

## Odnowienie naturalne w rezerwacie przyrody „Czmoń” (Wielkopolska)

Natural regeneration in the ‘Czmoń’ nature reserve (Wielkopolska Region)

Paweł Horodecki<sup>1</sup>, Katarzyna Wiczyńska<sup>1</sup>, Andrzej M. Jagodziński<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup> Instytut Dendrologii PAN, ul. Parkowa 5, 62–035 Kórnik; <sup>2</sup> Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, Katedra Łowiectwa i Ochrony Lasu, Zakład Ochrony Lasu, ul. Wojska Polskiego 71c, 60–625 Poznań

\* Tel. +48 61 8170033; e-mail: amj@man.poznan.pl

**Abstract.** The ‘Czmoń’ nature reserve (23.65 ha) was established in 1998 to protect one of the best-retained areas of natural oak-hornbeam forest (*Galio-Carpinetum*) in the center of the Wielkopolska Region. Apart from oak-hornbeam forest, the ash-elm riparian forest (*Quercus-Ulmetum*) and alder riparian forest (*Fraxino-Alnetum*) are found in the reserve. These plant communities, both natural and degenerated as a consequence of previous forest management, have created the convenient conditions for assessment the phytocoenoses’ regeneration potential. The aim of this study was to assess the age and species structure of woody species natural regeneration of the whole area of the nature reserve.

To achieve that target, during August and September 2012, 142 sample plots were established with the total area 3550 m<sup>2</sup> on which tree and shrub composition and densities were calculated.

Woody species regeneration created various diverse communities among individual sub-units, however oak-hornbeam forest species were predominant in the whole regeneration layer.

The character of a ‘natural’ forest was retained on a part of the stands. Moreover, regeneration in degenerated parts of the ‘Czmoń’ nature reserve stands is changing according to potential vegetation. Whereas, the establishment of gaps in the Scots pine stands using artificial regeneration was not worthwhile. The natural regeneration structure under the canopy layer of Scots pine stands unambiguously supports the claim that phytocoenoses can regenerate on their own. In spite of the oak regeneration being infrequent, all stands within the ‘Czmoń’ nature reserve retain substantial rejuvenation potential.

**Key words:** natural regeneration, phytocoenoses regeneration, oak-hornbeam forest.

### 1. Wstęp

Lasy łąkowe w przeszłości występowały powszechnie w niżowej części Polski. Ze względu na żywność zajmowanych siedlisk zostały częściowo przekształcone w pola uprawne w okresie najintensywniejszego rozwoju rolnictwa (Danielewicz, Pawlaczyk 2004a). Zdarzało się również przekształcanie łąk w uboższe zespoły leśne poprzez wprowadzanie szybko rosnących i mniej wymagających gatunków drzew, jak np. *Pinus sylvestris* (Olaczek 1974; Jaszczak et al. 2011).

Powstałe w ten sposób jednogatunkowe drzewostany cechują się mniejszą stabilnością biologiczną niż drzewostany mieszane czy liściaste (Dobrowolska 2006). Część zachowanych w Polsce pól łąkowych jest przekształcona, co widać nie tylko w odmiennym składzie gatunkowym i strukturze drzewostanów, ale i w wyraźnym zubożeniu składu gatunkowego runa (Danielewicz, Pawlaczyk 2004a; Woziwoda 2007). Wiele badań prowadzonych w tak przekształconych zbiorowiskach leśnych pozwoliło na dobre rozpoznanie skutków wynikających z hodowli drzewostanów na siedlisku niezgod-

nym z wymaganiami ekologicznymi poszczególnych gatunków drzew (Balcerkiewicz 1991; Łaska 1996). Wzrosło również zainteresowanie naturalnymi procesami samoregulacyjnymi w przekształconych zbiorowiskach leśnych (Jaszczak et al. 2011). Preferowanie odnowienia naturalnego znacząco podnosi stabilność i bioróżnorodność zespołów roślinnych (Dobrowolska 2006), stąd też duży nacisk kładzie się obecnie na wykorzystanie regeneracyjnych sił natury, starając się ograniczać ingerencję człowieka w środowisko. Niewiele jest jednak przykładów badań przedstawiających potencjał regeneracyjny grądów, w tym zdegenerowanych (Sowa et al. 1993; Bobiec 2007; Miścicki 2012).

Rezerwat przyrody „Czmoń” został utworzony w 1998 roku w celu zachowania jednego z najbardziej naturalnych fragmentów lasu grądowego *Galio-Carpinetum* w środkowej Wielkopolsce (Lisiewska, Król 2007). Spotykane tu drzewostany charakteryzują się dość dużą zmiennością. Jest to wynikiem zarówno procesów o charakterze spontanicznym, jak i zabiegów gospodarczych, o zróżnicowanej intensywności, stosowanych na tym terenie w przeszłości. Obszar obecnego rezerwatu został objęty nieformalną ochroną pod koniec lat osiemdziesiątych ubiegłego wieku, kiedy zabiegi gospodarcze ograniczono do minimum (Bernat 1989). Od tego czasu występujące tu zbiorowiska roślinne, zarówno naturalne lub zbliżone do naturalnych, jak i w różnym stopniu zdegenerowane, podlegają tylko spontanicznym procesom przemian. Jedynie w drzewostanach sosnowych rosnących na siedliskach grądowych zdecydowano się na przebudowę drzewostanów, wprowadzając sztuczne odnowienie na gniazdach (Wiczyńska et al. 2013). Zróżnicowany stopień przekształcenia drzewostanów w rezerwacie oraz zachodzące w nim procesy naturalnej regeneracji czynią go niezwykle ciekawym obiektem prac badawczych.

Głównym celem niniejszej pracy jest ocena stanu oraz struktury wiekowej i gatunkowej odnowienia naturalnego drzew i krzewów w obrębie rezerwatu. Uzyskane dane pozwalają także na porównanie procesów regeneracyjnych zachodzących we fragmentach grądu dobrze zachowanych oraz spinetyzowanych.

## 2. Materiały i metody

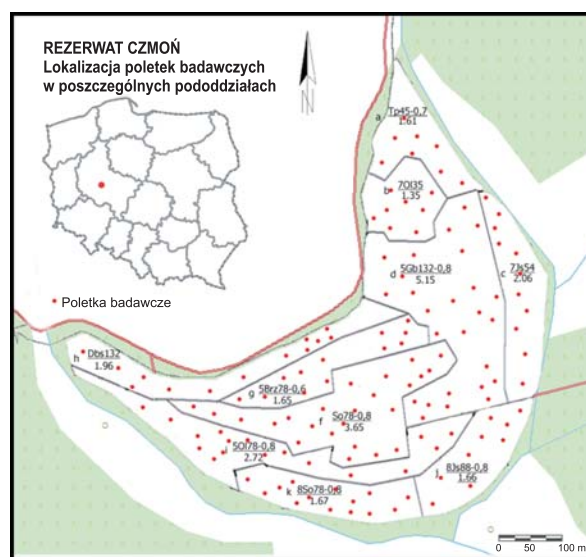
### Teren badań

Badania prowadzono w rezerwacie przyrody „Czmoń” (52°09'06" N, 17°02'43" E), położonym 30 km na południe od Poznania, na terenie gminy Śrem (ryc. 1). Zgodnie z regionalizacją przyrodniczo-leśną Tramplera i współautorów (1990) rezerwat położony jest w Krainie Wielkopolsko-Pomorskiej (III), Dzielnicy Niziny Wiel-

kopolsko-Kujawskiej (7) i Mezoregionie Pojezierza Wielkopolskiego (III.7.b), a w nowszym ujęciu (Zielony, Kliczkowska 2012) w Krainie Wielkopolsko-Pomorskiej (III) i Mezoregionie Kotliny Śremskiej (III.29). Według regionalizacji fizyczno-geograficznej Kondrackiego (2002) teren ten znajduje się w prowincji Niżu Środkowoeuropejskiego, podprowincji Pojezierzy Południowobałtyckich, makroregionie Pradoliny Warciańsko-Odrzańskiej i mezoregionie Kotliny Śremskiej. Administracyjnie rezerwat pozostaje pod zarządem Nadleśnictwa Babki.

Rezerwat usytuowany jest na terenie płaskim, na wysokości ok. 76 m n.p.m. Obszar ten cechuje się stosunkowo krótką i łagodną zimą oraz latem z ilością opadów większą niż w pozostałej części roku (Woś 1994). Średnioroczna temperatura dla dziesięciolecia 1988–1998 wyniosła 8,8°C, natomiast średnioroczna suma opadów – 556 mm. Okres wegetacyjny na omawianym obszarze trwa średnio 220 dni (Plan ochrony rezerwatu „Czmoń” 2006).

Według danych z Planu ochrony rezerwatu „Czmoń” na lata 2006–2025 (2006) wewnątrz rezerwatu można wyróżnić trzy typy siedlisk: las świeży związany z zespołem *Galio sylvatici-Carpinetum betuli corydaletosum* (12,32 ha), las wilgotny związany z zespołem *Quercu-Ulmetum minoris* (9,60 ha) oraz ols jesionowy związany z zespołem *Fraxino-Alnetum* (1,35 ha). Późniejsze badania (Lisiewska, Król 2007) wykazały również istnienie w północno-wschodniej części rezerwatu zbiorowiska świetlistej dąbrowy – *Potentillo albae-Quercetum*.



**Rycina 1. Lokalizacja poletek badawczych wytypowanych do analizy struktury odnowienia naturalnego na terenie rezerwatu przyrody „Czmoń”**  
Figure 1. The location of sample plots established for structure analysis of natural regeneration of the ‘Czmoń’ nature reserve

Według informacji zawartych w Planie ochrony rezerwatu (2006) wyróżniono na tym terenie gleby szarobrunatne, występujące na 93% powierzchni rezerwatu oraz gleby murszowo-mineralne, spotykane w północnej jego części, na obszarze 1,35 ha.

Drzewostany w obrębie rezerwatu nie są jednorodne (tab. 1): wyróżniono 10 wydzieleni różnych pod względem drzewostanu oraz warunków siedliskowych. W pododdziałach 92 d oraz h, zgodnie z potencjałem siedliska, występuje bardzo dobrze zachowany las łąkowy, z dominacją grabu i dębu szypułkowego w górnych warstwach drzewostanu. W pododdziałach c, i oraz j w górnej warstwie drzewostanu dominują gatunki łąkowe (*F. excelsior*, *A. glutinosa*), a skład gatunkowy odpowiada roślinności potencjalnej (Plan ochrony... 2006). W pododdziałach a oraz g w drzewostanach dominują gatunki obce geograficznie lub siedliskowo (*P. × canadensis* oraz *P. sylvestris*). Występujące tam zbiorowiska leśne znajdują się w fazie regeneracji. Proces regeneracji zachodzi również w wydzieleniu b, w którym olsza, jesion oraz grab coraz intensywniej wkraczają w drugie piętro drzewostanu. Zbiorowiska leśne występujące w pododdziałach f oraz k opisane są w Planie ochrony rezerwatu „Czmoń” (2006) jako degeneracyjne postaci grądu. Związane jest to z dominacją sosny zwyczajnej w górnych warstwach drzewostanu. W dwóch ostatnich wydzieleniach (f i k) założono gniazda z wprowadzonym odnowieniem sztucznym, mające przyspieszyć proces przebudowy drzewostanów (Wiczyńska et al. 2013).

### Metody prac badawczych

W celu określenia struktury odnowienia naturalnego w całym rezerwacie wyznaczono 142 powierzchnie badawcze o wymiarach 25 m<sup>2</sup> (5×5 m) każda (ryc. 1). Liczbę powierzchni, na których wykonano inwentaryzację odnowienia naturalnego, uzależniono od wielkości pododdziału, zmienności drzewostanów w jego obrębie oraz zróżnicowania stanu odnowienia naturalnego drzew i krzewów. Wyboru powierzchni dokonano kierując się zasadą proporcjonalności, tzn. jeśli w danym pododdziale oszacowano występowanie nalotu i podrostu na 20% powierzchni, taki sam odsetek poletek badawczych ulokowano w obrębie nalotów i podrostów, jeśli luki zajmowały 5% powierzchni, tyleż samo poletek ulokowano w lukach. Badania przeprowadzono w sierpniu i wrześniu 2012 roku.

W granicach każdej z powierzchni badawczych określono stan odnowienia naturalnego, z podziałem na gatunki drzew i krzewów oraz kategorie wiekowo-wysokościowe. W ten sposób wyróżniono:

- siewki (rośliny tegoroczne),
- rośliny jednoroczne oraz
- rośliny starsze niż jednoroczne (do wysokości 0,5 m).

Oddzielnie sklasyfikowano drzewa i krzewy o wysokości od 0,5 m do 1,3 m. Ponadto w obrębie każdej powierzchni policzono drzewa i krzewy martwe.

Wewnątrz gniazd założonych celem przebudowy drzewostanu sosnowego w dwóch pododdziałach (f i k) zlokalizowano 20 poletek badawczych. Stan odnowienia określono w analogiczny sposób jak w analizie odnowienia na pozostałym obszarze, dodając dwie kolejne kategorie:

- rośliny o wysokości ponad 1,3 m oraz
- rośliny ogłowione podczas czyszczeń.

W dalszych analizach zagęszczenie odnowienia naturalnego w gniazdach określono jako rzeczywistą liczebność odnowienia pomniejszoną o liczebność sadzonek danego gatunku wprowadzonych sztucznie.

### 3. Wyniki

Podczas oceny stanu odnowienia w obrębie powierzchni badawczych w rezerwacie „Czmoń” stwierdzono występowanie 28 gatunków drzew i krzewów w tej warstwie lasu. Zanotowano obecność odnowienia naturalnego *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Carpinus betulus*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Fagus sylvatica*, *Frangula alnus*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *P. serotina*, *Pinus sylvestris*, *Populus alba*, *P. tremula*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Rhamnus cathartica*, *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis* oraz *Viburnum opulus*. Odnowienie naturalne *B. pubescens*, *P. alba*, *P. tremula* oraz *S. caprea* zaobserwowano tylko na terenie czterech gniazd założonych w przebudowywanych drzewostanach sosnowych.

Średnie zagęszczenie odnowienia naturalnego drzew i krzewów o wysokości do 1,3 m wynosiło 59 935 szt. ha<sup>-1</sup>, w tym niespełna 1,5% stanowiły osobniki martwe (w analizie pominięto gniazda odnowione sztucznie w drzewostanach sosnowych; tab. 2). Spośród wszystkich gatunków najliczniej odnawiał się jesion, jawor, grab oraz dereń świdwa. Z kolei najsłabiej odnawiającymi się gatunkami były: dąb bezszypułkowy, buk zwyczajny, brzoza brodawkowata, kruszyna pospolita, czeremcha amerykańska oraz lipa drobnolistna.

Ze względu na występowanie na terenie rezerwatu trzech typów siedlisk (por. Wstęp) oraz związane z tym zróżnicowanie drzewostanów (tab. 1) stan odnowienia naturalnego (skład gatunkowy, zagęszczenie, udział osobników martwych) w poszczególnych wydzieleniach różnił się wyraźnie.

W pododdziale a (1,61 ha) stwierdzono siedlisko łągu dębowo-wiązowego. Dominującą grupą odnowienia były drzewa i krzewy starsze niż jednoroczne, o wy-

**Tabela 1. Charakterystyka drzewostanów w rezerwacie przyrody „Czmoń” (dane w kol. 2-4 za Planem ochrony... 2006, w kol. 5-9 za Wiczyńską et al. 2013)**  
**Table 1. The description of stands in the ‘Czmoń’ nature reserve (data in col. 2-4 after Plan ochrony... 2006, in col. 5-9 after Wiczyńska et al. 2013)**

Pododdział (pow. ha)	Typ siedliskowy Lasu	Roslinność potencjalna	Wiek AI Age of AI	Średnia średnica AI Mean DBH of AI (cm)	Średnia wysokość AI Mean height of AI (m)	Zagęszczenie drzew w poszczególnych warstwach (szt. ha <sup>-1</sup> ) Density of trees of given layer (ind. ha <sup>-1</sup> )			B Podszycie i podrost Shrubs and undergrowth
						A1 Drzewa wysokie Upper storey	A2 Drzewa niskie Lower storey	B Podszycie i podrost Shrubs and undergrowth	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
a (1,61)	Lw	F-U	46	35,4; 74,5	24,5	<i>P. canadensis</i> (219), <i>F. excelsior</i> (10)	-	<i>C. sanguinea</i> (7781), <i>F. excelsior</i> (695), <i>C. avellana</i> (924), <b>pozostale</b> / others (1639)	
b (1,35)	OJJ	F-A	36	20,0	19,5	<i>A. glutinosa</i> (1040)	-	<i>C. sanguinea</i> (3538), <i>P. avium</i> (890), <i>A. glutinosa</i> (621), <b>pozostale</b> / others (284)	
c (2,06)	Lw	F-U	55	29,7; 26,3; 26,9	24,1	<i>F. excelsior</i> (117), <i>B. pendula</i> (111), <i>A. glutinosa</i> (11)	<i>C. betulus</i> (100), <i>A. pseudoplatanus</i> (28), <i>T. cordata</i> (22), <b>pozostale</b> / others (29)	<i>C. avellana</i> (2411), <i>A. pseudoplatanus</i> (456), <i>C. sanguinea</i> (339), <b>pozostale</b> / others (174)	
d* (5,15)	Lśw	G-C	133	52,7; 40,0; 46,7	26,8	<i>Q. robur</i> (58), <i>F. excelsior</i> (17), <i>C. betulus</i> (10), <b>pozostale</b> / others (5)	<i>C. betulus</i> (232), <i>A. pseudoplatanus</i> (7), <i>Q. robur</i> (2), <b>pozostale</b> / others (2)	<i>A. pseudoplatanus</i> (698), <i>C. betulus</i> (218), <i>C. avellana</i> (185), <b>pozostale</b> / others (26)	
f** (3,65)	Lśw	G-C	79	28,1; 28,4; 30,0	25,7	<i>P. sylvestris</i> (464), <i>P. abies</i> (8), <i>B. pendula</i> (8), <b>pozostale</b> / others (15)	<i>C. betulus</i> (124), <i>P. sylvestris</i> (73), <i>A. pseudoplatanus</i> (34), <b>pozostale</b> / others (69)	<i>C. avellana</i> (1355), <i>C. betulus</i> (462), <i>C. sanguinea</i> (194), <b>pozostale</b> / others (140)	
g (1,65)	Lw	F-U	79	31,3; 29,0; 27,7	26,0	<i>B. pendula</i> (155), <i>P. sylvestris</i> (135), <i>A. pseudoplatanus</i> (45), <b>pozostale</b> / others (34)	<i>C. betulus</i> (135), <i>P. sylvestris</i> (18), <i>A. pseudoplatanus</i> (18), <b>pozostale</b> / others (39)	<i>C. avellana</i> (1830), <i>A. pseudoplatanus</i> (1188), <i>C. sanguinea</i> (630), <b>pozostale</b> / others (243)	
h (1,96)	Lw	G-C	133	48,9; 32,0; 27,9	25,1	<i>Q. robur</i> (178), <i>B. pendula</i> (6), <i>P. sylvestris</i> (4), <b>pozostale</b> / others (6)	<i>C. betulus</i> (304), <i>Q. robur</i> (4), <i>A. glutinosa</i> (6)	<i>C. avellana</i> (2830), <i>C. sanguinea</i> (1611), <i>C. betulus</i> (144), <b>pozostale</b> / others (159)	
i (2,72)	Lw	F-U	79	32,5; 32,9; 38,5	28,0	<i>F. excelsior</i> (91), <i>A. glutinosa</i> (84), <i>B. pendula</i> (15), <b>pozostale</b> / others (13)	<i>A. glutinosa</i> (97), <i>C. betulus</i> (32), <i>A. pseudoplatanus</i> (12), <b>pozostale</b> / others (5)	<i>C. avellana</i> (3118), <i>C. sanguinea</i> (1701), <i>A. pseudoplatanus</i> (170), <b>pozostale</b> / others (236)	
j (1,56)	Lw	F-U	89	34,2; 47,6; 42,1	28,5	<i>F. excelsior</i> (200), <i>Q. robur</i> (20), <i>A. pseudoplatanus</i> (4), <b>pozostale</b> / others (8)	<i>C. betulus</i> (80), <i>A. pseudoplatanus</i> (36)	<i>C. avellana</i> (3744), <i>C. sanguinea</i> (560), <i>P. avium</i> (216), <b>pozostale</b> / others (344)	
k** (1,56)	Lśw	G-C	79	29,5; 33,0; 25,4	26,0	<i>P. sylvestris</i> (303), <i>B. pendula</i> (118), <i>C. betulus</i> (53), <b>pozostale</b> / others (13)	<i>C. betulus</i> (118), <i>A. pseudoplatanus</i> (13), <i>B. pendula</i> (13)	<i>C. avellana</i> (4368), <i>A. pseudoplatanus</i> (368), <i>C. sanguinea</i> (303), <b>pozostale</b> / others (13)	

