

LESZEK BOLIBOK**Dynamika struktury przestrzennej drzewostanów naturalnych w oddziale 319 BPN – czy biogrupy drzew są powszechne i trwałe w nizinym lesie naturalnym?**

Spatial structure dynamics of oldgrowth tree stands in compartment 319 of BPN: Are biogroups common and persistent in natural lowland forests?

ABSTRACT

Spatial distribution of trees in natural trees stands were investigated seven times in period between 1936 and 2001. The obtained results suggest that small trees are often clumped but when time goes on groups disintegrate and more spaced pattern emerge. Bigger and the biggest trees usually are randomly distributed but seldom the biggest trees are distributed evenly. Such dynamics prove the idea of competition as a factor shaping forest trees distribution and contradict idea of biogroups which assumes collaboration between trees in a clump.

KEY WORDS

spatial pattern, biogroups, old growth, Ripley's K function, Donnelly's index.

Wstęp

Struktura przestrzenna jest skomplikowanym zjawiskiem odzwierciedlającym procesy kształtujące drzewostan. Jednym z ważnych aspektów struktury przestrzennej jest poziome rozmieszczenie drzew. Włoczewski [1953, 1954, 1968] jako jeden z pierwszych polskich badaczy zwrócił uwagę na związek pomiędzy prawidłowościami w strukturze przestrzennej drzewostanów naturalnych a procesami jakie w nich zachodzą.

Obserwowaną w drzewostanach Białowieskiego Parku Narodowego strukturę przestrzenną Włoczewski [1954] określał mianem grupowego rozmieszczenia drzew, a w podręczniku z 1968 sformułował hipotezę, że w lasach zachowanych jako rezerваты przyrody grupy drzew powstają swobodnie i wyraźnie się kształtują ponieważ takie rozmieszczenie drzew zwiększa ich szansę na przetrwanie.

Peet i Christensen [1987] przedstawili model rozwoju drzewostanów naturalnych różniący się od koncepcji Włoczewskiego. Według tego modelu dynamika struktury przestrzennej wielogatunkowych drzewostanów naturalnych polega na powstawaniu skupisk odnowienia, a następnie stopniowym ich rozpadzie w miarę wzrostu drzew, pod wpływem konkurencji o przestrzeń i śmiertelności związanej z zagęszczeniem. W niektórych przypadkach konkurencja może doprowadzić do powstania równomiernego rozmieszczenia drzew [por. Kenkel 1988, Ward i in. 1996]. Według tej koncepcji fakt skupiskowego występowania drzew raczej zmniejsza niż zwiększa ich szanse na przeżycie w drzewostanie.

Od czasów pracy Watta [1947] nastąpił duży rozwój badań nad związkiem między strukturą i procesami kształtującymi drzewostan.

LESZEK BOLIBOK

Katedra Hodowli Lasu SGGW
ul. Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa
bolibok@delta.sggw.waw.pl

Subiektywna ocena sposobu rozmieszczenia drzew w drzewostanie, stosowana przez Włoczewskiego [1954], jest obecnie zastępowana przez metody statystyczne. Celem niniejszej pracy jest analiza rozmieszczenia drzew za

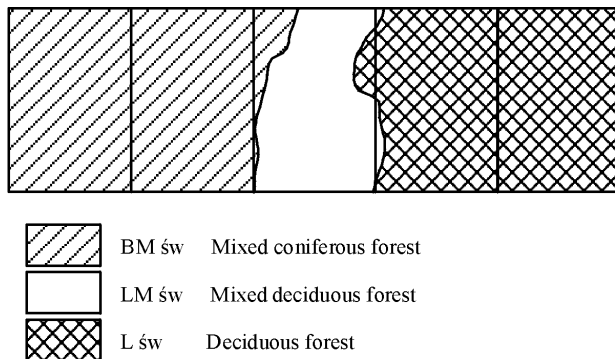
pomocą metod statystycznych oraz porównanie otrzymanych wyników z oceną subiektywną. Dodatkową przesłanką podjęcia badań był fakt, że obecnie istnieje dłuższy ciąg obserwacji.

Opis obiektu

Drzewostany, w których prowadził badania Włoczewski [1954], zlokalizowane są na powierzchni badawczej o wymiarach 60 na 200 m w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego. Włoczewski wyznaczając granice powierzchni starał się wybrać drzewostany o charakterze naturalnym oraz rosące w zróżnicowanych warunkach siedliskowych (ryc. 1). Zmiany składu gatunkowego oraz cech dendrometrycznych (tab. 1) drzewostanów rosnących na tej powierzchni zostały opisane przez Włoczewskiego [1972] oraz przez Bernadzkiego i in. [1998]. Do celów ewidencyjnych w 1936 roku została sporządzona metodą domiarów prostokątnych mapa rozmieszczenia pni drzew o pierśnicy ≥ 50 mm. W kolejnych pomiarach [1949, 1959, 1969, 1981, 1991, 2001] mapa ta była aktualizowana i stanowi podstawowy materiał badawczy niniejszego opracowania. Pierwszą analizę typu rozmieszczenia drzew na tej powierzchni wykonali Szwagrzyk i Czerwczak [1993] na podstawie opublikowanych przez Włoczewskiego [1972] map rozmieszczenia drzew w 1936 i 1959 roku. Autorzy nie wyróżnili wyników badań na tej powierzchni spośród wyników otrzymanych na innych analizowanych powierzchniach badawczych w lasach naturalnych. Bolibok [2001] nie wyróżniał wyników z oddziału 319 spośród innych analiz wykonanych dla drzewostanów w BPN. W obu cytowanych pracach przeanalizowano dane jedynie z wybranych fragmentów powierzchni badawczej.

