

Janusz Szmyt<sup>1</sup>✉, Mariusz Zabielski<sup>1</sup>

## Struktura przestrzenna drzew różnej grubości w drzewostanach sosnowych (*Pinus sylvestris* L.) o różnym zagęszczeniu początkowym

### Spatial differentiation of trees of different size classes in pine (*Pinus sylvestris* L.) stands with different initial densities

**Abstract.** An investigation was carried out on a 34-year old untended pine (*Pinus sylvestris* L.) plantation in the Siemianice Forest Experimental Station. Univariate and bivariate analyses were applied using Ripley's function to describe the spatial pattern of different tree categories. In the univariate analysis, the following tree categories were taken into consideration: all live trees, small trees ( $DBH < DBH_{average}$ ) and large trees ( $DBH > DBH_{average}$ ). The bivariate analysis focused on the spatial relationships between small and large trees. The investigated stands differed from one another in terms of the intensity of self-thinning. The poorest survival of trees occurred in the stand with the highest density (25%), and the highest survival was in the stand with the lowest density (79%). Since all stands were established by planting at a regular initial spacing, simple sequential inhibition (SSI) appeared to be the best spatial point pattern process describing the nature of tree distribution. Regularity was detected in all live trees, as well as in the trees from each size class considered. Bivariate analysis revealed segregation between the thick and thin trees in the case of stands established with square spacing, whereas in the stands established with rectangular spacing the segregation was observed only in the trees in rows. In spite of evident differences in the intensity of self-thinning between investigated stands, they did not differ with respect to the spatial pattern of live trees. The regular spatial pattern formed by the trees has resulted mostly from the initial spacing and may persist for a long time.

**Keywords:** spatial structure, Ripley's function, simple sequential inhibition SSI process

## 1. Wstęp

Zachodzące w lesie naturalne procesy rozwojowe mają swoje odzwierciedlenie m.in. w kształtowaniu jego struktury przestrzennej, której aspektem jest poziome rozmieszczenie osobników na powierzchni. Jest ono modyfikowane przez wiele czynników, natury zarówno biotycznej, jak i abiotycznej, często działających jednocześnie (Beatty 1984; Moeur 1993; Falińska 1997; Szmyt 1999, 2004; Hanewinkel 2004). Fakt ten stanowi o pewnych trudnościach występujących przy analizie mechanizmów odpowiedzialnych za powstanie określonej struktury przestrzennej lasu.

Początkowo badania dotyczące poziomego rozmieszczenia drzew w lesie polegały jedynie na wzroko-

wej ocenie szczegółowych map rozmieszczenia osobników na wybranej powierzchni (Ejtingen 1949, 1950, 1951; Szymański 1964), a uzyskane tą drogą wyniki oraz wnioski miały charakter wysoce subiektywny. Do analizy typu rozmieszczenia osobników w populacji wykorzystywano także różnego rodzaju proste wskaźniki, np. indeks Clarka-Evansa czy indeks Leksisa, informujące najczęściej o rozmieszczeniu obiektów w najmniejszej skali przestrzennej (Clark, Evans 1954; Pielou 1959; Payandeh 1974; Kwiatkowska, Symonides 1980).

Obecnie obserwuje się szybki rozwój metod statystycznych, wspomaganych odpowiednim oprogramowaniem komputerowym, umożliwiających obiektywną i stosunkowo szybką analizę typu struktury przestrzennej populacji w różnych skalach przestrzennych (Kenkel

<sup>1</sup> Uniwersytet Przyrodniczy, Wydział Leśny, Katedra Hodowli Lasu, ul. Wojska Polskiego 28, 60–637 Poznań,  
✉ Fax +48 61 8487734 , e-mail jachszt@wp.pl

1988, 1994; Kenkel et al. 1989; Duncan 1991; Haase 1995; Gavrikov, Stoyan 1995; Sekretenko, Gavrikov 1998; Pommerening 2002, 2006; Baddeley, Turner 2005; Mason et al. 2007). Dzięki statystycznym analizom przestrzennym możliwe stało się także analizowanie zależności przestrzennych zachodzących między osobnikami należącymi do jednej kategorii (np. gatunku, klasy wielkości, żywotności, klasy biosocjalnej itd.) lub też do dwóch różnych populacji (np. dwóch gatunków, różnych klas wielkości, itd.). Informacje te są coraz częściej wykorzystywane do sporządzania modeli wzrostu i rozwoju różnych drzewostanów (Pretzsch 1996, 1999; Moeur 1997; Stoyan, Penttinen 2000; Davis, Pommerening 2008). Informacja o strukturze przestrzennej drzew różnej kategorii może być także wykorzystywana do opracowania nowych metod pielęgnowania drzewostanów. Na znaczenie aspektu przestrzennego rozmieszczenia drzew w drzewostanach zwracali już uwagę Busse (1935), Kató, Mülder (1983) czy też Zajaczkowski (1994) opracowując nowe wersje trzebieży. Informacje o dynamice i kierunku zmian struktury przestrzennej w drzewostanach sztucznego pochodzenia są nieliczne, a na konieczność prowadzenia badań w takich drzewostanach, będących przedmiotem gospodarki leśnej, zwracali uwagę m.in. Sekretenko, Gavrikov (1998), Pretzsch (1996), Hanewinkel (2004), Mason i inni (2007), Crecente-Campo i inni (2009). Poznanie kształtowania się tej cechy drzewostanu oraz związków przestrzennych zachodzących między drzewami różnej grubości w drzewostanach pochodzących z sadzenia, o różnym zagęszczeniu początkowym, pozwoli na lepsze gospodarowanie tymi zasobami.

Celem prezentowanych w artykule badań jest określenie: 1) typu struktury przestrzennej drzew różnej grubości w niepielęgnowanych tyczkownikach sosnowych; 2) zależności przestrzennych między drzewami cieńszymi i grubszymi.

## 2. Obiekt badań

Obiekt badań leży w granicach administracyjnych województwa wielkopolskiego, w powiecie kępińskim na terenie Leśnego Zakładu Doświadczalnego Siemianice. Powierzchnie pomiarowe położone są w leśnictwie Wielisławice, w oddziale 25 b i są stałymi powierzchniami badawczymi Katedry Hodowli Lasu Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu, założonymi przez dr. J. Ceitla.

Pod względem geomorfologicznym jest to obszar równiny, gdzieśgdzie lekko falisty, stanowiący fragment moreny dennej urozmaiconej obecnością płaskich, niewysokich wzniesień o łagodnych zboczach (Ceitel 1982). Gleby zaklasyfikowano do typu bielcowych, w

podtypie gleb skrytobielicowych. Typem siedliskowym jest bór świeży, a w południowej, nieco wilgotniejszej części, bór mieszany świeży (Szmyt 2004).

Do badań wybrano 34-letnie niepielęgnowane drzewostany sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) o różnym zagęszczeniu początkowym i założone w różnych wariantach więźbowych: 1,2 × 0,4 m (w tekście 1204), 1,5 × 0,6 m (1506), 1,2 × 0,8 m (1208), 1,0 × 1,0 m (1010) oraz 2,0 × 2,0 m (2020). Pomiary przeprowadzono na prostokątnych powierzchniach pomiarowych o wielkości 0,11 ha.

## 3. Metodyka

W trakcie prac terenowych pomierzono pierśnice wszystkich drzew żywych i na podstawie więźby początkowej określono współrzędne każdego drzewa w 34 roku życia drzewostanów. Analizę typu poziomego rozmieszczenia przeprowadzono wykorzystując funkcję Ripleya do analiz jednoczynnikowych (univariate analysis) i dwuczynnikowych (bivariate analysis), będącą obecnie najczęściej stosowaną metodą w badaniach tego typu (Duncan 1991; Szwaagrzyk, Ptak 1991; Haase 1995; Moeur 1993, 1997; Kenkel et al. 1997; He, Duncan 2000; Béland et al. 2003).

