

**TOMASZ JELONEK, WITOLD PAZDROWSKI, MAGDALENA ARASIMOWICZ,
ARKADIUSZ TOMCZAK, JAROSŁAW SZABAN**

Wpływ siedliska i klasy biologicznej drzewa na wydajność korony u sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.)

The effect of site quality and biological tree class on the crown productivity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

ABSTRACT

Jelonek T., Pazdrowski W., Arasimowicz M., Tomczak A., Szaban J. 2009. Wpływ siedliska i klasy biologicznej drzewa na wydajność korony u sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). Sylwan 153 (5): 304-322.

Investigations were conducted on 48 Scots pines coming from 16 natural sites in northern Poland. This study was an attempt to analyse relationships between crown parameters of model trees and the stem conduction area in terms of site conditions, age and social diversification of the stand. Analyses showed that there is a strong dependency between crown volume and the volume and area of the xylem (sapwood) responsible for the conduction of water with minerals. Indexes of crown transpiration productivity analysed in the study seem to reflect reliably relations found in the forest phytocenoses and are confirmed in physiological dependencies between the transpiration apparatus, the vascular zone and tree height determined by the occupied social class in the forest community. It may be assumed that sapwood area (physiologically active) is characterised by the variable hydraulic conductivity, probably being the function of age and specific individual characters. In order to maintain the flow of transpiration, optimal for growth conditions, a tree as every living organism exhibits a certain adaptation ability, which makes it possible to meet the above conditions and cope with competition in the community.

KEY WORDS

site quality, biosocial class, crown productivity, Scots pine

ADDRESSES

Tomasz Jelonek ⁽¹⁾ – e-mail: tjelonek@au.poznan.pl

Witold Pazdrowski ⁽¹⁾

Magdalena Arasimowicz ⁽²⁾

Arkadiusz Tomczak ⁽¹⁾

Jarosław Szaban ⁽¹⁾

⁽¹⁾ Katedra Użytkowania Lasu; Uniwersytet Przyrodniczy; ul. Wojska Polskiego 71A; 60-625 Poznań

⁽²⁾ Zakład Ekofizjologii Roślin; Wydział Biologii; Uniwersytet Adama Mickiewicza; ul. Umultowska 89; 61-614 Poznań

Wstęp

Transport wody w ksylemie odbywa się na skutek pompowania pod zwiększonym ciśnieniem i zasysania poprzez podciśnienie. Zjawiska te są wynikiem parcia korzeniowego oraz podciągania słupa wody związanego z procesem transpiracji. Siła ssąca w liściach roślin drzewiastych osiąga 100-150 kPa, jednakże utrzymanie słupa wody pod napięciem wymaga współdziałania dodatkowych sił, tj. kohezji i adhezji [Nobel 1999; Kopcewicz, Lewak 2005]. Siły te wraz z wywołanym transpiracją podciśnieniem hydrostatycznym powodują podciąganie słupa wody na znaczne wysokości. Na szybkość przepływu cieczy w ksylemie wpływa powierzchnia systemu przewodzącego oraz wielkość oporów, jakie napotyka woda na drodze swojego przepływu.

Powierzchnię przewodzącą odnosi się na ogół do powierzchni lub masy aparatu transpirującego i wyraża jako względną powierzchnię przewodzenia.

Pionierskie badania nad biomasą ulistnienia w powiązaniu z elementami drewna prowadził na wybranych środkowoeuropejskich gatunkach drzew Burger [1929, 1941]. Badania cytowanego autora nad oszacowaniem poziomu biomasy były kontynuowane przez wielu badaczy [Marks 1974; Mohler i in. 1978; Albrektson 1980], co w konsekwencji doprowadziło do szybkiego rozwoju badań nad zależnościami pomiędzy biomasą ulistnienia a tkanką drzewną różnych części drzewa.

Jest wiele dowodów na istnienie zależności między biomasą ulistnienia bądź wielkością koron a powierzchnią poprzeczną przekroju części przewodzącej. Jedna z teorii (Pipe Model Theory – PMT, teoria modelu rur) została zaproponowana przez Shinozaki i in. [1964a, b]. W celu oszacowania biomasy ulistnienia drzewa oraz produkcji bielu teorię tę rozwinęło wielu badaczy [Waring i in. 1982; Marchand 1983; Albrektson 1984; Whitehead i in. 1984; Robichaud, Methven 1992; Mäkelä, Albrektson 1992; Berninger, Nikinmaa 1994; Vanninen i in. 1996; Yukihiko 1998; Mäkelä, Vanninen 2001]. PMT postuluje, iż występuje znacząca współzależność między aktywną powierzchnią przekroju poprzecznego pnia (bielem) a ulistnieniem korony (masą, powierzchnią aparatu asymilacyjnego), o czym świadczy wysoce istotna regresja pomiędzy płaszczyzną powierzchni bielu a powierzchnią korony. Zależność ta została zweryfikowana dla różnych gatunków, zróżnicowanych warunków wzrostu, jak również dla różnych klas wieku.

Vanninen i in. [1996] przeprowadzili badania nad zależnością biomasy ulistnienia a wiekiem, wysokością drzewa, powierzchnią bielu oraz powierzchnią podstawy korony na tle warunków wzrostu i rozwoju drzewa. Według tych badaczy występuje linearna zależność pomiędzy biomasą igieł a powierzchnią przekroju bielu u podstawy korony ($R^2=0,87$). Analizowane związki zmieniały się w zależności od warunków wzrostu i rozwoju drzewa, w tym również siedliska, co wskazywałoby na jego rolę w kształtowaniu się analizowanych zależności. Autorzy ci wykazali ponadto silny związek między powierzchnią zewnętrzną (płaszczem) korony a biomasą igieł ($R^2=0,85$). Stwierdzono również większą ilość biomasy igieł na jednostkę powierzchni bielu u drzew wzrastających na mniej żyznym siedlisku, co może być związane z mniejszą aktywnością fizjologiczną aparatu asymilacyjnego w porównaniu z aparatem asymilacyjnym u drzew rosnących na żyzniejszym siedlisku. Przyczyn takiego stanu rzeczy można upatrywać także w mniejszej aktywności przewodzenia (transportowej) bielu u drzew rosnących na uboższych siedliskach.

Z kolei Chiba i in. [1988] przedstawili teorię wzrostu drzewa jako procesu kierowanego przez przemieszczającą się koronę. Osawa i in. [1991] rozwinęli tę teorię wzrostu drzewa jako model Profile Theory (PT). Przyjęli, iż nie ma żadnej zmiany w czasie we względnym pionowym rozmieszczeniu biomasy ulistnienia oraz, że powierzchnia przekroju poprzecznego bielu wzrasta wraz ze wzrostem powierzchni ulistnienia, a związek ten jest stały w okresie życia drzewa w całej strzale. Istnieją również dowody świadczące przeciw teorii modelu rur. Mäkelä i Vanninen [2001] stwierdzili, iż stosunek masy ulistnienia do powierzchni przekroju poprzecznego gałęzi szybko maleje w dolnej części korony, a jego zmiana jest dynamiczniejsza od procesu twardzienia w gałęziach. Może to świadczyć, że aktywne rury nie zawsze mogą być utożsamiane z białem, co stanowi dowód przeciw PMT.

Robichaud oraz Methven [1992] w badaniach nad aplikacyjnym znaczeniem PMT wskazali na brak istotnych zależności pomiędzy biomasą ulistnienia a wiekiem drzewa, jakością siedliska oraz wielkością stoiska. Uzyskano jednak istotną zależność między biomasą ulistnienia a powierz-

chnią przekroju poprzecznego bielu, co potwierdziło dotychczasowe badania i poparło hipotezę o możliwości szacowania biomasy na podstawie powierzchni przewodzącej.

Assmann [1968] wykazał silne wahania w wydajności aparatu asymilacyjnego u różnych drzew tego samego gatunku. Im mniej korzystne warunki siedliskowo-klimatyczne, tym potrzebna jest większa ilość liści do wytworzenia tej samej ilości tkanki drzewnej. Stąd też czasami drzewa o dużych koronach produkują mniej drewna od osobników tego samego gatunku o mniejszych koronach, ale wzrastających w odmiennych warunkach siedliskowych, klimatycznych, a nawet rosnących w tym samym drzewostanie.

Ponadto badania przeprowadzone przez Schmidta [1953], Burgera [1937] oraz Lemke [1966] wskazują, iż na możliwości produkcyjne aparatu asymilacyjnego istotnie wpływa szereg czynników. Oprócz wyżej wspomnianego należy tu również wymienić stopień przystosowania się drzewa do warunków określonego siedliska (zdolność adaptacyjna organizmu), jak i dobór odpowiednich ekotypów dostosowanych do lokalnych warunków glebowo-klimatycznych.