Metodyka

Wyniki analizy typu rozmieszczenia drzew mogą zależeć od skali przestrzennej w jakiej dokonywana jest analiza, ponadto maksymalna skala przestrzenna analizy jest ograniczona przez wielkość powierzchni badawczej [Szwagrzyk i Ptak 1991]. W niniejszym opracowaniu analiza dotyczy typu rozmieszczenia drzew w tak zwanej małej skali przestrzennej [Szwagrzyk i Czerwczak 1993], a jako granicę małej i dużej skali przestrzennej arbitralnie przyjęto wartość 20 m. Obserwowane zróżnicowanie drzewostanów naturalnych nie zawsze pozwala na założenie, że na całej powierzchni badawczej występuje taki sam typ rozmieszczenia drzew. Aby sprawdzić, czy w obrębie powierzchni badawczej istnieje zróżnicowanie typu rozmieszczenia drzew podzielono ją na 5 przylegających powierzchni próbnych o wymiarach 40 x 60 m. Pomimo, że



Ryc. 1.

Granice powierzchni próbnych i zasięgi występowania siedlisk na transekcie badawczym w oddziale 319
Boundaries of sample plots and natural ranges of forest habitats along the transect in compartment 319

Tabela 1.

Zmiany liczebności w poszczególnych klasach pierśnic* drzew stwierdzone w kolejnych pomiarach na powierzchni badawczej w oddziale 319 w latach 1936 – 2001.

Changes in the number of trees in individual dbh classes recorded in successive measurements on the study site in compartment 319 in the years 1936-2001

Nr	termin	razem	małe	średnie	duże
1	1936	559	152	272	135
2	1949	1047	642	244	161
3	1959	1345	948	218	179
4	1969	1341	936	221	184
5	1981	1177	775	238	164
6	1991	1133	709	267	157
7	2001	1052	605	290	157

* Na podstawie pierśnicy ($d_{1,3}$) wyróżniono następujące klasy: razem $d_{1,3} \geq 50$ mm, drzewa małe $150 \text{ mm} > d_{1,3} \geq 50$ mm, drzewa średnie $350 \text{ mm} > d_{1,3} \geq 150$ mm oraz drzewa duże $d_{1,3} \geq 350$ mm.

According to $d_{1,3}$ the following tree classes were distinguished: altogether $d_{1,3} \geq 50$ mm, small trees $150 \text{ mm} > d_{1,3} \geq 50$ mm, middle-sized trees $350 \text{ mm} > d_{1,3} \geq 150$ mm and big trees $d_{1,3} \geq 350$ mm.

metody statystyczne eliminują czynnik subiektywny w ocenie typu rozmieszczenia drzew to jednak nie zawsze dają identyczne rezultaty. Z tego powodu do oceny typu rozmieszczenia drzew zastosowano równolegle dwie metody: wskaźnik Clarka i Evansa [1954] w modyfikacji Donnelly'ego [1978] oraz funkcję $K(t)$ Ripleya [1977].

Wskaźnik Clarka i Evansa w modyfikacji Donnelly'ego, dalej zwany metodą Donnelly'ego i oznaczany D , informuje o typie rozmieszczenia drzew na podstawie analizy odległości do najbliższego sąsiada. Wartość wskaźnika D oblicza się jako stosunek sumy odległości od drzewa do najbliższego sąsiada T , policzonej dla wszystkich drzew na powierzchni próbnej, do oczekiwanej wartości tej sumy $E(T)$ dla populacji drzew o idealnie losowym rozmieszczeniu i zagęszczeniu identycznym, jak populacja badana:

$$D = \frac{T}{E(T)}, \quad [1]$$

gdzie:

$$E(T) = 0,5\sqrt{(nA)} + \left(0,051368 + \frac{0,041}{\sqrt{n}}\right)L \quad [2]$$

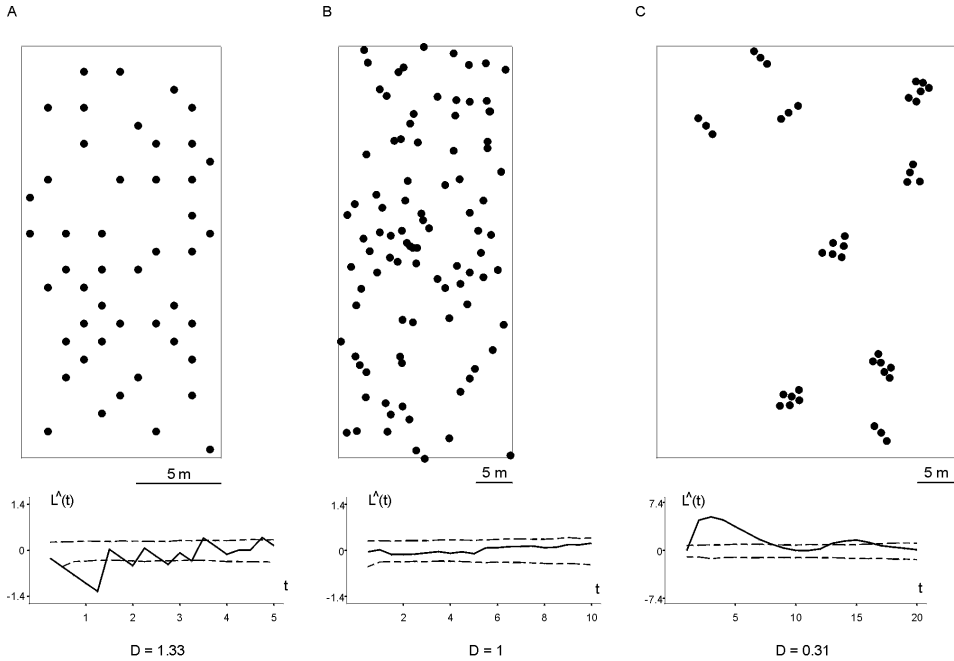
gdzie: n – liczba drzew na powierzchni próbnej,

A – wielkość powierzchni próbnej,

L – obwód powierzchni próbnej.

