

JAROSŁAW SOCHA, MICHAŁ ZASADA

Zagęszczenie i dynamika procesu wydzielania drzew w młodocianych drzewostanach brzoźowych na gruntach porolnych*

Stand density and self-thinning dynamics in young birch stands on post-agricultural lands

ABSTRACT

Socha J., Zasada M. 2014. Zagęszczenie i dynamika procesu wydzielania drzew w młodocianych drzewostanach brzoźowych na gruntach porolnych. Sylwan 158 (5): 340-351.

The study describes allometric relationships between stand density and tree dimensions in birch stands on post-agricultural lands. The research material consisted of measurements carried out on 120 sample plots located in birch stands on post-agricultural lands of Central Poland. The investigated relationship was analyzed using ordinary least squares (OLS), dynamical formulation of allometric function (DFA), stochastic frontier production function (SFF) as well as quantile regression (QR) methods. Similar effects of modeling maximum density were obtained as a result of applying FFP and QR methods with 0.9 quantile. SFF was found to be the most adequate method for modeling maximum density.

KEY WORDS

self-thinning, silver birch, abandoned farmlands, stochastic frontier function, quantile regression

ADDRESSES

Jarosław Socha ⁽¹⁾ – e-mail: rsocha@cyf-kr.edu.pl

Michał Zasada ⁽¹⁾ – e-mail: Michal.Zasada@wl.sggw.pl

⁽¹⁾ Katedra Biometrii i Produkcyjności Lasu; Uniwersytet Rolniczy w Krakowie; al. 29 Listopada 46/409; 31-425 Kraków

⁽²⁾ Samodzielna Pracownia Dendrometrii i Nauki o Produkcyjności Lasu; SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa

Wstęp

Dynamika drzewostanu jest procesem uzależnionym od gatunku, jakości siedliska, zagęszczenia, wieku drzewostanu i stosowanych zabiegów pielęgnacyjnych [Burkhart, Tomé 2012]. Przy określonym zagęszczeniu dynamika wydzielania drzew związana jest z dostępnością czynników niezbędnych do wzrostu, takich jak światło, woda i składniki pokarmowe. Zagęszczenie drzewostanu wpływa na jego strukturę i może prowadzić do zmian cech biomorfologicznych drzew [Pach i in. 2001], zmian w alokacji biomasy [Jagodziński, Oleksyn 2009a] oraz modyfikacji zatrzymywania składników odżywczych w biomase i glebie [Jagodziński, Oleksyn 2009b]. Zagęszczenie ma również bezpośredni wpływ na mechaniczną stabilność drzewostanów oraz może wpływać na zagrożenie ze strony patogenów grzybowych i owadów [Orzeł, Socha 1999; Jagodziński, Oleksyn 2009c; Jaworski, Pach 2011]. Istnieje zatem potrzeba dysponowania adek-

* Pracę wykonano w ramach realizacji tematu badawczego N N305 400238 „Ekologiczne konsekwencje sukcesji wtórnej brzozy brodawkowatej (*Betula pendula* Roth.) na gruntach porolnych” finansowanego przez Narodowe Centrum Nauki.

watnymi metodami określania zagęszczenia oraz opisu jego zmian w czasie. Zagęszczenie jest ważną zmienną wykorzystywaną do modelowania wzrostu i przeżywalności drzew, gdyż w znaczący sposób wpływa na te procesy [Bruchwald 1988a]. Modele maksymalnego zagęszczenia wykorzystywane są w modelach wzrostu jako główny komponent decydujący o dynamice drzewostanu [Smith, Hann 1986; Tang i in. 1994] lub jako element funkcji śmiertelności [Bruchwald 1988b; Yang, Titus 2002; Monserud i in. 2005].

Leśnicy byli pionierami w stosowaniu bardziej wyrafinowanych sposobów określania zagęszczenia drzewostanów niż tylko wyrażania go w postaci liczby organizmów na jednostkę powierzchni [Zeide 2005]. Jednym z powodów, które przyspieszały innowacje leśników w tym zakresie, była potrzeba określenia niezawodnej i uniwersalnej miary zagęszczenia, która mogłaby być wykorzystana do zwiększania produktywności drzewostanów przez kontrolowanie konkurencji pomiędzy drzewami za pomocą zabiegów pielęgnacyjnych [Zeide 2005].

Zagęszczenie drzewostanu może być wyrażone w wartościach względnych lub bezwzględnych. Jedną z najbardziej rozpowszechnionych miar zagęszczenia jest wskaźnik zagęszczenia drzewostanu (ang. stand density index, SDI) opracowany przez Reinekego [1933]. Wskaźnik ten wykorzystuje zależność pomiędzy liczbą drzew na jednostce powierzchni i przeciętną pierśnicą drzewostanu. Formułując tzw. „prawo $-3/2$ ”, Yoda i in. [1963] zaproponowali określanie wskaźnika zagęszczenia nie na podstawie przeciętnej pierśnicy, lecz na podstawie średniej biomasy lub miąższości, zakładając, że średnia biomasa rośliny zależy od trzeciej potęgi jej grubości, natomiast średnia grubość zależy od kwadratu przestrzeni wzrostu [Pretzsch 2006]. Według wspomnianych autorów średni wymiar osobnika jest zależny od stałej K . Stała α równania [1], będącego matematycznym sformułowaniem tego prawa, jest natomiast równa $-3/2$:

$$m_x \approx K \cdot \left(\frac{n}{A}\right)^\alpha \quad [1]$$

gdzie:

m_x – średni wymiar osobnika oznaczający średni wymiar cechy uwzględnianej przy obliczaniu zagęszczenia,

n – liczba osobników na powierzchni A ,

K, α – stałe.

