

Dorota Dobrowolska<sup>1</sup>

## Rola zaburzeń w regeneracji lasu

The role of disturbances in forest regeneration

**Abstract.** The definitions, history and characteristics of disturbances are presented. Natural disturbances are the key processes in forest ecosystems. The establishment of many of the world's forests has been governed by natural disturbances. The list of natural disturbances is very long and varied. They can be split into biotic and abiotic groups: biotic disturbances are caused by insects and pathogens. The most important abiotic disturbances are forest fires, windthrough and floods. In Holling's Model describing the development of ecosystems, natural and anthropogenic disturbances are divided into two groups according to their scale. The first group contains gaps that are created by the death of one or several trees in a forest. The other group consists of the large scale disturbances e.g. forest fires. Examples of gaps and large-scale disturbances in Polish forests are given in the paper. Natural disturbances should be considered as a permanent element of forest ecosystems.

*Key words:* gap, silviculture, natural disturbances

### 1. Wprowadzenie

Pod koniec ubiegłego wieku w światowym leśnictwie nastąpiły istotne zmiany. Obok surowcowego modelu gospodarki leśnej pojawiło się podejście oparte na ekologii. Była to reakcja na niezadawalający stan lasów oraz zagrożenia środowiska przyrodniczego. Odpowiedzią polskiego leśnictwa był proekologiczny model gospodarki leśnej zapowiedziany w wielu dokumentach gospodarczych i politycznych, w tym w ustawie o lasach (1991) i „Polityce Leśnej Państwa” (1997). W ustawie nadrzędną rolę przyznano pozaprodukcyjnym funkcjom lasów, co oznaczało istotny zwrot w kierunku ekologizacji gospodarki leśnej. Wszystkie dokumenty i regulacje powstałe po 1991 roku, w tym Zasady Hodowli Lasu (Rozwałka 2003) oraz liczne Zarządzenia Dyrektora Generalnego Lasów Państwowych, odwoływały się do leśnictwa *bliskiego naturze* lub *na podstawach ekologicznych*, lub *pro-ekologicznego modelu*. Powinno to oznaczać m.in. traktowanie naturalnych zakłóceń w rozwoju lasów nie tylko jak klęsk żywiołowych, ale również jako istotnego czynnika ewolucji ekosystemów leśnych. Ekologiczny rozwój lasu bowiem następuje

w cyklach zaburzeń/zakłóceń, powodowanych czynnikami zarówno zewnętrznymi jak i wewnętrznymi. Zaburzenia uruchamiają naturalne procesy adaptacji i tworzenia struktur lepiej przystosowanych do zmieniających się warunków środowiska. Gospodarka leśna, jeśli ma być oparta na ekologii, nie może nie dostrzegać konstruktywnej roli naturalnych zaburzeń w budowaniu względnej trwałości zagospodarowanych ekosystemów leśnych.

Równolegle do postępujących przemian charakteru gospodarki leśnej, gromadzone są dowody wskazujące na zmiany warunków bytowania ekosystemów leśnych. Chodzi tu o zmiany klimatu i zakłócenia w postaci rosnącej częstotliwości i intensywności ekstremalnych stanów pogody, takich jak powódzie, susze czy huragany.

Wiele wskazuje na to, że w najbliższych dziesięcioleciach gospodarka leśna będzie miała do czynienia z obydwojma wyżej nakreślonymi tendencjami, tzn. z jednej strony z nieodzownością przestawiania modelu leśnictwa z surowcowego na pro-ekologiczny, a z drugiej – z nieuchronnością coraz częstszych zaburzeń w rozwoju lasu.

<sup>1</sup> Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ekologii Lasu, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn;  
Fax: +48 227200397, e-mail: D.Dobrowolska@ibles.waw.pl

## 2. Definicja zaburzeń

Naturalne zaburzenia są kluczowym procesem we wszystkich ekosystemach leśnych (Pickett et White 1985, Bengtsson et al. 2000). Grime (1979) zdefiniował je jako proces usuwający lub niszczący biomasę. Forman (1987) opisywał zaburzenia jako zdarzenia, które powodują istotne zmiany w istniejącym wzorcu określonego systemu. Petraitis z zespołem (1989) rozwinęli definicję zaburzeń, stwierdzając, że jest to każdy proces, który zmienia tempo procesów demograficznych (śmiertelności i narodzin) osobników obecnych w płacie przez bezpośrednie spowodowanie zamierania osobników lub przez wpływ na poziom zasobów, naturalnych wrogów i konkurentów, w taki sposób, że zmienia się ich przeżywalność i płodność. Pickett i in. (1989) definiowali zaburzenia jako zmiany w strukturze spowodowane przez czynniki zewnętrzne. Aber i Melillo (1991) uznali, że zakłócenia są nieodłączną i konieczną częścią funkcjonowania większości ekosystemów lądowych – mechanizmem, który przyspiesza obieg pierwiastków lub inicjuje zmiany w drzewostanie. Natomiast Bazzaz (1996) zdefiniował zaburzenia jako nagłe zmiany zasobów w siedlisku, które wyrażają się łatwo wyczuwalnymi zmianami w reakcji populacji. Szwagrzyk (2000) podsumował definicje naturalnych zakłóceń w następujący sposób „jest to zwykle jednorazowe działanie czynnika zewnętrznego prowadzące do zniszczenia struktury ekosystemu, zbiorowiska lub populacji, a także do znacznej zmiany w dostępności zasobów, bądź do znacznej zmiany parametrów fizycznych środowiska”.

Zaburzenia występują we wszystkich ekosystemach leśnych, są niezbędną siłą odnawiającą i twórczą, która utrzymuje ich zmienność i różnorodność (Pickett et White 1985; Holling 1992; Attiwill 1994). Wpływają na skład zespołu oraz kształtują strukturę ekosystemu i główne formy terenu. Oddziałują na produktywność ekosystemu przez: zmienność w dostępności składników odżywczych i ich cyklu w czasie i przestrzeni oraz zmianę biomasy, tempa sukcesji roślin, stosunku żywej materii do martwej w systemie (Dale et Haeuber 2001; Lindenmayer et McCarthy 2002).

## 3. Zaburzenia naturalne i antropogeniczne

Zaburzenia to procesy, które mogą występować naturalnie (pożary, powódzie czy wiatrolomy) lub być wywołane działalnością człowieka (wylesianie na rzecz rolnictwa, zręby zupełne w lasach, budowa dróg) (Hobbs et Huenneke 1996; Dale et Haeuber 2001). Te procesy wchodząc w interakcje z topografią i regionalnym klimatem, tworzą specyficzne dla ekosystemów struktury, które kształtują morfologię i różnorodność zespołów. Dzielą się na bezpośrednie (bezpośrednio wpływające

na przeżywalność osobników w płacie) i pośrednie (wpływające na poziom zasobów lub inne warunki, które następnie oddziałują na osobniki w płacie).

Lista zakłóceń naturalnych jest długa i bardzo zróżnicowana. Wyróżniamy zaburzenia abiotyczne i biotyczne. Główne zaburzenia abiotyczne to: pożary, wiatrolomy, śniegołomy, szadź, osunięcie ziemi, lawiny, a także inne ruchy ziemi (erozja brzegów i ruchy wydm), zalewanie brzegów, wypływ lawy, procesy krasowe, susze, powódzie, oberwania chmury, wahania poziomu wody, procesy aluwialne (White 1979; White et Pickett 1985). Zaburzenia biotyczne obejmują gradacje owadów, choroby grzybowe, zgryzanie, inwazje roślin (chwastów). Zakłócenia biotyczne działają inaczej niż zaburzenia fizyczne, a w niektórych ekosystemach są najważniejszymi czynnikami zakłócającymi, szczególnie w długich okresach pomiędzy kolejnymi zaburzeniami abiotycznymi. Zwykle bardzo powoli zmieniają charakter drzewostanów, co może trwać nawet przez całe dziesięciolecie (Dickman et Cook 1989).

Wyróżnia się następujące cechy zaburzeń: typ, charakterystykę przestrzenną (tzn. powierzchnia, kształt i rozmieszczenie), charakterystykę czasową (częstość, regularność, okres nawrotu zaburzeń), specyfikę (np. gatunek, rozmiar, klasa wieku) oraz synergizm (Harmon et al. 1983). Zrozumienie charakterystyk przestrzennych i czasowych zakłóceń jest konieczne do oszacowania ich znaczenia w krajobrazie oraz do zrozumienia ich synergizmu. Charakterystyka przestrzenna obejmuje: wielkość (wielkość płatu, całkowita powierzchnia zaburzenia, powierzchnia w przeliczeniu na jednostkę czasu), rozmieszczenie (np. położenie z uwzględnieniem różnych gradientów fizycznych lub biotycznych) i model krajobrazu (tzn. kształt płatu, złożoność, położenie i rozproszenie, związek z otaczającym terenem). Parametry przestrzenne wpływają na tempo, stopień i rodzaj sukcesji oraz regeneracji po zaburzeniu, zarówno w systemach lądowych, jak i morskich (Runkle 1985; Jørgensen et Müller 2000; Jensen et Bourgeron 2001). Charakterystyka czasowa zakłóceń zawiera częstość (ilość zaburzeń w jednostce czasu), okres nawrotu (czas pomiędzy zaburzeniami), regularność (lub cykliczność) oraz tempo i prawdopodobieństwo rozprzestrzenienia (White et al. 1999). Wiele czynników wpływa na zmienność czasową, szczególnie cykliczność poszczególnych typów zaburzeń. Mogą to być mechanizmy endogenne sprzężenia zwrotnego (np. nagromadzenie dużej ilości łatwopalnego paliwa w długim okresie pomiędzy pożarami) lub czynniki egzogenne (np. długotrwałe cykle klimatyczne, nawrót El Niño).

Reżim czasowy zakłóceń zmienia się ze względu na działalność człowieka. Jednym z pierwszych, który uznał, że zaburzenia stanowią normalny element funkcjonowania naturalnych ekosystemów był ekolog amerykański Cooper, działający na początku naszego stulecia

(Sprugel 1991). Większość badaczy w pierwszej połowie XX wieku sądziła, że ekosystemy rozwijają się stopniowo i w przewidywalny sposób według łatwo definiowalnych „ścieżek sukcesyjnych” aż do momentu, w którym zostaje osiągnięte stabilne, samopodtrzymujące się stadium (tzw. klimaks), reprezentujące „normalne” warunki roślinności w danym regionie geograficznym (Brzeziecki 2000). Dostrzegano fakt, że na ogromnej większości powierzchni ziemi występują ekosystemy znajdujące się w stanie dalekim od równowagi uważano jednak, że jedyną przyczyną tego jest działalność człowieka (w postaci wypalania, przerąbywania, uprawy rolniczej). Clements (1916) sądził, że „konsekwencją powszechnego użycia i nadużycia przez człowieka jest to, że zbiorowiska przejściowe, znajdujące się we wszelkich możliwych stadiach sukcesji, występują powszechnie. W rejonach od dawna zamieszkałych, cała roślinność składa się z takich właśnie zbiorowisk przejściowych”. Jednocześnie uważał, że „przed powstaniem cywilizacji, na prawie całym obszarze określonego typu klimaksu dominowały gatunki późnych stadiów sukcesji” (czyli gatunki klimaksowe) (Brzeziecki 2000). We wczesnych latach 70. zaczęto uznawać znaczenie naturalności zaburzeń. Zauważono, że są one tak powszechne, że ekosystemy nigdy nie osiągają stanu równowagi. Okazało się, że większość ekosystemów stanowi ciągle zmieniającą się mozaikę płatów, znajdujących się w różnych stadiach rozwoju, w których zaburzenia mają miejsce z reguły wcześniej, zanim jeszcze dojdzie do osiągnięcia stanu równowagi (Brzeziecki 2000).

