

Kinga MIELCARSKA^a, Mariusz SZYMANOWSKI^b

^aUniwersytet Wrocławski

Wydział Nauk o Ziemi i Kształtowania Środowiska

e-mail: kinga.mielcarska@uwr.edu.pl

ORCID: 0000-0001-8628-9586

^bUniwersytet Wrocławski

Wydział Nauk o Ziemi i Kształtowania Środowiska

e-mail: mariusz.szymanowski@uwr.edu.pl

ORCID: 0000-0003-2556-3187

KONDYCJA DRZEWOSTANÓW W POLSCE – UWARUNKOWANIA I METODY BADAŃ

The condition of forest stands in Poland – determinants and research methods

Abstract: This article presents a review of the literature on the condition of forest stands in Poland, taking into account research on European forests. The most important meteorological, biological, geological-soil and anthropogenic factors influencing the condition of forest stands are presented. The methods and spatial distribution of research areas in Poland in the last twenty years were also presented.

Key words: forest stand, defoliation, remote sensing, dendrochronology, climate change, drought, air pollution, forest management, biodiversity, Poland

WSTĘP

Lasy zajmują ponad 30% powierzchni lądowej zarówno na świecie (Keenan i in. 2015), jak i w Polsce (*Raport... 2020*), pełniąc przy tym ważne funkcje przyrodnicze, społeczne i gospodarcze. Tworzące je drzewostany definiowane są jako części lasu, jednorodne pod względem budowy, składu gatunkowego, wieku oraz zwarcia drzew, a także rodzaju gleby i ukształtowania terenu, które różnią się wyraźnie między sobą przynajmniej jedną z tych cech (*Mała encyklopedia leśna* 1991). Na środowisko leśne oddziałuje wiele abiotycznych i biotycznych czynników stresowych związanych ze zmianami klimatu, zanieczyszczeniem środowiska czy zmniejszeniem bioróżnorodności (Klap i in. 2000; Kirschbaum 2004; Ozolinčius i in. 2005; Liang i in. 2016). Czynniki te mogą negatywnie wpły-

Wpłynęło: 17.05.2021

Zaakceptowano: 7.09.2021

Zalecany sposób cytowania / Cite as: Mielcarska K., Szymanowski M., 2021, Kondycja drzewostanów w Polsce – uwarunkowania i metody badań, *Prace i Studia Geograficzne*, 66.2, Wydział Geografii i Studiów Regionalnych Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa, 83–118, DOI: 10.48128/pisg/2021-66.2-06.

wać na procesy kluczowe dla wzrostu i produktywności drzewostanów, jak fotosynteza, oddychanie i pobieranie składników odżywczych (Rennenberg i in. 2006). Obserwowane zmiany morfologiczne i fizjologiczne, będące odpowiedzią drzew na niekorzystne warunki środowiskowe, jak spadek ilości barwników fotosyntetycznych, zawartości wody czy węgla, przekładają się na ich cechy spektralne (Barton 2011; Ochtyra i in. 2016). Dzięki temu możliwe jest monitorowanie kondycji drzewostanów z wykorzystaniem najnowszych technik, w tym teledetekcyjnych, pozwalających na uchwycenie zmienności stanu lasów w skali zarówno lokalnej i regionalnej, jak i globalnej. W badaniach kondycji drzewostanów uwzględniana jest także perspektywa czasowa – od zdarzeń nagłych i sezonowych do zmian wieloletnich (McDowell i in. 2015). Autorzy niejednokrotnie wskazują na pogorszenie się kondycji drzewostanów w perspektywie długoterminowej (np. Modrzyński 2003; Lindner i in. 2008) oraz nasilenie zjawiska brązowienia (ang. *browninig*) w różnych częściach świata (Beck, Goetz 2011; Sulla-Menashe i in. 2018). Zrozumienie procesów leżących u podstaw utraty żywotności drzew wywołanej stresem środowiskowym jest niezbędne do przewidywania przyszłej dynamiki lasów oraz do opracowania planów zarządzania mających na celu zwiększenie odporności lasów na zmiany klimatu (Sousa-Silva i in. 2018).

W artykule przedstawiono przegląd literatury dotyczącej badań kondycji drzewostanów. W pierwszej części omówiono publikacje europejskie i światowe, ze szczególnym uwzględnieniem stosowanych metod oraz badanych zmiennych. Zaprezentowano różnorodne wskaźniki, umożliwiające analizę ilościową kondycji drzew oraz jej zmienności czasowej i przestrzennej. Następnie dokonano szczegółowego przeglądu czynników, które mogą wpływać na kondycję drzewostanów *sensu lato* – stan zdrowotny może bowiem mieć odzwierciedlenie w jakości hodowlanej i użytkowej drzew, implikować trwałość i żywotność drzewostanów czy przesądzać o stabilności i odporności ekosystemów leśnych na czynniki stresowe (Sierota 1998). W drugiej części artykułu zaprezentowano stan badań nad kondycją drzewostanów w Polsce. Przedstawiono metodykę, analizowane zależności oraz rozmieszczenie obszarów badań na terenie kraju w latach 2000–2021.

KONDYCJA DRZEWOSTANÓW JAKO PRZEDMIOT BADAŃ

Wskaźniki kondycji drzewostanów

Jednym z najczęściej stosowanych wskaźników kondycji drzewostanu jest defoliacja – rozumiana jako procent utraty aparatu asymilacyjnego (Klap i in. 2000; Zierl 2004; Ozolincius i in. 2005; Navarro-Cerrillo i in. 2020; Toïgo i in. 2020). Bazując na wielkości defoliacji, Ozolincius i in. (2005) analizowali procentowy udział zdrowych drzew (o defoliacji 0–10%), a Popa i in. (2017) procent drzew uszkodzonych (o defoliacji > 25%). Wielu autorów wykorzystuje w swoich badaniach klasyfikację defoliacji w oparciu o 5-stopniową skalę zgodną ze standardem europejskiego monitoringu lasów *ICP Forests* (Modrzyński 2003; Badea i in. 2004; Podlaski 2005; Lorenz i in. 2008), w której numery klas oznaczają:

- 0 – drzewa nieuszkodzone (defoliacja $\leq 10\%$);
- 1 – słabą defoliację (11%–25%);
- 2 – umiarkowaną defoliację (26%–60%);
- 3 – silną defoliację (61%–99%);
- 4 – drzewa martwe (defoliacja = 100%).

Innym wskaźnikiem bazującym na utracie aparatu asymilacyjnego jest gęstość korony, której wartość 0% oznacza jednak drzewo martwe, a 100% brak utraty liści bądź igieł (Strand 1997). Z tego względu można uznać gęstość korony za wskaźnik odwrotny do defoliacji.

Zmienność stanu roślinności może być również oceniana w oparciu o teledetekcyjne wskaźniki roślinności, jak *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI; Tucker 1979), *Normalized Difference*

Moisture Index (NDMI; Hardisky i in. 1983), *Moisture Stress Index* (MSI; Rock i in. 1986), *Photochemical Reflectance Index* (PRI; Gamon i in. 1992) czy *Enhanced Vegetation Index* (EVI; Huete i in. 2002). Użyteczne są również wskaźniki powstałe w efekcie transformacji *Tasseled Cap: Brightness*, *Greenness* i *Wetness* (odpowiednio: TCB, TCG i TCW; Crist, Cicone 1984), a także ich kombinacje, np. *Disturbance Index* (DI; Healey i in. 2005).

Istnieją także wskaźniki, które umożliwiają uchwycenie zmienności w funkcjonowaniu drzewostanu (np. spadek tempa fotosyntezy). Modelowanie produkcji pierwotnej brutto (ang. *Gross Primary Production* – GPP) umożliwia badanie związku czynników środowiskowych z aktywnością fotosyntetyczną (Berninger 1997; Ciais i in. 2005; Verbeeck i in. 2008; Gao i in. 2017). Do szacowania poboru węgla przez rośliny można także wykorzystać zaawansowany produkt satelitarny pochodzący ze spektrometri obrazującego średniej rozdzielczości (MODIS) – modGPP (Zhao i in. 2005).

Ważną grupą indeksów umożliwiających ocenę kondycji drzewostanu są wskaźniki dendrochronologiczne, jak *Ring Width Index* (RWI; Decuyper i in. 2020) czy *Basal Area Increment* (BAI; Martínez-Vilalta i in. 2011; Navarro-Cerrillo i in. 2020). Ponieważ przyrost drzew w dobrej kondycji jest większy, użyteczne wydają się również wskaźniki oparte na produkcji drewna czy biomasy (Loustau i in. 2005; Briceño-Elizondo i in. 2006).

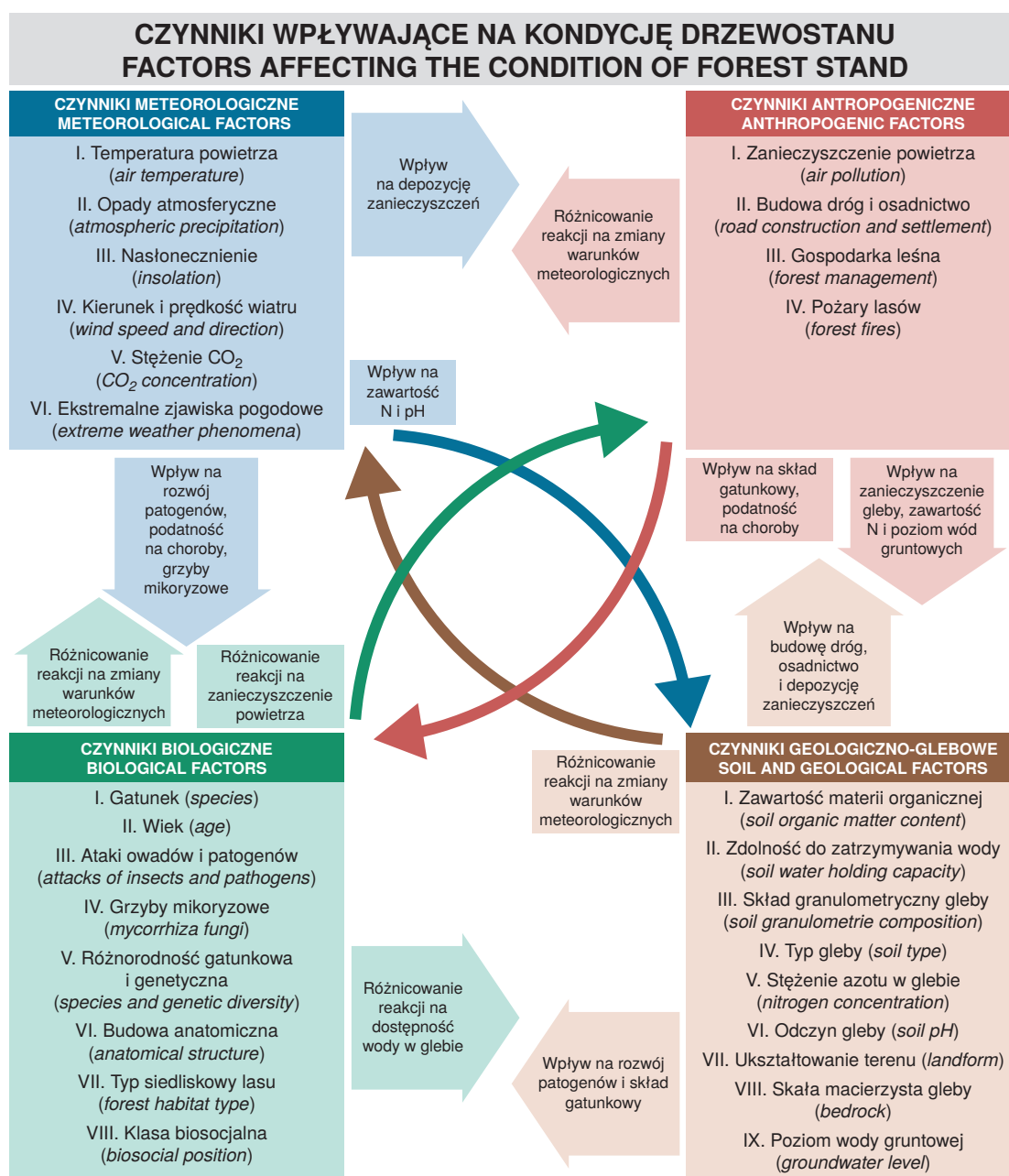
Czynniki wpływające na kondycję drzewostanów

Identyfikacja i charakterystyka czynników warunkujących kondycję drzewostanów stanowią przedmiot zainteresowania wielu autorów – zarówno w Polsce, jak i na świecie. Podkreślają oni znaczenie czynników meteorologicznych, biologicznych, geologiczno-glebowych oraz antropogenicznych, które mogą wpływać na stan koron drzew i wzrost lasu. Rycina 1 przedstawia cztery główne grupy czynników, których wpływ na kondycję drzewostanów był przedmiotem badań omówionych w niniejszym artykule. Należy zauważyć, że pomiędzy wszystkimi grupami czynników występują zależności, co świadczy o ogromnej złożoności problemu zmian kondycji drzewostanów oraz implikuje konieczność prowadzenia badań interdyscyplinarnych w tym zakresie.

Czynniki meteorologiczne i klimatyczne

Czynniki meteorologiczne i klimatyczne mają istotne znaczenie dla prawidłowego przebiegu podstawowych procesów biologicznych u drzew, jak fotosynteza czy oddychanie. Gustafson i in. (2017) wykazali na przykład, że umiarkowane zwiększenie (o 3°C) modelowanej średniej miesięcznej **temperatury** wraz ze zwiększeniem **stężenia CO₂** może z jednej strony przyspieszać fotosyntezę, z drugiej jednak ograniczać produkcję biomasy ze względu na zwiększone koszty oddychania. Z kolei zwiększenie modelowanej temperatury o 6°C ograniczy zdaniem autorów zarówno fotosyntezę, jak i produkcję biomasy. Redukcji ulegną również rezerwy węgla, co może przyczynić się do zwiększenia śmiertelności drzew w warunkach podwyższonej temperatury. Ozolincius i in. (2005) stwierdzili natomiast, że udział zdrowych drzew w litewskich lasach jest istotnie skorelowany ze średnią temperaturą w miesiącach maj–sierpień. Ujemna zależność ($R = -0,65$) oznacza, że wzrostowi temperatury towarzyszy spadek udziału zdrowych drzew na badanym obszarze.

Z drugiej strony podwyższenie temperatury w lasach borealnych i lasach strefy umiarkowanej mogłoby okazać się korzystne dla wzrostu drzew – nie tylko ze względu na wydłużenie sezonu wegetacyjnego (Saxe i in. 2001; Briceño-Elizondo i in. 2006). Wyższe temperatury mogą również sprzyjać rozkładowi materii organicznej w glebie, prowadząc do zwiększenia dostępności składników odżywczych i w konsekwencji do dalszego przyspieszenia wzrostu drzew (Melillo i in. 1993; Kirschbaum 2004). Prognozowany wzrost produkcji drewna w lasach Finlandii w warunkach podniesienia temperatury w konsekwencji zmian klimatycznych okazał się wyższy na północy niż na południu kraju, niezależnie od gatunku drzewa (Briceño-Elizondo i in. 2006). Podobne wyniki uzyskano, modelując produkcję drewna we Francji, jednak Loustau i in. (2005) zwracają uwagę na różnice klimatyczne pomiędzy północą a południem kraju. Obszar klimatu śródziemnomorskiego na południu Francji charak-



Ryc. 1. Podział czynników wpływających na kondycję drzewostanów i ich wybrane interakcje

Fig. 1. Division of factors influencing the condition of forest stands and their selected interactions

Źródło: opracowanie własne na podstawie / Source: author's own elaboration based on:

Webster i in. 1996; Gödde, Conrad 2000; Klap i in. 2000; Wójcik 2000; Ni Dhubhain i in. 2001; Podlaski 2001a; Harvell 2002; Kirschbaum 2004; Zierl 2004; Ozolinčius i in. 2005; Rozas 2005; Rouault i in. 2006; Dobbertin i in. 2007; Fischer i in. 2007; González i in. 2007; Jaszczak 2008c; Lindner i in. 2008; Jactel i in. 2009; Bobbink i in. 2010; Cedro, Lamentowicz 2011; Jactel i in. 2011; Aertsens i in. 2012; D'Amato i in. 2013; de Vries i in. 2014; Gazol, Camarero 2016; Grajewski, Mizera 2016; Gustafson i in. 2016; Gustafson i in. 2017; Tulik i in. 2017; Sousa-Silva i in. 2018; Stravinskienė i in. 2018; Chakraborty i in. 2019; Decuyper i in. 2020; Hagenbo i in. 2020; Rukh i in. 2020; Turczański i in. 2020; Przybylski i in. 2021; Sánchez-Cuesta i in. 2021; Seltmann i in. 2021.

teryzuje się gorącym i suchym latem, zaś deficyty wody w glebie i atmosferze wpływają negatywnie na wzrost drzew i uzysk drewna (Loustau i in. 2005).

Zdaniem Lindner i in. (2008) to właśnie bilans wodny obszaru ma decydujące znaczenie dla prawidłowego wzrostu lasu. Zwiększenie **opadów** może nie tylko przyspieszyć fotosyntezę i produkcję biomasy, lecz także łagodzić negatywne skutki podwyższonej temperatury, m.in. spowalniając redukcję rezerw węgla (Gustafson i in. 2017). Należy przy tym pamiętać, że związek opadów ze wzrostem drzewostanów będzie silniejszy w regionach, gdzie produkcja roślinna jest ograniczana zasobami wody (Kirschbaum 2004).

Dane meteorologiczne są także niezbędne do określenia czynników stresu środowiskowego, który zależy w szczególności od **temperatury**, **nasłonecznienia** oraz **dostępności wody**. Stres ten może powodować szereg zmian morfologicznych i biochemicznych, obejmujących m.in. spadek aktywności i redukcję białka Rubisco (Bota i in. 2004; Flexas i in. 2004), upośledzenie syntezy ATP (Tezara i in. 1999) czy zmniejszenie zdolności do wchłaniania składników odżywczych (Buljovcic, Engels 2001; Gessler i in. 2005). Związek pomiędzy wzrostem i kondycją drzewostanów a sytuacją meteorologiczną może być zatem badany z wykorzystaniem wskaźników stresu temperaturowego czy stresu wodnego.

Klap i in. (1997) opisali cztery wskaźniki związane z występowaniem stresu termicznego:

- *Winter Index* (I_W) – suma średnich temperatur dobowych poniżej 0° pomiędzy 1 października a 1 kwietnia;
- *Late Frost Index* (I_{LF}) – najniższa temperatura (poniżej 0°) w okresie rozpoczętym 15 dni przed okresem wegetacji i zakończonym 30 czerwca;
- *Heat Index* (I_H) – suma różnic pomiędzy maksymalną temperaturą dobową a wartością progową 35°C podczas okresu wegetacji;
- *Summer Index* (I_S) – suma różnic pomiędzy średnią temperaturą dobową a wartością progową 5° podczas okresu wegetacji.

Niezbędne do obliczenia tych wskaźników daty rozpoczęcia i zakończenia okresu wegetacji zależą od położenia geograficznego i są wyznaczane dla poszczególnych gatunków drzew występujących na danym obszarze.

Z kolei Amoriello i Costantini (1999) zaproponowali wskaźnik stresu związanego z dostępnością wody. Przyjęty przez autorów *Relative Evapotranspiration Index* (RE_T) opiera się na stosunku sumy rzeczywistych miesięcznych wartości ewapotranspiracji do sumy potencjalnych miesięcznych wartości ewapotranspiracji. Potencjalną ewapotranspirację estymowano w oparciu o równanie Thornthwaite'a (Thornthwaite 1948). Ta deterministyczna formuła uwzględnia temperaturę, roczny indeks ciepła oraz poprawkę zależną od miesiąca i szerokości geograficznej. Jeżeli opady są niższe od potencjalnej ewapotranspiracji, można założyć, że rzeczywista ewapotranspiracja będzie zredukowana (Amoriello, Costantini 1999). Townsend i in. (2012) wykorzystali natomiast teledetekcyjny wskaźnik stresu wilgotnościowego (*Moisture Stress Index* – MSI) do mapowania defoliacji. Okazało się, że wartość MSI była silnie związana ze spadkiem wigoru koron drzew liściastych. Umiarkowany stres związany z ograniczoną dostępnością wody nie powinien jednak wpływać na biochemię fotosyntezy. Dopiero bardzo wysoki poziom tego rodzaju stresu wiąże się z występowaniem zaburzeń metabolicznych (Flexas i in. 2004). Należy jednak pamiętać, że w naturze stres termiczny i wodny są często współistniejącymi czynnikami i nie zawsze wiadomo, na ile obserwowane zmiany fizjologiczne są efektem temperatury, dostępności wody czy jednoczesnego występowania tych dwóch stresorów (Rennenberg i in. 2006).

