

## Wieloletnia dynamika drzewostanów naturalnych na przykładzie dwóch zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego: *Pino-Quercetum* i *Tilio-Carpinetum*

Long-term dynamics of natural tree stands on the example of two forest communities of the Białowieża National Park: *Pino-Quercetum* and *Tilio-Carpinetum*

Bogdan Brzeziecki

Bogdan Brzeziecki, Katedra Hodowli Lasu, Wydział Leśny SGGW,  
02-776 Warszawa, ul. Nowoursynowska 159; e-mail: bogdan\_brzeziecki@sggw.pl

**Abstract:** Long-term (1936-2001) changes in the species composition and structure of three natural forest stands (*Pino-Quercetum*, *Tilio-Carpinetum* and ecotone) is analysed. For this purpose, data from the permanent research plot of the Department of Silviculture of Warsaw Agricultural University, located in compartment 319 of the Białowieża National Park, N-E Poland, is used.

**Key words:** BWINPro program, environmental change, natural forest, permanent research plot, regeneration, stand species composition, stand structure, strict protection

### Wstęp

Zagadnienia dotyczące struktury i dynamiki naturalnych zbiorowisk leśnych już przed II wojną światową budziły duże zainteresowanie wśród przedstawicieli nauk leśnych. Dobrym przykładem w tym zakresie jest działalność prof. T. Włoczewskiego, kierownika Katedry Hodowli Lasu Wydziału Leśnego SGGW, który w 1936 roku założył na terenie Rezerwatu Ścisłego Białowieskiego Parku Narodowego 5 stałych powierzchni próbnych w kształcie transektów (Włoczewski 1954). Celem rozpoczętych wówczas długoterminowych badań była analiza wzrostu poszczególnych drzew, prawidłowości dotyczących kształtowania się struktury drzewostanu w warunkach lasu pierwotnego oraz dynamika tych procesów, z uwzględnieniem różnych warunków siedliskowych i drzewostanowych.

Badania rozpoczęte przez prof. Włoczewskiego kontynuowane są po dzień dzisiejszy. W miarę przybywania materiałów empirycznych oraz rozwoju metodologii ich opracowywania, publikowane są kolejne prace przedstawiające różne aspekty gromadzonych danych. Jako przykład można wymienić szczegółowe opracowanie wydane w formie książkowej (Bernadzki i in. 1996) oraz artykuł opublikowany na łamach *Journal of Vegetation Science* (Bernadzki i in. 1998).

Celem niniejszej pracy jest szczegółowa analiza zmian składu gatunkowego oraz struktury dwóch typów zbiorowisk leśnych (*Pino-Quercetum* i *Tilio-Carpinetum*), do-

minujących pod względem powierzchni w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego Parku Narodowego. Materiały empiryczne analizowane w tej pracy pochodzą z jednej z pięciu stałych powierzchni próbnych Katedry Hodowli Lasu SGGW, położonej w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego. W analizie uwzględniono wyniki pomiaru kontrolnego drzewostanów, przeprowadzonego w roku 2001. Większość niezbędnych obliczeń wykonano przy pomocy programu BWINPro (Nagel 1999). Poza uzyskaniem standardowych zmiennych i parametrów, wspomniany program pozwolił, po raz pierwszy, na obliczenie ilościowych wskaźników zróżnicowania struktury drzewostanów, a także na graficzną wizualizację struktury przestrzennej drzewostanów i przedstawienie jej zmian w czasie objętym badaniami.

### **Teren badań**

Puszcza Białowieska położona jest po obu stronach granicy państwowej między Polską i Białorusią. Całkowita powierzchnia Puszczy wynosi ok. 128 000 ha, z czego w Polsce znajduje się ok. 58 000 ha. Puszcza należy do największych, a jednocześnie do najmniej zniekształconych kompleksów leśnych w Europie Środkowej (Faliński 1986).

W 1921 r., w najlepiej zachowanym fragmencie Puszczy Białowieskiej powstało Nadleśnictwo „Rezerwat“, które objęło powierzchnię 5 072 ha. Od 1929 r. teren ten znajduje się pod ochroną ścisłą. W 1932 r. Nadleśnictwo „Rezerwat” uzyskało status Parku Narodowego. W 1996 r. powierzchnia Parku została powiększona do 10 502 ha (Bernadzki i in. 1998).

Struktura głównych typów siedlisk Białowieskiego Parku Narodowego jest następująca: bory stanowią 0,6%; bory mieszane 8,7%; lasy mieszane 21,9%; lasy 68,8% (Bernadzki i in. 1996).

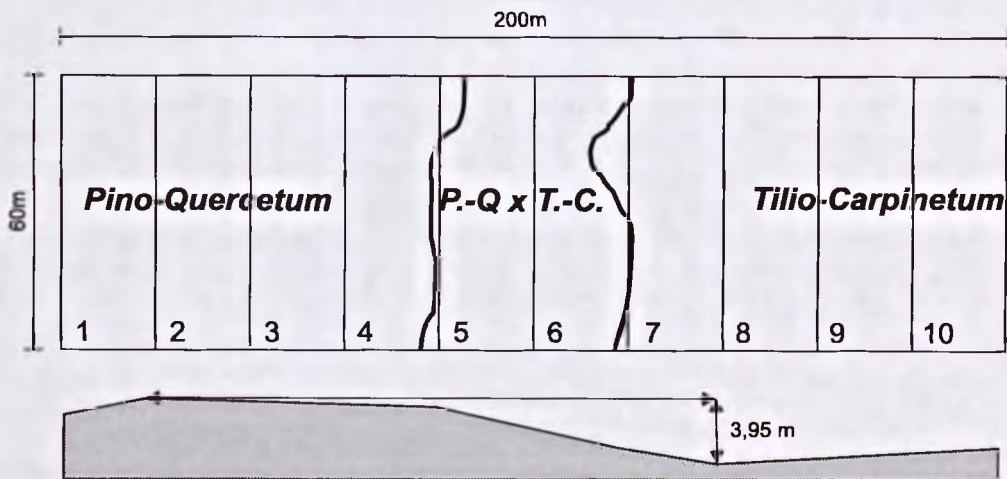
W drzewostanach Parku dominują drzewa liściaste (66,7%). W roku 1992 udział miąższościowy poszczególnych gatunków drzew wynosił: *Picea abies* 24,2%; *Quercus robur* 17,9%; *Alnus glutinosa* 12,6%; *Carpinus betulus* 10,9%; *Pinus sylvestris* 9,1%; *Fraxinus excelsior* 8,2%; *Tilia cordata* 7,9%; *Betula* spp. 4,0%; *Acer platanoides* 3,8%; *Populus tremula* 1,4%; *Ulmus glabra* <0,1%; *Salix caprea* <0,1% (Bernadzki i in. 1996).