#### 4. Badania dynamiki ekosystemów leśnych – teoria zaburzeń

W nauce istnieje wiele kierunków badawczych, które koncentrują się na różnych zjawiskach sterujących przemianami zbiorowisk leśnych. Jednym z tych kierunków jest ujmowanie dynamiki lasu w następujących po sobie stadiach i fazach rozwojowych. Pogląd ten przeważa wśród badaczy środkowoeuropejskich, w tym i polskich (Leibundgut 1959; Korpel 1987; Jaworski 1997). Natomiast Skandynawowie, Japończycy i Amerykanie zwracają szczególną uwagę na zaburzenia w warstwie drzew, badając intensywność, rozmieszczenie i zajmowaną przez nie powierzchnię oraz wpływ, jaki wywierają na środowisko leśne (Whitmore 1982; Runkle 1985; Platt et Strong 1989, Denslow et Spies 1990).

Kolejnym podejściem do dynamiki ekosystemów leśnych jest wyróżnienie dwóch hipotez określających sposoby wkraczania gatunków po zaburzeniu (Egler 1954, Spurr et Barnes 1973; Mueller-Dombois et Ellenberg 1974). W pierwszej hipotezie zakłada się, że w wyniku zaburzenia zamiera drzewo, a jego miejsce zajmują drzewa, które już rosły przed powstaniem luki, a które są w

stanie tolerować zacienienie. Tę tendencję ustępowania miejsca przez gatunki nietolerancyjne dla bardziej tolerancyjnych Egler (1954) nazwał „zmianą florystyczną”. Ten autogeniczny mechanizm jest obecny również w bardziej klasycznych teoriach dynamiki lasu, które wywodzą się z teorii sukcesji (Clements 1916; Odum 1959). W drugiej hipotezie zakłada się, że po zaburzeniu wkraczają nowe gatunki drzew. Są to siewki lub odrośla, które zajmują lukę po zaburzeniu i są w stanie konkurować z każdym później wkraczającym osobnikiem („początkowy skład florystyczny” – Egler 1954). Jeśli zaburzenia inicjujące wkraczanie nowych gatunków są natury zewnętrznej, to procesy te nazywa się „sukcesją alogeniczną” (Raup 1957; Olson 1958; Henry et Swan 1974).

Procesy zmian ekosystemów leśnych opisuje model Holling’a (1986). W swoim modelu Holling wyróżnił cztery podstawowe fazy wspólne dla wszystkich skomplikowanych systemów oraz spiralny, ewolucyjny przebieg ścieżek pomiędzy nimi (Samson et Knopf 1996). Sukcesja ekosystemów jest kontrolowana przez dwie fazy: eksploatację, w której zachodzi szybka kolonizacja ostatnio zaburzonych obszarów i zachowanie (ochrona), w której następuje powolna akumulacja i zachowanie energii oraz zasobów (Jørgensen et Müller 2000). Gatunki w fazie eksploatacji zostały scharakteryzowane jako r-stratedzy, a w fazie zachowania jako K-stratedzy (terminologia zaczerpnięta z parametrów równania logistycznego). Typ r charakteryzuje się szybkim wzrostem, podczas gdy typ K cechuje się powolnym wzrostem. Przykładem faz eksploatacji są wczesne stadia sukcesji ekosystemu opanowujące zaburzone siedliska lub pionierskie zespoły kolonizujące nowe terytoria. Natomiast ekosystemy klimaksowe są przykładem fazy zachowania.

Przegląd wiedzy ekologicznej wskazuje, że do prawidłowego zrozumienia zmian ekologicznych konieczne są dwie dodatkowe fazy. Jedną z nich jest uwalnianie lub „twórcza destrukcja” (termin zaczerpnięty od ekonomisty Schumpeter’a). Twórcza destrukcja wpływa na akumulację biomasy i składników odżywczych, które stają się coraz bardziej wrażliwe na zaburzenia. Uwolnienie kapitału ekologicznego przez czynniki takie, jak pożar lasu czy owady nazywamy funkcją omega –  $\Omega$  (Jørgensen et Müller 2000). Następną fazą jest reorganizacja, w której następuje minimalizacja utraty składników odżywczych przez procesy glebowe, które stają się dostępne dla kolejnej fazy – eksploatacji. Ta ostatnia faza jest ekwiwalentem procesów innowacji i restrukturyzacji w przemyśle czy społeczeństwie – procesów ekonomicznych i politycznych, które zachodzą w czasie recesji lub społecznej transformacji. Tę fazę nazywamy fazą alfa –  $\alpha$ .

W przedstawionym modelu próbuje się także uwzględnić tempo zmian, które jest powolne od fazy eksploatacji do zachowania (las mogą rosnąć przez dekady lub wieki). Natomiast od fazy zachowania przez uwalnianie aż po odnowę zmiany następują bardzo szybko (w ciągu kilku godzin pożar może zniszczyć zespół leśny, który powstawał przez dziesięciolecia). Podczas powolnego przebiegu od fazy eksploatacji do zachowania, rośnie stabilność i powiązania oraz powoli akumuluje się „kapitał” ekologiczny, czyli składniki odżywcze i biomasa (Holling 1986).

Powyższy model zmian zwany jest „cyklem adaptacyjnym Hollinga” (Jensen et Bourgeron 2001). Wszystkie żywe istoty uczestniczą w takim cyklu. Narodziny, rozwój, śmierć i regeneracja kształtują hierarchię powiązanych statycznych struktur i dynamicznych jednostek adaptacyjnych, których poziom jest wrażliwy na zaburzenia w małej skali na przejściu od wzrostu do załamania (faza  $\Omega$ ) i z fazy reorganizacji do fazy szybkiego wzrostu (faza  $\alpha$ ). W pozostałym okresie procesy są stabilne i odporne. Kiedy system osiąga granice swojego wzrostu, staje się bardzo kruchy, a jego nagromadzony „kapitał” jest gotowy do gwałtownych zmian strukturalnych. Małe zaburzenie może spowodować katastrofę. Moment załamania determinuje przyszłość systemu. Załamanie systemu może być zapoczątkowane przez warunki wewnętrzne albo przez zdarzenia zewnętrzne, ale zazwyczaj jest to wewnętrzna kruchość. W modelu systemy ewoluują od szybkiej kolonizacji i fazy eksploatacji, w których systemy wykorzystują łatwo przyswajalne zasoby, do stadium zachowania, w którym następuje tworzenie struktur. Faza uwolnienia lub „twórczej destrukcji” reprezentuje rozpad dojrzałych struktur przez nieregularne wydarzenia takie jak pożary, wiatry, owady, czy przewrót polityczny. Uwolnione struktury są dostępne, a następnie pobierane podczas fazy eksploatacji. Twórcza destrukcja jest istotna dla sprężystości i integralności systemu (Jensen et Bourgeron 2001).

Druga okazja do zmian (wskutek działania małych procesów) powstaje na przejściu z fazy reorganizacji do fazy eksploatacji (od  $\alpha$  do  $r$ ). Podczas fazy reorganizacji system jest w stanie przeciwnym do fazy zachowania. Niewielka stabilność powoduje, że system może łatwo przejść z jednego stanu w drugi. W takim słabo połączonym stanie każda zmiana w małej skali może doprowadzić do zmiany struktury (Jørgensen et Müller 2000).

Układ powstały w oparciu o te cztery fazy jest nieciągły i zależny od interakcji procesów, które wywołują i organizują fazy uwalniania i reorganizacji. W przyrodzie istnieje wiele takich cykli, a każdy z nich występuje w swojej własnej skali (Jørgensen et Müller 2000). Nowy las może zachowywać cechy starego systemu, z mieszaniną nowych komponentów, które powstają podczas

reorganizacji, ale także może powstać zbiorowisko nieleśne. Tak dzieje się w przypadku, kiedy składniki odżywcze są przenoszone na zewnątrz, a żyzność gleby jest niska, wtedy w następnej generacji może powstać np. zespół trawiasty.

## 5. Charakterystyka zaburzeń

Zaburzenia mogą występować w różnych ekosystemach, natomiast tylko niektóre z nich dominują w określonych ekosystemach (Bazzaz 1996). Ponadto należy podkreślić, że zakłóceń nie można traktować pojedynczo, ale raczej na poziomie powiązań z systemem, a także ze zdarzeniami w otaczającym krajobrazie, regionie czy świecie (Forman 1987; Pickett et al. 1992). Klimat, który w znacznym stopniu wpływa na różne zaburzenia, jest zjawiskiem globalnym modyfikowanym przez regionalne i lokalne warunki topograficzne i roślinne. W warunkach ekstremalnych makroklimat staje się siłą napędową zmian w ekosystemie. Na zaburzenia w danym miejscu mogą wpływać (poprzez atmosferę czy oceany) zdarzenia w odległości tysięcy mil. Chyba najbardziej oczywistym przykładem są zmiany klimatu wywołane wzrostem gazów szklarniowych. Czynniki zaburzające mogą tworzyć odległe siedliska sukcesyjne i w istotny sposób wpływać na różnorodność zasobów na powierzchni oraz w glebie. Ta różnorodność z kolei wpływa na rozmieszczenie przestrzenne osobników wkraczających oraz na przyszłość populacji. Znaczenie klimatu na świecie i jego wpływu na zaburzenia nie umniejsza roli regionalnych i lokalnych warunków topograficznych, glebowych i wegetacyjnych. W danych warunkach mikroklimatycznych czynniki regionalne i lokalne mogą decydować o tempie zaburzeń. Należy zaznaczyć, że żaden system nie jest odporny na zakłócenia, a tylko niektóre tereny będą chronione przed bezpośrednim wpływem człowieka w przyszłości.

Wiele zaburzeń reaguje z innymi typami zakłóceń. Te interakcje pomiędzy zaburzeniami mogą być synergiczne (jeden typ zaburzenia sprzyja następnemu). Przykładem takiej reakcji są drzewostany sosnowe w USA, w których drzewa po okresie suszy zostały opanowane przez korniki. Po gradacji korników sosny zamierały, co spowodowało wzrost ilości materiału palnego, a tym samym zwiększenie zagrożenia pożarem (Knight 1987). Działania synergiczne mogą być też negatywne (efekty działania jednego typu zaburzeń zmniejszają szansę pojawienia się następnego). Drzewostany powstałe po pożarze w mniejszym stopniu są narażone na uszkodzenia powodowane przez huragany niż sąsiadujące dojrzałe drzewostany.

