

ANDRZEJ M. JAGODZIŃSKI, JACEK OLEKSYN

Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. III. Stabilność drzewostanu, fitoklimat i różnorodność biologiczna*

Ecological consequences of silviculture at variable stand densities.
III. Stand stability, phytoclimate and biodiversity

ABSTRACT

Jagodziński A. M., Oleksyn J. 2009. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. III. Stabilność drzewostanu, fitoklimat i różnorodność biologiczna. Sylwan 153 (4): 219-230.

The main goal of this review was to characterize ecological consequences of growing trees at variable stand densities. We analyzed the influence of stand density on its mechanical and biological stability, diversity and biomass of understory plants and microclimate conditions (e.g. temperature, humidity, light, etc.). Higher stand density results in higher susceptibility to wind and snow damage, due to changes in height to diameter ratio (tree slenderness). The mechanical stability of stands may be promoted by silvicultural activities such as light thinning applied before growth stagnation. In addition, the reduction of stand density during stand development may increase biomass allocation to coarse roots that stabilize trees in the soil. High tree density may increase stand susceptibility to pathogens and insects and thus increase tree mortality. Trees growing at higher density (with higher intraspecific competition) may allocate less assimilates for defense against herbivorous insects and pathogens. The effect of tree density on stability of multi-species stands is inconclusive, since such studies were only occasionally undertaken. Since tree density influences light conditions (mainly before canopy closure), there is a negative relationship between stand density and herbaceous species diversity and biomass. Based on the published data, we summarized consequences of silviculture at different stand densities and proposed future directions of research needed to fill the gaps in current knowledge. Understanding the long-term ecological consequences of variable stand densities is essential for development of sustainable and stable forest ecosystems.

KEY WORDS

stand density, spacing, tree competition, forest ecology, stand stability, microclimate, biodiversity, 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

Zagęszczenie drzewostanu wyraźnie wpływa na parametry biometryczne drzew (m.in. pierśnicę, wysokość, wielkość korony, smukłość i zbieżystość drzew), zmieniając tym samym jego pionową i poziomą strukturę. W zależności od składu gatunkowego i wieku drzewostanu charakter wspomnianych zmian może być różny i zmieniać się w trakcie jego rozwoju [Jagodziński, Oleksyn 2009a]. Opisane zmiany mogą także pośrednio oddziaływać na stabilność drzewostanu tak mechaniczną (podatność na szkodliwe oddziaływanie wiatru i śniegu), jak i biologiczną (wzrost

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

podatności na patogeny grzybowe i owady). Poza tym zmienione kierunki alokacji biomasy u drzew rosnących w różnym zagęszczeniu mogą także przypuszczalnie modyfikować kierunki lokowania fotoasymiliatów z przeznaczeniem na obronę przed patogenami i owadami lub na „wygranie” konkurencji o przestrzeń z pozostałymi osobnikami tego samego i innych gatunków drzew [Jagodziński, Oleksyn 2009b]. Skutkiem zmieniającej się pod wpływem zagęszczenia struktury koron drzew może być także zmiana warunków mikroklimatycznych (temperatury, wilgotności, dostępności światła) oraz modyfikacja warunków wzrostu i rozwoju roślin runa leśnego.

Poznanie charakteru tych zmian i relacji przyczynowo-skutkowych pomiędzy nimi ma szczególne znaczenie dla zrozumienia funkcjonowania i kierunku rozwoju ekosystemów leśnych.

Wpływ zagęszczenia drzewostanu na jego stabilność mechaniczną

Rozpatrując zależność pomiędzy stabilnością mechaniczną a zagęszczeniem drzewostanu należy wziąć pod uwagę dwa przeciwstawne aspekty. Względnie gładki okap zwartego drzewostanu wyrosłego w gęstej więźbie zmniejsza turbulencje wietrzne, natomiast luźna więźba wiąże się obecnością w drzewostanie drzew silnie zbieżystych, odporniejszych na szkodliwe działanie wiatru [Zajączkowski 1991]. Wyniki badań wielu autorów wskazują, że wzrastający stosunek wysokości do pierśnicy drzew obniża stabilność drzewostanu [Galinski 1989; Peltola, Kellomäki 1993; Peltola i in. 1997; Wilson, Oliver 2000]. Wraz z rozluźnianiem więźby (zmniejszaniem zagęszczenia drzewostanu) obniża się smukłość drzew. Badania prowadzone przez Gila [1999] wskazują, iż smukłość młodych drzewostanów sosnowych można kształtować poprzez regulowanie powierzchni wzrostu (stoiska) bądź to w wyniku przyjęcia określonej więźby początkowej, bądź też prowadząc cięcia pielęgnacyjne. Należy pamiętać jednak o tym, że drzewostany wyhodowane w silnym zwarcu, pełnym zadrzewieniu, przegęszczone, zaniedbane pielęgnacyjnie, w których nagle przerwano zwarcie, są w najwyższym stopniu podatne na szkodliwe oddziaływanie wiatru i śniegu [Zajączkowski 1991; Cameron, Dunham 1999; Zachara 2006]. Może to być związane z mniejszą gęstością właściwą drewna pni drzew rosnących w luźniejszym zagęszczeniu [Johansson 1993; Larocque, Marshall 1995].

Drzewa rosnące w luźniejszym zagęszczeniu cechują się większą zbieżystością niż rosnące w większym zagęszczeniu, co może być spowodowane np. częstym chwianiem się (kołysaniem przez wiatr) w luźniejszym zagęszczeniu [Jacobs 1954]. Autor ten podaje także, że narażone na kołysanie przez wiatr drzewa *Pinus radiata* rosnące w luźniejszej więźbie rozwijają więcej kotwiczących je w glebie korzeni. Po dojściu uprawy do zwarcia wraz ze wzrostem rozmiarów drzew, podczas kołysania przez wiatr dochodzi do mechanicznych uszkodzeń końcówek gałęzi, co z kolei redukuje stosunek szerokości korony do pierśnicy drzewa [Long, Smith 1992; Osawa, Allen 1993; Hummel 2000]. Odporność drzewostanu na wiatr i śnieg można kształtować poprzez zabiegi hodowlano-leśne [Stępień 1986; Zajączkowski 1984, 1991]. W większości drzewostanów jednowiekowe sadzonki rozmieszczane są w regularnej więźbie, co nie pozostaje bez wpływu na ograniczenie zróżnicowania rozmiarów drzew, czyniąc drzewostan bardziej podatnym na stagnację przyrostu pierśnicy drzew. Tradycyjny system pielęgnacji drzewostanów zakłada wkraczanie z trzebieżami przed okresem stagnacji (a tym samym niestabilności) drzewostanu, tak by stworzyć szansę na powiększenie powierzchni wzrostu pozostałych drzew, zanim te staną się niestabilne. Jeśli rozrzedzenie drzewostanu (trzebież) nastąpi w okresie stagnacji wzrostu, wówczas zabieg ten może przyczynić się do wzrostu zagrożenia przez wiatr, poprzez umożliwienie głębszej penetracji wiatru w koronach drzew, zwiększając jego turbulencję i zmniejszając