### **Materiał i metody**

Po starannych przygotowaniach (sporządzenie mapy gleb oraz mapy drzewostanów), w 1936 roku prof. Włoczewski założył na terenie Rezerwatu Ścisłego Białowieskiego Parku Narodowego 5 stałych powierzchni badawczych (Włoczewski 1954). Powierzchnie te mają postać transektów o łącznej długości 3660 m i szerokości 40 (60) m. W celu ułatwienia pomiarów, poszczególne transekty, zajmujące w sumie powierzchnię ok. 15 ha, zostały podzielone na działki o wymiarach 20 x 40 (60) m. W 1936 wykonano mapę rozmieszczenia wszystkich drzew o pierśnicy przekraczającej 5 cm oraz wykonano pierwszy pomiar i klasyfikację wszystkich drzew.

Pierśnicę drzew mierzono w dwóch prostopadłych kierunkach z dokładnością do 1 mm. W następnych terminach pomiarowych notowano wszystkie wypady oraz doro-





Ryc. 1. Plan stałej powierzchni badawczej w oddziale 319 Białowieżskiego Parku Narodowego. Najważniejsze parametry powierzchni: długość i szerokość, zespoły leśne (P.-Q x T.-C. – strefa przejścia) oraz hipsometria. 1-10 – działki pomiarowe. W obliczeniach uwzględniono dane z działek 1 i 2 (*Pino-Quercetum*), 5 i 6 (strefa przejścia) oraz 9 i 10 (*Tilio-Carpinetum*).

Fig. 1. A map of permanent study plot in the compartment 319 of the Białowieża National Park. Most important plot parameters: length and width, forest communities (P.-Q x T.-C. – ecotone) and hypsometry. 1-10 – measurement parcels. In calculations data from parcels 1 and 2 (*Pino-Quercetum*), 5 and 6 (ecotone) and 9 and 10 (*Tilio-Carpinetum*).

sty, tj. drzewa, których pierśnica przekroczyła granicę 5 cm w okresie pomiędzy dwoma kolejnymi terminami pomiarów. W przypadku dorostów określano także dodatkowo ich współrzędne przestrzenne.

Do tej pory przeprowadzono już sześć pomiarów kontrolnych (ostatni w latach 2001-2003). Począwszy od trzeciego terminu, pomiary na poszczególnych powierzchniach wykonywane są w regularnych 10-letnich odstępach.

Wyjątek stanowi powierzchnia analizowana w tej pracy, w przypadku której wykonano dodatkowy pomiar drzewostanów w 1949 roku, tj. po upływie 13 lat od momentu rozpoczęcia badań. Powierzchnia ta, o wielkości 1,2 ha, jest zlokalizowana w oddziale 319 Białowieżskiego Parku Narodowego. Jej cechą charakterystyczną jest występowanie dwóch typów zespołów leśnych, przedzielonych strefą przejścia (ryc. 1). W drzewostanach na tej powierzchni występuje większość gatunków drzew, odgrywających główną rolę w Białowieżskim Parku Narodowym: sosna, świerk, brzoza, dąb, grab, lipa i olsza czarna.

Analiza danych została przeprowadzona przy pomocy programu komputerowego BWINPro (Nagel 1999). Dla kolejnych terminów pomiarowych obliczono wartości podstawowych charakterystyk drzewostanu, takich jak zagęszczenie, pole przekroju, miąższość oraz struktura pierśnic drzew poszczególnych gatunków. Obliczono także kilka ilościowych wskaźników, opisujących różne aspekty zróżnicowania struktury badanych drzewostanów, takie jak indeks Shannona, indeks równomierności, profil pionowy gatunków, wskaźnik zmieszania, wskaźnik zróżnicowania pierśnic w małej skali przestrzennej, wskaźnik dominacji, wskaźnik Clarka i Evansa w modyfikacji Donnelly'ego oraz wskaźnik opisujący sposób rozmieszczenia drzew w małej skali

przestrzennej (miara kątowna). Dokładny opis konstrukcji tych wskaźników oraz zasady ich interpretacji można znaleźć w pracy Nagela (1999, por. także Brzeziecki 2002). W obliczeniach wykorzystano dane pochodzące z działek 1 i 2 (*Pino-Quercetum*), 5 i 6 (strefa przejścia) oraz 9 i 10 (*Tilio-Carpinetum*) (ryc. 1). Przy pomocy programu BWINPro wykonano także rysunki przedstawiające budowę badanych drzewostanów na początku i na końcu dotychczasowego okresu badań (ryc. 2).

W charakterze syntetycznej miary zakresu zmian, jakie zaszły w składzie gatunkowym analizowanych drzewostanów, wykorzystano współczynnik podobieństwa ( $S$ ), obliczony według następującego wzoru (por. Badeck i in. 2001):

$$S = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n |f_{1,i} - f_{2,i}|}{200}$$

gdzie:

$f_1$  oraz  $f_2$  – procentowy udział gatunku  $i$  w dwóch porównywanych drzewostanach,  
 $n$  – ogólna liczba gatunków w obu porównywanych drzewostanach.

Współczynnik  $S$  przyjmuje wartości w zakresie od 0 do 1, przy czym 0 oznacza całkowity brak podobieństwa, a 1 pełne podobieństwo.

Udział gatunku można określać na podstawie liczby drzew, miąższości (biomasy) lub pierścnicowego pola przekroju. W tej pracy współczynnik podobieństwa obliczono na podstawie danych dotyczących liczby drzew poszczególnych gatunków. Porównanie przeprowadzono zarówno w ramach tego samego zbiorowiska, dla dwóch terminów badań (początek i koniec), jak również pomiędzy dwoma zbiorowiskami, z uwzględnieniem stanu wyjściowego i końcowego.

