

Stanisław Kucharzyk
Bieszczadzki Park Narodowy, Dział Badań Naukowych
38–700 Ustrzyki Dolne, ul. Belska 7
skucharzyk@bdpn.pl

Received: 20.02.2018
Reviewed: 16.04.2018

KIERUNEK PROCESÓW LASOTWÓRCZYCH W BIESZCZADZKIM PARKU NARODOWYM – HOMEOSTAZA CZY ENTROPIA?

The direction of forest-forming processes in the Bieszczady
National Park – homeostasis or entropy?

Motto: Najstarszą baśnią „ekologiczną” jest opowiadana w różnych wariantach i przy różnych okazjach opowieść o tym, że w przyrodzie panuje równowaga. Najstarszy „ekologiczny przesąd” to przekonanie, że to dobrze. (Życie i ewolucja biosfery - January Weiner 2012)

Abstract: On the basis of data collected on permanent circular plots in the Bieszczady National Park in 1993 and 2009, an analysis of main forest-forming processes (recruitment, increments, mortality) and entropy was made, according to the probability of surviving trees and volume distribution in thickness classes in forests of varying naturalness. There was no greater sustainability of processes in stands less affected by forest management in the past. The results of the entropy differentiation were different depending on the adopted index. It was found that in the lower montane beech forests there was a significant increase in the volume within 16 years (from 324.3 m³/ha to 404.0 m³/ha) and a decrease in density (from 887 pcs/ha to 801 pcs/ha). The prediction of changes based on the matrix model of thickness classes indicates that in the absence of environmental restrictions and extensive disturbances (such as catastrophic winds, gradations, etc.), the rate of forest-forming processes in the landscape scale can achieve a relative balance over 150–200 years. Entropy (differentiation in the age-size structure) showed in the period of prediction an increase similar to the logistic curve. In the case of significant synchronous increase in tree mortality due to sudden weather events (more and more frequent in recent decades), current stabilizing trends may change, through periodic decrease in growth rates and an increase in the number of renewals.

Key words: natural processes, tree-stand, mortality, recruitment and increment, modelling, size-class growth model, naturalness, stability.

Wstęp

Wizja natury pozostającej w długotrwałej równowadze, jedynie z rzadka zakłócaną przez większe zaburzenia, wydaje się powszechna, niezależnie od osobiście wyznawanego światopoglądu, czy też poziomu wykształcenia przy-

rodniczego (Weiner 2009). Brytyjska antropolog Mary Douglas, opisująca cztery zasadnicze wzorce percepcji świata wśród grup społecznych i jednostek, wskazuje że aż trzy z tych archetypów opierają się na założeniu mniej lub bardziej stabilnej równowagi (Douglas 2004). Te ogólnoludzkie preferencje do pewnego stopnia kształtują również postawę przyrodników, którzy niekiedy dostrzegają regulacje homeostatyczne tam gdzie ich nie ma, zaś entropię (wskaźnik z dziedziny termodynamiki oraz teorii informacji) zaczynają traktować w kategoriach aksjologicznych, jako brak porządku, czyli po prostu chaos (Trojan 1980; Weiner 2009). Od tych dylematów nie są również wolni naukowcy zajmujący się badaniem ekosystemów leśnych (Wodzicki 2016; Rykowski 2016). Zamieszanie pogłębia także niejednoznaczne używanie terminów entropii, równowagi, homeostazy czy stabilności w odniesieniu do ekosystemów (Poznański 2002; Weiner 2009, 2012). Z tych względów konieczne jest wyjaśnienie, w jakim znaczeniu używane będą pojęcia przywołane w tytule artykułu i jakiej relacji pomiędzy nimi można się spodziewać.

Na wstępie zaznaczyć należy, że entropia i równowaga, które często przeciwstawia się w potocznym rozumieniu, w sensie nauk przyrodniczych wcale nie pozostają w kontradycji. Entropia, jako miara rozproszenia energii, jest funkcją stanu, która osiąga maksimum wraz z osiągnięciem równowagi termodynamicznej przez układ izolowany (Hołyst i in. 2003). Dla układów otwartych, jakimi są ekosystemy wciąż zasilane energią słoneczną, ta prawidłowość II zasady termodynamiki nie znajduje zastosowania. W analizach ekologicznych i klimatycznych mierzy się jednak tzw. tempo produkcji entropii (Chapman i in. 2015). Zgodnie z tzw. hipotezą MEPP (*Maximum Entropy Production Principle*) nie zrównoważony system otwarty zmierza do stabilizacji poprzez osiągnięcie struktury, która maksymalizuje produkcję entropii (Kleidon i in. 2010; Meysman i Bruers 2010). Badania zmienności ekosystemów w tym aspekcie sugerują, że proces sukcesji prowadzi nie tyle do klimaksowej równowagi biocenotycznej, co do stanu dynamicznego balansu energetycznego (Skene 2013). Z kolei w ujęciu teorii informacji za pomocą entropii można ilościowo opisać zróżnicowanie systemu, którą to właściwość w naukach przyrodniczych określono różnorodnością biologiczną (Weiner 2012). Również w tym wymiarze entropię-różnorodność wiązano ze stabilnością układów ekologicznych, chociaż nadal trwa debata, czy to bioróżnorodność warunkuje stabilność, czy też wprost przeciwnie, dzięki długotrwałe stabilnym warunkom możliwa jest większa różnorodność (Gravel i in. 2016).

Homeostaza (w sensie dynamicznej równowagi) jeszcze nie tak dawno przypisywana była lasom o charakterze pierwotnym (Odum 1982; Brzezicki 2014), zaś zdolność do samoregulacji widziano jako pochodną stopnia zachowania naturalnych zależności, zanikającą wraz ze stopniem antropogenicznego zniekształcenia. Dzisiaj termin równowagi (lub nawet wprost homeostazy) używany jest raczej w kontekście kształtowania pożądanego stanu lasu zagospodarowanego

(Poznański 2014; Rykowski 2016). Należy zauważyć, że do „kształtowania równowagi w ekosystemach leśnych” zostali ustawowo zobowiązani wszyscy właściciele lasów w Polsce (patrz art. 9 Ustawy z dnia 28 września 1991 r. o lasach - Dz.U. 2017 poz. 788). Zgodnie z podstawowym dokumentem regulującym postępowanie hodowlane w PGL „Lasy Państwowe”, warunkiem zachowania lasów jest „stopniowe osiągnięcie stanów równowagi dynamicznej w ekosystemach leśnych” (Haze 2012). Pojęcie homeostazy ekosystemu, rozumianej jako „zdolność do utrzymywania równowagi struktury i powiązań funkcjonalnych biocenozy i biotopu, oparta na samoregulacji i kompensacji”, funkcjonowało również w „Instrukcji ochrony lasu” obowiązującej w PGL Lasy Państwowe w latach 2004–2011 (Kwiecień 2004; Rykowski 2016). Mimo deklaracji o konieczności kształtowania równowagi w lasach (bez doprecyzowania jakie procesy i wskaźniki mają być zrównoważone) w powojennej historii polskiego leśnictwa w istocie realizowana jest zasada reprodukcji rozszerzonej, zarówno pod względem zasobności drzewostanów, jak i też powierzchni leśnej. Według danych wielkoobszarowej inwentaryzacji stanu lasów (WISL) bieżący roczny przyrost mączszości w ostatnim pięcioleciu wynosił w PGL Lasy Państwowe 9,70 m³/ha/rok, zaś przeciętna wielkość pozyskania w analogicznym okresie 5,14 m³/ha/rok, co spowodowało wzrost średniej zasobności z 267 m³/ha do 285 m³/ha (Zajączkowski i in. 2017). Takie wskaźniki należy uznać przede wszystkim za wynik zrównoważonego użytkowania zasobów leśnych (z ang. *sustainable forest management*, z niem. *nachhaltige Forstwirtschaft*), którego elementem jest dbałość o stabilny rozwój drzewostanów, nie zaś za efekt kreowania równowagi w ekosystemach leśnych (z ang. *ecological stability*).

Dlaczego jednak w tytule artykułu zdecydowano się na przywołanie teorii homeostazy ekosystemów, który od kilkadziesiąt lat należy do historii ekologii i dlaczego przeciwstawiono mu pojęcie entropii? Do takiej preambuły zainspirowała autora tocząca się dyskusja na temat naturalności lasów i ich równowagi w kontekście zrównoważonej gospodarki leśnej oraz ochrony ekosystemów leśnych w parkach narodowych i rezerwach przyrody (Kucharzyk 2017). Zarzucenie koncepcji homeostazy lasów naturalnych traktuje się niekiedy tak, jakby lasy ściśle chronione faktycznie właściwość tę uprzednio posiadały, a obecnie zatraciły ją w takim stopniu, że zagrożona jest ich trwałość (z ang. *sustainability*). Z kolei utrata tej cechy nieuchronnie musi prowadzić, jeśli nie wprost do „entropicznej śmierci” leśnego wszechświata, to przynajmniej do homogenizacji składu gatunkowego i struktury oraz spadku różnorodności fitocenotycznej i krajobrazowej obszarów długotrwale wyłączonych z bezpośredniej ingerencji człowieka (Brzeziecki 2014). Jako jedyny ratunek przed klątwą Rudolfa Clausiusa jawi się w takiej sytuacji trwale zrównoważona gospodarka leśna, integrująca wszystkie produkcyjne i pozaprodukcyjne funkcje lasu (Kucharzyk 2017). Niniejsza praca jest rozwinięciem niektórych tez polemicznego artykułu pt.: „Znaczenie parków

narodowych dla ochrony lasów naturalnych – problemy do dyskusji” (Kucharzyk 2017), poprzez analizę przypadku bukowych lasów Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Praca składa się z dwóch części:

- prezentacji zróżnicowania intensywności procesów lasotwórczych i struktury lasów w kontekście historii użytkowania i ochrony;
- prognozy długookresowych zmian w drzewostanach bukowych, opartej na testowym macierzowym modelu klas grubości.

Pojęcie entropia będzie tu używane w ujęciu „shanonowskim”, jako wskaźnik zróżnicowania struktury drzewostanu i intensywności zachodzących procesów lasotwórczych. Dlaczego jednak termin entropia, a nie wprost różnorodność? Zdaniem autora zastosowanie uogólnionego nominatu do określenia rozlokowania biomasy w poszczególnych drzewach i drzewostanie, ma nie tylko wymiar strukturalny, lecz również znaczenie termodynamiczne (czyli odnosi się wprost do pierwotnego ujęcia entropii). Proces przyrostu masy drzewnej jest jednocześnie akumulacją energii słonecznej, zaś zamieranie prowadzi do jej uwalniania w procesie dekompozycji. Przepływy energii, związane z asymilacją i dysymilacją drzew, mogą być więc rozpatrywane jako jeden z elementów produkcji entropii przez ekosystem (patrz hipoteza MEPP Maximum Entropy Production Principle) (Kleidon i in. 2010; Chapman i in. 2015).

W zasadniczej części artykułu autor nie stosuje terminu „homeostaza”, gdyż zdolność samoregulacji procesów biologicznych przynajmniej w części jest wyłączona dla organizmów, a nie ich zespołom (Weiner 2012). Natomiast badane będą relacje i możliwość zbalansowania procesów lasotwórczych kształtujących średnią zasobność i zagęszczenie drzewostanów (czyli ubytek *versus* dorost i przyrost). Analiza powyższych zjawisk dla całego Bieszczadzkiego Parku Narodowego wykazała, że obecnie procesy te są dalekie od zrównowżenia, gdyż tempo przyrostu i dorostu drzew przewyższa znacznie ubytki (Mroczek i in. 2010; Kucharzyk i Przybylska 2016). Trendy takie potwierdzają analizy danych inwentaryzacyjnych drzewostanów chronionych od 40 lat (od utworzenia BdPN), które wskazują na wzrost takich średnich parametrów jak: wiek (od 66 lat w 1971 do 93 lat w 2010 roku) i zasobność (od 147 m³/ha do 390 m³/ha) (Kucharzyk i Przybylska 2016). Dla ochrony ekosystemów leśnych w Parku istotnym jest pytanie o dalszy kierunek zachodzących procesów lasotwórczych.

