

ANDRZEJ M. JAGODZIŃSKI, JACEK OLEKSYN

Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. II. Produkcja i alokacja biomasy, retencja biogenów*

Ecological consequences of silviculture at variable stand densities.
II. Biomass production and allocation, nutrient retention

ABSTRACT

Jagodziński A. M., Oleksyn J. 2009. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. II. Produkcja i alokacja biomasy, retencja biogenów. Sylwan 153 (3): 147-157.

The main goal of this review was to characterize ecological consequences of growing trees at variable stand densities. Increasing stand density results in rising competition among trees in their below- and above-ground parts, leads to changes in stand structure (DBH, height, crown width and length, crown ratio, tree slenderness, branch diameters and length) and thus modifies biomass partitioning and may influence stand productivity. Trees grown at higher density compete more intensely for limited resources such as space, light, water and nutrients, than in those grown at wider spacing. In general, total tree biomass accumulation is higher in more dense stands and in less dense stands a higher proportion of biomass is allocated to coarse roots. Moreover, stand density may alter foliage distribution within the crowns. For stands grown at higher tree density, leaf area index (LAI) may increase and thus influence stand productivity, however LAI is closely related to light requirements and succession status of the species. Because stand density may simultaneously modify macro- and micronutrient concentration in different tree tissues and biomass partitioning, it may lead to distinct changes in the nutrient balance of the forest ecosystem. For example, a considerable pool of stand mineral elements (including carbon) is allocated to roots that are not subjected to traditional stand management. Therefore, manipulation of stand density leading to higher biomass allocation to roots may increase carbon sequestration in forest ecosystems.

KEY WORDS

stand density, spacing, tree competition, forest ecology, biomass allocation, nutrient retention, review

ADDRESSES

Andrzej M. Jagodziński^(1,2) – e-mail: amj@man.poznan.pl

Jacek Oleksyn⁽¹⁾ – e-mail: oleks001@umn.edu

⁽¹⁾ Instytut Dendrologii; Polska Akademia Nauk; ul. Parkowa 5; 62-035 Kórnik

⁽²⁾ Zakład Ochrony Lasu; Uniwersytet Przyrodniczy; ul. Wojska Polskiego 71C; 60-625 Poznań

Modyfikujący wpływ zagęszczenia na parametry biometryczne drzew (pierśnicę, wysokość, średnicę i długość korony, średnicę i długość gałęzi), i w konsekwencji na strukturę poziomą i pionową drzewostanu, pozwala przypuszczać, iż hodowla drzew w różnym zagęszczeniu może prowadzić do zmian kierunku alokacji biomasy do poszczególnych organów drzew, a tym samym istotnie wpływać nie tylko na sumaryczną produkcję drzewostanu, ale także na retencję makro- i mikroelementów w składowych elementach biomasy drzew [Jagodziński, Oleksyn 2009]. Poznanie tych ściśle ze sobą powiązanych procesów na tle zmian zachodzących w środowisku

* Praca powstała w ramach projektu badawczego nr 2 P06L 033 27, finansowanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego w latach 2004-2007

glebowym jest szczególnie ważne ze względu na potencjalne interakcje między zasobnością i żyznością gleb leśnych, tempem produkcji biomasy oraz bilansem biogenów w środowisku leśnym. Zdiagnozowanie relacji funkcjonalnych pomiędzy produkcją biomasy, retencją w niej biogenów i dynamiką ich obiegu w ekosystemach leśnych jest także interesujące w kontekście przewidywanych globalnych zmian klimatycznych i roli, jaką mogą odgrywać lasy w sekwestracji węgla.

Wpływ zagęszczenia drzewostanu na produkcję i alokację biomasy

Poznanie i ocena proporcjonalnej alokacji biomasy do różnych organów drzew jest jednym z ważnych elementów prowadzących do zrozumienia procesów ekologicznych zachodzących w drzewostanach rosnących w różnym zagęszczeniu. Przyjęcie optymalnego zagęszczenia jest bardzo trudne ze względu na to, że powinno ono odzwierciedlać zarówno dostępność składników pokarmowych, jak i potrzeby gatunku. Dostępność składników pokarmowych jest związana z potencjalnymi możliwościami akumulacji biomasy [Ingestad, Agren 1991], a ta z kolei wykazuje silny związek z indeksem powierzchni liściowej (LAI, ang. leaf area index; powierzchnia liści przypadających na jednostkę powierzchni gleby) [Waring 1983; Vose, Allen 1988; Dean, Baldwin 1996; Jagodziński, Kałucka 2008].

Koncepcja mówiąca o stałej proporcji listowia do masy drzew w zwartych drzewostanach jest szeroko akceptowana – wiele gatunków utrzymuje bowiem stałą masę (lub powierzchnię) listowia w trakcie rozwoju drzewostanu w szerokim zakresie warunków siedliskowych oraz zagęszczenia drzewostanów [Turner, Long 1975; Mohler i in. 1978; Pearson i in. 1984; Pook 1984; Long, Smith 1992]. Jeśli zatem powierzchnia listowia całego drzewostanu jest stała, to wówczas jego średnia powierzchnia przypadająca na jedno drzewo w drzewostanie jest odwrotnie proporcjonalna do zagęszczenia drzewostanu. By utrzymać stałe LAI w czasie, średnia powierzchnia listowia drzew w drzewostanie musi wzrastać wraz z rozwojem drzewostanu, by kompensować utratę aparatu asymilacyjnego wynikającą z procesu wydzielania się drzew z drzewostanu [Long, Smith 1984; Westoby 1984]. Stąd też należy przypuszczać, że fundamentalną rolę w utrzymaniu stałego LAI drzewostanów rosnących w różnych zagęszczeniach można przypisać plastyczności średniej powierzchni listowia przypadającej na jedno drzewo.

