

ANDRZEJ BOBIEC

Białowiecki Park Narodowy, Białowieża

Gospodarka leśna jako źródło zagrożenia naturalnych zbiorowisk Puszczy Białowieckiej

II. Grądy *Tilio-Carpinetum*

Pierwsza część cyklu, dotyczącego zagrożenia naturalnych zbiorowisk Puszczy Białowieckiej ze strony gospodarki leśnej, dotyczyła boru trzcinnikowo-świerkowego *Calamagrostio arundinaceae-Piceetum*. Wskazano w niej na zmiany w charakterze siedliska, wywoływane stosowanymi technikami leśno-hodowlanymi. Zmiany te nieuchronnie prowadzą do zaniku cech, jakimi odznaczają się naturalne bory mieszane (Bobiec 1996).

Grądy (wg Paczoskiego 1930 – „grudy”) Puszczy Białowieckiej to zbiorowiska leśne, odznaczające się w warunkach naturalnych zwykle wielogatunkowym, wielowarstwowym drzewostanem, ze znacznym udziałem grabu *Carpinus betulus*, lipy drobnolistnej *Tilia cordata*, klonu *Acer platanoides*, dębu szypułkowego *Quercus robur* i świerka *Picea abies*. Runo grądów wyróżnia się znacznym bogactwem gatunków (średnio 30-50 gatunków przypada na powierzchnię 200 m²), reprezentujących głównie rząd *Fagetalia* i klasę *Quercio-Fagetalia* (Matuszkiewicz 1982). Istotną cechą grądów jest zmienność sezonowa runa, z wyraźnym aspektem wiosennym masowego kwitnienia geofitów. Sokołowski (1993), autor szczegółowej charakterystyki fitosocjologicznej zbiorowisk Puszczy Białowieckiej, wyróżnia 5 podzespołów grądowych: typowy (*T.-C. typicum*), czyścowy (*T.-C. stachyetosum sylvaticae*), turzycowy (*T.-C. caricetosum remotae*), trzcinnikowy (*T.-C. calamagrostietosum sylvaticae*) i murszowy (*T.-C. circaetosum alpine*). Przedmiotem niniejszego opracowania są trzy pierwsze podzespoły, tworzące niejednorodną biochorę grądu

na siedliskach lasu świeżego i wilgotnego. Według kryteriów geobotanicznych, grądy występują na ok. 45% powierzchni Puszczy Białowieskiej (Faliński 1986), określając jej niepowtarzalny charakter. Siedliska lasu świeżego i wilgotnego zajmują łącznie 31,2% tego leśnego kompleksu (RDLP Białystok 1997).

Struktura i dynamika drzewostanów naturalnych grądów

Struktura przestrzenna zbiorowiska określana jest rozkładem jego elementów w trójwymiarowej przestrzeni. Układ składników zbiorowiska w płaszczyźnie pionowej tworzy piętrowość zbiorowiska, a ich prostopadły rzut na powierzchnię poziomą wyznacza specyficzną mozaikę. Jak twierdzi Rabotnow (1985): „niejednorodność struktury fitocenozy w płaszczyźnie poziomej, charakterystyczna jest dla większości, jeśli w ogóle nie dla wszystkich zbiorowisk roślinnych”. Mozaikowa struktura zbiorowisk roślinnych ma charakter hierarchiczny. Mozaika jednego poziomu skali przestrzennej wpisana jest w element mozaiki na wyższym poziomie. Białowieskie zbiorowiska naturalnych grądów dostarczają szczególnie wyrazistych przykładów zależnej od skali, wielopoziomowej, struktury przestrzennej. Grąd może być rozpatrywany zarówno jako kombinacja jednorodnych płatów roślinności zielnej o powierzchni od kilku do kilkudziesięciu metrów kwadratowych (Dierschke 1991, Bobiec 1994a, b, 1998, Julve, Gillet 1994), jak również jako mozaika drzewostanów, znajdujących się w różnych fazach rozwojowych (Koop 1989, Oldeman 1990). Właśnie ten drugi aspekt niejednorodności struktury grądu stanowi przedmiot niniejszych rozważań.

