

BOGDAN BRZEZIECKI

Biogrupy drzew w lesie naturalnym: czy prof. Włoczewski miał rację?*

Tree biogroups in natural forests: was prof. Włoczewski right?

ABSTRACT

The contagion index [Gadow i in. 1998] is used to analyse a spatial pattern of trees in a natural forest stand occurring on a permanent study plot, located in a compartment 319 of the Białowieża National Park. By means of this index it is found that at a small spatial scale, the random occurrence of trees is a dominating mode of tree spatial pattern. At the same time, the share of trees forming biogroups is estimated to ca. 25% (at average). The results are compared with similar analysis performed by means of the Donnelly index and the Ripley's K function.

KEY WORDS

Białowieża National Park, contagion index, natural forest, permanent plot, spatial pattern, tree biogroup

Wstęp

W 1936 roku prof. Włoczewski zainicjował w Rezerwacie Ścisłym Białowieskiego Parku Narodowego badania nad strukturą i dynamiką drzewostanów naturalnych, zakładając w tym celu pięć stałych powierzchni badawczych w kształcie wydłużonych prostokątów (transektów). Po upływie około dwudziestu lat od momentu rozpoczęcia badań można było przystąpić do pierwszych prób podsumowania wyników dotychczasowych obserwacji i sformułowania rysujących się prawidłowości [Włoczewski 1954]. Jednym z problemów, na które w tym czasie zwrócił uwagę Włoczewski, było zjawisko, polegające na kształtowaniu się tzw. biogrup i zrastaniu się drzew korzeniami. We wspomnianej publikacji, a następnie w podręczniku ogólnej hodowli lasu Włoczewski [1968], powołując się m.in. na wyniki badań Ejtingena [1946] oraz bazując na własnych danych i obserwacjach, wyraża pogląd, że w warunkach lasu naturalnego znaczna część drzew tworzy różnowiekowe i różnogatunkowe grupy (skupiska), składające się z dwóch do sześciu, czasami więcej, drzew. Pod pojęciem grupy (biogrupy) Włoczewski rozumiał takie rozmieszczenie drzew, przy którym odległości między drzewami w grupie są wyraźnie mniejsze niż odległości między drzewami grupy i drzewami sąsiednimi.

Czas, który upłynął od momentu ukazania się publikacji Włoczewskiego, przyniósł z jednej strony wzrost ilości materiałów empirycznych, z drugiej zaś rozwój metod statystycznych, które pozwalają w sposób bardziej obiektywny, niż to było możliwe kiedyś, analizować sposoby rozmieszczenia drzew w przestrzeni. Przykładem wykorzystania takich metod do wszechstronnej charakterystyki głównych typów rozmieszczenia drzew (losowego, skupiskowego i równomiernego) w warunkach lasu naturalnego, z uwzględnieniem wieloletniej dynamiki tych

BOGDAN BRZEZIECKI

Katedra Hodowli Lasu
Wydział Leśny SGGW
02-787 Warszawa
ul. Nowoursynowska 159
brzeziecki@delta.sggw.waw.pl

* Praca wykonana w ramach Grantu KBN 6P06L 01121: „Struktura i przyrost drzewostanów naturalnych występujących na stałych powierzchniach badawczych Katedry Hodowli Lasu w Białowieskim Parku Narodowym”

4 Bogdan Brzeziecki

drzewostanów, jest praca Boliboka [2001]. W kolejnej pracy ten ostatni autor zajął się szczególnie hipotezą Włoczewskiego dotyczącą występowania biogrup, wykorzystując w tym celu dwie metody statystyczne, pozwalające na określenie typu rozmieszczenia drzew w przestrzeni, mianowicie funkcję K Ripley'a i wskaźnik Donnelly'ego [Bolibok 2003]. Autor dochodzi do generalnego wniosku, że teza Włoczewskiego o powszechności i stabilności biogrup w drzewostanach naturalnych nie znajduje potwierdzenia w świetle wyników uzyskanych metodami statystycznymi. Podaje też przykład rozmieszczenia drzew, uznanego przez Włoczewskiego jako przypadek występowania biogrup, natomiast w świetle wyników analiz statystycznych kwalifikujące się jako losowe rozmieszczenie drzew.