K przyjmuje różne rzędy jednostek, podczas gdy α mieści się najczęściej pomiędzy -1 a -2 i często jest bliska $-1,5$, dlatego równanie [1] nosi nazwę „prawa $-3/2$ ”.

Do określania zagęszczenia drzewostanów stosowane były również inne indeksy. Na przykład Hart [1926] zaproponował wskaźnik zagęszczenia bazujący na liczbie drzew na jednostce powierzchni i średniej wysokości drzew z górnego piętra drzewostanu. Bruchwald [1988b] zaproponował określanie stopnia zagęszczenia jako ilorazu aktualnej liczby drzew na jednostce powierzchni i maksymalnej liczby drzew będącej funkcją gatunku, wieku i wskaźnika bonitacji. Zagęszczenie określano również na podstawie takich cech jak zasobność drzewostanu, zwarcie koron lub powierzchnia liści [Vose, Allen 1988]. Z uwagi na liczne niedogodności związane z zastosowaniem tych miar, podstawowym nurtem w określaniu zagęszczenia jest jednak nadal wykorzystanie liczby osobników na jednostce powierzchni i średnich wymiarów.

Z dotychczasowych badań wynika, że dla każdego drzewostanu równowiekowego można wskazać równanie prostej ograniczającej zależność logarytmu liczby drzew na jednostce powierzchni od logarytmu przeciętnych wymiarów drzew wyrażonych za pomocą przeciętnej pierśnicy, wysokości, średniej biomasy lub miąższości [Zhang i in. 2005; Burkhardt, Tomé 2012], chociaż według niektórych badaczy zależność ta może się charakteryzować różnymi współczynnikami

kierunkowymi [Weller 1987] i nie zawsze jest prostoliniowa [Zeide 1987]. Liczne badania wykazały, że równania opisujące „prawo $-3/2$ ” są jednak specyficzne dla różnych gatunków [Pretsch 2006] i w zależności od gatunku, przy określonych wymiarach, tempo naturalnego wydzielania bywa zróżnicowane. Powoduje to potrzebę budowy modeli opisujących zagęszczenie, które są specyficzne dla gatunków.

W niniejszej pracy podjęto próbę opisaną zagęszczenia i procesu wydzielania się drzew dla brzozy brodawkowatej. Występuje ona najczęściej w pierwszej fazie sukcesji, zasiedlając między innymi grunty porolne, pastwiska oraz różnego rodzaju nieużytki, dlatego stanowi jeden z głównych gatunków budujących zalesienia. W związku z olbrzymią skalą sztucznych i naturalnych zalesień gruntów porolnych, jakie mają miejsce w Polsce i w Europie środkowo-wschodniej w ostatnich dziesięcioleciach, istnieje potrzeba dysponowania narzędziami wspierającymi gospodarowanie nowo powstałymi ekosystemami. Modele wzrostu, a w szczególności modele opisujące zagęszczenie i wydzielanie młodych drzewostanów brzozowych, mogą być narzędziem pomocnym m.in. przy planowaniu hodowlanych i urzędzeniowych.

Problem modelowania wzrostu brzozy brodawkowatej był stosunkowo rzadko podejmowany w literaturze. Prévosto i in. [1999] opracowali model wzrostu dla terenów górskich z Masywu Centralnego we Francji. Gómez-García i in. [2010] zbudowali model opisujący rozwój drzewostanów brzozowych w hiszpańskiej Galicji. Dotychczas brakuje opracowań dotyczących modelowania wzrostu i dynamiki wydzielania brzozy w warunkach Polski, a w szczególności na gruntach porolnych.

Celem niniejszej pracy jest opisanie relacji allometrycznych pomiędzy zagęszczeniem a wymiarami drzew w odnowieniach brzozowych na gruntach porolnych oraz próba zastosowania tych relacji do opisaną procesu naturalnego wydzielania. W przeprowadzonych badaniach przeanalizowano związek pomiędzy zagęszczeniem i wymiarami drzew, stosując w tym celu klasyczną metodę najmniejszych kwadratów (OLS), metodę stochastycznej granicznej funkcji produkcji (SFF) oraz regresji kwantylowej (QR).

Materiał i metody

Dane będące podstawą niniejszych badań zostały zebrane w województwie mazowieckim. Obszar badań znajduje się w zasięgu klimatu umiarkowanego, w strefie przejściowej między typem morskim a kontynentalnym [Martyń 2000]. Średnia roczna temperatura terenu badań waha się od 6 do 8°C. Najzimniejszym miesiącem roku jest styczeń ze średnią temperaturą nieco poniżej -2°C . Najwyższa temperatura jest notowana w lipcu: waha się ona od 16 do 18°C. Obszar badań charakteryzuje się niskimi opadami skutkującymi okresowymi suszami. Średnie opady roczne rzadko przekraczają 550-600 mm. Materiał badawczy stanowią wyniki pomiarów pierśnic i wysokości drzew przeprowadzonych na 120 powierzchniach próbnych zlokalizowanych w brzozowych zalesieniach na gruntach porolnych. Wiek badanych drzewostanów wahał się od 1 do 19 lat. Zagęszczenie drzew było bardzo zmienne i wynosiło od około $1,96 \cdot 10^6$ drzew/ha w najmłodszych drzewostanach do około $2,9 \cdot 10^3$ drzew/ha w najstarszych. Wielkość powierzchni próbnych wahała się od 1 do 731 m^2 w zależności od wieku i zagęszczenia drzew. Powierzchnie zakładane były tak, aby na każdej z nich znalazło się około 200 drzew. Szczegółowe informacje dotyczące analizowanych powierzchni zamieszczono w tabeli 1.