Rosnące temperatury i zmniejszenie opadów mogą z kolei prowadzić do wystąpienia suszy. Zmiany biochemiczne obserwowane w wyniku gwałtownego lub długotrwałego stresu związanego z suszą (Rennenberg i in. 2006) pozwalają przypuszczać, że to właśnie **ekstremalne zdarzenia pogodowe**, takie jak przedłużające się **susze** i **upały**, mają poważniejsze konsekwencje dla wzrostu i kondycji drzewostanu, niż stopniowe zmiany średnich warunków klimatycznych (Fuhrer i in. 2006). Ważną kwestią wydaje się zatem rozstrzygnięcie, kiedy obserwowane stany pogodowe możemy zaklasyfikować jako

zjawisko ekstremalne. Pomocny może okazać się współczynnik hydrotermiczny (*Hydrothermal Coefficient* – HTC) Selianinova będący stosunkiem sumy opadów w miesiącach maj–sierpień do sumy średnich dobowych temperatur w tym samym okresie. Badania przeprowadzone na Litwie wykazały, że wartość wskaźnika HTC poniżej 0,6 świadczy o wystąpieniu tam zjawiska suszy, podczas gdy wartości pomiędzy 0,6 a 1,0 pozwalają jedynie na stwierdzenie umiarkowanie suchych warunków (Ozolincius i in. 2005). Na tej podstawie Ozolincius i in. (2005) wykazali, że w badanym przez nich okresie (1991–2001) nie wystąpiły ekstremalne zjawiska hydrotermalne, co mogłoby tłumaczyć brak istotnej korelacji pomiędzy ilością opadów a udziałem zdrowych drzew w litewskich lasach. Wilgotność okresu wegetacji jest kwantyfikowana w leśnictwie za pomocą HTC także na Ukrainie. Prognozowane przez Shvidenko i in. (2017) zmniejszenie wilgotności w następstwie zmian klimatycznych może doprowadzić do znacznego ograniczenia obszaru o warunkach odpowiednich dla wzrostu głównych gatunków lasotwórczych. Zdaniem autorów to właśnie dostępność wody jest głównym czynnikiem determinującym rozmieszczenie i produktywność ukraińskich lasów.

W leśnictwie europejskim wykorzystywanych jest wiele wskaźników suchości, które mogą być związane ze wzrostem i kondycją drzewostanów, jak zastosowany w badaniach węgierskich *Palfai Aridity Index* (Fuhrer 1995) czy wybrany dla bułgarskich (Raev i in. 2015) i rumuńskich (Popa i in. 2017) lasów wskaźnik suchości De Martonne’a. Należy jednak podkreślić, że w 2009 roku Światowa Organizacja Meteorologiczna (WMO) zaleciła stosowanie wskaźnika standaryzowanego opadu (*Standardized Precipitation Index* – SPI) do monitorowania suszy meteorologicznej (Hayes i in. 2011). Obliczanie SPI opiera się na długoterminowych zapisach opadów dla danej lokalizacji w celu określenia prawdopodobieństwa wystąpienia opadów w różnych skalach czasowych. Ujemne wartości indeksu wskazują na możliwość wystąpienia suszy, przy czym wartość progowa dla identyfikacji zdarzenia ekstremalnego jest przyjmowana arbitralnie (World Meteorological Organization, Global Water Partnership 2016). Na podstawie SPI zidentyfikowano epizody suszy, które przyczyniły się m.in. do defoliacji we Włoszech (Pollastrini i in. 2019) czy zmniejszenia wskaźnika szerokości przyrostów rocznych (*Ring Width Index* – RWI) na Słowenii (Decuyper i in. 2020). Z kolei najnowsze badania hiszpańskie (Sánchez-Cuesta i in. 2021; Navarro-Cerrillo i in. 2020) i francuskie (Toigo i in. 2020) wskazują na związek defoliacji z wartością *Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index* (SPEI). Ten wskaźnik suszy jest matematycznie podobny do SPI, ale uwzględnia wpływ temperatury na ewapotranspirację (Vicente-Serrano i in. 2010). Podczas gdy niektóre epizody suszy zostały odnotowane lokalnie, istnieją zdarzenia ekstremalne, które swoim zasięgiem objęły duże obszary Europy (Caloiero i in. 2018). Suchy i gorący rok 2003 charakteryzował spadek produkcji pierwotnej brutto w lasach Hiszpanii, Włoch, Francji, Belgii, Niemiec, Danii i Finlandii (Ciais i in. 2005). Co więcej, niektóre skutki tego ekstremalnego zdarzenia mogły wystąpić z opóźnieniem w kolejnych latach (Bréda i in. 2006).

Na wzrost i kondycję drzewostanów mogą mieć także wpływ **inne ekstremalne zjawiska pogodowe**, powodujące m.in. mechaniczne uszkodzenia organów drzew, jak tzw. uduszenie korzeni podczas powodzi, oparzenia liści podczas upałów czy połamanie gałęzi i pni w czasie burz (Marenče 2015; Decuyper i in. 2020). Mogą mieć one skrajnie negatywne konsekwencje, jak na przykład w przypadku burzy lodowej w Słowenii w 2014 roku. W efekcie tego zjawiska odnotowano nie tylko spadek wartości RWI, lecz także wskaźnika roślinności EVI, czego nie zaobserwowano nawet w latach suchych i gorących (Decuyper i in. 2020). Zwiększona częstotliwość oraz intensywność ekstremalnych zjawisk pogodowych w efekcie zmian klimatycznych może zatem znacząco wpłynąć na wzrost i kondycję drzewostanów. Jednak ekstremalne parametry meteorologiczne wyjaśniają tylko część zmienności badanych wskaźników kondycji drzewostanów (Decuyper i in. 2020), konieczne jest więc uwzględnienie innych zmiennych objaśniających – zarówno abiotycznych, jak i biotycznych (rycina 1).

Czynniki biologiczne

Wiele badań pokazuje, że związek warunków meteorologicznych ze wzrostem i kondycją drzewostanów jest zróżnicowany w zależności od **gatunku** drzewa (Ozolincius i in. 2005; Briceño-Elizondo

i in. 2006; Popa i in. 2017; Pollastrini i in. 2019; Toigo i in. 2020). Analizowane przez Zierl (2004) wskaźniki suszy w większości okazały się istotnie skorelowane z defoliacją buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.), jodły (*Abies* sp.), jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) i dębu (*Quercus* sp.), natomiast dla jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) i sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) współczynniki korelacji były bliskie zeru. Z kolei Ozolincius i in. (2005) wykazali istotną, silną ($R = 0,77$) korelację pomiędzy ilością opadów a proporcją zdrowych drzew jedynie dla sosny (*P. sylvestris*), podczas gdy dla pozostałych gatunków (świerka *P. abies*, brzozy *Betula* sp., jesionu *F. excelsior*, olszy czarnej *A. glutinosa*, olszy szarej *A. incana*, dębu *Q. robur* i topoli *P. tremula*) nie stwierdzono takiej zależności.

Związek pomiędzy opadami a defoliacją u dębów (*Quercus* sp.) potwierdzili Popa i in. (2017). W latach 1992–2013 istotne wartości ($p < 0,05$) współczynnika korelacji rang Spearmana (R_s) wahały się od $-0,28$ do $-0,56$. Natomiast w przypadku buka (*F. sylvatica*) odnotowano istotne zależności zarówno dodatnie (R_s od $0,21$ do $0,30$), jak i ujemne ($R_s = -0,27$). Zupełnie odmienne wyniki uzyskano dla związku defoliacji z temperaturą. Defoliacja buka okazała się ujemnie skorelowana ze średnią temperaturą, a istotne zależności odnotowano prawie we wszystkich latach w okresie 1997–2012. Z kolei dla dębów nie wykazano żadnej istotnej zależności. Wyniki te, wraz z analizą trendów defoliacji, prowadzą autorów do wniosku, że to dęby były gatunkami, na które klimat w całym okresie badawczym oddziaływał najbardziej, podczas gdy buki pozostały w najlepszej kondycji zdrowotnej (Popa i in. 2017). Wrażliwość dębów (*Quercus* sp.) na suszę stanowi jedną z możliwych przyczyn zjawiska zamierania tych drzew w Europie, obserwowanego w ostatnich dekadach (Thomas i in. 2002; Sánchez-Cuesta i in. 2021).

Backes i Leuschner (2000) dowodzą z kolei, że zmiany wywołane suszą silniej ograniczają wzrost buka (*F. sylvatica*), podczas gdy dąb bezszypułkowy (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) wykazuje większą tolerancję na niekorzystne warunki dzięki przewodności szparkowej liści (ang. *stamatal conductance*) o 1/3 większej, niż u buka. Parametr ten wyraża stan aparatów szparkowych, wpływający na transpirację i asymilację CO_2 i odpowiada za wyższe zdolności do fotosyntezy u dębów (Backes, Leuschner 2000). Zdaniem Polle i in. (2001) liście buka (*F. sylvatica*) są wprawdzie bardzo odporne na stres, jednak po dłuższych okresach suszy i podwyższonej temperatury mogą utracić zdolność do mobilizowania biochemicznych mechanizmów kompensacji stresu i stać się podatne na stres oksydacyjny. Wyniki długoterminowych badań w Szwajcarii pokazują, że zarówno buk zwyczajny (*F. sylvatica*), jak i świerk pospolity (*Picea abies* (L.) H. Karst) wyraźnie negatywnie reagują na okresy suszy trwające ponad 60 dni, podczas gdy jodła pospolita (*A. alba*) wykazała mniej, a dąb bezszypułkowy (*Q. petraea*) brak reakcji w eksperymencie (Zingg, Bürgi 2008). Zatem zróżnicowana reakcja na warunki meteorologiczne u różnych gatunków drzew (rycina 1) może być związana z wykształceniem odmiennych fizjologicznych mechanizmów obronnych (Bréda i in. 2006; Rennenberg i in. 2006), które ponadto mogą różnie funkcjonować w zależności od czasu trwania i intensywności zjawisk pogodowych.

Zmiany morfologiczne i fizjologiczne związane z **wiekami** drzewa również mogą modyfikować odpowiedź drzewostanu na stres środowiskowy. Zmniejszenie transportu ksylemowego czy zmiany architektury korony ograniczają przewodność szparkową dużych, starych drzew (Rust, Roloff 2002). Badania Schuster i Oberhuber (2013) potwierdziły większą wrażliwość klimatyczną przyrostów rocznych u starych świerków (*P. abies*), podczas gdy młode świerki okazały się niewrażliwe na ilość opadów atmosferycznych w danym roku. Podobne wyniki uzyskano dla sosny (*P. sylvestris*) (Martínez-Vilalta i in. 2011) i buka (*F. sylvatica*) (Zang i in. 2014). Z kolei badania dębów szypułkowych (*Quercus robur* L.) w Hiszpanii nie tylko potwierdziły związek przyrostów rocznych z ilością letnich opadów wyłącznie u dojrzałych i starych drzew, lecz także ujawniły różnice wrażliwości poszczególnych grup wiekowych na temperaturę. Szerokość przyrostów młodych dębów (*Q. robur*) okazała się ujemnie skorelowana z temperaturą powietrza w czerwcu, zaś wzrost dojrzałych i starych dębów ograniczała przede wszystkim temperatura zimą (Rozas 2005).

Wrażliwe na zmiany warunków klimatycznych drzewostany w efekcie wzrostu temperatury i suszy ulegają osłabieniu, co z kolei czyni je podatnymi na **ataki owadów i patogenów** (Manion 1981). Wielu badaczy dowodzi związku stresu wywołanego suszą z inwazją insektów lub grzybów (rycina 1), co w konsekwencji prowadzi do wzrostu śmiertelności sosny (*P. sylvestris*) (Dobbertin i in. 2007), dębu (*Q. robur*) (Ragazzi i in. 2002) czy olszy czarnej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) (Moricca 2002). Wystąpienie zmian chorobowych kory u buka (*F. sylvatica*) (Hendry i in. 1998) oraz klonu (*Acer pseudoplatanus* L.) (Gregory 1982) wywołanych przez grzyby poprzedzały okresy małej dostępności wody. Stres wodny nasilał uszkodzenia spowodowane przez owady żerujące na liściach, jak borecznik rudy (*Neodiprion sertifer*), zwójka zieloneczka (*Tortrix viridana*) i brudnica nieparka (*Lymantria dispar*) (Csóka 1997; Rouault i in. 2006; Jactel i in. 2011), a także występujące w drewnie korniki sześćozębne (*Ips sexdentatus*), korniki ostrozębne (*Ips acuminatus*) czy cetyńce większe (*Tomicus piniperda*) (Rouault i in. 2006; Dobbertin i in. 2007; Jactel i in. 2011). Związek pomiędzy osłabieniem wywołanym suszą a występowaniem chorób potwierdzono przede wszystkim dla grzybów z rodzajów *Botryosphaeria*, *Sphaeropsis*, *Cytospora*, *Biscognauxia* i *Hypoxylon* (Desprez-Loustau i in. 2006; Jactel i in. 2011).

Z drugiej strony – susza w lasach powoduje zazwyczaj ograniczenie wzrostu pędów, zmniejszenie stężenia azotu i wody w liściach oraz zwiększone wydzielanie tanin. Połączenie tych czynników może spowodować wzrost śmiertelności owadów roślinożernych (Carnicer i in. 2011). Co więcej, susze i fale upałów mogą wpływać bezpośrednio na rozwój insektów i sporulację u grzybów (Harvell 2002; rycina 1). Wysokie temperatury wiosną umożliwiają wcześniejszy wylot zimujących dorosłych owadów, a także rozwój dodatkowego pokolenia w danym roku (Rouault i in. 2006). Jednak fale upałów latem 2003 roku wpłynęły na wysoki poziom śmiertelności jaj i larw oraz zatrzymały rozwój większości gatunków owadów żerujących w drewnie we Francji (Rouault i in. 2006). Mimo to odnotowano wzrost populacji niektórych gatunków, jak kornik drukarz (*Ips typographus*) czy smolik jodłowiec (*Pissodes piceae*), którego dorosłe osobniki i larwy przechodzą okres spoczynku podczas letnich upałów. Wzrost temperatury mógł ponadto przyspieszyć rozwój larw i umożliwić bardziej rozwiniętym osobnikom przeżycie zimy, co z kolei powoduje zwiększenie populacji owadów w kolejnym roku (Rouault i in. 2006). Zatem wpływ stresu wodnego na insekty żerujące na drzewach jest zróżnicowany w zależności od gatunku owada, a także od jego preferencji żywieniowych (Koricheva i in. 1998; Rouault i in. 2006; Jactel i in. 2011).

Zmiany klimatyczne nie pozostają bez wpływu również na **grzyby mykoryzowe**, które odgrywają kluczową rolę w regulowaniu obiegu składników odżywczych i węgla w ekosystemach leśnych (Mohan i in. 2014) oraz mają związek z produktywnością roślin (Baskaran i in. 2017). Hagenbo i in. (2020) wykazali, że produkcja grzybni mykoryzowej jest dodatnio skorelowana ze wskaźnikiem suszy SPI, a biomasa grzybni różni się istotnie w zależności od gatunku drzew dominujących w drzewostanie. Autorzy sugerują, że produkcja grzybni jest związana z fizjologiczną reakcją drzewa na stres związany z suszą (rycina 1) i wzrasta wraz ze wzrostem wydajności drzewa po ustąpieniu czynnika stresowego. Większą biomasa grzybni w lasach sosnowych (*Pinus* spp.) w porównaniu z dębowymi (*Quercus ilex*) badacze tłumaczą większą odpornością na suszę gatunków sosny (Hagenbo i in. 2020). Shi i in. (2002) zauważyli ponadto, że w następstwie suszy zmianie uległ skład gatunkowy grzybów mykoryzowych związanych z bukiem (*F. sylvatica*), zaś akumulowane w grzybni związki mogą stanowić wrażliwą miarę fizjologicznego stresu wywieranego na tą symbiozę.

Wiele badań pokazuje, że **różnorodność gatunkowa** drzewostanów nie tylko zwiększa ich produktywność (Liang i in. 2016; Williams i in. 2017), lecz także odporność na ataki owadów (Jactel, Bockerhoff 2007; Guyot i in. 2016). Niektóre badania wykazały, że lasy mieszane są bardziej odporne także na stres związany z suszą (Gazol, Camarero 2016), lecz może to dotyczyć tylko niektórych kombinacji gatunków i zależeć od lokalizacji (Forrester i in. 2016; Gillerot i in. 2020). Grossiord i in. (2014) wykazali, że interakcje między gatunkami zmniejszyły narażenie drzew na stres wodny w ciepłolubnych lasach liściastych i buczynach strefy umiarkowanej, jednak dla lasów hemibo-

realnych, śródziemnomorskich i górskich buczyn nie stwierdzono istotnej zależności. W badaniach Pretzsch i in. (2012), odporność buka (*F. sylvatica*) na suszę była istotnie większa w lesie mieszanym niż w monokulturze, choć reakcja świerka (*P. abies*) i dębu (*Q. petraea*) okazała się niezwiązana z różnorodnością gatunkową. Z kolei Rukh i in. (2020) zauważyli, że odporność świerka (*P. abies*) w lesie mieszanym jest większa niż w monokulturze – w szczególności na suchych stanowiskach. To sugeruje, że różnorodność gatunkowa zwiększa odporność na stres związany z suszą (rycina 1) przede wszystkim w siedliskach suchych i podatnych na suszę (Grossiord i in. 2014; Rukh i in. 2020). Co więcej, badania Sousa-Silva i in. (2018) pokazują, że w perspektywie długoterminowej zależność ta zmienia się w czasie. Mimo iż w początkowym okresie badań stopień defoliacji był istotnie niższy w monokulturach, to w wyniku nasilenia stresu wodnego zależność uległa odwróceniu i wraz ze zwiększaniem bogactwa gatunkowego zmniejszała się defoliacja. Wyniki te są zgodne z hipotezą gradientu stresu (*stress-gradient hypothesis*, SGH), która zakłada, że częstotliwość interakcji opartych na ułatwianiu i konkurencji zmienia się wraz ze wzrostem stresu abiotycznego na korzyść ułatwiania (Maestre i in. 2009).

Związek pomiędzy czynnikami biologicznymi i meteorologicznymi jest bardzo wyraźny. Z jednej strony gatunek i wiek drzew czy różnorodność gatunkowa mogą wyjaśniać różne reakcje drzewostanów na zmiany warunków meteorologicznych – przede wszystkim na stres związany z suszą (Backes, Leuschner 2000; Zierl 2004; Zingg, Bürgi 2008; Pretzsch i in. 2012; Schuster, Oberhuber 2013; Gazol, Camarero 2016). Z drugiej strony czynniki meteorologiczne mają wpływ na rozwój patogenów (Harvell 2002; Rouault i in. 2006), podatność na choroby (Gregory 1982; Hendry i in. 1998; Jactel i in. 2011) czy na skład gatunkowy grzybów mykoryzowych (Shi i in. 2002) oraz produkcję grzybni (Hagenbo i in. 2020) (rycina 1). Co więcej, czynniki biologiczne oddziałują wzajemnie między sobą, np. różnorodność gatunkowa drzewostanów zwiększa ich odporność na ataki owadów (Jactel, Brockerhoff 2007; Guyot i in. 2016), a od gatunku i jego wrażliwości na suszę może zależeć biomasa grzybni (Hagenbo i in. 2020).