Powstaje jednak interesujące pytanie, jaki wpływ na końcowe wnioski ma rodzaj użytej metody. Zarówno funkcja K Ripley'a, jak i wskaźnik Donnellego oceniają drzewostan w sposób całościowy. Innymi słowy, zaliczenie danego rozmieszczenia drzew do jednego z trzech typów podstawowych (losowego, równomiernego, skupiskowego) jest wypadkową sposobu rozmieszczenia wszystkich drzew występujących w drzewostanie. Inne podejście do tego problemu zaproponowali Gadów i in. [1998 za Nagel 1999], którzy skonstruowali wskaźnik, nazwany miarą kątową, analizujący sposób rozmieszczenia drzew – sąsiadów, występujących w najbliższym otoczeniu danego drzewa. Z punktu widzenia omawianego tu problemu, najbardziej interesującą właściwością tego wskaźnika jest to, że pozwala on na ilościowe określenie udziału drzew reprezentujących różne typy rozmieszczenia w niewielkiej (kilka – kilkanaście metrów) skali przestrzennej. Dzięki temu możliwe jest np. określenie, jaka część drzew w drzewostanie tworzy skupiska (potencjalne biogrupy), a jaka jest rozmieszczona w inny sposób (równomiernie lub losowo). Głównym celem analiz, których wyniki prezentowane są niżej, było zbadanie możliwości wykorzystania miary kątowej do analizy sposobu przestrzennego rozmieszczenia drzew w drzewostanach naturalnych oraz, na tej podstawie, próba odpowiedzi na pytanie postawione w tytule pracy.

Metodyka

Miara kątowa W_i [Gadów i in. 1998; Albert 1999; za Nagel 1999, por. także Brzeziecki 2002] opisuje sposób rozmieszczenia drzew sąsiadujących z danym drzewem na podstawie kątów, jakie dają się wyznaczyć między tymi drzewami (por. ryc. 1 i 2). W przypadku uwzględniania n najbliższych sąsiadów i równomiernego rozmieszczenia, oczekiwana wartość kąta pomiędzy dwoma znajdującymi się obok siebie sąsiadami danego drzewa wynosi $360^\circ/n$. W przypadku trzech sąsiadów, oczekiwana wartość kąta wynosi $360^\circ/3=120^\circ$, w przypadku czterech sąsiadów $360^\circ/4=90^\circ$. Kąt ten określa się jako kąt standardowy α_0 ($\alpha_0=360^\circ/n$).

Na rycinie 3 przedstawiono przykładowe, hipotetyczne rozmieszczenie trzech najbliższych sąsiadów danego drzewa. Można zauważyć, że pomiędzy dwoma znajdującymi się obok siebie sąsiadami, biorąc dane drzewo za punkt odniesienia, dają się wyróżnić dwa kąty, α i β , przy czym $\alpha+\beta=360^\circ$. Przy obliczaniu miary kątowej bierze się pod uwagę zawsze wartość mniejszego kąta.

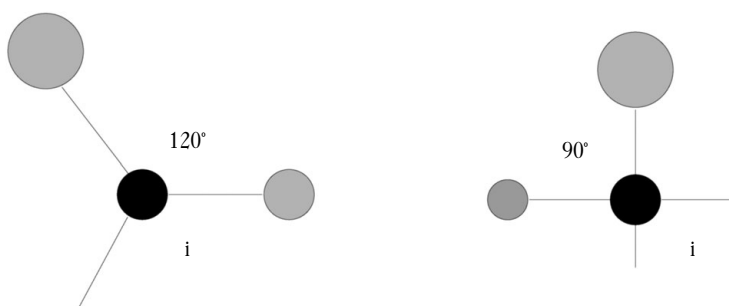
Pomiędzy sąsiadami 1 oraz 3 danego drzewa, przedstawionymi na rycinie 3, występuje kąt, którego wartość można oznaczyć jako α_{13} , między sąsiadami 1 oraz 2 kąt α_{12} , oraz między sąsiadami 2 oraz 3 kąt α_{23} . Z tego wynika, że $\beta_{23}=360^\circ-\alpha_{23}$. Miarę kątową definiuje się jako udział tych kątów α , które są mniejsze, niż teoretyczna wartość standardowa α_0 :

