

Wpływ siarczanu glinu na wybrane właściwości gleby oraz na wydajność i jakość sadzonek sosny zwyczajnej w leśnej szkółce gruntowej

Impact of aluminium sulphate fertilizer on selected soil properties and the efficiency and quality of pine seedlings in the forest ground tree nursery

Kazimierz Januszek¹, Hanna Stępniewska², Ewa Błońska^{1*}, Joanna Molicka¹,
Krzysztof Koziel¹, Anna Gdula², Anna Wójs²

Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie, Wydział Leśny, ¹Katedra Gleboznawstwa Leśnego ,

²Katedra Fitopatologii Leśnej, Al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

* Tel. +48 12 662 5028, e-mail eblonska@ar.krakow.pl

Abstract. The alkalization of soil is a common phenomenon in forest ground nurseries. Liming, inadequate fertilization and the use of hard water for irrigation are the main reasons for this alkalization. The aim of this study was to investigate the effect of fertilization with aluminium sulphate on soil pH, the activity of selected soil enzymes, efficiency as well as the growth parameters of pine seedlings.

The study was conducted in a forest nursery, on a plot with soil pH 6.4 in water and 5.9 in 1 M KCl. Such a pH is not conducive to the production of conifer seedlings, particularly pines. Two different doses of aluminium sulphate fertilizer were applied: 740 kg ha⁻¹ and 1110 kg ha⁻¹.

Both doses significantly reduced the soil pH, whereas soil enzyme activity did not change. The lower dose had a positive impact on the growth parameters of pine seedlings, while the higher dose led to their deterioration. We observed statistically significant differences in average primary and lateral root lengths, number of short roots, and thickness of the neck root of seedlings. One- and 2-year-old seedlings did not show symptoms of nutrient deficiency and neither did concentrations of the investigated macronutrients and selected micronutrients in needles indicate such. After applying the higher fertilizer dose, we observed a favourable change in the composition of mycorrhizae. Out of the potential seedling pathogens we found *Cylindrocarpon* spp., *Fusarium* spp., *Phytophthora* spp., *Pythium* spp. and *Rhizoctonia solani* of which the most frequent were *Fusarium oxysporum*, *Pythium* spp. and *R. solani*. Their occurrence frequency differed between the treatments used in this experiment.

This study confirms the positive effects of a low aluminium dose on the performance and growth parameters of pine seedlings. However, on the basis of the conducted experiments, it is difficult to say, whether this positive effect is due to a direct action of aluminium on the seedlings or rather an indirect effect caused by lowering the soil pH, which in turn impacts on mycorrhizae composition and hence pathogen development.

Key words: soil pH, aluminium sulphate, pine seedlings quality, ectomycorrhizae, damping-off

1. Wstęp

W leśnych szkółkach gruntowych dochodzi często do alkalizacji gleby. Przyczyną może być zarówno częste wapnowanie i nieodpowiednie nawożenie, jak i

używanie wód twardych do deszczowania. Utrzymanie optymalnego pH gleby w przypadku produkcji sadzonek drzew iglastych ma istotne znaczenie (Januszek 1999). Pomiędzy ilością i rozmiarami jednorocznych sadzonek sosny a wartością pH gleby w H₂O istnieje silna, w

granicach 4,0–6,5, ujemna korelacja (Januszek, Barczyk 2003). Znana jest szeroka tolerancja na odczyn gleby grzybów patogenicznych, powodujących zgorzel siewek drzew leśnych. Ponadto pewien stopień zakwaszenia gleby jest dla większości drzew leśnych korzystny ze względu na symbiozę z grzybami ektomikoryzowymi (Mańka i in. 1987; Kowalski et al. 1996). Odczyn alkaliczny gleby wyraźnie zmniejsza tempo nawiązywania kontaktów ektomikoryzowych (Kowalski et al. 1996). Stwarza korzystne warunki do rozwoju ektendomikoryz (Kowalski 1998).

Zakwaszenie gleby jest pospolicie rekomendowaną praktyką dla opanowania wielu chorób korzeni, ale mechanizm tłumienia nie jest znany (Fichtner 2002). Do zakwaszenia gleby używany jest m.in. siarczan glinu, w obecności którego w glebie powstaje kwas siarkowy, a glin, wchodząc do kompleksu sorpcyjnego, wypiera wodor, dzięki czemu jeszcze bardziej obniża pH (Lityński, Jurkowska 1982).

Celem pracy było: 1) zbadanie skuteczności obniżenia pH gleby przy użyciu siarczanu glinu, 2) ocena wpływu zastosowania siarczanu glinu na właściwości gleby i parametry sadzonek sosny zwyczajnej, oraz 3) ocena wpływu tego zabiegu na wydajność wschodów sosny zwyczajnej, spektrum patogenów zgorzelowych siewek i stan mikoryz.

2. Materiały i metody

Badania przeprowadzono w gruntowej szkółce leśnej Nadleśnictwa Krzeszowice (Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Krakowie), w której napotymano trudności w produkcji sadzonek sosny zwyczajnej ze względu na występującą w dużym nasileniu zakaźną zgorzel siewek. Na wytypowanej do badań kwaterze stwierdzono występowanie gleby rdzawej brunatnej opadowoglejowej (Klasyfikacja gleb leśnych 2000), wytworzonej z piasków wodno-lodowcowych, słabo gliniastych przewarstwionych piaskiem luźnym (49–125 cm) zalegających na piasku gliniastym i podścielonych (od 150 cm) gliną piaszczystą. W październiku 2002 r., przed rozpoczęciem badań, w próbkach gleb pobranych z poziomu uprawnego tej kwatery określono: pH w H_2O w granicach 6,09–6,19, pH w 1M roztworze KCl w granicach 5,08–5,17, kwasowość hydrolityczną w granicach 0,31–2,65 cmol (+) $kg\ gley^{-1}$, zmniejszającą się w głąb profilu glebowego, stopień wysycenia kompleksu sorpcyjnego kationami zasadowymi (V%) w granicach 59,3–97,5%.

Do obniżenia pH gleby zastosowano techniczny siarczan glinu $[Al_2(SO_4)_3 \times 14H_2O]$, zawierający 57,8% siarczanu glinu $[Al_2(SO_4)_3]$. Doświadczenie przeprowadzono metodą bloków losowych, w pięciu powtórzeniach,

na 15 poletkach o wymiarach $3 \times 4,5$ m każde. Siarczan glinu wysiano na powierzchni doświadczalnej w dniu 07.04.2003 r. Dawki siarczanu glinu ustalono metodą inkubacji laboratoryjnej.

Do badań przyjęto dwie dawki siarczanu glinu, doprowadzające badaną glebę do wartości pH w 1M roztworze KCl zbliżonej do 4,2 (Januszek, Barczyk 2003). Zastosowano dwa warianty: wariant A11 – dawka $740\ kg\ ha^{-1}$, i wariant A12 – $1110\ kg\ ha^{-1}$. Po wysianiu siarczanu glinu glebę wymieszano, stosując kultywatorowanie i bronowanie. Na wszystkich poletkach oraz na poletkach wariantu kontrolnego (bez siarczanu glinu) zastosowano także nawożenie siarczanem potasu w dawce $180\ kg\ ha^{-1}$ ($75\ kg\ K\ ha^{-1}$) i siarczanem magnezu, w dawce $210\ kg\ ha^{-1}$ ($20\ kg\ Mg\ ha^{-1}$). Poletka obsiano nasionami sosny zwyczajnej w dniu 24.04.2003 r. w dawce $0,3\ kg\ ar^{-1}$, stosując siew rzędowy. Przed wysiewem nasiona zaprawiono zaprawą Funaben T ($3\ g\ kg^{-1}$ nasion).

Badanie właściwości gleb

W 2003 i 2004 roku, w odstępach 4–6 tygodniowych, przy użyciu laski Egnera pobierano próbki gleb z poziomu uprawnego (0–25 cm), z pięciu miejsc każdego poletka. Następnie próbki z każdego poletka dokładnie zmieszano w próbkę zbiorczą. Po wysuszeniu ich do stanu powietrznie suchego i przesianiu przez sito o średnicy oczek 2 mm, oznaczano pH gleby w H_2O i w roztworze 1 M KCl, metodą potencjometryczną z zachowaniem stosunku masy gleby do roztworu jak 1:2,5. W próbkach pobranych w lipcu 2004 r. oznaczono ponadto: kwasowość hydrolityczną i sumę zasad metodą Kappena, z wyliczeniem pojemności sorpcyjnej (T) i stopnia wysycenia zasadami (V%), zawartość węgla organicznego metodą oksydometryczną Tiurina i azotu całkowitego metodą Kjeldahla z wyliczeniem stosunku C:N. W próbkach o naturalnym uwilgotnieniu, pobranych w sierpniu 2003 roku i w lipcu 2004 roku, oznaczono także: aktywność fosfatyz metodą Kramera i Erdei (Haziev 1976) oraz aktywność inwertazy metodą Ščerbakovej (Haziev 1976).

Badanie aktywności fosfatazy kwaśnej powierzchni zakończeń korzeni oraz parametrów wzrostowych sadzonek jednorocznych i dwuletnich

W dniach 6–8 listopada 2003 r. z każdego poletka pobrano w sposób losowy po 30 sztuk jednorocznych sadzonek sosny. Sadzonki wraz z niewielką ilością gleby umieszczono w plastikowych workach, przewieziono do laboratorium i umieszczono w chłodni w temp. 4–5°C. U wszystkich pobranych sadzonek pomierzono, z dokładnością do 0,1, wysokość części nadziemnej [cm],

długość korzenia głównego [cm] i grubość w szyi korzeniowej [mm].

Z każdej partii 30 sadzonek z poletka wybrano losowo 10 sztuk do dalszych badań. Korzenie opłukiwano wodą destylowaną i osuszano na bibule filtracyjnej. Następnie z każdej sadzonki odcinano końcowe części (do 10 mm długości) korzeni bocznych, biorąc do analizy próbkę o masie około 50 mg. Analizy przeprowadzono według metodyki opisanej przez Januszka i Januszka (2000). W październiku 2004 roku z każdego poletka pobrano po 30 sztuk dwuletnich sadzonek sosny i ponownie oznaczono aktywność fosfatazy kwaśnej i określono parametry wzrostowe w sposób opisany powyżej.

Badanie nasilenia zakaźnej zgorzeli siewek i spektrum patogenów zgorzelowych siewek

W tej części badań uwzględniono tylko dwa warianty doświadczenia: kontrolny (0) i z większą dawką siarczanu glinu (A12). Za miarę nasilenia zgorzeli siewek (przedwschodowej i powschodowej) przyjęto wydajność wschodów, którą oceniono we wrześniu 2003 r. Sadzonki sosny przeliczono na losowo wytyczonych odcinkach rzędów siewnych. Na każdym poletku wytyczono sześć takich odcinków o długości 1 m każdy.

Spektrum patogenów badano u siewek z objawami zakaźnej zgorzeli pobranych w maju i czerwcu 2003 r. Z każdego poletka wariantu kontrolnego i wariantu A12 pobrano losowo po 30 siewek, tj. łącznie po 150 siewek z każdego wariantu doświadczenia. Izolacje patogenów wykonano na pożywki selektywne: P₅ARP i P₅ARPH (Jeffers, Martin 1986) oraz na standardową pożywkę ziemniaczano-glukozową (PDA), każdorazowo na próbie 50 siewek (N=50), pobranych z wariantu kontrolnego i z wariantu A12, według metodyki opisanej wcześniej (Stępniewska 2003). Uzyskane kolonie grzybów zidentyfikowano na podstawie kryteriów morfologicznych.

Badanie architektury systemu korzeniowego i mikoryz jednorocznych i dwuletnich sadzonek sosny

W tej części badań także uwzględniono tylko dwa warianty doświadczenia: kontrolny (0) i z większą dawką siarczanu glinu (A12). W dniach 6 i 8 listopada 2003 r. z każdego poletka pobrano losowo po 6 sadzonek jednorocznych, tj. po 30 z każdego wariantu doświadczenia. W laboratorium opłukano je z resztek gleby, umieszczono w kolbach Erlenmeyera i zalano płynem konserwującym FAA (Russell 1974). Dla każdej sadzonki określono: sumę długości korzeni bocznych poszczególnych rzędów, liczbę korzeni troficznych oraz

udział mikoryz ektotroficznych i ektendotroficznych, zidentyfikowanych na podstawie ich cech morfologicznych i anatomicznych. W dniach 5 i 19 listopada 2004 r. pobrano do badań sadzonki dwuletnie, w taki sam sposób jak jednoroczne. Analizę sadzonek wykonano podobnie jak sadzonek jednorocznych, przy czym obecność korzeni troficznych i mikoryz rejestrowano na korzeniach bocznych sadzonki na 20 losowo pobranych odcinkach po ok. 5 cm (łącznie 1 m).

Zawartość makro- i mikroelementów w igliwiu sadzonek sosny zwyczajnej

W igliwiu jednorocznym pobranym z sadzonek w listopadzie 2003 oraz w igliwiu jedno- i dwuletnim, zmieszonym w równych proporcjach, pobranym z sadzonek w październiku 2004 roku, oznaczono zawartość składników pokarmowych (N, P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn, Zn). Zawartość siarki oznaczono nefelometrycznie po mineralizacji igieł w stężonym HNO₃. Zawartość azotu całkowitego oznaczono metodą Kjeldahla. Zawartość pozostałych badanych pierwiastków oznaczono po mineralizacji igieł w stężonych HNO₃ i HClO₄ zmieszanych w stosunku 3:1. Zawartość fosforu oznaczono kolorymetrycznie, pozostałe metale oznaczono spektrofotometrycznie przy użyciu spektrofotometru absorpcji atomowej typu Varian Spectr AA-20 (Ostrowska i in. 1991).