ochronną rolę sąsiednich drzew przed nadmiernym kołysaniem. Okres, w którym drzewostan staje się niestabilny, a trzebieże powodują nasilenie szkód powodowanych wiatrami, jest jednak trudny do ustalenia [Blackburn, Petty 1988; Wilson, Oliver 2000], tym bardziej, że niestabilność drzewostanów związana jest zarówno z cechami drzew takimi jak wysokość, gatunek, pierśnica, rozmiary korony, występowanie zgnilizny korzeni i/lub strzał, jak i cechami siedliska: potencjalnymi możliwościami głębokiego ukorzenia drzew, wilgotnością gleby, wystawą i nachyleniem [Cremer i in. 1982; Foster 1988; Galinski 1989; Ruel 1995].

Stabilność biologiczna drzewostanów o różnym zagęszczeniu

W odróżnieniu od dobrze udokumentowanego wpływu zagęszczenia drzewostanów na ich stabilność mechaniczną, jedynie nieliczni badacze zajmowali się wyjaśnieniem związku zagęszczenia ze stabilnością biologiczną. Zdaniem Kryszczyńskiego [1968] zbyt duże zagęszczenie drzewostanu wpływa na obniżenie jego odporności na szkodniki wtórne, stąd też w opinii autora należy radykalnie rozluźnić więźbę zakładanych upraw, aby kulminacja zagęszczenia przypadła w wieku rębności, a nie jak dotychczas – w okresie pędzenia. Niemelä i inni [1992] badając wrażliwość dwudziestoletnich drzewostanów sosnowych (*Pinus sylvestris*) założonych w różnym zagęszczeniu na porażenie przez grzyb *Gremmeniella abietina*, stwierdzili dodatnią liniową zależność pomiędzy zagęszczeniem drzewostanu a porażeniem drzew i ich śmiertelnością. Wzrastającą wrażliwość sosny na patogena wraz ze zwiększającym się zagęszczeniem drzewostanu można wyjaśnić wzrostem ocienienia dolnych części koron i zmianą mikroklimatu (ocienienie związane jest ze wzrostem wilgotności) oraz obniżeniem zawartości cukrów rozpuszczalnych w pąkach [Read 1968].

Zdaniem Xie i innych [1995] luźniejsza więźba może również powodować wzrost zagrożenia przez owady poprzez modyfikację warunków mikroklimatycznych, a przez to wpływać na wzrost, rozwój, reprodukcję i rozmieszczenie szkodników owadzich. Poza tym drzewa rosnące w większym zagęszczeniu (konkurencja wewnątrzgatunkowa) mogą w mniejszym stopniu przeznacząć asymilaty na obronę, w większym zaś na inne potrzeby, związane z konkurencją o składniki mineralne, wodę czy światło [Karban i in. 1989]. Badania Malinauskasa [1999] wykazały natomiast wzrost uszkodzenia igieł przez grzyby z rodzaju *Lophodermium* wraz ze wzrostem zagęszczenia drzew w pięcioletnich uprawach sosnowych (500 do 200 000 drzew/ha). Z kolei Johansson i Pettersson [1997] stwierdzili w drzewostanach świerkowych (*Picea abies*) wzrost udziału pni ze zgnilizną wraz ze wzrostem zagęszczenia drzew z 31% przy 1 600 drzewach/ha do 60% przy 10 000 drzew/ha. Trudno nie zauważyć, że większość badań dotyczyła drzewostanów jednogatunkowych, które są zdecydowanie łatwiejszymi obiektami do tego typu analiz niż drzewostany mieszane. Wartościowym uzupełnieniem luki w stanie wiedzy na ten temat jest praca Gerlacha i innych [1997], którzy wykazali w jednogatunkowych uprawach *Abies balsamea*, *Larix laricina* i *Picea mariana*, rosnących w większym zagęszczeniu, wzrost śmiertelności drzew na skutek porażenia przez *Armillaria ostoyae*. Jednocześnie wprowadzenie gatunków domieszkowych (zmniejszenie procentowego udziału drzew iglastych w uprawie, a tym samym zmniejszenie ich zagęszczenia) wpłynęło pozytywnie na ich przeżywalność. Podobne relacje obserwowali także Su i inni [1996] w drzewostanach jodłowych (*Abies balsamea*). Stwierdzili oni, że stopień defoliacji jodeł w wyniku żerowania *Choristoneura fumiferana* obniżał się wraz ze spadkiem udziału jodły w drzewostanie ze 100 do 20%. Z kolei Cochran [1998] stwierdził w drzewostanach *Pinus ponderosa*, że stopień defoliacji wywołany gradacją *Coloradia pandora* wzrasta wraz ze wzrostem stoiska drzew z 2×2 do 5,7×5,7 m, następnie zaś obniża się wraz ze wzrostem odległości między drzewami do 8 m.

Zagęszczenie drzewostanu może mieć także związek ze stopniem uszkodzania drzew przez zwierzynę. Lyly i Saksa [1992] stwierdzili, że wraz ze wzrostem zagęszczenia drzewostanów sosnowych z 2 000 do 11 000 drzew/ha maleje procentowy udział drzew uszkodzonych przez losie (*Alces alces*), jednakże w drzewostanach rosnących w zagęszczeniu większym od 11 000 drzew/ha procentowy udział drzew uszkodzonych wrażał bardzo wyraźnie. Autorzy ci stwierdzili również wyraźny związek pomiędzy zagęszczeniem drzewostanów a strukturą uszkodzeń (drzewka nieuszkodzone, uszkodzone pędy boczne, uszkodzone pędy główne, oba rodzaje uszkodzeń).