W pracy podjęto próbę odpowiedzi na trzy pytania:

- czy większa naturalność lasu sprzyja większemu zrównowżeniu procesów lasotwórczych zachodzących w drzewostanach ściśle chronionych?
- jakie jest zróżnicowanie struktury grubościowej drzewostanu (entropia shanonowska) lasów o różnej naturalności?
- czy kierunek i natężenie procesów lasotwórczych (ubytku, dorostu, przyrostu), obserwowane obecnie w drzewostanach mniej zmienionych przez gospodarkę

leśną, wskazuje na możliwość ich zrównoważenia w przyszłości oraz jak zmiany te wpłyną na zróżnicowanie struktury?

Metody

W analizach wykorzystano dane ze statystyczno-matematycznego systemu inwentaryzacji i kontroli lasu w Bieszczadzkim Parku Narodowym, zbierane na 4-owych powierzchniach kołowych, rozmieszczonych w wieźbie 500 x 500 metrów. Pomiary wykonywane były dwukrotnie – w 1993 roku i w 2009 roku (Mroczek i in. 2010). W obu przypadkach inwentaryzację wykonywano zgodnie z przyjętą w polskim leśnictwie metodyką. W każdym punkcie na większym kole o powierzchni 0,04 ha pomierzono pierśnice wszystkich drzew o grubości od 7 cm wzwyż i określono położenie każdego drzewa metodą biegunową. Na mniejszym jednoarowym wewnętrznym kole zmierzono dodatkowo wysokości drzew. Na małym kole zliczono również podrost (drzewa o grubości poniżej 7 cm i i wysokości powyżej 50 cm) i oszacowano pokrycie przez nalot (młode drzewka niższe niż pół metra) (Rutkowski 1989; Przybylska 1995; Przybylska i in. 1996). W obliczeniach, dotyczących zróżnicowania procesów lasotwórczych oraz entropii w poszczególnych kategoriach naturalności lasu, wykorzystano wyniki pomiarów z 887 powierzchni próbnych.

Ocenę entropii Shannona, określającą zmienność intensywności procesów lasotwórczych oraz zróżnicowanie rozkładu miąższości w stopniach grubości, wykonano za pomocą wzoru zaczerpniętego z teorii informacji, znanego biologom jako wskaźnik Shannona-Wienera H' (Weiner 2012):

$$E(p_i) = -\sum_{i=1}^k p_i * \log_2 p_i$$

Wzór ten wykorzystano w pierwszej wersji według algorytmu zaproponowanego przez Poznańskiego (2002) dla lasów o złożonej strukturze, aby określić zmienność przeżywania drzew w stopniach grubości $E1(p_i)$, gdzie:

p_i – prawdopodobieństwo przeżywania drzew w stopniu grubości o nr i ;

k – liczba możliwych stopni grubości.

W związku z wątpliwościami, dotyczącymi metodycznej poprawności powyższego indeksu, omówionymi szerzej w dyskusji, dla oceny strukturalnej złożoności drzewostanów wykorzystano dodatkowo analogiczny wskaźnik $E2(p_i)$ oparty na tym samym logarytmicznym wzorze (Yuan i in. 2018). Ten odpowiednik indeksu różnorodności biologicznej Shannona-Wienera H' określa zróżnicowanie rozkładu miąższości w stopniach grubości, ważone udziałem poszczególnych klas p_i , przyjmując że :

p_i to udział (proporcja) miąższości drzew w stopniu grubości o nr i w stosunku do zasobności ogólnej, przy k – możliwych stopniach grubości.

Kryteria wydzielenia lasów o różnych kategoriach naturalności (oznaczone literami od A do I) zostały szerzej opisane we wcześniej publikowanym artykule autora (Kucharzyk 2008). Poniżej podano ich skrótową charakterystykę:

- las o charakterze pierwotnym (kat. A) – las, gdzie nie stwierdzono śladów bezpośredniej ingerencji człowieka;
- las o charakterze pierwotnym (kat. B) – las, gdzie zaobserwowano przypadkowe pozyskiwanie pojedynczych drzew;
- las o charakterze pierwotnym (kat. C) – las z drzewostanem o charakterze krzywulcowym przy górnej granicy lasu, podlegający w przeszłości oddziaływaniu gospodarki pasterskiej;
- las naturalny (kat. D) – las, gdzie stale pozyskiwano pojedyncze drzewa;
- las zagospodarowany o charakterze naturalnym (kat. E) – las o składzie gatunkowym zgodnym z siedliskiem, pochodzący z odnowienia naturalnego, w przeszłości objęty gospodarką leśną;
- las zagospodarowany o charakterze naturalnym (kat. F) – las o składzie gatunkowym zgodnym z siedliskiem, pochodzący z odnowienia sztucznego, w przeszłości objęty gospodarką leśną;
- las zagospodarowany sztuczny (kat. G) – las o składzie gatunkowym niezgodnym z siedliskiem, w przeszłości objęty gospodarką leśną;
- drzewostan przedplonowy (kat. H) – las powstały w wyniku sukcesji wtórnej na gruntach nieleśnych;
- drzewostan przedplonowy (kat. I) – las powstały w wyniku zalesień gruntów nieleśnych.

Do oceny zmian struktury drzewostanów w 7-centymetrowych stopniach grubości, według których obliczono macierz prawdopodobieństwa przejść w 16-letnim okresie kontrolnym, użyto danych z 609 powierzchni. Reprezentowały one około 15 tys. ha drzewostanów żywej buczyny karpackiej w niższych partiach regla dolnego (do 1000 m n.p.m.), których skład gatunkowy nie był znacząco zmieniony przez człowieka (kategorie naturalności A, B, D i E). Do predykcji zmian w drzewostanach zastosowano zmodyfikowany model macierzowy (Drozdowski 2006; Gazda i Miścicki 2016). Przyjmując, że liczebności drzew w stopniach grubości pierśnic są ze sobą dynamicznie powiązane, na podstawie struktury drzewostanu z 1993 i w 2009 obliczono macierz prawdopodobieństwa przejść, uwzględniając prawdopodobieństwo następujących zdarzeń:

- ubytek drzewa ze stopnia grubości (obumarcie drzewa) – pU;
- przejście do kolejnego stopnia grubości (znaczny przyrost na grubość) – pP1;
- przejście drzewa o dwa stopnie grubości (bardzo znaczny przyrost na grubość) – pP2, bardzo wyjątkowe przypadki przyrostu większego niż dwa stopnie również zaliczono do tej kategorii prawdopodobieństwa;

– pozostanie drzewa w stopniu grubości (brak przyrostu na grubość lub przyrost niewielki) $pZ = 1 - pU - pP1 - pP2$.

Liczba drzew w danym stopniu grubości na końcu okresu prognostycznego $L_k d_i$ składa się z drzew pozostających i przechodzących (czyli dorastających o jeden lub więcej stopni), czyli:

$$L_k d_i = L_p d_i \times pZ_i + pP1_{i-1} \times L_p d_{i-1} + pP2_{i-2} \times L_p d_{i-2}; \text{ gdzie:}$$

$L_p d_i, L_p d_{i-1}, L_p d_{i-2}$ – liczebność na początku okresu predykcji w stopniu grubości i oraz w stopniach poprzednich $i-1$ lub $i-2$;

pZ_i – prawdopodobieństwo pozostania drzewa w stopniu grubości i ;

$pP1_{i-1}$ – prawdopodobieństwo przejścia do kolejnego stopnia grubości i ;

$pP2_{i-2}$ – prawdopodobieństwo przejścia o dwa stopnie do stopnia grubości i ;

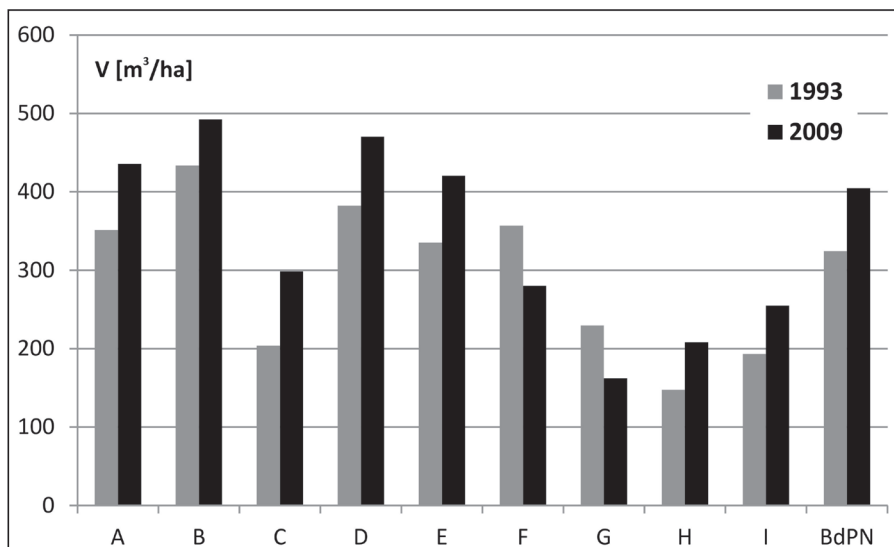
Obliczeń predykcyjnych dokonywano dla 20 okresów 16-letnich (analogicznych jak pierwszy okres kontrolny), czyli łącznie dla 320 lat. Jest to wartość zbliżona do długości cyklu określonego przez Korpela (1995) dla rozwoju pokolenia dolnoregłowego lasu o charakterze pierwotnym w Karpatach. Do określenia przewidywanych zmian zastosowano model macierzowy, przyjmując do obliczeń empiryczne prawdopodobieństwa $pU, pP1, pP2$ i pZ dla pierwszych siedmiu liczebnych stopni grubości (liczba drzew w stopniu grubości powyżej 300), obliczone dla okresu 1993–2009. Natomiast dla drzew grubszych niż 55 cm, stosunkowo mało licznie reprezentowanych, zastosowano prawdopodobieństwa wyrównane przy zastosowaniu krzywych potęgowych lub wielomianowych drugiego stopnia, których parametry określono metodą najmniejszych kwadratów. Poziom rekrutacji drzew przekraczających próg pomiarowy (dorost) przyjęto na obecnym poziomie (średnio 52 szt./ha w okresie kontrolnym, czyli 3,2 szt./ha/rok).

Parametry modelu obliczono dla wszystkich gatunków drzew łącznie, ze względu na małe zróżnicowanie składu gatunkowego (ponad 84% udziału buka). Podejście takie wyeliminowało ekologiczne różnice, związane z różnym tempem przyrastania i przeżywania gatunków. Z drugiej strony to założenie zmniejszyło parametry przeżywalności gatunków cienioznośnych (buka i jodły) promowanych dzisiaj przez występowanie ustępujących gatunków bardziej światłoządnych (jaworu, świerka, modrzewia, sosny, olszy szarej, iwy, osiki, brzozy, leszczyny, jarzębiny i innych). Zdaniem autora zanik tych gatunków wpłynie w przyszłości na zwiększenie konkurencji wewnątrzgatunkowej i w konsekwencji nastąpi zwiększenie prawdopodobieństwa ubytków w niższych stopniach grubości dla gatunków cienioznośnych. Predykcja obarczona jest również błędem (omówionym szerzej w dyskusji), wynikającym z założenia stabilności dzisiejszych trendów wzrostu, wydzielania posuszu i przyjęcia obecnego poziomu dorostu.

Obliczenia przeprowadzono za pomocą powszechnie dostępnych programów biurowych Access i Excel.

