

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein

**Band:** 159 (2008)

**Heft:** 4

**Artikel:** Langfristige Entwicklungen von zwei Waldgesellschaften im Biaowiea-Urwald

**Autor:** Brzeziecki, Bogdan / Bernadzki, Feliks Eugeniusz

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1097870>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 01.05.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Langfristige Entwicklung von zwei Waldgesellschaften im Białowieża-Urwald

Bogdan Brzeziecki  
Feliks Eugeniusz Bernadzki

Lehrstuhl für Waldbau, Agraruniversität Warszawa (PL)\*  
Lehrstuhl für Waldbau, Agraruniversität Warszawa (PL)

## Long-term dynamics of two forest communities in the Białowieża Primeval Forest

The results of a long-term study on the natural forest dynamics of two forest communities on one sample plot within the Białowieża National Park in Poland are presented. The two investigated forest communities consist of the *Pino-Quercetum* and the *Tilio-Carpinetum* type with the major tree species *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula sp.*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* and *Carpinus betulus*. The results reveal strong temporal dynamics of both forest communities since 1936 in terms of tree species composition and of general stand structure. The four major tree species Scots pine, birch, English oak and Norway spruce, which were dominant until 1936, have gradually been replaced by lime and hornbeam. At the same time, the analysis of structural parameters indicates a strong trend towards a homogenization of the vertical stand structure. Possible causes for these dynamics may be changes in silviculture, climate change and atmospheric deposition. Based on the altered tree species composition it can be concluded that a simple «copying» (mimicking) of the processes taking place in natural forests may not guarantee the conservation of the multifunctional character of the respective forests.

**Keywords:** Białowieża forest, environmental change, regeneration, long-term study, natural forest, permanent plot, stand dynamics, stand structure, strict protection  
**doi:** 10.3188/szf.2008.0080

\* Nowoursynowska 159, PL-02-776 Warszawa, E-Mail bogdan\_brzeziecki@sggw.pl

Im 19. Jahrhundert entstand die Idee, dass nur mittels guter Kenntnisse der natürlichen Lebensvorgänge im Wald die waldbaulichen Ziele und Massnahmen auf einer soliden Basis festgelegt werden können. Entsprechendes Wissen wurde aber grösstenteils in Wirtschaftswäldern, teilweise sogar in künstlichen und naturfremden Beständen gesammelt. Verhältnismässig geringe Bedeutung wurde der Urwaldforschung beigemessen. Die bescheidenen Reste der vom Menschen nicht oder wenig berührten Wälder wurden meistens als natürliche Museen und weniger als Informationsquellen für den praktischen Waldbau betrachtet. Seit rund fünfzig Jahren ist ein deutlicher Wandel in dieser Denkweise festzustellen (Leibundgut 1959, 1982). Heute wird die Bedeutung der Urwaldforschung für den Waldbau und für die Waldwirtschaft immer häufiger und stärker betont (Albrecht 1988, Zukrigl 1991, Meyer 1997, Bücking 1997, vgl. aber Brang 2005).

In Polen entwickelte sich schon in der Zwischenkriegszeit ein grosses Interesse an der Urwaldforschung, insbesondere im grössten Waldgebiet Mitteleuropas – in den Białowieża-Waldungen. 1936 wurden dort fünf Dauerbeobachtungsflächen an-

gelegt (Włoczewski 1954), um die Veränderung des Wachstumsganges der einzelnen Urwaldbäume und die Dynamik dieser Prozesse in verschiedenen Bestandestypen und -strukturen untersuchen zu können. Von Anfang an ging man davon aus, dass die mit der Zeit gewonnenen Erkenntnisse nicht nur einen theoretischen Wert haben, sondern auch eine breite Anwendung in der Waldbaupraxis finden werden. Die Dauerbeobachtungsflächen sind heute – 70 Jahre nach der Einrichtung – immer noch in Betrieb. In zwei Publikationen wurde die allgemeine Entwicklung sämtlicher Bestände, die auf den fünf Dauerbeobachtungsflächen vorkommen, dargestellt: Bernadzki et al 1996 (auf Polnisch) und Bernadzki et al 1998 (auf Englisch).

Die vorliegende Arbeit basiert auf den Daten einer Dauerbeobachtungsfläche und analysiert die Dynamik von zwei Waldgesellschaftstypen des Białowieża-Urwaldes: dem *Pino-Quercetum* und dem *Tilio-Carpinetum*. Im Białowieża-Nationalpark sind beide Gesellschaften, insbesondere das *Tilio-Carpinetum*, weit verbreitet und repräsentieren die zonale Vegetation (Faliński 1986). Die zwei Hauptziele dieses Aufsatzes sind: 1) die Darstellung der Dynamik

der beiden Waldgesellschaften aufgrund von Daten, die auf einer Dauerfläche (Grösse 1.2 ha) über 65 Jahre gesammelt worden sind, und 2) die Diskussion der möglichen Ursachen der festgestellten Veränderungen und ihrer wichtigsten Konsequenzen, vor allem aus dem Blickwinkel des praktischen Waldbaus.

## Untersuchungsgebiet

Die Waldungen von Białowieża, die unter dem Namen Białowieża-Urwald bekannt sind, liegen heute auf dem Gebiet Polens und Weissrusslands. Diese umfassen eine Waldfläche von rund 128000 ha, wovon sich ca. 58000 ha in Polen befinden. Der Białowieża-Urwald ist eines der grössten und dazu verhältnismässig wenig vom Menschen beeinflussten Waldgebiete in Zentraleuropa.

1921 wurde im Białowieża-Urwald die Oberförsterei «Reservat» eingerichtet und auf einer Fläche von 5072 ha, die verhältnismässig gut erhaltene, natürliche Bestände umfasst, jede Form der Waldnutzung eingestellt. 1932 erhielt diese Oberförsterei den Status eines Nationalparks und Totalreservats. Im Jahr 1996 wurde die Fläche des Nationalparks auf 10502 ha ausgedehnt, wobei nur der ursprüngliche Teil des Nationalparks unter Totalschutz steht.

Im Białowieża-Nationalpark findet man das ganze Spektrum der Waldstandorte des polnischen Tieflands: arme Nadelwälder (0.6%), mittlere Nadel-Laub-Mischwälder (8.7%), reiche Laubmischwälder (21.9%), sehr reiche Laubwälder (68.8%). Dabei dominieren die Laubbäume (66.7%). Der Vorratsanteil der einzelnen Baumarten betrug 1992: *Picea abies* (L.) H. Karst. 24.2%, *Quercus robur* L. 17.9%, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. 12.6%, *Carpinus betulus* L. 10.9%, *Pinus sylvestris* L. 9.1%, *Fraxinus excelsior* L. 8.2%, *Tilia cordata* Mill. 7.9%, *Betula spp.* L. 4.0%, *Acer platanoides* L. 3.8%, *Populus tremula* L. 1.4%, *Ulmus glabra* Huds. < 0.1%, *Salix caprea* L. < 0.0% (Michalczyk 2001).

## Material und Methoden

Nach Erstellung der Boden- und Bestandeskarte hat Włoczewski im Jahr 1936 im Białowieża-Nationalpark fünf Dauerbeobachtungsflächen in Form von Transekten (Länge: 3660 m, Breite: 40 [60] m, Fläche: 14.72 ha) angelegt. Die Transekte wurden in Parzellen von 20 × 40 [60] m unterteilt. 1936 wurden alle Stämme mit einem Brusthöhendurchmesser (BHD) über 50 mm erfasst und kartografisch dargestellt. Die Genauigkeit der Kluppierung beträgt 1 mm. Bei jeder Folgeaufnahme werden die Abgänge und die Einwüchse registriert und in der Karte nachgetragen. Bis heute erfolgten bereits sieben Aufnahmen.

Auf der Fläche, die in vorliegender Arbeit behandelt wird, erfolgten die Aufnahmen in den Jahren 1936, 1949, 1959, 1969, 1981, 1991 und 2001. Die Fläche liegt in der Abteilung 319 des Nationalparks und umfasst 1.2 ha. Es kommen zwei Waldgesellschaften mit einer Übergangszone vor (Abbildung 1). Die Bestimmung und Abgrenzung der Waldgesellschaften erfolgten nach der Methode von Braun-Blanquet (Zaręba 1972). Die Bestände setzen sich hauptsächlich aus den Baumarten Waldföhre, Fichte, Birke, Stieleiche, Winterlinde und Hagebuche zusammen.