Analizy statystyczne wyników

Wykorzystując program Statistica 9 wykonano statystyczną analizę danych: test Kruskala-Wallisa i U Manna Whitneya w celu testowania różnic pomiędzy średnimi. Dla testów przyjęto poziomy istotności $p=0,05$, $p=0,01$, $p=0,001$.

3. Wyniki

Właściwości fizykochemiczne gleby

Wartość pH gleby w poziomie uprawnym poletek określona w 2002 r., przed założeniem doświadczenia, nie była istotnie statystycznie zróżnicowana i wahała się w zakresie od 5,81 do 6,52 pH w H₂O i od 4,61 do 5,95 pH w KCl (tab. 1).

W 2003 i 2004 roku wartości pH gleby w poziomie uprawnym poletek kontrolnych (0), nawożonych mniejszą (A11) i większą (A12) dawką siarczanu glinu mieściły się w zakresach, odpowiednio: 4,43–6,59; 4,69–6,22 i 4,66–6,41 pH w H₂O oraz 3,97–5,86; 4,25–5,29 i 4,15–5,57 pH w KCl (tab. 1). W 2003 roku średnie wartości pH gleby w wariantach A11 i A12 były niższe niż

w wariancie kontrolnym, odpowiednio o 0,17 i 0,33 jednostki pH w H₂O i 0,11 i 0,20 jednostki pH w KCl (tab. 1). W 2004 r. zaobserwowano podobne relacje, a różnice wynosiły odpowiednio: 0,19 i 0,28 jednostki pH w H₂O oraz 0,17 i 0,24 jednostki pH w KCl (tab. 1). W 2003 roku różnice między wariantem kontrolnym a wariantem A11 i A12 były istotne statystycznie jedynie w przypadku pH gleby w H₂O w sierpniu (ryc. 1) i wynosiły odpowiednio: 0,28 i 0,63 jednostki pH. W 2004 roku istotne statystycznie różnice pomiędzy wariantem kontrolnym a wariantami A11 i A12 stwierdzono w czerwcu i lipcu. Wynosiły one odpowiednio: w czerwcu – 0,21 i 0,53, a w lipcu – 0,25 i 0,45 jednostki pH (ryc. 1). Największe różnice pomiędzy glebą polettek kontrolnych a nawożonych mniejszą (A11) i większą (A12) dawką siarczanu glinu pod względem wartości pH w H₂O zanotowano w lipcu i w sierpniu 2003 roku, odpowiednio 0,34 i 0,63 jednostki pH (ryc. 1), a pH w KCl w maju 2004 r. i w sierpniu 2003 r., odpowiednio 0,20 i 0,42 jednostki pH (ryc. 2). Traktując wszystkie oznaczone wartości pH gleby w 2003 i 2004 roku łącznie (50 powtórzeń pomiaru pH w jednym wariancie doświadczenia), stwierdzono statystycznie istotnie mniej-

sze wartości pH, zarówno w H₂O jak i w KCl (tab. 1), w wariancie A12 niż w wariancie kontrolnym. Średnia wartość pH gleby w wariantach A11 i A12 była niższa niż w wariancie kontrolnym odpowiednio o 0,18 i 0,27 jednostki pH w H₂O oraz 0,15 i 0,23 jednostki pH w KCl (tab. 1). Wartości pH gleby w H₂O w roku 2004 były istotnie statystycznie wyższe niż w roku 2003, zarówno w wariancie kontrolnym, jak i w wariantach A11 i A12, przeciętnie odpowiednio o 0,39; 0,37 i 0,44 jednostki pH (tab. 1). Wartości pH gleby w KCl w latach 2003 i 2004 w poszczególnych wariantach były zbliżone i niezróżnicowane statystycznie (tab. 1).

Wyższe pH badanych gleb w 2004 r. w porównaniu z 2003 r., jest związane prawdopodobnie z większymi opadami (w maju 2003 i 2004 odpowiednio: 117,8 i 42,6 mm) i wyższą temperaturą w 2003 niż w 2004 roku (średnia miesięczna w okresie V–VIII 2003 i 2004 odpowiednio: 18,2 i 16,2°C), co mogło zadecydować o większej aktywności mikrobiologicznej w badanych glebach (więcej CO₂) w 2003 roku w porównaniu z rokiem 2004 jak i bardziej intensywnym wymywaniem zasad z badanych gleb w 2003 niż w 2004 r. (dane Centrum Monito-

Tabela 1. Wartości średnie (śr), minimalne (min) i maksymalne (max) oraz odchylenia standartowe (sd) pH gleby w poziomie uprawnym przed (2002) oraz po (2003 i 2004) zastosowaniu siarczanu glinu

Table 1. Mean (śr), minimal (min), maximal (max) values and standard deviation (sd) of soil pH in the cultivated horizon before (2002) and after (2003 i 2004) application of aluminium sulphate

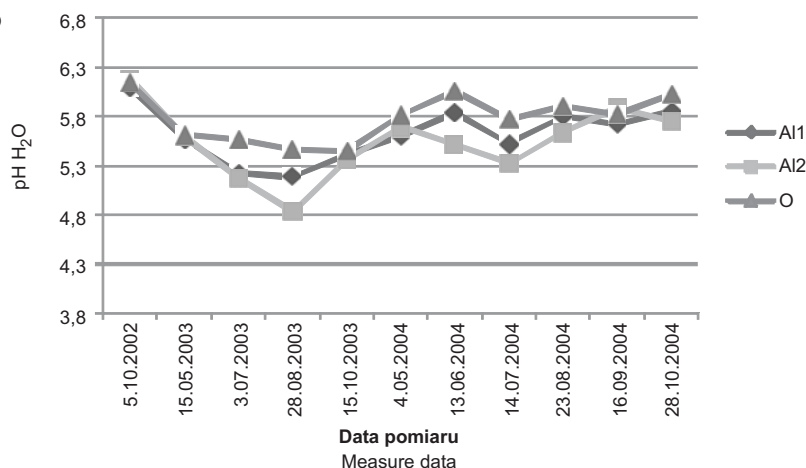
Termin Term	Wartość Value	pH H ₂ O			pH KCl		
		Wariant doświadczenia Variant of the experiment					
		O	A11	A12	O	A11	A12
15.10.2002	Śr (N=5)	6,14 ^a	6,09 ^a	6,19 ^a	5,17 ^a	5,08 ^a	5,16 ^a
	min-max	5,87–6,34	5,81–6,35	5,89–6,52	4,65–5,95	4,61–5,44	4,89–5,51
	sd	0,219	0,222	0,248	0,517	0,318	0,226
	N	5	5	5	5	5	5
2003	Śr (N=20)	5,52 ^{aa}	5,35 ^{aa}	5,19 ^{aa}	4,86 ^{aa}	4,75 ^{aa}	4,66 ^{aa}
	min-max	4,43–6,44	4,69–5,94	4,66–5,99	3,97–5,97	4,25–5,60	4,15–5,32
	sd	0,487	0,292	0,410	0,557	0,326	0,361
	N	20	20	20	20	20	20
2004	Śr (N=30)	5,91 ^{ab***}	5,72 ^{ab***}	5,63 ^{b***B***}	4,89 ^{aA}	4,72 ^{aA}	4,65 ^{aA}
	min-max	5,00–6,59	5,28–6,22	5,22–6,41	4,10–5,86	4,23–5,29	4,24–5,57
	sd	0,337	0,255	0,274	0,479	0,297	0,309
	N	30	30	30	30	30	30
2003–2004	Śr (N=50)	5,75 ^a	5,57 ^{ab}	5,48 ^{b**}	4,88 ^a	4,73 ^{ab}	4,65 ^{b*}
	min-max	4,43–6,59	4,69–6,22	4,66–6,41	3,97–5,97	4,23–5,60	4,15–5,57
	sd	0,442	0,326	0,418	0,506	0,306	0,327
	N	50	50	50	50	50	50

Objaśnienia: O – wariant kontrolny bez siarczanu glinu; A11 – 740 kg Al₂(SO₄)₃·x18H₂O ha⁻¹ (produkt techniczny); A12 – 1110 kg Al₂(SO₄)₃·x18H₂O ha⁻¹ (produkt techniczny); N – liczba powtórzeń; małe różne litery alfabetu oznaczają różnice w wartościach pH pomiędzy wariantami doświadczenia z prawdopodobieństwem: * <0,05; ** <0,01 i *** <0,001; duże różne litery alfabetu oznaczają różnice w wartościach pH pomiędzy latami 2003 i 2004 z prawdopodobieństwem: * <0,05; ** <0,01 i *** <0,001 (test Kruskala-Wallis).

Explanation: O – control variant without aluminium sulphate; A11 – 740 kg Al₂(SO₄)₃·x18H₂O ha⁻¹ (Technical Product); A12 – 1110 kg Al₂(SO₄)₃·x18H₂O ha⁻¹ (Technical Product); N – number of replications; little different letters of the alphabet mean differences in pH values between experience variants with probability: * <0,05; ** <0,01 and *** <0,001; different big letters of the alphabet mean differences in pH

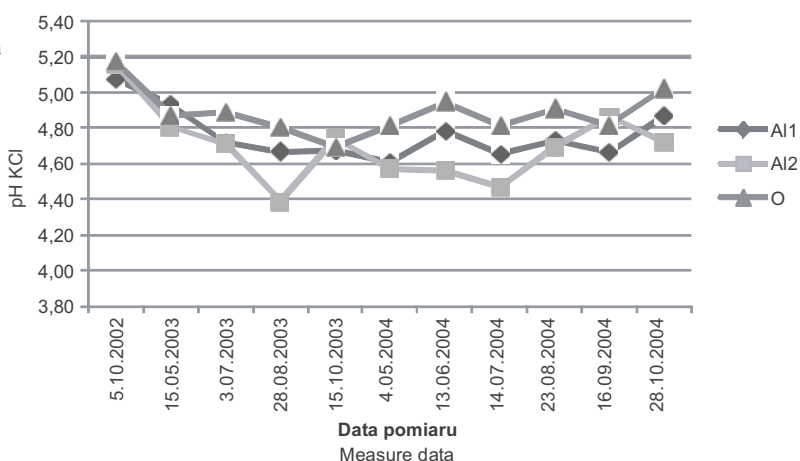
Rycina 1. Wartości średnie (n=5) pH w H₂O gleby w poziomie uprawnym wariantu kontrolnego (O), z mniejszą (A11) i większą (A12) dawką siarczanu glinu

Figure 1. The average values (n = 5) pH in H₂O of soil in the cultivated horizon of control variant (O), with a smaller (A11) and higher (A12) dose of aluminium sulphate



Rycina 2. Wartości średnie (n=5) pH w 1M roztworze KCl gleby w poziomie uprawnym wariantu kontrolnego (O), z mniejszą (A11) i większą (A12) dawką siarczanu glinu

Figure 2. The average values (n = 5) pH in 1M KCl of soil in the cultivated horizon of control variant (O), with a smaller (A11) and higher (A12) dose of aluminium sulphate



ringu Klimatu Polski. Instytut Meteorologii i Gospodarki Wodnej w Warszawie, 2013).

W próbkach gleb pobranych z wariantów doświadczenia w lipcu 2004 r. nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic w zakresie kwasowości hydrolytycznej, sumy zasad wymiennych, pojemności sorpcyjnej, stopnia wysycenia kompleksu sorpcyjnego kationami o charakterze zasadowym, koncentracji węgla organicznego i azotu całkowitego, jak i wartości stosunku C:N. W glebie wariantu A12 w porównaniu z glebą wariantu kontrolnego, stwierdzono większą kwasowość hydrolytyczną (odpowiednio: 3,95 i 3,86 cmol(+) kg gleby⁻¹), a mniejszą sumę kationów zasadowych (odpowiednio: 2,92 i 3,13 cmol(+) kg gleby⁻¹) i mniejszy stopień wysycenia kompleksu sorpcyjnego kationami o charakterze zasadowym (odpowiednio: 40,78 i 42,17).

Aktywność enzymatyczna gleby

Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w aktywności inwertazy i fosfataz w glebie badanych wariantów doświadczenia w pierwszym i drugim roku

badania. W 2003 r. najwyższą średnią aktywność inwertazy stwierdzono w wariantcie A11 (1,231 mg glukozy/1 g gleby/1 godz.), a najniższą w wariantcie kontrolnym (1,048 mg glukozy/1 g gleby/1 godz.). Najwyższą średnią aktywność fosfataz oznaczono w glebie poletek kontrolnych (3,322 mg fenolu/5 g gleby/2 godz.), a najniższą w wariantcie A12 (2,644 mg fenolu/5 g gleby/2 godz.). W 2004 r. najwyższą średnią aktywność inwertazy oznaczono w wariantcie A12 (0,458 mg glukozy/1 g gleby/1 godz.), a najniższą w wariantcie kontrolnym (0,366 mg glukozy/1 g gleby/1 godz.). Średnia aktywność fosfataz była najwyższa w wariantcie A11, a najniższa w wariantcie kontrolnym (odpowiednio: 2,722 i 1,774 mg fenolu/5 g gleby/2 godz.).