Fitoklimat i różnorodność biologiczna runa w drzewostanach o różnym zagęszczeniu

Nasza wiedza dotycząca wpływu zagęszczenia na fitoklimat drzewostanów jest rudymenarna. Jedynie Ceitel [1985] badając wpływ więźby początkowej (1,2×0,8 m, 1,5×0,4 m i 2,0×2,0 m) na zmiany mikroklimatu przygruntowej warstwy powietrza w uprawach sosnowych, stwierdził różnice w odniesieniu do warunków termicznych przygruntowej warstwy powietrza, przy czym wraz ze zwiększeniem się wymiarów sosen z wiekiem dochodzi do wyrównania temperatury w profilu pionowym. Różnice między temperaturą powietrza na porównywalnych wysokościach pomiaru w uprawach o odmiennej więźbie były jednak względnie niewielkie – większe bliżej powierzchni gleby, a mniejsze wyżej. Więżba początkowa upraw sosnowych powodowała wyraźne różnicowanie się temperatury gleby wraz ze wzrostem drzew – najniższą temperaturę notowano w uprawie 1,5×0,4 m. Gleba pod uprawą założoną w więźbie 2,0×2,0 m (najluźniejszej) charakteryzowała się największą zmiennością temperatury. Ceitel [1985] stwierdził również, że w luźniejszej więźbie jest niższa wilgotność względna powietrza. Z kolei badania Chrousta [1994] wykazały, że intercepcja wody w piętnastoletnich drzewostanach sosnowych różniących się zagęszczeniem była bardzo zbliżona. Brak danych dla starszych drzewostanów (nie tylko sosnowych) uniemożliwia wyciągnięcia ogólnych wniosków w tym zakresie.

Ze wspomnianą wcześniej dynamiką zmian LAI w czasie rozwoju drzewostanu wiąże się zagadnienie produkcji masy igieł oraz warunków świetlnych, panujących pod okapem drzew. Ozolinčius i inni [1996] stwierdzili w drzewostanach świerkowych, że kulminacja produkcji biomasy igieł jest tym późniejsza, im mniejsze jest zagęszczenie początkowe drzewostanu. W zagęszczeniu początkowym wynoszącym 100 000 drzew/ha przypadała na 14-16 rok, natomiast w 6 250-12 500 drzew/ha – w wieku 25-27 lat. Badacze ci wykazali również istotny związek pomiędzy zagęszczeniem badanych drzewostanów a względnym natężeniem światła fotosyntetycznie czynnego (PAR) docierającego do dna lasu. Z chwilą zwarcia się koron drzew zaledwie 40-50% PAR (w odniesieniu do otwartej przestrzeni) docierało do dna lasu, natomiast w drzewostanie w wieku 22 lat ilość docierającego do dna lasu światła PAR wynosiła już tylko około 1% światła pełnego niezależnie od zagęszczenia początkowego.

Związek zagęszczenia drzewostanów z różnorodnością florystyczną runa jest słabo rozpoznany. Burner i Brauer [2003] badając wpływ zagęszczenia drzew *Pinus taeda* na plantacjach rolniczo-leśnych na wielkość i jakość produkcji traw, odnotowali wzrost produkcji ich biomasy przy jednoczesnym obniżeniu się zawartości składników pokarmowych w ich tkankach wraz ze zmniejszającym się zagęszczeniem drzew. Naturalne obsiewanie się roślin w drzewostanach o różnej więźbie badali Pearson i inni [1995]. Stwierdzili oni większą liczbę siewek drzew i krzewów pochodzenia naturalnego w drzewostanach *Pinus taeda* założonych w luźniejszej więźbie. Spośród gatunków pojawiających się w runie tylko *Liquidambar styraciflua* wykazywał istotny wzrost zagęszczenia w luźniejszej więźbie. Z kolei Otsamo [2002] wykazał, że wzrost

odległości między drzewami na plantacji powoduje wzrost biomasy traw, ich stopnia pokrycia oraz ich wysokości – różnice między badanymi gatunkami drzew (*Acacia mangium*, *A. crassicaarpa*, *Gmelina arborea* i *Paraserianthes falcataria*) wynikały zdaniem autora najprawdopodobniej ze zróżnicowanej struktury koron drzew.

Nasza wiedza dotycząca zmienności warunków świetlnych pod koronami drzew w znacznym stopniu dotyczy wpływu redukcji zagęszczenia drzewostanów w ramach trzebieży na wzrost i rozwój odnowienia naturalnego [Comeau i in. 2003, 2004; Nagai, Yoshida 2006] oraz konkurencji o światło z roślinami zielnymi [Küßner i in. 2000]. Zmniejszenie zagęszczenia drzewostanu może wpłynąć na zwiększenie różnorodności gatunków zielnych występujących w runie oraz na ich zagęszczenie [Riegel i in. 1995].

Z badań Woodsa i innych [1982] wynika, że produkcja biomasy roślinności zielnej jest silnie związana z sumarycznym polem powierzchni przekroju pierśnicowego drzewostanów (istotnie powiązany z LAI). Z kolei Pyke i Zamora [1982] wykazali, że zagęszczenie drzewostanu nie wpływa na produktywność roślin runa leśnego (w tym drzew i krzewów pochodzenia naturalnego). Może to wynikać z tego, iż drzewostany charakteryzujące się zbliżonym zagęszczeniem mogą różnić się zwarcie koron drzew.

