

Anna Justyna Kwiatkowska

Zakład Ekologii Roślin
i Ochrony Przyrody
Instytutu Botaniki
Uniwersytetu Warszawskiego
Al. Ujazdowskie 4
00-478 Warszawa

**Zmiana presji roślinożerców
jako przyczyna regresji
światlistych dąbrów
w Puszczy Białowieskiej**

The changing pressure
of herbivores as the cause of decline
of heliophilous oak forest
in the Białowieża Primeval Forest

„(...) Racjonalna metoda polega na tym, aby nasze hipotezy umierały zamiast nas. (...) Językowe sformułowanie teorii pozwala krytykować je i eliminować, nie eliminując gatunku, który je głosi.”

Karl R. Popper „Wiedza obiektywna.
Ewolucyjna teoria epistemologiczna”

1. Wstęp

W ostatnich latach bardzo liczne doniesienia wskazują na kurczenie się zasięgu dębów w Europie oraz na zagrożenie istnienia tworzonych przez nie drzewostanów spowodowane grzybową infekcją, analogiczną do choroby wiązów (np. Oleksyn i Pryzbyl 1987, Delatour 1990, Kowalski i Bartnik 1990, Seehann i Liese 1990, Burgeon 1991, Malaisse i in. 1993 i in.).

W Polsce, podobnie jak w innych częściach Europy, dąbrowy występują najczęściej w bardzo już przekształconym krajobrazie i poddane są różnorodnym oddziaływaniom związanym z działalnością człowieka. Według Jakubowskiej-Gabary (1993) recesja tego zbiorowiska, stwierdzona w skali kraju, wynika głównie z czynnika antropopresji. Zmienność natężenia i typu antropopresji oddziałującej na światliste dąbrowy, słaby stopień zachowania stanowisk, brak dokumentacji historii płatów i wieloletnich badań prowadzonych na stałych powierzchniach uniemożliwiły autorce wyodrębnienie konkretnych przyczyn i ekologicznych mechanizmów prowadzących do regresji tego zbiorowiska.

W sensie poznawczym, dąbrowy białowieskie typu *Potentillo albae-Quercetum* są unikatowym obiektem modelowym zasługującym na szczególną uwagę. Nie tylko jako naturalne siedlisko wielu bardzo rzadkich i pięknych bylin oraz jako najbogatszy florystycznie regionalny reprezentant zbiorowisk klimaksowych o największej liczbie gatunków w Polsce, ale i ze względu na oczywisty związek z tak modnym ostatnio problemem różnorodności biologicznej. Wyjątkowa wartość białowieskich dąbrów jest związana z wysokim stopniem zachowania lasów na obszarze Puszczy Białowieskiej i znacząco mniejszą presją człowieka na tym

terenie. Dąbrowy występują tu w mało zmienionym krajobrazie i kontaktują się z innymi zbiorowiskami klimaksowymi tworząc unikatowe relacje wynikające z sąsiedztwa. Dzięki szczególnemu statusowi, jaki miała w swej historii Puszcza, od dawna prowadzono szczegółową dokumentację gospodarki leśnej. Z dawien dawna w gospodarce tej dominowały funkcje łowieckie, a do naszych czasów zachowały się źródła historyczne dokumentujące liczebność populacji roślinożerców w ciągu ok. 150 lat.

Spontanicznie przebiegający od kilkadziesiąt lat proces inwazji graba na siedlisko dąbrowy w Puszczy Białowieskiej i towarzysząca mu regresja dąbrów zostały, jak się wydaje, zainicjowane zmianami liczebności i struktury dominacji roślinożerców (Faliński 1986, Kwiatkowska i Wyszomirski 1988, 1990). Ze względu na amplitudę zachodzących zmian liczebności oraz zmiany sekwencji dominujących roślinożerców (różniących się niszą pokarmową) był to czynnik, który musiał zaburzyć stabilność puszczańskich układów ekologicznych – czynnik paranaturalny, bo o liczebności roślinożerców przynajmniej okresowo decydował człowiek, a nie naturalnie występujące drapieżniki. Zaburzenia, wywołane przez populacje kopytnych, naturalnie występujących w Puszczy, są tak duże, że ich skutki prawdopodobnie trwają do dnia dzisiejszego.

O skali zaburzeń może świadczyć fakt, omawiany szczegółowo w dalszych częściach artykułu, że natężenie presji roślinożerców mierzone ilością zjadanej biomasy spada w pewnym okresie stukrotnie, a kolejno następujące zmiany dominujących roślinożerców powodują kilkakrotne „przełączanie” kierunku presji z bylin na drzewa i krzewy.

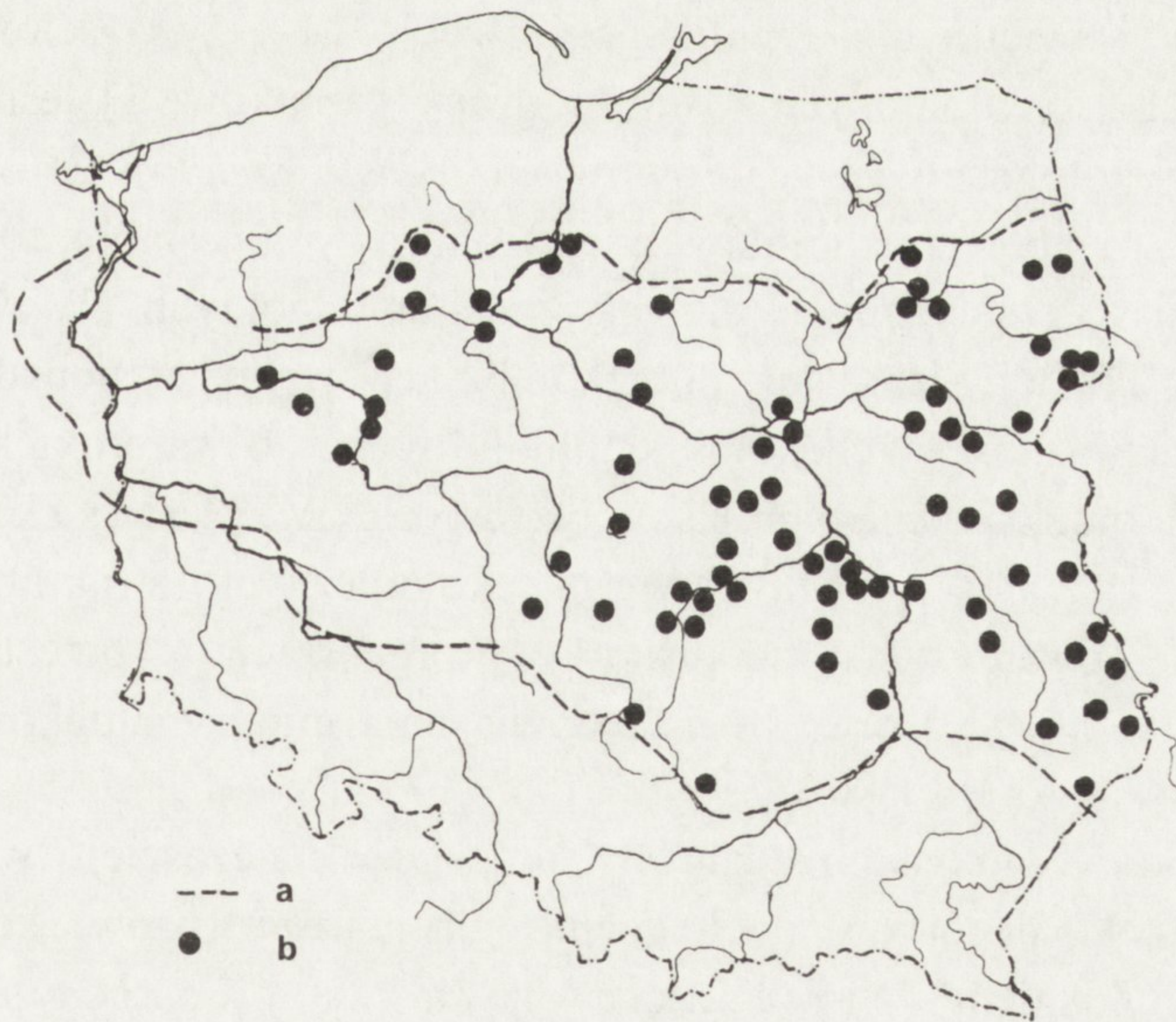
Skala przestrzenna i wielkość amplitudy tych zmian stworzyły możliwość prześledzenia w warunkach naturalnych skutków tego niepowtarzalnego „eksperymentu ekologicznego” nad wpływem, jaki wywierają różniący się niszą pokarmową roślinożercy na stabilność rzeczywistych (a nie modelowych) zbiorowisk o różnym bogactwie gatunkowym.

Paradoks obecności niewielkich, bogatych gatunkowo wysp ciepłolubnej roślinności klimaksowej, występującej na krańcach swego zasięgu na obszarze, na którym panują długie i srogie zimy od dawna przyciągał uwagę geobotaników i prowokował ich do formułowania hipotez odnoszących się do genezy i dalszych losów tych układów (Paczoski 1930, Karpiński 1949, A. Matuszkiewicz 1955, W. Matuszkiewicz 1981, Faliński 1986).

W artykule zrezygnowano jednak z omawiania hipotez tłumaczących kierunkowe zmiany zachodzące w dąbrowach jako skutek zmian klimatu zachodzących w geologicznej skali czasu, dynamiki roślinności w historycznej skali czasu (sukcesja sekularna) oraz genezy zbiorowiska. Ograniczono się do przedstawienia tylko tych hipotez, które próbowano zweryfikować eksperymentalnie.

2. Zbiorowisko świetlistej dąbrowy jako obiekt modelowy

Leśne zbiorowiska należące do rzędu *Quercetalia pubescentis*, których jedynym przedstawicielem w Polsce jest zespół świetlistej dąbrowy (*Potentillo albae-Quercetum*), występują głównie w obszarze przyśródziemnomorskim. Centrum występowania i całej skali zmienności ekologicznej tej grupy zbiorowisk znajduje się na obszarze bałkańsko-dynarskim i pannońskim. Głównym obszarem występowania świetlistych dąbrów w Polsce jest Pas Wielkich Dolin (Matuszkiewicz i Kozłowska 1991). Fitocenozy tego typu nie występują na północ od granicy zasięgu fazy pomorskiej zlodowacenia bałtyckiego oraz brak jest ich na obszarze całego Śląska, południowej Małopolski i Roztocza. Obszar Puszczy Białowieskiej znajduje się więc na północnych krańcach zasięgu tego zespołu (rys. 1).



Rys. 1. Rozmieszczenie *Potentillo albae-Quercetum* w Polsce; *a* – hipotetyczna granica występowania, *b* – dane o występowaniu potwierdzone zdjęciami fitosocjologicznymi (wg Matuszkiewicza i Kozłowskiej 1991 – zmodyfikowany)

Distribution of the *Potentillo albae-Quercetum* in Poland; *a* – hypothetical boundary of the range, *b* – records confirmed by releves (after Matuszkiewicz and Kozłowska 1991 – modified)

W naturalnych, niezaburzonych fitocenozach świetlistych dąbrów drzewostan buduje: w zachodniej i południowej części zasięgu głównie *Quercus sessilis*, a w centrum i południowo-wschodnich kresach – *Quercus robur*. Drzewostan jest słabo zwarty (ok. 60%), co powoduje, że środowisko pod względem warunków świetlnych na dnie lasu ma charakter mozaikowy, o stosunkowo dobrym i bardzo dobrym dostępie światła do warstwy runa. Runo jest wielowarstwowe, z dominacją bylin. Warstwa ziół odznacza się bujnością i bogatym składem gatunkowym, a stopień pokrywania osiąga wartość 80–100%. Dąbrowy z Puszczy Białowieskiej wyróżniają się wśród innych odmian geograficznych największym bogactwem gatunkowym, np. na około 500 m² stwierdzono 140 gatunków roślin naczyniowych (Kwiatkowska 1972, Matuszkiewicz i Kozłowska 1991).

