

Porównanie naturalnego odnowienia świerka pospolitego *Picea abies* (L.) Karst. na Pojezierzu Kaszubskim i w innych regionach północnej Polski

Comparing natural regeneration of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in the Kaszuby Lake District and in the other regions of northern Poland

Marcin Szydłarski^{1*}, Jerzy Modrzyński², Mateusz Stopiński², Michał Majewski², Krzysztof Maras²

¹Nadleśnictwo Kartuzy, Burchardztwo 181, 83-300 Kartuzy, ul. 3 Maja 33/1; ²Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, Katedra Siedliskoznawstwa i Ekologii Lasu, Zakład Ekologicznych Podstaw Hodowli Lasu, ul. Wojska Polskiego 71E, 60-625 Poznań

*Tel. +48 58 6811864, e-mail: immfor@kki.net.pl

Abstract. The paper investigates the biometric characteristics natural Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) regeneration in the Kaszuby Lake District, which is beyond the acknowledged Norway spruce range, with the natural regeneration in the Augustów Forest situated deep within the natural range, Warmia, at the edge of the natural range and in the West-Pomerania Lake District far beyond the natural range.

For each region, four tree stands with similar light conditions on the forest floor were selected, including two cambisols and two brunic arenosols. All sites contained naturally regenerating spruces 16-17 years of age.

The features of the forest stand and the biometric features of the saplings were determined for the selected stands on circular research plots. Altogether, the characteristics of 400 saplings (100 in each region) were measured and analyzed using basic descriptive statistics. ANOVA with the Tukey's multiple comparison test was performed to compare the features of forest stands and the natural regeneration of spruce in each region. The degree of interrelation between regeneration features was described by Pearson's „r” factor or Spearman's rank correlation coefficient. A discriminatory analysis was carried out to determine the set of regeneration features differentiating regions from each other.

The features of regeneration that differed between regions the most were: height of regeneration, basal diameter, mean height increment, and mean basal diameter increment of the saplings. The parameters for Warmia and the West-Pomerania Lake District were similar. The Augustów Forest showed the lowest values for the regeneration parameters, while the Kaszuby Lake District produced the highest values. The regeneration in the Kaszuby Lake District was markedly different from all other regions as indicated by more dynamic growth. Additionally, this population shows a great distinctness, indicating adaptation to local environmental conditions, which may be proof for the insular presence hypothesis of spruce in this region.

Due to their good quality, spontaneously developing natural regenerations in the Kaszuby Lake District should be supported by appropriate cutting and silvicultural measures.

Keywords: *Picea abies*, Norway spruce, natural regeneration, natural range, silviculture

1. Wstęp

Obecnie uznaje się, że świerk pospolity *Picea abies* (L.) Karst. na Pojezierzu Kaszubskim występuje poza naturalnym zasięgiem (Boratyńska 1998), pomimo iż teza ta jest coraz częściej poddawana krytyce (Modrzyński 1999; Lewandowski et al. 2014). Niemniej, świerk odgrywa w tym regionie istotną rolę gospodarczą (Szydłarski 1999) i dynamicznie się odnawia (Szydłarski; Modrzyński 2015). Prowadząc szczegółowe

badania nad naturalnym odnowieniem świerka na Pojezierzu Kaszubskim, autorzy uznali, że interesujące, z naukowego i praktycznego punktu widzenia, byłoby porównanie tego odnowienia z naturalnym odnowieniem świerka w innych regionach północnej Polski, zarówno w granicach dotąd uznanego naturalnego zasięgu, jak i poza nim. Wyniki takich badań mogłyby bowiem być przyczynkiem do korekty naturalnego zasięgu świerka pospolitego w Polsce oraz bardziej racjonalnego podejścia do tego gatunku w gospodarce leśnej.

Wpłynęło: 20.06.2017 r., zrecenzowano: 14.09.2017 r., zaakceptowano: 11.10.2017 r.

2. Materiał i metody

Badania naturalnego odnowienia świerka przeprowadzono na Pojezierzu Kaszubskim, w Puszczy Augustowskiej, na Warmii oraz na Pojezierzu Zachodniopomorskim. Lokalizację uwzględnionych w badaniach regionów, na tle naturalnego zasięgu świerka, przedstawia rycina 1.

Według regionalizacji przyrodniczo-leśnej (Zielony et al. 2010), Pojezierze Kaszubskie jest położone w Krainie Bałtyckiej (I), gdzie tworzy Mezoregion Pojezierza Kaszubskiego (I.18) (Nadleśnictwo Kartuzy). Puszcza Augustowska zajmująca znaczną część Równiny Augustowskiej (Kondracki 2001), według regionalizacji przyrodniczo-leśnej, położona jest w Krainie Mazursko-Podlaskiej (II), w Mezoregionie Puszczy Augustowskiej (II.11) (Nadleśnictwo Szczebra). Na Warmii badania prowadzono w rejonie Niziny Staropruskiej (Kondracki 2001). Według regionalizacji przyrodniczo-leśnej Nizina Staropruska jest położona w dwóch krainach: w Krainie Bałtyckiej (I), w Mezoregionie Warmińskim (I.22) i w Krainie Mazursko-Podlaskiej (II), w Mezoregionie Niziny Sępolskiej (II.1) (Nadleśnictwo Górowo Iławeckie i Wichrowo). Na Pojezierzu Zachodniopomorskim badania prowadzono w Mezoregionach Pojezierza Drawskiego (I.12) i Wysoczyzny Polanowskiej (I.15) (Nadleśnictwo Połczyn i Polanów), położonych w Krainie Bałtyckiej (I).

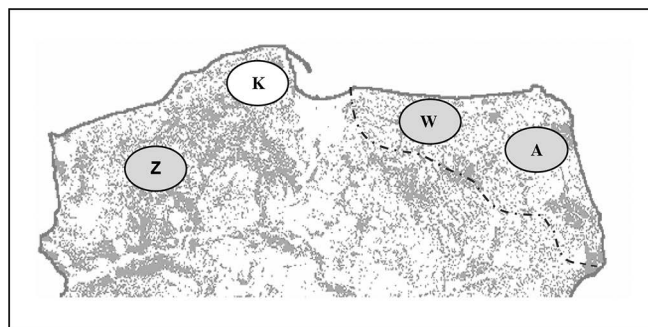
W każdym regionie wytypowano po cztery drzewostany, w tym dwa rosnące na glebach brunatnych i dwa na glebach rdzawych, na siedliskach świeżych (BMśw, LMśw i Lśw), o zbliżonych warunkach świetlnych w dnie lasu (co ustalono na podstawie pomiarów), z naturalnym odnowieniem świerka w wieku 16-17 lat.

Charakterystykę drzewostanów i warunków siedliskowych na powierzchniach badawczych w poszczególnych regionach zawierają tabele 1 i 2.

W każdym z drzewostanów wyznaczono losowo po pięć kołowych powierzchni badawczych składających się ze współśrodkowych kół pomiarowych: „drzewostanowego” – o promieniu 10 m i powierzchni 314 m², na którym badano cechy drzewostanu oraz „odnowieniowego” – o promieniu 2 lub 3 m (w zależności od zagęszczenia odnowienia), na którym mierzono cechy biometryczne pięciu drzewek, wybranych losowo wzdłuż transektu północ-południe.

Na kołach drzewostanowych pomierzono pierśnice wszystkich drzew o grubości ≥ 7 cm, z podziałem na gatunki. Na podstawie przekroju pierśnicowego (przeliczonego na 1 ha) określono skład gatunkowy drzewostanu i zarazem rodzaj okapu.

Na kołach odnowieniowych oceniono stopień pokrycia odnowieniem powierzchni badawczej, jakość odnowienia w trójstopniowej skali (1 – niezadowalająca, 2 – zadowalająca, 3 – dobra) i zmierzono wysokość i ostatni przyrost wysokości drzewek oraz dodatkowo cztery niższe przyrosty wysokości: średnicę strzałki tuż przy gruncie i na wysokości 1,3 m, liczbę okółków od pędu szczytowego do wysokości 1,3 m oraz długość dwóch gałązek w ostatnim okółku. Po ścięciu drzewek policzono słoje na przekroju przy gruncie w celu określenia wieku.



Rycina 1. Lokalizacja regionów uwzględnionych w badaniach, z zaznaczeniem (linia przerywana) przybliżonej południowo-zachodniej granicy naturalnego zasięgu świerka pospolitego na nizinie

Figure 1. Localization of the investigated regions, with marking (dashed line) of the approximate south-western border of the natural range of Norway spruce in the lowland

Objaśnienia symboli: K – Pojezierze Kaszubskie, Z – Pojezierze Zachodniopomorskie, W – Warmia, A – Puszcza Augustowska

Explanation of symbols: K – Kaszuby Lake District, Z – West-Pomerania Lake District, W – Warmia, A – Augustów Forest

Na każdym kole odnowieniowym dokonano pomiaru natężenia światła fotosyntetycznie czynnego (PAR) w jednostkach [$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$] przy użyciu światłomierzy Basic Quantum Meter (model BQM) firmy Spectrum Technologies Inc., w pięciu punktach: w środku koła i na jego obwodzie (na kierunkach N, W, S i E). Wyniki pomiarów natężenia światła uśredniono dla każdej kołowej powierzchni badawczej objętej pomiarami biometrycznymi.

Na podstawie pomiarów cech biometrycznych odnowienia określono: wiek i wysokość odnowienia, wiek osiągnięcia wysokości 1,3 m, liczbę drzewek na 1 m², jakość odnowienia (szacunkowo), średnicę odnowienia w szyi korzeniowej oraz na wysokości pierśnicy, a także promień najwyższego okółka i przyrost bieżący wysokości.

Na podstawie zmierzonych cech obliczono syntetyczne wskaźniki cech odnowienia: przyrost bieżący wysokości odnowienia w latach 1996–2000, przyrost przeciętny wysokości i średnicy odnowienia w szyi korzeniowej, czynnik świetlny, współczynnik smukłości i przyrost przeciętny promienia najwyższego okółka

Wartość czynnika świetlnego obliczono jako iloraz przyrostu wysokości z ostatniego roku do średniej długości pędu bocznego ostatniego okółka, zaś wartość współczynnika smukłości – jako stosunek wysokości drzew [m] do ich średnicy w szyi korzeniowej [cm].

Analizie statystycznej poddano zmienne niezależne (względne natężenie światła i wiek odnowienia) oraz wszystkie pomierzone i obliczone zmienne zależne, w celu ustalenia różnic między regionami.

Większość analizowanych cech, zarówno bezpośrednio pomierzonych, jak i obliczonych (współczynnikowych), charakteryzowała się normalnym rozkładem zmiennych, co było warunkiem przeprowadzenia dalszych analiz statystycznych.

Tabela 1. Charakterystyka badanych powierzchni próbnych na Pojezierzu Kaszubskim (K), Pojezierzu Zachodniopomorskim (Z), Warmii (W) i w Puszczy Augustowskiej (A), pod względem lokalizacji (nadleśnictwo, obręb, oddział), typu siedliskowego lasu (TSL), typu gleby (BR – gleba brunatna, RD – gleba rdzawa) i składu gatunkowego drzewostanu

Table 1. Characteristics of investigated sample plots in Kaszuby Lake District (K), West-Pomerania Lake District (Z), Warmia (W) and Augustów Forest (A), in terms of localization (forest district, forest inspectorate, forest compartment), type of forest site (TSL), type of soil (BR – cambisol, RD – brunic arenosol) and stand composition

Region Region	Nadleśnictwo (obręb), oddział Forest district (forest inspectorate), forest compartment	TSL Type of forest site	Typ gleby Soil type	Skład gatunkowy i wiek drzewostanów Composition and age of stands
K	Kartuzy (1), 52 m	LMśw	BR	8 Św 82 I, 1 So 82 I, 1 Brz 66 I
K	Kartuzy (3), 63 b	LMśw	RD	8 Św 97 I, 2 So 97 I
K	Kartuzy (3), 28 g	BMśw	RD	6 Św 82 I, 3 So 101 I, 1 Św 61 I
K	Kartuzy (1), 208 b	Lśw	BR	9 Św 82 I, 1 Bk 82 I
Z	Połczyn (1), 452 i	Lśw	BR	7 Św 90 I, 1 So 90 I, 1 Bk 90 I, 1 Js 90 I
Z	Polanów (1), 507 c	LMśw	RD	5 Św 60 I, 3 So 60 I, 1 Brz 60 I, 1 Db 60 I
Z	Polanów (1), 117 f	LMśw	RD	6 So 57 I, 2 Md 57 I, 2 Św 57 I
Z	Połczyn (1), 392 d	Lśw	BR	8 Św 65 I, 1 Bk 65 I, 1 Brz 65 I
W	Górowo H.(1), 241 a	LMśw	BR	4 Db 90 I, 4 Św 90 I, 1 So 90 I, 1 Św 120 I
W	Górowo H.(1), 206 b	LMśw	RD	3 Db 80 I, 1 Św 80 I, 3 So 80 I, 2 Św 60 I, 1 Db 100 I
W	Wichrowo (1), 82 d	BMśw	RD	8 Św 90 I, 2 Św 70 I
W	Górowo H. (1), 292 f	LMśw	BR	6 Św 65 I, 3 Brz 65 I, 1 So 100 I
A	Szczebra (1), 210 a	BMśw	BR	8 So 108 I, 2 Św 78 I
A	Szczebra (1), 211 f	BMśw	RD	I: 9 So 178 I, 1 Św 118 I, II: 6 Św 88 I, 4 So 88 I
A	Szczebra (1), (98 c	BMśw	RD	9 So 88 I, 1 Św 78 I
A	Szczebra (1), 277 b	LMśw	BR	8 Św 88 I, 1 So 88 I, 1 Brz 88 I

Górowo H. = Górowo Haweckie

Explanation: LMśw- fresh mixed deciduous forest, BMśw – fresh mixed coniferous forest, Lśw – fresh mixed deciduous forest; Św – Norway spruce, So – Scots pine, Brz – birch, Bk – beech, Db – oak.