Analizie jednoczynnikowej poddano następujące kategorie drzew: wszystkie drzewa żywe, drzewa cienkie –  $d_{1,3} \leq \bar{d}_{1,3}$ , oraz drzewa grube –  $d_{1,3} > \bar{d}_{1,3}$ . Analiza dwuczynnikowa wykorzystana została do oceny zależności przestrzennych między drzewami cienkimi i grubymi. Analizy przestrzenne przeprowadzono wykorzystując pakiet statystyczny *Spatial library* oraz *Spatstat* dla środowiska statystycznego *R* (Baddeley, Turner 2005; Reich, Davis 2008). Do analizy zależności między drzewami cienkimi i grubymi wykorzystano program *SPPA* ver. 2.0 (Haase 2001).

Zastosowanie funkcji Ripleya w badaniach struktury przestrzennej wymaga znajomości wzajemnych odległości między wszystkimi osobnikami danej populacji oraz przyjęcia założenia o homogeniczności i izotropowości zagęszczenia osobników na powierzchni (Bolibok 2008; Pommerening 2008). Ogólnie mówiąc, metoda polega na tym, że porównuje się przebieg funkcji dla danych empirycznych z funkcją dla modelu teoretycznego, o tej samej wielkości próby (liczbie osobników) na podobnej powierzchni co dane empiryczne (Bolibok 2009). Jakkolwiek wspomniane założenia stanowią pewne ograniczenia w stosowaniu tej metody, to z powodzeniem może być ona używana w badaniach bardzo skomplikowanych rozmieszczeń osobników. Pewną trudnością może być natomiast znalezienie modelu teoretycznego najlepiej nadającego się do opisanego rozmieszczenia badanych obiektów.

Najczęściej wykorzystywanym modelem teoretycznym w analizie typu rozmieszczenia osobników w populacji jest jednorodny model Poissona, zakładający losowe rozmieszczenie obiektów na powierzchni. W przypadku stwierdzenia nielosowości (czyli odrzucenia modelu Poissona) należałoby w tym celu zastosować inny model, np. Neymana, Straussa czy model procesu terytorialnego (SSI) (Szwagrzyk, Ptak 1991; Wiegand 2004; Boyden et al. 2005; Baddeley 2008; Reich, Davis 2008).

Wskazane powyżej niedogodności nie umniejszają zalet tej metody w porównaniu z metodami opartymi na prostych wskaźnikach (np. indeks Clarka-Evansa, indeks nielosowości Pielou, indeks Leksisa). W odróżnieniu od nich umożliwia ona badanie typu poziomego rozmieszczenia osobników w różnych skalach przestrzennych, a nie tylko w skali najbliższego sąsiada (Szwagrzyk, Ptak 1991; Haase 1995; Moeur 1997; Béland et al. 2003).

### Analiza jednoczynnikowa

Funkcja Ripleya do analiz jednoczynnikowych ma postać:

$$\lambda K(D) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{n}; \quad \text{dla } i \neq j$$

gdzie:  $\delta_{ij}(d) = 1$  gdy  $d_{ij} \leq d$

$\delta_{ij}(d) = 0$  gdy  $d_{ij} > d$

gdzie:  $d_{ij}$  - odległość między drzewem  $i$  oraz  $j$ ;  $\lambda K(d)$  jest spodziewaną (teoretyczną) liczbą drzew w odległości promienia  $d$  od wybranego drzewa.

Standardowym estymatorem funkcji  $K(d)$  jest  $K'(d)$  (Moeur 1997):

$$K'(D) = A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{n^2}; \quad \text{dla } i \neq j$$

gdzie:  $A$  – powierzchnia,

$n$  – liczba drzew na powierzchni  $A$ .

W celu właściwego oszacowania wartości funkcji  $K'(d)$  należy rozwiązać problem tzw. efektu brzegowego. Uwzględniając korekcję ze względu na efekt brzegowy, funkcja  $K'(d)$  przybiera postać:

$$K'(D) = A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{\delta_{ij}(d)}{n^2}; \quad \text{dla } i \neq j$$

dla par drzew o odległości  $d_{ij} \leq d$ ,

gdzie:  $\omega_{ij}(d)$  – waga, będąca odwrotnością proporcji obwodu okręgu o środku przypadającym w miejscu drzewa  $i$  oraz przechodząc przez drzewo  $j$  występujące na danej powierzchni.

$\omega_{ij}(d) = 1$ , jeżeli  $d_{ij} \leq d_{ib}$

$\omega_{ij}(d) = 0$ , jeżeli  $d_{ij} > d_{ib}$ , gdzie  $d_{ib}$  – odległość od drzewa  $i$  do najbliższej granicy powierzchni).

W przypadku gdy rozmieszczenie osobników badanej populacji odpowiada rozkładowi Poissona, funkcja przybiera postać  $K'(d) = \pi d^2$ . W celu łatwiejszego zinterpretowania wyników estymator  $K'(d)$  zastępowany jest najczęściej postacią transformowalną  $L'(d)$ , stabilizującą wariancję funkcji i ułatwiając interpretację wyników (Moeur 1993, 1997; Bolibok 2009):

Wykreślając powyższą funkcję w odniesieniu do odległości  $d$  można stosunkowo łatwo określić typ poziomej organizacji przestrzennej w różnej skali przestrzennej. W przypadku rozmieszczenia losowego funkcja  $L'(d) = 0$ , natomiast wartość  $L(d) < 0$  świadczy o rozmieszczeniu regularnym osobników. W przypadku wartości  $L'(d) > 0$  można stwierdzić, że osobniki rozmieszczone są w grupach (Duncan 1991; Haase 1995; Moeur 1997). Istotności odchyżeń od wzorca idealnie losowego opisanego rozkładem Poissona (także innymi modelami zerowymi wspomnianymi wyżej) można zbadać poprzez określenie przedziałów ufności metodą Monte Carlo (Duncan 1991; Haase 1995; Béland et al. 2003; Baddeley 2008). Szerzej o problematyce związanej z wnioskowaniem o typie poziomego rozmieszczenia osobników w badanej populacji na podstawie przebiegu graficznego estymatora funkcji Ripleya oraz testu Monte Carlo pisał Bolibok (2009). Odrzucenie hipotezy zerowej o rozmieszczeniu obiektów w badanej populacji zgodnym z modelem Poissona pozwala na rozważenie zastosowania w analizie modelu alternatywnego (np. Straussa, SSI czy Neymana).

### Analiza dwuczynnikowa

Analiza dwuczynnikowa stosowana jest przy badaniu wzajemnych zależności przestrzennych między osobnikami należącymi do dwóch różnych populacji (kategorii, klas) (Duncan 1991; Szwagrzyk, Ptak 1991; Moeur 1997; He, Duncan 2000; LeMay et al. 2009).

Funkcja Ripleya  $K_{12}(d)$  do analizy dwuczynnikowej przybiera postać:

$$\lambda_j K_{ij}(d) = E$$

gdzie:  $E$  – liczba osobników typu  $j$  w odległości  $d$  od osobnika typu  $i$ ;  $\lambda_j$  – zagęszczenie osobników typu  $j$  na powierzchni  $A$  ( $n_j/A$ ).