Jack i Long [1991] analizowali wpływ zagęszczenia drzewostanu na LAI dwóch gatunków drzew – *Pinus contorta* var. *latifolia* (gatunek światłożądny, wczesnych stadiów sukcesji, o rozłożystej koronie) i *Abies lasiocarpa* (gatunek wyjątkowo cienioznośny, późnych stadiów sukcesyjnych, o wąskiej, strzelistej koronie). Autorzy stwierdzili, że sosna *P. contorta* var. *latifolia* cechuje się znaczną plastycznością średniej powierzchni listowia przypadającej na jedno drzewo (od 7 do 190 m² liści w drzewostanach o zagęszczeniu od 6 300 do 208 drzew/ha), a indeks powierzchni liściowej nie zależał od zagęszczenia drzewostanu. Jednakże w przypadku *A. lasiocarpa* średnia powierzchnia listowia przypadająca na jedno drzewo (od 5 do 36 m² liści w drzewostanach o zagęszczeniu od 17143 do 1422 drzew/ha) w mniejszym stopniu zależała od zagęszczenia drzewostanu, a LAI wzrastał wraz ze wzrostem zagęszczenia. Różnice między oboma gatunkami w zdolności do zmiany wymiarów koron drzew w zależności od zagęszczenia mogą być związane z wymaganiami świetlnymi oraz stadium sukcesyjnym gatunku.

Wydajność korony (CE – ang. crown efficiency; iloraz przyrostu miąższości drzewa i powierzchni rzutu korony) jest jedną z miar obrazujących zależność pomiędzy wzrostem rozmiarów drzew a powierzchnią wzrostu [Assmann 1968; Jaworski 2004]. Zajązkowski [1973] stwierdził, badając zależności pomiędzy powierzchnią rzutu korony a bieżącym przyrostem

miąższości strzały sosny, że w każdej klasie biosocjalnej wraz ze wzrostem pola rzutu korony wzrasta bieżący przyrost miąższości strzały. Jednocześnie drzewa reprezentujące wyższe klasy biosocjalne wykazują większy przyrost miąższości w porównaniu do drzew z niższych klas o zbliżonych wymiarach rzutów korony. Ponadto Zajączkowski [1994] wykazał, że przyrost miąższości w drzewostanach sosnowych przypadający na jednostkę powierzchni rzutu korony maleje wraz ze zwiększaniem się powierzchni jej rzutu. Duże znaczenie należy tu przypisać biogrupowej strukturze rozmieszczenia drzew, która korzystnie oddziałuje na produktywność całego drzewostanu [Zajączkowski 1994; Szmyt 1999]. Larocque i Marshall [1994] prowadząc badania na *Pinus resinosa* odnotowali, że drzewa o dużych koronach wykorzystują powierzchnię wzrostu mniej efektywnie niż drzewa o wąskich koronach. Sterba i Amateis [1998] stwierdzili w drzewostanach *Pinus taeda*, że wydajność koron wzrasta wraz ze wzrostem powierzchni rzutu korony dla drzew o wysokości przekraczającej wysokość górną obliczoną na podstawie 20% najgrubszych drzew w drzewostanie, natomiast dla drzew niższych zależność odwrotną.

Z badań Lemkego [1966] wynika, że całkowita masa liści drzew zaliczonych do I klasy Krafca jest przeciętnie 3,5 razy, a drzew reprezentujących II klasę blisko 2 razy większa niż drzew z III klasy Krafca. Jednocześnie produkcja miąższości drewna na jednostkę masy liści u drzew klasy I jest o 1/3, a klasy II o 1/7 mniejsza niż u drzew klasy III. Także i w tych badaniach wykazano, że drzewa o małych koronach produkują biomasę strzały intensywniej niż drzewa o koronach dużych, przy czym najmniej wydajne pod względem produkcji miąższości są drzewa o bardzo dużych koronach [Lemke 1966]. Tęgo rodzaju zależność może wynikać z tego, iż w przypadku mniejszych koron powierzchnia rzutu ich oświetlonej części jest proporcjonalnie większa w odniesieniu do powierzchni rzutu całej korony [Sterba, Amateis 1998]. Rozmieszczenie listowia między drzewami o różnej wielkości korony może zatem wpływać na produkcję drewna pnia/strzały przeliczanego na jednostkę powierzchni liści [Smith, Long 1989, 1992; Long, Smith 1990; Roberts i in. 1993], co z kolei ma duże znaczenie dla produktywności drzewostanu.

Jednym z ważniejszych elementów prowadzących do zrozumienia procesów ekologicznych zachodzących w drzewostanach rosnących w różnym zagęszczeniu jest poznanie i ocena relatywnej alokacji biomasy do różnych organów drzew. Zagadnienie to ściśle wiąże się z dynamiką wzrostu i rozwoju drzewostanów założonych w zróżnicowanym zagęszczeniu początkowym oraz intensywnością zabiegów pielęgnacyjnych. Jak już wspomniano [Jagodziński, Oleksyn 2009], większe zagęszczenie drzewostanu jest związane z mniejszymi wymiarami drzew (pierśnica, szerokość korony, powierzchnia rzutu korony, powierzchnia liści), co wynika ze wzrastającej konkurencji o przestrzeń oraz dostępność takich zasobów jak światło, składniki pokarmowe i woda [Hamilton 1969; Curtis 1970; Dean, Long 1992; Deleuze i in. 1996]. W związku z tym, że z oczywistych względów leśników interesowały głównie zagadnienia związane z wpływem zagęszczenia drzewostanu na zapas drewna (miąższość) oraz jakość techniczną surowca drzewnego, nasza wiedza dotycząca potencjalnej zmienności kierunków alokacji biomasy w drzewostanach rosnących w różnym zagęszczeniu jest stosunkowo skąpa. Zagadnienie wpływu zagęszczenia na produkcję i alokację biomasy w drzewostanach sosnowych, czyli podstawowego gatunku lasotwórczego w Eurazji, było podejmowane wielokrotnie, jednakże badaniami obejmowano w głównej mierze nadziemne części drzewostanów, a uzyskane wyniki nie pozwalają na wyciągnięcie jednoznacznych wniosków [Shinkarenko i in. 1976; Zajączkowski i in. 1984; Zajączkowski, Lech 1986; Mátyás, Varga 2000]. Jedynie Shinkarenko i in. [1976], badając produkcję biomasy (w tym i podziemnej) w sześcioletnich drzewostanach sosnowych na Ukrainie dowiedli, że pomiędzy drzewostanami rosnącymi w różnym zagęszczeniu nie ma