Tabela 2. Średnia temperatura roczna i suma opadów rocznych dla powierzchni badawczych w poszczególnych regionach

Table 2. Average annual temperature and sum of annual precipitation for the investigated plots in each region

Zmienne niezależne w regionach Independent variables in regions	Jedn. miary Unit of measure	Pojezierze Kaszubskie [K] Kaszuby Lake District [K]	Pojezierze Zachodniopomorskie [Z] West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W] Warmia [W]	Puszcza Augustowska [A] Augustów Forest [A]
Temperatura roczna Annual temperature	°C	7,4	8,7	7,6	6,9
Opad roczny Annual precipitation	mm	705	716	609	571

Cechy: wiek osiągnięcia przez odnowienie wysokości 1,3 m, promień ostatniego okółka i przyrost bieżący roczny odnowienia – wymagały przekształcenia i utworzyły rozkład normalny po ich zlogarytmowaniu (logarytmem naturalnym o podstawie „e”). Cechę „liczba drzewek na jednostce powierzchni”

[szt./m²] doprowadzono do rozkładu normalnego po transformacji na funkcję cyklometryczną arcus cotangens (ACOT).

Dla wszystkich zmiennych obliczono podstawowe statystyki opisowe: średnią, zakres zmiennej (rozstęp), odchylenie standardowe, współczynnik zmienności oraz zbadano

normalność ich rozkładu (test Shapiro-Wilka). W celu porównania cech drzewostanów i odnowienia naturalnego świerka w poszczególnych regionach, przeprowadzono analizę wariancji (ANOVA) z testem porównań wielokrotnych (test Tukey'a), poprzedzoną testem jednorodności wariancji Levene'a. W przypadku stwierdzenia, że zmienna w którymś regionie nie pochodzi z populacji o rozkładzie normalnym lub wariancje zmiennej w regionach nie są jednorodne, do porównania zmiennych zastosowano test nieparametryczny Kruskala-Wallisa. Do określenia stopnia wzajemnych powiązań pomiędzy cechami odnowienia użyto współczynnika „r” Pearsona lub współczynnika rang Spearmana. W celu oszacowania zestawu cech odnowienia najbardziej różnicujących regiony, przeprowadzono analizę dyskryminacyjną (Dobosz 2001). Wszystkie obliczenia wykonano z użyciem pakietu statystycznego *Statistica Eng. v. 12*.

3. Wyniki badań

Pomimo różnych składów gatunkowych drzewostanów na powierzchniach badawczych (tab. 1), średnie wartości względnego natężenia światła w dolnej warstwie lasu (tab. 3) nie różniły się statystycznie w poszczególnych regionach (K-W test, $p=0,1430$).

Najniższe wartości względnego natężenia światła stwierdzono na powierzchniach badawczych w Puszczy Augustowskiej i w regionie Warmii (3,2 i 3,5%). Najwyższe wartości odnotowano na Pojezierzu Zachodniopomorskim (80,8%) i w Puszczy Augustowskiej (83,3%) – tutaj też cecha ta charakteryzowała się najwyższym współczynnikiem zmienności (odpowiednio 88,0 i 94,1%).

Średni wiek odnowień różnił się w badanych regionach zaledwie o 0,7 roku (różnica nieistotna statystycznie). Wiek pomierzonych drzewek wahał się od 10 do 26 lat; odchylenie standardowe: 1,8–2,5 roku, współczynnik zmienności 11,1–15,3%. Również pod tym względem badane regiony były porównywalne.

W toku prowadzonych badań stwierdzono szereg istotnych zależności zachodzących między warunkami glebowo-siedliskowymi i klimatycznymi, a cechami biometrycznymi odnowienia naturalnego świerka (w materiale traktowanym łącznie). Na uwagę zasługuje istotna korelacja opadów atmosferycznych ze średnicą odnowienia w szyi korzeniowej, $r=0,56$ i z promieniem ostatniego okółka, $r=0,55$ (w obu przypadkach $p \leq 0,01$).

Średnie wartości cech naturalnego odnowienia świerka pod okapem drzewostanu – w poszczególnych regionach badawczych, w podziale na cechy uzyskane z bezpośredniego pomiaru i cechy pochodzące z przeliczeń – zestawiono w tabeli 4 (poz. 1–7) i w tabeli 5 (poz. 8–15).

Najbardziej zróżnicowanymi cechami odnowienia naturalnego świerka w poszczególnych regionach były: liczba drzewek na powierzchni 1 m² (współczynnik zmienności od 17,9 w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego do 53,0% w regionie Puszczy Augustowskiej – jednocześnie cecha ta była najbardziej zróżnicowana ze wszystkich cech mierzonych), średnica drzewek na wysokości $h=1,3$ m (współczynnik zmienności 65,4 w regionie Pojezierza Kaszubskiego do 171,8% w regionie Puszczy Augustowskiej) i czynnik świetlny (współczynnik zmienności od 33,8 w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego do 67,8% w regionie Puszczy Augustowskiej).

Cechami odnowienia najbardziej stałymi były: wiek osiągnięcia przez odnowienie wysokości $h=1,3$ m (współczynnik zmienności od 14,4 w regionie Puszczy Augustowskiej do 16,5% w regionie Warmii) oraz przyrost przeciętny promienia ostatniego okółka (współczynnik zmienności w przedziale od 21,1 na Pojezierzu Zachodniopomorskim do 34,1% na Pojezierzu Kaszubskim).

Liczba drzewek na powierzchni 1 m² wynosiła średnio od 0,96 do 8,64 szt./m². Najczęściej stwierdzano odnowienie o zagęszczeniu 1–2 szt./m² (42,5%) i 2–3 szt./m² (37,5%). Łącznie 80% drzewek wzrastało w zagęszczeniu 1–3 szt./m².

Korelacje obliczone dla siedmiu mierzonych cech wykazały najwyższe istotne statystycznie zależności między: wyso-

Tabela 3. Względne natężenie światła (% światła pełnego) na powierzchniach badawczych w poszczególnych regionach

Table 3. Relative light intensity (% of full light) on investigated plots in different regions

Natężenie światła Light intensity	Jedn. miary Unit of measure	Pojezierze Kaszubskie [K] Kaszu- by Lake District [K]	Pojezierze Zachodniopomorskie [Z] West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W] Warmia [W]	Puszcza Augustowska [A] Augustów Forest [A]
Średnia Mean	%	17,9	18,4	13,5	18,4
Zakres Range	„	5,5–43,2	7,0–80,8	3,5–30,2	3,2–83,3
SD; v%*	„	10,9; 60,6	16,2; 88,0	6,9; 51,1	17,3; 94,1

*SD – odchylenie standardowe; (v%) współczynnik zmienności cechy: 0–20% zróżnicowanie cechy słabe, 20–40% – umiarkowane, 40–60% – silne, powyżej 60% – zróżnicowanie cechy bardzo silne

*SD – standard deviation; (v%) coefficient of variation: 0–20% weak feature differentiation, 20–40% – moderate feature differentiation, 40–60% – strong feature differentiation, over 60% – very strong feature differentiation

Tabela 4. Średnie wartości cech odnowienia, uzyskane z pomiarów bezpośrednich na powierzchniach badawczych w czterech regionach
 Table 4. Average values of regeneration features, obtained from direct measurements on investigated plots in four regions

Lp No.	Zmienne zależne odnowienia w regionach Dependent variables of regeneration in regions	Jedn. miary Unit of measure	Pojezierze Kaszubskie [K] Kaszuby Lake District [K]	Pojezierze Zachodniopomorskie [Z] West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W] Warmia [W]	Puszcza Augustowska [A] Augustów Forest [A]
1	Wiek / Age	lata years				
	Średnia / Mean		16,7	16,2	16,9	16,3
	Zakres / Range		12,0–23,0	11,0–22,0	11,0–26,0	10,0–21,0
	SD; v%*		1,9; 11,4	1,8; 11,1	2,2; 13,0	2,5; 15,3
2	Wysokość / Height	m				
	Średnia / Mean		1,9	1,4	1,4	1,1
	Zakres / Range		0,5–3,7	0,6–2,8	0,4–3,3	0,5–2,1
	SD; v%*		0,6; 32,8	0,4; 29,5	0,5; 36,1	0,4; 35,6
3	Ostatni przyrost wysokości Last height increment	cm				
	Średnia / Mean		14,2	13,3	14,4	5,3
	Zakres / Range		2,0–46,0	2,0–39,0	2,0–37,0	1,0–21,0
	SD; v%*		7,7; 54,5	7,8; 58,4	7,7; 53,6	3,8; 70,7
4	Promień najwyższego okółka Radius of heighest whorl	cm				
	Średnia / Mean		12,8	11,6	12,2	6,2
	Zakres / Range		6,0–22,5	4,5–23,0	5,0–23,0	0,0–13,5
	SD; v%*		4,0; 31,0	4,5; 39,0	3,7; 30,3	2,5; 40,1
5	Średnica w szyi korzeniowej Basal diameter	cm				
	Średnia / Mean		3,4	2,9	2,5	1,9
	Zakres / Range		1,3–5,9	1,3–5,4	1,0–5,7	0,8–3,5
	SD; v%*		1,0; 30,8	0,9; 29,4	0,8; 32,3	0,7; 35,9
6	Pierśnica Breast-height diameter	cm				
	Średnia / Mean		1,4	0,9	0,7	0,3
	Zakres / Range		0,0–3,7	0,0–3,0	0,0–3,5	0,0–1,8
	SD; v%*		0,9; 65,4	0,8; 83,8	0,7; 103,8	0,5; 171,8
7	Jakość Quality	-				
	Średnia / Mean		2,4	2,5	2,3	2,2
	Zakres / Range		2,0–3,0	2,0–3,0	1,5–3,0	1,0–3,0
	SD; v%*		0,4; 16,4	0,4; 16,8	0,5; 19,2	0,5; 22,2

*SD – odchylenie standardowe; (v%) współczynnik zmienności cechy: 0–20% zróżnicowanie cechy słabe, 20–40% – umiarkowane, 40–60% – silne, powyżej 60% – zróżnicowanie cechy bardzo silne

*SD – standard deviation; (v%) coefficient of variation of the feature: 0–20% weak feature differentiation, 20–40% – moderate feature differentiation, 40–60% – strong feature differentiation, over 60% – very strong feature differentiation

Tabela 5. Średnie wartości cech odnowienia, uzyskane z przeliczeń, dla powierzchni badawczych w czterech regionach
 Table 5. Average values of regeneration features, obtained from calculations, for investigated plots in four regions

Lp No.	Zmienne zależne odnowienia w regionach Dependent variables of regeneration in regions	Jedn. miary Unit of measure	Pojezierze Kaszubskie [K] Kaszubys Lake District [K]	Pojezierze Zachodniopomorskie [Z] West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W] Warmia [W]	Puszcza Augustowska [A] Augustów Forest [A]
8	Liczba drzewek Number of trees	szt./m ² individ./m ²				
	Średnia / Mean		2,0	1,9	2,1	3,7
	Zakres / Range		1,0–3,4	1,4–2,5	1,4–3,5	1,1–8,6
	SD; v%*		0,6; 32,2	0,3; 17,9	0,6; 29,5	2,0; 53,0
9	Wiek osiagania h=1,3 m Age of reaching h=1,3 m	lata years				
	Średnia / Mean		12,6	13,3	14,3	14,7
	Zakres / Range		8,0–17,0	8,0–19,0	9,0–22,0	10,0–18,0
	SD; v%*		2,1; 16,3	2,0; 15,4	2,4; 16,5	2,1; 14,4
10	Przyrost bieżący wysokości w 5-leciu 1996–2000 Current height increment in 5-years (1996–2000)	cm				
	Średnia / Mean		94,1	72,6	72,8	45,5
	Zakres / Range		19,0–198,0	20,0–188,0	15,0–195,0	14,0–93,0
	SD; v%*		34,9; 37,1	27,9; 38,5	32,7; 44,9	19,7; 43,3
11	Przyrost przeciętny wysokości Mean height increment	cm				
	Średnia / Mean		11,7	9,4	8,8	7,0
	Zakres / Range		3,8–22,4	3,5–17,3	2,6–19,2	3,7–13,5
	SD; v%*		3,4; 29,3	2,6; 28,0	3,0; 34,6	1,9; 27,9
12	Przyrost przeciętny średnicy w szyi korzeniowej Mean basal diameter increment	mm				
	Średnia / Mean		2,0	1,8	1,5	1,2
	Zakres / Range		0,9–3,7	0,8–3,3	0,6–3,0	0,6–1,9
	SD; v%*		0,5; 27,0	0,5; 26,6	0,4; 29,4	0,3; 27,3
13	Przyrost przeciętny promienia ostatniego okółka Mean radius increment of the last whorl	cm/rok cm/year				
	Średnia / Mean		0,7	0,8	0,7	0,7
	Zakres / Range		0,5–1,2	0,5–1,2	0,4–1,1	0,4–1,1
	SD; v%*		0,2; 34,1	0,2; 21,1	0,2; 22,5	0,2; 22,5