Zdaniem Chrimesa i Nilsona [2005] zwarcie koron drzew ma większe znaczenie dla wzrostu siewek niż takie miary zagęszczenia drzewostanów, jak sumaryczne pole powierzchni przekroju pierśnicowego czy miąższość drzewostanów, gdyż nie dają one informacji o warunkach świetlnych panujących w drzewostanie. Wielu badaczy twierdzi, że wzrost siewek i roślin runa leśnego pod okapem drzewostanu pozostaje pod silnym negatywnym wpływem zagęszczenia drzewostanu głównego [Zavitkovski 1976; Cannell, Grace 1993; Brown, Parker 1994; Lieffers, Stadt 1994; Ricard, Messier 1996; Golser, Hasenauer 1997; Lieffers i in. 1999]. Te spostrzeżenia potwierdzają symulacje modelowe wykonane przez Kellomäkiego i Väisänenę [1995], którzy wykazali, że na południu Finlandii w drzewostanach sosnowych o większym zagęszczeniu należy się spodziewać zwiększonej śmiertelności siewek w odnowieniach naturalnych. Za przyczynę tego zjawiska cytowani autorzy uznali „konflikt” pomiędzy siewkami a drzewami matecznymi, które charakteryzują się dużymi wymaganiami ewapotranspiracyjnymi. Z kolei Modry i inni [2004] stwierdzili ujemną korelację pomiędzy zagęszczeniem siewek pochodzenia naturalnego i zwarcie koron drzew (ażurowością koron), co najprawdopodobniej wynikało ze zwiększonej konkurencji siewek drzew i krzewów z roślinnością zielną w korzystniejszych warunkach świetlnych. Także Vickers i Palmer [2000] odnotowali odwrotną zależność pomiędzy zagęszczeniem sosen w podroście a zwarcie koron drzew.

Proponowane kierunki przyszłych badań

Z przedstawionej tutaj i w poprzednich pracach [Jagodziński, Oleksyn 2009a, b] analizy danych literaturowych wynika, że pomimo istnienia wielu publikacji dotyczących wzrostu i rozwoju drzewostanów w różnym zagęszczeniu, nasza wiedza w tym zakresie jest wciąż fragmentaryczna. Trudno jest zatem generalizować uzyskane wyniki, choćby ze względu na fakt, iż badania prowadzono w zróżnicowanych warunkach klimatycznych i glebowych (nie zawsze jasno zdefiniowanych), tak w pielęgnowanych drzewostanach gospodarczych, jak i powstałych z odnowienia naturalnego, z wyraźnym brakiem kompleksowego podejścia do zagadnienia, a poza tym w różnym zakresie i różnymi metodami.

W związku z priorytetową produkcyjną funkcją lasu, zdobyta dotychczas wiedza dotyczy głównie związku zagęszczenia drzewostanów z techniką ich zakładania i pielęgnowania, zaś w zdecydowanie mniejszym zakresie ekologicznych konsekwencji hodowli drzew w różnym

zagęszczeniu. Rozważania dotyczące poszukiwań racjonalnej (z punktu widzenia produkcji surowca drzewnego najwyższej jakości w danych warunkach siedliskowych) więźby i związanego z nią zagęszczenia drzewostanu są przedmiotem wielu prac przeglądowych opublikowanych także i w Polsce [Gutowski 1966; Szymański 1969; Kryszczyński 1970; Zajączkowski 1973, 1980; Telmiński 1977; Ceitel 1995, 2003; Zaleski 2002; Kleczewski 2003]. Dla wielu gatunków drzew nie dysponujemy jednak własnymi wynikami badań, a zdaniem Boydaka [1982] przyjmując „więźbę optymalną” musimy wziąć pod uwagę znaczenie proveniencji dla uzyskiwanych rezultatów wcześniejszych doświadczeń. Również i w tym zakresie brak jednorodnych opinii u badaczy. Na przykład Fries [1984] twierdzi, że więźba (i zagęszczenie) ma większe znaczenie dla produktywności drzewostanów sosnowych i jakości surowca drzewnego niż genotyp materiału użytego do nasadzeń. Bezsprzecznie jednak można stwierdzić, że ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnych zagęszczeniach ściśle wiążą się z aspektami ekonomicznymi [Kramer 1980; Gallagher 1981; Malinauskas 2001; Zhou 2001].

Wyniki przeprowadzonych dotychczas badań, zmierzających do poznania wpływu zagęszczenia drzewostanu na jego wzrost i rozwój, produkcję i alokację biomasy, ekofizjologię drzew, stabilność drzewostanów, warunki fitoklimatyczne i różnorodność gatunkową runa, choć nie pozwalają na wyciągnięcie jednoznacznych wniosków (tab.), to jednak dobitnie wskazują na to, że decyzja podjęta na etapie zakładania uprawy odciska swoje piętno na dalszych etapach rozwoju drzewostanu. Modyfikujący wpływ zagęszczenia drzewostanu na jego strukturę (grubościową i wysokościową) oraz produkcję i alokację biomasy niesie szereg potencjalnych konsekwencji. Z niniejszego przeglądu danych wynika, że wraz ze zmianami w produkcji i alokacji biomasy zmieniać się może retencja makro- i mikroelementów w biomasie drzewostanów, gdyż zawartość składników mineralnych różni się pomiędzy komponentami biomasy drzew (tzn. igłami/liśćmi, gałęziami, korą i drewnem strzał/pni oraz korzeniami drobnymi i grubymi). Zmiany te powinny być uwzględniane w modelowaniu akumulacji pierwiastków w biomasie drzew i – w konsekwencji – w dynamice obiegu choćby podstawowych biogenów w ekosystemie leśnym.

W związku z tym, iż znaczna część składników mineralnych (w tym zasobów węgla) zostaje unieruchomiona w korzeniach, które nie są przedmiotem użytkowania, to rozluźnienie zagęszczenia drzewostanu, prowadzące do wzrostu alokacji biomasy do podziemnych części drzew może wspomóc retencjonowanie wielu makro- i mikroelementów w relatywnie długoterminowych bankach (czas depozycji zależny od tempa dekompozycji biomasy). Taki kierunek zmian może mieć istotne znaczenie przy parametryzacji modeli opisujących na przykład czasowe unieruchamianie węgla w ekosystemach leśnych, co z kolei może mieć szczególnie ważne znaczenie wobec obserwowanego wzrostu stężenia atmosferycznego CO₂ i jego potencjalnej roli w globalnych zmianach klimatycznych. Hipotetyczny wpływ zagęszczenia na retencję makro- i mikroelementów w biomasie drzewostanów powinien być także uwzględniany w modelowaniu ekologicznych konsekwencji cięć pielęgnacyjnych (czyszczenia, trzebieże).