Zaburzenia różnią się w rozmaitych środowiskach, podobnie jak roślinność różni się w tych środowiskach. Przykładem są pożary, które częściej pojawiają się na

naśloniecznionych stokach, o ograniczonej wilgotności gleby, gdzie rośnie kserotermiczna łatwopalna roślinność (Harmon et al. 1983). Zakłócenia często występują łącznie. Tak było w przypadku pożaru w Yellowstone w 1988 r. Najbardziej zniszczone zostały drzewostany, w których wcześniej doszło do uszkodzenia drzew przez huraganowe wiatry, czyli do nagromadzenia łatwopalnego materiału w postaci suchych gałęzi (Baskin 1999). Do podobnych sprzężeń zwrotnych dochodzi na styku zaburzeń o charakterze biotycznym i abiotycznym. Luki w zwartych drzewostanach, powstałe w wyniku powalenia drzew przez wiatr lub osłabienia przez pożar powierzchniowy, stają się często miejscem skoncentrowanego działania korników (Veblen et al. 1994).

Zaburzenia nie tylko występują z różną intensywnością i częstotliwością, ale także w zróżnicowany sposób wpływają na skład i strukturę ekosystemów. Wiele zakłóceń zmienia skład ekosystemu, ponieważ gatunki różnią się podatnością i reakcją na zaburzenia. Zaburzenia biotyczne, takie jak owady czy patogeny, często bardzo specyficznie wpływają na skład ekosystemu, ponieważ atakują tylko wybrane gatunki. Podatność na zaburzenia także zmienia się w zależności od wieku, klasy wysokości, stadium sukcesyjnego, położenia topograficznego i innych czynników (White et al. 1999). Struktura ekosystemu także ulega w różnorodny sposób zaburzeniom. W obrębie jednego ekosystemu różne rodzaje zaburzeń mogą powodować wiele zmian strukturalnych, a nawet jeden typ zakłócenia w ekosystemie może przyczynić się do zmian w strukturze ekosystemu (Lang 1985).

Zaburzenia mają różny wpływ na funkcje ekosystemu, a zwłaszcza na przepływ energii, materii i gatunków pomiędzy składnikami ekosystemu. Hipotezy na temat zależności pomiędzy zakłóceniami a reakcją zespołu na zakłócenia można podzielić na dwie grupy: zakładające śmiertelność selektywną oraz grupę zajmującą się przypadkową i katastroficzną śmiertelnością. Petraitis z zespołem (1989) uważali, że śmiertelność selektywna może utrzymywać różnorodność gatunków lub ich bogactwo na pewnym poziomie równowagi, podczas gdy przypadkowa śmiertelność może zabezpieczyć powstanie równowagi zespołu (np. ochrona dominacji jednego gatunku konkurenta i wykluczenie innych gatunków). Autorzy wskazują, że zarówno modele równowagi jak i nierównowagi zespołów przewidują większe bogactwo gatunków przy umiarkowanym poziomie zaburzeń. Założenia te przyjęto na podstawie faktu, że tylko kilka gatunków (ruderalnych) może przeżyć częste, silne zakłócenia; nieliczne gatunki (długowieczni, silni konkurenci) mogą istnieć przez długi czas bez zaburzeń, natomiast większość gatunków żyje w płatach o różnym stadium odnowienia, pojawiając się przy umiarkowanej częstotliwości zaburzeń. Clark (1996) wykazał, że prawdopodobieństwo, iż roślina osiągnie zdolność do

reprodukcji w czasie, kiedy rozpoczyna się rozwój następnej generacji jest maksymalne, przy „umiarkowanej” częstotliwości zaburzeń. Ponieważ wiele gatunków drzew występujących w lasach strefy umiarkowanej ma podobną historię życia, wydaje się, że zaburzenia o umiarkowanej częstotliwości maksymalizują różnorodność gatunkową. Prawdopodobieństwo powstawania luk w lesie i pożarów lasu często rośnie wraz z upływem czasu od ostatniego takiego zdarzenia.

W lasach europejskich większość gatunków przystosowała się do naturalnych zaburzeń w drodze ewolucji (Bengtsson et al. 2000). Nie wiemy dokładnie jak wyglądały lasy zanim człowiek stał się ważnym czynnikiem zmian krajobrazu. Uważa się, że zwierzęta roślinożerne miały ogromny wpływ na lasy, które musiały się przystosować do zgrzyzania. Prawdopodobnie zgrzyzanie powodowało, że w lasach występowało wiele gniazd i luk, a także olbrzymich drzew. Natomiast liczebność podrostów była mniejsza niż w obecnych „lasach dziewiczych”. W przeciwnym razie trudno zrozumieć, dlaczego większość gatunków leśnych, włącznie z owadami i porostami, jest przystosowanych do życia w lasach półotwartych. Obszary leśne w Hiszpanii czy Anglii przypominają tamte lasy (Bengtsson et al. 2000).

## 6. Zaburzenia a różnorodność biologiczna

Zaburzenia naturalne pełnią istotną rolę w regulowaniu elementów ekosystemu, a w szczególności różnorodności biologicznej. Różnorodność biologiczna jest bardzo szeroko pojmowana, jako zmienność i przestrzenny wzorzec fizycznych struktur, procesów, gatunków i genotypów w lesie (Palik et al. 2000). Zaburzenia mają istotne znaczenie w obrębie płatu (różnorodność alfa), ale są też ważne w tworzeniu i utrzymaniu różnorodności pomiędzy płatami lub na poziomie krajobrazu (różnorodność beta). Zakłócenia wpływają na różnorodność strukturalną i siedliskową, jak również na ogólną różnorodność przez tworzenie różnowiekowych płatów w różnych stadiach rozwoju. Przykładem są huragany, które powodują ogromne zróżnicowanie środowiska fizycznego, zwłaszcza w odniesieniu do składników odżywczych i światła. Powstaje także zróżnicowanie mikrosiedlisk oraz rozmieszczenia nasion i siewek (Bazzaz 1996). Natomiast pożary mogą doprowadzić do homogenizacji siedliska. Trzeba jednak pamiętać, że zakłócenia niekorzystnie wpływają na zespoły roślinne, na przykład mogą zwiększyć prawdopodobieństwo wkroczenia gatunków inwazyjnych (Mitchel et al. 2002). W lasach narażonych na częstsze zaburzenia o charakterze katastrof (pożary, huragany czy powodzie) różnorodność drzew może być utrzymana na średnim poziomie. Różnorodność gatunków generalnie rośnie w wyniku zakłóceń, które występują na średnim poziomie

pod względem częstości i intensywności – nie przekraczają pojemności systemu, a pomiędzy nimi następuje regeneracja (Petraitis et al. 1989). Różnorodność gatunków zmniejsza się w przypadku gatunków nieprzystosowanych, a także wtedy, gdy zaburzenia niszczą siedliska szybciej niż mogą się one zregenerować (np. kiedy drzewostan jest wycięty zanim uzyska cechy starodrzewu). Jeśli zaburzenia powodują zakłócenie kluczowych procesów, wtedy system traci integralność. Częstość i siła zaburzeń na danym siedlisku jest w znacznym stopniu uzależniona od procesów zarówno biologicznych, jak i socjoekonomicznych, które zachodzą na poziomie krajobrazu, regionu czy na poziomie globalnym.

Denslow (1980) zakładał, że bogactwo gatunków w zespole zależy od rodzaju zaburzeń. W ekosystemach narażonych na rozległe zaburzenia bogactwo gatunkowe będzie malało wraz z upływem czasu i sukcesją. Natomiast w ekosystemach, gdzie dominują zaburzenia o małej skali większość gatunków będzie występować w lukach lub na powierzchni nie zaburzonej, a różnorodność będzie rosła wraz z upływem czasu od dużych zakłóceń. Całkowita różnorodność gatunkowa na poziomie krajobrazu będzie największa, jeśli zaburzenia będą występować zgodnie z historycznym wzorcem. W obrębie danego płatu reakcja zespołu na zaburzenie jest determinowana przez właściwości gatunków wchodzących w skład płatu. Częstość zakłóceń jest także ważna – czas pomiędzy zaburzeniami może mieć istotny wpływ na reakcję zespołu. Tak dzieje się dlatego, że skład gatunkowy zmienia się z upływem czasu od zaburzenia, a wiele gatunków potrzebuje określonego czasu, żeby osiągnąć dojrzałość do reprodukcji. Jeżeli następne zakłócenie pojawi się zanim gatunki osiągną ten stan, nie będzie żadnych osobników zdolnych do opanowania płatu (Clark 1996).

Jedną z możliwych dróg zachowania różnorodności biologicznej jest wykorzystanie naturalnych zaburzeń jako przewodnika w hodowli lasu. Podstawowe założenie polega na tym, że w zagospodarowanych ekosystemach zakłócenia pochodzenia antropologicznego (takie jak pozyskanie drewna czy pożary) naśladują procesy zachodzące podczas naturalnych zaburzeń (wycinanie pojedynczych drzew lub całych płatów). Natomiast wycinanie drzew i powstawanie luk w wyniku naturalnych zaburzeń nigdy nie będzie tożsame (Palik et al. 2000; Mitchel et al. 2002). Tłumienie zaburzeń może mieć przeciwny efekt niż zamierzano. Przykładem jest gaszenie pożarów w systemach przystosowanych do nich, które powoduje nagromadzenie paliwa i wzrost prawdopodobieństwa wybuchu niekontrolowanego pożaru (Dale et al. 2001).

## 7. Zaburzenia a zasoby

Nawet niewielkie zaburzenia, które inicjują sukcesję, mogą w znacznym stopniu modyfikować poziom dostępności zasobów oraz wpływać na reakcję roślin na te zmiany (włącznie z negatywnym lub pozytywnym sprzężeniem zwrotnym) na poziomie osobnika, populacji lub zespołu. W wyniku zaburzeń naturalnych zazwyczaj maleje biomasa skumulowana w danym zbiorowisku i zmniejsza się liczebność populacji większości występujących w nim gatunków. Regułą jest wzrost ilości światła. Natomiast nie zawsze zwiększa się dostępność wody i pierwiastków biofilnych. Wzrost dostępności zasobów towarzyszy pożarom lasu.