różnic w biomase drobnych korzeni i igieł w przeliczeniu na jednostkę powierzchni. Z kolei badania biomasy nadziemnych części dwudziestopięcioletnich drzewostanów sosnowych (plantacje nasienne), przeprowadzone przez Mátyása i Vargę [2000] wskazują, że proporcjonalny udział biomasy zakumulowanej w strzałach i drobnych gałęziach (średnica <5 cm) 25-letnich drzew obniża się w luźniejszej więźbie, podczas gdy udział biomasy grubych gałęzi, igieł i gałązek (do 2 roku życia) oraz szyszek w stosunku do sumarycznej masy drzew wzrasta. W drzewostanach o więźbie początkowej 2×2 m masa strzał stanowiła 59,4% sumarycznej biomasy drzewostanu (58,3 t/ha), natomiast w drzewostanach o więźbie początkowej 8×16 m – tylko 30,3% (6,9 t/ha). Autorzy ci wykazali, że średnia roczna produkcja biomasy drzew rosnących w najluźniejszej więźbie była siedmiokrotnie większa w porównaniu do drzew rosnących w największym zagęszczeniu początkowym. Jednakże, pomimo tego, że masa szyszek w przeliczeniu na drzewo była niższa w większym zagęszczeniu, to w przeliczeniu na jednostkę powierzchni drzewostanu przyjmowała większe wartości aniżeli w drzewostanach o najluźniejszej więźbie początkowej.

Powyższe wyniki są w pewnej sprzeczności z opinią Boydaka [1992], który na przykładzie *Pinus pinea* twierdzi, że luźna więźba jest pożądana, gdy celem produkcji nie jest wysokiej jakości drewno, a nasiona. Zapewne nie bez znaczenia jest tu zarówno wielkość stoiska, jak i indywidualne cechy biologiczne gatunku. Generalnie, lepsze oświetlenie koron stymuluje kwitnienie drzew [Chałupka 1993]. Harrington i Debell [1995] stwierdzili, że wraz ze zmniejszaniem się zagęszczenia wzrasta procent kwitnących drzew *Alnus rubra*. Cennych wyników dostarczyła również praca Ozolinčiusa i innych [1996], którzy na przykładzie drzewostanów świerkowych (*Picea abies*), założonych w szerokim zakresie zagęszczenia początkowego (od 1 600 do 100 000 drzew/ha), wykazali, że do zwarcia koron średnia masa drzew rosnących w różnym zagęszczeniu jest analogiczna do średniej masy drzew rosnących na otwartej przestrzeni. Po zwarcie się koron drzew świerka stwierdzono, że zagęszczenie początkowe było ujemnie skorelowane z tempem przyrostu biomasy części nadziemnej drzewostanu. Autorzy ci uznali za uzasadnione zakładanie bardzo gęstych drzewostanów (powyżej 25 000 drzew/ha) w celu maksymalnej produkcji biomasy w krótkim okresie (8-12 lat), natomiast gdy okres ten wyniesie 20-30 lat, wówczas maksymalna produkcja biomasy będzie miała miejsce w drzewostanach świerkowych założonych w zagęszczeniu od 3 200 do 12 500 drzew/ha.

Proporcjonalny udział drewna strzały w ogólnej masie części nadziemnej jest na ogół większy w luźniejszej więźbie. Bernardo i inni [1998], prowadząc badania na plantacjach eukaliptusowych w Brazylii, wykazali, że zmniejszającemu się zagęszczeniu drzew towarzyszy redukcja sumarycznej biomasy (nadziemnej i podziemnej) drzewostanów w przeliczeniu na jednostkę powierzchni, przy czym wielkość różnicy zależała od gatunku. Autorzy ci odnotowali ponadto obniżanie się masy liści, gałęzi, kory i drewna pni drzew, pniaków i masy części nadziemnej oraz nieznaczny wzrost masy korzeni drobnych wraz ze wzrostem stoiska początkowego. Świadczyć to może o wpływie zagęszczenia drzewostanów na strukturę alokacji biomasy do różnych organów.

Wzrostowi zagęszczenia drzewostanu towarzyszy wzrost konkurencji pomiędzy drzewami w nadziemnej i podziemnej jego części, co może wpłynąć na zmianę kierunku alokacji masy do poszczególnych organów drzew (tzw. „zmiana priorytetów”; Cannell [1989]; Casper, Jackson [1997]). Na przykład w drzewostanach o dużym zagęszczeniu może wzrosnąć alokacja masy do korzeni drobnych w celu efektywniejszej konkurencji o wodę i składniki pokarmowe. Dane literaturowe na temat wpływu zagęszczenia na proporcjonalną alokację biomasy do korzeni u drzew nie są jednak jednoznaczne. Na przykład Litton i inni [2003] stwierdzili, prowadząc

badania w trzynastoletnich drzewostanach *Pinus contorta* var. *latifolia* pochodzenia naturalnego, rosnących w warunkach wysokogórskich, że w drzewostanach o największym zagęszczeniu masa części podziemnej stanowiła ok. 32% sumarycznej masy drzewostanów, w średnim zagęszczeniu – 27%, natomiast w najluźniejszym – około 19%, przy czym wraz ze wzrostem zagęszczenia wzrastała masa części nadziemnej, masa części podziemnej i sumaryczna masa drzewostanów. Uzyskane przez autorów wyniki mogą być jednak skutkiem analizy drzewostanów o znacznie zróżnicowanych zagęszczeniach (od 400 do 600 000 drzew/ha) oraz złożonej strukturze pionowej, gdyż drzewostany te powstały spontanicznie na terenie objętym pożarem. Opublikowane ostatnio badania Albaugh i innych [2006], wykonane w drzewostanach *Pinus taeda*, wskazują natomiast na wzmózony przyrost masy korzeni w drzewostanach rosnących w mniejszym zagęszczeniu. Przyczyną zwiększonej alokacji biomasy do systemów korzeniowych w drzewostanach rosnących w tych warunkach może być konieczność zwiększenia ochrony drzew przed wiatrem, gdyż osobniki narażone na kołysanie w luźniejszej więźbie rozwijają więcej kotwiczących je w glebie korzeni grubych. Zróżnicowanie alokacji biomasy pomiędzy nadziemną i podziemną część drzewostanu może być uznawane za istotną przyczynę zmienności w ich produktywności [Comeau, Kimmins 1989].

