczających 50 m^2. W lukach o powierzchni kilkuset metrów kwadratowych ich udział wynosi około 10 proc. Niezależnie od wielkości luk, największą powierzchnię zajmują w nich łany wietlicy alpejskiej. Ich udział zwiększa się, aczkolwiek nieistotnie, z 45 proc. w lukach najmniejszych, o wielkości poniżej 50 m^2, do 64 proc. – w największych, przekraczających 400 m^2.

Ryc. 45. Udział powierzchniowy wybranych synuzjów w warstwie runa pod drzewostanami reprezentującymi różne stadia i fazy rozwojowe oraz pod drzewostanami trwale rozrzedzonymi

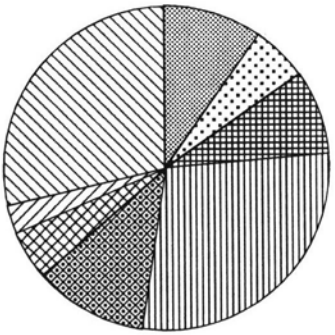
Fig. 45. Percentage of area in synusia of field layer under tree stands of different developmental stadia and phases, and under permanently loose stands

Istotność związku pomiędzy rozmieszczeniem synuzjum a zróżnicowaniem struktury drzewostanu (significance of relation between the distribution of synusium and the structure of tree stand): *** – $p < 0{,}001$; ** – $p < 0{,}01$; * – $p < 0{,}05$; Ad – *Athyrium distentifolium*; Cv – *Calamagrostis villosa*; Dd – *Dryopteris dilatata*; Df – *Deschampsia flexuosa*; Pf – *Polytrichum formosum*; Vm – *Vaccinium myrtillus*

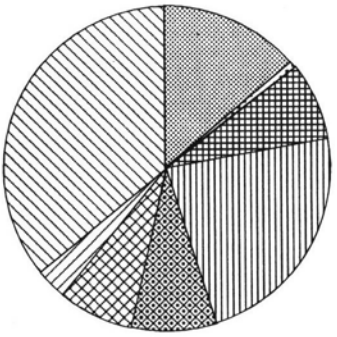
Stadium dorastania
Building stadium



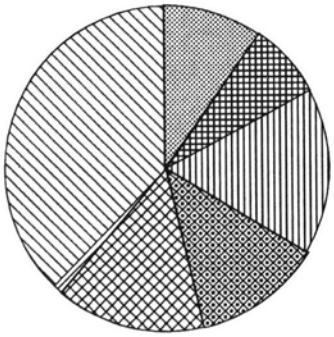
Stadium optymalne
faza wczesna
Optimal stadium
early phase



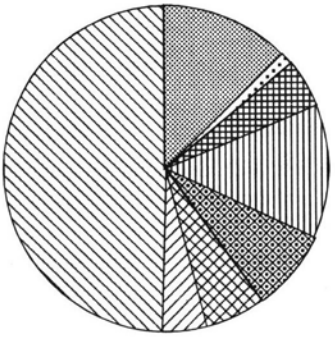
Stadium optymalne
faza środkowa
Optimal stadium
middle phase



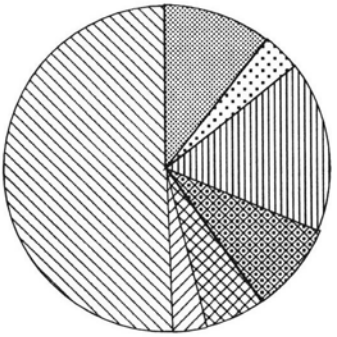
Stadium optymalne
faza późna
Optimal stadium
late phase



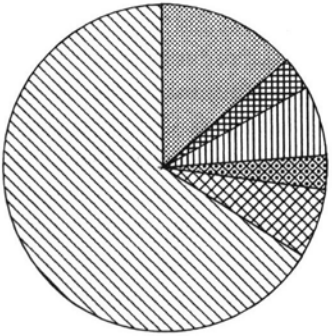
Stadium rozpadu
faza wczesna
Breakdown stadium
early phase

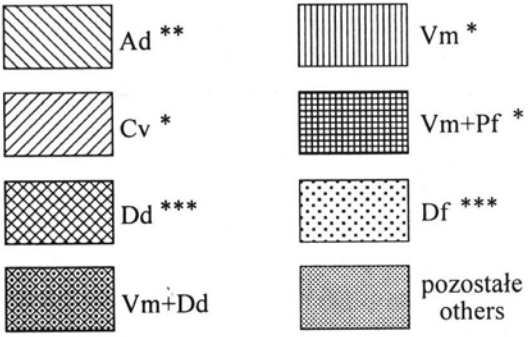


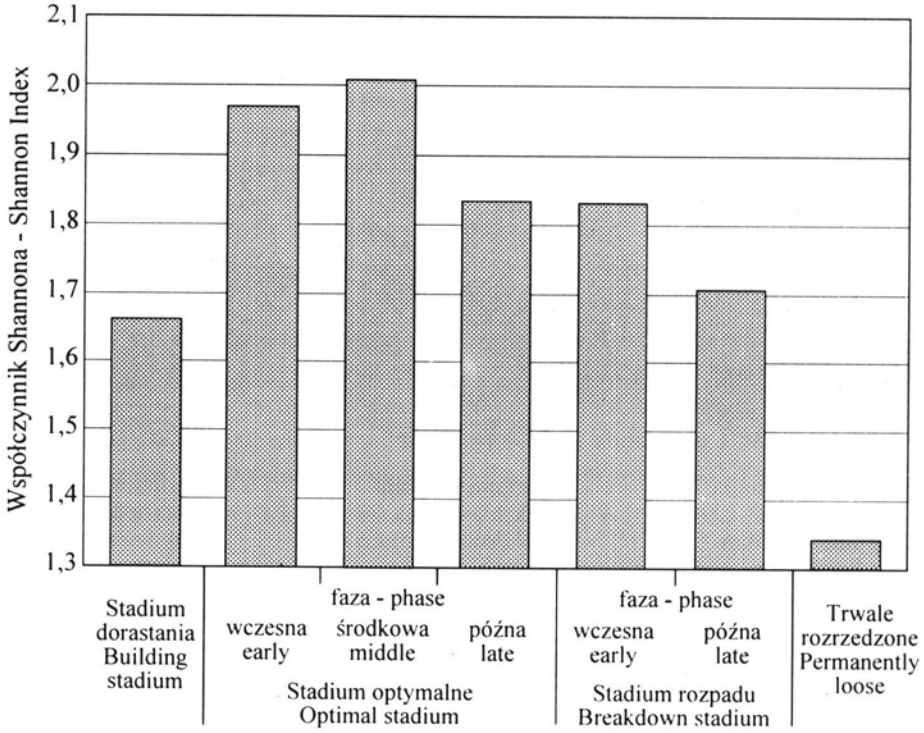
Stadium rozpadu
faza późna
Breakdown stadium
late phase



Trwale rozrzedzone
Permanently loose







Ryc. 46. Zróżnicowanie warstwy runa pod drzewostanami reprezentującymi różne stadia i fazy rozwojowe oraz pod drzewostanami trwale rozrzedzonymi; zróżnicowanie wyrażono wartością współczynnika Shannona

Fig. 46. Diversity of field layer under tree stands of different developmental stadia and phases, and under permanently loose stands; diversity is expressed by the Shannon index

Rozmieszczenie synuzjów a struktura mozaikowa drzewostanu. Szczególną pozycję zajmują trwale rozrzedzone drzewostany, pod którymi panuje *Athyrium distentifolium* pokrywając prawie dwie trzecie powierzchni (Ryc. 45). Płaty z panującą wietlicą alpejską są dominującym typem runa także we fragmentach boru, które znajdują się w stadium dorastania, w środkowej i późnej fazie stadium optymalnego i w stadium rozpadu. Tylko pod drzewostanami we wczesnej fazie stadium optymalnego przeważa synuzjum *Vaccinium myrtillus*. W fazie tej również synuzja *Deschampsia flexuosa* i *Vaccinium myrtillus* + *Polytrichum formosum* osiągają najwyższy udział powierzchniowy. W stadium rozpadu stosunkowo duży udział mają natomiast płaty z *Calamagrostis villosa*. Synuzjum z *Dryopteris dilatata* największą rolę odgrywa w późnej fazie stadium optymalnego.

Zróżnicowanie warstwy runa, wyrażone współczynnikiem Shannona, jest stosunkowo niewielkie w stadium dorastania, natomiast we wczesnej i środkowej fazie stadium optymalnego jest największe (Ryc. 46). W późnej fazie stadium optymalnego i w stadium rozpadu zróżnicowanie warstwy runa jest niższe niż na początku stadium optymalnego, lecz wyższe niż w stadium dorastania. Warstwa runa jest najbardziej jednolita w płatach z trwale rozrzedzonym drzewostanem.

V.6. Odnowienie świerka

V.6.1. Siewki

Siewki na glebie i na pagórkach wykrotów. Liczba siewek, które wykiełkowały na glebie w roku 1993 wahała się od 0 do 165 w kwadratach o wielkości 1 m^2. Najwyższe przeciętne zagęszczenie, prawie 80 siewek/m^2, zanotowano w synuzjach z panującą narecznicą *Dryopteris dilatata* oraz współpanującymi *Vaccinium myrtillus + Dryopteris dilatata* (Ryc. 47). Licznie, bo od 40 do 60 na 1 m^2, siewki występowały wśród darni *Polytrichum formosum* i łanów *Athyrium distentifolium*. Zagęszczenie od 20 do 40 siewek na 1 m^2 stwierdzono we fragmentach boru, w których dominują *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa* lub *Luzula sylvatica*. Poniżej dwudziestu siewek na 1 m^2 występowało w obrębie płatów z *Deschampsia flexuosa* i *Vaccinium myrtillus + Polytrichum formosum* oraz na pagórkach wykrotów. Siewki osiągnęły bardzo wysokie zagęszczenie w ziołoroślach z klasy *Betulo-Adenostyletea*; było ono nawet wyższe od zagęszczenia w runie boru świerkowego z *Dryopteris dilatata*. Zróżnicowanie zagęszczenia siewek w roku 1993 między synuzjami było istotne (ANOVA: $F = 6{,}96$; df – 11, 117; $p < 0{,}001$; testowano wartości przekształcone logarytmicznie).

W następnym, 1994 roku zagęszczenie dwuletnich już świerków w dalszym ciągu było najwyższe w synuzjach z *Dryopteris dilatata* oraz *Vaccinium myrtillus + Dryopteris dilatata* (Ryc. 47). W synuzjach tych było ono około cztery razy mniejsze niż w roku poprzednim i wynosiło 20 osobników/m^2. Dominacji *Vaccinium myrtillus* również towarzyszyło stosunkowo wysokie zagęszczenie dwuletnich świerków, około 7,5 osobników/m^2. Z kolei najmniej świerków zanotowano w synuzjum *Vaccinium myrtillus + Polytrichum formosum*, w którym jeden osobnik przypadał na 2 m^2 powierzchni. Na uwagę zasługuje również niewielka liczba dwuletnich świerków w ziołoroślach.

Po pięciu latach życia kohorty świerków z roku 1993, najwyższe zagęszczenie notowano na pagórkach wykrotów oraz w obrębie płatów z *Dryopteris dilatata* i z *Vaccinium myrtillus + Dryopteris dilatata* (Ryc. 47). Najniższe zagęszczenie było natomiast wśród darni *Polytrichum formosum* i łanów *Athyrium distentifolium*. W synuzjum *Vaccinium myrtillus + Polytrichum formosum* oraz w ziołoroślach nie przeżył do roku 1997 ani jeden osobnik. Zróżnicowanie zagęszczenia świerków między synuzjami w latach 1994 – 1997 jest istotne (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$ dla wszystkich terminów).

Zróżnicowanie zagęszczenia dwuletnich świerków (rok 1994) między synuzjami było całkowicie odmienne od zróżnicowania zagęszczenia siewek w roku 1993 (Ryc. 47). Współczynnik korelacji rang Spearmana między zagęszczeniem kohorty świerka '93 w różnych synuzjach dla dwóch pierwszych lat obserwacji wynosi zaledwie 0,13 (Tab. 10). Z kolei zróżnicowanie zagęszczenia świerków między synuzjami w latach 1994 – 1997 charakteryzuje się dużym podobieństwem, co znajduje odzwierciedlenie w wysokich wartościach współczynnika korelacji (Tab. 10).

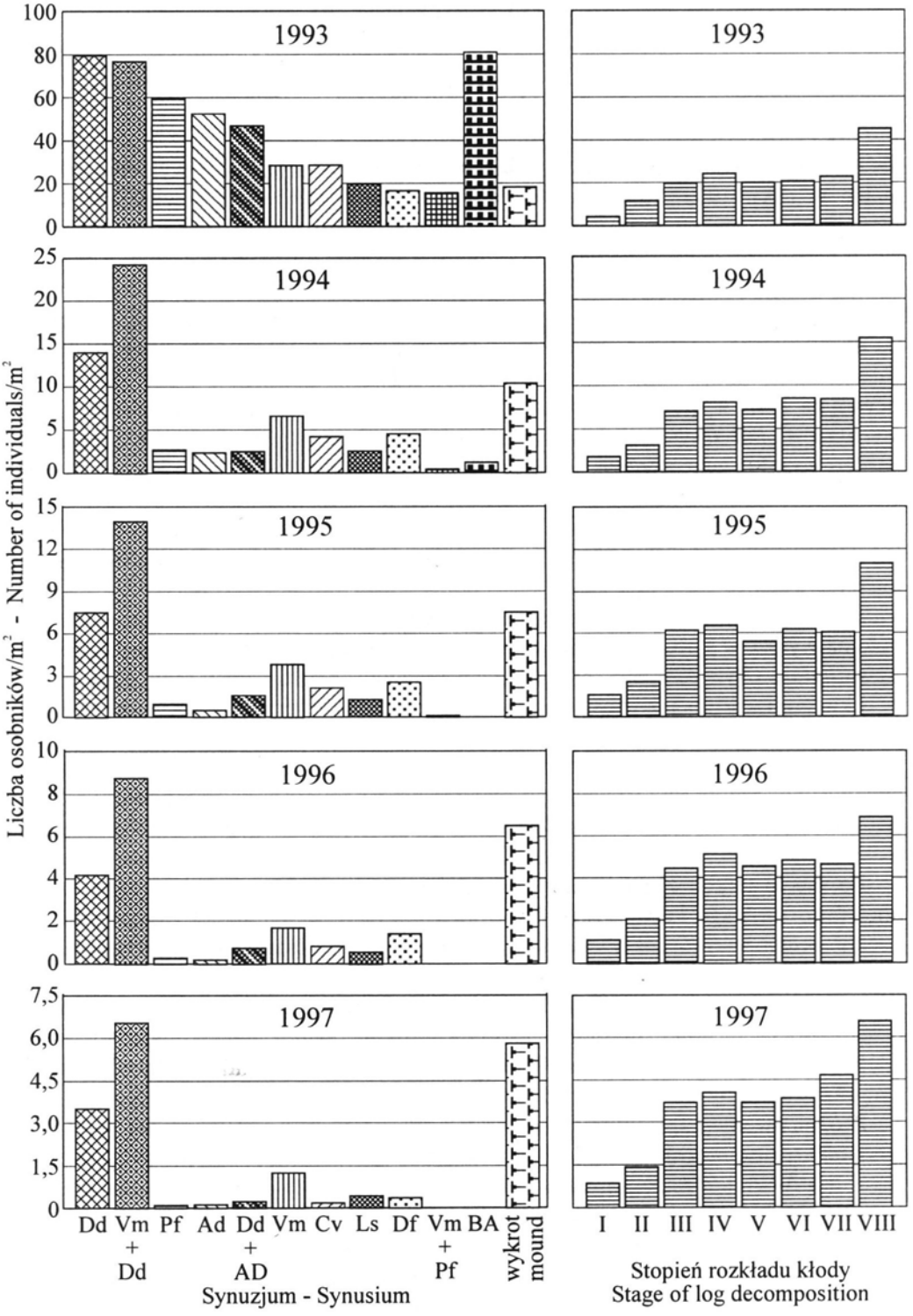

1993
1994
1995
1996
1997
Liczba osobników/m² - Number of individuals/m²
Dd
Vm + Dd
Pf
Ad
Dd + AD
Vm
Cv
Ls
Df
Vm + Pf
BA
wykrot mound
Synuzjum - Synusium
I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
Stopień rozkładu kłody
Stage of log decomposition

Tabela 10 – Table 10

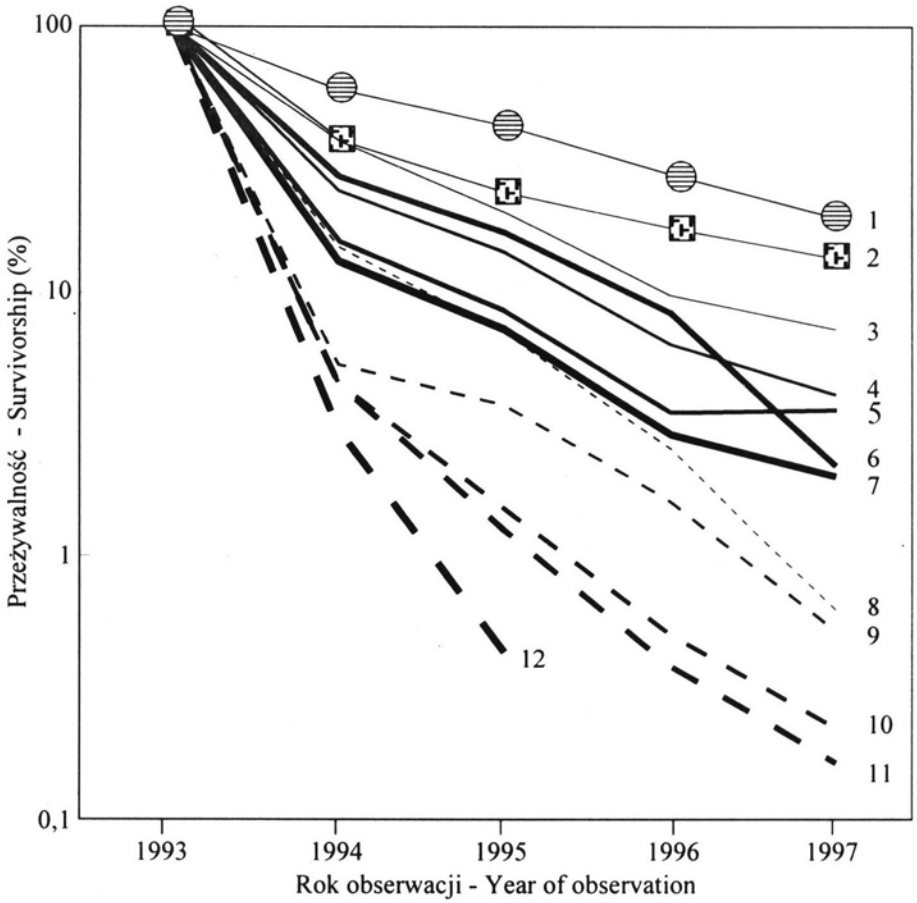
Podobieństwo zagęszczenia świerków w synuzjach między kolejnymi latami obserwacji. Podano wartości współczynnika korelacji rang Spearmana
Similarity of spruce seedlings density in synusia between consecutive years of observation. Values of Spearman rank correlation coefficient are presented

Lata obserwacji Years of observation	1994	1995	1996	1997
1993	0,13	0,02	0,10	0,28
1994		0,94	0,92	0,86
1995			0,98	0,92
1996				0,94

Najwięcej świerków osiągnęło wiek pięciu lat na pagórkach wykrotów – ponad 30 proc. (Ryc. 48). Około 8 proc. siewek z roku 1993 dożyło do roku 1997 w synuzjum *Vaccinium myrtillus* + *Dryopteris dilatata*. W kolejnych dwóch synuzjach, z *Dryopteris dilatata* i *Vaccinium myrtillus* przeżywalność w czteroletnim okresie wyniosła około 4 proc. Jeszcze większą śmiertelność zanotowano na powierzchniach z dominacją *Luzula sylvatica* i *Deschampsia flexuosa*. W towarzystwie tych gatunków wiek pięciu lat osiągnęło zaledwie 2,2 proc. osobników. Fragmenty boru z silnie rozwiniętymi darniami *Polytrichum formosum*, łanowo występującą paprocią *Athyrium distentifolium* lub trzcinnikiem *Calamagrostis villosa* cechowały się najniższą, poniżej 1proc., przeżywalnością świerków od pierwszego do piątego roku życia. Zróżnicowanie przeżywania świerków między synuzjami w latach 1993–1997 jest istotne (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$).

Siewki na martwym drewnie. W roku 1993 siewki świerka były obecne na szczątkach drzew wszystkich stopni rozkładu. Ich zagęszczenie zwiększało się od najsłabiej do najmocniej rozłożonych kłód (Ryc. 47). Na drewnie, które osiągnęło I stopień rozkładu zagęszczenie wynosiło niespełna 5 siewek na 1 m^2 podłoża.

Ryc. 47. Zmiany zagęszczenia świerków z kohorty '93 w synuzjach warstwy runa, na pagórkach wykrotów i na kłodach w różnych stopniach rozkładu w latach 1993–1997
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1 m^2 synuzjum, 1 m^2 powierzchni pagórków wykrotów lub 1 m^2 powierzchni kłód; uwaga: dla kolejnych lat zastosowano inne skale zagęszczenia
Fig. 47. Changes of density of spruce cohort '93 in synusia of herb layer, on windthrow mounds and on logs in different stages of decomposition in years 1993–1997
Density is expressed as a number of individuals per 1 m^2 of synusium, 1 m^2 of mound surface or 1 m^2 of log surface; note: different density scale is used for consecutive years; Ad – *Athyrium distentifolium*; BA – ziołorośla z klasy (tall-herb communities of class) *Betulo-Adenostyletea*; Cv – *Calamagrostis villosa*; Dd – *Dryopteris dilatata*; Df – *Deschampsia flexuosa*; Ls – *Luzula sylvatica*; Pf – *Polytrichum formosum*; Vm – *Vaccinium myrtillus*



Ryc. 48. Przeżywalność świerków z kohorty '93 w latach 1993 – 1997 na kłodach wszystkich stopni rozkładu (1), na pagórkach wykrotów (2) i w synuzjach warstwy runa

Fig. 48. Survival rate of spruce cohort '93 in years 1993 – 1997 on logs of all stages of decomposition (1), on windthrow mounds (2) and in synusia of herb layer: *Vaccinium myrtillus* + *Dryopteris dilatata* (3), *Vaccinium myrtillus* (4), *Dryopteris dilatata* (5), *Deschampsia flexuosa* (6), *Luzula sylvatica* (7), *Calamagrostis villosa* (8), *Dryopteris dilatata* + *Athyrium distentifolium* (9), *Polytrichum formosum* (10), *Athyrium distentifolium* (11), *Vaccinium myrtillus* + *Polytrichum formosum* (12)

Ponad dwukrotnie więcej siewek zaobserwowano w przypadku następnego stopnia. Od stopnia III do VII zagęszczenie jednorocznych świerków było natomiast wyrównane i wynosiło około 20 osobników na 1 m^2. Jeszcze wyższe zagęszczenie, 45 siewek/m^2 zanotowano na kłodach, które osiągnęły VIII stopień rozkładu. Zagęszczenie osobników kohorty '93 zmniejszało się stopniowo w latach 1994 – 1997, jednak relacje między kłodami w kolejnych stopniach rozkładu utrzymały się do roku 1997. Rozmieszczenie świerków kohorty '93 na martwym drewnie było istotnie zależne od stopnia rozkładu w całym pięcioletnim okresie prowadzenia obserwacji ($\chi^2 = 170 \div 1424$; $df = 7$; $p < 0{,}001$ dla wszystkich terminów).

Tempo zamierania najmłodszych świerków na szczątkach drzew w latach 1993 – 1997 nie wykazuje związku z zaawansowaniem rozkładu (ANOVA: F = 0,44; df – 7, 118; p = 0,87; uwzględniono tylko kłody, na których w roku 1993 były co najmniej trzy siewki). Spośród osobników, które osiedliły się na kłodach, wiek 5 lat osiągnęło 18,2 proc. (Ryc. 48). Śmiertelność była najwyższa między pierwszym a drugim rokiem życia świerków. W ciągu trzech następnych lat jej intensywność była podobna.

Rozmieszczenie najmłodszych świerków, do pięciu lat, zależy od grubości leżącego pnia tylko w przypadku dwóch najniższych stopni rozkładu. Przyjmując 95 proc. poziom istotności, prawidłowość taką zanotowano dla siewek i dwuletnich świerków rosnących na kłodach w I stopniu rozkładu oraz dla dwuletnich, trzyletnich i czteroletnich świerków na kłodach, które osiągnęły stopień II. Przyjęty poziom istotności pozwolił na odrzucenie hipotezy o braku zależności jeszcze w odniesieniu do dwuletnich osobników na kłodach w V stopniu rozkładu (Tab. 11).

Tabela 11 – Table 11

Zależność między zagęszczeniem 1 – 5 letnich świerków (Z) rosnących na kłodach w różnych stopniach rozkładu a grubością kłód u podstawy (G). Z wyrażono liczbą świerków na 1 m^2, natomiast G podano w cm. Zamieszczono równania regresji, dla których $p \leqslant 0,1$

Relationship between density of 1 – 5 years old spruces of '93 cohort (Z) on logs in different stages of decomposition and diameter of log base (G). Z is given in individuals/m^2, G is given in cm. Only regresions with $p \leqslant 0,1$ are presented

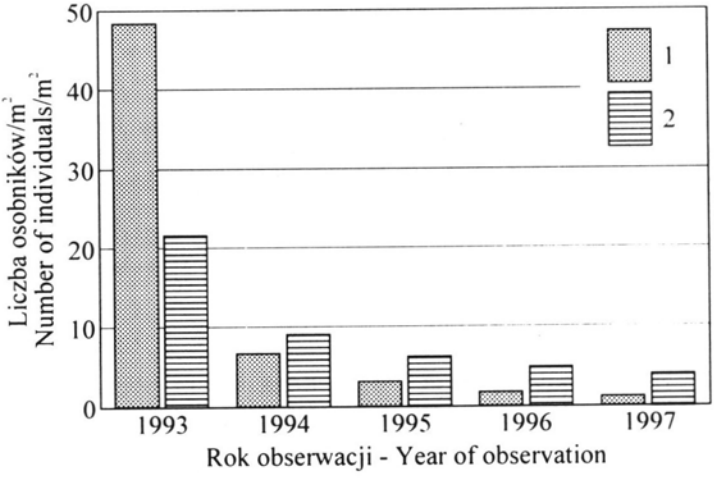
Stopień rozkładu kłody Stage of log decomposition	Wiek świerków Age of spruces	Postać regresji Type of regression	F	p
I	1	$Z = 0,120G - 0,26$	5,08	0,034
	2	$Z = 0,098G - 1,03$	5,19	0,032
	3	$Z = 0,047G - 0,31$	3,99	0,057
	4	ni		
	5	ni		
II	1	ni		
	2	$Z = 0,386G - 5,19$	198	<0,001
	3	$Z = 0,273G - 3,68$	207	<0,001
	4	$Z = 0,202G - 2,71$	205	<0,001
	5	$Z = 0,182G - 2,53$	202	<0,001
III	1 – 5	ni		
IV	1	$Z = -1,34G + 76,3$	4,09	0,051
	2	ni		
	3	ni		
	4	ni		
	5	ni		
V	1	$Z = 0,683G + 0,85$	3,09	0,095
	2	$Z = 0,500G - 6,99$	4,86	0,040
	3	$Z = 0,383G - 5,99$	3,52	0,076
	4	$Z = 0,344G - 5,87$	3,46	0,078
	5	ni		
VI	1 – 5	ni		
VII	1 – 5	ni		
VIII	1 – 5	ni		

ni – związek nieistotny (relation not significant)

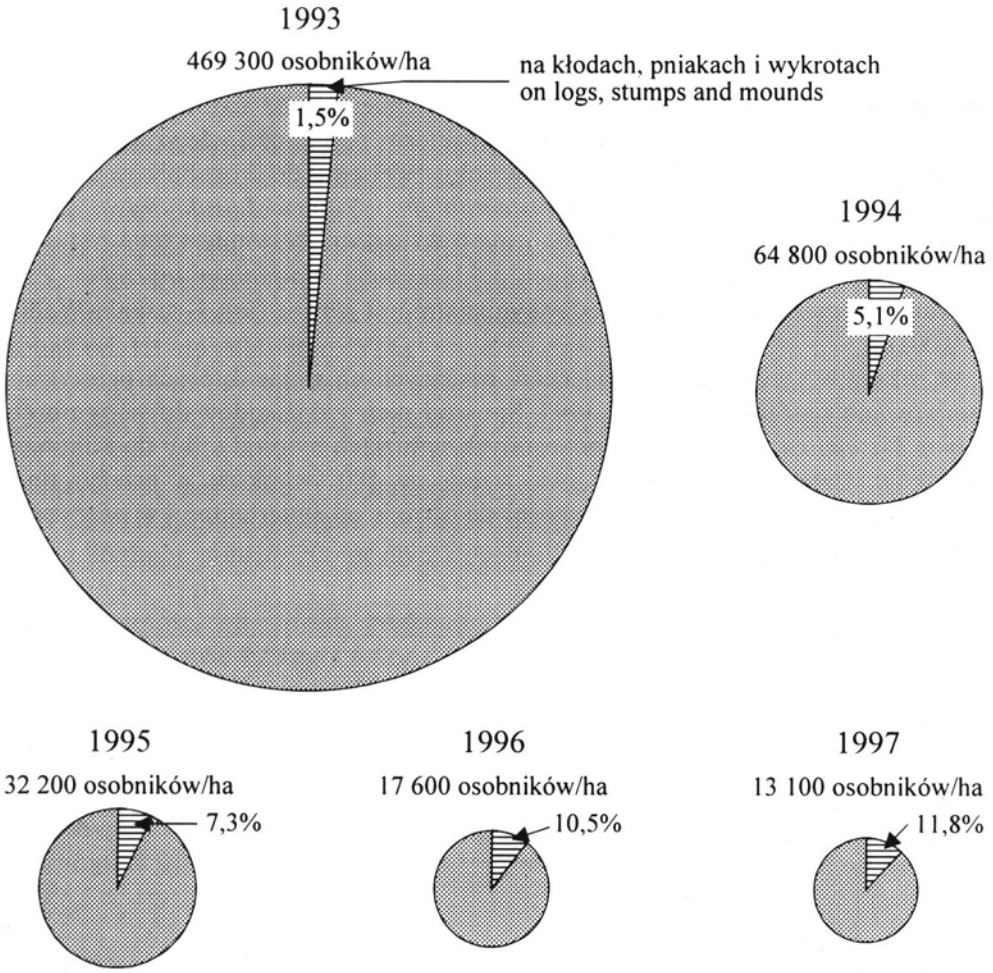
Porównanie występowania siewek na różnym podłożu. Zagęszczenie siewek rosnących na glebie w roku 1993 było o wiele większe niż na kłodach. O ile tylko na najbardziej rozłożonym drewnie, w stopniu VIII, ich liczba nieznacznie przekraczała 40 siewek na 1 m^2, to w synuzjach charakteryzujących się dominacją *Athyrium distentifolium*, *Dryopteris dilatata* i *Vaccinium myrtillus*, które zajmują prawie dwie trzecie powierzchni, zagęszczenie przekraczało 50 siewek na 1 m^2. W kolejnych latach proporcje między zagęszczeniem najmłodszych świerków na obu typach podłoża uległy odwróceniu. W roku 1997, kiedy osiągnęły one wiek 5 lat, zagęszczenie na kłodach w stopniu VIII było już wyższe niż we wszystkich typach runa. Nawet na najsłabiej rozłożonym drewnie, reprezentującym I stopień, zagęszczenie pięciolatków było wyższe niż w większości typów runa (Ryc. 47).

Przeżywalność kohorty świerka z roku 1993 różniła się na obu typach podłoża. O ile na kłodach wiek pięciu lat osiągnęło 18 proc. siewek z roku 1993, to wśród roślin runa najwyższą wartością było 8 proc. W większości synuzjów przeżywalność świerków była znacznie niższa (Ryc. 48).

W roku 1993 na 1 m^2 gleby było ponad dwa razy więcej siewek niż na 1 m^2 kłód (Ryc. 49). Zagęszczenie dwuletnich świerków na kłodach było już nieco wyższe niż wśród roślin runa, a po czterech latach obserwacji różnica między obu typami podłoża była jeszcze większa na korzyść kłód. Zagęszczenie pięcioletnich świerków na 1 m^2 martwego drewna było prawie trzykrotnie większe niż na glebie.



Ryc. 49. Zmiany zagęszczenia świerków z kohorty '93 w latach 1993 – 1997 rosnących na glebie – łącznie wszystkie synuzja (1) i na kłodach – łącznie wszystkie stopnie rozkładu (2)
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1 m^2 podłoża
Fig. 49. Changes in density of spruce cohort '93 on soil – all synusia together (1) and on logs – all stages of decomposition together (2)
Density is expressed as a number of individuals per 1 m^2 of substrate

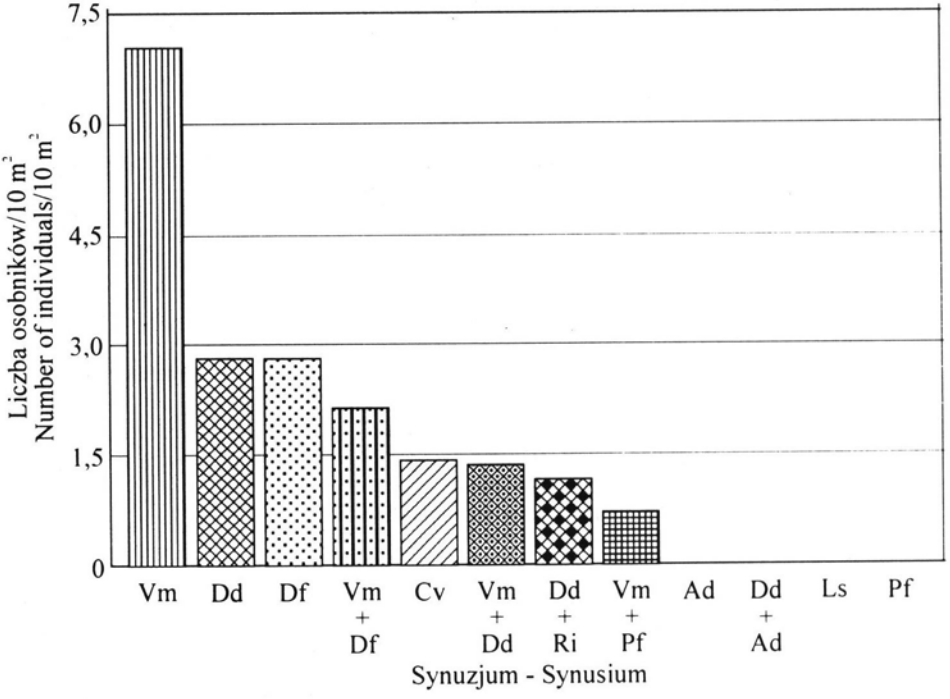


Ryc. 50. Zmniejszanie się wielkości kohorty świerków '93 i zmiany udziału świerków rosnących na kłodach, pniakach i wykrotach w latach 1993–1997
Wielkość kohorty wyrażono liczbą osobników na 1 ha boru górnoreglowego
Fig. 50. Reduction of size of spruce cohort '93 and changes in percentage of spruces growing on logs, stumps and windthrow mounds in years 1993–1997
Size of the cohort is expressed as a number of individuals per 1 ha of forest

Liczbę siewek świerka rosnących w roku 1993 na powierzchni 1 ha obliczono na 469,3 tys. Z tej ogromnej liczby zaledwie 7,2 tys., czyli 1,5 proc., związanych było z kłodami, pniakami i pagórkami wykrotów (Ryc. 50). Są to mikrosiedliska powstałe na skutek śmierci drzew i zajmują łącznie 3,9 proc. powierzchni świerczyny. Do wieku dwóch lat wielkość kohorty świerkowej zmniejszyła się do 64,8 tys. osobników na 1 ha, z czego 3,3 tys., czyli 5,1 proc. przypadało na kłody, pniaki i pagórki wykrotów. Po pięciu latach życia na 1 ha boru górnoreglowego było 13,1 tys. młodych świerków z kohorty '93, a udział osobników rosnących na siedliskach towarzyszących martwym drzewom wzrósł do 11,8 proc.

Nalot na glebie i na pagórkach wykrotów. Rozmieszczenie nalotu rosnącego na glebie zależy w dużym stopniu od charakteru roślinności. Jego zagęszczenie w poszczególnych synuzjach wahało się w roku 1993 od 0 do 7 osobników na 10 m^2 (Ryc. 51). Wśród łanów *Athyrium distentifolium*, skupień *Luzula sylvatica* oraz w obrębie darni *Polytrichum formosum* nie było nalotu. Natomiast jego najwyższe zagęszczenie zanotowano w synuzjach z dominacją *Vaccinium myrtillus*. Zróżnicowanie zagęszczenia nalotu między synuzjami jest istotne (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$).

W roku 1993 wybrano 180 świerków rosnących na glebie, których przeżywanie obserwowano następnie do roku 1997. Spośród nich 113 znajdowało się w obrębie skupień *Vaccinium myrtillus*, a w pozostałych synuzjach było od kilku do kilkunastu osobników. Cztery lata przeżyło dwie trzecie ze 180 świerków, a przeżywalność w synuzjum *Vaccinium myrtillus* nie różni się istotnie od śmiertelności w pozostałych synuzjach łącznie.



Ryc. 51. Zagęszczenie nalotu w synuzjach warstwy runa w roku 1993
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 10 m^2

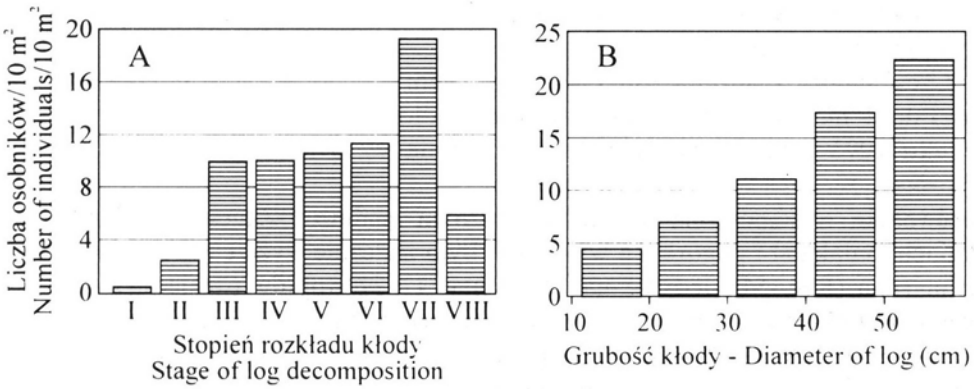
Fig. 51. Density of seedlings in synusia of herb layer in 1993 year
Density is expressed as a number of individuals per 10 m^2 of synusium; Ad – *Athyrium distentifolium*; Cv – *Calamagrostis villosa*; Dd – *Dryopteris dilatata*; Df – *Deschampsia flexuosa*; Ls – *Luzula sylvatica*; Pf – *Polytrichum formosum*; Ri – *Rubus idaeus*; Vm – *Vaccinium myrtillus*

W roku 1993 zagęszczenie nalotu na pagórkach wykrotów wynosiło 45 osobników na 10 m^2, a do roku 1997 zmniejszyło się o 11 osobników. Przeżywalność wyniosła zatem 75 proc.

Nalot na martwym drewnie. Obecność kilkuletnich świerków na kłodach jest uzależniona od stopnia rozkładu martwego drewna ($\chi^2 = 70{,}9$; df = 6; $p < 0{,}001$). Zagęszczenie nalotu w roku 1993 wahało się od jednego osobnika na około 20 m^2 podłoża na kłodach w I stopniu rozkładu, do prawie dwudziestu osobników na 10 m^2 na kłodach, których rozkład osiągnął już VII stopień. Na najsilniej rozłożonych kłodach, w VIII stopniu rozkładu, było ono niższe niż w przypadku stopni od III do VII (Ryc. 52A).

Występowanie świerkowego nalotu jest również uzależnione od wymiarów kłody ($\chi^2 = 77{,}0$; df = 3; $p < 0{,}001$; w analizie pominięto kłody w I stopniu rozkładu, na których rosły tylko dwa świerki). Im jest ona grubsza, tym wyższe jest zagęszczenie rosnących na niej kilku- i kilkunastoletnich świerków. W roku 1993 na kłodach od II do VIII stopnia rozkładu zagęszczenie zwiększało się z 4,5 osobników na 10 m^2 kłód o średnicy poniżej 20 cm do 22 osobników na 10 m^2 kłód o średnicy ponad 50 cm (Ryc. 52B).

W zależności od stopnia rozkładu kłody, różna jest roślinność w miejscach występowania świerkowego nalotu. Osiedlanie się świerków na drewnie nie pokrytym roślinnością jest najczęstsze na kłodach w III stopniu rozkładu. Mchy plagiotropowe i ortotropowe o bardzo niskich darniach najczęściej towarzyszą młodym świerkom na pniach, których rozkład osiągnął IV stopień. W obrębie darni *Dicranodontium denudatum*, *Dicranum scoparium*, *Drepanocladus uncinatus* i innych gatunków o podobnej morfologii, nalot występował najczęściej na kłodach w V stopniu rozkładu. Począwszy od VI stopnia rozkładu większość osobników



Ryc. 52. Zagęszczenie nalotu na kłodach w różnych stopniach rozkładu (A) i o różnej grubości (B) w roku 1993

Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 10 m^2 powierzchni kłód

Fig. 52. Density of seedlings on logs in different stage of decomposition (A) and of different diameter (B) in 1993 year

Density is expressed as a number of individuals per 10 m^2 of log surface

Tabela 12 — Table 12

Liczba wystąpień nalotu świerka na kłodach w obrębie różnych typów roślinności epiksylicznej
Number of spruce seedlings on logs within different types of epixylic vegetation

Stopień rozkładu Stage of decomposition	Typy roślinności epiksylicznej Types of epixylic vegetation				
	1	2	3	4	5
III	24	2	8	0	2
IV	9	38	24	6	1
V	2	13	29	2	4
VI	10	3	18	1	22
VII	4	5	3	1	25
VIII	0	0	3	2	14

1 — brak pokrywy roślinnej (lack of epixylic vegetation); 2 — *Plagiothecium* sp., *Pohlia nutans*, *Dicranella heteromalla*; 3 — *Dicranum scoparium*, *Dicranodontium denudatum*, *Drepanocladus uncinatus*; 4 — *Polytrichum formosum*; 5 — *Vaccinium myrtillus*

nalotu znajdowano w skupieniach *Vaccinium myrtillus* (Tab. 12). Tylko jeden osobnik w warstwie nalotu rósł w towarzystwie porostów.

Od roku 1993 do 1997 najwięcej świerków ubyło na kłodach w II, III i VIII stopniu rozkładu. Przeżyło na nich tylko około 50 proc. nalotu (Ryc. 53A). Na leżących kłodach w stopniach rozkładu od IV do VII przeżywalność wyniosła natomiast od 70 do 90 proc. Zależność przeżywalności nalotu od stopnia rozkładu kłody jest bliska istotności ($\chi^2 = 12{,}3$; df = 6; p = 0,06).

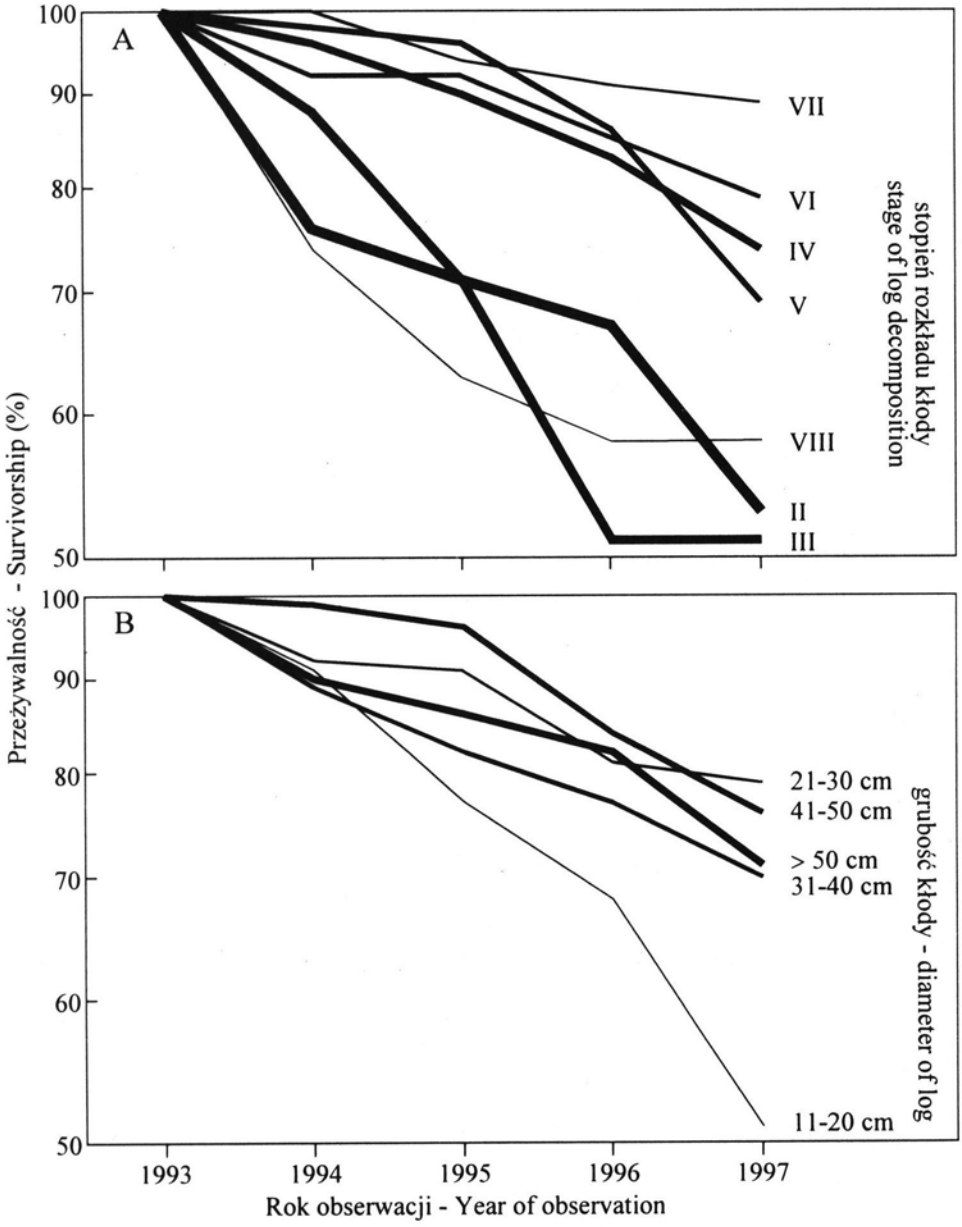
Przeżywalność nalotu zależy także od grubości kłody (Ryc. 53B). Na kłodach o średnicy poniżej 20 cm jest ona istotnie niższa w porównaniu z grubszymi kłodami ($\chi^2 = 3{,}9$; df = 1; p = 0,05).

Część nalotu związana z martwym drewnem występowała na pniakach o wysokości do 1 m. Zagęszczenie na tym typie podłoża wynosiło 7,3 osobników/10 m^2 w roku 1993 i zmniejszyło się do 5,3 osobników/10 m^2 w roku 1997.

Porównanie występowania nalotu na różnym podłożu. Zagęszczenie nalotu na kłodach, pniakach i pagórkach wykrotów było znacznie wyższe niż na glebie, wśród roślin runa (Ryc. 54). Jedynie na kłodach w I i II stopniu rozkładu zagęszczenie świerków było niższe niż w niektórych typach runa (por. Ryc. 51 i 52).

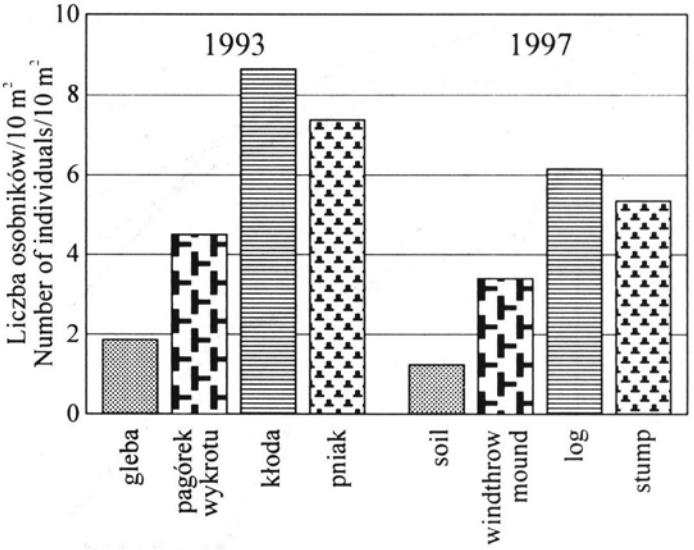
W latach 1993—1997 ubyło 33 proc. osobników rosnących wśród roślin runa oraz od 25 do 29 proc. osobników na pozostałych typach podłoża. Różnice w przeżywalności nalotu między różnymi typami podłoża są nieistotne.

Liczebność nalotu na 1 ha boru górnoreglowego obliczono na 2040 osobników w roku 1993 i 1370 osobników w roku 1997 (Ryc. 55). Udział świerków rosnących na kłodach, pniakach i pagórkach wykrotów zwiększył się w tym czasie zaledwie o 1 proc., z 15,2 do 16,1 proc.

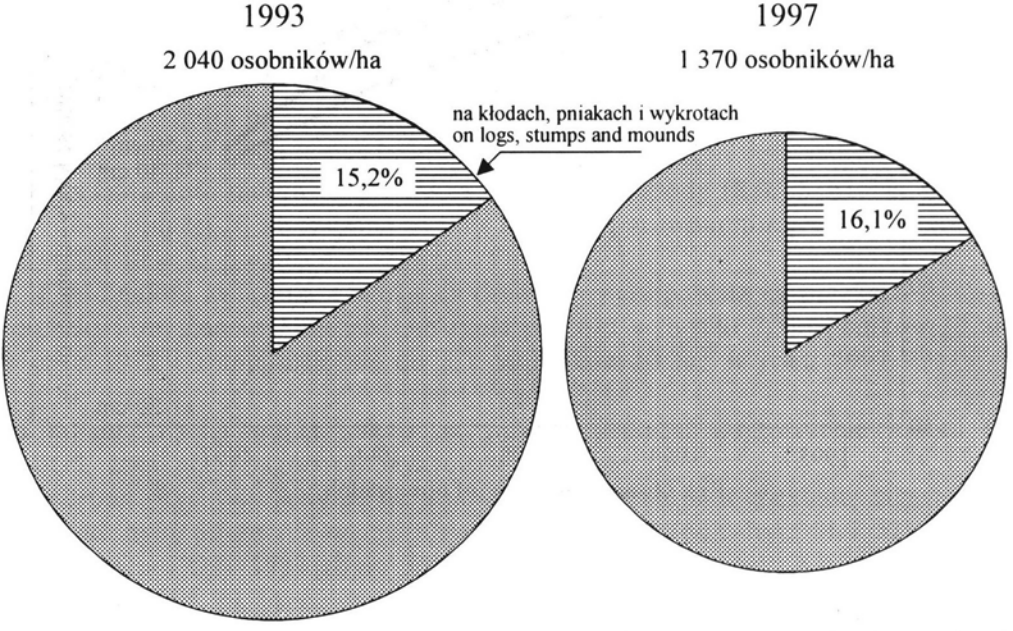


Ryc. 53. Przeżywalność nalotu w latach 1993 – 1997 w zależności od stopnia rozkładu kłody (A) i grubości kłody (B) w latach 1993 – 1997

Fig. 53. Survival rate of seedlings in relation to the stage of log decomposition (A) and log diameter (B) in years 1993 – 1997

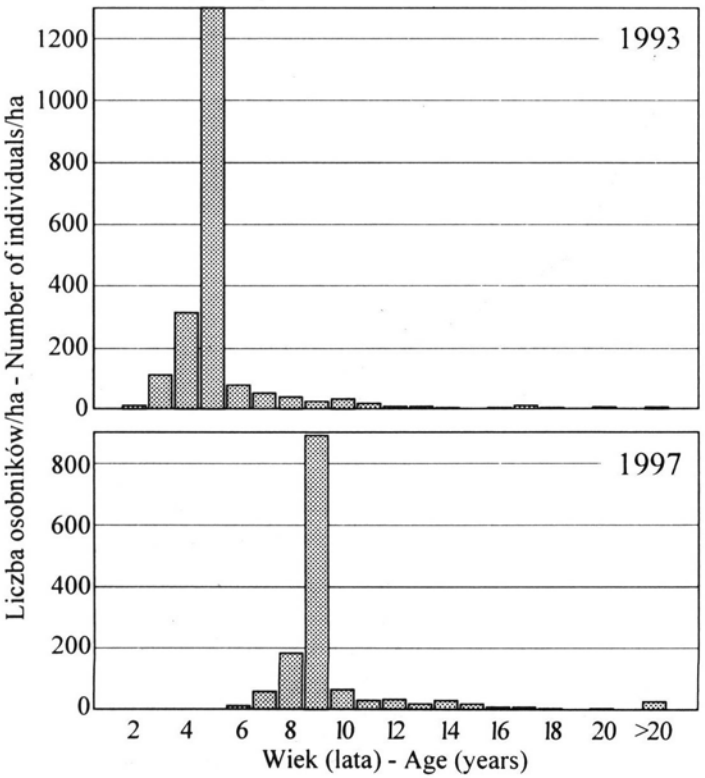


Ryc. 54. Zagęszczenie nalotu rosnącego na glebie (łącznie wszystkie synuzja), pagórkach wykrotów, kłodach (łącznie wszystkie stopnie rozkładu) i pniakach w latach 1993 i 1997
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 10 m^2 podłoża
Fig. 54. Density of seedlings growing on soil (all synusia together), windthrow mounds, logs (all stages of decomposition together) and stumps in 1993 and in 1997
Density is expressed as a number of individuals per 10 m^2 of substrate



Ryc. 55. Zmiany liczebności nalotu i zmiany udziału świerków rosnących na kłodach, pniakach i wykrotach w latach 1993 – 1997
Liczebność nalotu wyrażono liczbą osobników na 1 ha boru górnoreglowego
Fig. 55. Changes in number of seedlings and changes in percentage of spruces growing on logs, stumps and windthrow mounds in years 1993 – 1997
Number of seedlings is expressed per 1 ha of forest

Struktura wiekowa nalotu. Ogółem w pięciu kwadratach o powierzchni 1600 m^2 odszukano 541 świerków, które w roku 1993 osiągnęły wiek co najmniej dwóch lat i nie przekroczyły wysokości 30 cm. Nie było różnicy w strukturze wiekowej nalotu między różnymi typami podłoża (test Kolmogorova-Smirnova). Wśród świerków zaliczonych do warstwy nalotu dominowały te, które w roku 1993 osiągnęły wiek pięciu lat (Ryc. 56A). Stanowiły one 64 proc. wszystkich osobników. Ich przewaga liczebna jest rezultatem obfitej produkcji nasion w roku nasiennym 1988. Jest prawdopodobne, że część osobników określonych jako trzy-, cztero- i sześcioletnie osiągnęła w rzeczywistości wiek pięciu lat, a błędne oznaczenie zostało spowodowane słabą widocznością granic rocznych przyrostów w trakcie obserwacji terenowych. Obserwacje te starano się prowadzić z jak największą ostrożnością, aby nie uszkodzić kilkuletnich świerków i nie obniżyć ich szansy na przeżycie. Z pewnym przybliżeniem można przyjąć, że osobniki uznane za 3–6-letnie prawie w całości reprezentują kohortę z roku 1989. Kolejny, niewielki szczyt liczebności, daje się zauważyć dla świerków dziesięcioletnich, który jest być może śladem roku nasiennego 1983.