\* dane uzyskane z 5 powierzchni badawczych z „grądowej” części wydzielenia d / data based on 5 sample plots from ‘oak-hornbeam’ part of sub-unit d

\*\* z wyłączeniem gniazd odnowieniowych w drzewostanach sosnowych / excluding the gap areas in Scots pine stands

Skróty / Abbreviations: F-U – *Ficario-Ulmelum*; F-A – *Fraxino-Alnetum*; G-C – *Galio-Carpinetum*

**Tabela 2. Średnie zagęszczenie odnowienia naturalnego ( $\pm$ SE) poszczególnych gatunków drzew i krzewów dla całego rezerwatu (szt. ha<sup>-1</sup>; z pominięciem odnowienia sztucznego w gniazdach w drzewostanach sosnowych)**Table 2. Mean densities of natural regeneration ( $\pm$ SE) of particular tree and shrub species growing on the whole nature reserve area (ind. ha<sup>-1</sup>; excluding artificial regeneration in gap areas in Scots pine stands)

Gatunek Species	Zagęszczenie (szt. ha <sup>-1</sup> ) Density (ind. ha <sup>-1</sup> )		Udział drzew i krzewów martwych (%) Share of dead trees and shrubs (%)
	sumaryczne total	osobniki martwe dead specimens	
<i>F. excelsior</i>	18908 $\pm$ 8037	214 $\pm$ 70	1,1
<i>A. pseudoplatanus</i>	13805 $\pm$ 4056	338 $\pm$ 169	2,5
<i>C. betulus</i>	10131 $\pm$ 4528	12 $\pm$ 7	0,1
<i>U. laevis</i>	1719 $\pm$ 825	11 $\pm$ 11	0,7
<i>A. glutinosa</i>	360 $\pm$ 360	0	0,0
<i>P. sylvestris</i>	109 $\pm$ 109	6 $\pm$ 6	5,3
<i>A. platanoides</i>	60 $\pm$ 50	0	0,0
<i>Q. robur</i>	54 $\pm$ 20	0	0,0
<i>U. glabra</i>	47 $\pm$ 47	15 $\pm$ 15	30,8
<i>A. campestre</i>	45 $\pm$ 40	0	0,0
<i>T. cordata</i>	9 $\pm$ 9	0	0,0
<i>B. pendula</i>	8 $\pm$ 6	0	0,0
<i>F. sylvatica</i>	4 $\pm$ 4	0	0,0
<i>Q. petraea</i>	2 $\pm$ 2	0	0,0
<i>C. sanguinea</i>	8382 $\pm$ 2632	129 $\pm$ 28	1,5
<i>E. europaea</i>	4618 $\pm$ 2102	48 $\pm$ 34	1,0
<i>P. avium</i>	1124 $\pm$ 312	74 $\pm$ 30	6,6
<i>C. avellana</i>	418 $\pm$ 44	24 $\pm$ 21	5,8
<i>R. cathartica</i>	45 $\pm$ 45	0	0,0
<i>V. opulus</i>	40 $\pm$ 23	0	0,0
<i>S. aucuparia</i>	16 $\pm$ 11	0	0,0
<i>S. nigra</i>	14 $\pm$ 8	0	0,0
<i>P. serotina</i>	9 $\pm$ 9	0	0,0
<i>F. alnus</i>	8 $\pm$ 5	0	0,0

sokości do 0,5 m (40%; tab. 3), natomiast najmniej licznie występowały siewki. W wydzieleniu tym najliczniej odnawiał się dereń świdwa, który stanowił ponad 51% ogółu rosnących tu młodych osobników drzew i krzewów. Udział wszystkich gatunków krzewów odnotowanych w omawianej części rezerwatu (*C. sanguinea*, *E. europaea*, *P. avium*, *C. avellana*, *R. cathartica*) stanowił ok. 62% składu gatunkowego odnowienia (tab. 4). Drugim pod względem liczebności gatunkiem w odnowieniu był *C. betulus*, a trzecim, występujący w niewielkim udziale w górnej warstwie drzewostanu – *F. excelsior*. Wśród siewek zwraca uwagę brak grabu oraz znaczny udział jesionu (63%). Najmniej licznie odnawiał się w tym wydzieleniu *Q. robur*, *A. pseudoplatanus* i *A. campestre*. W nalocie nie odnotowano osobników obcej geograficznie *P.  $\times$  canadensis*.

Pododdział b, o łącznej powierzchni 1,35 ha, porastał drzewostan olszowy na siedlisku łągu jesionowo-olszowego, jednak udział olszy w odnowieniu naturalnym nie przekraczał 3% (tab. 4). Do gatunków o najliczniejszym odnowieniu naturalnym w omawianym wydzieleniu należały: *F. excelsior*, *A. pseudoplatanus* oraz *C. betulus*. Najliczniejszą grupę wiekową odnowienia tych gatun-

ków stanowiły osobniki dwuletnie i starsze. Podobnie jak w pododdziale a, również tutaj najslabiej odnawiał się dąb szypułkowy oraz klon polny. Około 19% odnowienia naturalnego stanowiły krzewy – głównie *C. sanguinea* – 15% (20 800 szt. ha<sup>-1</sup>) i *E. europaea* – 2% (2850 szt. ha<sup>-1</sup>). Udział *P. avium*, *C. avellana* i *F. alnus* łącznie nie przekraczał 2% sumarycznego odnowienia. Sumaryczne zagęszczenie młodych drzew i krzewów w pododdziale b było większe niż w pozostałych wydzieleniach rezerwatu (tab. 3).

W pododdziale c (2,06 ha), obejmującym siedlisko łągu wiązowo-jesionowego, średnie zagęszczenie odnowienia naturalnego wynosiło 46 036 szt. ha<sup>-1</sup>. Połowę tej liczby stanowiły rośliny dwuletnie i starsze o wysokości do 0,5 m (tab. 3). Najliczniej odnawiał się *A. pseudoplatanus*, a w dalszej kolejności *F. excelsior*, *C. betulus* i *U. laevis*. Wśród krzewów w odnowieniu naturalnym dominowały *C. sanguinea* (7%), *E. europaea* (4%) oraz *P. avium* (2%; tab. 4). W najniższej warstwie lasu oprócz wymienionych gatunków odnotowano obecność pięciu innych (trzech gatunków drzew i dwóch gatunków krzewów), i choć ich łączne zagęszczenie nieznacznie przekraczało 1300 szt. ha<sup>-1</sup>, to wart odnotowania jest sam

**Tabela 3. Zagęszczenie odnowienia naturalnego drzew i krzewów w poszczególnych pododdziałach rezerwatu (szt. ha<sup>-1</sup>) z podziałem na kategorie wiekowo-wysokościowe**

Table 3. Density of natural regeneration of trees and shrubs in the particular sub-units of the nature reserve (ind. ha<sup>-1</sup>; divided into age and height groups)

Pod-oddział Sub-unit	Zagęszczenie odnowienia naturalnego Density of natural regeneration				
	sumaryczne total	siewki seedlings	rośliny jednoroczne one-year-old plants	rośliny dwuletnie i starsze do wys. 0,5 m two-year-old plants and older, lower than 0.5 m	rośliny dwuletnie i starsze wyższe niż 0,5 m two-year-old plants and older, higher than 0.5 m
	szt. ha <sup>-1</sup> ind. ha <sup>-1</sup>			%	
a	45 300	15,1	18,2	40,1	26,6
b	136 600	17,9	4,7	69,7	7,7
c	46 036	21,2	14,0	47,9	16,9
d <sub>1</sub> *	118 273	5,8	38,9	44,1	11,2
d <sub>2</sub> *	28 800	0,7	0,3	51,7	47,2
f	61 457	4,4	13,9	72,1	9,7
g	67 233	19,8	3,3	56,5	20,4
h	32 831	3,2	6,2	78,9	11,7
i	23 882	13,6	8,0	53,8	24,6
j	25 200	0,5	2,6	57,8	39,0
k	56 300	5,7	15,6	64,1	14,6

\* d<sub>1</sub> – wartości na podstawie 22 poletek badawczych z „grądowej” części wydzielenia; d<sub>2</sub> – wartości na podstawie 4 poletek badawczych z „olszowej” części wydzielenia

d<sub>1</sub> – values based on 22 sample plots from ‘oak-hornbeam’ part of the sub-unit d; d<sub>2</sub> – values based on 4 sample plots from ‘alder’ part of the sub-unit d

**Tabela 4. Zagęszczenie odnowienia naturalnego (±SE) różnych gatunków drzew i krzewów (łącznie) w poszczególnych pododdziałach (szt. ha<sup>-1</sup>) oraz ich udział (%) w sumarycznym zagęszczeniu odnowienia naturalnego w danym pododdziale. Wartość 0,0 oznacza udział mieszczący się w przedziale (0; 0,05)**

Table 4. Density of natural regeneration (±SE) of various tree and shrub species (in total) in the particular sub-units of the nature reserve (ind. ha<sup>-1</sup>) and their share (%) in the total natural regeneration density of a given sub-unit. Value of 0.0 is included in the range of (0; 0.05)

Pododdział / Sub-unit	Gatunek Species	Zagęszczenie odnowienia naturalnego Density of natural regeneration						
		sumaryczne total	udział gatunku share of species	udział osobników martwych share of dead specimens	siewki seedlings	rośliny je- dnoroczne one-year-old plants	rośliny dwulet- nie i starsze do wys. 0,5 m two-year-old plants and older, lower than 0.5 m	rośliny dwulet- nie i starsze wyższe niż 0,5 m two-year-old plants and older, higher than 0.5 m
		szt. ha <sup>-1</sup> / ind. ha <sup>-1</sup>				%		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
a	<i>C. betulus</i>	9100 ±5443	20,1	0	0	48,4	50,5	1,1
	<i>F. excelsior</i>	7450 ±3512	16,4	0	63,1	12,8	23,5	0,7
	<i>A. campestre</i>	400 ±200	0,9	0	25,0	25,0	50,0	0
	<i>A. pseudoplatanus</i>	250 ±199	0,6	0	20,0	0	80,0	0
	<i>Q. robur</i>	200 ±107	0,4	0	0	25,0	75,0	0
	Krzewy (5 gat.)	27900	61,6	1,3	7,2	9,9	40,3	42,7
b	<i>F. excelsior</i>	88350 ±44297	64,7	0,3	18,1	1,0	80,1	0,8
	<i>A. pseudoplatanus</i>	9150 ±6804	6,7	0	2,2	0	95,6	2,2
	<i>C. betulus</i>	8850 ±5450	6,5	0	1,7	39,0	59,3	0
	<i>A. glutinosa</i>	3600 ±2729	2,6	0	95,8	2,8	1,4	0
	<i>U. laevis</i>	1050 ±845	0,8	0	23,8	61,9	14,3	0
	<i>Q. robur</i>	100 ±100	0,1	0	0	0	100	0
	<i>A. campestre</i>	50 ±50	0,0	0	0	0	100	0
	Krzewy (5 gat.)	25450	18,6	0,4	17,5	5,3	39,7	37,5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
c	<i>A. pseudoplatanus</i>	14582 ±3431	31,7	3,7	5,5	3,2	58,1	33,2
	<i>F. excelsior</i>	10982 ±5027	23,9	6,0	78,1	12,3	8,3	1,3
	<i>C. betulus</i>	7636 ±2214	16,6	0	0,5	49,5	45,2	4,8
	<i>U. laevis</i>	5527 ±3727	12,0	0	0	5,9	91,4	2,6
	<i>A. platanoides</i>	509 ±259	1,1	0	0	7,1	85,7	7,1
	<i>U. glabra</i>	473 ±318	1,0	30,8	7,7	38,5	53,8	0
	<i>F. sylvatica</i>	36 ±36	0,1	0	0	100	0	0
	Krzewy (5 gat.)	6291	13,7	4,0	5,2	4,0	54,9	35,8
d <sub>1</sub>	<i>C. betulus</i>	56255 ±27498	47,6	0,0	0,2	73,3	25,8	0,7
	<i>A. pseudoplatanus</i>	32655 ±6140	27,6	1,2	0,3	1,7	71,7	26,3
	<i>F. excelsior</i>	25891 ±7756	21,9	0,5	24,3	14,6	47,8	13,3
	<i>T. cordata</i>	109 ±75	0,1	0	0	0	83,3	16,7
	<i>Q. robur</i>	55 ±30	0,0	0	33,3	0	66,7	0
	<i>A. platanoides</i>	36 ±36	0,0	0	0	0	50,0	50,0
	<i>B. pendula</i>	18 ±18	0,0	0	100	0	0	0
	Krzewy (5 gat.)	3255	2,8	1,1	10,1	14,0	53,6	22,3
d <sub>2</sub>	<i>A. pseudoplatanus</i>	15200 ±5571	52,8	0,7	0	0,7	38,2	61,2
	<i>F. excelsior</i>	4600 ±3672	16,0	0	4,3	0	95,7	0
	<i>C. betulus</i>	2400 ±1532	8,3	0	0	0	95,8	4,2
	<i>U. laevis</i>	700 ±574	2,4	0	0	0	57,1	42,9
	Krzewy (3 gat.)	5900	20,5	0	0	0	33,9	66,1
f	<i>F. excelsior</i>	20571 ±11467	33,5	2,6	6,3	17,1	76,0	0,7
	<i>A. pseudoplatanus</i>	17714 ±4928	28,8	1,1	2,6	10,6	81,8	5,0
	<i>U. laevis</i>	7457 ±4249	12,1	1,5	0,0	13,4	69,3	17,2
	<i>C. betulus</i>	5257 ±2531	8,6	0,0	0,0	30,4	69,0	0,5
	<i>P. sylvestris</i>	1086 ±1086	1,8	5,3	78,9	15,8	5,3	0
	<i>A. platanoides</i>	29 ±29	0,0	0	0	0	100	0
	<i>Q. robur</i>	29 ±29	0,0	0	0	100	0	0
	Krzewy (6 gat.)	9314	15,2	2,1	0,9	3,4	57,1	38,7
g	<i>A. pseudoplatanus</i>	40633 ±10339	60,4	4,3	1,6	1,2	72,0	25,2
	<i>F. excelsior</i>	18267 ±9995	27,2	0,7	68,1	5,5	23,0	3,5
	<i>U. laevis</i>	1300 ±553	1,9	0	12,8	7,7	66,7	12,8
	<i>C. betulus</i>	733 ±255	1,1	0	0	63,6	36,4	0
	<i>A. platanoides</i>	33 ±33	0,0	0	0	0	100	0
	<i>Q. robur</i>	33 ±33	0,0	0	0	100	0	0
	Krzewy (6 gat.)	6233	9,3	3,7	1,1	2,1	53,5	43,3
h	<i>F. excelsior</i>	4308 ±2605	13,1	2,1	18,6	8,6	57,9	15,0
	<i>A. pseudoplatanus</i>	2031 ±999	6,2	1,5	0	0	81,8	18,2
	<i>C. betulus</i>	831 ±682	2,5	7,4	0	0	77,8	22,2
	<i>B. pendula</i>	62 ±42	0,2	0	50,0	50,0	0	0
	<i>Q. robur</i>	31 ±31	0,1	0	0	100	0	0
	Krzewy (5 gat.)	25569	77,9	2,3	0,8	6,3	82,6	10,3
i	<i>F. excelsior</i>	6118 ±2085	25,6	3,5	51,5	4,2	40,4	3,8
	<i>A. pseudoplatanus</i>	4235 ±1276	17,7	5,6	0,6	2,8	72,8	23,9
	<i>C. betulus</i>	1976 ±1076	8,3	0	0	65,5	34,5	0
	<i>U. laevis</i>	1247 ±1128	5,2	0	1,9	3,8	18,9	75,5
	<i>Q. petraea</i>	24 ±24	0,1	0	0	0	100	0
	Krzewy (5 gat.)	10282	43,1	4,3	0,5	1,8	61,8	35,9
	j	<i>A. pseudoplatanus</i>	12489 ±2718	49,6	2,1	0,7	2,1	59,8
<i>F. excelsior</i>		1422 ±554	5,6	0	3,1	6,3	68,8	21,9
<i>C. betulus</i>		1156 ±459	4,6	3,8	0	23,1	65,4	11,5
Krzewy (5 gat.)		10133	40,2	3,5	0	0,4	53,1	46,5
k	<i>C. betulus</i>	17800 ±15590	31,6	0	0,6	37,6	61,8	0
	<i>F. excelsior</i>	9000 ±2553	16,0	1,1	24,4	13,3	54,4	7,8
	<i>A. pseudoplatanus</i>	7000 ±2877	12,4	0	5,7	0	87,1	7,1
	<i>U. laevis</i>	500 ±500	0,9	0	0	80,0	20,0	0
	<i>Q. robur</i>	100 ±100	0,2	0	0	100	0	0
	Krzewy (5 gat.)	21900	38,9	0,9	2,3	1,8	63,9	32,0

\* d<sub>1</sub> i d<sub>2</sub> – jak w Tabeli 3 / d<sub>1</sub> and d<sub>2</sub> – as in Table 3

fakt ich występowania, gdyż odnowienie *U. glabra* oraz *F. sylvatica* w najniższej warstwie lasu można było spotkać jedynie w tym miejscu rezerwatu.