Istotny wpływ na wydajność koron wywiera wiek fizjologiczny drzew. Według danych liczbowych zaprezentowanych przez Assmanna [1968] największą wydajność osiągają drzewa o pierśnicy 20-25 cm i wysokości 12-20 m z pochodzącego z nasion drzewostanu jednowiekowego.

Przeprowadzone przez Denglera [1937] badania nad wydajnością koron sosen wykazały, iż drzewa o najmniejszych powierzchniach rzutu korony odznaczały się największą wydajnością tej powierzchni. Eckmüllner oraz Sterba [2000] wykazali występowanie zależności pomiędzy kondycją korony, masą igieł a powierzchnią bielu u norweskiego świerka pospolitego. Stwierdzili oni, iż masa igieł na jednostkę powierzchni podstawy korony nie zależy od siedliska i wieku, natomiast wydajność korony bezpośrednio zależy od masy igieł.

Istnieje potrzeba prowadzenia dalszych badań w poszukiwaniu odpowiedzi na pytanie o związek wielkości korony drzewa ze strukturą drewna oraz poszukanie uniwersalnych, prostych do wyznaczenia wskaźników służących do określenia wydajności koron pojedynczych drzew oraz całych drzewostanów.

Celem pracy jest ustalenie wpływu warunków wzrostu (siedliska i pozycji biosocjalnej drzewa w drzewostanie) na związek między cechami korony a przewodzącą (fizjologicznie aktywną) częścią ksylemu u sosny zwyczajnej. Celem pracy jest również próba określenia wskaźników wydajności transpiracyjnej korony w oparciu o związki między wielkością korony drzewa a makrostrukturą jego drewna przy użyciu charakterystyk aparatu asymilacyjnego i cech elementów przewodzących drewna pomierzonych na drzewach leżących (ściętych).

Material i metody

W badaniach analizowano drzewa sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) w wieku od 32 do 114 lat, wyrosłe w warunkach siedliskowych typów lasu boru świeżego i boru mieszanego świeżego (tab. 1) pochodzące z warstwy głównej drzewostanu (trzy pierwsze klasy Krafta).

Badania przeprowadzono w północnej Polsce na terenie Nadleśnictwa Miastko (RDLP Szczecinek) (54°01'N 16°59'E). Powierzchnie badawcze założono na 16 stanowiskach w sosnowych drzewostanach gospodarczych. W każdym badanym drzewostanie założono reprezentatywną półhektarową powierzchnię próbną, na której pomierzono pierśnicę wszystkich drzew oraz wysokość proporcjonalnie do liczebności w przyjętych (2 cm) stopniach grubości.

Wyboru drzew próbnych dokonano jednocześnie na podstawie metody dendrometrycznej Uricha II [Grochowski 1973] oraz klasyfikacji opracowanej przez Krafta [1884] obejmując jej pierwsze trzy klasy, tj. drzewa górujące, panujące i współpanujące (drzewostan główny). W pracy

Tabela 1.

Charakterystyka drzew próbnych
Characteristics of the sample trees

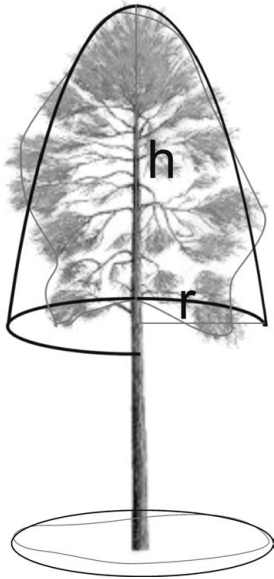
| Miara statystyczna | Wiek [lata] | Długość korony [m] | Średnica podstawy korony [m] | Objętość korony [m ³] | Pierśnica [cm] | Wysokość drzewa [m] |
|-----------------------------|-------------|--------------------|------------------------------|-----------------------------------|----------------|---------------------|
| Siedlisko Bśw | | | | | | |
| Średnia | 68 | 7,3 | 4,0 | 57,31 | 24,3 | 21,3 |
| Odchylenie standardowe | 26,6 | 2,4 | 1,3 | 48,34 | 8,4 | 3,4 |
| Współczynnik zmienności [%] | 39,2 | 32,2 | 32,7 | 84,3 | 34,4 | 16 |
| Siedlisko BMśw | | | | | | |
| Średnia | 70 | 7,2 | 3,7 | 51,30 | 24,2 | 21,7 |
| Odchylenie standardowe | 25,1 | 2,0 | 1,5 | 43,36 | 7,2 | 4,6 |
| Współczynnik zmienności [%] | 36 | 26,4 | 39 | 84,5 | 29,6 | 21,3 |
| Klasa Krafta I | | | | | | |
| Średnia | 70 | 8,7 | 4,5 | 80,82 | 29,02 | 23,2 |
| Odchylenie standardowe | 26 | 1,9 | 1,2 | 49,77 | 6,80 | 3,6 |
| Współczynnik zmienności [%] | 37,1 | 21,9 | 27,2 | 61,6 | 23,4 | 15,5 |
| Klasa Krafta II | | | | | | |
| Średnia | 69 | 7,5 | 3,9 | 53,28 | 24,66 | 21,5 |
| Odchylenie standardowe | 26 | 1,8 | 1,3 | 40,16 | 6,92 | 4,1 |
| Współczynnik zmienności [%] | 37,7 | 23,5 | 32,2 | 75,4 | 28,1 | 19,0 |
| Klasa Krafta III | | | | | | |
| Średnia | 67 | 5,6 | 3,1 | 28,82 | 19,11 | 19,8 |
| Odchylenie standardowe | 26,3 | 1,6 | 1,3 | 31,01 | 6,28 | 3,9 |
| Współczynnik zmienności [%] | 39,1 | 28,7 | 41,8 | 107,6 | 32,8 | 19,5 |

posłużono się prostą klasyfikacją Krafta opartą na jakościowej ocenie korony oraz wysokości drzewa w stosunku do jego najbliższego otoczenia. Klasyfikacja ta zakłada, iż dynamika wzrostu drzewa w drzewostanie znajduje odzwierciedlenie w usytuowaniu oraz budowie jego korony [Kraft 1884]. Aparat asymilacyjny korony określono szacunkowo na podstawie jej wielkości, wychodząc z założenia, iż istnieje ścisła zależność między wielkością korony a wielkością aparatu asymilacyjnego [Lemke 1966].

Na powierzchniach badawczych wybrano i ścięto 48 drzew próbnych. Były to sosny o zdrowej, prostej strzale i o symetrycznej, dobrze wykształconej koronie stosownie do danej klasy biologicznej, jaką zajmowało drzewo w drzewostanie. Przed ścięciem drzew próbnych dokonano na podstawie powierzchni rzutu koron pomiaru ich szerokości. Następnie zmierzono długość ich strzał, za którą przyjęto odległość między płaszczyzną rządu ścinającego a wierzchołkiem korony. Dokonano również pomiaru długości żywej korony, za którą przyjęto odległość pomiędzy pierwszą żywą gałęzią a wierzchołkiem korony (ryc. 1).

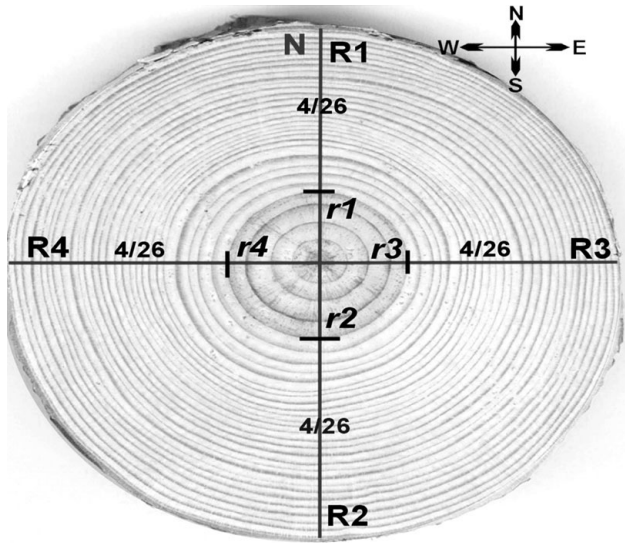
Wszystkie strzały ściętych drzew próbnych podzielono na sekcje, spośród których wycięto prostopadłe do osi podłużnej pnia krążki o grubości około 3 cm. Pierwszy krążek wycięto z płaszczyzny ścicia drzewa, a następne z płaszczyzny pierśnicy (1,3 m) oraz ze środków dwumetrowych sekcji.

W ramach prac laboratoryjnych na wyciętych krążkach po ich nieznacznym przesuszeniu i dokładnym wyszlifowaniu dokonano pomiarów szerokości pierścienia bielu oraz średnicy krążka na dwóch prostopadłych średnicach zorientowanych w kierunku północ-południe i wschód-zachód (ryc. 2).



Ryc. 1.

Schemat pomiaru korony
Diagram of crown measurement



Ryc. 2.