Ryc. 56. Struktura wiekowa nalotu w latach 1993 i 1997; uwzględniono tylko osobniki, które w roku 1993 miały co najmniej 2 lata

Liczebność roczników podano w przeliczeniu na 1 ha boru górnoreglowego

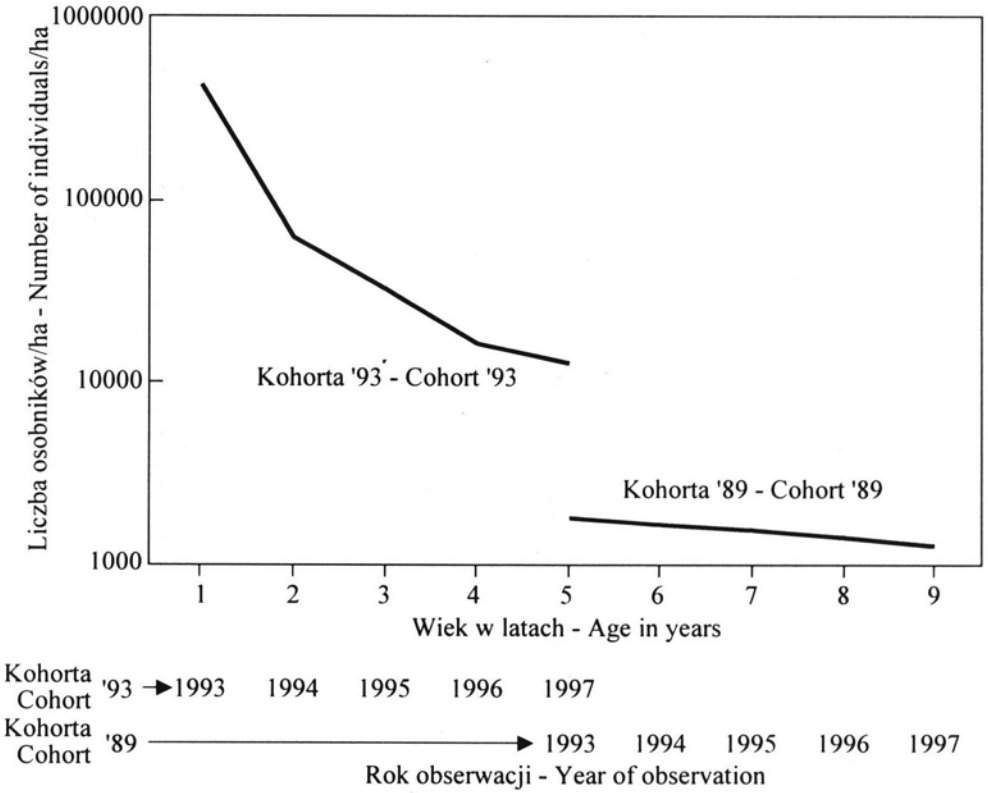
Fig. 56. Age structure of seedlings in 1993 and in 1997; only individuals at least 2 years old in 1993 are considered

Number of individuals in each age class is expressed per 1 ha of forest

Śmiertelność wśród świerków zaliczonych do nalotu nie była zależna od wieku (porównano osobniki 2–6-letnie ze starszymi). W rezultacie struktura wieku nie zmieniła się do roku 1997 i w dalszym ciągu wyraźna była przewaga osobników, które wykiełkowały w roku 1989 (Ryc. 56B).

V.6.3. Porównanie przeżywalności siewek i nalotu

Rozwój siewek, czyli kohorty '93 śledzono w ciągu pięciu pierwszych lat jej życia. Kohorta '89 była natomiast obserwowana od piątego do dziewiątego roku życia. Zestawienie obu grup wiekowych powinno pozwolić na analizę przeżywalności świerków w ciągu prawie dziesięciu lat od wykiełkowania. W wieku pięciu lat kohorta '93 miała siedmiokrotnie wyższe zagęszczenie niż kohorta '89 (Ryc. 57). Przeżywalność świerków była najniższa między pierwszym a drugim rokiem życia (nie badano jej w roku kiełkowania nasion), a w następnych latach szybko wzrastała. Po czwartym roku życia przeżywalność zmieniała się już nieznacznie.



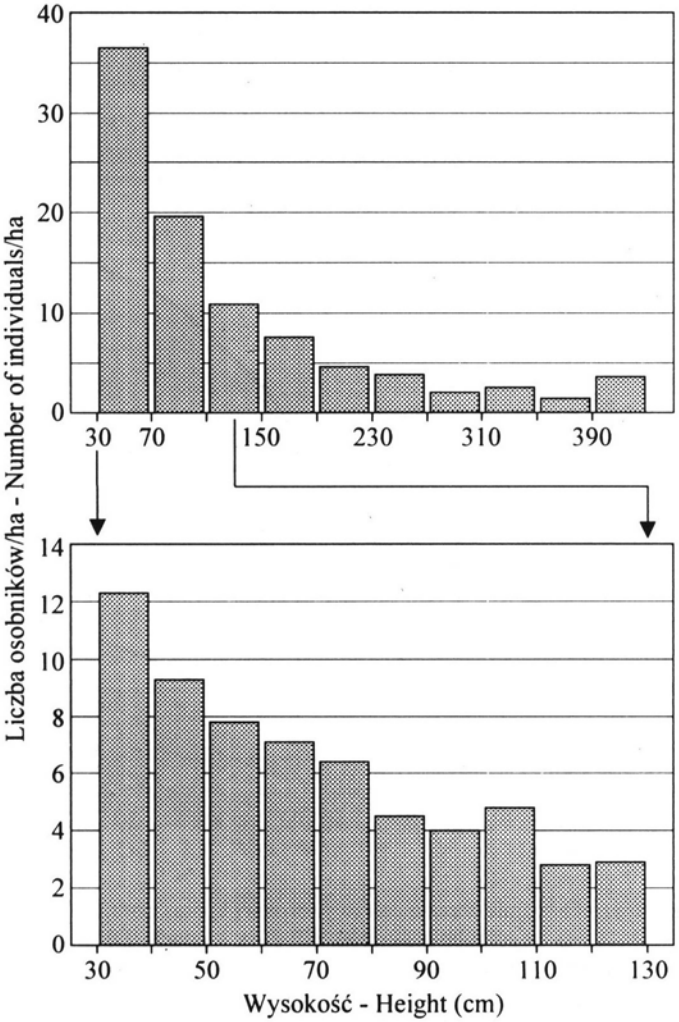
Ryc. 57. Przeżywalność świerków kohorty '89 i kohorty '93 w latach 1993–1997
Liczebność kohort podano w przeliczeniu na 1 ha boru górnoreglowego

Fig. 57. Survival rate of individuals from '89 and '93 cohorts in years 1993–1997
Size of cohorts is expressed as a number of individuals per 1 ha of forest

Możliwe jest bezpośrednie porównanie przeżywalności w piątym i dziewiątym roku życia świerków, ponieważ dane dotyczą tego samego roku kalendarzowego. Wyniosła ona odpowiednio 75 i 85 proc.

V.6.4. Podrost

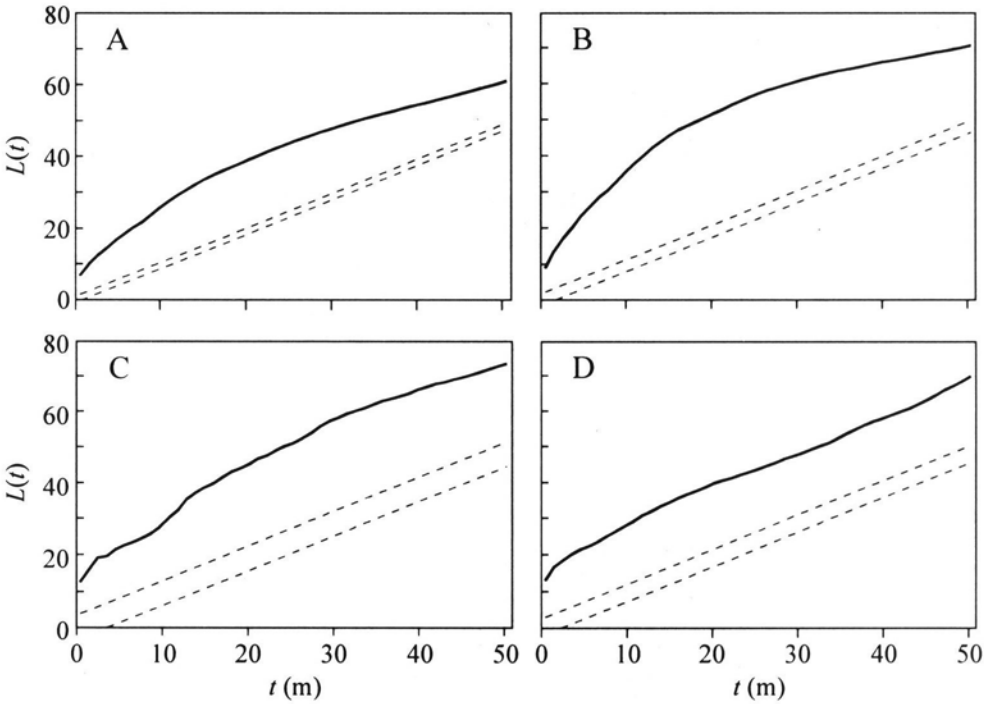
Ogólna charakterystyka podrostu. Na całym obszarze badań, o wielkości 14,4 ha, zanotowano 1281 świerków o wysokości ponad 30 cm i grubości poniżej 10 cm. Pomijając płaty zbiorowisk nieleśnych, które zajmują 3,4 proc. powierzchni,



Ryc. 58. Struktura wysokościowa podrostu
Liczebność poszczególnych klas wysokości podano w przeliczeniu na 1 ha boru górnoreglowego
Fig. 58. Height distribution of saplings
Number of individuals in each height class is expressed per 1 ha of forest

uzyskano zagęszczenie podrostu równe 92 osobniki/ha. Wśród świerków zaliczonych do podrostu przeważają najmniejsze. Połowa z nich nie osiąga wysokości 90 cm. Ponad 2 m mierzy 17 proc. świerków, a ponad 3 m już tylko 9 proc. (Ryc. 58).

Rozmieszczenie podrostu ma charakter skupiskowy w całym analizowanym zakresie skali przestrzennej (Ryc. 59A). Wartości funkcji $L(t)$ rosną początkowo bardzo szybko aż do słabo zaznaczającego się punktu przegięcia wykresu przy promieniu równym około 12 m. Dalej wykres staje się mniej więcej równoległy do wykresu funkcji dla rozmieszczenia losowego, a począwszy od $t = 25$ m zbliża się do niej systematycznie. Oznacza to, że rozmieszczenie podrostu realizuje się w trzech skalach przestrzennych, które charakteryzują się różnym stopniem skupiskowości. Jest ona najwyższa na powierzchniach do 500 m^2, zmniejsza się bardzo wolno między 500 m^2 a około 0,2 ha i obniża się coraz szybciej na powierzchniach powyżej 0,2 ha.



Ryc. 59. Wyniki analiz wzorca rozmieszczenia całego podrostu (A) oraz podrostu rosnącego na glebie (B), na pagórkach wykrotów (C) i na kłodach (D)

Linie przerywane wyznaczają obszar rozmieszczenia losowego, powyżej nich znajduje się obszar rozmieszczenia skupiskowego, linie ciągłe przedstawiają wykresy funkcji $L(t)$ dla kategorii podrostu

Fig. 59. Results of the analyses of spatial pattern of all saplings (A), and saplings growing on soil (B), on windthrow mounds (C), and on logs (D)

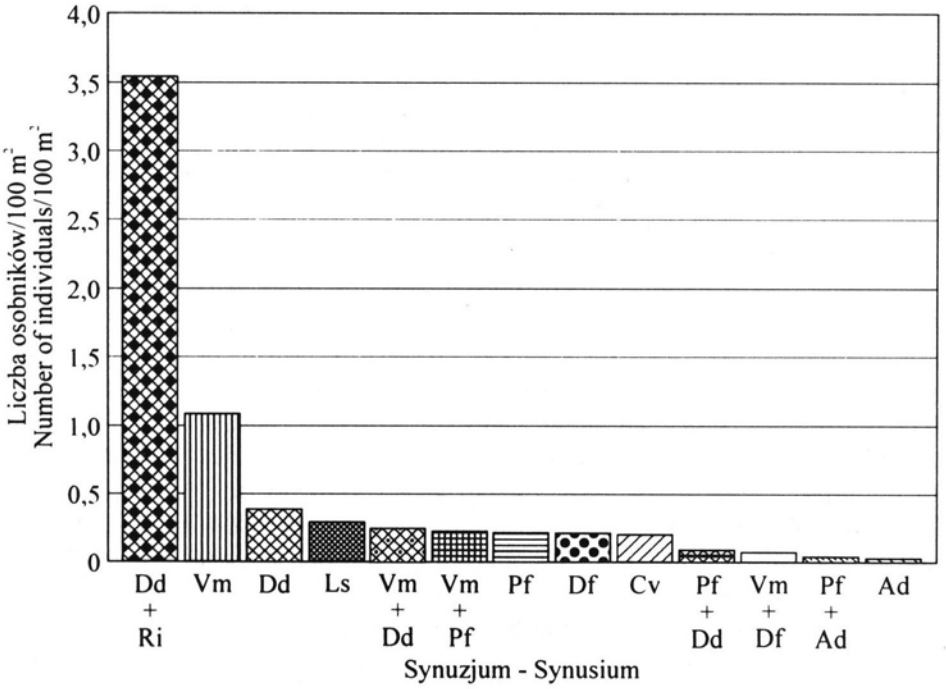
Dashed lines delimit the area of random distribution, the area of clumped distribution is above them, solid lines are graphs of function $L(t)$ for different sapling categories

Między wysokością świerków w roku 1993 (W) [cm] a wielkością przyrostu głównego pędu w latach 1989–1993 (PW) [cm] istnieje następująca zależność liniowa:

$$PW = 0{,}112W + 11{,}35$$

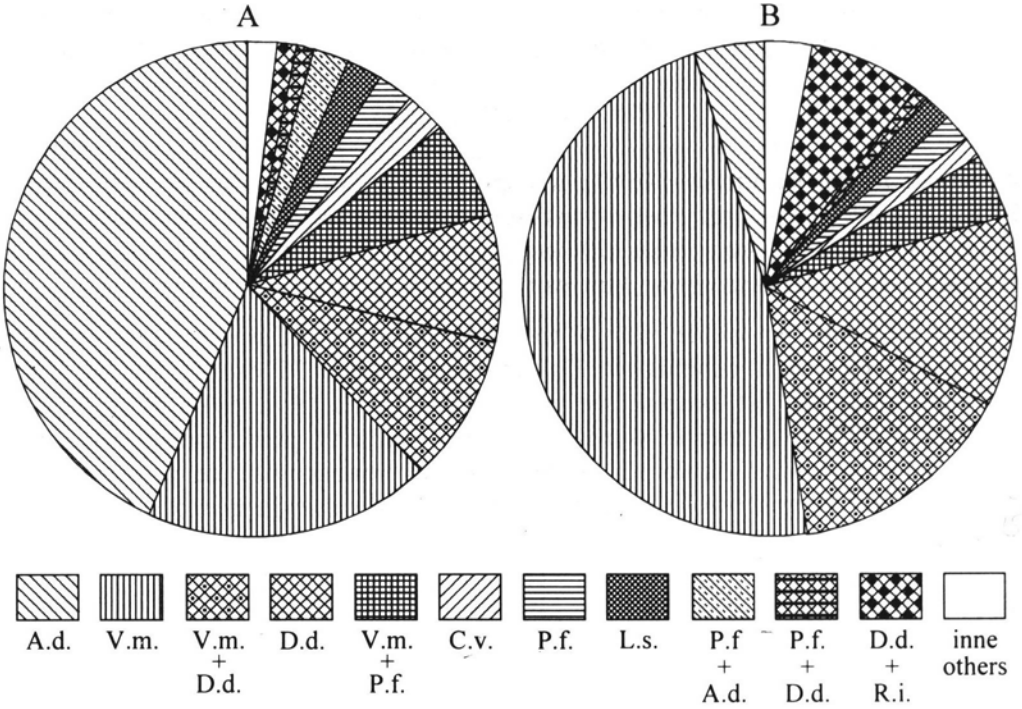
Zależność ta jest istotna ($p < 0{,}001$), a współczynnik dopasowania r^2 wynosi 0,17. Przeciętny, pięcioletni przyrost wysokości w latach 1989–1993 wyniósł prawie 15 cm u świerków, które w roku 1993 osiągnęły wysokość 30 cm. Natomiast świerki o wysokości 3 m przyrosły w tym samym czasie średnio o 45 cm.

Podrost na glebie. Na glebie rosło w warstwie podrostu 481 świerków, co stanowi 37,6 proc. wszystkich osobników. Daje to zagęszczenie 35 osobników na 1 ha. Ich rozmieszczenie jest skupiskowe w skali do 0,8 ha (Ryc. 59B). W przebiegu wykresu funkcji $L(t)$ można wyróżnić niezbyt wyraźny punkt przegięcia, który odpowiada wartości t około 12 m. Można stąd wnioskować, że począwszy od około 500 m² skupiskowość rozmieszczenia podrostu rozwijającego się na glebie zmniejsza się.



Ryc. 60. Zagęszczenie podrostu w synuzjach warstwy runa
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 100 m² synuzjum

Fig. 60. Density of saplings in synusia of herb layer
Density is expressed as a number of individuals per 100 m² of synusium; Ad – *Athyrium distentifolium*; Cv – *Calamagrostis villosa*; Dd – *Dryopteris dilatata*; Df – *Deschampsia flexuosa*; Ls – *Luzula sylvatica*; Pf – *Polytrichum formosum*; Ri – *Rubus idaeus*; Vm – *Vaccinium myrtillus*



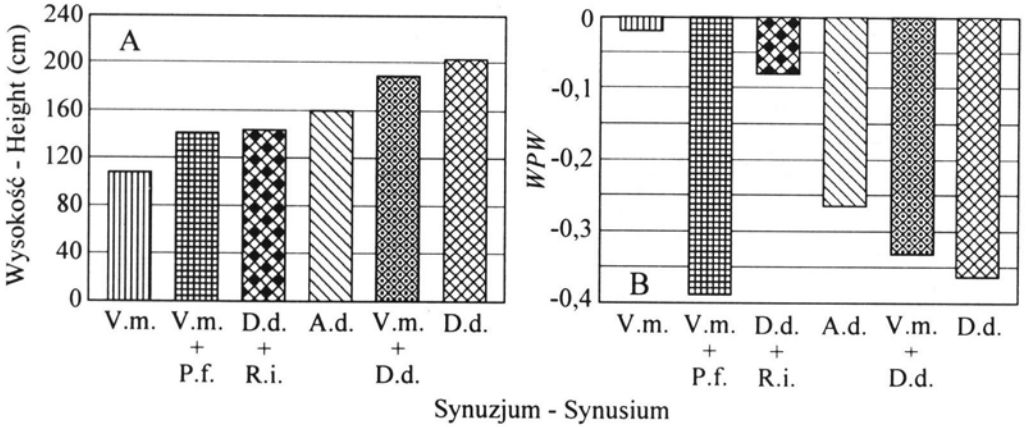
Ryc. 61. Udział powierzchniowy synuzjów warstwy runa (A) i rozdział podrostu rosnącego na glebie pomiędzy synuzja (B)

Fig. 61. Percentage of area in synusia of field layer (A) and the partition of saplings among synusia (B)

Ad – *Athyrium distentifolium*; Cv – *Calamagrostis villosa*; Dd – *Dryopteris dilatata*; Df – *Deschampsia flexuosa*; Ls – *Luzula sylvatica*; Pf – *Polytrichum formosum*; Ri – *Rubus idaeus*; Vm – *Vaccinium myrtillus*

Rozmieszczenie podrostu rosnącego na glebie w dużym stopniu zależy od roślin warstwy runa ($\chi^2 = 480$; df = 10; $p < 0{,}001$). Najwyższe zagęszczenie zanotowano w płatach z dominującymi *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus* – 3,5 osobnika na 100 m^2 (Ryc. 60). Wspomniane synuzjum zajmuje jednak tylko około 1200 m^2 na całym obszarze badań, w związku z czym jego wkład do całej puli podrostu jest niewielki (Ryc. 61). We fragmentach boru górnoreglowego, w których warstwę runa tworzą *Vaccinium myrtillus* lub *Dryopteris dilatata* zagęszczenie podrostu wynosi odpowiednio 1,1 i 0,4 świerków na 100 m^2. Łącznie, w trzech synuzjach runa, w których dominuje borówka czarna bądź narecznica szerokolistna i które zajmują 34 proc. powierzchni rosło prawie trzy czwarte świerków zakorzenionych w glebie. W obrębie kilku synuzjów wyróżniających się panowaniem *Calamagrostis villosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica* lub *Polytrichum formosum* zagęszczenie świerków w warstwie podrostu wynosiło od 0,2 do 0,3 osobnika na 100 m^2. Zagęszczenie podrostu osiągnęło najniższą wartość na rozległych przestrzeniach boru pokrytych łanami *Athyrium distentifolium*, w których na powierzchni 1 ha rosły zaledwie trzy osobniki.

Rozmieszczenie świerkowego podrostu jest wyraźnie związane z bliskim sąsiedztwem drzew rosnących na pagórkach wznoszących się od kilkunastu do kilkudziesięciu centymetrów ponad otoczenie. Spośród 481 świerków rosnących na glebie 138, czyli 28,7 proc., było usytuowanych na tych niewielkich wyniesieniach, które zajmują 7,6 proc. obszaru badań, po wyłączeniu szczątków drzew i pagórków wykrotów. Związek ten jest istotny ($\chi^2 = 305$; df = 1; $p < 0{,}001$).



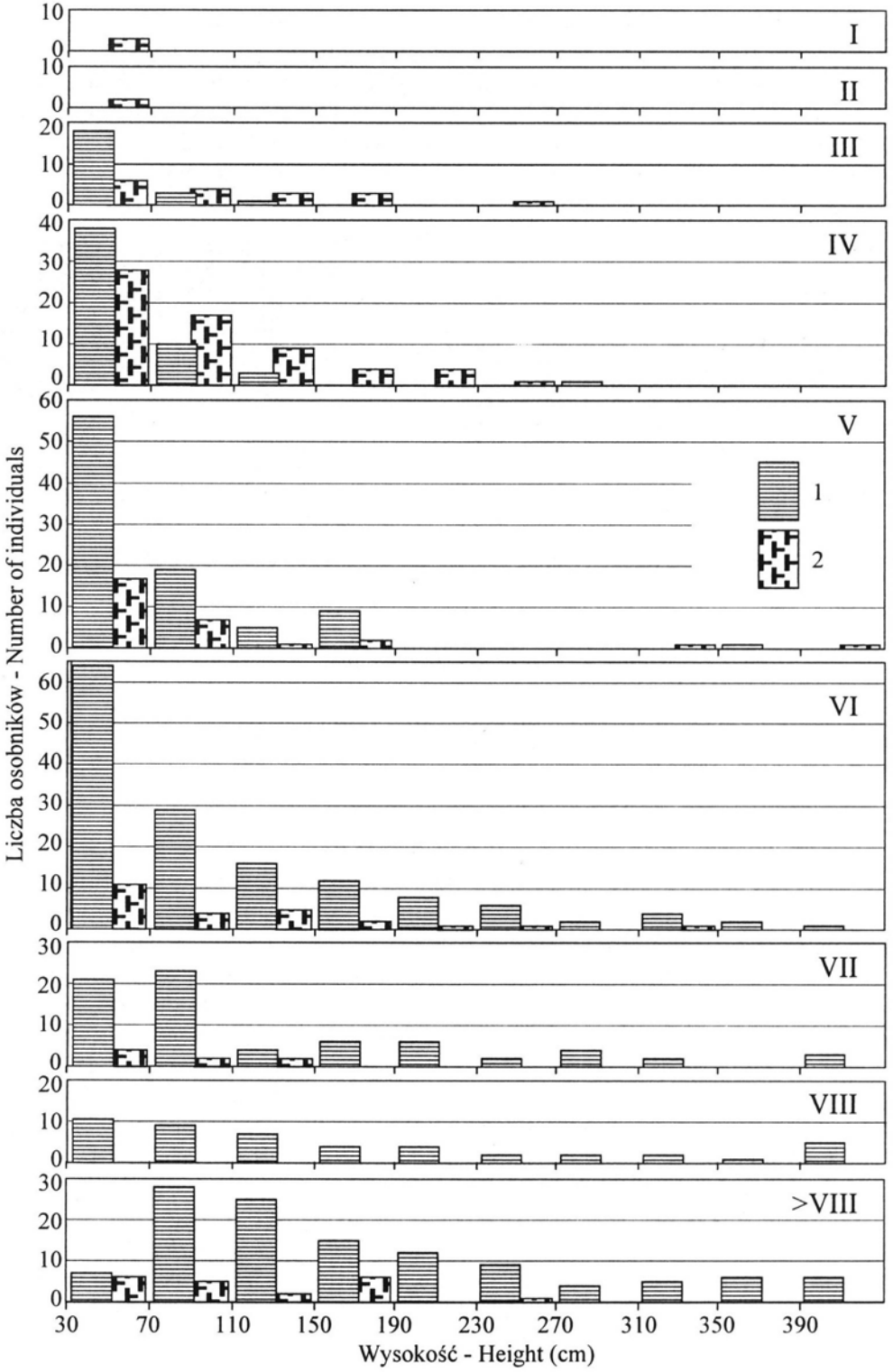
Ryc. 62. Średnia wysokość podrostu (A) i średnia wartość wskaźnika przyrostu wysokości *WPW* (B) w synuzjach warstwy runa

Fig. 62. Average height of saplings (A) and average value of the height growth index *WPW* (B) in synusia of herb layer

Ad – *Athyrium distentifolium*; Dd – *Dryopteris dilatata*; Pf – *Polytrichum formosum*; Ri – *Rubus idaeus*; Vm – *Vaccinium myrtillus*

Dalsza analiza dotyczy tylko sześciu synuzjów, w obrębie których podrost świerka wystąpił w liczbie co najmniej kilkunastu osobników. Świerki wśród skupień *Vaccinium myrtillus* są niższe w porównaniu ze świerkami w innych typach runa (Ryc. 62A). Wysokość prawie połowy z nich nie osiągnęła jeszcze 70 cm, a jej wartość przeciętna wynosi 109 cm. O około 30 cm wyższe są świerki, którym towarzyszą *Vaccinium myrtillus* + *Polytrichum formosum* oraz *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus* jako gatunki dominujące w warstwie runa. Najwyższą przeciętną wysokość, od 162 do 203 cm, świerkowy podrost osiąga w płatach wyróżniających się dominacją paproci: *Athyrium distentifolium*, *Vaccinium myrtillus* + *Dryopteris dilatata* lub *Dryopteris dilatata*. Zróżnicowanie wysokości podrostu świerkowego między synuzjami jest istotne (ANOVA: $F = 10{,}7$; df = 5; $p < 0{,}001$; analizie poddano wartości przekształcone logarytmicznie).

Wskaźnik przyrostu wysokości (*WPW*) jest najwyższy w płatach z *Vaccinium myrtillus* oraz z *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus* (Ryc. 62B). Najwolniejszy przyrost wysokości ma natomiast miejsce u świerków rosnących wśród łanów paproci: *Athyrium distentifolium* lub *Dryopteris dilatata* oraz we fragmentach boru charakteryzujących się dominacją *Vaccinium myrtillus* + *Dryopteris dilatata*.


I
II
III
IV
V
VI
VII
VIII
>VIII
1
2
Liczba osobników - Number of individuals
Wysokość - Height (cm)
30
70
110
150
190
230
270
310
350
390

Różnice *WPW* między synuzjami są istotne (ANOVA: $F = 5{,}13$; $df - 5, 345$; $p < 0{,}001$). Ujemna wartość *WPW* we wszystkich synuzjach wskazuje, że przyrost na wysokość jest wolniejszy u świerków rosnących na glebie w porównaniu z przeciętnym przyrostem całego podrostu.

Podrost na pagórkach wykrotów. Odsłonięte, mineralne podłoże pagórków wykrotów było miejscem występowania 165 świerków. Stanowi to 12,9 proc. całego podrostu. Ich przeciętne zagęszczenie wynosi 18 osobników w przeliczeniu na 100 m^2 pagórków i 12 osobników w przeliczeniu na 1 ha boru. Rozmieszczenie podrostu na wykrotach jest wyraźnie skupiskowe w całym badanym zakresie skali przestrzennej do 0,8 ha (Ryc. 59C). Przebieg funkcji $L(t)$ ujawnia ponadto obecność niewielkich skupisk podrostu o powierzchni około 20 m^2 oraz nieco większych zgrupowań o wielkości od 300 do 530 m^2. Odpowiadają im wyraźne załamania wykresu przy wartościach t równych 2,5 m oraz 10 i 13 m.

Podrost jest obecny na pagórkach wykrotów świerkowych, którym towarzyszą kłody w stopniach rozkładu od I do VII. Jednak w przypadku stopni I i II są to tylko pojedyncze osobniki (Ryc. 63). O ile na najświeższych wykrotach podrost nie zdążył się jeszcze pojawić w większej liczbie, to jego nieobecność na wykrotach, które osiągnęły VIII stopień wynika z braku takich wykrotów. Na całym obszarze badań zanotowano zaledwie sześć pagórków związanych z kłodami w najbardziej zaawansowanym stopniu rozkładu. Część osobników rosła na pagórkach, przy których nie zauważono kłody. Ich stopień rozkładu określono jako > VIII.

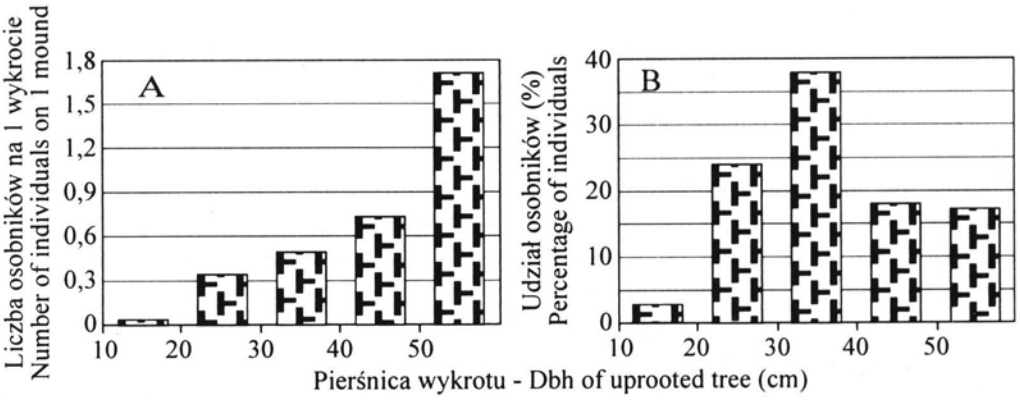
Dalsza analiza rozmieszczenia podrostu na pagórkach wykrotów dotyczy wyłącznie stopni rozkładu III – VII. Rozmieszczenie podrostu nie zależy od wieku wykrotu, ustalonego za pomocą stopnia rozkładu towarzyszącej mu kłody. Przeciętnie jeden osobnik podrostu przypada na trzy pagórki.

Podrost na wykrotach różnego wieku nie różni się ani przeciętną wysokością, ani tempem jej przyrostu. Średnia wysokość świerków rosnących na wykrotach wynosi 101 cm, przy czym przeważają osobniki mierzące poniżej 70 cm (Ryc. 63). Przeciętna wartość wskaźnika przyrostu wysokości jest dodatnia i wynosi 0,45.

Rozmieszczenie podrostu jest silnie uzależnione od wielkości pagórka wykrotu, za którego miarę przyjęto grubość kłody ($\chi^2 = 109$; $df = 4$; $p < 0{,}001$). Zagęszczenie świerków w warstwie podrostu mierzone liczbą osobników przypadających na jeden

Ryc. 63. Struktura wysokości podrostu rosnącego na kłodach w różnych stopniach rozkładu (1) i na pagórkach wykrotów, którym towarzyszą kłody w różnych stopniach rozkładu (2)
Liczba osobników w klasach wysokości odnosi się do obszaru 14,4 ha; stopień rozkładu > VIII oznacza silnie rozłożone drewno, którego obecność stwierdzano dopiero po odsłonięciu systemu korzeniowego podrostu

Fig. 63. Height distribution of saplings growing on logs in different stages of decomposition (1) and on windthrow mounds accompanied by logs in different stages of decomposition (2)
Number of individuals in height classes refers to the area of 14,4 ha; > VIII stage of decomposition refers to heavy decomposed wood visible only if the root system of sapling was exposed



Ryc. 64. Zagęszczenie podrostu na pagórkach wykrotów (A) oraz rozdział podrostu pomiędzy pagórki wykrotów (B), którym towarzyszą kłody o różnej pierśnicy

Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1 wykrot

Fig. 64. Density of saplings on windthrow mounds (A) and partition of saplings among mounds (B) accompanied by logs in different stages of decomposition

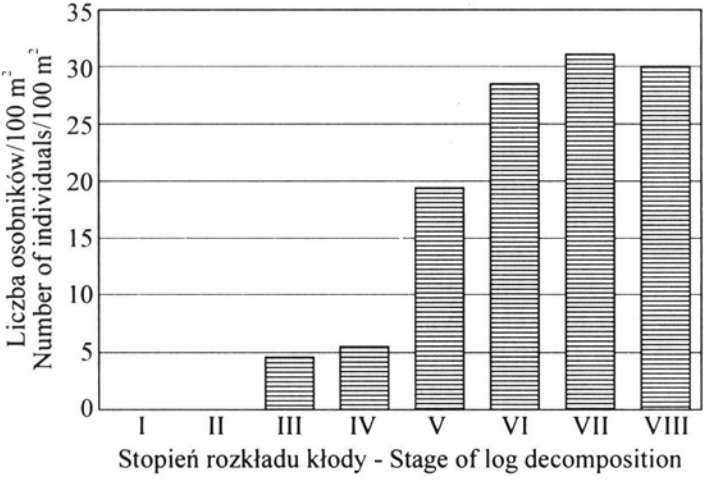
Density is expressed as a number of individuals per 1 mound

wykrot systematycznie rośnie wraz ze zwiększaniem się wymiarów wywróconych drzew. Jeśli pierśnica wywróconych drzew nie przekracza 20 cm, to jeden świerk w warstwie podrostu przypada na 26 wykrotów (Ryc. 64A). Na wykrotach drzew o grubości ponad 50 cm zagęszczenie jest prawie 50 razy wyższe.

Wykroty drzew o grubości poniżej 20 cm są miejscem występowania tylko 3 proc. świerkowego podrostu związanego z tym mikrosiedliskiem (Ryc. 64B). Największe znaczenie dla odnowienia świerka mają wykroty o grubości 30–40 cm, których jest najwięcej. Rośnie na nich prawie 40 proc. podrostu przypisanego do pagórków wykrotów. Co szósty młody świerk wyrósł na pagórku, który swoje powstanie zawdzięcza wywróceniu się drzewa o grubości ponad 0,5 m.

Podrost na martwym drewnie. Na całym obszarze badań zanotowano 633 młode świerki rosnące na kłodach i pniakach. Ich zagęszczenie wynosi 125 osobników w przeliczeniu na 100 m^2 martwego drewna i 45 osobników w przeliczeniu na 1 ha boru górnoreglowego. Jest to 49,5 proc. wszystkich osobników w warstwie podrostu. Rozmieszczenie podrostu rozwijającego się na kłodach i pniakach ma charakter skupiskowy w całym przedziale powierzchni do 0,8 ha (Ryc. 59D). Skupiskowość jest bardzo silna na powierzchniach o wielkości do 10 m^2, o czym świadczy nagłe załamanie wykresu funkcji $L(t)$ przy wartości t poniżej 2 m. Odpowiada to zapewne skupiskom świerków rosnących na pojedynczych kłodach.

Rozmieszczenie podrostu świerkowego zależy od stopnia rozkładu kłody ($\chi^2 = 566$; df = 7; $p < 0{,}001$). Na kłodach, które znajdowały się w I lub II stopniu rozkładu nie zanotowano ani jednego świerka o wysokości ponad 30 cm (Ryc. 65). Od III do VII stopnia rozkładu zagęszczenie podrostu świerkowego rośnie z 5 do 31 na 100 m^2 próchniejącego drewna. Między III a V stopniem rośnie ono ponad pięciokrotnie, a następnie stabilizuje się, począwszy od stopnia VI.



Ryc. 65. Zagęszczenie podrostu na kłodach w różnych stopniach rozkładu
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 100 m^2 powierzchni kłód
Fig. 65. Density of saplings on logs in different stages of decomposition
Density is expressed as a number of individuals per 100 m^2 of log surface

Nieco ponad jedna piąta świerków (117 spośród 549) przywiązanych do szczątków kłód rozwijała się na silnie rozłożonym drewnie, którego obecność stwierdzono dopiero po odsłonięciu systemu korzeniowego (ich stopień rozkładu określono jako > VIII).

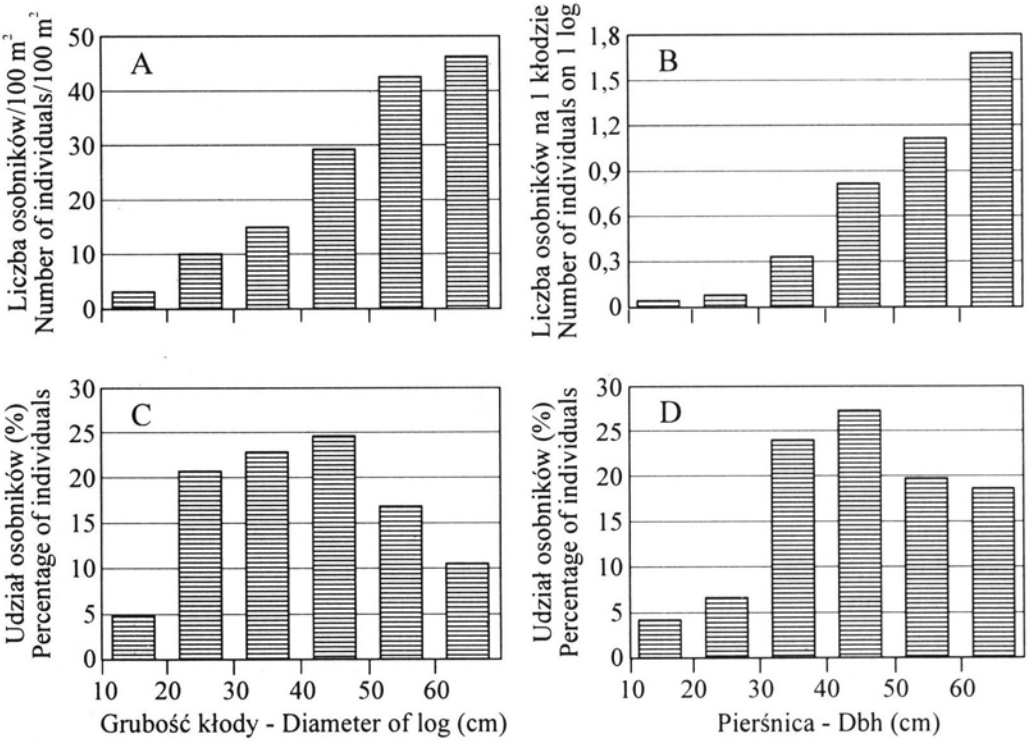
Rozmieszczenie podrostu zależy również od grubości leżących kłód ($\chi^2 = 271$; $df = 5$; $p < 0{,}001$). Na kłodach o grubości poniżej 20 cm, jeden świerk przypada na 30 m^2 podłoża (Ryc. 66A). Zagęszczenie podrostu systematycznie zwiększa się wraz ze wzrostem grubości kłód i na najgrubszych, o średnicy przekraczającej 60 cm jest piętnaście razy większe w porównaniu z najcieńszymi, o średnicy poniżej 20 cm. Powyższe obliczenia dotyczą obecności podrostu na fragmentach kłód o określonej grubości. Aby je przeprowadzić każdą kłodę podzielono na odcinki mieszczące się w dziesięciocentymetrowych klasach grubości.

Zanalizowano także rozmieszczenie podrostu biorąc pod uwagę całe kłody i przyjmując pierśnicę jako miarę ich grubości. W analizie tej uwzględniono kłody, które osiągnęły III – V stopień rozkładu, ponieważ ich kształt uległ tylko niewielkim zmianom i określenie usytuowania pierśnicy nie nastręczało większych trudności. Podrost bardzo rzadko jest obecny na powalonych drzewach o pierśnicy poniżej 30 cm (Ryc. 66B). Przy pierśnicy do 20 cm jeden świerk przypada na 21 kłód. Dwukrotnie intensywniej wykorzystywane są kłody o pierśnicy 20 – 30 cm – jeden świerk przypada na 12 kłód. Z kolei na leżących pniach o pierśnicy ponad 60 cm rosną przeciętnie prawie dwa świerki.

Znaczenie kłód w procesie odnowienia uzależnione jest jednak nie tylko od ich przydatności, której miarą może być grubość, lecz także od ich dostępności, czyli zajmowanej powierzchni. Zaledwie 5 proc. świerkowego podrostu występującego na

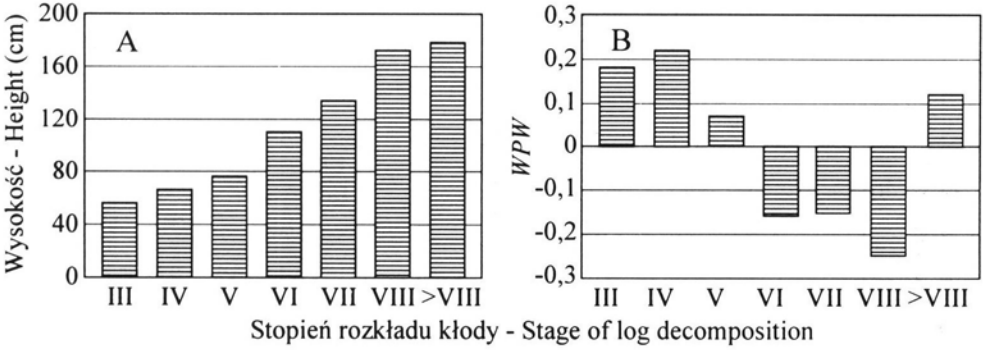
kłodach wykorzystuje najcieńsze fragmenty leżących pni o grubości poniżej 20 cm (Ryc. 66C). W klasach grubości między 20 a 50 cm udział podrostu jest zbliżony i wynosi od 20 do 25 proc. Z kolei na kłodach o grubości ponad pół metra rośnie 27 proc. świerków. Uwzględnienie całych kłód, bez ich podziału na odcinki o określonej średnicy, jeszcze bardziej podkreśla znaczenie szczątków grubych drzew. Na szczątkach drzew o pierśnicy poniżej 30 cm osiedlił się zaledwie co dziesiąty świerk spośród tych wszystkich, które rosną na kłodach (Ryc. 66D). Ze złomami i wykrotami drzew o pierśnicy ponad 50 cm związane jest natomiast 38 proc. podrostu.

W miarę postępującego rozkładu kłód zmienia się istotnie wysokość rosnących na nich świerków (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$). Jej średnia wartość zwiększa się z 56 cm na kłodach w III stopniu rozkładu do 172 cm na kłodach, które osiągnęły stopień VIII i 179 cm na jeszcze bardziej rozłożonych szczątkach, których obecność można zauważyć tylko po odsłonięciu wierzchnich warstw gleby (Ryc. 67A). Między stopniami III i IV oraz IV i V różnica średniej wysokości podrostu wynosi 10 cm. Znacznie większy, bo około 30-centymetrowy przyrost wysokości podrostu wiąże się z osiąganiem przez kłody dalszych stopni rozkładu.



Ryc. 66. Zagęszczenie podrostu na fragmentach kłód o różnej grubości (A) i na kłodach o różnej pierśnicy (B) oraz rozdział podrostu pomiędzy fragmenty kłód o różnej grubości (C) i kłody o różnej pierśnicy (D) Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 100 m² powierzchni kłód

Fig. 66. Density of saplings on log fragments of different diameter (A) and on logs of different dbh (B), and partition of saplings among log fragments of different diameters (C), and among logs of different dbh (D) Density is expressed as a number of individuals per 100 m² of log surface



Ryc. 67. Średnia wysokość podrostu (A) i średnie wartości wskaźnika przyrostu wysokości *WPW* (B) na kłodach w różnych stopniach rozkładu

Fig. 67. Average height of saplings (A) and average value of the height growth index *WPW* (B) on logs in different stages of decomposition

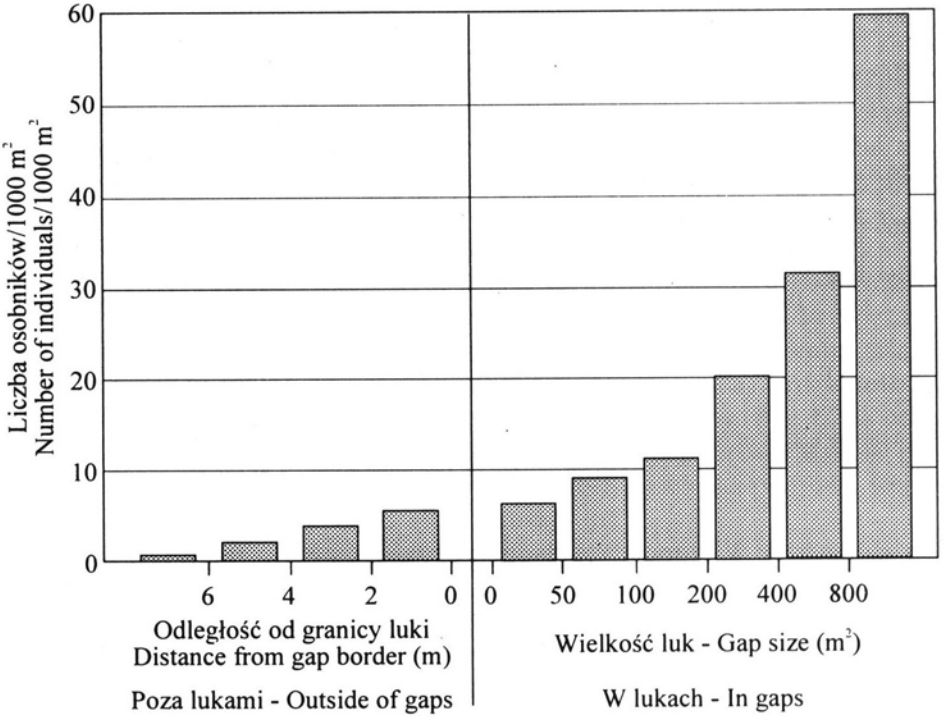
Na kłodach do V stopnia rozkładu przeważają świerki najniższe, o wysokości poniżej 70 cm, natomiast 2 m przekraczają tylko pojedyncze osobniki (Ryc. 63). Na kłodach w VI stopniu rozkładu w dalszym ciągu najliczniejsza jest klasa najniższych świerków. Jednocześnie obecna jest już duża grupa świerków o wysokości przekraczającej 2 m. Począwszy od stopnia VII zanika liczebna dominacja najmniejszych świerków. Podrost rosnący na szczątkach drzew silniej rozłożonych niż stopień VIII wyróżnia się małą liczbą osobników najniższych oraz znaczącym udziałem świerków o kilkumetrowej wysokości.

Wskaźnik przyrostu wysokości podrostu (*WPW*) jest najwyższy na kłodach w stopniach III i IV oraz nieco niższy w stopniu V i na trudnych do zauważenia szczątkach drzew (> VIII) (Ryc. 67B). Na kłodach, które osiągnęły stopień VI – VIII jest on wyraźnie niższy. Zróżnicowanie *WPW* na kłodach o różnym stopniu rozkładu jest istotne statystycznie (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$).

Podrost w lukach i pod zwartym drzewostanem. Rozmieszczenie podrostu pozostaje w silnym związku z usytuowaniem luk ($\chi^2 = 815$; df = 1; $p < 0{,}001$). W lukach, które zajmują 34 proc. powierzchni boru górnoreglowego, rośnie 73 proc. świerków (930 z 1281) zaliczonych do podrostu.

Podrost występujący poza lukami wykazuje tendencję do skupiania się w bliskim sąsiedztwie luk ($\chi^2 = 60{,}9$; df = 8; $p < 0{,}001$). Tuż przy granicy luki, w odległości nie większej niż 2 m, zagęszczenie podrostu wynosi około 5,5 osobników na 1000 m^2 (Ryc. 68). Zmniejsza się ono do trzech osobników na 1000 m^2 w odległości od 2 do 4 m i spada poniżej jednego osobnika na 1000 m^2 w odległości ponad 6 m od brzegu luki.

Rozmieszczenie podrostu zależy również od wielkości luk ($\chi^2 = 387$, df = 4, $p < 0{,}001$). Jego zagęszczenie rośnie z 6,6 osobników na 1000 m^2 w lukach o powierzchni poniżej 50 m^2 do 60. osobników na 1000 m^2 – w lukach zajmujących ponad 800 m^2. Szybki wzrost zagęszczenia podrostu obserwowany jest po przekroczeniu powierzchni 200 m^2 (Ryc. 68). W większości małych luk podrost jest



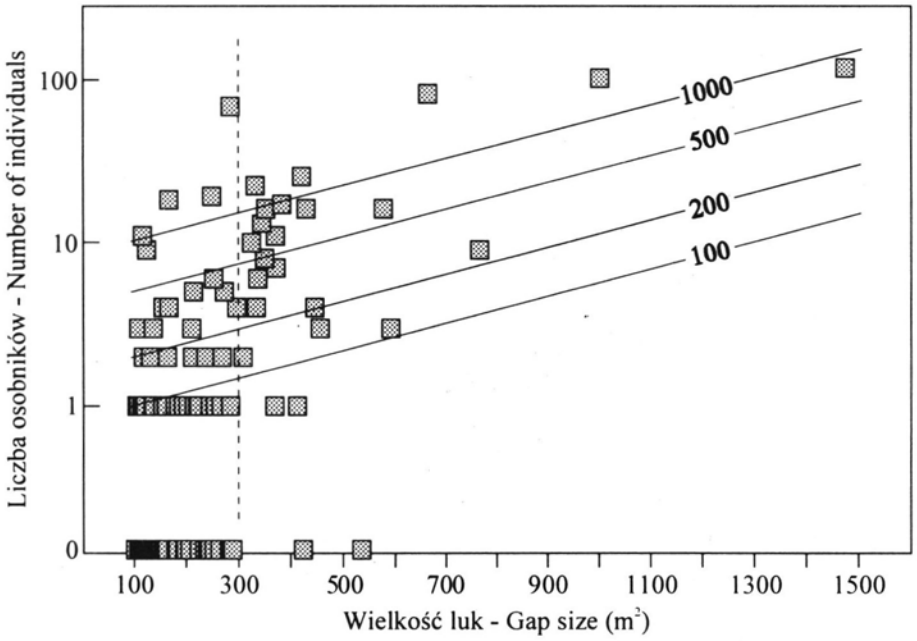
Ryc. 68. Zagęszczenie podrostu w różnej odległości od luk i w lukach o różnej wielkości
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1000 m^2 luk i stref o szerokości 2 m otaczających współśrodkowo luki w różnej od nich odległości

Fig. 68. Density of saplings at different distance from gaps and in gaps of different size
Density is expressed as a number of individuals per 1000 m^2 of gaps and 2 meters wide belts concentrically surrounding gaps

nieobecny, podrost stwierdzono tylko w 10 proc. luk o powierzchni do 100 m^2 (Ryc. 69). Był on także w 40 proc. luk o wielkości 101–200 m^2 i w 60 proc. luk mierzących od 201 do 300 m^2. Powierzchnia 300 m^2 jest graniczną wielkością, po przekroczeniu której świerki obecne są prawie we wszystkich lukach. Wśród 25. luk większych niż 300 m^2 wyjątkiem były tylko dwie, o wielkości 425 i 538 m^2. Powierzchnia około 300 m^2 jest ponadto granicą, powyżej której zagęszczenie podrostu wyraźnie rośnie i w większości luk wynosi około 500 osobników/ha lub więcej (Ryc. 69).

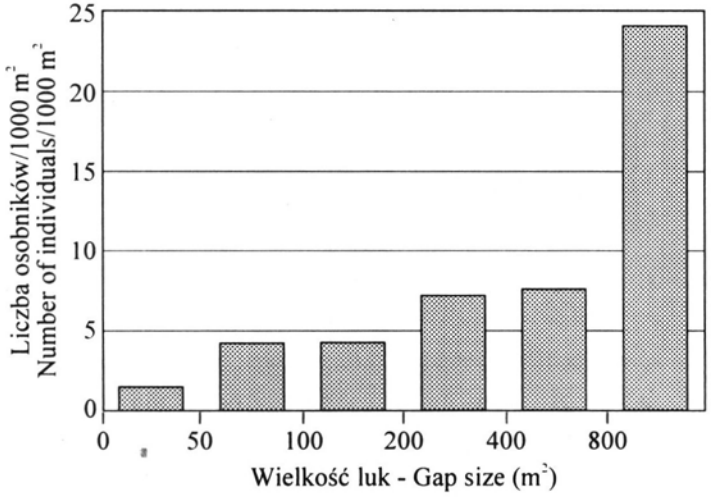
Podrost występujący pod drzewostanem grupuje się głównie w pobliżu dużych luk. Jego zagęszczenie w pasie o szerokości 4 m zwiększa się z 1,5 osobników na 1000 m^2 w otoczeniu luk najmniejszych, do 24 osobników na 1000 m^2 w sąsiedztwie największych luk, o powierzchni ponad 800 m^2 (Ryc. 70).