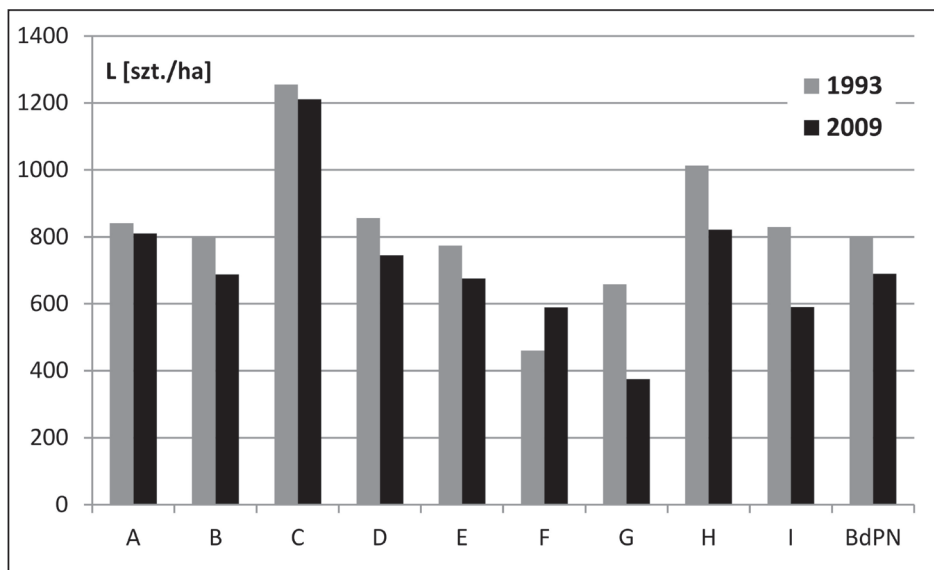
Wyniki

Ocena zmian w drzewostanach o różnym stopniu naturalności wskazuje, że w okresie kontrolnym, zarówno w całym BdPN jak też w drzewostanach reprezentujących większość kategorii naturalności, zwiększyła się średnia zasobność (z 324,3 m³/ha do 404,0 m³/ha w całym BdPN – Ryc. 1), natomiast spadło zagęszczenie (z 887 szt./ha do 801 szt./ha w całym BdPN – Ryc. 2). Jedynie sztuczne drzewostany świerkowe kategorii F i G wykazały spadek zasobności; tylko świerczyny kategorii F cechował wzrost średniej liczby drzew.



Ryc. 1. Zmiany średniej zasobności (V) w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. Objasnienia: A – las o charakterze pierwotnym bez śladów użytkowania, B – las o charakterze pierwotnym z pojedynczymi śladami użytkowania, C – las o charakterze pierwotnym krzywulcowy, D – las naturalny, E – las zagospodarowany o charakterze naturalnym z odnowienia naturalnego, F – las zagospodarowany o charakterze naturalnym z odnowienia sztucznego, G – las zagospodarowany sztuczny, H – drzewostany przedplonowe sukcesyjne na gruntach nieleśnych, I – drzewostany przedplonowe z zalesień sztucznych, BdPN – wszystkie drzewostany w Parku, 1993, 2009 – lata przeprowadzenia pomiarów.

Fig. 1. Changes in the average stand volume (V) in different categories of forests naturalness in the Bieszczady National Park. Explanations: A – the forest of primeval character without information about forest management, B – the forest of primeval character with sporadically timber harvesting, C – the forests of primeval character, dwarf tree stands in high elevation, D – the natural forest with limited management, E – the forest from natural regeneration, management in the past, F – the forest from planting species compatible with the habitat, G – the forest from planting species incompatible with the habitat, H – forecrop stands on former arable land, natural succession, I – forest plantation on former arable land, BdPN – all tree stands in BNP, 1993, 2009 – years of measurements.

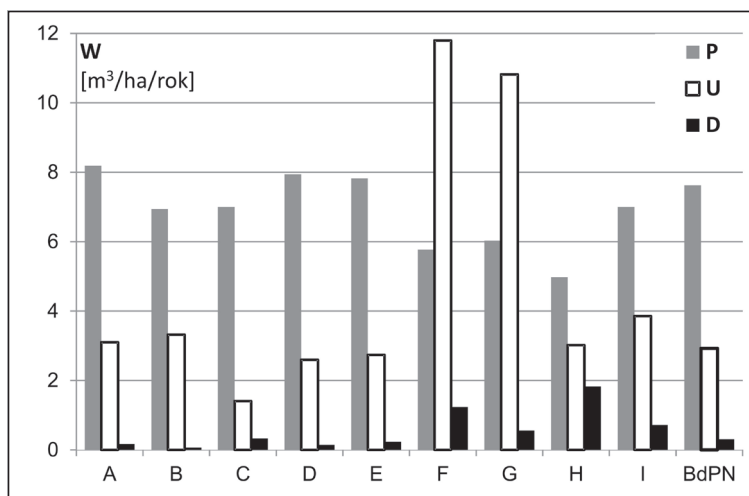


Ryc. 2. Zmiany średniego zagęszczenia (L) w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. Objaśnienia: patrz ryc. 1.

Fig. 2. Changes in the average number of trees per 1 ha (L) in different categories of forests naturalness in the Bieszczady National Park. Explanations like in the fig. 1.

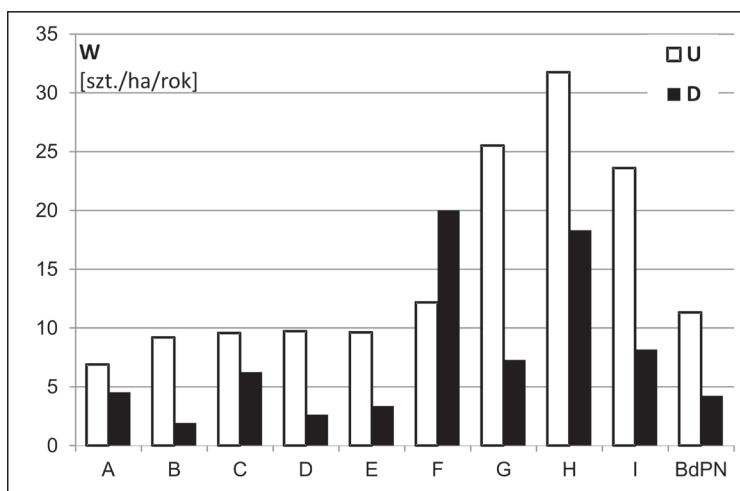
Takie relacje wynikały z niejednorodnego nasilenia procesów lasotwórczych (Ryc. 3 i 4). W buczynach o mniej zmienionym składzie gatunkowym kategorii A–E procesy przyrostu i dorostu (od 7,01 do 8,36 m³/ha/rok) kilkakrotnie przeważały nad ubytkami w aspekcie masowym (od 1,41 do 3,32 m³/ha/rok). Natomiast pod względem liczebności proces rekrutacji młodych drzew (dorost – od 2 do 20 szt./ha/rok) był znacznie mniejszy niż liczba wydzielających się drzew (od 7 do 32 szt./ha/rok). Z kolei w drzewostanach kategorii F i G miąższość ubytków znacznie przewyższała miąższość przyrostów i dorostów, przy czym w kategorii F odnotowano liczebną rekrutację przewyższającą liczbę drzew ubywających. W przedplonowych drzewostanach olszowych i sztucznych drzewostanach iglastych na gruntach porolnych intensywność ubytków również bardzo znacznie przewyższała liczbę dorostów.

Entropia lasu obliczona według prawdopodobieństwa przeżywania drzew w stopniach grubości E1(pi), była odmienna w drzewostanach o różnym stopniu naturalności (Ryc. 5). Największą wartością tego parametru cechowały się sztuczne drzewostany iglaste na gruntach porolnych kategorii I oraz mało licznie reprezentowane sztuczne drzewostany sadzone na gruntach leśnych kategorii F (jedynie 5 powierzchni próbnych). Najmniejszym zróżnicowaniem procesów przeżywania cechowały się drzewostany krzywulcowe przy górnej granicy lasu kategorii C.



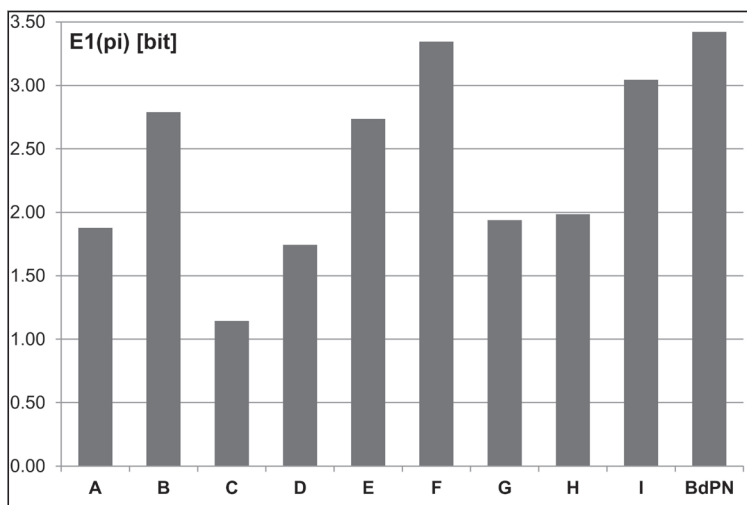
Ryc. 3. Średnia intensywność procesów lasotwórczych według zmian zasobności ($W - m^3/ha/rok$) w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności w Bieszczadzkim Parku Narodowym. Objasnienia: P – przyrost, U – ubytek, D – dorost; pozostałe objaśnienia patrz ryc. nr 1.

Fig. 3. Average intensity of forest-forming processes according to changes in the volume ($W - m^3/ha/year$) in different categories of forests naturalness in the Bieszczady National Park. Explanations: P – increment, U – mortality, D – recruitment; other explanations like in the fig. 1.



Ryc. 4. Średnia intensywność procesów lasotwórczych według zmian zagęszczenia ($W - szt./ha/rok$) w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności w Bieszczadzkim Parku Narodowym. Objasnienia: patrz ryc. nr 1 i 3.

Fig. 4. Average intensity of forest-forming processes according to changes in the number of tree ($W - pcs/ha/year$) in different categories of forests naturalness in the Bieszczady National Park. Explanations like in the fig. 1. and 3.



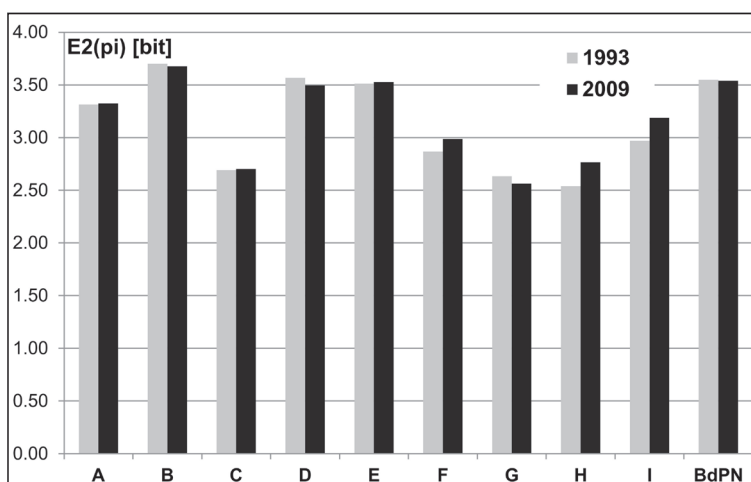
Ryc. 5. Entropia według prawdopodobieństwa przeżywania drzew w stopniach grubości E1(pi) w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności w Bieszczadzkim Parku Narodowym. Objaśnienia: patrz ryc. nr 1.

Fig. 5. Entropy according to the probability of surviving trees in relation to 7-cm DBH classes E1(pi) in different categories of forests naturalness in the Bieszczady National Park. Explanations like in the fig. 1.