W wydzieleniu d (5,15 ha), pokrywającym największą część rezerwatu (ok. 22%), występuje grąd środkowoeuropejski, a w północno-wschodniej części, na niewielkim obszarze, drzewostan olszowy, pominięty w dalszej analizie.

Ponad 55% odnowienia naturalnego stanowiły w omawianym grądzie rośliny dwuletnie i starsze (do 1,3 m wysokości), a zaledwie 6% siewki (tab. 3). Spośród dwunastu gatunków drzew i krzewów odnotowanych w warstwie regeneracyjnej „grądowej” części pododdziału d, trzy gatunki typowo grądowe, tj. *C. betulus*, *A. pseudoplatanus* i *F. excelsior* (często spotykany na siedliskach najbardziej żyznych i wilgotnych), stanowiły ponad 97% całości odnowienia (tab. 4). Zagęszczenie pozostałych drzew gatunków typowych dla grądów (*T. cordata*, *Q. robur*, *A. platanoides*) nie przekraczało łącznie 200 szt. ha<sup>-1</sup>. W omawianym grądzie zagęszczenie krzewów (*C. sanguinea*, *E. europaea*, *P. avium*, *C. avellana*, *S. nigra*) nie przekraczało 3% sumarycznego zagęszczenia roślin w odnowieniu.

W pododdziale f występuje zdegenerowana postać grądu *Galio sylvatici-Carpinetum* (spinetyzowany grąd). Sumaryczne zagęszczenie odnowienia naturalnego wynosiło tu 61 457 szt. ha<sup>-1</sup>, z czego 83% stanowiły młode drzewa *F. excelsior*, *A. pseudoplatanus*, *U. laevis*, *C. betulus*, *A. platanoides* i *Q. robur* (tab. 4). W odnowieniu dominowały drzewa dwuletnie i starsze o wysokości do 0,5 m (72%). Spośród krzewów odnotowanych w tym pododdziale, najliczniej odnawiał się *C. sanguinea*.

W drzewostanie sosnowym, w celu jego przebudowy, założono dwa gniazda z odnowieniem sztucznym. Na każdym z gniazd (po 0,3 ha) w 2010 roku sztucznie wprowadzono sadzonki dębu szypułkowego (zagęszczenie początkowe: 5700 szt. ha<sup>-1</sup>) i bezszypułkowego (830 szt. ha<sup>-1</sup>), lipy (830 szt. ha<sup>-1</sup>), grabu (620 szt. ha<sup>-1</sup>), jaworu (580 szt. ha<sup>-1</sup>) i jesionu (330 szt. ha<sup>-1</sup>). W 2012 r., oprócz sadzonek wymienionych gatunków, na gniazdach odnotowano drzewa i krzewy naturalnego pochodzenia, a ich zagęszczenie (tab. 5) wskazuje na duży potencjał regeneracyjny. Na sztucznych gniazdach na uwagę zasługuje stosunkowo niewielkie zagęszczenie siewek i roślin jednorocznych najbardziej pożądaných gatunków grądowych, łącznie nieprzekraczające 400 szt. ha<sup>-1</sup>. Ponadto nie sposób pominąć bardzo dużego zagęszczenia nalotu sosnowego, a więc gatunku niepożądanego na występującym tu siedlisku.

W wydzieleniu g ponad 60% odnowienia naturalnego stanowiły osobniki *A. pseudoplatanus*, a 27% – *F. excelsior* (tab. 4). Zagęszczenie pozostałych gatunków drzew nie przekraczało łącznie 2100 szt. ha<sup>-1</sup>. Wyjątko-

wo niewielki, w porównaniu do innych części rezerwatu, był udział odnowienia grabu (1%), pomimo iż drzewa tego gatunku dominują w warstwie drzew niskich (tab. 1). Podobnie jak w przypadku wcześniej omawianych pododdziałów, również w wydzieleniu g najliczniej reprezentowaną grupą wiekową odnowienia były drzewa i krzewy dwuletnie i starsze. Na uwagę zasługuje brak nalotu gatunków dominujących w górnej warstwie drzewostanu – *B. pendula* i *P. sylvestris*.

W wydzieleniu h (1,96 ha) w odnowieniu naturalnym zdecydowanie dominowało młode pokolenie *E. europaea*, stanowiące ponad 71% wszystkich odnotowanych w omawianej warstwie drzew i krzewów. Spośród drzew najlepiej w tym pododdziale odnawiał się *F. excelsior* (tab. 4), w którego odnowieniu dominowały rośliny dwuletnie i starsze (73%). Wśród stosunkowo licznych drzewek *A. pseudoplatanus* i *C. betulus* w ogóle nie odnotowano roślin tegorocznych ani jednorocznych. Udział dębu szypułkowego w odnowieniu był marginalny (31 szt. ha<sup>-1</sup>).

W wydzieleniu i (2,72 ha) na siedlisku łągu wiązo-wo-dębowego w odnowieniu naturalnym dominował jesion i jawor (tab. 4). Pomimo dużego udziału olszy w górnych warstwach drzewostanu, nie odnotowano tu najmłodszego pokolenia tego gatunku. Nie stwierdzono również młodych drzewek dębu szypułkowego. Pojawiło się natomiast, choć bardzo nielicznie, odnowienie dębu bezszypułkowego (24 szt. ha<sup>-1</sup>); było to jedyne miejsce w rezerwacie, gdzie na powierzchniach próbnych odnotowano młode pokolenie tego gatunku. Udział krzewów w odnowieniu naturalnym wyniósł 43%, a ich zagęszczenie sumaryczne 10 282 szt. ha<sup>-1</sup>, z czego większość stanowiły *C. sanguinea* (3294 szt. ha<sup>-1</sup>), *E. europaea* (3224 szt. ha<sup>-1</sup>) oraz *P. avium* (3082 szt. ha<sup>-1</sup>). Pozostałe gatunki krzewów (*C. avellana* i *S. nigra*) nie przekraczały łącznie 700 szt. ha<sup>-1</sup>.

Zagęszczenie odnowienia naturalnego w pododdziale j (1,56 ha) wynosiło 25 200 szt. ha<sup>-1</sup> (tab. 3), z czego połowa przypadła na *A. pseudoplatanus* (tab. 4). Spośród gatunków krzewów najliczniej występował dereń świdwa, którego udział w odnowieniu stanowił ponad 20%. W wydzieleniu j nalot tegoroczny oraz rośliny jednoroczne tworzyły grupy mniej liczne niż w pozostałych wydzieleniach rezerwatu (tab. 3).

W pododdziale k występuje spinetyzowana postać grądu. Podobnie jak w wydzieleniu f, tutaj również w 2010 roku założono dwa gniazda odnowieniowe o powierzchni 0,3 ha każde. Na gniazdach wprowadzono sadzonki następujących gatunków: *Q. robur* (2380 szt. ha<sup>-1</sup>), *C. betulus* (1930 szt. ha<sup>-1</sup>), *A. pseudoplatanus* (1000 szt. ha<sup>-1</sup>), *T. cordata* (830 szt. ha<sup>-1</sup>), *F. excelsior* (500 szt. ha<sup>-1</sup>), *A. platanoides* (170 szt. ha<sup>-1</sup>) oraz *Q. petraea* (70 szt. ha<sup>-1</sup>). Analizując stan odnowienia na tych gniazdach, stwierdzono znikome zagęszczenie

**Tabela 5. Zagęszczenie odnowienia naturalnego i sztucznego ( $\pm$ SE) różnych gatunków drzew i krzewów w gniazdach założonych w drzewostanach sosnowych (szt.  $\text{ha}^{-1}$ ) oraz udział tych gatunków (%) w sumarycznym zagęszczeniu odnowienia (żywego oraz martwego) w gniazdach danego pododdziału**

Table 5. Density of natural and planted regeneration ( $\pm$ SE) of various tree and shrub species in the gap areas established in Scots pine stands (ind.  $\text{ha}^{-1}$ ) and their share in the total regeneration's density (living and dead) of a given sub-unit

Pododdział Sub-unit	Gatunek Species	Zagęszczenie odnowienia naturalnego i sztucznego Density of natural and planted regeneration												
		sumaryczne total	udział gatunku share of species	udział osobników martwych share of dead specimens	siewki seedlings		rośliny jednoroczne one-year-old plants		rośliny dwuletnie i starsze do wys. 0,5 m two-year-old plants and older, lower than 0,5 m		rośliny dwuletnie i starsze wyższe od 0,5 m two-year-old plants and older, higher than 0,5 m		rośliny wyższe od 1,3 m older plants, higher than 1.3 m	rośliny ścięte cutted plants
					3	4	5	6	7	8	9	10		
1	2	%												
f	<i>P. sylvestris</i>	114520 $\pm$ 41087	75,2	29,2	0	0,3	90,2	3,0	0	0	0	6,5		
	<i>A. pseudoplatanus</i>	12960 $\pm$ 4797	8,5	0	0	0,3	33,0	36,1	3,1	3,1	27,5			
	<i>C. betulus</i>	4800 $\pm$ 864	3,2	0	0	2,5	36,7	42,5	10,0	10,0	8,3			
	<i>F. excelsior</i>	3960 $\pm$ 3305	2,6	2,0	1,0	6,1	38,4	48,5	2,0	2,0	4,0			
	<i>B. pendula</i>	3640 $\pm$ 1198	2,4	1,1	0	0	6,6	29,7	7,7	7,7	56,0			
	<i>C. avellana</i>	3160 $\pm$ 1792	2,1	0	0	0	5,1	19,0	1,3	1,3	74,7			
	<i>Q. robur</i>	2920 $\pm$ 820	1,9	0	0	0	19,2	79,5	1,4	1,4	0			
	<i>U. laevis</i>	2400 $\pm$ 2356	1,6	0	0	0	5,0	45,0	33,3	33,3	16,7			
	<i>C. sanguinea</i>	1320 $\pm$ 798	0,9	0	0	6,1	45,5	42,4	3,0	3,0	3,0			
	<i>T. cordata</i>	720 $\pm$ 278	0,5	0	0	0	0	38,9	33,3	33,3	27,8			
	<i>B. pubescens</i>	520 $\pm$ 231	0,3	0	0	0	7,7	46,2	0	0	46,2			
	<i>Q. petraea</i>	440 $\pm$ 256	0,3	0	0	0	18,2	81,8	0	0	0			
	<i>S. aucuparia</i>	360 $\pm$ 242	0,2	0	0	0	11,1	11,1	66,7	66,7	11,1			
	<i>E. europaea</i>	200 $\pm$ 123	0,1	0	0	0	60,0	40,0	0	0	0			
	<i>P. tremula</i>	120 $\pm$ 120	0,1	0	0	66,7	0	0	33,3	33,3	0			
	<i>P. avium</i>	80 $\pm$ 53	0,1	0	0	0	50,0	50,0	0	0	0			
	<i>P. serotina</i>	40 $\pm$ 40	0,0	0	0	0	0	0	0	0	100			
	<i>S. caprea</i>	40 $\pm$ 40	0,0	0	0	0	0	0	0	0	100			
	<i>S. nigra</i>	40 $\pm$ 40	0,0	0	0	0	0	100	0	0	0			
k	<i>C. betulus</i>	23480 $\pm$ 11672	30,7	0	0,2	1,2	63,7	30,5	1,5	1,5	2,9			
	<i>A. pseudoplatanus</i>	20680 $\pm$ 5770	27,0	0,6	0	0	12,8	23,4	19,3	19,3	44,5			
	<i>C. sanguinea</i>	13160 $\pm$ 4298	17,2	0	0	0,3	6,1	22,2	51,4	51,4	20,1			
	<i>P. sylvestris</i>	7760 $\pm$ 5463	10,1	1,0	0	0,5	97,4	1,5	0	0	0,5			

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>C. avellana</i>	2800 ±888	3,7	0	0	0	10,0	14,3	2,9	72,9
	<i>E. europaea</i>	2360 ±959	3,1	0	0	0	30,5	62,7	3,4	3,4
	<i>F. excelsior</i>	2040 ±1186	2,7	0	0	2,0	41,2	54,9	2,0	0
	<i>S. nigra</i>	1040 ±322	1,4	11,5	0	0	7,7	42,3	15,4	34,6
	<i>T. cordata</i>	1000 ±255	1,3	0	0	0	0	48,0	36,0	16,0
	<i>Q. robur</i>	680 ±274	0,9	0	0	0	58,8	41,2	0	0
	<i>B. pendula</i>	560 ±392	0,7	0	0	0	0	35,7	0	64,3
	<i>P. avium</i>	440 ±193	0,6	0	0	0	0	90,9	9,1	0
	<i>P. tremula</i>	200 ±200	0,3	0	0	0	20,0	60,0	0	20,0
	<i>U. laevis</i>	160 ±88	0,2	0	0	0	25,0	50,0	25,0	0
	<i>A. platanoides</i>	120 ±85	0,2	0	0	0	0	66,7	0	33,3
	<i>P. alba</i>	40 ±40	0,1	0	0	0	100	0	0	0
	<i>R. cathartica</i>	40 ±40	0,1	0	0	0	0	0	100	0

siewek oraz roślin jednorocznych (poniżej 440 szt. ha<sup>-1</sup>, z czego 82% to drzewa gatunków grądowych). Młode pokolenie grabu oraz jaworu stanowiło tutaj największą część odnowienia naturalnego (tab. 5). Z kolei sosna zwyczajna, dominująca w drzewostanie otaczającym gniazda, odnawiała się słabo w porównaniu z sosną w pododdziale f, tak że jej udział wynosił nieco ponad 10% ogółu drzew i krzewów w najniższej warstwie lasu. Poza gniazdami zagęszczenie odnowienia naturalnego wynosiło 56 300 szt. ha<sup>-1</sup> (tab. 3), z czego najliczniejszą grupę stanowiły rośliny dwuletnie i starsze. Najliczniej występującymi gatunkami w odnowieniu były *C. betulus* oraz *C. sanguinea*, a najmniej licznym – *Q. robur* (tab. 4).

#### 4. Dyskusja

Sumaryczne średnie zagęszczenie odnowienia naturalnego wszystkich gatunków na całym obszarze rezerwatu sięga 60 000 szt. ha<sup>-1</sup>, znacznie przekracza zatem zagęszczenie rekomendowane przy sztucznych nasadzeniach (Modrý et al. 2004; Zasady hodowli lasu 2012). Najważniejsze gatunki grądowe stanowią prawie 75% całości odnotowanych młodych drzew i krzewów. Spośród wszystkich gatunków wykazanych w rezerwacie najliczniej odnawia się *F. excelsior* (blisko 32% całości odnowienia). Chwistek (2007) w badaniach struktury składu gatunkowego drzewostanów Ojcowskiego Parku Narodowego, w tym rosnących na siedliskach grądowych, stwierdził zbliżony udział odnowienia jesionu, wynoszący prawie 26% całego nalotu. Wspomniany autor wykazał jedynie nalot do 0,5 m wysokości, pomijając w analizie siewki jednoroczne. Biorąc pod uwagę tylko grupy roślin analizowane przez Chwistka (2007), ustalono, że udział młodego pokolenia jesionu w całości odnotowanego w rezerwacie odnowienia wynosi nieco ponad 33% (11 523 szt. ha<sup>-1</sup>). Z kolei wyniki uzyskane przez Modrego i współautorów (2004) dotyczące odnowienia naturalnego w 120-letnim drzewostanie bukowym z domieszką grabu i jaworu, wykazują nieco większe zagęszczenia jesionu. Średnie zagęszczenie jesionu w cytowanych badaniach oszacowano na 27 000 szt. ha<sup>-1</sup>, co stanowiło 18% całości stwierdzonego odnowienia naturalnego. Natomiast Bobiec (2007) w zbiorowisku *Tilio-Carpinetum* w Puszczy Białowieskiej, zarówno w lukach, jak i pod okapem drzewostanu, stwierdził śladowy (średnio poniżej 3%) udział odnowienia jesionu. Na uwagę zasługuje fakt, że znacząca część młodych osobników jesionu nie dorasta do warstwy podrostu wysokiego. Problem ten zauważyli w swoich badaniach także Chwistek (2007) i Miścicki (2012), którzy wykazali niewielki udział drzew tego gatunku przechodzących do wyższych warstw drze-

wostanu. Również w obrębie badanego rezerwatu udział jesionów w warstwie podrostu (tutaj powyżej 1,3 m wysokości) wynosi zaledwie 3% (Wiczyńska et al. 2013). Świadczy to o stosunkowo szybkim zamieraniu jesionu w warstwie nalotu i podrostu niskiego, co może być spowodowane warunkami świetlnymi niekorzystnymi dla młodych osobników tego gatunku, charakteryzującego się umiarkowaną światłożądnością (Faliński, Pawlaczyk 1995). Udział jesionów starszych w badanych warstwach nalotu i podrostu niskiego (64%) wskazuje niejako na „oczekiwanie” młodych osobników na dogodniejsze warunki wzrostu. Przyczyną zamierania młodych drzewek jesionu nie jest raczej notowana od końca ubiegłego wieku choroba zamierania jesionu, powodowana przez grzyba *Chalara fraxinea* (np. Schumacher et al. 2010; Kowalski, Kraj 2012), gdyż udział martwych osobników jesionu w całości odnowienia tego gatunku w obrębie rezerwatu wynosi jedynie 1%.