Pomiar promienia krążka, promienia twardej, szerokości pierścienia bielu oraz liczby słojów w strefie twardej i bielastej
Measurement of disc ray, heartwood ray, width of sapwood ring and the number of rings in the heartwood and sapwood zones

Na podstawie uzyskanych pomiarów wyliczono objętość i powierzchnię bielu oraz objętość każdej z sekcji, co posłużyło do obliczenia miąższości całej strzały i udziału w jej miąższości części bielastej. Określono również czynną powierzchnię przewodzącą na wysokości pierśnicy drzewa, za którą przyjęto zredukowaną powierzchnię bielastą, której powierzchnia odpowiada sumie słojów rocznych równych liczbie żywych okółków korony. Pomiaru terenowe posłużyły również do wyliczenia objętości koron, za które przyjęto objętości paraboloid obrotowych.

W celu ustalenia poszczególnych wskaźników i modelu transpiracyjnej wydajności koron sosny zwyczajnej z północnej Polski badano zależności pomiędzy powierzchnią i objętością części przewodzącej (bielu) a wybranymi parametrami koron, tj. objętością i powierzchnią podstawy korony. Uzyskane wyniki poddano analizie statystycznej (analiza wariancji oraz test istotności różnic między średnimi Tukey'a).

Wyniki

Sosny wzrastające na mniej zasobnym siedlisku (Bśw) cechowały się średnio mniejszą objętością bielu ($0,37 \text{ m}^3$) oraz większą objętością koron ($57,3 \text{ m}^3$) aniżeli sosny wyrosłe w warunkach BMśw, gdzie wartości te analogicznie wynosiły $0,39 \text{ m}^3$ i $51,3 \text{ m}^3$. Na obu porównywanych siedliskach średnia powierzchnia bielu na wysokości pierśnicy była podobna i wynosiła $0,032 \text{ m}^2$. Sosny z Bśw cechowały się również większą powierzchnią bielu u nasady korony oraz większą powierzchnią czynną części przewodzącej (zredukowana powierzchnia bielu) na wysokości pierśnicy w porównaniu do sosen wzrastających w warunkach zasobniejszego siedliska (BMśw) (tab. 1, 2).

Na podstawie przeprowadzonej analizy wariancji nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic w objętości korony, objętości bielu, jak również powierzchni bielu u nasady korony i czynnej powierzchni bielu pomiędzy rozpatrywanymi siedliskami ($p \leq 0,05$). Stwierdzono nato-

Tabela 2.

Charakterystyka części przewodzącej analizowanych strzał
 Characteristics of conduction part of analysed stems

| Miara statystyczna | Objętość bielu [m ³] | Powierzchnia bielu d _{1,3} [m ²] | Powierzchnia bielu u nasady korony [m ²] | Aktywna powierzchnia bielu d _{1,3} [m ²] |
|-----------------------------|--|---|--|---|
| Siedlisko Bśw | | | | |
| Średnia | 0,367 | 0,032 | 0,0174 | 0,0183 |
| Odchylenie standardowe | 0,209 | 0,017 | 0,0124 | 0,0123 |
| Współczynnik zmienności [%] | 56,9 | 53,0 | 70,9 | 67,2 |
| Siedlisko BMśw | | | | |
| Średnia | 0,391 | 0,032 | 0,0140 | 0,0160 |
| Odchylenie standardowe | 0,247 | 0,017 | 0,0110 | 0,0100 |
| Współczynnik zmienności [%] | 63,1 | 52,1 | 75,4 | 64,4 |
| Klasa Krafta I | | | | |
| Średnia | 0,549 | 0,044 | 0,0233 | 0,0249 |
| Odchylenie standardowe | 0,228 | 0,015 | 0,0118 | 0,0082 |
| Współczynnik zmienności [%] | 41,4 | 34,8 | 50,6 | 32,8 |
| Klasa Krafta II | | | | |
| Średnia | 0,374 | 0,033 | 0,0143 | 0,0156 |
| Odchylenie standardowe | 0,176 | 0,014 | 0,0106 | 0,0082 |
| Współczynnik zmienności [%] | 47,1 | 41,1 | 74,0 | 52,9 |
| Klasa Krafta III | | | | |
| Średnia | 0,214 | 0,019 | 0,0102 | 0,0094 |
| Odchylenie standardowe | 0,135 | 0,012 | 0,0087 | 0,0075 |
| Współczynnik zmienności [%] | 62,9 | 61,0 | 85,4 | 80,2 |

miast statystycznie istotne różnice ($p \leq 0,05$) w objętości korony oraz objętości bielu i aktywnej powierzchni bielu między porównywanymi klasami biosocjalnymi oraz statystycznie istotne różnice w powierzchni bielu u nasady korony między I i III klasą biosocjalną.

Uzyskane współczynniki zmienności w przypadku analizowanych cech były do siebie zbliżone na obu siedliskach. Natomiast widoczne różnice w ich wartościach zauważono pomiędzy klasami biologicznymi. Generalnie drzewa współpanujące cechowały się największą zmiennością analizowanych cech, natomiast drzewa górujące najmniejszą (tab. 2).

Wielkość koron może być opisana jako funkcja procesów fizjologicznych, których konsekwencją będą fluktuacje przyrostu masy drzewnej w czasie. Rozważając biometrię koron należy również wziąć pod uwagę dużą zmienność osobniczą sosny i zespół cech genotypowych, których wpływu na tym etapie badań nie można określić. W pracy analizowano zależności pomiędzy częścią przewodzącą drzewa (bielem) a cechami biometrycznymi jego korony na tle żyzności siedliska i klasy biosocjalnej drzewa w drzewostanie. Podjęto również próbę określania i interpretacji wskaźników mogących w pewnym ograniczonym zakresie charakteryzować wydajność transpiracyjną koron w zależności od warunków siedliskowych, wieku i pozycji drzewa w zbiorowisku.

W tabelach 3 i 4 przedstawiono zależności wybranych cech koron oraz objętości i powierzchni bielu u drzew wzrastających na dwóch różniących się zasobnością siedliskach (Bśw i BMśw) oraz zajmujących różną pozycję socjalną w drzewostanie. Tabela 3 ilustruje wartości współczynników determinacji R^2 analizowanych w pracy zależności. Współczynniki te wahały się między 0,49 a 0,90 i były najwyższe w przypadku zależności objętości korony od objętości bielu. We wszystkich analizowanych przypadkach sosny wzrastające w warunkach zasobniejszego

Tabela 3.

Wartości współczynnika determinacji R^2 dla analizowanych zależności w zależności od siedliska
 Values of coefficient of determination R^2 for analyzed dependencies regarding site conditions

| | Objętość korony | | Powierzchnia podstawy korony | | Długość korony | |
|---|-----------------|------|------------------------------|------|----------------|------|
| | Bśw | BMśw | Bśw | BMśw | Bśw | BMśw |
| Objętość bielu | 0,80 | 0,90 | 0,67 | 0,88 | 0,69 | 0,77 |
| Powierzchnia bielu u nasady korony | 0,80 | 0,81 | 0,79 | 0,81 | 0,56 | 0,57 |
| Aktywna powierzchnia bielu $d_{1,3}$ | 0,51 | 0,78 | 0,41 | 0,80 | 0,49 | 0,53 |
| Powierzchnia bielu na wysokości pierśnicy | 0,70 | 0,88 | 0,69 | 0,86 | 0,65 | 0,77 |

Tabela 4.

Wartości współczynnika determinacji R^2 dla analizowanych zależności w zależności od klasy Krafta
 Values of coefficient of determination R^2 for analyzed dependencies regarding Kraft's class

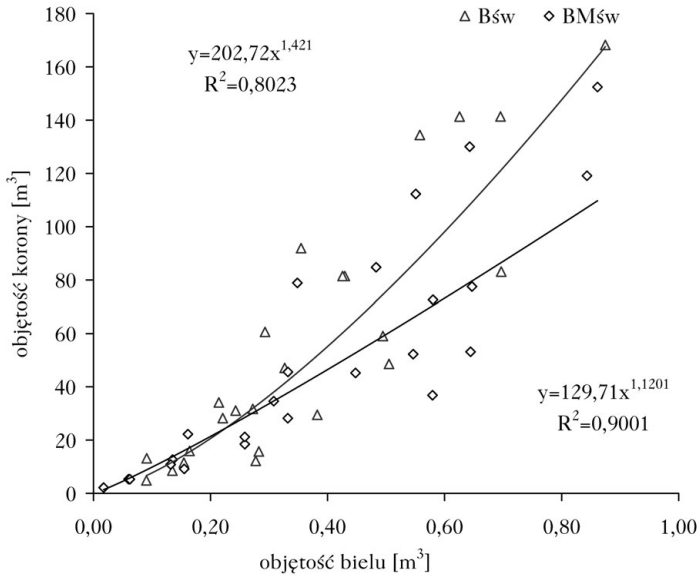
| | Objętość korony | | | Powierzchnia podstawy korony | | | Długość korony | | |
|---|-----------------|------|------|------------------------------|------|------|----------------|------|------|
| | I | II | III | I | II | III | I | II | III |
| Objętość bielu | 0,76 | 0,81 | 0,80 | 0,77 | 0,81 | 0,73 | 0,50 | 0,45 | 0,51 |
| Powierzchnia bielu u nasady korony | 0,67 | 0,84 | 0,79 | 0,87 | 0,71 | 0,78 | 0,51 | 0,29 | 0,37 |
| Aktywna powierzchnia bielu $d_{1,3}$ | 0,55 | 0,71 | 0,76 | 0,63 | 0,69 | 0,72 | 0,50 | 0,45 | 0,51 |
| Powierzchnia bielu na wysokości pierśnicy | 0,66 | 0,80 | 0,72 | 0,65 | 0,77 | 0,62 | 0,46 | 0,53 | 0,55 |

siedliska (BMśw) cechowały się silniejszymi zależnościami między rozważanymi parametrami koron a częścią przewodzącą.