$$W_i = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n z_j$$

gdzie:

$z_j = 1$, w przypadku, gdy j -ty kąt jest mniejszy lub równy kątowi α_0 ,

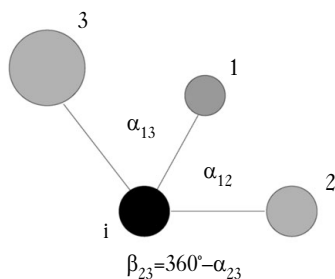
$z_j = 0$, w przeciwnym wypadku.



Ryc. 1.

Graficzna ilustracja sposobu wyznaczania kątów między drzewami sąsiadującymi z danym drzewem i . W przypadku równomiernego rozmieszczenia, oczekiwana wartość kąta pomiędzy dwoma kolejnymi sąsiadami drzewa (i) wynosi $360^\circ/n$ (z lewej strony przy uwzględnieniu trzech sąsiadów i z prawej przy uwzględnieniu czterech najbliższych sąsiadów)

The method of determining an angle between two neighbors of a given tree (i). Assuming a regular distribution, an expected value of an angle between two consecutive neighbors is $360^\circ/n$ (left: for tree neighbors; right: for four neighbors)



Ryc. 2.

Przykładowe przedstawienie kilku wybranych kątów pomiędzy sąsiadami danego drzewa (i), przy założeniu, że $n=3$

An example of some selected angles between tree neighbors of a given tree (i)

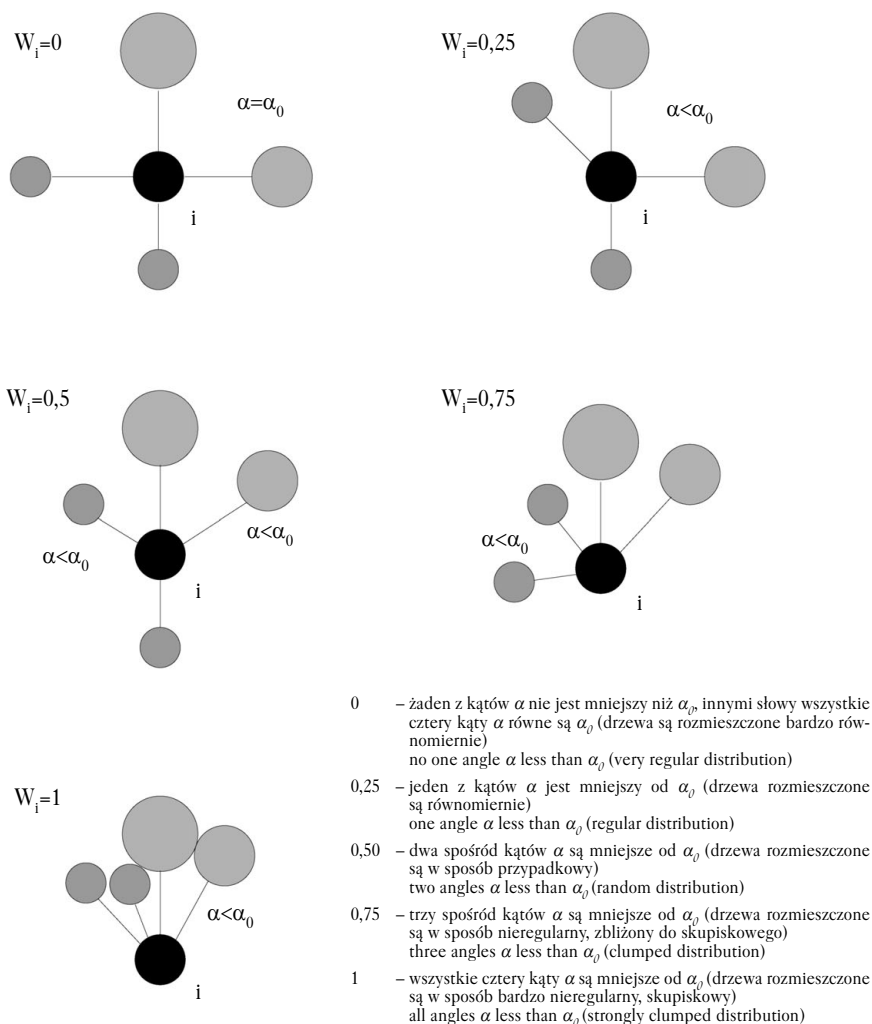
Rozkład wartości W_i dostarcza informacji, użytecznych z punktu widzenia oceny wzorca rozmieszczenia drzew w drzewostanie. Wyniki dają się dobrze interpretować wtedy, gdy bierze się pod uwagę czterech sąsiadów [Nagel 1999]. W przypadku, gdy $n=4$, W_i może przyjmować jedną z pięciu wartości (ryc. 3).