Wydzielanie się jednostek z populacji roślin często opisywane jest w literaturze równaniem allometrycznym [1] [Roderick, Barnes 2004]. W przypadku analizowanych drzewostanów brzozowych znajdujących się we wczesnych stadiach rozwojowych pewna część osobników nie uzyskała wysokości pierśnicy, dlatego poza przeciętną pierśnicą (Dg) podjęto próbę wyliczenia paramet-

Tabela 1.

Charakterystyka powierzchni próbnych
Study plots characteristics

Cecha biometryczna	Średnia	Minimum	Maksimum	Odchylenie standardowe
Wiek [lat]	7	1	19	4
Liczba drzew [szt./ha]	116311	2926	1960000	292200
Pierścicowe pole przekroju [m ² /ha]	11,37	0,00	84,77	12,90
Wysokość górna [m]	6,67	0,35	18,06	4,69
Miąższość drzewostanu bez kory [m ³ /ha]	50,48	0,19	270,68	55,14

trów równania [1], wykorzystując takie cechy biometryczne jak przeciętna grubość u podstawy pnia (D_0), średnia wysokość (H) oraz średnia objętość walca o przekroju równym średniemu przekrojowi u podstawy pnia i wysokości równej średniej wysokości (V_w). Objętość takiego walca koresponduje bezpośrednio z miąższością pnia oraz średnią miąższością i biomasa części nadziemnej. Dotychczas opracowano wiele metod określania parametrów podanego równania. Jedną z nich jest wykreślenie krzywej ograniczającej od góry zależność opisaną równaniem [1]. Roderick i Barnes [2004] zaproponowali dynamiczne sformułowanie procesu naturalnego wydzielania. Równanie [1] może być bowiem przedstawione w postaci równań:

$$\ln m_{x1} = \ln K + \alpha \cdot \ln \left(\frac{n_1}{A} \right) \quad [2]$$

$$\ln m_{x2} = \ln K + \alpha \cdot \ln \left(\frac{n_2}{A} \right) \quad [2.1]$$

gdzie:

m_x – średni wymiar cechy x na początku (x_1) i końcu (x_2) analizowanego okresu

n – liczba osobników na powierzchni A na początku (n_1) i na końcu (n_2) analizowanego okresu.

Bezpośrednim rozwiązaniem względem α jest równanie:

$$\alpha = \frac{\ln \left(\frac{m_{x2}}{m_{x1}} \right)}{\ln \left(\frac{n_2}{n_1} \right)} \quad [3]$$

Rozwiązanie dla K może być uzyskane przez podstawienie wstecz:

$$\ln K = \ln m_{x1} - \alpha \cdot \ln \left(\frac{n_1}{A} \right) \quad [3.1]$$

Równania [3] i [3.1] zastosowano do obliczenia stałych równania allometrycznego opisującego relację zagęszczenia wyrażonego liczbą drzew na jednostce powierzchni z wartościami charakteryzującymi je średnich wartości cech biometrycznych.

Zgodnie z „regułą $-3/2$ ” [Yoda i in. 1963] w logarytmicznej skali zależność pomiędzy średnimi wymiarami drzew i zagęszczeniem drzewostanu jest linią prostą, która opisuje tempo wydzielania lub maksimum zależności pomiędzy wymiarami i zagęszczeniem dla drzewostanów, w których zachodzi proces naturalnego wydzielania. Parametry dynamicznie sformułowane

funkcji allometrycznej opisują proces wydzielania, wyrażając je jednak jako uśrednione tempo wydzielania dla analizowanych drzewostanów w badanym okresie. Do budowy modelu opisującego maksymalne zagęszczenie przy określonych uśrednionych wartościach cech biometrycznych (m_x) wykorzystano równanie [4]. W celu obliczenia parametrów równania zastosowano metodę stochastycznej granicznej funkcji produkcji (ang. Stochastic Frontier Production Function, SFF) [Aigner i in. 1977]:

$$\ln\left(\frac{n}{A}\right) = \beta_0 - \beta_1 \cdot \ln m_x \quad [4]$$

Obliczenia parametrów β_0 i β_1 modelu opisującego maksymalne zagęszczenie z wykorzystaniem SFF przeprowadzono z wykorzystaniem oprogramowania SAS Enterprise Guide 6.1 (SAS Institute, Inc.). Obliczenia wykonano z zastosowaniem procedury QLIM z wartością SFF estymowaną z wykorzystaniem półnormalnego (ang. half-normal), okrojonego normalnego (ang. truncated normal) i wykładniczego (ang. exponential) modelu produkcji. Do wyboru najlepszego spośród wymienionych modeli zastosowano wartość kryteriów informacyjnych AIC [Akaike 1977] oraz SBC [Schwarz 1978]. Wybierano modele, dla których wymienione kryteria przyjmowały najmniejsze wartości. Część podstawowych analiz statystycznych oraz rycin wykonano z wykorzystaniem oprogramowania Statistica (StatSoft, Inc.).