Na tle innych zbiorowisk leśnych zbiorowiska świetlistej dąbrowy wyróżniają się nie tylko wyjątkowym bogactwem, ale i szczególną, skomplikowaną kombinacją gatunkową. Tworzy ją kilka ekologicznych grup gatunków o odmiennych wymaganiach świetlnych, wilgotnościowych i żyznościowych. Wśród światłożądnych i ciepłolubnych roślin są grupy gatunków: 1) leśnych o wąskich amplitudach ekologicznych, dąbrowowych *sensu stricto*; 2) okrajkowych i murawowych, słabowapieniolubnych; 3) borowych, słabokwasolubnych; 4) łąkowych, charakterystycznych dla łąk zmiennowilgotnych (W. Matuszkiewicz 1981). Do tej niepowtarzalnej kombinacji wchodzi ponadto dwie grupy gatunków cienioznoszących: 1) ogólnoleśnych, o szerokich amplitudach ekologicznych oraz 2) cienistych lasów liściastych (W. Matuszkiewicz 1981). Tej bogatej, złożonej z różnych grup ekologicznych strukturze gatunkowej zbiorowiska towarzyszy skupiskowa organizacja przestrzenna płatu (Kwiatkowska 1972) oraz swoiste powiązania międzygatunkowe (Faliński 1986, Kwiatkowska 1986).

Zbiorowiska świetlistych dąbrów porastają najczęściej wierzchowiny i południowe stoki pagórków pochodzenia glacialnego (ozów, kemów i moren czołowych). Zdaniem Matuszkiewicza i Kozłowskiej (1991): „najważniejszym czynnikiem siedliskowym warunkującym występowanie świetlistych dąbrów zespołu *Potentillo albae–Quercetum* jest podłoże geologiczne. Zwykle jest ono piaszczysto-żwirowe, często z przewarstwieniami utworów gliniastych, stosunkowo zasobne w węglan wapnia. Bardzo istotną cechą siedlisk (...) jest dobra przepuszczalność gruntu dla wód opadowych. Czynnikiem eliminującym występowanie świetlistych dąbrów jest stagnowanie wód gruntowych lub opadowych blisko powierzchni ziemi”. Siedliska o takiej charakterystyce występują w krajobrazie dość rzadko i na niewielkiej powierzchni, co decyduje o tym, że płaty dąbrów zajmują niewielkie odizolowane od siebie powierzchnie.

Specyficzna sytuacja w jakiej znajdują się dąbrowy białowieskie polega na jednoczesnym nałożeniu się kilku niesprzyjających stabilności czynników.

Po pierwsze, fitocenozy tego typu występują na krańcach zasięgu zbiorowiska.

Po drugie, mała powierzchnia stanowisk, a więc niekorzystny stosunek długości granicy z sąsiadującym zbiorowiskiem do powierzchni płatu dąbrowy może powodować silny efekt styku („szerokie wrota” dla inwazji gatunków z sąsiadujących zbiorowisk).

Po trzecie, granica pomiędzy siedliskami dąbrowy, wysokich grądów i borów mieszanych ma charakter ilościowy, a nie jakościowy (grubsza lub cieńsza warstwa utworów o dobrym drenażu).

Po czwarte, dąbrowy są na tym terenie „wyspami” ciepłolubnej roślinności, odległymi od zwartego zasięgu, oddzielonymi od siebie obszarem niesprzyjających warunków – „oceanami” cienistych lasów.

Po piąte, zbiorowisko charakteryzuje się wyjątkowym bogactwem gatunkowym, specyficznymi powiązaniem i współwystępowaniem takich grup ekologicznych gatunków, które występują zazwyczaj rozłącznie w różnych oddzielonych od siebie przestrzennie zbiorowiskach.

Stabilności takiego układu spośród teoretycznie znanych czynników mogą sprzyjać jedynie skupiskowe rozmieszczenie osobników i gatunków oraz pewien stopień heterogeniczności środowiska związany z mozaiką warunków świetlnych.

3. Możliwość przewidywania zmian w zbiorowiskach dąbrów na podstawie teorii ekologicznych

Z badań nad stabilnością modelowych układów ekologicznych wynika, że wzrost złożoności (któregokolwiek z aspektów: bogactwa gatunkowego, liczby powiązań, natężenia oddziaływań) powoduje zmniejszenie stabilności układu. Wielkopowierzchniowe, stabilne zbiorowiska grądów, otaczające na obszarze Puszczy „wysepki” dąbrów, charakteryzują się o połowę mniejszym bogactwem gatunkowym.

W tym kontekście niestabilność tak bogatego gatunkowo zbiorowiska jest zjawiskiem, które musiało się zdarzyć. Tym bardziej że poddane zostało szczególnego typu zaburzeniom – usunięciu dominującego w pewnym okresie roślinożercy. Prawie stukrotny spadek liczebności jeleni może być przykładem sytuacji badanej dotychczas modelowo przez P i m m a (1979) wpływu na stabilność układu usunięcia jednego gatunku roślinożercy lub drapieżcy (model „*species deletion stability*”). Z prac P i m m a (1979, 1984) wiadomo, że jeżeli usuniemy jeden gatunek konsumenta, to przy zwiększającej się złożoności układu, rośnie prawdopodobieństwo „wypadania” z niego dalszych gatunków.

Oczywiście zbiorowisko dąbrowy z jeleniowatymi nigdy nie stanowiło zamkniętego układu, co istotnie różni układ realny od modelowego

(Kwiatkowska i Wyszomirski 1990). Warto jednak podkreślić, że ze względu na preferencje pokarmowe i zagęszczenie jeleniowatych natężenie oddziaływań na nalot i podrost drzew było bardzo silne, co zwiększa stopień komplikacji układu i zmniejsza szansę stabilności przy zmianie jego struktury.

Kontrolowaniu zagęszczenia populacji „ofiar” (nalotu i podrostu drzew) w dąbrowie można przeciwstawić sytuację jaka zachodziła w tym samym czasie w grądzie. Przy wszystkich zastrzeżeniach dotyczących stopnia „domknięcia” układu, biocenoza grądu z dominującym roślinożercą – jeleniem jest przykładem analogicznej sytuacji do tej, którą opisują modele „*donor-controlled*” (Pimm 1984).

Wyjątkiem od reguły: „wzrost złożoności powoduje spadek stabilności układu”, są bowiem modele „*donor-controlled*”. Zakłada się w nich, że konsument odżywia się osobnikami, które i tak mają bardzo małe prawdopodobieństwo przeżycia. W takich przypadkach drapieżca nie kontroluje zagęszczenia ofiar. Dlatego też usunięcie konsumenta z takiego układu modelowego nie wpływa na wzrost zagęszczenia populacji ofiar ani nie powoduje wzrostu prawdopodobieństwa wypadania innych gatunków. Prawdopodobieństwo przeżycia siewek i juwenilnych osobników graba i dębu (potencjalnych „ofiar” jeleni) jest znacznie niższe w miejscach o słabym dostępie światła do warstwy runa (a takie warunki panują w grądzie) niż na siedlisku dąbrowy. Tą odmienną, przewidzianą przez model sytuacją można tłumaczyć odmienne skutki usunięcia z układu populacji dominującego roślinożercy w biocenozie grądu i dąbrowy (Kwiatkowska i Wyszomirski 1990).

Do grupy wyjaśnień wywodzących się z teorii ekologicznych można również włączyć hipotezę tłumaczącą „wypadanie” (delecję) gatunków z płatu zmniejszeniem się wielkości siedliska ciepłolubnej roślinności.

Jeżeli przyjmiemy, że dąbrowy w Polsce są dobrym przykładem „sytuacji wyspowej”, to wówczas musimy przyjąć również, że zgodnie z teorią równowagi (Mac Arthur i Wilson 1963, 1967), liczba gatunków na mniejszym siedlisku będzie mniejsza niż na większej „wyspie”. Pod warunkiem, że obie „wyspy” są jednakowo odległe od „lądu”, z którego możliwe jest „zasilanie” w gatunki kolonizujące wyspy. Oczywiście omawiany przypadek jest tylko pewną analogią sytuacji opisanej przez teorię Mac Arthura i Wilsona. Podobnie jak w przypadku hipotez wywodzących się z teorii stabilności układów, tak i w tym przypadku konieczne jest podkreślenie istotnych różnic pomiędzy układem modelowym a konkretnym obiektem.

Po pierwsze, teoria równowagi została opisana dla wysp oceanicznych. Odległość od źródła zasilania w gatunki, a przede wszystkim stopień kontrastu jaki stanowią dla nich miejsca sprzyjające (wyspa) i obszar niesprzyjających warunków

(ocean) w oczywisty sposób różnią wyspy środowiskowe od oceanicznych. Mimo tych oczywistych zastrzeżeń trzeba podkreślić, że teoria równowagi była często rozszerzana na takie sytuacje (np. Johnson 1975, Simberloff i Abele 1982, East 1983).

Po drugie, teoria odnosi się do wysp w stanie dynamicznej równowagi – a takiej właściwości badany obiekt niewątpliwie nie posiada (Kwiatkowska 1994b).

Po trzecie, relacja przewidziana pomiędzy wielkością wyspy a liczbą znajdujących się na niej gatunków dotyczy różnej wielkości wysp oceanicznych. Stopniowo wkraczający na siedlisko dąbrowy grab, w miarę „przesuwania” się ku centrum płatu, zacienia coraz większą część „wyspy” ciepłolubnej roślinności. Coraz mniejsza wielkość siedliska odpowiedniego dla ciepłolubnej roślinności jest analogiczna do sytuacji, w której wyspa stopniowo pogrąża się w morzu. Mimo tych wszystkich zastrzeżeń nie da się odrzucić hipotezy mówiącej o tym, że malejąca liczba gatunków w płacie dąbrowy jest skutkiem malejącej wielkości powierzchni siedliska odpowiedniego dla gatunków ciepłolubnych (Kwiatkowska 1994b). Podsumowując, zarówno wychodząc z założeń teorii stabilności jak też teorii równowagi, można się w obu przypadkach spodziewać wypadania gatunków z płatu i przechodzenia układu wielogatunkowego w układ o mniejszym stopniu komplikacji.

4. Przyczyny niestabilności dąbrów białowieskich. Hipotezy

4.1. Wprowadzenie

Istotną, choć trywialną przyczyną regresji dąbrów z krajobrazu Puszczy Białowieskiej jest działalność gospodarcza człowieka. Bezpowrotnemu zniszczeniu uległy niektóre siedliska świetlistych dąbrów (poprzez lokalizacje na tych stanowiskach żwirowni). Powstanie linii kolejowej Białowieża–Hajnówka spowodowało odlesienie i fragmentację licznych, znajdujących się na tej trasie stanowisk. Również niewłaściwie prowadzona gospodarka leśna, stosująca metodę zrębów zupełnych przy eksploatacji cennych gospodarczo drzewostanów dębowych doprowadziła do zmniejszania się liczby i wielkości stanowisk *Potentillo albae–Quercetum* w Puszczy (Faliński 1986).

Także w fitocenozach nie poddanych tego typu katastrofalnym zaburzeniom zaczął się spontaniczny proces prowadzący do stopniowego zmniejszania się, a następnie zniknięcia płatów ciepłolubnej roślinności. Od około trzydziestu lat na siedlisko dąbrowy zaczął wkraczać podrost graba, wypierając ciepłolubne gatunki (Faliński 1986, Kwiatkowska 1986, Kwiatkowska i Wyszomirski 1988).

Jak stwierdziła Matuszkiewicz (1955), czterdzieści lat temu na tym terenie znajdowały się jeszcze 34 płaty odpowiadające dąbrowom opisanym przez

Paczoskiego (1926). Tempo regresji dąbrów na tym obszarze jest jednak tak szybkie, że w chwili obecnej nie ma w Puszczy ani jednego płatu, w którym zachowałyby się jednocześnie: zarówno naturalny drzewostan, jak też typowe dla tego zbiorowiska, bujne, bylinowe, wielogatunkowe runo.

4.2. Proces inwazji graba na siedlisko dąbrowy jako bezpośrednia przyczyna regresji tego zbiorowiska

Hipotezę o inwazji graba jako o bezpośredniej przyczynie regresji białowieskich dąbrów sformułowali Faliński (1986) i Kwiatkowska (1986). Autorka stwierdza: „*Hipotetycznie jako bezpośrednią przyczynę zmniejszania się biohory dąbrowy uznano wkraczanie graba na obrzeża fitocenozy, co powoduje ograniczenie dopływu światła do warstwy runa. Radykalna zmiana warunków mikroklimatycznych (głównie świetlnych i termicznych) może być przyczyną dalszych zmian zachodzących w strukturze dominacyjnej i składzie występujących tam gatunków*”. Jak wykazały dalsze badania zarówno struktura wielkości graba, jak też kierunkowa zmienność tego parametru w przestrzeni świadczą o tym, że rzeczywiście mamy do czynienia z procesem inwazji tego gatunku na siedlisko dąbrów (Kwiatkowska i Wyszomirski 1988, 1990). Stwierdzono, że od chwili rekrutacji juwenilnych grabów do warstwy krzewów następuje znaczna zmiana warunków świetlnych, co powoduje początkowo spadek frekwencji, a następnie wypadanie gatunków z płatu. W pierwszej kolejności ustępują gatunki światłoządne, w dalszej ogólnoleśne i część gatunków leśnych (Kwiatkowska 1993, 1994a, 1994b).