## Wyniki

### Ogólny rozwój drzewostanów

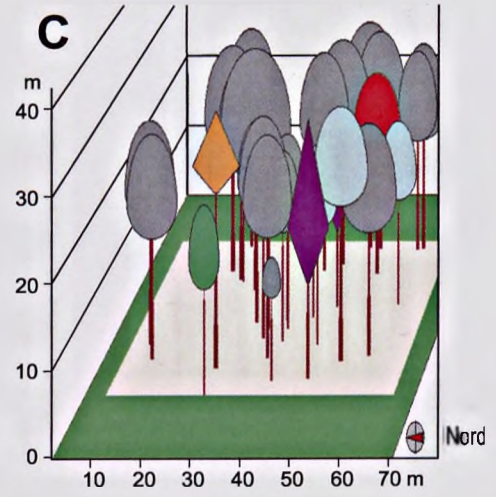
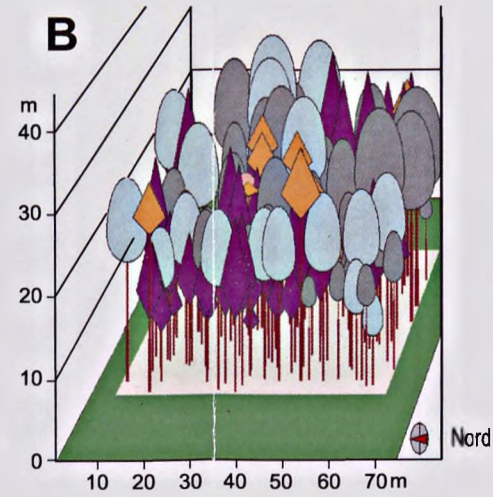
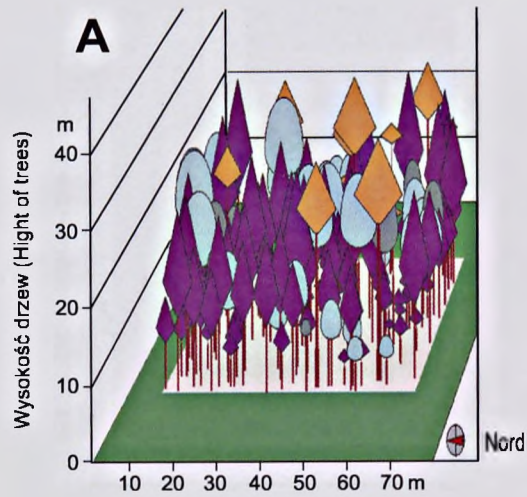
Dane przedstawiające zmiany zagęszczenia i miąższość drzewostanów w okresie 1936-2001 zawarte są w Tabeli 1. W przypadku zagęszczenia drzew zwraca uwagę bardzo niska wartość, jaka wystąpiła w zbiorowisku *Tilio-Carpinetum* w 1936 roku. Analogiczne wartości tej cechy dla *Pino-Quercetum* oraz dla strefy przejściowej nie odbiegały istotnie od średniej, która w warunkach Białowieskiego Parku Narodowego wynosi około 700 sztuk/ha (Bernadzi i in. 1998). W przypadku płatu *Tilio-Carpinetum* już w kolejnym terminie pomiarowym zagęszczenie drzew wzrosło niemal 10-krotnie, osiągając maksymalną wartość w roku 1959. Poczynając od tego momentu liczba drzew w tym zbiorowisku systematycznie spada, zbliżając się do wartości średniej dla drzewostanów Białowieskiego Parku Narodowego. Podobna sytuacja miała miejsce w strefie przejścia, chociaż tu wzrost liczby drzew nastąpił z pewnym opóźnieniem i nie był tak duży, jak w zespole *Tilio-Carpinetum*. W przeciwieństwie do dwóch poprzednich

Ryc. 2. Budowa drzewostanu na początku i na końcu okresu badań. A) *Pino-Quercetum*; B) Strefa przejścia (*P.-Q. x T.-C.*); C) *Tilio-Carpinetum*.

Fig. 2. Stand structure at the beginning and at the end of study period. A) *Pino-Quercetum*; B) Ecotone (*P.-Q. x T.-C.*); C) *Tilio-Carpinetum*.



1936



2001

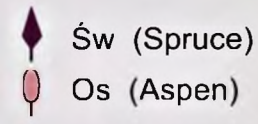
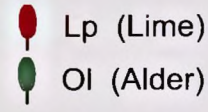
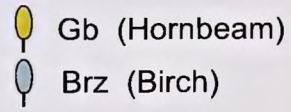
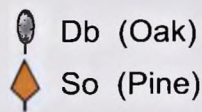
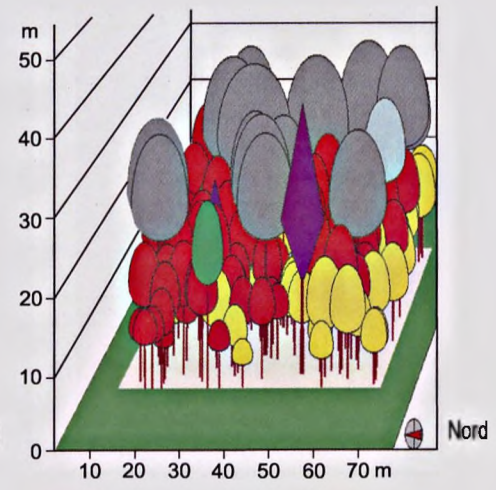
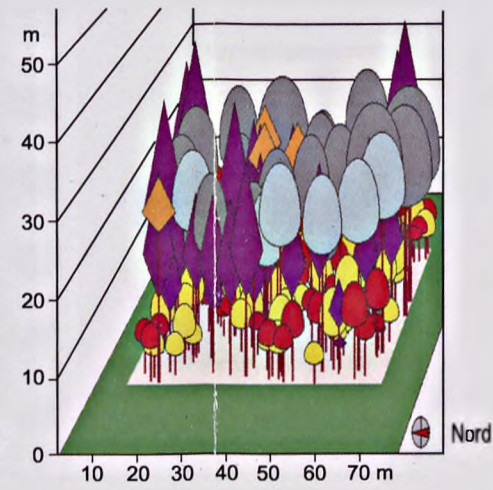
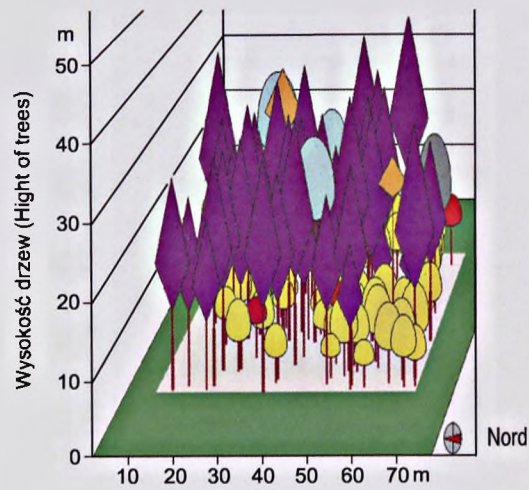


Tabela 1 Główny parametry drzewostanów: liczba drzew o pierśnicy > 5 cm (N, 1/ha) i miąższość (V, m<sup>3</sup>/ha) oraz ich zmiany w okresie 1936-2001

Table 1. Main stand parameters: number of trees with d.b.h. > 5cm (N, 1/ha), volume (V, m<sup>3</sup>/ha) and their changes between 1936-2001

Rok Year	<i>Pino-Quercetum</i>		<i>P.-Q. x T.-C.</i>		<i>Tilio-Carpinetum</i>	
	N	V	N	V	N	V
1936	704	487	608	530	129	426
1949	617	515	684	584	1263	503
1959	646	574	917	643	1645	582
1969	759	597	950	698	1575	540
1981	696	509	962	651	1283	608
1991	675	515	1025	697	1054	638
2001	654	538	979	714	966	723

przypadków w zespole *Pino-Quercetum* zagęszczenie drzew podlegało raczej niewielkim zmianom, cały czas oscylując w pobliżu ogólnej średniej.

W odróżnieniu od liczby drzew, miąższość drzewostanów wykazuje tendencję rosnącą w całym okresie badań. W rezultacie, wartości tej cechy w roku 2001 są od 10 do 70% większe od wartości początkowych.