Estymatorem funkcji  $K_{12}(d)$  jest postać  $K'_{12}(d)$  (Moeur 1993):

$$K'_{12}(d) = \frac{n_2 K_{12}(d) + n_1 K_{21}(d)}{n_1 + n_2}$$

gdzie:

$$K'_{12}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=2}^{n_2} \omega_{ij}(d)$$

$$K'_{21}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=2}^{n_2} \omega_{ji}(d)$$

gdzie:  $n_1, n_2$  – liczba osobników typu 1 i typu 2 dla wszystkich par drzew spełniających warunek:  $d_{ij} \leq d$ ,  $\omega_{ij}(d)$  – korekcja ze względu na efekt brzegowy (patrz: analiza jednoczynnikowa).

Analogicznie jak w przypadku analizy jednoczynnikowej, transformowalną postacią funkcji pierwotnej  $K'_{12}(d)$  jest  $L'_{12}(d)$  – przybiera ona postać:

$$L'_{12}(d) = \sqrt{\frac{K'_{12}(d)}{\pi}} - d$$

Wówczas, gdy osobniki należące do dwóch różnych populacji/kategorii rozmieszczone są niezależnie od siebie, wówczas  $K'_{12}(d) = \pi d^2$ , a wartość  $L'_{12}(d) = 0$ . Wartość  $L'_{12}(d) > 0$  wskazuje, że między osobnikami dwóch różnych grup istnieje pozytywny związek (przyciągają się), natomiast  $L'_{12}(d) < 0$  oznacza, że osobniki te przejawiają tendencję do przestrzennej „segregacji”. Podobnie jak w przypadku analizy jednoczynnikowej, tak i tutaj istotność odchyień od wzorca teoretycznego, zakładającego niezależność występowania osobników, może być testowana z wykorzystaniem metody Monte Carlo (Kenkel et al. 1989; Duncan 1991; Szwagrzyk, Ptak 1991; Moer 1997). W celu zbadania anizotropowości występowania osobników zastosowano kierunkowe estymatory funkcji Ripleya zaproponowane przez Haase'a (2001).

#### Problem anizotropowości rozmieszczenia osobników w badanych drzewostanach

Jak już wspomniano, zastosowanie standardowego estymatora funkcji Ripleya wymaga założenia o homogeniczności i izotropowości rozmieszczenia osobników w danej populacji (Haase 2001; Guan et al. 2006; Bolibok 2008). Najczęściej badający zakładają *a priori*, że badane populacje spełniają oba te założenia (Rosenberg 2004), co nie zawsze jest właściwe. Literatura dotycząca metodycznej strony rozwiązania problemu anizotropowości rozmieszczenia jest nieliczna (Mugglestone, Renshaw 1996; Haase 2001; Rosenberg 2004; Baddeley, Turner 2005; Wang et al. 2007; Bolibok 2008), a prezentowane w niej metody nie znalazły do-

tychczas szerszego zastosowania w badaniach leśnych. Zignorowanie jednak kierunkowych zmian zagęszczenia osobników może prowadzić do błędnej interpretacji wyników i niewłaściwego wnioskowania o procesach zachodzących w danej populacji (Bolibok 2008). Z prezentowanych przez Boliboka (2008) metod badania anizotropowości rozmieszczenia osobników przy stosowaniu funkcji Ripleya, godne polecenia wydają się metody graficzne, jednakże koniecznym jest ich dalsze testowanie dla różnych danych empirycznych. Jedną z nich jest funkcja zredukowanej miary drugiego rzędu  $\kappa$  zaproponowana przez Baddeleya, Turnera (2005), którą wykorzystano w prezentowanych badaniach. W przypadku analizy dwuczynnikowej zastosowano estymatory kierunkowe prezentowane przez Haase'a (2001).

## 4. Wyniki

### Charakterystyka grubościowa drzewostanów sosnowych

Szczegółowe informacje odnośnie średnich pierśnic w badanych drzewostanach oraz liczebność drzew cienkich i grubych przedstawia tabela 1. Spośród badanych drzewostanów drzewostan o najluźniejszej więźbie początkowej i najmniejszym zagęszczeniu początkowym charakteryzował się największą średnią pierśnicą. Drzewostany różniły się także wyraźnie między sobą pod względem liczebności drzew, co odzwierciedla dotychczasowy przebieg procesu naturalnego wydzielania. Najintensywniej proces ten przebiegał w więźbie najgęstszej, najslabiej w więźbie najluźniejszej.

### Rozmieszczenie drzew tej samej kategorii

Analiza typu rozmieszczenia wszystkich drzew żywych na powierzchniach pomiarowych w badanych wariantach więźbowych wykazała, że drzewa te rozmieszczone były nielosowo w małej skali przestrzennej.

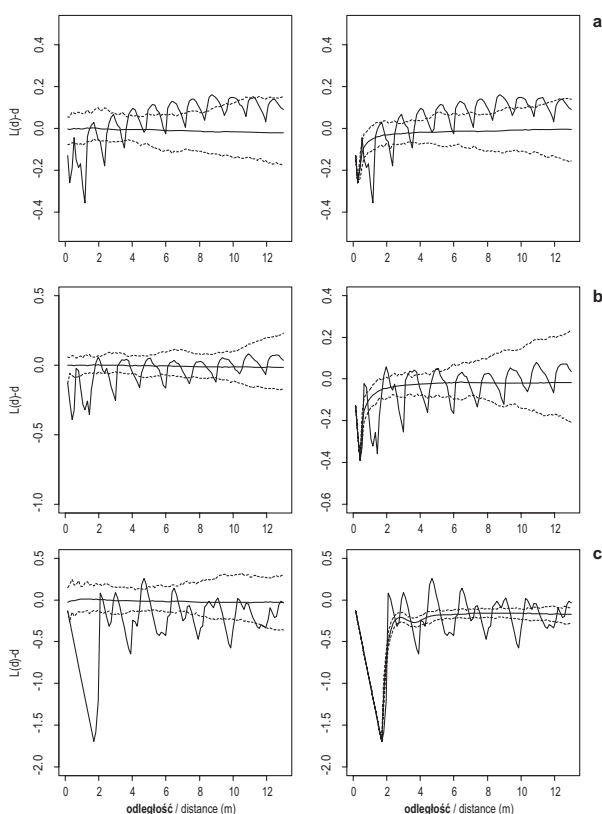
**Tabela 1. Charakterystyka badanych drzewostanów pod względem średniej grubości i przeżywalności drzew**

Table 1. Characteristics of the examined stands with regard to the mean tree diameter and survival

Więźba Tree spacing	$\bar{D}_{1,3}$ cm	Odchylenie standardowe Standard deviation	Współczynnik zmienności Variation coefficient	Liczba żywych drzew Number of live trees			Przeżywalność Survival %
				ogółem total	$d_{1,3} \leq \bar{d}_{1,3}$	$d_{1,3} > \bar{d}_{1,3}$	
1,2 × 0,4	9,38	3,65	39	506	296	210	23
1,5 × 0,6	10,01	3,49	35	503	318	185	43
1,2 × 0,8	9,14	3,20	35	563	331	232	51
1,0 × 1,0	10,66	3,61	34	425	265	160	53
2,0 × 2,0	13,80	4,18	30	208	110	98	79

Świadczą o tym odchylenia przebiegu funkcji  $L'(d)$  od teoretycznego wzorca rozkładu Poissona, zakładającego całkowitą losowość (niezależność) rozmieszczenia osobników. W każdym z badanych drzewostanów przebiegały one najczęściej w kierunku regularności rozmieszczenia drzew.