W wyniku tego procesu stopniowo maleje wielkość płatu ciepłolubnej roślinności. Runo w coraz mniejszym stopniu przypomina bujne wielogatunkowe runo dąbrowy, zagęszczenie roślin bardzo znacznie spada, a skład gatunkowy coraz bardziej upodabnia się do grądu. Zaczyna się proces regresji dąbrowy. Proces regresji jest skorelowany z kolejnymi etapami inwazji graba, związanymi z rekrutacją juwenilnych osobników do kolejnych warstw: runa (nalotu), krzewów (młodszego i starszego podrostu) i drzewostanu (Kwiatkowska i Solińska-Górnicka 1993). Udowodniono również, że proces regresji dąbrowy jest odwracalny, a odtworzenie składu gatunkowego i struktury runa bardzo szybkie, pod warunkiem, że wyeliminujemy osobniki graba z płatu (Kwiatkowska i Wyszomirski 1990). Warto zaznaczyć, że wzrost udziału graba w warstwie krzewów odnotowano w zbiorowiskach dąbrów także w innych częściach Polski (Jakubowska-Gabara 1993).

Badania wykazały jednoznacznie, że współcześnie bezpośrednią przyczyną regresji dąbrów w Puszczy Białowieskiej jest inwazja graba. Umożliwiły również sformułowanie hipotez przedstawiających mechanizm ekologiczny odpowiedzialny za zainicjowanie procesu inwazji graba na tym obszarze.

4.3. Zmiana presji dominujących roślinożerców jako przyczyna inwazji graba

Hipotezę o związku regresji ciepłolubnej dąbrowy ze zmianami natężenia i charakteru oddziaływań zoogenicznych na fitocenozę pierwszy sformułował Faliński (1986) w monografii pt. „*Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests*”, gdzie stwierdza: „(...) fluktuacje w liczbie i wielkości stanowisk zajętych przez *Potentillo albae-Quercetum* (...) mogły pozostawać w związku z okresowym ograniczeniem wypasu bydła i wzrostem lub obniżeniem się pogłowia roślinożerców. Oba zjawiska występowały na przemian wielokrotnie w historii Puszczy Białowieskiej (...).

Ciągle zmiany w charakterze i natężeniu oddziaływań zoogenicznych na fitocenozę od XIX wieku uważać należy zatem za główną przyczynę regresji dąbrowy ciepłolubnej i jej przemianę w kierunku mieszanych lasów dębowo-grabowych”.

Kwiatkowska i Wyszomirski (1990) uszczegółowiając tę hipotezę zwrócili uwagę na skutki odmiennych preferencji pokarmowych żubra i jeleniowatych oraz związane z nimi zmiany kierunku dominującej presji roślinożerców: na rośliny zielne lub drzewa i krzewy. Wysunęli hipotezę, że przy bardzo dużej liczebności roślinożerców, żerowanie powoduje takie zmiany w strukturze runa i ściółki, które umożliwiają dotarcie skrzydlakom graba do powierzchni gleby oraz kiełkowanie i dalszy wzrost siewek.

Jak wykazały badania nad składem i preferencjami pokarmowymi jeleniowatych, w diecie tych zwierząt dominują (w 66%) gatunki drzewiaste, a rośliny zielne stanowią jedynie niewielki dodatek (Borowski i Kossak 1975, Dzieciołowski i in. 1975). W rozwoju osobniczym ten typ preferencji pokarmowych ujawnia się bardzo wcześnie, np. u saren już w 41 dniu życia (Kossak 1981). W diecie żubra dominują (do 90%) rośliny zielne: trawy, turzyce i byliny, a gatunki drzewiaste stanowią co najwyżej 10% diety (Borowski i Kossak 1972, Gębczyńska i in. 1991). Warto również podkreślić, że w niewielkiej puli gatunków drzewiastych, wchodzących w skład diety żubra, ranking tych gatunków przeprowadzony ze względu na częstość ich zjadania również różni obu roślinożerców.

Najczęściej zjadany przez jelenie gatunkiem drzewa jest grab, a przez żubry – świerk i dąb (Borowski i Kossak 1972, Dzieciołowski i in. 1975, Gębczyńska i in. 1991). Zwierzęta te różnią się też poziomem średniej dobowej konsumpcji (a więc natężeniem presji żerowania liczonej w kg świeżej masy na 1 osobnika na dobę). Np. średnia dobową konsumpcja żubra wynosi od 23 do 32 kg (♂ ♀), jelenia jest prawie o połowę mniejsza (♀ 12,3 kg), a prawie dziesięciokrotnie mniejsza sarny: 2–4 kg (Gębczyńska i Krasieńska 1972, Pielowski 1988, Bobek i in. 1992).

Bardzo wysoka, według prawdopodobnie dwukrotnie zawyżonych danych (Jędrzejewski, inf. ustna), sięgająca wg Więccko (1984) – 2000 osobników liczebność populacji żubra pod koniec XIX wieku musiała spowodować zmiany struktury przestrzennej runa i uszkodzenia ścioly. „Rozrzedzenie” zwartego ładu bylin w dąbrowie poprzez selektywne wygryzanie luk w wysokim runie i wydeptywanie zagłębień w ściolie zniszczyło mechaniczną osłonę uniemożliwiającą w niezaburzonym płacie dotarcie lekkim skrzydlakom graba do dna lasu oraz przebicie się korzeni kielków i siewek przez grubą dębową ściółkę. Powstanie luk sprzyjało wzrostowi przeżywalności wczesnojuwenilnych grabów. Kwiatkowska i Wyszomirski (1990) uważają, że właśnie odmienne preferencje pokarmowe żubra i jeleniowatych oraz różna, zależna od zagęszczenia roślinożerców, intensywność żerowania musiały spowodować początkowo zmiany zagęszczenia populacji roślin zielnych, a następnie wzrost zagęszczenia grabów w warstwie nalotu. Tworzenie się obfitego nalotu grabowego było przyczyną wzrostu zasobności bazy pokarmowej dla jeleniowatych, co prawdopodobnie spowodowało wzrost ich liczebności, aż do osiągnięcia maksymalnego zagęszczenia w 1914 roku (6800 osobników jelenia i 2000–3000 osobników sarny, wg Więccko 1984).

Pod koniec I wojny światowej i w czasie wojny 1920 roku następuje wybiecie zwierzyny. W 1919 roku zostaje zabity ostatni żubr, a liczebność jeleni zmniejsza się prawie siedemdziesiąt razy (do około 100 osobników w 1920 roku). Po tym gwałtownym spadku natężenia presji żerowania, w okresie międzywojennym następuje stopniowy wzrost liczebności jeleniowatych, aż do 1700 jeleni i około 3000 saren pod koniec tego okresu (Więccko 1984).

Koniec II wojny światowej i pierwsze lata powojenne charakteryzują się ponownym gwałtownym spadkiem liczebności roślinożerców, analogicznym do poprzedniego powojennego okresu. Wg Więccko (1984) populacja jelenia w 1950 roku liczyła zaledwie 200 osobników.

W kolejnych latach liczebność populacji jelenia stopniowo wzrasta i wynosi: w 1960 r. – 379, w 1965 r. – 779, w 1969 r. – 1671, w 1975 r. – 760, w 1979 r. – 930 osobników, a liczebność sarny waha się na poziomie 500–800 osobników. Maksymalne zagęszczenie jeleniowatych jest więc w tym czasie około dwukrotnie niższe niż w okresie międzywojennym. Do Puszczy powraca żubr, a jego liczebność w analogicznych okresach wynosi odpowiednio: 34, 102, 197, 234 i 242 osobniki (Więccko 1984).

Aktualnie (1993 r.) liczebność jeleniowatych, oszacowana na podstawie pędzeń, wynosi: jeleni 1270, sarna 1680, a stan liczebny populacji żubra wynosi 251 osobników (Kraśniński i in. 1994).

4.4. Zmiany „podaży” bezpiecznych miejsc jako aktualna przyczyna inwazji graba

Kwiatkowska (1994a) wysunęła hipotezę mówiącą o tym, że przyczyną inwazji graba na siedlisko dąbrowy był wzrost liczby bezpiecznych miejsc (Harper 1977, Fowler 1988) do kiełkowania i przeżywania wczesnojuwenilnych grabów. Hipoteza ta opiera się na założeniu różnic w rodzaju bezpiecznych miejsc występujących w różnych typach ekosystemów. W danym typie ekosystemu różne rodzaje bezpiecznych miejsc o specyficznej charakterystyce ekologicznej, „sprzyjające” określonym gatunkom drzew, występują z niejednakową częstością. Po roku nasiennym prawdopodobieństwo występowania w płacie siewek gatunku, którego wymagania w okresie wczesnojuwenilnym pokrywają się z określonym rodzajem bezpiecznych miejsc, zależy od liczby i rodzaju mikrośrodków znajdujących się w zbiorowisku, to jest od „podaży” bezpiecznych miejsc (Kwiatkowska 1994a).

W niezaburzonych ekosystemach typu świetlistych dąbrów warunki panujące na dnie lasu (i związany z nimi najczęstszy rodzaj bezpiecznych miejsc) są wyznaczone przez grupę czynników biocenotycznych, które stwarzają: 1) dobry dostęp światła do warstwy runa, 2) mechaniczną osłonę przed nalatującymi lekkimi nasionami przez zwarte wysokie runo, 3) mechaniczną barierę przed kiełkowaniem i dalszym wzrostem siewek gatunków o krótkim, delikatym korzeniu (przez grubą, wolno rozkładającą się ściółkę dębową), 4) silną konkurencję dużych bylin, 5) osłonę przed wysychaniem powierzchniowych warstw gleby przez ściółkę i bujne runo. Jak wynika z nie opublikowanych wcześniej badań autorki, warunki te odpowiadają charakterystyce bezpiecznych miejsc juwenilnych dębów, a bezpieczne miejsca dla młodych grabów charakteryzują się natomiast: 1) małą grubością ściółki, 2) niskim zagęszczeniem i pokrywaniem roślin runa, 3) dobrym nasłonecznieniem. Z tych trzech czynników jedynie dobry dostęp światła do warstwy runa czynił siedlisko dąbrowy potencjalnie sprzyjającym młodym grabom. Jednakże ze względu na pokrycie gleby grubą, wolno rozkładającą się ściółką dębową oraz na wysokie gęste runo, bezpieczne miejsca dla graba praktycznie nie występowały w niezaburzonych płatach dąbrowy. Dopiero powstanie luk w runie i ściółce jako skutek żerowania bardzo licznej populacji żubra gwałtownie zwiększyło „podaż” bezpiecznych miejsc dla graba, a w konsekwencji spowodowało wzrost zagęszczenia nalotu grabowego.

Prawdopodobnie zagęszczenie nalotu grabowego i jego rekrutacja do warstwy podrostu były przed I wojną światową i w okresie międzywojennym kontrolowane przez jeleniowate. Trzeba jednak podkreślić, że ze względu na natężenie żerowania jeleniowatych na dnie lasu ciągle powstawały nowe bezpieczne miejsca dla grabów, ale prawdopodobieństwo ich zasiedlenia przez siewki i rekrutacji juwenilnych osobników do warstwy nalotu było niewielkie.

Skutki zasiedlenia tych miejsc były przesunięte w czasie i ujawniały się stopniowo wraz ze spadkiem liczebności jeleniowatych, a więc i spadkiem presji ukierunkowanej na drzewa i krzewy. Powrotowi żubra do lasu towarzyszył wzrost presji na rośliny zielne. Mało liczna populacja jeleni nie ograniczała zagęszczenia juwenilnych grabów zasiedlających ciągle tworzące się nowe bezpieczne miejsca. Nastąpił gwałtowny wzrost rekrutacji graba do warstwy podrostu starszych osobników juwenilnych utrzymywanych w warstwie nalotu przez zgryzanie. Produkowana przez nalot i podrost duża masa liści grabowych, trafiając wraz z jesiennym opadem na dno lasu, przyspieszała rozkład ściółki. Jak bowiem wykazały badania Działowiec (1987) liście graba rozkładają się około 1,6 razy szybciej od liści dębu, których czas (95%) rozkładu wynosi 5 lat, a graba 3 lata. Mieszana, grabowo-dębowa ściółka ulega szybszemu rozkładowi niż dębowa, co powoduje, że staje się ona coraz cieńsza i traci właściwości mechanicznej bariery dla kolejnych, juwenilnych grabów.