Wzór 2 zawiera korektę efektu brzegowego, której był pozbawiony oryginalny wskaźnik opracowany przez Clarka i Evansa [1954]. Wartość $D > 1$ sugeruje równomierny typ rozmieszczenia drzew, a wartość $D < 1$ typ skupiskowy (ryc. 2). Niemniej konieczna jest ocena statystycznej istotności otrzymanej wartości wskaźnika D . Donnelly [1978] zaproponował następujący test istotności oparty na zmiennej standaryzowanej z :

$$z = \frac{T - E(T)}{\sqrt{(\text{var } T)}}, \quad [3]$$



Ryc. 2.

Analiza wybranych opublikowanych rozmieszczeń drzew za pomocą funkcji Ripleya i wskaźnika Donnelly'ego D (linia ciągła – przebieg zmodyfikowanej funkcji Ripleya $L(t)$, linia przerywana – przedziały ufności)

Analysis of selected described tree distributions using Ripley's function and Donnelly's D index (solid line – modified Ripley's $L(t)$ function, broken line – confidence intervals)

A – roz. równomierne wg Czarnowski (1989) rys. 5.2.10 rok 1936, uznane przez autora za losowe regular distribution according to Czarnowski (1989), Fig. 5.2.10, year 1936, considered by the author as random

B – roz. równomierne wg Włoczewskiego (1954) ryc. 13, podane przez autora jako przykład grupowego rozmieszczenia regular distribution according to Włoczewski (1954), Fig. 13, considered by the author as group distribution

C – roz. skupiskowe wg Myczkowskiego (1964) ryc. 12, podane jako przykład biogrup cluster distribution according to Myczkowski (1964), Fig. 12, considered by the author as biogroups

gdzie $\text{var}T$ można obliczyć wg następującego wzoru:

$$\text{var}T = 0,0703A + 0,037L\sqrt{\frac{A}{n}}, \quad [4]$$

Jeżeli $-1,96 \leq z \leq 1,96$, to przy poziomie istotności $\alpha=0,05$ nie ma podstaw do odrzucenia hipotezy zerowej o losowym typie badanego rozmieszczenia, bez względu na wartość wskaźnika D. Wskaźnik opracowany przez Donnelly'ego nie informuje w jakiej skali przestrzennej stwierdzono nielosowy typ rozmieszczenia. Pośrednio jednak można wnioskować, że ma ona związek z odległościami pomiędzy drzewem, a jego najbliższym sąsiadem a więc jest to raczej mała skala przestrzenna.

W odróżnieniu od poprzednio omawianej metody funkcja $K(t)$ Ripleya [1977] dostarcza informacji na temat kształtowania się typu rozmieszczenia drzew w różnych skalach przestrzennych. Wartość funkcji $K(t)$ jest to iloraz oczekiwanej liczby drzew $E(x)$ w odległości mniejszej lub równej t od dowolnego drzewa z analizowanego rozmieszczenia i zagęszczenia drzew λ przypadającego na jednostkę powierzchni (wzór 5).

$$K(t) = \lambda^{-1} E[x], \quad [5]$$

Dla idealnie losowego rozmieszczenia wartość funkcji $K(t) = \pi t^2$, a więc funkcja ma przebieg paraboliczny. W przypadku powierzchni próbnej empiryczną wartość funkcji Ripleya oblicza się ze wzoru [Diggle 1983]:

$$\hat{K}(t) = n^{-2} A \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n w_{ij}^{-1} I_t(u_{ij}), \quad i \neq j, \quad [6]$$

gdzie:

- n – liczba drzew na powierzchni próbnej,
- u_{ij} – odległość pomiędzy drzewami i oraz j ,
- w_{ij} – współczynnik korekcyjny konieczny do ograniczenia efektu brzegowego,
- A – wielkość powierzchni próbnej,
- I_t – funkcja, która przyjmuje wartość 0 lub 1, w zależności od wartości u_{ij} oraz t .

$$I_t = \begin{cases} 1, & \text{gdy } u_{ij} \leq t \\ 0, & \text{gdy } u_{ij} > t \end{cases}, \quad [7]$$

W niniejszym opracowaniu zastosowano wzory na wartość współczynnika w_{ij} zaproponowane przez Haase [1995], co pozwala przy przyjętych rozmiarach powierzchni próbnej na analizę skal przestrzennych w zakresie do 20 m. Wykres przedstawiający przebieg funkcji $K(t)$ dla idealnie losowego rozmieszczenia oraz przebieg funkcji $\hat{K}(t)$ obliczonej dla badanego rozmieszczenia, pozwala na ocenę tendencji w kształtowaniu się typu rozmieszczenia obiektów w rejonie badań w zależności od badanej skali przestrzennej t . Wartości estymatora większe od πt^2 dla danej skali przestrzennej t sugerują skupiskowość, a mniejsze równomierność rozmieszczenia drzew. Przekształcenie funkcji $K(t)$ do postaci $L(t)$ ułatwia interpretację wyników:

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{\pi}} - t, \quad [8]$$

Dla idealnie losowego rozmieszczenia funkcja $L(t) = 0$ więc ma przebieg prostoliniowy wzdłuż osi odciętych, natomiast wartości estymatora $\hat{L}(t)$ otrzymane po analogicznej transformacji wahają się wokół tej linii (ryc. 2). W niniejszej pracy przyjęto do badania istotności różnic w przebiegu funkcji $\hat{L}(t)$ i $L(t)$ test typu Cramer-von Misses [Martens i in. 1997], opierający się na całkowaniu kwadratów różnic pomiędzy wartościami tych funkcji:

$$u = \int_1^{20} [\hat{L}(t)]^2 dt, \quad [9]$$

W istocie jest to test rang, w którym oblicza się wartość statystyki u_1 dla badanego rozmieszczenia oraz wartość statystyki u dla N wygenerowanych losowych rozmieszczeń o takiej samej liczbie drzew na takiej samej powierzchni próbnej. Obliczone wartości statystyki u_2 do u_N szereguje się rosnąco. Jeżeli wartość statystyki u_1 znalazła się wśród m najwyższych wartości statystyki u , to przy poziomie istotności $\alpha = m/N$ można stwierdzić, że badane rozmieszczenie nie jest losowe. W niniejszej pracy dla każdej powierzchni próbnej, dla każdego terminu pomiarów wykonano $N=1000$ symulacji rozmieszczenia losowego, przyjmując szerokość rejonu krytycznego $m = 50$ w związku z czym osiągnięty poziom istotności α wyniósł 0,05. Opisany test pozwala jedynie na odrzucenie hipotezy o losowym typie rozmieszczenia. Aby ustalić ewentualny nielosowy typ

Tabela 2.

Liczebność powierzchni próbnych ze skupiskowym (S), losowym (L) i równomiernym (R) typem rozmieszczenia drzew należących do poszczególnych klas pierśnic stwierdzona metodą Donnelly'ego w kolejnych pomiarach na powierzchni badawczej w oddziale 319 w latach 1936 – 2001.

The number of sample plots with cluster (S), random (L) and regular (R) type of distribution of trees in individual dbh classes using the Donnelly's method in successive measurements on the study site in compartment 319 in the years 1936-2001

Nr	termin *	drzewa małe**			drzewa średnie			drzewa duże			razem		
		S	L	R	S	L	R	S	L	R	S	L	R
1	1936	0	3	0	0	4	0	1	3	1	0	5	0
2	1949	2	3	0	0	4	0	0	4	1	0	5	0
3	1959	2	3	0	0	4	0	0	3	2	0	5	0
4	1969	1	4	0	0	5	0	0	5	0	0	5	0
5	1981	1	4	0	0	5	0	0	4	1	0	5	0
6	1991	1	4	0	0	5	0	0	5	0	0	5	0
7	2001	1	4	0	0	5	0	0	5	0	1	4	0
Razem		8	25	0	0	32	0	1	29	5	1	34	0

* Ponieważ analizę przeprowadzono jedynie dla powierzchni zawierających co najmniej 8 drzew, w niektórych terminach sumaryczna liczba obserwacji dla poszczególnych klas pierśnic może być mniejsza niż 5.

Since the analysis was done only for the plots containing at least 8 trees, the total number of observations in certain dates for individual dbh classes can be < 5.

** klasy pierśnic jak w tab. 1
dbh classes as in tab. 1.

Tabela 3.

Liczebność powierzchni próbnych ze skupiskowym (S), losowym (L) i równomiernym (R) typem rozmieszczenia drzew należących do poszczególnych klas pierśnic stwierdzona za pomocą funkcji Ripleya w kolejnych pomiarach na powierzchni badawczej w oddziale 319 w latach 1936 – 2001.

The number of sample plots with cluster (S), random (L) and regular (R) type of distribution of trees in individual dbh classes using the Ripley's function

Nr	termin *	drzewa małe**			drzewa średnie			drzewa duże			razem		
		S	L	R	S	L	R	S	L	R	S	L	R
1	1936	1	2	0	2	2	0	0	4	1	0	5	0
2	1949	3	1	1	1	3	0	0	4	1	2	3	0
3	1959	3	2	0	1	3	0	0	4	1	1	4	0
4	1969	3	1	1	1	4	0	0	5	0	1	4	0
5	1981	3	1	1	0	5	0	0	5	0	1	4	0
6	1991	1	4	0	0	5	0	0	4	1	0	5	0
7	2001	1	4	0	0	5	0	0	4	1	0	5	0
Razem		15	15	3	5	27	0	0	30	5	5	30	0

* Ponieważ analizę przeprowadzono jedynie dla powierzchni zawierających co najmniej 8 drzew, w niektórych terminach sumaryczna liczba obserwacji dla poszczególnych klas pierśnic może być mniejsza niż 5.

Since the analysis was done only for the plots containing at least 8 trees, the total number of observations in certain dates for individual dbh classes can be < 5.

** klasy pierśnic jak w tab. 1
dbh classes as in tab. 1.

rozmieszczenia posłużono się tzw. przedziałami ufności naniesionymi na wykres przebiegu funkcji $\hat{L}(t)$. Dla każdej wartości t uszeregowano rosnąco wartości funkcji $L(t)$ obliczone dla symulowanych rozmieszczeń losowych. Następnie 25 i 975 w kolejności wartości potraktowano jako wartość dolnego i górnego przedziału ufności i naniesiono na wykres dla danej wartości t (ryc. 2). Gdy przebieg funkcji $\hat{L}(t)$ przecinał dolny przedział ufności rozmieszczenie było uznawane za równomierne i analogicznie, gdy górny za skupiskowe. W przypadku gdyby oba

przedziały były przecięte o typie decydowała absolutna wartość wychylenia funkcji $\hat{L}(t)$ w stosunku do osi odciętych.

Analizie podano rozmieszczenie wszystkich drzew rosnących na powierzchniach próbnych (klasa razem) oraz rozmieszczenie drzew z trzech klas pierśnic: z zakresu $50 \text{ mm} \leq d_{1,3} < 150 \text{ mm}$ (określane jako drzewa małe), o pierśnicach z zakresu $150 \text{ mm} \leq d_{1,3} \leq 350 \text{ mm}$ (drzewa średnie) oraz rozmieszczenie drzew o pierśnicach z zakresu $d_{1,3} \leq 350$ (drzewa duże) w kolejnych siedmiu terminach pomiarów.