- 0 – żaden z kątów α nie jest mniejszy niż α_0 , innymi słowy wszystkie cztery kąty α równe są α_0 (drzewa są rozmieszczone bardzo równomiernie)
- 0,25 – jeden z kątów α jest mniejszy od α_0 (drzewa rozmieszczone są równomiernie)
- 0,50 – dwa spośród kątów α są mniejsze od α_0 (drzewa rozmieszczone są w sposób przypadkowy)
- 0,75 – trzy spośród kątów α są mniejsze od α_0 (drzewa rozmieszczone są w sposób nieregularny, zbliżony do skupiskowego)
- 1 – wszystkie cztery kąty α są mniejsze od α_0 (drzewa rozmieszczone są w sposób bardzo nieregularny, skupiskowy)

Przeciętna wartość (\bar{W}) miary kątowej może służyć jako podstawa klasyfikacji typów rozmieszczenia drzew:

$$\bar{W} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N W_i$$

6 Bogdan Brzeziecki



Ryc. 3.

Przykłady możliwych wartości miary kątowej w przypadku uwzględnienia czterech najbliższych sąsiadów danego drzewa ($n = 4$)

The possible values of contig index for 4 nearest neighbors of a given (reference) tree (i)

Przy obliczaniu parametru W_i bierze się pod uwagę wszystkie drzewa występujące w drzewostanie, z wyjątkiem drzew zlokalizowanych w pobliżu granic powierzchni próbnej, tworzących tzw. strefę buforową. W przypadku drzewostanów, możliwe jest wystąpienie trzech typów rozkładu wartości W_p , odpowiadających rozmieszczeniu losowemu, równomiernemu oraz skupiskowemu. Jako wartość graniczną, pozwalającą na oddzielenie rozmieszczenia losowego od rozmieszczenia skupiskowego przyjmuje się wartość $\bar{W}=0,6$ [Nagel 1999]. Innymi słowy, jeżeli wartość $\bar{W}>0,6$, to można przyjąć, że rozmieszczenie jest skupiskowe. Jako wartość graniczną, oddzielającą rozmieszczenie losowe od rozmieszczenia równomiernego, przyjmuje się natomiast wartość $\bar{W}=0,5$. Jeżeli $\bar{W}<0,5$, to można przyjąć, że rozmieszczenie jest równomierne [Nagel 1999].