Badania wpływu uprawy drzewostanów w różnym zagęszczeniu na bilans i retencję pierwiastków w biomasie drzew powinny zostać podjęte równoległe z rozpoznaniem konsekwencji tych potencjalnych zmian dla środowiska glebowego. Analizy związku pomiędzy zagęszczeniem drzewostanów a fizycznymi, chemicznymi i biologicznymi właściwościami gleb podejmowane były do tej pory głównie w celu poznania wpływu redukcji zagęszczenia drzewostanów (trzebieży) na wymienione cechy gleb leśnych. Krótki opis dokonań w tej kwestii przedstawił Ilmurzyński [1999], niemniej jednak dotychczasowe rozpoznanie omawianych relacji jest wyjątkowo skąpe i wymaga dalszych, kompleksowych badań. Biorąc pod uwagę potencjalnie

Tabela.

 Kierunki zmian omawianych w pracy parametrów w drzewostanach o różnym zagęszczeniu
 Directions of different traits and parameter changes of tree stands growing in high and low densities

Parametr	Zagęszczenie		Autor/Autorzy
	małe	duże	
Zwarcie koron drzew	↓	↑	Scott i in. [1998]; Woodruff i in. [2002];
Wydzielanie się drzew	↓	↑	Szymański [1963, 1964]; Malinauskas [1999];
Stosunek wysokości do pierśnicy drzew	↓=	↑=	Szymański [1970]; Nilsson [1994];
Szerokość i długość korony	↑	↓	Szymański [1970]; Kellomäki, Tuimala [1981]; Johansson [1992]; Niemistö [1995a, b]; Kairiukštis, Malinauskas [2001]; Ilomäki i in. [2003];
Tempo obumierania gałęzi	↓	↑	Ilonen i in. [1979]; Kellomäki, Oker-Blom [1983]; Ceitel [1987];
Średnica gałęzi	↑	↓	Puchalski [1964]; Burzyński, Zajączkowski [1983, 1985]; Ceitel [1987]; Ballard, Long [1988]; Mäkinen [1996, 1999]; Gil [1999]; Moberg [1999]; Struck, Dohrenbusch [2000]; Mäkinen, Hein [2006];
Indeks powierzchni liściowej (LAI)	⇒↓	⇒↑	Turner, Long [1975]; Mohler i in. [1978]; Pearson i in. [1984]; Pook [1984]; Long, Smith [1984, 1992]; Westoby [1984]; Jack, Long [1991];
Masa liści	⇒↓	⇒↑	Shinkarenko i in. [1976]; Dicus, Dean [1998]; Matyas, Varga [2000];
Udział masy pni w sumarycznej biomase drzewostanów	↓=	↑=	Zajączkowski, Lech [1986]; Nilsson, Gemmel [1993]; Matyas, Varga [2000]; Vanninen, Mäkelä [2000]; Barron-Gafford i in. [2003];
Udział masy liści w sumarycznej biomase drzewostanów	↑↓	↓↑	Shinkarenko i in. [1976]; Dicus, Dean [1998]; Matyas, Varga [2000];
Udział masy podziemnej w sumarycznej biomase drzewostanu	↓↑?	↑↓?	Litton i in. [2003]; Albaugh i in. [2006];
Nadziemna biomasa	↓=	↑=	Zajączkowski, Lech [1986]; Ozolinčius i in. [1996]; Dicus, Dean [1998]; Baldwin i in. [2000]; Barron-Gafford i in. [2003]; Litton i in. [2003];
Podziemna biomasa	↓?	↑?	Bernardo i in. [1998]; Litton i in. [2003];
Sumaryczna biomasa	↓	↑	Bernardo i in. [1998]; Litton i in. [2003];
Stężenie [%] makro- i mikroelementów w biomase drzew	↑=?	↓=?	Will i in. [2001]; Barron-Gafford i in. [2003];
Zawartość [kg/ha] makro- i mikroelementów w biomase drzew	↓=?	↑=?	Sudnitsyna [1967]; Harrison i in. [2000]; Barron-Gafford i in. 2003;
Natężenie oddychania liści	⇒?	⇒?	Will i in. [2001];
Natężenie oddychania pni	⇒↑?	⇒↓?	Will i in. [2001];
Natężenie fotosyntezy netto	⇒?	⇒?	Will i in. [2001];
Odporność na działanie wiatru i śniegu	↑	↓	Jacobs [1954]; Zajączkowski [1991]; Cameron, Dunham [1999]; Zachara [2006];
Odporność na działanie czynników biotycznych	↑↓	↓↑	Kryszczyński [1968]; Lyly, Saksa [1992]; Niemelä i in. [1992]; Xie i in. [1995]; Su i in. [1996]; Johansson, Pettersson [1997]; Gerlach i in. [1997]; Malinauskas [1999]; Zavitkovski [1976]; Pyke, Zamora [1982]; Cannell, Grace [1993]; Brown, Parker [1994];
Produkcja biomasy przez rośliny runa, liczebność siewek drzew	↑=?	↓=?	Lieffers, Stadt [1994]; Kellomäki, Väisänen [1995]; Pearson i in. [1995]; Riegel i in. [1995]; Ricard, Messier [1996]; Golser, Hasenauer [1997]; Lieffers i in. [1999]; Otsamo [2002]; Burner, Brauer [2003];

Oznaczenia: ↓ – spadek wartości; ↑ – wzrost wartości; = brak zmian; ? – wpływ niedostatecznie rozpoznany

Denotes: ↓ – decreasing value; ↑ – increasing value; = lack of changes; ? – the direction of changes not clear based on existing literature data

zróznicowaną jakością (zawartość składników mineralnych) i ilość (masa) opadającej ściółki w drzewostanach różniących się zagęszczeniem, jej wpływ na właściwości biogeochemiczne środowiska glebowego wydaje się być oczywisty, jednakże pełna kwantyfikacja bilansu biogenów w tego rodzaju układach nie została dotychczas wystarczająco opisana.

Wiedza dotycząca konsekwencji zakładania upraw drzew leśnych w różnym zagęszczeniu, w świetle przedstawionych danych, wymaga uzupełnienia. Pogłębienie studiów nad tą tematyką jest konieczne nie tylko ze względu na aspekty poznawcze, ale i ze względów praktycznych. Jeśli przyjąć, że jednym z celów gospodarki leśnej jest maksymalizacja produkcji drzewostanów, a regulacja zagęszczenia jest z nią istotnie związana, to zrozumienie długoterminowych ekologicznych konsekwencji decyzji podjętej przed założeniem uprawy może wspomóc jego osiągnięcie.