Wyniki

Wyniki analizy rozmieszczenia drzew na powierzchniach próbnych uzyskane za pomocą metody Clarka i Evansa w modyfikacji Donnelly'ego (tab. 2) oraz za pomocą funkcji Ripleya (tab. 3) wykazują tę samą prawidłowość w kształtowaniu się typu rozmieszczenia drzew należących do różnych klas pierśnic. Prawidłowość ta polega na tym, że w miarę zwiększania się pierśnicy drzew maleje liczba obserwacji stwierdzających skupiskowe rozmieszczenie drzew i jednocześnie rośnie liczba obserwacji stwierdzających równomierne rozmieszczenie drzew.

Prawdopodobnie różnice w wynikach uzyskanych za pomocą, dwóch metod mają dwie podstawowe przyczyny. Funkcja Ripleya częściej wskazywała na skupiskowość rozmieszczenia drzew niż metoda Donnelly'ego prawdopodobnie dlatego, że jest ona w stanie wykryć skupiskowość także w większych skalach przestrzennych. Drugi powód rozbieżności wyników mógł wynikać stąd, że w obu metodach jest stosowany odmienny sposób korekty efektu brzegowego.

Obserwowana w okresie 1936 – 2001 dynamika zmian typu rozmieszczenia drzew wykazuje związek z ogólną dynamiką badanych drzewostanów. Wyraźnie jest to widoczne w zestawieniu ze zmianami w liczebności drzew należących do różnych klas grubości (tab. 1). Najmniejszą liczbę drzew, niezależnie od klasy pierśnicy, zanotowano w 1936 roku. W roku 1949 i 1959 masowo pojawiające się dorosty spowodowały wzrost liczby drzew. W tym czasie można zaobserwować wyraźny wzrost liczby powierzchni próbnych, na których stwierdzono skupiskowy typ rozmieszczenia drzew. Stwierdzone na dwóch powierzchniach próbnych w 1949 r. skupiskowe rozmieszczenie wszystkich drzew, było prawdopodobnie spowodowane głównie przez skupiskowe rozmieszczenie małych drzew, ponieważ rozmieszczenie wszystkich drzew w drzewostanie jest wypadkową rozmieszczenia drzew należących do poszczególnych klas grubości. W kolejnych terminach pomiarów zaobserwowano spadek liczby powierzchni próbnych ze skupiskowym typem rozmieszczenia małych drzew. Za to zjawisko mogą być odpowiedzialne różne procesy. Jednym z najważniejszych wydaje się być wydzielanie się małych drzew. Pomiędzy 1969 a 1981 rokiem zanotowano znaczny spadek liczby drzew małych. Większość z nich wydzielili się, a tylko nieliczne przeszły do klasy drzew średnich. Najbardziej prawdopodobną przyczyną wydzielania się małych drzew jest konkurencja o przestrzeń, ale należy też zauważyć, że w latach 1969 – 1981 zanotowano również wyraźne wydzielanie się drzew dużych. Wywracanie się dużych drzew jest niewątpliwie istotnym czynnikiem powodującym śmiertelność drzew małych, ale trudnym do oszacowania jeśli chodzi o jego wpływ na kształtowanie się typu rozmieszczenia drzew małych.

Dyskusja

Aby uniknąć subiektywizmu i zapewnić powtarzalność doświadczeń większość autorów stosuje obecnie statystyczne metody analizy struktury przestrzennej drzewostanów. Najczęściej wykonywana jest analiza typu rozmieszczenia pni drzew rosnących na powierzchni badawczej.

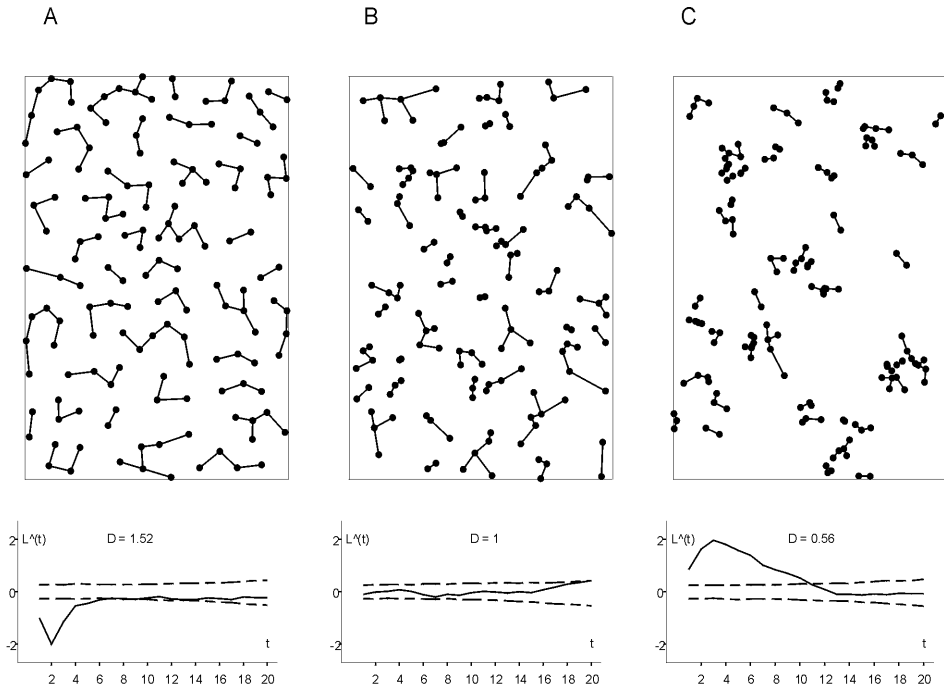
Analiza typu rozmieszczenia bazuje na założeniu, że każde obserwowane rozmieszczenie drzew można, na podstawie mierzalnych cech opisujących to rozmieszczenie, zaliczyć do jednego z trzech podstawowych typów: równomiernego, losowego lub skupiskowego (ryc. 2). Zastosowanie statystycznych metod analizy typu rozmieszczenia daje czasami odmienne wyniki niż ocena subiektywna. Aby zilustrować ten problem użyto map pni z często cytowanych w polskiej literaturze wyników badań dotyczących struktury przestrzennej drzewostanów. Czarnowski [1989] przytacza mapy pni, wykonane przez Ejtingena [1946], obrazujące dynamikę struktury przestrzennej drzewostanu sosnowego powstałego z sadzenia na przestrzeni 55 lat. Według Czarnowskiego cytowane mapy ukazują proces zatracania równomierności i regularności rozmieszczenia oraz powstawanie losowego typu rozmieszczenia drzew. Analiza ostatniej mapy rozmieszczenia pni, z serii cytowanej przez Czarnowskiego [1989], za pomocą dwóch metod statystycznych (por. ryc. 2A) pozwala stwierdzić, że w wieku 55 lat drzewa są nadal rozmieszczone równomiernie, chociaż zatraciła się początkowa regularność rozmieszczenia. Na ryc. 2B przedstawiona została mapa pni drzew, którą Włoczewski [1954 ryc. 13] opublikował jako ilustrację drzewostanu zawierającego biogrupy. Statystyczna analiza tego rozmieszczenia wskazuje, że drzewa są rozmieszczone losowo. Na ryc. 2C przedstawiono plan pni drzew tworzących biogrupy przy górnej granicy lasu opublikowany przez Myczkowskiego [1964 ryc. 12]. W tym przypadku subiektywna interpretacja autora oraz analiza statystyczna dają ten sam wynik – rozmieszczenie drzew jest skupiskowe. Cytowane przykłady wskazują, że metody statystyczne mogą wskazać skupiskowość rozmieszczenia drzew tworzących biogrupy a jednocześnie stanowią obiektywne narzędzie analizy struktury przestrzennej drzewostanu.