Wysokość podrostu w lukach o różnej wielkości i pod zwartym drzewostanem jest podobna (brak statystycznie istotnych różnic) (Ryc. 71A). Natomiast różne jest tempo przyrostu na wysokość wyrażone współczynnikiem przyrostu wysokości



Ryc. 69. Związek pomiędzy liczbą osobników podrostu rosnących w luce a jej wielkością
Uwzględniono tylko luki o wielkości > 100 m²; ukośne linie rozgraniczają obszary o różnym zagęszczeniu podrostu na 1 ha

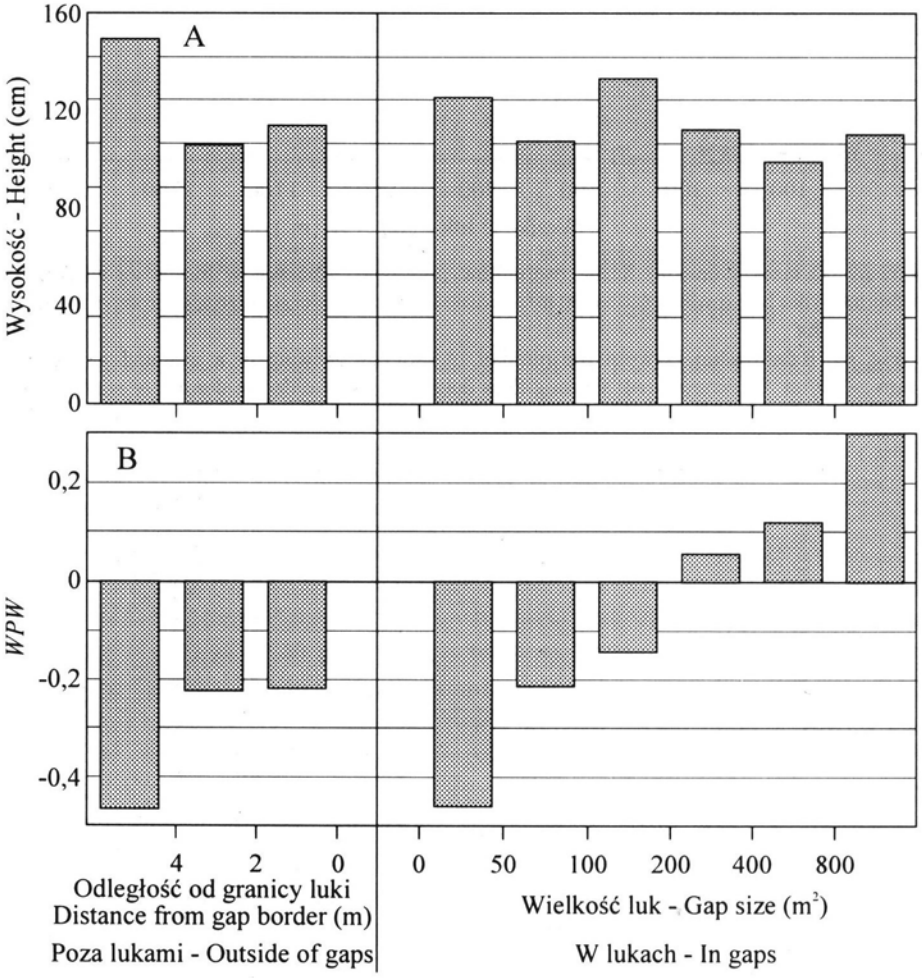
Fig. 69. Relationship between the number of saplings growing in a gap and gap size
Only gaps > 100 m² are considered; slanting lines delimit areas of different density of saplings per 1 ha



Ryc. 70. Zagęszczenie podrostu w otoczeniu luk o różnej wielkości
Uwzględniono strefę o szerokości 4 m; zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1000 m² strefy

Fig. 70. Density of saplings in the surrounding of gaps of different size
Four meters wide belt is considered; density is expressed as a number of individuals per 1000 m² of the belt

(*WPW*) (ANOVA: F = 22,4; df – 8, 1047; p < 0,001). Za pomocą tej cechy rozdzielić można podrost rosnący pod zwartym drzewostanem, w sąsiedztwie luk i w lukach o wielkości do 200 m^2, od podrostu w dużych lukach, które zajmują ponad 200 m^2. Dodatkowo w obrębie luk o wielkości ponad 200 m^2 wyróżniają się te największe, zajmujące ponad 800 m^2, w których młode świerki przyrastają najszybciej (Ryc. 71B). *WPW* jest najniższy u świerków rosnących pod koronami drzew, w odległości ponad 4 m od luk oraz w najmniejszych lukach o wielkości poniżej 50 m^2. W pasie o szerokości 4 m wokół luk wartość *WPW* jest niemal identyczna jak w lukach do 200 m^2. Niższa wartość *WPW* w lukach poniżej 50 m^2 w porównaniu z otoczeniem luk o szerokości 4 m jest efektem występowania dużej



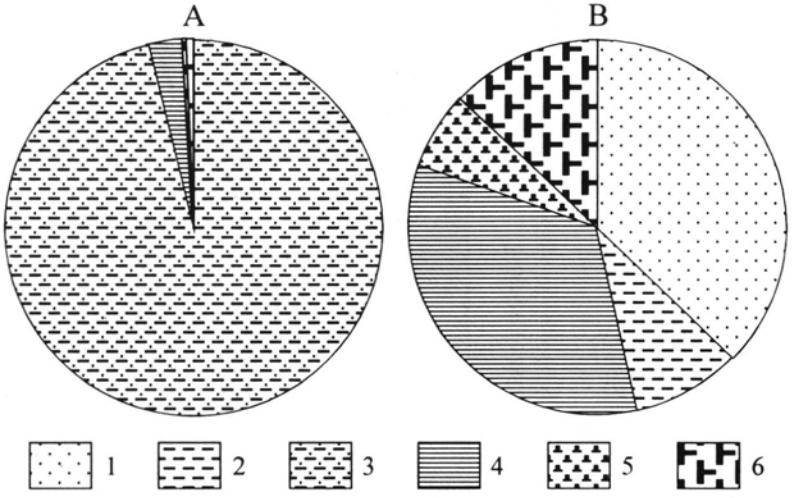
Ryc. 71. Średnia wysokość podrostu (A) i średnia wartość wskaźnika przyrostu wysokości *WPW* (B) w różnej odległości od luk i w lukach o różnej wielkości

Fig. 71. Average height of saplings (A) and average value of the height growth index *WPW* (B) at different distances from gaps and in gaps of different size

części podrostu w sąsiedztwie rozległych luk o powierzchni kilkuset metrów kwadratowych. W otoczeniu dużych luk, zwłaszcza tych o wielkości ponad 200 m^2, młode świerki przyrastają znacznie szybciej niż w małych lukach, a różnice te są istotne (ANOVA: $F = 2{,}87$; $df - 4, 161$; $p = 0{,}025$).

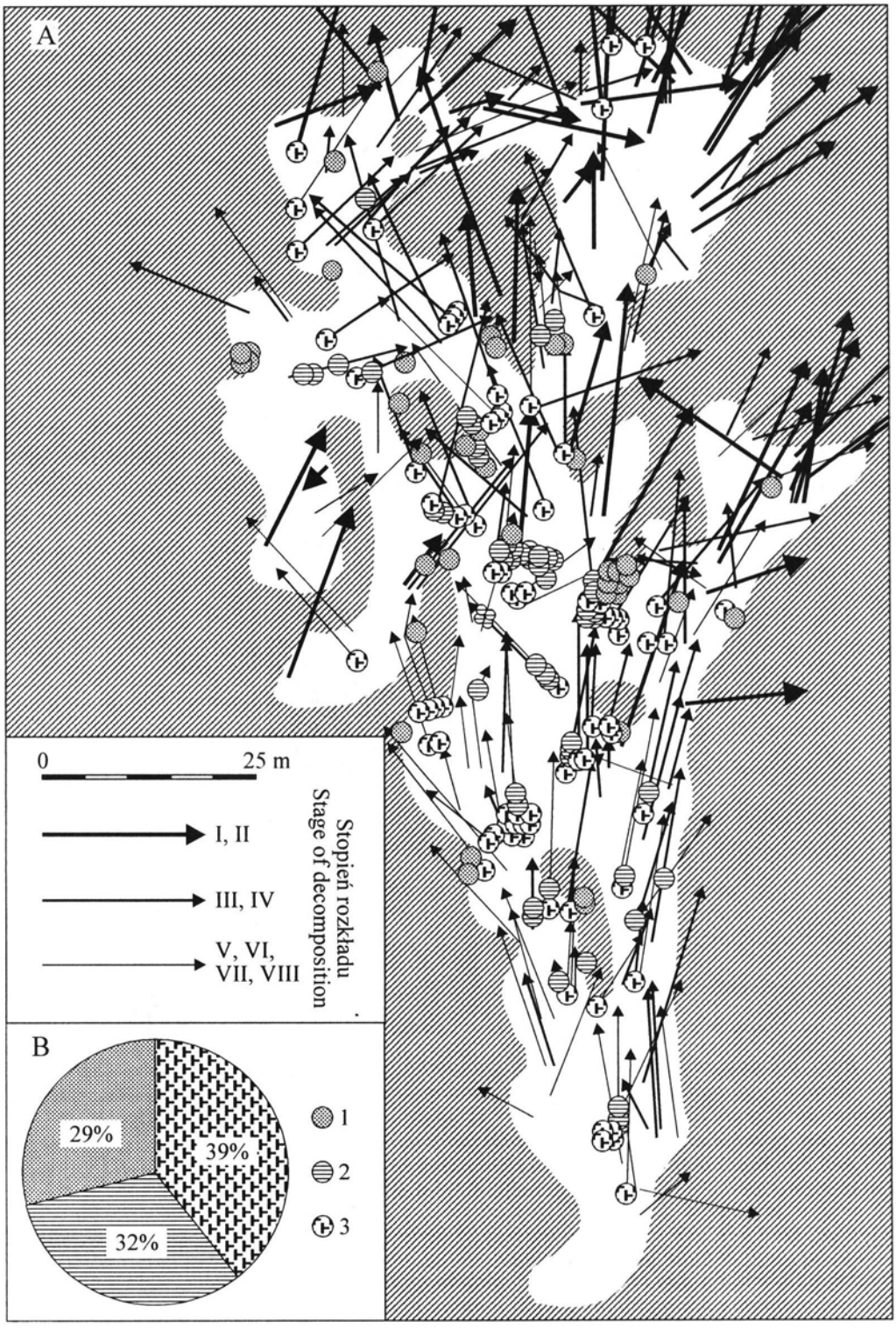
Porównanie występowania podrostu na różnym podłożu. Rozmieszczenie podrostu jest bardzo silnie uzależnione od rodzaju podłoża ($\chi^2 = 10012$; $df = 4$; $p < 0{,}001$)[5]. Ponad połowa świerków usytuowana jest na widocznych szczątkach drzew (kłody i pniaki) lub na pagórkach wykrotów, które łącznie zajmują zaledwie 3,9 proc. powierzchni (Ryc. 72). Blisko 10 proc. podrostu rośnie na silnie rozłożonym drewnie trudnym do zauważenia. Pozostała jedna trzecia część świerków występuje wśród roślin runa, na glebie nie zaburzonej wykrotami. Jeden świerk w warstwie podrostu przypada na prawie 300 m^2 gleby, 9 m^2 widocznych szczątków drzew oraz tylko 4 m^2 pagórków wykrotów.

Duże znaczenie mikrosiedlisk powstałych na skutek śmierci drzew (kłody i pagórki wykrotów) oraz kłód w odpowiednio zaawansowanym stopniu rozkładu, jest bardzo dobrze widoczne w obrębie największego systemu dziesięciu luk, które łącznie zajmują 0,45 ha (Ryc. 73). Na pagórkach wykrotów i na kłodach rozwija się 71 proc. świerkowego podrostu. Jest on zlokalizowany przede wszystkim w tych



Ryc. 72. Udział powierzchniowy typów podłoża (A) i rozdział podrostu pomiędzy nimi (B)
1 – gleba; 2 – silnie rozłożone i trudne do zauważenia szczątki drzew; 3 – gleba i silnie rozłożone i trudne do zauważenia szczątki drzew; 4 – kłody; 5 – pniaki; 6 – pagórki wykrotów
Fig. 72. Percentage of area covered with different substrates (A) and partition of saplings among them (B)
1 – soil; 2 – highly decayed and barely visible woody debris; 3 – soil and highly decayed and barely visible woody debris; 4 – logs; 5 – stumps; 6 – windthrow mounds

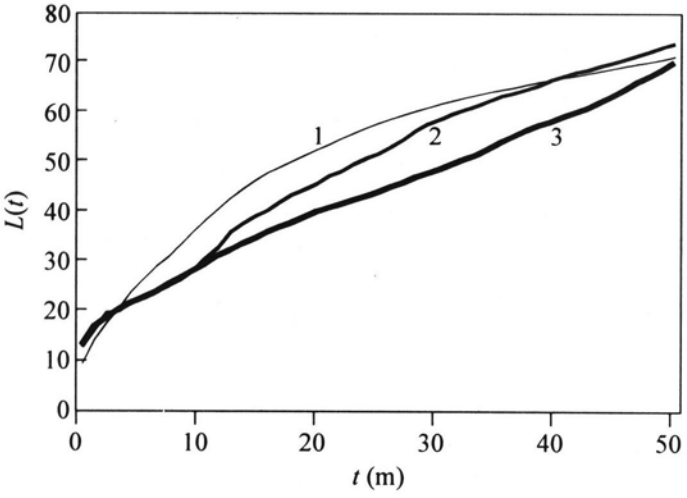
[5] W obliczeniach nie uwzględniono 117 świerków rosnących na silnie rozłożonym drewnie, którego obecność ujawniono dopiero po odsłonięciu systemu korzeniowego.


A
0
25 m
I, II
III, IV
V, VI,
VII, VIII
Stopień rozkładu
Stage of decomposition
B
29%
39%
32%
1
2
3

lukach i ich fragmentach, w których znajdują się martwe pnie reprezentujące co najmniej III stopień rozkładu. Tylko nieliczne młode świerki rosną we wschodniej i północnej części omawianego obszaru, gdzie leżące pnie w większości osiągnęły co najwyżej II stopień rozkładu.

Podrost rozwijający się na wszystkich trzech wyróżnionych rodzajach podłoża (gleba, szczątki drzew, pagórki wykrotów) wykazuje silną tendencję do skupiania się (por. Ryc. 59). U świerków rosnących na glebie, tendencja ta na powierzchniach o promieniu do 3,5 m jest słabsza niż na obu pozostałych rodzajach podłoża (Ryc. 74). Z kolei przy wartościach t od 3,5 m do około 40 m skupiskowość podrostu na glebie jest wyższa niż na siedliskach powstałych na skutek śmierci drzew. Na podstawie przebiegu wykresów funkcji $L(t)$ dla wszystkich trzech rodzajów podłoża, można się spodziewać, że dla $t > 50$ m podrost rosnący wśród roślin runa charakteryzuje się najsłabszą skupiskowością.

Struktura przestrzenna podrostu na kłodach oraz na pagórkach wykrotów jest niemal identyczna na powierzchniach o promieniu do 10 m. Powyżej tej wielkości większą skupiskowością cechuje się podrost na pagórkach wykrotów.

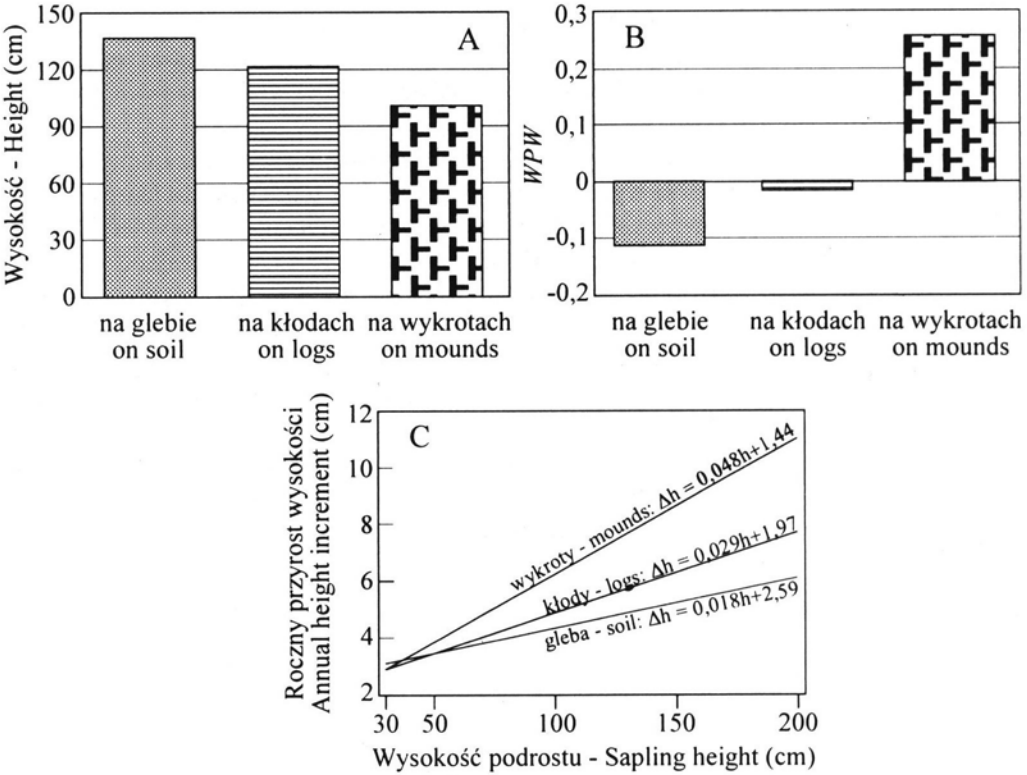


Ryc. 74. Porównanie wzorców rozmieszczenia podrostu na różnych typach podłoża
1 – gleba; 2 – pagórki wykrotów; 3 – kłody

Fig. 74. Comparison of spatial patterns of saplings growing on different substrates
1 – soil; 2 – windthrow mounds; 3 – logs

Ryc. 73. Rozmieszczenie (A) i udział podrostu (B) na różnym typie podłoża w obrębie rozległego wiatrołomu
1 – gleba; 2 – kłody i pniaki; 3 – pagórki wykrotów

Fig. 73. Distribution (A) and percentage of saplings (B) on different substrates in a large windthrow
1 – soil; 2 – logs and stumps; 3 – windthrow mounds

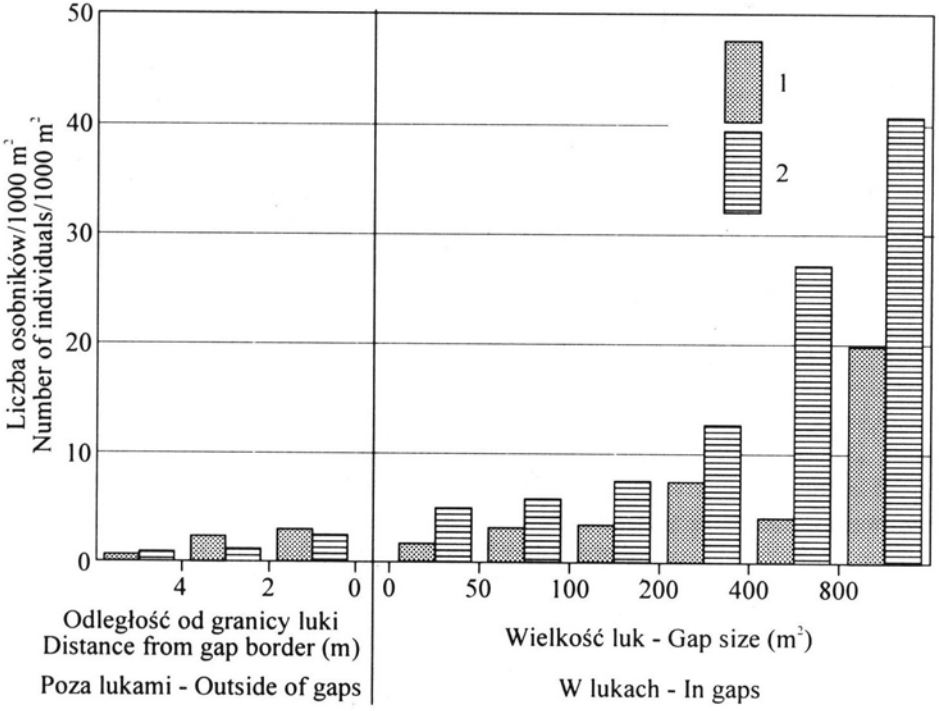


Ryc. 75. Średnia wysokość podrostu (A), średnia wartość wskaźnika przyrostu wysokości *WPW* (B) i zależność między wysokością świerków w roku 1993 a jej przeciętnym rocznym przyrostem w poprzednich pięciu latach (C) na różnym podłożu

Fig. 75. Average height of saplings (A), average index of height increment *WPW* (B) and relation between sapling height in 1993 and average annual height increment during previous five years (C) on different substrates

Wysokość podrostu różni się na trzech typach podłoża (ANOVA: F = 4,6; df – 2, 1190; p = 0,009; porównywano wartości przekształcone logarytmicznie). Najwyższą przeciętną wysokość mają świerki rozwijające się na glebie (Ryc. 75A). Nieco niższe są świerki na szczątkach drzew, a wyraźnie niższe na pagórkach wykrotów.

Wskaźnik przyrostu wysokości podrostu (*WPW*) jest najwyższy na pagórkach wykrotów, najniższy zaś na glebie (Ryc. 75B). Zróżnicowanie *WPW* w zależności od typu podłoża jest istotne statystycznie (ANOVA: F = 23,5; df – 2, 990; p < 0,001). Przy wysokości świerków równej 30 cm roczny przyrost wysokości w poprzednich pięciu latach wyniósł około 3 cm niezależnie od typu podłoża. Różnice między typami podłoża powiększają się wraz ze wzrostem wysokości podrostu. Przed osiągnięciem wysokości 130 cm świerki na glebie przyrastały w ciągu roku przeciętnie o 4,9 cm, natomiast rosnące na pagórkach wykrotów – o 7,6 cm (ryc. 75C).



Ryc. 76. Zagęszczenie podrostu poza lukami i w lukach: na glebie (1) oraz na szczątkach drzew i pagórkach wykrotów (2)

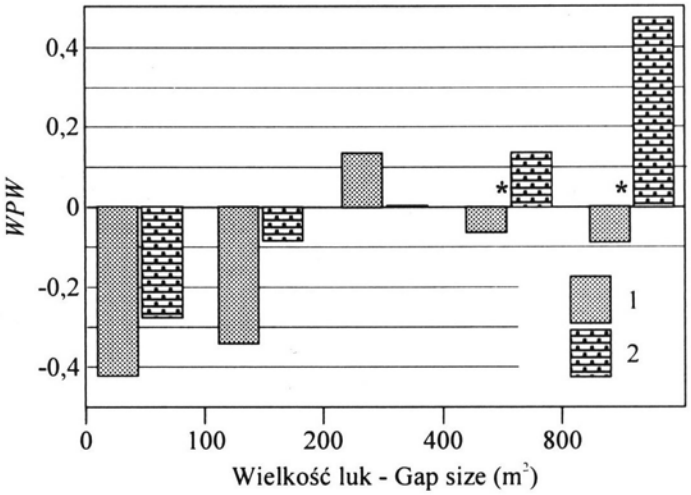
Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1000 m^2 luk i stref o szerokości 2 m, znajdujących się w różnej odległości od luk

Fig. 76. Density of saplings outside and inside gaps: on soil (1) and on woody debris and windthrow mounds (2)

Density is expressed as a number of individuals per 1000 m^2 of gaps and two meters wide belts surrounding gaps

Rozmieszczenie podrostu rozwijającego się na kłodach, pniakach i pagórkach wykrotów jest silniej związane z lukami w porównaniu z podrostem rosnącym na glebie. Świerki na kłodach, pniakach i pagórkach wykrotów zlokalizowane są w lukach w 80 proc., podczas gdy świerki występujące wśród roślin runa tylko w 58 proc. Związek rozmieszczenia obu grup podrostu z lukami jest istotny (kłody, pniaki i wykroty: $\chi^2 = 762$; df = 1; $p < 0{,}001$; gleba: $\chi^2 = 120$; df = 1; $p < 0{,}001$).

Zagęszczenie świerków rosnących na martwym drewnie i pagórkach wykrotów zwiększa się z dziewięciu na 1 ha w odległości ponad 4 m od luk do czterystu na 1 ha w lukach o powierzchni ponad 800 m^2 (Ryc. 76). Zagęszczenie świerków rozwijających się na glebie wynosi zaledwie 6 osobników na 1 ha w odległości ponad 4 m od luk. W mniejszej odległości od luk oraz w lukach o wielkości do 200 m^2 jest ono podobne i wynosi od 23 do 34 osobników na 1 ha. Zwiększa się ono wyraźnie dopiero w bardziej rozległych lukach, osiągając 200 osobników na 1 ha na otwartych powierzchniach o wielkości ponad 800 m^2.



Ryc. 77. Wartość wskaźnika przyrostu wysokości *WPW* podrostu występującego na różnym typie podłoża w lukach o różnej wielkości

1 – gleba; 2 – szczątki drzew i pagórki wykrotów; gwiazdki oznaczają istotne różnice ($p < 0,05$) między typami podłoża w obrębie luk o określonej wielkości

Fig. 77. Values of the index of height increment *WPW* of saplings on different substrates in gaps of different size

1 – soil; 2 – woody debris and windthrow mounds; stars mark significant differences ($p < 0,05$) between substrates in gaps of particular size

Ustalono także łączny wpływ podłoża i wielkości luk na wskaźnik przyrostu wysokości świerków. W analizie tej świerki rosnące na glebie przeciwstawiono wszystkim pozostałym, które były przypisane do mikrosiedlisk powstałych w wyniku śmierci drzew. Łączny wpływ wielkości luk i typu podłoża na tempo przyrostu świerków jest istotny (ANOVA: $F = 9,28$; $df - 4, 770$; $p < 0,001$). Porównując *WPW* pomiędzy typami podłoża istotne różnice zanotowano tylko w lukach największych, o wielkości 400–800 m^2 i ponad 800 m^2 (Ryc. 77). W obu przypadkach wolniej rosły świerki na glebie.

Prognoza rozwoju podrostu w lukach. Zależność między liczbą świerków w warstwie podrostu (N) a wielkością luk (P_l) [m^2] i powierzchnią kłód o grubości ponad 20 cm i w co najmniej V stopniu rozkładu (P_k) [m^2] (na cieńszych i słabiej rozłożonych podrost był bardzo rzadko obecny – por. Ryc. 65 i 66) opisuje następujące równanie:

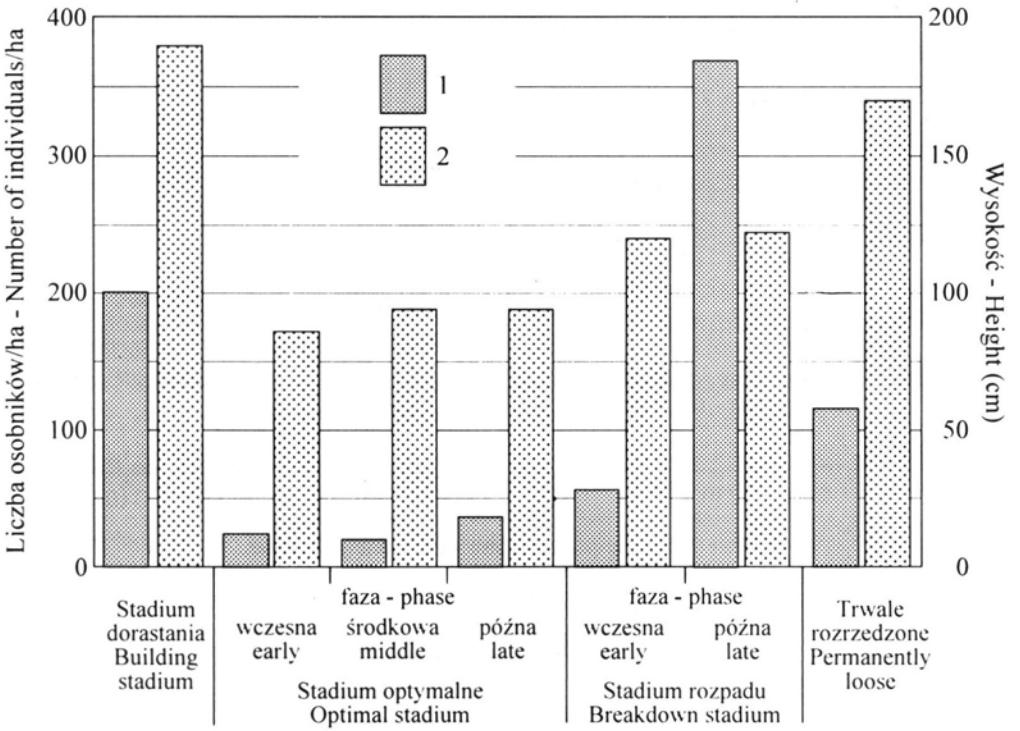
$$N = 0,0146 P_l + 1,20 P_k - 1,08.$$

Zależność ta dość dobrze odzwierciedla rzeczywiste rozmieszczenie podrostu w lukach o różnej wielkości, ponieważ przy takiej postaci równania liczba młodych świerków rosnących w lukach w roku 1993 jest zaledwie o 7 proc. wyższa w stosunku do obliczonej (930 wobec 866). Dla luk o małej powierzchni i z niewielkim udziałem kłód funkcja ma wartość ujemną. Dla tych luk przyjęto, że liczba świerków w warstwie podrostu jest równa zero.

Dodanie powierzchni kłód, które w roku 1993 znajdowały się w IV stopniu rozkładu, powoduje zwiększenie liczby świerków w warstwie podrostu z 866 do 1315. Przewidywany przyrost liczebności wynosi zatem 152 proc. w stosunku do roku 1993. W lukach o różnej wielkości przyrost ten wynosi od 136 do 173 proc. W największych lukach, zajmujących ponad 800 m^2, przewidywane zagęszczenie świerków w warstwie podrostu wynosi 800 osobników na 1 ha.

Prognoza zmian liczebności podrostu ma charakter minimalny, ponieważ uwzględnia tylko przyrost powierzchni kłód, a pomija wzrost wielkości luk.

Rozmieszczenie podrostu a struktura mozaikowa drzewostanu. Rozmieszczenie podrostu świerkowego pozostaje w silnym związku ze strukturą drzewostanu ($\chi^2 = 1988$; df = 6; $p < 0{,}001$). Zagęszczenie świerków w warstwie podrostu wynosi od 19 do 35 osobników na 1 ha w różnych fazach stadium optymalnego, a we wczesnej fazie stadium rozpadu jest prawie dwukrotnie większe (Ryc. 78). Podrost jest znacznie liczniejszy w stadium dorastania i w późnej fazie stadium rozpadu, odpowiednio 201 i 368 świerków/ha. W płatach z trwale rozrzedzonym drzewostanem zagęszczenie młodego pokolenia świerków wynosi 114 osobników/ha.



Ryc. 78. Zagęszczenie (1) i średnia wysokość podrostu (2) w płatach reprezentujących różne stadia i fazy rozwojowe drzewostanu oraz pod drzewostanami trwale rozrzedzonymi

Zagęszczenie wyrażono liczbą osobników na 1 ha boru

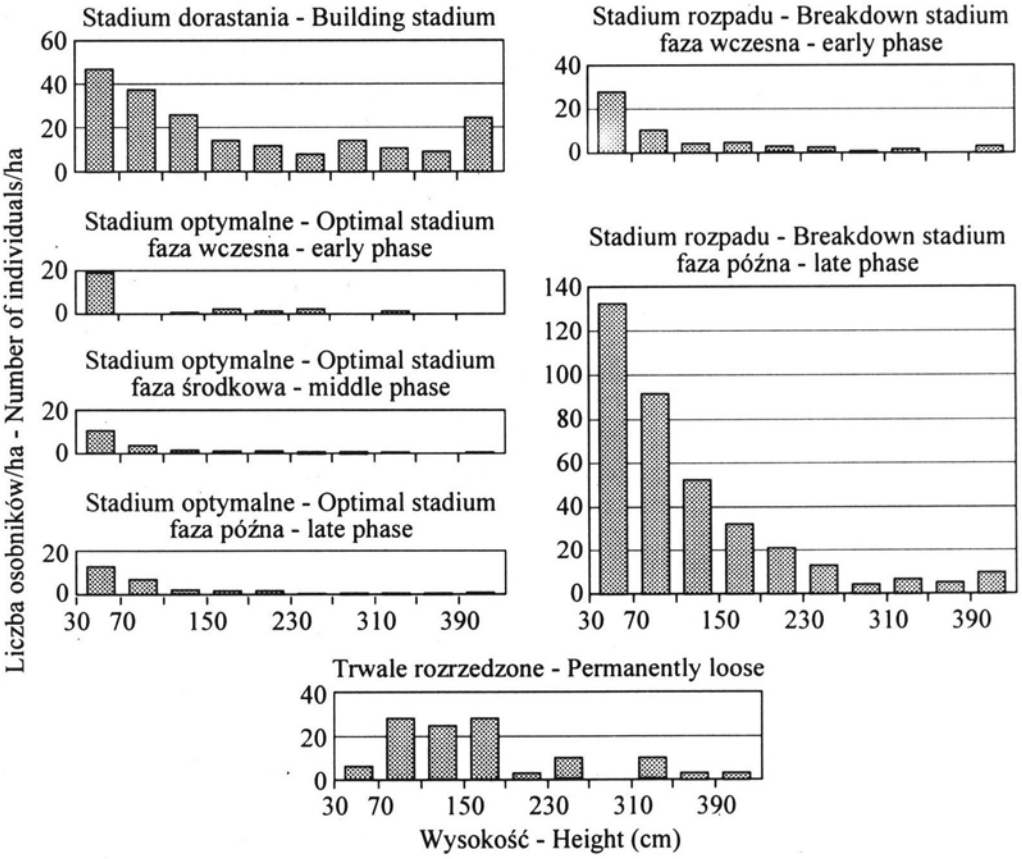
Fig. 78. Density (1) and average height of saplings (2) in patches representing different developmental stadia and phases, and under permanently loose stands

Density is expressed as a number of individuals per 1 ha of forest

Średnia wysokość podrostu jest najmniejsza w stadium optymalnym i wynosi około 90 cm, w stadium rozpadu jest wyższa o 30 cm, natomiast w stadium dorastania osiąga 190 cm (Ryc. 78). We fragmentach boru, gdzie warstwa drzew jest trwale rozrzedzona, warstwa podrostu ma średnią wysokość 170 cm. Różnice wysokości podrostu między typami drzewostanów są istotne (test Kruskala-Wallisa: $p < 0{,}001$).

We wszystkich fazach stadium optymalnego tylko pojedyncze świerki przekraczają 70 cm wysokości (Ryc. 79). W stadium rozpadu przewaga najmniejszych świerków jest również bardzo wyraźna. Tylko w stadium dorastania udział świerków o wysokości ponad 2 m jest znaczący.

Z punktu widzenia możliwości osiedlania się świerków na martwym drewnie ważna jest obecność kłód dostatecznie grubych i wystarczająco długo podlegających



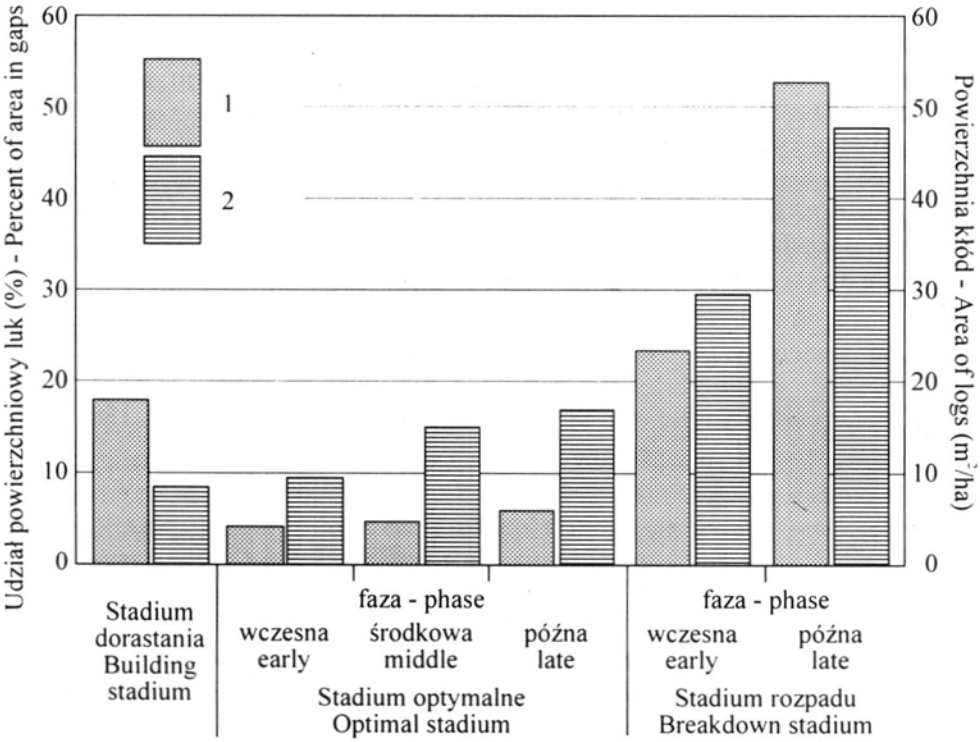
Ryc. 79. Struktura wysokości podrostu w płatach reprezentujących różne stadia i fazy rozwojowe drzewostanu oraz pod drzewostanami trwale rozrzedzonymi

Liczebność podrostu w klasach wysokości wyrażono liczbą osobników na 1 ha drzewostanu

Fig. 79. Height distribution of saplings in patches representing different developmental stadia and phases, and under permanently loose stands

Number of individuals in each height class is expressed per 1 ha of forest

procesowi rozkładu. Fazy i stadia rozwojowe drzewostanu porównano pod względem liczby kłód o grubości ponad 40 cm i będących w co najmniej V stopniu rozkładu. Wykazano wcześniej (por. s. 113), że występowanie podrostu w dużym stopniu było ograniczone do szczątków drzew, które osiągnęły wspomniany etap rozkładu. Kłód spełniających wymienione warunki jest najmniej (około 9 m^2/ha) w stadium dorastania i we wczesnej fazie stadium optymalnego. W późnej fazie stadium rozpadu jest ich natomiast pięć razy więcej (Ryc. 80).



Ryc. 80. Udział powierzchniowy luk o wielkości > 200 m^2 (1) oraz powierzchnia kłód o grubości > 40 cm, które osiągnęły co najmniej V stopień rozkładu (2) w płatach reprezentujących różne stadia i fazy rozwojowe drzewostanu

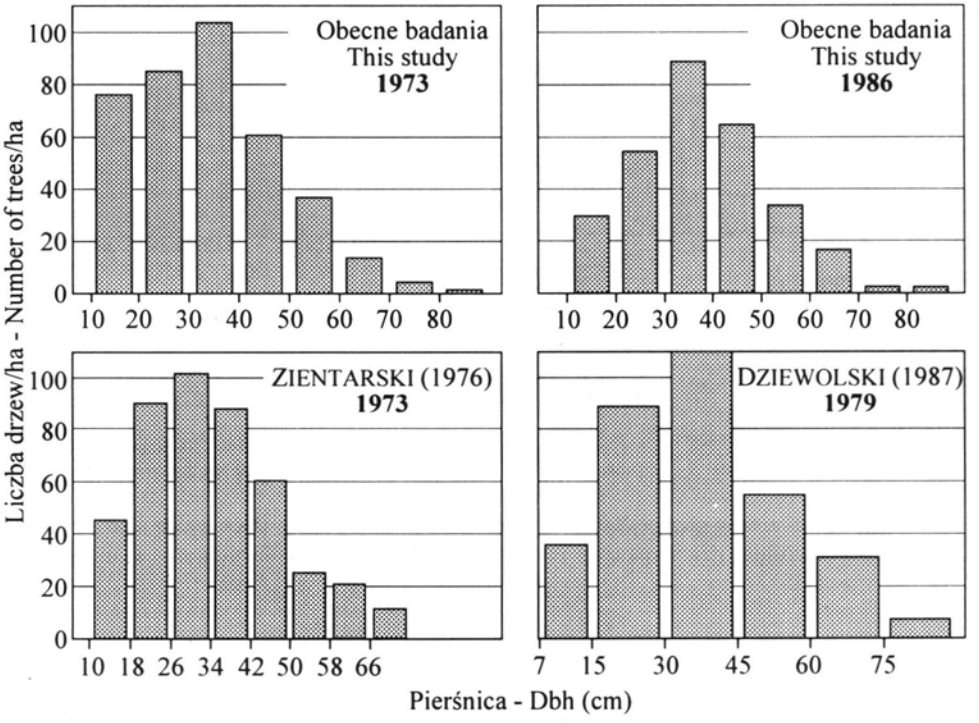
Fig. 80. Percentage of area in gaps > 200 m^2 (1), and area of logs > 40 cm thick which reached at least V stage of decomposition (2) in patches representing different developmental stadia and phases

Dla odnowienia świerka ważna jest obecność luk o wielkości ponad 200 m^2 (por. s. 115). Na całym obszarze badań, wyłączając zbiorowiska nieleśne i płaty z trwale rozrzedzonym drzewostanem, luki takie zajmują 8 proc. powierzchni. Najmniejsze znaczenie mają one we wczesnej i środkowej fazie stadium optymalnego (około 4 proc.). Ich udział jest natomiast największy w późnej fazie stadium rozpadu — 53 proc. (Ryc. 80).

VI.1. Reprezentatywność obszaru badań dla regla górnego Babiej Góry

Struktura grubościowa drzewostanu świerkowego uzyskana na podstawie pomiarów na powierzchni 14,4 ha sugeruje dużą jednorodność warstwy drzew. Podobne wyniki uzyskali również ZIENTARSKI (1976) i DZIEWOLSKI (1987), prowadzący badania w masywie Babiej Góry w latach siedemdziesiątych.

ZIENTARSKI (1976) badał strukturę drzewostanów górnoreglowych Babiej Góry w roku 1973. Teren, na którym pracował znajduje się o 300 m na wschód od północno-wschodniego narożnika prostokątnego obszaru badań o wielkości 14,4 ha. Po pominięciu dwóch najwyżej położonych powierzchni próbnych, które znajdują się w strefie boru luźnego (w sensie MYCZKOWSKIEGO 1964), wyniki pomiarów ZIENTARSKIEGO (l.c.) można odnieść do obszaru 5,5 ha. Wykres sporządzony na podstawie pozostałych sześciu powierzchni (1 – 6) w niewielkim stopniu różni się od wyniku uzyskanego w niniejszych badaniach dla roku 1973 (Ryc. 81).



Ryc. 81. Porównanie struktury drzewostanu na całym obszarze badań, odtworzonej dla lat 1973 i 1986 ze strukturą górnoreglowych drzewostanów świerkowych Babiej Góry w roku 1973 według ZIENTARSKIEGO (1976) i w roku 1979 według DZIEWOLSKIEGO (1987)

Fig. 81. Comparison of stand structure in the investigated area reconstructed for 1973 and for 1986, and structure of subalpine spruce stands of the Babia Góra in 1973 (after ZIENTARSKI 1976) and in 1979 (after DZIEWOLSKI 1987)

DZIEWOLSKI (1987) prowadził pomiary drzewostanów regla górnego Babiej Góry w roku 1979. Uwzględnił on po trzy fragmenty świerczyny na południowym i północnym stoku masywu, o łącznej powierzchni 41 ha, znajdujące się na wysokości od około 1180 po 1380 m n.p.m. Przedstawiona przez tego autora struktura grubości drzew jest bardzo podobna do zrekonstruowanej w niniejszych badaniach dla roku 1986 (Ryc. 81). Nieznaczne przesunięcie modalnej w stronę niższych wartości i nieco większą dodatnią skośność w materiałach DZIEWOLSKIEGO (1987) przynajmniej częściowo można tłumaczyć uwzględnieniem przez tego autora drzewostanów położonych wyżej.

Niski udział jarzębiny stwierdzony w prezentowanych badaniach, również znajduje potwierdzenie w pracy DZIEWOLSKIEGO (1987), który podaje osiem osobników tego gatunku na powierzchni 1 ha. Wartość ta jest dwukrotnie wyższa od zanotowanej podczas niniejszych badań. Trzeba jednak pamiętać, że autor ten mierzył okazy o grubości ponad 7 cm. To krótko żyjące i światłożądne drzewo (ELLENBERG 1986; KRÄUCHI, KIENAST 1993), jest jednym z ważniejszych gatunków pionierskich, które biorą udział w zarastaniu dużych powierzchni pozbawionych drzewostanu (KORPEĽ 1980; FISCHER i in. 1990; VACEK, TESAŘ 1991; FISCHER 1992; LOCH 1994; REIF, PRZYBILLA 1995). Jarzębina nie została szerzej uwzględniona w badaniach ze względu na niewielki jej udział w wybranym fragmencie boru.

Na podstawie porównania wyników trzech niezależnych opracowań, które objęły różne fragmenty masywu Babiej Góry, można wnioskować, że struktura drzewostanu świerkowego cechuje się bardzo małym zróżnicowaniem w skali całego regla górnego. Prawdopodobnie dotyczy to także struktury wiekowej, która w badaniach ZIENTARSKIEGO (1976) charakteryzowała się wyraźną przewagą drzew w wieku około 120 lat.

Porównanie uzyskanych wyników z danymi publikowanymi przez ZIENTARSKIEGO (1976) i DZIEWOLSKIEGO (1987) upoważnia do stwierdzenia, że badany obecnie fragment świerczyny górnoreglowej o wielkości 14,4 ha jest reprezentatywny dla całego regla górnego w masywie Babiej Góry.

VI.2. Zróżnicowanie zespołu *Plagiothecio-Piceetum tatricum* a synuzjalna struktura warstwy runa

Fizjonomia warstw zielnej i mszystej w borze górnoreglowym umożliwia dość łatwe wyróżnienie niewielkich, jednorodnych płatów charakteryzujących się dominacją jednego lub dwóch gatunków. Wynika to z małej liczby taksonów, ich swoistych cech biologicznych oraz odmiennych wymagań ekologicznych. W skład różnych synuzjów wchodzą rośliny typowo leśne, rzadko spotykane poza lasami, np. *Dryopteris dilatata*, *Luzula sylvatica*, *Oxalis acetosella* lub *Polytrichum formosum*, rosnące zarówno pod zwartymi drzewostanami jak i na powierzchniach otwartych, np. *Deschampsia flexuosa* i *Vaccinium myrtillus* oraz preferujące zbiorowiska nieleśne, m.in. *Athyrium distentifolium*, *Calamagrostis villosa* i *Rubus idaeus*.

W grupie dominantów znajdują się gatunki charakterystyczne klasy *Vaccinio-Piceetea*, *Betulo-Adenostyletea* i *Epilobietea-angustifolii* (MATUSZKIEWICZ W. 1981). Ilustruje to bardzo silne zróżnicowanie roślin runa pod względem wymagań w stosunku do światła oraz do trofizmu i wilgotności gleby.

Większość roślin budujących runo wysokogórskiego boru rozmnaża się wegetatywnie i tworzy rozległe polikormony. Przy ogólnie niewielkiej liczbie gatunków sprzyja to powstawaniu gęstych, jednogatunkowych skupień pędów. Typowym przedstawicielem takich roślin jest *Calamagrostis villosa* z systemem rozłogów o dużym zagęszczeniu, który wypełnia profil glebowy na głębokość do 15 cm (PYŠEK 1993). *Deschampsia flexuosa* również rozrasta się za pomocą podziemnych organów i tworzy gęste skupienia (PYŠEK 1992). Polikormony *Vaccinium myrtillus* mogą obejmować powierzchnię o średnicy do 7 m (ANTKOWIAK, CYBULKO 1967). Za pomocą kłączy lub rozłogów rozprzestrzeniają się również inne gatunki: *Athyrium distentifolium*, *Calamagrostis arundinacea*, *Dryopteris dilatata*, *Luzula sylvatica* i *Rubus idaeus*.

Rozmieszczenie synuzjów wyodrębnionych na podstawie opisu niewielkich, jednorodnych płatów o wielkości 4 m^2, może być odniesione do jednostek syntaksonomicznych w randze podzespołu, wyróżnionych w badaniach fitosocjologicznych. W granicach płatu reprezentującego podzespół może znaleźć się kilka różnych synuzjów niższych warstw lasu. Można jednak przyjąć, że w obrębie *Plagiothecio-Piceetum athyrietosum* największą powierzchnię zajmują łany wietlicy alpejskiej, opisane jako synuzjum *Athyrium distentifolium*. Analogiczna sytuacja zachodzi w przypadku *P.-P. calamagrostietosum villosae* i synuzjum *Calamagrostis villosa* oraz *P.-P. vaccinietosum* i synuzjum *Vaccinium myrtillus*. Możliwości takiego porównania kończą się w odniesieniu do typowego podzespołu świerczyny *P.-P. typicum*. Brak w nim wyraźnych dominantów, co nie oznacza wcale, że nie wykształca się synuzjalna struktura runa.

Uzależnienie zróżnicowania runa od ukształtowania terenu na całym obszarze badań potwierdza wyniki wcześniejszych badań fitosocjologicznych wykonanych w borze górnoreglowym. CELIŃSKI i WOJTERSKI (1978) oraz MICHALIK (1967, 1992) zaobserwowali, że na Babiej Górze, w Gorcach i na Pilsku podzespół paprociowy częściej występuje na stromych stokach, natomiast podzespół czernicowy związany jest ze słabiej nachylonymi grzbietami. Podobne rozmieszczenie wykazują w badanym fragmencie boru synuzja z panującą wietlicą alpejską lub borówką czarną i śmiałkiem pogiętym. Pierwsze z wymienionych synuzjów rozpowszechnione jest na stokach o dużym nachyleniu, natomiast pozostałe ograniczone są głównie do terenów płaskich. Nie potwierdziło się przywiązanie trzcinnika owłosionego do terenów o niewielkim nachyleniu, zauważone przez MICHALIKA (1992) na Pilsku. Jest to rezultatem sporadycznego występowania tego gatunku w reglu górnym Babiej Góry (KASPROWICZ 1996). Zbyt mała próba, w której reprezentowane były skupienia trzcinnika, nie pozwoliła na odrzucenie hipotezy o ich losowym rozmieszczeniu.

VI.3. Obumieranie drzew w reglu górnym i jego uwarunkowania

Ilościowy udział martwych drzew w reglu górnym Babiej Góry na tle innych typów lasu. W badanym fragmencie boru górnoreglowego średnia miąższość martwych pni wynosi 131 m^3/ha. W porównaniu z wynikami innych badań prowadzonych w świerczynie górnoreglowej ilość tę należy uznać za przeciętną (Tab. 13). Znacznie mniej martwych pni podano z rezerwatu leśnego po słowackiej stronie masywu Pilska, gdzie SANIGA i SKLENÁR (1989) zanotowali od 26 do 65 m^3 posuszu na 1 ha. Autorzy ci prowadzili pomiary na trzech powierzchniach o wielkości 0,5 ha. Wydaje się, że niskie dane liczbowe dla Pilska nie odpowiadają w pełni warunkom naturalnym. Świadczy o tym całkowita miąższość posuszu w roku 1987, która jest tylko o kilkanaście metrów sześciennych na hektar wyższa od miąższości posuszu powstałego w ciągu poprzednich siedmiu lat.

Tabela 13 – Table 13

Miąższość posuszu w świerczynie górnoreglowej w różnych masywach górskich
Volume of coarse woody debris in subalpine spruce forest in different mountain massives

Lokalizacja Locality	Rok Year	m^3/ha	Źródło Source
Północny stok Babiej Góry Northern slope of Babia Góra	1995	131	Obecne badania This study
Południowy stok Pilska Southern slope of Pilsko	1977 1987	50 55	SANIGA, SKLENÁR (1989)
Południowy stok Babiej Góry Southern slope of Babia Góra	1980 1987	158 161	KORPEĽ (1989b)
Północny stok Babiej Góry Northern slope of Babia Góra	1984 1994	92 165	JAWORSKI, KARCZMARSKI (1989) JAWORSKI, KARCZMARSKI (1995)
Rezerwat Kotlový Žľab (Tatry) Kotlový Žľab Reserve (Tatra Mts.)	1968 1978 1988	109 131 159	KORPEĽ (1993a)
Rezerwat Wattersteinwald (Alpy) Wattersteinwald Reserve (Alps)	1985	84	RAUH, SCHMITT (1991)

Objętość martwych drzew w karpackiej świerczynie jest niższa w porównaniu ze świerczyną borealną (HOFGAARD 1993a) i subalpejskimi, iglastymi lasami Ameryki Północnej, w których z reguły notowano znacznie więcej niż 200 m^3 martwego drewna na 1 ha (TURNER, SINGER 1976; FAHEY 1983; ARTHUR, FAHEY 1990). Wartości zanotowane w reglu górnym Babiej Góry znajdują się wśród niskich wartości podawanych dla wszystkich lasów iglastych, które mieszczą się w przedziale od 30 do 1420 m^3/ha (HARMON i in. 1986, 1987). Również niższa w porównaniu z innymi wysokogórskimi lasami jest powierzchnia jaką zajmują kłody.

Udział powierzchniowy w wysokości 3 proc. jest od trzech do siedmiu razy mniejszy niż w subalpejskich lasach z *Picea engelmannii* i *Abies lasiocarpa* (ARTHUR, FAHEY 1990; ROOVERS, REBERTUS 1993).

Tempo rozkładu martwych pni w reglu górnym. Czas, jaki upłynął od śmierci drzew wahał się od kilku do ponad 100 lat, w zależności od zaawansowania rozkładu martwego pnia. Sto kilkadziesiąt lat można uznać za okres potrzebny do zaniku szczątków drzew o największych rozmiarach w reglu górnym Babiej Góry. Przybliżony, najdłuższy czas zalegania kłody, jaki zanotowano w badaniach można bowiem określić na 160 lat. Jej zaniknięcie nie oznacza jednak całkowitego rozkładu materii organicznej zawartej w drewnie. Jest ono jedynie równoznaczne z zatarciem śladu kłody na powierzchni gleby. Czasami jej obecność może ujawniać się wydłużonym płatem epiksylicznych mchów lub szpalerem młodych świerków.

Podana w wynikach badań liczba lat od śmierci drzew dotyczy okazów o dużych rozmiarach, o pierśnicy przekraczającej 30 cm. Świerki o mniejszych rozmiarach pominięto w badaniach, ponieważ mają one niewielki wpływ na otoczenie i ich śmierć nie zostaje zapisana w słojach sąsiednich, najczęściej grubszych i wyższych drzew. Uwzględnienie wyłącznie grubych drzew było także związane z zamiarem określenia czasu zalegania kłód, które są dogodne dla rozwoju naturalnego odnowienia świerka. Pominięto zatem szczątki cienkich drzew, rzadko wykorzystywanych przez najmłodsze pokolenie świerków.

Tempo rozkładu kłód świerkowych analizowano również w lasach środkowej Szwecji. Na podstawie powtórzenia po pięćdziesięciu latach inwentaryzacji martwych pni na niewielkiej, stałej powierzchni HYTTEBORN i PACKHAM (1987) stwierdzili, że 55–75 lat jest wystarczające do całkowitego zaniku szczątków drzew. Wyznaczono również czas potrzebny do osiągnięcia poszczególnych etapów rozkładu (HYTTEBORN i in. 1991; LIU, HYTTEBORN 1991). Dzięki obszernemu opisowi cech kłód w poszczególnych stopniach rozkładu wyniki te można porównać z rezultatami badań na Babiej Górze (Tab. 14). Wyraźne jest podobieństwo wieku kłód dopóki ich powierzchnia jest gładka, czyli do II stopnia rozkładu. Dla dalszych stopni niemal identyczne są dolne granice przedziałów, natomiast czas ich trwania jest dłuższy na Babiej Górze. Bardzo długi czas potrzebny na Babiej Górze do osiągnięcia ostatniego stopnia rozkładu jest wynikiem uwzględnienia tylko tych kłód, na których rosły okazałe świerki. Możliwe, że dłuższy czas zalegania kłód w świerczynie babiogórskiej jest też efektem większych rozmiarów drzew.

Wolniejsze niż na Babiej Górze jest natomiast tempo rozkładu świerkowych kłód w borealnych lasach północnej Szwecji (DYNESIUS, JONSSON 1991; HOFGAARD 1993b). Od śmierci do całkowitego zaniku szczątków niektórych drzew z północnej Szwecji mija prawie 200 lat. Wolniejsze tempo rozkładu zaobserwowane w borealnej świerczynie ma zapewne związek z bardziej surowymi warunkami klimatycznymi w północnej Szwecji niż w reglu górnym Babiej Góry. Różnice są wyraźne, pomimo mniejszych rozmiarów osiąganych przez świerki w pobliżu koła podbiegunowego.

Tabela 14 – Table 14

Porównanie tempa rozkładu świerkowych kłód w reglu górnym Babiej Góry i w borach świerkowych środkowej i północnej Szwecji

Comparison of the decomposition rates of spruce logs in subalpine forest of Babia Góra Mt. and in spruce forests of central and northern Sweden

Babia Góra – Szwecja 59°53′ N[1]				Babia Góra – Szwecja 65°35′ N[2]			
stopień rozkładu stage of decomposition		lata years		stopień rozkładu stage of decomposition		lata years	
Babia Góra	Szwecja	Babia Góra	Szwecja	Babia Góra	Szwecja	Babia Góra	Szwecja
I.1	2	1–7	3–5				
I.2	3	6–13	6–10	I	1+2+3	1–13	<22
I.3+II	4	8–20	11–20	II	4	8–20	–
III	5	20–40	21–30	III+IV	5	20–60	45; 94
IV+V	6	30–60	31–40	V+VI	6	35–80	>134; >164
VI+VII	7+8	45–110	41–60	VII	7	65–105	85–174
VIII	9	>80	61–70	VIII	8	>80	<119; >134

[1] HYTTEBORN i in. (1991); [2] DYNESIUS, JONSSON (1991)

Z dokonanych porównań wynika, że pod względem tempa rozkładu kłód świerkowych regiel górny Babiej Góry odpowiada południowej części strefy borealnych lasów sosnowo-świerkowych, znajdującej się między obydwoma obiektami ze Skandynawii. Można na tej podstawie wnioskować, że w świerczynie babiogórskiej rozkład świerkowego drewna jest wolniejszy, niż na przykład w borach Polski Północno-Wschodniej.