Wskaźnik zróżnicowania rozkładu miąższości w stopniach grubości E2(pi) był najwyższy (3,70 w 1993 r i 3,68 w 2009 r.) w drzewostanach o charakterze pierwotnym kategorii B, zaś najniższy w lasach zagospodarowanych sztucznych kategorii G (odpowiednio 2,63 i 2,56) i drzewostanach przedplonowych kategorii H (2,54 i 2,77) (Ryc. 6). W lasach o większej naturalności (kategorie A–E) indeks E2(pi) w okresie kontrolnym zmieniał się nieznacznie, natomiast w drzewostanach wtórnych (kategorie F, H, I) entropia wyraźnie wzrastała.

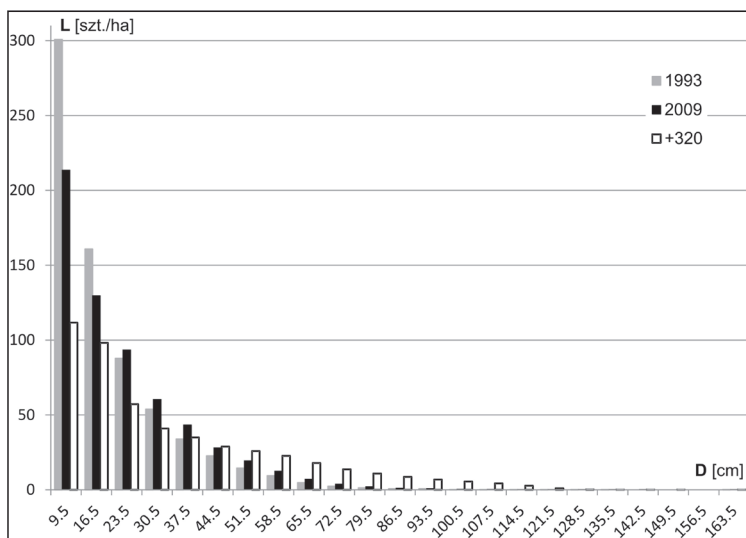
Dla żyźnych buczyn kategorii naturalności od A–E stwierdzono znaczącą zmianę rozkładu liczby i miąższości drzew w 7-centymetrowych stopniach grubości, w okresie 1993–2009 (Ryc. 7 i 8). Na skutek przyrostu drzew i mniejszej rekrutacji drzew do pierwszego stopnia grubości, J-kształtna, prawoskośna krzywa rozkładu liczby drzew zmniejszyła swoje nachylenie, zaś wierzchołek dzwonowatej krzywej rozkładu miąższości przesunął się wyraźnie w kierunku średnich stopni grubości.

Prawdopodobieństwo zdarzeń obliczone dla zbioru drzew przynależnych do poszczególnych stopni grubości przedstawia rycina nr 9. Stwierdzono, że prawdopodobieństwo ubytku gwałtownie spada, osiągając minimum dla stopnia 28–34 cm i następnie znów wzrasta w sposób zbliżony do krzywej, którą na potrzeby modelowania można opisać wielomianem drugiego stopnia ($y = -0,00001d^2 + 0,0057d - 0,1423$ przy $R^2 = 0,5457$).



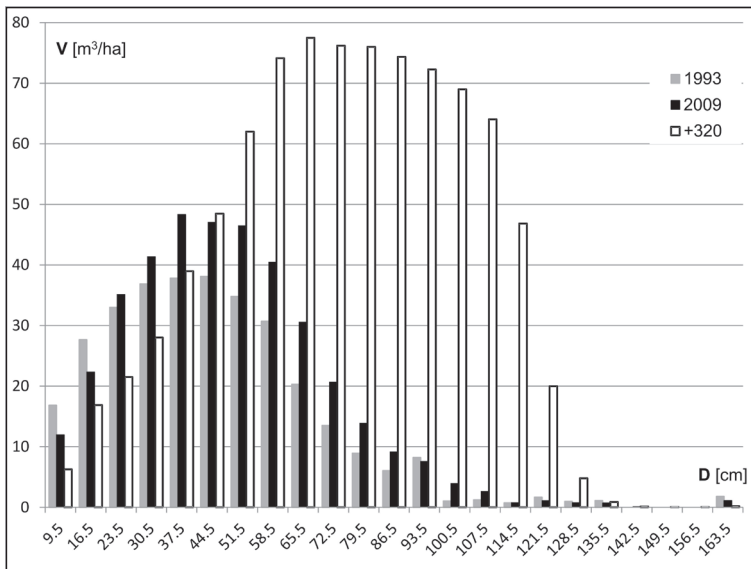
Ryc. 6. Entropia rozkładu miąższości drzew w stopniach grubości $E2(\pi)$ w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. Objasnienia: patrz ryc. nr 1.

Fig. 6. Entropy of the volume distribution in relation to 7-cm DBH classes $E2(\pi)$ in different categories of forests naturalness in the Bieszczady National Park. Explanations like in the fig. 1.



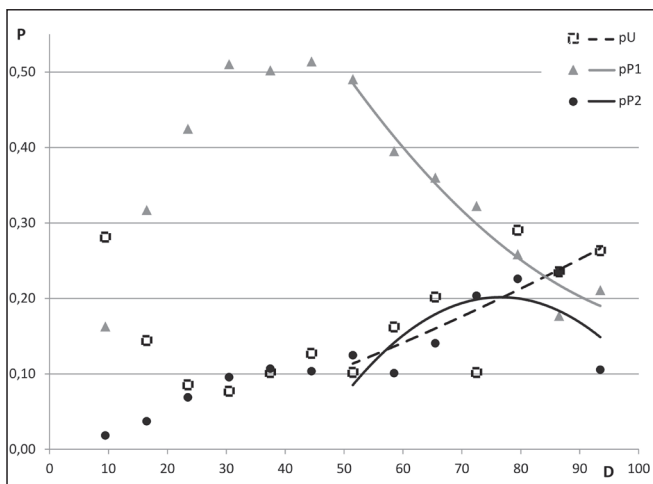
Ryc. 7. Zmiany rozkładu liczby drzew (L) w stopniach grubości (D) w drzewostanach bukowych położonych poniżej 1000 m n.p.m. Objasnienia: 1993, 2009 – lata przeprowadzenia pomiarów, +320 – prognoza po upływie 320 lat od pierwszego pomiaru.

Fig. 7. Changes in the distribution of the number of trees (L) in 7-cm DBH classes (D) in beech stands below 1000 m above sea level. Explanations: 1993, 2009 – years of measurements, +320 – forecast after 320 years from the first measurement.



Ryc. 8. Zmiany rozkładu zasobności drzew (V) w stopniach grubości (D) w drzewostanach bukowych położonych poniżej 1000 m n.p.m. Objasnienia patrz rycina nr 7.

Fig. 8. Changes in the distribution of the volume of trees (L) in 7-cm DBH classes (D) in the beech stands below 1000 m above sea level. Explanations like in the fig. 7.



Ryc. 9. Prawdopodobieństwo zdarzeń (P) dla drzew przynależnych do poszczególnych stopni grubości (D) w drzewostanach bukowych położonych poniżej 1000 m n.p.m. Objasnienia: pU – prawdopodobieństwo ubytku, pP1 – prawdopodobieństwo przyrostu o jeden stopień grubości, pP2 – prawdopodobieństwo przyrostu o dwa stopnie grubości.

Fig. 9. Probability of events (P) for trees belonging to 7-cm DBH classes (D) in the beech stands below 1000 m above sea level. Explanations: pU – probability of mortality, pP1 – probability of increase by one thickness class, pP2 – probability of increase by two thickness classes.

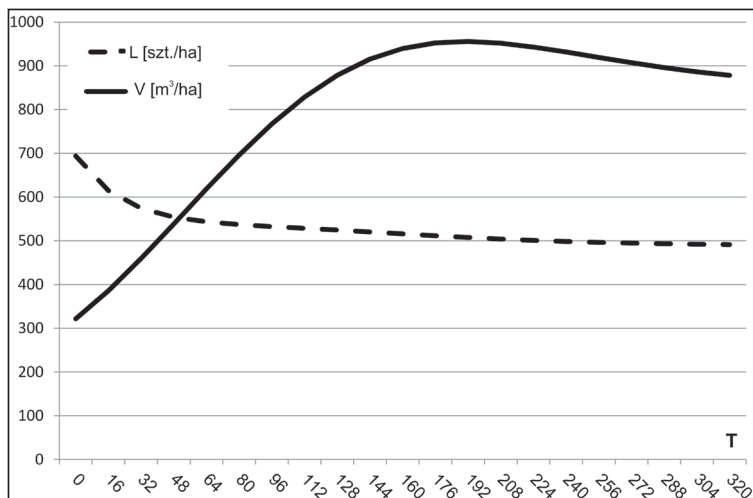
Prawdopodobieństwo przejścia do kolejnego stopnia grubości pP1 wzrasta, osiągając maksimum przy pierśnicach 28–48 cm. Następnie stopniowo spada w sposób zbliżony do krzywej potęgowej, którą na potrzeby modelowania można opisać wzorem $y = 288,06d^{-1,611}$ przy $R^2 = 0,9109$. Prawdopodobieństwo przejścia o dwa stopnie grubości pP2 stopniowo wzrasta, osiągając kulminację dla drzew grubszych niż 70 cm, przy czym na potrzeby modelowania opisano ten wzrost wielomianem drugiego stopnia postaci $y - 0,0002d^2 + 0,0284d - 0,8847$ przy $R^2 = 0,5033$.

Model, opierający się na tych założeniach, wskazuje że przy dzisiejszych poziomach parametrów zagęszczenie będzie stopniowo spadać, przy czym przez około 30 lat spadek ten będzie stosunkowo intensywny, później będzie oscylował wokół wartości 500 szt./ha (Ryc. 10). Zasobność przez okres 150 lat będzie wzrastać, z malejącą intensywnością, aż do 950 m³/ha, po tym okresie będzie powoli spadać. Taki obraz zmian zasobności może sugerować podobieństwo do krzywej logistycznej (wzrost do stanu równowagi ze środowiskiem), jednak wynika on wyłącznie z przyjętych w modelu prawdopodobieństw zdarzeń procesów lasotwórczych. Przewidywana dynamika zasobności i zagęszczenie drzew wynikać będzie ze zmian strukturalnych drzewostanów, czyli początkowej dominacji intensywnie przyrastających drzew w średnich klasach grubości, a następnie stopniowego zwiększenia się udziału drzew najgrubszych (bardzo starych), intensywniej zamierających i słabiej przyrastających. Stąd też zarówno przyrost bieżący roczny jak też roczny ubytek, obliczone na podstawie modelu, stopniowo wzrastają, a następnie obniżają wartości (Ryc. 11). Przyrost osiąga maksimum 12,20 m³/ha/rok po 144 latach, zaś ubytek 12,26 m³/ha/rok po 224 latach od początku pomiarów. Punkt przecięcia krzywych, oznaczający zrównoważenie intensywności obu procesów według tych obliczeń, przypada na 12 okres predykcyjny, czyli 192 lata od punktu zerowego. Z kolei shanonowska entropia (zróżnicowanie struktury wiekowo-rozmiarowej) przez około kolejne 30 lat będzie lekko spadać, a następnie wzrastać w sposób zbliżony do krzywej logistycznej (Ryc. 11).