Die Datenanalyse wurde mit dem Computerprogramm BWINPro (Nagel 1999) durchgeführt. Für jede Aufnahme wurden die herkömmlichen Bestandeswerte ermittelt: Bestandesdichte (N/ha), Grundfläche (m<sup>2</sup>/ha), Volumen (m<sup>3</sup>/ha) und Durchmesserstruktur der einzelnen Baumarten. Zusätzlich wurden mit BWINPro verschiedene Indizes, welche der Charakterisierung der Bestandesstruktur dienen, berechnet: Shannon-Index, Evenness-Index, vertikales Artprofil, Durchmischung, BHD-Differenzierung, Dimensionsdominanz, Index von Clark und Evans, Winkelmass (Tabelle 1). Ebenfalls mit BWINPro wurde die Abbildung 2 erstellt, welche die horizontale Projektion der Bestände am Anfang, in der Mitte und am Ende der Beobachtungsperiode zeigt.

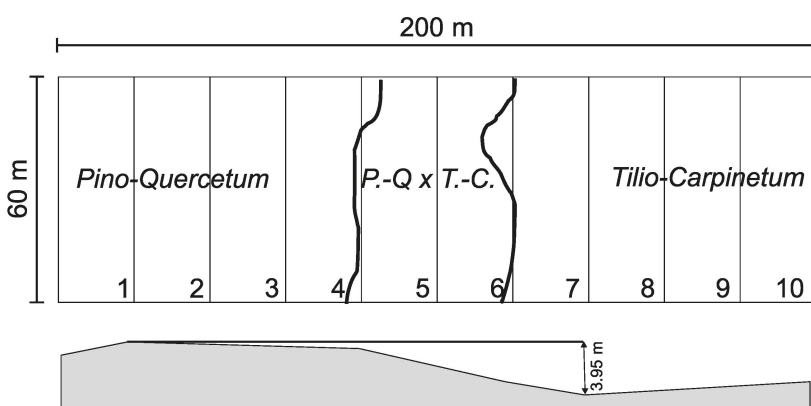


Abb 1 Dauerbeobachtungsfläche in der Abteilung 319 des Białowieża-Nationalparks, unterteilt in die Parzellen 1–10.

## Resultate

### Allgemeine Entwicklung

Die Daten zur allgemeinen Bestandesentwicklung auf der Beobachtungsfläche in der Periode 1936 bis 2001 sind in der Tabelle 2 dargestellt. Bei Beobachtungsbeginn waren die Bestandesdichte und der Hektar-Vorrat am kleinsten. Die Stammzahl pro Hektare variiert sehr stark und erreichte einen maximalen Wert in der Mitte der Beobachtungsperiode. Ab 1969 sank die Stammzahl systematisch ab und näherte sich allmählich dem Durchschnittswert für den Białowieża-Nationalpark an, welcher bei rund 700 Stämmen pro ha liegt (Bernadzki et al 1998).

## Indizes zur Charakterisierung der Bestandesstruktur

Der **Shannon-Index (Sh)** berücksichtigt die Tatsache, dass ein Mischbestand umso vielfältiger ist, je mehr Arten vertreten sind, und dass die Diversität mit abnehmender Variabilität in den Baumartenanteilen ebenfalls zunimmt. Mit dem **Evenness-Index (Ev)** können Bestände trotz unterschiedlicher Artenzahl hinsichtlich ihrer Diversität verglichen werden. Für forstliche Anwendungen können sowohl baumartenspezifische Stammzahlanteile (N) als auch Grundflächenanteile (G) zur Berechnung des Shannon-Index (Sh[N] resp. Sh[G]) und des Evenness-Index (Ev[N] resp. (Ev[G])) verwendet werden. Der Evenness-Index zeigt Werte zwischen 0 und 1; je grösser der Wert, desto grösser die Baumdiversität des Bestandes. Ähnliches gilt auch für den Shannon-Index. Dieser kann aber Werte über 1 annehmen.

Das **vertikale Artprofil (A)** charakterisiert die Mischungsstruktur eines Bestandes. Der Index wird umso grösser, je mehr Baumarten in einem Waldbestand vorkommen und je unterschiedlicher die Höhenverteilung der einzelnen Baumarten ist. Für einschichtige Reinbestände nimmt das Artprofil den Wert 0 an, Plenterbestände können den Wert 2 überschreiten.

Die **Durchmischung (M)** charakterisiert die kleinräumige Baumartenverteilung. Der Maximalwert 1 wird erreicht, wenn alle Nachbarn einer anderen Art angehören als der Bezugsbaum. Der Minimalwert 0 beschreibt eine artreine Baumgruppe.

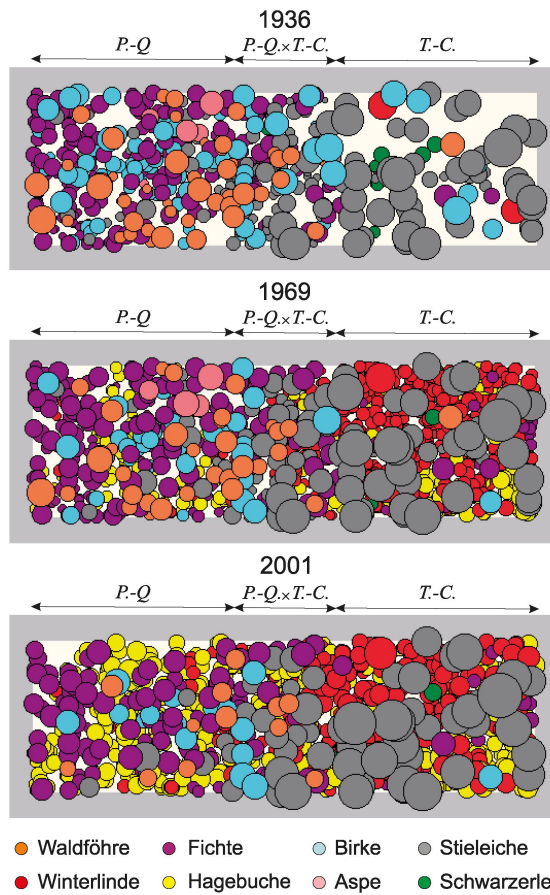
Die **BHD-Differenzierung (T1)** beschreibt die Dimensionsunterschiede von benachbarten Bäumen (Wertebereich: 0 bis 1).

Die **Dimensionsdominanz (DD)** charakterisiert die relative soziale Stellung eines Baumes in seiner Nachbarschaft. Je grösser dieser Wert, desto stärker sind die Dimensionsunterschiede zwischen dem Bezugsbaum und den kleineren Nachbarn (Wertebereich: -1 bis 1).

Der **Index von Clark und Evans (C&E)** und das **Winkelmass (W)** beschreiben die räumliche Verteilung der Individuen auf der Fläche. Der Index von Clark und Evans gibt nur einen Wert für den ganzen Bestand: Werte um 1 ergeben sich bei zufälliger Verteilung der Bäume auf einer Fläche, Werte kleiner 1 zeigen eine Tendenz zu geklumpfter Verteilung und Werte grösser 1 eine Tendenz zu regelmässiger Verteilung. Mithilfe des Winkelmasses können kleinräumige Strukturunterschiede analysiert werden: Bestände mit einem Wert grösser 0.6 gelten als geklumpft, solche mit einem Wert kleiner 0.6 als zufällig verteilt. Auf der anderen Seite trennt der Wert 0.5 die regelmässigen von den zufälligen Individualverteilungen.

**Tab 1** Indizes zur Charakterisierung der Bestandesstruktur (Nagel 1999).

Dagegen wiesen die Grundfläche und das Volumen in der ganzen Beobachtungsperiode eine steigende Tendenz auf. 2001 waren diese Werte um rund 40% grösser als zu Beginn der Beobachtungen. Tiefe Bestandesdichten und Volumina am Anfang der Beobachtungsperiode zeigen vor allem die Bestände des *Tilio-Carpinetum* (Abbildung 2).