Zmiany procesu obumierania drzew w reglu górnym Babiej Góry w latach 1973–1993. Ostatnie lata charakteryzują się zwiększoną intensywnością wydzielania się posuszu w świerczynach górnoreglowych Babiej Góry i Tatr. Bardzo wysoki przyrost miąższości martwych pni zanotowano na północnym stoku Babiej Góry, gdzie w ciągu dziesięciolecia 1984–1994 zwiększyła się ona o 80 proc. (por. Tab. 13: JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995). W rezerwacie Kotlový Žľab w Tatrach Zachodnich ilość posuszu zwiększyła się o 50 proc. w latach 1968–1988 (Tab. 13: KORPEĽ 1993). Coraz szybsze obumieranie świerków w reglu górnym Babiej Góry zostało również potwierdzone w trakcie niniejszych badań. Intensywność obumierania drzew w latach 1973–1986 obliczono na 3,7 $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. W następnych siedmiu latach zwiększyła się ona do 5,2 $m^3 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. Wydzielanie się posuszu nie jest jednocześnie rekompensowane przyrostem miąższości żywych drzew, co wskazuje na postępujący rozpad drzewostanu. Niniejsze badania wykazały, że intensywność obumierania drzew dwukrotnie przewyższa tempo przyrostu miąższości. Jeszcze większe różnice uzyskali JAWORSKI i KARCZMARSKI (1995) – objętość

pni, które obumarły w latach 1984–1994 była wyższa w stosunku do przyrostu miąższości od 75 do 450 proc. na czterech spośród pięciu 0,5 ha powierzchni zlokalizowanych na północnym stoku Babiej Góry.

Ostatnie lata przyniosły jednak nie tylko zwiększenie tempa wydzielania się posuszu. Zmieniła się również grubość obumierających drzew. W latach siedemdziesiątych najsilniej posusz wydzielał się wśród drzew najcieńszych, o czym można wnioskować na podstawie struktury grubości martwych pni w I.3 stopniu rozkładu. Po roku 1980 (stopień I.1, I.2) zamieranie drzew nie było już tak intensywne, jeśli uwzględnić tylko liczbę martwych świerków, natomiast proces ten coraz wyraźniej obejmował drzewa najgrubsze. W ciągu ostatnich siedmiu lat usechł co ósmy świerk o grubości ponad 70 cm. Na wysoką śmiertelność świerków o największych rozmiarach zwracają także uwagę JAWORSKI i KARCZMARSKI (1995).

Na odmienną strukturę grubości pni w stopniach I.1, I.2 i I.3, czyli obumarłych w ostatnich kilkunastu latach, nie może mieć wpływu zróżnicowanie tempa rozkładu kłód w zależności od ich rozmiarów, ponieważ podstawą klasyfikacji w obrębie stopnia I był stan gałęzi, a nie morfologia pnia. Opadanie drobnych i grubych gałęzi jest niezależne od grubości pnia, z którego wyrosły. Można przyjąć, że zaobserwowane zróżnicowanie struktury grubości posuszu odzwierciedla zmianę przyczyn obumierania drzew. Usychanie cienkich świerków jest wynikiem konkurencji o światło w gęstym drzewostanie. Obumieranie drzew najgrubszych i zarazem górujących ma rozmaite przyczyny, ale z pewnością nie jest to ograniczony dostęp do światła. Jako jedną z prawdopodobnych przyczyn wskazać można starzenie się drzewostanu, w którym wiek dużej części drzew przekroczył 200 lat (ZIENTARSKI 1976; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1989). Innym powodem obumierania starych świerków jest przypuszczalnie silne rozrzedzenie drzewostanu, osiągnięte na drodze powolnego powiększania luk. Obniżenie zwarcia warstwy drzew z jednej strony polepszyło warunki egzystencji drzew dotychczas opanowanych i przygłuszonych (według klasyfikacji KRAFTA, SZYMAŃSKI 1986), a z drugiej strony wyeksponowało na porywy wiatru oraz osadzanie śniegu i szadzi drzewa górujące i panujące.

Różnice w strukturze grubości martwych pni obserwujemy także między bardziej zaawansowanymi stopniami rozkładu. Formułowanie wniosku o związku tych różnic ze zmianami w sposobie obumierania drzewostanu byłoby jednak przedwczesne. Należy najpierw rozstrzygnąć, czy na strukturę grubości pni w poszczególnych stopniach rozkładu może mieć wpływ odmienne tempo rozkładu kłód o różnych wymiarach.

Zwykle przyjmuje się, że średnica leżącego pnia i tempo jego rozkładu są skorelowane ujemnie. Wyższa wartość stosunku powierzchni do objętości kłody przyspiesza kolonizację określonej objętości drewna przez mikroorganizmy, grzyby i zwierzęta drążące chodniki oraz ułatwia wymianę gazową (GRAHAM, CROMACK JR 1982; HARMON i in. 1986, 1987). Okazuje się jednak, że zależność ta jest bardziej skomplikowana, a znaczący wkład w jej ujawnianie się mają różnice w składzie gatunkowym owadów zasiedlających drewno, jego struktura oraz czynniki termiczne i wilgotnościowe. EDMONDS i EGLITIS (1989) stwierdzili, że przy niewielkiej różnicy w liczbie otworów wlotowych, kłody o dużych wymiarach były

częściej atakowane przez *Monochamus scutellatus*. Chodniki tego owada sięgały aż do centralnej części grubych kłód. W rezultacie, grubsze pnie ulegały szybszemu rozkładowi, ponieważ zarodniki grzybów łatwo mogły dotrzeć do ich wnętrza. Wyższe tempo gnicia szczątków o większych rozmiarach wykazali także ERICKSON i in. (1985). MARRA i EDMONDS (1994) zauważyli zmianę charakteru omawianej zależności w miarę postępującego rozkładu kłód. Początkowo rozkład cieńszych pni przebiegał wolniej, natomiast później był on szybszy. Brak związku pomiędzy grubością kłody i tempem jej rozkładu został wykazany przez BUSSE'A (1994). Tak różny obraz zależności między rozmiarami pnia ulegającego rozkładowi a szybkością tego procesu sugeruje, że zależność ta powinna być rozpatrywana w odniesieniu do gatunku drzewa i warunków siedliska.

Jednym z najważniejszych czynników decydujących o tempie rozkładu martwego drewna jest jego wilgotność. Jeśli jest zbyt mała to rozwój zasiedlających drewno organizmów jest ograniczony i tempo rozkładu spada. Duża powierzchnia w stosunku do objętości sprawia, że w klimacie o niskich opadach w okresie letnim na nadmierne przesychanie narażone są przede wszystkim cienkie kłody i stąd ich wolniejszy rozkład (ERICKSON i in. 1985; EDMONDS, EGLITIS 1989; MARRA, EDMONDS 1994). Warunki klimatyczne w reglu górnym Babiej Góry nie dopuszczają w okresie lata do przesuszania butwiejącego drewna leżącego na dnie lasu. Miesiące letnie charakteryzują się najwyższymi, równomiernie rozłożonymi opadami (OBRĘBSKA-STARKLOWA 1983). W świerczynie górnoreglowej nie ma zatem warunków do ograniczania tempa rozkładu najmniejszych kłód. Sytuacja taka może mieć jedynie miejsce na dużych, otwartych powierzchniach, których średnica jest kilkakrotnie większa od wysokości otaczającego je drzewostanu. Silna insolacja, wysoka temperatura i niska wilgotność powietrza oraz duża prędkość wiatru wzmagają wówczas parowanie. W badanym fragmencie boru nie ma takich powierzchni. Jest zatem bardzo prawdopodobne, że w borze górnoreglowym tempo rozkładu szczątków drzew jest ujemnie skorelowane z ich rozmiarami, lecz nawet gdyby prawidłowość taka nie zachodziła to mniejsze kłody i tak zanikają szybciej. Rozszerzająca się od powierzchni w głąb martwego drewna strefa intensywnego gnicia dociera do centrum pnia tym wcześniej im mniejsza jest jego średnica. Mniejsza grubość kłód powoduje ponadto, że rośliny rosnące w ich pobliżu łatwiej wkraczają na nie w wyniku wegetatywnego rozrastania się. W przypadku grubych pni inwazja krzewinek, roślin zielnych i mchów jest raczej związana z rozsiewaniem zarodników i nasion, i początkowo wolnym rozwojem młodych roślin. Po osiągnięciu IV stopnia rozkładu, strefa mocno zbutwiałego drewna o miąższości około 3 cm zajmuje niewielką część grubej kłody, natomiast może obejmować prawie cały poprzeczny przekrój cienkiego pnia, co ułatwia jego fragmentację. Powoduje to wcześniejsze zetknięcie się cieńszej kłody z podłożem i jej przyspieszone przejście przez dalsze stadia rozkładu.

W świetle przedstawionych rozważań zrozumiały wydaje się relatywnie niski udział cienkich kłód w bardziej zaawansowanych stopniach rozkładu. W kolejnych stopniach, począwszy od IV, najliczniejsze są pnie o grubości ponad 20 lub 30 cm. W związku z odrywaniem się grubych fragmentów mocno spróchniałego drewna,

począwszy od stopnia VI, mamy do czynienia ze zmniejszaniem się średnicy kłód. Tym należy tłumaczyć mniejszy udział grubych pni, o średnicy ponad 50 cm, w stopniach rozkładu VI – VIII w porównaniu ze stopniami IV i V. Można zatem przyjąć, że zmniejszanie się udziału najcieńszych kłód w kolejnych stopniach rozkładu, począwszy od stopnia IV, ma raczej związek z ich szybkim rozkładem, a nie z tym że kilkadziesiąt lat temu obumierały przede wszystkim grube drzewa.

Analizując obumieranie świerków pominięto powszechny dziś pogląd, że w dużym stopniu jest ono związane z zanieczyszczeniami powietrza. Co prawda, badania GRODZIŃSKIEJ i in. (1990) oraz WAWRZONIAKA i in. (1989, cytat za CAPECKIM 1994) prowadzone w masywie Babiej Góry wskazują na wysokie stężenie metali ciężkich oraz okresowo, zimą, wysokie zanieczyszczenie dwutlenkiem siarki i fluorem. KOPEĆ i WAŃ (1989) również uważają, że załamanie przyrostu świerków babiogórskich w latach siedemdziesiątych było rezultatem wzrostu imisji zanieczyszczeń. Podobnie JAWORSKI i KARCZMARSKI (1995) sugerują, że rozpad babiogórskich świerczyn górnoreglowych jest rezultatem zanieczyszczenia powietrza. Z drugiej jednak strony, pochodzące z lat 1957 – 1980 obserwacje szkód w drzewostanach Babiogórskiego Parku Narodowego nie wykazały ich nasilania się w tym okresie (GĄDEK 1987). Przyspieszenie obumierania drzew, zwłaszcza starych świerków, nastąpiło dopiero po roku 1985. Jest interesujące, że bardziej intensywne obumieranie świerków w ostatnich latach koresponduje czasowo ze zwiększeniem się szerokości słojów u drzew żywych, w tym również u drzew, których stanowisko biosocjalne nie uległo zmianie. Zjawisko to obserwowano także w niektórych rejonach Europy (VISSER, MOLENAAR 1992; SANDER i in. 1995). Trzeba jeszcze zwrócić uwagę na opinię CAPECKIEGO (1994), który dysponując materiałami z całej dekady lat osiemdziesiątych uważa, że zmiany stanu zdrowotnego lasów masywu Babiej Góry mają charakter fluktuacji, a w skali Beskidu Żywieckiego zdrowotność świerczyn babiogórskich należy do najlepszych. Wydaje się, że o ile bezsporny jest wpływ zanieczyszczeń powietrza na zamieranie lasów położonych bardzo blisko emitorów, jak w zachodnich Sudetach i w Górach Kruszcowych (BORKOWSKI i in. 1987; PRINZ 1987; BORATYŃSKI i in. 1988; GORZELAK 1995), to próby wyjaśniania w taki sam sposób uszkodzeń świerkowych drzewostanów górnoreglowych na innych obszarach, w tym i na Babiej Górze (ŻUREK, KURZEJA 1992; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995; MODRZYŃSKI, JAKUBISZAK 1997), mogą budzić wątpliwości z powodu braku przekonujących dowodów (por. KANDLER 1992a, b).

Uporządkowanie kłód i jego przyczyny. Kłody leżące na dnie lasu wykazują zazwyczaj pewien stopień uporządkowania spowodowany czynnikami uśmiercającymi drzewa. Do najczęściej obserwowanych zjawisk należy zgodność ułożenia kłód z kierunkiem wiatrów o największej sile (FALIŃSKI 1976, 1978; JANE 1986; FOSTER, D. R. 1988; JONSSON 1990; JONSSON, DYNESIUS 1993; ROOVERS, REBERTUS 1993). LIU i HYTTEBORN (1991) sądzą, że róża najsilniejszych wiatrów nie jest jedynym czynnikiem decydującym o tym, w którą stronę przewraca się najwięcej drzew.

Według tych autorów trzeba również uwzględnić pulsację wiatru, warunki pogody towarzyszące najsilniejszym podmuchom wiatru oraz przystosowania morfologiczne drzew, uodparniające je na wichury wiejące z określonych kierunków. Również w babiogórskiej świerczynie ułożenie kłód wskazuje na dominującą rolę wiatru. W punkcie pomiarowym, usytuowanym w sąsiedztwie schroniska na Markowych Szczawinach, na wysokości 1180 m n.p.m. i w odległości około 500 m od terenu badań, wiatry południowe, południowo-zachodnie i zachodnie stanowią łącznie 44 proc. Udział wiatrów umiarkowanych i silnych z tych kierunków jest jeszcze wyższy i wynosi około 80 proc. (OBRĘBSKA-STARKLOWA 1983).

Badania przeprowadzone na północnym stoku Babiej Góry wykazały jednak, że konieczne jest uwzględnienie jeszcze innych czynników mających wpływ na porządkowanie kłód. Są to wielkość drzew oraz ekspozycja i nachylenie stoku. O możliwości wywrócenia drzewa przez wiatr decyduje między innymi jego wysokość w porównaniu z drzewami rosnącymi obok (JANE 1986). Im bardziej przewyższa ono swoich sąsiadów tym większe jest prawdopodobieństwo uszkodzenia go przez wiatr i ułożenie leżącej kłody zgodnie z kierunkiem silnego podmuchu. Uzyskane wyniki wskazują, że drzewa grubsze i zarazem wyższe są częściej wywracane przez wiatr, ponieważ ułożenie ich szczątków wykazuje większą zgodność z kierunkami silnych wiatrów. Można to zauważyć zarówno w terenie płaskim, jak i na stromym stoku.

Asymetryczny rozwój korony na stromym stoku jest jeszcze jednym czynnikiem decydującym o kierunku upadku drzewa (BOERNER i in. 1988; YOUNG, HUBBEL 1991; SEISCHAB i in. 1993). Ułożenie kłód na stromym stoku o ekspozycji wschodniej potwierdza ważność nierównomiernego rozwoju korony, głównie w przypadku świerków o niewielkich rozmiarach. Na stromym stoku drzewa wykształcają zazwyczaj niesymetryczną koronę, silniej rozwiniętą po stronie odstokowej (CEITEL i in. 1989). Jest to związane ze zróżnicowaniem ocienienia przez osobniki rosnące w bliskim sąsiedztwie. Ilość światła docierająca do korony od strony dostokowej jest ograniczona, ponieważ nawet sąsiedzi o mniejszej wysokości mogą efektywnie konkurować o światło, jeśli rosną wyżej. Po stronie odstokowej sytuacja jest odmienna, korona rozwija się bujniej, gdyż jest słabiej ocieniana przez drzewo rosnące niżej. Asymetrii korony towarzyszy często łukowate wygięcie pnia skierowane w dół stoku (SCHAETZL i in. 1989). Jest ono efektem zsuwania się pokrywy śnieżnej i wyginania strzał młodych świerków (MYCZKOWSKI 1955). Trzeba jednak pamiętać, że świerki mają ograniczone możliwości wyginania strzał. Ich sztywność powoduje, że pod ciężarem osuwającego się śniegu następuje uszkodzenie systemu korzeniowego i wywrócenie młodego drzewa (MYCZKOWSKI 1955). Na podstawie uzyskanych wyników można wnioskować, że asymetria świerków ma znaczenie przede wszystkim u niskich drzew, ponieważ drzewa o grubości poniżej 25 cm częściej były wywrócone w dół stoku w porównaniu z grubszymi drzewami. U drzew wysokich ważniejsze od kształtu korony i pnia jest ich wyeksponowanie na nacierające podmuchy wiatru. Wywracanie się drzew w dół stoku nie jest zatem tak powszechnym zjawiskiem, jak często się przyjmuje (BEATTY, STONE 1986, SCHAETZL i in. 1990; SMALL i in. 1990)

Wysokość drzewa jest ważna nawet w przypadku stojącego posuszu. Świadczy o tym podobne ukierunkowanie kłód ze stopnia I oraz pozostałych, które osiągnęły dalsze etapy rozkładu. W przypadku kłód reprezentujących stopień I mamy do czynienia przede wszystkim ze złomami i wykrotami. Natomiast wśród kłód, które osiągnęły już stopień II i dalsze, oprócz złomów i wykrotów znajdują się także pnie obumarłe na stojąco. Brak różnic w ułożeniu kłód między stopniem I a pozostałymi sugeruje, że posusz stojący wywraca się w takich samych kierunkach jak złomy i wykroty. Można stąd wnioskować, że o tym w którą stronę przewróci się żywe drzewo lub martwy pień, decydują te same czynniki.

Sposób zamierania świerków i jego związek z morfologią drzewa i ukształtowaniem terenu. Płytko korzeniący się świerk należy do gatunków drzew najmniej odpornych na wywrócenie przez wiatr (UKLEJA 1986; SCHMIDT-VOGT i in. 1987). Powstawanie wykrotów powinno być zatem częstym zjawiskiem w borach świerkowych, a zwłaszcza w świerczynie górnoreglowej, ponieważ obszar jej występowania charakteryzuje się dużym udziałem silnych wiatrów (OBRĘBSKA-STARKLOWA 1983). Tymczasem wykroty w babiogórskim borze górnoreglowym stanowią zaledwie 7 proc. obumarłych drzew. Jest to trzy razy mniej w porównaniu ze świerczyną górnoreglową w ukraińskich Karpatach i od trzech do ośmiu razy mniej niż w świerczynie borealnej (HYTTEBORN i in. 1991; ULANOVA 1991). Zaledwie siedmioprocentowy udział wykrotów wśród martwych drzew i niespełna jednoprocentowy udział powierzchniowy form terenu będących efektem takiego sposobu zamierania należą do najniższych w porównaniu z wieloma typami lasów stref umiarkowanej i borealnej (SCHAETZL i in. 1989; LERTZMAN, KREBS 1991; ULANOVA 1991). Niewielka liczba wykrotów na Babiej Górze pozostaje przede wszystkim w związku z dominacją posuszu stojącego wśród wszystkich klas grubości pnia. Wskazuje to na konkurencję o światło lub na czynniki biologiczne (żerowanie owadów, atak grzyba pasożytniczego) jako główne przyczyny śmierci drzew (HYTTEBORN i in. 1991). Konkurencja eliminuje drzewa najcieńsze, natomiast owady i grzyby uśmiercają drzewa niezależnie od ich wymiarów.

Wywracanie świerków na Babiej Górze nie jest związane z ich grubością. Wniosek ten wynika z faktu, że liczba wykrotów jest proporcjonalna do liczby drzew w poszczególnych klasach grubości. Odmienny wynik uzyskano w świerczynie rosnącej w północnej Szwecji, w której prawdopodobieństwo powstania wykrotu zwiększało się wraz ze wzrostem grubości drzew (JONSSON, DYNESIUS 1993). Trzykrotna przewaga złomów nad wykrotami w świerczynie babiogórskiej może być spowodowana częstym rozwojem zgnilizny odziomkowej, która zwiększa prawdopodobieństwo złamania pnia (PUTZ i in. 1983; WEBB 1988; LIU, HYTTEBORN 1991; PETERSON, PICKETT 1991; MATLACK i in. 1993). Przewaga ta może również świadczyć o sezonowym charakterze powstawania uszkodzeń drzew. Wydaje się, że w okresie zimy i wczesną wiosną wywrócenie drzewa wraz z systemem korzeniowym może być trudniejsze niż złamanie pnia. Pewną rolę, zwłaszcza na początku zimy, kiedy pokrywa śnieżna jest cienka, pełni zapewne podwyższona spoistość podłoża spowodowana jego zamarznięciem.

Późniejsze pogrubianie warstwy śniegu izoluje glebę i zapobiega jej zamarzaniu. Wtedy zwiększa się prawdopodobnie znaczenie grubej warstwy śniegu leżącego na powierzchni gleby, ponieważ jego ciężar i zwięzłość stanowi dodatkowy opór utrudniający podnoszenie się tarczy korzeniowej wraz z bryłą gleby.

Przewaga liczebna złomów nad wykrotami wśród drzew najcieńszych, u których infekcja hubą korzeniową należy zapewne do rzadkości, jest związana z kształtem pnia. U drzew najcieńszych stosunek wysokości do grubości pnia (h/d) osiąga najwyższe wartości (JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995). Z ryciny 2 zamieszczonej w pracy JAWORSKIEGO i KARCZMARSKIEGO (1995) można odczytać, że na przykład na powierzchni o nazwie Czerwony Szlak, znajdującej się w granicach obszaru niniejszych badań, wartość h/d zmniejsza się z 70 do 55, przy wzroście grubości świerków od 20 do 40 cm. Smukłość pnia wyrażona stosunkiem wysokości do grubości jest według wielu autorów jednym z najważniejszych czynników odpowiedzialnych za powstanie złomu lub wykrotu (PUTZ i in. 1983; PETTY, SWAIN 1985; RUEL 1995). Odmienny wynik uzyskała WEBB (1988) w północnoamerykańskim borze sosnowo-jodłowym, w którym wykroty skupiały się przede wszystkim wśród najmniejszych drzew, wywracanych przez padające drzewa o większych wymiarach.

Wykroty i złomy różnią się pod względem sposobu rozmieszczenia. Drzewa wywrócone występują w skupiskach obejmujących różną powierzchnię i grupują się głównie na stokach o małym nachyleniu. Z kolei rozmieszczenie złamanych świerków jest losowe i na ich powstanie nie wpływa nachylenie stoku. Różnice te nasuwają przypuszczenie, że wykroty i złomy powstają w innych warunkach. Skupiskowe rozmieszczenie i większe zagęszczenie wykrotów na stokach o małym nachyleniu, wskazują na silniejszy związek ich powstawania z ukształtowaniem terenu i warunkami ukorzenienia, niż w przypadku złomów. W powstawaniu wykrotów duże znaczenie mają zwykle warunki glebowe. Głębokość gleby i panujące w niej warunki tlenowe decydują o głębokości ukorzenienia drzewa i masie bryły związanej korzeniami. Spośród fizycznych właściwości gleby, zwłaszcza wysokie uwilgotnienie zwiększa podatność na przerwanie ciągłości podłoża (BLACKWELL i in. 1990). Skupiskowy typ rozmieszczenia wykrotów świerkowych, o którym zadecydowało zróżnicowanie wilgotności podłoża, stwierdzono na przykład w północnej Szwecji (JONSSON 1990).

VI.4. Luki w drzewostanie górnoreglowym jako efekt obumierania drzew i ograniczeń w odnowieniu świerka

W dotychczasowych badaniach świerczyny górnoreglowej szczególną uwagę zwracano na wielkopowierzchniowe zaburzenia w warstwie drzew. KORPEL' (1980) dzieli regiel górny na dwie strefy wysokościowe i uważa, że dla niżej położonej strefy zwartego boru typowy jest zanik drzewostanu na dużych powierzchniach.

Ich wielkość można na przykład odczytać z mapy przedstawiającej stadia rozwojowe lasu w tatrzańskim rezerwacie Kotlový Žľab i wynosi ona od kilkunastu arów do dwóch hektarów (KORPEĽ 1993). W sumie, płaty pozbawione drzewostanu zajmują we wspomnianym rezerwacie 10 proc. powierzchni. Również w reglu górnym Babiej Góry znajdują się powierzchnie wiatrołomów, z których największa osiągnęła już wielkość kilku hektarów (GĄDEK 1987; obserwacje własne). Dobrze udokumentowany jest rozpad drzewostanów świerkowych regla górnego w Gorcach i w masywie Romanki w Beskidzie Żywieckim (DENISIUK i in. 1983; LOCH 1992; HOLEKSA i in. 1996). Jednak w żadnej pracy nie zwrócono dotychczas większej uwagi na powstawanie małopowierzchniowych luk w drzewostanie boru górnoreglowego na skutek śmierci pojedynczych świerków lub ich niewielkich grup. Brak zainteresowania lukami nie wynika jednak wyłącznie z niedostrzegania ich roli w reglu górnym. Ten ważny element struktury lasu naturalnego nie był również uwzględniany w badaniach prowadzonych w reglu dolnym. Wskazuje to, że niedostatek wiedzy na temat luk ma raczej podstawy metodyczne. Pomijanie luk jest rezultatem ujmowania dynamiki lasu w postaci następujących po sobie stadiów i faz rozwojowych rozpoznawanych na podstawie cech lasu, które realizują się na dużych powierzchniach (LEIBUNDGUT 1959; SCHMIDT-VOGT 1985; JAWORSKI 1991; MAYER, OTT 1991). Struktura jednorodnych fragmentów lasu, reprezentujących poszczególne stadia i fazy rozwojowe, nie została do tej pory zanalizowana pod kątem obecności nie tylko luk, lecz także innych mikrosiedlisk. Z powodu braku materiałów porównawczych nie można stwierdzić w jakim stopniu zróżnicowanie wielkości luk zaobserwowane w świerczynie babiogórskiej jest reprezentatywne dla świerkowych borów górnoreglowych.

Zagęszczenie luk i ich udział powierzchniowy osiągają w lasach wysokogórskich bardzo różne wartości, a babiogórska świerczyna górnoreglowa sytuuje się wśród tych najwyższych (Tab. 15). Jest to być może efekt uwzględnienia otwartych powierzchni, których powstanie nie jest skutkiem obumierania drzew, a które w innych badaniach zostały pominięte. Rozwijająca się w nich roślinność – najczęściej są to bujnie rozrośnięte łany wietlicy alpejskiej – nie różni się od runa w lukach, które pojawiły się w wyniku zamierania świerków, dlatego zostały potraktowane jako element boru górnoreglowego, a nie jako zbiorowisko nieleśne. Obecność takich bezdrzewnych powierzchni jest efektem niesprzyjających warunków dla odnowienia świerka. Również większa jest przeciętna i maksymalna wielkość luk w świerczynie górnoreglowej w porównaniu z innymi typami wysokogórskich lasów. Różnica ta jest w mniejszym stopniu spowodowana uwzględnieniem powierzchni bezdrzewnych, ponieważ największe luki w reglu górnym związane są z wiatrołomami. Jedynie w wysokogórskich lasach północnych Appalachów, gdzie badania objęły obszar 16 km^2, obecne były rozległe płaty zniszczonego drzewostanu o powierzchni kilkunastu hektarów. Bardzo duże podobieństwo zachodzi między cechami luk na Babiej Górze i w borealnej świerczynie w środkowej Szwecji, w której uwzględniono także luki nie związane ze śmiercią drzew, określone jako *permanent openings* (Tab. 15).

Tabela 15 — Table 15

Luki w różnych typach wysokogórskich i borealnych lasów (tylko luki, których granice wyznaczone są przez pionowy rzut koron)
Gaps in different types of subalpine and boreal forests (only canopy gaps)

Typ lasu Forest type	Badany obszar Investigated area ha	Udział powierzchniowy luk Percent of area in gaps	Zagęszczenie Density n/ha	Powierzchnia luk Gap area (m^2)		
				średnia average	min.	max.
Plagiothecio-Piceetum[1]	14,4	34	37,4	92	4	1473
Abies mariesii-A. veitchii--Tsuga diversifolia[2]	14,5	7,3	17,2	43	3,6	370
Abies amabilis-Tsuga heterophylla[3]	3,75	18	–	77	5	525
Abies faxoniana-Betula utilis[4]	4,05	–	15,3	~60 median	16	475
Abies balsamea-Picea rubens[5]	~1600	39	–	–	18	15,8 (ha)
Picea abies[6]	64	31	36	84	9	370

[1] Babia Góra (obecne badania); [2] Centralna Japonia (YAMAMOTO 1995); [3] Kolumbia Brytyjska (LERTZMAN, KREBS 1991); [4] Południowo-wschodnie Chiny (TAYLOR, ZISHENG 1988); [5] Północne Appalachy (FOSTER, REINERS 1983); [6] Centralna Szwecja (LIU, HYTTEBORN 1991)
[1] Babia Góra (this study); [2] Central Japan (YAMAMOTO 1995); [3] British Columbia (LERTZMAN, KREBS 1991); [4] South-eastern China (TAYLOR, ZISHENG 1988); [5] The north Appalachians (FOSTER, REINERS 1983); [6] Central Sweden (LIU, HYTTEBORN 1991)

Silna dodatnia skośność rozkładu wielkości luk na Babiej Górze odzwierciedla stopniowe zmniejszanie się liczby luk w miarę wzrostu ich powierzchni. Jest to zjawisko powszechne, które było notowane w lasach liściastych i mieszanych strefy umiarkowanej (RUNKLE 1982, 1990; YAMAMOTO 1989, 1992b; CHO, BOERNER 1991; HUNTER, PARKER 1993), w borealnych i wysokogórskich lasach szpilkowych (FOSTER, REINERS 1983; HYTTEBORN i in. 1991; LERTZMAN, KREBS 1991; YAMAMOTO 1995) oraz w lasach tropikalnych (LAWTON, PUTZ 1988; MURRAY 1988). We wszystkich wymienionych pracach, podobnie jak w przypadku badań na Babiej Górze, za lukę przyjęto obszar znajdujący się poza zasięgiem koron drzew (*canopy gap* wg RUNKLE 1982). Jedynym wyjątkiem od wspomnianej reguły, jaki udało się znaleźć wśród publikowanych materiałów, jest rozkład wielkości luk w mieszanym, jodłowo-bukowym lesie w zachodniej Japonii (NAKASHIZUKA 1989). Obserwowana na Babiej Górze zgodność zróżnicowania wielkości luk z rozkładem lognormalnym potwierdza prawidłowość znaną z innych lasów. Taki sam typ rozkładu luk podaje RUNKLE (1982) dla naturalnych lasów mieszanych we wschodniej części Stanów Zjednoczonych oraz ARRIAGA (1988) — dla sosnowo-dębowych lasów północnego Meksyku. Również w reglu dolnym Babiej Góry stwierdzono lognormalny rozkład wielkości luk (HOLEKSA 1993).

Tempo przyrostu powierzchni luk obliczono na 47 i 66 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$, odpowiednio dla okresów 1973–1986 i 1986–1993. Należy ono do najniższych spośród notowanych w literaturze (NAKASHIZUKA 1984; RUNKLE 1985; WHITE i in. 1985; YAMAMOTO 1989; FRELICH, GRAUMLICH 1994). Wynik ten jest natomiast bardzo bliski do uzyskanego w borealnej świerczynie (LIU, HYTTEBORN 1991). Dla sześćdziesięciu i siedemdziesięciu lat autorzy ci podają tempo równe 51 i 44 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. RUNKLE (1985) na podstawie przeglądu badań wykonanych w różnych typach lasu podaje, że roczny przyrost powierzchni luk zawiera się pomiędzy 50 a 200 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. Należy jednak pamiętać, że równocześnie z powstawaniem luk zachodzi najczęściej proces ich zarastania przez korony sąsiednich drzew i wypełniania przez młode osobniki gatunków drzewiastych (RUNKLE, YETTER 1987; FRELICH, MARTIN 1988; OGDEN i in. 1991). W rezultacie nawet roczny przyrost powierzchni luk o 200 m^2/ha nie musi oznaczać szybkiego rozpadu drzewostanu. W babiogórskiej świerczynie górnoreglowej procesowi powstawania nowych luk nie towarzyszy zanikanie wcześniej istniejących, ponieważ młode pokolenie świerka i jarzębiny jest jeszcze słabo rozwinięte, a wydłużanie się gałęzi ponad stuletnich świerków jest bardzo powolne, podobnie jak u innych gatunków drzew iglastych (FOSTER, REINERS 1986; KOOP 1989). CEITEL i in. (1989) podają, że w stadium optymalnym boru górnoreglowego na Pilsku promienie koron drzew panujących i współpanujących przyrosły przeciętnie o 14 cm w ciągu dziesięciu lat. W rezultacie nawet bardzo niskie tempo przyrostu powierzchni luk może w ciągu kilkudziesięciu lat doprowadzić do znacznego obniżenia zwarcia drzewostanu. Jeśli przyjmiemy trzydziesto czteroprocentowy udział luk w roku 1993 za punkt wyjścia i przeciętny roczny przyrost ich powierzchni w wysokości zaledwie 66 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$ (0,66 proc.), to już w roku 2017 zajmą one połowę boru górnoreglowego.

Poza zwiększeniem tempa przerzedzania się drzewostanu, w ostatnich dwudziestu latach zaszły również inne istotne zmiany w procesie tworzenia się luk. Coraz rzadszym zjawiskiem jest pojawianie się nowych luk, natomiast obserwuje się przede wszystkim powiększanie się luk już istniejących i łączenie się mniejszych luk w większe. Oznacza to, że coraz rzadziej dochodzi do obumierania drzew w głębi zwartego drzewostanu, a częstsze jest wydzielanie się posuszu na brzegach istniejących luk. Przyczyną tej zmiany jest fakt, że coraz większa część lasu znajduje się w bliskim sąsiedztwie luk (por. RUNKLE 1990). W roku 1993 trzy czwarte obszaru zwartego drzewostanu znajdowało się nie dalej, niż 4 m od granic luk. Na skutek tego można spodziewać się coraz szybszego łączenia się luk i zwiększania ich przeciętnej wielkości.

Powstanie luki w borze górnoreglowym nie jest efektem jednorazowego zaburzenia w warstwie drzew. Świadczy o tym obecność w prawie każdej luce posuszu reprezentującego szeroki zakres stopni rozkładu. Większość luk charakteryzuje się zatem niejednorodnością warunków, która jest związana z ich sukcesywnym powiększaniem się na skutek obumierania świerków rosnących w ich bezpośrednim sąsiedztwie. Zjawisko to obserwowano również w innych typach lasu, w tym także w świerczynach borealnych (FOSTER, REINERS 1986; RUNKLE, YETTER 1987;

LIU, HYTTEBORN 1991; HUNTER, PARKER 1993; LERTZMAN i in. 1996). Częste obumieranie świerków w sąsiedztwie luk może być efektem zwiększonego prawdopodobieństwa śmierci drzewa usytuowanego w taki sposób. Może ono jednak także wynikać z udziału drzew rosnących na brzegach luk, których w badanym lesie jest trzy razy więcej niż drzew rosnących w głębi drzewostanu.

Na podstawie uzyskanych wyników można wnioskować, że powstawanie luk w borze górnoreglowym nie jest zjawiskiem losowym. Dotyczy to zwłaszcza luk najmniejszych, których rozmieszczenie charakteryzuje się wyraźną skupiskowością. Skupiskowy charakter rozmieszczenia luk był do tej pory obserwowany przede wszystkim w lasach tropikalnych (LAWTON, PUTZ 1988; MARTINEZ-RAMOS i in. 1988; POORTER i in. 1994), a rzadziej w strefie umiarkowanej (HUNTER, PARKER 1993). Jego przyczyn dopatrywano się w zróżnicowaniu warunków glebowych – ułatwiających bądź utrudniających wywracanie się drzew, w ukształtowaniu powierzchni – decydującym o prędkości i kierunkach podmuchów wiatru oraz w powstawaniu kolejnych luk w miejscach, w których doszło już do zaburzenia warstwy drzew (LAWTON, PUTZ 1988; HUNTER, PARKER 1993; POORTER i in. 1994). Przestrzenne zróżnicowanie zagęszczenia i wielkości luk w badanym fragmencie boru górnoreglowego nie pozostaje w związku z ukształtowaniem terenu.

VI.5. Uwarunkowania naturalnego odnowienia świerka w reglu górnym

Zależność odnowienia świerka od typu podłoża. W przeprowadzonych badaniach wyróżniono trzy główne typy podłoża, na których rozwijają się młode świerki: glebę, pagórki wykrotów i martwe drewno, w obrębie którego rozróżniono pniaki i kłody. Stałym i ważnym elementem lasu są także niewielkie zagłębienia będące częścią wykrotów (SCHAETZL i in. 1989; FALIŃSKI 1995). W reglu górnym są one w większości bardzo płytkie i stosunkowo szybko dolinkę pokrywają rośliny zielne i mchy. Stwarzało to trudności w rozgraniczeniu dużej części dolinek wykrotów od nie zaburzonej gleby i nie wyróżniono ich jako osobnego typu podłoża.

Gleba, pagórki wykrotów, pniaki i kłody stanowią nie tylko odrębne typy podłoża, na których rozwijają się młode świerki. Ich występowanie powoduje urozmaicenie mikrorzeźby dna lasu i zróżnicowanie warunków mikroklimatycznych: świetlnych, termicznych i wilgotnościowych. Każdy z typów podłoża zasiedlany jest ponadto przez różne grupy zwierząt (głównie bezkręgowych), roślin i grzybów.

Zagęszczenie jednorocznych siewek na kłodach i pagórkach wykrotów było znacznie niższe w porównaniu z glebą. Przyczyny tych różnic należy przede wszystkim poszukiwać w nierównomiernym obsiewie nasion. Wyniesienie kłód i pagórków ponad otoczenie może sprzyjać zwiewaniu nasion z ich powierzchni (BEATTY, STONE 1986; HARMON 1989b). Interesujące, że najwyższa śmiertelność wśród kilkuletnich świerków panuje na glebie, czyli na tym podłożu, na którym zagęszczenie siewek jest najwyższe. Mimo początkowo niższego zagęszczenia siewek

na kłodach i pagórkach wykrotów w porównaniu z glebą, już po czterech latach życia udział świerków przypisanych do tych mikrosiedlisk zwiększył się blisko ośmiokrotnie i osiągnął prawie 12 proc.

Warunki sprzyjające kiełkowaniu są zatem inne niż warunki umożliwiające dalszy rozwój młodych osobników. Jak wykazano, bezpieczne miejsca do kiełkowania znajdują się na glebie pokrytej bujnym runem, natomiast bezpiecznymi miejscami dla rozwoju młodych świerków są przede wszystkim pagórki wykrotów, kłody i pniaki. Są to specyficzne mikrosiedliska, których powstanie wiąże się bezpośrednio z zamieraniem drzew. Ich udział powierzchniowy jest niewielki w badanym fragmencie boru górnoreglowego, natomiast znaczenie dla rozwoju młodej generacji świerka jest ogromne. Świadczy o tym dobitnie dwie trzecie świerków w warstwie podrostu rosnących na pagórkach wykrotów, kłodach i pniakach, które zajmują niespełna 4 proc. powierzchni. Zapewne liczba świerków usytuowanych na wymienionych strukturach jest zaniżona, ponieważ część osobników z warstwy podrostu zaklasyfikowana jako rosnące na glebie, osiedliła się prawdopodobnie na pagórkach wykrotów lub na kłodach, po których nie zostało już żadnego śladu. Szybszy przyrost na wysokość u świerków związanych z tymi mikrosiedliskami, niż u osobników rozwijających się na glebie wskazuje, że przewaga ta może się jeszcze powiększać. Wolny przyrost wysokości cechuje bowiem drzewa rosnące w gorszych warunkach i o mniejszych szansach przeżycia (BERNADZKI 1967; KARPOV 1983; CARTER, KLINKA 1992). Zróżnicowanie przyrostu wysokości świerków w reglu górnym jest całkowicie odmienne od sytuacji zaobserwowanej w lesie złożonym z *Pseudotsuga menziesii*, *Tsuga heterophylla* i *Thuja plicata* w zachodniej Kanadzie. Przyrost wysokościowy nalotu wszystkich trzech gatunków drzew osiągał najwyższe wartości na niezaburzonej glebie z próchnicą typu mull lub moder, pośrednie – na glebie z próchnicą typu mor i na odsłoniętych poziomach mineralnych, a najniższe – na rozkładającym się drewnie. Prawidłowość ta zaznaczała się wyraźniej w warunkach silniejszego nasłonecznienia (KABZENS, KLINKA 1987; CARTER, KLINKA 1992).

Związek odnowienia drzew z mikrosiedliskami powstałymi na skutek śmierci drzew jest zjawiskiem często obserwowanym (Tab. 16). Dotyczy on głównie gatunków pionierskich oraz iglastych. Pierwsze z nich osiedlają się z reguły na odsłoniętym, mineralnym podłożu pagórków wykrotów (ZEIDE 1981; DUNN i in. 1983; PUTZ 1983; NAKASHIZUKA 1989; YAMAMOTO 1995). Szczątki drzew są natomiast najczęściej podłożem, na którym rozwija się odnowienie drzew iglastych (FRANKLIN, HEMSTROM 1981; FRELICH, LORIMER 1985; SCOTT, MURPHY 1987; PAULEY, CLEBSCH 1990; LERTZMAN 1992; LITTLE i in. 1994). Wśród publikowanych badań znaleziono tylko nieliczne przykłady nieobecności odnowienia drzew na rozkładającym się drewnie (PETERS i in. 1992; STEIJLEN i in. 1995). Jest to być może nie tyle rezultatem rzadkości takiego zjawiska, co pomijaniem go w badaniach.

Odnowienie świerka na kłodach i pagórkach wykrotów jest powszechnie znane (Tab. 16). Było ono obserwowane we wszystkich typach lasu, których składnikiem jest ten gatunek. Na wysoki udział odnowienia świerka na kłodach i wykrotach

Tabela 16 — Table 16

Odnowienie drzew na szczątkach drzew i pagórkach wykrotów w różnych typach lasu. Podano zagęszczenie na 100 m² podłoża i udział procentowy (w nawiasach)

Regeneration of trees on coarse woody debris and windthrow mounds in different forest types. Number of individuals/100 m² and percentage (in brackets) are presented

Typ lasu Forest type	Gatunek Species	Typ podłoża Substrate			Źródło Source
		szczątki drzew CWD	wykroty windthrow mounds	gleba soil	
1	2	3	4	5	6
Las subalpejski (Kolumbia Bryt., Kanada)	*Abies amabilis* *Tsuga heterophylla*	(23) (96)	(77) (4)		LERTZMAN (1992)[1]
Lindero membranaceae-Fagetum crenatae (Japonia)	*Fagus crenata*	(0)	(37)	(63)	PETERS i in. (1992)[2]
Tropikalny las deszczowy (Costa Rica)	wszystkie gatunki	640	830	130	LAWTON, PUTZ (1988)[3]
Pinus-Acer *Pinus-Abies* (Minnesota, USA)	*Acer* spp. *Betula papyrifera* *Abies balsamea* *Pinus strobus*	152/312[4] 227/500[4] 97/57[4] 20/150[4]	477 100 20 14	1600 79 13 13	WEBB (1988)
Abies sachalinensis-Picea glenhii (Japonia)	*A. sachalinensis* *P. glenhii*	(28) (62)	(9) (9)	(46) (12)	TAKAHASHI (1994)
Las subalpejski (Washington, USA)	*Abies lasiocarpa* < 0,5 m *A. lasiocarpa* ⩾ 0,5 m	(28) (11)	(72) (89)		LITTLE i in. (1994)[5]
Górski las mieszany (Appalachy, Północna Karolina, USA)	*Tsuga canadensis* < 1,5 m *Betula lenta* < 1,5 m *Acer rubrum* < 1,5 m	(22) (36) (3)	(3) (6) (35)		PALMER (1987)

cd. Tab. 16

1	2	3	4	5	6
Las bukowy (*Nothofagus*) (Nowa Zelandia)	*N. fusca* ⩽45 cm *N. menziesii* ⩽45 cm *N. fusca* ⩾1,4 m *N. menziesii* ⩾1,4 m	2408/1960[4] 50/340[4] (6)/(16)[4] (4)/(7)[4]	2180 370 (6) (12)	1200 110 (72) (77)	STEWART, ROSE (1990)[5]
Las z *Pseudotsuga menziesii*, *Tsuga heterophylla*, *Abies procera* i *Abies amabilis* (Oregon, USA)	*P. menziesii* ⩾1,4 m *T. heterophylla* <1,4 m *T. heterophylla* ⩾1,4 m *A. procera* ⩾1,4 m *A. amabilis* <1,4 m *A. amabilis* ⩾1,4 m	(14) (90) (62) (10) (30) (24)		– – – – – –	STEWART (1985)[6]
Tsuga canadensis-Acer saccharum (Michigan, USA)	*T. canadensis*	(67)		(7)	FRELICH, LORIMER (1985)
Thuja occidentalis, *Acer saccharum*, *Fraxinus americana* (Michigan, USA)	*T. occidentalis*	450 (98)	–	0,6 (2)	SCOTT, MURPHY (1987)
Picea sitchensis-Tsuga heterophylla (Oregon, Washington, USA)	*P. sitchensis* *T. heterophylla*	3000–3600[7] 750–1530[7]	– –	8 1	FRANKLIN, HEMSTROM (1981)
Picea sitchensis-Tsuga heterophylla (Alaska, USA)	*P. sitchensis* *T. heterophylla*	– (80)	(67) –	– –	DEAL i in. (1991)
Wysokogórski las z *Picea rubens* i *Abies fraseri* (Appalachy, USA)	*A. fraseri*	(33)			PAULEY, CLEBSCH (1990)
Cryptomeria japonica (Japonia)	*C. japonica* *Tsuga sieboldii* *Abies firma* *Trochodendron aralioides*	(22) (12) (1) (51)	– – – –	(77) (84) (99) (29)	SUZUKI, TSUKAHARA (1987)
Borealna świerczyna (Szwecja)	***Picea abies*** ⩽0,5 m	(57)	(5)	(38)	HYTTEBORN, PACKHAM (1987)

Borealna świerczyna (Szwecja)	***Picea abies*** ⩽ 1,3 m	(38)	(5)	(56)	HOFGAARD (1993a)
Borealna świerczyna na torfie (Szwecja)	***Picea abies*** siewki 1 rok ***Picea abies*** > 1 rok; ⩽ 1,3 m	(16) (22)	– –	– –	HÖRNBERG i in. (1997)
Dolnoreglowy las mieszany (Alpy)	*Abies alba* ***Picea abies*** *Fagus sylvatica*	160 240 130	60 240 500		MAYER i in. (1972)
Dolnoreglowy las mieszany (Babia Góra)	*Fagus sylvatica* *Abies alba* ***Picea abies***	10 87 39	13[8] 7[8] 20[8]	43 18 0	SZEWCZYK, SZWAGRZYK (1996)
Świerczyna górnoreglowa (Pol'ana, Słowacja)	***Picea abies*** (10–130 cm) ***Picea abies*** (> 130 cm)	(89) (72)	(11) (28)		GÖMÖRY (1984)
Świerczyna górnoreglowa (Bawarski Las, Niemcy)	***Picea abies***	(28)	–	(64)	REIF, PRZYBILLA (1995)[9]
Świerczyna górnoreglowa (Babia Góra)	***Picea abies*** (1-roczne) ***Picea abies*** (< 0,3 m) ***Picea abies*** (⩾ 0,3 m)	1840 (2) 86 (14) 11 (49)	1270 (< 1) 45 (1) 27 (13)	4800 (98) 19 (85) 0,03 (38)	Obecne badania This study

[1] Tylko drzewa mające szansę na osiągnięcie warstwy koron; [2] Odnowienie pochodzenia generatywnego i wegetatywnego; [3] Tylko podrost; [4] Kłody/pniaki; [5] Średnia z dwóch powierzchni; [6] Średnia z ośmiu powierzchni, razem z odnowieniem u podstawy drzew; [7] Na kłodach różnych gatunków; [8] Łącznie pagórki i dolinki wykrotów; [9] Średnia z czterech powierzchni.

[1] Only gapfillers; [2] Regeneration of seed and sprout origin; [3] Only saplings; [4] Logs/stumps; [5] Average of two plots; [6] Average of eight plots, together with regeneration on trunk buttresses; [7] On logs of different species; [8] Mounds and pits together; [9] Average of four plots.

w borealnej świerczynie zwracali uwagę HYTTEBORN i PACKHAM (1987), JONSSON (1990), LIU i HYTTEBORN (1991), HOFGAARD (1993a) oraz HÖRNBERG i in. (1995, 1997). Wiele dalszych przykładów z terenu Skandynawii podaje KUULUVAINEN (1994) w przeglądzie fińskiej literatury dotyczącej dynamiki borealnych lasów sosnowych i świerkowych. Odnowienie świerka na kłodach kilkakrotnie było również odnotowane w Polsce Północno-Wschodniej (FALIŃSKI 1986; GŁOWACKI, ZAŁUSKI 1995). Duża rola odnowienia świerka na wyniesionych mikrosiedliskach była również podkreślana w świerczynach wysokogórskich. Zjawisko to obserwowano w Alpach (MAYER i in. 1972), Bawarskim Lesie (FISCHER i in. 1990; REIF, PRZYBILLA 1995), Sudetach (PRŮŠA 1985) i Karpatach (GÖMÖRY 1984; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1989; KORPEĽ 1989b; SANIGA, SKLENÁR 1989; TRAJ 1989). W części wymienionych publikacji odnowienie świerka na kłodach i pagórkach wykrotów zostało tylko odnotowane, bez podania danych ilościowych. Z porównania przedstawionego w tabeli 16 wynika, że świerk znajduje się w grupie drzew najsilniej przywiązanych do rozkładającego się drewna i pagórków wykrotów. Jedynie o *Tsuga heterophylla* – gatunku wielokrotnie badanym pod względem preferencji mikrosiedliskowych – można powiedzieć, że jego związek z rozkładającym się drewnem jest silniejszy niż u świerka.

Preferowanie przez młode świerki rozkładającego się drewna i pagórków wykrotów nad inne mikrosiedliska może mieć rozmaite przyczyny. Prawdopodobnie jedną z najważniejszych jest wyniesienie tych struktur ponad otocznie. Jego efektem jest większy dopływ energii promienistej i zmniejszenie konkurencji ze strony roślin runa, która może mieć decydujące znaczenie w przypadku ograniczania osiedlania się na glebie (KARPOV 1983; HARMON, FRANKLIN 1989; NAKASHIZUKA 1989). Nie bez znaczenia jest również uniknięcie pogrzebania siewek pod ściółką (CHRISTY, MACK 1984). Rosnąc na kłodach lub na glebie pozbawionej pokrywy roślinnej, siewki nie są też narażone na oddziaływanie hamujących ich rozwój substancji chemicznych, wydzielanych przez rośliny runa lub wypłukiwanych z ich szczątków (DEL MORAL, CATES 1971; JAEDERLUND i in. 1996). Na kłodach, w których zawartość wody jest z reguły wyższa niż w powierzchniowych warstwach gleby, korzystnie kształtują się warunki wilgotnościowe (SOLLINS i in. 1987; MARRA, EDMONDS 1994). Organiczne podłoże kłód jest odpowiednim środowiskiem rozwoju grzybów mikoryzowych, których obecność jest często warunkiem rozwoju młodych drzew iglastych (ZAK 1971; HARVEY i in. 1987; MASER, MASER 1988; AMARANTHUS i in. 1994). Z drugiej strony należy pamiętać o tym, że rozkładające się drewno jest ubogie w dostępne dla roślin związki mineralne (HARMON i in. 1986). Znacznie mniejsza niż w glebie jest w nim koncentracja azotu, fosforu, wapnia, potasu i magnezu. Kiełkowanie nasion i rozwój siewek mogą też ograniczać produkty rozkładu drewna. Pagórki wykrotów również nie w pełni sprzyjają osiedlaniu się drzew, ponieważ ich powierzchnia przez wiele lat po powstaniu jest niestabilna i łatwo przesycha (BEATTY, STONE 1986; SCHAETZL 1990), a brak poziomu akumulacyjno-próchnicznego ogranicza rozwój grzybów mikoryzowych (HARVEY i in. 1987). Mimo tych niekorzystnych cech i zajmowania niewielkiej powierzchni, martwe drewno i pagórki wykrotów należą do najważniejszych elementów struktury

boru górnoreglowego, bez których naturalne odnowienie świerka byłoby w znacznym stopniu utrudnione. Ważną cechą omawianych mikrosiedlisk jest ich usytuowanie w centralnej części luk, co zapewnia młodym świerkom dostęp do światła i umożliwia szybki rozwój, potwierdzony wysokim tempem przyrostu. Ma to niebagatelne znaczenie wobec dużych wymagań świetlnych świerka w reglu górnym (OBMIŃSKI 1977).

Rola warstwy runa w procesie odnowienia świerka. Oddziaływanie warstwy runa ma decydujące znaczenie dla odnowienia drzew w wielu typach lasu (MAGUIRE, FORMAN 1983; WICKMAN i in. 1986; NAKASHIZUKA 1988; PAULEY, CLEBSCH 1990; PETERS i in. 1992; STEIJLEN i in. 1995). W grę wchodzi konkurencja o światło i zasoby pokarmowe gleby, modyfikowanie warunków mikroklimatycznych oraz allelopatia (KARPOV 1983; MAGUIRE, FORMAN 1983; HARMON i in. 1989; NAKASHIZUKA 1989; PELLISIER, TROSSET 1989).

Z dużym prawdopodobieństwem można przyjąć, że dopływ nasion do poszczególnych synuzjów w warstwie runa boru górnoreglowego jest podobny (por. STUART i in. 1989), a różnice w zagęszczeniu siewek, obserwowane pod koniec pierwszego roku życia, spowodowane zostały głównie odmiennymi warunkami kiełkowania. W płatach charakteryzujących się panowaniem *Polytrichum formosum* lub *Athyrium distentifolium* oraz dominacją *Dryopteris dilatata*, a także w ziołoroślach z klasy *Betulo-Adenostyletea* siewki świerka osiągnęły wyższe zagęszczenie niż w pozostałych synuzjach. Wydaje się, że czynnikiem sprzyjającym kiełkowaniu nasion świerka są w tym przypadku warunki glebowe, a zwłaszcza brak grubej warstwy surowiny i butwiny w płatach z paprociami i w ziołoroślach (STUCHLIK 1968; CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; ADAMCZYK 1983), które zlokalizowane są zazwyczaj w lukach drzewostanu (BOCZKOWSKA 1991; PARUSEL, HOLEKSA 1991; KASPROWICZ 1996), gdzie opad świerkowego igliwia jest mniejszy niż w sąsiedztwie drzew. Z kolei gruba warstwa surowiny i butwiny wykształca się we fragmentach boru górnoreglowego z borówką czarną i składają się na nią głównie słabo rozłożone liście tej krzewinki oraz igły świerka (STUCHLIK 1968; CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; ADAMCZYK 1983; BERNIER, PONGE 1994). Ograniczenie kiełkowania nasion drzew na grubej warstwie słabo rozłożonej ściółki było stwierdzone w różnych typach lasu (ZOBEL 1980; COLLINS, GOOD 1987; GEIER-HAYES 1987; GIBSON, GOOD 1987; YAMAMOTO 1988; PETERSON, FACELLI 1992). Prawidłowość ta nie jest jednak powszechna, ponieważ wyniki niektórych obserwacji wskazują na brak zależności kiełkowania nasion drzew od grubości organicznych poziomów gleby (por. MALLIK, NEWTON 1988), jak również na pozytywne oddziaływanie grubej warstwy ściółki i próchnicy nadkładowej (por. HARVEY i in. 1987).