Czynniki geologiczno-glebowe

Wśród czynników abiotycznych związanych z kondycją drzewostanu ważną rolę odgrywają właściwości gleby, a w szczególności jej pojemność, czyli **zdolność do zatrzymywania wody**. Webster i in. (1996) udowodnili, że zły stan koron drzew w szwajcarskich lasach jest zależny od warunków glebowych, a siła i rodzaj tej zależności są ponadto związane z gatunkiem drzewa (rycina 1). Najsilniejsze związki autorzy ci wykazali pomiędzy zdolnością gleby do zatrzymywania wody a kondycją świerka (*P. abies*) oraz pomiędzy zdolnością gleby do zatrzymywania wody i zawartością węglanów a stanem koron jodły (*A. alba*). Znaczenie właściwości gleby dla wzrostu świerka (*P. abies*) potwierdzili Seltmann i in. (2021). Wyniki ich badań wskazują na związek pojemności wodnej i zawartości piasku w glebie ze względnym przyrostem pierśnicowym pola przekroju (BAI_{rel}) świerka. Co więcej, wpływ innych czynników środowiskowych na BAI_{rel} oraz ich wzajemne interakcje zależą od **typu gleby** (rycina 1). Na glebach brunatnych najwyższy BAI_{rel} odnotowano w warunkach niskiej temperatury i wysokiej pojemności wodnej, na glebach bielcowych największy przyrost świerka obserwowano w warunkach wilgotnych, zaś niska zawartość piasku i średnie wartości SPI wyjaśniały wysokie BAI_{rel} na glebach podmokłych (Seltmann i in. 2021).

Gustafson i in. (2016) uznali **teksturę gleby (skład granulometryczny)** za ważny czynnik determinujący dostępność wody do fotosyntezy drzew przy danym poziomie opadów. Na glebach piaszczystych wzrost lasu może być ograniczony ze względu na ich niską zdolność do zatrzymywania wody (Kellomäki, Väisänen 1996). Z kolei gleby bogate w glinę zwiększają ryzyko silnego stresu związanego z suszą u dębów (*Quercus* sp.), a w szczególności u drzew starych (Thomas i in. 2002). Frakcje granulometryczne gleby i zawartość azotu w opadach ściółki były najskuteczniejszymi predyktorami produktywności siedlisk leśnych we Flandrii (Aertsen i in. 2012). **Stężenie azotu** różni się w zależności od właściwości gleby, a w szczególności zależy od jej **odczynu (pH)**, tekstury, obecności form

jonowych oraz od tempa nityfikacji – należy jednak pamiętać o wpływie temperatury i wilgotności na obieg śladowych, gazowych form azotu (Gödde, Conrad 2000). Badania Chakraborty i in. (2019) pokazały, że zarówno gleba na poligonach doświadczalnych, jak i klimat miały największy bezpośredni wpływ na wzrost młodych świerków (*P. abies*), jednak wpływ gleby okazał się silnie związany z klimatem poprzez oddziaływania pośrednie. Średnia temperatura najcieplejszego kwartału negatywnie wpływała na zawartość azotu w glebie, co z kolei miało związek z pH gleby (rycina 1).

Defoliacja i śmiertelność dębów (*Quercus* spp.) są z kolei związane z **zawartością materii organicznej** w glebie (Sánchez-Cuesta i in. 2021). Co więcej, badania Sánchez-Cuesta i in. (2021) wykazały, że związek między czynnikami środowiskowymi a inwazją lęgniowców (*Oomyco*) był silniejszy na glebach bogatych (rycina 1). Badania te pokazują, że określenie związku właściwości gleby z kondycją drzewostanów wymaga uwzględnienia możliwych interakcji z innymi czynnikami środowiskowymi – zarówno meteorologicznymi, jak i biologicznymi. Od właściwości gleby może zależeć reakcja drzewostanów na warunki meteorologiczne (Seltmann i in. 2021), a zarazem temperatura i wilgotność wpływają na zawartość azotu oraz odczyn gleby (Gödde, Conrad 2000; Chakraborty i in. 2019). Z kolei od gatunku drzewa zależy reakcja drzewostanów na warunki glebowe (Webster i in. 1996), a zawartość materii organicznej w glebie może być związana z rozwojem patogenów (Sánchez-Cuesta i in. 2021). Co więcej, wrażliwość poszczególnych gatunków na dostępność wody w glebie czy stężenie azotu może prowadzić do zmian w składzie gatunkowym drzewostanów (rycina 1).

Również **ukształtowanie terenu** stanowi ważny czynnik w modelowaniu wzrostu i produktywności drzewostanu. Seltmann i in. (2021) w oparciu o cyfrowy model wysokościowy (*Digital Elevation Model* – DEM) obliczyli topograficzny wskaźnik wilgotności (*Topographic Wetness Index* – TWI; Beven, Kirkby 1979) opisujący potencjalną dostępność wody w zależności od wielkości obszaru zasilania i kąta nachylenia terenu. Wysokie wartości TWI charakteryzują miejsca położone w obniżeniach podstokowych i dolinach, gdzie dostępność wody jest najwyższa. Wyniki uzyskane przez Seltmanna i in. (2021) wskazują, że czynnikiem środowiskowym o najwyższym średnim, względnym udziale w przyroście (BAI_{rel}) świerka (*P. abies*) była wartość TWI, jednak związek ten był zróżnicowany w zależności od typu gleby. Z kolei drzewostany rosnące na wysokich zboczach, grzbiecach lub szczytach wzgórz są szczególnie narażone na zniszczenia spowodowane przez wichury, a ryzyko uszkodzeń jest również związane z typem gleby (rycina 1) na danym stanowisku (Ni Dhubbain i in. 2001). Większe nachylenie terenu zwiększa także szkody wywołane przez pożary, wpływa bowiem na szybkość rozprzestrzeniania się ognia i jego intensywność (Rothermel, Philpot 1983). Ukształtowanie terenu może wpływać na drzewostan również pośrednio (Lindner i in. 2008), poprzez związek z takimi czynnikami antropogenicznymi, jak budowa dróg czy osadnictwo (rycina 1).

Czynniki antropogeniczne

Wśród czynników związanych z działalnością człowieka to **zanieczyszczenie powietrza** stało się przedmiotem szczególnego zainteresowania wielu badaczy (Klap i in. 2000; Paoletti i in. 2010; de Vries i in. 2014). Ekstrand (1994) zwrócił uwagę, że lokalne emisje drogowe powodują eskalację defoliacji świerka (*P. abies*) w południowozachodniej Szwecji, zaś kondycja sosny (*P. sylvestris*) na Litwie poprawiała się wraz z odległością od autostrady (Stravinskienė i in. 2018). Fischer i in. (2007) wykazali istotne statystycznie związki pomiędzy depozycją zanieczyszczeń a defoliacją w lasach Europy – zależne zarówno od gatunku drzewa, jak i charakterystyki terenu (rycina 1). Co więcej, efekty depozycji okazały się być wzmocnione lub osłabiane przez biotyczne i abiotyczne czynniki stresowe. Związek pomiędzy zanieczyszczeniem SO_4 a defoliacją sosny (*P. sylvestris*) był szczególnie wyraźny, podczas gdy efekty depozycji azotu (NO_3) były mocno zróżnicowane gatunkowo. Podobne wyniki uzyskali Ozolincius i in. (2005) na Litwie. Zdaniem badaczy to drzewa iglaste są bardziej wrażliwe na związki siarki (SO_2), podczas gdy związki azotu (NO_2) z jednej strony zwiększają defoliację drzew iglastych, z drugiej strony okazały się dodatnio skorelowane z udziałem zdrowych jesionów (*F. excelsior*). Z kolei ekspozycja na O_3 szczególnie negatywnie wpływała na drzewa liściaste (brzo-

zy *Betula* sp., jesiony *F. excelsior*, olsze *A. incana*). Ferretti i in. (2007) wykazali, że ozon odegrał istotną rolę ($p = 0,008$) w defoliacji buka (*F. sylvatica*). Klap i in. (2000) zwracają uwagę na znaczące skutki zanieczyszczenia powietrza (w szczególności ozonem, ale także związkami NO_x i SO_x) dla gatunków liściastych w Europie Środkowej. Badacze ci zauważyli jednak, że mniejsze oddziaływanie zanieczyszczeń na drzewa iglaste (zwłaszcza na świerki *P. abies*) może być w rzeczywistości efektem związku pomiędzy chłodnym klimatem a niską depozycją zanieczyszczeń na obszarze, na którym dominuje świerk (rycina 1).

Z kolei w czeskich Rudawach to świerk (*P. abies*) okazał się szczególnie wrażliwy na zanieczyszczenie powietrza (Kupková i in. 2018). Badania w czeskich Karkonoszach potwierdziły istotną, ujemną korelację szerokości przyrostów rocznych świerka (*P. abies*) ze stężeniami SO_2 i NO_x we wszystkich typach drzewostanów (Putalová i in. 2019). Putalová i in. (2019) wykazali ponadto, że najbardziej narażone na stres związany z zanieczyszczeniem powietrza były drzewostany na stanowiskach torfowiskowych, a największy negatywny wpływ na wzrost radialny świerka miały maksymalne i średnie stężenia SO_2 ($p < 0,001$). Związki zakwaszające w powietrzu oraz ich depozycja wyjaśniały największy procent wariancji resztowej defoliacji sosny (*P. sylvestris*) w parkach narodowych na Litwie (Augustaitis, Bytnerowicz 2008). Wpływ szczytowych stężeń O_3 był mniej istotny, jednak uwzględnienie stężenia ozonu w modelu zwiększało potencjał predykcyjny zarówno związków zakwaszających w powietrzu, jak i parametrów meteorologicznych. Podobne wyniki autorzy ci uzyskali dla reszt przyrostu pola przekroju (BAI) sosny. To prowadziło badaczy do wniosku, że w regionach dotkniętych zanieczyszczeniem powietrza szczytowe wartości O_3 są jednym z kluczowych czynników wpływających na przestrzenną i czasową zmienność defoliacji oraz ograniczenia wzrostu sosny (Augustaitis, Bytnerowicz 2008).

Związek zanieczyszczenia powietrza z kondycją drzewostanów obejmuje zarówno bezpośrednie oddziaływanie SO_x i O_3 na ulistnienie, jak i wpływ depozycji związków azotu i siarki w glebie (rycina 1) na korzenie, obejmujący niedobory składników odżywczych i nasilanie stresu środowiskowego (de Vries i in. 2014). Co więcej, zwiększone stężenie gazów azotowych w atmosferze może powodować zmiany w składzie gatunkowym roślin (rycina 1) w wyniku konkurencyjnego wykluczenia niektórych gatunków przez szybko rosnące rośliny nitrofilne lub poprzez zmianę warunków na niekorzystne dla gatunków wrażliwych na wysokie stężenia azotu (Bobbink i in. 2010). Z drugiej strony wpływ depozycji związków azotowych na wzrost lasu może być pozytywny ze względu na nawozowy charakter azotu – szczególnie w ekosystemach, których produktywność jest ograniczona jego dostępnością (de Vries i in. 2014). Wydaje się zatem, że związek ten ma charakter nieliniowy: niskie i umiarkowane depozycje N mogą wspomagać wzrost i produktywność lasu do osiągnięcia pewnego fizjologicznego optimum, zaś wysokie stężenia związków azotowych mogą ograniczać wzrost, a nawet prowadzić do zamierania drzew (Aber i in. 1989; Bobbink i in. 2010; de Vries i in. 2014). Jest to zgodne z hipotezą nasycenia azotem (Aber i in. 1989). Z kolei ozon jako silny utleniacz powoduje chlorozę i martwicę liści, a związki powstałe w wyniku utleniania przez O_3 zakłócają produkcję energii w komórkach i zmniejszają fotosyntezę, co skutkuje spowolnieniem wzrostu. Rośliny osłabione przez O_3 mogą być również bardziej podatne na szkodniki, choroby i suszę (de Vries i in. 2014; rycina 1). Zierl (2002) podkreśla jednak, że czynniki środowiskowe wpływające na otwarcie aparatów szparkowych modyfikują pobieranie ozonu przez rośliny, przez co silnie wpływają na reakcję drzew na wysokie stężenia O_3 .

Wśród czynników antropogenicznych związanych z kondycją drzewostanów ważną rolę odgrywa także ten obszar działalności człowieka, który jest skierowany bezpośrednio w stronę lasów. **Gospodarka leśna** i zarządzanie lasami mogą wpływać na ryzyko uszkodzenia drzewostanu już od etapu planowania (Jactel i in. 2009). Rezygnacja z monokultury na rzecz różnorodnego składu gatunkowego ma pozytywny wpływ na przeżywalność młodych drzew (Van de Peer i in. 2016), a także na stan koron (Sousa-Silva i in. 2018) i produktywność (Liang i in. 2016) drzew dojrzałych. Lasy mieszane są bardziej odporne na stres związany z suszą (Gazol, Camarero 2016; Rukh i in. 2020) oraz na

ataki owadów (Jactel, Brockerhoff 2007; Guyot i in. 2016). Zabiegi hodowlane w leśnictwie obejmują m.in. przygotowanie terenu w celu poprawy warunków przed zalesianiem, praktyki szkółkarskie, usuwanie podszytu oraz trzebież, czyli usunięcie niektórych drzew w drzewostanie w celu poprawy wzrostu i kondycji pozostałych drzew (Jactel i in. 2009). Selektywne wycinanie drzew “wysokiego ryzyka” może ograniczyć prawdopodobieństwo defoliacji powodowanej przez owady (Sousa-Silva i in. 2018), ale zwiększona dostępność światła i cieplejsze warunki po trzebieży mogą sprzyjać niektórym insektom (Fettig i in. 2007) i patogenom (Thor, Stenlid 2005). Pnie pozostawione po trzebieży, urazy mechaniczne powstałe podczas przeredzania i uwalniane zapachy żywicy z uszkodzonych drzew również mogą zwiększyć podatność na choroby (rycina 1) lub ataki owadów (Jactel i in. 2009). Zmniejszenie zagęszczenia drzewostanów poprzez trzebież może jednak zwiększać ich odporność na suszę (rycina 1) ze względu na zwiększenie dostępności wody w glebie (D’Amato i in. 2013). Z drugiej strony trzebież zwiększa ryzyko uszkodzeń spowodowanych przez wichury (Ni Dhubhain i in. 2001). Mniejsze zagęszczenie może wprawdzie zmniejszyć ryzyko rozprzestrzeniania się ognia pomiędzy koronami drzew (Agee, Skinner 2005; Fernandes, Rigolot 2007), ale pnie pozostawione po trzebieży oraz zmniejszenie wilgotności przez intensyfikację ruchu wiatru mogą zwiększać ryzyko pożarów lasów (Pollet, Omi 2002; Fernandes, Rigolot 2007).

Pożary stanowią jedno z głównych zagrożeń dla funkcjonowania ekosystemów leśnych (Oliver, Larson 1996) i często są przyczyną śmierci drzewostanów w wielu częściach świata (Alexandrian i in. 2000; Grayson i in. 2017; Hood i in. 2018). Pożary wywołane przez czynniki antropogeniczne stanowią nawet 90% tych zdarzeń na świecie (Levine 2000). Wśród zmiennych antropogenicznych związanych z ryzykiem wystąpienia pożaru lasu badacze wymieniają gęstość i odległość szlaków komunikacyjnych oraz zabudowy, jej rodzaj i strukturę, a także wskaźniki demograficzne (Xu i in. 2006; Romero-Calcerrada i in. 2008). Istotne znaczenie mogą mieć także czynniki socjoekonomiczne, presja turystyczna czy wypalanie traw (Martinez i in. 2009). Z kolei podatność drzewostanu, przebieg i intensywność pożaru zależą zarówno od warunków mikroklimatycznych (temperatura i wilgotność) oraz ukształtowania terenu (Rothermel, Philpot 1983), jak i od zagęszczenia, składu gatunkowego czy wieku samego drzewostanu (González i in. 2007).

Czynniki naturalne i antropogeniczne są ze sobą powiązane siecią wzajemnych zależności. Warunki meteorologiczne na przykład wpływają na depozycję zanieczyszczeń (Klap i in. 2000), a zanieczyszczenie powietrza – osłabiając drzewa – zwiększa ich podatność na suszę (de Vries i in. 2014). Także gospodarka leśna może przyczyniać się do różnej reakcji drzewostanów na warunki meteorologiczne (Ni Dhubhain i in. 2001; D’Amato i in. 2013; Gazol, Camarero 2016; Rukh i in. 2020). Związek pomiędzy depozycją SO_x , NO_x i O_3 a defoliacją zależy również od gatunku drzewa (Ozolincius i in. 2005; Fischer i in. 2007), jednak zwiększone stężenie gazów azotowych może powodować zmiany w składzie gatunkowym (Bobbink i in. 2010). Z kolei osłabienie wywołane przez ozon czy urazy powstałe podczas trzebieży mogą zwiększać podatność na szkodniki i choroby (Jactel i in. 2009; de Vries i in. 2014). Charakterystyka terenu może natomiast wpływać na budowę dróg czy osadnictwo (Lindner i in. 2008), a także modyfikować związek pomiędzy depozycją zanieczyszczeń a defoliacją (Fischer i in. 2007). Z drugiej strony depozycja związków SO_x i NO_x w glebie powoduje jej zanieczyszczenie oraz wpływa na zawartość azotu (de Vries i in. 2014), a zmiany poziomu wód gruntowych zależą w dużej mierze od działalności człowieka (rycina 1).

METODY I STAN BADAŃ NAD KONDYCJĄ DRZEWOSTANÓW W POLSCE

Kondycja drzewostanów w lasach Polski była analizowana w ujęciu czasowym i przestrzennym w wybranych obszarach przy pomocy różnych metod (tabela 1, rycina 2). Analizowano wpływ czynników meteorologicznych (Denek 2009; Bronisz i in. 2012; Bijak 2013), biologicznych (Tulik i in.

2017; Nowakowska i in. 2020; Przybylski in. 2021), geologiczno-glebowych (Podlaski 2000, 2001a; Turczański i in. 2019) i antropogenicznych (Denek 2007; Barniak, Krąpiec 2009; Staszewski i in. 2011), a najczęściej badanym gatunkiem okazała się sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris* L.) (tabela 1).

Zróźnicowanie metodyczne analiz przestrzennych i czasowych

Błocka i Mętrak (2008) analizowały dane Głównego Urzędu Statystycznego dotyczące kondycji drzewostanów w Polsce w 2005 roku. Dzięki wykorzystaniu statystycznej metody klasyfikacji regionalnej autorki wykazały, że najgorszy stan zdrowotny lasów charakteryzuje województwo śląskie. W najlepszej kondycji był buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) i sosna zwyczajna (*P. sylvestris*), a w najgorszej dąb szypułkowy (*Quercus robur* L.), charakteryzujący się największą defoliacją wśród badanych drzew liściastych. Badania europejskie wykorzystujące metody statystyczne i geostatystyczne potwierdzają gorszy stan koron w południowej Polsce, co jest szczególnie wyraźne w przypadku sosny (*P. sylvestris*), charakteryzującej się największą defoliacją na Górnym Śląsku (Seidling, Mues 2005). W przeciwieństwie do autorów analiz wielkopowierzchniowych, Podlaski (2003, 2004, 2005, 2007) badał kondycję drzewostanów w Świętokrzyskim Parku Narodowym z wykorzystaniem metod małopowierzchniowych. Do oszacowania przestrzennego zróźnicowania stopnia defoliacji wybranych gatunków drzew na Chełmowej Górze (Świętokrzyski PN) wykorzystał próbkowanie badawcze, oparte na schemacie prostego losowania ze zwracaniem (Podlaski 2005). Autor wykazał, że kondycja drzewostanu zależy od gatunku oraz wieku drzew: w najlepszym stanie były buk zwyczajny (*F. sylvatica*) i modrzew europejski polski (*Larix decidua* Mill. subsp. polonica [Racib.] Domin), a w najgorszym młode pokolenie jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.), sosna zwyczajna (*P. sylvestris*) oraz dęby (*Q. robur* i *Q. petraea* [Matt.] Liebl.). Podobne wyniki autor uzyskał, stosując schemat losowania nieograniczonego indywidualnego bez zwracania (Podlaski 2001b). Badacz zauważył ponadto, że zróźnicowanie kondycji badanych gatunków drzew jest związane z właściwościami gleby i składem gatunkowym drzewostanów na Chełmowej Górze (Podlaski 2001b, 2005).

