



**UNIWERSYTET RZESZOWSKI**  
**WYDZIAŁ BIOTECHNOLOGII**

**mgr Magdalena Koziarz**

Struktura przestrzenna i wiekowa naturalnego  
odnowienia dębów (*Quercus robur* i *Q. petraea*) na  
Pogórzu Karpackim – w kontekście wybranych  
czynników środowiskowych

Praca doktorska wykonana w Katedrze Agroekologii oraz Katedrze  
Agrobiologii i Ochrony Środowiska  
pod kierunkiem dr hab. Andrzeja Bobca, prof. UR.

Dziedzina nauki ścisłe i przyrodnicze,  
Dyscyplina nauki biologiczne

Rzeszów 2019

*Pragnę złożyć bardzo serdeczne podziękowania  
Szanownemu Panu Profesorowi dr hab. Andrzejowi Bobcowi,  
mojemu Promotorowi za nieocenioną pomoc udzieloną w trakcie przygotowywania pracy doktorskiej,  
za cierpliwość i wyrozumiałość oraz motywację do krytycznego spojrzenia na problematykę badawczą.  
Szczególne podziękowania pragnę złożyć Panu Profesorowi za cenne rady i wskazówki, sugestie  
dotyczące prawidłowej interpretacji wyników, wsparcie merytoryczne,  
oraz za pomoc w redagowaniu pracy.*

*Chciałam wyrazić głęboką wdzięczność Panu dr Pawłowi Wolańskiemu za pomoc w interpretacji  
danych fitosocjologicznych.  
Panu mgr Janowi Ziobro, Pani mgr Jolancie Ziobro, Panu mgr Tomaszowi Janiec i Panu mgr  
Michałowi Tarczoń za pomoc w pracach terenowych.*

*Państwu Grażynie i Zbigniewowi Muzykarz za życzliwość i serdeczność.*

*W szczególności dziękuję mojej Mamie za nieustanne wsparcie, motywację oraz  
niegasnącą wiarę we mnie.*

Badania w niniejszej pracy zostały sfinansowane ze środków grantu  
NCN 2013/11/B/NZ9/00793 *Zadrzewienia dębowe w krajobrazie wiejskim regionu*  
*Karpat: pochodzenie, dynamika i wartości przyrodnicze*

## **Spis treści**

|          |                                                                                               |           |
|----------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>WSTĘP</b>                                                                                  | <b>6</b>  |
| 1.1      | Abiotyczne czynniki wpływające na odnawianie się dębu                                         | 7         |
| 1.1.1    | Wymagania świetlne                                                                            | 7         |
| 1.1.2    | Wymagania edaficzne i wilgotnościowe                                                          | 10        |
| 1.1.3    | Wymagania cieplne                                                                             | 12        |
| 1.1.4    | Wpływ pożarów                                                                                 | 13        |
| 1.2      | Biotyczne czynniki wpływające na odnawianie się dębu                                          | 14        |
| 1.2.1    | Wpływ roślinności                                                                             | 15        |
| 1.2.1.1  | Ułatwienie wzrostu i odporność zespołowa                                                      | 15        |
| 1.2.1.2  | Konkurencja                                                                                   | 18        |
| 1.2.2    | Wpływ owadów                                                                                  | 18        |
| 1.2.3    | Wpływ ssaków i sójki                                                                          | 20        |
| 1.3      | Czynniki fitopatologiczne                                                                     | 24        |
| 1.4      | Znaczenie naturalnej i antropogenicznej dynamiki biocenoz                                     | 25        |
| <b>2</b> | <b>ZAŁOŻENIA, OGRANICZENIA, HIPOTEZY I CELE BADAWCZE</b>                                      | <b>27</b> |
| 2.1      | Hipotezy badawcze                                                                             | 28        |
| 2.2      | Cele pracy                                                                                    | 29        |
| <b>3</b> | <b>TEREN BADAŃ</b>                                                                            | <b>30</b> |
| <b>4</b> | <b>MATERIAŁ BADAWCZY I METODY</b>                                                             | <b>32</b> |
| 4.1      | Rodzaje powierzchni                                                                           | 32        |
| 4.2      | Inwentaryzacja odnowienia pod okapem drzewostanu                                              | 33        |
| 4.3      | Analiza ognisk regeneracji dębu w kontekście struktury mozaikowej krajobrazu                  | 37        |
| 4.4      | Szczegółowa struktura przestrzenna płatów z odnowieniem dębowym                               | 39        |
| 4.5      | Tempo przyrostu młodych dębów na wysokość w środowisku nieleśnym                              | 39        |
| 4.6      | Wpływ względnego natężenia fotosyntetycznie czynnego promieniowania na powstawanie odnowienia | 39        |
| 4.7      | Eksperyment, pomiary                                                                          | 40        |

|       |                                                                                                  |     |
|-------|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 4.8   | Metody i narzędzia statystyczne                                                                  | 40  |
| 4.8.1 | Aparatura i oprogramowanie                                                                       | 41  |
| 5     | WYNIKI                                                                                           | 42  |
| 5.1   | Ogólne dane o zagęszczeniu odnowienia                                                            | 42  |
| 5.2   | Fitosocjologiczna charakterystyka nieleśnych fitocenoz z odnowieniem dębowym                     | 43  |
| 5.3   | Odnowienie dębowe w młodych zapustach roślinności drzewiastej                                    | 45  |
| 5.4   | Struktura przestrzenna odnowień dębowych i charakterystyka najbliższego sąsiedztwa młodych dębów | 48  |
| 5.5   | Wpływ niskich pożarów na rozwój odnowienia dębowego                                              | 55  |
| 5.6   | Odnowienia dębowe w kontekście zróżnicowania krajobrazu                                          | 59  |
| 5.7   | Dynamika przyrostu na wysokość odnowienia dębowego                                               | 61  |
| 5.8   | Odnowienie a fotosyntetycznie czynne promieniowanie                                              | 64  |
| 6     | DYSKUSJA                                                                                         | 65  |
| 6.1   | Środowiskowa „przynależność” dębu                                                                | 65  |
| 6.2   | Fotoklimat „dębowej osnowy”                                                                      | 66  |
| 6.3   | Uszkodzenia młodych dębów a sukces regeneracji                                                   | 69  |
| 6.4   | Regeneracja dębu w zróżnicowanym i zmieniającym się krajobrazie - implikacje praktyczne          | 71  |
| 7     | WNIOSKI                                                                                          | 75  |
| 8     | STRESZCZENIE                                                                                     | 77  |
| 9     | SUMMARY                                                                                          | 81  |
| 10    | BIBLIOGRAFIA                                                                                     | 85  |
| 11    | WYKAZ TABEL                                                                                      | 102 |
| 12    | WYKAZ RYCIN                                                                                      | 103 |

# 1 Wstęp

Przejaw warunków zapewniających wysoką szansę sukcesu w zastąpieniu dojrzałego osobnika nowym dojrzałym osobnikiem następnej generacji, odnoszących się do cech gatunkowych i związanych z nimi procesów (tj. od kwitnienia przez powstawanie wartościowych nasion, rozsiewanie, kiełkowanie i powstanie siewki, po wpływ podłoża, ściółki, interakcje z innymi organizmami) nazywamy niszą regeneracyjną (Grubb 1977). Z definicji niszy regeneracyjnej nie wynika więc, że miejsce zwolnione przez obumarłe lub wycięte dorosłe drzewo spełnia jej warunki. W przypadku organizmów długowiecznych, do jakich należą drzewa, zmiana parametrów środowiskowych otoczenia danego osobnika, od momentu jego pojawienia się do osiągnięcia wieku dojrzałego lub starości, może oznaczać niemal całkowitą utratę możliwości zastąpienia go przez przedstawiciela nowego pokolenia tego samego gatunku. Dlatego, zapewnienie trwałej obecności poszczególnych gatunków na określonym obszarze wymaga odpowiedniego rozpoznania wymagań środowiskowych niezbędnych dla pojawiania się i przeżywalności ich młodych osobników. Niniejsza rozprawa jest efektem kilkuletnich obserwacji różnych czynników wpływających na odnawianie się dębów w krajobrazie wiejskim Pogórza Karpackiego.

*Quercus robur* L. (dąb szypułkowy) i *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (dąb bezszypułkowy)<sup>1</sup> to blisko spokrewnione gatunki z sekcji europejskich dębów białych o dużym znaczeniu ekonomicznym i ekologicznym. Biocenozy związane z dębowymi drzewostanami są siedliskiem wielu rzadkich roślin zarodnikowych, roślin naczyniowych i bezkręgowców (Berg et al. 1994; Ranius i Jansson 2000; Götmark 2007). Według Mitchell et al. (2019) z *Q. robur* / *Q. petraea* związanych jest 2300 gatunków organizmów w tym 326 obligatoryjnie.

Choć oba gatunki mają szerokie amplitudy ekologiczne, to ich naturalne odnowienie<sup>2</sup> napotyka w lasach na duże trudności. Po raz pierwszy zagadnienie to stało się przedmiotem systematycznych badań na początku XX w. (Watt 1919). Od czasu pionierskiej publikacji A.S. Watt'a odnowieniu dębów poświęcono wiele projektów badawczych w różnych częściach Europy, których trwałym śladem są liczne naukowe publikacje (Shaw 1974; Palmer et al. 2004; Götmark et al. 2005; Rackham 2006; Petritan et al. 2013). Odnowienie dębu stało

---

<sup>1</sup> Z uwagi na duże pokrewieństwo i podobieństwo strategii odnawiania się obu gatunków, o ile inaczej nie wynika z kontekstu, w wielu miejscach niniejszej pracy są one traktowane łącznie jako „dąb”, „dęby”.

<sup>2</sup> W niniejszej pracy „odnowienie” (tytułowe) oznacza: (1) populację młodych dębów, obejmującą zarówno najmłodsze siewki (w lesie zaliczane do „nalotu”) jak i starsze osobniki, których pierśnica nie przekroczyła 7 cm (w lesie stanowią „podrost”); (2) całość procesu wzrostu, obejmującego kiełkowanie, stadium siewki i dorastanie do kategorii „drzewostan” (pierśnica >7 cm); synonimem tego znaczenia „odnowienia” jest „regeneracja”.

się jednym z najbardziej aktualnych przedmiotów debat dotyczących przyszłości europejskich lasów (Kelly 2002). Z tego względu, w trosce o przyszłość drzewostanów dębowych, w gospodarce leśnej podejmowane są próby oceny dotychczasowych zabiegów i opracowania nowych zaleceń dotyczących metod ich odnowienia (Wagner i Lundqvist 2005; Götmark 2010).

W pracy skupiono się na naturalnej regeneracji dębów. Do naturalnych odnowień dochodzi głównie na terenach otwartych i półotwartych. Młode samotne dęby jak i zapusty dębowe pojawiają się licznie na opuszczonych łąkach, pastwiskach, ugorach czy skrajach lasów. Środowiska sprzyjające odnowieniu łączy brak lub jedynie częściowy okap koron drzew i zwykle bujna roślinność zielna ze znacznym udziałem traw. Z systematycznej analizy piśmiennictwa poświęconego odnawianiu się *Q. robur* i *Q. petraea*, wynika, że zdecydowana większość dotychczasowych prac wychodzi z założenia, że są to gatunki leśne, których cała historia życiowa związana jest ze środowiskiem leśnym (Faliński 1986; Brzeziecki 2000; Brzeziecki i Kienast 1994; Annighöfer et al. 2015; Leuschner i Ellenberg 2017). Przeprowadzona niedawno meta-analiza tematycznego piśmiennictwa wykazała, że przyjęcie takiego założenia wynika z pominięcia kluczowych dla skutecznego odnawiania się adaptacji ewolucyjnych dębu, dzięki którym jest on niezwykle efektywnym kolonizatorem środowisk nieleśnych. Autorzy opracowania sugerują, że właściwym środowiskiem dla badań nad odnowieniem tego drzewa nie jest las, lecz zróżnicowany krajobraz, w którym warunkuje ono istnienie swoistej „drzewiastej osnowy” (ang. *oakscape*, Bobiec et al. 2018).

Na proces odnowienia dębów wpływa wiele czynników zarówno abiotycznych jak i biotycznych. Do pierwszej grupy zalicza się warunki świetlne, wilgotnościowe, glebowe oraz zewnętrzne zaburzenia, w tym pożary (Welander i Ottosson. 2000; Hutchinson et al. 2005; Annighöfer et al. 2015). Do czynników biotycznych należy wpływ otaczającej roślinności i presja zwierzyny (Kuiters i Slim 2003; Perea et al. 2011a; Jensen i Löf 2017).

## **1.1 Abiotyczne czynniki wpływające na odnawianie się dębu**

### **1.1.1 Wymagania świetlne**

Większość gatunków dębów jest światłożądna. Cechę tę posiadają również dęby reprezentujące polską florę: dęby szypułkowy, bezszypułkowy i omszony *Q. pubescens* Willd. Dąb szypułkowy jest jednak bardziej światłożądny niż dąb bezszypułkowy (Ellenberg et al. 1992). Jednakże, nawet w obrębie jednego gatunku, wymagania w stosunku do światła mogą, w zależności od wieku i kontekstu środowiskowego, podlegać znacznym

modyfikacjom. Zapotrzebowanie na światło dębów rośnie z wiekiem i pogarszaniem się warunków wodnych i glebowych (Krahl-Urban 1959; Puchalski i Prusinkiewicz 1990).

Większość autorów uznaje, że głównym czynnikiem limitującym (lub nawet uniemożliwiającym) odnawianie się dębu w lasach jest niedobór światła (Vera 2000; Kelly 2002; Oliver et al. 2005). Według van Heesa (1997) i Niinemetsa (2007) dostępność światła w pobliżu gruntu w lasach klimatu umiarkowanego jest bardzo zmienna i wywiera silny wpływ na tworzenie i rozwój siewek drzew. Względne natężenie fotosyntetycznie czynnego promieniowania (ang. *photosynthetically active radiation*, PAR), nawet w jednogatunkowych drzewostanach dębowych, jest zbyt niskie (10% ogólnego PAR), by zapewnić sukces regeneracyjny dębów.

Jak zauważa von Lüpke (1995) naturalne odnowienie w drzewostanach dębowych, jest możliwe jedynie w lukach pomiędzy drzewami lub na stanowiskach o przerzedzonym okapie koron. Według tego autora regeneracja dębu bezszypułkowego jest możliwa w lukach o średnicy 17-20 m. Nie potwierdzają jednak tego m.in. badania prowadzone w Puszczy Białowieskiej, gdzie nawet kilkukrotnie większe luki nie gwarantują skutecznej regeneracji dębu szypułkowego. Jak się okazuje, nie tyle wielkość luki, co jej długotrwałość, pozytywnie wpływa na szanse efektywnej rekrutacji<sup>3</sup> młodych dębów (Bobiec 2007). Tymczasem, dominującym typem naturalnej dynamiki lasów liściastych Europy jest tzw. „dynamika luk” (ang. *gap dynamics*) polegająca na tworzeniu się licznych, względnie niewielkich ubytków w okapie drzewostanu, wypełnianych przez szybko awansujący, obecny już w momencie powstania luki podrost gatunków cienioznośnych (Bobiec 2007 i inni cytowani autorzy; Bobiec 2013; Petritan et al. 2013).

Według Grime’a i Jeffrey’a (1965) oba gatunki dębów znoszą ocienienie górne tylko we wczesnej młodości. Wzrost i przetrwanie w ciągu pierwszego roku życia w warunkach słabego oświetlenia siewki dębu zawdzięczają bogatym zasobom skrobi zawartym w żołądzu. Doświadczenie prowadzone przez Ziegenhagena i Kauscha (1993) wykazało, że dolny próg optimum względnej intensywności oświetlenia dla rozwoju dwuletnich dębów szypułkowych wynosił 25%. Większe zacienienie (10% pełnego oświetlenia) nie było już tolerowane. Analogicznie, badania Roussela (1972) wykazały, że próg tolerancji na zacienienie jednorocznych dębów stanowi poziom 10% nieograniczonego przez roślinność PAR. Nowsze badania potwierdzają, że dąb jest w stanie wegetować w warunkach 15%

---

<sup>3</sup> Rekrutacja to część procesu odnowienia odnosząca się do przejścia z niższej do wyższej kategorii wysokości.

pełnego oświetlenia przez wiele lat, jednak do prawidłowego wzrostu, potrzebuje co najmniej 20% ogólnego promieniowania świetlnego (Röhrig i Bartsch 2006).

Zdolność przystosowywania siewek do warunków świetlnych jest ważnym czynnikiem wpływającym na rozwój i przetrwanie szczególnie w lasach liściastych z gęstym podszytem, gdzie dostępność światła może być przestrzennie zróżnicowana (Löf 2000). Obecność gęstego podszytu zmniejsza dostępność światła do poziomu poniżej 10% pełnego oświetlenia i obniża ważny dla efektywności fotosyntezy stosunek promieniowania czerwonego do dalekiej czerwieni (Dobrowolska 2008; Domke et al. 2007). Istnieje szereg ewolucyjnych przystosowań, dzięki którym młode dęby są w stanie przeżyć w niejednorodnych warunkach fotoklimatu. Dostosowywanie się do warunków oświetlenia przejawia się zmiennością rozwoju pędu głównego, jednak opinie dotyczące charakteru obserwowanych zależności nie zawsze są zgodne. Wielu badaczy wskazuje, że zwiększenie zacienienia prowadzi do większych inwestycji młodych osobników *Q. petraea* i *Q. robur* w rozwój pędu kosztem rozwoju systemu korzeniowego (np. Ovington i MacRae 1960; Jarvis 1964a; Humphrey i Swaine 1997, Reif i Gärtner 2007). Ubogi system korzeniowy z kolei zmniejsza potencjał regeneracji uszkodzonych siewek (Kelly 2002). Do odmiennych wniosków doszli amerykańscy badacze, Sander (1971) oraz Larsen i Johnson (1998). Według nich młode dęby rosnące w większym zacienieniu inwestują w rozwój systemu korzeniowego przy minimalizacji nakładów na rozbudowę części nadziemnych. Dzięki temu rośliny mają większą szansę przetrwania do wystąpienia korzystniejszych warunków świetlnych.

Siewki mogą modyfikować swoją morfologię jak również procesy fizjologiczne, takie jak fotosynteza czy oddychanie, w celu zmniejszenia negatywnych skutków silnego zacienienia. Sadzonki uprawiane w zacienionym środowisku zmieniały swoją morfologię w celu lepszego wychwytywania światła, a te uprawiane w korzystnych warunkach fotoklimatu wykształciły morfologię sprzyjającą obniżeniu stresu suszy (Jensen et al. 2012c). Bieżące warunki świetlne determinują morfologiczne i fizjologiczne cechy liści na rozwijającym się pędzie. Na przykład grubość blaszki liściowej, czy zawartość chlorofilu dostosowują się do bieżących warunków oświetlenia. W celu właściwego funkcjonowania w zmieniającym się środowisku, można przypuszczać, że są to przystosowania dynamiczne, aktywowane fenologicznie lub ontogenetycznie (Walters 2005; Jensen et al. 2012c).

Cechy charakteryzujące rozwijający się pęd, jak np. liczba liści, w znacznym stopniu determinowane są podczas tworzenia pąka szczytowego. Tak więc, wzrost młodych dębów zależy nie tylko od aktualnych warunków oświetlenia ale również od warunków jakie panowały w poprzednim roku (Welander i Ottosson 1998; Jensen et al. 2012c).

W badaniach nad wpływem kilku czynników, w tym światła, składników odżywczych, wody, na wzrost siewek *Q. robur* stwierdzono, że poziom światła sam w sobie nie jest kluczowym czynnikiem kontroli wzrostu dębu w procesie naturalnego odnowienia. Decydujące znaczenie zyskuje on w synergii z innymi warunkami środowiska, przede wszystkim z warunkami wilgotnościowymi gleby (Löf et al. 1998).

Ponieważ omówiony w powyższej części rozprawy czynnik świetlny jest w decydujący sposób regulowany przez roślinność, również dalsza część rozdziału, poświęcona konkurencji (1.2.1.2) nawiązywać będzie do fotoklimatu kształtowanego przez fitocenozę.

### **1.1.2 Wymagania edaficzne i wilgotnościowe**

Według badań Krahla-Urbana (1959) dęby szypułkowy i bezszypułkowy mają niewielkie wymagania glebowe w sprzyjających warunkach klimatycznych. Oba gatunki występują na podłożu zarówno lekkim jak i ciężkim, luźnym i zbitym, zasobnym i ubogim, kwaśnym i zasadowym. Jednak w pobliżu północnej granicy zasięgu występowania, dęby zasiedlają głównie żyzne siedliska. Choć mogą występować na bardzo różnych glebach, optima obu gatunków względem gleby znacznie się różnią. Dąb szypułkowy preferuje gleby świeże do wilgotnych, a także kwaśne do zasadowych. Z kolei dąb bezszypułkowy wybiera gleby suche do świeżych, o pH kwaśnym do obojętnego (Bacilieri et al. 1995; Timbal i Aussenaca 1996). Znaczną tolerancję na odbiegające od optymalnych warunków glebowych zapewnia dębom szybko rozwijający się w pierwszych latach życia odpowiedni system korzeniowy. Silny, nie rozgałęziający się korzeń palowy przerasta nawet zbite warstwy gleby, docierając do głębiej położonych zasobów wody i składników mineralnych (Barzdajn i Zientarski 1993; Bréda et al. 1993a,b).

Badania z lat 1960. i wcześniejsze wskazywały, że lasy dębowe na piaskach składają się prawie wyłącznie z dębu bezszypułkowego. Na glebach wapiennych oba gatunki występowały rzadko, zwykle wypierane przez buk. Największą żywotnością, zarówno jeden jak i drugi gatunek dębu, wykazywał się na stanowiskach o umiarkowanej żyzności (Dengler 1944; Rubner 1960).

Do prawidłowego wzrostu siewek niezbędna jest odpowiednia ilość składników mineralnych. Im lepsza ich dostępność, tym większa liczba pędzeń i długości międzywęzli w każdym pędzeniu, co zwiększa całkowity przyrost pędu (Collet et al. 1997). Niedobór azotu silniej ogranicza wzrost młodych (2-10 lat) drzewek, niż niedobór fosforu. Nie wykazano natomiast jednoznacznego wpływu niedoboru potasu na wzrost młodych dębów bezszypułkowych (Bonneau 1996).

Jednym z głównych czynników ograniczających produktywność lasów jest susza lub nadmiar wody, powodujący suszę fizjologiczną. Zarówno w jednym jak i w drugim przypadku następuje zmniejszenie potencjału wody w roślinie, powodując, między innymi, zahamowanie procesu fotosyntezy, a przez to i wzrostu drzew. Choć dęby są drzewami stosunkowo tolerancyjnymi na suszę (Abrams 1990; Epron i Dreyer 1993), pomiędzy poszczególnymi gatunkami z rodzaju *Quercus* zachodzą duże różnice pod względem zapotrzebowania na wodę. Różne gatunki dębów wykształciły różne mechanizmy niwelowania stresu np. rozwijając głębokie korzenie, przystosowując anatomię i morfologię liści, ograniczając transpirację czy modyfikując alokację biomasy. Dąb szypułkowy jest zaliczany do gatunków wrażliwych na niedobór wody, z kolei dąb bezszypułkowy do grupy o pośredniej wrażliwości (Dickson i Tomlinson 1996). Wskazuje się też na większą wrażliwość dębu szypułkowego na obniżanie poziomu wód gruntowych (Rubner 1960; Becker i Lévy 1982).

Większa wrażliwość dębu szypułkowego na niedobór wody może wynikać z mniej wydajnej gospodarki wodnej u tego gatunku (Ponton et al. 2002). Wcześniej następuje u niego zahamowanie wzrostu i zamieranie pędu, podczas gdy dąb bezszypułkowy w takiej samej sytuacji efektywniej obniża intensywność transpiracji. Jednak nie wszyscy badacze potwierdzają istnienie znaczących różnic pomiędzy dębem szypułkowym i bezszypułkowym oraz ich reakcjami na suszę. Według badań Thomasa i Gauslinga (2000) oba gatunki reagują podobnie na niedobór wody oraz wykazują analogiczne mechanizmy przystosowawcze do umiarkowanej suszy.

U młodych dębów, zużycie wody zmienia się wraz z rozwojem rośliny, a także w zależności od zmian w środowisku. Zużycie wody i wzrost nie muszą być ze sobą ściśle skorelowane (Welander i Ottosson 2000). Istotnym czynnikiem wpływającym na dostępność dla odnowienia dębowego wody jest konkurencja. Jak wykazali Löf et al. (1998), jej negatywny wpływ pogłębia się w warunkach słabego oświetlenia.

Niedostateczna aeracja gleby spowodowana podtopieniem nie sprzyja odnowieniu dębu. Potwierdziły to m.in. badania Wagnera i Dreyera (1997), wykazując symptomy suszy fizjologicznej u kilkuletnich podtopionych sadzonek dębu. Nadmiar wilgoci w glebie lepiej znosi dąb szypułkowy, szybciej regenerując swoje funkcje fotosyntetyczne, niż dąb bezszypułkowy. O przystosowaniu dębu szypułkowego do okresowych podtopień świadczy obecność tego gatunku na glebach aluwialnych w dolinach rzecznych, a także w podmokłych zagłębieniach terenu (Jaworski 1995; Timbal i Aussenac 1996), na przykład w znanym

z północno-wschodniej Polski zespole dębniaka turzycowego – *Caricielongatae-Quercetum*, wikaryzującego z olsem turzycowym (Sokołowski 1972).

Jednak z badań Annighöfer et al. (2015) wynika, że zawartość wody w glebie, jakkolwiek w stosunkowo wąskim zakresie zróżnicowania wilgotności, nie jest czynnikiem istotnie wpływającym na zdolność regeneracyjną dębu.

Reasumując, dęby mogą występować naturalnie na glebach o różnym poziomie wilgotności, kwasowości i zasobności w składniki odżywcze. Ostatecznie jednak, o efektywnym odnowieniu decyduje synergiczny wpływ wszystkich tych czynników na zdolność młodych dębów do osiągnięcia przewagi w konkurencji z innymi gatunkami, np. z bukiem lub grabem (Lueschner i Ellenberg 2017).

### **1.1.3 Wymagania cieplne**

Rodzime gatunki dębów zaliczane są do gatunków o znacznych wymaganiach cieplnych (Krahl-Urban 1959; Puchalski i Prusinkiewicz 1990). Jednak to dąb bezszypułkowy częściej ulega uszkodzeniom przez silne mrozy niż dąb szypułkowy (Krahl-Urban 1959). Z tego względu zasięg tego drugiego gatunku rozciąga się znacznie dalej w kierunku północno-wschodnim. Optymalna średnia temperatura roczna dla dębu szypułkowego wynosi 13 °C, natomiast dla dębu bezszypułkowego 11 °C. U obu gatunków pierwsze objawy uszkodzeń mrozowych odnotowano w temperaturze -30 °C (Timbal i Aussenac 1996). Podczas tak znacznych spadków temperatury uszkodzane są pąki i gałązki oraz drewno, w którym tworzą się pierścienie mrozowe (jeden lub kilka martwych słoï), a także listwy mrozowe (Yakovlev i Yakovlev 2000).

Zakres uszkodzeń pąków dębu bezszypułkowego przez przymrozki wiosenne zależy od ich stadium fenologicznego. Pędy rozpoczynające rozwój są w mniejszym stopniu uszkodzane niż pędy u których już się wykształciły pierwsze liście i wystąpiła intensywna elongacja pędu (Chaar i Colin 1999). Badacze nie są zgodni co do różnic we wrażliwości obu gatunków na późne przymrozki. Choć istnieją przesłanki by przypuszczać, że w naszych warunkach dąb szypułkowy jest bardziej wrażliwy na późne przymrozki niż dąb bezszypułkowy, który kwitnie i rozwija liście dwa tygodnie później (Puchalski i Prusinkiewicz 1990), według Ellenberga (1978) gatunki nie różnią się odpornością na późne przymrozki.

Rozbieżności dotyczą też wpływu temperatury na przyrosty drewna. Część autorów zwraca uwagę na zależność przyrostów drewna dębu szypułkowego i bezszypułkowego od

niskich, zimowych temperatur (Libby et al. 1976). Z kolei Bednarz i Ptak (1990) wykazali silniejszy wpływ opadów na przyrosty radialne dębów niż temperatur.

Według Lovcija (1962) wrażliwość dębów na ekstremalne warunki termiczne zależy od wieku drzew. Niskie temperatury w większym stopniu wpływają niekorzystnie na młode osobniki niż starsze drzewa. Jednak te pierwsze, o ile przeżyją, szybciej się regenerują po uszkodzeniu niż stare dęby. W przypadku bardzo mroźnych, bezśnieżnych zim całe systemy korzeniowe dębowego odnowienia mogą ulec zniszczeniu (Kasprzyk 1997).

#### **1.1.4 Wpływ pożarów**

Badania nad rolą pożarów w ekosystemach leśnych prowadzone są głównie w strefie borealnej i śródziemnomorskiej. W tych regionach ogień uznawany jest za ważny naturalny czynnik zaburzeń ekologicznych, wpływających na dynamikę i skład gatunkowy fitocenozy, poprzez promowanie gatunków odznaczających się większą odpornością na działanie wysokich temperatur (Sannikov i Goldammer 1996; Pausas et al. 2004). Pożary w lasach strefy umiarkowanej Europy – choć częste – nie były do niedawna przedmiotem systematycznych badań ekologicznych (Niklasson et al. 2010). Znacznie większe doświadczenie w tym zakresie posiadają ekolodzy północno-amerykańscy. Badania Johnson et al. (2009) wykazały szereg ewolucyjnych przystosowań, dzięki którym dęby, na wszystkich etapach życia, posiadają przewagę konkurencyjną nad innymi gatunkami w warunkach powtarzających się niskich pożarów. Są to, przede wszystkim:

- gruba kora, stanowiąca dobrą warstwę izolacji termicznej;
- silnie reaktywna miazga pobudzana pod wpływem uszkodzeń pędu/pnia do obfitej produkcji tkanki zablizniającej, kalusa;
- duża zdolność odroślowa: przy całkowitym zniszczeniu części nadziemnej młodego dębu, szybko pojawiające się odrośla z usypionych pąków szyi korzeniowej;
- głębokie położenie pąków śpiących pod powierzchnią gleby, dające dodatkową przewagę nad wieloma innymi gatunkami potencjalnej konkurencji w procesie po pożarowej regeneracji;
- zdolność wielokrotnego odrastania z usypionych pąków dzięki wykorzystaniu zasobnych rezerw węglowodanowych zgromadzonych we względnie dużych, grubych palowych korzeniach.

Niedostateczne odnawianie się dębów we wschodnich i środkowo-zachodnich stanach Ameryki Północnej kojarzone jest z zanikiem pożarów, które przez tysiące lat stanowiły istotny czynnik dynamiki roślinności. Dlatego podejmuje się tam próby wykorzystania

kontrolowanych pożarów w promocji naturalnego odnowienia dębów (Brose et al. 2001). Jednak wiele krótkoterminowych badań (1-9 lat) nad skutkami pojedynczych lub wielokrotnych (do 4) eksperymentalnych pożarów wykazały neutralne, a nawet negatywne konsekwencje dla regeneracji dębu w porównaniu z konkurencyjnymi gatunkami, np. klonem czerwonym *Acer rubrum* L. (Hutchinson et al. 2005; Albrecht i McCarthy 2006; Alexander et al. 2008; Green et al. 2010). Jednoznacznie pozytywny wpływ na odnowienie dębu miała kombinacja pożaru i przerzedzania drzewostanu cięciami przerębowymi (Iverson et al. 2008). Także długoterminowe obserwacje innych autorów wykazały, że sam ogień, bez innych zabiegów ograniczających rozrost podszytu i zwartość piętra koron drzewostanu nie wystarcza, by dąb odniósł sukces regeneracyjny (Hutchinson et al. 2012; Schwartz et al. 2016).

Według Greena et al. (2010) stosowanie wypalania we współczesnych drzewostanach może poprawić regenerację dębu tylko wtedy, gdy ogień wpływa na zmianę warunków, ograniczających konkurencyjność młodych dębów. Pożary można zastosować, gdy udana regeneracja dębu jest zahamowana przez obecność innych gatunków drzew i krzewów bardziej wrażliwych na działanie ognia niż dąb. Wątek pożaru pojawi się także w dalszej części rozdziału, poświęconej znaczeniu naturalnej i antropogenicznej dynamice biocenoz (1.4).

## **1.2 Biotyczne czynniki wpływające na odnawianie się dębu**

Organizmy żywe mogą w sposób bezpośredni lub pośredni wpływać na odnawianie się dębów. Do oddziaływań bezpośrednich, należy konkurencja o zasoby środowiska, wykorzystanie dębu jako organizmu żywicielskiego (organizmy pasożytnicze), czy też jako elementu diety (zwierzęta roślinożerne). Pośrednie oddziaływania wynikają z modyfikacji środowiska w którym dochodzi do powstawania odnowienia dębowego. Niekorzystny wpływ czynnika biotycznego w postaci uszkodzeń czy uśmiercenia niektórych młodych dębów, nie musi oznaczać, że czynnik ten stanowi zagrożenie dla odnowienia rozumianego jako proces lub jako populację młodych dębów. Czynniki powodujące śmierć poszczególnych osobników są też narzędziem naturalnej selekcji warunkującej właściwy proces kształtowania się całej populacji. Ewentualna negatywna lub pozytywna ocena roli poszczególnych czynników możliwa jest jedynie po uwzględnieniu możliwie pełnego, lokalnego, kontekstu środowiskowego regeneracji dębu.

### 1.2.1 Wpływ roślinności

Interakcje pomiędzy dębami, a otaczającą roślinnością mogą odgrywać znaczącą rolę w procesie naturalnego odnowienia. Rośliny konkurują między sobą, ale także mogą sobie wzajemnie pomagać i ułatwiać rozwój. Z tego względu bardzo istotne znaczenie ma rodzaj fitocenozy, w której pojawia się odnowienie dębu.

#### 1.2.1.1 Ułatwienie wzrostu i odporność zespołowa

W przypadku młodych, podatnych na uszkodzenia drzew, otaczająca roślinność może bezpośrednio i pośrednio wpływać na ich wzrost i przeżywalność. Bezpośrednie oddziaływanie pomiędzy roślinami występuje, gdy jeden osobnik fizycznie zagłusza i utrudnia wzrost swojego sąsiada lub, przeciwnie, tworzy mu enklawę bezpiecznego rozwoju. Pośrednie oddziaływanie wiąże się z kolei z taką modyfikacją dostępności zasobów, która wyraźnie wpływa (pozytywnie lub negatywnie) na rozwój sąsiada (Connell 1990; Brooker et al. 2008). Na przykład badania Aerts et al. (2007) wykazały, że w otwartym i suchym środowisku krzewy ułatwiały pojawianie się siewek *Quercus ilex* L. i *Olea europaea* L. obniżając poziom stresu suszy oraz efekt fotoinhibicji. Oprócz zmiany warunków termicznych i świetlnych, krzewy mogą również zmieniać fizyczne i chemiczne właściwości gleby, a w terenach górzystych obniżają ryzyko erozji (Callaway 1995; Brooker et al. 2008; Heinrichs i Schmidt 2009). Takie mikrośrodowiskowe zmiany mogą sprzyjać rozwojowi siewek drzew (Cuesta et al. 2010).

Występowanie roślin preferowanych przez zwierzęta w otoczeniu gatunków unikanych lub niechętnie zjadanych, może zapewnić tym pierwszym bezpieczne miejsca przetrwania i rozwoju. Zjawisko to, określone w pracy jako odporność zespołowa (ang. *associational resistance*, Tahvanainen i Root 1972; Root 1973) często też odnoszone jest do relacji pomiędzy młodymi, narażonymi na zgryzanie, dębami, a gatunkami ciernistych lub kolczastych krzewów, albo też wysokich roślin zawierających toksyczne substancje (np. Vera 2000; Rackham 2006). Dzięki takiemu sąsiedztwu, młode dęby mają większe szanse dalszego wzrostu na wysokość niż osobniki pozbawione towarzystwa „roślin ochronnych”, które w większym stopniu narażone są na uszkodzenia przez zwierzęta.