Parametry β_0 i β_1 modelu obliczonego z wykorzystaniem SFF mogą być przeliczone na wartości parametrów α i K funkcji allometrycznej [1]. Z kolei równanie [1] może być zapisane w postaci:

$$\ln\left(\frac{n}{A}\right) = \frac{\ln m_x - \ln K}{\alpha} \quad [5]$$

W celu rozwiązania układu równań [4] i [5] wartość α można wyliczyć z równania:

$$\alpha = -\frac{1}{\beta_1} \quad [5.1]$$

a następnie wartość K z równania:

$$K = e^{-\beta_0 \alpha} \quad [5.2]$$

Maksymalne zagęszczenie określono również za pomocą regresji kwantylowej (ang. quantile regression). Została ona zaproponowana przez Koenkera i Bassetta [1978]. Jest to metoda regresji, w której, w odróżnieniu od metody najmniejszych kwadratów, estymowana jest nie warunkowa wartość oczekiwana (średnia) dla zadanych wartości zmiennej niezależnej, ale warunkowa mediana lub inne kwantyle zmiennej zależnej. Zastosowanie różnych kwantyli w regresji daje pełniejszy opis rozkładów warunkowych, co jest przydatne w sytuacjach, gdy warunkowa dystrybuanta jest różnorodna i nie ma standardowego, normalnego kształtu. W porównaniu do klasycznej regresji metoda ta jest bardziej odporna na obecność wartości odstających oraz lepiej opisuje słabe zależności. Regresja kwantylowa dla mediany jest równoważna estymatorowi LAD (ang. Least Absolute Deviation) [Greene 2000]. Więcej prac na temat regresji kwantylowej pojawiło się stosunkowo niedawno, głównie w literaturze ekonometrycznej [Koenker, Hallock 2001; Koenker 2000, 2005], ale i przyrodniczej [Cade, Noon 2003].

W celu sprawdzenia hipotezy o wpływie siedliska przeprowadzono analizę, w której przy budowie modelu opisującego maksymalną liczbę drzew na jednostkę powierzchni, poza poszczególnymi średnimi wartościami cech biometrycznych, jako zmienną niezależną zastosowano wskaźnik bonitacji.

Wyniki

Korzystając z danych w postaci chronosekwencji, które w poszczególnych lokalizacjach stanowiły informacje o cechach drzewostanów brzożowych w różnym wieku [Pretzsch 2010], dynamicznie opracowano parametry α i K modelu równania allometrycznego [1]. W zależności od cechy biometrycznej wykorzystanej w funkcji allometrycznej, parametry równania [1] przyjmują różne wartości (tab. 2). Szczególnie duże różnice w wartościach parametrów wystąpiły wówczas, gdy do ich wyliczenia stosowano objętość walca porównawczego o przekroju i wysokości równym odpowiednio przeciętnemu przekrojowi u podstawy i średniej wysokości (V_w). W takim wypadku wartość parametru α była nieznacznie mniejsza od -2 . Nieco zaskakujące okazują się natomiast wartości parametru α wyliczone z wykorzystaniem takich cech biometrycznych jak przeciętna grubość u podstawy pnia, przeciętna pierśnica oraz średnia wysokość. W przypadku zastosowania w obliczeniach wymienionych cech wartości parametru α okazały się bowiem wyższe od -1 .

W przypadku poszczególnych równań allometrycznych zbudowanych na bazie równania [1] z parametrami ustalonymi dynamicznie (DFA) na podstawie różnych cech biometrycznych uzyskano modele uśredniające tempo wydzielenia (ryc.). Analizowana zależność w przypadku wszystkich z analizowanych cech biometrycznych była stosunkowo silna. Współczynnik korelacji był każdorazowo wyższy od 0,8. Z uwagi na zastosowaną metodę maksymalne zagęszczenia znajdują się w poszczególnych przypadkach znacznie wyżej niż wartość modelowa wyznaczona dynamicznie (ryc.).

Maksymalne zagęszczenia znacznie lepiej opisują modele parametryzowane z wykorzystaniem stochastycznej granicznej funkcji produkcji (SFF) oraz metody regresji kwantylowej (QR). W pojedynczych przypadkach również w wypadku metody SFF wartości zagęszczenia przewyższają wartości modelowe, jest to jednak związane z jej specyfiką. Ze względu na stochastyczny charakter zakładana jest bowiem możliwość występowania błędów pomiarowych poszczególnych obserwacji. Przebieg linii regresji, których parametry wyliczono metodą SFF, różni się od przebiegu linii wykreślonych z modeli uzyskanych dynamicznie zarówno pod względem parametru przesunięcia, jak i współczynników kierunkowych (tab. 3, ryc.).

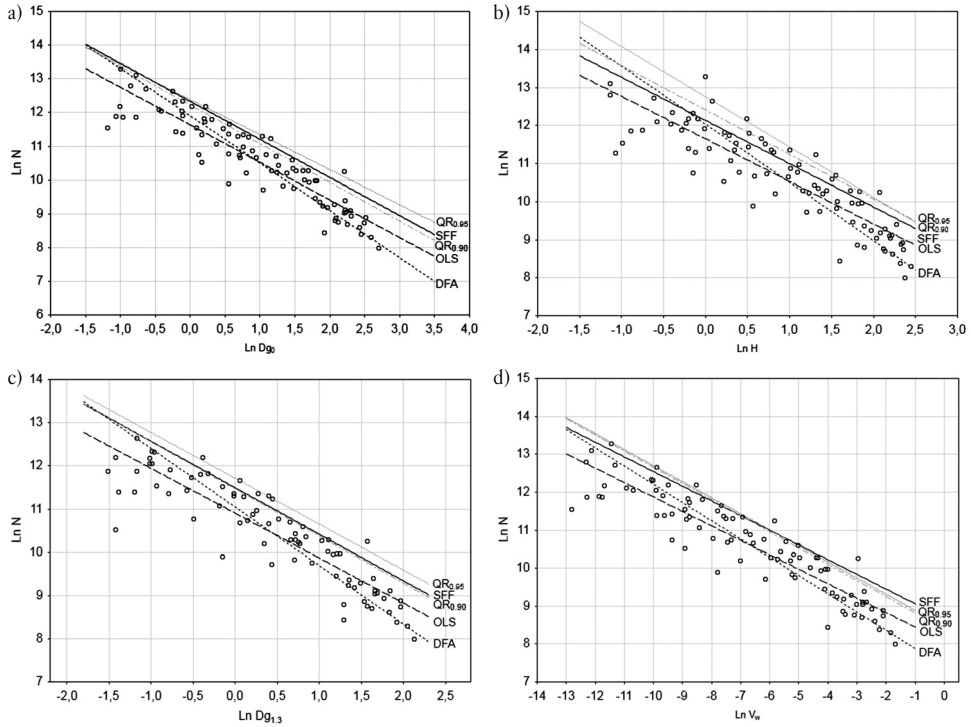
Do opisu zależności liczby drzew od średnich ich wymiarów najprostszy w praktycznym zastosowaniu jest model liniowy z parametrami oszacowanymi klasyczną metodą najmniejszych kwadratów (OLS). Linie opisujące zmianę z wiekiem liczby drzew, uzyskane metodą OLS, pod

Tabela 2.