Aktywność fosfatazy kwaśnej (AFK) powierzchni zakończeń korzeni sadzonek sosny

Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic między rozpatrywanymi wariantami pod względem aktywności fosfatazy kwaśnej (AFK) powierzchni zakończeń korzeni sadzonek sosny zwyczajnej (tab. 2). U jedno-

rocznych sadzonek najwyższą AFK stwierdzono w wariancie A12 a najniższą w wariancie kontrolnym. U dwuletnich sadzonek najwyższą aktywność stwierdzono w wariancie A11 a najniższą w wariancie kontrolnym (tab. 2). W pierwszym roku badań wartości AFK sadzonek sosny były niższe (średnio 28,856 $\mu\text{g p-NF } 50 \text{ mg korzeni}^{-1} \text{ 1 godz.}^{-1}$) a w drugim roku badań wyższe (43,846 $\mu\text{g p-NF } 50 \text{ mg korzeni}^{-1} \text{ 1 godz.}^{-1}$).

Wydajność wschodów i spektrum patogenów zgorzelowych siewek

Stwierdzono istotne statystycznie różnice w wydajności wschodów między badanymi wariantami doświadczenia. Największą średnią liczbę sadzonek zanotowano w wariancie A12, a istotnie mniejszą (średnio o 45%) w wariancie kontrolnym. Średnia liczba sadzonek w wariancie A11 nie różniła się statystycznie od wartości tego parametru w pozostałych wariantach doświadczenia (tab. 2).

Z siewek z objawami zakaźnej zgorzeli wyodrębniono ogółem 15 taksonów grzybów i organizmów grzybopodobnych z rodzaju *Phytophthora* i *Pythium* oraz kultury niezarodnikujące. Spośród potencjalnych patogenów siewek drzew wykryto *Cylindrocarpon* spp., *Fusarium* spp., *Phytophthora* spp., *Pythium* spp. i *Rhizoctonia solani*. Najczęściej z siewek izolowano *Fusarium oxysporum*, organizmy z rodzaju *Pythium* oraz *R. solani*. Frekwencja wymienionych patogenów była różna w badanych wariantach. *Fusarium oxysporum* izolowano częściej z siewek pobranych z wariantu kontrolnego (frekwencja 68%) niż z siewek pobranych z wariantu A12 (48%). Także frekwencja *Pythium* spp. była wyraźnie większa w wariancie kontrolnym (52%) niż w wariancie A12 (28%). Z kolei, *R. solani* izolowano z taką samą częstością (48%). Patogeny rodzaju *Phytophthora* izolowano z siewek znacznie rzadziej (10%) i tylko w wariancie kontrolnym. Pozostałe potencjalne patogeny siewek drzew z rodzaju *Cylindrocarpon* i *Fusarium* izolowano sporadycznie.

Parametry sadzonek

Stwierdzono istotne statystycznie różnice wartości średnich długości korzenia głównego, długości korzeni bocznych I, II i III rzędu, liczby korzeni troficznych oraz grubości w szyi korzeniowej sadzonek w badanych wariantach doświadczenia, zarówno w pierwszym, jak i drugim roku badań (tab. 2).

Wśród sadzonek jednorocznych najdłuższy korzeń główny miały sadzonki z wariantu A11, a najkrótszy z wariantu A12. Z kolei wśród sadzonek dwuletnich największą długość korzenia głównego miały sadzonki na poletkach kontrolnych. Długość korzenia głównego

u jednolatek w wariancie A11 była większa o 11,2%, a w wariancie A12 mniejsza o 10% niż w wariancie kontrolnym. U sadzonek dwuletnich, zarówno w wariancie A11 jak i A12, długość korzenia głównego była mniejsza, odpowiednio o 4,8% i 11,3%, niż w wariancie kontrolnym (tab. 2). Długość korzeni bocznych I i II rzędu sadzonek jednorocznych w wariancie A12 była mniejsza niż w wariancie kontrolnym (odpowiednio o 16% i 20%). Tak samo było w przypadku sadzonek dwuletnich, których korzenie boczne I, II i III rzędu były w wariancie A12 krótsze odpowiednio o 21%, 41% i 66% (tab. 2). Odmienne było w przypadku korzeni bocznych III rzędu sadzonek jednorocznych: w wariancie A12 ich długość była istotnie statystycznie większa (o 37%) niż w wariancie kontrolnym (tab. 2).

Liczba korzeni troficznych u sadzonek jednorocznych i dwuletnich w wariancie A12 była istotnie mniejsza niż w wariancie kontrolnym, odpowiednio o 18,6% i 19,2% (tab. 2).

Wśród sadzonek dwuletnich największą grubością szyi korzeniowej charakteryzowały się sadzonki w wariancie kontrolnym, a najmniejszą w wariancie A12 (tab. 2). Grubość szyi korzeniowej sadzonek jednorocznych w badanych wariantach nawożenia nie różniła się statystycznie. Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic wysokości części nadziemnej sadzonek jednorocznych i dwuletnich w badanych wariantach nawożenia.

Mikoryzy

Udział procentowy mikoryz u sadzonek jednorocznych pobranych z wariantów kontrolnego i A12 był wyrównany i wysoki (99,2% i 98,2%) (tab. 2). Stwierdzono obecność ektomikoryz i ektendomikoryz. W obu badanych wariantach doświadczenia dominowały ektomikoryzy. Częstość ich występowania u siewek była prawie 2 razy większa niż ektendomikoryz w wariancie kontrolnym i prawie 5 razy większa w wariancie A12 (tab. 2). U sadzonek dwuletnich, podobnie jak u jednolatek, udział procentowy mikoryz był wysoki (95,7% i 98,2%) (tab. 2). Także u tych sadzonek stwierdzono ektomikoryzy i ektendomikoryzy, z wyraźną dominacją ektomikoryz. Dominacja ta była silniejsza niż u sadzonek jednorocznych (tab. 2).

Koncentracja makro- i mikroelementów w igłach sadzonek

Sadzonki jednoroczne i dwuletnie nie wykazywały symptomów deficytu składników pokarmowych. Koncentracja badanych makro- i mikroelementów w igłach (tab. 3) mieściła się w zakresie nie wskazującym na ich deficyt (Baule, Fricker 1978; Fober 1993). Koncentracja

Tabela 2. Liczba sadzonek oraz ich parametry wzrostowe i jakościowe w poszczególnych wariantach doświadczenia
 Table 2. The number of seedlings and their growth and qualitative parameters in experience variants

Wariant Variant ¹	Wartość Value	Liczba sadzonek Number of seedlings per 1 m	H [cm]	Ø [mm]	L [cm]	Długość korzeni bocznych rzędu [cm]: The length of lateral roots of row [cm]:				Liczba korzeni trójczłonnych Number of short roots	Frekwencja mikoryz (%) Frequency of mycorrhizae (%)			AFK
						I	II	III	IV		ogółem total	ektomikoryzy ectomycor- rhizae	ektomikoryzy ectomycor- rhizae	
Sadzonki 1 roczne 1-year-old seedlings														
O	sr	33,8 ^a	9,04 ^d	2,13 ^a	16,99 ^{ab}	87,84 ^d	63,56 ^a	2,35 ^a	0,0	482,8 ^a	99,16	34,52	64,64	27,09 ^{ad}
	min-max	2-84	8,22-9,64	2,0-2,3	15,0-18,7	33,0-181,2	3-307,5	0-14,8	0-0	56-1381	93,97-100	0,00-97,54	2,46-100	5,09-93,34
	sd	20,6	0,64	0,2	3,3	37,19	65,39	4,43	0	333,0	1,55	30,94	30,76	17,01
All	sr	47,5 ^{ab}	10,21 ^a	2,26 ^a	18,94 ^a	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	27,73 ^{ad}
	min-max	8-78	9,16-11,50	2,1-2,6	17,6-19,8	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	7,68-51,43
	sd	20,6	0,85	0,22	0,89	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	11,90
All2	sr	61,5 ^{b***}	9,28 ^d	2,10 ^a	15,31 ^{b**}	73,49 ^{b*}	51,02 ^b	3,23 ^b	0,0	349,0 ^{b*}	98,22	16,78	81,44	29,12 ^d
	min-max	7-135	7,60-10,40	1,5-2,2	12,3-16,8	26,7-138	1,9-154,4	0-29	0-0	52-852	90,32-100	0,00-59,41	39,85-100	5,10-67,83
	sd	27,3	1,18	0,38	1,76	31,24	41,36	7,24	0	199,9	2,45	16,36	16,15	13,47
O	sr	n.o.	26,6 ^d	4,7 ^a	23,1 ^a	26,17 ^a	50,72 ^a	24,47 ^d	1,59 ^a	657,7 ^a	95,73	25,83	69,90	44,52 ^{ad}
	min-max	n.o.	12,4-43,2	2,1-10,9	15,1-46,9	17,1-41	18-114,7	1,9-75,5	0-16,2	405-920	88,35-100	5,47-43,19	49,50-92,07	15,57-70,24
	sd	n.o.	6,3	1,4	5,0	26,17	50,72	15,09	3,57	113,5	3,16	10,61	11,95	13,63
All1	sr	n.o.	27,2 ^d	4,3 ^{ab}	22,0 ^{a**}	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	47,65 ^{ad}
	min-max	n.o.	14,4-42,2	2,4-8,5	12,0-35,5	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	26,10-71,96
	sd	n.o.	6,0	1,1	4,2	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	n.o.	8,77
All2	sr	n.o.	25,9 ^d	4,2 ^b	20,5 ^{b***}	20,61 ^b	29,78 ^b	8,28 ^b	0,12 ^a	531,3 ^{b*}	98,15	2,12	96,03	45,01 ^a
	min-max	n.o.	11,3-40,4	1,2-7,4	9,0-34,0	10,1-30,9	10,2-46,9	2,2-18,3	0-1,4	325-768	94,33-100	0,00-17,32	82,68-100	25,27-76,03
	sd	n.o.	5,1	1,3	5,8	4,75	29,78	4,42	0,31	123,0	1,79	3,47	3,73	12,96

Oznaczenia : H – wysokość części nadziemnej; Ø – grubość w szyi korzeniowej; L – długość korzenia głównego; AFK – aktywność fosfatazy kwaśnej powierzchni zakończeń korzeni [µg p-NF 50 mg korzeni⁻¹ 1 godz.⁻¹]; sr – wartość średnia; min-max – wartość minimalna i maksymalna; sd – wartość odchylenia standardowego; N – liczba powtórzeń; wartości min-max oraz sd dotyczące H, Ø i L sadzonek 1-rocznych dotyczą wartości średnich z 30 powtórzeń z każdego poleyka; zróżnicowane małe litery alfabetu w indeksie górnym przy danych oznaczają istotne różnice w rozkładzie danych z prawdopodobieństwem: * < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001 (test U Manna Whitneya); n.o. – nie oznaczono; 1 – jak w Tab. 1

Explanation of the table 2: H – height the aboveground part; Ø – thickness in neck root; L – length of the main root; AKF – acid phosphatase activity of the root end faces [µg p-NF 50 mg roots⁻¹ h⁻¹]; sr – mean value, min-max – minimum and maximum value, sd – standard deviation; N – number of repetitions; the min-max and sd values of H, Ø and L 1-year-old seedlings are mean values obtained from 30 repetitions of each plot, different small letters of the alphabet in superscript at the data mean significant differences in the distribution of the data with a probability: * < 0,05, ** < 0,01, *** < 0,001 (U Mann Whitney test); n.o. – not determined; 1 – as in Tab. 1

Tabela 3. Wartości średnie, odchylenie standardowe (z 5 powtórzeń) oraz minimalne i maksymalne (min-max) wartości koncentracji makroelementów (w %) oraz niektórych mikroelementów (w mg kg⁻¹) w igłach sadzonek, jednorocznych (1) oraz dwuletnich (2) sosny zwyczajnej wariantu kontrolnego (O), z mniejszą (A11) oraz większą (A12) dawką siarczanu glinu.

Table 3. Mean values, standard deviation (from 5 replicates), and the minimum and maximum (min-max) values of the concentration macronutrients (in%), and some micronutrients (in mg kg⁻¹) in needles of pine seedling one (1) and two years (2) of control variant (O), with a smaller (A11) and higher (A12) dose of aluminum sulphate.