Analizowane zależności zostały opisane równaniami regresji o postaci funkcji potęgowej oraz współczynnikami determinacji R^2 . Zarówno w przypadku zależności objętości korony od objętości bielu, jak i powierzchni bielu na poziomie pierśnicy, jak również u nasady korony oraz aktywnej powierzchni bielu na wysokości pierśnicy, uzyskano na obu rozpatrywanych siedliskach wysokie współczynniki determinacji (R^2) (tab. 3). Stwierdzono, iż objętość korony zależy w około 80% (Bśw) i 90% (BMśw) od objętości bielu (ryc. 3, tab. 3). W przypadku zależności objętości korony od powierzchni bielu u nasady korony zależności te kształtowały się w granicach 80%.

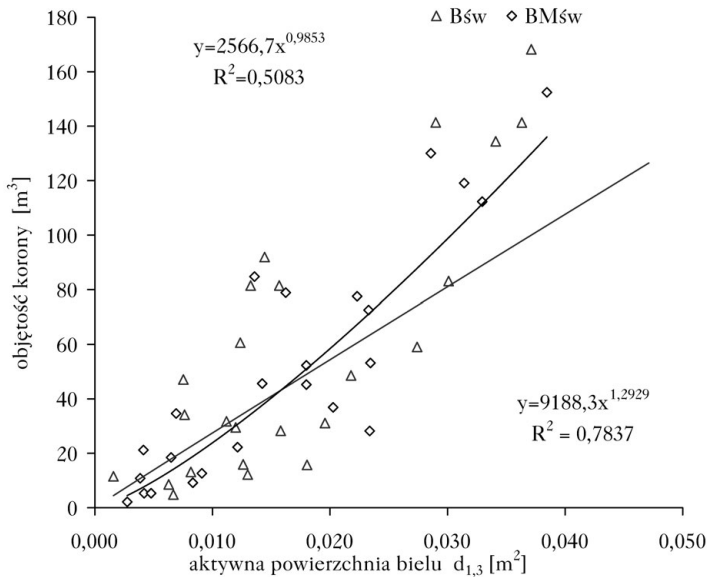
Nieco mniejsze współczynniki determinacji uzyskano rozpatrując zależność między objętością korony a powierzchnią bielu na wysokości pierśnicy oraz aktywną powierzchnią bielu na wysokości pierśnicy. W przypadku siedliska uboższego (Bśw) R^2 wyniosło odpowiednio 0,70 i 0,51, a w przypadku siedliska żyzniejszego (BMśw) – 0,88 i 0,78 (ryc. 4). Oznacza to, że objętość korony warunkowana jest powierzchnią bielu na wysokości pierśnicy oraz aktywną powierzchnią bielu na wysokości pierśnicy w około 70% i 51% na siedlisku uboższym oraz 88% i 78% na siedlisku żyzniejszym (ryc. 4). Można przypuszczać, że wyższe współczynniki determinacji, jakie uzyskano w przypadku siedliska nieco żyzniejszego, były wynikiem większej stabilności drzewostanów na skutek fizjologicznej równowagi pomiędzy częścią przewodzącą i asymilacyjno-transpirującą wstających tam drzew. Zauważono, iż na tę samą jednostkę objętości korony przypada nieco wyższa objętość bielu u sosen rosnących na siedlisku zasobniejszym w porównaniu do sosen z siedliska uboższego (ryc. 3). Może to świadczyć o dużej wydajności transpiracyjnej aparatu asymilacyjnego u drzew wstających na BMśw.

Analizując przedstawione na rycinie 4 zależności można zaobserwować, iż po przekroczeniu przez drzewa objętości korony równej około 50 m³ i przekroczeniu aktywnej powierzchni



Ryc. 3.

Zależność objętości korony od objętości biału
Dependence of crown volume on sapwood volume



Ryc. 4.

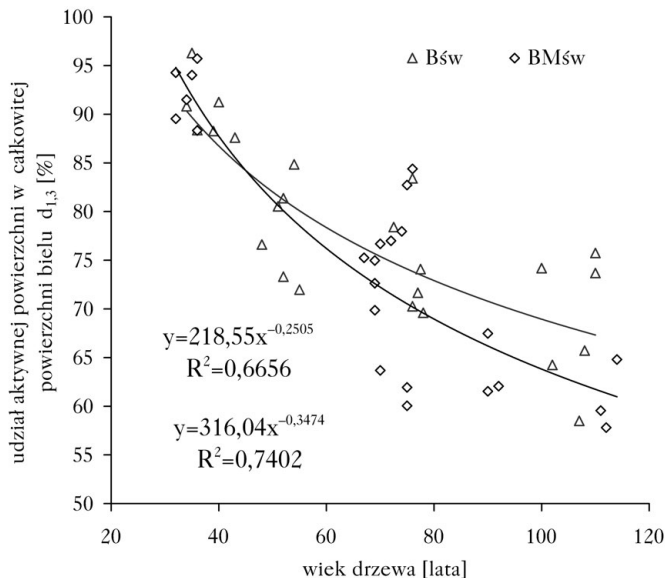
Zależność objętości korony od aktywnej powierzchni biału na wysokości pierśnicy
Dependence of crown volume on active sapwood area at breast height

bielu powyżej 0,02 m², następuje wyraźne różnicowanie się trendów krzywych regresji. Mniejsza powierzchnia aktywnej części biału na jednostkę objętości korony u drzew dojrzałych, wyrosłych w warunkach siedliska żyzniejszego w porównaniu z Bśw, może być dowodem większej wydajności transpiracyjnej koron bądź wyższej sprawności (konduktywności hydraulicznej)

bielu u sosen wzrastających w warunkach siedliskowych nieco bogatszych, pod względem zasobności w składniki pokarmowe i wodę (ryc. 4).

Udział aktywnej powierzchni przewodzącej w stosunku do całkowitej powierzchni bielu zmieniał się z wiekiem i zasobnością siedliska (ryc. 5). Zmiany tego udziału należy przypisać zmienności i dynamice procesu twardzielowania u rozpatrywanych drzew. Po przekroczeniu około 45 roku życia następuje wyraźne różnicowanie się tego udziału u porównywanych grup. Szybszy spadek aktywnej powierzchni bielu u sosen rosnących na siedlisku zasobniejszym (BMśw) może świadczyć o tym, że do zachowania równowagi pomiędzy powierzchnią przewodzącą a transpirującą potrzebna jest mniejsza powierzchnia hydraulicznie konduktywnego bielu u drzew wyrosłych na tym siedlisku w porównaniu z drzewami rosnącymi na siedlisku uboższym (ryc. 5). W związku z czym u sosen pochodzących z BMśw w porównaniu z Bśw może występować zjawisko intensywniejszego procesu twardzielowania, na co wskazywałyby uzyskane wyniki.