Zastosowany model terytorialny (SSI) – zakładający minimalną odległość między drzewami wynikającą z odległości więźbowych – jest zdecydowanie lepiej „dopasowany” do analizowanych danych. Potwierdza to wykres funkcji przebiegający właściwie w całej analizowanej skali przestrzennej między przedziałami ufności wygenerowanymi przez ten model. Rozmieszczenie drzew żywych w badanych drzewostanach jest zatem realizacją procesu terytorialnego zakładającego regularność rozmieszczenia z przyjętą odległością

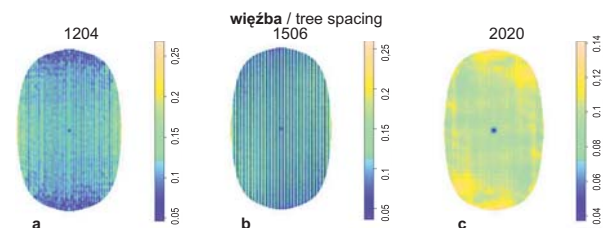


Rycina 1. Wykres  $L'(d)$  dla drzew żywych sosny w wybranych drzewostanach przy zastosowaniu modelu Poissona (lewa kolumna) i procesu terytorialnego (prawa kolumna): linia ciągła  $L'(d) = 0$  – rozkład idealnie losowy; linia ciągła –  $L'(d)$  dla danych empirycznych; linia przerywana – górny i dolny przedział ufności ( $\alpha=0,05$ ); a – więźba 1204, b – więźba 1506 oraz c – więźba 2020

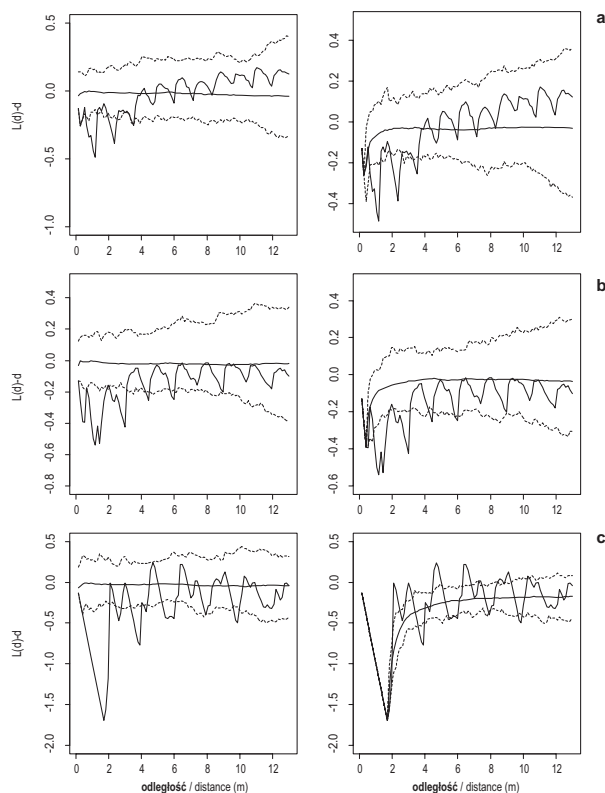
Figure 1. The graph  $L'(d)$  for live pine trees in the selected stands using the Poisson model (left column) and territorial SSI process (right column): solid line  $L'(d) = 0$  – ideally random distribution, solid line  $L'(d) = 0$  – for empirical data; dashed lines – upper and lower confidence interval ( $\alpha=0,05$ ): a – 1204 spacing, b – 1506 spacing, c – 2020 spacing.

minimalną między osobnikami, wynikającą z więźby sadzenia. Przekroczenie dolnego przedziału ufności przez funkcję świadczy o większej regularności rozmieszczenia drzew niż zakłada to zastosowany model terytorialny. „Zatokowy” przebieg funkcji dla danych empirycznych obserwowany w każdym z drzewostanów wynika z występowania rzędów drzew (anizotropii rozmieszczenia) i jest obrazem przyjętego sposobu odnowienia drzewostanu (ryc. 1). Fakt nieznacznego przekroczenia przez funkcję dla danych empirycznych górnego przedziału ufności wynika raczej z anizotropii rozmieszczenia osobników, a nie z działania czynników warunkujących ich grupowanie się. Rycina 2, będąca graficzną ilustracją funkcji miary zredukowanego drugiego momentu  $\kappa$  potwierdza istnienie anizotropowości rozmieszczenia osobników w przypadku wybranych więźb prostokątnych. Widoczne na rycinie jaśniejsze i ciemniejsze pasy świadczą o kierunkowych zmianach wartości estymatora  $\kappa$ . W przypadku drzewostanów założonych w więźbie kwadratowej (ryc. 2c) wartości estymatora zredukowanej miary drugiego momentu nie wykazują istotnych kierunkowych zmian, sugerując większą izotropowość rozmieszczeń osobników.

Podobnie jak w przypadku drzew żywych, analiza przeprowadzona dla drzew o pierśnicy większej od średniej dla drzewostanu sugeruje odrzucenie pierwotnej hipotezy o losowym ich rozmieszczeniu – czyli zgodnej z modelem Poissona – przy małych odległościach. Obserwowane odchylenia od losowości przebiegały we wszystkich drzewostanach w kierunku regularnego typu rozmieszczenia. Także w tym przypadku model terytorialny lepiej odzwierciedla charakter rozmieszczenia drzew (ryc. 3). Drzewa grube rozmieszczone są zatem regularnie, a ściślej mówiąc, ich rozmieszczenie jest realizacją procesu terytorialnego o założonym parametrze jakim jest minimalna odległość między drzewami. Na rycinie 3 widać także, że funkcja  $L'(d)$  przekracza przy pewnych odległościach także dolny przedział uf-



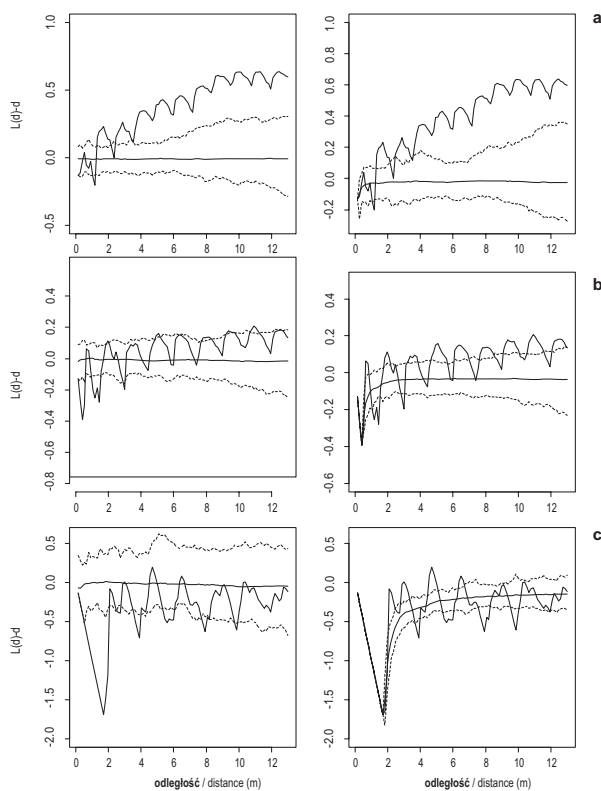
Rycina 2. Graficzny obraz estymatora zredukowanej miary drugiego momentu  $\kappa$  dla przykładowych drzewostanów sosnowych o różnym zagęszczeniu początkowym  
Figure 2. Graphical presentation of the estimator for the reduced measure of the second moment  $\kappa$  for the selected pine stands with different initial tree spacing



**Rycina 3. Wykres  $L'(d)$  dla drzew grubszych ( $d_{1,3} > \bar{d}_{1,3}$ ) w wybranych drzewostanach dla modelu Poissona (lewa kolumna) i SSI (prawa kolumna): objaśnienia – patrz ryc. 1); a – więźba 1204, b – więźba 1506, c – więźba 2020**  
 Figure 3. The graph  $L'(d)$  for thicker trees ( $d_{1,3} > \bar{d}_{1,3}$ ) in the selected stands using the Poisson model (left column) and SSI (right column). Descriptions see Figure 1; a – 1204 spacing, b – 1506 spacing, c – 2020 spacing

ności dla modelu terytorialnego, przy czym ma to miejsce głównie w małej skali przestrzennej.