Literatura

- Albaugh T. J., Allen H. L., Kress L. W. 2006. Root and stem partitioning of *Pinus taeda*. *Trees* 20: 176-185.
- 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.
- Ballard L. A., Long J. N. 1988. Influence of stand density on log quality of lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 911-916.
- 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.
- Blackburn P., Petty J. A. 1988. Theoretical calculations of the influence of spacing on stand stability. *Forestry* 61 (3): 235-244.
- Boydak M. 1982. Effects of cultural methods and physiographic factors on growth of pure *Pinus brutia* Ten. plantations at Keşan Region and determination of spacings. *İstanbul Üniversitesi, Orman Fakültesi Yayınları*. No 3049/325. Ss. 158 (+ appendix).
- Brown M. J., Parker G. G. 1994. Canopy light transmittance in a chronosequence of mixed species deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1694-1703.
- Burner D. M., Brauer D. K. 2003. Herbage response to spacing of loblolly pine trees in a minimal management silvopasture in southeastern USA. *Agroforestry Systems* 57: 69-77.
- Burzyński G., Zajęczkowski J. 1983. Wpływ więzby początkowej na wzrost sosny pospolitej w uprawie do dziesięciu lat. *Prace IBL* 625: 101-122.
- Burzyński G., Zajęczkowski J. 1985. Wpływ różnej więzby początkowej na wzrost sosny pospolitej w fazie uprawy do 10 roku życia. *Sylwan* 129 (5): 11-20.
- Cameron A. D., Dunham R. A. 1999. Strength properties of wind- and snow-damaged stems of *Picea sitchensis* and *Pinus sylvestris* in comparison with undamaged trees. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 595-599.
- Cannell M. G. R., Grace J. 1993. Competition for light: detection measurement, and quantification. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1969-1979.
- Ceitel J. 1985. Zmiany mikroklimatu przygruntowej warstwy powietrza oraz morfologii drzew ze wzrostem upraw sosnowych założonych w różnych więzbach początkowych. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu* 160: 13-30.
- 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.
- Ceitel J. 1995. Współczesne poglądy na więzbę sadzenia upraw leśnych w niektórych krajach Europy. *Przegląd Leśniczy* 4: 10-13.
- Ceitel J. 2003. Ile sadzić sosny na hektarze? *Przegląd Leśniczy* 3: 4-5.
- Chrimes D., Nilson K. 2005. Overstory density influence on the height of *Picea abies* regeneration in northern Sweden. *Forestry* 78 (4): 433-442.
- Chroust L. 1994. Vliv hustoty a výchovných sečí na intercepci kopalných srážek v borových porostech. Effect of stand density and thinnings on water interception in Scotch pine stands. *Lesnictví – Forestry* 40 (10): 409-416.
- Cochran P. H. 1998. Reduction in growth of pole-sized ponderosa pine related to a pandora moth outbreak in Central Oregon. USDA Forest Service. Pacific Northwest Research Station. Research Note PNW-RN-526.

- Comeau P. G., Filipescu C. N., Kabzems R., Delong C. 2004. Early growth of white spruce underplanted beneath spaced and unspaced aspen stands in northeastern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 34 (11): 2277-2283.
- Comeau P. G., Wang J. R., Letchford T. 2003. Influences of paper birch competition on growth of understory white spruce and subalpine fir following spacing. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1962-1973.
- Cremer K. W., Borough C. J., McKinnell F. H., Carter P. R. 1982. Effects of stocking and thinning on wind damage in plantations. *New Zealand Journal of Forest Science* 12: 244-268.
- 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.
- Foster D. R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New England, U.S.A. *Journal of Ecology* 76: 135-151.
- Fries A. 1984. Spacing interaction with genotype and with genetic variation for production and quality traits in a trial seedlings and grafted clones of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica* 33: 145-152.
- Galinski W. 1989. A windthrow-risk estimation for coniferous trees. *Forestry* 62: 139-146.
- Gallagher G. J. 1981. Biological aspects of spacing and thinning in conifers. Proceedings of the XVII IUFRO World Congress, Japan. Division 4. Planning, economics, growth and yield, management and policy. 445-458.
- Gerlach J. P., Reich P. B., Puettmann K., Baker T. 1997. Species, diversity, and density affect tree seedling mortality from *Armillaria* root rot. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1509-1512.
- Gil W. 1999. Wpływ zagęszczenia na jakość i stabilność drzewostanów sosnowych I i II klasy wieku. W: Gorzelak A., Zachara T. (red.). Stan i perspektywy badań z zakresu hodowli lasu. Materiały I Konferencji Leśnej. Sękocin – Las, 18-19 maja 1999. IBL. Warszawa. Ss. 247-255.
- Golser M., Hasenauer H. 1997. Predicting juvenile height growth in uneven-aged mixed species stands in Austria. *Forest Ecology and Management* 97: 133-146.
- Gutowski J. 1966. Problem wyboru właściwej więzby przy zakładaniu upraw sosnowych. *Postępy Techniki w Leśnictwie za Granicą* 9: 44-50.
- 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.
- Hummel S. 2000. Height, diameter and crown dimensions of *Cordia alliodora* associated with tree density. *Forest Ecology and Management* 127: 31-40.
- Ilmurzyński E. 1999. Biologiczne podstawy trzebieży. W: Bernadzki E., Ilmurzyński E., Szymański S. Trzebieże. Poradnik leśniczego. PWRiL. Warszawa. Ss. 14-76.
- Iiomäki S., Nikinmaa E., Mäkelä A. 2003. Crown rise due to competition drives biomass allocation in silver birch. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2395-2404.
- Ilonen P., Kellomäki S., Hari P., Kanninen M. 1979. On distribution of growth in crown system of some young Scots pine stands. *Silva Fennica* 13: 316-326.
- 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.
- Jacobs M. R. 1954. The effect of wind sway on the form and development of *Pinus radiata* D. Don. *Australian Journal of Botany* 2: 35-51.
- Jagodziński A. M., Oleksyn J. 2009a. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu. *Sylwan* 153 (2): 75-85.
- Jagodziński A. M., Oleksyn J. 2009b. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. II. Produkcja i alokacja biomasy, retencja biogenów. *Sylwan* 153 (3): 147-157.
- Johansson K. 1992. Effects of initial spacing on the stem and branch properties and graded quality of *Picea abies* (L.) Karst. *Scandinavian Journal of Forest Research* 7: 503-514.
- Johansson K. 1993. Influence of initial spacing and tree class on the basic density of *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 18-27.
- Johansson K., Pettersson N. 1997. Effect of initial spacing on biomass production, but rot frequency and graded yield of *Picea abies* (L.) Karst. *Forest and Landscape Research* 1(4): 381-397.
- Kairiükdītis L., Malinauskas A. 2001. The influence of the initial density on spruce (*Picea abies* Karsten.) wood quality. *Baltic Forestry* 7 (2): 8-17.
- Karban R., Brody A. K., Schnathorst W. C. 1989. Crowding and plants ability to defend itself against herbivores and diseases. *American Naturalist* 134: 749-760.
- Kellomäki S., Oker-Blom P. 1983. Canopy structure and light climate in a young Scots pine stand. *Silva Fennica* 17: 1-21.
- Kellomäki S., Tuimala A. 1981. Effect of stand density on branchiness of young Scots pine. *Folia Forestalia* 478: 1-27.
- Kellomäki S., Väisänen H. 1995. Model computations on the impact of changing climate on natural regeneration of Scots pine in Finland. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 929-942.