Lp No.	Zmienne zależne odnowienia w regionach Dependent variables of regeneration in regions	Jedn. miary Unit of measure	Pojezierze Kaszubskie [K] Kaszuby Lake District [K]	Pojezierze Zachodniopomorskie [Z] West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W] Warmia [W]	Puszcza Augustowska [A] Augustów Forest [A]
14	Smukłość Slenderness	m/cm				
	Średnia / Mean		0,6	0,5	0,6	0,6
	Zakres / Range		0,3–0,9	0,3–0,7	0,3–1,0	0,3–0,8
	SD; v%*		0,1; 22,2	0,1; 16,4	0,1; 21,3	0,1; 18,8
15	Czynnik świetlny Light faktor	cm/cm				
	Średnia / Mean		1,1	1,1	1,1	0,8
	Zakres / Range		0,3–2,1	0,3–2,2	0,2–2,0	0,1–4,5
	SD; v%*		0,4; 33,9	0,4; 33,8	0,4; 34,0	0,6; 67,8

*SD – odchylenie standardowe; (v%) współczynnik zmienności cechy: 0–20% zróżnicowanie cechy słabe, 20–40% – umiarkowane, 40–60% – silne, powyżej 60% – zróżnicowanie cechy bardzo silne

*SD – standard deviation; (v%) coefficient of variation of the feature: 0–20% weak feature differentiation, 20–40% – moderate feature differentiation, 40–60% – strong feature differentiation, over 60% – very strong feature differentiation

kością odnowienia a średnicą odnowienia w szyi korzeniowej i średnicą na wysokości $h=1,3$ m (cechy 2, 5 i 6 – tabela 6), między ostatnim przyrostem wysokości i promieniem najwyższego okółka (cechy 3 i 4 – tabela 6) oraz między średnicą odnowienia w szyi korzeniowej a średnicą na wysokości $h=1,3$ m (cechy 5 i 6 – tabela 6). Wzajemne korelacje siedmiu mierzonych cech zestawiono w tabeli 6.

Pojezierze Kaszubskie różniło się istotnie od wszystkich pozostałych regionów pod względem wysokości odnowienia (K-W: $H=39,46$; $p<0,001$), pierśnicy (K-W: $H=41,97$; $p<0,001$), przeciętnego przyrostu wysokości (K-W: $H=35,47$; $p<0,001$) i przyrostu bieżącego wysokości w okresie pięcioletnia 1996–2000 ($F=23,17$; $p<0,001$) (ryc. 2 A, B, C, D).

Średnia wysokość odnowienia w regionach wynosiła od 1,9 m na Pojezierzu Kaszubskim ($SD=0,6$ m) do 1,1–1,4 m w pozostałych regionach. Region Pojezierza Kaszubskiego charakteryzował się też największą różnicą między minimalną i maksymalną wysokością pojedynczych drzewek – 3,2 m. W pozostałych regionach różnice były znacząco mniejsze – 2,2 m w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego i 2,9 m w regionie Warmii. Najmniejszą różnicą (rozstępem) tej cechy charakteryzował się region Puszczy Augustowskiej – 1,6 m. We wszystkich regionach, pomimo dużego zróżnicowania wysokości odnowienia, współczynnik zmienności tej cechy był umiarkowany (od 29,5% w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego do 36,1% w regionie Warmii).

Istotnym zagadnieniem, które przeanalizowano przy okazji prowadzonych badań, była dynamika wzrostu odnowienia w poszczególnych jego fazach. Zebrany bogaty materiał empiryczny pozwolił na zastosowanie modelu wzrostu wysokości naturalnego odnowienia świerka (Dobrowolska 1999, za Assmann 1968) opisanego funkcją:

Tabela 6. Wzajemne korelacje pomierzonych cech odnowienia w czterech badanych regionach (numeracja cech według tabeli 4); * – poziom istotności $p\leq 0,05$; ** – poziom istotności $p\leq 0,01$

Table 6. Mutual correlations of measured regeneration's features in the four studied regions (numbering of features according to table 4); * – significance level $p\leq 0.05$; ** – significance level $p\leq 0.01$

Cecha Feature	1	2	3	4	5	6
2	-0,03					
3	**,-0,39	**0,46				
4	**,-0,31	**0,36	**0,84			
5	0,04	**0,77	**0,51	**0,53		
6	-0,09	**0,90	**0,55	**0,52	**0,86	
7	-0,18	0,16	**0,48	**0,64	*0,27	*0,26

$$y = \left(\frac{x}{ax + b} \right)^2$$

gdzie:

y – wysokość drzewka w cm,

x – wiek drzewka w latach,

a , b – współczynniki równania.

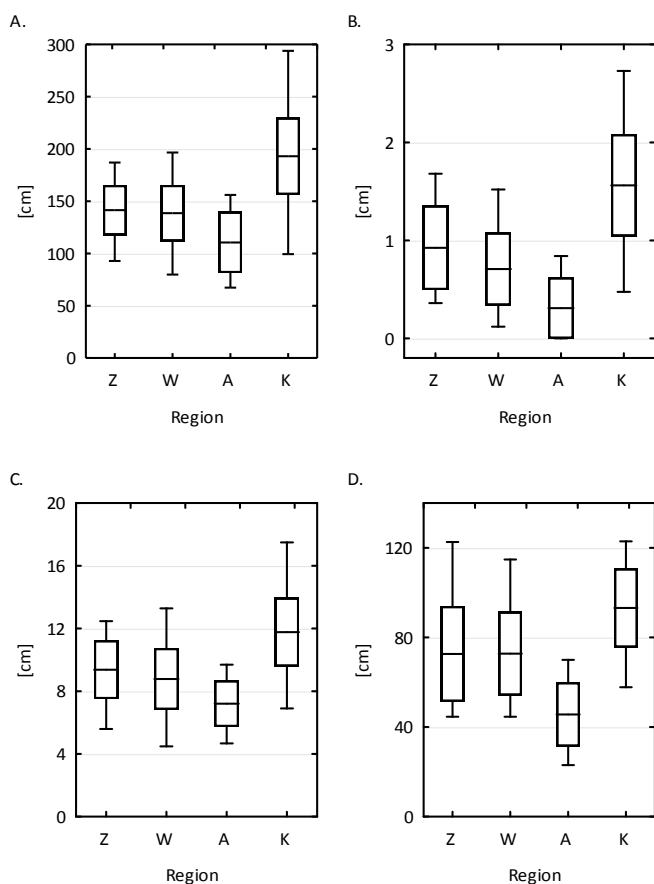
Współczynniki równania dla wszystkich badanych drzew określono według algorytmu Levenberg-Marquarda (metoda najmniejszych kwadratów, modyfikacja sposobu Gauss-Newtona). Dla poszczególnych regionów współczynniki a i b wynoszą odpowiednio:

- dla Pojezierza Kaszubskiego $a=0,0235, b=0,8370$
- dla Pojezierza Zachodniopomorskiego $a=0,0359, b=0,8436$
- dla Warmii $a=0,0399, b=0,8432$
- dla Puszczy Augustowskiej $a=0,0298, b=1,0771$

Na rycinach nr 3A, 3B, 3C i 3D przedstawiono zależność wysokości naturalnego odnowienia świerka od jego wieku, w badanych regionach.

Z tabeli 4 i ryciny 3 wynika, że odnowienie w regionie Pojezierza Kaszubskiego charakteryzuje się największą dynamiką, przejawiającą się zarówno większą liczbą drzew, jak i ich bardziej dynamicznym wzrostem na wysokość (w porównywalnym wieku i podobnych warunkach siedliskowo-drzewostanowych).

Wiek osiągnięcia przez odnowienie wysokości 50 cm w niewielkim stopniu różnił się w poszczególnych regionach



Rycina 2. Cechy odnowienia istotnie odróżniające Pojezierze Kaszubskie od pozostałych regionów: A – wysokość, B – pierśnica, C – przyrost przeciętny wysokości, D – przyrost bieżący wysokości w latach 1996–2000. Symbole regionów jak w tabeli 1.

Figure 2. Features of the regeneration distinguishing significantly Kaszuby Lake District from other regions: A – height, B – breast-height diameter, C – mean height increment, D – current height increment in the period 1996–2000. Symbols of regions as in table 1.

Oznaczenie: — średnia, □ średnia ± odchylenie standardowe, I min.–maks.

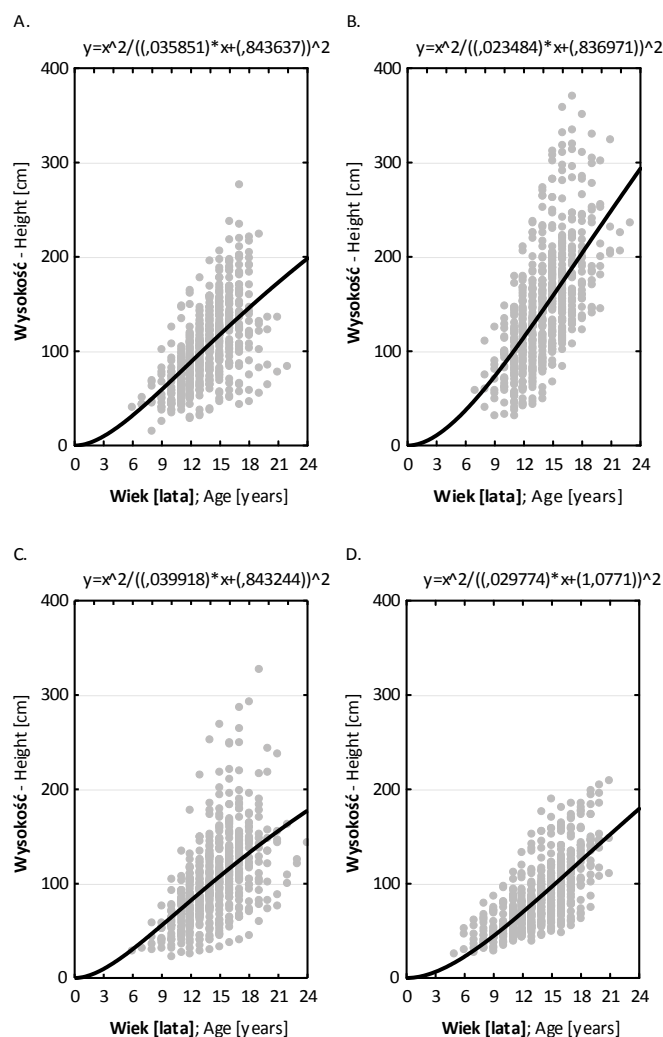
Marks: — Mean, □ Mean±SD, I Min–Max

i wynosił średnio 8 lat na Pojezierzu Kaszubskim oraz na Pojezierzu Zachodniopomorskim i Warmii. Najdłużej do wysokości 50 cm dorastało odnowienie w Puszczy Augustowskiej – 10 lat.

Wysokość $h=130$ cm najszybciej osiągało odnowienie na Pojezierzu Kaszubskim – w wieku 14 lat, najpóźniej w Puszczy Augustowskiej – w wieku 19 lat.

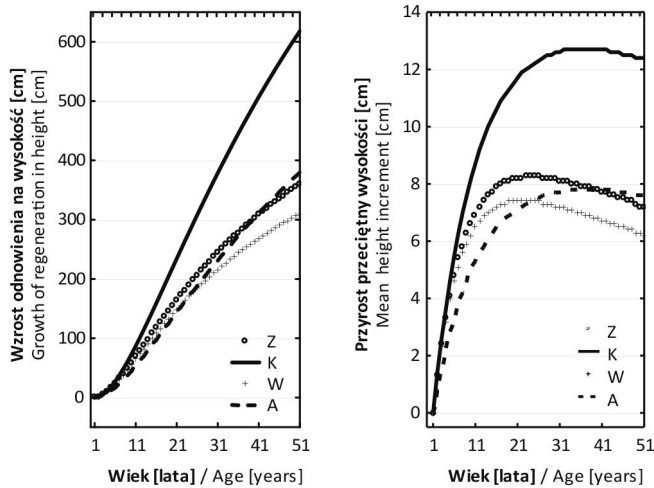
Przy wysokości 400 cm najwyższy przyrost przeciętny osiągnęłoby odnowienie w regionie Pojezierza Kaszubskiego (12,1 cm/rok) i w regionie Puszczy Augustowskiej (7,4 cm/rok). W przypadku regionu Pojezierza Zachodniopomorskiego i Warmii, przyrost ten osiągnęłoby odpowiednio wartości: 6,7 i 4,8 cm/rok.

Symulację wzrostu i przyrostu przeciętnego wysokości odnowienia naturalnego świerka w okresie 1–51 lat ilustruje rycina 4.