Podobnie jak w przypadku drzew żywych i grubych, analiza rozmieszczenia drzew cieńszych od średniej pierśnicy dla poszczególnych drzewostanów pozwoliła stwierdzić, że zdecydowanie lepszym modelem opisującym rozmieszczenie drzew tej klasy wielkości jest model terytorialny. W większości drzewostanów model ten pozwalał stwierdzić, że drzewa rozmieszczone były regularnie niezależnie od skali przestrzennej. Pierwotna hipoteza zakładająca rozmieszczenie osobników zgodnie z rozkładem Poissona (ryc. 4) wskazywała nielosowość jedynie w małej skali przestrzennej, w dużej natomiast drzewa cienkie miałyby być rozmieszczone losowo. Szczególnym przypadkiem jest tutaj drzewostan powstały z najgęstszej więźby początkowej (ryc. 4a). Obserwowane w nim bardzo wyraźne odchylenia w przebiegu funkcji  $L'(d)$  świadczą o występowaniu grup osobników tej klasy. Fakt ten wynika jednak z niehomo-



**Rycina 4. Wykres  $L'(d)$  dla drzew cieńszych ( $d_{1,3} \leq \bar{d}_{1,3}$ ) w wybranych drzewostanach dla modelu Poissona (lewa kolumna) i SSI (prawa kolumna): objaśnienia – p. ryc. 1; a – więźba 1204, b – więźba 1506, c – więźba 2020**  
 Figure 4. The graph  $L'(d)$  for thinner trees ( $d_{1,3} \leq \bar{d}_{1,3}$ ) in the selected stands using the Poisson model (left column) and SSI (right column). Descriptions: see Figure 1; a – 1204 spacing, b – 1506 spacing, c – 2020 spacing

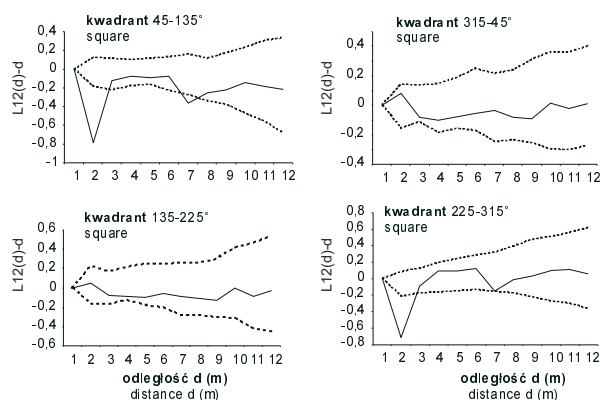
geniczności powierzchni pod względem zagęszczenia drzew, której przyczyny mogą być bardzo różne. „Zatokowy” przebieg funkcji w całym zakresie skal przestrzennych wynika z anizotropowości rozmieszczenia tych osobników i występowania rzędów drzew, podobnie jak w przypadku drzew żywych i grubych.

### Zależności przestrzenne między drzewami różnej wielkości

W przypadku drzewostanów założonych w kwadratowych więźbach początkowych (1010 i 2020) analiza wzajemnych zależności między osobnikami grubszymi i cieńszymi wykazała, że w małej skali przestrzennej występuje segregacja obu kategorii drzew. W przypadku więźby najluźniejszej (2020) można stwierdzić, że „odpychanie się” drzew obu klas wielkości jest wyraźne w małych odległościach, odpowiadających więźbie. W większych skalach przestrzennych funkcja  $L_{12}(d)$  mieści

się w ramach przedziałów ufności i świadczy o niezależności wzajemnego występowania drzew grubych i cienkich. W drzewostanie o więźbie początkowej 1010 sytuacja jest podobna. W przypadku obu więźb zastosowane estymatory kierunkowe funkcji  $L_{12}(d)$  nie wykazały istotnych różnic między sobą, dowodząc izotropowości rozmieszczenia drzew w obu drzewostanach. Estymatory kierunkowe funkcji Ripleya dla drzewostanów powstałych w więźbach prostokątnych wskazują na wyraźną anizotropowość rozmieszczenia drzew.

We wszystkich 3 drzewostanach (1204; 1208 i 1506) drzewa cieńsze i grubsze wykazywały w sektorze zachodnim (azymut: 225–315°) i wschodnim (azymut 135–45°) wzajemną segregację w skali przestrzennej do ok. 2 m. Sektory te odpowiadają odległościom między rzędami. W przypadku kwadrantów północnego (45–135°) i południowego (225–135°) można obserwować niezależność występowania od siebie. Rycina 5 prezentuje przykładowy przebieg estymatorów kierunkowych funkcji  $L_{12}(d)$  dla więźby 1208.



**Rycina 5. Przykład przebiegu funkcji  $L_{12}(d)$  dla estymatorów kierunkowych w analizie zależności przestrzennego rozmieszczenia drzew różnej wielkości w drzewostanie sosnowym o więźbie 1208:  $L'_{12}(d) = 0$  – całkowita niezależność występowania; linia ciągła –  $L'_{12}(d)$  dla danych empirycznych; linia przerywana – górny i dolny przedział ufności ( $\alpha=0,05$ )**

Figure 5. The example of the graph of the  $L_{12}(d)$  function for directional estimators in the analysis of interactions between spatial patterns of trees of different sizes in the pine stand established at spacing 1208:  $L'_{12}(d) = 0$  – total independence of occurrence; solid line –  $L'_{12}(d)$  for empirical data; dashed line – upper and lower confidence intervals ( $\alpha=0.05$ )

## 5. Dyskusja

### Anizotropowość rozmieszczenia drzew

Drzewostany będące przedmiotem badań zostały założone w różnych więźbach początkowych, zarówno prostokątnych jak i kwadratowych.

Problem anizotropowości rozmieszczenia dotyczy w szczególności przypadków więźb prostokątnych, i związany jest z faktem, że prawdopodobieństwo występowania osobnika w odległości rzędowej jest większe niż w odległości między rzędami (ryc. 2). Graficzny obraz funkcji zredukowanej miary drugiego momentu  $K$  potwierdził przypuszczenia o anizotropowości rozmieszczenia drzew w przypadku więźb prostokątnych. W przypadku więźby kwadratowej nie obserwuje się wyraźnych kierunkowych zmian zagęszczenia. Mając to na uwadze, można zminimalizować błędne wnioskowanie np. o grupowaniu się osobników. W analizach dotyczących obiektów należących do dwóch różnych kategorii wykorzystano estymatory kierunkowe zaproponowane przez Haase'a (2001), a zastosowane także m.in. przez Boliboka (2008). Obie metody dobrze oddają charakter rozmieszczenia drzew związany przede wszystkim ze sposobem odnowienia badanych drzewostanów.