Obniżenie częstotliwości zgryzania siewek dębów rosnących wśród krzewów sugeruje, że krzewy mogą albo skutecznie utrudniać osiągnięcie młodego drzewka przez zwierzęta, albo je przed nimi dobrze maskować. Badania Jensen et al. (2012a) wskazują, że ukrycie jest najbardziej prawdopodobnym wyjaśnieniem, ponieważ wysokie sadzonki, zwłaszcza jeśli przewyższały krzewy, doświadczały większych uszkodzeń z powodu zgryzania. Mechanizm

ten potwierdzają także inne badania (Feeny 1976; Kullberg i Bergström 2001; Partl et al. 2002, Ripple i Beschta 2005). Według Jensen et al. (2012a) zgryzanie przez zwierzęta kopytne było o 13-30% mniej intensywne, w przypadku odnowienia dębowego występującego wśród krzewów, niż wśród dębów pozbawionych takiej ochrony. Jednak nawet u 70% wszystkich młodych dębów związanych z krzewami ochronnymi wykazano uszkodzenia spowodowane przez ssaki kopytne.

W obecności dużych roślinożerców, obszary zajęte przez kolczaste i cierniste krzewy uważane są za bezpieczne dla rozwoju drzew (Callaway, 1992; Callaway i Davis, 1998; Castro et al. 2004). Wykazano, że takie rośliny jak jałowiec *Juniperus communis* L, tarnina *Prunus spinosa* L, głóg *Crataegus monogyna* Jacq. czy jeżyny *Rubus* spp. rosnące na pastwiskach i w lasach zapewniają ochronę otoczonym przez nie młodym drzewkom (Kuiters i Slim 2003; van Uytvanck et al. 2008; Harmer et al. 2010). Tarnina, dzięki ekspansji odrostów korzeniowych, wykazujących rozwidlony typ wzrostu, tworzy gęste płaty ciernistych zarośli, bardzo trudnych do penetracji przez większe zwierzęta (Bakker et al. 2004). Porównywalny efekt daje sąsiedztwo jeżyn i róż, tworzących gęste i duże zarośla, w tempie szybszym niż tarnina. Jak wykazali Gómez et al. (2001) oraz van Uytvanck et al. (2008), aby spełniać funkcję skutecznej bariery ochronnej przed zwierzętami, zarośla krzewów muszą być odpowiednio duże. Kuiters i Slim (2003) sugerują, że pojawienie się jeżyny na dawnych polach uprawnych było czynnikiem niezbędnym dla powstania odnowienia dębowego. Z kolei według Linharta i Whelan (1980) oraz Everard (1987) częstotliwość zgryzania siewek dębu była niezależna od obecności krzewów jeżyn, ponieważ zwierzęta także wchodziły pomiędzy krzewy. Dodatkowo, rośliny te mogą skutecznie utrudniać odnowienie dębu poprzez jego przygłuszenie i zacienienie. W łagodniejszym klimacie Europy Zachodniej, ochronne towarzystwo dębu stanowią też krzewy z rodzaju *Ilex* i *Ulex* (Watt 1919; Shaw 1974).

Jednym ze środowisk w których obserwuje się złożony efekt odporności zespołowej są zadrzewione pastwiska. Wypas przyczynia się do powstania dynamicznej mozaiki (ang. *shifting mosaic*, van Den Bos i Bakker 1990; Remmert 1991) roślinności. Unikane przez pasące się zwierzęta na łąkach i murawach, niesmaczne gatunki roślin, tworzą enklawy, w których mogą rozwijać się kolczaste lub cierniste krzewy. Te z kolei stanowią naturalny „drut kolczasty” umożliwiający rozwój drzew atrakcyjnych dla pasących się zwierząt, np. dębów (Bakker et al. 2004). Według Very tak miał funkcjonować „pierwotny” krajobraz Europy: pod okapem utworzonym przez ocalałe, dzięki zespołowej odporności drzewa, zamierały światłolubne ochronne krzewy, a runo stawało się uboższe. Jednak po zamarcu

olbrzymich drzew powstawały okresowe polany wypełnione bujną roślinnością, przyciągającą uwagę dużych roślinożerców. Jednocześnie, zaczynały polanę stopniowo kolonizować rozsiewane przez ptaki i gryzonie światłolubne dęby i krzewy ochronne, domykając tzw. ‘cykl Vera’ (Vera 2000).

Wykazano, że efektywność odporności zespołowej zależy w dużym stopniu od rodzaju roślinożerco. W wypasanych zadrzewionych pastwiskach proces ten działał tylko w przypadku obecności stosunkowo dużych i nieselektywnych zwierząt kopytnych (Olff et al. 1999; Bakker et al. 2004). Gęsta i wysoka roślinność (również z udziałem ciernistych krzewów) nie tylko nie stanowi przeszkody, ale współtworzy środowisko przyjazne gryzoniom i zajęczakom mogącym skutecznie utrudniać odnawianie się drzew (Ostfeld i Canham 1993; Weltzin et al. 1997; Hubbard i McPherson 1999; Bakker et al. 2004; van Uytvanck et al. 2008).

Na opuszczonych gruntach porolnych, sąsiadujących bezpośrednio z Białowieskim Parkiem Narodowym, obserwowano skuteczne naturalne odnowienie dębu pomimo silnej presji licznych zwierząt kopytnych, z jeleniem i żubrem na czele, i zupełnego braku roślinności ochronnej (Bobiec et al. 2011b). Poza młodymi dębami, zadrzewione zapusty na skraju Puszczy Białowieskiej tworzyły brzoza *Betula pendula* Roth., osika *Populus tremula* L., olsza *Alnus glutinosa* Gaertn. i iwa *Salix caprea* L., a także intensywnie zgryzane młode jabłonie *Malus* sp. Mill., grusze *Pyrus* sp. L., i graby *Carpinus beulus* L.. Autorzy wyrazili przypuszczenie, że obecność licznych, chętnie zgryzanych drzewek owocowych oraz maliny *Rubus idaeus* L. mogła zmniejszać presję roślinożerców na odnowienie dębowe (Bobiec et al. 2011b). Również inni badacze wskazują, że obfitość smacznych, preferowanych przez zwierzęta, roślin zmniejsza intensywność zgryzania dębów (Hjältén et al. 1993; Wahl i Hay 1995; Ball et al. 2000; Ripple i Beschta 2005). Zjawisko takie określane bywa jako „efekt ilościowego rozrzedzania” (ang. *numeric dilution*, Jensen et al. 2012a).

Pomimo powszechnego przekonania o kluczowym efekcie spasanania i zgryzania na skuteczność odnowienia drzew, wpływ zwierząt roślinożernych na regenerację drzew nie zawsze jest oczywisty i jednoznaczny. Morgan (1987), podobnie jak wcześniej cytowani Bobiec et al. (2011b), nie znalazł dowodów na konieczność ochrony drzewek przez kolczaste lub cierniste krzewy. Ostatecznie więc, znaczenie zespołowej odporności zależy od układu wielu czynników, charakterystycznych dla całego kontekstu ekologicznego analizowanego przypadku. Wątek dotyczący efektu zespołowej odporności pojawi się też w dalszej części rozdziału, poświęconej znaczeniu zwierząt kopytnych dla regeneracji dębu (1.2.3).

### 1.2.1.2 Konkurencja

Wrażliwość młodych dębów na konkurencję ze strony innych gatunków jest ważnym czynnikiem wpływającym na sukces odnowienia. Żołędzie posiadają znaczne rezerwy substancji odżywczych zmniejszające w pierwszym roku życia znaczenie efektywności fotosyntezy, dzięki czemu mogą się rozwijać nawet w warunkach silnego przygłuszenia przez otaczającą roślinność. Po ich wyczerpaniu jednak, przeżywalność i tempo wzrostu w znacznym stopniu zależy od konkurencji otaczającej roślinności (Shaw 1974). W licznych publikacjach zwraca się uwagę na ograniczający lub nawet wykluczający skuteczne odnowienie dębu wpływ roślinności zielnej, w tym szczególnie paproci orlicy *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. i traw trzcinika *Calamagrostis* spp., trzęślicy *Molinia caerulea*, śmiałka *Deschampsia* spp. czy kłosówki *Holcus mollis* L. (Watt 1919; Krahel-Urban 1959; Jarvis 1964b; Shaw 1974; Becker i Lévy 1983; Humphrey i Swaine 1997; Vernay et al. 2016; Vernay et al. 2018).

Konieczność konkurowania o zasoby środowiska powoduje zmiany szybkości rozwoju różnych organów. Collet i Frochot (1996) wykazali, że konkurencja innych roślin powoduje u dębów zmniejszenie liczby pędów w ciągu sezonu wegetacyjnego i ich opóźnienie, co przekłada się na mniejsze przyrosty na wysokość. Doświadczenie Jensen i Löf (2017) wykazało, że wpływ konkurencji roślinności zielnej na przeżywalność młodych dębów był niewielki, w przeciwieństwie do znacznie silniejszego efektu zacieniania przez roślinność drzewiastą. Zacienienie przez krzewy może być korzystne dla regeneracji dębu w warunkach terenu otwartego. Ogranicza on w ten sposób biomasę roślinności zielnej, ułatwiając tym samym kiełkowanie i wzrost młodych drzewek (Li i Wilson 1998; Pagés et al. 2003; Jensen et al. 2012b). Łagodzący efekt częściowego zacienienia ma szczególnie istotne znaczenie w warunkach klimatu śródziemnomorskiego (Gómez-Aparicio et al. 2004; Cuesta et al. 2010). Według badań Jensen et al. (2012b) bliskie sąsiedztwo krzewów znacznie zmniejsza całkowitą biomasę i średnicę łodygi młodych dębów. Jednak ich wysokość była podobna, a nawet większa, gdy występowała konkurencja ze strony krzewów, niż w przypadku braku konkurencyjnych roślin. Efekt takiego morfologicznego dostosowania znany jest z wcześniejszych badań (np. Ammer 2003; Franklin 2008).

### 1.2.2 Wpływ owadów

Liczba gatunków owadów powiązanych troficznie z dębami jest olbrzymia. Jednak tylko niewielka grupa ma znaczący wpływ na odnowienie dębu. Żywią się one żołędziami i liśćmi, mogą być też wektorami chorób. Zwykle, poszczególne gatunki owadów żerujących

na dębach ograniczają się do konkretnych faz rozwojowych drzewa (Nunberg 1964; Michalski i Mazur 2006).

Duże znaczenie w odnawianiu się dębu mają owady żerujące w żółędziach. Uszkodzenia żółędzi powodują błonkówki z rodziny galasówkowatych - *Cynipidae*, np. *Andricus quercuscalicis* Burgsd., wywołujące deformacje miseczek. Wewnątrz żółędzi, żerują larwy motyli z rodziny *Tortricidae*, które potrafią całkowicie zniszczyć liścienie. Szczególnie częstymi mieszkańcami żółędzi są chrząszcze z rodziny ryjkowcowatych *Curculionidae*, słonik żółędziowiec *Curculio glandium* Marsh. i orzechowiec *C. nucum* L. Ich larwy odżywiają się liścieniami i doprowadzają do przedwczesnego opadania nasion (Crawley i Long 1995; Michalski i Mazur 2006).

Liczna grupa owadów uszkadza siewki. Uszkodzenia podziemnych części siewek powodują z reguły owady polifagiczne, żerujące na systemach korzeniowych, natomiast nadziemne uszkodzenia wywoływane są przez foliofagi. Do owadów powodujących uszkodzenie korzeni zalicza się niektóre gatunki chrząszczy z rodziny sprężykowate *Elateridae* oraz pędraki czyli larwy chrabąszczowatych *Melolonthinae*. Uszkodzenia przyziemnych i nadziemnych części siewek powodują głównie motyle z rodziny sówkowatych *Noctuidae* (Kolk i Starzyk 1996; Michalski i Mazur 2006).

Po osiągnięciu przez dąb wieku kilku lub kilkunastu lat, zawęża się ilość gatunków owadów wywołujących szkody. Do grupy owadów związanych ściśle z dębami zalicza się wspomniane wcześniej *Cynipidae*. Powodują one powstawanie wyrośli (galasów) powstających na różnych częściach: pączkach, kwiatach, korzeniach, owocach, pędach i liściach. Do najczęściej spotykanych galasówek na liściach dębów należy galasówka dębianka *Cynips quercusfolii* L. (Michalski i Mazur 2006).

Liście zwłaszcza młodych dębów mogą ulec minowaniu. Miny powstają w wyniku wyjadania tkanek miękkich, natomiast tkanki okrywające pozostają nieuszkodzone. Tak zwykle żerują larwy drobnych motyli, chrząszczy, muchówek i błonówek. Innym rodzajem uszkodzeń liści, jest szkieletowanie. Przykładem chrząszcza, którego larwy powodują szkieletowanie jest susówka dębowa *Haltica quercetorum* Foudr., a jej *imagines* wygryzają w liściach otwory. Na liściach żerują również motyle należące do różnych rodzin, m. in. miernikowcowatych *Geometridae*, zwójkowatych *Tortricidae* i brudnicowatych *Lymantriinae* (Śliwa 1997; Michalski i Mazur 2006).

Owady uszkadzające liście, łodygi czy korzenie ograniczają wzrost dębu w stosunku do konkurencyjnej roślinności. Do tej pory jednak, nie przeprowadzono systematycznych

i kompleksowych badań służących określeniu ilościowego wpływu entomofauny na skuteczność odnowienia dębowego.

Warto zwrócić uwagę na potencjalnie bardzo ważny i pozytywny wpływ owadów na regenerację dębu w ekosystemach leśnych. Dotyczy to szczególnie sytuacji, w których gradacje owadów stają się czynnikiem wielkoobszarowego zaburzenia skutkującego rozległymi i długotrwałymi lukami o korzystnym fotoklimacie, sprzyjającym odnowieniu dębu. Taką środowiskotwórczą rolę w lasach mieszanych z dużym udziałem świerka pospolitego *Picea abies*. (L.) H. Karst, spełnia dziś w północno-wschodniej Polsce kornik drukarz *Ips typographus* L. Badania prowadzone w Białowieskim Parku Narodowym wykazały, że powstające w wyniku gradacji kornika duże i długotrwałe luki w drzewostanach świerkowych, stają się ogniskami skutecznych naturalnych odnowień dębowych (Bobiec et al. 2011a; Bobiec 2012; Bobiec 2013). Niestety, ze względu na notorycznie stosowaną w europejskich lasach (w tym także w obszarach chronionych) „walkę z kornikiem drukarzem”, polegającą na masowym usuwaniu zasiedlanych przez niego drzew, i sztuczne odnawianie drzewostanów (Wesołowski et al. 2016; Thorn et al. 2018), mechanizm ten, poza obszarami ścisłej ochrony, rzadko może być obserwowany.

### **1.2.3 Wpływ ssaków i sójki**

Dyskusyjna pozostaje rola kopytnych roślinożerców w dynamice lasów, zwłaszcza ich wpływ na odnowienie dębu. Według bardzo popularnej od dwudziestu lat teorii, podobny do sawanny krajobraz pierwotny Holocenu, był kształtowany przez ogromne stada dużych zwierząt roślinożernych. Zdaniem Very (2000), w przeciwieństwie do siedlisk leśnych sprzyjających regeneracji gatunków cienioznośnych, kombinacja zadrzewień pojedynczych drzew i otwartych terenów utrzymywanych dzięki bardzo wysokiej presji spasaniam, gwarantuje korzystne warunki udanej regeneracji światłożądnym gatunkom, w tym dębom. Inni badacze również podkreślają, że presja roślinożerców, poza bezpośrednim wpływem na odnowienie dębu, może wpływać na całe ekosystemy z ich udziałem, oraz być czynnikiem sprzyjającym powstawaniu świetlistych dąbrów (Chytrý i Danihelka 1993).

Skuteczna regeneracja dębu, zależy od intensywności takich antro-po-zoogenicznych zaburzeń. Pomimo szeroko docenianego od ponad 20 lat znaczenia spasaniam dla odnowienia dębu (m.in. Vera 2000; Rackham 2006; van Uytvanck et al. 2008), nie jest ono czynnikiem bezwzględnie pozytywnym. Przekroczenie pewnego, lokalnie specyficznego, progu intensywności presji roślinożerców, prowadzi bowiem do zupełnego przerwania procesu

regeneracji dębu, co można na przykład zaobserwować na zadrzewionych pastwiskach Rumunii (Bobiec et al. 2019).

Wpływ dużych roślinożerców na rozwój naturalnych odnowień dębu, w znacznym stopniu uzależniony jest od szerszego kontekstu środowiskowego. Na przykład, śmiertelność wśród odnowienia dębowego w wyniku zgryzania jest tym większa im mniejsze natężenie światła, maleje natomiast wraz z wiekiem i wielkością drzewek (van Hess et al. 1996). Jak wskazano we wcześniejszej części pracy poświęconej warunkom świetlnym, wysoki poziom PAR, charakterystyczny dla otwartych, bądź częściowo zadrzewionych pastwisk, znacząco podnosi szanse skutecznej regeneracji uszkodzonych młodych dębów. Dzieje się też tak, za sprawą dobrze rozwiniętego w takich warunkach systemu korzeniowego, udostępniającego zakumulowane w nim substancje, regenerującym się nadziemnym częściom siewek (Shaw 1974; Rackham 1980). Według Harmera (1999), w warunkach odpowiedniego oświetlenia, intensywne zgryzanie przez kolejne trzy lata, poza ograniczeniem przyrostu na wysokość i zniekształceniem pokroju siewek, nie zwiększało śmiertelności wśród odnowienia.

Przeprowadzono wiele badań nad preferencjami zgryzania poszczególnych gatunków drzewiastych przez różne zwierzęta. Pomimo stosunkowo wysokiego poziomu zawartości tanin (Feeny 1970; Schindler et al. 2003), młode dęby należą do gatunków wybieranych przez zwierzęta kopytne drzew. W zwartych drzewostanach liściastych w Szwecji, odsetek zgryzanych siewek dębu (< 20 cm wysokości) był niski, lecz u wyższych dębów (20-130 cm) uszkodzenia były większe niż u pięciu innych gatunków: jesionu *Fraxinus excelsior* L., leszczyny *Corylus avellana* L, lipy *Tilia cordata* Mill., klonu *Acer platanoides* L. i jarzębiny *Sorbus aucuparia* L. (Götmark et al. 2005). Autorzy zwrócili też uwagę, na fakt, że obecność w pobliżu młodych dębów zarośli, będących kryjówką małych ssaków roślinożernych, zwiększała częstotliwość uszkodzeń powodowanych przez te zwierzęta.

Precyzyjny ranking preferencji pokarmowych zwierząt kopytnych i miejsce, jakie zajmuje w nim dąb, nie jest jednoznaczny. Może zależeć od wielu lokalnych czynników wpływających na ogólną podaż i strukturę pokarmu, a także strukturę gatunkową zespołu zwierząt roślinożernych (Gill 1992b; Kullberg i Bergström 2001; Kowalczyk et al. 2011). Na przykład, w południowej Szwecji, na leśnej doświadczałnej uprawie, (wysokość sadzonek 39-77 cm) częstość zgryzania dębu była wyższa niż olszy, buka *Fagus sylvatica* L., lipy, czereśni *Prunus avium* L., brzozy brodawkowatej i jesionu (Kullberg i Bergstrom 2001). Również badania preferencji pokarmowych daniela zwyczajnego *Dama dama* L. w liściastych lasach Wielkiej Brytanii wykazały, że ulubionym jego gatunkiem był dąb, przed jesionem, bukiem i brzozą (Peterken i Jones 1989). Jednak zgodnie z wynikami badań prowadzonych

w południowo-zachodniej Francji, dąb był unikany przez jeleniowate *Cervidae spp.* (Boulanger et al. 2009).

Zwierzęta mogą powodować różnego rodzaju uszkodzenia w odnowieniu dębowym. Młode drzewka z gładką korą często bywają spalowane<sup>4</sup>. Zdarcie kory powoduje powstawanie głębokich, rozległych i trudno gojących się ran. W okresie zimowym, zwierzęta nie ogryzają, ale zestrugują korę. Jelenie zgryzając liście i pędy, mogą wyrwać całe drzewka. Uszkodzenia powoduje też osmykiwanie<sup>5</sup> lub obijanie porożem, a w okresie rui obserwowane bywają pozorne walki, w których rywalami byków są drzewka (Michalski i Mazur 2006). Dęby na ogół znoszą dobrze tego typu uszkodzenia (Krahl-Urban 1959). Sarna *Capreolus capreolus* L., zgryza pędy dębów, głównie w okresie jesienno-zimowym, z kolei w okresie wiosenno-letnim uszkadza całe siewki. Najchętniej zgryzane są końcówki pędów wierzchołkowych. W wyniku zgryzania, młode drzewka rozwijają się w formie „bonsai” (Michalski i Mazur 2006). Wielkość szkód w odnowieniu dębu, powodowanych przez dzikie zwierzęta kopytne zależy od specyficznych uwarunkowań lokalnych. Na przykład, badania Bideau et al. (2016), prowadzone w południowo-zachodniej Francji w ogóle nie wykazały istotnego wpływu saren na śmiertelność, całkowitą wysokość i średnicę młodych dębów bezszypułkowych.

Z uwagi na rosnące zainteresowanie ekologią spasaną zwierząt gospodarczych, wiele prac poświęcono wpływowi tych zwierząt na odnowienie dębu. Porównano na przykład odnawianie się gatunków roślin drzewiastych na duńskich łąkach wypasanych przez bydło (0-4 sztuk ha<sup>-1</sup>) i owce (0-8 sztuk ha<sup>-1</sup>). O ile odporność zespołowa zapewniona sąsiedztwem tarniny, skutecznie chroniła młode dęby przed bydłem, mechanizm ten był nieskuteczny na łąkach wypasanych przez owce. Autorzy przypisują ten wynik większemu udziałowi zdrewniałych pędów w diecie owiec i mniejszemu rozmiarowi pyska, który umożliwia bardziej wybiórcze żerowanie (Buttenschön i Buttenschön 1978, 1985; Buttenschön 1988). Z kolei długoterminowe badania wpływu wypasu koni na proces naturalnego odnawiania się drzew, wykazały skuteczną odporność zespołową, zapewniającą regenerację dębu szypułkowego przy zagęszczeniu 8-10 koników na km<sup>2</sup> (Kuiters i Slim 2003). Searle i Shipley (2008) zasugerowali, że z uwagi na mniejszą wybiórczość pokarmową zwierząt gospodarczych, mechanizm odporności zespołowej ma większe znaczenie na pastwiskach, niż w obszarach występowania jedynie dzikich, bardziej wybiórczych roślinożerców. Jednak, jak

---

<sup>4</sup> Spalowanie polega na obgryzaniu i zdzieraniu przez zwierzęta kopytne kory drzew, której wewnętrzna, żywa część (łyko) zasobna jest w wodę, cukry i inne poszukiwane składniki pokarmowe.

<sup>5</sup> Czynność polegająca na ocieraniu młodego poroża o drzewa celem pozbycia się obumarłego scypułu (silnie ukrwiona tkanka odżywiająca rozwijające się poroże).

zauważono już we wcześniejszym rozdziale, ocena znaczenia odporności zespołowej dla skutecznego odnowienia dębu na obszarach leśnych, nie jest jednoznaczna (Bazely et al. 1991; Bee et al. 2009; Harmer et al. 2010 vs. Gill 1992a; Bergman et al. 2005; Bobiec et al. 2011b).

Uszkodzenia młodych dębów powodują nie tylko zwierzęta kopytne. Szkody wyrządzają też zając szarak *Lepus europaeus* Pallas oraz królik *Oryctolagus cuniculus* L., będący w Europie Zachodniej znacznie istotniejszym czynnikiem fiaska odnowienia dębu, niż jeleniowate (Bakker et al. 2004). Według Oosterveld (1983) wysokie zagęszczenie królików, może całkowicie uniemożliwić odnowienie gatunków drzewiastych na opuszczonych polach. Również gryzonie mogą obniżać efektywność regeneracji dębu. Nornica ruda *Clethrionomys glareolus* Schreber i nornik bury *Microtus agrestis* L. w okresie zimowym, ogryzają szyje korzeniowe i nadziemne części siewek i starszych drzewek, a wiosną żerują na pączkach i młodych pędach wierzchołkowych, ogryzając też korę. Specyficzne szkody powoduje karczownik ziemnowodny *Arvicola terrestris* L., który kopiąc płytkie podziemne chodniki, może w uprawach wywracać całe rzędy sadzonek (Capecki i Gabryel 1961).

Z uwagi na fakt, że żołędzie stanowią niezwykle ważny element w diecie wielu gatunków ssaków i ptaków, istnieją różne, często przeciwstawne opinie na temat ich efektu „netto” dla regeneracji dębu. Dylemat ten odnosi się szczególnie do gatunków, dla których owoce dębu, przynajmniej w latach nasiennych, stanowią podstawę pożywienia, tj. sójki *Garrulus glandarius* L., gryzoni i dzika *Sus strofa* L. O ile wcześniejsze publikacje koncentrują się na efekcie „drapieżnictwa” (Watt 1919; Jarvis 1960), wiele współczesnych prac wskazuje, na kluczową rolę sójki i gryzoni w dyspersji żołędzi odpowiedzialnej za kolonizację przez dęby sprzyjających im środowisk (Bobiec et al. 2018).

Sójki mogą przenosić żołędzie na odległość nawet czterech kilometrów (Kollmann, i Schill 1996; Vander Wall 2001; Olrik et al. 2012). Ptaki te, częściej wybierają miejsca o zróżnicowanym krajobrazie niż zwarty las, ukrywając nasiona w miejscach, których rozpoznawalność ułatwia obecność różnych pionowych struktur: pojedynczych drzew, krzewów, płotów, słupów itp. (Kollmann i Schill 1996; Herlin i Fry 2000). Wciskając żołędzie w miękką glebę lub darń, sójki chronią je przed drapieżnictwem i wysuszeniem, zapewniając jednocześnie optymalne, z punktu widzenia fotoklimatu, warunki wzrostu przyszłym młodym dębom (Kollmann i Schill 1996).

Również gryzonie, mogą odgrywać ważną rolę w dyspersji nasion dębu, sprzyjając sukcesowi regeneracyjnemu dębu. Ma to miejsce w tzw. „latach nasiennych”, gdy do głosu dochodzi mechanizm „nasycenia drapieżcy” (ang. *predator satiation*, Kelly 1994).

W warunkach „nadmiaru” pokarmu, gryzonie po zaspokojeniu głodu, znacznie częściej zajmują się transportem i magazynowaniem żołądździ. Parea et al. (2011a,b) wskazali na efekt „sztafety”, polegający na tym, że porzucone, czasem nadgryzione przez jednego osobnika żołądździe, bywają podejmowane przez innego, a sumaryczny dystans takiego transportu przez kilka osobników gryzoni może nawet przekroczyć 100 m. Jak się okazuje, pomimo uszkodzeń znacznej części liścieni, wiele żołądździ i tak zachowuje potencjał kiełkowania, dając początek w pełni ukształtowanym siewkom.

O ile buchtowanie dzika, było tradycyjnie postrzegane jako czynnik sprzyjający odnowieniu dębu w lesie (naturalne „przygotowanie gleby”, „orka”) (Groot Bruinderink i Hazebroek 1996), o tyle obecnie, efekt „netto” dzika nie jest już tak oczywisty. Negatywny wpływ tego gatunku na regenerację dębu nie wynika jedynie z intensywnego tuczu dzików na świeżo opadłych żołądździach, ale też z faktu, że nie oszczędzają one siewek nadal związanych w szyjce korzeniowej z pozostałościami bogatych w skrobię liścieni (Fruziński 1993).

### 1.3 Czynniki fitopatologiczne

Choroba roślin, to stan prowadzący do nieodwracalnych zmian strukturalnych organizmu, mogących skutkować śmiercią lub zakłóconym rozwojem całej rośliny lub jej części (Mańka 2005). Pojawienie się chorobotwórczych czynników, może więc w istotny sposób wpłynąć na skuteczność regeneracji dębu, poprzez zahamowanie wzrostu siewek, obumieranie liści i pędów, a w konsekwencji zamieranie młodych osobników.

Do biotycznych czynników chorobotwórczych zalicza się grzyby, bakterie i wirusy. Czynnikiem najczęściej opisywanych chorób dębów są infekcje grzybowe. Wśród czynników patogenicznych można wyróżnić takie, które są swoiste dla określonego stadium rozwoju rośliny, jak też patogeny mogące wystąpić na każdym etapie rozwoju, powodując podobne lub różne objawy.

Do chorób żołądździ zalicza się mumifikację, zgnilizny i pleśnienie. W Europie szeroko rozpowszechniona jest mumifikacja powodowana przez grzyb *Ciboria batschiana* (Zopf) Buchwald (Delatour i Morelet 1979). Choroby określane jako zgnilizny, pojawiają się na żołądździach rzadziej w porównaniu z mumifikacjami. Zgnilizna, może przyjmować różne barwy w zależności od gatunku grzyba, np. czarną zgniliznę wywołuje *Ophiostoma quercus* (Georg.) Nannfeld, a żółtą - grzyb skórnik szorstki *Stereum hirsutum* (Wild.) Pers., odpowiedzialny też za białą zgniliznę drewna, zwłaszcza dębu (Stocka 1997).

Najbardziej rozpowszechnioną chorobą siewek, która ogranicza skuteczność odnowienia dębu jest zgorzel siewek (Mańka 2005). Według Butina (1995), zgorzel siewek

dębów zwykle wywołują grzyby z rodzajów *Fusarium*, *Asosphaeria*, *Alternaria*, *Coniothyrium*. Siewki mogą również więdnąć oraz zasychać w wyniku zablokowania przez tkanki grzyba wiązek naczyniowych (Mace et al. 1981). Za więdnienie siewek dębów najczęściej odpowiada *Verticillium dahliae* Kleb. (Vajna 1999).

Z kolei mączniak prawdziwy, wywołwany przez *Erysiphe alphitoides* (Griffon i Maubl.) U. Braun i S. Taka., poraża liście siewek i młodych drzewek, rzadziej starszych osobników. Mączniak uszkadza nie tylko liście lecz również pączki, powodując ich zamieranie. Choroba obniża przyrost młodych dębów. Porażone przez mączniaka pędy są bardziej podatne na przemarzanie (Mańka 2005). Atakując liście, mączniak obniża istotnie ich sprawność fotosyntetyczną, zmniejszając tolerancję dębów na deficyt PAR. Dlatego przeżywalność siewek porażonych mączniakiem w zacienieniu (w drzewostanie) obniża się znacznie bardziej, w porównaniu z porażonymi siewkami poza lasem. Rackham (2006) zwrócił uwagę, że obserwowany początek problemu z odnawianiem się dębu w lesie na początku XX w. (tzw. *oak change*) zbiega się w czasie z europejską ekspansją mączniaka. Liście bywają też infekowane przez inne gatunki grzybów. Na przykład *Apiognomonina errabunda* (Rob.) v. Höhn. powoduje plamistość zgorzelową, a *Tubakia dryina* (Sacc.) Sutton brązową plamistość liści dębów (Madej 1974, Cohen 1999).

Choroby grzybowe dębów mogą obejmować także gałęzie, pnie i korzenie wywołując nekrozy, raki drzewne i zgnilizny. Ponieważ znacznie częściej występują u starszych osobników dębów, nie zostały tu uwzględnione.

#### **1.4 Znaczenie naturalnej i antropogenicznej dynamiki biocenoz**

Rozwój odnowienia w lasach o zwartym drzewostanie jest bardzo utrudniony, ze względu na wysokie wymagania świetlne podrostu dębowego. Wyjątkami są pionierskie drzewostany sosnowe i brzozowe, których fotoklimat przy przeciętnym względnym poziomie PAR powyżej 14% sprzyja rozwojowi i rekrutacji odnowienia dębowego (Leuschner 1994). Regeneracja dębu w innych lasach liściastych i mieszanych wymaga zaburzenia o charakterze „katastrofalnym” (ang. *catastrophic mode*), które w radykalny sposób zmienia właściwości środowiska – ze swojej natury nie sprzyjającego odnowieniu. Zaburzenie takie (naturalne lub antropogeniczne) musi na odpowiednio długi okres czasu zapewnić niezbędny poziom promieniowania świetlnego i wyeliminować (lub znacznie ograniczyć) konkurencję ze strony dominujących cienioznośnych gatunków drzew (np. grabu). Takie wymagania sprawiają, że naturalne odnowienie dębu ma charakter nieregularny, nieciągły i raczej epizodyczny (Kowalski 1993; Bobiec 2007; Bobiec et al. 2011a; Bobiec 2013). Dlatego,

w przeciwieństwie do gatunków cienioznośnych, takich jak buk i grab, odnawiających się ciągle pod okapem lub w lukach, odnowienie dębu w lasach o charakterze naturalnym obserwowane jest bardzo rzadko.

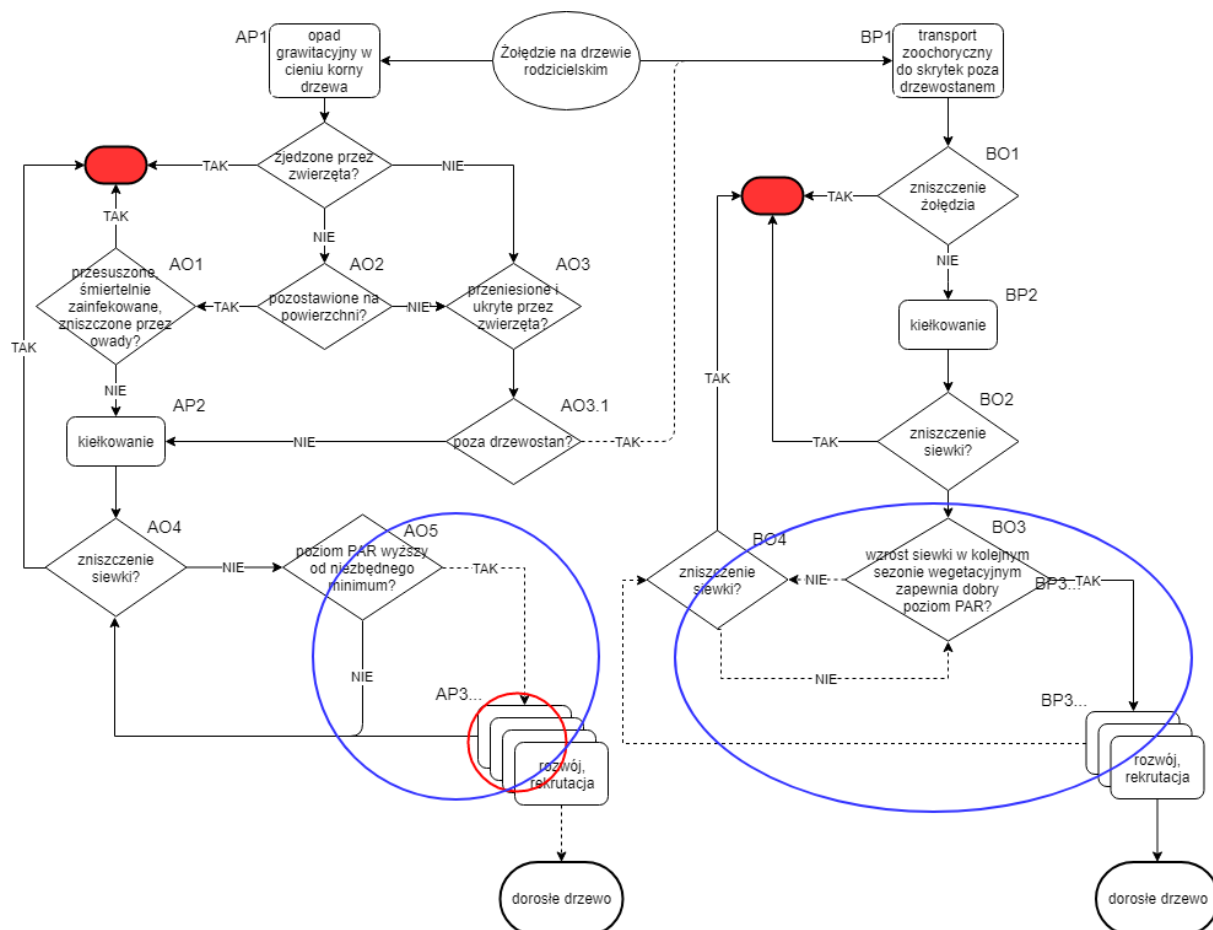
Badania z zakresu ekologii historycznej wskazują na dawne formy antropopresji związane z wykorzystaniem obszarów leśnych, w tym wypas bydła, celowe wypalanie runa i podszytu oraz efemeryczne wylesienia, jako źródło zaburzeń zapewniających obfite odnowienie dębu w lasach europejskiej strefy umiarkowanej (Peterken 1993; Mason 2000; Whitehouse i Smith 2004; Heilmann-Clausen et al. 2007; Bobiec 2012). Pożary dolnych warstw lasu, ekstensywne rolnictwo – w szczególności pasterstwo – prowadzi do degradacji gleb i ich zakwaszenia, zwiększając potencjał konkurencyjny bardziej tolerancyjnego dębu wobec wymagających gatunków cienioznośnych, takich jak lipa czy grab (Peterken 1993; Mason 2000; Feijen 2003). Obecnie młode dęby najczęściej obserwowane są na porzuconych użytkach zielonych, ugorach, na miedzach i przydrożach, gdzie w optymalnych warunkach świetlnych szybko rozwijają zarówno silny system korzeniowy jak i rozbudowaną, ugałęzioną koronę (Danner i Knapp 2001). Na nowo zasiedlonych stanowiskach znacznie mniejsze jest ryzyko wystąpienia szkodliwych, niebezpiecznych dla dębów owadów jak i chorób grzybowych (Rackham 1980). Drapieżnictwo nasion przez gryzonie jest również mniejsze na otwartych pastwiskach niż w lasach (Jensen i Nielsen 1986; Hubbard i McPherson 1999).