Dużo miejsca w dotychczasowych badaniach poświęcono ograniczającemu oddziaływaniu borówki czarnej na odnowienie drzew, w tym świerka pospolitego (ANDRÉ, GENSAC 1989; PELLISIER, TROSSET 1989; LUNDQVIST 1991; BERNIER, PONGE 1994; JAEDERLUND i in. 1996). Słabe odnowienie świerka w płatach z *Vaccinium myrtillus* zanotowano także w Bawarskim Lesie w Niemczech, jednak w porównaniu z innymi gatunkami runa (*Athyrium distentifolium*, *Calamagrostis*

villosa, *Deschampsia flexuosa* i *Luzula sylvatica*) jej negatywne oddziaływanie było słabsze (REIF, PRZYBILLA 1995). Wyniki uzyskane w reglu górnym Babiej Góry całkowicie potwierdzają rezultaty badań z Bawarskiego Lasu. Zagęszczenie 5-letnich świerków było najwyższe w płatach zdominowanych przez *Vaccinium myrtillus* i *Dryopteris dilatata*, w których przeciętne pokrycie borówki wynosi 50 proc. Również w tych fragmentach boru, w których borówka panuje samodzielnie, zanotowano stosunkowo wysokie zagęszczenie kilkuletnich świerków. Zarówno w jednym, jak i w drugim synuzjum przeżywalność najmłodszej generacji świerków należała do najwyższych na glebie. O tym, że wśród łanów borówki czarnej panują najlepsze warunki dla odnowienia świerka na glebie świadczy również rozmieszczenie nalotu i podrostu. Trzeba jednak podkreślić, że jeden osobnik w warstwie podrostu przypadający na 100 m^2 łanów borówki jest zbyt niskim zagęszczeniem aby omawiane synuzjum mogło obecnie znacząco przyczyniać się do powstania nowej generacji drzew tym bardziej, że synuzjum to zajmuje niespełna 20 proc. badanej świerczyny. Możliwe jest, że pewna część świerkowego podrostu, rosnąca w obrębie pozostałych typów runa, rozwijała się początkowo w towarzystwie borówki czarnej, która ustąpiła miejsca innym roślinom po utworzeniu się luk w sklepieniu lasu. Na taką możliwość wskazują również badania HOLEKSY (1987), BOCZKOWSKIEJ (1991) oraz PARUSELA i HOLEKSY (1991).

Na szczególną uwagę zasługują fragmenty boru górnoreglowego, w których runo opanowane jest przez *Athyrium distentifolium*. Zajmują one ponad 40 proc. obszaru badań, a na podstawie mapy rozmieszczenia zespołów leśnych Babiogórskiego Parku Narodowego można sądzić, że ich udział w skali całego regla górnego Babiej Góry jest podobny (CELIŃSKI, WOJTERSKI 1961). Panowanie wietlicy alpejskiej stosunkowo słabo ogranicza kiełkowanie nasion świerka, natomiast skutecznie obniża przeżywanie siewek i praktycznie uniemożliwia rozwój kilkuletniego nalotu. Zahamowanie odnowienia świerka pod wietlicą alpejską miało również miejsce w wysokogórskiej świerczynie Bawarskiego Lasu (REIF, PRZYBILLA 1995).

Masowy pojaw siewek świerka pod wietlicą, a następnie ich niemal całkowita eliminacja, mają decydujące znaczenie dla dynamiki liczebności naturalnego odnowienia we wczesnych etapach rozwoju jego kohort po latach nasiennych. Prawie ośmiokrotne obniżenie zagęszczenia kohorty '93 już w drugim roku życia jest przede wszystkim efektem masowego obumierania świerków, które wykiełkowały pod wietlicą alpejską. Jedną z przyczyn wysokiej śmiertelności młodych świerków rosnących pod wietlicą alpejską może być ograniczony dostęp do światła. Przeciętne pokrycie terenu przez tę paproć osiąga 80 proc., co jest najwyższą wartością w porównaniu z pozostałymi synuzjami. Pewne znaczenie wydaje się mieć pogrzebanie siewek pod obumarłymi liśćmi wietlicy, a następnie ich przykrycie i zgniecenie przez grubą warstwę śniegu. Jednak tylko eksperymentalne badania mogą ujawnić znaczenie obu wymienionych i ewentualnie innych czynników.

Spośród pozostałych typów runa należy jeszcze wspomnieć o skupieniach *Dryopteris dilatata* z racji ich znaczącego udziału powierzchniowego, który wynosi

10 proc. Zanotowano w nich najwyższe zagęszczenie siewek oraz jedno z najwyższych zagęszczeń kilkuletnich świerków kohorty '93. Warunki kiełkowania nasion świerka pod *Dryopteris dilatata* są prawdopodobnie zbliżone do tych, jakie panują w skupieniach *Athyrium distentifolium*, ponieważ obie paprocie unikają bliskiego sąsiedztwa drzew, a udział borówki w obu paprociowych synuzjach jest niski. Śmiertelność młodych świerków jest jednak niższa w płatach z narecznicą w porównaniu z płatami z wietlicą. Jest to prawdopodobnie efekt mniejszego zwarcia roślinności, które wynosi około 60 proc. Narecznica stwarza jednak nieco gorsze warunki rozwoju młodych świerków w porównaniu z borówką czarną, o czym świadczy różnica w zagęszczeniu nalotu i podrostu na korzyść synuzjum z *Vaccinium myrtillus*.

Znaczenie mchów dla odnowienia świerka jest niewielkie w badanej świerczynie. Jedynie *Polytrichum formosum* występuje w zwartych darniach, które lokalnie pokrywają nawet do kilku arów powierzchni. Płaty płonnika z niewielkim udziałem roślin naczyniowych zajmują zaledwie 2,5 proc. obszaru badań, a najczęściej towarzyszy on borówce czarnej. Zbita warstwa mchów obniża zazwyczaj odczyn i temperaturę gleby, zwalniając w ten sposób tempo rozkładu materii organicznej i dostępność substancji pokarmowych. Dzięki absorbowaniu wody i soli mineralnych przez nadziemne organy, mchy pełnią też rolę filtra, który obniża zasobność gleby w związki pokarmowe (OECHEL, VAN CLEVE 1986). W literaturze odnajdujemy dużo informacji na temat wpływu mchów na odnowienie drzew. Ograniczający wpływ darni *Pleurozium schreberi* na kiełkowanie nasion i rozwój siewek *Pinus sylvestris* został wykazany przez KUULUVAINENA i in. (1993) oraz STEIJLENA i in. (1995). BROWN i in. (1988) wskazali na podobną prawidłowość w przypadku *Hylocomium splendens* i *Larix laricina*. Znacznie więcej jest jednak przykładów, że mchy tworzą korzystniejsze warunki dla drzew w pierwszych latach ich życia w porównaniu z inną pokrywą roślinną (GEIER-HAYES 1987; GIBSON, GOOD 1987; COLLINS 1990; PAULEY, CLEBSCH 1990; NAKAMURA 1992).

W reglu górnym Babiej Góry wpływ darni *Polytrichum formosum* na odnowienie świerka jest zdecydowanie niekorzystny. Ujawnia się on jednak dopiero po wykiełkowaniu nasion wzmożoną śmiertelnością siewek i kilkuletnich osobników. Śmiertelność świerków należących do kohorty '93 i rosnących wśród darni płonnika była równie wysoka, jak w łanach wietlicy alpejskiej. Dotyczy to zarówno płatów z samym płonnikiem, jak i tych w których rośnie on pod łanowo występującą borówką. Podobny rezultat uzyskano w przypadku odnowienia świerka wśród darni *Polytrichum commune* w borealnej świerczynie na torfie (HÖRNBERG i in. 1997). Negatywne oddziaływanie *Polytrichum formosum* na odnowienie świerka wiąże się zapewne z dużą wysokością jego darni i podścielającym je grubym pokładem obumarłych pędów, który izoluje siewki od gleby, ograniczając im dostęp do wody i zasobów pokarmowych (NAKAMURA 1992). HÖRNBERG i in. (1997) przypuszczają natomiast, że przyczyną zamierania kilkuletnich świerków może być szybki przyrost pędów płonnika na wysokość.

Na uwagę zasługuje częste usytuowanie młodych świerków u podstawy drzewa. Podobna relacja przestrzenna między odnowieniem a rozmieszczeniem drzew została

również zauważona w świerczynach borealnych (HYTTEBORN, PACKHAM 1987; LUNDQVIST 1991) i subalpejskich lasach Ameryki Północnej (REBERTUS i in. 1991). W przypadku świerka taki związek rozmieszczenia nalotu i drzew jest prawdopodobnie rezultatem konkurencyjnego oddziaływania roślin runa, które w bliskim sąsiedztwie drzew jest rozwinięte znacznie słabiej (PARUSEL, HOLEKSA 1991).

Rola wykrotów w procesie odnowienia świerka. Powstanie wykrotu przynosi przemieszanie górnych warstw gleby i daleko idącą modyfikację procesów glebowych (SCHAETZL 1990). Powoduje to wzbogacenie powierzchni pagórków w gruby materiał skalny, o wymiarach dochodzących nierzadko do kilkudziesięciu centymetrów (SMALL i in. 1990). W porównaniu z nie zaburzoną glebą, pagórki wykrotów charakteryzują się mniejszą ilością materii organicznej i mniejszą wilgotnością, która związana jest z większą przepuszczalnością podłoża oraz z intensywnym spływem powierzchniowym wody (BEATTY, STONE 1986; SCHAETZL 1990). Obniżona ilość materii organicznej w pagórkach jest efektem zwiewania ściółki z wyniesionych ponad otoczenie powierzchni (BEATTY, STONE 1986). W okresie letnim na pagórkach panuje wyższa temperatura niż w otoczeniu (PETERSON i in. 1990; PETERSON, CAMPBELL 1993), natomiast w sezonie zimowym jego powierzchnia jest chłodniejsza z powodu cieńszej pokrywy śnieżnej i częściej ulega przemrożeniu (BEATTY, STONE 1986; SCHAETZL 1990). Z kolei dzięki wyniesieniu ponad otoczenie pagórki są intensywniej oświetlone (PETERSON, CAMPBELL 1993).

Odmienność warunków glebowych i mikroklimatycznych na pagórkach wykrotów powoduje, że porastająca je roślinność różni się w stosunku do miejsc o nie zaburzonej glebie (BEATTY 1984; FISCHER i in. 1990; PETERSON, PICKETT 1990; PETERSON i in. 1990; PETERSON, CAMPBELL 1993). Jej ważną cechą jest niewielkie zwarcie, dzięki czemu na krótko po powstaniu pagórka obecne jest na nim nie zasiedlone podłoże mineralne. PETERSON i in. (1990) określają wykrot jako lukę w glebie. Spełnia ona według nich taką samą rolę, jak luka w sklepieniu lasu i umożliwia osiedlanie się tym gatunkom, dla których konkurencja z roślinami zwartego runa jest barierą trudną do pokonania. Rozwój roślin na pagórkach napotyka jednak na liczne ograniczenia, do których należy przede wszystkim niestabilność podłoża związana z jego przemarzaniem i wymywaniem przez opady związków mineralnych i materii organicznej. Nie bez znaczenia jest także zwiewanie i zmywanie nasion oraz ich zsuwanie się po stromych stokach pagórka. W reglu górnym nie należy się natomiast spodziewać nadmiernego przesuszania wykrotów, ponieważ obfite opady w sezonie letnim prawdopodobnie równoważą utratę wody spowodowaną przez łatwo przepuszczalne podłoże i brak poziomu organicznego. Wymienione ograniczenia powodują, że odsłonięte mineralne podłoże jest powoli kolonizowane przez rośliny. W takim samym stopniu dotyczy to mchów, roślin zielnych oraz odnowienia drzew. Zagęszczenie siewek, które było na pagórkach wykrotów niższe w porównaniu z wszystkimi synuzjami rozwijającymi się na glebie wskazuje na trudności, których źródłem jest prawdopodobnie niewielka liczba nasion. Obecność podrostu świerka na pagórkach wykrotów w I i II stopniu

rozkładu oznacza, że niewielka ich liczba osiedliła się na odsłoniętym podłożu najwyżej w kilka lat po wywróceniu się drzewa. Wkraczanie drzew na wykroty trwa natomiast bardzo długo, ponieważ nawet przy VI i VII stopniu rozkładu kłody, czyli ponad 40 lat od śmierci drzewa, nadal przeważa na nich podrost o wysokości poniżej 70 cm.

W świerczynie babiogórskiej nie mierzono pagórków wykrotów. Można jednak przyjąć, że ich powierzchnia oraz wysokość zwiększa się wraz ze wzrostem grubości wywróconych drzew. Obserwacje wykonane w różnych typach lasu wykazały, że przy dwukrotnym zwiększeniu grubości pnia powierzchnia zaburzona wykrotem wzrasta od dwóch do trzech razy, a zależność ta ma charakter prostoliniowy (PUTZ 1983; CREMEANS, KALISZ 1988; PETERSON i in. 1990). Liczebność podrostu świerkowego na pagórkach wykrotów również zwiększa się w miarę wzrostu grubości wywróconego drzewa, jednak zależność ta odbiega od prostoliniowej. Podkreślić należy przede wszystkim znikomą liczbę młodych świerków na pagórkach wykrotów drzew najcieńszych, o pierśnicy od 10 do 20 cm. Przejściu do następnej klasy grubości, od 20 do 30 cm, towarzyszy dziewięciokrotny wzrost liczby świerków przypadających na jeden pagórek. Z dalszym przyrostem grubości wykrotów związany jest już znacznie mniejszy wzrost liczebności podrostu. Zaburzenia gleby powstałe na skutek wywracania się cienkich drzew nie mają zatem prawie żadnego znaczenia dla procesu odnowienia świerka. Jest to prawdopodobnie wynik zbyt małego wyniesienia pagórka ponad otaczające rośliny runa oraz szybkiego pokrywania go przez rośliny rozrastające się wegetatywnie. Dzięki wysokiej liczebności, największe znaczenie dla odnowienia świerka mają obecnie wykroty drzew o grubości od 30 do 40 cm. W przyszłości, w miarę postępującego rozpadu drzewostanów, wśród wywrotów zwiększy się rola drzew najgrubszych, co oznacza że na pagórkach wykrotów powstaną korzystniejsze warunki dla rozwoju odnowienia świerka. Wyrazem tej tendencji jest większa grubość najświeższych wykrotów w stopniu I.1 w porównaniu ze starszymi. W przyszłości, kiedy kłody osiągną III i dalsze stopnie rozkładu, czyli po co najmniej dwudziestu latach od powstania wykrotu, na pagórkach wykrotów pojawi się liczny podrost. W związku z tym można się spodziewać, że generalnie zwiększy się znaczenie wykrotów dla odnowienia świerka. W chwili obecnej znaczenie to należy określić jako znikome, ponieważ na powierzchni 1 ha zaledwie 10 osobników w warstwie podrostu rośnie na pagórkach wykrotów.

Rola martwych drzew w procesie odnowienia świerka. Po śmierci drzewa rozpoczyna się długotrwały proces rozkładu jego szczątków. Towarzyszą mu zmiany właściwości fizycznych i chemicznych drewna. Zmieniają się także warunki biocenotyczne na powierzchni kłody, głównie na skutek osiedlania się roślin epiksylicznych – porostów, mchów i wątrobowców, które w miarę postępującego rozkładu tworzą coraz bardziej zwartą okrywę. Jednocześnie wnętrze martwego pnia zasiedlane jest przez rozmaite grupy mikroorganizmów, grzybów i bezkręgowców.

Bezpośrednio po wywróceniu świerków, ich szczątki są całkowicie niedostępne dla roślin naczyniowych, które muszą czerpać wodę i związki mineralne z podłoża.

W niedawno obumarłych pniach obecne są tylko niewielkie ilości związków mineralnych, które bardzo powoli udostępniane są roślinom (SOLLINS i in. 1987). Rozwój roślin utrudnia także obecność fenoli i tanin znajdujących się w korze okrywającej pień (SHAIN, HILLIS 1971; KELSEY, HARMON 1989). Gładka powierzchnia leżącej kłody nie sprzyja zatrzymywaniu nasion, a zwięzła struktura drewna uniemożliwia rozwój systemu korzeniowego. Okres ten trwa w babiogórskim borze górnoreglowym około dwadzieścia lat. Jest to znacznie mniej niż w borealnej świerczynie w północnej Szwecji, gdzie dopiero po pięćdziesięciu latach od śmierci drzewa jego szczątki są dostępne dla odnowienia świerka (HOFGAARD 1993b). Na Babiej Górze obserwowano co prawda siewki świerka nawet na najświeższych złomach, które reprezentowały I stopień rozkładu, jednak dotyczyło to tylko tych kłód, których odziomkowa część była silnie zainfekowana przez hubę korzeniową. Siewki osiedlały się wyłącznie tam, gdzie w drewnie powstawały głębokie szczeliny wskutek upadku. Dzięki nim korzenie siewek mogły dotrzeć do bardziej rozłożonego substratu.

W większej liczbie, siewki świerka obecne są na kłodach dopiero po osiągnięciu przez nie III stopnia rozkładu, czyli po przynajmniej dwudziestu latach od śmierci drzewa. Jest to skutek pojawienia się płytkich bruzd i spękań na powierzchni kłód oraz darni mchów, co sprzyja zatrzymywaniu nie tylko nasion drzew i diaspor innych gatunków roślin, ale także gromadzeniu ściółki i produktów jej rozkładu (HARMON 1987). Jest to również związane z korzystnymi zmianami chemicznych właściwości drewna. Do najważniejszych należy kumulacja azotu w wyniku wiązania go przez drobnoustroje (HARMON i in. 1987; MACMILLAN 1988; HENDRICKSON 1991; GRIFFITHS i in. 1993; ZIMMERMAN i in. 1995). Wzrost zawartości azotu jest też częściowo efektem zasiedlania pnia przez zwierzęta, których odchody i szczątki zawierają, w porównaniu z drewnem, więcej tego pierwiastka. Zwiększa się również koncentracja innych pierwiastków, głównie wapnia i magnezu. Rzadziej notowany jest wzrost koncentracji fosforu. Szybko ubywa natomiast potasu, który jest bardzo łatwo wypłukiwany przez wodę (GRAHAM, CROMACK JR 1982; ARTHUR i in. 1993; BUSSE 1994; CHUENG, BROWN 1995). Wraz z postępującym rozkładem drewna zachodzą także korzystne zmiany w jego właściwościach fizycznych. Obniża się gęstość drewna i jego spoistość, dzięki czemu może ono magazynować coraz większe ilości wody (SOLLINS i in. 1987; ARTHUR i in. 1993; HARMON, SEXTON 1995). Obniżanie spoistości drewna ułatwia też rozwój systemów korzeniowych roślin, które osiedliły się na jego powierzchni.

Na większości kłód, które znajdują się w III stopniu rozkładu brak jeszcze podrostu, ponieważ młode świerki nie zdążyły uzyskać wysokości 30 cm, którą przyjęto za dolną granicę dla tej grupy osobników. Nieliczny podrost, jaki pojawił się na kłodach w III stopniu rozkładu jest zlokalizowany w ich najgrubszych fragmentach zainfekowanych hubą korzeniową. Tylko tam możliwe było wcześniejsze osiedlanie się świerków. O trudnych jeszcze warunkach panujących na kłodach w III stopniu rozkładu świadczy stosunkowo wysoka śmiertelność nalotu. Po osiągnięciu następnego, IV stopnia, obniża się ona i utrzymuje na wyrównanym poziomie aż do stopnia VII. Interesujące, że żadnych różnic w śmiertelności nie

zaobserwowano w przypadku najmłodszej kohorty '93. Sugeruje to, że zaledwie jednocentymetrowa warstwa silniej rozłożonego drewna jest wystarczająca dla rozwoju siewek, lecz jest za cienka dla starszego, 5–10-letniego nalotu.

Wraz z osiągnięciem IV stopnia rozkładu poprawa warunków siedliskowych czyni już kłody najdogodniejszym miejscem dla rozwoju odnowienia świerka w borze górnoreglowym. Następuje to po upływie około 30 lat od śmierci drzew i jest rezultatem zetknięcia się kłód z podłożem. Odtąd mogą one być stosunkowo łatwo zasiedlane przez organizmy glebowe. Szczególne znaczenie ma penetracja drewna przez grzybnię, przy zachowaniu jej łączności z glebą. Pozwala to na dodatkowe wzbogacenie martwego drewna w niektóre pierwiastki, między innymi w azot i fosfor (WELLS, BODDY 1995; ZIMMERMAN i in. 1995).

Zagęszczenie podrostu na kłodach zwiększa się szybko dopiero po osiągnięciu V stopnia rozkładu, czyli przynajmniej po około czterdziestu latach od śmierci drzew. Jest to zapewne efektem udostępnienia kłód dla odnowienia, które nastąpiło 20 lat wcześniej. Okres intensywnego wzrostu zagęszczenia podrostu trwa aż do osiągnięcia przez kłody VII stopnia rozkładu, czyli w przybliżeniu przez następnych 30 lat. Po dojściu do VII stopnia rozkładu, czyli przynajmniej po siedemdziesięciu latach od śmierci drzew, zagęszczenie podrostu stabilizuje się. Zmienia się wtedy również struktura wysokościowa podrostu. Na szczątkach drzew, które obumarły od dwudziestu do siedemdziesięciu lat wcześniej (III–VI stopień rozkładu) wyraźna jest przewaga liczebna najniższych świerków, natomiast na starszych szczątkach przeważają osobniki o wysokości około 1 m. Można stąd wnioskować, że przyczyną ustabilizowania się zagęszczenia podrostu na kłodach w VII stopniu rozkładu jest ograniczenie osiedlania się świerków na tym podłożu około 20 lat wcześniej, czyli po około pięćdziesięciu latach od śmierci drzew. Wniosek ten jest zgodny z wynikami wcześniejszych badań (FRANKLIN, HEMSTROM 1981; NAKAMURA 1987; HARMON 1989a). Cytowani autorzy również stwierdzili, że na najbardziej rozłożonych szczątkach drzew ma miejsce ograniczenie odnowienia. Pogorszenie warunków kiełkowania i wzrostu młodych osobników gatunków drzewiastych jest przede wszystkim skutkiem rozwoju roślin epiksylicznych, w tym głównie gęstych i wysokich darni mchów (NAKAMURA 1987, 1992; HARMON 1989b; HARMON, FRANKLIN 1989). Ograniczenie odnowienia na kłodach, które osiągnęły VI i VII stopień rozkładu nie zostało jednak potwierdzone w przypadku siewek i nalotu. Wykazano jedynie obniżenie przeżywalności nalotu na szczątkach drzew o najbardziej zaawansowanym rozkładzie.

Przeprowadzone badania wyraźnie wykazały, że oprócz stopnia rozkładu kłód, odnowienie świerka w dużej mierze zależy także od ich grubości. Nalot i podrost świerkowy rozwijają się przede wszystkim na kłodach o średnicy co najmniej kilkudziesięciu centymetrów. Posusz o grubości poniżej 20 cm, wydzielający się bardzo intensywnie w przeszłości, ma w związku z tym niewielkie znaczenie dla rozwoju nowej generacji świerka. Dla procesu odnowienia ważne jest natomiast, by na dnie lasu leżały drzewa o pierśnicy co najmniej 30 cm.

Intensywniejsze odnowienie drzew na grubszych kłodach obserwowane było już wielokrotnie (WEBB 1988; TAKAHASHI 1994; REIF, PRZYBILLA 1995). Przyczyna

braku nalotu i podrostu świerka na cienkich kłodach leży prawdopodobnie w ich niewielkim wyniesieniu nad podłoże. Rosnące na nich świerki są ocieniane przez sąsiednie, wysokie rośliny runa. Jeśli cienka kłoda leży wśród łanów wietlicy alpejskiej to każdego roku zostaje ona wraz z młodymi świerkami przykryta obumarłymi liśćmi paproci. Im grubsza kłoda, tym większy jest obszar jej płaskiej, górnej powierzchni. Sprzyja to zatrzymywaniu nasion i ogranicza prawdopodobnie niszczenie młodych drzew przez zsuwający się śnieg.

Obecność luk jako czynnik kierujący procesem odnowienia świerka. Jedną z najważniejszych cech młodych osobników gatunków drzewiastych jest ich zapotrzebowanie na światło, które decyduje o warunkach odnowienia i jego związku z dynamiką drzewostanu. Można wyodrębnić dwie grupy gatunków różniące się wymaganiami świetlnymi – cienioznośne i światłożądne. W przypadku gatunków pierwszej grupy proces odnowienia odbywa się z reguły pod okapem macierzystego drzewostanu, a młode pokolenie jest sukcesywnie odsłaniane dzięki obumieraniu panujących drzew. Przytłumienie nalotu i podrostu może trwać nawet kilkadziesiąt lat, jak ma to miejsce u skrajnie cienioznośnej jodły (JAWORSKI 1979). U gatunków silnie światłożądnych bank nalotu i podrostu jest niewielki lub brak go zupełnie, a proces odnowienia inicjowany jest dopiero po unicestwieniu warstwy drzew (BRADSHAW 1993; PETERSON, PICKETT 1995).

Między obydwiema grupami drzew istnieje płynne przejście i wiele gatunków można uznać za umiarkowanie cienioznośne bądź umiarkowanie światłożądne. U gatunków tych młode osobniki obumierają już po kilku lub kilkunastu latach oczekiwania na odsłonięcie i są zastępowane przez następne kohorty (HARA 1987). W ten sposób tworzy się bank nalotu i podrostu, w którym następuje stała wymiana osobników (GRIME 1979). Po uwolnieniu spod presji drzewostanu następuje szybki wzrost młodych drzew (KIMURA i in. 1986; YETTER, RUNKLE 1986; CANHAM 1988b). W miarę wzrostu zapotrzebowania na promieniowanie słoneczne maleje rola osobników oczekujących na uwolnienie spod presji panującego drzewostanu. Podobnie zwiększa się znaczenie luk w sklepieniu lasu, przy czym wzrostowi światłożądności towarzyszy powiększanie wymaganej wielkości luk (WHITMORE 1982; DENSLOW 1987; CANHAM 1988b; MCCLURE, LEE 1993). W skrajnych przypadkach odnowienie zachodzi tylko dzięki wielkopowierzchniowym zniszczeniom drzewostanu.

Świerk pospolity jest zazwyczaj umieszczany w grupie gatunków umiarkowanie cienioznośnych (OBMIŃSKI 1977; ELLENBERG 1986; LEEMANS, PRENTICE 1987). Bardzo szeroka amplituda ekologiczna tego gatunku sprawia jednak, że rosnąc w różnych warunkach glebowych i klimatycznych ma on również odmienne wymagania świetlne. Wzrastają one zwłaszcza w miarę zbliżania się ku górnej granicy lasu (MYCZKOWSKI 1956; PISEK, WINKLER 1959; OBMIŃSKI 1977). Niniejsze badania potwierdzają silną światłożądność świerka w warunkach wysokogórskich. Proces odnowienia w borze górnoreglowym w bardzo dużym stopniu uzależniony jest od obecności luk powstałych na skutek obumierania drzew. Spośród prawie 1300 osobników podrostu, tylko 360 rosło pod drzewami, przy

czym zaledwie 147 usytuowanych było w odległości ponad 2 m od brzegu luki. Odnowieniu świerka sprzyjają jednak tylko luki o wielkości co najmniej kilkuset metrów kwadratowych. Jako graniczną wielkość luk zapewniających młodemu pokoleniu świerków dobre warunki rozwoju można przyjąć 200 m^2. Dopiero taki obszar pozbawiony warstwy drzew pozwala na formowanie się podrostu o zagęszczeniu kilkuset osobników na 1 ha. Na podobną dolną granicę wielkości luk odpowiednich dla odnowienia świerka wskazują również wyniki pomiarów tempa przyrostu podrostu na wysokość. Korzystne warunki dla odnowienia świerka pojawiają się zatem dopiero wtedy, gdy obumarciu ulegnie fragment drzewostanu składający się z około siedmiu drzew. Zależność świerkowego odnowienia od wielkości luk sugeruje jednocześnie, że obumarcie pojedynczych drzew jest niewystarczające dla rozwoju następnej generacji drzewostanu. Co więcej, zależność ta wskazuje wyraźnie, że dopiero zanik drzewostanu na powierzchni około 1000 m^2, pozwala na pojawienie się podrostu w zagęszczeniu gwarantującym ukształtowanie zwartej warstwy drzew w nowym pokoleniu. Można zatem stwierdzić, że niezbędnym warunkiem dla rozwoju młodych świerków w reglu górnym jest obecność dużych, co najmniej kilkuarowych luk.

Zupełnie inaczej kształtuje się zależność odnowienia świerka od wielkości luk w borealnych lasach Skandynawii. W centralnej Szwecji, gdzie świerk jest gatunkiem umiarkowanie cienioznośnym (LEEMANS, PRENTICE 1987), podrost rozwija się przede wszystkim w niewielkich lukach powstałych na skutek śmierci pojedynczych drzew (LEEMANS 1990, 1991; LIU, HYTTEBORN 1991; HÖRNBERG i in. 1995). Jest on jednak obecny w dużej liczbie i pod zwartym drzewostanem (HYTTEBORN i in. 1987). DAI (1996) twierdzi nawet, że dla kiełkowania i początkowego rozwoju świerkowego nalotu korzystne jest słabe oświetlenie, a dopiero dalszy jego wzrost wymaga obecności luk.

LIU i HYTTEBORN (1991) zauważyli, że zagęszczenie nalotu świerka zmniejszało się w miarę wzrostu wielkości odkrytych powierzchni, a HYTTEBORN i PACKHAM (1987) oraz LUNDQVIST (1991) podają, że większość nalotu obecna była pod koronami drzew, a nie w lukach. Podobna prawidłowość jest możliwa w reglu górnym Babiej Góry, lecz tylko w odniesieniu do nalotu rozwijającego się na glebie, a wiąże się to z bujnym rozwojem roślin runa w lukach. Wietlica alpejska i trzcinnik owłosiony, które skutecznie eliminują odnowienie świerka, zajmują większą powierzchnię tam, gdzie nie ma warstwy drzew.

Powyższa prawidłowość nie dotyczy nalotu na pagórkach wykrotów, pniakach i kłodach. Mikrosiedliska te, będące efektem zamierania drzew, pojawiają się najczęściej równocześnie z luką. Co prawda szczątki świerków są również obecne pod okapem drzewostanu, ponieważ długa kłoda nie zawsze mieści się w całości w granicach luki, zawsze jednak leży w niej grubsza część martwego pnia. W obrębie zwartej świerczyny znajdują się również cienkie pnie, które według klasyfikacji KRAFTA (SZYMAŃSKI 1986) należały do drzew opanowanych. Śmierć tych drzew nie przerywa zazwyczaj sklepienia lasu. Niewielka liczba pagórków wykrotów i grubych kłód jest zapewne przyczyną niskiego zagęszczenia nalotu na tych mikrosiedliskach poza lukami.

Odnowienie świerka w reglu górnym a występowanie lat nasiennych. Kilkuletnie obserwacje jednej kohorty, od siewek do pięciu lat, pozwalają na analizę uwarunkowań naturalnego odnowienia świerka w najwcześniejszym okresie jego rozwoju. Pojawienie się dużej liczby siewek w roku 1993 było bezpośrednim efektem wzmożonej produkcji nasion w poprzednim roku, który charakteryzował się obfitym urodzajem nasion na obszarze całych Karpat i Sudetów i można go uznać za rok nasienny dla świerka (JANKOVIČ 1993, GRODZKI 1994). Na podstawie analizy uzyskanych wyników oszacowano zagęszczenie siewek w roku 1993 na blisko pół miliona na 1 ha babiogórskiego boru górnoreglowego. Wskazuje to na ogromny potencjał odnowieniowy tego gatunku w reglu górnym. Jednak już po pierwszym roku życia sito środowiskowe wyeliminowało 86 proc. osobników, a po pięciu latach – 97 proc. Przeżywalność ta jest wyższa niż zaobserwowana w świerczynie borealnej, gdzie po pierwszym roku wyeliminowanych zostało 99 proc. osobników, a po czterech latach 99,4 proc. (LEEMANS 1991).

W grupie świerków, które na początku obserwacji miały co najmniej dwa lata, zaznacza się wyraźna liczebna przewaga osobników pochodzących z roku 1989. Są one związane z rokiem nasiennym 1988, który również został odnotowany w reglu dolnym, u podnóża Babiej Góry (JANKOVIČ 1993). Kohorta '89 zachowała dominację do roku 1997, w którym osiągnęła wiek dziewięciu lat. Zestawienie kohort '89 i '93 wykazało, że w wieku pięciu lat zagęszczenie drugiej z nich było siedmiokrotnie wyższe niż pierwszej. Według JANKOVIČA (materiały niepubl.) produkcja nasion w reglu dolnym Babiej Góry w roku 1988 była trzykrotnie niższa w porównaniu z rokiem 1992. Uwzględnienie tej różnicy i przyjęcie podobnego wskaźnika przeżywalności dla obu grup w ciągu pierwszych pięciu lat ich życia powoduje, że pięcioletnie świerki z roku 1993 są już tylko 2,4 razy liczniejsze niż świerki z roku 1989. Jest to jednak w dalszym ciągu znaczna różnica. Na jej powstanie mogą składać się dwie przyczyny. Po pierwsze, dysproporcje między latami nasiennymi '89 i '93 mogły być w reglu górnym większe niż w reglu dolnym. Po drugie, przeżywalność kolejnych kohort kształtowana jest przez odmienny układ warunków klimatycznych, a wtedy obserwacja jednego rocznika świerków nie pozwala na dokładną ilościową analizę odnowienia.

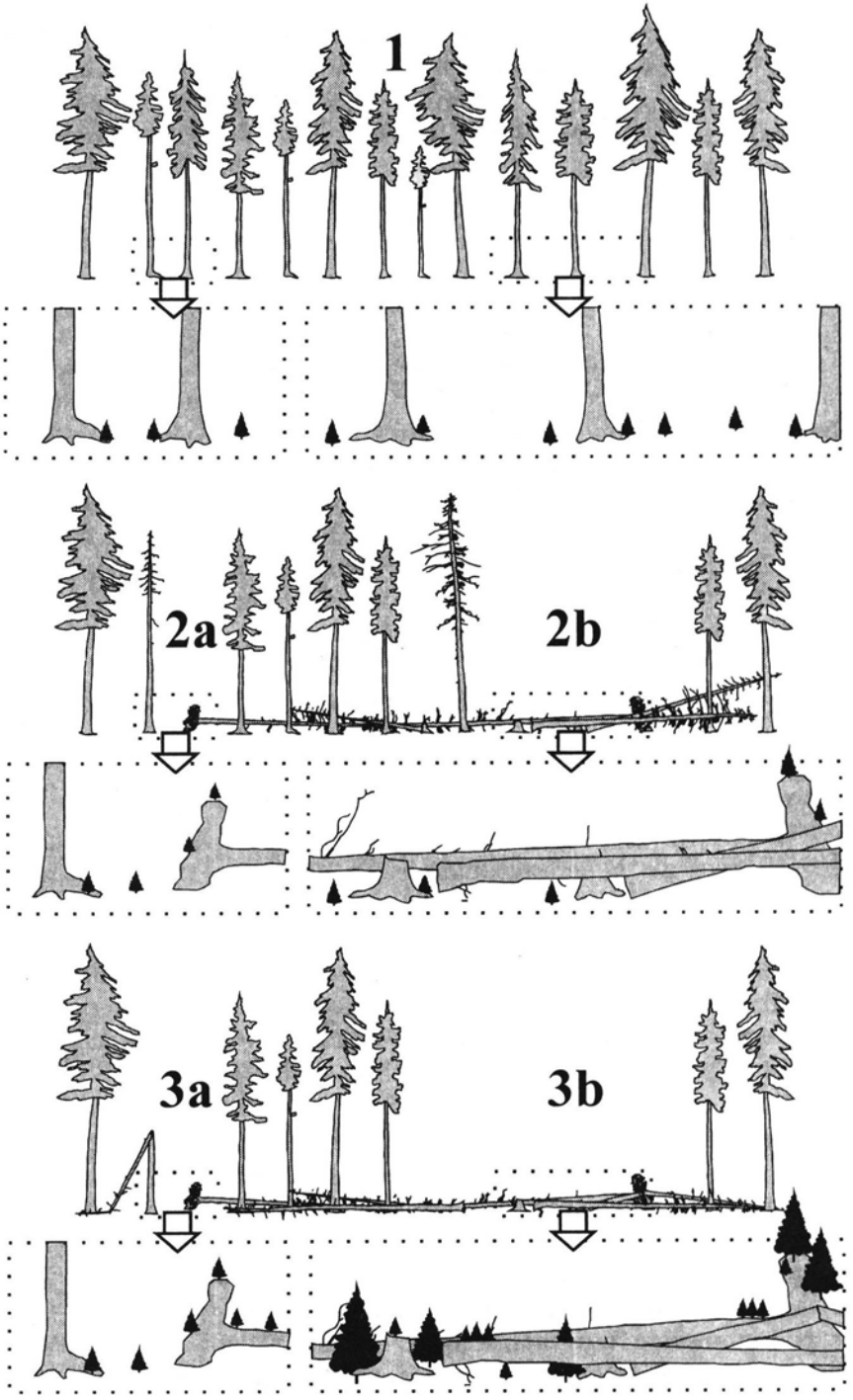
Nalot występujący wśród roślin runa, a zwłaszcza w synuzjach z *Vaccinium myrtillus*, w liczbie około 1500 osobników na 1 ha, pozwala sądzić, że w borze górnoreglowym stale obecny jest bank kilkuletnich świerków rosnących w warunkach ograniczonego dostępu do światła. Już kilkunastoletni okres oczekiwania na śmierć drzew panujących eliminuje je, a świadczy o tym znikoma liczebność nalotu starszego od kohorty '89. Występowanie lat nasiennych co kilka lat (CHAŁUPKA, GIERTYCH 1973; WALLER 1979) daje jednak gwarancję, że bank nalotu, składający się z kilkuset osobników na 1 ha, jest stałym elementem populacji świerka w reglu górnym. W ciągu ostatnich dziesięciu lat trzykrotnie obserwowano obfite obradzanie świerka w reglu górnym na Babiej Górze. Miało to miejsce w latach 1988, 1992 i 1995 (obserwacje własne).

Warunki odnowienia świerka w reglu górnym jako łączny efekt obumierania drzew, powstawania luk i różnicowania się runa. Wraz z rozpadem drzewostanu nalot świerkowy ma szansę na dalszy rozwój. Powstanie luki niesie jednak ze sobą zarówno sprzyjające, jak i niesprzyjające skutki dla odnowienia świerka w reglu górnym. Do korzystnych zjawisk należy zaliczyć uwolnienie nalotu spod presji drzewostanu i poprawę oświetlenia. Mają one zasadnicze znaczenie wobec dużych wymagań świetlnych świerka w reglu górnym.

Niewątpliwie najważniejszym rezultatem obumierania drzew jest pojawienie się kłód oraz odsłoniętego, mineralnego podłoża na pagórkach wykrotów, od obecności których rozwój młodego pokolenia świerka jest dalece uzależniony. Bardzo wyraźny związek odnowienia świerka z pagórkami wykrotów, kłodami i pniakami nie wynika jednak wyłącznie z tego, że wymienione struktury są szczególnie korzystne dla młodych osobników. Ważne jest również częstsze usytuowanie tych mikrosiedlisk w obrębie luki, niż pod zwartym drzewostanem. Przywiązanie nalotu i podrostu do złomów i wykrotów jest także rezultatem pogorszenia się warunków odnowienia na glebie po rozpadzie drzewostanu. Jak już wspomniano, wraz z pojawieniem się luki niektóre gatunki runa silnie się rozrastają i ograniczają rozwój młodych świerków. Dotyczy to przede wszystkim wietlicy alpejskiej. Zaledwie 17 świerków z podrostu rosło w jej sąsiedztwie, mimo że zajmowała ona powierzchnię prawie 6 ha. Również krzewinki borówki czarnej, bujnie rozrastające się w niektórych lukach mogą powiększać śmiertelność odnowienia. Świadczy o tym wyraźne przywiązanie młodych świerków rosnących wśród skupień borówki do bezpośredniego sąsiedztwa pni drzew.

Powstanie luki i towarzyszące mu pojawienie się takich mikrosiedlisk, jak pagórki wykrotów i szczątki drzew, tworzą korzystny splot warunków wspierających odnowienie świerka, ale za sprawą bujnie rozwijającego się runa dostępność gleby dla młodych świerków w lukach boru górnoreglowego jest jednocześnie mocno ograniczana. Co więcej, nalot który zdążył się na niej pojawić przed rozpadem drzewostanu jest w dużej części eliminowany i nie wchodzi w skład nowej generacji drzew. Świadczy o tym znacznie większy udział nalotu rosnącego na glebie w porównaniu z podrostem (85 i 38 proc.). W ciągu pięciu lat udział nalotu na glebie zmniejszył się zaledwie o 1 proc. Gdyby takie tempo utrzymało się, to zmiana udziału z 85 proc. do poziomu 38 proc. nastąpiłaby dopiero po ponad dwustu latach. W ciągu pięciu lat obserwacji nalotu stan luk nie uległ zmianie i w związku z tym warstwa runa również się nie zmieniła. W efekcie przeżywanie osobników rosnących na glebie, martwym drewnie i pagórkach wykrotów nie różniło się istotnie. Większych różnic w przeżywalności można się spodziewać dopiero po pojawieniu się nowych i powiększeniu istniejących luk, czego konsekwencją będzie rozprzestrzenianie się wietlicy alpejskiej i trzcinnika owłosionego.

Jako podsumowanie dotychczasowych rozważań nad odnowieniem świerka w reglu górnym zaproponowano schemat uwzględniający związek tego zjawiska z lukami, runem i mikrosiedliskami powstałymi na skutek obumierania drzew (Ryc. 82). Przed powstaniem luki istnieje bank nalotu, który związany jest przede wszystkim z nie zaburzoną glebą. Duża część młodych świerków rośnie w bliskim



Ryc. 82. Schemat odnowienia świerka w lukach o różnej wielkości (objaśnienia w tekście)
Fig. 82. A scheme of spruce regeneration in gaps of different size (explanations in the text)

sąsiedztwie drzew (Ryc. 82-1). Obumarcie jednego lub dwóch świerków i utworzenie niewielkiej luki przyczynia się do zachowania banku nalotu na glebie, ponieważ nie następuje duża zmiana runa. Jednocześnie nalot pojawia się na odsłoniętym, mineralnym podłożu pagórka wykrotu, jeśli drzewo uległo wywróceniu (Ryc. 82-2a). Dodatkowe powiększenie banku następuje po upływie około dwudziestu lat, gdy kłody staną się odpowiednim podłożem dla kiełkowania i wzrostu siewek. W małej luce, o powierzchni kilkudziesięciu metrów, w tym czasie istnieje jednak tylko niewielka szansa na przejście młodych osobników z banku nalotu do podrostu, ponieważ ich rozwój jest stosunkowo wolny (Ryc. 82-3a). Z odmienną sytuacją mamy do czynienia w dużej luce, zajmującej kilkaset metrów kwadratowych. Po jej powstaniu następuje zwieranie się warstwy runa i pogarszają się warunki rozwoju siewek i kilkuletnich osobników. W rezultacie liczebność nalotu na glebie ulega zmniejszeniu. Podobnie jak w małych lukach, świerki mogą się natomiast pojawić na pagórkach wykrotów, jeśli są one obecne (Ryc. 82-2b). Po dwudziestu latach od powstania dużej luki nalot wkracza na kłody. Część świerków rosnących na glebie i tworzących bank nalotu przed powstaniem luki miało w tym okresie możliwość szybkiego rozwoju i osiągnięcia warstwy podrostu, o ile ich wzrost nie został zahamowany przez rozprzestrzeniające się rośliny runa. Dzieje się tak zwłaszcza we fragmentach boru, których warunki siedliskowe są nieodpowiednie dla masowego rozrostu paproci. Okres dwudziestu lat powinien wystarczyć, aby do podrostu weszły także świerki, które wyrosły na pagórkach wykrotów tuż po powstaniu luki (Ryc. 82-3b).

Wielokrotnie podkreślano, że sposób obumierania drzew ma istotne znaczenie dla przebiegu wielu procesów zachodzących w ekosystemie leśnym, ponieważ obecność stojącego posuszu i leżących kłód wzmaga różnorodność strukturalną lasu. Najczęściej zwracano uwagę na warunki gniazdowania i zdobywania pokarmu przez zwierzęta, których odmienność w obu typach szczątków drzew umożliwia egzystencję gatunków o bardzo różnych wymaganiach (WESOŁOWSKI, TOMIAŁOJĆ 1986; BUNNELL, KREMSATER 1990; UTSCHICK 1991). Dla odnowienia drzew znaczenie może mieć wolniejsza zmiana warunków świetlnych i termicznych, a w konsekwencji i glebowych, kiedy wydziela się posusz stojący, niż wtedy gdy drzewo ulega złamaniu lub wywróceniu. W reglu górnym zjawisko to może odgrywać pewną rolę, gdyż świerki często osiedlają się u podstawy starych drzew. Dla potwierdzenia takiej zależności wymagane są jednak dalsze badania.

Należy także zwrócić uwagę na różne tempo rozkładu poszczególnych kategorii posuszu. Brak kontaktu z podłożem oraz mikroorganizmami, grzybami i bezkręgowcami żyjącymi w glebie, a także mniejsza wilgotność drewna, zwalniają szybkość rozkładu stojących pni (JOHNSON, GREENE 1991). W rezultacie są one dostępne dla świerkowego odnowienia z pewnym opóźnieniem w porównaniu ze złomami i wykrotami. Na wielkość tego opóźnienia wpływa grubość pnia, ponieważ im jest ona większa tym więcej czasu upływa od śmierci drzewa do upadku suchego pnia (CLINE i in. 1980). W reglu górnym Babiej Góry martwe pnie mogą stać kilkanaście lat. Świadczy o tym ich bardzo duża liczba w I.3 stopniu rozkładu. Kilkanaście lat, to maksymalny czas o jaki opóźnia się kolonizacja rozkładającego się drewna przez młode świerki.

Ważną cechą luk w borze górnoreglowym jest ich sukcesywne powiększanie się. W większości z nich obecne są szczątki drzew znacznie różniące się pod względem stopnia rozkładu. Podobne zjawisko zaobserwowano w subalpejskim lesie w górach zachodniej Kanady (LERTZMAN, KREBS 1991). Duże zróżnicowanie zaawansowania rozkładu kłód w lukach stwarza możliwość lokalnego zróżnicowania wieku świerków. Jeśli przyjąć, na podstawie uzyskanych wyników, że okres intensywnego osiedlania się świerków na kłodzie trwa około trzydziestu lat, a zróżnicowanie rozkładu pni w około połowie luk obejmuje co najmniej pięć stopni, to w efekcie uzyskujemy ponad 80-letni okres, w którym zachodzi odnowienie.

Zależność odnowienia świerka od obecności kłód, pniaków, pagórków wykrotów, luk i określonych synuzjów w warstwie runa, znajduje odzwierciedlenie w jego skupiskowym rozmieszczeniu na wszystkich typach podłoża. Najmniejsze skupiska młodych świerków, o wielkości od kilku do kilkunastu metrów kwadratowych, zawdzięczają swoją obecność pojedynczym kłodom, pagórkom wykrotów i niewielkim, jednorodnym płatom roślinności runa. Zgrupowania obejmujące kilka arów odpowiadają powierzchni luk, w których młode świerki znajdują korzystne warunki rozwoju. Z kolei skupiskowość, która realizuje się w skali kilkudziesięciu arów, związana jest ze strukturą mozaikową boru górnoreglowego.

VI.6. Procesy kształtujące strukturę i dynamikę boru górnoreglowego

Przemiany drzewostanu w cyklu rozwojowym boru górnoreglowego. Tak jak i w innych typach lasu, w cyklu rozwojowym borów górnoreglowych wyróżnia się najczęściej trzy stadia (niekiedy określane jako fazy): dorastania, optymalne i rozpadu (KORPEL' 1980; JAWORSKI 1991). Stosunkowo duża różnorodność struktury drzewostanów pozwala na wewnętrzne zróżnicowanie stadiów. Odzwierciedlają one najczęściej przemiany lasu w trakcie jego rozwoju. Mogą się one jednak odnosić także do różnych dróg rozwoju. Na przykład w stadium dorastania, po fazie drzewostanu dwuwarstwowego, następuje najczęściej faza jednowarstwowa. Pierwsza z nich charakteryzuje się obecnością drzew będących pozostałością ustępującego pokolenia, które tworzą wyższą warstwę. Po ich obumarciu następuje uproszczenie struktury pionowej i zostaje osiągnięta faza jednowarstwowa (JAWORSKI 1991). Rozwój drzewostanu dwuwarstwowego nie zachodzi na powierzchniach, na których doszło do raptownego i całkowitego unicestwienia warstwy drzew, co jest częstym zjawiskiem w warunkach regla górnego (BZOWSKI, DZIEWOLSKI 1973; KORPEL' 1980; HOLEKSA i in. 1996). Wtedy, już na samym początku stadium dorastania, drzewostan przyjmuje postać jednowarstwową.

W badaniach wysokogórskich świerczyn Alp wyróżnia się pięć równorzędnych faz rozwojowych. Trzy z nich są zdefiniowane podobnie jak stadia poprzednio wymienione, a dodatkowymi są fazy starzenia i odnowienia (MEYER, OTT 1991). W badaniach polskich i słowackich, których terminologię przyjęto w niniejszej pracy, faza starzenia uznawana jest za część stadium optymalnego, faza odnowienia zaś jest częścią stadium rozpadu (KORPEL' 1982; JAWORSKI 1991).

Na obszarze 14,4 ha występują wszystkie trzy stadia rozwojowe górnoreglowego boru świerkowego. Najbardziej rozprzestrzenione jest stadium optymalne, a reprezentujące je jednowarstwowe drzewostany pokrywają prawie 60 proc. badanego fragmentu regla górnego. Dużą powierzchnię zajmują także płaty rozpadającego się drzewostanu lub całkowicie pozbawione warstwy drzew, których udział powierzchniowy wynosi 33 proc. Natomiast najrzadziej spotykane drzewostany w stadium dorastania są obecne na 6 proc. powierzchni.

Na temat stadium dorastania uzyskano najmniej informacji, ponieważ płaty boru reprezentujące to stadium występują na bardzo małej powierzchni. W drzewostanach dorastających możliwe jednak było wyróżnienie dwóch typów struktury: jedno- i dwuwarstwowej. Należy przypuszczać, że nie reprezentują one następujących po sobie faz, ponieważ zagęszczenie i grubość drzew nowej generacji są podobne w obydwu typach.

W stadium optymalnym wyróżniono trzy fazy rozwojowe lasu. Od fazy wczesnej, przez środkową do fazy późnej sukcesywnie wzrasta przeciętna grubość drzew i jednocześnie spada ich zagęszczenie. Interesująca jest obecność w stadium optymalnym drzewostanów różniących się zmiennością pierśnic. Tam, gdzie zróżnicowanie grubości jest silniejsze, obserwuje się większy udział zarówno świerków bardzo grubych, jak i bardzo cienkich.

Na stadium rozpadu przypadają dwa typy drzewostanów. Jeden charakteryzuje się tylko częściowym rozpadem warstwy drzew, podczas gdy w płatach reprezentujących drugi typ prawie wszystkie świerki obumarły. Przyjęto, że typy te odpowiadają różnemu zaawansowaniu procesu rozpadu drzewostanu. Na tej podstawie nazwano je wczesną i późną fazą stadium rozpadu. Faza późna obejmuje także fragmenty boru, w których nie zachodziło powolne rozrzedzanie warstwy drzew, a prawie całkowite unicestwienie drzewostanu nastąpiło bardzo szybko w wyniku jednorazowego kataklizmu. Można tak sądzić na podstawie wyraźnej przewagi szczątków drzew w jednym lub dwóch stopniach rozkładu w niektórych lukach o dużej powierzchni.

Pomiary drzewostanów górnoreglowych w różnych stadiach rozwojowych były prowadzone w prawie wszystkich masywach górskich Karpat Zachodnich osiągających wystarczającą wysokość. We wszystkich publikowanych materiałach dostępne są informacje na temat zasobności drzewostanów i zagęszczenia drzew. Często zamieszczane są wyniki pomiarów posuszu. Sporadycznie natomiast można odszukać dane na temat powierzchni przekroju pierśnicowego, przeciętnej grubości drzew i jej zmienności. W tabeli 17 zestawiono średnie wartości trzech najczęściej opisywanych cech dla każdego z trzech stadiów rozwoju. Dodatkowo obliczono udział posuszu w ogólnej objętości żywych i martwych drzew. Wykorzystano dane z prac KORPEL'A (1982, 1989b, 1993a), JAWORSKIEGO i KARCZMARSKIEGO (1989) oraz SANIGI i SKLENÁRA (1989). Wszystkie materiały pochodzą z obszarów objętych ochroną rezerwatową i zebrane zostały według tej samej metody: na powierzchniach 0,5 ha, usytuowanych w typowych płatach reprezentujących poszczególne stadia. W sytuacji gdy opublikowano wyniki pomiarów wykonanych na tych samych powierzchniach w kilku terminach, wykorzystano tylko pierwszą serię obserwacji.

Tabela 17 – Table 17

Zasobność drzewostanów i zagęszczenie drzew oraz miąższość posuszu i jego udział w ogólnej ilości drewna w stadiach rozwojowych górnoreglowych borów świerkowych na terenie Karpat Zachodnich
Volume of stands and density of trees, and volume of CWD and its percentage in total volume of timber in developmental stadia of subalpine spruce forests in the West Carpathians

Cecha Attribute	Z literatury[1] From literature[1]			Badania własne This study		
	dorastania building	optymalne optimal	rozpadu breakdown	dorastania building	optymalne optimal	rozpadu breakdown
Zasobność (m^3/ha) Volume of alive trees	472 (7)[2]	613 (8)	581 (8)	297	609	303
Zagęszczenie drzew (n/ha) Density of trees	458 (7)	482 (8)	399 (8)	339	336	168
Miąższość posuszu (m^3/ha) Volume of CWD	97 (4)	57 (4)	114 (3)	61	96	168
Udział posuszu (%) Percentage of CWD	19 (4)	10 (4)	15 (3)	18	14	41

[1] KORPEĽ (1982, 1989b, 1993a); JAWORSKI, KARCZMARSKI (1989); SANIGA, SKLENÁR (1989); [2] W nawiasach podano liczbę powierzchni o wielkości 0,5 ha (Number of plots 0,5 ha is presented in brackets)

Wybrano wyłącznie powierzchnie zlokalizowane w pasie zwartego boru do wysokości 1400 m n.p.m.

Stadia rozwoju ujęte całościowo (bez podziału na wczesne i późne fazy) różnią się słabo i nieistotnie pod względem wszystkich czterech cech (Tab. 17). Jest to nieco zaskakujący wynik, ponieważ zgodnie z omawianą koncepcją rozwojowi drzewostanu powinna towarzyszyć zmiana jego zasobności, zagęszczenia i objętości martwego drewna (LEIBUNDGUT 1959; KORPEĽ 1980; JAWORSKI 1991; MAYER, OTT 1991). Jedynie wtedy, gdy porównano zasobność drzewostanów w późnej fazie stadium dorastania i w późnej fazie stadium optymalnego znaleziono istotną różnicę. Uzyskano 472 m^3/ha (7 powierzchni) w późnej fazie stadium dorastania i 707 m^3/ha (5 powierzchni) w późnej fazie stadium optymalnego (ANOVA: $F = 7{,}32$; $df - 1, 10$; $p = 0{,}022$). Na podstawie badań zakrojonych na bardzo szeroką skalę na terenie całej Słowacji, KORPEĽ (1982) pisze, że w ramach pełnego cyklu rozwojowego zasobność drzewostanów górnoreglowych jest najniższa na przejściu między stadium rozpadu a dorastania, kiedy wynosi przeciętnie około 300 m^3/ha. Maksymalna wartość 800 m^3/ha osiągana jest w zaawansowanej fazie stadium optymalnego.