Niskie początkowe wartości zagęszczenia drzew oraz miąższości w drzewostanie reprezentującym zbiorowisko *Tilio-Carpinetum* mogą sugerować wystąpienie w tym zbiorowisku, w okresie poprzedzającym rozpoczęcie badań, czynnika zakłócającego, który spowodował znaczne przeredzenie tych drzewostanów. Na podstawie istniejących informacji (Włoczewski 1954) trudno jednak zidentyfikować naturę tego czynnika, a zwłaszcza to, czy był on związany z działalnością człowieka, czy też miał charakter naturalny.

### Skład gatunkowy

Zagęszczenie drzew poszczególnych gatunków oraz skład gatunkowy drzewostanów reprezentujących badane zbiorowiska leśne przedstawiono w Tabeli 2. W momen-

Tabela 2. Zagęszczenie drzew (N/ha) i skład gatunkowy drzewostanów (%), na początku i na końcu okresu badań, obliczony na podstawie liczby drzew o pierśnicy > 5 cm

Table 2. Tree density (N/ha) and stand species composition (%), at the beginning and the end of observation period, calculated on the basis of trees with d.b.h. > 5 cm

Gatunek Species	<i>Pino-Quercetum</i>				<i>P.-Q. x T.-C.</i>				<i>Tilio-Carpinetum</i>			
	1936		2001		1936		2001		1936		2001	
	(N/ha)	%	(N/ha)	%	(N/ha)	%	(N/ha)	%	(N/ha)	%	(N/ha)	%
<i>Pinus sylvestris</i>	58	8	8	1	38	6	21	2	4	3	-	-
<i>Picea abies</i>	446	64	196	30	225	37	150	15	8	6	54	6
<i>Betula pendula</i>	150	21	13	2	79	13	25	3	17	13	4	1
<i>Quercus robur</i>	50	7	4	0	254	43	83	8	92	72	58	6
<i>Tilia cordata</i>	-	-	29	4	-	-	329	34	4	3	371	38
<i>Carpinus betulus</i>	-	-	404	63	-	-	367	38	-	-	475	48
<i>Populus tremula</i>	-	-	-	-	8	1	-	-	-	-	-	-
<i>Alnus glutinosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	3	4	1
Razem Total	704	100	654	100	604	100	975	100	129	100	966	100



cie rozpoczęcia badań, w analizowanych drzewostanach największą rolę pod względem liczby osobników odgrywały dwa gatunki: świerk i dąb. Świerk występował najliczniej w zespole *Pino-Quercetum*, dąb zaś w zespole *Tilio-Carpinetum*. W strefie przejściowej udziały tych dwóch gatunków były podobne. Na trzecim miejscu pod względem procentowego udziału znajdowała się brzoza, a na czwartym – sosna. Udział innych gatunków (osika, olsza, lipa) był niewielki. Grabu brak było zupełnie. Po upływie 65 lat od momentu rozpoczęcia badań sytuacja bardzo się zmieniła. W przypadku wszystkich 4 gatunków dominujących na początku badań wystąpiły silne tendencje spadkowe. Miejsce ustępujących sosen, dębów, świerków i brzoz zajęły lipy i graby. Mimo że w roku 1936 w badanych drzewostanach nie było ani jednego drzewa grabu o pierśnicy większej od 5 cm, to po upływie 65 lat, pod względem liczebności zajmuje on już pierwsze miejsce. Pod względem miąższości, aktualna rola lipy, a zwłaszcza grabu, jest znacznie mniejsza, co jednak wynika stąd, że są to w większości stosunkowo młode drzewa, zajmujące dolne warstwy badanych drzewostanów. Dobra żywotność tych drzew i ich dynamiczny rozwój pozwalają sądzić, że z czasem będą one odgrywały coraz większą rolę również pod względem udziału miąższościowego.

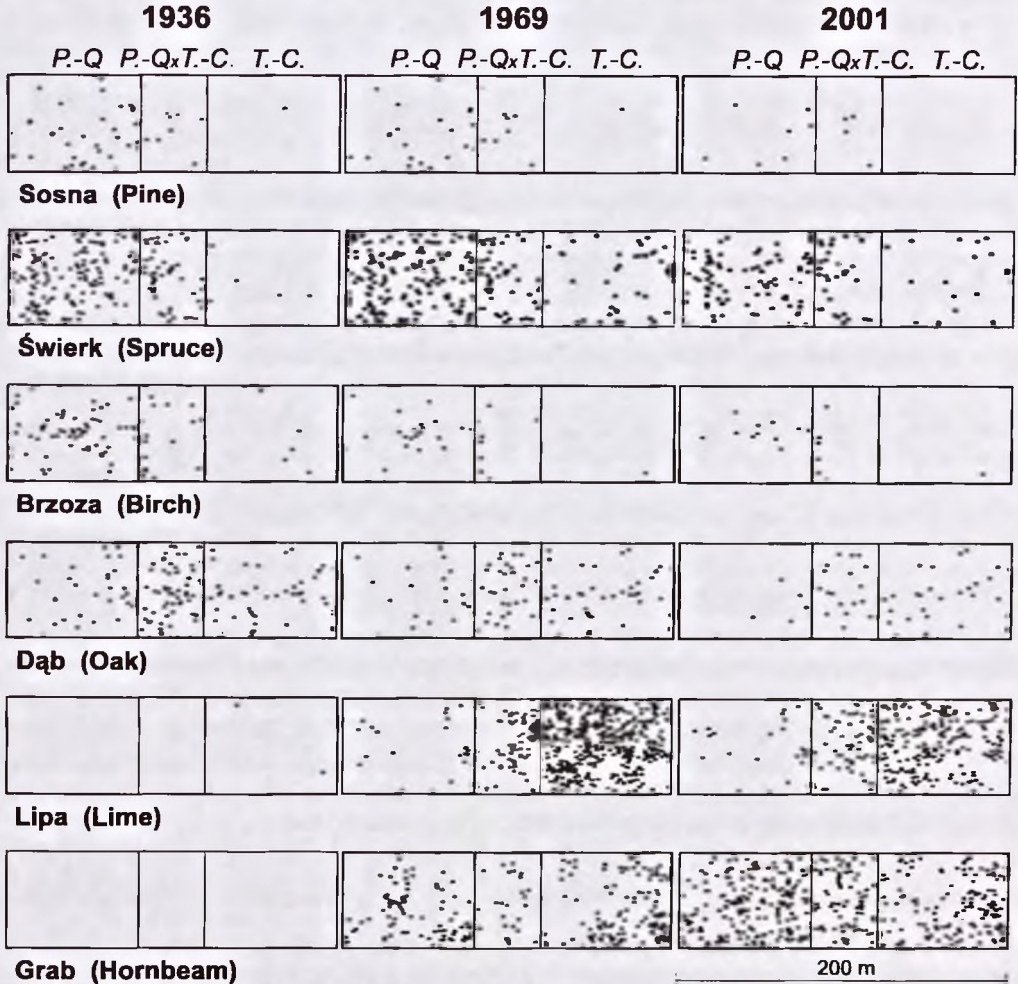
Z pozostałych dwóch gatunków, obecnych na początku badań, osika wypadła już całkowicie. Podobny los spotka także prawdopodobnie w najbliższym czasie olszę czarną.