Jakkolwiek dynamika i struktura drzewostanów cieszą się znacznym zainteresowaniem przyrodników, zagadnienia te, z przyczyn metodycznych, zwykle bywają traktowane oddzielnie. Choć pomiary drzew dostarczyły danych umożliwiających wyróżnienie faz rozwojowych lasu naturalnego i stworzenie modelu cyklu rozwojowego jego drzewostanu (np. Leibundgut 1959, Mayer, Neumann 1981), charakterystyka zbiorowisk grądu ma zwykle charakter opisowy i koncentruje się na fazie optymalnej lub odnosi do uśrednionych właściwości całej biochory (np. Sokołowski 1980, 1993, Faliński 1986). Nie uwzględnia w ten sposób dynamicznego parame-

tru struktury – mozaiki drzewostanów. Z kolei rosnące zainteresowanie rolą naturalnych zakłóceń w dynamice ekosystemu zaowocowało matematycznymi modelami dynamiki lasu, pochodnymi koncepcji „the gap dynamics” (czyli dynamiki luk, np. Busing 1991, Lindner i in. 1997). Do tej pory jednak, z wyjątkiem francuskich badań nad strukturą lasu tropikalnego w Gujanie (np. Pélissier, Riéra 1993, Riéra 1995, Riéra, Pélissier w druku), rzadkie były próby zastosowania mozaiki drzewostanowej jako kryterium ilościowego oceny rzeczywistych zbiorowisk i ich tendencji dynamicznych.

Celem niniejszego artykułu jest wskazanie na różnice, jakie zachodzą w strukturach mozaikowych drzewostanów Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Puszcza Białowieska” i ścisłego rezerwatu Białowieskiego Parku Narodowego (BPN). Analiza występujących różnic, ich pochodzenie i przewidywany wpływ na rozwój badanych ekosystemów, powinny stanowić główny przyczynek do podejmowanych działań ochronnych na terenie Puszczy.

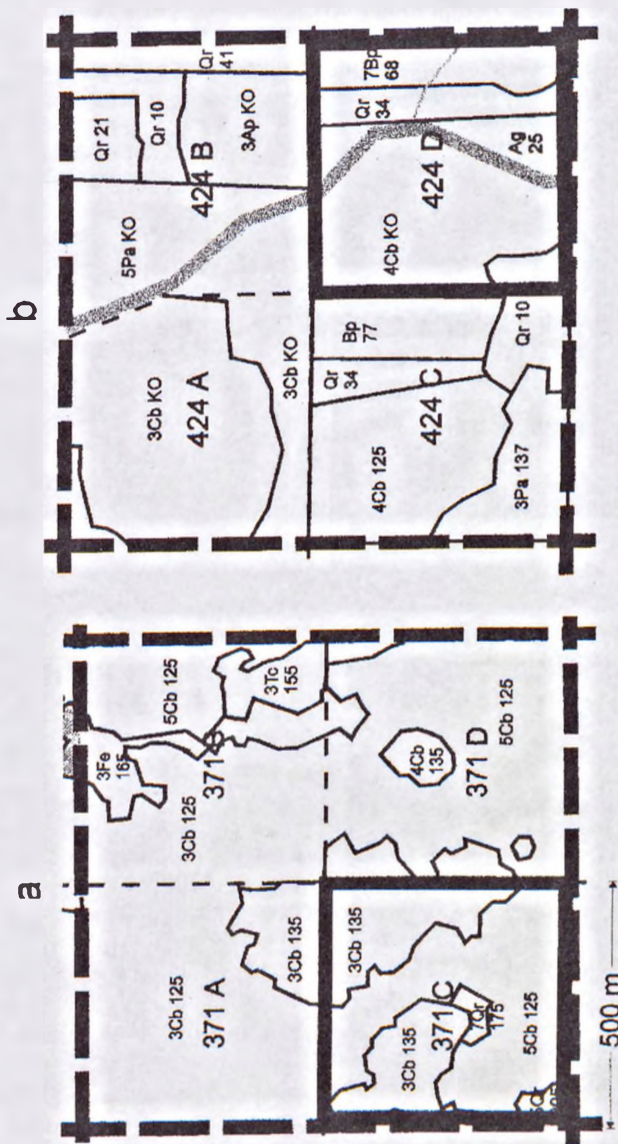
Założenia i wyniki

Na podstawie założenia, iż rozwój lasu naturalnego dokonuje się nierównomiernie, w mniej lub bardziej widocznych jednostkach przestrzennych (Oldeman 1990), wykonano szereg pomiarów pierśnic drzew (wszystkich występujących tam gatunków) na powierzchniach odpowiadających wstępnie różnym fazom rozwojowym drzewostanu. Statystyczna analiza uzyskanych wyników pozwoliła na wyróżnienie i ilościową charakterystykę następujących faz:

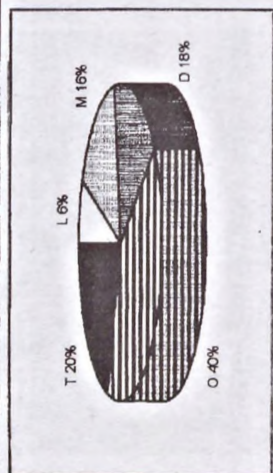
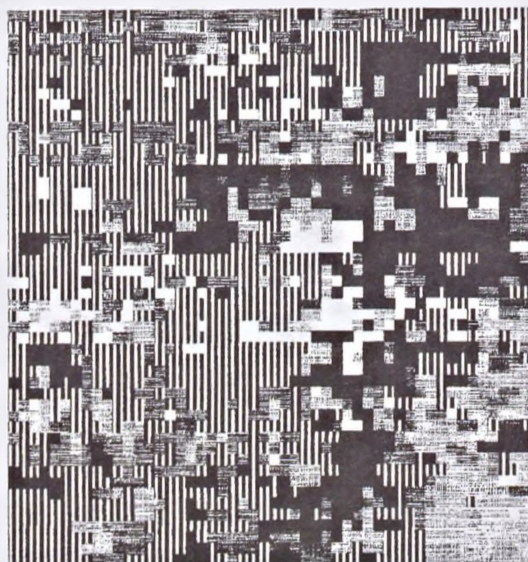
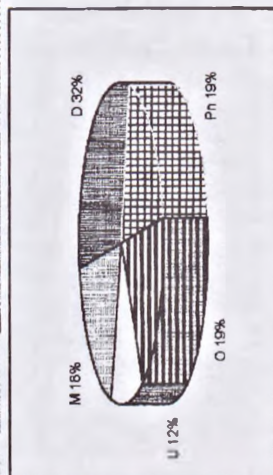
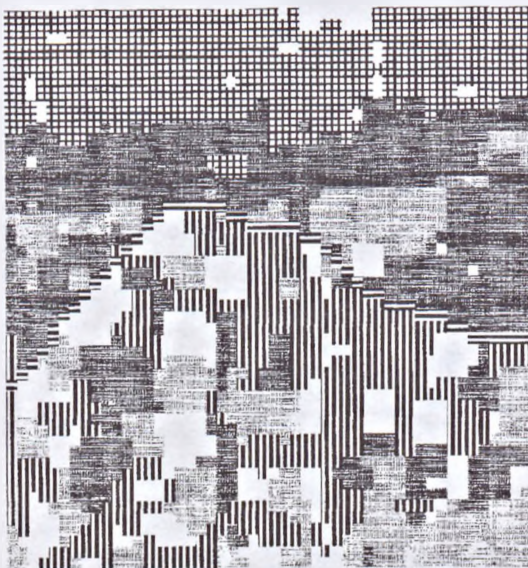
- 1) faza młodociana (średnia pierśnica \pm odchylenie standardowe: $7,5 \pm 7,05$ cm; średnia liczba drzew/100 m²: 27,6) – w lesie zagospodarowanym młodnik;
- 2) faza drągowiny ($19,5 \pm 7,05$; 10,5);
- 3) faza przedoptymalna ($24,6 \pm 13,23$; 6,7);
- 4) faza optymalna ($21,4 \pm 15,40$; 4,6) – w lesie zagospodarowanym starodrzew.

Ponadto, wyróżniono, zdefiniowane wcześniej przez Miścickiego (1994):

- 5) fazę terminalną (rozpadu) – silnie poprzerywane zwarcie koron drzew (do 50%), nasilony proces obumierania;
- 6) fazę regeneracyjną (w budowie drzewostanu dominuje odnowienie; zwarcie piętra drzewostanu starego do 50%); oraz
- 7) luki (w lesie zagospodarowanym – uprawy).