Z kolei czasowa zmienność kondycji drzewostanu na obszarze Tatrzańskiego Parku Narodowego badana była z wykorzystaniem teledetekcyjnych wskaźników roślinności (NDVI i MSI) na podstawie zdjęć satelitarnych z lat 1987, 2005 i 2011 (Ochtyra i in. 2016). Badacze wykazali poprawę kondycji drzewostanów w badanym okresie, co wiąże się prawdopodobnie z większym zanieczyszczeniem powietrza w pierwszym roku analizy. Obrazy satelitarne, wysokorozdzielcze ortofotomapy oraz NMT posłużyły także do badania przestrzenno-czasowej zmienności śmiertelności świerków (*P. abies*) wywołanej przez ogniska kornika drukarza (*Ips typographus* L.) w Tatrzańskim Parku Narodowym (Sproull i in. 2017), zaś klasyfikacja nadzorowana scen Landsat umożliwiła analizę śmiertelności tatrzańskich drzewostanów z uwzględnieniem zarówno działalności kornika, jak i wiatru czy pożarów (Havašová i in. 2017). Hawryło i in. (2018) natomiast potraktowali teledetekcyjne wskaźniki roślinności (patrz tabela 1) jako predyktory w modelu regresji wyjaśniającym zmienność defoliacji sosny (*P. sylvestris*) w Puszczy Noteckiej. Autorzy wykazali, że *Green Normalized Difference Vegetation Index* (GNDVI) i *MERIS Terrestrial Chlorophyll Index* (MTCI) są najlepszymi predyktorami defoliacji niezależnie od zastosowanej metody uczenia maszynowego. Z kolei dendrochronologiczna analiza funkcji odpowiedzi (ang. *response function*) oparta na korelacji liniowej i regresji wielorakiej łączy wskaźnik przyrostu radialnego (zmienna zależna) ze środowiskowymi zmiennymi objaśniającymi (np. Feliksik i in. 2000; Cedro 2006; Denek 2009; Bijak 2013; Tulik, Bijak 2016).

Badania czynników wpływających na kondycję drzewostanów

Czynniki meteorologiczne i klimatyczne

Znaczenie czynników klimatycznych i meteorologicznych dla prawidłowego wzrostu drzewostanów potwierdzają badania dendroklimatologiczne. Denek (2009) wykazała, że istnieje związek pomiędzy szerokością przyrostów rocznych modrzewia (*L. decidua*) a warunkami termicznymi i plu-

Tabela 1. Wybrane badania kondycji drzewostanów w Polsce w latach 2000–2021. Etykiety odnoszą się do sygnatur na rycinie 2
Table 1. Selected studies on the condition of forest stands in Poland in 2000–2021. The labels refer to the signatures in figure 2

Autorzy i etykiety <i>Authors and labels</i>	Czynniki objaśniające <i>Explanatory factors</i>	Wskaźniki kondycji <i>Indicators of the condition</i>	Metody badań <i>Research methods</i>	Gatunek <i>Species</i>	Obszar badań <i>Study area</i>
Barniak i Krąpiec 2009 [1]	zanieczyszczenie powietrza	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna	<i>P. sylvestris</i>	Nadleśnictwo Nowa Dęba
Beker 2014 [2]	emisja SO ₂ , warunki meteorologiczne	średnia defoliacja, roczniki igiel, prześwietlenie korony	badania terenowe, analiza statystyczna	<i>P. sylvestris</i>	LZD Murowana Goślina
Bijak 2009 [3]	osycylacja północnoatlantycka	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>Q. robur</i>	Gdańsk, Goldap, Hajnówka, Koszalin, Kraków, Poznań, Roztocze, Suwałki, Toruń, Warszawa, Wolin, Wrocław, Zielona Góra
Bijak 2013 [4]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>A. alba</i> <i>L. decidua</i> <i>P. sylvestris</i> <i>P. menziesii</i>	LZD SGGW w Rogowie
Blocka i Mętrak 2008	gatunek, województwo	klasa defoliacji, indeks agregacji W ₁	klasteryzacja, analiza wariancji, pomiar agregacji	<i>A. alba</i> <i>B. pendula</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. abies</i> <i>P. sylvestris</i> <i>Q. robur</i>	cała Polska
Bronisz i in. 2012 [5]	temperatura, opady	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>Quercus</i> sp.	Nadleśnictwa Łochów, Płońsk, Pultusk, Sokółów
Cedro 2006 [6]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>P. nigra</i> <i>P. sylvestris</i>	lasy komunalne Szczecina
Cedro 2007 [7]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>Q. petraea</i> <i>Q. pubescens</i> <i>Q. robur</i>	Rezerwat Przyrody Bielinek
Cedro i Cedro 2018 [8]	zanieczyszczenie powietrza, temperatura, opady, usłonecznienie	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>P. sylvestris</i>	lasy komunalne Szczecina
Cedro i Lamentowicz 2011 [9]	temperatura, opady, rodzaj podłoża, melioracja i poziom wód gruntowych	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>P. sylvestris</i>	torfowisko „Słowińskie Bloto”
Cedro i Nowak 2015 [10]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i>	Nadleśnictwo Gryfino
Denek 2007, 2008 [11]	zanieczyszczenie powietrza	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna	<i>P. sylvestris</i>	Wyżyna Śląsko-Krakowska, rejon Olkusza

Tabela 1. Ciąg dalszy ze strony poprzedniej
Table 1. Continued from the previous page

Autory i etykiety <i>Authors and labels</i>	Czynniki objaśniające <i>Explanatory factors</i>	Wskaźniki kondycji <i>Indicators of the condition</i>	Metody badań <i>Research methods</i>	Gatunek <i>Species</i>	Obszar badań <i>Study area</i>
Denek 2009 [12]	temperatura, opady	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>L. decidua</i>	Nadleśnictwa Miechów, Krzeszowice i Brzesko
Feliksik i in. 2000 [13]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>A. alba</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. sylvestris</i>	Świętokrzyski PN
Feliksik i Wilczyński 2003 [14]	zanieczyszczenie powietrza, temperatura, opady	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>P. menziesii</i>	Sudety, zachodnie Beskidy, wschodnie Beskidy, Roztocze
Feliksik i Wilczyński 2008 [15]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, analiza skupień, PCA, funkcji odpowiedzi	<i>P. sitchensis</i> <i>P. menziesii</i>	Nadleśnictwo Sławno
Filipiak 2005 [16]	wysokość n.p.m., warunki topograficzne, typ siedliska, zanieczyszczenie powietrza	klasa jakości drzewostanu, stan korony, stopień uszkodzenia korony, rozwój pędów regeneracyjnych	badania terenowe, test chi-kwadrat	<i>A. alba</i>	Karkonosze, Rudawy Janowickie, Góry Izerskie, Kaczawskie, Kruce, Kamienne, Wałbrzyskie, Sowie, Stołowe, Bardzkie, Bystrzyckie, Złote, Bialskie, Opawskie, Masyw Śnieżnika
Filipiak i Napierała-Filipiak 2009 [17]	gęstość korony, zanieczyszczenie powietrza	średnia defoliacja, klasa defoliacji	bad. terenowe, testy nieparametryczne	<i>A. alba</i>	Karkonosze i Góry Izerskie
Grajewski i Mizera 2016 [18]	odległość od drogi, typ siedliska, wystawa terenu	średnia defoliacja, piersńcowe pole przekroju, przyrost miąższości	badania terenowe, dendrochronologiczna, analiza funkcji	<i>P. sylvestris</i>	Puszcza Notecka
Hawryło i in. 2018 [19]	ARI 1, S2REP, RE NDVI, NDVI, CRII, NDJ45, EVI, NBR, MTCI, MCARI, BAI, IRECI, GNDVI	średnia defoliacja, klasa defoliacji	badania terenowe, teledetekcyjna, machine learning, modele regresji	<i>P. sylvestris</i>	Puszcza Notecka
Jaszczak 2005a–b, 2007, 2008a–c [20]	wiek, klasa biosocjalna, typ siedliska	średnia defoliacja, klasa defoliacji, wskaźnik uszkodzenia koron	badania terenowe, test <i>t</i> , analiza wariancji	<i>P. sylvestris</i>	Nadl. Głogów, Góra Śląska, Karczma Borowa, Legnica, Lubin, Przedborów, LZD Siemianice, Syców, Włoszakowice, Wołów, Buda Stalowska, Lubsko, Puławy, Rudziniec, Staszów, Strzelce Opolskie, Szprotawa, Złoty Potok
Kaczka i in. 2012 [21]	temperatura, opady	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, korelacyjna	<i>P. sylvestris</i>	Wielkie Koryckie, Nosal i Lysa Skalka w Tatrach Regalowych
Kędziora i Tomusiak 2012 [22]	temperatura, opady, wiek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, analiza statystyczna	<i>Q. robur</i>	Nadleśnictwo Strzałowo
Koprowski i Zielski 2002 [23]	temperatura, opady	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna	<i>P. abies</i>	Nadleśnictwa Kudypy, Wichrowo i Jedwabno

Tabela 1. Ciąg dalszy ze strony poprzedniej
Table 1. Continued from the previous page

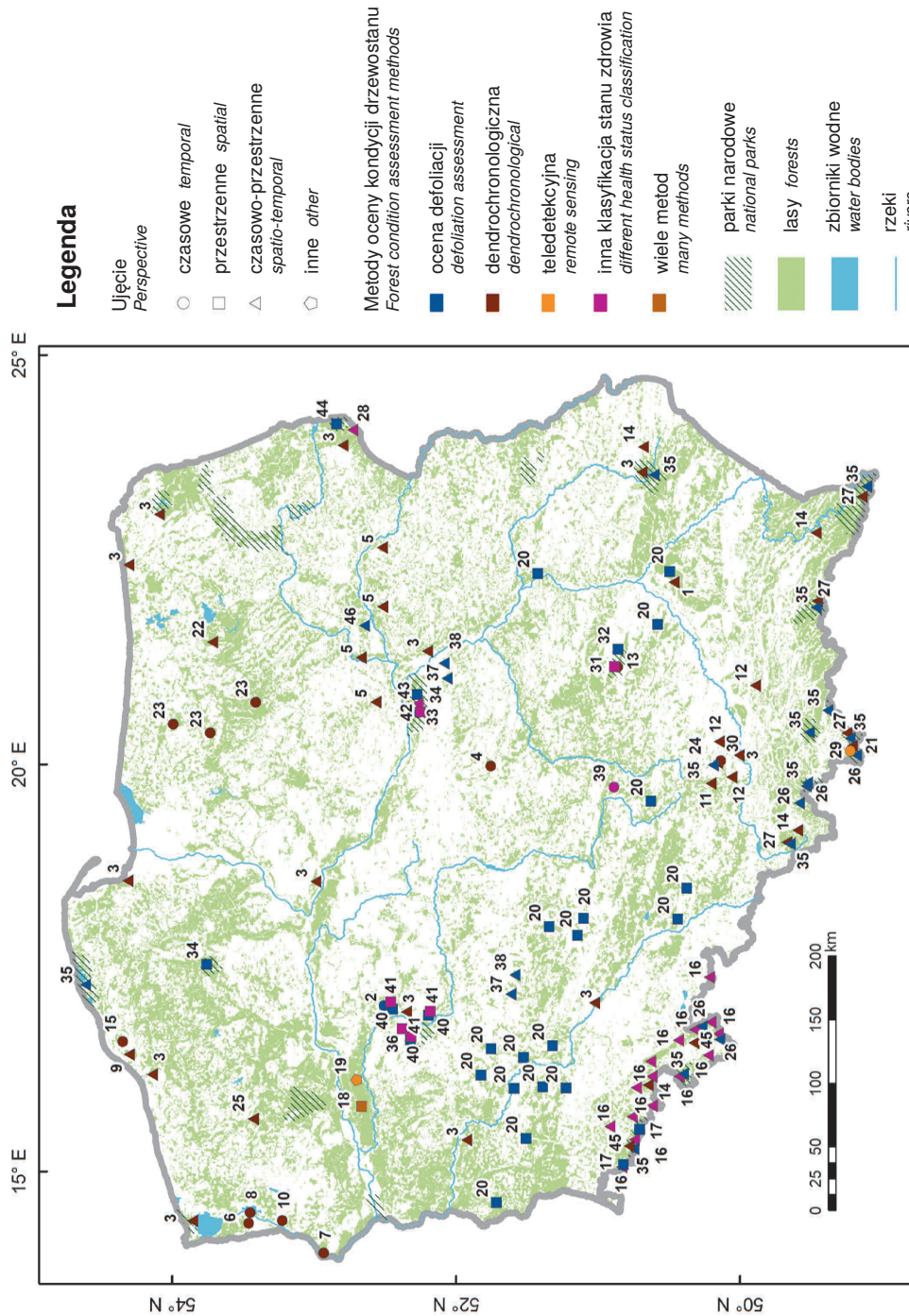
Autorzy i etykiety <i>Authors and labels</i>	Czynniki objaśniające <i>Explanatory factors</i>	Wskaźniki kondycji <i>Indicators of the condition</i>	Metody badań <i>Research methods</i>	Gatunek <i>Species</i>	Obszar badań <i>Study area</i>
Krapiec i Szychowska-Krapiec 2001 [24]	zanieczyszczenie powietrza, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna	<i>A. alba</i> <i>P. sylvestris</i>	Ojcowski PN
Łódziska-Jurkiewicz i Cedro 2018 [25]	działania wojskowe, temperatura, opady, usłonecznienie	szerokość przyrostów rocznych, stan zdrowotny pnia i korony	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>P. sylvestris</i>	Polygon Drawski
Modrzyński 2003 [26]	wiek, wysokość n.p.m., ekspozycja, temperatura, opady, zanieczyszczenie powietrza SO ₂ i NO _x	klasa defoliacji	badania terenowe, analiza statystyczna, korelacyjna	<i>P. abies</i>	Tatrzański i Babiogórski PN, Nadleśnictwa Jeleśnia, Łądek Zdrój, Międzylesie
Muzika i in. 2004 [27]	gatunek, zanieczyszczenie powietrza SO ₂ , NO ₂ i O ₃	BAI	dendrochronologiczna, korelacyjna	<i>F. sylvatica</i> <i>P. abies</i>	Brenna, Tatrzański, Magurski i Bieszczadzki PN
Nowakowska i in. 2020 [28]	owady (<i>I. typographus</i>), temperatura, opady, markery mikrosatelitarne DNA (SSR)	klasa zdrowia (zageszczenie i defoliacja korony, obraz z teledetekcji lotniczej)	badania terenowe i laboratoryjne, teledetekcyjna, analiza wariacji, PCoA	<i>P. abies</i>	Nadleśnictwo Białowięża
Ochtyra i in. 2016 [29]	zanieczyszczenie powietrza	NDVI, MSI	teledetekcyjna, drzewa decyzyjnego	brak rozróżnienia	Tatrzański PN
Opata 2009 [30]	temperatura, opady, gatunek	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, funkcji odpowiedzi	<i>A. alba</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. sylvestris</i>	Ojcowski PN
Podlaski 2000 / 2001a [31]	gatunek, wysokość n.p.m., wystawa, nachylenie / rodzaj skały macierzystej, skład, typ i podtyp gleb	klasa żywotności	badania terenowe, korelacja Spearmana, testy nieparametryczne	<i>A. alba</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. sylvestris</i>	Św. Katarzyna, Św. Krzyż, Chełmowa Góra (Świętokrzyski PN)
Podlaski 2001b / 2005 [32]	gatunek, wiek	klasa żywotności / klasa defoliacji	próbkowanie badawcze, badania terenowe, analiza statystyczna	<i>A. alba</i> <i>F. sylvatica</i> <i>L. decidua</i> <i>P. sylvestris</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. petraea</i>	Chełmowa Góra (Świętokrzyski PN)
Przybylski i in. 2020 [33]	wysokość, pierśnica, typ siedliska	średnia defoliacja, klasa defoliacji, klasa uszkodzenia	badania terenowe, analiza wariacji, korelacyjna	<i>P. sylvestris</i>	Kampinoski PN
Przybylski i in. 2021 [34]	markery mikrosatelitarne DNA (SSR), wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera (H)	średnia defoliacja, roczniki igieł	badania terenowe i laboratoryjne, analiza wariacji, korelacyjna, PCA	<i>P. sylvestris</i>	Kampinoski PN, PN Bory Tucholskie

Tabela 1. Ciąg dalszy ze strony poprzedniej
Table 1. Continued from the previous page

Autorzy i etykiety <i>Authors and labels</i>	Czynniki objaśniające <i>Explanatory factors</i>	Wskaźniki kondycji <i>Indicators of the condition</i>	Metody badań <i>Research methods</i>	Gatunek <i>Species</i>	Obszar badań <i>Study area</i>
Staszewski i in. 2011 [35]	zanieczyszczenie powietrza SO ₂ , NO ₂ i O ₃	wskaźnik defoliacji, klasa defoliacji	badania terenowe i laboratoryjne, analiza wariancji, korelacyjna	<i>P. abies</i>	Parki Narodowe: Karkonoski, Gór Stołowych, Ojcowski, Babiogórski, Gorczański, Tatrzański, Pieniński, Magurski, Bieszczadzki, Roztoczański, Słowiński oraz Brenna
Świerk i in. 2015 [36]	odległość od centrum miasta, dróg, terenów przemysłowych, cieków i zb. wodnych, typ ogrzewania zabudowań, pierwotne użytkowanie terenów, system zieleni miejskiej	wskaźnik kondycji (stan korony, pnia i strefy korzeniowej), faza witalności, klasa stanu zdrowotnego	badania terenowe, analiza CVA, postępująca analiza za krokowa, test Monte Carlo	<i>A. platanoides</i>	lasy komunalne i parki Poznania
Tuliak 2014 [37]	szerokość słoju, średnica i gęstość naczyni, potencjalne przewodnictwo hydrauliczne	stan korony (stopień defoliacji, obecność martwych gałęzi)	badania terenowe, analiza mikroskopowa, test Tukeya	<i>Q. robur</i>	Nadleśnictwa Chojnów i Krotoszyn
Tuliak i Bijał 2016 [38]	szerokość słoju, średnica i gęstość naczyni, potencjalne przewodnictwo hydrauliczne, susza (PDSI), temperatura, opady, ciśnienie pary wodnej	stan korony (stopień defoliacji, obecność martwych gałęzi)	badania terenowe, analiza mikroskopowa, analiza wariancji, test Tukeya, analiza funkcji odpowiedzi	<i>Q. robur</i>	Nadleśnictwa Chojnów i Krotoszyn
Tuliak i in. 2017 [39]	szerokość słoju, średnica i gęstość naczyni, markery mikrosatelitarne DNA (SSR) i chloroplastów	klasa zdrowia (stopień defoliacji, obecność martwicy drewna)	badania terenowe i laboratoryjne, analiza mikroskopowa, test <i>t</i> , analiza wariancji	<i>F. excelsior</i>	Nadleśnictwo Gidle
Turczański i in. 2019 [40]	pH gleby, zawartość materii organicznej w glebie	średnia defoliacja, klasa defoliacji	badania terenowe i laboratoryjne, modele liniowe	<i>F. excelsior</i>	Nadleśnictwa Babki, Konstantynowo, Łopuchówko
Turczański i in. 2020 [41]	wiek, typ siedliska, rodzaj i stopień uwilgotnienia siedliska, głębokość poziomu wody gruntowej	syntetyczny wskaźnik uszkodzenia (defoliacja i witalność drzewa)	badania terenowe, testy nieparametryczne, korelacja Spearmana	<i>F. excelsior</i>	Nadleśnictwa Babki, Konstantynowo, Łopuchówko
Tybarski i Przybylski 2016 [42]	odległość od aglomeracji, insekty, szkodniki pierwotne, inne choroby, wiatr, klasa biosocjalna	klasa defoliacji, klasa odbarwienia igieł, klasa uszkodzenia, liczebność i długość igieł, udział martwych gałęzi, typ przerzedzenia korony	badania terenowe, analiza statystyczna	<i>P. sylvestris</i>	Kampinoski PN
Tybarski i Przybylski 2017 [43]	odległość od granic PN, opady, klasa biosocjalna	klasa defoliacji, klasa odbarwienia liści, klasa uszkodzenia, gęstość i wielkość liści, udział martwych gałęzi, typ przerzedzenia korony	badania terenowe, test <i>t</i> -studenta	<i>A. glutinosa</i>	Kampinoski PN

Tabela 1. Ciąg dalszy ze strony poprzedniej
Table 1. Continued from the previous page

Autorzy i etykiety <i>Authors and labels</i>	Czynniki objaśniające <i>Explanatory factors</i>	Wskaźniki kondycji <i>Indicators of the condition</i>	Metody badań <i>Research methods</i>	Gatunek <i>Species</i>	Obszar badań <i>Study area</i>
Wesołowski i Rowiński 2006 [44]	owady (<i>O. brumata</i>), gospodarka leśna, gatunek	klasa defoliacji	badania terenowe, korelacja Spearmana, testy nieparametryczne	<i>A. platano-ides</i> <i>A. glutinosa</i> <i>Betula</i> spp. <i>C. avellana</i> <i>C. betulus</i> <i>F. excelsior</i> <i>P. tremula</i> <i>Q. robur</i> <i>T. cordata</i>	Puszcza Białowieska
Wilezyński 2005 [45]	zanieczyszczenie powietrza, temperatura, opady	szerokość przyrostów rocznych	dendrochronologiczna, korelacyjna	<i>P. sylvestris</i>	Karkonosze, Kotlina Kłodzka
Wójcik 2000 [46]	klasa biosocjalna, typ siedliska, owady, zabiegi gospodarcze, wiek, temperatura, opady, wilgotność powietrza	klasa defoliacji, przyrost roczny, pierśnicy	badania terenowe, analiza regresji	<i>P. sylvestris</i>	Nadleśnictwo Wyszaków



Ryc. 2. Rozmieszczenie obszarów wybranych badań nad kondycją drzewostanów w Polsce w latach 2000–2021. Etykiety 1–46 wskazują na publikacje zawarte w tabeli 1 (kolumna 1)

Źródło: opracowanie własne.