**Abb 2** Räumliche Verteilung der Bäume auf der Dauerbeobachtungsfläche in Abteilingung 319 (P.-Q.: *Pino-Quercetum*, P.-Q.xT.-C.: Übergangsbereich, T.-C.: *Tilio-Carpinetum typicum*).

| Jahr | Stammzahl (St./ha) | Grundfläche (m <sup>2</sup> /ha) | Vorrat (m <sup>3</sup> /ha) |
|------|--------------------|----------------------------------|-----------------------------|
| 1936 | 467                | 35.4                             | 486                         |
| 1949 | 873                | 40.0                             | 537                         |
| 1959 | 1121               | 45.0                             | 600                         |
| 1969 | 1119               | 46.6                             | 621                         |
| 1981 | 981                | 44.5                             | 600                         |
| 1991 | 945                | 46.9                             | 638                         |
| 2001 | 877                | 48.5                             | 659                         |

**Tab 2** Stammzahl, Grundfläche und Vorrat auf der Probefläche (Werte pro Hektare).

Bei Beobachtungsbeginn dominierten die vier Baumarten Föhre, Fichte, Birke und Eiche in den Beständen (Tabelle 3). Beigemischt kamen Linde, Aspe und Schwarzerle vor; die Hagebuche fehlte ganz. Während der Beobachtungsperiode nahmen die Stammzahlen der anfänglich dominierenden Baumarten stark ab, einzig die Fichtenstammzahl nahm anfangs noch leicht zu. Der Vorrat zeigt unterschiedliche Entwicklungen: Bei Föhre und Birke verlaufen Stammzahl- und Vorratsabnahme parallel. Bei Fichte und Eiche nimmt die Stammzahl ab, der Vorrat aber kontinuierlich zu.

Mit der Zeit übernahmen Linden und Hagebuchen den Platz der ausscheidenden Föhren, Eichen, Fichten und Birken. Die Ausbreitung dieser zwei Baumarten war zeitlich verschoben. Die Mehrheit der Lindeneinwüchse erfolgte schon während der ersten Folgeaufnahme, d.h. 13 Jahre nach Beobachtungsbeginn. Die maximale Dichte der Linde (554 St./ha) wurde 1969 festgestellt. Später sank die Stammzahl der Linde kontinuierlich ab. Die Ex-

| Baumart     |   | 1936 | 1949 | 1959 | 1969 | 1981 | 1991 | 2001 |
|-------------|---|------|------|------|------|------|------|------|
| Waldföhre   | N | 41   | 34   | 28   | 28   | 13   | 11   | 10   |
|             | V | 95   | 90   | 87   | 89   | 44   | 28   | 28   |
| Fichte      | N | 200  | 228  | 249  | 239  | 173  | 133  | 123  |
|             | V | 112  | 147  | 178  | 199  | 205  | 207  | 217  |
| Birke       | N | 80   | 57   | 41   | 28   | 19   | 15   | 15   |
|             | V | 71   | 58   | 53   | 37   | 31   | 30   | 34   |
| Stieleiche  | N | 129  | 112  | 98   | 90   | 68   | 58   | 51   |
|             | V | 188  | 214  | 243  | 253  | 260  | 279  | 285  |
| Linde       | N | 2    | 385  | 554  | 501  | 378  | 317  | 277  |
|             | V | 10   | 16   | 24   | 26   | 38   | 66   | 70   |
| Hagebuche   | N |      | 47   | 141  | 225  | 324  | 405  | 398  |
|             | V |      | 0    | 1    | 3    | 7    | 15   | 22   |
| Aspe        | N | 7    | 5    | 5    | 4    | 3    | 3    |      |
|             | V | 6    | 8    | 11   | 12   | 12   | 10   |      |
| Schwarzerle | N | 8    | 5    | 4    | 3    | 2    | 2    | 2    |
|             | V | 5    | 2    | 3    | 3    | 3    | 3    | 3    |

Tab 3 Stammzahl (N/ha) und Vorrat (m<sup>3</sup>/ha) nach Baumarten und Aufnahmejahr (BHD ≥ 5cm).

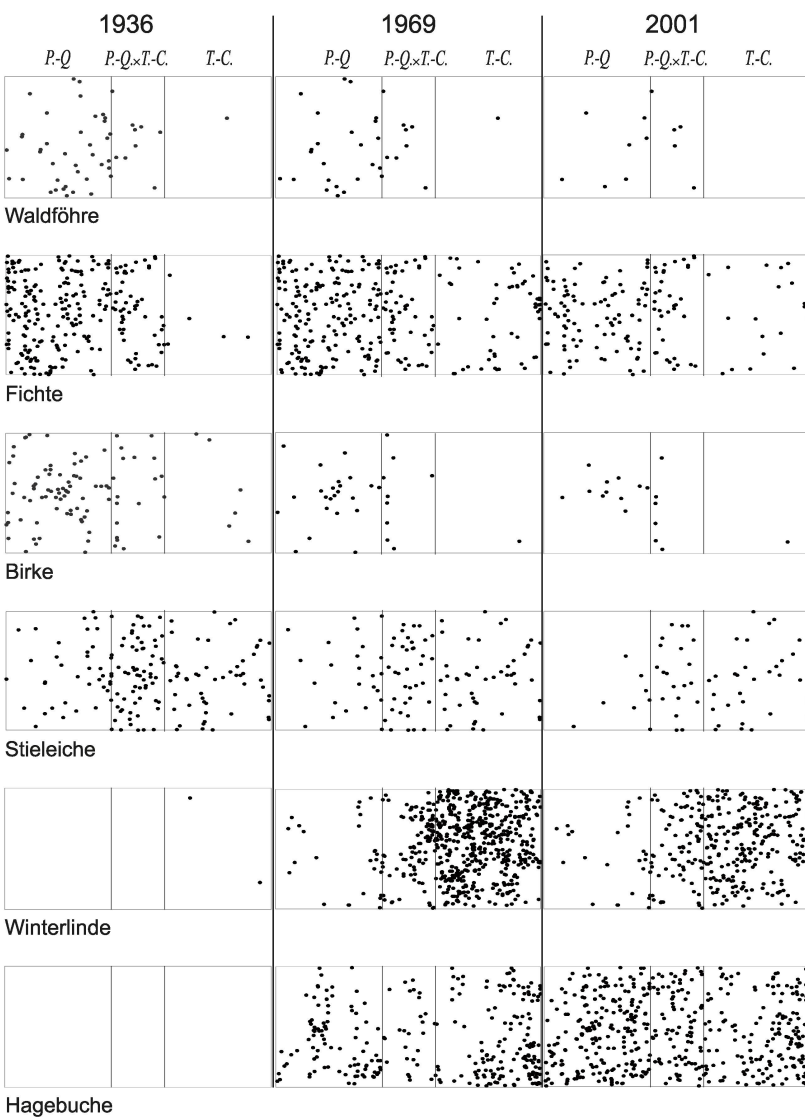


Abb 3 Räumliche Verteilung der einzelnen Baumarten (BHD ≥ 5 cm) in den Jahren 1936, 1969 und 2001. Der besseren Übersichtlichkeit wegen ist nur die Lage der einzelnen Bäume, nicht aber deren Grundfläche dargestellt (P.-Q.: Pino-Quercetum, P.-Q.xT.-C.: Übergangsbereich, T.-C.: Tilio-Carpinetum typicum).

pansion der Hagebuche verlief langsamer. Obwohl 1936 noch keine Hagebuchen mit einem BHD über 5 cm festgestellt wurden, wies sie bereits nach 65 Jahren die grösste Stammzahl auf. Die Bedeutung der Linde und insbesondere der Hagebuche nach ihrem Volumen ist geringer, weil sie meistens als junge Bäume die unteren Bestandesschichten bilden. Die gute Vitalität und die dynamische Entwicklung dieser zwei Baumarten lassen aber vermuten, dass mit der Zeit auch ihre Volumenanteile an Bedeutung gewinnen werden.

Von den zwei restlichen Baumarten, die 1936 in der Beobachtungsfläche vorkamen, ist die Aspe bereits ausgefallen. Vermutlich wird die Schwarzerle demnächst das gleiche Schicksal treffen.