Dyskusja i wnioski

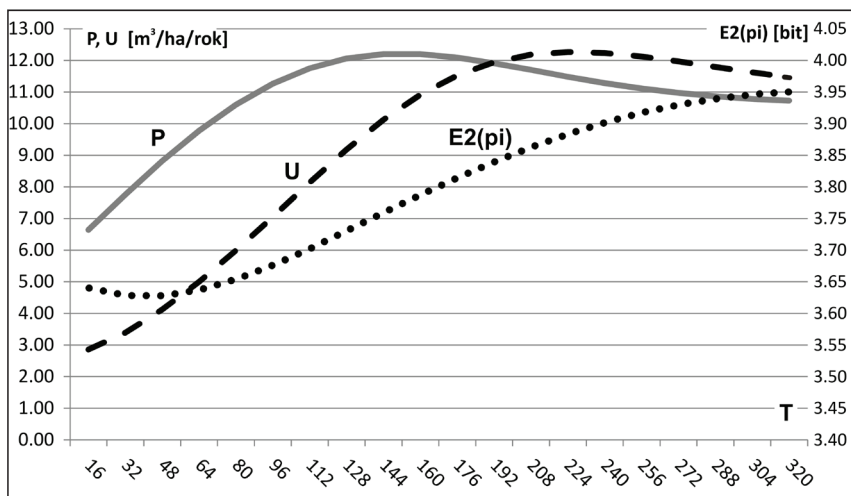
Duże znaczenie dla interpretacji wyraźnie kierunkowych zmian w drzewostanach Bieszczadzkiego Parku Narodowego ma to, że lasy te są stosunkowo młode i aż 80% powierzchni zajmuje faza optymalna z dominującymi drzewami w wieku 70–100 lat (Kucharzyk i Szary 2017). Na odmłodzenie drzewostanów BdPN wpłynęły różnorodne czynniki, zarówno antropogeniczne jak też naturalne (Kucharzyk 1999, Augustyn i Kucharzyk 2008). Do głównych zaliczyć trzeba (Ryc. 12):

- wielkopowierzchniowe uszkodzenia drzewostanów w zimie 1928/29;
- eksploatację drzewostanów przed II wojną światową – o różnej intensywności, w zależności od możliwości wywozu i wykorzystania surowca;



Ryc. 10. Prognoza zmian zagęszczenia (L – szt./ha) i średniej zasobności (V – m^3/ha) w drzewostanach bukowych położonych poniżej 1000 m n.p.m. w czasie 320 lat (T).

Fig. 10. Forecast trends of the average number of trees (L – trees/ha) and average volume (V – m^3/ha) in beech stands below 1000 m above sea level. during 320 years (T).

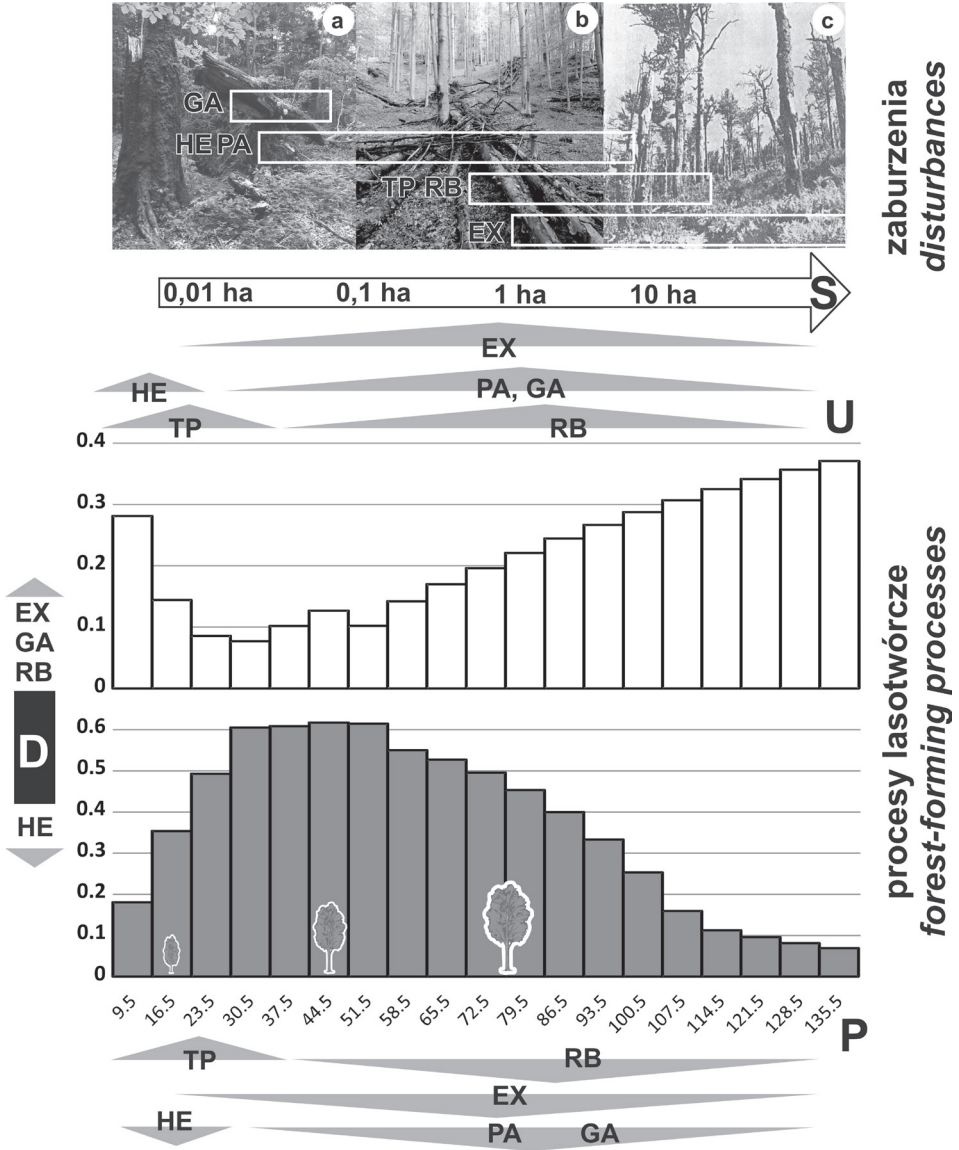


Ryc. 11. Prognoza zmian entropii rozkładu miąższości drzew ($E2(pi)$ – bit) oraz intensywności procesów lasotwórczych (P, U – $m^3/ha/rok$) w drzewostanach bukowych położonych poniżej 1000 m n.p.m. w czasie 320 lat (T). Objasnienia: P – przyrost, U – ubytek; przyjęto stałą wartość dorostu w całym okresie według obecnego poziomu – $0,24 m^3/ha/rok$.

Fig. 11. Forecast trends of the entropy of the tree volume distribution ($E2(pi)$ – bit) and the intensity of forest-forming processes (P, U – $m^3/ha/year$) in beech stands below 1000 m above sea level during 320 years (T). Explanations: P – increment, U – mortality; assumed constant recruitment throughout the period at the present level – $0,24 m^3/ha/year$.

– eksploatację drzewostanów po II wojnie światowej – o zróżnicowanym natężeniu, w zależności od stopnia udostępnienia terenu, na większości obszaru dzisiejszego BdPN.

Dominacja stosunkowo młodych buczyn w badanej grupie warunkuje dodatni bilans procesów przyrostu i dorastania w stosunku do zamierania i wydzielania z drzewostanu (Kucharzyk i Przybylska 2016). Nie ma obecnie wystarczających danych, aby ocenić na ile znaczne przyrosty bieszczadzkich buczyn są stymulowane przez zwiększenie ilości dwutlenku węgla w atmosferze i globalne zmiany



klimatyczne, jednak wpływy te należy uznać za wysoce prawdopodobne (Ainsworth i Long 2005; Pretzsch i in. 2014). Według badań prowadzonych w europejskich buczynach i świerczynach, w porównaniu do danych z 1960 roku, buki i świerki wykazują obecnie zwiększony przyrost zasobności drzew (o 32–77%) i drzewostanów (o 10–30%) oraz rosnącą akumulację zapasu (o 6–7%) (Pretzsch i in. 2014). Ponieważ drzewostany przyrastają intensywniej, wzrosło również tempo ubytków, gdyż samoprzerzedzenie następuje według stałych reguł allometrycznych. Zagęszczenia badanych drzewostanów są obecnie o 17–20% niższe, niż drzewostanów w analogicznym wieku 50 lat wcześniej, tak więc zwiększyła się intensywność procesów lasotwórczych, natomiast wartość zapasu zmieniła się nieznacznie (Pretzsch i in. 2014).

Chociaż analiza średniej intensywności procesów lasotwórczych w drzewostanach reprezentujących różne klasy naturalności nie ujawniła większych różnic (Ryc. 2), wpływ dawnej gospodarki leśnej w lasach BdPN jest wyraźny (Kucha-



Ryc. 12. Wpływ zaburzeń naturalnych i antropogenicznych zachodzących w przeszłości w różnych skalach przestrzennych na obecną intensywność procesów lasotwórczych w Bieszczadzkim Parku Narodowym. Objasnienia: S – skala przestrzenna zaburzeń: a – zaburzenie małopowierzchniowe – około 4 ary (utworzenie luki przez powalonego buka – fot. autora), b – zaburzenie na około 20 arach (jednoczesne wywrócenie kilkunastu drzew – fot. autora), c – zaburzenie wielkoskalowe – setki hektarów (wymrożone drzewostany bukowe na skutek zimy stulecia 1928/1929 – fot. J. Oszelda za Janowskim 1939); procesy lasotwórcze: D – dorost, P – przyrost i U – ubytek w stopniach grubości; rodzaje zaburzeń: EX – ekstremalne wydarzenia pogodowe (mróz, okiśc, wiatr, susza), GA – powaly dużych drzew, dożywających biologicznego kresu, HE – nasilona presja dużych roślinożerców (kopytnych), PA – choroby grzybowe i gradacje owadów, TP, RB – wpływ gospodarki leśnej (trzebienie, rębnie). Podstawa trójkątnej strzałki wskazuje, na które klasy grubości wpływa zaburzenie, zaś zwrot strzałki oznacza kierunek wpływu – nasilenie procesu (w górę), spadek intensywności procesu (w dół).

Fig. 12. The influence of natural and anthropogenic disturbances occurring in the past in various spatial scales on the current intensity of forest-forming processes in the Bieszczady National Park. Explanations: S – spatial scale of disturbances: a – small surface disturbance – about 4 ares (creating a canopy gap by a fallen beech – author's photo), b – disturbance at about 20 ares (simultaneous falling of several trees – author's photo), c – large-scale disturbance – hundreds of hectares (frozen beech stands as a result of the winter in 1928/1929, photo by J. Oszelda according to Janowski 1939); forest-forming processes: D – recruitment, P – increment and U – mortality in 7-cm DBH classes; types of disturbances: EX – extreme weather events (frost, snow damage, wind, drought), GA – large, old tree fall, HE – increased pressure of large herbivores (ungulates), PA – fungal diseases and insect outbreaks, TP, RB – the impact of forest management (thinning, cutting). The basis of a triangular arrow indicates which thickness classes are affected by the disturbance, and the direction of the vector indicates the course of the impact – the intensity of the process (up), the decrease of the process intensity (down).

rzyk 2015). Z pewnością trzebieże i cięcia rębne prowadzone w znacznej części lasów BdPN przed niespełna dwudziestu laty, do dziś kształtują intensywność zachodzących procesów wzrostu i obumierania drzew, jednak ilościowe określenie tego oddziaływania wymaga dalszych badań. Porównanie lasów zagospodarowanych (LZD Krynica) i chronionych (Ojcowski Park Narodowy) wykazało, że w okresie 20 lat prawdopodobieństwo przeżywania drzew, jak też przyrosty, były większe w lasach beskidzkich (Banaś i in. 2014). Zdaniem autorów takie prawidłowości mogą wynikać z mniejszego zwarcia kształtowanego wcześniejszymi zabiegami pielęgnacyjnymi, które wzmagają przyrost i zmniejszają ilość drzew wydzielających się spontanicznie (Banaś i in. 2014).