Ryc. 1. Położenie powierzchni badawczych: a – w rezerwacie ścisłym BPN, b – w lesie zagospodarowanym; Ap – klon zwyczajny, Ag – olsza czarna, Bp – brzoza brodawkowata, Cb – grab zwyczajny, Fe – jesion wyniosły, Pa – świerk pospolity, Qr – dąb szypułkowy, Tc – lipa drobnolistna – gatunki panujące; cyfra przed nazwą gatunku – jego udział procentowy (np. 5 = 50%); liczba za nazwą gatunkową – przybliżony wiek gatunku panującego; KO – klasa odnowienia; szara wstęga – droga. – Location of research plots: a – in strict nature reserve of Białowieża N.P., b – in the managed forest; Ap – *Acer platanoides*, Ag – *Alnus glutinosa*, Bp – *Betula pendula*, Cb – *Carpinus betulus*, Fe – *Fraxinus excelsior*, Pa – *Picea abies*, Qr – *Quercus robur*, Tc – *Tilia cordata* – dominant species; digit before the species name – its per cent participation; number after the species name – age; KO – regeneration class (stand being exploited); grey ribbon – road



Podstawą niniejszych rozważań są wyniki kartowania faz rozwojowych na dwóch 25-ha powierzchniach grądowych: A – w rezerwacie ścisłym BPN i B – w pierwszym obszarze ochronnym LKP „Puszcza Białowieska” (ryc. 1a, b). Badany fragment zagospodarowanej części Puszczy obejmuje zarówno efekty dawnych zrębów (wschodnia część), jak i współcześnie stosowanej tzw. rębni stopniowej gniazdowej udoskonalonej (IIId). Podstawową jednostką kartowania, której przyporządkowywano określoną fazę rozwojową, był kwadrat 10 x 10 m. W celu zmniejszenia ryzyka błędu oceny określonej jednostki, brano również pod uwagę stan drzewostanu wokół ocenianego kwadratu. Na badanych powierzchniach nie stwierdzono występowania drzewostanów znajdujących się w fazie przedoptymalnej ani regeneracyjnej.

Otrzymane szczegółowe mapy drzewostanów (ryc. 2a, b) wykazują wyraźną różnicę zarówno wzorców „uziarnienia”, jak i kompozycji mozaiki lasu naturalnego i zagospodarowanego. Badany fragment naturalnych drzewostanów grądowych odznacza się bardzo nieregularną mozaiką, zawierającą obok większych płatów (0,5–2 ha) określonej fazy rozwojowej, liczne drobne ekod jednostki o powierzchni 0,01–0,05 ha, powstałe w wyniku obumarcia jednego lub kilku drzew. Na tym tle wyraźnie odróżnia się fragment lasu zagospodarowanego. Poza pasami dawnych zrębów zupełnych, współczesne metody zagospodarowania zaowocowały układem dość regularnej szachownicy, złożonej z jednostek o powierzchni ok. 0,2 ha. Pod względem kompozycji, powierzchnia ta odznacza się brakiem występowania fazy terminalnej oraz znacznym udziałem ok. 70-letniego drzewostanu pionierskiego, z brzozą jako gatunkiem dominującym. Drzewostan ten ukształtował się spontanicznie na nie zalesionym zrębie. Przylegający doń od zachodu pas młodych, głównie dębowych nasadzeń, to efekt przebudowy drzewostanu pionierskiego. Ilościowe zestawienie udziału procentowego poszczególnych faz rozwojo-