Stopniowo wyrastające ponad warstwę runa podrosty grabowe spowodowały jej zacienienie i ustępowanie z płatu światłożądnych gatunków. Spadające zagęszczenie bylin dodatkowo sprzyjało powstawaniu nowych bezpiecznych miejsc dla grabów. Proces inwazji graba na siedlisko dąbrowy uzyskał w ten sposób własną „siłę napędową” na zasadzie dodatniego sprzężenia zwrotnego.

Hipoteza ta, ponieważ dotyczy przebiegu procesu, który został zapoczątkowany przeszło sto lat temu, nie jest możliwa do bezpośredniej weryfikacji. Można ją jednak uprawdopodobnić weryfikując szereg szczegółowych, falsyfikowalnych hipotez odnoszących się do charakterystyki bezpiecznych miejsc dla graba i dębu oraz wpływu opadu liści graba na tempo rozkładu ściółki.

Postawiono więc pytania: 1) czy siewki graba „wybierają” miejsca o cienkiej ściółce, a siewki dębu „preferują” miejsca o grubej ściółce; 2) czy wysoka wartość pokrywania (a więc i ocienienia oraz dużego zagęszczenia bylin) sprzyja siewkom dębu, a zmniejsza prawdopodobieństwo przeżycia siewek graba; 3) czy w częściach płatu dąbrowy, do których wkroczył podrost graba (faza regresji dąbrowy), ściółka ma mniejszą miąższość niż w dąbrowie.

5. „Podaż” bezpiecznych miejsc w zbiorowiskach: dąbrowy, dąbrowy w fazie regresji i grądzie oraz „popyt” na nie juwenilnych drzew

Czynnikami, które różnicują warunki kiełkowania diaspor i przeżywania juwenilnych drzew w zbiorowiskach świetlistej dąbrowy i grądu są przede wszystkim: 1) dostęp światła do warstwy runa (wynikający ze stopnia zwarcia drzewostanu), 2) dostęp światła do powierzchni gleby (związany, oprócz ww. czynnika, z pokrywaniem roślin zielnych dna lasu), 3) natężenie konkurencji (związane z zagęszczeniem wieloletnich bylin), 4) grubość i jakość ściółki

(tworzącej mechaniczną barierę w dotarciu korzeni do gleby dla kiełków i siewek), 5) mozaikowość przestrzenna wyżej wymienionych czynników.

Zbiorowisko dąbrowy, w porównaniu z grądem, wyróżnia się dobrym dostępem światła do warstwy runa, bardzo dużym zagęszczeniem wysokich bylin, które zwartym łanem pokrywają prawie całe dno lasu i grubą (wolno rozkładającą się) ściółką dębową. Mozaikowość warunków środowiska (wyrażona udziałem pustych, nie porośniętych bylinami miejsc) jest tu najmniejsza (tab. I).

Tab. I. Średnia wartość (\bar{x}): zagęszczenia (D), pokrywania ($P.C.$) i grubości ściółki ($L.T.$) w zbiorowiskach: *Tilio-Carpinetum* ($T.-C.$), fazie regresji *Potentillo albae-Quercetum* ($P.a.-Q.r.ph.$) i *Potentillo albae-Quercetum* ($P.a.-Q.$); a – liczba poletok 0,1 m², b – procent pustych poletok (oryg.) Mean values (\bar{x}) of density (D), plant cover ($P.C.$), litter thickness ($L.T.$) in communities of *Tilio-Carpinetum* ($T.-C.$), *Potentillo albae-Quercetum* regression phase ($P.a.-Q.r.ph.$) and *Potentillo albae-Quercetum* ($P.a.-Q.$); a – number of plots 0.1 m², b – percentage of plantless plots (orig.)

Zbiorowisko Community	a	b	D (m ²)		$P.C.$ (%)		$L.T.$ (cm)	
			\bar{x}	$S.D.$	\bar{x}	$S.D.$	\bar{x}	$S.D.$
<i>T.-C.</i>	600	9,0	74	101	34	25	1,4	0,9
<i>P.a.-Q.r.ph.</i>	600	25,3	51	63	15	15	1,9	1,3
<i>P.a.-Q.</i>	900	0,1	202	186	60	30	2,3	1,5

Grąd charakteryzuje (oprócz mniej zmiennego czynnika świetlnego) znacznie większa mozaikowość warunków panujących na dnie lasu. Wyraża się to w wysokich wartościach odchylenia standardowego w porównaniu ze średnimi wartościami: zagęszczenia, pokrywania i grubości ściółki. W runie występuje stosunkowo dużo luk (pustych miejsc nie porośniętych przez byliny), które zajmują do 10% areału zbiorowiska. W porównaniu z dąbrową przeciętna wartość analizowanych czynników jest tu dwukrotnie mniejsza.

W miarę wkraczania i wzrostu podrostu grabowego, w płatach odpowiadających kolejnym fazom regresji dąbrowy warunki stopniowo upodabniają się do grądowych. Następuje bardzo znaczny spadek zagęszczenia i pokrywania runa oraz, wraz ze wzrostem udziału szybko rozkładających się liści graba, spadek grubości ściółki. Płaty te wyróżniają się ponadto bardzo dużym udziałem pustych, nie porośniętych runem miejsc. Udział luk w runie osiąga tu aż 25% powierzchni.

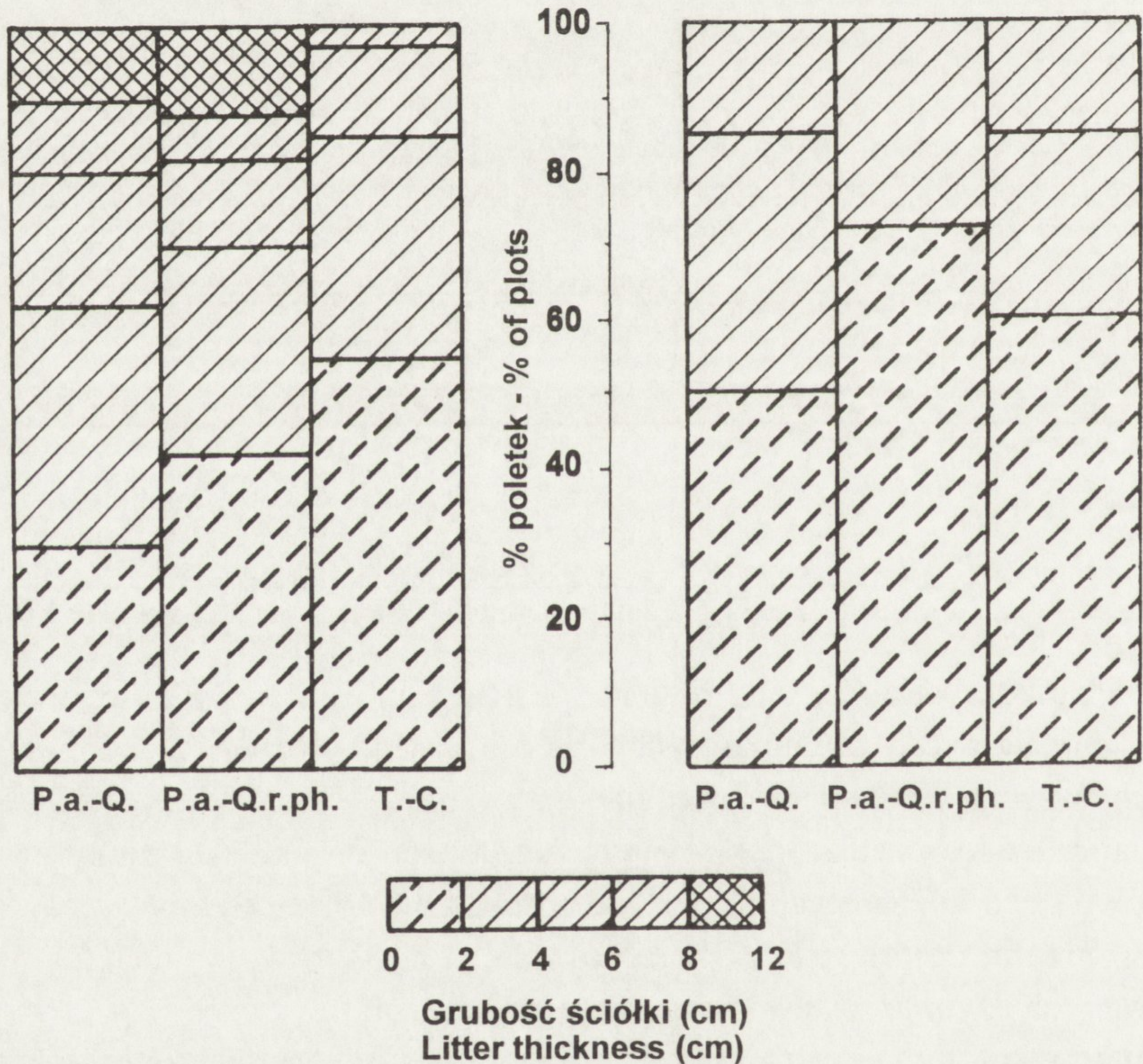
Porównywane zbiorowiska różnią się wyraźnie „podażą” (liczbą i rodzajem) miejsc o cienkiej i grubej ściółce (rys. 2). W dąbrowie gleba w 80% pokryta jest grubą ściółką, o miąższości przekraczającej 2 cm. W czasie regresji tego zbiorowiska tworzy się mozaika miejsc o grubej i cienkiej ściółce, przy czym udział miejsc o cienkiej ściółce aż dwukrotnie wzrasta. Miejsca takie (o miąższości ściółki <2 cm)

przeważają w grądzie, w którym w ogóle nie występuje typ najgrubszej ściółki (8–12 cm).

Charakterystyka poletek, na których przeżyły siewki graba wskazuje na to, że znacznie większe prawdopodobieństwo przeżycia miały te diaspory, które wykiełkowały na poletkach o cienkiej ściółce. Zapotrzebowanie („popyt”) siewek

"Podaż" bezpiecznych miejsc
"Supply" of safe sites

"Popyt" siewek *Carpinus betulus*
"Demand" of *C. betulus* seedlings



Rys. 2. „Podaż” bezpiecznych miejsc pod względem grubości ściółki w zbiorowiskach: *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.), fazie regresji *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.r.ph.), *Tilio-Carpinetum* (T.-C.) i „popyt” na nie siewek *Carpinus betulus*. Charakterystykę rodzaju i ilości („podaży”) bezpiecznych miejsc w poszczególnych zbiorowiskach przeprowadzono na podstawie średniej grubości ściółki dla 2100 poletek o powierzchni 0,1 m². Charakterystykę zapotrzebowania („popytu”) siewek graba na określony rodzaj bezpiecznych miejsc przeprowadzono na podstawie analizy grubości ściółki tylko tych poletek, na których rosły siewki (oryg.)