W związku z tym, że w silnie zwartych drzewostanach ścieśnione (przygłuszone) drzewa konkurują o ograniczone zasoby światła, wody i składników pokarmowych, konkurencja ta może być przyczyną wyraźnych zmian w kierunkach alokacji biomasy [Cannell, Dewar 1994]. Wzrost konkurencji pomiędzy drzewami sosny może prowadzić do wzrostu alokacji biomasy do ich pni [Nilsson, Gemmel 1993; Vanninen, Mäkelä 2000]. Taki kierunek zmiany alokacji biomasy, jako reakcja drzew na wzrost zagęszczenia drzewostanu nie jest jednak regułą, gdyż na przykład w drzewostanach świerkowych Nilsson i Gemmel [1993] takich relacji nie wykazali. Sugeruje to, iż różny wpływ konkurencji na alokację biomasy do pni może być wynikiem zróżnicowanych wymagań świetlnych poszczególnych gatunków drzew. Na przykład, w warunkach zacielenia sosny aktywnie poszukują światła, zwiększając proporcjonalny udział masy w górnych częściach koron drzew [Lemke 1990; Lemke, Woźniak 1992]. Również Baldwin i inni [2000] stwierdzili wpływ zagęszczenia początkowego w trzydziestoosmioletnich drzewostanach *Pinus taeda* na miąższość i biomasę strzał, ale różnice te były stosunkowo niewielkie i bez wyraźnego ukierunkowania. Zwiększona alokacja biomasy do pni sugeruje także, że u gatunków światłolubnych rosnących w warunkach ograniczonego dostępu do światła, istnieje konieczność poniesienia nakładów energetycznych na wygranie konkurencji o światło, co staje się priorytetem w stosunku do produkcji igliwia [Naidu i in. 1998]. Z badań Barrona-Gafforda i innych [2003] wynika także, że w czteroletnich uprawach *Pinus taeda* i *P. elliotii* wraz ze wzrostem zagęszczenia wzrasta masa pni w przeliczeniu na jednostkę powierzchni. Wiele obserwacji wskazuje również na proporcjonalnie większą alokację biomasy w gęstszych drzewostanach do strzał i mniejszą do igieł oraz gałęzi, nawet przy porównaniu drzew o tej samej pierśnicy [van Lear i in. 1984; Nilsson, Albrektson 1993; Naidu i in. 1998]. Wzrost alokacji biomasy do strzał w gęstych drzewostanach wskazuje zatem, że konkurencja o światło jest tutaj ważniejsza niż konkurencja o składniki pokarmowe w glebie [Naidu i in. 1998; Aerts 1999].

W niektórych badaniach oddziaływanie zagęszczenia drzewostanów na proporcjonalną alokację masy było mniej widoczne. Zajaczkowski i Lech [1986] badając siedemnastoletnie młodniki sosnowe, nie stwierdzili wpływu zagęszczenia początkowego ani na sumaryczną masę części nadziemnej drzewostanów, ani na masę strzał z korą, chociaż silniejszy rozwój koron drzew w najluźniejszym wariantcie doświadczenia odbywał się kosztem produkcji masy strzał. Różnice te nie były jednak istotne statystycznie. Autorzy ci stwierdzili ponadto wzrost masy

gałęzi w drzewostanach założonych w mniejszych zagęszczeniach, co najprawdopodobniej wynika ze zwiększonej ich grubości i długości [Puchalski 1964; Burzyński, Zajączkowski 1983, 1985; Ceitel 1987; Mäkinen 1996], a w konsekwencji większych rozmiarów koron drzew [Mäkelä, Vanninen 1998]. Z drugiej strony liczba gałęzi na 1 m długości korony jest niższa u drzew rosnących w mniejszym zagęszczeniu i nawet w obrębie tego samego drzewostanu pomiędzy drzewami dominującymi i ścieśnionymi różnica ta może być nawet trzykrotna [Kellomäki 1986]. Dane literaturowe wskazują ponadto, iż wraz z obniżaniem się zagęszczenia początkowego wzrasta stosunek masy gałęzi do masy strzał/pni [Smith, Long 1989; Nilsson, Albrektson 1993; Puri i in. 1994]. Wzrost masy gałęzi w luźniejszych drzewostanach może również wynikać z większej liczby drzew dominujących [Vyskot 1980].

Wpływ zagęszczenia drzewostanu na zawartość biogenów w biomasie i wymianę gazową

Zmiany alokacji i akumulacji biomasy wraz ze zmianą zagęszczenia drzewostanów intuicyjnie wiązać powinny się ze zmianami w retencji makro- i mikroelementów w biomasie drzew. Zmniejszające się tempo akumulacji biomasy wraz z wiekiem drzewostanu może być w pewnym stopniu potraktowane jako zjawisko analogiczne w skutkach do wzrastającego zagęszczenia. Skoro wraz ze wzrostem wieku drzewostanu wzrasta jego biomasa, podobnie jak ze wzrostem zagęszczenia, to skutkuje to większą sekwestracją składników mineralnych w biomasie drzew i może prowadzić do wzrostu zapotrzebowania na składniki mineralne, a tym samym zaostrzać ograniczenia w ich dostępie [Pearson i in. 1987; Ryan i in. 1997]. Na przykład Chapin i inni [1986] oraz Binkley i inni [1995] sugerują, że zarówno LAI, jak i produkcja drewna może obniżyć się wraz ze starzeniem się drzewostanu na skutek wzrastającego deficytu makro- i mikroelementów w glebie, a podobnych skutków można oczekiwać w drzewostanach rosnących w większym zagęszczeniu.