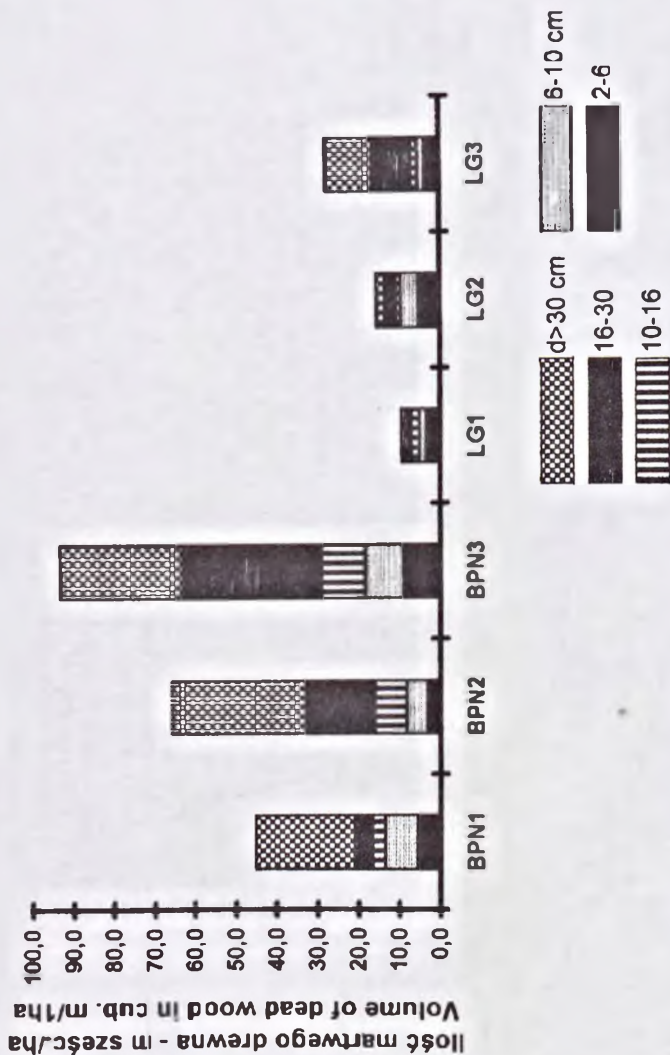
Ryc. 2. Mozaika faz rozwojowych drzewostanów (a, b – jak ryc. 1) i ich udział procentowy; L – luka, M – faza młodociana, młodnik, D – faza drągownicy, O – faza optymalna, T – faza terminalna, U – uprawa, Pn – 50-letni drzewostan pionierski; pionowe kreski – droga. – The mosaic of developmental phases of stands (a, b – as in Fig. 1), and their per cent cover; L – gap, M – young phase, thicket, D – pole phase; O – optimum phase, T – terminal phase, U – young plantation, Pn – fifty-year-old pioneer stand; vertical lines – road

wych badanych fragmentów grądów, zostało przedstawione na wykresach kołowych (ryc. 2a, b). Dwukrotnie mniejszy udział fazy optymalnej i zupełny brak drzewostanów znajdujących się w fazie rozpadu w oddziale 424D to ewidentny skutek prowadzonej, łagodnej przecież, w porównaniu z metodami stosowanymi w innych lasach Polski i Europy, gospodarki leśnej.

Dlaczego gospodarka leśna zagraża grądom Puszczy?

Oceniając zagrożenie ekosystemów grądowych Puszczy Białowieskiej ze strony gospodarki leśnej, nie należy zapominać o tym, że zachodzące zmiany nie oznaczają jedynie modyfikacji układu przestrzennego. Czym innym jest bowiem luka ze spontanicznym odnowieniem w lesie naturalnym, czym innym uprawa założona na sztucznie wykonanym gnieździe. Co innego oznacza naturalny drzewostan w fazie młodocianej, a co innego młodnik. Nawet pozostałości lasu naturalnego w grądzie zagospodarowanym – starodrzewia, odbiegają swym wyglądem od odpowiadającej im w BPN fazy optymalnej. Różnica dotyczy zarówno zubożonego, w wyniku selektywnych cięć, składu gatunkowego drzewostanu, jak i, przede wszystkim, eliminacji martwego drewna (ryc. 3), stanowiącego jedną z podstawowych cech lasu naturalnego (Buchholz, Ossowska 1995). Prace leśno-hodowlane prowadzą do ujednolicenia środowiska i zawężenia przestrzeni ekologicznej. Znajduje to m.in. odbicie w eliminacji kwaśnych mikrosiedlisk, występujących w naturalnych grądach i zaniku niektórych mikrougrupowań roślin runa (Bobiec 1998).