Czy istotnie w okresie najbliższych 150 lat, przy zachowaniu ochrony spontanicznych procesów, może dojść do ustabilizowania i zrównoważenia podstawowych procesów lasotwórczych na terenie buczyn (łącznie ponad 18 tys. ha) dzisiejszego obszaru Bieszczadzkiego Parku Narodowego jak sugerują uzyskane wyniki (Ryc. 11)? Z pewnością nie można tu mówić o osiągnięciu homeostazy w sensie zwiększającej się wraz z renaturalizacją odporności (z ang. *resistance*), czyli zdolności do utrzymywania stałości parametrów wewnętrznych niezależnie od warunków zewnętrznych. Takiemu założeniu przeczą analizy, dotyczące zrównoważenia procesów lasotwórczych w zależności od stopnia naturalności. Małe prawdopodobieństwo osiągnięcia długotrwałej (w skali kilku dziesięcioleci) dynamicznej równowagi w większej skali przestrzennej, wynika przede wszystkim z możliwości wystąpienia rozległych zaburzeń, generowanych najczęściej przez wpływ środowiska (Szwagrzyk 2000, Rykowski 2016). Zdarzenia takie dotychczas występowały w naszym regionie z niewielką częstością. Jednak wraz z czasem trwania pokolenia drzew prawdopodobieństwo takie wzrasta. Ponadto w ostatnich dekadach częstość zaburzeń o charakterze wielkoskalowym wyraźnie się nasila (Seidl i in. 2014). Niegdyś wydarzeniem klęskowym, które na długie dziesięciolecia ukształtowało strukturę drzewostanów, była „zima stulecia” 1928/29 (Kucharzyk 1999). Chociaż w buczynach rozległe zaburzenia są dużo rzadsze niż w świerczynach, warto jednak przypomnieć skalę i intensywność ówczesnego zamierania. Wiele drzew zmarło w pierwszym okresie po mrozach na skutek znacznych uszkodzeń miazgi, jednak dla śmiertelności buków i jodeł większe znaczenie miał długotrwały proces chorobowy, w którym duży udział miały patogeniczne grzyby i owady (Kucharzyk 1999). Prawie 10 lat po klęsce w Bieszczadach Wschodnich w paśmie Pikuja, zasobność wysoko położonych lasów bukowych obniżyła się o 80% (z 600 m³/ha do 121 m³/ha), a zagęszczenie spadło do 60 szt./ha, zaś 80% pozostałych drzew cechowało się znacznym zaawansowaniem procesów chorobowych (Janowski 1939).

Obecnie podobne zjawisko jest raczej mało prawdopodobne, jednak w biogeograficznym regionie alpejskim można się spodziewać uszkodzeń lasów związanych z huraganowymi wiatrami i nasilonym występowaniem patogenicznych

owadów i grzybów (Seidl i in. 2014). Z pewnością duże znaczenie mogą mieć również nasilające i powtarzające się, także w regionach górskich, okresy posuszne (Noormets i in. 2008). Według Holeksy i współautorów (2009) starodrzewia o bardzo wysokiej zasobności, wykorzystujące maksymalnie zdolności produkcyjne siedliska, spotykane są raczej wyjątkowo na żyznych stanowiskach osłoniętych przed działaniem wiatrów, gdzie wielkoskalowe zaburzenia są rzadkie, a tempo rotacji niskie. Obecnie procesy lasotwórcze, obserwowane na terenie Bieszczadzkiego Parku Narodowego, mają charakter małopowierzchniowy, a ich nasilenie regulowane jest między innymi przez allometryczną regułę samoprzerzedzania Yody-Czarnowskiego oraz właściwości biologiczne gatunków drzewiastych (Zeide 2010). W miarę starzenia się drzewostanów, większe znaczenie dla kształtowania struktury lasu będą mieć zjawiska zamierania drzew najstarszych oraz tworzenia i wypełniania luk (Bugmann 2001). Zmniejszenie zwarcia powinno z kolei wpłynąć na intensyfikację procesu rekrutacji. Jednak w tym przypadku duże znaczenie będzie miał również stan populacji kopytnych, które przy dużych zagęszczeniach wpływają znacząco nie tylko na rozwój odnowień, lecz także na przyrost i przeżywalność młodszych drzew (Szukiel 1982). Jest prawdopodobne, iż dynamicznie rosnący przyrost może być w przyszłości ograniczony przez nieujawniony obecnie „czynn timer minimum” zgodnie z zasadą tolerancji Shelforda. Wraz z rozwojem drzewostanów bukowych obserwuje się pewne zmiany w zawartości pierwiastków, jednak na stosunkowo żyznych glebach nie wydają się one znaczące (Maryskevych i Shpakivska 2008). Tempo przyrostów buczyn może jednak być ograniczone poprzez rosnącą ewapotranspirację i niedostateczną podaż wody (Geßler i in 2007, Scharnweber i in. 2011).

W ostatnim czasie kwestie zrównoważenia procesów akumulacji i dekompozycji w lasach zyskały szczególne zainteresowanie z uwagi na możliwości regulacji globalnego bilansu węgla poprzez sektor użytkowania i zmian użytkowania gruntów oraz leśnictwa (angielski akronim *LULUCF*). Sporo badań wskazuje, że mimo znacznych ilości węgla zakumulowanego w drzewostanie i glebie, zdolność pochłaniania dwutlenku węgla przez starodrzewia jest ograniczona, gdyż akumulacja równoważona jest przez dekompozycję (Field i Kaduk 2004; Woods 2014). Pojawiają się jednak dane, że stare lasy mogą intensywnie przyrastać i akumulować znaczne ilości CO₂ (Luyssaert i in 2008; Tretiak i Czernevyy 2013). Trzeba jednak zauważyć, że bilans procesów związanych z obiegiem węgla jest bardziej skomplikowany niż zmiany w drzewostanach, gdyż obejmuje również inne elementy ekosystemu leśnego, takie jak: gleba i fauna glebowa, ściółka i posusz oraz roślinność, nie będące przedmiotem pomiarów dendrometrycznych (Ainsworth i Long 2005; Luyssaert i in. 2008). W niniejszej prognozie przyszłych zmian w drzewostanach bukowych BdPN, nie analizowano produktywności całego ekosystemu leśnego, ani nawet zmian biomasy nadziemnej części, lecz jedynie dynamikę miąższość drzew grubszych od pewnego progu (7 cm). Uzyskane wyniki

prawdopodobnej relacji wskaźników przyrostu-ubytku-zasobności-złożoności strukturalnej (Ryc. 10 i 11) są jednak zaskakująco zgodne z koncepcjami Eugene Oduma (1982), chociaż nie są przejawem odnalezienia regulacji homeostatycznych w drzewostanach, lecz jedynie prawdopodobnym wynikiem działania procesów o charakterze stochastycznym. Ten nestor nauk ekologicznych zajmował się kwestiami bilansu produkcji pierwotnej brutto (P) i respiracji biocenozy (R) w aspekcie „prawa maksimum energii w systemach biologicznych” Alfreda Lotki (Odum 1982; Chapman i in. 2015). Stwierdził, że wraz rozwojem ekosystemów (także lasów) następuje zbilansowanie najwyższej możliwej w danym środowisku produkcji brutto i oddychania biocenozy ($P/R \rightarrow 1$), co miało prowadzić do wzrostu takich wskaźników jak: różnorodność gatunkowa, zróżnicowanie strukturalne, odporność na zaburzenia (z ang. *resistence*), pojemność informacyjna i „uporządkowanie termodynamiczne” (stosunek respiracji biocenozy do jej biomasy) (Odum 1982). Koncepcje E. Oduma zostały rozwinięte przez brata Howarda Oduma, jako zasada maksymalizacji mocy (Chapman i in. 2015). Obecnie termodynamiczne mechanizmy rozwoju i organizacji ekosystemów próbuje się wyjaśniać poprzez w dużej mierze komplementarną hipotezę maksymalnej produkcji entropii (MEPP). Według MEPP systemy otwarte, takie jak ekosystemy, będą dążyć do maksymalizacji rozproszenia energii (Skene 2013, 2015). W istocie oznacza to również dynamiczne zrównoważenie procesów akumulacji i dekompozycji, na najwyższym możliwym poziomie w danych warunkach środowiska i prowadzi do wzrostu wewnętrznej strukturalnej złożoności (Skene 2015). Zaburzenia wielkoobszarowe wywołane przez gwałtowny dopływ (np. huragan) lub odpływ energii (np. mróz) „resetują” układ, prowadząc początkowo do uwolnienia zmagazynowanego w biomacie potencjału (krótkotrwały ogromny wzrost produkcji entropii), czego dalszą konsekwencją jest okresowe zmniejszenie produkcji entropii i wyrównanie struktury regenerującego się drzewostanu.

O ile jest możliwe stosunkowo łatwe modelowanie zjawisk drobnoskalowych, wynikających z relacji międzysobniczych, zachodzących w skali dziesięcioleci, z dającą się przewidzieć częstotliwością, o tyle modelowanie trudnych do przewidzenia zjawisk wielkoskalowych, kształtujących strukturę lasu na wiele stuleci, jest obarczone dużą dozą niepewności. Jeśli prognozujemy rozwój drzewostanów w czasie biologicznego trwania pojedynczego drzewa, musimy brać pod uwagę również prawdopodobieństwo zdarzeń bardzo rzadkich. Dość łatwo jest uwzględnić zjawiska kształtujące drzewostan w różnej skali w ogólnym koncepcyjnym modelu „dynamiki lasów” (Kuuluvainen 2016), z pewnością znacznie trudniej jest ująć te zjawiska w matematycznym modelu, weryfikowalnym danymi empirycznymi (Kozak i in. 2014). Z uwagi na podstawową właściwość ekosystemów leśnych, jaką jest długowieczność ich podstawowego komponentu, to jest drzew, dane empiryczne służące konstruowaniu modeli koncepcyjnych są wciąż niezbyt obfite. W Bieszczadach najdłuższym, bo siedemdziesięcioletnim

ciągami obserwacyjnym, objęte są kilkuhektarowe powierzchnie założone przez profesora Aloisa Zlatnika na terenie ich zakarpackiej części (Zlatnik i Korsuń 1938; Buček i in. 2009). W okresie 1932–2007 zmiany zasobności i składu gatunkowego drzewostanów, stwierdzone w ukraińskim rezerwacie Stuzica, były praktycznie nieistotne. Badania dotyczące natężenia procesów lasotwórczych mają krótszą historię, gdyż do tej pory prowadzone były w latach 1988–1998 na niewielkich powierzchniach w drzewostanach o charakterze pierwotnym (Jaworski 2002). Model prognostyczny skonstruowany na podstawie badań prowadzonych na sieci stałych powierzchni kołowych w BdPN, wymaga z pewnością udoskonalenia poprzez:

- dywersyfikację prognozy dorostów w zależności od wskaźników obecnego wypełnienia przestrzeni lub uwzględnienie przeszłych relacji ubytek-dorost;
- ocenę możliwych zmian w składzie gatunkowym (w trakcie opracowania);
- uwzględnienie ewentualnej korelacji przestrzennej (synchroniczności) zachodzących procesów;
- porównanie wyników prognoz w zależności od odmiennych scenariuszy zaburzeń wielkoskalowych.

Dla lasów karpackich powszechnie akceptowanym wzorcem był niegdyś cykl rozwojowy lasu pierwotnego wg Korpela (1995), który zakładał powtarzalne zmiany związane z synchronicznym zamieraniem i odnawianiem lasu. Amplituda tych procesów miała wynosić około 250–300 lat, przy czym poszczególne generacje drzewostanu (trwające około 400 lat) współlistniały ze sobą na tych samych, stosunkowo niewielkich, powierzchniach (mniejszych niż 1 ha). W efekcie zamieranie i stopniowe obniżenie zasobności starszej generacji miało być kompensowane wzrostem zasobności młodego pokolenia. Dzięki temu ogólna zasobność drzewostanu wykazywała w modelu ograniczone fluktuacje od 500 do 1100 m³/ha (Korpel 1995). Falsyfikację paradygmatu Korpela przeprowadzili ostatnio czescy badacze wykorzystując wyniki badań długookresowych (1970–2000) na stałych powierzchniach badawczych o łącznym areale 180 ha w pięciu rezerwach ścisłych (Král i in. 2014, 2017). Chociaż statystycznie udało się potwierdzić występowanie płatów strukturalnych (z ang. *patches*) o wielkości 4–11 arów, to ścieżki przejścia pomiędzy „latami” tej mozaiki przypominają raczej złożoną sieć, a nie powtarzalny cykl Korpela (Král i in. 2014, 2017). Według zespołu Krála jedynie przebieg rozwoju płatów z dominacją zbliżonych wiekowo młodych drzew jest w znacznej mierze przewidywalny. Rozwój zróżnicowanych wiekowo i strukturalnie płatów drzewostanów stopniowo staje się bardziej stochastyczny, w coraz większym stopniu determinowany losem pojedynczych drzew, o wrastającej miąższości, wysokości i powierzchni koron. Co ciekawe, uzyskane wyniki wbrew wcześniejszym założeniom sugerują, że postać przerębowa odgrywa ważną rolę w dynamice środkowoeuropejskich lasów strefy umiarkowanej i może utrzymywać się w perspektywie długoterminowej (Král i

in. 2017). Należy jednak zauważyć, że w trakcie trzydziestoletniego okresu badawczego, żadna z powierzchni nie była objęta zaburzeniami wielkoskalowymi. Dopiero po zakończeniu zbierania materiałów w 2007 roku część drzewostanu w rezerwacie Żofin została powalona przez orkan Kyrill (Král i in. 2017).