Obserwowana dynamika zmian struktury przestrzennej badanych drzewostanów nie potwierdza koncepcji Włoczewskiego [1968] dotyczącej powstawania biogrup w drzewostanach naturalnych. Analizując rozmieszczenie drzew na powierzchni badawczej w oddziale 319 Białowieskiego Parku Narodowego Włoczewski [1954] doszedł do przekonania, że ponad połowa (około 56%) drzew w drzewostanie tworzy wyraźnie wyodrębniające się grupy. Grupy te według cytowanego autora są najczęściej różnowiekowe i różnogatunkowe. Włoczewski [1968] nawiązując do swoich wcześniejszych badań (1954) twierdzi, że zwarta od początku grupa może skutecznie przeciwstawiać się konkurencji ze strony innych gatunków oraz, że posiada własne środowisko wewnętrzne. Korzenie drzew rosnących w grupie sięgają głębiej niż drzew rosnących pojedynczo co sprzyja lepszemu zaopatrzeniu drzew w wodę i sole mineralne. Autor stwierdza, że jedną z ważniejszych cech takich grup jest zrastanie się korzeni drzew tego samego gatunku, co prowadzi do powstania pewnej wspólnoty drzew mającej znaczenie w życiu drzewostanu, określanej mianem biogrupy. Przedstawione w tej pracy wyniki sugerują, że skupiskowy typ rozmieszczenia nie jest wcale najpowszechniejszym typem rozmieszczenia drzew w małej skali przestrzennej. Według koncepcji Włoczewskiego [1968] w miarę rozwoju młodej generacji drzew skupiskowość powinna narastać. Włoczewski formułując tę hipotezę dysponował danymi ze stosunkowo krótkiego okresu badań (pomiarów w 1936, 1949) niemniej jednak skłaniał się do opinii przedstawionej przez Ejtingena [za: Włoczewski 1968], który badając odnawiane sztucznie drzewostany sosnowe doszedł do przekonania, że drzewa rosnące w większym zagęszczeniu mogą żyć w drzewostanie dłużej. Drzewa rosnące w stosunkowo mniejszym zagęszczeniu lub na obrzeżach luk zamierają szybciej, i właśnie dzięki takiemu naturalnemu wydzieleniu powstaje w drzewostanie grupowe rozmieszczenie drzew. W opublikowanych wynikach badań struktury przestrzennej drzewostanów naturalnych, rzadko można napotkać opis sytuacji gdy z upływem czasu obserwowane skupiska stają się coraz bardziej wyraźne. Taką sytuację opisują Peterson i Squiers [1995] dla wegetatywnego potomstwa

Populus trichocarpa. Włoczewski [1968] zakładał, że domniemane korzyści wynikające dla drzew z faktu rośnięcia w grupie dają im przewagę w walce o przetrwanie w lesie naturalnym. Obserwowana w BPN w niżowym lesie naturalnym dynamika struktury przestrzennej nie potwierdza tego założenia. Skupiska pojawiają się tylko okresowo i po pewnym czasie są eliminowane przez rozmaite czynniki.