Wariant Variant	N		P		K		Ca		Mg		S		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Wartość Value	%												
Wiek sadzonek / Age of seedlings													
O	śr	2,19 ^a	1,30 ^a	0,21 ^a	0,19 ^a	0,72 ^a	0,87 ^a	0,47 ^a	0,61 ^a	0,087 ^a	0,12 ^a	0,15 ^a	0,10 ^a
	min-max sd	1,89-2,68 0,291	0,98-1,54 0,256	0,20-0,22 0,012	0,18-0,20 0,008	0,59-0,86 0,125	0,78-0,96 0,073	0,43-0,58 0,065	0,59-0,67 0,041	0,08-0,10 0,008	0,11-0,13 0,006	0,11-0,20 0,042	0,047-0,139 0,043
A11	śr	1,83 ^a	1,33 ^a	0,19 ^a	0,18 ^a	0,74 ^a	0,88 ^a	0,46 ^a	0,64 ^a	0,091 ^a	0,11 ^{ab}	0,15 ^a	0,08 ^a
	min-max sd	1,17-2,34 0,472	0,63-1,58 0,401	0,17-0,20 0,009	0,18-0,19 0,003	0,60-0,88 0,120	0,80-0,95 0,053	0,41-0,55 0,050	0,56-0,71 0,067	0,08-0,10 0,007	0,09-0,11 0,008	0,09-0,20 0,040	0,03-0,15 0,045
A12	śr	2,07 ^a	1,51 ^a	0,18 ^a	0,18 ^a	0,68 ^a	0,89 ^a	0,47 ^a	0,71 ^a	0,089 ^a	0,10 ^{b**}	0,19 ^a	0,07 ^a
	min-max sd	1,86-2,59 0,302	1,31-1,71 0,153	0,14-0,21 0,025	0,16-0,20 0,017	0,32-0,84 0,212	0,83-0,95 0,046	0,33-0,55 0,087	0,61-0,78 0,065	0,07-0,10 0,011	0,09-0,11 0,007	0,15-0,20 0,023	0,02-0,12 0,039

Wariant Variant	Mn		Cu		Zn		Fe		N:S		N:P		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	
Wartość Value	mg kg ⁻¹												
Wiek sadzonek / Age of seedlings													
O	śr	164,20 ^a	152,95 ^a	9,23 ^a	6,95 ^a	88,55 ^a	92,61 ^a	365,50 ^a	364,05 ^a	16,04 ^a	15,47 ^a	10,55 ^a	6,88 ^a
	min-max sd	45,2-280,0 88,95	103,8-204,3 40,27	8,43-10,3 0,92	5,7-11,92 2,78	56,5-115,8 24,49	79,09-99,53 8,11	345,0-410,0 26,01	265,6-474,1 82,36	10,60-25,11 6,09	7,66-22,49 6,35	8,55-13,35 1,80	5,31-7,82 1,21
A11	śr	395,00 ^{ab}	185,01 ^{ab}	8,99 ^a	5,53 ^a	132,10 ^{b*}	97,05 ^a	376,50 ^a	311,94 ^a	12,58 ^a	21,60 ^a	9,79 ^a	7,27 ^a
	min-max sd	198,2-521,3 138,28	129,9-226,1 43,62	8,35-9,93 0,68	4,81-6,31 0,57	122,5-139,8 6,94	91,09-104,7 5,78	280,0-470,0 71,67	278,5-349,1 25,75	6,91-17,36 4,25	5,84-43,44 14,81	5,84-13,39 2,90	3,45-8,73 2,19
A12	śr	548,25 ^{b*}	250,50 ^{b*}	8,73 ^a	5,70 ^a	127,20 ^{ab}	98,03 ^a	426,00 ^a	344,87 ^a	11,24 ^a	32,45 ^a	11,35 ^a	8,25 ^a
	min-max sd	380,3-735,0 164,29	202,3-288,1 34,05	6,65-9,6 1,24	5,03-7,23 0,89	105,3-145,0 16,17	86,38-110,4 10,07	285,0-545,0 96,20	284,8-536,0 107,85	9,48-13,61 2,09	12,31-87,46 31,02	9,66-12,92 1,48	7,40-9,09 0,69

Objaśnienia : małe różne litery alfabetu oznaczają różnice w wartościach pomiędzy wariantami doświadczenia z prawdomiobienstwem: * <0,05; ** <0,01 i * <0,001 (test Kruskal-Wallis)**

Explanation : little different letters of the alphabet mean differences in pH values between experience variants with probability: * <0,05; ** <0,01 and *** <0,001 (Kruskal-Wallis test)

makroelementów oraz żelaza w igłach badanych sadzonek była wyraźnie wyższa niż w igłach sadzonek czteroletnich wyhodowanych na glebie z poziomu próchniczno-eluwialnego gleby biellicowej (Prusinkiewicz, Krzemień 1974) oraz igłach sosen z drzewostanów sosnowych I bonitacji III klasy wieku (Prusinkiewicz et al. 1974). Koncentracja cynku w igłach sadzonek jednorocznych pochodzących z wariantów A11 i A12, jak i w igłach sadzonek dwulettnich, przekraczała nieznacznie zakres wartości optymalnych (Fober 1993). W przypadku igieł sadzonek jednorocznych nie odnotowano statystycznie istotnych różnic koncentracji badanych pierwiastków między poszczególnymi wariantami badawczymi, z wyjątkiem manganu i cynku. Istotnie większą koncentrację manganu stwierdzono w igłach sadzonek w wariantcie z większą dawką siarczanu glinu (A12), a cynku – w wariantcie z mniejszą dawką siarczanu glinu (A11) w odniesieniu do koncentracji tych pierwiastków w igłach sadzonek wariantu kontrolnego (tab. 3). W przypadku igieł sadzonek dwulettnich odnotowano istotne różnice statystyczne koncentracji magnezu i manganu między poszczególnymi wariantami badawczymi. Igły sadzonek z wariantu A12 zawierały istotnie więcej manganu, a mniej magnezu w porównaniu z igłami sadzonek wariantu kontrolnego (tab. 3). Nie stwierdzono istotnych różnic wartości stosunków molarnych N:S i N:P w igłach badanych sadzonek, ani jednorocznych, ani też dwulettnich (tab. 3).

4. Dyskusja

Ujemne efekty oddziaływania glinu na wzrost roślin w glebach o niskich wartościach pH uznaje się za regułę (Królikowski, Ciok 1968; Prusinkiewicz, Krzemień 1974; Filipek 1994; Marschner 1995; De Wit et al. 2010). Zastosowane dawki siarczanu glinu przyczyniły się do obniżenia pH badanej gleby. Najniższe średnie wartości pH w H₂O zanotowano w sierpniu w 2003 roku i wynosiły one 5,5, 5,2 i 4,8 w glebie wariantów odpowiednio: O, A11 i A12. Koncentracje glinu toksyczne dla roślin mogą wystąpić w glebach o pH poniżej 4,5 (Filipek 1994). Badania przeprowadzone przez Schöll i in. (2004) wskazały, że toksyczność glinu zależy w dużym stopniu od bezpośredniej koncentracji Al w roztworze glebowym oraz od wrażliwości gatunku rośliny na koncentrację toksycznych jonów glinu w roztworze glebowym (Nowak, Friend 1995). Badania gleb z wysoką koncentracją glinu są szczególnie trudne do interpretacji w aspekcie reakcji fizjologicznych roślin, ponieważ duża część lub prawie cała ilość dodanego glinu jest tracona przypuszczalnie w wyniku strącania (np. w postaci fosforanów) lub w wyniku polimeryzacji i kompleksacji (Marschner 1995).

Z przeprowadzonych badań wynika, że w glebie z większą dawką glinu (A12) koncentracja wolnego glinu w roztworze glebowym, zarówno w 2003, jak i 2004 roku, była zbyt wysoka, przyczyniając się istotnie do skrócenia długości korzeni, a szczególnie korzeni bocznych, oraz do zmniejszenia średnicy szyi korzeniowej sadzonek w drugim roku. Korzenie boczne są bardziej wrażliwe na glin niż korzenie główne i kumulują go więcej (Silva et al. 2000). W badaniach toksyczności wysokich dawek glinu dla roślin powszechnie występuje większa wrażliwość korzeni niż łodyg (Nowak, Friend 1995).

Potwierdzeniem, że koncentracja toksycznych jonów Al w roztworze gleby wariantu A12 była zbyt wysoka, jest zbyt mała koncentracja potasu w igłach badanych sadzonek (Filipek 1994).

Poziom toksyczności glinu modyfikowany jest również występowaniem ektomikoryz (Moyer-Henry et al. 2005). U sadzonek wyhodowanych w wariantcie z większą dawką glinu zanotowano większą frekwencję ektomikoryz, a mniejszą ektendomikoryz, niż w wariantcie kontrolnym. Z badań przeprowadzonych przez Moyer-Henry et al. (2005) wynika, że tolerancja sadzonek sosny na glin jest związana zarówno z usuwaniem glinu ze szczytowego regionu korzenia i absorbowaniem go w peryferyjnych miejscach, w komórkach poza merystemem, jak i gromadzeniem glinu w strzępkach grzybni i w strefie sieci Hartiga w korzeniach bocznych kolonizowanych przez grzyby mikoryzowe (*Pisolithus tinctorius*). Wyraźnie liczniejsze występowanie ektomikoryz niż ektendomikoryz u siewek w wariantcie z większą dawką glinu niż w wariantcie kontrolnym może sugerować, że obecność glinu przy niższym pH gleby determinuje występowanie grzybów ektomikoryzowych i ektendomikoryzowych. Znana jest międzygatunkowa, a także wewnątrzgatunkowa, zmienność reakcji grzybów mikoryzowych w stosunku do jonów glinu (Garcidueñas-Piña, Cervantes 1996; Majewska, Werner 2001).

Zastosowanie siarczanu glinu przyczyniło się do bardziej wydajnych wschodów siewek. Przyczyną mogło być zmniejszenie predyspozycji chorobowej siewek poprzez poprawę warunków wzrostu – korzystniejszy odczyn gleby, co jest zjawiskiem znanym. Inną przyczyną mogło być zahamowanie rozwoju patogenów powodujących rozwój zgorzeli siewek w efekcie zmian w populacji mikroorganizmów glebowych albo w efekcie zmian właściwości fizyko-chemicznych gleby. Na bazie przeprowadzonego doświadczenia trudno jest stwierdzić, czy było to działanie bezpośrednie jonów glinu czy też pośrednie, poprzez obniżenie wartości pH. W badaniach Fichtner (2002) izolaty *Rhizoctonia solani* z siewek sosny z objawami zakaźnej zgorzeli były bardziej hamowane w środowisku z dodatkiem Al₂(SO₄)₃, buforowanym do pH 4, aniżeli do pH 6. Przy pH poniżej

4 najbardziej znaczącą formą glinu jest wolny jon Al^{3+} . Przewaga jonów $Al(OH)_2^+$ i kompleksów Al z materia organiczną torfu wzbogaconego roztworem $Al_2(SO_4)_3$ o pH 6 oznacza, że za tłumienie *Phytophthora parasitica* są odpowiedzialne inne jony niż Al^{3+} (Fichtner 2002).

Obecność glinu przy niskim poziomie pH może ograniczać wzrost strzępek grzybni i hamować kiełkowanie zarodników grzybów z rodzaju *Fusarium* (Dursun, Boddy 2002). Koreluje to z wynikami niniejszych badań, gdyż po zastosowaniu siarczanu glinu frekwencja *F. oxysporum* jako sprawcy zakaźnej zgorzeli siewek sosny była niższa niż w wariancie kontrolnym. W badaniach Huang i Kuhlmana (1991a) zastosowanie preparatu SF-21, zawierającego głównie siarczan glinu, obniżyło straty z powodu zakaźnej zgorzeli siewek sosny (*Pinus elliotii* Engelm.) powodowanej przez *R. solani*, *P. aphanidermatum* i *F. moniliforme* var. *subglutinans*, a populacja patogenów w glebie uległa redukcji. Jednocześnie zaobserwowano wzrost populacji saprotroficznych grzybów z rodzaju *Trichoderma*, *Penicillium* i *Gliocladium*. Grzyby te znane są z antybiotycznego oddziaływania w stosunku do patogenów (Domsch et al. 1980). W badaniach laboratoryjnych Huang i Kuhlman (1991b) wykazali, że wzbogacenie gleby w SF-21 hamuje rozwój strzępek *R. solani* i *P. aphanidermatum*. Gęstość populacji *Trichoderma* spp. i *Penicillium* spp. w glebie wzbogaconej w preparat SF-21 była ujemnie skorelowana z wartością pH w granicach 4–6. Zdolność $Al_2(SO_4)_3$ do hamowania wzrostu *R. solani* i *P. aphanidermatum* w agarze wodnym była dużo większa przy pH 4 niż przy pH 6. Huang i Kuhlman (1991b) na podstawie przeprowadzonych badań doszli do wniosku, że mechanizm hamowania rozwoju *R. solani* miał charakter pośredni i był efektem stymulacji rozwoju innych mikroorganizmów, w szczególności *Trichoderma harzianum* i *Penicillium oxalicum*. Rozwój *P. aphanidermatum* był hamowany zarówno bezpośrednio, przez nieorganiczne i organiczne komponenty preparatu jak i pośrednio, przez obniżenie pH gleby i stymulację rozwoju mikroorganizmów.

Chociaż glin nie jest zaliczany do pierwiastków niezbędnych dla roślin, to jednak niska koncentracja glinu w glebach może korzystnie oddziaływać na rozwój roślin o wysokiej tolerancji na ten pierwiastek i zdolnością do pobierania go (Marschner 1995).

Gawliński (1978) na bazie doświadczenia w kulturach piaskowo-wodnych zanotował stymulujące działanie glinu na wzrost sadzonek sosny zwyczajnej przy dawce 10 ppm w pożywce. Również w niniejszych badaniach sadzonki wyhodowane w wariancie z mniejszą dawką glinu (A11) miały korzystniejsze parametry wzrostowe, choć wartości średnie badanych parametrów nie różniły się statystycznie istotnie od parametrów sadzonek z wariantu kontrolnego. Zastosowane dawki

siarczanu glinu przyczyniły się istotnie do podwyższenia koncentracji manganu w igłach badanych sadzonek. Może to oznaczać, że koncentracja glinu w roztworach badanych gleb nie przyczynia się do zahamowania pobierania manganu, co zanotował Marschner (1995) w glebach o dużej koncentracji Al, ale wynika z obniżenia pH gleby (Lityński, Jurkowska 1982).

W niniejszych badaniach, w igłach sadzonek dwuletnich wariantu A12, stwierdzono istotnie niższą koncentrację magnezu niż w wariancie kontrolnym, natomiast nie zanotowano istotnych różnic koncentracji wapnia. Można dopatrzeć się także zmniejszenia koncentracji fosforu wraz z zastosowaniem dawek glinu. W przypadku pozostałych makro- i mikroelementów w igłach sadzonek jednorocznych i dwuletnich nie stwierdzono istotnych różnic koncentracji. Ich zawartość mieściła się w przedziale wartości optymalnych (Fober 1993). Nie obserwowano wizualnych zmian ubarwienia igieł sadzonek sosny po zastosowaniu obu dawek siarczanu glinu.