Franklin z zespołem (2002) wyróżnili osiem stadiów w rozwoju drzewostanu, w którym zaburzenia pełnią istotną rolę. Są to: zaburzenia, tworzenie dziedzictwa (spuścizny), powstawanie kohort, kształtowanie zwarcia drzewostanu, akumulacja biomasy/eliminacja konkurencji, dojrzewanie, zróżnicowanie pionowe i poziome. Rozwój drzewostanu rozpoczyna się od zaburzenia, które stwarza warunki do powstania nowej, dominującej kohorty drzew. Naturalne zakłócenia rzadko eliminują wszystkie elementy strukturalne drzewostanu oraz zużywają lub usuwają całą materię. Nie dzieje się tak nawet w przypadku ekstremalnych i wielokrotnych zaburzeń. Wiele organizmów żywych często przeżywa włącznie z dojrzałymi drzewami lub/i odnowieniem. W niektórych przypadkach (wiatrołomy) w ogóle nie dochodzi do zużycia materii organicznej. Dzięki zakłóceniom często zwiększa się wysokość osobników, które przetrwały, a także rośnie dostępność zasobów dla nowych osobników, które wkraczają na teren zaburzenia z wewnątrz lub spoza siedliska. Zaburzenia, które niszczą większość żywej biomasy, początkowo powodują ubytek znacznej części składników odżywczych i węgla z ekosystemu do atmosfery i otoczenia ekosystemu. Natomiast wraz ze wzrostem roślinności oraz biomasy stojącego drzewostanu gwałtownie zmniejsza się ubytek składników odżywczych do atmosfery (Bazzaz 1996).

Po zakłóceniu pozostają martwe lub żywe struktury w ekosystemie, które opisano jako dziedzictwo biologiczne (spuścizna). Są to kłody, roślinność podokapowa, a także żywe i martwe drzewa. Ilość i rodzaj tego spadku różni się w zależności od zaburzenia, a tym samym prowadzi do ogromnego zróżnicowania punktu startowego w rozwoju struktury drzewostanu (Franklin et al. 2002). Liczebność drzew pozostałych po zaburzeniu wpływa na tempo rozwoju i strukturę pionową ekosystemu. Wpływ ten może być pozytywny lub negatywny. Na przykład zagęszczenie drzew, które przetrwały zaburzenie, oddziałuje na przestrzenne rozmieszczenie siewek opanowujących teren. Duża liczebność drzew, które pozostały, może ograniczyć tempo wzrostu młodszych kohort, a jednocześnie przez dostarczanie

nasion może przyczynić się do powstania nowej generacji drzew. Dziedzictwo biologiczne jest ważnym składnikiem różnorodności biologicznej lasów, które umożliwia organizmom ciągłość istnienia w zaburzonym terenie lub ułatwia im ponowną kolonizację po określonym okresie regeneracji lasu. Pozostawianie stojących i leżących martwych drzew jako elementu zagospodarowanego drzewostanu jest naśladownictwem naturalnych zaburzeń w ekosystemach leśnych.

Zakończenie rozwoju drzewostanu zapoczątkowanego przez zaburzenie następuje wtedy, kiedy powstaje drzewostan zbudowany z różnych pionierskich gatunków światłolubnych oraz towarzyszących im gatunków cienioznośnych. Są to drzewostany o zróżnicowanej strukturze pionowej i poziomej oraz wysokim poziomie zróżnicowania nisz. Ostatnio odkryto, że drzewostany te charakteryzują się wielką różnorodnością przestrzenną. Takie lasy występują w miejscach częstych zaburzeń o niskim lub umiarkowanym nasileniu (Franklin et al. 2002).

## 8. Zaburzenia jako model hodowli lasu

Pożary, huragany, powódzie i gradacje owadów coraz częściej traktowane są jako model w hodowli lasu (Kuuluvainen 2002). Koncepcja zagospodarowania ekosystemów, w których naturalne zaburzenia służą jako wzorzec dla gospodarki leśnej, znalazła licznych zwolenników w wielu regionach (Harley et al. 2002). Podejście dynamiczne do naturalnych zaburzeń może stać się potencjalną drogą komunikacji pomiędzy ekologami i leśnikami w łączeniu różnorodności biologicznej i produkcji drewna w lesie. Bergeron i Harley (1997) zaproponowali wykorzystanie w drzewostanach mieszanych w strefie borealnej cięć częściowych i selekcyjnych naśladujących zmiany okapu i stopniowy rozpad drzewostanu oraz stosowanie cięć zupełnych analogicznych do silnych pożarów. Podobny „naturalny” system został zaproponowany dla drzewostanów mieszanych w strefie borealnej przez Lieffersa i Becka (1994) oraz Lieffersa z zespołem (1996). Natomiast w innych przypadkach działania gospodarcze mogą odbiegać od naturalnych zaburzeń na danym obszarze. Przykładem jest wycinka drzewostanów przed ich naturalną kolejną rębnością. Niestety ludzie zwiększają częstotliwość i skutki zaburzeń przez usuwanie wszystkich drzew i wkładanie niewielkiego wysiłku w regenerację siedliska (Vogt et al. 1997). Attiwill i inni (1994) założyli, że pozyskanie drewna będzie miało minimalny wpływ na różnorodność biologiczną, jeżeli będzie mieścić się w granicach zaburzeń naturalnych. A zatem skala, rodzaj i intensywność pozyskania w lasach zagospodarowanych powinna naśladować skalę, typ i intensywność naturalnych zakłóceń. Należy więc w taki sposób hodować drzewostany, żeby

stworzyć większą zgodność z zaburzeniami naturalnymi, a tym samym lepiej zachować różnorodność biologiczną (Lindenmayer et McCarthy 2002). Pozyskanie drewna bywa traktowane jako odpowiednik pożarów naturalnych; jednak jest wiele cech ekologicznych różniących te zaburzenia. Po pierwsze naturalne pożary lasu powodują niewielkie zakłócenia gleby. Poza tym często zostaje zużyta niewielka ilość paliwa, natomiast ogromna ilość drewna ulega rozkładowi po pożarze. Warunki, które powstają po cięciu zupełnym różnią się znacznie od tych, które tworzą się po naturalnym zaburzeniu. Tradycyjny zrąb zupełny nie pozostawia żadnego dziedzictwa biologicznego, ponieważ drzewa, a nawet resztki pozrębowe są użytkowane (Dale et Haeuber 2001).

Zachowanie integralności ekosystemu na poziomie krajobrazu wymaga utrzymania struktury i składu w granicach historycznej zmienności mozaiki regionu powstałej w wyniku naturalnych zaburzeń. Zagospodarowanie ekosystemu na poziomie drzewostanu powinno opierać się na naśladowaniu naturalnej dynamiki lasu, w której najważniejsze jest utrzymanie strukturalnych i biotycznych cech naturalnych drzewostanów. Rozważania na temat konsekwencji ekologicznych zagospodarowania lasu w połączeniu z lepszym zrozumieniem ważnej roli zaburzeń naturalnych w ekosystemach leśnych prowadzą do następującej konkluzji: żeby utrzymać różnorodność biologiczną musimy stosować metody gospodarki leśnej w taki sposób, aby zachować dostępność siedlisk podobną do tej, która powstaje podczas naturalnych zaburzeń (Attiwill 1994). Z punktu widzenia ekosystemów leśnych człowiek jest tylko kolejnym zaburzeniem, porównywalnym z pożarami, wiatrolomami i gradacjami owadów (Kuuluvainen 2002). Zagospodarowanie lasów polegające na utrzymaniu rodzimej różnorodności biologicznej i innych właściwości ekologicznych jest głównym celem gospodarki leśnej nawet w lasach nastawionych na produkcję drewna (Mitchel et al. 2002). W celu sprawnego zagospodarowania lasu konieczna jest wiedza na temat dynamiki zaburzeń i procesów sukcesji w lasach naturalnych zarówno na poziomie drzewostanu jak i krajobrazu (Franklin et al. 2002; Kuuluvainen 2002; Mitchel et al. 2002).

Zabiegi hodowlane znacznie łatwiej modelować w lasach, które są narażone na częste zaburzenia o małym lub umiarkowanym nasileniu. W takich terenach zaburzenia tworzą mozaikę strukturalnych płatów. Pozyskanie drewna cięciami grupowymi może prowadzić do utworzenia drzewostanów podobnych do tych, które powstały w wyniku zaburzeń naturalnych. Natomiast stosowanie cięć częściowych powoduje uproszczenie struktury drzewostanu i ukształtowanie drzewostanów równoległych. Znacznie trudniej dostosować hodowlę opartą na modelu zaburzeń naturalnych w lasach, które charakteryzują się rozległymi zakłóceniami. Cięcia zupełne nie mają wiele wspólnego z zaburzeniami w wiel-

kiej skali, oprócz stworzenia korzystnych warunków świetlnych dla gatunków światłożądnych. Podobnie jest z odnowieniami, które powstają po zrębie zupełnym, ponieważ ich struktura jest prostsza niż struktura drzewostanów powstałych wskutek zaburzeń naturalnych. Najważniejszym celem na obszarach po wielkich zaburzeniach jest zachowanie zróżnicowanej struktury.

Badając ekosystemy leśne należy opierać się na danych historycznych dotyczących zaburzeń, czynnikach ekologicznych, które kontrolują zaburzenia i mechanizmach, które decydują o sprężystości/elastyczności (możliwość regeneracji w następstwie zaburzenia). Dla ekologów leśników najlepszą drogą do osiągnięcia stałej i zrównoważonej gospodarki leśnej jest zrozumienie sił, które ukształtowały ekosystemy leśne, a także poznanie mechanizmów, które przyczyniły się do ich trwałości. Plany zagospodarowania lasu powinny być skoordynowane z zaburzeniami, których obecność jest konieczna do istnienia poszczególnych zespołów i gatunków (Hobbs et Huenneke 1996). Do oceny zaburzeń stosuje się trzy główne kryteria: historyczne, obserwacyjne i statystyczne (White et al. 1999). Ekolodzy najczęściej stosują kryterium historyczne. Badania terenowe obejmują: analizy pyłków kopalnych, węgla drzewnego, bliźn po pożarach, analizę odnowienia, natomiast badania archiwalne polegają na poszukiwaniu danych dotyczących drzewostanów, pozyskania drewna, danych hydrologicznych, klimatycznych i siedliskowych, fotografii historycznych czy relacji ludzi. Kryterium historyczne można rozszerzyć o wykorzystanie danych z podobnych siedlisk. Kryterium obserwacyjne skupia się na analizach istniejących warunków, przeważającym typie zaburzeń, trendach sukcesji i odnowienia oraz na ogólnej reakcji ekosystemu na zakłócenia. Szczególne znaczenie mają analizy stadiów sukcesji oraz trendów. W kryterium statystycznym uwzględnia się modele statystyczne i przestrzenne.

Ważnym aspektem w rozwoju lasu, szczególnie w drzewostanach powstałych po zaburzeniach, jest przejście od poziomu drzewostanu do skali płatów czy luk. Rozwój struktury w większości odbywa się na poziomie luk w drzewostanach narażonych na częste zaburzenia. Natomiast w lasach zagrożonych silnymi czy częstymi zaburzeniami tworzy się struktura złożona z luk czy płatów, w których wszystkie procesy zachodzą jednocześnie (Franklin et al. 2002).