Fig. 2. Distribution of areas of selected studies on the condition of forest stands in Poland in 2000–2021. Labels 1–46 indicate the publications included in table 1 (column 1)

Source: author's own elaboration.

wialnymi panującymi wiosną i latem w roku tworzenia się przyrostu. Wyniki badań wskazują, że niekorzystnie na przyrost roczny wpływa w szczególności wysoka **temperatura w czerwcu**, zaś korzystne okazały się obfite **opady** w tym miesiącu. Analiza lat wskaźnikowych pokazała, że wykształcenie się wąskich przyrostów wiązało się okresami suszy w okresie wegetacyjnym (Denek 2009). Podobne wyniki otrzymano dla świerka (*P. abies*) na Pojezierzu Olsztyńskim (Koprowski, Zielski 2002), buka (*F. sylvatica*), jodły (*A. alba*) i sosny zwyczajnej (*P. sylvestris*) w Ojcowskim Parku Narodowym (Opała 2009), sosny czarnej (*Pinus nigra* Arn.) i dębów (*Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Q. rubra*) na Pomorzu Zachodnim (Cedro 2006, 2007; Cedro, Nowak 2015) oraz dębów w centralnej Polsce (Bronisz i in. 2012).

Feliksik i Wilczyński (2008) wykazali z kolei, że czynnikiem wpływającym na coroczną zmienność wielkości przyrostu radialnego daglezi zielonej (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) i świerka sitkajskiego (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) są warunki termiczne w jesieni w roku poprzedzającym tworzenie się przyrostu, natomiast sierpniowe opady w roku tworzenia się przyrostu różnicują rytm przyrostowy obu gatunków. Autorzy zauważyli także, że na szerokość przyrostów obydwu gatunków większy wpływ miały warunki termiczne niż pluwialne, a niska **temperatura w okresie zimy i przedwiośnia** szczególnie silnie ograniczała przyrost. Temperatura miesięcy zimowych i wczesnowiosennych okazała się także głównym czynnikiem wpływającym na przyrost sosny (*P. sylvestris*) zarówno na obszarach chronionych, jak Ojcowski PN (Opała 2009) czy Świętokrzyski PN (Feliksik i in. 2000), jak i na obszarze antropogenicznym lasów komunalnych Szczecina (Cedro, Cedro 2018). Bijak (2013) potwierdził tę zależność także dla innych gatunków drzew iglastych: jodły pospolitej (*A. alba*), modrzewia europejskiego (*L. decidua*) i deglezi zielonej (*P. menziesii*). Kędziora i Tomusiak (2012) zauważyli natomiast, że temperatura miesięcy zimowych jest związana zarówno z negatywnymi, jak i z pozytywnymi latami wskaźnikowymi dębów (*Q. robur*) w Mazurskim Parku Krajobrazowym, a siła reakcji przyrostowej na zmienne warunki środowiska zależy od wieku drzew.

Natomiast w Tatrach Reglowych czynnikiem wykazującym najsilniejszy wpływ na szerokość przyrostów sosny (*P. sylvestris*) okazała się **temperatura okresu letniego** (lipca), zaś opady atmosferyczne nie wpływały w istotny i jednakowy sposób na wzrost sosen (Kaczka i in. 2012). Autorzy stwierdzili, że zależność pomiędzy opadami a wielkością przyrostu jest zróżnicowana przestrzennie i dotyczy wyłącznie zimowej akumulacji śniegu, która gwarantuje odpowiedni poziom wilgotności gleby na początku sezonu wegetacyjnego. Nieznaczny wpływ opadów na przyrost sosny (*P. sylvestris*), jodły (*A. alba*) i buka (*F. sylvatica*) zaobserwowano także w Górach Świętokrzyskich (Feliksik i in. 2000), co autorzy tłumaczą stosunkowo wysokimi opadami latem na tym obszarze. Możliwe zatem, że drzewostany rosnące na stanowiskach górskich częściej cierpią z powodu niedostatku ciepła zimą i latem, niż z braku wody w okresie wegetacji (Feliksik i in. 2000).

Istnieje zatem wyraźny związek pomiędzy szerokością przyrostów rocznych a klimatem lokalnym, lecz zauważono także wpływ zjawisk globalnych, jak **oscylacja północnoatlantycka** (ang. *North Atlantic Oscillation*). Bijak (2009) stwierdził występowanie istotnych ($p < 0,05$) korelacji pomiędzy szerokością przyrostów rocznych dębu (*Q. robur*) a miesięcznym indeksem NAO, jednak były to zależności słabe ($-0,21 < R < 0,22$) i rozproszone przestrzennie. Z kolei Tulik i Bijak (2016) wykazali, że szerokość przyrostów dębów (*Q. robur*) – zarówno zdrowych, jak i osłabionych oraz martwych nie zależy w dużej mierze od warunków klimatycznych. Autorzy stwierdzili ponadto, że **temperatura i ciśnienie pary wodnej** mają większy wpływ na aktywność kambium niż opady i dostępność wody.

Łódzińska-Jurkiewicz i Cedro (2018) wskazały natomiast **opady** atmosferyczne **w lutym i marcu** jako główny czynnik kształtujący wielkość przyrostu rocznego sosny (*P. sylvestris*) na Poligonie Drawskim. Autorki zauważyły także, że **usłonecznienie** w lipcu w roku poprzedzającym tworzenie się przyrostu oraz w czerwcu roku bieżącego jest istotnie, ujemnie skorelowane z szerokością przyrostów rocznych sosny. Wójcik (2000) z kolei stwierdził, że największy ubytek aparatu asymilacyjnego sosny (*P. sylvestris*) miał miejsce w okresie, w którym opady kształtowały się poniżej średniej wieloletniej, lecz zwiększona ilość opadów w kolejnym roku nie spowodowała poprawy stanu zdrowotnego

drzew w bieżącym sezonie wegetacyjnym, a dopiero w kolejnych latach. Wyniki badań sugerują, że odpowiedź drzewostanów na warunki meteorologiczne jest zarówno zróżnicowana przestrzennie, jak i przesunięta w czasie.

Czynniki biologiczne

Wielu badaczy potwierdziło zróżnicowanie odpowiedzi na określone warunki środowiskowe w zależności od **gatunku** (Podlaski 2005; Wesołowski, Rowiński 2006; Błocka, Mętrak 2008; Bijak 2013) i **wieku** drzew (Modrzyński 2003; Podlaski 2005; Jaszczak 2007; Turczański i in. 2020). Niektórzy autorzy zwracają także uwagę na znaczenie szeroko rozumianej różnorodności biologicznej dla kondycji drzewostanów. Przybylski i in. (2021) badali związek uszkodzenia korony sosny zwyczajnej (*P. sylvestris*) z bioróżnorodnością – zarówno na poziomie **różnorodności gatunkowej**, jak i **genetycznej**. Autorzy wykazali, że różnice w kondycji drzewostanów są związane z liczbą alleli tworzących pulę genetyczną. Stwierdzili istotną ($p < 0,05$), silną i ujemną korelację ($R = -0,8$) między stopniem defoliacji a liczbą alleli w populacji. Autorzy zauważyli także ujemną, silną korelację ($R = -0,67$) między defoliacją a indeksem różnorodności Shannona dla genotypów, ale nie była ona istotna na poziomie $p = 0,05$. Wyniki te sugerują, że większa różnorodność genów prawdopodobnie zapewnia szerszy zakres reakcji fenotypowych na zmiany środowiskowe. Badacze nie stwierdzili natomiast istotnych korelacji między defoliacją korony a liczbą gatunków roślin lub wskaźnikiem różnorodności gatunkowej Shannona-Wiennera (Przybylski i in. 2021).

Z kolei Tulik i in. (2017) nie stwierdzili istotnych statystycznie różnic genetycznych pomiędzy jesionami wyniosłymi (*Fraxinus excelsior* L.) należącymi do różnych klas zdrowia, lecz wykazali pomiędzy nimi istotne **różnice anatomiczne**. Szerokość przyrostów rocznych drewna i średnica naczyń martwych jesionów były istotnie mniejsze niż u drzew zamierających. Tulik (2014) badała także związek anatomicznych parametrów przewodnictwa hydraulicznego drewna pni dębów (*Q. robur*) z ich zamieraniem, ocenianym na podstawie stanu korony. Najwyższe słoje roczne utworzone przez drewno zaobserwowano w martwych dębach. Drzewa te charakteryzowały się również najmniejszą średnicą naczyń wczesnego drewna nie tylko w okresie występowania objawów zamierania, ale także w ciągu całego ich życia. Badacze sugerują, że tworzenie się wąskich słoików rocznych i naczyń wczesnego drewna o małej średnicy zwiększa prawdopodobieństwo zamierania dębów oraz jesionów. Zmniejszona średnica naczyń implikuje zmiany przewodnictwa hydraulicznego pni drzew, a tym samym upośledza transport wody, co wpływa na ich zdrowie (Tulik 2014; Tulik i in. 2017).

Nowakowska i in. (2020) zwrócili natomiast uwagę, że długowieczne, dominujące świerki (*P. abies*), które przetrwały ponad 200 lat i zostały uznane za pomniki przyrody w Nadleśnictwie Białowieża, cechowały się większą liczbą alleli w populacji i różnorodnością genów (indeks Shannona), niż młodsze drzewostany świerkowe w regionie. Jednak obserwowany spadek kondycji świerka w Nadleśnictwie Białowieża jest związany przede wszystkim z **inwazją kornika drukarza** (*Ips typographus* L.), której towarzyszył spadek sumy opadów, wzrost temperatury oraz burze, przewracające osłabione drzewa. Wesołowski i Rowiński (2006) wykazali z kolei, że defoliacja drzew przez gąsienice piędzika przedzimka (*Operophtera brumata* L.) w Puszczy Białowieskiej jest istotnie wyższa w lesie pierwotnym niż w zagospodarowanym. Autorzy sugerują, że różnica ta wynika z większej fragmentacji drzewostanów zarządzanych, która wpływa na śmiertelność dyspersyjną larw *O. brumata*. Stopień defoliacji okazał się ponadto zróżnicowany gatunkowo. Najwyższą średnią klasę defoliacji odnotowano dla grabów pospolitych (*Carpinus betulus* L.). Silnie uszkodzone były także klony zwyczajne (*Acer platanoides* L.), lipy drobnolistne (*Tilia cordata* Mill.) oraz dęby (*Q. robur*).

Znaczenie **typu siedliskowego lasu** dla kondycji drzewostanu wykazał z kolei Wójcik (2000). Autor stwierdził, że sosny (*P. sylvestris*) występujące na siedlisku boru mieszanego świeżego charakteryzowały się mniejszym ubytkiem aparatu asymilacyjnego niż rosnące na siedlisku boru świeżego. Co więcej, zagrożenie gradacyjne ze strony owadów (brudnicy mniszki *L. monacha* i borecznika sosnowca *D. pini*) również w większym stopniu dotyczyło drzewostanów na mniej żyznym siedli-

sku. Jaszczak (2005c) natomiast, badając stopień defoliacji koron sosny (*P. sylvestris*) na siedliskach boru świeżego, boru mieszanego świeżego i lasu mieszanego świeżego, zauważył istotny statystycznie spadek ubytku aparatu asymilacyjnego drzew górujących wraz ze wzrostem żyzności siedliska. Z kolei Turczański i in. (2020) wykazali, że najlepszą kondycją charakteryzowały się jesiony (*F. excelsior*) rosnące w lesie świeżym, natomiast w olsie jesionowym stwierdzono największy odsetek drzew obumierających. Autorzy dowodzą, że najbardziej zniszczone drzewostany jesionowe w lasach Wielkopolski występują głównie w siedliskach o znacznych wahaniach stopnia uwilgotnienia gleby.

Czynniki geologiczno-glebowe

Z kolei czynniki orograficzne i glebowe były przedmiotem zainteresowania Podlaskiego (2000, 2001a). W wybranych leśnictwach Świętokrzyskiego Parku Narodowego badał związek żywotności jodły pospolitej (*A. alba*), buka zwyczajnego (*F. sylvatica*) i sosny zwyczajnej (*P. sylvestris*) z **wysokością n.p.m.** oraz **nachyleniem i wystawą stoku**. Autor wykazał istotne statystycznie ($p < 0,05$) różnice żywotności buków rosnących na stokach o różnej ekspozycji. Buki w najlepszej kondycji występowały na zboczach o wystawie południowo-wschodniej i południowo-zachodniej, zaś buki o najmniejszej żywotności rosły na stokach północnych. W przypadku pozostałych gatunków drzew różnice nie były istotne statystycznie, podobnie jak zależności pomiędzy żywotnością a wysokością n.p.m. i nachyleniem terenu, co mogło być spowodowane specyficzną budową Gór Świętokrzyskich (Podlaski 2000). Filipiak (2005) zauważył bowiem, że wartości procentowe uszkodzenia koron jodły (*A. alba*) w Sudetach zwiększają się wraz z wysokością n.p.m., lecz wyraźne pogorszenie klasy jakości drzewostanu obserwuje się powyżej 800 m n.p.m.

Podlaski (2001a) wykazał ponadto istotne statystycznie różnice żywotności jodły i buka w zależności od **skały macierzystej gleby**. Na glebach wytworzonych z plejstocenijskich osadów polodowcowych na skałach kambryjskich występowały jodły i buki w najlepszej kondycji, natomiast na glebach z utworów eolicznych rosły najmniej żywotne drzewa z tych gatunków. Co więcej, żywotność jodły różniła się istotnie w zależności od **składu granulometrycznego, typu i podtypu gleby**. Jodły w najlepszej kondycji występowały na glebach o składzie granulometrycznym pyłu zwykłego i ilastego na utworze kamienistym, pyłowym, zaś w najgorszej – na glebach o składzie granulometrycznym pyłu ilastego oraz pyłu zwykłego i ilastego na utworze kamienistym, ilastym. Najbardziej żywotne jodły występowały także na glebach brunatnych kwaśnych typowych oraz bielcowo-rdzawych i rdzawych właściwych, natomiast najmniej żywotne rosły na glebach płowych typowych (Podlaski 2001a). Turczański i in. (2019) natomiast badali związek parametrów gleby z defoliacją jesionu wyniosłego (*F. excelsior*). Badacze stwierdzili, że najwięcej drzew uszkodzonych w stopniu umiarkowanym i silnym występowało na stanowiskach o dużej **zawartości materii organicznej** ($> 7,5\%$) i **odczynie gleby** od obojętnego do lekko zasadowego. Z kolei na stanowiskach mezjologicznych z kwaśnymi glebami i mniejszą zawartością materii organicznej stwierdzono znacznie mniejszą defoliację koron jesionu.

Turczański i in. (2020) wykazali ponadto istotny statystycznie, umiarkowanie silny związek syntetycznego wskaźnika uszkodzenia jesionu (*F. excelsior*) z **poziomem wody gruntowej** ($R_s = 0,49$; $p = 0,0058$). Najlepszą kondycją odznaczały się drzewostany na stanowiskach, na których woda gruntowa znajdowała się na głębokości do 0,5 m oraz poniżej 1,8 m. Cedro i Lamentowicz (2011) stwierdzili natomiast, że dynamika zmian szerokości przyrostów rocznych sosny (*P. sylvestris*) rosnącej na torfowisku „Słowińskie Błoto” zależała przede wszystkim od poziomu wód gruntowych. Zmiany te były związane z działalnością człowieka w ciągu ostatnich dwóch stuleci. Wykonanie oraz pogłębianie rowów melioracyjnych w latach 60. i 80. XX wieku skutkowało okresowym wysychaniem powierzchni torfowiska i zmniejszeniem szerokości przyrostów rocznych. Negatywny wpływ na przyrost sosny miały także piętrzenia prowadzące do częściowego zalania korzeni drzew. Denek (2008) zauważyła natomiast, że spadek szerokości przyrostów rocznych sosny (*P. sylvestris*) na niektórych stanowiskach

w rejonie Olkusza może być związany z obniżeniem poziomu wód gruntowych w wyniku działalności górniczej.

Czynniki antropogeniczne

Wśród czynników antropogenicznych wiele uwagi – podobnie jak w innych badaniach europejskich – poświęcono wpływowi **zanieczyszczenia powietrza** na kondycję drzewostanów. Likus-Cieślak i in. (2019) zauważyli na przykład, że zawartość siarki w igłach sosny (*P. sylvestris*) jest skorelowana z defoliacją drzewostanów sosnowych w Polsce. Muzika i in. (2004) wykazali natomiast, że przyrost pierśnicowy (BAI) buka (*F. sylvatica*) i świerka (*P. abies*) w Karpatach jest istotnie, ujemnie skorelowany z maksymalnym stężeniem O_3 w badanym okresie (1997–1999). Autorzy stwierdzili także ujemną zależność pomiędzy wzrostem pierśnicowym a średnim stężeniem SO_2 i NO_2 . Najsilniejsze, istotne i ujemne zależności wykazali jednak pomiędzy BAI obu badanych gatunków a całkowitym zanieczyszczeniem wszystkimi analizowanymi związkami. Ujemna zależność pomiędzy wzrostem a zanieczyszczeniem jest szczególnie dobrze widoczna w Magurskim PN, gdzie niskiemu poziomowi zanieczyszczeń towarzyszą wysokie wartości przyrostów. Z kolei Staszewski i in. (2011) nie stwierdzili istotnej statystycznie korelacji pomiędzy stopniem defoliacji a zanieczyszczeniem SO_2 , NO_2 i O_3 w wybranych parkach narodowych (tabela 1). Należy jednak zauważyć, że na większości badanych obszarów chronionych nie przekroczone krytycznych poziomów zanieczyszczeń SO_2 i NO_2 , a ich stężenie w badanym okresie (1998–2005) spadło. Jedynie stężenia ozonu w okresie wegetacji na większości stanowisk przekroczyły poziom uznawany za szkodliwy dla roślin, a poziom O_3 został uznany za trwałe zagrożenie dla drzew ze względu na brak tendencji spadkowej w czasie (Staszewski i in. 2011). Filipiak (2005) zauważył natomiast, że spadek emisji zanieczyszczeń (w szczególności tlenków siarki) w Sudetach przyczynił się do poprawy zdrowia koron jodły (*A. alba*).