Wiele z bogatych w gatunki fitocenozy z drzewostanami dębowymi, rozwinęło się z dawnych zadrzewionych pastwisk lub zapustów drzew na porzuconych ugorach (Vera 2000; Bobiec et al. 2018). W nielicznych lasach przywrócono wypas (Hansson 2001), inne stały się produkcyjnymi gospodarstwami leśnymi. W wielu współczesnych krajobrazach kulturowych, optymalnymi środowiskami udanego spontanicznego odnowienia dębów, są wąskie strefy wzdłuż granicy polno-leśnej, żywopłoty i zakrzewienia, pobocza dróg, nieużytki – zarówno w krajobrazie wiejskim jak i zurbanizowanym (Reif i Gärtner 2007; Bobiec et al. 2018).

Dotychczasowe badania nad naturalnym odnawianiem się dębów ukierunkowane były głównie na siedliska leśne, nie będące optymalnym środowiskiem niszy regeneracyjnej *Q. robur* i *Q. petraea*, jest nim za to zróżnicowany zadrzewiony krajobraz. Współczesne dojrzałe i stare drzewostany dębowe, o ile nie zostały posadzone, są najczęściej pozostałością dawnych, tradycyjnie wykorzystywanych lasów (zwykle w ramach gospodarki sylwopastoralnej) lub, znacznie rzadziej, efektem naturalnych lecz nieregularnych, rozległych zaburzeń (Bobiec et al. 2018, 2019).

## 2 Założenia, ograniczenia, hipotezy i cele badawcze

W świetle przeprowadzonych dotychczas badań wciąż aktualne pozostaje pytanie o warunki skutecznej regeneracji dębów, ze szczególnym uwzględnieniem czynników środowiskowych.



Ryc. 1. Schemat procesu naturalnego odnowienia dębu w środowisku leśnym (A) i nieleśnym (B). AP, BP - procesy, AO, BO - możliwe opcje; czerwone pola - śmierć żołądzy/siewek/młodych dębów; czerwony okrąg oznacza zakres przedmiotu typowych badań dotyczących oceny skuteczności regeneracji dębu; niebieski okrąg i elipsa - zakres przedmiotu niniejszych badań; przerywane linie odpowiadają mało prawdopodobnym trajektoriom

Opierając się na założeniu względnej trwałości składu gatunkowego naturalnych drzewostanów, typowa metodyka oceny skuteczności regeneracji dębu polega najczęściej na inwentaryzacji i pomiarach nalotu oraz podrostu dębowego w środowisku leśnym, w drzewostanach dojrzałych lub starych, w których gatunek ten jest obecny. Nie jest to jednak podejście słuszne, gdyż nie uwzględnia całości złożonego systemu, obejmującego wielorakie przystosowania strategii regeneracyjnej do aktualnych uwarunkowań środowiskowych (Bobiec et al. 2018). System ten określa niezwykle rozbudowaną niszę regeneracyjną (*sensu*

Grubb 1977) dębu, w której opcja rozwoju dębowego leśnego podrostu może być wynikiem zaledwie mało prawdopodobnego scenariusza (Ryc. 1).

Niniejsza praca stanowi próbę oceny naturalnego potencjału regeneracyjnego dębu w kontekście wybranych czynników środowiskowych, których partykularny wpływ był badany i niezależnie oceniany w różnych siedliskach przyrodniczych i kontrolowanych układach doświadczalnych. Obszar badań, w którym planowana jest ocena realizacji możliwie pełnej niszy regeneracyjnej dębu, powinien odznaczać się odpowiednią strukturą krajobrazu, gwarantującą jak najpełniejsze zróżnicowanie środowisk i czynników wpływających na przebieg procesu odnowienia. Takie warunki spełnia kulturowy wiejski krajobraz Pogórza Przemyskiego, stanowiący niejednorodną mozaikę lasów, zadrzewień, trwałych użytków zielonych oraz takich, które w wyniku zaniechania użytkowania podlegają sukcesji. Dla okolic Kalwarii Pałacowskiej zrekonstruowano historię dębowych drzewostanów, których rozwój uwarunkowany był prowadzoną tu do lat 1940. tradycyjną gospodarką agro-sylwopastoralną (Bobiec et al. 2019). Oczekuje się, że przeprowadzone badania jeszcze bardziej przybliżą zrozumienie procesu odnawiania się dębu w tak zróżnicowanym krajobrazie.

Ze względu na złożoność zagadnienia, ograniczono się do oceny kilku wybranych zjawisk i określających je parametrów, tj. związku fotoklimatu z obecnością odnowienia, struktury przestrzennej zapustów roślinności drzewiastej z udziałem dębów, odporności zespołowej, przeżywalności i rozwoju siewek oraz rekrutacji podrostu. Z uwagi na bardzo niejednorodny przedmiot badań (parametry regeneracji, charakter obszaru badań) uznano, że nie byłyby one możliwe do przeprowadzenia w oparciu o metodykę ściśle stosującą się do rygorów przyrodoznawczych badań ilościowych, w tym losowości wyboru powierzchni, drzewek, czy wielkości analizowanych prób. Stąd, praca ma charakter opisowy i dokumentacyjny, a uzyskane w niej wartości wskaźników mają znaczenie raczej ilustrujące niż ściśle dowodowe. Choć przedmiotem pracy jest naturalne odnawianie się dębu w zróżnicowanym krajobrazie wiejskim pogórza, w celu lepszego zrozumienia niektórych zjawisk uzupełniające obserwacje prowadzono w dwóch innych obszarach geograficznych - w Kotlinie Sandomierskiej oraz na Przykarpaciu (Prykarpattya) w zachodniej części Ukrainy.

## **2.1 Hipotezy badawcze**

W silnie zróżnicowanym krajobrazie kulturowym, naturalna regeneracja dębu zachodzi w fitocenozach nieleśnych, pozbawionych zwartego okapu drzewostanu i podszytu.

Wykazane rekonstrukcją dendroekologiczną „wygaszenie” naturalnego odnowienia dębu w dawnych drzewostanach sylwopastoralnych Pogórza w połowie XX w. (Bobiec et al.

2019), miało charakter „ostateczny”, z uwagi na trwałą i niekorzystną zmianę fotoklimatu zarastających gajów.

Przyczyną dostrzegalnego deficytu młodszych spontanicznych zadrzewień w krajobrazie Pogórza jest obecny system użytkowania gruntów, uniemożliwiający rozwój drzew i drzewostanów.

## **2.2 Cele pracy**

Głównym celem pracy jest ocena potencjału regeneracyjnego dębu w zalesionych i nieleśnych płatach krajobrazu Pogórza Karpackiego. W badaniach skupiono się na określeniu uwarunkowań środowiskowo-ekologicznych w jakich dochodzi do powstawania odnowienia dębowego.

Cele szczegółowe pracy obejmowały:

- określenie struktury gatunkowej i przestrzennej zapustów drzewiastych z udziałem dębu;
- określenie wpływu czynników zaburzających (ognia i presji zwierząt) na odnowienie dębowe;
- charakterystykę ognisk regeneracji dębu w kontekście struktury mozaikowej krajobrazu;
- określenie tempa rozwoju siewek dębu w fitocenozach leśnych i nieleśnych;
- określenie warunków świetlnych niezbędnych do prawidłowego rozwoju odnowienia dębowego.

### 3 Teren badań

Badania prowadzono na obszarze Karpat i ich przedpola. Według podziału Kondrackiego (2002) polskie powierzchnie badawcze położone są w Regionie Karpackim, prowincji Karpaty Zachodnie z Podkarpaciem Zachodnim i Północnym, podprowincji Zewnętrzne Karpaty Zachodnie, makroregionu Pogórze Środkowobeskidzkie, mezoregionu Pogórze Przemyskie.

Według regionalizacji klimatycznej Polski, klimat Pogórza Przemyskiego należy do typu górskiego i podgórskiego (Romer 1949). Średnia roczna suma opadów wynosi 781 mm, natomiast średnia roczna temperatura powietrza 8,1 °C. Przeważają wiatry z kierunków zachodnich i południowo-zachodnich. Średnia długość okresu wegetacyjnego wynosi 210-220 dni. Późne przymrozki zdarzają się do drugiej połowy maja, zaś wczesne już w połowie września (Michna 1967). Na badanym terenie przeważają gleby brunatne wylugowane i właściwe. Główną rzeką regionu jest rzeka Wiar, będąca prawobrzeżnym dopływem Sanu.

Roślinnością potencjalną jest las. W obrębie piętra pogórza występują, żyzne lasy liściaste typu grądu *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962, oraz podgórskie formy buczyny karpackiej *Dentario glandulosae-Fagetum* W. Mat. 1964 ex Guzikowa et Kornaś 1969, a także *Luzulo luzuloidis -Fagetum* (Du Rietz 1923) Markgr. 1932 em. Meusel 1937. W dolinach rzecznych spotyka się zbiorowiska łąkowe (Piórecki 1996; Matuszkiewicz 2006).

Przestrzenne zróżnicowanie krajobrazu badanego obszaru wynika głównie ze specyfiki warunków przyrodniczych i możliwości ich wykorzystania przez człowieka. Ważną rolę odgrywają również, uwarunkowania społeczne, ekonomiczne i historyczne. Od pojawienia się człowieka na tym terenie, aż do okresu II wojny światowej następował stopniowy spadek powierzchni lasów, kosztem obszarów rolniczych i osadniczych (Affek 2016). W krajobrazie występowały również zadrzewione łąki, a część lasów, szczególnie wnikać jako „półwyspy” w pola i łąki miała bardziej otwarty charakter, dzięki swobodnemu wypasowi zwierząt (Bobiec et al. 2019). Po zakończeniu wojny, w wyniku przesiedleń, przemian ekonomicznych i ustrojowych obszar ten uległ wyludnieniu, co spowodowało dalsze zmiany krajobrazu, trwające po dzień dzisiejszy. Polegają one przede wszystkim na wzroście powierzchni lasów w wyniku przejęcia gruntów przez Skarb Państwa i przekazanie w zarząd Lasów Państwowych, a także spontanicznej sukcesji w wyniku zaprzestania dotychczasowej działalności rolniczej. W ten sposób mniejsze płaty naturalnych zadrzewień i gajów łączą się i zarastając gęstym podszytem tracą charakter sylwopastoralnych półotwartych fitocenoz, powiększając areał gęstego, ciemnego lasu. Tak jak nieleśne środowiska zadrzewione

przekształcone zostały we wtórny las, a uprawianą jeszcze w latach 1970. mozaikę agrocenoz przekształcono w rozległe połacie trwałych użytków zielonych (Affek 2016).

Jako pomocniczy teren referencyjny wybrano wiejski krajobraz Przykarpacia (Prykarpattya) w obwodzie Iwano-Frankiwszk (d. województwo Stanisławowskie), gmina Rożniatów (Rozhniaty). O wyborze tego obszaru zdecydowała obecność w tamtejszym krajobrazie licznych gajów o luźnych drzewostanach z dominującym dębem szypułkowym (ukr. *dubny haj*). Według regionalizacji fizycznogeograficznej obszar ten, zalicza się do Regionu Karpackiego, prowincji Karpaty Wschodnie i Podprowincji Podkarpacie Wschodnie (Kondracki 1989). Jest to teren lekko pofałdowany o wysokościach wahających się między 400 a 480 m n.p.m., w którym rozległe zadrzewione pastwiska lub łąki przekształcone zostały w XX w. w pola uprawne i trwałe użytki zielone. Obecnie „dębowe gaje” stanowią pozostałości „dębowych łąk” częściowo użytkowanych jeszcze w latach 1980. Nadal sporadycznie obserwuje się w nich wypas bydła (legalny na większości terenów leśnych Ukrainy), a wiosną ogień z wypalanych sąsiednich ugorów przenosi się często na ekotonową strefę gajów (Ziobro et al. 2016; Bobiec et al. 2019).

W celach porównawczych przeprowadzono też inwentaryzację odnowienia dębowego na terenie Leśnictwa Bratkowice (Nadleśnictwo Głogów Małopolski). Obszar ten należy do Podprowincji Podkarpacie Północne, makroregionu Kotliny Sandomierskiej, mezoregionu Płaskowyż Kolbuszowski. Powierzchnię badawczą wyznaczono w zespole kontynentalnego boru mieszanego *Quercus robur-Pinetum* (W.Mat. 1981) J.Mat. 1988, ze względu na obecność licznej podrośi dębowej.

## 4 Materiał badawczy i metody

### 4.1 Rodzaje powierzchni

Z uwagi na wieloaspektowość prowadzonych badań konieczne było zastosowanie silnie zróżnicowanego układu obiektów badawczych, na których charakter, lokalizację i wielkość miał wpływ nie tylko przyświecający cel pracy, ale także uwarunkowania i ograniczenia obiektywne, wynikające ze współczesnych form wykorzystania ziemi, wybitnie ograniczających dostępność materiału badawczego, w tym np. muraw z zaawansowanym odnowieniem dębu. Z tego względu, zastosowany w pracy system zbierania danych można określić jako kombinowany, wymagający wstępnego arbitralnego wyboru fragmentów fitocenozy z obecnym (widocznym) bądź spodziewanym (w sąsiedztwie dojrzałych lub starszych dębów) odnowieniem dębowym. Losowy bądź schematyczny wybór lokalizacji obiektów badawczych skutkowałby w większości przypadków pustymi i jałowymi dla poznania ekologii odnowienia dębu próbami. Również z uwagi na fakt, że w badaniach zjawisk zachodzących w skali krajobrazu (a do takich należy odnowienie dębu w krajobrazie wiejskim) zaplanowanie i przeprowadzenie doświadczenia jest z przyczyn praktycznych niemal niemożliwe. Zastosowana metodologia, wykorzystując istniejące zróżnicowanie środowisk przyrodniczych (wynikające głównie z form użytkowania), nosi znamiona „naturalnego eksperymentu” (*sensu* Diamond 1986).

Dobór metod badawczych uwarunkowany był poruszonymi w pracy zagadnieniami związanymi z procesem odnawiania się dębu, w tym:

- wpływem roślinności na odnowienie, szczególnie w kontekście warunków świetlnych;
- wzorcem przestrzennym młodego pokolenia dębów;
- efektem „odporności zespołowej”;
- rekrutacją do drzewostanu i tempem przyrostu młodych drzewek na wysokość.

Każdemu z zagadnień dedykowano odpowiednią, optymalną z punktu widzenia wykonalności metodę, której nierozłącznym elementem jest rodzaj powierzchni badawczej (Tabela 1).

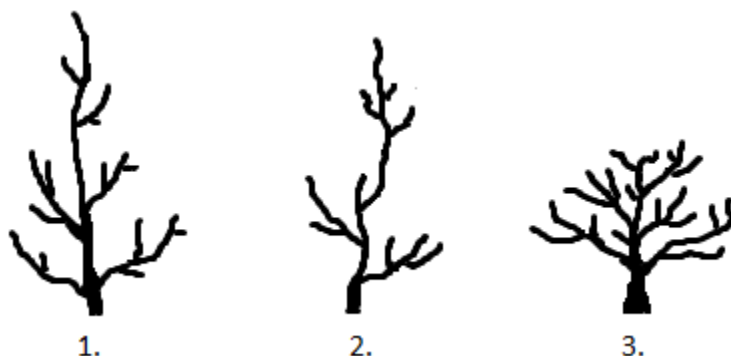
Tabela 1. Rodzaj powierzchni badawczych i odpowiadające im zagadnienia badawcze; PL - Polska, UA - Ukraina

|                                                                                  | Powierzchnie<br>leśne (L) | Powierzchnie<br>'murawowe'(M) | Doświadczenie<br>polowe (D <sub>L</sub> i D <sub>M</sub> ) |
|----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------------|------------------------------------------------------------|
| Liczba powierzchni                                                               | 10 (6PL + 4UA)            | 9 (PL)                        | 4 (PL)                                                     |
| 1. Inwentaryzacja młodych dębów                                                  | TAK                       | NIE                           | NIE                                                        |
| 2. Zdjęcia fitosocjologiczne                                                     | TAK                       | TAK                           | TAK                                                        |
| 3. Określenie cech jakościowych młodych dębów                                    | TAK                       | TAK                           | NIE                                                        |
| 4. Struktura przestrzenna odnowienia                                             | NIE                       | TAK                           | NIE                                                        |
| 5. Odporność zespołowa                                                           | NIE                       | TAK                           | NIE                                                        |
| 6. Precyzyjne określenie wieku młodych dębów i ocena tempa przyrostu na wysokość | NIE                       | TAK                           | TAK                                                        |
| 7. Wpływ typu roślinności na przeżywalność siewek                                | NIE                       | NIE                           | TAK                                                        |
| 8. Tempo wzrostu, alokacja biomasy                                               | NIE                       | NIE                           | TAK                                                        |
| 9. Względne natężenie fotosyntetycznie czynnego promieniowania                   | TAK                       | TAK                           | TAK                                                        |

#### 4.2 Inwentaryzacja odnowienia pod okapem drzewostanu

Badaniami objęto drzewostany z dominującym udziałem dębu o powierzchni zbliżonej do 1 ha. W przypadku znacznie większych drzewostanów wyznaczono jednohektarowe kwadratowe powierzchnie próbne. Na wszystkich powierzchniach oszacowano udział dębu w drzewostanie, a także przeciętny wiek dębów, określony na podstawie liczby słoików przyrostów rocznych w pobranych za pomocą świdra Presslera próbkach drewna. Każdy z badanych drzewostanów został przecięty równoległymi liniami oddalonymi od siebie 10 m. Faktyczne powierzchnie próbne inwentaryzacji stanowiły pasy o szerokości 2 m (po 1 metrze po obu stronach każdej z linii). W terenie kierunek marszu wyznaczano za pomocą nawigatora GPS, stosując opcję „celuj-idź”. Niedokładności linii wynikające z ograniczonej precyzji GPS w obszarze zadrzewionym nie miały wpływu na wynik, gdyż ten opierał się na analizie rzeczywistego śladu zapisanego przez GPS. Rejestrowano wszystkie napotkane na

pasie okazy młodych dębów do pierśnicy 10 cm. Osobniki reprezentujące najniższą klasę (do 50 cm) podlegały jedynie zliczaniu. Dla wyższych dębów mierzono wysokość, średnicę u podstawy (ew. pierśnicę) oraz określano pokrój drzewka przydzielając je do jednej z trzech kategorii (Ryc. 2)



Ryc.2. Kategorie pokroju: 1. jednopienne, 2. jednopienne wtórne, 3. bonsai (oprac. własne)

Prace te były realizowane na 10 powierzchniach (Tabela 2), z których 6 zlokalizowanych jest na Pogórzu Przemyskim, a 4 w gminie Rożniatów na Ukrainie, w okresie od 06. 2015 do 07. 2015 r. (Ryc.3). Analogiczną inwentaryzację odnowienia przeprowadzono też w hodowlanym drzewostanie sosnowym w Nadleśnictwie Bratkowice w Kotlinie Sandomierskiej z uwagi na sprzyjający młodym dębom fotoklimat (względna intensywność PAR >15% ).

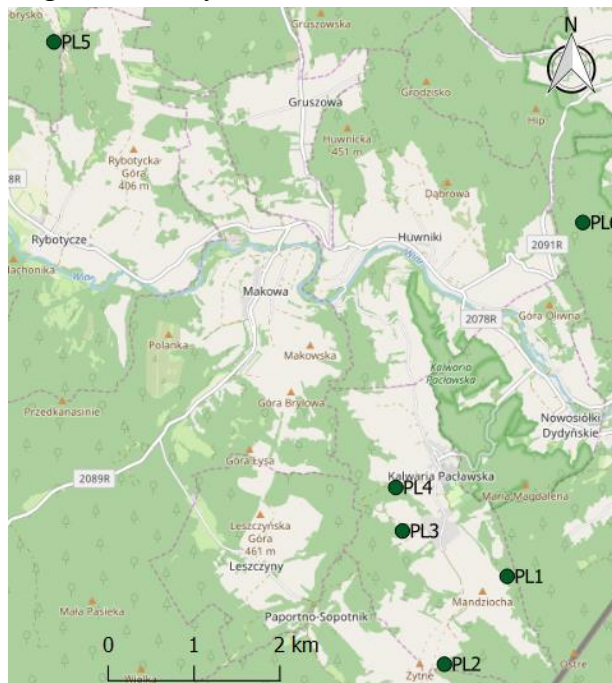
Tabela 2. Metryki podstawowych danych charakteryzujących badane drzewostany. ABAL – *Abies alba*, ACCA – *Acer campestre*, ACPS – *A. pseudoplatanus*, BEPE – *Betula pendula*, CABA – *Carpinus betulus*, CEAV – *Cerasus avium*, COAV – *Corylus avellana*, COSA – *Cornus sanguinea*, FASY – *Fagus sylvatica*, PISY – *Pinus sylvestris*, POTR – *Populus tremula*, QUPE – *Quercus petraea*, QURO – *Q. robur*; > bardziej obfity, = równie obfity, +domieszka; Q<sub>1</sub>-Q<sub>2</sub>-Q<sub>3</sub> -Kwartyle wieku drzewostanu dębowego, mierzonego na wys. 1,3 m; +, ++, +++ względna obfitość

|            | Współrzędne<br>(wysokość w<br>m n.p.m.) | Powierzchnia<br>[ha] | Teren,<br>ekspozycja | Zwarcie koron,<br>skład<br>drzewostanu                             | Q <sub>1</sub> -Q <sub>2</sub> -Q <sub>3</sub> | Podszyt/<br>podrost                          | Runo                          | Podrost<br>dębowy         |
|------------|-----------------------------------------|----------------------|----------------------|--------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------|----------------------------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| <b>PL1</b> | N49.62085°<br>E22.71648°<br>(407)       | 1,37                 | NEE                  | 60%<br>QURO>ABAL><br>CEAV=ACPS><br>ACCA;                           | 101-106-113                                    | +++ COAV                                     | (+++ po<br>usunięciu<br>COAV) | + tylko na<br>skraju lasu |
| <b>PL2</b> | N49.61114°<br>E22.70694°<br>(470)       | 1.00                 | SSE                  | 100%<br>QURO=QUPE><br>ABAL>CEAV                                    | 71-76-78                                       | +COAV                                        | +                             | + tylko na<br>skraju lasu |
| <b>PL3</b> | N49.62490°<br>E22.69984°<br>(400)       | 1,51                 | (W) płaski           | 60%<br>QURO>FASY><br>CABA (w1990.<br>50%<br>QURO wycięto)          | 136-157-159                                    | +++ FASY=<br>CABA                            | +                             | +                         |
| <b>PL4</b> | N49.62963°<br>E22.69893°<br>(395)       | 0,89                 | SW                   | 30%<br>QURO>FASY><br>ABAL>ACCA<br>(w 1990.<br>80% QURO<br>wycięto) | 136-142-146                                    | +++ COAV=<br>CABA><br>FASY=<br>ACCA=<br>COSA | ++                            | ++ na<br>zewnątrz         |
| <b>PL5</b> | N49.67616°<br>E22.64470°<br>(405)       | 1,63                 | płaski               | 70%<br>QURO>ABAL                                                   | 149-156-165                                    | +++ CABA><br>ABAL<br>(sadzona)               | +                             | 0                         |

|            |                                   |      |           |                                                         |             |                  |                            |     |
|------------|-----------------------------------|------|-----------|---------------------------------------------------------|-------------|------------------|----------------------------|-----|
| <b>PL6</b> | N49.65807°<br>E22.73133°<br>(326) | 1,00 | fałdowany | 100%<br>QUPE (podwójne,<br>potrójne-pnie)><br>FASY>PISY | 123-124-128 | +FASY            | +                          | 0   |
| <b>UA1</b> | N48.97770°<br>E24.12202°<br>(425) | 1,00 | płaski    | 60%<br>QURO                                             | 75-94-119   | ++ COAV          | +++ ślady<br>wypalania     | ++  |
| <b>UA2</b> | N48.97903°<br>E24.12374°<br>(425) | 1,00 | płaski    | 70%<br>QURO>CEAV                                        | 70-78-93    | +++ COAV         | +                          | +   |
| <b>UA3</b> | N48.91885°<br>E24.11380°<br>(413) | 1,00 | płaski    | 40%<br>QURO>ALGL<br>>BEPE=POTR                          | 63-67-72    | ++ BEPE=<br>POTR | +++<br>częste<br>wypalanie | +++ |
| <b>UA4</b> | N48.92101°<br>E24.12214°<br>(420) | 1,00 | płaski    | 60%<br>QURO>ALGL<br>>BEPE=POTR                          | 54-63-70    | ++ BEPE=<br>POTR | +++<br>częste<br>wypalanie | +++ |



Pogórze Przemyskie



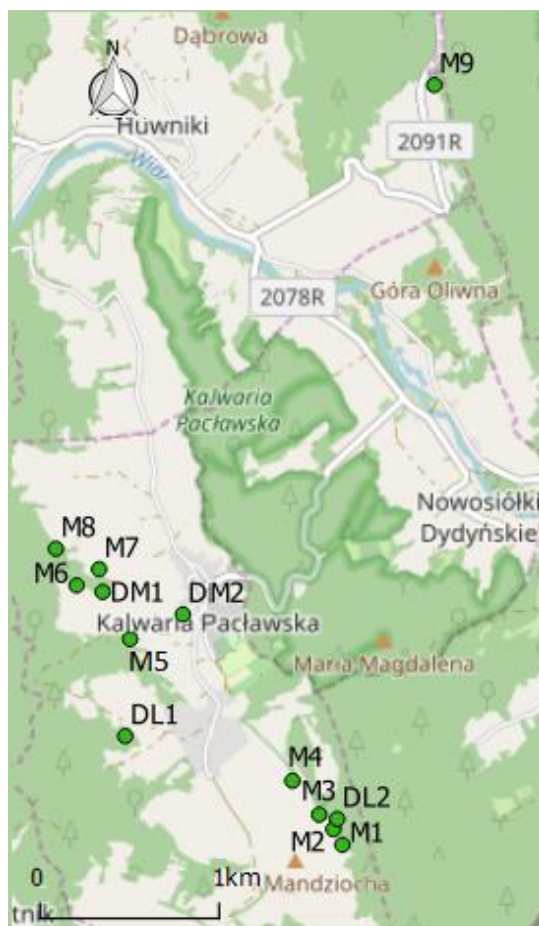
Przykarpacie



Ryc.3. Lokalizacja badanych drzewostanów

#### 4.3 Analiza ognisk regeneracji dębu w kontekście struktury mozaikowej krajobrazu

Do badań struktury przestrzennej odnowień wyznaczono 9 obszarów poza drzewostanem, w których odnotowano wzmożoną obecność młodego pokolenia dębów (Ryc.4.). Powierzchnie te znajdowały się na porzuconych łąkach lub pastwiskach, w bliskim sąsiedztwie dojrzałych drzewostanów dębowych. Wyjątek stanowiła powierzchnia M9, widniejąca w rejestrze gruntów jako działka leśna. Jednak pomimo obecności większej liczby drzew, i w tym przypadku trudno mówić o zwartym drzewostanie. Badane obszary miały łączną powierzchnię 11750 m<sup>2</sup>.



Ryc.4. Rozmieszczenie badanych pól odnowienia dębowego (M1-M9) oraz powierzchnie doświadczalne (DL1, DL2, DM1, DM2)

Na wyznaczonych powierzchniach określono formę użytkowania oraz, z wyjątkiem powierzchni M8, będącej regularnie wykaszanim sadem, wykonano zdjęcia fitosocjologiczne, oznaczając skład gatunkowy fitocenoz na poletkach o powierzchni 100 m<sup>2</sup>. Na badanych polach wykonano pełną inwentaryzację wszystkich roślin drzewiastych o wysokości powyżej 50 cm, celem określenia ewentualnego wpływu obecności krzewów kolczastych i ciernistych na obecność i jakość młodych dębów. Z tego względu gatunki podzielono na 3 grupy – dąb, gatunki ochronne (tj. kolczaste i cierniste) oraz inne gatunki liściaste (łącznie).

Dla przedstawienia szerszego kontekstu krajobrazowego skupisk odnowień dębu, wokół punktu centralnego każdej z powierzchni M4-9 wyznaczono bufor kołowy R=100 m. Z uwagi na niewielką odległość między powierzchniami M1-3, wyznaczono dla nich jeden wspólny bufor wokół środka odcinka łączącego dwie zewnętrzne (najbardziej oddalone od siebie) granice powierzchni M1 i M3. Na podstawie ortofotomapy dostępnej na Geoportalu 2, zidentyfikowano i zdigitalizowano kategorie użytkowania gruntów. Wyróżniono: roślinność

krzewiastą, roślinność trawiastą, lasy, sady, pola uprawne i drogi. Uzyskane dane zestawiono z historycznymi danymi dotyczącymi krajobrazu tych terenów.

#### **4.4 Szczegółowa struktura przestrzenna płatów z odnowieniem dębowym**

Powierzchnie M1-3 o wymiarach 20 x 20 m wyznaczono w odległości 25 m od granicy leśnej powierzchni PL1. W 2012 r. wykonano na nich inwentaryzację roślin zdrewniałych (drzewa i krzewy). Niestety, wiosną 2015 r. dzierżawca działki usunął mechanicznie wszystkie młode drzewa i krzewy, w tym również na powierzchniach M1-3. Z powodu systematycznego wiosennego wypalania trawy powtarzanego w kolejnych latach dane z powierzchni M1-3 pozostały niepełne.

Z kolei na powierzchniach M4-9 wykonane zostało kartowanie zapustów młodych drzewek na obszarze określonym zasięgiem występowania wyższych (>50 cm) młodych dębów. Punktom odpowiadającym przestrzennej lokalizacji młodych drzewek przypisano następujące atrybuty:

- gatunek,
- wysokość,
- grubość u szyjki korzeniowej,
- pierśnicę (dla osobników wyższych niż 1,3 m),
- pokrój drzewka (dla dębów),
- zasięg korony (4 skrajne punkty) dla drzewek o wysokości  $\geq 1,3$  m.

W promieniu 1 m wokół nasady pnia:

- typ pokrycia gleby,
- obecność krzewów ochronnych.

#### **4.5 Tempo przyrostu młodych dębów na wysokość w środowisku nieleśnym**

W celu określenia wieku i szybkości przyrostu na wysokość, na powierzchniach murawowych wybrano 33 młode dęby, które wykopano, a następnie pocięto na plastry o grubości 2 cm co 10 cm. Tak otrzymane próbki poddane zostały analizie dendrochronologicznej.

#### **4.6 Wpływ względnego natężenia fotosyntetycznie czynnego promieniowania na powstawanie odnowienia**

Na wszystkich powierzchniach badawczych mierzono poziom fotosyntetycznie czynnego promieniowania (PAR). Na powierzchniach leśnych był on mierzony równocześnie

z inwentaryzacją młodych dębów, przy pomocy sondy niesionej na wysokości 1,3 m. Jednocześnie, w celu obliczenia względnych natężeń promieniowania, w najbliższej położonym niezadrzewionym terenie instalowano sondę referencyjną połączoną z rejestratorem danych, zapisującym w czasie rzeczywistym pełny aktualny (docierający z nieba) poziom PAR. Z kolei na powierzchniach murawowych PAR mierzono na poziomie gruntu oraz na wysokości ok. 15 cm (przewidywalna wysokość jednorocznej siewki).

#### **4.7 Eksperyment, pomiary**

W celu sprawdzenia skuteczności odnowienia w różnych warunkach środowiskowych w 2015 r. założono cztery uprawy doświadczalne (dwie pod zwartym drzewostanem  $D_{L1,2}$ , jedną na niewykasanej murawie  $D_{M1}$  i jedną w przydomowej fitocenozie o charakterze ruderalnym, dawnym sadzie  $D_{M2}$ ) o wymiarach 20 x 10 m (Ryc. 4). Przeznaczone do eksperymentu żołędzie zebrano pod dwoma wolno-rosnącymi dębami na początku października 2015 r. Żołędzie poddano starannej selekcji; po próbie wstępnej flotacji w wodzie, oględzinom poddano owoce z dna, odrzucając wszystkie wykazujące oznaki uszkodzeń (otwory, wyraźne przebarwienia, etc.). Większe żołędzie (średnia długość żołędzia 3 cm,  $SD=2,09$ ) wysadzono na powierzchniach  $D_{M1}$  i  $D_{L1}$ , a mniejsze (średnia długość 2,5 cm.,  $SD=1,86$ ) na powierzchniach  $D_{M2}$  i  $D_{L2}$ . Średnie długości żołędzi pochodzących z różnych drzew istotnie się różniły ( $t=19,83$ ;  $p=0,00$ ). Owoce sadzono w regularnej więźbie, łącznie 300 owoców na powierzchni, w sposób przypominający „metodę” sójki: za pomocą zaostzonego leszczynowego kijka wykonywano płytki otwór w darni, w który ręcznie wciskano żołędzia.

Po dwóch sezonach wegetacyjnych z każdej powierzchni wykopano po kilkanaście siewek, pozostawiając pozostałe na kolejny sezon. Zebrane siewki poddano pomiarom biometrycznym obejmującym pomiary grubości łodygi u podstawy, długości części nadziemnej oraz korzenia głównego, a także określenie wagi suchej bezlistnej części nadziemnej i podziemnej roślin. Pomiary zamierzano powtórzyć po trzech latach, jednak żadne z pozostawionych na pozostałych powierzchniach siewek nie przeżyły z wyjątkiem powierzchni  $D_{M1}$ .