Po zaburzeniu następuje proces regeneracji. Regeneracja, podobnie jak zaburzenia, może odbywać się w różnej skali. Zaburzenia i reakcja na zaburzenia (regeneracja) są obecnie traktowane jako procesy naturalne będące częścią dynamiki ekosystemów. Jest to koncepcja, którą wielu ekologów w różny sposób określa jako „dynamikę płatów” (Pickett et Thompson 1978) „zmieniającą się mozaikę krajobrazów” (Bormann et Likens 1979) lub „cykl mozaikowy” (Remmert 1991). Koncepcja

ta znana jest również jako „teoria nierównowagi” (DeAngelis et Waterhouse 1987), która zakłada, że zaburzenia i inne czynniki pozwalają na uzyskanie trwałego stanu równowagi w składzie gatunkowym (stan równowagi mogą osiągnąć w skali krajobrazu lub regionu).

## 9. Skala zaburzeń

Runkle (1990) podzielił ekosystemy leśne pod względem rodzaju, wielkości i częstotliwości zaburzeń na dwie grupy. Do pierwszej należały lasy, w których zaburzenia są stosunkowo częste, ale występują na małym obszarze (mniejsze i większe luki w drzewostanach). Do drugiej zaliczył lasy, w których zaburzenia mają charakter katastrofalny; są rzadkie, ale występują na ogromnym obszarze, np. większość lasów borealnych, lasy Gór Skalistych (Veblen et al. 1994), czy lasy Patagonii (Veblen et al. 1999). Zwykle zaburzenia w lesie składają się z mieszanki rzadkich zdarzeń w wielkiej skali (np. wielkie pożary lub wiatrołomy) i częstszych zdarzeń w małej skali (np. niewielkie pożary, wypad pojedynczych drzew) (Seymour et al. 2002). W niniejszej pracy przyjęto podział zaproponowany przez Runkle'a (1990).

### Zaburzenia w małej skali przestrzennej – luki

Luki i martwe drzewa należą do ważnych elementów struktury ekosystemów leśnych, są fundamentalną częścią życia lasów, a ich znaczenie dla dynamiki lasów zostało szeroko udokumentowane (Oliver 1981; Runkle 1982; Pickett et White 1985; Veblen 1992). Mechanizm wypełniania luk oraz składu gatunkowego odnowienia różni się w zależności od typu lasu i położenia geograficznego. Nawet dla danego gatunku drzewa, reakcja na powstanie luk może być bardzo różna w zależności od otaczających drzew, gatunków podkapowych oraz czynników abiotycznych charakterystycznych dla danego siedliska (Rebertus et Veblen 1993). Dwie luki o takiej samej wielkości, kształcie i 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 różnych poziomów światła w lasach umiarkowanych niż tropikalnych.

Luki charakteryzują się różną powierzchnią: w wyniku zamarcia jednego drzewa powstają luki o powierzchni 50–200 m<sup>2</sup>, a zamarcie kilku drzew powoduje luki do 300–500 m<sup>2</sup> (Attiwill 1994). Luki większe od 1000 m<sup>2</sup> to rozległe zaburzenia (Veblen



1992). Wielkość luk zależy od stadium rozwoju lasu. Średnia powierzchnia luk jest mniejsza we wczesnych stadiach rozwoju lasu niż w późniejszych (Clebsch et Busing 1989; Spies et al. 1990). Wielkość luki może wpływać na pojawianie się i rozwój odnowienia naturalnego drzew leśnych. Natomiast nie stwierdzono wyraźnego wpływu powierzchni luki na gatunki je opanowujące w lasach borealnych (Kneeshaw et Bergeron 1998). W drzewostanach tropikalnych powierzchnia luk była uznana za jeden z najważniejszych elementów określających skład gatunkowy drzew ją wypełniających. Teorie te przynajmniej w niewielkim stopniu tłumaczą zachowanie różnorodności gatunkowej drzew w lasach tropikalnych. Drzewostany, w których tworzą się luki, mają często strukturę mozaikową złożoną z gatunków cienioznośnych, światłożądnych i 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.

Rozpad drzewostanu i związane z nim zjawiska wyznaczają zakres i kierunki zmian warunków świetlnych i mikroklimatycznych wnętrza lasu (Denslow 1987; Canham 1988; Brown 1993; Rozenbergar et al. 2007), a także glebowych, inicjują przemiany niższych warstw fitocenozy oraz przyczyniają się do powstania specyficznych mikrosiedlisk, które są nieobecne w lesie o ile nie zachodzi zamieranie drzew. Warunki mikrosiedliskowe w lukach mają istotne znaczenie dla funkcjonowania ekosystemów leśnych i zachowania różnorodności w lasach. Promieniowanie, temperatura gleby i powietrza, wilgotność i składniki odżywcze w glebie, wilgotność względna powietrza, prędkość wiatru, koncentracja CO<sub>2</sub> znacznie różnią się pomiędzy powierzchnią pod okapem drzewostanu a dużą luką. Natomiast ogromna różnorodność mikrośrodowiska w lukach jest wynikiem różnic w wielkości luk, położenia i struktury drzewostanu pozostałego po zaburzeniu (Bazzaz 1996).

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, wiatrolomy i wiatrowały. W lasach Japonii dominują złamane oraz stojące martwe drzewa; wiatrowały są najrzadziej spotykane nie tylko w Japonii, ale także w innych lasach (Yamamoto 2000). Luki utworzone przez drzewa stojące są mniejsze, a tym samym pojawia się więcej odnowienia w lukach ukształtowanych przez leżące drzewa niż stojące. Natomiast wiatrowały powodują największą zaburzeń w glebie (Faliński 1978).

Podobnie jak w lasach naturalnych, w których występują luki o różnej wielkości, także w lasach gospodarczych, w których prowadzi się pozyskanie drewna i zabiegi hodowlane, mogą występować luki o różnej powierzchni. Luki utworzone w wyniku działalności człowieka mogą naśladować procesy naturalne zachodzące w ekosystemach leśnych. Inicjowanie odnowienia naturalnego w lukach powstałych w wyniku usuwania drzew w ramach trzebieży, czy cięć sanitarnych ma ogromne znaczenie w procesie przebudowy drzewostanów. Jest też propagowaną metodą hodowli lasu zbliżonej do natury.

W Polsce bardzo mało miejsca poświęcono lukom w drzewostanach. Przykładem tego typu badań były prace prowadzone w świerczynach górnoeregłowych (Holeksa 1998), drzewostanach jodłowych w Górach Świętokrzyskich (Paluch 2007), a także w rezerwacie Jata (Dobrowolska 2006a, c; 2007a, b).

### Zaburzenia w dużej skali przestrzennej

Požary lasu i huraganowe wiatry to najbardziej rozpowszechnione – w skali globalnej – naturalne zaburzenia ekosystemów leśnych (Bazzaz 1996). W Polsce huragany także należą do najczęstszych zaburzeń naturalnych występujących w lasach, natomiast pożary zazwyczaj powodowane są przez człowieka. W przypadku większości rozległych zaburzeń destrukcja nie ma charakteru totalnego, a odradzanie drzewostanu następuje bardzo szybko (Turner et al. 1997). Ogromną rolę w regeneracji zbiorowiska po wystąpieniu zakłócenia odgrywają: bank nasion, rozmnażanie wegetatywnie oraz rozsiew diaspor przez drzewa, które przeżyły (Oliver et Larson 1996).

Najczęściej opinie o „całkowitym zniszczeniu lasu” powstają zaraz po przejściu pożaru, huraganu czy powodzi. Są to wrażenia nie poparte żadnymi badaniami. Zwykle nie prowadzi się badań tych fragmentów ekosystemów, które nie zostały uszkodzone. Nie bada się także możliwości odnowienia powierzchni w sposób wegetatywny. Dotychczasowe badania koncentrowały się wyłącznie na problemie: jak przywrócić lasy na obszarze zniszczonym przez klęskę? Takie podejście oparte jest na silnie zakorzenionym, lecz złudnym przekonaniu, że spontaniczny powrót lasu na dany teren musiałby trwać przez dziesięciolecia lub stulecia<sup>1</sup> (Barnes et al. 1998). Tej tezie przeczą badania przeprowadzone w drzewostanach, które uległy różnym zaburzeniom: pożarom lasu (Dobrowolska 2008b) i wiatrolomom (Dobrowolska 2007c).

<sup>1</sup> „Społeczeństwo oczekuje na dobra, które płyną z lasu i my je odnawiamy w cyklu 100–120-letnim. Gdybyśmy zdecydowali się pozostawić lasy siłom natury, by ta kształtowała je i odradzała, to musielibyśmy czekać na takie efekty [...] około 500-600 lat”. *Echa Leśne* nr 7 (566) 2008, str. 8: „Co w Szańcu piszczy?”

Pożary lasu są jednym z najważniejszych zaburzeń, które mają istotny wpływ na ekosystemy leśne w wielu częściach świata (Spurr et Barnes 1980). Po pierwsze większość lasów na świecie, z wyjątkiem lasów deszczowych, wypalano z różną częstotliwością przez tysiące lat. Po drugie w niektórych ekosystemach pożary są ich naturalną częścią, a pewne gatunki przystosowały się do ich występowania. Ponadto w wielu regionach świata wzrosła liczba i natężenie pożarów pochodzenia antropogenicznego w ciągu ostatnich 100 lat (Bazzaz 1996). Pożary naturalne są nadal głównym czynnikiem zaburzającym np. w lasach Ameryki Północnej. Niestety większość literatury ekologicznej a nawet popularnej prasy, traktowała je jako coś nienaturalnego, spowodowanego przez człowieka (Heinselman 1970).

Pożary lasu są najczęstszym zaburzeniem w lasach polskich. Dwie trzecie naszych lasów jest objętych najwyższym, trzecim stopniem zagrożenia pożarowego. Na terenie kraju notowane są liczne pożary, z czego większość stanowią pożary małe. Niestety najczęściej powodem pożarów jest bezmyślność ludzi (Raport o stanie..., 2006). Do niewątpliwie najgroźniejszego w skutkach pożaru doszło w dniu 26 sierpnia 1992 r. w kompleksie leśnym nadleśnictw: Rudy Raciborskie, Rudzianiec i Kędzierzyn-Koźle, kiedy ogień strawił ponad 10 tysięcy hektarów lasu. Badania naturalnej regeneracji lasu po tym zaburzeniu prowadziła Dobrowolska (2008b).