### Räumliche Verteilung der Bäume

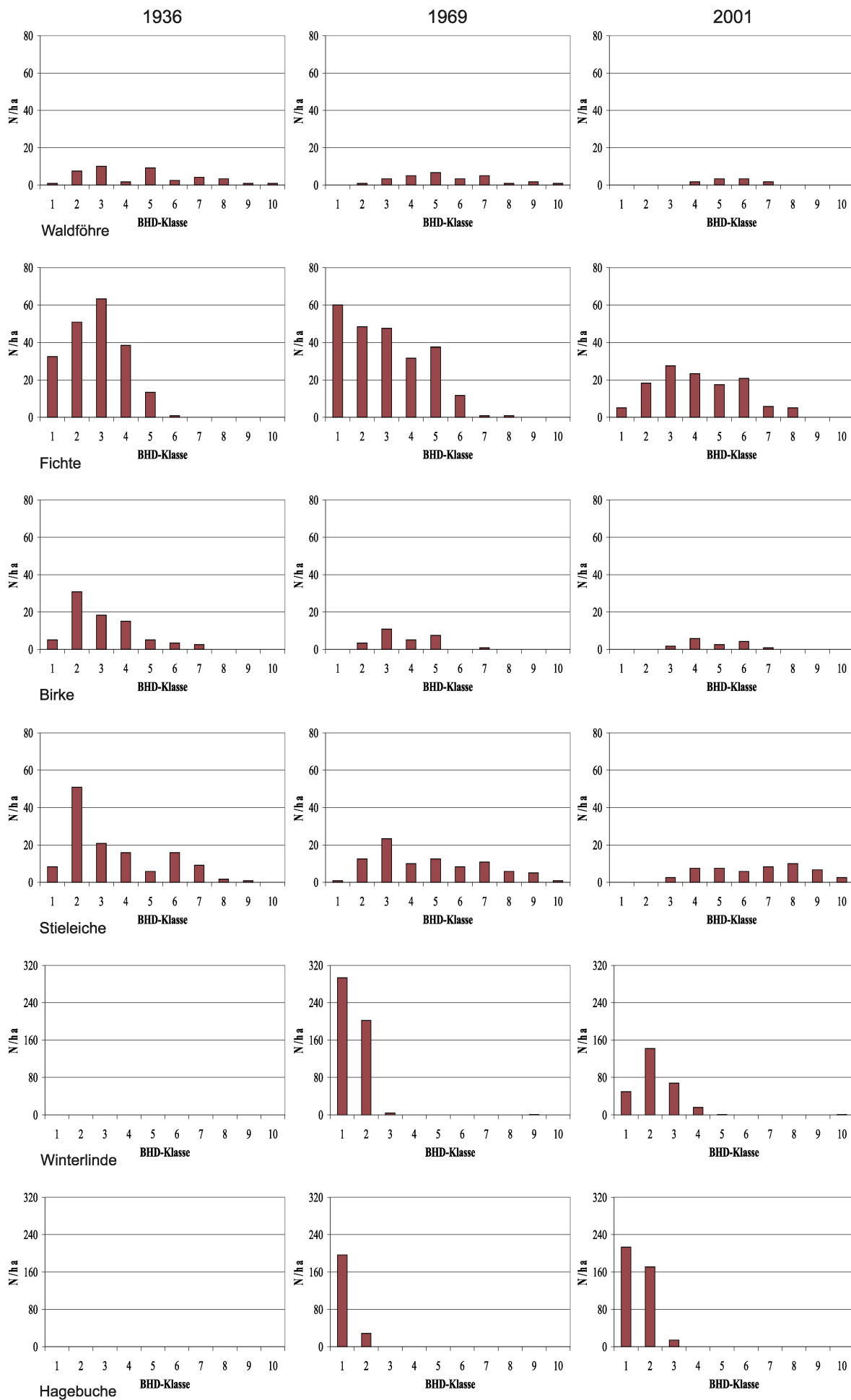
1936 kamen Föhren, Birken und Fichten praktisch nur im *Pino-Quercetum* und in der Übergangszone vor (Abbildung 3). In der ersten Hälfte des Beobachtungszeitraums dehnte die Fichte ihre Verbreitung auch auf das *Tilio-Carpinetum* aus. Der Föhren- und Birkenbestand nahm ab 1936 kontinuierlich ab, seit 1969 trat auch die Fichte aus den untersuchten Beständen zurück. Im Jahr 2001 spielte nur noch die Fichte eine gewisse Rolle, vor allem im *Pino-Quercetum*. Die verbliebenen Fichten sind alt und seit einigen Jahren durch den Buchdrucker stark gefährdet.

Im Vergleich zu den Föhren und Birken waren die Eichen im Jahr 1936 in beiden Waldgesellschaften vorhanden, traten aber am häufigsten in der Übergangszone auf (Abbildung 3). Bemerkenswert waren die damaligen Durchmesserunterschiede: Die Eichen wiesen im *Pino-Quercetum* bedeutend kleinere Dimensionen auf als im *Tilio-Carpinetum* (Abbildung 2). 1936 hatte das *Tilio-Carpinetum* den Charakter eines fast reinen Eichenwaldes. Insbesondere fehlte die Hagebuche vollständig, und es kamen nur zwei Linden vor. Hagebuche und Linde haben beide ihre Anteile im Laufe der Zeit stark vergrössert. Sie unterscheiden sich aber bezüglich des Zeitraums der Ausbreitung und in ihrer räumlichen Verteilung. Der Schwerpunkt des Lindenvorkommens liegt im *Tilio-Carpinetum* und in der Übergangszone. Dagegen ist die Hagebuche gleichmässig auf der ganzen Beobachtungsfläche vorhanden und spielt aktuell eine ähnliche Rolle wie die Eiche im Jahr 1936.

### Dynamik der Strukturparameter

Parallel zu den erwähnten Veränderungen von Stammzahl, Vorrat und Verteilung der Stämme auf der Fläche hat sich auch die BHD-Struktur der einzelnen Baumarten verändert (Abbildung 4). Die Durchmesserstruktur der Föhre war 1936 stark differenziert und zeigte alle Durchmesserklassen von 5 bis 100 cm. Diese Verteilung kann als Hinweis auf einen kontinuierlichen Verjüngungsprozess wäh-

**Abb 4** Durchmesser-  
verteilung der ein-  
zelnen Baumarten  
(BHD-Klassen:  
1: 5–9.9 cm;  
2: 10–19.9 cm;  
3: 20–29.9 cm usw.).



rend einer langen Periode (mindestens 200 Jahre) vor Beobachtungsbeginn betrachtet werden. In diesem Zusammenhang scheint bemerkenswert, dass in der ganzen Beobachtungsperiode kein einziger Nachwuchs von Föhre, nicht nur in den analysierten Beständen, sondern auch auf den übrigen Beobachtungsflächen, festgestellt wurde (Bernadzki et al 1998). Die Eiche, die Birke und zum Teil auch die Fichte zeigen ein ähnliches Verhalten. Alle diese Baumarten werden langsam von Linde und Hagebuche verdrängt. Dies macht sich bis heute am stärksten in den BHD-Klassen von 5 bis 30 cm bemerkbar, mit der Zeit werden vermutlich aber auch die höheren BHD-Klassen betroffen sein.

Die Analyse der Strukturparameter mit BWINPro ermöglicht zusätzliche Informationen zum Aufbau und zur Dynamik in den untersuchten Beständen (Tabelle 4). Bezüglich ihres BHD unterscheiden sich die Bäume, welche in direkter Nachbarschaft stehen, im Durchschnitt um rund 40% (Index T1; für Abkürzungen und Erläuterungen siehe Tabelle 1). Der Durchmischungsindex (M) ist ebenfalls hoch. Beide Indizes deuten auf eine enge Durchmischung der Baumarten auf kleinstem Raum hin. Der Shannon- (Sh) und der Evenness-Index (Ev), welche beide Angaben zur Baumartenzusammensetzung machen, wie auch der Durchmischungsindex (M) weisen seit 1936 nur geringe Fluktuationen auf. Dafür zeigen das vertikale Artprofil (A), die BHD-Differenzierung (T1) und die Dimensionsdominanz (DD) tendenzielle Veränderungen. Während der A-Wert zurückging, ist die Anzahl der Baumarten praktisch unverändert geblieben. Auch zeigen der Shannon- (Sh) und der Evenness-Index (Ev) nur kleine Veränderungen. Dies deutet darauf hin, dass sich die vertikale Bestandesstruktur vereinfacht. Mit der Zeit wurde die zu Beobachtungsbeginn herrschende Plenterstruktur durch zweischichtige Strukturformen ersetzt. Der Rückgang des Wertes für den DD-Index wurde vermutlich durch die Zunahme der schwachen Bäume (untere soziologische Baumklassen) verursacht. Ebenso zeigt die Zunahme des

T1-Indexes, dass mit der Zeit die BHD-Unterschiede zwischen den Bäumen, die in direkter Nachbarschaft stehen, grösser werden.