Badania pokazują również, że **odległość od lokalnych źródeł emisji zanieczyszczeń** ma wpływ na kondycję drzewostanów. Świerk i in. (2015) na przykład stwierdzili wyraźną korelację pomiędzy odległością od centrum miasta, bliskością arterii komunikacyjnych i terenów przemysłowych ze stanem zdrowotnym klonów zwyczajnych (*A. platanoides*) w lasach komunalnych Poznania. Najgorszym stanem zdrowotnym charakteryzowały się klony rosnące w pobliżu (< 0,5 km) zakładów przemysłowych. Wpływ stresu antropogenicznego wywołanego przez przemysł na redukcję przyrostu sosny (*P. sylvestris*) potwierdzają badania dendrochronologiczne w Sudetach (Wilczyński 2005), w okolicach Olkusza (Denek 2007, 2008) i Tarnobrzega (Barniak, Krąpiec 2009), w lasach komunalnych Szczecina (Cedro, Cedro 2018) oraz w Ojcowskim Parku Narodowym (Krąpiec, Szychowska-Krąpiec 2001). Analizie dendrochronologicznej poddano również jodłę (*A. alba*) w Ojcowskim PN (Krąpiec, Szychowska-Krąpiec 2001) oraz daglezie zieloną (*Pseudotsuga menziesii* Franco) w południowej Polsce (Feliksik, Wilczyński 2003), wykazując ich wysoką wrażliwość na emisje przemysłowe.

Z kolei Tryburski i Przybylski (2017) stwierdzili istotne statystycznie różnice ($p = 0,003$) średniej defoliacji olszy czarnej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) pomiędzy stanowiskami wewnątrz Kampinoskiego PN i na jego obrzeżach, co również może być związane z oddziaływaniem czynników antropogenicznych. Grajewski i Mizera (2016) wykazali natomiast, że zarówno defoliacja, jak i pierśnicowe pole przekroju oraz miąższość sosny (*P. sylvestris*) rosnącej na siedlisku boru świeżego w Puszczy Noteckiej są istotnie ($p < 0,05$) skorelowane z **odległością od drogi**. Największą średnią defoliacją charakteryzowały się fragmenty drzewostanu sąsiadujące bezpośrednio z drogą (0–10 m). Może to być związane z tzw. efektem krawędziowym, który polega na większym osadzeniu się zanieczyszczeń na obrzeżach lasu (Sobik, Błaś 2008). Autorzy zauważyli także, że sosny rosnące po wschodniej stronie drogi miały silniej uszkodzone korony niż drzewa znajdujące się po stronie zachodniej, co może być związane z dominującym w Polsce **kierunkiem wiatru**, który przenosi szkodliwe dla drzew lotne związki. Badacze nie stwierdzili natomiast żadnych istotnych zmian stopnia uszkodzenia koron wraz z odległością od drogi na żyźniejszym siedlisku boru mieszanego świeżego (Grajewski, Mizera 2016).

Z kolei Filipiak (2005) stwierdził, że zanieczyszczenia niesione przez wiatr i mgłę w Sudetach powodują większe uszkodzenia jodły (*A. alba*), gdy drzewostany zlokalizowane są na szczytach wzgórz. Filipiak i Napierała-Filipiak (2009) zauważyli natomiast, że na obszarze Karkonoszy i Gór Izerskich, gdzie obserwowano masowe zamieranie drzew w efekcie zanieczyszczenia powietrza, defoliacja jodły (*A. alba*) istotnie zwiększała się wraz ze spadkiem gęstości korony. Autorzy tłumaczą to wspomnianym wyżej efektem krawędziowym, który być może występuje także w przypadku drzew rosnących w oddaleniu od siebie, gdy ich korony się nie stykają. Badacze sugerują również, że niektóre zabiegi gospodarcze polegające na przerzedzaniu drzewostanów mogą zwiększać negatywny wpływ zanieczyszczenia powietrza na kondycję jodły.

Niewiele jest z kolei badań porównujących kondycję drzewostanów w lasach zarządzanych i niez zarządzanych przez **gospodarkę leśną**, a ich wyniki są niejednoznaczne. Wesołowski i Rowiński (2006) wykazali istotnie niższą defoliację wywołaną przez piędzika przedzimka (*O. brumata*) w drzewostanach zarządzanych Puszczy Białowieskiej, jednak Sproull i in. (2017) stwierdzili, że działania gospodarcze nie ograniczyły śmiertelności świerków (*P. abies*) wywołanej przez kornika (*I. typographus*) w Tatrzańskim Parku Narodowym. Z kolei Havašová i in. (2017) wykazali wyższy wskaźnik śmiertelności drzew w wyniku żerowania kornika w ściśle chronionych obszarach TPN i sugerują pozytywny wpływ usuwania wiatrowałów na ryzyko inwazji owadów, jednocześnie poddając w wątpliwość skuteczność wycinki sanitarnej (usuwania drzew zaatakowanych przez kornika). Sierota i in. (2019) zwracają ponadto uwagę, że historyczne zmiany w gospodarowaniu lasami (w tym różne modele zarządzania w okresie zaborów) nadal wpływają na charakterystykę lasu, a zwłaszcza na jego strukturę i skład gatunkowy. W efekcie obserwuje się zróżnicowaną podatność drzewostanów w różnych częściach Polski na biotyczne i abiotyczne czynniki stresowe.

Wieloczynnikowe analizy dla wybranych gatunków

Można zauważyć, że wielu badaczy koncentruje się na wybranym gatunku, przy czym przedmiot ich zainteresowania stanowią najczęściej drzewa iglaste. Jaszczak (2005a, 2005b, 2007, 2008a, 2008b, 2008c) na przykład badał defoliację koron sosny zwyczajnej (*P. sylvestris*) w wybranych nadleśnictwach Polski. Wykazał on, że w zbliżonych warunkach zewnętrznych defoliacja w III klasie wiekowej była z reguły mniejsza niż w IV klasie wieku. Podobne wyniki autor uzyskał dla wskaźnika uszkodzenia koron sosny (W), obliczonego na podstawie trzech cech: stanu aparatu asymilacyjnego, przyrostu wysokości drzewa oraz jego żywotności (Jaszczak 2005b). Drzewostany młodsze były zazwyczaj w lepszej kondycji i bardziej żywotne niż drzewostany starsze. Wyniki potwierdziły, że wiek drzewostanów ma znaczący wpływ na kondycję koron sosny. Autor wykazał ponadto, że średnia defoliacja koron drzew wzrasta wraz z pogarszaniem się ich **pozycji biosocjalnej** ($R = 0,95$). Najniższą defoliację stwierdzono u drzew górujących (1 klasa), nieco wyższą u panujących (2 klasa), zaś najwyższą defoliację zanotowano u drzew współpanujących (3 klasa). Różnice średnich wartości defoliacji dla klas 1 i 3 oraz 2 i 3 były istotne statystycznie (Jaszczak 2008c). Co więcej, w przypadku drzew współpanujących średnia defoliacja drzew rosnących na siedlisku boru świeżego była istotnie niższa niż na siedliskach boru mieszanego świeżego i lasu mieszanego świeżego (Jaszczak 2008b).

Z kolei Tryburski i Przybylski (2016) oceniali stan zdrowotny sosny (*P. sylvestris*) w Kampinoskim Parku Narodowym. Autorzy zauważyli, że przyczyny uszkodzenia drzew są najczęściej wieloczynnikowe, a przerzedzenie korony świadczące o zaburzonej fizjologii wynika m.in. z niskiej pozycji biosocjalnej oraz osłabienia związanego z czynnikami stresowymi. Badacze nie wykazali natomiast żadnych istotnych różnic w kondycji sosny pomiędzy stanowiskami zlokalizowanymi najbliżej i najdalej od Warszawy, które mogłyby wynikać z ilości zanieczyszczeń antropogenicznych. Prawdopodobnie dominujący kierunek wiatru (z zachodu na wschód) pomaga zminimalizować negatywne skutki zanieczyszczenia powietrza powodowanego przez aglomerację warszawską (Tryburski, Przybylski 2016). W późniejszych badaniach (Przybylski i in. 2020) autorzy wykluczyli związek defoliacji z wysokością

i pierśnicą sosen, jednak zauważyli, że żyzność siedliska ma wpływ na stopień uszkodzenia drzewostanu. Największy wzrost defoliacji w latach 2017–2019 badacze zaobserwowali u drzew rosnących na żyznych stanowiskach. Autorzy wykazali ponadto wzrost średniej defoliacji w badanym okresie niezależnie od lokalizacji drzewostanu w obrębie Kampinoskiego Parku Narodowego, co może być związane ze stresem wywołanym suszą. Badacze konkludują, że zaobserwowane zamieranie koron sosny jest skutkiem deficytów wody, które najbardziej dotknęły drzewa na żyznych siedliskach, gdzie korzenie sosen rosły płytko (Przybylski i in. 2020).

Beker (2014) natomiast badał zmienność kondycji drzewostanów sosnowych w latach 1992–2012 w Leśnym Zakładzie Doświadczalnym Murowana Goślina (Wielkopolska). Autor stwierdził znaczną poprawę kondycji zdrowotnej drzewostanów w badanym okresie. Średnia defoliacja obniżyła się z 30,3% w 1992 roku do 10,9% w roku 2012, co koresponduje z wyraźnym spadkiem emisji SO₂ w tym okresie. Autor zauważył ponadto, że gorszej kondycji drzewostanu w latach 1992 i 2003 towarzyszyły niekorzystne warunki meteorologiczne, charakteryzujące się opadem rocznym znacznie poniżej 400 mm. Z kolei spadek średniej defoliacji poniżej 10% w latach 2009–2010 był efektem korzystnych warunków termicznych i pluwialnych.

Modrzyński (2003) natomiast badał świerki pospolite (*P. abies*) w polskiej części Sudetów i Karpat. Dokonał analizy zależności pomiędzy defoliacją a: wiekiem drzewostanu, wysokością n.p.m., ekspozycją, emisją SO₂ i NO_x, temperaturą, opadami oraz wskaźnikiem hydrotermicznym. Najsilniejsze, istotne statystycznie ($p < 0,05$) korelacje występowały pomiędzy udziałem poszczególnych klas defoliacji w drzewostanach świerkowych a temperaturą w 10-letnim okresie badań. Wyniki sugerują, że defoliacja jest intensyfikowana przez rosnącą temperaturę. Analiza czasowo-przestrzennej zmienności defoliacji prowadzi autora do wniosku, że ubytek aparatu asymilacyjnego w badanym okresie (1989–1999) zwiększył się dramatycznie pomimo spadku zanieczyszczenia SO₂ i NO_x od 1989 roku, w szczególności w Sudetach, co może wskazywać na wyczerpanie zdolności samoregulacyjnych starszych drzew i destabilizację wrażliwych ekosystemów świerkowych.

PODSUMOWANIE

Badania kondycji drzewostanów opierają się najczęściej na ocenie stopnia ich defoliacji, a także na wskaźnikach teledetekcyjnych i dendrochronologicznych. Wykazano wpływ czynników meteorologicznych, biologicznych, geologiczno-glebowych i antropogenicznych na zmienność przestrzenną i czasową stanu lasów w Polsce i w Europie. Zwrócono także uwagę na wzajemne zależności pomiędzy analizowanymi czynnikami, a w szczególności na znaczenie gatunku oraz wieku drzew jako zmiennych różnicujących ich odpowiedź na stres środowiskowy (Zierl 2004; Podlaski 2005; Rozas 2005; Popa i in. 2017). Wyniki badań nie są jednoznaczne i wskazują na związek obserwowanych zależności z położeniem geograficznym wielu drzewostanów (Briceño-Elizondo i in. 2006), a także z przyjętą skalą czasową analiz (Sousa-Silva i in. 2018). Wśród zmiennych meteorologicznych największe znaczenie ma temperatura powietrza i opady atmosferyczne zarówno na początku (Opała 2009; Bijak 2013), jak i w pełni sezonu wegetacyjnego (Ozolincius i in. 2005; Denek 2009), zaś ekstremalne zjawiska klimatyczne wywołują szereg zmian morfologicznych i fizjologicznych u drzew (Flexas i in. 2004; Rennenberg i in. 2006). Uszkodzenia wywołane przez owady i patogeny okazały się związane zarówno z czynnikami meteorologicznymi, jak i składem gatunkowym oraz strukturą drzewostanów (Rouault i in. 2006; Wesołowski, Rowiński 2006; Jactel, Brockerhoff 2007; Jactel i in. 2011). Różnorodność biologiczna na poziomie gatunkowym (Pretsch i in. 2012; Rukh i in. 2020) i genetycznym (Przybylski i in. 2021) okazała się ważną zmienną związaną ze stanem zdrowotnym lasów, co dodatkowo podkreśla znaczenie gospodarki leśnej opartej monokulturach dla kondycji drzewostanów (Jactel i in. 2009). Wśród czynników geologiczno-glebowych największej uwagi poświęcono

właściwościom gleby, takim jak zdolność do zatrzymywania wody (Webster i in. 1996), zawartość materii organicznej (Sánchez-Cuesta i in. 2021), typ i skład granulometryczny (Podlaski 2001a), zaś najczęściej analizowaną zmienną o charakterze antropogenicznym było zanieczyszczenie powietrza (Klap i in. 2000; Muzika i in. 2004; Fischer i in. 2007). Spadek emisji szkodliwych substancji, w szczególności związków siarki, obserwowany w Polsce od lat 90. XX wieku, przyczynił się do poprawy kondycji drzewostanów (Filipiak 2005; Beker 2014), jednak niektórzy badacze wskazują na dalsze pogarszanie się ich stanu zdrowia pod wpływem innych stresorów środowiskowych, jak np. temperatura powietrza (Modrzyński 2003). Można zauważyć, że polskie badania koncentrują się przeważnie na obszarach górskich (Feliksik, Wilczyński 2003; Modrzyński 2003; Filipiak 2005; Kaczka i in. 2012) oraz chronionych (Cedro 2007; Opała 2009; Staszewski i in. 2011; Przybylski i in. 2021), a także na gatunkach iglastych (Modrzyński 2003; Jaszczak 2007; Beker 2014; Tryburski, Przybylski 2016).

Literatura

- Aber J.D., Nadelhoffer K.J., Steudler P., Melillo J.M., 1989, Nitrogen saturation in northern forest ecosystems, *Bioscience*, 39, 6, 378–386.
- Aertsen W., Kint V., De Vos B., Deckers J., van Orshoven J., Muys B., 2012, Predicting forest site productivity in temperate lowland from forest floor, soil and litterfall characteristics using boosted regression trees, *Plant Soil*, 354, 157–172.
- Agee J.K., Skinner C.N., 2005, Basic principles of forest fuel reduction treatments, *Forest Ecology and Management*, 211, 83–96.
- Alexandrian D., Esnault F., Calabri G., 2000, Forest fires in the Mediterranean area, *Unasylva*, 197, 35–41.
- Amoriello T., Costantini A., 1999, Calculation of meteorological stress indices for Italian Forest Ecosystems, *Annali Istituto Sperimentale Selvicoltura – Arezzo*, 30.
- Augustaitis A., Bytnerowicz A., 2008, Contribution of ambient ozone to *Scots pine* defoliation and reduced growth in the Central European forests: A Lithuanian case study, *Environmental Pollution*, 155, 3, 436–445.
- Backes K., Leuschner C., 2000, Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought, *Canadian Journal of Forest Research*, 30, 3, 335–346.
- Badea O., Tanase M., Georgeta J., Anisoara L., Peiov A., Uhlirova H., Pajtik J., Wawrzoniak J., Shparyk Y., 2004, Forest health status in the Carpathian Mountains over the period 1997–2001, *Environmental Pollution*, 130, 93–98.
- Barniak J., Krąpiec M., 2009, Wpływ działalności przemysłowej na drzewostany sosnowe w rejonie Tarnobrzega w świetle analizy dendrochronologicznej, *Sylwan*, 153, 12, 825–835.
- Barton C.V.M., 2011, Advances in remote sensing of plant stress, *Plant and Soil*, 354, 1–2, 41–44.
- Baskaran P., Hyvönen R., Berglund S.L., Clemmensen K.E., Ågren G.I., Lindahl B.D., Manzoni S., 2017, Modelling the influence of ectomycorrhizal decomposition on plant nutrition and soil carbon sequestration in boreal forest ecosystems, *New Phytologist*, 213, 1452–1465.
- Beck P.S.A., Goetz S.J., 2011, Satellite observations of high northern latitude vegetation productivity changes between 1982 and 2008: ecological variability and regional differences, *Environmental Research Letters*, 6, 045501.
- Beker C., 2014, Stopień defoliacji drzewostanów sosnowych w leśnym zakładzie doświadczalnym Murowana Goślina w latach 1992–2012, *Zarządzanie Ochroną Przyrody w Lasach*, 8, 1, 7–15.
- Berninger F., 1997, Effects of drought and phenology on GPP in *Pinus sylvestris*: a simulation study along a geographical gradient, *Functional Ecology*, 11, 1, 33–42.
- Beven K.J., Kirkby M.J., 1979, A physically-based variable contributing area model of basin hydrology, *Hydrological Sciences Bulletin*, 24, 1, 43–69.
- Bijak Sz., 2009, North Atlantic Oscillation signal in tree-rings of oak in Poland, [w:] R.J. Kaczka i in. (red.), *TRACE – Tree Rings in Archeology, Climatology and Ecology*, 7, 28–35.