Powodzie towarzyszą człowiekowi od początku jego istnienia. Jest to zjawisko naturalne i nie stanowi zagrożenia dla środowiska, choć łączy się często ze znacznymi ofiarami zarówno wśród ludzi, jak i stratami materialnymi. Pierwsze pisemne informacje o powodziach w Polsce, które miały miejsce w latach 998 i 1118 pochodzą z Kroniki Jana Długosza (2005). Bardzo dokładnie udokumentowana była powódź w Krakowie w roku 1813, a także następna duża powódź z roku 1934, która wystąpiła w zlewni Dunajca. W ostatnich latach doszło do wielkiej powodzi w roku 1997 głównie w dorzeczu Odry i w roku 2001 w Gdańsku. Szczególnie katastrofalne skutki miała powódź w roku 1997 występująca na obszarze południowej i zachodniej Polski, która ze względu na szkody, była zjawiskiem niespotykanym od ponad 200 lat. Powstała w wyniku wystąpienia opadów deszczu o wyjątkowej intensywności, przede wszystkim w dorzeczu górnej Odry i Wisły. Możliwością odnowienia naturalnego drzewostanów dębowych, które zostały zalane w czasie powodzi zajmowała się Dobrowolska (2008a).

Kolejnym zaburzeniem wielkoskalowym są huragany i cyklony, które są głównym czynnikiem zakłócającym w wielu tropikalnych i umiarkowanych ekosystemach leśnych. Zaburzenia te powodują defoliację koron, łamanie oraz powalanie drzew. Przestrzenne rozmieszczenie szkód powodowanych przez wiatr zależy

od kierunku wiatru, wysokości drzew oraz składu gatunkowego drzewostanu. Wiatr tworzy ogromne różnicowanie mikrotopograficzne w lesie. Mikrosiedliska, które powstają po wiatrołomie, mogą się znacznie różnić pod względem zasobów środowiska, a także mają wielki wpływ na skład gatunkowy i rozmieszczenie odnowienia lasu, ponieważ sprzyjają kiełkowaniu nasion i wkraczaniu siewek. Różne gatunki drzew preferują pewne mikrosiedliska. Po huraganie niektóre drzewa nadal stoją, a inne leżą zachowując jednak żywa koronę. Żywe drzewa pozostałe po przejściu huraganu stanowią ważne źródło nasion w początkowej fazie regeneracji (Bazzaz 1996). Stojące martwe drzewa oraz gałęzie leżące na powierzchni lasu są bardzo ważnymi elementami struktury lasu. Różne tempo i typ rozkładu drzew zależy od gatunku, a także od historii zaburzeń i decyduje o wielkiej zmienności struktury po huraganie (Franklin et al. 2002).

W historii Polski znane są huragany o niesłychanej sile, niewiele ustępującej tej, z jaką mamy do czynienia w przypadku tornad w USA, czy tajfunów w Azji południowo-wschodniej. Dobrym przykładem może być trąba powietrzna, która wystąpiła 20 lipca 1931 r. w okolicy Lublina. Według obliczeń naukowców prędkość wiejącego wówczas wiatru wahała się od 110 do 145 m/s (Kozłowski 2005). Podobne zjawiska atmosferyczne notowano w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat w Polsce co najmniej kilkanaście razy. Huragany i tornada nawiedzały nie tylko tereny nie zaludnione i obszary wiejskie, ale też wielotysięczne miasta (25 sierpnia 1956 r. trąba powietrzna w centrum Szczecina). Huragany nie omijają też polskich lasów (Kozłowski 2005). Właściwie co roku pojawiają się doniesienia o szkodach spowodowanych przez silne wiatry w lasach. Na przykład w lipcu 2007 roku huraganowy wiatr przeszedł przez nadleśnictwa Przedbórz i Piotrków Trybunalski (RDLP w Łodzi). W sumie uszkodził ponad 3 tys. ha lasu. Wynikiem nawałnicy były połamane drzewa, zniszczone zabudowania, kilometry nieprzejezdných dróg i zerwanych linii energetycznych. W lipcu 2002 r. miała miejsce największa katastrofa w lasach Polski spowodowana przez wiatr. Na olbrzymich obszarach puszczy Piskiej i Boreckiej drzewostan po prostu przestał istnieć. Najbardziej poszkodowane zostało Nadleśnictwo Pisz. W całej północno-wschodniej Polsce całkowicie powalonych zostało 17 tys. ha lasów, a uszkodzonych dalsze 16 tys. Badania odnowienia naturalnego drzewostanów uszkodzonych w różnym stopniu przez wiatr w lesie ochronnym Szast oraz odnowienia sztucznego w Nadleśnictwie Pisz prowadziła Dobrowolska (2007c).

Gradacje owadów czy rozwój patogenów grzybowych należą do zaburzeń biotycznych. Prowadzą niekiedy do zamierania drzew na znacznych obszarach i spełniają warunki stawiane naturalnym zaburzeniom (zniszczenie struktury zbiorowiska, zwiększenie niektó-

rych zasobów oraz zmiana parametrów fizycznych środowiska) (Townsend et al. 2004; Bigler et al. 2005; Kulakowski et Veblen 2007). Zwłaszcza drzewostany świerkowe są narażone na gradacje owadów (Jonášová et Matejková 2007). Patogeny grzybowe najczęściej powodują zamieranie pojedynczych drzew i zwykle działają w połączeniu z innym czynnikiem, m.in. wiatrem (Edman et al. 2007). Niesprzyjające czynniki meteorologiczne, np. susze, prowadzą do osłabienia drzew, a w konsekwencji do ich większej podatności na grzyby (Drenkhan et Hanso 2004; Hill et al. 2005; Bendel et al. 2006). Uważa się, że czynnikiem inicjującym powstawanie luk są często owady czy grzyby (Lundquist 2000, Lewis et Lindgren 2002), natomiast czynnikiem odpowiedzialnym za poszerzanie się luk są zazwyczaj patogeny grzybowe (Worrall et al. 2005). W polskich lasach często czynnikiem odpowiedzialnym za poszerzanie się luk są nie tylko patogeny grzybowe, ale także owady (np. drzewostany świerkowe w Beskidach).

## 10. Konkluzje

1. Naturalne zaburzenia były zawsze zauważane przez ekologów i leśników (Oliver et Larson 1990), lecz często traktowane są jako zdarzenia o charakterze katastrof (np. pożary koron drzew, czy huragany). Nie zawsze tak jest, tylko nasze spojrzenie na las po zaburzeniu powoduje, że traktujemy je jako katastrofę. Zaburzenia w wielkiej skali (np. wiatrołomy, czy pożary) niewątpliwie stanowią katastrofę dla gospodarki leśnej pod względem ekonomicznym. W krótkim okresie czasu (czasem wystarczy zaledwie kwadrans) przestają istnieć drzewostany na wielkiej powierzchni, a drewno traci swoją wartość ekonomiczną. Problem zaburzeń w wielkiej skali ma także aspekt psychologiczny. Leśnicy muszą uporać się z nowym zjawiskiem – uszkodzeniem drzewostanów na ogromnym obszarze i zniweczeniu ich ciężkiej pracy, a często pracy wielu pokoleń leśników. Znane są przypadki rezygnacji z pracy w leśnictwach, które uległy takim zaburzeniom.

2. Zaburzenia, nawet te w wielkiej skali, uruchamiają naturalne procesy adaptacji i tworzenia struktur lepiej przystosowanych do zmieniających się warunków środowiska. Zakłócenia pełnią wiele różnych ról w regeneracji lasu. Zaburzenia w małej skali – luki, odgrywają istotną rolę w przyrodzie, stając się naturalnym składnikiem mozaikowatej struktury lasu. Powstawanie luk przyspiesza naturalne procesy odnowieniowe, ale także staje się początkiem tych procesów (Dobrowolska 2006a). Ich obecność wpływa na różnorodność gatunkową drzewostanów. Dzięki nim odnawiają się gatunki drzew i krzewów, które nie mogłyby się odnawiać pod okapem drzewostanów (Dobrowolska 2006a). Gatunki wypełniające luki kształtują przyszłe pokolenie drzew.

Stwarzają inne warunki mikroklimatyczne niż panujące pod okapem drzewostanów (Dobrowolska 2006c). Zmienia się temperatura i wilgotność powietrza w lukach, a także kształtują się odmienne warunki świetlne. Luki mogą odgrywać istotną rolę w procesie przebudowy drzewostanów. Nawet te, które powstały w drzewostanach w wyniku prac pielęgnacyjnych, naśladują procesy naturalne zachodzące w ekosystemach leśnych (Dobrowolska 2006b). Wielkość luk może, choć nie musi, wpływać na liczebność odnowienia naturalnego (Dobrowolska 2007b). Natomiast zaburzenia w dużej skali umożliwiają spontaniczną regenerację lasu na dużych obszarach; dzięki nim powstają warunki do odnowienia naturalnego ogromnej powierzchni leśnej. W taki sposób zareagowały drzewostany dębowe po powodzi (Dobrowolska 2008a), jak również drzewostany sosnowe uszkodzone przez wiatr (Dobrowolska 2007c). Proces regeneracji uszkodzonych drzewostanów nie musi trwać bardzo długo. Pożary lasu stają się naturalną siłą napędową zbiorowisk leśnych. Dzięki nim nie tylko powstają warunki do spontanicznej regeneracji lasu, ale również następują zmiany w odnowieniu naturalnym powierzchni. Po zaburzeniu pozostają martwe lub żywe struktury w ekosystemie tzw. dziedzictwo biologiczne (Dobrowolska 2006a). Ilość i rodzaj tego dziedzictwa różni się w zależności od zaburzenia, a tym samym prowadzi do ogromnego zróżnicowania punktu startowego w rozwoju struktury drzewostanu. Powinniśmy zatem pozostawiać jak najwięcej żywych i martwych drzew, dzięki czemu doprowadzimy do wielkiego zróżnicowania warunków powstawania odnowienia naturalnego oraz zwiększymy różnorodność biologiczną lasu. Zachowanie zróżnicowanej struktury jest najważniejszym celem na obszarach po wielkich zaburzeniach.

3. Rozwój większości lasów na świecie jest kształtowany przez zaburzenia, a ich trwałość także zależy od nich. Jeśli struktura i funkcjonowanie lasów są kształtowane przez naturalne zaburzenia, to gospodarka lasów też powinna je uwzględniać. Gospodarka leśna, jeśli ma być oparta na ekologii, powinna dostrzegać konstruktywną rolę naturalnych zaburzeń w budowaniu względnej trwałości zagospodarowanych ekosystemów leśnych. W świadomości leśników utrwaliło się przekonanie, że zaburzenia są katastrofą, której skutki trzeba jak najszybciej usuwać, ponieważ fragment lasu pozostawiony samemu sobie nie tylko zginie, ale stanie się rozsądnikiem „zarazy” na drzewostany sąsiednie (Szwagrzyk 1991). Chociaż taki pogląd był popularny w latach 80. ubiegłego stulecia, jednak wciąż jest aktualny. Zapisy w Zasadach Hodowli Lasu (Rozwałka 2003), czy w Zaleceniach w zakresie uznawania, oceny i ewidencjonowania odnowień naturalnych (2005), także traktują zaburzenia jako katastrofę i zmuszają leśników do uprzątnięcia ich skutków i odnowienia lasu w jak najkrótszym okresie czasu (co najwyżej 5 lat).

