

Dorota DOBROWOLSKA*

DYNAMIKA LUK W LASACH A ODNOWIENIE NATURALNE DRZEW

FOREST GAP DYNAMICS AND TREE NATURAL REGENERATION

***Abstract.** When one or a few trees die in a forest, small openings, which are called 'gaps' are formed in the forest canopy and are then filled with other trees. This is called a gap dynamics. A large number of papers and data on gap dynamics have been accumulated since 1970's. Gap dynamics has been described in many forest types. Although a lot of studies on gap dynamics of natural forests have been conducted, applications of gap dynamics into forest practice are limited.*

***Key words:** canopy gap, gap size, succession, natural disturbance.*

* Zakład Ekologii Lasu i Łowiectwa, Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn, e-mail: D.Dobrowolska@ibles.waw.pl

1. WSTĘP

Zamieranie jednego lub kilku drzew panujących w lesie w wyniku naturalnych zaburzeń powoduje powstanie niewielkich luk w okapie drzewostanu, w których następnie wyrastają nowe drzewa (Watt 1947). Zjawisko to nosi nazwę „dynamiki luk”. Problematyką dynamiki luk zajmuje się wielu naukowców, gdyż jest ona ściśle związana z praktyką leśną (np. ochroną lasu, metodami odnowienia naturalnego), a także stanowi podstawę teorii ekologicznych (zmiennosc nisz, przystosowanie roślin, różnorodność gatunkowa). Począwszy od lat 70. ubiegłego wieku pojawiło się wiele prac na ten temat (m.in. Brokaw 1985, Runkle 1985, Veblen i in. 1981). Dynamikę luk badano w różnych lasach, od tropikalnych, wiecznie zielonych lasów liściastych, aż po lasy liściaste strefy umiarkowanej i borealnej oraz lasy iglaste strefy umiarkowanej, subalpejskiej i borealnej (Yamamoto 2000, Drobler i von Lüpke 2005).

2. PODSTAWY TEORETYCZNE DYNAMIKI LUK

Według klasycznej teorii sukcesji gatunki światłożadne powinny zniknąć z lasu, a drzewostan będzie się składać tylko z gatunków cienioznośnych. Teoria ta zakłada, że naturalne zaburzenia, takie jak powstawanie luk, są rzadko spotykanymi zjawiskami (White 1979). Natomiast w teorii dynamiki luk (inaczej teorii luk) przewiduje się inny scenariusz: gatunki światłożadne mogą istnieć w drzewostanie dzięki odnawianiu się w lukach (Watt 1947). Teoria dynamiki luk zakłada, że przerwanie okapu drzewostanu w wyniku naturalnych zaburzeń występuje w każdym zwartym drzewostanie, jeżeli przyjmie się odpowiednio długi czas, ponieważ drzewa żyją zazwyczaj dłużej, niż wynosi średni okres pomiędzy naturalnymi zakłóceniami. Luki, które powstały w taki sposób, tworzą specyficzne warunki mikrosiedliskowe (światło, wilgotność i temperatura), dające pierwszeństwo w odnawianiu się gatunkom światłożadnym. Siewki gatunków światłożadnych mogą rosnąć w lukach, a przynajmniej kilka z nich może osiągnąć górne piętro drzewostanu. Zarówno klasyczna teoria sukcesji, jak i dynamika luk znajdują się w grupie teorii równowagi, które zakładają stan równowagi w drzewostanach dojrzałych i starodrzewach. Natomiast teoria nierównowagi (Pickett 1980), która stała się bardzo popularna w ostatnich latach, zakłada, że lasy nie mogą osiągnąć równowagi, ponieważ sukcesja zostaje przerwana wskutek zaburzeń (m.in. takich jak pożar lub wiatr).

Zgodnie z teorią dynamiki luk, każdy starodrzew (lub drzewostan dojrzały) jest traktowany jako przestrzenna mozaika różnych faz rozwojowych drzewostanu, różniących się pod względem składu gatunkowego oraz struktury, które cyklicznie zmieniają się w czasie: luki, regeneracji i drzewostanu dojrzałego. Ten cyklicznie zmieniający się las jest nazywany kompleksem odnowienia, a zmiany przechodzenia przez kolejne fazy cyklem wzrostu lasu (Yamamoto 2000).

3. POWSTAWANIE LUK

Istnieje wiele definicji luk, a także metod ich pomiaru. Luki powstają wskutek zamarcia lub uszkodzenia jednego lub kilku drzew rosnących w górnym piętrze drzewostanu (w szczególnych przypadkach luki powstają w wyniku zamarcia wielkich gałęzi). Według Watt (1947) lukami w krajobrazie leśnym są przestrzenie o różnej wielkości: od luk utworzonych przez zamierające gałęzie drzew lub pojedyncze martwe drzewa, aż po powierzchnie zajmujące setki, a nawet tysiące hektarów, powstałe w wyniku katastrof (np. pożaru). Brokaw (1982) luką nazywał każdą przestrzeń ciągnącą się przez wszystkie warstwy drzewostanu do wysokości 2 m nad poziomem gleby. Natomiast Runkle (1981) zdefiniował dwa pojęcia:

- luka w drzewostanie to powierzchnia położona bezpośrednio pod zamartwymi drzewami lub gałęziami (o powierzchni $>20 \text{ m}^2$),
- luka rozszerzona to luka w drzewostanie razem z powierzchnią u podstawy drzew otaczających lukę.

Koncepcja rozszerzonych luk jest bardzo użyteczna, ponieważ łączy powierzchnię będącą pod pośrednim i bezpośrednim wpływem luki. Spies i Franklin (1989) podzielili luki na dwie grupy: luki o wielkiej skali przestrzennej (0,1 do 100 000 ha) i luki o małej skali przestrzennej ($<0,1$ ha).