Toksyczny efekt glinu (o stężeniu sięgającym do 500 $\mu\text{mol L}^{-1}$) na wzrost drobnych korzeni i wzrost roślin, notowany w badaniach hydroponicznych i w doświadczeniach wazonowych, nie został potwierdzony w długoletnim, polowym doświadczeniu, prowadzonym w dojrzałym drzewostanie świerkowym (De Wit et al. 2010). Jednakże, zawartość magnezu w igłach obniżała się istotnie i stale na poletkach z podwyższoną koncentracją Al, podczas gdy zawartość Ca w igłach nie ulegała zmianie i nie zanotowano innych zmian wskazujących na redukcję żywotności drzewostanu (De Wit et al. 2010).

Obniżona koncentracja fosforu w igłach sadzonek wariantu A11 i A12 w odniesieniu do wariantu kontrolnego, choć statystycznie nieistotna, może być powodem zwiększania sorpcji chemicznej fosforanów wraz z obniżeniem pH gleby i powstawaniem fosforanów glinu, chociaż nie potwierdzają tego rezultaty badań Gawlińskiego (1978).

Obniżona koncentracja magnezu w igłach badanych sadzonek może wynikać z większego tempa wymywania magnezu z gleby wraz ze zwiększaniem stopnia zakwaszenia i łatwiejszym przenikaniem glinu niż magnezu do wnętrza komórki i blokadą miejsc sorbujących (Filipek 1994).

Gatunki drzew z rodzaju *Pinus* i *Picea* rosną na glebach bardzo zakwaszonych z dużą koncentracją glinu. Mogłyby więc być zaliczone do tak zwanych akumulatorów glinu lub tolerujących wysokie koncentracje glinu w glebie ze względu na możliwość wszechstronnych mechanizmów adaptacji do wzrostu w warunkach szkodliwego oddziaływania tego pierwiastka (Filipek 1994; Gruba 2004; Moyer-Henry et al. 2005).

Rezultaty badań Moyer-Henry et al. (2005) wyraźnie wskazują, że sadzonki sosny (*Pinus taeda* L.) są wysoce odporne na Al, wzrost elongacyjny korzenia pierwotnego nie ulega zahamowaniu, dopóki stężenie Al^{3+} nie zbliży się do $40 \mu mol L^{-1}$. Wzrost ten uległ ograniczeniu tylko do 30% przy aktywności Al^{3+} równym $580 \mu mol L^{-1}$.

5. Podsumowanie i wnioski

1. Stwierdzono istotne statystycznie różnice liczby jednorocznych sadzonek w poszczególnych wariantach doświadczenia. Największą średnią liczbę sadzonek zanotowano w wariacie z wyższą dawką siarczanu glinu a najmniejszą w wariacie kontrolnym.

2. Z siewek pobranych z wariantu z większą dawką siarczanu glinu rzadziej izolowano *Fusarium oxysporum* i *Pythium* spp. niż z siewek z wariantu kontrolnego. Wprowadzenie do gleby siarczanu glinu nie wpłynęło różnicująco na częstość izolowania *R. solani* z siewek sosny.

3. Zastosowanie siarczanu glinu w większej dawce wpłynęło korzystnie na spektrum mikoryz sadzonek sosny, wzrósł udział ektomikoryz w stosunku do ektendomikoryz.

4. Zastosowane dawki siarczanu glinu nie wpłynęły na aktywność fosfatyzacji i inwertazy w badanej glebie ani na aktywność fosfatazy kwaśnej powierzchni zakończeń korzeni.

5. Zastosowanie wyższej dawki siarczanu glinu przyczyniło się istotnie do zredukowania długości korzeni bocznych i korzenia głównego oraz liczby korzeni troficznych sadzonek sosny.

6. Zastosowane dawki siarczanu glinu przyczyniły się istotnie do podwyższenia koncentracji manganu i cynku, a do obniżenia koncentracji magnezu w igłach sadzonek sosny.

7. Niższą z zastosowanych dawek siarczanu glinu można uznać za wartość progową dla badanej gleby z uwagi na hamujące oddziaływanie na wzrost sadzonek sosny zwyczajnej wyższej dawki tego związku.

8. Przeprowadzone badania potwierdziły korzystne oddziaływanie małych dawek glinu na wydajność wschodów i parametry wzrostowe sadzonek sosny zwyczajnej. Na bazie przeprowadzonego doświadczenia trudno jest stwierdzić, czy ten korzystny efekt wynika z bezpośredniego oddziaływania glinu na wschody, czy też z działania pośredniego – na rozwój patogenów i kształtowanie struktury mikoryz w wyniku obniżenia wartości pH gleby.

Podziękowanie

Autorzy dziękują Panu inż. Andrzejowi Broda za pomoc w założeniu i prowadzeniu doświadczenia oraz Paniom inż. Reginie Głowackiej, inż. Bożenie Dobroś i mgr Agnieszce Wojciechowicz za wykonanie analiz laboratoryjnych.

Badania były finansowane z funduszy przekazanych przez Nadleśnictwo Krzeszowice (Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Krakowie).

Literatura

- Baule H., Fricker C. 1973. Nawożenie drzew leśnych. Warszawa, PWRiL.
- De Wit H.A., Eldhuset T.D., Mulder J. 2010. Dissolved Al reduces Mg uptake in Norway spruce forest: results from a long-term field manipulation experiment in Norway. *Forest Ecology and Management*, 259: 2072–2082.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H. 1980. Compendium of soil fungi. Academic Press, London. ISBN 0-12-220402-6.
- Dursun S., Boddy L. 2002. Effects of pH and aluminium ion concentration on spore germination and growth of some soil fungi. *Turkish Journal of Biology*, 26: 99–107.
- Fichtner E.J. 2003. Abiotic pathogen suppression: physiology and biology of aluminium toxicity to soilborne fungi. A dissertation submitted to the Graduate Faculty of North Carolina State University in partial fulfillment of the requirement for Degree of Doctor of Philosophy Plant Pathology and Soil Science. Approved by: Co-Chair of Advisory Committee. Raleigh.
- Filipek T. 1994. The content of exchangeable aluminium in soils and plant growth. *Journal of Chemical Ecology*, 3(3): 367–375.
- Fober H. 1993. Żywnienie mineralne. w: *Biologia sosny zwyczajnej*. Białobok S., Boratyński A., Bugała W. (eds). Instytut Dendrologii PAN – Sorus, Poznań – Kórnik, 182–193.
- Garcidueñas-Piña R., Cervantes C. 1996. Microbial interaction with aluminium. *BioMetals*, 9: 311–316.
- Gawliński S. 1978. Badania nad wpływem glinu rozpuszczalnego na pobieranie fosforu i wzrost sadzonek sosny zwyczajnej. *Roczniki Gleboznawcze*, 3: 61–77.
- Gruba P. 2004. Toksyczność glinu (Al) w glebach leśnych. *Sylwan*, 1: 50–56.
- Haziev F.H. 1976. Fermentativnaa aktivnost počv. Moskva, Izd. Nauka.
- Huang J.W., Kuhlman E.G. 1991a. Formulation of a soil amendment to control damping-off of slash pine seedlings. *Phytopathology*, 81: 163–170.
- Huang J.W., Kuhlman E.G. 1991b. Mechanisms inhibiting damping-off pathogens of slash pine-seedlings with a formulated soil amendment. *Phytopathology*, 81, 171–177.
- Januszek K. 1999. Znaczenie właściwości fizyczno-chemicznych gleb w produkcji sadzonek drzew leśnych oraz zasady obliczania dawki azotu. *Sylwan*, 1: 113–119.

- Januszek K., Barczyk K. 2003. Wpływ pH gleby oraz rodzaju nawożenia na wydajność i jakość sadzonek sosny zwyczajnej. *Roczniki Gleboznawcze*, 54: 51–60.
- Januszek K., Januszek R.A. 2000. Aktywność kwaśnej fosfomonoesterazy powierzchni korzeni mikoryzowych sosny pospolitej oznaką skażenia środowiska. *Sylwan*, 4: 87–92.
- Jeffers S.N., Martin S.B. 1986. Comparison of two media selective for *Phytophthora* and *Pythium* species. *Plant Disease*, 70: 1038–1043.
- Klasyfikacja gleb leśnych Polski. 2000. Warszawa, Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. ISBN 8388478206.
- Kowalski S. 1977. Zgorzel siewek daglezi (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco) w namiocie foliowym na tle mikrobiologicznej analizy substratów użytych jako podłoże hodowlane. *Roczniki Nauk Rolniczych Seria E*, 7, 2: 29–36.
- Kowalski S., Obłozka E., Wojewoda W. 1996. Susceptibility of ectomycorrhizal and ectendomycorrhizal fungi to pH of the environment. *Acta Mycologica*, 31, 2: 127–136.
- Kowalski S. 1998. Mikoryzy. Choroby Drzew Leśnych, 11. Poznań, PWRiL.
- Królikowski L., Ciok B. 1968. Glin wymienny hamuje rozwój i wzrost siewek sosnowych. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa*, 365 (2): 13–19.
- Lityński T., Jurkowska H. 1982. Żyzność gleby i odżywianie się roślin. Warszawa, PWN. ISBN 8301028874.
- Majewska B., Werner A. 2001. Wpływ przemysłowych zanieczyszczeń powietrza generujących stres glinowy na grzyby leśne. *Wiadomości Botaniczne*, 45(1/2): 45–52.
- Mańka K., Przezbórski A., Kwaśna H., Żółtańska E. 1987. Wpływ pH na aktywność niektórych grzybów wyizolowanych ze środowisk leśnych i rolnych. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych*, 307: 175–196.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. Second Edition. London, Academic Press. ISBN 978-0124735439.
- Moyer-Henry K., Silva L., Macfall J., Johannes E., Allen N., Goldfarb B., Rufty T. 2005. Accumulation and localization of aluminium in root tops of loblolly pine seedlings and the associated ectomycorrhiza *Pisolithus tinctorius*. *Plant Cell and Environment*, 28, 111–120.
- Nowak J., Friend A.L. 1995. Aluminium sensitivity of loblolly pine and slash pine seedlings grown in solution culture. *Tree Physiology*, 15: 605–609.
- Ostrowska A., Gawliński S., Szczubiałka Z. 1991. Metody analizy i oceny właściwości gleb i roślin. Katalog. Warszawa, Instytut Ochrony Środowiska, 334.
- Prusinkiewicz Z., Biały K., Chrapkowski B. 1974. Skład chemiczny i cechy biometryczne organów asymilacyjnych jako wskaźniki warunków glebowych oraz mineralnego odżywiania i potrzeb nawozowych drzewostanów sosnowych. *Roczniki Gleboznawcze*, 25(3): 223–236.
- Prusinkiewicz Z., Krzemień K. 1974. Toksyczny wpływ wolnego glinu z orsztynowego poziomu bielicy na rozwój sadzonek sosny pospolitej *Pinus silvestris* L. *Roczniki Gleboznawcze*, 25(3): 207–222.
- Russell B.S. (ed.). 1974. Mycology Guidebook. Seattle, University of Washington Press. ISBN: 0295953136.
- Schöll L., Keltjens W.G., Hoffland E., Breemen N. 2004. Aluminium concentration versus the base cation to aluminium ratio as predictors for aluminium toxicity in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* seedlings. *Forest Ecology and Management*, 195: 301–309.
- Silva I.R., Smyth T. J., Moxley D.F., Allen N.S., Rufty T.W. 2000. Aluminium accumulation at nuclei of cells in the root tip. Fluorescence detection using lumogallion and confocal laser scanning microscopy. *Plant Physiology*, 123: 543–522.
- Stępniewska H. 2003. Occurrence of *Phytophthora cactorum* on tree seedlings with damping-off symptoms in some forest nurseries in south of Poland. *Phytopathologia Polonica*, 29: 53–67.

Wkład autorów

K.J. i H.S. – koncepcja, założenia, interpretacja wyników, pisanie, koordynacja, przegląd literatury; E.B. – analiza statystyczna, przygotowanie rycin, redagowanie, przygotowanie maszynopisu; J.M. i K.K. – pobieranie próbek gleb i sadzonek, przygotowanie pobranych materiałów do badań, zestawienie danych, przegląd literatury; A.G. i A.W. – pobieranie i analiza korzeni sadzonek i mikoryz, zestawienie danych.

A comparison of lower montane natural forest (*Abies*, *Fagus*, *Picea*) in Oszast Reserve and spruce monocultures in the Żywiecki Beskid and Śląski Beskid

Andrzej Jaworski, Maciej Pach*

University of Agriculture in Kraków, Faculty of Forestry, Department of Silviculture,
Al. 29 Listopada 46, 31–425 Kraków, Poland.

*Tel. +48 012 6625371, e-mail: rlpach@cyf-kr.edu.pl

Abstract. The aim of this research was to find out what changes occurred between 1999–2009 in Oszast reserve in the volume, species composition and diameter at breast height (dbh) distribution of the forest stand, and the number and height of regeneration. The objective was to determine what would be condition of these managed lower montane multispecies forest stands (Swiss irregular shelterwood method or selection cuttings) and what role spruce would play in them if they have not been replaced by spruce monocultures.

The research was conducted on three permanent circular sample plots (s.p.), each had size of 1/3 ha.

Over 10 years, standing volume of the forest stand increased on s.p. 1 (from around 562 m³/ha to 649 m³/ha) and s.p. 3. (from 653 m³/ha to 660 m³/ha), while decreased on s.p. 2. (from 421 m³/ha to 378 m³/ha). The species composition, defined on the basis of volume share (averaged for the three s.p. jointly), did not undergo consistent changes. However, the relative dominance of beech over spruce was determined based on tree numbers.