Parametry dynamicznie sformułowanej funkcji allometrycznej opisującej związek liczby drzew na jednostce powierzchni ze średnimi wartościami cech biometrycznych drzewostanów

Parameters of the dynamically formulated allometric function describing relationship between the number of trees per unit area and mean values of stand biometric characteristics

Parametr	Cecha	Ocena	Błąd standardowy	t	p	Przedział ufności		Współczynnik korelacji R
						dolny	górny	
α	V_w	-2,080	0,104	-19,9	<0,0001	-2,288	-1,873	0,891
	H	-0,654	0,040	-16,3	<0,0002	-0,734	-0,575	0,850
	D_0	-0,713	0,036	-20,0	<0,0003	-0,784	-0,642	0,891
	$D_{1,3}$	-0,738	0,042	-17,7	<0,0004	-0,821	-0,655	0,867
K	V_w	4878566	649220	7,5	<0,0005	358774	6169391	0,887
	H	2629,1	135,29	19,4	<0,0006	2360,12	2898,10	0,823
	D_0	4860,7	220,37	22,1	<0,0007	4422,52	5298,83	0,888
	$D_{1,3}$	3478,6	178,04	19,5	<0,0008	3124,11	3833,18	0,859



Ryc.

Porównanie linii wykreślonych na podstawie modeli regresji opisujących zależność logarytmu liczby drzew od logarytmu średniej wartości cech biometrycznych (a – grubości u podstawy Dg_0 ; b – wysokości drzewostanu H ; c – przeciętnej pierśnicy $Dg_{1,3}$; d – objętości walca porównawczego V_w) opracowanych z wykorzystaniem dynamicznego sformułowania funkcji alometrycznej (DFA), klasycznej metody najmniejszych kwadratów (OLS), metody stochastycznej granicznej funkcji produkcji (SFF) oraz regresji kwantyli z uwzględnieniem kwantyli 0,90 (QR_{0,95}) oraz 0,95 (QR_{0,90})

Comparison of regression lines describing relationship between the logarithm of mean values of biometrical characteristics (a – stump diameter Dg_0 ; b – stand height H ; c – quadratic mean breast height diameter $Dg_{1,3}$; d – volume of cylinder based on $Dg_{1,3}$ and H , V_w) estimated using dynamic formulation of allometric function method (DFA), ordinary least squares method (OLS), stochastic frontier production function method (SFF) as well as quantile regression (QR)

Tabela 3.

Parametry modeli opisujących zależność liczby drzew na jednostce powierzchni od średnich wartości analizowanych cech biometrycznych drzewostanów wyliczone za pomocą różnych metod

Parameters of models describing relationship between the number of trees per unit area and mean values of stand biometric characteristics estimated using various methods

Parametr	Cecha	Metoda szacowania parametrów						
		DFA	SFF	OLS	QR 0,75	QR 0,90	QR 0,95	QR 0,99
β_0	D_0	11,90594	12,33491	11,63681	12,08701	12,22542	12,38598	12,41047
	$D_{1,3}$	11,04930	11,49433	10,90421	11,30327	11,47122	11,71302	11,81574
	H	12,04036	12,13235	11,64903	12,07297	12,40917	12,75667	13,28044
	V_w	7,40402	8,67774	8,07079	8,27935	8,39922	8,47172	9,20196
β_1	D_0	-1,12855	-1,40252	-1,11293	-1,21122	-1,14599	-1,03870	-0,97476
	$D_{1,3}$	-1,07602	-1,35501	-1,03799	-1,15434	-1,09051	-1,06170	-0,98772
	H	-1,13448	-1,52905	-1,11680	-1,17614	-1,16603	-1,32043	-1,45555
	V_w	-0,38677	-0,48077	-0,38036	-0,40305	-0,42609	-0,42289	-0,35940

względem parametrów kierunkowych charakteryzują się wartościami bardzo zbliżonymi do uzyskanych metodą SFF. Ze względu na sposób szacowania parametrów, przy którym minimalizowana jest suma kwadratów odchyłeń od linii regresji, w porównaniu z metodą SFF parametry przesunięcia przyjmowały jednak każdorazowo znacznie niższe wartości (ryc.).

Wbrew oczekiwaniom, przebieg linii ograniczającej maksymalne zagęszczenie jest tylko nieznacznie zróżnicowany w zależności od bonitacji siedliska, zaś parametr określający wpływ siedliska okazał się istotny jedynie w przypadku zależności logarytmu liczby drzew od logarytmu grubości u podstawy strzały. Zależność logarytmu liczby drzew od logarytmów takich cech jak przeciętna pierśnica, wysokość i miąższości walca porównawczego nie zmienia się istotnie w zależności od jakości siedliska.

Wskaźnik bonitacji siedliska był zmienną, która na ogół nie wpływała istotnie na przebieg modelu opisującego maksymalną liczbę drzew na 1 ha. Wpływ jakości siedliska na przebieg linii ograniczającej maksymalne zagęszczenie przy określonych wymiarach okazał się istotny ($p=0,0427$) jedynie dla zależności od grubości u podstawy strzały (Dg_0). W przypadku pozostałych zależności parametry kierunkowe związane z siedliskiem były nieistotne ($p>0,05$).