Przyjęto, że lukę uważa się za zamkniętą, kiedy odnowienie w luce jest wyższe od pewnej wysokości drzew, zwykle 10–20 m wysokości w lasach strefy umiarkowanej. Małe luki zamykają się przez rozwój gałęzi drzew otaczających lukę. Bardzo małe powierzchnie ($<5 \text{ m}^2$) zwykle nie są traktowane jako luki. Luki mogą przybierać różne kształty, od elipsy do okręgu. Kształt luki ma wpływ na mikroklimat w jej obrębie.

Wielkość luk w lasach jest zróżnicowana. Ogólnie można przyjąć, że przeważają małe luki. Rozkład wielkości powierzchni luk w lasach opisuje ujemna funkcja wykładnicza lub logarytmiczna. Większe luki zazwyczaj powstają w wyniku zamarcia kilku drzew. Można tu wyróżnić ich dwa rodzaje: luki powstałe w wyniku jednoczesnego zamarcia kilku drzew oraz luki utworzone wskutek stopniowego powiększania się ich powierzchni. Luki powstałe wskutek jednoczesnego zamarcia kilku drzew najczęściej spotyka się w drzewostanach subalpejskich w Japonii. Wielkość tych luk zawiera się w przedziale 370–730 m^2 (większe od 400 m^2 są rzadkie), a ich zagęszczenie wynosi 16,2–19,5 luk na 1 ha. Tempo tworzenia się luk (całkowicie nowe luki/rok jako procent całkowitej powierzchni luk) w różnych typach lasów była określana różnymi metodami i waha się od 0,5 do 2,0% na rok (Yamamoto 2000).

Tempo tworzenia się luk (pokrycie powierzchni przez nowe luki na rok) jest podobne w różnych lasach tropikalnych i strefy umiarkowanej. W obu strefach luki tworzą się przez cały rok, chociaż można wyróżnić miesiące, w których proces ten jest bardziej intensywny (Runkle 1989).

Większe luki sprzyjają odnawianiu się gatunków światłoządnych. Stwierdzono, że procent pokrycia powierzchni przez luki (sumaryczna powierzchnia luk

do powierzchni leśnej wyrażona w procentach) oraz średnia powierzchnia luk wynosi odpowiednio 5–31% i 30–140 m² w lasach strefy umiarkowanej oraz 3–23% i 90–250 m² w lasach tropikalnych. W Japonii, w ciepłych lasach strefy umiarkowanej procent pokrycia powierzchni przez luki wynosi średnio 17%, a powierzchnia luk 77,1 m², w chłodnych lasach strefy umiarkowanej odpowiednio 13,8% i 92,0 m², a w lasach subalpejskich 7,3% i 43,3 m² (Yamamoto 1996). Powierzchnia pokrycia oraz wielkość luk jest niewielka w lasach subalpejskich. Jedną z głównych przyczyn małej powierzchni luk w omawianych lasach jest mniejsza szerokość koron drzew iglastych niż u drzew liściastych.

Dwie luki o takiej samej wielkości, kształcie i o takim samym sposobie powstania odnawiają się w różny sposób w lasach strefy umiarkowanej i tropikalnej. Jednym z czynników różnicujących sposób odnowienia jest poziom światła, zwłaszcza w dużych lukach. Zróżnicowanie odnowienia jest większe w strefie umiarkowanej niż tropikalnej, co wiąże się z lepszym dostosowaniem się drzew do różnego poziomu światła w lasach umiarkowanych niż w tropikalnych.

Wielkość luk jest różna w różnych stadiach rozwoju lasu. Średnia powierzchnia luk jest mniejsza we wczesnych stadiach rozwoju lasu niż w późniejszych (Clebsch i Busing 1989, Spies i in. 1990). Tyrrell i Crow (1994) również znaleźli dowody liniowej zależności całkowitej i średniej powierzchni luk od wieku drzewostanu w lasach choiny (*Tsuga canadensis*). Natomiast Yamamoto i Nishimura (1999) nie stwierdzili liniowej zależności pomiędzy wielkością i całkowitą powierzchnią luk a wiekiem drzewostanu. Powodem było szybsze tempo tworzenia się luk. W młodszych stadiach rozwoju luki tworzyły się wskutek jednoczesnego zamierania kilku drzew (efekt domina), co prowadziło do tworzenia większych luk. W drzewostanach wiecznie zielonych rosnących na wybrzeżu Japonii luki były mniejsze niż w głębi kraju. Na wybrzeżu luki powstają przede wszystkim w wyniku zamierania gałęzi i to jest prawdopodobnie przyczyna tworzenia mniejszych luk. Luki powstałe wskutek zamierania gałęzi są zwykle mniejsze niż te, które powstały w wyniku zamierania drzew. Ten drugi typ luk przeważa w głębi lasu (Yamamoto 2000).

Małe luki tworzą się znacznie częściej, jest ich więcej oraz zamykają się znacznie szybciej (Schaeztl i in. 1989). Poza normalnymi lukami istnieją również pseudoluki, luki sezonowe, które tworzą się pod okapem drzew liściastych, oraz „stałe luki”, które powstają w zwartych drzewostanach nad skałami lub małymi rzekami.

4. WPŁYW LUK NA STRUKTURĘ DRZEWOSTANU

Nie stwierdzono wyraźnego wpływu wielkości luk na gatunki je opanowujące w lasach borealnych (Kneeshaw i Bergeron 1998). Natomiast w drzewostanach tropikalnych wielkość luk była uznana za jeden z najważniejszych elementów

określających skład gatunkowy drzew wypełniających lukę. Teorie te w niewielkim stopniu tłumaczą zachowanie różnorodności gatunkowej drzew w lasach tropikalnych. Siewki gatunków pionierskich występują częściej w większych (>150 m²) niż w mniejszych lukach. Natomiast liczebność podrostu gatunków cienioznośnych była podobna w małych i dużych lukach (Brokaw i Scheiner 1989). Ostatnie badania wskazują, że w lasach borealnych pojawienie się odnowienia i jego utrzymanie jest możliwe dzięki dynamice luk (Hofgaard 1993).