"Supply" of safe sites with respect to litter thickness and "demand" of *Carpinus betulus* seedlings in: *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.), *Potentillo albae-Quercetum* regression phase (P.a.-Q.r.ph.), *Tilio-Carpinetum* (T.-C.). Characterization of kind and quantity ("supply") of safe sites in the particular communities has been based on the measurements of mean litter thickness in 2100 plots, each in the area of 0.1 m². "Demand" of hornbeam seedlings for specified safe sites has been characterized only on the basis of analysis of litter thickness in the plots, where seedlings grew (orig.)

graba jest ukierunkowane wyraźnie na ściśle określoną część dostępnych w zbiorowiskach mikrosiedlisk (rys. 2). Miejsca te charakteryzują się ponadto mniejszym pokrywaniem roślin zielnych. Dla siewek graba, wysokie wartości pokrywania zawsze, niezależnie od zbiorowiska są czynnikiem zmniejszającym prawdopodobieństwo wykiełkowania i dalszego rozwoju diaspor. Siewki z „oferowanego asortymentu” miejsc „wybierają” (w 70–90%) takie, w których pokrywanie nie przekracza 25% (rys. 3)

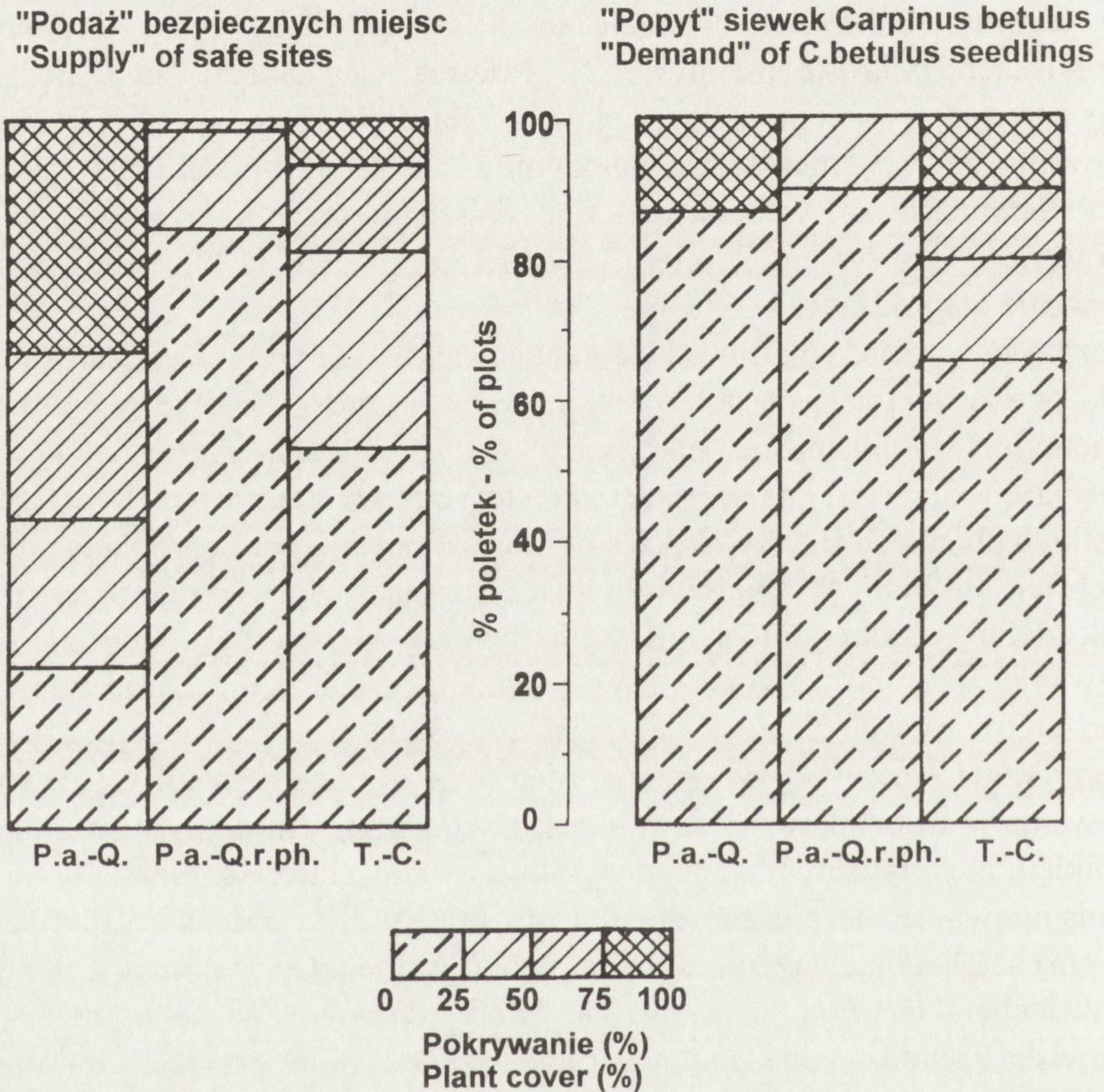
Bezpieczne miejsca dla siewek dębu mają całkowicie odmienną charakterystykę. Siewki przeżywają na tych poletkach, które mają grubszą ściółkę w porównaniu z przeciętnymi warunkami panującymi w danym zbiorowisku (rys. 4). Średnia wartość grubości ściółki na poletkach, na których były obecne siewki dębu, jest we wszystkich obiektach zawsze większa od wartości średniej obliczonej dla poletek, na których ich nie było. W zbiorowisku świetlistej dąbrowy większej przeżywalności siewek dębu (oprócz grubej $>2,5$ cm ściółki) sprzyja także bardzo wysokie pokrywanie ($>65\%$). Czynnikiem ten utrudnia znalezienie atrakcyjnych dla roślinożerców siewek dębu, zwiększając tym samym szanse ich przeżycia. Pod okapem drzew i krzewów (w grądzie i dąbrowie w fazie regresji) wysoka wartość pokrywania jest dodatkowym czynnikiem zmniejszającym dopływ światła, co jest czynnikiem niekorzystnym dla tego wybitnie światłoządnego gatunku.

Podsumowując, bezpieczne miejsca dla siewek dębu charakteryzują się grubą ($>2,5$ cm) ściółką oraz dużym zwarcie i pokrywaniem ($>65\%$) runa. Takie właśnie warunki charakteryzują niezaburzone płaty dąbrów. W toku regresji tego zbiorowiska zachodzą takie zmiany w runie i ściółce, które sprzyjają siewkom graba. Dalszy rozwój diaspor graba zależy bowiem od tego, czy skrzydlaki padły na miejsca o cienkiej (<2 cm) ściółce i mało osłonięte roślinami zielnymi (pokrywanie $<25\%$).

Skutki żerowania roślinożerców, takie jak rozrzedzanie zwartego ładu bylin czy tworzenie się zagłębień w ściółce, mogą zatem zwiększać „podaż” bezpiecznych miejsc dla juwenilnych grabów. Dalszy ich rozwój (przy braku kontroli zagęszczenia nalotu i podrostu grabowego przez jeleniowate) prowadzi do wykształcenia się podrostu grabowego silnie oddziałującego na runo i ściółkę. Ustępowanie z płatu światłoządnym gatunków zapoczątkowuje proces zmniejszania się zagęszczenia i pokrywania runa, a jesienny opad liści z podrostu graba – przyspieszenie tempa rozkładu ściółki.

6. Zmiany natężenia i dominującego kierunku presji roślinożerców w Puszczy Białowieskiej

Aby oszacować natężenie presji roślinożerców na dąbrowy przyjęto, że presja ta zależy od: 1) liczebności populacji dominujących roślinożerców, 2) wartości ich średniej dobowej konsumpcji, 3) preferencji pokarmowych.

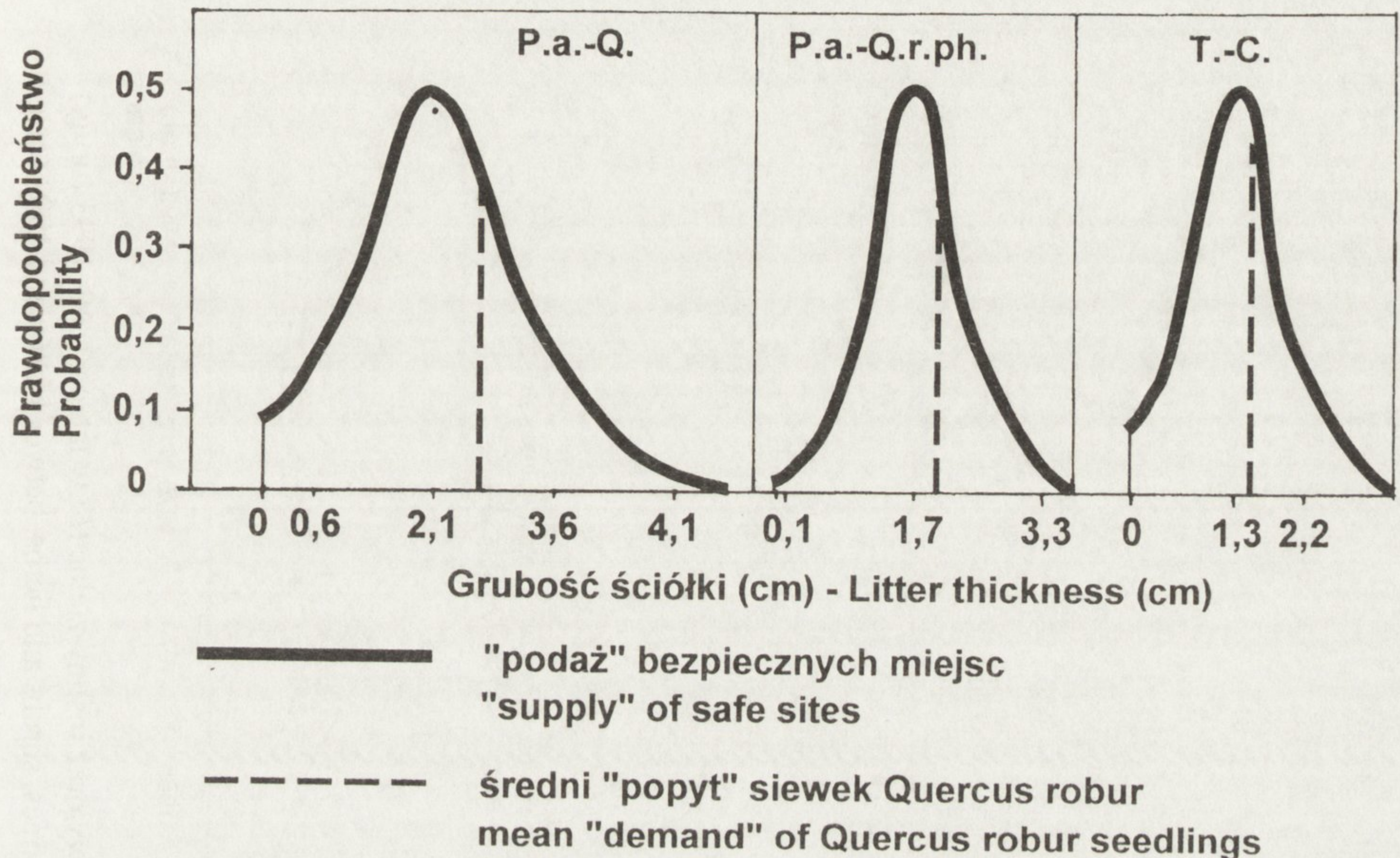


Rys. 3. „Podaż” bezpiecznych miejsc pod względem pokrywania i „popyt” na nie siewek graba w zbiorowiskach: *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.), fazie regresji *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.r.ph.), *Tilio-Carpinetum* (T.-C.). Charakterystykę rodzaju i ilości („podaży”) bezpiecznych miejsc w poszczególnych zbiorowiskach przeprowadzono na podstawie pomiarów pokrywania 2100 poletek o powierzchni 0,1 m². Charakterystykę zapotrzebowania („popytu”) siewek graba na określony rodzaj bezpiecznych miejsc przeprowadzono na podstawie analizy tylko tych poletek, na których rosły siewki (oryg.)

"Supply" of safe sites with respect to plant cover and "demand" of *Carpinus betulus* seedlings in: *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.), *Potentillo albae-Quercetum* regression phase (P.a.-Q.r.ph.), *Tilio-Carpinetum* (T.-C.). Characterization of kind and quantity ("supply") of safe sites in the particular communities has been based on the measurements of plant cover in 2100 plots, each in the area of 0.1 m². "Demand" of hornbeam seedlings for specified safe sites has been characterized only on the basis of analysis these plots, where seedlings grew (orig.)

Szacując presję żubra, dla okresu 1860–1890 obniżono o połowę podawaną w literaturze liczebność populacji ze względu na małą wiarygodność tych danych (Jędrzejewski, inf. ustna).