Przedstawiony materiał niezbicie dowodzi słuszności tezy (przynajmniej w odniesieniu do grądu) Oldemana (1990), iż las naturalny stanowi supersystem, złożony z podjednostek, reprezentujących różne fazy rozwojowe. Gwarancją stabilności takiego układu jest odpowiednio duża powierzchnia, zapewniająca nieprzerwaną rotację mozaiki faz rozwojowych. Dynamika i różnorodność skali przestrzennej, nieuchwytna standardowymi metodami inwentaryzacji lasu (por. ryc. 1a, b i ryc. 2a, b), domaga się niezbędnej zmiany sposobu myślenia o istocie grądu naturalnego oraz metodach jego ochrony i restytucji w przypadkach, gdy gospodarka człowieka doprowadziła do zaniku naturalnej struktury. Z tego wynika, że zdjęcie fitosocjologiczne lub standardowa powierzchnia struk-



Ryc. 3. Porównanie masy i struktury grubościowej leżącego martwego drewna na powierzchniach reprezentujących fazę optymalną w Białowieckim Parku Narodowym (BPN1-3) i lesie gospodarczym (LG1-3). - Comparison of volume and diameter structure of lying woody debris in plots representing the optimal phase in Białowieża National Park (BPN1-3) and in the managed forest (LG1-3)

turalna, założone w dobrze zachowanym fragmencie starodrzewia, nie mogą stanowić podstawy charakterystyki lasu naturalnego, układu przestrzennie zróżnicowanego i dynamicznego (ryc. 4). Na Niziu Europejskim las taki występuje praktycznie tylko w ścisłym rezerwacie BPN. Poza tym niewielkim obszarem, w zagospodarowanej części Puszczy zachowały się jedynie fragmenty starszych drzewostanów, będące pozostałością dawnego lasu naturalnego. Jakkolwiek większość z nich wykazuje mniejsze lub większe ślady zniekształcenia w wyniku posztucznego wycinania drzew, na tle innych lasów Polski i Europy są to bezcenne pozostałości lasu naturalnego, efekt nieprzerwanego procesu sylwogenezy.

Jak chronić Puszczę?

Jeśli celem zagospodarowania Puszczy jest przywracanie naturalnego charakteru jej ekosystemom (a taki cel określają aktualne „Zasady postępowania hodowlanego i ochronnego w ekosystemach leśnych LKP Puszcza Białowieska” – RDLP Białystok 1997), wówczas fundamentem jakiegokolwiek działalności człowieka w tym lesie powinna być ścisła ochrona wszystkich drzewostanów noszących znamiona pozostałości lasu naturalnego. Ponieważ brak dowodów na prowadzenie regularnej gospodarki leśnej, polegającej na stosowaniu sztucznego odnowienia w Puszczy przed I wojną światową, za drzewostany naturalne należy uznać wszystkie powyżej V klasy wieku. Ich ochrona polegałaby na bezwzględnym zaniechaniu wszelkich zabiegów leśno-hodowlanych, w tym zaprzestaniu

Ryc. 4. Cykl rozwojowy gądku. Prawa strona odpowiada stanowi klimaksu, odznaczającym się silnym zróżnicowaniem przestrzennym; wszystkie stadia rozwojowe są w nim realizowane jednocześnie w różnych fragmentach ekosystemu. W cyklu regeneracyjnym następuje powolne różnicowanie się ujednoliconego w wyniku zaburzenia antropogenicznego, zbiorowiska; linie przerywane oznaczają możliwość interwencji renaturyzacyjnej, przyspieszającej regenerację ekosystemu. – Development of oak-linden-hornbeam forest. The right side, referring to the climax stage, is distinguished by strong spatial diversity; all the developmental stages occur simultaneously in different parts of the ecosystem. The regeneration cycle represents slow and gradual diversification of a community disturbed through forest management; dashed lines show the paths of renaturalising interference, which can accelerate the restoration process