Drzewostany, w których tworzą się luki, mają często strukturę mozaikową składającą się z gatunków cienioznośnych, światłożądnych i gatunków pośrednich. Reakcja zespołu na tworzenie się luk zależy od ich wielkości. Faktycznie różnorodność luk pod względem rozmiarów w znacznej mierze przyczynia się do zwiększenia i utrzymania różnorodności zespołu.

Prawdopodobieństwo, że dany gatunek wejdzie do górnego piętra drzewostanu zależy od prawdopodobieństwa jego pojawienia się i przeżywalności w danych warunkach siedliskowych. Na prawdopodobieństwo powstania odnowienia w danym siedlisku wpływa: 1) sposób pojawienia się nasion w lukach i pod okapem drzewostanu, 2) stosunek powierzchni luk do powierzchni zwartego drzewostanu, 3) przeżywalność nasion w lukach i pod drzewostanem.

Nasiona drzew przenoszone są przez zwierzęta lub wiatr. Różnice w ilości nasion w lukach i pod okapem są zależne od wielkości nasion i sposobu ich przenoszenia. W lasach tropikalnych większość zwierząt (ptaków i nietoperzy) przenoszących nasiona unika nowo powstałych luk, ponieważ są one dla nich niebezpieczne. W nowych lukach obserwowano mniejszą ilość nasion niż pod drzewostanem. Nowo powstałe luki w lasach tropikalnych zajmują 1% powierzchni drzewostanu. Dlatego też większość nasion, niezależnie od sposobu przenoszenia, opada pod okap drzewostanu.

Przeżywalność nasion i siewek zależy od czynników biotycznych i abiotycznych. Wśród czynników biotycznych można wyróżnić choroby oraz zjadanie nasion i zgryzanie siewek przez zwierzęta. Odporność na patogeny wpływa na przeżywalność nasion i wzrost siewek w zacieleniu. Śmiertelność nasion z powodu chorób jest zwykle większa w cieniu niż w słońcu. Duża ilość światła oraz niższa wilgotność w lukach jest niekorzystna dla patogenów roślin. Szybszy wzrost siewek w lukach skraca okres wrażliwości na choroby. Stwierdzono, że bezpośrednią przyczyną zamierania siewek gatunków światłożądnych w lasach tropikalnych są choroby, a nie brak światła; niedobór światła może czynić siewki bardziej podatnymi na atak patogenów. Ogólnie siewki charakteryzują się większą śmiertelnością w cieniu niż w słońcu (Schupp i in. 1989). Wydaje się, że siewki gatunków o dużych nasionach, przenoszonych przez zwierzęta, są mniej wrażliwe na patogeny niż siewki drzew o małych nasionach, przenoszonych przez zwierzęta lub wiatr. W lukach duże nasiona i siewki są narażone na uszkodzenia przez gryzienie.

Gatunki drzew o dużych nasionach, przenoszonych przez zwierzęta pojawiają się prawie wyłącznie pod okapem drzewostanu. Siewki tych drzew są cienioznośne i odporne na choroby. Natomiast siewki drzew o małych nasionach, które są

przenoszone przez wiatr lub zwierzęta, rozwijają się głównie w lukach. Nasiona tych gatunków zwykle zimą i czekają na powstanie nowej luki. Tak więc, bardzo duże znaczenie dla powstania odnowienia ma zapas nasion w glebie, który jest często ważniejszy niż świeży opad nasion w lukach. Straty w tym banku nasion wskutek pasożytnictwa, grzybów czy wydłużonego przelegiwania oznaczają, że tylko niewielka ilość nasion bierze udział w opanowywaniu nowo powstałych luk. Mimo to, siewki drzew o małych nasionach w nowo powstałej luce mają większe szanse stać się dorosłym osobnikiem niż pod okapem drzewostanu. Największe szanse rozwoju ma odnowienie dookoła starych luk. Powiększanie się luk odsłania nasiona i siewki, które zostały zgromadzone pod okapem drzewostanu. Im szybciej zostaną odsłonięte nasiona drzew, tym mniej są zagrożone osłabieniem.

5. CHARAKTERYSTYKA MARTWYCH DRZEW

Sposób zamierania drzew wywiera wpływ na warunki mikrosiedliskowe oraz skład gatunkowy w lukach. Wyróżnia się trzy rodzaje martwych drzew ze względu na przyczynę śmierci: stojące martwe drzewa, wiatrołomy i wiatrowały. W lasach Japonii dominują złamane oraz stojące martwe drzewa; wiatrowały są najrzadziej spotykane (także w innych krajach). Luki utworzone przez drzewa stojące są mniejsze. Więcej odnowienia pojawia się w lukach utworzonych przez drzewa leżące niż stojące. Najwięcej zaburzeń w glebie powodują wiatrowały (Faliński 1978). Powalone drzewa mogą stworzyć korzystne warunki do kiełkowania nasionom, które były zakopane lub potrzebują gleby mineralnej do kiełkowania, np. *Betula* spp. (Yamamoto 2000).

Wiatrowały są częstym typem zaburzeń w większości naturalnych (niezagospodarowanych) lasów (Schaeztl i in. 1989). White (1979) podsumował wiele badań nt. uszkodzeń powodowanych przez wiatr i doszedł do wniosku, że w wielu środowiskach leśnych zaburzenia powodowane przez wiatr występują częściej niż okresy spokoju. Stwierdzono, że wiatrołomy często pojawiają się na dużych powierzchniach w lasach szpilkowych, natomiast w lasach liściastych odnoszą się tylko do pojedynczych drzew. Z drugiej strony, to wiatrowały są głównym czynnikiem zakłócającym w lasach bukowych Japonii. Stwierdzono również, że około 24% powierzchni w lasach subalpejskich stanowią luki. W wielu regionach katastrofalnym wiatrołomom często towarzyszą pożary. Uważa się, że jednowiekowe drzewostany *Pinus contorta* rosnące w północno-zachodnich stanach USA powstały w wyniku wiatrołomu, a następnie pożaru (Schaeztl i in. 1989). W Górach Skalistych drzewostany *Pinus contorta* zastępują lasy jodłowo-świerkowe po silnych wiatrołomach. Huragany w północno-wschodniej Australii doprowadziły do rozwoju „buszu cyklonowego” – niskich drzewostanów z licznymi lianami.