Syntetyczną miarą zakresu zmian, jakie miały miejsce w analizowanych drzewostanach, jest współczynnik podobieństwa składu gatunkowego, obliczony na podstawie danych opisujących badane drzewostany na początku (1936) i na końcu (2001) okresu badań. Wartość tego współczynnika obliczonego dla drzewostanu reprezentującego zbiorowisko *Pino-Quercetum* wyniosła 0,34, a dla drzewostanu reprezentującego zespół *Tilio-Carpinetum* zaledwie 0,16.

Interesujące jest także, jak się wydaje, porównanie obu drzewostanów, wykonane dla różnych momentów w czasie. W 1936 roku wartość współczynnika podobieństwa składu gatunkowego drzewostanów reprezentujących zespoły *Pino-Quercetum* oraz *Tilio-Carpinetum* wynosiła 0,29. Po 65 latach wartość tego współczynnika wzrosła aż do 0,60. Świadczy to o mocno zaznaczonej tendencji do upodabniania się (homogenizacji) obu analizowanych płatów drzewostanu. W roku 1936 różnice pomiędzy tymi płatami były o wiele większe niż w roku 2001. Trzeba jednak zauważyć, że gdyby przy obliczaniu współczynnika podobieństwa wykorzystano dane dotyczące udziału miąższościowego gatunków, to zapewne wyniki byłyby nieco inne. Z reguły tendencje w zakresie zmiany liczby drzew wyprzedzają zmiany w miąższości.

#### *Przestrzenne rozmieszczenie głównych gatunków drzew*

Przestrzenne rozmieszczenie drzew najważniejszych gatunków, na tle podziału powierzchni próbnej na strefy odpowiadające dwóm głównym typom zbiorowisk leśnych (*Pino-Quercetum* i *Tilio-Carpinetum*) oraz strefie przejściowej pomiędzy nimi przedstawiono na rycinie 3. Uwzględniono sytuację panującą na początku, w połowie i na końcu okresu badań. Dla uproszczenia i większej jasności, nie różnicowano wielkości symboli w zależności od wielkości drzew.



Ryc. 3. Przestrzenne rozmieszczenie drzew ( $d > 5$  cm) na początku (1936), w połowie (1969) i na końcu (2001) okresu badań.

Fig. 3. Spatial distribution of trees ( $d > 5$  cm) at the beginning (1936), in the middle (1969) and at the end (2001) of study period.

W 1936 roku występowanie 3 gatunków: sosny, świerka i brzozy było praktycznie ograniczone do tej części powierzchni, która reprezentowała zespół *Pino-Quercetum* oraz strefę przejściową. Wzrost roli świerka w pierwszej połowie okresu badań spowodował pojawienie się drzew tego gatunku również w zbiorowisku *Tilio-Carpinetum*. Od 1969 roku nie tylko sosna i brzoza, ale również świerk ustępują z badanych drzewostanów. W 2001 roku, spośród tych trzech gatunków tylko świerk odgrywał jeszcze większą rolę, głównie w zbiorowisku *Pino-Quercetum*. Był on jednak reprezentowany głównie przez starsze drzewa, mocno zagrożone panującą w ostatnich kilku latach na terenie Puszczy Białowieskiej kolejną falą gradacji kornika drukarza.



W 1936 roku na szczególną uwagę zasługuje przestrzenne rozmieszczenie ostatniego z 4 gatunków dominujących na początku okresu badań, tj. dębu. Z danych przedstawionych na rycinie 3 wynika, że w 1936 roku był on obecny w obu zbiorowiskach, przy czym najliczniej występował w strefie przejścia pomiędzy nimi. Warto podkreślić duże zróżnicowanie wielkości dębów w 1936 roku (por. ryc. 2), a także to, że, przeciętnie rzecz biorąc, dęby występujące w zespole *Pino-Quercetum* były znacznie cieńsze niż w zespole *Tilio-Carpinetum*. W 1936 roku zbiorowisko *Tilio-Carpinetum* miało charakter prawie litej dąbrowy, z niewielką domieszką innych gatunków. W szczególności cechował je całkowity brak grabu, a także bardzo niewielki udział lipy (w 1936 roku były to dwa drzewa, które, jak można przypuszczać, miały duży udział w masowym pojawieniu się młodego pokolenia tego gatunku w dalszych latach). Zespół *Tilio-Carpinetum*, jako wschodnioeuropejski odpowiednik *Galio-Carpinetum* i *Stellario-Carpinetum*, został fitosocjologicznie zdefiniowany przez Traczyka (1962) dopiero w latach 60-tych XX wieku. Jeszcze w latach 70-tych Zaręba (1972) oznaczał to zbiorowisko jako *Quercu-Carpinetum typicum* Tx. 1936. Warto też wspomnieć o tym, że jeszcze wcześniej, w latach 20-tych ubiegłego wieku, Paczoski (1927) opisywał, jako naturalne, zbiorowisko z dużym udziałem dębu, określając je jako *Quercetum pedunculatae* i szacując ogólną powierzchnię tego zbiorowiska w Puszczy Białowieskiej na ok. 500 ha.

Dwa gatunki, które w okresie objętym badaniami bardzo zwiększyły swoje występowanie na powierzchni próbnej, tj. lipa i grab, różnią się nie tylko pod względem czasu ekspansji, ale i pod względem przestrzennego rozmieszczenia. Punkt ciężkości występowania lipy znajduje się wyraźnie w zbiorowisku *Tilio-Carpinetum* oraz w strefie przejścia. Natomiast grab jest stosunkowo równomiernie rozmieszczony na całej powierzchni próbnej, pełniąc obecnie podobną rolę jak dąb w roku 1936. Ten fakt sprawia, że można mówić o coraz większym upodabnianiu się obu zbiorowisk, zwłaszcza w dolnych warstwach, mimo że występują one w różnych warunkach topograficznych i różnią się pod względem warunków glebowych (Bernadzki i in. 1998). Tendencje homogenizacyjne zaznaczają się również w warstwie runa leśnego i objawiają się przede

Tabela 3. Wskaźniki struktury drzewostanów i ich zmiany w okresie 1936-2001. N – liczba gatunków; Sh(N) i Sh(G) – wskaźnik Shanonna (obliczany na podstawie liczby drzew i pola przekroju); Ev(N) i Ev(G) – wskaźnik równomierności, jw.; A – profil pionowy; M – wskaźnik zmieszania (średnia); T1 – zróżnicowanie pierśnic (pierwszy sąsiad, średnia); DD – wskaźnik dominacji (średnia); Don – wskaźnik Donelly'ego; W – miara kątowna (średnia)