usuwania drzew martwych i zamierających, nie oznaczałyby jednak zakazu wstępu turystom. Dotyczyłoby to, według aktualnych danych urzędzeniowych, ok. 25% powierzchni gospodarczej części Puszczy. Jeżeli termin „renaturyzacja” oznacza postępowanie wiodące do przywrócenia lasu naturalnego, w którym obok dwukrotnie większej powierzchni zajmowanej przez fazę optymalną, występuje też faza rozpadu, wówczas nie można sobie pozwolić na dalszą utratę jakichkolwiek naturalnych bądź seminaturalnych starodrzewi. Renaturyzacja to zapewnienie warunków, w jakich wszystkie fazy rozwojowe drzewostanu będą reprezentowane w zbiorowisku w proporcjach gwarantujących trwałość dynamicznego układu. Zachowana sieć starodrzewi stanowi gwarancję odpowiedniego kierunku procesu regeneracji całego lasu. Jest dużym nieporozumieniem, jeśli przebudowę starszych drzewostanów, warunkowaną rzekomo niewłaściwym składem gatunkowym, traktuje się jako element działań naprawczych. W rzeczywistości, działania takie jedynie pogłębiają istniejącą różnicę między lasami Parku Narodowego a zagospodarowaną częścią Puszczy i wydłużają czas niezbędny do jej renaturyzacji (ryc. 4).

Racjonalna działalność naprawcza powinna objąć w pierwszym rzędzie drzewostany młodsze, od II do IV klasy wieku (ok. 50% powierzchni Puszczy), w celu urozmaicenia ich struktury i składu gatunkowego. Nie powinno się natomiast przebudowywać wszystkich starszych drzewostanów pionierskich, stanowiących efekt sukcesji wtórnej na dawnych zrębach zupełnych.

Reasumując, należy stwierdzić, że zarówno aktualny stan ekosystemów Puszczy Białowieskiej, jak i potrzeba jego poprawy, stanowią wyzwanie wymagające konsekwentnej strategii renaturyzacji. Właściwą realizację takiej strategii może zapewnić jedynie jednolity system zarządzania całym kompleksem leśnym, nieobciążony zadaniami produkcyjnymi. System taki gwarantowałaby formuła Parku Narodowego, obejmującego całą Puszcze Białowieską, na co zwrócili ostatnio uwagę autorzy Uchwały Komitetów PAN – Nauk Leśnych i Ochrony Przyrody – w sprawie przyszłości Puszczy Białowieskiej (Grzywacz, Tomiałojć 1997).

Przedstawione materiały stanowią element realizowanego projektu KBN 6PO4F 05412. Dziękuję Uczniom Technikum Leśnego w Białowieży i Studentom 't Vanck w Velp, Holandia, za pomoc w pracach terenowych.

SUMMARY

Forest management as a source of threat to natural communities of the Białowieża Primeval Forest

II. Oak-lime-hornbeam forest *Tilio-Carpinetum*

The present study was aimed at evaluating the impact of forest management on the structural diversity of stands, as based on the concept of silvatic mosaic (Oldeman 1990), and at indicating a holistic approach towards conservation and restoration of natural areas. To this aim two forest mosaics formed by developmental stages of the oak-lime-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*), in the strict nature reserve and in the managed stands of the Białowieża Primeval Forest, were compared.

Six developmental phases (young, pole, preoptimal, optimal, terminal and regeneration phase) were distinguished and defined. In the two 25-hectare plots (one in the strict nature reserve and the other in the managed forest) the developmental phases were identified in every 10 x 10 m pixel. The resulting maps were compared with the standard maps of forest survey. It appeared that the latter did not reflect the actual heterogeneity of stands. A comparison between the natural and managed stands showed a very small share of the optimal phase (19%) and the absence of the terminal phase in the managed stands; in the natural forest the respective values were 40% and 20%. In the natural forests patches of different phases showed higher variability in size and irregular distribution, as compared with the forestry-generated spatial pattern. The modification of a mosaic structure must lead to changes in the dynamics of the ecosystem and disturb its stability. There were also big differences between the qualities of specific phases (e.g. amount of dead wood, species composition, or micromosaic variability) in the natural forest and the managed one. The present study showed that the natural forest should be considered as a dynamic super-system which covers a sufficiently large area that the developmental forest phases may occur in the right proportion.

Conservation of all existing natural old-growths is a prerequisite for a success of renaturalization measures. It should be incorporated in a uniform conservation policy for a large national park.

PIŚMIENNICTWO

Bobiec A. 1994a. *The mosaic diversity of ground vegetation along the transect through the transition zone from the pure coniferous to the mixed coniferous site in the Białowieża Primeval Forest in north-eastern Poland.* *Fragm. Flor. et Geobot.* 39, 2: 605-617.