Rycina 3. Zależność wysokości naturalnego odnowienia od jego wieku w poszczególnych regionach: A – Pojezierze Zachodniopomorskie, B – Pojezierze Kaszubskie, C – Warmia, D – Puszcza Augustowska

Figure 3. The dependence of the height of natural regeneration on its age in regions: A – West-Pomerania Lake District, B – Kaszuby Lake District, C – Warmia, D – Augustów Forest



Rycina 4. Wzrost na wysokość i przeciętny przyrost wysokości odnowienia w regionach Z, K, W, A

Figure 4. Growth in height and mean height increment of regeneration for the regions Z, K, W, A

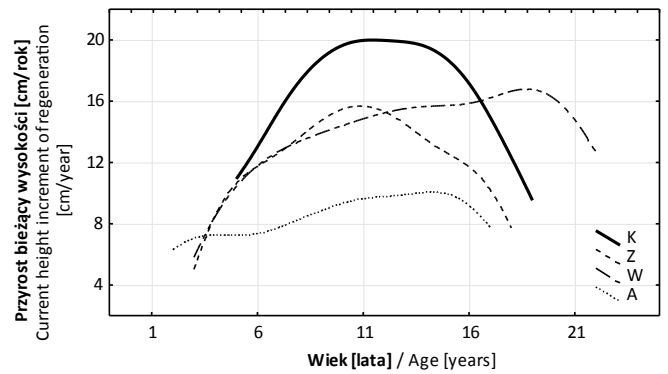
Według analizowanego modelu wzrostu, kulminacja przyrostu przeciętnego wysokości odnowienia naturalnego świerka następuje:

- najwcześniej w regionie Warmii – w przedziale wieku 18–25 lat (przeciętnie 21,5 roku), osiągając wartość przyrostu 7,4 cm/rok, najniższą spośród badanych regionów,
- w następnej kolejności – w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego, w przedziale wieku 22–25 lat (przeciętnie 23,5 roku), osiągając wartość przyrostu 8,3 cm/rok.
- najpóźniej – w regionach Pojezierza Kaszubskiego i Puszczy Augustowskiej, gdzie kulminacja przyrostu przeciętnego odnowienia następuje prawie w tym samym czasie (odpowiednio: 31–41 lat, tj. średnio 36 lat oraz 32–42 lata, tj. średnio 37 lat). Wartość przyrostu przeciętnego w tych dwóch regionach różni się znacznie od siebie: na Pojezierzu Kaszubskim osiąga wartość 12,7 cm/rok – najwyższą w badanych regionach, w Puszczy Augustowskiej – 7,8 cm/rok, tj. wartość zbliżoną do regionu Warmii i Pojezierza Zachodniopomorskiego.

Kulminacja bieżącego przyrostu wysokości we wszystkich regionach następowała przed osiągnięciem przez odnowienie kulminacji przyrostu przeciętnego (ryc. 5). Przyrost bieżący roczny najwcześniej kulminuje w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego – w średnim wieku 12 lat, osiągając średnią wartość 16 cm. W regionie Pojezierza Kaszubskiego kulminacja przyrostu bieżącego odnowienia następuje w średnim wieku 13 lat (z przeciętną wartością 20 cm), w regionie Puszczy Augustowskiej w średnim wieku 15 lat (11 cm), a w regionie Warmii w wieku 19 lat (z przeciętną wartością 17 cm).

Test wielokrotnych porównań (test istotnej rozsądnej różnicy RIR Tukey'a) wykazał, na poziomie $p \leq 0,01$, że:

- jedynie odnowienia naturalne świerka na Pojezierzu Kaszubskim i w Puszczy Augustowskiej różniły się między sobą przyrostem bieżącym wysokości, długością promienia



Rycina 5. Przyrost bieżący wysokości odnowienia w regionach Z, K, W, A

Figure 5. Current height increment of regeneration in the regions Z, K, W, A

najwyższego okółka, smukłością odnowienia, liczbą drzewek na jednostce powierzchni, czynnikiem świetlnym, jakością odnowienia i przeciętnym przyrostem rocznym ostatniego okółka,

- badane populacje na Warmii i w Puszczy Augustowskiej różniły się między sobą wiekiem osiągania wysokości $h=1,3$ m, średnicą odnowienia w szyi korzeniowej i przeciętnym przyrostem średnicy w szyi korzeniowej,
- jedyną cechą, która odróżniała odnowienie naturalne na Pojezierzu Kaszubskim od odnowienia na Pojezierzu Zachodniopomorskim był współczynnik smukłości drzewek.

W celu ustalenia zestawu cech istotnie różnicujących odnowienie w poszczególnych regionach badawczych zastosowano analizę dyskryminacyjną na podstawie średnich z kołowych powierzchni badawczych z wykorzystaniem wszystkich cech odnowienia naturalnego świerka: siedmiu cech bezpośrednich i ośmiu obliczonych (współczynnikowych) (tab. 4 i 5).

Wszystkie analizowane cechy (z wyjątkiem cech odnowienia: średni wiek odnowienia, jakość odnowienia i czynnik świetlny oraz cech środowiska i drzewostanu: typ gleby i natężenie światła w drzewostanie) miały statystycznie istotny wpływ ($p \leq 0,01$) na dyskryminację regionów.

W wyniku przeprowadzonej analizy dyskryminacyjnej wszystkich wyszczególnionych cech odnowienia traktowanych łącznie, cechami najsilniej różnicującymi regiony badawcze okazały się cztery cechy odnowienia przedstawione w tabeli 7.

Pierwsza funkcja dyskryminacyjna (wysokość) wyjaśnia ponad 47,7% wariacji międzygrupowej, druga (średnica w szyi korzeniowej) – 38,5%. Łącznie, obie funkcje dyskryminacyjne wyjaśniają ponad 86,2% tej wariacji. Obie funkcje są istotne (test chi-kwadrat 199,63 i 113,32, poziom istotności $p < 0,001$ dla każdej). Pierwsza funkcja dyskryminacyjna odróżniała przede wszystkim region Puszczy Augustowskiej i Pojezierza Kaszubskiego od pozostałych regionów, natomiast druga odróżniała w kolejności: region Warmii, Pojezierza Kaszubskiego i Puszczy Augustowskiej. Zarówno pierwsza, jak i druga funkcja nie odróżniały regio-

Tabela 7. Cechy odnowienia najsilniej różnicujące regiony (zmienne standaryzowane)
 Table 7. The features of regeneration most of all differentiating the regions (standardized variables)

Cecha odnowienia Feature of regeneration	Lambda Wilksa Wilks' Lambda	Cząstkowa Lambda Wilksa Partial Wilks' Lambda	F – usunięte F to remove	Poziom p p-value	Tolerancja Tolerance	1-Toler (R-sqr.) 1-Tolerance (R-sqr.)
Wysokość Height	0,0756	0,7637	6,4968	<0,001	0,0113	0,9887
Średnica w szyi korzeniowej Basal diameter	0,0726	0,7955	5,3973	0,002	0,0129	0,9871
Przyrost przeciętny wysokości Mean height increment	0,0838	0,6887	9,4927	<0,001	0,0092	0,9908
Przyrost przeciętny średnicy w szyi korzeniowej Mean basal diameter increment	0,0856	0,6748	10,1213	<0,001	0,0135	0,9865

nu Pojezierza Zachodniopomorskiego od innych regionów. Rozkład przestrzenny regionów wyznaczony na podstawie wartości funkcji dyskryminacyjnej pierwszej i drugiej przy użyciu omawianych zmiennych zilustrowano na rycinie 6.

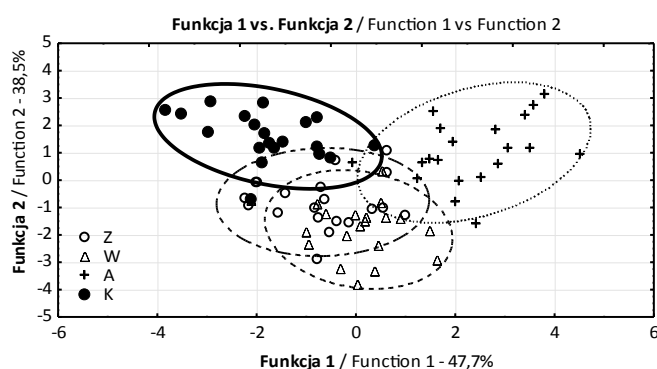
Pojezierze Kaszubskie i Puszcza Augustowska są regionami wyraźnie odrębnymi, biorąc pod uwagę zestaw średnich z wszystkich cech odnowienia, w przeciwieństwie do dwóch pozostałych regionów, gdzie parametry cech odnowienia są podobne i nie można wyróżnić któregoś z tych regionów w sposób jednoznaczny. Oba te regiony traktowane łącznie różnią się zarówno od regionu Pojezierza Kaszubskiego, jak i Puszczy Augustowskiej.

4. Dyskusja wyników

W pracy rozpatrywano zagadnienie wpływu położenia geograficznego (regionalnego) na cechy odnowienia naturalnego świerka pospolitego w północnej części kraju. Położenie determinuje siedlisko, na które składają się czynniki glebowe i klimatyczne. Jeśli zatem w pracy wykazano regionalne zróżnicowanie badanych cech odnowienia, to – przy zachowaniu porównywalności warunków glebowych na badanych powierzchniach – musiały o nim zdecydować przede wszystkim czynniki klimatyczne.

Wytypowane powierzchnie badawcze zlokalizowane były w dwóch krainach przyrodniczo-leśnych: Krainie Bałtyckiej (I) reprezentowanej przez Pojezierze Zachodniopomorskie, Pojezierze Kaszubskie i znaczną część Warmii oraz Krainę Mazursko-Podlaską (II) reprezentowaną przez wschodnią część Warmii i Puszcze Augustowską.

Kraina Bałtycka wyróżnia się zdecydowanie wyższą sumą opadów atmosferycznych w skali roku (w tym w okresie wegetacyjnym), co rzutuje na wyraźnie lepsze warunki wzrostu odnowienia świerka, w przeciwieństwie do Krainy Mazursko-Podlaskiej, gdzie opady atmosferyczne i średnia temperatura roczna są znacznie niższe. Nie bez znaczenia jest też



Rycina 6. Dyskryminacja regionów wykonana dla średnich ze wszystkich cech odnowienia

Figure 6. Discrimination of the regions carried out based on means from all features of the regeneration

większe wyniesienie Krainy Bałtyckiej nad poziom morza, z kulminacją Pojezierza Kaszubskiego (200–300 m n.p.m.), o warunkach glebowo-siedliskowych zbliżonych do warunków panujących w reglu dolnym obszarów górskich położonych na południu Polski, gdzie świerk ma optymalne warunki wzrostu (Modrzyński 1999).

Nasze badania wykazały, że spośród porównywanych regionów najbardziej różniły się: Puszcza Augustowska, gdzie większość cech odnowienia charakteryzowała się najniższymi wartościami i Pojezierze Kaszubskie, gdzie większość cech biometrycznych odnowienia miała wartości najwyższe. Wartości znacząco niższe od Pojezierza Kaszubskiego, miało też odnowienie położone w kierunku zachodnim (region Pojezierza Zachodniopomorskiego), jak i wschodnim (region Warmii). Wyniki te tylko częściowo są zgodne ze stwierdzeniami innych autorów, że w miarę oddalania się od granicy zasięgu w kierunku zachodnim stwierdza się lepszy wzrost drzewostanów świerkowych (Karpiński 1971; Żybura 1990, 1993).

Na niekorzyść cech naturalnego odnowienia świerka w Puszczy Augustowskiej, mógł między innymi wpłynąć fakt przeprowadzania badań w fazie podwyższonego wieku rębności drzewostanów świerkowych w tym regionie. Zaniechanie na pewien czas cięć odsłaniających mogło spowodować zahamowanie przyrostów wysokości i pogorszenie jakości odnowienia.

Z naszych badań wynika też, że pod względem lokalnej populacji świerka Pojezierze Kaszubskie jest regionem w dużym stopniu odrębnym. Może to świadczyć o zaawansowanym procesie przystosowania się populacji świerka do specyficznych warunków tego regionu, bowiem zdaniem Kowalskiego i Włoczewskiego (1972) oraz Modrzyńskiego (1989, 1995) świerk ma duży potencjał ekologicznej adaptacji. Jest to również potwierdzeniem hipotezy wyspowego występowania świerka w tym regionie – najprawdopodobniej północno-wschodniej proveniencji.

Badania genetyczne świerka, przeprowadzone przez Instytut Dendrologii PAN w Kórniku (Lewandowski et al. 2012a, b, 2014), dotyczące pochodzenia świerka na terenie nadleśnictw północnej Polski (w tym na terenie Pojezierza Kaszubskiego) wykazały, że współcześnie w drzewostanach świerkowych, występuje tam świerk pochodzenia północno-wschodniego, karpackiego i alpejskiego, o różnym udziale procentowym. Cechą charakterystyczną tego zjawiska na Pomorzu jest fakt zmniejszania się procentowego udziału świerka pochodzenia północno-wschodniego w kierunku zachodnim. W drzewostanach świerkowych położonych na zachód od Pojezierza Kaszubskiego stwierdzono wyłącznie świerk pochodzenia karpackiego i alpejskiego – z wyjątkiem jednego przypadku naturalnego występowania świerka z zasięgu północno-wschodniego w Nadleśnictwie Karnieszewice, w okolicach Koszalina (Latałowa, van der Knaap 2006; Lewandowski 2016 – inf. ustne).

Na terenie np. Nadleśnictwa Kartuzy, udział świerka według poszczególnych pochodzeń wynosił: świerk pochodzenia alpejskiego – 59%, karpackiego – 30% i świerk pochodzenia północno-wschodniego – 11% (Lewandowski et al. 2014). Potencjalnie świerk mógł zatem w sposób naturalny wkroczyć na ten teren, aczkolwiek raczej występował tutaj w niewielkim zagęszczeniu lub wyspowo.