Table 3. Stand structural indices and their changes between 1936-2001. N – number of tree species; Sh(N) i Sh(G) – Shannon index (calculated on the basis of tree number and basal area); Ev(N) i Ev(G) – evenness index, calculated as above; A – vertical profile; M – mingling index (mean); T1 – diameter differentiation (nearest neighbour, mean); DD – dominance index (mean); Don – Donelly index; W – angle index (mean)

Rok Year	N	Sh(N)	Sh(G)	Ev(N)	Ev(G)	A	M	T1	DD	Don	W
1936	7	1.382	1.494	0.710	0.768	2.313	0.559	0.393	0.026	0.952	0.479
1949	8	1.500	1.546	0.683	0.703	2.000	0.425	0.352	0.004	1.000	0.495
1959	8	1.420	1.577	0.646	0.718	1.785	0.451	0.383	0.002	0.971	0.518
1969	8	1.437	1.564	0.654	0.712	1.776	0.489	0.400	-0.006	0.995	0.518
1981	8	1.395	1.545	0.635	0.703	1.677	0.525	0.437	-0.013	0.982	0.521
1991	8	1.328	1.554	0.604	0.707	1.594	0.547	0.456	-0.015	0.976	0.523
2001	8	1.303	1.529	0.626	0.735	1.586	0.550	0.464	-0.010	0.983	0.531

wszystkim wypadaniem tzw. gatunków borowych, o mniejszych wymaganiach względem żyzności gleby i większych wymaganiach świetlnych (Paluch 2001).

### *Dynamika parametrów strukturalnych*

Cennych informacji o stopniu zróżnicowania struktury badanych drzewostanów i ich zmian w czasie dostarcza analiza parametrów strukturalnych przeprowadzona przy pomocy programu BWINPro. Wyniki tej analizy zawarte są w Tabeli 3. Dla uproszczenia, nie analizowano poszczególnych zbiorowisk oddzielnie, ale jako całość traktowano wszystkie dane dotyczące danego terminu pomiarowego.

Przed wszystkim można zwrócić uwagę na przeciętne wartości poszczególnych wskaźników. Wynika z nich np., że w badanych drzewostanach drzewa sąsiadujące bezpośrednio ze sobą różnią się pod względem grubości o ok. 40% (parametr T1). Dużemu zróżnicowaniu wielkości drzew w małej skali przestrzennej towarzyszy również duży stopień zmieszania gatunków, o czym świadczą wysokie wartości współczynnika zmieszania (parametr M).

Uwzględniając zmiany w czasie, można badane wskaźniki podzielić na kilka grup. Zmiany klasycznych wskaźników stopnia zróżnicowania składu gatunkowego drzewostanu, tj. wskaźnika Shanonna oraz wskaźnika równomierności, nie mają, jak dotąd, charakteru kierunkowego. Można co najwyżej mówić o pewnych fluktuacjach tych wskaźników. Podobnie jest w przypadku współczynnika zmieszania (M). O kierunkowej zmienności można natomiast mówić w przypadku parametru A (pionowy profil gatunków), zróżnicowania pierśnic (parametr T1) oraz przeciętnej wartości wskaźnika dominacji (DD). Znaczny spadek wartości parametru A świadczy, przy praktycznie stałej liczbie gatunków i niewielkich zmianach wskaźników Sh i Ev, o silnej tendencji w kierunku uproszczenia budowy pionowej analizowanych drzewostanów. Z upływem czasu tracą one coraz bardziej budowę przerębową, jaka występowała na początku okresu badań, na rzecz budowy dwupiętrowej. Spadek średniej wartości parametru DD wynika, jak się wydaje, ze wzrostu udziału drzew cienkich, reprezentujących niskie klasy biosocjalne. Podobnie, wzrost średniej wartości parametru T1 świadczy o pogłębianiu się, z upływem czasu, różnic grubości drzew występujących w bezpośrednim sąsiedztwie.

Dwa ostatnie parametry, tj. wskaźnik Donellego i miara kątowna (parametr W) informują o sposobie rozmieszczenia drzew w przestrzeni. Z analizy obu tych parametrów wynika, że rozmieszczenie drzew, mające początkowo charakter dosyć równomierny, z czasem staje się coraz bardziej losowe.

Nie ulega wątpliwości, że zwykła ekstrapolacja dotychczasowych trendów zmian poszczególnych wskaźników byłaby nieuprawniona i że dalszy rozwój analizowanych drzewostanów może w różny sposób wpłynąć na kształtowanie się ich wartości w przyszłości. Wydaje się też, że liczbowe wartości parametrów uzyskane w tej pracy, nawet traktowane jako pierwsze przybliżenie, mogą stanowić cenny układ odniesienia przy porównywaniu stopnia zróżnicowania struktury drzewostanów zagospodarowanych z drzewostanami o charakterze naturalnym, rozwijającymi się z wyłączeniem bezpośredniego wpływu człowieka.



## Dyskusja i wnioski

Duże zróżnicowanie grubości (i – najprawdopodobniej – wieku), jakie charakteryzowało wszystkie 4 gatunki drzew, odgrywające główną rolę w badanych drzewostanach w 1936 roku (sosna, brzoza, dąb, świerk – por. ryc. 2), mogło sugerować, że drzewostany te znajdują się w stanie dynamicznej równowagi z warunkami siedliskowymi panującymi na powierzchni próbnej. W chwili rozpoczęcia pomiarów brak też było ewidentnych śladów działań człowieka, które prowadziłyby do istotnego naruszenia składu gatunkowego i struktury drzewostanów. W tej sytuacji można było oczekiwać, że dalszy rozwój drzewostanu będzie polegał głównie na zamieraniu pojedynczych drzew lub ich grup i ich stopniowym zastępowaniu drzewami tych samych gatunków.

W rzeczywistości już po upływie 13 lat od momentu rozpoczęcia badań na części powierzchni próbnej pojawiła się bardzo liczna grupa dorostów lipy, która w momencie rozpoczęcia badań była reprezentowana przez zaledwie 2 drzewa. Można przyjąć, że odnowienie lipy pojawiło się już wcześniej, ale w 1936 roku grubość żadnego drzewa nie przekroczyła jeszcze granicy 5 cm na wysokości pierśnicy. Warto tu zaznaczyć, że liczne występowanie odnowień lipowych w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego zanotował w latach 20-tych XX wieku Paczowski (1930). Sugerując się bardzo ograniczonym występowaniem lip w wyższych warstwach drzewostanów, uważał on wówczas, że odnowienie to tylko w wyjątkowo sprzyjających okolicznościach ma szansę wejścia do drzewostanu. W rzeczywistości okazało się, że w miarę upływu czasu lipa odgrywa coraz większą rolę, jakkolwiek jej występowanie jest wyraźnie związane ze zbiorowiskiem *Tilio-Carpinetum* i strefą przejścia. Chociaż lipa pojawiła się także w zespole *Pino-Quercetum*, to jednak jej rola w tym zbiorowisku jest stosunkowo niewielka.