Materiał badawczy

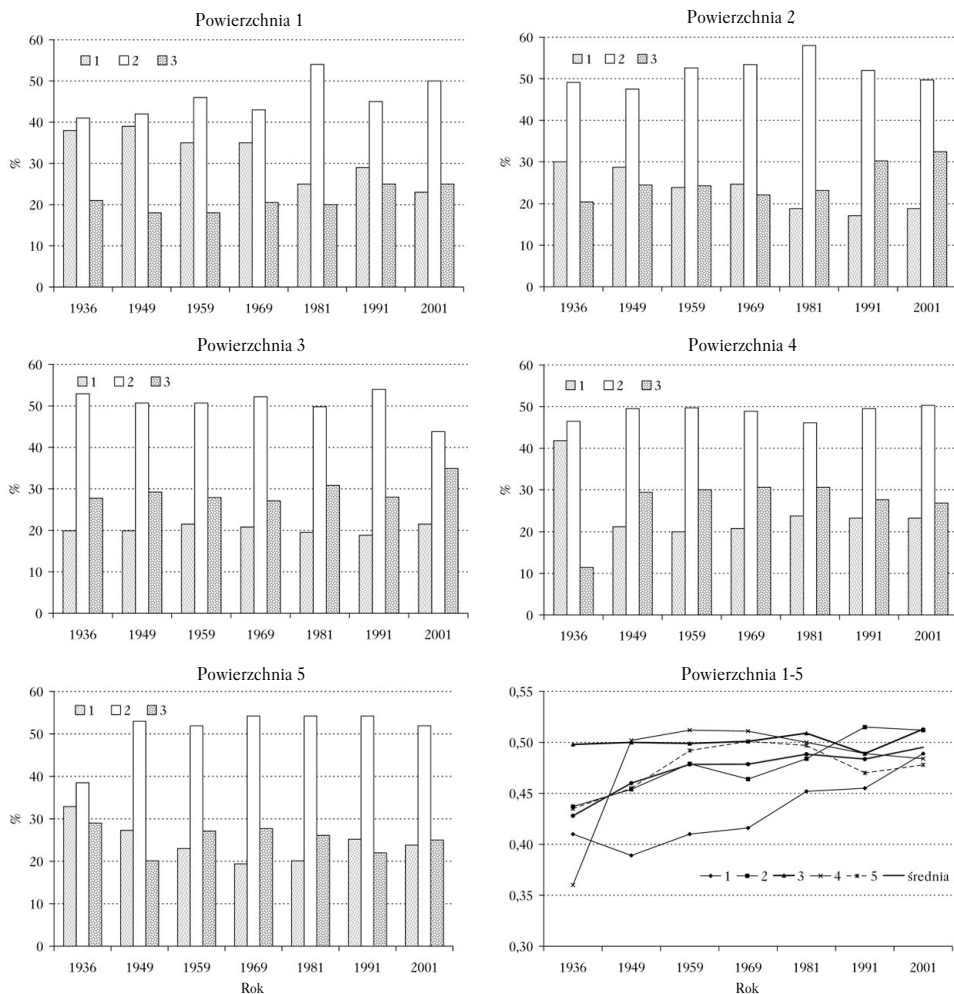
W celach porównawczych, obliczenia z wykorzystaniem wskaźnika miary kątovej wykonano na tym samym materiale empirycznym, który analizował w swojej pracy Bolibok [2003]. Materiał ten obejmuje dane z transektu o wymiarach 200×60 m, zlokalizowanego w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego. Do chwili obecnej, pomiary na tym transekcje były wykonywane siedem razy (w latach 1936, 1949, 1959, 1969, 1981, 1991 i 2001). Stwarza to unikalną możliwość prześledzenia zmian struktury drzewostanu i sposobów przestrzennego rozmieszczenia drzew w stosunkowo długim czasie. Podobnie jak to uczynił Bolibok [2003], również w tej pracy dokonano podziału całego transektu na 5 krótszych odcinków, o długości 40 m każdy. Powstało w ten sposób 5 powierzchni o wymiarach 40×60 m. Powierzchnie 1 i 2 reprezentują warunki boru mieszanego świeżego, powierzchnia 3 – lasu mieszanego świeżego, a powierzchnie 4 i 5 – lasu świeżego. Dokładny opis tych powierzchni, w tym przedstawienie zmian składu gatunkowego, jakie miały miejsce na tych powierzchniach w okresie objętym badaniami, można znaleźć w opracowaniu Bernadzkiego i in. [1998].