- Kleczewski Z. 2003. Więźba optymalna. Las Polski 6: 11.
- Kramer H. 1980. Spacing of coniferous stands in Germany. South Africa Forestry Journal 113: 30-35.
- Kryszczyński Z. 1968. Więźba upraw jako istotny czynnik w hodowli lasu. Sylwan 112 (1): 25-40.
- Kryszczyński Z. 1970. W sprawie znaczenia hodowlanego więźby upraw. Sylwan 114 (4): 79-83.
- Küßner R., Reynolds P. E., Bell F. W. 2000. Growth response of *Picea mariana* seedlings to competition for radiation. Scandinavian Journal of Forest Research 15 (3): 334-342.
- Larocque G. R., Marshall P. L. 1995. Wood relative density development in red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stands as affected by different initial spacings. Forest Science 41 (4): 709-728.
- Lieffers V. J., Messier C., Stadt K. J., Gendron F., Comeau P. G. 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. Canadian Journal of Forest Research 29: 796-811.
- Lieffers V. J., Stadt K. J. 1994. Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light. Canadian Journal of Forest Research 24: 1193-1198.
- 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. 1992. Volume increment in *Pinus contorta* var. *latifolia*: the influence of stand development and crown dynamics. Forest Ecology and Management 53: 53-64.
- Lyly O., Saksa T. 1992. The effect of stand density on moose damage in young *Pinus sylvestris* stands. Scandinavian Journal of Forest Research 7: 393-403.
- Mäkinen H. 1996. Effect of intertree competition on branch characteristics of *Pinus sylvestris* families. Scandinavian Journal of Forest Research 11: 129-136.
- Mäkinen H. 1999. Effect of stand density on radial growth of branches of Scots pine in southern and central Finland. Canadian Journal of Forest Research 29: 1216-1224.
- Mäkinen H., Hein S. 2006. Effect of wide spacing on increment and branch properties of young Norway spruce. European Journal of Forest Research 125: 239-248.
- Malinauskas A. 1999. The influence of the initial density and site conditions on Scots pine growth and wood quality. Baltic Forestry 5(2): 8-19.
- Malinauskas A. 2001. Economical evaluation of the Scots pine plantations of different initial density. Baltic Forestry 7(2): 44-49.
- Matyas 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.
- Moberg L. 1999. Variation in knot size of *Pinus sylvestris* in two initial spacing trials. Silva Fennica 33(2): 131-144.
- Modry M., Hubeny D., Rejsek K. 2004. Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. Forest Ecology and Management 188 (1): 185-195.
- 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.
- Nagai M., Yoshida T. 2006. Variation in understory structure and plant species diversity influenced by silvicultural treatments among 21- to 26-year-old *Picea glehnii* plantations. Journal of Forest Research 11: 1-10.
- Niemelä P., Lindgren M., Uotila A. 1992. The effect of stand density on the susceptibility of *Pinus sylvestris* to *Gremmeniella abietina*. Scandinavian Journal of Forest Research 7: 129-133.
- Niemistö P. 1995a. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the crown and branch properties and taper of silver birch (*Betula pendula*). Scandinavian Journal of Forest Research 10: 235-244.
- Niemistö P. 1995b. Influence of initial spacing and row-to-row distance on the growth and yield of silver birch (*Betula pendula*). Scandinavian Journal of Forest Research 10: 245-255.
- Nilsson U. 1994. Development of growth and stand structure in *Picea abies* stands planted at different initial densities. Scandinavian Journal of Forest Research 9: 135-142.
- 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.
- Osawa A., Allen R. B. 1993. Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. Ecology 74: 1020-1032.
- Otsamo A. 2002. Early effects of four-growing tree species and their planting density on ground vegetation in Imperata grassland. New Forests 23: 1-17.
- 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 H. A., Wolters G. L., Thill R. E., Martin A. Jr., Baldwin V. C. 1995. Plant response to soils, site preparation, and initial pine planting density. Journal of Range Management 48: 511-516.
- 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.
- Peltola H., Kellomäki S. 1993. A mechanistic model for calculating windthrow and stem breakage of Scots pines at stand age. Silva Fennica 27: 99-111.