Płaty boru zaliczone na Babiej Górze do stadium dorastania reprezentują jego wczesną fazę, za czym przemawia dominacja świerków o grubości kilkunastu centymetrów. Przeciętna zasobność wynosi w nich 298 m^3/ha. Późna faza stadium dorastania nie jest reprezentowana na badanym terenie, natomiast materiały publikowane, które posłużyły do sporządzenia tabeli 17, dotyczą wyłącznie fazy

późnej. Stąd wynika duża różnica cech drzewostanów w stadium dorastania między publikowanymi danymi z Karpat Zachodnich a północnym stokiem Babiej Góry (Tab. 17). Bliskie późnej fazie stadium dorastania są płaty sklasyfikowane w niniejszych badaniach jako wczesna faza stadium optymalnego, w których zasobność warstwy drzew wynosi 512 m^3/ha, a zagęszczenie osiąga 470 drzew/ha. Są to wartości niewiele różniące się od obliczonych dla późnej fazy stadium dorastania w całych Karpatach Zachodnich. Nieznacznie różni się zasobność w stadium optymalnym: 613 wobec 609 m^3/ha (Tab. 17). Bardzo bliski jest również poziom zasobności w późnej fazie stadium optymalnego: 753 m^3/ha na Babiej Górze i 707 m^3/ha w Karpatach Zachodnich. Bardzo duże różnice między danymi publikowanymi a zebranymi na północnym stoku Babiej Góry zaznaczają się natomiast w przypadku drzewostanów w stadium rozpadu. Dotyczą one wszystkich analizowanych cech (Tab. 17). Wydaje się, że na Babiej Górze mamy do czynienia z bardziej zaawansowanym procesem rozpadu, co znajduje wyraz w mniejszej zasobności drzewostanów i większej ilości posuszu. Prawdopodobną przyczyną wspomnianych różnic jest pomijanie w dotychczasowych badaniach tych fragmentów boru, w których uległ zniszczeniu prawie cały drzewostan. W badaniach babiogórskich drzewostany te zostały ujęte jako późna faza stadium rozpadu. Zwrócić jeszcze trzeba uwagę na trudne do wyjaśnienia niższe zagęszczenie drzewostanów babiogórskich we wszystkich stadiach rozwojowych w porównaniu z drzewostanami innych masywów górskich Karpat.

Ukształtowanie powierzchni a struktura i dynamika boru górnoreglowego. Realizacja badań na obszarze kilkunastu hektarów zawęziła bogactwo form terenu do kilku spłaszczeń i stromych partii stoku eksponowanych wyłącznie na północ lub północny-wschód. Ujawnienie się relacji między strukturą lasu a ukształtowaniem terenu jest w takich warunkach utrudnione. Niemniej jednak zaobserwowano kilka prawidłowości, które są wyrazem takich zależności.

Do najbardziej stromych stoków wyraźnie jest przywiązane rozmieszczenie trwale rozrzedzonego boru. Bór ten wyróżnia się nie tylko słabym zwarciem warstwy drzew, ale także bardzo wysokim udziałem łanów wietlicy alpejskiej. Przywiązanie paprociowej postaci świerczyny górnoreglowej do stromych stoków zostało zauważone przez wielu autorów (MICHALIK 1967; MATUSZKIEWICZ J. 1977; CELIŃSKI, WOJTERSKI 1978; WILCZEK 1995). Występowanie na stromych stokach zwiększa intensywność bocznego oświetlenia, z którego korzysta światłożądna wietlica. Według MICHALIKA (1967) typowy wariant paprociowego podzespołu świerczyny, charakteryzujący się najsilniejszą dominacją *Athyrium distentifolium* i niskim zwarciem drzewostanu, rozwija się w Gorcach na wilgotnych i stosunkowo żyznych glebach, głównie w obniżeniach terenu i nad ciekami. Żyzność i duża wilgotność gleby wyróżnia także babiogórskie płaty rozrzedzonego boru z wietlicą (KASPROWICZ 1996).

Do powstania trwale rozrzedzonych drzewostanów świerkowych w reglu górnym przyczynia się prawdopodobnie kilka zjawisk. Wilgotne i żyzne podłoże sprzyja rozwojowi gęstych łanów paproci, co ogranicza osiedlanie się świerka na glebie.

Oprócz tego wewnątrzfitocenotycznego czynnika nie mniejszą rolę odgrywa oddziaływanie środowiska abiotycznego w postaci grubej i długo zalegającej pokrywy śnieżnej. Na stromym stoku zachodzi jej spełzywanie, które jest tym łatwiejsze im mniej jest naturalnych barier – pni drzew i leżących w poprzek stoku kłód (MYCZKOWSKI 1955; BILLINGS 1969). Płytkie systemy korzeniowe młodych świerków i sztywność ich strzał czyni je wrażliwymi na niszczące działanie pokrywy śnieżnej (MYCZKOWSKI 1955). Bezpiecznie świerki mogą się osiedlać tylko na nielicznych kłodach lub w bezpośrednim sąsiedztwie rozproszonych drzew, które zabezpieczają je przed konkurencją ze strony roślin runa i przed niszczącym działaniem śniegu, ograniczając jego zsuwanie się. Niewielka liczba takich bezpiecznych miejsc utrzymuje drzewostan w rozrzedzeniu. Omawianą postać boru górnoreglowego można uważać za ustabilizowany układ roślinny, o charakterze przejściowym między borem *Plagiothecio-Piceetum tatricum* a ziołoroślami wietlicowymi *Athyrietum alpestris*. Należy ją odróżnić od innej postaci boru z *Athyrium distentifolium*, która jest uwarunkowana dynamicznie i reprezentuje stadium rozpadu (por. s. 169).

Ukształtowanie terenu odgrywa ważną rolę w zróżnicowaniu intensywności uszkodzeń drzewostanu pod wpływem wiatru (BZOWSKI, DZIEWOLSKI 1973; JANE 1986; FOSTER, BOOSE 1992; BOOSE i in. 1994) oraz wtedy, gdy jego podmuchom towarzyszy osadzanie się lodu na gałęziach drzew (DE STEVEN i in. 1991; SEISCHAB i in. 1993). W miejscach eksponowanych na silniejsze oddziaływanie tego czynnika niebezpieczeństwo wiatrołomów i wiatrowałów jest większe i następuje skrócenie czasu upływającego między kolejnymi zaburzeniami (FOSTER, BOOSE 1992; RUEL 1995). Efektem tego jest osiąganie starszego wieku przez drzewostany rosnące na stokach zawietrznych.

Na podstawie uzyskanych wyników można przypuszczać, że wyrazem podobnej zależności jest rozmieszczenie płatów boru w późnej fazie stadium optymalnego. Ich udział powierzchniowy na stromych stokach, o nachyleniu ponad 15°, jest dwa razy większy niż w terenie płaskim, choć wątpliwości może budzić niskie prawdopodobieństwo z jakim odrzucono hipotezę zerową ($p = 0{,}085$). Duży udział późnej fazy stadium optymalnego na stromych stokach świadczy o większej szansie dożycia starszego wieku w takich warunkach niż w terenie płaskim i łagodnie nachylonym, gdzie rozpad następuje wcześniej. Strome stoki na obszarze badań są eksponowane na północ i wschód. Znajdują się zatem w cieniu najsilniejszych wiatrów halnych, wiejących z południa i południowego-zachodu (OBRĘBSKA-STARKLOWA 1983). Jak wykazała analiza ułożenia kłód, wiatry wiejące z tych kierunków najbardziej przyczyniają się do rozpadu drzewostanów. Można na tej podstawie wnioskować, że cykl rozwojowy lasu trwa dłużej na stromych i zawietrznych stokach. To samo odnosi się prawdopodobnie do podnóży znajdujących się w ich cieniu. Cykl rozwojowy lasu jest natomiast skrócony w położeniach eksponowanych na niszczącą siłę wiatrów halnych. Owo skrócenie oznacza inicjowanie procesu rozpadu we wczesnej fazie stadium optymalnego, a w wyjątkowych sytuacjach – nawet możliwość przejścia ze stadium dorastania do stadium rozpadu z pominięciem stadium optymalnego, co zostało zauważone przez JAWORSKIEGO

i KARCZMARSKIEGO (1995). W cytowanej pracy sugeruje się co prawda, że rozpad dorastających drzewostanów jest efektem zanieczyszczenia powietrza, jednak nie przedstawiono dowodu na istnienie takiego związku przyczynowego.

Struktura mozaikowa boru górnoreglowego a przestrzenne zróżnicowanie intensywności obumierania drzew. W ciągu ostatnich kilkunastu lat, oprócz wzrostu intensywności wydzielania się posuszu i zmian struktury grubości martwych drzew, modyfikacji uległ także przestrzenny obraz procesu obumierania. Rozmieszczenie kłód, które osiągnęły IV i V stopień rozkładu sugeruje, że ponad trzydzieści lat temu proces ten obejmował powierzchnie o wielkości znacznie przekraczającej 0,5 ha, między którymi wydzielanie się posuszu było mniej intensywne. Około 20–30 lat temu nastąpiło ograniczenie zamierania drzew do niewielkich fragmentów boru obejmujących około 0,3 ha, na co wskazuje usytuowanie martwych pni w II stopniu rozkładu. Natomiast od kilkunastu lat wydzielanie się posuszu jest zjawiskiem obejmującym cały bór górnoreglowy i słabo ujawniają się miejsca, gdzie zachodzi ono z podwyższoną szybkością.

Rozmieszczenie najstarszych szczątków drzew (stopień rozkładu IV i dalsze) może jednak fałszować charakter obumierania lasu ponad trzydzieści lat temu. Poszczególne stopnie rozkładu obejmują bardzo długie okresy: stopień IV i V około trzydzieści lat, stopień VI – około czterdzieści lat. W ciągu kilku dziesięcioleci intensywne zamieranie drzew mogło obejmować różne, niewielkie i sąsiadujące ze sobą fragmenty boru o wielkości kilku lub kilkunastu arów, które połączone tworzą powierzchnie ponad półhektarowe. Wnioski przedstawione na podstawie rozmieszczenia młodszych szczątków drzew są zatem bardziej wiarygodne, ponieważ każdy ze stopni rozkładu od I do III obejmuje od kilku do kilkunastu lat.

Skupiskowość rozmieszczenia kłód w IV, V i VI stopniach rozkładu staje się zrozumiała w kontekście mozaikowej struktury świerczyny. Przed trzydziestoma laty drzewa obumierały przede wszystkim w tych płatach boru, które obecnie zaliczono do zaawansowanej fazy stadium rozpadu. Skupiska leżących i stojących pni w I.3 i II stopniu rozkładu są natomiast świadectwem intensywniejszego niż gdzie indziej obumierania drzew we wczesnej fazie stadium optymalnego. Kilkanaście lat temu intensywne obumieranie drzew objęło natomiast cały bór, bez względu na fazę i stadium rozwoju, a grubość usychających, łamanych i wywracanych świerków zwiększyła się. Ewentualne przyczyny tej zmiany zostały już wcześniej poddane analizie (por. s. 134).

Dotychczasowe badania w świerczynach górnoreglowych Karpat wykazują, że objętość martwych drzew jest najniższa w stadium optymalnym, a najwyższa w stadium rozpadu (Tab. 17). Ponadto, w każdym stadium ilość martwego drewna jest bardzo zróżnicowana i dysponując stosunkowo skąpym materiałem (łącznie opublikowano dane z jedenastu powierzchni o wielkości 0,5 ha) nie wykazano istotnych różnic między stadiami. Z kolei w lasach północnego-zachodu Stanów Zjednoczonych ilość posuszu jest najwyższa po rozpadzie starego drzewostanu i we wczesnych fazach rozwoju nowej generacji drzew (SPIES i in. 1988). Na Babiej Górze zaznacza się natomiast wyraźny przyrost ilości martwego drewna od stadium

dorastania przez stadium optymalne po stadium rozpadu. Najmniejsza objętość posuszu w stadium dorastania może oznaczać, że w czasie potrzebnym na osiągnięcie tego stadium zaniknęła większość szczątków drzew obumarłych w stadium rozpadu.

Struktura mozaikowa boru górnoreglowego a rozmieszczenie luk. Badania struktury mozaikowej lasu i luk rozwijały się dotychczas niezależnie od siebie. Nieliczne prace, w których można się doszukać elementów obu kierunków badawczych, zwracają uwagę na kilka prawidłowości, mianowicie że wraz z rozwojem drzewostanu następuje jego przerzedzanie i powiększanie się rozmiarów budujących go drzew. Zmienia się dzięki temu prawdopodobieństwo pojawiania się luk i ich wielkość (CLARK 1991; FOSTER, BOOSE 1992). Na początku rozwoju drzewostanu luki są liczne, natomiast zajmowana przez nie powierzchnia jest niewielka. Dalszemu rozwojowi towarzyszy zmniejszanie się liczby luk i wzrost ich wielkości (CLEBSCH, BUSING 1989; DAHIR, LORIMER 1996). Jednocześnie zmniejsza się możliwość zamknięcia luki przez rozrastające się korony sąsiadujących z nią drzew (OHSAWA 1981). Powiększanie się luk i spadek ich liczby podczas rozwoju drzewostanu zaobserwowano również w świerczynie górnoreglowej Babiej Góry. Prawie dwukrotne zmniejszenie zagęszczenia luk, przy jednoczesnym ponad sześciokrotnym wzroście ich przeciętnej wielkości, zachodzi między wczesną fazą stadium optymalnego a późną fazą stadium rozpadu. Zmiany obu parametrów luk odzwierciedlają proces sukcesywnego rozrzedzania się drzewostanu świerkowego w stadium optymalnym i nagłe przyspieszenie tego procesu po osiągnięciu stadium rozpadu.

W płatach, które reprezentują stadium dorastania, zarówno powierzchnia luk jak i ich wielkość przyjmują wartości pośrednie między stadium rozpadu i stadium optymalnym. Na tej podstawie można przypuszczać, że dorastające drzewostany znajdują się w bardzo wczesnym etapie rozwoju, kiedy zachodzi jeszcze wypełnianie wolnych przestrzeni przez drzewa nowej generacji.

Uwzględnienie struktury mozaikowej lasu stwarza nowe możliwości interpretacji skupiskowości rozmieszczenia luk. Skupiskowość zaznacza się najsilniej wśród najmniejszych luk, czyli tych występujących najliczniej w stadium optymalnym. Ich wielkość jest dużo mniejsza od powierzchni zajmowanej przez poszczególne płaty reprezentujące stadium optymalne. Dzięki temu w każdym z nich możliwe jest powstanie wielu małych luk, które w większej skali przestrzennej ujawniają się jako skupiska. W stadium rozpadu powierzchnia jednorodnych fragmentów boru jest mniejsza w porównaniu ze stadium optymalnym. Z kolei wymiary luk w stadium rozpadu są większe. Nie sprzyja to tworzeniu się skupisk dużych luk, które w każdym z płatów występują w niewielkiej liczbie.

Związek zróżnicowania warstwy runa ze strukturą mozaikową boru górnoreglowego. W reglu górnym Babiej Góry już wcześniej zaobserwowano zależność między strukturą drzewostanu a przestrzenną zmiennością runa (PARUSEL, HOLEKSA 1991). Sformułowano wtedy wniosek, że zróżnicowanie boru górnoreglowego na podzespoły może być zdeterminowane przemianami warstwy drzew. Rezultaty

obecnych badań w dużej mierze potwierdzają słuszność tamtego wniosku. Związek rozmieszczenia niektórych synuzjów w warstwie runa z określonymi stadiami rozwoju drzewostanu sugeruje, że podzespoły przynajmniej częściowo mogą być wpisane w cykl rozwojowy świerczyny. Dowodzi tego prawie dwukrotnie większy udział powierzchniowy łanów *Athyrium distentifolium* w stadium rozpadu niż we wczesnej fazie stadium optymalnego. Z kolei skupienia *Vaccinium myrtillus* zajmują dużo większą powierzchnię w stadium optymalnym niż w stadium rozpadu.

Przemiany wnętrza lasu na skutek zmian w strukturze warstwy drzew były wielokrotnie opisywane. Dowiedziono między innymi, że część wody pochodzącej z opadów jest zatrzymywana w koronach drzew, co wywołuje nierównomierne uwilgotnienie gleby (FREEDMAN, PRAGER 1986). Dzięki ograniczaniu dostępu światła, obniżaniu temperatury i pobieraniu znacznych ilości wody drzewostan silnie modyfikuje procesy glebowe (MATSON, BOONE 1984; MLADENOFF 1987; UHL i in. 1988; PARSONS i in. 1994). Poza tym, drzewa bezpośrednio konkurują o wodę i zasoby pokarmowe z roślinami niższych warstw (HORN 1985; MCCUNE 1986). Zależności te powodują, że w ślad za zmianami struktury drzewostanu zachodzącymi w trakcie jego rozwoju postępują przekształcenia podszytu i runa. Kształtowanie warunków świetlnych, termicznych i wilgotnościowych wnętrza lasu przez warstwę drzew powoduje, że intensywność reakcji roślin runa ma bezpośredni związek z wielkością luk (MOORE, VANKAT 1986; COLLINS, PICKETT 1987; NÚÑEZ-FARFÁN, DIRZO 1988; READER, BRICKER 1992; WAYNE, BAZZAZ 1993).

Z podobnymi zjawiskami mamy do czynienia także w świerczynie górnoreglowej. Wzrost znaczenia łanów wietlicy kosztem borówki czarnej od wczesnej fazy stadium optymalnego do późnej fazy stadium rozpadu jest bezpośrednim skutkiem powiększania się luk i zajmowania przez luki coraz większej powierzchni. Zmiany w runie, polegające na zastępowaniu borówki przez wietlicę, trwają zapewne wiele lat po obumarciu drzew. Dlatego jest prawdopodobne, że cała wyrazistość relacji między runem a drzewostanem nie zdążyła się jeszcze ujawnić wobec stosunkowo niedawnego przyspieszenia rozpadu drzewostanów.

Związek odnowienia świerka ze strukturą mozaikową boru górnoreglowego. Odnowienie świerka wykazuje ogromne zróżnicowanie między trzema stadiami rozwojowymi. Jest ono wyraźnie przywiązane do płatów reprezentujących stadium rozpadu i jest praktycznie nieobecne w stadium optymalnym. W stadium dorastania podrost jest stosunkowo liczny, a jego duża przeciętna wysokość świadczy o ograniczonych możliwościach pojawiania się nowych osobników.

W tabeli 18 zestawiono dane liczbowe dotyczące podrostu świerkowego zebrane na trzydziestu jeden powierzchniach usytuowanych w reglu górnym Tatr, Pilska, Pol'any i Babiej Góry. Na wszystkich powierzchniach zastosowano tę samą metodę: podrost liczony był w pasie o szerokości 10 m i długości 70,7 m. W zestawieniu uwzględniono tylko świerki o wysokości ponad 0,5 m i pierśnicy poniżej 2 cm (16 powierzchni) lub wysokości ponad 1,3 m i pierśnicy poniżej 2 cm (15 powierzchni), ponieważ takie grupy osobników uwzględniono w większości publikowanych materiałów. W materiałach publikowanych uderzające jest ogromne

Tabela 18 — Table 18

Odnowienie świerka (liczba osobników/ha) w stadiach rozwojowych górnoreglowych borów świerkowych na terenie Karpat Zachodnich
Spruce regeneration (number of individuals/ha) in developmental stadia of subalpine spruce forests in the West Carpathians

Stadium	Wysokość >50 cm; pierśnica <2 cm Height >50 cm; dbh <8 cm			Wysokość >130 cm; pierśnica <2 cm Height >130 cm; dbh <2 cm		
	z literatury[1] from literature[1]		badania własne this study	z literatury[2] from literature[2]		badania własne this study
	zakres range	średnia mean		zakres range	średnia mean	
Dorastania Building	0–1383	321 (5)[3]	136	0–56	19 (4)	67
Optymalne Optimal	0–50	8 (6)	13	0–140	52 (6)	2
Rozpadu Breakdown	0–1182	327 (5)	108	0–2436	544 (5)	27

[1] SANIGA, SKLENÁR (1989); KORPEĽ (1989a, 1993a); JAWORSKI, KARCZMARSKI (1995); [2] KORPEĽ (1980)
[3] W nawiasach podano liczbę powierzchni o wielkości 0,07 ha (Number of plots 0,07 ha is presented in brackets)

zróżnicowanie zagęszczenia podrostu w każdym stadium. Świadczy to o niereprezentatywności powierzchni o wielkości 0,07 ha w badaniach odnowienia świerka w reglu górnym. Przeprowadzone porównanie pozwala jedynie stwierdzić, że badania wykonane na Babiej Górze potwierdzają generalnie wyniki dotychczasowych obserwacji świerczyn regla górnego całych Karpat. Powszechne jest bardzo skąpe odnawianie się świerka w stadium optymalnym, a fazę odnowienia można wiązać zarówno ze stadium rozpadu, jak i ze stadium dorastania.

Nieobecność podrostu w stadium optymalnym jest przede wszystkim rezultatem braku otwartych powierzchni o dostatecznej wielkości. W środkowej i późnej fazie stadium optymalnego jedna luka, przekraczająca 200 m^2, przypada na powierzchnię około 0,8 ha lasu. We wczesnej fazie stadium optymalnego takich luk jest jeszcze mniej. Czynnikiem ograniczającym może być też brak odpowiednich mikrosiedlisk, ponieważ pod zwartymi drzewostanami zanotowano znacznie mniej szczątków grubych drzew niż w stadium rozpadu. Stosunkowo niewielka jest natomiast ograniczająca rola warstwy runa. Przeważają w niej skupienia *Vaccinium myrtillus* i *Dryopteris dilatata* — gatunków stwarzających najkorzystniejsze warunki dla odnowienia.

Obfitość odnowienia w stadium rozpadu należy przede wszystkim wiązać z pojawieniem się rozległych luk, w których znajduje się dużo szczątków grubych drzew i pagórków wykrotów. Niekorzystne przemiany runa inicjowane po

obumarciu warstwy drzew, polegające na rozprzestrzenianiu się *Athyrium distentifolium*, nie są w stanie zatrzymać osiedlania się świerków w obrębie luk, lecz opóźniają je znacznie. Świerki w większości opanowują bowiem mikrosiedliska, które są dla nich w pełni dostępne dopiero po około dwudziestu latach od złamania bądź wywrócenia starych drzew. Zaobserwowane zagęszczenie podrostu w stadium rozpadu, wynoszące poniżej 400 osobników o wysokości ponad 30 cm na 1 ha, nie gwarantuje formowania się zwartych drzewostanów. Niskie zagęszczenie podrostu może mieć dwie przyczyny. Pierwszą z nich jest zbyt krótki czas, jaki upłynął od rozpoczęcia rozpadu do terminu badań. W przypadku płatów zaliczonych do późnej fazy stadium rozpadu, czas ten wyniósł około czterdziestu lat. Nie pozwoliło to młodym świerkom rosnącym na martwych pniach i pagórkach wykrotów na wejście w skład podrostu. Drugą przyczyną jest długotrwałość fazy odnowienia, która sprawia że osiedlanie się drzew nowej generacji zachodzi jeszcze wtedy, gdy część świerków osiągnęła już rozmiary pozwalające zaliczyć je do warstwy drzew.

Bardzo duże różnice w zagęszczeniu podrostu między stadiami rozwoju tłumaczą skupiskowość odnowienia obserwowaną w skali kilkudziesięciu arów. Skala ta odpowiada wielkości płatów w stadium rozpadu, w których odnowienie zachodzi z największą intensywnością.

Według schematu opracowanego przez KORPEL'A (1979, 1980), a zamieszczonego w wielu późniejszych opracowaniach (KORPEL' 1982; SCHMIDT-VOGT 1985; JAWORSKI 1991), faza odnowienia ograniczona jest do stadium rozpadu i trwa około sześćdziesięciu lat. W świetle uzyskanych wyników proces odnowienia zachodzi jeszcze w stadium dorastania. W stadium tym zanotowano sześć luk o powierzchni ponad 200 m^2 na 1 ha. Utrudnieniem dla osiedlania się młodych świerków może być natomiast mała liczba kłód o dostatecznej grubości i w wystarczająco zaawansowanym rozkładzie. Niedostatek szczątków drzew w badanych płatach stadium dorastania należy wiązać z bardzo długim, zapewne ponad 100-letnim okresem jaki upłynął od rozpadu poprzedniego drzewostanu. Na taką długość wspomnianego okresu wskazuje brak maksimum ilościowego wśród szczątków o silnie zaawansowanym rozkładzie. Uzyskane wyniki pozwalają zatem wnioskować o ponad 100-letnim czasie trwania fazy odnowienia. Na podobnie długą fazę odnowienia wskazuje również HILLGARTER (1971, cytat za MAYER, OTT 1991), na podstawie badań w wysokogórskiej świerczynie rezerwatu Scatlé-Brigels (Alpy).

Struktura mozaikowa jako wskaźnik dynamicznego stanu boru górnoreglowego. Mimo reprezentacji wszystkich stadiów rozwojowych, na całym obszarze badań zdecydowanie dominują świerki o grubości 30–50 cm i wysokości 20–28 m. Na tak dużą jednorodność wymiarów drzew składa się kilka zjawisk:

1. Wyraźna jest dominacja optymalnego stadium rozwojowego. We wszystkich fazach tego stadium struktura jest jednowarstwowa, a najliczniejsze są drzewa o grubości od 30 do 50 cm.

2. Resztki drzewostanu w stadium rozpadu składają się ze świerków o takich samych wymiarach jak pod koniec stadium optymalnego. W związku z tym nawet

wysoki udział powierzchniowy rozpadających się drzewostanów nie zwiększa zróżnicowania grubości i wysokości drzew.

3. Fragmenty boru w stadium dorastania są nieliczne i małopowierzchniowe; choć odmienność struktury warstwy drzew w tym stadium jest wyraźna, to nie ujawnia się ona w ogólnym obrazie lasu.

Wyniki niniejszych badań wskazują na dużą jednorodność struktury drzewostanu na powierzchni kilkunastu hektarów. Uwzględnienie rezultatów badań ZIENTARSKIEGO (1976) i DZIEWOLSKIEGO (1987) uprawnia do rozszerzenia tego wniosku na cały regiel górny Babiej Góry (por. rozdz. VI.1.). Podobne stwierdzenie znalazło się w pracy JAWORSKIEGO i KARCZMARSKIEGO (1989), według których w rozległym pasie babiogórskich borów świerkowych dominuje optymalne stadium rozwojowe, natomiast stadia dorastania i rozpadu spotykane są znacznie rzadziej.

Znajomość czasu trwania kolejnych stadiów rozwojowych pozwala na określenie struktury lasu w stanie równowagi. Stan ten charakteryzuje się stałym udziałem powierzchniowym poszczególnych stadiów. Każde ze stadiów powinno przy tym zajmować powierzchnię wynikającą ze stosunku czasu trwania tego stadium do długości całego cyklu rozwojowego drzewostanu (MAYER, NEUMANN 1981). Możliwe jest wtedy zrównoważenie procesu wzrostu drzewostanu z jego rozpadem na skutek rozmaitych zaburzeń i powstanie mozaiki charakteryzującej się stabilnością struktury (BORMANN, LIKENS 1981; BAKER 1989). W świerczynie górnoreglowej udział powierzchniowy drzewostanów, które osiągnęły stadia dorastania, optymalne i rozpadu powinien zatem wynosić odpowiednio około: 30, 35 i 35 proc., jeśli przyjmiemy wartości podane przez KORPEL'A (1980). Jeśli natomiast zaakceptujemy wyniki badań alpejskich, to udział ten powinien wynosić odpowiednio: 20, 60 i 20 proc. (MAYER, OTT 1991). Wyniki uzyskane w świerczynie babiogórskiej różnią się bardzo od wartości podanych przez KORPEL'A (1980), a nieco większa jest ich zgodność z danymi pochodzącymi z Alp. Na szczególną uwagę zasługuje znikomy udział drzewostanów w stadium dorastania na Babiej Górze, który jest od trzech do pięciu razy mniejszy w stosunku do obydwu propozycji. Udział drzewostanów reprezentujących pozostałe stadia jest bardziej zbliżony do stanu równowagi, jest to jednak tylko stan chwilowy, ponieważ jeszcze około 100 lat temu drzewostany w stadium rozpadu zajmowały niewielką powierzchnię. Świadczy o tym przede wszystkim bardzo niski dzisiaj udział stadium dorastania. Proces rozpadu na większą skalę rozpoczął się dopiero po roku 1940. Wskazuje na to duża liczba martwych drzew w IV stopniu rozkładu, które znajdują się we fragmentach lasu reprezentujących późną fazę stadium rozpadu. Proces ten powtórnie nasilił się w ciągu ostatnich kilkunastu lat i obecnie obejmuje większość płatów znajdujących się w stadium optymalnym. Skutkiem tego będzie znaczne powiększenie powierzchni rozpadających się drzewostanów w ciągu następnych kilkudziesięciu lat. Tezę o kierunkowych zmianach struktury babiogórskiej świerczyny górnoreglowej, polegających na postępującym rozpadzie zwartych drzewostanów stadium optymalnego potwierdza też analiza przeszłego stanu luk (por. rozdz. VI.4).

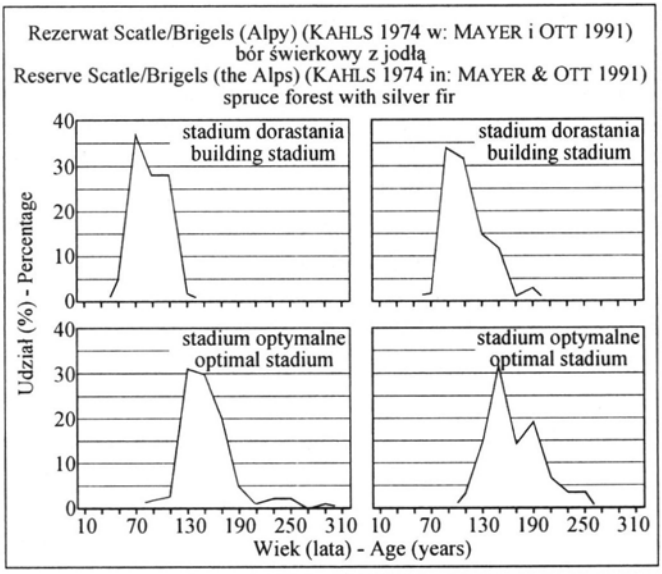
Na brak równowagi badanego fragmentu boru wskazuje także skąpe, jak dotąd, odnowienie świerka. Zagęszczenie podrostu, wynoszące niecałe 100 osobników

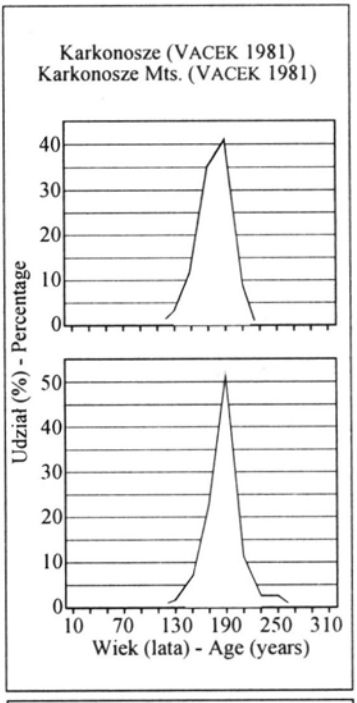
na 1 ha, jest znacznie niższe od zagęszczenia drzew budujących drzewostan. Słaby rozwój młodej generacji świerków jest efektem braku odpowiednich do tego warunków. Rozległe połacie boru w stadium optymalnym pozbawione są podrostu, ponieważ niewielka ilość światła docierająca w nich do gleby uniemożliwia jego rozwój. Z drugiej strony zbyt krótki jest czas, jaki minął od pierwszej fali rozpadu drzewostanów, której świadectwem jest dzisiaj duża liczba szczątków drzew w IV stopniu rozkładu. Nawet odsłonięte przed kilkudziesięciu laty powierzchnie nie zostały jeszcze opanowane przez podrost, ponieważ kłody i pagórki wykrotów dopiero niedawno stały się dlań dostępne. Obecny stan świerczyny daje podstawę do prognozowania przyszłego wzrostu zagęszczenia podrostu. Po raz pierwszy nastąpi to za kilkanaście lat, kiedy kłody znajdujące się dzisiaj w IV stopniu rozkładu osiągną stopień V. Kolejnej fali podrostu można spodziewać się za około czterdzieści lat, ponieważ dopiero wtedy posusz intensywnie wydzielający się od kilku lat dojdzie do V stopnia rozkładu.

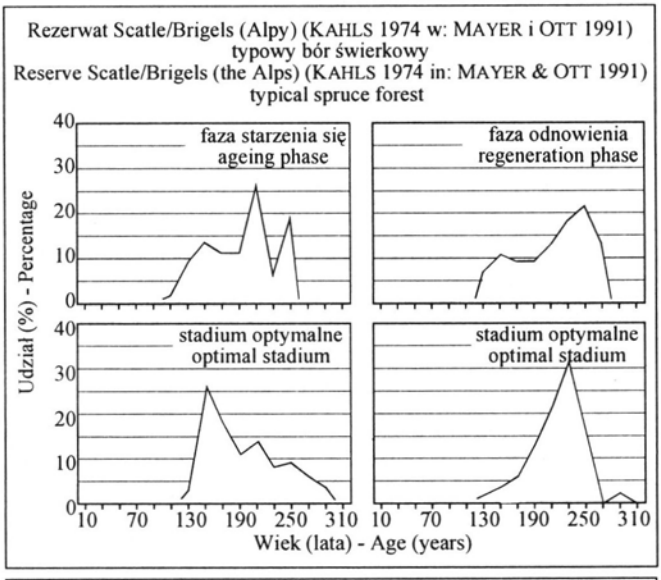
Bór górnoreglowy w granicach obszaru badań daleki jest więc od stanu równowagi. Zbyt dużo jest w nim drzewostanów jednowarstwowych, które osiągnęły stadium optymalne, a za mało drzewostanów młodych, w stadium dorastania. Z wysokim prawdopodobieństwem można przyjąć, że wniosek ten odnosi się do całego regla górnego, skoro wykazano że badany fragment jest reprezentatywny dla tego piętra w masywie Babiej Góry (por. rozdz. VI.1).

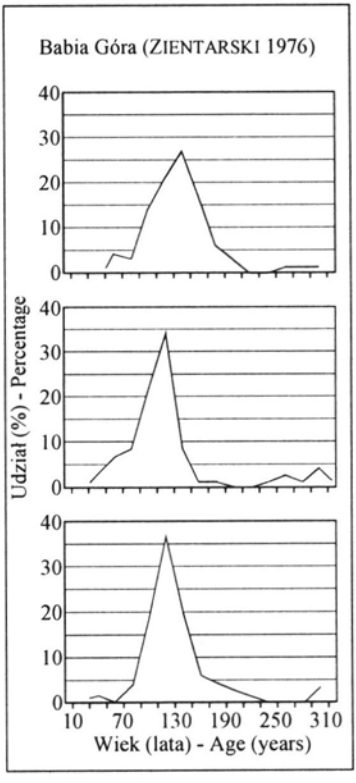
We wspomnianym już wcześniej rezerwacie Kotlový Žľab w Tatrach Zachodnich wykonano w latach 1968 i 1988 mapy rozmieszczenia stadiów rozwojowych (KORPEĽ 1993a). Poza strefą zwartego boru świerkowego obiekt ten obejmuje także górną część regla górnego z rozrzedzonym borem i pas górnej granicy lasu. W celu porównania Babiej Góry z rezerwatem Kotlový Žľab, w tym ostatnim zmierzono wielkość płatów za pomocą planimetru (po powiększeniu publikowanych map o 200 proc.) i obliczono udział stadiów rozwojowych ograniczając się do pasa zwartego boru o powierzchni 32,5 ha.

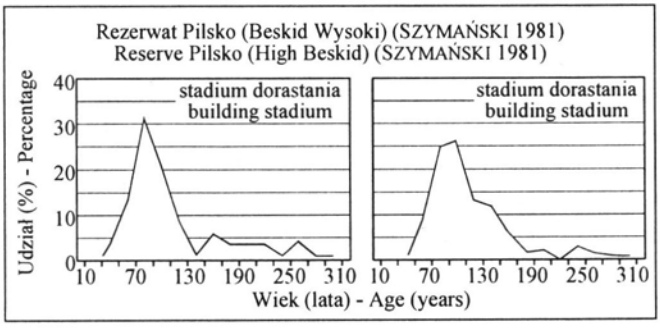
W roku 1968 w rezerwacie Kotlový Žľab drzewostany w stadium optymalnym zajmowały 60 proc. pasa zwartego boru, natomiast na stadium rozpadu przypadało 40 proc. Do roku 1988 proporcje między tymi dwoma stadiami odwróciły się. Na sześćdziesięciu dziewięciu procentach powierzchni postępował lub zakończył się już rozpad drzewostanu, a tylko 31 proc. pokrywało stadium optymalne. W obu terminach nie zanotowano obecności drzewostanów w stadium dorastania. Jako reprezentujące stadium rozpadu przyjęto również powierzchnie odkryte, w których zachodził proces odnowienia oraz wiatrołomy bez odnowienia. Bardzo wysoki udział stadium optymalnego i nieobecność stadium dorastania w roku 1968 trzeba przyjąć, podobnie jak na Babiej Górze w roku 1993, za wskaźnik braku równowagi między wzrostem i obumieraniem drzewostanów. Efektem braku równowagi między tymi procesami było szybkie powiększanie się areału rozpadających się świerczyn w ciągu dwudziestu lat. Zjawisko zaobserwowane w tatrzańskim borze górnoreglowym pokazuje prawdopodobny scenariusz przyszłych zmian regla górnego w masywie Babiej Góry.


Rezerwat Scatle/Brigels (Alpy) (KAHLS 1974 w: MAYER i OTT 1991)
bór świerkowy z jodłą
Reserve Scatle/Brigels (the Alps) (KAHLS 1974 in: MAYER & OTT 1991)
spruce forest with silver fir
stadium dorastania
building stadium
stadium dorastania
building stadium
stadium optymalne
optimal stadium
stadium optymalne
optimal stadium
Udział (%) - Percentage
Wiek (lata) - Age (years)


Karkonosze (VACEK 1981)
Karkonosze Mts. (VACEK 1981)
Udział (%) - Percentage
Wiek (lata) - Age (years)


Rezerwat Scatle/Brigels (Alpy) (KAHLS 1974 w: MAYER i OTT 1991)
typowy bór świerkowy
Reserve Scatle/Brigels (the Alps) (KAHLS 1974 in: MAYER & OTT 1991)
typical spruce forest
faza starzenia się
ageing phase
faza odnowienia
regeneration phase
stadium optymalne
optimal stadium
stadium optymalne
optimal stadium
Udział (%) - Percentage
Wiek (lata) - Age (years)


Babia Góra (ZIENTARSKI 1976)
Udział (%) - Percentage
Wiek (lata) - Age (years)


Rezerwat Pilsko (Beskid Wysoki) (SZYMAŃSKI 1981)
Reserve Pilsko (High Beskid) (SZYMAŃSKI 1981)
stadium dorastania
building stadium
stadium dorastania
building stadium
Udział (%) - Percentage
Wiek (lata) - Age (years)

Struktura i dynamika boru górnoreglowego jako łączny efekt obumierania drzew i odnowienia świerka. Jeśli światłożądność odnawiającego się gatunku wymaga dużych luk, a warstwę drzew budują osobniki o wąskich koronach to następowanie po sobie kolejnych generacji drzewostanu nie może odbywać się na drodze wymiany pojedynczych drzew. Koniecznym zjawiskiem jest wtedy ich grupowe zamieranie (SHUGART 1987). W stadiach optymalnym i rozpadu, kiedy większość świerków osiąga wysokość od 20 do 30 m, obumarcie pojedynczego drzewa tworzy zazwyczaj lukę o wielkości poniżej 20 m^2. Dopiero śmierć siedmiu świerków rosnących obok siebie powoduje powstanie otwartej powierzchni, obejmującej około 200 m^2, która umożliwia osiągnięcie przez podrost zagęszczenia kilkuset osobników na 1 ha. O tym, że kilkuarowe luki stwarzają dobre warunki dla procesu odnowienia i rozwoju drzewostanu świadczy obecność w stadium dorastania kilku płatów o podobnej wielkości. Również we wczesnej fazie stadium optymalnego część płatów jest mniejszych niż 5 arów.

Dzięki odnawianiu się świerka w lukach o wielkości kilku arów, w świerczynie górnoreglowej istnieją warunki do formowania się drzewostanów o silnie zróżnicowanej strukturze wieku, nawet w skali kilkudziesięciu arów. Znaczenie małopowierzchniowego odnowienia świerka w reglu górnym jest jednak niewielkie, a przemawia za tym niski udział kilkuarowych, jednorodnych płatów drzewostanu. Wynosi on odpowiednio 14 i 19 proc. w stadium dorastania i we wczesnej fazie stadium optymalnego. Interesujące, że w późniejszych fazach stadium optymalnego tak małych, jednorodnych płatów jest znacznie mniej. Ich brak świadczy prawdopodobnie o zmniejszaniu się odrębności niewielkich skupień świerków w miarę ich starzenia się i zmniejszania liczby budujących je osobników. Jest to rezultat intensywnego przyrostu młodych drzew i szybkiego przerzedzania młodych drzewostanów. W wyniku tych procesów rozwojowych z kilkudziesięciu lub kilkunastu świerków w stadium dorastania do późnych faz stadium optymalnego przeżywa zaledwie kilka, które stosunkowo słabo wyróżniają się rozmiarami wśród otaczających je starszych fragmentów lasu. Biorąc pod uwagę wszystkie fazy i stadia rozwojowe, płaty o powierzchni poniżej 5 arów zajmują zaledwie 5 proc. badanego boru górnoreglowego.

Liczne analizy struktury wiekowej górnoreglowych drzewostanów wykonane na powierzchniach o wielkości od 0,25 do 1 ha w pasie zwartego boru, ujawniają duże zróżnicowanie wieku świerków. Przykładem są wyniki badań z Babiej Góry (ZIENTARSKI 1976; JAWORSKI, KARCZMARSKI 1995), Pilska (SZYMAŃSKI 1981), Karkonoszy (VACEK 1981) i Alp (KALHS 1974 cytat za MAYER, OTT 1991).

Ryc. 83. Struktura wieku górnoreglowych drzewostanów świerkowych Alp, Karpat i Sudetów według materiałów publikowanych; z materiałów VACKA (1981) usunięto młodsze niż 30 lat odnowienie świerka; do materiałów ZIENTARSKIEGO (1976) i SZYMAŃSKIEGO (1981) zastosowano skalę procentową

Fig. 83. Age structure of subalpine spruce stands in the Alps, Carpathians, and Sudetes according to published data; from the data by VACEK (1981) spruce regeneration younger than 30 years was removed; the data by ZIENTARSKI (1976) and SZYMAŃSKI (1981) were transformed to percent scale

Przy zróżnicowaniu wieku dochodzącym nawet do 300 lat, w większości badanych drzewostanów wyróżnić można jedną, wyraźnie panującą generację drzew. Składa się ona ze świerków, których wiek zawiera się w przedziale o szerokości od 80 do 150 lat (Ryc. 83). Oprócz niej, warstwę drzew budują stosunkowo nieliczne i znacznie starsze osobniki, które są pozostałością wcześniejszej i ustępującej generacji. Od początku fazy odnowienia do osiągnięcia jej maksymalnego natężenia mija zazwyczaj od 60 do 80 lat, następne 20–40 lat trwa okres intensywnego odnowienia, po czym bardzo szybko następuje jego kres (Ryc. 83). W większości przypadków narastanie fazy odnowienia zachodzi dłużej niż jej wygasanie. Równie długie, jak w borze górnoreglowym, trwanie fazy odnowienia zaobserwowano w innych górskich lasach iglastych (SPIES, FRANKLIN 1989; LERTZMAN, KREBS 1991; LITTLE i in. 1994).

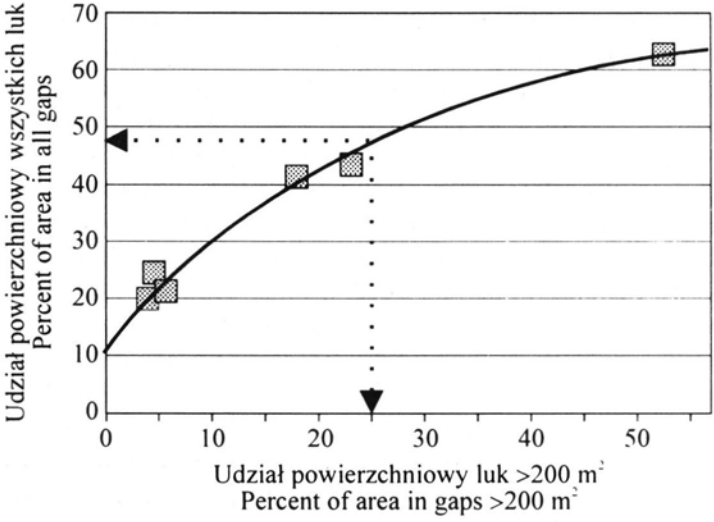
Przedstawione przykłady dowodzą, że w skali przestrzennej do 1 ha odnowienie świerka w reglu górnym charakteryzuje się wybitną nieciągłością, co świadczy o periodyczności i jednoczesności pojawiania się korzystnych warunków dla rozwoju młodych świerków na tak dużych powierzchniach. Konfrontacja tego wniosku z wynikami niniejszych badań prowadzi do postawienia następującego pytania: *Dlaczego, mimo dobrych warunków dla rozwoju świerka w kilkuarowych lukach w reglu górnym dochodzi do wielkopowierzchniowych zniszczeń drzewostanu, a proces odnowienia zachodzi najczęściej na powstałych w ten sposób otwartych powierzchniach*?

Sukces odnowienia świerka w lukach obejmujących tylko kilka arów zdaje się sugerować, że nawet stosunkowo wysokie wymagania młodych osobników wobec światła nie są odpowiedzialne za katastroficzny charakter dynamiki świerczyn górnoreglowych, ponieważ dla rozwoju nowej generacji drzew obecność dużych, otwartych powierzchni nie jest konieczna. Według najbardziej rozpowszechnionych poglądów przyczyn powstawania rozległych zaburzeń w warstwie drzew należy szukać w niskiej odporności jednogatunkowych drzewostanów świerkowych na silne wiatry, osadzanie śniegu i szadzi oraz żerowanie owadów ksylofagicznych i kambiofagicznych (BZOWSKI, DZIEWOLSKI 1973; KORPEL' 1980, 1982; MAYER, OTT 1991). Na dużą wrażliwość świerków na niszczące oddziaływanie czynników zewnętrznych niewątpliwie mają wpływ: bardzo płytki system korzeniowy (PRZYBYLSKI 1977), zimozieloność ułatwiająca akumulację śniegu i lodu w koronach drzew (A.B. 1971; ZAWADA 1973; SCHMIDT-VOGT i in. 1992) oraz duża liczba naturalnych wrogów (CAPECKI 1977; SIWECKI 1977). Z kolei silne zahamowanie przyrostu grubości i wysokości drzewa po kilkudziesięciu latach życia (BOROWSKI 1968; FELIKSIK 1972; HYTTEBORN i in. 1987; CHERUBINI i in. 1996) prowadzi do formowania się jednowarstwowych drzewostanów, nawet przy ich znacznym zróżnicowaniu wiekowym (KORPEL' 1980, 1982). Konsekwencją wyrównania wymiarów drzew jest ich zbliżona reakcja na oddziaływanie rozmaitych czynników, co może sprzyjać jednoczesnemu rozpadowi drzewostanu na dużych powierzchniach.

Rozpad drzewostanów występujący jednocześnie na dużym obszarze, tak typowy dla pasa zwartych borów świerkowych, może mieć również związek ze

światłożądnością świerka i jego odnawianiem się w co najmniej kilkuarowych lukach. Jeśli przyjmiemy, że (1) cały cykl rozwojowy świerczyny górnoreglowej zamyka się w czasie T_{cykl} oraz że (2) od początku rozpadu drzewostanu do powstania w miarę zwartego podrostu świerka (faza odnowienia) mija okres $T_{f.odn.}$, to dla zachowania ciągłości procesu odnowienia luki sprzyjające rozwojowi podrostu powinny stale zajmować $T_{f.odn.}/T_{cykl} \cdot 100\%$ powierzchni. Według KORPEL'A (1980) długość cyklu rozwojowego górnoreglowego boru wynosi około 350 lat, natomiast według MAYERA i OTTA (1991) może osiągać nawet 500 lat. Dla Karpat Zachodnich, w tym i dla Babiej Góry należy raczej przyjąć wartość zaproponowaną przez KORPEL'A (1980), ponieważ wiek najstarszych świerków rosnących obecnie w reglu górnym Babiej Góry, Pilska i Tatr bardzo rzadko przekracza 300 lat (ZIENTARSKI 1976; PACYNIAK 1992). Według KORPEL'A (1980) oraz MAYERA i OTTA (1991) faza odnowienia trwa od 50 do 150 lat. Na podstawie niniejszych badań można przyjąć, że zagęszczenie podrostu stabilizuje się dopiero po siedemdziesięciu latach od rozpadu drzewostanu. Okres ten można uznać za minimalną długość fazy odnowienia (por. rozdz. VI.5). Na podstawie struktury wieku drzewostanów świerkowych w reglu górnym można natomiast przyjąć, że faza odnowienia trwa ponad osiemdziesiąt lat (Ryc. 83). Taka jest bowiem zazwyczaj różnica wieku między drzewami, które osiedliły się na początku tej fazy a drzewami, które wyznaczają koniec okresu intensywnego odnowienia (ZIENTARSKI 1976; SZYMAŃSKI 1981; VACEK 1981; KALHS 1974, cytat za MAYER, OTT 1991). Przyjęcie 70–100 lat za długość fazy odnowienia jest zatem całkowicie uzasadnione. Przytoczone liczby pozwalają na określenie wymaganego udziału powierzchniowego luk sprzyjających odnowieniu na 20 proc., jeśli $T_{f.odn.} = 70$ lat, a $T_{cykl} = 350$ lat, lub 29 proc., jeśli $T_{f.odn.} = 100$ lat, a $T_{cykl} = 350$ lat. Podane wartości są skrajne i wydaje się, że przyjęcie pośredniej, czyli około 25 proc. może być podstawą dalszych rozważań. Odpowiada to fazie odnowienia o długości prawie 90 lat i całemu cyklowi, który zamyka się w trzystu pięćdziesięciu latach.

Powstawanie luk w reglu górnym jest zjawiskiem losowym, czego wyrazem jest lognormalny rozkład ich wielkości (por. rozdz. VI.4). Zgodnie z tym rozkładem, najczęstsze przerwy w sklepieniu lasu są mniejsze od wielkości średniej, a prawdopodobieństwo pojawienia się luki bardzo szybko zmniejsza się w miarę wzrostu jej powierzchni. Dla warunków odnowienia świerka istotne jest zatem, że nawet wtedy, gdy wielkość części luk wynosi kilka arów to większość przerw w warstwie drzew i tak jest za mała. Jeśli spojrzeć na drzewostany, które osiągnęły różne stadium i fazę rozwoju to okazuje się, że w większości z nich powierzchnia luk odpowiednich dla odnowienia stanowi niewielką część wszystkich luk. I tak, w stadium optymalnym luki o wielkości ponad 200 m^2 zajmują od 4,0 do 5,7 proc. powierzchni, gdy tymczasem powierzchniowy udział wszystkich luk wynosi od 20 do 24,5 proc. (Ryc. 84). Z ryciny 84 można wywnioskować, że udział powierzchniowy luk stwarzających korzystne warunki dla odnowienia osiąga 25 proc. dopiero wtedy, gdy wszystkie luki zajmują prawie połowę powierzchni. Oznacza to, że dla zapewnienia ciągłości procesu odnowienia w borze górnoreglowym połowa jego powierzchni stale powinna być pozbawiona warstwy drzew.



Ryc. 84. Wyznaczenie całkowitego udziału powierzchniowego luk przy 25 proc. udziale luk o wielkości >200 m^2, na podstawie zależności między całkowitym powierzchniowym udziałem luk a udziałem luk o wielkości ponad 200 m^2 w drzewostanach różnych faz i stadiów rozwojowych i drzewostanach trwale rozrzedzonych; krzywą dopasowano odręcznie

Fig. 84. Estimation of total percentage of the whole gap area assuming that 25% of gaps are of size >200 m^2, on the basis of relationship between total percentage of gaps and percentage of gaps >200 m^2 in stands of different developmental stadia and phases, and in permanently loose stands; the curve was fitted by hand

Tak niskie zwarcie drzewostanu trzeba uznać za czynnik sprzyjający jego zniszczeniom pod wpływem wiatru (UKLEJA 1986). Pojawienie się przerw w sklepieniu lasu zwiększa jego szorstkość i ułatwia powstawanie zawirowań powietrza (LOVETT, REINERS 1986), które wnikając głęboko między drzewa atakują ich korony na większej powierzchni (FOSTER, D. R. 1988; RUEL 1995). Niskie zwarcie oznacza również ograniczenie kontaktu między koronami sąsiednich drzew, co obniża ich odporność na uszkodzenie przez wiatr (BLACKBURN i in. 1988). Wszystkie wspomniane zjawiska z całą mocą dotyczą strefy zwartego boru, gdzie drzewa rozwijają się w warunkach dużego zagęszczenia, w związku z czym ich korony osadzone są zazwyczaj wysoko, a współczynnik smukłości strzały (wysokość/pierśnica) większości świerków wynosi od 60 do 100 (KORPEL' 1980). SCHMIDT-VOGT i in. (1987) są zdania, że już współczynnik smukłości poniżej 80 zapewnia stabilność świerka. Jednak BECQUEY i RIOU-NIVERT (1987) uważają, że rozrzedzone drzewostany, złożone ze świerków o współczynniku pomiędzy 60 a 100 i wysokości ponad 20 m, tracą stabilność pod wpływem silnych wiatrów.

Pokryte szpilkami gałęzie świerków gromadzą zimą duże ilości śniegu i lodu. Zwłaszcza przylegająca do gałęzi szadź może stać się przyczyną powstawania złomów lub uszkodzeń koron przy silnym wietrze (KLÖTZLI 1968; GRIER 1988;

NICHOLAS, ZEDAKER 1989; SCHMIDT, GLUNS 1991). Natomiast szkody od okiści należą prawdopodobnie do rzadkości w reglu górnym, ponieważ już współczynnik smukłości o wartości około 80 powoduje, że śnieg zostaje strząśnięty zanim wiatr osiągnie prędkość wystarczającą do złamania lub wywrócenia świerka (PELTOLA i in. 1997). Akumulacja stałych osadów na brzegach otwartych powierzchni zachodzi intensywniej niż w głębi drzewostanu (FOSTER, J. R. 1988; SEISCHAB i in. 1993; PELTOLA i in. 1997). W rezultacie bardziej rozrzedzone drzewostany ulegają większym zniszczeniom.