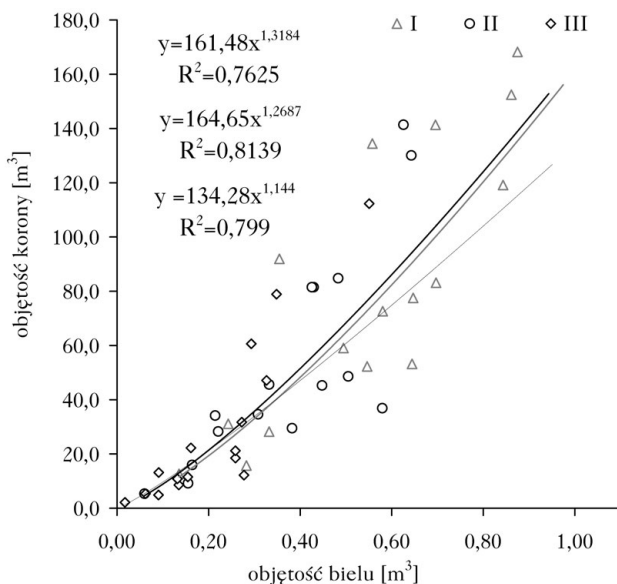
Dane zamieszczone w tabeli 4 przedstawiają współczynniki determinacji (R^2) zależności pomiędzy analizowanymi w pracy cechami u drzew stanowiących drzewostan główny. Wszystkie analizowane zależności miały charakter krzywoliniowy i zostały opisane krzywymi potęgowymi, a wartości współczynników R^2 wahały się od 0,29 do 0,87. Generalnie najwyższe współczynniki determinacji uzyskano dla funkcji, gdzie zmienną zależną jest objętość korony, najniższe zaś w przypadku jej długości (tab. 4). Rozpatrując siłę związku analizowanych cech w poszczególnych klasach biosocjalnych, najwyższe wartości tego współczynnika, a więc najsilniejsze zależności, odnotowano dla drzew panujących (II klasa Krafta). Mimo że w poszczególnych klasach biologicznych wystąpiły statystycznie istotne różnice między większością analizowanych cech, krzywe obrazujące te zależności w poszczególnych klasach biologicznych miały zbliżone do siebie trendy. Wzrost o jednostkę zmiennej zależnej powodował mniej więcej podobny wzrost zmiennej niezależnej we wszystkich analizowanych klasach biologicznych (ryc. 6).



Ryc. 5.

Zależność objętości korony od aktywnej powierzchni bielu na wysokości pierśnicy
Dependence of crown volume on active sapwood area at breast height

W pracy podjęto również próbę ustalenia współczynników mogących charakteryzować w pewnym zakresie głównie transpiracyjną wydajność koron sosny na tle warunków wzrostu i rozwoju, za które przyjęto żyzność siedliska i klasę biosocjalną, jaką zajmuje drzewo w drzewostanie. Wydajność koron ze względu na silny związek scharakteryzowano głównie przy pomocy wskaźnika wynikającego ze stosunku objętość biału do objętości korony (CP_1) (tab. 5, ryc. 7, 8). Im stosunek ten będzie większy, to znaczy im więcej biału będzie przypadać na jednostkę objętości korony, tym najprawdopodobniej większy będzie strumień transpiracyjny bądź niższa będzie konduktywność części bielastej. Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic (na poziomie istotności $p \leq 0,05$) pomiędzy wydajnością koron sosen wyrosłych na Bśw i na



Ryc. 6.

Zależność objętości korony od objętości biału
Dependence of crown volume on sapwood volume

Tabela 5.

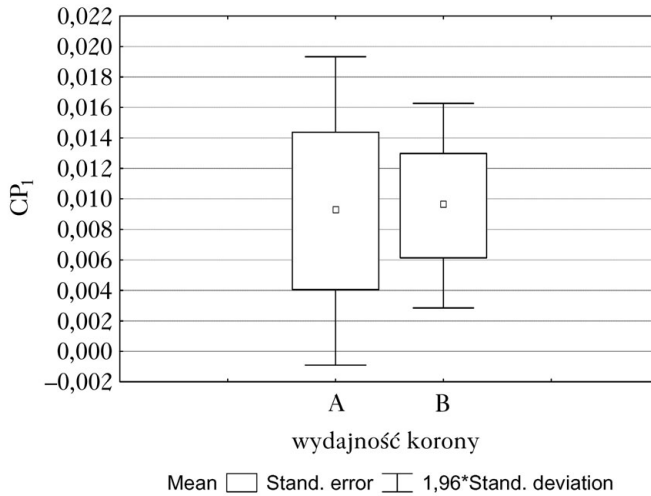
Charakterystyka statystyczna wydajności koron
Statistical characteristics of crown productivity

| Wydajność korony | Klasa Krafra | Średnia | Odchylenie standardowe | Współczynnik zmienności [%] |
|------------------|--------------|---------|------------------------|-----------------------------|
| CP ₁ | I | 0,00842 | 0,00362 | 43,0 |
| | II | 0,00896 | 0,00384 | 42,9 |
| | III | 0,01079 | 0,00527 | 48,8 |
| CP ₂ | I | 0,00033 | 0,00012 | 36,4 |
| | II | 0,00032 | 0,00014 | 43,8 |
| | III | 0,00050 | 0,00024 | 48,0 |
| CP ₃ | I | 0,00041 | 0,00024 | 58,5 |
| | II | 0,00043 | 0,00027 | 62,8 |
| | III | 0,00055 | 0,00041 | 74,5 |

CP₁- stosunek objętości biału do objętości korony; sapwood to crown volume ratio

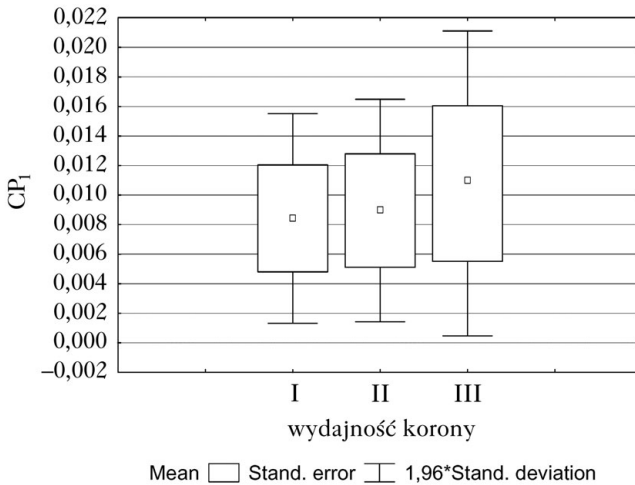
CP₂- stosunek powierzchni biału u nasady korony do objętości korony; area of sapwood at the crown base to crown volume ratio

CP₃- stosunek aktywnej powierzchni biału (DBH) do objętości korony; active sapwood area (dbh) to crown volume ratio



Ryc. 7.

Współczynnik wydajności koron (CP_1) ustalony na podstawie stosunku objętości bielu do objętości korony w zależności od żyzności siedliska
 Coefficient of crown productivity (CP_1) determined on the basis of the ratio of sapwood volume to crown volume depending on site fertility



Ryc. 8.

Współczynnik wydajności koron (CP_1) ustalony na podstawie stosunku objętości bielu do objętości korony w zależności od pozycji biosocjalnej drzewa w drzewostanie
 Coefficient of crown productivity (CP_1) determined on the basis of ratio of sapwood volume to crown volume depending on social call of tree position in the stand

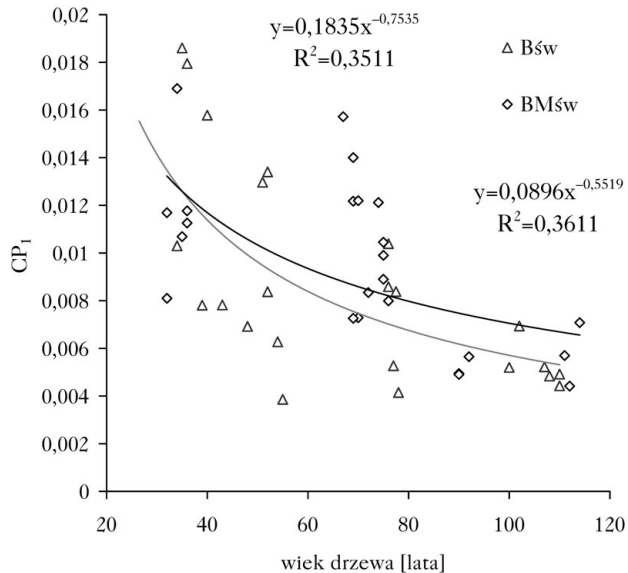
BMśw. Wystąpiła natomiast widoczna różnica w odchyleniu standartowym, które znacznie większe odnotowano u drzew pochodzących z siedliska uboższego (0,00516) w porównaniu z siedliskiem zasobniejszym (0,00342) (ryc. 7). Stwierdzono statystycznie istotne różnice (na poziomie istotności $p \leq 0,05$) w wydajności koron w zależności od pozycji biosocjalnej zajmowanej przez drzewo w drzewostanie. Statystycznie istotnie najwyższą wydajnością koron cechowały się

drzewa III klasy Krafta, a więc były to drzewa współpanujące. Wydajność koron można również określić innymi syntetycznymi wskaźnikami opierającymi się na innych parametrach niż objętości bielu. Kolejne wskaźniki, na podstawie których można podjąć próbę szacowania transpiracyjnej wydajności koron, przedstawiono w tabeli 5.

We wszystkich przypadkach wskaźniki zostały wyliczone na podstawie objętości korony (CP_1 , CP_2 , CP_3). Statystycznie istotnie najwyższą wydajnością koron cechowały się drzewa współpanujące. U sosen tych zauważono również największy współczynnik zmienności analizowanego wskaźnika. Drzewa zaklasyfikowane do I i II klasy Krafta miały zbliżone do siebie wartości wskaźników charakteryzujących wydajność koron. Między drzewami tych klas biosocjalnych nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic w wydajności transpiracyjnej koron (na poziomie istotności $p \leq 0,05$).