Dyskusja

Celem pracy było opisanie relacji allometrycznych pomiędzy zagęszczeniem a wymiarami drzew w naturalnych odnowieniach brzożowych występujących na gruntach porolnych. Zgodnie z oczekiwaniem stwierdzono, że liczba drzew na jednostce powierzchni jest silnie skorelowana z takimi cechami biometrycznymi drzew jak przeciętna pierśnica, przeciętna grubość u podstawy, wysokość drzew czy objętość walca o przekroju równym przekrojowi u podstawy i wysokości równej wysokości drzewa. Ocenę siły zależności przeprowadzono z wykorzystaniem modelu liniowego dla danych w skali logarytmicznej. Parametry modelu oszacowano wstępnie metodą najmniejszych kwadratów (OLS). Według Zhanga i in. [2005] metoda najmniejszych kwadratów jest wrażliwa na dane zastosowane do wykreślenia modelu i może powodować uzyskiwanie modeli z niewłaściwym parametrem kierunkowym, a ponadto wartości modelowe są uśrednieniem zmiany liczby drzew w zależności od średnich wartości cech biometrycznych. Metoda ta nie nadaje się zatem do określania maksymalnego zagęszczenia.

Model opisujący uśrednione tempo zmiany liczby drzew wraz z powiększaniem ich wymiarów uzyskano również przez zastosowanie dynamicznego sformułowania funkcji allometrycznej (DFA). Parametry opracowane metodą DFA pozwalają na ustalanie względnego zagęszczenia, które może stanowić algorytm pomocny do opisanie procesu wydzielania drzew, jednak nie pozwalają wyznaczyć maksymalnego zagęszczenia. Dla uzyskania informacji o maksymalnym zagęszczeniu przy określonych wartościach analizowanych cech biometrycznych wykorzystano modele allometryczne, których parametry określono metodami regresji kwantylowej (QR) oraz stochastycznej granicznej funkcji produkcji (FFP). Analizując przebieg linii regresji, można stwierdzić, że zastosowanie wspomnianych metod daje zbliżone rezultaty zarówno pod względem parametrów kierunkowych, jak i parametru przesunięcia. Najbardziej zbliżone wyniki uzyskano, stosując metodę FFP oraz metodę QR z kwantylem 0,90. Jedynie w przypadku zależności logarytmu liczby drzew od logarytmu średniej wysokości, stosując metody FFP i QR0,90, uzyskano modele z nieco innymi parametrami. Na tej podstawie można założyć, że obie metody pozwalają z reguły na budowę adekwatnych modeli maksymalnego zagęszczenia. W przypadku metody QR trudne jest wnioskowanie statystyczne o wartościach oszacowanych parametrów modelu, a ponadto wartość parametrów modelu jest uzależniona od subiektywnego wyboru kwantyli. W związku z tym, że metoda SFF w swych założeniach uwzględnia możliwość wystę-

powania błędów pomiarowych oraz pozwala na wnioskowanie statystyczne o oszacowanych wartościach parametrów, podobnie jak to stwierdzili Zhang i in. [2005], naszym zdaniem jest ona bardziej adekwatna do budowy modeli maksymalnego zagęszczenia drzewostanów.

W literaturze można się spotkać z głosami sprzeciwu wobec stosowaniu modelu liniowego do opisywania maksymalnego zagęszczenia. Zeide [1987] wskazywał, że rozpatrywany w skali logarytmicznej związek liczby drzew z uśrednionymi wartościami cech biometrycznych jest nieliniowy. W przypadku analizowanych drzewostanów brzożowych na gruntach porolnych, zgodnie z założeniem przyjętym w „regule $-3/2$ ” i wynikami wcześniejszych badań [Jack, Long 1996; Pretzsch 2002; Roderick, Barnes 2004; Zhang i in. 2005], stwierdzono, że do opisanego maksymalnego zagęszczenia adekwatny jest jednak model prostej regresji.

Weiskittel i in. [2009] stwierdzili, że przebieg linii ograniczającej maksymalne zagęszczenie przy określonych wymiarach drzew jest związany ze sposobem założenia drzewostanu (odnowienie naturalne i sztuczne), udziałem gatunku głównego w drzewostanie oraz wskaźnikiem bonitacji. Analizowane drzewostany brzożowe, które wykorzystano do budowy modelu, pochodzą z odnowienia naturalnego i zbudowane są głównie z brzozy. W związku z tym opracowane modele można rekomendować dla litych drzewostanów brzożowych, zaś adekwatność opracowanych modeli dla drzewostanów pochodzących z sadzenia wymaga sprawdzenia.

Stosunkowo słaby wpływ jakości siedliska, istotny jedynie w przypadku zależności liczby drzew od grubości u podstawy strzały, wynika prawdopodobnie stąd, że w przypadku analizowanych drzewostanów brzożowych jakość siedliska jest już odzwierciedlana w poszczególnych wymiarach drzew. Potwierdzeniem słuszności takiego założenia wydaje się stosunkowo najslabszy wpływ siedliska obserwowany w przypadku modelu uwzględniającego wysokość drzew, która w największym stopniu odzwierciedla bonitację siedliska, nieco silniejszy związek stwierdzono w przypadku modelu uwzględniającego pierśnicę i najsilniejszy w przypadku modelu, w którym zmienną niezależną była grubość u podstawy strzały, czyli zmienna stosunkowo najslabiej skorelowana z jakością siedliska. Inną przyczyną braku związku z siedliskiem może być stosunkowo niski wiek analizowanych zalesień brzożowych i związany z tym względnie mały zasięg systemów korzeniowych. Można przypuszczać, że wraz z wiekiem i związanym z nim m.in. zwiększeniem głębokości systemów korzeniowych, modyfikujący wpływ jakości siedliska, która jest uwarunkowana zarówno podłożem geologicznym, jak i warunkami wilgotnościowymi, będzie w większym stopniu różnicować przebieg procesu wydzielania drzew w drzewostanach brzożowych.