6. REGENERACJA PO ZABURZENIACH

Marks (1974) wyróżnił dwie reakcje lasów na zaburzenia:

- przebudowę roślinności ukształtowanej przed zaburzeniem (rozwój gałęzi drzew otaczających lukę, rozwój pędów świętojańskich przez nieuszkodzone drzewa, rozmnażanie wegetatywne uszkodzonych drzew – odrosła, przyspieszenie wzrostu istniejącego odnowienia),
- pojawianie się nowych osobników (kiełkowanie nasion lub wysiewanie się nasion na obszarze zaburzenia).

Zamieranie drzew w lesie zwiększa zróżnicowanie i bogactwo gatunkowe dzięki wkraczaniu nowych gatunków do luk. Uważa się, że częste wiatrołomy są ważnym czynnikiem zwiększającym różnorodność gatunkową w lasach tropikalnych, ponieważ w lukach pojawiają się nowe gatunki. Natomiast w lasach strefy umiarkowanej migracja nowych gatunków w luki jest rzadziej spotykana. Badaniami wpływu wielkości, udziału i typu zakłócenia (wiatrował, wiatrołom, martwe stojące drzewo) na skład gatunkowy i odnowienie zajmował się Putz (1983). Monk (1961) wyróżnił trzy kategorie gatunków drzew odnawiających się w lukach: 1) gatunki cienioznośne, które były przygłuszone przed powstaniem luki, 2) gatunki światłożądne, obecne przed utworzeniem luki, 3) gatunki posiadające nasiona roznoszone przez wiatr. Opanowywanie luk jest jedynym naturalnym sposobem wejścia gatunków światłożądnych w skład drzewostanów. W wilgotnych lasach tropikalnych prawie połowa gatunków drzew odnawia się dzięki lukom.

W dużych lukach odnawiają się gatunki światłożądne, ze względu na większy dostęp światła. Wkraczanie nowych gatunków do luk zależy od rodzaju i obecności podrostów, ale też od tego, czy zostało pozyskane leżące drewno (Yamamoto 2000). Wiele dużych i średnich luk powiększa się wskutek zamierania drzew granicznych. Zakłócenia w umiarkowanej skali często powodują tworzenie się struktury mozaikowej. Stwierdzono, że lukę o średniej powierzchni może wypełnić kilka drzew z wąskimi koronami, co prowadzi do powstania mozaiki różnowiekowych drzew. W przypadku drzew o szerokich koronach tylko jedno lub dwa mogą przeżyć, a wtedy różnorodność płatów nie jest tak wyraźna. Bray (1956) podkreślał, że od tempa wzrostu nalotu i podrostu różnych drzew zależy, który gatunek wypełni lukę. Gatunki pionierskie mają większe szanse w opanowywaniu luk średniej niż małej wielkości w lasach tropikalnych, ze względu na większy dostęp światła oraz mniejszą konkurencję drzew otaczających lukę. W lukach średniej wielkości mogą rozwijać się przygłuszone podrosty gatunków cienioznośnych. Luki wypełniają się wskutek ekspansji koron. White i in. (1985) stwierdzili, że 78% luk w drzewostanach *Picea-Abies* powstało w wyniku zamierania pojedynczego drzewa. Rodzaj odnowienia w małych lukach jest trudny do przewidzenia i zależy od siedliska, wielkości luki, częstotliwości zaburzeń oraz składu gatunkowego drzewostanu przed zakłóceniem. Wiele małych luk jest wypełnianych przez przygłuszone podrosty gatunków cienioznośnych lub przyspieszony przyrost drzew rosnących w okapie. Liczebność podrostów może być nawet więk-

sza w małych niż w wielkich lukach, w wyniku działania wielu negatywnych czynników (wiele leżących kłód i gałęzi), które redukują pozytywny wpływ większej ilości światła.

Wiele luk zarasta w wyniku rozwoju odrośli. Dotyczy to następujących drzew: *Acer rubrum*, *Alnus*, *Fagus*, *Hippophae*, *Laurelia*, *Populus*, *Salix*, *Rhododendron*, *Tilia* i *Ulmus*. Odrośla szybko mogą wypełnić lukę nawet wtedy, kiedy jest zbyt mało światła dla nowych siewek. Na odpowiednich glebach prawie wszystkie powalone drzewa mogą rozwijać masowo odrośla, co prowadzi do powstania zwartych drzewostanów.

Większość drzew rosnących na wschodzie USA to gatunki cienioznośne, które kiełkują, a następnie rozwijają się pod okapem drzewostanu. Gatunki cienioznośne można podzielić na dwie grupy. Do pierwszej należą drzewa, których osobniki juwenilne rosną powoli pod okapem drzewostanu, ale nie reagują gwałtownym wzrostem na poprawę warunków świetlnych. Dzięki takiemu wzrostowi drzewo może wypełnić lukę, zanim nie zostanie ona zamknięta przez sąsiednie drzewa lub szybciej rosnące podrosty gatunków światłożądnych. Przykładem takiego drzewa jest *Tsuga canadensis*. Do drugiej grupy należą drzewa, których osobniki juwenilne rosną pod okapem drzewostanu i reagują szybkim wzrostem na zwiększenie światła w luce. Przykładem takiego gatunku jest *Acer saccharum*. Reakcja różnych drzew na tworzące się luki zależy od czasu trwania okresu przygłuszenia. Zatem nie istnieje gatunek, który zapełniłby wszystkie luki, które utworzyły się w lesie. Wielkość luki została uznana za główny czynnik różnicowania składu gatunkowego.