Der Index von Clark und Evans (C&E) und das Winkelmass (W) zeigen, dass die anfänglich gleichmässige räumliche Verteilung der Bäume in Richtung einer Zufallsverteilung tendiert.

Die Indexwerte, die für die einzelnen Baumarten berechnet wurden, weisen grössere Schwankungen auf als jene für den ganzen Bestand (Abbildung 5). Der Durchmischungsindex (M) zeigt durchschnittlich grössere Werte für Föhre, Birke und Eiche und kleinere für Fichte, Linde und Hagebuche. Das bedeutet, dass die drei zuletzt erwähnten Baumarten häufiger in Form von gleichartigen Gruppen und Trupps vorkommen als Föhre, Birke oder Eiche. Gruppen und Trupps aus Lichtbaumarten wurden nur bei Beobachtungsbeginn beobachtet. Sie verschwanden später als Folge des Nachwuchses von Linde und Hagebuche schnell.

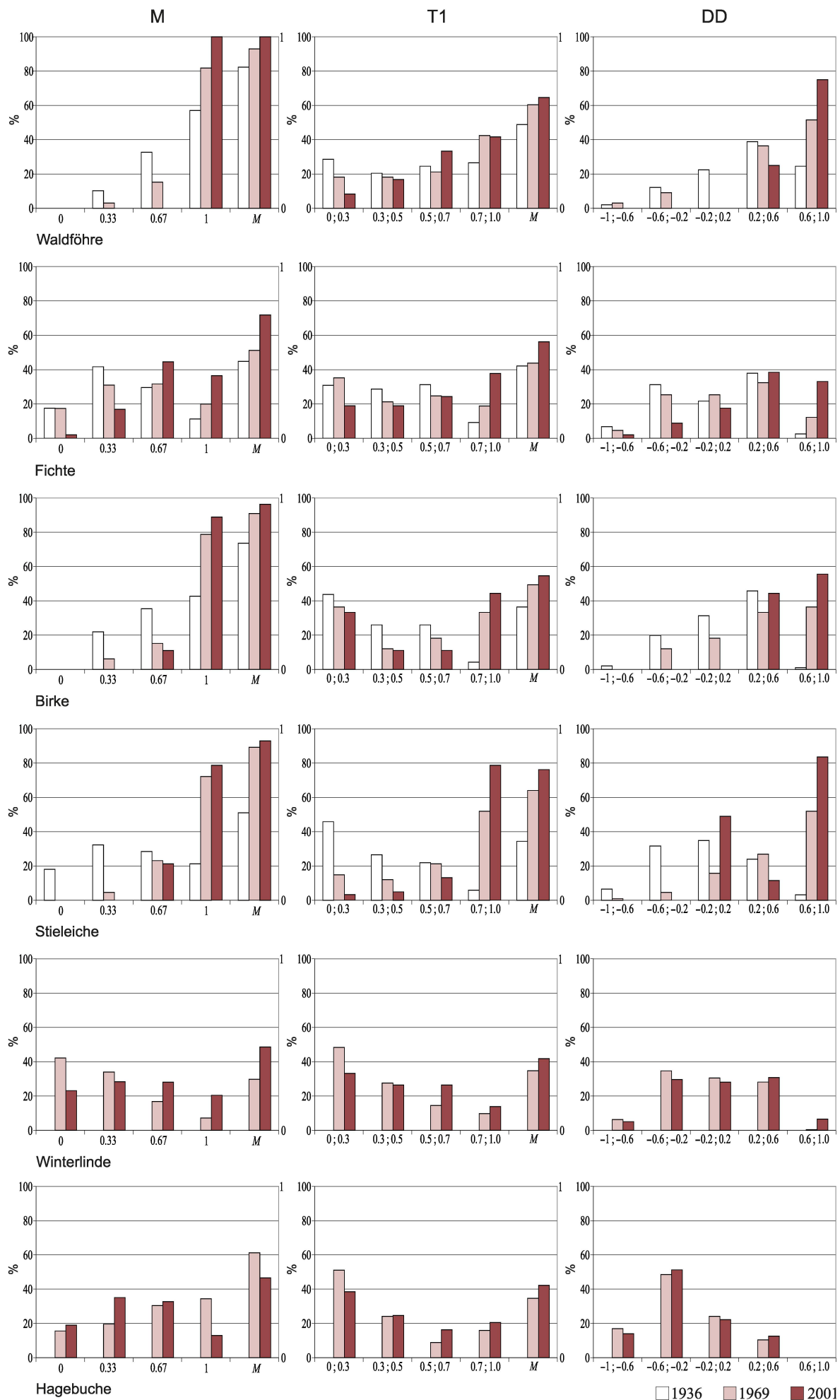
Auch beim T1-Index, der eine BHD-Differenzierung zwischen den Nachbarn beschreibt, sind die Unterschiede zwischen den Baumarten ziemlich gross. Die grössten Werte wurden für Eiche und Föhre, mittlere für Fichte und Birke und die kleinsten für Linde und Hagebuche ermittelt. Eine besonders grosse Zunahme des T1-Indexes wurde bei der Eiche festgestellt. Als Ursache können die zahlreichen Nachwüchse von Linde und Hagebuche, die unter dem Schirm von Eichen heranwuchsen, betrachtet werden. Die gleiche Situation ist in kleinerem Ausmass auch bei Birke, Fichte und Föhre zu verzeichnen.

Die Verteilung des DD-Indexes (Dimensionsdominanz) und seine Veränderung im Lauf der Zeit stellen die Rollen der einzelnen Baumarten im Bestandesaufbau gut dar. Der Index zeigt bei der Eiche eine starke und bei Föhre, Birke und Fichte eine etwas geringere Zunahme. Der DD-Index von Linde und Hagebuche ist zurzeit relativ tief, da beide Baumarten meistens als beherrschte oder höchstens als mitherrschende Baumarten im Bestand vorkommen.

**Tab 4** Indizes zur Bestandesstruktur (alle Baumarten) und ihre Veränderung zwischen 1936 und 2001. Für Wertebereiche und deren Interpretation siehe Tabelle 1. N: Stammzahl, G: Grundfläche.

| Jahr | Anzahl Baumarten | Shannon-Index (N) | Shannon-Index (G) | Evenness-Index (N) | Evenness-Index (G) | Vertikales Artprofil | Durchmischung | BHD-Differenzierung | Dimensionsdominanz | Index von Clark und Evans | Winkelmass |
|------|------------------|-------------------|-------------------|--------------------|--------------------|----------------------|---------------|---------------------|--------------------|---------------------------|------------|
| 1936 | 7                | 1.382             | 1.494             | 0.710              | 0.768              | 2.313                | 0.559         | 0.393               | 0.026              | 0.952                     | 0.479      |
| 1949 | 8                | 1.500             | 1.546             | 0.683              | 0.703              | 2.000                | 0.425         | 0.352               | 0.004              | 1.000                     | 0.495      |
| 1959 | 8                | 1.420             | 1.577             | 0.646              | 0.718              | 1.785                | 0.451         | 0.383               | 0.002              | 0.971                     | 0.518      |
| 1969 | 8                | 1.437             | 1.564             | 0.654              | 0.712              | 1.776                | 0.489         | 0.400               | -0.006             | 0.995                     | 0.518      |
| 1981 | 8                | 1.395             | 1.545             | 0.635              | 0.703              | 1.677                | 0.525         | 0.437               | -0.013             | 0.982                     | 0.521      |
| 1991 | 8                | 1.328             | 1.554             | 0.604              | 0.707              | 1.594                | 0.547         | 0.456               | -0.015             | 0.976                     | 0.523      |
| 2001 | 7                | 1.303             | 1.529             | 0.626              | 0.735              | 1.586                | 0.550         | 0.464               | -0.010             | 0.983                     | 0.531      |

**Abb 5 Strukturelle Indizes der einzelnen Baumarten.** M: Durchmischung, T1: BHD-Differenzierung zum ersten Nachbarn, DD: Dimensionsdominanz. X-Achse: Werte (M) oder Wertebereiche (T1 und DD) der Indizes. Im Falle von M und T1 steht M für den Mittelwert des Indexes (ein Wert zwischen 0 und 1). Y-Achse: relativer Anteil der Bäume in der entsprechenden Werteklasse des Indexes. Für Wertebereiche und deren Interpretation siehe Tabelle 1.