Młode osobniki *A. pseudoplatanus* stanowią w rezerwacie „Czmoń” ponad 23% całości odnowienia, pomimo iż udział drzew tego gatunku w górnych warstwach lasu wynosi tylko nieco ponad 4% (Wiczyńska et al. 2013). Nalot i podrost jaworu notowany jest w każdym z pododdziałów, dorosłe drzewa występują natomiast tylko w siedmiu wydzieleniach. Warunki świetlne panujące w rezerwacie są wystarczające dla rozwoju młodego pokolenia jaworu, który uważany jest za gatunek umiarkowanie tolerancyjny na niedostatek światła (Boratyński, Filipiak 1999; Saniga, Balanga 2008; Szwagrzyk et al. 2012). Warto także zwrócić uwagę na duże zagęszczenie tego gatunku w drzewostanach sosnowych rosnących na terenie rezerwatu (w wydzieleniu f – 17 700 szt. ha<sup>-1</sup>, a w wydzieleniu k – 7000 szt. ha<sup>-1</sup>). Taki układ spotyka się także na Pomorzu, gdzie w drzewostanach sosnowych stwierdza się ekspansję jaworu czy klonu (Danielewicz, Pawlaczyk 2004b). Gieruszyński (1961), badając dynamikę rozwojową rezerwatu cisowego, zauważył, że spośród wykazanych tam gatunków siedlisk lasowych, łęgowych i olsowych jawor charakteryzuje się największą dynamiką sukcesyjną. Emborg (1998) z kolei nazywa masowe pojawianie się jaworu wręcz niepożądanym z punktu widzenia stwarzania konkurencji dla odnowienia gatunków docelowych.

Odnowienie grabu stanowi średnio 17% sumarycznej liczebności młodych drzew i krzewów na badanym obszarze, jednakże w poszczególnych wydzieleniach jego udział jest wyraźnie zróżnicowany. Najlepsze warunki rozwoju grab znajduje w pododdziale d, gdzie stanowi prawie 48% całości odnowienia, natomiast najmniej licznie (1,1% udziału) występuje w wydzieleniu g. Sama obecność grabu w górnych warstwach drzewostanu nie musi mieć wpływu na zagęszczenie młodych osobników tego gatunku. Na przykład w pododdziałach

h oraz d, gdzie udział osobników *C. betulus* w drugim piętrze drzewostanu jest jednakowy (Wiczyńska et al. 2013), zagęszczenie odnowienia tego gatunku różni się blisko dwudziestokrotnie (tab. 4). Losowe rozmieszczenie siewek, odwzorowujące rozmieszczenie nasion docierających do dna lasu drogą barochorii oraz wtórnie zoochorii (Faliński, Pawlaczyk 1993), przy również losowym zakładaniu poletek doświadczalnych, może mieć niewielki wpływ na ocenę liczebności zagęszczenia. Dobrowolska (2006) w badaniach odnowienia naturalnego pod okapem drzewostanu sosnowego, rosnącego na żyznym siedlisku lasowym, wykazała liczebność nalotu grabu równą 200 750 szt. ha<sup>-1</sup>, co stanowiło prawie 89% całości odnowienia naturalnego. Wykazana przez autorkę liczebność nalotu grabowego blisko dwudziestokrotnie przewyższa zagęszczenie odnowienia grabu w rezerwacie przyrody „Czmoń” – zarówno średnie dla całego rezerwatu, jak i średnie tylko dla dwóch pododdziałów z dominacją sosny w górnej warstwie drzewostanu (f oraz k). Analiza danych dla pododdziału d – jednego z najlepiej zachowanych fragmentów lasu grądowego (*Galio-Carpinetum*) w Wielkopolsce (Żukowski, Jackowiak 1992, za Lisiewska, Król 2007), pokazuje, że zagęszczenie młodych grabów w tym wydzieleniu, choć stanowiące prawie 48% całości odnowienia, jest ponadczterokrotnie mniejsze od zagęszczenia wykazanego przez Dobrowolską (2006). Przyczyn tak liczego odnowienia grabu wykazanego przez Dobrowolską (2006) należy upatrywać zarówno w korzystnych warunkach mikrosiedliskowych, jak i w zdolności regeneracyjnej siedliska pod drzewostanem sosnowym. Dane uzyskane w badaniach prowadzonych na mniej żyznych siedliskach (np. Mirschel et al. 2011) ukazują zdecydowanie mniejsze zagęszczenie grabu w odnowieniu naturalnym.

Z pozostałych gatunków pożądaných w zbiorowiskach grądowych, jedynie *U. laevis* charakteryzuje się zauważalnym zagęszczeniem młodych osobników w warstwie odnowienia naturalnego. Udział tego gatunku w sumarycznej liczbie młodych drzew odnotowanych w rezerwacie wynosi niespełna 3%.

Nalot *A. platanoides*, *Q. robur* i *T. cordata* stanowi 0,2% sumarycznej liczebności odnowienia. Niewielkie zagęszczenie odnowienia lipy i klonu można tłumaczyć znikomą liczbą dojrzałych drzew tych gatunków w górnych warstwach drzewostanów. Nieznaczną ilość młodych osobników dębu, mimo dominującego udziału w znacznej części rezerwatu w warstwie drzew, jest natomiast sprawą niepokojącą. Dąb cechuje się odmienną od grabu strategią życiową. Zdaniem Falińskiego i Pawlaczyka (1993), Danielewicza i Pawlaczyka (2004a) oraz Palucha (2012) stałą obecność w grądzie dąb zawdzięcza trwałości osobniczej drzew, co pozwala na pojawianie się i rozwój odnowienia naturalnego nawet

przy niewielkim prawdopodobieństwie uzyskania sukcesu reprodukcyjnego w kolejnych latach. Ponadto dąb szypułkowy jest gatunkiem trudno odnawiającym się (Lorimer et al. 1994; Harmer et al. 2005; Bobiec, Jaszcz 2010), co może wynikać z dużej wrażliwości tego gatunku na niedobór wody i składników pokarmowych w wierzchnich poziomach gleby (Modrzyński et al. 2006; Mirschel et al. 2011). Emborg i współautorzy (1996) zauważają ogólny brak znaczącego sukcesu regeneracyjnego dębu w dzisiejszych czasach. W przypadku rezerwatu „Czmoń” brak masowego odnawiania się dębu można tłumaczyć tym, że fragmenty drzewostanów z dużym udziałem dębu nie wkroczyły jeszcze w fazę terminalną (Plan ochrony... 2006; Wiczyńska et al. 2013), w której powstające po wypadaniu drzew luki mogłyby stanowić dogodny warunki dla rozwoju nalotu dębowego (Saniga, Balanga 2008; Bobiec, Jaszcz 2010), a także znacznym udziałem grabu w wyższych warstwach drzewostanu w większości pododdziałów, co zdaniem Zerbe (2002) oraz Palucha i Bielaka (2009) może hamować odnowienie gatunków potrzebujących więcej światła. Nie ulega wątpliwości, że dąb – jeden z najważniejszych w Polsce gatunków liściastych (Dobrowolska 2006; Ceitel 2006) – powinien być traktowany ze szczególną uwagą w procesach przebudowy drzewostanu z wykorzystaniem odnowienia naturalnego (Mirschel et al. 2011). Przygotowanie gleby, zalecane w celu wzmocnienia szans regeneracji dębu (Nilsson et al. 1996; Löf et al. 1998; Harmer et al. 2005), na obszarach chronionych kłóci się z ideą ochrony całych ekosystemów. W przypadku rezerwatów, w celu zwiększenia regeneracji dębu można w ich sąsiedztwie, polepszyć warunki bytowania ptaków, które odgrywają niebagatelną rolę w procesie rozsiewania żołądźi (Mosandl, Kleinert 1998; Götmark et al. 2005; Danielewicz, Pawlaczyk 2006; Mirschel et al. 2011; Paluch 2012).

W wydzieleniach f oraz k, w celu przebudowy drzewostanów sosnowych, zdecydowano się na założenie czterech gniazd odnowieniowych na łącznej powierzchni 1,2 ha. Niektórzy badacze zalecają tego typu zabiegi nawet w rezerwach (np. Jakubowska-Gabara 1992). W 2010 roku na zrębach wprowadzono sadzonki gatunków pożądaných w grądzie (por. Wyniki). Porównując stan oraz strukturę gatunkową i wiekową odnowienia na gniazdach z odnowieniem naturalnym na pozostałym obszarze ww. pododdziałów (4,01 ha), należy odpowiedzieć na pytanie, czy wycięcie drzewostanu i wprowadzenie odnowienia sztucznego było uzasadnione. W podokapowej części pododdziałów f oraz k sumaryczne średnie zagęszczenie najbardziej pożądaných gatunków grądowych (*F. excelsior*, *A. pseudoplatanus*, *C. betulus*, *U. laevis*, *Q. robur* oraz *A. platanoides*) wynosi 42 729 szt. ha<sup>-1</sup> i stanowi prawie 73% całości odnowienia w tych wydzieleniach. Struk-

tura wiekowa oraz gatunkowa nie odbiega w tych wydzieleniach od średniej dla całego rezerwatu. Götmark i współautorzy (2005) oceniają jako naturalne pojawianie się odnowienia gatunków liściastych w drzewostanach z dominacją gatunków iglastych. Potwierdzają to wyniki Zerbe (2002), który twierdzi, że w drzewostanach sosnowych na żyznych siedliskach lasowych gatunki o mniejszych wymaganiach troficznych zmniejszają swój udział, ustępując miejsca bardziej wymagającym gatunkom liściastym. Jest to jego zdaniem związane ze wzrostem zawartości składników pokarmowych w organicznych warstwach gleby, co z kolei jest wypadkową naturalnej regeneracji gleby po zaprzestaniu eksploatacji drzewostanu. Z tezą tą zgadza się Czerepko (2004), który twierdzi nawet, że regeneracja warunków w kierunku potencjalnego siedliska następuje prawie równocześnie z chwilą wprowadzenia drzewostanu sosnowego.

Ogólną liczbę młodych drzew i krzewów odnotowanych na powierzchniach badawczych w gniazdach oszacowano średnio na 114 400 szt. ha<sup>-1</sup> (wliczając osobniki powyżej 1,3 m wysokości oraz osobniki ogłowione podczas czyszczeń wczesnych w 2011 roku), z czego najwyżej 7900 szt. ha<sup>-1</sup> pochodzi z odnowienia sztucznego. Na tak dużą sumaryczną liczebność składa się głównie sosna, stanowiąca ponad 53% ogólnej liczby odnowienia (61 140 szt. ha<sup>-1</sup>). Dla porównania, udział młodych osobników tego gatunku w części podokapowej wydzieleni f i k nie przekracza 1%. Co więcej – tylko 6% odnowienia naturalnego *P. sylvestris* odnotowanego wewnątrz gniazd przekracza wysokość 0,5 m, co pozwala przypuszczać, że zagęszczenie siewek tego gatunku było niewielkie przed założeniem gniazd. Wyłączając z analiz nalot sosnowy oraz nasadzenia sztuczne, można uznać, że struktura gatunkowa odnowienia naturalnego zbliżona jest do tej w pododdziale d (z części „grądowej”; tab. 4). Rozpatrując jednak rzeczywistą liczebność odnowienia, należy stwierdzić, że zagęszczenie młodych drzew gatunków grądowych w gniazdach jest stosunkowo niewielkie w porównaniu z zagęszczeniem odnowienia w innych częściach drzewostanu (pięciokrotnie mniejsze niż w „grądowej” części pododdziału d oraz dwukrotnie mniejsze niż średnia w podokapowej części drzewostanów pododdziału f oraz k). W gniazdach na uwagę zasługuje brak naturalnego odnowienia dębów: szypułkowego i bezszypułkowego oraz lipy drobnolistnej, których średnie zagęszczenie jest niższe od liczby sadzonek wprowadzonych sztucznie.

Analizując powyższe wyniki, można wnioskować, iż wycięcie fragmentów drzewostanu sosnowego oraz założenie gniazd z odnowieniem sztucznym stworzyło dogodny warunki kiełkowania nasion sosny – gatunku niepożądanego na siedlisku grądu. Założenie gniazd wy-

daje się być nieuzasadnione. Potwierdza to dynamicznie rozwijające się tu odnowienie naturalne gatunków grądowych. Struktura odnowienia w sosnowych fragmentach drzewostanu pozwala przypuszczać, iż regeneracja zbiorowiska w kierunku potencjalnej roślinności właściwej dla grądu może z powodzeniem następować na drodze spontanicznych procesów. Według niektórych autorów istnieje duże prawdopodobieństwo odtworzenia się roślinności potencjalnej bez ingerencji człowieka (np. Keczyński 2007). Może to nastąpić już w drugim pokoleniu lasu, dlatego Karczmarski i Kunz (2010) poddają w wątpliwość wykonywanie jakichkolwiek zabiegów gospodarczych w rezerwach. Według innych autorów roślinność może powrócić do stanu zgodnego z siedliskiem dopiero po wykluczeniu czynników degenerujących (Mąkosa 1991; Czerepko 2004).

Przestrzenne zróżnicowanie roślinności w lasach klimatu umiarkowanego stwarza specyficzny mikroklimat, znacząco wpływający na stan procesu regeneracji (Podlaski 2010). Rezerwat przyrody „Czmoń”, mimo zróżnicowanego stopnia zdegenerowania drzewostanów stwarza ogólnie dobre warunki dla naturalnego odnowienia lasu. Wskazuje na to znaczący udział gatunków grądowych w każdej z warstw lasu. W drzewostanach objętych ochroną różnorodność gatunkowa może być zdecydowanie większa od tej w drzewostanach gospodarczych (Graae, Heskjær 1997). To z kolei może mieć ogromny wpływ na dynamikę odtwarzania się fitocenozy w rezerwacie. Należy również przypuszczać, że brak młodych drzew dębów w warstwie regeneracyjnej jest stanem przejściowym. Po przejściu drzewostanów rezerwatu do fazy terminalnej, poprzez wydzielanie się drzew z górnych warstw drzewostanu, zwiększy się dostęp światła do dna lasu, co z kolei stworzy bardziej dogodne warunki dla wzrostu i rozwoju siewek dębu szypułkowego (Danielewicz, Pawlaczyk 2006; Dobrowolska 2006; Bobiec, Jaszcz 2010).

## 5. Wnioski

Rezerwat przyrody „Czmoń” jest obiektem, w którym istnieją dogodne warunki do obserwacji spontanicznego procesu regeneracji fitocenozy zdegenerowanych oraz rozwoju fitocenozy zbliżonych do stanu naturalnego. Analiza stanu i struktury odnowienia naturalnego w omawianym rezerwacie pozwala na sformułowanie następujących wniosków:

– dynamiczne procesy przekształceń we wszystkich zdegenerowanych fitocenozach w rezerwacie przyrody „Czmoń” postępują w kierunku pożądanej grądowej roślinności potencjalnej, a naturalnie zachodzące procesy samoregulacyjne w zdegenerowanych zbiorowiskach leśnych są wystarczające do przebudowy drzewostanów

o składzie gatunkowym niezgodnym z warunkami siedliskowymi,

– przebudowa drzewostanów w rezerwacie jest zbędna, o czym świadczy struktura gatunkowa odnowienia naturalnego, które odnotowano w sztucznie założonych gniazdach w drzewostanach sosnowych, oraz jego liczebność,

– mały udział młodych osobników jesionu wyniosłego w warstwie podrostu wyższego, choć jest to najliczniej odnawiający się gatunek spośród drzew występujących w rezerwacie, występujący we wszystkich warstwach lasu, może wynikać z dużego zagęszczenia odnowienia naturalnego innych gatunków drzew i krzewów, a tym wzmoczonej konkurencji o ograniczone zasoby (przestrzeń i światło),

– ze względu na prowadzoną do niedawna w rezerwacie ekstensywną gospodarkę leśną i utrzymywanie pełnego zwarcia drzewostanu w grądowej części rezerwatu, panujące tu warunki świetlne, wynikające z braku naturalnie powstałych luk, są niekorzystne dla odnowienia naturalnego dębów, choć niewielkie jego zagęszczenie wydaje się być stanem przejściowym.