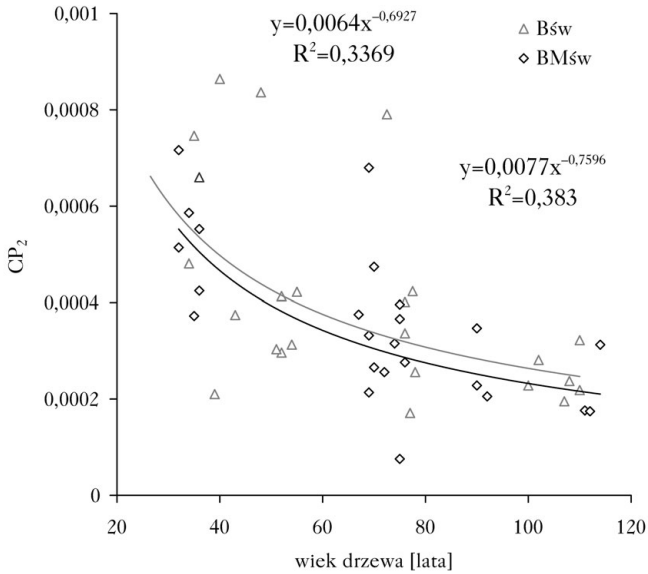
Stosunek powierzchni przewodzącej i wielkości korony nie jest stały w czasie całej ontogenezy drzewa. Zmienia się on nie tylko z wiekiem, ale determinowany jest najprawdopodobniej innymi czynnikami kształtującymi warunki wzrostu drzewa. Na rycinach 9, 10 oraz 11 przedstawiono kształtowanie się współczynników transpiracyjnej wydajności koron (CP_1 , CP_2 , CP_3) na tle zróżnicowanej żyzności siedliska i wieku drzewa. Istnieje współzależność między wiekiem drzewa a wydajnością jego korony. W młodości badane sosny charakteryzowały się wysokimi wartościami badanych wskaźników, które zostały podyktowane stosunkowo dużą powierzchnią bądź objętością bielu przypadającą na jednostkę objętości korony, która to stopniowo malała wraz z przechodzeniem drzewa do kolejnych faz rozwojowych osiągając swoje minimum u drzew najstarszych.

Mimo że nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic między analizowanymi siedliskami w wydajności koron określonych na podstawie wskaźników CP, zauważono, iż trendy zależności analizowanych wskaźników nie pokrywają się. Przeprowadzono więc analizę wariancji oraz test średnich NIR (Tukey'a) w celu ustalenia różnic w wydajności koron między analizo-



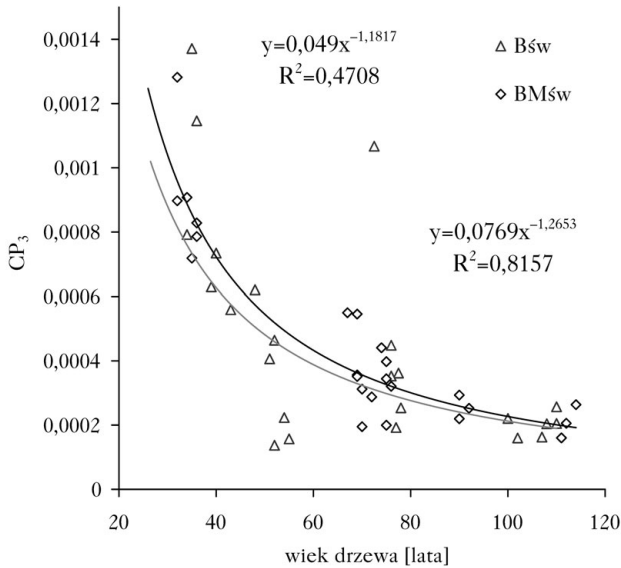
Ryc. 9.

Kształtowanie się wskaźnika CP_1 na tle wieku i żyzności siedliska
 CP_1 index values regarding age of trees and site fertility



Ryc. 10.

Kształtowanie się wskaźnika CP_2 na tle wieku i żyzności siedliska
 CP_2 index values regarding age of trees and site fertility



Ryc. 11.

Kształtowanie się wskaźnika CP_3 na tle wieku i żyzności siedliska
 CP_3 index values regarding age of trees and site fertility

wanymi siedliskami w poszczególnych klasach wieku. W tym wypadku wykazano statystycznie istotne różnice ($p \leq 0,05$) w wydajności koron pomiędzy klasami wieku.

Można przypuszczać, iż objętość korony, jak i powierzchnia oraz objętość bielu są w pewnym stopniu związane z klasą biosocjalną, której odzwierciedleniem, oprócz vitalności, jest wielkość

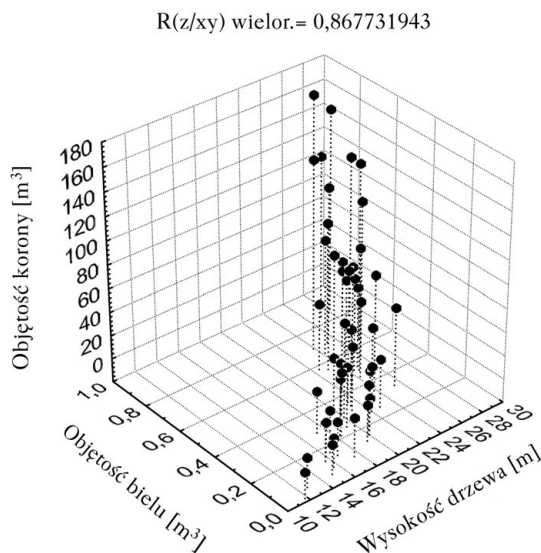
korony i wysokość drzewa. Analizując zależności objętości korony od objętości biału oraz wysokości drzewa uzyskano wysokie współczynniki korelacji wielorakiej $R(z/xy)$ wynoszące 0,87 (ryc. 12). Tak wysokie wartości tego współczynnika potwierdzają przypuszczenia, iż występują tu ściśle relacje między omawianymi cechami a wysokością drzewa, która jest determinantem efektywnego przewodzenia poprzez utrzymanie ciągłego słupa wody w pniu.

Dyskusja

Wiele wcześniej cytowanych pozycji literaturowych szeroko opisuje zależności między biomasą ulistnienia a powierzchnią przewodzącą drzewa. PMT była weryfikowana przez wielu badaczy, a uzyskane wyniki przemawiały na jej korzyść, jak również przeczyły jej. W bogatej literaturze omawianego problemu nie poddano jednak weryfikacji PMT w odniesieniu do relacji między wielkością korony opisaną jej objętością a powierzchnią przewodzącą w szerszym niż dotychczas ujęciu. Analizowane w pracy zależności nie w pełni mogą odnosić się do PMT oraz PT i mogą stać się podstawą do dalszych rozważań nad zależnością pomiędzy koroną drzewa a powierzchnią przewodzącą pnia.

Ogólnie przyjęty pogląd, iż wielkość bądź powierzchnia aparatu asymilacyjnego jest wprost proporcjonalna do powierzchni przewodzącej wodę i sole mineralne w pniu, czyli do aktywnej powierzchni biału, a relacja ta jest stała i nie zależy od jakości siedliska i wieku drzewa [Chiba i in. 1988; Eckmüllner, Sterba 2000], wydaje się tylko częściowo prawdziwy.

W przeciwieństwie do badań Brixa i Mitchella [1983] zostały dostrzeżone pewne różnice w stosunku wielkości korony do powierzchni i objętości biału u drzew rosnących na siedliskach różniących się zasobnością. Pomimo iż nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic w wielkości koron, powierzchni i objętości biału pomiędzy analizowanymi siedliskami, zauważono większą objętość i powierzchnię rzutu korony w stosunku do objętości biału u drzew rosnących na uboższym siedlisku (Bśw), co pośrednio potwierdza badania przeprowadzone przez Vanninena



Ryc. 12.

Zależność objętości korony od objętości biału i wysokości drzewa
Dependence of crown volume on sapwood volume and tree height

i in. [1996]. Biorąc jednak pod uwagę nie objętość, ale powierzchnię bielu u nasady koron oraz aktywną powierzchnię bielu na wysokości pierśnicy, trendy uzyskanych zależności są do siebie zbliżone. Przeciwnie – trend zależności objętości korony od aktywnej powierzchni bielu na wysokości pierśnicy jest odwrotny aniżeli trendu krzywej regresji zależności objętości korony od objętości bielu. Różnice w przebiegu krzywych regresji charakteryzujących omawiane zależności u drzew na Bśw i BMśw dostrzegalne są w późniejszym okresie ontogenezy, co ma najprawdopodobniej związek z indywidualną zmiennością osobniczą, zróżnicowaną dynamiką twardzielowania, procesem starzenia się oraz przystosowywaniem się poszczególnych osobników do panujących warunków wzrostu.