Das ist aber vermutlich nur eine temporäre Situation, weil beide Baumarten eine positive Entwicklungstendenz aufweisen und sicher allmählich in der sozialen Bestandeshierarchie aufsteigen werden.

Im Allgemeinen hat sich die Brauchbarkeit der verwendeten Strukturindizes bestätigt. Sie erlauben eine grundlegende Analyse der Bestandesstruktur und ihrer zeitlichen Dynamik. Sogar die Durchschnittswerte der einzelnen Indizes sind sehr aufschlussreich. Mit ihrer Hilfe kann auch die wechselnde Rolle von einzelnen Baumarten im Bestandaufbau analysiert werden. Weiter können die absoluten Werte der Indizes, die für Naturwälder berechnet worden sind, als Referenzgrößen für bewirtschaftete Wälder dienen.

## Diskussion und Folgerungen

Der Teil des Białowieża-Nationalparks, der unter Totalschutz steht, umfasst eine Fläche von rund 5000 ha und stellt ein Mosaik von vielen verschiedenen Standortstypen und Entwicklungsphasen dar. Auf einer solchen Fläche sind selbstverständlich verschiedene Entwicklungsmuster zu beobachten. Die beiden Waldgesellschaften und die entsprechenden Standortstypen, die in dieser Arbeit analysiert werden, sind im Białowieża-Nationalpark recht weit verbreitet und nehmen rund 9% (*Pino-Quercetum*) und 28% (*Tilio-Carpinetum typicum*) der Gesamtfläche des Parks ein (Michalczuk 2001). Zweifellos ist die Tatsache, dass die langfristige Dynamik der beiden Waldgesellschaften aufgrund nur einer Beobachtungsfläche aufgezeigt wurde, bei Interpretation der Ergebnisse zu berücksichtigen. Es muss aber betont werden, dass die untersuchte Fläche keine Ausnahme ist. Vielmehr sind die gleichen Tendenzen praktisch in allen fünf Dauerbeobachtungsflächen festgestellt worden (Bernadzki et al 1998), und zwar insbesondere dort, wo beide Waldgesellschaften durch eine Übergangszone verbunden sind und in den letzten Jahrzehnten keine grossflächigen Störungen auftraten. Die auf der Untersuchungsfläche festgestellten Tendenzen können daher als eines der wichtigsten Entwicklungsmuster der letzten Jahrzehnte im Białowieża-Nationalpark betrachtet werden.

Dieses Muster ist vor allem durch einen starken Baumartenwandel gekennzeichnet. Dies, obwohl die starke BHD-Differenzierung (und vermutlich auch die grossen Altersunterschiede), die im Jahr 1936 für die vier Hauptbaumarten Föhre, Birke, Eiche und Fichte charakteristisch war, damals vermuten liess, dass die untersuchten Bestände sich in einem dynamischen Gleichgewichtszustand befänden. Zum Zeitpunkt der ersten Aufnahme wurden denn auch keine eindeutigen Spuren menschlicher Tätigkeit beobachtet, die zu einer wesentlichen Störung der Baumartenzusammensetzung oder der Be-

standesstruktur hätten führen können (Włoczewski 1954). Daher wurde erwartet, dass in der weiteren Bestandesentwicklung hauptsächlich Einzelbäume bzw. kleine Baumgruppen absterben und allmählich von Bäumen gleicher Art ersetzt würden.

In Wirklichkeit kam auf der untersuchten Fläche schon nach 13 Jahren zahlreicher Lindennachwuchs zum Vorschein. Diese Baumart war am Anfang nur durch zwei Individuen vertreten. Es ist anzunehmen, dass die Lindenverjüngung schon früher vorhanden war, aber kein Baum die BHD-Grenze von 5 cm erreichte. Paczoski (1930) hat in den 20er-Jahren des 20. Jahrhunderts zahlreiche Lindenverjüngungen beschrieben, wobei seiner Ansicht nach diese nur bei sehr günstigen Verhältnissen in obere Bestandesschichten hätten einwachsen können. In Realität spielte die Linde im Białowieża-Nationalpark eine immer grössere Rolle, hauptsächlich im *Tilio-Carpinetum* und in den Übergangszonen zu anderen Waldgesellschaften, vor allem zum *Pino-Quercetum*. Das *Tilio-Carpinetum* wurde pflanzensoziologisch erst in den 60er-Jahren des 20. Jahrhunderts als osteuropäische Variante des *Galio-Carpinetum* und des *Stellario-Carpinetum* definiert (Traczyk 1962). Noch Anfang der 70er-Jahre des 20. Jahrhunderts wurde diese Waldgesellschaft als *Quercus-Carpinetum typicum* Tx. beschrieben (Zareba 1972). Bemerkenswert ist auch, dass rund 50 Jahre früher Paczoski (1927) eine Waldgesellschaft mit einem hohen Eichenanteil unter dem Namen *Quercetum pedunculatae* als natürliche Vegetationseinheit erfasste und deren Fläche in den Białowieża-Waldungen auf rund 500 ha schätzte.

Die Linde tauchte auch im *Pino-Quercetum* auf, ihre Rolle blieb hier aber verhältnismässig bescheiden. Eine andere Baumart, welche während der Beobachtungsperiode immer zahlreicher heranwuchs, ist die Hagebuche. Obwohl sie in den ersten Aufnahmen noch fehlte, nimmt sie jetzt mengenmässig den ersten Platz ein. Das Auftreten der Hagebuche erfolgte langsamer und später als das der Linde, aber ihre Ausbreitung ist nicht auf das *Tilio-Carpinetum* beschränkt. Im Jahr 2001 trat sie ziemlich gleichmässig auf der ganzen Beobachtungsfläche auf. Die Anwesenheit der Hagebuche in den unteren Bestandesschichten hat weitreichende Konsequenzen: Die Hagebuche übt infolge ihrer starken Beschattung und ihrer grossen Produktion an leicht abbaubaren Blättern einen starken Einfluss auf den Standort aus. Unter solchen Verhältnissen haben nicht nur Birke und Föhre, sondern auch die Fichte, welche in den Białowieża-Waldungen als schattenertragende Baumart gilt und damit der Hagebuche sehr nahe steht, keine Chance, sich zu verjüngen. Dies bedeutet, dass beide Waldgesellschaften sich insbesondere in den unteren Bestandesschichten angleichen, obwohl sie in verschiedenen topografischen Verhältnissen vorkommen und auch die Bodeneigenschaften unter-

schiedlich sind (Bernadzki et al 1998). Die Homogenisierungstendenzen machen sich auch in der Krautschicht bemerkbar – vor allem durch den Ausfall jener Arten, die weniger anspruchsvoll und lichtbedürftiger sind (Paluch 2001).

Das Verhalten der einzelnen Baumarten war während der ganzen Beobachtungsperiode in allen Waldgesellschaften einheitlich (Bernadzki et al 1998): Keine Baumart hat in einer Waldgesellschaft an Bedeutung verloren und dafür in einer anderen an Bedeutung gewonnen.

Sofern keine unvorhergesehenen Ereignisse auftreten und die bisherige Bestandesentwicklung noch 30 bis 40 Jahre anhält, werden die vier Baumarten, die zu Beobachtungsbeginn bestandesbildend waren, nur noch beschränkt vorkommen und durch Linden und Hagebuchen ersetzt werden. Birken, Föhren und allenfalls sogar die Fichte dürften vollständig ausfallen. Nur die Eiche wird dank ihrer Langlebigkeit und ihrer starken sozialen Stellung noch lange als Bestandeselement auftreten. Der aktuelle Gesundheitszustand lässt allerdings Zweifel an der Zukunft der Eiche aufkommen.