The average spruce mortality (averaged from three s.p.) did not exceed 10% and was slightly higher than that of beech (6%), and lower than fir mortality (15%). Nevertheless, spruce did not show any symptoms of dieback. The reasons behind its mortality were fallen trees and windbreaks. In regeneration, on the whole, beech or sycamore predominated, and the proportion of spruce and fir was small. In the future spruce and fir may even decrease further by competitive ability of dynamically regenerating beech.

Abandonment of forest management to promote greater diversity of species, may favour the formation of beech monocultures, or forest stands dominated by beech, everywhere that beech is already present or will be introduced.

The maintenance of stable, multispecies forest stands, with co-dominant fir, beech and spruce of native origin, requires natural or artificial regeneration of spruce and fir, manipulated to restore fir up to about 30%, and reduce spruce down to about 40%. This would be possible through the use of the Swiss irregular shelterwood method and selection system, and by continuous tending of regeneration.

Key words: stand volume, dbh distribution, mortality, regeneration

1. Introduction

Scientists and forestry practitioners repeatedly stated, that forest management may profit from better understanding of the dynamics of primeval forest. Interest in primeval forests was often motivated by the argument

that they were free from human activity, and studying these forests was an opportunity for deepening the knowledge of structure and forest dynamics (Leibundgut 1959). Such knowledge seems to be particularly valuable when taken into consideration is current trend, leading to close-to-nature silviculture (Otto 1995; Schütz 1999, 2004).

A new attempt of primeval and natural forest comparison for silviculture benefit is establishing couples of sample plots (s.p.) in forest reserves and in nearby managed forests (Meyer et al. 2004). If plots in pairs present similar habitat conditions and similar development stage, and if the forest stand's history is similar, then they can be compared directly. Subsequently, the management influence on forest stand features (structure, productivity, vitality) and environment features can be defined quantitatively.

The comparison of natural forests with managed forests of artificial origin with species composition inconsistent with habitat conditions is also possible, which are for example spruce monocultures. This is the case with the forest stands on the area of Beskid Żywiecki and Śląski Mts. In the period 1860–1880, thousands of hectares of spruce monocultures were formed at the expense of lower montane forest zone primeval forest, composed of spruce, beech and fir (Kawecki 1939). In 1893, first age class spruce monocultures located in forest stands of Beskid Żywiecki encompassed a surface of 10.000 ha and fifth age class mixed stands 14.239 ha (Kawecki 1939). Introducing spruce on a massive scale in lower montane forest zone forests was incompatible with the principal of tree species selection for particular habitat, proclaimed by Pfeil as early as in 1860 (Schütz 1990). Human aspiration to increase yields regardless of consequence induced and still is inducing strong 'ecological retaliation' (Odum 1977). Observed in Beskid Żywiecki and Śląski Mts, forests mass spruce dieback, initiated in 2006, is a convincing example of this process (Barszcz et al. 2009; Szabla 2009; Bruchwald and Dmyterko 2010). Such catastrophic large-area dieback was not started in lower montane forest zone natural forest stands composed of beech, fir and spruce in Śrubita and Oszast reserves, situated among spruce monocultures in Beskid Żywiecki Mts.

Relatively good state of lower montane forest zone forests in the Oszast reserve, showing virgin character, has become a premise for conducting research on three permanent circular experimental plots in 1999. The first results were published after two years (Jaworski et al. 2001). In 2009, control measurements were performed.

The aim of the research was to find out what changes occurred in the years 1999–2009 in Oszast reserve in terms of stand volume, species composition and forest stand's structure. In this paper, an answer to the following question is attempted: what was the cause of tree loss in the reserve?

The measurement conducted in 2009 took place during catastrophic disintegration of spruce monocultures in Beskid Żywiecki and Śląski Mts, which is mentioned above.

In this paper, the following hypotheses are made:

– In the Oszast reserve, in multispecies forests, spruce does not show any symptoms of dieback due to biotic reasons.

– In the lower montane forest zone forest stand, beech will be a dominant species.

– Lower montane forest zone multispecies stands may play the role of a model forest in terms of species composition and structure in the case of spruce monocultures conversion of Beskid Żywiecki and Śląski Mts.

2. Material and methods

Location and reserve's habitat characteristics and research plot

The Oszast reserve (surface 47.31 ha) is located in the peak-part of Oszast hill (1147 m above sea level (a.s.l.)), which is a southern part of Beskid Żywiecki Mts. (Raczańska part) that adjoins the border with Slovakia. The name Oszast (Uszust) is probably derived from the local dialect definition of difficult terrain conditions. The reserve with partial protection, created in 1971, includes fragments of former, lower montane forest zone of Karpaty's primeval forest. Partial protection covered surface of 47.31 ha in the compartments 200 and 201 of Cichy Forest Range, Ujsoły Forest District. From 2008, it is a strict reserve. The reserve is located on a steep slope, in some places even precipitous, with several terraces (flattening) with N–W aspect, in a height of 950–1147 m a.s.l. in cold climate zone (average year temperature estimates from +2°C to +4°C) with precipitation around 1300 mm (Hess 1965).

In reserve, association *Dentario glandulosae-Fagetum* dominates, and other associations and communities, *Aceri-Fagetum*, *Abieti-Piceetum montanum* and *Sorbo-Aceretum carpaticum*, occupy a small area.

Three circular samples plots of size 1/3 ha were located in compartment 201a, in the best saved forests, representing prevailing stages and phases of development, which were chosen on the basis of structure features and other criteria described by Korpel (1989). Habitat-forest stand's characteristics of examined s.p. were given in Table 1.

Table 1. Location of study plots, their site and stand characteristics

Sample plot	Oszast 1 (p.p. 1)	Oszast 2 (p.p. 2)	Oszast 3 (p.p. 3)
Location	201a		
Geographic coordinates	49°24'41,2"N 19°11'9,8"E	49°24'42,6"N 19°11'7,6"E	49°24'43,2"N 19°11'20,0"E
Size [ha]	1/3	1/3	1/3
Aspect	N-NW	N	N-NW
Slope [°]	26	26	18
Altitude a.s.l. [m]	1030	990	1000
Soil	Endoeutric Cambisol		
Plant association	<i>Dentario glandulosae-Fagetum</i>		
Age [years]	<i>Abies alba</i> 120–220; <i>Fagus sylvatica</i> 65–90–120–200; <i>Picea abies</i> 170–220		
Stage and phase of development in 2009	growing up stage, the phase of multi-layer structure	slowly break up stage, the phase of multi-layer structure	the end of optimum growth stage, long-lasting phase of ageing and regeneration forming multi-layer stand

Research methodology

Field works were performed in August 1999 and were repeated in August 2009. They included diameter at breast height (dbh) measurement (with an accuracy up to 0.5 cm; dbh measurement threshold was 6 cm) and height measurement of all live trees (with the exception of strongly inclined trees) with *Vertex* hypsometer. Permanent trees numbering was used, with marking of the place of dbh measurement.

Trees of dbh $d_{1,3} \geq 8$ cm were also included in Řehák (1964) classification (trees categories). The number of natural seedling (1-year-old seedling and natural seedling to 50 cm height) was defined on strips 10 m wide. Those strips of length equal to the circular plot's diameter run through its centre, perpendicular to the contour line.

The conducted measurements of trees dbh $d_{1,3} \geq 8$ cm allowed for definition of dbh distribution type, according to Pearson's curves classification (Zieliński 1972) and calculation of dbh basal area and volume. To calculate the volume, program 'Resources' developed by J. Ptak was applied with the use of Czura (1991) standing trees volume tables. Trees of dbh 6.0–7.9 cm were included to overgrown (older) underwood.

In the paper, regeneration's species composition and also tree mortality $d_{1,3} \geq 8$ cm in the years 1999–2009 were determined, expressed with dead specimen per-

centage in relation to the tree number in the beginning of control period.

All tree species dbh distributions and beech's and spruce's dbh distribution in years 1999 and 2009 were compared with Kolmogorow-Smirnow test.

3. Results

Number of trees and volume, basal area and forest stand's species composition

During the research period (1999–2009) on all three plots, the number of trees increased: on s.p. 1 by 16.7% (number of trees in 1999 = 100%), on s.p. 3 by 12.1% and on s.p. 2 by 6.2%. On all plots beech's share increased, and percentage of other trees species decreased (Table 2).

On s.p. 1, volume increased visibly (by 86.5 m³/ha), on s.p. 3 slightly (by 6.5 m³/ha), whereas on s.p. 2 it decreased considerably (by 44 m³/ha) (Table 2). Basal area decreased significantly on s.p. 1 (by slightly over 6 m²/ha), slightly (by almost 1 m²/ha) on s.p. 3 and decreased on s.p. 2 (by near 3 m²/ha).

Species composition defined on the basis of volume share showed increase of spruce's share on s.p. 3, and also showed its significant drop on s.p. 2 and maintenance of the hitherto state on s.p. 1 (Table 2). Beech increased its share on s.p. 1 and 2, and decreased on s.p. 3. Fir's

Table 2. Number of trees, stand volume, basal area and species composition of investigated stands in 1999 and 2009

Species	Number of trees (trees/ha)		Basal area (m ² /ha)		Volume (m ³ /ha)		Species composition (%)					
	N		G		V		N		G		V	
	1999	2009	1999	2009	1999	2009	1999	2009	1999	2009	1999	2009
Oszast 1												
<i>Picea abies</i>	96	96	28.926	33.213	405.41	472.86	33.3	28.6	68.8	68.9	72.1	72.9
<i>Fagus sylvatica</i>	150	204	6.605	8.941	63.44	88.53	52.1	60.7	15.7	18.5	11.3	13.6
<i>Acer pseudoplatanus</i>	24	24	1.736	2.181	20.30	25.11	8.3	7.1	4.1	4.5	3.6	3.9
<i>Abies alba</i>	18	12	4.782	3.890	72.99	62.11	6.3	3.6	11.4	8.1	13.0	9.6
Total	288	336	42.050	48.225	562.15	648.61	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Oszast 2												
<i>Picea abies</i>	87	72	21.217	16.361	292.25	223.23	22.3	17.4	61.7	51.5	69.4	59.1
<i>Fagus sylvatica</i>	234	273	7.861	8.957	67.35	77.67	60.0	65.9	22.8	28.2	16.0	20.6
<i>Acer pseudoplatanus</i>	51	54	3.120	3.893	34.26	44.28	13.1	13.1	9.1	12.2	8.1	11.7
<i>Abies alba</i>	15	15	2.183	2.579	27.29	32.40	3.8	3.6	6.3	8.1	6.5	8.6
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	-	0.026	-	0.13	-	0.8	-	0.1	-	-	-
Total	390	414	34.406	31.789	421.27	377.58	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Oszast 3												
<i>Picea abies</i>	129	120	32.212	34.285	491.73	523.87	28.9	24.0	69.1	72.0	75.3	79.4
<i>Fagus sylvatica</i>	312	375	13.784	12.484	151.36	122.94	69.8	74.8	29.5	26.2	23.2	18.6
<i>Abies alba</i>	6	6	0.655	0.838	10.08	12.81	1.3	1.2	1.4	1.8	1.5	2.0
Total	447	501	46.651	47.607	653.17	659.62	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

share increased slightly on s.p. 2, decreased on s.p. 1, and maintained on the same level on s.p. 3 (Table 2).

Species composition defined on the basis of dbh basal area appeared analogically (Table 2).

Type of dbh distribution

During the 10-year-period, the type of dbh distribution of all trees species did not change (Fig. 1). It corresponded to the following types of curves by Pearson's classification: s.p. 1 – I (J) (type I unimodal with modal at the edge of range); s.p. 2 – did not correspond to any of types; and s.p. 3 – I (U) (type I bimodal).

Kolmogorow-Smirnow test showed that on examined plots, dbh distribution of all trees, beeches and spruces from 1999 and 2009 did not differ significantly.

Mortality

On s.p. 1, two firs died (of B3 category) (Table 3). Tree mortality of this species was 33% (Table 4). On s.p. 2, the cause of beech loss (category B2, B3, C2, C3) and spruce's loss (category A2, B2, B3 and C1) was their overturn (trees fallen from wind) and windbreak (only one spruce died) (Table 3). Beech's and spruce's mortality on s.p. 2 was respectively almost 8% and slightly over 24% (Table 4). On s.p. 3, the greatest loss was among beeches (B2 and B3 category and C2 and C3), which happened as a result of wind-fallen and broken trees (Table 3). On this plot, spruce of category A2 died, and spruces of C1 and C3 category died as a result of windbreak (Table 3). Mortality was close to 8% for beech and 7% for spruce on this s.p. (Table 4).