#### **4.8 Metody i narzędzia statystyczne**

Różnorodność gatunkowa dendroflory na badanych powierzchniach murawowych porównano za pomocą wskaźnika Shannona–Wienera (Krebs 1996). Tego wskaźnika użyto również do określenia zróżnicowania krajobrazów, w jakich dochodzi do odnawiania się dębów. Związek zagęszczenia odnowienia dębowego z poziomem dostępnego PAR określono

współczynnikiem korelacji rang Spearmana, a dynamikę jego przyrostu na wysokość porównując wiek drzewek między określonymi położeniami na pniu względem podstawy testem Kruskala-Wallisa. Tego samego testu użyto także, do określenia istotnych różnic pomiędzy czterema doświadczalnymi uprawami w odniesieniu do wartości biometrycznych parametrów siewek. Dla określenia związku między krzewami ochronnymi, a dębami występującymi na powierzchniach murawowych testowano hipotezę zerową, zgodnie z którą struktura bezpośredniego drzewiastego sąsiedztwa towarzyszącego młodym dębom nie różni się od ogólnej proporcji udziału tych kategorii roślinności drzewiastej na danej powierzchni. W tym celu zastosowano test niezależności Chi-kwadrat.

Archiwizację i porządkowanie danych wykonywano w arkuszach MS Excel, a analizy statystyczne wykonywano w programie Statistica v. 13 (Dell) z wyjątkiem testu niezależności Chi-kwadrat, do którego przeprowadzenia wykorzystano gotowy arkusz MS Excel z makro, będący dodatkiem podręcznika „Handbook of biological statistics” (McDonald 2014).

#### **4.8.1 Aparatura i oprogramowanie**

Do kartowania drzew i krzewów na powierzchniach M4-M9 wykorzystano system Field-Map (IFER- Monitoring and Mapping Solutions, Ltd.). Mapki wykorzystane w pracy dotyczące położenia powierzchni badawczych, jak również digitalizacje krajobrazów w których dochodzi do odnawiania się dębów, wykonano przy pomocy oprogramowania QGIS 3.4.4.

Do pomiarów promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR) użyto sondy listwowej z 80 czujnikami AccuPAR Model LP-80 Ceptometer (Decagon Instruments). W trakcie pomiarów wykonywanych pod okapem drzewostanu, potencjalny aktualny PAR mierzony był przez jednoczuJNIKOWĄ sondę SQ-110-SS (Apogee Instruments) i rejestrowany w czasie rzeczywistym przez rejestrator danych Em50 (Decagon Devices). Warunki świetlne na powierzchniach leśnych określano jako procent potencjalnego poziomu PAR w danej chwili, rejestrowanego poza drzewostanem.

Przyrosty roczne słoI oraz wiek wykopanych młodych dębów zmierzono za pomocą urządzenia LINTAB-5i i oprogramowania TSAP-Win v. 4.65 (Rinntech).

## 5 Wyniki

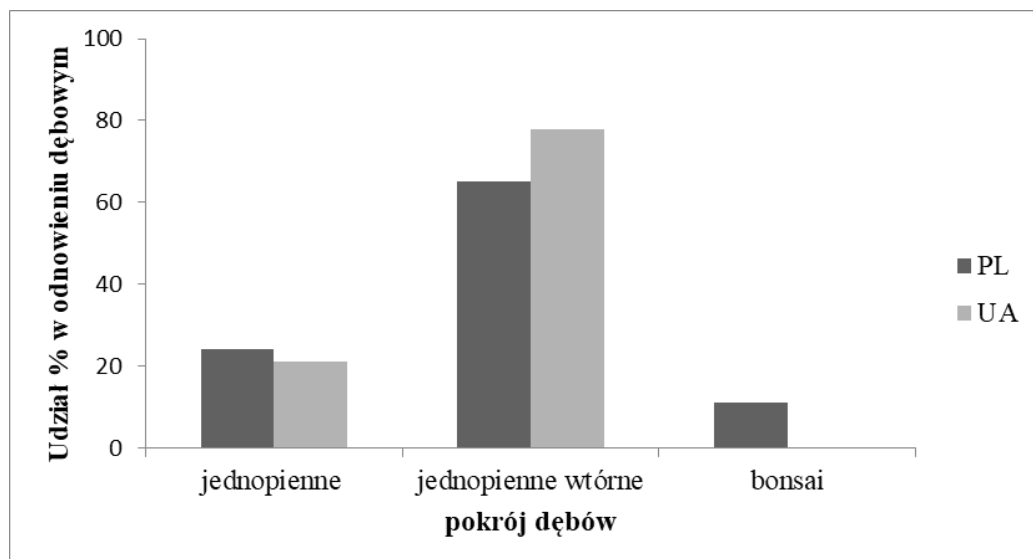
### 5.1 Ogólne dane o zagęszczeniu odnowienia

Ogólne zagęszczenie odnowienia dębowego obejmujące zarówno jednoroczne siewki jak i kilkunastoletnie osobniki wahało się na leśnych powierzchniach w granicach od ok. 5 do 1300 ha<sup>-1</sup> (w drzewostanach sosnowych Nadleśnictwa Bratkowice ponad 5000) w Polsce i od ok. 750 do 11500 ha<sup>-1</sup> na Ukrainie (Tabela 3). Jednak dębów wyższych lub równych 50 cm było kilkukrotnie mniej lub nawet ich nie zaobserwowano. Powierzchnie, na których nie odnotowano podrostu dębowego, znajdowały się wyłącznie na Pogórzu Przemyskim.

Tabela.3. Szacowana gęstość odnowienia dębowego na powierzchniach leśnych; PL - powierzchnie na obszarze Ostoi Przemyskiej, UA - powierzchnie w powiecie Rożniaty na Ukrainie, BR - powierzchnia w Nadleśnictwie Bratkowice w Kotlinie Sandomierskiej

| Powierzchnia | zagęszczenie dębów<br><50 cm [os. ha <sup>-1</sup> ] | zagęszczenie dębów<br>≥ 50 cm [os. ha <sup>-1</sup> ] |
|--------------|------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
| PL1          | 51                                                   | 0                                                     |
| PL2          | 25                                                   | 13                                                    |
| PL3          | 199                                                  | 27                                                    |
| PL4          | 63                                                   | 73                                                    |
| PL5          | 6                                                    | 0                                                     |
| PL6          | 1289                                                 | 0                                                     |
| UA1          | 8622                                                 | 33                                                    |
| UA2          | 9494                                                 | 706                                                   |
| UA3          | 735                                                  | 112                                                   |
| UA4          | 11607                                                | 134                                                   |
| BR           | 4590                                                 | 549                                                   |

Ocena pokroju młodocianych dębów wykazała, że zarówno na powierzchniach Pogórza jak i Przykarpacia przeważały osobniki, u których funkcję uszkodzonego pierwotnego pędu głównego przejął jeden z pędów bocznych. Drzewka o pokroju bonsai występowały jedynie na powierzchniach Pogórza Przemyskiego (Ryc. 5.).



Ryc.5. Udział kategorii jakościowych odnowienia dębowego na powierzchniach w Polsce i na Ukrainie; N=169

## 5.2 Fitosocjologiczna charakterystyka nieleśnych fitocenozy z odnowieniem dębowym

Na podstawie wykonanych zdjęć fitosocjologicznych można stwierdzić, że większość płatów roślinności wykazywała cechy fitocenozy przejściowych, kształtujących się pod wpływem procesów sukcesyjnych wywołanych zaprzestaniem użytkowania, jak również zaburzeń antropogenicznych, głównie wypalania traw i karczunku młodych drzew i krzewów. Stąd, w zależności od stanu wyjściowego, jak i od zaawansowania sukcesji, różniły się między sobą udziałem elementów zbiorowisk wyjściowych (np. kośnej łąki świeżej), obecnością gatunków przejściowych oraz gatunków reprezentujących przyszłe, bardziej stabilne zbiorowiska. Choć najczęściej obserwowane były kombinacje gatunków łąk świeżych i zbiorowisk pastwiskowych z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937 oraz ciepłolubnych zbiorowisk okrajkowych z klasy *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Garb. 1961, bliskość obszaru zadrzewionego, czy też „leśna” przeszłość danej powierzchni mogą przyczyniać się do względnie licznej obecności gatunków leśnych.

Fitocenoza, w której wyznaczono powierzchnie M1-M3 była najprawdopodobniej łąką świeżą, na której po zaprzestaniu regularnego użytkowania, wraz z licznie pojawiającymi się krzewami tarniny, dzikiej róży *Rosa canina* L. oraz głogu wytworzył się zespół ze znacznym udziałem młodych jaworów *Acer pseudoplatanus* L., paklonów *Acer campestre* L., dębów, a także derenia świdwy *Cornus sanguinea* L. Jednak przeprowadzony w 2014 karczunek niemal zupełnie pozbawił fitocenozę dendroflory, a następujące po sobie coroczne pożary przywróciły powierzchni charakter łąki świeżej. Przypuszcza się, że znaczny udział w runi koniczyny białej *Trifolium repens* L., komonicy zwyczajnej *Lotus corniculatus* L.

i brodawnika zwyczajnego *Leontodon hispidus* L. wskazuje na przemienne, pastwiskowo-łąkowe użytkowanie w przeszłości.

Powierzchnie M6 i M7 stanowiły typowy przykład okrajkowego zespołu *Rubofruticosi-Prunetum spinosae* Web. 1974 n.inv. Wittig 1976, rozwijającego się samoistnie na porzuconych łąkach rajgrasowych *Arrhenatheretum elatioris* Br.-Bl. ex Scherr. 1925. Wysoki jest tu udział ciepłolubnych gatunków krzewów, jak też trawy - kłosownicy pierzastej *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. Na powierzchni M6 zdecydowanie więcej było gatunków z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*, m. in. rajgrasu wyniosłego *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv, kupkówki pospolitej *Dactylis glomerata* L., kostrzewy łąkowej *Festuca pratensis* Huds. i tymotki łąkowej *Phleum pratense* L., co może sugerować, że w przeszłości była to wysokoprodukcyjna łąka kośna. Do tego samego zespołu można by zaliczyć także powierzchnię M4, która wyróżniała się jednak dość liczną obecnością leszczyny, o warstwie ziół z obficie występującym trzcinnikiem piaskowym *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.

Najbardziej zaawansowane stadium sukcesji obserwuje się na powierzchni M9, będącej dawną łąką wcinającą się głęboko w obszar leśny o charakterze grądu. Stąd liczne gatunki leśne i stosunkowo obfity podrost. Pomimo tego, w runie nadal licznie występują gatunki charakterystyczne dla ciepłolubnych zarośli z klasy *Rhamno-Prunetea* oraz łąk świeżych z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*. O ciepłolubnym charakterze siedliska może również świadczyć obecność kłosownicy pierzastej oraz pszenca gajowego *Melampyrum nemorosum* L. i klinopodium pospolitego *Clinopodium vulgare* L. z klasy ciepłolubnych okrajków *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Müller 1962. Podobny charakter posiada powierzchnia M5, jednak mniej liczne są tu elementy leśne. Roślinność sadu owocowego (stare jabłonie i orzechy włoskie *Juglans regia* L.) najbardziej nawiązuje do łąki świeżej *Arrhenatheretum elatioris*.

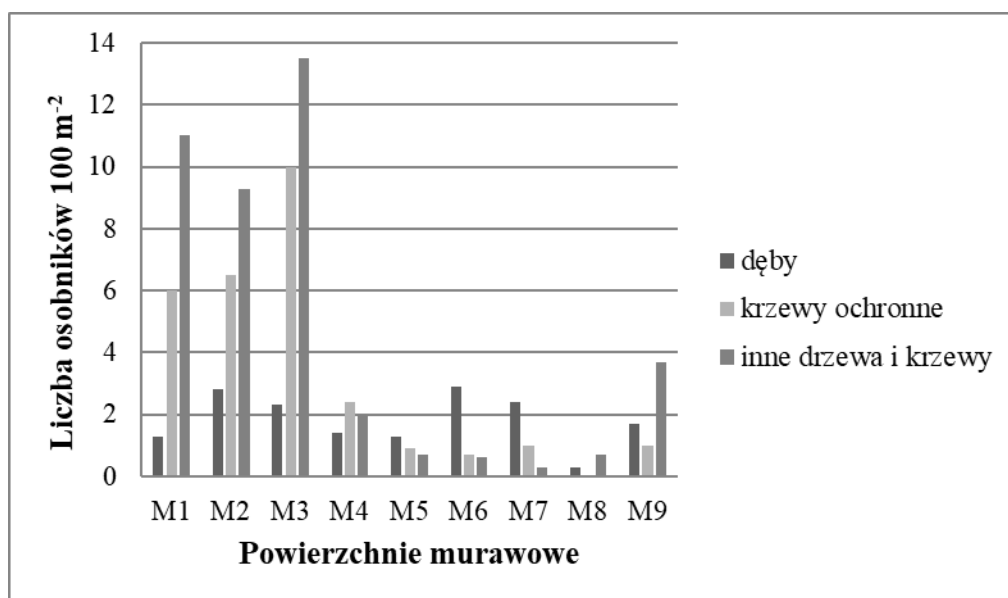
Płat roślinności zielnej, gdzie zlokalizowano doświadczalną uprawę dębu  $DM_1$ , reprezentował zespół *Arrhenatheretum elatioris* z udziałem wartościowych gospodarczo traw pastewnych takich jak: tymotka łąkowa i kupkówka pospolita oraz roślin motylkowych: lucerna nerkowata *Medicago lupulina* L. i wyka ptasia *Vicia cracca* L. O procesie ubożenia siedliska w składniki pokarmowe może świadczyć wysoki udział w runi mietlicy pospolitej *Agrostis capillaris* L. i tomki wonnej *Anthoxanthum odoratum* L., czyli tzw. gatunków kadłubowych, pojawiających się z dużym pokryciem w wyniku zmian zachodzących na łąkach wyłączonych z użytkowania rolniczego. Uwagę zwraca obecność kłosownicy pierzastej, klinopodium pospolitego, lebidki pospolitej *Origanum vulgare* L. oraz biedrzeńca mniejszego *Pimpinella saxifraga* L., gatunków muraw kserotermicznych. Przypuszcza się, że

omawiany płat zespołu rajgrasu wyniosłego, na skutek braku nawożenia i użytkowania oraz w warunkach siedliskowych i klimatycznych sprzyjających powstawaniu roślinności ciepłolubnej, może się w przyszłości przekształcić w murawę kserotermiczną.

Porównawczą powierzchnię doświadczalną  $D_{M2}$  wyznaczono na skraju nieużytkowanego przydomowego sadu owocowego (jabłonie). Choć licznie występują tam gatunki zbiorowisk łąkowo-pastwiskowych (sady podlegały w przeszłości gospodarce łąkarsko-pasterskiej), m. in. rajgras wyniosły, owsica omszona *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Dumort., kupkówka pospolita czy mietlica pospolita, z uwagi na dominującą pozycję okazałych bylin, szczególnie pokrzywy zwyczajnej *Urtica dioica* L., bodzisza żałobnego *Geranium phaeum* L., jarzmianki większej *Astrantia major* L., podagrycznika pospolitego *Aegopodium podagraria* L. i miodunki miękkowłosej *Pulmonaria mollis* Wulfen ex A. Kern., fitocenoza ma charakter ruderalny. Uwagę zwracają również pojawiające się liczne młode drzewka i krzewy, których nasiona zostały przyniesione przez wiatr i ptaki: jawor, paklon, grab, leszczyna, dereń świdwa, głóg i dąb szypułkowy.

### 5.3 Odnowienie dębowe w młodych zapustach roślinności drzewiastej

Inwentaryzacja gatunków drzewiastych przeprowadzona w płatach młodych zapustów wskazuje na znaczne ich zróżnicowanie, zarówno pod względem zagęszczenia jak i proporcji w jakich reprezentowane są wyróżnione kategorie roślin drzewiastych (Ryc.6).



Ryc. 6. Udział osobników gatunków drzewiastych 100 m<sup>-2</sup>

Wynika to między innymi ze sposobu użytkowania tych obszarów. Późną zimą 2015 r. porzucone pastwisko posiadające cechy zbiorowiska okrajowego, *Prunetalia spinosae*, gdzie

znajdowały się powierzchnie M1-3, odkrzaczono (mechaniczny karczunek), a od wiosny tego samego roku, było ono już trzykrotnie wypalane (ostatni raz wiosną 2018 r.) (Ryc.7).



Ryc. 7. Powierzchnia M1 po wiosennym pożarze w 2016 r. (fot. A. Bobiec)

Z tego powodu dane o zagęszczeniu odnowienia na powierzchniach M1-3 pochodzą z 2014 r., gdy obszar ten, w porównaniu z innymi badanymi powierzchniami nieleśnymi, odznaczał się najbardziej zaawansowaną sukcesją roślinności drzewiastej o charakterze *Prunetalia spinosae*. Wiosną 2016 r. pożar objął także powierzchnię M6. M4 wyróżnia się stosunkowo wysokim zagęszczeniem krzewów, które występują na granicy dwóch działek jako śródpolne zarośla, a powierzchnia M5 znajduje się pomiędzy licznymi polnymi drogami, których pobocza porastają drzewa i krzewy. W tarninę obfituje powierzchnia M7. Natomiast powierzchnia M8 obejmuje stary sad owocowy, w którym, w trakcie ręcznego koszenia, właściciel oszczędził obecne tam wyższe młode dęby (>1,3 m). Płat M9, leżący na obrzeżach dużego kompleksu leśnego, charakteryzuje się największym zagęszczeniem podrostu należącego do różnych gatunków. Ogólnie, z wyjątkiem powierzchni M5 i M6, w płatach odnowienia przeważały inne niż dąb gatunki drzew i krzewów (Tabela 4).

Tabela. 4. Różnorodność gatunkowa dendroflory badanych powierzchni wyrażona liczbą osobników (wys. >0.5 m) 100 m<sup>-2</sup>, bogactwem gatunkowym (N) i wskaźnikiem różnorodności Shannona–Wienera (H); (+ oznacza obecność przy mniejszym przeciętnym zagęszczeniu niż 0,1 os. 100 m<sup>-2</sup>)

| Powierzchnia               |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|----------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Gatunek                    | M1* | M2* | M3* | M4  | M5  | M6  | M7  | M8  | M9  |
| <i>Quercus sp.</i>         | 1,3 | 2,8 | 2,3 | 1,4 | 1,3 | 2,9 | 1,4 | 0,3 | 1,7 |
| <i>Acer campestre</i>      | 0   | 0   | 0   | 0,3 | +   | 0,1 | 0,1 | 0   | +   |
| <i>Acer platanoides</i>    | 0   | 0   | 0   | 0,3 | +   | 0   | 0   | 0   | 0,4 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | 0,5 | 0,8 | 8   | +   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0,1 |
| <i>Betula sp.</i>          | 0   | 0   | 0   | +   | +   | 0,1 | 0   | 0   | 0   |
| <i>Carpinus betulus</i>    | 0   | 0   | 0   | +   | 0,2 | 0   | 0,2 | 0   | 0,2 |
| <i>Cerasus avium</i>       | 0,5 | 0,3 | 0   | +   | +   | 0   | 0   | 0   | +   |
| <i>Corylus avellana</i>    | 0   | 0,3 | 2,5 | 0,4 | +   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Cornus sanguinea</i>    | 0   | 0   | 0   | 0,4 | 0   | 0,1 | 0   | 0   | 0,2 |
| <i>Fraxinus excelsior</i>  | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 1,2 |
| <i>Juglans sp.</i>         | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0,1 | 0   |
| <i>Malus sp.</i>           | 2,5 | 1,5 | 2,5 | 0   | 0   | 0   | 0   | 0,6 | 1,3 |
| <i>Populus tremula</i>     | 6,8 | 4,5 | 0   | 0   | +   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Pyrus sp.</i>           | 0,8 | 2   | 0,3 | 0,5 | +   | 0,1 | +   | 0   | 0,2 |
| <i>Salix caprea</i>        | 0   | 0   | 0,3 | 0   | 0   | 0,2 | 0   | 0   | 10  |
| <i>Tilia cordata</i>       | 0   | 0   | 0   | 0   | 0,1 | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Viburnum sp.</i>        | 0   | 0   | 0   | +   | 0   | 0   | 0   | 0   | 0   |
| <i>Crataegus monogyna</i>  | 4,3 | 4,3 | 5   | 0,7 | 0,1 | 0,4 | 0   | 0   | 0,7 |
| <i>Prunus sp.</i>          | 0,3 | 0,5 | 2,3 | +   | 0,7 | 0   | 1   | 0   | 0,3 |

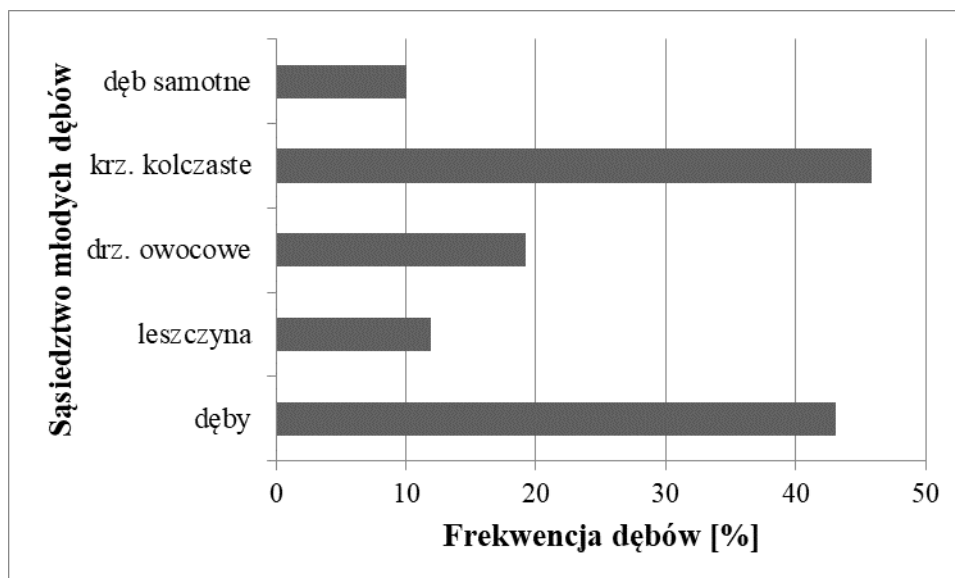
|                               |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|-------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Rosa sp.</i>               | 1,5   | 1,8   | 2,8   | 0,5   | 0     | 0,3   | 0     | 0     | +     |
| <i>Rubus sp.</i>              | 0     | 0     | 0     | 1,2   | 0     | 0     | 0     | 0     | 0     |
| bogactwo gatunkowe (N)        | 9     | 10    | 9     | 15    | 12    | 8     | 5     | 3     | 14    |
| wskaźnik Shannona-Wienera (H) | 0,762 | 0,858 | 0,820 | 0,987 | 0,721 | 0,505 | 0,497 | 0,395 | 0,907 |

\* Ze względu na zniszczenie odnowienia (zimowe maszynowe wykarczowanie) – dalsze prace na tych powierzchniach nie były kontynuowane

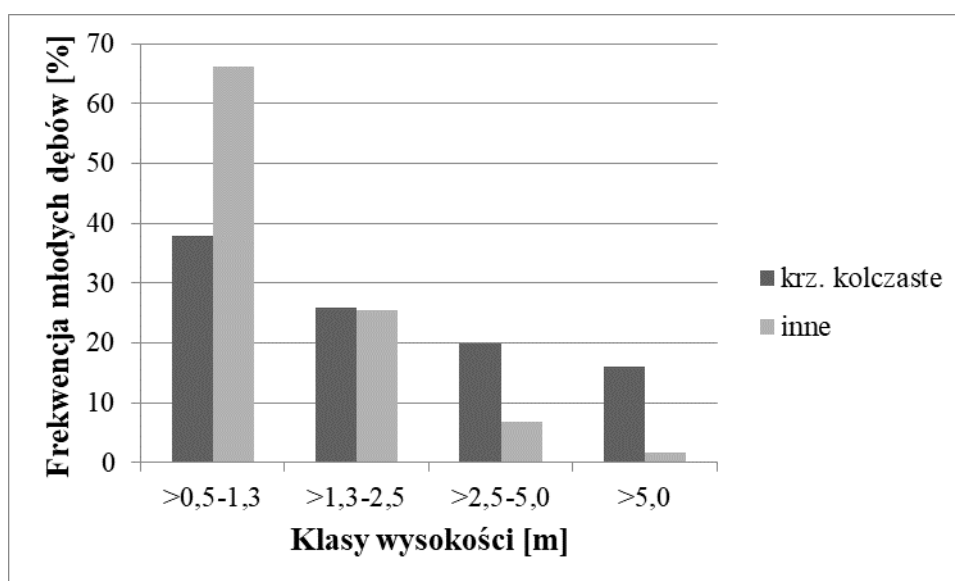
Największym bogactwem gatunkowym odznaczały się powierzchnie M4 i M9, odpowiednio 15 i 14 gatunków drzewiastych, a najmniejszą - M8 i M7, odpowiednio 3 i 4 gatunki. W tych samych parach powierzchni zarejestrowano też najwyższe i najniższe wartości wskaźnika różnorodności H: 0,99 i 0,91 vs. 0,39 i 0,50 (Tabela 4).

#### **5.4 Struktura przestrzenna odnowień dębowych i charakterystyka najbliższego sąsiedztwa młodych dębów**

Na powierzchniach M1-M3 pojawiające się młodociane dęby występowały najczęściej (46%) w sąsiedztwie (w odległości  $\leq 1$  m) kolczastych lub ciernistych krzewów. Niemal równie często najbliższym sąsiadem młodego dębu był inny osobnik tego gatunku, a jedynie 10% podrostu dębowego występowało samotnie, nie mając w promieniu 1 m żadnego drzewiastego sąsiada (Ryc.8). Warto też zwrócić uwagę na zdecydowaną przewagę liczebnościową dębów wyższych niż 2,5 m, u których w najbliższym sąsiedztwie występował krzew ochronny (Ryc.9).



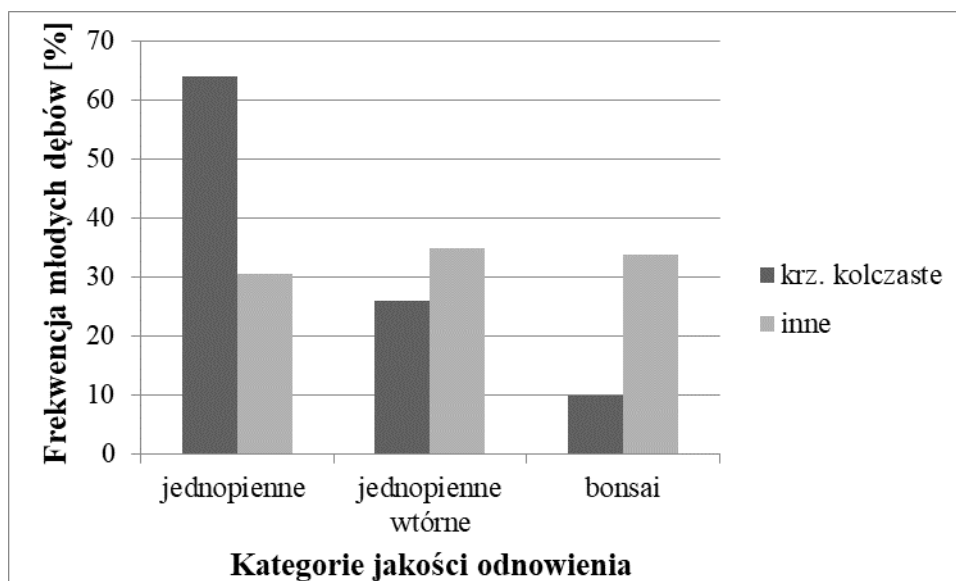
Ryc.8. Powierzchnie M1-M3: sąsiedztwo drzewiastych roślin w promieniu do 1 m wokół młodych dębów (>0,5-2,5 m) wyrażone w procentach uwzględnionych w badaniu dębów; N=109; suma procent przewyższająca 100 wynika z faktu, że w licznych przypadkach młodociane dęby miały więcej niż jednego sąsiada



Ryc.9. Rozkład młodych dębów w klasach wysokości z podziałem na osobniki, którym towarzyszyły krzewy ochronne (krz. kolczaste) i pozostałe, w tym dęby samotne (inne); N=109; dane łącznie z kwadratowych powierzchni M1-3 (%). Rozkłady istotnie różne: test niezależności Chi-kwadrat, Chi-kwadrat=25,684,  $p=0.00001$

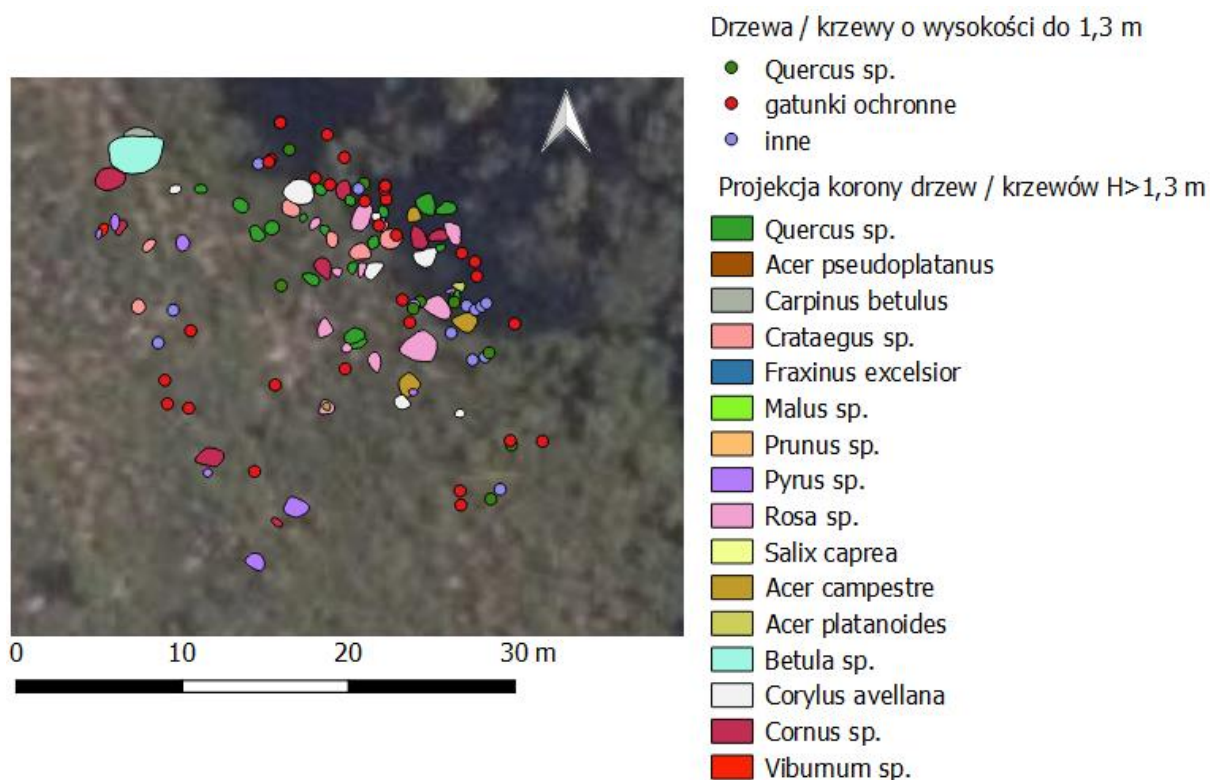
Podczas inwentaryzacji na powierzchniach M1-M3 zastosowano dodatkową klasyfikację odnowienia. Hipotezę korzystnego wpływu sąsiedztwa krzewów ochronnych na rekrutację dębów do najbardziej zaawansowanych klas wzrostu może potwierdzać wynik analizy jakości drzewek. Jak się okazuje, o ile dęby bez widocznych uszkodzeń występowały

przeważnie w pobliżu krzewów ochronnych, to osobniki w postaci „bonsai”, zwykle były pozbawione takiego towarzystwa (Ryc.10.).

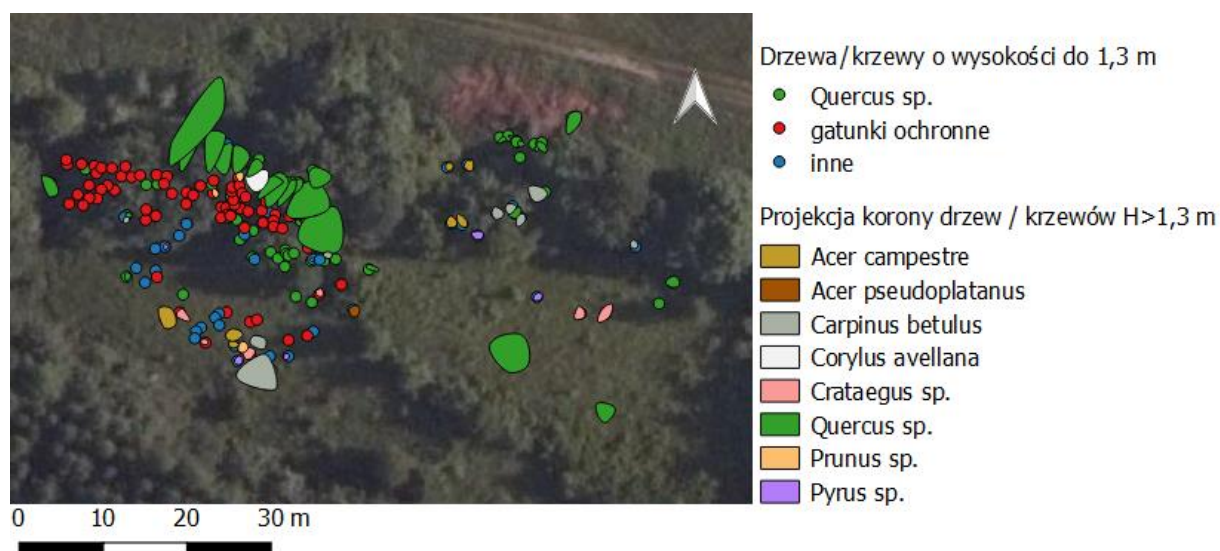


Ryc.10. Rozkład młodych dębów w klasach jakości z podziałem na osobniki, którym towarzyszyły krzewy ochronne (krz. kolczaste) i pozostałe, w tym dęby samotne (inne); N=109; dane łącznie z kwadratowych powierzchni M1-3 (%). Rozkłady istotnie różne: test niezależności Chi-kwadrat, Chi-kwadrat=27,024,  $p=0.00000$

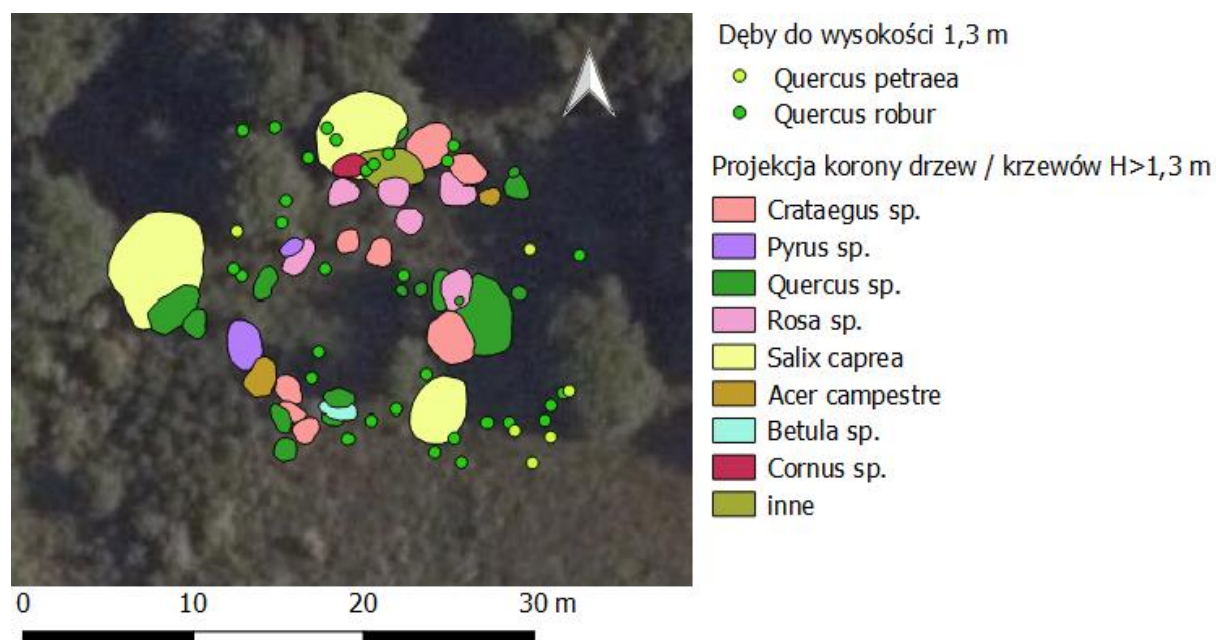
W przypadku powierzchni M4-M9, podstawą analizy struktury gatunkowej i relacji przestrzennych zapustów były wyniki szczegółowego kartowania wszystkich roślin drzewiastych o wysokości  $>0,5$  m (Ryc.11-16).