Robichaud i Methven [1992] w przeprowadzonych badaniach wskazują na brak istotnych relacji między biomasą ulistnienia a jakością siedliska, wiekiem i powierzchnią stoiska. Badacze ci podkreślają jednocześnie, iż występują istotne zależności pomiędzy biomasą ulistnienia a powierzchnią poprzeczną bielu. Zakładając, iż wielkość korony jest wykładnikiem biomasy ulistnienia [Lemke 1966], uzyskane wyniki nie potwierdzają w pełni rezultatów Robichauda i Methvena [1992]. Istnieją relacje pomiędzy wielkością korony a wiekiem oraz jakością siedliska, potwierdzają to uzyskane wysokie współczynniki determinacji R^2 . Zakładając, że koronę drzewa i biomasę ulistnienia łączy silny związek, należy przypuszczać, iż podobna zależność będzie cechowała relację pomiędzy biomasą ulistnienia a wiekiem drzewa oraz jakością siedliska.

Można zatem założyć hipotetycznie, że powierzchnia bielu jest utrzymywana na poziomie optymalnym dla prawidłowego funkcjonowania drzewa. Jeśli fluktuacje wielkości biomasy korony będą spowodowane warunkami siedliskowymi lub przejściem drzewa do innej klasy biosocjalnej, najprawdopodobniej twardziel będzie mniej lub bardziej dynamicznie formowana, tak, aby zapewnić optymalny strumień transpiracji zgodny z podciśnieniem hydrostatycznym w ksylemie. Pozwala to na zachowanie proporcji pomiędzy produkcją a przewodzeniem i magazynowaniem substancji pokarmowych. Można więc uznać za słuszne stwierdzenie Berthiera i in. [2001], że formowanie nieregularnej twardzieli jest procesem regulowanym wewnątrznie przez drzewo, tak aby utrzymać stały, optymalny udział bielu w pniu. Jednak jak do tej pory nie określono skąd pochodzi sygnał do formowania się nieregularnej twardzieli.

Najprawdopodobniej proces twardzielowania jako funkcja wieku i zasobności siedliska związany jest ze starzeniem się drzewa. Badania przeprowadzone przez Dudę i Pazdrowskiego [1975] wykazały, że sosny wyrosłe na glebach żyzniejszych dostarczają nie tylko większej ilości surowca drzewnego, ale również znacznie większej ilości drewna twardzielowego w porównaniu z drzewami wyrosłymi na glebach mało żyznych. Do podobnych wniosków doszli Pazdrowski i Spława-Neyman [1996]. Badacze ci stwierdzili, iż u sosen rosnących na zasobniejszych siedliskach proces formowania twardzieli postępuje szybciej niż u drzew wzrastających na siedliskach uboższych.

Uzyskane w pracy wyniki wskazywałyby raczej, iż twardzielowanie to proces regulowany wewnątrznie i modyfikowany czynnikami egzogennymi w celu utrzymania odpowiednich proporcji pomiędzy częścią przewodzącą a transpirującą. Być może to właśnie od korony może pochodzić impuls odnośnie tempa i rozmiaru formującej się w strzałach sosen twardzieli.

Socjalne zróżnicowanie drzewostanu, które uwidacznia się szczególnie dobrze w drzewostanach wzrastających bez ludzkiej ingerencji, jest przede wszystkim wynikiem ciągłej walki o światło i inne czynniki ekologiczne oraz przestrzeń życiową. W konkurencji tej przegrana jednego drzewa odbywa się zawsze z korzyścią dla innego. Spadek w klasyfikacji socjalnej, a w dalszej konsekwencji śmierć słabszych osobników jako następstwo braku światła pod warstwą

koron drzew panujących, tworzy obraz naturalnej konkurencji wewnątrzgatunkowej poszczególnych osobników tworzących całe zbiorowiska. Należy przypuszczać, iż potencjał życiowy drzewa związany jest z wielkością, a przede wszystkim wydajnością aparatu asymilacyjnego.

Burger [1937], Schmidt [1953] i Lemke [1966] wykazali wahania w wydajności aparatu asymilacyjnego u różnych drzew tego samego gatunku oraz stwierdzili, iż na możliwości produkcyjne aparatu asymilacyjnego istotnie wpływa szereg czynników, takich jak np. stopień przystosowania się drzewa do warunków określonego siedliska (zdolność adaptacyjna organizmu). Uzyskane wyniki potwierdzają słuszność tych tez, a próba określenia bioindykatorów wydajności koron na podstawie zależności między wielkością korony a objętością i powierzchnią fizjologicznie czynną (bielem) daje dobre prognozy. Należy jednocześnie podkreślić, że potencjał biotyczny drzewa nie musi być w pełni podyktowany wielkością jego korony, ale przede wszystkim jej jakością opisaną wydajnością produkcyjną i transpiracyjną. Prowadzi to do zróżnicowania drzew na osobniki o mniejszych, ale bardzo wydajnych koronach i osobniki o koronach dużych, ale mniej wydajnych. W związku z czym można doprowadzić do wyselekcjonowania osobników cechujących się dużym potencjałem produkcyjnym przy stosunkowo małych, ale wydajnych koronach.

W pracy podjęto próbę analizy prostych do wyliczenia wskaźników wydajności koron na tle socjalnego zróżnicowania drzewostanu uwzględniając drzewostan główny. Różnice w uzyskanych wskaźnikach transpiracyjnej wydajności koron były statystycznie istotne pomiędzy analizowanymi klasami biosocjalnymi. Wydajność ta zmieniała się w zależności od pozycji drzewa w zbiorowisku. Interesującym jest tu fakt, że drzewa współpanujące cechowały się najwyższymi wartościami analizowanych wskaźników, co oznacza, iż na jednostkę powierzchni bielu przypadała większa jednostka objętości korony w stosunku do drzew górujących i panujących. Szukając wytłumaczenia tego faktu należy przeanalizować usytuowanie tych drzew w sklepieniu drzewostanu. Można przypuszczać, iż drzewo przegrywając walkę o światło i przestrzeń życiową, stara się najdłużej utrzymać maksymalną powierzchnię przewodzącą. Ponieważ jest ona u tych drzew najprawdopodobniej fizjologicznie mniej aktywna niż u drzew zajmujących lepsze pozycje biosocjalne, to dla zachowania równowagi między transpiracją a przewodzeniem drzewa, utrzymują one większą (mniej aktywną) powierzchnię przewodzącą. Stwierdzenie to można przyjąć jako jedną z hipotez mogących wyjaśnić uzyskane wyniki i ich trendy.

Można również założyć, iż najprawdopodobniej u drzew zajmujących lepsze klasy socjalne w drzewostanie (drzewa górujące) mamy do czynienia z bardzo aktywnym fizjologicznie białem. Ponadto drzewa te są najwyższe w zbiorowisku i do podciągnięcia słupa wody na wyższą odległość potrzebną będzie większa korona (siła ssąca) oraz stosunkowo mała, ale aktywna fizjologicznie, powierzchnia przewodząca w porównaniu z drzewami zakwalifikowanymi do niższych klas biosocjalnych. Duża wydajna korona i stosunkowo niewielka, ale aktywna powierzchnia przewodząca, może zabezpieczać organizm przed wystąpieniem kawitacji (rozerwania słupa wody wewnątrz bielu). Założenia tej hipotezy mogą również znaleźć swoje uzasadnienie w omawianych zależnościach u drzew zaliczonych do niższych klas biosocjalnych. Przyjmując analogiczny tok rozumowania można przypuszczać, iż drzewa te mogą wytworzyć proporcjonalnie większą powierzchnię przewodzącą przy tej samej wielkości korony, co drzewa górujące. Ze względu na mniejszą wysokość tych drzew podciągnięcie u nich słupa wody na mniejszą odległość wymaga znacznie mniejszej siły ssącej korony uzyskiwanej na drodze transpiracji. W związku z czym drzewo jest w stanie przewodzić większą powierzchnią.

Przeprowadzone badania nie wyczerpują w pełni poruszonego problemu i mogą stać się podstawą do dalszych rozważań nad relacjami jakie zachodzą pomiędzy koronami różnych

gatunków drzew, fizjologicznie aktywną oraz nieaktywną częścią ksylemu a czynnikami kształtującymi warunki wzrostu i rozwoju pojedynczych osobników oraz całych zbiorowisk leśnych, w tym głównie warstwy drzewiastej.