Eine Diskussion der beobachteten Entwicklungen im Kontext anderer wissenschaftlicher Untersuchungen ist dadurch erschwert, dass Wälder, die seit längerer Zeit nicht mehr bewirtschaftet werden und eine ähnliche Nutzungsgeschichte, Standortstruktur und Baumartenzusammensetzung aufweisen, generell fehlen. Untersuchungen in den bis heute erhaltenen, eher bescheidenen Naturwaldresten zeigen allerdings, dass die Baumartenzusammensetzung selten stabil ist (Parker et al 1985, Peterken & Jones 1987, Ward & Parker 1989, Glitzenstein et al 1990, Cho & Boerner 1991, Masaki et al 1992, Roloff 1992, Andrzejczyk & Brzeziecki 1995, Jeschke 2003). Die Situation, dass Baumarten, die zu einem gewissen Zeitpunkt in einem Bestand dominieren, durch andere ersetzt werden, kommt häufig vor. Bis vor kurzem wurde dieser Prozess meistens als Ergebnis der Aufgabe einer früheren Nutzungsform interpretiert. Dabei wurde angenommen, dass die Zunahme einiger Baumarten und die Abnahme anderer ein Beweis für die Regeneration der natürlich vorkommenden Waldgesellschaft nach der Aufgabe der Nutzung sei (Malmer et al 1978, Kwiatkowska & Wyszomirski 1988, Olaczek 1990, Cho & Boerner 1991, Dziewolski 1991, Sokołowski 1991a, Masaki et al 1992, Roloff 1992). Gegenwärtig wird der Baumartenwandel immer häufiger als Ergebnis von veränderten Umweltbedingungen (Klima, Luft, Boden, Wasserbilanz) interpretiert (Malmer et al 1978, Kowalski 1992, Kuhn et al 1987, Sokołowski 1991b, Andrzejczyk & Brzeziecki 1995).

Die Frage, welche Ursachen zur starken Veränderung der Baumartenzusammensetzung im Białowieża-Urwald geführt haben, ist nicht eindeutig zu beantworten. Eine Erklärung könnte die oben ge-

nannte Regenerationshypothese bieten: Einige Wissenschaftler (vgl. Faliński 1986) betrachteten den übermässig hohen Wildbestand in der Zeit, als die Białowieża-Waldungen das Jagdgebiet des russischen Zaren waren (1888–1914), als die Hauptursache für die Veränderungen in der Baumartenzusammensetzung. Bernadzki et al (1998) haben aber gezeigt, dass die Wild-Hypothese alleine nicht ausreicht, um die Vielfalt der beobachteten Entwicklungen zu erklären. Es darf angenommen werden, dass nicht nur der hohe Wildbestand, sondern auch andere Nutzungsformen wie beispielsweise die Produktion von Pottasche und Holztee, die Zeidlerei oder Plünderungshiebe viele Störungen verursacht haben. Trotzdem sind die Białowieża-Waldungen als die am besten erhaltenen Tieflandnaturwälder in Europa anerkannt (Faliński 1986).

Wenn die aktuelle Bestandesdynamik ausschliesslich als Gesellschaftsregeneration betrachtet würde, müsste man annehmen, dass die Białowieża-Waldungen in der Vergangenheit sehr starken Umwandlungen unterzogen worden wären. Im Fall der Beobachtungsfläche würde das bedeuten, dass die Hagebuche vollständig und die Linde zum grossen Teil zugunsten von Föhre, Fichte, Birke und Eiche eliminiert worden wären. Nach dem aktuellen Kenntnisstand über die Geschichte und die Nutzungsformen der Białowieża-Waldungen erscheint ein solches Szenario wenig wahrscheinlich (Faliński 1986). Es wird daher angenommen, dass die vom Menschen direkt oder indirekt beeinflussten Faktoren höchstens die natürliche Entwicklung der Bestände modifiziert, nicht aber total verändert haben.

Das Ausmass und das Tempo der beobachteten Veränderungen im Białowieża-Nationalpark können daher nicht allein mit der Regenerationshypothese erklärt werden. Heute bestehen zahlreiche Hinweise, dass die Standortsproduktivität in den europäischen Wäldern seit dem letzten Jahrhundert zunimmt (Spiecker et al 1996, Bernadzki et al 2001). Die Ursachen dafür sind mannigfaltig, als wichtigste werden meistens die Klimaveränderung und die Stickstoffdüngung aus der Luft erwähnt. Die Klimadaten zeigen in Białowieża eine Tendenz zu höheren Wintertemperaturen und zu geringeren Niederschlägen während der Vegetationszeit (Bernadzki et al 1998). Auch der Eintrag von Schwefelverbindungen (ca. 13 kg/ha pro Jahr) und Stickstoff (ca. 11 kg/ha pro Jahr) aus der Atmosphäre kann nicht unbeachtet bleiben. Obwohl dieser in den Białowieża-Waldungen kleiner ist als in anderen Regionen Polens, überschreitet er die kritische Belastungsgrenze für natürliche Wälder eindeutig (Malzahn 2002). Sowohl die milderen Wintertemperaturen wie auch die Stoffeinträge aus der Atmosphäre begünstigen die beiden anspruchsvollen Laubbaumarten Linde und Hagebuche.

Die Veränderungen in der Baumartenzusammensetzung, welche sogar zur vollständigen Umwandlung der Struktur und Funktion der Waldgesellschaften führen, stellt das Konzept der potenziellen natürlichen Vegetation in Frage, insbesondere wenn dieses auf keine bestimmte Zeitperiode bezogen ist.

Diese Veränderungen haben auch Konsequenzen für die multifunktional genutzten Wälder und speziell für die Wirtschaftswälder. Die Tatsache, dass unter Naturwaldbedingungen die Hagebuche und die Linde die Föhre, Fichte und Eiche verdrängen, hat eine andere Bedeutung als im Wirtschaftswald. Bis heute wird ein überwiegender Teil der Białowieża-Waldungen multifunktional, also auch zur Holzproduktion, genutzt. Für die Holznutzung sind vor allem diejenigen Baumarten wichtig, welche aus den Beständen des Naturwaldreservates verdrängt werden. Daher sind für die Erfüllung der Produktionsfunktion waldbauliche Massnahmen, welche die wirtschaftlich wichtigen, standorttauglichen Baumarten begünstigen, in Betracht zu ziehen. Dies bedeutet, dass mittels Kopieren der natürlichen Prozesse der multifunktionelle Charakter dieser Wälder nicht erhalten werden kann (Brang 2005). Die Erhaltung der Multifunktionalität ist nicht so einfach und muss auch nach ökonomischen, sozialen und weiteren Gesichtspunkten betrachtet werden. Weil in der kurzen Zeit von 60 bis 80 Jahren eine so grosse Veränderung eingetreten ist und die Prognosen für die Zukunft sehr unsicher sind, ist zudem der von Schütz (1989) formulierte Grundsatz der waldbaulichen Risikoverteilung auf möglichst viele Baumarten weiterhin aktuell. ■

Eingereicht: 31.3.2006, akzeptiert (mit Review): 31.10.2007

## Dank

Wir bedanken uns herzlich bei Andreas Zingg und Peter Brang (WSL, Birmensdorf) für die unschätzbare Sprachhilfe, die wertvollen Kommentare und Verbesserungsvorschläge. Andreas Zingg danken wir zusätzlich für die Anregung, diese Arbeit vorzubereiten.

## Literatur

ALBRECHT L (1988) Ziele und Methoden forstlicher Forschung in Naturwaldreservaten. Schweiz Z Forstwes 139: 373–387.  
 ANDRZEJCZYK T, BRZEZIECKI B (1995) The structure and dynamics of old-growth *Pinus sylvestris* (L.) stands in the Wigry National Park, north-eastern Poland. Vegetatio 117: 81–94.