- Bijak Sz., 2013, Climate signal in the radial growth of selected coniferous species from the Forest Experimental Station in Rogów, *Leśne Prace Badawcze*, 74, 2, 101–110.
- Błocka A., Mętrak M., 2008, Statistical approach to assess forest health status in Poland, *Phytotopon*, 7, 1, 167–170.
- Bobbink R., Hicks K., Galloway J., Spranger T., Alkemade R., Ashmore M., Bustamante M., Cinderby S., Davidson E., Dentener F., Emmett B., Erisman J.-W., Fenn M., Gilliam F., Nordin A., Pardo L., De Vries W., 2010, Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis, *Ecological Applications*, 20, 1, 30–59.
- Bota J., Medrano H., Flexas J., 2004, Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytologist*, 162, 671–681.
- Bréda N., Huc R., Granier A., Dreyer E., 2006, Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences, *Annals of Forest Science*, 63, 6, 625–644.
- Briceño-Elizondo E., Garcia-Gonzalo J., Peltola H., Matala J., Kellomaki S., 2006, Sensitivity of growth of Scots pine, Norway spruce and silver birch to climate change and forest management in boreal conditions, *Forest Ecology and Management*, 232, 1–3, 152–167.
- Bronisz A., Bijak Sz., Bronisz K., Zasada M., 2012, Climate Influence on Radial Increment of Oak (*Quercus* sp.) in Central Poland, *Geochronometria*, 39, 4, 276–284.
- Buljovic Z., Engels C., 2001, Nitrate uptake ability by maize roots during and after drought stress, *Plant and Soil*, 229, 125–135.
- Caloiero T., Veltri S., Caloiero P., Frustaci F., 2018, Drought Analysis in Europe and in the Mediterranean Basin Using the Standardized Precipitation Index, *Water*, 10, 8, 1043.
- Carnicer J., Coll M., Ninyerola M., Pons X., Sanchez G., Penuelas J., 2011, Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 4, 1474–1478.
- Cedro A., 2006, Comparative Dendroclimatological Studies of the Impact of Temperature and Rainfall on *Pinus nigra* Arnold and *Pinus sylvestris* in Northwestern Poland, *Baltic Forestry*, 12, 1, 110–116.
- Cedro A., 2007, Tree-Ring Chronologies of Downy Oak (*Quercus pubescens*), Pedunculate Oak (*Q. robur*) and Sessile Oak (*Q. petraea*) in the Bielinek Nature Reserve: Comparison of the Climatic Determinants of Tree-Ring Width, *Geochronometria*, 26, 39–45.
- Cedro A., Cedro B., 2018, Influence of climatic conditions and air pollution on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Szczecin's city forests, *Leśne Prace Badawcze*, 79, 2, 105–112.
- Cedro A., Lamentowicz M., 2011, Contrasting responses to environmental changes by pine (*Pinus sylvestris* L.) growing on peat and mineral soil: An example from a Polish Baltic bog, *Dendrochronologia*, 29, 4, 211–217.
- Cedro A., Nowak G., 2015, Dendroclimatic investigations on *Quercus rubra* and *Quercus robur* in north-western Poland, *Dendrobiology*, 74, 123–133.
- Chakraborty D., Jandl R., Kapeller S., Schueler S., 2019, Disentangling the role of climate and soil on tree growth and its interaction with seed origin, *Science of the Total Environment*, 654, 393–401.
- Ciais P., Viovy N., Reichstein M., Granier A., Ogee J., Allard V., Aubinet M., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A., Grünwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J.M., Pilegaard K., Rambal S., Seufert G., Soussana J.-F., Sanz M.-J., Schulze E.D., Vesala T., Valentini R., 2005, An unprecedented reduction in the primary productivity of Europe during 2003 caused by heat and drought, *Nature*, 437, 529–533.
- Crist E.P., Cicone R.C., 1984, A physically-based transformation of thematic mapper data—the TM tasseled cap, *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 22, 3, 256–263.
- Csoka G., 1997, Increased insect damage in Hungarian forests under drought impact, *Biologia*, 52, 159–162.
- D'Amato A.W., Bradford J.B., Fraver S., Palik B.J., 2013, Effects of thinning on drought vulnerability and climate response in north temperate forest ecosystems, *Ecological Applications*, 23, 1735–1742.
- Danek M., 2007, The influence of industry on Scots pine stands in the south-eastern part of the Silesia-Krakow Upland (Poland) on the basis of dendrochronological analysis, *Water, Air and Soil Pollution*, 185, 265–277.

- Decuyper M., Chávez R.O., Čufar K., Estay S.A., Clevers J.G.P.W., Prislan P., Gričarf J., Črepinšek Z., Merelae M., de Luish M., Serrano Notivolij R., Martinez del Castillo E., Rozendaala D.M.A., Bongersd F., Herold M., Sass-Klaassen U., 2020, Spatio-temporal assessment of beech growth in relation to climate extremes in Slovenia – An integrated approach using remote sensing and tree-ring data, *Agricultural and Forest Meteorology*, 287, 107925.
- Denek M., 2008, Wpływ działalności przemysłowej na szerokość przyrostów rocznych sosen (*Pinus sylvestris* L.) w rejonie Olkusza, *Sylvan*, 11, 56–62.
- Denek M., 2009, Wpływ warunków klimatycznych na szerokość przyrostów rocznych modrzewia (*Larix decidua* Mill.) rosnącego w północnej części województwa małopolskiego, *Sylvan*, 153, 11, 768–776.
- Desprez-Loustau M.-L., Marçais B., Nageleisen L.-M., Piou D., Vannini A., 2006, Interactive effects of drought and pathogens in forest trees, *Annals of Forest Science*, 63, 6, 597–612.
- de Vries W., Dobbertin M.H., Solberg S., van Dobben H.F., Schaub M., 2014, Impacts of acid deposition, ozone exposure and weather conditions on forest ecosystems in Europe: an overview, *Plant Soil*, 380, 1–45.
- Dobbertin M., Wermelinger B., Bigler C., Bürgi M., Carron M., Forster B., Gimmi U., Rigling A., 2007, Linking increasing drought stress to Scots pine mortality and bark beetle infestations, *Scientific World Journal*, 7, 231–239.
- Ekstrand S., 1994, Close range forest defoliation effects of traffic emissions assessed using aerial photography, *Science of The Total Environment*, 146–147, 149–155.
- Feliksik E., Wilczyński S., 2003, Tree rings as indicators of environmental change, *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities*, 6, 2.
- Feliksik E., Wilczyński S., 2008, Sygnał klimatyczny w słojach *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. oraz *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Sylvan*, 6, 3–13.
- Feliksik E., Wilczyński S., Podlaski R., 2000, Wpływ warunków termiczno-pluwialnych na wielkość przyrostów radialnych sosny (*Pinus sylvestris* L.), jodły (*Abies alba* Mill.) i buka (*Fagus sylvatica* L.) ze Świętokrzyskiego Parku Narodowego, *Sylvan*, 9, 53–63.
- Fernandes P.M., Rigolot E., 2007, The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.), *Forest Ecology and Management*, 241, 1–13.
- Ferretti M., Calderisi M., Bussotti F., 2007, Ozone exposure, defoliation of beech (*Fagus sylvatica* L.) and visible foliar symptoms on native plants in selected plots of South-Western Europe, *Environmental Pollution*, 145, 3, 644–651.
- Fettig C.J., Klepzig K.D., Billings R.F., Munson A.S., Nebeker T.E., Negrón J.F., Nowak J.T., 2007, The effectiveness of vegetation management practices for prevention and control of bark beetle infestations in coniferous forests of the western and southern United States, *Forest Ecology and Management*, 238, 1–3, 24–53.
- Filipiak M., 2005, Changes of *Abies alba* crown state and stand quality class in the Sudety Mountains, *Dendrobiology*, 54, 11–17.
- Filipiak M., Napierała-Filipiak A., 2009, Effect of canopy density on the defoliation of the European silver fir (*Abies alba* Mill.) due to heavy industrial pollution, *Dendrobiology*, 62, 17–22.
- Fischer R., Mues V., Ulrich E., Becher G., Lorenz M., 2007, Monitoring of atmospheric deposition in European forests and an overview on its implication on forest condition, *Applied Geochemistry*, 22, 6, 1129–1139.
- Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T.D., 2004, Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants, *Plant Biology*, 6, 269–279.
- Forrester D.I., Bonal D., Dawud S., Gessler A., Granier A., Pollastrini M., Grossiord C., 2016, Drought responses by individual tree species are not often correlated with tree species diversity in European forests, *Journal of Applied Ecology*, 53, 1725–1734.
- Fuhrer E., 1995, The effect of climate change on the wood production capacity and health of forests, *Erdeszeti-Lapok*, 130, 6, 176–178.
- Fuhrer J., Beniston M., Fischlin A., Frei Ch., Goyette S., Jasper K., Pfister Ch., 2006, Climate risks and their impact on agriculture and forests in Switzerland, [w:] H. Wanner, M. Grosjean, R. Röhliberger, E. Xoplaki (red.), *Climate Variability, Predictability and Climate Risks*, Springer, Dordrecht.

- Gamon J.A., Penuelas J., Field C.B., 1992, A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic activity, *Remote Sensing of Environment*, 41, 35–44.
- Gao Y., Markkanen T., Aurela M., Mammarella I., Thum T., Tsuruta A., Yang H., Aalto T., 2017, Response of water use efficiency to summer drought in a boreal Scots pine forest in Finland, *Biogeosciences*, 14, 4409–4422.
- Gazol A., Camarero J.J., 2016, Functional diversity enhances silver fir growth resilience to an extreme drought, *Journal of Ecology*, 104, 4, 1063–1075.
- Gessler A., Jung K., Gasche R., Papen H., Heidenfelder A., Börner E., Metzler B., Augustin S., Hildebrand E., Rennenberg H., 2005, Climate and forest management influence nitrogen balance of European beech forests: microbial N transformations and inorganic N net uptake capacity of mycorrhizal roots, *European Journal of Forest Research*, 124, 95–111.
- Gillerot L., Forrester D.I., Bottero A., Rigling A., Lévesque M., 2020, Tree Neighbourhood Diversity Has Negligible Effects on Drought Resilience of European Beech, Silver Fir and Norway Spruce, *Ecosystems*, 24, 20–36.
- González J.R., Trasobares A., Palahí M., Pukkala T., 2007, Predicting stand damage and tree survival in burned forests in Catalonia (North-East Spain), *Annals of Forest Science*, 64, 7, 733–742.
- Gödde M., Conrad R., 2000, Influence of soil properties on the turnover of nitric oxide and nitrous oxide by nitrification and denitrification at constant temperature and moisture, *Biology and Fertility of Soils*, 32, 2, 120–128.
- Grajewski S.M., Mizera P., 2016, Wpływ efektu brzegowego drogi na cechy drzewostanów sosnowych Puszczy Noteckiej, *Sylvan*, 160, 11, 915–922.
- Grayson L.M., Progar R.A., Hood S.M., 2017, Predicting post-fire tree mortality for 14 conifers in the Pacific Northwest, USA: Model evaluation, development, and thresholds, *Forest Ecology and Management*, 399, 213–226.
- Gregory S.C., 1982, Bark necrosis of *Acer pseudoplatanus* L. in northern Britain, *European Journal of Forest Pathology*, 12, 157–167.
- Grossiord C., Granier A., Ratcliffe S., Bouriaud O., Bruehlheide H., Checko E., Forrester D.I., Dawud S.M., Finér L., Pollastrini M., Scherer-Lorenzen M., Valladares F., Bonal D., Gessler A., 2014, Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 41, 14812–14815.
- Gustafson E.J., De Bruijn A.M.G., Miranda B.R., Sturtevant B.R., 2016, Implications of mechanistic modeling of drought effects on growth and competition in forest landscape models, *Ecosphere*, 7, 4, e01253.
- Gustafson E.J., Miranda B.R., De Bruijn A.M.G., Sturtevant B.R., Kubiske M.E., 2017, Do rising temperatures always increase forest productivity? Interacting effects of temperature, precipitation, cloudiness and soil texture on tree species growth and competition, *Environmental Modelling & Software*, 97, 171–183.
- Guyot V., Castagneyrol B., Vialatte A., Deconchat M., Jactel H., 2016, Tree diversity reduces pest damage in mature forests across Europe, *Biology Letters*, 12, 1146–1156.
- Hagenbo A., Piñuela Y., Castaño C., Martínez de Aragón J., de-Miguel S., Alday J.G., Bonet J.A., 2020, Production and turnover of mycorrhizal soil mycelium relate to variation in drought conditions in Mediterranean *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Quercus ilex* forests, *New Phytologist*, 230, 4, 1609–1622.
- Hardisky M.A., Klemas V., Smart R.M., 1983, The influence of soil salinity, growth form, and leaf moisture on the spectral radiance of *Spartina alterniflora* canopies, *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 49, 77–83.
- Harvell C.D., 2002, Climate Warming and Disease Risks for Terrestrial and Marine Biota, *Science*, 296, 5576, 2158–2162.
- Havašová M., Ferenčík J., Jakuš R., 2017, Interactions between windthrow, bark beetles and forest management in the Tatra national parks, *Forest Ecology and Management*, 391, 349–361.
- Hawryło P., Bednarz B., Wężyk P., Szostak M., 2018, Estimating defoliation of Scots pine stands using machine learning methods and vegetation indices of Sentinel-2, *European Journal of Remote Sensing*, 51, 1, 194–204.

- Hayes M., Svoboda M., Wall N., Widhalm M., 2011, The Lincoln Declaration on Drought Indices: universal meteorological drought index recommended, *Bulletin of the American Meteorological Society*, 92, 4, 485–488.
- Healey S.P., Cohen W.B., Zhiqiang Y., Krankina O.N., 2005, Comparison of Tasseled Cap-based Landsat data structures for use in forest disturbance detection, *Remote Sensing of Environment*, 97, 3, 301–310.
- Hendry S.J., Lonsdale D., Boddy L., 1998, Strip-cankering of beech (*Fagus sylvatica*): pathology and distribution of symptomatic trees, *New Phytologist*, 140, 549–565.
- Hood S.M., Varner J.M., van Mantgem P., Cansler C.A., 2018, Fire and tree death: understanding and improving modeling of fire-induced tree mortality, *Environmental Research Letters*, 13, 11, 113004.
- Huete A., Didan K., Miura T., Rodriguez E.P., Gao X., Ferreira L.G., 2002, Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices, *Remote Sensing of Environment*, 83, 1, 195–213.
- Jactel H., Brockerhoff E.G., 2007, Tree diversity reduces herbivory by forest insects, *Ecology Letters*, 10, 835–848.
- Jactel H., Nicoll B.C., Branco M., Gonzalez-Olabarria J.R., Grodzki W., Långström B., Moreira F., Netherer S., Orazio C., Piou D., Santos H., Schelhaas M.J., Tojic K., Vodde F., 2009, The influences of forest stand management on biotic and abiotic risks of damage, *Annals of Forest Science*, 66, 7, 701–701.
- Jactel H., Petit J., Desprez-Loustau M.-L., Delzon S., Piou D., Battisti A., Koricheva J., 2011, Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis, *Global Change Biology*, 18, 1, 267–276.
- Jaszczak R., 2005a, Defoliation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) crowns of the IIIRD and IVTH age classes and its significance for the interpretation of results of forest monitoring in Poland, *Acta Scientiarum Polonorum*, 4, 2, 25–34.
- Jaszczak R., 2005b, Wskaźnik uszkodzenia koron sosny (*Pinus sylvestris* L.) III i IV klasy wieku a ustalenie stref uszkodzenia lasu, *Sylwan*, 11, 25–36.
- Jaszczak R., 2005c, Defoliacja koron drzew sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) wybranych klas biosocjalnych w monitoringu lasów, *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu. Rozprawy Naukowe*, 370.
- Jaszczak R., 2007, Wiek a defoliacja koron drzew sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) wybranych klas biosocjalnych, *Sylwan*, 10, 16–24.
- Jaszczak R., 2008a, Strefy uszkodzenia a defoliacja koron drzew sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) wybranych klas biosocjalnych, *Sylwan*, 2, 20–25.
- Jaszczak R., 2008b, Typ siedliskowy lasu a defoliacja koron drzew sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) wybranych klas biosocjalnych, *Sylwan*, 3, 22–26.
- Jaszczak R., 2008c, Defoliacja koron drzew sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) wybranych klas biosocjalnych niezależnie od strefy uszkodzenia, klasy wieku i typu siedliskowego lasu, *Sylwan*, 4, 13–20.
- Kaczka R.J., Brzęk Ł., Czajka B., 2012, Wpływ czynników klimatycznych na wzrost sosny pospolitej w Tatrach Regłowych, *Studia i Materiały CEPL w Rogowie*, 14, 1, 30, 84–90.
- Keenan R.J., Reams G.A., Achard F., de Freitas J.V., Grainger A., Lindquist E., 2015, Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015, *Forest Ecology and Management*, 352, 9–20.
- Kellomäki S., Väisänen H., 1996, Model computations on the effect of rising temperature on soil moisture and water availability in forest ecosystems dominated by scots pine in the boreal zone in Finland, *Climatic Change*, 32, 4, 423–445.
- Kędziora W., Tomusiak R., 2012, Dendrochronologiczna analiza przyrostów radialnych dębu szypułkowego (*Quercus robur* L.) z terenu Mazurskiego Parku Krajobrazowego, *Studia i Materiały CEPL w Rogowie*, 14, 1, 30, 29–36.
- Kirschbaum M.U.F., 2004, Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration, *Plant Biology*, 6, 242–253.
- Klap J.M., de Vries W., Erismann J.W., van Leeuwen E.P., 1997, *Relationship between forest condition and natural and anthropogenic stress factors on the European scale; pilot study*, Wageningen, the Netherlands, DLO Winand Staring Centre for Integrated Land, Soil and Water Research, Report 150.

- Klap J.M., Voshaar J.H.O., de Vries W., Erisman J.W., 2000, Effects of environmental stress on forest crown condition in Europe. Part IV: Statistical analysis of relationships, *Water, Air, and Soil Pollution*, 119, 1/4, 387–420.
- Koprowski M., Zielski A., 2002, Lata wskaźnikowe u świerka pospolitego *Picea abies* [L.] Karsten] na Pojezierzu Olsztyńskim, *Sylwan*, 146, 11, 29–39.
- Koricheva J., Larsson S., Haukioja E., 1998, Insect Performance on Experimentally Stressed Woody Plants: A Meta-Analysis, *Annual Review of Entomology*, 43, 1, 195–216.
- Krapiec M., Szychowska-Krapiec E., 2001, Tree-ring estimation of the effect of industrial pollution on pine (*Pinus sylvestris*) and fir (*Abies alba*) in the Ojców National Park (Southern Poland), *Nature Conservation*, 58, 33–42.
- Kupková L., Potůčková M., Lhotáková Z., Albrechtová J., 2018, Forest cover and disturbance changes, and their driving forces: A case study in the Ore Mountains, Czechia, heavily affected by anthropogenic acidic pollution in the second half of the 20th century, *Environmental Research Letters*, 13, 9, 095008.
- Levine J.S., 2000, Global Biomass Burning: A Case Study of the Gaseous and Particulate Emissions Released to the Atmosphere During the 1997 Fires in Kalimantan and Sumatra, Indonesia, [w:] J.L. Innes, M. Beniston, M.M. Verstraete (red.), *Biomass burning and its inter-relationships with the climate system*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 15–32.
- Liang J., Crowther T.W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., Schulze E.-D., McGuire A.D., Bozzato F., Pretzsch H., de-Miguel S., Paquette A., Hérault B., Scherer-Lorenzen M., Barrett C.B., Glick H.B., Hengeveld G.M., Nabuurs G.-J., Pfautsch S., Viana H., Vibrans A.C., Ammer C., Schall P., Verbyla D., Tchebakova N., Fischer M., Watson J.W., Chen H.Y.H., Lei X., Schelhaas M.-J., Lu H., Gianelle D., Parfenova E.I., Salas C., Lee E., Lee B., Kim H.S., Bruelheide H., Coomes D.A., Piotta D., Sunderland T., Schmid B., Gourlet-Fleury S., Sonké B., Tavani R., Zhu J., Brandl S., Vayreda J., Kitahara F., Searle E.B., Neldner V.J., Ngugi M.R., Baraloto C., Frizzera L., Bałazy R., Oleksyn J., Zawila-Niedźwiecki T., Bouriaud O., Bussotti F., Finér L., Jaroszewicz B., Jucker T., Valladares F., Jagodzinski A.M., Peri P.L., Gonmadje C., Marthy W., O'Brien T., Martin E.H., Marshall A.R., Rovero F., Bitariho R., Niklaus P.A., Alvarez-Loayza P., Chamuya N., Valencia R., Mortier F., Wortel V., Engone-Obiang N.L., Ferreira L.V., Odeke D.E., Vasquez R.M., Lewis S.L., Reich P.B., 2016, Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests, *Science*, 354, aaf8957–aaf8957.
- Likus-Cieślik J., Socha J., Gruba P., Pietrzykowski M., 2019, The current state of environmental pollution with sulfur dioxide (SO₂) in Poland (Central Europe) based on sulfur concentration in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles, *Environmental Pollution*, 113559.
- Lindner M., Garcia-Gonzalo J., Kolstrom M., Green T., Reguera R., Maroschek M., Seidl R., Lexer M.J., Netherer S., Schopf A. i in., 2008, *Impacts of Climate Change on European Forests and Options for Adaptation*, AGRI-2007-G4-06, Report to the European Commission Directorate-General for Agriculture and Rural Development.
- Lorenz M., Fischer R., Becher G., Granke O., Seidling W., Ferretti M., Schaub M., Calatayud V., Bacaro G., Gerosa G., Rocchini D., Sanz M., 2008, *Forest Condition in Europe. 2008 Technical Report of ICP Forests*, Johann Heinrich von Thünen-Institute Federal Research Institute for Rural Areas, Forestry and Fisheries, Hamburg, Germany.
- Loustau D., Bosc A., Colin A., Ogée J., Davi H., François C., Dufrêne E., Déqué M., Cloppet E., Arrouays D., Le Bas C., Saby N., Pignard G., Hamza N., Granier A., Bréda N., Ciais P., Viovy N., Delage F., 2005, Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level, *Tree Physiology* 25, 7, 813–823.
- Łodzińska-Jurkiewicz O., Cedro A., 2018, Przyrosty roczne i stan zdrowotny drzewostanu sosnowego na strzelnicy Jaworze na Poligonie Drawskim, *Studia i Materiały CEPL w Rogowie*, 20, 57, 3, 36–45.
- Maestre F.T., Callaway R.M., Valladares F., Lortie C.J., 2009, Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities, *Journal of Ecology*, 97, 2, 199–205.
- Mała encyklopedia leśna*, 1991, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Manion P.D., 1981, *Tree Disease Concepts*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