- Peltola H., Nykanen M. L., Kellomäki S. 1997. Model computations on the critical combination of snow loading and windspeed for snow damage of Scots pine, Norway spruce, and birch sp. at stand edge. *Forest Ecology and Management* 95: 229-241.
- 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. Ugałęzienie drzew w równowiekowych młodnikach sosnowych powstałych z sadzenia i siewu. *Roczniki WSR w Poznaniu* 23: 137-145.
- Pyke D. A., Zamora B. A. 1982. Relationships between overstory structure and understory production in the grand fir/myrtle boxwood habitat type of northcentral Idaho. *Journal of Range Management* 35(6): 769-773.
- Read D. J. 1968. Some aspects of the relationship between shade and fungal pathogenicity in an epidemic disease of pines. *New Phytologist* 67: 39-48.
- Ricard J.-P., Messier C. 1996. Abundance, growth and allometry of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) along a natural light gradient in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 81: 153-160.
- Riegel G. M., Miller R. F., Krueger W. C. 1995. The effects of aboveground and belowground competition on understory species competition in a *Pinus ponderosa* forest. *Forest Science* 41 (4): 864-889.
- Ruel J. 1995. Understanding windthrow: silvicultural implications. *Forestry Chronicles* 71: 434-445.
- Scott W., Meade R., Leon R., Hyink D., Miller R. 1998. Planting density and tree size relations in coast Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 74-78.
- Shinkarenko I. B., Zhurova P. T., Kravtsova P. S. 1976. Vliyanie gustoty kul'tur sosny na ikh rost. *Liesnoye Khozyaistvo* 6: 34-36.
- Stępień E. 1986. Zwiększanie stabilności drzewostanów przy pracach odnowieniowych. *Sylwan* 130 (1): 13-21.
- Struck G., Dohrenbusch A. 2000. Effects of initial density, fertilization and logging slash removal in young sessile oak stands. *Glasnik za šumske pokuse* 37: 263-276.
- Su Q., MacLean D. A., Needham T. D. 1996. The influence of hardwood content on balsam fir defoliation by spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1620-1628.
- Sudnitsyna T. N. 1967. Azotnoie pitanye sosny v kul'turakh razlichnoi gustoty posadki. *Lesovedenie* 2: 67-73
- Szymański S. 1963. Dynamika rozwoju niekierowanych młodników sosnowych. *PTPN, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych* 15 (3): 341-404.
- Szymański S. 1964. Przebieg procesu naturalnego wydzielenia się drzew w niepielęgnowanych młodnikach sosnowych. *Sylwan* 108 (1): 15-31.
- Szymański S. 1969. O właściwe pojmowanie znaczenia więźby początkowej upraw w hodowli lasu. *Sylwan* 113 (2): 45-51.
- Szymański S. 1970. Ukształtowanie niepielęgnowanych drzewostanów sosnowych I i II klasy wieku pod wpływem procesu naturalnego wydzielenia się drzew. *PTPN, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych* 30: 289-306.
- Telmiński H. 1977. W więźbie nareszcie zwyciężył rozsądek. *Las Polski* 8: 14-15.
- 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.
- 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.
- Vickers A. D., Palmer S. C. F. 2000. The influence of canopy cover and other factors upon the regeneration of Scots pine and its associated ground flora within Glen Tanar National Nature Reserve. *Forestry* 73 (1): 37-49.
- 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 elliotii* stands of different densities. *Forest Ecology and Management* 154: 155-163.
- Wilson J. S., Oliver C. D. 2000. Stability and density management in Douglas-fir plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 910-920.
- Woodruff D. R., Bond B. J., Ritchie G. A., Scott W. 2002. Effects of stand density on the growth of young Douglas-fir trees. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 420-427.
- Woods R. F., Betters D. R., Mogren E. W. 1982. Understory herbage production as a function of Rocky Mountain aspen stand density. *Journal of Range Management* 35 (3): 380-381.
- Xie C. Y., Johnstone W. D., Ying C. C. 1995. Spacing and provenance effects on the performance of shore pine (*Pinus contorta* var. *contorta*): 20-year test results. *Canadian Journal of Forest Science* 25: 567-576.
- Zachara T. 2006. Problem szkód w lasach powodowanych przez śnieg i wiatr oraz sposoby przeciwdziałania im. *Sylwan* 150 (10): 56-64.
- Zajączkowski J. 1973. Więżba początkowa sosny pospolitej nadal problemem otwartym. *Sylwan* 117 (11): 8-15.
- Zajączkowski J. 1980. Racjonalna więżba początkowa sosny. *Las Polski* 6: 9-10.
- Zajączkowski J. 1984. Postępowanie hodowlane a odporność drzewostanów sosnowych na szkody powodowane przez śnieg. *Sylwan* 128 (9): 19-27.

- Zajączkowski J. 1991. Odporność lasu na szkodliwe działanie wiatru i śniegu. Wydawnictwo Świat. Warszawa.
- Zajączkowski J., Lech A. 1986. Wielkość nadziemnej biomasy 17-letniego młodnika sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris* L.) przy różnym początkowym zagęszczeniu sadzonek. Prace IBL 646: 27-32.
- Zaleski J. 2002. Więźba początkowa – zaproszenie do dyskusji. Las Polski 20: 7.
- Zavitkovski J. 1976. Ground vegetation biomass production, and efficiency of energy utilization in some northern Wisconsin forest ecosystems. Ecology 57: 694-706.
- Zhou W. 2001. Effects of forest carbon sequestration on optimum planting density. Journal of Forest Economics 7 (3): 187-201.

SUMMARY

Ecological consequences of silviculture at variable stand densities.

III. Stand stability, phytoclimate and biodiversity

The choice of initial stand density and tree spacing is one of the most important decisions taken before planting a forest stand of any species. Stand density is one of the few parameters that enable foresters to manage and control stand growth and development processes. In many respects the control of stand density is a crucial tool useful in accomplishing the key aims of forestry – to increase total productivity of forest stands and timber quality [Jagodziński, Oleksyn 2009a].

Review of studies conducted on the most economically important tree species grown at variable stand densities allowed us to recognize the main processes connected with method of stand establishment and subsequent stand development. We found that the majority of studies were focused on biometry, productivity and mortality of trees, and wood quality and its economic value, while the influence of stand density on biomass allocation, abiotic and biotic factors, chemistry of different tree organs, diversity and biomass of understory plants, ecophysiology of trees and microclimate conditions were only occasionally addressed. Despite interest in this topic, our knowledge of interactions between stand density and biomass allocation and accumulation, forest ecology, and stand resistance to abiotic and biotic factors is still insufficient [Jagodziński, Oleksyn 2009b]. Moreover, most results regarding the influence of stand density on ecological processes are scattered and are based on comparisons and observations carried out in various locations and site conditions, where the impact of climate and soil conditions were rarely addressed. Therefore, it is often hard to generalize the results obtained by different researchers.

Here we summarized studies examining the influence of stand density on stand growth and development trajectories over time, tree biometry, biomass allocation and accumulation, stand stability, microclimate conditions and understory diversity. Based on the published data, we discussed potential consequences of growing trees in different stand densities and desirable directions of future studies. Because changes in stand density directly affect their structure, biomass accumulation and allocation, they can play a key 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 large 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.