Wspomniany hipotetyczny wpływ zagęszczenia drzewostanu na gospodarkę makro- i mikroelementami nie został dotychczas należycie zbadany. Pewnych dowodów na istotny wpływ zagęszczenia na gospodarkę biogenami dostarczyły prace Deana i Baldwina [1996] oraz Dicusa i Deana [1998], którzy w swoich badaniach testowali wpływ różnic w strukturze nadziemnej części drzewostanu, wywołanych różnym zagęszczeniem, na wymagania drzew w stosunku do składników pokarmowych zawartych w glebie oraz w następstwie na produktywność nadziemnej części drzewostanu. Autorzy założyli, że skoro zagęszczenie wpływa na morfologię koron drzew, to powinno ono także wpływać na dystrybucję węgla pomiędzy strzałami, igliwem i gałęziami. Poza tym na siedliskach o równym poziomie składników pokarmowych, sumaryczna produkcja pierwotna netto (TNPP, ang. total net primary production) części podziemnej powinna być powiązana z zapotrzebowaniem na składniki pokarmowe i wodę przez część nadziemną drzewostanu zgodnie z równaniem równowagi funkcjonalnej [Davidson 1969], co z kolei pozwala założyć, że wzrostowi zapotrzebowania na składniki pokarmowe przez nadziemną część drzewostanu powinien towarzyszyć wzrost produkcji drobnych korzeni, by sprostać tym wymaganiom. Z badań przeprowadzonych przez Dicusa i Deana [1998] w drzewostanach *Pinus taeda* założonych w dwóch więźbach – 1,22×1,22 m i 2,44×2,44 m wynika, że wraz ze wzrostem zagęszczenia wzrastała całkowita produkcja biomasy nadziemnej, produkcja biomasy igieł i drewna strzał, natomiast udział biomasy gałęzi zmniejsza się. Przy wzroście zagęszczenia drzew zapotrzebowanie na azot z zasobów środowiska glebowego wzrastało głównie jako rezultat wzrastającej produkcji bogatego (w porównaniu do innych organów) w azot igliwia. Równocześnie produkcja drobnych korzeni wzrastała wraz ze wzrostem zapotrze-

bowania na ten pierwiastek, a więc była większa w drzewostanie rosnącym w większym zagęszczeniu. Pomimo tego, że sumaryczna roczna produkcja biomasy drewna oraz produkcja biomasy drewna w przeliczeniu na jednostkę powierzchni igieł wzrastała wraz ze wzrostem zagęszczenia, to produkcja biomasy strzał w przeliczeniu na jednostkę masy igieł obniżała się przy wzrastającym zagęszczeniu. Autorzy są zdania, że jest to rezultatem większej proporcjonalnej alokacji masy do drobnych korzeni w drzewostanach rosnących w większych zagęszczeniach. Biorąc pod uwagę znaczne różnice w stężeniach makro- i mikroelementów pomiędzy poszczególnymi organami drzew, dane te w pewnym stopniu potwierdzają wpływ zagęszczenia drzewostanu zarówno na bilans pierwiastków w biomasie drzew, jak i w środowisku glebowym.

Interesujące badania dotyczące wpływu zagęszczenia na alokację biomasy i zawartość azotu, fosforu i potasu wykonali Barron-Gafford i inni [2003] w czteroletnich uprawach sosnowych (*Pinus taeda* oraz *P. elliotii*) o zagęszczeniu początkowym równym 740, 2 220 i 3 700 drzew/ha. Nadrzędnym celem badań było określenie roli odgrywanej przez składniki pokarmowe w kontrolowaniu wzrostu drzewostanów sosnowych obu gatunków założonych w różnych zagęszczeniach poprzez:

- porównanie stężenia N, P, K oraz ich zawartości w strzałach, igłach i drobnych korzeniach obu gatunków sosen oraz
- ustalenie czy stężenie lub zawartość N, P i K jest skorelowana ze wzrostem drzew w drzewostanach różniących się zagęszczeniem.

Autorzy ci dowiedli, że w przeliczeniu na jednostkę powierzchni drzewostanu, biomasa drzew wzrastała wraz ze wzrostem zagęszczenia, jednakże wzrost ten nie był liniowy, co wskazuje na ograniczenie zasobów przy większym zagęszczeniu drzew w drzewostanie. Stężenie azotu w igłach, drobnych korzeniach i pniu obniżało się istotnie wraz ze wzrostem zagęszczenia, co sugeruje, że azot może ograniczać wzrost drzew w gęstszych drzewostanach. Stężenie fosforu w igłach oraz fosforu i potasu w drobnych korzeniach nie zmieniało się istotnie wraz ze wzrostem zagęszczenia, co sugeruje, że te składniki pokarmowe nie odgrywają znaczącej roli w ograniczaniu wzrostu wraz ze wzrastającym zagęszczeniem. Zawartość (w kg/ha) składników pokarmowych w igłach i drobnych korzeniach była istotnie wyższa w bardziej zagęszczonych drzewostanach, co można wyjaśnić zwiększonym zapotrzebowaniem na składniki pokarmowe i większą sumaryczną biomasą. Do podobnych wniosków doszli też Harrison i inni [2000], którzy stwierdzili, że wraz ze wzrostem zagęszczenia eukaliptusów w Brazylii wzrastała akumulacja azotu i fosforu w sumarycznej biomasie drzew w przeliczeniu na jednostkę powierzchni drzewostanów. Wyniki dotyczące sekwestracji azotu w biomasie drzew nie są jednoznaczne – badania Sudnitsyny [1967], dotyczące rozwoju aparatu asymilacyjnego oraz pobierania azotu przez sosny (*Pinus sylvestris*) w piętnastoletnich młodnikach założonych w zagęszczeniu początkowym wahającym się od 2 000 do 32 000 sadzonek/ha, wykazały bowiem zbliżoną masę igieł i zawartości azotu w nadziemnej części drzew w przeliczeniu na hektar.