Natężenie presji na daną grupę roślin (drzewa i krzewy lub byliny) obliczano mnożąc dla wszystkich kopytnych przeciętną wartość dobowej konsumpcji przez

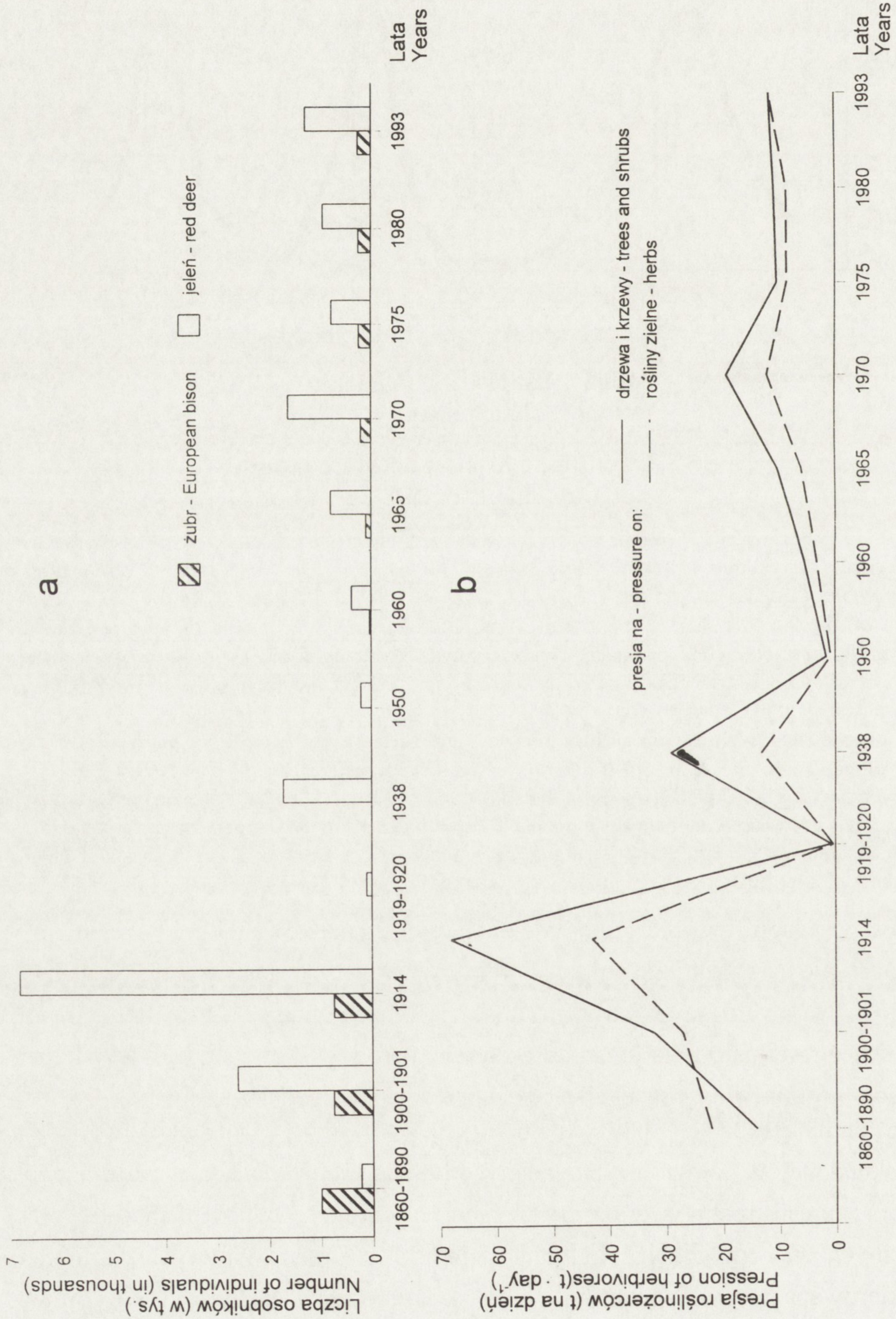


Rys. 4. „Podaż” bezpiecznych miejsc pod względem średniej grubości ściółki w zbiorowiskach: *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.), fazie regresji *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.r.ph.), *Tilio-Carpinetum* (T.-C.) i „popyt” na nie siewek *Quercus robur*. Charakterystykę rodzaju i ilości („podaży”) bezpiecznych miejsc w poszczególnych zbiorowiskach przeprowadzono na podstawie pomiarów grubości ściółki w 900 punktach. Charakterystykę zapotrzebowania („popytu”) siewek dębu na miejsca określonej grubości ściółki przeprowadzono na podstawie 1800 pomiarów grubości ściółki wykonanych w tym punkcie, w którym rosły siewki (oryg.)

"Supply" of safe sites with respect to litter thickness and "demand" of *Quercus robur* seedlings in: *Potentillo albae-Quercetum* (P.a.-Q.), *Potentillo albae-Quercetum* regression phase (P.a.-Q.r.ph.), *Tilio-Carpinetum* (T.-C.). Characterization of kind and quantity ("supply") of safe sites in the particular communities has been based on the measurements of litter thickness in 900 points. Characterization of oak seedlings "demand" for sites with a suitable litter thickness has been made on the basis of 1800 measurements of litter thickness in the points in which seedlings grew (orig.)

liczebność populacji i współczynnik udziału w diecie analizowanej grupy roślin. W obliczeniach nie uwzględniono wpływu struktury populacji (udziału samców i samic oraz grup wiekowych) na sumaryczną ilość zjadanej biomasy. Nie uwzględniono również zależności natężenia presji od preferencji środowiskowych, ze względu na brak takich informacji odnoszących się bezpośrednio do siedlisk dąbrów.

Celem przeprowadzonej analizy nie było jednak dokładne oszacowanie wartości presji (określonej w kilogramach zjadanej biomasy na hektar), ale przybliżone porównanie presji roślinożerców wywieranej na Puszcę w różnych okresach historycznych oraz wyodrębnienie takich przedziałów czasu, w których dominuje presja skierowana na rośliny zielne od tych, w których przeważała presja skierowana na drzewa i krzewy (rys. 5).

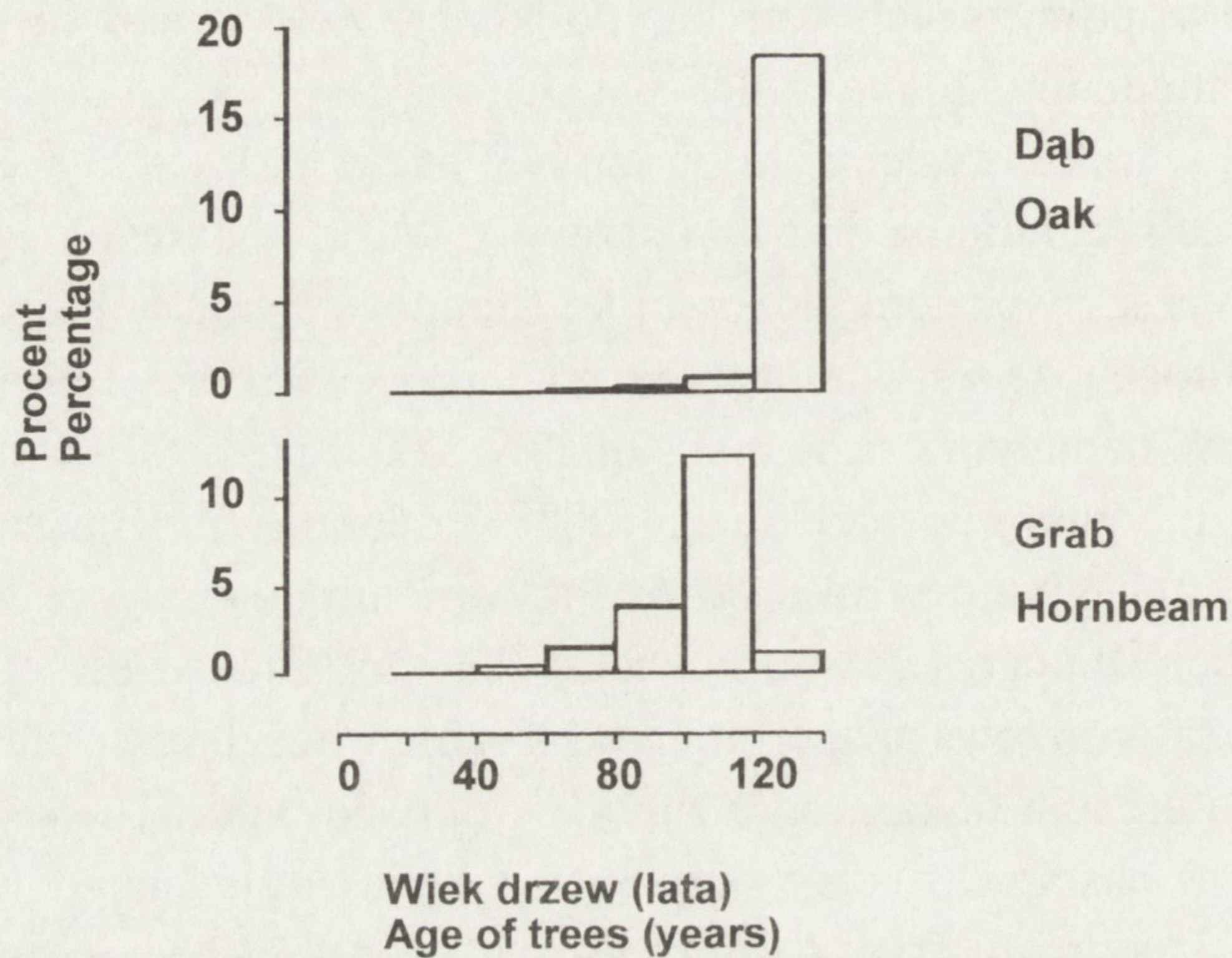


Rys. 5. Zmiany liczebności żubra i jelenia (a) i presja roślinożerców na drzewa i krzewy oraz rośliny zielne (b) w latach 1860–1993 (oryg.)
 Changes of number of European bison and red deer (a). Pressure of herbivores (b) on trees, shrubs and herbs, between 1860 and 1993 (orig.)

Jak wynika z powyższych danych, od końca XIX wieku do chwili obecnej kilkakrotnie zmieniało się nie tylko natężenie presji (z kilkudziesięciu tysięcy kilogramów do kilku tysięcy kilogramów na dobę), ale również kierunek dominującej presji (z bylin na drzewa i krzewy). Warto podkreślić, że ze względu na pięciokrotnie wyższy wskaźnik dobowej konsumpcji jelenia w porównaniu z sarną, jego presja na fitocenozę jest wielokrotnie silniejsza nawet przy tej samej liczebności obu populacji. W badanym czasie maksymalny udział pozostałych jeleniowatych w ilości zjadanej biomasy nie przekraczał 20%. Podobnie, można zaniechać wpływ wypasanych ekstensywnie w okresie międzywojennym krów, ze względu na ich niewielką liczbę. Dlatego też w przypadku Puszczy Białowieskiej, zmiany presji żerowania zależą w przeważającej mierze od zmian liczebności żubra i jelenia. Ze względu na preferencje pokarmowe żubra, w okresie bardzo wysokiej liczebności populacji musiał nastąpić spadek odnowienia dębu – zjadanego w fazie żołądzi, siewek, nalotu i podrostu (rys. 6) oraz wzrost „podaży” bezpiecznych miejsc dla wczesnojuwenilnych grabów. Duża „podaż” bezpiecznych miejsc zwiększała prawdopodobieństwo rekrutacji grabów do warstwy nalotu i spowodowała stopniowy wzrost jego zagęszczenia. Potwierdzeniem tej hipotezy jest fakt, że w sto lat później populacja dębów w Białowieskim Parku Narodowym charakteryzuje się wyraźnie zaniżonym udziałem osobników w klasie wieku 80–100 lat, a struktura wieku populacji graba – maksymalnym udziałem osobników w tej samej klasie (rys. 6).

Wzrost zagęszczenia juwenilnych grabów spowodował znaczne zwiększenie zasobności bazy pokarmowej dla jeleniowatych, najczęściej zjadających ten gatunek drzewa. Wzrosło prawdopodobieństwo przeżycia saren i jeleni, w konsekwencji czego następował znaczny wzrost liczebności populacji obu tych gatunków.

Bardzo liczna populacja jelenia musiała niewątpliwie kontrolować zagęszczenie graba; ponieważ jednak grab ma zdolność wegetatywnego odnawiania się, ograniczanie jego zagęszczenia mogło trwać tak długo, jak długo utrzymywało się wysokie zagęszczenie jeleniowatych (rys. 7). Przy tym stanie liczebności kopytnych ubocznym skutkiem ich działalności, ze względu na stały udział bylin w diecie, było zwiększenie „podaży” bezpiecznych miejsc dla graba. Proces intensywnego zasiedlania tych miejsc oraz proces rekrutacji do warstwy podrostu juwenilnych grabów, przetrzymywanych przez zgryzanie w warstwie nalotu, został raptownie uruchomiony po wybiciu zwierzyny. Sprzyjało to wzrostowi liczebności jeleniowatych w okresie międzywojennym. W 1938 roku zagęszczenie jeleniowatych jest już tak duże, że natężenie presji jest na analogicznym poziomie jak pod koniec XIX wieku (30 tys. kg/dobę). Presja jest jednak skierowana głównie na drzewa i krzewy i jej poziom przekracza dwukrotnie presję wywieraną na byliny. Dlatego też jeleniowate mogą ograniczać zagęszczenie nalotu i podrostu graba.