### Rozmieszczenie drzew tej samej kategorii

Zastosowany w prezentowanych badaniach model terytorialny dla funkcji Ripleya do zbadania typu rozmieszczenia drzew w drzewostanach powstałych w różnej więźbie początkowej i o różnym zagęszczeniu początkowym zdecydowanie lepiej opisuje charakter ich rozmieszczenia w porównaniu z modelem losowym Poissona, zakładającym niezależność rozmieszczenia osobników. W badaniach nad strukturą przestrzenną lasu hipoteza o losowości badanego rozmieszczenia osobników w populacji (zgodnego z procesem Poissona) jest najczęściej hipotezą pierwotną, warunkującą możliwość wykorzystania alternatywnych modeli procesów przestrzennych w celu opisanego charakteru rozmieszczenia realizowanego przez obiekty danej populacji. W badanych drzewostanach pierwotna hipoteza została odrzucona na korzyść procesu terytorialnego zakładającego wzajemną zależność występowania osobników, wynikającą z przyjętej więźby początkowej. W drzewostanach odnawianych sadzeniem takie przypuszczenie jest zupełnie prawidłowe.

Stwierdzona regularność rozmieszczenia drzew w badanych wariantach zagęszczenia początkowego odzwierciedla sposób odnowienia tych drzewostanów i potwierdza wyniki uzyskane przez Szmyta (2004) w niepielęgowanych tyczkownikach sosnowych, świerkowych i dębowych o zróżnicowanym zagęszczeniu

początkowym. Badania Pommereninga (2002) w 24-letnim sztucznym drzewostanie daglezjowym powstałym z sadzenia (więźba  $3,0 \times 3,0$  m) oraz w jednogatunkowym 56-letnim drzewostanie bukowym także wykazały regularne rozmieszczenie drzew żywych. Taki sam sposób rozmieszczenia drzew obserwowali Mason i in. (2007) w 76-letnim drzewostanie sosnowym, założonym w kwadratowej więźbie sadzenia ( $1,0 \times 1,0$  m) oraz Sekretenko, Gavrikov (1998) w 52-letnim drzewostanie świerkowym. Autorzy ci regularność rozmieszczenia drzew w badanych drzewostanach najczęściej przypisywali właśnie sposobowi ich odnowienia. Otwartą kwestią pozostaje odpowiedź na pytanie o trwałość regularności występowania drzew w takich drzewostanach.

W przypadku więźb luźniejszych i kwadratowych rozmieszczenie osobników wynikające z więźby sadzenia może być obserwowane przez dłuższy okres życia drzewostanów niż w przypadku stosowania więźb gęstszych i prostokątnych (Szmyt 2004). Należy jednak pamiętać, że sposób odnowienia jest tylko jednym z czynników wpływających na kształtowanie się rozmieszczenia osobników na powierzchni i wcale nie musi on być najważniejszy. Szwagrzyk (1992) zwrócił uwagę, że w drzewostanach założonych sadzeniem w różnej więźbie początkowej, zmiany struktury przestrzennej mogą przebiegać właściwie w każdym kierunku, a początkowa regularność narzucona więźbą dość szybko może ulec zakłóceniu. Możliwość różnorodnego scenariusza zmian struktury przestrzennej w drzewostanach odnawianych sadzeniem upodabnia je pod tym względem do lasów naturalnych, które są zdecydowanie częściej przedmiotem takich badań. Kenkel (1988) obserwował regularny wzorzec rozmieszczenia drzew żywych w 64-letnim jednowiekowym drzewostanie naturalnym sosny Banksa. Z kolei Szwagrzyk (1990) w drzewostanach w Karpatach Zachodnich zauważył, że drzewa żywe były rozmieszczone raczej losowo, chociaż wraz z wiekiem drzewostanu coraz wyraźniejsza była tendencja do rozmieszczenia regularnego. Gavrikov, Stoyan (1995) w badaniach przeprowadzonych w jednowiekowym drzewostanie sosnowym pochodzenia naturalnego obserwowali, że struktura przestrzenna sosen wraz z ich wiekiem ulegała zmianie z grupowej na losową. Taki sam typ rozmieszczenia stwierdzili Szmyt, Korzeniewicz (2007) w 80-letnich jednogatunkowych kępach świerka pospolitego, w których prowadzono standardowe zabiegi pielęgnacyjne.

Klasyfikując drzewa w drzewostanie do różnych klas grubości możemy dla każdej z tych klas określić sposób rozmieszczenia osobników do niej należących, co może być wykorzystane np. w planowanych zabiegach gospodarczych. W prezentowanych badaniach drzewa grube, do których zaliczono osobniki o pierśnicy większej niż

średnia dla poszczególnych drzewostanów, rozmieszczone były regularnie. Odniesienie uzyskanych wyników do innych prac jest utrudnione, gdyż drzewostany pochodzące z sadzenia rzadko są przedmiotem takich badań. Uogólniając, że drzewo grube jest drzewem należącym najczęściej do drzewostanu głównego, uzyskane wyniki można odnieść do badań prowadzonych w lasach naturalnych. Przyjmuje się, że im większa pierśnica drzew tym są one bardziej regularnie rozmieszczone w drzewostanie (Szwagrzyk 1990; Moeur 1997; Sekretenko, Gavrikov 1998).

Bolibok (2003) w swoich wnioskach z badań prowadzonych na powierzchniach prof. Włoczewskiego w Puszczy Białowieskiej podkreślił, że w miarę zwiększania się wymiarów drzew możliwe są dwa scenariusze kształtowania się struktury przestrzennej drzewostanów na niżu. Jeden z nich przewiduje powstanie losowego typu organizacji przestrzennej drzew grubych, drugi natomiast prowadzi do regularności ich występowania. Pogląd ten uwiarygodniają wcześniejsze wyniki Bodziarczyka, Szwagrzyka (1995) badających strukturę dojrzałych drzewostanów w zespole jaworzyny górskiej, którzy stwierdzili, że drzewa o dużej pierśnicy (35 cm) charakteryzowały się rozmieszczeniem losowym. Podobne wyniki uzyskał Szwagrzyk (1992) oraz Szmyt, Korzeniewicz (2007). Stwierdzona regularność rozmieszczenia drzew stanowiących klasę drzew grubych w drzewostanach będących przedmiotem niniejszego artykułu jest zatem zgodna z wcześniejszymi opiniami dotyczącymi organizacji przestrzennej w lasach naturalnych, i stanowi uzupełnienie istniejącej wiedzy z tego zakresu. Oczywiście przyczyny powstania takiej struktury przestrzennej w obu przypadkach są zupełnie inne. Drzewa o mniejszych rozmiarach (np. nalot, podrost) lub występujące pod okapem drzewostanu głównego, częściej niż inne osobniki charakteryzują się grupowym sposobem rozmieszczenia (Leemans 1991; Moeur 1993; Gavrikov, Stoyan 1995; Kucharzyk 2006; Szmyt, Korzeniewicz 2007). W badanych drzewostanach sosnowych grupowanie się drzew cienkich obserwowane było jedynie w przypadku drzewostanu o najgęstszej więźbie początkowej i wynikało to z niehomogeniczności tej powierzchni, skutkując większym zagęszczeniem drzew na części tej powierzchni. Przyczyny tego mogą być wielorakie. Zróżnicowanie mikrosiedliska, sposób rozsiewania się nasion, warunki panujące pod okapem często uznaje się za przyczyny powstawania grup młodego pokolenia (Beatty 1984; Leemans 1991; Kucharzyk 2006). Często osobniki podokapowe rozmieszczone są losowo w drzewostanie (Szwagrzyk 1992; Szymura et al. 2006). W większości badanych drzewostanów sosnowych drzewa cienkie rozmieszczone były regularnie, podobnie jak wszystkie drzewa żywe czy drzewa grube, a głównym czynnikiem odpowiedzialnym za to jest sposób ich od-



nowienia. Regularność ta jest jednak słabiej zaznaczona niż w przypadku dwóch pozostałych kategorii drzew. W tym przypadku trudno znaleźć podobieństwa z lasami naturalnymi.