Obserwowana za pomocą metod statystycznych dynamika typu rozmieszczenia drzew na powierzchni badawczej w oddziale 319 wydaje się potwierdzać hipotezę Peeta i Christensena [1987] dotyczącą dynamiki struktury przestrzennej drzewostanów naturalnych. Analiza wskazuje, że często obserwowany dla drzew o małych pierśnicach skupiskowy typ rozmieszczenia, zostaje wraz ze wzrostem rozmiarów drzew zastąpiony przez typ losowy, a wśród drzew o największych pierśnicach obserwowany jest pewien udział powierzchni próbnych z równomiernym typem rozmieszczenia drzew. Takie zjawisko obserwowano również w innych drzewostanach naturalnych zarówno w zdominowanych przez jeden gatunek [Kenkel 1988, Kenkel i in. 1997] jak też w drzewostanach wielogatunkowych [Christensen 1977, za Peet i Christensen 1987, Ward 1996]. Wyniki te wskazują, że skupiskowość rozmieszczenia drzew w nizinnych drzewostanach, jest zjawiskiem przejściowym związanym z powstawaniem nowej generacji drzew. Wyniki analizy rozmieszczenia wszystkich drzew tworzących drzewostan za pomocą funkcji Ripleya wskazują, że dynamika powstawania i rozpadu skupisk małych drzew może mieć wpływ na ocenę struktury przestrzennej całego drzewostanu (szczególnie widoczne było to w pomiarach z 1949 i 1959 roku). Prawdopodobnie za najważniejsze czynniki wywołujące skupiskowość rozmieszczenia drzew w analizowanych warunkach siedliskowych należy uznać przestrzenne zróżnicowanie w obsiewie nasion oraz zróżnicowanie warunków wzrostu młodego pokolenia drzew. W warunkach siedlisk nizinnych czynniki kształtujące rotę świerkowe przy górnej granicy lasu [Myczkowski 1964] nie występują w nasileniu mogącym wywołać powstawanie skupisk drzew. Również postulowane przez Włoczewskiego [1968] mechanizmy wydają się mieć ograniczone znaczenie ponieważ nie są one w stanie utrzymać skupiskowości rozmieszczenia drzew, którą można by wykryć metodami statystycznymi. Z czynników mogących powodować zanikanie skupiskowości najczęściej wymieniana jest w literaturze śmiertelność związana z zagęszczeniem [Kenkel 1988, Ward i in. 1996], która może nawet doprowadzić do równomierności rozmieszczenia. Pewną rolę mogą też odgrywać czynniki losowe powodujące wydzielenie się drzew np. spalowanie lub uszkodzenia młodszych drzew przez wywracające się stare drzewa.

Przedstawiana w niniejszej pracy analiza koncentruje się na jednym aspekcie struktury przestrzennej, mianowicie na rozmieszczeniu pni. Analizie nie podlegają inne często podkreślane przez autorów cechy takie jak np. specyficzne ukształtowanie koron drzew rosnących w biogrupie [Myczkowski 1964, Szymański 1986, Zajączkowski 1994, Bastien i Otto 1998]. Niemniej jednak rodzi się pytanie czy samo rozmieszczenie pni w drzewostanach opisywanych przez Włoczewskiego [1953, 1954] mogło w jakiś sposób nasuwać autorowi myśl o skupiskowym rozmieszczeniu drzew. Pytanie to można też postawić w inny sposób: czy badacz obserwujący statystycznie losowe rozmieszczenie pni drzew może odnieść wrażenie, że obserwuje w nim skupiska drzew. Odpowiedź na takie pytanie może być twierdząca. Na ryc. 3 przedstawiono trzy wygenerowane rozmieszczenia punktów reprezentujące typ równomierny, losowy i skupiskowy. We wszystkich rozmieszczeniach każdy punkt został połączony odcinkiem ze swoim najbliższym sąsiadem. W każdym z przedstawionych rozmieszczeń, powstały w ten sposób grupy punktów połączonych odcinkami. Można je traktować jako grupy drzew, które są położone bliżej siebie niż innych drzew. W pewnym stopniu może to przypominać metodyczne



Ryc. 3.

Symulowane rozmieszczenia 150 drzew na pow. o wymiarach 40 na 60 metrów oraz odpowiadający im przebieg funkcji Ripleya $L(t)$: (odcinkami połączone każde drzewo z najbliższym sąsiadem, D – wartość wskaźnika Donnelly'ego dla danego rozmieszczenia) A – rozmieszczenie równomierne, B – rozmieszczenie losowe, C – rozmieszczenie skupiskowe.

Simulated distribution of 150 trees on a 40 x 60 m plot and the plotting of the Ripley's $L(t)$ function: distances connect each tree with the nearest neighbour, D - the value of the Donnelly's index for a given distribution) A - regular distribution, B - random distribution, C - cluster distribution

podejście jakie stosował do wyodrębniania grup drzew Włoczewski [1954], który mianem grupy określa takie rozmieszczenie drzew, przy którym odległości pomiędzy drzewami w grupie są wyraźnie mniejsze niż odległości między drzewami grupy i drzewami sąsiednimi. Badacze analizujący strukturę przestrzenną populacji roślin i zwierząt opisali zjawisko tego typu grup w rozmieszczeniu losowym. Clark i Evans [1955] podali wzór na wyliczenie liczby par punktów, które są dla siebie wzajemnie najbliższymi sąsiadami w rozmieszczeniu losowym. Hamilton [1971] badał częstotliwość występowania grup złożonych z większej liczby punktów, które są dla siebie najbliższymi sąsiadami. Mimo, że grupy drzew wyodrębnione w ten sposób w rozmieszczeniu losowym wydają się być bardzo sugestywne (ryc. 3 B), nie są one skupiskami w sensie geometrycznym i statystycznym. Ich obecność nie świadczy o działaniu jakiegoś procesu kształtującego strukturę przestrzenną, lecz jest jedynie dziełem przypadku.

Wnioski

1. Skupiskowy sposób rozmieszczenia drzew obserwowany jest najczęściej w przypadku drzew o małych pierśnicach. W miarę zwiększania się pierśnicy drzew skupiskowość rozmieszczenia

zastępowana jest przez losowy typ rozmieszczenia, a niekiedy przez równomierny typ rozmieszczenia.