Zaburzenia są ważnym czynnikiem „uwalniającym zasoby”. Zwiększa się ilość światła oraz poprawiają się jego właściwości spektralne. Inne czynniki jak: wilgotność, ciepło i dopływ składników mineralnych stwarzają korzystne warunki do pojawiania się i wzrostu odnowienia drzew. Większa wilgotność gleby w lukach wynika przede wszystkim ze zmniejszonych strat wywołanych intercepcją opadów oraz mniejszego pobierania wody przez korzenie. Gleba w lukach drzewostanów *Acer-Tsuga* miała wyższe pH, większą zawartość fosforu i azotu oraz nityfikację niż powierzchnie wokół luk. Natomiast zawartość wapnia i potasu była mniejsza (Yamamoto 2000).

Sukces w opanowaniu zakłóconych siedlisk przez nasiona jest funkcją:

- dobrego roku nasiennego,
- migracji nasion na teren zaburzenia,
- zgrania w czasie pojawienia się nasion i zaburzenia,
- korzystnych warunków mikroklimatycznych na zaburzonym obszarze.

Gatunki pionierskie opanowują większość dużych i średnich luk. Gatunki szybko rosnące, jak *Betula* czy *Populus*, będą kiełkować w środku wielkich luk, natomiast gatunki takie, jak *Fagus* lub *Quercus*, które mają większe nasiona, będą pojawiać się na peryferium luk. Marks (1974) sugeruje, że przykryte ziemią nasiona *Prunus pennsylvanica* często kiełkują w wyniku zaburzenia. Wzrost temperatury w lukach umożliwi kiełkowanie.

Pojawianie się siewek w lukach jest zmienne w przestrzeni. Czynniki środowiskowe, jak światło, wilgotność i gleba zmieniają się od brzegu luki ku jej środkowi, co zwiększa różnorodność nisz do kiełkowania. Przytłumione podrosty, które zareagowały przyrostem na dodatkowe zasoby, nazywane są „uwolnionymi”. Reakcję szybszego przyrostu można także obserwować u drzew w górnym i dolnym piętrze drzewostanu, ponieważ ich gałęzie rosną w stronę luki. Zjawisko przyrostu z prześwietlenia jest często używane do określenia czasu powstania luki.

Luki prowadzą także do przyspieszenia wzrostu i zwiększają różnorodność runa leśnego, a także podszytu. Niektóre gatunki krzewów mogą kwitnąć tylko w lukach (np. *Cornus*). Obserwuje się zmniejszoną liczbę *Bryophyta* w lukach ze względu na mniejszą wilgotność.

7. WPŁYW TOPOGRAFII WYKROTÓW NA LAS

Charakterystyczną i ważną cechą wykrotów jest odsłonięcie mineralnej gleby oraz możliwość tworzenia wzniesień i zagłębień. Ten typ zaburzeń wzmacnia odnowienie, ponieważ odsłonięta gleba mineralna dostarcza wielu dodatkowych mikrosiedlisk kiełkującym nasionom. W lukach utworzonych przez wiatrowały jest więcej gatunków pionierskich niż w lukach powstałych przez wiatrołomy. Hytteborn i in. (1987) stwierdzili, że gatunki *Vaccinium* spp. opanowują luki dzięki rozmnażaniu wegetatywnemu. Niedawno utworzone wzniesienia są doskonałym siedliskiem do kiełkowania z powodu braku konkurencji (zarówno pod, jak i nad ziemią), cienkiej warstwy ściółki, wysokiej porowatości i aeracji gleby, wysokiej temperatury gleby latem i dopływu świeżej materii organicznej. Na wielu wzniesieniach stwierdza się obecność żywych nasion. Goder (1961) sugerował, że gleba na wzniesieniach charakteryzuje się wyższą zawartością składników odżywczych. Lutz (1940) nie stwierdził statystycznie istotnych różnic w zawartości składników mineralnych w glebach bez zaburzeń i w glebach z wiatrowałami. Vitousek i Denslow (1986) stwierdzili niższą zawartość N, P i niższe pH w glebach na terenie wiatrowałów niż w glebach pod okapem drzewostanu. Beatty (1984) pisała o mniejszej zawartości składników odżywczych i materii organicznej w glebie wzniesień niż w zagłębieniach. W porównaniu do niedawno powstałych wywałów, stare wiatrowały charakteryzują się niekorzystnymi warunkami do kiełkowania nasion z powodu grubej warstwy ściółki, która może wpływać hamująco na kiełkowanie (Putz 1983).

Występowanie wielu drzew na wzniesieniach jest typowe w lasach, w których powstały wiatrołomy. Collins i Pickett (1982) udowodnili statystycznie, że więcej drzew rośnie na wzniesieniach, a mniej w zagłębieniach. Lyford i MacLean (1966) stwierdzili, że 60,4% drzew rośnie na wzniesieniach, a 37,6% na poziomie gleby. Drzewa rosły najczęściej na brzegach, nie na wierzchołku wzniesień. Zeide (1981) brał do określenia czasu powstania luki rosnącą na wzniesieniach *Betula lutea*, ze względu na jej szybkość opanowywania terenu.

Brak odnowienia w zagłębieniach jest związany z nadmierną wilgotnością, okresowo stojącą wodą (lodem), akumulacją grubej warstwy ściółki. Siewki w zagłębieniach są narażone na powtarzające się przymrozki oraz gęstą sieć grzybów saprofitycznych. Gleba w tych miejscach jest zbita i słabo napowietrzona. Stąd brak siewek w zagłębieniach jest typowym zjawiskiem. Jednak niektóre gatunki drzew preferują rozwój w zagłębieniach. Nasiona drzew ciężkonasiennych, jak *Fagus* i *Acer* są narażone na uszkodzenia powodowane przez gryzonie i ptaki. Henry i Swan (1984) wykazali, że 34% nasion *Acer rubrum* skielkowało w zagłębieniach, a tylko 9% na powierzchni. Zagłębienia sprzyjają kiełkowaniu i przeżywaniu siewek w wyjątkowo suchych glebach ze względu na wyższy poziom wilgotności.