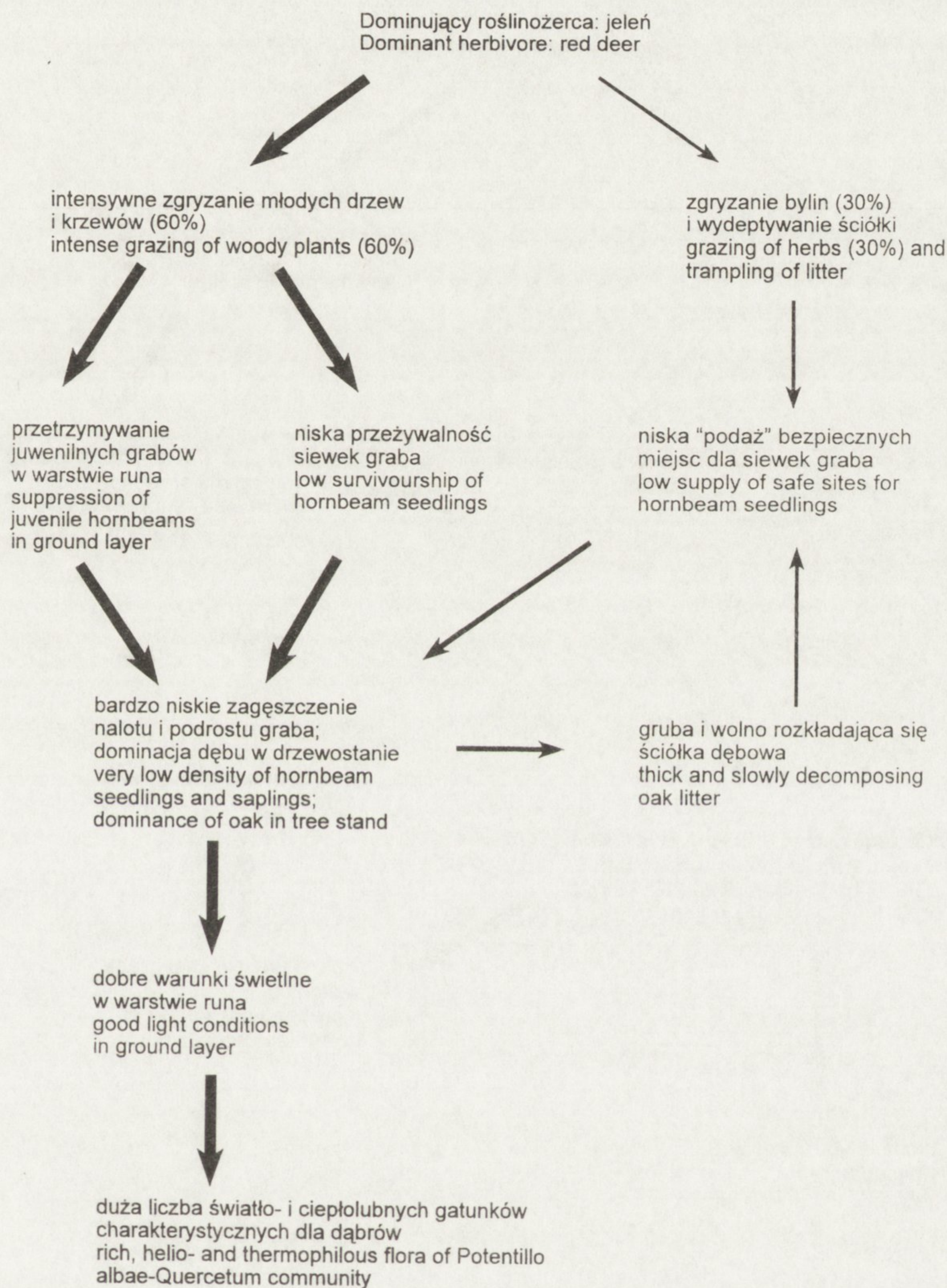


Rys. 6. Struktura wieku populacji dębu i graba w Białowieżskim Parku Narodowym (wg Jędrzejewskiej i in. 1994 – zmodyfikowany)
Age structure of the oak and hornbeam populations in the Białowieża National Park (after Jędrzejewska et al. 1994 – modified)

Wybicie zwierzyny po drugiej wojnie światowej stwarza ponownie sytuację, w której procesy zasiedlania bezpiecznych miejsc (powstałych na skutek żerowania jeleniowatych oraz w wyniku przyspieszenia rozkładu ściółki pod nalotem i podrostem grabowym) oraz rekrutacji graba do warstwy podrostu nie są już hamowane.

Sytuacja zmienia się diametralnie, ponieważ nie tylko liczebność jeleniowatych nie osiąga poziomu międzywojennego, ale dochodzi roślinożerca o odmiennym kierunku dominującej presji. Poziom presji na byliny zaczyna się stopniowo zrównywać z presją wywieraną na drzewa i krzewy. Jeleniowate nie ograniczają zagęszczenia graba, a poziom ich liczebności jest limitowany przez człowieka. Wzrost „podaży” bezpiecznych miejsc dla graba, pochodzących w coraz większej części w wyniku samonapędzającego się procesu związanego z wkraczaniem graba na siedlisko dąbrowy i towarzyszącym mu przyspieszeniem rozkładu ściółki oraz spadkiem zagęszczenia bylin, nie ma ograniczających barier. Uruchomiony zostaje lawinowy proces inwazji graba, a ze względu na skutki jakie powoduje (spadek zagęszczenia bylin i spadek grubości ściółki) charakteryzujący się dodatnim sprzężeniem (rys. 8).

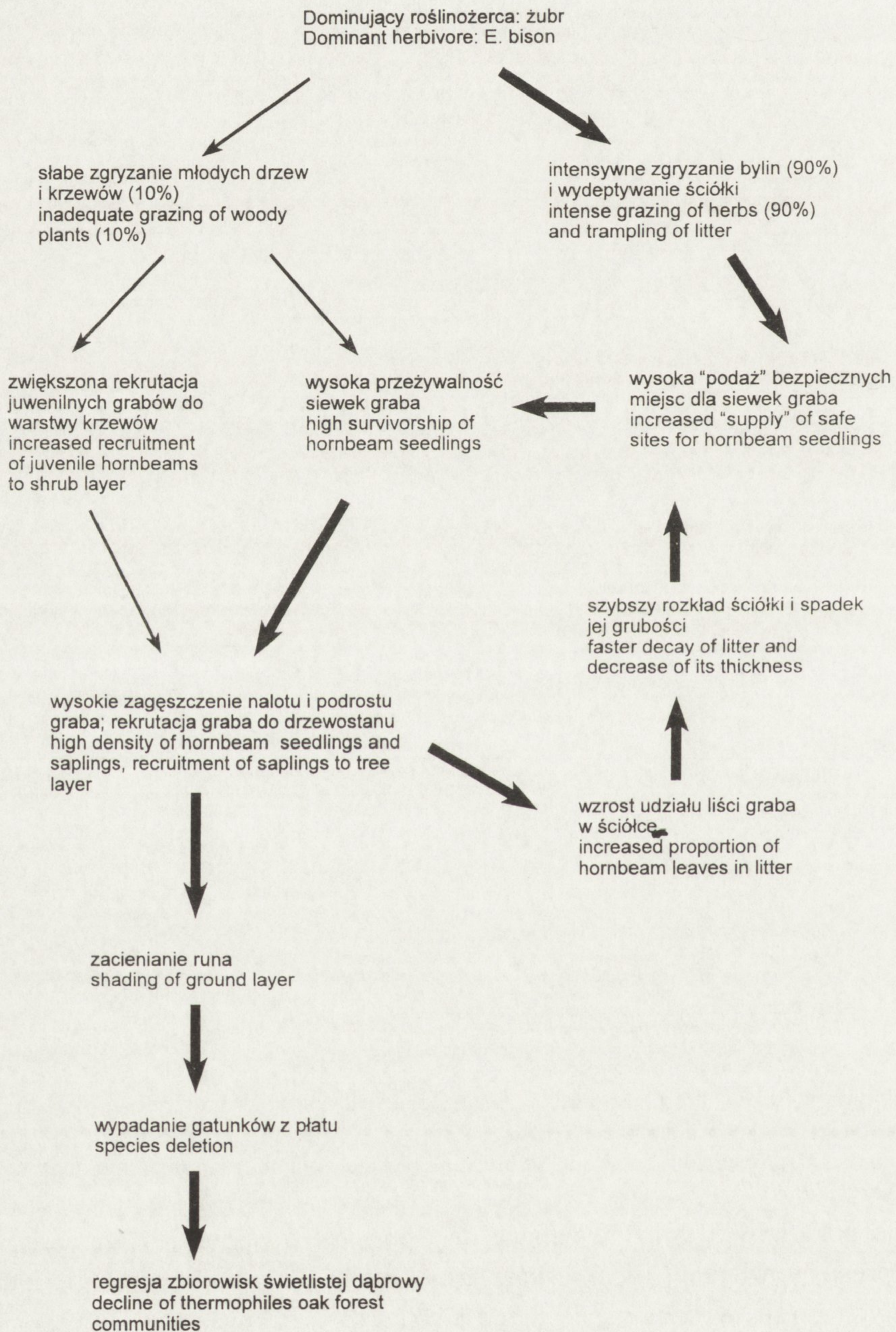
Oba modele przedstawiają – przy założeniu dużego natężenia presji żerowania – skutki, jakie dominujący roślinożerca i związany z nim kierunek presji powoduje w fitocenozie dąbrowy. Zakładając jednakowy poziom natężenia presji żerowania dla obu roślinożerców, model obrazuje sytuację, w której ze względu na odmienne



Rys. 7. Wpływ wysokiej presji żerowania roślinożercy na zbiorowisko dąbrowy (*Potentillo albae-Quercetum*) w przypadku dominacji jelenia

Effects of increased pressure of dominant herbivore – red deer on the thermophilous oak forest community (*Potentillo albae-Quercetum*)

preferencje pokarmowe, wraz ze zmianą dominującego roślinożercy, zmienia się kierunek presji wywieranej na określone grupy roślin. Przy całkowitej dominacji jeleniowatych presja wywierana na drzewa i krzewy jest dwukrotnie wyższa od wywieranej na rośliny zielne. Grab praktycznie nie ma szansy na normalny wzrost i dorośnięcie do warstwy krzewów, dzięki czemu w warstwie runa utrzymują się dobre warunki świetlne. Przy dominacji żubra następuje odwrócenie kierunku presji i utrata możliwości ograniczania zagęszczenia graba, a w efekcie drastyczna zmiana dostępu światła do warstwy runa.



Rys. 8. Wpływ wysokiej presji żerowania roślinożercy na zbiorowisko dąbrowy (*Potentillo albae-Quercetum*) w przypadku dominacji żubra
Effects of increased pressure of dominant herbivore – European bison on the thermophilous oak forest community (*Potentillo albae-Quercetum*)

Jak wykazały wcześniejsze badania, bezpośrednią przyczyną regresji białowieskich dąbrów jest inwazja graba. Warto podkreślić, że wzrost udziału graba w warstwie krzewów dąbrów odnotowano także w innych częściach Polski (Jakubowska-Gabara 1993). Przyczyny uruchomienia tego procesu w Puszczy Białowieskiej są bardzo odległe w czasie i wynikają ze zmian natężenia i kierunku presji wywieranej przez dominujących roślinożerców. Proces zapoczątkowany pod koniec XIX wieku przez żubry był hamowany przez jeleniowate tak długo, jak długo natężenie ich presji równoważyło proces zasiedlania nowo powstających bezpiecznych miejsc dla graba. Spadek zagęszczenia jeleniowatych i powrót roślinożercy o odmiennych preferencjach pokarmowych prawie zrównały poziom natężenia presji wywieranej na drzewa i krzewy z presją na byliny. Sytuacja taka, przy sztucznie regulowanym poziomie zagęszczenia jeleniowatych, umożliwia niekontrolowane zasiedlenie przez graba ciągle powstających bezpiecznych miejsc. Skutki szczytu liczebności roślinożerców w Puszczy na przełomie XIX i XX wieku trwają więc do dnia dzisiejszego. „Echo” tego wydarzenia, krótkotrwałego w skali trwania Puszczy, odbija się w strukturze wieku dębu i graba oraz zniszczeniu stabilności najbogatszych gatunkowo ekosystemów.

W chwili obecnej proces inwazji graba na siedlisko dąbrowy uzyskał własną „siłę napędową” i toczy się na zasadzie sprzężenia dodatniego (poprzez wpływ podrostu na runo i ściółkę), co uniemożliwia dalsze istnienie świetlistych dąbrów w Puszczy Białowieskiej.