## Literatura

- Balcerkiewicz S. 1991. Wybrane problemy ochrony rezerwatowej na tle degeneracji fitocenozy leśnych w Wielkopolskim Parku Narodowym. *Prądnik. Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, 4: 113–123.
- Bernat Z. 1989. Charakterystyka przyrodnicza rezerwatu przyrody „Czmoń”. Maszynopis, Praca magisterska, Katedra Urządzania Lasu SGGW, Warszawa.
- 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.
- Bobiec A., Jaszcz E. 2010. Dąb szypułkowy w Białowieżskim Parku Narodowym: fala naturalnego odnowienia? *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody*, 29 (2): 63–80.
- Boratyński A., Filipiak M. 1999. Zarys ekologii. w: Klony *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Acer pseudo-platanus* L. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 275–327. ISBN 83-88163-11-6.
- Ceitel J. 2006. Lasy dębowe w Polsce. w: Dęby *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 114–145. ISBN 83-60247-22-6.
- Chwistek K. 2007. Kierunki i dynamika zmian składu gatunkowego i struktury drzewostanów Ojcowskiego Parku Narodowego w latach 1990–2003. *Prądnik. Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, 17: 95–111.
- Czerepko J. 2004. Rola drzewostanu sosnowego w rozwoju fitocenozy na siedlisku lasu grądowego. *Leśne Prace Badawcze*, 4: 77–102.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2004a. 9170 Grąd środkowoeuropejski i subkontynentalny *Galio-Carpinetum* i *Tilio-*

- Carpinetum*. w: Herlich J. (red.). Lasy i bory. Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo Środowiska, Warszawa. Tom 5: 113–137. ISBN 83-86564-43-1.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2004b. 9160 Grąd subatlantycki (*Stellario-Carpinetum*). w: Herlich J. (red.). Lasy i bory. Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo Środowiska, Warszawa. Tom 5: 104–112. ISBN 83-86564-43-1.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2006. Rola dębów w strukturze i funkcjonowaniu fitocenozy. w: Dęby *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 474–564. ISBN 83-60247-22-6.
- Dobrowolska D. 2006. Oak natural regeneration and conversion processes in mixed Scots pine stands. *Forestry*, 79 (5): 503–513.
- Emborg J. 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 106: 83–95.
- Emborg J., Christensen M., Heilmann-Clausen J. 1996. The structure of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest and Landscape Research*, 1 (4): 311–333.
- Faliński J.B., Pawlaczyk P. 1993. Zarys ekologii. w: Grab zwyczajny *Carpinus betulus* L. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań: 157–264. ISBN 83-85599-27-4.
- Faliński J.B., Pawlaczyk P. 1995. Zarys ekologii. w: Jesion wyniosły *Fraxinus excelsior* L. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań: 217–306. ISBN 83-85599-87-8.
- Gieruszyński T. 1961. Struktura i dynamika rozwojowa drzewostanów rezerwatu cisowego w Wierchlesie. *Ochrona Przyrody*, 27: 41–90.
- Götmarmark F., Fridman J., Kempe G., Norden B. 2005. Broad-leaved tree species in conifer-dominated forestry: Regeneration and limitation of saplings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 214: 142–157.
- Graae B.J., Heskjær V.S. 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 96: 111–123.
- Harmer R., Boswell R., Robertson M. 2005. Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *Forestry*, 78 (1): 21–32.
- Jakubowska-Gabara J. 1992. Wpływ gospodarki zrębowej na zbiorowiska leśne rezerwatu Puszcza Mariańska. *Acta Universitatis Lodziana*, 9: 3–22.
- Jaszczak R., Magnuski K., Miotke M., Piątkowski S. 2011. Problemy przebudowy lasów w Polsce – zagadnienia ogólne. *Nauka Przyroda Technologie*, 5 (3): #21.
- Karczmarzski J., Kunz Ł. 2010. Budowa i struktura naturalnego drzewostanu bukowego w rezerwacie „Zamkowa Góra” koło Kartuz. *Leśne Prace Badawcze*, 71 (3): 239–248.
- Keczyński A. 2007. Regeneracja gądoży *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962 w następstwie dawnego użytkowania lasu w Białowieżskim Parku Narodowym. *Sylwan*, 1: 58–65.
- Kondracki J. 2002. Geografia regionalna Polski. PWN, Warszawa. ISBN 83-01138-97-1.
- Kowalski T., Kraj W. 2012. Badania nad zamieraniem jesionu w drzewostanach Nadleśnictwa Rokita. *Acta Agraria et Silvicultura, Series Silvestris*, 50: 3–22.
- Lisiewska M., Król M. 2007. Macromycetes na tle fitocenozy lasów dębowych rezerwatu „Czmoń” (Centralna Wielkopolska). *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią, Seria B*, 56: 15–37.
- 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: 241–249.
- Lorimer C.G., Chapman J.W., Lambert W.D. 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology*, 82: 227–237.
- Łaska G. 1996. Tendencje dynamiczne roślinności Puszczy Knyszyńskiej – kierunki degeneracji i regeneracji fitocenozy leśnych w świetle badań eksperymentalnych. *Przegląd Przyrodniczy*, 7 (3-4): 41–51.
- Mąkosza K. 1991. Charakterystyka ekologiczna form aktualnego stanu żyzności siedlisk leśnych w aspekcie meliorowania degradacyjnego siedlisk zdegradowanych. *Sylwan*, 9: 31–51.
- Mirschel F., Zerbe S., Jansen F. 2011. Driving factors for natural tree rejuvenation in anthropogenic pine (*Pinus sylvestris* L.) forests of NE Germany. *Forest Ecology and Management*, 261: 683–694.
- Miścicki S. 2012. Structure and dynamics of temperate lowland natural forest in the Białowieża National Park, Poland. *Forestry*, 85 (4): 473–483.
- Modrý M., Hubený B., Rejšek K. 2004. Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, 188: 185–195.
- Modrzyński J., Robakowski P., Zientarski J. 2006. Zarys ekologii. w: Dęby *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 411–474. ISBN 83-60247-22-6.
- Mosandl R., Kleinert A. 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 106: 35–44.
- Nilsson U., Gemmel P., Löf M., Welander T. 1996. Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depths and prevention against predation. *New Forests*, 12: 69–86.
- Olaczek R. 1974. Etapy pinetyzacji gądoży. *Phytocoenosis*, 3, 3/4: 201–214.
- Paluch R. 2012. Dolne warstwy dębów (*Quercus robur* L., *Q. petraea* Loebl.) w drzewostanach sosnowych w północno-wschodniej Polsce – występowanie, wzrost, rozwój i gospodarstwo wykorzystanie. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa. Rozprawy i Monografie*, 18: 1–152. ISBN 978-83-62830-09-1.
- Paluch R., Bielak K. 2009. Przebudowa drzewostanów z wykorzystaniem naturalnych procesów sukcesyjnych w Puszczy Białowieżskiej. *Leśne Prace Badawcze*, 70 (4): 339–354.
- Plan ochrony rezerwatu „Czmoń” na lata 2006-2025. 2006. Maszynopis BULiGL, Oddział Poznań.

- Podlaski R. 2010. Diversity of patch structure in Central European forests: are tree diameter distributions in near-natural multilayered *Abies-Fagus* stands heterogeneous? *Ecological Research*, 25: 599–608.
- Saniga M., Balanga M. 2008. Dynamics of tree species composition and characteristics of available space utilization in the natural forest of the National Nature Reserve Hrončokovský Grúň. *Journal of Forest Science*, 54 (11): 497–508.
- Schumacher J., Kehr R., Leonhard S. 2010. Mycological and histological investigations of *Fraxinus excelsior* nursery saplings naturally infected by *Chalara fraxinea*. *Forest Pathology*, 40: 419–429.
- Sowa R., Filipiak E., Andrzejewski H. 1993. Regeneracja grądu jodłowego w rezerwacie „Jamno”. *Acta Universitatis Lodziensis*, 10: 3–21.
- Szwagrzyk J., Szewczyk J., Maciejewski Z. 2012. Shade-tolerant tree species from temperate forests differ in their competitive abilities: A case study from Roztocze, south-eastern Poland. *Forest Ecology and Management*, 282: 28–35.
- Trampl T., Kliczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A. 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna na podstawach ekologiczno-fizjograficznych. PWRiL, Warszawa. ISBN 83-913320-6-3.
- Wiczyńska K., Horodecki P., Jagodziński A.M. 2013. Stand structure and species composition in the ‘Czmoń’ nature reserve. *Nauka Przyroda Technologie*, 7 (4): #69.
- Woś A. 1994. Klimat Niziny Wielkopolskiej. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań. ISBN 83-232-0618-X.
- Woźniak B. 2007. Identyfikacja i ocena stanu zachowania siedlisk grądowych (kod Natura 2000: 9170) w lasach Polski środkowej. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej*, 9 (2/3): 59–69.
- Zasady hodowli lasu. 2012. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa. ISBN 978-83-61633-65-5.
- Zerbe S. 2002. Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 167: 27–42.
- Zielony R., Kliczkowska A. 2012. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski 2010. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa. ISBN 978-83-61633-62-4.
- Żukowski W., Jackowiak B. 1992. Dokumentacja projektu rezerwatu leśnego „Czmoń”. Maszynopis. Wielkopolski Urząd Wojewódzki, Wydz. Środowiska i Rolnictwa. Poznań.

### Wkład autorów

Wszyscy autorzy wnieśli istotny wkład w koncepcję badań, gromadzenie danych, analizę i interpretację wyników oraz opracowanie manuskryptu pracy. P.H. i K.W. zebrali dane terenowe, przygotowali bazę danych oraz wykonali analizy statystyczne, P.H. napisał wstępną wersję pracy, A.M.J. zaplanował badania i zakres publikacji, wniósł krytyczne uwagi do manuskryptu i służył wiedzą wykorzystaną do jego ulepszenia. Wszyscy autorzy przeczytali i zatwierdzili ostateczną wersję manuskryptu.

## Natural regeneration in the ‘Czmoń’ nature reserve (Wielkopolska Region)

Paweł Horodecki<sup>1</sup>, Katarzyna Wiczyńska<sup>1</sup>, Andrzej M. Jagodziński<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup> Institute of Dendrology, Polish Academy of Sciences, Parkowa 5, 62–035 Kórnik, Poland; <sup>2</sup> Poznań University of Life Sciences, Department of Game Management and Forest Protection, Wojska Polskiego 71c, 60–625 Poznań, Poland.

\*Tel. +48 61 8170033, fax: +48 61 8170166, e-mail: amj@man.poznan.pl

**Abstract.** The ‘Czmoń’ nature reserve (23.65 ha) was established in 1998 to protect one of the best-retained areas of natural oak-hornbeam forest (*Galio-Carpinetum*) in the center of the Wielkopolska Region. Apart from oak-hornbeam forest, the ash-elm riparian forest (*Quercu-Ulmetum*) and alder riparian forest (*Fraxino-Alnetum*) are found in the reserve. These plant communities, both natural and degenerated as a consequence of previous forest management, have created the convenient conditions for assessment the phytocoenoses’ regeneration potential. The aim of this study was to assess the age and species structure of woody species natural regeneration of the whole area of the nature reserve.

To achieve that target, during August and September 2012, 142 sample plots were established with the total area 3550 m<sup>2</sup> on which tree and shrub composition and densities were calculated.

Woody species regeneration created various diverse communities among individual sub-units, however oak-hornbeam forest species were predominant in the whole regeneration layer.

The character of a ‘natural’ forest was retained on a part of the stands. Moreover, regeneration in degenerated parts of the ‘Czmoń’ nature reserve stands is changing according to potential vegetation. Whereas, the establishment of gaps in the Scots pine stands using artificial regeneration was not worthwhile. The natural regeneration structure under the canopy layer of Scots pine stands unambiguously supports the claim that phytocoenoses can regenerate on their own. In spite of the oak regeneration being infrequent, all stands within the ‘Czmoń’ nature reserve retain substantial rejuvenation potential.

**Key words:** natural regeneration, phytocoenoses regeneration, oak-hornbeam forest.

### 1. Introduction

In the past, broadleaved forests were common in the lowland part of Poland. Due to the fertility of habitat, they were partially converted to cropland during the most intensive development of agriculture (Danielewicz, Pawlaczyk 2004a). Some oak-hornbeam forests were replaced by poorer forest communities through the introduction of fast-growing and less demanding tree species such as *Pinus sylvestris* (Olaczek 1974; Jaszczak et al. 2011). The resulting pure stands are characterised by a lower biological stability than mixed or deciduous

stands (Dobrowolska 2006). Part of the oak-hornbeam forests that remained in Poland are deformed, which can be seen not only in changed species composition and structure of forest stands but also in a clear depletion of forest floor species composition (Danielewicz, Pawlaczyk 2004a; Woziwoda 2007). Many studies conducted in such transformed forest communities have allowed for better identification of the consequences of management of forest stands incompatible with the ecological requirements of individual tree species (Balcerkiewicz 1991; Łaska 1996). An interest in natural self-regulatory processes in transformed forest communities has

also increased (Jaszczak et al. 2011). The stability and biodiversity of plant associations increases significantly favouring the natural regeneration (Dobrowolska 2006), and hence the emphasis is now on the use of regenerative forces of nature, trying to limit human impact on the environment. However, there are few examples of studies showing the regenerative potential of oak-hornbeam forests, including the degenerated ones (Sowa et al. 1993; Bobiec 2007; Miścicki 2012).

The ‘Czmoń’ nature reserve was created in 1998 to preserve one of the most natural fragments of oak-hornbeam forests, *Galio-Carpinetum*, in the centre of the Wielkopolska Region (Lisiewska, Król 2007). Tree stands growing there are characterised by relatively high diversity. This is the result of both spontaneous processes as well as management of varying intensity applied in this area in the past. The area of the reserve started to be informally protected in the late 80s of the last century, when silvicultural treatments were kept down to a minimum (Bernat 1989). Since then, the plant communities there, either natural or close to natural or degenerated to various degrees, have changed only due to spontaneous processes. Only the Scots pine stands growing on the oak-hornbeam habitats were rebuilt by introducing artificial regeneration in gap areas (Wiczyńska et al. 2013). Varying degrees of stand degeneration in the reserve and the natural regeneration processes taking place there make it an interesting subject of research.

The main objective of this study is to assess the condition, age structure and species composition of natural regeneration of trees and shrubs within the reserve. The data obtained also allow comparing the regenerative processes occurring in the well-preserved fragments of oak-hornbeam forests with the degenerated ones of Scots pine.

## 2. Materials and methods

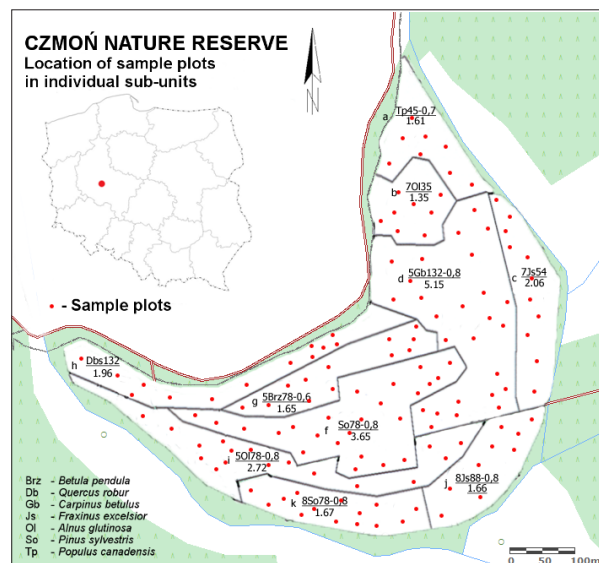
### The study area

The study was conducted in the ‘Czmoń’ nature reserve (52°09’06” N, 17°02’43” E), located 30 km south of Poznań, in the Śrem Commune (Fig. 1). According to the nature and forest regionalisation of Poland (Trampler et al. 1990), the reserve is located in the Land of the Wielkopolska-Pomerania (III), District of the Wielkopolska-Kujawy Lowland (7), and Mesoregion of the Wielkopolska Lake District (III.7.b), and in later terminology (Zielony, Kliczkowska 2012) in the Land of the Wielkopolska-Pomerania (III) and Mesoregion

of the Śremska Basin (III.29). According to the physico-geographical regionalisation of Poland by Kondracki (2002), this area is located in the North European Plain Province, Subprovince of the Southern Baltic Lake District, Macroregion of the Warta-Oder Urstromtal and Mesoregion of the Śremska Basin. Administratively, the reserve is managed by the Babki Forest District.

The reserve is located on a flat area at an altitude of 76 m above sea level. This area is characterised by a relatively short and mild winter and predominant summer rainfall (Woś 1994). The average annual temperature for the decade 1988–1998 was 8.8°C, while the average annual rainfall was 556 mm. The growing season for this area takes an average of 220 days (Plan ochrony rezerwatu ‘Czmoń’ 2006).

According to the data from the Preservation Plan for the ‘Czmoń’ nature reserve for 2006–2025 (Plan ochrony... 2006), the reserve can be divided into three habitat types: fresh forest site type associated with the *Galio sylvatici-Carpinetum betuli corydaletosum* (12.32 ha), moist forest site type associated with the *Quercio-Ulmetum minoris* (9.60 ha) and alder-ash riparian forest site type associated with the *Fraxino-Alnetum* (1.35 ha). Later studies (Lisiewska, Król 2007) have also revealed the existence of dry-mesic oak forest community *Potentillo albae-Quercetum* in the north-eastern part of the reserve. According to information contained in the Preservation Plan for the ‘Czmoń’ nature reserve (2006),



**Figure 1.** The location of sample plots established for structure analysis of natural regeneration of the ‘Czmoń’ nature reserve

grey-brown soils occur in 93% of the reserve area and mineral-muck soils, found in the northern parts, in an area of 1.35 hectares.

Stands within the reserve are not homogeneous (Table 1): 10 different sub-units were identified in terms of stand and site conditions. In the sub-units 92 d and h, according to the potential habitat, there is a very well-preserved oak-hornbeam forest, with the dominance of hornbeam and oak in the upper stand. In the sub-units c, i and j, the upper layer of the stand is dominated by riparian species (*F. excelsior*, *A. glutinosa*), and species composition corresponds to the potential vegetation (Plan ochrony... 2006). In the subunits a and g, tree stands are dominated by alien or inappropriate species (*P. × canadensis* and *P. sylvestris*), as forest communities in the recovery phase of development. The regeneration process also occurs in the sub-unit b, where alder, ash and hornbeam increasingly move to the second floor of the stand. Forest communities occurring in the sub-units f and k are described in the Preservation Plan for the ‘Czmoń’ nature reserve (Plan ochrony... 2006) as a degenerated form of oak-hornbeam forest. This is due to the dominance of Scots pine in the upper storey. In the last two sub-units (f and k), gaps were established with the artificial regeneration to accelerate the rebuilding process of tree stands (Wiczyńska et al. 2013).

### Methods of research

In order to determine the structure of natural regeneration in the reserve, there were a set of 142 sample plots with an area of 25 m<sup>2</sup> (5×5 m) each (Fig. 1). The number of plots on which natural regeneration was studied varied according to the size of the sub-unit, stand diversity within it and the diversity of the state of natural regeneration of trees and shrubs. The selection of plots has been guided by the principle of proportionality, i.e. if the sub-unit seedlings and saplings were estimated to occupy 20% of the area – the same percentage of the study plots were located within, if gaps occupied 5% of the area – the same numbers of plots were located in gaps. The study was conducted in August and September 2012.

Within each area of research, the state of natural regeneration of the species of trees and shrubs as well as age-height categories was defined. The following were distinguished:

- seedlings (this year plants),
- one-year-old and
- two-year-old and older plants (up to 0.5 m).

Trees and shrubs with a height of 0.5 m to 1.3 m were classified separately. In addition, within each area dead trees and shrubs were counted.

Inside the gaps established to rebuild pine stand in two sub-units (f and k), 20 study plots were located. The condition of regeneration was defined in an analogous manner as in the regeneration analysis of the rest of the area, adding two further categories:

- plants higher than 1.3 m,
- plants topped during cleanings.

In further analyses, the density of natural regeneration in gaps was calculated as the actual number of regeneration minus the number of seedlings of a given species introduced artificially.

### 3. Results

During the assessment of regeneration within the area of research in the ‘Czmoń’ nature reserve, 28 species of trees and shrubs in this layer of the forest were found. The presence of natural regeneration of *Acer campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Carpinus betulus*, *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *Fagus sylvatica*, *Frangula alnus*, *Fraxinus excelsior*, *Padus avium*, *P. serotina*, *Pinus sylvestris*, *Populus alba*, *P. tremula*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Rhamnus cathartica*, *Salix caprea*, *Sambucus nigra*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis* and *Viburnum opulus* has been reported. Natural regeneration of *B. pubescens*, *P. alba*, *P. tremula* and *S. caprea* was observed only within the four gaps established in the Scots pine stands being rebuilt.

Average density of natural regeneration of trees and shrubs to a height of 1.3 m was 59 935 individuals per ha, and less than 1.5% of them were dead (artificial regeneration in gaps within Scots pine stands were excluded from the analysis; Table 2). Amongst all the species, the most frequent were ash, sycamore, hornbeam and common dogwood. In turn, the least regenerating species were sessile oak, beech, silver birch, alder buckthorn, black cherry and small-leaved linden.