Naszą wiedzę o wpływie zagęszczenia drzewostanu na retencję biogenów w biomasie w powiązaniu z badaniami ekofizjologii drzew wzbogacają wyniki uzyskane przez Willa i innych [2001], którzy badali zależność pomiędzy warunkami świetlnymi, fotosyntezą netto, oddychaniem (igieł i strzał), zawartością azotu w igłach i tempem przyrostu miąższości strzał sosen *Pinus taeda* i *P. elliotii* rosnących w różnych zagęszczeniach (740, 2 220 i 3 700 drzew/ha) w trzecim i czwartym roku ich życia. Głównym celem badań było określenie w jaki sposób zagęszczenie drzew wpływa na zdolność pochłaniania promieniowania przez korony oraz zdolność gromadzenia węgla i jego utraty oraz powiązanie uzyskanych rezultatów z tempem przyrostu miąższości

strzał. Tempo wzrostu miąższości dla obu gatunków było dobrze powiązane z warunkami świetlnymi. Wykazano brak istotnego wpływu zagęszczenia drzew na natężenie oddychania igieł, natomiast oddychanie strzał w przeliczeniu na powierzchnię pozostawało pod istotnym wpływem zagęszczenia. Było ono wyższe dla wariantu z 740 drzewami/ha niż dla pozostałych dwóch wariantów. Takiej zależności nie uzyskano jednak przy przeliczeniu uzyskanych danych na miąższość strzał. Nie wykazano wpływu zagęszczenia na wartość fotosyntezy netto, mimo iż zawartość azotu w igłach (przeliczona zarówno na masę igieł i powierzchnię igieł) obniżała się wraz ze wzrostem zagęszczenia drzew. SLA (ang. specific leaf area – specyficzna powierzchnia liści, cm² rzutu powierzchni liścia/g jego suchej masy) istotnie wzrastała wraz ze wzrostem zagęszczenia drzew. Wykazany przez autorów brak zależności pomiędzy zawartością azotu w igłach a wymianą gazową igieł w tych badaniach może być wynikiem nawożenia (NPK + mikroelementy). Zdaniem Willa i innych [2001] wykazane zmiany morfologiczne igieł (SLA) mogą być uznane za odpowiedzialne za wzrost wydajności wykorzystania azotu oraz pochłaniania promieniowania świetlnego. Różnice w natężeniu fotosyntezy netto i oddychania między drzewostanami różniącymi się zagęszczeniem były w tych doświadczeniach minimalne i nie wyjaśniały różnic w tempie przyrostu biomasy drzewostanów. Pośrednio może to wskazywać na to, że czynnikiem odpowiedzialnym za różnice w procesach przyrostowych mogą być zmiany alokacji biomasy do poszczególnych organów.

Istotny wpływ zagęszczenia drzewostanów na akumulację makro- i mikroelementów związanych w biomase drzew należy przypisać zmienionym kierunkom alokacji biomasy do poszczególnych organów drzew, znacznemu zróżnicowaniu stężenia składników pokarmowych pomiędzy organami i zróżnicowanemu procentowemu udziałowi ich mas w sumarycznej masie drzewostanów. Powiązanie produkcji nadziemnej i podziemnej biomasy z akumulacją składników mineralnych w drzewostanach jest szczególnie ważne w ocenianiu znaczenia oraz wpływu hodowli i użytkowania lasu na jego produktywność, zasobność i żyzność siedliska, krążenie materii oraz długotrwałe konsekwencje dla stabilności ekosystemu [Santa Regina 2000; Gornowicz 2002].

Literatura

- Aerts R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50: 29-37.
- Albaugh T. J., Allen H. L., Kress L. W. 2006. Root and stem partitioning of *Pinus taeda*. *Trees* 20: 176-185.
- Assmann E. 1968. Nauka o produktywności lasu. PWRiL. Warszawa.
- Baldwin V. C. Jr., Peterson K. D., Clark III A., Ferguson R. B., Strub M. R., Bower D. R. 2000. The effects of spacing and thinning on stand and tree characteristics of 38-year-old Loblolly Pine. *Forest Ecology and Management* 137: 91-102.
- Barron-Gafford G. A., Will R. E., Burkes E. C., Shiver B., Teskey R. O. 2003. Nutrient concentrations and contents and their relation to stem growth, of intensively managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different planting densities. *Forest Science* 49 (2): 291-300.
- Bernardo A. L., Reis M. G. F., Reis G. G., Harrison R. B., Firme D. J. 1998. Effect of spacing on growth and biomass distribution in *Eucalyptus camaldulensis*, *E. pellita* and *E. urophylla* plantations in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 104: 1-13.
- Binkley D., Smith F. W., Son Y. 1995. Nutrient supply and decline in leaf area production in lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 621-628.
- Boydak M. 1992. The meaning and importance of spacings in forestry with its researches and application aspects. *Kavak ve Hizli Geliten Yabancı Tür Orman Adaçları Araştırma Enstitüsü* 19: 18-30.
- Burzyński G., Zajączkowski J. 1983. Wpływ więzby początkowej na wzrost sosny pospolitej w uprawie do dziesięciu lat. *Prace IBL* 625: 101-122.
- Burzyński G., Zajączkowski J. 1985. Wpływ różnej więzby początkowej na wzrost sosny pospolitej w fazie uprawy do 10 roku życia. *Sylwan* 129 (5): 11-20.
- Cannell M. G. R. 1989. Physiological basis of wood production: a review. *Scandinavian Journal of Forest Research* 4: 459-490.