Adaptację populacji świerka z Pojezierza Kaszubskiego do lokalnych warunków potwierdzają również wyniki genetycznej oceny wartości świerka z terenu poza przyjętym naturalnym zasięgiem tego gatunku w Polsce, która została przeprowadzona przez Giertycha (2000). Według tego autora, populacje z okolic Połczyna Zdroju i Szczecinka (Pojezierze Zachodniopomorskie) są plastyczne i na ogół dobrze rosną poza terenem macierzystym. Natomiast populacja z okolic Kartuz rośnie z reguły dużo gorzej poza regionem Pojezierza Kaszubskiego, co potwierdzają też wyniki badań Matrasa (2002).

5. Podsumowanie wyników i wnioski

Na podstawie otrzymanych wyników i ich dyskusji sformułowano następujące podsumowania i wnioski:

1. Na zróżnicowanie regionów najbardziej wpłynęły następujące cechy odnowienia: wysokość, średnica w szyi korzeniowej oraz przeciętny przyrost wysokości i przeciętny przyrost średnicy odnowienia w szyi korzeniowej.

2. Cechy biometryczne odnowienia naturalnego świerka, najsilniej różnicujące poszczególne regiony, zmieniają się w Polsce Północnej na osi wschód-zachód i generalnie mają tendencję rosnącą w kierunku zachodnim. Wynika to jednak przede wszystkim z wyraźnej przewagi regionu Pojezierza Kaszubskiego. Wartości tych samych cech odnowienia w regionie Pojezierza Zachodniopomorskiego są już wyraźnie niższe, niż na Pojezierzu Kaszubskim, ale wciąż wyższe niż w regionie Warmii i Puszczy Augustowskiej.

3. W porównaniu z innymi badanymi regionami, naturalne odnowienie świerka na Pojezierzu Kaszubskim charakteryzowało się największą wysokością i pierśnicą oraz największym przeciętnym przyrostem wysokości i okresowym przyrostem bieżącym. Jakość odnowienia była podobna we wszystkich regionach.

4. Naturalne odnowienie świerka na Pojezierzu Kaszubskim wyraźnie różniło się od pozostałych regionów. Odrębność populacji świerka na Pojezierzu Kaszubskim, pomimo wewnętrznego zróżnicowania genetycznego związanego z pochodzeniem, zasługuje na podkreślenie, wskazuje ona bowiem, że populacja ta przeszła proces ekologicznej adaptacji do lokalnych warunków. Fakt ten powinien być uwzględniony w hodowli świerka w tym regionie.

5. Ze względu na dużą dynamikę i dobrą jakość, powstające spontanicznie naturalne odnowienia świerka na Pojezierzu Kaszubskim należy popierać poprzez stosowanie odpowiednich dla tego gatunku cięć rębnych oraz zabiegów pielęgnacyjnych.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Źródła finansowania

Badania częściowo sfinansowane przez Komitet Badań Naukowych w ramach grantu promotorskiego: 6 P04F 068 21.

Literatura

- Boratyńska K. 1998. Rozmieszczenie geograficzne, w: Boratyński A., Bugała W. (red.) *Biologia świerka pospolitego*. Wyd. Nauk. Bogucki, Poznań, 63-79. ISBN 8386001488.
- Dobosz M. 2001. Wspomagana komputerowo statystyczna analiza wyników badań. Warszawa. Exit, 452 s. ISBN 838767429X.
- Dobrowolska D. 1999. Analiza wzrostu odnowienia naturalnego jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w rezerwacie Jata. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A* 866: 5–18.
- Giertych M. 2000. Wartość genetyczna świerka (*Picea abies* (L.) Karst.) z terenu poza jego zasięgiem w Polsce. *Sylwan* 144(3): 19–31.
- Karpiński Z. 1971. Świerczyny na Pojezierzu Kartuskim. *Sylwan* 115(5): 75–79.
- Kondracki J. 2001. *Geografia regionalna Polski*. PWN, Warszawa. ISBN 9788301160227.

- Kowalski M., Włoczewski T. 1972. Wzrost potomstwa różnych pochodzeń sosny i świerka na obcych stanowiskach. *Sylwan* 116(8): 33–41.
- Latałowa M., van der Knaap W.O. 2006. Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. *Quaternary Science Reviews* 25: 2780–2805. DOI 10.1016/j.quascirev.2006.06.007.
- Lewandowski A., Litkowiec M., Grygier A., Dering M. 2012a. Weryfikacja pochodzenia świerka pospolitego (*Picea abies*) w Nadleśnictwie Goldap. *Sylwan* 156(7): 494–501.
- Lewandowski A., Litkowiec M., Fischer A. 2012b. Śladami Władysława Jedlińskiego – określenie pochodzenia świerka na terenie Nadleśnictwa Skrwilno. *Sylwan* 156(9): 703–709.
- Lewandowski A., Szydłarski M., Litkowiec M. 2014. Pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Nadleśnictwie Kartuzy. *Sylwan* 158(7): 509–515.
- Matras J. 2002. Wzrost polskich populacji świerka pospolitego (*Picea abies* Karst.) w doświadczeniu IUFRO 1972. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, seria A* 4(947): 73–79.
- Modrzyński J. 1989. Środowiskowe przystosowanie i pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karkonoskim Parku Narodowym. Roczniki AR w Poznaniu. Rozprawy naukowe 192.
- Modrzyński J. 1995. Altitudinal adaptation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) progenies indicates small role of introduced populations in the Karkonosze Mountains. *Silvae Genetica* 44(2–3): 70–75.
- Modrzyński J. 1999. Potencjalny naturalny zasięg świerka uzasadnia jego hodowlę na Pomorzu Zachodnim. *Sylwan* 143(7): 63–67.
- Szydłarski M., Modrzyński J. 2015. Wzrost powierzchni naturalnego odnowienia świerka pospolitego (*Picea abies* L. Karst.) na Pojezierzu Kaszubskim w latach 2002–2012. *Leśne Prace Badawcze* 76(1): 66–72. DOI 10.1515/frp-2015-0007.
- Szydłarski M. 1999. Zagospodarowanie lasów świerkowych na Pojezierzu Kaszubskim na przykładzie Nadleśnictwa Kartuzy. *Sylwan* 143(5): 47–54.
- Zielony R., Kliczkowska A. 2010. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski 2010. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa. ISBN 978-83-61633-62-4.
- Żybura H. 1990. Lasotwórcza rola świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem obszaru nizinnego. Rozprawy naukowe i monografie 122: 1–90. ISBN 8300026578.
- Żybura H. 1993. Możliwość wykorzystania świerka do realizacji celu hodowlanego na terenie Krain Bałtyckiej i Mazursko-Podlaskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 15: 193–201.

Wkład autorów

M.Sz. – przegląd literatury, metodyka, zebranie i opracowanie danych oraz przygotowanie manuskryptu; J.M. – koncepcja i kontrola przebiegu badań, udział w interpretacji wyników i przygotowaniu manuskryptu; M.St. – pomoc w pracach terenowych i wstępnym pracowaniu danych oraz przygotowaniu manuskryptu; M.M., K.M. – pomoc w pracach terenowych i wstępnym opracowaniu danych.

Comparing natural regeneration of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in the Kaszuby Lake District and in the other regions of northern Poland

Marcin Szydłarski^{1*}, Jerzy Modrzyński², Mateusz Stopiński², Michał Majewski², Krzysztof Maras²

¹Kartuzy Forest District, Burchardztwo 181, ul. 3 Maja 33/1, 83–300 Kartuzy, Poland; ²Faculty of Forestry, Department of Forest Sites and Ecology, Chair of Ecological Foundations of Silviculture, ul. Wojska Polskiego 71E, 60–625 Poznań, Poland

*Tel. +48 58 6811864, e-mail: immfor@kki.net.pl

Abstract. The paper investigates the biometric characteristics natural Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) regeneration in the Kaszuby Lake District, which is beyond the acknowledged Norway spruce range, with the natural regeneration in the Augustów Forest situated deep within the natural range, Warmia, at the edge of the natural range and in the West-Pomerania Lake District far beyond the natural range.

For each region, four tree stands with similar light conditions on the forest floor were selected, including two cambisols and two brunic arenosols. All sites contained naturally regenerating spruces 16–17 years of age.

The features of the forest stand and the biometric features of the saplings were determined for the selected stands on circular research plots. Altogether, the characteristics of 400 saplings (100 in each region) were measured and analyzed using basic descriptive statistics. ANOVA with the Tukey's multiple comparison test was performed to compare the features of forest stands and the natural regeneration of spruce in each region. The degree of interrelation between regeneration features was described by Pearson's, 'r' factor or Spearman's rank correlation coefficient. A discriminatory analysis was carried out to determine the set of regeneration features differentiating regions from each other.

The features of regeneration that differed between regions the most were: height of regeneration, basal diameter, mean height increment, and mean basal diameter increment of the saplings. The parameters for Warmia and the West-Pomerania Lake District were similar. The Augustów Forest showed the lowest values for the regeneration parameters, while the Kaszuby Lake District produced the highest values. The regeneration in the Kaszuby Lake District was markedly different from all other regions as indicated by more dynamic growth. Additionally, this population shows a great distinctness, indicating adaptation to local environmental conditions, which may be proof for the insular presence hypothesis of spruce in this region.

Due to their good quality, spontaneously developing natural regenerations in the Kaszuby Lake District should be supported by appropriate cutting and silvicultural measures.

Keywords: *Picea abies*, Norway spruce, natural regeneration, natural range, silviculture

1. Introduction

It is generally believed that Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. that grows in the region of Kaszuby Lake District, occurs outside of its natural range in Poland (Boratyńska 1998); however, this opinion has been increasingly criticized (Modrzyński 1999, Lewandowski et al., 2014). Nonetheless, Norway spruce plays an important economic role in this region (Szydłarski 1999) and it is dynamically regenerating (Szydłarski, Modrzyń-

ski 2015). When conducting a detailed study on Norway spruce natural regeneration in the Kaszuby Lake District, the authors found it interesting, from a scientific and practical viewpoint, to compare the observed Norway spruce regeneration with that in other northern Poland's regions, both within and beyond the limits of its natural range. The results obtained could be a contribution to the knowledge on the natural range of Norway spruce in Poland, as well as to the development of more coherent approach to this species in forest management practice.

Received: 20.06.2017, reviewed: 14.09.2017, accepted: 11.10.2017.

2. Material and methods

Research on Norway spruce natural regeneration was carried out in the Kaszuby Lake District, the Augustów Forest, the region of Warmia and in the West-Pomerania Lake District. Figure 1 shows geographical locations of the regions under the study and the border of the natural range of Norway spruce in Poland's lowlands.

Consistent with the natural-forest regionalization (Zielony et al. 2010), the Kaszuby Lake District is located in the Baltic Region (I), where it forms the Mesoregion of the Kaszuby Lake District (I.18) (Forest District Kartuzy). The Augustów Forest covers a large part of the Augustów Plain (Kondracki 2001), and as stated in the natural-forest regionalization, is located in the Mazury-Podlasie Region (II): the Mesoregion of the Augustów Forest (II.11) (Forest District Szczebra). In Warmia, the study was conducted in the area of the Staropruska Lowland (Kondracki 2001). According to the natural-forest regionalization, the Staropruska Lowland is located in two Regions: the Baltic Region (I), the Warmia Mesoregion (I.22) and in the Mazury-Podlasie Region (II), the Sępopolska Lowland Mesoregion (II.1) (Forest Districts: Górowo Iławeckie and Wichrowo). In the West-Pomerania Lake District, research was carried out in the Mesoregions: the Drawskie Lake District (I.12) and the Polanowska Upland (I.15) (Forest Districts: Szczebra Połczyn and Polanów), both located in the Baltic Region (I).

In each of the regions, there were selected four forest stands, including two growing on brown earth (Cambisols) and two on rusty soils (Brunic Arenosols), on fresh forest sites (fresh mixed-coniferous forest, fresh mixed deciduous forest, fresh deciduous forest), with similar light conditions in the forest bottom (as determined on the basis of measurements), with natural regeneration of Norway spruce at the age of 16–17 years.

The characteristics of forest stands and site conditions on research plots in each region are presented in tables 1 and 2.

In each of the selected stands, there were randomly established 5 circular research plots consisting of concentric measurement circles: 'stand' – with a radius of 10 m and the area of 314 m², where the stand characteristics were evaluated and 'regeneration' – with a radius of 2 or 3 m (depending on regeneration density), where the biometric features of 5 trees (Norway spruce saplings), randomly selected along the north-south transect, were assessed.

Within the 'stand' plots, the diameter at breast height (DBH) of all trees, with the thickness of ≥ 7 cm was measured (by species). Based on the cross-sectional area (calculated per 1 ha), the species' composition of the stand and the canopy type were determined.