Due to the existence of three habitat types in the reserve (see Introduction section) and the associated diversity of forest stands (Table 1), the state of natural regeneration (species composition, density and the proportion of dead individuals) in each sub-unit differed significantly.

In the sub-unit a (1.61 ha), elm-oak riparian habitat was found. The dominant regeneration group were trees and shrubs older than one year with a height up to 0.5 m

**Table 1.** The description of stands in the 'Czmoń' nature reserve (data in columns 2–4 after Plan ochrony... 2006, in columns 5–9 after Wiczyńska et al. 2013)

Sub-unit (area, ha)	Forest site type	Potential Vegetation	Age of AI	Mean DBH of AI (cm)	Mean height of AI (m)	Density of trees of given layer (ind. ha <sup>-1</sup> )			B Shrubs and undergrowth
						A1 Upper storey	A2 Lower storey	B	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
a (1.61)	Lw	F-U	46	35.4; 74.5	24.5	<i>P. canadensis</i> (219), <i>F. excelsior</i> (10)			<i>C. sanguinea</i> (7781), <i>F. excelsior</i> (695), <i>C. avellana</i> (924), others (1639)
b (1.35)	OIJ	F-A	36	20.0	19.5	<i>A. glutinosa</i> (1040)			<i>C. sanguinea</i> (3538), <i>P. avium</i> (890), <i>A. glutinosa</i> (621), others (284)
c (2.06)	Lw	F-U	55	29.7; 26.3; 26.9	24.1	<i>F. excelsior</i> (117), <i>B. pendula</i> (111), <i>A. glutinosa</i> (11)			<i>C. avellana</i> (2411), <i>A. pseudoplatanus</i> (28), <i>T. cordata</i> (22), others (29)
d* (5.15)	Lśw	G-C	133	52.7; 40.0; 46.7	26.8	<i>Q. robur</i> (58), <i>F. excelsior</i> (17), <i>C. betulus</i> (232), <i>A. pseudoplatanus</i> (7), <i>Q. robur</i> (2), others (2)			<i>A. pseudoplatanus</i> (698), <i>C. betulus</i> (218), <i>C. avellana</i> (185), others (26)
f** (3.65)	Lśw	G-C	79	28.1; 28.4; 30.0	25.7	<i>P. sylvestris</i> (464), <i>P. abies</i> (8), <i>B. pendula</i> (8), others (15)			<i>C. avellana</i> (1335), <i>C. betulus</i> (462), <i>C. sanguinea</i> (194), others (140)
g (1.65)	Lw	F-U	79	31.3; 29.0; 27.7	26.0	<i>B. pendula</i> (155), <i>P. sylvestris</i> (135), <i>A. pseudoplatanus</i> (45), others (34)			<i>C. avellana</i> (1830), <i>A. pseudoplatanus</i> (1188), <i>C. sanguinea</i> (630), others (243)
h (1.96)	Lw	G-C	133	48.9; 32.0; 27.9	25.1	<i>Q. robur</i> (178), <i>B. pendula</i> (6), <i>P. sylvestris</i> (4), others (6)			<i>C. avellana</i> (2830), <i>C. sanguinea</i> (1611), <i>C. betulus</i> (144), others (159)
i (2.72)	Lw	F-U	79	32.5; 32.9; 38.5	28.0	<i>F. excelsior</i> (91), <i>A. glutinosa</i> (84), <i>B. pendula</i> (15), others (13)			<i>C. avellana</i> (3118), <i>C. sanguinea</i> (1701), <i>A. pseudoplatanus</i> (170), others (236)
j (1.56)	Lw	F-U	89	34.2; 47.6; 42.1	28.5	<i>F. excelsior</i> (200), <i>Q. robur</i> (20), <i>A. pseudoplatanus</i> (4), others (8)			<i>C. avellana</i> (3744), <i>C. sanguinea</i> (560), <i>P. avium</i> (216), others (344)
k** (1.56)	Lśw	G-C	79	29.5; 33.0; 25.4	26.0	<i>P. sylvestris</i> (303), <i>B. pendula</i> (118), <i>C. betulus</i> (118), <i>A. pseudoplatanus</i> (13), <i>B. pendula</i> (13)			<i>C. avellana</i> (4368), <i>A. pseudoplatanus</i> (368), <i>C. sanguinea</i> (303), others (13)

\* data based on five sample plots from 'oak-hornbeam' part of sub-unit d

\*\* excluding the gap areas in Scots pine stands

Abbreviations: Lśw – fresh broadleaved forest site type; Lw – moist broadleaved forest site type; OIJ – alder-ash forest site type; F-U – *Ficario-Ulmetum*; F-A –

*Fraxino-Alnetum*; G-C – *Gallio-Carpinetum*

**Table 2.** Mean densities of natural regeneration ( $\pm$ SE) of particular tree and shrub species growing on the whole nature reserve area (ind. ha<sup>-1</sup>; excluding artificial regeneration in gap areas in Scots pine stands)

Species	Density (ind. ha <sup>-1</sup> )		Share of dead trees and shrubs (%)
	total	dead specimens	
<i>F. excelsior</i>	18908 $\pm$ 8037	214 $\pm$ 70	1.1
<i>A. pseudoplatanus</i>	13805 $\pm$ 4056	338 $\pm$ 169	2.5
<i>C. betulus</i>	10131 $\pm$ 4528	12 $\pm$ 7	0.1
<i>U. laevis</i>	1719 $\pm$ 825	11 $\pm$ 11	0.7
<i>A. glutinosa</i>	360 $\pm$ 360	0	0.0
<i>P. sylvestris</i>	109 $\pm$ 109	6 $\pm$ 6	5.3
<i>A. platanoides</i>	60 $\pm$ 50	0	0.0
<i>Q. robur</i>	54 $\pm$ 20	0	0.0
<i>U. glabra</i>	47 $\pm$ 47	15 $\pm$ 15	30.8
<i>A. campestre</i>	45 $\pm$ 40	0	0.0
<i>T. cordata</i>	9 $\pm$ 9	0	0.0
<i>B. pendula</i>	8 $\pm$ 6	0	0.0
<i>F. sylvatica</i>	4 $\pm$ 4	0	0.0
<i>Q. petraea</i>	2 $\pm$ 2	0	0.0
<i>C. sanguinea</i>	8382 $\pm$ 2632	129 $\pm$ 28	1.5
<i>E. europaea</i>	4618 $\pm$ 2102	48 $\pm$ 34	1.0
<i>P. avium</i>	1124 $\pm$ 312	74 $\pm$ 30	6.6
<i>C. avellana</i>	418 $\pm$ 44	24 $\pm$ 21	5.8
<i>R. cathartica</i>	45 $\pm$ 45	0	0.0
<i>V. opulus</i>	40 $\pm$ 23	0	0.0
<i>S. aucuparia</i>	16 $\pm$ 11	0	0.0
<i>S. nigra</i>	14 $\pm$ 8	0	0.0
<i>P. serotina</i>	9 $\pm$ 9	0	0.0
<i>F. alnus</i>	8 $\pm$ 5	0	0.0

(40%; Table 3), while the least frequent were seedlings. In this sub-unit, the most frequent was common dogwood, which accounted for over 51% of the total juvenile trees and shrubs growing here. The share of all shrub species recorded in this part of the reserve (*C. sanguinea*, *E. europaea*, *P. avium*, *C. avellana*, *R. cathartica*) accounted for approximately 62% of the species composition of regeneration (Table 4). The second most numerous species in the regeneration was *C. betulus*, and the third – occurring in a small percentage in the upper stand – *F. excelsior*. The lack of hornbeam and significant share of ash (63%) among seedlings are worth noting. The regeneration of *Q. robur*, *A. pseudoplatanus* and *A. campestre* was least frequent in this sub-unit. No seedlings of alien species *P. × canadensis* were recorded.

The sub-unit b, with a total area of 1.35 hectares, was covered by alder stand on alder-ash riparian habitat; however, the proportion of alder in the natural regeneration did not exceed 3% (Table 4). The most abundant species in the natural regeneration of this sub-unit were: *F. excelsior*, *A. pseudoplatanus* and *C. betulus*. The most numerous age group for these species was two-year-old individuals and older. Here, likewise in the sub-unit a, the least regenerated were also oak and field maple. Approximately 19% of natural regeneration consisted of shrubs – mainly *C. sanguinea* – 15% (20 800 ind. ha<sup>-1</sup>) and *E. europaea* – 2% (2 850 ind. ha<sup>-1</sup>). Share of *P. avium*, *C. avellana* and *F. alnus* together did not exceed 2% of total regeneration. Total density of juvenile trees and shrubs in the sub-unit b was higher than in the other sub-units of the nature reserve (Table 3).

**Table 3.** Density of natural regeneration of trees and shrubs in the particular sub-units of the nature reserve (ind. ha<sup>-1</sup>; divided into age-height categories)

Sub-unit	Density of natural regeneration				
	total	seedlings	one-year-old plants	two-year-old plants and older, lower than 0.5 m	two-year-old plants and older, higher than 0.5 m
	ind. ha <sup>-1</sup>	%			
a	45 300	15.1	18.2	40.1	26.6
b	136 600	17.9	4.7	69.7	7.7
c	46 036	21.2	14.0	47.9	16.9
d <sub>1</sub> *	118 273	5.8	38.9	44.1	11.2
d <sub>2</sub> *	28 800	0.7	0.3	51.7	47.2
f	61 457	4.4	13.9	72.1	9.7
g	67 233	19.8	3.3	56.5	20.4
h	32 831	3.2	6.2	78.9	11.7
i	23 882	13.6	8.0	53.8	24.6
j	25 200	0.5	2.6	57.8	39.0
k	56 300	5.7	15.6	64.1	14.6

\* d<sub>1</sub> – values based on 22 sample plots from ‘oak-hornbeam’ part of the sub-unit d; d<sub>2</sub> – values based on 4 sample plots from ‘alder’ part of the sub-unit d

**Table 4.** Density of natural regeneration ( $\pm$ SE) of various tree and shrub species (in total) in the particular sub-units of the nature reserve (ind. ha<sup>-1</sup>) and their share (%) in the total natural regeneration density of a given sub-unit. Value of 0.0 is included in the range of (0; 0.05)

Sub-unit	Species	Density of natural regeneration						
		total	share of species	share of dead specimens	seedlings	one-year-old plants	two-year-old plants and older, lower than 0.5 m	two-year-old plants and older, higher than 0.5 m
		(ind. ha <sup>-1</sup> )	%					
1	2	3	4	5	6	7	8	9
a	<i>C. betulus</i>	9100 $\pm$ 5443	20.1	0	0	48.4	50.5	1.1
	<i>F. excelsior</i>	7450 $\pm$ 3512	16.4	0	63.1	12.8	23.5	0.7
	<i>A. campestre</i>	400 $\pm$ 200	0.9	0	25.0	25.0	50.0	0
	<i>A. pseudoplatanus</i>	250 $\pm$ 199	0.6	0	20.0	0	80.0	0
	<i>Q. robur</i>	200 $\pm$ 107	0.4	0	0	25.0	75.0	0
	Shrubs (5 species)	27900	61.6	1.3	7.2	9.9	40.3	42.7
b	<i>F. excelsior</i>	88350 $\pm$ 44297	64.7	0.3	18.1	1.0	80.1	0.8
	<i>A. pseudoplatanus</i>	9150 $\pm$ 6804	6.7	0	2.2	0	95.6	2.2
	<i>C. betulus</i>	8850 $\pm$ 5450	6.5	0	1.7	39.0	59.3	0
	<i>A. glutinosa</i>	3600 $\pm$ 2729	2.6	0	95.8	2.8	1.4	0
	<i>U. laevis</i>	1050 $\pm$ 845	0.8	0	23.8	61.9	14.3	0
	<i>Q. robur</i>	100 $\pm$ 100	0.1	0	0	0	100	0
	<i>A. campestre</i>	50 $\pm$ 50	0.0	0	0	0	100	0
	Shrubs (5 species)	25450	18.6	0.4	17.5	5.3	39.7	37.5

1	2	3	4	5	6	7	8	9
c	<i>A. pseudoplatanus</i>	14582 ±3431	31.7	3.7	5.5	3.2	58.1	33.2
	<i>F. excelsior</i>	10982 ±5027	23.9	6.0	78.1	12.3	8.3	1.3
	<i>C. betulus</i>	7636 ±2214	16.6	0	0.5	49.5	45.2	4.8
	<i>U. laevis</i>	5527 ±3727	12.0	0	0	5.9	91.4	2.6
	<i>A. platanoides</i>	509 ±259	1.1	0	0	7.1	85.7	7.1
	<i>U. glabra</i>	473 ±318	1.0	30.8	7.7	38.5	53.8	0
	<i>F. sylvatica</i>	36 ±36	0.1	0	0	100	0	0
	Shrubs (5 species)	6291	13.7	4.0	5.2	4.0	54.9	35.8
	d <sub>1</sub>	<i>C. betulus</i>	56255 ±27498	47.6	0.0	0.2	73.3	25.8
<i>A. pseudoplatanus</i>		32655 ±6140	27.6	1.2	0.3	1.7	71.7	26.3
<i>F. excelsior</i>		25891 ±7756	21.9	0.5	24.3	14.6	47.8	13.3
<i>T. cordata</i>		109 ±75	0.1	0	0	0	83.3	16.7
<i>Q. robur</i>		55 ±30	0.0	0	33.3	0	66.7	0
<i>A. platanoides</i>		36 ±36	0.0	0	0	0	50.0	50.0
<i>B. pendula</i>		18 ±18	0.0	0	100	0	0	0
Shrubs (5 species)		3255	2.8	1.1	10.1	14.0	53.6	22.3
d <sub>2</sub>		<i>A. pseudoplatanus</i>	15200 ±5571	52.8	0.7	0	0.7	38.2
	<i>F. excelsior</i>	4600 ±3672	16.0	0	4.3	0	95.7	0
	<i>C. betulus</i>	2400 ±1532	8.3	0	0	0	95.8	4.2
	<i>U. laevis</i>	700 ±574	2.4	0	0	0	57.1	42.9
	Shrubs (3 species)	5900	20.5	0	0	0	33.9	66.1
	f	<i>F. excelsior</i>	20571 ±11467	33.5	2.6	6.3	17.1	76.0
<i>A. pseudoplatanus</i>		17714 ±4928	28.8	1.1	2.6	10.6	81.8	5.0
<i>U. laevis</i>		7457 ±4249	12.1	1.5	0.0	13.4	69.3	17.2
<i>C. betulus</i>		5257 ±2531	8.6	0.0	0.0	30.4	69.0	0.5
<i>P. sylvestris</i>		1086 ±1086	1.8	5.3	78.9	15.8	5.3	0
<i>A. platanoides</i>		29 ±29	0.0	0	0	0	100	0
<i>Q. robur</i>		29 ±29	0.0	0	0	100	0	0
Shrubs (6 species)		9314	15.2	2.1	0.9	3.4	57.1	38.7
g		<i>A. pseudoplatanus</i>	40633 ±10339	60.4	4.3	1.6	1.2	72.0
	<i>F. excelsior</i>	18267 ±9995	27.2	0.7	68.1	5.5	23.0	3.5
	<i>U. laevis</i>	1300 ±553	1.9	0	12.8	7.7	66.7	12.8
	<i>C. betulus</i>	733 ±255	1.1	0	0	63.6	36.4	0
	<i>A. platanoides</i>	33 ±33	0.0	0	0	0	100	0
	<i>Q. robur</i>	33 ±33	0.0	0	0	100	0	0
	Shrubs (6 species)	6233	9.3	3.7	1.1	2.1	53.5	43.3
	h	<i>F. excelsior</i>	4308 ±2605	13.1	2.1	18.6	8.6	57.9
<i>A. pseudoplatanus</i>		2031 ±999	6.2	1.5	0	0	81.8	18.2
<i>C. betulus</i>		831 ±682	2.5	7.4	0	0	77.8	22.2
<i>B. pendula</i>		62 ±42	0.2	0	50.0	50.0	0	0
<i>Q. robur</i>		31 ±31	0.1	0	0	100	0	0
Shrubs (5 species)		25569	77.9	2.3	0.8	6.3	82.6	10.3
i		<i>F. excelsior</i>	6118 ±2085	25.6	3.5	51.5	4.2	40.4
	<i>A. pseudoplatanus</i>	4235 ±1276	17.7	5.6	0.6	2.8	72.8	23.9
	<i>C. betulus</i>	1976 ±1076	8.3	0	0	65.5	34.5	0
	<i>U. laevis</i>	1247 ±1128	5.2	0	1.9	3.8	18.9	75.5
	<i>Q. petraea</i>	24 ±24	0.1	0	0	0	100	0
	Shrubs (5 species)	10282	43.1	4.3	0.5	1.8	61.8	35.9
	j	<i>A. pseudoplatanus</i>	12489 ±2718	49.6	2.1	0.7	2.1	59.8
<i>F. excelsior</i>		1422 ±554	5.6	0	3.1	6.3	68.8	21.9
<i>C. betulus</i>		1156 ±459	4.6	3.8	0	23.1	65.4	11.5
Shrubs (5 species)		10133	40.2	3.5	0	0.4	53.1	46.5
k	<i>C. betulus</i>	17800 ±15590	31.6	0	0.6	37.6	61.8	0
	<i>F. excelsior</i>	9000 ±2553	16.0	1.1	24.4	13.3	54.4	7.8
	<i>A. pseudoplatanus</i>	7000 ±2877	12.4	0	5.7	0	87.1	7.1
	<i>U. laevis</i>	500 ±500	0.9	0	0	80.0	20.0	0
	<i>Q. robur</i>	100 ±100	0.2	0	0	100	0	0
	Shrubs (5 species)	21900	38.9	0.9	2.3	1.8	63.9	32.0

\* d<sub>1</sub> and d<sub>2</sub> – as in Table 3

In the sub-unit c (2.06 ha), comprising of ash-elm riparian forest site type, the average density of natural regeneration was 46 036 ind. ha<sup>-1</sup>. Half of this number consisted of two-year-old and older plants to a height of 0.5 m (Table 3). The most numerous were *A. pseudoplatanus*, followed by *F. excelsior*, *C. betulus* and *U. laevis*. Shrubs in the natural regeneration were dominated by *C. sanguinea* (7%), *E. europaea* (4%) and *P. avium* (2%; Table 4). In the lowest layer of the forest, in addition to the listed species, five other woody plant species were present (three tree species and two species of shrubs), and although their overall density slightly exceeded 1 300 ind. ha<sup>-1</sup>, their presence itself is worth noting, since the regeneration of *U. glabra* and *F. sylvatica* in the lowest layer of the forest could be found only in this part of the reserve.