Mikrotopografia wzgórków/zagłębień wpływa również na rozwój roślinności zielnej. Beatty (1984) stwierdziła, że roślinność zielna często ma strukturę płatową, ściśle związaną z mikrotopografią siedlisk. Monk (1961) zaobserwował mniej mchów w lukach. Wiele roślin runa leśnego ma płytkie systemy korzeniowe, a ich przyspieszony wzrost w lukach jest spowodowany raczej większą ilością opadów niż większą intensywnością światła.

Wiele roślin rozwija się na rozkładających się kłodach drzew. Drzewami, które wykorzystują rozkładające się kłody są: *Picea abies*, *P. sitchensis*, *Tsuga canadensis*, *Betula lutea*. White i in. (1985) wskazywali, że liczebność siewek była 30 razy większa na rozkładających się kłodach w porównaniu z lukami lub powierzchniami pod okapem drzewostanu. Przyjmując, że wiele drzew było martwych przed upadkiem, leżące drzewa stwarzają korzystne warunki do zasiedlania krótko po upadku.

8. ODNOWIENIE DRZEW

Lasy z lukami o różnej wielkości stwarzają zróżnicowane warunki siedliskowe dla odnowienia drzew. Warunki siedliskowe różnią się pomiędzy lukami, w obrębie luki, pomiędzy luką a drzewostanem, a także w obrębie drzewostanu (Coates i Burton 1997). Większość badań odnowienia w lukach skupiało się na reakcji populacji lub zespołu na:

- różnice mikroklimatyczne w lukach w zależności od ich wielkości, kształtu i położenia,
- różnice w pochodzeniu i ilości specyficznego substratu koniecznego do opanowania luk,
- wpływ strefy korzeni i koron na odnowienie.

Znacznie mniej uwagi poświęcono odnowieniu na granicy luk oraz w drzewostanie. Lertzman (1992) podsumował główne hipotezy dotyczące zależności pomiędzy środowiskiem luk a gatunkami drzew, które opanowują luki w następujący sposób:

- gatunki drzew różnią się między sobą w opanowywaniu luk w zależności od ich wielkości (Denslow 1980, Brokaw 1985, Whitmore 1989),
- największe szanse w opanowaniu luk mają gatunki najczęściej występujące w otoczeniu luk (Sousa 1984),
- pewne gatunki będą się odnawiać w szczególnych miejscach w obrębie luk, tzn. w centrum lub na peryferiach (Orians 1982, Putz 1983, Brokaw 1985, Beatty i Stone 1986),
- niektóre gatunki będą się doskonale rozwijać na pewnym substracie (Lawton i Putz 1988).

Kiełkowanie, przeżywalność i wzrost gatunków światłożądnych i cienioznośnych zależy od wielkości luk (Brokaw 1985, Denslow i Hartshorn 1994; Whitmore 1989). Dostępność światła jest bardzo ważna, ale inne czynniki również odgrywają rolę w odnowieniu luk. Putz (1983) zaobserwował, że niektóre gatunki światłożądne lepiej odnawiały się na glebie mineralnej i doszedł do wniosku, że wysoka liczebność gatunków światłożądnych w dużych lukach może być częściowo spowodowana odsłonięciem gleby mineralnej. Inne badania wykazały koncentrację różnych gatunków drzew na szczególnych typach substratu w obrębie luk (Lawton i Putz 1988, Peterson i Pickett 1990).

Odnowienie w lukach może być całkiem inne na terenach, gdzie było zaważone odnowienie (nalot i podrost, który powstał przed utworzeniem luk). Uhl i in. (1988) w lasach deszczowych Amazonii obserwowali w lukach niewielką liczbę nowego odnowienia oraz jego wysoką śmiertelność. Starsze odnowienie było w znacznie lepszej kondycji. W drzewostanach *Nothofagus* w Nowej Zelandii nie stwierdzono zależności pomiędzy sposobem odnowienia a wielkością luki (Stewart i in. 1991). Wielkość luki miała wpływ na tempo wzrostu pojedynczych osobników. W sytuacji, kiedy w lukach przeważa starsze odnowienie, najważniejszym czynnikiem wpływającym na różnorodność gatunkową oraz liczebność jest względna zdolność odnawiania się pod zwartym okapem drzewostanu. Wielkość luki oraz dodatkowa poprawa warunków mikroklimatycznych w luce zwiększa prawdopodobieństwo wejścia poszczególnych osobników do okapu drzewostanu (Canham 1988). Stwierdzono, że wielkość luk wpływa na pojawianie się odnowienia, jego odporność i wzrost, a także liczebność gatunków. Liczba luk oraz ich powiększanie w ramach prac hodowlanych będzie miało prawdopodobnie większy wpływ na odnowienie (szczególnie gatunków cienioznośnych) niż początkowa wielkość luk (Canham i in. 1990). Przyszłe zabiegi hodowlane będą miały ważny wpływ na dynamikę populacji drzew.