Uzyskany w niniejszej pracy obraz dynamiki procesów lasotwórczych w BdPN, wydaje się w znacznej mierze zgodny z wzorcem opisanym w Czechach, chociaż badane tam powierzchnie reprezentowały starodrzewia z przewagą procesów rozpadu (Král i in. 2017). W Bieszczadzkim Parku Narodowym obserwuje się na przeważającej powierzchni dynamikę wyrównanych wiekowo kohort powstałych w wyniku rozległych zaburzeń naturalnych i antropogenicznych. Dominacja tych młodszych drzewostanów kształtuje statystyczny obraz uzyskany w niniejszych badaniach czyni bardziej przewidywalną prognozę zmian na najbliższe dziesięciolecie (Král i in. 2017). Interesującą byłaby statystyczna ocena czy synchroniczne procesy rozpadu w przeszłości do dziś kształtują rozpoznawalne strukturalnie płaty drzewostanu, czy też procesy losowe sukcesywnie zacierają czytelność mozaiki. Przestrzenne wzorce rozmieszczenia obejmujące różne skale nie były dotychczas przedmiotem szczegółowych analiz w buczynach bieszczadzkich. Wstępny obraz uzyskać można z mapy „grup homogenicznych drzewostanów pod kątem ich wysokości górnej oraz zwarcia koron” uzyskanej metodą analizy obiektowej obrazów lidarowych i scen satelitarnych OBIA (z ang. Object Based Image Analysis) (Wężyk i Hawryło 2015). Grupy jednorodnych drzewostanów wydzielano na podstawie podobieństwa maksymalnej wysokości i zwarcia drzewostanów (według lidarowego numerycznego modelu koron drzew) oraz znormalizowanego różnicowego wskaźnika wegetacji NDVI (z ang. Normalized Difference Vegetation Index). Przy jednohektarowym minimalnym progu wydzielania grupy stwierdzono, że rozkład powierzchni wydzielanych grup w lasach bukowych jest silnie prawoskośny, j-kształtny, przy czym mediana wynosi 3,4 ha, a największy wydzielony płat liczy 533 ha (Wężyk i Hawryło 2015). W skalach mniejszych niż 1 ha badania nad teksturą dolnoreglowych lasów o charakterze pierwotnym w BdPN prowadził Zakład Szczegółowej Hodowli Lasu, Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie, jednak wyniki nie były dotychczas publikowane. Generalnie mozaikowość buczyn wydaje się być bardziej wynikiem wydarzeń losowych zachodzących w różnych skalach przestrzennych, niż immanentną cechą lasu naturalnego wynikającą z synchronizacji procesów ekologicznych, która również jest obserwowana (np. lata nasienne, patrz Bogdziewicz i Wróbel 2012).

Przewidywane zwiększenie w dynamice buczyn bieszczadzkich roli mało-powierzchniowych procesów losowych, kształtujących strukturę zbliżoną do przerębowej uwidacznia się w zmianach wskaźnika zróżnicowania struktury grubościowej (Ryc. 11). Porównując zróżnicowanie dwóch wskaźników entropii w zależności od kategorii naturalności można zauważyć jednak wyraźne róż-

nice, mimo komplementarności użytego wzoru (Ryc. 5 i 6). Analizując algorytm Poznańskiego (2002), stwierdzono że uwzględnia on jedynie połowę możliwych zdarzeń związanych z procesami lasotwórczymi, gdyż pomija prawdopodobieństwo ubytków, co w przypadku logarytmicznej postaci entropii daje niewłaściwe rezultaty. Maksymalna wielkość wskaźnika obliczanego za pomocą wzoru Shannona powinna być największa, gdy wszystkie możliwe zdarzenia są równie prawdopodobne, czyli w tym przypadku przy prawdopodobieństwie równym 0,5, zarówno dla przeżycia, jak też zdarzenia przeciwnego (ubytku) (Wędrowska 2010). Obecnie warunek ten nie jest spełniony. Ponadto w algorytmie zaproponowanym przez Poznańskiego wartość wskaźnika entropii dla całego drzewostanu, nie jest ważona udziałem drzew w poszczególnych stopniach grubości, co wydaje się nieprawidłowe ze względu na arbitralnie przyjmowaną szerokość klas pierśnicy (w efekcie – im „węższe” przedziały, tym większa entropia) oraz potencjalną zależność zdarzeń pomiędzy stopniami (szansa przeżywania cienkich drzew może rosnąć przy zwiększonym prawdopodobieństwie ubytku wyższych i zacieniających drzew grubych). Nie można również pominąć, iż entropia w ujęciu termodynamicznym jest funkcją stanu, to znaczy jej wartość warunkują wyłącznie aktualne wartości parametrów układu. Jest więc dyskusyjne używanie nazwy „entropia” dla wskaźnika opisującego zmianę dwóch stanów (Hołyst i in. 2003).

Odpowiadając na tytułowe pytanie, należy po pierwsze przypomnieć, że mówiąc o homeostazie, równowadze czy entropii należy sprecyzować, co faktycznie rozumiemy pod tymi pojęciami. Postulat ten ma szczególne znaczenie w przypadku prac naukowych, regulacji technicznych, aktów prawnych i dokumentów planistycznych dla obszarów chronionych (plany ochrony czy zadania ochronne). O ile z pewnością należy dbać o to, aby użytkowanie zasobów leśnych prowadzone było nadal w sposób zrównoważony, o tyle postulowanie konieczności utrzymania tak czy inaczej zdefiniowanej równowagi w ekosystemach leśnych objętych ochroną procesów przyrodniczych jest absurdem. Zgodnie z założeniami i definicjami poczynionymi we wstępie i metodyce, mimo wzrastającego prawdopodobieństwa zaburzeń wielkoskalowych, powinno nastąpić zwiększenie przeciętnej entropii, czyli zróżnicowania struktury wiekowo-rozmiarowej w skali lasów bukowych całego Parku. Oznacza to, że struktura lasu na znacznych powierzchniach będzie upodabniać się do przerębowej, zaś w dynamice lasu będą dominować procesy drobnoskalowe związane z powstawaniem i zarastaniem luk. Kierunek procesów lasotwórczych w długiej perspektywie czasowej i w dużej skali przestrzennej lasów bukowych Bieszczadzkiego Parku Narodowego wskazuje na względne wyrównanie procesów przyrostu i rozpadu. Z pewnością nie można jednak oczekiwać stabilności biocenoz tam, gdzie będą zachodzić znaczne zmiany warunków środowiskowych, gdyż okresowe wyrównanie intensywności procesów lasotwórczych nie jest związane ze zwiększeniem odporności (z ang. *resistance*). Dla ochrony przyrody ważne jest z pewnością, w jakiej skali przestrzennej można się spodziewać

elastycznego zrównoważenia (z ang. *resilience*) prawdopodobnych zaburzeń, co może być istotne, chociażby w kwestii minimalnej wielkości rezerwatów, które obejmuje się ochroną ścisłą (Holeksa 1997; Leroux i in. 2007).

Rozważając realne zmiany zachodzące w drzewostanach i tendencje oparte na modelowych prognozach nie możemy zapominać, iż zajmujemy się tylko jednym, aczkolwiek istotnym, komponentem złożonego ekosystemu leśnego (Szwa-grzyk 2014). Las rozwijający się spontanicznie jest siedliskiem tysięcy gatunków związanych z różnymi postaciami strukturalnymi drzewostanu, w tym ze starodrzewami obfitującymi w martwe drewno i egzemplarze okazałych drzew dożywających biologicznego kresu (Kucharzyk 2017). Poszukując stabilności parametrów czy równowagi zmian zachodzących w lasach musimy również pamiętać o tym, że ochrona procesów ekologicznych w parkach narodowych ma nie tylko walor poznawczy (Kucharzyk 2017), ale zabezpiecza również istotny element różnorodności biologicznej i ciągłość procesów ewolucyjnych.

Podziękowania

Autor dziękuje recenzentom oraz doktorowi hab. Janowi Bodziarczykowi za cenne uwagi, które wpłynęły na ostateczną postać pracy.

Literatura

- Ainsworth E. A., Long S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165.2: 351–372.
- Augustyn M., Kucharzyk S. 2008. Analiza stanu zachowania lasów we wsiach Ustrzyki Górne i Wołosate w świetle dokumentów historycznych. *Roczniki Bieszczadzkie* 16: 159–177.
- Banaś J., Zięba S., Zygmunt R., Bujoczek L. 2014. Procesy przeżywania i ubywania drzew w różnowiekowych lasach zagospodarowanych i chronionych. *Studia i Materiały CEPL w Rogowie* 16, 39/2A: 7–13.
- Bogdziewicz M., Wróbel A. 2012. Ekologiczne aspekty lat nasiennych u drzew. *Kosmos* 61: 667–675.
- Brzeziecki B. 2014. Rola lasów naturalnych jako wzorca dla lasów zagospodarowanych (wielofunkcyjnych). W: A. Arkuszewska, D. Lotz, G. Szujecka (red.) *Przyrodnicze, społeczne i gospodarcze uwarunkowania oraz cele i metody hodowli lasu*. Zimowa Szkoła Leśna przy Instytucie Badawczym Leśnictwa VI Sesja. Sękocin Stary, 18–20 marca 2014 r.: 176–194. Instytut Badawczy Leśnictwa. Sękocin Stary
- Buček A., Hrubý Z., Lancina J. 2009. Significance of research into beech woods in the Uzhanski National Park for learning the dynamics of Central European forests. In: *Mountain reserves and national parks and their function in the preservation of natural inheritance of high-up mountaneous territories*. Proceedings of the International scientific and practical conference dedicated to the 10th anniversary of Uzhansky NNP creation.