Wyniki i dyskusja

Wyniki zastosowania miary kątovej do określenia typów wzorca przestrzennego rozmieszczenia drzew na badanych powierzchniach i ich zmian w czasie zostały syntetycznie przedstawione na rycinie 4. W tej pracy nie analizowano, tak jak w pracy Boliboka [2003], oddzielnie drzew małych, średnich i dużych, z tego względu, że Włoczewski zakładał istnienie biogrup złożonych z drzew różnych gatunków i o różnych rozmiarach. Można zauważyć, że dominującym sposobem rozmieszczenia drzew w małej skali przestrzennej (odpowiadającej powierzchni zajętej przez kilka drzew rosnących najbliżej siebie) jest rozmieszczenie losowe. Można przyjąć, że średnio około 50% drzew reprezentuje ten typ rozmieszczenia. Pozostałe dwa typy rozmieszczenia, tj. rozmieszczenie równomierne i skupiskowe występują mniej więcej jednakowo często. Ich udziały są stosunkowo stabilne i wynoszą, w zależności od powierzchni i terminu, od 20 do 30%. Można więc przyjąć, że w warunkach badanych drzewostanów średnio 25% drzew tworzy skupiska. Czy jest to prawidłowość, która występuje w lasach naturalnych powszechnie, o tym trudno wyrokować, chociażby ze względu na bardzo małą próbę. Średnie wartości miary kątovej, przedstawione w prawej, dolnej części ryciny 4, sugerują, że ogólne rozmieszczenie drzew w badanych drzewostanach oscyluje na granicy rozmieszczenia losowego i równomierne (średnia wartość miary kątovej równa 0,5 jest wartością graniczną rozdzielającą te dwa typy rozmieszczenia). Największą różnicą w stosunku do wyników uzyskanych przez Boliboka [2003] za pomocą funkcji K Ripley'a i wskaźnika Donnellego jest to, że za pomocą miary kątovej można było w ogóle określić udział drzew tworzących skupiska. Ani funkcja K Ripley'a, ani wskaźnik Donnellego nie dają takiej możliwości. Nawet jeżeli w badanym drzewostanie pewna część drzew tworzy skupiska, to i tak o ostatecznej diagnozie decydują wszystkie drzewa występujące w drzewostanie.

Pozostaje jeszcze tylko odpowiedzieć na pytanie postawione w tytule. Czy prof. Włoczewski miał rację w sprawie powszechności i stabilności biogrup w lasach naturalnych? W fakcie tworzenia się takich grup widział Włoczewski wiele potencjalnych zalet dla tworzących je drzew i uważał je za formę życia zespołowego, umożliwiającą drzewom skuteczne przeciwstawianie się konkurencji ze strony innych gatunków. Uważał także, że wzrost drzew w grupach powoduje w następstwie także zagęszczenie ich systemów korzeniowych i lepsze wykorzystanie wilgoci i soli mineralnych znajdujących się w glebie. Podkreślał także znaczenie zjawiska polegającego

8 Bogdan Brzeziecki



Ryc. 4.