Brokaw (1985) podzielił gatunki drzew na gatunki główne i pionierskie. Swaine i Whitmore (1988) wyróżnili gatunki klimaksowe i pionierskie. Gatunki główne (klimaksowe) to gatunki o takim samym sposobie odnawiania jak gatunki tworzące drzewostan macierzysty, podczas gdy gatunki pionierskie zasiedlają lukę po jej utworzeniu. Gatunki klimaksowe mogą kiełkować pod okapem drzewostanu (także i w lukach), a ich siewki mogą rozwijać się w ocienieniu. Osobniki juwenilne tych gatunków mogą rosnąć w zacienieniu nawet przez kilka lat. Gatunki pionierskie mogą kiełkować tylko w lukach, a zatem ich siewki nie występują pod

okapem drzewostanu. Sposób zasiedlania luk przez siewki badano w zależności od różnych warunków mikrosiedliskowych (np. światło i wilgotność) w luce (Gray i Spies 1996). Gatunki klimaksowe różnią się między sobą wymaganiami świetlnymi. Do pierwszej grupy należą gatunki, które mogą rosnać w silnym zacieleniu, przy minimalnym dostępie światła, jak w małych lukach. Gatunki te rosnać wolno, mają zwykle ciemne, wąskosłoiście drewno. Na drugim biegunie są gatunki, które znoszą krótkotrwałe i niezbyt silne zacielenie oraz reagują szybszym wzrostem na dodatkowe światło. W wystarczająco dużych lukach siewki tych drzew mogą gwałtownie przyswatać. Zwykle produkują jasne, szerokosłoiście drewno.

Nie ma dobrej klasyfikacji gatunków klimaksowych. W Ameryce Północnej wyróżniono 4 grupy gatunków w zależności od stopnia tolerancji siewek na zacielenie (Whitmore 1989). Gatunki pionierskie dzielą się na krótko- i długowieczne.

Yamamoto (1996) wyróżnił 4 główne typy odnowienia w lukach. Typ I obejmuje wszystkie kategorie drzew: drzewa w okapie, martwe drzewa tworzące lukę, drzewa rosnać w luce z podrostu istniejącego przed jej utworzeniem (zaawansowane odnowienie) i drzewa przyszłościowe. Przyjęto założenie, że odnosi się to do głównych (klimaksowych) gatunków. Typ II obejmuje drzewa, których siewki nie mogły pojawić się pod zwartym okapem drzewostanu. Mogą rosnać tylko w lukach. Gatunki typu II są gatunkami pionierskimi. Typ III odnosi się do gatunków, które nie występują w okapie i wśród martwych drzew tworzących luki. W tym przypadku zakłada się, że odnowienie rosnać w luce pojawiło się przed jej utworzeniem, ale drzewa zamierały, zanim weszły w skład górnego piętra. Typ IV utworzono dla gatunków, które nie zaliczają się do zaawansowanego odnowienia, ani do grupy drzew przyszłościowych. Są to gatunki, które nie mogą się odnawiać w lukach powstałych w konkretnych warunkach. Drzewa tych gatunków wchodzą w skład drzewostanu. Wiele gatunków *Quercus* ssp. należy do tej grupy.

Dla poszczególnych gatunków drzew leśnych można wyodrębnić wiele typów odnowienia w lukach, jednak wciąż nie wykazano wyraźnej zależności sposobu odnowienia od wielkości luk. W związku z tym nie istnieje podział gatunków w zależności od wielkości luk. Natomiast w wyniku badań w ciepłych lasach strefy umiarkowanej stwierdzono, że typ odnowienia może zmieniać się w zależności od obecności kluczowych gatunków głównych (Yamamoto 1994).

9. PODSUMOWANIE

Badania dynamiki luk przyczyniają się do poznania sukcesji lasu oraz dynamiki populacji drzew. Zaburzenia mają fundamentalne znaczenie w rozwoju struktury, składu i funkcjonowania ekosystemów leśnych. Zachowanie różnorodności biologicznej jest jednym z ważniejszych zadań leśnictwa. Badania prowadzone w lasach tropikalnych wykazały, że różnorodność gatunkowa drzew

zwiększa się dzięki częstym małym zakłóceniom, które zwiększają liczebność nisz odnowieniowych (Brokaw 1987, Lawton i Putz 1988). W lasach narażonych na częstsze zaburzenia o charakterze katastrof (pożary, huragany czy powodzie) różnorodność drzew może być utrzymana na średnim poziomie.

Określenie pochodzenia odnowienia występującego w lukach ma istotne znaczenie. Potrzebne są badania, które określałyby czynniki wpływające na pojawianie się, wzrost i przeżywalność nowych siewek w lukach. Natomiast w przypadku licznego odnowienia powinno się prowadzić badania warunków istniejących pod okapem drzewostanu. Należy również badać wielkość luki oraz położenie odnowienia wokół luk, a także reakcję odnowienia na zmiany dostępności składników odżywczych.

Chociaż przeprowadzono wiele badań dynamiki luk w lasach naturalnych, to jednak zastosowanie tej wiedzy w praktyce jest niewielkie. Przykładem wykorzystania omawianego zjawiska jest oparcie znacznej części rębni w systemie przerębnowym lub przerębnowo-zrębnowym na naśladownictwie lub wykorzystaniu procesów powstawania luk (Müller i Wagner 2003). Zgromadzona wiedza może być przydatna w trwałym i zrównoważonym zagospodarowywaniu ekosystemów leśnych, na co wskazuje wiele badań. Pomocne są przy tym również matematyczne modele dynamiki luk w lasach.

Praca została złożona 8.05.2006 r. i przyjęta do przez Komitet Redakcyjny 25.07.2006 r.

LITERATURA

- Beatty S. W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65: 1406-1419.
- Beatty S. W., Stone E. L. 1986. The variety of microsides created by tree falls. *Can. J. For. Res.*, 16: 539-548.
- Bray J. R. 1956. Gap phase replacement in a maple-basswood forest. *Ecology*, 37: 598-600.
- Brokaw N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 11: 158-160.
- Brokaw N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66: 682-687.
- Brokaw N. V. L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *J. Ecol.*, 75: 9-19.
- Brokaw N. V. L., Scheiner S. M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 75: 538-541.
- Canham C. D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, 69: 786-795.
- Canham C. D., Denslow D. S., Platt W. J., Runkle J. R., Spies T. A., White P. S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.*, 20: 620-631.
- Clebsch E. E. C., Busing R. T. 1989. Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a southern Appalachian cove forest. *Ecology*, 70: 728-735.
- Coates K. D., Burton P. J. 1997. A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *For. Ecol. Manage.*, 99: 337-354.