Opracowane modele, opisujące zagęszczenie w drzewostanach brzożowych na gruntach porolnych jako funkcję cech biometrycznych drzew, zbudowane na podstawie danych pochodzących z jednokrotnego pomiaru drzew na powierzchniach próbnych, wymagają weryfikacji na niezależnym materiale empirycznym. Optymalne byłoby wykorzystanie danych empirycznych obejmujących dłuższy okres obserwacji, pochodzących ze stałych powierzchni próbnych. Drzewostany powinny również pochodzić z możliwie szerokiego spektrum warunków siedliskowych. Jak bowiem wykazują badania, parametry funkcji allometrycznych opisujących zagęszczenie wykazują tendencję do okresowej zmienności [Roderick, Barnes 2004]. Do opisanego maksymalnego zagęszczenia, którego pochodną jest z kolei proces wydzielania się drzew, potrzebne są dane empiryczne zbierane w dłuższym horyzoncie czasowym i obejmujące możliwie szeroki zakres warunków termiczno-pluwialnych, które mogą mieć istotny wpływ na okresowe nasilenie procesów konkurencji i wydzielania – bezpośrednio wpływających na zagęszczenie.

Dość obszerny materiał badawczy i stosunkowo silne zależności uzyskane w modelowaniu zagęszczenia i wydzielania już na obecnym etapie badań pozwalają rekomendować opracowane

rozwiązania jako narzędzie służące wspomaganie decyzji hodowlanych podejmowanych przy gospodarowaniu w drzewostanach brzożowych na gruntach porolnych. Ponadto opisane modele mogą być wykorzystane do budowy modeli wzrostu brzoży na gruntach porolnych.

Wnioski

- ✦ Liczba drzew na jednostce powierzchni jest silnie skorelowana z przeciętną pierśnicą, przeciętną grubością u podstawy pnia, wysokością drzew i objętością walca o przekroju równym przekrojowi u podstawy i wysokości równej wysokości drzewa.
- ✦ Zbliżone rezultaty modelowania zagęszczenia maksymalnego uzyskano, stosując metodę FFP oraz metodę QR z kwantylem 0,90. W metodzie QR trudne jest wnioskowanie statystyczne o wartościach oszacowanych parametrów modelu; wydaje się zatem, że najbardziej adekwatną do modelowania maksymalnego zagęszczenia jest metoda SFF.
- ✦ Wpływ jakości siedliska na kształtowanie się maksymalnego zagęszczenia drzew w drzewostanach brzożowych na gruntach porolnych jest słaby, dlatego do zastosowań praktycznych wystarczające jest wykorzystanie tradycyjnie stosowanych modeli zagęszczenia bazujących na relacji pomiędzy liczbą drzew na jednostce powierzchni a średnimi wymiarami drzew.

Literatura

- Aigner D., Lovell C. A. K., Schmidt P. 1977. Formulation and estimation of stochastic frontier production function models. *J. Econom.* 6 (1): 21-37.
- Akaike H. 1977. On entropy maximization principle. W: Krishnaiah P. R. [red.]. *Applications of Statistics*, North-Holland, Amsterdam. 27-41.
- Bruchwald A. 1988a. Przyrodnicze podstawy budowy modeli wzrostu. *Sylvan* 132 (11-12): 1-10.
- Bruchwald A. 1988b. Self-thinning in Scots pine stands – a mathematical approach. *Ann. Warsaw Agric. Univ. – SGGW-AR, For. Wood Technol.* 36: 11-16.
- Burkhardt H. E., Tomé M. 2012. *Modeling Forest Trees and Stands*. Springer-Verlag, Dordrecht, Heidelberg, New York, London.
- Cade B. S., Noon B. R. 2003. A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Front. Ecol. Environ.* 1 (8): 412-420.
- Gómez-García E., Crecente-Campo F., Stankova T., Rojo A., Diéguez-Aranda U. 2010. Dynamic growth model for Birch in northwestern Spain. *For. Ideas* 16 (2): 212-220.
- Greene W. H. 2000. *Econometric Analysis*, 4th ed., Prentice Hall, Saddle River, New York.
- Hart H. M. 1926. Stem density and thinning: pilot experiment to determine the best spacing and thinning method of teak. Proefsta. Boschwesen, Batavia, Meded. 21.
- Jack S. B., Long J. N. 1996. Linkages between silviculture and ecology: an analysis of density management diagrams. *For. Ecol. Manage.* 86 (1): 205-220.
- Jagodziński A., Oleksyn J. 2009a. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu. *Sylvan* 153 (2): 75-85.
- Jagodziński A., Oleksyn J. 2009b. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. II. Produkcja i alokacja biomasy, retencja biogenów. *Sylvan* 153 (3): 147-157.
- Jagodziński A., Oleksyn J. 2009c. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. III. Stabilność drzewostanu, fitoklimat i różnorodność biologiczna. *Sylvan* 153 (4): 219-230.
- Jaworski A., Pach M. 2011. Comparison of various cutting systems affecting those morphological features that determine stability in the Piłsko high mountain spruce forest. *For. Res. Pap.* 72 (2): 171-181.
- Koenker R. 2000. Galton, Edgeworth, Frisch, and prospects for quantile regression in econometrics. *J. Econom.* 95: 347-374.
- Koenker R. 2005. *Quantile Regression*, Cambridge Books, Cambridge University Press.
- Koenker R., Bassett G. 1978. Regression Quantiles. *Econometrica* 46 (1): 33-50.
- Koenker R., Hallock K. 2001. Quantile Regression. *J. Econ. Perspect.* 15: 143-156.
- Martyn D. 2000. *Klimaty kuli ziemskiej*. PWN, Warszawa.
- Monserud R. A., Ledermann T., Sterba H. 2005. Are Self-Thinning Constraints Needed in a Tree-Specific Mortality Model? *For. Sci.* 50 (6): 848-858.
- Orzeł S., Socha J. 1999. Smukłość świerka w sześćdziesięcioletnich drzewostanach Beskidów Zachodnich. *Sylvan* 143 (4): 35-43.