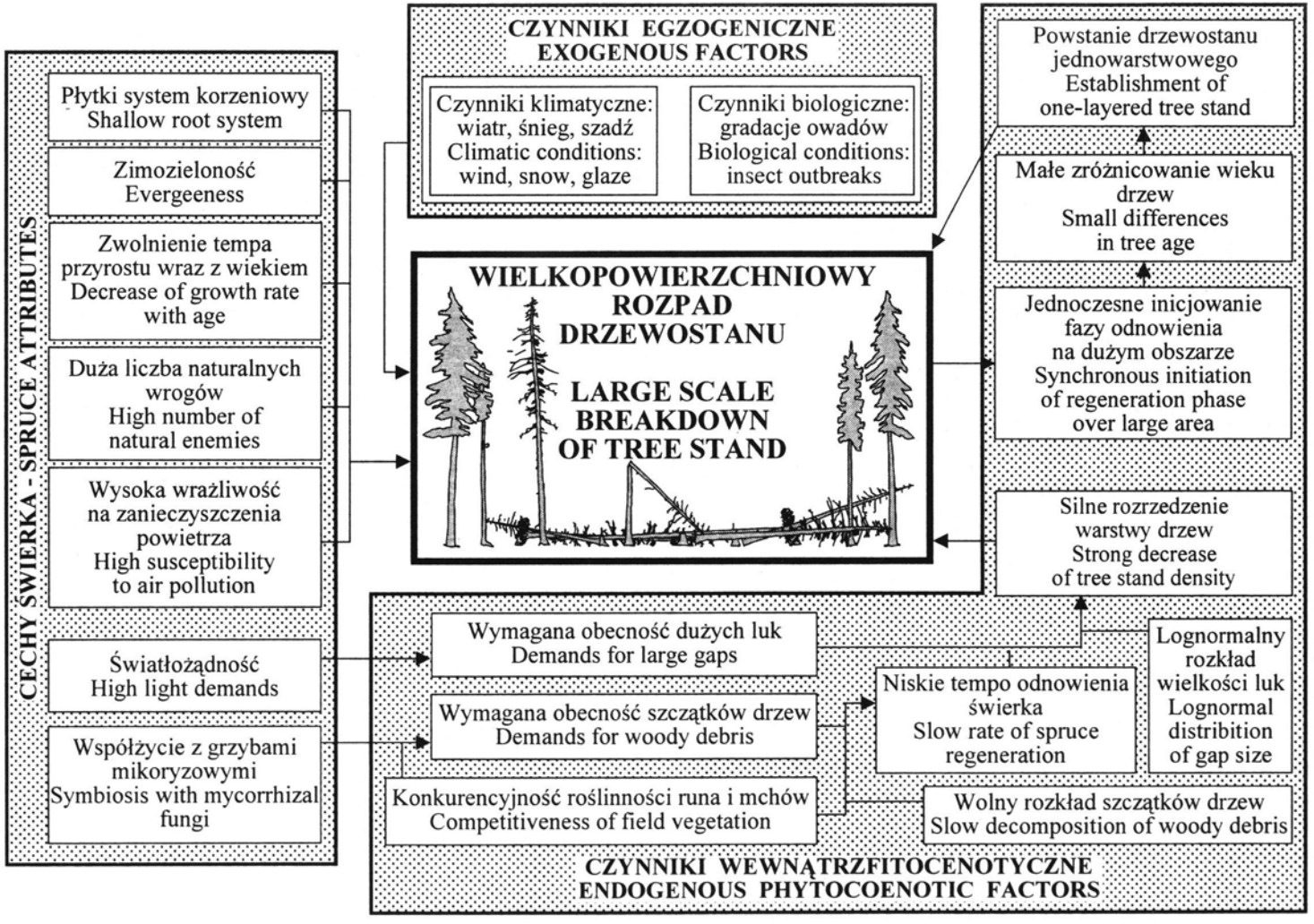
Można zatem uznać, że zniszczenia drzewostanów górnoreglowych na dużych powierzchniach mają związek nie tylko z niską odpornością jednogatunkowych drzewostanów świerkowych na silne wiatry, osadzanie śniegu i szadzi oraz żerowanie owadów ksylofagicznych i kambiofagicznych (Ryc. 85). Niewystarczające jest również uwzględnienie małego zróżnicowania wieku jednowarstwowych drzewostanów, powstałych przez opanowanie rozległych, otwartych powierzchni. Trzeba jeszcze wziąć pod uwagę uwarunkowania procesu odnowienia świerka. Stwierdzone w niniejszych badaniach prawidłowości upoważniają do wymienienia jeszcze trzech zjawisk, które mogą mieć istotny wpływ na kształtowanie się wielkoobszarowej mozaiki drzewostanów w reglu górnym:

1. Duże zapotrzebowanie młodych drzew na światło, które może być zaspokojone dopiero w lukach kilkuarowych.

2. Bardzo niskie tempo procesu odnowienia, które jest w dużym stopniu związane z przestrzennym i czasowym ograniczeniem występowania mikrosiedlisk sprzyjających jednocześnie kiełkowaniu nasion i rozwojowi młodych drzew (*save sites* w sensie HARPERA 1990).

3. Losowość pojawiania się luk, znajdująca odzwierciedlenie w lognormalnym rozkładzie ich wielkości. Powoduje ona, że duże, odpowiednie dla odnowienia luki stanowią niewielką część wszystkich przerw w warstwie drzew. Zanim udział dużych luk osiągnie poziom wystarczający dla rozwoju młodej generacji świerków, drzewostan staje się silnie przerzedzony i nieuchronnie rozpada się na całej powierzchni.

Powyższe stwierdzenia w zupełnie nowym świetle stawiają zagadnienie stabilności borów górnoreglowych. Zanik warstwy drzew na dużych powierzchniach jest bowiem nie tylko skutkiem oddziaływania czynników naturalnych i antropogenicznych, zewnętrznych w stosunku do fitocenoz, tak jak utrzymują wszystkie dotychczasowe opracowania poświęcone ekologii świerczyn wysokogórskich. Rozległe zniszczenia drzewostanu pozostają również w związku z wieloma zjawiskami wewnątrzfitocenotycznymi, składającymi się na przemiany struktury lasu w całym cyklu jego rozwoju. U podłoża tych zjawisk leżą między innymi uwarunkowania naturalnego odnowienia świerka w położeniach wysokogórskich. Wielkopowierzchniowy charakter przemian, łącznie z jednoczesnym rozpadem drzewostanu na dużym obszarze, jest w ten sposób nieodłączną właściwością świerczyny wysokogórskiej i jako jedna z cech tego lasu w swoisty sposób kształtuje krajobraz regla górnego.


CECHY ŚWIERKA - SPRUCE ATTRIBUTES
Płytki system korzeniowy
Shallow root system
Zimozieloność
Evergeeness
Zwolnienie tempa przyrostu wraz z wiekiem
Decrease of growth rate with age
Duża liczba naturalnych wrogów
High number of natural enemies
Wysoka wrażliwość na zanieczyszczenia powietrza
High susceptibility to air pollution
Światłożądność
High light demands
Współżycie z grzybami mikoryzowymi
Symbiosis with mycorrhizal fungi
CZYNNIKI EGZOGENICZNE
EXOGENOUS FACTORS
Czynniki klimatyczne: wiatr, śnieg, szadź
Climatic conditions: wind, snow, glaze
Czynniki biologiczne: gradacje owadów
Biological conditions: insect outbreaks
WIELKOPOWIERZCHNIOWY ROZPAD DRZEWOSTANU
LARGE SCALE BREAKDOWN OF TREE STAND
Powstanie drzewostanu jednowarstwowego
Establishment of one-layered tree stand
Małe zróżnicowanie wieku drzew
Small differences in tree age
Jednoczesne inicjowanie fazy odnowienia na dużym obszarze
Synchronous initiation of regeneration phase over large area
Silne rozrzedzenie warstwy drzew
Strong decrease of tree stand density
Wymagana obecność dużych luk
Demands for large gaps
Wymagana obecność szczątków drzew
Demands for woody debris
Konkurencyjność roślinności runa i mchów
Competitiveness of field vegetation
Niskie tempo odnowienia świerka
Slow rate of spruce regeneration
Lognormalny rozkład wielkości luk
Lognormal distribition of gap size
Wolny rozkład szczątków drzew
Slow decomposition of woody debris
CZYNNIKI WEWNĄTRZFITOCENOTYCZNE
ENDOGENOUS PHYTOCOENOTIC FACTORS

VII. PODSUMOWANIE WYNIKÓW I WNIOSKI

Obumieranie drzew

1. W ciągu ostatnich kilkunastu lat świerki w babiogórskim borze górnoreglowym najczęściej zamierały na stojąco. Posusz stojący stanowi blisko trzy czwarte wszystkich martwych pni. Złamaniu uległa jedna piąta drzew, natomiast najmniej jest wykrotów — tylko 7 proc. posuszu. Prawdopodobieństwo, że drzewo uschnie na stojąco jest największe wśród drzew najcieńszych i najgrubszych. Udział złomów rośnie systematycznie i osiąga maksimum wśród drzew najgrubszych. Wykroty najczęściej powstają wówczas, gdy świerki mają grubość od 30 do 50 cm.

2. Spośród różnych kategorii posuszu tylko rozmieszczenie wykrotów wykazuje wyraźną skupiskowość. Świadczy to o lokalnosiedliskowych uwarunkowaniach wywracania się świerków w granicach regla górnego. Rozmieszczenie wykrotów wykazuje wyraźny związek z terenem o niewielkim nachyleniu.

3. Grube świerkowe kłody mogą zalegać w borze górnoreglowym około stu pięćdziesięciu lat. Później ślady kłód na powierzchni gleby ulegają zatarciu. Ich szczątki są jednak ciągle obecne i ujawniają się zazwyczaj w postaci wydłużonego płatu epiksylicznych mchów lub szpaleru świerków. Okres stu kilkudziesięciu lat jest za krótki do całkowitego rozkładu materii organicznej zawartej w drewnie.

4. Ułożenie kłód w świerczynie babiogórskiej wskazuje na dominującą rolę wiatru przy powstawaniu złomów i wywrotów. O ułożeniu kłód decyduje także nachylenie stoku — im jest ono większe tym więcej drzew wywraca się w dół. Kierunek wywrócenia się drzewa zależy od jego wymiarów. W miarę ich zwiększania się o ułożeniu kłody coraz silniej decyduje wiatr, a znaczenie nachylenia stoku maleje.

5. Wydzielanie się posuszu nie jest obecnie rekompensowane przyrostem miąższości żywych drzew. Intensywność obumierania drzew od kilkunastu lat prawie dwukrotnie przewyższa tempo przyrostu miąższości.

Luki

6. Niewielkie przerwy w warstwie drzew, obejmujące powierzchnię od kilku metrów kwadratowych do kilku arów, są naturalnym elementem struktury boru górnoreglowego. Najliczniejsze i pokrywające największą powierzchnię są małe luki, nie przekraczające 100 m^2. Rozmieszczenie luk, zwłaszcza tych najmniejszych, jest skupiskowe.

Ryc. 85. Rola różnych czynników w wielkopowierzchniowym rozpadzie drzewostanów świerkowych regla górnego (opracowano na podstawie publikowanych wyników badań i rezultatów niniejszych badań)
Fig. 85. The role of different factors in the large-scale breakdown of subalpine spruce stands (on the basis of published results and the results of this study)

7. Większość luk charakteryzuje się niejednorodnością, która jest związana z ich sukcesywnym powiększaniem się na skutek obumierania świerków rosnących w bezpośrednim sąsiedztwie. Dzięki temu w luce znajdują się szczątki drzew o bardzo różnym zaawansowaniu rozkładu. Od powstania około połowy luk do ich ostatniego powiększenia upłynęło co najmniej 20 lat.

8. Zagęszczenie leżących kłód i ich powierzchnia są w lukach około dwukrotnie wyższe niż pod okapem świerków. W lukach kłody mają większą grubość, niż poza nimi.

9. W ciągu ostatnich lat nastąpiły zmiany w procesie powstawania luk. Ograniczeniu uległo pojawianie się nowych luk, natomiast przybrały na sile procesy powiększania się już istniejących oraz łączenia się małych luk w większe.

10. Nawet bardzo wolny przyrost łącznej powierzchni luk, tak jak w ciągu ostatnich kilkunastu lat wynoszący zaledwie 66 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$, przy jednoczesnym braku zjawisk o charakterze katastrofy może doprowadzić w ciągu następnych kilkudziesięciu lat do znacznego obniżenia zwarcia drzewostanu, z około 70 proc. w roku 1993 do 50 proc. około roku 2016.

Warstwa runa

11. W runie boru górnoreglowego wyróżnić można kilkanaście synuzjów, charakteryzujących się wyraźną dominacją jednego bądź dwóch gatunków. Różnice między nimi są przede wszystkim ilościowe i tylko w niewielkim stopniu dotyczą składu gatunkowego.

12. Jedynie synuzja z *Athyrium distentifolium* i z *Calamagrostis arundinacea* zwiększają zajmowaną powierzchnię na coraz bardziej stromych stokach. Z kolei występowanie synuzjów, w których panuje bądź współpanuje *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica* lub *Vaccinium myrtillus* przypisane jest do zboczy o niewielkim nachyleniu. Niezależnie od nachylenia rozmieszczone są wszystkie synuzja, w których gatunkiem panującym jest *Dryopteris dilatata* lub *Calamagrostis villosa*. Również rozmieszczenie większości synuzjów z *Polytrichum formosum* jako dominantem nie wykazuje kierunkowych zmian w miarę wzrostu nachylenia stoku.

13. Zróżnicowanie runa jest wyraźnie uzależnione od obecności luk i ich wielkości. Co prawda pod okapem drzew i w lukach wszystkich klas wielkości dominującym typem runa są łany wietlicy alpejskiej, jednak ich udział zwiększa się systematycznie wraz ze wzrostem wymiarów luk. Pozytywnie z wielkością luk związane jest jeszcze tylko rozmieszczenie płatów z *Dryopteris dilatata* i *Rubus idaeus*. Zwiększenie powierzchni luk powoduje z kolei istotny spadek udziału trzech synuzjów, w których gatunkiem dominującym jest *Vaccinium myrtillus*. Z wielkością luk nie jest natomiast istotnie związane rozmieszczenie większości synuzjów, w których gatunkiem dominującym jest *Dryopteris dilatata*.

Odnowienie świerka

14. Na proces odnowienia świerka bardzo silnie oddziałują rośliny warstwy runa. W płatach charakteryzujących się masowym pojawem *Polytrichum formosum*

lub *Athyrium distentifolium*, a także w ziołoroślach z klasy *Betulo-Adenostyletea* świerk znajduje bardzo dobre warunki do kiełkowania, lecz jego dalszy rozwój jest silnie ograniczony. Z kolei we fragmentach boru z *Vaccinium myrtillus* kiełkowanie nasion jest bardzo słabe, ale przeżywalność młodych osobników jest stosunkowo wysoka. Jedynie w obrębie synuzjów z *Dryopteris dilatata* wysokie jest zarówno kiełkowanie nasion, jak i przeżywanie kilkuletnich świerków. Takie bogactwo reakcji najmłodszych świerków w zależności od typu runa świadczy o różnorodności procesów kształtujących odnowienie świerka na jego wczesnych etapach.

15. Wkraczanie świerków na pagórek wykrotu rozpoczyna się bardzo szybko po wywróceniu się drzewa i trwa kilkadziesiąt lat. Możliwość osiedlania się świerków na pagórku zależy od jego rozmiarów. Zaburzenia gleby powstałe na skutek wywracania się drzew o grubości poniżej 20 cm nie mają prawie żadnego znaczenia dla procesu odnowienia świerka. Istotną rolę odgrywają wykroty drzew o pierśnicy ponad 30 cm.

16. W ciągu około dwudziestu lat od śmierci drzewa jego szczątki są niemal całkowicie niedostępne dla odnowienia świerka. Dopiero po pojawieniu się płytkich bruzd na jego powierzchni, które sprzyjają zatrzymywaniu diaspor i gromadzeniu drobnych cząstek humusu, możliwe jest osiedlanie się większej liczby młodych świerków. Nie wcześniej niż po upływie około trzydziestu lat od śmierci drzewa, dzięki zetknięciu się kłody z podłożem, następuje zdecydowana poprawa warunków odnowienia świerka.

17. Podrost pojawia się na kłodzie w większej liczbie dopiero po około czterdziestu latach od śmierci drzewa. Jest to efekt wcześniejszego o 20 lat udostępnienia kłody dla odnowienia. Dopiero 70 lat po śmierci drzewa zahamowany zostaje przyrost zagęszczenia podrostu na kłodzie.

18. Obok zaawansowania rozkładu, odnowienie świerka zależy także od wymiarów szczątków drzew. Wydzielający się, nawet bardzo intensywnie, posusz o grubości poniżej 20 cm ma niewielkie znaczenie dla rozwoju nowej generacji świerka. Dla procesu odnowienia ważne jest natomiast, by na dnie lasu leżały martwe pnie o pierśnicy co najmniej 30 cm.

19. Proces odnowienia w borze górnoreglowym jest silnie uzależniony od obecności dużych luk, powstałych na skutek obumierania drzew. Minimalna wielkość przerw w sklepieniu lasu, która zapewnia dobre warunki rozwoju młodego pokolenia świerków wynosi około 200 m^2. Korzystne warunki dla odnowienia świerka pojawiają się zatem dopiero wtedy, gdy obumarciu ulegnie grupa około siedmiu drzew.

20. W borze górnoreglowym stale obecny jest bank kilkuletnich świerków rosnących w warunkach ograniczonego dostępu do światła. Eliminuje je kilkunastoletni okres oczekiwania na śmierć panujących drzew. Częste występowanie lat nasiennych daje gwarancję, że bank nalotu składający się z co najmniej kilkuset osobników na 1 ha jest stałym elementem populacji świerka.

21. Przestrzenny obraz procesu obumierania drzew ulegał modyfikacji w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat. Ponad 30 lat temu proces ten obejmował powierzchnie, które obecnie reprezentują zaawansowaną fazę stadium rozpadu. Około 20–30 lat temu, przy ograniczeniu rozpadu starych świerczyn, zachodziło głównie intensywne przerzedzanie się młodych drzewostanów, które osiągnęły teraz wczesną fazę stadium optymalnego. Kilkanaście lat temu intensywne obumieranie drzew objęło natomiast cały bór, bez względu na fazę i stadium rozwoju, a wśród zamierających drzew wyraźnie zwiększył się udział tych najgrubszych.

22. Uwzględnienie struktury mozaikowej lasu stwarza możliwości interpretacji skupiskowości rozmieszczenia luk. Najwięcej luk jest we wczesnej fazie stadium optymalnego, najmniej zaś w późnej fazie stadium rozpadu. Wielkość luk oraz ich udział powierzchniowy są najmniejsze we wczesnej fazie stadium optymalnego, a największe – w późnej fazie stadium rozpadu. Rozkład wielkości luk dla całego boru, jak i dla większości faz i stadiów rozwojowych nie różni się istotnie od lognormalnego.

23. Zróżnicowanie runa boru górnoreglowego jest najwyższe we wczesnej i środkowej fazie stadium optymalnego, ale wówczas brak jest wyraźnej dominacji jednego synuzjum.

24. Synuzjum z *Athyrium distentifolium* zajmuje największą powierzchnię we fragmentach boru, które znajdują się w stadiach dorastania i rozpadu. Tylko w stadium optymalnym ustępuje ono miejsca synuzjum z *Vaccinium myrtillus*.

25. Niewielką powierzchnię w reglu górnym zajmuje trwale rozrzedzony bór, który jest ustabilizowanym układem roślinnym o charakterze przejściowym między *Plagiothecio-Piceetum tatricum* a *Athyrietum alpestris*. Jego występowanie związane jest ze stromymi stokami. Należy go odróżnić od innej postaci boru z *Athyrium distentifolium*, uwarunkowanej specyficzną strukturą drzewostanu.

26. Na stromych, zawietrznych stokach cykl rozwojowy lasu trwa dłużej, niż w położeniach eksponowanych na niszczącą siłę wiatrów halnych. Skrócenie tego cyklu oznacza inicjowanie procesu rozpadu nawet we wczesnej fazie stadium optymalnego.

27. Nieobecność podrostu w stadium optymalnym jest przede wszystkim rezultatem braku luk o dostatecznej wielkości. Czynnikiem ograniczającym jest też brak odpowiednich mikrosiedlisk, ponieważ pod zwartymi drzewostanami stwierdzono znacznie mniej szczątków grubych drzew, niż w stadium rozpadu. W stadium optymalnym niewielka jest natomiast ograniczająca rola roślin runa. Obfitość odnowienia w stadium rozpadu należy wiązać przede wszystkim z pojawieniem się rozległych luk, w których znajduje się duża liczba grubych kłód i pagórków wykrotów. Niekorzystne przemiany runa, inicjowane po zaniku warstwy drzew nie są w stanie zahamować osiedlania się świerków w obrębie luk. W większości opanowują one bowiem mikrosiedliska pojawiające się jako bezpośredni skutek złamania bądź wywrócenia starych świerków.

Wnioski

- Bór górnoreglowy na Babiej Górze daleki jest od stanu równowagi. Zbyt dużo jest w nim drzewostanów jednowarstwowych, które osiągnęły stadium optymalne, a za mało drzewostanów młodych, w stadium dorastania. Jako scenariusz przyszłych zmian można przyjąć szybkie powiększanie się areału rozpadających się świerczyn w ciągu następnych kilkudziesięciu lat.
- Obecny stan boru górnoreglowego w masywie Babiej Góry stwarza niekorzystne warunki dla procesu odnowienia świerka. Ich poprawa nastąpi wraz z dalszym rozpadem drzewostanu i spodziewanym powiększeniem wymiarów luk oraz udostępnieniem szczątków grubych drzew, które obumarły w ostatnich kilku latach.
- Odnowienie świerka w reglu górnym jest silnie przywiązane do mikrosiedlisk powstałych na skutek śmierci drzew – pagórków wykrotów i leżących kłód, a związek ten zaczyna się kształtować w drugim roku życia świerków. Ważna jest przy tym grubość kłód i zaawansowanie ich rozkładu oraz wielkość pagórków. Ich pełna dostępność dla odnowienia następuje dopiero po co najmniej dwudziestu latach od śmierci drzewa, w związku z czym początek fazy odnowienia jest znacznie opóźniony w stosunku do zaniku drzewostanu.
- Zanik drzewostanu i powstanie luki niesie za sobą zarówno sprzyjające, jak i niesprzyjające skutki dla odnowienia świerka w reglu górnym. Do korzystnych zjawisk należy zaliczyć uwolnienie spod presji drzewostanu i poprawę oświetlenia. Ważnym rezultatem obumierania drzew jest pojawienie się w luce ich szczątków oraz odsłoniętego, mineralnego podłoża na pagórkach wykrotów. Jednocześnie następuje pogorszenie warunków odnowienia przez silny rozrost niektórych gatunków roślin runa. Dotyczy to przede wszystkim wietlicy alpejskiej.
- W cyklu rozwojowym boru górnoreglowego zachodzi przekształcanie runa, które jest reakcją na zmiany struktury warstwy drzew polegające na zwieraniu się młodego drzewostanu w stadium dorastania i pojawianiu się luk w stadiach optymalnym i rozpadu. Przywiązanie niektórych synuzjów runa do określonych stadiów rozwojowych boru sugeruje, że podzespoły wyróżnione w badaniach fitosocjologicznych przynajmniej częściowo mogą być wpisane w cykl rozwojowy świerczyny.
- Oprócz niskiej odporności jednogatunkowych i jednowarstwowych drzewostanów górnoreglowych na silne wiatry, osadzanie śniegu i szadzi oraz żerowanie owadów, wielkopowierzchniowe zniszczenia drzewostanów górnoreglowych mają związek z uwarunkowaniami procesu odnowienia świerka. Przeprowadzone badania ujawniły trzy zjawiska, które mogą mieć istotny wpływ na kształtowanie się wielkoobszarowej mozaiki drzewostanów w reglu górnym. Są to: (1) duże zapotrzebowanie młodych drzew na światło, które może być zaspokojone dopiero w kilkuarowych lukach; (2) bardzo niskie tempo procesu odnowienia, które jest w dużym stopniu związane z osiedlaniem się świerków na martwym drewnie ulegającym powolnemu rozkładowi; (3) losowość pojawiania się luk, znajdująca odzwierciedlenie w lognormalnym rozkładzie ich wielkości, która powoduje że luki odpowiednie dla odnowienia stanowią niewielką część wszystkich przerw w warstwie drzew.

VIII. LITERATURA

A. B. 1971. Szkody w drzewostanie rezerwatu leśnego na Romance. Wierchy 39: 256–258.

ADAMCZYK, B. 1966. Studia nad kształtowaniem się związków pomiędzy podłożem skalnym a glebą. Cz. II. Gleby leśne wytworzone z utworów fliszowych płaszczowiny magurskiej w Gorcach. Acta Agr. Silv., Ser. Silv. 6: 3–48.

ADAMCZYK, B. 1983. Charakterystyka gleb Babiogórskiego Parku Narodowego. W: ZABIEROWSKI, K., (red.), Park Narodowy na Babiej Górze. Człowiek i Przyroda. Studia Nat., Ser. A: 95–120.

ADAMCZYK, B. 1989. Charakterystyka gleb wybranych powierzchni w górnoreglowym borze świerkowym Babiej Góry. W: KORPEĽ, Š., (red.), Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využivanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 70–77.

AGEE, J. K., SMITH, L. 1984. Subalpine tree reestablishment after fire in the Olympic Mountains, Washington. Ecology 65: 810–819.

AMARANTHUS, M., TRAPPE, J. M., BEDNAR, L., ARTHUR, D. 1994. Hypogeous fungal production in mature Douglas-fir forest fragments and surrounding plantations and its relation to coarse woody debris and animal mycophagy. Can. J. For. Res. 24: 2157–2165.

ANDRE, J., GENSAC, P. 1989. *Vaccinium myrtillus* et la régénération dans les pessieres d'altitude: cas de deux stations dans les Alpes françaises septentrionales. Acta Biol. Mont. 9: 135–142.

ANTKOWIAK, L., CYBULKO, T. 1967. Określenie poziomego zasięgu kłączy borówki czarnej (*Vaccinium myrtillus* L.) przy pomocy izotopu ^{86}Rb. Roczn. WSR, Poznań 34: 85–91.

ARRIAGA, L. 1988. Natural disturbance and treefalls in a pine-oak forest on the Peninsula of Baja California, Mexico. Vegetatio 78: 73–79.

ARTHUR, M. A., FAHEY, T. J. 1990. Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelmann spruce – subalpine fir forest, Rocky Mountain National Park, Colorado. Can. J. For. Res. 20: 730–737.

ARTHUR, M. A., TRITTON, M. L., FAHEY, T. J. 1993. Dead bole mass and nutrients remaining 23 years after clear-felling of a northern hardwood forest. Can. J. For. Res. 23: 1298–1305.

AUGSPURGER, C. K., FRANSON, S. E. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in a Neotropical forest. J. Trop. Ecol. 4: 239–252.

BAKER, W. L. 1989. Landscape ecology and nature reserve design in the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. Ecology 70: 23–35.

BEATTY, S. W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. Ecology 65: 1406–1419.

BEATTY, S. W., STONE, E. L. 1986. The variety of soil microsites created by tree falls. Can. J. For. Res. 16: 539–548.

BERNADZKI, E. 1967. Badania nad wyborem rębni w drzewostanach jodłowych w Górach Świętokrzyskich. Prace IBL 329: 101–165.

BERNIER, N., PONGE, J. F. 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. Soil Biol. Biochem. 26: 183–220.

BILLINGS, W. D. 1969. Vegetational pattern near alpine timberline as affected by fire-snowdrift interactions. Vegetatio 19: 192–207.

BLACKBURN, P., PETTY, J. A., MILLER, K. F. 1988. An assessment of the static and dynamic factors involved in windthrow. Forestry 61: 29–43.

BLACKWELL, P. G., RENNOLLS, K., COUTTS, M. P. 1990. A root anchorage model for shallowly rooted sitka spruce. Forestry 63: 73–91.

BOCQUEY, J., RIOU-NIVERT, P. 1987. L'existence de zones de stabilité des peuplements. Conséquences sur la gestion. Rev. For. Française 39: 323–334.

BOCZKOWSKA, B. 1991. Zróżnicowanie warstwy runa w świerczynie górnoreglowej na skutek zmian zachodzących w drzewostanie na obszarze wiatrołomu. Praca magisterska, Uniw. Śląski, Katowice: 1–61.

BOERNER, R. E. J., RUNGE, S. D., CHO, D.-S., KOOSER, J. G. 1988. Localized ice storm damage in an Appalachian Plateau watershed. Am. Midl. Nat. 119: 199–208.

BOONE, R. D., SOLLINS, P., CROMACK, K., Jr. 1988. Stand and soil changes along a mountain hemlock death and regrowth sequence. Ecology 69: 714–722.

BOOSE, E. R., FOSTER, D. R., MARCHETERRE, F. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. Ecol. Monogr. 64: 369–400.

BORATYŃSKI, A., KONCA, B., ZIENTARSKI, J. 1988. Górnoreglowe świerczyny sudeckie *Plagiothecio--Piceetum hercynicum*, najbardziej zagrożony zespół leśny Polski. Chrońmy Przyr. Ojcz. 43, 1: 23–38.

BORKOWSKI, A., KONCA, B., TRACZ, H. 1987. Associations of folio-, cambio- and xylophages of spruce forests of the Western Sudeten Mts against the background of industrial air pollution and outbreaks of Zeiraphera diniana Guen. (Lep., Tortricidae). In: IVth Symposium on the Protection of Forest Ecosystems. The role of cambio- and xylophagous insects in forest ecosystems. Rogów 25–26 November 1986: 255–269.

BORMANN, F. H., LIKENS, G. E. 1981. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer Verlag, New York: 1–251.

BOROWSKI, M. 1968. Dendrometric and growth characteristics of lowland and mountain spruce stands. In: TYSZKIEWICZ, S., (ed.), Population studies of Norway spruce in Poland. Warszawa: 107–132.

BRADSHAW, R. H. W. 1993. Tree species dynamics and disturbance in three Swedish boreal forest stands during the last two thousand years. J. Veget. Sci. 4: 759–764.

BROKAW, N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. J. Ecol. 75: 9–19.

BROWN, K. R., ZOBEL, D. B., ZASADA, J. C. 1988. Seed dispersal, seedling emergence, and early survival of *Larix laricina* (DuRoi) K. Koch in the Tanana Valley, Alaska. Can. J. For. Res. 18: 306–314.

BROWN, N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. J. Tropical Ecol. 9: 153–168.

BUNNELL, F. L., KREMSATER, L. L. 1990. Sustaining wildlife in managed forests. Northwest Environ. J. 6: 243–269.

BURTON, P. J., MUELLER-DOMBOIS, D. 1984. Response of *Metrosideros polymorpha* seedlings to experimental canopy opening. Ecology 65: 779–791.

BUSING, R. T. 1994. Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. Vegetatio 115: 19–27.

BUSSE, M. D. 1994. Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of central Oregon. Soil Sci. Soc. Amer. J. 58: 221–227.

BZOWSKI, M., DZIEWOLSKI, J. 1973. Zniszczenia w lasach Tatrzańskiego Parku Narodowego spowodowane przez wiatr halny wiosną 1968. Ochr. Przyr. 38: 115–154.

CANHAM, C. D. 1988a. An index for understory light levels in and around canopy gaps. Ecology 69: 1634–1638.

CANHAM, C. D. 1988b. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. Ecology 69: 786–795.

CANHAM, C. D., MARKS, P. L. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: PICKETT, S. T., WHITE, P. S., (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando: 197–216.

CAPECKI, Z. 1977. Ważniejsze szkodniki. W: Białobok, S., (red.), Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne, T. 5. PWN, Warszawa–Poznań: 489–528.

CAPECKI, Z. 1994. Rejony zdrowotności lasów zachodniej części Karpat. Prace IBL 781: 61–125.

CARTER, R. E., KLINKA, K. 1992. Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. For. Ecol. Manage. 55: 87–105.

CEITEL, J., SZYMAŃSKI, S., ZIENTARSKI, J. 1989. Zmiany cech drzewostanowych w naturalnej świerczynie górnoreglowej w rezerwacie „Pilsko" w okresie 10 lat. W: KORPEĽ, Š., (red.), Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využivanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 10–27.

CELIŃSKI, F., WOJTERSKI, T. 1961. Mapa zbiorowisk roślinnych Babiogórskiego Parku Narodowego. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Wydz. Mat-Przyr.

CELIŃSKI, F., WOJTERSKI, T. 1978. Zespoły leśne masywu Babiej Góry. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Biol. 48: 1–62.

CHAŁUPKA, W., GIERTYCH, M. 1973. Seed years in *Picea abies* (L.) Karst. Arbor. Kórn. 18: 183–186.

CHERUBINI, P., PIUSSI, P., SCHWEINGRUBER, F. H. 1996. Spatiotemporal growth dynamics and disturbances in a subalpine spruce forest in the Alps: a dendroecological reconstruction. Can. J. For. Res. 26: 991–1001.

CHO, D.-S., BOERNER, R. E. J. 1991. Canopy disturbance patterns and regeneration of *Quercus* species in two Ohio old-growth forests. Vegetatio 93: 9–18.

CHRISTY, E. J., MACK, R. N. 1984. Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. J. Ecol. 72: 75–91.

CHUENG, N., BROWN, S. 1995. Decomposition of silver maple (*Acer saccharinum* L.) woody debris in a central Illinois bottomland forest. Wetlands 15: 232-241.

CLARK, J. S. 1991. Disturbance and population structure on the shifting mosaic landscape. Ecology 72: 1119–1137.

CLEBSCH, E. E. C., BUSING, R. T. 1989. Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a southern Appalachian cove forest. Ecology 70: 728–735.

CLINE, S. P., BERG, A. B., WIGHT, H. M. 1980. Snag characteristics and dynamics in Douglas-fir forests, western Oregon. J. Wildl. Manage. 44: 773–786.

COLLINS, S. L. 1990. Habitat relationships and survivorship of tree seedlings in hemlock-hardwood forest. Can. J. Bot. 68: 790–797.

COLLINS, S. L., GOOD, R. E. 1987. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedlings in an oak-pine forest. Oikos 48: 89–98.

COLLINS, B. S., PICKETT, S. T. A. 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. Vegetatio 70: 3–10.

CREMEANS, D. W., KALISZ, P. J. 1988. Distribution and characteristics of windthrow microtopography on the Cumberland Plateau of Kentucky. Soil Sci. Soc. Am. J. 52: 816–821.

DAHIR, S. E., LORIMER, C. G. 1996. Variation in canopy gap formation among developmental stages of northern hardwood stands. Can. J. For. Res. 26: 1875–1892.

DAI, X. 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. For. Ecol. Manage. 84: 187–197.

DEAL, R. L., OLIVER, C. D., BORMANN, B. T. 1991. Reconstruction of mixed hemlock-spruce stands in coastal southeast Alaska. Can. J. For. Res. 21: 643–654.

DEL MORAL, R., CATES, R. G. 1971. Allelopatic potential of the dominant vegetation of western Washington. Ecology 52: 1030–1037.

DENISIUK, Z., DZIEWOLSKI, J., MADZIARA-BORUSEWICZ, K. 1983. Niektóre problemy rezerwatu Romanka w Beskidzie Żywieckim. Chrońmy Przyr. Ojcz. 39, 3: 15–29.

DENSLOW, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18: 431–451.

DENSLOW, J. S., SPIES, T. A. 1990. Canopy gaps in forest ecosystems: an introduction. Can. J. For. Res. 20: 619.

DE STEVEN, D., KLINE, J., MATTHIAE, P. E. 1991. Long-term changes in a Wisconsin *Fagus-Acer* forest in relation to glaze storm disturbance. J. Veg. Sci. 2: 201–208.

DIGGLE, P. J. 1983. Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London: 1–148.

DUNN, C. P., GUNTENSPERGEN, G. R., DORNEY, J. R. 1983. Catastrophic wind disturbance in an old-growth hemlock-hardwood forest, Wisconsin. Can. J. Bot. 61: 211–217.

DYNESIUS, M., JONSSON, B. G. 1991. Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest. Can. J. For. Res. 21: 655–665.

DZIEWOLSKI, J. 1987. Sukcesja wybranych drzewostanów Babiogórskiego Parku Narodowego. Ochr. Przyr. 45: 77–129.

DZWONKO, Z. 1984(1986). Klasyfikacja numeryczna zbiorowisk leśnych polskich Karpat. Fragm. Flor. Geobot. 30, 2: 93–167.

EDMONDS, R. L., EGLITIS, A. 1989. The role of the Douglas-fir beetle and wood borers in the decomposition of and nutrient release from Douglas-fir logs. Can J. For. Res. 19: 853–859.

ELLENBERG, H., 1986. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart: 1–989.

ELLENBERG, H., KLÖTZLI, F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswes. 48: 388–930.

ERICKSON, H. E., EDMONDS, R. L., PETERSON, C. E. 1985. Decomposition of logging residues in Douglas-fir, western hemlock, Pacific silver fir and ponderosa pine ecosystems. Can. J. For. Res. 15: 914–921.

FABIJANOWSKI, J., GĄDEK, K. 1983. Lasy Babiogórskiego Parku Narodowego. W: ZABIEROWSKI, K. (red.), Park Narodowy na Babiej Górze. Stud. Naturae, Ser. B 29: 179–196.

FABIJANOWSKI, J., JAWORSKI, A. 1996. Kierunki postępowania hodowlanego w lasach karpackich wobec zmieniających się warunków środowiska. Sylwan 140, 8: 75–98.

FAHEY, T. J. 1983. Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine ecosystems, southeastern Wyoming. Ecol. Monogr. 53: 51–72.

FALIŃSKI, J. B. 1976. Windwürfe als Faktor der Differenzierung und der Veränderung des Urwaldbiotopes im Licht der Forschungen auf Dauerflächen. Phytocoenosis 5: 85–108.

FALIŃSKI, J. B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. Vegetatio 38: 175–183.

FALIŃSKI, J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Dr. W. Junk Publishers, Dotrecht: 1–537.

FALIŃSKI, J. B. 1995. Basis and methods of field study. In: FALIŃSKI, J. B., MUŁENKO, W., (eds.), Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park. General problems and taxonomic groups analysis (*Project CRYPTO*). Phytocoenosis 7 (N.S.), Archiv. Geobot. 4: 25–33.

FALIŃSKI, J. B., VENANZONI, R. 1991. Large-scale ecological map of synusial structure of the forest communities in the Pichtovka study area. In: FALIŃSKI, J. B., PEDROTTI, F., (eds.), Southwestern Siberian Taiga project. Phytocoenosis 3 (N.S.), Archiv. Geobot. 2: 79–82.

FELIKSIK, E. 1972. Studia dendroklimatologiczne nad świerkiem (*Picea excelsa* L.) Cz. I. Badania nad świerkiem z Lasu Gąsienicowego w Tatrach. Acta Agr. Silv., Ser. Silv. 12: 39–68.

FISCHER, A. 1992. Long term vegetation development in Bavarian Mountain Forest ecosystems following natural destruction. Vegetatio, 103: 93–104.

FISCHER, A., ABS, G., LENZ, F. 1990. Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf Ansätze einer 'Urwaldforschung' in der Bundesrepublik. Forstw. Cbl. 109: 309–326.

FOSTER, D. R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U.S.A. J. Ecol. 76: 135–151.

FOSTER, D. R., BOOSE, E. R. 1992. Patterns of forest damage resulting from catastrophic wind in central New England, USA. J. Ecol. 80: 79–98.

FOSTER, J. R. 1988. The potential role of rime ice defoliation in tree mortality of wave-regenerated balsam fir forests. J. Ecol. 76: 172–180.

FOSTER, J. R., REINERS, W. A. 1983. Vegetation patterns in a virgin subalpine forest at Crawford Notch, White Mountains, New Hampshire. Bull. Torrey Bot. Club 110: 141–153.

FOSTER, J. R., REINERS, W. A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. Vegetatio 68: 109–114.

FRANKLIN, J. F., HEMSTROM, M. A. 1981. Aspects of succession in the coniferous forests of the Pacific Northwest. In: DARRELL, D. C., SHUGART, H. H., BOTKIN, D. B., (eds.), Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag New York: 212–229.

FREEDMAN, B., PRAGER, V. 1986. Ambient bulk deposition, throughfall and stemflow in variety of forest stands in Nova Scotia. Can. J. For. Res. 16: 454–460.

FRELICH, L. E., GRAUMLICH, L. J. 1994. Age-class distribution and spatial patterns in an old-growth hemlock-hardwood forest. Can. J. For. Res. 24: 1939–1947.

FRELICH, L. E., LORIMER, C. G. 1985. Current and predicted long-term effects of deer browsing in hemlock forests in Michigan, USA. Biol. Conserv. 34: 99–120.

FRELICH, L. E., LORIMER, C. G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes Region. Ecol. Monogr. 61: 145–164.

FRELICH, L. E., MARTIN, G. L. 1988. Effects of crown expansion into gaps on evaluation of disturbance intensity in northern hardwood forests. For. Sci. 34: 520–536.

GALAROWSKI, T. 1980. Usychający bór górnoreglowy w rezerwacie Romanka w Beskidzie Żywieckim. Chrońmy Przyr. Ojcz. 36, 3: 69–74.

GĄDEK, K. 1987. Analiza szkodliwych czynników kształtujących stan zagrożenia drzewostanów Babiogórskiego Parku Narodowego. Ochr. Przyr. 45: 209–238.

GEIER-HAYES, K. 1987. Occurrence of conifer seedlings and their microenvironments on disturbed sites in central Idaho. USDA For. Ser., Res. Pap. INT–383: 1–12.

GIBSON, D. J., GOOD, R. E. 1987. The seedling habitat of *Pinus echinata* and *Melampyrum lineare* in oak-pine forest of the New Jersey Pinelands. Oikos 49: 91–100.

GILLET, F., GALLANDAT, J.-D. 1996. Integrated synusial phytosociology: some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. J. Veg. Sci. 7: 13–18.

GŁOWACKI, Z., ZAŁUSKI, T. 1995. Spermatophyta and Pteridophyta. In: FALIŃSKI, J. B., MUŁENKO, W., (eds.), Cryptogamous plants in the forest communities of Białowieża National Park. General problems and taxonomic groups analysis (*Project CRYPTO*). Phytocoenosis 7 (N.S.), Archiv. Geobot. 4: 39–45.

GÖMÖRY, D. 1984. Obnova smreka na rozpadajúcich padnútych kmeňoch v prírodnych lesoch ŠPR Pol'ana. Diplomová praca, Lesnícka Fakulta, Vysoká Škola lesnicka a drevarska vo Zvolene: 1–39.

GORZELAK, A. 1995. Lasy i gospodarka leśna w Sudetach. Prace IBL, Ser. B 25: 7–36.

GRAHAM, R. L., CROMACK, K., Jr. 1982. Mass, nutrient content, and decay rate of dead boles in rain forest of Olympic National Park. Can. J. For. Res. 12: 511–521.

GRIER, C. C. 1988. Foliage loss due to snow, wind, and winter drying: its effects on leaf biomass of some western conifer forests. Can. J. For. Res. 18: 1097–1102.

GRIFFITHS, R. P., HARMON, M. E., CALDWELL, B. A., CARPENTER, S. E. 1993. Acetylene reduction in conifer logs during early stages of decomposition. Plant and Soil 148: 53–61.

GRIME, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Willey & Sons, New York: 1–222.

GRODZIŃSKA, K., SZAREK, G., GODZIK, B. 1990. Heavy metal deposition in Polish national parks – changes during ten years. Water Air Soil Pollut. 49: 409–419.

GRODZKI, W. 1994. Spostrzeżenia nad urodzajem szyszek w osłabionych świerczynach Sudetów Zachodnich w 1992 roku. Sylwan 138, 8: 61–68.

GRUNDNER, F., SCHWAPPACH, A. 1952. Massentafeln zur Bestimmung des Holzgehaltes stehender Waldbäume und Waldbestände. Berlin, Hamburg: 1–216.

HALPERN, C. B. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. Ecology 70: 704–720.

HARA, M. 1987. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. Vegetatio 71: 67–74.

HARMON, M. E. 1987. The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs. Can. J. For. Res. 17: 1475–1479.

HARMON, M. E. 1989a. Effects of bark fragmentation on plant succession on conifer logs in the *Picea-Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington. Am. Midl. Nat. 121: 112–124.

HARMON, M. E. 1989b. Retention of needles and seeds on logs in *Picea sitchensis-Tsuga heterophylla* forests of coastal Oregon and Washington. Can. J. Bot. 67: 1833–1837.

HARMON, M. E., FRANKLIN, J. F. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests of Oregon and Washington. Ecology 70: 48–59.

HARMON, M. E., SEXTON, J. 1995. Water balance of conifer logs in early stages of decomposition. Plant and Soil 172: 141–152.

HARMON, M. E., CROMACK, K., Jr., SMITH, B. G. 1987. Coarse woody debris in mixed-conifer forests, Sequoia National Park, California. Can. J. For. Res. 17: 1265–1272.

HARMON, M. E., FRANKLIN, J. F., SWANSON, F. J., SOLLINS, P., GREGORY, S. V., LATTIN, J. D., ANDERSON, N. H., CLINE, S. P., AUMEN, N. G., SEDELL, J. R., LIENKAMPER, G. W., CROMACK, K., Jr., CUMMINS, J. W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Adv. Ecol. Res. 15: 133–302.

HARPER, J.L. 1990. Population biology of plants. Academic Press, London: 1–892.

HARRISON, S. 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical forest shrub. Oecologia 72: 65–68.

HARVEY, A. E., JURGENSEN, M. F., LARSEN, M. J., GRAHAM, R. T. 1987. Relationship among soil microsite, ectomycorrhizae, and natural conifer regeneration of old-growth forests in western Montana. Can. J. For. Res. 17: 58–62.

HENDRICKSON, O. Q. 1991. Abundance and activity of N_2-fixing bacteria in decaying wood. Can. J. For. Res. 21: 1299–1304.

HESS, M. 1965. Piętra klimatyczne w polskich Karpatach Zachodnich. Zesz. Nauk. Uniw. Jagiellońskiego 115, Prace Geogr. 11: 1–267.

HOFGAARD, A. 1993a. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. J. Veg. Sci. 4: 601–608.

HOFGAARD, A. 1993b. 50 years of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. J. Veg. Sci. 4: 773–782.

HOLEKSA, J. 1987. Zmienność osobniczych i populacyjnych cech *Vaccinium myrtillus* L. w gradiencie wysokości. Praca doktorska, Uniwersytet Warszawski, Warszawa: 1–74.

HOLEKSA, J. 1993. Gap size differentiation and the area of forest reserve. In: BROEKMEYER, M. E. A., VOS, W., KOOP, H., (eds.), European Forest Reserves. Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6–8 May 1992, Wageningen: 159–165.

HOLEKSA, J., PARUSEL, J. B. 1989. Snow cover in the forest zones of the Babia Góra massif (West Carpathians). Acta Biol. Mont. 9: 341–352.

HOLEKSA, J., KARCZMARSKI, J., WILCZEK, Z., CIAPAŁA, S. 1996. Rezerwat 'Romanka w Beskidzie Żywieckim' jako przykład niewłaściwej ochrony ekosystemu leśnego. Ochr. Przyr. 53: 19–35.

HOPPES, W. G. 1988. Seedfall pattern of several species of bird-dispersed plants in an Illinois woodland. Ecology 69: 320–329.

HORN, J. C. 1985. Responses of understory tree seedlings to trenching. Am. Midl. Nat. 114: 252–258.

HÖRNBERG, G., OHLSON M., ZACKRISSON, O. 1995. Stand dynamics, regeneration patterns and long-term continuity in boreal old-growth *Picea abies* swamp-forests. J. Veg. Sci. 6: 291–298.

HÖRNBERG, G., OHLSON M., ZACKRISSON, O. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. Can. J. For. Res. 27: 1015–1023.

HORVAT, I., GLAVAČ, V., ELLENBERG, H. 1974. Vegetation Südosteuropas. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena: 1–768.

HUNTER, J. C., PARKER, V. T. 1993. The disturbance regime of an old-growth forest in coastal California. J. Veg. Sci. 4: 19–24.

HYTTEBORN, H., LIU, Q.-H., VERVIJST, T. 1991. Natural disturbance and gap dynamics in a Swedish boreal spruce forest. In: NAKAGOSHI, N., GOLLEY, F. B., (eds.), Coniferous forest ecology from an international perspective. SPB Academic Publ., the Hague: 93–108.

HYTTEBORN, H., PACKHAM, J. R. 1987. Decay rate of *Picea abies* logs and the storm gap theory: a re-examination of Sernander plot III, Fiby Urskog, central Sweden. Arboric. J. 11: 299–311.

HYTTEBORN, H., PACKHAM, J. R., VERWIJST, T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibäcken, northern Sweden. Vegetatio 72: 3–19.

JADCZYK, P. 1995. Przyczyny zniszczenia lasów w Górach Izerskich i Karkonoszach. Cz. II. Przemiany kwaśnych gazów w środowisku i ich wpływ na lasy. Sylwan 139, 1: 67–72.

JAEDERLUND, A., ZACKRISSON, O., NILSSON, M.-C. 1996. Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. J. Chem. Ecol. 22: 973–986.

JANE, G. T. 1986. Wind damage as an ecological process in mountain beech forests of Canterbury, New Zealand. New Zealand J. Ecol. 9: 25–39.

JANKOVIČ J. 1993. Vývoj prirodzenej obnovy smreka po bohatom semennom roku v imisne postihnutej oblasti. Lesnictví 39: 14–21.

JAWORSKI, A. 1979. Wzrost i żywotność podrostów jodły (*Abies alba* Mill.) w drzewostanach o różnej strukturze, na przykładzie wybranych powierzchni w Karpatach i Sudetach. Acta Agr. Silv., Ser. Silv. 18: 81–102.

JAWORSKI, A. 1991. Struktura i dynamika rozwoju drzewostanów oraz powstawanie odnowień w lasach górskich o charakterze pierwotnym. Post. Techniki w Leśn. 49: 5–20.

JAWORSKI, A., KARCZMARSKI, J. 1989. Budowa, struktura i dynamika górnoreglowych borów świerkowych w Babiogórskim Parku Narodowym. W: KORPEĽ, Š., (red.), Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využivanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 122–148.

JAWORSKI, A., KARCZMARSKI, J. 1995. Budowa, struktura, dynamika i możliwości produkcyjne górnoreglowych borów świerkowych w Babiogórskim Parku Narodowym. Acta Agr. Silv., Ser. Silv. 33: 75–113.

JOHNSON, E. A., GREENE, D. F. 1991. A method for studying dead bole dynamics in *Pinus contorta* var. *latifolia-Picea engelmannii* forests. J. Veg. Sci. 2: 523–530.

JONSSON, B. G. 1990. Treefall disturbance – a factor structuring vegetation in boreal spruce forests. In: KRAHULEC, F., AGNEW, A. D. Q., AGNEW, S., WILLEMS, J. H. (eds.), Spatial processes in plant communities. SPB Publisher, The Hague: 89–98.

JONSSON, B. G., DYNESIUS, M. 1993. Uprooting in boreal spruce forests: long-term variation in disturbance rate. Can. J. For. Res. 23: 2383–2388.

JULVE, P., GILLET, F. 1994. Experiences of French authors. In: FALIŃSKI, J. B., (ed.), Vegetation under the diverse anthropogenic impact as object of basic phytosociological map. Phytocoenosis 6 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot. 4: 45–66.

KABZEMS, R. D., KLINKA, K. 1987. Initial quantitative characterization of soil nutrient regimes. II. Relationships among soils, vegetation, and site index. Can. J. For. Res. 17: 1565–1571.

KANDLER, O. 1992a. Historical declines and diebacks of Central European forests and present conditions. Environ. Tixicol. Chem. 11: 1077–1093.

KANDLER, O. 1992b. The German forest decline situation: a complex disease or a complex of diseases. In: Manion, P. D., Lachance, D., (eds.), Forest decline concepts. APS Press, St. Paul, Minnesota: 59–84.

KARPOV, V.G. 1983. Sinekologičeskij analiz bor'by za suščestvovanije v biogeocenozach jelovych lesov. W: Čtenija pam'ati akademika V. N. Sukačeva. I. Voprosy lesnoj genetiki i fitocenologii. Nauka, Moskva: 32–74.

KASPROWICZ, M. 1996. Zróżnicowanie i przekształcenia roślinności pięter reglowych masywu Babiej Góry (Karpaty Zachodnie). Sorus, Idee Ekologiczne 9: 1–215.

KELSEY, R. G., HARMON, M. E. 1989. Distribution and variation of extractable total phenols and tannins in the logs of four conifers after 1 year on the ground. Can. J. For. Res. 19: 1030–1036.

KIMURA, M., KIMURA, W., HONMA, S., HASUNO, T. 1986. Analysis of development of a subalpine *Abies* stand based on the growth processes of individual trees. Ecol. Res. 1: 229–248.

KLEINE, M. 1987. Karbonat-Lärchen-Zirbenwald Warscheneck/Totes Gebirge. In: MAYER, H., ZUKRIGL, K., SCHREMPF, W., SCHLAGER, G. und Mitarbeitern, (eds.), Urwaldreste, Naturwaldreservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Institut für Waldbau, Universität für Bodenkultur, Wien: 797–833.

KLÖTZLI, F. 1968. Wald und Umwelt. Schweiz. Z. Forstw. 119: 264–334.

KOMORNICKI, T., SKIBA, S. 1996. Gleby. W: MIREK, Z., (red.), Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego. Wyd. Tatrzański Park Narodowy, Zakopane: 215–226.

KOMORNICKI, T., BARAN, S., FIREK, A., JAKUBIEC, J., NIEMYSKA-ŁUKASZUK, J., OLEKSYNOWA, K., PRZYBYŁO, S., SKIBA, S. 1975. Gleby Tatrzańskiego Parku Narodowego. Część pierwsza: Obszar wschodni od Doliny Białej Wody po Kopieńce. Studia Ośr. Dok. Fizjogr. PAN 4: 101–130.

KONDRACKI, J. 1991. Geografia Polski. Mezoregiony fizycznogeograficzne. PWN, Warszawa: 1–340.

KOOP, H. 1989. Forest dynamics. SILVI-STAR: A comprehensive monitoring system. Springer-Verlag, Berlin: 1–229.

KOPEĆ, L., WAŃ, M. 1989. Badania przyrostowe i dendroklimatyczne świerczyn górnoreglowych w Babiogórskim Parku Narodowym. W: KORPEĽ, Š., (red.), Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využivanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 170–181.

KORPEĽ, Š. 1979. Entwicklung und Struktur der Fichtennaturwälder in der Slowakei sowie ihre Funktionsfähigkeit als Lawinenschutz. Int. Seminar Mountain Forests and Avalanches, Davos 1978. Bern.

KORPEĽ, Š. 1980. Vývoj a štruktúra prírodných smrekových lesov Slovenska vo vztahu k protivlavínovej ochrannej funkcii. Acta Fac. For. Zvolen 22: 9–38.

KORPEĽ, Š. (red.). 1981. Warunki przyrodnicze i charakterystyka lasów świerkowych w kompleksie Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań: 1–251.

KORPEĽ, Š. 1982. Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests of Slovakia. Acta Fac. For. Zvolen 24: 9–31.

KORPEĽ, Š. (red.). 1989a. Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využivanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 1–181.

KORPEĽ, Š. 1989b. Štruktúra, vývoj, regenerácia, produkčne schopnosti smrekových prírodných lesov na Babej Hore. W: KORPEĽ, Š., (red.), Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využivanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 78–121.

KORPEĽ, Š. 1993a. Dynamika prírodného smrekového lesa v Západných Tatrach na príklade ŠPR Kotlový Žľab. Zbornik Prac o TANAP 33: 193–225.

KORPEĽ, Š. 1993b. Vorkommen, charakteristik und folge der entwicklungsstadien, -phasen in der europäischen Urwäldern. In: SANIGA, M., KORPEĽ, Š., (eds.), Symposium über die Ürwälder. Zwolen: 3–10.

KRÄUCHI, N., KIENAST, F. 1993. Modelling subalpine forest dynamics as influenced by a changing environment. Water Air Soil Pollut., 68: 185–197.

KSIĄŻKIEWICZ, M. 1983. Zarys geologii. W: ZABIEROWSKI, K., (red.), Park Narodowy na Babiej Górze. Stud. Naturae, Ser. B 29: 25–39.

KUULUVAINEN, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. Ann. Zool. Fennici 31: 35–51.