Wnioski

- ✦ Związek pomiędzy wielkością korony a objętością i powierzchnią przewodzącą (aktywnym bielem) ma charakter krzywoliniowy i jest wysoce skorelowany, o czym świadczą uzyskane współczynniki determinacji. Można przypuszczać, iż o sile i charakterze tego związku decyduje wiele czynników, w tym ilość i jakość aparatu transpirującego, konduktywność hydrauliczna powierzchni przewodzącej, wiek drzewa, jego pozycja socjalna, z którą związana jest ściśle wysokość oraz zespół cech osobniczych.
- ✦ Najprawdopodobniej analizowane związki determinują jednocześnie całe zespoły czynników tworzących warunki wzrostu i rozwoju pojedynczego drzewa oraz całych biocenoz leśnych, których wpływ na tym etapie badań jest wręcz niemożliwy bądź bardzo trudny do uchwycenia.
- ✦ Uzyskane wyniki wskazują, iż na kształtowanie się zależności między częścią transpirującą a przewodzącą strzały ma przede wszystkim wpływ pozycja biologiczna drzewa w zbiorowisku, a w mniejszym stopniu siedliskowy typ lasu.
- ✦ W pracy podjęto próbę analizy prostych do wyliczenia wskaźników wydajności koron na tle socjalnego zróżnicowania drzewostanu uwzględniając drzewostan główny. Różnice w uzyskanych wskaźnikach transpiracyjnej wydajności koron były statystycznie istotne pomiędzy analizowanymi klasami biosocjalnymi.
- ✦ Na podstawie uzyskanych wyników należy sądzić, iż każde drzewo dąży do równowagi, której jednym z wykładników będzie sterowanie wielkością powierzchni przewodzącej w celu utrzymania optymalnego w stosunku do wielkości i wydajności aparatu asymilacyjnego oraz wysokości drzewa strumienia przepływu w biele wody z solami mineralnymi.
- ✦ Ze względu na wyraźną krzywoliniowość analizowanych związków postulatory Pipe Model Theory oraz Profile Theory nie mogą być w pełni zastosowane do charakterystyki wydajności transpiracyjnej koron oraz relacji między cechami koron a objętością i powierzchnią przewodzącą strzały na tle pozycji biosocjalnej drzewa w drzewostanie oraz warunków siedliskowych.

Literatura

- Assmann E. 1968. Nauka o produktywności lasu. PWRiL, Warszawa.
- Albrektson A. 1980. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements. (W:) Persson T [red.] Structure and function of northern coniferous forest – an ecosystem study. Ecol Bull (Stockholm) 15-327.
- Albrektson A. 1984. Sapwood basal area and needle mass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden. Forestry 57: 35-43.
- Brix H., Mitchell A. K. 1983. Thinning and nitrogen fertilization effects on sapwood development and relationships of foliage quantity to sapwood area and basal area in Douglas-fir. Can. Journal of Forestry Research 13: 384-389.
- Berthier S., Kokutse A., Stokes A., Fourcaud T. 2001. Irregular Heartwood Formation in Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait): Consequences for Biomechanical and Hydraulic Tree Functioning. Annals of Botany 87: 19-25.
- Berninger F., Nikinmaa E. 1994. Foliage area-sapwood area relationships of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees in different climates. Canadian Journal of Forestry Research 24: 2263-2268.
- Berninger F., Coll L., Vanninen P., Mäkelä A., Palmroth S., Nikinmaa E. 2005. Effects of tree size and position on pipe model ratios in Scots pine. Canadian Journal of Forestry Research 35: 1294-1304.
- Burger H. 1929. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 1. Mitteilung: Die Weimouthsföhre. Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen 15: 243-292.
- Burger H. 1937. Kronenuntersuchungen. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 44-49.

- Burger H. 1941. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 5. Mitteilung: Fichten, und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten. Eidgenössische Anstalt für das Forstliche Versuchswesen 22: 10-62.
- Chiba Y., Fujimori T., Kiyono Y. 1988. Another interpretation of the profile diagram and its availability with consideration of the growth process of forest trees. Journal of Japanese Forest Society 70: 245-254.
- Dengler A. 1937. Kronengröße, Nadelmenge und Zuwachsleistung von Altkiefern. Zeitschrift Forst- Jagdwesen. 69: 321-336.
- Duda J., Pazdrowski W. 1975. Procentowy udział twardzieli i bielu w 100-letnich sosnach zwyczajnych (*Pinus sylvestris* L.) rosnących w różnych warunkach siedliskowych. Sylwan 119 (11): 57-64.
- Eckmüller O., Sterba H. 2000. Crown condition, needle mass, and sapwood area relationships of Norway spruce (*Picea abies*). Canadian Journal of Forestry Research 30: 1646-1654.
- Grochowski J. 1973. Dendrometria. PWRiL Warszawa.
- Kraft G. 1884. Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hannover, Germany: Klindworth's.
- Kopcewicz J., Lewak S. 2005. Fizjologia roślin. PWN, Warszawa.
- Lemke J. 1966. Korona jako jedno z kryteriów wyboru drzew próbnych przy oznaczaniu bieżącego przyrostu miąższości drzewostanu. Folia Forestalia Polonica A 12: 237-247.
- Marks P. L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecological Monographs 44: 73-88.
- Marchand P. J. 1983. Sapwood area as estimator of biomass and projected leaf area for *Abies balsamea* and *Picea rubens*. Canadian Journal of Forestry Research 14: 85-87.
- Mäkelä A., Albrektson A. 1992. An analysis of the relationship between foliage biomass and crown surface area in *Pinus sylvestris* in Sweden. Scandinavian Journal of Forest Research 7: 297-307.
- Mäkelä, A., Vanninen P. 2001. Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes. Trees 15: 385-392.
- Mohler, C. L., Marks, P. L., Sprugel, D. G. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. Journal of Ecology 66: 599-614.
- Nobel P. S. 1999. Physicochemical & Environmental Plant Physiology. Elsevier. 373-402.
- Osawa A., Ishizuka, M., Kanazawa Y. 1991. A profile theory of tree growth. Forest Ecology and Management 41: 33-63.
- Pazdrowski W., Splawa-Neyman S. 1996. Budowa i fizyczna charakterystyka drewna sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) z drzewostanów w wieku przedrębnym, jako podstawa racjonalizacji przeznaczeń i wykorzystania surowca drzewnego. 10 Konferencja Naukowa Wydziału Technologii Drewna SGGW, Warszawa 35-41.
- Robichaud R., Methven I. R. 1992. The applicability of the pipe model theory for type prediction of foliage biomass in trees from natural, untreated black spruce stand. Canadian Journal of Forestry Research 22: 1118-1123.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira, T. 1964a. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analyses. Japanese Journal of Ecology 14: 97-105.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi, K., Kira T. 1964b. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Japanese Journal of Ecology. 14: 133-139.
- Shmit H. 1953. Kronen und Zuwachsuntersuchungen an Fichten des bayerischen Alpenvorlandes. Forstwissenschaftliches Centralblatt 72 (9-10): 276-286.
- Waring R. H., Schroeder P. E., Oren R. 1982. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. Canadian Journal of Forestry Research 12: 556-560.
- Whitehead D., Edwards W. R. N., Jarvis G. 1984. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. Canadian Journal of Forestry Research 14: 940-947.
- Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R., Mäkelä A. 1996. Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine. Trees 10: 231-238.
- Yukihiro C. 1998. Architectural analysis of relationship between biomass and basal area based on pipe model theory. Ecol. Modeling 108: 219-225.

SUMMARY

The effect of site quality and biological tree class on the crown productivity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

The relationship between size and volume of the crown and conducting area (active sapwood) is curvilinear in character and is highly correlated, as evidenced by coefficients of determination. One may assume that the strength and character of this relationship are determined by many

factors, including the volume and quality of the transpiration organs, hydraulic conductivity of the conducting area, the age of a tree, the social class of tree position in the stand, which tree height is closely related to, as well as a set of individual traits. Most probably, analysed relationships determine at the same time whole sets of factors creating growth and development conditions for individual trees and entire forest biocenoses. Their effect is at this stage of research practically impossible or extremely difficult to be assessed.

Results indicate that the dependence between the transpiration and conducting parts of the stem is modified first of all by the effect of the social class of tree position of a tree in the plant community and to a lesser extent by the site type of the forest. The study attempted to analyse easily calculable indexes of crown productivity in terms of social diversity of the stand, taking into consideration the main stand, formed by predominant, dominant and co-dominant trees. Differences between analysed social classes of tree position in terms of recorded crown transpiration productivity indexes were statistically significant. Based on the results it may be assumed that each tree strives to attain balance, which one of indications will be controlling the volume of the conducting area in order to maintain optimal water and mineral flow in the sapwood in relation to the volume and productivity of the assimilation organ and tree height. Because of the marked curvilinearity of analysed relationships, the postulates of the Pipe Model Theory and Profile Theory may not be fully applied in the characteristics of crown transpiration productivity and relationships between crown traits and the volume and conducting area of the stem in terms of the social class of tree position in the stand and site conditions.