Przedstawiony mechanizm inicjujący proces inwazji graba na skutek wzrostu „podaży” bezpiecznych miejsc dla tego gatunku nie musi odnosić się wyłącznie do działalności roślinożerców. Wszelkie bezpośrednie i pośrednie działania człowieka prowadzące do tworzenia luk w runie i uszkodzeń ściółki w dąbrowach, takie jak: grabienie ściółki, intensywny wypas bydła, wyrąb i towarzyszące mu szkody itp. mogą powodować analogiczne skutki jak w modelu na rys. 8.

Pragnę podziękować doktorowi Włodzimierzowi Jędrzejewskiemu za bardzo istotną pomoc w znalezieniu danych odnoszących się do roślinożerców w Puszczy Białowieskiej i za dyskusję nad dynamiką ich liczebności.

Piśmiennictwo

Bobek B., Morow K., Perzanowski K., Kosobucka M. 1992 – Jeleń. The red deer (*Cervus elaphus*) – its ecology and management. Monografia przyrodniczo-łowiecka – Wydawnictwo Świat, Warszawa.

Borowski S., Kossak S. 1972 – The natural food preferences of the European bison in seasons free of snow cover – Acta Theriol. 17: 151–169.

Borowski S., Kossak S. 1975 – The food habits of deer in the Białowieża Primeval Forest – Acta Theriol. 20: 463–506.

- Burgeon D. 1991 – Contribution à l'étude du dépérissement des chênes indigènes (*Quercus petraea* (Matt) Liebl. & *Quercus robur* L.): approches écologique et phytopathologique. Travail de fin d'études (inédit) – Fac. Sc. Agr. Gembloux.
- Delatour C. 1990 – Dépérissement des chênes et pathogènes – Rev. For. Fr. 42: 182–185.
- Działdowiec H. 1987 – The decomposition of plant litter fall in an oak-linden-hornbeam forest and oak pine mixed forest of the Białowieża National Park – Acta Soc. Bot. Pol. 56: 169–185.
- Dzięciołowski R., Kossak S., Borowski S. 1975 – 3. Diets of big herbivorous mammals – Pol. Ecol. Stud. 1: 33–50.
- East R. 1983 – Application of species–area curves to African savannah reserves – Afr. J. Ecol. 21: 123–128.
- Faliński J. B. 1986 – Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests – Junk, Dordrecht.
- Fowler N. L. 1988 – What is safe site: neighbour, litter, germination date, and patch effects – Ecology, 69: 947–961.
- Gębczyńska Z., Gębczyński M., Martynowicz E. 1991 – Food eaten by the free-living European bison in Białowieża Forest – Acta Theriol. 36: 307–313.
- Gębczyńska Z., Krasińska M. 1972 – Food preferences and requirements of the European bison – Acta Theriol. 17: 105–117.
- Harper J. L. 1977 – Population of plants – Academic Press, London.
- Jakubowska-Gabara J. J. 1993 – Recesja zespołu świetlistej dąbrowy *Potentillo albae-Quercetum* Libb., 1933 w Polsce – Wyd. Uniw. Łódzkiego.
- Jędrzejewska B., Okarma H., Jędrzejewski W., Miłkowski L. 1994 – Effects of exploitation and protection on forest structure, ungulate density and wolf predation in Białowieża Primeval Forest, Poland – J. App. Ecol. 31: 664–676.
- Johnson N. K. 1975 – Control of number of bird species on montane islands in the Great Basin – Evolution, 29: 545–567.
- Karpiński J. J. 1949 – Materiały do bioekologii Puszczy Białowieskiej – Rozpr. Spraw. IBL, Ser. A 56, Warszawa.
- Kossak S. 1981 – Development of food habits in roe-deer – Acta Theriol. 26: 483–494.
- Kowalski T., Bartnik C. 1990 – *Ceratocystis* species on *Quercus robur* with oak decline symptoms in Southern Poland – Bull. O. E. P. P. 20: 221–228.
- Krasiński Z. A., Bunevich A. N., Krasińska M. 1994 – Charakterystyka populacji żubra nizinnego w polskiej i białowieskiej części Puszczy Białowieskiej – Parki Nar. Rez. Przyr. 4: 25–67.
- Kwiatkowska A. J. 1972 – Analiza homogeniczności runa fitocenozy (Analysis of the homogeneity of the phytocoenosis herb layer with the application of the nonparametric test of the series) – Phytocenosis, 1: 37–65.
- Kwiatkowska A. J. 1986 – Reconstruction of the old range and the present-day boundary of a *Potentillo albae-Quercetum* Libb. 1933 phytocoenosis in the Białowieża Primeval Forest landscape – Ekol. Pol. 34: 31–45.
- Kwiatkowska A. J. 1993 – Phytoindication analysis of temporal and spatial variation of light, trophic and moisture conditions of oak forest – Fragm. Flor. Geobot. 38: 173–182.
- Kwiatkowska A. J. 1994a – Changes in the species richness, spatial pattern and species frequency associated with the decline of oak forest – Vegetatio, 112: 171–180.
- Kwiatkowska A. J. 1994b – Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species–area relationship in an oak forest stand – Ann. Bot. Fen. 31: 169–178.
- Kwiatkowska A. J., Solińska-Górnicka B. 1993 – Changes in typological and spatial boundaries between neighbouring communities of *Potentillo albae-Quercetum* and *Tilio-Carpinetum* – Acta Soc. Bot. Pol. 62: 59–66.

- Kwiatkowska A. J., Wyszomirski T. 1988 – Decline of *Potentillo albae-Quercetum* phytocoenoses associated with the invasion of *Carpinus betulus* – *Vegetatio*, 75: 49-55.
- Kwiatkowska A. J., Wyszomirski T. 1990 – Species deletion in *Potentillo albae-Quercetum* phytocoenoses reversed by the removal *Carpinus betulus* – *Vegetatio*, 87: 115-126.
- Mac Arthur R. H., Wilson E. O. 1963 – An equilibrium theory of insular biogeography – *Evolution*, 17: 373-387.
- Mac Arthur R. H., Wilson E. O. 1967 – The theory of island biogeography – Princeton University Press, Princeton.
- Malaisse F., Burgeon D., Degreef J., Deom B., Van Doren B. 1993 – Le dépérissement des chênes indigènes en Europe occidentale. Note 1. – Symptômes de perte de vitalité – *Belg. J. Bot.* 126: 191-205.
- Matuszkiewicz A. 1955 – Stanowisko systematyczne i tendencje rozwojowe dąbrów białowieskich – *Acta Soc. Bot. Pol.* 23: 459-494.
- Matuszkiewicz J. M., Kozłowska A. B. 1991 – Przegląd fitosocjologicznych zbiorowisk leśnych Polski: ciepłolubne dąbrowy – *Fragm. Flor. Geobot.* 36: 203-256.
- Matuszkiewicz W. 1981 – Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski – PWN, Warszawa.
- Oleksyn J., Pryzbyl K. 1987 – Oak decline in the Soviet Union – Scale and hypothesis – *Eur. J. For. Path.* 17: 321-336.
- Paczoski J. 1930 – Lasy Białowieży – PROP Monogr. Nauk., Poznań.
- Pielowski Z. 1988 – Sarna – PWRiL, Warszawa.
- Pimm S. L. 1979 – Complexity and stability: another look at Mac Arthur's original hypothesis – *Oikos*, 33: 351-357.
- Pimm S. L. 1984 – The complexity and stability of ecosystems – *Nature*, 307: 321-326.
- Seehann G., Liese W. 1990 – Histological observations on eastern European decline symptoms in branches (W: Proc. Symp. "Oak decline in Europe") – Kórnik, Poland, 325-328.
- Simberloff D. S., Abele L. G. 1982 – Refuge desing and island biogeographic theory: effects of fragmentation – *Am. Nat.* 120: 41-50.
- Więccko E. 1984 – Puszcza Białowieska – PWN, Warszawa.

Summary

In the Białowieża Forest, thermophilous oak forest, *Potentillo albae-Quercetum*, has its northern limit, while generally in Poland the community reaches the northwestern limit of its distribution. For last 30 years, the habitats of oak forest have been invaded by hornbeam; at the same time, European bison has returned to the forest (Kwiatkowska and Wyszomirski 1988). A proximate cause of the decline of *Potentillo albae-Quercetum* is hornbeam invasion (Kwiatkowska and Wyszomirski 1990). An increase in the proportion of hornbeam in the shrub layer of oak forests has also been recorded in other regions of Poland (Jakubowska-Gabara 1993).

The Białowieża Forest is a unique model object allowing the analysis of the causes of hornbeam invasion since (1) the direct and indirect human impact is small as compared to other regions of Poland, (2) the communities of oak forest and adjacent lime-hornbeam forest are natural to a high degree, (3) since the 15th century the area has been used for game hunting while logging has been restricted, (4) there are detailed records of the number of dominant herbivores covering the last two centuries, (5) long-term investigations have been carried here on a permanent plot for 25 years (Kwiatkowska 1994a, 1994b).

The main factor disrupting the stability of phytocoenoses in the Białowieża Forest has been the changes in the number and proportion of the dominant herbivores, European bison and red deer (Fig. 5). At the end of the 19th century, the dominant herbivore was the bison, the diet of which includes 90%

of herbs; the pressure on the perennials was therefore strong. Intense grazing might have created gaps in a dense ground layer while trampling produced hollows in a thick oak-leaf litter. In undisturbed patches of *Potentillo albae-Quercetum*, the microsites with a thick litter (more than 2.5 cm) and a dense ground-layer prevail (Table I, Figs. 2 and 3). They may constitute more than 75% of all available microsites. The dense ground-layer and thick litter are mechanical barriers which make it difficult for light hornbeam seeds to reach the ground and for their short-rooted seedlings to get to the soil. Such places are, however, safe sites for juvenile oaks (Fig. 4), while the "demand" of hornbeam seedlings is oriented towards the sites with a thin litter and a loose cover of the ground-layer (Figs. 2 and 3). Grazing by bisons enlarged the "supply" of safe sites for hornbeam, and effectively increased the survivorship in the juvenile phase thus increasing the density of seedlings and saplings. This is confirmed by the age structure of hornbeam in the Białowieża Forest, where 90–120 years old trees predominate at present (Fig. 6).

Higher density of juvenile hornbeams on the turn of the 19th century meant more food for deer. The population of red deer grew rapidly and reached 6800 individuals in 1914 (Fig. 5a) changing the direction of the herbivore pressure; grazing by roe deer has never been more than 20% of the total pressure. The diet of red deer includes 66% of woody plants, their high number therefore helped to control the density of juvenile hornbeams and to limit the efficiency of colonization of new safe sites.

After the reduction of game by poachers at the end of World War I, the density of juvenile hornbeams increased again, bringing about a consecutive growth in the number of red deer. Between the two World Wars, the red deer is the dominant herbivore and the pressure on woody plants is twice as much as that on perennials (Fig. 5b). Successive drop in the number of game following World War II, subsequent control of the deer population by man and a lower pressure on woody plants, and the reintroduction of the European bison contributed to the successful recruitment of the previously grazed juvenile hornbeams to the shrub-layer and to the creation of new safe sites for the seedlings. Between the years 1960 and 1990, due to a low and similar pressure of the herbivores on perennials and woody plants, grazing did not control the density of hornbeam juveniles but continued to supply new safe sites for the species.

Immediate recruitment of the previously grazed juveniles to the shrub-layer additionally contributes to the decline of the oak forest communities. The saplings shade the surrounding ground causing a withdrawal of the heliophilous perennials and a drop in the density of the ground-layer. Autumn mass fall of hornbeam leaves accelerates the decomposition of the litter, which effectively becomes thinner. In the patches of oak forest with high proportion of hornbeam in the shrub-layer (which is a phase of the decline of *Potentillo albae-Quercetum*), the litter is much thinner while the density of the ground-layer is lower (Table I, Figs. 2, 3, and 4). Eventually, the "supply" of safe sites is higher and higher and the process of hornbeam invasion progresses due to a positive feed-back.

The models explaining the effects of the differential pressure of herbivores on the oak forest communities have been proposed (Figs. 7 and 8). However, the mechanism initiating the invasion of hornbeam does not have to be set in motion exclusively by the action of animals. Every direct and indirect human activity leading to the creation of gaps in the ground-layer and the destruction of the litter of oak forests, such as raking of mulch, intense grazing by cattle, logging and the accompanying damage, may provoke similar effects as in the model in the Fig. 8.