### **Przestrzenne relacje między drzewami różnej grubości**

Analiza wzajemnych relacji między drzewami cienkimi i grubymi ujawniła w większości badanych drzewostanów przestrzenną segregację obu kategorii drzew. Przyczyn tego stanu nie należy jednak upatrywać w silnej konkurencji między osobnikami jak można by przypuszczać, nie znając historii badanych drzewostanów. Segregacja wynika bowiem z zastosowania więźby sadzenia w trakcie ich odnawiania. Podobne wyniki uzyskał Pommerening (2002) w drzewostanie dąglęzjowym i sosnowo-bukowym sztucznego pochodzenia. W lasach naturalnych przykładem istnienia wzajemnej segregacji drzew różnych klas wielkości mogą być badania Kenkela i in. (1989) prowadzone w drzewostanach sosny Banksa. Przyczyn segregacji osobników w lesie naturalnym może być wiele. Oprócz sposobu odnowienia dużą rolę odgrywa silna konkurencja między osobnikami, a nawet wielkość koron drzew okapowych i związane z tym niekorzystne warunki świetlne w środku lasu (Gavrikov, Stoyan 1995; Kenkel et al. 1989). Z drugiej jednak strony mikroklimat, jaki występuje w pobliżu większych osobników w niektórych warunkach klimatycznych sprzyja ich wzajemnemu „przyciąganiu się”. Szczególnie jest to widoczne w relacjach „młode pokolenie – osobniki macierzyste” (LeMay et al. 2009; Gavrikov, Stoyan 1995). Trudno jednakże dopatrywać się takich pozytywnych uwarunkowań w młodych drzewostanach założonych w regularnej więźbie. Jednakże nie należałoby przekreślić takiej możliwości w drzewostanach dojrzałych, w których może powstać młode pokolenie z odnowienia naturalnego.

Prezentowane badania pozwalają stwierdzić, że w 34-letnich tyczkowinach sosnowych dużą rolę w kształtowaniu się wzajemnych relacji przestrzennych drzew różnej grubości odgrywa wciąż sposób ich odnowienia. Należy przy tym pamiętać, że w gospodarczych drzewostanach o podobnym sposobie odnowienia strukturę przestrzenną modyfikują także zabiegi pielęgnacyjne, np. metoda i intensywność trzebieży (Pretzsch 1996; Hanewinkel 2004; Crecente-Campo et al. 2009). Ponieważ w badanych drzewostanach sosnowych nie prowadzono do tej pory żadnych zabiegów pielęgnacyjnych, struktura przestrzenna drzewostanu jest wypadkową sposobu odnowienia oraz intensywności naturalnego procesu wydzielania się drzew z drzewostanu, zależnej od zagęszczenia początkowego. Co ciekawe,

mimo wydzielenia się zdecydowanej większości drzew wysadzonych w uprawie o gęstszej więźbie, proces ten nie wpłynął na zmianę regularnej poziomej organizacji przestrzennej drzewostanu.

Na podstawie cytowanych powyżej badań prowadzonych w lasach naturalnych i w drzewostanach założonych przez człowieka można przyjąć, że określenie jednego scenariusza zmian struktury przestrzennej z wiekiem drzewostanów nie jest sprawą prostą. Właściwie w każdym przypadku może on być inny. O ile proponowany scenariusz kierunku zmian struktury przestrzennej w lasach naturalnych (Govrikov, Stoyan 1995) można uznać za bardzo prawdopodobny dla lasów o takim charakterze, o tyle w przypadku drzewostanów założonych przez człowieka nadal niewiele wiadomo o dynamice tej cechy drzewostanu.

## **6. Wnioski**

Analiza poziomego rozmieszczenia drzew różnej kategorii przeprowadzona w niepielęgnowanych drzewostanach sosnowych w wieku 34 lat, o różnym zagęszczeniu początkowym pozwala wysunąć następujące wnioski:

1. Najbardziej odpowiednim teoretycznym modelem opisującym rozmieszczenie osobników w drzewostanach powstałych z sadzenia w różnej więźbie początkowej okazał się model terytorialny (SSI), zakładający istnienie minimalnej odległości między osobnikami.

2. W tyczkowinach sosnowych drzewa wykazują regularność rozmieszczenia, a jednym z czynników za to odpowiedzialnych jest sposób ich odnowienia. Zastosowanie różnych więźb początkowych nie różnicowało badanych drzewostanów pod względem struktury przestrzennej drzew, niezależnie od ich grubości.

3. Duża intensywność procesu naturalnego wydzielania się drzew w drzewostanach założonych w gęstej więźbie nie spowodowała w żadnym z nich zmian poziomego rozmieszczenia drzew. Pod względem rozmieszczenia drzew drzewostany o różnej więźbie początkowej wykazują wzajemnie duże podobieństwo.

4. Zróżnicowanie warunków siedliska, niezależnie od jej przyczyn, ma wyraźny wpływ na poziomą strukturę drzewostanu także w drzewostanach założonych przez człowieka i informację taką można uwzględnić np. przy pracach pielęgnacyjnych.

## **Literatura**

Baddeley A., Turner R. 2005. Spatstat and R package for analyzing spatial point patterns (with discussion). *Journal*