Drugim gatunkiem, którego liczebność stale wzrastała w okresie objętym badaniami, był grab. Chociaż w momencie rozpoczęcia badań brak było osobników tego gatunku o pierśnicy powyżej 5 cm, to obecnie pod względem liczebności zajmuje on już pierwsze miejsce. Wkraczanie grabu odbywało się trochę wolniej i później niż lipy, za to jego ekspansja nie ograniczyła się tylko do zespołu *Tilio-Carpinetum*. W 2001 roku występował on dość równomiernie na całej powierzchni badawczej, w tym również w zespole *Pino-Quercetum*. Zwłaszcza w tym ostatnim przypadku obecność grabu w dolnych warstwach drzewostanu ma doniosłe skutki dla funkcjonowania całego zbiorowiska. Grab wywiera silny wpływ na glebę i siedlisko, wytwarzając duże ocienienie oraz produkując dużą ilość łatwo rozkładającej się ściółki. W tych warunkach nie tylko brzoza i sosna nie mają szansy na odnowienie, ale i znacznie bardziej cienioznośny świerk, który pod względem stopnia znoszenia ocienienia w warunkach Puszczy Białowieskiej nie ustępuje grabowi.

Jeżeli nie zdarzy się nic nieprzewidzianego i jeżeli dotychczasowe trendy rozwoju drzewostanów utrzymają się przez najbliższe kilkadziesiąt (30-40) lat, to występowanie wszystkich 4 gatunków, tworzących drzewostany w momencie rozpoczęcia badań, zostanie bardzo silnie ograniczone. Nie jest wykluczone, że niektóre z nich zostaną całkowicie wyeliminowane (brzoza, sosna, świerk?). Tylko dąb, ze względu na swoją długowieczność i wysoką pozycję biosocjalną, może jeszcze stosunkowo długo stanowić element drzewostanu. Stosunkowo słaby stan zdrowotny dębów może budzić jednak obawy co do przyszłości i tego gatunku na badanej powierzchni.

W chwili obecnej wszystko wskazuje na to, że miejsce brzozy, sosny, świerka i dębu zajmą lipa oraz grab. Jednocześnie, z powodu silnej roli edyfikacyjnej graba, należy się spodziewać zmniejszenia różnic pomiędzy obydwoma zbiorowiskami w zakresie składu florystycznego, a zapewne także innych elementów biocenozy.

Duża dynamika zmian w zakresie zdolności konkurencyjnej poszczególnych gatunków drzew prowadzi do pytania o możliwe przyczyny tego zjawiska. Jako pierwsza, wchodzi w grę hipoteza regeneracji. Zgodnie z tą hipotezą, obserwowane zjawiska stanowią przejaw odbudowy zbiorowisk po zaprzestaniu oddziaływania czynników zakłócających, zniekształcających strukturę drzewostanów w przeszłości. Jednym z takich czynników był nadmierny stan zwierzyny łownej, jaki miał miejsce na przełomie XIX i XX wieku, w okresie, gdy Puszcza Białowieska stała się terenem łowieckim carów rosyjskich (1888-1914). Według niektórych autorów, silna presja nadmiernie rozmnożonej zwierzyny na drzewostany w tym okresie stanowi podstawowy czynnik odpowiedzialny za zmiany w drzewostanach zachodzące w okresie ostatnich kilkudziesięciu lat (por. Faliński 1986). Poza nadmiernie rozmnożoną zwierzyną, drzewostany Białowieskiego Parku Narodowego były w przeszłości poddane wielu innym zakłóceniom i zaburzeniom, wynikającym z różnych form użytkowania tych lasów (poza gospodarką łowiecką było to np. bartnictwo, wypalanie potażu i smoły, płaźdownicze użytkowanie drewna). Mimo to, lasy Puszczy Białowieskiej od przynajmniej 200 lat uznawane są powszechnie za najlepiej zachowany i najmniej przekształcony kompleks lasów niżowych w Europie (Faliński 1986).

Jeśliby przyjąć, że obserwowana obecnie dynamika drzewostanów jest wyłącznie przejawem regeneracji zbiorowisk, to należałoby uznać, że były one w przeszłości poddane bardzo silnym przekształceniom. W przypadku omawianej powierzchni oznaczałoby to m.in. całkowitą eliminację grabu oraz prawie całkowitą – lipy, oraz rozmnożenie, na miejsce tych gatunków, sosny, świerka, brzozy i dębu. Na podstawie istniejącej wiedzy na temat historii oraz sposobów użytkowania lasów Puszczy Białowieskiej w przeszłości (por. np. Faliński 1986), taki scenariusz wydaje się jednak bardzo mało prawdopodobny. Wydaje się, że czynniki oddziałujące w przeszłości na drzewostany Puszczy Białowieskiej, w sposób bezpośredni lub pośredni związane z człowiekiem, mogły mieć co najwyżej charakter modyfikujący przebieg procesów zachodzących w drzewostanach.

Biorąc pod uwagę zarówno tempo, jak i zakres zachodzących zmian, wydaje się, że samą tylko hipotezą regeneracyjną nie da się wytłumaczyć tego, co dzieje się obecnie w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego. Warto w tym miejscu podkreślić, że omawiana powierzchnia nie jest wyjątkiem, i że podobne zjawiska zachodzą na przeważającym obszarze Białowieskiego Parku Narodowego (Bernadzki i in. 1998). Powszechny charakter tych zjawisk sugeruje, że obok procesów regeneracyjnych w grę wchodzi czynniki związane, najogólniej rzecz biorąc, ze zmianą warunków środowiska. Istnieją liczne dowody na to, że produktywność siedlisk leśnych w europejskich lasach w ostatnim stuleciu wykazuje tendencję rosnącą (Spiecker i in. 1996). Przyczyny tego zjawiska są wielorakie, ale najważniejszymi wydają się być zmiany klimatyczne oraz nawożenie związkami azotowymi. Analiza danych klima-



tycznych wykazuje w warunkach Białowieży tendencję w kierunku większej oceanizacji klimatu (wyższe temperatury zimowe) (Bernadzki i in. 1996). Nie można też lekceważyć znaczenia zjawiska dopływu związków siarki (ok. 13 kg/ha) i azotu (ok. 11 kg/ha) z atmosfery, który, jakkolwiek niższy w Puszczy Białowieskiej w porównaniu z innymi regionami Polski, to jednak wyraźnie przekracza poziomy uznane za dopuszczalne dla lasów naturalnych (Malzahn 2002). Oba te czynniki (oceanizacja klimatu i dopływ biogenów z atmosfery) działają na korzyść bardziej wymagających gatunków liściastych (lipy i grabu).