4. Wydaje się, że podejście do zaburzeń powinno być inne niż zazwyczaj jest stosowane w praktyce. Zwłaszcza, że do proekologicznego modelu leśnictwa zobowiązują nas wszystkie dokumenty prawne, jakie pojawiły się po roku 90. ubiegłego stulecia. Przede wszystkim należy je traktować jako stały element w ekosystemach leśnych. Warto by było uzyskać zgodę Dyrekcji Generalnej LP na pozostawienie naturalnej sukcesji przynajmniej części powierzchni pozbawionej lasu w wyniku zaburzenia. Nawet w przypadku rozległych zaburzeń należy odstąpić od schematu. Oczywiście należy odnawiać sztucznie powierzchnie uszkodzone, ale wkroczenie z tymi odnowieniami można opóźnić. Dajmy najpierw szansę przyrodzie. Pozwólmy na spontaniczną regenerację lasu na powierzchniach powstałych w wyniku zaburzeń naturalnych czy antropogenicznych. Wiele przykładów wskazuje na to, że regeneracja powierzchni, których nie zdążono odnowić następuje bardzo szybko. Tak było na terenie Nadleśnictwa Rudy Raciborskie, gdzie spontaniczna regeneracja objęła powierzchnie, na które leśnicy nie zdążyli z odnowieniem sztucznych (Dobrowolska 2008b). Tak też dzieje się na terenie Nadleśnictwa Pisz. Tam, gdzie nie wkroczone z odnowieniami sztucznymi pojawia się las różnogatunkowy. Podobne zjawisko występuje w drzewostanach Beskidów, które nie były objęte tymi badaniami. Zamierające świerki są stopniowo usuwane, a na ich miejsce wkracza buk, świerk i jodła.

5. Starając się prowadzić gospodarkę leśną zblizoną do natury należy zidentyfikować typ i częstość zaburzeń w ekosystemie. Planując prace hodowlane warto sięgnąć nie tylko do danych historycznych dotyczących naturalnych zakłóceń, ale także odnieść się do bieżących badań o zdarzeniach je poprzedzających. Badania gleby oraz badania dendrochronologiczne mogą dostarczyć wielu danych na temat zaburzeń w określonym czasie. Wcześniejsze dane na temat chorób czy śmiertelności, wzrostu udziału osobników r-strategii, spadku liczebności lub rozmieszczenia dużych organizmów mogą doskonale odzwierciedlać historię zaburzeń (Odum 1969). Niektóre indykatory, takie jak obecność pewnych polutantów lub niezwykle zróżnicowanie poziomów gleby (po powodzi) może również dostarczyć informacji na temat występowania zakłóceń w przeszłości. Dane historyczne pomogą leśnikom określić prawdopodobieństwo występowania danego typu zaburzeń, np. powodzi czy wiatrolomu (Vogt et al. 1997).

6. Podsumowując rozważania na temat zaburzeń i ich roli w odnowieniu lasu można powiedzieć, że leśnicy często widzą drzewostan jako jednostkę strukturalną, bazując na klasycznej definicji drzewostanu - grupy drzew o względnie homogenicznej strukturze i składzie. Natomiast z punktu widzenia ekologii lepiej jest patrzeć na drzewostan, jak na mozaikę różnych jednostek strukturalnych. A zatem zmiana definicji drzewostanu, która

zawierałaby wielorakość jednostek strukturalnych, jest nowym wyzwaniem, tak jak definicja minimalnej wielkości drzewostanu i granic pomiędzy drzewostanami.

7. W dotychczasowej praktyce hodowlanej coraz częściej zwraca się uwagę na odnowienie naturalne drzewostanów. Zapisy zawarte w Zasadach Hodowli Lasu (Rozwałka 2003) umożliwiają spontaniczne odnowienie drzewostanów dojrzałych, w tym również złożonych z gatunków światłożądnych (So, Brz, Md). W „Zaleceniach w zakresie uznawania, oceny i ewidencjonowania odnowień naturalnych” (2005) zwiększono zakres obszarów przeznaczonych do odnowienia samosiewnego. Nie uwzględniono jednak powierzchni powstałych w wyniku zaburzeń, a zwłaszcza zaburzeń wielkopowierzchniowych. Dlatego też wydaje się konieczne uwzględnienie możliwości naturalnej regeneracji lasu na tych powierzchniach. Wyniki przedstawionych badań wskazują na możliwość uzyskania zadowalających odnowień naturalnych różnych gatunków drzew leśnych na powierzchniach pozbawionych lasu w wyniku zaburzenia w różnej skali przestrzennej (Dobrowolska 2006, 2008).

8. W ostatnich latach obserwuje się zmiany klimatu (Parry 2000; Santos et Corte-Real 2006). Rosnąca zawartość CO<sub>2</sub> i innych gazów cieplarnianych w atmosferze powoduje dalsze podnoszenie średniej globalnej temperatury. Czas trwania oraz wielkość opadów atmosferycznych może zmieniać się prowadząc do częstszego występowania letnich susz (IPCC 2007). Konsekwencją zmiany rozkładu opadów (mniej opadów letnich, a więcej opadów późną zimą i wczesną wiosną) będzie nasilenie powodzi w Europie (Kundzewicz et al. 2006). W efekcie zmian klimatu rośnie też częstość oraz nasilenie innych zjawisk ekstremalnych, takich jak susze, burze oraz powodzie (Rial et al. 2004). Wydaje się, że następne pokolenia leśników powinny w znacznie większym stopniu zrozumieć i naśladować naturalne zaburzenia niż jest to obecnie praktykowane (Bengtsson et al. 2000). Szczególnie pilna jest potrzeba wypracowania praktyk zagospodarowania lasu uwzględniających naturalne zaburzenia. Zrozumienie dynamiki naturalnych zaburzeń i regeneracji lasów ma istotne znaczenie dla funkcjonowania ekosystemów, ich trwałości, jak również zachowania różnorodności biologicznej w lasach europejskich przekształconych przez człowieka.

## Literatura

- Aber J.D., Melillo J.M. 1991. *Terrestrial Ecosystems*. Saunders College Publishing, Holt, Richard and Winston. Orlando FL, 429 pp.
- Attwill P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63: 247–300.
- Barnes B.V., Zak D.R., Denton S.R., Spurr S.H. 1998. *Forest Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.

- Bazzaz F.A. 1996. Plants in changing environments. Cambridge University Press.
- Bendel M., Kienast, F., Bugmann, H., Rigling, D. 2006. Incidence and distribution of *Heterobasidion* and *Armillaria* and their influence on canopy gap formation in unmanaged mountain pine forests in the Swiss Alps. *European Journal of Plant Pathology*, 116: 2: 85–93.
- Bengtsson J., Nilsson S.G., Franc, A., Menozzi P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39–50.
- Bigler C., Kulakowski D., Veblen T. T. 2005. Multiple disturbance interactions and drought influence fire severity in Rocky Mountain subalpine forests. *Ecology*, 86, 11: 3018–3029.
- Bormann F.H., Likens G.E. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. New York: Springer-Verlag.
- Brokaw N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75, 1: 9–19.
- Brown N. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 2: 153–168.
- Brzeziecki B. 2000. Podstawy teoretyczne. [w:] Rola dębu w przywracaniu naturalnego charakteru żyznych fitocenoz w warunkach zmian środowiska (na przykładzie wybranych drzewostanów w Nadleśnictwie Garwolin). Dokum. IBL, Warszawa.
- Canham C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, 69(3): 786–795.
- Clark J.S. 1996. Disturbance and population structure on the shirting mosaic landscape. [w:] Forest management (ed. Samson F.B., Knopf F.L.). New York – Berlin – Heidelberg, Springer.
- Clebsch E.E., Busing R.T. 1989. Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a southern Appalachian cove forest. *Ecology*, 70 (3): 728–735.
- Clements F.E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication 520, Washington, DC.
- Coates K.D. 2002. Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 155: 387–398.
- Dale V.H., Haeuber R.A. (ed.) 2001 Applying Ecological Principles to land management. Springer-Verlag New York, Inc.
- DeAngelis D.L., Waterhouse J.C. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs*, 57: 1–21.
- Denslow J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 431–451.
- Denslow, J. S., Spies, T. 1990. Canopy gaps in forest ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 (5): 617–667.
- Dickman A., Cook S. 1989. Fire and fungi in a mountain hemlock forest. *Canadian Journal of Botany*, 67 (7): 2005–2016.
- Długosz J. 2005. Roczniki czyli Kroniki sławnego Królestwa Polskiego. Wydawnictwo Naukowe PAN. Warszawa.
- Dobrowolska D. 1996. Dynamika odnowienia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w zasięgu wyspowym na Podlasiu na przykładzie rezerwatu Jata. SGGW, Warszawa.
- Dobrowolska D. 2006a. Dynamika luk w drzewostanach mieszanych rezerwatu Jata. *Leśne Prace Badawcze*, 4: 61–75.
- Dobrowolska D. 2006b. Oak natural regeneration and conversion process in mixed Scott pine stands. *Forestry*, 5: 503–513.
- Dobrowolska D. 2006c. Warunki mikroklimatyczne w lukach w drzewostanach mieszanych w rezerwacie Jata. *Leśne Prace Badawcze*, 3: 45–56.
- Dobrowolska D. 2007a. Rola luk w odnawianiu drzewostanów mieszanych w rezerwacie Jata. *Sylwan*, 4: 14–25.
- Dobrowolska D. 2007b. Wpływ wielkości luki na wzrost i rozwój jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w drzewostanach mieszanych w rezerwacie Jata. *Sylwan*, 3: 29–35
- Dobrowolska D., 2007c. Odnowienie naturalne lasu w drzewostanach uszkodzonych przez wiatr na terenie północno-wschodniej Polski. *Leśne Prace Badawcze*, 2: 45–60.
- Dobrowolska D. 2008a. Effect of stand density on oak regeneration in flood plain forests in Lower Silesia, Poland. *Forestry*, 81 (4): 511–523.
- Dobrowolska D. 2008b. Odnowienie naturalne na powierzchniach uszkodzonych przez pożar w Nadleśnictwie Rudy Raciborskie. *Leśne Prace Badawcze*, 3: 255–264.
- Drenkhan R., Hanso M. 2004. Recent natural disturbances in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) plantations and stands of South-East Estonia: causes and consequences. *Transactions of the Faculty of Forestry, Estonian Agricultural University*, 37: 17–22.
- Edman M., Jönsson M., Jonsson B.G. 2007. Fungi and wind strongly influence the temporal availability of logs in an old-growth spruce forest. *Ecological Applications*, 17 (2): 482–490.
- Egler F.E., 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetation*, 4: 412–417.
- Faliński J.B., 1978. Uprooted trees, their distribution and influence on the primeval forest biotope. *Vegetation*, 38: 175–183.
- Forman R.T.T. 1987. The ethics of isolation, the spread of disturbance, and landscape ecology. [w:] Landscape heterogeneity and Disturbance. (ed. Turner M.G.) New York: Springer-Verlag.
- Franklin J.F., Spies T.A., Van Pelt R., Carey A.B., Thornburgh D.A., Rea Berg D., Linder Mayer D.B., Hormon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K., Chen J. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155: 399–423.
- Grassi G., Minotta G., Tonon G., Bagnaresi U. 2004. Dynamic of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 141–149.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Chichester, England, 222pp.
- Harley B.D., Leduc A., Gauthier S., Bergeron Y., 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 155: 369–385.