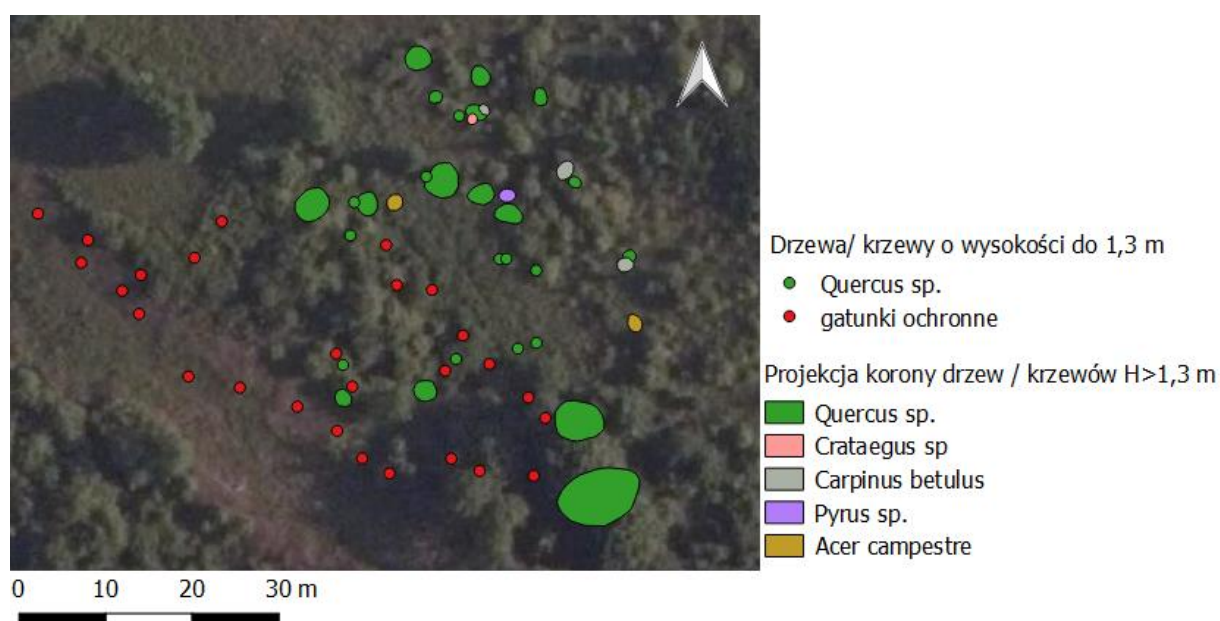
Ryc.11. Powierzchnia M4. Struktura przestrzenna zapustu ze znacznym udziałem młodych dębów; projekcje koron odpowiadają drzewkom o wysokości >1,3 m, a punkty osobnikom reprezentującym zakres wzrostu 0,5-1,3 m; źródło zdjęcia satelitarnego: usługa WMS ortofotomap dla obszaru Polski, Geoportal 2 (<http://mapy.geoportal.gov.pl>)



Ryc.12. Powierzchnia M5; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11



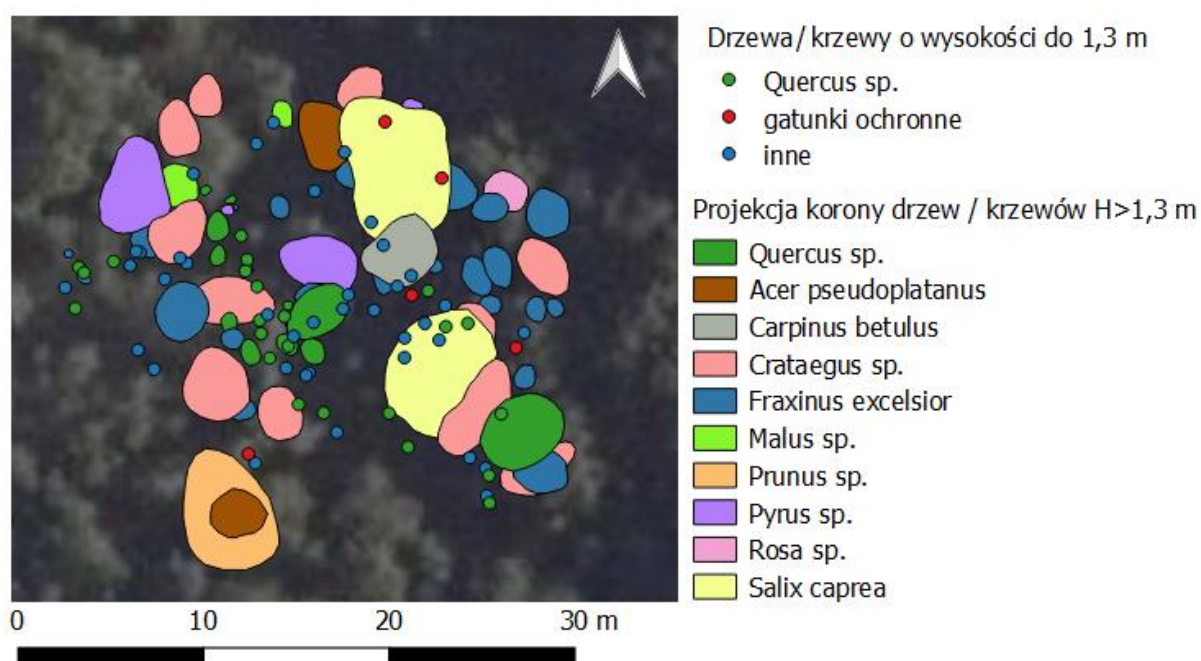
Ryc.13. Powierzchnia M6; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11



Ryc.14. Powierzchnia M7; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11



Ryc.15. Powierzchnia M8; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11



Ryc.16. Powierzchnia M9; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11

Tak jak w przypadku powierzchni M1-M3, gatunki podzielone zostały na trzy kategorie: dęby, krzewy ochronne oraz pozostałe gatunki (Tabela 5).

Tabela 5. Gatunki drzewiaste (os. 100 m<sup>-2</sup>), według klas wysokości, na powierzchniach M4-7 i M9 według kategorii: Db - dęby, Inne - pozostałe gatunki drzewiaste, Ochron - krzewy ochronne (+ oznacza obecność przy mniejszym przeciętnym zagęszczeniu niż 0,1 os. 100 m<sup>2</sup>); pominięto powierzchnię M8 ze względu na brak krzewów i osobników niższych niż 1,3 m

|         |        | >0.50 m-1.30 m |     |    |     |     | >1,30 m |     |     |     |     |
|---------|--------|----------------|-----|----|-----|-----|---------|-----|-----|-----|-----|
|         |        | M4             | M5  | M6 | M7  | M9  | M4      | M5  | M6  | M7  | M9  |
| Db      | QUSP   | 0,5            | 0,6 | 2  | 0,6 | 1,1 | 0,9     | 0,6 | 0,9 | 0,8 | 0,6 |
| Inne    | ACCA   | 0,1            | +   | 0  | 0   | +   | 0,2     | +   | 0,1 | 0,1 | 0   |
| Inne    | ACPL   | 0,2            | +   | 0  | 0   | 0,4 | +       | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Inne    | ACPS   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | 0       | +   | 0   | 0   | 0,1 |
| Inne    | BESP   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | +       | 0   | +   | 0   | 0   |
| Inne    | CABE   | 0              | +   | 0  | 0   | 0,1 | +       | 0,2 | 0   | 0,2 | +   |
| Inne    | CEAV   | +              | +   | 0  | 0   | +   | 0       | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Inne    | COAV   | +              | +   | 0  | 0   | 0   | 0,4     | +   | 0   | 0   | 0   |
| Inne    | COSA   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0,2 | 0,4     | 0   | 0,1 | 0   | 0   |
| Inne    | FREX   | 0              | 0   | 0  | 0   | 1,2 | 0       | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Inne    | MASP   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | 0       | 0   | 0   | 0   | 1,3 |
| Inne    | POTR   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | 0       | +   | 0   | 0   | 0   |
| Inne    | PYSP   | +              | 0   | 0  | 0   | 0   | 0,4     | +   | 0,1 | +   | 0,2 |
| Inne    | SACA   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | 0       | 0   | 0,2 | 0   | 0,1 |
| Inne    | TICO   | 0              | 0,1 | 0  | 0   | 0   | 0       | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Inne    | VISP   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | +       | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Ochron  | CRSP   | 0,4            | +   | 0  | 0   | 0   | 0,4     | +   | 0,4 | 0   | 0,7 |
| Ochron  | PRSP   | +              | 0,7 | 0  | 0   | 0,3 | 0       | +   | 0   | 1   | +   |
| Ochron  | ROSP   | 0              | 0   | 0  | 0   | 0   | 0,5     | 0   | 0,3 | 0   | +   |
| Ochron  | RUSP   | 1,2            | 0   | 0  | 0   | 0   | 0       | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Łącznie | Db     | 0,5            | 0,6 | 2  | 0,6 | 1,1 | 0,9     | 0,6 | 0,9 | 0,8 | 0,6 |
|         | Inne   | 0,5            | 0,3 | 0  | 0   | 2   | 1,6     | 0,3 | 0,5 | 0,3 | 1,8 |
|         | Ochron | 1,6            | 0,7 | 0  | 0   | 0,3 | 0,9     | 0,1 | 0,7 | 1   | 0,8 |

Przeprowadzony test Chi-kwadrat niezależności rozkładu frekwencji sąsiadów dębów w przyjętych kategoriach gatunków od ogólnych proporcji ilościowych tych kategorii na całych powierzchniach, (Tabela 6) w większości przypadków dał wynik pozytywny. Oznacza to, że nie można odrzucić hipotezy, zgodnie z którą struktura bezpośredniego sąsiedztwa dębu nie odbiega istotnie od oczekiwanej, wynikającej z ogólnej proporcji przedstawicieli grup gatunków obecnych na powierzchni. Jedynie w przypadku wyższych dębów na powierzchni M4, udział gatunków ochronnych w sąsiedztwie dębów był istotnie wyższy od oczekiwanego. Jednak w pozostałych przypadkach udział krzewów ochronnych w sąsiedztwie był niższy od udziału oczekiwanego (Tabela 6).

Tabela.6. Liczebność dębów, krzewów ochronnych i innych gatunków na całych powierzchniach oraz w sąsiedztwie dębów na powierzchniach M5-M7 i M9 z podziałem na klasy odnowienia dębu. Zaznaczone bloki odpowiadają powierzchniom, na których proporcje sąsiedztwa trzech kategorii gatunków (Db - Inne - Ochron) istotnie się różnią od proporcji liczebności tych gatunków na powierzchni ( $p < 0,05$ , test niezależności Chi-kwadrat)

|                                            |                 |         | Wysokość odnowienia >0.5 m |    |      |     |        |    | Wysokość odnowienia >1,3 m |    |      |     |        |    |
|--------------------------------------------|-----------------|---------|----------------------------|----|------|-----|--------|----|----------------------------|----|------|-----|--------|----|
|                                            |                 |         | Db                         |    | Inne |     | Ochron |    | Db                         |    | Inne |     | Ochron |    |
|                                            |                 |         | N                          | %  | N    | %   | N      | %  | N                          | %  | N    | %   | N      | %  |
| Liczba drzewek na powierzchniach           |                 | M4      | 140                        | 24 | 200  | 34  | 240    | 41 | 90                         | 27 | 155  | 47  | 85     | 26 |
|                                            |                 | M5      | 125                        | 46 | 61   | 22  | 86     | 32 | 62                         | 60 | 30   | 29  | 12     | 12 |
|                                            |                 | M6      | 290                        | 71 | 50   | 12  | 70     | 17 | 85                         | 41 | 50   | 24  | 70     | 34 |
|                                            |                 | M7      | 135                        | 51 | 30   | 11  | 101    | 38 | 80                         | 38 | 30   | 14  | 101    | 48 |
|                                            |                 | M9      | 165                        | 26 | 370  | 58  | 100    | 16 | 55                         | 18 | 175  | 57  | 75     | 25 |
|                                            |                 | Łącznie | 855                        | 40 | 711  | 33  | 597    | 28 | 372                        | 32 | 440  | 38  | 343    | 30 |
|                                            |                 |         |                            |    |      |     |        |    |                            |    |      |     |        |    |
| Liczba drzewek w sąsiedztwie młodych dębów | W promieniu 1 m | M4      | 8                          | 18 | 16   | 36  | 21     | 47 | 4                          | 14 | 9    | 31  | 16     | 55 |
|                                            |                 | M5      | 32                         | 42 | 16   | 21  | 29     | 38 | 11                         | 55 | 7    | 35  | 2      | 10 |
|                                            |                 | M6      | 11                         | 65 | 4    | 24  | 2      | 12 | 1                          | 17 | 3    | 50  | 2      | 33 |
|                                            |                 | M7      | 0                          | 0  | 1    | 100 | 0      | 0  | 0                          | 0  | 1    | 100 | 0      | 0  |
|                                            |                 | M9      | 10                         | 28 | 23   | 64  | 3      | 8  | 2                          | 18 | 9    | 82  | 0      | 0  |
|                                            |                 | Łącznie | 61                         | 35 | 60   | 34  | 55     | 31 | 18                         | 27 | 29   | 43  | 20     | 30 |
|                                            |                 |         |                            |    |      |     |        |    |                            |    |      |     |        |    |
|                                            | W promieniu 2 m | M4      | 22                         | 22 | 29   | 30  | 47     | 48 | 15                         | 23 | 20   | 31  | 30     | 46 |
|                                            |                 | M5      | 66                         | 43 | 31   | 20  | 58     | 37 | 26                         | 65 | 11   | 28  | 3      | 8  |
|                                            |                 | M6      | 53                         | 75 | 9    | 13  | 9      | 13 | 15                         | 63 | 4    | 17  | 5      | 21 |
|                                            |                 | M7      | 8                          | 67 | 2    | 17  | 2      | 17 | 4                          | 57 | 2    | 29  | 1      | 14 |
|                                            |                 | M9      | 60                         | 44 | 69   | 51  | 6      | 4  | 23                         | 49 | 23   | 49  | 1      | 2  |
|                                            |                 | Łącznie | 209                        | 44 | 140  | 30  | 122    | 26 | 83                         | 45 | 60   | 33  | 40     | 22 |
|                                            |                 |         |                            |    |      |     |        |    |                            |    |      |     |        |    |

## 5.5 Wpływ niskich pożarów na rozwój odnowienia dębowego

W trakcie realizacji prac terenowych w okresie wczesnowiosennym wielokrotnie można było zaobserwować znaczne połacie wypalanej suchej biomasy muraw i łąk. Sądząc po uszkodzeniach roślinności drzewiastej (młodych drzewek i krzewów), intensywność pożaru była z reguły wyraźnie większa gdy ogień rozprzestrzenił się od dolnych partii stoków Pogórza niż w płaskim terenie referencyjnym w Przykarpaciu. Choć pochodzące z przygodnych, niezaplanowanych obserwacji i pomiarów, dane o oddziaływaniu ognia na młode dęby, nie pozwalają na szczegółowe analizy ilościowe, uznano, że zawarta w nich informacja ściśle wiąże się z tematyką pracy i zasługuje na uwzględnienie w dalszych pracach badawczych dotyczących regeneracji dębu.

Typowym przykładem podkarpackiej wypalanej stokowej murawy jest porzucone pastwisko z powierzchniami M1-3 oraz pobliską ogrodzoną powierzchnią, na której w ramach projektu badawczego założono doświadczalną uprawę dębu (Ryc. 7, 17).



Ryc.17. Doświadczalna uprawa dębu w ramach projektu badawczego - przed pierwszym pożarem (fot. M. Koziarz)

Okazuje się, że część odnowienia dębowego pojawiającego się wśród gęstej roślinności fitocenozy *Arrhenatheretum elatioris* nie była, jak wstępnie przypuszczano, siewkami, lecz odrostami, które odbiły po pożarze ze znacznie starszych części podziemnych. Wiek tych silnie ukorzenionych karp wahał się od 3 do 8 lat (Ryc.18).



Ryc.18. Jednoroczne odrosty korzeniowe powstałe po pożarze; wiek karpy - 6 lat (fot. A. Bobiec)

Pożar 2015 r. objął swoim zasięgiem również powierzchnię doświadczalną, zabijając części nadziemne większości posadzonych jesienią 2014 r. trzyletnich sadzonek dębu, jednak 88 % z nich wytworzyło w ciągu kilku kolejnych miesięcy bujne pędy odroślowe. Wpływ ognia był też widoczny na występujących na granicy drzewostanu PL1 dębach reprezentujących najbardziej zaawansowaną kategorię podrostu ( $H > 5$  m). Pobrane z nich na

wys. 0-0,5 m wyrzynki posiadały w części okołodzeniowej zabliźnione popożarowe martwice (Ryc.19.). Przypuszczalnie, bezpośrednie sąsiedztwo niepalnego obszaru zadrzewionego, obniżając lokalną intensywność pożaru, umożliwiało przeżycie i rekrutację tych dębów.



Ryc.19. Wyrzynki dębowe z widocznymi śladami po pożarach (fot. M. Koziarz)

Znacznie bardziej dostrzegalnym był bezpośredni wpływ ognia na kształtowanie się młodego drzewostanu dębowego na dawnych zadrzewionych łąkach ukraińskiego Przykarpacia graniczących z zajętymi przez roślinność zielną ugorami po polach uprawnych, porzuconych na przełomie lat 80. i 90. dwudziestego wieku. Podobnie jak na Podkarpaciu, również i tam dochodzi do regularnych podpaleń, jednak ze względu na fakt, że nie zdołała powstać stanowiąca skuteczną barierę przeciwogniową, ostra granica między środowiskiem zwartego, ciemnego lasu a roślinnością nieleśną, ogień penetruje również wewnątrz luźnego drzewostanu, zwykle na głębokość do kilkudziesięciu metrów. Jak można było zauważyć, pożary pod rzadkim okapem drzewostanów powierzchni UA nie mają charakteru tak totalnego jak na odkrytych łąkach i murawach Pogórza Przemyskiego. Obok znacznych płątów wypalonych występują również fragmenty niezaburzone, gdzie młode drzewka mają większą szansę dalszego wzrostu i przeżycia do kolejnego pożaru. Potencjalna konkurencja dla dębu ze strony obecnych na ukraińskich powierzchniach, znacznie bardziej wrażliwych na działanie ognia, grabu, leszczyny i olszy czarnej, zostaje skutecznie ograniczona, a część młodych dębów, pomimo obserwowanych spowodowanych pożarem martwic, przeżywa tworząc dość luźny dębowy gaj (Ryc. 20, Ryc. 21).



Ryc. 20. Dąb z martwicą boczną spowodowaną działaniem ognia, ulegającą zabliznieniu (fot. A. Bobiec)



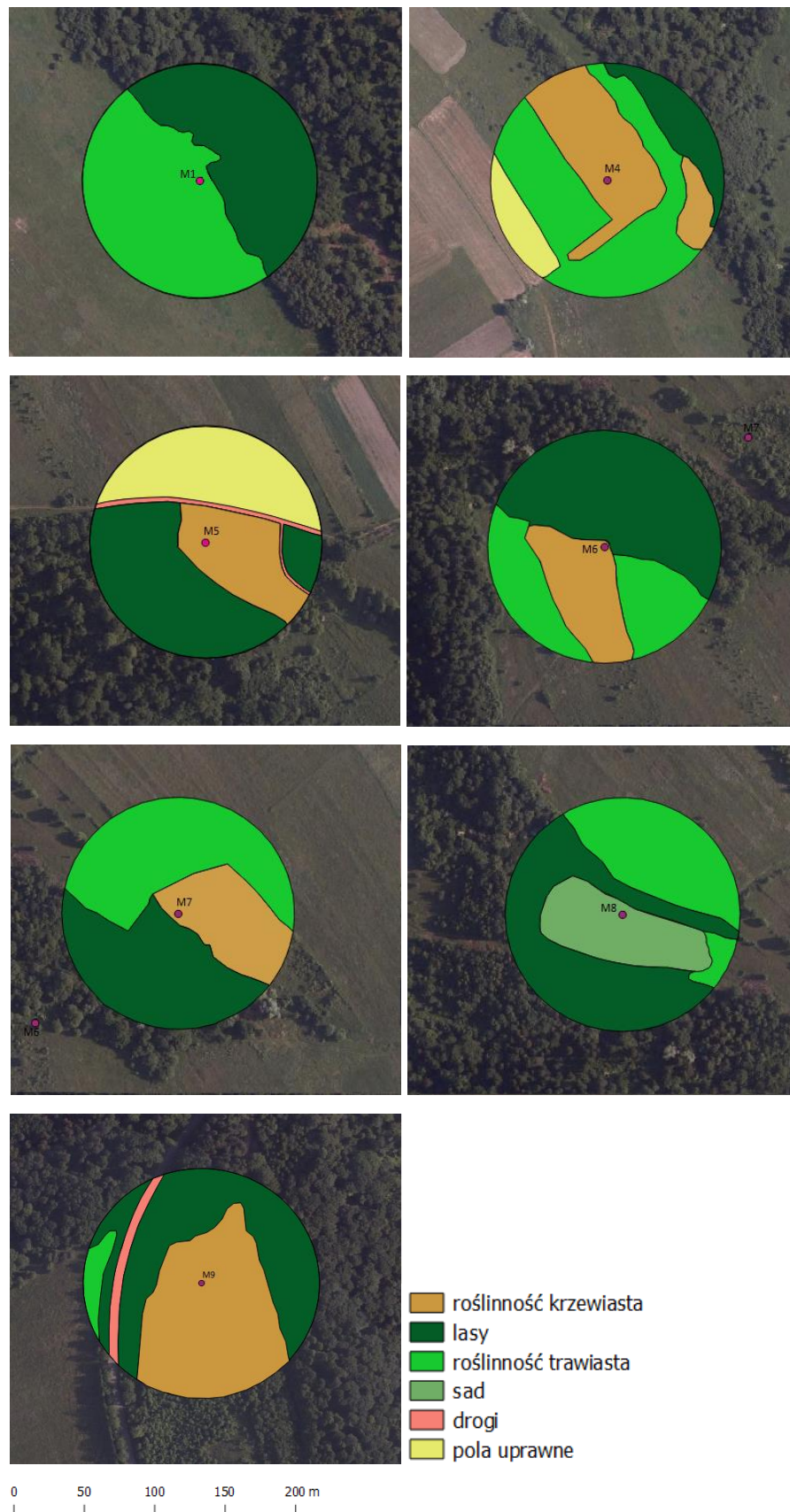
Ryc. 21. Powierzchnia UA4: młody dębowy gaj na Przykarpaciu (fot. A. Bobiec)

## 5.6 Odnowienia dębowe w kontekście zróżnicowania krajobrazu

Odnowienie dębu pojawia się w silnie zróżnicowanym krajobrazie. W dziewięciu jednostkach krajobrazowych reprezentowanych przez kołowe powierzchnie o promieniu  $R=100$  m (3,14 ha), których środki odpowiadają centroidom powierzchni M1-M9, wyróżniono 6 kategorii pokrycia terenu (użytkowania gruntu). Największą sumaryczną powierzchnię zajmowały grunty leśne (łącznie 40%), a najmniejszą drogi (łącznie 1 %). Najbardziej zróżnicowanym krajobrazem odznaczały się okolice M4 (zróżnicowanie krajobrazu wyrażone wskaźnikiem różnorodności Shannona-Wienera,  $H=0,514$ ), a najmniej zróżnicowanym otoczenie M1 ( $H=0,300$ ). W każdym z analizowanych przypadków odnowienie dębu pojawiało się wraz z krzewami i młodymi osobnikami innych gatunków drzew w wyniku zaniechania intensywnego użytkowania łąk lub pastwisk w bliskiej odległości od płatu leśnego (Ryc.22, Tabela 7).

Tabela.7 Wielkość poszczególnych jednostek krajobrazowych w ha na powierzchniach M1-M9

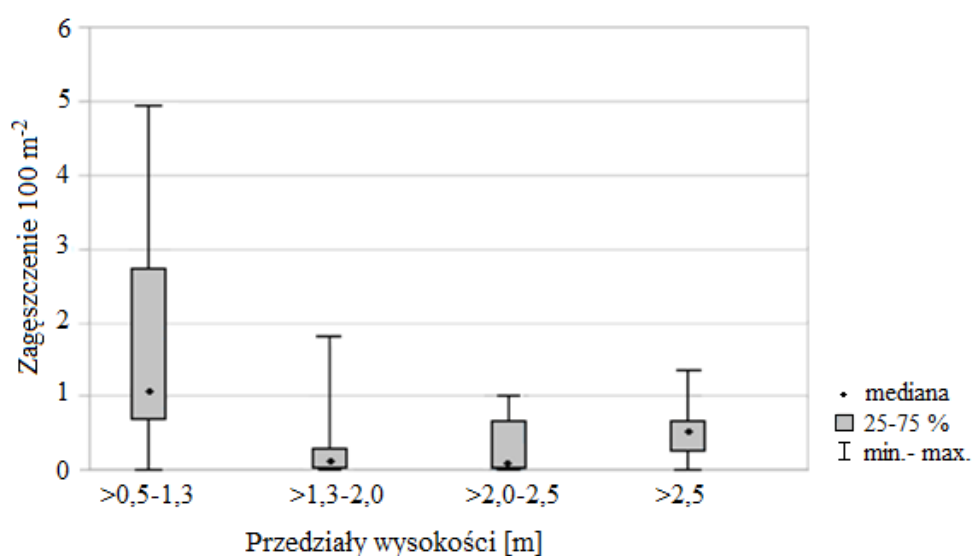
|         | roślinność<br>krzewiasta | las  | roślinność<br>trawiasta | sady | drogi | pola<br>uprawne | wskaźnik<br>Shannona-<br>Wienera (H) |
|---------|--------------------------|------|-------------------------|------|-------|-----------------|--------------------------------------|
| M1-M3   | -                        | 1,47 | 1,67                    | -    | -     | -               | 0,300                                |
| M4      | 1,04                     | 0,39 | 1,46                    | -    | -     | 0,25            | 0,514                                |
| M5      | 0,65                     | 1,42 | -                       | -    | 0,10  | 0,97            | 0,502                                |
| M6      | 0,62                     | 1,58 | 0,94                    | -    | -     | -               | 0,445                                |
| M7      | 0,67                     | 1,19 | 1,28                    | -    | -     | -               | 0,462                                |
| M8      | -                        | 1,42 | 1,02                    | 0,70 | -     | -               | 0,460                                |
| M9      | 1,47                     | 1,42 | 0,12                    | -    | 0,13  | -               | 0,423                                |
| średnia | 0,74                     | 1,27 | 0,92                    | 0,10 | 0,03  | 0,17            |                                      |
| %       | 20                       | 40   | 30                      | 3    | 1     | 6               |                                      |



Ryc. 22. Struktura lokalnego krajobrazu wokół centroidów powierzchni M1-3, M4-9; (R = bufor 100 m), oparte na digitalizacji ortofotomapy, usługa WMS ortofotomap dla obszaru Polski, Geoportal (<http://mapy.geoportal.gov.pl>)

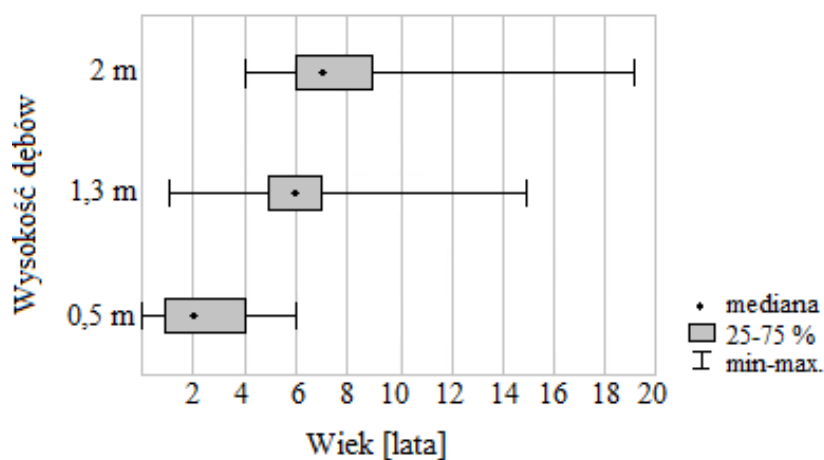
## 5.7 Dynamika przyrostu na wysokość odnowienia dębowego

W badanych płatach nieleśnych zdecydowanie najliczniej występowały osobniki niskie do 1,3 m wysokości (Ryc.23). Choć w kolejnych dwóch klasach liczebność dębów była niewielka - stan powodowany śmiertelnością lub zahamowaniem wzrostu pod wpływem zgryzania - obserwowany poziom rekrutacji mimo wszystko wskazuje na powolną akumulację dębów przekraczających wysokość 2,5 m (przeciętnie 0,5 os. 100 m<sup>-2</sup>).



Ryc.23. Struktura wysokości odnowienia dębowego (N=232) łącznie na powierzchniach M1-9

W warunkach naturalnych wzrost dębów wykazuje zmienną dynamikę. Choć wysokość 0,5 m dęby osiągają stosunkowo szybko, przeciętnie w ciągu 2 lat życia, do osiągnięcia poziomu pomiaru piersnicy (1,3 m) potrzebują przeciętnie kolejnych 4 lat. Natomiast przyrost o dalsze 70 cm odbywa się zwykle w ciągu jednego roku (Ryc.24).



Ryc. 24. Dynamika wzrostu na wysokość podrostu dębowego (N=33)

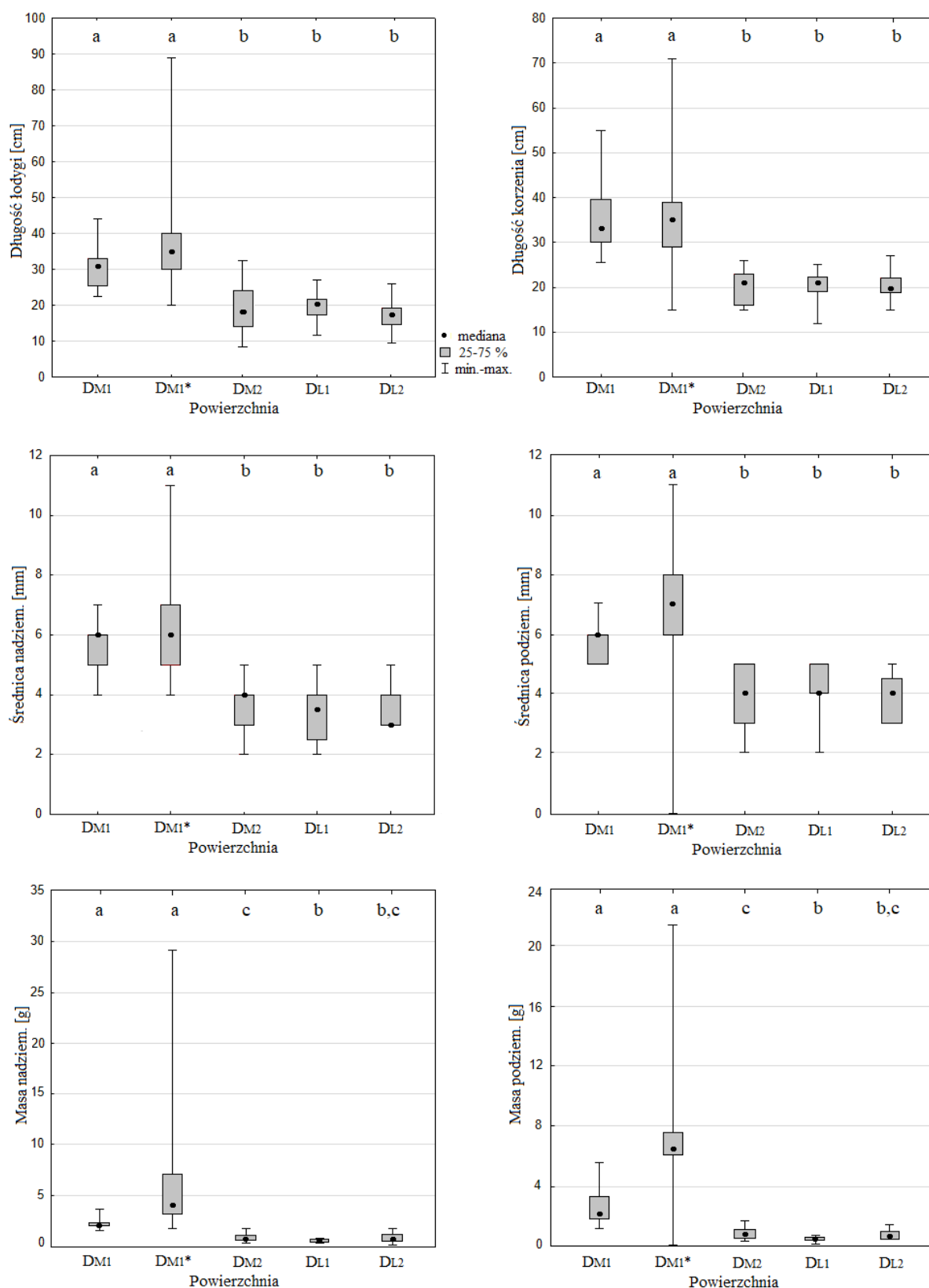
Pomimo znacznych różnic między poszczególnymi dębami w tempie dorastania do tych samych wysokości, przeprowadzony test Kruskala-Wallisa wykazał istotność różnicy między rozkładem wieku dębów o wysokości 0,5 m a rozkładem wieku dębów o wysokości 1,3 m. Różnica między kategoriami 1,3 m i 2,0 m była na granicy istotności (Tabela 8.).