2. Obserwowana dynamika struktury przestrzennej sugeruje, że skupiskowość rozmieszczenia drzew w nizinnych drzewostanach naturalnych rosnących na siedlisku BMśw, LMśw i Lśw, związana jest z powstawaniem nowej generacji drzew w drzewostanie i jest zjawiskiem przejściowym.
3. Analiza statystyczna typu rozmieszczenia pni drzew w nizinnych drzewostanach naturalnych nie potwierdza tezy o powszechności i stabilności biogrup w tego typu drzewostanach.

Literatura

- Bastien Y., Otto H.J. 1998: La théorie des groupes: application aux éclaircies de futaie régulière. *Revue Forestière Française*. 3: 251-262.
- Bernadzki E., Bolibok L., Brzeziecki B., Zajączkowski J., Żybura H. 1998: Rozwój drzewostanów naturalnych Białowieckiego Parku Narodowego w okresie od 1936 do 1996 roku. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa ss. 271
- Bolibok L. 2001. Analiza prawidłowości przestrzennego rozmieszczenia drzew w drzewostanach naturalnych Białowieckiego Parku Narodowego. Praca doktorska.
- Christensen N.L. 1977: Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest in Piedmont, North Carolina. *Am. Midl. Natur.* 97: 176-188.
- Clark P.J., Evans F.C. 1954: Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- Clark P.J., Evans F.C. 1955: On some aspects of spatial pattern in biological populations. *Science* 121: 397-398.
- Czarnowski M. S. 1989: Zarys ekologii roślin lądowych. PWN Warszawa.
- Diggle P.J. 1983: Statistical analysis of spatial point patterns. Academic Press, London.
- Donnelly K.P. 1978: Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest neighbour distance. (W) I. R. Hodder (red.): *Simulation studies in archaeology*. Cambridge Press, London.
- Ejtingen G.R. 1946: Lesnaja opyt'naja dača, 1865-1945. Gos. Losotechn. Izd. Moskva.
- Haase P. 1995: Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *J. Veg. Sci.* 6: 575-582.
- Hamilton W. D. 1971: Geometry for the selfish herd. *J. theor. Biol.* 31: 295-311.
- Kenkel N.C. 1988: Pattern of self - thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kenkel N.C., Hendrie M.L., Bella I. E. 1997: A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. *J. Veg. Sci.* 8: 241-254.
- Martens S.N., Breshears D.D., Mayer C.W., Barnes F.J. 1997: Scales of above-ground and below-ground competition in a semi-arid woodland detected from spatial pattern. *J. Veg. Sci.* 8: 655-664.
- Myczkowski S. 1964: Struktura i ekologia zespołu świerka *Piceetum tatricum* u górnej granicy zasięgu w Tatrzańskim Parku Narodowym w dolinach Stawów Gąsienicowych i Pańszczycy. *Ochr. Przyr.* 30: 51-105.
- Peet R.K., Christensen N.L. 1987: Competition and tree death. *BioScience* 37: 586-595.
- Peteresen C.J., Squiers E.R. 1995: An unexpected change in spatial pattern across 10 years in aspen-white-pine forest. *J. Ecol.* 83: 847-855.
- Ripley B.D. 1977: Modelling spatial patterns. *J. R. Stat. Soc. B* 39: 172-192.
- Szwagrzyk J., Czerwczak M. 1993: Spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe. *J. Veg. Sci.* 4: 469-476.
- Szwagrzyk J., Ptak J. 1991: Analizy struktury przestrzennej populacji i zbiorowisk oparte na znajomości rozmieszczenia osobników (Analyses of spatial structure of populations and communities based on mapped point patterns of individuals). *Wiad. Ekol.* 37: 107 - 124.
- Szymański S. 1986: Ekologiczne podstawy hodowli lasu. PWRiL, Warszawa.
- Ward J. S., Parker G.R., Ferrandino F.J. 1996: Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *For. Ecol. Manage.* 83: 189-202.
- Watt A.S. 1947: Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35: 1- 22.
- Włoczewski T. 1953: Przejawy zmienności drzew w życiu lasu. *Maszynopis*.
- Włoczewski T. 1954: Materiały do poznania zależności między drzewostanem i głębą 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.

Spatial structure dynamics of oldgrowth tree stands in compartment 319 of BNP: Are biogrups common and persistent in natural lowland forests?

In the middle of the last century in Polish silvicultural literature emerged new idea of biogrups. Włoczewski [1954, 1968] studied development of natural tree stand in compartment 319 in Białowieża National Park and made conclusion that grouped spatial distribution of trees gave them competitive advantage above another trees in the same tree stand mainly due to collaboration between trees in a group. This theory contradict widely appreciated theory, which suggest that clumping is rather competitive disadvantage and diminish the chance to survive for any tree in a clump because of stronger competition between trees. The objective of this paper was to evaluate spatial distribution of trees in the same tree stands where Włoczewski did it, but using formal statistical method (Donnelly's index, Ripley's K function) to asses the type of distribution. Additional impulse to carry out such investigation was possibility of checking the Włoczewski's idea on much longer records in the same tree stands. Statistical analysis of spatial tree distribution suggest that clumped distribution is common among smaller trees (50 – 150 mm dbh), less common among bigger trees (151 – 350 mm dbh) and quite rare among the biggest trees (more than 350 mm dbh). Between 1936 and 2001 tree stand were measured seven times. In this period establishment and development of new generation of trees was observed. Spatial analysis suggest that small trees establish in clumps, which can generate clumped pattern of distribution even if distribution of all trees in stand is concerned. As time goes on groups disintegrate and trees which survive are randomly or evenly distributed.

Formal point pattern analysis doesn't prove Włoczewski's idea concerning cooperation between trees in groups. It rather suggest that competition between them can lead to disappearing of groups and more spaced distribution. It seems that the method used by Włoczewski to distinguish groups of trees can by used successfully in the case of regular or random distribution. Such groups, described for random distribution by other researcher are not groups in terms of statistical methods and rather cannot reflect any process in tree stand.