- of *Statistic Software*, 12 (6): 1–42. www.jstatsoft.org., [dostęp: 10.11.2009].
- Baddeley A. 2008. Analysing spatial point pattern in R. CSIRO, University of Western Australia, pp.199.
- Beatty S. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of understory plants. *Ecology* 65 (5): 1406–1419.
- Béland M., Lussier J.M., Bergeron Y, Longpre M.H., Beland M. 2003. Structure, spatial distribution and competition in mixed jack pine (*Pinus banksiana*) stands on clay soils of eastern Canada. *Annals of Forest Science* 60: 609–617.
- Bolibok L. 2003. Dynamika struktury przestrzennej drzewostanów naturalnych w oddziale 319 BPN – czy biogrupy drzew są powszechne i trwałe w nizinym lesie naturalnym? *Sylvan*, 147(1): 12–23.
- Bolibok L. 2008. Stosowanie funkcji Ripleya do badania anizotropicznych rozmieszczeń drzew. *Leśne Prace Badawcze*, 69 (2): 143–153.
- Bolibok L. 2009. Metoda Monte Carlo w badaniach istotności wyników funkcji Ripleya, czyli jak się ustrzec fałszywego stwierdzenia nielosowości struktury przestrzennej drzewostanu. *Leśne Prace Badawcze*, 70 (1): 59–67.
- Bodziarczyk J., Szwagrzyk J. 1995. Species composition and structure of forest stands in *Phyllitido-aceretum* community. *Ekologia Polska* (43) 3–4: 153–173.
- Busse J. 1935. Gruppendurchforstung. Forstliche Wochenschrift Silva, 19.
- Ceitel J. 1982. Zmiany mikroklimatu przygruntowej warstwy powietrza oraz morfologii drzew ze wzrostem upraw sosnowych założonych w różnych wieźbach początkowych. Maszynopis rozprawy doktorskiej. Katedra Hodowli Lasu AR Poznań: 1–160.
- Ceitel J., Wawro T. 1999. Wyniki obserwacji meteorologicznych z terenu leśnictwa doświadczalnego Wielisławice (LZD Siemianice) za okres 1988–1997. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu*, 37: 33–45.
- Clark P., Evans F. 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35 (4): 444–453.
- Crecente-Campo E., Pommerening A., Rodríguez-Soalleiro R. 2009. Impacts of thinning on structure, growth and risk of crown fire in a *Pinus sylvestris* L. plantation in northern Spain. *Forest Ecology and Management*, 257: 1945–1954.
- Davis O., Pommerening A. 2008. The contribution of structural indices to the model ling of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and birch (*Betula* spp.) crowns. *Forest Ecology and Management* 256: 68–77.
- Duncan R. 1991. Competition and coexistence of species in a mixed Podocarp stand. *Journal of Ecology*, 79: 1073–1084.
- Ejtingen G. R. (1949). Vyžyvajemost derevev v lesu. *Agrobiologija*, 1: 55–74.
- Ejtingen G. R. (1950). Vyžyvajemost derevev v lesu. *Agrobiologija*, 6: 42–56.
- Ejtingen G. R. (1951). Vyžyvajemost derevev v lesu. *Agrobiologija*, 5: 46–50.
- Falińska K. 1997. Ekologia roślin. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Gavrikov V., Stoyan D. 1995. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies. *Environmental and Ecological Statistic*, 2: 331–344.
- Guan Y., Sherman M., Calvin A. J. 2006. Assessing isotropy for spatial point processes. *Biometrics*, 62: 119–125.
- Haase P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6: 575–582.
- Haase P. 2001. Can isotropy vs. anisotropy in the spatial association of plant species reveal physical vs. biotic facilitation? *Journal of Vegetation Science*, 12: 127–136.
- Haase P. 2004. *SPPA* ver. 2.0.3 – software for spatial point pattern analysis. www.haasep.homepage.t-online.de, [dostęp:10.11.2009].
- He F, Duncan R. P. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88: 676–688.
- Hanewinkel M. 2004. Spatial patterns in mixed coniferous even-aged, uneven-aged and conversion stands. *European Journal of Forest Research*, 123: 139–156.
- Kató F., Mülder D. 1983. Qualitative Gruppendurchfortung der Buche. Wertentwicklung nach 15 Jahren. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, H. 11/12.
- Kenkel N. C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69 (4): 1017–1024.
- Kenkel N. C. Hoskins J. A., Hoskins W. D. 1989. Local competition in naturally established jack pine stand. *Canadian Journal of Botany*, 67: 2630–2635.
- Kenkel N. C. 1994. Bivariate pattern analysis of jack pine-trembling aspen interaction. *Abstracta Botanica*, 18(2): 49–55.
- Kenkel N.C., Hendrie M.L., Bella I.E. 1997. A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 8: 241–254.
- Kwiatkowska A. J., Symonides E. 1980. Przegląd metod oceny typu rozkładu przestrzennego populacji roślinnych. *Wiadomości Ekologiczne*, XXIV (1): 25–55.
- Kucharzyk St. 2006. Znaczenie rozmnażania wegetatywnego buka w dynamice drzewostanów i regeneracji górnej granicy lasu w Bieszczadach Zachodnich. *Sylvan*, 9: 33–45.
- Leemans R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, 93: 157–165.
- LeMay V., Pommerening A., Marshall P. 2009. Spatio-temporal structure of multi-storied, multi-aged interior Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* ver. *glauca*) stands. *Journal of Ecology*, 97: 1062–1074.
- Mason W.L., Connolly T., Pommerening A., Edwards C. 2007. Spatial structure of semi-natural and plantation stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in northern Scotland. *Forestry*, (80) 5: 567–586.
- Moerur M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 39:756–775.
- Moerur M. 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla/Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management*, 94: 175–186.

- Mugglestone A. M., Renshaw E. (1996). A practical guide to the spectral analysis of spatial point processes. *Computational Statistics & Data Analysis*, 21: 41–65.
- Payandeh B. 1974. Spatial pattern of trees in the major forest types of northern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 4: 8–14.
- Peterson Ch., Squiers E. 1995. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in aspen-white pine forest. *Journal of Ecology*, 83: 847–855.
- Pielou E.C. 1959. The use of point to plant distances in the study of pattern of plant populations. *Journal of Ecology* 47: 606–613.
- Pommerening A. 2002. Approaches to quantifying forest structures. *Forestry*, 75: 305–324.
- Pommerening A. 2006. Evaluating structural indices by reversing forest structural analysis. *Forest Ecology and Management*, 224: 266–277.
- Pretzsch H. 1996. The effect of various thinning regimes on the spatial stand structure. [W:] Materiały konferencyjne: Conference on effect of environmental factors on tree and stand growth. IUFRO S4.01 Conference, Berggiesshübel, September 23–27, IUFRO proceedings: 183–191.
- Pretzsch H. 1999. Structural diversity as a result of silvicultural operations. w: Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN-DLO Wageningen, 157–174.
- Reich M. R., Davis R. 2008. Quantitative spatial analysis. Colorado State University, Fort Collins, pp. 1–511.
- Rock J., Puettmann K. J., Gockel H. A., Schulte A. 2004. Spatial aspects of the influence of silver birch (*Betula pendula* L.) on growth and quality of young oaks (*Quercus* spp.) in central Germany. *Forestry*, 77(3): 235–247.
- Rosenberg S.M. 2004. Wavelet analysis for detecting anisotropy in point patterns. *Journal of Vegetation Science*, 15: 277–284.
- Sekretenko O.P., Gavrikov V.L. 1998. Characterization of the tree spatial distribution in small plots using the pair correlation function. *Forest Ecology and Management*, 102 (2–3): 113–120.
- Stoyan D., Penttinen A. 2000. Recent application of point process methods in forestry statistics. *Statistical Science*, 15 (1): 61–78.
- Szmyt J. 1999. Znaczenie biogrupowej struktury rozmieszczenia drzew w hodowli lasu. Materiały konferencyjne: „Naturalizacja leśnych czynności gospodarczych”. Poznań-Siemianice, 6–8 września 1999 r.
- Szmyt J. 2004. Wpływ wieży początkowej i wieku na kształtowanie się poziomego rozmieszczenia drzew w niepielęgnowanych drzewostanach sosnowych, świerkowych i dębowych. Praca doktorska, Katedra Hodowli Lasu Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu: 150 ss.
- Szmyt J., Korzeniewicz R. 2007. Poziome rozmieszczenie drzew w osiemdziesięcioletnich drzewostanach świerkowych w nadleśnictwie Sławno. *Sylvan*, 9: 3–11.
- Szwagrzyk J. 1990. Natural regeneration of forest related to the spatial structure of trees. A study of two communities in Western Carpathians, southern Poland. *Vegetatio*, 89: 11–22.
- Szwagrzyk J., Ptak J. 1991. Analizy struktury przestrzennej populacji i zbiorowisk oparte na znajomości rozmieszczenia osobników. *Wiadomości Ekologiczne*, 2: 107–124.
- Szwagrzyk J. 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* forest. *Forest Ecology and Management*, 51: 301–315.
- Szwagrzyk J., Czerwczak M. 1993. Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 4: 469–476.
- Szymański S.. 1964. Dynamika rozwoju niekierowanych młodników sosnowych. *Prace Komitetu Nauk Rolniczych i Leśnych PTPN*, 13 (3): 341–403.
- Szymura T. H., Dunajski A., Aman I., Makowski M., Szymura M. 2007. The spatial pattern and microsites requirements of *Abies alba* natural regeneration in the Karkonosze Mountains. *Dendrobiology*, 58: 51–57.
- Wang B., Yu S., Wang Y. 2007. Anisotropy analyses of population distribution patterns. *Frontiers of Biology in China*, 2 (3): 356–361.
- Zajączkowski J. 1994. Biogrupy drzew w drzewostanach – możliwości i celowość ich wykorzystania przy prowadzeniu trzebieży. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A*, 778–782: 5–38.