Within the 'regeneration' plots, the following were determined: regeneration coverage, regeneration quality (1 –

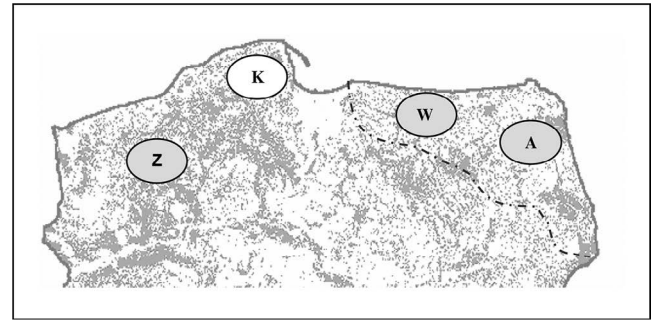


Figure 1. Localization of the investigated regions, with marking (dashed line) of the approximate south-western border of the natural range of Norway spruce in the lowland

Explanation of symbols: K – Kaszuby Lake District, Z – West-Pomerania Lake District, W – Warmia, A – Augustów Forest

unsatisfactory, 2 – satisfactory, 3 – good), the height and the most recent height increment, as well as additional lower height increments: stem diameter near the ground (basal diameter) and at the height 1.3 m, the number of whorls on the stem up to 1.3 m height and the length of two branches in the last whorl. After cutting the trees, the rings were counted on the cross-section at the ground level, in order to determine the age of trees.

Within the 'regeneration' circular plots, the photosynthetically active radiation (PAR) was measured in units [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$], using the Basic Quantum Meter (BQM, Spectrum Technologies Inc.). The measurements were performed in 5 points: the centre of the circle and its circumference (N, W, S and E). The measurement results were averaged for each plot included for the biometric assessments.

Based on the measurements of sapling biometric features, there were determined the following: age and height of the natural regeneration, the age when 1.3 m height was accomplished, the number of saplings per 1 m², regeneration quality (estimated), the stem diameter at root collar (basal diameter), DBH, the radius of the last whorl and the current height increment.

On the basis of the results of the measurements, the synthetic regeneration indicators were calculated: the current height increment in the years 1996–2000, average tree height and basal diameter increments, light factor, slenderness coefficient and the average increment of the radius of the last whorl.

The value of the light factor was calculated as the quotient of the height increment in the most recent year and the mean length of the lateral shoot in last whorl, and the value of the slenderness index – as the quotient of tree height [m] and tree basal diameter [cm].

Independent statistical analysis (relative light intensity and regeneration age), as well as all the measured and cal-

Table 1. Characteristics of investigated sample plots in Kaszuby Lake District (K), West-Pomerania Lake District (Z), Warmia (W) and Augustów Forest (A), in terms of localization (forest district, forest inspectorate, forest compartment), type of forest site (TSL), type of soil (BR – cambisol, RD – brunic arenosol) and stand composition

Region	Forest district (forest inspectorate), forest compartment	Type of forest site	Soil type	Composition and age of stands
K	Kartuzy (1), 52 m	LMśw	BR	8 Św 82 I, 1 So 82 I, 1 Brz 66 I
K	Kartuzy (3), 63 b	LMśw	RD	8 Św 97 I, 2 So 97 I
K	Kartuzy (3), 28 g	BMśw	RD	6 Św 82 I, 3 So 101 I, 1 Św 61 I
K	Kartuzy (1), 208 b	Lśw	BR	9 Św 82 I, 1 Bk 82 I
Z	Połczyn (1), 452 i	Lśw	BR	7 Św 90 I, 1 So 90 I, 1 Bk 90 I, 1 Js 90 I
Z	Polanów (1), 507 c	LMśw	RD	5 Św 60 I, 3 So 60 I, 1 Brz 60 I, 1 Db 60 I
Z	Polanów (1), 117 f	LMśw	RD	6 So 57 I, 2 Md 57 I, 2 Św 57 I
Z	Połczyn (1), 392 d	Lśw	BR	8 Św 65 I, 1 Bk 65 I, 1 Brz 65 I
W	Górowo II.(1), 241 a	LMśw	BR	4 Db 90 I, 4 Św 90 I, 1 So 90 I, 1 Św 120 I
W	Górowo II.(1), 206 b	LMśw	RD	3 Db 80 I, 1 Św 80 I, 3 So 80 I, 2 Św 60 I, 1 Db 100 I
W	Wichrowo (1), 82 d	BMśw	RD	8 Św 90 I, 2 Św 70 I
W	Górowo II. (1), 292 f	LMśw	BR	6 Św 65 I, 3 Brz 65 I, 1 So 100 I
A	Szczebra (1), 210 a	BMśw	BR	8 So 108 I, 2 Św 78 I
A	Szczebra (1), 211 f	BMśw	RD	I: 9 So 178 I, 1 Św 118 I, II: 6 Św 88 I, 4 So 88 I
A	Szczebra (1), (98 c	BMśw	RD	9 So 88 I, 1 Św 78 I
A	Szczebra (1), 277 b	LMśw	BR	8 Św 88 I, 1 So 88 I, 1 Brz 88 I

Górowo II. = Górowo Haweckie

Explanation: LMśw- fresh mixed deciduous forest, BMśw – fresh mixed coniferous forest, Lśw – fresh mixed deciduous forest; Św – Norway spruce, So – Scots pine, Brz – birch, Bk – beech, Db – oak.

Table 2. Average annual temperature and sum of annual precipitation for the investigated plots in each region

Independent variables in regions	Unit of measure	Kaszuby Lake District [K]	West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W]	Augustów Forest [A]
Annual temperature	°C	7.4	8.7	7.6	6.9
Annual precipitation	mm	705	716	609	571

culated dependent variables were analysed statistically to determine differences between the regions studied.

Most of the analysed features, both directly measured and calculated (indicator values), showed a normal distribution of variables, taken into account in further statistical analyses. The values of the regeneration features: the age when the height of 1.3 m is reached, the radius of the last whorl, and the current annual increment required logarithmic transformation ($\log_e x$) to make data conform to the normal distribution. The feature ‘number of trees per unit area’ [specimens/m²] was adjusted to normal distribution after transformation into the cyclometric function arcus cotangent (Acot).

For all the variables, the basic descriptive statistics were calculated: the mean, range, standard deviation and coefficient of variation. The normality of distribution was determined using the Shapiro-Wilk test. In order to compare the features of the examined Norway spruce stands and Norway spruce natural regeneration in the regions under the study, ANOVA and post-hoc Tukey’s test were performed, preceded by the Levene’s test for homogeneity of variances. In a given region, if variables indicated populations with not normal distribution or not homogenous variances, the nonparametric Kruskal-Wallis test was used to compare variables. The Pearson’s ‘r’ coefficient or Spearman’s rank

coefficient was used to determine relationships between the regeneration features. In order to establish the set of the regeneration features that differentiated the regions, the discriminant analysis was carried out (Dobosz 2001). All the calculations were performed using the statistical package Statistica Eng. v. 12.

3. Results

Even though differences were observed in species composition of tree stands on the study plots (Table 1), the mean values of the relative light intensity in the lower forest layer (Table 3) did not differ statistically in the regions (Q-W test, $p = 0.1430$).

The lowest values of the relative light intensity were observed on the plots in the Augustów Forest and the Warmia region (3.2% and 3.5%, respectively). The highest values were recorded in the West-Pomerania Lake District (80.8%) and the Augustów Forest (83.3%) – where this feature was characterized by the highest coefficient of variation (88.0% and 94.1%, respectively).

In the regions studied, the average regeneration age differed only by 0.7 year (statistically not significant difference). The age of measured trees ranged from 10 to 26 years; standard deviation: 1.8–2.5 years, coefficient of variation 11.1%–15.3%. Also, in this respect, the examined regions were analogous.

Significant relationships were found between the soil-site and climate conditions, and the biometric features of natural Norway spruce regeneration (in the material treated jointly). Noteworthy is the significant correlation between precipitation and the basal diameter, $r = 0.56$, and with the radius of the last whorl, $r = 0.55$ (in both cases $p \leq 0.01$).

The average values obtained for the examined features of Norway spruce natural regeneration under the canopy in the studied regions, broken down into the features obtained from direct measurement and features derived from calculations – are summarized in Table 4 (items 1–7) and Table 5 (items 8–15).

In the examined regions, the most diversified feature of Norway spruce natural regeneration was the number of trees/1 m²: coefficient of variation: from 17.9% (the West-Pomerania Lake District) to 53.0% (the Augustów Forest). Other diversified features were: the diameter of trees at the height of 1.3 m (coefficient of variation: from 65.4% in the Kaszuby Lakeland to 171.8% in the Augustów Forest) and light factor (coefficient of variation from 33.8% in the West-Pomerania Lake District to 67.8% in the Augustów Forest).

The most stable features of Norway spruce natural regeneration were: the age of reaching 1.3 m height (coefficient of variation: from 14.4% in the Augustów Forest to 16.5% in the Warmia region) and the average increase in the radius of the last whorl (coefficient of variation: from 21.1% in the West-Pomerania Lake District to 34.1% in the Kaszuby Lake District).

The number of trees per 1 m² was on average from 0.96 to 8.64 specimens/m². The most frequently observed regeneration density was 1–2 specimens/m² (42.5%) and 2–3 specimens/m² (37.5%). Overall, 80% of trees grew at the density 1–3 specimens/m².

Correlations calculated for the seven measured regeneration features showed the strongest, statistically significant, relationships between: the regeneration height and the basal diameter as well as the diameter at $h = 1.3$ m (features 2, 5 and 6 – Table 6); the most recent height increment and the radius of the highest whorl (features 3 and 4 – Table 6) and also – the basal diameter and the diameter at the height 1.3 m (features 5 and 6 – Table 6). The correlations between the seven features measured are summarized in Table 6.

The Kaszuby Lake District significantly differed from all other regions under the study as regards: the height of Norway spruce regeneration (K–W: $H = 39.46$, $p < 0.001$), DBH (K–W: $H = 41.97$, $p < 0.001$), average height increment (K–W: $H = 35.47$, $p < 0.001$) and the current height increment during the 5-year period (1996–2000) ($F = 23.17$, $p < 0.001$) (Fig. 2 A, B, C, D).

Table 3. Relative light intensity (% of full light) on investigated plots in different regions

Light intensity	Unit of measure	Kaszuby Lake District [K]	West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W]	Augustów Forest [A]
Mean	%	17.9	18.4	13.5	18.4
Range	„	5.5–43.2	7.0–80.8	3.5–30.2	3.2–83.3
SD; v%*	„	10.9; 60.6	16.2; 88.0	6.9; 51.1	17.3; 94.1

*SD – standard deviation; (v%) coefficient of variation: 0–20% weak feature differentiation, 20–40% – moderate feature differentiation, 40–60% – strong feature differentiation, over 60% – very strong feature differentiation

Table 4. Average values of regeneration features, obtained from direct measurements on investigated plots in four regions

No.	Dependent variables of regeneration in regions	Unit of measure	Kaszuby Lake District [K]	West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W]	Augustów Forest [A]
1	Age	years				
	Men		16.7	16.2	16.9	16.3
	Range		12.0–23.0	11.0–22.0	11.0–26.0	10.0–21.0
	SD; v%*		1.9; 11.4	1.8; 11.1	2.2; 13.0	2.5; 15.3
2	Height	m				
	Mean		1.9	1.4	1.4	1.1
	Range		0.5–3.7	0.6–2.8	0.4–3.3	0.5–2.1
	SD; v%*		0.6; 32.8	0.4; 29.5	0.5; 36.1	0.4; 35.6
3	Last height increment	cm				
	Mean		14.2	13.3	14.4	5.3
	Range		2.0–46.0	2.0–39.0	2.0–37.0	1.0–21.0
	SD; v%*		7.7; 54.5	7.8; 58.4	7.7; 53.6	3.8; 70.7
4	Radius of heighest whorl	cm				
	Mean		12.8	11.6	12.2	6.2
	Range		6.0–22.5	4.5–23.0	5.0–23.0	0.0–13.5
	SD; v%*		4.0; 31.0	4.5; 39.0	3.7; 30.3	2.5; 40.1
5	Basal diameter	cm				
	Mean		3.4	2.9	2.5	1.9
	Range		1.3–5.9	1.3–5.4	1.0–5.7	0.8–3.5
	SD; v%*		1.0; 30.8	0.9; 29.4	0.8; 32.3	0.7; 35.9
6	Breast-height diameter	cm				
	Mean		1.4	0.9	0.7	0.3
	Range		0.0–3.7	0.0–3.0	0.0–3.5	0.0–1.8
	SD; v%*		0.9; 65.4	0.8; 83.8	0.7; 103.8	0.5; 171.8
7	Quality	-				
	Mean		2.4	2.5	2.3	2.2
	Range		2.0–3.0	2.0–3.0	1.5–3.0	1.0–3.0
	SD; v%*		0.4; 16.4	0.4; 16.8	0.5; 19.2	0.5; 22.2

*SD – standard deviation; (v%) coefficient of variation of the feature: 0–20% weak feature differentiation, 20–40% – moderate feature differentiation, 40–60% – strong feature differentiation, over 60% – very strong feature differentiation

Table 5. Average values of regeneration features, obtained from calculations, for investigated plots in four regions