- Pach M., Bartkowiec L., Skoczeń W. 2001. Charakterystyka cech biomorfologicznych świerka w borze górno-regulowym Pilski w zależności od budowy i struktury drzewostanów. *Sylwan* 145 (1): 23-37.
- Pretzsch H. 2002. A Unified Law of Spatial Allometry for Woody and Herbaceous Plants. *Plant Biol.* 4 (2): 159-166.
- Pretzsch H. 2006. Species-specific allometric scaling under self-thinning: evidence from long-term plots in forest stands. *Oecologia* 146 (4): 572-583.
- Pretzsch H. 2010. *Forest Dynamics, Growth and Yield*, Springer.
- Prévost B., Coquillard P., Gueugnot J. 1999. Growth models of silver birch (*Betula pendula* Roth.) on two volcanic mountains in the French Massif Central. *Plant Ecol.* 144 (2): 231-242.
- Reineke L. H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. Agric. Res.* 46: 627-638.
- Roderick M. L., Barnes B. 2004. Self-Thinning of Plant Populations from a Dynamic Viewpoint. *Funct. Ecol.* 18 (2): 197-203.
- Schwarz G. 1978. Estimating the Dimension of a Model. *Ann. Stat.* 6 (2): 461-464.
- Smith N. J., Hann D. W. 1986. A growth model based on the self-thinning rule. *Can. J. For. Res.* 16 (2): 330-334.
- Tang S., Meng C. H., Meng F.-R., Wang Y. H. 1994. A growth and self-thinning model for pure even-age stands: theory and applications. *For. Ecol. Manage.* 70 (1): 67-73.
- Vose J. M., Allen H. L. 1988. Leaf Area, Stemwood Growth, and Nutrition Relationships in Loblolly Pine. *For. Sci.* 34 (3): 547-563.
- Weiskittel A. R., Hann D. W., Hibbs D. E., Lam T. Y., Bluhm A. 2009. Modeling top height growth of red alder plantations. *For. Ecol. Manage.* 258 (3): 323-331.
- Weller D. E. 1987. A Reevaluation of the $-3/2$ Power Rule of Plant Self-Thinning. *Ecol. Monogr.* 57 (1): 23-43.
- Yang Y., Titus S. J. 2002. Maximum size-density relationship for constraining individual tree mortality functions. *For. Ecol. Manage.* 168 (1): 259-273.
- Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K. 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *J. Biol.* 14: 107-129.
- Zeide B. 1987. Analysis of the $3/2$ Power Law of Self-Thinning. *For. Sci.* 33 (2): 517-537.
- Zeide B. 2005. How to measure stand density. *Trees* 19: 1-14.
- Zhang L., Bi H., Gove J. H., Heath L. S. 2005. A comparison of alternative methods for estimating the self-thinning boundary line. *Can. J. For. Res.* 35: 1507-1514.

SUMMARY

Stand density and self-thinning dynamics in young birch stands on post-agricultural lands

Due to large-scale artificial and natural afforestation on post-agricultural lands taking place in Poland over the last couple of decades, there is a need for tools supporting the management of newly established forested areas. One of the main species forming afforestations in Poland is silver birch which is most frequently present in the first succession phase and which populates, among others, post-agricultural lands, pastures and various kinds of unproductive areas. Growth models, and especially the models describing density and self-thinning in young birch stands, may constitute a useful tool for such activities as e.g. silvicultural and forest management planning. So far, however, hardly any research has been conducted into the subject of growth and self-thinning of birch stands in Poland and on post-agricultural lands in particular. The aim of this study is describing allometric relationships between density and tree dimensions in birch stands on post-agricultural lands as well as their application in describing self-thinning processes. The research material are measurements of diameter breast height (DBH) and tree height carried out on 120 sample plots located in birch stands on post-agricultural lands of Central Poland.

The relationship between tree density and tree dimensions was analyzed by means of a classic ordinary least squares (OLS) method, dynamical formulation of allometric function (DFA) method, stochastic frontier production function method (SFF) as well as quantile regression (QR) method. The analysis of relations between density and tree dimensions in young birch stands on post-agricultural lands showed that the number of trees in a plot highly correlated

with mean DBH, mean stump diameter, tree height and the volume of a cylinder whose diameter was equal to stump diameter and whose height was equal to tree height. Similar results of modeling maximum density were obtained as a result of applying FFP method and QR method with 0.90 quantile. It is difficult to statistically infer the estimated values of model parameters in QR method. Therefore, it seems that the most adequate method for modeling maximum density is the SFF method. The influence of site quality on maximum tree density in birch stands is relatively weak, therefore it appears that for practical applications it is enough to use some traditionally applied density models based on the relation between a number of trees on a particular area and mean tree dimensions. Density models may constitute a useful tool for supporting silvicultural decisions and developing growth models. Nonetheless, the solutions presented in this article require verification based on independent and comprehensive empirical material.