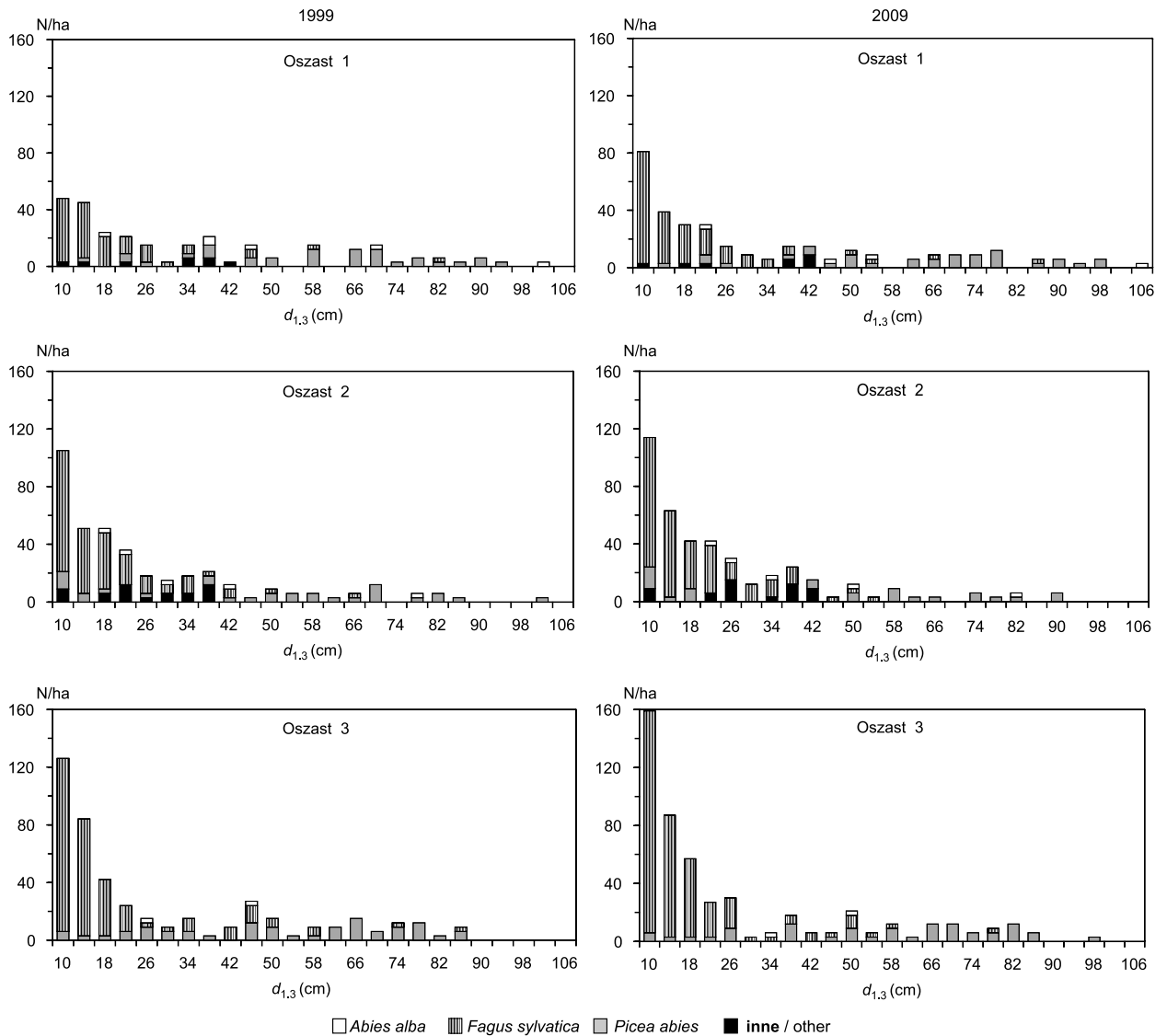


Figure 1. Dbh distribution in the investigated stands in 1999 and 2009

Regeneration

In 1999, the most seedlings (1-year-old) were sycamore maple's; slightly less in number were fir's and beech's seedlings, and spruce's seedlings did not occur at all. In 2009, seedlings were found occasionally: on s.p. 1 – fir's and sycamore maple's seedlings, and on s.p. 2 – fir's seedlings. On s.p. 3, no seedlings were recorded (Table 5).

In 1999, on s.p. 1 and 3 among natural seedling (to height 50 cm) beech's seedling dominated, and on s.p. 2 sycamore maple's. Spruce share in natural seedlings was

from 9% on s.p. 3 to 21% on s.p. 1, and fir's seedlings from around 2% on s.p. 1 and 2 to 7% on s.p. 3 (Table 5).

After 10 years, on s.p. 1 and 2 among natural seedlings sycamore maple dominated and on s.p. 3 beech. Fir's share was from 1% on s.p. 1 to around 17% on s.p. 3. Spruce's share did not exceed 5% on any s.p. (Table 5).

On the beginning of control period, among underwood beech dominated on s.p. 2 and 3, and sycamore maple on s.p. 1. Fir's underwood was not present on s.p. 2, and on s.p. 1 and 3 share of this species in underwood was about 1%. More often than fir, spruce occurred: from around 1% on s.p. 3 to 8.5% on s.p. 2 (Table 5).

Table 3. The characteristics of trees belonging to losses on sample plots in 1999–2009

Sample plot	Species	Category*												Total
		A1	A2	A3	Total A	B1	B2	B3	Total B	C1	C2	C3	Total C	
		dbh (cm)			trees	dbh (cm)			trees	dbh (cm)			trees	
Oszast 1	<i>Abies alba</i>	-	-	-	-	-	-	39.0 ^a	2	-	-	-	-	2
								69.0 ^a						
Oszast 2	<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	-	2	-	38.0 ^b	66.5 ^c	6	-	13.5 ^b	9.5 ^b	6	14
	<i>Picea abies</i>	-	86.5 ^b	-		-	60.0 ^a	64.0 ^b		25.0 ^b	-	-		
			102.0 ^c					53.0 ^c						
	<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	-		-	-	-		-	-	10.5 ^a		
Oszast 3	<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	-	1	-	41.0 ^c	47.5 ^c	5	-	8.0 ^b	8.0 ^b	5	11
								56.0 ^b				15.5 ^c		
								57.5 ^c						
	<i>Picea abies</i>	-	75.5 ^a	-		-	-	-		29.5 ^c	-	20.0 ^c		
								84.0 ^b						

*Generation of trees: A – of old age, B – of optimum growth, C – of growing up

Vitality: 1 – the most vigorous tree, 2 – normal tree, 3 – weakened tree

Causes of losses: a – self-thinning or dying, b – windfall, c – broken, d – crushed

Table 4. The number of trees, recruitment, losses and mortality of trees on sample plots

Species	The number of trees (trees/ha)				Mortality (%)
	1999	2009	recruitment	loss	
Oszast 1					
<i>Picea abies</i>	96	96	-	-	-
<i>Fagus sylvatica</i>	150	204	54	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	24	24	-	-	-
<i>Abies alba</i>	18	12	-	6	33.3
Total	288	336	54	6	2.1
Oszast 2					
<i>Picea abies</i>	87	72	6	21	24.1
<i>Fagus sylvatica</i>	234	273	57	18	7.7
<i>Acer pseudoplatanus</i>	51	54	3	-	-
<i>Abies alba</i>	15	15	-	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	-	-	3	100.0
Total	390	414	66	42	10.8
Oszast 3					
<i>Picea abies</i>	129	120	-	9	7.0
<i>Fagus sylvatica</i>	312	375	87	24	7.7
<i>Abies alba</i>	6	6	-	-	-
Total	447	501	87	33	7.4

*Ratio of the tree number of tree loss to the number of living trees in a 1999

Table 5. Numbers and percentage of regeneration on sample plots in 1999 and 2009

Species	Seedlings				Underwood		Older underwood	
	one year old		$h \leq 50$ cm		$h > 50$ cm to $d_{1.3} \leq 5.9$ cm		dbh = 6.0–7.9 cm	
	trees/ha	%	trees/ha	%	trees/ha	%	trees/ha	%
Oszast 1 1999								
<i>Picea abies</i>	-	-	2 890	20.9	78	6.1	-	-
<i>Fagus sylvatica</i>	78	1.5	7 578	54.8	235	18.5	33	100.0
<i>Abies alba</i>	234	4.4	312	2.3	16	1.3	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	5 000	94.1	2 968	21.5	720	56.8	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	78	0.6	219	17.3	-	-
Total	5 313	100.0	13 826	100.0	1 268	100.0	33	100.0
Oszast 1 2009								
<i>Picea abies</i>	-	-	1 954	3.6	438	17.6	3	5.0
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	13 906	25.4	578	23.3	54	90.0
<i>Abies alba</i>	78	50.0	547	1.0	78	3.1	3	5.0
<i>Acer pseudoplatanus</i>	78	50.0	38 047	69.6	1 001	40.3	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	234	0.4	390	15.7	-	-
Total	156	100.0	54 688	100.0	2 485	100.0	60	100.0
Oszast 2 1999								
<i>Picea abies</i>	-	-	500	11.0	117	8.5	3	4.2
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	584	12.7	784	56.6	66	91.6
<i>Abies alba</i>	83	1.0	83	1.8	-	-	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	8 500	99.0	3 417	74.5	467	33.7	3	4.2
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	-	-	17	1.2	-	-
Total	8 583	100.0	4 584	100.0	1 385	100.0	72	100.0
Oszast 2 2009								
<i>Picea abies</i>	-	-	917	4.9	250	19.7	3	5.6
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	3 167	17.0	750	59.2	51	94.4
<i>Abies alba</i>	250	100.0	1 083	5.8	17	1.3	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	-	13 417	72.2	217	17.2	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	-	-	33	2.6	-	-
Total	250	100.0	18 584	100.0	1 267	100.0	54	100.0
Oszast 3 1999								
<i>Picea abies</i>	-	-	833	9.0	17	1.1	-	-
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	6 333	68.5	1 084	70.6	117	100.0
<i>Abies alba</i>	417	29.4	667	7.2	17	1.1	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1 000	70.6	667	7.2	100	6.5	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	750	8.1	317	20.7	-	-
Total	1 417	100.0	9 250	100.0	1 535	100.0	117	100.0
Oszast 3 2009								
<i>Picea abies</i>	-	-	250	1.5	50	3.3	3	2.2
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	10 000	60.9	916	60.4	135	97.8
<i>Abies alba</i>	-	-	2 750	16.8	67	4.4	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i>	-	-	1 917	11.7	150	9.9	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	-	1 500	9.1	334	22.0	-	-
Total	-	-	16 417	100.0	1 517	100.0	138	100.0

Table 6. Species composition of stand in 1999–2009 (mean value for three plots)

Species	1999				2009			
	N		V		N		V	
	trees/ha	%	m ³ /ha	%	trees/ha	%	m ³ /ha	%
<i>Picea abies</i>	104	27.7	396.46	72.67	96	23.0	406.65	72.36
<i>Fagus sylvatica</i>	232	61.8	94.05	17.24	284	68.1	96.38	17.15
<i>Abies alba</i>	13	3.5	36.79	6.75	11	2.7	35.77	6.37
Others	26	7.0	18.23	3.34	26	6.2	23.13	4.12
Total	375	100.0	545.53	100.00	417	100.0	561.93	100.00

Table 7. Volume and species composition of stand in Osztast in 1949, 2009 and 2010

Species	Volume							
	m ³ /ha		%		m ³ /ha		%	
	1949*		2010**		2009***			
<i>Picea abies</i>	625.27	48.4	329	76.7	406.5	73.1		
<i>Fagus sylvatica</i>	248.32	19.2	72	16.8	91.04	16.4		
<i>Abies alba</i>	393.43	30.4	28	6.5	35.77	6.4		
<i>Acer pseudoplatanus</i>	25.41	2.0	singly	0.0	23.01	4.1		
Total	1291.43	100.0	445	100.0	556.32	100.0		

Source:

1949* data of measurements of stands belonging to the Ujsoly Forest District (200d forest compartment)

2010** data from the Management Plan of Osztast Reserve Protection (201a forest compartment)

2009*** mean values from measurements done on three sample plots in 201a forest compartment (dbh ≥ 14 cm)

After 10 years, on s.p. 2 and 3 among underwood beech dominated, and on s.p. 1 sycamore maple. Spruce's share was from around 3% (s.p. 3) to 20% (s.p. 2). Fir's share did not exceed 5% (Table 5).

Overgrown underwood ($d_{1,3}=6-7.9$ cm) occurred rarely. In 1999, the highest was beech's share (from 92% to 100%) (Table 5). In 2009 among this tree class beech also dominated (Table 5).

4. Discussion

Diversity of volume changes – its increase and decrease – and diversity of species composition on examined plots (Table 2) in the Osztast reserve have mosaic character and are a feature of natural forests, which is confirmed by Korpel long-term studies (1989, 1995).

Average share of each of three trees species defined on the basis of volume from three examined plots did not change significantly during 10 years, where-

as share determined on the basis of tree number increased in case of beech, decreased in case of spruce and slightly decreased in case of fir (Table 6). Increase of beech's share in 10-year-period is associated with greater number of those species recruitment than other species. A decrease of spruce's share is the result of its loss, few underwood, and in consequence a lack of recruitment (Tables 4 and 5). Maintaining of spruce's volume share in case of its number share decrease indicates large volume increment, and therefore good vitality of this species.

Permanent lack of spruce's regeneration (underwood) may cause decrease of this species share in the future because it has no favourable conditions for regeneration and development under dynamically developing beech's regeneration (Table 5).

Presently, Osztast reserve's forest stands differ significantly in terms of volume and species composition from the state before 60 years (Table 7).

The management plan for period 1949–1958 indicates that one of the current reserve compartments (comp. 200c, currently 200d) of surface 19.95 ha was covered by dbh measurement (from 14 cm) of all trees and heights of some trees. These data indicate that in 1949 it was a forest stand of high volume (1291 m³/ha), with dominant spruce (48.4%). Share of other species were: fir – 30.4%, beech – 19.2% and sycamore maple – 2%. Similar data characterised compartment 201a, which result from description in measurement documentation in 1949.

Such a large volume in 1949 indicates that an optimal growth stadium of forest development lasted in reserve, which in the forest with beech's, spruce's and fir's share is characterised with a large volume. For instance, in Dobroč (Slovakia) volume was 1366 m³/ha (Korpel 1989), and in reserve Peručica (Bośnia) 1353 m³/ha (Pintarič 1978).