Podsumowując, można stwierdzić, że dynamika lasów naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego w okresie ostatnich kilkudziesięciu lat była zaskakująco duża. Pozostaje kwestią otwartą, czy taka dynamika utrzyma się również w najbliższej przyszłości i czy dotychczasowy kierunek tych zmian zostanie utrzymany. Nic na razie nie wskazuje na to, aby miało być inaczej. Warto również podkreślić, że obserwowane zmiany wychodzą poza ramy jednego zespołu leśnego. O charakterze zmian decyduje to, co dzieje się na poziomie pojedynczych gatunków (populacyjnym). W całym dotychczasowym okresie badania zachowanie się poszczególnych gatunków było jednolite, bez względu na typ zespołu leśnego. Nie zaobserwowano sytuacji polegającej na tym, że dany gatunek w jednym zespole tracił na znaczeniu, a w innym zyskiwał. Roli lokalnego zróżnicowania warunków glebowych nie można nie dostrzegać, o tym jednak, czy dany gatunek w rozpatrywanym okresie czasu jest w ekspansji, czy też w regresji, zdają się decydować czynniki o bardzo ogólnym charakterze, właściwe dla całego kompleksu leśnego, a być może i dla większego obszaru.

Zmiany roli poszczególnych gatunków w budowie głównych typów zbiorowisk leśnych, prowadzące do całkowitego niekiedy przekształcenia struktury i funkcji danego zbiorowiska, prowadzą do pytania o użyteczność koncepcji potencjalnej roślinności naturalnej, zwłaszcza jeśli nie odnosi się jej do wyraźnie określonego czasu.

Wyraźna zmiana siły konkurencyjnej poszczególnych gatunków drzew wywołuje też pytanie o konsekwencje zaobserwowanych zmian dla lasów zagospodarowanych. Fakt, że w warunkach ochrony ścisłej grab i lipa wypierają takie gatunki, jak sosna, świerk i dąb, nie ma właściwie większego znaczenia, poza wartościami poznawczymi. Jak dotąd, większa część Puszczy Białowieskiej ma status lasów wielofunkcyjnych, które to pojęcie obejmuje również funkcje produkcji drewna. Funkcję tę pełnią przede wszystkim te gatunki, które ustępują ze składu drzewostanów objętych ochroną ścisłą. Wynika stąd, że utrzymanie wielofunkcyjnego charakteru tych lasów nie sprowadza się, jak to się czasami sądzi i postuluje, do prostego „naśladowania” tych zjawisk i procesów, które zachodzą w lasach naturalnych. Utrzymanie wielofunkcyjnego charakteru lasów jest zadaniem znacznie bardziej złożonym i trudnym.

#### Piśmiennictwo

- Badeck F.-W., Lischke H., Bugmann H., Hickler T., Hönninger K., Lasch P., Lexer M. J., Mouillot F., Schaber J., Smith B. 2001. Tree species composition in European Pristine Forests: comparison of stand data to model predictions. *Climatic Change* 51: 307-347.

- Bernadzki E., Bolibok L., Brzezicki B., Zajaczkowski J., Żybura H. 1996. Rozwój drzewostanów naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego w okresie od 1936 do 1996 roku. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa.
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzezicki B., Zajaczkowski J., Żybura H. 1998. Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 9: 229-238.
- Brzezicki B. 2002. Wskaźniki zróżnicowania struktury drzewostanu – Indices of stand structural diversity. *Sylvan* 146, 4: 69-88.
- Faliński J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland forests. *Ecological studies in Białowieża Forest. Geobotany* 8: 1-537.
- Nagel J. 1999. Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumskundlichen Simulationssystems für Nordwestdeutschland. *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt. Band 128*, J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Malzahn E. 2002. Monitoring zagrożeń i zanieczyszczenia środowiska leśnego Puszczy Białowieskiej – The monitoring of threat to and pollution of the forest environment in Białowieża Primeval Forest. *Kosmos* 51: 435-441.
- Paluch R. 2001. Zmiany zbiorowisk roślinnych i typów siedlisk w drzewostanach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego – Changes in plant communities and habitat types in the natural stands of the Białowieża Primeval Forest. *Sylvan* 145, 10: 73-81.
- Paczoski J. 1927. Dąbrowy Białowięzy – Eichenwälder von Białowięża. Drukarnia Rynku Drzewnego i Przeglądu Leśniczego, Poznań.
- Paczoski J. 1930. Lasy Białowięzy – Waldungen von Białowięża. Rada Ochrony Przyrody, Poznań.
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J. P. (red.). 1996. Growth Trends in European Forests; EFI Research Report No. 5. Springer, Berlin.
- Traczyk T. 1962. Materiały do geograficznego zróżnicowania grądów w Polsce – Matériaux pour la différenciation des groupements *Quercus-Carpinetum* en Pologne. *Acta. Soc. Bot. Pol.* 31: 275-304.
- Włoczewski T. 1954. Materiały do poznania zależności między drzewostanem i glebą w przestrzeni i w czasie – Matériaux servant à reconnaître la relation entre le peuplement et le sol dans l'espace et le temps. *Prace IBL* 123: 161-249.
- Zaręba R. 1972. Charakterystyka fitosocjologiczna powierzchni badawczej w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego – Plant sociological characteristics of the experimental area in the compartment 319 of the Białowieża National Park. *Folia Forestalia Polonica. Scia A* 20: 53-66.

## Summary

The results of the long-term study on natural forest dynamics are presented. This study covers a period of 65 years and uses data from one of five permanent research plots, established in 1936 in natural, multi-species and uneven-aged stands in the Białowieża National Park, N-E Poland (under strict protection since 1929). The total area of the plots involved in the study is 1.2 ha (200 x 60 m) – Fig. 1. The stand measurements were made on 7 occasions: 1936, 1949, 1959, 1969, 1981, 1991, and 2001. The records involved the identification of tree species, d.b.h. measurement for all trees >5 cm in d.b.h., and determination of spatial coordinates. The major tree species were: *Betula* sp., *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, and *Carpinus betulus*.

On the basis of the collected data, a comprehensive analysis of stand composition and structure of two forest communities: *Pino-Quercetum* and *Tilio-Carpinetum*, has been performed. In order to conduct all the necessary calculations, the program BWINPro 5.0b (Nagel 1999) was used. In addition to calculating some standard variables, such as tree number and volume, the program also made it possible to visualize the stand structure at different time points (Fig. 2), and to analyse a number of quantitative indices of stand structure, such as the Shannon index, the Clark and Evans aggregation index, contagion index, mingling index and diameter differentiation index. The analyses were conducted separately for 3 subplots, each measuring



40 x 60 m. One plot represented the *Pino-Quercetum* community, one *Tilio-Carpinetum* community, whilst the last one covered the transitional zone between the both associations (ecotone). It was generally concluded that both the tree species composition as well as most of the structural characteristics of the stands sampled, revealed high temporal dynamics during the study period (Fig. 3a-b, Tab. 1-3). Potential causes of the observed dynamics of stand composition are discussed, with special reference made to the regeneration hypothesis. The role of environmental change is also emphasized. The value of natural forest dynamics as a reference point for managed forests is briefly discussed.