Rozkład wartości miary kątowej na powierzchniach 1-5 oraz wartości średnie. 1 – rozmieszczenie równomierne ($W=0,00$ lub $W=0,25$); 2 – rozm. losowe ($W=0,5$); 3 – rozm. skupiskowe ($W=0,75$ lub $W=1,0$)

Distribution and average values of contagion index for sample plots 1 to 5. 1 – regular distribution ($W=0,00$ or $W=0,25$); 2 – random distribution ($W=0,5$); 3 – clumped distribution ($W=0,75$ or $W=1,0$)

na zrastaniu się korzeniami drzew tego samego gatunku, prowadzące do powstawania jakby jednego organizmu, posiadającego się wspólnym systemem korzeniowym i aparatem asymilacyjnym.

W pracy z 1954 roku Włoczewski oszacował, w badanym przez siebie drzewostanie, udział drzew tworzących wyraźnie wyodrębniające się biogrupy, na ponad połowę (56%). Jest to wyraźnie więcej niż w przypadku wyników uzyskanych za pomocą miary kątowej, ostatecznie jednak wszystko sprowadza się do definicji biogrupy. Należy też mocno podkreślić, że skupiska w sensie statystycznym to jeszcze nie biogrupy w sensie funkcjonalnym i biologicznym. Bardzo pouczająca pod tym względem jest rycina 3 w pracy Boliboka [2003], na której wszystkie drzewa są połączone ze swoimi najbliższymi sąsiadami. Chociaż jako całość, przedstawione tam trzy drzewostany reprezentują trzy różne typy rozmieszczenia (równomierne, losowe i skupiskowe),

to we wszystkich trzech przypadkach występują grupy drzew złożone z różnej (od 2 do 20) liczby osobników. Różnice między trzema drzewostanami polegają jedynie na tym, że w każdym z nich poszczególne grupy są słabiej lub silniej odizolowane od otoczenia (najslabiej w przypadku rozmieszczenia równomiernego, najsilniej – w przypadku rozmieszczenia skupiskowego), a także na liczebności grup (w przypadku rozmieszczenia równomiernego grupy składają się z przeciętnie mniejszej liczby osobników niż w przypadku rozmieszczenia skupiskowego). Na tej podstawie można by nawet twierdzić, że we wszystkich trzech przedstawionych tam drzewostanach 100% drzew tworzy biogrupy. Nie są to wprawdzie „skupiska w sensie geometrycznym i statystycznym” [Bolibok 2003], ale może mogłyby być takimi np. w sensie biologicznym? Jak bardzo skupione powinny być skupiska i jak często powinny się pojawiać w drzewostanie, aby twierdzenia Włoczewskiego o korzyściach płynących z takiej formy życia zespołowego drzew [por. także Zajczkowski 1994] mogły być uznane za prawdziwe? Czy o biogrupach można mówić dopiero wtedy, gdy syntetyczne wskaźniki typu rozmieszczenia (takie jak wskaźnik Donnellego oraz funkcja Ripley’a) zakwalifikują rozmieszczenie wszystkich drzew w drzewostanie jako nielosowe? Chyba nie jest łatwo znaleźć w tej chwili jednoznaczne odpowiedzi na te pytania. Należy też pamiętać o tym, że rycina 3 w pracy Boliboka [2003] przedstawia symulowane, a więc na swój sposób „czyste” typy rozmieszczenia drzew na płaszczyźnie. W przypadku rzeczywistych typów rozmieszczenia należy liczyć się z faktem występowania bardziej skomplikowanych wzorców przestrzennych. W podręczniku z 1968 roku Włoczewski nie podaje już precyzyjnych danych odnośnie udziału drzew tworzących biogrupy, mówi jedynie o tym, że „znaczną” część drzew tworzy biogrupy. Nigdzie nie stwierdza natomiast, że wszystkie drzewa w lesie naturalnym tworzą biogrupy. Czy wskaźnik w wysokości 25% uzyskany w ramach tej pracy za pomocą miary kątowej stanowi kolejne przybliżenie na drodze do prawdy o częstotliwości występowania biogrup w lesie naturalnym? Na ostateczną odpowiedź na to pytanie chyba nadal jest za wcześnie, ponieważ kolejne badania mogą rzucić nowe światło na ten problem. Już teraz jednak widać, że podobnie jak w wielu innych sytuacjach, rozwiązanie problemu sformułowanego w tytule pracy będzie w dużym stopniu zależało od przyjętej definicji.