In 60 years, significant reduction of volume occurred (Table 7). It was connected with forest stand disintegration, characteristic process for natural forest, which is a transition from optimal growth stadium to forest stand's disintegration stadium (Korpel 1989). In the years between 1960 and 1980 in Oszast, this process was accompanied by fir dieback. Also species composition changed. Despite spruce's volume decrease, the volume share of this species increased at the expense of beech's and fir's share (Table 7). This was a result of even greater decrease of fir's and beech's volume (Table 7).

High volume of examined forest before 60 years was not an exception in stands of Beskid Żywiecki and Śląski Mts. In fir forests near Rakowiec (currently Ujsoły Forest District) in 1932, forest stands of volume 1200 m³/ha occurred (Kawecki 1939). Research by Rieger (1968) shows that spruce monocultures, formed after 1840, reached also a high volume: from 815 to 1042 m³/ha.

Data presented above show that multispecies lower montane forest zone forest stands in Beskid Żywiecki Mts. were almost equal, in terms of volume, to spruce's monocultures volume, and often even exceeded them.

On favourable growth conditions for spruce on the area of Beskid Żywiecki and Śląski Mts. affect precipitation more than 200–300 mm and longer period of thicker snow retention than in mountain ranges located further to east (Hess 1965; Chomicz 1977; Sikorska 1998; Twaróg 1999), and also a type of geological substratum (Rieger 1968). These are optimal conditions for spruce (Myczkowski 1977). Spruce monocultures do not support however dispersion and reduction of silvicultural risk (Bernadzki 1994). Spruce maintenance in Beskid's lower montane forest zone forests is possible and unthreatened only in multispecies forest stands.

In the years 1999 and 2009 in the Oszast reserve spruce did not show any symptoms of dieback (Tables 3 and 4). Meanwhile, this process lasted in spruce monocultures of Beskid Żywiecki and Śląski Mts. and had a mass character (Szabla 2009; Bruchwald i Dmyterko 2010).

Stages and phases of forest development in reserve indicate their complex and stable structure (Table 1).

In the years 1999–2009, on research plots in multispecies forest stand of Oszast reserve, two firs and 10 spruces died (Table 3), whereas spruce's loss was a result of tree breakage and uprooting. The two dead spruces reached 60 and 75.5 cm of dbh and did not show disease symptoms (i.e., honey fungus, bark beetles) characteristic for dead spruces from dying spruce monocultures (Żółciak et al. 2009).

In spruce monocultures of Beskid Żywiecki and Śląski Mts., crucial factors of spruce monocultures dieback, which took place beginning in 2006, were mainly: industrial emissions, weather anomalies in summer of 2006 (high temperature and drought), widespread presence of honey fungus epiphytotic, and finally periodically increasing population number of folivores and cambiofagous (Barszcz et al. 2009; Szabla 2009; Bruchwald and Dmyterko 2010). The primary cause of spruce's stands dieback was however introduction of spruce monocultures in places of multispecies forest composed of fir, beech and spruce. The causes of spruce's forest stands dieback in Beskid Mts. were presented comprehensively by Bruchwald and Dmyterko (2010) in the form of a descriptive model.

Reduced fir's share on examined plots in the years 1949–2009 was connected with the dieback process mentioned earlier (1960–1980), discussed in numerous publications (i.e., Leibundgut 1974; Roether 1979; Schütt 1981; Bernadzki 1983; Fabijanowski 1986; Keller and Imhof 1987).

A place of dead firs took over well-regenerating beech. Dynamic entering of beech may also be connected with climate warming, which causes changes in Europe forests and favours this species development (Thomasius 1991; Felbermeier 1994; Fabian and Menzel 1998). A significant increase of beech's share in regeneration was also observed in Slovak Rydawy (Saniga 1999a, 1999b) and in Dynarski Alps (Diaci et al. 2005).

Beech's volume share increase and fir's share decrease in lower subalpine multispecies forests of central Europe were described in the papers of Paulenka et al. (1996), Spiecker et al. (1996a, 1996b) and Saniga (1999a, 1999b).

5. Conclusions

In multispecies lower montane forest zone forest stands, spruce not only does not show any symptoms of dieback, but even increases its volume share at the cost of fir, and so is a permanent component of forest in Beskid Żywiecki Mts. Few natural seedlings and spruce's underwood grow in terms of strong competition from dominating beech regeneration. Therefore, spruce does not reach the phase of overgrown (older) underwood. Beech during this period maintained its share defined on the basis of volume. In the years 1999–2009, its share defined on the basis of tree number also increased. Beech's share increase in forest and its domination in regeneration allow assuming that in Oszast reserve it will be a dominant species.

Obtaining of desired share of fir and spruce species in managed forests with species composition similar to Oszast reserve requires the use of Swiss irregular shelterwood method and selection system, and also tending of natural or artificial regeneration. After execution of group cutting, fir and spruce should be introduced in forms of groups and clusters under the cover of mature beech stands. These species should also be promoted in patches of beech regeneration, with admixture of fir and spruce.

Research conducted on the area of reserve indicates that, abandonment of rational forest management that, promotes species diversity in forest of lower montane forest zone on the area of Beskid Żywiecki and Śląski Mts. will cause formation of beech monocultures or forest with beech domination in all places where the species already is present or will be introduced.

The current state, i.e., durability, structure and volume of forest in the Oszast reserve, and from a historical perspective, species composition can also be used in planning of spruce monocultures conversion in lower montane forest zone of Beskid Żywiecki and Śląski Mts. Forest stand should be created with beech, fir and spruce with a share of appropriately 20%, 30% and 40%, plus about 10% of admixture of sycamore maple, and other valuable deciduous trees. Lower montane forest zone primeval forests of this area showed similar species composition.

Acknowledgements

Research was financed by the Faculty of Forestry, University of Agriculture in Cracow. The authors would like to warmly thank the employees of Ujsoły Forest District for assistance received.

References

- Barszcz J., Małek S., Majsterkiewicz K. 2009. Dynamika zmian zagrożenia rozpadem świerczyn Beskidu Śląskiego i Żywieckiego [Changes in dynamics of decay threat of spruce stands in Silesian and Żywiec Beskid Mountains]. in: Problem zamierania drzewostanów świerkowych w Beskidzie Śląskim i Żywieckim. PAU. *Prace Komisji Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych* 11: 93–113.
- Bernadzki E. 1983. Zamieranie jodły w granicach naturalnego zasięgu. in: Jodła pospolita *Abies alba* Mill. Białobok S. (ed.). Warszawa – Poznań, PWN: 483–501.
- Bernadzki E. 1994. Półnaturalna hodowla lasu jest nadal aktualna. *Las Polski*, 4: 7–10.
- Bruchwald A., Dmyterko E. 2010. Lasy Beskidu Śląskiego i Żywieckiego – zagrożenia, nadzieje. Sękocin Stary, IBL, p. 77. ISBN 978-83-87647-95-7.
- Chomicz K. 1977. Materiały do poznania agroklimatu Polski. Warszawa, PWN, p. 296.
- Czuraj M. 1991. Tablice miąższości kłód odziomkowych i drzew stojących. Warszawa, PWRiL, p. 362.
- Diaci J., Rozenberger D., Boncina A. 2005. Interactions of light and regeneration in Slovenian Dinaric Alps: patterns in virgin and managed forests. In: Natural Forests in the Temperate Zone of Europe – Values and Utilisation. Commarmot B., Hamor F.D. (eds.). Conference 13–17 October 2003, Mukachevo, Ukraine. Proceedings. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf; Carpathian Biosphere Reserve, Rakiv: 154–160.
- Fabian P., Menzel A. 1998. Wie sehen die Wälder von morgen aus der Sicht eines Klimatologen. *Forstwissenschaft Centralblatt* 117: 339–354.
- Fabijanowski J. 1986. Hodowla lasu wobec zagrożenia imisjami drzewostanów w górach [Silviculture in the presence of the treat of mountain forests by immisions]. *Sylvan* 130 (2/3): 53–66.
- Felbermeier B. 1994. Arealveränderungen der Buche infolge von Klimaänderungen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 49: 222–224.
- Hess M. 1965. Piętra klimatyczne w Polskich Karpatach Zachodnich. *Zeszyty Naukowe UJ. Prace geograficzne* 11: 1–265.
- Jaworski A., Kołodziej Z., Strząska T. 2001. Skład gatunkowy, budowa i struktura drzewostanów w rezerwacie Oszast [Species composition, setup and structure of tree stands in Oszast nature reserve]. *Sylvan* 145 (4): 5–32.
- Kawecki W. 1939. Lasy Żywiecczyzny, ich teraźniejszość i przyszłość. PAU. *Prace Rolno-Leśne* 35: 1–171.
- Keller W., Imhof P. 1987. Zum Einfluss der Durchforstung auf die Waldschäden. II Teil. Erste Ergebnisse von Waldschadenuntersuchungen in Plenterversuchsflächen der EAFV. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 138: 293–320.
- Korpel Š. 1989. Pralesy Slovenska. Bratislava, Veda, p. 329. ISBN 80-224-0031-9
- Korpel Š. 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, p. 310. ISBN 3-437-30702-9

- Leibundgut H. 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 110: 111–124.
- Leibundgut H. 1974. Zum Problem des Tannensterbens. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 127: 476–484.
- Meyer P., Bücking W., Schmidt S., Schulte U., Willig J. 2004. Stand und Perspektiven der Untersuchung von Naturwald-Vergleichsflächen. *Forstarchiv* 75: 167–179.
- Myczkowski S. 1977. Świerczyny gór i wyżyn w Polsce, w: Świerk pospólny. Białobok S. (ed.). Warszawa – Poznań, PWN: 405–460.
- Odum E.P. 1977. Podstawy ekologii. Warszawa, PWRiL, p. 520.
- Otto H.J. 1995. Zielorientierter Waldbau und Schutz sukzessionaler Prozesse. *Forst und Holz* 50: 203–209.
- Paulenka J., Konôpka B., Bucha T. 1996. Poškodenie lesov v oblasti Spiša. Zvolen, LVU, p. 128.
- Pintarič K. 1978. Urwald Peručica als natürliches Forschungslaboratorium. *Allgemeine Forstzeitschrift* 33: 702–707.
- Rieger R. 1968. Rozwój i zasobność wybranych drzewostanów świerkowych regla dolnego w Beskidach Zachodnich. *Acta Agraria et Silvicultura, Series Silvestris* 8: 75–134.
- Roether V. 1979. Immissionen – Hauptursache für die Tannenerkrankung? *Allgemeine Forstzeitschrift* 34: 582–583.
- Řehák J. 1964. Vývoj stromů a porostních útvarů v přirozených lesích. *Ochrana Přírody* 19 (7): 105–113.
- Saniga M. 1999a. Štruktúra, produkčné pomery a regeneračné procesy dobročského pralesa. TU Zvolen, *Vedecké Študie* 2/A: 5–64.
- Saniga M. 1999b. Štruktúra, produkčné a regeneračné procesy badinského pralesa. *Journal of Forest Science* 45: 121–130.
- Schütt P. 1981. Erste Ausätze zur experimentellen klärung des Tannensterbens. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 132: 443–452.
- Schütz J.Ph. 1990. Silviculture 1. Principes d'éducation des forêts. Lausanne, Presses Polytechniques Universitaires Romandes, p. 243. ISBN 2-88074-186-6.
- Schütz J. Ph. 1999. Neue Waldbehandlungskonzepte in Zeiten der Mittelknappheit: Prinzipien einer biologisch rationalen und kostenbewussten Waldpflege. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 150: 451–459.
- Schütz J.Ph. 2004. Opportunistic methods of controlling vegetation, inspired by natural plant succession dynamics with special reference to natural outmixing tendencies in a gap regeneration. *Annals of Forest Science* 61: 149–156.
- Sikorska E. 1998. Karpacie drzewostany świerkowe na tle warunków siedliskowych. *Zeszyty Naukowe AR w Krakowie* 332, *Sesja Naukowa* 56: 69–82.
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. 1996a. Discussion. In: Growth trends in European forests. Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (eds.). European Forest Institute Research Report 5, Berlin Heidelberg, Springer: 355–367.
- Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P., 1996b. Conclusions and summary. In: Growth trends in European forests. Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (eds.). European Forest Institute Research Report 5, Berlin Heidelberg, Springer: 369–372.
- Szabla K. 2009. Aktualny stan drzewostanów świerkowych w Beskidach i ich geneza [The current state of Norway spruce stands in the Beskids and their Genesis]. In: Problem zamierania drzewostanów świerkowych w Beskidzie Śląskim i Żywieckim. PAU. *Prace Komisji Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych* 11: 13–43.
- Thomasius H. 1991. Mögliche Auswirkungen einer Klimaveränderung auf die Wälder in Mitteleuropa. *Forstwissenschaft Centralblatt* 110: 305–330.
- Twaróg J. 1999. Rola gatunków drzew w lasach naturalnych polskich Karpat fliszowych. *Las Polski* 15/16: 4–6.
- Zieliński R. 1972. Tablice statystyczne. Warszawa, PWN, p. 387.
- Żółciak A., Lech P., Małecka M., Sierota Z. 2009. Opieńkowa zgnilizna korzeni a stan zdrowotny drzewostanów świerkowych w Beskidach [Armillaria root and the health condition of Norway spruce stands in the Beskids]. PAU. *Prace Komisji Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych* 11: 61–72.

Contributions

Both authors (AJ and MP) designed the study, conceived the experiments, analysed data and wrote the manuscript.