No.	Dependent variables of regeneration in regions	Unit of measure	Kaszuby Lake District [K]	West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W]	Augustów Forest [A]
8	Number of trees	individ./m ²				
	Mean		2.0	1.9	2.1	3.7
	Range		1.0–3.4	1.4–2.5	1.4–3.5	1.1–8.6
	SD; v%*		0.6; 32.2	0.3; 17.9	0.6; 29.5	2.0; 53.0
9	Age of reaching h=1.3 m	years				
	Mean		12.6	13.3	14.3	14.7
	Range		8.0–17.0	8.0–19.0	9.0–22.0	10.0–18.0
	SD; v%*		2.1; 16.3	2.0; 15.4	2.4; 16.5	2.1; 14.4
10	Current height increment in 5-years (1996–2000)	cm				
	Mean		94.1	72.6	72.8	45.5
	Range		19.0–198.0	20.0–188.0	15.0–195.0	14.0–93.0
	SD; v%*		34.9; 37.1	27.9; 38.5	32.7; 44.9	19.7; 43.3
11	Mean height increment	cm				
	Mean		11.7	9.4	8.8	7.0
	Range		3.8–22.4	3.5–17.3	2.6–19.2	3.7–13.5
	SD; v%*		3.4; 29.3	2.6; 28.0	3.0; 34.6	1.9; 27.9
12	Mean basal diameter increment	mm				
	Mean		2.0	1.8	1.5	1.2
	Range		0.9–3.7	0.8–3.3	0.6–3.0	0.6–1.9
	SD; v%*		0.5; 27.0	0.5; 26.6	0.4; 29.4	0.3; 27.3
13	Mean radius increment of the last whorl	cm/year				
	Mean		0.7	0.8	0.7	0.7
	Range		0.5–1.2	0.5–1.2	0.4–1.1	0.4–1.1
	SD; v%*		0.2; 34.1	0.2; 21.1	0.2; 22.5	0.2; 22.5
14	Slenderness	m/cm				
	Mean		0.6	0.5	0.6	0.6
	Range		0.3–0.9	0.3–0.7	0.3–1.0	0.3–0.8
	SD; v%*		0.1; 22.2	0.1; 16.4	0.1; 21.3	0.1; 18.8

No.	Dependent variables of regeneration in regions	Unit of measure	Kaszuby Lake District [K]	West-Pomerania Lake District [Z]	Warmia [W]	Augustów Forest [A]
15	Light faktor	cm/cm				
	Mean		1.1	1.1	1.1	0.8
	Range		0.3–2.1	0.3–2.2	0.2–2.0	0.1–4.5
	SD; v%*		0.4; 33.9	0.4; 33.8	0.4; 34.0	0.6; 67.8

*SD – standard deviation; (v%) coefficient of variation of the feature: 0–20% weak feature differentiation, 20–40% – moderate feature differentiation, 40–60% – strong feature differentiation, over 60% – very strong feature differentiation

The average height of Norway spruce natural regeneration in the regions ranged from 1.9 m in the Kaszuby Lake District (SD = 0.6 m) to 1.1–1.4 m in other regions. The Kaszuby Lake District was also characterized by the largest difference between the minimum and maximum height of individual trees, that is, 3.2 m. In other regions, the differences were considerably smaller: 2 m in the West-Pomerania Lake District and 2.9 m in the Warmia region. The smallest difference between the minimum and maximum height of individual trees was characteristic for the Augustów Forest – 1.6 m. In all the regions, even if large height differentiation was observed, the coefficient of variation of this feature was moderate (from 29.5% in the West-Pomerania Lake District to 36.1% in Warmia).

An important aspect analysed was the growth dynamics of Norway spruce natural regeneration. The rich empirical material collected allowed the use of a growth model for the natural regeneration of Norway spruce (Assmann 1968 in Dobrowolska 1999), described by the function:

$$y = \left(\frac{x}{ax + b} \right)^2$$

where:

y – tree height (cm),

x – age of the tree (years),

a, b – equation coefficients.

Equation coefficients for all the examined trees were determined in accordance with the Levenberg-Marquart algorithm (modification of the Gauss–Newton algorithm used to solve non-linear least squares problems). For individual regions, coefficients a and b are respectively:

- Kaszuby Lake District (K) $a = 0.0235, b = 0.8370$
- West-Pomerania Lake District (Z) $a = 0.0359, b = 0.8436$
- Warmia (W) $a = 0.0399, b = 0.8432$
- Augustów Forest (A) $a = 0.0298, b = 1.0771$

Figures 3A, 3B, 3C and 3D show the relationship between the height of Norway spruce natural regeneration and its age in the studied regions.

Table 6. Mutual correlations of measured regeneration's features in the four studied regions (numbering of features according to table 4); * – significance level $p \leq 0.05$; ** – significance level $p \leq 0.01$

Feature	1	2	3	4	5	6
2	-0.03					
3	** -0.39	** 0.46				
4	** -0.31	** 0.36	** 0.84			
5	0.04	** 0.77	** 0.51	** 0.53		
6	-0.09	** 0.90	** 0.55	** 0.52	** 0.86	
7	-0.18	0.16	** 0.48	** 0.64	* 0.27	* 0.26

Table 4 and Figure 3 show that Norway spruce natural regeneration (trees at analogous age, growing under similar site-stand conditions) in the region of the Kaszuby Lake District is characterized by the highest dynamics, manifested both by the greater number of trees and their more dynamic growth in height.

The age of reaching the height of 50 cm slightly differed, depending on the region, and it was on average 8 years in the Kaszuby Lake District, the West – Pomerania Lake District and Warmia. In the Augustów Forest, the period needed to reach the height of 50 cm was the longest – 10 years.

The height $h = 130$ cm was reached comparatively the soonest by Norway spruce trees naturally regenerating in the Kaszuby Lake District: at the age of 14, whereas in the Augustów Forest – at the age of 19 years (when compared to other regions – the longest period of time needed to reach the height 1.3 m).

When 400 cm high, the highest average height increment would be observed in the region of the Kaszuby Lake District (12.1 cm/year) and in the Augustów Forest (7.4 cm/year). In the case of the West-Pomerania Lake District and Warmia, the height increment would be: 6.7 cm /year and 4.8 cm/year, respectively.

Simulation of growth and increase in the average height of Norway spruce natural regeneration in the period of 1–51 years is illustrated in figure 4.

According to the analysed growth model, the culmination of the increase in the average height of Norway spruce natural regeneration is:

- the earliest, in the Warmia region – tree age range: 18–25 years (on average 21.5 years), height increment: 7.4 cm/year – the lowest among the regions under the study,
- next in order, in the West-Pomerania Lake District – age range: of 22–25 years (on average 23.5 years), height increment: 8.3 cm/year,
- the latest, in the regions of the Kaszuby Lake District and the Augustów Forest, where the peak of the average height increment occurs at almost the same time: 31–41 years, (on average 36 years) and 32–42 years (on average 37 years), respectively. The average height increment values

in the two regions differed significantly and were: 12.7 cm/year in the Kaszuby Lake District (the highest in the studied regions) and 7.8 cm/year (similar to the region of Warmia and West-Pomerania Lake District) in the Augustów Forest.

In all the regions examined, the culmination of the current height increment took place before the average growth of Norway spruce culminated (Fig. 5). The current height increment (on average 16 cm) reached its peak comparatively the earliest in the West-Pomerania Lake District – at the average regeneration age of 12 years. In the Kaszuby Lake District, the peak of the current height increment (on average 20 cm) occurred in Norway spruce natural regeneration at the average age of 13 years, in the Augustów Forest – at 15 years (11 cm), and in the Warmia region at the age of 19 years (the average current height increment – 17 cm).

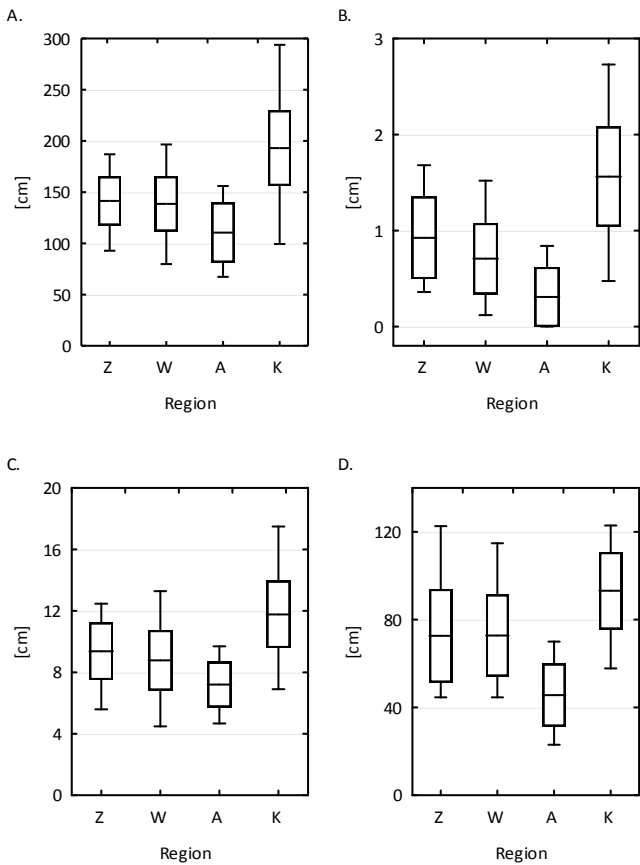


Figure 2. Features of the regeneration distinguishing significantly Kaszuby Lake District from other regions: A – height, B – breast-height diameter, C – mean height increment, D – current height increment in the period 1996–2000. Symbols of regions as in table 1. Marks: \bar{x} Mean, σ Mean±SD, I Min–Max

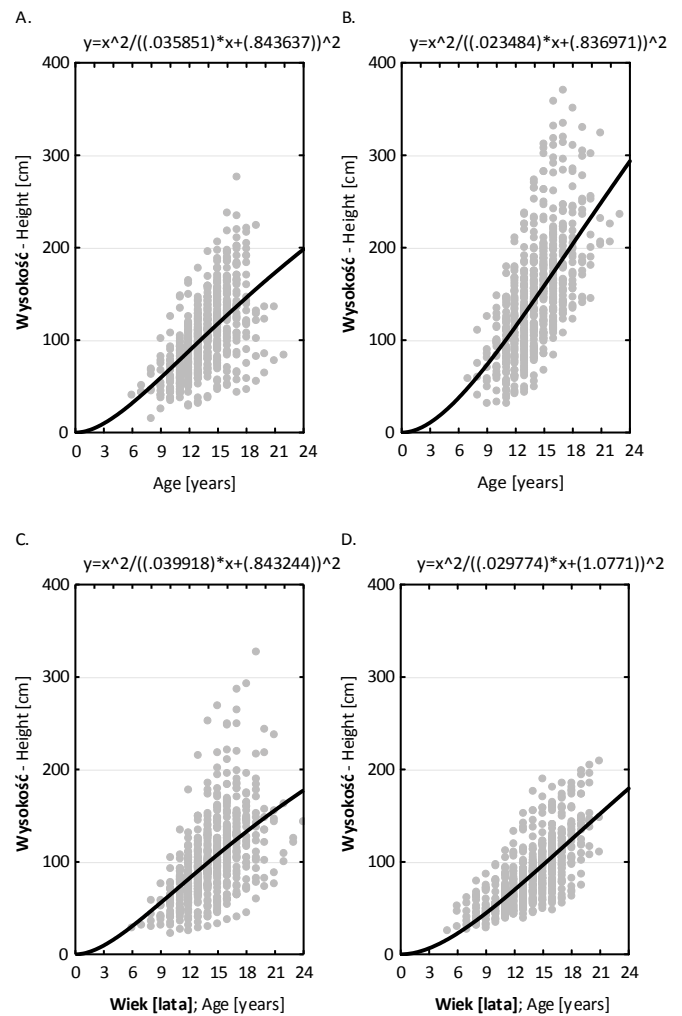


Figure 3. The dependence of the height of natural regeneration on its age in regions: A – West-Pomerania Lake District, B – Kaszuby Lake District, C – Warmia, D – Augustów Forest

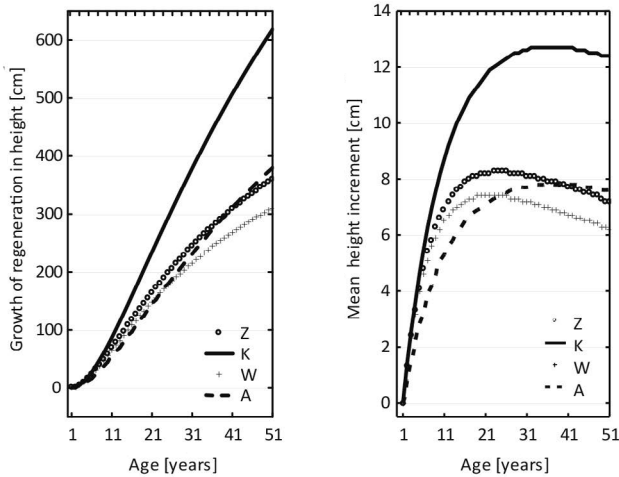


Figure 4. Growth in height and mean height increment of regeneration for the regions Z, K, W, A

Tukey's HSD (honest significant difference) test showed that ($p \leq 0.1$):

- among the regions examined, Norway spruce natural regeneration in the Kaszuby Lake District and in the Augustów Forest differed between each other with respect to the current height increment, the last whorl radius, slenderness, the number of trees per unit area, the light factor, regeneration quality and the average annual growth of the last whorl;
- the populations observed in Warmia and the Augustów Forest differed with respect to the age of reaching the height of 1.3 m, the basal diameter and its average increase;
- tree slenderness was the only feature that distinguished Norway spruce natural regeneration in the Kaszuby Lake District from that in the West Pomerania-Lake District.

In order to establish a set of features significantly differentiating natural regeneration observed in the regions studied, the discriminant analysis was performed with the use of the mean results from circular research plots concerning all the features of Norway spruce natural regeneration: 7 directly assessed and 8 calculated (index values) (Table 4 and 5).