In the sub-unit d (5.15 ha), covering the largest part of the reserve (about 22%), there is mainly an oak-hornbeam stand, and also a small patch of alder stand in the north-east, which was omitted from further analysis.

More than 55% of natural regeneration in this oak-hornbeam forest consisted of two-year-old plants and older (up to 1.3 m in height), while seedlings amounted to only 6% (Table 3). Of the twelve species of trees and shrubs recorded in the regeneration layer of this ‘oak-hornbeam’ part of the sub-unit d, three typical of oak-hornbeam stand species, i.e. *C. betulus*, *A. pseudoplatanus* and *F. excelsior* (often found in the most fertile and humid habitats), accounted for over 97% of total regeneration (Table 4). The density of other tree species typical of oak-hornbeam habitat (*T. cordata*, *Q. robur*, *A. platanoides*) did not exceed a total of 200 ind. ha<sup>-1</sup>. The density of shrubs (*C. sanguinea*, *E. europaea*, *P. avium*, *C. avellana*, *S. nigra*) did not exceed 3% of the total woody plant species density in the regeneration of sub-unit d.

In the sub-unit f, there is a degenerated oak-hornbeam site type of *Galio sylvatici-Carpinetum* (dominated by artificially established Scots pine stand). Total density of natural regeneration here was 61 457 ind. ha<sup>-1</sup>, of which 83% were young trees of *F. excelsior*, *A. pseudoplatanus*, *U. laevis*, *C. betulus*, *A. platanoides* and *Q. robur* (Table 4). The regeneration was dominated by two-year-old trees or older and not higher than 0.5 m (72%). Among the shrubs recorded in this sub-unit, the most numerous were *C. sanguinea*.

In order to rebuild the Scots pine stand, two gaps were created with artificial regeneration. In 2010, in each gap (0.3 ha), seedlings of pedunculate oak (initial density of 5 700 ind. ha<sup>-1</sup>) and sessile oak (830 ind. ha<sup>-1</sup>), lime (830 ind. ha<sup>-1</sup>), hornbeam (620 ind. ha<sup>-1</sup>), sycamore

(580 ind. ha<sup>-1</sup>) and ash (330 ind. ha<sup>-1</sup>) were planted. Apart from those species listed above, in 2012 trees and shrubs of natural origin were also recorded, and their density (Table 5) indicates a high potential for regeneration. It is noteworthy that in the created gaps the density of seedlings and one-year-old plants of most desirable broadleaved species was relatively low, not exceeding 400 ind. ha<sup>-1</sup> overall. In addition, there was a very high density of Scots pine regeneration, which is an undesirable species for this habitat.

In the sub-unit g, over 60% of natural regeneration consisted of individuals of *A. pseudoplatanus*, and 27% of *F. excelsior* (Table 4). The density of the other tree species did not exceed a total of 2 100 ind. ha<sup>-1</sup>. The proportion of hornbeam was extremely small, compared with other parts of the reserve (1%), although this species is predominant in the lower storey of tree layer (Table 1). In the sub-unit g, like in the previously discussed sub-units, the most numerous age group were two-year-old and older trees and shrubs. The lack of regeneration of dominant species in the upper stand – *B. pendula* and *P. sylvestris* – is noteworthy.

The regeneration in sub-unit h (1.96 ha) was strongly dominated by the juveniles of *E. europaea* making up over 71% of all trees and shrubs recorded in this layer. The best regenerated tree species here was *F. excelsior* (Table 4) with age structure consisting mostly of the two-year-old and older plants (73%). Among the relatively numerous juveniles of *A. pseudoplatanus* and *C. betulus*, there were no plants younger than two-year-old at all. The amount of pedunculate oak individuals in the regeneration was marginal (31 ind. ha<sup>-1</sup>).

Ash and sycamore were the dominant species in the natural regeneration of the sub-unit i (2.72 ha) in the oak-elm site type (Table 4). Despite the large share of alder in the upper storey, no trail of its regeneration was found here. There were no young pedunculate oak trees either. However, there was, though scarce, regeneration of sessile oak (24 ind. ha<sup>-1</sup>); actually, it was the only place in the reserve where it was recorded on the study plots. The share of shrubs in the natural regeneration was 43%, and the total density of 10 282 ind. ha<sup>-1</sup>, of which the majority were *C. sanguinea* (3 294 ind. ha<sup>-1</sup>), *E. europaea* (3 224 ind. ha<sup>-1</sup>) and *P. avium* (3 082 ind. ha<sup>-1</sup>). Other shrub species (*C. avellana* and *S. nigra*) did not exceed a total of 700 ind. ha<sup>-1</sup>.

The density of natural regeneration in sub-unit j (1.56 ha) was 25 200 ind. ha<sup>-1</sup> (Table 3), half of which was due to *A. pseudoplatanus* (Table 4). Among shrubs, the most frequent was common dogwood with the share of the

**Table 5.** Density of natural and planted regeneration ( $\pm$ SE) of various tree and shrub species in the gap areas established in Scots pine stands (ind. ha<sup>-1</sup>) and their share in the total regeneration's density (living and dead) of a given sub-unit

Sub-unit	Species	total (ind. ha <sup>-1</sup> )	Density of natural and planted regeneration											
			share of species	share of dead specimens	seedlings	one-year-old plants	two-year-old plants and older, lower than 0.5 m	two-year-old plants and older, higher than 0.5 m	older plants, higher than 1.3 m	cut plants				
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11				
f	<i>P. sylvestris</i>	114520 $\pm$ 41087	75.2	29.2	0	0.3	90.2	3.0	0	0	0	0	0	6.5
	<i>A. pseudoplatanus</i>	12960 $\pm$ 4797	8.5	0	0	0.3	33.0	36.1	3.1	0	0	0	0	27.5
	<i>C. betulus</i>	4800 $\pm$ 864	3.2	0	0	2.5	36.7	42.5	10.0	0	0	0	0	8.3
	<i>F. excelsior</i>	3960 $\pm$ 3305	2.6	2.0	1.0	6.1	38.4	48.5	2.0	0	0	0	0	4.0
	<i>B. pendula</i>	3640 $\pm$ 1198	2.4	1.1	0	0	6.6	29.7	7.7	0	0	0	0	56.0
	<i>C. avellana</i>	3160 $\pm$ 1792	2.1	0	0	0	5.1	19.0	1.3	0	0	0	0	74.7
	<i>Q. robur</i>	2920 $\pm$ 820	1.9	0	0	0	19.2	79.5	1.4	0	0	0	0	0
	<i>U. laevis</i>	2400 $\pm$ 2356	1.6	0	0	0	5.0	45.0	33.3	0	0	0	0	16.7
	<i>C. sanguinea</i>	1320 $\pm$ 798	0.9	0	0	6.1	45.5	42.4	3.0	0	0	0	0	3.0
	<i>T. cordata</i>	720 $\pm$ 278	0.5	0	0	0	0	0	38.9	33.3	0	0	0	27.8
	<i>B. pubescens</i>	520 $\pm$ 231	0.3	0	0	0	7.7	46.2	0	0	0	0	0	46.2
	<i>Q. petraea</i>	440 $\pm$ 256	0.3	0	0	0	18.2	81.8	0	0	0	0	0	0
	<i>S. aucuparia</i>	360 $\pm$ 242	0.2	0	0	0	11.1	11.1	66.7	0	0	0	0	11.1
	<i>E. europaea</i>	200 $\pm$ 123	0.1	0	0	0	60.0	40.0	0	0	0	0	0	0
k	<i>P. tremula</i>	120 $\pm$ 120	0.1	0	0	66.7	0	0	33.3	0	0	0	0	0
	<i>P. avium</i>	80 $\pm$ 53	0.1	0	0	0	50.0	50.0	0	0	0	0	0	0
	<i>P. serotina</i>	40 $\pm$ 40	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	
	<i>S. caprea</i>	40 $\pm$ 40	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	
	<i>S. nigra</i>	40 $\pm$ 40	0.0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
	<i>C. betulus</i>	23480 $\pm$ 11672	30.7	0	0.2	1.2	63.7	30.5	1.5	0	0	0	0	2.9
	<i>A. pseudoplatanus</i>	20680 $\pm$ 5770	27.0	0.6	0	0	12.8	23.4	19.3	0	0	0	0	44.5
<i>C. sanguinea</i>	13160 $\pm$ 4298	17.2	0	0	0.3	6.1	22.2	51.4	0	0	0	0	20.1	
<i>P. sylvestris</i>	7760 $\pm$ 5463	10.1	1.0	0	0.5	97.4	1.5	0	0	0	0	0	0.5	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>C. avellana</i>	2800 ±888	3.7	0	0	0	10.0	14.3	2.9	72.9
	<i>E. europaea</i>	2360 ±959	3.1	0	0	0	30.5	62.7	3.4	3.4
	<i>F. excelsior</i>	2040 ±1186	2.7	0	0	2.0	41.2	54.9	2.0	0
	<i>S. nigra</i>	1040 ±322	1.4	11.5	0	0	7.7	42.3	15.4	34.6
	<i>T. cordata</i>	1000 ±255	1.3	0	0	0	0	48.0	36.0	16.0
	<i>Q. robur</i>	680 ±274	0.9	0	0	0	58.8	41.2	0	0
	<i>B. pendula</i>	560 ±392	0.7	0	0	0	0	35.7	0	64.3
	<i>P. avium</i>	440 ±193	0.6	0	0	0	0	90.9	9.1	0
	<i>P. tremula</i>	200 ±200	0.3	0	0	0	20.0	60.0	0	20.0
	<i>U. laevis</i>	160 ±88	0.2	0	0	0	25.0	50.0	25.0	0
	<i>A. platanoides</i>	120 ±85	0.2	0	0	0	0	66.7	0	33.3
	<i>P. alba</i>	40 ±40	0.1	0	0	0	100	0	0	0
	<i>R. cathartica</i>	40 ±40	0.1	0	0	0	0	0	100	0

regeneration accounting for more than 20%. In the regeneration of sub-unit j juveniles from this or previous year was a group formed less numerous than in other sub-units of the reserve (Table 3).

The sub-unit k represents the degenerated form of oak-hornbeam site type, covered by Scots pine. Likewise, in the sub-unit f, two canopy gaps were also established here for regeneration in 2010, each with an area of 0.3 ha. Within the gaps, the following species were planted: *Q. robur* (2 380 ind. ha<sup>-1</sup>), *C. betulus* (1 930 ind. ha<sup>-1</sup>), *A. pseudoplatanus* (1 000 ind. ha<sup>-1</sup>), *T. cordata* (830 ind. ha<sup>-1</sup>), *F. excelsior* (500 ind. ha<sup>-1</sup>), *A. platanoides* (170 ind. ha<sup>-1</sup>) and *Q. petraea* (70 ind. ha<sup>-1</sup>). Analysis of the state of trees and shrubs regeneration in gaps found negligible density of seedlings and one-year-old plants (less than 440 ind. ha<sup>-1</sup>, of which 82% were broadleaved species). The young generation of hornbeam and sycamore in this sub-unit accounted for the biggest part of natural regeneration (Table 5). In turn, Scots pine being dominant in the stand surrounding the gaps regenerated poorly compared with pines in sub-unit f. Its share was just over 10% of all trees and shrubs in the lowest layer of the forest. Beside the gaps, the density of Scots pine natural regeneration was 56 300 ind. ha<sup>-1</sup> (Table 3), of which the largest group was two-year-old and older plants. The most numerous species present in the regeneration were *C. betulus* and *C. sanguinea*, while the least numerous were *Q. robur* (Table 4).

#### 4. Discussion

The total average density of natural regeneration of all species throughout the nature reserve reaches 60 000 ind. ha<sup>-1</sup>; thus, it greatly exceeds the recommended density for tree planting (Modrý et al. 2004; Zasady hodowli lasu 2012). The most important species typical for oak-hornbeam site type represent almost 75% of the total young trees and shrubs recorded. *F. excelsior* regenerates most frequently among all the species listed in the reserve (nearly 32% of the total regeneration). Chwistek (2007) studying the structure of the species composition of forests in the Ojcowski National Park, including the oak-hornbeam site type, demonstrated a similar share of ash, amounting to almost 26% of the regeneration. This author reported only regeneration not higher than 0.5 m, excluding one-year-old seedlings from the analysis. Taking into account only the groups of plants analysed by Chwistek (2007), it was found that the share of the young generation of ash in total regeneration recorded in the reserve was just over 33% (11 523

ind. ha<sup>-1</sup>). The results obtained by Modrý et al. (2004) on natural regeneration in the 120-year-old stand of beech with an admixture of hornbeam and sycamore showed in turn a slightly higher density of ash. Average density of ash in the cited studies was estimated at 27 000 ind. ha<sup>-1</sup>, which accounted for 18% of the total natural regeneration recorded. On the other hand, Bobiec (2007) in a community of *Tilio-Carpinetum* in the Białowieża Forest, both in gaps and under the canopy, found only a trace share (on average less than 3%) of ash in regeneration. Noteworthy is the fact that a significant proportion of ash juveniles do not promote to the higher layers of undergrowth. This problem has been also noted in the studies of Chwistek (2007) and Miścicki (2012) who demonstrated a small share of this species passing into the upper layers of the stand. Also, within the reserve, the share of ash in the undergrowth (here above 1.3 m in height) is only 3% (Wiczyńska et al. 2013). This reflects the relatively rapid dieback of ash in the ground layer and low undergrowth, which may be due to unfavourable light conditions for juveniles of this species, which are known to be moderate light-demanding (Faliński, Pawlaczyk 1995). The share of older ash individuals in the studied layers (64%) indicates an ‘expectation’ of juveniles for better conditions for growth. The cause of dieback of ash saplings here is rather not the ash dieback disease, identified in the end of the last century and caused by the fungus *Chalara fraxinea* (e.g. Schumacher et al. 2010; Kowalski, Kraj 2012), as the share of dead individuals of ash in its total regeneration within the reserve is only 1%.

Juveniles of *A. pseudoplatanus* in the ‘Czmoń’ nature reserve account for more than 23% of the total regeneration, although its share in the upper storey is only slightly over 4% (Wiczyńska et al. 2013). The seedlings and saplings of sycamore are observed in each of the sub-units, whereas mature trees are only in seven of them. Light conditions in the reserve are sufficient for the development of the young generation of sycamore, which is considered a moderately shade-tolerant species (Boratyński, Filipiak 1999; Saniga, Balanga 2008; Szwagrzyk et al. 2012). It is also worth paying attention to the high density of this species in Scots pine stands growing in the reserve (in the sub-unit f – 17 700 ind. ha<sup>-1</sup>, and in the sub-unit k – 7000 ind. ha<sup>-1</sup>). Such an arrangement can also be seen in Pomerania where the expansion of sycamore or maple was noticed in Scots pine stands (Danielewicz, Pawlaczyk 2004b). Gieruszyński (1961), studying the development dynamics of the yew reserve, noted that among the broadleaved, riparian and

alder habitats reported there, sycamore has the largest successional dynamics. Emborg (1998), in turn, considered the mass emergence of sycamore quite undesirable from the point of view of creating competition for the regeneration of the target species.

Regeneration of hornbeam is on average 17% of the total number of young trees and shrubs in the study area; however, in certain sub-units its share varies considerably. The best conditions for the development of hornbeam are in the sub-unit d, where the species represents almost 48% of the total regeneration, while the least frequently (1.1% share) it occurs in the sub-unit g. The presence of hornbeam in the upper layers of the stand does not have to affect the density of young trees of this species. For example, in the sub-units h and d, where the share of individuals of *C. betulus* in the second floor of the stand is equal (Wiczyńska et al. 2013), the regeneration densities of this species differs nearly twenty-fold (Table 4). Random distribution of seedlings, reflecting the distribution of seeds reaching the forest floor by barochory and secondarily by zoochory (Faliński, Pawlaczyk 1993), together with the random establishment of study plots, may have little impact on the assessment of the density. Dobrowolska (2006) in her studies of natural regeneration under the canopy of Scots pine trees growing on a fertile forest habitat showed that the amount of hornbeam seedlings was 200 750 ind. ha<sup>-1</sup>, which accounted for almost 89% of the total natural regeneration. The density of hornbeam seedlings demonstrated by the cited author was almost 20 times higher than the density of the regeneration of hornbeam in the ‘Czmoń’ nature reserve – both the average for the whole of the reserve, as well as average for only the two sub-units with the dominance of Scots pine in the upper storey (f and k). Considering the analysis of the data for the sub-unit d – one of the best preserved fragments of oak-hornbeam forest (*Galio-Carpinetum*) in Wielkopolska Region (Żukowski, Jackowiak 1992 after Lisiewska, Król 2007) – it turns out that the density of hornbeam juveniles in this sub-unit, although accounting for almost 48% of the total regeneration, is over four times smaller than the density evidenced by Dobrowolska (2006). The reasons for such a numerous regeneration of hornbeam demonstrated by Dobrowolska (2006) should be ascribed to both favourable microhabitat conditions as well as regenerative abilities of the habitat under the Scots pine trees. The data obtained in studies conducted on less fertile sites (e.g. Mirschel et al. 2011) show a much lower density of hornbeam in the natural regeneration.

Of the remaining species desired in oak-hornbeam communities, only *U. laevis* is characterised by a noticeable density of juveniles in the layer of natural regeneration. The share of this species in the total number of young trees recorded in the reserve is less than 3%.