Tabela. 8. Porównanie wieku podrostu dębowego między trzema kategoriami wysokości; w nawiasach mediana wieku

| Zmienna zależna:<br>Wiek | Wartości p wzajemnych porównań (test dwustronny);<br>test Kruskala-Wallisa: $H(2, N=66) = 41,53947$ $p = 0,0000$ |        |        |
|--------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|--------|
|                          | 0,5 m                                                                                                            | 1,3 m  | 2,0 m  |
| 0,5 m (2 lat)            |                                                                                                                  | 0.0002 | 0.0000 |
| 1,3 m (6 lat)            | 0.0002                                                                                                           |        | 0.0578 |
| 2,0 m (7 lat)            | 0.0000                                                                                                           | 0.0578 |        |

W warunkach trzyletniej doświadczalnej hodowli siewek dębu różnice w przeżywalności i tempie wzrostu potwierdzają kluczową rolę lokalnych warunków środowiskowych związanych z typem roślinności. Największą przeżywalnością jak i największymi rozmiarami odznaczały się siewki pozyskane z powierzchni  $DM_1$  reprezentującej nieużytkowane i zubożałe łąki świeże *Arrhenatheretum elatioris* z udziałem gatunków muraw kserotermicznych (pełne opisy fitocenozy z uprawami siewek w rozdziale 5.2.). W takim środowisku z co piątego posadzonego żołędzia wyrosła siewka, która zdołała przetrwać 3 sezony. Młode dęby z płatu roślinności ruderalnej  $DM_2$  były wyraźniej mniejsze i jedynie nieznacznie różniły się pod względem badanych parametrów od siewek z upraw założonych w środowisku leśnym. Związane jest to z silnie zacieniającym efektem obficie tu występujących, okazałych szerokolistnych bylin.

Wyniki pomiarów młodych dębów poddano nieparametrycznej analizie wariancji (Ryc.25.). Test wykazał istotne różnice pomiędzy powierzchniami. Szczególnie wyróżnia się powierzchnia  $DM_1$ , której siewki pod względem czterech parametrów: długości łodygi i korzenia, średnicy oraz wagi, istotnie różnią się od dębów na pozostałych powierzchniach. Analiza wykazała również istotne różnice w długości przyrostu rocznego pomiędzy  $DM_2$  a  $DL_1$  i pomiędzy obiema powierzchniami leśnymi.

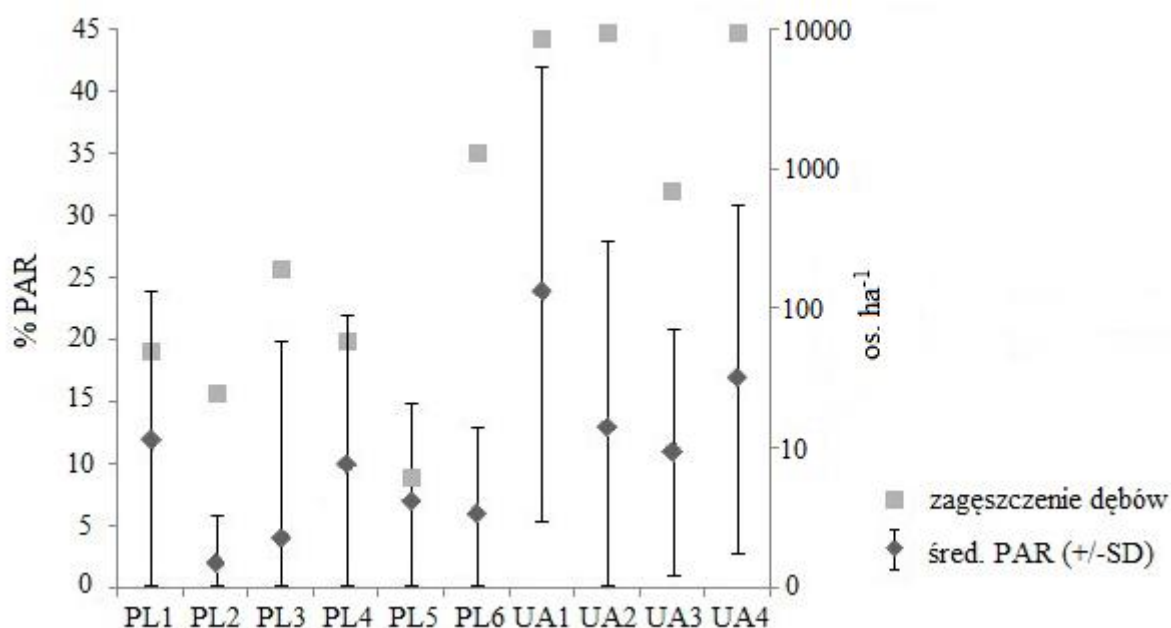


Ryc.25. Charakterystyka siewek dębów pozyskanych z czterech doświadczalnych upraw. DM1\* odpowiada materiałowi trzyletniemu, pozostałe DM i DL odnoszą się do materiału dwuletniego. Litery a-c nad wykresami wskazują na wyniki wzajemnych porównań towarzyszących testowi Kruskala-Wallisa. Jeśli między dwiema lub trzema powierzchniami nie zachodzi statystycznie istotna różnica pod względem określonego parametru (przy  $p < 0,05$ ), odznaczone są one taką samą literą (a, b lub c)

## 5.8. Odnowienie a fotosyntetycznie czynne promieniowanie

W płatach odnowienia poza drzewostanem średnie względne natężenie PAR na poziomie gruntu w roślinności trawiastej (dominacja wysokich traw) wynosiło 16% ( $\pm 2,0$  BS, błąd standardowy średniej) pełnego aktualnego promieniowania rejestrowanego nad roślinnością. W tym typie roślinności natężenie PAR szybko rośnie wraz z oddalaniem się od gruntu, osiągając np. na powierzchniach M1-3 oraz M6 wartość niemal 50% ( $\pm 3,7$  BS) ogólnego PAR na poziomie 15 cm powyżej gruntu.

Na powierzchniach zadrzewionych, przeciętnie wyższy poziom promieniowania rejestrowano na powierzchniach ukraińskich, gdzie znacznie liczniej niż na powierzchniach Pogórza występuje wysoki, obiecujący podrost dębowy. Na powierzchniach PL2, PL5 i PL6 panują skrajnie niekorzystne warunki świetlne. Stąd, pomimo obecności siewek, w ogóle nie spotyka się tam osobników zaliczanych do podrostu ( $>50$  cm wysokości) (Ryc.26.).



Ryc.26. Zagęszczenie odnowienia dębowego (os. ha<sup>-1</sup>) a średnie PAR (%) ( $\pm$  odchylenie standardowe) na powierzchniach leśnych; współczynnik korelacji nieparametrycznej Spearmana między zagęszczeniem odnowienia a średnim względnym poziomem PAR wynosi 0,648,  $p < 0,05$

## 6 Dyskusja

### 6.1 Środowiskowa „przynależność” dębu

W badaniach zjawisk i procesów typowych dla określonej fazy życia roślin czy innych organizmów istotne jest uwzględnienie znacznie szerszego kontekstu, niż jedynie tego, na jaki bezpośrednio wskazuje obserwacja danego zjawiska czy procesu. Jest to szczególnie ważne, gdy przedmiotem badań są kluczowe, choć względnie krótkie, epizody życia długowiecznych organizmów, przystosowanych do funkcjonowania w szerokich spektrach ekologicznych. Dobrym przykładem takiej sytuacji są badania dotyczące regeneracji drzew. Dęby szypułkowy i bezszypułkowy odznaczają się nie tylko rozległym zasięgiem występowania, ale także niezwykle szerokim spektrum edaficznym („Wstęp” - niniejsza praca). Oznacza to, że, w przeciwieństwie do gatunków stenotopowych i silnie wyspecjalizowanych, dęby musiały w toku ewolucji „wypracować” złożony system różnorodnych strategii umożliwiających im pełną realizację swoich funkcji życiowych w bardzo różnych środowiskach. Abstrahowanie w szczególnych sytuacjach obserwacji gatunku, od jego właściwej ekologicznej domeny, może być przyczyną bardzo poważnych błędów interpretacyjnych, mogących też mieć praktyczne implikacje. Na przykład, przyjęcie niesłusznego założenia o leśnej „naturze” dębu (np. Brzeziecki i Kienast, 1994) prowadzi do przekonania, że cały jego cykl życiowy musi się efektywnie realizować w środowisku leśnym. W konsekwencji, deficyt lub brak odnowienia dębu w lesie, w którego drzewostanie gatunek ten jest licznie obecny, interpretuje się jako wyraz utraty jego „równowagi demograficznej” (Brzeziecki et al. 2016)

Na skutki wyraźnej dominacji nauk leśnych w badaniach związanych z odnawianiem się dębu zwrócili niedawno uwagę Bobiec et al. (2018). Autorzy postulują by proces ten rozpatrywany był z jak najszerszym uwzględnieniem niezwykle bogatej niszy regeneracyjnej, obejmującej zarówno szerokie spektrum zajmowanych przez dęby środowisk jak i wielorakich ewolucyjnych przystosowań, dzięki którym mogą te środowiska skutecznie kolonizować. Dlatego, w warunkach Europy Środkowej i Wschodniej, właściwą domeną dębu, w jakiej należy oceniać stan jego potencjału regeneracyjnego jest nie las, lecz silnie zróżnicowany wiejski krajobraz z charakterystyczną drzewiastą „osnową” (Bobiec et al. 2018). Choć próba rekonstrukcji takiej dębowej osnowy (ang. *oakscape*) kulturowych krajobrazów regionu karpackiego została niedawno podjęta w ramach międzynarodowego projektu badawczego (Bobiec et al. 2019), opierała się ona głównie na analizie próbek drewna, z których większość pobierana była na wysokości 1,3 m. Dlatego, związane z tymi

badaniami rozważania dotyczące najwcześniejszego etapu życia dębu i formowania się drzewostanów oraz jego uwarunkowań biocenotycznych, nie mogły wyjść poza sferę domysłów. Niniejsza praca miała choć częściowo tę lukę uzupełnić. Obejmująca wielorakie aspekty środowiskowe, pomimo licznych ograniczeń wynikających z niejednorodnego charakteru materiału badawczego, stanowi prawdopodobnie pierwszą próbę naukowego opisu regeneracji dębu jako swoistej odpowiedzi gatunku na zróżnicowanie przestrzenne i dynamikę wiejskiego, kulturowego krajobrazu Europy Środkowowschodniej.

## 6.2 Fotoklimat „dębowej osnowy”

Wyrażone wcześniej zastrzeżenia dotyczące poszukiwań odnowienia dębowego w obszarach leśnych nie oznaczają, że tę kategorię pokrycia/ użytkowania w ogóle należałoby wyłączyć z badań nad regeneracją dębu. Co więcej, obszary/ płaty leśne stanowią jeden z elementów składowych szeroko rozumianej „dębowej osnowy” wiejskiego krajobrazu (Bobiec et al. 2018). Należy jedynie pamiętać, że w przeciwieństwie do stałego (przynajmniej w skali historii Polski) charakteru zestawu ewolucyjnych przystosowań dębu, fizjologiczne znaczenie pojęcia „las” podlegało w tym samym okresie bardzo silnym przemianom: od niezagospodarowanego „pustkowia”<sup>6</sup>, przez arystokratyczne „parki jelenie” (ang. *deer parks*), gaje sylwopastoralne, po zwarte drzewostany współczesnych lasów gospodarczych i chronionych (Vera 2000; Rackham 2006). Choć każdy z tych bytów był przez jemu współczesnych postrzegany jako „las”, jest oczywiste, iż pod względem struktury, zwarcia czy wewnętrznego klimatu niewiele miał on wspólnego z europejskimi lasami drugiej połowy XX w. i początku XXI w.

Według cytowanych wcześniej badań, uwzględniane w niniejszej pracy drzewostany dębowe stanowią pozostałość zadrzewień charakterystycznych dla użytkowania leśnopasterskiego, które w wyniku zaniechania tradycyjnego wykorzystania (ang. *woodmanship*), wypełniając się gęstym podszytem, dziczeją (Bobiec et al. 2019). Wiąże się to z szybką utratą, sprzyjającego regeneracji dębu, korzystnego fotoklimatu, co wyraźnie potwierdziły wykonane w ramach niniejszej pracy pomiary PAR, nie osiągającego bez celowej ingerencji człowieka minimalnego poziomu 15-20 % (von Lüpke 1998; Röhrig i Bartsch 2006), umożliwiającego siewkom dębu awans do wyższych warstw fitocenozy. Większość uwzględnionych w pracy drzewostanów Pogórza Przemyskiego odznacza się silnym zwarcie górnego piętra lub warstwy podszytu / podrostu, skutecznie ograniczającym dostęp

---

<sup>6</sup> Np. w języku staropolskim odpowiadało mu pojęcie „puszcza”, które np. dla tłumacza Wulgaty, ks. Jakuba Wujka, oznaczało nie tyle dziki, wielki las, co teren odludny, niezagospodarowany, który w późniejszych tłumaczeniach Biblii nazwany został dość anachronicznie „pustynią”.

światła do niższych warstw biocenozy. Średnie względnej intensywności PAR mierzone na poziomie 1,3 m nad gruntem wahają się tam od 5% na powierzchni przy znacznym zagęszczeniu podszytu do 13% na powierzchni PL1, na której części usunięto gęsty podszyt leszczyny. Lepsze doświetlenie powierzchni na Ukrainie to efekt notorycznego wiosennego wypalania suchej trawy, skutecznie ograniczającego rozwój podszytu. Przekłada się to na znacznie liczniejsze odnowienie dębowe, średnio 9000 tys. ha<sup>-1</sup>, z czego część, jak wykazały równoległe badania, awansuje do kategorii wysokiego podrostu i młodego drzewostanu (Bobiec et al. 2019).

Obserwowane w niektórych drzewostanach znaczne zagęszczenie najmłodszych siewek dębu przy zupełnym braku starszych i wyższych osobników potwierdza, że do wyczerpania się bogatych zasobów substancji odżywczych zgromadzonych w żółędziach inicjalny rozwój siewek dębu dokonuje się pomimo znikomego poziomu fotosyntezy. Niemal stuprocentowa śmiertelność w drugim roku życia siewek wiąże się z zakończeniem alimentacji siewek przez żółędzie, gdy zbyt niska wartość względnego PAR nie wystarcza, by zapewnić minimalną, niezbędną do przeżycia produktywność pierwotną (Welander i Ottosson 1998). Ze względu na tak niekorzystne warunki fotoklimatyczne, pozyskane w ramach przeprowadzonego doświadczenia siewki nie wykazywały adaptacji morfologicznych, obserwowanych zwykle w suboptymalnych warunkach świetlnych (Ziegenhagen i Kausch 1995; Walender i Ottosson 1998; Sevillano et al. 2016).

Przeprowadzone badania potwierdzają więc spostrzeżenie Bobca et al. (2018), podważające zasadność oceny naturalnego odnowienia dębu we współczesnych lasach jako kryterium oceny ekologicznej równowagi ekosystemu i kondycji samego gatunku. Obiecujące z punktu widzenia leśnika odnowienie dębu dokonuje się nie w drzewostanach, w których drzewo to licznie już występuje (tak jak w badanych drzewostanach Pogórza), lecz w biocenozach, w których drzewostany budują inne gatunki o bardziej niż dąb transparentnych koronach. Względnie korzystne warunki fotoklimatyczne, umożliwiające odnawianie się dębów panują w pionierskich drzewostanach brzoźowych (Bobiec et al. 2011b). Lasy brzoźowo - dębowe występują też na kwaśnych i ubogich w składniki odżywcze glebach, nie sprzyjających naturalnym konkurentom dębu takim jak grab i buk. W takich warunkach można oczekiwać, że rozwijający się podrost dębowy awansuje z czasem do piętra drzewostanu, w którym zastąpi ostatecznie krótkowieczną brzozę (Leuschner i Ellenberg, 2017 za Hagemeyer 2002). Podobnie korzystne warunki do powstania naturalnego podrostu dębowego panują na dnie drzewostanów sosnowych (Bobiec et al. 2018), co potwierdziły także obserwacje prowadzone w Leśnictwie Bratkowice. Odnowienie dębowe było tam

znacznie liczniejsze niż w drzewostanach liściastych na terenie Pogórza Przemyskiego. Dalszy rozwój podrostu dębowego i kształtowanie się dębowego drzewostanu może być uwarunkowany powstawaniem w drzewostanie iglastym naturalnych bądź sztucznych luk (Dobrowolska 2006; Bobiec i Bobiec 2012).

Słaby, w warunkach silnego zacienienia, rozwój części podziemnej sprawia, że w przypadku mechanicznego uszkodzenia części nadziemnej siewki (np. w wyniku jej zgryzienia lub spalenia) maleją szanse na skuteczną regenerację przez wytworzenie witalnych odrostów z szyi korzeniowej. Regenerację taką można zaobserwować zarówno na skraju powierzchni PL1 jak i w półotwartych gajach na Przykarpaciu (Ziobro et al. 2016; Bobiec et al. 2019). Odroślowe długopędy odznaczają się znacznie bujniejszym ulistnieniem niż zniszczony pęd pierwotny, co przekłada się na większą produkcję pierwotną i dalszą rozbudowę, umocnienie systemu korzeniowego siewki. Właściwość ta bywa wykorzystywana w praktyce celowego, późnowiosennego wykaszania nalotu dębowego dla stymulacji szybszego rozwoju aparatu asymilacyjnego odnowienia (informacja ustna uzyskana w terenie od pracownika Nadleśnictwa Bratkowice).

Nieporównanie bardziej korzystny dla regeneracji dębu fotoklimat panuje w fitocenozach nieleśnych. Na niezadrzewionych lub tylko częściowo zadrzewionych powierzchniach fitocenoz łąkowo-pastwiskowych minimalne względne natężenie PAR na poziomie gruntu, wynoszące 15%, gwarantowało odpowiedni rozwój najmłodszym siewkom, które pod koniec pierwszego okresu wegetacyjnego osiągały średnią wysokość ok. 30 cm, wykorzystując korzystny, pionowy gradient przyrostu PAR w tym typie roślinności. Tak było na doświadczalnej powierzchni  $DM_1$ , gdzie siewki inwestowały równomiernie w rozwój korzenia i łodygi, dzięki czemu mogły w zespole łąkowym *Arrhenatheretum elatioris* szybko osiągnąć odpowiednio silną pozycję. Nie oznacza to jednak, że wszystkie zbiorowiska roślinności zielnej zapewniają równie korzystne warunki do regeneracji dębu. Przykładem jest ruderalna roślinność na powierzchni  $DM_2$ , gdzie dostęp światła ograniczały wysokie szerokolistne byliny. Siewki dębu były tam jedynie nieznacznie większe od obserwowanych na powierzchniach leśnych. Na brak powodzenia odnowienia na powierzchni  $DM_2$  mógł dodatkowo wpłynąć fakt, iż pochodziły one z mniejszych, a co za tym idzie, uboższych w substancje zapasowe żołądzi. Zakładając jednak, że jeśli pod koniec pierwszego sezonu wegetacyjnego siewki osiągnęłyby wysokość nie 18, a 30 cm (tak jak na poletku  $DM_1$ ), mogło to by i tak nie wystarczyć, aby kolejny sezon wegetacyjny został zakończony wydostaniem się siewek ponad okap licznych, okazałych rozmiarów bylin. Natomiast różnice w wielkości żołądzi nie miały najmniejszego wpływu na sukces odnowienia na powierzchniach

śródleśnych  $D_{L1,2}$ , gdzie choć nieliczne rachityczne siewki były jeszcze obserwowane po dwóch latach od posadzenia żołądzi, żadna z nich nie przeżyła do kolejnego sezonu wegetacyjnego.

### 6.3 Uszkodzenia młodych dębów a sukces regeneracji

Istotnym czynnikiem ograniczającym skuteczność regeneracji dębu mogą być zwierzęta. Zgryzanie młodych dębów przez zwierzęta kopytne może opóźnić ich wzrost w stosunku do konkurencyjnych gatunków, obniżając przez to szansę rekrutacji (Götmark et al. 2005). Jednak to, co wynika z badań prowadzonych na obszarach leśnych nie koniecznie znajduje potwierdzenie w obserwacjach prowadzonych w innym środowisku. Analiza tempa wzrostu młodych dębów w terenie otwartym wykazała, że zatrzymanie wzrostu przez zgryzanie, choć obserwowane w przypadkach poszczególnych osobników, w skali całej zebranej próby nie zaburzało istotnie procesu przyrostu na wysokość. Zgodnie z oczekiwaniem, efekt zgryzania zaznaczał się najsilniej w subpopulacji najniższych dębów, zacierając różnicę między rozkładami wieku dwóch pierwszych kategorii wzrostu, tj. do 0,5 m i od 0,5 do 1,3 m. W rekrutacji młodych dębów najważniejsze jest przekroczenie „progu minimum bezpieczeństwa”, którym w fitocenozach nieleśnych Pogórza Przemyskiego, podobnie jak we wcześniejszych badaniach prowadzonych na skraju Puszczy Białowieskiej (Bobiec et al. 2011b), okazała się wysokość 1,3 m. Po jej przekroczeniu dalszy przyrost na wysokość odbywał się istotnie szybciej niż w czasie dorastania do tej wysokości, na co wskazuje wyraźnie większa różnica wieku między drugą a pierwszą klasą wysokości niż między klasami trzecią i drugą.

W korzystnych warunkach świetlnych, młode dęby, skutecznie regenerują powodowane przez zwierzęta jeleniowate uszkodzenia i rozwijają charakterystyczną formę ‘bonsai’. Wiele takich osobników zarejestrowano na powierzchniach M1-3. Jak wskazują wcześniejsze badania przeprowadzone na porolnych gruntach przyległych do Białowieskiego Parku Narodowego, forma bonsai może mieć charakter przejściowej, obronnej adaptacji. Dzięki silnie rozbudowanemu aparatowi asymilacyjnemu, gwarantuje drzewku wysoki poziom produkcji pierwotnej. Po odpowiednim zagęszczeniu się przygryzanej korony bonsai, zwiększa się prawdopodobieństwo skutecznej „ucieczki” któregoś z pędów ponad poziom zgryzania oraz jego dalszego awansu w roli pnia rozwijającego się drzewa (Bobiec et al. 2011b). Drzewek o pokroju bonsai nie odnotowano na powierzchniach ukraińskich, co jest prawdopodobnie związane z niską presją jeleniowatych, których liczebność w niższych położeniach Przykarpacia jest bardzo mała (informacja ustna: M. Korol).

Liczne badania wskazują, że obecność koleczastych lub ciernistych krzewów takich jak głóg, tarnina, róża czy jeżyna, zwiększa prawdopodobieństwo przeżycia i rozwoju młodych dębów w sytuacjach silnej presji zwierząt kopytnych (Kuiters i Slim 2003; van Uytvanck et al. 2008; Harmer et al. 2010; Jensen et al. 2012a). Taki mechanizm mógł zadziałać na powierzchniach M1-M3, gdzie obecność wyższego odnowienia dębowego była skorelowana z sąsiedztwem krzewów ochronnych, jednak ich zniszczenie spowodowane przeprowadzoną rekultywacją łąki uniemożliwiło próbę potwierdzenia tego efektu.

Pomimo wykazanego współwystępowania dębów wyższych niż 50 cm i krzewów ochronnych, nie należały do rzadkości równie dobrze wyrośnięte młode dęby, pozbawione towarzystwa warunkującego zespołową odporność. Obecność dębów w sąsiedztwie krzewów może być więc spowodowana nie tylko ich większym bezpieczeństwem, ale także celowym ukrywaniem żołądzi przez sójki w sąsiedztwie krzewów, traktowanych jako struktury ułatwiające nawigację w krajobrazie i skuteczniejsze odnajdywanie miejsc ukrytego pokarmu (Kollmann i Schill 1996). W celu wyjaśnienia okoliczności, w jakich sąsiedztwo potencjalnie ochronnego krzewu posiada faktyczne znaczenie ochronne dla młodego dębu, zwiększające szansę przeżycia i rekrutacji, należałoby przeprowadzić odrębne badania, uwzględniające bezpośrednią obserwację reakcji żerujących zwierząt kopytnych.

Podobnie jak bariera tworzona przez krzewy ochronne, regeneracji dębu może sprzyjać obfitość bardziej preferowanych przez zwierzęta roślin, poprzez efekt tzw. „ilościowego rozrzedzania presji” (Jensen et al. 2012a). Na większości badanych nieleśnych powierzchniach, młodym dębom towarzyszyły liczne młode drzewka gatunków stanowiących atrakcyjny pokarm ssaków roślinożernych, w tym graby i drzewa owocowe z rodziny *Rosaceae*. Nie udało się jednak potwierdzić przyczynowo - skutkowego związku współwystępowania młodych dębów z tymi roślinami. Takiemu celowi miały służyć, założone w ramach projektu badawczego UR, wygradzone doświadczalne uprawy zniszczone przez wielokrotny pożar. Należy zaznaczyć jednak, że według niektórych badaczy dąb, mimo wysokiej zawartości tanin, bywa chętniej zgryzany niż kilkanaście innych gatunków drzew, o mniej gorzkich tkankach (Kullberg i Bergstrom 2001; Götmarm et al. 2005).

Istotnym czynnikiem wpływającym na odnowienie dębu są pożary. Na części badanych murawowych powierzchni (M1-M3, M6) dochodziło do powtarzającego się wiosennego wypalania traw. Niektóre z młodych dębów po pożarze skutecznie zablizniają rany, a siewki, pomimo całkowitego zniszczenia części nadziemnej, jeszcze w tym samym roku wytwarzają znacznych rozmiarów dobrze ulistnione odrosty z pąków na szyi korzeniowej. Obserwacje te wskazują, że wnioski z badań nad wpływem pożarów na obecność białych dębów

w krajobrazach wschodniej części Ameryki Północnej, można by równie dobrze odnieść do europejskich przedstawicieli tej sekcji *Quercus* i europejskich krajobrazów. Potwierdzają to także obserwacje wpływu pożarów traw na odnowienie dębów na ukraińskim Przykarpaciu (Ziobro et al. 2016; Bobiec et al. 2019). Według Johnson et al. (2009), niskie pożary roślinności są niezbędnym czynnikiem warunkującym trwałość odnawiania się dębów i utrzymania gajów dębowych w wiejskim krajobrazie. Należy jednak zastrzec, że coroczny pożar w tym samym miejscu nie tylko opóźnia rekrutację dębów, lecz może ją skutecznie uniemożliwić, co obserwuje się wzdłuż granicy powierzchni PL1. Na Przykarpaciu jednak, gdzie pożary suchych traw często wkraczają w głąb przerzedzonego drzewostanu strefy ekotonowej lasu, ten sam czynnik sprzyja rekrutacji dębu. Dzieje się tak dlatego, że w znacznie mniej jednorodnym niż bezleśna murawa środowisku ekotonu, ogień rozchodzi się nierównomiernie, oszczędzając część fitocenozy. W takich warunkach, posiadający znaczną przewagę konkurencyjną nad wrażliwymi gatunkami (o cieńszej korze, szczególnie nad grabem i leszczyną) dąb, pomimo spalenia licznych siewek zachowuje przewagę w procesie rekrutacji (Ziobro et al. 2016; Bobiec et al. 2019).

#### **6.4 Regeneracja dębu w zróżnicowanym i zmieniającym się krajobrazie - implikacje praktyczne**

Kluczową cechą tradycyjnych krajobrazów kulturowych Europy była ich drzewiasta „osnowa” tworzona przez samotne drzewa, półotwarte gaje i inne zadrzewienia. Taki krajobraz kształtowany był przez samowystarczalne tradycyjne gospodarstwo rolne z istotnym udziałem wypasu, powiązanego z wielofunkcyjnym wykorzystaniem obszarów leśnych (Bobiec et al. 2018; 2019).

Zmiany w sposobie użytkowania lasów oraz specjalizacja i intensyfikacja produkcji rolnej na przestrzeni ostatniego stulecia <sup>7</sup>, wywarły istotne piętno na strukturze i funkcjonowaniu krajobrazów wiejskich. Rozwój nowoczesnego leśnictwa w oparciu o naukowe podstawy efektywnej hodowli pożądanej jakości drewna przyczynił się do silnej izolacji obszarów leśnych i zerwania ich ekologicznych powiązań z pozostałą częścią krajobrazu wiejskiego (Poschold i Bonn 1998; Rotherham, 2011). Doprowadziło to do zaniku fitocenoz o charakterze luźnego gaju, stanowiących kombinację zbiorowiska leśnego i murawowo - ziołoroślowego. Gaje takie, stanowiąc często strefę ekotonową między otwartą częścią pastwisk a zwartym lasem, na skutek porzucenia gospodarki leśno-pastwiskowej, są opanowywane przez gęsty podrost lub podszyt gatunków cienioznośnych, radykalnie

---

<sup>7</sup> W Europie Zachodniej znacznie wcześniej (Rackham 2006).

zmieniający lokalne warunki środowiskowe na skrajnie niekorzystne dla odnawiania się gatunków światłożądnych takich jak dęby (Bergmeier et al. 2010; Bobiec et al. 2018; Mölder et al. 2019).

Analizowane w pracy ogniska intensywnego odnawiania się dębów występowały na czasowo nieużytkowanych fragmentach pastwisk lub łąk w bliskiej odległości od granicy drzewostanu. Żołędzie pojawiają się tu dzięki zoochorii, której dystans, zakładając, że odpowiadał odległości do najbliższego owocującego dębu, w analizowanych w pracy przypadkach wynosił od kilkudziesięciu do ponad stu metrów. Wyniki te zbieżne są z wcześniejszymi badaniami prowadzonymi w zróżnicowanych krajobrazach (Kollmann i Schill 1996; Kuiters i Slim 2003; Minotta i Degioanni 2011; Perea et al. 2011b). Do najczęściej kolonizowanych przez dąb środowisk należą strefy brzegowe obszarów leśnych i zadrzewień, żywopłoty, miedze, pobocza i różne nieużytki (Herlin i Fry 2000; Reif i Gärtner 2007; Olrik et al. 2012; Morán-López et al. 2015). Podobną prawidłowość obserwuje się także w badanym krajobrazie Pogórza Przemyskiego.

Na udział sójek w dyspersji żołędzi wskazuje wzorzec przestrzenny pojawiającego się odnowienia. Na powierzchniach murawowych młode dęby najczęściej rosły w małych skupiskach lub w sąsiedztwie pojawiających się w wyniku sukcesji innych gatunków drzew i krzewów, co odpowiada systemowi chowania przez sójkę żołędzi - po kilka w niewielkich odległościach (Bossema 1979). Warto w tym miejscu po raz kolejny nawiązać do problemu zawężania dyskusji o regeneracji dębu do środowiska leśnego. Towarzyszy temu przypisywanie dębowi nieprawdziwej informacji o jego strategii życiowej, w tym na przykład o rzekomo znikomej zdolności do rozprzestrzeniania się ciężkich nasion (np. Leuschner i Ellenberg 2017).

W badanych „ogniskach” regeneracji dębu w krajobrazie Pogórza Przemyskiego dominowały niskie osobniki (do 1,3 m), których było przeciętnie dwukrotnie więcej niż dębów z klasy >1,3- 2,5 m. Taka struktura może wskazywać na podobną dynamikę odnowienia do tej, którą opisano dla terenów porolnych graniczących z Białowieskim Parkiem Narodowym (Bobiec et al. 2011b). Rozkład zagęszczenia dębów w poszczególnych przedziałach wysokości był tam bardzo zbliżony do rozkładu zaobserwowanego na powierzchniach M1-M9. Tak powstałe zapusty mogą dać początek nowym drzewostanom, których skład gatunkowy i struktura zależą będzie od ich wykorzystania w przyszłości. Choć znaczna różnorodność jednostek krajobrazowych, w których występują obiecujące odnowienia dębu może wskazywać na analogię do okoliczności, w jakich powstawały obecne dojrzałe i starsze drzewostany dębowe (Bobiec et al. 2019), nie oznacza to gwarancji

trwałości „dębowej osnowy” na przyszłość. Na razie bowiem, wiele takich młodych zapustów drzew na Pogórzu Przemyskim ma charakter efemeryczny ze względu na ich częste wykaszanie w celu uzyskania dopłaty rolnośrodowiskowej - premii za utrzymanie „czystych” użytków zielonych (Bobiec et al. 2019).

Jak zaznaczono na początku Dyskusji, współczesne lasy liściaste z reguły nie sprzyjają regeneracji dębu. Dawniej głównym czynnikiem utrzymującym niskie zwarcie drzewostanów była tzw. „rębnia chłopska” (selektywna wycinka) połączona z wypasem. Taki system realizowany był prawdopodobnie w większości opisanych w pracy powierzchni typu PL (Bobiec et al. 2019). Regularny wypas, wygrabianie ściółki i wybiórcze pozyskanie drzew uniemożliwiały rozwój gęstego podszytu, zapewniając korzystny odnowieniu dębu fotoklimat. Obecnie, zarówno gospodarka leśna dążąca do utrzymania maksymalnego wskaźnika zadrzewienia jak i niezakłócone naturalne procesy sukcesyjne w niższych warstwach fitocenozy uniemożliwiają naturalne odnowienie dębu w granicach obszarów o charakterze leśnym. Z tego względu, w celu zapewnienia trwałej i znaczącej obecności dębu w strukturze drzewostanów gospodarka leśna wypracowała szereg technik hodowlanych, obchodząc niejako ekologię gatunku (obejmującą m.in. strategię zoochorycznej dyspersji, umożliwiającej kolonizację miejsc wolnych od konkurencji), skupiają się one najczęściej na tworzeniu sztucznych upraw dębowych. W takich kontrolowanych przez człowieka środowiskach, poprzez usunięcie drzewostanu i ograniczenie konkurencji ze strony innych młodych drzew zapewnia się korzystne warunki świetlne, a szczelne ogrodzenia eliminują presję kopytnych roślinożerców (Bolibok i Szeligowski 2011; Andrzejczyk i Brzezicki, 2018; Andrzejczyk et al. 2019). Analogiczne działania obserwuje się też na obszarach leśnych Pogórza Przemyskiego, choć nie został nimi objęty sam obszar badań.

Wyłączone z użytkowania rolniczego łąki i ugory na skraju lasów lub zadrzewień wydają się być najbardziej odpowiednimi w strukturze krajobrazu płacami dla skutecznej, naturalnej kolonizacji przez dęby. Uznanie takich powierzchni jako ważne i konieczne z punktu widzenia trwałości krajobrazu siedliska, uwzględnienie ich w systemie dopłat rolniczych dałoby szansę na odbudowę zadrzewionych, niedawno jeszcze typowych dla Europy Środkowo-Wschodniej krajobrazów kulturowych (Bobiec i Mázsa 2017). W przeciwieństwie do ochrony procesów naturalnych w obszarach leśnych, wymagającej konsekwentnego wykluczenia działalności gospodarczej, najlepszą formą promocji i ochrony zadrzewień i gajów dębowych w krajobrazie kulturowym byłaby realizacja modelu tradycyjnego, samowystarczalnego gospodarstwa wiejskiego (Bobiec et al. 2019). Jak wskazuje wielu autorów, ani współczesna gospodarka leśna, ani stosowane formy ochrony

przyrody na obszarach leśnych nie mogą zastąpić tradycyjnie wykorzystywanych drzew i zadrzewień, ich wyjątkowej biocenotycznej funkcji (Horák et al. 2014; Sebek et al. 2015; Mölder et al. 2019).