- September 23–25, 2009, Uzhansky National Natura Park, Kostryno, Ukraine. State Service for Protected Areas of Ukraine, Uzhansky National Natura Park, Institute of Ecology of the Carpathian NAS Ukraine. Uzhgorod 2009, ss.: 48–56.
- Bugmann H. 2001. A review of forest gap models. *Climatic Change* 51: 259–305.
- Chapman E.J., Childers D.L., Vallino J.J. 2015. How the second law of thermodynamics has informed ecosystem ecology through its history. *BioScience* 66(1): 27–39.
- Douglas M. 2004. *Symbole naturalne. Rozważania o kosmologii*. Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego. Kraków, 223 ss.
- Drozdowski S. 2006. Wykorzystanie macierzowego modelu do prognozowania rozwoju drzewostanów o złożonej postaci. *Sylvan* 150 (2): 3–13.
- Field C. B., Kaduk J. 2004. The carbon balance of an old-growth forest: building across approaches. *Ecosystems* 7 (5): 525–533.
- Gazda A., Miścicki S. 2016. Prognoza rozwoju drzewostanów lasu naturalnego z wykorzystaniem modelu według klas wymiarów. *Sylvan* 160 (3): 207–218.
- Geßler A., Keitel C., Kreuzwieser J., Matyssek R., Seiler W., Rennenberg H. 2007. Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees* 21(1): 1–11.
- Gravel D., Massol F., Leibold M.A. 2016. Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nature communications* 7, 12457.
- Haze M. (red) 2012. *Zasady hodowli lasu*. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa, 72 ss.
- Holeksa J. 1997. Wielkość rezerwatów a możliwość ochrony naturalnych ekosystemów leśnych. *Ochrona Przyrody* 54: 3–13.
- Holeksa J., Saniga M., Szwagrzyk J., Czerniak M., Staszyńska K., Kapusta P. 2009. A giant tree stand in the West Carpathians—An exception or a relic of formerly widespread mountain European forests? *Forest Ecology and Management* 257(7): 1577–1585.
- Hołyst R., Poniewierski A., Ciach A. 2003. *Termodynamika dla chemików, fizyków i inżynierów*: 402. Instytut Chemii Fizycznej PAN i Szkoła Nauk Ścisłych, Warszawa.
- Janowski C. 1939. Kilka uwag na temat wartości użytkowej zmarzniętych buczyn w Karpatach. *Sylvan* 47: 120–129.
- Jaworski A., Kołodziej Z. 2002. Natural loss of trees, recruitment and increment in stands of primeval character in selected areas of the Bieszczady Mountains National Park (South-Eastern Poland). *Journal of Forest Science* 48, 4: 141–149.
- Kleidon A., Malhi Y., Cox P. M. 2010. Maximum entropy production in environmental and ecological systems. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 1297–1302.
- Korpeľ Š. 1995. *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer Verlag. 310 ss.
- Kozak I., Perzanowski K., Kucharzyk S., Przybylska K., Zięba S., Frąk R., Bujoczek L. 2014. Perspectives for the application of computer models to forest dynamics forecasting in Bieszczadzki National Park (Poland). *Ekologia (Bratislava)* 33, 1: 16–25.
- Král K., Daněk P., Janík D., Krůček M., Vrška T. 2017. How cyclical and predictable are Central European temperate forest dynamics in terms of development phases? *Journal of Vegetation Science*.
- Král K., Valtera M., Janík D., Šamonil P., Vrška T. 2014. Spatial variability of general stand characteristics in central European beech-dominated natural stands – Effects of scale. *Forest Ecology and Management* 328: 353–364.

- Kucharzyk S. 1999. Wpływ mrozów w zimie 1928/1929 na rozwój drzewostanów w Bieszczadach i w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Sylwan* 143, 8: 25–47.
- Kucharzyk S. 2008. Lasy o charakterze pierwotnym w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Roczniki Bieszczadzkie* 16: 19–32.
- Kucharzyk S. 2015. Dawne oraz współczesne drogi leśne i szlaki zrywkowe w waloryzacji naturalności ekosystemów leśnych w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. *Roczniki Bieszczadzkie* 23: 95–109.
- Kucharzyk S. 2017. Znaczenie parków narodowych dla ochrony lasów naturalnych – problemy do dyskusji. *Roczniki Bieszczadzkie* 25: 225–238.
- Kucharzyk S., Przybylska K. 2016. Skład gatunkowy i struktura lasów Bieszczadzkiego Parku Narodowego. W: Górecki A., Zemanek B. (red), *Bieszczadzki Park Narodowy – 40 lat ochrony*. Bieszczadzki Park Narodowy, Ustrzyki Górne. ss.: 117–128.
- Kucharzyk S., Szary A. 2017. Zmiany runa buczyny karpackiej na stałych powierzchniach badawczych we wschodniej części Bieszczadzkiego Parku Narodowego. *Roczniki Bieszczadzkie* 25: 255–265.
- Kuuluvainen T. 2016. Conceptual models of forest dynamics in environmental education and management: keep it as simple as possible, but no simpler. *Forest Ecosystems* 3, 18.
- Kwiecień E. (red.) 2004. *Instrukcja ochrony lasu*. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa, 276 ss.
- Leroux S. J., Schmiegelow F. K., Lessard R. B., Cumming S. G. 2007. Minimum dynamic reserves: a framework for determining reserve size in ecosystems structured by large disturbances. *Biological Conservation* 138(3–4): 464–473.
- Luyssaert S., Schulz, E. D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B. E., Ciais P., Grace J. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455(7210): 213–215.
- Maryskevych O., Shpakivska I. 2008. Właściwości fizyko-chemiczne i biotyczne gleb w bukowych pralaszach Borzawy [ukraińska część Karpat Wschodnich]. *Roczniki Bieszczadzkie* 16: 309–316.
- Meysman F. J., Bruers S. 2010. Ecosystem functioning and maximum entropy production: a quantitative test of hypotheses. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365(1545): 1405–1416.
- Mroczek K., Sadowski D., Kołodziej M., Serwin M., Siudak G., Rówińska E., Skiba M., Czop A., Litwora T., Paciorek R., Senderak P. 2010. *Operat ochrony ekosystemów leśnych*. Krameko sp. z o.o. Kraków. 133 ss. Msc.
- Noormets A., McNulty S. G., DeForest J. L., Sun G., Li Q., Chen J. 2008. Drought during canopy development has lasting effect on annual carbon balance in a deciduous temperate forest. *New Phytologist* 179(3): 818–828.
- Odum P.E. 1982. *Podstawy ekologii*. 661 ss. PWRiL. Warszawa.
- Poznański R. 2002. Entropia lasu. *Sylwan* 146, 9: 11–18.
- Poznański R. 2014. Trwałość lasu i regulacja a ochrona przyrody w lasach. *Studia i Materiały CEPL* 16, 39 / 2A: 55–58.
- Pretzsch H., Biber P., Schütze G., Uhl E., Rötzer T. 2014. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. *Nature communications* 5: 4967.
- Przybylska K. 1995. Monitorowanie procesów zachodzących w drzewostanach Bieszczadzkiego Parku Narodowego. *Roczniki Bieszczadzkie* 4: 254–255.
- Przybylska K., Marcela A., Ruciński P. 1996. System monitorowania oraz wstępne wyniki oceny stanu zasobów leśnych Bieszczadzkiego Parku Narodowego. *Roczniki Bieszczadzkie* 5: 69–89.

- Rutkowski B. 1989. Urządzanie lasu. Cz. 1: 148. Akademia Rolnicza im. Hugona Kołłątaja w Krakowie.
- Rykowski K. 2016. Ochrona lasu czy ochrona ekosystemów leśnych? Z prac nad narodowym programem leśnym. *Studia i Materiały CEPL w Rogowie* 18, 46/1: 7–21.
- Schamweber T., Manthey M., Criegee C., Bauwe A., Schröder C., Wilmking M. 2011. Drought matters—declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north-eastern Germany. *Forest Ecology and Management* 262(6): 947–961.
- Seidl R., Schelhaas M.J., Rammer W., Verkerk P.J. 2014. Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change* 4: 806–810.
- Skene K. R. 2013. The energetics of ecological succession: A logistic model of entropic output. *Ecological modelling* 250: 287–293.
- Skene K. R. 2015. Life's a gas: A thermodynamic theory of biological evolution. *Entropy* 17, 8: 5522–5548.
- Szukiel E. 1982. Wpływ przegęszczenia jeleni na odnowienia w lasach bieszczadzkich. *Sylwan* 126, 1–3: 41–47.
- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiad. Ekol.* 46, 1: 3–19.
- Szwagrzyk J. 2014. Zamieranie i rozkład drzew jako procesy ekologiczne. *Studia i Materiały CEPL w Rogowie* 16, 41/4: 9–14
- Tretiak P., Czernevyy J. 2013. Przyrost drzew starszego wieku w lasach karpackiej części zlewni Dniestru. *Roczniki Bieszczadzkie* 21: 184–200.
- Trojan P. 1980. Homeostaza ekosystemów. Ossolineum. Wrocław. 149 ss.
- Weiner J. 2009. Czy istnieje równowaga przyrodzie? Fakty i mity. *Wszechświat* 110, 7: 4–9.
- Weiner J. 2012. Życie i ewolucja biosfery. Podręcznik ekologii ogólnej, 591 ss. PWN. Warszawa.
- Wędrowska E. 2010. Wykorzystanie entropii Shannona i jej uogólnień do badania rozkładu prawdopodobieństwa zmiennej losowej dyskretnej. *Przegląd Statystyczny* 57(4): 39–53.
- Wężyk P., Hawryło P. 2015. Analiza struktury 3D drzewostanów Bieszczadzkiego PN na podstawie danych lotniczego skanowania laserowego oraz ortofotomap lotniczych CIR. Kraków, ProGea Consulting. 15 s. + mapy cyfrowe.
- Wodzicki T.J. 2016. Twórczość naukowa warunkiem postępu w gospodarce leśnej. W: Rykowski K. (red.): *Materiały ósmego panelu ekspertów w ramach prac nad Narodowym Programem Leśnym 8 Nauka. Teraźniejszość i przyszłość badań leśnych. Komponent badawczy Narodowego Programu Leśnego*. Sękocin Stary, 8 grudnia 2015 roku : 27–44. Instytut Badawczy Leśnictwa. Sękocin Stary.
- Woods K. D. 2014. Multi-decade biomass dynamics in an old-growth hemlock-northern hardwood forest, Michigan, USA. *PeerJ*, 2, e598.
- Yuan Z., Ali A., Wang S., Gazol A., Freckleton R., Wang X., Lin F, Ye J., Zhou L., Hao Z., Loreau M. 2018. Abiotic and biotic determinants of coarse woody productivity in temperate mixed forests. *Science of The Total Environment* 630: 422–431.
- Zajączkowski G., Jabłoński M., Jabłoński T., Małecka M., Kowalska A., Małachowska J., Piwnicki J. 2017. Raport o stanie lasów w Polsce 2016: Centrum Informacyjne Lasów Państwowych. Warszawa, 96 ss.

- Zeide B. 2010. Comparison of self-thinning models: an exercise in reasoning. *Trees* 24(6): 1117–1126.
- Zlatník A., Korsuň F. 1938. Prozkum přirozených lesů na Podkarpatské Rusi. – Durchforschung der Naturwälder in Podkarpatská Rus. Díl první. – Ester Teil. Sborník výzkumných ústavů zemědělských ČSR, Ministerstvo zemědělství republiky Československé, Brno. Vol. 152/7:1–372.

Summary

On the basis on data collected on permanent circular plots in the Bieszczady National Park in 1993 and 2009, changes in the average volume (Fig. 1), density (Fig. 2), differentiation of basic forest-forming processes (Fig. 3 and 4), the entropy according to probabilities of trees surviving (Fig. 5) and distribution of the volume of trees in thickness classes in forests of varying degrees of naturalness (Fig. 6) were analysed. There was no greater sustainability of processes in stands less affected by forest management in the past. The results of the entropy differentiation were different depending on the adopted index, however, the correctness of the method for calculating the logistic index basing only on the probability of surviving of trees was questioned. It was found that in the lower montane beech forests there was a significant increase in the volume within 16 years (from 324.3 m³/ha to 404.0 m³/ha) and a decrease in density (from 887 pcs/ha to 801 pcs/ha – Fig. 2). For the fertile beechwoods of the naturalness category from A-E, there was a significant change in the distribution of the number and volume of trees in 7-centimeter thickness classes in the period 1993–2009 (Fig. 7 and 8).

Prediction based on the matrix model of thickness classes indicates that with today's intensity of forest-forming processes (Fig. 9) and the lack of environmental restrictions and extensive disturbances (such as catastrophic winds, gradations, etc.), parameters such as density and volume will aim at stabilization (Fig. 10), and the rate of forest-forming processes can achieve a temporary balance within 150–200 years (Fig. 11). Entropy (diversification of the age-size structure) will drop slightly for about 50 years and then grow in a way similar to the logistics curve (Fig. 11). In the case of a significant synchronous increase in tree mortality due to sudden weather events, the probability of which is increasing recently, current stabilizing trends may change through periodic decrease of the growth rate and increase in the number of renewals (Fig. 12).