- Collins B. S., Pickett S. T. A. 1982. Vegetation composition and relation to environment in an Allegheny hardwoods forest. *Am. Midl. Nat.*, 108: 117-123.
- Denslow J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regime. *Oecologia*, 46: 18-21.
- Denslow J. S., Hartshorn G. S. 1994. Treefall gap environments and forest dynamic processes. [W:] *La selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* (Eds: L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespeneide, G. S. Hartshorn ed.). The University of Chicago Press, 120-127.
- Droblér L., von Lüpke B., 2005. Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia. *J. For. Sci.*, 51/10: 446-457.
- Faliński J. B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence on the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38: 175-183.
- Goder H. A. 1961. Hemlock reproduction and survival on its border in Wisconsin. *Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Lett.*, 50: 175-182.
- Gray A. N., Spies T. A. 1996. Gap size, within gap position, and canopy effects on seedling establishment of conifer species in forest canopy gaps. *J. Ecol.*, 84: 635-645.
- Henry J. D., Swan J. M. A. 1984. Reconstructing forest history from live and dead plant material – an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology*, 55: 772-783.
- Hofgaard A. 1993. 50 years of change in Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest. *J. Veg. Sc.*, 4: 773-782.
- Hytteborn H., Packham J. R., Vervijst T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of northern Sweden. *Vegetatio*, 72: 3-19.
- Kneeshaw D. D., Bergeron Y. 1998. Canopy gaps and tree replacement in the southern boreal forest. *Ecology*, 79: 783-794.
- Lawton R. O., Putz F. E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical forest. *Ecology*, 69: 764-777.
- Lertzman K. P. 1992. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine old-growth forest. *Ecology*, 73: 657-669.
- Lutz H. J. 1940. Disturbance of forest soil resulting from the uprooting of trees. *Yale School of For. Bull.*, 45.
- Lyford W. H., MacLean D. W. 1966. Mound and pit microrelief in relation to soil disturbance and tree distribution in New Brunswick, Canada. *Harvard For. Paper*, 15.
- Marks P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Mon.*, 44: 73-88.
- Monk C. D. 1961. The vegetation of William L. Hutcheson Memorial Forest, New Jersey. *Bull. Torrey Bot. Club*, 88: 156-166.
- Müller K. H., Wagner S., 2003. Störungslücken in Fichtenreinbeständen des Erzgebirges: Initiale eines Waldumbaus? *Forst u. Holz*, 58, 13/14: 407-411.
- Orians G. H. 1982. The influence of tree falls in tropical forests on tree species richness. *Trop. Ecol.*, 23: 255-279.
- Peterson C. J., Pickett S. T. A. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *J. Veg. Sci.*, 1: 657-662.
- Pickett S. T. A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club.*, 107. 238-248.
- Putz F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of distributed soil to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64: 1067-1074.
- Runkle J. R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62: 1041-1051.
- Runkle J. R. 1985. Disturbance regime in temperate forests. [W:] *The ecology of natural disturbances and patch dynamics* (Eds: S. T. A. Pickett and P. S. White red.). Academic Press, New York, 17-33.
- Runkle J. R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in tree species diversity. *Ecology*, 70: 546-547.
- Schaetzl R. J., Johnson D. L., Burns S. F., Small T. W. 1989. Tree uprooting: review of terminology, process and environmental implication. *Vegetatio*, 79: 165-176.

- Schupp E. W., Howe H. F., Augspurger C. K., Levey D. J. 1989. Arrival and survival in tropical trefall gaps. *Ecology*, 70: 562-564.
- Sousa W. P. 1984. Inertial mosaics: propagule availability and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65: 1918-1935.
- Spies T. A., Franklin J. F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology*, 70: 543-545.
- Spies T. A., Franklin J. F., Klopsch M., 1990. Canopy gaps in Douglas fir forests of the Cascade Mountains. *Can. J. For. Res.*, 20: 649-658.
- Steward G. H., Rose A. B., Veblen T. T. 1991. Forest development in canopy gaps in old-growth beech (*Nothofagus*) forests. *New Zealand. J. Veg. Sci.*, 2: 679-690.
- Swaine M. D., Whitmore T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75: 81-86.
- Tyrrell L. E., Crow T. R. 1994. Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology*, 75: 370-386.
- Uhl C., Clark K., Dezseo N., Maquirino P. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*, 69: 751-763.
- Veblen T. T., Donoso C., Schlegel F. M., Escobar B. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *J. Biogeog.*, 8: 211-247.
- Vitousek P. M., Denslow J. S. 1986. Nitrogen and phosphorous availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforests. *J. Ecol.*, 74: 1167-1178.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35: 1-22.
- White P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, 45: 229-299.
- White P. S., MacKenzie M. D., Busing R. T. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. *Can. J. For. Res.*, 15: 233-240.
- Whitmore T. C. 1989. Canopy gaps and two major groups of forest trees. *Ecology*, 70: 536-538.
- Yamamoto S. 1994. Gap regeneration in primary evergreen broadleaved forests with or without a major canopy tree, *Distylium racemosum*, southwestern Japan: A comparative analysis. *Ecol. Res.*, 9:295-302.
- Yamamoto S. 1996. Gap regeneration of major tree species in different forest types of Japan. *Vegetatio*, 127:203-213.
- Yamamoto S. 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *J. For. Res.*, 5: 223-229.
- Yamamoto S., Nishimura N. 1999. Canopy gap formation and replacement pattern of major tree species among developmental stages of beech (*Fagus crenata*) stands. *Japan Plant Ecol.*, 140: 167-176.
- Zeide B. 1981. Method of mound dating. *For. Sci.*, 27: 39-41.