## 7 Wnioski

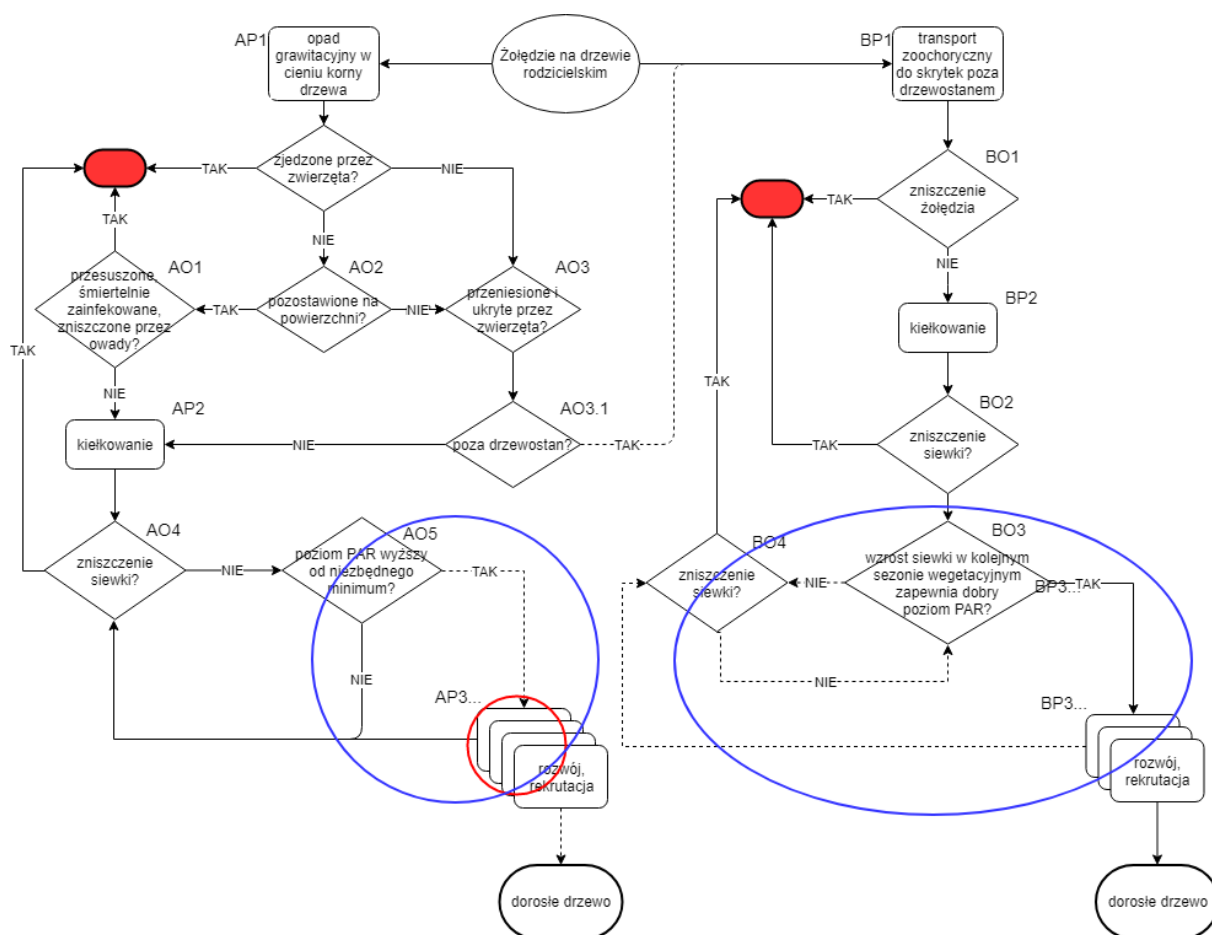
- Przeprowadzone badania w pełni potwierdziły hipotezę, że w silnie zróżnicowanym krajobrazie kulturowym naturalny potencjał regeneracyjny dębu obserwowany jest w fitocenozach nieleśnych, pozbawionych zwartego okapu drzewostanu i podszytu. Dotyczy to również stref ekotonowych, w których za sprawą antropogenicznych zaburzeń, takich jak powtarzające się niskie pożary, utrzymywany jest niski wskaźnik zadrzewienia. Taki mechanizm można obserwować w wiejskim krajobrazie Przykarpacia.
- Potwierdzona też została teza wynikająca z wcześniejszej rekonstrukcji dendroekologicznej dojrzałych i starszych drzewostanów Pogórza Przemyskiego o „wygaszeniu” naturalnego odnowienia dębu w dawnych gajach sylwopastoralnych w skutek utraty przez nie sprzyjających odnowieniu dębu cech środowiskowych, w tym przede wszystkim korzystnego fotoklimatu. Do takiej zmiany doprowadziło zaniechanie (zakaz) tradycyjnego wykorzystania gajów opartego na tzw. „rębni chłopskiej”, wypasie i wygrabianiu ściółki. Zanik środowiska luźnego sylwopastoralnego gaju przyspiesza masowa wycinka starszych dębów, stymulująca intensywny rozwój zwartego piętra podszytu.
- W pełni sprawdziły się przypuszczenia, że za deficyt młodszych spontanicznych zadrzewień w krajobrazie Pogórza odpowiada obecny system użytkowania gruntów, który w przeciwieństwie do tradycyjnego systemu zintegrowanego wykorzystania zadrzewionego kulturowego krajobrazu, opiera się na zupełnie odrębnych modelach: gospodarce leśnej i rolnictwie. Realizowany model gospodarki rolnej, premiujący utrzymanie „czystych” użytków zielonych, nie jest zainteresowany rozwojem nowych zadrzewień.
- Dzięki bardzo dużemu zróżnicowaniu i niejednorodności obiektu badań, pomimo wynikających z tego ograniczeń i trudności metodycznych, praca dostarcza liczne argumenty na rzecz koniecznego odrzucenia dotychczasowej „leśnej optyki” w jakiej postrzegany jest potencjał regeneracyjny dębu. Przeprowadzone badania uwypukliły znaczenie zróżnicowanego kulturowego krajobrazu wiejskiego w realizacji rozbudowanej niszy regeneracyjnej dębu - kosmopolitycznego, antropofilnego oportunisty.
- Wyniki doświadczalnego komponentu pracy, dostarczające ważnych informacji o przebiegu inicjalnego rozwoju siewek dębowych w różnych warunkach biocenotycznych, zachęcają do dalszych, pogłębionych badań w tym zakresie, przez

zastosowanie znacznie większej próby i większego zróżnicowania środowiskowego. Analogicznie, wstępne obserwacje dotyczące znaczenia ognia w regeneracji dębu w regionie karpackim, dostarczają ważnych przesłanek na rzecz systematycznych badań nad tym zjawiskiem.

- Badania nie zweryfikowały znaczenia zespołowej odporności dla efektywności regeneracji dębu w krajobrazie Pogórza Przemyskiego. Zagadnienie to zasługuje na odrębne zadanie badawcze, podobne do tego, jakie planowano z zastosowaniem grodzonych upraw, które miały być poddane kontrolowanemu wypasowi. Pomimo, znajdującego odzwierciedlenie w literaturze, dużego zainteresowania rolą sójki w dyspersji dębu, efekt zoochorii (uwzględniającej również gryzonie) w zróżnicowanym krajobrazie wiejskim powinien także być przedmiotem pogłębionych badań. Mogą mieć one szczególnie istotne znaczenie w kontekście szybko zachodzących zmian w strukturze wykorzystania gruntów i ich ewentualnego wpływu na zachowanie uczestniczących w dyspersji żołądzi zwierząt.

## 8 Streszczenie

W świetle dotychczasowych badań, nadal aktualnym jest pytanie o warunki skutecznej regeneracji dębu *Quercus robur* i *Q. petraea*. Opierając się na założeniu względnej trwałości składu gatunkowego naturalnych drzewostanów, typowa metodyka oceny skuteczności regeneracji dębu opiera się zwykle na inwentaryzacji i pomiarach nalołu i podrostu dębowego w środowisku leśnym, w drzewostanach dojrziałych lub starych z udziałem tego gatunku. Podejście takie nie uwzględnia jednak całości niezwykle złożonego systemu, obejmującego wielorakie adaptacje ewolucyjne dębu, dzięki którym dostosowuje on swoją strategię regeneracyjną do aktualnych uwarunkowań środowiskowych. System ten określa rozbudowaną niszę regeneracyjną dębu, w której opcja rozwoju dębowego, leśnego, podrostu może być wynikiem zaledwie mało prawdopodobnego scenariusza (Rys. 27).



Rys. 1. Schemat procesu naturalnego odnowienia dębu w środowisku leśnym (A) i nieleśnym (B). AP, BP - procesy, AO, BO - możliwe opcje; czerwone pola - śmierć żołądzi/siewek/młodych dębów; czerwony okrąg oznacza zakres przedmiotu typowych badań dotyczących oceny skuteczności regeneracji dębu; niebieski okrąg i elipsa - zakres przedmiotu niniejszych badań; przerywane linie odpowiadają mało prawdopodobnym trajektoriom

Dlatego obszar badań, w którym planowana jest ocena realizacji możliwie pełnej niszy regeneracyjnej dębu, powinien odznaczać się odpowiednią strukturą krajobrazu, gwarantującą jak najpełniejsze zróżnicowanie środowisk i czynników wpływających na przebieg procesu odnowienia. Takie warunki spełnia kulturowy wiejski krajobraz Pogórza Przemyskiego, stanowiący niejednorodną mozaikę lasów, zadrzewień, trwałych użytków zielonych oraz takich, które w wyniku zaniechania użytkowania podlegają sukcesji.

Głównym celem pracy jest ocena potencjału regeneracyjnego dębu w zalesionych i nieleśnych płatach krajobrazu Pogórza Karpackiego. W badaniach skupiono się na określeniu uwarunkowań środowiskowo-ekologicznych w jakich dochodzi do powstawania odnowienia dębowego.

Cele szczegółowe pracy obejmowały:

- określenie struktury gatunkowej i przestrzennej zapustów drzewiastych z udziałem dębu;
- określenie wpływu czynników zaburzających (ognia i presji zwierząt) na odnowienie dębowe;
- scharakteryzowanie ognisk regeneracji dębu w kontekście struktury mozaikowej krajobrazu;
- określenie tempa rozwoju siewek dębu w fitocenozach leśnych i nieleśnych;
- określenie warunków świetlnych niezbędnych do prawidłowego rozwoju odnowienia dębowego.

Z uwagi na bardzo niejednorodny przedmiot badań (parametry regeneracji, charakter obszaru badań) uznano, że nie byłyby one możliwe do przeprowadzenia w oparciu o metodykę w pełni uwzględniającą rygory przyrodoznawczych badań ilościowych, w tym losowości wyboru powierzchni, drzewek, czy wielkości analizowanych prób. Stąd, praca ma charakter opisowy i dokumentacyjny, a uzyskane w niej wartości wskaźników mają znaczenie raczej ilustrujące niż ściśle dowodowe. Choć przedmiotem pracy jest naturalne odnawianie się dębu w zróżnicowanym krajobrazie wiejskim pogórza, w celu lepszego zrozumienia niektórych zjawisk, uzupełniające obserwacje prowadzono w dwóch innych obszarach geograficznych - w Kotlinie Sandomierskiej oraz na Przykarpaciu (Prykarpattya) w zachodniej części Ukrainy.

Metodyka służąca realizacji celów badań objęła: pomiary fotosyntetycznie czynnego promieniowania (PAR), inwentaryzację odnowień dębowych w różnych warunkach fitocenotycznych, charakterystykę relacji przestrzennych między młodymi dębami i innymi gatunkami roślin drzewiastych, dendrochronologiczną ocenę tempa naturalnej rekrutacji dębów w środowisku nieleśnym, analizę przeżywalności i rozwoju siewek dębów w warunkach częściowo kontrolowanych.

Biorąc pod uwagę płaty zadrzewione krajobrazu, znacznie większe zagęszczenie odnowienia występowało w drzewostanach Przykarpacia (całkowite zagęszczenie odnowienia łącznie z nalotem 11500 os. ha<sup>-1</sup>) niż na Pogórzu Przemyskim (1300 osobników ha<sup>-1</sup>), gdzie bardzo rzadko obserwowano osobniki wyższe niż 50 cm. Wyniki pomiaru PAR wskazują na niekorzystny fotoklimat zbiorowisk leśnych Pogórza jako czynnik odpowiedzialny za fiasko odnowienia dębu, gdzie względne natężenie promieniowania na wysokości 1,3 m nad gruntem wynosiło średnio 6% w porównaniu z 16% na Przykarpaciu, gdzie utrzymaniu regeneracji tego gatunku sprzyjają powtarzające się pożary runa, hamujące rozwój konkurencyjnego dla dębu podszytu.

Na Pogórzu liczne ogniska odnowień dębowych spotykane są w fitocenozach świeżych łąk, często nawiązujących do zbiorowisk muraw kserotermicznych, zwykle w odległości od kilkunastu do kilkudziesięciu metrów od najbliższych dorosłych owocujących dębów. Pomimo wysokiej i dość gęstej roślinności zielnej takich fitocenz, odznaczają się one bardzo korzystnym dla rozwijających się siewek dębu gradientem fotoklimatu: na wysokości gruntu poziom względnego PAR wynosi średnio 16%, a 15 cm wyżej (wysokość siewek na początku drugiego sezonu wegetacyjnego) już 50%, zapewniając optymalne warunki aktywności fotosyntetycznej. Analiza przestrzenna odnowień dębowych na większości badanych powierzchni nie potwierdziła przyczynowo - skutkowego związku sukcesu rekrutacji młodych dębów z sąsiedztwem potencjalnie ochronnych krzewów (tzw. odporność zespołowa). Przypuszcza się, że może mieć ona znaczenie w indywidualnych przypadkach, jednak prawdopodobnie nie jest warunkiem skutecznej regeneracji w skali miejscowych populacji, czy całego krajobrazu.

Pomimo wysokiego, w warunkach fitoklimatu murawy, potencjału odroślowego siewek dębowych, zbyt częste i intensywne pożary traw na Pogórzu (w porównaniu z łagodniejszymi i mniej regularnymi pożarami w zadrzewieniach Przykarpacia) uniemożliwiają rekrutację dębu. Jednak zasadniczą przyczyną dostrzegalnego deficytu młodszych naturalnych zadrzewień dębowych w krajobrazie Pogórza Przemyskiego jest systematyczna likwidacja młodych zapustów, stymulowana systemem dopłat środowiskowych służących utrzymaniu trwałych, bezdrzewnych użytków zielonych.

Reasumując, badania wykazały, że w silnie zróżnicowanym krajobrazie kulturowym naturalny potencjał regeneracyjny dębu realizuje się w fitocenozach nieleśnych, niezacienionych zwartym okapem drzewostanu lub podszytu. Dotyczy to również stref ekotonowych, w których za sprawą antropogenicznych zaburzeń, takich jak powtarzające się niskie pożary, utrzymywany jest niski wskaźnik zadrzewienia. Potwierdza to wcześniejsze

przypuszczenia o „wygaszeniu” naturalnego odnowienia dębu w dawnych gajach sylwopastoralnych z powodu utraty przez nie korzystnego fotoklimatu. Za deficyt młodszych spontanicznych zadrzewień w krajobrazie Pogórza odpowiada obecny system użytkowania gruntów, który w przeciwieństwie do tradycyjnego systemu zintegrowanego wykorzystania całego zadrzewionego kulturowego krajobrazu, opiera się na zupełnie odrębnych modelach: gospodarce leśnej i rolnictwie. Przeprowadzone badania uwypukliły znaczenie zróżnicowanego kulturowego krajobrazu wiejskiego w realizacji rozbudowanej niszy regeneracyjnej dębu - kosmopolitycznego, antropofilnego oportunisty. Z uwagi na przyczynkowy charakter części przeprowadzonych badań, opisane i udokumentowane w pracy zjawiska (np. proces rozwoju siewek dębu w różnych fitocenozach czy wpływ pożarów na powstawanie zadrzewień dębowych) zasługują na dalsze, pogłębione badania ilościowe z szerszym zastosowaniem eksperymentu.

## 9 Summary

In the light of previous studies, the question about the conditions of the effective oak (*Quercus robur* and *Q. petraea*) regeneration remains valid. Based on the assumption of a relative stability of species composition of natural stands, a typical assessment of oak regeneration usually involves the survey and measurements of oak seedlings and saplings in mature or old stands with canopy oaks. Such an approach ignores, however, the very complex system involving diverse evolutionary adaptations allowing oaks to fit their regeneration strategy to present environmental conditions. This system defines an extremely extensive oak regeneration niche, in which the option of developing oak saplings in forest may be the result of a slightly probable scenario (Fig.28.).

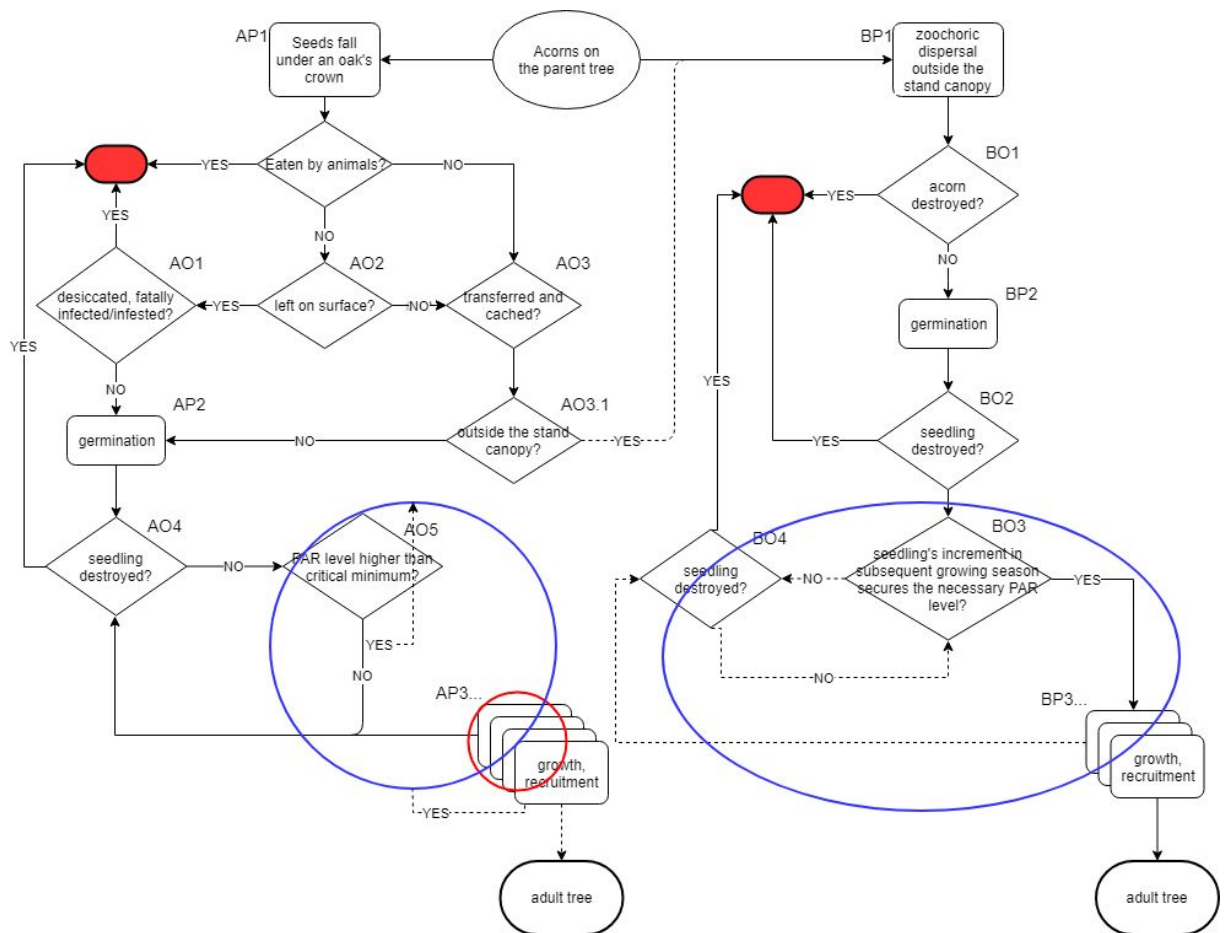


Fig.1. A conceptual model of oak regeneration in a forest (A) and non-forest (B) environment. AP, BP - processes, AO, BO - options; red fields - death of acorns/seedlings/saplings; red circle refers to the scope of a typical study of oak's regeneration success; blue circle and ellipse - the scope of the present study; dashed lines - slightly probable trajectories

Therefore, a research area dedicated to the assessment of the fullest possible realisation of the oak's regeneration niche, should involve the appropriate landscape structure, securing

the highest possible diversity of habitats and processes influencing the regeneration process. Such conditions are met in the rural landscape of the Przemyskie foothills, consisting of a heterogeneous mosaic of woods, groves, grasslands and successional scrubs.

The main work's objective was the assessment the oak's regeneration potential in the forested and non-forest landscape patches of the Carpathian Foothills. The research focused on determining the environmental and ecological conditions of oak regeneration. The particular aims included:

- determination of species composition and spatial structure of woody area with the participation of oak;
- determining the role of disturbances (fire and animal damages) on oak regeneration;
- characterising the oak regeneration centres in the context of landscape mosaic structure;
- determining the rate of development of oak seedlings in forest and non-forest habitats;
- characterising the light conditions necessary for the proper development of oak regeneration.

Due to the very heterogeneous subject of the research (regeneration parameters, character of the research area), it was considered that it could not be carried out following the methodology entirely based on the rigour of strict quantitative approach, including sampling randomness and the rule of the minimum sample size. Hence, the work is mainly descriptive and documentary, and the obtained values of indicators are rather an illustration than a strict evidence. Although the subject of the study was the natural regeneration of oak in the variegated rural landscape of the Carpathian foothills, in order to better understand certain phenomena, auxiliary observations were carried out in two other geographical areas - in the Sandomierz Basin and in Prykarpattia, W Ukraine.

The methods involved included: measurements of the photosynthetically active radiation (PAR), inventory of oak regeneration under different habitat conditions, characteristics of spatial relationships between young oaks and other woody species, dendrochronological evaluation of the natural rate of oaks recruitment in non-forest environment, oak seedlings survival and growth analysis in partially controlled conditions.

Considering the landscape's wooded patches, a much higher density of oak renewal occurred in the Prykarpattia marginal woods (total density 11,500 seedlings & saplings ha<sup>-1</sup>) than in the Przemyskie Foothills (1,300 seedlings & saplings ha<sup>-1</sup>), where saplings taller than 50 cm hardly occurred. The results of PAR measurement proved the disadvantageous photoclimate of the forest habitats in the Foothills being responsible for failure of oak regeneration. The relative PAR intensity in the Foothills' woodlots, 1.3 m above the ground,

was on average 6% comparing to 16% in Prykarpattya, where the continuous oak regeneration has been favoured by recurring ground fires, inhibiting the dense undergrowth succession.

In Przemyskie Foothills, numerous places of oak regeneration are found in slightly wet meadow communities, often evolving towards xerothermic grasslands, usually from a dozen to several dozen meters from the nearest adult fruiting oaks. Despite the high and quite dense herbaceous vegetation such habitats provide a very favourable vertical photoclimate for oak seedlings development. While the average relative PAR on the ground level equals 16%, 15 cm above the ground (=height of oak seedlings at the beginning of the second growing season) it reaches 50% , providing optimal conditions for oaks photosynthetic activity. Spatial analysis regeneration of oak on the majority of the investigated areas has not confirmed the causal effect the neighbourhood of potentially protective shrubs (associational resistance) on the young oaks recruitment success. While it can occur in particular, individual cases, on the scale of the whole local populations or the entire landscape of the studied area, the associational resistance is possibly not a decisive factor in the regeneration success.

Despite the seedlings post-damage resprouting potential under the favourable grasslands photoclimate, too frequent and intense fires recurring on the Foothills (compared to softer and less regular fires in the woods of Prykarpattya) prevent the oak recruitment. However, the main reason for the deficit of young natural oak groves in the Przemyskie Foothills is the systematic clearance of young woodlots stimulated by the system of environmental payments favouring permanent treeless grasslands.

To recapitulate, the study has shown that in a highly diverse cultural landscape the potential of natural oak regeneration is realised in non-forest habitats, free from overshadowing trees or tall undergrowth. This also applies to the ecotone zones, where, due to anthropogenic disturbances, such as repeated low fires, the semi-open community structure is maintained. This confirms the earlier suggestions of the definite halt of oak regeneration in the former silvopastoral groves due to the loss of the favourable photoclimate. The current land use system is responsible for the deficit of younger spontaneous woodlots in the Foothills landscape. This system, unlike the traditional integrated use of the whole cultural landscape, is based on entirely segregated approaches of forest management and agriculture. The research has highlighted the importance of a diversified cultural rural landscape in the realisation of the diverse regeneration niche of oak - a cosmopolitan, anthropophilic opportunist. Due to the preliminary character of the part of the study, the described and documented phenomena (eg. the process of oak seedlings development in various

environments or the impact of fires on the formation of oak groves) they deserve further, in-depth quantitative research with a wider use of the experimental approach.

## 10 Bibliografia

1. Abrams M.D. 1990. Adaptation and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology*, 7: 227-238.
2. Aerts R., Negussie, A., Maes W., November E., Hermy M., Muys B. 2007. Restoration of dry Afromontane forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidate*. *Restoration Ecology*, 15: 129-139.
3. Affek A. 2016. Dynamika krajobrazu. Uwarunkowania i prawidłowości na przykładzie dorzecza Wiaru w Karpatach (XVIII-XXI wiek). *Prace Geograficzne*, 251, IGiPZ PAN, Warszawa.
4. Albrecht A.M., McCarthy B.C. 2006. Effects of prescribed fire and thinning on tree recruitment patterns in central hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 226 (1-3): 88–103.
5. Alexander H.D., Arthur M.A., Loftis D.L., Green S.R. 2008. Survival and growth of upland oak and co-occurring competitor seedlings following single and repeated prescribed fires. *Forest Ecology and Management*, 256 (5): 1021–1030.
6. Ammer C. 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Annals of Forest Science*, 60 (2): 163-171.
7. Andrzejczyk T., Brzezicki B. 2018. Wpływ grabu (*Carpinus betulus* L.) na wzrost i przeżywalność dębu (*Quercus robur* L.) w fazie młodnika. *Sylvan*, 162 (12): 989-997.
8. Andrzejczyk T., Brzezicki B., Szeligowski H. 2019. Wpływ ogłowienia i przerzedzenia na wzrost grabu (*Carpinus betulus* L.) w młodniku dębowym (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Sylvan*, 163 (3): 179-187.
9. Annighöfer P., Beckschäfer P., Vor T., Ammer C. 2015. Regeneration patterns of European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus robur* L.) in dependence of environment and neighborhood. *PLoS One*, 10 (8): e0134935. doi: 10.1371/journal.pone.0134935
10. Bacilieri R., Ducousso A., Kremer A. 1995. Genetic, morphological, ecological and phenological differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a mixed stand of Northwest of France. *Silvae Genetica*, 44 (1): 1-9.
11. Bakker E.S., Olff H., Vandenbergh C., De Maeyer K., Smit R., Gleichman J.M., Vera F.W.M. 2004. Ecological anachronisms in the recruitment of temperate light-demanding tree species in wooded pastures. *Journal of Applied Ecology*, 41 (3): 571–582.

12. Ball J.P., Danell K., Sunesson P. 2000. Response of a herbivore community to increased food quality and quantity: An experiment with nitrogen fertilizer in a boreal forest. *Journal of Applied Ecology*, 37(2): 247-255.
13. Barzdajn W., Zientarski J. 1993. Odnowienie naturalne. Dąb. Biblioteczka Leśniczego, 28.
14. Bazely D.R., Myers J.H., Dasilva K.B. 1991. The response of numbers of Bramble prickles to herbivory and depressed resource availability. *Oikos*, 61 (3) 327–336.
15. Becker M., Lévy G., 1982. Le point sur l'écologie compare du chêne sessile et du chêne pédonculé. *Revue forestière française*, 42: 148-154.
16. Becker M., Lévy G., 1983. Installation et dynamique d'une population de semis de chêne en milieu hydromorphe sous l'influence de divers facteurs (lumière, régime hydrique, compétition herbacée). *Acta Oecologica* 4, 299-317.
17. Bednarz Z., Ptak J. 1990. The influence of temperature and precipitation on ring widths of oak (*Quercus robur* L.) in the Niepolomice Forest near Cracow, Southern Poland. *Tree-Ring Bulletin*, 50: 1-10.
18. Bee J.N., Tanentzap A.J., Lee W.G., Lavers R.B., Mark A.F., Mills J.A., Coomes D.A. 2009. The benefits of being in a bad neighbourhood: plant community composition influences red deer foraging decisions. *Oikos*, 118 (1): 18–24.
19. Berg Å., Ehnström B., Gustafsson L., Hallingbäck T., Jonsell M., Weslien J. 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: Distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8 (3): 718-731.
20. Bergman M., Tason G.R., Hester A.J. 2005. Feeding patterns by roe deer and rabbits on pine, willow and birch in relation to spatial arrangement. *Oikos*, 109 (3): 513–520.
21. Bergmeier E., Petermann J., Schröder E. 2010. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 19 (11): 2995–3014.
22. Bideau E., Maublanc M-L., Picot D., Hamard J-P., Ballon P., Gerard J-F. 2016. Short-term browsing by roe deer has little effect on survival and growth of sessile oak seedlings. *Scandinavian. Journal of Forest Research*, 31 (1): 40-45.
23. Bobiec A. 2007. The influence of gaps on tree regeneration: a case study of the mixed lime-hornbeam (*Tilio-Carpinetum* Tracz.1962) communities in the Białowieża Primeval Forest. *Polish Journal of Ecology*, 55 (3): 441–455.
24. Bobiec A. 2012. Białowieża Primeval Forest as a remnant of culturally modified ancient forest. *European Journal of Forest Research*, 131 (5): 1269–1285.

25. Bobiec A. 2013. Historia i dynamika drzewostanów grądowych Białowieskiego Parku Narodowego. *Wiadomości Botaniczne* 57 (3/4): 17-39.
26. Bobiec A., Jaszczyk E., Wojtunik K. 2011a. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration as a response to natural dynamics of stands in European hemiboreal zone. *European Journal of Forest Research*, 130 (5): 785–797.
27. Bobiec A., Kuijper D. P. J., Niklasson M., Romankiewicz A., Solecka K. 2011b. Oak (*Quercus robur* L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock. *Forest Ecology and Management*, 262 (5): 780–790.
28. Bobiec A., Bobiec M. 2012. Wpływ masowego zamierania świerka w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego na odnowienie naturalne dębu. *Sylvan*, 156 (4): 243-251.
29. Bobiec A., Mázsza K (eds.). 2017. Rzeszów-Eger Resolution on traditional rural landscapes of the Carpathian region. *Wooded Rural Landscapes in CE Europe: biodiversity, cultural legacy and conservation*. International scientific conference 20-25 September 2017. Rzeszów-Eger.
30. Bobiec A., Reif A., Öllerer K. 2018. Seeing the oakscape beyond the forest: a landscape approach to the oak regeneration in Europe. *Landscape Ecology*, 33 (4): 513-528.
31. Bobiec A., Podlaski R., Ortyl B., Korol M., Havryliuk S., Öllerer K., Ziobro J.M., Pilch K., Dudek T., Mázsza K., Varga A., Angelstam P. 2019. Top-down segregated policies undermine the maintenance of traditional wooded landscapes: Evidence from oaks at the European Union's eastern border. *Landscape and Urban Planning*, 189: 247-259.
32. Bolibok L., Szeligowski H. 2011. Wpływ warunków siedliskowych, wielkości gniazda oraz położenia w jego obrębie na wysokość 6- i 10-letnich dębów szypułkowych (*Quercus robur* L.) *Sylvan*, 155 (6): 84-95.
33. Bonneau M. 1996. Sessile oak seedling fertilization and leaf mineral composition in western France. *Annals of Forest Science*, 53 (2-3) 605-613.
34. Bossema I. 1979. Jays and Oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, 70 (1/2): 1–17.
35. Boulanger V., Baltzinger C., Said S., Ballon P., Picard J.F., Dupouey J.L. 2009. Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management*, 258 (7): 1397–1406.
36. Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. 1993a. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annals of Forest Science*, 50 (6): 571-582.

37. Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. 1993b. Seasonal evaluation of water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) submitted to drought. Canadian Journal of Forest Research, 23 (6): 1136-1143.
38. Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B., Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. Journal of Ecology, 96 (1): 18-34.
39. Brose P., Schuler T., Van Lear D., Berst J. 2001. Bringing fire back: the changing fire regimes of the Appalachian mixed-oak forests. Journal of Forestry, 99 (11): 30–35.
40. Brzeziecki, B. 2000. Strategie życiowe gatunków drzew leśnych. Sylwan, 144 (8): 5–14.
41. Brzeziecki B., Kienast F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. Forest Ecology and Management, 69 (1-3): 167–187.
42. Brzeziecki B., Pommerening A., Miścicki S., Drozdowski S., Żybura H. 2016. A common lack of demographic equilibrium among tree species in Białowieża National Park (NE Poland): evidence from long-term plot. Journal of Vegetation Science, 27 (3): 460–469.
43. Butin H. 1995. Tree diseases and disorders. Causes, Biology and Control in Forest and Amenity Trees. Oxford, New York, Tokyo, Oxford University Press
44. Buttenschøn J. 1988. The establishment of woody species in grassland conservation areas. Aspects of Applied Biology, 16: 373–381.
45. Buttenschøn J., Buttenschøn R.M. 1978. The effect of browsing by cattle and sheep on trees and bushes. Natura Jutlandica, 20: 79–94.
46. Buttenschøn J., Buttenschøn R.M. 1985. Grazing experiments with cattle and sheep on nutrient poor, acidic grassland and heath. IV. Establishment of woody species. Natura Jutlandica, 21: 117–140.
47. Cohen S.D. 1999. Technique for large scale isolation of *Discula umbrinella* and other foliar endophytic fungi from *Quercus* Species. Mycologia, 91 (5): 917-922.
48. Callaway R.M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology, 73 (6): 2118–2128.
49. Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. Botanical Review, 61 (4): 306-349.
50. Callaway R.M., Davis F.W. 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. Journal of Vegetation Science, 9 (5): 647–656.
51. Capecki Z., Gabryel B. 1961. Ochrona lasu przed gryzoniami. PWRiL, Warszawa, 178.

52. Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M., Gómez-Aparicio L. 2004. Benefits using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology*, 12 (3): 352–358.
53. Chaar H., Colin F. 1999. Impact of late frost on height growth in young sessile oak regenerations. *Annales des Sciences Forestières*, 56 (5): 417-429.
54. Chytrý M., Danihelka J. 1993 Long-term changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. *Folia Geobotanica* 28 (3): 225–245.
55. Collet C., Frochot H. 1996. Effects of interspecific competition on periodic shoot elongation in oak seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 26: 1934-1942.
56. Collet C., Colin F., Bernier F. 1997. Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability. *Annales des Sciences Forestières*, 54 (1): 65-81.
57. Connell J.H. 1990. Apparent versus "real" competition in plants. In: Grace, J.B., Tilman, D. (Eds.), *Perspectives on plant competition*. The Blackburn Press, Caldwell, New Jersey, USA., 9-23s.
58. Crawley M.J., Long C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, 83 (4): 683–696.
59. Cuesta B., Villar-Salvado P., Puértolas J., Benayas J.M.R., Michalet R. 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology*, 98 (3): 687-696.
60. Danner B.T., Knapp A.K. 2001. Growth dynamics of oak seedlings (*Quercus macrocarpa* Michx. & *Quercus muhlenbergii* Engelm.) from gallery forests: implications for forest expansion into grasslands. *Trees*, 15 (5): 271–277.
61. Delatour C., Morellet M. 1979. La pourriture noire des glands. *Revue Forestiere Francaise* 31 (2): 101-115.
62. Dengler A. 1944. *Waldbau auf Ökologischer Grundlage*. 3rd Edition. Springer, Berlin.
63. Diamond J. 1986. Overview: laboratory experiments field experiments and natural experiments, W: Diamond, J.M., Case, T.J. (Eds.), *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 3–22s.
64. Dickson R.E., Tomlinson P.T. 1996. Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Annales des Sciences Forestières*, 53 (2-3): 181-196.
65. Dobrowolska D. 2006. Oak natural regeneration and conversion processes in mixed Scots pine stands. *Forestry*, 79 (5): 503–513.