The analysed features (excluding: average regeneration age, regeneration quality and light factor, as well as environment/stand characteristics, such as: the soil type and light intensity) had a statistically significant ($p \leq 0.01$) effects on differences between the regions.

The discriminant analysis of all the regeneration features under the study, treated jointly, exposed 4 features (Table 7) that strongly differentiated the regions studied.

The first discriminant function (height) explains over 47.7% of the inter-group variance, and the second (basal diameter) – 38.5%. Overall, both discriminant functions explain over 86.2% of the inter-group variance. Both functions

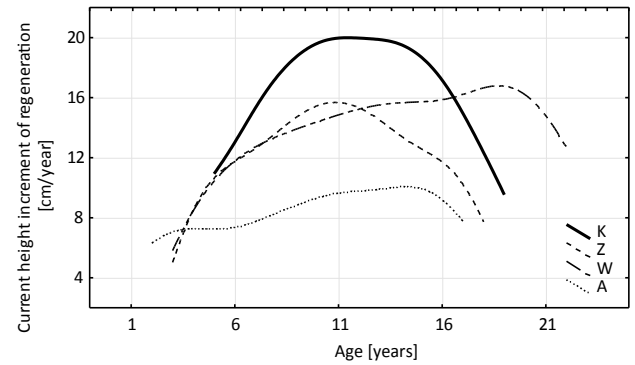


Figure 5. Current height increment of regeneration in the regions Z, K, W, A

are significant (chi-square test 199.63 and 113.32, $p < 0.001$ in both cases). The first discriminant function distinguished primarily the region of the Augustów Forest and the Kaszuby Lake District from other regions, while the second discriminated the region of Warmia, the Kaszuby Lake District and the Augustów Forest (descending order). Both the first and the second function did not distinguish the region of the West-Pomerania Lake District from other regions. The spatial distribution of the regions determined on the basis of the first and second discriminant function and using the discussed variables is illustrated in Figure 6.

The Kaszuby Lake District and the Augustów Forest are clearly distinct regions, in terms of the average values of all the examined regeneration features, in contrast to other two regions studied, where those are analogous and none of the regions can be definitely distinguished. On the other hand, Warmia and the West-Pomerania Lake District taken together, differ from the region of the Kaszuby Lake District, as well as from the Augustów Forest.

4. Discussion

The study addressed the issue of the influence of geographical location on the features of Norway spruce natural regeneration in Poland's northern regions. Site soil and climatic factors are directly associated with the geographical location. Seeing that the obtained results demonstrated regional diversity in the studied features of Norway spruce natural regeneration, it can be presumed that climate had a decisive effect on the natural regeneration, as soil conditions on the study plots established in the regions were analogous.

The study areas were located in 2 natural-forest regions: the Baltic Region (I) (study plots established in the West Pomerania Lake District, the Kaszuby Lake District, and a considerable part of Warmia) and the Mazury-Podlasie Region

Table 7. The features of regeneration most of all differentiating the regions (standardized variables)

Feature of regeneration	Wilks' Lambda	Partial Wilks' Lambda	F to remove	<i>p</i> -value	Tolerance	1-Tolerance (R-sqr.)
Height	0.0756	0.7637	6.4968	<0.001	0.0113	0.9887
Basal diameter	0.0726	0.7955	5.3973	0.002	0.0129	0.9871
Mean height increment	0.0838	0.6887	9.4927	<0.001	0.0092	0.9908
Mean basal diameter increment	0.0856	0.6748	10.1213	<0.001	0.0135	0.9865

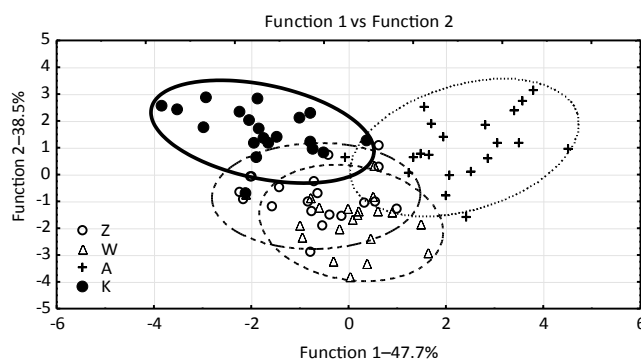
(II) (study plots established in the eastern part of Warmia and the Augustów Forest).

The Baltic Region is characteristic of the comparatively higher sum of annual precipitation (including the growing season), which affects clearly better conditions for the growth of Norway spruce natural regeneration, in contrast to the Mazury-Podlasie Region, with significantly lower annual precipitation and mean temperature. Not without significance is also the fact that the Baltic Region is located at a higher altitude (the Kaszuby Lake District spreads at 200–300 m above sea level), and its soil-site conditions are similar to those in the areas within the lower montane zone located in southern Poland, where Norway spruce has optimal growth conditions (Modrzyński 1999).

Our results showed that the Augustów Forest differed the most from other regions studied, and the majority of Norway spruce features examined here showed the lowest values. Also, the Kaszuby Lake District was different, and here, the majority of Norway spruce biometric features showed the highest values. In comparison with the latter, significantly lower values were obtained for Norway spruce natural regeneration located towards the west and the east (the West-Pomerania Lake District, Warmia, respectively). These results are only partly consistent with the statements of other authors that better growth of Norway spruce stands is observed in the areas located west of the border of Norway spruce range (Karpiński 1971, Żybura 1990, 1993).

Among others, the fact that research was carried out at the time when in the Augustów Forest, the harvesting age for Norway spruce was raised that could possibly have the disadvantageous effects on the natural regeneration of Norway spruce. The impediment of the increment of the regeneration height and a decrease of its quality could be due to neglecting opening-up cuttings for some time.

Our research also shows that in terms of the local population of Norway spruce, the Kaszuby Lake District is a largely separate region. This may indicate an advanced process of adaptation of Norway spruce population to the specific conditions of this region, as according to Kowalski and

**Figure 6.** Discrimination of the regions carried out based on means from all features of the regeneration

Włoczewski (1972) and Modrzyński (1989, 1995), Norway spruce has a great potential for ecological adaptation. It is also a confirmation of the insular presence hypothesis of Norway spruce (most likely the north-eastern provenance) in this region.

Genetic studies carried out by the Institute of Dendrology of the Polish Academy of Sciences in Kórnik (Lewandowski et al. 2012a, 2012b, 2014), with regard to the origin of Norway spruce in the northern parts of Poland (including the Kaszuby Lake District) show that in contemporary forest stands, there occur Norway spruces of north-eastern, Carpathian and Alpine origins (with diverse percentage shares). A characteristic feature of this phenomenon in Pomerania is the fact that the share of Norway spruce of north-eastern origin decreases towards the west. In the stands located to the west of the Kaszuby Lake District, no more than Norway spruces of Carpathian or Alpine origin were found – except for the natural occurrence of Norway spruces from the north-eastern range observed in the Forest District Karnieszewice, near Koszalin (Latałowa, van der Knaap 2006; Lewandowski 2016 – personal communication).

In the area of, for example, the Forest District Kartuzy, the shares of Norway spruce of different origins were: Alpine – 59%, Carpathian – 30%, and north-eastern – 11% (Le-

wandowski et al. 2014). Potentially, Norway spruce could naturally enter this area, though its densities were somewhat low or else it occurred in patches.

Adaptation of Norway spruce population from the Kaszuby Lake District to local conditions is also confirmed by the results of the genetic evaluation of the value of Norway spruce from the areas beyond the accepted natural range in Poland, carried out by Giertych (2000). As said by this author, Norway spruce populations from the areas of Połczyn Zdrój and Szczecinek (West Pomeranian Lake District) are flexible and generally grow well outside the areas of their origin. On the other hand, the population from the area around Kartuszy usually grows much worse outside the region of the Kaszuby Lake District, which is also confirmed by the results of research conducted by Matras (2002).

5. Conclusions

Based on the results obtained and their discussion, the following review and conclusions were formulated:

1. The diversification of the regions studied was influenced the most by the following features of Norway spruce natural regeneration: height, basal diameter, average height increment and average basal diameter increase.

2. In northern Poland, the biometric features of Norway spruce natural regeneration with the strongest effects on regional differences change along the east-west axis, and generally, these changes show increasing trends in the west. However, this is mainly due to the clear superiority of the Kaszuby Lake District region. The values of the regeneration features examined in the West-Pomerania Lake District are evidently lower than those in the Kaszuby Lake District; however, they are higher than those observed in Warmia and the Augustów Forest

3. In comparison with other studied regions, the natural regeneration of Norway spruce in the Kaszuby Lake District was characterized by the highest trees with the greatest DBH, as well as the highest average height increment and the average current height increment. The regeneration quality was alike in all the regions under the study.

4. The natural regeneration of Norway spruce in the Kaszuby Lake District clearly differed from other regions. The distinction of Norway spruce population in the Kaszuby Lake District, notwithstanding internal genetic variability due to Norway spruce origins, deserves to be emphasized, as it indicates that this population has undergone a process of ecological adaptation to local conditions. This fact should be taken into account for the Norway spruce cultivating in this region.

5. Due to high dynamics and good quality, Norway spruce spontaneous natural regeneration in the Kaszuby Lake District should be supported by forest management activities appropriate for this species.

Conflict of interest

The authors declare the lack of potential conflicts.

Acknowledgements and source of funding

The study was partially financed by the Scientific Research Committee under a supervisory grant: 6 P04F 068 21.

References

- Boratyńska K. 1998. Rozmieszczenie geograficzne, w: Boratyński A., Bugała W. (red.) *Biologia świerka pospolitego*. Wyd. Nauk. Bogucki, Poznań, 63-79. ISBN 8386001488.
- Dobosz M. 2001. *Wspomagana komputerowo statystyczna analiza wyników badań*. Warszawa. Exit, 452 s. ISBN 838767429X.
- Dobrowska D. 1999. Analiza wzrostu odnowienia naturalnego jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w rezerwacie Jata. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, seria A* 866: 5–18.
- Giertych M. 2000. Wartość genetyczna świerka (*Picea abies* (L.) Karst.) z terenu poza jego zasięgiem w Polsce. *Sylvan* 144(3): 19–31.
- Karpiński Z. 1971. Świerczyny na Pojezierzu Kartuskim. *Sylvan* 115(5): 75–79.
- Kondracki J. 2001. *Geografia regionalna Polski*. PWN, Warszawa. ISBN 9788301160227.
- Kowalski M., Włoczewski T. 1972. Wzrost potomstwa różnych pochodzeń sosny i świerka na obcych stanowiskach. *Sylvan* 116(8): 33–41.
- Latałowa M., van der Knaap W.O. 2006. Late Quaternary expansion of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Europe according to pollen data. *Quaternary Science Reviews* 25: 2780–2805. DOI 10.1016/j.quascirev.2006.06.007.
- Lewandowski A., Litkowiec M., Grygier A., Dering M. 2012a. Weryfikacja pochodzenia świerka pospolitego (*Picea abies*) w Nadleśnictwie Gołdap. *Sylvan* 156(7): 494–501.
- Lewandowski A., Litkowiec M., Fischer A. 2012b. Śladami Władysława Jedlińskiego – określenie pochodzenia świerka na terenie Nadleśnictwa Skrwilno. *Sylvan* 156(9): 703–709.
- Lewandowski A., Szydłarski M., Litkowiec M. 2014. Pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Nadleśnictwie Kartuszy. *Sylvan* 158(7): 509–515.
- Matras J. 2002. Wzrost polskich populacji świerka pospolitego (*Picea abies* Karst.) w doświadczeniu IUFRO 1972. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, seria A* 4(947): 73–79.
- Modrzyński J. 1989. Środowiskowe przystosowanie i pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Karkonoskim Parku Narodowym. *Roczniki AR w Poznaniu. Rozprawy naukowe* 192.
- Modrzyński J. 1995. Altitudinal adaptation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) progenies indicates small role of introduced populations in the Karkonosze Mountains. *Silvae Genetica* 44(2–3): 70–75.
- Modrzyński J. 1999. Potencjalny naturalny zasięg świerka uzasadnia jego hodowlę na Pomorzu Zachodnim. *Sylvan* 143(7): 63–67.

- Szydłarski M., Modrzyński J. 2015. Wzrost powierzchni naturalnego odnowienia świerka pospolitego (*Picea abies* L. Karst.) na Pojezierzu Kaszubskim w latach 2002–2012. *Leśne Prace Badawcze* 76(1): 66–72. DOI 10.1515/frp-2015-0007.
- Szydłarski M. 1999. Zagospodarowanie lasów świerkowych na Pojezierzu Kaszubskim na przykładzie Nadleśnictwa Kartuzy. *Sylvan* 143(5): 47–54.
- Zielony R., Kliczkowska A. 2010. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski 2010. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa. ISBN 978-83-61633-62-4.
- Żybura H. 1990. Lasotwórcza rola świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem obszaru nizinnego. *Rozprawy naukowe i monografie* 122: 1–90. ISBN 8300026578.
- Żybura H. 1993. Możliwość wykorzystania świerka do realizacji celu hodowlanego na terenie Krain Bałtyckiej i Mazursko-Podlaskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 15: 193–201.

Authors' contribution

M. Sz. – literature review, methodology, data collection and processing, manuscript preparation; J. M. – concept and control of research, participation in interpretation of the results, manuscript preparation; M. St. – assistance in field work, preliminary evaluation of data and manuscript preparation; M.M., K. M. – assistance in field work and preliminary data preparation.