The regeneration of *A. platanoides*, *Q. robur* and *T. cordata* represents 0.2% of the total number of regeneration. The low density of regeneration of linden and maple can be explained by an insignificant number of mature trees of these species in the upper stands. However, the small amount of juvenile oak, though its dominance in the tree layer is in a large part of the reserve, is an anxious issue. Oak has a different life strategy from hornbeam. According to Faliński and Pawlaczyk (1993), Danielewicz and Pawlaczyk (2004a), and Paluch (2012), a constant presence in the oak-hornbeam stands, oak trees owe individual's durability, allowing for the emergence and development of natural regeneration even at a low probability of obtaining reproductive success in subsequent years. Moreover, oak is a hardly regenerated tree species (Lorimer et al. 1994; Harmer et al. 2005; Bobiec, Jaszcz 2010), what may be caused by its high sensitivity to the deficiency of water and nutrients in the upper soil levels (Modrzyński et al. 2006; Mirschel et al. 2011). Emborg et al. (1996) note a general lack of significant success of oak regeneration nowadays. In the case of the 'Czmoń' nature reserve, the lack of mass regeneration of oak can be explained by the fact that fragments of forest stands with a high proportion of oak have not yet entered a terminal phase (Plan ochrony... 2006; Wiczyńska et al. 2013), in which treefall gaps could create favourable conditions for the development of oak seedlings (Saniga, Balanga 2008; Bobiec, Jaszcz 2010), as well as a significant share of hornbeam in the upper storey in most of the sub-units, which according to Zerbe (2002) and Paluch and Bielak (2009) may inhibit the regeneration of light-demanding species. There is no doubt that oak – one of the most important hardwood species in Poland (Dobrowolska 2006; Ceitel 2006) – should be treated with special attention in the process of rebuilding the stand using natural regeneration (Mirschel et al. 2011). In protected areas, preparation of the soil, recommended in order to enhance opportunities for the regeneration of oak (Nilsson et al. 1996; Löff et al. 1998; Harmer et al. 2005), is at odds with the idea of protection. In the case of nature reserves, in order to increase oak regeneration, the living conditions of birds, which play an important role in the dispersal of acorns (Mosandl, Kleinert 1998; Götmark et al. 2005; Danielewicz, Pawlaczyk 2006; Mirschel et al. 2011; Paluch 2012), can be improved in their neighbourhood.

In the sub-units f and k, in order to rebuild Scots pine stands, it was decided to establish four gaps for regeneration in a total area of 1.2 hectares. Some researchers recommend such prescriptions even in reserves (e.g. Jakubowska-Gabara 1992). In 2010, seedlings of desired hardwood species were planted in the clear-cut gaps (see Results section). In comparison of state, species and age structure of the regeneration within the gaps and the natural regeneration in the rest of the sub-units (4.01 ha) should lie the answer to the question of whether felling the stand and introducing artificial regeneration was justified. In parts of the sub-units f and k under the canopy closure, the total average density of the most desirable broadleaved species (*F. excelsior*, *A. pseudoplatanus*, *C. betulus*, *U. laevis*, *Q. robur* and *A. platanoides*) is 42 729 ind. ha<sup>-1</sup> and constitutes almost 73% of the total regeneration in these sub-units. The age and species structure do not differ in these sub-units from the average for the whole of the reserve. Götmark et al. (2005) claim that the appearance of the regeneration of deciduous trees in stands with the dominance of coniferous species is natural. This is confirmed by Zerbe (2002) who argues that pine stands growing on fertile sites species with smaller trophic requirements reduce its share, giving way to a more demanding deciduous species. In his opinion, it is associated with an increase in the nutrient content of organic soil layers, which in turn is the result of natural regeneration of soil after the cessation of tree felling in the stand. This thesis is in accordance with the findings of Czerepko (2004) who even says that conditions start to recover in the direction of potential habitat almost right after the introduction of Scots pine stand.

The total number of young trees and shrubs found in the gaps of the study plots was estimated to an average of 114 400 ind. ha<sup>-1</sup> (including individuals over 1.3 m high and the ones topped during early cleanings in 2011), of which a maximum of 7 900 ind. ha<sup>-1</sup> was derived from planting. Such a large number is mainly due to Scots pine representing more than 53% of the total regeneration (61 140 ind. ha<sup>-1</sup>). For comparison, the proportion of juveniles of this species in parts of the sub-units f and k under the canopy closure does not exceed 1%. Furthermore, only 6% of the natural regeneration of *P. sylvestris* recorded within the gaps is higher than 0.5 m, suggesting that the density of seedlings of this species had been negligible before the gaps were created. Apart from the pine seedlings, the species structure of natural regeneration can be considered similar to that of sub-unit d (in the 'oak-hornbeam' part; Table 4). However, considering the actual number of regen-

eration, it should be noted that the density of juveniles of species typical of oak-hornbeam stand in the gaps is relatively small compared with the density of regeneration in other parts of the stand (five times smaller than in the ‘oak-hornbeam’ part of sub-unit d and twice smaller than the average in the part of the sub-units f and k under the canopy closure). Within the gaps the lack of natural regeneration of small-leaved linden and oaks is noteworthy: pedunculate and sessile, of which the average density is lower than the number of seedlings introduced artificially.

Looking at these results, it can be concluded that clear-cutting fragments of the Scots pine stand (as in group shelterwood system) and setting the artificial regeneration within the gaps created favourable conditions for the germination of seeds of Scots pine – an undesirable species in the oak-hornbeam habitat. Removing trees to create these openings does not seem to be justified. This is confirmed by the rapid development of natural regeneration of oak-hornbeam species within the gaps. The structure of tree regeneration in the fragments of forest with Scots pine suggests that the community regeneration towards the potential vegetation appropriate to oak-hornbeam site type can be successfully obtained through spontaneous processes. According to some authors, the restoration of potential vegetation is very likely to happen without human intervention (e.g. Keczyński 2007). This occurs already in the second generation of the forest; thus, Karczmarski and Kunz (2010) are doubtful of the sense of performing any silvicultural treatments in the reserves. According to other authors, vegetation can return to the state consistent with habitat only after exclusion of degenerating factors (Małkosa 1991; Czerepko 2004).

Spatial diversity of vegetation in the forests of the temperate climate creates a unique microclimate, significantly affecting the state of the regeneration process (Podlaski 2010). The ‘Czmoń’ nature reserve, despite the varying degree of stand degeneracy, creates generally good conditions for natural regeneration of the forest. It is indicated by a significant share of oak-hornbeam species in each layer of the forest. In the protected tree stands, species diversity may be far greater than that in the commercial forests (Graae, Heskjær 1997). This in turn can have a huge impact on the dynamics of phytocoenoses recovery in the reserve. It is also assumed that the lack of juvenile oaks in the layer of regeneration is temporary. After the stands in the reserve enter a terminal phase, through the treefall gaps, the access of light to the forest floor will increase, which in turn will create

more convenient conditions for the growth and development of oak seedlings (Danielewicz, Pawlaczyk 2006; Dobrowolska 2006; Bobiec, Jaszcz 2010).

## 5. Conclusions

The ‘Czmoń’ nature reserve is a place in which there are favourable conditions for the observation of spontaneous regeneration processes of degenerated phytocoenoses and development of these close to natural conditions. Analysis of the state and structure of natural regeneration in this reserve allows drawing the following conclusions:

- Dynamic processes of transformation in all degenerated phytocoenoses in the ‘Czmoń’ nature reserve progress towards the desired oak-hornbeam potential vegetation, and naturally occurring self-regulatory processes in degenerated forest communities are sufficient to rebuild the stands that compose species incompatible with habitat conditions;

- Rebuilding tree stands in the reserve is unnecessary, as evidenced by the abundance and species structure of natural regeneration, which was recorded in artificially established gaps in Scots pine stands;

- The small proportion of ash juveniles in the upper layer of undergrowth, although is the most frequently regenerating tree species found in the reserve, occurring in all layers of the forest, may be due to the high density of natural regeneration of other species of trees and shrubs, and hence increased competition for limited resources (space and light);

- As a result of extensive forest management kept in the reserve until recently, and therefore preserving the full stand density in the oak-hornbeam part of the reserve, the prevailing light conditions here, due to the lack of naturally occurring gaps, are detrimental to the natural regeneration of oaks, though its small density appears to be temporary.

## References

- Balcerkiewicz S. 1991. Wybrane problemy ochrony rezerwatowej na tle degeneracji fitocenoz leśnych w Wielkopolskim Parku Narodowym [Selected issues of the reserve protection against the background of degeneration of forest phytocoenoses in the Wielkopolski National Park]. *Prądnik. Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, 4: 113–123.
- Bernat Z. 1989. Charakterystyka przyrodnicza rezerwatu przyrody „Czmoń”. Maszynopis, Praca magisterska, Katedra Urządzania Lasu SGGW, Warszawa.

- 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.
- Bobiec A., Jaszcz E. 2010. Dąb szypułkowy w Białowieżskim Parku Narodowym: fala naturalnego odnowienia? *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody*, 29 (2): 63–80.
- Boratyński A., Filipiak M. 1999. Zarys ekologii [Outline of ecology]. In: Klony *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. [Maples: *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L.]. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 275–327. ISBN 83-88163-11-6.
- Ceitel J. 2006. Lasy dębowe w Polsce [Oak forests in Poland]. In: Dęby *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. [*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl.]. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 114–145. ISBN 83-60247-22-6.
- Chwistek K. 2007. Kierunki i dynamika zmian składu gatunkowego i struktury drzewostanów Ojcowskiego Parku Narodowego w latach 1990–2003 [Directions and dynamics of changes in Ojców National Park composition and structure of stand species in the years 1990–2003]. *Prądnik. Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, 17: 95–111.
- Czerepko J. 2004. Rola drzewostanu sosnowego w rozwoju fitocenozy na siedlisku lasu grądowego [The role of Scots pine stand in the development of the phytocoenosis in an oak-lime-hornbeam forest habitat]. *Leśne Prace Badawcze*, 4: 77–102.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2004a. 9170 Grąd środkowoeuropejski i subkontynentalny *Galio-Carpinetum* i *Tilio-Carpinetum*. In: Herbich J. (ed.). Lasy i bory. Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo Środowiska, Warszawa. Tom 5: 113–137. ISBN 83-86564-43-1.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2004b. 9160 Grąd subatlantycki (*Stellario-Carpinetum*). In: Herbich J. (ed.). Lasy i bory. Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo Środowiska, Warszawa. Tom 5: 104–112. ISBN 83-86564-43-1.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 2006. Rola dębów w strukturze i funkcjonowaniu fitocenz. In: Dęby *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 474–564. ISBN 83-60247-22-6.
- Dobrowolska D. 2006. Oak natural regeneration and conversion processes in mixed Scots pine stands. *Forestry*, 79 (5): 503–513.
- Emborg J. 1998. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 106: 83–95.
- Emborg J., Christensen M., Heilmann-Clausen J. 1996. The structure of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest and Landscape Research*, 1 (4): 311–333.
- Faliński J.B., Pawlaczyk P. 1993. Zarys ekologii [Outline of ecology]. In: Grab zwyczajny *Carpinus betulus* L. [Hornbeam – *Carpinus betulus* L.]. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań: 157–264. ISBN 83-85599-27-4.
- Faliński J.B., Pawlaczyk P. 1995. Zarys ekologii [Outline of ecology]. In: Jesion wyniosły *Fraxinus excelsior* L. [European Ash *Fraxinus excelsior* L.]. Instytut Dendrologii PAN, Sorus, Poznań: 217–306. ISBN 83-85599-87-8.
- Gieruszyński T. 1961. Struktura i dynamika rozwojowa drzewostanów rezerwatu cisowego w Wierchlesie [Forest stands in the yew reserve at Wierchlas, their structure and dynamics of development]. *Ochrona Przyrody*, 27: 41–90.
- Götmark F., Fridman J., Kempe G., Norden B. 2005. Broadleaved tree species in conifer-dominated forestry: Regeneration and limitation of saplings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 214: 142–157.
- Graae B.J., Heskjær V.S. 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 96: 111–123.
- Harmer R., Boswell R., Robertson M. 2005. Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *Forestry*, 78 (1): 21–32.
- Jakubowska-Gabara J. 1992. Wpływ gospodarki zrębowej na zbiorowiska leśne rezerwatu Puszcza Mariańska. *Acta Universitatis Lodzianensis*, 9: 3–22.
- Jaszczak R., Magnuski K., Miotke M., Piątkowski S. 2011. Problemy przebudowy lasów w Polsce – zagadnienia ogólne [Problems of forest reconstruction in Poland – general issues]. *Nauka Przyroda Technologie*, 5 (3): #21.
- Karczmarski J., Kunz Ł. 2010. Budowa i struktura naturalnego drzewostanu bukowego w rezerwacie „Zamkowa Góra” koło Kartuz [The composition and structure of a natural beech forest in the ‘Zamkowa Góra’ reserve near Kartuzy]. *Leśne Prace Badawcze*, 71 (3): 239–248.
- Keczyński A. 2007. Regeneracja grądu *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962 w następstwie dawnego użytkowania lasu w Białowieżskim Parku Narodowym [Regeneration of *Tillio-Carpinetum* hornbeam forest (Tracz, 1962) as a follow-up of forest utilisation in the Białowieża National Park]. *Sylvan*, 1: 58–65.
- Kondracki J. 2002. Geografia regionalna Polski. PWN, Warszawa. ISBN 83-01138-97-1.
- Kowalski T., Kraj W. 2012. Badania nad zamieraniem jesionu w drzewostanach Nadleśnictwa Rokita [The studies on ash decline in Rokita Forest District stands]. *Acta Agraria et Silvicultura, Series Silvestris*, 50: 3–22.
- Lisiewska M., Król M. 2007. Macromycetes na tle fitocenozy lasów dębowych rezerwatu ‘Czmoń’ (Centralna Wielkopolska). *Badania Fizjograficzne nad Polską Zachodnią, Seria B*, 56: 15–37.
- 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: 241–249.

- Lorimer C.G., Chapman J.W., Lambert W.D. 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology*, 82: 227–237.
- Laska G. 1996. Tendencje dynamiczne roślinności Puszczy Knyszyńskiej – kierunki degeneracji i regeneracji fitocenozy leśnych w świetle badań eksperymentalnych. *Przeгляд Przyrodniczy*, 7 (3-4): 41–51.
- Mąkosza K. 1991. Charakterystyka ekologiczna form aktualnego stanu żyzności siedlisk leśnych w aspekcie meliorowania regradacyjnego siedlisk zdegradowanych. *Sylwan*, 9: 31–51.
- Mirschel F., Zerbe S., Jansen F. 2011. Driving factors for natural tree rejuvenation in anthropogenic pine (*Pinus sylvestris* L.) forests of NE Germany. *Forest Ecology and Management*, 261: 683–694.
- Miścicki S. 2012. Structure and dynamics of temperate lowland natural forest in the Białowieża National Park, Poland. *Forestry*, 85 (4): 473–483.
- Modrý M., Hubený B., Rejšek K. 2004. Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, 188: 185–195.
- Modrzyński J., Robakowski P., Zientarski J. 2006. Zarys ekologii [Outline of ecology]. In: Dęby *Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. [*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.) Liebl.]. Instytut Dendrologii PAN, Bogucki Wyd. Nauk., Poznań-Kórnik: 411–474. ISBN 83-60247-22-6.
- Mosandl R., Kleinert A. 1998. Development of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Forest Ecology and Management*, 106: 35–44.
- Nilsson U., Gemmel P., Löf M., Welander T. 1996. Germination and early growth of sown *Quercus robur* L. in relation to soil preparation, sowing depths and prevention against predation. *New Forests*, 12: 69–86.
- Ołaczek R. 1974. Etapy pinetyzacji grądu [Phases of oak-linden-hornbeam forest pinetyzation]. *Phytocoenosis*, 3, 3/4: 201–214.
- Paluch R. 2012. Dolne warstwy dębów (*Quercus robur* L., *Q. petraea* Loebl.) w drzewostanach sosnowych w północno-wschodniej Polsce – występowanie, wzrost, rozwój i gospodarcze wykorzystanie. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa. Rozprawy i Monografie*, 18: 1–152. ISBN 978-83-62830-09-1.
- Paluch R., Bielak K. 2009. Przebudowa drzewostanów z wykorzystaniem naturalnych procesów sukcesyjnych w Puszczy Białowieskiej [Stand conversion by means of natural succession in the Białowieża Primeval Forest]. *Leśne Prace Badawcze*, 70 (4): 339–354.
- Plan ochrony rezerwatu ‘Czmoń’ na lata 2006–2025. 2006. Maszynopis BULiGL, Oddział Poznań.
- Podlaski R. 2010. Diversity of patch structure in Central European forests: are tree diameter distributions in near-natural multilayered *Abies-Fagus* stands heterogeneous? *Ecological Research*, 25: 599–608.
- Saniga M., Balanga M. 2008. Dynamics of tree species composition and characteristics of available space utilization in the natural forest of the National Nature Reserve Hrončokovský Grůň. *Journal of Forest Science*, 54 (11): 497–508.
- Schumacher J., Kehr R., Leonhard S. 2010. Mycological and histological investigations of *Fraxinus excelsior* nursery saplings naturally infected by *Chalara fraxinea*. *Forest Pathology*, 40: 419–429.
- Sowa R., Filipiak E., Andrzejewski H. 1993. Regeneracja grądu jodłowego w rezerwacie ‘Jamno’. *Acta Universitatis Lodziensis*, 10: 3–21.
- Szwagrzyk J., Szewczyk J., Maciejewski Z. 2012. Shade-tolerant tree species from temperate forests differ in their competitive abilities: A case study from Roztocze, south-eastern Poland. *Forest Ecology and Management*, 282: 28–35.
- Trampler T., Kliczkowska A., Dmyterko E., Sierpińska A. 1990. Regionalizacja przyrodniczo-leśna na podstawach ekologiczno-fizjograficznych. PWRiL, Warszawa. ISBN 83-913320-6-3.
- Wiczyńska K., Horodecki P., Jagodziński A.M. 2013. Stand structure and species composition in the ‘Czmoń’ nature reserve. *Nauka Przyroda Technologie*, 7 (4): #69.
- Woś A. 1994. Klimat Niziny Wielkopolskiej. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań. ISBN 83-232-0618-X.
- Wozniowa B. 2007. Identyfikacja i ocena stanu zachowania siedlisk grądowych (kod Natura 2000: 9170) w lasach Polski środkowej Identification and evaluation of the oak-lime-hornbeam forests condition (9170 – the Nature 2000 Code) in Central Poland]. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej*, 9 (2/3): 59–69.
- Zasady hodowli lasu. 2012. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa. ISBN 978-83-61633-65-5.
- Zerbe S. 2002. Restoration of natural broad-leaved woodland in Central Europe on sites with coniferous forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 167: 27–42.
- Zielony R., Kliczkowska A. 2012. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski 2010. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa. ISBN 978-83-61633-62-4.
- Żukowski W., Jackowiak B. 1992. Dokumentacja projektu rezerwatu leśnego ‘Czmoń’. Maszynopis. Wielkopolski Urząd Wojewódzki, Wydz. Środowiska i Rolnictwa. Poznań.

## Contributions

All authors have made substantial contributions to conception of the study, data acquisition, analysis and interpretation of results and drafting the manuscript. P.H. and K.W. collected field data, prepared data basis and conducted statistical analyses of the data, P.H. wrote the initial draft of the manuscript, AMJ designed the study and the manuscript, provided critical comments, and contributed additional expertise to enhance the initial draft. All authors read and approved the final manuscript.