66. Dobrowolska D. 2008. Effect of stand density on oak regeneration in flood plain forests in Lower Silesia, Poland. *Forestry*, 81 (4): 511–523.
67. Domke G.M., Caspersen J.P., Jones T.A. 2007. Light attenuation following selection harvesting in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 239 (1): 182–190.
68. Ellenberg H. 1978. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 2., völlig neubearbeitete Aufl. 981 S., 499 Abb. und 130 Tab. Leinen mit Schutzumschlag. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
69. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. 1992. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. *Scripta Geobotanica*, 18. Datenbank.
70. Epron D., Dreyer E. 1993. Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.] in a natural stand. *New Phytologist*, 125 (2): 381-389.
71. Everard J.E. 1987. Natural regeneration of oak. W: Savill, P.S. (Ed.), *Proceedings of the National Hardwoods Programme 7<sup>th</sup> Meeting*, Occasional Paper 34. Oxford Forestry Institute, Oxford. 23-28s.
72. Faliński J.B. 1986 *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests*. *Ecological Studies in Białowieża Forest*. *Geobotany*, 8, Dordrecht – Boston, Lancaster.
73. Feeny P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by Winter moth caterpillars. *Ecology*, 51 (4): 565-581.
74. Feeny P. 1976. Plant apparency and chemical defence. *Recent Advances in Phytochemistry*, 10: 1–40.
75. Feijen J.M. 2003 *Oak, King or Villein? Is the common oak (Quercus robur and Q. petraea) an anachronism in the Dutch forests?* Dissertation, Thesis nr AV 2003-17 FEM 80328, Wageningen Agricultural University.
76. Franklin K.A. 2008. Shade avoidance. *New Phytologist*, 179 (4): 930-944.
77. Fruziński B. 1993. *Dzik*. Wyd. Anton, Warszawa, 248s.
78. Gill R.M.A. 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. deer. *Forestry*, 65 (2): 145–169.
79. Gill, R.M.A. 1992b. A Review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry*, 65 (4): 363-388.
80. Götmark F., Berglund Å., Wiklander K. 2005. Browsing damage on broadleaved trees in semi-natural temperate forest in Sweden, with a focus on oak regeneration. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20 (3): 223-234.

81. Götmark F. 2007. Careful partial harvesting in conservation stands and retention of large oaks favour oak regeneration. *Biological Conservation*, 140 (3-4): 349–358.
82. Götmark F. 2010. Management alternatives for temperate forests with high conservation values in south Sweden. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 104 (1): 1-88.
83. Gómez J.A., Hódar R., Zamora J., Castro J., García D. 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany*, 79 (6): 739–746.
84. Gómez-Aparicio L., Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A., Castro J., Baraza E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14 (4): 1128-1138.
85. Green S.R., Arthur M.A., Blankenship B.A. 2010. Oak and red maple seedling survival and growth following periodic prescribed fire on xeric ridgetops on the Cumberland Plateau. *Forest Ecology and Management*, 259 (12): 2256–2266.
86. Grime J.P., Jeffrey D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*, 53 (3): 621–642.
87. Groot Bruinderink G.W.T.A., Hazebroek E. 1996. Wild boar (*Sus scrofa scrofa* L.) rooting and forest regeneration on podzolic soils in the Netherlands. *Forest Ecology and Management*, 88 (1-2): 71- 80.
88. Grubb P.J. 1977. The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: The Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52 (1): 107-145.
89. Hagemeyer M. 2002. Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. *Dissertationes Botanicae*, 361, 154.
90. Hansson L. 2001. Traditional management of forests: plant and bird community responses to alternative restoration of oakhazel woodland in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 10 (11): 1865–1873.
91. Harmer R. 1999. Survival and new shoot production by artificially browsed seedlings of ash, beech, oak and sycamore grown under different levels of shade. *Forest Ecology and Management* 116 (1): 39-50.
92. Harmer R., Kiewitt A., Morgan G., Gill R. 2010. Does the development of bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) facilitate the growth and establishment of tree seedlings in woodlands by reducing deer browsing damage? *Forestry*, 83 (1): 93–102.

93. Heilmann-Clausen J., Bradshaw R.H.W., Emborg J., Hannon G. 2007. The history and present conditions of Suserup Skov: a nemoral, deciduous forest reserve in a cultural landscape. *Ecological Bulletins*, 52: 7–17.
94. Heinrichs S., Schmidt W. 2009. Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management*, 258 (5): 667-678.
95. Herlin I.L.S., Fry G.L.A. 2000. Dispersal of woody plants in forest edges and hedgerows in a Southern Swedish agricultural area: the role of site and landscape structure. *Landscape Ecology*, 15 (3):229–242.
96. Hjältén J., Danell K., Lundberg P. 1993. Herbivore avoidance by association: Vole and hare utilization of woody plants. *Oikos*, 68 (1): 125-131.
97. Horák J., Vodka S., Kout J., Halda J. P., Bogusch P., Pech P. 2014. Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, 315: 80-85.
98. Hubbard J.A., McPherson G.R. 1999. Do seed predation and dispersal limit downslope movement of a semi-desert grassland/oak woodland transition? *Journal of Vegetation Science*, 10 (5): 739–744.
99. Humphrey J.W., Swaine M.D. 1997. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. Part I. Competition from *Pteridium aquilinum*. *Journal of Applied Ecology*, 34 (3): 577- 584.
100. Hutchinson T.F., Sutherland E.K., Yaussy D.A. 2005. Effects of repeated prescribed fires on the structure, composition, and regeneration of mixed oak forest in Ohio. *Forest Ecology and Management*, 218 (1-3): 210–228.
101. Hutchinson T.F., Yaussy D.A., Long R.P., Rebbeck J., Sutherland E.K. 2012. Long-term (13-year) effects of repeated prescribed fires on stand structure and tree regeneration in mixed-oak forests. *Forest Ecology and Management*, 286: 87– 100.
102. Iverson L.R., Hutchinson T.F., Prasad A.M., Peters M.P. 2008. Thinning, fire, and oak regeneration across a heterogeneous landscape in the eastern US: 7-year results. *Forest Ecology Management*, 255 (7): 3035–3050.
103. Jarvis P.G. 1960. Growth and regeneration of *Quercus petraea* in the Sheffield region. Ph.D. Thesis, University of Sheffield.
104. Jarvis P.G. 1964a. The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Journal of Ecology*, 52 (3): 545-571.
105. Jarvis P.G. 1964b. Interference by *Deschampsia flexuosa* L. Trim. *Oikos*, 15 (1): 56-78.

106. Jaworski A. 1995. Charakterystyka hodowlana drzew leśnych. Gutenberg, Kraków, 237.
107. Jensen T.S., Nielsen O.F. 1986. Rodents as seed dispersers in a heath–oak wood succession. *Oecologia*, 70 (2): 214–221.
108. Jensen A.M., Götmark F., Löf M. 2012a. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: A field experiment. *Forest Ecology and Management*, 266: 187–193.
109. Jensen A.M., Löf M., Witzell J. 2012b. Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. *Plant Ecology*, 213 (4): 535–543.
110. Jensen A.M., Gardiner E.S., Vaughn K.C. 2012c. High-light acclimation in *Quercus robur* L. seedlings upon over-topping shaded environment. *Environmental and Experimental Botany*, 78: 25–32.
111. Jensen A.M., Löf M. 2017. Effects of interspecific competition from surrounding vegetation on mortality, growth and stem development in young oaks (*Quercus robur*). *Forest Ecology and Management*, 392: 176–183.
112. Johnson P.S., Shifley S.R., Rogers R. 2009. The ecology and silviculture of oaks. CABI Publishing, Oxon, UK.
113. Kasprzyk M. 1997. O przemarzaniu korzeni sadzonek dębu. *Przegląd Leśniczy* 3, 18.
114. Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution*, 9 (12): 465–70.
115. Kelly D.L. 2002. The regeneration of *Quercus petraea* (sessile oak) in southwest Ireland: a 25-year experimental study. *Forest Ecology and Management*, 166 (1-3): 207–226.
116. Kolk A., Starzyk J.R. 1996. Atlas szkodliwych owadów leśnych. Multico, Warszawa. 705.
117. Kollmann J., Schill H-P. 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, 125 (2): 193–205.
118. Kondracki J. 1989. Karpaty. WSiP, Warszawa.
119. Kondracki J. 2002. Geografia regionalna Polski Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.
120. Kowalczyk R., Taberlet P., Coissac E., Valentini A., Miquel C., Kamiński T., Wójcik J.M. 2011. Influence of management practices on large herbivore diet—Case of European bison in Białowieża Primeval Forest (Poland). *Forest Ecology and Management*, 261 (4): 821–828.

121. Kowalski M. 1993. O sukcesji ekologicznej w lasach Jasienia. Sylwan, 137 (9): 37–45.
122. Krahel-Urban J. 1959. Die Eichen. Forstliche Monographie der Traubebeiche Und der Stieleiche. Paul Parey, Hamburg/ Berlin.
123. Krebs. Ch.J. 1996. Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, 639s.
124. Kuiters A.T., Slim P.A. 2003. Tree colonisation of abandoned arable land after 27 years of horse-grazing: the role of bramble as a facilitator of oak wood regeneration. Forest Ecology and Management, 181 (1-2): 239–251.
125. Kullberg Y., Bergström R. 2001. Winter browsing by large herbivores on planted deciduous seedlings in southern Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research, 16 (4): 371–378.
126. Larsen D.R., Johnson P.S. 1998. Linking the ecology of natural oak regeneration to silviculture. Forest Ecology and Management, 106 (1): 1–7.
127. Leuschner C. 1994. Walddynamik in der Lüneburger Heide: Ursachen, Mechanismen und die Rolle der Ressourcen. Habil.schrift University of Göttingen, 368.
128. Leuschner C., Ellenberg H. 2017. Ecology of Central European Forests. Vegetation Ecology of Central Europe Volume I, Springer, 154, 477s.
129. Li X., Wilson S.D. 1998. Facilitation among woody plants establishing in an old field. Ecology, 78(8): 2694-2705.
130. Libby L.M., Pandolfi L.J., Payton P.H. Marshall III J., Becker B., Giertz-Sienbenlist V. 1976. Isotope tree thermometers. Nature 261: 284-288.
131. Linhart Y.B., Whelan R.J. 1980. Woodland regeneration in relation to grazing and fencing in Coed Gorswen, North Wales. Journal of Applied Ecology, 17 (3): 827-840.
132. Lovcij N.F. 1962. The effect of extremely low temperatures on the increment of trees. Lesn. Z., Arhangel'sk. 5 (2): 33-36.
133. Löf M., Gemmel P., Nilsson U., Welander N.T. 1998. The influence of site preparation on growth in *Quercus robur* L. seedlings in a southern Sweden clear-cut and shelterwood. Forest Ecology and Management, 109 (1-3): 241-249.
134. Löf M. 2000. Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. Canadian Journal of Forest Research, 30 (6): 855–864.
135. Mace E., Bell A.A., Beckman C.H. 1981. Fungal Wilt Diseases of Plants. Academic Press, New York.

136. Madej T. 1974. Plamistość zgorzelowa (antraknoza) drzew liściastych. *Roczniki Nauk Rolniczych*, 4: 109-119.
137. Mańka K. 2005. *Fitopatologia leśna*. PWRiL, Warszawa.
138. Mason S.L.R. 2000. Fire and Mesolithic subsistence—managing oaks for acorns in northwest Europe? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164 (1-4) 139–150.
139. Matuszkiewicz W. 2006. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. PWN, Warszawa.
140. McDonald J.H. 2014. *Handbook of Biological Statistics* (3rd ed.), Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland.
141. Michalski J., Mazur A. 2006. Ważniejsze szkodniki. W: *Dęby* / [t. oprac. Władysław Barzdajn et al.]; Polska Akademia Nauk. Instytut Dendrologii. – Poznań. Bogucki Wydaw. Naukowe, Kórnik.
142. Michna E. 1967, *Klimat Przemysła*. *Rocznik Przemyski*, 11: 245-320.
143. Mitchell R.J., Bellamy P.E., Ellis C.J., Hewison R.L., Hodgetts N.G., Iason G.R., Littlewood N. A., Newey S., Stockan J.A., Taylor A.F.S. 2019. Collapsing foundations: The ecology of the British oak, implications of its decline and mitigation options. *Biological Conservation*, 233: 316-327.
144. Minotta G. Degioanni D. 2011. Naturally regenerated English oak (*Quercus robur* L) stands on abandoned agricultural lands in Rilate valley (Piedmont Region, NW Italy). *iForest*, 4 (1): 31-37.
145. Morán-López T., Alonso C.L., Díaz M. 2015. Landscape effects on jay foraging behavior decrease acorn dispersal services in dehesas. *Acta Oecologica*, 69: 52-64.
146. Morgan R.K. 1987. Composition, structure and regeneration characteristics of the open woodlands of the New Forest, Hampshire. *Journal of Biogeography*, 14 (5): 423–438.
147. Mölder, A., Meyer P., Nagel R.-V. 2019. Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in Central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: an overview. *Forest Ecology and Management*, 437: 324–339.
148. Niinemets U. 2007. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell and Environment*, 30 (9): 1052–1071.
149. Niklasson M., Zin E., Zielonka T., Feijen M., Korczyk A.F., Churski M., Samojlik T., Jędrzejewska B., Gutowski J.M., Brzeziecki B. 2010. A 350-year tree-ring fire record from Białowieża Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology*, 98 (6): 1319-1329.

150. Nunberg M. 1964., Uszkodzenia drzew i krzewów leśnych wywołane przez owady. PWN, Warszawa, 574.
151. Olff H., Vera F.W.M., Bokdam J., Bakker E.S., Gleichman J.M., De Maeyer K., Smit R. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology*, 1 (2): 127–137.
152. Oliver C.D., Burkhardt E.C., Skojac D.A. 2005. The increasing scarcity of red oaks in Mississippi River floodplain forests: influence of the residual overstory. *Forest Ecology and Management*, 210 (1-3): 393–414.
153. Oosterveld P. 1983. Eight years of monitoring of rabbits and vegetation development on abandoned arable fields grazed by ponies. *Acta Zoologica Fennica*, 174: 71–74.
154. Olrik D.C., Hauser T.P., Kjaer E.D. 2012. Natural colonisation of an open area by *Quercus robur* L. - From where did the vectors disperse the seed? *Scandinavian Journal of Forest Research*, 27 (4): 350–360.
155. Ostfeld R.S., Canham C.D. 1993. Effects of meadow vole population-density on tree seedling survival in old fields. *Ecology*, 74 (6): 1792–1801.
156. Ovington J.D., Macrae C. 1960. The growth of seedlings of *Quercus petraea*. *Journal of Ecology*, 48 (3): 549–555.
157. Pagés J-P., Pache G., Joud D., Magnan N., Michalet R. 2003. Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology*, 84 (10): 2741–2750.
158. Palmer S.C.F., Mitchell R.J., Truscott A.M., Welch D. 2004. Regeneration failure in Atlantic oakwoods: the roles of ungulate grazing and invertebrates. *Forest Ecology and Management*, 192 (2-3): 251–265.
159. Partl E., Szinovatz V., Reimoser F., Schweiger-Adler J. 2002. Forest restoration and browsing impact by Roe deer. *Forest Ecology and Management*, 159 (1-2): 87–100.
160. Pausas J.G., Bladé C., Valdecantos A., Seva J.P., Fuentes D., Alloza J.A., Vilagrosa A., Bautista S., Cortina J., Vallejo R. 2004. Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: new perspectives for an old practice – a review. *Plant Ecology*, 171 (1-2): 209–220.
161. Perea R., San Miguel A., Gil L. 2011a. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology*, 99 (1): 194–201.
162. Perea R., San Miguel A., Gil L. 2011b. Acorn dispersal by rodents: The importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology*, 12 (5): 432–439.

163. Peterken G.F., Jones E.W. 1989. Forty years of change in Lady Park Wood: the young-growth stands. *Journal of Ecology*, 77 (2): 401- 429.
164. Peterken G.F. 1993. *Woodland Conservation and Management*. Chapman & Hall, London.
165. Petritan A.M., Nuske R.S., Petritan I.C., Tudose N.C. 2013. Gap disturbance patterns in an old-growth sessile oak (*Quercus petraea* L.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest remnant in the Carpathian Mountains, Romania. *Forest Ecology and Management*, 308: 67-75.
166. Piórecki J. 1996. Turnicki Park Narodowy – pierwszy park projektowany na Pogórzu Karpackim, *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 52 (1): 5-15.
167. Ponton S., Dupouey J.L., Bréda N., Dreyer E. 2002. Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions. *Tree Physiology*, 22 (6): 413-422.
168. Poschlod, P., Bonn S. 1998. Changing dispersal processes in the central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? *Acta Botanica Neerlandica*, 47 (1): 27–44.
169. Puchalski T., Prusinkiewicz Z. 1990. *Ekologiczne podstawy siedliskoznawstwa leśnego*. PWRiL, Warszaw, 619s.
170. Rackham O. 1980. *Ancient Woodland. Its History, Vegetation and Uses in England*. Edward Arnold Publishers Ltd, London, UK.
171. Rackham O. 2006. *Woodlands*. Collins New Naturalist, Harper Collins, London. 68s.
172. Ranius T., Jansson N. 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation*, 95 (1): 85-94.
173. Remmert H. 1991. The mosaic-cycle concept of ecosystems. An overview. W: Remmert, H. (Ed.), *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*. Ecological Studies 85. Springer, Berlin, 1–21 s.
174. Reif A., Gärtner S. 2007. Natural regeneration of the deciduous oak species Pedunculate Oak (*Quercus robur* L.) and Sessile Oak (*Quercus petraea* Liebl.) – a literature review with focus on wood pasture. *AFSV Waldökologie-Online* 5: 79–116.
175. Ripple W.J., Beschta R.L. 2005. Willow thickets protect young aspen from elk browsing after wolf reintroduction. *Western North American Naturalist*, 65 (1): 118-122.
176. Romer E. 1949. *Regiony klimatyczne Polski*, Prace Wrocławskiego Towarzystwa Naukowego, ser. B., 16, Wrocław.

177. Root R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43:95-120.
178. Rotherham, I.D. 2011. The implications of cultural severance in managing vegetation for Conservation. *Aspects of Applied Biology*, 108: 95-104.
179. Roussel L., 1972. *Photologie forestière*. Masson et Cie, Paris, 144 s.
180. Röhrig E., Bartsch N. 2006. *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. 7. Vollst. Aktual. Aufl., Stuttgart, Ulmer.
181. Rubner K. 1960. *Die Pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues*. Neumann, Radebeul/Berlin.
182. Sander I.L. 1971. Height growth of new oak sprouts depend on size of advance reproduction. *Journal of Forestry*, 69 (11): 809–811.
183. Sannikov S.N., Goldammer J.G. 1996. Fire ecology of pine forests of Northern Eurasia. *Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia* (eds J.G. Goldammer & V.V. Furyaev). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht – Boston – London 151–167s.
184. Schindler J.R., Fulbright T.E., Forbes T.D.A. 2003. Influence of thorns and tannins on white-tailed deer browsing after mowing. *Journal of Arid Environments*, 55(2): 359–377.
185. Searle K.R., Shipley L.A. 2008. The comparative feeding behaviour of large browsing and grazing herbivores. In: Gordon, I.J., Prins, H.H.T. (Eds.), *The Ecology of Grazing and Browsing*. *Ecological Studies* 195. Springer, Berlin,. 201–216 s.
186. Sebek, P., Bace, R., Bartos, M., Benes, J., Chlumska, Z., Dolezal, J., Dvorsky M., Kovar J., Machac O., Mikatova B., Perlik, M., Platek M., Polakova S., Skorpik M., Stejskal R., Svoboda M., Trnka F., Vlasin M., Zapletal M., Cizek L. 2015. Does a minimal intervention approach threaten the biodiversity of protected areas? A multi-taxa short-term response to intervention in temperate oak-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 358: 80-89.
187. Sevillano I., Short I., Grant J., O'Reilly C. 2016. Effects of light availability on morphology, growth and biomass allocation of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 374, 11-19.
188. Schwartz N.B., Urban D.L., White P.S., Moody A., Klein R.N., 2016. Vegetation dynamics vary across topographic and fire severity gradients following prescribed burning in Great Smoky Mountains National Park. *Forest Ecology and Management*, 365: 1-11.
189. Shaw M.W. 1974. The reproductive characteristics of oak. W: Morris, M.G., Perring, F.H. (Eds.), *The British Oak: Its History and Natural History*. Botanical Society of the British Isles Conference Report no. 14. E.W. Classey, Faringdon, Berkshire, 162-181 s.

190. Sokołowski A.W. 1972. Zespół *Carici elongatae-Quercetum* – dębniak turzycowy [Association *Carici elongatae-Quercetum*] Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 41:113-121.
191. Stocka T. 1997. Atlas chorób żołądźi. Fundacja Rozwoju SGGW, Warszawa.
192. Śliwa W. 1997. Szkodliwe gatunki Polskich lasów. Grupa Image, Warszawa.
193. Tahvanainen J.O., Root R.B. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta crucifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). Oecologia, 10:321-346.
194. Thomas F.M., Gausling T. 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. Annals of Forest Science, 57 (4): 325-333.
195. Thorn S., Bässler C., Brandl R., Burton P., Cahall R., Campell J.L., Castro J., Choi, C.Y., Cobb T., Donato D., Durska E., Fontaine J., Gauthier S., Hébert C., Hothorn T., Hutto R., Lee E. J., Leverkus A., Lindenmayer D., Müller J. 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. Journal of Applied Ecology, 55 (1): 279-289.
196. Timbal J., Aussenac G. 1996. An overview of ecology and silviculture of indigenous oaks in France. Annales des Sciences Forestieres, 53 (2-3): 649–661.
197. Vajna L. 1999 *Verticillium dahliae* Kleb. okozta tracheomikozis kocsanytalan tolgyon. Növényvédelem, 35: 63-65.
198. van Den Bos, J., Bakker, J.P. 1990. The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking density in the Netherlands. Biological Conservation, 51 (4): 263–272.
199. van Hess A.F.M. 1997. Growth and morphology of pedunculate oak *Quercus robur* L. and beech *Fagus sylvatica* L. seedlings in relation to shading and drought. Annals of Forest Science, 54: 9–18.
200. van Hess A.F.M., Kuiters A.T., Slim P.A. 1996. Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. Forest Ecology and management, 88 (1-2): 55-. 63.
201. van Uytvanck J., Maes D., Vandenhaute D., Hoffmann M. 2008. Restoration of woodpasture on former agricultural land: The importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. Biological Conservation, 141 (1): 78-88.
202. Vander Wall S.B. 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. Botanical Review, 67 (1): 75–117.
203. Vera F.W.M. 2000. Grazing ecology and forest history. CABI, Wallingford.

204. Vernay A., Balandier P., Guinard L., Améglio T., Malagoli P. 2016. Photosynthesis capacity of *Quercus petraea* (Matt.) saplings is affected by *Molinia caerulea* (L.) under high irradiance. *Forest Ecology and Management*, 376: 107-117.
205. Vernay A., Malagoli P., Fernandez M., Perot T., Balandier P. 2018. Improved *Deschampsia cespitosa* growth by nitrogen fertilization jeopardizes *Quercus petraea* regeneration through intensification of competition. *Basic and Applied Ecology*, 376: 107-117.
206. von Lüpke B. 1995. Überschirmungstoleranz von Stiel-und Traubeneichen als Voraussetzung für Verjüngungsverfahren unter Schirm, W: Forstliche Versuchsanstalt Rheinland-Pfalz (Ed.), Mitt. Ad Forstl. Vers. Anst. Rheinland- Pfalz. 141–160s.
207. von Lüpke B. 1998. Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species *Forest Ecology and Management* 106 (1): 19–26.
208. Wagner P.A., Dreyer E. 1997. Interactive effects of waterlogging and irradiance on the photosynthetic performance of seedlings from three oak species displaying different sensitivities (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. rubra* ). *Annals of Forest Science*, 54 (5): 409-429.
209. Wagner S., Lundqvist L. 2005. Regeneration techniques and the seedling environment from a European perspective. W: Stanturf, J.A., Madsen, P. (Eds.), *Restoration of boreal and temperate forests*. CRC Press, New York, US, 153-171s.
210. Wahl M., Hay M.E. 1995. Associational resistance and shared doom: Effects of epibiosis on herbivory. *Oecologia*, 102 (3): 329-340.
211. Walters R.G. 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56 (411): 435–447.
212. Watt A.S. 1919. On the cause of failure of natural regeneration in British oak woods. *Journal of Ecology*, 17 (3/4): 173-203.
213. Welander N.T., Ottosson B. 1998. The influence of shading on growth and morphology in seedlings of *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Ecology and Management*, 107 (1-3): 117–126.
214. Welander N.T., Ottosson B. 2000. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L. *Forest Ecology and Management*, 127 (1-3): 139- 151.
215. Weltzin J.F., Archer S., Heitschmidt R.K. 1997. Small-mammal regulation of vegetation structure in a temperate Savanna. *Ecology*, 78 (3): 751–763.

216. Wesołowski T., Kujawa A., Bobiec A., Bohdan A., Buchholz L., Chylarecki P., Engel J., Falkowski M., Gutowski J.M., Jaroszewicz B., Nowak S., Orczewska A., Mysłajek R.W., Walankiewicz W. 2016. Spór o przyszłość Puszczy Białowieskiej: mity i fakty. Głos w dyskusji. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 72: 83-99.
217. Whitehouse N.J., Smith D.N. 2004. 'Islands' in Holocene forests: implications for forest openness, landscape clearance and 'culture-steppe' species. *Environmental Archeology*, 9: 203–212.
218. Yakovlev I. A., Yaklovlev A. S. 2000. Oak decline in the Middle Povolzhje region of Russia. – W: Oszako, T. and Delatour, C. (eds), Recent advances on oak decline in Europe. Forest Research Inst., Warsaw, 73–82s.
219. Ziegenhagen B., Kausch W. 1993. Zur Reaktion junger Eichen auf Licht und Schatten. *Forst u. Holz*, 48: 198-201.
220. Ziegenhagen B., Kausch W. 1995. Productivity of young shaded oaks *Quercus robur* L. as corresponding to shoot morphology and leaf anatomy. *Forest Ecology and Management*, 72 (2-3): 97–108.
221. Ziobro J, Koziarz M, Havrylyuk S, Korol M, Ortyl B, Wolański P, Bobiec A. 2016. Spring grass burning: an alleged driver of successful oak regeneration in sub-carpathian marginal woods. a case study. *Prace Geograficzne*, 146: 67 – 88.

### **Źródła internetowe**

1. Geoportal 2: <http://mapy.geoportal.gov.pl> (dostęp w dniu 7.06.2019)

## 11 Wykaz tabel

|          |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |    |
|----------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 1 | Rodzaj powierzchni badawczych i odpowiadające im zagadnienia badawcze; PL - Polska, UA – Ukraina                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 33 |
| Tabela 2 | Metryki podstawowych danych charakteryzujących badane drzewostany. ABAL – <i>Abies alba</i> , ACCA – <i>Acer campestre</i> , ACPS – <i>A. pseudoplatanus</i> , BEPE – <i>Betula pendula</i> , CABA – <i>Carpinus betulus</i> , CEAV – <i>Cerasus avium</i> , COAV – <i>Corylus avellana</i> , COSA – <i>Cornus sanguinea</i> , FASY – <i>Fagus sylvatica</i> , PISY – <i>Pinus sylvestris</i> , POTR – <i>Populus tremula</i> , QUPE – <i>Quercus petraea</i> , QURO – <i>Q. robur</i> ; > bardziej obfity, = równie obfity, +domieszka; Q1-Q2-Q3 -Kwartyle wieku drzewostanu dębowego, mierzonego na wys. 1,3 m; +, ++, +++ względna obfitość | 35 |
| Tabela 3 | Szacowana gęstość odnowienia dębowego na powierzchniach leśnych; PL - powierzchnie na obszarze Ostoi Przemyskiej, UA - powierzchnie w powiecie Rożniaty na Ukrainie, BR - powierzchnia w Nadleśnictwie Bratowice w Kotlinie Sandomierskiej                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 42 |
| Tabela 4 | Różnorodność gatunkowa dendroflory badanych powierzchni wyrażona liczbą osobników (wys. >0.5 m) 100 m <sup>-2</sup> , bogactwem gatunkowym (N) i wskaźnikiem różnorodności Shannona–Wienera (H); (+ oznacza obecność przy mniejszym przeciętnym zagęszczeniu niż 0,1 os. 100 m <sup>-2</sup> )                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 47 |
| Tabela 5 | Gatunki drzewiaste (os. 100 m <sup>-2</sup> ), według klas wysokości, na powierzchniach M4-7 i M9 według kategorii: Db - dęby, Inne - pozostałe gatunki drzewiaste, Ochron - krzewy ochronne (+ oznacza obecność przy mniejszym przeciętnym zagęszczeniu niż 0,1 os. 100 m <sup>-2</sup> ); pominięto powierzchnię M8 ze względu na brak krzewów i osobników niższych niż 1,3 m                                                                                                                                                                                                                                                                | 54 |
| Tabela 6 | Liczebność dębów, krzewów ochronnych i innych gatunków na całych powierzchniach oraz w sąsiedztwie dębów na powierzchniach M5-M7 i M9 z podziałem na klasy odnowienia dębu. Zaznaczone bloki odpowiadają powierzchniom, na których proporcje sąsiedztwa trzech kategorii gatunków (Db - Inne - Ochron) istotnie się różnią od proporcji liczebności tych gatunków na powierzchni (p<0,05, test niezależności Chi-kwadrat)                                                                                                                                                                                                                      | 55 |
| Tabela 7 | Wielkość poszczególnych jednostek krajobrazowych w ha na powierzchniach M1-M9                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | 59 |
| Tabela 8 | Porównanie wieku podrostu dębowego między trzema kategoriami wysokości; w nawiasach mediany wieku                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 62 |

## 12 Wykaz rycin

|         |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |           |
|---------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Ryc.1.  | Schemat procesu naturalnego odnowienia dębu w środowisku leśnym (A) i nieleśnym (B). AP, BP - procesy, AO, BO - możliwe opcje; czerwone pola - śmierć żołądzi/siewek/młodych dębów; czerwony okrąg oznacza zakres przedmiotu typowych badań dotyczących oceny skuteczności regeneracji dębu; niebieski okrąg i elipsa - zakres przedmiotu niniejszych badań; przerywane linie odpowiadają mało prawdopodobnym trajektoriom | 27,<br>77 |
| Fig.1   | A conceptual model of oak regeneration in a forest (A) and non-forest (B) environment. AP, BP - processes, AO, BO - options; red fields - death of acorns/seedlings/saplings; red circle refers to the scope of a typical study of oak's regeneration success; blue circle and ellipse - the scope of the present study; dashed lines - slightly probable trajectories                                                     | 81        |
| Ryc.2.  | Kategorie pokroju: 1. jednopienne, 2. jednopienne wtórne, 3. bonsai (oprac. własne)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 34        |
| Ryc.3.  | Lokalizacja badanych drzewostanów                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 37        |
| Ryc.4.  | Rozmieszczenie badanych płątów odnowienia dębowego (M1-M9) oraz powierzchnie doświadczalne (DL1, DL2, DM1, DM2)                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 38        |
| Ryc.5.  | Udział kategorii jakościowych odnowienia dębowego na powierzchniach w Polsce i na Ukrainie; N= 169                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 43        |
| Ryc.6.  | Udział osobników gatunków drzewiastych 100 m <sup>-2</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 45        |
| Ryc.7.  | Powierzchnia M1 po wiosennym pożarze w 2016 r. (fot. A. Bobiec)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 46        |
| Ryc.8.  | Powierzchnie M1-M3: sąsiedztwo drzewiastych roślin w promieniu do 1 m wokół młodych dębów (>0,5-2,5 m) wyrażone w procentach uwzględnionych w badaniu dębów; N=109; suma procent przewyższająca 100 wynika z faktu, że w licznych przypadkach młodociane dęby miały więcej niż jednego sąsiada                                                                                                                             | 49        |
| Ryc.9.  | Rozkład młodych dębów w klasach wysokości z podziałem na osobniki, którym towarzyszyły krzewy ochronne (krz. kolczaste) i pozostałe, w tym dęby samotne (inne); N=109; dane łącznie z kwadratowych powierzchni M1-3 (%). Rozkłady istotnie różne: test niezależności Chi-kwadrat, Chi-kwadrat=25,684, p=0.00001                                                                                                            | 49        |
| Ryc.10. | Rozkład młodych dębów w klasach jakości z podziałem na osobniki, którym towarzyszyły krzewy ochronne (krz. kolczaste) i pozostałe, w tym dęby samotne (inne); N=109; dane łącznie z kwadratowych powierzchni M1-3 (%). Rozkłady istotnie różne: test niezależności Chi-kwadrat, Chi-kwadrat=27,024, p=0.00000                                                                                                              | 50        |
| Ryc.11. | Powierzchnia M4. Struktura przestrzenna zapustu ze znacznym udziałem młodych dębów; projekcje koron odpowiadają drzewkom o wysokości >1,3 m, a punkty osobnikom reprezentującym zakres wzrostu 0,5-1,3 m; źródło zdjęcia satelitarnego: usługa WMS ortofotomap dla obszaru Polski, Geoportal ( <a href="http://mapy.geoportal.gov.pl">http://mapy.geoportal.gov.pl</a> )                                                   | 51        |
| Ryc.12. | Powierzchnia M5; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 51        |

|         |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |    |
|---------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Ryc.13. | Powierzchnia M6; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 52 |
| Ryc.14. | Powierzchnia M7; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 52 |
| Ryc.15. | Powierzchnia M8; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 53 |
| Ryc.16. | Powierzchnia M9; wyjaśnienia jak dla Ryc. 11                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 53 |
| Ryc.17. | Doświadczalna uprawa dębu w ramach projektu badawczego - przed pierwszym pożarem (fot. M. Koziarz)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 56 |
| Ryc.18. | Jednoroczne odrosty korzeniowe powstałe po pożarze; wiek karpki - 6 lat (fot. A. Bobiec)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 56 |
| Ryc.19. | Wyrzynki dębowe z widocznymi śladami po pożarach (fot. M. Koziarz)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    | 57 |
| Ryc.20. | Dąb z martwicą boczną spowodowaną działaniem ognia, ulegającą zabliznieniu (fot. A. Bobiec)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | 58 |
| Ryc.21. | Powierzchnia UA4: młody dębowy gaj na Przykarpaciu (fot. A. Bobiec)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 58 |
| Ryc.22. | Struktura lokalnego krajobrazu wokół centroidów powierzchni M1-3, M4-9; (R = bufor 100 m), oparte na digitalizacji ortofotomapy, usługa WMS ortofotomap dla obszaru Polski, Geoportal ( <a href="http://mapy.geoportal.gov.pl">http://mapy.geoportal.gov.pl</a> )                                                                                                                                                                                                                     | 60 |
| Ryc.23. | Struktura wysokości odnowienia dębowego (N=232) łącznie na powierzchniach M1-9                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 61 |
| Ryc.24. | Dynamika wzrostu na wysokość podrostu dębowego (N=33)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 | 61 |
| Ryc.25. | Charakterystyka siewek dębów pozyskanych z czterech doświadczalnych upraw; DM1 * odpowiada materiałowi trzyletniemu, pozostałe DM i DL odnoszą się do materiału dwuletniego. Litery a-c nad wykresami wskazują na wyniki wzajemnych porównań towarzyszących testowi Kruskala-Wallisa. Jeśli między dwiema lub trzema powierzchniami nie zachodzi statystycznie istotna różnica pod względem określonego parametru (przy $p < 0,05$ ), odznaczone są one taką samą literą (a, b lub c) | 63 |
| Ryc.26. | Zagęszczenie odnowienia dębowego (os. ha <sup>-1</sup> ) a średnie PAR (%) (+/- odchylenie standardowe) na powierzchniach leśnych; współczynnik korelacji nieparametrycznej Spearmana między zagęszczeniem odnowienia a średnim względnym poziomem PAR wynosi 0,648, $p < 0,05$                                                                                                                                                                                                       | 64 |