KUULUVAINEN, T., HOKKANEN, T., JÄRVINEN, E., PUKKALA, T. 1993. Factors related to seedling growth in a boreal Scots pine stand: a spatial analysis of a vegetation-soil system. Can. J. For. Res. 23: 2101–2109.

LAWTON, R. O., PUTZ, F. E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. Ecology 69: 764–777.

LEEMANS, R. 1990. Sapling establishment patterns in relation to light gaps in the canopy of two primeval pine-spruce forests in Sweden. In: KRAHULEC, F., AGNEW, A. D. Q., AGNEW, S., WILLEMS, J. H., (eds.), Spatial processes in plant communities: 111–120.

LEEMANS, R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. Vegetatio 93: 157–165.

LEEMANS, R., PRENTICE, C. 1987. Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Picea-Pinus* forest. Vegetatio 69: 147–156.

LEIBUNDGUT, H. 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweiz. Z. Forstwes. 110: 111–124.

LEIBUNDGUT, H. 1978. Über die Dynamik Europäischer Urwälder. Allg. Forstzeitschrift 24: 686–690.

LERTZMAN, K. P. 1992. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. Ecology 73: 657–669.

LERTZMAN, K. P., KREBS, C. J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. Can. J. For. Res. 21: 1730–1741.

LERTZMAN, K. P., SUTHERLAND, G. D., INSELBERG, A., SAUNDERS, S. C. 1996. Canopy gaps and the landscape mosaic in a coastal temperate rain forest. Ecology 77: 1254–1270.

LITTLE, R. L., PETERSON, D. L., CONQUEST, L. L. 1994. Regeneration of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) following fire: effects of climate and other factors. Can. J. For. Res. 24: 934–944.

LIU, Q., HYTTEBORN, H. 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. J. Veg. Sci. 2: 391–402.

LOCH, J. 1992. Regeneracja drzewostanu górnoreglowego boru świerkowego *Piceetum tatricum subnormale* zniszczonego przez zasnuję wysokogórską *Cephalcia falleni* Dalm. w Gorczańskim Parku Narodowym. Parki Nar. Rez. Przyr. 11, 4: 39–50.

LOCH, J. 1994. Ekspansja jarzębu pospolitego (*Sorbus aucuparia* L. ssp. *aucuparia*) efektem zmian środowiska leśnego Gorczańskiego Parku Narodowego. W: SIWECKI, R., (red.), III Krajowe Sympozjum, Kórnik: 325–334.

LONDO, G. 1975. Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. Ber. Inter. Symp. Sukzessionsforschung, Rinteln: 613–617.

LOVETT, G. M., REINERS, W. A. 1986. Canopy structure and cloud water deposition in subalpine forests. Tellus 388: 319–327.

LUNDQVIST, L. 1991. Some notes on the regeneration of Norway spruce on six permanent plots managed with single-tree selection. For. Ecol. Manage. 46: 49–57.

MACMILLAN, P. C. 1988. Decomposition of coarse woody debris in an old-growth Indiana forest. Can. J. For. Res. 18: 1353–1362.

MAGUIRE, D. A., FORMAN, R. T. T. 1983. Herb cover effects on tree seedling patterns in a mature hemlock-hardwood forest. Ecology 64: 1367–1380.

MALLIK, A. U., NEWTON, P. F. 1988. Inhibition of black spruce seedling growth by forest-floor substrates of central Newfoundland. For. Ecol. Manage. 23: 273–283.

MARRA, J. L., EDMONDS, R. L. 1994. Coarse woody debris and forest floor respiration in an old-growth coniferous forest on the Olympic Peninsula, Washington, USA. Can. J. For. Res. 24: 1811–1817.

MARTINEZ-RAMOS, M., ALVAREZ-BUYLLA, E., SARUKHÁN, J., PINERO, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. J. Ecol. 76: 700–716.

MASER, C., MASER, Z. 1988. Interactions between squirrels, mycorrhizal fungi, and coniferous forests in Oregon. Great Basin Natur. 48: 358–369.

MASER, C., TRAPPE, J. M. 1984. The seen and unseen world of the fallen tree. USDA, PNW-General Technical Report 164: 1–56.

MASER, C., TARRANT, R. F., TRAPPE, J. M., FRANKLIN, J. F. 1988. From the forest to the sea: a story of fallen trees. USDA, PNW-General Technical Report 229: 1–153.

MATLACK, G. R., GLEESON, S. K., GOOD, R. E. 1993. Treefall in a mixed oak-pine coastal plain forest: immediate and historical causation. Ecology 74: 1559–1566.

MATSON, P. A., BOONE, R. D. 1984. Natural disturbance and nitrogen mineralization: wave-form dieback of mountain hemlock in the Oregon Cascades. Ecology 65: 1511–1516.

MATUSZKIEWICZ, J. 1977. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 4. Bory świerkowe i jodłowe. Phytocoenosis 6, 3: 149–227.

MATUSZKIEWICZ, W. 1981. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych. PWN, Warszawa: 1–298.

MATUSZKIEWICZ, W., MATUSZKIEWICZ, J. M. 1996. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Phytocoenosis 8 (N.S.), Semin. Geobot. 3: 1–79.

MAYER, H., NEUMANN, M. 1981. Struktueller und entwicklungsdynamischer Vergleich der Fichten--Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald/Niederösterreich und Čorkova Uvala/Kroatien. Forstwiss. Centralbl. 100: 111–132.

MAYER, H., OTT, E. 1991. Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 1–587.

MAYER, H., SCHENKER, S. ZUKRIGL, K. 1972. Der Urwaldrest Neuwald bei Lahnsattel. Centralblat für das Gesamte Forstwesen 89: 147–190.

MAYER, H., ZUKRIGL, K., SCHREMPF, W., SCHLAGER, G. und Mitarbeitern, (eds.) 1987. Urwaldreste, Naturwaldreservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Institut für Waldbau, Universität für Bodenkultur, Wien: 1–971.

MCCLURE, J. W., LEE, T. D. 1993. Small-scale disturbance in a northern hardwoods forest: effects on tree species abundance and distribution. Can. J. For. Res. 23: 1347–1360.

MCCUNE, B. 1986. Root competition in a low-elevation grand fir forest in Montana: a trenching experiment. Northwest Sci. 60: 52–54.

MEDWECKA-KORNAŚ, A. 1955. Zespoły leśne Gorców. Ochr. Przyr. 23: 1–111.

MEDWECKA-KORNAŚ, A. 1972. Zespoły leśne i zaroślowe. W: SZAFER, W., ZARZYCKI, K., (red.), Szata roślinna Polski. T. 1. PWN, Warszawa: 383–441.

MICHALIK, S. 1967. Mapa zbiorowisk roślinnych rezerwatu „Turbacz" imienia Władysława Orkana w Gorcach. Ochr. Przyr. 32: 89–131.

MICHALIK, S. 1992. Szata roślinna rezerwatu Pilsko w Beskidzie Żywieckim. Ochr. Przyr. 50, 2: 53–74.

MICHALKO, J., MAGIS, D., BERTA, J., RYBNIČEK, K., RYBNIČKOVÁ, E. 1987. Geobotanical map of C.S.S.R. Slovak Socialist Republic. Text part. Veda, Bratislava: 1–168.

MILLER, J. R., SCHULZ, T. T., HOBBS, N. T., WILSON, K. R., SCHRUPP, D. L., BAKER, W. L. 1995. Changes in the landscape structure of a southeastern Wyoming riparian zone following shifts in stream dynamics. Biol. Conserv. 72: 371–379.

MIREK, Z., PIĘKOŚ-MIREK, H., ZAJĄC, A., ZAJĄC, M. 1995. Vascular plants of Poland. A checklist. Polish Botanical Studies, Guidebook Series 15: 1–308.

MLADENOFF, D. J. 1987. Dynamics of nitrogen mineralization and nitrification in hemlock and hardwood treefall gaps. Ecology 68: 1171–1180.

MLINŠEK, D. 1993. Forestry and society-oriented research on the history of virgin forests and their future needs. In: BROEKMEYER, M. E. A., VOS, V., KOOP, H., (eds.), European Forest Reserves, Proceedings of the European Forest Reserves Workshop, 6–8 May 1992, Wageningen: 159–165.

MODRZYŃSKI, J. 1979. Dynamika naturalnego odnowienia świerka (*Picea abies* (L.) Karst.) w drzewostanach położonych na różnych wysokościach nad poziomem morza w Karkonoskim Parku Narodowym. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Nauk Roln. i Kom. Nauk Leśn. 48: 113–132.

MODRZYŃSKI, J., JAKUBISZAK, K. 1997. Stopień defoliacji wybranych drzewostanów świerkowych w Tatrach i Beskidzie Wysokim. Sylwan 141, 1: 67–76.

MOORE, M. R., VANKAT, J. L. 1986. Responses of the Herb Layer to the Gap Dynamics of a Mature Beech-maple Forest. Am. Midl. Nat. 115: 336–347.

MORGAN, R. K. 1987. Composition, structure and regeneration characteristics of the open woodlands of the new Forest, Hampshire. J. Biogeogr. 14: 423–438.

MUELLER-DOMBOIS, D. 1987. Natural dieback in forests. BioScience 37: 575–583.

MUELLER-DOMBOIS, D. 1992. A natural dieback theory, cohort senescence as an alternative to the decline disease theory. In: MANION, P. D., LACHANCE, D., (eds.), Forest decline concepts, Amer. Phytopathological Soc. Press, St. Paul, Minnesota: 26–37.

MURRAY, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. Ecol. Monogr. 58: 271–298.

MYCZKOWSKI, S. 1955. Ekologia zespołów leśnych Tatr Polskich ze szczególnym uwzględnieniem jej związku z pokrywą śnieżną. Ochr. Przyr. 25: 112–203.

MYCZKOWSKI, S. 1956. O formach pokrojowych świerka pospolitego (*Picea excelsa* L. Link.) w Tatrach Polskich. Roczn. Dendrol. 11: 407–412.

MYCZKOWSKI, S. 1964. Struktura i ekologia zespołu świerka *Piceetum tatricum* u górnej granicy zasięgu w Tatrzańskim Parku Narodowym w dolinach Stawów Gąsienicowych i Pańszczycy. Ochr. Przyr. 30: 51–105.

MYCZKOWSKI, S., FELIKSIK, E., SŁODYCZKA, S. 1975. Świerk *Picea excelsa* Link. Studia Ośr. Dok. Fizjogr. PAN 4: 195–220.

NAKAMURA, T. 1987. Bryophyte and lichen succession on fallen logs and seedling establishment in Tsuga-Abies forests of central Japan. Symposia Biol. Hung. 35: 485–495.

NAKAMURA, T. 1992. Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. Ecol. Res. 7: 155–162.

NAKASHIZUKA, T. 1983. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. Jap. J. Ecol. 33: 409–418.

NAKASHIZUKA, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. Jap. J. Ecol. 34: 75–85.

NAKASHIZUKA, T. 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). Ecol. Res. 3: 21–35.

NAKASHIZUKA, T. 1989. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. Ecology 70: 1273–1278.

NICHOLAS, N. S., ZEDAKER, S. M. 1989. Ice-damage in spruce-fir forests of the Black Mountains, North Carolina. Can. J. For. Res. 19: 1487–1491.

NÚÑEZ-FARFÁN, J., DIRZO, R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. Oikos 51: 274–284.

OBERDORFER, E. 1992. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsche. Gustaw Fischer Verlag, Jena: 1–282.

OBRĘBSKA-STARKLOWA, B. 1983. Stosunki klimatyczne w rejonie Babiej Góry. W: ZABIEROWSKI, K., (red.), Park Narodowy na Babiej Górze. Stud. Naturae, Ser. B 29: 41–62.

OBMIŃSKI, Z. 1977. Ogólny zarys ekologii. W: BIAŁOBOK, S., (red.), Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne. T. 5. PWN, Warszawa-Poznań: 332–371.

OECHEL, W. C., VAN CLEVE, K. 1986. The role of bryophytes in nutrient cycling in the taiga. In: VAN CLEVE, K., CHAPIN III, F. S., FLANAGAN, P. W., VIERECK, L. A., DYRNESS, C. T., (eds.), Forest ecosystems in the Alaskan taiga. Springer Verlag, New York: 121–137.

OGDEN, J., FORDHAM, R. A., PILKINGTON, S., SERRA, R. G. 1991. Forest gap formation and closure along an altitudinal gradient in Tongariro National Park, New Zealand. J. Veg. Sci. 2: 165–172.

OHSAWA, M. 1981. A basic unit in forest community dynamics: A case study in the subalpine forest of Japan. In: Forest regeneration in southeast Asia. Proc. Biotrop. Symp. on Forest Regeneration in southeast Asia, Bogor, Indonesia 19–21 June 1979: 43–62.

OKITSU, S. 1995. Regeneration dynamics of the *Abies sachalinensis*-deciduous broadleaved mixed forest of Hokkaido, northern Japan with reference to its phytogeographical perspective. Geogr. Rep. Tokyo Metropolitan Univ. 30: 57–68.

PACYNIAK, C. 1992. Najstarsze drzewa w Polsce. Wyd. PTTK 'Kraj', Warszawa: 1–205.

PARSONS, W. F. J., KNIGHT, D. H., MILLER, S. L. 1994. Root gap dynamics in lodgepole pine forest: nitrogen transformations in gaps of different size. Ecol. Appl. 4: 354–362.

PARUSEL, J. B., HOLEKSA, J. 1991. Relationship between the herb layer and the tree stand in the spruce forest of the upper montane belt in the West Carpathians. Phytocoenosis 3 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot. 2: 223–229.

PAULEY, E. F., CLEBSCH, E. E. C. 1990. Patterns of *Abies fraseri* regeneration in a Great Smoky Mountains spruce-fir forest. Bull. Tor. Bot. Club. 117: 375–381.

PAWŁOWSKI, B. 1972. Szata roślinna gór polskich. W: SZAFER, W., ZARZYCKI, K., (red.) Szata roślinna Polski. T. 2. PWN, Warszawa: 189–252.

PALMER, M. W. 1987. Diameter distributions and the establishment of tree seedlings in the Henry M. Wright Preserve, Macon County, North Carolina. Castanea 52: 87–94.

PELLISIER, F., TROSSET, L. 1989. Obstacle allelopathique a la germination de graines d'epicea et a la croissance de trois champignons ectomycorhiziens de cette essence. Acta Biol. Mont. 9: 153–160.

PELTOLA, H., NYKÄNEN, M.-L., KELLÖMAKI, S. 1997. Model computations on the critical combination of snow loading and windspeed for snow damage of scots pine, Norway spruce and birch sp. at stand edge. For. Ecol. Manage. 95: 229–241.

PETERS, R., NAKASHIZUKA, T., OHKUBO, T. 1992. Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. For. Ecol. Manage. 55: 35–50.

PETERSON, C. J., CAMPBELL, J. E. 1993. Microsite differences and temporal change in plant communities of treefall pits and mounds in an old-growth forest. Bull. Tor. Bot. Club. 120: 451–460.

PETERSON, C. J., CARSON, W. P., MCCARTHY, B. C., PICKETT, S. T. A. 1990. Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. Oikos 58: 39–46.

PETERSON, C. J., FACELLI, J. M. 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amount and types of plant litter. Amer. J. Bot. 79: 1209–1216.

PETERSON, C. J., PICKETT, S. T. A. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. J. Veg. Sci. 1: 657–662.

PETERSON, C. J., PICKETT, S. T. A. 1991. Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock-hardwoods forest. For. Ecol. Manage. 42: 205–217.

PETERSON, C. J., PICKETT, S. T. A. 1995. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. Ecology 76: 763–774.

PETTY, J. A., SWAIN, C. 1985. Factors influencing stem breakage of conifers in high winds. Forestry 58: 75–84.

PHILLIPS, D. L., SHURE, D. J. 1990. Patch-size effects on early succession in southern Appalachian forests. Ecology 71: 204–212.

PICKETT, S. T., WHITE, P. S. (eds.). 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando: 1–472

PIĘKOŚ-MIRKOWA, H. 1979. Paprocie z grupy *Dryopteris dilatata* w Polsce. Monogr. Bot. 59: 1–75.

PISEK, A., WINKLER, E. 1959. Licht- und Temperaturabhängikeit der CO_2 – Assymilation von Fichte (*Picea excelsa* Link.) Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annus* L.). Planta 53: 532–550.

PLATT, W. J., STRONG, D. R. (eds.). 1989. Special feature – Gaps in forest ecology. Ecology 70: 535.

POORTER, L., JANS, L., BONGERS, F., VAN ROMPAEY, R. S. A. R. 1994. Spatial distribution of gaps along three catenas in the moist forest of Tai National Park, Ivory Coast. J. Trop. Ecol. 10: 385–398.

PRINZ, B. 1987. Causes of forest damage in Europe. Environment 29, 9: 11–37.

PRŮŠA, E. 1985. Die böhmischen und mährischen Urwälder – ihre struktur und Ökologie. Academia, Praha: 1–578.

PRZYBYLSKI, T. 1977. Morfologia. W: BIAŁOBOK, S., (red.), Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne.T. 5. PWN, Warszawa–Poznań: 63–96.

PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, burried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. Ecology 64: 1069–1074.

PUTZ, F. E., COLEY, P. D., LU, K., MONTALVO, A., AIELLO, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. Can J. For. Res. 13: 1011–1020.

PYŠEK, P. 1992. Dominant species exchange during succession in reclaimed habitats: a case study from areas deforested by air pollution. For. Ecol. Manage. 54: 27–44.

PYŠEK, P. 1993. What do we know about *Calamagrostis villosa*? – A review of the species behaviour in secondary habitats. Preslia 65: 1–20.

RAUH, J., SCHMITT, M. 1991. Methodik und Ergebnisse der Totholzforshung in Naturwaldreservaten. Forstw. Cbl. 110: 114–127.

READER, R. J., BRICKER, B. D. 1992. Response of Five Deciduous Forest Herbs to Partial Canopy Removal and Patch Size. Am. Midl. Nat. 127: 149–157.

REBERTUS, A. J., BURNS, B. R., VEBLEN, T. T. 1991. Stand dynamics of *Pinus flexilis* – dominated subalpine forests in the Colorado Front Range. J. Veg. Sci. 2: 445–458.

REHFUESS, K. E., BOSCH, C. 1986. Experimentelle Untersuchungen zur Erkrankung der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) auf sauren Böden der Hochlagen: Arbeitshypothese und Versuchsplan. Forstw. Cbl. 105: 201–206.

REIF, A., PRZYBILLA, M. 1995. Zur Regeneration der Fichte (*Picea abies*) in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. Hoppea, Denkschr. Regebsb. Bot. Ges. 56: 467–514.

ROBERTS, T. M., SKEFFINGTON, R. A., BLANK, L. W. 1989. Causes of type 1 spruce decline in Europe. Forestry 62: 179–222.

ROOVERS, L. M., REBERTUS, A. J. 1993. Stand dynamics and conservation of an old-growth Engelmann spruce – subalpine fir forest in Colorado. Nat. Areas J. 13: 256–267.

RUEL, J.-C. 1995. Understanding windthrow: silvicultural implications. For. Chron. 71: 434–445.

RUNKLE, J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. Ecology 63: 1533–1546.

RUNKLE, J. R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. In: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press: 17–33.

RUNKLE, J. R. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. Can. J. For. Res. 20: 632–641.

RUNKLE, J. R. 1992. Guidelines and Sample Protocol for Sampling Forest Gaps. USDA, PNW-General Technical Report 283: 1–44.

RUNKLE, J. R., YETTER, T. C. 1987. Treefals revisited: gap dynamics in the southern Appalachians. Ecology 68: 417–424.

SANDER, C., ECKSTEIN, D., KYNCL, J., DOBRY, J. 1995. The growth of spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in the Krkonoše-(Giant) Mountains as indicated by ring width and wood density. Ann. Sci. For. 52: 401–410.

SANIGA, M., SKLENÁR, P. 1989. Štruktúra, vývoj, produkčné a regeneračne pomery prírodnych lesov v ŠPR Pilsko. W: KORPEĽ, Š., (red.), Stav, vývoj, produkčné schopnosti a funkčné využívanie lesov v oblasti Babej Hory a Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań, Wydział Leśny Akademii Roln., Kraków: 28–49.

SCHAETZL, R. J. 1990. Effects of treethrow microtopography on the characteristics and genesis of spodosols, Michigan, USA. Catena 17: 111–126.

SCHAETZL, R. J., JOHNSON, D. L., BURNS, S. F., SMALL, T. W. 1989. Tree uprooting: review of terminology, process, and environmental implications. Can. J. For. Res. 19: 1–11.

SCHAETZL, R. J., BURNS, S. F., JOHNSON, D. L., SMALL, T. W. 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. Vegetatio 79: 165–176.

SCHAETZL, R. J., BURNS, S. F., SMALL, T. W., JOHNSON, D. L. 1990. Tree uprooting: review of types and patterns of soil disturbance. Physical Geography 11: 277–291.

SCHMIDT, R. A., GLUNS, D. R. 1991. Snowfall on branches of tree conifer species. Can. J. For. Res. 21: 1262–1269.

SCHMIDT-VOGT, H. 1985. Struktur und Dynamik naturlicher Fichtenwälder in der borealen Nadelwaldzone. Schweiz. Z. Forstwes. 136: 977–994.

SCHMIDT-VOGT, H., WÜTHERICH, G., DEICHNER, P. 1987. Untersuchungen zur Sturmstabilität von Fichten und Tannen in Fichten-Tannen-Mischbeständen auf verschiedenen Standorten Süddeutschlands. Allg. Forst u. Jagdztg. 158: 42–50.

SCHMIDT-VOGT, H., FRANKE, A., KONNERT, M., DEICHNER, P. 1992. Identifizierung, Wachstum und Schneebruchresistanz von Fichten-Herkünften des Schwarzwaldes. Allg. Forst. Jagdztg. 163: 145–154.

SCHUPP, E. W., HOWE, H. F., AUGSPURGER, C. K., LEVEY, D. J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. Ecology 70: 562–564.

SCOTT, M. L., MURPHY, P. G. 1987. Regeneration patterns of northern wite cedar, an old-growth forest dominant. Amer. Midl. Nat. 117: 10–16.

SEISCHAB, F. K., BERNARD, J. M., EBERLE, M. D. 1993. Glaze storm damage to western New York forest communities. Bull. Tor. Bot. Club. 120: 64–72.

SHAIN, L., HILLIS, W. E. 1971. Phenolic extractives in Norway spruce and their effects on *Fomes annosus*. Phytopatology 61: 841–845.

SHUGART, H. H. 1987. Dynamic ecosystem consequences of tree birth and death patterns. BioSci. 37: 596–602.

SHURE, D. J., PHILLIPS, D. L. 1991. Patch size of forest openings and arthropod populations. Oecologia 86: 325–334.

SIKORSKA, E. 1975. Lasy północnych stoków Turbacza. Cz. I. Charakterystyka przyrodniczo-leśna. Acta Agr. Silv., Ser. Silv. 15: 29–58.

SIWECKI, R. 1977. Przegląd ważniejszych chorób. W: BIAŁOBOK, S., (red.), Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne. T. 5. PWN, Warszawa-Poznań: 461–488.

SMALL, T. W., SCHAETZL, R. J., BRIXIE, J. M. 1990. Redistribution and mixing of soil gravels by tree uprooting. Professional Geographer 42: 445–457.

SOFRON, J. 1981. Přirozené smrčiny západních a jihozápadních Čech. Studie ČSAV 7: 1–128.

SOLLINS, P., CLINE, S. P., VERHOEVEN, T., SACHS, D., SPYCHER, G. 1987. Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forests. Can. J. For. Res. 17: 1585–1595.

SPIES, T. A., FRANKLIN, J. F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. Ecology 70: 543–545.

SPIES, T. A., FRANKLIN, J. F., THOMAS, T. B. 1988. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. Ecology 69: 1689–1702.

STEIJLEN, I., NILSSON, M.-C., ZACKRISSON, O. 1995. Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. Can. J. For. Res. 25: 713–723.

STEWART, G. H. 1986. Forest development in canopy openings in old-growth *Pseudotsuga* forests of western Cascade Range, Oregon. Can. J. For. Res. 16: 558–568.

STEWART, G. H. 1989. The dynamics of old-growth *Pseudotsuga* forests in the Cascade Range, Oregon, USA. Vegetatio 82: 79–94.

STEWART, G. H., ROSE, A. B. 1989. Conifer regeneration failure in New Zealand: dynamics of montane *Libocedrus bidwillii* stands. Vegetatio 79: 41–49.

STEWART, G. H., ROSE, A. B. 1990. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech (*Nothofagus*) forests, New Zealand. Vegetatio 87: 101–114.

STUART, J. D., AGEE, J. K., GARA, R. I. 1989. Lodgepole pine regeneration in an old, self-perpetuating forest in south central Oregon. Can. J. For. Res. 19: 1096–1104.

STUCHLIK, L. 1968. Zbiorowiska leśne i zaroślowe Pasma Policy w Karpatach Zachodnich. Fragm. Flor. Geobot. 14: 441–484.

SUSZKA, B. 1977. Rozmnażanie generatywne. W: BIAŁOBOK, S., (red.), Świerk pospolity. Nasze drzewa leśne. T. 5. PWN, Warszawa–Poznań: 199–238.

SUZUKI, E., TSUKAHARA, J. 1987. Age structure and regeneration of old growth *Cryptomeria japonica* forests on Yakushima Island. Bot. Mag. 100: 223–241.

SZAFER, W., PAWŁOWSKI, B., KULCZYŃSKI, S. 1927. Zespoły roślin w Tatrach. Cz. I. Zespoły roślin w dolinie Chochołowskiej. Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. PAU. Ser. III, T. 23/24: 203–284.

SZEWCZYK, J., SZWAGRZYK, J. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. Vegetatio 122: 37–46.

SZYMAŃSKI, S. 1981. Zmiany wieku, struktury, wzrostu, zwarcia i zagęszczenia drzew pod wpływem różnego wzniesienia nad poziom morza w rezerwacie 'Pilsko' (Beskid Żywiecki). W: KORPEĽ, Š., (red.), Warunki przyrodnicze i charakterystyka lasów świerkowych w kompleksie Pilska. Wyd. Lesnicka fakulta Vysokej Školy lesníckej a drevarskej, Zvolen, Wydział Leśny Akademii Roln., Poznań: 190–218.

SZYMAŃSKI, S. 1986. Ekologiczne podstawy hodowli lasu. PWRiL, Warszawa: 1–461.

SZYMAŃSKI, S., MODRZYŃSKI, J. 1973. Określenie wieku potrzebnego do osiągnięcia przez świerk wysokości pierśnicy na różnych wzniesieniach nad poziomem morza. Sylwan 117, 1: 11–24.

SZWAGRZYK, J. 1988. Struktura i dynamika lasu: teoria, metody badania, kontrowersje. Wiad. Ekol. 34: 355–373.

SZWAGRZYK, J., PTAK, J. 1991. Analizy struktury przestrzennej populacji i zbiorowisk oparte na znajomości rozmieszczenia osobników. Wiad. Ekol. 37: 107–124.

TAKAHASHI, K. 1994. Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan. J. Ecol. 82: 769–773.

TAYLOR, A. H., ZISHENG, Q. 1988. Tree replacement patterns in subalpine *Abies-Betula* forests, Wolong Natural Reserve, China. Vegetatio 78: 141–149.

TRAJ, R. 1989. Vývoj, štruktúra, obnova a produkčné pomery prírodneho smrekového lesa v ŠPR Kotlov Žľab v Západných Tatrách. Diplomová praca, Lesnícka Fakulta, Vysoká Škola lesnicka a drevarska vo Zvolene: 1–45.

TURNER, J., SINGER, M. J. 1976. Nutrient distribution and cycling in a subalpine coniferous forest ecosystem. J. Appl. Ecol. 13: 295–301.

TURNER, M. G., RUSCHER, C. L. 1988. Changes in landscape patterns in Georgia, USA. Landscape Ecol. 1: 241–251.

UHL, C., CLARK, K., DEZZEO, N., MAQUIRINO, P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. Ecology 69: 751–763.

UKLEJA, D. 1986. Postępowanie hodowlane a odporność drzewostanów na działanie wiatru. Sylwan 130, 4: 7–14.

ULANOVA, N. G. 1991. Vegetation mapping as a tool for detection of windfall processes in primary forest communities. Phytocoenosis 3 (N.S.), Suppl. Cartogr. Geobot. 2: 219–222.

UTSCHICK VON, H. 1991. Beziehungen zwischen Totholzreichtum und Vogelwelt in Wirtschaftswäldern. Forstw. Cbl. 110: 135–148.

VACEK, S. 1981. Véková struktura autochtonní smrčiny v Krkonoších. Lesnictví 27: 213–226.

VACEK, S., TESAŘ, V. 1991. Skladba mladych jeřábinovych porostů v Krkonoších. Lesnictví, 37: 469–487.

VEBLEN, T. T. 1992. Regeneration dynamics. In: GLEN-LEWIN, D. C., PEET, R. K., VEBLEN, T. T., (eds.), Plant succession: theory and prediction. Chapman and Hall, London: 152–187.

VISSER, H., MOLENAAR, J. 1992. Estimating trends and stochastic response functions in dendro-ecology with an application to fir decline. For. Sci. 38: 221–234.

WALLER, D. M. 1979. Models of mast fruiting in trees. J. Theor. Biol. 80: 223–232.

WAŁACH, S. 1986. Rys historyczno-gospodarczy lasów orawskich. Sylwan 130, 6: 61–68.

WAYNE, P. M., BAZZAZ, F. A. 1993. Morning vs afternoon sun patches in experimental forest gaps: consequences of temporal incongruency of resources to birch regeneration. Oecologia 94: 235–243.
WEBB, S. L. 1988. Windstorm damage and microsite colonization in two Minnesota forests. Can. J. For. Res. 18: 1186–1195.
WELLS, J. M., BODDY, L. 1995. Effect of temperature on wood decay and translocation of soil-derived phosphorus in mycelial cord system. New Phytol. 129: 289–297.
WESOŁOWSKI, T., TOMIAŁOJĆ, L. 1986. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest – preliminary data. Acta Orn. 22: 1–20.
WHITE, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev. 229–299.
WHITE, P. S., MACKENZIE, M. D., BUSING, R. T. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. Can. J. For. Res. 15: 233–240.
WHITMORE, T. C. 1982. On pattern and process in forests. In: NEWMAN, E. I., (ed.), The plant community as a working mechanism. Blackwell, Oxford: 45–59.
WICKMAN, B. E., SEIDEL, K. W., STARR, G. L. 1986. Natural regeneration 10 years after a Douglas-fir tussock moth outbreak in northeastern Oregon. Res. Pap. PNW-RP-370: 1–15.
WILCZEK, Z. 1995. Zespoły leśne Beskidu Śląskiego i zachodniej części Beskidu Żywieckiego. Wyd. Uniw. Śląskiego, Katowice: 1–132.
YAMAMOTO, S.-I. 1988. Seedling recruitment of *Chamaecyparis obtusa* and *Sciadopitys verticillata* in different microenvironments in an old-growth *Sciadopitys verticillata* forest. Bot. Mag. 101: 61–71.
YAMAMOTO, S.-I. 1992a. The gap theory in forest dynamics. Bot. Mag. 105: 375–383.
YAMAMOTO, S.-I. 1992b. Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of western Japan. Bot. Mag. 105: 29–45.
YAMAMOTO, S.-I. 1995. Gap characteristics and gap regeneration in subalpine old-growth coniferous forests, central Japan. Ecol. Res. 10: 31–39.
YAMAMOTO, S.-I. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag. 102: 93–114.
YETTER, T. C., RUNKLE, J. R. 1986. Height growth rates of canopy tree species in southern Appalachian gaps. Castanea 51: 157–167.
YOUNG, T. P., HUBBEL, S. P. 1991. Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps. Ecology 72: 1464–1471.
ZABIELSKI, B., MAGNUSKI, K., WAŻYŃSKI, B., ŻÓŁCIAK, E. 1969. Gospodarka leśna na terenie Babiogórskiego Parku Narodowego w latach 1844–1971. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Nauk Roln. i Kom. Nauk Leśn. 28: 427–470.
ZAK, B. 1971. Characterization and classification of mycorrhizae of Douglas-fir. II. *Pseudotsuga menziesii-Rhizopogon vinicolor*. Can. J. Bot. 49: 1079–1084.
ZAWADA, J. 1973. O rozwoju świerków na zboczach nawietrznych Romanki. Sylwan 117, 11: 56–64.
ZEIDE, B. 1981. Method of mound dating. For. Sci. 27: 39–41.
ZIENTARSKI, J. 1976. Wpływ wzniesienia nad poziomem morza na zagęszczenie i ukształtowanie górnoreglowych borów świerkowych w Babiogórskim Parku Narodowym. Pozn. Tow. Przyj. Nauk, Prace Kom. Nauk Roln. i Kom. Nauk Leśn. 42: 137–149.
ZIMMERMAN, J. K., PULLIAM, W. M., LODGE, D. J., QUINONES-ORFILA, V., FETCHER, N., GUZMAN--GRAJALES, S., PARROTTA, J. A., ASBURY, C. E., WALKER, L. R., WAIDE, R. B. 1995. Nitrogen immobilization by decomposing woody debris and the recovery of tropical wet forest from hurricane damage. Oikos 72: 314–322.
ZOBEL, D. B. 1980. Effect of forest floor disturbance on seedling establishment of *Chamaecyparis lawsoniana*. Can. J. For. Res. 10: 441–446.
ZUKRIGL, K. 1987. Das naturwaldreservat Poschalm in den Hohen Tauern. In: MAYER, H., ZUKRIGL, K., SCHREMPF, W., SCHLAGER, G. und Mitarbeitern, (eds.), Urwaldreste, Naturwaldreservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Institut für Waldbau, Universität für Bodenkultur, Wien: 396–413.
ŻARNOWIEC, J. HOLEKSA, J. 1992. Rozmieszczenie wybranych mszaków w zbiorowiskach leśnych Babiej Góry. Acta Biol. Sil. 21: 97–111.
ŻUREK, Z., KURZEJA, M. 1992. Obserwacje gradacji zasnui wysokogórskiej *Cephalcia falleni* Dalman (*Pamphiliidae, Hymenoptera*) w Gorczańskim Parku Narodowym. Parki Nar. Rez. Przyr. 11, 4: 73–80.

IX. BREAKDOWN OF TREE STAND AND SPRUCE REGENERATION VERSUS STRUCTURE AND DYNAMICS OF A CARPATHIAN SUBALPINE SPRUCE FOREST (SUMMARY)

Subalpine spruce forest is an example of ecosytems which are shaped by large-scale disturbances (Fig. 1), and the structure is coarse-grained. On the basis of published results one can assume that replacement of trees in subalpine spruce forest proceeds in two steps: (1) abrupt break-down of tree stand over large area as a result of its simple vertical structure; (2) simultaneous spruce regeneration over large area which sets off development of one-layered stand. In this simple model the regeneration is treated exclusively as a result of stand destruction. The role of biological attributes and ecological demands of young trees is entirely ignored.

The objective of the study was to reveal machanisms shaping the structure and dynamics of subalpine spruce forests. This aim was approached by:

- showing spatial-pattern of forest in a scale of several hectares taking into account developmental stadia and phases, structure of tree stands, dead trees, gaps, field layer and spruce regeneration;
- recognizing causes and results of death of trees
- recognizing conditions of spruce regeneration
- determining mutual relations between stand breakdown, establishment of gaps, differentiation of field layer and spruce regeneration.

Methods

Babia Góra massif contains 430 ha belt of subalpine spruce forest situated between 1150 and 1400 m a.s.l. (Fig. 2). The forest represents association *Plagiothecio--Piceetum tatricum* and has been well protected for the last 60 years. Investigations were carried out in a rectangular area of 14.4 ha (Fig. 2). On the basis of geodesic measurements, contour lines were drawn and slope exposition and inclination could be determined in every point of the area.

Structure of tree stand. To obtain the stand structure over the whole area diameters of trees at 1.3 m (dbh) were measured in the network of 100 plots of 0.05 ha (Fig. 3). A map of all homogenous stand patches was drawn for the area of 14.4 ha. Every patch larger than 0.05 ha was characterized by stand attributes (density of trees, average dbh, coefficient of variation of dbh, basal area), density of saplings, volume of dead trees and percent of forest area in gaps. Patches were classified and groups of patches were distinguished. These groups were identified as developmental phases and stadia.

Coarse woody debris. All dead trees and their remnants thicker than 10 cm and longer (taller) than 3 m were mapped over the area of 14.4 ha. Snags and logs (broken, uprooted) were distinguished. Every stem was measured and the stage of its decomposition was determined according to an eight stage scale (I – VIII) (Tab. 1).

Additionaly, within the stage I three substages were distinguished (Tab. 2). Time elapsing between tree death and attainment of consecutive stages of decomposition was determined using dendrochronological methods.

For every log the total area of its projection on slope surface and the length and area of 10 cm diameter sections were calculated. Area of stumps and windthrow mounds was estimated through noting their presence in a network of 1392 points spaced 10×10 m over 14.4 ha area.

Distribution of snags, broken and uprooted trees as well as dead stems representing different stages of decomposition was analysed with Ripley's method (Fig. 4).

Gaps. Only canopy gaps (sensu RUNKLE 1982) were considered. They were divided into openings created by death of trees, and permanent openings without dead trees. All gaps were mapped over 14.4 ha, and their sizes were measured with planimeter. Two axes of gap: the longest one (l_{max}) and the longest from among perpendicular to the first one ($l_{prostop}$) were measured, and a shape index was counted as a quotient $l_{prostop}/l_{max}$. Distribution of gaps was analysed with Ripley's method.

Two maps: of gaps and of forest texture, were overlapped and every gap was included into proper phase and stadium of tree stand development.

Reconstruction of tree stand changes in the years 1973–1993. It was stated (comp. Fig. 25) that around year 1986 the stand was built of trees still alive in 1993 and of dead trees in I.1 stage of decomposition, while trees still alive in 1993 and dead trees in I and II stages of decomposition built the stand around 1973. Dbh increments in years 1973–1986 and 1986–1993 were measured in nearly 150 trees and dbh of alive and dead trees was reconstructed for 1973 and 1986.

Gap sections with dead trees in I.1 stage of decomposition were excluded from gaps in 1993. It allowed for reconstruction of gaps around 1986. Gaps around 1973 were reconstructed after exclusion of gap sections with dead trees in I and II stages of decomposition.

Synusial structure of field layer. Synusia dominated by different species of vascular plants and *Polytrichum formosum* were distinguished. Area covered with different synusia was estimated through noting their presence in a network of 1392 points spaced 10×10 m over 14.4 ha. This network was overlapped with the map of forest texture, and area of synusia under stands of different phases and stadia of development was established. Synusial structure of field layer under different stands were compared with Shannon index.

The network of 1392 points was also overlapped with the map of canopy gaps. Than it was possible to analyse the distribution of different synusia in relation to the distribution and size of gaps.

Regeneration of spruce. Three groups of young spruces were distinguished. The youngest one is the cohort from 1993, which is the result of mast year 1992. The second group, thereafter called seedlings, comprise of individuals at least two

years old and taller than 30 cm in 1993. Spruces higher than 30 cm and up to 10 cm in diameter were included into saplings. Cohort '93 and seedlings were observed in 1993–1997 years on 1 × 1 m plots situated in different synusia of field layer and on all windthrow mounds and logs distributed over five squares of 40 × 40 m (Fig. 3). Saplings were observed in 1993: all individuals were mapped over the area of 14.4 ha, and their height and height increment in 1989–1993 were measured.

The substrate of each young spruce was noticed including soil, dead wood (logs and stumps) and windthrow mounds. Diameter of log was measured and stage of its decomposition was estimated in location of every seedling and sapling growing on dead wood. Synusium of field layer was noted in location of saplings growing on soil. Windthrow mounds were characterized by diameter and stage of decomposition of the accompanying log. Distribution of saplings growing on different substrates was analysed with Ripley method.

The map of saplings was overlapped with the map of gaps and the map of forest texture. It allowed for analysis of the distribution of saplings in relation to the distribution and size of gaps, and in relation to forest texture.

Results

Structure of tree stand

1. *Picea abies* was a dominant tree, while *Sorbus aucuparia* formed only minor admixture in the investigated forest (Tab. 3). Diameter distribution of tree stand over the whole area did not differ significantly from normal distribution, whereas height distribution was different from normal (Fig. 5). Average dbh and height were 40 cm and 23 m, respectively.

2. Tree stands in building stadium (one- and two-layered phases), optimal stadium (early, middle and late phases) and break-down stadium (early and late phases) were distinguished and identified on the basis of two independent classifications. Stands in middle and late phases of optimal stadium were divided into more and less diverse (Figs. 6, 7 and 8). Also permanently loose stands were distinguished as standing apart from the whole developmental cycle. Volume of tree stands ranged from 135 m^3/ha in late phase of break-down stadium to 750 m^3/ha in late phase of optimal stadium (Fig. 9).

3. The largest area was covered with stands in optimal stadium. Stands in building stadium occupied the smallest area (Fig. 10).

4. There were 52 patches representing a single stadium over 14,4 ha (Fig. 11). Their size ranged from 221 m^2 to 1.25 ha (Figs. 12A, C). If phases and variability of dbh structure in optimal stadium were regarded, the number of homogenous patches increased up to 111 (Fig. 11) and a half of them were less than 1000 m^2 (Figs. 12B, D). However, it should be remembered that large number of patches were situated within investigated plot only in part (Fig. 10), and distribution of patch area is deformed.

5. Stands in building stadium were slightly more common on gentle than on steep slopes, whereas patches in late phase of optimal stadium were two times more common on slopes inclined $>15°$ than on less steep slopes. Still stronger connection with steep slopes can be observed in case of permanently loose stands (Fig. 13).

Coarse woody debris and dying off trees

6. Snags and logs in I stage of decomposition were the most numerous and contained the largest volume of dead wood. There were also large number and large volume of logs in IV stage of decomposition (Tab. 4). Percentage of snags and logs in total number and total volume of stems were high (Fig. 14). Most trees died standing, while uprooting was the rarest way of dying (Tab. 5). Probability that tree dies standing was greatest among thinnest and thickest individuals. The greater was dbh of spruce the higher was the probability of breakage. Uprooting was most often among trees 40–50 cm in dbh (Fig. 15A).

7. Total length and area of logs were 1187 m/ha and 300 m^2/ha, respectively (Figs. 16 and 17).

8. Snags and broken stems were randomly distributed, whereas windthrows were clumped (Figs. 18 and 19). It speaks for site conditioning of spruce uprooting. Distribution of dead trees were clumped for I.3, II, IV, V and VI stages of decomposition, and random for I.1 and I.2 stages of decomposition (Fig. 20).

9. Direction of logs points at wind as a dominant factor of breaking and uprooting trees. On gentle slopes most trees fell to the north because of strong southern winds (Fig. 21). Direction of logs were also under influence of slope inclination – the steeper was the slope, the more trees fell down (Figs. 22 and 23). As a result, on gentle eastern slopes most logs were situated paralel to contour lines, whereas most of them fell down if inclination was high (Fig. 22). At last, fall direction depended on tree size. The thicker and taller was a tree, its fall was under stronger influence of wind, and the influence of slope steepness decreased. It means that thick and long logs are more often directed to the north and east in level area, and paralel to contour lines on steep eastern slope (Fig. 24).

10. Thick logs in subalpine spruce forest are visible on the soil surface for about 150 years after tree death (Fig. 25).

11. Intensity of trees dying off was 6.5 individuals$\cdot$ha$^{-1}\cdot$year^{-1} and 3.7 $m^3\cdot ha^{-1}\cdot year^{-1}$ in 1973–1986, and 4.6 individuals$\cdot$ha$^{-1}\cdot$year^{-1} and 5.2 $m^3\cdot ha^1\cdot year^{-1}$ in 1986–1993. Volume of trees dead in 1986–1993 was nearly two times higher than volume of increment of trees in the same period (2.9 $m^3\cdot ha^{-1}\cdot year^{-1}$).

12. Dead trees with dbh less than 20 cm were most numerous in I.3 stage of decomposition (Fig. 27). It says that elimination of small trees was most intensive 10–15 years before 1993. In the last years the mortality in thick spruces has increased (Figs. 27 and 28).

13. Volume of dead trees was the highest in break-down stadium. There was only a small amount of dead trees in building stadium and in permanently loose stands (Figs. 29, 30).

14. Spatial pattern of trees dying off has changed in the last 30 years. Around 1960 and before this process took place in patches representing the late phase of break-down stadium in 1993. In 60-ties and 70-ties thinning of young stands which have reached early phase of optimal stadium predominanted. From 80-ties intensive dying of trees has occured in all phases and stadia, and percentage of large dead trees has increased distinctly (comp. Figs. 20, 25 and 30).

Gaps

15. On the average, there were 38 gaps per 1 ha which covered 34% of forest area. Their area ranged from 4 to 1473 m^2 (mean was 92 m^2) (Fig. 31). Distribution of gap size did not differ from lognormal (3.85 ± 1.20 mean $\pm$ s.d.). Only small gaps showed clumped spatial distribution (Fig. 34).

16. There was a clear relation between gap size and number of dead trees within it (Fig. 35). Woody debris in a gap usually represented a wide range of decomposition stages (Fig. 36). The average area covered with logs diminished from 6.6% in gaps smaller than 10 m^2 to 3% in gaps larger than 1000 m^2 (Fig. 37). Density of logs, and their area in gaps were two times higher than under forest canopy.

17. Density, mean size and percent of forest area in gaps differed between developmental phases and stadia (Fig. 38). Gap size distribution was significantly different from lognormal only in late phase of break-down stadium (Fig. 39).

18. Between 1973 and 1993 gap size distribution changed slightly. Fraction of forest area in gaps increased from 23% to 34% during that time (Fig. 41). In years 1973 – 1986 total area of gaps was increasing by 46 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot year^{-1}$. In the next seven years the rate of gap area enlargement reached 66 $m^2 \cdot ha^{-1} \cdot year^{-1}$. Before 1986 creation of new gaps was a dominant process, while after 1986 enlargement and connection of existing gaps became more important (Tab. 6; Fig 42).

Synusial structure of field layer

19. 19 synusia were distinguished on the basis of dominance of 8 vacular plants and *Polytrichum formosum* (Tab. 7). The largest area was covered by synusia: *Athyrium distentifolium* and *Vaccinium myrtillus* (Tab. 8).

20. Patches of *Athyrium distentifolium* and *Calamagrostis arundinacea* were more common on steep than on gentle slopes. Synusia with *Deschampsia flexuosa*, *Luzula sylvatica* or *Vaccinium myrtillus* as dominants were connected with slightly inclined slopes (Fig. 44; Tab. 8).

21. Spatial structure of field layer is clearly related to distribution of gaps (Tab. 8). Percent of area covered with *Athyrium distentifolium* in gaps was nearly two times greater than outside them. Positive relation to gaps showed also patches

diminated by *Calamagrostis villosa* and *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus*, while negative relation occurred in cases of synusia: *Vaccinium myrtillus* and *Vaccinium myrtillus* + *Polytrichum formosum*.

22. Synusium *Athyrium distentifolium* covered largest area under stands in building and break-down developmental stadia. Only in optimal stadium it gave way to synusium *Vaccinium myrtillus* (Fig. 45).

23. Variability of field layer, measured with Shannon index depends on tree stand. It was relatively low in building stadium, and it was the highest in early and middle phases of optimal stadium. Field layer was most homogenous under permanently loose stands (Fig. 46).

Regeneration of spruce

Cohort '93

24. *Polytrichum formosum* and vascular plants of field layer strongly influence regeneration of spruce. In patches dominated by *Polytrichum formosum* or *Athyrium distentifolium* spruce found suitable conditions for germination and growth of yerlings, but further development was heavily restricted. In opposite, within patches of *Vaccinium myrtillus* germination was limited, although survivorship of young spruces was relatively high. Only in synusia with *Dryopteris dilatata* as dominant species both germination and survivorship of a few years old spruces were high (Figs. 47, 48). In general, survivorship of cohort '93 on soil was several times lower than on windthrow mounds and on logs (Fig. 48).

25. The more advanced stage of decomposition of log the higher was the density of cohort '93 on it (Fig. 47). Small number of germinants on logs in I and II stages of decomposition is an evidence that the log is inaccessible for spruce regeneration up to 20 years after tree's death. Density of yerlings on logs was on average two times lower than on soil. However, when five years old, density of cohort '93 on logs was more than three times higher than on soil (Fig. 49).

26. Size of cohort '93 at the end of the first year was estimated as 469 300 individuals per 1 ha. It declined to 13 100 individuals/ha four years later. Percentage of individuals growing on logs, stumps and windthrow mounds increased in the same period from 1.5% to 11.8% (Fig. 50).

Seedlings

27. Distribution of seedling is highly dependent on type of field layer. The highest density of seedlings on soil was in synusia with *Vaccinium myrtillus* as dominant species (Fig. 51), and it was several times less than on windthrow mounds.

28. Density of seedlings on logs depends on log diameter and stage of decomposition (Fig. 52). Seedling survivorship to a small degree depended on stage of log decomposition, but was distinctly lower on logs with diameter below 20 cm (Fig. 53).

29. Number of seedlings per 1 ha of forest was estimated as 2040 in 1993 and 1370 in 1997 (Fig. 55). Percentage of individuals growing on logs, stumps and windthrow mounds increased in the same period only by 1%, from 15.2% to 16.1%.

30. There was a distinct domination of seedlings by cohort '89 (Fig. 56). Probably, most individuals recognized as three, four and six years old also belonged to this cohort, and wrong determination of their age was caused by poor visibility of annual increments during field observations. Observed age structure of spruce seedlings is an evidence of seedling bank in subalpine forest which persists in limited availability of solar radiation. Individuals from this bank are eliminated after about ten years if conditions do not ameliorate. Occurence of mast years every 5 – 10 years warrants that seedling bank consisting of at least several hundred individuals per 1 ha is a permanent element of spruce population in a subalpine forest.

Saplings

31. Density of saplings was 92 individuals/ha. Most of them were lower than 90 cm (Fig. 58). Distribution of saplings strongly depends on type of substrate. More than 50% of spruces were situated on visible woody debris (logs and stumps) and windthrow mounds which covered only 3.9% of area (Fig. 72). Additional 10% of saplings grew on unvisible, highly decayed wood remnants. Only about 1/3 of saplings was connected with undisturbed soil.

32. Distribition of saplings was clumped irrespectively of substrate (Fig. 59).

33. Distribution of saplings growing on soil is strongly influenced by field layer. The highest density was noted in synusium *Dryopteris dilatata* + *Rubus idaeus* but it covered only a small area. Most individuals were situated in synusia dominated by *Vaccinium myrtillus* or *Dryopteris dilatata*. The lowest density was in extensive patches of *Athyrium distentifolium* (Figs. 60 and 61).

34. Distribution of saplings on soil is strongly connected with close vicinity of trees growing usually on small hummocks elevated from several to some dozen centimeters above neighborhood. As much as 29% of saplings growing on soil were connected with these small hummocks which covered only 8% of area.

35. Establishment of spruces on windthrow mounds begins quickly after tree's fall and lasts for several dozen years. It was reflected by similar height structure of saplings on mounds of different age (Fig. 63). Establishment of spruces on a mound depended on its size. Soil disturbance created by a fall of a small tree (dbh below 20 cm) had no significance for spruce establishment. Only windthrows of trees thicker than 30 cm played significant role in spruce regeneration (Fig. 64).

36. Distribution of saplings on logs depends on stage of log decomposition (Fig. 65). Somewhat more than 1/5 of spruces growing on woody debris were rooted in heavily decayed wood which was invisible on soil surface (this stage of decomposition was labeled >VIII). Saplings are present on a log in great number not before V stage of decomposition i.e. about 40 years after tree's death.

37. As the decomposition of logs proceeds the height and rate of height increment of spruces growing on logs increases (Figs. 63 and 67). Not before 70 years after tree's death the density of saplings on the log becomes stabilized. It is showed by the modification of height structure of saplings on logs from VII stage of decomposition on (Fig. 67A).

38. Besides the decomposition stage, spruce regeneration depends also on diameter of log. Even large number of dead trees below 20 cm of diameter are almost of no importance for regeneration. Only thick logs (dbh >30 cm) are suitable for development of new spruce generation (Fig. 66).

39. Distribution of saplings is connected with distribution of gaps. There were 73% of spruces in gaps which contained 34% of forest area. Saplings growing outside gaps concentrated in close vicinity of large gaps (Figs. 68 and 70). Spruce regeneration strongly depends on the presence of large gaps created by death of trees. Minimal area of gaps suitable for development of saplings is about 200 m^2 (Fig. 68). Thus, suitable conditions for spruce regeneration are created by death of a group of at least 7 trees.

40. Sapling height was similar in and outside gaps, but rate of height increment was higher in gaps (Fig. 71).

41. Sapling height and rate of height increment differ between three substrates. Spruces were highest but their growth was slowest on soil. Height increment of saplings was fastest on windthrow mounds (Fig. 75).

42. Distribution of saplings growing on logs, stumps and windthrow mounds is connected with gaps much stronger than of saplings growing on soil. 80% of spruces on logs, stumps and mounds were localized in gaps, whereas only 58% of spruces on soil were in gaps. Changes of field layer after death of trees, unsuitable for spruce regeneration, do not stop establishment of spruces within gap, but delay it considerably as young spruces settle mostly on microsites which come out as a result of tree's fall.

43. Distribution of saplings and their height are connected with structure of stands (Figs. 78 and 79). Small number of saplings in optimal stadium is mostly the result of absence of large gaps and small amount of large logs. Intensive regeneration in break-down stadium is mainly the result of creation of large gaps with great amount of thick logs and windthrow mounds (Fig. 80).

Conclusions

- Subalpine spruce forest on Babia Góra massif is far from equilibirium. The proportion of one-layered stands in optimal stadium is too large, and stands in building stadium cover too small area. Probably, patches in break-down stadium will enlarge quickly in next some dozen years.
- The present state of forest is unfavourable for spruce regeneration. Improvement of conditions will follow further break-down of stands, enlargement of gaps and access to debris of large trees which died several years ago.
- Spruce regeneration in subalpine forest is tied to microsites which come out as a result of tree's fall: logs, stumps and windtrhow mounds. This strong relation

comes to light as early as in second year after germination. Full accessibility of woody debris for regeneration is reached as late as 20 years after the death of a tree, and it is a cause of considerable delay of regeneration in relation to the stand break-down. Spruce regeneration depends also on diameter of logs and size of mounds.

- Disturbance of tree stand and creation of gaps bear positive and negative consequences for spruce regeneration in subalpine forest. Release from pressure of stand, improovement of light condition, setting off logs and mounds are beneficial. Simultaneous expansion of *Athyrium distentifolium* and *Calamagrostis villosa* in gaps make the establishment of spruces on soil nearly impossible.
- There are considerable changes of field layer during developmental cycle of subalpine spruce forest. These changes are a response to development of young stands in building stadium, closure of stands in optimal stadium and creation of large gaps in break-down stadium. Substantial differences in field layer between three developmental stadia suggest that subassociations based on abundant occurence of some species can be, at least in part, regarded as dynamic forms of the same forest association.
- Apart from low resistance of monospecies and monolayered stands to strong winds, deposition of snow and glaze, and insect outbreaks, large scale disturbances in subalpine spruce forests are also in connection with conditions of spruce regeneration (Fig. 85). Three phenomena are important in shaping coarse-grained mosaic of subalpine spruce forest:
  - large demands of young spruces for light which can be fulfilled in large gaps of several hundred square meters;
  - very low rate of regeneration which is a consequence of slow decomposition of spruce logs being the main substrate for establishment of young trees;
  - randomness of gap creation, reflected in lognormal distribution of their size, which results in small proportion of gaps large enough to promote regeneration; by the time the area of large gaps reaches the level sufficient for spruce regeneration, tree stand become too loose and inevitably disintegrate.

Dr Jan Holeksa
Katedra Geobotaniki
i Ochrony Przyrody
Uniwersytet Śląski
ul. Jagiellońska 28
PL-40-032 Katowice