BERNADZKI E, BOLIBOK L, BRZEZIECKI B, ZAJĄCZKOWSKI J, ŻYBURA H (1996) Rozwój drzewostanów naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego w okresie od 1936 do 1996 roku. Warszawa: Fundacja Rozwój SGGW. 271 p.  
 BERNADZKI E, BOLIBOK L, BRZEZIECKI B, ZAJĄCZKOWSKI J, ŻYBURA H (1998) Compositional dynamics of natural forests in the Białowieża National Park, northeastern Poland. J Veg Sci 9: 229–238.  
 BERNADZKI E, BRZEZIECKI B, RABCZUK A (2001) Raumzeitliche Dynamik des Durchmesserzuwachses in natürlichen Mischbeständen des Białowieża-Urwaldes. Beitr Forstwirtschaftslandsch.ökol 35( 4): 166–170.  
 BRANG P (2005) Virgin forests as a knowledge source for silviculture: reality or myth? For Snow Landsc Res 79 (1–2): 19–32.  
 BÜCKING W (1997) Naturwald, Naturwaldreservate, Wildnis in Deutschland und Europa. Forst Holz 52: 515–522.  
 CHO DS, BOERNER REJ (1991) Canopy disturbance patterns and regeneration of *Quercus* species in two Ohio old-growth forests. Vegetatio 93: 9–18.  
 DZIEWOLSKI J (1991) Natural development of forest stands in the Pieniny National Park over the period of 51 years (1936–1987) (Polish with English summary). Ochrona Przyrody 49: 111–128.  
 FALIŃSKI JB (1986) Vegetation dynamics in temperate lowland forests. Ecological studies in Białowieża forest. Dordrecht: Junk. 537 p.  
 GLITZENSTEIN JS, CANHAM CD, MCDONNELL MJ, STRENG DR (1990) Effects of environment and land-use history on upland forests of the Cary Arboretum, Hudson Valley, New York. Bull Tor Bot Club 117: 106–122.  
 JESCHKE L (2003) Natural development of forests in the lowland of northern Germany and consequences for nature conservation. In: Hamor F, Commarmot B, editors. Natural forests in the temperate zone of Europe – values and utilization. International Conference in Mukachevo, Transcarpathia, Ukraine. October 13–17, 2003. Abstracts. Birmensdorf: Eidg. Forsch.anstalt Wald Schnee Landsch. 276 p.  
 KOWALSKI M (1992) Ecological succession in Polish forests. Folia For Pol 34A: 5–18.  
 KUHN N, AMIET R, HUFSCHEMID N (1987) Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. Allg Forst Jagdztg 158: 77–84.  
 KWIATKOWSKA AJ, WYSZOMIRSKI T (1988) Decline of *Potentilla albae-Quercetum* phytocoenoses associated with the invasion of *Carpinus betulus*. Vegetation 75: 49–55.  
 LEIBUNDGUT H (1959) Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweiz Z Forstwes 110: 111–124.  
 LEIBUNDGUT H (1982) Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern: Haupt. 308 p.  
 MALMER N, LINDGREN, PERSSON S (1978) Vegetational succession in a South Swedish deciduous wood. Vegetatio 36: 17–29.  
 MALZAHN E (2002) Monitoring zagrożeń i zanieczyszczenia środowiska leśnego Puszczy Białowieskiej. Kosmos 51: 435–441.  
 MASAKI T ET AL (1992) Community structure of a species rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, Central Japan. Vegetatio 98: 97–111.  
 MEYER P (1997) Probleme und Perspektiven der Naturwaldforschung am Beispiel Niedersachsens. Forstarchiv 68: 87–98.

- MICHALCZUK C (2001)** Siedliska i drzewostany Białowieskiego Parku Narodowego (Forest habitats and tree stands of the Białowieża Nationalpark). *Phytocoenosis Supplementum Cartographiae Geobotanicae* 13: 5–22.
- NAGEL J (1999)** Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumkundlichen Simulationssystems für Nordwestdeutschland. Frankfurt a.M.: Sauerländer. 122 p.
- OLACZEK R (1990)** The impact of forestry on forest vegetation. In: Szujewski A, editor. *Response of forest ecosystems and their components to human disturbance* (in Polish). Warszawa: Wydawnictwo SGGW-AR. pp. 32–36.
- PACZOSKI J (1927)** Dąbrowy Białowieży (Eichenwälder von Białowieża). Poznań: Drukarnia Rynku Drzewnego i Przeglądu Leśniczego. 50 p.
- PACZOSKI J (1930)** Lasy Białowieży (Waldungen von Białowieża). Poznań: Rada Ochrony Przyrody. 575 p.
- PALUCH R (2001)** Zmiany zbiorowisk roślinnych i typów siedlisk w drzewostanach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego. *Sylvan* 145: 73–81.
- PARKER GR, LEOPOLD DJ, EICHENBERGER JK (1985)** Tree dynamics in an old-growth, deciduous forest. *For Ecol Manage* 11: 31–57.
- PETERKEN GF, JONES EW (1987)** Forty years of change in Lady Park Wood: the old-growth stands. *J Ecol* 75: 477–512.
- ROLOFF A (1992)** Mögliche Auswirkungen des Treibhauseffektes auf die Konkurrenzsituation in Waldökosystemen. *Forstarchiv* 63: 4–10.
- SCHÜTZ JP (1989)** Waldbauliches Verhalten und Veränderung der bisherigen Waldbaukonzepte in durch komplexe Schäden gestörten Wäldern. In: Bucher JB, Bucher-Wallin I, editors. *Air pollution and forest decline* (volume 1). Teufen: Flück-Wirth. pp. 343–347.
- SOKOŁOWSKI AW (1991A)** Changes in species composition of forest associations in the nature reserves of the Białowieża Forest (Polish with English summary). *Ochrona Przyrody* 49: 63–78.
- SOKOŁOWSKI AW (1991B)** Changes in species composition of a mixed Scots Pine-Norway Spruce Forest at the Augustów Forest during the period 1964–1987. *Folia For Pol* 33A: 5–23.
- SPIECKER H, MIELIKÄINEN K, KÖHL M, SKOVSGAARD JP, EDITORS (1996)** Growth trends in European forests: studies from 12 countries. Berlin: Springer. 372 p.
- TRACZYK T (1962)** Materiały do geograficznego zróżnicowania łąk w Polsce. *Acta Soc Bot Pol* 31: 275–304.
- WARD JS, PARKER GR (1989)** Spatial dispersion of woody regeneration in an old-growth forest. *Ecology* 70: 1279–1285.
- WŁOCZEWSKI T (1954)** Materiały do poznania zależności między drzewostanem i glebą w przestrzeni i w czasie. *Prace IBL* 123: 161–249.
- ZARĘBA R (1972)** Charakterystyka fitosocjologiczna powierzchni badawczej w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego. *Folia For Pol* 20: 53–66.
- ZUKRIGL K (1991)** Ergebnisse der Naturwaldforschung für den Waldbau; *Schr.reihe Veg.kd* 21: 233–247.

## Langfristige Entwicklung von zwei Waldgesellschaften im Białowieża-Urwald

In vorliegendem Aufsatz werden die Ergebnisse einer langfristigen Untersuchung der natürlichen Entwicklung zweier Waldgesellschaften auf einer Probefläche im Białowieża-Nationalpark in Polen dargestellt. Bei den Waldgesellschaften handelt es sich um das *Pino-Quercetum* und das *Tilio-Carpinetum typicum* mit den Hauptbaumarten *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula sp.*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* und *Carpinus betulus*. Beide Waldgesellschaften haben sich seit 1936 in ihrer Baumartenzusammensetzung und in ihrer Struktur stark verändert. Die vier Baumarten Föhre, Birke, Eiche und Fichte, die 1936 in den untersuchten Beständen dominiert haben, wurden allmählich durch Linde und Hagebuche ersetzt. Gleichzeitig zeigt die Analyse von Strukturparametern eine starke Tendenz zur Homogenisierung der vertikalen Bestandesstruktur. Mögliche Ursachen der beobachteten Dynamik sind vermutlich sowohl die Aufgabe früherer Nutzungsformen wie auch die Klimaveränderung und der Stoffeintrag aus der Atmosphäre. Der festgestellte Baumartenwechsel führt zur Schlussfolgerung, dass die multifunktionell genutzten Wälder in der Regel nicht durch einfaches Kopieren der im Naturwald ablaufenden Prozesse gesichert werden können.

## Évolution à long terme de deux associations végétales dans la forêt vierge de Białowieża

Le présent article expose les résultats d'une étude de longue durée sur l'évolution naturelle de deux associations végétales dans une placette du Parc national de Białowieża en Pologne. Il s'agit du *Pino-quercetum* et du *Tilio-carpinetum typicum*, dont les principales essences sont *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula sp.*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* et *Carpinus betulus*. Ces deux associations se sont fortement modifiées depuis 1936, tant dans la composition de leurs espèces que dans leur structure. Les quatre essences principales (pin, bouleau, chêne et épicéa), qui dominaient les peuplements étudiés en 1936, ont été progressivement remplacées par le tilleul et le charme. Simultanément, l'analyse des paramètres structurels montre que la structure verticale des peuplements a une forte tendance à s'homogénéiser. Les causes possibles de cette dynamique résident probablement à la fois dans l'abandon de formes antérieures d'exploitation, dans les changements climatiques et dans les immissions de substances de l'atmosphère. Les modifications dans la composition des essences laissent conclure que la pérennité des forêts multifonctionnelles ne peut en général pas être garantie par une simple copie des processus se déroulant dans les forêts naturelles.