Bobiec A. 1994b. *The micromosaic structure of the ground layer vegetation in thirty-four chosen plots of Białowieża Forest in north-eastern Poland.* *Fragm. Flor. et Geobot.* 39, 2: 619-638.

Bobiec A. 1996. *Gospodarka leśna jako źródło zagrożenia naturalnych zbiorowisk Puszczy Białowieskiej. I. Bór trzcinnikowo-świerkowy Calamagrostio arundinaceae-Piceetum.* *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 52, 6: 58-65.

Bobiec A. 1998. *The mosaic diversity of field layer vegetation in the natural and exploited forests of Białowieża.* *Plant Ecol.* 136: 175-187.

Buchholz L., Ossowska M. 1995. *Entomofauna martwego drewna – jej biocenotyczne znaczenie w środowisku leśnym oraz możliwości i problemy ochrony.* *Przeł. Przyr.* 6, 3/4: 93-105.

Busing R. T. 1991. *A spatial model of forest dynamics.* *Vegetatio* 92: 167-179.

Dierschke H. 1991. *Rasterkarten in Verschiedenem Maßstab als Dokumente für Vegetationsveränderungen.* *Phytocoenosis* 3 (N.S.): 37-45.

Faliński J. B. 1986. *Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. Ecological studies in Białowieża Forest.* Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster.

Grzywacz A., Tomiałojć L. 1997. *Uchwała Komitetów Polskiej Akademii Nauk – Nauk Leśnych i Ochrony przyrody – w sprawie przyszłości Puszczy Białowieskiej.* *Parki Nar. i Rez. Przyr.* 16, 4: 91-92.

Julve P., Gillet F. 1994. *Conceptions and methods of the individual vegetation maps. III. Experiences of French authors (Map 3).* *Phytocoenosis* 6 (N.S.): 45-66.

Koop H. 1989. *Forest Dynamics, SILVI-STAR: A comprehensive monitoring system.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Leidbundgut H. 1959. *Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern.* *Schweiz. Z. Forstwes* 110, 3: 111-124.

Lindner M., Sievanen R., Pretzsch H. 1997. *Improving the simulation of stand structure in a forest gap model.* *For. Ecol. Manage.* 95: 183-195.

Matuszkiewicz W. 1982. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski.* PWN, Warszawa.

Mayer H., Neumann M. 1981. *Struktureller und entwicklungs-dynamischer Vergleich der Fichten-Tannen-Buchen-Urwälder Rothwald*

(Niederösterreich und Čorčova Ivala-Kroatien). Forstwissenschaftliches Centralblatt 100: 111–132.

Miścicki S. 1994. *Naturalne fazy rozwojowe drzewostanów – podstawa taksacji leśnych rezerwatów przyrody*. Sylwan 138, 4: 29–39.

Oldeman R. A. A. 1990. *Forests: Elements of silvology*. Springer-Verlag, Berlin.

Paczoski J. 1930. *Lasy Białowieży*. Państwowa Rada Ochrony Przyrody, Kraków.

Pélissier R., Riéra B. 1993. *Dix ans de la dynamique d'une forêt dense humide de Guyane Française*. Rev. Ecol. (Terre Vie) 48: 21–33.

Rabotnow T. A. 1985. *Fitocenologia*. PWN, Warszawa.

RDLP Białystok 1997. *Zasady postępowania hodowlanego i ochronnego w ekosystemach leśnych Leśnego Kompleksu Promocyjnego Puszcza Białowieska*. Białystok.

Riéra B. 1995. *Rôle des perturbations actuelles et passées dans la dynamique et la mosaïc forestière*. Rev. Ecol. (Terre Vie) 50: 209–222.

Riéra B., Pélissier R. *Caractérisation d'une mosaïc forestière et de sa dynamique en forêt tropicale humide supervirente*. Biotropica, w druku.

Sokołowski A. W. 1980. *Zbiorowiska lesne północno-wschodniej Polski*. Mon. Bot. 60: 3–205.

Sokołowski A. W. 1993. *Fitosocjologiczna charakterystyka zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego*. Parki Nar. i Rez. Przyr. 12, 3: 5–190.