Literatura

- Albert M. 1999. Analyse der eingriffsbedingten Strukturveränderung und Durchforstungsmodellierung in Mischbeständen. Dissertation Universität Göttingen. Hainholz-Verlag, Band 6.
- Bernadzi E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajczkowski J., Żybura H. 1998. Rozwój drzewostanów naturalnych Białowieckiego Parku Narodowego w okresie od 1936 do 1996 roku. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa.
- Bolibok L. 2001. Analiza prawidłowości przestrzennego rozmieszczenia drzew w drzewostanach naturalnych Białowieckiego Parku Narodowego. Praca doktorska w Katedrze Hodowli Lasu SGGW, Warszawa..
- Bolibok L. 2003. Dynamika struktury przestrzennej drzewostanów naturalnych w oddziale 319 BPN – czy biogrupy drzew są powszechne i trwałe w nizinnym lesie naturalnym? Sylwan 1: 12-23.
- Brzeziecki B. 2000. Model BWINPro: instrukcja obsługi programu. Maszynopis. KHL. Wydział Leśny SGGW. Warszawa.
- Brzeziecki B. 2002. Wskaźniki zróżnicowania struktury drzewostanu. Sylwan 4: 69-79.
- Clark P. J., Evans F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology. 35: 445-453.
- Ejtinger G. R. 1946. Lesnaja opytaja dača, 1865-1945. Gos. Losotechn. Izd. Moskva.
- Füldner K. 1995. Strukturbeschreibung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern. Dissertation Universität Göttingen. Cuvillier Verlag, Göttingen. S. 146.
- Gadow K. v., Hui G. Y., Albert M. 1998. Das Winkelmaß – ein Strukturparameter zur Beschreibung der Individualverteilung in Waldbeständen. Centralbl. Gesamte Forstwes., 115 Jg. Heft 1: 1-10.
- Nagel J. 1999. Konzeptionelle Überlegungen zum schrittweisen Aufbau eines waldwachstumskundlichen Simulationssystems für Nordwestdeutschland. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nieders. Forstl. Versuchsanstalt. Band 128, J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M., Str. 122.

10 Bogdan Brzeziecki

Włoczewski T. 1954. Materiały do poznania zależności między drzewostanem i glebą w przestrzeni i w czasie. Prace IBL. 123: 161-249.

Włoczewski T. 1968. Ogólna hodowla lasu. PWRiL, Warszawa.

Zajączkowski J. 1994. Biogrupy w drzewostanach – możliwości i celowość ich wykorzystania przy prowadzeniu trzebieży. Prace IBL. Seria A. 778: 5-38.

SUMMARY**Tree biogroups in natural forests: was prof. Włoczewski right?**

According to Włoczewski [1954, 1968], a typical feature of natural forest is a common occurrence of so called tree biogroups, involving a number of trees (2-6), growing at shorter distances in comparison to other trees. The mentioned author suggested that trees growing in groups do have a competitive advantage over the more spaced trees. The hypothesis is tested in this paper by means of so called contagion index [Gadow et al 1998]. The unique feature of contagion index is its ability to determine qualitatively the share of trees representing different types (regular, random, cluster) of spatial pattern at a small spatial scale (Fig. 1-3). Using representative data from a permanent study plot established by Włoczewski [1954] in a compartment 319 of the Białowieża National Park, it is found that at average 25% of trees can be classified as „biogroups”. The results (Fig. 4) are compared with the findings of Bolibok [2003], who used, to analyse the same data set, two other, „classical” methods of spatial pattern analysis: the Donnelly index and the Ripley’s K function. It is concluded that, from the point of view of detecting tree biogroups and their relative share in a stand structure, the contagion index may provide a better solution than the more classical methods of spatial pattern analysis.