- Heinselman M.L. 1970. Restoring fire to the ecosystems of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota, and to similar wilderness areas. Proceedings. Tall Timbers Fire Ecol. Conf., Tallahassee, Fla., 10: 9–23.
- Henry J.D., Swan J.M.A. 1974. 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.
- Hill S.B., Mallik A. U., Chen H.Y.H. 2005. Canopy gap disturbance and succession in trembling aspen dominated boreal forests in northeastern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (8): 1942–1951.
- Hobbs R.J., Huenneke L.F. 1996. Disturbance, diversity, and invasion; implications for conservation. In: Samson F.B., Knopf F.L. (ed.) *Forest Management*. Springer-Verlag New York, Inc.
- Holeksa J. 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie świerka a struktura i dynamika karpackiego boru górnośląskiego. *Monographiae Botanicae*, 28: 1–209.
- Holling C.S. 1986. The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. [w:] Sustainable development of biosphere. (ed. W.M. Clark i R.E. Munn). Oxford University Press, 292–320.
- Holling C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 447–502.
- Jaworski A., 1997. Carpathian forests of primeval character and their importance in shaping the pro-ecological model of forest management in mountains. *Sylvan*, 141 (4): 33–49.
- Jensen M.E., Bourgeron P.S., 2001. A guidebook for integrated ecological assessments. Springer-Verlag New York Berlin Heidelberg.
- Jonášová M., Matějková I. 2007. Natural regeneration and vegetation changes in wet spruce forests after natural and artificial disturbances. *Canadian Journal of Forest Research*, 37 (10): 1907–1914.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organism as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.
- Jørgensen S.E., Müller F. (ed.) 2000. Handbook of ecosystem theories and management. Lewis Publishers.
- Kneeshaw D.D., Bergeron Y. 1996. Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 88–898.
- Kneeshaw D.D., Bergeron Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79 (3): 783–794.
- Korpel' S. 1987. Dynamics of the structure and development of natural beech (*Fagus sylvatica*) forests in Slovakia. *Acta Facultatis Forestalis Zvolen*, 29: 59–85.
- Kozłowski B. 2005. Huragan w Puszczy Piskiej. www.polska.pl, dostęp z dnia 5.01.2010.
- Kulakowski D., Veblen T.T. 2007. Effect of prior disturbances on the extent and severity of wildfire in Colorado subalpine forests. *Ecology*, 88 (3): 759–769.
- Kundzewicz Z.W., Radziejewski M., Pinskiar I. 2006. Precipitation extremes in the changing climate of Europe. *Climate Research*, 31: 51–58.
- Kuuluvainen T., 2002. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity. *Silva Fennica*, 36 (1): 5–11.
- Lawton R.O., Putz F.E. 1988. Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 69 (3): 764–777.
- Leibundgut H. 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweizer Zeitschrift für Forstwes*, 110: 111–124.
- Lewis K.J., Lindgren B.S. 2002. Relationship between spruce beetle and tomentosus root disease: two natural disturbance agents of spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 31–37.
- Lindenmayer D., McCarthy M.A. 2002. Congruence between natural and human forest disturbance: a case study from Australian montane ash forests. *Forest Ecology and Management*, 155: 319–335.
- Lundquist J. E. 2000. A method of estimating direct and indirect effects of *Armillaria* root disease and other small-scale forest disturbances on canopy gap size. *Forest Science*, 46 (3): 356–362.
- Mitchel R.J., Palik B.J., Hunter M.L. 2002. Natural disturbance as a guide to silviculture. *Forest Ecology and Management*, 155: 315–317.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley, New York, 547 pp.
- Niedziałkowski W. 1935. Monografia fitogeograficzno-leśna rezerwatów jodłowych w Nadleśnictwie Państwowym Łuków ze szczególnym uwzględnieniem stosunków typologicznych. Warszawa, Instytut Badawczy Leśnictwa.
- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262–270.
- Oliver C. D., Larson B. C. 1996. Forest stand dynamics. New York, John Wiley & Sons, 100 pp.
- Olson J.S. 1958. Rate of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.*, 119: 125–170.
- Palik B.J., Mitchell R.J., Hiers J.K. 2000. Modeling silviculture after natural disturbance to sustain biodiversity in the longleaf pine (*Pinus palustris*) ecosystem: balancing complexity and implementation. *Forest Ecology and Management*, 155: 347–356.
- Paluch J.G. 2007. The spatial pattern of a natural European beech (*Fagus sylvatica* L.) – silver fir (*Abies alba* Mill.) forest: a patch-mosaic perspective. *Forest Ecology and Management*, 253, 1/3: 161–170.
- Petratis P.S., Latham R.E., Niesenbaum R.A. 1989. The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology*, 64: 393–418.
- Pickett S.T.A., Thompson J.N., 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 13: 27–37.
- Pickett S.T., White P.S. (ed.) 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, 472 pp.
- Pickett S.T.A., Kolasa J., Armesto J.J., Collins S.L., 1989. The ecological concept of disturbances and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54: 129–136.
- Platt W. J., Strong D. R. 1989. Treefall gaps and forest dynamics. *Ecology*, 70 (3): 535–576.
- Raup H.M. 1957. Vegetation adjustment to the instability of the site. Proceedings and papers of the 6th technical meeting of the International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Edinburgh, June 1956: 36–48.
- Rebertus A.T., Veblen T.T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del

- Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 4 (5): 641–654.
- Remmert H. (ed.) 1991. The mosaic-cycle concept of ecosystems. Berlin: Springer-Verlag.
- Rial J.A., Pielke S.R., Beniston M., Claussen M., Candell J., Cox P., Held H., De Noblet-Ducoudre N., Prinn R., Reynolds J.F., Salas J.D., 2004. Nonlinearities, feedbacks and critical thresholds within the earth's climate system. *Climatic Change*, 65: 11–38.
- Rozenbergar D., Mikac S., Anic I., Diaci J. 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry*, 80 (4): 431–443.
- Rozwałka E. (2003). *Zasady Hodowli Lasu*. Warszawa, DGLP.
- Runkle J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. [w:] *The ecology of natural disturbances and patch dynamics* (ed. S.T.A. Pickett, P.S. White), Orlando, Fla., Academic Press, ISBN 0125545207: 17–33.
- Runkle J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests in eastern North America. *Ecology*, 63: 1533–1546.
- Runkle J.R. 1990. Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 632–641.
- Santos J., Corte-Real J. 2006. Temperature extremes in Europe and wintertime large-scale atmospheric circulation: HadCM3 future scenarios. *Climate Research*, 31: 3–18.
- Seymour R.S., White A.S., de Maynadier P.G. 2002. Natural disturbance regimes in northeastern North America – evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 155: 357–367.
- Spies T.A., Franklin J.F., Klopsch M., 1990. Canopy gaps in Douglas fir forests of the Cascade Mountains. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 64–658.
- Sprugel D.G. 1991. Disturbance, equilibrium, and Environmental variability: What is “natural” vegetation in a changing environment? *Biological Conservation*, 58: 1–18.
- Spurr S.H., Barnes B.V. 1980. *Forest Ecology*. Wiley, New York, 687 pp.
- Szwagrzyk J. 1991. Dynamika lasów naturalnych a koncepcja ochrony rezerwatowej: źródła konfliktu i propozycje rozwiązań. *Prace i Materiały Muzeum im. prof. Władysława Szafera*, 4: 153–159.
- Szwagrzyk J. 1995. Teoria sukcesji ekologicznej na tle współczesnych badań; przykłady z lasów Ameryki Północnej. *Wiadomości Ekologiczne*, 39, 1/2: 71–80.
- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiadomości Ekologiczne*, 46 (1): 3–19.
- Townsend P.A., Eshleman K.N., Welcker C. 2004. Remote sensing of gypsy moth defoliation to assess variations in stream nitrogen concentrations. *Ecological Applications*, 14 (2): 504–516.
- Turner M.G., Dale V.H., Everham E.H. III 1997. Fires, hurricanes and volcanoes: comparing large disturbances. *BioScience*, 47: 758–768.
- Veblen T.T. 1992. Regeneration dynamics. [w:] *Plant succession: theory and prediction*. (ed. D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet, T.T. Veblen). London, Chapman & Hall, 152–187.
- Veblen T.T., Hadley K.S., Nel E.M., Kitzberger T., Reid M., Villalba R. 1994. Disturbance regime and disturbance interaction in a Rocky Mountains subalpine forest. *Journal of Ecology* 58: 125–135.
- Veblen T.T., Kitzberger T., Villalba R., Donnegan J. 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs*, 69: 47–67.
- Vogt K.A., Gordon J.C., Wargo J.P., Vogt D.J. and collaborates. 1997. *Ecosystems. Balancing science with management*. New York, Springer Verlag Inc.
- White P.S. 1979. Patterns, process, and natural disturbances in vegetations. *Botanical Review*, 45: 229–299.
- White P.S., Pickett S.T.A. 1985. Natural disturbances and patch dynamics: an introduction. [w:] Pickett S.T.A and White P.S. (ed.) *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*. Orlando, Fla., Academic Press, ISBN 0125545207, 3–13.
- Whitmore T.C. 1982. On pattern and process in forestry. [In:] *The plant community as a working mechanism*. Oxford, Blackwell: 45–59.
- Woods K.D. 1984. Patterns of tree replacement: canopy effects on understory pattern in hemlock – northern hardwood forests. *Vegetatio*, 56: 87–107.
- Worrall J.J., Lee T.D., Harrington T.C. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in *Picea-Abies* forests of Crawford Notch, New Hampshire, USA. *Journal of Ecology* (Oxford), 93 (1): 178–190.
- Yamamoto S., 2000. Forest gap dynamics and tree regeneration. *Journal of Forest Research*, 5: 223–229.

## Materiały źródłowe

- IPCC 2007. Greek paper. Adapting to climate change in Europe – options for EU action. The Commission of the European Communities, 849: 1–27.
- Parry M.L. 2000. Assessment of potential effects and adaptations for climate change in Europe. The Europe ACACIA project. Jackson Environmental Institute, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Polityka Leśna Państwa 1997. Ministerstwo Ochrony Środowiska, Zasobów Naturalnych i Leśnictwa.
- Raport o stanie lasów w Polsce w 2006. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa.
- Ustawa o lasach z 28 września 1991. PGL LP.
- Zalecenia w zakresie uznawania, oceny i ewidencjonowania odnowień naturalnych. 2005. DGLP. Załącznik Nr 1 do Zarządzenia Nr 47A w z dnia 30.09.2005 r. w zakresie uznawania, oceny i ewidencjonowania odnowień naturalnych.