- Marenče J., 2015, Meteorological disasters in Slovenian forests – how to approach the restoration in our specific conditions, *Glasnik Sumarskog fakulteta*, Issue suppl., 85–96.
- Martínez J., Vega-García C., Chuvieco E., 2009, Human-caused wildfire risk rating for prevention planning in Spain, *Journal of environmental management*, 90, 2, 1241–1252.
- Martínez-Vilalta J., López B.C., Loepfe L., Lloret F., 2011, Stand- and tree-level determinants of the drought response of Scots pine radial growth, *Oecologia*, 168, 3, 877–888.
- McDowell N.G., Coops N.C., Beck P.S., Chambers J.Q., Gangodagamage C., Hicke J.A., Huang Ch., Kennedy R., Krofcheck D.J., Litvak M., Meddens A.J., Muss J., Negrón-Juarez R., Peng C., Schwantes A.M., Swenson J.J., Vernon L.J., Williams A.P., Xu C., Zhao M., Running S.W., Allen C.D., 2015, Global satellite monitoring of climate-induced vegetation disturbances, *Trends in plant science*, 20, 2, 114–123.
- Melillo J.M., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Moore III B., Vorosmarty C.J., Schloss A.L., 1993, Global climate change and terrestrial net primary production, *Nature*, 363, 234–239.
- Modrzyński J., 2003, Defoliation of older Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stands in the Polish Sudety and Carpathian mountains, *Forest Ecology and Management*, 181, 3, 289–299.
- Mohan J.E., Cowden C.C., Baas P., Dawadi A., Frankson P.T., Helmick K., Hughes E., Khan S., Lang A., Machmuller M., Taylor M., Witt C.A., 2014, Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review, *Fungal Ecology*, 10, 3–19.
- Moricca S., 2002, *Phomopsis alnea*, the cause of dieback of black alder in Italy, *Plant Pathology*, 51, 755–764.
- Muzika R., Guyette R., Zielonka T., Liebhold A., 2004, The influence of O₃, NO₂ and SO₂ on growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* in the Carpathian Mountains, *Environmental Pollution*, 130, 1, 65–71.
- Navarro-Cerrillo R.M., Gazol A., Rodríguez-Vallejo C., Manzanedo R.D., Palacios-Rodríguez G., Camarero J.J., 2020, Linkages between Climate, Radial Growth and Defoliation in *Abies pinsapo* Forests from Southern Spain, *Forests*, 11, 9, 1002.
- Ni Dhubhain A., Walshe J., Bulfin M., Keane M., Mills P., 2001, The initial development of a windthrow risk model for Sitka spruce in Ireland, *Forestry*, 74, 161–170.
- Nowakowska J.A., Hsiang T., Patynek P., Stereńczak K., Olejarski I., Oszako T., 2020, Health Assessment and Genetic Structure of Monumental Norway Spruce Trees during A Bark Beetle (*Ips typographus* L.) Outbreak in the Białowieża Forest District, Poland, *Forests*, 11, 6, 647.
- Ochtyra A., Zagajewski B., Kozłowska A., Marcinkowska-Ochtyra A., Jarocińska A., 2016, Ocena kondycji drzewostanów Tatrzańskiego Parku Narodowego za pomocą metody drzewa decyzyjnego oraz wielospektralnych obrazów satelitarnych Landsat 5 TM, *Sylwan*, 160, 3, 256–264.
- Oliver C.D., Larson B.C., 1996, *Forest stand dynamics*, Update edition, John Wiley & Sons, New York.
- Opala M., 2009, Wpływ warunków klimatycznych na kształtowanie się szerokości przyrostu rocznego *Fagus sylvatica*, *Pinus sylvestris* i *Abies alba* z Ojcowskiego Parku Narodowego, *Prądnik. Prace i Materiały Muzeum im. Prof. Władysława Szafera*, 19, 219–230.
- Ozolincius R., Stakenas V., Serafinavičiute B., 2005, Meteorological factors and air pollution in Lithuanian forests: Possible effects on tree condition, *Environmental Pollution*, 137, 3, 587–595.
- Paoletti E., Schaub M., Matyssek R., Wieser G., Augustaitis A., Bastrup-Birk A.M., Bytnerowicz A., Günthardt-Goerg M.S., Müller-Starck G., Serengil Y., 2010, Advances of air pollution science: From forest decline to multiple-stress effects on forest ecosystem services, *Environmental Pollution*, 158, 6, 1986–1989.
- Podlaski R., 2000, Wpływ wybranych czynników orograficznych na żywotność jodły (*Abies alba* Mill.), buka (*Fagus sylvatica* L.) i sosny (*Pinus sylvestris* L.) w Świętokrzyskim Parku Narodowym, *Sylwan*, 144, 77–82.
- Podlaski R., 2001a, Wpływ wybranych właściwości gleb na żywotność jodły (*Abies alba* Mill.), buka (*Fagus sylvatica* L.) i sosny (*Pinus sylvestris* L.) w Świętokrzyskim Parku Narodowym, *Sylwan*, 145, 79–86.
- Podlaski R., 2001b, Przestrzenny rozkład żywotności wybranych gatunków drzew na Chełmowej Górze w Świętokrzyskim Parku Narodowym, *Sylwan*, 145, 93–101.
- Podlaski R., 2003, A statistical small-area method of estimation of spatial distribution of the tree damage degree, *Journal of Forest Science*, 49, 384–392.
- Podlaski R., 2004, Validation of a small-area method for estimating the spatial distribution of the degree of tree damage, *European Journal of Forest Research*, 123, 3, 229–237.

- Podlaski R., 2005, Inventory of the degree of tree defoliation in small areas, *Forest Ecology and Management*, 215, 1–3, 361–377.
- Podlaski R., 2007, Accuracy assessment of a small-area method for estimating the spatial distribution of the degree of tree damage, *Environmental Monitoring and Assessment*, 135, 1–3, 339–351.
- Pollastrini M., Puletti N., Selvi F., Iacopetti G., Bussotti F., 2019, Widespread Crown Defoliation After a Drought and Heat Wave in the Forests of Tuscany (Central Italy) and Their Recovery—A Case Study From Summer 2017, *Frontiers in Forests and Global Change*, 2.
- Polle A., Schwanz P., Rudolf C., 2001, Developmental and seasonal changes of stress responsiveness in beech leaves (*Fagus sylvatica* L.), *Plant, Cell and Environment*, 24, 821–829.
- Pollet J., Omi P.N., 2002, Effect of thinning and prescribed burning on crown fire severity in ponderosa pine forests, *International Journal of Wildland Fire*, 11, 1, 1.
- Popa I., Badea O., Silaghi D., 2017, Influence of climate on tree health evaluated by defoliation in the ICP level I network (Romania), *iForest*, 10, 554–560.
- Pretzsch H., Schütze G., Uhl E., 2012, Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests: evidence of stress release by inter-specific facilitation, *Plant Biology*, 15, 3, 483–495.
- Przybylski P., Mohytych V., Rutkowski P., Tereba A., Tyburski Ł., Fyalkowska K., 2021, Relationships between Some Biodiversity Indicators and Crown Damage of *Pinus sylvestris* L. in Natural Old Growth Pine Forests, *Sustainability*, 13, 3, 1239.
- Przybylski P., Tryburski Ł., Mohytych V., 2020, The relationship between height and diameter trees of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and the extent of crown defoliation in the Kampinos National Park, *Folia Forestalia Polonica, Series A – Forestry*, 62, 1, 22–30.
- Putalová T., Vacek Z., Vacek S., Štefančík I., Bulušek D., Král J., 2019, Tree-ring widths as an indicator of air pollution stress and climate conditions in different Norway spruce forest stands in the Krkonoše Mts, *Central European Forestry Journal*, 65, 21–33.
- Raev I., Alexandrov V., Tinchev G., 2015, Assessment of drought related climate change impacts on forests in Bulgaria, *Silva Balcanica*, 16, 1.
- Ragazzi A., Morrica S., Turco E., Delavalle I., 2002, Dendroclimatic analysis of *Quercus robur* infected with *Fusarium eumartii*, *Phytopathologia Mediterranea*, 41, 131–137.
- Raport o stanie lasów w Polsce 2019, 2020, PGL Lasy Państwowe, Warszawa.
- Rennenberg H., Loreto F., Polle A., Brilli F., Fares S., Beniwal R.S., Gessler A., 2006, Physiological Responses of Forest Trees to Heat and Drought, *Plant Biology*, 8, 5, 556–571.
- Rock B.N., Vogelmann J.E., Williams D.L., Vogelmann A.F., Hoshizaki T., 1986, Remote detection of forest damage, *BioScience*, 36, 7, 439–445.
- Romero-Calcerrada R., Novillo C., Millington J.D.A., Gomez-Jimenez I., 2008, GIS analysis of spatial patterns of human-caused wildfire ignition risk in the SW of Madrid (Central Spain), *Landscape Ecology*, 23, 3, 341–354.
- Rothermel R.C., Philpot C.W., 1983, *How to predict the spread and intensity of forest and range fires*, GTR-INT-143, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station.
- Rouault G., Candau J.-N., Lieutier F., Nageleisen L.-M., Martin J.-C., Warzée N., 2006, Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe, *Annals of Forest Science*, 63, 6, 613–624.
- Rozas V., 2005, Dendrochronology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in an old-growth pollarded woodland in northern Spain: tree-ring growth responses to climate, *Annals of Forest Science*, 62, 3, 209–218.
- Rukh S., Poschenrieder W., Heym M., Pretzsch H., 2020, Drought Resistance of Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European Beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in Mixed vs. Monospecific Stands and on Dry vs. Wet Sites. From Evidence at the Tree Level to Relevance at the Stand Level, *Forests*, 11, 6, 639.
- Rust S., Roloff A., 2002, Reduced photosynthesis in old oak (*Quercus robur*): the impact of crown and hydraulic architecture, *Tree Physiology*, 22, 597–601.

- Sánchez-Cuesta R., Ruiz-Gómez F.J., Duque-Lazo J., González-Moreno P., Navarro-Cerrillo R.M., 2021, The environmental drivers influencing spatio-temporal dynamics of oak defoliation and mortality in dehesas of Southern Spain, *Forest Ecology and Management*, 485, 118946.
- Saxe H., Cannell M.G.R., Johnsen B., Ryan M.G., Vourlitis G., 2001, Tree and forest functioning in response to global warming, *New Phytologist*, 149, 369–399.
- Schuster R., Oberhuber W., 2013, Age-dependent climate–growth relationships and regeneration of *Picea abies* in a drought-prone mixed-coniferous forest in the Alps, *Canadian Journal of Forest Research*, 43, 7, 609–618.
- Seidling W., Mues V., 2005, Statistical and geostatistical modelling of preliminarily adjusted defoliation on an European scale, *Environmental Monitoring and Assessment*, 101, 1–3, 233–247.
- Seltmann C.T., Wernicke J., Petzold R., Baumann M., Münder K., Martens S., 2021, The relative importance of environmental drivers and their interactions on the growth of Norway spruce depends on soil unit classes: A case study from Saxony and Thuringia, Germany, *Forest Ecology and Management*, 480, 118671.
- Shi L.B., Guttenberger M., Kottke I., Hampp R., 2002, The effect of drought on mycorrhizas of beech (*Fagus sylvatica* L.): changes in community structure, and the content of carbohydrates and nitrogen storage bodies of the fungi, *Mycorrhiza*, 12, 303–311.
- Shvidenko A., Buksha I., Krakovska S., Lakyda P., 2017, Vulnerability of Ukrainian Forests to Climate Change, *Sustainability*, 9, 7, 1152.
- Sierota Z., 1998, Kryteria i metody oceny stanu zdrowotnego drzew i drzewostanów, *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A*, 854, 75–102.
- Sierota Z., Grodzki W., Szczepkowski A., 2019, Abiotic and Biotic Disturbances Affecting Forest Health in Poland over the Past 30 Years: Impacts of Climate and Forest Management, *Forests*, 10, 1, 75.
- Sobik M., Błaś M., 2008, *Natural and Human Impact on Pollutant Deposition in Mountain Ecosystems with the Sudetes as an Example*, 3rd IASME/WSEAS Int. Conf. on Energy & Environment, University of Cambridge, UK.
- Sousa-Silva R., Verheyen K., Ponette Q., Bay E., Sioen G., Titeux H., Van de Peer T., Van Meerbeek K., Muys B., 2018, Tree diversity mitigates defoliation after a drought-induced tipping point, *Global Change Biology*, 24, 9, 4304–4315.
- Sproull G.J., Bukowski M., McNutt N., Zwijacz-Kozica T., Szwagrzyk J., 2017, Landscape-Level Spruce Mortality Patterns and Topographic Forecasters of Bark Beetle Outbreaks in Managed and Unmanaged Forests of the Tatra Mountains, *Polish Journal of Ecology*, 65, 1, 24–37.
- Staszewski T., Kubiesa P., Łukasik W., 2011, Response of spruce stands in national parks of southern Poland to air pollution in 1998–2005, *European Journal of Forest Research*, 131, 4, 1163–1173.
- Strand G.-H., 1997, Effects of early summer drought on the crown density of Norway spruce, *Forestry*, 70, 2, 157–160.
- Stravinskienė V., Bartkevičius E., Abraitienė J., Dautartė A., 2018, Assessment of *Pinus sylvestris* L. tree health in urban forests at highway sides in Lithuania, *Global Ecology and Conservation*, 16, e00517.
- Sulla-Menashe D., Woodcock C.E., Friedl M.A., 2018, Canadian boreal forest greening and browning trends: an analysis of biogeographic patterns and the relative roles of disturbance versus climate drivers, *Environmental Research Letters*, 13, 014007.
- Świerk D., Krzyżaniak M., Walerzak M.T., Urbański P., 2015, Wpływ zmiennych środowiskowych na stan zdrowotny klonu pospolitego (*Acer platanoides* L.) w wybranych parkach i lasach komunalnych Poznania, *Sylwan* 159, 3, 236–245.
- Tezara W., Mitchell V.J., Driscoll S.D., Lawlor D.W., 1999, Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP, *Nature*, 401, 914–917.
- Thomas F.M., Blank R., Hartmann G., 2002, Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe, *Forest Pathology*, 32, 277–307.
- Thor M., Stenlid J., 2005, *Heterobasidion annosum* infection of *Picea abies* following manual or mechanized stump treatment, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20, 2, 154–164.

- Thorntwaite C.W., 1948, An approach toward a rational classification of climate, *Geographical Review*, 38, 1, 55–94.
- Townsend P.A., Eshleman K.N., Welcker C., 2004, Remote sensing of gypsy moth defoliation to assess variations in stream nitrogen concentrations, *Ecological Applications*, 14, 2, 504–516.
- Townsend P.A., Singh A., Foster J.R., Rehberg N.J., Kingdon C.C., Eshleman K.N., Seagle S.W., 2012, A general Landsat model to predict canopy defoliation in broadleaf deciduous forests, *Remote Sensing of Environment*, 119, 255–265.
- Toïgo M., Nicolas M., Jonard M., Croisé L., Nageleisen L.-M., Jactel H., 2020, Temporal trends in tree defoliation and response to multiple biotic and abiotic stresses, *Forest Ecology and Management*, 477, 118476.
- Tucker C.J., 1979, Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation, *Remote Sensing of Environment*, 8, 127–150.
- Tulik M., 2014, The anatomical traits of trunk wood and their relevance to oak (*Quercus robur* L.) vitality, *European Journal of Forest Research*, 133, 845–855.
- Tulik M., Bijak S., 2016, Are climatic factors responsible for the process of oak decline in Poland? *Dendrochronologia*, 38, 18–25.
- Tulik M., Zakrzewski J., Adamczyk J., Tereba A., Yaman B., Nowakowska J.A., 2017, Anatomical and genetic aspects of ash dieback: a look at the wood structure, *iForest*, 10, 522–528.
- Turczański K., Rutkowski P., Dyderski M.K., Wrońska-Pilarek D., Nowiński M., 2019, Soil pH and Organic Matter Content Affects European Ash (*Fraxinus excelsior* L.) Crown Defoliation and Its Impact on Understorey Vegetation, *Forests*, 11, 1, 22.
- Turczański K., Rutkowski P., Nowiński M., Zawieja B., 2020, Kondycja jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) w zależności od warunków wilgotnościowych wybranych siedlisk leśnych, *Sylwan*, 164, 2, 133–141.
- Tyburnski Ł., Przybylski P., 2016, Health condition of the Scots pine (*Pinus sylvestris*) in Kampinos National Park – preliminary studies, *Folia Forestalia Polonica*, 58, 4, 240–245.
- Tryburski Ł., Przybylski P., 2017, The state of crowns of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) in Kampinos National Park (Central Poland) in years 2015–2016 – preliminary studies, *Folia Forestalia Polonica*, 59, 3, 189–197.
- Van de Peer T., Verheyen K., Baeten L., Ponette Q., Muys B., 2016, Biodiversity as insurance for sapling survival in experimental tree plantations, *Journal of Applied Ecology*, 53, 1777–1786.
- Verbeeck H., Samson R., Granier A., Montpied P., Lemeur R., 2008, Multi-year model analysis of GPP in a temperate beech forest in France, *Ecological Modelling*, 210, 1–2, 85–103.
- Vicente-Serrano S.M., Beguería S., López-Moreno J.I., 2010, A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index, *Journal of Climate*, 23, 7, 1696–1718.
- Webster R., Rigling A., Walthert L., 1996, An analysis of crown condition of *Picea*, *Fagus* and *Abies* in relation to environment in Switzerland, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 69, 4, 347–355.
- Wesołowski T., Rowiński P., 2006, Tree defoliation by winter moth *Operophtera brumata* L. during an outbreak affected by structure of forest landscape, *Forest Ecology and Management*, 221, 1–3, 299–305.
- Wilczyński S., 2005, The variation of tree-ring widths of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) affected by air pollution, *European Journal of Forest Research*, 125, 3, 213–219.
- Williams L.J., Paquette A., Cavender-Bares J., Messier C., Reich P.B., 2017, Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures, *Nature Ecology & Evolution*, 1, 63.
- World Meteorological Organization (WMO), Global Water Partnership (GWP), 2016, *Handbook of Drought Indicators and Indices*, M. Svoboda and B.A. Fuchs, Integrated Drought Management Programme (IDMP), Integrated Drought Management Tools and Guidelines Series 2, Geneva.
- Wójcik R., 2000, Analiza zmian ilościowych aparatu asymilacyjnego w drzewostanach sosnowych Nadleśnictwa Wyszaków, *Sylwan*, 8, 39–46.
- Xu D., Shao G., Dai L., Hao Z., Tang L., Wang H., 2006, Mapping forest fire risk zones with spatial data and principal component analysis, *Science in China Series E: Technological Sciences*, 49, 1, 140–149.
- Zang C., Hartl-Meier C., Dittmar C., Rothe A., Menzel A., 2014, Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability, *Global Change Biology*, 20, 12, 3767–3779.

- Zhao M., Heinsch F.A., Nemani R.R., Running S.W., 2005, Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set, *Remote Sensing of Environment*, 95, 164–176.
- Zierl B., 2002, Relations between crown condition and ozone and its dependence on environmental factors, *Environmental Pollution*, 119, 1, 55–68.
- Zierl B., 2004, A simulation study to analyse the relations between crown condition and drought in Switzerland, *Forest Ecology and Management*, 188, 25–38.
- Zingg A., Bürgi A., 2008, Drought periods since 1900 and growth of forest stands: an analysis of long-term data series, *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 159, 10, 352–361.