- Cannell M. G. R., Dewar R. C. 1994. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Advances in Ecological Research* 25: 59-104.
- Casper B. B., Jackson R. B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.
- Ceitel J. 1987. Wpływ więzby początkowej upraw sosnowych na proces naturalnego oczyszczania się drzew. PTPN, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych 64: 9-16.
- Chałupka W. 1993. Fizjologia kwitnienia i obradzania. W: Białobok S., Boratyński A., Bugała W. (red.). *Biologia sosny zwyczajnej*. Sorus. Poznań-Kórnik. Ss. 112-125.
- Chapin F. S. III, Vitousek P. M., van Cleve K. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. *American Naturalist* 127: 48-58.
- Comeau P. G., Kimmins J. P. 1989. Above- and below-ground biomass and production of lodgepole pine on sites with differing soil moisture regimes. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 447-454.
- Curtis R. O. 1970. Stand density measures: an interpretation. *Forest Science* 16: 403-414.
- Davidson R. L. 1969. Effect of root-leaf temperature on root-shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany* 33: 561-569.
- Dean T. J., Baldwin Jr. V. C. 1996. Growth in loblolly pine plantations as a function of stand density and canopy properties. *Forest Ecology and Management* 82: 49-58.
- Dean T. J., Long J. N. 1992. Influence of leaf area and canopy structure on size-density relations in even-aged lodgepole pine stands. *Forest Ecology and Management* 49: 109-117.
- Deleuze C., Herve J.-C., Colin F., Ribeyrolles L. 1996. Modelling crown shape of *Picea abies*. Spacing effects. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1957-1966.
- Dicus Ch. A., Dean T. J. 1998. Stand density effects on biomass allocation patterns and subsequent soil nitrogen demand. In: Waldrop T.A., ed. 1998. *Proceedings of the ninth biennial southern silvicultural research conference; 1997 February 25-27; Clemson, SC. Gen. Tech. Rep. SRS-20. Asheville, NC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. Ss. 564-568.*
- Gornowicz R. 2002. Wpływ pozyskania biomasy sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) na wycofywanie pierwiastków biogennych ze środowiska leśnego. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu, Rozprawy Naukowe* 331.
- Hamilton G. J. 1969. The dependence of volume increment of individual trees on dominance, crown dimensions, and competition. *Forestry* 42: 133-144.
- Harrington C. A., DeBell D. S. 1995. Effects of irrigation, spacing and fertilization on flowering and growth in young *Alnus rubra*. *Tree Physiology* 15: 427-432.
- Harrison R. B., Reis G. G., Reis M. D.G. F., Bernardo A. L., Frime D. J. 2000. Effect of spacing and age on nitrogen and phosphorus distribution in biomass of *Eucalyptus camaldulensis*, *Eucalyptus pellita* and *Eucalyptus urophylla* plantations in southeastern Brazil. *Forest Ecology and Management* 133: 167-177.
- Ingestad T., Agren G. I. 1991. The influence of plant nutrition on biomass allocation. *Ecological Applications* 1: 168-174.
- Jack S. B., Long J. N. 1991. Response of leaf area index to density for two contrasting tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1760-1764.
- Jażdżiński A. M., Kałucka I. 2008. Age-related changes in leaf area index of young Scots pine stands. *Dendrobiology* 59: 57-65.
- Jażdżiński A. M., Oleksyn J. 2009. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu. *Sylvan* 153 (2): 75-85.
- Jaworski A. 2004. *Podstawy przyrostowe i ekologiczne odnawiania oraz pielęgnacji drzewostanów. PWRiL. Warszawa.*
- Kellomäki S. 1986. A model for the relationship between branch number and biomass in *Pinus sylvestris* crowns and the effect of crown shape and stand density on branch and stem biomass. *Scandinavian Journal of Forest Research* 1 (4): 455-472.
- Larocque G. R., Marshall P. L. 1994. Crown development in red pine stands. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 762-784.
- Lemke J. 1966. Korona jako kryterium oceny dynamiki wzrostowej drzew w drzewostanie sosnowym. *Folia Forestalia Polonica* 12: 185-236.
- Lemke J. 1990. Ilościowa charakterystyka aparatu asymilacyjnego nasłonecznionej i ocienionej części korony sosen różnych klas wieku. PTPN, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych 70: 27-33.
- Lemke J., Woźniak A. 1992. Charakterystyka niektórych ilościowych cech igieł nasłonecznionej i ocienionej części korony sosny zwyczajnej. *Sylvan* 136 (1): 7-13.
- Litton C. M., Ryan M. G., Tinker D. B., Knight D. H. 2003. Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forests in contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 351-363.
- Long J. N., Smith F. W. 1984. Relation between size and density in developing stands: a description and possible mechanism. *Forest Ecology and Management* 7: 191-206.
- Long J. N., Smith F. W. 1990. Determinants of stemwood production in *Pinus contorta* var. *latifolia* forests: the influence of site quality and stand structure. *Journal of Applied Ecology* 27: 847-856.

- Long J. N., Smith F. W. 1992. Volume increment in *Pinus contorta* var. *latifolia*: the influence of stand development and crown dynamics. *Forest Ecology and Management* 53: 53-64.
- Mäkelä A., Vanninen P. 1998. Impacts of size and competition on tree form and distribution of aboveground biomass in Scots pine. *Canadian Journal of Forest Research* 28 (2): 216-227.
- Mäkinen H. 1996. Effect of intertree competition on branch characteristics of *Pinus sylvestris* families. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11: 129-136.
- Mátyás C., Varga G. 2000. Effect of intra-specific competition on tree architecture and aboveground dry matter allocation in Scots pine. *Investigación Agraria Sistemas y Recursos Forestales* 1: 111-119.
- 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.
- Naidu S. L., DeLucia E. H., Thomas R. B. 1998. Contrasting patterns of biomass allocation in dominant and suppressed loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1116-1124.
- Nilsson U., Albrektson A. 1993. Productivity of needles and allocation of growth in young Scots pine trees of different competitive status. *Forest Ecology and Management* 62 (1-4): 173-187.
- Nilsson U., Gemmel P. 1993. Changes in growth and allocation of growth in young *Pinus sylvestris* and *Picea abies* due to competition. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 213-222.
- Ozolinčius R., Mikšys V., Stakenas V. 1996. Above-ground phytomass and light regime in Norway spruce stands planted with different initial density. *Biomass and Bioenergy* 11 (2/3): 201-206.
- Pearson J. A., Fahey T. J., Knight D. H. 1984. Biomass and leaf area in contrasting lodgepole pine forests. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 259-265.
- Pearson J. A., Knight D. H., Fahey T. J. 1987. Biomass and nutrient accumulation during stand development in Wyoming lodgepole pine forests. *Ecology* 68: 1966-1973.
- Pook E. W. 1984. Canopy dynamics of *Eucalyptus maculata* Hook. II. Canopy leaf area balance. *Australian Journal of Botany* 32: 405-413.
- Puchalski T. 1964. Ugałżenie drzew w równowiekowych młodnikach sosnowych powstałych z sadzenia i siewu. *Roczniki WSR w Poznaniu* 23: 137-145.
- Puri S., Singh V., Bhushan B., Singh S. 1994. Biomass production and distribution of roots in three stands of *Populus deltoides*. *Forest Ecology and Management* 65: 135-147.
- Roberts S. D., Long J. N., Smith F. W. 1993. Canopy stratification and leaf area efficiency: a conceptualization. *Forest Ecology and Management* 60: 143-156.
- Ryan M. G., Binkley D., Fownes J. H. 1997. Age-related decline in forest productivity: Pattern and process. *Advances in Ecological Research* 27: 213-262.
- Santa Regina I. 2000. Biomass estimation and nutrient pools in four *Quercus pyrenaica* in Sierra de Gata Mountains, Salamanca, Spain. *Forest Ecology and Management* 132: 127-141.
- Shinkarenko I. B., Zhurova P. T., Kravtsova P. S. 1976. Vliyanie gustoty kul'tur sosny na ikh rost. *Liesnoye Khozyaistvo* 6: 34-36.
- Smith F. W., Long J. N. 1989. The influence of canopy structure on stemwood production and growth efficiency of *Pinus contorta* var. *latifolia*. *Journal of Applied Ecology* 26: 681-691.
- Smith F. W., Long J. N. 1992. Determinants of stemwood production in coniferous forests: a comparison of *Pinus contorta* var. *latifolia* and *Abies lasiocarpa*. W: Cannell M.G.R., Malcolm D.C., Robertson P.A. [red.]. *The Ecology of Mixed-Species Stands of Trees*. Special Publication Series of the British Ecological Society. Blackwell Science Publishing, Edinburgh. 87-98.
- Sterba H., Amateis R. L. 1998. Crown efficiency in a loblolly pine (*Pinus taeda*) spacing experiment. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1344-1351.
- Sudnitsyna T. N. 1967. Azotnoie pitanye sosny v kul'turakh razlichnoi gustoty posadki. *Lesovedenie* 2: 67-73
- Szmyt J. 1999. Znaczenie biogrupowej struktury rozmieszczenia drzew w hodowli lasu. Naturalizacja leśnych czynności gospodarczych. Konferencja Naukowa dla uczczenia 80-lecia urodzin prof. zw. dr. hab. Kazimierza Urbańskiego. Poznań-Siemianice, 6-8 września 1999 roku. Wydawnictwo Akademii Rolniczej im. A. Cieszkowskiego w Poznaniu. 119-127.
- Turner J., Long J. N. 1975. Accumulation of organic matter in a series of Douglas-fir stands. *Canadian Journal of Forest Research* 5: 681-690.
- van Lear D. H., Waide J. B., Teuke M. J. 1984. Biomass and nutrient content of a 41-year-old loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantation on a poor site in South Carolina. *Forest Science* 30: 395-404.
- Vanninen P., Mäkelä A. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree Physiology* 20: 527-533.
- Vose J. M., Allen H. L. 1988. Leaf area, stemwood growth, and nutrition relationships in loblolly pine. *Forest Science* 34: 547-563.
- Vyskot M. 1980. What will be the ecology of pine forests? Symposium on Scots pine forestry of the future. IUFRO Working Party S2.03.05. Breeding Scots Pine. Section S2.01.00. Physiology. Polish Academy of Sciences, Institute of Dendrology, Kórnik, Poland. September 29th–October 4th 1980. 15-37.

- Waring R. H. 1983. Estimating forest growth and efficiency in relation to canopy leaf area. *Advances in Ecological Research* 13: 327-354.
- Westoby M. 1984. The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research* 14: 167-225.
- Will R. E., Barron G. A., Burkes E. C., Shiver B., Teskey R. O. 2001. Relationship between intercepted radiation, net photosynthesis, respiration, and rate of stem volume growth of *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different densities. *Forest Ecology and Management* 154: 155-163.
- Zajączkowski J. 1973. Przyrost miąższości w klasach biosocjalnych starszych drzewostanów sosnowych. *Sylwan* 117 (1): 1-10.
- Zajączkowski J. 1994. Biogrupy drzew w drzewostanach – możliwości i celowość ich wykorzystania przy prowadzeniu trzebieży. *Prace IBL, Seria A* 778: 5-38.
- Zajączkowski J., Lech A. 1986. Wielkość nadziemnej biomasy 17-letniego młodnika sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) przy różnym początkowym zagęszczeniu sadzonek. *Prace IBL* 646: 27-32.
- Zajączkowski J., Lech A., Auclair D. 1984. On estimating the above ground biomass of Scots pine thicket established in different spacing. W: *Mesures des biomasses et des accroissements forestiers. Proceedings, IUFRO S4.01.00 meeting, Orleans, France, 3-7 October 1983. Colloques-de-l'INRA* 19: 343-351.

SUMMARY

Ecological consequences of silviculture at variable stand densities. II. Biomass production and allocation, nutrient retention

In our review we summarized data on the influence of stand density on biomass allocation and accumulation, as well as macro- and micro-nutrient retention.

Because changes in stand density directly affect their structure, biomass accumulation and allocation, they may play a crucial role in nutrient retention in biomass and soil. Therefore, stand density management decisions should also take into account changes in the nutrient balance of forest ecosystems. In addition, because a considerable proportion of mineral elements (including carbon) are allocated to roots that are not subjected to traditional forest management, it is important to note that decreasing stand density may lead to increasing biomass allocation to roots and substantially increase nutrient retention in forest ecosystems. The changes in biomass allocation associated with changing stand density may be of great importance for regional and global carbon sequestration management.